

Zeitschrift: Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen
Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Schaffhausen
Band: 63 (2011)

Artikel: Wasserinsekten : Leben in zwei Welten
Autor: Lubini-Ferlin, Verena
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-584715>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 06.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Wasserinsekten

Leben in zwei Welten



Neujahrsblatt der Naturforschenden
Gesellschaft Schaffhausen
Nr. 63/2011

Neujahrsblatt
der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen
Nr. 63/2011

Impressum

REDAKTION:

Dr. Jakob Walter, Buchenstrasse 65, 8212 Neuhausen
Dr. Urs Uehlinger, Irchelstrasse 12, 8180 Bülach

AUTOREN:

Dr. Verena Lubini-Ferlin, Eichhalde 14, 8053 Zürich

TITELBILD:

Leben in zwei Welten – Wasser und Luft:
Larve der Steinfliege *Taeniopteryx kuehreiberi* (unten).
Sie lebt in Alpenflüssen und schlüpft bereits im Februar.
Imago der Köcherfliege *Oligostomis reticulata* (mitte).
Ihre Larven entwickeln sich in Moorgewässern.
Häutung der Eintagsfliege *Paligenia longicauda* zur Imago (oben).
Die Art kommt nur noch in Osteuropa vor, in Westeuropa ist sie ausgestorben.

FOTOS UND REPRODUKTIONEN:

Siehe Bildnachweis

SATZ, UMBRUCH UND DRUCK:

Unionsdruckerei Schaffhausen, Platz 8, 8201 Schaffhausen

BEITRÄGE:

Die Neujahrsblätter werden gedruckt mit Beiträgen aus dem Legat Sturzenegger und mit
Unterstützung der Swiss Academy of Science (SCNAT) und der Johann-Conrad-Fischer-Stiftung.
Dieser Band wird zudem unterstützt mit einem Beitrag des Planungs- und Naturschutzamtes
des Kantons Schaffhausen, der Kraftwerk Schaffhausen AG und CleanSolution-Ökostrom der
Städtischen Werke Schaffhausen und Neuhausen am Rheinfall.

AUFLAGE:

1500 Exemplare

© 2010 by Naturforschende Gesellschaft Schaffhausen

ISBN 978-3-033-02764-0

Verena Lubini-Ferlin

Wasserinsekten

Leben in zwei Welten

Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen
Nr. 63/2011

Naturforschende Gesellschaft Schaffhausen (NGSH), gegründet 1822

Die Naturforschende Gesellschaft will das Interesse und die Freude an den Naturwissenschaften fördern. Der naturwissenschaftlichen Erforschung der engeren Heimat kommt dabei eine zentrale Bedeutung zu. Naturwissenschaftliche Arbeiten, die hauptsächlich die Region Schaffhausen betreffen, werden in den Neujahrsblättern und den Mitteilungen der NGSH veröffentlicht und so allen Mitgliedern wie auch einem breiteren Publikum zugänglich gemacht. Im Sommerhalbjahr werden zusammen mit verschiedenen Partnerorganisationen naturkundliche Exkursionen angeboten, im Winterhalbjahr allgemein verständliche Vorträge zu naturwissenschaftlichen Themen gehalten und Besichtigungen durchgeführt. Die aktuellen Programme sind im Internet unter www.ngsh.ch abrufbar oder können bei der unten stehenden Adresse bezogen werden. Die Gesellschaft unterhält verschiedene Sammlungen. Zur NGSH gehört zudem eine Fachgruppe für Astronomie zur Betreuung der Sternwarte auf der Steig.

Die NGSH zählt über 600 Mitglieder. Alle naturkundlich interessierten Personen sind herzlich willkommen. Der Mitgliederbeitrag pro Jahr beträgt Fr. 40.–, für Schüler und Studenten Fr. 20.–. Interessenten für eine Mitgliedschaft können sich bei der unten stehenden Adresse oder im Internet unter www.ngsh.ch anmelden.

Postadresse der Gesellschaft:	info@ngsh.ch
NGSH, Präsident Dr. Kurt Seiler	www.ngsh.ch
Postfach 1007, 8201 Schaffhausen	www.sternwarte-sh.ch
PC 82-1015-1	

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. Vorwort	1
2. Was ist ein Insekt?	2
3. Probleme des Wasserlebens	3
4. Wasserinsekten – Überlebenskünstler im und am Wasser	5
5. Wieviele Wasserinsekten leben in der Schweiz?	8
6. Atmung – Kiemen, Schnorchel & Co	10
7. Fortbewegung – Kriechen, Klettern, Schwimmen oder doch ein fester Wohnsitz?	15
8. Ernährung – Fressen und Gefressen-werden	18
9. Fortpflanzung und Entwicklung	26
10. Ökologie – Lebensräume	37
11. Ökonomie – Schaden und Nutzen	56
12. Gefährdung	59
13. Schutz und Förderung	66
14. Was bringt die Zukunft?	67
15. Glossar	68
16. Literatur	69
17. Bildnachweis	70

1. Vorwort

Insekten bringt man nicht unbedingt mit Wasser in einen direkten Zusammenhang, es sei denn, man ist Fischer und fischt mit «Fliegen». Das bedeutet in einer ersten Annäherung an das Thema dieses Buches, dass Wasserinsekten eben Fischfutter sind. Das mag richtig sein, doch greift dies viel zu kurz. Unter dem Begriff Wasserinsekten sammelt sich eine Vielzahl verschiedener Arten aus ganz unterschiedlichen Ordnungen, die entweder als Larve und/oder als Imago in Gewässern unterschiedlichster Ausprägung leben. Es gibt wohl kein Gewässer, und sei es noch so klein und unscheinbar, das nicht mindestens von einer Art besiedelt wird. Erstaunlich, wenn man weiss, dass die Wasserinsekten wie die Wale sekundär zum Wasserleben gefunden haben. Was haben Wale und Wasserinsekten folglich gemeinsam? Dass sie einige Errungenschaften des Landlebens wie die Luftatmung mit ins Wasser genommen haben! Nachdem in den Neujahrsblättern wasserseitig bereits Fische, Amphibien und Libellen, teils auch Wasserkäfer ein Thema waren, soll der vorliegende Band nun anderen, weniger bekannten Vertretern der Insektenwelt gewidmet sein. Die Artenvielfalt ist jedoch so gross - allein in Europas Fliessgewässern leben gegen 3000 Arten – dass nur eine kleine Auswahl zur Besprechung gelangt. Das Schwergewicht liegt dabei bei den Eintags-, Stein- und Köcherfliegen und erwähnt alle anderen nur am Rande. Wasserinsekten faszinieren mich seit Jahrzehnten beruflich wie privat. Rund ums Jahr, auch im Winter, kann man ihnen begegnen und immer wieder neue Entdeckungen machen. Noch immer mangelt es an fundierten Kenntnissen um ihre Lebensweise und doch stehen sie heute im Zusammenhang mit der Veränderung der Gewässerlandschaft immer mehr im Fokus von Natur- und Umweltschutz. So ist es mir ein Anliegen, diese unscheinbaren und meist versteckt lebenden Sechsbändern dem Publikum in ihrer ganzen Faszination näher zu bringen in der Hoffnung, sie ein wenig aus ihrem Dornröschendasein zu erlösen!

Danken möchte ich Hannes Baur (Naturhistorisches Museum, Bern), Daniel Bolt, Peter Duelli, Yves Gonseth (Schweizer Zentrum für die Kartographie der Fauna, Neuenburg), Brigitte Lods-Crozet (Musée cantonal de zoologie, Lausanne) und Bernhard Merz (Muséum d'histoire naturelle, Genève) für ihre Unterstützung bei der Beschaffung der Artenzahlen für die Wasserinsekten. Walter Ettmüller danke ich herzlich für die Anfertigung der beiden Zeichnungen, Egon Knapp für das Einscannen einiger Dias und Jakob Walter sowie Urs Uehlinger für ihre Anregungen zur Verbesserung des Manuskripts.

Verena Lubini, im Oktober 2010

2. Was ist ein Insekt?

Insekten sind mit mehr als 1 Mio. Arten die artenreichste Tiergruppe auf der Erde. Sie bilden eine Klasse im Stamm der Gliederfüßer – ein Name, der sich auf die gegliederten Beine bezieht. Das lateinische Wort «insectum» (Mehrzahl: insecta) bedeutet «das Eingeschnittene», weshalb man auch von Kerbtieren spricht, eine Bezeichnung, die heute nicht mehr gebräuchlich ist. Der Insektenkörper gliedert sich in Kopf, Brust (Thorax) und Hinterleib (Abdomen). Nur die Brust trägt Beine, bei manchen auch Flügel. Im Unterschied zu allen anderen Gliedertieren besitzen Insekten sechs Beine, weshalb sie auch als «Hexapoda» bezeichnet werden. Der Körper ist von einem elastisch-harten Panzer, der Kutikula, umgeben. Weiche Häute zwischen den einzelnen Körperregionen ermöglichen die Beweglichkeit. Die nur begrenzt dehnbare Kutikula verhindert eine stetige Größenzunahme. Wenn der alte Panzer zu eng wird, häutet sich das Tier. Dies geschieht bis zu 50 Mal in einem Insektenleben. Viele Larven sehen den ausgewachsenen Tieren sehr ähnlich, wenn man vom Fehlen der Flügel absieht. In einer ganzen Reihe von Ordnungen unterscheiden sich aber die Jugendstadien völlig vom erwachsenen (adulten) Tier, so dass es nicht immer leicht fällt, auch Larven als Insekten anzusprechen.

3. Probleme des Wasserlebens

Wasser ist ein ganz besonderer Stoff und besitzt physikalisch einzigartige Eigenschaften, die sich aus der Struktur des Wassermoleküls und der Neigung der Moleküle zur Aggregatbildung ableiten lassen. So erreicht Wasser das Dichtemaximum nicht beim Gefrierpunkt, also bei 0°C, sondern bei etwa 4°C (Dichteanomalie), was weitreichende Konsequenzen für den Lebensraum «Wasser» hat. Alle aquatischen Lebensgemeinschaften müssen spezifische Anpassungsleistungen erbringen, um in diesem Milieu leben zu können. Beeinflusst werden Wasserorganismen in erster Linie durch die hohe Dichte und die Dichteanomalie sowie die Salzarmut des Mediums.

Die Dichte des Wassers ist 775 Mal grösser als die der Luft; entsprechend höher ist der Auftrieb der Organismen im Wasser. Wasser ist ein sehr tragfähiges Milieu. Das hat erstens zur Folge, dass der gesamte Freiwasserraum von Organismen besiedelt werden kann, und zweitens, dass Stützgewebe und -organe als solche unbedeutend werden. Die Bewegung im Wasser erfordert mehr Energie als in der Luft, weil der hydrodynamische Widerstand mit der Dichte und Viskosität des Mediums zunimmt. Dies bedingt bei aktiven Schwimmern eine hydrodynamische Körperform.

Die Dichteanomalie hat zur Folge, dass das Tiefenwasser der Seen nicht kälter sein kann als Wasser beim Dichtemaximum, also etwa 4°C. Zweitens frieren Gewässer von der Oberfläche her zu und die oberflächliche Eisdecke schützt die tieferen Zonen vor dem Zufrieren. Dies ermöglicht, dass Wassertiere auch im Winter aktiv sein können. Dies gilt besonders für Wasserinsekten mit einem geschlossenen Tracheensystem (vergl. Kapitel 6). Viel erstaunlicher ist die Überwinterung von Insekten mit einem offenen Tracheensystem unter dem Eis. Wasserkäfer und Wasserwanzen speichern zu diesem Zweck an ihrem Körper einen grösseren Luftvorrat, der im Winter wie eine grosse Tracheenkieme funktioniert; die Luftblase wird im sauerstoffreichen Wasser abwechselnd ausgestossen und wieder eingezogen, oft auch mit den Hinterbeinen geknetet, damit der Gasaustausch beschleunigt wird. Im Laufe des Winters nimmt der Luftvorrat ab, erkennbar am allmählichen Schwarzwerden der ursprünglich silbrig glänzenden Bauchseite. Mücken- und Schwimmkäferlarven, die keinen Luftvorrat am Körper haben, tragen im Winter stets eine Luftblase an der Hinterleibsspitze mit sich, die immer wieder ins Trache-

ensystem eingezogen und ausgestossen wird. An Land überwintern ganz wenige Wasserinsekten wie die Winterlibelle und die Taumelkäferarten, die sich in der bodennahen Vegetation meist in Gewässernähe verbergen. Taumelkäfer hängen sich mitunter in Luftblasen gehüllt an Wasserpflanzen.

Gewebe und Körperflüssigkeiten der Süßwassertiere enthalten eine höhere Salzkonzentration und –zusammensetzung als das sie umgebende Süßwasser. Ohne Regulation des Wasserhaushaltes, würde der Körper aus osmotischen Gründen ständig Wasser aufnehmen und so die Körpersäfte verdünnen. Zur Beibehaltung der Salzkonzentration dienen verschiedene Mechanismen wie die Gewinnung von Salzen aus der Nahrung oder wasserabstossende Oberflächen, die den Wassereinstrom in den Körper reduzieren.

Das Verhalten der Wassermoleküle gegenüber festen Flächen hat biologisch weitreichende Konsequenzen. Ist die Kohäsion der Wassermoleküle geringer als ihre Adhäsion zu einer festen Fläche, so ist diese hydrophil und wird benetzt, andernfalls ist sie wasserabstossend, hydrophob. Wasserabstossende Körperoberflächen, meist bestimmte Areale, sind für alle Wassertiere wichtig, die an der Wasseroberfläche Luftsauerstoff aufnehmen, weil bei der Atmung eine trockene Verbindung zwischen dem respiratorischen Areal und der Atmosphäre notwendig ist (vergl. Kapitel 6). Bei den unter Wasser atmenden Insektenlarven sind die Tracheenkiemen oder die gesamte Körperoberfläche dagegen hydrophil, damit der Gasaustausch überhaupt erfolgen kann.

4 Wasserinsekten – Überlebenskünstler im und am Wasser

Insekten begegnen uns meist an Land, wo sie die Luft und den Boden bevölkern. Dass Insekten auch im Wasser leben, und zwar seltsamerweise fast ausschliesslich im Süßwasser, ist weniger bekannt. Erstaunlich ist, dass sie unter den im Wasser lebenden Wirbellosen weitaus den grössten Anteil haben, obwohl sie erst sekundär zum Wasserleben gefunden haben. Alle Wasserinsekten stammen also von landlebenden Vorfahren ab. Die Eroberung des Wassers begann bereits in der Mitte des Erdaltertums vor ca. 350 Mio Jahren mit den Libellen, Stein- und Eintagsfliegen. Die Anpassung ans Wasserleben bedeutet in den seltensten Fällen, dass sich der ganze Lebenszyklus im Wasser abspielt. Sie geht jedoch soweit, dass in der Regel Ei, Larve und bei manchen Arten auch die Puppe sich im Wasser entwickeln, während die adulten Tiere Landtiere sind. Dies hat den Vorteil, dass so immer wieder neue Gewässer besiedelt werden können.



1a Köcherfliege *Metanoea rhaetica*



1b Steinfliege *Perla marginata*

Die hier ausführlicher besprochenen Gruppen sind nicht besonders auffällig gefärbt, wenn man mit den bunten Libellen vergleicht. Bei den Imagines der Stein- und Köcherfliegen dominieren eher dunklere Töne wie braun und schwarz (Bild 1a,b). Eintagsfliegen haben entweder glasklare (Bild 1c) oder schwach gemusterte Flügel (Bild 1d). Auch bei den Köcherfliegen sind zumindest ein paar wenige kontrastreich gefleckt, die mehrheitlich am Tag flie-

gen (Bild 1e). Doch gibt es wie überall auch Ausnahmen, wie die gelben Steinfliegen der Familie der Chloroperlidae beweisen (Bild 1f). Bei den Larven dominieren ebenfalls düstere dunkle Farben. Ganz selten ist rot (Bild 1g), gelb (Bild 1h) oder gar gemustert (Bild 1 i,j), was sich manchmal auch in der Namensgebung widerspiegelt.



1c Eintagsfliege *Ecdyonurus helveticus*



1d Eintagsfliege *Ephemera vulgata*



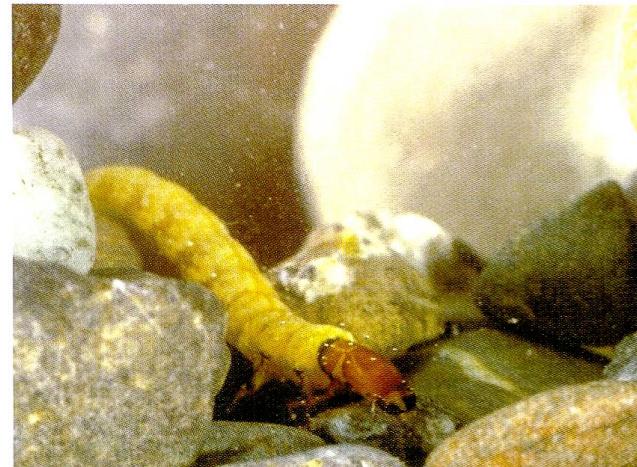
1e Köcherfliege *Philopotamus* sp.



1f Steinfliege *Chloroperla susemicheli*



1g Eintagsfliegenlarve *Ecdyonurus venosus*



1h Köcherfliegenlarve *Philopotamus* sp.



1i Eintagsfliegenlarve *Alainites muticus*



1j Steinfliegenlarve *Rhabdiopteryx neglecta*

5. Wieviele Wasserinsekten leben in der Schweiz?

Nach neuesten Erkenntnissen des Schweizer Zentrums für die Kartographie der Fauna sind gegen 30'000 Insekten in der Schweiz nachgewiesen, wovon ungefähr 1800, also 6%, zu den Wasserinsekten zählen (Tab. 1). Neben den «eigentlichen Wasserinsekten» wie Libellen, Eintags-, Stein- und Köcherfliegen haben verschiedene andere Ordnungen ebenfalls Vertreter, deren Larven sich im Wasser entwickeln oder auch als Adulste unter oder auf dem Wasser leben. Dazu gehören Käfer, Wanzen, Mücken und Fliegen. Alle anderen Ordnungen haben nur wenige wasserlebende Arten hervorgebracht. Sogar unter den Wespen gibt es im Wasser lebende Arten. Es sind vorab verschiedene Schlupfwespen, die bei Wasserinsekten (Larven und/oder Eier) parasitieren und zur Eiablage ihre Opfer zum Teil unter Wasser suchen.

Tabelle 1 Übersicht über die Artenzahlen der Wasserinsekten

Ordnung	Ei, Larve (Puppe) im Wasser; Adulte an Land	Adulte im Wasser	Beispiele	Anzahl Arten in der Schweiz (CH) oder Europa (E)
Eintagsfliegen (<i>Ephemeroptera</i>)			Maifliege (<i>Ephemera danica</i>), Rheinmücke (<i>Oligoneuriella rhenana</i>)	86 (CH)
Steinfliegen (<i>Plecoptera</i>)			<i>Perla grandis</i>	111 (CH)
Köcherfliegen (<i>Trichoptera</i>)	ausgenommen 2 Arten		<i>Limnephilus lunatus</i>	302 (CH)
Libellen (<i>Odonata</i>)			Gestreifte Quelljungfer (<i>Cordulegaster bidentata</i>)	72 (CH)
Hautflügler (<i>Hymenoptera</i>)			Schlupfwespe (<i>Agriotypus armatus</i>)	Ca. 50 (E)
Käfer (<i>Coleoptera</i>)			Gelbrandkäfer, Kolbenwasserkäfer	Mind. 333 (CH)
Netzflügler (<i>Plannipennia</i>)			Bachhaft (<i>Osmylus fulvicephalus</i>); Schwammfliegen (<i>Sisyridae</i>)	5 (CH)
Schlammfliegen (<i>Megaloptera</i>)			<i>Sialis lutaria</i> ; <i>S. nigripes</i> , <i>S. fuliginosa</i>	3 (CH)
Schmetterlinge (<i>Lepidoptera</i>)			Seerosenzünsler (<i>Elophyla nymphaea</i>); <i>Cataclysta lemnata</i> ; <i>Parapoynx stratiotata</i> ; <i>Acentropus ephemerella</i> ; <i>Nymphula nitidula</i>	5 (CH)
Wanzen (<i>Heteroptera</i>)			Wasserläufer, Wasserskorpion, Ruderwanze	63 (CH)
Zweiflügler (<i>Diptera</i>)			Zuckmücken, Bremse, Waffenfliege	Mind. 761 (CH)

6. Atmung – Kiemen, Schnorchel & Co

Wasserinsekten haben bei der Besiedlung des Wassers das Atmungssystem ihrer landlebenden Vorfahren beibehalten. Es besteht aus einem fein verzweigten Luftröhrennetz, Tracheen genannt. Im Wasser gibt es jedoch verschiedene Möglichkeiten, den Sauerstoff entweder der Luft an der Wasseroberfläche oder direkt dem Wasser zu entziehen. Viele Larven, besonders kleine und jüngere Entwicklungsstadien, atmen durch die Haut. Größere Larven haben sog. Tracheenkiemen ausgebildet, dünnhäutige und reich mit Tracheen ausgestattete Organe. Sie sitzen meist am Hinterleib, selten an den Brustsegmenten, noch seltener am Kopf. Tracheenkiemen kommen u.a. bei vielen Steinfliegen, den Eintagsfliegen, den Schlammfliegen und bei den meisten Köcherfliegen vor. Sie sind sehr verschiedenartig gestaltet, bald als lange einzelne Fäden, bald stark verzweigt, büschel- oder blattförmig und verdoppelt (Bild 2a bis d).



2a Köcherfliege *Limnephilus flavicornis* mit fadenförmigen Kiemen.



2b Eintagsfliege *Habroleptoides confusa* mit gegabelten Kiemen am Hinterleib.



2c Eintagsfliege *Ecdyonurus* sp. Mit blattförmigen Kiemen am Hinterleib.

2d Steinfliege *Dinocras cephalotes* mit büschelförmigen Kiemen an den Brustsegmenten.

Manche sind starr am Körper befestigt und können nicht bewegt werden es sei denn, der Hinterleib werde hin und her geschwenkt. Solche Larven leben in rasch fliessenden, sauerstoffreichen Gewässern wie die Gattungen *Epeorus* und *Rhithrogena* bei den Eintagsfliegen (Bild 2e). Andere wiederum haben bewegliche Kiemen. Bei der Maifliege bewegen sich die gegabelten und gefiederten Kiemen der Reihe nach von vorn nach hinten. Dadurch wirken die beiderseitigen Kiemen als eine zusammenhängende, schlagende



2e Eintagsfliege *Rhithrogena alpestris* mit einem Kranz von eng aneinanderliegenden blattförmigen Kiemen am Hinterleib.



2f Eintagsfliege *Ephemera danica* mit beweglichen gabelförmigen Kiemen auf der Oberseite des Hinterleibs.

Membran, die das Wasser von vorne nach hinten treibt (Bild 2f). Diese selbst erzeugte Methode zur Wasserzirkulation haben Arten ausgebildet, die in ruhigen Buchten leben. Die Eintagsfliegen der Gattung *Caenis* leben im Sediment eingegraben (Bild 2g). Ihr zweites Kiemenpaar schützt als Deckel die folgenden. Außerdem bewegen die Larven die Kiemen asynchron, wodurch auf dem Rücken ein quer verlaufender Wasserstrom entsteht, so dass die Oberfläche des Schlamms nur in sehr geringe Bewegung versetzt wird. Das schützt sie besser vor dem entdeckt werden durch allfällige Fressfeinde. Neben Kiemen besitzen die meisten einen zweiten Atmungsapparat im Enddarm. Gleich den Larven der



2g Eintagsfliege *Caenis beskidensis* mit dem als Deckel ausgebildeten 2. Kiemenpaar auf dem Hinterleib.

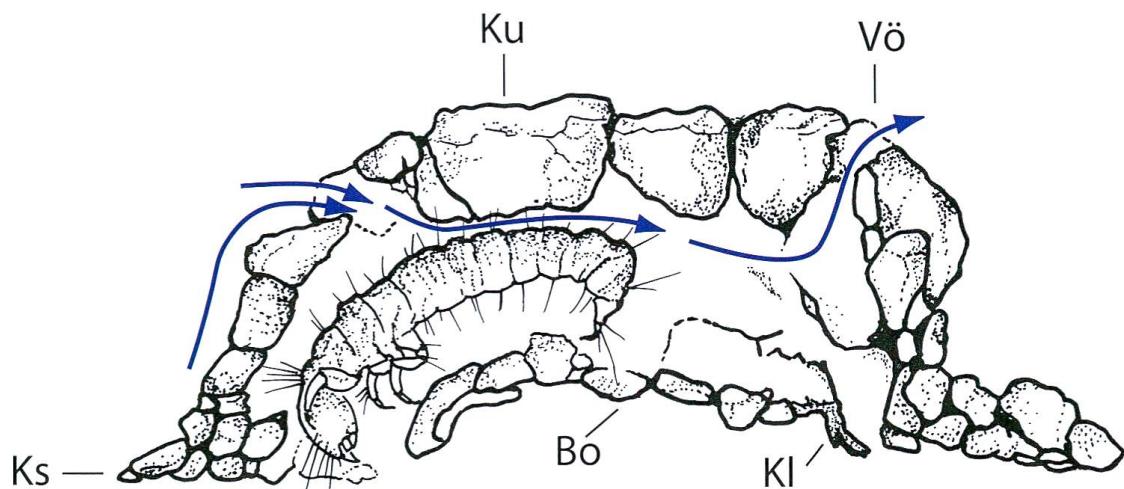
Grosslibellen ziehen viele Eintagsfliegenlarven regelmässig Wasser in den Darm ein und stossen es ebenso regelmässig wieder aus.



3 Köcherenden von Köcherfliegenlarven mit einer Öffnung für den Atemwasserstrom.

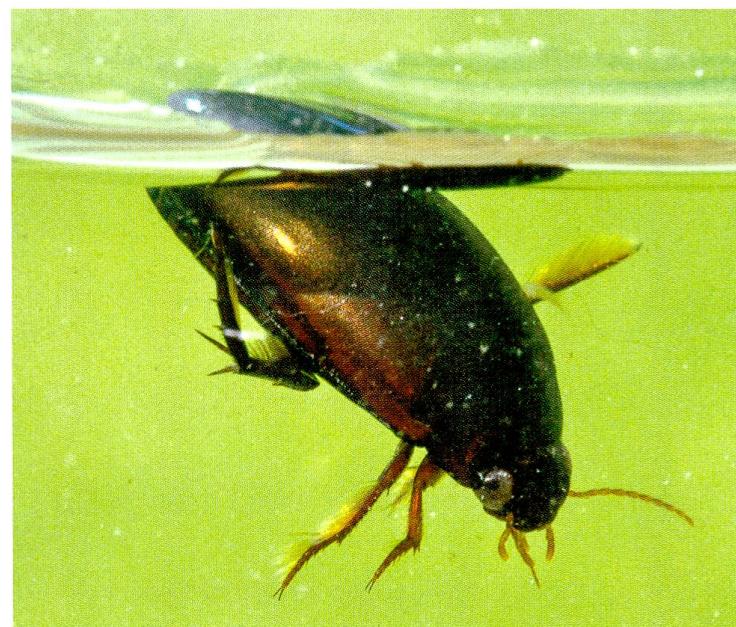
Die in einem Köcher wohnenden Larven der Köcherfliegen bewegen ihren kiemenbesetzten Hinterleib wellenförmig und erzeugen so einen Atemwasserstrom, der den Köcher durchströmt und ihn hinten wieder verlässt. Dazu dient die kleine Öffnung in der Mitte des mit einem Gespinst verschlossenen Röhrenendes, das bei manchen Arten mit kleinen Steinchen besetzt ist (Bild 3). Nicht so bei den Larven der Familie Glossosomatidae. Ihr Gehäuse besteht aus zwei Teilen, einer Kuppel und einer Bodenplatte, ähnlich einem Schildkrötenpanzer. Die Bodenplatte hat zwei Löcher, die mit einer Klappe verschlossen werden können. Durch das vordere Loch ragen Kopf und Beine, durch das hintere die Krallen der Nachschieber (Bild 4). Die Kuppel trägt Ventilationsöffnungen, durch die der Atemwasserstrom zirkuliert. In dem geräumigen Gehäuse kann sich die Larve zusammenrollen und auch umdrehen.

Wasserkäfer schwimmen zum Atmen an die Oberfläche und füllen dort ihr Tracheensystem mit Luft, nachdem vorher die verbrauchte Luft durch Pump-



4 Längsschnitt durch den Köcher der Köcherfliegenlarve *Synagapetus* mit der darin befindlichen Larve. Die Pfeile bezeichnen die Richtung des Atemwasserstroms. Ku = Kuppel, Bo = Bodenplatte, Kl = Klappe; Ks = Köchersaum; Vö = Ventilationsöffnung. Abgeändert nach Fischer et al., 1998, Abbildung 6, S. 192).

bewegungen ausgestossen wurde. Zusätzlich wird der wasserdicht verschliessbare Raum unter den Flügeldecken mit Luft gefüllt. Dies geschieht in dem Moment, wo die Hinterleibsspitze die Wasseroberfläche durchstösst (Bild 5). Wasserkäfer (*Dytiscidae*, *Hydrophilidae*) und die Rückenschwimmer (*Notonectidae*), die das Leben im Wasser für kurze oder längere Zeit mit dem Luftleben vertauschen, müssen ihr Atmungssystem völlig umstellen. Sie können im Allgemeinen erst fliegen, wenn sie das Tracheensystem und die grossen Luftsäcke in Brust und Hinterleib mit Luft gefüllt haben. Nur die Ruderwanzen und die Taumelkäfer können das Wasserleben mit dem Luftleben oder umgekehrt ohne Übergang vertauschen; sie fliegen unmittelbar von der Wasseroberfläche auf oder lassen sich direkt ins Wasser fallen.



5 Wasserkäfer beim Luft holen an der Wasseroberfläche.



6 Die Waffenfliegenlarve *Stratiomys* mit ihrem schnorchelähnlichen Atemrohr.

Gewisse Larven aus der Gruppe der Zweiflügler atmen atmosphärische Luft durch eine zu einer Art «Schnorchel» ausgezogenen langen Atemröhre, währenddem sie in der sauerstoffarmen Tiefe fressen. Bei der Rattenschwanzlarve (*Eristalis* sp.) kann diese Röhre teleskopartig bis zu 15 cm ausgezogen werden, was jedoch kaum je nötig ist (Bild 6). Am Röhrenende befindet sich ein silbrig glänzender Haarkranz, dessen Oberseite nicht benetzbar ist. Die Haare liegen ausgebreitet auf dem Wasserspiegel und drücken diesen schalenförmig nach unten. In der Mitte münden die Öffnungen des Tracheensystems. Bei drohender Gefahr schlägt der Haarkranz mit einem Ruck zusammen und umschliesst nun eine Luftblase, welche bei erneutem Kontakt mit der Wasseroberfläche das Oberflächenhäutchen durchstossen kann.

Ein besonderes Verfahren zur Atmung haben die Schilfkäferlarven entwickelt. Neben den Atemöffnungen des achten Hinterleibssegmentes entspringen ein Paar hornartige Fortsätze, die in die luftgefüllten Zwischenzellräume der Wasserpflanzen gestossen werden. Die Luft gelangt über Kanäle innerhalb dieser Hörner zu den Atemöffnungen der Larve.

7. Fortbewegung - Kriechen, Klettern, Schwimmen oder doch ein fester Wohnsitz?

Weitaus die meisten Arten bewegen sich kriechend, viele grabend und nicht wenige kann man als festsitzend bezeichnen, obwohl sie zur Eigenbewegung befähigt sind. Die kriechenden Wasserinsekten sind zum grössten Teil Bodentiere. Zum Kriechen werden normalerweise die drei Paar Brustbeine benutzt, bei den wasserlebenden Schmetterlingsraupen auch die Bauchfüsse. Letztere sind im Gegensatz zu den Brustbeinen morphologisch gesehen keine „echten“ Beine. Das Hinterleibsende trägt manchmal ein besonderes Beinpaar, die Nachschieber, das bei der Bewegung mitwirkt. Nachschieber sind am besten bei den Köcherfliegen- (Bild 7) und den Zuckmückenlarven ausgebildet. Bei gewissen Fliegenlarven (Waffenfliegen) stehen sogar die Mundteile im Dienste der Fortbewegung; sie sind hakenförmig, so dass sich die Tiere damit vorwärts hangeln können. Die Kriebelmückenlarve bewegt sich spannerraupenartig vorwärts: Sie streckt sich und befestigt mit den Mundteilen ein Geflecht aus elastischer Seide in Form kleiner Polster auf die Unterlage, löst das Hinterende und bringt es bis zum Vorderende. Dort haken sich die winzigen Häkchen der Haftscheibe auf dem Seidengesinst fest. Manchmal lassen sie sich auch an langen Spinnfäden treiben und können so neue Orte besiedeln (vergl. Kapitel 10).

Die ausgesprochen grabend lebenden Tiere haben teils ihre Mundwerkzeuge, teils ihre Vorderbeine zu Grabinstrumenten umgebildet. Maifliegenlarven graben mit den schaufelförmigen Vorderbeinen, unterstützt von den verlängerten Oberkiefern (Bild 8). Die Zuckmückenlarven der Seetiefe leben in vertikalen, aus Schlamm gebauten Röhren.

7 Am Hinterleibsende von Köcherfliegenlarven sitzt ein krallenbesetztes Beinpaar, sog. Nachschieber, mit dem sie laufen oder sich im Köcher festhalten können.





8 Die Maifliegenlarve *Ephemerida* danica mit ihren zum Graben verlängerten dolchartigen Mundwerkzeugen.



9 Die Beine der Steinfliegenlarve *Perlida grandis* tragen einen dichten Borstensaum, der ihnen als Antriebshilfe beim Schwimmen dient.

Manche kriechenden Larven vermögen auch zu schwimmen. Steinfliegen und Kleinlibellen tun dies durch seitlich schlängelnde Bewegungen, Eintagsfliegen durch Schlängelbewegungen in der Vertikalen. Die Schwimmbewegung wird durch einen dichten Haarsaum an den Beinen oder an den Schwanzanhängen erleichtert (Bild 9). Die Beine der Köcherfliegenlarve *Triaenodes bicolor* tragen ebenfalls Schwimmborsten, mit denen sie «schwimmend-hüppend» durchs Wasser rudert (Bild 10). Ihr dünner aus Pflanzenteilen spiraling gebauter Köcher vereinigt die für diese Art der Fortbewegung



10 Die Köcherfliegenlarve *Tinodes bicolor* mit ihrem spiraling aus Pflanzenteilen gebauten Gehäuse.

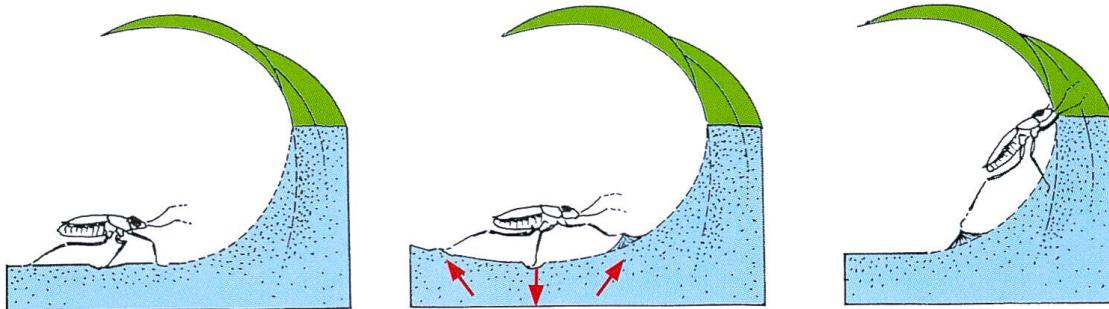
notwendige Leichtigkeit und Festigkeit in idealer Weise. Wirkliche Schwimmer sind nur die Wasserwanzen, die eigentlichen Schwimmkäfer und einige Schlupfwespen, die sogar mit Hilfe der Flügel schwimmen. Ein besonderes Antriebssystem haben einige Grosslibellenlarven: Sie füllen ihren Enddarm mit Wasser und stossen es dann mit solcher Kraft aus, dass sie dadurch vorwärts schnellen. Eine grosse Larve kann mit solch einem Ruck 6 bis 8 cm vorwärtskommen. Diese Art der Fortbewegung dient ausschliesslich der Flucht.



11 Der Wasserläufer *Gerris* kann auf der Wasseroberfläche laufen oder sogar springen.

Wasserläufer sind auf ihrer Unterseite und an den Beinen mit einem dichten Filz Wasser abstossender, silbrig glänzender Haare bekleidet, die sie mit einer speziellen Drüse immer wieder einfetten. Dank der Oberflächenspannung sinken sie nicht ein und können auf der Wasseroberfläche laufen oder sogar springen (Bild 11).

Probleme ergeben sich dann, wenn der Wasserläufer z.B. auf eine ins Wasser ragende Pflanze steigen will. Weil sich die Wasseroberfläche im Kontakt mit der Pflanze sichelförmig nach oben biegt muss das Tier aufwärts steigen. Um die Steigung zu überwinden, drückt das Tier mit dem mittleren Beinpaar auf die Wasseroberfläche und gewinnt so – ähnlich wie bei einem Trampolin – den nötigen Schwung, um mit den Vorderbeinen die Pflanze ergreifen zu können (Bild 12).



12 Von links nach rechts Bachwasserläufer, der sich auf ein Blatt zu bewegt und darauf steigt (abgeändert nach National Geographic, April 2010). Erläuterungen siehe Text.

8. Ernährung – Fressen und Gefressen-Werden

Im Unterschied zu den Schmetterlingsraupen gibt es bei den Wasserinsekten nur wenige Arten die sich auf eine bestimmte Nahrung spezialisiert haben. Viele sind Allesfresser und ernähren sich von Algen, Wasserpflanzen, totem Pflanzenmaterial (*Detritus*) oder jagen zeitweise tierische Beute; auch Aas wird nicht verschmäht. Je nach Jahreszeit kann der Speisezettel auch variieren. Je nach Methode des Nahrungserwerbs gibt es verschiedene Techniken:

Filterapparate und Fangnetze: Gewisse Wasserinsekten sitzen fest und filtern ihre Nahrung, Plankton oder kleine organische Partikel, aus dem Wasser. Die Natur hat auch hier verschiedene Techniken entwickelt: Kriebelmücken sieben mit ihren zu Rechen umgeformten Mundwerkzeugen allerlei Fressbares aus dem vorbeiströmenden Wasser (Bild 13). An günstigen Stellen sitzen die Larven dicht beieinander (Bild 14).

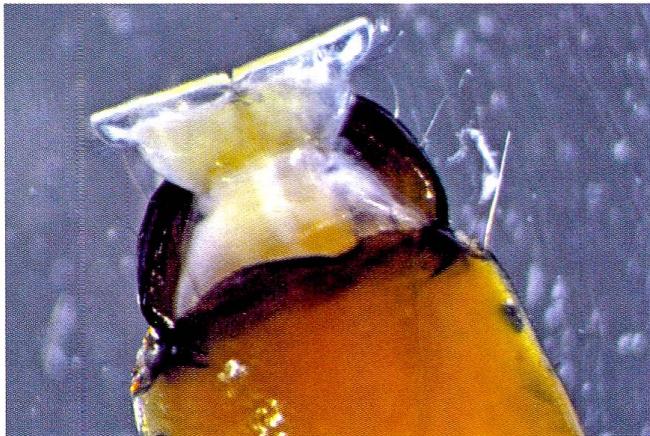


13 Die zu einem Filterkorb umgebildeten Mundwerkzeuge der Kriebelmückenlarve.



14 An strömungsgünstigen Stellen sitzen die Larven dicht an dicht.

Das Filtern ist besonders bei den Köcherfliegen weit verbreitet. Ihre Larven haben Spinndrüsen, die sie zum Bau ihres Köchers benötigen. Die köcherlosen Arten fertigen mit ihren Spinndrüsen Fangnetze. Einfache Netze sind sackförmig. Sie werden am Ende der Wohnröhre befestigt und dienen zum Abfiltrieren des vom Wasser mitgeführten Detritus. Die Larven streifen dieses Material mit Hilfe der bürstenförmigen Oberlippe ab (Bild 15).



15 Die bürstenförmige Oberlippe der Köcherfliegenlarve *Philopotamus*.



16 Das Fangnetz der Köcherfliegenlarve *Plectrocnemia*.

Die Larve der Gattung *Plectrocnemia* baut etwas unordentlich wirkende einfache Gespinste, in deren Umgebung zahlreiche «Stolperfäden» ausgespannt werden (Bild 16). In der Mitte dieses Netzes befindet sich ein Loch, das in einen kurzen Trichter führt, der unter einem Stein endet. Dort sitzt die Larve (Bild 17) und schiesst hervor, wenn sich ein Beutetier, z.B. eine Zuckmückenlarve, im Netz verfängt. Mit der Zeit werden die Netze braun von den daran hängengebliebenen feinen Partikeln und sind gut sichtbar. Man kann sie in Quellen oder in kleinen Bächen, an Stellen mit schwacher Strömung finden.



17 Larve der Fangnetze bauenden Köcherfliege *Plectrocnemia conspersa*

Hydropsyche-Larven bauen komplizierte Netze, die aus mehreren Teilen bestehen. Zuerst errichten sie eine 2 bis 3 cm lang Wohnröhre aus Steinchen, die innen mit Gespinst ausgekleidet wird. Ans Ende der trichterförmigen Erweiterung der Wohnröhre bringt die Larve mit Hilfe einer entsprechenden Rahmenkonstruktion das eigentliche Netz an (Bild 18). Netz und Wohnröhre stehen in der Regel schräg zur Strömung. Das Netz funktioniert nach dem Leimrutenprinzip: Auf den doppelt gesponnenen Fäden befinden sich Klebtröpfchen, an denen Algen und andere Partikel hängen bleiben und miteinander verfilzen. So bildet sich ein Substrat, das von der Larve abgeweidet



18 Netze von *Hydropsyche*-Larven auf und zwischen algenbewachsenen Steinen im Rhein.



19 *Hydropsyche*-Larven bauen keinen Köcher. Die weißen Büschel am Hinterleib sind die Kiemen.

werden kann. Beschädigte Netze werden repariert, optimale Standorte auch gegen Konkurrenten verteidigt. Das Netzbauverhalten ist von der Wasser-temperatur und von der Strömungsgeschwindigkeit abhängig. Bei Temperaturen unterhalb von 10 °C wird kein Netz gebaut; die Larve schabt dann die Algenbeläge einfach von den Steinen ab und wandert umher (Bild 19).



20 Die Rheinmücke *Oligoneuriella rhenana* trägt einen dichten Haarsaum an den Vorderbeinen, mit dem sie Fressbares aus dem Wasser fischt.



21 Massenansammlung von Larven der Köcherfliege *Allogamus auricollis* auf einem Stein.

Auch ohne Fangnetz kann Nahrung aus dem Wasser gefiltert werden. Die einstmals im Rhein heimische Rheinmücke (*Oligoneuriella rhenana*) benutzt

dazu ihre behaarten Vorderbeine (Bild 20). Die Larve sitzt dabei mit dem Kopf gegen die Strömung, «rudert» mit den Vorderbeinen von aussen nach innen und bringt so die daran hängen bleibenden Partikel zu den Mundwerkzeugen. Diese Art der Nahrungsaufnahme ist nur bis zu einer Fliessgeschwindigkeit von 30 cm/sec möglich. Die Larven der Köcherfliege *Allogamus auricollis* benutzen ebenfalls ihre Beine als Filterapparat. An strömungsgünstigen Stellen findet man sie auf Steinen oft massenhaft. Die Tiere sind wie an einer Schnur aufgereiht und schauen alle gegen die Strömung (Bild 21).



22 Die Mundwerkzeuge der Eintagsfliegenlarve *Ecdyonurus* sind bürstenähnlich. Sie schabt damit Algenbeläge von Steinoberflächen ab.



23 Frassspuren auf einem Stein von *Ecdyonurus*-Larven.

Pflanzenfresser: Viele Wasserinsektenlarven sind Vegetarier; sie weiden den Algenbelag auf Steinen ab und besitzen entsprechende Mundwerkzeuge wie Bürsten und Schaber. Beispiele dazu finden sich häufig bei Eintagsfliegen (Bild 22). Algen wachsen auf der dem Licht zugewandten Steinoberseite, wo gleichzeitig die Gefahr besteht gefressen zu werden. Um dieser Gefahr möglichst wenig ausgesetzt zu sein, fressen die Larven gerne nachts oder in der Dämmerung. Mit etwas Glück kann man sie dabei beobachten und entdeckt so deren Frasspu-



24 Frassspuren des Seerosenzünglers (*Elophila nymphaea*) an einem Seerosenblatt.



25 Die zähnchenbewehrten Mundwerkzeuge der Köcherfliegenlarve *Potamophylax*, mit denen sie die Rinde von Zweigen abnagt oder Fallaub zerkleinern kann.

26 Frassspuren von *Potamophylax* an einem Eschenzweig.

ren (Bild 23). Zu den Vegetariern zählen auch verschiedene Köcherfliegen, die Moose, Wasserpflanzen oder Algen fressen. Die Fresstätigkeit der Raupen des hierzulande grössten Wasserschmetterlings hinterlässt deutliche Spuren an Seerosenblättern (Bild 24).

Detritusfresser: In diese Kategorie fallen alle Arten, die abgestorbene Pflanzenteile fressen. Sie nagen an der Rinde von Zweigen oder fressen Laub und benutzen dazu die zähnchenbewehrten Oberkiefer (Bild 25), deren Spuren gut zu sehen sind (Bild 26). Köcherfliegenlarven verlassen zur Nahrungsauf-



27 Eine Larve der Köcherfliege *Allogamus uncatus* verlässt das Wasser auf der Suche nach Fressbarem.



28 Kopf der Steinfliegenlarve *Perlodes microcephalus* mit den dolchähnlichen Mundwerkzeugen, die zum Ergreifen von Beute dienen.

nahme manchmal ihr Gewässer, wie ich im Val Müstair beobachten konnte: Am Abend krochen plötzlich zahlreiche Larven von *Allogamus uncatus* aus dem Wasser und erklimmen die Würzelchen der Ufervegetation (Bild 27). Kleinere Arten sind in der Regel Partikelsammler oder fressen mikroskopisch kleine Algen, welche Steine und Wasserpflanzen überziehen.

Fleischfresser: Grössere Larven sind meist Räuber, d.h. sie lauern auf Beute oder streifen umher und jagen alles was kleiner ist als sie, auch Fischeier. Die grossen Steinfliegenlarven der Gattungen *Perla* und *Perlodes* gehören zu dieser Kategorie. Ihre zähnebewehrten Mundwerkzeuge zerreissen die Beute in kleine Stücke, die sie dann unzerkaut schlucken (Bild 28). Die Stabwanze und der Wasserskorpion lauern unter Wasser auf Beute, die sie mit ihren Fangbeinen packen und dann mit ihrem Stechrüssel aussaugen (Bild 29). Wasserläufer erbeuten ins Wasser gefallene Insekten (Bild 30). Die Beute wird durch die ausgelöste Wellenbewegung wahrgenommen.

Nahrungspezialisten sind gewisse Arten der Gattung *Ceraclea* bei den Köcherfliegen und die Larven der Netzflügler-Gattung *Sisyrus*. Sie leben nicht nur in und auf Süßwasserschwämmen sondern ernähren sich auch von diesen.

Parasiten: Unter den Wasserinsekten gibt es auch Schmarotzer. Einzelne Zuckmückenlarven parasitieren auf Schnecken, aber auch auf den Larven von Eintagsfliegen und Lidmücken. Unter den landlebenden Insekten haben sich vor allem Vertreter der Hautflügler auf bestimmte Wasserinsekten



29 Der Wasserskorpion *Nepa* sp. lauert dicht unter dem Wasserspiegel auf Beute, die er mit den zu Fangbeinen umgestalteten Vorderbeinen packt und aussaugt. Vom Hinterleibsende ragt das Atemrohr knapp über die Oberfläche.



30 Der Bachwasserläufer *Velia* mit einer erbeuteten Fliege.

als Wirtstiere spezialisiert. Ein Beispiel ist die Schlupfwespe *Agriotypus armatus*, die ihre Eier ausschliesslich in die Larven von Köcherfliegen der Gattungen *Silo* und *Goëra* legt. In den ersten warmen Frühlingstagen gegen Ende April steigen die Weibchen von einer Lufthülle umgeben ins Wasser und legen ihre Eier auf die verpuppungsbereiten Larven der genannten Gattungen. Ein solcher Tauchgang kann bis zu 15 Minuten dauern. Die Wespenlarve ernährt sich von der Köcherfliegenlarve, die jedoch nicht sogleich stirbt, sondern noch zur Verpuppung gelangt. Erst dann frisst die Wespenlarve ihr Opfer. Wenn die Wirtslarve verzehrt ist, versieht die Larve das Gehäuse mit einem breiten schwarzen 1 bis 5 cm langen Band, das sie aus dem Köcher schiebt. An ihm kann man befallene Köcher leicht erkennen (Bild 31). Im Innern des Bandes befindet sich etwas Luft. Über dieses luftgefüllte Band findet ein ständiger Gasaustausch mit dem im Wasser gelösten Sauerstoff statt, so dass die später schlüpfende Wespe genügend Atemluft hat. Entfernt man das Band, stirbt die Puppe.



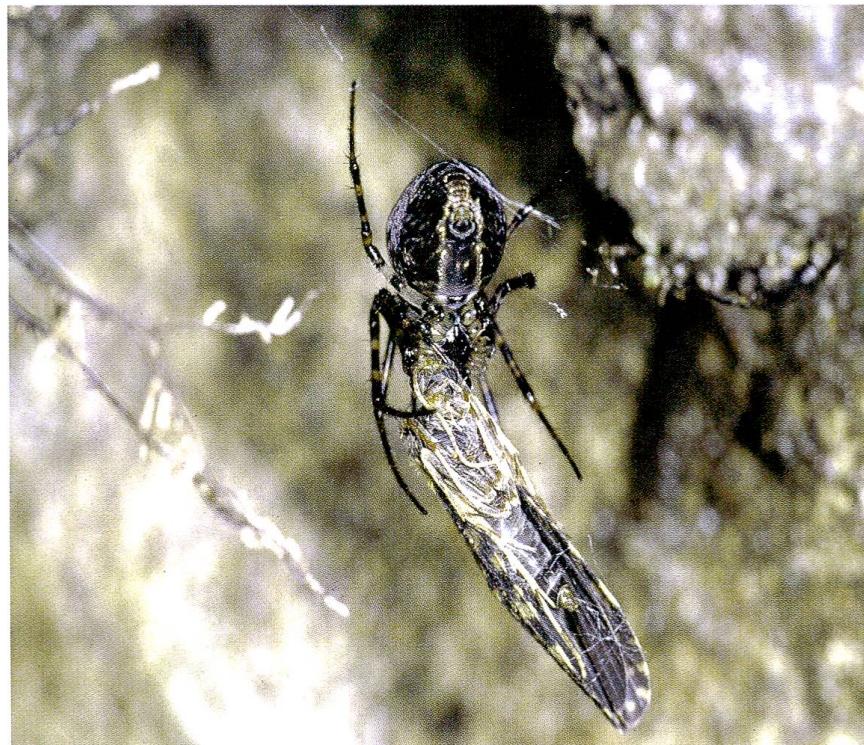
31 Von einer Schlupfwespe befallener Köcher der Gattung *Silo*, erkennbar am herausragenden Atemband.

Am bekanntesten ist die Erzwespe *Prestwichia aquatica*, die nicht einmal 1 mm gross wird und mit den Beinen rudernd im Wasser schwimmen kann. Sie legt ihre Eier meist in die Eier von Wasserkäfern oder von Wasserwanzen. Die ebenfalls kaum 1 mm grosse Zehr wespe *Polynema natans* «fliegt» quasi durchs Wasser, in dem sie ihre mit Haaren besetzten Flügel zum Schwimmen benutzt. Diese Art paart sich sogar unter Wasser und soll bis zu 5 Tage unter Wasser leben können. Sie entwickelt sich in den Eiern von Libellen (*Calopteryx*) und Wasserwanzen (*Notonecta*).

Feinde: Gefressen werden Wasserinsektenlarven nicht nur von ihresgleichen, sondern auch von Fischen, Amphibien, der Wasserspitzmaus und anderen Wirbellosen wie Egeln und Strudelwürmern. Unter den Vögeln ist es die Wasseramsel, die den Larven sogar unter Wasser nachstellt und auch Imagines nicht verschmäht. Die Reste ihrer Mahlzeit in Form von leeren, aufgepickten Köchern kann man oft auf herausragenden Steinen im Bach entdecken. An Land sind Wasserinsekten, besonders die frisch geschlüpften, häufig die Beute von Spinnen (Bild 32), Vögeln und Fledermäusen. Besonders Ufer-

schwalben profitieren von den Massenflügen der Eintagsfliegen, wie sie heute noch an grossen Flüssen zum Zwecke der Fortpflanzung stattfinden (vergl. Kapitel 9 und 11). Die mit den Spinnen verwandten Milben warten auf die reifen Larven an Stellen, wo die Verwandlung zum geflügelten Insekt geschieht, und befallen dann die noch weichhäutigen Tiere (Bild 33). Dort halten sie sich bis zu 18 Tagen auf und saugen Körpersäfte.

Die Mundwerkzeuge bei den Adulten der Eintagsfliegen sind reduziert, sie fressen nicht, ihre Därme sind leer, bzw. gasgefüllt. Sie trinken jedoch Wasser. Dies trifft auch auf viele Steinfliegen zu, wobei gewisse Arten, besonders die Weibchen, Pollen, Algen, grüne Pflanzenteile oder auch Falllaub fressen. Die aufgenommene Nahrung dürfte für die Eireifung wichtig sein.

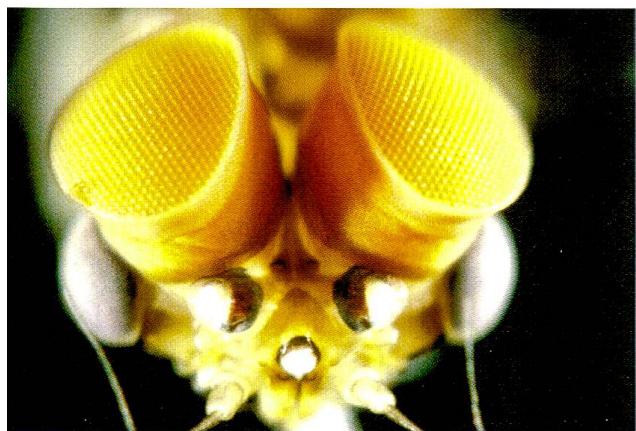


32 Spinne mit Ihrer Beute, einer Köcherfliege der Gattung *Philopotamus*.



33 Eine frisch geschlüpfte, noch weichhäutige Steinfliege (*Dinocras cephalotes*), auf der bereits eine Milbe (roter Punkt am Flügelansatz des Hinterflügels) sitzt.

9. Fortpflanzung und Entwicklung



34 Kopf der Eintagsfliege *Baëtis* mit den drei Punktaugen und den Komplexaugen, deren oberer Teil zu sogenannten Turbanaugen umgebildet ist. Diese dienen vermutlich dem besseren Sehen in der Dämmerung.

Paarung und Eiablage: Die Geschlechter der meisten Wasserinsekten finden sich in der Luft, nur wenige paaren sich im Wasser wie etwa die Schwimmkäfer oder die Grundwanze *Aphelocheirus aestivalis*. Besonders spektakulär sind die Tanzschwärme der Eintagsfliegen-Männchen, die aus Millionen von Tieren bestehen können und früher Nebelschwaden gleich die Sicht am Ufer behinderten. Sie dienen dem Anlocken der Weibchen. Das einzelne Tier bewegt sich ständig auf und ab, indem es – die langen Vorderbeine nach vorne gesteckt - senkrecht nach oben fliegt und sich dann mit ausgebreiteten Flügeln, Schwanzfäden und durchgebogenem Körper langsam absinken lässt.

In solche Schwärme fliegen paarungsbereite Weibchen, die von den Männchen optisch wahrgenommen werden. Deshalb besitzen Männchen viele und auch sehr grosse Augen, die zu den kompliziertest gebauten unter den Insekten gehören. Neben den drei Punktaugen sitzen seitlich am Kopf zwei Komplexaugen, die bei manchen Familien zweigeteilt sind. Der aufgeblähte Teil ragt als «Turbanauge» wie ein flacher Zylinder nach oben, der nur auf der Kuppel Facetten trägt (Bild 34). Turbanaugen dienen vermutlich dem besseren Sehen in der Dämmerung. Die Paarung erfolgt im Flug und dauert nur wenige Sekunden. Danach beginnt das Weibchen sofort mit der Eiablage. In der Regel fliegt es dazu bachaufwärts, um die Abdrift der Eier zu kompensieren. Die Eier werden entweder einfach ins Wasser abgeworfen oder unter Wasser an Blättern oder Steinen befestigt (Bild 35c). Zu diesem Zweck klettert das Weibchen unter die Wasseroberfläche, wobei sich seine Flügel um den Körper legen, so dass der zum Atmen nötige Sauerstoff mitgenommen werden kann (Bild 35a,b). Eine einzige Art (*Cloeon dipterum*) legt die Eier nicht sofort ab, sondern wartet, bis sich in ihren Eileitern Junglarven entwickelt haben (Bild 36). Dies dauert etwa zwei Wochen, während denen sich das Mutterinsekt in Gewässernähe versteckt. Danach fliegt es zum Gewässer zurück, legt Eier mit den schlüpfreifen Larven, mehrere Hundert an der Zahl, und stirbt.

35a Die Weibchen der Gattung *Baëtis* kriechen zur Eiablage unter die Wasseroberfläche und heften ihr Gelege an die Steinunterseite



35b halb, resp. ganz untergetaucht, silbrig erscheinend, weil die um den Körper gerollten Flügel eine Luftblase für die Atmung unter Wasser umschließen.



35c Gelege.





36 Das Weibchen der Eintagsfliege *Cloeon dipterum*. Der dicke Hinterleib verrät, dass sich darin in etwa 10 Tagen die Larven bis zur Schlupfreife entwickeln.

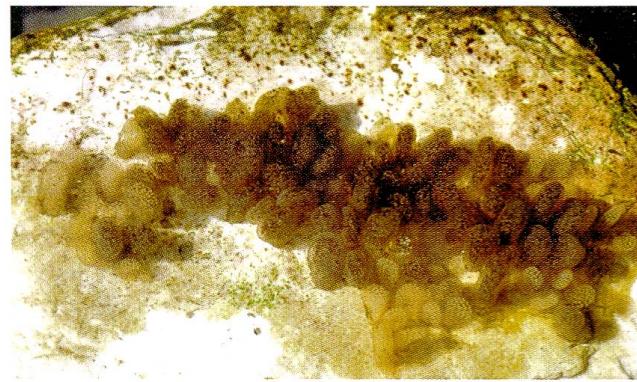


37 Bei der Paarung von Köcherfliegen (hier *Philopotamus variegatus*) sitzen die Partner mit den Köpfen in entgegengesetzter Richtung auf einer festen Unterlage. Selten findet die Paarung in der Luft statt.

Bei den Köcherfliegen bilden die Männchen einiger Arten ebenfalls Tanzschwärme, die ebenso spektakulär sein können wie jene der Eintagsfliegen. Der dänische Naturforscher Wesenberg-Lund berichtet in seinem 1943 erschienenen Buch über die Biologie der Süßwasserinsekten: «Ich habe selbst unterhalb des Rheinfalles bei Schaffhausen am Fusse des Schlosses Laufen an einem Sommertag unglaubliche Mengen niedrig fliegender Individuen von *Hydropsyche pellucidula* gegen den Strom, gerade hinein in die schneeweissen,

tosenden Wassermassen fliegen sehen. Tausende und aber Tausende mussten jede Minute den Tod finden. Weiter oben zogen die Hydropsychen in meterhohen Schwärmen am Ufer entlang; alle Pfeiler der alten Rheinbrücken waren wie lebend; die braunen Tiere sassen so dicht aneinandergepresst, dass kein Platz blieb, um auch nur mit einer Fingerspitze den blossen Pfeiler zu berühren». Nachdem solche Massenphänomene zwischenzeitlich fast verschwunden waren, können sie neuerdings zum Teil wieder beobachtet werden (vergl. Kapitel 11).

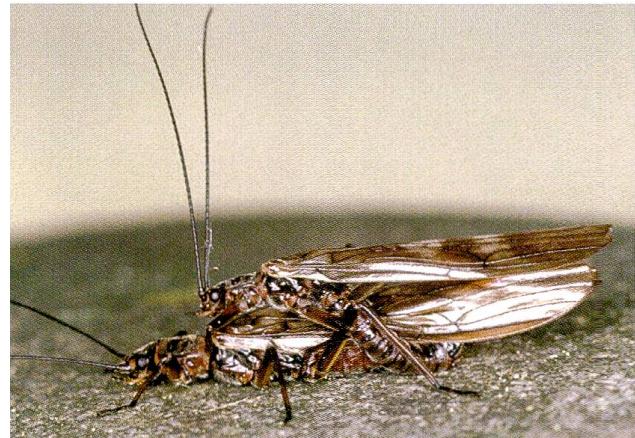
Die Männchen der Leptoceriden tanzen dagegen knapp über der Wasseroberfläche und vollführen horizontale Zick-Zack-Flüge. Sie ergreifen die Weibchen mit ihren behaarten Mundgliedmassen (Palpen) am Hinterleib und fliegen mit ihnen ins Ufergebüsch, wo die Kopulation stattfindet (Bild 37). Die Tageszeit der Tanzschwärme, der Flugplatz und der Eiablageort sind für jede Art charakteristisch. Die meisten Arten legen ihre Eier unter Wasser an Steine, Holz oder Wasserpflanzen und klettern oder tauchen dazu an ganz bestimmten Stellen ins Gewässer. Nur ganz wenige legen ihre Eier an Pflanzen der Ufervegetation (vergl. Kapitel 10). Manche betten die Eier in eine Gallerie. So sind sie vor Fressfeinden oder mechanischer Beschädigung besser geschützt. An strömungsgünstigen Stellen findet man solche Gelege oft in grosser Zahl (Bild 38). Bei den Köcherfliegen gibt es Arten, die sich parthenogenetisch fortpflanzen, d.h. ihre Eier entwickeln sich ohne Befruchtung durch Männchen. Zu diesen gehört in der Schweiz *Apatania muliebris*, deren Larven in kalten Quellen im Alpenraum leben (Bild 39).



38 Gelege mehrerer Weibchen der Köcherfliege *Drusus annulatus*. Die Eier befinden sich in einer Gallerthülle und sind so besser vor Feinden geschützt.



39 Larve der sehr seltenen Köcherfliege *Apatania muliebris*, die sich ohne Männchen parthenogenetisch fortpflanzt.



40 Paarung bei der Steinfliege *Brachyptera risi*. Das Männchen reitet auf dem Weibchen auf und krümmt seinen Hinterleib seitlich am Weibchen vorbei und dann unter dessen Hinterleib.



41 Frisch gehäutete Steinfliegenlarve (Perlidae) noch ohne Pigmentierung.

Bei den Steinfliegen finden sich die Geschlechter durch Klopfsignale, die vom Männchen ausgehen und auf welche nur unbegattete Weibchen antworten. Die Signale werden durch Aufschlagen des wellenförmig gekrümmten Abdomens auf den Untergrund erzeugt. Viele Arten haben zur präziseren Erzeugung solcher Signale klöppelartige Strukturen, sog. Bauchblasen, ausgebildet. Die so erzeugten Schwingungen werden vom Weibchen durch ein Sinnesorgan in den Beinen über eine Entfernung von 15 bis 20 cm wahrgenommen. Bei der Suche nach einem antwortenden Weibchen orientiert sich das immer wieder trommelnde Männchen an der Intensität der Signale. Zur Paarung reitet das Männchen auf und krümmt seinen Hinterleib seitlich am Weibchen vorbei und dann unter dessen Abdomen (Bild 40). Ein paar Tage später vollführt das Weibchen auffällige Eiablageflüge, wobei die in Ballen hervorgepressten Eier ins Wasser abgegeben werden. Im Kontakt mit dem Wasser zerfallen die Gelege sofort und sinken zu Boden. Der sogenannte Anker befestigt das Ei am Gewässergrund dauerhaft und verhindert, dass es weggespült wird.

Entwicklung: Bei den Wasserinsekten unterscheidet man zwei Entwicklungstypen. Die einen gelangen über ein Puppenstadium zum geschlechtsreifen Tier (holometabole Entwicklung), bei den anderen reift das Geschlechtstier allmählich unter der Larvenhülle heran, befreit sich in einer letzten Häutung von dieser und fliegt davon (hemimetabole Entwicklung). Zu letzteren zählen Libellen, Eintagsfliegen und Steinfliegen, während alle anderen Wasserinsek-

ten Puppenstadien haben. Im Folgenden wird näher auf die Entwicklung der Eintags-, Stein- und Köcherfliegen eingegangen.

Eintags- und Steinfliegen schlüpfen als winzige Larven aus dem Ei und wachsen zunächst tief im Substrat heran. Erst später findet man sie in den oberen Schichten, wo sich die Larven in der Regel im Lückenraum zwischen Steinen und Kies aufhalten. Das Larvenleben ist das längste Stadium und dauert bei den meisten Arten mehrere Monate bis maximal 2, bei den Steinfliegen auch 3 Jahre. Die Schweizer Eintagsfliegen haben ein bis mehrere Generationen pro Jahr. Während des Heranwachsens häuten sie sich bis über 20 Mal. Nach jeder Häutung sind die Larven fast farblos (Bild 41); ihre charakteristische Färbung entwickelt sich erst nach ein paar Stunden. Das letzte Stadium erkennt man an den nun gut entwickelten Flügelscheiden, durch deren Haut die eng gefalteten Flügel dunkel schimmern (Bild 42). Spätestens jetzt oder bereits ein paar Wochen vorher stellt die Larve die Nahrungsaufnahme ein.

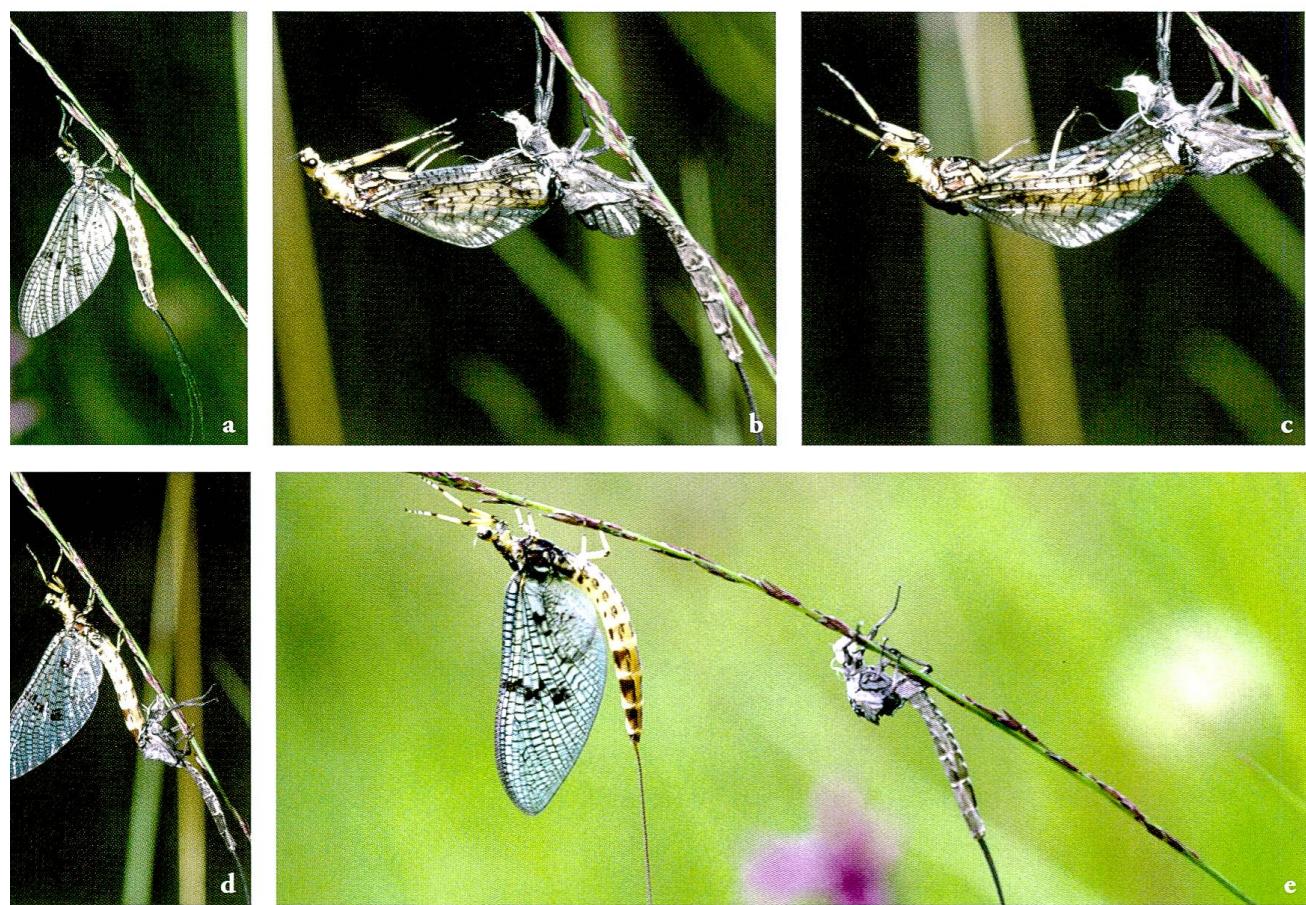


42 Kurz vor dem Schlupf befindliche Larven einer Steinfliege (links *Brachyptera risi*) und einer Eintagsfliege (rechts *Rhithrogena picteti*) mit den schwarz erscheinenden Flügelscheiden, in denen sich die Flügel entwickeln.

Das Schlüpfen zum geschlechtsreifen Tier, der Imago, vollzieht sich innerhalb von Sekunden oder Minuten. Die Emergenz genannte Häutung zur Imago ist eine gefährliche Zeit, denn die Tiere können vor Fressfeinden nicht fliehen. Deshalb findet dieser Vorgang oft im Verborgenen oder in den Nachtstunden statt. Eintagsfliegen schlüpfen entweder unter Wasser oder an der Wasseroberfläche (Bild 43a bis d). Manche Larven kriechen auch an Land.



43 Häutung der Eintagsfliegenlarve *Rhithrogena germanica* zum geflügelten Tier: a: die Larve treibt an der Wasseroberfläche, wobei im Bereich der Brust sich die Naht öffnet; b: an einem Stein angelandet, schiebt sich die Imago allmählich aus der Larvenhülle; c: die Subimago mit ihren trüben Flügeln; d: Imago mit durchsichtigen Flügeln



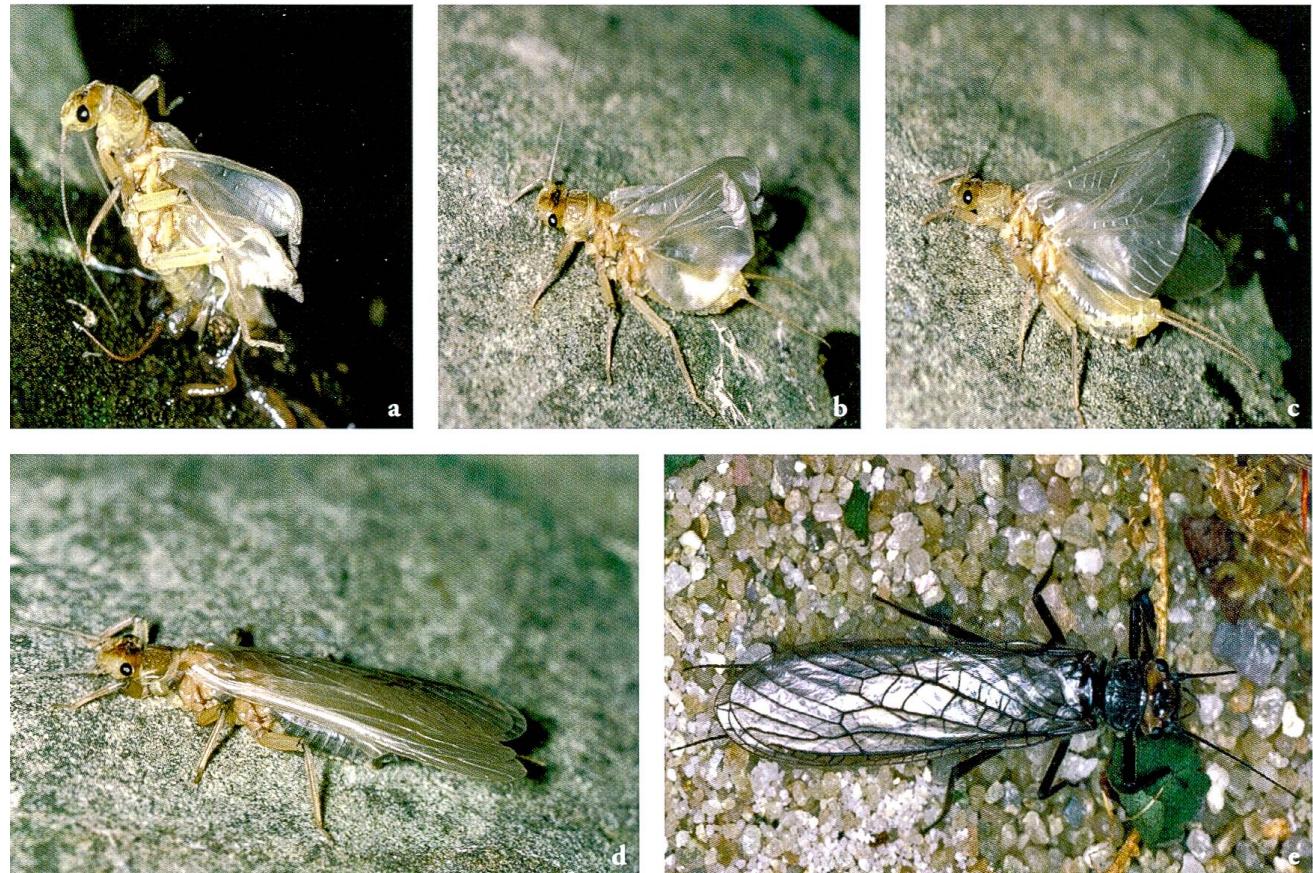
44 Das Schlüpfen zur Imago bei *Ephemera danica*: a: Subimago mit undurchsichtigen Flügeln; b, c: die Imago zieht sich aus der Hülle und kippt allmählich hintüber; d: Imago kurz vor dem Abschluss des Häutungsvorgangs; e: die fertige Imago mit durchsichtigen Flügeln. Zurück bleibt die leere Hülle der Subimago (rechts im Bild).

Eintagsfliegen haben eine für Insekten einmalige Spezialität entwickelt. Das bei der Emergenz geschlüpfte Insekt ist erst eine Vorstufe zum geschlechtsreifen Tier, das sich innert Minuten oder Stunden nochmals häuten muss (Bild 44). Das Subimago genannte Stadium hat unbenetzbare, milchig weisse Flügel, deren Ränder behaart sind. So bleibt gewährleistet, dass das Tier beim Schlüpfen dem Wasser trocken entsteigen kann. Nicht immer gelingt dieser schwierige Akt, wie das Bild des Maifliegenmännchens zeigt, das sich in einem Spinnennetz verheddert hatte und wieder ins Wasser gefallen ist (Bild 45).



45 Auf dem Wasser treibende, tote Subimago von *Ephemera danica*, deren Häutung zur Imago missglückt ist.

Steinfliegen häuten sich zur Imago stets an Land (Bild 46). Die Befreiung aus der Larvenhülle geschieht dadurch, dass der ganze Körper anschwillt, wodurch die Nähte in der Brustmitte und auf dem Kopf aufreissen und das Tier den Körper so leicht herausschieben kann. Danach werden die Flügel entfaltet. Steinfliegen halten diese zunächst senkrecht nach oben und falten sie erst nachträglich über den Rücken. Die endgültige Färbung wird bald nach dem Schlupf erreicht.

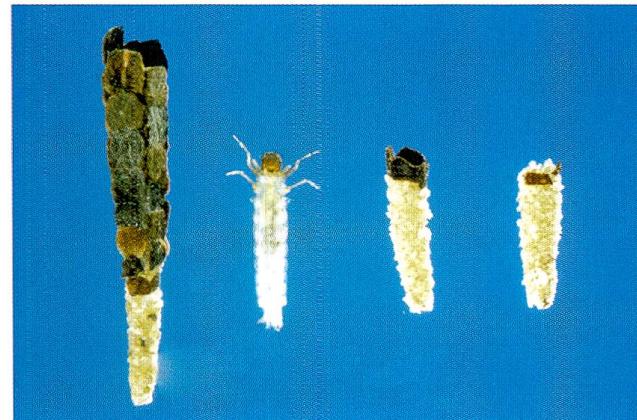


46 Emergenz der Steinfliege *Dinocras cephalotes* mitten in der Nacht: a: Die Imago zieht sich langsam aus der Larvenhülle (unten im Bild); b,c: danach werden die Flügel entfaltet und senkrecht nach oben gestreckt; d: Schlussendlich über dem Hinterleib gefaltet; e: nach ein paar Stunden ist das Tier ausgefärbt.

Köcherfliegen, deren Larven ein Gehäuse bauen, beginnen meist unmittelbar nach dem Schlupf aus dem Ei damit. Dazu stellt die Larve zuerst ein röhrenförmiges Gespinst, den Vorköcher, her, den sie an einem festen Gegenstand befestigt. An diese Röhre baut sie dann den endgültigen Köcher kontinuierlich an. Nach dessen Fertigstellung wird er vom Vorköcher durch Abbeissen abgetrennt. Die Larven durchlaufen in der Regel 5 Stadien bis zur Puppe. Während dieser Zeit wachsen sie heran und müssen den Köcher entweder laufend vergrößern oder diesen immer wieder neu bauen, wie dies die Glososomatiden tun. Angebaut wird der Köcher stets am Vorderende, das zu eng gewordene Hinterende wird abgebissen (Bild 47). Die meisten Larven, die mit Pflanzenmaterial bauen, richten sich ihr Baumaterial in der gewünschten Form her. Bei manchen Arten wechselt das Baumaterial im Laufe der Zeit. Junglarven von *Lepidostoma hirtum* bauen ihren Köcher zunächst aus Sand



47 Köcherfliegenlarve *Limnephilus rhombicus* beim Köcherbau. Mit den Mundwerkzeugen wird das Baumaterial – hier ein kleines Steinchen – ausgewählt, bei pflanzlichem Material auch zurechtgeschnitten und dann vorne am Köcher mit Spinnsekret befestigt.



48 Köcherfliegenlarve *Lepidostoma hirtum*: der Köcher links besteht aus Falllaub-Stückchen und hat einen quadratischen Querschnitt, daneben die in diesem Köcher lebende Larve; die beiden Köcher rechts mit rundem Querschnitt bestehen aus Sand und stammen von Junglarven.

mit rundem Querschnitt und wechseln ab einer gewissen Grösse auf gleichmässig zugeschnittene Falllaubstücke, wobei der Köcher fortan mit quadratischem Querschnitt weitergebaut wird (Bild 48). Die Wand besteht aus einer äusseren aus Seide und Fremdmaterial gebauten Schicht und einer inneren Auskleidung mit Seide. Die Röhre kann gerade oder gebogen sein. Bei den nur im Tessin heimischen Helicopsychiden ist das Gehäuse wie jenes einer Weinbergschnecke gewunden (Bild 49). Beschädigte Köcher werden repariert!

Zur Verpuppung wird der Larvenköcher umgebaut. Häufig werden nun grössere Steinchen angebracht um ihn zu beschweren, damit ihn der Wasserstrom nicht weggeschwemmt. Das Vorder- und Hinterende wird mit einer durchlässigen Membran verschlossen, durch die Wasser ein- und austreten kann. Mit speziellen Borsten an den Mundwerkzeugen und am Hinterende halten die Puppen die Löcher in den Membranen frei, damit der Atemwasserstrom fliesen kann. Dazu können sie sich auch



49 Spiraling gewundener Köcher der im Tessin in Quellen lebenden *Helicopsyche sperata*.



50 Ansammlung von Puppen der Köcherfliege *Agapetus ochripes*.

umdrehen. Der Puppenköcher ist stets an einer festen Unterlage angesponnen. Oft findet man unter Steinen an strömungsgünstigen Stellen zahlreiche Puppen beisammen (Bild 50). Die Puppenköcher müssen ebenso wie die Larvenköcher von Wasser durchströmt werden, damit die Tiere atmen können. Auch köcherlose Arten wie die Hydropsychiden und die Rhyacophiliden bauen einen Puppenköcher, den sie am Untergrund befestigen.

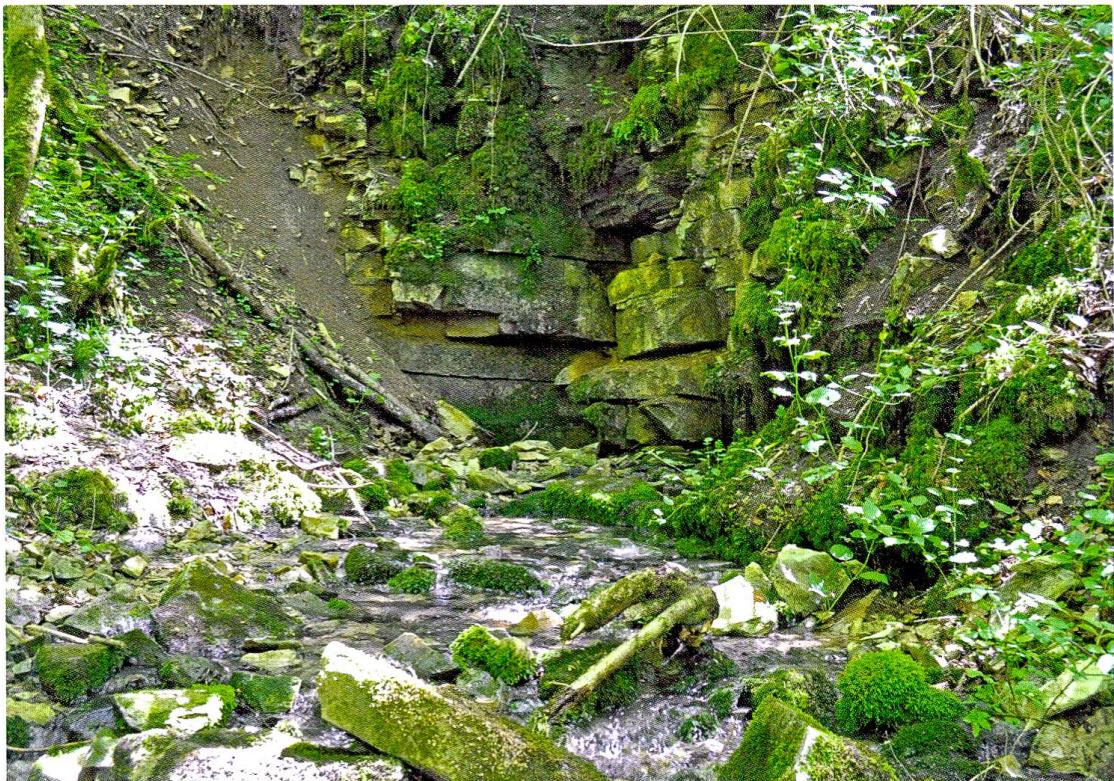


51 Emergenz der Köcherfliege *Rhyacophila dorsalis*: a: Puppe mit schwarzen Flügelscheiden auf einem Stein am Ufer; b: kurz nach dem Entfalten der Flügel, c: Unausgefärbte Imago mit dachförmig über dem Hinterleib gefalteten Flügeln.

Nach etwa zwei Wochen schneidet die Puppe mit ihren dolchähnlichen Oberkiefern die Membran auf und kriecht aus dem Köcher. Die Puppe hat gut entwickelte Antennen, Beine und Flügelscheiden und muss nun so rasch als möglich an die Oberfläche kriechen oder schwimmen. Letzteres geschieht mit ruckartigen Ruderbewegungen des mit langen Haaren besetzten mittleren Beinpaars. An Land streift die Puppe ihre Haut ab, entfaltet die Flügel und fliegt davon (Bild 51).

10. Ökologie – Lebensräume

Wasserinsekten besiedeln alle möglichen Gewässer, seien sie auch noch so klein. Bei den Larven unterscheidet man grob zwischen Fliesswasserarten und solchen, die stehende Gewässer besiedeln. Nur wenige Arten kommen in beiden Gewässertypen vor. Dazu gehören auch kleine stehende Gewässer (Tümpel) oder Bäche, die im Sommer trocken fallen. Die recht kurzlebigen Imagines halten sich meist in Gewässernähe auf, ausgenommen die «Höhlenbewohner» unter den Köcherfliegen. Sie fliegen aber auch weit herum, werden vom Licht angelockt und können dann auch weitab in Lichtfallen gefangen werden.



52 Quelle des Ernstelbachs, eine Sturz- oder Fliessquelle im Wangental SH.

Quellen sind örtlich begrenzte Austrittstellen des Grundwassers, in denen relativ konstante Umweltbedingungen herrschen. In der Regel verstehen wir darunter dauerhaft tiefe Wassertemperaturen und ein konstantes chemisches Milieu sowie geringe Abflussschwankungen.



53 Sickerquelle, wo das Wasser meist in Mulden oder vernässten Hängen flächig austritt.

über das Substrat fliesst. Dort lebt eine sehr spezielle Artengemeinschaft, die von der höheren Temperatur und dem guten Sauerstoffangebot profitiert (Bild 55, 56, 57). Weil sich der dünne Wasserfilm rasch erwärmt, steigen auch Tieflandarten in den Alpen bis über 2000 m hoch.

Bei stark kalkhaltigem Wasser bilden sich unterhalb des Quellaustrettes schöne Kalksinterterrassen (Bild 58, 59). Sie entstehen infolge der photosynthetischen Tätigkeit der Moose und der höheren Temperatur im Sommer durch Kalkausfällung. Sämtliches in die Terrassen fallende Material wie Laub

Quellen zeichnen sich durch eine streng an diesen Lebensraum angepasste Fauna aus, zu der neben der artenreichen Mücken- und Fliegenverwandtschaft auch eine Reihe von Käfern, Köcherfliegen, Libellen und Steinfliegen zählen. Eintagsfliegen findet man dagegen kaum in Quellen. Typische Quellarten sind an das kalte Milieu angepasst und können sich in keinem anderen Gewässer entwickeln. Man unterscheidet grob drei Typen: Fliessquellen (Bild 52), Sickerquellen (Bild 53) und Weiherquellen (Bild 54). Fliessquellen treten punktuell aus dem Boden; der Quellbereich und der anschliessende Quellbach sind felsig, steinig oder kiesig. Solche Quellen findet man hauptsächlich in den Alpen und im Jura. Quellen sind sehr komplexe Lebensräume, die meist aus einer Vielzahl unterschiedlicher Substrate bestehen. Je grösser die Strukturvielfalt, desto mehr Arten können die Quelle besiedeln.

Ein ganz besonderer Lebensraum bildet sich, wenn Wasser im Bereich von flächig austretendem Grundwasser in einem dünnen Wasserfilm



54 Das Goldene Tor, eine Weiherquelle auf dem Flughafengelände in Kloten.

und Fallholz, aber auch Quellmoos und Tiere werden sukzessive mit einer Kalkschicht überzogen. Tiere, welche die so entstehenden Kalkkrusten nicht immer wieder entfernen können, sei es, weil sie die entsprechenden Körperteile nicht erreichen oder sich nicht schnell genug häuten, gehen an den Verkrustungen zugrunde (Bild 60). In solchen Quellen ist die Artenvielfalt geringer als in Fliesswasserquellen.

Sickerquellen unterscheiden sich durch flächig austretendes Wasser und geringe Wassertiefen. In ihnen entwickeln sich die Larven der Quelljungfer (Bild 61). Sie graben sich aktiv ins lockere, feinkörnige Substrat ein, nur die Augen zum Erkennen der Beute und die Afteröffnung zum Atmen ragen hervor (Bild 62). Bis zum Schlupf brauchen sie 5 bis 6 Jahre.



55 Steinfliegenlarven der Gattung *Nemoura* an einem überrieselten Felsen.



56 Köcherfliegenlarve *Crunoecia irrorata* unter einem Blatt in einer Sickerquelle.



57 Die Tastermücke *Dixa* lebt in einem dünnen Wasserfilm am Rande von Quellen.

In Weiherquellen leben Arten, welche die Strömung meiden und sich gerne auf den dort wachsenden Wasserpflanzen (z.B. Brunnenkresse) aufhalten. Bei den Steinfliegen ist dies *Nemurella pictetii*, bei den Köcherfliegen *Limnephilus lunatus*.

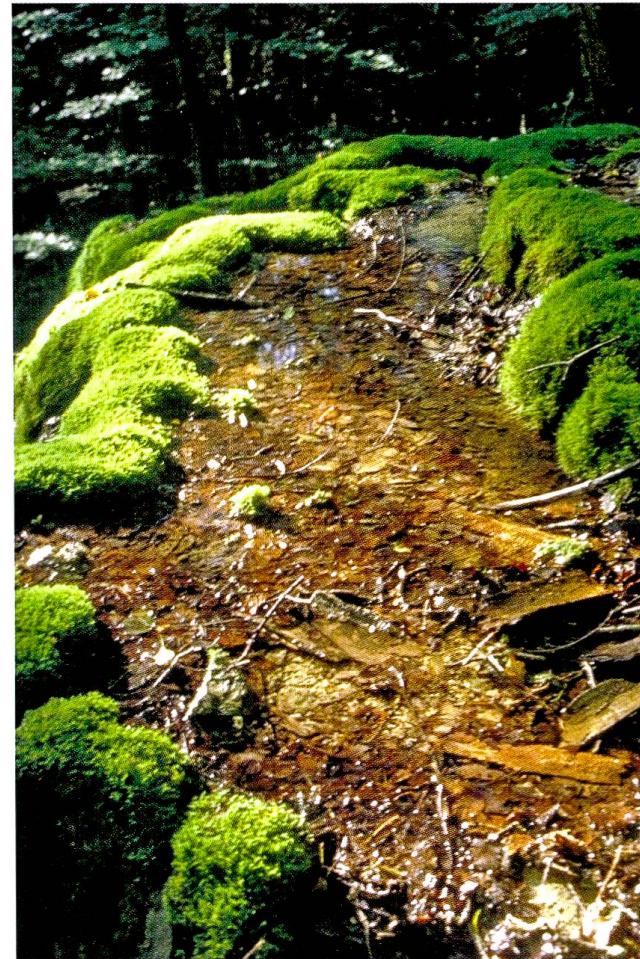


58 Kalksinterquelle mit bemoosten Sinterterrassen

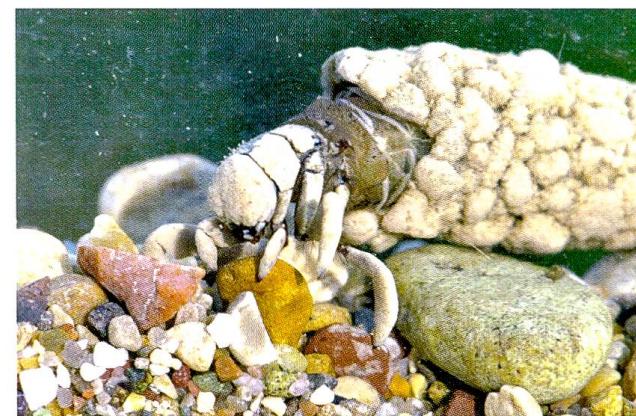
Hauptcharakteristikum der **Fliessgewässer** ist die gerichtete Strömung. Im Längsverlauf ändern sich die meisten physikalischen und chemischen Parameter. Diese Änderungen sind im wesentlichen eine Funktion des Gefälles: aus einem kleinen kühlen Bächlein wird allmählich ein breiter warmer Fluss. Dementsprechend ändert sich auch die Artenzusammensetzung entlang diesem Gradienten. Man spricht von einer biozönotischen Längszonierung und unterscheidet die Quellregion vom Bachober-, -mittel- und -unterlauf mit ihren Leitarten.

Bäche und Flüsse werden von Larven besiedelt, die sich in Körperbau und Verhalten an dieses durch variable Abflüsse dynamische Milieu angepasst haben. Eintagsfliegen und Steinfliegen haben ihre grösste Artenvielfalt in Fliessgewässern, während von den 302 Schweizer Köcherfliegenarten nur ein gutes Drittel reine Fliesswasserbewohner sind. In der Regel halten sich die Larven im Lückenraum der Bachsohle auf, wo sie vor der Strömung geschützt sind. Dieser Raum ist vor allem für die jungen Larvenstadien ein wichtiges Refugium. Die Besiedlung geht dabei – je nach Lockerheit des Sediments – bis zu mehreren Dezimetern Tiefe. Manche Arten verbringen dort ihr ganzes Larvenleben und sind entsprechend schlank, wenig behaart und farblos wie die Steinfliege *Leuctra major* (Bild 63).

Die Strömung übt den stärksten selektiven Druck auf die Besiedler der Fliessgewässer aus. Sie ist gering im Porenraum des Sediments, gross über Steinen und Fels. Führt



59 Sinterterrasse einer Kalksinterquelle, in der sich u.a. Köcherfliegen und Libellen entwickeln.



60 Köcherfliegenlarve (*Potamophylax*), die so stark mit Kalk verkrustet ist, dass sie nichts mehr sehen kann.



61 Frisch geschlüpfte gestreifte Quelljungfer *Cordulegaster bidentata*.



62 Die im Gewässerboden eingegrabene Larve der Quelljungfer, von der nur die Augen, die Fühler und die Öffnung des Enddarms (oben links) hervorlugen.



63 Die Steinfliegenlarve *Leuctra major* lebt tief eingegraben im Gewässerbett und ist deshalb sehr schlank und fast farblos.

die Strömung über eine Substratfläche, wird die Fliessgeschwindigkeit gegen das Substrat hin stark reduziert und es bildet sich dort eine dünne, strömungsarme Zone, Grenzschicht (viscose sublayer) genannt, deren Mächtigkeit u.a. von der Rauhigkeit des Substrates und von der Fliessgeschwindigkeit abhängt. Mit zunehmender Fliessgeschwindigkeit wird die Grenzschicht immer dünner. Dieser strömungsarme Bereich ist ein wichtiger Lebensraum für die Wasserinsekten und ermöglicht ihnen sich auch auf Steinoberflächen anzusiedeln oder sich dort fortzubewegen. Da ein zufälliges Weggerissen-Werden negative Folgen haben kann, sind viele Arten sehr klein oder bauen

ihren Körper so, dass er von der Strömung möglichst nicht fortgeschwemmt wird. Ausserdem orientieren sich die Larven stets gegen die Strömung und wandern bachaufwärts, um die Abdift zu kompensieren, wie sie besonders bei Hochwasser auftritt. Weniger strömungstaugliche Arten suchen schwächer durchflossene Kolke und Buchten auf, wo es an günstigen Stellen manchmal zu grösseren Ansammlungen kommt (Bild 64).



64 In ruhigen Buchten, wo genügend Nahrung zu finden ist, sammeln sich oft Köcherfliegenlarven in grosser Zahl.

Alle in Fliessgewässern lebenden Wasserinsekten müssen ihren Körperbau an die Strömung anpassen: Alle Arten, besonders die mittelgrossen, sind flach gebaut und haben gut ausgebildete Krallen zum Festhalten (Bild 65). Ihre Beine setzen am Körper seitlich an, so dass sich die Tiere noch besser an ihre Unterlage andrücken und so von der strömungsarmen Grenzschicht profitieren können. Die in starker Strömung lebenden Larven haben ihre Kiemen so umgebildet, dass sie ähnlich einem Saugnapf wirken. Bei der Eintagsfliege *Epeorus alpicola* sind diese umgebauten Kiemen besonders gut zu sehen (Bild 66). Lidmückenlarven haben sogar ein ausgeklügeltes System entwickelt, das es ihnen erlaubt, bei Fliessgeschwindigkeiten von mehr als 1m/sec herumzukriechen: Ihr raupenförmiger Körper besteht aus dem Kopf und sechs weiteren Segmenten, von denen alle ausser dem letzten Segment mit Saugnäpfen ausgestattet sind. Ihr komplizierter Bau erzeugt ein Vakuum und verstärkt so die Verankerung am Untergrund (Bild 67). Beim Herumlaufen bleiben immer zwei Saugnäpfe am Substrat verankert, so dass die Larve kaum je Gefahr läuft, weggespült zu werden. Ausserdem besitzen die Tiere eine ledrige Haut,



65 Eintagsfliegenlarve *Rhithrogena carpatoalpina* auf einem Stein. Typisch für die Gattung ist der flach gebaute Körper mit den seitlich ansetzenden Beinen.



66 Die Larve der Eintagsfliege *Epeorus alpicola* von der Bauchseite her gesehen. Die weissen blattförmigen Kiemen formen einen dichten Kranz, der ähnlich wie ein Saugnapf wirkt.



67 Die Bauchseite der Lidmückenlarve *Hapalothrix lugubris* mit ihren sechs zu Saugnäpfen umgebildeten Bauchfüßen.



68 Lidmückenlarven mit ihrer «ledrigen» Oberseite. Am Kopf sitzen kurze Fühler.

die sie in ihrem turbulenten Lebensraum vor mechanischen Schäden besser schützt (Bild 68).

Köcherfliegenlarven haben keine deutlich abgeplatteten Körper wie die Eintagsfliegenlarven, wenngleich die Larven köcherloser Arten wie jene der Rhyacophiliden etwas flacher gebaut sind. Diese ziehen einen Sicherheitsfaden hinter sich her, den sie an Steinen befestigen; sollten sie ihren Halt einmal verlieren, werden sie so nicht weit verfrachtet. Bei jenen, die einen Köcher mit sich herumtragen, geschieht die Anpassung ans fliessende Wasser durch

den Bau möglichst flacher Köcher. Die Larven der Gattungen *Goëra*, *Lithax* und *Silo* befestigen seitlich an ihrem Köcher besonders grosse Steinchen, wodurch er flacher und zugleich schwerer wird und weniger leicht von der Strömung weggetragen wird (Bild 69). Beim schildkrötenähnlichen Gehäuse von *Agapetus* besteht der Rand aus grösseren Steinchen (Bild 70), die Larven der Gattung *Synagapetus* legen um das Gehäuse einen Saum aus Sand, wodurch es sehr dicht an die Unterlage anschliesst (Bild 4). So kommt ihm die Funktion eines «Ankerteppichs» zu. Andere wiederum befestigen ihren Köcher ähnlich wie die Miesmuscheln oder die Wandermuschel mit byssusähnlichen Fäden an Steinen (*Brachycentrus* sp., *Oligoplectrum maculatum*).



69 Köcher der Gattung *Goëra* mit ihren randlich angebrachten grösseren Steinchen.



70 Mehrere Larven der KöcherfliegenGattung *Agapetus*.

Bei manchen wird der Vorderrand des Köchers so verlängert, dass ein hakenförmiger Teil entsteht, der so stark ausgebaut werden kann, dass die vordere Öffnung ganz auf die Unterseite des Köchers rückt. So kann die Larve die Köchermündung dicht an den Stein pressen und die Strömung streicht über sie hinweg (Bild 71).

Bei einigen Arten befestigen die Larven an ihren Köchern überlange Hölzchen, Tannennadeln oder ähnliches (Bild 72). Diese Vorsprünge wirken wie Bremsapparate, die eine Larve in ihrem Substrat besser verankert oder sie nicht weit abdriften lässt, sollte sie dennoch von der Strömung fortgetragen werden.

Der Strömung ganz entgehen die Arten der Gattungen *Tinodes* und *Lype*, die auf Steinen oder Holz in fixen tunnelartigen Gebilden leben, deren Länge



71 Köcherfliegenlarve *Ceraclea dissimilis*.



72 Die Köcherfliegenlarve *Halesus* sp. mit ihren überlangen, am Köcher befestigten Hölzchen.

mehrere Zentimeter beträgt (Bild 73). Öffnet man sie, erweisen sie sich als gewölbte, seidenumsponnene Galerien. Auf beiden Seiten befinden sich Öffnungen, durch die die Larve ein- und auskriechen kann. Das Baumaterial sind kleine Kalk- oder Holzpartikel und Sand, die sie mit ihrer langen Zunge einsammelt, ohne die Galerie verlassen zu müssen, und mit Spinnsekret zusammenklebt.

Trotz mannigfacher Anpassungen an die Strömung driften viele Wasserinsektenlarven, besonders junge Stadien, flussabwärts. Drift gehört zum Lebenszyklus; in den Sommermonaten ist sie sehr verbreitet und auch tageszeitlich strukturiert: In den Abendstunden steigt sie jeweils sprunghaft an, oft unmittelbar nach Sonnenuntergang, wenn die Lichtintensität unter einen kritischen Wert absinkt, und geht dann während der Nachtstunden allmählich zurück.

Die Mehrzahl der driftenden Larven setzt sich nach einer bestimmten Zeit wieder im Flussbett fest, was die Kolonisierung neuer Lebensräume begünstigt. Drift wird auch durch die Anwesenheit von Fressfeinden ausgelöst und dient der Flucht. Sie kann jedoch auch als Folge menschlicher Einwirkungen wie Pestizid- oder Schwermetalleintrag eintreten; auch die Mahd von Wasserpflanzen oder Elektrofischerei lösen Driftverhalten aus.



73 Galerie einer Köcherfliegenlarve der Gattung *Tinodes* auf einem Stein.



74 Köcherfliegenlarve *Anabolia nervosa*. An ihrem mineralischen Gehäuse sind überlange Stängel befestigt.



75 Unterseite des schildförmigen Köchers der Köcherfliege *Molanna angustata*. Im vorderen Drittel (links im Bild) sitzt die Öffnung, erkennbar am herausragenden Kopf und den Beinen.

Die Abdrift wird z.T. wieder kompensiert. Dies geschieht entweder durch eine Aufwärtswanderung der Larven oder einen Aufwärtsflug der Imagines, den sog. Kompensationsflug.

Stehende Gewässer, Weiher, Teiche und Seen werden von Wasserinsekten hauptsächlich im Uferbereich besiedelt. In den Alpen ist die Vielfalt kleiner als in tieferen Lagen, weil dort die Wasserpflanzen oft fehlen. In der Wellenschlagzone kiesiger Ufer können auch einige Arten der sauerstoffbedürftigen Fliesswasserformen leben. Bei den Eintagsfliegen sind es Larven von *Ecdyonurus dispar*, bei den Köcherfliegen die Gattungen *Silo* und *Anabolia*. Letztere befestigt an ihrem Köcher zwei, drei lange Hölzchen, die oftmals doppelt so lang sind wie der Köcher (Bild 74). Dadurch wird er einerseits flacher, andererseits verhindern die Hölzchen vielleicht, dass der Köcher von den Wellen fortgespült wird. Die Köcherfliege *Molanna angustata* verwendet ein ähnliches Bauprinzip: Sie verbreitert den Köcher durch flügelförmige Platten aus Sand, so dass ein grosses schildförmiges Gehäuse entsteht (Bild 75). Steinfliegen findet man nur in den kühleren Alpen- und Voralpenseen wie etwa dem Thunersee, wo die Larven von *Nemoura avicularis* unter Steinen verborgen leben (Bild 76).



76 Steinfliegenlarve *Nemoura avicularis*.

Ab etwa 15 m Wassertiefe beginnt das Reich der Zuckmückenlarven, die im weichen Sediment Röhren bauen und sich in der Regel von Detritus ernähren (Bild 77). Im Bodensee wurden Larven bis in eine Tiefe von 210 m gefunden. Die allermeisten Wasserinsekten sind Bodenbewohner, nur die Büschelmückenlarve, *Corethra*, schwelt im freien Wasser ähnlich wie das Plankton und ernährt sich von Wasserflöhen. Luftgefüllte Blasen erleichtern ihr das Schweben (Bild 78).

Die grösste Artenvielfalt findet man dort, wo Schilf und Wasserpflanzen wachsen. Hier leben neben den Larven der Eintagsfliegen (z.B. *Cloeon dipterum*, *Leptophlebia vespertina*) (Bild 79) und Libellen vor allem jene der Köcherfliegen, die dort nicht nur Nahrung



77 Zuckmückenlarven haben einen wurmförmigen Körper mit einem Kopf (rechts im Bild) und zwei Fussstummeln am Ende des Hinterleibs. Sie leben in der Regel eingegraben im Bodenschlamm.

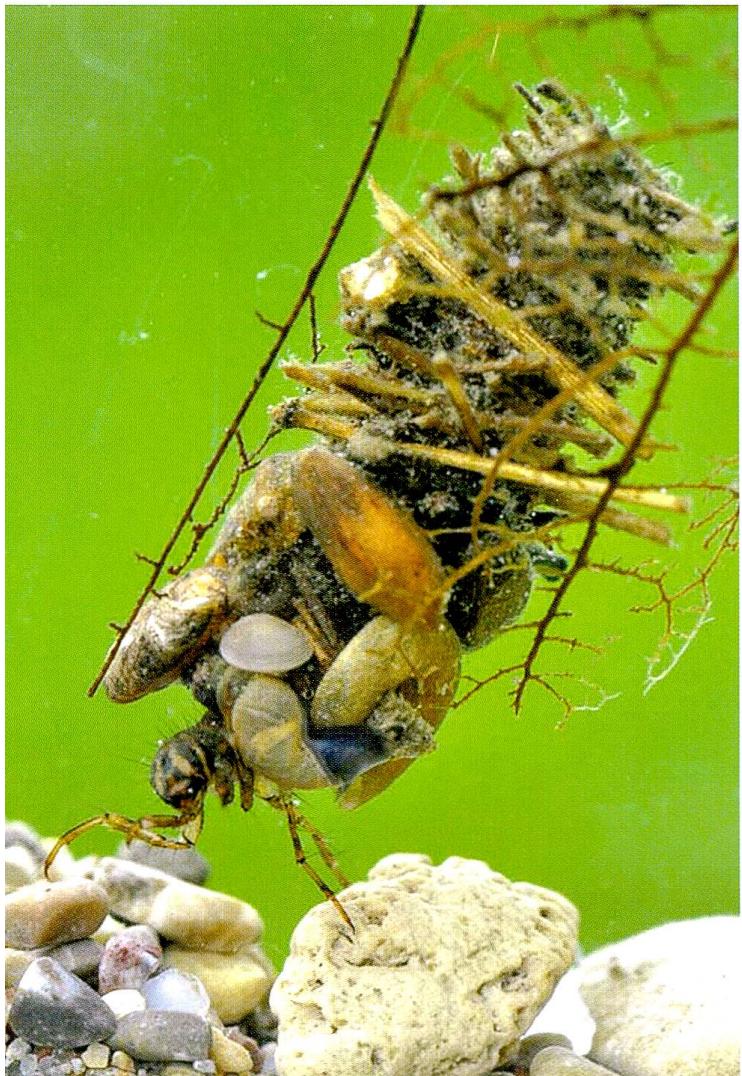


78 Die durchsichtige Büschelmückenlarve *Chaoborus* sp. schwelt meist bewegungslos im Wasser. Mit ihren Antennen fängt sie Wasserflöhe. Sie besitzt zwei Tracheenblasen für den Auftrieb, je eine im Brustteil und im drittletzten Hinterleibssegment.

finden sondern auch das Baumaterial für ihre Köcher. Dieses kann von sehr unterschiedlicher Beschaffenheit sein: Holzstücke, abgebrochenes Schilf, Blattmaterial von Wasserpflanzen, Samenkörner, Sand, Schneckenhäuser und Muschelschalen. Manchmal werden sogar lebende Schnecken und Muscheln eingebaut! Mag sich die Schnecke auch noch so sehr drehen und winden, sie kommt vermutlich nicht mehr los. Eingesponnene Erbsenmuscheln überleben mehrere Wochen (Bild 80). Bei manchen Arten erkennt man an der Gestalt des Köchers keinen Bauplan, das Material wird irgendwie eingebaut, so dass die gleiche Art die verschiedensten Köcher baut (Bild 81). Die grosse Variabilität in der Wahl des Materials hängt auch damit zusammen, dass das Angebot an Baumaterial nicht in allen Gewässern gleich ist und zudem von der Jahreszeit abhängt. Tiere, die zuerst mit Pflanzenmaterial bauen, nutzen die im Sommer häufiger gewordenen Muscheln und Schnecken.



79 Die Larven der Eintagsfliege *Cloeon dipterum* leben in stehenden Gewässern.



80 *Limnephilus flavicornis* mit einem Köcher, in den sie eine lebende Wasserschnecke eingebaut hat (rechts neben dem Kopf).

füllt, die Raupe selber ist dank einem dichten Haarpelz mit einer silbrig glänzenden Luftsicht umhüllt. Häufig sieht man, dass sie ihren Vorderkörper weit aus dem auf der Wasseroberfläche treibenden Gehäuse streckt und auf der Suche nach Fressbarem lebhaft hin und her pendelt.

Neben Bodenbewohnern gibt es auch solche, die im Sommer eine Zeit lang an der Wasseroberfläche im Reich der Teich- und Seerosen leben. Eine von ihnen, *Phryganea grandis*, ist eine der grössten Köcherfliegen in der Schweiz

Besonders kunstfertig bauen Larven der Familie der Phryganeidae ihre Köcher. Sie ordnen das Baumaterial in Spiralen an, wobei das Kunststück darin besteht, das Spiralband um einen Zylinder, die aus Seide gefertigte Röhre, anzulegen (Bild 82). Das Pflanzendickicht bietet aber auch Schutz vor Fressfeinden und ermöglicht den räuberischen Larven der Köcherfliegen die Befestigung ihrer Netze.

Neben Köcherfliegenlarven baut auch die Raupe des Seerosenzünslers (*Elophyla nymphaeaata*) Gehäuse, wenn auch nicht so komplizierte. Aus dem Rand von auf dem Wasser liegenden Schwimmblättern von Seerosen oder dem Schwimmenden Laichkraut schneidet sie zwei bis zu 4 cm lange elliptische Stücke aus und spinnt diese zusammen. Immer wieder wird ein neues Gehäuse gebaut, wobei die Raupe unter ein frisches Blatt kriecht und sich dort am Rande anspinnt. Dann wirft sie die eine Hälfte ab und schneidet das oben liegende Blatt in gleicher Größe wie das alte aus (Bild 83). Die Gehäuse gröserer Raupen sind luftge-



81 *Limnephilus flavicornis* mit einem etwas anderen Köcher. Die Bauteile sind aber auch hier quer zur Längsachse ausgerichtet.



82 Spiralig gebauter Köcher aus zurechtgeschnittenen Pflanzenteilen von *Oligotricha striata*.

und baut einen 6 bis 7 cm langen zylindrischen Köcher, den sie aus gleich grossen abgebissenen Stengelstücken spiraling baut (Bild 84). Anfänglich lebt die Larve am Boden und verwendet für ihren Köcher die Stängel von Armleuchterlagen. Wenn die Tiere 2 cm Länge erreicht haben, verlassen sie den Boden und kriechen an den Stängeln der Laichkräuter an die Wasseroberfläche empor, wo sie in den Wasserpflanzen Jagd auf die Larven von Eintagsfliegen und Köcherfliegen machen. Nun bauen sie ihren Köcher mit frischen Stängelstücken von Laichkräutern weiter. Die luftgefüllten Zellen der frischen Pflanzenstücke bewahren die Larven vor dem Sinken. Im Winter kehren die Larven wieder zum Bodenleben zurück und bauen ihren Köcher nun aus allerlei Bodenmaterial wie welken Blättern und Holzstückchen.

Die nährstoffarmen Kleingewässer der Moore sind Lebensraum für eine spezielle Wasserinsektenfauna, zu der neben Libellen besonders Wasserkäfer und Köcherfliegen gehören. In den Kleingewässern der Moore am Pfäffikersee wurden kürzlich 61 Wasserkäferarten und 26 Köcher-, Stein- und Eintagsflie-



83 Seerosenzünsleraupen *Elophyla nymphaeaata*, die sich für den Bau eines neuen Gehäuses unter einem Seerosenblatt angeheftet hat.



84 Die Köcherfliegelarve *Phryganea grandis* baut ihren Köcher aus den Stängeln der Armleuchteralgen.



85 Die Köcherfliege *Oligostomis reticulata*



86 Gelege der Köcherfliege *Glyphotaelius pellucidus* auf einem Laubblatt, in dem die Larven bereits aus den Eiern geschlüpft sind.

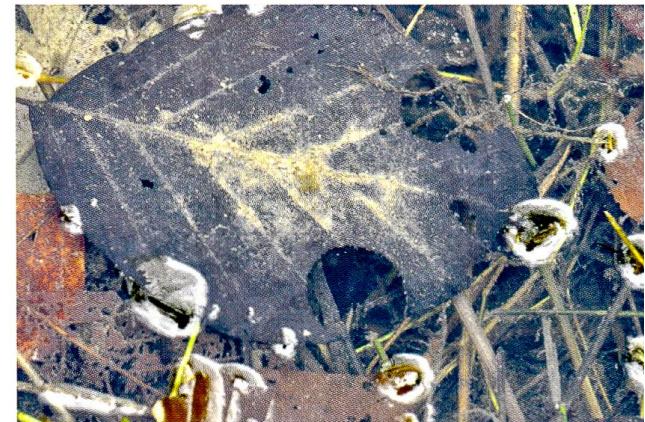
genarten gefunden; einige unter ihnen sind sehr selten und gefährdet, weshalb sie in entsprechende Rote Listen aufgenommen wurden (Bild 85).

Temporäre Gewässer führen nur zeitweise Wasser und trocknen im Sommer aus. Man findet sie bei uns häufig in Karstgebieten wie dem Jura. Auch in Mooren ist dieser Gewässertyp zu finden. Arten, die solche Gewässer bevorzugt als Larvenhabitat auswählen, müssen ihren Lebenszyklus ans Trockenfallen irgendwie anpassen. Bei der Köcherfliege *Glyphotaelius pellucidus* legen die Weibchen im Herbst ihre Eier in kleinen Gallertklümpchen auf die noch grünen Blätter der Ufervegetation ab. Die sich darin entwickelnden Larven sind so vor Austrocknung und vor Fressfeinden besser geschützt. Die Gelege befinden sich über einem Tümpel oder über einem fast ausgetrockneten Kolk eines Baches. Die heranwachsenden Larven scheiden Enzyme aus, welche die Gallerte allmählich verflüssigen, so dass sie ins darunter gelegene Wasser

«tropfen» (Bild 86). Von der Eiablage bis zum Verlassen der Gallerte dauert es etwa einen Monat. Im Gewässer angekommen beginnt die Larve sofort mit dem Gehäusebau: Aus Falllaub – bevorzugt werden Schwarzerle, Hainbuche und Traubenkirsche – schneidet sie rundliche Stücke aus und fügt sie zu einem kunstvollen Köcher zusammen. (Bild 87). Die dabei hinterlassenen typischen Frassspuren an den Blättern verraten oft die Anwesenheit der Art noch bevor man die gut getarnten Larven entdeckt (Bild 88).



87 Ausgewachsene Larve von *Glyphotaelius pellucidus* mit ihrem charakteristischen Köcher aus Fallaub.



88 Buchenblatt, aus dem die Larve von *Glyphotaelius pellucidus* ein an nähernd rundes Stück als Bauteil für ihren Köcher herausgeschnitten hat.

Über den Winter wächst die Larve heran, verpuppt sich und schlüpft noch bevor das Gewässer austrocknet im Frühjahr. Die Imago überdauert den Sommer in einer Art Sommerschlaf (Diapause) und legt ihre Eier erst dann, wenn die potentiellen Gewässer wieder Wasser führen. Untersuchungen haben gezeigt, dass Köcher aus pflanzlichen Elementen die Tiere besser vor dem Austrocknen schützen als solche aus mineralischen. Als Anpassung ans mediterrane Klima ihrer ursprünglichen Heimat interpretiert man den sommerlichen Aufenthalt adulter Köcherfliegen in Höhlen (Bild 89). Die Eiablage dieser Arten geschieht im Herbst, nachdem die im Sommer ausgetrockneten Gewässer wieder Wasser führen.

Eine andere Strategie hat die Eintagsfliege *Metreletus balcanicus* entwickelt, die bisher einzig im Jura gefunden worden ist. Kurz bevor das Gewässer austrocknet, steigen die Larven an Land, wo sie sich zur Subimago und wenig



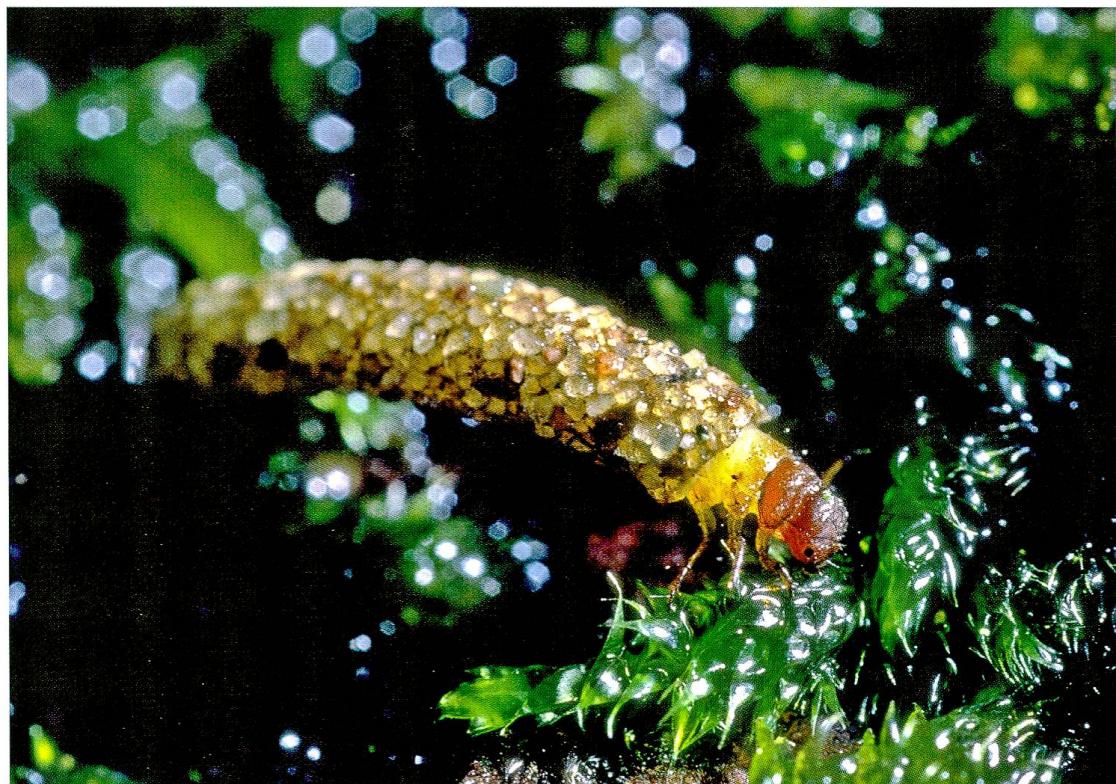
89 Die Köcherfliege *Micropterna sequax*, aufgenommen in einer Höhle im Tessin.

später zur Imago häuten. Die Weibchen legen ihre Eier in den feuchten Bachgrund, wo diese den Sommer über ruhen. Erst im Herbst, wenn wieder Wasser fliest, schlüpfen daraus die Larven.

Bei den Steinfliegen besiedeln zwei Arten austrocknende Gewässer: *Nemoura dubitans* lebt in Tümpeln und Gräben von Hoch- und Flachmooren, *Capnia bifrons* entwickelt sich bevorzugt in austrocknenden kleinen Bächlein. Es ist eine Winterart, die bereits im Februar schlüpft und ihre Eier in das noch

Wasser führende Gerinne legt. Die Larven überdauern den Sommer regungslos tief im Bachbett verborgen, bevor sie über den Winter heranwachsen. Wasserinsektenlarven, die sich für die Larvenentwicklung solche eher ungewöhnlichen «Gewässer» aussuchen, haben den Vorteil, dass viele andere dies nicht tun können. Oft siedeln sie dort in grosser Zahl. So vermeiden sie die Konkurrenz um Nahrung und Lebensraum mit anderen und entgehen Fressfeinden, die unter diesen rauen Bedingungen nicht überleben können.

Und last but not least gibt es bei den Wasserinsekten auch Arten mit landlebenden Larven! Die beiden Arten der Köcherfliegengattung *Enoicyla* leben in der Laubstreu von Mischwäldern (Bild 90).



90 Die in der Laubstreu lebende Köcherfliegenlarve *Enoicyla pusilla*.

11. Ökonomie - Schaden und Nutzen

Belegt sind schädliche Auswirkungen in Japan, wo Köcherfliegenlarven die Wasserführung in Rohren, die Wasser zu Kraftwerken führen, so stark verminderten, dass es zu einem 20%igen Energieverlust kam. Räuberische Steinfliegen, insbesondere die grossen Perliden, sollen gelegentlich Eier und eben geschlüpfte Forellenbrut fressen. Das gleiche wird auch der Köcherfliege *Plectrocnemia conspersa* angelastet. Die giftigen Stiche der Weibchen von Kriebelmücken können zum Tod von Nutztieren führen und unter Umständen grossen Schaden anrichten. Grzimek berichtet in seinem «Tierleben» von 17'474 Pferden, Eseln, Rindern, Büffeln Ziegen und Schweinen, die 1923 in Rumänien von Kriebelmücken getötet worden waren. Mücken und Fliegen wirken indirekt schädlich, in dem sie Krankheitserreger übertragen können. Erinnert sei in diesem Zusammenhang an den Malariaerreger und andere Blutparasiten. Oftmals sind Mücken jedoch nur lästig, besonders dann, wenn sie in Schwärmen auftreten und uns beim abendlichen Picknick stören. Gegen Stechmücken sind in deren Brutstätten auch schon Sprühflüge



91 Künstliche Fliege, die von den Fliegenfischern in Nachahmung einer Eintagsfliege als Köder verwendet wird.



92 Tote Weibchen des Uferaas' (Eintagsfliege), *Ephoron virgo*, am Rheinufer in Mainz.

mit dem Bakterium *Bacillus thuringiensis* durchgeführt worden. Das Bakterium produziert spezifische Eiweisse, die toxisch wirken.

Eine gewisse wirtschaftliche Bedeutung kommt den Wasserinsekten allein schon aus der Tatsache zu, dass sie als Fischnährtiere gelten. Neben Larven werden dabei auch Imagines erbeutet. Manchmal findet man in Forellenmägen Dutzende, wenn nicht gar Hunderte Köcherfliegenlarven, die sie mitamt dem Köcher geschluckt haben. Von besonderer Bedeutung sind die köcherlosen Larven der Gattung *Hydropsyche*, die an Steinen Fangnetze bauen. Eine Schätzung für den Schaffhauser Rheinabschnitt hat ergeben, dass deren Anteil an der Nahrung von Äschen im Winter ungefähr 90 bis 95% beträgt. Der Rhein produziert dort auf einer Fläche von 3.3 km^2 jährlich geschätzte 16 Milliarden Larven. Auf der Erkenntnis, dass Wasserinsekten zeitweise die Hauptnahrung vieler Fische sind, gründet die Fliegenfischerei. Der Flugangler versucht dabei mit Nachahmungen von Insekten und Insektenlarven die Fische zu überlisten (Bild 91).

Die zu Millionen an grossen Flüssen schwärmenden Eintagsfliegen wurden im 19. Jahrhundert mit Fackeln, Feuern und ausgebreiteten Laken angelockt und so regelrecht geerntet. Nachdem die Flügel ausgesiebt waren, wurden die Leiber getrocknet und als Vogelfutter unter dem Namen «Weisswurm» verkauft. Sogar Äcker wurden früher mit dem Uferaas, *Ephoron virgo*, gedüngt, und an der Saône in Frankreich sollen noch in den dreissiger Jahren des 20. Jahrhunderts jährlich rund 100 t dieser Tiere geerntet worden sein, die das Ufer nach Schwarmnächten in dicken Schichten bedeckten (Bild 92). Der Name Uferaas stammt daher, dass die ausgewachsenen Larven oft «zur Äsung dienend» als Köder beim Fischfang verwendet wurden. Nachdem solch spektakuläre Massenflüge in Europa zwischenzeitlich wegen Gewässerverschmutzung und -verbau weitgehend ausgeblieben waren, kehrt dieses Naturschauspiel infolge der nun besseren Wasserqualität allmählich zurück und führt in Deutschland, z. B. am Mittelrhein und an der Donau da und dort sogar zu Verkehrsbehinderungen. Die auf der Fahrbahn liegenden toten Tiere müssen zum Teil mit dem Schneepflug weggeräumt werden! Diese kurzlebige Erscheinung der geflügelten Geschlechtstiere hat wohl dazu geführt, dass der Begriff «Eintagsfliege» im täglichen Sprachgebrauch Eingang gefunden hat und für das Vergängliche steht.

Die Sensitivität von Wasserinsekten gegenüber Schmutzstoffen und Giften im Wasser wird seit längerem im Gewässerschutz genutzt. Man bedient sich dabei sog. Indikatorarten, deren Präsenz oder Absenz eine Beurteilung des Gewässerzustandes erlaubt. Eine wichtige Rolle spielen die Steinfliegen, die besonders empfindlich auf Schmutzstoffe reagieren. Mittlerweile gibt es verschiedene biologische Indices, die auch in der Schweiz zunehmend Verwendung finden. Sie sollen nicht nur die Wasserqualität sondern den Zustand des Gewässers generell charakterisieren. Neuerdings werden Wasserinsekten zunehmend für Erfolgskontrollen nach Revitalisierungen und zur Überwachung der Biodiversität in Fließgewässern eingesetzt.

Die grösste praktische Bedeutung dürften Wasserinsekten als Mitglieder intakter Gewässerbiozönosen haben, speziell als Aufbereiter von Falllaub und anderen organischen Inhaltsstoffen, die so wieder in den Stoffkreislauf des Gewässerökosystems zurückgeführt werden.

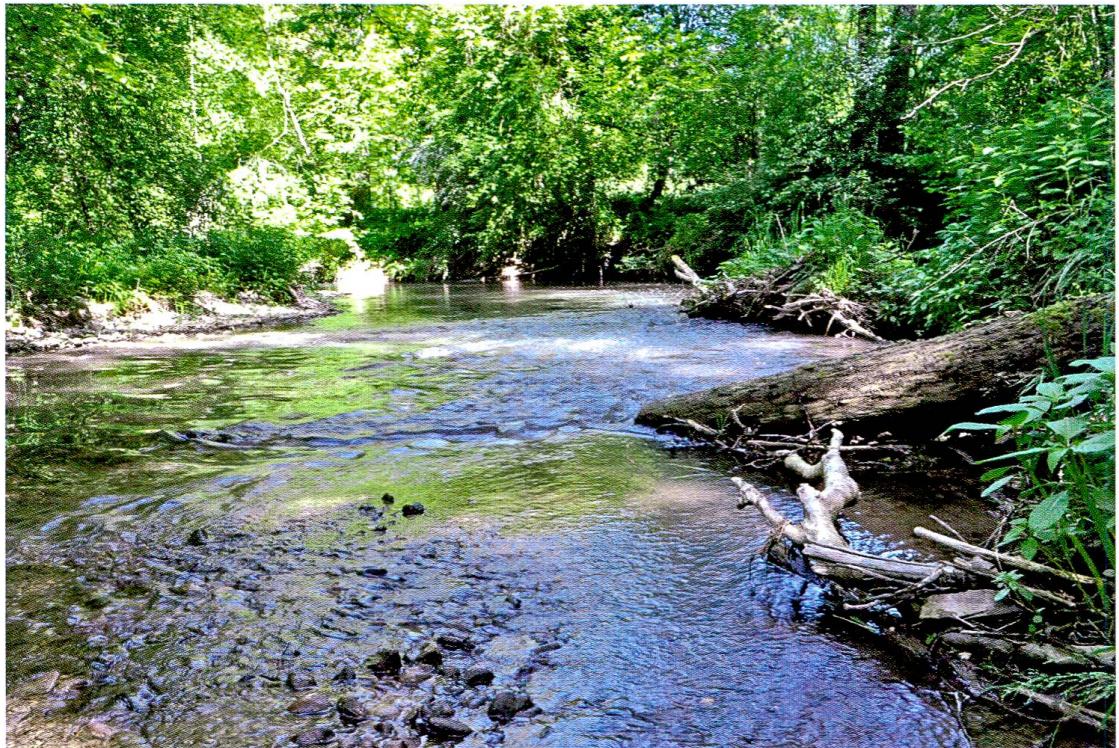
12. Gefährdung

Verlust von Lebensraum: Auch bei den Wasserinsekten stellt die Zerstörung des Lebensraums die grösste Gefahr für den Weiterbestand vieler Arten dar. Schon früh griff der Mensch in die Gewässerlandschaft ein. Bereits im Mittelalter wurden Flüsse umgeleitet und ihre Ufer verbaut. Der Druck zur Urbarmachung für die stetig wachsende Bevölkerung und der Schutz vor Hochwasser führten zur Korrektion von Flüssen und zur Regulierung der Seen. Mittlerweilen sind alle grossen Flüsse in der Schweiz umgeleitet, verbaut oder korrigiert. Kleinere Gewässer wurden oft einfach eingedolt. Im Schweizer Mittel sind 17% der Bäche verrohrt, in landwirtschaftlich besonders intensiv genutzten Landesteilen sind es gar mehr als 50%. In der Schweiz befinden sich noch 54% der Fliessgewässer in einem naturnahen Zustand, der Rest ist mehr oder weniger beeinträchtigt.

Heute zwängen sich viele Bäche und Flüsse in einem engen Korsett durch die Landschaft (Bild 93). Die gestaltende Kraft des Abflusses beschränkt sich nun auf eine möglichst schmale Abflussrinne, die sich immer tiefer eingräbt. Dadurch trocknete das Umland aus und die das Gewässer begleitenden Auen



93 Die kanalisierte Biber SH.



94 Die naturnahe Biber mit Auenwald kurz vor der Mündung in den Rhein.



95 Altwasser im Auenwald bei Altikon TG

verschwanden. Es sind jene Bereiche, die periodisch oder episodisch über schwemmt werden (Bild 94). Bis 1900 – nach Abschluss der meisten grossen Gewässerkorrektionen – waren knapp 55% der Auen verschwunden, weitere Verluste folgten im 20. Jahrhundert vor allem im Mittelland. Auen enthalten neben anderen Lebensräumen auch eine Vielzahl verschiedener Gewässertypen wie Tümpel, Giessen, Altwässer (Bild 95) und zufließende Bäche. Studien an der Thur belegen, dass die Gewässer der Auen mehr als 50% zur Artenvielfalt des betrachteten Flussabschnitts beitrugen.



96 Die Larve der vom Aussterben bedrohten Eintagsfliege *Rhithrogena germanica*.



97 Das kurzflügelige Männchen der stark gefährdeten Steinfliege *Perlodes dispar*; einziger Fundort in der Schweiz ist der Rhein zwischen Bodensee und der Thurmündung.

Die Folgen für die Wasserinsekten sind spürbar: fast alle flusstypischen Arten sind ausgestorben oder auf kleine Bestände reduziert. Sie stehen heute auf der Roten Liste. Der Verlust begann schon früh, wie Beobachtungen des Zürcher Insektenforschers Friedrich Ris belegen, der nach der Limmatkorrektion (ab 1876) unterhalb von Zürich bereits Einbussen in der Artenvielfalt verzeichnete (Bild 96, 97, 98).

Besonders drastisch ist der Verlust von Quellen. Sie wurden vorab für die Trinkwasserversorgung gefasst und damit als Lebensraum für die darauf angewiesene Fauna und Flora zerstört. Noch heute stammt 40% des Trinkwassers in der Schweiz aus Quellen. Doch auch andere Nutzungen wie der Bau von Waldwegen, intensive landwirtschaftliche Nutzung, die Entwässerung von Auen oder Grundwasserfassungen tragen zur Zerstörung der Quellen



98 Die Larve der stark gefährdeten Köcherfliege *Micrasema setiferum*.



99 Die gefährdete Köcherfliege *Drusus mülleri*, deren Larve in Quellbächen des Hochgebirges lebt.

bei. Heute ist nur noch ein Bruchteil von ihnen übrig geblieben. Der Quellschutz ist in der Schweiz nicht einheitlich geregelt, so dass deren Nutzung, besonders wenn sie Privateigentum sind, auch künftig nichts im Wege steht. Die Untersuchungen von Quellen in den letzten Jahren haben gezeigt, dass in naturbelassenen Quellen einige seltene Arten vorkommen, die in Roten Listen stehen (Bild 99).

Wie bei den Quellen sind in der Schweiz auch Moore dramatisch geschrumpft. Die heutige Fläche entspricht 18% der Moorfläche, die für 1900 hochgerechnet wurde. Immerhin konnte der Rückgang in den letzten Jahren praktisch angehalten werden. Mit dem Rückgang der Fläche und der abnehmenden Qualität, besonders der in den letzten Jahren zunehmenden Austrocknung, sind die Lebensräume für Wasserinsekten kleiner geworden. Einige Moorarten sind bei den Köcherfliegen ausgestorben oder stark gefährdet (Bild 85). Zu letzteren gehören die als Eiszeitrelikte bezeichneten Arten, die im Jura und in den Alpen kleine Areale besiedeln.

Auch die **Stillgewässer** wurden in den letzten 100 Jahren stark verändert. Unter diesem Begriff sammeln sich sehr verschiedene Gewässer: Seen, Weiher, Teiche, Altwässer, Torfstiche, Tümpel, Gartenteiche. In der Schweiz sind es etwa 30'000 an der Zahl. Von Bedeutung für die meisten Wasserinsekten ist die von Wasserpflanzen besiedelte, wärmere Uferzone, die in den untiefen Weihern und Teichen die ganze Fläche einnimmt. In den tieferen Seen reicht diese Zone etwa bis 10 m Wassertiefe. Tiefer unten leben einzig Zuckmü-

cken, deren Larven den Boden bei ausreichenden Sauerstoffverhältnissen bis über 200 m Wassertiefe besiedeln können.

Kleine Stillgewässer sind oft zur Landgewinnung oder anderen Zwecken aufgeschüttet worden. Im Kanton Zürich verschwanden von den 450 Seen und Kleingewässern des 19. Jh. fast zwei Drittel. Gleichzeitig wurden viele künstlich geschaffen, z.B. Feuerwehrweiher, für die Bewässerung, Fischteiche, Torfstichweiher, Kiesgruben oder für Viehtränken. Auch in die Seen wurde stark eingegriffen. Vor dem gesetzlichen Schutz der Uferzonen wurde in grossem Stil aufgeschüttet und Ufer mit Mauern oder Blockwurf gesichert. Die Aufschüttungen an den Ufern des Zürichsees reichen 20 bis 70 m in den See hinaus, in der Stadt Zürich bis 200 m. Dadurch gingen nicht nur grosse Teile der Uferzone mit ihrer Unterwasservegetation und das Röhricht verloren, sondern es verblieben zusätzliche Beeinträchtigungen, hervorgerufen durch die Wellenreflexion an den harten Verbauungen. Meliorationen (z.B. Linthkorrektion) oder Wasserkraftnutzung (z.B. Pfäffikersee) haben zur Absenkung des Wasserspiegels und zur Regulierung der meisten Seen geführt. Ausser im Bodensee verschwanden so die im Jahresgang wechselnden Wasserstände, die im Uferbereich jene Dynamik bewirkten, die für die dort vorkommenden Arten unabdingbar ist.

Wasserkraft und Schneekanonen: Die Nutzung der Wasserkraft ist für Wasserinsekten meist mit drastischen Veränderungen ihres Lebensraums verbunden und führt in der Regel zu einer Abnahme der Artenvielfalt und geringeren Biomassen. Die Ursachen sind vielfältig: Staudämme unterbrechen das Fliesswasserkontinuum und behindern so den Faunenaustausch. Die Stauseen selbst können kaum von standorttypischen Wasserinsekten besiedelt werden. Unterhalb von Staudämmen fliesst in vielen Fällen noch immer kaum Wasser mit katastrophalen Folgen für die Lebensgemeinschaft. Doch auch geringere Abflussmengen (Restwasser) verkleinern den Lebensraum und verändern die Fliessdynamik. Dies trifft besonders jene Arten, die obligat auf hohe Fliessgeschwindigkeiten angewiesen sind. Ihr Bestand nimmt ab. Bei Ableitung des Tiefenwassers aus Stauseen wird das Temperaturregime verändert, was eine Änderung der Gewässerzonierung mit sich bringt. Die Beeinträchtigung des Feststofftransports – insbesondere auch der übermässige Eintrag bei Stauraum-Spülungen – begünstigt die Kolmation und trägt zusätzlich zur Zerstörung des aquatischen Lebensraums bei.



100 Das kurzflügelige Männchen der vom Aussterben bedrohten Steinfliege *Brachyptera trifasciata* einziger Fundort in der Schweiz ist der Alpenrhein.

Speicherwerkwerke funktionieren im Schwallbetrieb. Der rasche oft täglich auftretende Wechsel zwischen hoher (Schwall) und tiefer Wasserführung (Sunk) führt zur Abnahme der Biomasse durch Abdrift und Strandten und letztlich zu einer veränderten Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft mit ökologischen Generalisten.

Im Hochrhein haben sich durch den Bau zahlreicher Kraftwerke die Lebensbedingungen so stark verändert, dass flusstypische Arten verloren gingen und die Staustufen infolge seenartiger Verhältnisse zu Barrieren für die Wiederbesiedlung geworden sind. Besonders stark verarmt ist der Unterlauf der stark verbauten Rhone, in deren Einzugsgebiet nahezu alle Gewässer hydroelektrisch genutzt werden, was zu starker Beeinträchtigung durch Schwall beiträgt. Seit der Mitte des 20. Jahrhunderts sind mindestens drei Steinfliegenarten in der Rhone verschollen (Bild 100).

Eine weitere Nutzung, die den Entzug von Wasser zur Folge hat, ist der Einsatz von Schneekanonen im Alpenraum. Für deren Betrieb werden oft kleine in der Nähe liegende Bäche genutzt, die dadurch dem Risiko ausgesetzt sind, trocken zu fallen.

Wasserqualität: Die Einleitung von Abwässern, bis Mitte des 20. Jahrhunderts weitgehend ungereinigt, führte zu einem weiteren Rückgang der Arten-

vielfalt bei den Wasserinsekten. Sensitive Arten, allen voran die Steinfliegen, waren davon besonders betroffen. Trotz Kläranlagen, welche die organische Belastung reduzieren, bestehen weiterhin Probleme durch den Eintrag von Fremdstoffen in die Gewässer. Quellen dieser Schadstoffe sind die Siedlungs- und Strassenentwässerung sowie die landwirtschaftlich intensiv bewirtschafteten Böden, wo der Eintrag via Drainagen oder Oberflächenabschwemmung geschieht. In den letzten Jahren sind neben Bioziden und Schwermetallen neue Stoffe wie hormonaktive Substanzen und Rückstände von Arzneimitteln dazugekommen. Ob und wie stark solche Stoffe Wasserinsekten beeinträchtigen, ist wenig untersucht. Immerhin konnte im Freiland gezeigt werden, dass verschiedene Köcherfliegenarten wie *Limnephilus lunatus* oder *Plectrocnemia conspersa* unter dem Einfluss von abgeschwemmten Insektiziden aus dem landwirtschaftlich genutzten Einzugsgebiet einen deutlichen Bestandseinbruch erlitten.

Die Seen des Mittellandes waren bis in die 1970er-Jahre zudem stark überdüngt. Dies hatte zur Folge, dass belastungsempfindliche Arten zurückgegangen sind und sich tolerante Arten ausgebreitet haben. Das Phosphatverbot in Waschmitteln, der Bau von Abwasser-Ringleitungen und die Verschiebung der ARA-Einleitungen in die Seeausflüsse sowie als extreme Massnahme die künstliche Belüftung (von Kleinseen) haben in den meisten Seen die Rückführung zu einem nährstoffärmeren Zustand bewirkt, so dass der Rückgang der sensiblen Arten zumindest gestoppt worden ist. Eine Wiederbesiedlung dürfte nur mobileren Arten gelingen, falls sie überhaupt in der Nähe noch vorkommen. Bei einigen Seen (z.B. Baldegger-, Hallwilersee) ist der Eintrag von Nährstoffen aus der Landwirtschaft nach wie vor ein Problem.

13. Schutz und Förderung

In den soeben erschienenen Roten Listen der Eintagsfliegen, Köcherfliegen und Steinfliegen figurieren zwischen 40% und 50% der Arten als gefährdet; bei den Libellen sind es 36%. Die vielen gefährdeten Arten weisen auf den schlechten Zustand des Lebensraums hin, in dem sich die Larven entwickeln. Dem Schutz von natürlichen Lebensräumen kommt deshalb grosse Bedeutung zu. Dringend nötig wäre ein solcher Schutz für die Quellen, die einem sehr hohen Nutzungsdruck ausgesetzt sind. Konflikte ergeben sich auch beim geplanten weiteren Ausbau der Wasserkraft, wo der Schutz kleinerer Bäche vor Wasserentnahmen vom Gesetzgeber 2010 gelockert worden ist. Der Artenschutz bei Wasserinsekten ist schwierig, weil man deren Ökologie nicht in jedem Fall gut kennt. Gezielte Massnahmen zur Förderung gibt es bloss für Libellen. Generell können jedoch durch Revitalisierungen von Gewässerabschnitten oder ganzen Systemen die strukturellen Defizite behoben werden. Ohne die gleichzeitige Verbesserung der Wasserqualität und die Sicherstellung natürlicher oder naturnaher Abflüsse werden die damit anvisierten Ziele wohl nicht erreicht. Wichtig ist dabei der Einbezug der Aue, welche den Fliessgewässern durch die einst durchgeführte Korrektion genommen worden ist. In der dicht besiedelten und intensiv landwirtschaftlich genutzten Schweiz ist der Raum dafür jedoch knapp. Noch sind die durch Revitalisierungen erzielten Erfolge für Wasserinsekten dürftig.

14. Was bringt die Zukunft?

Der prognostizierte Zuwachs der Bevölkerung erhöht den Nutzungsdruck auf die Gewässer infolge Nutzung weiter, so dass zu befürchten ist, dass die Roten Listen eher länger denn kürzer werden. Ein weiterer Faktor, der den bereits jetzt spürbaren Wandel in der Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften beschleunigen wird, ist die Erhöhung der Wassertemperatur als Folge der globalen Erwärmung. Gewisse Wasserinsekten, die bis anhin Unterläufe besiedelt haben, zeigen eine Tendenz zur Ausbreitung bachaufwärts. Es handelt sich dabei um Arten, die auch höhere Wassertemperaturen tolerieren. Dazu gehört die Steinfliege *Leuctra geniculata* (Bild 101), deren Larven im Hitzesommer 2003 plötzlich in mehreren Gewässern neu aufgetreten sind. Wie rasch die Besiedlung gehen kann zeigt sich in der Wyna, wo sie kurz vor der Mündung in die Aare in Suhr 2003 erstmals nachgewiesen worden war. 2004 erreichte sie Teufenthal und 2010 Beromünster, das ungefähr 30 Kilometer flussaufwärts von Suhr entfernt liegt.



101 Das Weibchen der sich in Ausbreitung befindlichen Steinfliege *Leuctra geniculata*.

15. Glossar

Detritus	Abgestorbenes organisches Material wie Laub, Pflanzen und Holz
Emergenz	Letzte Häutung, Umwandlung zur Imago
Generalisten	Arten, die im Gegensatz zu den Spezialisten in vielen ökologischen Nischen leben können
Imago	Adultes, geschlechtsreifes Insekt
Kolmation	Verstopfung der Hohlräume in der Gewässersohle durch feine Partikel
Larve	Jugendstadium
Osmose	Transport von Flüssigkeit durch eine selektiv durchlässige Membran, die zwei Lösungen trennt. Dabei können Konzentrationsunterschiede ausgeglichen werden.
Parthenogenese	Eingeschlechtliche Fortpflanzung, bei der die Nachkommen aus unbefruchteten Eiern entstehen.
Substrat	Material, auf oder in welchem Organismen leben, bei Wasserinsekten z. B. Schlamm, Sand, Steine, Pflanzen, Holz.
Tracheen	Röhrenförmige Einstülpungen der Haut
Tracheenkiemen	Dünnwandige Aussackungen der Haut
Wirbellose	Tiere ohne inneres Stützskelett, im Gegensatz zu den Wirbeltieren

16. Literatur

Die ausgewählte Literatur umfasst Bestimmungsbücher und weitere Informationen (einschliesslich Webseiten) für interessierte Laien sowie die aktuellen Roten Listen. Die Publikationen sind im Buchhandel, beim Bundesamt für Umwelt (<http://www.bafu.admin.ch/>) sowie beim Schweizer Zentrum für die Kartographie der Fauna (<http://www.cscf.ch/>) erhältlich.

Bellmann H. 2007. Der Kosmos Libellenführer. Franck-Kosmos, Stuttgart. 279 S.

Engelhardt W. 2008. Was lebt in Tümpel, Bach und Weiher? Franck-Kosmos, Stuttgart. 313 S.

Gonseth Y. und Monnerat C. 2002. Rote Liste der gefährdeten Libellen der Schweiz. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, Bern, und Schweizer Zentrum für die Kartographie der Fauna, Neuenburg. BUWAL-Reihe Vollzug Umwelt. 46 S.

Ludwig H.W. 2003. Tiere und Pflanzen unserer Gewässer. BLV, München. 288 S.

Lubini V., Knispel S. und Vinçon G. (im Druck). Plecoptera. Die Steinfliegen der Schweiz. Fauna Helvetica, Zentrum für die Kartographie der Fauna (CSCF/SZKF), Neuchâtel.

Lubini V. und Knispel S. (im Druck). Rote Liste der Steinfliegen der Schweiz. Bundesamt für Umwelt, Bern, und Schweizer Zentrum für die Kartographie der Fauna, Neuenburg. Umwelt-Vollzug.

Lubini V. und Vicentini H. (im Druck). Rote Liste der Köcherfliegen der Schweiz. Bundesamt für Umwelt, Bern, und Schweizer Zentrum für die Kartographie der Fauna, Neuenburg. Umwelt-Vollzug.

Sartori M. und Landolt P. 1999. Ephemeroptera Atlas. Fauna Helvetica 3, Zentrum für die Kartographie der Fauna (CSCF/SZKF), Neuchâtel. 220 S.

Wagner A. und Sartori M. (im Druck). Rote Liste der Eintagsfliegen der Schweiz. Bundesamt für Umwelt, Bern, und Schweizer Zentrum für die Kartographie der Fauna, Neuenburg. Umwelt-Vollzug.

Wildermuth H., Gonseth Y. und Maibach A. 2005. Odonata - Die Libellen der Schweiz. Fauna Helvetica 12, Zentrum für die Kartographie der Fauna (CSCF/SZKF), Neuchâtel. 400 S.

Adressen von Webseiten über Eintagsfliegen (www.ephemeroptera.de), Steinfliegen (www.plecoptera.de) und Köcherfliegen (www.trichoptera.de).

17. Bildnachweis

Walter Ettmüller (4, 12); Peter Ferlin (2d, 2g, 9, 31, 34, 47, 48, 65, 66, 77, 79, 90, 96); Albert Krebs (44 a bis e, 86); Heinrich Vicentini (89); Hansruedi Wildermuth (85); Alle anderen Bilder stammen von der Autorin. Bild 4, modifiziert nach Fischer et al. 1998, Abbildung 6 auf Seite 192. Bild 12, modifiziert nach Berwald 2010, Seite 31.

Berwald J. 2010. Up a slippery slope. National Geographic 217: 31.

Fischer J., Fischer F., Schnabel S., Wagner R. und Bohle H.W. 1998. Die Quellfauna der Hessischen Mittelgebirgsregion. In: Botosaneanu L. (ed). Studies in crenobiology. Backhuys, Leiden. 183-199.