

BERICHTE

der Limnologischen Flußstation Freudenthal
Außenstelle der Hydrobiologischen Anstalt
der Max-Planck-Gesellschaft

VIII

1957

Inhaltsverzeichnis

SCHMITZ, Wolfgang	Zur Hydrochemie der Werra	1
SATTLER, Werner	Beobachtungen an den Larven von <i>Crunoecia irrorata</i> CURT. (<i>Trichoptera</i>)	18
MÜLLER, Karl	Zur Biologie des Junglachsens (<i>Salmo salar</i> L.) im Stora und Lilla Lule Älv	33
STEFFAN, August Wilhelm	Vergleichend-ökologische Untersuchungen über Wachstum und Ernährung von zwei <i>Salmo trutta</i> -Populationen des nordschwedischen Waldgebietes	60
SABANEJEW, Peter	Das Plankton des Diemel- und Edersees und sein Einfluß auf die unterhalb liegenden Flußstrecken	94
STEFFAN, August Wilhelm	Der Mikroprojektionstisch	106

Beobachtungen an den Larven von *Crunoecia irrorata* CURT. (*Trichoptera*)

Von Werner Sattler

A. Einleitung

Die *Sericostomatidae* (*Trichoptera*), zu denen die Gattung *Crunoecia* gehört, zeichnen sich durch sehr unterschiedliche, z. T. hochentwickelte Larvengehäuse aus.

Nach UHLMANN (1932) kann man 3 Kategorien (Entwicklungsstufen) von Trichopterenbauten unterscheiden: 1. Baumaterial locker und unregelmäßig angeordnet (Primärstufe), 2. Bauteile lückenlos gefügt aber den Bau noch unregelmäßig überragend (Sekundärstufe) und 3. Bauteile regelmäßig zugeschnitten und angeordnet (Tertiärstufe), hierher gehören vor allem „Quadrat-“ und „Spiralbauten“. Mit der gesteigerten Spezifizierung des Bautyps, bei der sich meist eine Einschränkung der Pluripotenz (i. e. die Fähigkeit einer Art, verschiedene Baumaterialien verschieden zu verwenden) feststellen läßt, ist naturgemäß eine entsprechende Komplikation des Bauinstinkts gekoppelt.

„Quadratbauten“, d. h. 4-kantige Köcher mit quadratischem Querschnitt, stellen die *Sericostomatiden*-Gattungen *Lepidostoma*, *Brachycentrus* und *Crunoecia* her. Besonders die Bauten der letzteren, und zwar der älteren Larven vom 5. Stadium ab (*Cr. irrorata*), zeigen außerordentliches Regelmäß. Die Bauelemente bestehen meist aus dünnen Rindenstückchen, die mit erstaunlicher Akkuratess zugeschnitten und zusammengefügt sind. Jüngere Larven verfertigen einfache, konische Sandröhrchen.

Die hier mitgeteilten Beobachtungen beziehen sich in erster Linie auf die älteren Larven.

B. Material und Methodik

Das Tiermaterial, an dem ich meine Beobachtungen anstellte, entstammt einer kleinen Quelle bei Wetzlar an der Lahn. Die im Laufe des Oktobers gesammelten Larven befanden sich durchweg im Übergangsstadium von der Sand- zur Rindenbauweise (Abb. 1).

Die Bautätigkeit der kleinen Tiere läßt sich nur mit dem Mikroskop, also nicht im Freien, verfolgen. Ich hielt die Larven in Petrischalen, in die ein flacher rauher Stein gelegt und um den herum ein 3 cm hoher, fein durchlöcherter Ring aus Celluloidband aufgestellt war. Die Schalen wurden mit Paraffin ausgegossen, wodurch Schale, Stein und Ring zu einem einheitlichen, leicht zu handhabenden Behälter zusammengefügt waren. Aus einer Kapillare wurde Wasser über den Stein geleitet. Der Ring verhinderte ein Entweichen der Tiere. Erlenlaub und Rindenteile

dienten als Nahrung bzw. Baustoff. Auch getrocknete Daphnien und zerquetschte Ephemeropterenlarven wurden gefressen.

Die *Crunoecia*-Larven zählen zur „Fauna hygropetrica“, also einer Tiergruppe, deren ökologische Nische die Grenzschicht Wasser-Luft darstellt. Demgemäß hielten sie sich vorzugsweise an den überrieselten Steinen auf, wo sie leicht mittels eines darübergebauten Binokulars und von einer kleinen Lampe beleuchtet beobachtet werden konnten.

Die Temperatur des (ungechlorten) Leitungswassers, das ich benutzte, hielt sich um + 10° C.

C. Eigene Beobachtungen

I. Biotop

Die als Fundort der Larven erwähnte Quelle ist eine kleine Rheokrene und entspringt am Fuß eines nordwärts gewendeten, bewaldeten Abhangs. Das Quellrinnsal verläuft zunächst in einem etwa 0,5 m breiten und 1,5 m langen Bett fast horizontal; daran anschließend folgt eine Strecke stärkeren Gefälles, wo sich das Wasser tief in den lehmigen Talboden eingegraben hat.

Die *Crunoecia*-Larven sind hauptsächlich auf den ersten Abschnitt des Quellrinnsals beschränkt, der sich ferner durch sandigen Untergrund, bis faustgroße, z. T. über den Wasserspiegel ragende, Steine, viel Fallaub und Geäst, doch wenig Detritus auszeichnet; Wasserstand 2—5 cm; Wassertemperatur am 18. Jan. +6,0, am 18. Jul. +9,0° C; PH am 27. Dez. 1957 6,9; Fließgeschwindigkeit (an der Oberfläche) 13 cm/sec.

Die Anfangsstrecke des Quellrinnsals ist von Gebüsch umgeben, das jedoch ca. 4 m unterhalb des Übergangs zur Gefällestrecke einer Talwiese Platz macht.

Die hygropetrischen *Crunoecia*-Larven sitzen in Wasserspiegellhöhe an den herausragenden Steinen, besonders zahlreich aber in den oberen Schichten des im Wasser liegenden Fallaubes, die, wenn auch oberhalb des Wasserspiegels befindlich, infolge Kapillarität stark durchnässt sind.

Diese Lebensstätte teilen die *Crunoecien* mit den Larven von *Helodes* (*Coleopt.*, wahrscheinlich *H. minuta* L.); *Pericoma* (*Dipt.*, *Psychodidae*, 2 Arten, eine durch stärkere Behorung von der andern zu unterscheiden); *Orphnephila* (*Dipt.*, *Orphnephilidae*); *Dixa* (*Dipt.*, *Dixidae*, wahrscheinlich *Dixa maculata* MEIG.) und von *Berea* (*Trichopt.*). Mit Ausnahme von *Helodes* sind alle genannten Formen gleichfalls typische Vertreter der Fauna hygropetrica.

Submers sind folgende weiteren Vertreter der Quellbiozoenose anzutreffen: *Gammarus pulex* (L.); *Planaria gonocephala* DUG.; *Nais* (*Oligoch.*); Larven von *Nemoura* (*Plecopt.*); solche von *Culicoides* (*Dipt.*, *Ceratopogonidae*); *Tipula* (*Dipt.*, *Tipulidae*, 2 Arten, eine durch längere Behaarung der die Terminalstigmen umstellenden Zapfen von der andern zu unterscheiden); *Dicranota bimaculata* ZETT. (*Dipt.*, *Limnobiidae*); *Chironomidae*, u. a. der Gattung *Corynoneura* und von *Trichoptera* der Gattungen *Sericostoma* (*Sericostomatidae*) und *Stenophylax* (*Limnophilidae*).

II. Ernährung

Die *Crunoecia*-Larven ernähren sich in der freien Natur offenbar rein vegetabilisch, wenn sie auch in meinen Beobachtungsschalen tierische Nahrung annahmen. Die prall gefüllten Därme von 14 im Freien gefundenen Larven enthielten ausnahmslos bräunliche Pflanzenteile von auffallend konstanter Größe (ca. 0,1—0,2 mm im Durchmesser), ein Zeichen dafür, daß die Nahrung kleingekaut wird¹⁾. Mitunter waren auch größere, längliche Pflanzenteile dabei, die durch die Kautätigkeit geldrollenartig in kleine Abschnitte zerteilt waren, die aber noch aneinanderhingen. Ein beträchtlicher Anteil der Nahrung bestand aus verholztem Gewebe (zahlreiche Gefäß-Reste), das übrige aus Blattgewebe. Algen wurden keine gefunden. Mit der schweren Aufschleißarbeit dieser Nahrung dürfte es zusammenhängen, daß der Darm der *Crunoecia*-Larven vergleichsweise sehr groß ist und nahezu die ganze Leibeshöhle ausfüllt.

Meist benagen die Larven die Holzteile und Blätter von der Fläche her, was ihnen durch die löffelförmige Gestalt ihrer 5-spitzigen Mandibeln ermöglicht wird (Abb. 2). Kleinere Nahrungsbrocken werden mit den Vorder- und Hinterbeinen festgehalten, während die Mittelbeine sie unausgesetzt betasten.

III. Lebensweise und Bauinstinkt

Sowohl im Freien wie in den Schalen bevorzugen die Larven solche Stellen, an denen die rieselnde Wasserschicht nicht dicker ist als der Köcherquerschnitt, d. h. der Köcher ragt gewöhnlich etwas über die Wasserfläche empor, wird jedoch noch von einer Wasserhaut überspannt. Trotz der beachtlichen Wasser (oberflächen)-Strömung, die an solchen Stellen herrschen und von der man sich durch aufgestreute Korkteilchen überzeugen kann, ist die Gefahr des Weggespültwerdens sehr gering: (nasse) Holzteilchen von gleicher Form und Größe wie die Köcher werden von der Oberflächenhaut fest ans Substrat gepreßt und verbleiben an derjenigen Stelle, an die man sie gelegt hat. Die Larven leben also sozusagen zwischen zwei Flächen eingeklemmt, einer unnachgiebigen, dem Substrat, und einer elastischen, der Oberflächenhaut.

Nichtsdestoweniger haben sie die bei vielen Trichopterenlarven festgestellte Gepflogenheit, beim Umherkriechen einen „Sicherungsfaden“ zu spannen. Während dieser aber beispielsweise bei *Hydropsyche* (*Hydropsychidae*) zickzackförmig am Substrat befestigt wird, also eine leiterartige Hilfsvorrichtung

¹⁾ Carnivore Trichopterenlarven verschlingen relativ große Beutetiere in toto.

für die Fortbewegung in starker Strömung darstellt, folgt er bei *Crunocia* einfach der unregelmäßigen Kriechbahn der übrigens recht trägen und wenig zum Umherkriechen neigenden Tiere. Offenbar wird er nur noch „pro forma“ gespannt.

Der in unregelmäßigen Abständen an den Untergrund geheftete Faden ist, selbst bei starker Vergrößerung, kaum zu sehen; deutlich wird sein Vorhandensein aber dann, wenn die Larve über lose Rindenteile u. dgl. hinweggekrochen ist: diese werden dann kleine Strecken von dem kriechenden Tier hinterhergezogen.

Die Trichopterenlarven produzieren das als Faden austretende Sekret in den paarigen Speicheldrüsen. Bei einigen *Polycentropidae* funktionieren diese anscheinend abwechselnd (ALM 1926), so daß einfache Fäden zustande kommen; bei *Hydropsyche* andererseits, wo beide Drüsen gleichzeitig funktionieren, stellt das ausgetretene Sekret einen deutlich erkennbaren Doppelfaden dar. Bei zahlreichen andern Formen arbeiten die Spinnrüsen zwar ebenfalls gleichzeitig, die produzierten Fäden aber lassen keine Zweiteiligkeit erkennen.

Die beiden Spinnrüsen von *Crunocia* liegen in je drei engen Schlingen längs des Darmes und sind von völlig gleichartiger Beschaffenheit. Das als Sicherungsfaden abgegebene Sekret scheint bei flüchtiger mikroskopischer Betrachtung einfache Fäden zu bilden. An den Festheftstellen jedoch, besonders nach Anfärbung (Haematoxin-Schnellmethode), erkennt man, da hier die Fäden etwas verbreitert sind, daß sie aus zwei Anteilen bestehen (Abb. 3); sonst ist von einer Zweiteiligkeit des dünnen Fadens (Durchmesser ca. $2\ \mu$) nichts zu erkennen. Ein besonderes, den Spinnfaden mit dem Substrat verbindendes Klebesekret, wie es bei andern Trichopterenlarven nachgewiesen wurde (BRICKENSTEIN 1955 u. a.), konnte nicht festgestellt werden.

Bei manchen Trichopterenlarven (z. B. *Leptocerus*, *Leptoceridae*) haben die langen Hinterbeine Tastfunktion. Bei *Crunocia* dienen die Mittelbeine diesem Zweck, bewerkstelligen jedoch auch fast ausschließlich die Fortbewegung. Zwischen dem gleichzeitigen oder abwechselnden Vorsetzen derselben wird fast stets mehrmals prüfend das Substrat betupft. Größere Objekte auf sonst glattem Grund werden, meist nach schreckhaftem Zurückziehen des Kopfes in den Köcher, durch rasche Tastbewegungen geprüft, bevor weitergekrochen wird. Nach völligem Rückzug ins Gehäuse auf sehr grobe Strömung hin werden vor dem Wiedererscheinen die Mittelbeine prüfend hervorgeschoben. Damit steht wohl in Zusammenhang, daß während des Zurückgezogeneins von den angewinkelten Extremitäten die Mittelbeine zuäußerst liegen, Vorder- und Hinterbeine aber mediad. Dies dürfte das Hervorschieben der Mittelbeine erleichtern.

Die Fortbewegung geht ruckweise vor sich, da nur die Mittelbeine den Körper vorwärts ziehen, Vorder- und Hinterbeine werden unregelmäßig nachgesetzt oder -geschleift. Außer im Augenblick des Vorwärtsziehens sind die

Mittelbeine ihrer Tastfunktion entsprechend stets weit vorwärts gestreckt; der Kopf ist während des Kriechens ventrad abgewinkelt, was wohl in Zusammenhang mit dem Auftragen des Sicherungsfadens auf den Untergrund steht (Abb. 1).

Der vierkantige Köcher der erwachsenen Larve ist 7—9 mm lang, vorn 1,7—2,0 mm und hinten 1,0—1,4 mm breit. Er verbreitert sich also, ebenso wie auch die glatte, gerade runde Sandröhre der jugendlichen Larve, nach vorne zu. Die Hinteröffnung beider Gehäuseformen ist mit einer Sekretmembran versehen, in deren Mitte sich ein kreisrundes oder ovales Loch befindet. Die Rindenbauelemente sind in Form eines Sechsecks, an dem zwei gegenüberliegende Seiten etwas länger als die übrigen sind, zugeschnitten. Sie werden zu dem vierseitigen Köcher zusammengefügt und zwar quer zur Körperlängsachse und derart, daß die Teile der Rücken- und Bauchfläche des Köchers einerseits und die der Lateralflächen andererseits auf gleicher Höhe sitzen; jedoch sind die Lateralflächen gegenüber Rücken- und Bauchfläche um eine halbe Bauteilbreite nach vorn verschoben und ragen demzufolge an der Mündung weiter vor. Ferner sitzen dadurch die Bauteile zweier aneinander grenzender Flächen auf Luke, und die Köcherkanten verlaufen zickzackförmig (Abb. 4). Nur selten kommt es vor, daß eine Larve so im Köcher sitzt, daß die Gehäuseflächen mit den vorragenden Bauteilen dorsal und ventral liegen.

Aus dem Köcher vertrieben, zeigten die Larven sich nicht in der Lage, einen neuen zu bauen. Zwar lebten sie mehr als 3 Wochen, umgaben sich mit einem wirren Gespinnst, starben aber schließlich. Da viele Trichopterenlarven ohne weiteres Ersatzköcher bauen können, ist anzunehmen, daß diese Unfähigkeit eine Folge der hohen Spezialisierung des Bauinstinktes, also eine Äußerung der damit verbundenen Pluripotenz einschränkung, darstellt.

Phryganea-Larven (*Phryganeidae*) andererseits, deren „Spiralbauten“ gleichfalls der Tertiärstufe entsprechen, vermögen sehr wohl in der gleichen Situation von Grund auf einen neuen Köcher zu bauen und zwar sogar unter Verwendung fertig zugeschnittener Bauteile (Papierschnitzel), die 3 bis 4 mal so breit sind, wie die natürlichen (eigene Beobachtung).

Nach dem Übergang zur Rindenbauweise bricht i. d. R. der Sandabschnitt mit der Köcherverschlußmembran früher oder später weg. Die Larve befestigt dann den Köcher, indem sie von dessen Mündung zur Unterlage ein Fadenbündel spannt (das auch zu einem die Mündung verschließenden, lockeren Gespinnst erweitert sein kann), wodurch das Gehäuse schräg oder senkrecht vom Untergrund absteht. Sodann dreht sie sich in der Köcherröhre um und beginnt vom Rande der Hinteröffnung aus zentripetal eine neue Sekretmembran einzubauen, deren konzentrische Fadenanordnung sie durch pendelnde, etwa 45° umfassende, seitliche Kopfbewegungen bewirkt, wobei die neuen Fäden genau auf die Kante der jeweils fertiggestellten Membranfläche aufgetragen werden. Von Zeit zu Zeit wird auch der übrige Körper um seine Längsachse gedreht. So wächst die Membran wie eine sich schließende Irisblende langsam zu. Ist die Öffnung schließlich so eng geworden, daß das

Tier mit der Stirn den Rand derselben berührt, so stellt es seine Arbeit ein, dreht sich um und durchnagt das Fadenbündel an der Köchermündung. Das Herstellen der Verschlussmembran erfordert 1—2 Stunden. Durch ihren Einbau werden die hintersten Bauteile der dorsalen und ventralen Köcherfläche gewöhnlich schräg nach innen gezogen (Abb. 4).

Trotz des O₂-reichen Milieus führen die *Crunoecia*-Larven die wohl bei sämtlichen Trichopteren üblichen dorsoventralen Respirationsschwingungen mit dem Abdomen aus, die in erster Linie dazu dienen, Wasser durch den Köcher zu treiben. Beiläufig werden auch die Exkremente aus der hinteren Köcheröffnung ausgestoßen. Die langen Borsten am Hinterende des Tieres fahren bei den Bewegungen kreuz und quer in der Öffnung umher und verhindern so ein Verstopfen.

Meist ist nach dem Abbrechen des Hinterteils der Köcher zu kurz geworden. Die Larve muß vorne neu anbauen; dazu verfährt sie folgendermaßen:

Sie kriecht umher, immer mit den Mittelbeinen die Umgebung abtastend, bis sie auf ein größeres Stück Rinde stößt und klammert sich an dessen Rand derart fest, daß der Köcher ungefähr rechtwinklig dazu steht. Unter abwechselndem Abbiegen des ventrad angewinkelten Kopfes nach rechts und links beginnt die Larve nun mit ihren löffelförmigen Mandibeln eine bogenförmige Rinne in das Rindenstück zu nagen. Die abgebissenen Holzteile werden von Zeit zu Zeit mit vorgestrecktem Kopf und weit auseinandergespreizten Mandibeln der Strömung preisgegeben; ob auch welche gefressen werden, sei dahingestellt. Offenbar werden zum Ausnagen der Rinne solche Stellen ausgesucht, an denen das Rindenstück einen rundlichen Vorsprung hat, so daß, wenn bei entsprechender Tiefe der Rinne der Vorsprung abbricht, ein Roh-Bauelement mit annähernd elliptischem Umriß entsteht (Abb. 5).

Maßgebend für die Größe der Bauelemente ist der Abstand der Mandibelspitzen vom (im Prothorax gelegenen) Drehpunkt des Körpervorderendes beim Ausnagen der Rinne. In Abb. 6 sind die Krümmungsgrade von jeweils 7 Rinne gegenübergestellt, deren Herstellungstermine etwa 1¹/₂ Monate auseinanderliegen. Das während dieser Periode erfolgte Larvenwachstum bedingte die Vergrößerung der zu den jeweiligen Kreisbogenausschnitten gehörenden Radien (Verhältniszahlen). Für die Größe der Bauteile, mithin für den Breitenzuwachs des Köchers, ist demnach das Längenwachstum des Tieres maßgebend.

Die normale Extremitätenstellung der Larve eignet sich gut zum Ergreifen des Rindenovals. Die hakenartigen Vorderbeine erfassen dessen vorne liegende schwach gebogene Längskante, die Mittel- und Hinterbeine die seitlichen Schmalkanten vor bzw. hinter der stärksten Krümmung (Abb. 7 a). Dies ist die Ausgangsstellung zu der nun einsetzenden Arbeit des Zuschneidens. Da sämtliche Extremitäten zum Handhaben des Bauteils benötigt werden, befestigt sich das Tier auf ähnliche Weise am Untergrund wie bei der Herstellung der Verschlussmembran. Beim Begradigen der Kurven des Roh-Bauteils verläuft stets die Transversalachse des Kopfes parallel zur Bauteil-

kante und nicht, wie man wegen des seitwärtigen Bewegungsmodus der Mandibeln annehmen möchte, senkrecht dazu. Die Larve braucht also während der Arbeit das Rindenstück niemals umzuklappen, sie dreht es immer nur in der gleichen Ebene.

Zunächst erhebt sich die Frage, wie die Larve dem elliptischen Rindenstück die Form des länglichen Sechsecks zu geben vermag. Optische Kontrolle des Zuschneidens scheidet aus: Erstens ist das Sehvermögen der Trichopterenlarven ohnehin gering (sie besitzen nur einfache Stemmata), und zweitens befindet sich das Rindenstück während der Bearbeitung stets so dicht vor den Sehorganen, daß das Tier, selbst bei gutem Sehvermögen, es unmöglich als ganzes überblicken könnte. Es bleibt also nur der Tastsinn.

Um die beiden längeren Seiten des Sechsecks herzustellen, faßt die Larve in der beschriebenen Weise das Rindenoval und benagt (vornehmlich) die Mittelpartie der vorne liegenden Längskante (deren Seitenpartien weniger, weil ihr da die eigenen Vorderbeine im Wege sind), bis die Biegung sich allmählich einer Geraden nähert. Die gegenüberliegende Längskante wird währenddessen auf die Köchermündung aufgestützt (Abb. 7a). Nach einer Weile dreht die Larve das Bauteil um 180° herum, stützt die bearbeitete Kante auf die Köchermündung auf und beginnt, die andere Längskante des Ovals zu begradigen. Von Zeit zu Zeit jedoch hält sie inne und führt mit dem Bauteil eine schaukelnde Bewegung aus, wie sie in Abb. 7a durch die Pfeile angedeutet ist. Dabei bleiben die rückwärtige Kante des in Bearbeitung befindlichen und die Vorderkante des Bauteils an der Köchermündung in Kontakt. Je nach der evtl. noch vorhandenen Krümmung der rückwärtigen Kante des neuen Bauteils bewegt sich diese dann auf der (geraden) Vorderkante desjenigen an der Köchermündung wie die Kufe eines Schaukelstuhls auf dem Fußboden. Zweifellos dient das Aufstützen und die Bewegung dazu, die Parallelität der beiden längeren Sechseckseiten zu kontrollieren; das Hin- und Herschaukeln obendrein der Feststellung, ob die aufgestützte Kante bereits geradlinig oder noch gebogen ist. Im letzteren Fall wird das Bauteil wieder herumgedreht und die betreffende Kante erneut bearbeitet.

Nun müssen an den stark gekrümmten Schmalseiten des Ovals die winkelig zueinander liegenden Geraden angebracht werden. Dazu dreht die Larve das Bauteil so, daß seine Längsachse parallel zu der des Körpers verläuft. Es wird dabei, wie in Abb. 7b gezeigt, mit den Extremitäten erfaßt. Ein Vorderbein ergreift den Rand in der Mitte der stärksten Krümmung, das andere am Beginn eines der bereits begradigten langen Abschnitte. Unter Abbiegen des Kopfes nach rechts bzw. links wird der jeweils zwischen den Vorderbeinen befindliche Rand solange benagt, bis dessen Krümmung ungefähr begradigt ist.

Es muß vermerkt werden, daß die zweifache Begradigung dieser künftigen Seitenpartien des Bauelementes i. d. R. nicht so vollkommen ist wie diejenige

des Vorder- und Hinterrandes. Oft ist davon kaum etwas zu bemerken, und die Seitenpartien sehen nicht viel anders aus als am unbearbeiteten Bauteil. Diese Ungenauigkeit wird dadurch verständlich, daß die Larve hier sozusagen „aus freier Hand“ arbeitet, während sie bei der Begradigung von Vorder- und Hinterkante, wie wir sahen, den bereits vorhandenen Köcher als eine Hilfsvorrichtung — quasi als „Meßwerkzeug“ — benutzte.

Im folgenden Arbeitsgang wird auf der künftigen Innenfläche des Bauteils eine Konkavität eingenagt. Dazu erfaßt die Larve in der Grundstellung das also nunmehr länglich-hexagonale Bauteil und benagt seine körperwärts liegende Fläche unter kreisenden, seitlichen und vor- und rückwärtigen Kopfbewegungen. Die größte Eintiefung kommt in die Mitte zu liegen, weil die Larve beim Ausnagen weniger oft an die Seitenteile heranreicht, da sie hier mit den Wangen an ihre Extremitäten stößt. Diese Aushöhlung der Bauteile bedingt das im Querschnitt annähernd kreisförmige Köcherlumen. Ein besonderes Zuschragen der Seitenränder in radialer Richtung zum Köcherlumen, von dem NIELSEN (1942) auf Grund von Köcheruntersuchungen spricht, habe ich nicht beobachten können²⁾.

Somit hat das Rindenstück seine endgültige Form erhalten und muß nun noch der Köchermündung angefügt werden. Dazu stützt die Larve, ebenso wie beim Begradigen der langen Kanten, das Bauteil auf die Köchermündung, zieht den Kopf zurück und füllt zunächst die schmale Lücke zwischen dem neuen Bauteil und der Köchermündung mit einem dichten Fadenwerk aus. Dann wird das bis dahin etwas schräg nach außen abstehende Bauteil (Abb. 7 c) herangezogen und an den Seiten gleicherweise befestigt. Damit ist es in seiner endgültigen Lage, und die Larve beginnt unter pendelnden Kopfbewegungen den neuen Bezirk ihrer Köcherwandung mit einer Sekrettapete zu versehen, die an das erwähnte Gespinstwerk in den Lücken anschließt. Die geschlossen die gesamte Innenwand des Gehäuses überziehende Tapete ist innen völlig glatt; präpariert man jedoch die Bauteile vorsichtig ab, so erkennt man, daß das Gespinstrohr außen mit rippenartigen Erhöhungen bedeckt ist, die genau das Sechseckmuster der Bauteile wiedergeben. Dies ergibt sich aus der erwähnten Ausfüllung der Lücken mit Gespinst. Zum Schluß wird das die Larve am Unterrand verankernde Fadenbündel durchbissen.

Die Herstellung und der Einbau eines neuen Bauelements beanspruchen mehrere Stunden.

²⁾ Die von WESENBERG-LUND (1943) geäußerte Annahme (*Crunoecia* und *Phryganea* betreffend): „... Ich kann mir nichts anderes denken, als daß genaue Untersuchungen früher oder später zeigen werden, daß die Länge der Stücke von dem Winkel zwischen Kopf und Prosternum bestimmt wird“, erweist sich durch die geschilderten Beobachtungen als prinzipiell richtig. Die vom gleichen Autor vermutete Mitwirkung des bei einer Anzahl Trichopterenlarven auftretenden „Prosternalhornes“ als Maßstab beim Gehäusebau kann ich indessen für *Crunoecia* nicht bestätigen.

Soweit die normalen Vorgänge. —

Gewisse Abnormitäten zeigen, daß die als Folge der hochspezifizierten Bauweise zu wertende Einschränkung der Pluripotenz, für die ja, wie wir sahen, Anhaltspunkte gegeben sind, allerdings noch nicht zu einer völligen „Unipotenz“ fortgeschritten ist: die Larven vermögen nach dem Wechsel von der Sand- zur Rindenbauweise ohne weiteres wieder zur Sandbauweise überzugehen, wenn man sie in Schalen mit Sanduntergrund und wenig Rindenteilen setzt. Dann können Köcher entstehen, die aus abwechselnden Sand- und Rindenzonen zusammengesetzt sind (Abb. 8); stehen zahlreiche Rindenteile zur Verfügung, so werden diese aber eindeutig bevorzugt („Prävalenz“). Jedoch vermögen die Larven weder Grashalme oder weiche Laubteile noch Papier zu verwenden (letzteres auch dann nicht, wenn es in Bauteilgröße und -form zugeschnitten wurde, vgl. dagegen *Phryganea*, s. o!). Der Bauinstinkt von *Crunoecia* zeigt also, trotz seiner komplizierten Ausprägung, noch eine gewisse Plastizität, die freilich bedeutend geringer ist als bei zahlreichen andern Trichopterenlarven (z. B. *Limnophilidae*; UHLMANN, 1923, 1924, 1932).

An den Köchern, bei welchen zwischen zwei Rindenabschnitte eine längere Sandzone eingeschaltet wurde, fällt auf, daß die vier Flächen des vorderen Rindenabschnittes genau parallel zu denen des hinteren verlaufen. Diese — zunächst etwas verblüffende — Tatsache erklärt sich wohl einfach dadurch, daß beim Umherkriechen des Tieres ja eine der vier Flächen der hinteren Rindenzone dem Untergrund flach aufliegt, und daß es demzufolge auch eine bestimmte Lage in dem innen runden Köcher einzunehmen gezwungen ist, welche bewirkt, daß das erste neue Rindenstück an der richtigen Stelle der kreisrunden Sandmündung angebaut wird.

Zusammenfassung

Der Biotop der hygropetrischen Larven wird beschrieben.

Darmuntersuchungen ergaben, daß die natürliche Nahrung aus dem Gewebe (auch verholztem) höherer Pflanzen besteht, das sorgfältig kleingekaut wird. Die Mandibeln lassen Anpassungen an die Ernährungsweise erkennen.

Die Larve spinnt beim Umherkriechen einen unregelmäßigen „Sicherungsfaden“, der an den Anheftestellen Zweiteiligkeit erkennen läßt. Die langen Mittelbeine haben Tastfunktion, gleichzeitig bewerkstelligen sie die Fortbewegung. Das Herstellen der Köcherverschlußmembranen und das Zuschneiden der vegetabilischen, länglich-hexagonalen Bauteile und ihr Anfügen an den Köcher werden eingehend beschrieben. Es stellte sich u. a. heraus, daß zunächst aus größeren Rindenstücken kleine elliptische Teile herausgenagt werden, für deren Länge der Abstand der Mandibelspitzen vom Prothorax maßgebend ist. Die Parallelität der beiden längeren Sechseckkanten und deren Geradlinigkeit kontrolliert die Larve durch bestimmte mit dem Bauteil

ausgeführte Bewegungen, wobei der Köcher als eine Art Meßwerkzeug benutzt wird. Bei der zweifachen Begradigung der Seitenpartien des Bauteils spielt der Normalabstand der Vorderbeine voneinander eine Rolle. Der Bauinstinkt zeigt trotz der hochspezifizierten Bauweise noch eine gewisse Plastizität.

Literatur

- ALM, G. — 1926 — Beiträge zur Kenntnis der netzspinnenden Trichopterenlarven in Schweden. Int. Rev. Hydrobiol., Bd. 14, S. 233-275.
- BRICKENSTEIN, Caroline — 1955 — Über den Netzbau der Larve von *Neureclipsis bimaculata* L.. Abh. Bayr. Acad. Wiss., Math.-naturw. Klasse, H. 69, S. 1-44.
- NIELSEN, A. — 1942 — Über die Entwicklung und Biologie der Trichopteren mit besonderer Berücksichtigung der Quelltrichopteren Himmerlands. Arch. Hydrobiol., Suppl.-Bd. XVII, S. 255-631.
- ROUSSEAU, E. — 1921 — Les larves et nymphes aquatiques des insectes d'Europe. Bruxelles.
- UHLMANN, E. — 1923 — Genotypisches und Phänotypisches bei Insektenbauten. Verh. Dtsch. Zool. Ges., Bd. 28, S. 44-46.
- UHLMANN, E. — 1924 — Über Pluripotenz, Spezifikation und Entwicklungsbahnen im Bauinstinkt der Trichopterenlarven. Verh. Dtsch. Zool. Ges., Bd. 29, S. 99-102.
- UHLMANN, E. — 1932 — Instinkt und Entwicklung unter besonderer Berücksichtigung des Bauinstinkts der Trichopterenlarven. Jena Z. Naturw., Bd. 67.
- ULMER, G. — 1909 — *Trichoptera* (in BRAUER: Die Süßwasserfauna Deutschlands). Jena.
- ULMER, G. — 1925 — *Trichoptera* (in SCHULZE: Biologie der Tiere Deutschlands). Berlin.
- WESENBERG-LUND, C. — 1943 — Biologie der Süßwasserinsekten. Berlin-Wien.

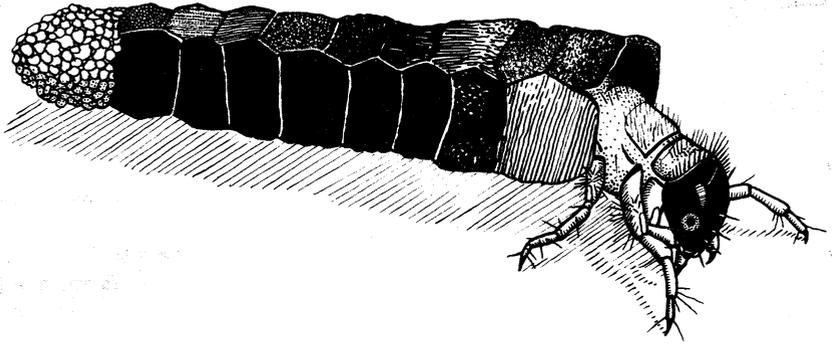


Abb. 1: Kriechende Larve; Vorderbeine unter dem ventrad angewinkelten Kopf eng angezogen, Mittelbeine weit vorgestreckt; Köcherhinterende aus Sand.

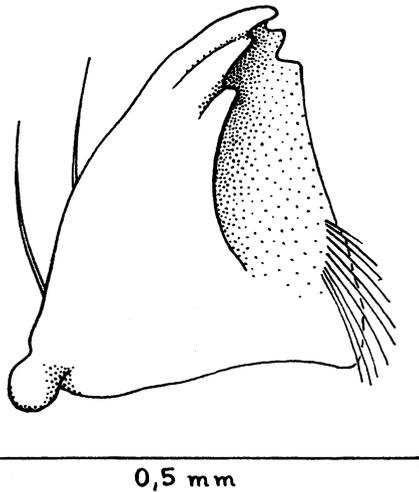


Abb. 2: Rechte Mandibel; Schrägaufsicht auf die Innenseite.

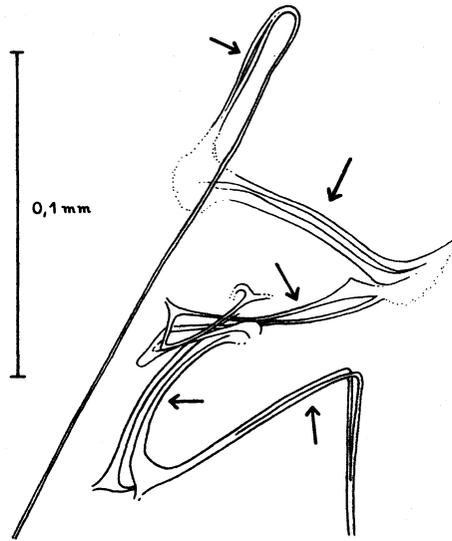


Abb. 3: Anheftstellen eines Spinnfadens; die Pfeile weisen auf die Stellen hin, an denen seine 2-Teiligkeit deutlich zu erkennen ist.

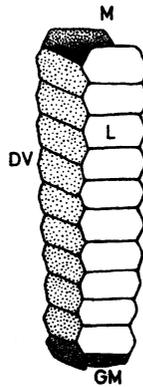


Abb. 4: Halbschematische Darstellung eines Rindenköchers; DV: Dorsal- bzw. Ventralfläche, GM: konvex vorgewölbte Gespinnstmembran am Köcherhinterende, L: Lateralfäche, M: Köchermündung.

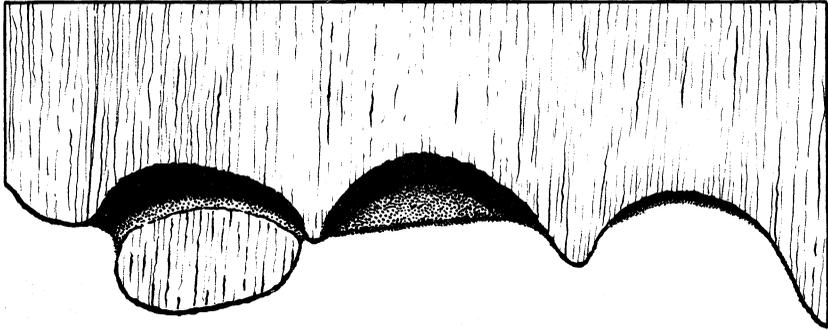


Abb. 5: Ausschnitt eines Rindenstückes, aus dessen Rand drei Bauteile, zwei ganz und eines halb, herausgenagt worden sind.

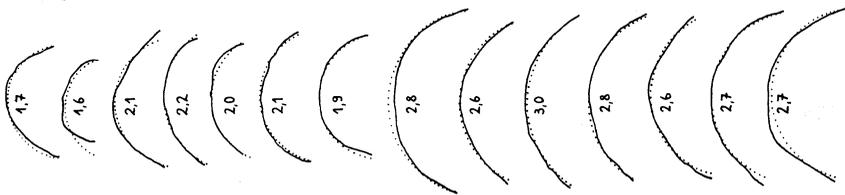


Abb. 6: Krümmungsgrade von 14 Rinnen, die beim Herausnagen von Bauteilen aus Rindenstücken entstanden sind; der Herstellungstermin der 7 oberen liegt $1\frac{1}{2}$ Monate früher als der der 7 unteren; Zahlen: zugehörige Radien (Verhältniszahlen), die gestrichelten Kreisabschnitte entsprechen den angegebenen Zahlen.

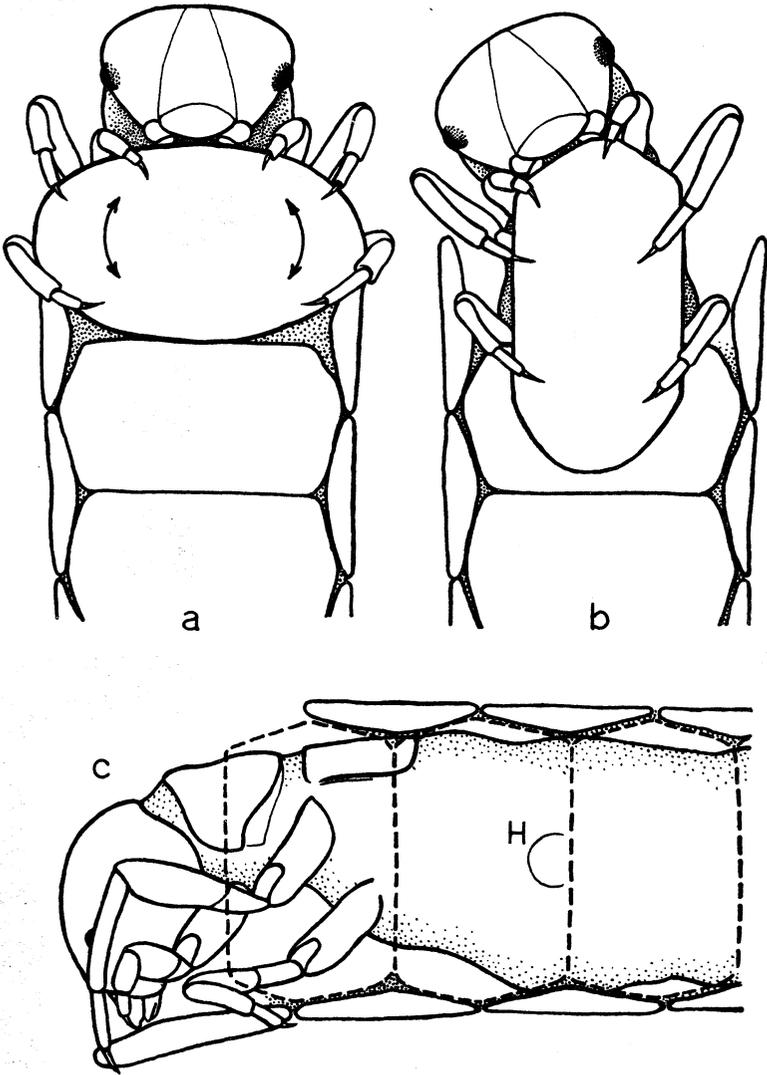


Abb. 7: Larve beim Zuschneiden und Anfügen eines neuen Bauelementes; a und b: Ventral-, c: Lateralansicht; Behorung weggelassen; etwas schematisiert; die in c gestrichelt angedeuteten Bauteile der Seitenfläche des Köchers sind durchsichtig gedacht; H: Höcker zum Festhalten des Köchers (nähere Erläuterungen im Text).

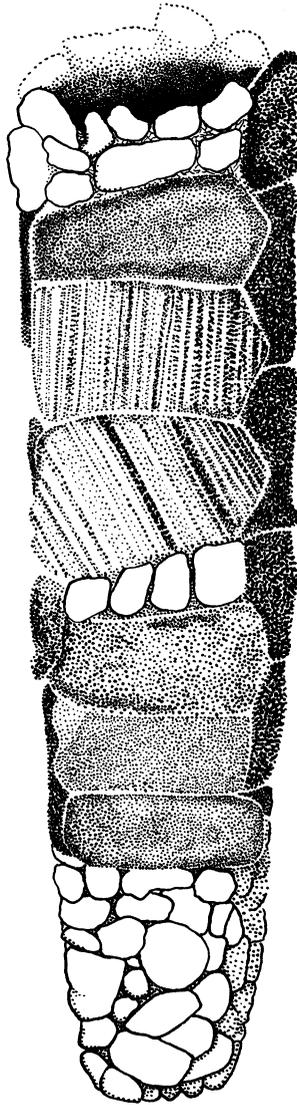


Abb. 8: Köcher mit abwechselnden Rinden- und Sandzonen (im ganzen relativ unregelmäßig).