

Verpopping van de veengeelgerande waterroofkever (Coleoptera: Dytiscidae: *Dytiscus dimidiatus*)

Paul Hendriks

TREFWOORDEN

Larvenkweek, ontpopping, prepopstadium

Entomologische Berichten 80 (2): 59-67

Een studie naar de voedselopname van larven van de veengeelgerande waterroofkever *Dytiscus dimidiatus* via de kweek van larven stelde mij in staat de verpopping en ontpopping van deze soort te beschrijven. De larven bouwden een cocon in een nagebootste oever in een terrarium. Na opening van enkele cocons kon de ontwikkeling van larf naar kever in deze verborgen levensfase worden gevolgd. Na het prepopstadium van de larf vindt in zo'n drie kwartier de verpopping plaats en verandert de larf volledig van gedaante. De ontpopping neemt eenzelfde tijd in beslag, waarna het exoskelet van de aanvankelijk witte en zachte kever uithardt. Na ruim een dag heeft de kever de karakteristieke bronsgroene kleur met gele rand. De ver- en ontpopping van *D. dimidiatus* zijn volledig vergelijkbaar met de beschrijving van deze fasen voor enkele andere grote Dytiscidae.

Inleiding

Momenteel bestuderen wij de voedselopname van larven van de veengeelgerande waterroofkever *Dytiscus dimidiatus* Bergsträsser. Er is nog weinig bekend over deze grotere verwant van de algemeen voorkomende geelgerande waterroofkever *Dytiscus marginalis*, Linnaeus. In figuur 1 is een jonge mannetjeskever *D. dimidiatus* te zien. Figuur 2 laat de volgroeide 6 cm lange larf zien waaruit een dergelijke kever voortkomt. Deze larf bevond zich in het derde en laatste larvenstadium (L3). Op de website Waarneming.nl wordt aangegeven dat deze soort vrij algemeen is, maar het lijkt er sterk op dat de kevers zich graag ophouden en voortplanten in en rond onze redelijk schaarse broekbossen (Lenders 2018, Serjeant 2013). Hier voeden de larven zich in zuurstofarme bospoelen, vermoedelijk met talrijk voorkomende ongewervelde prooien zoals waterpissebedden *Asellus* en moerasvloeverlarven *Scirtus*. Een essentieel onderdeel van onze studie was dan ook de kweek van larven op deze prooi-soorten. Hiervoor werden larven drie kweken apart gehouden in glazen bakjes en opgekweekt tot kevers. Er deed zich de unieke kans voor om de verpopping en de ontpopping van twee larven op de voet te volgen. In dit artikel doen we verslag van deze bijzondere gebeurtenissen. Er is mij geen eerdere beschrijving van de popfase van *D. dimidiatus* uit de literatuur bekend. Gedetailleerde beschrijvingen van de popfase van andere geelgerande waterroofkevers, vooral van *D. marginalis*, zijn er wel (Korschelt 1924, Naumann 1955). De ver- en ontpopping van *D. dimidiatus* vergelijken wij in dit artikel dan ook met de informatie die voorhanden is over de verpopping van andere geelgerande waterroofkevers. Dit laat zien in hoeverre de soorten daarin op elkaar lijken of juist van elkaar verschillen. Het werpt licht op deze specifieke en verborgen levensfase van *D. dimidiatus*.

Verpopping in de oever

Net als andere waterroofkevers, verpoppen larven van *D. dimidiatus* in de oever van het water waarin ze zijn opgegroeid (Sutton 2008). Wij plaatsten volgroeide, uit kweken verkregen larven van *D. dimidiatus* in een klein terrarium met nagebootste water- en oeverzone om hier te verpoppen (verpoppterrarium, figuur 3-4). Bij elke kweekronde is daarbij een andere grondsoort gebruikt (humeus zand, klei en laagveen). Na één tot twee dagen waren de larven uit het water verdwenen en bezig met de bouw van een cocon in de oever. De larven groeven zich in de oever in, net boven de waterspiegel, en maakten ruimte door de grond te verplaatsen en zijdelings weg te duwen (zie de rode cirkel in figuur 3). Hierdoor ontstond een holte die glad werd afgewerkt tot een kogelronde cocon met een doorsnede van zo'n 4 cm (figuur 5). Korschelt (1924) geeft een uitgebreide omschrijving van de bouw van een cocon. Hierbij werkt de larf al gravende gronddeeltjes van beneden naar boven en verdwijnt zo steeds dieper de bodem in. Het (zijdelings) aandrukken van de bodem beschrijft hij daarbij eveneens. Volgens Korschelt (1924) zou de larf mogelijk ook (darm)vocht uitscheiden dat zich mengt met de grond, waardoor de wanden van de cocon verkit raken en stevig worden.

Op 4 april 2019 opende ik de cocon van een andere larf die op 26 maart 2019 in het verpoppterrarium was geplaatst. Deze larf was nog actief en kroop zichtbaar verstoord rond in de cocon (figuur 5). Ik heb de geopende cocon afgedekt met een plakkaatje mos en de larf met rust gelaten.

Prepopstadium

Op 6 april 2019 heb ik de cocon opnieuw geopend en toen bleek het prepopstadium al ver gevorderd te zijn (figuur 6-7). In deze fase ligt de larf stil in een gekromde houding. Bij aanraking 'spartelt' hij, maar doet dit alleen met het achterlijf. Het hals-



1. Jong mannetje *Dytiscus dimidiatus*. Foto: Paul Hendriks
1. Young male *Dytiscus dimidiatus*.



2. Volgroeide L3-larf. Foto: Paul Hendriks
2. Mature L3 larva.



3. Zijaanzicht verpopterrarium, cocon bevindt zich in rode cirkel.
Foto: Paul Hendriks
3. Side view pupation terrarium, cocoon within red cirkel.



4. Waterdeel verpopterrarium met larf. Foto: Paul Hendriks.
4. Water area pupation terrarium with larva.

schild, de kop en de poten zijn immobiel geworden en het achterlijf is gedrongener. Korschelt (1924) beschrijft dit enkel voor *D. marginalis*. Een groot aantal veranderingen in het lijf van de larf is in gang gezet. Het prepopstadium en verpopping zijn een 'ombouw' van larf naar kever, waarbij de organen en spierstelsels van de larf (deels) worden afgebroken en weer worden opgebouwd onder invloed van hormonen (Naumann 1955,

Snodgrass 1954, Wigglesworth 1954). Zo wordt bij het prepopstadium ook al de pophuid onder de larvehuid gevormd.

Verpopping

Op 8 april 2019 draaide de larf op de buik (figuur 8), waarna de larvehuid op de rug openscheurde en de zich vormende pop



5. Larf in cocon op 4.iv.2019. Foto: Paul Hendriks
5. Larva in cocoon on 4.iv.2019.



6. Prepopstadium op 7.iv.2019, 8:39. Foto: Paul Hendriks
6. Prepupal stage on 7.iv.2019, 8:39.



7. Prepopstadium op 8.iv.2019, 17:12. Foto: Paul Hendriks
7. Prepupal stage on 8.iv.2019, 17:12.



8. Start verpopping, 8.iv.2019, 20:59. Foto: Paul Hendriks
8. Start pupation, 8.iv.2019, 20:59.

zichtbaar werd (witte, oplichtende deel op de rug van de larf in figuur 9). In figuur 10 is de larvehuid verder opengescheurd en krijgt de pop al direct vorm. Al na zeven minuten (figuur 11) is de pop goed herkenbaar. Onderaan op de foto is de achterkant van het halsschild zichtbaar. De larvehuid werd door pulserende bewegingen van de pop langzaam onderlangs de pop naar het achterlijf gewerkt. Na negentien minuten begon de pop

sterker te bewegen en werden de poten zichtbaar (figuur 12). De pop draaide op de rug (figuur 13), waarbij de poten nog wat zijdelings uitstonden. Langzaam strekten de poten zich en werden de details van de pop, zoals de kop en monddelen steeds beter zichtbaar (figuur 14). Om 21:45 (figuur 15), na 46 minuten, lagen de poten symmetrisch gevouwen en veranderde de pop niet meer van vorm. Daarbij kostte het strekken en



9. Larvehuid scheurt, 8.iv.2019, 21:01. Foto: Paul Hendriks
9. Larval skin tears open, 8.iv.2019, 21:01.



10. Pop vormt zich, 8.iv.2019, 21:03. Foto: Paul Hendriks
10. Pupa is forming, 8.iv.2019, 21:03.



11. Pop herkenbaar, 8.iv.2019, 21:06. Foto: Paul Hendriks
11. Pupal shape recognisable, 8.iv.2019, 21:06.



12. Pop beweegt om larvehuid te verwijderen, 8.iv.2019, 21:18. Foto: Paul Hendriks
12. Pupa wriggles to shed larval skin, 8.iv.2019, 21:18.

langs elkaar leggen van de poten relatief veel tijd (22 minuten). Korschelt (1924) geeft een verpoppingsduur bij *D. marginalis* van vijftien minuten bij 15 °C. Daarbij is het onduidelijk of hij ook het strekken van de poten heeft meegerekend. Wanneer alleen het verschijnen van de pop wordt bedoeld (figuur 9-12), nam deze periode achttien minuten in beslag bij een temperatuur van 21 °C en verliep daarmee wat langzamer.

Nu volgde er een periode van ruim twee weken waarin de pop aan de buitenkant niet meer van vorm veranderde, maar wel wat donkerder kleurde. Bij een temperatuur van 20 °C duurt volgens Korschelt (1924) het popstadium bij *D. marginalis* zo'n veertien dagen. Voor de door ons gekweekte larven van *D. dimidiatus* bij eenzelfde temperatuur (n=4) was dit zeventien dagen. De waarnemingen van Korschelt (1924) bevatten er maar



13. Pop draait op de rug, 8.iv.2019, 21:23. Foto: Paul Hendriks
13. Pupa turns on its back, 8.iv.2019, 21:23.



14. Poten nog niet in positie, 8.iv.2019, 21:28. Foto: Paul Hendriks
14. Legs not yet in position, 8.iv.2019, 21:28.



15. Verpopping is klaar op 8.iv.2019, 21:45. Foto: Paul Hendriks
15. Pupation is finished on 8.iv.2019, 21:45.



16. Gekromde liggende pop. Foto: Paul Hendriks
16. Curved position pupa.

weinig van *D. dimidiatus*. Mogelijk dat bij deze *Dytiscus* de verpopping iets langer duurt.

Er vinden tijdens de popfase grote veranderingen in de pop plaats: organen en spierstelsels worden omgebouwd tot de toekomstige kever (Naumann 1955, Snodgrass 1954). Opvallend is dat in deze periode van ogenschijnlijk uiterlijke rust de pop gekromd is met de rug naar boven, waarbij de kop en het einde

van het achterlijf op de coconbodem steunen (figuur 16). Daarbij blijven de poten vrij van de grond. Naumann (1955) beschrijft dit ook uitgebreid voor *D. marginalis*.

Niet alle keversoorten liggen als pop op deze manier in de cocon. Bij de poppen van bijvoorbeeld het vliegend hert *Lucanus cervus* (Linnaeus) en de neushoornkever *Oryctes nasicornis* (Linnaeus) bleek dat bij een buikligging de poten de bodem van



17. Pop enkele uren voor ontpopping, 15.iv.2019, 17:05. Foto: Paul Hendriks

17. Pupa several hours before eclosion, 15.iv.2019, 17:05.



18. Pop draait om op 15.iv.2019, 21:04. Foto: Paul Hendriks

18. Pupa turns on 15.iv.2019, 21:04.



19. Dekschilden worden zijwaarts gedrukt, 15.iv.2019, 21:17. Foto: Paul Hendriks

19. Wingcases are pressed sideways, 15.iv.2019, 21:17.



20. Pophuid scheurt op de rug, 15.iv.2019, 21:21. Foto: Paul Hendriks

20. Pupal skin tears on back, 15.iv.2019, 21:21.

de cocon raken (Hendriks 2011). Deze soorten hebben ook geen kogelronde cocon zoals *Dytiscus*, maar een langwerpige, ovale cocon. Daarbij is de pop veel minder sterk gekromd dan die van *D. dimidiatus* of *D. marginalis*. Volgens Naumann (1955) zou deze specifieke ligging van de pop van *D. marginalis* infecties voorkomen.

Ontpopping

Van een andere larf die al verpopt was op 29 maart 2019 konden we de ontpopping vastleggen. Figuur 17 laat de pop vlak voor ontpopping zien. De poten zijn inmiddels gekleurd. Ook is er een oog duidelijk zichtbaar. De korte, opgevouwen dekschilden liggen tussen het tweede en derde paar poten, bekeken vanaf



21. Dekschilden en vleugels strekken, 15.iv.2019, 21:27. Foto: Paul Hendriks

21. Wingcases and wings are stretching, 15.iv.2019, 21:27



22. Dekschilden bijna gesloten, 15.iv.2019, 21:39. Foto: Paul Hendriks

22. Wingcases nearly closed, 15.iv.2019, 21:39.



23. De vleugels strekken onder de dekschilden, 15.iv.2019, 21:44. Foto: Paul Hendriks

23. The wings stretch underneath the wingcases, 15.iv.2019, 21:44.



24. Ontpopping is klaar op 15.iv.2019, 21:50. Foto: Paul Hendriks

24. Eclosion is finished on 15.iv.2019, 21:50.

de kop. De kop ligt nog gebogen, maar rond 21:00 uur strekte deze zich. Vervolgens draaide de pop op de buik (figuur 18) en begonnen de dekschilden en vleugels zich langzaam te ontvouwen (figuur 19-20). Hierdoor scheurde de huid op de rug. De wijkende huid is goed zichtbaar op het halsschild in figuur 20. Terwijl de dekschilden en vleugels verder ontvouwen (fi-

guur 21), wordt de pophuid richting het achterlijf weggewerkt. In figuur 22 zijn de dekschilden vrijwel gestrekt, maar sluiten nog niet helemaal aan. De zich ontvouwende vleugels zijn als twee witte vlekken aan de zijkant van de dekschilden te zien (figuur 22). In figuur 23 zijn de dekschilden gesloten en de onderliggende vleugels al verder uitgevouwen. In figuur 24



25. Uitharding exoskelet, 16.iv.2019, 5:59. Foto: Paul Hendriks
25. Hardening exoskeleton, 16.iv.2019, 5:59.



26. Kever volledig gekleurd, 16.iv.2019, 17:01. Foto: Paul Hendriks
26. Beetle fully coloured, 16.iv.2019, 17:01.

is de ontpopping klaar en liggen ook de beide vleugels netjes gevouwen onder de dekschilden. Korschelt (1924) geeft een ontpoppingsduur (figuur 18-23) van vijftien minuten bij 18 °C. Dit is veel korter dan de ontpopping die we hier in beeld brengen. Deze ontpopping nam 40 minuten in beslag bij zo'n 21 °C. Bij de ontpopping zijn er opvallende verschillen tussen keversoorten te zien. Bij een soort als *L. cervus* zijn de poten, het halsschild en de kop al volledig uitgehard vóór de ontpopping (Hendriks 2011). Ook strekt deze soort de vleugels, waardoor ze onder de dekschilden uitkomen, en laat ze drogen. Dit is dus niet het geval bij *D. dimidiatus*. In de figuren 17 tot en met 20 is te zien dat er nogal wat modder aan de pop kleeft. Wanneer de ontpoppende kever de vleugels onder de dekschilden uit zou strekken, bestaat er het risico dat met het invouwen van de vleugels aanhechtende modder onder de dekschilden terecht komt. Dat dit hoe dan ook enigszins gebeurt, is te zien in figuur 25. Aan het einde van de dekschilden is te zien dat er toch wat modder onder de dekschilden is gekomen. In deze figuur is ook te zien dat zo'n acht uur na de verpopping, de uitharding van het exoskelet al in gang is gezet, maar het exoskelet nog wel doorzichtig is. Elf uur later is de kever volledig op kleur gekomen en zijn de kenmerkende olijfgroene dekschilden en de gele rand zichtbaar (figuur 26). De bijzondere volledige metamorfose van larf (figuur 2) naar kever (figuur 1 & 26) is dan voltooid.

Beschrijving van het popstadium in de literatuur

Opvallend is het vele onderzoek dat naar geelgerande waterroofkevers aan het begin van de 20e eeuw in Duitsland is gedaan. Latere literatuur verwijst hier voor een belangrijk deel naar (Naumann 1955, Sutton 2008). Het werk van Korschelt (1924) omvat in twee afzonderlijke delen 1818 pagina's informatie over deze soortgroep en bundelt daarin de tot dan toe bekende inzichten over de anatomie, fysiologie, ecologie, voedselopname, voortplanting, etc. Het werk bevat uitgebreide beschrijvingen van de popfase en het verloop ervan dat (op kleine uitzonderingen na) geheel overeenkwam met onze waarnemingen. Het laat zien dat er ten aanzien van deze fase geen op het oog zichtbare verschillen te verwachten zijn tussen *D. dimidiatus* en andere soorten geelgerande waterroofkevers.

Dankwoord

Mijn dank gaat uit naar Rink Wiggers, Piet Verdonshot en Bob Jonge Poerink voor hun inspirerende rol en inbreng van kennis bij het vormgeven van de kweekproeven met larven van *D. dimidiatus*.

Literatuur

- Hendriks P 2011. De ondergrondse metamorfose van het Vliegend hert. De Levende Natuur 112: 26-28.
Korschelt E 1924. Bearbeitung einheimischer Tiere. Erste monographie: Der Gelbrand *Dytiscus marginalis* L., zweiter Band (Vol. 2). Verlag von Wilhelm Engelmann.
Lenders AJW 2018. Ecologie en verspreiding van de geelgerande waterroofkevers in Limburg. Deel 2. De Veengeelgerande

- waterroofkever (*Dytiscus dimidiatus*). Natuurhistorisch Maandblad 107: 113-119.
Naumann H 1955. Der Gelbrandkäfer. Heft 162. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg, A. Ziemsen Verlag.
Serjeant AF 2013. DNA barcoding confirms breeding by King diving beetle *Dytiscus dimidiatus* (Bergsträsser 1778) at three sites in the Somerset peat moors. SANHS proceedings 156: 228-234.
Snodgrass RE 1954. Insect metamorphosis. Smithsonian miscellaneous collections,

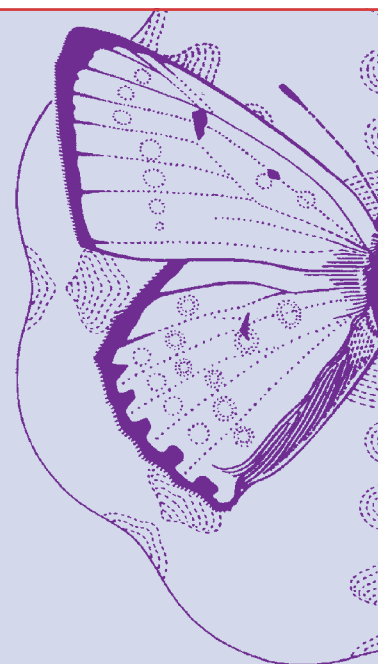
- volume 122, number 9.
Sutton P 2008. The larger water beetles of the British Isles. The Amateur Entomologists' Society.
Wigglesworth VP 1954. The physiology of insect metamorphosis. Cambridge University Press.

Geaccepteerd: 10 januari 2020

Summary

Pupation of the king diving beetle (Coleoptera: Dytiscidae: *Dytiscus dimidiatus*)

We are currently studying the feeding ecology of larvae of the king diving beetle *Dytiscus dimidiatus* (Bergsträsser). Rearing these larvae to imagoes gave us the unique opportunity to follow their pupation. Mature L3 larvae were placed in a terrarium in which a bank of a pool or ditch was mimicked. After one or two days, the larvae crept in the bank and built cocoons just above the water level by digging down and moving and pressing the soil side-wards and upwards until a fully round cocoon with a diameter of 4 cm was built. After a while, we opened the cocoon of a larva that was in the prepupal stage. In this stage, the larva takes a curved position and is only able to move the abdomen. It already undergoes profound changes: organs and muscle structures are (partly) broken down and rebuild under the influence of hormones. The actual pupation of this larva took approximately 45 minutes in which it shedded its larval skin by wriggling movements. The pupal shape directly took shape as the larval skin was worked in the direction of the abdomen. The extremities such as legs took half an hour to fully get in shape and position. During the pupal stage, the pupa often leans on its head and tail on the cocoon bottom, possibly to make little contact with the wet cocoon floor to avoid infections. The eclosion of a pupa also takes about 45 minutes. While the pupa stretches its wingcases and wings, the pupal skin on its back tears. While further unfolding wingcases and wings the skin gives way and is worked to the abdomen of the eclosing beetle by wriggling movements. When the wingcases are fully stretched, the wings unfold under them. Several terrestrial beetles fully stretch their wing from under the wingcases and let them dry and harden in a stretched position. It is possible that water beetles avoid unfolding their wings this way, as the muddy cocoon floor would then leave mud on the wings. After eclosion the beetle is white and soft and starts to harden. After eight hours the exoskeleton has become dark yellow. Another eleven hours later the beetle is fully coloured. We have found that the pupation of *D. dimidiatus* is in accordance with the various descriptions of the pupation of several Dytiscidae in literature.



Paul Hendriks
Oostwold
hendriksmast@home.nl