

## Beobachtungen an markierten und unmarkierten Köcherfliegen (*Trichoptera*) in der Bärenhöhle im Lonetal (Schwäbischer Jura).

von

KLAUS DOBAT\*

### ALLGEMEINES

Angaben über Trichopteren-Funde in Höhlen sind in der Fachliteratur (Rostock 1888, S. 43; Felber 1908, S. 263; Ulmer 1921, S. 303 ff.; 1925, S. 28/29 u. a.), besonders aber im speläozoologischen Schrifttum (z.B. Fries 1874, 1880; Hamann 1896; Lampert 1908; Wolf 1934-38; Décamps 1962; Vandel 1965; Décamps et Magné 1966; Botosaneanu 1966; Dobat 1969; Malicky 1971 a und b) sehr häufig und reichen zeitlich zum Teil weit zurück. Fragen nach dem Grund und der Dauer des Höhlenaufenthaltes wurden jedoch nur selten angeschnitten, obwohl die Imagines verschiedener Trichopterenarten regelmässige "Sommergäste" in den Höhlen sind und dort gelegentlich in beachtlichen Individuenzahlen auftreten. Erst in neuerer Zeit zeichnet sich durch die Untersuchungen tschechoslowakischer (Novák and Sehnal 1965), italienischer (Moretti e Cianficconi 1968) und besonders französischer Autoren (Bitch et Frochot 1962; Bournaud et Bouvet 1969; Bouvet et Ginet 1969; Bournaud 1971; Bouvet 1971, 1972 u. a.) ein etwas klareres Bild ab, zu dessen Abrundung die vorliegende Arbeit beitragen soll.

Mein Dank gilt besonders Herrn Dr. med. F. Laaber/Leipheim, ohne dessen zuverlässige Mitarbeit diese Studie nicht möglich gewesen wäre. Die in geringen Zeitabständen von 1967 bis 1972 durchgeführten Zählungen wurden überwiegend von ihm und dem Schüler W. Roser/Leipheim vorgenommen. Herr Dr. Laaber unterstützte mich auch bei den Markierungen der Köcherfliegen und beobachtete die Fliess- und Trockenperioden der Lone. Ergänzende Mitteilungen über die Wasserführung dieses Flusses erhielt ich von Herrn Realoberlehrer H. Binder/Nürtingen. Herrn Prof. Dr. R. Ginet/Villeurbanne danke ich herzlich für wichtige Literaturhinweise. Herr Dr. W. Döhler/Klingenberg übernahm die Bestimmung der bis 1971 gesammelten Trichopteren, Herr Dr. H. Malicky/Lunz determinierte die im Jahre 1972 gefangenen Tiere.

### DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET

Die bei Urspring (Kreis Ulm) entspringende Lone – mit einer Lauflänge von rund 44 km einer der längsten Flüsse der Albhochfläche – gehört zu den sog. episodischen Gewässern: Wasserführend von der Quelle bis zur Einmündung in die Hürbe, einen rechten Nebenfluss der Brenz (vgl. Abb. 1), ist sie in der Regel nur im Frühjahr zur Schneeschmelze oder in sehr nassen Jahren. Sonst versickert ihr Wasser in den zerklüfteten Weissjurakalken unterhalb von Breilingen, so dass ein Teil des

\* Institut für Biologie der Universität, Auf der Morgenstelle 1, 7400 Tübingen-Germany

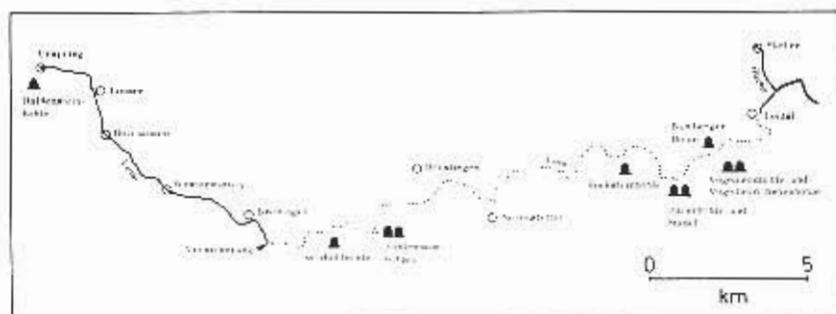


Abb. 1. Verlauf und Wasserführung der Lone von Ursprung bis Lontal und Lage der Lonetalhöhlen.

mittleren und das ganze untere Lonetal nur gelegentlich durchflossen werden (vgl. Binder 1960, 1961).

Die insgesamt zehn untersuchten Höhlen und Halbhöhlen des Tales (vgl. Feil 1968) liegen grösstenteils nahe der Lone (vgl. Abb. 1). Es ist daher mit Sicherheit anzunehmen, dass die Mehrzahl der in den Höhlen festgestellten Köcherfliegen ihre Entwicklung im Fluss selbst durchläuft, zumal andere geeignete Gewässer fehlen; dafür sprechen auch die zahlreichen in der Lone lebenden Trichopterenlarven.

#### DIE TRICHOPTERENARTEN DER LONETALHÖHLEN

Die bisher vorliegenden Bestimmungen der nur in Stichproben gesammelten Trichopteren sind in Tab. 1 zusammengefasst.

Bemerkenswert ist neben der deutlichen Vorherrschaft von *Micropterna nycterobia* und *Stenophylax permistus* — zwei Arten, die auch in anderen Höhlengebieten dominieren (vgl. z. B. Bouvet et Ginet 1969; Malicky 1971 b) — die klare Bevorzugung von Bären- und Haldensteinhöhle. In den übrigen Lonetalhöhlen wurden, abgesehen von der Vogelherd-Nebenhöhle und dem Stadel, trotz mehrfacher genauer Kontrollen keine Köcherfliegen gefunden. Schon bei früheren Begehungen der Bärenhöhle war die in den Sommermonaten oft aussergewöhnlich hohe Zahl von Trichopteren aufgefallen, so dass sie als die geeignetste Höhle für die von 1967 bis 1972 durchgeführten Untersuchungen erschien (vgl. Dobat 1969; Laaber 1970).

#### DIE BÄRENHÖHLE

Die ungefähr 80 m lange Bärenhöhle liegt im Malm-Epsilon-Massenkalk des Hohlensteinmassivs. Ihr heutiger, sehr schattiger und nordexponierter Eingang wurde erst im Jahre 1862 durch die Grabung von O. Fraas freigelegt, mit der zugleich die

Tab. 1. Die Trichopterenarten der Lonetalhöhlen.

	Häiden- stein- höhle	Salz- buhl- höhle	Fohlen- haus- höhlen	Bees- stein- höhle	Bären- höhle	Stüdel	Bamber- ger Höhle	Vogel- herd- höhle	Vogel- herd- Neben- höhle
<i>Rhyacophila der- salis</i> CURT. f. per- sumis Mc LACH.	-	-	-	-	1 ♂	-	-	-	-
<i>Halesus digita- tus</i> SCHRANK	-	-	-	-	2 ♀	-	-	-	-
<i>Stenophylax per- musius</i> Mc LACH	3 ♀ 7♂	-	-	-	19♀ 13♂	-	-	-	2♂
<i>Stenophylax vibex</i> vibex CURT.	-	-	-	-	1♀ 4♂	-	-	-	-
<i>Stenophylax vibex</i> <i>speluncarum</i> 1♀ Mc LACH.	-	-	-	-	3♂	-	-	-	-
<i>Micropterna nycte- riba</i> Mc LACH	5♀ 12♂	-	-	-	33♀ 41♂	1♀	-	-	-
<i>Micropterna se- quax</i> Mc LACH.	-	-	-	-	1♂	-	-	-	-
<i>Micropterna le- stacea</i> GMEL.	2♀ 1♂	-	-	-	1♀ 7♂	-	-	-	-
<i>Allogamas auri- culus</i> PICT.	-	-	-	-	1♀	-	-	-	-
<i>Chaetopteryx vil- losa</i> FABR.	-	-	-	-	1♀ 1♂	-	-	-	-

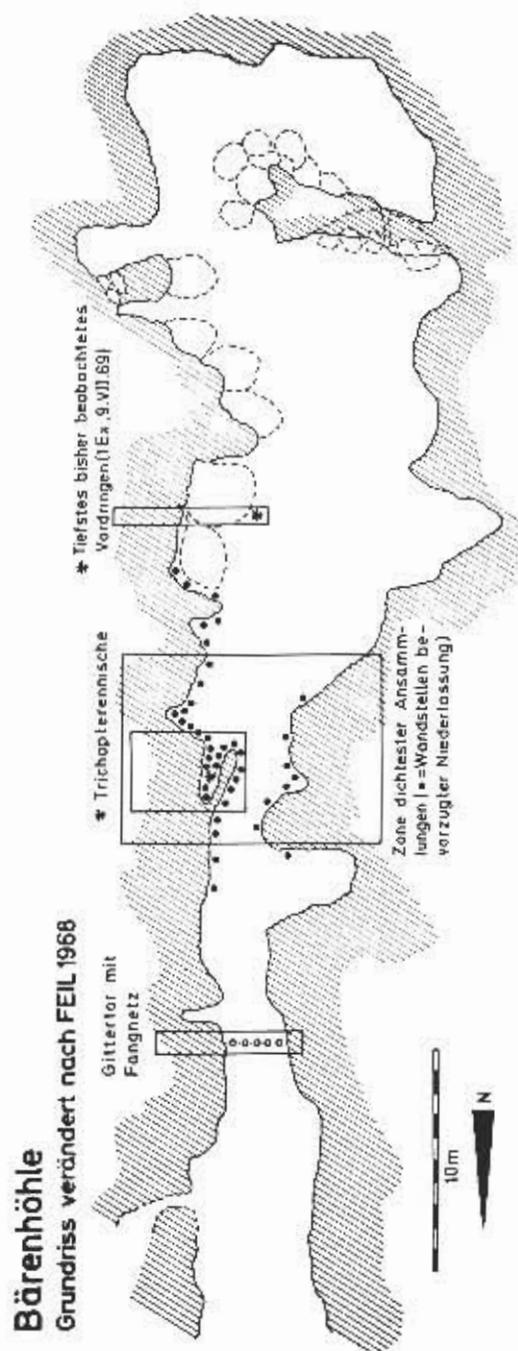


Abb. 2. Grundriss der Bärenhöhle mit eingezeichneten Trichopteren-Fundplätzen.

ergebnisreichen Urgeschichtsforschungen im Lonetal begründet wurden (vgl. Fraas 1862; Wetzel 1958; Lehmann 1960).

Kurz hinter dem etwa 5 m breiten und 3,30 m hohen Portal steigt die Höhlendecke zu einer 7 m hohen Kuppel auf, an deren linker Wand eine zweite Tagöffnung durchgebrochen ist. Zum Schutz gegen wilde "Ausgräber" wurde im rückwärtigen Eingangsteil ein massives Gittertor angebracht (vgl. Abb. 2), das eine ungehinderte Zu- und Abwanderung von Höhlentieren ermöglicht und gleichzeitig die ungestörte Durchführung der Trichopteren-Zählungen und der Markierungsversuche gewährleistet. Wenige Meter nach diesem Eisengitter öffnet sich links hinter einer vorspringenden Felsnase eine 2,90 m lange, vorne etwa 1,40 m breite und ebenso hohe, sich nach rückwärts verengende Nische, die während der Wintermonate von zahlreichen Dipteren [*Culex pipiens* L., *Scolioctenra villosa* (MEIG.)] sowie von vereinzelt Schmetterlingen [*Triphosa dubitata* L., *Scoliopteryx libatrix* (L.)] aufgesucht wird. Zur Sommerzeit ist diese Höhlung "Hauptversammlungsort" von Dutzenden, ja sogar Hunderten von Trichopteren, so dass sie die Bezeichnung "Trichopterennische" erhielt (vgl. Abb. 2). Auch die anschließende Höhlenwand mit teils glatten, teils ausgekolkten oder von Spalten durchbrochenen Flächen zeigt eine auffallende Häufung von einzelnen oder kopulierenden Köcherfliegen, etwa bis zur Höhe der ersten Versturzbücke. Auf der rechten, der Trichopterennische gegenüberliegenden Seitenwand wurden vergleichsweise bedeutend weniger Köcherfliegen angetroffen; auch dringen die Tiere hier nicht so weit ins Dunkel der anschließenden grossen Halle vor.

Die durchgeführten Temperatur- und Feuchtigkeitsmessungen ergaben folgende Werte (Tab. 2):

Tab. 2. Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsmessungen in der Bärenhöhle (Durchschnittswerte aus jeweils 5-10 monatlichen Messungen von 1970 und 1971, vorgenommen mit einem Aspirationspsychrometer).

	Gittertor		Trichopte- rennische		Große Halle	
	Temp. °C	% relative Luft- feuchte	Temp. °C	% relative Luft- feuchte	Temp. °C	% relative Luft- feuchte
März	2,2	41,0	6,4	90,0	7,9	95,8
April	7,8	68,3	6,9	85,5	8,2	91,8
Mai	8,8	64,8	8,4	83,3	8,5	89,5
Juni	8,6	73,8	8,3	83,6	8,8	89,8
Juli	11,5	80,0	9,9	83,0	9,7	93,0
August	13,3	73,9	10,2	82,6	9,8	89,0
September	8,0	71,0	9,0	83,5	9,1	89,2
Oktober	6,0	66,0	8,2	82,9	9,0	92,0

Interessant ist in diesem Zusammenhang, dass in dem unmittelbar neben der Bärenhöhle gelegenen und ebenfalls nordexponierten Stadel – einer Höhle mit einer Gesamtlänge von rund 70 m und vergleichbaren Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsverhältnissen – während des gesamten Untersuchungszeitraumes nur eine einzige Trichoptere (vgl. Tab. 1) angetroffen wurde.

#### ZUSAMMENHANG ZWISCHEN WASSERFÜHRUNG DER LONE UND EINFLUGRATE DER TRICHOPTEREN

Da sich einerseits die Entwicklung der Trichopteren im Wasser vollzieht, andererseits die Lone im höhlenreichen Mittel- und Unterlauf nur episodisch fließt, lag es nahe, gewisse Zusammenhänge zwischen jährlicher Wasserführung und jährlicher Einflugrate zu vermuten. Im genannten Untersuchungszeitraum zeigte die Lone folgende Fliess- und Trockenperioden (Mitt. von H. Binder und F. Laaber sowie eigene Beobachtungen):

- 1967: Bis Monat September von Urspring bis Lontal wasserführend, anschließend ab Versickerungsstelle Breitingen trocken.
- 1968: Ab Mitte Januar 1968 bis Anfang Januar 1969 das ganze Tal durchfließend.
- 1969: Ab Mitte Januar aktiv bis Ende September/Anfang Oktober.
- 1970: Von Anfang Februar bis Mitte Dezember von Urspring bis Lontal wasserführend.
- 1971: Ende März floss die Lone etwa bis in Höhe Bärenhöhle und pendelte dann – von Trockenzeiten unterbrochen – wochenlang zwischen Bocksteinhöhle und Vogelherdhöhle. Ende August/Anfang September floss in Höhe der Bocksteinhöhle kein Wasser mehr.
- 1972: Von Januar bis November reichte das Wasser der Lone nur bis zur Bocksteinbrücke oder höchstens 300 m weiter talabwärts. Ende November war der Fluss – trotz ausgiebiger Regen- und Schneefälle – wieder zurückgewichen.

Setzt man diese Unterschiede in der Wasserführung der Lone in Beziehung zu den im gleichen Zeitraum durchgeführten Trichopterenzählungen, so zeichnet sich eine recht deutliche Parallelität ab. Allerdings können die in Tab. 3 zusammengestellten Ergebnisse der Jahre 1967 und 1968 nur annähernd mit denen der folgenden Jahre verglichen werden, da die Beobachtungen zunächst nur auf die Trichopterenrische beschränkt waren (vgl. Abb. 2 sowie Dobat 1969 und Laaber 1970).

Erst bei den Zählungen von 1969 bis 1972 wurde eine vollständige Erfassung der Trichopteren in der **ganzen** Höhle versucht (vgl. Abb. 3-5).

**Ergebnisse:** Die Einflugrate von 1967 – mit einer Trockenperiode der Lone ab September – liegt insgesamt unter der des Jahres 1968, in dem die Lone ununterbrochen floss (vgl. Tab. 3). Den relativ hohen Einflugzahlen der Jahre

Tab. 3. Anzahl der 1967 und 1968 in der "Trichopterenische" der Barenhöhle gezählten Köcherfliegen und ihre Verteilung auf die einzelnen Monate.

Monat	Tag	1967		Tag	1968	
		Zahl der Einzel-tiere	Zahl der Paare in Copula		Zahl der Einzel-tiere	Zahl der Paare in Copula
Januar bis April	—	0	0	—	0	0
Mai	15. V.	3	0	1., 5., 11., 15., 18. V.	0	0
	—	—	—	24. V.	15	0
	31. V.	15	0	—	—	—
Juni	—	—	—	1. VI.	22	5
	—	—	—	8. VI.	20	7
	14. VI.	30	11	15. VI.	32	12
	21. VI.	40	17	24. VI.	63	29
Juli	2. VII.	200	40	1. VII.	136	39
	—	—	—	9. VII.	206	45
	17. VII.	120	43	15. VII.	214	53
	—	—	—	20. VII.	182	53
	—	—	—	27. VII.	181	40
	29. VII.	27	6	31. VII.	27	5
August	9. VIII.	15	5	7. VIII.	21	4
	—	—	—	15. VIII.	4	1
September	13. IX.	8	1	—	—	—
	—	—	—	20. IX.	1	0
Oktober	3. X.	10	3	—	—	—
November bis	7. XI. bis	0	0	—	—	—
Dezember	20. XII.	—	—	—	—	—

1969 (Abb. 3) und 1970 (Abb. 4) – mit einer nahezu kontinuierlichen Aktivität des Flusses – stehen die auffallend niedrigen Trichopterenzahlen von 1971 gegenüber (Abb. 5). Dieses ausgesprochen trockene Jahr bewirkte eine sehr unregelmässige, von längeren Trockenzeiten unterbrochene Wasserführung der Lone, die sich auf die zahlenmässige Entwicklung der Trichopterenlarven ungünstig auswirkte.

Ein Ergebnis, das auch durch die abschliessenden Flussbeobachtungen und Trichopterenzählungen von 1972 – einem ebenfalls relativ niederschlagsarmen Jahr – bestätigt wird: 10. V.: 4 Einzeltiere + 1 Paar; 17. V.: 1 + 0; 31. V.: 5 + 1; 7. VI.: 5 + 2; 14. VI.: 1 + 0; 17. VI.: 1 + 0; 21. VI.: 1 + 0; 23. VI.: 5 + 2; 28. VI.: 7 + 3; 5. VII.: 9 + 3; 10. VII.: 8 + 3; 19. VII.: 8 + 4; 26. VII.: 3 + 1; 2. VIII.: 5 + 1; 8. VIII.: 0; 15. VIII.: 4 + 1; 19. VIII.: 5 + 1; 13. IX.: 2 + 0.

Für den Zusammenhang zwischen Wasserführung und Einflugrate lässt sich nach den bisherigen Erkenntnissen folgendes Schema aufstellen:

Kontinuierliche Wasserführung

ungestörte Larvenentwicklung

hohe Einflugrate

intermittierende Wasserführung

gestörte Larvenentwicklung

niedrige Einflugrate

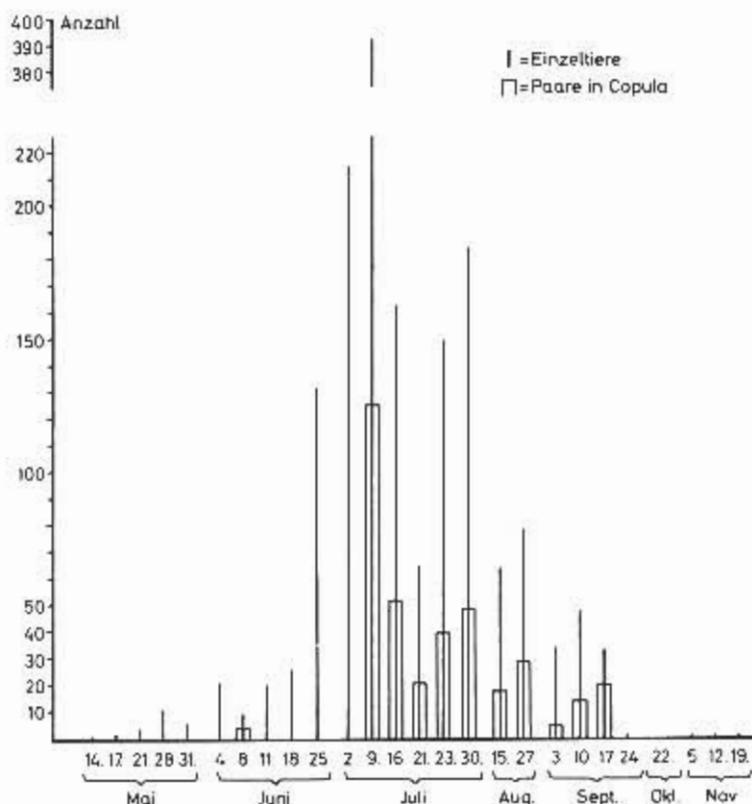


Abb. 3. Gesamtzahl der 1969 in der Bärenhöhle gezählten Trichopteren und ihre Verteilung auf die einzelnen Monate.

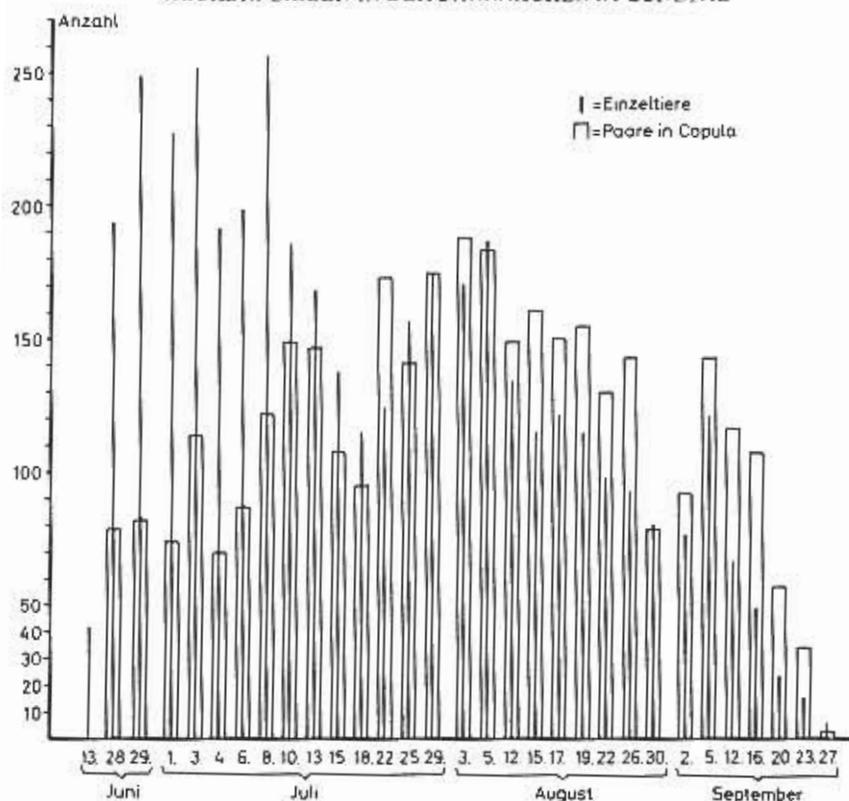


Abb. 4. Gesamtzahl der 1970 in der Bärenhöhle gezählten Trichopteren und ihre Verteilung auf die einzelnen Monate.

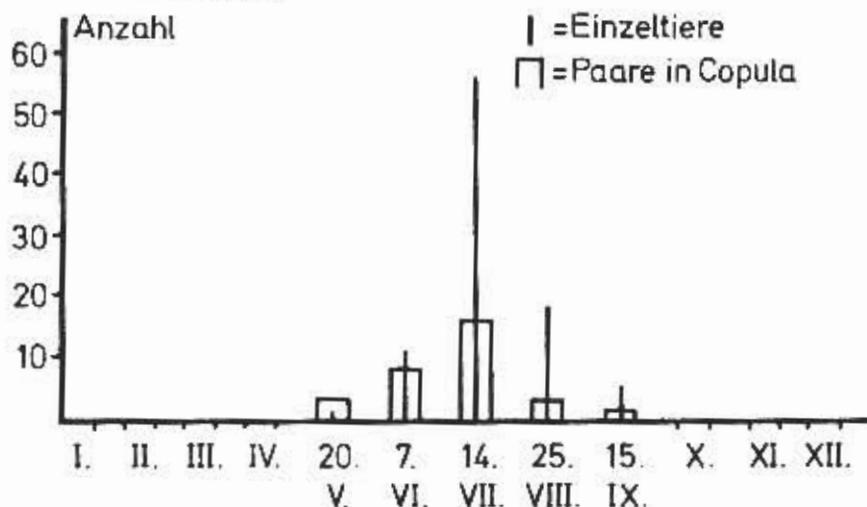


Abb. 5. Gesamtzahl der 1971 in der Bärenhöhle gezählten Trichopteren und ihre Verteilung auf die einzelnen Monate.

## DER HÖHLENAUFENTHALT DER TRICHOPTEREN

**A. Die "Anlockungsfaktoren"**

Ohne Zweifel sind es die besonderen klimatischen Verhältnisse im Höhlenbiotop, die den aktiven Einflug der Trichopteren während der Sommermonate auslösen oder zumindest begünstigen. Allerdings werden die in Frage kommenden Faktoren – Dunkelheit, Feuchtigkeit und Temperatur – von den einzelnen Autoren unterschiedlich bewertet. So betrachtet Ulmer (1925, S. 28) die **Dunkelheit** als Hauptfaktor für den Höhlenbesuch:

"Einen höheren Grad von Dunkelheit, als dichtes Gebüsch zu erzeugen vermag, gewähren sicherlich die Höhlen im Gebirge, und so ist es nicht zu verwundern, dass man in ihnen fast stets gewisse Trichopteren-Arten findet, ohne dass diese ihre Entwicklung in der Höhle selbst durchliefen..."

Chappuis (1930, S. 190) hingegen vermutet in der erhöhten **Luftfeuchtigkeit** der Höhlen das auslösende Moment:

"Wahrscheinlich werden sie durch die der Höhle entströmende feuchte Luft angezogen und fliegen in die Höhle hinein in der Meinung, dort ein günstiges Gewässer für die Laichlage zu finden. Einmal in der Höhle, sind sie wie in einer Falle gefangen; sie sitzen, durch die niedere Temperatur gelähmt, an den Wänden und verenden nach einiger Zeit. Sehr oft kommen kopulierende Pärchen vor. Aber mit dieser Erklärung ist die Frage, warum es stets die gleichen Arten sind, die in Höhlen angetroffen werden, noch nicht beantwortet."

Eine entsprechende Auffassung vertritt auch Jeannel (1943, S. 230):

"On peut en effet supposer que les Trichoptères, qui pondent dans les eaux vives et sont guidés dans leurs déplacements vers les lieux de ponte par leur hygrotropisme positif, soient trompés par l'humidité se dégageant des orifices des grottes et se trouvent comme pris dans un piège. Leur photophilie les empêche de s'enfoncer dans les régions obscures, leur hygrotropisme leur ôte la possibilité de s'évader au dehors et ils restent accrochés aux parois dans la pénombre. Ils s'accouplent dans la grotte et on les trouve souvent *in copula* sur les parois; mais ils sont condamnés à mourir sans descendance, car aucun endroit favorable ne leur est offert pour déposer leurs oeufs." "... le grand nombre de cadavres de Phryganes qu'on trouve souvent sur les parois, ... atteste la fin misérable qui les attend inmanquablement."

In neuerer Zeit wird von verschiedenen Autoren auf die Bedeutung der **Temperatur** als "Anlockungsfaktor" für die Trichopteren hingewiesen. Jedoch liegt auch hier noch kein klares Meinungsbild vor. Während z. B. Bournaud et Bouvet (1969, S. 144) die **n i e d e r e n** Sommertemperaturen von 1-6 Grad C in den Höhlen von Chartreuse (Frankreich) anführen: "Cela montre que les Trichoptères supportent fort bien et même pourraient être attirés par les basses températures pendant la saison chaude", äussert Malicky (1971 b, S. 72) die Vermutung, dass zumindest in der genauer untersuchten Eisensteinhöhle (Österreich) "... die konstant **h o h e** Lufttemperatur von 13°C eine wichtige Rolle spielen" könnte.

Genauere Untersuchungen darüber, welcher Einzelfaktor oder welche Faktorenkombination die Köcherfliegen in die Höhlen führt, fehlen bis jetzt. Warum meiden z. B. die Trichopteren bestimmte Höhlen (wie den Stadel im Lonetal), während sie andere von etwa gleicher Grösse und entsprechenden klimatischen Bedingungen deutlich bevorzugen? Diese Frage wird noch interessanter, wenn man bedenkt, dass der Höhlenaufenthalt ja keineswegs obligatorisch ist und

längst nicht alle Exemplare troglophiler Trichopterenarten eine Höhle aufsuchen; eine Tatsache, auf die auch Bouvet (1971, S. 47) hinweist.

Gesichert erscheint nach den vorliegenden Beobachtungen, denen auch die Befunde in den Lonetalhöhlen entsprechen, dass dynamisch bewetete Höhlen mit gewissen Luftzirkulationen (z. B. Vogelherdhöhle) oder zu kleine Höhlen (z. B. Salzhöhle, Fohlenhaushöhlen, Bamberger Höhle) nicht oder nur selten von Trichopteren aufgesucht werden (vgl. Tab. 1). Offensichtlich bevorzugen sie größere Höhlen oder zumindest Höhlenteile mit ausgeglichenen, nur geringen Schwankungen unterworfenen Klimabereichen (relativ niedrige Temperatur, verhältnismäßig hohe Luftfeuchtigkeit), die nicht allzuweit vom Eingang entfernt liegen dürfen.\* Darauf deutet auch die auffallende Häufung der Köcherfliegen in der geschützten Trichopterenische und im anschließenden Wandbereich der Bärenhöhle (vgl. Abb. 2).

Wenn auch hinsichtlich der auslösenden oder begünstigenden Faktoren des Trichoptereinfluges noch weitgehend Unklarheit besteht, so kennt man heute doch recht gut den Grund ihres Höhlenaufenthaltes: die Durchführung einer Diapause.

### B. Die Diapause

Beim Studium der Entwicklungszyklen verschiedener, durchweg oberirdisch lebender *Limnephilus*-, *Grammotaulius*- und *Nannophryganea*-Arten gelangten Novák und Sehna (1965, S. 434) zu dem Ergebnis, "... dass die Arten, deren Larven sich in periodischen Gewässern entwickeln, die Sommerperiode als sexualinaktive Imagines überleben. Die Gonaden der Weibchen reifen erst Ende Sommer und die Eier können erst im August bis Oktober abgelegt werden. Während der Sommerperiode leben die Imagines meistens versteckt an den Waldrändern... Wir sind der Meinung, dass die Entwicklung mit der Diapause in der Sommerperiode für alle Trichopteren, deren Larven in periodischen Gewässern leben, charakteristisch ist. Die Diapause ermöglicht diesen Arten die Dürreperiode in den Sommermonaten, bei welcher fast alle periodischen Wasserreservoir austrocknen, zu überleben."

Entsprechende Verhältnisse gelten für die cavernicolen Trichopteren: Bouvet (1971) gelang der Nachweis, dass die Ovarien verschiedener *Micropterna*- und *Stenophylax*-Arten zu Beginn des Höhleneinflugs noch weitgehend unentwickelt sind. Erst während des Aufenthaltes im subterranean Bereich – besonders zwischen Ende August und Oktober – erfolgt die Reifung der Ovocyten. Bei der häufig schon vor der Ovarienreife stattfindenden Kopulation überträgt das Männchen eine Spermatophore, ein Vorgang, der offenbar keinen Einfluss auf die Dauer der Ovarien-Diapause ausübt.

Durch Markierungsversuche mit farbigem Nagellack und mit radioaktiven Elementen gelang Bouvet (1971) ausserdem der Nachweis, dass die weiblichen Imagines nach der Ovarienreife die Höhlen wieder verlassen und geeignete oberirdische Gewässer zur Eiablage aufsuchen (vgl. auch Bouvet 1972). Der Höhlenaufenthalt der Trichopteren bedeutet also keineswegs einen "erreur de l'instinct" (Jeannel 1943, S.

\* Trichopterenfunde aus großen Höhlentiefen – bis 178 m vom Eingang entfernt (Bournaud 1971, S. 196) – gehören mit Sicherheit zu den Ausnahmen.

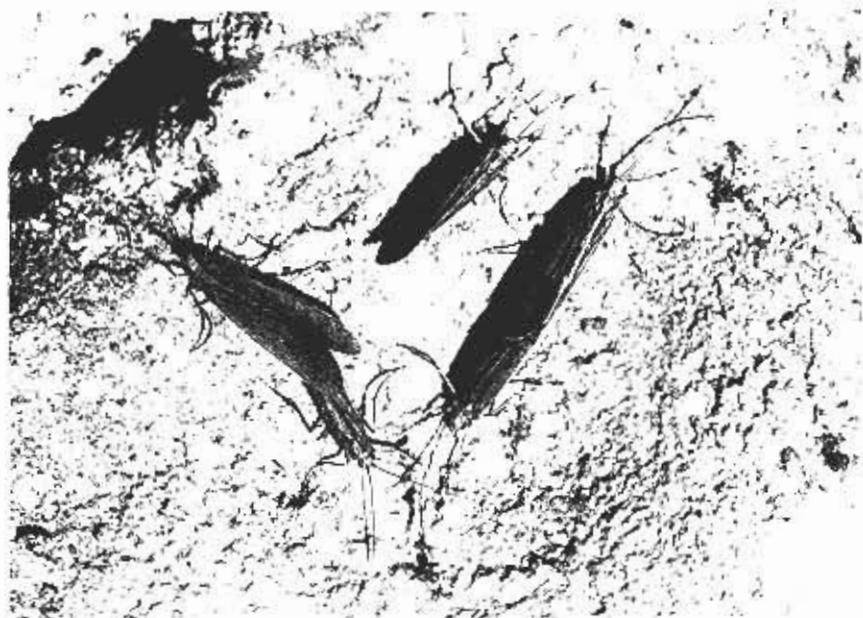


Abb. 6. Köcherfliegen (1 Einzeltier, 2 kopulierende Paare) in der "Trichopterenische" der Bärenhöhle (5. IX. 1970).

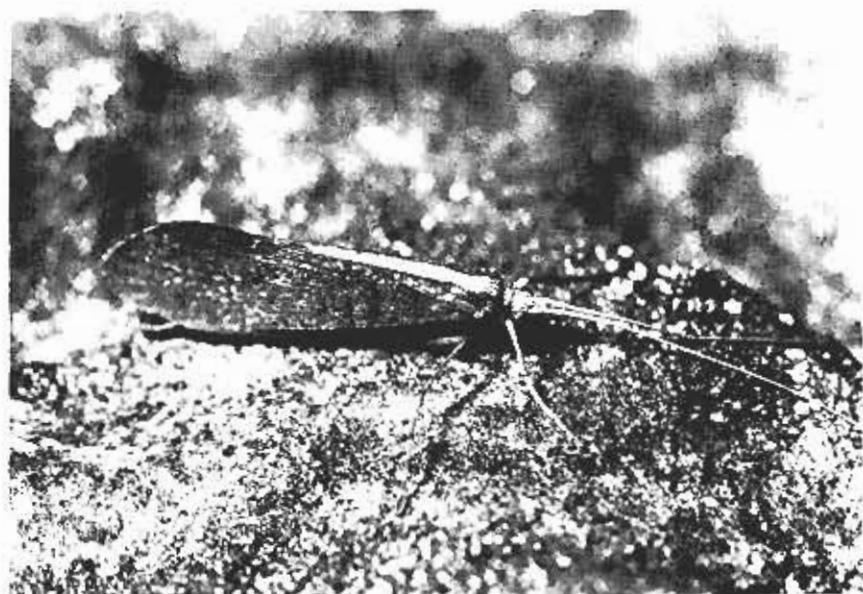


Abb. 7. Einzelne Trichopteren in der typischen Ruhestellung während der Diapause (Bärenhöhle, 13. VI. 1970).

230) oder ein in eine Sackgasse führendes und ohne Nachkommenschaft endigendes Fehlverhalten, wie aus den früheren Beobachtungen geschlossen worden ist! Im unterirdischen Milieu finden die Köcherfliegen während ihrer Diapause und der Kopulationsphase geeignete Lebensbedingungen, wie sie während der trockenen und heißen Sommermonate an der Erdoberfläche kaum anzutreffen sind.

Abgesehen von der Ovarienreife und den Kopulationen handelt es sich um eine relativ inaktive Phase der Tiere: Sie sitzen nach eigenen Beobachtungen oft viele Tagen oder Wochen unbeweglich an den Höhlenwänden (vgl. Abb. 6 und 7) und sind zum Teil reichlich mit Kondenswassertropfen bedeckt. Die Feststellung von Bournaud (1971, S. 204), dass die Kopulationsdauer der Paare oft mehrere Wochen betragen kann, konnte durch Beobachtungen in der Bärenhöhle ebenso bestätigt werden wie die Angabe von Bouvet (1971, S. 46), wonach während des Höhlenaufenthaltes keinerlei Nahrungsaufnahme stattzufinden scheint. Die in der Bärenhöhle auch mehrfach zur Abend- oder Nachtzeit durchgeführten Zählungen ergaben überdies keinen Anhaltspunkt dafür, dass die Trichopteren während ihrer Diapause die Höhle verlassen.

Hinsichtlich der Mortalität cavernicoler Trichopteren ergeben sich in den einzelnen Höhlengebieten bemerkenswerte Unterschiede. So wurde z.B. von französischen (Jeannel 1943; Bournaud 1971; Bouvet 1971 u.a.) und österreichischen Autoren (Malicky 1971 b) wiederholt auf zahlreiche Funde von toten Köcherfliegen bzw. deren Flügelresten hingewiesen, während in den Höhlen der Schwäbischen Alb nur selten Trichopterenleichen oder -flügel vorkommen (nach den Feststellungen in der Bärenhöhle höchstens 1-2% der Individuen!). Als mögliche Feinde kämen verschiedene Spinnen [*Meta menardi* (LATR.), *Meta merianae* (SCOP.), *Nesticus vellulanus* (CLERCK) THORELL u.a.], der häufige Weberknecht *Amilenus aurantiacus* (SIMON), der Siebenschläfer *Glis glis* (L.) oder Mäuse in Betracht, jedoch fehlen im Untersuchungsgebiet bisher entsprechende Beobachtungen.

### C. Die Dauer des Höhlenaufenthaltes

Aus den wöchentlichen oder monatlichen Zählungen der Jahre 1967 bis 1972 in der Bärenhöhle konnte

1. der Beginn des Trichopteren-Einfluges (meist im Monat Mai),
  2. die Anzahl der jeweils anwesenden Eintiere und kopulierenden Paare mit ihren zahlenmässigen Maxima (meist im Juli),
  3. das Einsetzen des Ausfluges (meist ab Ende Juli/August) und
  4. das Ende des Höhlenaufenthaltes (meist September/Oktober)
- abgelesen werden (vgl. Tab. 3 und 4 sowie Abb. 3, 4 und 5). Genauere Aussagen über die Aufenthaltsdauer der Tiere, über ihre Kopulationsneigung sowie über die Einflug- bzw. Ausflugsrate waren jedoch nicht möglich. Zur Klärung dieser Fragen wurden daher im Jahre 1970 in der Bärenhöhle zwei Markierungsversuche durchgeführt (vgl. Tab. 4):

Am 28. Juni wurden alle auffindbaren Eintiere sowie sämtliche kopulierenden Individuen am rechten Flügel (von hinten betrachtet) mit einem schwarzen Tuschefleck (Marke: Pelikan "SCRIBTOL") und am 4. Juli ebenfalls alle unmarkiert angetroffenen — also inzwischen neu zugewanderten oder am 28. Juni überse-

Tab. 4. Ergebnisse der 1970 in der Bärenhöhle durchgeführten Trichopterenmarkierungen und -zählungen.

1970	Broschtag	Einreihere unmarkiert	Einreihere schwarz markiert	Einreihere mit markiert	Paare in Kopula		Paare mit 1 schwarzen Markierung	Paare mit 1 roten Markierung	Paare mit 1 schwarzen und 1 roten Markierungen	Paare mit 2 schwarzen Markierungen	Paare mit 2 roten Markierungen
					ohne Markierung	Markierung					
7. Januar											
30. Mar.											
13. Juni	43				79 (138)		7 (14)	7 (7)		2 (4)	
26. Juni	164				73 (146)					0	
1. Juli	139	88			54 (108)	20 (40)	20 (20)				8 (16)
3. Juli	179	74			75 (150)	31 (62)	31 (31)				8 (16)
4. Juli	147	45			46 (92)	16 (32)	16 (16)				7 (14)
6. Juli	121	33	95		46 (92)	16 (32)	16 (16)		15 (30)	15 (15)	1 (6)
8. Juli	163	40	57		72 (144)	16 (36)	18 (18)		22 (44)	22 (22)	3 (6)
10. Juli	123	27	86		104 (208)	16 (36)	18 (18)		15 (30)	15 (15)	4 (8)
13. Juli	147	13	9		113 (226)	4 (8)	4 (4)		11 (22)	11 (11)	3 (6)
15. Juli	90	18	86		89 (178)	6 (12)	6 (6)		4 (8)	4 (4)	2 (4)
18. Juli	71	20	34		73 (146)	7 (14)	7 (7)		1 (2)	1 (1)	4 (8)
22. Juli	86	18	26		144 (288)	6 (12)	6 (6)		13 (26)	13 (13)	4 (8)
25. Juli	103	30	26		117 (234)	8 (16)	8 (8)		6 (12)	6 (6)	2 (4)
29. Juli	124	24	27		146 (292)	6 (12)	6 (6)		9 (18)	9 (9)	3 (6)
3. Aug.	129	18	24		159 (318)	10 (20)	10 (10)		9 (18)	9 (9)	5 (10)
5. Aug.	149	19	19		159 (318)	10 (20)	10 (10)		4 (8)	4 (4)	3 (6)
12. Aug.	201	15	28		130 (260)	10 (20)	10 (10)		3 (6)	3 (3)	2 (4)
15. Aug.	85	18	12		131 (262)	15 (30)	15 (15)		7 (14)	7 (7)	5 (10)
17. Aug.	98	14	19		128 (256)	12 (24)	12 (12)		7 (14)	7 (7)	0
19. Aug.	96	15	4		130 (260)	12 (24)	12 (12)		9 (18)	9 (9)	0
22. Aug.	77	13	5		124 (248)	11 (22)	11 (11)		7 (14)	7 (7)	0
26. Aug.	71	11	12		123 (246)	12 (24)	12 (12)		7 (14)	7 (7)	0
30. Aug.	61	9	19		65 (130)	9 (18)	9 (9)		4 (8)	4 (4)	0
2. Sept.	78	12	6		78 (156)	8 (16)	8 (8)		6 (12)	6 (6)	0
5. Sept.	104	13	4		127 (254)	12 (24)	12 (12)		3 (6)	3 (3)	0
12. Sept.	55	6	5		106 (212)	11 (22)	11 (11)		2 (4)	2 (2)	0
16. Sept.	43	5	7		100 (200)	6 (12)	6 (6)		1 (2)	1 (1)	0
20. Sept.	20	1	2		53 (106)	2 (4)	2 (2)		0	0	0
23. Sept.	14	0	6		34 (68)	0	0		0	0	0
27. Sept.	6	0	6		2 (4)	0	0		0	0	0

henen – Trichopteren mit einem roten Tuschefleck markiert. Das Auftragen der Tusche erfolgte mit Hilfe eines kleinen Pinsels teils unmittelbar auf die träge an der Höhlenwand sitzenden Tiere, teils erst nach deren Einfangen mit der Hand, wobei leider in den meisten Fällen eine Trennung kopulierender Paare nicht zu vermeiden war. Die Tuschemarkierungen erwiesen sich als gut geeignet und relativ haltbar; zwar nahm die Intensität beider Farben allmählich ab, doch war die unterschiedliche Kennzeichnung noch am 20. September deutlich zu erkennen.

Bei beiden Markierungen wurde eine möglichst vollständige Erfassung aller vorhandenen Köcherfliegen versucht. Das gelang jedoch nicht immer, da sich verschiedentlich Einzeltiere und Paare in unzugängliche, schmale Spalten zurückgezogen hatten und dadurch nicht erreicht oder einfach übersehen wurden. Aus diesen Gründen ist bei den in Tabelle 4 zusammengefassten Zählergebnissen eine gewisse Fehlerquote zu berücksichtigen. Ausserdem muss bei der Bewertung der in den folgenden Abbildungen dargestellten Resultate beachtet werden, dass die Trichopteren der Bärenhöhle nur pauschal erfasst sind – in erster Linie also *Micropterna nycterobia* und *Stenophylax permustus*, die zahlenmässig im Vergleich zu den anderen Arten deutlich überwiegen (vgl. Tab. 1).

Betrachtet man die Gesamtzahl der vom 13. Juni bis zum 27. September 1970 in der Bärenhöhle gezählten Trichopteren (Einzelindividuen und kopulierende Tiere), so ergibt sich folgendes Bild (Abb. 8).

Zwischen dem 13. und 28. Juni beginnt ein sehr starker Einflug, der sich – mit Unterbrechungen – während des Monats Juli fortsetzt und am 5. August sein zahlenmässiges Maximum erreicht. Die anschliessend einsetzende, bis zum 30. August andauernde Abwanderung wird von einer zweiten Einflugperiode abgelöst. Ab dem 5. September beginnt der kontinuierliche und endgültige Ausflug der Trichopteren zu ihren oberirdischen Eiablageplätzen.

Sowohl bei den schwarz als auch bei den rot gekennzeichneten Tieren ist in den ersten Tagen nach dem jeweiligen Markierungsdatum eine sehr starke Abnahme zu beobachten. Das deutet darauf hin, dass viele dieser Köcherfliegen infolge der Störung ihre Diapause abbrechen und vorzeitig die Höhle verlassen (Tiefpunkte am 29. Juni bzw. 6. Juli). Andere verkriechen sich offenbar in enge Schlupfwinkel, aus denen sie nach 5-6 Tagen wieder hervorkommen; dafür sprechen jedenfalls die anschliessend wieder leicht ansteigenden Zahlen der markierten Exemplare mit Maxima am 3. bzw. 8. Juli. Nicht völlig auszuschliessen ist natürlich auch die Rückkehr einzelner abgewanderter Trichopteren. Der verbleibende, nur allmählich ausfliegende Restbestand markierter Tiere hält sich während der Monate Juli und August in der Bärenhöhle auf, bis am 23. September auch die letzte gekennzeichnete Trichoptere die Höhle verlassen hat. Am 20. September waren noch 3 schwarz sowie 4 rot markierte Köcherfliegen angetroffen worden, so dass die maximale Aufenthaltsdauer im ersten Fall 85, im zweiten 79 Tage betrug!

Eine Untersuchung der Kopulationsneigung sämtlicher Trichopteren der Bärenhöhle (vgl. Abb. 4) ergibt, dass zunächst die Einzeltiere noch deutlich überwiegen. Wenige Tage nach dem Einflug beginnt jedoch bereits die Paarbildung, die etwa Mitte Juli einen ersten kleineren, gegen Ende Juli/Anfang August einen zweiten absoluten Höhepunkt erreicht. In der zweiten Augushälfte lässt die Kopu-

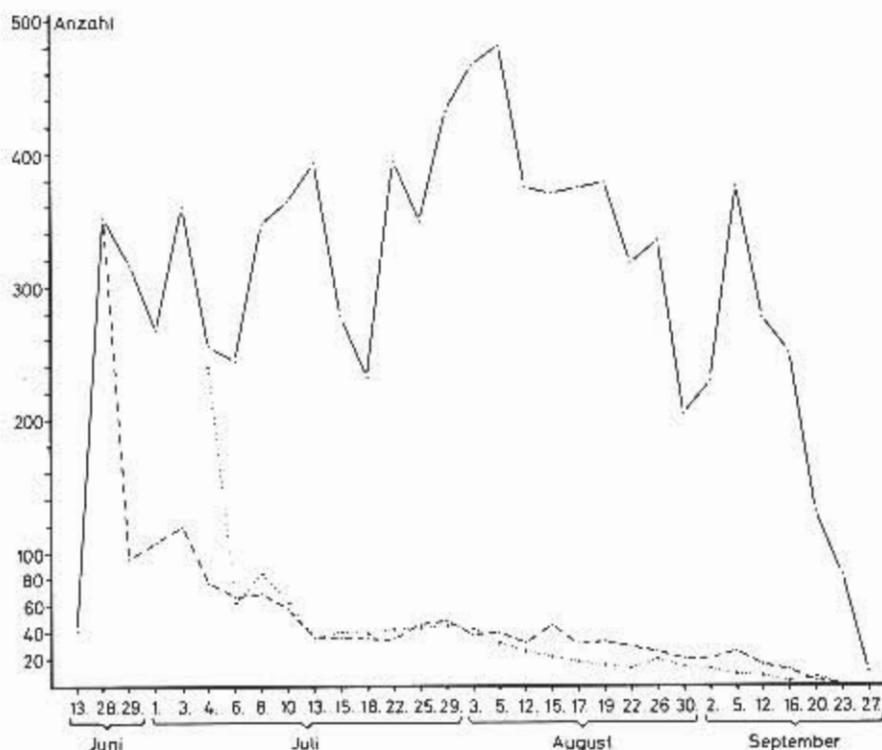


Abb. 8. Gesamtzahl der 1970 in der Bärenhöhle gezählten Trichopteren (Einzeltiere und an Kopulationen beteiligte Tiere):

— = unmarkiert; --- = schwarz markiert; ···· = rot markiert.

lationsneigung nach, steigert sich dann Anfang September zu einem dritten Höhepunkt und fällt anschließend stark ab. Am 2. Oktober hatten auch die letzten zwei kopulierenden Paare vom 27. September die Höhle verlassen (vgl. Tab. 4).

Ähnliche Verhältnisse zeigt die Paarbildung der **unmarkierten** Köcherfliegen, die ja den Hauptanteil der Trichopterenpopulation bilden (vgl. Abb. 9): Während Ende Juni/Anfang Juli noch die Anzahl der Einzeltiere überwiegt, nimmt die Kopulationsneigung ab dem 6. Juli sprunghaft zu. Die Paarbildung erreicht vom 10. - 13. Juli ein erstes, zwischen dem 18. Juli und dem 30. August ein zweites sowie Anfang/Mitte September ein drittes und letztes Maximum.

Näheren Aufschluss über die Kopulationsneigung gibt eine Untersuchung der schwarz und rot markierten Köcherfliegen:

Am 28. Juni wurden insgesamt 352 Trichopteren schwarz gekennzeichnet: 194 Einzeltiere und 158 kopulierende Exemplare (= 79 Paare). Infolge dieses störenden Eingriffes waren am darauffolgenden Tag nur noch 85 Einzeltiere sowie 2 Paare

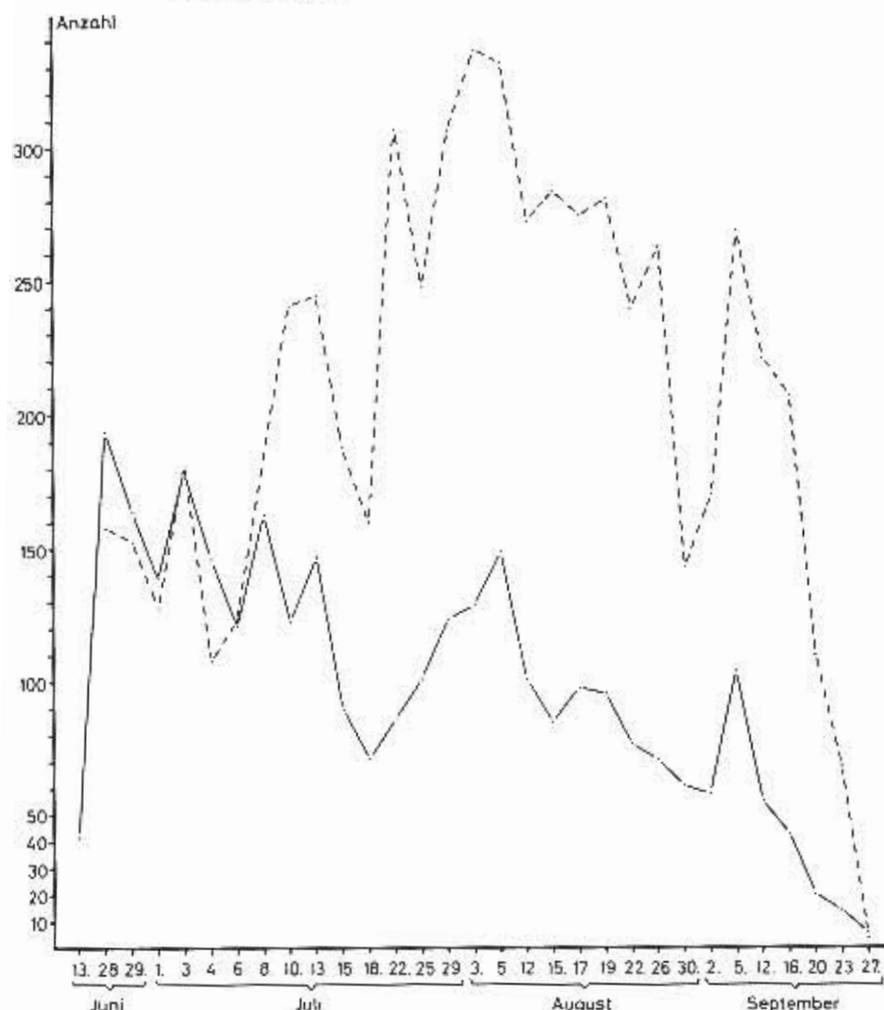


Abb. 9. Gesamtzahl der 1970 in der Bärenhöhle gezählten Trichopteren:

- = unmarkierte, nicht an Kopulationen beteiligte Einzeltiere;  
 --- = unmarkierte, an den verschiedenen Kopulationsmöglichkeiten (unmarkiert x unmarkiert, unmarkiert x schwarz, unmarkiert x rot) beteiligte Tiere.

mit je einer schwarzen Markierung in der Höhle anzutreffen (vgl. Tab. 4). Jedoch hatten sich bereits 7 gezeichnete Tiere mit neuen, unmarkierten Partnern verbunden. Diese Kombinationsmöglichkeit (schwarz x unmarkiert) erreichte in den ersten Julitagen ihren zahlenmässigen Höhepunkt, liess in der zweiten Julihälfte nach, nahm dann jedoch während des Monats August wieder zu. Die letzten zwei derartigen Paare wurden am 20. September angetroffen, drei Tage später hatten sie bereits die Höhle verlassen (vgl. Abb. 10).

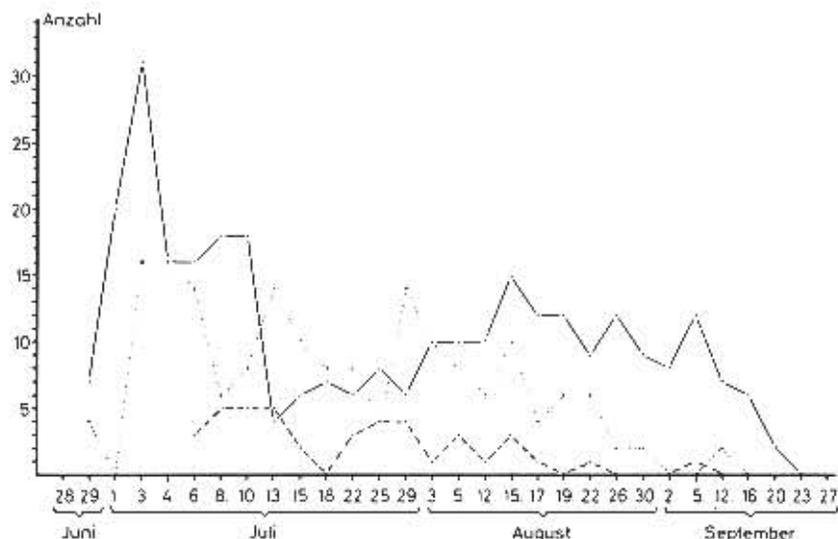


Abb. 10. Anteil der am 28. Juni 1970 schwarz markierten Trichopteren an den 3 verschiedenen Kopulationsmöglichkeiten: — = schwarz markiert x unmarkiert; ... = schwarz markiert x schwarz markiert; - - - = schwarz markiert x rot markiert.

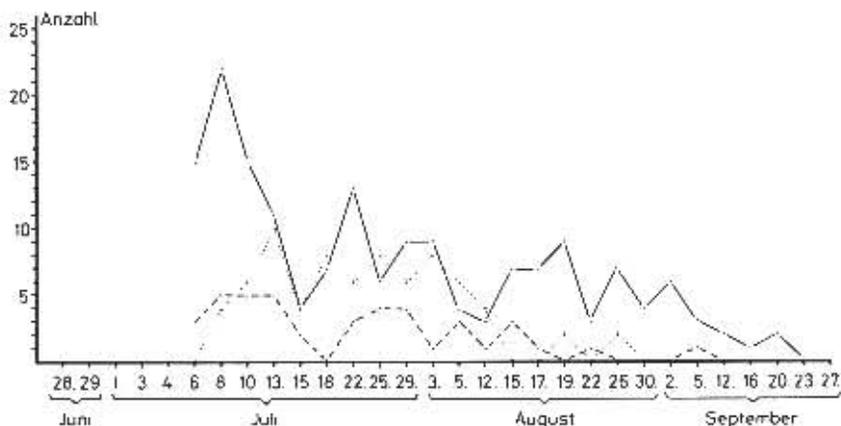


Abb. 11. Anteil der am 4. Juli 1970 rot markierten Trichopteren an den 3 verschiedenen Kopulationsmöglichkeiten: — = rot markiert x unmarkiert; ... = rot markiert x rot markiert; - - - = rot markiert x schwarz markiert.

Die Kombination schwarz x schwarz erreichte mit 8 Paaren Anfang Juli und mit jeweils 7 Paaren am 6., 13. und 29. Juli ihre Höhepunkte. Am 12. September wurde das letzte doppelt gezeichnete Paar gefunden.

Beim zweiten Markierungsversuch am 4. Juli wurden insgesamt 239 Köcherfliegen rot gekennzeichnet: 147 Einzeltiere und 92 kopulierende Exemplare (= 46 Paare). Auch in diesem Fall kam es zu einer starken Abwanderung, so dass am zweiten Tag nach der Markierung nur noch 45 Einzeltiere angetroffen wurden. Sämtliche rotmarkierten Paare hatten ihre Verbindung gelöst, jedoch waren bereits 15 gezeichnete Exemplare mit einem neuen unmarkierten Partner und 3 mit einem schwarz gekennzeichneten Tier verbunden (vgl. Tab. 4 und Abb. 11).

Die Paarkombination rot x unmarkiert erreichte am 8. Juli mit 22 Paaren ihren Höhepunkt und nahm an den darauffolgenden Tagen wieder ab. Während der zweiten Julihälfte und im Monat August schwankte die Zahl der angetroffenen Paare zwischen 3 und 13; die letzten zwei wurden am 20. September in der Höhle gefunden.

Auch die Kombination rot x rot hatte wenige Tage nach der Markierung ihren Maximalstand mit 5 Paaren erreicht. Bis zum 5. August wurden bei jedem Besuch 3-5 Paare mit Doppelmarkierung angetroffen; dann nahm ihre Zahl langsam ab (Beobachtung des letzten Paares am 26. August).

Zahlenmässig deutlich unter diesen aufgeführten vier Kombinationsmöglichkeiten lag die Paarbildung zwischen rot und schwarz markierten Tieren (vgl. Abb. 10 und 11). Sie erreichte am 8., 10. und 13. Juli mit jeweils 5 Paaren ein erstes und gegen Ende des gleichen Monats mit 4 Paaren ein zweites Maximum. Im August schwankte die Paarzahl zwischen 0 und 3; am 5. September wurde – nach einer mehrlägigen Beobachtungslücke – das letzte Paar angetroffen.

Diese Markierungsversuche bestätigen nicht nur das sehr frühe Einsetzen der Kopulationen (vgl. die Zählergebnisse der Jahre 1967-1969). Sie lassen darüberhinaus erkennen, dass die Trichopteren schon im Moment ihres Einfluges in die Höhlen kopulationsbereit sind, und nicht etwa diese Bereitschaft erst durch einen längeren Aufenthalt im Subterranbereich "erwerben". Noch nicht geklärt ist allerdings in diesem Zusammenhang der Beginn der Geschlechtsreife bei den männlichen Köcherfliegen.

Leider ermöglichen die Markierungen keine Aussagen über die Kopulationsdauer einzelner Paare, da ein einmaliger oder mehrfacher Partnerwechsel nicht ausgeschlossen werden kann. Hierzu wären individuelle Markierungen – etwa durch das Aufkleben von kleinen Nummernschildern – erforderlich, eine Methode, die jedoch infolge der oft hohen Trichopterenzahlen nahezu undurchführbar ist. Einen Hinweis auf eine relativ lange Kopulationsdauer gibt die zufällig erfolgte Doppelmarkierung eines Einzeltieres: Es erhielt am 28. Juni seine schwarze, am 4. Juli die rote Markierung und sass am 10. und 29. Juli sowie am 3. August an der linken Seitenwand der Trichopterenische, jeweils an der selben Stelle. Am 15. August – also nach insgesamt 49 Tagen Höhlenaufenthalt – wurde es erstmals in Kopula mit einem unmarkierten Tier beobachtet (etwa 50 cm vom ursprünglichen Platz entfernt), ebenfalls am 2. September und letztmalig, immer noch in Kopula, am 5. dieses Monats. Setzt man voraus, dass dieses doppelt markierte Exemplar die

eingegangene Paarbildung beibehielt, ergibt sich eine Kopulationsdauer von insgesamt 22 Tagen.

### ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Bärenhöhle – eine von zehn im episodisch wasserführenden Tal der Lone (Schwäbischer Jura) gelegenen Höhlen – dient als "Sommerquartier" von insgesamt zehn Trichopterenarten. Den zahlenmässig grössten Anteil bilden *Micropterna nycterothia* und *Stenophylax permistus*.

2. Von 1967 - 1972 in dieser Höhle durchgeführte Trichopterenzählungen und im gleichen Zeitraum vorgenommene Beobachtungen der Fliess- und Trockenperioden der Lone lassen erkennen, dass die Einflugrate der Köcherfliegen offenbar weitgehend von der Jahresaktivität des Flusses abhängt: Eine kontinuierliche Wasserführung ermöglicht eine ungestörte Larvenentwicklung und führt zu hohen Einflugzahlen, während sich eine intermittierende Wasserführung auf die Larvenentwicklung ungünstig auswirkt und eine niedrige Einflugrate zur Folge hat.

3. Die den aktiven Höhleneinflug der Trichopteren auslösenden oder begünstigenden Faktoren Dunkelheit, Feuchtigkeit oder Temperatur sowie die im Subterranbereich stattfindende Diapause werden kurz abgehandelt.

4. Dynamisch bewetterte oder zu kleine Höhlen werden nicht oder nur selten von Trichopteren aufgesucht; sie bevorzugen eindeutig grössere Höhlen mit ausgeglichenen Klimabereichen (relativ niedrige Temperatur, verhältnismässig hohe Luftfeuchtigkeit), die nicht allzuweit vom Eingang entfernt liegen.

5. Der Einflug der Trichopteren in die Bärenhöhle beginnt normalerweise im Monat Mai; bereits im Juli werden die meisten Einzeltiere und kopulierenden Paare angetroffen. Der Ausflug setzt gegen Ende Juli oder im August/September ein, die letzten Köcherfliegen verlassen die Höhle in der Regel im September oder Oktober.

6. Zwei im Jahre 1970 durchgeführte Markierungsversuche (am 28. Juni wurden alle in der Höhle angetroffenen Trichopteren mit einem schwarzen, am 4. Juli ebenfalls alle erreichbaren und noch unmarkierten Tiere mit einem roten Tuschefleck gekennzeichnet) gaben nähere Hinweise auf die Kopulationsneigung sowie auf die zeitliche Verteilung und die Anzahl von neuzufliegenden unmarkierten und ausfliegenden markierten Köcherfliegen.

7. Die maximale Aufenthaltsdauer der schwarz markierten Trichopteren betrug 85, die der rot gekennzeichneten Köcherfliegen 79 Tage. Eine Nahrungsaufnahme während dieses Zeitraumes war nicht zu beobachten, ebenso ergab sich kein Hinweis darauf, dass die Tiere während ihrer Diapause die Höhle verlassen.

8. Bemerkenswert ist die lange Kopulationsdauer der Trichopteren: Bei einem doppelt markierten Exemplar betrug die Paarungszeit 22 Tage; vor der Kopulation hatte es bereits 49 Tage in der Höhle zugebracht.

## SUMMARY

1. The Bärenhöhle, one of the ten caves situated in the episodically water-bearing valley of the Lone (Swabian Jura), serves as summerquarters for the total of ten species of Trichoptera, most of which are *Micropterna nycterobia* and *Stenophylax permistus*.

2. Counts carried out in this cave from 1967-1972 and observations of flood- and dry-periods of the Lone during the same years make evident that the number of Trichoptera flying into the cave seems to depend in a large measure on the seasonal activity of the creek: a steady flow of water makes possible the undisturbed development of larvae and results in high numbers of individuals entering by air, while intermittent water-flow disturbs the development of the larvae and results in few individuals entering.

3. Such factors as darkness, humidity, and temperature which cause or favour the active entrance by air of Trichoptera into the cave as well as the "diapause" taking place in the subterranean region are considered.

4. Dynamically climatized caves or caves which are too small are rarely occupied by Trichoptera; they evidently prefer larger caves with climatically balanced regions (comparatively low temperatures and high atmospheric moisture) not too far from the entrance.

5. Trichoptera start flying into the Bärenhöhle generally in May; as early as July may be found the highest number of individuals and copulating couples. They start flying out by the end of July or in August/September, the last of them leaving the cave generally in September or October.

6. Two attempts at marking (on 28th June all Trichoptera to be found in the cave were marked with black ink, on 4th July all yet unmarked with red ink) gave better evidence of their disposition and time of copulation as well as of the number of arriving unmarked and departing marked specimens.

7. The Trichoptera marked with black ink stayed in the cave for a maximum of 85 days, the ones marked with red ink for a maximum of 79 days. Food intake was not observed during this period, and there was no indication of the insects' leaving the cave during their diapause.

8. Trichoptera are characterized by a remarkably long time of copulation; a specimen marked twice was in copula for 22 days, and before copulation it had been in the cave for 49 days.

## LITERATURVERZEICHNIS

- BINDER, H., 1960 Die Wasserführung der Lone. *Jh. Karst- u. Höhlenkde.* Stuttgart 1: 211-248.
- BINDER, H., 1961 - Die Bedeutung der Lone und ihres Tals für den Menschen. *Mitt. Ver. Naturwiss. Math. Ulm (Donau)*, 26, 77-106.
- BITCH, J. et FROCHOT, B., 1962 - Données récentes sur les Trichoptères cavernicoles. *Spelunca Mém.*, Nîmes 2, 64-70.
- BOTOSANEANU, L., 1966 - Genurile *Stenophylax* Kol. și *Micropterna* Stein (Trichoptera) în România. *I.ucr. Inst. Speol. "Emil Racovița"*, București 5, 99-114.

- BOURNAUD, M. et BOUVET, Y., 1969 – Recoltes de Trichoptères dans les grottes de Chartreuse et dans la Grotte du Crochet (Jura Méridional). *Bull. mens. Soc. Linnéenne Lyon*, 38 (5), 139-147.
- BOURNAUD, M. 1971 – Observations biologiques sur les Trichoptères cavernicoles. *Bull. mens. Soc. Linnéenne Lyon*, 40 (7), 196-211.
- BOUVET, Y. et GINET, R., 1969 – Données biologiques et biogéographiques sur le "Groupe de *Stenophylax*" cavernicoles en France (Insectes Trichoptères). *Bull. mens. Soc. Linnéenne Lyon* 38 (10), 334-349.
- BOUVET, Y., 1971 – Ecologie et Biologie des Trichoptères Cavernicoles. Thèse présentée à l'Université Claude Bernard – Lyon 1. *Travaux de la Section de Biologie Animale et Zoologie U.E.R. des Sciences de la Nature de Lyon*. No. d'Ordre 14, 1-57.
- BOUVET, Y., 1972 – La Migration des Trichoptères cavernicoles. Mise en évidence par piégeage lumineux. *Int. J. Speleol.* 4, 1, 67-75.
- CHAPPUIS, P.A., 1930 – Methodik der Erforschung der subterranean Fauna. In: ABDERHALDEN, E. *Handb. biol. Arbeitsmethoden*, Abt. IX, Teil 7: 161-226.
- DECAMPS, H., 1962 – Note sur quelques espèces de Trichoptères troglodytes. *Ann. Spéléol.* Nîmes 17, 4, 577-583.
- DECAMPS, H. et MAGNE, J., 1966 – Contribution à l'étude de *Micropterna fissa* Mc L. et des Trichoptères cavernicoles (*Stenophylax*, *Micropterna*, *Mesophylax*). *Ann. Limnol.* Paris 2, 3, 527-535.
- DÖHLER, W., 1963 – Liste der deutschen Trichopteren. *Nachr.-Bl. Bayerischen Ent.* München, 12, 3, 17-22.
- DOBAT, K., 1969 – Die Köcherfliegen (Trichoptera) einiger Höhlen im Lonetal (Schwäbische Alb). *Die Höhle* Wien 20, 2, 43-48.
- FEIL, G., 1968 – Höhlen im Lonetal. *Laichinger Höhlenfreund*, Laichingen, 3, 5, 2-10.
- FELBER, J., 1908 – Die Trichopteren von Basel und Umgebung mit Berücksichtigung der Trichopteren-Fauna der Schweiz. *Arch. Naturgesch.*, Berlin 74 (1): 199-282.
- FRAAS, O., 1862 – Der Hohlenstein und der Höhlenbär. *Jh. Ver. vaterländ. Naturkde.* Württemberg 18, 156-188.
- FRIES, S., 1874 – Die Falkensteiner Höhle, ihre Fauna und Flora. *Jh. Ver. vaterländ. Naturkde. Württemberg*, 30, 86-163.
- FRIES, S., 1880 – Nachricht über neue Untersuchungen der Falkensteiner Höhle. *Jh. Ver. vaterländ. Naturkde. Württemberg*, 36, 95-117.
- HAMANN, O., 1896 – Europäische Höhlenfauna. Jena.
- JEANNEL, R., 1926 – Faune cavernicole de la France. *Encycl. Ent.*, Sér. A, VII, Paul Lechevalier, Paris, 1-334.
- JEANNEL, R., 1943 – Les Fossiles vivants des cavernes. *L'Avenir de la Science*, Paris, N. S. No. 1, 1-321.
- LAABER, F., 1970 – Köcherfliegen (Trichoptera) in Höhlen. *Laichinger Höhlenfreund*, Laichingen, 5, 9, 6-7.
- LAMPERT, K., 1908 – Tiere und Pflanzen der Jetztzeit in den schwäbischen Höhlen. *Mitt. Königl. Naturhistorischen Museums Stuttgart*, Tübingen, 60, 1-39.
- LEJIMANN, U., 1960 – Paläontologische Forschung im Lone- und Brenztal. *Jh. Karst u. Höhlenkde.* Stuttgart 1, 105-118.
- LERUTH, R., 1939 – La biologie du domaine souterrain et la faune cavernicole de la Belgique. *Mém. Mus. roy. d'hist. nat. Belgique, Mém.* Bruxelles 87, 1-506.
- MALICKY, H., 1971a – Eine neue *Micropterna* (Trichoptera, Limnephilidae) aus Italien – mit einem Überblick über die Gattungen *Stenophylax*, *Micropterna* und *Mesophylax*. *Die Höhle*, Wien, 22, 1, 15-19.
- MALICKY, H., 1971b – Über Köcherfliegen aus der Eisensteinhöhle (Niederösterreich). *Die Höhle* Wien, 22, 2, 71-73.
- MORETTI, G.P. e CIANFICCONI, F., 1968 – Ogenesì con diapausa nei tricoteri cavernicoli durante la vita ipogea. *Boll. Zool.* (Unione Zool. Italiana), Torino, 35, 4, 434-435.
- NOVÁK, K. and SEINAL, F., 1965 – Imaginaldiapause bei den in periodischen Gewässern lebenden Trichopteren. *Proc. XII. Int. Congr. Ent. London*, 8-16 July 1964; London, 434.

- ROSTOCK, M., 1888 - *Neuroptera germanica*. Die Netzflügler Deutschlands mit Berücksichtigung auch einiger ausserdeutschen Arten. Zwickau.
- STRINATI, P., 1966 - Faune cavernicole de la Suisse. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique (Dissertation Toulouse 1965), Paris.
- ULMER, G., 1921 - Trichopteren und Ephemeropteren aus Höhlen. *Deutsche Ent. Z.*, Jahrg. 1920 (III/IV); Berlin, 303-309.
- ULMER, G., 1925 - Trichoptera. In: *Biologie der Tiere Deutschlands*, hrsg. von Paul Schulze, Lieferung 13, Teil 36, Berlin.
- VANDEL, A., 1965 - Biospeleology. The Biology of Cavernicolous Animals. Int. Series of Monographs on Pure and Applied Biology, Zoology Division 22, Pergamon Press, Oxford, London, Edinburgh, New York, Paris, Frankfurt.
- WETZEL, R., 1958 - Die Bockstenschmiede im Lonetau. I. Teil. Stuttgart.
- WOLF, B., 1934-1938 - *Animalium Cavernarum Catalogus 3*, 1-918, 's-Gravenhage.