

**BEUTEWAHRNEHMUNG (REAKTIVE DISTANZEN) UND  
BEUTEVERFOLGUNG (KRITISCHE DISTANZEN)  
BEI LARVEN VON *AESHNA CYANEA* (MÜLLER)  
(ANISOPTERA: AESHNIDAE)**

A. CHOVANEC<sup>1</sup>

Abteilung Limnologie, Zoologisches Institut, Universität Wien,  
Althanstrasse 14, A-1090 Wien, Österreich

*Eingegangen am 15. Januar 1991 / Revidiert und angenommen am 11. März 1992*

PREY DETECTION (REACTIVE DISTANCES) AND PREY PURSUIT (CRITICAL DISTANCES) BY LARVAE OF *AESHNA CYANEA* (MÜLLER) (ANISOPTERA: AESHNIDAE) – Laboratory experiments with the last 2 instars and tadpole dummies and their statistical analysis showed 2 initial phases in the predatory behaviour, viz. (1) prey detection, which was measured and expressed as reactive distances (RD: distance at which larvae respond to prey by head movements); and – (2) pursuit of the prey, which is expressed as "critical distance" (CD: distance at which larvae leave their resting position by propulsive reaction). – RD (frontal presentation of dummies) showed a significantly positive correlation with prey size. CD was lower than RD and increased only slightly (but also significantly) with increasing dummy length.

**EINLEITUNG**

Libellenlarven spielen als räuberische Wasserinsekten eine wesentliche Rolle in aquatischen Ökosystemen und waren in den letzten Jahren oft Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen von Räuber-Beute-Interaktionen (z.B. CALDWELL et al., 1980; TRAVIS et al., 1985; CHOVANEC, 1988; CHOWDHURY et al., 1989; CHOVANEC, 1992). Da bei zahlreichen Arten die optische Wahrnehmung der Beute im Vordergrund steht, muß bei derartigen Fragestellungen u.a. auch jenen Parametern Beachtung geschenkt werden, welche die Fähigkeit der Larven zur Beutelokalisation beschreiben und damit die Begegnungsrate

<sup>1</sup> Gegenwärtige Adresse: Abteilung Ökologie, Umweltbundesamt Wien, Spittelauer Lände 5, A-1090 Wien, Österreich.

zwischen Libellenlarven und Beute mitbeeinflussen. Das sind besonders die maximalen Entfernungen, bei welchen der Räuber auf Beutetiere verschiedener Größe reagiert bzw. sich auf sie zubewegt. Die Bestimmung Reaktiver Distanzen wurde bei aquatischen Invertebraten bisher nur vereinzelt durchgeführt (z.B. JAMIESON & SCUDDER, 1979; BAILEY, 1986).

Anisopterenlarven leiten ihren Beutefang mit einer klar sichtbaren, meist ruckartigen Zuwendung zur Beute ein (ETIENNE, 1969; RICHARD, 1970); diese Einstellreaktion ermöglicht es, Reaktive Distanzen aufnehmen zu können. Nach dieser die Beutefanghandlung einleitenden Phase kann es zur Verfolgung der Beute kommen. Auf ethologische Fragestellungen hinsichtlich des Beutefangs der Larven von *Aeshna cyanea* gingen u.a. HOPPENHEIT (1964a, 1964b) und BUCHHOLTZ (1970) ein.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, mit Hilfe von Attrappenversuchen die Reaktiven Distanzen von *A. cyanea* festzustellen. Darüber hinaus wird auch die Verfolgungsbereitschaft dieses Lauerjägers in Form einer Verfolgungsdistanz (Kritische Distanz; CHOVANEC, 1988) erhoben. Beide Parameter werden zu den Längen der dargebotenen Beuteattrappen in Beziehung gesetzt.

#### MATERIAL UND METHODE

Die Larven von *Aeshna cyanea* wurden aus zwei Gartenteichen in Niederösterreich gekeschert. Die Artbestimmung erfolgte am lebenden Tier nach dem Schlüssel von FRANKE (1979); das Larvalstadium konnte mit Hilfe der Entwicklungstabellen von ROBERT (1959) festgestellt werden.

Es fanden nur Tiere der letzten beiden Stadien Verwendung. Larven, die sich kurz vor oder kurz nach einer Häutung (jeweils etwa ein Tag) befanden, wurden nicht für Versuche herangezogen. Die Tiere wurden unter konstanten Bedingungen (Klimaschrank: 16 Stunden hell - eine 18 Watt Leuchtstoffröhre, 8 Stunden dunkel; 16° C) in gekennzeichneten Plastikschüsseln (12 - 22 cm Durchmesser) einzeln gehalten. Fütterungen erfolgten täglich mit etwa 10-15 *Tubifex* sp. pro Larve.

Als Attrappen, die den Larven von *A. cyanea* geboten wurden, dienten Nachbildungen von Kaulquappen aus braunem Plastilin, in welche zwecks der Stabilisierung beim "Schwimmen" Bleikügelchen eingebettet waren. Der Schwanz der künstlichen Kaulquappe war aus bemaltem Zellophan, wodurch eine leichte Schwimmbewegung simuliert werden konnte. Die Attrappen waren mit weißem Garn (Länge: 50 cm) an einem 65 cm langen, farblosen Kunststoffstab befestigt ("Angel"). Die Gesamtlänge der Attrappen betrug 10, 15, 20, 25, 30 und 35 mm.

Das Aquarium, in das die jeweilige *Aeshna*-Larve eingesetzt wurde, hatte eine Grundfläche von 150 x 50 cm und war 4 cm hoch mit Wasser gefüllt; seine Seitenwände waren mit Blenden versehen, sodaß die Tiere nicht irritiert werden konnten. Auf die Unterseite des Aquariums wurden über die Breite des Beckens parallele Linien im Abstand von 5 cm aufgetragen. Die Wassertemperatur entsprach der Zimmertemperatur (18-22° C). Die Versuche wurden bei künstlichem Licht (zwei Leuchtstoffröhren, 2 x 20 Watt, 1200 Lux) durchgeführt.

Um die Odonaten an eine für den Versuchsablauf günstige Position zu binden, wurde am Rand des Beckens (in der Mitte einer Breitseite) eine Sitzwarte in das Aquarium eingebracht. Die Tiere nahmen - da sich keine anderen Strukturen in dem Becken befanden - diese Vorrichtung gerne an; sie kehrten nach dem Verlassen derselben oft zu ihr zurück bzw. konnten problemlos auf sie gesetzt und mit ihr bewegt werden.

Im Fall der frontalen Darbietung der Attrappe (von vorne) war die Libellenlarve im rechten Winkel

zu den oben erwähnten Linien positioniert. Die Präsentation der Plastilin-Kaulquappe erfolgte in dieser Weise: Die Figur wurde in einer Entfernung von der Larve in das Becken eingebracht, die außerhalb der voraussichtlichen Reaktiven Distanzen (RD) lag (an der dem Räuber gegenüberliegenden Aquarium-Breitseite in etwa 140 cm Entfernung). Die über die Beckenbreite gezogenen Bodenlinien wurden mit einer Geschwindigkeit von ca. 7 cm/sec "abgeschwommen" (die Länge der einzelnen Strecken betrug also etwa 40 cm), wodurch der Libellenlarve stets die Länge der jeweiligen Figur geboten wurde.

Mit jeder Wende näherte sich also das Beuteobjekt um etwa 5 cm und schwamm eine weitere 40 cm-Strecke ab; die Schwimmrichtung änderte sich nach jeder Wende. Die Attrappe wurde in jener räumlichen Ebene bewegt, die der durch die Sitzwarte etwas erhöhten Position der Libellenlarve entsprach. Als Reaktive Distanz wurde jene Distanz definiert, bei der das Versuchstier eine Einstellreaktion auf die Beute in Form einer Zuwendung mit dem Kopf zeigte.

Die Aeshniden verließen die Sitzwarte zumeist bei einer kürzeren Distanz, um zur Beutetierattrappe zu gelangen. Die Kaulquappenfigur wurde also vom Räuber noch eine Weile beim Näherkommen beobachtet, bevor der Angriff mit einer Annäherung eingeleitet wurde. Diese Distanz wurde als Kritische Distanz (KD) bezeichnet.

Für die Feststellung der Reaktiven Distanz bei seitlicher Darbietung der Attrappe (RD-lat) wurde die Körperlängsachse der Libellenlarven parallel zu den Bodenlinien positioniert; die nahende Attrappe konnte also nur monokular gesehen werden. Um nicht in das Sehfeld des Auges zu kommen, das der Figur abgewandt war, betrug die Länge der von der Attrappe "abgeschwommenen" Strecken nicht jeweils 40 cm - wie bei der frontalen Darbietung - sondern nur etwa 15 cm. Kritische Distanzen wurden hier nicht ermittelt. Auch in dieser Versuchsanordnung wurden die Attrappen in etwa 140 cm Entfernung von der Larve in das Becken eingebracht und in der Horizontalebene der Larve bewegt.

Es fanden nur gefütterte Tiere in den Experimenten Verwendung. Mit jedem Versuchstier wurden maximal sechs Einzelversuche pro Tag im Abstand von jeweils etwa 10 Minuten durchgeführt. Die Eingewöhnungszeit für jedes Versuchstier vor Beginn der Versuche betrug etwa eine Stunde. Nach zwei Einzelversuchen erfolgte eine leichte Zwischenfütterung mit ein bis zwei *Tubifex* sp., wodurch eine begünstigende Wirkung auf die Erholung der Schnappreaktion erzielt wurde (HOPPENHEIT, 1964b).

Die Versuchstiere bekamen jede Attrappengröße dreimal geboten. Die Reihenfolge der Einzelversuche war statistisch zufällig (dadurch wurde die Möglichkeit von Lerneffekten herabgesetzt). In die statistischen Analysen gingen die für die einzelnen Libellenlarven und jede Attrappenlänge errechneten Mittelwerte von RD und KD ein. Die Ermittlung der Regressionsgeraden, die Prüfung der Linearität und die Signifikanzprüfung auf Anstieg wurden mittels Regressionsanalysen durchgeführt, die Anstiegsvergleiche erfolgten mit Hilfe eines t-Tests (einseitige Fragestellung,  $\alpha = 0,05$ ). Zur Darstellung der einzelnen Beziehungen zwischen RD, KD und Attrappenlänge (AL) wurden Maßkorrelations-, partieller Korrelations- und multipler Korrelationskoeffizient sowie multiple Regressionen (inklusive F- bzw. t-Tests; einseitige Fragestellung) berechnet (WEBER, 1980; YAMANE, 1981; KÖHLER et al., 1984; SACHS, 1984).

## ERGEBNISSE UND DISKUSSION

Aus den Abbildungen 1 und 2 ist zu erkennen, daß die Reaktiven Distanzen (RD), die Kritischen Distanzen (KD) und die lateralen Reaktiven Distanzen (RD-lat) mit steigender Attrappenlänge (AL) zunehmen. Regressionsanalysen ergeben lineare Beziehungen zwischen AL und RD (y1), AL und KD (y2) sowie AL und RD-lat (y3). Die Anstiege der einzelnen Regressionsgeraden ( $y = a + bx$ ) sind signifikant von 0 verschieden; die Zusammenhänge weisen keine Abweichung

von Linearität auf ( $\alpha = 0,05$ ).

Die starken Steigungsunterschiede, wie sie zwischen  $y_1$  und  $y_2$  zu erkennen sind, treten zwischen  $y_1$  und  $y_3$  nicht auf. Ein Vergleich der Regressionskoeffizienten zeigt, daß  $b_1$  sowohl signifikant größer als  $b_2$  als auch signifikant größer als  $b_3$  ist (einseitige Fragestellung;  $\alpha = 0,05$ ).

Bei der Beurteilung der Maßkorrelationskoeffizienten fällt auf, daß RD sowohl mit AL als auch mit KD hochsignifikant positiv korreliert ist. Das trifft auch für die Beziehung AL - KD zu. Der stärkste Zusammenhang besteht zwischen RD und AL. Die Berechnung der einzelnen partiellen Korrelationskoeffizienten ergibt allerdings eine nicht signifikante, negative Korrelation zwischen AL und KD. Die beiden anderen Koeffizienten entsprechen in ihrer Stärke etwa den Maßkorrelationskoeffizienten (Tab. I).

Dieses Ergebnis ergänzt sich gut mit den Resultaten der multiplen Regression. Bestimmt man KD als abhängige Variable, zeigt sich ebenfalls ein signifikanter, multipler Zusammenhang, wobei allerdings AL kein nennenswerter (nicht signifikanter) Einfluß zukommt (Tab. II).

Die statistischen Analysen zeigen, daß es mit der Distanz, bei der auf Beute erstmals reagiert wird und jener Entfernung, bei welcher sich *Aeshna cyanea* der Beute annähert, zwei voneinander zu trennende, unabhängige Parameter gibt, die

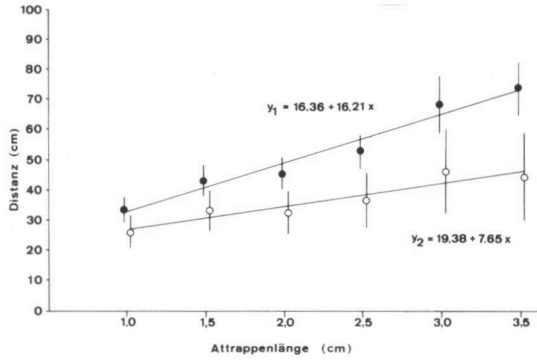


Abb. 1. Reaktive und Kritische Distanzen, in cm ( $y_1$ : RD, N = 96; -  $y_2$ : KD, N = 96) von *Aeshna cyanea*-Larven bei verschiedenen Attrappenlängen. - [Mittelwerte  $\pm$  95% Konfidenzintervall; Regressionsgerade].

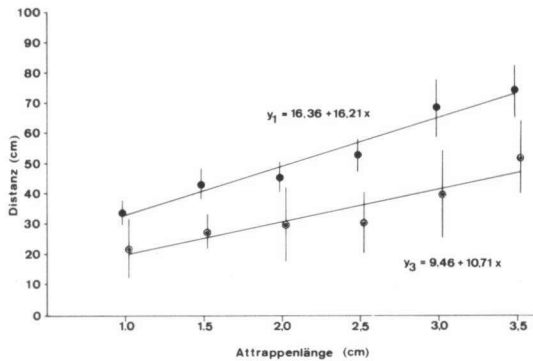


Abb. 2. Reaktive und laterale Reaktive Distanzen, in cm ( $y_1$ : RD, N = 96; -  $y_3$ : RD-lat, N = 36) von *Aeshna cyanea*-Larven bei verschiedenen Attrappenlängen. - [Mittelwerte  $\pm$  95% Konfidenzintervall; Regressionsgerade].

Tabelle I

Maßkorrelationskoeffizienten und partielle Korrelationskoeffizienten für die zwischen Reaktiven Distanzen (RD), Kritischen Distanzen (KD) und Attrappenlängen (AL) bestehenden Beziehungen

Maßkorr. Koeff.		Sign.	Part. Korr. Koeff.		Sign.
r (RD-AL)	0,72	***	r (RD-AL, KD)	0,69	***
r (RD-KD)	0,55	***	r (RD-KD, AL)	0,50	***
r (KD-AL)	0,31	***	r (KD-AL, RD)	-0,15	ns

\*\*\*: signifikante Korrelation bei  $\alpha = 0,001$ ; - ns: nicht signifikante Korrelation.

Tabelle II

Multiple Regression für reaktive Distanzen (RD), Attrappenlänge (AL) (unabhängige Variablen) und Kritische Distanzen (KD) (abhängige Variable)

Mult. Korr.	0,56	F (2,93) = 21,25	***	p = 0,000	
r <sup>2</sup>	0,31				
ang. r <sup>2</sup>	0,30				
	$\beta$	B	St.F. (B)	t (93)	p
RD	0,67	0,74	0,14	5,43 ***	0,000
AL	-0,17	-4,28	3,05	-1,40 ns	0,161

Intercept: 7,34

\*\*\* = signifikante Korrelation bei  $\alpha = 0,001$ ; - r<sup>2</sup> = multiples Bestimmtheitsmaß; - ang. r<sup>2</sup> = angepaßtes multiples Bestimmtheitsmaß; -  $\beta$  = standardisierter Regressionskoeffizient; - B = Regressionskoeffizient; - St.F. (B) = Standardfehler des Regressionskoeffizienten.

den Beginn des Beutefangverhaltens kennzeichnen. Der Umstand, daß die KD in einem geringeren Maß mit den Attrappenlängen steigen als die RD, deutet darauf hin, daß die *Aeshna*-Larven nur geringfügig längere Annäherungsstrecken "auf sich nehmen", um zu einem größeren Beuteobjekt zu gelangen. Daß die KD doch mit der AL leicht zunehmen, kann mit der konstanten Geschwindigkeit erklärt werden, mit der die Figuren aller Größen bewegt wurden. Der Attrappen-größe angemessene Geschwindigkeiten hätten wahrscheinlich zu wesentlich geringeren KD bei den längeren Attrappen geführt: höhere Schwimmgeschwindigkeiten der Beute vermindern die Wahrscheinlichkeit eines erfolgreichen Beutefanges stark; das Erreichen bzw. die Verfolgung des Beutetieres sind erschwert. Für die Beute ist ein langer Annäherungsweg des Räubers mit der höheren Wahrscheinlichkeit der frühen Entdeckung des Räubers und des damit verbundenen Fluchterfolges verbunden. Zu große Entfernungen, die zwischen Räuber und Beute liegen, reduzieren die Profitabilität der Beute.

In manchen Einzelversuchen verließ das Versuchstier die Sitzwarte, um sich der vermeintlichen Kaulquappe zu nähern, brach aber die Verfolgung ab oder unterließ das Vorschnellen der Fangmaske. Dieses Verhalten wurde bei Larven des vorletzten Stadiums in Versuchen mit großen Attrappen beobachtet. Die genaue Abschätzung der Beutegröße dürfte erst nach einer gewissen Annäherung erfolgen. Wie PRITCHARD (1966) hervorhob, hängen Aeshniden in ihrer Beutewahrnehmung fast ausschließlich von visuellen Reizen ab; das erklärt auch die hohen RD. Trotzdem wird die Beute erst bei zunehmender Annäherung schärfer gesehen. Bei *Aeshna*-Larven erfassen zwei Drittel der Ommatidien des binokularen Sehraumes den Bereich des ausgestreckten Labiums (HORN, 1982). Je weiter die Ommatidien vom innersten Augenrand entfernt sind, umso ungenauer wird die Entfernungsschätzung.

Die genaue Beutelokalisation erfolgt bei *A. cyanea* binokular; die visuellen Fähigkeiten sind nach Ausschaltung eines Komplexauges deutlich reduziert (BALDUS, 1926). Das erklärt die stark herabgesetzten RD bei monokularer Reizung. Da die Reaktion auf eine monokulare Reizung immer in einer Zuwendung der Medianebene des Versuchstieres auf die Beute bestand ("Saccade", HORN, 1982) und damit das Objekt binokular fixiert wurde, war eine Erhebung von KD in den Versuchen mit monokularer Reizung nicht zielführend. Die Einstellreaktion wurde in den meisten Fällen sofort von der Annäherung gefolgt.

Die Auswertungen der Versuche geben darauf Hinweis, daß sich die Larve von *A. cyanea* zwar als "stalk & ambush-predator" (CURIO, 1976; PEKARSKY, 1984) mit einem sehr gut ausgebildeten optischen Wahrnehmungsapparat präsentiert (hohe RD), der aber fallweise relativ große Distanzen schwimmend zurücklegt, um sich seiner Beute anzunähern bzw. sie zu verfolgen.

#### DANKSAGUNG

Mein Dank gebührt Dr. ANDREA WARINGER-LÖSCHENKOHL, Univ. Doz. Dr. JOHANN WARINGER, Univ. Prof. Dr. FRITZ SCHIEMER und Dr. HANS NEMESCHKAL für ihre Anregungen und Diskussionsbereitschaft.

#### LITERATUR

- BAILEY, P.C.E., 1986. The feeding behaviour of a sit-and-wait predator, *Ranatra dispar* (Heteroptera: Nepidae): the combined effect of food deprivation and prey size on the behavioural components of prey capture. *Ethology* 71: 315-332.
- BALDUS, K., 1926. Experimentelle Untersuchungen über die Entfernungslokalisation der Libellen (*Aeschna cyanea*). *Z. vergl. Physiol.* 3: 475-505.
- BUCHHOLTZ, C., 1970. Der Beutefang der Larve von *Aeschna cyanea*. *Verh. dt. zool. Ges.* 1970: 362-364.
- CALDWELL, J.P., J.H. THORP & T.O. JERVEY, 1980. Predator-prey relationships among larval dragonflies, salamanders, and frogs. *Oecologia* 46: 285-289.
- CHOVANEC, A., 1988. *Öko-ethologische Aspekte der Räuber-Beute-Beziehung zwischen Anisopte-*

- ren- und Anurenlarven. Diss. Univ. Wien.
- CHOVANEC, A., 1992. The influence of tadpole swimming behaviour on predation by dragonfly nymphs. Amphibia-Reptilia. - [Im Druck].
- CHOWDHURY, S.H., P.S. CORBET & I.F. HARVEY, 1989. Feeding and prey selection by larvae of *Enallagma cyathigerum* (Charpentier) in relation to size and density of prey (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 18 (1): 1-11.
- CURIO, E., 1976. *The ethology of predation*. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
- ETIENNE, A.S., 1969. Analyse der schlagauslösenden Bewegungsparameter einer punktförmigen Beuteattrappe bei der Aeschnalarve. *Z. vergl. Physiol.* 64: 71-110.
- FRANKE, U., 1979. Bildbestimmungsschlüssel mitteleuropäischer Libellen-Larven (Insecta-Odonata). *Stuttgart. Beitr. Naturk. (A)* 333: 1-17.
- HOPPENHEIT, M., 1964a. Beobachtungen zum Beutefangverhalten der Larve von *Aeschna cyanea* Müll. (Odonata). *Zool. Anz.* 172: 216-232.
- HOPPENHEIT, M., 1964b. Untersuchungen über den Einfluß von Hunger und Sättigung auf das Beutefangverhalten der Larve von *Aeschna cyanea* Müll. (Odonata). *Z. wiss. Zool.* 170: 309-322.
- HORN, E., 1982. *Vergleichende Sinnesphysiologie*. Fischer, Stuttgart-New York.
- JAMIESON, G.S. & G.G.E. SCUDDER, 1979. Predation in *Gerris* (Hemiptera): reactive distances and locomotion rates. *Oecologia* 44: 13-20.
- KÖHLER, W., G. SCHACHTEL & P. VOLESKE, 1984. *Biometrie*. Springer, Berlin-Heidelberg-New York-Tokyo.
- PECKARSKY, B.L., 1984. Predator-prey interactions among aquatic insects. In: V.H. Resh & D.M. Rosenberg, [Eds], *The ecology of aquatic insects*, pp. 196-254. Praeger, New York.
- PRITCHARD, G., 1966. On the morphology of the compound eyes of dragonflies (Odonata: Anisoptera), with special reference to their role in prey capture. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)* 41 (1/3): 1-8.
- RICHARD, G., 1970. New aspects of regulation of predatory behaviour of Odonata nymphs. In: L.R. Aronson, E. Tobach, D.S. Lehrmann & J.S. Rosenblatt, [Eds], *Development and evolution of behaviour*, pp. 435-451. Freeman, San Francisco.
- ROBERT, P.A., 1959. *Die Libellen (Odonaten)*. Kümmerly & Frey, Bern.
- SACHS, L., 1970. *Angewandte Statistik*. Springer, Berlin-Heidelberg-New York-Tokyo.
- TRAVIS, J., W.H. KEEN & J. JUILIANNA, 1985. The role of relative body size in a predator-prey relationship between dragonfly naiads and larval anurans. *Oikos* 45(1): 59-65.
- WEBER, E., 1980. *Grundriß der biologischen Statistik*. Fischer, Stuttgart-New York.
- YAMANE, T., 1981. *Statistik*. 2 Bände. Fischer Taschenbuch Verlag, Frankfurt/Main.