

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	1
2. Lebensräume der Fließgewässerinsekten	5
2.1 Geomorphologische und geochemische Charakteristik	5
2.2 Fließgewässer des Hochgebirges und der alpinen Region	12
2.3 Fließgewässer der Mittelgebirge (Bergbäche)	14
2.4 Fließgewässer des Tieflandes	19
2.5 Sommertrockene Bäche	24
3. Modelle zur Erklärung der längszonalen Verbreitungsmuster der Biozönosen	33
4. Chorozönosen (Biozönosen) und Choriotope (Habitate)	37
4.1 Biozönosen der Quellen (Eukrenal) und Quellbäche (Hypokrenal)	42
4.2 Biozönosen des Hyporheischen Interstitials	51
5. Lebensformtypen, Umweltfaktoren und Adaptation	61
5.1 Die Wasserströmung als ökologischer Faktor	61
5.2 Submerse Atmung	71
5.3 Ausbreitungsstrategien des Makrozoobenthos	90
5.3 a Ausbreitungsbewegungen im Larvenstadium	90
5.3 b Der Anteil der Imagines an der Ausbreitung	94
6. Nahrungsangebot, Nahrungserwerb und Habitatwahl	98
6.1 Typen des Nahrungsangebots	98
6.2 Formen des Nahrungserwerbs	100
6.2 a Zerkleinerer, Detritusfresser/ Sammler und Weidegänger	100
6.2 b Interaktionen und Strategien beim Nahrungserwerb	111
6.2 c Driftfänger und Filtrierer	116
Eruciforme Trichopterenlarven (Integripalpia) als Driftfänger	116
Passiv filtrierende aquatische Insektenlarven	120
Filtrieren mit Netzen	123
Aktive Filtrierer unter den Fließgewässerinsekten	136
6.2 d Makrophyten und Totholz als Habitat und Nahrung	142
Die Moospolster in lotischen Abschnitten der Fließgewässer	142
Submerses Totholz als Habitat und Nahrung	149
6.2 e Prädation/ Carnivorie	152
Fische als Prädatoren	152
Aquatische Insekten als Prädatoren	154
Interaktionen in Räuber-Beute-Systemen	166
Carnivoren mit praeoraler Verdauung	170
Literatur	180

Glossar	194
Danksagung	200
Über den Autor	201
Abbildungsnachweis	202
Gattungs- und Artregister	
a) andere Taxa	204
b) Diptera	20.
c) Ephemeroptera	20.
d) Plecoptera	20.
e) Trichoptera	21.
Sachregister	21.

4.1 Quellen und Quellbäche

Am Beispiel von [Helokrenen](#) (wassergesättigten Stellen) in Buchenwäldern der hessischen Mittelgebirgsregion (Gladenbacher Bergland, Teil des Rheinischen Schiefergebirges; verbreitete Gesteine: Grauwacken, Schiefer; eingeschlossen: Devonische Massenkalke; Quellschüttung: z.T. mit Tendenz zu sommerlicher Austrocknung) lässt sich ein Überblick über die zonale Verbreitung typischer Taxa geben. Quellen dieses Typs bilden flache Mulden, in denen das Grundwasser breitflächig sickernd austritt, um sich zur Mitte in Rinnalen und im Austrittsbereich zum Quellbach zu sammeln. Häufig treten an den Hängen oberhalb der Quellmulde bereits laubgefüllte Vernässungszonen auf, die zur inneren Quellmulde entwässern können. Dieser um das zentrale Quellrinnensal gelegene Bereich bildet einen Übergangsbereich bzw. ein Ökoton, in dem sich die abiotischen Faktoren ausgehend vom terrestrischen Umfeld mit der Zunahme des Quellwassereinflusses in Richtung auf das aquatische Milieu des frei fließenden Baches verschieben. Das gilt für den Wasser- bzw. Feuchtigkeitsgehalt, aber ebenso für die Temperaturen, deren Amplitude gewöhnlich zur Mitte hin abnimmt und sich dem des austretenden Grundwassers nähert. Die in Abb. 24 a eingezeichneten Zonen sind durch spezifisch angepasste Lebensformtypen charakterisiert.

In der feuchten Außenzone dominiert eine hygrophile Landfauna. Die eigentliche aquatische Fauna in der anschließenden Zone gehört der ‚Fauna liminaria‘ (FEUERBORN 1923) an, deren Repräsentanten, vorwiegend Dipterenlarven, das von kapillarem Wasser durchsickerte Falllaub besiedeln. Sie sind ‚madicol‘ (VAILLANT 1956), leben in einem feuchten Milieu, beispielsweise zwischen den Blättern des verrottenden Falllaubs, in dem sie, wie die Ptychopteriden (Faltenmücken) durch ein langes, ausfahrbares Atemrohr auch in der Tiefe über ausreichende Sauerstoffversorgung verfügen (WOLF 1991), oder wie u.a. die Larven mancher Tipuliden und Limoniiden (Stelzmücken) nach Bedarf die sauerstoffarmen Zonen verlassen, was sie der Gefährdung durch terrestrische Prädatoren aussetzt. Das verrottende Laub dient vielen Vertretern dieser Zönose als Nahrung (Substratfresser), andere sind carnivor und stellen die nächste Stufe der Nahrungskette.

In Richtung auf den Quellmund tritt zunehmend bewegtes Wasser auf, das anfangs die Substrate als ein dünner Wasserfilm überrieselt, die eigentliche ‚Fauna liminaria‘, jedoch die Struktur der Ansammlungen aus Falllaub kaum verändert. Hier beginnt auch der Bereich der ‚Fauna hygropetrica‘, ein Begriff, der ursprünglich für überrieselte Felsen oder Steine entstand (THIENEMANN 1910, VAILLANT 1956), in dem die Dipterenlarven zwar ebenfalls dominieren, jedoch mit einem anderen Artenspektrum. Es überwiegen die Luftatmer, die entweder wie viele Dipterenlarven mit offenen Stigmen am Körperhinterende die Wasseroberfläche durchdringen, oft umkränzt von einer unbenetzbarer Respirationsschale (vgl. S. 72), oder es handelt sich um semiterrestrische Arten, die sich zwischen dem benetzten Bereich und luftgefüllten Lücken bewegen, wie die kiemenlosen Larven einiger Beraeiden (Trichoptera), deren Köcher gewöhnlich mit Luft gefüllt ist.

In Anpassung an diesen Lebensraum besitzen viele der Besiedler hier einen abgeflachten oder flach dreieckigen Körperquerschnitt oder haben eine dünne, langgestreckte, wurmförmige Gestalt, wie die Thaumaleiden (Dunkelmücken), die mit unbenetzbarer Körperoberfläche in dem dünnen Wasserfilm auf Steinen oder in der Spritzwasserzone leben. Die Larven der Dixiden (Diptera, Tastermücken) bewegen den U-förmigen Körper im Wasserfilm, wobei die dorsal am Hinterende gelegene Respirationsschale permanente Luftatmung gestattet, ohne dass die zur Ventralseite gelegenen Mundwerkzeuge in ihrer Funktion eingeschränkt werden. Durch

wechselnde Quellschüttung hervorgerufene Wasserstandsschwankungen verschieben den Durchfeuchtungsgrad und veranlassen die Besiedler zu vertikalem Ortswechsel. Die Verbindung zum Grundwasser ermöglicht einen faunistischen Austausch zwischen beiden Lebensräumen, einerseits für aufwärts wandernde Grundwasserbewohner, wie den Höhlenkrebs *Niphargus schellenbergi* (Amphipoda, Crustacea), der tagesperiodisch gesteuert regelmäßig nachts das Spaltensystem im Quellaustritt verlässt, zur Nahrungsaufnahme die umgebenden Laubpackungen aufsucht und vor Sonnenaufgang, vielleicht positiv rheotaktisch orientiert, in die dunkle Tiefe zurückkehrt (KURECK 1967). Andererseits eröffnet sich den Oberflächenbewohnern der Weg in ein nasses Refugium bei oberirdischer Trockenheit. Die Grenzen zwischen den genannten Zonen sind Übergangsbereiche, deren Ausdehnung sich mit der wechselnden Schüttung verändert.

Aus den Abb. 24 a – c ergibt sich der hohe Anteil der Dipteren unter den Quellinsekten sowie der hohe taxonomische Differenzierungsgrad innerhalb dieser Insektenordnung. Dominierend sind Vertreter der Familie der Chironomidae (Zuckmücken), die mit vielen Arten und hoher Abundanz ein vielfältiges Spektrum von Ernährungstypen in die Zönosen einbringen und ihrerseits häufig die Nahrung anderer Prädatoren stellen. Während die Anpassung an die unterschiedlichen Mikrohabitatem der Dipterenlarven der Quellen häufig auch morphologisch in Erscheinung tritt, ist die Vielfalt der Ernährungstypen meist nur durch Verhaltensbeobachtungen und Analysen der aufgenommenen Nahrung zu klären.

Entsprechend dem reichlichen Fallaubangebot der vorgestellten Helokrene ist die Gruppe der Zerkleinerer und Detritusfresser vielfältig vertreten mit einem kontinuierlichen Übergang vom terrestrisch-hygrofilen zum liminarischen Bereich, im letzteren mit einem Dipterenanteil von 95 % (Abb. 24 a). Die Brachycera (Fliegen) erscheinen in dieser Gruppierung mit geringer Abundanz mit den Familien der Lanzenfliegen (Lonchopteridae) und Dungfliegen (Sphaeroceridae). Sie sind in beiden Bereichen vertreten. Arten der letztgenannten Familie ernähren sich auch von faulenden organischen Substanzen.

Zu den reichlich vertretenen Nematocera gehören die Stelzmücken (Limoniidae, Pediciidae). Ihre Larven sind Besiedler verschiedener Habitate, von terrestrisch über feucht bis zu aquatisch. Auch das Nahrungsspektrum variiert mit sapro-, detrito- und phytophagen Arten einerseits, ist aber andererseits durch zum Teil große carnivore Arten charakterisiert. Die großen räuberischen Arten der Gattung *Pedicia* gelten als krenophil.

Auch die überwiegend terrestrischen Schnaken (Tipulidae) sind mit wenigen ihrer Arten im Sediment von [Rheokrenen](#)↑ und Rheohelokrenen verbreitet. In den artenarmen Familien der Dunkelmücken (Thaumaleidae) und Tastermücken (Dixidae) sind die Larven stärker spezialisiert. Die meist krenobionten Larven der Thaumaleidae und ähnlich der Dixidae besiedeln ausschließlich dünn überströmte hygrofilische Bereiche, nutzen dort allerdings unterschiedliche Nahrungsquellen: Thaumaleidae als Weidegänger, Dixidae als Filterer von Algen und Detritus. Bei einigen der genannten Familien verlassen die Larven den aquatischen Quellbereich zur Verpuppung (Limoniidae, Thaumaleidae).

Die filtrierenden Kriebelmückenlarven (Simuliidae) siedeln meist nur dort, wo sich bereits genügend fließendes Wasser, z.B. im Quellmund, gesammelt hat. Es gibt trotz dieser wenig quelltypischen Voraussetzung Arten, die an diesen Lebensraum gebunden, also [krenobiont](#)↑ sind, nach derzeitiger Kenntnis sind dies *Simulium crenobium* und *S. bavaricum*.

Die rein aquatisch lebenden Larven der Schmetterlingsmücken (Psychodidae) besiedeln Gewässer sehr unterschiedlicher Qualität, darunter mit zahlreichen Arten die Quellen und Quellbäche. Sie

folgen in der Anzahl der Arten und auch hinsichtlich der Häufigkeit den Chironomiden und den Limoniiden und sind beispielsweise in den Waldquellen des Gladenbacher Berglands mit 22 Arten vertreten, von denen in der Emergenz die meisten im engeren Quellbereich schlüpften. Larvennahrung der Psychodiden ist organisches Material, das von Festsubstraten abgeschabt wird. Die weiblichen Imagines sind Blutsauger, als deren Opfer beispielweise Amphibien und Reptilien dienen.

Eine vorwiegend terrestrisch verbreitete formenreiche Familie der Brachycera mit räuberischen Imagines und Larven stellen die Empididae (Tanzfliegen), die mit den Larven weniger Arten auch in Quellen vordringen. Abb. 24 a zeigt die Verteilung der besiedelnden Organismengruppen und gibt einen Überblick über das Spektrum der Ernährungstypen. Sie verdeutlicht den zunehmenden Anteil der Dipteren vom Zentrum zur Peripherie (FISCHER & SCHNABEL 1995, FISCHER et al. 1995, MARTIN et al. 2015, WAGNER et al. 1998, FISCHER et al. 1998).

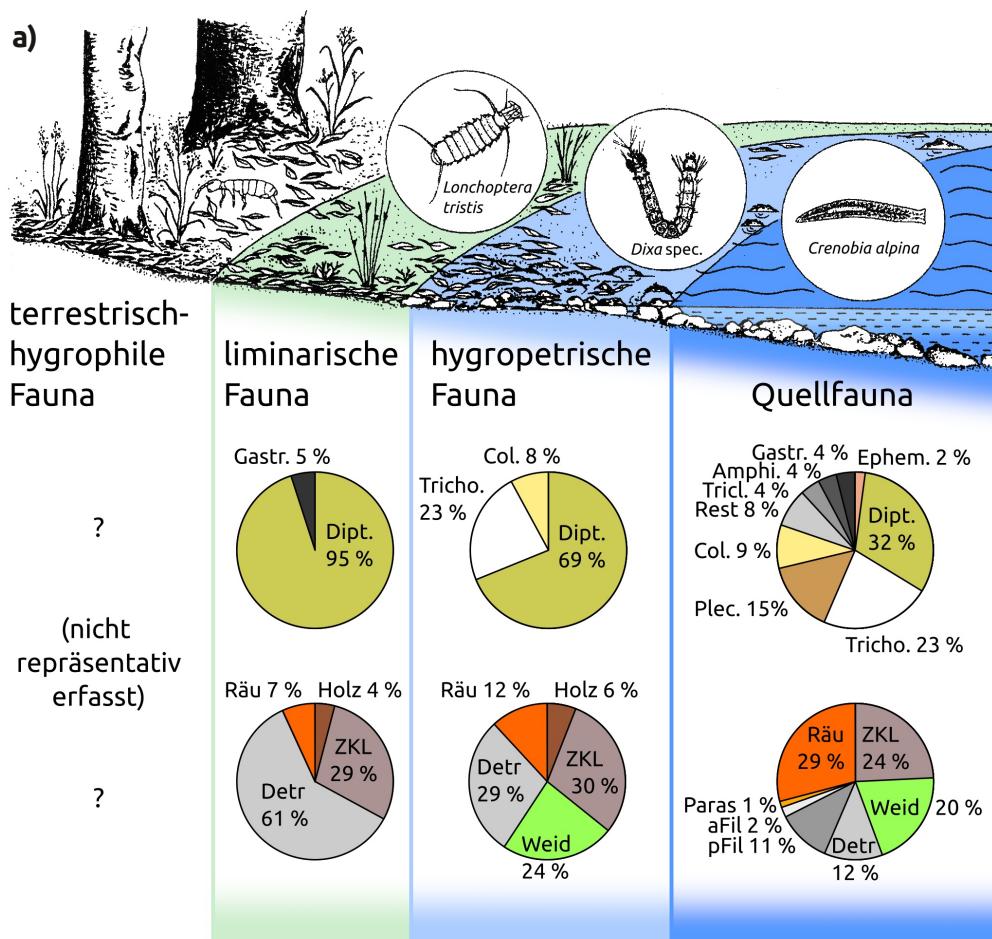


Abb. 24: a) Besiedlungsstruktur und trophische Beziehungen entlang eines Feuchtegradienten an Quellen im hessischen Schiefergebirge. Die prozentuale Verteilung der Ernährungstypen ergibt sich aus der Summe der Produkte von Abundanz * Valenz einer Art (Valenz max. 10 Punkte in Anlehnung an MOOG 1995):
 Paras = Parasiten; Holz = Holzfresser; aFil = aktive Filtrierer; pFil = passive Filtrierer;
 ZKL = Zerkleinerer; Räu = Räuber; Weid = Weidegänger; Detr = Detritusfresser
 Amphi. = Amphipoda, Col. = Coleoptera, Dipt. = Diptera, Ephem. = Ephemeroptera, Gastr. = Gastropoda,
 Plec. = Plecoptera, Rest = restliche Tiergruppen, Tricho. = Trichoptera, Tricl. = Tricladida
 (aus FISCHER et al. 1998, verändert).

Außer den hier näher betrachteten dominanten Dipteren (Abb. 24 b, c) sind weitere aquatische Insektenordnungen mit ansehnlichen Artenzahlen in Quellen vertreten, im Beispiel Schleswig-Holstein umfassen sie die Trichoptera mit 52 Arten (9,4 %), die Coleoptera mit 49 Arten (9 %) und sonstige Insekten mit 36 Arten (6,5 %), insgesamt 137 Taxa (Abb. 24 c).

Eine Aufgliederung für Quellen in Rheinland-Pfalz ergab – ohne die Dipteren – eine Gesamtzahl unterschiedener Taxa von ca. 100. Die Käfer stellen nach den Dipteren dort die zweitstärkste Gruppe mit 34 determinierten Arten, von denen 13 als krenophil und drei als krenobiont gelten. Die letztgenannten sind *Agabus guttatus*, *Hydroporus longulus* und *H. ferrugineus* (Dytiscidae). Die Köcherfliegen mit 13 determinierten Arten stellen fünf krenophile und fünf krenobionte, letztere sind: *Adicella filicornis* (Leptoceridae), *Beraea maurus* (Beraeidae), *Crunoecia irrorata* (Lepidostomatidae), *Diplectrona felix* (Hydropsychidae) sowie *Ernodes articularis* (Beraeidae).

Grundlage für die autökologische Klassifikation der Käfer sind Ergebnisse von Habitatcharakterisierungen aufgrund von Freilanduntersuchungen. Sie enthalten neben den geochemischen Parametern Daten zu Strömungsbedingungen, Quelltemperatur, Gewässertyp und Habitatstruktur sowie zur Begleitfauna (Assoziation). Danach ergibt sich für *A. guttatus* die Charakteristik „kaltstenotherm, lebt vor allem in Waldquellen“ und sie ist, wie auch *H. longulus* und *H. ferrugineus*, relativ säuretolerant. *H. ferrugineus* ist außerdem semisubterrane. Die beiden ersten gehören nach HEBAUER in die Assoziation der kryophilen Gruppe in der krenophilen Quellflurgesellschaft (HEBAUER 1994, SCHINDLER 2004).

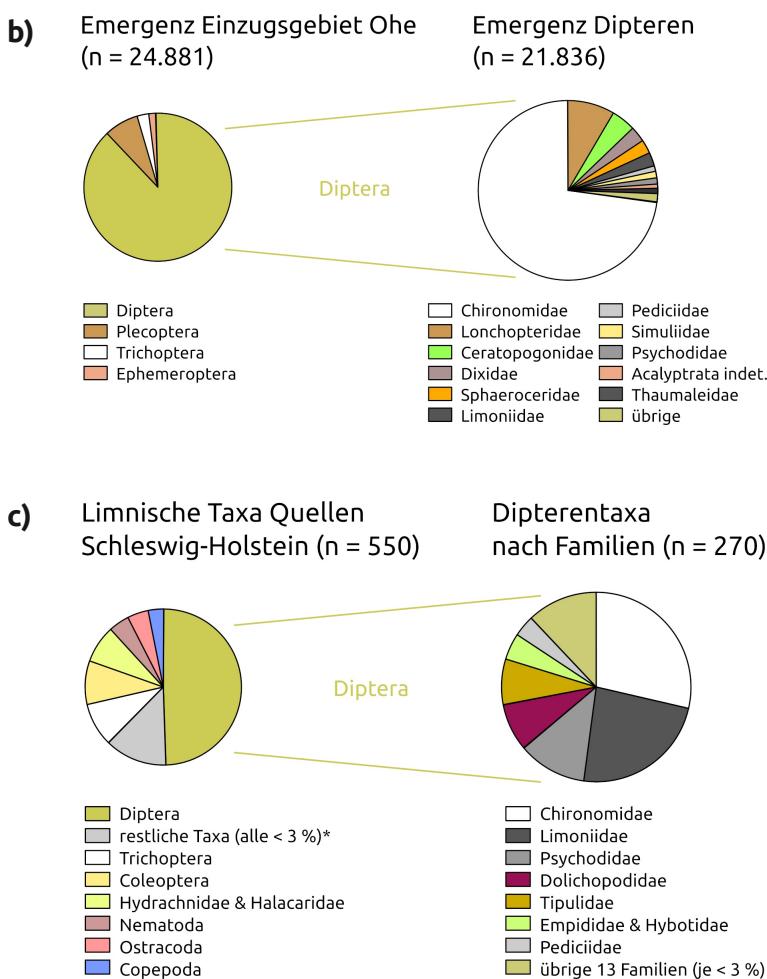


Abb. 24: b)

links: Individuenanteile (n = 24.841) an der Quellenemergenz aquatischer und semiaquatischer Insektenordnungen (Gladenbacher Bergland, Einzugsgebiet der Ohe, Zufluss Mittlere Lahn).

rechts: Aufgliederung der Dipteren (n = 21.836) (nach FISCHER & SCHNABEL 1995).

Abb. 24: c)

links: bisher bekannte Artenzahlen limnischer Taxa (n = 550) in Quellen Schleswig-Holsteins, nach %-Anteilen.

* "Restliche Taxa" enthalten 6,5 % sonstige Insecta sowie 7,1 % sonstige Invertebraten.

rechts: weitere Aufgliederung der Diptera (n = 270) (nach MARTIN 2012 sowie MARTIN et al. 2015).

Der Verlauf des Laubabbaus und dessen Nahrungswert unterscheiden sich zwischen den Baumarten: Während das Laub von Buche und Eiche langsam zerfällt, liefern Erle und Ahorn rasch verwertbare Nahrung. Der Zerfall des Falllaubs und die Anreicherung der Proteine schreitet im Wasser relativ rasch fort. BÄRLOCHER (1983) beobachtete, dass das Maximum an Biomasse des Laubs von Erle und Ahorn im Oktober/ November vorlag und im April der Abbau weitgehend abgeschlossen war. Auch der Gehalt an löslichen Proteinen sank innerhalb dieses Zeitabschnitts. Andererseits war die Variabilität zwischen den Blättern groß, so dass sich für Suchende auch im April noch proteinreiche Angebote fanden.

6.2 Formen des Nahrungserwerbs

Die Mundwerkzeuge als Instrumente des Nahrungserwerbs zeigen sich in ihrer Ausformung zwar als mehr oder weniger spezialisiert für den jeweils bevorzugten Nahrungstyp, sind aber oft auch für einen Wechsel geeignet. Das entspricht dem Verhalten vieler Arten: beispielsweise Larven von Limnephiliden oder auch Hydropsychiden (Trichoptera) können Pflanzenteile zerkleinern und Feinddetritus aufnehmen, sich aber auch bei Gelegenheit oder in bestimmten Abschnitten der Larvenentwicklung carnivor ernähren und kleinere Insektenlarven mit Hilfe ihrer Mundwerkzeuge verschlingen.

Labrum und Labium decken den Mundvorraum nach vorn und hinten ab. Die Labialpalpen und auch die Maxillarpalpen können über die Tastfunktion hinaus für zusätzliche Funktionen beim Sammeln und Transportieren der Nahrung umgebildet werden, während die Kauladen (Maxillen) in diesen Fällen ihre Grundfunktion beibehalten.

Die Mandibeln als Werkzeuge des Schneidens, Schrotens, Quetschens und des Einschiebens der Nahrung in den Mund optimieren zwar funktionsgerecht den distalen und proximalen Bereich der Innenkante, ohne jedoch ihre Grundgestalt wesentlich zu verändern.

6.2 a Zerkleinerer, Detritusfresser/ Sammler, Weidegänger

Die Ephemeropteren sind durch eine beachtliche Vielfalt konvergenter funktionaler Spezialisierungen zum Nahrungserwerb gekennzeichnet, von denen hier einige weitere Beispiele vorgestellt werden sollen. Das Beispiel einer wenig spezialisierten, plesiomorphen Ausgangsform bieten die Larven der Gattung *Siphlonurus* (Siphlonuridae), hier durch *S. aestivialis* vertreten, einer Art, die beispielsweise die Makrophytenbestände in Flüssen, aber auch in Seen besiedelt. Kopf und Mundwerkzeuge gehören zum ursprünglichen orthopteroiden Typ, die Kopfhaltung ist orthognath.

Mit Ausnahme der Mandibeln tragen die distalen Abschnitte der Mundteile ähnliche Borstengruppen, die zum Ergreifen, Zusammenfegen oder Weitertransport von Nahrungspartikeln dienen. Maxillarpalpus und Labialpalpus sammeln das Material und transportieren es in den Funktionsbereich des Labiums und der Maxillenlade, die es weiter über den Hypopharynx zum Molarbereich der Mandibeln schieben, wo es gepresst und zur Mundöffnung geschoben wird (Abb. 64 a, b).

Als Nahrung kann mit diesen Werkzeugen sowohl locker gelagerter Detritus gesammelt als auch lockerer Aufwuchs vom Substrat oder die Oberfläche faulender Pflanzen mit Hilfe der Bürsten abgelöst werden. Daran können sich die schaufelförmigen Spitzen der Mandibeln beteiligen. *Siphlonurus*-Larven repräsentieren den Detritussammler als Ausgangsform eines wichtigen Lebensformtyps der Ephemeropteren. Von den Grundstrukturen ihrer Mundwerkzeuge lassen

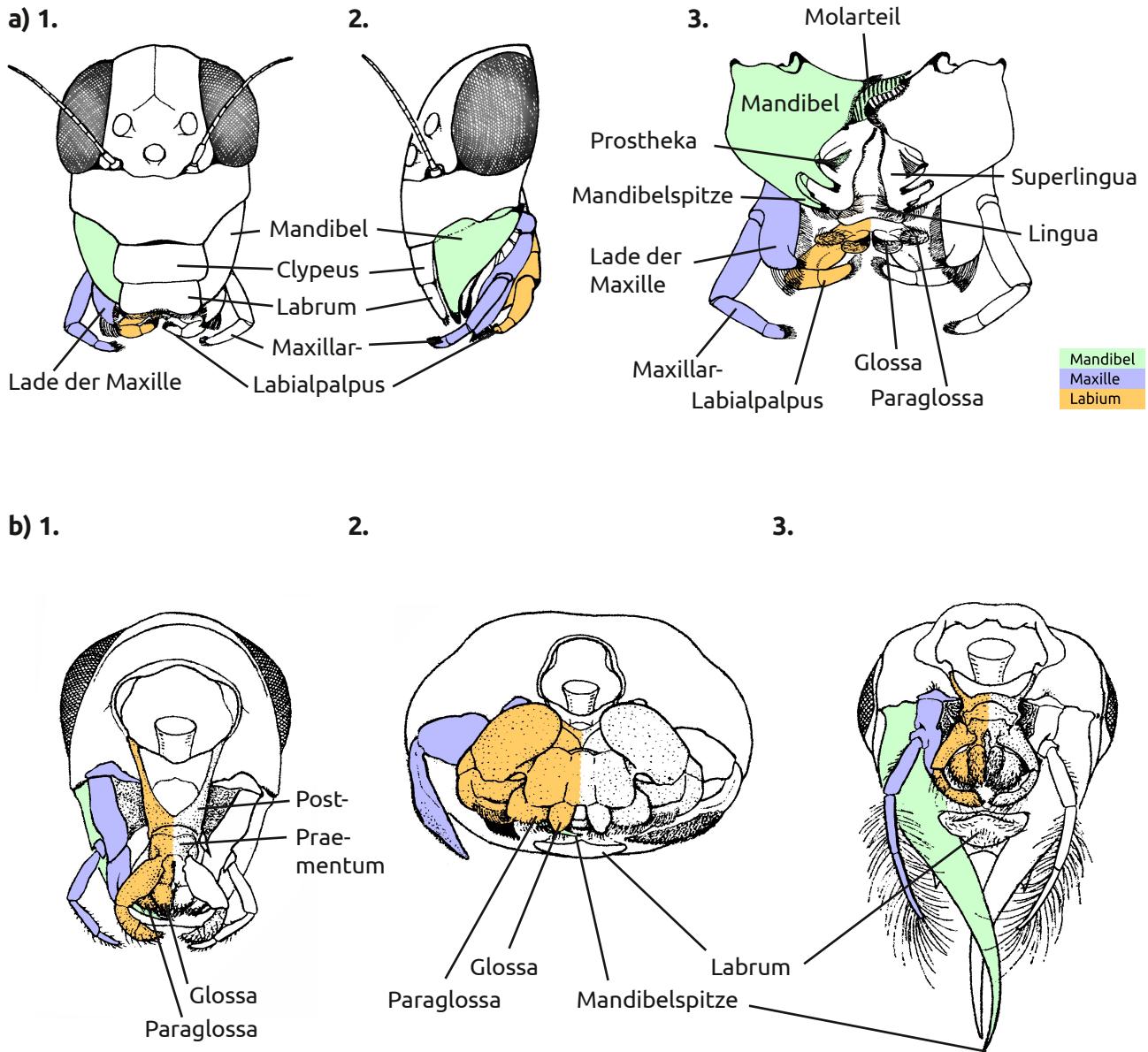


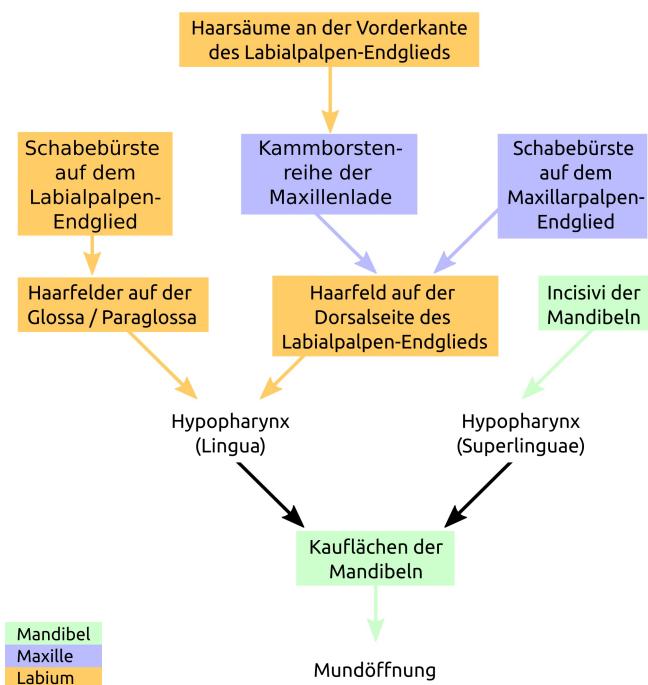
Abb. 64: Funktionsmorphologische Charakteristika zum Nahrungserwerb von Ephemeropterenlarven:

- a) Kopf von *Siphlonurus aestivalis* (Siphlonuridae) zur Veranschaulichung der Lage der Mundwerkzeuge.
 1. Frontalansicht; 2. Lateralansicht; 3. Mundwerkzeuge in geöffneter Haltung von vorne/schräg-unten, Labrum entfernt (aus SCHÖNMANN 1979, verändert)
- b) Abwandlungen der Strukturen (jeweils Ansicht von der Unterseite): Vergleich der
 1. plesiomorphen, orthognathen *Siphlonurus* mit spezialisierten Taxa:
 2. der grabenden, orthognathen *Ephemeridae*,
 3. dem prognathen Biofilm-Abweider, der Larve von *Rhithrogena* (Heptageniidae)
 (nach STRENGER 1979).

sich beispielsweise die spezialisierten Formen der effektiven Weidegänger ableiten (SCHÖNMANN 1979, STRENGER 1979).

Hochdifferenzierte Formen des geschilderten Strukturtyps zur Gewinnung feinpartikulärer Nahrung mit Hilfe von Bürstensystemen sind bei Larven der Heptageniiden (Ephemeroptera) ausgebildet, effektiven, rheobionten Weidegängern (ARENS 1987) (Abb. 65 a, b). Während

a)



b)

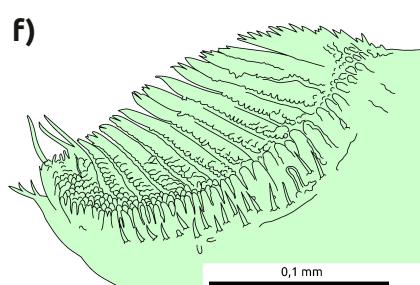
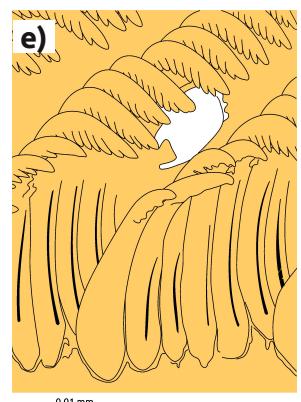
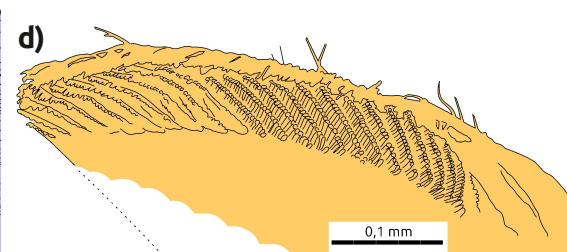
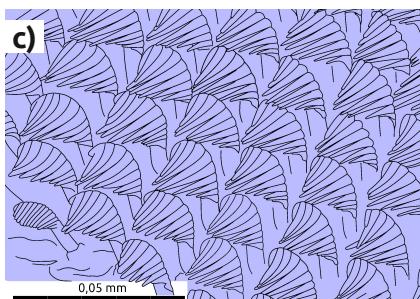
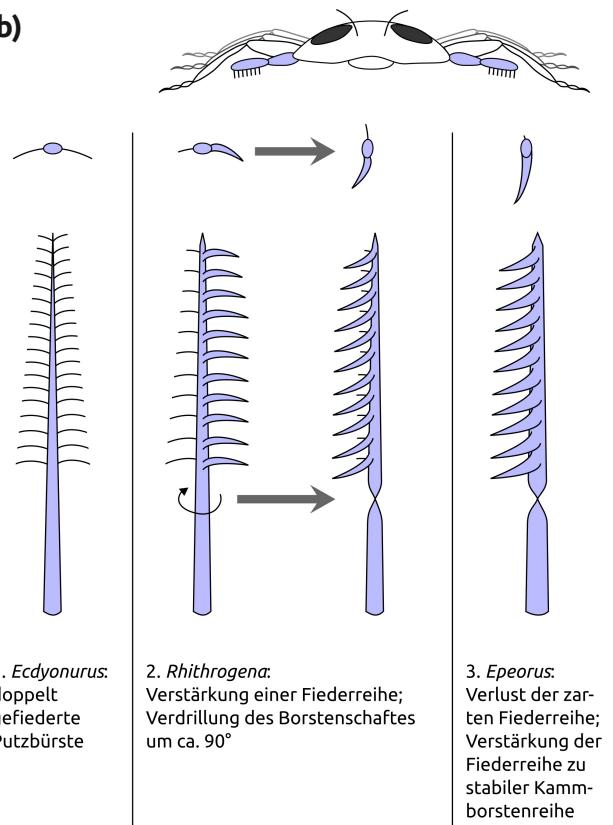


Abb. 65: Kauapparat der Heptageniidae:

a) Schematische Übersicht der Schritte des Transportes der Nahrung von den Schabeapparaten (Endglied der Maxillarpalpen und Labialpalpen, Incisivi der Mandibel) über den Hypopharynx zu den Kauflächen (Mola) der Mandibel zur Mundöffnung am Beispiel von *Rhithrogena*;

b) Schema der evolutiven Umgestaltung doppelt gefiederter zarter Putzborsten zu kräftigen Kammborsten auf den Maxillarpalpen bei rheobionten Heptageniiden;

c) Details der Feinstruktur der Bürsten (Kammborsten) auf den Maxillarpalpen von *Rhithrogena*;

d) Labialpalpenbürste (Ventralseite) von *Epeorus*;

e) Ausschnitt aus d), Sichelborstenreihen; weiß: eingeklemmte Diatomee;

f) Kaufläche der linken Mandibel (schräg ventral) von *Rhithrogena* (Zeichnungen hikE, nach ARENS 1987).

Detritus in der Regel locker und in lenitischen Habitaten zur Verfügung steht, muss der Aufwuchs vom Weidegänger im lotisch geprägten Bereich vom Substrat gelöst, somit abgeschabt werden. Die Larven der Heptageniiden sind durch einen abgeflachten Körper charakterisiert, der sich mit seitlich abstehenden, flachen Beinen und breiten, blattförmigen Kiemen wie ein Schild eng an die Substratoberfläche anschmiegt.

Der Kopf bildet eine flach gewölbte, breite Schale, unter der die prognathen Mundwerkzeuge liegen, deren Labiumunterseite dem Weidegrund aufliegt. Kammborsten auf der Unterseite des Palpus maxillaris und des Palpus labialis lösen den Aufwuchs, auf der Dorsalseite gelegene Haarfelder kämmen ihn aus und transportieren ihn auf den dreilappigen Hypopharynx, wo er zwischen den Kauflächen der Mandibeln zerquetscht oder zerbrochen wird. Die Kauflächen tragen Gitterroste, die vermutlich dem Auspressen des Wassers dienen, bevor die so verdichtete Nahrung in den Mund gelangt.

Der Kopfschild der Heptageniiden schützt den abgelösten Biofilm auch auf der rasch überströmten Weidefläche davor, abgeschwemmt zu werden. Maxillar- und Labialpalpen haben im Prozess des Nahrungserwerbs gleichartige Funktionen, decken jedoch unterschiedliche Zonen ab: Die Labialpalpen unterhalb, die Maxillarpalpen, mit größerem Bewegungsradius, stärker seitlich des Kopfschildes.

Die Arten der Gattung *Baetis* (Baetidae, Trichoptera) sind verbreitete und effektive Weidegänger in allen Abschnitten der Fließgewässer und offenbar erfolgreich, denn sie stellen vielerorts die dominanten Ephemeropteren in den rheobionten Weidegänger-Zönosen. Ihre spindelförmigen Larven repräsentieren einen anderen Gestalt- und Funktionstyp als die Heptageniiden. Der Kopf ist orthognath, die Mundwerkzeuge sind senkrecht mit ihren Spitzen gegen das Substrat gerichtet. Die meißelartigen Spitzen der Mandibeln schaben den Aufwuchs von der Unterlage ab und befördern ihn in die Mundhöhle. Am Weitertransport der Nahrungspartikel in Richtung Mundöffnung sind Borstengruppen der Hypopharynxloben, des Labrums, des Labiums und der Maxillenlade beteiligt. Eingeschlossen zwischen Epi- und Hypopharynx wird die Nahrung von den Kauflächen der Mandibeln ausgepresst, zerquetscht und in den Pharynx geschoben. Der Nachweis unbeschädigter, überlebender Kieselalgen neben zerbrochenen Schalen in den Faeces belegt, dass der zuletzt genannte Vorgang von begrenzter Wirkung ist, nicht nur für *Baetis*, sondern auch für die übrigen Weidegänger. Außerhalb dieses Verfahrens besteht die Möglichkeit, lockeres Material, z.B. Feindetritus, mit Dornengruppen an der Spitze der Labialpalpen und baggerartigen Strukturen an der Spitze der Maxillarladen einzufahren.

Unter den Plecopteren überwiegen die wenig spezialisierten Detritusfresser und Carnivoren/Prädatoren, für die Perlidae und Perlodidae Beispiele stellen. Zu den wenigen spezialisierten Weidegängern in dieser Ordnung zählen die rheophilen *Brachyptera*-Larven (Taeniopterygidae), die ihre Hauptwachstumszeit im Winter und zeitigen Frühjahr haben und auch in sommertrockenen Bächen überdauern (vgl. Kap. 2.5, S. 24 ff). Die Spitzen von Galea und Lacinia dienen ihnen als Schabe- und Bürstenapparat zum Lösen des Biofilms (Abb. 66 a - d). Über den Borstenbesatz des Hypopharynx gelangen die Partikel zwischen die Kauflächen der Mandibeln.

Bei Trichopterenlarven sind die Maxillen und das Labium zu einem länglich-kegelförmigen Maxillolabium verschmolzen, an dessen Spitze die Spinndrüsen münden, und das zu analogen Funktionen wie bei den Ephemeropteren nichts beitragen kann. Nur die Mandibeln stehen für das Abtragen des Biofilms zur Verfügung. Sie sind in ihrer Ausformung den spezifischen Funktionen angepasst (Abb. 67).

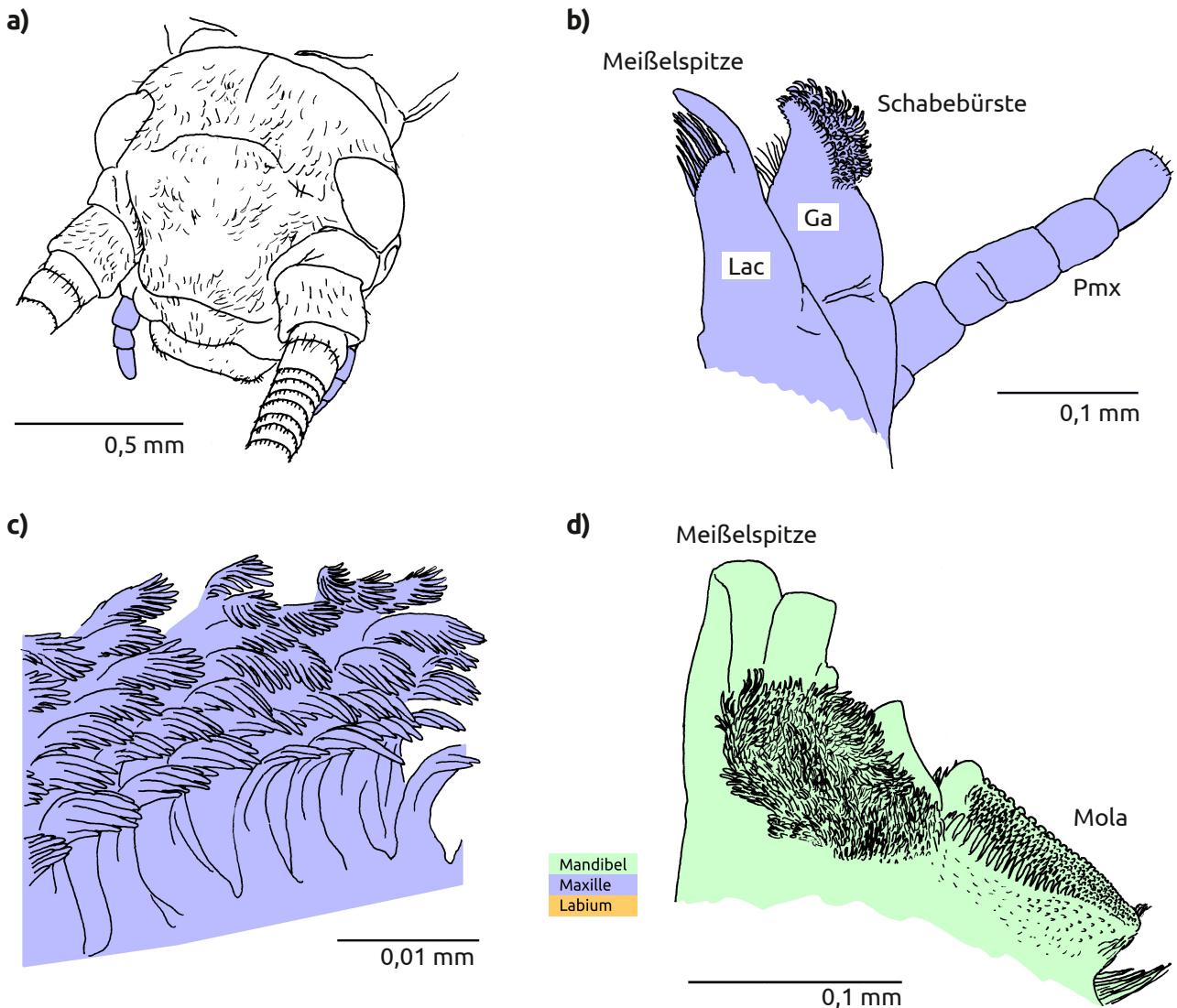


Abb. 66: Konvergenz bei der Ausbildung von Schabebürsten: Mundwerkzeuge von *Brachyptera risi* (Taeniopterygidae, Plecoptera):

- a) Dorsalansicht des Kopfes;
- b) Maxille, ventral: Lacinia (Lac) mit Meißelspitze, Galea (Ga) mit Schabebürste;
- c) Ausschnitt aus b), Kammborsten aus der Schabebürste;
- d) rechte Mandibel mit breit-konkaver Meißelspitze und Kaufläche (Mola) (Zeichnungen L. Stöckmann, nach WICHARD et al. 1995).

Zu den wenigen Verwandtschaftsgruppen unter den Trichopteren, die sich als Weidegänger spezialisiert haben, gehören die Glossosomatiden. Die Larven bauen längliche, hoch gewölbte, steinerne Gehäuse, die über Ventilationsöffnungen verfügen, auf der Unterseite durch eine flache Bodenplatte abgedeckt sind, und an den beiden gleichrangigen Polen Öffnungen für die Bewohner besitzen (vgl. S. 80 ff). Man findet die Bauten oft in hoher Dichte auf der Oberseite von Steinen vom Krenal bis ins Hyporhithral. Sie werden zum Nahrungserwerb mittels Spinnfäden an einem Pol befestigt, während die Larve aus der gegenüberliegenden Öffnung heraus, unter dem Strömungsschutz des Köchergewölbes, den Biofilm abschabt (F. FISCHER 1995, 2003).

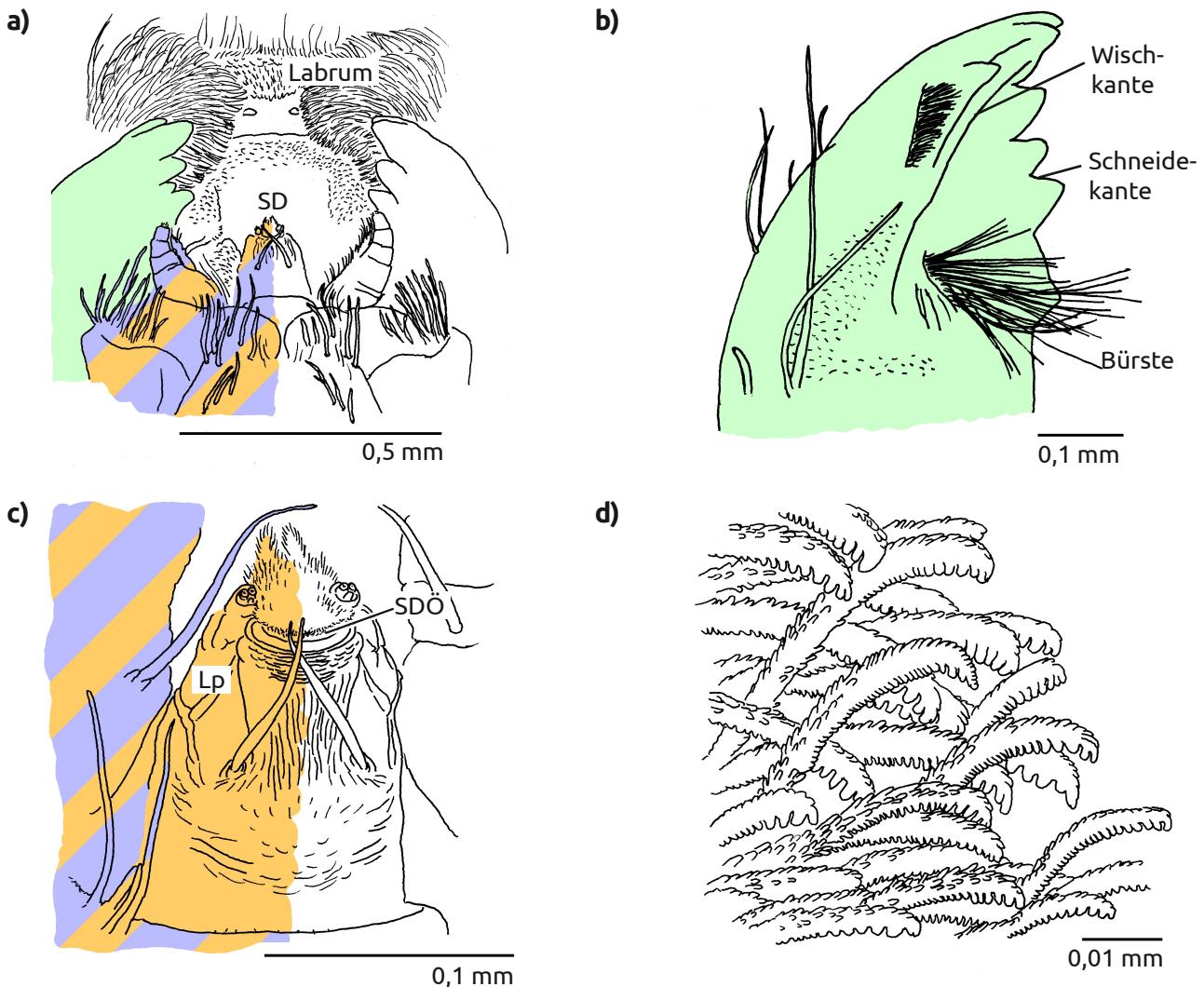


Abb. 67: Mundwerkzeuge der Trichopterenlarven: Beispiel *Hydropsyche* sp. (Hydropsychidae):

- a) Kopfunterseite mit Labrum, Mandibeln und Maxillolabium (SD Spinndrüse);
- b) Mandibel von ventral;
- c) Labium mit Spinndrüsenöffnung (SDÖ) und Labialpalpen (Lp);
- d) Kammborsten der Labrumbürste (Zeichnungen L. Stöckmann nach WICHARD et al. 1995).

Mandibel
Maxille
Labium

Der Bau der Gehäuse der Gattung *Synagapetus* unterscheidet sich von jenen der Gattungen *Glossosoma* und *Agapetus* durch hoch im Giebel gelegene Ventilationsöffnungen und durch einen Randsaum, der dem Substrat aufliegt. Die Kopfstellung der Larven ist zwar prognath, durch leichtes Einkrümmen des Vorderkörpers nach ventral berühren sie trotzdem die Aufwuchsfläche mit den Spitzen der Mundwerkzeuge.

Nach Beobachtungen an *Agapetus fuscipes* und an *Synagapetus iridipennis* wird das Nahrungssubstrat mit den meißelartigen Mandibeln abgekratzt und in die Mundhöhle geschaufelt (GUNIA 1997, vgl. S. 61). Dichter Haarbesatz auf der Ventralseite des Labrums und der Vorderseite des Maxillolabiums hält die Partikel zurück, wenn die Mandibeln erneut ausschwingen. Eine Gruppe aus langen Borsten nahe der Mediankante der Mandibeln kämmt den Haarbesatz beim nächsten Zurückschwingen aus und führt die Nahrungspartikel zum Mund. Eine Kaulade zum Zerkleinern der Algen fehlt hier, so dass der weitere Ablauf des Prozesses unklar bleibt.