

Verhaltensökologische Untersuchungen an Trichopterenlarven: Die Verpuppungsortwahl bei *Lasiocephala basalis* (Kol.) (Trichoptera: Lepidostomatidae)

Hoffmann, Andreas

1. Problemstellung und Ziele

Wie alle holometabolen Insekten, so besitzen auch Köcherfliegen ein Puppenstadium. Vor Eintritt in die Verpuppung wird von allen Arten, auch von denen, die als Larve köcherlos und freilebend sind, ein Puppenköcher gebaut. Bei der Puppenphase der Trichopteren handelt es sich um einen stationären Lebensabschnitt. Dies bedingt, daß die einmal getroffene Entscheidung, den Puppenköcher an einem bestimmten Ort im Gewässer anzuheften, spätestens nach Beendigung der Puppenhäutung nicht mehr zu revidieren ist und die Puppe sich den auf sie einwirkenden abiotischen und biotischen Umweltfaktoren am Ort der Verpuppung ausliefert. Die Auswahl eines geeigneten Verpuppungsortes und damit geeigneter Entwicklungsbedingungen während der Puppenphase ist somit für jedes Individuum von essentieller Bedeutung, da nur ein erfolgreicher Schlupf die Möglichkeit der Fortpflanzung eröffnet. Die Wahl des Verpuppungsortes unterliegt somit einem hohen Selektionsdruck. Von daher muß es Faktoren geben, die es den verpuppungsbereiten Larven ermöglichen, denjenigen Anheftungsort auszuwählen, an dem ein erfolgreiches Durchlaufen der Puppenphase mit anschließendem Schlüpfen am wahrscheinlichsten ist.

Als Untersuchungsobjekt wurde *Lasiocephala basalis* (Kol.), eine Köcherfliege aus der Familie der Lepidostomatiden, gewählt, die lokal mit sehr hohen Abundanzen in Fließgewässern auftreten kann. Eine Besonderheit in der Puppenbiologie von *L. basalis* ist die Bildung von großen Aggregationen, die bis zu 500 Individuen umfassen können.

Bei den Untersuchungen zur Wahl des Verpuppungsortes bei *L. basalis* stand zum einen die Frage nach den aktuell regulierenden Faktoren (= proximalen Faktoren) im Mittelpunkt, die einerseits die Auswahl eines geeigneten Verpuppungsortes bestimmen und die Anheftung des Puppenköchers auslösen und andererseits auch das Zusammenfinden der verpuppungsbereiten Larven zu den beobachteten Aggregationen bedingen. Zum anderen stellte sich die Frage nach den selektionierenden, mittelbaren Faktoren (= ultimate Faktoren), welche die stammesgeschichtliche Ausbildung der Puppenaggregationen bzw. ihren adaptiven Wert begründen.

2. Anheftungsauslösende Faktoren

Zur Klärung des ersten Fragenkomplexes wurden, aufbauend auf der Charakterisierung der Verpuppungsorte im Freiland (Untersuchungsgewässer Ohe bei Marburg, Hessen, 50°48'N, 8°48'0), durch Kombination von Freiland- und Laborexperimenten die Außen-

faktoren bestimmt, die zur Anheftung der verpuppungsbereiten Larven an bestimmten Stellen im Gewässer führen (HOFFMANN 1997a).

Der Großteil (> 75 %) der Larven von *L. basalis* verpuppte sich an strömungsgeschützten Orten (Wasserströmung < 0,11 m/s) in Wassertiefen über 10 cm im unmittelbaren Uferbereich. Als Verpuppungssubstrat wurden die submersen Wurzeln der Schwarzerlen bzw. größere Totholzstücke bevorzugt.

Künstliche, im Freiland exponierte Verpuppungssubstrate wurden nur bei Exposition in den strömungsberuhigten Uferbereichen zur Verpuppung genutzt. Bei Exposition in den stärker strömenden Bereichen ($v_{\text{ström}} > 0,25 \text{ m/s}$) fand an ihnen keine Verpuppung statt.

Bezüglich des Sauerstoffgehaltes weisen die Puppen von *L. basalis* einen gewissen Toleranzbereich auf (Untergrenze nach Freilandbefunden bei 70 % Sauerstoffsättigung). Obwohl eine schlechte Sauerstoffversorgung durch Atembewegungen der Puppe teilweise kompensiert werden kann, werden dennoch die an strömungsgeschützten Verpuppungsorten befestigten Puppenköcher meist an den zur Strömung exponierten Flächen angeheftet, wie auch die Freilandexperimente mit exponierten, künstlichen Verpuppungssubstraten zeigten. Dadurch wird sichergestellt, daß ständig frisches Atemwasser zur Verfügung steht. Somit zeigen die verpuppungsbereiten Larven gegenüber dem Faktor Wasserströmung eine abgestufte Reaktion. Auf das gesamte Wohngewässer bezogen, werden stärker strömende Bereiche mit Strömungsgeschwindigkeiten oberhalb 0,2-0,3 m/s gemieden und lenitische Bereiche aufgesucht. Innerhalb dieser werden dann zur Anheftung meist strömungsexponierte Bereiche gegenüber Bereichen im Strömungsschatten mit Strömungsgeschwindigkeiten unterhalb 0,04 m/s präferiert.

Die Freilandhebungen und Laborversuche zeigten, daß der Faktor "Substratdurchmesser" ein weiteres Kriterium bei der Auswahl des Verpuppungsortes darstellt. Im Labor angebotene Holzstäbe mit einem Durchmesser von 0,3 cm wurden im Vergleich zu dickeren Hölzern kaum zum Anheften der Köcher genutzt. Auch im Freiland fand eine Verpuppung an Totholz erst ab einem Holzdurchmesser von 1 cm statt und die Feinwurzeln der Schwarzerlen mit einem Durchmesser unter 1 cm wurden nur vereinzelt zur Anheftung der Puppenköcher genutzt. Neben dem Durchmesser spielt bei der Auswahl eines geeigneten Verpuppungsortes auch die Oberflächenbeschaffenheit des Substrates eine Rolle. Im Freiland siedelten sich die Larven zur Verpuppung vor allem in oberflächlichen Vertiefungen im Totholz und in den Erlenwurzeln an. Entsprechend wurden in den Laborexperimenten von den Larven zur Anheftung stark reliefierte Holzoberflächen gegenüber glatten Holzoberflächen bevorzugt. Die eindeutige Präferenz von Totholz gegenüber Steinen als Anheftungssubstrat in Wahlversuchen im Labor läßt sich ebenfalls mit der Bevorzugung von stark reliefierten Oberflächenstrukturen erklären.

3. Entstehung der Puppenaggregationen

Mehr als die Hälfte aller aufgesammelten Puppen (n = 7042) befand sich in Aggrega-

tionen mit mehr als 60 Individuen. Kleine Aggregationen mit 20 oder weniger Individuen beinhalteten nur knapp 17 % aller aufgesammelten Puppen.

Die bisher genannten Befunde erklären zwar die Präferenz bestimmter Mikrohabitate gegenüber anderen als Verpuppungsort, sie liefern jedoch keine Begründung für das Aggregationsverhalten der verpuppungsbereiten Larven am jeweiligen Verpuppungsort.

Sowohl in Freiland- als auch in Laborversuchen konnte gezeigt werden, daß von den verpuppungsbereiten Larven auf der Suche nach einem geeigneten Verpuppungsort zur Ansiedlung Orte, an denen schon Puppenköcher von Artgenossen vorhanden sind gegenüber Orten ohne Puppenköcher, eindeutig präferiert werden. Die Larven heften dann ihren Köcher möglichst innerhalb der vorhandenen Aggregation fest. Die Zusammenlagerung der verpuppungsbereiten Larven zu den beobachteten Puppenclustern beruht somit auf einem aggregativen Verhalten (HOFFMANN 1997a,b)

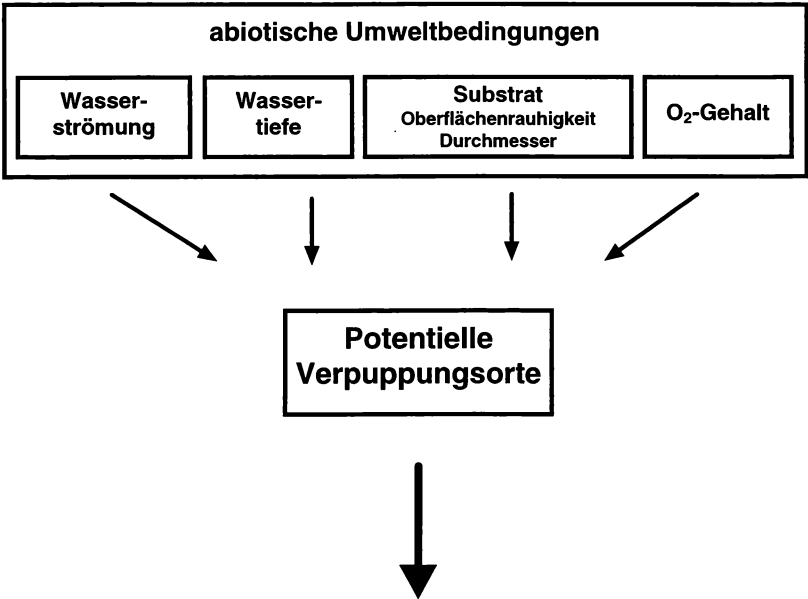
Aus weiteren Wahlversuchen unter Verwendung von Puppenköcherattrappen und manipulierten Puppenköchern ließ sich folgern, daß die Oberflächenstruktur der schon am Substrat vorhandenen Puppenköcher und ihre Größe (Durchmesser und Länge) die auslösenden Reize für die Erkennung der am Substrat vorhandenen Puppenköcher und damit für die Köcheranheftung liefern. Diese Köchermerkmale, die taktil erkannt werden, stellen somit proximate Faktoren dar, die aktuell für eine Aggregationsbildung sorgen.

Auf Basis der Befunde zum Einfluß der abiotischen Umweltbedingungen und des Einflusses von schon am Substrat vorhandenen Artgenossen auf die Auswahl eines Verpuppungsortes, läßt sich ein Modell der Habitatselektion für die einen Anheftungsort suchenden Larven von *L. basalis* ableiten (Abb. 1). Dieses Modell zeigt zum einen, daß erst die Kombination aus verschiedenen Faktoren letztendlich zur Anheftung der Larven führt. Zum anderen soll es verdeutlichen, daß die Wahl des Verpuppungsortes sich wahrscheinlich aus einer hierarchischen Abfolge verschiedener Entscheidungen zusammensetzt.

In einem ersten Schritt orientieren sich die Larven an den abiotischen Umweltbedingungen des Gewässers, um dadurch in die für die Verpuppung geeigneten Mikrohabitate zu gelangen. Innerhalb dieses Auswahlsschrittes nimmt die Wasserströmung sicherlich eine herausragende Position ein. Ob jedoch im Rahmen dieses ersten Wirkkomplexes die Orientierung an den weiteren Faktoren schrittweise erfolgt oder ob sie synergistisch wirken, ist momentan nicht eindeutig zu beurteilen. Die Laborversuche und Freilandbeobachtungen lassen aber eine hierarchische Abfolge Wasserströmung - Wassertiefe - Substratbeschaffenheit - Sauerstoffgehalt (in absteigender Reihenfolge) wahrscheinlich erscheinen.

Nachdem die verpuppungsbereiten Larven in die Bereiche der potentiellen Verpuppungsorte gelangt sind, erfolgt dort in einem zweiten Schritt die Auswahl der endgültigen Anheftungsorte in Abhängigkeit vom Vorhandensein schon festgehefteter Artgenossen.

1. Wirkkomplex proximaler Faktoren



2. Wirkkomplex proximaler Faktoren

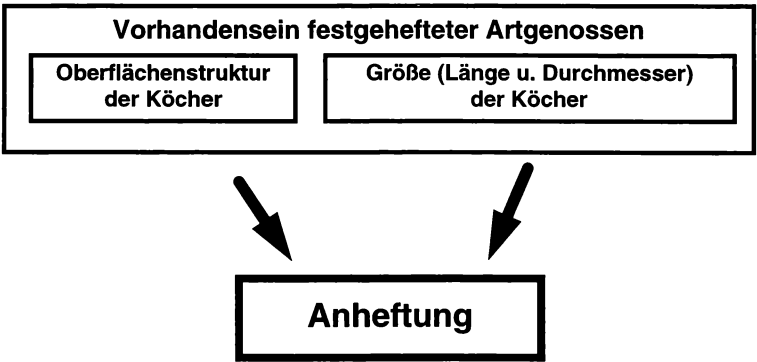


Abb. 1: Modell der Habitatselektion der einen Verpuppungsort suchenden Larven von *Lasiocephala basalis* (Kol.)

Die Abfolge der einzelnen Schritte ist gleichbedeutend mit einer zunehmenden räumlichen Einengung des Verpuppungsplatzes.

4. Anpassungswert des Aggregationsverhaltens der Larven

Bei 2,5 % der aus der Ohe entnommenen Puppenköcher von *L. basalis* waren Beschädigungen in Form von wenige Millimeter großen, rundlich-ovalen Löchern oder länglichen Schlitzten zu erkennen. Die Regelmäßigkeit dieser Beschädigungen in Form und Ausdehnung und das Vorhandensein von Puppen- bzw. Präpuppenresten in fast einem Viertel aller beschädigten Puppenköcher deuten auf Attacken durch räuberische Makroinvertebraten hin. Zwischen der Größe der Puppenaggregationen und dem Anteil beschädigter Puppenköcher pro Aggregation konnte ein signifikanter Zusammenhang festgestellt werden. Kleinere Aggregationen mit 40 und weniger Individuen wiesen eine höhere Beschädigungsrate (8,6 %-12,6 %) auf als größere Aggregationen mit mehr als 60 Individuen, deren Beschädigungsrate meist unter 5 % lag. Die solitär festgehefteten Puppenköcher wiesen mit 23 % die höchste Beschädigungsrate auf.

Diese Abnahme der Beschädigungsrate mit zunehmender Aggregationsgröße zeigt, daß für eine Puppe die Wahrscheinlichkeit von einem Räuber gefressen zu werden, in kleinen Aggregationen größer ist als in großen Aggregationen. Besonders groß ist die Gefährdung von sich solitär verpuppenden Individuen. Diese Steigerung der Überlebenswahrscheinlichkeit mit zunehmender Gruppengröße durch eine Abschwächung des Feinddruckes wird als Verdünnungseffekt ("dilution effect") bezeichnet, der bei anderen Tierarten vielfach als Erklärungsmodell für die beobachtete Gruppenbildung herangezogen wurde (z.B. CALVERT et al. 1979, FOSTER & TREHERNE 1981).

5. Literatur

- CALVERT, W.H., HEDRICK, L.E. & BROWER, L.P. (1979): Mortality of the Monarch Butterfly (*Danaus plexippus* L.) by avian predation at five overwintering sites in Mexico. - Science 204: 847-851.
- FOSTER, W.A. & TREHERNE, J.E. (1981): Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. - Nature 293: 466-467
- HOFFMANN, A. (1997a): Autökologische Untersuchungen zur zeitlichen und räumlichen Einnischung von *Lasiocephala basalis* (Kol.), Trichoptera, Lepidostomatidae) einer Fließwasserköcherfliege. - Dissertation Philipps-Universität Marburg, 363 S.
- (1997b): To settle or not to settle? The aggregation behaviour of *Lasiocephala basalis* (Trichoptera: Lepidostomatidae) larvae prior to pupation. - In: HOLZENTHAL, R.W. & FLINT, O.S. (eds.): Proc. 8t Int. Symp. Trichoptera. - Ohio Biological Survey, Columbus: 151-156.

Andreas Hoffmann
Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei
Abt. Limnologie von Flußseen
Postfach 850335
D 12563 Berlin
e-mail: hoffmana@igb-berlin.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: [1997](#)

Autor(en)/Author(s): Hoffmann Andreas

Artikel/Article: [Verhaltensökologische Untersuchungen an Trichopterenlarven: Die Verpuppungsortwahl bei Lasiocephala basalis \(Kol.\) \(Trichoptera: Lepidostomatidae\) 199-203](#)