

Abhandlungen
der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

Neue Folge. Heft 69

1955

Über den Netzbau der Larve
von *Neureclipsis bimaculata* L.
(Trichopt., Polycentropidae)

von

Caroline Brickenstein

in München

Vorgelegt von Herrn Karl v. Frisch am 4. Februar 1955

Mit 39 Abbildungen im Text und auf 3 Tafeln

München 1955

Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften

In Kommission bei der C. H. Beck'schen Verlagsbuchhandlung München

Die Arbeit wurde im zoologischen Institut der Universität München (Dir. Prof. K. v. Frisch)
auf Anregung und unter Leitung von Prof. W. Jacobs durchgeführt.

INHALTSVERZEICHNIS

I. Einleitung	5
II. Material und Methode	5
III. Biologie von <i>Neureclipsis bimaculata</i> L.	6
IV. Die Spinndrüsen und ihre Sekrete	8
V. Der Netzbau	14
1. Das einleitende Bauverhalten	14
a) Der Ablauf des einleitenden Bauverhaltens	14
b) Das Appetenzverhalten	15
c) Reaktionen auf Störung	16
d) Die Wahl des Bauplatzes	23
2. Der Wohnröhrenbau	25
a) Die Konstruktion der Wohnröhren auf 4 verschiedenen Bauplätzen	25
b) Die Bewegungsformen	29
3. Der Anbau des Fangtrichters	31
a) Einfluß von Strömung und Bausubstrat auf die Form der Fangnetze	31
b) Die Konstruktion der Fangtrichter	33
c) Die Bewegungsformen	39
VI. Zusammenfassung der Ergebnisse	43
VII. Schriftenverzeichnis	44

I. EINLEITUNG

Die Larven der Trichopteren lassen sich in zwei morphologisch-biologische Gruppen gliedern (KLA-PALEK 1893):

1. Die orthognathen, eruciformen Larven. Sie verspinnen Sand, Steinchen und Pflanzenteile mit dem Sekret der Labialdrüsen zu transportablen, köcherartigen Wohngehäusen. Diese Köcher umgeben das weiche Abdomen der Larven und werden bei der Nahrungssuche mitgeschleift. Der Köcherbau wurde schon von vielen Autoren untersucht (Zusammenfassungen s. GORTER 1931, WESENBERG-LUND 1913, 1943).

2. Die prognathen, campodeoiden Larven. Über ihre Lebensweise berichteten ALM (1914, 1917, 1926), BREHM (1909), BUHK (1920), ESBEN-PETERSEN (1907, 1908), NIELSEN (1942) und vor allem WESENBERG-LUND (1911, 1912, 1913, 1943). Diese Autoren beschrieben Gespinste, die die Larven mit dem Sekret ihrer Labialdrüsen verfertigen. Im Gegensatz zu den eruciformen bauen sich die campodeoiden Larven festsetzende Gänge oder Röhren unter Steinen oder im Pflanzenwuchs ihrer Wohngewässer; sie verfestigen ihre Gespinste in der Regel nicht mit anderem Baumaterial. Oft werden an diese Röhren Gespinstnetze angewebt, die dem Nahrungsfang dienen. Mit die schönsten dieser Netze baut die Larve von *Neureclipsis bimaculata* L. in Abflüssen von Seen. ESBEN-PETERSEN (1907, 1908), ALM (1914, 1917, 1926) und WESENBERG-LUND (1911, 1912, 1913, 1943) befaßten sich besonders mit dem Netzbau und der Lebensweise dieser Art. Weil sie die Larven aber nicht in fließendem, sondern in stehendem Wasser beobachteten, konnten sie nur Vermutungen über die Entstehung der trichterförmigen Fangnetze äußern.

Aufgabe dieser Arbeit war, den Aufbau der Netze der Larven von *Neureclipsis bimaculata* L. unter möglichst natürlichen Bedingungen zu untersuchen und dabei ein Verhaltensinventar der Larven aufzunehmen. Ferner sollte möglichst weitgehend geklärt werden, welche Bedeutung den Umweltbedingungen für die Art des Netzbauwerks zukommt.

II. MATERIAL UND METHODE

Die Netze der Larven von *Neureclipsis* sind im Sommer in großer Anzahl in den Abflüssen der bayerischen Seen zu finden. Mein Untersuchungsmaterial stammte aus der Würm zwischen Starnberg und Leutstetten und aus den Wasserläufen, die die Osterseen südlich des Starnberger Sees miteinander verbinden. An diesen Stellen machte ich auch Freilandbeobachtungen. Die Schilfhalme und Äste, an denen die Tiere Fangnetze

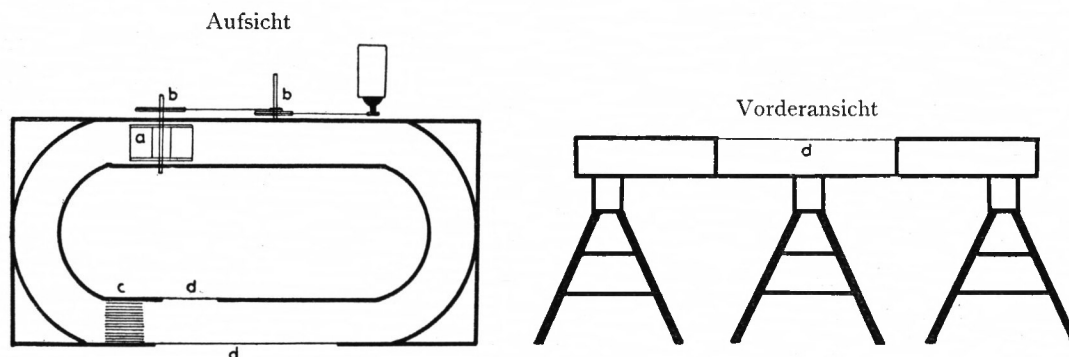


Abb. 1. Strömungsbecken (nähere Erklärung im Text). Zeichenerklärung: a Flügelrad; b Übersetzung; c Gleichrichter; d Glasscheiben.

gesponnen hatten, wurden gesammelt und einige Zeit aufs Trockene gelegt. Die Larven krochen dann schon nach wenigen Minuten aus ihren Gespinsten hervor und konnten abgesammelt werden. Zum Transport wurden Gläser mit feuchtem Filtrierpapier verwendet.

Die Larven wurden im Institut in einem Strömungsbecken gehalten (Abb. 1). Die 4 m lange, 25 cm breite und 20 cm tiefe rennbahnartige Wasserrinne führte Grundwasser, das durch ein Flügelrad (a) angetrieben wurde. Mit Hilfe verschiedener Übersetzungen konnte die Strömungsgeschwindigkeit so geregelt werden, daß sie den Freilandverhältnissen entsprach. Um die Strömung gleichmäßig und wirbelfrei zu halten, waren Gleichrichter und Siebe eingebaut. Strömungsverlauf und Geschwindigkeit wurden mit Schwimmkörpern gemessen. Zur Beobachtung waren im vorderen geraden Teil der Rinne Seitenwände und Boden durch planparallele Glasscheiben ersetzt (d). So konnte man die Tiere von außen mit dem Binokular betrachten, wenn sie an der Glaswand oder dicht dahinter ihre Netze an Schilfhalmen bauten. Damit die Bewegungen von allen Seiten zu verfolgen waren, wurden häufig Spiegel als Bausubstrat geboten. In der durchschnittlichen Sommertemperatur von 18°–23° bewegten sich die Larven für den Beobachter zu schnell. Um die Bewegungen zu verlangsamen, kamen die Tiere vorübergehend in Grundwasser von 9°. Weil sie vorwiegend im Dunkeln bauten, beobachtete ich hauptsächlich nachts bei Rotlicht. Die meisten Bewegungsfolgen sind nach Serienblitzlichtaufnahmen gezeichnet.

III. BIOLOGIE VON *NEURECLIPSIS BIMACULATA* L.

Über die Paarung von *Neureclipsis* liegen meines Wissens noch keine Beobachtungen vor. Nach meinen Freilandbeobachtungen erfolgt die Paarung nicht im Flug, sondern am Ufer an Schilfhalmen. Vor der Copula laufen die Imagines beider Geschlechter an Schilfhalmen auf und nieder. Begegnen sie sich, so läßt sich das Weibchen meist fallen; es kann aber auch weiterlaufen oder ruhig sitzenbleiben. Im letzten Fall ist es wahrscheinlich paarungsbereit. Dann folgt ein gegenseitiges Betrillern mit den Fühlern. Während das Weibchen in seiner Stellung verharrt und mit den Fühlern zittert, läuft das Männchen am Weibchen vorbei, stellt sich direkt dahinter und betrillert so lange dessen Flügel, bis diese gelüftet werden. Daraufhin schiebt sich das Männchen mit seinem Vorderkörper unter die Flügel des Weibchens, betastet dessen Abdomen und dreht sich blitzschnell um. Es umklammert mit den Genitalanhängen den Hinterleib des Weibchens und legt seine Flügel dachartig über die der Partnerin. Werden die Tiere während der nun folgenden Copula gestört, so zieht das größere Weibchen das kleinere Männchen im Fluge mit sich fort.

Die Eiablage konnte ich im Freiland nicht beobachten. Im Strömungsbecken legten die Weibchen ihre Eier etwa 24 Stunden nach der Begattung ab. Von einer Luftschicht umgeben, suchten die unter Wasser kriechenden oder schwimmenden Weibchen einen Platz zur Eiablage an Schilfhalmen oder an der Wand des Strömungsbeckens auf. Wie bei den übrigen Polycentropiden wird der Laich mit einer nicht quellbaren Substanz festgekittet. Da auch einige Laichhaufen an der vorderen Wand des Strömungsbeckens abgelegt wurden, konnte ich das Ausschlüpfen der Junglarven genau verfolgen. Die ersten Larven schlüpften bei einer Wassertemperatur von 18°–23° 8 Tage nach der Eiablage, die letzten desselben Laichhaufens 6 Tage später.

Nach dem Ausschlüpfen verhaken sich die Larven mit den Festhaltern auf dem Laichhaufen und bleiben so meistens 10 Minuten lang ruhig liegen. Anschließend kann man die ersten Spinnbewegungen sehen. Bereits in der ersten Nacht bauen die Junglarven eine Wohnröhre mit Fangtrichter. Diese Fangnetze gleichen im Aussehen denen der älteren

Larve, die bereits von WESENBERG-LUND, ALM und ESBEN-PETERSEN beschrieben wurden. Ich gebe kurz den Grundbauplan an: An eine bleistifthülsenartige Gespinströhre von der Länge der Larve schließt sich ein reusenartiger Gespinnsttrichter an, dessen Öffnung der Strömung zugekehrt ist. Der Fangtrichter kann entweder geradegestreckt oder mehr oder weniger gebogen sein (Abb. 2). Die Fangnetze der Larven des ersten Stadiums haben eine Öffnung von 3 mm Durchmesser und eine Gesamtlänge von 4–6 mm; die Larven des letzten Stadiums aber können bis zu 20 cm lange Netze bauen.

Über die Frage, wie lange die Larven an ihrem Fangnetz bauen und in welchen Abständen sie ihre Gespinste erneuern, äußerten die Autoren die verschiedensten Vermutungen. Stichhaltige Angaben liegen jedoch nicht vor.

Aus technischen Gründen gelang es zwar nicht, die Tiere vom Ei bis zur Imago zu züchten, jedoch konnte ich frisch gefangene Larven aller 6 Stadien durch mehrere Tage hindurch beim Bauen beobachten.

Von 103 Larven (alle Stadien) benötigten die meisten zweieinhalb Tage zum Anlegen des Netzes, manche aber auch nur zwei, andere bis zu sechs Tagen. Larven des letzten Stadiums bauen in einer Nacht eine 2 cm lange Wohnröhre mit einem Fangtrichter von etwa 6,5 cm Länge und einem Öffnungsdurchmesser von 4,5 cm. In der darauffolgenden Nacht wird der Fangtrichter um etwa 8 cm verlängert und weist dann einen Öffnungsdurchmesser von 6,5 cm auf. In der dritten Nacht erreichen die Gespinste eine Gesamtlänge von 17 cm bei einem Öffnungsdurchmesser von 9 cm. Auf dieser Größe bleiben die Netze meist stehen und werden in den folgenden Nächten innen, von der Wohnröhre zur Netzöffnung fortschreitend, übersponnen.

Nach einigen Tagen hat die äußere, älteste Netzschicht ihre Elastizität verloren und löst sich ab, darunter kommt dann das neue Gespinnst zum Vorschein. Treten keine größeren Störungen auf, so verbleiben die Tiere oft mehrere Wochen in demselben Gespinnst, bespinnen es währenddessen immer neu von innen und bessern die Löcher aus, die durch vorbeitreibende Gegenstände gerissen wurden.

Schon ESBEN-PETERSEN (1908), WESENBERG-LUND (1943) und ALM (1926) wiesen darauf hin, daß die Larven ihr Netz zum Planktonfangen benutzen. Da die Öffnungen der Netze gegen die Strömung gerichtet sind, wird das durchfließende Wasser, das stets freischwimmende Organismen aus dem See mit sich führt, filtriert. Dabei treiben größere Tiere wie Daphnien und Insektenlarven bis in die Wohnröhre hinein. Die Larve, die tagsüber meist in der Wohnröhre auf der Lauer liegt, reagiert erst, wenn sie von ihrer Beute berührt wird, erfaßt sie mit den Mandibeln und frißt sie. Die Überreste des Mahles werden an der Röhrenwandung festgesponnen und gelangen mit der Zeit durch wiederholtes Bespinnen der Röhre nach außen. Bei reichem Fang werden auch lebende Daphnien eingesponnen und

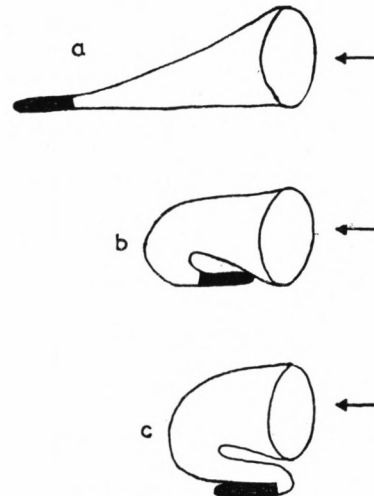


Abb. 2. Fangnetztypen der Larven von *Neureclipsis bim.* L. a geradegestreckter Fangtrichter; b einfach gebogener Trichter; c „S“-förmig gebogener Trichter; schwarz: Wohnröhrenteil des Fangnetzes; Pfeil: Strömungsrichtung.

später nach zufälliger Berührung gefressen. Algen und Detritus lagern sich überall in den Maschen des Netzes ab. So bildet sich nach und nach ein reichhaltiger Bewuchs, in dem auch Rädertierchen und Nematoden zu finden sind. Auch diese Möglichkeit des Nahrungserwerbs nutzt die Larve, indem sie das Netz häufig abweidet.

Im gleichmäßig temperierten Wasser des Strömungsbeckens bauten die Larven zu allen Jahreszeiten ihre Netze. Im Freien dagegen konnte ich zur Winterszeit keine Netze mehr finden. Die Larven hatten sich auf den Grund der Gewässer zurückgezogen. Nur bei klarem Wetter sieht man auch im Winter ganz vereinzelt Fangnetze am Grunde. Untersucht man aber im Boden steckendes Geäst und Wurzelwerk, so findet man darauf zahlreiche Larven, die sich in Wohnröhren eingesponnen haben.

Im Mai beginnen sich die Larven des letzten Stadiums zu verpuppen. Sie belegen dann ihre Wohnröhre mit Sand oder kleinen Steinen und bauen ein festes Puppengehäuse, das beiderseits verschlossen wird. Durchschnittlich brauchen die Larven hierzu 2–3 Nächte. Sie nehmen zum Belegen des Gehäuses jedes Material, das sie von ihrem Bauplatz aus erreichen können, auch wenn es schon an einem anderen Gehäuse festgesponnen ist. Häufig errichten die Larven ihre Puppengehäuse neben- und aufeinander. Dabei kann es vorkommen, daß die Larven, die später zu bauen beginnen, andere, die ihr Gehäuse fast fertiggestellt haben und keine Abwehrreaktion mehr zeigen, angreifen und fressen. Innerhalb des Gehäuses spinnen die Larven um sich herum einen Kokon aus Spinnsekret und häuten sich darin. Im Strömungsbecken dauerte die Puppenruhe 8–10 Tage. Während dieser Zeit führt die Puppe rhythmische Pumpbewegungen aus.

Etwa 48 Stunden vor dem Ausschlüpfen verfärben sich die hellen Flügelscheiden dunkelbraun; in den frühen Morgenstunden werden die Pumpbewegungen besonders heftig und die Puppe durchbricht ihr Gehäuse. Sie schwimmt dann noch mehrere Stunden unter Wasser umher, wobei das mittlere Beinpaar die Ruderbewegungen ausführt. Beim Schwimmen wenden die Puppen den Rücken nach oben; lassen sie sich sinken, so nehmen sie Rückenlage ein, wobei das mittlere Beinpaar *Notonecta*-artig abgespreizt wird (Abb. 3, Tafel I). Die Ruderbewegung gleicht ganz der von DESPAX (GRASSÉ 1951) für die Puppe von *Rhyacophila* beschriebenen. Schließlich kriechen die Puppen an Schilfhalmen oder im Aquarium am Rand des Strömungsbeckens in die Höhe und häuten sich dort innerhalb weniger Sekunden zur Imago. Nach der Häutung sind die Tiere sofort flugfähig (Abb. 4, Tafel I).

Die Hauptflugzeiten sind in Bayern Mitte Mai bis Mitte Juni und August bis September.

IV. DIE SPINNDRÜSEN UND IHRE SEKRETE

Die Autoren, die sich mit dem Gespinstbau der Trichopterenlarven beschäftigten, waren verschiedener Meinung darüber, wie die Larven ihre Sekrete verwenden. Weil die Klärung dieser Frage auch für die ethologischen Untersuchungen wichtig ist, will ich damit beginnen.

LUCAS (1893) entdeckte bei der Larve von *Anabolia furcata* ein Spinndrüsenpaar, das er als Labialdrüsen bezeichnete. Die beiden Drüsenschläuche erstrecken sich vom Labium an beiderseits des Darmes durch den

ganzen Körper und sind im Abdomen mehrfach gewunden. Im Mentum vereinigen sie sich zu einem kurzen, gemeinsamen Gang, der am Labium nach außen mündet. Hier tritt der Spinnfaden aus, der aus zwei miteinander verkitteten Fäden besteht. Das Sekret ist im abdominalen Teil der Drüse von dickerer Konsistenz, es wird nach dem Kopf zu dünnflüssiger. Die Frage, ob der Doppelfaden selbstklebend ist oder ob ein Kittsekret aus dem kolbenförmig angeschwollenen Teil der Labialdrüse hinzutritt, ließ LUCAS offen. Mit Ätzkali konnte er den Doppelfaden in zwei Einzelfäden zerlegen. Im Anfangsteil des gemeinsamen Ausführungsganges der Drüsenschläuche fand LUCAS eine Fadenpresse, wie sie in ähnlicher Form schon HELM (1876) bei Schmetterlingsraupen beschrieb. Sie dient seiner Meinung nach zum Ansaugen und Ausdrücken des Spinnsekrets.

Während LUCAS eine eruciforme Larve vor sich hatte, untersuchte ALM (1926) ausschließlich campodeoide Larven aus der Familie der Polycentropiden, zu denen auch *Neureclipsis* gehört. Er stellte fest, daß nur ein einfacher Faden „ohne Längelinien und Strukturen“ aus dem Mentum von *Neureclipsis* austritt. Ob die Sekrete beider Drüsenschläuche im Ausführungsgang zu einem einheitlichen Faden verschmelzen oder ob beide Drüsen abwechselnd den Spinnfaden produzieren, konnte er nicht endgültig klären. Bei *Polycentropus*-Larven hatten beide Drüsenschläuche verschiedenen Inhalt; war der eine Schlauch mit homogenem Sekret angefüllt, so war meist der andere Schlauch leer oder enthielt vakuolisiertes Sekret, das ALM für eine Vorstufe des homogenen hielt. Er nahm an, daß sich die beiden Drüsenschläuche bei der Sekretproduktion gegenseitig beeinflussen und abwechselnd Sekret bilden.

WESENBERG-LUND (1911) vermutet, daß der Spinnfaden selbstklebend ist und keines Zusatzsekretes zum Kleben bedarf. Er konnte beobachten, daß Polycentropiden-Larven den Spinnfaden direkt mit der Unterlippe auf der Unterlage festklebten. ALM (1926) dagegen ist der Ansicht, daß der aus dem Mentum heraus tretende Spinnfaden mit Hilfe der Beindrüsen am Substrat festgeklebt wird.

Die Beindrüsen wurden erstmalig von LAUTERBORN und RIMSKY-KORSAKOW (1903) für die Larven von *Ithytrichia lamellaris* beschrieben. Es sind große einzellige Drüsen, die den größten Teil des Femur erfüllen und sich bis zum Tarsus erstrecken. Der Ausführungsgang mündet an der Basis der Endklaue in einem Borstenkranz.

Nach LÜBBEN (1907) und ALM (1926) sind diese Drüsen auch bei den Larven der Polycentropiden in allen Beinpaaren vorhanden, sind aber nur im ersten Paar besonders stark. Bei manchen eruciformen Larven, die Köcher bauen, fand GILSON (1896) eine Drüse (GILSON-Drüse) an der Ventralseite des ersten Thorakalsegmentes, die in einer hornartig hervorragenden Hautausstülpung nach außen mündet. BROCHER (1923), der bei Limnophiliden-Larven das Horn abtrennte, stellte fest, daß die Larven ihre Gehäuse ohne dieses Horn nur langsam und unregelmäßig bauen können. Deshalb glaubt er, daß der Labialfaden über die Mündung der GILSON-Drüse geführt wird, um „vermittels des Sekretes derselben die nötige Beschaffenheit zur Herstellung des Köchers zu erhalten“. Diese Drüse wurde nur bei eruciformen Larven gefunden.

LUCAS (1893) beschrieb erstmalig für die Larve von *Anabolia furcata* Mandibel- und Maxillendrüsen unbekannter Funktion. Die Mandibeldrüsen liegen im Wangenteil des Kopfes und münden an der Basis der rechten und linken Mandibel dorsal in die Mundhöhle ein. Die Maxillendrüsen findet man beiderseits der Medianlinie des Kopfes; von der Kopfmitte kommend vereinigen sie sich zu einem gemeinsamen Ausführungsgang, der an der Basis der zweiten Maxillen in die Mundhöhle mündet.

Nach HENSEVAL (1895) ist bei eruciformen Larven die Anzahl und überhaupt das Auftreten der Kopfdrüsen bei den verschiedenen Arten nicht einheitlich. RUSS (1910, 1929) schließlich gibt einen Überblick über das Vorkommen der Kopfdrüsen bei allen bis dahin untersuchten Trichopterenlarven.

Zunächst war zu klären, ob der Spinnfaden der Larve von *Neureclipsis* selbstklebend ist oder ob er mit Hilfe des Sekretes der stark entwickelten Beindrüsen an der Unterlage festgeklebt wird, wie ALM (1926) annahm.

Unter dem Binokular sieht man, daß die Larven während des Kriechens dauernd einen Faden absondern. Es schien, als würden sie diesen Faden abwechselnd mit der Unterlippe und den Beinen an der Unterlage befestigen. Die Larven bewegten sich aber so blitzschnell, daß man den Vorgang nur schlecht verfolgen konnte. Um Genaueres zu erfahren, untersuchte ich die hinterlassene Fadenspur mikroskopisch. Die Tiere wurden auf

freihängende Objektträger ins Strömungsbecken gesetzt; mit dem Binokular kontrollierte ich durch das Glasfenster des Strömungsbeckens, ob sie das normale Verhalten zeigten.

Mit stärkerer Vergrößerung waren die Befestigungsstellen des Fadens auf dem Objektträger deutlich zu erkennen (Abb. 5). Immer war der Faden mit einem anscheinend dünn-

flüssigen Zusatzsekret festgeklebt. War die Larve aber schon lange umhergekrochen, so fand ich auch Stellen, wo der Faden am Glas haftete, ohne daß an der zunächst ungefärbten Fadenspur ein zusätzliches Sekret zu bemerken war.

Demnach wären die widersprechenden Meinungen von ALM und WESENBERG-LUND leicht zu erklären: Beide Arten der Fadenbefestigung – durch Beindrüsensekret und durch Selbstklebrigkeit des Fadens – sind möglich. Da aber bei *Neureclipsis* auch Kopfdrüsen vorhanden sind, war von vornherein keine Sicherheit gegeben, daß das Zusatzsekret tatsächlich von den Beindrüsen stammt.

Zur Prüfung dieser Frage wurden die Beine ausgeschaltet. Die Larven kamen in eine mit Wasser gefüllte Pipette; sie waren mit Deckglaskitt derart fixiert, daß nur der Kopf aus der Pipettenöffnung hervorschaute, die Beine aber nicht mit dem Objektträger in Berührung kommen konnten. In dieser Lage führte ich das Tier so nahe über den Objektträger, daß es den dauernd austretenden Spinnfaden in kleinen Abständen mit dem Mentum festkleben konnte. Obgleich dabei Beinsekret nicht verwendet werden konnte, war der Faden wieder mit einem Zusatzsekret festgeklebt. An den Klebestellen war das Zusatzsekret meist tropfenförmig verdickt und lief von Klebepunkt zu Klebepunkt oft als feiner Faden neben dem Spinnfaden her. Nicht selten war der Rand der Klebepunkte filopodienartig ausgezogen. Stets läuft der Spinnfaden durch das Zusatzsekret hindurch. Also muß es sich um zwei verschiedene Sekrete handeln, die beide aus dem Kopf stammen. Selbst wenn die Larve mehrere Stunden gesponnen hat, tritt der Spinnfaden in gleich-

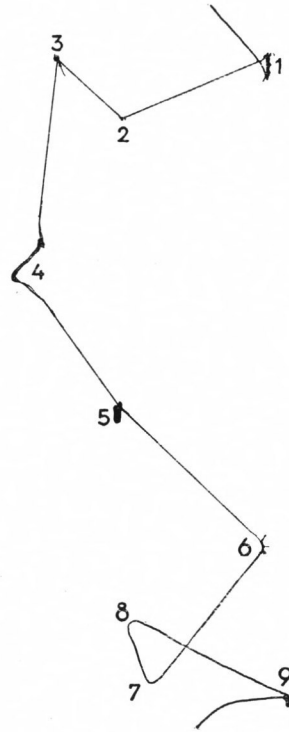


Abb. 5. Kriechspur einer Larve auf einem Objektträger. Der Spinnfaden wurde in der Reihenfolge der Zahlen festgeklebt.

mäßiger Stärke aus. An den Befestigungsstellen findet man aber immer weniger Zusatzsekret. Schließlich versiegt es völlig; es sind keine Befestigungsstellen mehr zu finden und der Spinnfaden liegt wirr verknäuelte auf der Unterlage. Damit ist wohl als bewiesen anzusehen, daß das Zusatzsekret ein Klebsekret ist.

Bei der geringen Größe der Larven war es unmöglich, unter dem Binokular das Austreten des Spinnfadens zu beobachten. Um die Tiere bei stärkerer Vergrößerung unter dem Mikroskop betrachten zu können, setzte ich sie, leicht mit Urethan betäubt, zwischen Deckglas und Objektträger Bauch nach oben in Wasser. Hier blieben zwar die Beine frei, doch war einwandfrei zu sehen, daß beide Sekretarten gleichzeitig aus der Mentumspitze austreten. Unter ständigem Vibrieren des Mentums wird der fertiggeformte Spinnfaden gleichzeitig mit einem anderen zähflüssigen, bald fädigen, bald tropfenförmigen Sekret ausgepreßt. Färbt man die Fadenspur mit Azan, so wird der Spinnfaden rot und das

Klebsekret blau (Abb. 6a, b). Außer dem blauen Klebsekret, das zumeist filopodienartig ausgestrichen ist, kann man noch größere, rote Sekrethsollen zwischen und auf den Spinnfäden finden (Abb. 6c).

Um weitere Aufschlüsse zu erhalten, habe ich die Larven nach Carnoy und Bouin, ferner mit Formol oder Kaliumbichromat fixiert (die zuletzt genannte Fixierung bewährte sich am besten), in Paraffin eingebettet und in 7–10 μ dicke Schnitte zerlegt, die mit Azan

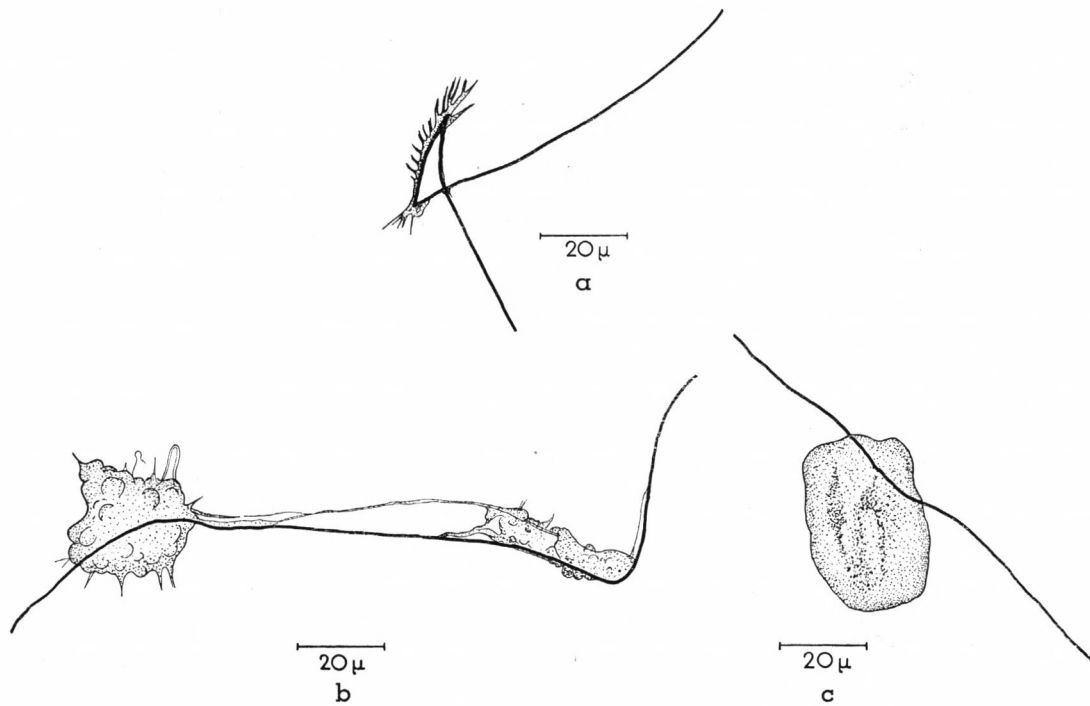


Abb. 6. Verklebung des Spinnfadens: *a* und *b* mit Labialsekret; punktiert: Blau gefärbtes Klebsekret der Labialdrüsen; schwarz: Rot gefärbter Spinnfaden. *c* mit dem Sekret der Beindrüsen; punktiert: Rot gefärbtes Beindrüsensekret; schwarz: Rot gefärbter Spinnfaden aus den Labialdrüsen.

gefärbt wurden. Man sieht dann meist zwei verschieden angefärbte Sekrete im Lumen jedes Labialdrüsen Schlauches, im Zentrum ein rotgefärbtes, das von einem blau angefärbten umgeben ist (Abb. 7, Tafel I).

Doch unterscheiden sich die beiden Drüsen schlauche nach Länge, Durchmesser und Ausbildung ihres Inhaltes. Stets ist einer der beiden Schläuche stärker entwickelt als der andere. Er ist länger und hat durchschnittlich einen doppelt so großen Durchmesser; in ihm überwiegt weitaus das rote Sekret. Im anderen Drüsen schlauch halten sich dagegen die rote und die blaue Komponente die Waage. Bei den Larven, die untersucht wurden, war einmal der rechte, einmal der linke Drüsen schlauch stärker entwickelt. Abb. 8 zeigt den Verlauf der Labialdrüsen nach einer lückenlosen Schnittserie. Die Querschnitte der verschiedenen Drüsenhorizonte sind bei stärkerer Vergrößerung herausgezeichnet. Der dickere Drüsen schlauch (Abb. 8, 3b–9b) ist von seinem hintersten Ende bis zu Beginn der Fadenpresse (Abb. 9, Tafel I) mit rotem Sekret angefüllt; nur in dem Teil des Schlauches,

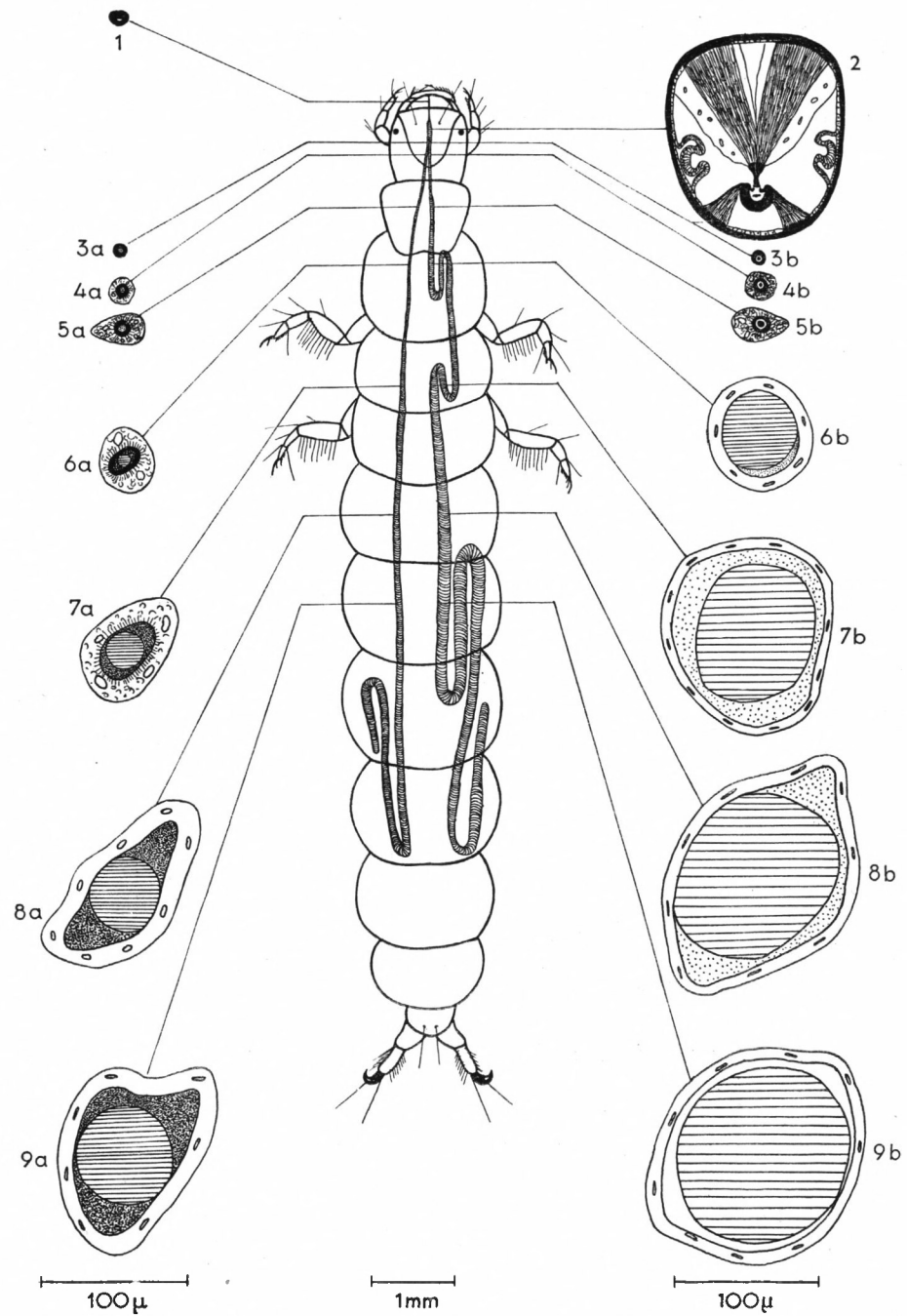


Abb. 8. Labialdrüsen (Spinndrüsen) der Larve von *Neureclipsis bimaculata* L. (halbschematisch). Die Drüsenquerschnitte entsprechen in ihrer Lage den eingezeichneten Abschnitten der Drüsenschläuche. Drüseninhalt nach Azanfärbung: Quergestreift = rotes Sekret, das den Spinnfaden liefert. Schwach gepunktet = hellblau gefärbtes Klebsekret. Stark gepunktet = dunkelblau gefärbtes Klebsekret. Nähere Erklärung im Text.

der sich vom zweiten Abdominalsegment bis zum Mesothorax hinzieht, ist das rote Sekret von einer dünnen Schicht hellblau angefärbter Substanz umgeben. Im anderen Schlauch (Abb. 8, 3a – 9a) dagegen ist im hintersten Abschnitt das rote Sekret von tiefblauer Substanz umgeben, die quantitativ der roten die Waage hält. Das Verhältnis der Sekrete bleibt dasselbe, wenn auch der Drüsen Schlauch nach vorne zu erheblich an Umfang abnimmt. Vom ersten Thorakalsegment an bis zur Vereinigung der Schläuche (Abb. 8, 5a – 2) findet man nur noch tiefblaues Sekret im Drüsenlumen. Demnach scheint der stärker entwickelte Drüsen Schlauch hauptsächlich das rotgefärbte Spinnsekret zu liefern, der schwächere dagegen vorwiegend die tiefblau gefärbte Klebesubstanz. Ob sich ALMS Annahme bestätigen wird, daß die beiden Drüsen schläuche sich bei der Sekretbildung abwechseln und regulatorisch beeinflussen, muß dahingestellt bleiben.

Das schollenartige Klebsekret, das sich mit Azan rot anfärbt, kann wohl nur noch von den Beindrüsen stammen; die Kriechspuren von Larven, deren Beine ausgeschaltet waren, zeigten nämlich keine rot angefärbten Klebstellen.

Außer den Labial- und Beindrüsen besitzt die Larve noch zwei Paar Kopfdrüsen: Mandibel- und Maxillendrüsen (Abb. 10). Die Mandibeldrüsen, die im Wangenteil des Kopfes liegen, münden dorsal in die Mund-

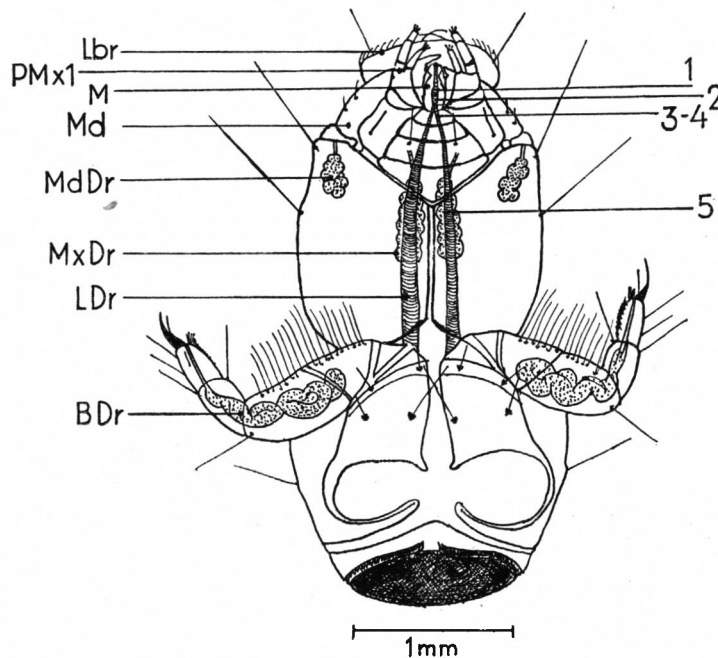


Abb. 10. Kopf und Prothorax einer Larve von *Neureclipsis bimaculata* L. von unten, mit Drüsen (halbschemat.). Lbr: Labrum; M: Mentum; MdDr: Mandibulardrüsen; LDr: Labialdrüsen (= Spinndrüsen); PMx1: Palpus maxillaris; Md: Mandibeln; MxDr: Maxillardrüsen; BDr: Beindrüsen. Die durch die Zahlen bezeichneten Abschnitte der Labialdrüsen entsprechen den in Abb. 8 eingezeichneten Drüsenabschnitten.

höhle. Die beiden Maxillendrüsenschläuche beginnen ungefähr in der Kopfmitte und laufen jederseits der Medianlinie des Kopfes bis zur Gula nebeneinander her. Dort biegen sie nach links und rechts ab und münden an der Basis der zweiten Maxillen in die Mundhöhle. Die Funktion dieser Kopfdrüsen ist noch unbekannt.

V. DER NETZBAU

1. DAS EINLEITENDE BAUVERHALTEN

a) Der Ablauf des einleitenden Bauverhaltens

Bevor die Larven mit dem Bau ihrer Fangnetze beginnen, kriechen sie am Boden umher, als „suchten“ sie einen Bauplatz. Dies Appetenzverhalten, das mit dem Beginn des Wohnröhrenbaues abschließt, wird häufig von Flucht und anderen Reaktionen auf Störung unterbrochen. Die letztgenannten Bewegungsformen treten auch während des Wohnröhren- und Fangnetzbaues auf. Da sie aber außerhalb des Netzes wie bei der „Bauplatzsuche“ besonders oft vorkommen, sollen sie mit dem eigentlichen Appetenzverhalten gemeinsam geschildert werden.

Über die Bewegungsformen und den Ablauf des einleitenden Bauverhaltens gibt der folgende Protokollauszug einen Überblick.

Protokollauszug 1: Einleitendes Bauverhalten

Datum: 5. 4. 1951

Strömungsgeschwindigkeit: 5 bis 7 cm pro sec.

Larve des letzten Stadiums.

- 22.35 Uhr Die Larve wird mit einem Pinsel aus ihrem Fangnetz genommen und an einen Schilfhalm gesetzt, der mit der Spitze ins Wasser eintaucht. Nach Rückziehbewegungen treibt sie mit der Strömung ab, hängt aber an ihrem Spinnfaden, der vorher am Schilfhalm befestigt wurde und während des Abtreibens weiter ausgezogen wird.
- 22.39 Uhr Der Spinnfaden hat eine Länge von 20 cm erreicht, die Larve beginnt an ihm zurückzukriechen.
- 22.41 Uhr Sie hat den Schilfhalm wieder erreicht und kriecht daran abwärts.
- 22.42 Uhr Am unteren Ende des Schilfhalmes angelangt, macht die Larve nach allen Richtungen Suchbewegungen. Danach wendet sie sich um und kriecht wieder empor.
- 22.45 Uhr Am oberen Ende des Schilfhalmes versucht sie ihren Spinnfaden am Oberflächenhäutchen des Wassers festzukleben.
- 22.47 Uhr Eine Detritusflocke wird angetrieben und bleibt am Schilfhalm hängen. Nach erfolglosen Versuchen, den Faden an der Wasseroberfläche zu befestigen, kriecht die Larve wieder am Schilfhalm abwärts.
- 22.48 Uhr Sie putzt das erste Beinpaar, ist aber nicht mit dem Detritus in Berührung gekommen.
- 22.49 Uhr Die Larve hat die untere Hälfte des Schilfhalmes wieder erreicht, sie macht eine Umkehrbewegung, bei der sie gleichzeitig das Abdomen putzt, und kriecht wieder aufwärts. Das Auf- und Abkriechen wird weiter fortgesetzt; es erfolgen jedoch keine weiteren Putzbewegungen.
- 23.20 Uhr Beim Umherkriechen berührt die Larve die Detritusflocke, kriecht darauf herum und verspinnt sie mit dem Schilfhalm.
- 23.29 Uhr Sie kriecht in die Detritusflocke hinein und beginnt darin eine Wohnröhre anzulegen.

Das Protokoll zeigt, als Beispiel für viele andere Beobachtungen, daß während des einleitenden Bauverhaltens immer wieder bestimmte Bewegungsweisen auftreten. Sie sollen nun einzeln beschrieben werden.

b) Das Appetenzverhalten

Das suchende Umherkriechen (Abb. 11) ist am häufigsten von allen Bewegungsformen zu beobachten. Es wird im Gegensatz zu Fluchtreaktionen und Putzbewegungen nicht durch Außenreize ausgelöst, sondern tritt allem Anschein nach spontan auf. Aber vielleicht spielt auch das Fehlen bestimmter Reize eine Rolle. Man sieht es bei ungestörten Larven, die sich außerhalb eines Gespinstes auf festem Untergrund befinden. Sie kriechen, mit Kopf und Thorax hin und her pendelnd, vorwärts. Dabei tritt dauernd Spinnfaden aus, der nach jeder Pendelbewegung mit dem Mentum an der Unterlage befestigt wird. So entsteht eine Zickzack-Fadenspur. In die mehr oder weniger quer zur Kriechrichtung gespannten Fäden verhaken sich die Larven beim Vorwärtskriechen mit den Klauen aller Beinpaare. Dabei ziehen sie den Faden auch teilweise mit den Beinen aus und verkleben ihn in unregelmäßigem Rhythmus mit dem Sekret der Beindrüsen an der Unterlage.

Kommt eine Larve beim Umherkriechen an das untere Ende eines ins Wasser hängenden Schilfhalmes, so verhakt sie sich oft mit den Nachschiebern in den letzten Kriechfäden und macht die so bezeichnenden Pendelbewegungen mit Kopf und Thorax frei im Wasser, aber nicht wie auf ebenem Boden nach links und rechts, sondern nach allen Seiten. Nach jeder Pendelbewegung vibrieren die Mundwerkzeuge so wie beim Festkleben des Spinnfadens. Berührt die Larve dabei zufällig neuen Grund, so befestigt sie ihren Spinnfaden und kriecht auf das neue Substrat über, um dort das Umherkriechen fortzusetzen.

Bei der eben beschriebenen Pendelbewegung im freien Wasser kann man manchmal beobachten, daß die Larve ihren Spinnfaden mit Hilfe der drei rechten und der drei linken Beine einige Zentimeter lang auszieht und ihn nach einer Befestigungsbewegung ins Leere wieder auf dem Substrat, auf dem sie sich befindet, festklebt. Auf diese Weise entstehen am Ende des Schilfhalmes Fadenschlaufen, die keinerlei Bedeutung für das einleitende Bauverhalten zu haben scheinen. Dieselben Bewegungen kann man auch beobachten, wenn die Larve ihre Wohnröhre

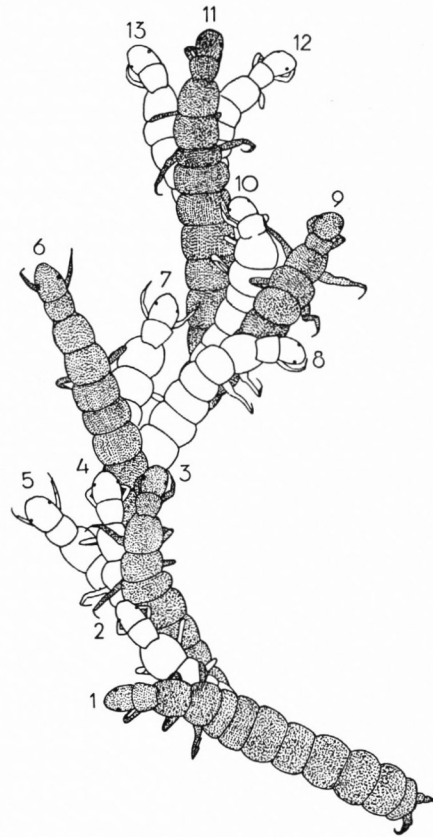


Abb. 11. Das Umherkriechen einer Larve (Bewegungsablauf in der Reihenfolge der Zahlen). Punktiert: Vorwärtsbewegung. Weiß: Pendelbewegung. Spinnfäden nicht eingezeichnet.

anlegt. Es entstehen dann aber keine Fadenschlaufen, sondern Verbindungsfäden zwischen zwei entfernt liegenden Punkten. Ich komme im Abschnitt über den Wohnröhrenbau darauf zurück.

c) Reaktionen auf Störung

Während das Appetenzverhalten nur beim Aufsuchen des Bauplatzes zu beobachten ist, treten die Fluchtreaktionen und Putzbewegungen, die ich im folgenden beschreibe, zuweilen auch beim Bau der Wohnröhre und des Fangnetzes auf.

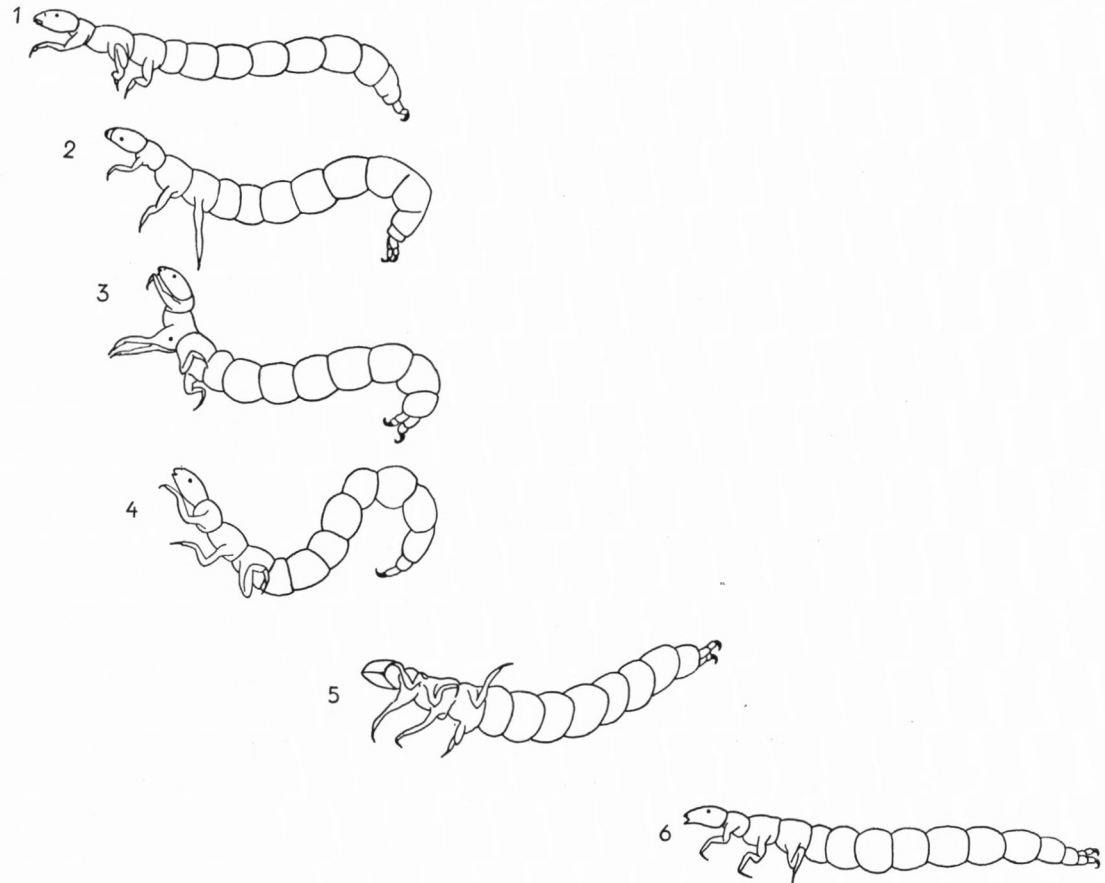


Abb. 12. Das Rückziehen (Bewegungsablauf in der Reihenfolge der Zahlen).
Spinnfaden nicht gezeichnet.

Das Rückziehen (Abb. 12). Eine Larve, die von vorne angegriffen und stark am Kopf berührt wird, zieht sich zurück. Dabei bäumt sie sich wie zum Angriff hoch, sperrt die Mandibeln auseinander und schwimmt wie ein Krebs rückwärts, indem sie ihr Abdomen mehrmals ventral einschlägt. Ist der auslösende Reiz nur schwach, so zieht sie sich mit Hilfe ihrer Festhalter zurück, ohne den Kontakt mit dem Boden zu verlieren. Dabei bleibt sie immer durch einen Spinnfaden am Substrat gesichert. Nach sehr heftigen Rückzieh-

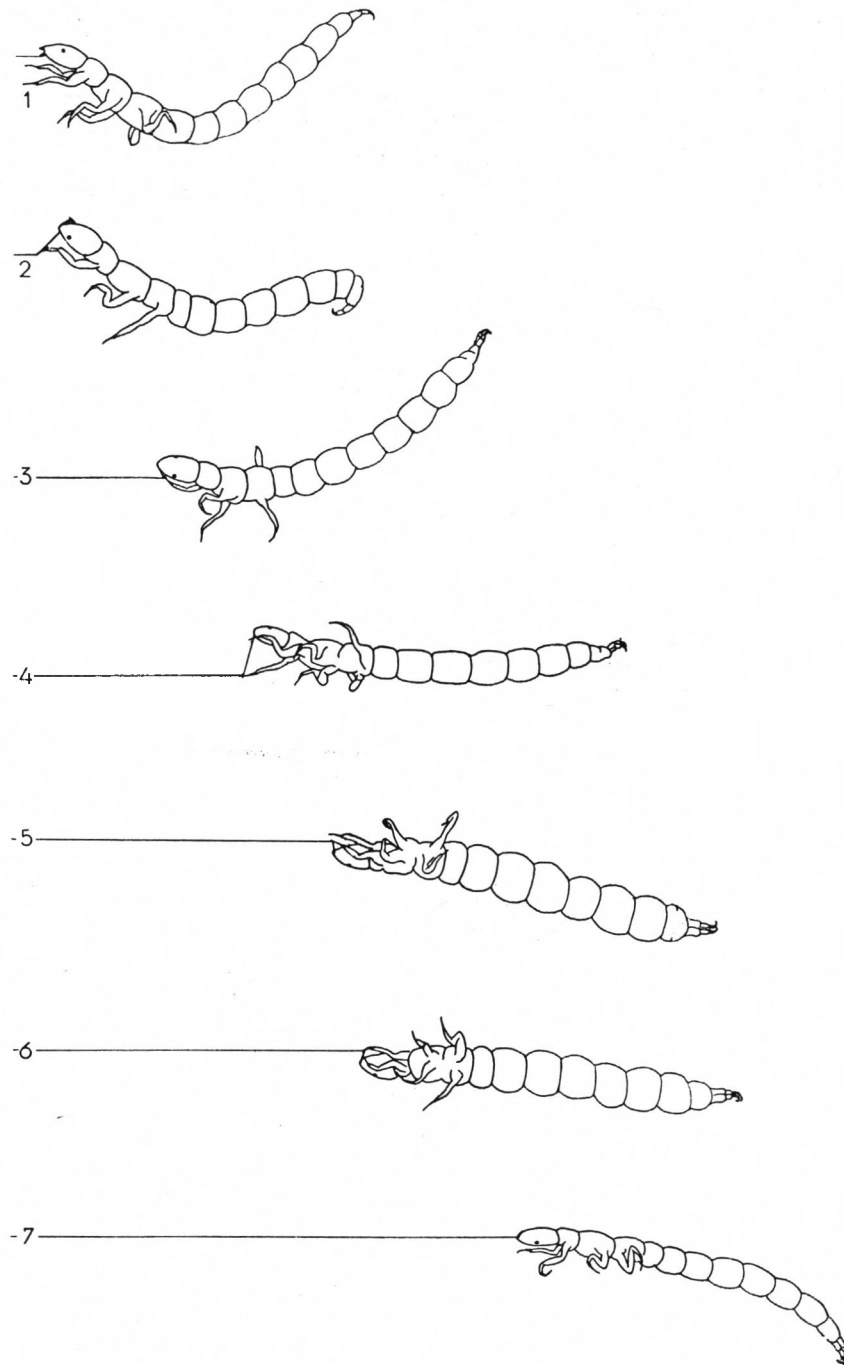


Abb. 13. Das Ausziehen des Sicherungsfadens
(Bewegungsablauf in der Reihenfolge der Zahlen).

bewegungen jedoch wird sie meist von der Strömung erfaßt und abgetrieben, wobei ihr Spinnfaden weiter ausgezogen wird.

Das Ausziehen des Sicherungsfadens (Abb. 13) ist also stets mit dem Rückziehen gekoppelt. Es stellt aber insofern eine eigene Bewegungsform dar, als der Spinnfaden mit Hilfe des ersten Beinpaars aktiv ausgezogen wird. Dabei fahren rechtes und linkes Vorderbein abwechselnd am Mentum vorbei und nehmen dort den Spinnfaden mit ihren

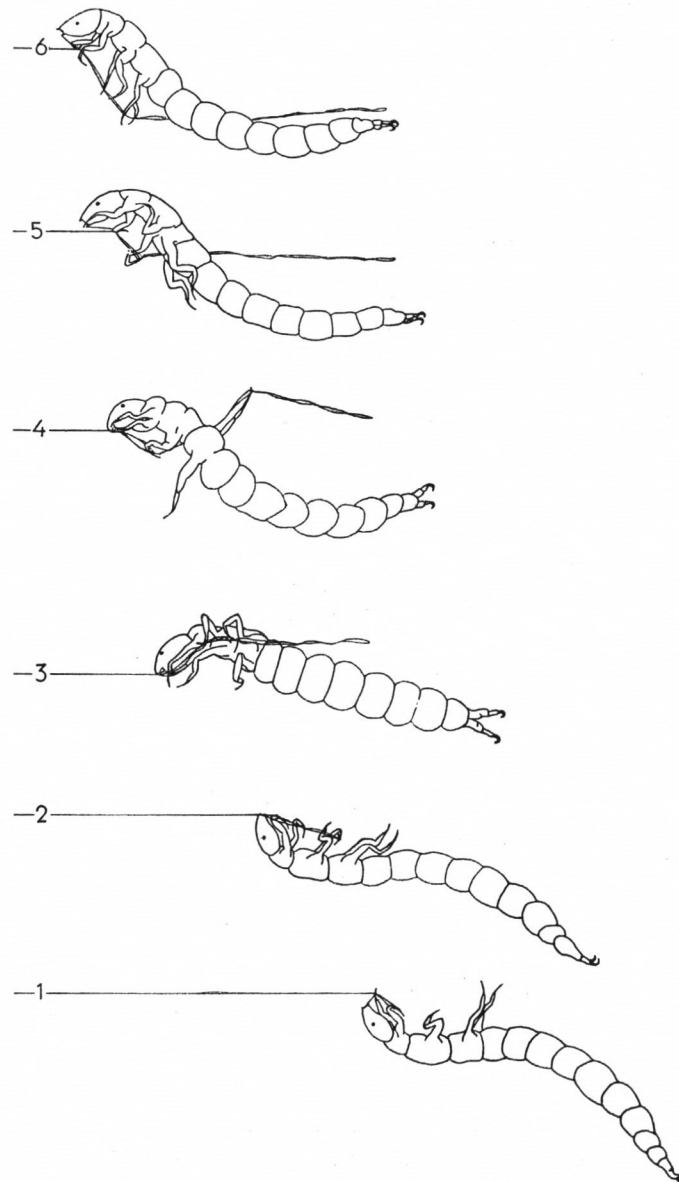


Abb. 14. Das Rückkriechen am Sicherungsfaden (Bewegungsablauf in der Reihenfolge der Zahlen).

Klauen ab. Das bewegliche Mentum wendet sich hierbei dem jeweils fadenausziehenden Bein entgegen. Währenddessen wird das Abdomen dorsal durchgedrückt. Bald darauf krümmt die Larve das Abdomen ventral ein und sinkt zu Boden oder kriecht an dem Spinnfaden zurück.

Des öfteren kommt es vor, daß der Spinnfaden reißt, wenn die Larve fortgetrieben wird; dann unterbricht sie aber ihre Spinnfähigkeit nicht, sondern zieht den ungestrafften Faden weiter aus; er verfängt sich bald an irgendeinem Gegenstand, so daß die Larve doch schnell einen neuen festen Baugrund erreicht und von der Strömung nicht zu weit fortgespült wird.

Auch beim Rückkriechen am Sicherungsfaden (Abb. 14) tritt dauernd Spinnfaden aus dem Mentum aus, der in Abständen auf dem gestrafften Sicherungsfaden festgeklebt wird. So entstehen Fadenschlaufen, in die sich die Larve beim Kriechen mit den Klauen der Beine einhakt. Im Gegensatz zum Fadenausziehen – gestreckte Kopfhaltung – winkelt die Larve beim Rückkriechen den Kopf ein; sie wird dabei von der Strömung um ihre Längsachse gedreht, so daß sie einmal auf, ein andermal unter dem Sicherungsfaden hängt. Der Faden wird daher so verdreht, daß die Schlaufen bald nicht mehr zu erkennen sind.

Das Umkehren mit Putzen (Abb. 15). Wird eine Larve am Abdomen berührt, so kehrt sie sich in einer sehr bezeichnenden Weise um ihre Querachse. Haben sich Luftblasen an ihrem Abdomen festgesetzt, so macht sie das gleiche, doch wird der Körper dabei noch geputzt. Die Larve biegt den Kopf ventral ein, öffnet die Mandibeln weit, so daß das Labrum mit seinen Borsten freiliegt. Sie fährt dann mit dem Kopf an der Ventralseite ihres Abdomens entlang. Das Abdomen wird dabei zwischen den Borstenbüscheln der ausgebreiteten Mandibeln, an der Labrumbürste und zwischen den Borstensäumen aller Beinpaare durchgezogen, die Borsten des Abdomens werden abgestreift. Hat die Larve mit dem Kopf die Nachschieber erreicht, so streckt sie das Abdomen vollends durch und liegt nun mit dem Kopf an der Stelle, wo sich vorher das Abdomen befand. Nach besonders starker Reizung erfolgt die Umkehrbewegung viel schneller und das Putzen unterbleibt völlig. Die Bewegung ist eine reine Umkehrreaktion auf Störung.

Ausschließlich der Körperpflege dient das Putzen der Beine. Die Vorderbeine werden mit den Mundwerkzeugen gereinigt. Die hinteren Beinpaare säubern sich gegenseitig durch Abstreifen mit den tibialen Borstensäumen.

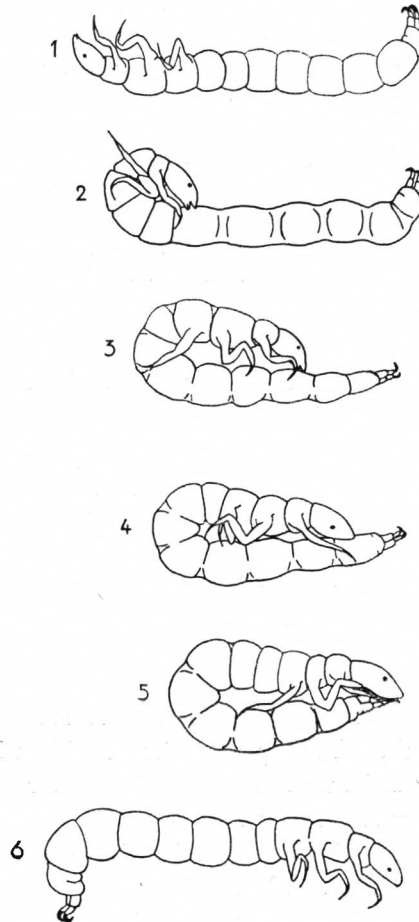


Abb. 15. Das Umkehren mit Putzen (Bewegungsablauf in der Reihenfolge der Zahlen).

Welcher Art die natürlichen Reize sind, die die eine oder andere Reaktion auf Störung auslösen können, ist aus Tabelle 1 ersichtlich. Aufeinanderfolge und Dauer der einzelnen Bewegungsweisen hängen weitgehend von den natürlichen Außenreizen ab, denen die Larven außerhalb ihres Gespinstes begegnen.

Tabelle 1. Auslösen der Reaktionen auf Störung, die während des einleitenden Bauverhaltens zu beobachten sind

Auslösende Reize	Reizort	Ausgelöste Bewegungsform
Schwache Berührung oder schwacher Wasserstoß mit einer Pipette	Abdomen- spitze	Beschleunigtes Vorwärtskriechen ohne Pendeln
Stärkere Berührung oder mehrere stärkere Wasserstöße mit einer Pipette	Abdomen	Umkehren ohne Putzen
Schwache Berührung oder schwacher Stromstoß mit einer Pipette	Kopf	Angriff mit Aufbäumen und Mandibelsperren und Rückziehen
Stärkere Berührung oder mehrere stärkere Wasserstöße	Kopf	Rückziehen verbunden mit Ausziehen des Sicherungsfadens
Schwache Reize durch Luftblasen oder Beschmutzung	Beine	Putzen der Beine
Schwache Reize durch Luftblasen oder Beschmutzung	Abdomen	Umkehren mit Putzen

Das Benehmen von 12 Larven während des einleitenden Bauverhaltens unter natürlichen Bedingungen ist in Abb. 16 dargestellt. Diese Tiere hatten das Fangnetz fertiggestellt und befanden sich in der Wohnröhre. Sie wurden mit einem Pinsel aus dem Gespinst herausgenommen und an einen Schilfhalm gesetzt, der in die Strömung hinein hing.

Das Ansetzen an den Schilfhalm war zumeist mit starken Berührungsreizen verbunden. Die meisten Larven zogen daher unter Rückziehen einen Sicherungsfaden aus (Larve 1, 2, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12). Erreichten sie dabei keinen festen Grund, wie die Larven 6, 7, 10, 11, 12, so liefen sie auf dem Sicherungsfaden wieder zum Ausgangspunkt zurück. Dort folgte Umherkriechen bis zum Beginn des Wohnröhrenbaues. Larve 6 und 7 wanderten 2½ und 4 Stunden an ihrem Schilfhalm auf und ab, ohne mit dem Anlegen einer Wohnröhre zu beginnen. Erst als die Schilfhalme durch vorbeitreibende Teilchen leicht bewegt wurden, zogen beide Tiere Sicherungsfäden aus und landeten auf dem Boden des Strömungsbeckens. Dort baute Larve 6 sogleich zwischen alten Gespinstresten und Larve 7 auf dem ebenen Boden des Strömungsbeckens die Wohnröhre. Die Larven 11 und 12 wurden beim Zurückkriechen am Sicherungsfaden durch vorbeitreibende Blättchen

berührt und reagierten darauf mit Rückziehen und erneutem Ausziehen des Sicherungsfadens. Sie ließen sich am Spinnfaden zu Boden sinken und krochen suchend umher. Larve 11 fand schon nach 19 Min. einen Schlammhaufen; sie schlüpfte hinein und legte

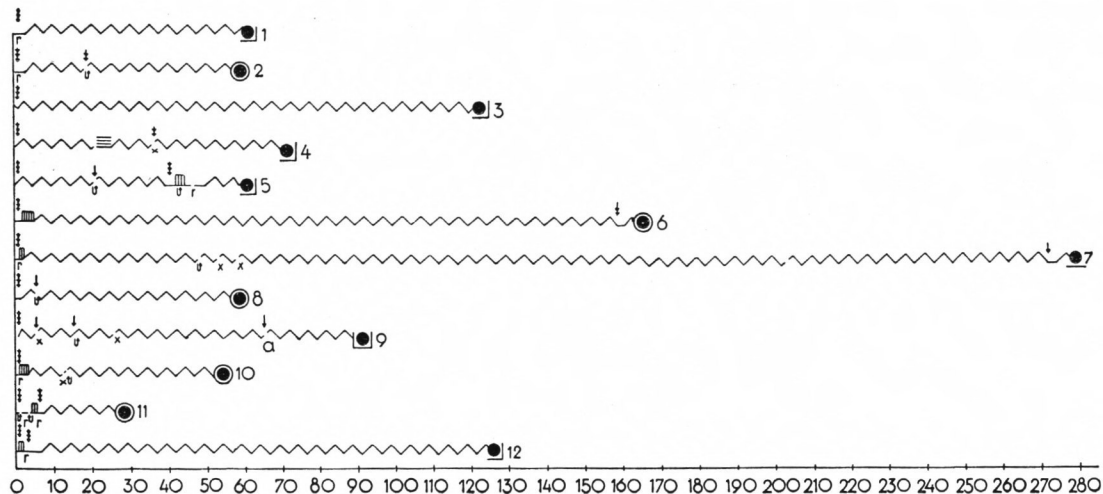


Abb. 16. Verhaltensweisen von 12 verschiedenen Larven vor der Anlage ihrer Wohnröhren (einleitendes Bauverhalten).

Zeichenerklärung:

Abszisse: Dauer der Bewegungen in Minuten

Ordinate: Nummer des Versuchstieres

Bewegungsformen von längerer Dauer:

- : Ausziehen des Sicherungsfadens
- ≡ : Rückkriechen am Sicherungsfaden
- ~ : Umherkriechen
- ≡ : Ausziehen des Spinnfadens mit dem 2. und 3. Beinpaar

Bewegungsformen, die nur wenige Sekunden dauern:

- r : Rückziehen
- u u : Umkehren mit Putzen
- α : Abwehrreaktion
- * : Putzen der Beine

Störungsreize:

- ↓ : Schwache Berührungsreize durch Luftblasen oder Beschmutzung und leichte Erschütterung des Substrates, auf dem die Larve kriecht
- † : Berührung durch treibende Teilchen oder Angriff größerer Larven
- ‡ : mehrmalige heftige Berührung

Bauplätze, die zur Anlage der Wohnröhre benutzt werden:

- : ebener Boden
- └ : Beckenrand oder zwischen zwei Schilfhalmern
- ⊥ : auf dem Grund zwischen Steinen
- : in Schilfhalmern oder im Boden
- : Anlage der endgültigen Wohnröhre

hier ihre Wohnröhre an. Larve 12 wanderte 2 Stunden umher, ehe sie endlich doch die Wohnröhre in der Beckenkante baute, in der sie schon einige Male zuvor entlanggekrochen war.

Das Umherkriechen, Ausziehen des Sicherungsfadens und Rückkriechen am Sicherungsfaden unterbrachen die Larven manchmal für wenige Sekunden, um sich Luftbläschen oder sonstige Fremdkörper abzuputzen. Putzbewegungen traten aber offensichtlich auch ohne erkennbaren Anlaß auf. Begegneten sich zwei Larven, so bissen sie mit den Mandibeln in Richtung des Gegners, zeigten Angriffs- und Abwehrreaktionen und krochen dann weiter.

Das Herausnehmen der Larven aus den Wohnröhren bedeutet natürlich eine sehr starke Störung. Man könnte daher einwenden, die geschilderten Beobachtungen seien nicht unter biologischen Bedingungen gemacht worden. Indessen verlassen die Larven auch normalerweise ihr Netz bei bestimmten Störungen, etwa wenn sich die Strömung ändert, wenn der Fangtrichter verstopft ist oder wenn die Netzinhaberin durch größere Larven oder Feinde vertrieben wird. Außerdem zeigen auch Junglarven nach dem Schlüpfen im wesentlichen das gleiche Verhalten vor dem Anlegen des ersten Gespinstes (Protokollauszug 2).

Protokollauszug 2: Einleitendes Bauverhalten

Datum: 4. 6. 1951

Strömungsgeschwindigkeit 4 bis 7 cm/sec.

Junglarve

- 17.05 Uhr In den Laichhaufen an der Glaswand des Strömungsbeckens sieht man deutlich die Embryonen.
- 17.20 Uhr Eine Eihülle platzt auf, die Larve kommt mit dem Kopf zuerst heraus. Danach legt sie sich auf die Seite und drückt mit Hilfe des ersten und zweiten Beinpaars das dritte Beinpaar und das kurze Abdomen aus der Eihülle heraus.
- 17.23 Uhr Die Larve hat sich zitternd aufgerichtet und mit den Festhaltern am Substrat verankert.
- 17.24 Uhr Sie beginnt unbeholfen vorwärtszukriechen, trifft auf eine andere Junglarve und zieht sich zurück, wobei aber die Festhalter im Gespinst verhakt bleiben.
- 17.27 Uhr Sie tupft den Kopf wie zum Anheften des Spinnfadens auf das Substrat und führt dann die Vorderbeine wechselweise am Mentum vorbei, wie zum Ausziehen des Sicherungsfadens.
- 17.40 Uhr Eine Luftblase hat sich am Abdomen der Larve festgesetzt; das Tier macht daraufhin eine Umkehrputzbewegung. Die Bewegung erfüllt noch nicht ihren Zweck, weil das Abdomen der Larve im Verhältnis zum Kopf viel zu kurz ist. Nach wiederholtem Umkehrputzen hat sich die Luftblase vom Abdomen gelöst.
- 17.45 Uhr Spinnen auf der Stelle, wie bei der Anlage der Wohnröhre, und anschließend Umherkriechen.
- 17.46 Uhr Mit vielen anderen Junglarven kriecht die Larve gemeinsam vom Laichhaufen fort, der Strömung entgegen an der Glaswand entlang.
- 18.05 Uhr Sie trifft mit einer größeren Larve zusammen, macht einige Rückziehbewegungen und zieht einen Sicherungsfaden von 1 cm Länge aus.
- 18.09 Uhr Die Larve kriecht auf dem Sicherungsfaden zur Glaswand zurück. Das Umherkriechen wird dort fortgesetzt.
- 18.32 Uhr Von treibenden Teilchen wird das Tier ins freie Wasser gerissen und landet in der Öffnung eines großen Fangnetzes.
- 19.00 Uhr Nachdem sie längere Zeit im Gespinst umherkroch, legt die Larve nun eine Wohnröhre darin an.
- 21.00 Uhr Die Larve baut an die Wohnröhre einen Fangtrichter an.
- 23.50 Uhr In der Trichterwand des großen Fangnetzes kann man ein erbsengroßes Fangnetz der Junglarve erkennen.

d) Die Wahl des Bauplatzes

In Abb. 16 fällt auf, daß das Umherkriechen bei den einzelnen Larven sehr verschieden lange dauert (vgl. Larve 7 und Larve 11). Es war anzunehmen, daß die Larven nicht auf jedem beliebigen Platz bauen, sondern so lange umherkriechen, bis sie einen günstigen Bauplatz finden. Deshalb war zunächst zu untersuchen, welche Ansprüche die Larve an einen Bauplatz stellt.

Im Freien findet man die meisten Wohnröhren an Schilfhalmern und an Wurzelwerk. Leben die Larven an Wasserpflanzen, so bauen sie häufig zwischen zwei aneinanderliegenden Blättern, seltener auf der freien Blattfläche. Bei den Beobachtungen im Strömungsbecken fiel auf, daß die Larven ihre Gespinste in den Kanten, zwischen Boden und Seitenwänden anlegten. Von 159 frisch eingesetzten Larven, denen sonst keinerlei Bauhilfen zur Verfügung standen, bauten nur 14% auf dem ebenen Boden des Beckens, alle übrigen in den Beckenkanten. Diese Beobachtungen sprechen dafür, daß die Tiere zum Bau des Wohngespinstes Plätze wählen, an denen sie ihren Körper möglichst vielseitig mit festen Gegenständen in Berührung bringen können. Das läßt sich im Versuch prüfen.

Die Versuchsanordnung war folgende: Das Strömungsbecken wurde verdunkelt. An der vorderen Beckenwand wurden drei Glasplatten von 15 cm Kantenlänge horizontal übereinander auf einem Gewindestab angebracht. Auf diese Platten wurden 2 cm lange Glasröhrchen in verschiedenen Abständen nebeneinander gekittet, so daß vier verschiedene Bauplätze entstanden, die den Bauhilfen, die die Larven in der Natur finden, entsprachen:

1. Der freie Boden der Glasplatten, der den Larven einseitige Berührung bietet und in der Natur der freien Blattfläche entspricht: —
2. Der Winkel, den die Glasplatte mit der vorderen Wand des Strömungsbeckens bildet. Ferner die Außenseiten der Glasröhrchen, die der Larve zweiseitige Berührung gewähren. Diese Bauplätze entsprechen den natürlichen Plätzen zwischen Blattwinkeln: ┘
3. Bauplätze zwischen zwei Glasröhrchen, die den Larven dreiseitige Berührung bieten: ┐
4. Der Innenraum der Glasröhrchen, in dem die Larven allseitige Berührung finden und der den natürlichen Bauplätzen im Inneren von Schilfhalmern und im Boden des Baches entspricht: ○

113 Larven wurden nacheinander auf die verschiedenen Glasplatten gesetzt. Nach längerem oder kürzerem Umherkriechen begannen die Tiere auf einem der Bauplätze mit dem Anlegen der Wohnröhre. Das Ergebnis der Versuche zeigt Tabelle 2. Die Glasröhrchen wurden eindeutig bevorzugt. Sie sind offensichtlich der optimale Bauplatz, der sich dadurch auszeichnet, daß er allseitige Berührung gewährt.

Tabelle 2: Die Wahl des Bauplatzes (vgl. Text)

Bauplätze	—	┘	┐	○
Anzahl der Larven	7	14	20	72
Anzahl der Larven in %	6	12	18	64

Insgesamt 113 Larven

Durch Einzelbeobachtung suchte ich zu ermitteln, ob eine Beziehung zwischen der Dauer des Umherkriechens und der Beschaffenheit des endgültigen Bauplatzes besteht. Bei den folgenden Versuchen beobachtete ich die Larven in Rotlicht, während sie auf den drei Glasplatten ihren Bauplatz suchten. Sie krochen, mit Kopf und Thorax pendelnd, umher (Abb. 17). Berührten sie feste Gegenstände, so wanderten sie häufig in Kontakt

mit ihnen weiter (Abb. 17, Larven 1, 3, 5, 6, 7). Das Auffinden der Röhrenöffnungen hing rein vom Zufall ab; häufig liefen die Larven an den Röhrenöffnungen vorbei (Abb. 17, Larven 1, 3, 4, 5, 6, 7). Nur wenn sie durch einen Pendelausschlag mit Kopf und Prothorax in die Röhrenöffnung gerieten, gingen sie ganz in die Röhre hinein und begannen dort mit dem Bau des Wohngespinstes. Innerhalb der Röhre konnte man deutlich einen Umschwung im Verhalten beobachten. Die Larven verhakten sich mit Festhalten und Beinen in den Fäden der Kriechspur und kleideten die Glasröhre um sich herum mit Gespinst aus. Dies „Spinnen ohne Beinhilfe“ wird später (S. 30) ausführlich beschrieben. An allen guten Bauplätzen trat sofort dieser Umschwung auf.

Optimale Bauplätze werden sofort bezogen, wenn die Larven sie gleich zu Beginn des einleitenden Bauverhaltens auffinden. Über ungünstigere Bauplätze kriechen sie dabei zunächst häufig hinweg (Abb. 17, Larven 1, 3, 5, 6). Erst nach längerem vergeblichen Suchen bauen die Larven auch auf den weniger günstigen Plätzen. Durchschnittlich dauerte es etwa 20 Minuten, bis Bauplätze mit dreiseitiger Berührung, 1–2 Stunden, bis Plätze in Winkeln angenommen wurden. Dagegen krochen Larven, die schließlich auf ebenem Boden mit dem Anlegen der Wohnröhre begannen, u. U. über 4 Stunden umher (Abb. 16, Larve 7).

Kann das einleitende Bauverhalten auch ganz unterbleiben, wenn man die Larve gleich nach dem Herausnehmen aus dem Netz an einen optimalen Bauplatz bringt? Larven, die sich im Wohnröhrenteil ihres Fangnetzes ruhig verhielten, nahm ich mit einem Pinsel so vorsichtig heraus, daß sie, auf den Boden des Strömungsbeckens gesetzt, keine Flucht-

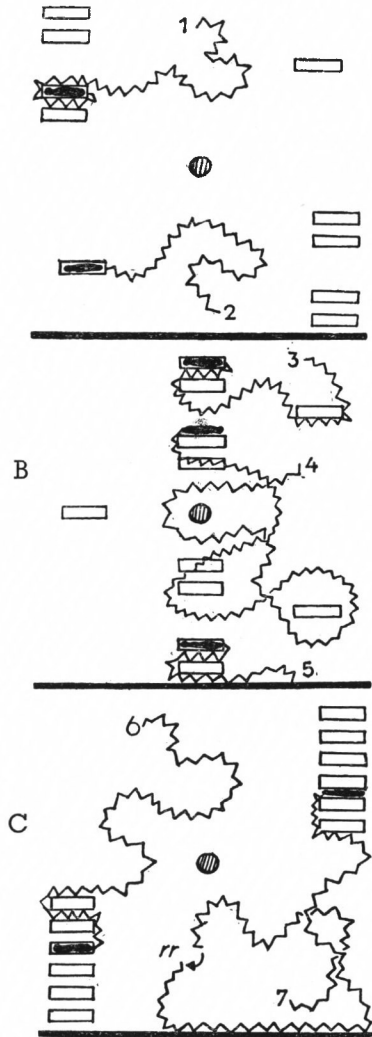


Abb. 17. Aufsuchen des Bauplatzes durch verschiedene Larven gleicher Größe.

A, B, C: Verschiedene Versuchsfelder, die an die vordere Glaswand des Strömungsbeckens angrenzen (breiter schwarzer Rand)

● : Gewindestab, auf dem die Glasplatten festgeschraubt sind

□ : Festgekittete Glasröhrchen. Zahlen kennzeichnen Anfang und Ende des Suchweges der Larve.

~ : Weg der Larve

— : Larve beim Bau der Wohnröhrenanlage

reaktionen zeigten. Sobald die Tiere umherzukriechen begannen, wurde ihnen eine längsgeteilte Glasröhre übergestülpt. Von 14 Larven verließen nur 2 den Röhrentunnel, die übrigen begannen sofort mit dem Besspinnen ohne Beinhilfe und kleideten den neuen Bauplatz mit Gesspinst aus.

Die Dauer des einleitenden Bauverhaltens hängt also hauptsächlich davon ab, wie schnell ein optimaler Bauplatz gefunden wird.

2. DER WOHNRÖHRENBAU

a) Die Konstruktion der Wohnröhren auf vier verschiedenen Bauplätzen

Beim Kriechen und Schwimmen während des einleitenden Bauverhaltens benutzt die Larve ihren Spinnfaden noch als Sicherungsseil. Hat sie aber einen Bauplatz gewählt, so wird das Spinnsekret als Baumaterial für die Wohnröhre verwendet. Das Anlegen der Wohnröhre geht an den einzelnen Bauplätzen verschieden vor sich. Beispiele dafür geben die vier folgenden Protokollauszüge.

Protokollauszug 3

Datum: 22. 7. 1952

Wassertemperatur: 23°

Strömungsgeschwindigkeit: 5 cm/sec.

Bau einer Wohnröhre in einer Glasröhre

- 3.15 Uhr Larve (Nr. 2, Abb. 18 b) bezieht eine Glasröhre von 4 mm Durchmesser und 2 cm Länge auf dem Boden des Strömungsbeckens. Innerhalb der Röhre verhakt sie sich in die Kriechfäden und verwebt den Labialfaden an der inneren Röhrenwand zu einem dünnen, weitmaschigen Gesspinstfleck. Der Faden wird dabei ohne Beinhilfe ausgezogen und mit dem Mentum verklebt.
- 3.18 Uhr Umkehren. Der gleiche Spinnvorgang wiederholt sich an anderer Stelle.
- 3.20 Uhr Umkehren. Putzen der Beine. Die Larve besspinnt an anderer Stelle die Innenseite der Glasröhre und überspinnt alte Gesspinstflecke neu.
- 3.21 Uhr Umkehren mit Putzen. Bereits besponnene Stellen werden erneut besponnen. Der Labialfaden wird dabei durchschnittlich 80mal in der Minute mit dem Mentum, stets an anderer Stelle, befestigt.
- 3.22 Uhr Umkehren mit Putzen. Putzen aller Beinpaare. Die Larve überspinnt das Röhreninnere weiter. Es ist überall mit einer anliegenden, grobmaschigen Gesspinstschicht ausgekleidet.
- 3.23 Uhr Umkehren, abwechselnd mit Spinnen in Intervallen von 2–3 Minuten hat zur Folge, daß das grobmaschige Gesspinst, das die Röhre auskleidet, immer feiner und dichter wird.
- 3.26 Uhr Ab und zu drückt die Larve ihr Mentum besonders intensiv gegen die innere Röhrenwand und bis macht mehrmals Befestigungsbewegungen mit dem Mentum.
- 4.10 Uhr Man kann innerhalb des Glasröhrchens eine beiderseits offene Gesspinströhre erkennen. Umkehren mit Putzen. Die Larve ist mit den Beinen und Nachschiebern im Gesspinst verankert. Sie macht undulierende Bewegungen mit dem Abdomen. Nach einer kurzen Ruhepause spinnt sie langsam weiter.
- 4.20 Uhr Während der folgenden Stunde ist die Larve in ihrem Gesspinst verankert und macht nur ab und zu undulierende Bewegungen. Es sind keine Spinnbewegungen und keine Umkehrbewegungen mehr zu beobachten. Die Gesspinströhre ist fertig.

Protokollauszug 4

Datum: 27. 7. 1952

Wassertemperatur: 23°

Strömungsgeschwindigkeit 5 cm/sec.

Bau einer Wohnröhre zwischen zwei Steinen am Grunde des Strömungsbeckens

- 13.10 Uhr Larve kriecht zwischen zwei Steine am Grunde des Strömungsbeckens. Sie liegt mit dem Rücken zum Boden gewandt und beginnt die offene, obere Seite zwischen den Steinen durch ein Gespinstdach zu verschließen. Dazu zieht sie den Labialfaden mit Hilfe der rechten und linken Beine aus und spannt ihn fortlaufend zwischen den beiden Steinen aus.
- 13.15 Uhr Umkehren mit Putzen. Die Larve hat sich wieder mit den Beinen in dem noch grobmaschigen Gespinstdach verankert und baut es weiter aus. Dabei verwebt sie quergespannte Fäden miteinander und spannt neue Fäden.
- 13.17 Uhr Umkehren. Das Gespinstdach wird auf der anderen Seite in der gleichen Weise weiter ausgebaut.
- 13.30 Uhr Am fertigen Gespinstdach verhakt, teilt die Larve die Ecken des Bauplatzes durch neue Gespinstflächen ab, so daß der eckige Raum langsam abgerundet wird. Während dieser Tätigkeit erfolgt alle 2–3 Minuten eine Umkehrbewegung mit Putzen. Das Rahmengerüst wird nun von innen besponnen. Die Larve verhält sich dabei genau wie beim Bessinnen des Glasröhrchens. Es ist wieder Umdrehputzen abwechselnd mit Spinnen zu beobachten.
- 14.50 Uhr In dem Rahmengerüst, das man auch als Stützgerüst bezeichnen kann, ist eine dichtgewebte Gespinströhre entstanden, die allseitig darin verankert ist. Durch das dichte Wohnröhrengespinst bricht die Larve nun hindurch und zieht zwischen Bausubstrat und Gespinströhre Verankerungsfäden. Hernach zieht sie sich wieder in die Wohnröhre zurück und spinnt das Loch zu, das sie zuvor in die Wohnröhre riß. Dieser Vorgang wiederholt sich an verschiedenen Stellen der Wohnröhre.
- 14.58 Uhr Die Larve verhält sich ruhig in der fertigen Wohnröhre und macht nur ab und zu undulierende Bewegungen mit dem Abdomen.

Protokollauszug 5

Datum: 29. 7. 1952

Wassertemperatur: 23°

Strömungsgeschwindigkeit: 5 cm/sec.

Bau einer Wohnröhre in einer Kante

- 23.07 Uhr Die Larve spannt von der Unterseite einer horizontal liegenden Glasplatte zur vorderen Beckenwand eine Gespinstfläche aus, die zu den im rechten Winkel zueinander geneigten Glasplatten die Hypothense bildet. Dabei werden die Fäden mit Hilfe der Beine ausgezogen.
- 23.08 Uhr Sie bezieht den von den Glasplatten und der Gespinstfläche gebildeten Raum und rundet ihn ab durch neue Gespinstflächen. Dabei wird der Spinnfaden etwa 60mal in der Minute befestigt. Der rhythmische Wechsel von Spinnbewegungen und Umkehren mit Putzen ist so, wie schon für die anderen Bauplätze bei Anlage der Gespinstflächen beschrieben, alle 2–3 Minuten.
- 23.15 Uhr Die Larve hängt an der fertigen vorderen Gespinstwand und beginnt die Ecken des prismaartigen Raumes durch weitere Gespinstflächen abzutheilen.
- 23.25 Uhr Sie befindet sich nun in einem sechseckigen Raum, dem fertigen Rahmengerüst, das sie von innen bespinnt, so daß eine Gespinströhre darin entsteht. Dabei erfolgt alle 2 Minuten ein Umkehren mit Putzen.
- 0.20 Uhr Anbringen von Verankerungsfäden nach Durchbruch durch die Gespinströhre.
- 0.31 Uhr Larve ruhig in der fertigen Wohnröhre. Ab und zu sind Undulationsbewegungen zu beobachten.

Protokollauszug 6

Datum: 1. 8. 1952

Wassertemperatur: 23°

Strömungsgeschwindigkeit: 5 cm/sec.

Bau einer Wohnröhre auf ebenem Boden

- 3.38 Uhr Auf dem Boden des Strömungsbeckens beginnt die Larve mit Hilfe der rechten und linken Beine Gespinstfäden auszuziehen. Es entsteht eine Gespinstmatte, die beiderseits am Boden befestigt ist und etwa 5 mm breit ist.
- 3.40 Uhr Bei einer Umkehrbewegung kommt sie mit dem Kopf unter die Gespinstfäden und kriecht daraufhin vollends unter das Gespinst. Sie verankert sich mit den Nachschiebern darunter. Auf dem Rücken liegend zieht sie den Spinnfaden von einer Seite zur anderen aus und befestigt ihn nach jeder Ausziehbewegung. Der Spinnfaden wird in der Minute etwa 60mal am Rand der Gespinstfläche und auf schon vorhandenen Fäden befestigt.
- 4.15 Uhr Die Gespinstfläche wird nach oben ausgewölbt, Seiten und Boden des Bauplatzes werden besponnen; teils ohne, teils mit Hilfe der Beine.
- 5.10 Uhr Die Larve bricht durch die Gespinsthöhle hindurch und zieht Verankerungsfäden von der Gespinsthöhle an das Substrat.
- 5.30 Uhr In der folgenden Stunde sitzt die Larve ruhig in ihrer fertigen Wohnröhre.

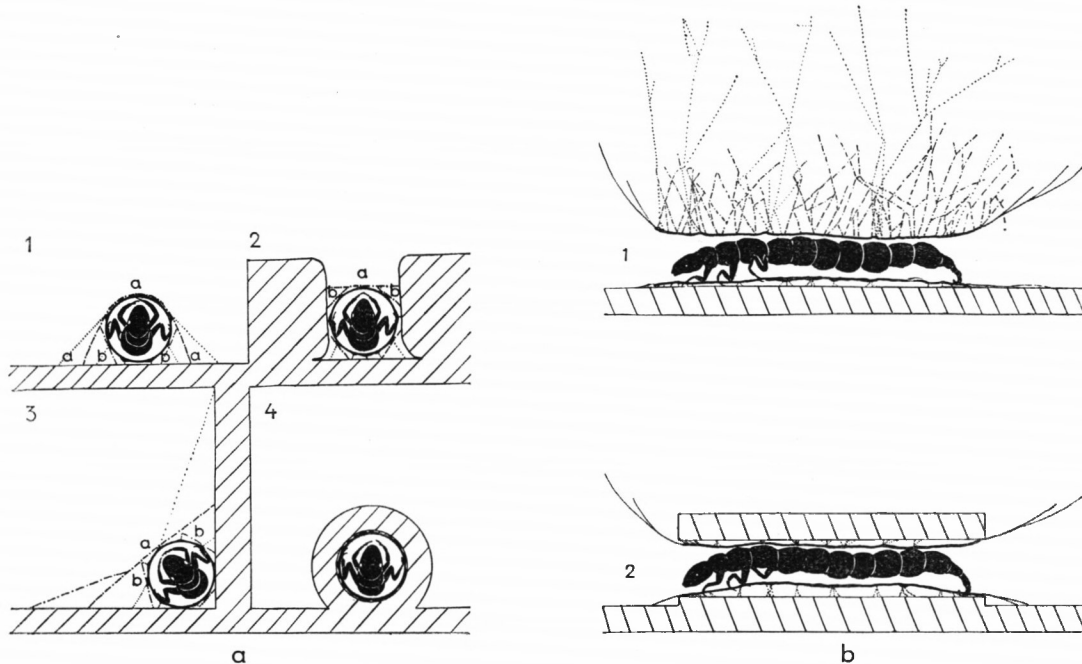


Abb. 18a. Querschnitte durch fertige Wohnröhrenbauten: 1: auf ebenem Boden; 2: zwischen zwei Steinen; 3: in einem Winkel; 4: in einer Röhre.

Beim Bau des Stützgerüsts ist die Larve mit dem Rücken dem festen Substrat zugewandt

Abb. 18b. Längsschnitte durch fertige Wohnröhrenbauten. 1: in einem Winkelstück. 2: in einer Röhre

Zeichenerklärung: - - - - - Stützgerüst; a: Primär angelegte Gespinstflächen des Stützgerüsts.

b: Sekundär angelegte Gespinstflächen des Stützgerüsts

— : Wohnröhre

..... : Verankerung

Die Wohnröhre wird also häufig in ein Gerüst von Gespinstflächen, das Stütz- oder Rahmengerüst, eingewebt und durch Verankerungsfäden erneut am Substrat befestigt. Die Bestandteile eines Wohnröhrenbaues, das Stützgerüst, die (innere) Wohnröhre und die

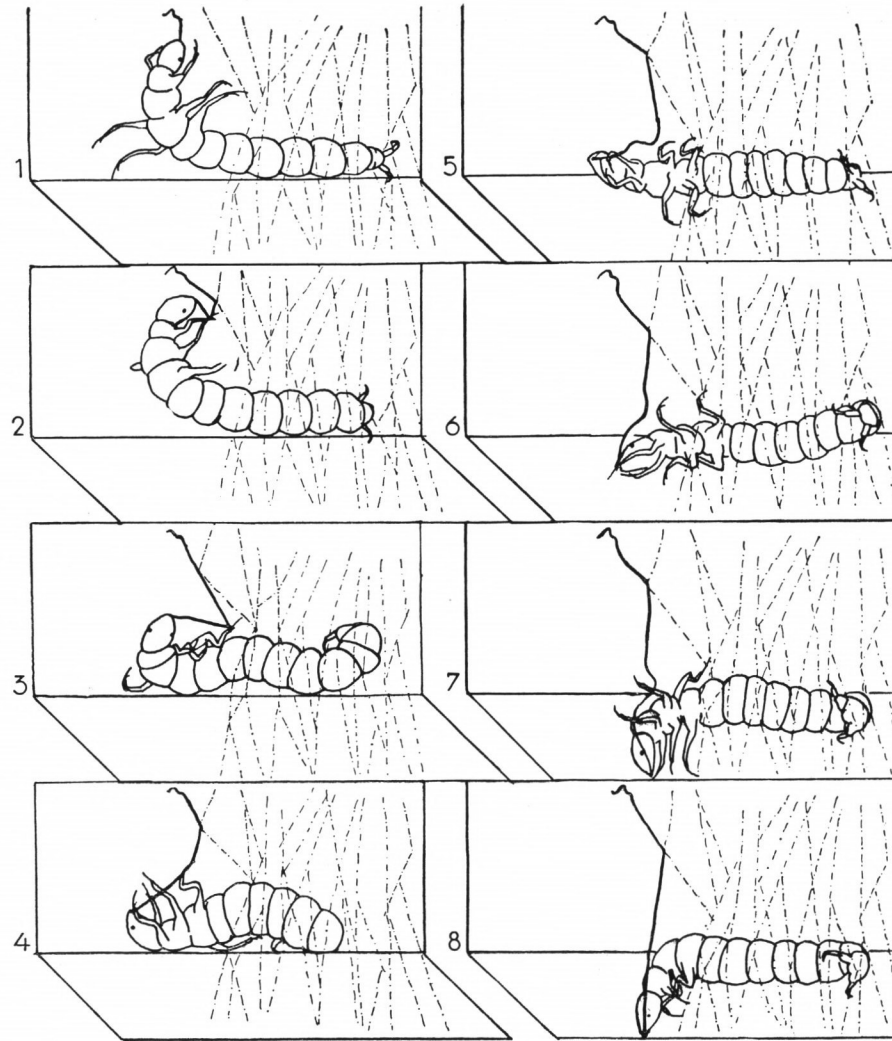


Abb. 19. Bessinnen mit Beinhilfe beim Anfertigen der primären Gespinstfläche des Stützgerüsts in einem Winkel. 1-8: Aufeinanderfolgende Bewegungsphasen. Der Spinnfaden, der neu angewebt wird, ist stärker gezeichnet.

Verankerung werden in der genannten Reihenfolge angelegt. Bauen die Larven zum Beispiel in einem Kantenstück oder am Grunde zwischen zwei Steinen, so legen sie zuerst ein Stützgerüst an (Abb. 18 a: 2, 3) und verschließen die offene Seite des Bauplatzes durch eine Gespinstfläche. Aus dem Kantenstück (Abb. 18 a: 3) entsteht so ein dreiseitig prismatischer,

zwischen zwei Steinen am Grund ein kubischer Raum (Abb. 18a: 2). Auf ebenem Boden legen die Larven eine zweiseitig befestigte Gespinstmatte an (Abb. 18a: 1), kriechen unter die halbfertige elastische Matte und bauen sie weiter aus, bis sie vollständigen Unterschlupf darunter finden (vgl. ALM 1926). So entsteht zuerst ein Rahmen- oder Stützgerüst, dessen Ecken durch Gespinstflächen abgeteilt werden, so daß nur noch ein röhrenförmiger Mittelraum frei bleibt. Damit ist das Stützgerüst fertig und die Larven bauen nun um sich herum noch eine (innere) Wohnröhre. Dieselben Baubedingungen wie im fertigen Stützgerüst bieten sich den Tieren in Glasröhrchen entsprechender Größe (Abb. 18a: 4; 18b: 2). Auch hier können sie rings um sich herum den Spinnfaden befestigen. Es ist deshalb verständlich, daß sie innerhalb eines solchen optimalen Bauplatzes kein Stützgerüst anlegen, sondern sogleich mit dem Bau der inneren Wohnröhre beginnen.

b) Die Bewegungsformen

Bei der Herstellung eines Wohnröhrenbaues sind verschiedene Verhaltensweisen zu beobachten. Während die Larve das Stützgerüst anlegt, unterbricht sie das Spinnen alle 2–3 Minuten durch Umkehren mit Putzen (Abb. 15), wie ich es schon für das ein-

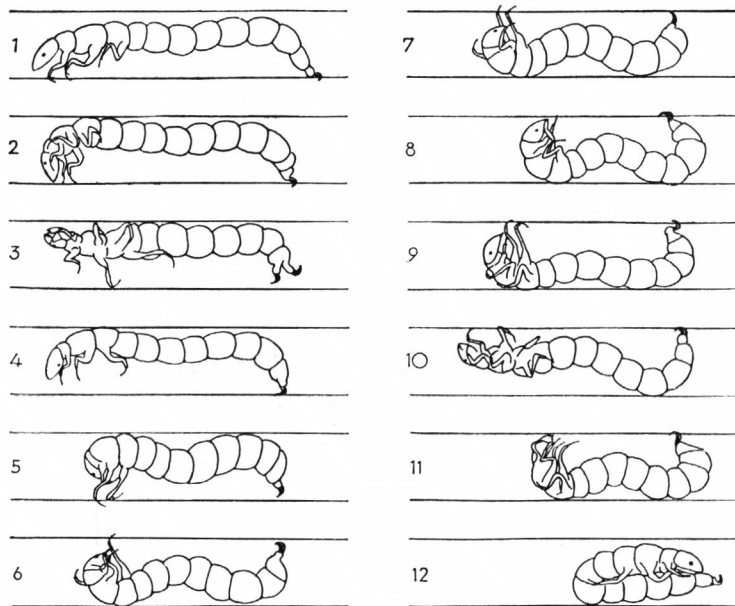


Abb. 20. Bespinnen ohne Beinhilfe. 1–11: Verschiedene Grundhaltungen, die die Larve beim Bespinnen einer Glasröhre innerhalb des Zeitraumes von 2 Minuten einnehmen kann. Von jeder dieser Stellungen aus wird der Spinnfaden innerhalb der Reichweite des Kopfes an verschiedenen Stellen befestigt, in 2 Minuten 100- bis 200mal. 12: Umkehren mit Putzen in der Glasröhre.

leitende Bauverhalten als Reaktion auf Störung beschrieben habe. Beim Wohngespinstbau aber scheint es spontan, rhythmisch aufzutreten. Dabei ist auffällig, daß das Putzen häufig ganz wegfällt.

Bei dem Bessinnen mit Beinhilfe (Abb. 19) wird der Spinnfaden mit dem Mentum auf dem Substrat befestigt, mit den Beinen einer Körperseite ausgezogen und dann an anderer Stelle abermals mit dem Mentum festgeklebt. Diese Bewegungsweise ist hauptsächlich bei der Anlage der ersten Gespinstfläche „a“ des Stützgerüsts zu beobachten. Beim Bau der kleineren Gespinstseiten „b“ des Stützgerüsts (Abb. 18a) tritt sie gemeinsam mit dem Bessinnen ohne Beinhilfe (Abb. 20) auf. Der Spinnfaden wird dabei kreuz und quer übereinandergewebt, bis ein bestimmter Bereich des Glasröhrchens oder des Stützgerüsts, der innerhalb der Reichweite von Kopf und Thorax liegt, fein besponnen ist. Danach verhakt die Larve sich an anderer Stelle und der Vorgang wiederholt sich. Innerhalb von 2 Minuten hakt sich die Larve etwa 11mal an anderen Stellen ein (Abb. 20: 1–11). Auf diese Weise bespinnt sie das röhrenförmige Innere des Stützgerüsts oder eines Glasröhrchens unten, seitlich, oben, vorne und in der Mitte (Abb. 20). Alle 2 Minuten dreht sie sich um, mit oder ohne Putzen (Abb. 20: 12), und bespinnt die andere Röhrenhälfte.

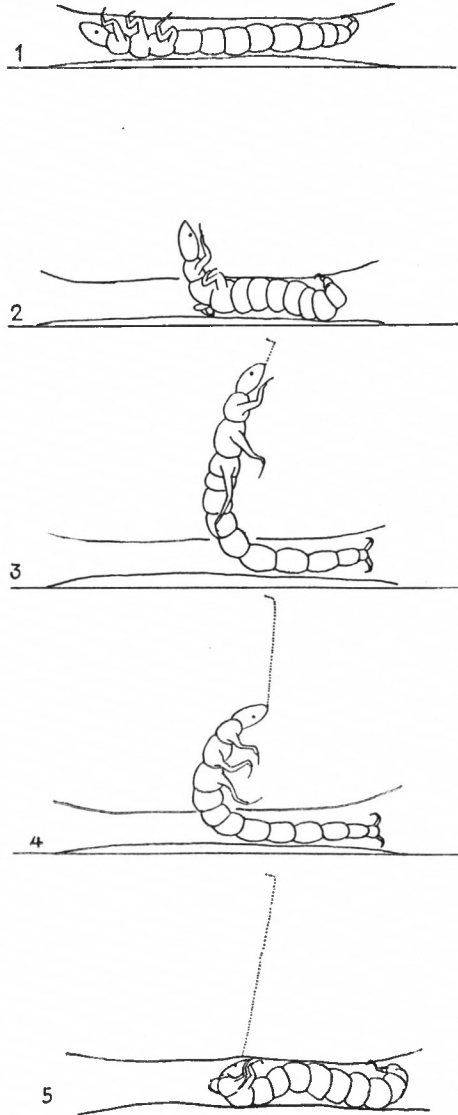


Abb. 21. Bewegungsweisen während des Herstellens der Verankerung. 1: Ruhelage; 2: Durchstoßen des Gespinstes; 3 u. 4: Anbringen des Verankerungsfadens; 5: Bessinnen ohne Beinhilfe.

Während des Bessinnens ohne Beinhilfe sind die Larven mit den Klauengabeln der Beine im Gespinst verhakt. Dabei liegen meist mehrere Gespinstfäden in einer Klauengabel vereinigt. Während des Spinnens treten aus den Ausführungsgängen der Beindrüsen, direkt über den Klauengabeln, Sekretröpfchen aus, die die Fadenbündel verkleben. So gewinnt die Gespinsthöhle auch durch das Sekret der Beindrüsen an Haltbarkeit.

Zur Verankerung (Abb. 21) der Gespinsthöhle auf festem Substrat wirken drei Bewegungsweisen zusammen:

Beim Durchstoßen (Abb. 21: 2) des Gespinstes stemmt die Larve den Vorderkörper gegen das Gespinst und beißt mit den Mandibeln ein Loch in das Gewebe. Bei dem nachfolgenden Anbringen von Verankerungsfäden (Abb. 21: 3, 4) schiebt sie sich mit den Vorderbeinen zuerst durch das Loch hindurch, beugt sich gegen das Substrat vor, befestigt den Spinnfaden und zieht sich wieder in die Wohnhöhle zurück. Das Loch wird dann durch Bessinnen ohne Bein-

hilfe (Abb. 20; Abb. 21: 5) wieder zugesponnen. Beim Herstellen der Einzelteile eines Wohnröhrenbaues erfüllen also die beschriebenen Bewegungsweisen verschiedene Aufgaben. Über ihr Zusammenwirken gibt Tabelle 3 Aufschluß.

Tabelle 3

Verhaltensweisen	Herzustellender Teil des Wohnröhrenbaues	Situation, in der die Bewegungsweisen auftreten
Bespinnen mit Beinhilfe Umkehren mit oder ohne Putzen	Primäre Gespinstfläche „a“ des Stützgerüsts	unbesponnene Bauplätze, die der Larve keine allseitige Berührung bieten
Bespinnen mit Beinhilfe Bespinnen ohne Beinhilfe Umkehren mit oder ohne Putzen	Sekundäre Gespinstflächen „b“ des Stützgerüsts	Bauplatz, der durch eine große Gespinstfläche abgeschlossen ist, aber noch keine allseitige Berührung bietet
Bespinnen ohne Beinhilfe Durchstoßen	innere Wohnröhre	Bauplatz, der allseitige Berührung bietet, oder fertiges Stützgerüst
Anbringen eines Verankerungsfadens	Verankerung	fertige Gespinstströhre

3. DER ANBAU DES FANGTRICHTERS

a) Einfluß von Strömung und Bausubstrat auf die Form der Fangnetze

Wir sahen, daß das Herstellen der Wohnröhre von der Art des Platzes, auf dem die Larve baut, bestimmt wird, nicht aber von der Wasserströmung. Wohnröhren in stehendem Wasser unterscheiden sich nicht von denen im fließenden Wasser an gleichartigen Bauplätzen. Erst beim Anbauen des Fangtrichters an die Wohnröhre erhält offenbar auch die Strömung Einfluß auf das Bauverhalten der Larve. Vergleicht man die so verschiedenartig gebogenen Trichternetze miteinander, so fällt auf, daß ihre Öffnung immer gegen die Strömung gerichtet ist und daß das dem Trichteransatz gegenüberliegende Wohnröhrenende zugesponnen ist. In stehendem Wasser findet man dagegen keine einseitig an die Wohnröhre angebauten Netze. Wohl werden ab und zu an beide Wohnröhrenöffnungen kleine trichterartige Erweiterungen gebaut, die Wohnröhrenenden aber bleiben offen. Die Strömung ist also nötig zum Bau eines richtigen Fangnetzes und hat einen orientierenden Einfluß. Trotzdem scheint die Vielgestaltigkeit der Netze durch eine Orientierung zur

Strömung allein nicht erklärbar. Wir versuchen daher, den Einfluß von Strömung und Baugrund auf die Form des Fangtrichters genauer kennenzulernen.

Da das Bauen der Wohnröhre von der Art des Bauplatzes abhängt, kommt es im Freiland vor, daß die Wohnröhren in allen möglichen Richtungen zur Strömung liegen. Zunächst war zu untersuchen, welchen Einfluß die Lage der Wohnröhre zur Strömung auf die künftige Form des Fangnetzes hat.

Auf horizontal liegenden Glasplatten wurden künstliche optimale Bauplätze (Glasröhrchen) in verschiedenen Winkeln zur Strömung aufgeklebt und Larven von 18 bis 20 mm Größe eingesetzt. Am nächsten Tage hatten die Larven bereits aus den der

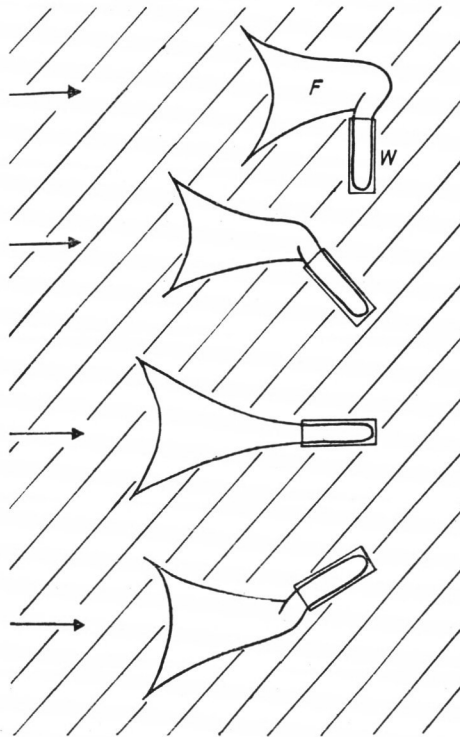


Abb. 22

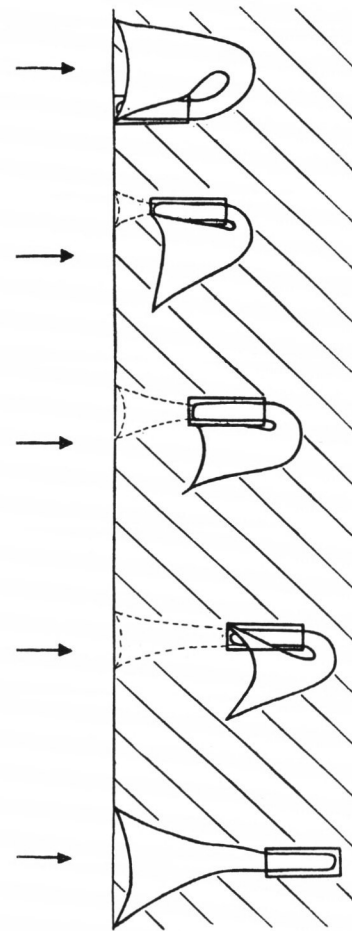


Abb. 23

Abb. 22. Der Einfluß der Strömung auf die Netzform bei verschiedenen orientierten Wohnröhren. Pfeil: Strömungsrichtung; schraffiert: Horizontal liegende Glasplatte; W: Wohnröhre; F: Fangtrichter.

Abb. 23. Der Einfluß des Baugrundes vor der der Strömung zugewandten Öffnung der Wohnröhre. Schraffiert: Horizontal liegende Glasplatte; gestrichelt: Unvollständige Fangtrichteranlagen, die zuerst gebaut werden, aber nicht funktionieren; Pfeil: Strömungsrichtung.

Strömung zugewandten Röhrenöffnungen kleine Fangtrichter herausgebaut, die alle mit ihren Öffnungen gegen den Strom gerichtet waren. An den parallel zur Strömung liegenden Glasröhrchen hatten die Larven geradegestreckte, an den quer zur Strömung gestellten Röhren geknickte Fangtrichter angewebt. Die Trichterachsen waren dabei in demselben Winkel geknickt, den die Wohnröhren zur Strömungsrichtung einnahmen (Abb. 22). Demnach hat die Lage der Wohnröhre zur Strömung Einfluß auf die Netzform.

Es mußte aber noch geprüft werden, inwieweit gewisse Bauhilfen die Form des Fangtrichters mitbestimmen. Auf kleinblättrigen Wasserpflanzen findet man im Freiland häufig Netze, die an der strömungsabgewandten Seite der Wohnröhre angesetzt und über die Wohnröhre hinweg oder seitlich daran vorbei gegen die Strömung ausgebaut sind. Es war zu vermuten, daß diese Netzformen durch die Größe des Bauplatzes vor der der Strömung zugewandten Öffnung der Wohnröhre bestimmt waren. Auf einer freihängenden horizontalen Glasplatte brachte ich im Strömungsbecken Glasröhrchen in verschiedenem Abstand vom Vorderrand der Glasplatte an und besetzte sie mit Larven von 18 bis 20 mm Länge. Das Ergebnis sehen wir in Abbildung 23 und Tabelle 4. Die Larven bauen also den Fangtrichter aus der strömungsabgewandten Öffnung der Wohnröhre heraus, wenn nicht genug Platz in Richtung gegen die Strömung vorhanden ist.

Tabelle 4

Abstand des strömungzugewandten Wohnröhrenendes vom Glasplattenrand	Anzahl der Larven, die aus der strömungzugewandten Wohnröhrenöffnung ihr endgültiges Fangnetz bauten	Anzahl der Larven, die aus der strömungsabgewandten Wohnröhrenöffnung ihr endgültiges Fangnetz bauten
0 cm	—	4
1 cm	—	4
2 cm	—	4
3 cm	1	3
4 cm	4	—
Insgesamt: 20 Larven		

b) Die Konstruktion der Fangtrichter

Außer den eben beschriebenen kleinen Trichternetzen, die in ihrer ganzen Länge mit dem Substrat verbunden sind, findet man zwischen Astgabeln, die quer zur Strömung stehen, oder zwischen Schilfhalmen kleine, kreisförmig gebogene Fangtrichter, die frei in der Strömung schwingen und nur am Öffnungsrand und mit der Wohnröhre am Substrat befestigt sind. Um festzustellen, wie die Larven ihre Netze bauen und ob gebogene Netze anders konstruiert werden als geradegestreckte, habe ich die Entstehung mehrerer Netze genau verfolgt. Ich beschreibe in den folgenden Protokollen, als Beispiel für zahlreiche Beobachtungen, den Bau eines Fangnetzes auf ebenem Boden (Abb. 24) und eines anderen

in einer „Astgabel“ (Abb. 25). Die Larven bauten so im Strömungsbecken, daß ich den Netzbau von der vorderen Glaswand aus mit dem Binokular beobachten und photographieren konnte.

Die Wohnröhre vom Fangnetz der Abbildung 24 wurde in der Kante zwischen Boden und einer als Bauhilfe aufgestellten senkrechten Glaswand angelegt; die eine Röhrenöffnung war gegen die Strömung gerichtet, die andere war strömungsabgewandt. Das

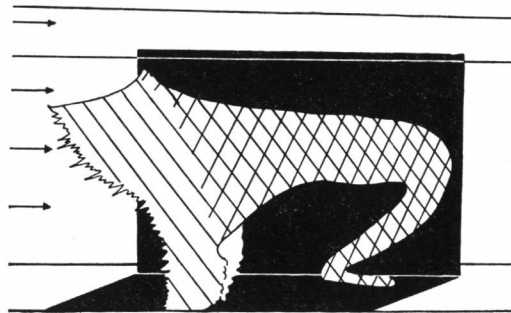


Abb. 24. Fangnetz auf ebenem Boden in einem Winkelstück. Pfeil: Strömungsrichtung; schwarz: Bauhilfe; schraffiert: Fangnetz.

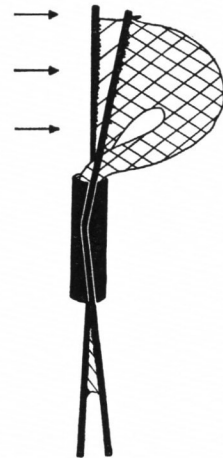


Abb. 25. Fangnetz in einer Drahtgabel. Pfeil: Strömungsrichtung; schwarz: Bauhilfe; schraffiert: Fangnetz.

Netz war zuerst zwischen der senkrechten Wand der Bauhilfe und dem Boden ausgespannt, später auch an der vorderen Glaswand befestigt. Die Wohnröhre zum Fangnetz der Abbildung 25 lag in einem freihängenden Glasröhrchen, an dessen obere und untere Öffnung je eine „V“-förmige Drahtgabel angebracht war. In die obere Gabel wurde das Fangnetz eingebaut.

Protokollauszug 7

Datum: 7. 8. 1952

Wassertemperatur: 23° C

Strömungsgeschwindigkeit: 5 cm/sec.

Anbau eines Fangtrichters auf ebenem Boden

(vgl. Abb. 24)

1. Bautag (7. 8. 1952)

20.20 Uhr Die Larve kommt so weit aus der Wohnröhre heraus, daß nur noch ihre Nachschieber im Gespinnst verankert sind. Sie befestigt ihren Spinnfaden, so hoch sie reichen kann, an der als Bauhilfe aufgestellten senkrechten Wand und zieht ihn an die strömungszugewandte, vordere Wohnröhrenöffnung zurück. Gleich darauf kommt sie wieder heraus und spannt weitere solcher Leitfäden zwischen Wohnröhrenöffnung und Boden aus. Nach Umkehren mit Putzen werden auch an die hintere, strömungsabgewandte Röhrenöffnung Leitfäden gezogen. Umkehren mit Putzen.

- 20.31 Uhr Nachdem die Larve einen Leitfaden von der vorderen Wohnröhrenöffnung an die senkrechte hintere Wand gezogen hat, zieht sie sich nicht wie vorher in die Röhre zurück, sondern verwebt ihren Spinnfaden quer zur Strömung zum Boden hin. Dort kriecht sie vor und zieht einen Leitfaden an das Substrat, um dann unter Rückziehen die Wohnröhre wieder aufzusuchen.
- 20.32 Uhr Beim Ausbau der vorderen Wohnröhrenöffnung kriecht die Larve an den alten Leitfäden entlang, befestigt neue Leitfäden und verwebt dann ihren Spinnfaden quer. Dadurch entsteht anschließend an die vordere Wohnröhrenöffnung ein Gespinstdach, das zwischen der hinteren senkrechten Wand und dem Boden ausgespannt ist und sich gegen die Strömung zu verbreitert.
- 20.34 Uhr Umkehren mit Putzen innerhalb der Wohnröhre. Ausziehen von Leitfäden an das hintere Röhrenende.
- 20.36 Uhr Umkehren innerhalb der Wohnröhre. Ausbau des Gespinstdaches an der vorderen Wohnröhrenöffnung durch Ziehen von Leitfäden und Querverweben des Spinnfadens. Umkehren in der Wohnröhre. Zuspinnen des hinteren Wohnröhrenendes.
- 20.38 Uhr Verlängern des Gespinstdaches an der vorderen Wohnröhrenöffnung alternierend mit Zuspinnen bis der hinteren Wohnröhrenöffnung.
- 21.20 Uhr Das hintere Ende der Wohnröhre ist zugesponnen. Das Gespinstdach hat eine Länge von 4 cm erreicht (Abb. 26, Tafel I). Der unter dem Gespinstdach liegende Raum wird von der vorderen Wohnröhrenöffnung aus mit Gespinst ausgekleidet. Dabei sind dieselben Verhaltensweisen wie beim Ausbau des Gespinstdaches zu beobachten, jedoch tritt das Ziehen von Leitfäden viel häufiger auf.
- 22.00 Uhr Am vorderen Ende der Wohnröhre ist ein Gespinsttrichter entstanden, dessen unterer Teil nur halb so lang wie das Gespinstdach des Trichters ist (Abb. 27, Tafel I).
2. Bautag (8. 8. 1952)
- 2.05 Uhr Alle zwei Minuten bespinnt die Larve den Ansatz des Trichters an die Wohnröhre von innen. Dabei stemmt sie ihren Vorderkörper manchmal so heftig gegen das obere Trichtergespinst, daß teilweise Löcher darin entstehen. Diese Löcher werden sofort wieder übersponnen; das Gespinst wird an solchen Stellen sehr ausgedehnt. Danach zieht sich die Larve für wenige Sekunden in die Wohnröhre zurück, wo sie ebenfalls die Wandung bespinnt.
- 2.16 Uhr Die Trichterwandung war durch die Ausbeulbewegungen im Trichteransatz so gedehnt, daß eine schwach sackartige Ausbuchtung zu erkennen ist. Das Ausbeulen wird fortgesetzt, aber die Larve zieht sich nicht gleich danach wieder in die Wohnröhre zurück, sondern kriecht unter Querverweben des Spinnfadens zum Rand der oberen Gespinstfäden vor, baut das Dach durch Ziehen neuer Leitfäden und Anweben des Spinnfadens aus und sucht unter Rückziehen ihre Wohnröhre auf.
- 2.18 Uhr Der untere Trichterteil wird durch Ziehen neuer Leitfäden und Verweben derselben gegen die Strömung zu verlängert und mit der oberen Gespinstfläche verbunden. Rückziehen in die Wohnröhre.
- 2.20 Uhr Der Fangtrichter wird von der Wohnröhre aus bis zum Trichterrand mit Gespinst ausgekleidet. Rückziehen in die Wohnröhre.
- 2.22 Uhr Das Trichterdach wird verlängert und der untere, viel kürzere Trichterteil vorgebaut; außerdem beult die Larve den Trichter in seinem Ansatzteil weiter aus und überspinnt das Netzzinnere. Bei dieser Tätigkeit sind die zuletzt beschriebenen Bewegungen abwechselnd zu beobachten.
- 4.20 Uhr Im Ansatzteil des Trichters ist durch die Ausbeulbewegungen eine Biegung entstanden, die sich von der Unterlage abgelöst hat. Der Teil des Gespinstdaches, der neu angelegt wurde, ist bedeutend großmaschiger als der hintere Netzteil, den die Larve wiederholt ohne Hilfe der Beine übersponnen hat. Dort, wo die Larve den unteren Netzteil mit dem Gespinstdach verwebt hat, sind die Leitfäden des Gespinstdaches abgetrennt und der Trichter hebt sich von der Unterlage ab (Abb. 28, Tafel I).

- 22.00 Uhr In der Zwischenzeit lag die Larve zumeist ruhig in ihrer Wohnröhre. Ab und zu machte sie Kontrollgänge im Netz, besserte schadhafte Stellen im Gewebe aus und fraß hereingestrudeltes Plankton. Nun beginnt sie wieder mit der eigentlichen Bautätigkeit. Alle 2–3 Minuten kommt sie aus der Wohnröhre hervor, bespinnt die Trichterbiegung, beult sie aus, kriecht unter Querverweben der Spinnfäden bis zum Netzrand vor und webt dort neue Spinnfäden an, die sie seitlich durch Leitfäden befestigt. In der Netzöffnung macht sie Umkehren mit Putzen und kriecht darauf wieder in die Wohnröhre zurück. Auch der untere Trichterrand wird weiter gegen die Strömung vorgebaut und das gesamte Netz von innen übersponnen.
- 23.45 Uhr Das Fangnetz hat ein „Z“-förmiges Aussehen bekommen. Die Larve hat sich endgültig in ihre Wohnröhre begeben (Abb. 29, Tafel II).

3. Bautag (9. 8. 1952)

- 5.00 Uhr Die Larve beginnt wieder mit der Bautätigkeit. Es sind dieselben Bewegungen wie im vorigen Protokoll im gleichen Rhythmus zu beobachten: Ausbeulen und Überspinnen im oberen Netzknick, wodurch der von der Wohnröhre aufsteigende Mittelteil des Fangnetzes in Richtung der Strömung verlängert wird. Querverweben neuer Gespinstfäden am oberen Netzrand und Befestigen derselben durch Leitfäden am Substrat bewirken eine Verlängerung des Fangtrichters gegen die Strömung. Beim Bespinnen des Fangnetzinneren ohne Beihilfe werden Fäden, die den Netzanfang am Substrat befestigen, abgebissen, so daß sich das Netz immer mehr vom Boden ablöst und schließlich nur noch hinten durch die Wohnröhre und an seiner Öffnung am Substrat verankert ist.
- 6.00 Uhr Die Larve hat die Bautätigkeit eingestellt und sich in die Wohnröhre zurückgezogen.
- 21.08 Uhr Die Bautätigkeit wird fortgesetzt. Nach dem Anweben neuer Fäden am Netzrand ist die Trichteröffnung so breit geworden, daß sie die senkrechte vordere Glaswand des Strömungsbeckens berührt. Als bald unterbricht sie das Querweben und zieht Leitfäden an diese Glaswand (Abb. 30, Tafel II).
- 21.30 Uhr Die Trichteröffnung ist nun an beiden senkrechten Wänden angeheftet. Der untere Trichterteil ist fast ebenso lang geworden wie das Trichterdach.
- 22.43 Uhr Das Netz wird ohne Hilfe der Beine besponnen und der obere Netzknick ausgebeult, so daß der hintere Netzteil wächst.
- 23.12 Uhr Die Bautätigkeit wird abgebrochen, die Larve bleibt in der Wohnröhre.

4. Bautag (10. 8. 1952)

- 2.20 Uhr Das „Z“-förmige Fangnetz wird durch Ausbeulen und Überspinnen in seinem oberen Knick ausgedehnt. Seine Öffnung wird durch Ziehen von Leitfäden verlängert, die die Larve miteinander querverwebt und überspinnt. Dort, wo das Gespinst nicht am Substrat aufliegt, zwischen den senkrechten Wänden am oberen Teil der Öffnung, wird der Spinnfaden angewebt. Außerdem wird das gesamte Fangnetz immer wieder von innen besponnen, so daß der Trichter enger wird.
- 6.09 Uhr Die Larve hat sich wieder in ihre Wohnröhre zurückgezogen und verhält sich dort ruhig. In den folgenden sechs Wochen blieb das Netz einschließlich der Wohnröhre auf dieser Größe stehen. Es hatte eine Länge von 29 cm und einen vorderen Öffnungsdurchmesser von 13 cm (Abb. 31, Tafel II). Die Larve reparierte tagsüber Löcher und überspann das Netz nachts von der Wohnröhre fortschreitend nach vorne immer neu, so daß es elastisch blieb; das alte Gewebe schälte sich außen ab.

Protokollauszug 8

Datum: 15. 8. 1952
Wassertemperatur: 23° C

Strömungsgeschwindigkeit: 5 cm/sec.
Bau eines Fangnetzes in einer Drahtgabel

1. Bautag (15. 8. 1952)

- 19.50 Uhr Am Vortage hatte die Larve in dem Glasröhrchen, das senkrecht zwischen den beiden Drahtgabeln befestigt wurde, ihre Wohnröhre gebaut. Sie kommt abwechselnd aus beiden Röhrenöffnungen heraus und zieht Leitfäden an die senkrecht stehenden Gabeln (Abb. 32, Tafel III).
- 20.15 Uhr In der oberen Gabel werden die Leitfäden miteinander verwebt, so daß, ähnlich wie beim zuerst beschriebenen Fangnetz, als Verlängerung des oberen Wohnröhrenrandes eine Gespinstfläche entsteht, die in diesem Falle quer zur Strömung liegt. An die untere Gabel werden weiterhin Leitfäden gezogen.
- 20.38 Uhr Anbau der vorderen Gespinstflächen durch Ziehen neuer Leitfäden und Verspinnen derselben, abwechselnd mit Umkehren und Putzen und Zuspinnen des unteren Wohnröhrenendes.
- 20.58 Uhr Das untere Ende der Wohnröhre ist geschlossen. Die in der oberen Gabel ausgespannte Gespinstfläche wird von der Larve ausgebeult und übersponnen. Alle zwei Minuten zieht sich die Larve in die Wohnröhre zurück.
- 21.05 Uhr Aus der ebenen Gespinstfläche ist ein Beutel geworden, der von der Strömung aufgeblasen wird (Abb. 33, Tafel III).

2. Bautag (16. 8. 1952)

- 1.32 Uhr Das Ausbeulen und Überspinnen des Gespinstbeutels wird fortgesetzt und nur alle zwei Minuten durch Rückziehen in die Wohnröhre unterbrochen.
- 1.40 Uhr Die Larve kommt wieder aus der Wohnröhre hervor und verspinnt die Seiten des Gespinstbeutels so miteinander, daß aus dem Beutel ein gebogener Trichter entsteht, der sich gegen die Strömung hin öffnet (Abb. 34, Tafel III).
- 1.45 Uhr Von der Wohnröhre aus wird der noch grobmaschige Trichteransatz fein besponnen. Biegung des Trichters häufig ausgebeult und übersponnen. Bespinnen ohne Beihilfe und Ausbeulen erfolgt alle 2-3 Minuten. Rückziehen in die Wohnröhre.
- 2.30 Uhr Beim Bespinnen des Fangtrichteransatzes beißt die Larve diejenigen Fäden ab, die dem ehemaligen Gespinstbeutel angehören und den unteren Trichterteil an der Gabel befestigen.
- 2.39 Uhr Bespinnen des Trichters und Ausdehnen des Gewebes in der Trichterbiegung.
- 2.45 Uhr Die Larve zieht sich zu längerer Ruhe in die Wohnröhre zurück.
- 20.30 Uhr Beim Bespinnen des Trichteransatzes beißt die Larve das Gewebe an den Seiten der weiten, oberen Trichterbiegung vom unteren Trichterteil ab (Abb. 35, Tafel III). Nach Ausbeulen und Überspinnen des Trichteransatzes kriecht sie in die weite Öffnung vor und verspinnt die lose herabhängenden Seitenteile miteinander, so daß der untere und obere Trichterteil nur noch an der Öffnung des Netzes miteinander verbunden sind (Abb. 36, Tafel III).
- 20.45 Uhr Bespinnen des Fangtrichters ohne Beihilfe. Der Netzrand wird neu an der Gabel befestigt. Umkehren mit Putzen vorne im Netz und anschließend Rückkriechen in die Wohnröhre.
- 20.47 Uhr Das Fangnetz wird weiterhin durch Ausbeulen und Überspinnen vergrößert. Alle 2-3 Minuten zieht sich die Larve wieder in ihre Wohnröhre zurück.
- 21.50 Uhr Die Larve bleibt in der Wohnröhre.

3. Bautag (17. 8. 1952)

- 3.12 Uhr Vorkriechen, mehrmaliges heftiges Ausbeulen des Netzknickes und Bespinnen desselben, Vorkriechen unter Querverweben des Spinnfadens. Umkehren mit Putzen und Rückkriechen sind nacheinander innerhalb von 2 Minuten zu beobachten. Danach bleibt die Larve einige Sekunden in der Wohnröhre, bevor sich der Spinnvorgang wiederholt.

6.20 Uhr Das Fangnetz ist einschließlich der Wohnröhre 28 cm lang geworden. Es ist halbkreisförmig gebogen, der Fangtrichter hat eine Öffnungsweite von 8 cm (Abb. 37, Tafel III).

In den darauffolgenden 3 Wochen wurde das Netz nicht mehr vergrößert, sondern nur immer wieder von innen besponnen.

Ich fasse die Beobachtungen beim Bau der beiden Netze kurz zusammen.

Das Trichternetz auf ebenem Boden

(vgl. Abb. 24 und Photoserie Abb. 26–31, Tafel I u. II)

Die Larve zieht zuerst von der vorderen, strömungszugewandten und der hinteren, strömungsabgewandten Wohnröhrenöffnung aus Spinnfäden zum Boden und an die hintere, senkrechte Wand der Bauhilfe. Nach 10 Minuten werden nur noch an die vordere Wohnröhrenöffnung Spinnfäden gezogen und zu einem schräg zur Strömung gestellten Gespinstdach verwebt, das sich gegen die Strömung verbreitert und von ihr aufgebläht wird. Als dies Gespinstdach 4 cm lang geworden war, spinnt die Larve die hintere Wohnröhrenöffnung zu. Der Boden unter dem Gespinstdach wird anschließend auch besponnen und gegen die Strömung fortschreitend beiderseits mit dem Gespinstdach verbunden. So entsteht am Vorderende der Wohnröhrenöffnung ein kleiner, geradegestreckter Trichter, dessen oberer Rand dachartig gegen die Strömung vorgezogen ist (Abb. 26). Dieser Trichter wird dort, wo er an die Wohnröhre ansetzt, sackartig ausgebeult. Den dachartig vorspringenden Trichterteil verlängert dann die Larve durch Anweben neuer Gespinstfäden (Abb. 27). Auch der Boden wird weiter besponnen und seitlich mit dem Trichterdach verwebt. Dabei behält jedoch das Trichterdach immer den gleichen Vorsprung an Länge gegenüber dem fertiggesponnenen Trichterteil. Die Randfäden des ehemaligen Trichterdaches reißen nun im Bereich des fertigen Trichters; sie werden beim Verspinnen von der Larve abgebissen, so daß sich der fertige Trichterteil vom Substrat abhebt (Abb. 28). Das noch grobmaschige Trichtergewebe wird von der Wohnröhre aus besponnen, bevor die Larve den Trichter weiter vergrößert. Der Trichter wird immer wieder nach zwei verschiedenen Baumethoden vergrößert: durch erweiterndes Ausbeulen des Trichterkegels in der Strömungsrichtung und durch Anweben neuer Gespinstfäden am Netzrand gegen die Strömung (Abb. 29).

Als die Larve schließlich beim Anweben neuer Gespinstfäden am Vorderrand des Netzes die vordere Glaswand berührt, spinnt sie dort die Trichteröffnung fest und verlängert den unteren Trichterrand, bis der Rand des Fangnetzes überall gleichlang ist (Abb. 30). Das Netz erreicht bald darauf eine Länge von 28 cm (Abb. 31). Es wird nun nicht mehr vergrößert, sondern nur noch wiederholt von innen besponnen, so daß die Gewebsdichte immer mehr zunimmt und das Netz elastisch bleibt.

Das Trichternetz in der Drahtgabel

(vgl. Abb. 25 und Photoserie Abb. 32–37, Tafel III)

Die Larve zieht zuerst von der Wohnröhre aus an die obere und untere, quer zur Strömung liegende Drahtgabel Spinnfäden (Abb. 32). Nach 20 Minuten aber bespinnt sie nur noch die obere Gabel und baut die untere Wohnröhrenöffnung zu. Die oberen Spinnfäden werden miteinander verwebt, so daß eine Gespinstfläche quer zur Strömung zwischen der

Gabel ausgespannt ist. Dieses Gewebe wird in Strömungsrichtung zu einem von der Strömung aufgeblasenen Beutel ausgedehnt (Abb. 33). Danach beginnt die Larve die Beutelhänge von ihrer Wohnröhre aus rings um sich herum zu einer an die Wohnröhre anschließenden Röhre zu verweben, so daß man schon die spätere Trichterform erkennen kann (Abb. 34). Während sie die Trichterröhre weiterhin von innen bespinnt, beißt sie entlang dieser Röhre alle Verbindungsfäden zum unteren Teil der Drahtgabel ab, so daß die Röhre nur noch mit der weiten Öffnung an der Gabel befestigt ist (Abb. 35). In der Biegung wird der Trichter immer häufiger ausgebeult und gedehnt und an seinem Vorderende neu besponnen. Die lose herabhängenden Gespinstteile, die nun der Trichteröffnung angehören, werden miteinander zur oberen Gespinsthöhle verwebt (Abb. 36). Auf diese Weise ist ein kleines gebogenes Fangnetz von 16 cm Gesamtlänge entstanden, das in seiner Biegung immer weiter ausgedehnt und übersponnen wird, bis es seine endgültige Länge von 28 cm erreicht (Abb. 37).

Obgleich beide Bauplätze verschiedene Bedingungen boten, begannen die Larven doch zuerst sehr ähnlich zu bauen: sie legten in geradliniger Verlängerung der Wohnröhre eine Gespinstfläche an. Beim Netz auf ebenem Boden wurde sie schräg gegen die Strömung vorgebaut, beim Netz in der Gabel dagegen quer zur Strömung ausgespannt. Danach bauten die Larven verschieden weiter. (Von nun an benenne ich das Netz auf ebenem Boden als Netz 1 und das zwischen der Gabel gebaute als Netz 2.) Larve 1 legte unter dem Gespinstdach eine untere, kürzere Gespinstfläche an und verwebte sie mit dem Gespinstdach zu einem geradegestreckten Trichter; die Gespinstfläche von Netz 2 wurde zu einem Beutel ausgedehnt, dessen Wände, miteinander verwebt, den gebogenen Trichter ergaben. Demnach ist WESENBERG-LUNDS These (1922), daß die Fangnetze von hinten nach vorne gegen die Strömung gebaut werden, nicht für alle Netztypen zutreffend. Beide Netze wurden weiterhin mit der Strömung verlängert, indem die Larven bei Netz 1 den Trichteransatz, bei Netz 2 die Biegung des Trichters ausbeulten. Nur bei Netz 1 webte die Larve am vorderen Netzrand neue Fäden an und verlängerte damit das Gespinst auch gegen die Strömung.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die Fangnetze nicht, wie ALM annahm, durch Aufblähen der „Röhre“ (Wohnröhre) durch die Strömung entstehen, sondern durch Anfertigen eigener Gespinstflächen, die verwebt und ausgebeult werden.

Offenbar aber beeinflußt die Strömung die Art des Bauens. Vertauscht man nämlich die Larven zweier Netze und dirigiert sie in die Wohnröhre der neuen Behausung, so bauen sie nach einer Ruhepause von 5–10 Minuten so weiter wie die frühere Netzbesitzerin. Überhaupt finden sich Larven, die in fremde Netze eindringen, im neuen Gespinst zurecht und bauen es entsprechend weiter aus. Die Umgebung muß also besondere Reize aussenden, die die gerade angebrachten Baubewegungen bei der Larve auslösen. Bevor aber diese Frage beantwortet werden kann, sollen uns zunächst noch genauer die Bewegungsformen beschäftigen, die man beim Netzbau beobachten kann.

c) Die Bewegungsformen

Wie die Protokollauszüge 7 und 8 zeigen, treten während des Netzbaues hauptsächlich vier verschiedene Baubewegungen auf.

Das Ziehen von Leitfäden (Abb. 38) ist die erste Handlung beim Anbau eines Fangtrichters an die Wohnröhre; es ist auch in stehendem Wasser zu beobachten, wenn die Larve zwei trichterartige Erweiterungen an die Wohnröhrenanlage anbaut. Die Larve kriecht dazu aus einer der Wohnröhrenöffnungen heraus, verhakt sich mit den Festhaltern im Röhrengespinnst und befestigt ihren Spinnfaden innerhalb ihrer Reichweite an festem Substrat. Darauf zieht sie sich mit einem Faden wieder in die Wohnröhre zurück. Später folgt sie den bereits gezogenen Leitfäden, verhakt sich an deren Ende und befestigt einen

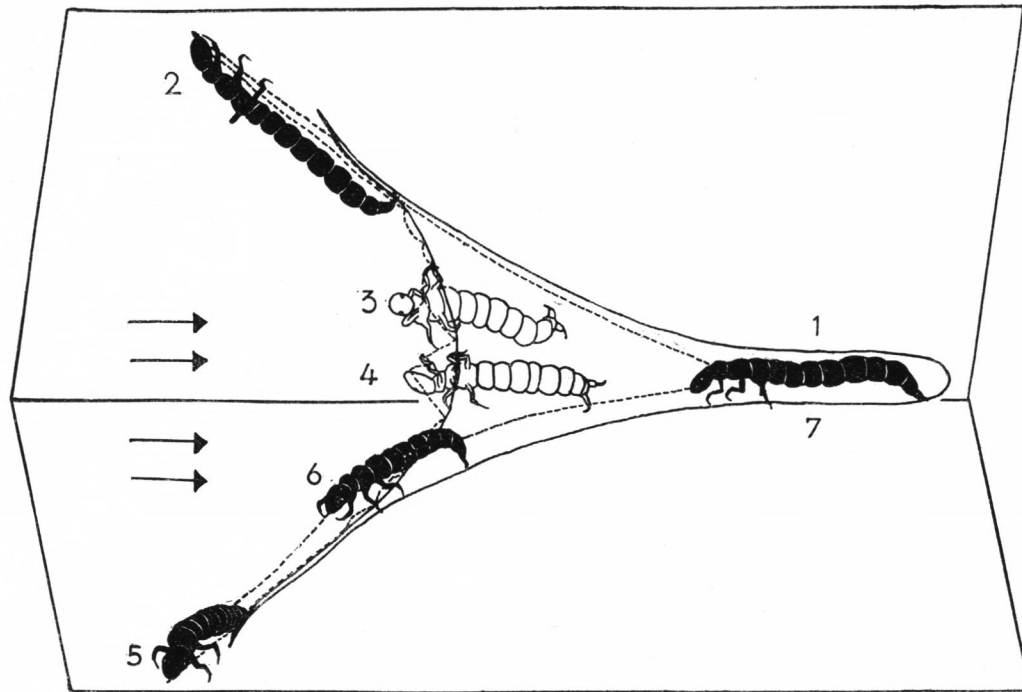


Abb. 38. Bewegungsfolge beim Anbau des Fangtrichters. Ziehen von Leitfäden: Larve schwarz; Querbespinnen mit Beinhilfe: Larve weiß; Pfeil: Strömungsrichtung; gestrichelt: Kriechspur; ausgezogen: Netzumriß. Die Zahlen bezeichnen den Weg der Larve.

neuen Leitfaden am Substrat, den sie abermals zurückzieht. Ich spreche hier von Leitfäden, weil sie immer wieder neu die Richtung festlegen, in welcher das Netz weiter ausgebaut wird.

Die drei folgenden Verhaltensweisen sind den Spinnbewegungen beim Wohnröhrenbau sehr ähnlich, weichen aber in Einzelheiten von ihnen ab. Verbindet die Larve zum Beispiel die Leitfäden miteinander zu einem Gewebe oder vergrößert sie das Fangnetz an seinem Rand, so kann man das dem Bespinnen mit Beinhilfe ähnliche

Querbespinnen mit Beinhilfe (Abb. 38) beobachten. Während beim „Bespinnen mit Beinhilfe“ die ruhig liegende Larve den Vorderkörper nicht hin und her beugt, kriecht sie beim „Querbespinnen“ am Gespinstrand entlang oder im Inneren des Netztrichters umher, wobei aber immer die Körperachse parallel zur Strömung steht.

Das Ausbeulen tritt nur ganz vereinzelt beim Bessinnen der Wohnröhre auf (Verankerung s. Abb. 21); es ist erst beim Fangnetzbau regelmäßig an solchen Stellen des Gespinstes zu sehen, wo die Strömung mehr oder weniger senkrecht auftrifft. Dort drückt die Larve den Kopf so heftig gegen das Gespinst, daß es stark gedehnt wird, wobei sogar Löcher entstehen können. Diese werden dann gleich wieder durch das schon vom Wohnröhrenbau her bekannte „Bessinnen ohne Beinhilfe“ übersponnen. Mit „Bessinnen ohne Beinhilfe“ wird auch das noch grobe Fadengerüst, das durch „Querbespinnen“ am Netzrand entstand, mit feinem Gespinst ausgekleidet. Diese Baubewegungen treten aber meist nicht für sich auf, sondern sind, je nach den Bauabschnitten, in denen sie vorkommen, mit anderen Verhaltensweisen zu verwickelten, in der Art des Wechsels durchaus nicht starren Bewegungsfolgen verbunden.

Abbildung 39 gibt einen vereinfachten Überblick über den Bau des geradegestreckten und des kreisförmigen Netzes und die verschiedenen Handlungsfolgen während der einzelnen Bauabschnitte.

Obgleich die beiden genauer beschriebenen Fangnetze so verschieden geformt sind, treten beim Bau doch immer wieder die gleichen Bewegungsformen auf. Die zeitliche Aufeinanderfolge der Bewegungen ist bei beiden Netzen zwar verschieden, aber in konstruktiv gleichwertigen Netzteilen sieht man doch die gleichen Spinnbewegungen. Das Ziehen von Leitfäden zum Beispiel findet stets nur an den Rändern der jeweils fertiggestellten Gespinste statt. Es wird, anscheinend unbeeinflusst von der Strömungsrichtung, immer dann ausgelöst, wenn die Larve an unbesponnenes festes Substrat gerät, so beim Anlegen der ersten Gespinstflächen der beiden Netze (Abb. 39: 1 a, 1 b, 2 a, 2 b); oder in fortgeschritteneren Stadien an der oberen und unteren Gespinstfläche von Netz 1 allein. Dort trifft die Larve am Netzrand immer wieder auf unbesponnenes Substrat, während in Netz 2 der vordere Netzrand durch die Drahtgabel begrenzt ist und weiteres Anweben in dieser Richtung unmöglich wird.

Das Querbespinnen mit Beinhilfe kommt immer nur dort vor, wo der Trichterdurchmesser senkrecht zur Strömungsrichtung liegt. Leitfäden werden nur dann durch Querbespinnen verbunden, wenn sie direkt gegen die Strömung ausgezogen sind. Im anderen Fall kommt es zu einer gemischten Bewegungsform aus Elementen des Querbespinnens mit Beinhilfe und des Bessinnens ohne Beinhilfe. Deutlicher wird die Abhängigkeit des Querbespinnens von der Strömung am vorderen Netzrand und beim Bessinnen der Innenseite derjenigen Netzteile, die die erwähnte Orientierung zur Strömung aufweisen (Abb. 39: 1 b–1 e und 2 d–2 e). Wie erwähnt, tritt das Ausbeulen nur dort auf, wo die Gespinstwände mehr oder weniger senkrecht zur Strömung liegen (Abb. 39: 1 c–1 e). Nur mit Ausbeulen war es der Larve überhaupt möglich, auf dem Bauplatz von Netz 2 ein funktionierendes Fangnetz zu errichten; denn dort stand ja in Richtung zur Strömung kein Baugrund zur Verfügung.

Um festzustellen, ob durch eine bestimmte Lage des Gespinstes zur Strömungsrichtung die Ausbeulbewegungen ausgelöst werden, habe ich den Larven Wohnröhren mit Drahtgabeln geboten, die in der Strömungsrichtung lagen. Bei solchen Baubedingungen waren geradegestreckte Netze zu erwarten, ohne daß Ausbeulbewegungen auftraten. Die Larven bauten tatsächlich geradegestreckte Fangnetze; sie legten zuerst ein Gespinstdach zwischen den Gabelästen an und webten dann von der Wohnröhre aus einen Trichterboden

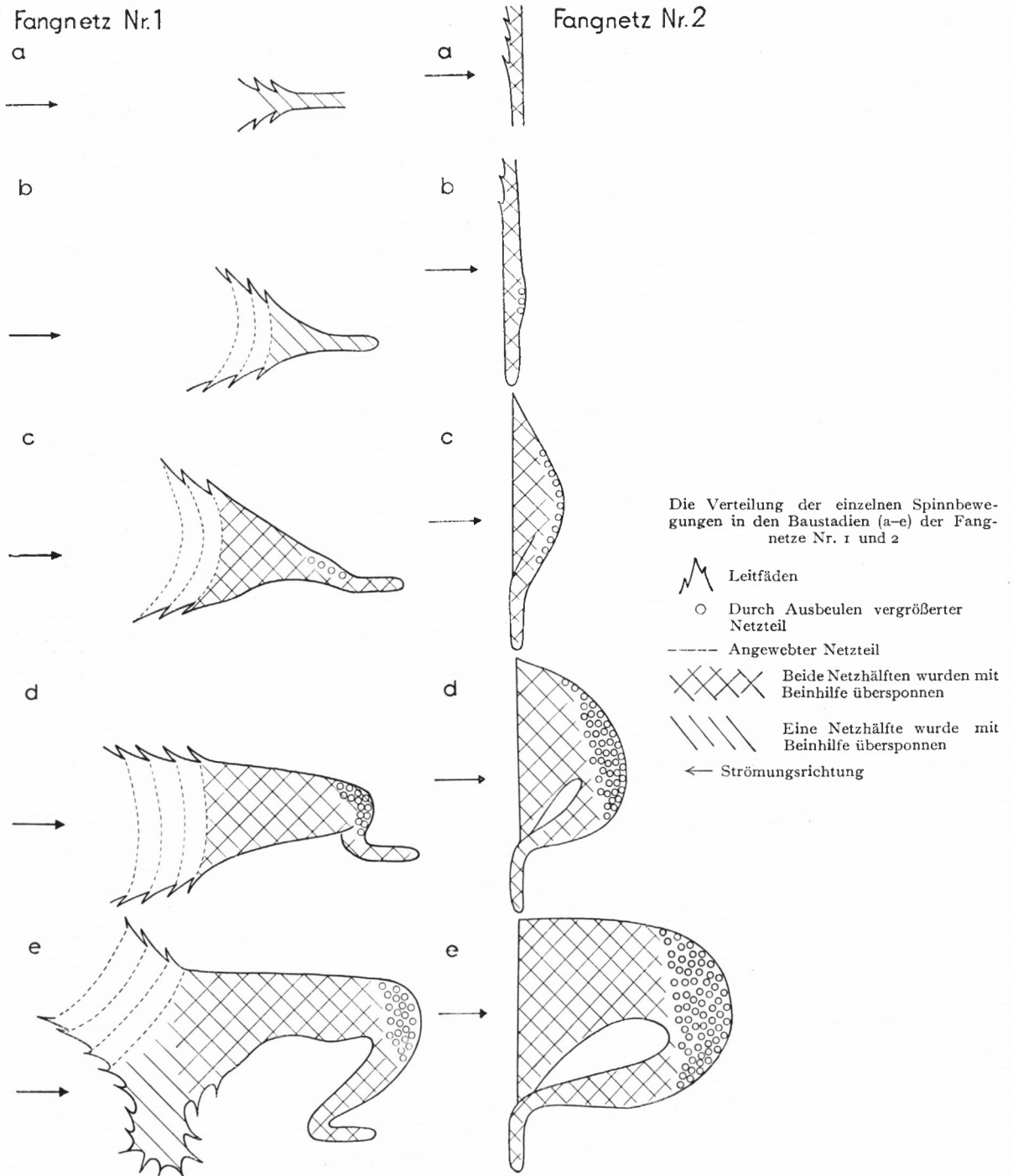
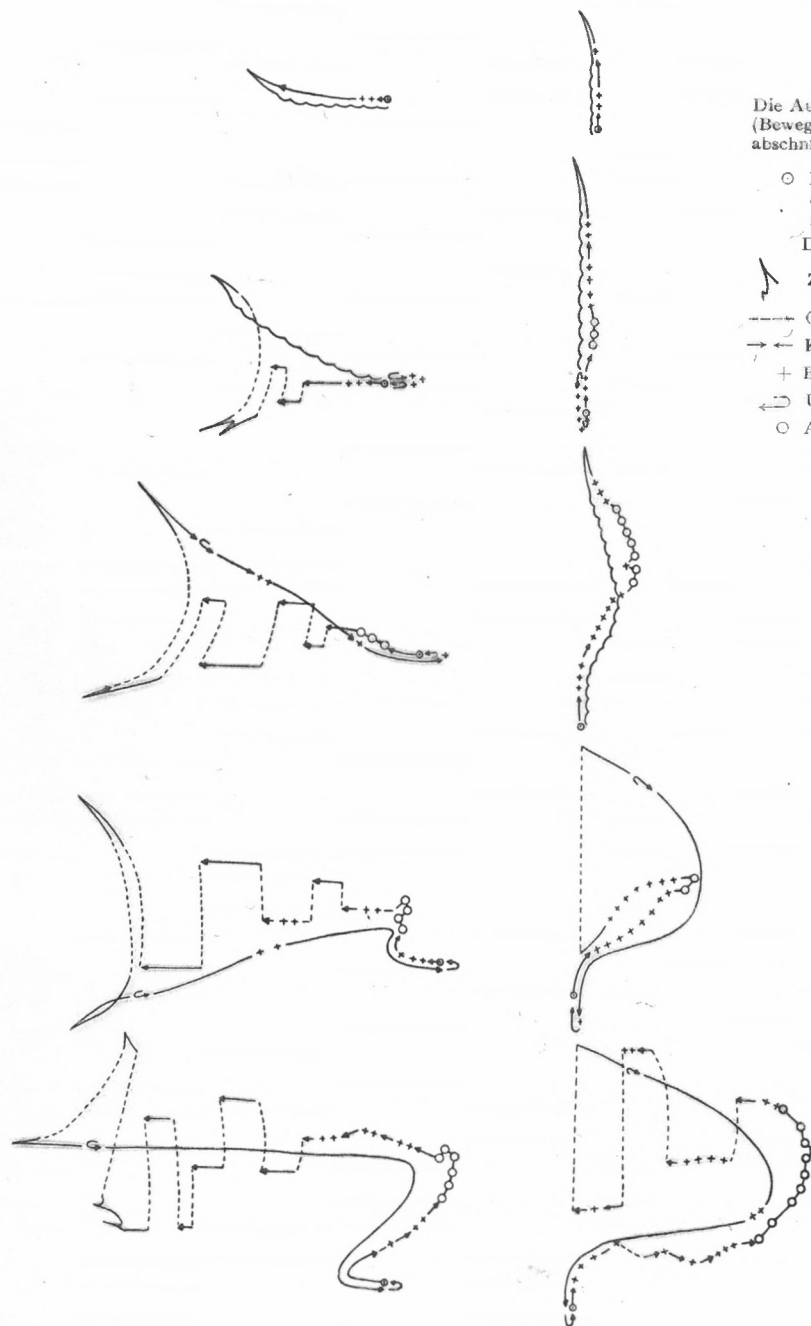


Abb. 39



Die Aufeinanderfolge der Spinnbewegungen
(Bewegungsfolge) in den einzelnen Bau-
abschnitten (a-e) der Netze Nr. 1 und 2

○ Beginn der für den betreffenden Bau-
abschnitt charakteristischen Bewe-
gungsfolge

Die Spinnbewegungen:

- ↖ Ziehen von Leitfäden
- Querbespinnen mit Beinhilfe
- Kriechen, Kopf voraus in Pfeilrichtung
- + Bessinnen ohne Beinhilfe
- ↞ Umkehren mit Putzen in Pfeilrichtung
- Ausbeulen

darunter. Der so gebildete Trichter wurde durch die Wasserströmung aufgebläht, an seiner Innenseite mehrmals übersponnen und am Vorderrand in Richtung gegen die Strömung verlängert. Solange das Netz seine geradegestreckte Form behielt, fehlten Ausbeulbewegungen. Nach einiger Zeit lösten sich jedoch die Gespinstfäden, die den engeren Trichterteil an der Drahtgabel befestigten; er wurde nun von der Strömung etwas über die Ebene der Wohnröhre hinausgehoben. So entstand am Übergang vom Fangnetz zur Wohnröhre ein Knick. Kam die Larve beim Überspinnen der Innenseite des Fangtrichters in diesen Knick, so setzte prompt das Ausbeulen ein. Die früher geäußerte Vermutung, daß das Auftreten bestimmter Spinnbewegungen durch die in den verschiedenen Netzbezirken wechselnden Reizsituationen bestimmt ist, scheint sich hiermit zu bestätigen. Nur so gelingt der Larve die erstaunliche Leistung, unter den verschiedensten Umweltsbedingungen ihr wunderbares Netz zu bauen.

VI. ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE

1. Die Spinnsekrete und der Fangnetzbau der Larve von *Neureclipsis bimaculata* L. werden untersucht und beschrieben.

2. Die Gespinste entstehen aus einem einfachen Faden, der aus dem Labium austritt und unregelmäßig verwebt wird. Er wird mit Klebsekret aus den Beindrüsen und Labialdrüsen befestigt und verklebt.

3. Der Fangnetzbau läßt sich in drei Abschnitte gliedern:

- a) das einleitende Bauverhalten,
- b) das Herstellen der Wohnröhre,
- c) das Anbauen des Fangtrichters.

4. Das Umherkriechen, eine Bewegungsweise des einleitenden Bauverhaltens, ist ein Appetenzverhalten, das dem Auffinden eines möglichst günstigen Bauplatzes zum Bau einer Wohnröhre dient. Optimal sind Orte, in denen die Larve allseitige Berührung findet. Doch weiß sie sich auch an weniger günstigen Stellen einzurichten.

5. Beim Errichten des Wohnröhrenbaues kann man drei Phasen unterscheiden:

- a) Anlegen des Stützgerüsts,
- b) Bauen der eigentlichen Wohnröhre,
- c) Verankerung der Wohnröhre.

Bei optimalen Bauplätzen fällt das Anlegen des Stützgerüsts fort.

6. Die Form des Fangtrichters ist sehr variabel; sie hängt von den Gegebenheiten des Baugrundes und von der Wasserströmung ab. Nur in strömendem Wasser werden richtige Fangnetze gebaut.

7. Man kann bei der sehr verwickelten Netzbauhandlung eine Reihe von Grundelementen unterscheiden, die durch bestimmte Bewegungsfolgen gekennzeichnet sind. Welche Spinnform jeweils auftritt, hängt weitgehend von der in den verschiedenen Stadien des Netzbaues und an den verschiedenen Stellen des Netzes gegebenen äußeren Reizsituation ab.

VII. SCHRIFTENVERZEICHNIS

- ALM, G., Bidrag til kännedom om de nätspinnande Trichopter-lavernas biologie. Entom. Tidskr. Stockh. 35 (1914).
 Til kännedom om de nätspinnande Trichopter-lavernas biologie. Ibid. 38 (1917).
 Beiträge zur Kenntnis der netzspinnenden Trichopteren-Larven in Schweden. Intern. Revue 14 (1926)
- BREHM, V., Interessante Süßwasserorganismen aus dem westlichen Böhmen. Arch. f. Hydrobiol. und Planktonkunde 5 (1909).
- BROCHER, F., La corne Prosternale des Larves des Trichoptères. Ann. Biol. Lac. 12 (1923).
- BUHK, F., Fangnetz und Lebensweise von *Holocentropus picicornis* Steph. Z. wiss. Insektenbiol. 16 (1920).
- DESPAX, R., Ordre des Trichoptères, in GRASSÉ, P. Traité de Zoologie. Tome X. Paris 1951.
- ESBEN-PETERSEN, P., Om planktonfangende, fangnetspindende Hydropsychidlarver i Danmark. Vid. Medd. Nat. Foren. København. 59 (1907).
- Bidrag til kundskaben om planktonfangende fangnetspindende Trichopterlarver i Danmark 2. Ibid. 60 (1908).
- GILSON, G., On segmentally disposed thoracic glands in the larvae of Trichoptera. Journ. Limn. Soc. London 25 (1896).
- GORTER, F. J., Köcherbauversuche an Trichopterenlarven. Ztschr. Morph. u. Oek. 20 (1931).
- HELM, F. E., Über die Spinndrüsen von Lepidopteren. Z. f. wiss. Zool. Bd. 26 (1876).
- HENSEVAL, M., Les glandes buccales des Larves de Trichoptères. La Cellule 12 (1895).
- KLAPÁLEK, F., Metamorphose der Trichopteren II. Untersuchung über die Fauna der Gewässer Böhmens. Prag 1893.
- LAUTERBORN, R. u. RIMSKY-KORSAKOW, M., Eine merkwürdige Hydroptilidenlarve. Zool. Anz. 26 (1903).
- LUCAS, R., Beiträge zur Kenntnis der Mundwerkzeuge der Trichopteren. Arch. f. Naturgesch. 59 (1893).
- LÜBBEN, H., Über die innere Metamorphose der Trichopteren. Zool. Jahrb. Anat. 24 (1907).
- NIELSEN, A., Über die Entwicklung und Biologie der Trichopteren. Arch. Hydr. Suppl. 17 (1942).
- RUSS, E. L., Beiträge zur Kenntnis der Kopfdrüsen der Trichopteren. Arch. Zool. Exp. et Gén. 5 (1910).
- Contribuțiuni la studiul glandelor cefalice dela larvele de Trichoptere. Anale A. R. 31: Mem. Sect. Scientifice Nr. 8 (1929).
- TINBERGEN, N., Instinktlehre. Berlin-Hamburg (1952).
- WESENBERG-LUND, C., Biologische Studien über netzspinnende campodeoide Trichopterenlarven. Intern. Revue 4 (1911).
- Om Fangnet-dannende Vaarfluerlarver. København. Fra Naturens Vaerksted. (1912).
- Wohnungen und Gehäusebau der Süßwasserinsekten. Fortschritte der Naturwissenschaftl. Forschung 9 (1913).
- Biologie der Süßwasserinsekten. Berlin-Wien (1943).



Abb. 3. Schwimmende Puppe in Aufsicht
(natürl. Länge: 1,2 cm)

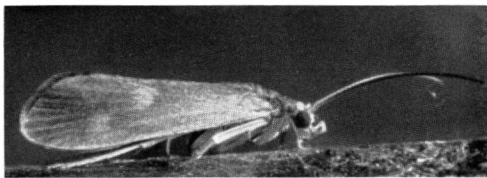


Abb. 4. Frisch geschlüpfte Imago (natürliche
Länge ohne Fühler: 1,4 cm)

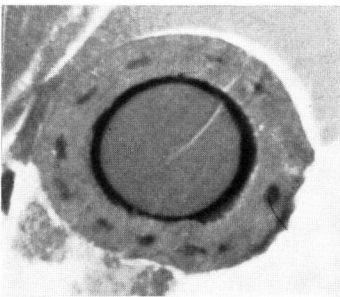


Abb. 7. Querschnitt durch einen Labialdrüsen Schlauch, der der Abb. 8: 7a entspricht. Im Drüsenlumen sind zwei verschiedene Sekrete zu erkennen. Zentral: helleres (rotes), den Spinnfaden lieferndes Sekret. Peripher: dunkleres (dunkelblaues) Klebsekret.

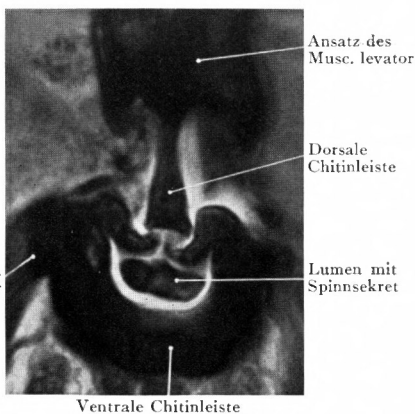


Abb. 9. Querschnitt durch die Fadenpresse (Kaliumbichromat, Azan, 7 µ). Durch das Zusammenspiel der Muskeln wird das Lumen rhythmisch verengt und erweitert und so das Sekret ausgetrieben.

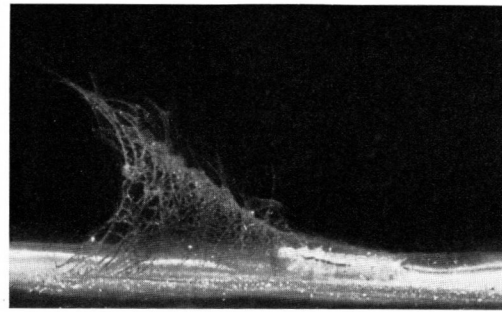


Abb. 26. Fangnetz auf ebenem Boden. 1. Bauabschnitt: Einseitig geschlossene Wohnröhre mit Trichteransatz. Die Gespinstfläche zwischen der vertikalen Beckenwand und dem Boden des Beckens ist deutlich erkennbar.

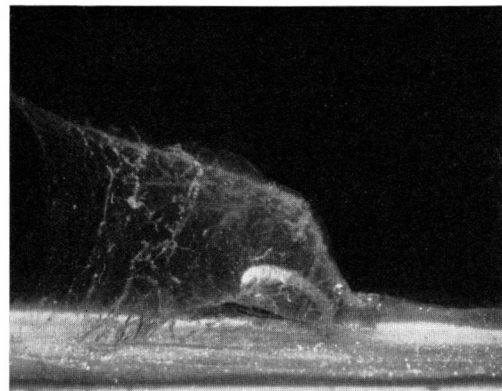


Abb. 27. Fangnetz auf ebenem Boden. 2. Bauabschnitt: Der Ansatzteil des Trichters an die Wohnröhre ist hier schon leicht ausgebeult.

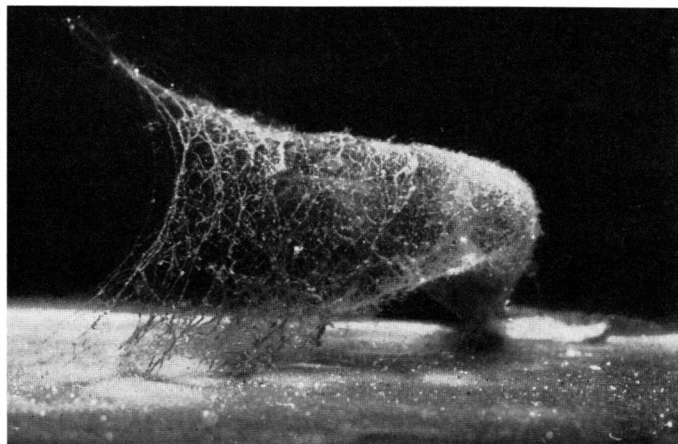


Abb. 28. Fangnetz auf ebenem Boden. 3. Bauabschnitt: Der Trichteransatz hat sich vom Boden losgelöst, nur der Vorderteil des Gespinstdaches ist an Boden und Wand befestigt. Gleichzeitig ist eine Verstärkung des Gespinstes zu erkennen.

Abb. 29. Fangnetz auf ebenem Boden. 4. Bauabschnitt: Durch Anweben neuer Gespinstfäden an das Gespinstdach und durch Ausbau der unteren Gespinstflächen ist das Fangnetz gegen die Strömung verlängert worden.

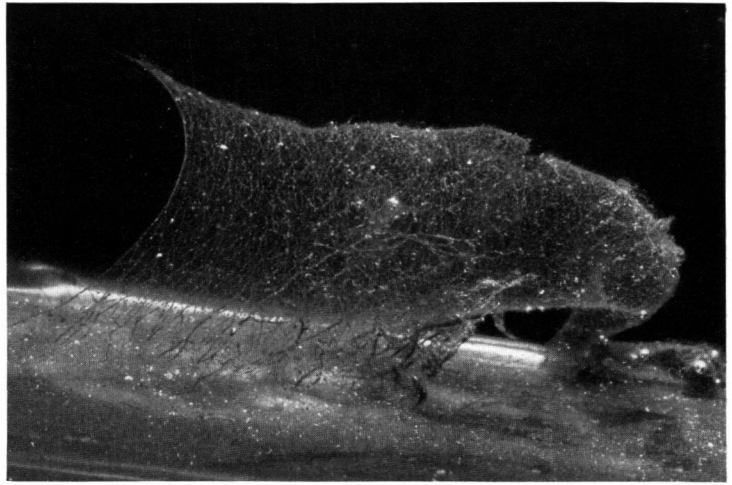


Abb. 30. Fangnetz auf ebenem Boden. 5. Bauabschnitt: Durch Ausbeulen und wiederholtes Überspinnen des hinteren Netzteiles ist ein „Z“-förmiges Fangnetz entstanden, das nun auch mit seinem vorderen Rand an der senkrechten Glaswand des Strömungsbeckens befestigt ist. Durch wiederholtes Überspinnen des Netzininneren hat das Gespinst sehr an Elastizität gewonnen.

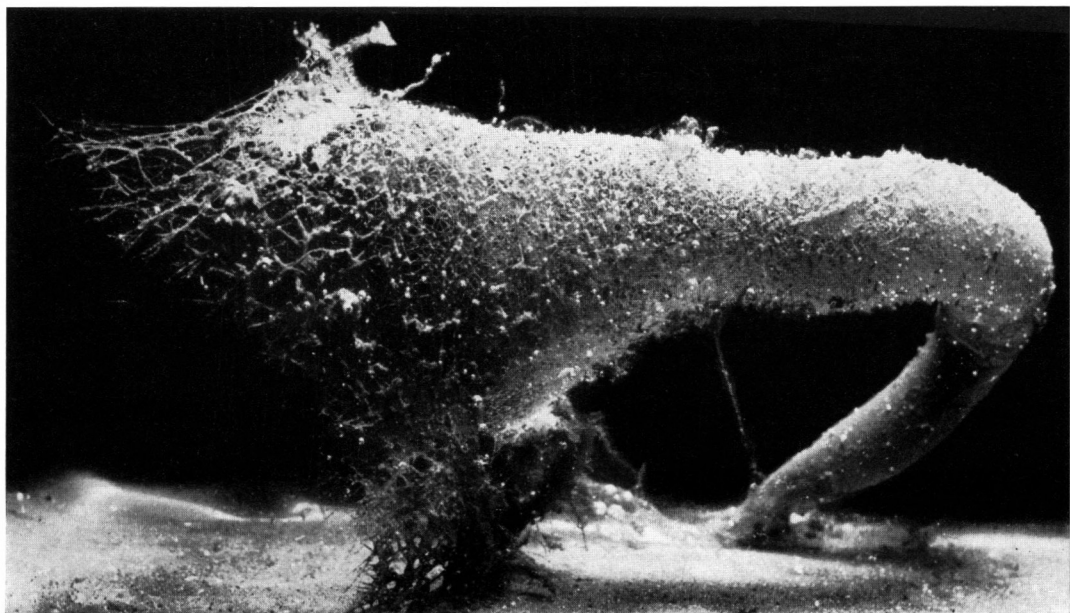
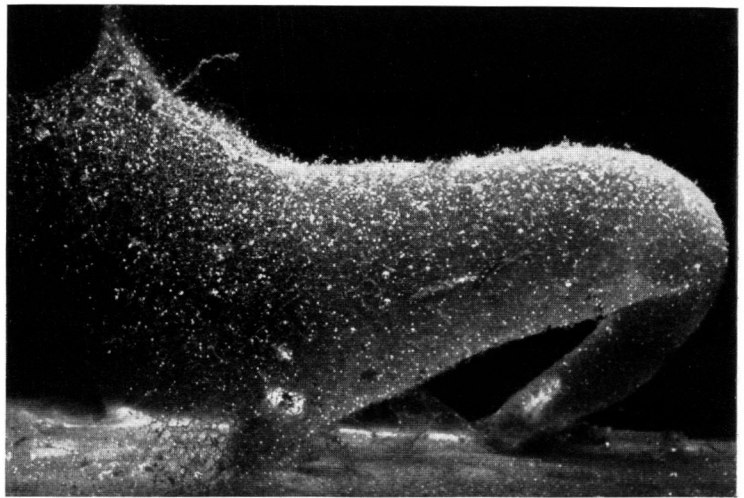


Abb. 31. Fangnetz auf ebenem Boden. 6. Bauabschnitt: Der hintere Netzteil wurde durch Ausbeulen und Bessinnen verlängert. Der Mittelteil wurde ebenfalls wiederholt besponnen und verengt und der Netzrand gegen die Strömung zu verlängert. Damit hat das Fangnetz seine endgültige Größe erreicht.

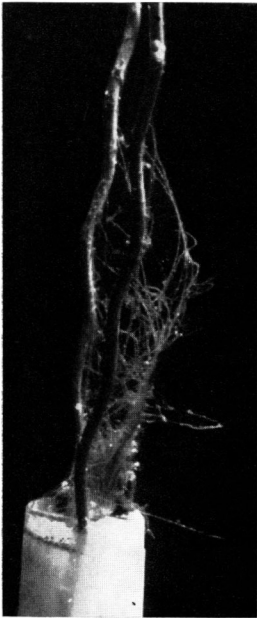


Abb. 32



Abb. 33

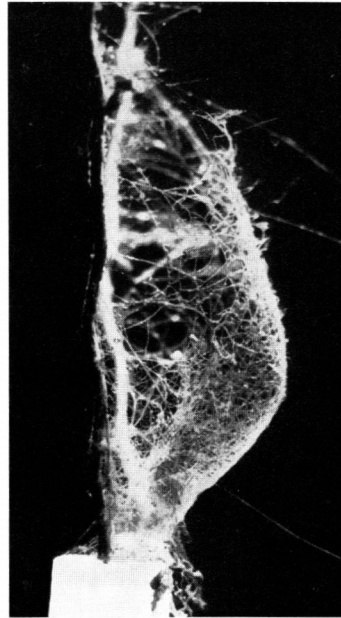


Abb. 34

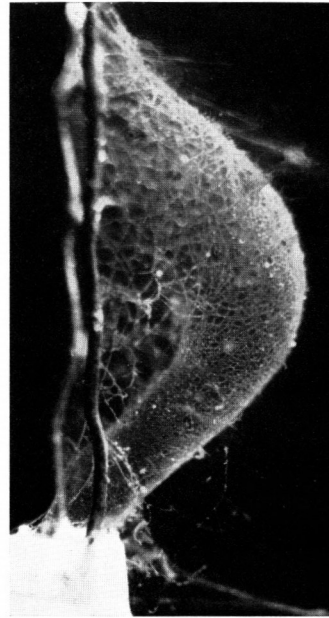


Abb. 35

Abb. 32. Fangnetz in einer Gabel. 1. Bauabschnitt: Die Wohnröhre wurde in der Röhre zwischen der Gabel angelegt, von dort aus zog die Larve Gespinstfäden nach oben.

Abb. 33. Fangnetz in einer Gabel. 2. Bauabschnitt: Durch Verweben der Spinnfäden entstand eine Gespinstfläche, die in Richtung der Strömung zu einem Beutel ausgebeult wurde.

Abb. 34. Fangnetz in einer Gabel. 3. Bauabschnitt: Die Seitenwände des Gespinstbeutels sind von der Wohnröhre aus zusammengewebt, so daß ein Trichteranfang entstanden ist.

Abb. 35. Fangnetz in einer Gabel. 4. Bauabschnitt: Beim Bespinnen des Trichteranfangs biß die Larve die unteren Verbindungsfäden zum Substrat, die dem ehemaligen Gespinstbeutel angehören, ab.

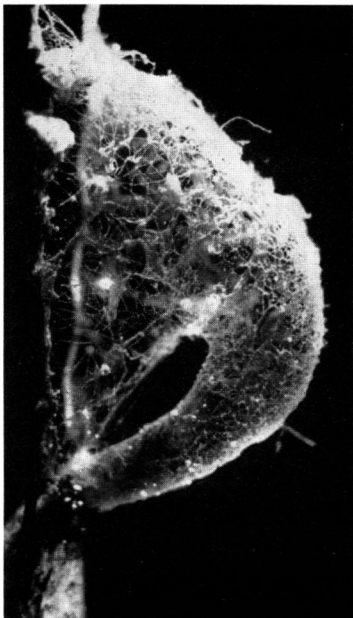


Abb. 36. Fangnetz in einer Gabel. 5. Bauabschnitt: Die abgetrennten Seitenteile der oberen Trichteröffnung sind miteinander verwebt, so daß ein gebogener Fangtrichter entstand.

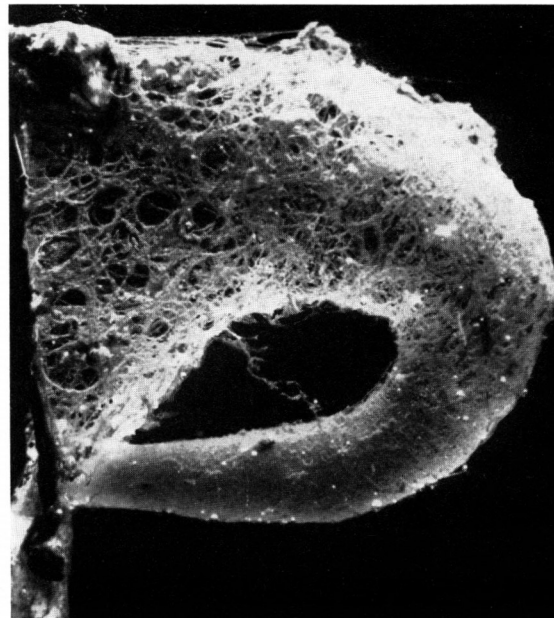


Abb. 37. Fangnetz in einer Gabel. 6. Bauabschnitt: Durch wiederholtes Ausbeulen und Überspinnen des Trichters in seiner Biegung hat das Fangnetz die endgültige Größe erreicht.