Verh. Westd. Entom. Tag 1994, S.143-154, Löbbecke-Mus., Düsseldorf 1995

Gehäuse der Köcherfliegen - Struktur, Entstehung und Funktion

H.W. Bohle

1. Einleitung

Die folgende Darstellung ist als ein kurzer Überblick gedacht, der nur schlaglichtartig einige Fragen aus einem interessanten Problemkreis anschneiden kann.

Die Larven der Köcherfliegen bauen trotz ihres deutschen Namens nicht alle transportable Gehäuse bzw. Köcher. Die köcherlosen Taxa errichten jedoch alle mindestens zur Verpuppung Gehäuse, so daß das Herstellen von Schutzbauten mit Hilfe von Seidenfäden allen gemeinsam ist. Das Herstellen von Puppenkokons, oft außen mit Fremdkörpern besetzt, dürfte die Ausgangssituation in dieser Gruppe charakterisieren. Typisch ist aber gerade, daß darüberhinaus eine Ausdehnung von Bauverhalten in die Larvenphase erfolgt. Dies geschieht sowohl bei den Formen mit transportablen Larvengehäusen als auch in der Form von Tunnel- oder Röhrenbauten, wie bei den Hydropsychidae oder den Psychomyidae. Unter den heimischen Familien verzichten nur die Rhyacophiliden ganz auf Larvenbauten. Die Bauten zeigen einen großen Reichtum an Formen und eignen sich deshalb gut sowohl für die Untersuchung phylogenetischer als auch funktionaler Fragestellungen. Im vorgegebenen Rahmen will ich mich im wesentlichen auf die transportablen Larvenbauten beschränken und anhand weniger Beispiele folgenden Fragen nachgehen:

Wie entstehen die Gehäuse, wie sind sie strukturiert und welche Schlußfolgerungen lassen sich daraus zu ihrer Evolution ableiten?

Welche Funktionen kommen den Gehäusen für die aquatischen Stadien zu?

Die Abbildung 1 gibt nach WIGGINS & WICHARD (1989) einen Überblick über die wahrscheinlichen Verwandtschaftsbeziehungen der Trichopteren und für die Bezeichnung der höheren Taxa.

2. Entstehung und Struktur der Larvengehäuse

Zwei Konstruktionstypen möchte ich herausgreifen:

a) das Gehäuse der Spicipalpia, vorwiegend am Beispiel der Glossosomatiden,

b) die in der Grundform zylindrischen Köcher der sogenannten eruciformen Gruppen, der Integripalpia.

zu a)

Das Glossosomatidengehäuse besitzt ein gewölbtes Dach und einen glatten Boden, in dem sich zwei polar gelegene Zugänge befinden: "Ein"- und "Ausgang" sind nicht zu unterscheiden (Abb. 2a). Das Dach trägt immer Ventilationsöffnungen, bei *Glossosoma* und *Agapetus* unregelmäßig verteilt, bei *Synagapetus* und *Catagapetus* herausgehoben auf dem First des Gehäuses. Das Gewölbe entspricht vor allem bei den ursprünglichen Taxa *Agapetus* und *Glossosoma* im Aufbau der Wand mit ihren Poren (Abb. 2b) und in der Anordnung der Gespinste dem Puppengehäuse des Rhyacophiliden (Abb. 2c). Die für *Synagapetus* typischen Sonderstrukturen der

Larvengehäuse - hoch gelegenes Paar von Ventilationsporen, breiter Köchersaum - fehlen den Puppengehäusen auch in dieser Gattung. Dieser Unterschied zwischen Larven und Verpuppungsbau wird verständlich, wenn man sich klar macht, daß bei den Glossosomatiden für jedes aquatische Entwicklungsstadium ein vollständiger Neubau erstellt wird. Bei den Larven der Glossosomatiden ist das Bauverfahren für das Gewölbe - so ließe sich dieser Befund interpretieren - aus der Verpuppungsphase übernommen worden, ergänzt durch den Einbau eines Bodens mit Öffnungen, die z.T. verschließbar sind (Abb. 3). Der Gewölbebau wurde in bestimmten Linien weiterentwickelt, z.B. in den Gattungen *Synagapetus* und *Catagapetus.*

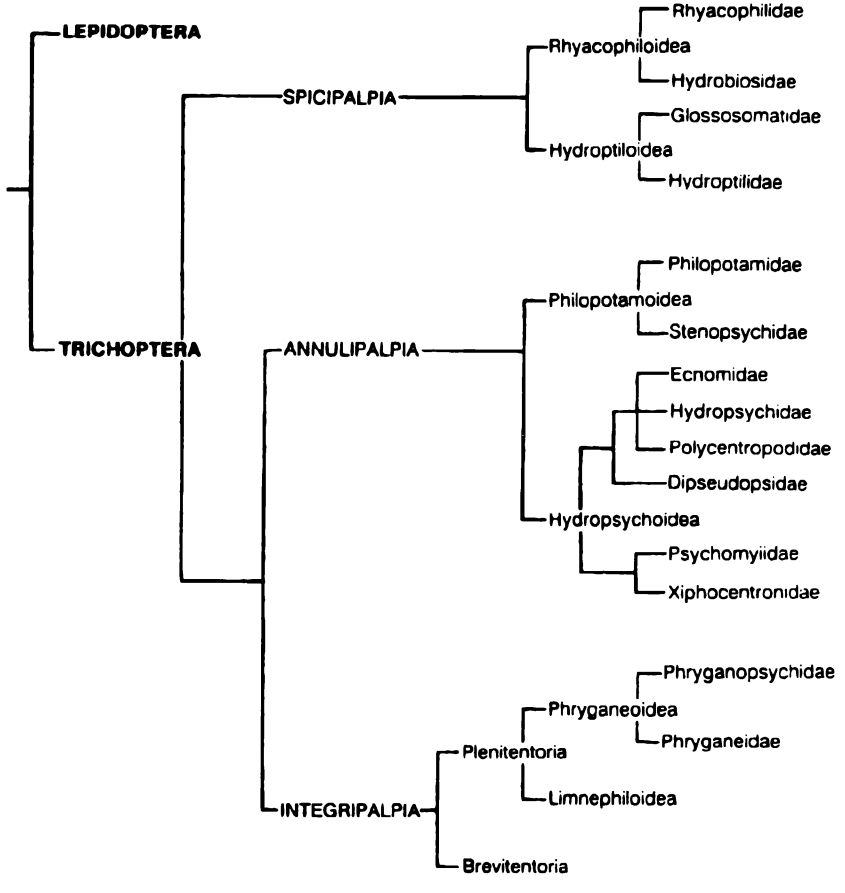
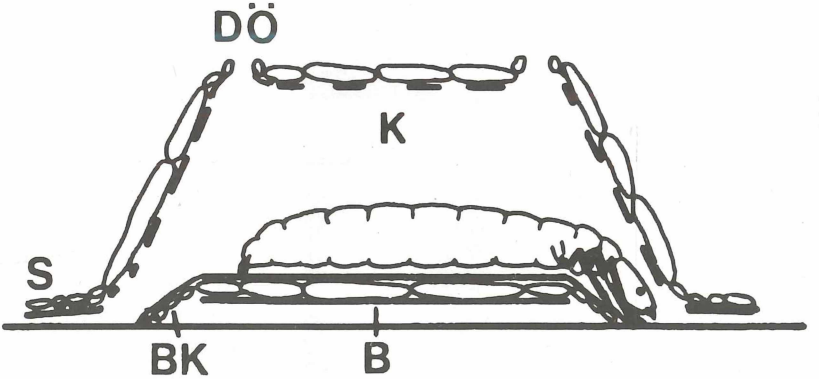


Abb. 1: Stammbaumentwurf der Trichoptera (aus WIGGINS & WICHARD 1989, verändert).

a)



b)

c)

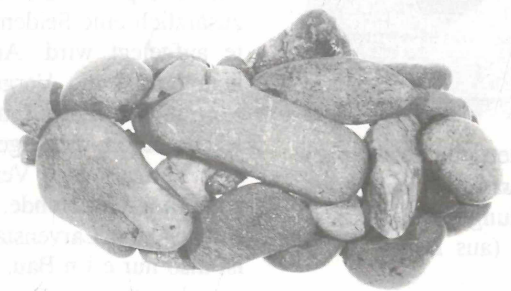


Abb. 2:
Gehäuse der Spicipalpia:
a) Schematischer Längsschnitt durch das Gehäuse von *Synagapetus* mit randlichem Saum (**S**), Ventilationsöffnung (**DÖ**) und Bodenklappe (**Bk**). Dicke Striche: als lockere Verbindungen zwischen den Steinchen, durchgezogen, als Gespinste gestrichelt. Dichtere Gespinstlage des Bodens (**B**), (**K**= Kuppel) (aus BOHLE & FISCHER 1983)

b) Innenansicht der Kuppel des Larvengehäuses von *Agapetus fuscipes* (Curtis 1834) zur Demonstration der Ventilationsporen (Gehäuseboden entfernt).

c) Außenansicht des Puppengehäuses von *Rhyacophila nubila* (Zetterstaedt 1840) mit ähnlich gelagerten Ventilationsporen.

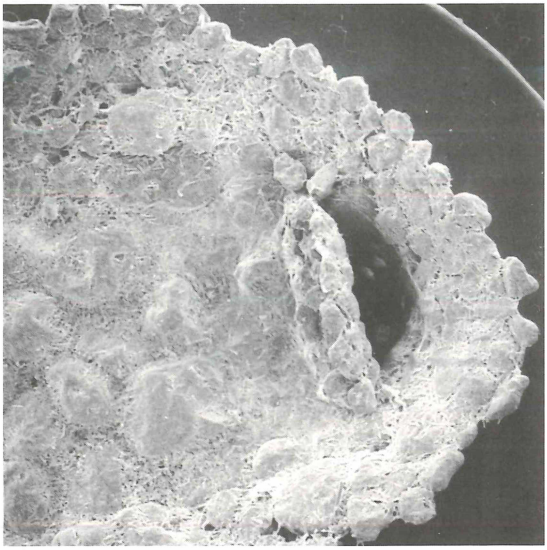


Abb. 3: Ansicht auf die Unterseite des Gehäuses von *Synagapetus iridipennis* MCLACHLAN 1879 mit Randsaum und Öffnung mit Bodenklappe.

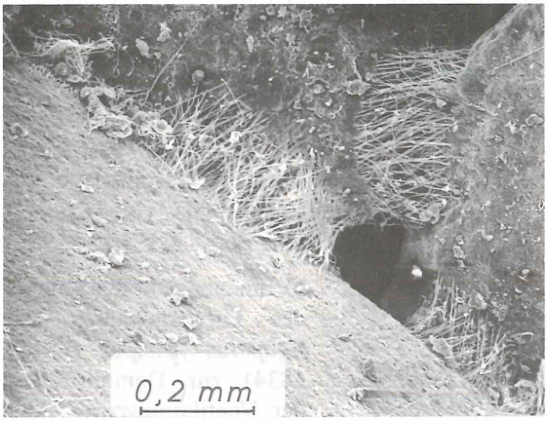


Abb. 4: Ausschnitt aus der Innenseite der Kuppel des Gehäuses von *Glossosoma conformis* Neboiss 1963. Verbindungsgespinste zwischen den Bausteinen (aus BOHLE & FISCHER 1982).

Die Wand der Larvengehäuse besteht nur aus einer Außenschicht aus miteinander versponnenen Fremdkörpern, in unseren Beispielen Steinchen. Die Steinchen sind durch die Gespinstfäden miteinander verknüpft (Abb. 4) und werden teilweise mit einem lockeren Fadennetz unterlagert. Der Köcherinnenraum ist im Verhältnis zur Larvengröße geräumiger als bei den typischen Köchern des Integripalpia. Eine zweite innere Schicht der Köcherwand, eine Seidentapete, fehlt.

zu b)

Die Grundform des Köchers (i.e.S.) der "eruciformen" Larven ist zylindrisch, Vorder- und Hinteröffnung sind in der Regel deutlich unterschieden und sind nie beide zum Substrat gerichtet. Seine Wandstruktur unterscheidet sich grundsätzlich von jener der Glossosomatiden, weil auf die Außenschicht mit den Fremdkörpern von innen zusätzlich eine Seidentapete aufgelegt wird. Außerdem erfolgt die Vergrößerung im Laufe des Larvenlebens durch Verlängerung am Vorder- und Verkürzung am Hinterende. Der Köcher aller Larvenstadien ist also nur e i n Bau. Aufgrund dieser Bauweise

verjüngt sich der Köcher häufig zum Hinterende, das den älteren Bauabschnitten entspricht (Abb. 5).

Das Bauverfahren am Beispiel der Brachycentriden (Abb. 6): Die Frage nach der Entstehung des Erstlingsköchers, dem Baubeginn der Larven, wird hier übergangen, ebenso wie das Problem der Auswahl des Baumaterials. Nur die Entstehung der Wandstruktur soll näher betrachtet werden. Nach dem Aufsetzen und Einpassen eines Bauteils auf den Köcherrand wird er durch Fäden über die Fuge mit dem Köcherrand befestigt und die Rückseite locker übersponnen. Es folgt das Säumen des Außenrandes, so daß, von der Außenseite betrachtet, die Fugen zwischen den Sandkörnern weitgehend von "Sekret" (= Gespinst) ausgefüllt erscheinen. Zuletzt wird auf die Wandinnenseite über mehrere Abschnitte die Seidentapete aufgelegt. Sie wird durch Reihen tiefreichender Fadenschleifen aufgebaut, die bei den verschiedenen Brachycentridenarten und bei den Köchern der übrigen Integripalpier von unterschiedlicher, aber spezifischer Form sind (Bohle 1972, 1974). Analysiert wurden sie bisher nur für wenige Beispiele (Abb. 7).

Bei dem Versuch, die Gehäuseentstehung phylogenetisch zu deuten, sind zwei Hypothesen diskutiert worden (Ross 1964, Weaver & Morse 1986). Nach der ersten Hypothese sind Larvengehäuse in der Ontogenese vorverlegte Puppenbauten. Für die Glossomatiden (und Hydroptiliden) erscheint dies plausibel, weil der Außenbau des Gewölbes von *Glossosoma* mit den Steinen als Baumaterial strukturell mit dem Verpuppungsbau von *Rhyacophila* bis in die Details übereinstimmt. Die transportablen Larvenbauten werden durch die Anlage eines Bodens mit einem Paar Öffnungen ergänzt. Die Bodenplatte wird zeitlich überwiegend nach der Kuppel gebaut und mindestens auf der Oberseite mit einer dichteren Lage von Fäden als die Kuppelwand überzogen. Auch das letzte Gehäuse entsteht zunächst mit Bodenplatte. Nach seiner Befestigung auf dem Sohlsubstrat des Baches zur Einleitung der Verpuppung wird sie entfernt. Das Puppengehäuse ist wie bei *Rhyacophila* eine nach unten offene Kuppel. Die Veränderungen zu den Bauten von *Agapetus* und *Synagapetus* lassen sich aus dem *Glossosoma*-Grundtyp ableiten. Der innere Kokon der Puppe wird während der Larvenphase nicht angelegt (Bohle & Fischer 1983).

Ross (1964) geht von einem dreischichtigen Aufbau des ursprünglichen Puppenbaus aus, bestehend aus dem Außenbau der miteinander verbundenen Fremdkörper, einer lockeren Zwischen- und einer dichteren Innenschicht des Gespinstes. Bei den Rhyacophiliden und Glossosomatiden-Puppen ist die Zwischenschicht weitgehend reduziert (Bohle & Fischer 1983), der innere Kokon entspräche der Innenschicht. Sie tritt in den Larvenbauten der Spicipalpia nicht auf. Bei den Integripalpia aber würde die Tapete im Inneren der Köcher diesem Innenkokon homolog sein.

Die röhrenartigen Köcher der Integripalpia lassen sich nach Gestalt und Aufbau nicht ohne Schwierigkeiten von Puppengehäusen ableiten. Man hat daher versucht, sie von den röhrenartigen Bauten abzuleiten, wie sie bei den Annulipalpiern, z.B. bei den Hydropsychidae, als Wohnröhre auftreten (Nielsen 1948). Der Wandaufbau

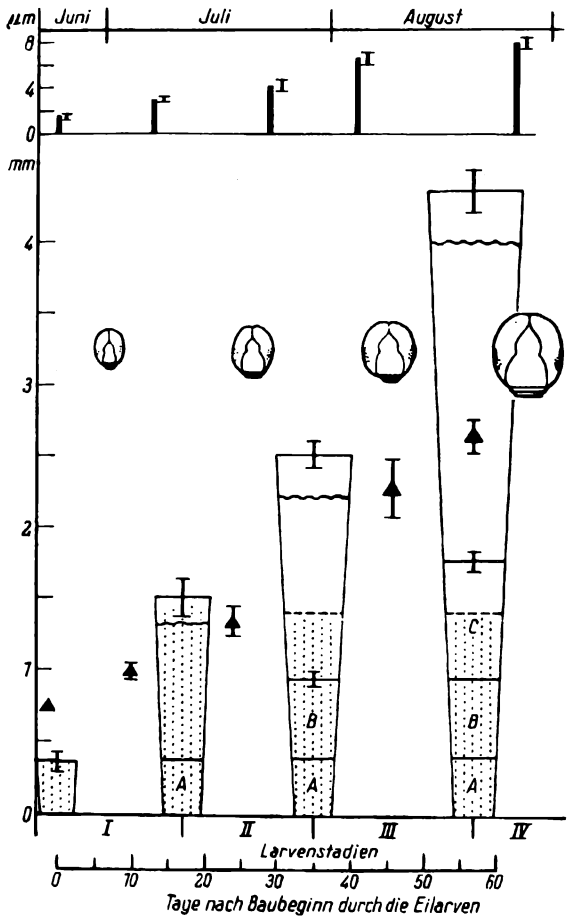


Abb. 5: *Micrasema longulum* MCLACHLAN Larvenwachstum (I-IV: Larvenstadien; dazu die Kopfumrisse). Punktiert: Bauweise mit Sandkörnern, danach Umstellung auf reine Gespinst-(=Sekret-)köcher. Geschlängelte Linie: Reichweite der jeweils letzten Schicht der Gespinsttapete. Säulen: Breite der Gespinstfäden im Köcherbau (aus BOHLE 1974).

dieser Wohnröhren ist aber zu unzureichend bekannt, um die Frage nach Synapomorphien eindeutig klären zu können. Die Integripalpia verpuppen sich im Larvenköcher, dessen Vorder- und Hinteröffnung allerdings verschlossen wird. Diese Verschlüsse besitzen häufig für bestimmte Taxa eine spezifische Gestalt mit typischen Porenanordnungen. Ein eigenständiger Innenkokon wird, mit Ausnahme der Phryganopsychidae (WIGGINS & WICHARD 1989), nicht gebildet. Das unterstützt die Deutung der Homologie von Innenschicht (= Seidentapete) des Larvenköchers und Innenkokon der Verpuppung der Spicipalpia. Interessant ist allerdings, daß bei den Glossosomatiden unter bestimmten Umständen röhrenartige Strukturen als Vorgänger des Larvengehäuses konstruiert werden. Aufgrund aller genannten Befunde darf man annehmen, daß die Larvengehäuse der Spici- und Integripalpia in der Evolution der Trichopteren unabhängig voneinander entstanden (BOHLE & FISCHER 1983).

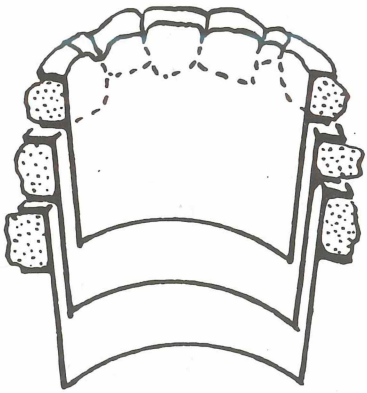


Abb. 6: Schematische Darstellung der Struktur der Köcherwand bei *Micrasema*. Zu jedem Kreis von Sandkörner gehört eine Schicht der Gespinsttapete. Zur Veranschaulichung wurden die Schichten auseinandergezogen (aus BOHLE 1972).

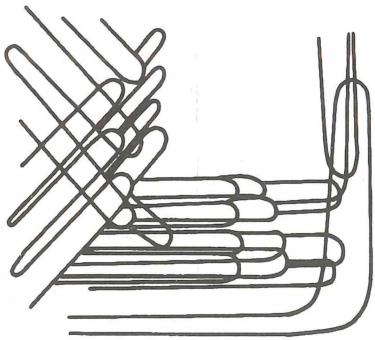


Abb. 7: Verlauf der Fadenschleifen bei der Anlage der Gespinsttapete im Köcher von *Micrasema longulum* (aus BOHLE 1974).

3. Funktion des Gehäuses

Drei Funktionsbereiche werden gewöhnlich genannt:

a) Der Schutz der Larve gegenüber Prädatoren

b) Die Beeinflussung der Ventilation

c) Erhöhung der Strömungsresistenz durch eine angepaßte Gestalt und durch Beschwerung mit Steinen

zu a)

Die Schutzfunktion ist vielfach nachgewiesen und dürfte die primäre Funktion in der Evolution gewesen sein. Die Bewehrung mit einem Gehäuse schränkt die Beweglichkeit ein und schließt in der Regel rasche Fluchtbewegungen unter Verlassen des Aufenthaltsortes sowie aktives Schwimmen weitgehend aus. Hinzu tritt der erhöhte Energieaufwand gegenüber unbehausten Formen für den Gehäusebau und das Herumtragen der Last. Dem müssen bereits nach theoretischen Erwägungen Selektionsvorteile gegenüberstehen. Zu diesem Fragenkomplex werde ich mich auf

die Darstellung weniger Beispiele beschränken. Für die Bewertung spielen Größe und Gestalt der Köcher und die Art des Baumaterials eine wesentliche Rolle. Nach eigenen Beobachtungen sind z.B. die driftfangenden Larven von *Brachycentrus montanus* als Prädatoren in der Lage, die "Sekretköcher" (ohne Einlagerung von Sandkörnchen in die Außenschicht der Wand) von *Micrasema longulum,* nicht aber die steinbesetzten von *M. minimum* zu öffnen.

Otto & Svensson (1980) gaben eine Übersicht zu wichtigen Aspekten dieses Themas: Sowohl für Wirbellose als auch für Wirbeltiere - insbesondere Fische - als Prädatoren gilt, daß Steinköcher schwieriger zu öffnen oder zu knacken sind als Pflanzenköcher. Pflanzenköcher sind unter vergleichbaren Bedingungen aber größer und oft sperriger als Steinköcher und deshalb z.B. durch kleinere Fische schwieriger zu greifen und zu bearbeiten. Außerdem spielt für optisch suchende Räuber die Mimese eine Rolle, Pflanzenköcher werden in einer Umgebung von Fallaub am Gewässergrund seltener aufgenommen als auf sandigem Untergrund. Der Anpassungswert solcher Merkmale wird auch deutlich, wenn Larven derselben Art bei unterschiedlichem Prädatorendruck in verschiedenen Gewässern ihren Köcherbaustil sinngemäß verändern. (Molles & Nislow 1990). Auch die Baustilveränderungen im Verlauf der Larvenontogenese können in diesem Zusammenhang von Bedeutung sein. Die verschiedenen Prädatoren verwenden naturgemäß unterschiedliche Techniken, um an die Beute zu gelangen. (Nislow & Molles 1990).

zu b)
Der Köcher der Integripalpia grenzt eine relativ kleine Wassermenge um die abdominalen Kiemen vom umgebenden Wasserkörper ab. Wenn der Köcher nicht durchströmt wird, verarmt diese kleine Wassermenge rasch an Sauerstoff, der sich im Wasser - anders als in Luft - nur recht langsam allein durch Diffusion ausbreitet. In strömungsexponierter Lage kann die Durchströmung passiv erfolgen, sonst ist aktive Ventilation notwendig (Abb. 8), die Energie kostet. Deshalb sinkt der Sauerstoffverbrauch in Experimenten, wenn der Köcher entfernt wird (Majecki & Tomaszewski 1990).

Anders als bei den Integripalpiern hat bei den Glossomatiden das Gehäuse eine wichtige Funktion für die Ventilation und wird darin für verschiedene Lebensbedingungen optimiert. Ein Hinweis auf diese Optimierung erhält man durch die Lage der Ventilationsöffnungen: Sie sind bei *Glossosoma* und *Agapetus* zerstreut über die Oberfläche des Gehäuses verteilt, bei *Synagapetus* und *Catagapetus* an das Ende des Firsts gerückt. Die Glossosomatiden erzeugen anders als die meisten Integripalpier-Larven nicht aktiv einen Ventilationsstrom, sondern sind auf das Ausnutzen der Wasserströmung in ihrer Umgebung angewiesen. Durch Markierung kann man die Strömungsverläufe in Gehäusen verfolgen, die aus Glasstückchen gebaut wurden. Je nach substratnaher Strömungsgeschwindigkeit ergeben sich unterschiedliche Bilder für *Synagapetus* (Abb. 9). Bei hoher Geschwindigkeit wird das Wasser unter dem Saum, durch den Innenraum des Gehäuses und zu den Ventilationsporen wieder herausgeführt. Es entsteht offenbar ein Sog im Firstbereich.

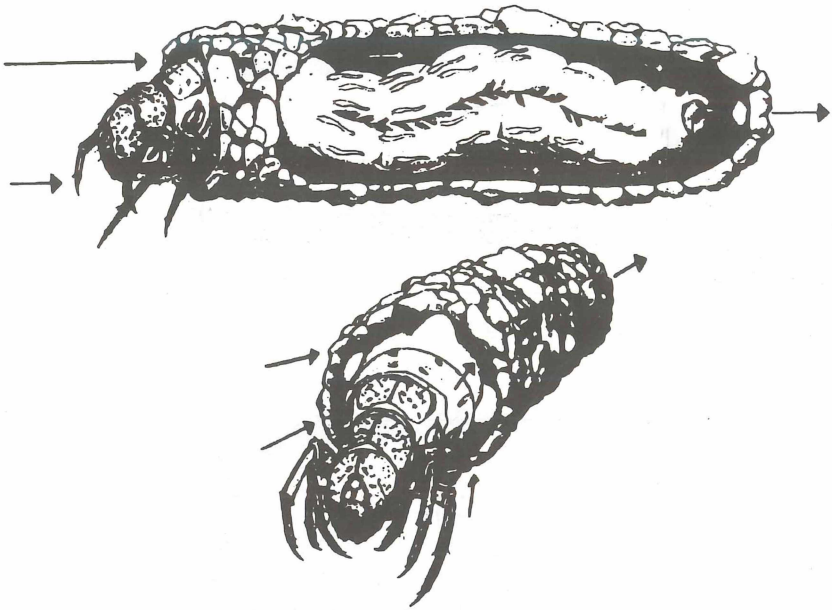


Abb. 8: Ventilationsstromerzeugung im Köcher einer Integripalpia-Larve (aus WARD 1992).

Bei geringer Strömungsgeschwindigkeit in der Umgebung sind dagegen die Poren Ein- und Ausfuhrort für das Wasser. *Synagapetus iridipennis* und *S. moselyi* sind bei uns Bewohner von Quellbächen mit der Tendenz zu stark wechselnder Wasserführung bis hin zum zeitweiligen Austrocknen. Sie bevorzugen - wie die übrigen mir bekannten Glossomatiden - lotische Choriotope. Wenn sich bei niedriger Wasserführung und daraus resultierender geringer Restströmung die Bedingungen für den Wasseraustausch im Gehäuse dem Pessimum annähern, sind die hoch gelegenen Ventilationsporen von Vorteil: Sie ragen in den strömenden Teil der dicker gewordenen Grenzschicht hinein und fangen die Restströmung auf. Bei *Catagapetus* ist dies noch stärker ausgeprägt. Die Struktur des Gehäuses der betrachteten Glossosomatiden ist somit ein Beispiel für eine zunehmende Anpassung an Lebensräume mit zeitweilig geringer Strömung in der Reihe *Glossosoma-Synagapetus-Catagapetus*; dabei wird der optimale Effekt bei den großen Bauten der letzten Larvenstadien erreicht (LATZEL in lit.).

zu c)
Die Erhöhung der Strömungsresistenz war das klassische Thema für den Vergleich der Köcherbauformen. Die Deutungen der älteren Autoren waren jedoch

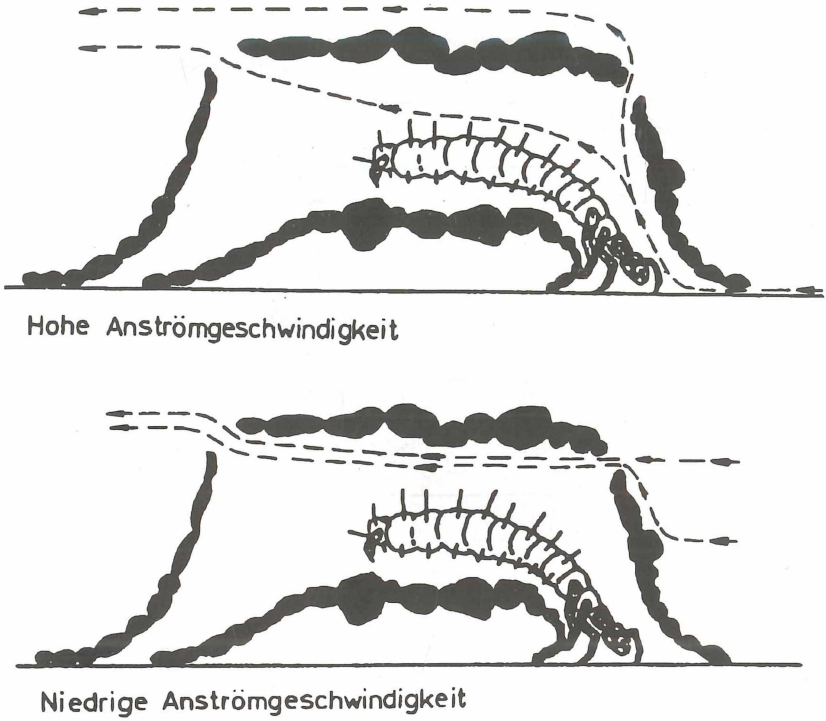


Abb. 9: Verlauf des Ventialionsstroms im Gehäuse von *Synagapetus iridipennis* (nach P. LATZEL, unveröffentlicht).

weitgehend spekulativ, experimentelle Befunde lagen nicht vor. Diese Situation hat sich bis heute nicht grundsätzlich verändert, doch ist mindestens klar, daß manche Köcherformen, wie jene der Goeriden mit den Flügelsteinen, durch die verbreiterte Gestalt auch eine Erhöhung des Strömungswiderstandes erzeugen, so daß keine besonders strömungsgünstige Form entsteht. Ein Beispiel, bei dem die Bauform aber tatsächlich eine erhöhte Resistenz, somit geringe Widerstandswerte zur Folge hat, soll kurz erläutert werden. Es handelt sich wiederum um die Gehäuse der Glossomatiden, für die LATZEL (1984) die Widerstandsbeiwerte gemessen hat. Dabei ergibt sich, daß *Synagapetus* mit einem schmalen, relativ spitzen Querprofil und dem breiten Gehäusesaum gegenüber *Glossosoma* einen besonders günstigen, niedrigen Widerstand erzeugt (Abb. 10).

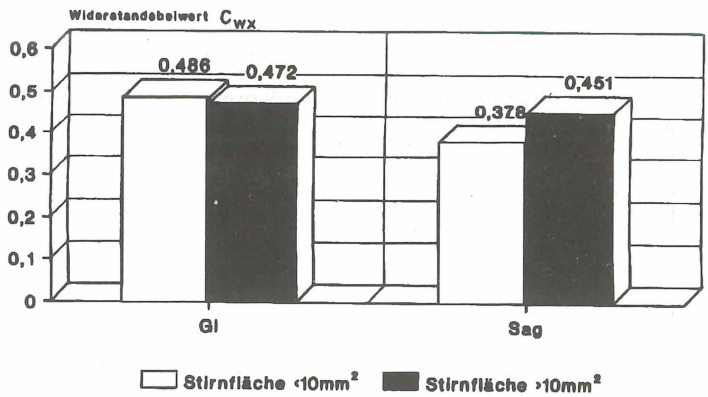


Abb. 10: Widerstandsbeiwerte für kleine und große Gehäuse von *Synagapetus iridipennis* (**Sag**) und *Glossosoma conformis* (**Gl**). Auffallend der signifikant niedrigere Wert bei kleinen Synagapetus aufgrund der strömungsgünstigen dreieckigen Form der Stirnseite (aus Latzel 1984). (Die Bezeichnung **Cwx** statt **Cw** wurde gewählt, weil die Messungen im Strömungsgradienten bis 3 mm über dem Substrat stattfanden).

4. Literatur

Bohle, H. W. (1972): Vergleichende Untersuchungen über den frühlarvalen Köcherbau der Brachycentridenarten *Micrasema minimum* MCLACHLAN und *Brachycentrus montanus* KLAPALEK (Trichoptera, Insecta). - Zool. Jb. Syst. 99, 507-544.

---- (1974): Der frühlarvale Köcherbau von *Micrasema longulum* McL. (Trichoptera, Brachycentridae). - Int. Revue ges. Hydrobiol. 59, 3, 403-420.

Bohle, H. W. & Fischer, M. (1983): Struktur und Entstehung der Larven- und Puppengehäuse einiger Glossosomatidae und Rhyacophilidae, insbesondere bei *Synagapetus iridipennis* (Trichoptera: Rhyacophiloidea). - Entomol. Gen. 9, 17-34.

Latzel, P. (1984): Hydrodynamische Untersuchungen an aquatischen Insektenlarven. - Diplomarbeit, FB Biologie, Universität Marburg.

Majecki, J. & Tomaszewski, C. (1990): The role of case in the process of gas exchange in some Trichoptera species. - Proc. 6th Intern. Symp. Trichoptera, Adam Mickiewicz Press, Poznan.

Molles, M. C. & Nislow, K. H. (1990): Geographic variation in the structure of caddisfly cases. Clues to the influences of competition and predation. - Proc. 6th Intern. Symp. on Trichoptera, Adam Mickiewicz Press Poznan.

NIELSEN, A. (1948): Post embryonic development and biology of the Hydroptilidae. - K. Danske Videnskab. Selsk., Biol. Skr. V, 1.
NISLOW, K. H. & MOLLES, M. C. (1990): Predators and case-building caddisflies. - Proc. 6th Intern. Symp. Trichoptera, Adam Mickiewicz, Poznan.
---- & MOLLES, M. C. (1993): The influence of larval case design on vulnerability of *Limnephilus frijole* (Trichoptera) to predation. - Freshwater Biology 29, 411-417.
OTTO, C. & SVENSSON, B. S. (1980): The significance of case material selection for the survival of caddis larvae. - Journal of Animal Ecology, 49, 855-865.
ROSS, H.H. (1964): Evolution of caddisworm cases and nets. - Am. Zoologist 4, 209-220.
---- (1967): The evolution and past dispersal of the Trichoptera. - Ann. Rev. Entomology 12, 169-206.
WARD, J., V. (1992). Aquatic insect ecology. - New York, John Wiley & Sons.
WEAVER, J.S. & J.C. MORSE (1986): Evolution of feeding and case-making behavior in Trichoptera. J. N. Am. Benthol. Soc. 5, 150-158.
WIGGINS, G. B. & WICHARD, W. (1989): Phylogeny of pupation in Trichoptera, with proposals on the origin and higher classification of the order. - J. N. Am. Benthol. Soc. 8(3), 260-276.

Prof. Dr. H.W. Bohle
Fachbereich Biologie - Zoologie
Universität Marburg
35032 Marburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: 1994

Autor(en)/Author(s): Bohle Hans-Wilhelm

Artikel/Article: Gehäuse der Köcherfliegen - Struktur, Entstehung und Funktion 143-154