

## Ökologie holzbesiedelnder aquatischer Makroinvertebraten am Beispiel der Trichopteren-gattung *Lype* (Psychomyiidae)

Spänhoff, B.; Alecke, C.; Kaschek, N.; Meyer, E., I.

### 1. Einleitung

Bisher gibt es aus dem europäischen Raum nur wenige veröffentlichte Untersuchungen zur Besiedlung von Totholz durch aquatische Makroinvertebraten in Fließgewässern. Daher ist auch nur sehr wenig über die Ökologie der Organismen bekannt, die regelmäßig auf diesem Hartsubstrat zu finden sind, obwohl die Bedeutung von Totholz für die Makroinvertebraten-Zönose von Fließgewässern bereits in verschiedenen Studien herausgestellt wurde (vgl. die Zusammenstellung bei HARMON et al. 1986). So wird Totholz von einer Vielzahl verschiedener Organismen als Verdriftungs- und/oder Prädationsschutz, zum Nahrungserwerb, zur Verpuppung, Eiablage oder Emergenz aufgesucht (TRISKA & CROMACK 1980, ANDERSON et al. 1984). Nach PHILLIPS (1993) unterscheidet sich die Besiedlung von Totholz durch aquatische Insekten teilweise deutlich von der Besiedlung anderer Habitate, zudem ist die Spezialisierung auf ein Substrat innerhalb der Insektenordnungen unterschiedlich stark ausgeprägt: Einige Arten bzw. Gattungen der Coleoptera, Trichoptera und Diptera zeigen eine signifikante Präferenz für das Substrat Totholz im Vergleich zu den übrigen Benthosstrukturen, während dies bei den Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera und Megaloptera nicht der Fall ist (PHILLIPS 1993, 1994, PHILLIPS & KILAMBI 1994, PHILLIPS 1995, 1996). Daß Totholz vor allem in festsubstratarmlen Gewässern eine sehr wichtige Rolle spielt, konnten BENKE et al. (1984) anhand der Sekundärproduktion der Makroinvertebraten herausstellen. So wiesen die Trichoptera und besonders die Chironomidae (Diptera) eine sehr hohe Sekundärproduktion und speziell die Chironomiden eine enorm hohe "turnover"-Rate auf (BENKE 1998). Einige Beispiele von aquatischen und semiaquatischen Makroinvertebraten, die Totholz entweder als Nahrungsquelle oder Besiedlungshabitat nutzen, wurden von HERING & REICH (1997) zusammengestellt, dennoch ist auch weiterhin nur sehr wenig über die Ökologie und Verbreitung dieser Organismen bekannt, die eine engere Assoziation zum Substrat Totholz aufweisen. In einer Untersuchung zur Besiedlung von Totholz (SPÄNHÖFF 1997) wurde mit *Lype* McLachlan 1878 nur eine Trichopteren-gattung gefunden, die aufgrund der Literatur (HICKIN 1950, 1954, ALDERSON 1969, PHILLIPS 1994, WIBERG-LARSEN 1995) und des regelmäßigen Vorkommens auf Tothölzern eine obligate Bindung an dieses Substrat vermuten ließ. Ihre Ökologie und der Lebenszyklus wurden im weiteren Studienverlauf genauer untersucht.

### 2. Methoden

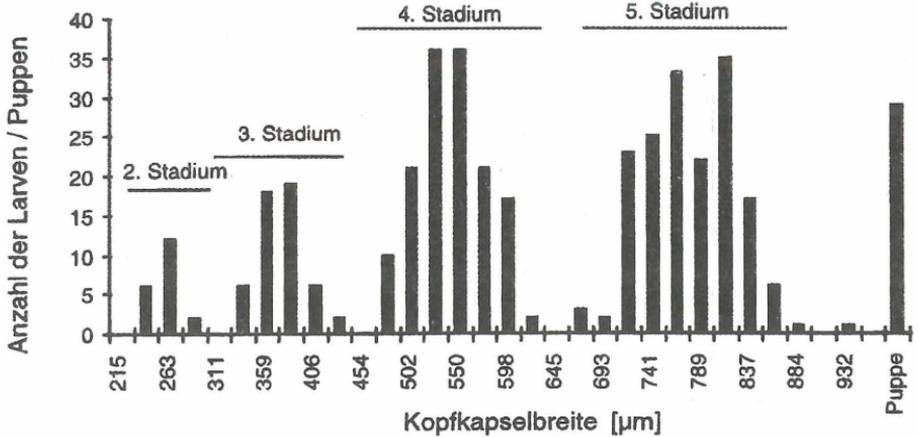
Zur Erfassung der Populationsdynamik der *Lype*-Larven in zwei Untersuchungs-gewässern (Ladberger Mühlenbach und Ibbenbürener Aa, nordöstliches Münsterland

/ NRW) wurde monatlich eine geringe Anzahl von Tothölzern aus den beiden Gewässern entnommen und ins Labor überführt. Die Hölzer wurden mehrfach unter einem verstärkten Wasserstrahl abgespült, um möglichst alle Larven von dem Holz abzusammeln. Zusätzlich wurden die einzelnen Hölzer nach weiteren Larven und Galerien abgesucht. Die Larvenstadien wurden anhand der Breite der Kopfkapsel bestimmt, die mit Hilfe eines Okularmikrometers vermessen wurde. Die Artzugehörigkeit der Larven zu den beiden heimischen Arten *Lype phaeopa* (Stephens 1836) und *Lype reducta* (Hagen 1868) wurde anhand eines noch unveröffentlichten Schlüssels von HIGLER (o.J.) bestimmt, alle weiteren verfügbaren Schlüssel und Beschreibungen (HICKIN 1950, 1954, 1968, ALDERSON 1969, LEPNEVA 1970, EDINGTON & ALDERSON 1973, SEDLAK 1987, EDINGTON & HILDREW 1995, WARINGER & GRAF 1997) benennen Bestimmungsmerkmale, die für die Untersuchungsregion nicht zu einer Unterscheidung der beiden Arten ausreichen. Zur Bestätigung der Ergebnisse der Larvenbestimmung wurden zusätzlich Hölzer zur Aufzucht von Imagines aus den Gewässern ins Labor überführt. Die Hölzer mit den darauf siedelnden Larven wurden in bachwassergefüllten Glasaquarien gehältert, in denen jeweils über eine Umlaufpumpe eine ständige Wasserzirkulation aufrecht erhalten wurde. Die frisch geschlüpften Imagines wurden aus den Aufzuchtbecken in Hälterungskäfige überführt, um das Kopulations- und Eiablageverhalten zu studieren. Eine sichere Trennung der Arten *L. phaeopa* und *L. reducta* war am lebenden Objekt nur bei den Männchen anhand der Genitalmorphologie möglich (nach MALICKY 1983). Die Artbestimmung der Weibchen konnte nicht erfolgen, da zur Determination eine Präparation der Geschlechtsorgane in KOH notwendig ist (WIBERG-LARSEN 1995).

### 3. Ergebnisse und Diskussion

Phänologie und Entwicklung der Arten: Die Laboraufzuchten bestätigten das Ergebnis der Larvenbestimmung, daß in den Untersuchungsbereichen der beiden Bäche verschiedene Arten verbreitet sind. Etwa 95% der geschlüpften Imagines aus dem Ladberger Mühlenbach (n=62) gehörten der Art *Lype phaeopa* an, während nur 5% als *Lype reducta* bestimmt werden konnten. Aus der Aufzucht der Ibbenbürener Aa wurden ausschließlich Imagines der Art *Lype reducta* erhalten (n=54). Daher kann man im weiteren davon ausgehen, daß in dem Untersuchungsabschnitt des Ladberger Mühlenbachs die Art *Lype phaeopa* und im Abschnitt der Ibbenbürener Aa die Art *Lype reducta* verbreitet ist. Abbildung 1 zeigt die Verteilung der Kopfkapselbreiten und der Entwicklungsstadien der Larven aus dem Ladberger Mühlenbach und der Ibbenbürener Aa. Das erste Larvenstadium konnte im Freiland nicht gefunden werden, wurde allerdings aus Eiern aufgezogen. Die Kopfkapselbreite des ersten Larvenstadiums liegt bei 167 µm und fügt sich daher in die Entwicklungsschübe zwischen den einzelnen Larvenstadien gut ein, entsprechend der Dyar'schen Regel (Verbreiterung der Kopfkapsel beim Übergang vom jüngeren in das nächste ältere Larvenstadium um einen gleichbleibenden Faktor, in diesem Fall um den Faktor 1,47).

Ladberger Mühlenbach (n = 414)



Ibbenbürener Aa (n = 671)

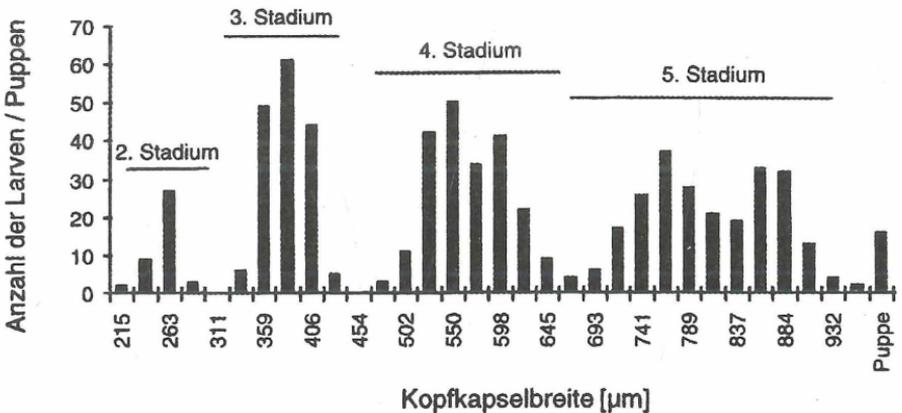


Abb. 1: Kopfkapselbreitenverteilung der Larven aus dem Ladberger Mühlenbach (oben) und aus der Ibbenbürener Aa (unten), mit der Einteilung der Larvenstadien.

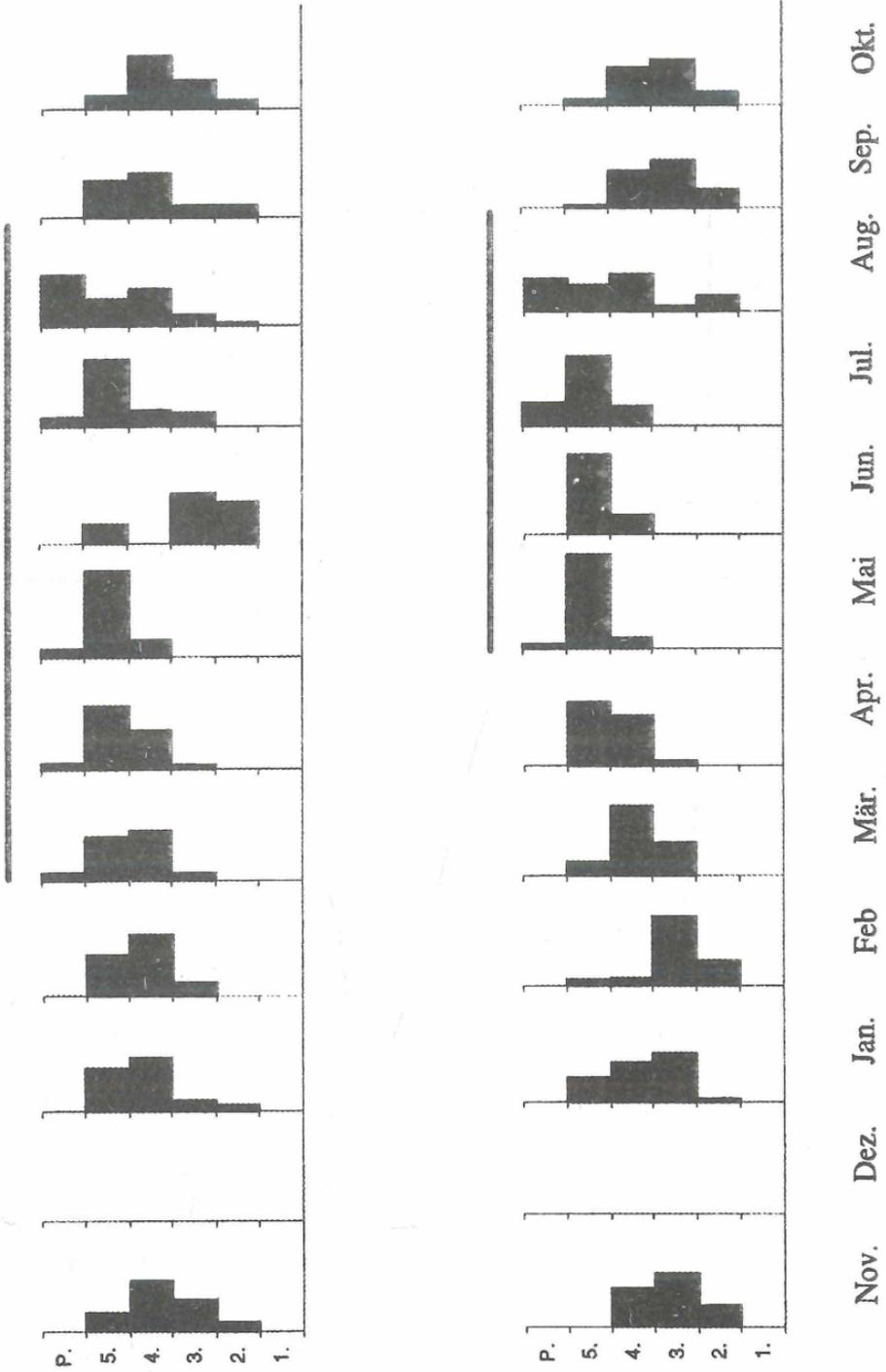
Die Populationsdynamik der beiden Arten zeigt einige auffällige Unterschiede. So kann für die Population des Ladberger Mühlenbachs aufgrund der Larvenverteilung im Juni von einer zweiten Generation ausgegangen werden. In diesem Monat wurden überwiegend junge Larvenstadien gefunden, im Gegensatz zu den Vormonaten

(Februar bis Mai). Der weitere Verlauf der Größenzunahme der Larven weist auf eine sehr schnelle Entwicklung dieser "Sommergeneration" hin, die ihren Entwicklungszyklus bis zum nächsten Frühjahr abschließt. Dies könnte möglicherweise auch den früheren Schlupfzeitpunkt der Imagines im Vergleich zur Larvenpopulation der Ibbenbürener Aa erklären. Weitere Untersuchungen müssen hierzu noch durchgeführt werden, um eine eindeutige Aussage treffen zu können. Das 2. Larvenstadium der neuen Generation von *Lype reducta* trat in der Ibbenbürener Aa ab August auf. Die Unterschiede in den Entwicklungszyklen könnten artbedingt sein, demnach entwickelt sich *Lype phaeopa* schneller als *Lype reducta*. Das Temperaturregime der beiden Untersuchungsgewässer war im Jahresverlauf in etwa gleich. Es handelt sich bei beiden Gewässern um sommerwarme Bäche mit maximalen Tagesmittelwert-Temperaturen von ca. 20°C Anhand von Puppenfunden im Freiland konnte auch die Flugzeit der Imagines abgeschätzt werden. Dabei unterschieden sich die Populationen des Ladberger Mühlenbachs deutlich von der der Ibbenbürener Aa. Während anhand der Puppenfunde im Freiland und der Laboraufzuchten die Flugzeit am Ladberger Mühlenbach von März bis September geschätzt wird, war sie an der Ibbenbürener Aa auf die Monate Mai bis September beschränkt (Abb. 2). Diese Abschätzungen stimmen gut mit den Angaben von TOBIAS & TOBIAS (1981) überein, die für *L. phaeopa* eine Flugzeit von April bis September und für *L. reducta* von Mai bis September angeben. Demgegenüber nennt HICKIN (1968) für *L. phaeopa* eine Flugzeit von Anfang Juni bis Ende September und für *L. reducta* eine sehr kurze Flugzeit beschränkt auf wenige Wochen im Mai, was durch die wenigen *L. reducta* Nachweise in England begründet sein kann. Für die nearktische Art *Lype diversa* ermittelten HURYN & WALLACE (1988) eine Flugzeit von Juni bis September. Im Labor dauerte die Verpuppungsphase, d.h. der Zeitraum vom Beginn der Verpuppung (der anhand der stagnierenden Bauaktivitäten der Larven an der Galerie festgestellt werden konnte) bis zur Emergenz der Imagines zwischen 8 und 12 Tage, offensichtlich in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur.

Galeriebau und Ernährung der Larven: Die Erstlarven beginnen relativ rasch nach Aushärtung der sklerotisierten Körperteile mit dem Bau der Galerie. Dabei benutzen sie einen nur innerhalb der Familie der Psychomyiidae (und der in den Tropen vorkommenden Dipseudopsidae, nach MALICKY 1973) derart deutlich ausgeprägten Fortsatz des Maxillolabiums (Abb. 3a), der von WARINGER & GRAF (1997) als "Spinngriffel" und bei MALICKY (1973) für Psychomyiidae und Dipseudopsidae als "Spinnfinger" bezeichnet wird. Ebenfalls einen Fortsatz des Maxillolabiums findet man noch bei den anderen netzbauenden Familien der Polycentropodidae,

Abb. 2: Populationsdynamik der *Lype*-Larven aus dem Ladberger Mühlenbach (oben; *Lype phaeopa*) und aus der Ibbenbürener Aa (unten; *Lype reducta*), mit Angabe der geschätzten Flugzeit der Imagines (schwarzer Balken).

⇒ ⇒ ⇒



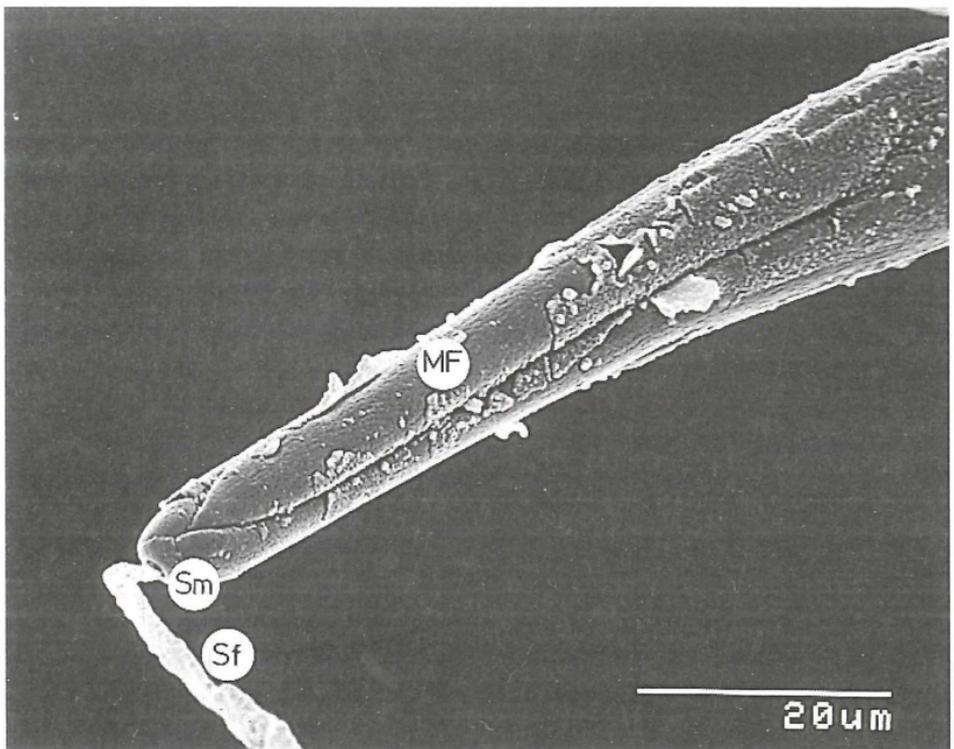
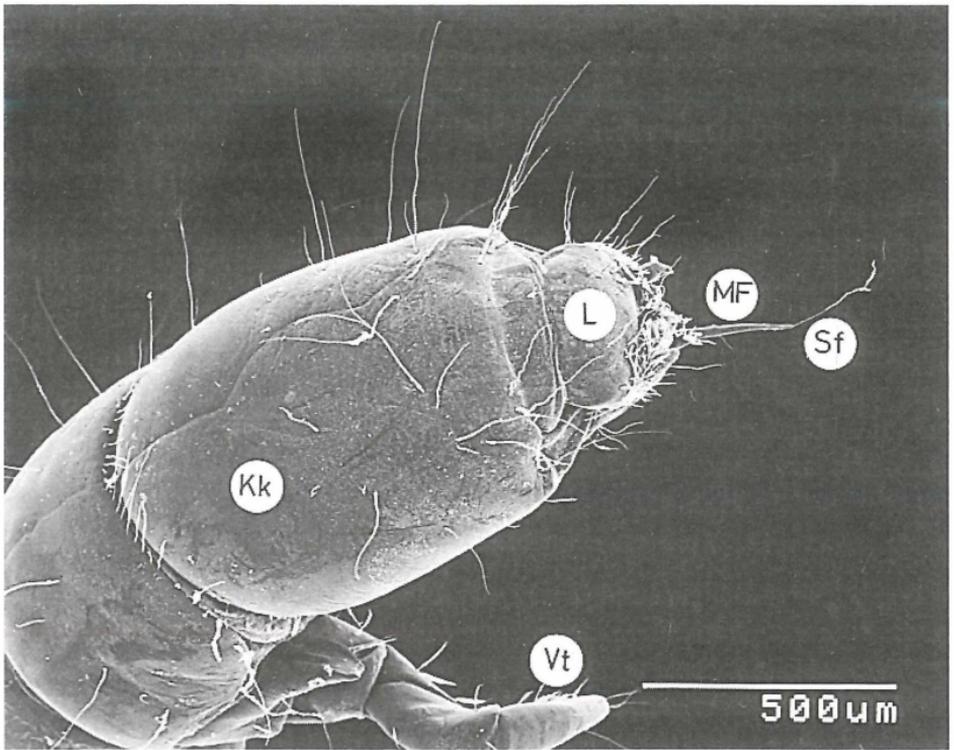
Philopotamidae und Ecnomidae, die allerdings relativ locker gewebte Fangnetze konstruieren und keine Galerien bauen. Der Fortsatz des Maxillolabiums ist innerhalb dieser Familien bei weitem nicht so lang ausgezogen wie bei den Psychomyiidae. Die netzbauenden Vertreter der Familie der Hydropsychidae zeigen keine auffälligen Strukturen, die als Maxillolabial-Fortsatz bezeichnet werden könnten. An der Spitze des Maxillolabial-Fortsatzes der *Lype*-Larven tritt ein rundlicher Spinnfaden aus (Abb. 3b), wobei nicht zu erkennen ist, ob es sich dabei um einen aus zwei Fäden zusammengelegten Doppelfaden handelt, wie es für andere Trichopterenarten beschrieben worden ist (MALICKY 1973, ENGSTER 1976a). ENGSTER (1976b) beschreibt ausführlich die Sekretion der Spinnseide bei zwei Limnephiliden-Arten und merkt an, daß die Form der Spinnfäden offenbar mit der Köcherbauweise zusammenhängt. So scheidet die sandköcherbauende Limnephiliden-Art *Neophylax concinnus* (McLachlan 1871) einen sehr flachen Doppelfaden aus, während *Pycnopsyche guttifer* (Walker 1862) einen eher rundlichen Faden zur Konstruktion eines Köchers aus organischen Materialien benutzt (ENGSTER 1976b).

Die auffällige Gestaltung der Spitze des Maxillolabialfortsatzes der *Lype*-Larven, die den Anschein einer Zweiteilung erweckt, die etwa im mittleren Bereich des Fortsatzes in eine Art Gelenk ausläuft, sowie die wie aufgesetzt wirkende Öffnung des Fortsatzes (Abb. 3b) können zur Zeit nicht gedeutet werden, wurden bisher aber auch noch nicht in der Literatur erwähnt. Es bleibt daher die Frage, ob es sich möglicherweise um eine funktionsmorphologische Anpassung der Organismen an die Galeriebauweise handelt.

Die Anordnung der Seidenfäden innerhalb der Galeriekonstruktion wurde bereits bei der verwandten Psychomyiidae-Gattung *Tinodes* Curtis 1834 für die Art *Tinodes unicolor* (Pictet 1834) beschrieben und anhand von REM-Aufnahmen gezeigt (ALECKE 1998). Dabei war deutlich zu erkennen, daß die Seidenfäden doppelt, sehr eng nebeneinanderliegend angeordnet waren. Zudem wurde anhand von REM-Aufnahmen deutlich, daß es sich bei dem Galeriegewebe um ein relativ ungeordnetes Gespinnst von Fäden handelt, die das Baumaterial (bei *T. unicolor* vorwiegend Detritus und anorganische Partikel, bei den *Lype*-Arten fast ausschließlich Holzfragmente) verkleben und fixieren. Die Larven der *Lype*-Arten nutzen entweder bereits bestehende Rillen und Ritzen auf der Holzoberfläche, um ihre Galerie darüber zu spinnen, oder sie fressen gangartige Strukturen in die Holzoberfläche hinein. Dabei

Abb. 3: a) oben REM-Übersichtsaufnahme der Kopfkapsel einer *Lype*-Larve (60x Vergrößerung), **Kk** = Kopfkapsel, **L** = Labrum, **MF** = Maxillolabialfortsatz, **Sf** = Spinnfaden, **Vt** = Vordertarsus mit Borstenkamm; b) unten Detailaufnahme der Spitze des Maxillolabialfortsatzes mit austretendem Spinnfaden (1500x Vergrößerung), **MF** = Maxillolabialfortsatz, **Sf** = Spinnfaden, **Sm** = Spinnndrüsenmündung.

⇒ ⇒ ⇒



heften sie mit Hilfe ihres Maxillolabial-Fortsatzes den bzw. die Spinnfäden an der einen Seite des Ganges an die begrenzende Wand und ziehen dann den bzw. die Fäden mit einer Bewegung des ganzen Kopfes bis auf die andere Seite des Ganges hinüber. Unter der Stereolupe ist dieses Verhaltensmuster als eine ständige Hin- und Herbewegung des Kopfes innerhalb der Galerie zu erkennen. Dieses Verhaltensmuster ist bereits bei anderen Psychomyiidae-Arten beobachtet worden (*Tinodes unicolor*, *T. pallidulus* McLachlan 1878 und *T. waeneri* (Linnaeus 1758) und kann einen sehr großen Teil der Gesamtaktivität der Larven ausmachen, wobei in Verhaltensstudien das Kopfbewegen nicht immer eindeutig der Verhaltenskategorie "Bauen" zugeordnet werden konnte (JOBST 1997, ALECKE 1998, MUNDOLF 1999). Die Bauaktivität der *Lype*-Larven unterlag in Laboruntersuchungen mit konstantem 12stündigem Hell-Dunkel-Intervall keinem diurnalen Rhythmus. Die zur Untersuchung benutzten Larven wurden von Hölzern abgesammelt, über Nacht in einer Petrischale gehältert und bei Versuchsbeginn auf die Untersuchungshölzer ausgesetzt. Die Larven bauten in den ersten 12 Stunden des Versuches sehr schnell eine Galerie von bemerkenswerter Länge (im Durchschnitt 15 mm). Über einen Zeitraum von 10 Tagen konnte eine ständige Erweiterung der Galerien beobachtet werden (Abb. 4), bis zu einer Maximallänge von 93 mm. Diese kontinuierliche Erweiterung der Galerien läßt darauf schließen, daß die Larven ständig bemüht sind, neue Nahrungsressourcen zu erschließen. Da dieser Versuch allerdings im Labor durchgeführt wurde, können nur sehr eingeschränkte Aussagen über die Bauaktivität der Larven im Freiland gemacht werden. So fehlten während des 10tägigen Experimentes sowohl die natürlichen Strömungsverhältnisse eines Baches als auch die tageszeitlich bedingten Temperaturschwankungen im Wasserkörper.

Deutlich zu erkennen waren Fraßspuren der Larven auf der Holzoberfläche. Sobald man die der Holzoberfläche farblich sehr gut angepaßte Galerie vom Holz abhob und entfernte, wurden hellere Gänge, die leicht bis stark in die Holzoberfläche eingesenkt waren, sichtbar (SPÄNHÖFF et al. 1999). Diese helleren Holzschichten lassen darauf schließen, daß die Larven die oberflächlichsten Schichten des Holzes abgehobelt haben. Diese Vermutung ließ sich durch die Analyse der Darminhalte der Larven stützen, die teilweise ausschließlich Holzfragmente unterschiedlicher Größe enthielten (SPÄNHÖFF et al. 1999). In einigen Därmen wurden zusätzlich noch wenige mineralische Partikel vorgefunden, die vermutlich auf dem Holz abgelagert waren. Der Inhalt der Därme, die Struktur der Mundwerkzeuge (Abb. 5) und die auffällige Beborstung der Vordertibien (Abb. 3a) lassen sehr stark vermuten, daß die Larven die obersten Schichten des Holzes abhobeln, "zusammenbürsten" und ingestieren. Dazu benutzen die Larven die kräftigen und gezahnten Mandibeln (Abb. 5) zur Ablösung und Fragmentierung der oberflächlichsten Holzschichten. Die stark behaarten Strukturen des Maxillolabiums und der Labrumspitze (Abb. 5) sowie die kammartigen Borsten auf den Vordertibien (Abb. 3a) werden genutzt, um die abgehobelten Holzfragmente zu "sammeln" und in die Mundöffnung zu befördern.

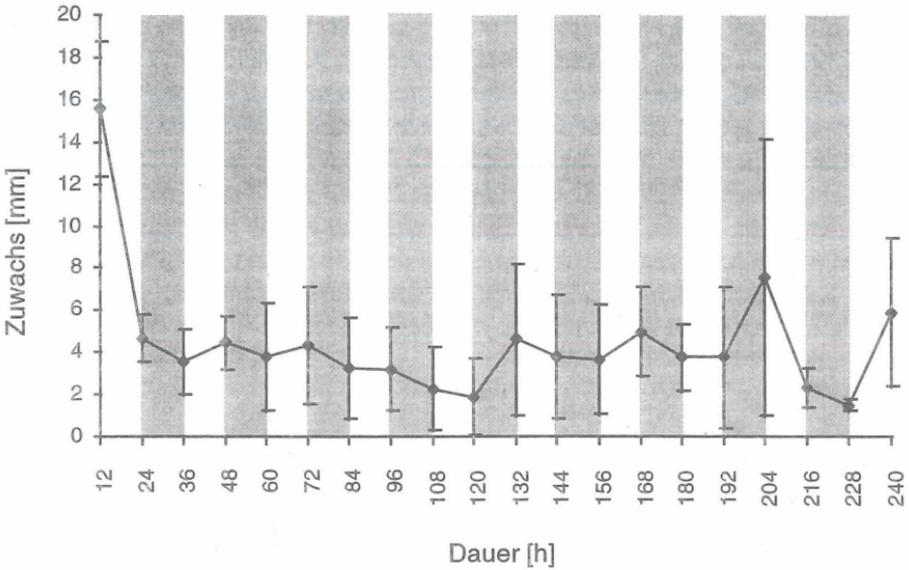


Abb. 4: Mittlere Bauaktivität (inkl. der Standardabweichung) von *Lype*-Larven ( $n=5$ ) während eines 10-tägigen Laborexperimentes. Die grau unterlegten Bereiche zeigen die Dunkelphasen der Untersuchung an. Der Versuch wurde um 20:00 gestartet, so daß die erste Phase eine Dunkelphase war, die in der Abbildung nicht berücksichtigt ist.

Ob die Larven allerdings in der Lage sind, Holzbestandteile zu verdauen, ist sehr fraglich (SPÄNHOF et al. 1999). Bisher ist für keinen limnischen Makroinvertebraten die Produktion von holzzeretzenden Enzymen im Verdauungstrakt nachgewiesen, die zur vollständigen Ernährung durch cellulosehaltige Substanzen ausreichen würde (BJARNOV 1972, MONK 1976, SCHÜZ 1978, MARTIN et al. 1981). So scheint es auch bei den *Lype*-Larven eher wahrscheinlich, daß sie den Aufwuchs in und auf den oberflächlichsten Holzschichten nutzen, der aus Pilzen, Aufwuchsalgen, Bakterien und Detritus besteht (eigene Beob.). Eine Präferenz der Larven für bestimmte Holzarten konnte aufgrund der Freilanduntersuchungen nicht festgestellt werden. Die Larven wurden auf fast allen aufgesammelten Holzarten vorgefunden (SPÄNHOF 2000). Eingehendere Untersuchungen zum Inventar an Verdauungsenzymen und eine Quantifizierung der Nahrungskategorien im Darm der Larven von *Lype* spp. sind in Bearbeitung.

Verpuppung und Emergenz: Die Verpuppung erfolgt in einem Puppenkokon, der innerhalb der Galerie an einem Ende angelegt wird, wie es bereits von HICKIN (1968) und ALDERSON (1969) beschrieben wurde. Er besteht aus einem sehr viel dichteren Gespinnst aus Seidenfäden als das Galeriekonstrukt. Der Puppenkokon ist an der Vorder- und Hinterseite durch eine Siebplatte verschlossen, die zahlreiche

kleinere Öffnungen aufweist. Diese Öffnungen werden mit Hilfe von Borstenbündeln am Kopf und an der Abdomenspitze regelmäßig gesäubert, um einen ständigen Durchfluß von Atemwasser zu gewährleisten (MALICKY 1973, SPÄNHOFF et al. 1999). Vor allem auf der Holzoberfläche von sehr stark aufgeweichten Hölzern hinterlassen die Puppen eine sehr charakteristische Struktur, die einer "Puppenwiege" ähnelt (SPÄNHOFF et al. 1999). Die schlupfbereite Puppe verläßt dann den Puppenkott und schwimmt an die Wasseroberfläche oder kriecht an dem Holzstück entlang, wenn möglich aus dem Wasser heraus. In den Laboraquarien wurden Puppenhäute auf Teilen der Hölzer gefunden, die aus dem Wasser herausragten, aber auch regelmäßig an der Wand der Aquarien, die die Puppen nur schwimmend erreicht haben konnten.

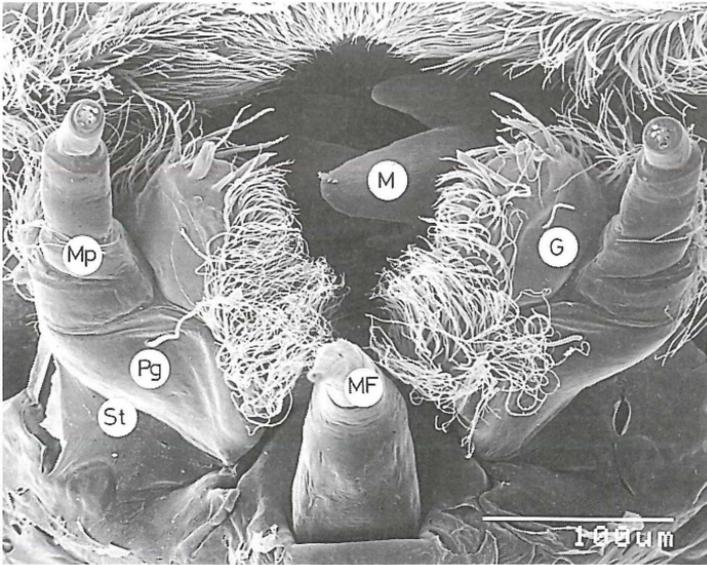


Abb. 5: Frontalaufnahme der Mundwerkzeuge einer *Lype*-Larve (300x Vergrößerung), G Galea, M = Mandibel, MF = Maxillolabialfortsatz, Mp = Maxilliarpalpus, Pg = Palpiger, St = Stipes.

Paarungsverhalten und Eiablage: Paarungsverhalten und Kopulation von *Lype*-Imagines konnten mehrfach im Labor beobachtet werden. Dabei wurden einige auffällige Verhaltensmuster entdeckt, die auf Mechanismen der Partnerfindung und der intraspezifischen Kommunikation schließen lassen. Da die Hälterungsbecken relativ flach waren, wurde zur Beobachtung der Partnerfindung zusätzlich noch ein voluminöserer Flugkäfig genutzt. Es konnte allerdings weder in den Flugkäfigen noch im Freiland ein Schwarmverhalten der Imagines beobachtet werden, wie für einige andere Trichopterenarten beschrieben (WICHARD 1988). Dennoch kam es zur Partnerfindung und Kopulation in den Aufzuchtbecken, was vermuten läßt, daß die

Imagines ein Schwarmverhalten nicht obligatorisch zur Partnerfindung benötigen. Die beobachteten Kopulationen dauerten zwischen 30 und 45 Minuten und endeten damit, daß sich beide Geschlechtspartner relativ abrupt voneinander lösten und entfern-ten. Die Paarfindung der *Lype*-Imagines erfolgte durch ein bemerkenswertes "Balzverhalten", das bereits von ALDERSON (1969) kurz beschrieben wurde. Ein ähnliches Verhalten wurde auch bei der Art *Lasiocephala basalis* (Kolenati 1848) (Leptoceridae) beobachtet (HOFFMANN 1997). Bei *Lype* sind allerdings einige Abweichungen gegenüber dem Verhalten von *L. basalis* zu bemerken. So war das Abdomen des Männchens beim "Balztanz" von *L. basalis* nach ventral umgebogen, entgegen der Beobachtung bei *Lype*, die das Abdomen nach dorsal gebogen hatten. Zusätzlich weicht das Verhalten von *Lasiocephala* dadurch ab, daß sich das Männchen, nachdem es das Weibchen ergriffen hatte, in eine parallele Position brachte und dann die weibliche Abdomenspitze mit den Parameren ergriff, indem es sein Abdomen seitlich einbog, unter die Flügel des Weibchens schob und dann erst die Divergenzlinearposition (nach TEMBROCK 1992 zitiert in HOFFMANN 1997) zur Kopulation einnahm. Die Flügel des Weibchens überdeckten dabei die des Männchens. Bei unseren Beobachtungen an Imagines von *Lype phaeopa* schob sich das Männchen, nachdem es das Weibchen ergriffen hatte, an dessen Körper entlang und brachte sich direkt in die Divergenzlinearposition, wobei das Männchen seine Flügel über die des Weibchens legte. Die Übertragung der Spermien erfolgt sowohl bei *Lasiocephala basalis* (HOFFMANN 1997) als auch bei *Lype phaeopa* (KHALIFA 1949) in Form von Spermatophoren, was die relativ lange Kopulationsdauer begründet. Bei *Lype* konnten im Gegensatz zu *Lasiocephala* (HOFFMANN 1997) keine Mehrfachkopulationen beobachtet werden, wobei dies aber nicht ausgeschlossen werden kann. Sehr auffällig waren zwei Beobachtungen, bei denen frisch geschlüpfte weibliche Imagines, die nicht älter als 12 Stunden waren, aus den Aufzuchtbecken in den Hälterungskäfig überführt wurden, in dem sich bereits ältere Männchen befanden. Die Männchen reagierten unmittelbar auf die "neuen" Weibchen, indem sie sich diesen innerhalb weniger Minuten näherten, zu balzen begannen und es sehr schnell zu einer Kopulation kam. Diese äußerst schnelle Reaktion der Männchen auf die frisch geschlüpfte Weibchen könnte auf eine intraspezifische Partnererkennung mittels Pheromonen, die von den Weibchen ausströmen, zurückzuführen sein. Ein ähnliches Phänomen wurde bereits für *Lasiocephala basalis* beschrieben (HOFFMANN 1997). Nähere Untersuchungen zur Pheromonproduktion bei *Lype*-Imagines wurden nicht durchgeführt. Die Eiablage durch die Weibchen erfolgte etwa einen Tag nach der Kopulation. Das Verhalten der Weibchen bei der Eiablage konnte einige Male im Labor, teilweise sogar unter der Stereolupe, beobachtet werden. Aufgrund der Beobachtung erscheint es als wahrscheinlich, daß die weiblichen Imagines sowohl zur Eiablage ins Wasser eindringen und die Eier submers gezielt auf Totholz ablegen können, als auch aus dem Wasser herausragende Holzstücke zur Eiablage nutzen. Im Labor konnte beobachtet werden, wie ein Weibchen, nachdem es ins Wasser eingetaucht war, eine kurze Strecke tauchend zurücklegte und

verschiedene angebotene Holzstücke anscheinend auf deren Eignung zur Eiablage prüfte. Nach etwa 30 Sekunden tauchte das Weibchen wieder auf und versuchte direkt wieder ins Wasser einzudringen, was aber nicht gelang. Die Weibchen benötigen, um unter Wasser zu gelangen, ein Hartsubstrat, auf dem sie in das Wasser hineinlaufen können. Sobald sie von außen mit ihrem Kopf das Oberflächenhäutchen durchstoßen haben, dringen sie sehr schnell ins Wasser ein, wobei sich über die behaarten Flügel eine silbrige Luftschicht legt. Zum Schwimmen bzw. Tauchen nutzen die Weibchen vor allem die Mittelbeine, mit denen sie sich durch kräftige Züge unter Wasser fortbewegen. Ähnliche Beobachtungen machte bereits ALDERSON (1969) an *Lype*, der ebenfalls das Eintauchen von Weibchen ins Wasser erwähnt und auch Schwimmaktivitäten beschreibt. Er hält es aber ebenfalls für eher wahrscheinlich, daß die Weibchen durchfeuchtete Hölzer bzw. Holzteile, die aus dem Wasser herausragen, zur Eiablage aufsuchen. Die während der vorliegenden Studie beobachteten Eiablagen im Labor fanden ausschließlich auf Teilen der Hölzer statt, die aus dem Wasser herausragten, aber völlig durchfeuchtet waren. Um geeignete Eiablageplätze zu finden, knickt das Weibchen sein Abdomen sehr stark nach ventral ein und prüft mit der Spitze der lang ausgezogenen Legeröhre (Abb. 6) die Holzoberfläche. Es ist den Weibchen nicht möglich, mit der Legeröhre ins Holz selber einzudringen, statt dessen suchen sie möglicherweise mit Hilfe der Cerci an der Spitze des 10. Abdominalsegmentes (Abb. 6) nach geeigneten Ritzen, Rillen und Löchern im Holz, in denen sie die Eier geschützt ablegen können. Der Ausgang des Oviductes ist an der Spitze des lang ausgezogenen 9. Abdominalsegmentes lokalisiert, wie es auch bei vielen Vertretern der Gattung *Tinodes* der Fall ist (vgl. REM-Aufnahmen der Legeröhren von *Tinodes*-Arten bei ALECKE 1998). Einzige Ausnahme in der Gattung *Tinodes* ist dabei die Art *T. waeneri*, die dichte Eischnüre auf die Oberfläche von Steinen klebt und daher ein sehr gedrungenes, kompaktes 9. Abdominalsegment aufweist. Extrem lang ausgezogen ist die Legeröhre bei *Tinodes unicolor*, die sich bei der Eiablage auf sehr poröse Kalktuff-Bänke spezialisiert hat, in deren stark zerklüftete Struktur sie mit Hilfe der Legeröhre weit eindringen kann und die Eier sehr gut versteckt und vor Räubern geschützt ablegt (ALECKE 1998). Eine ähnliche Strategie ist bei der Gattung *Lype* zu erwarten, da die Weibchen offensichtlich versuchen, die Eier möglichst in eine tiefe Spalte der Holzoberfläche zu legen. Abbildung 6 zeigt eine REM-Aufnahme der Legeröhre von *Lype phaeopa*.

Die Legeröhre setzt sich aus den Abdominalsegmenten 8, 9 und 10 zusammen (siehe dazu auch NIELSEN 1980). An der Basis des lang ausgezogenen 9. Segmentes ist die Geschlechtsöffnung und an der Spitze die Öffnung des Oviductes zu sehen (Abb. 6). Das 9. Segment ist über seine ganze Länge mit seitlich abstehenden Haaren versehen, die möglicherweise Tastfunktionen übernehmen, indem sie beim Einführen der Legeröhre in ein Lückensystem der Holzoberfläche dem Weibchen anzeigen, wie tief sie in die Lücke eingedrungen ist. Die beiden Cerci am 10.

Abdominalsegment (Abb. 6) könnten möglicherweise ebenfalls eine mechanosensorische Funktion ausüben, indem sie den Weibchen als eine Art Kontaktsensor zur Orientierung innerhalb eines Lückensystems dienen. Dadurch ist gewährleistet, daß die abgelegten Eier auf einer Oberfläche aufgelegt werden und nicht in einen leeren Raum fallen. Die Anzahl der abgelegten Eier richtet sich nach der Größe des jeweiligen Lückensystems in der Holzoberfläche. Die Eier werden in jedem Fall einzeln abgelegt und nicht in Eigelegen. Es wurden innerhalb von Ritzen und Rillen im Holz bis zu 10 Eier, in sehr kleinen Hohlräumen aber auch einzelne Eier gefunden. Auch dies bestätigt die Beobachtungen von ALDERSON (1969).

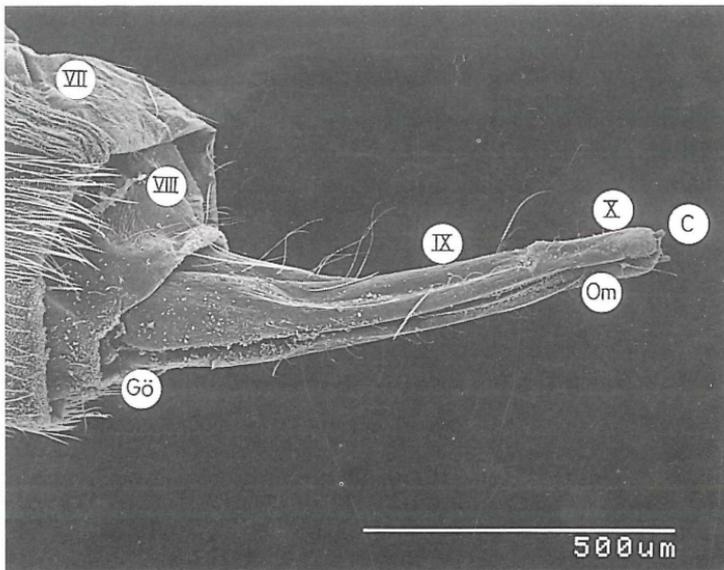


Abb. 6: Legeröhre eines adulten *Lype*-Weibchens (100x Vergrößerung). Die römischen Zahlen bezeichnen die Abdominalsegmente (VIII - X), C = Cerci (abgebrochen bei der Präparation), Gö = Geschlechtsöffnung, Om = Oviduktöffnung. Zusätzlich sind noch die über die gesamte Länge der Legeröhre angeordneten Härchen zu erkennen.

#### 4. Danksagung

Die Autoren bedanken sich ganz herzlich bei Joe Lange für die Erstellung der REM-Aufnahmen und Gudrun Schulze für die Bearbeitung der Photos. Die Teilnahme an der Westdeutschen Entomologentagung und die Erstellung dieses Manuskriptes wurde durch die Westfälische Wilhelms-Universität finanziell unterstützt.

#### 5. Literatur

ALDERSON, R. (1969): Studies on the larval biology of caddis flies of the family Psychomyiidae. Ph. D. thesis University of Wales: 1-114.

- ALECKE, C. 1998: Ökologie und Habitatbindung von *Tinodes unicolor* und *T. pallidulus* (Trichoptera; Insecta). Schöling Verlag, Münster: 1-184.
- ANDERSON, N.H., R. J. STEEDMAN, T. DUDLEY (1984): Patterns of exploitation by stream invertebrates of wood debris (xylophagy). Verh. Internat. Verein. Limnol. 22: 1847-1852.
- BENKE, A.C. (1998): Production dynamics of riverine chironomids: extremely high biomass turnover rates of primary consumers. Ecology 79: 899-910.
- BENKE, A.C., T.C. VAN ARSDALL, D.M. GILLESPIE (1984): Invertebrate productivity in a subtropical blackwater river: the importance of habitat and life history. Ecol. Monogr. 54: 25-61.
- BJARNOV, N., (1972): Carbohydases in *Chironomus*, *Gammarus* and some Trichoptera larvae. Oikos 23: 261-263.
- EDINGTON, J.M., R. ALDERSON (1973): The taxonomy of British psychomyiid larvae (Trichoptera). Freshwater Biology 3: 463-478.
- EDINGTON, J.M., A.G. HILDREW (1995): A revised key to the caseless caddis larvae of the British Isles with notes on their ecology. Freshwater Biological Association Scientific Publication 53: 11-34.
- ENGSTER, M.S. (1976a): Studies on silk secretion in the Trichoptera (F. Limnephiliidae). II. Structure and amino acid composition of the silk. Cell. Tiss. Res. 169: 77-92.
- ENGSTER, M.S. (1976b): Studies on silk secretion in the Trichoptera (F. Limnephiliidae). I. Histology, histochemistry, and ultrastructure of the silk glands. J. Morphol. 150: 183-212.
- HARMON, M.E., J.F. FRANKLIN, F.J. SWANSON, P. SOLLINS, S.V. GREGORY, J.D. LATTIN, N.H. ANDERSON, S.P. CLINE, N.G. AUMEN, J.R. SEDELL, G.W. LIENKAEMPER, K. CROMACK, JR., K.W. CUMMINS (1986): Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. Adv. Ecol. Res. 15: 133-302.
- HICKIN, N. E., (1950): Larvae of the British Trichoptera: 29 *Lype reducta*. Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A) 25: 71-74.
- HICKIN, N. E., (1954): Larvae of the British Trichoptera: 44 *Lype phaeopa*. Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A) 29: 93-95.
- HICKIN, N.E. (1968): Caddis larvae. Larvae of the British Trichoptera. Ass. Univ. Press, Inc. Cranbury New Jersey: I-XII, 1-480.
- HIGLER, L.W.G. (o.J.): De Nederlandse Kokerjufferlarven. Determinatietabel in voorbereiding. o.o.: 1-104.
- HOFFMANN, A. (1997): Autökologische Untersuchungen zur zeitlichen und räumlichen Einnischung von *Lasiocephala basalis* (Kol.) (Trichoptera, Lepidostomatidae), einer Fließgewässerköcherfliege. Dissertation Universität Marburg: 1-363.
- HURYN, A.D., J.B. WALLACE (1988): Community structure of Trichoptera in a mountain stream: spatial patterns of production and functional organization. Freshwater Biology 20: 141-155.

- JOBST, C. (1997): Autökologische Untersuchungen zur Reaktion von *Tinodes*-Larven (Psychomyiidae) auf veränderte Umweltfaktoren. Unveröff. Staatsexamensarbeit Universität Münster: 1-71.
- KHALIFA, A. (1949): Spermatophore production in Trichoptera and some other insects. Trans. R. Ent. Soc. Lond. 100: 449-471.
- LEPNEVA, S. G. (1970): Fauna of the USSR: Trichoptera. Vol. II, No. 1. Larvae and pupae of Integripalpia. Israel Program for Scientific Translations Ltd., Jerusalem: I-IV, 1-638.
- MALICKY, H. (1973): Trichoptera (Köcherfliegen). In: HELMICKE, J.G., D. STARCK, H. WERMUTH (Hrsg.). Handbuch der Zoologie. IV. Band: Arthropoda 2. Hälfte: Insecta. Lieferung 21. W. de Gruyter Berlin, New York: 1-114.
- MALICKY, H. (1983): Atlas of European Trichoptera. Series Entomologica 24, Junk, The Hague-Boston-London: IX, 1-298.
- MARTIN, M. M., J. J. KUKOR, J. S. MARTIN, D. L. LAWSON, R. W. MERRITT (1981): Digestive enzymes of larvae of three species of caddisflies (Trichoptera). Insect Biochem. 11: 501-505.
- MONK, D.C., (1976): The distribution of cellulase in freshwater invertebrates of different feeding habits. Freshwat. Biol. 6 : 471-475.
- MUNDOLF, E. (1999): Autökologische Laborstudien zum Verhalten von *Tinodes waeneri*-Larven (Insecta, Trichoptera) bei Veränderung abiotischer Milieufaktoren. Unveröff. Staatsexamensarbeit Universität Münster: 1-74.
- NIELSEN, A. (1980): A comparative study of the genital segments and the genital chamber in female Trichoptera. Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk. 23 (1): 1-200.
- PHILLIPS, E.C. (1993): Aquatic insects and fishes associated with coarse woody debris in northwest Arkansas streams. Ph.D. thesis University of Arkansas: 1-102.
- PHILLIPS, E.C. (1994): Habitat preference and seasonal abundance of Trichoptera larvae in Ozark streams, Arkansas. J. Fresh. Ecol. 9: 91-95.
- PHILLIPS, E.C. (1995): Associations of aquatic Coleoptera with coarse woody debris in Ozark streams, Arkansas. Col. Bull. 49. 119-126.
- PHILLIPS, E.C. (1996): Habitat preference of large predatory aquatic insects (Megaloptera and Odonata) in Ozark streams of Arkansas. Tex. J. Sci. 48. 255-260.
- PHILLIPS, E.C., R.V. KILAMBI (1994): Use of coarse woody debris by Diptera in Ozark streams, Arizona. J. N. Am. Benth. Soc. 13: 151-159.
- SCHÜZ, W. (1978): Über Verbreitung und Abhängigkeit der Cellulaseproduktion bei limnischen Evertebraten. Dissertation Universität Stuttgart: 1-79.
- SEDLAG, E. (1987): Bestimmungsschlüssel für europäische Köcherfliegenlarven (Insecta, Trichoptera). Übersetzt und bearbeitet von J. WARINGER. (Beiträge zur Gewässerforschung 15, 2. Aufl.). Wasser und Abwasser 29: 1-163.
- SPÄNHOFF, B. (1997): Ökologisch-faunistische Untersuchung zur Besiedlung von Totholz in Fließgewässern, unter besonderer Berücksichtigung der Trichopte-

- rengattung *Lype* (Psychomyiidae). Unveröff. Diplomarbeit Universität Münster: 1-177.
- SPÄNHOFF, B., C. ALECKE, E.I. MEYER (1999): The colonization of aquatic woody debris by Trichoptera, with special reference to the genus *Lype* (Psychomyiidae). Proc. 9th Int. Symp. Trichoptera: 349-358.
- SPÄNHOFF, B., C. ALECKE, E.I. MEYER (2000): Colonization of submerged twigs and branches of different wood genera by aquatic macroinvertebrates. Internat. Rev. Hydrobiol. 85: 49-66.
- TOBIAS, W., D. TOBIAS (1981): Trichoptera Germanica. Teil 1: Imagines. Cour. Forsch. Inst. Senckenberg, Frankfurt a.M. 49: 1-671.
- TRISKA, F.J., K. CROMACK, JR. (1980): The role of wood debris in forests and streams. In: WARING, R.H. (ed.): Forests: Fresh perspectives from ecosystem analysis. Proceedings 40th Biology Colloquium. Oregon State Univ. Press, Corvallis: 171-190.
- WARINGER, J., W. GRAF (1997): Atlas der österreichischen Köcherfliegenlarven. Facultas-Univ.-Verlag Wien: 1-286.
- WIBERG-LARSEN, P. (1995): Identification of Danish adult females of *Lype* (Trichoptera, Psychomyiidae), with notes on reproduction. Aquatic Insects 17: 65-70.
- WICHARD, W. (1988): Die Köcherfliegen. 2., erw. Aufl. Die Neue Brehm-Bücherei 512. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt: 1-79.

Bernd Spänhoff, Norbert Kaschek, Elisabeth I. Meyer  
 Universität Münster  
 Institut für Spezielle Zoologie  
 Abteilung für Limnologie  
 Hüfferstraße 1  
 D 48149 Münster

Christian Alecke  
 Fachhochschule Bonn-Rhein-Sieg  
 von-Liebig-Str. 20  
 D 53359 Rheinbach

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: [1999](#)

Autor(en)/Author(s): Spänhoff Bernd, Alecke Christian

Artikel/Article: [Ökologie holzbesiedelnder aquatischer Makroinvertebraten am Beispiel der Trichopterengattung Lype \(Psychomyiidae\) 209-224](#)