

Waarnemingen over het gedrag van de larve van de libel *Anax imperator* Leach (Odonata)

BOSTJAN KIAUTA.
(RIVON)

De prachtige larve van de libel *Anax imperator* Leach is ongetwijfeld de meest levendige onder die van de Europese libellen van de familie der Aeshnidae en verschilt ethologisch in belangrijke mate van de verwante Europese soorten. Het gedrag van de soort is uitvoerig bestudeerd door Corbet (2, 3), waardoor deze libel tot de ethologisch best onderzochte soorten van de orde der Odonata behoort.

De waarnemingen, die in dit artikel beschreven zijn, werden zowel in het veld als in een aquarium gedaan aan dieren, die zich in het laatste larvestadium bevonden. Het veldonderzoek werd verricht in juni en juli 1961 in een kleine plas in het karstgebied („kal“) bij het dorp Lokva op het Trnovo Plateau (Trnovski gozd, Slovenië, Joegoslavië) en in mei, juni en juli 1963 in Oostvoorne en Blijenbeek, bij Afferden, Nederland.

De waarnemingen in het laboratorium vonden plaats in het Genetisch Instituut van de Rijksuniversiteit te Utrecht bij 12 dieren, ontvangen door tussenkomst van Mme Cassagne-Mejean van de Universiteit van Montpellier, Frankrijk. Ten dele werd dit materiaal ook gebruikt voor cytogenetisch onderzoek (7).

Gedurende de lange reis van Frankrijk naar Nederland waren de larven verpakt in glazen flessen, tussen vochtige planten; alle kwamen in uitstekende conditie aan.

De laboratoriumwaarnemingen vonden plaats in een met permanente luchtverversing voorzien aquarium van 100 l inhoud, waarin Waterpest (*Elodea*), Waterlepel-

tje (*Ludwigia*) en Vederkruid (*Myriophyllum*) geplant waren.

Om de dieren in staat te stellen boven de wateroppervlakte uit te komen na de metamorfose, werden enige boven het water uitstekende houten stokjes in het aquarium geplaatst.

Daar verschillende auteurs reeds een volledige morfologische beschrijving van dit mooie dier gaven, volstaan wij met te verwijzen naar de publikaties van Lucas (8), Popova (9), Corbet (1), Robert (10) en Gardner (6), waarin de morfologische kenmerken van zowel het laatste als de jongere stadia van de larf in woord en beeld volledig zijn vastgelegd.

De foto's, die in het aquarium zijn genomen, geven een beeld van het laatste larvale stadium om dit in de vrije natuur te kunnen herkennen.

De vrouwelijke libellen van *Anax imperator* leggen eieren van begin juni tot de tweede helft van september. Afhankelijk van het tijdstip van de ei-afzetting zijn er grote verschillen in de duur van de larvale ontwikkelingsperiode. Het gevolg daarvan is dat in de natuur de dieren tegelijkertijd in zeer verschillende ontwikkelingsstadia voorkomen. Onder gunstige omstandigheden (ondiep en warm water met een overvloed aan voedsel) zullen de in het voorjaar uitgekomen dieren zich binnen drie maanden volledig ontwikkelen en als laatste larvestadium overwinteren. Dieren, die afkomstig zijn uit eieren van de nazomer of van de herfst, overwinteren als vroegere larvale vormen of



Fig. 1. Larve van *Anax imperator* Leach in het laatste stadium, lopend in het aquarium. Foto D. Smit.

misschien soms wel als ei. De imago van de libel komt altijd tot ontwikkeling in het voorjaar (of de zomer) van het daaropvolgende jaar. Bij de insecten, die als eieren of in een beginstadium van de larvale ontwikkeling overwinterden, duurt dan het laatste ontwikkelingsstadium ongeveer vier weken. De dieren, die in het laatste larvale stadium hebben overwinterd maken dus een veel langere ontwikkeling als larf in deze vorm door.

Na de tweede vervelling verplaatst het insect zich uitsluitend door de reactie van het uitstoten van een „jet“-stroom water uit de einddarm. Ook in het laatste ontwikkelingsstadium is dit het geval. Als de larf plotseling geprikkeld wordt, is deze rectale stroom zo sterk dat de oppervlakte

van het water in het aquarium (of de poel) er door golft, zelfs als het insect zich 10 tot 12 cm onder de oppervlakte bevindt. Vaak worden de poten alle tegelijk (wat karakteristiek is voor deze soort) bewogen, maar dit is geen regel.

Als het insect weer in het water geplaatst wordt, na er even uitgenomen te zijn, zwemt het niet maar zinkt, met een heen en weer bewegend abdomen en met de poten zoekende naar steun, naar de bodem. Is deze afstand echter te groot dan gaat de larf na enkele centimeters gezakt te zijn weer op de boven omschreven wijze zwemmen.

De larf van *Anax imperator* in zijn laatste ontwikkelingsfase loopt zeer zelden en slechts voor korte tijd op de bodem (fig. 1).

Zijn gang is licht, waarbij het achterlijf nauwelijks de grond raakt. Bewegen de larven zich over een langere afstand voort, dan lopen en zwemmen ze afwisselend, met de poten vlak boven de grond. De larven zitten bij voorkeur op een onbewegelijke plaats. Daar de planten in het aquarium steeds in beweging waren als gevolg van de luchtverversing, zochten zij hun uitkijkposten op de houten stokjes (fig. 2 en 3) of in de hoeken van het aquarium, waar ze een kleine inham vinden om hun tarsen op vast te zetten. Als het water niet in beweging was zochten de dieren ook een zitplaats op stevige, onbewegelijke plantedelen. Over het algemeen blijken de larven van *Anax imperator* nooit een plaats in te nemen waar ze ook maar het minst in beweging kunnen raken. Dit is begrijpelijk, want voor de juiste oriëntatie van het insect op een bewegende levende prooi is het noodzakelijk dat het zelf niet in beweging is, omdat anders de vaste objecten in de omgeving schijnbaar ook in beweging zouden zijn. De larven zitten met de kop naar boven of naar beneden (fig. 3), en al is het eerste wat vaker het geval, er schijnt geen voorkeur te bestaan. Op een schuinstaande stok houden ze zich vast aan de zijkant of hangen ze aan de onderzijde. De larven vestigen zich niet, zoals de volwassen libellen, in een jacht-territorium dat verdedigd wordt. Als er gebrek is aan geschikte zitplaatsen kruipen de insecten dicht op elkaar op de enige beschikbare plek en als er onvoldoende ruimte is klimmen ze zelfs op elkaar. De larven loeren alleen op hun prooi vanaf de uitkijkposten, waar ze zich hebben neergezet, maar zetten deze niet lopend of zwemmend na. Als de prooi probeert te ontsnappen volgen ze deze wel even, lopend of zwemmend, maar ze hebben

meestal weinig succes ze te vangen als ze zelf in beweging zijn. Na een vervolging, met of zonder resultaat, keren ze niet naar dezelfde plaats terug, maar naar de eerste de beste geschikte plek in de buurt. Bij het vangen van *Daphnia's* probeert de larf het aangevallen dier te volgen als het tracht te ontsnappen, al zijn er andere prooidieren in de onmiddellijke omgeving in een veel gunstiger vangpositie. Om de larf tot een aanval te bewegen, d.w.z. om het uitslaan van de onderlip te stimuleren, moet aan drie voorwaarden voldaan zijn: de prooi moet ten eerste bewegen, ten tweede zich binnen een bepaalde afstand bevinden, ten derde binnen de grenzen van een bepaalde afmeting zijn.



Fig. 2. Larve van *Anax imperator* op uitkijkpost. Foto D. Smit.

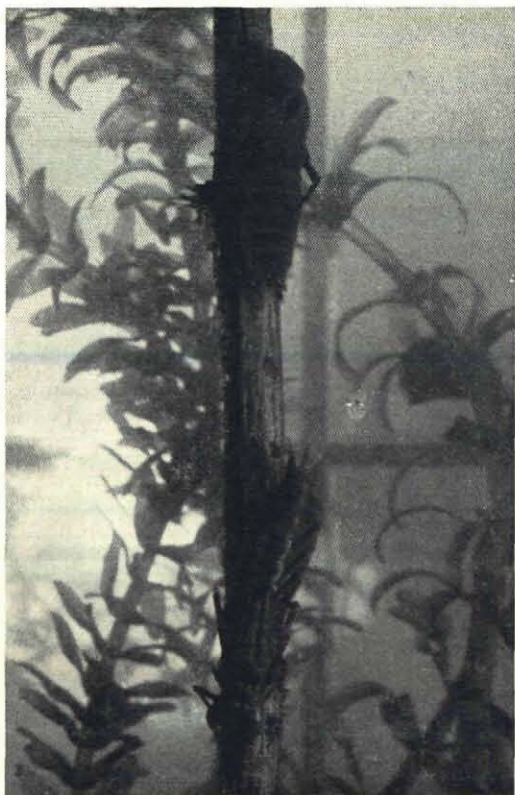


Fig. 3. Larven van *Anax imperator* op een stokje, geplaatst in het aquarium. Door de waterbeweging als gevolg van de luchttoevoer waren de waterplanten voortdurend in beweging en boden geen goede zitplaatsen. De larven kunnen zeer verschillende houdingen innemen. Foto D. Smit.

Elk bewegend voorwerp, dat aan deze voorwaarden voldoet, wordt door de larven van deze en andere soorten libellen aangevallen. In het aquarium werden de larven van *Anax* zelfs gemakkelijk gevoerd met stukjes vlees, als deze bewogen werden.

De afstand van de prooi om de larven tot het uitsteken van de onderlip te prikkelen bedroeg meestal niet meer dan enkele

centimeters en scheen vooral af te hangen van hun eetlust. Ook de afmeting van de prooi die aangevallen wordt schijnt af te hangen van de omstandigheden, vooral van de eetlust van het insect. Een hongerige larve van *Anax* in zijn laatste ontwikkelingsstadium zal een prooi aanvallen, die zo groot is als hij zelf en soms zelfs groter. Vaak werden aanvallen waargenomen op volgroeide larven van de grote watertorren.

In het aquarium vielen de larven zelfs dikwijls aan op de vingers van een in het water gestoken hand. De volgroeide larven van *Anax* schijnen echter geen belangstelling meer te hebben voor prooidieren die kleiner zijn dan de gemiddelde afmeting van een *Daphnia*, zelfs niet als deze vlak bij de larven zwemmen.

Bij de libellelarven van verschillende leeftijd is kannibalisme dikwijls waargenomen en vermeld. Het is een gewoon verschijnsel, zowel in de natuur als in het laboratorium. Hierbij speelt de reactie van de larven op bewegende objecten een belangrijke rol.

Kannibalisme treft men vooral aan bij soorten die in een beperkte waterhuishouding voorkomen waar de dichtheid aan individuen van eenzelfde soort meestal hoog is (fam. Lestidae, 5); andere soorten die twee of meer jaren als larf voortbestaan komen in dezelfde populatie altijd in verschillende leeftijdsgroepen voor, met exemplaren van verschillende grootte, zodat hierbij de jongere larven voortdurend in gevaar verkeren om door de oudere te worden verorberd.

De jeugdige *Anax*- en *Aeshna*-larven ontwikkelden echter een speciaal kleurpatroon van zwarte en witte banden, waardoor ze minder opvallen tussen de vegetatie.

Bij de andere larvale stadia, waarbij deze

zelfverdediging tegen kannibalisme niet meer nodig is, verdwijnt deze mimicry (1, 3).

Kannibalisme komt bij larven van dezelfde leeftijd en afmeting in de natuur zeker zeer zelden of nooit voor, en mocht dit het geval zijn alleen onder zeer bijzondere omstandigheden. Gewoonlijk komen er dan genoeg prooidieren voor van een afmeting die ze meer gewild maken dan exemplaren van de eigen soort, die even groot zijn als de predator. Kannibalisme bij libellelarven van gelijke ontwikkeling is tot nu toe, voor zover bekend, alleen vermeld voor *Lestes nympha* Selys, maar dit werd waargenomen onder bepaalde laboratorium-condities (4). Een paar waarnemingen hieromtrent zijn vermeldenswaard:

1e kannibalisme komt voor zowel als de larven niet gevoed worden als wanneer er overvloedig voedsel is en

2e de agressiviteit van de larven van *Lestes nympha* tegenover de eigen soort neemt toe met de groei van de larven.

Bij onze laboratoriumwaarnemingen werd kannibalisme onder de volgroeide larven vrij vaak geconstateerd, maar wij konden dit in de vrije natuur nooit vaststellen. Alle gevallen van kannibalisme kwamen in de vroege ochtenduren voor; een werkelijke aanval werd echter nooit door mij gezien. Daar alleen een bewegende prooi wordt aangevallen is het aannemelijk dat alleen levende dieren aan kannibalisme ten offer vallen en het is zeer onwaarschijnlijk dat dode insecten zodanig door waterturbulentie in beweging gebracht kunnen worden dat dit tot een aanvalsreactie van de predator zou kunnen prikkelen. Bovendien kwamen in het aquarium vrijwel geen dode dieren voor wegens andere oorzaken dan kannibalisme en waar, in twee gevallen, dode insecten

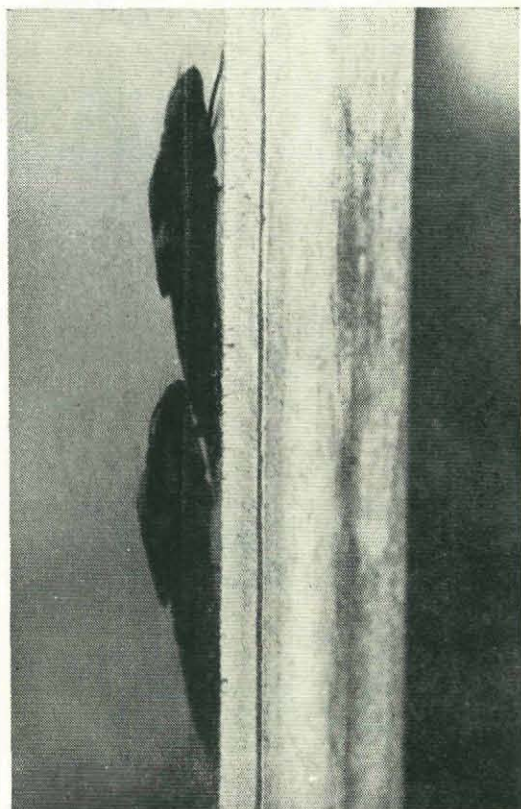


Fig. 4. Larven van *Anax imperator* in een hoek van het aquarium. Foto D. Smit.

gedurende een etmaal in het water gelaten werden, bleven deze onaangeroerd. Als kannibalisme werd waargenomen, was de prooi reeds dood en was de larf bezig er grote stukken uit te trekken, steeds van het eerste deel van het abdomen, aan de rugzijde juist achter de punten van de larvale vleugelaanleg. De prooi werd nooit geheel verslonden; na een paar uur liet de larf de rest achter, waarnaar deze of andere larven niet meer omkeken. Overeenkomstig de waarnemingen aan *Lestes nympha* door Fischer (4) kwam kannibalisme bij de volgroeide

larven van *Anax* evenveel voor als ze van voedsel verstoken waren dan wel bij een overvloed aan voedsel. Het laatste stadium van het leven in het water, waarbij de metamorfose tot het

volwassen insekt plaats vindt, direct voorafgaand aan het uitvliegen, is tot in details beschreven door Corbet (3). Vanzelfsprekend verandert het gedrag van het insekt dan in belangrijke mate.

Summary

The behaviour of the ultimate instar larva of the dragonfly *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae) as observed in the period before the beginning of metamorphosis is described. Special attention is paid to the way of motion and to the feeding habits. The observations were carried out in nature and under laboratory conditions.

Cannibalism among ultimate instar larvae was often observed under laboratory conditions. It occurred alike when larvae were starved and when supplied with abundant food.

Litteratuur

1. Corbet, P. S., 1955 The immature stages of the Emperor Dragonfly, *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). Entomol. Gazette, vol. 6, pp. 189-204.
2. Corbet, P. S., 1957. The life-history of the Emperor Dragonfly, *Anax imperator* Leach (Odonata, Aeshnidae). J. Anim. Ecol., vol. 26, pp. 1-69.
3. Corbet, et al., 1960. Dragonflies. Collins, London.
4. Fischer, Z., 1961. Cannibalism among the larvae of the dragonfly *Lestes nympha* Selys. Ekologia Polska, ser. B, vol. 7 no. 1, pp. 33-39.
5. Gardner, A. E., 1951. The early stages of Odonata. Proc. S. Lond. ent. nat. Hist. Soc., vol. 1950-51, pp. 83-88.
6. Gardner, A. E., 1954. A key to the larvae of British Odonata. Entomol. Gazette, vol. 5, pp. 157-171; 193-213.
7. Kiauta, B., 1964. The chromosome behaviour in spermatogonial meiosis of *Anax imperator* Leach (Aeshnidae). Tombo, Acta odonatol., vol. 7 (ter perse).
8. Lucas, W. J., 1930. The aquatic (naiad) stage of the British dragonflies (Paraneuroptera). Ray Soc., London.
9. Popova, A. P., 1953. Lichinki strjekoz fauna SSSR (Odonata). Acad. Sci. U.S.S.R., Moscow - Leningrad.
10. Robert, P. A., 1958. Les libellules (Odonates). Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.

Merkwaardige kievitentrek langs de Hollandse kust in februari 1964

D. A. VLEUGEL.

Inleiding.

In de winter 1963/64 was er vrij veel vorst. Reeds in december viel er behoorlijk kou in en we mogen wel aannemen, dat toen alle Kieviten uit Nederland verdwenen zijn. Ook in januari was er langdurig vorst (te De Bilt met een enkele onderbreking van 3-24 januari). Daarna trad

er tot 4 februari geen vorst op, maar het is de vraag, of er toen veel Kieviten zijn teruggekeerd in ons land. Van 6-22 februari zakte de thermometer opnieuw elke nacht onder het nulpunt, behalve van de 8e tot de 12e. Om kort te zijn, het is waarschijnlijk, dat de kievitentrek sterk is opgehouden, want „De Nederlandse