

# Autekologiska studier över *Leptophlebia vespertina* (Ephemeroptera) i en mindre skogstjärn 1966–1968

Av GÖSTA KJELLBERG

Entomologiska avdelningen vid Zoologiska institutionen i Uppsala

## Innehållsförteckning

Inledning .....	1
Miljöbeskrivning .....	2
Larv och nymph .....	3
Substrat och utbredning .....	3
Aktivitet .....	5
Andning .....	9
Föda .....	10
Tillväxt .....	11
Predation .....	13
Utläckning .....	14
Imago .....	17
Parningsdans .....	18
Äggläggning .....	20
Predation .....	21
Spridning .....	21
Ägg .....	23
Predation .....	24
Livscykel och produktion .....	24
Summary .....	27

## Inledning

Av landets ca 40 ephemeridarter har *Leptophlebia vespertina* visat sig vara av dominerande betydelse i våra dystrofa sjöars näringskedjor. Därför har artens autekologi blivit föremål för detta specialarbete.

Arbetet, som är en del av en undersökning över bottenfaunan i en liten skogstjärn, är utfört som 3-betygsarbete vid Zoologiska institutionens entomologiska avdelning i Uppsala. Som handledare har författaren haft docent Grimås, vilken varit till stor hjälp vid uppläggnen av arbetet, samt även vid utvärderingen av resultaten.

Om *Leptophlebia vespertina* finns mycket litet skrivet. De enda författare som djupare går in på *Leptophlebiidae* är Moon och Macan. Vad beträffar

*Entomol. Ts. Arg.* 93. H. 1–3, 1972

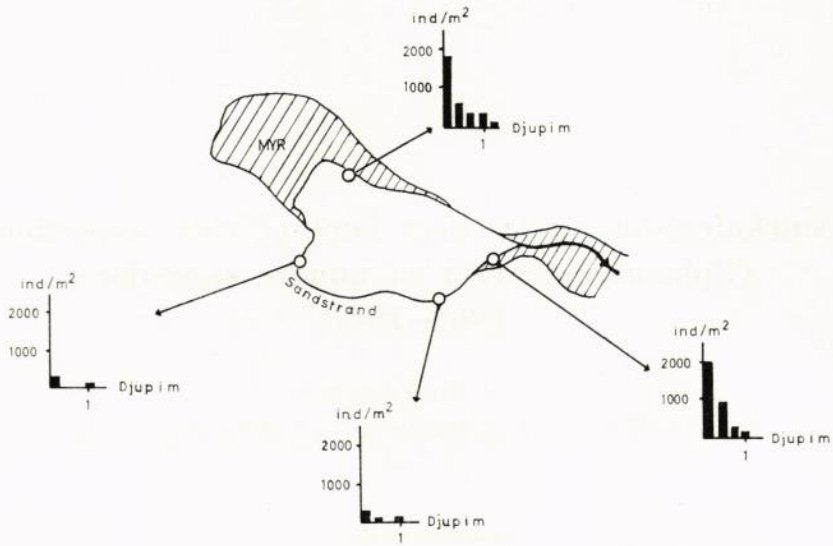


Fig. 1. *L. vespertina*'s utbredning i Ljustjärn 20 maj 1966.

de i rinnande vatten förekommande ephemeridarterna har dock en hel del publicerats.

Fältarbetet har främst varit förlagt till en liten skogstjärn (Tvåjärnarna) i södra Hälsingland. Bearbetningen av materialet samt vissa laboratorie-försök har utförts vid Limnologiska institutionen i Uppsala.

### Miljöbeskrivning

Tjärnen som ligger i ett moränområde får betraktas som oligohumös. Den är 5,3 ha och uppdelad i två bäcken. Dessa är skilda åt genom ett smalt sund. Den högsta uppmätta ytvattentemperaturen under fältarbetsperioden var 25°C (1968). Ledningsförmågan ligger kring  $\approx$  30–40, färgvärdet kring 30–40 mg Pt/l och PH kring 6,0–6,8. Då tjärnen på grund av sitt vindskyddade läge ej har någon vårcirkulation, bildas ett O<sub>2</sub>-deficit i de djupare partierna, vilket varar under sex av årets månader. Under oktober månad sker en total höstcirkulation, varvid hela vattenmassan blir väl genomluftad och mättad med syrgas.

Nederbördsområdet är mycket litet och tillopp saknas. En hel del grundvatten rinner dock ner i tjärnen från närliggande områden. Tjärnen avvattnas genom en liten bäck vilken ofta torkar ut under högsommaren (1967, 1968). Medelvattenföringen i bäcken torde ligga kring 40 l/sekund och max uppmätta vattenföring är 123 l/sekund (våren 1968).

Omgivningen består av barrskog (främst tall) med enstaka inslag av björk och al. Närmast stranden förekommer ett tätt bälte av skvattram (*Ledum palustre*) och pors (*Myrica gale*). Skvattram saknas dock i sydöstra änden av tjärnen där stranden utgöres av ren sphagnummyr.



Stränderna stupar brant ned till cirka en meters vattendjup, varefter botten sluttar mindre brant ned till max. djupet vilket är 7 meter. Närmast stranden består bottenstratum av allohton grovdetritus som exempelvis lövrest, barr, barkflagor, små kvistar m.m. Strandkanten är dessutom fylld med nedfallna träd och grenar. På något djupare vatten övergår bottenstratum till autoktont material främst i form av grovdetritus från den aquatiska vegetationen längs stränderna. Längre ut blir materialet allt finare och får betecknas som lös dy. På tre till fyra meters djup är denna dy geleaktig och härigenom mycket svårsållad. På de största djupen kan man finna en hel del grövre bottenstratum som barkflagor och tallbarr, vilka tycks vara helt opåverkade av nedbrytningsprocesserna.

Vegetationen, som är sparsam, utbreder sig i ett glest bälte längs tjärnens stränder. Detta bälte utgöres närmast stranden av dyfräken (*Equisetum fluviatile*) och säv (*Scirpus lacustris*). Längre ut förekommer gul näckros (*Nuphar lutea*) samt sparsamma bestånd av gäddnate (*Potamogeton natans*). Den submersa vegetationen saknas helt förutom enstaka mindre bestånd av vattenmossa (*Drepanocladus sp.*).

#### Larv och nymph

Då det gäller heterometabola insekter som ephemeriderna brukar man inte tala om larver utan istället om nymph. Enligt Pleskot (1958) skall nympherna kallas larver så länge vinganlagen ej är synliga. Hos *Leptophlebia vespertina* blir vinganlagen synliga då nymphen nått en längd av 2,5 mm och skulle således kallas larv istället för nymph vid en storlek mindre än denna. Jag kommer dock inte i denna uppsats att skilja mellan larv och nymph utan endast tala om nymph.

*Leptophlebia*-nympherna är smäckert byggda och färgen är mörkbrun med ljusare inslag på ryggsidan. Cerci är långa och saknar simhår. De hålls brett isär med de två yttre cerci nästan vinkelrätt ut från kroppen. De sju par gälarna är delade i två trådformade hälften. Den fullvuxna nymphen blir upp till 7 mm lång. Små nymph av *Leptophlebia vespertina* och *Leptophlebia marginata* torde ej gå att särskilja. Då *Leptophlebia marginata* blivit äldre blir den dock betydligt större än *Leptophlebia vespertina* och gälarna får en relativt bredare form. De båda arterna uppträder ofta tillsammans, varvid *L. marginata* vanligast förekommer i enstaka exemplar.

#### Substrat och utbredning

*L. vespertina* tycks förekomma över hela landet utom i de högre fjälltrakterna. Man finner nympherna i de flesta svenska inlandsvatten. Arten föredrar dock dystrofa sjöar och vattendrag och den förekommer framförallt i de mindre sjöarna, tjärnarna och vattendragen inom barrskogsregionen, där den tillsammans med vattengräsuggor (*Asellus*) och trollsländelarver (*Odonata*) helt brukar dominera bottenfaunan biomassamässigt i den övre littoralen. Nymphen tycks ha en speciell förkärlek till sphagnumstränder eller annan strand med mörkt grovdetritusmaterial som gamla löv, kvistar och dylikt. I sjöar med omväxlande myrstrand och sandstrand finner man ofta en rik *Leptophlebia*-fauna längs myrstränderna medan man endast hittar ett fåtal exemplar längs sandstränderna (fig. 1). I kalkrika sjöar i England

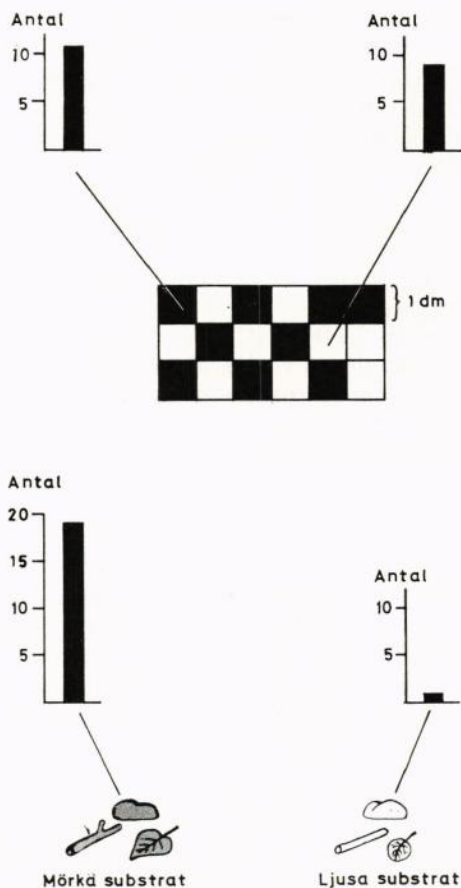


Fig. 2. Laboratorieförsök med olika botten och substratfärg. 20 st. nympher användes vid varje försök. Medelvärdet från tio försök ligger till grund för resultaten.

förekommer *Leptophlebianympha* endast i vikar med torv eller mossinslag. Detta substratval kan bero på att de mörkbruna nymferna mycket lätt kan dölja sig mot en mörk bakgrund i motsats till en ljus (Harris 1952).

Vid laboratorieförsök med olika färg på botten har jag ej funnit något samband mellan val av uppehållsplats och bakgrundsfärg. Försöket utfördes på så sätt att ett tjugotal nympher placerades i ett lågt akvarium med en botten bestående av mörka och ljusa rutor av en kvadratdecimeters storlek. Nymferna visade härvid icke någon påvisbar förkärlek till det mörka underlaget. Inlades däremot olika substrat som löv, pinnar, stenar och dylikt kröp nymferna omedelbart upp på dessa. Vid detta försök föredrog nymferna de mörka föremålen framför de ljusa (fig. 2).

Nymferna visar en märkbar förkärlek till grovdetritus och förekommer oftast i strandzonen ner till cirka en halv meters djup. Syrgashalten torde också spela en viss roll, då det visat sig att nymferna i syrgasrik miljö även förekommer på djupare ställen. Under en syrgasrik tidpunkt (cirkulationsperiod) brukar nymferna kunna vandra ut på djupare belägna bott-

15/5 - 16/5 -68.

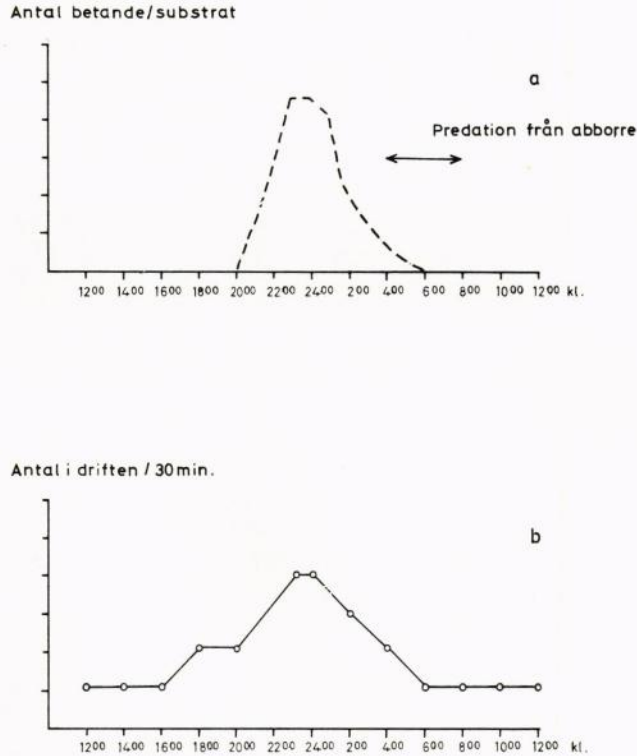


Fig. 3. Dygnsaktiviteten hos *L. vespertina*, dels a) direkt och dels b) indirekt genom drift i utloppsbacken.

nar. Jag är personligen av den åsikten, att det främst är botten substratet som är av avgörande betydelse för utbredningen i biotopen, under förutsättning att syrgashalten inte är för låg.

I rinnande vatten finner man nympherna i lugnare delar av strömfåran oftast nära stränderna, där det ansamlas grövre detritus (löv, pinnar, bark m.m.). Det tycks även här vara substratet som är avgörande. Man bör dock ej förbise, att nympherna kanske inte tål en alltför stark strömhastighet. Vid driftfaunaundersökningar i England visade det sig att *vespertina* inte förekom i driften i så stora mängder som övriga ephemerider i vattendraget i fråga, trots att de fanns i stort antal längs stränderna (Elliot). Detta torde kunna förklaras med att Leptophlebianympherna väljer en mer skyddad miljö, som gör att de ej så lätt föres bort med strömmen. Vid kraftig flod kan dock stora mängder Leptophlebianymphor föras med strömmen och hamna i driftfaunahåvarna (Elliot).

#### Aktivitet

Nympherna har en utpräglad dygnsaktivitet. Under dygnets ljusare delar sitter de relativt stilla, gömda under något löv eller dylikt. Under dygnets



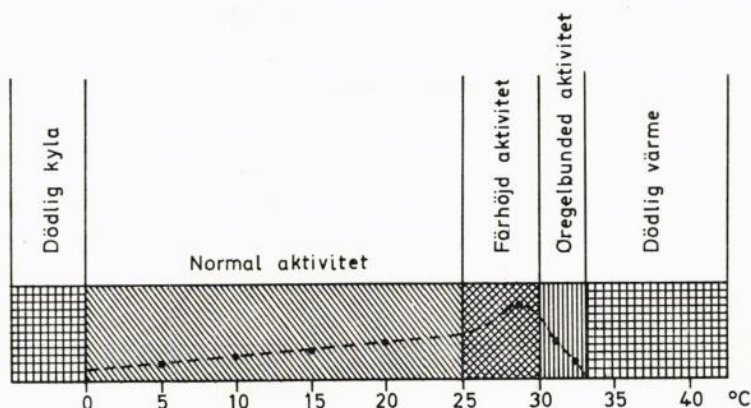


Fig. 4. *L. vespertina's* aktivitet vid olika temperatur. Försöken utförda i laboratorium.

mörkare delar är nympherna däremot i livlig verksamhet med att avbeta diverse substrat. Figur 3 visar aktiviteten dels direkt och dels indirekt. (a) Visar antalet betande nympher per substrat. Olika väldefinierade substrat som barkbitar, trädgrenar samt små boardbitar har kontrollerats varannan timme under dygnet. Härvid har antalet betande nympher per substrat vid varje tillfälle noterats. Samtidigt har driftfaunan i den lilla bäck som avvattnar tjärnen kontrollerats (b). Driftfaunan har bestämts genom att en finmaskig håv placerats så att bäckens hela vattenföring passerat igenom densamma under 30 minuter. Håven har vittjats varannan timme under dygnet i likhet med ovan. Som figuren visar finns det en god korrelation mellan betning d.v.s. aktivitet och driftfaunamaximum.

Aktivitet är temperaturberoende och nedsättes vid minskad temperatur. Genom att räkna antalet sim-, kryp-, mandibel- och andningsrörelser per tidsenhet, samt även genom att kontrollera reaktionssnabbheten vid beröring, har jag försökt att ge en bild av temperaturens betydelse för nymphens aktivitet i fig. 4. Nympherna dör vid infrysning. Nära noll grader är nympherna mycket tröga, för att vid höjd temperatur öka sin aktivitet. Vid temperaturer över 25°C blir djuren märkbart irriterade med onormalt hög aktivitet. Höjes temperaturen över 30°C leder detta till att djuren dör. »Trivseltemperaturen» torde ligga kring 5° till 20°C.

Aktiviteten under året är sålunda främst beroende av vattentemperaturen d.v.s. låg aktivitet under de kalla vintermånaderna. Under dessa månader har jag inte funnit några nympher i driften i den bäck som avvattnar tjärnen. Ljushöjningarna torde även kunna ha betydelse för aktiviteten under året.

Beträffande aktiva vandringar i större skala så lämnar nympherna den omedelbara strandzonen då isen börjar lägga sig. De vandrar då ned på något djupare vatten oftast till cirka en meters vattendjup i tjärnen (fig. 5). I slutet på mars kryper larverna upp alldeles intill isens undersida. Man kan därför vid denna tidpunkt få mycket stora antal per ytenhet strax under

Fig. 5

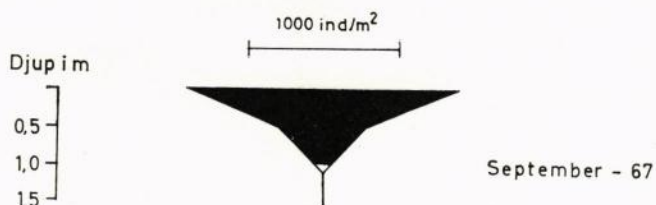


Fig. 6



Fig. 5 och 6. *L. vespertina*'s utbredning i djupled vid olika tidpunkter.

iskanten (fig. 6). Omedelbart efter islossningen återbesätter nympherna den närmaste strandzonen.

Månaden före kläckningen tycks nympherna vara speciellt livliga. Detta visar sig tydligt i bäckens driftfauna där cirka 200 nympher per dygn kan lämna tjärnen. Detta fenomen har även iakttagits i strömmande vatten där man observerat aktiva massvandringar av Leptophlebianympher i riktning uppströms vattendragen strax före kläckningen. Vad dessa vandringar skall tjäna till är svårt att säga. Troligen torde de bidra till artens spridning inom ett vattensystem. Uppströmsvandringen i rinnande vatten kan möjligen tjäna till att kompensera eventuell drift av nympher nedströms. Även under cirkulationsperioden på höstarna har jag iakttagit ett liknande fenomen i tjärnen. Nympherna är vid denna tidpunkt synnerligen aktiva och sprider sig över hela tjärnen. Jag har vid flera tillfällen under denna tid hittat Leptophlebianympher på tjärnens största djup och även i de kläckningssträttar vilka hängt vid ytan i tjärnens mitt. Det sista skulle tyda på att nympherna ej endast kryper utan också aktivt simmar vid dessa tillfällen. Den förhöjda aktiviteten under hösten är säkerligen av stor betydelse för att nympherna skall få en någorlunda jämn spridning längs tjärnens stränder.

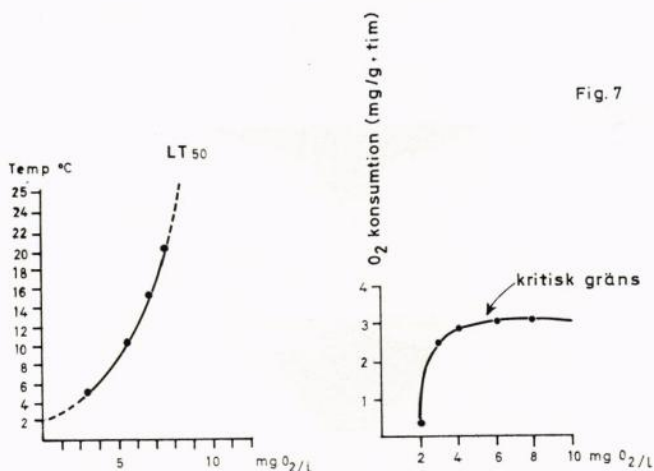


Fig. 7

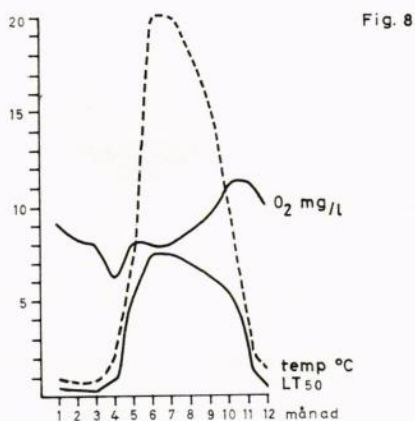


Fig. 8

Fig. 7 och 8. Konsumtions- och latensförsök med *L. vespertina*.

Äggläggnen kan nämligen bli koncentrerad till några fåtal strandpartier beroende på vindförhållandena (se äggläggning).

Vid fara gömmer sig oftast nympherna genom att sitta stilla mot en mörk bakgrund. Gälarnas form bidrar härvid till kamoufleringen genom att bryta nymphens kroppsform. Vid ökad fara gömmer sig nymphen helt genom att snabbt krypa under det substrat den suttit på. Vid direkt beröring kan nympherna fly genom att simma. Någon snabb simmare i likhet med *ex Cloëon* är *vespertina* ej. De simmar relativt klumpigt genom att vicka med hela kroppen. Cerci saknar längre simborst vilka däremot är väl utbildade hos en snabbisimmare som *Cloëon*. I engelsk litteratur kan man hitta *vespertina* under gruppen frilevande nymphor vilka simma med viss möda. Nymphernas normala rörelsesätt är sålunda krypande. Nympherna kan även gå på ythinnans undersida.



Föda.  Alger (främst Diatoneer)  
 Detritus + algrester

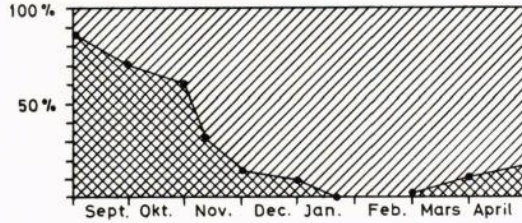


Fig. 9. *L. vespertina*'s födoval i grova drag under året i Tvåtjärnarna. Tio nympher har analyserats vid varje tillfälle.

Veckan före utkläckningen sätter sig nymfverna under något substrat alldeles vid vattenytan tätt intill stränderna. Under sin vistelse här är de helt överksamma och upptar ej någon föda. Detta beroende på att munapparaten delvis tillbakabildats vid det sista hudbytet. Jag har i tjärnen observerat nympher som suttit på detta sätt i nära tre veckor innan de kläckt.

#### Andning

Andningen sker på vanligt sätt genom ett trakésystem vilket finfördelas i de sju par gälar som sitter på abdomens sju första segment. I syrgasrik miljö klarar sig nymfverna utmärkt trots att man plockar bort gälarna. De kan således i detta fall klara sig med enbart hudandning. Vid ett laboratorieförsök jag utfört användes femtio nympher. På tjugofem av dessa plockades gälarna bort. Försöket varade i fyra veckor tills samtliga nympher kläckte. Vid försöket användes ett väl genomluftat tjugofemliters akvarium med en vattentemperatur av 6—15°C. Vid experiment i syrgasfattig miljö har det visat sig att de nympher vilka saknat gälar dött tidigare än de övriga. De nympher som haft gälarna kvar har vid dessa tillfällen kraftigt fläktat med dessa. Detta fläktande bidrar till att vattenutbytet vid gälarna ökas vilket möjliggör en ökad syrgasupptagning. Fläktningsrörelsen kan sålunda betraktas som ett slags kompensationsandning. I början fläktar nymfverna endast under kortare perioder för att då syrgashalten blir allt sämre kontinuerligt fläktat med gälarna. Rörelseaktiviteten i stort avtar dock med minskad syrgashalt.

För att få en uppfattning om latensvärden och syrgaskonsumtion, har två laboratorieförsök utförts i glasflaskor vilka kunnat tillslutas med en gummipropp. Latensförsöket gjordes så att tjugo stora nympher placerades i vardera fem 200 ml-flaskor. Samtliga flaskor hade strax innan fyllts med syrgasmättat vatten av 5°, 10°, 15° och 20° temperatur. Flaskorna placerades sedan i en temperatur av 5, 10, 15 resp 20° (termostatrum). Det bör påpekas att nymfverna under en vecka fått aklimatisera sig till resp temperatur. Tillsammans med 20-gradersflaskan placerades en likadan flaska

med nympher. Denna var dock hela tiden genomluftad och tjänade som kontroll. Då hälften (50 %) av nympherna i flaskorna dött mättes syrgashalten. Vatten upptogs från flaskorna med hjälp av en gummislang (sughävert). Syrgashalten bestämdes sedan enligt Winkler.

Konsumtionsförsöket utfördes i 100 ml-flaskor vilka fylldes med vatten av olika syrgashalt (2, 3, 4, 6 samt 8 mg/l). I varje flaska placerades där efter tjugo stora nympher motsvarande en vikt av cirka 0,1 gram. Flaskorna fick stå i tio timmar varefter syrgashalten analyserades. Försöket utfördes vid en temperatur av 10°C, detta för att kunna jämföra värdena med de som Fox, Wingfield och Simmonds fann 1937. Vid försöket användes nympher vilka acklimatiserat sig till 10°C.

Resultaten av försöken framgår av figur 7. Latensförsöket visar att arten är relativt känslig för syrgasfattig miljö. Vad beträffar syrgaskonsumtionen tycks denna kraftigt avta då syrgashalten understiger 5—6 mg/l. Detta får sin förklaring då man jämför de båda kurvorna. Det är tydligen så att just 5—6 mg O<sub>2</sub>/l är ett kritiskt värde vid 10°C temperatur vad beträffar nymphernas förmåga att överleva. Jämföres de funna konsumtionsvärdena med Fox o.s.v. tycks resultaten stämma väl överens.

I figur 8 har uppställts ett diagram över temperatur, syrgashalt och LT<sub>50</sub> under året från nymphernas vistelseort. Figuren visar att LT<sub>50</sub>-värdet närmar sig syrgasvärdet i slutet av maj till slutet av juli, varefter förhållandena åter blir bättre. Denna period kan betraktas som kritisk för nympherna. Nu undvikes den genom att nympherna kläcker ut och det blir i stället äggen som för arten vidare trots eventuella låga syrgashalter under perioden. Det är känt från många insektsgrupper att just äggstadiet är mycket motståndskraftigt vad beträffar temperatur, torka, syrgashalt m.m. Det är därför sannolikt att detta även är fallet vad beträffar *Leptophlebia vespertina*.

### Föda

Nymphens mundelar är av bitande typ. Födan upptages genom att nympherna raspar av algpåväxt och detritus från diverse substrat som grenar, löv och stenar. Av algpåväxten är det främst diatomeerna som är av betydelse. Figur 9 visar födans procentuella sammansättning under året. Tio nympher har analyserats vid varje tillfälle. Denna mikroskopiska analys gäller endast tarmens främre parti. De nykläckta nympherna tycks främst livnära sig av diatomeer den första tiden, för att sedan under vintern övergå till detritus. Detta beror troligen på, att diatomeerna saknas på de djupa nympherna befinner sig under denna årstid. Vad beträffar detritus är det säkerligen inte denna, utan de bakterier och eventuella svampar som finns i densamma som nympherna utnyttjar. Under våren då nympherna kryper upp på grundare bottnar återkommer diatomeerna i födan.

Under mars och april upplägger nympherna en fettreserv. Denna reserv tjänar som energikälla under utkläckningsperioden samt för imagon, vilken ej kan uppta föda.

Strax före kläckningen upptar nympherna ingen föda. Detta beror på att munapparaten delvis tillbakabildas vid nymphens sista hudbyte. Under denna tidsperiod sitter nympherna alldeles stilla under något substrat i vattenytan tätt intill stranden.



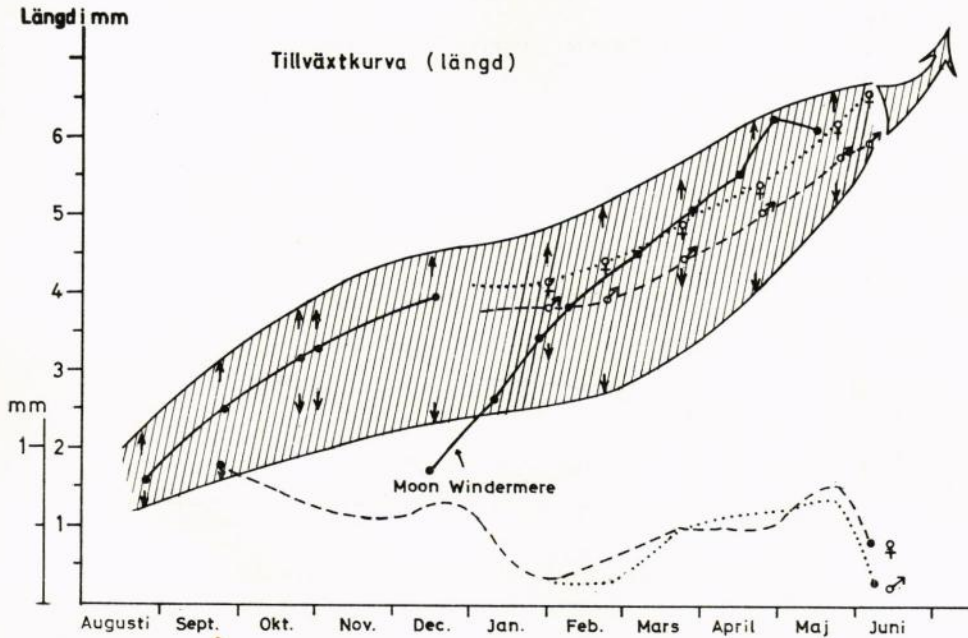


Fig. 10. Tillväxtkurvor för *L. vespertina* i Tvåttjärnarna och i Windermere (Moon).

### Tillväxt

För att få en uppfattning om tillväxthastigheten, har material insamlats vid elva olika tillfällen under året. Hundra stycken nympher har mätts vid varje tillfälle. Mätningen har skett på formalinbehandlat material under lupp. Längden som anges är längden från huvudkapselns främre del till abdomens bakersta del d.v.s. cerci är ej medtagna. Kontraktionen hos de mätta nympherna har varit 10 %. För att även få en uppfattning om viktökningen har materialet vägts på en analysvåg med 0,1 mg noggrannhet. Djuren har före vägningen avtorkats med läskpapper och den vikt som anges är sålunda färskvikten.

Figur 10 visar tillväxten. Nympherna är ettåriga. Äggen kläcker under slutet av augusti månad. I slutet av sommaren och under hösten är tillväxten god, för att avta under vintermånaderna. Under våren ökar tillväxten åter. Honorna växer något snabbare än hanarna under den senare hälften av tillväxtperioden. Snabbaste tillväxt sker under sensommar och höst.

Jämföres de av mig i tjärnen funna värdena med Moon's från Windermere i England 1939 märks en markant skillnad. I Windermere är tillväxten snabbast under vintern, för att sedan obetydligt avta. Dessutom är tillväxtperioden nästan fyra månader kortare. Tillväxten är främst beroende av vattentemperatur och tillgång på föda. Vattentemperaturen bestämmer längden av nymphens liv i vattnet enligt Murphy (1922). Detta torde kunna förklara skillnaden mellan mina och Moons resultat, då medeltemperaturen i vattnet är betydligt högre i Windermere. Att Moon fått sin kläckning av



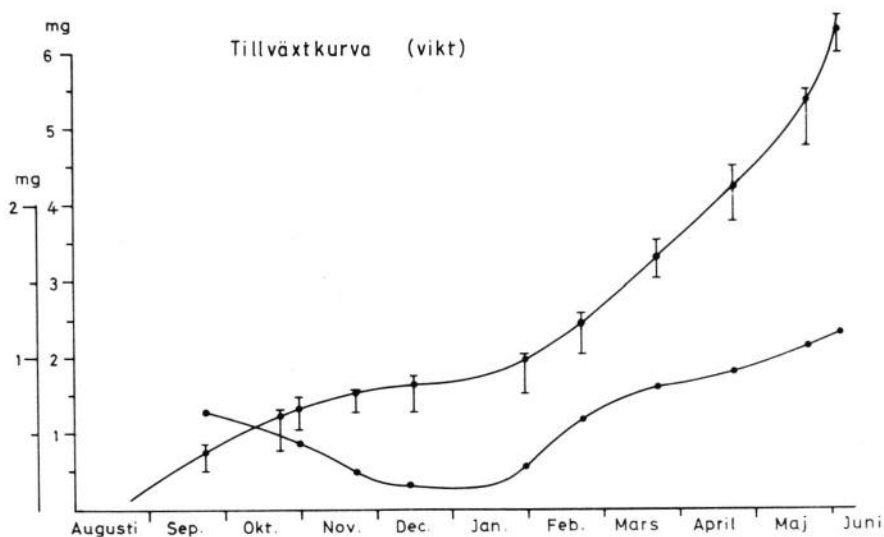


Fig. 11. Viktökningen hos *L. vespertina* i Tvåjärnarna.

äggen betydligt senare kan möjligen bero på att äggen haft en fördröjd utkläckning (diapaus) på grund av ogynnsamma syrgasförhållanden. Jämföres mina resultat med Macans (1961) är emellertid överensstämmelsen mycket god.

Figur 11 ger en bild av viktökningen. I stort kan sägas att viktökningen visar samma bild som längdtillväxten, dock sker den största viktökningen under våren (könsprodukter, fettreserv).

För att ytterligare belysa vattentemperaturens och möjligen också födans betydelse för tillväxten har jag i figur 12 jämfört längden av nympherna i slutet av mars månad under två olika år. 1965—66 var vinterperioden lång, kall och snörik. Istjockleken var 90 cm. 1967—68 var höstperioden ovanligt mild; i övrigt var vintern betydligt snöfattigare och mildare än 1966. Istjockleken var 50 cm. Dessa förhållanden torde även ha bidragit till olika algproduktion d.v.s. lägre produktion 1965—66 då ljusförhållandena varit sämre. Som figuren visar är det en märkbar skillnad på nymphernas längd vid de två olika tidpunkterna. 1965—66 har tillväxten varit betydligt sämre.

I fjälltrakterna blir nympherna två-åriga innan de kläcker ut. Detta torde även visa temperaturens betydelse.

Då nympherna ej tillväxer kontinuerligt utan stegvis via hudbyten är det av intresse att veta hur många hudbyten som sker. I litteraturen finns uppgifter på att ephemeriderna har ett trettiotal hudbyten innan de kläcker. I amerikanska undersökningar har man funnit tjugosju stycken. Det tar sju till elva dagar mellan hudbytena, utom mellan de två första då det tar tre till fyra dagar.

För att få en uppfattning om hudbytena hos *vespertina* har jag använt mig av huvudkapselns bredd, vilken inte är tänjbar i likhet med nymphens totallängd, där segmentgränserna ger möjlighet till en viss tänjning vid

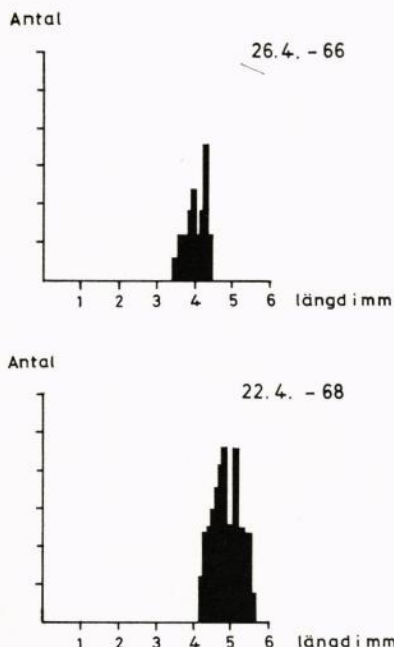


Fig. 12. Populationens (*L. vespertina*) längdfördelning vid motsvarande tidsperiod åren 1966 och 1968. 1966 Kall och snörik vinter. 1968 Mild och snöfattig vinter.

ökad tillväxt. Av de mätningar jag gjort, skulle det endast röra sig om 7—10 st. hudömsningar, om man beaktar att jag kunnat missa tre hudbyten strax efter kläckningen på grund av att jag saknar material från denna tidpunkt (se fig. 13). Det är mycket möjligt att den metod som använts inte är tillfredställande och resultatet bör därför ej betraktas alltför okritiskt.

#### Predation

Strax efter kläckningen, då nymphen är mycket liten, är den i tjärnen främst utsatt för predation från kvalster (*Hydrachna*) och svidknottlarver (*Ceratopogonidae*). De mindre flicksländelarverna (*Zygoptera*) torde även kunna utnyttja de små nympherna som föda. Då nympherna blivit större utsätts de för större former av predatorer som trollsländelarver (*Odonata*), dykare (*Dytiscidae*), fisk och vattenspindlar (*Argyroneta*). Beträffande Odonaterna är det främst flicksländorna (*Agrion spp*) som utnyttjar speciellt *Leptophlebia*. De större formerna som *Libellulidae* och *Aeschnidae* lever främst av *Asellus*. Av fiskarna är det endast abborren som framförallt under senvintern och våren utnyttjar nympherna som föda. Fig. 14 visar *vespertina*'s procentuella fördelning i abborrmagar. Materialet har insamlats dagligen under den isfria perioden 1968. I stort sett har omkring tio magar per dag analyserats under denna period. De dagar då näringsvalet varit ungefär detsamma har förts samman till längre perioder. Som figuren visar dominerar nympherna både antalsmässigt och volymmässigt födan under april och maj. Under denna tid torde nympherna vara speciellt lättillgängliga för abborren som till stor del tycks specialisera sig på dem. Avbetningen

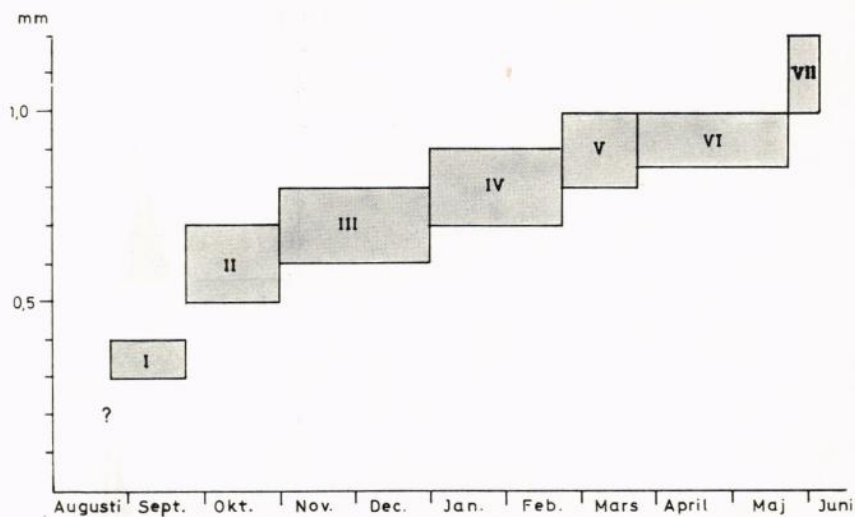


Fig. 13. Huvudkapselns bredd och ev. antal hudbyten hos *L. vespertina*.

från abborren sker främst under de tidiga morgontimmarna, då de betande nympherna ännu ej hunnit krypa och gömma sig. Nymphernas höga aktivitet under perioden före kläckningen bidrar säkert till att de genom ökad exponering blir lättfångade. Under den tid omedelbart före kläckningen då nympherna sitter stilla under diverse substrat nära stranden, torde de även utgöra ett exponerat och lättfångat byte. Som figur 15 visar har man de största biomasseförlusterna just under april och maj vilket kan tyda på att just abborren är den betydelsefullaste predatoren.

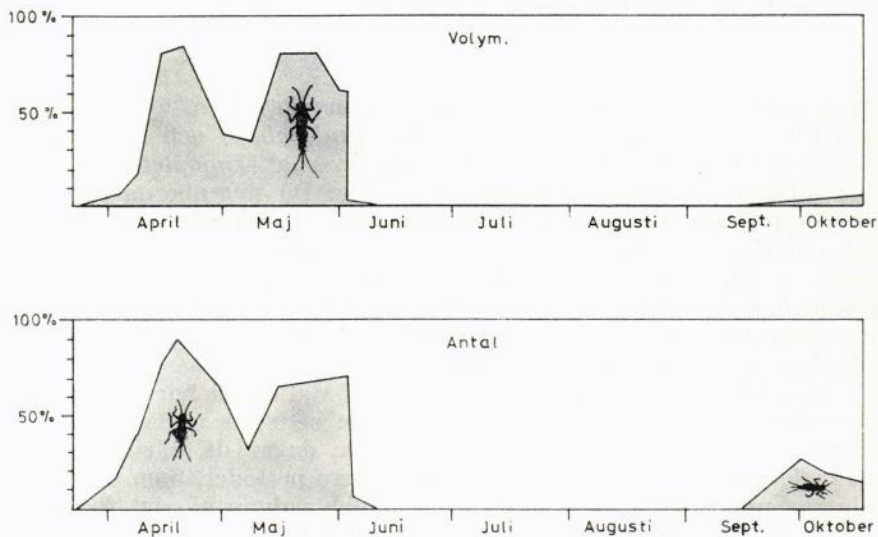


Fig. 14. Andelen av *L. vespertina* i abborremagars Tvåtjärnarna 1968.



## Strand III

L. vespertina Biomassa (våtvikt) /m<sup>2</sup>

Tvåtvärnarna myrstrand

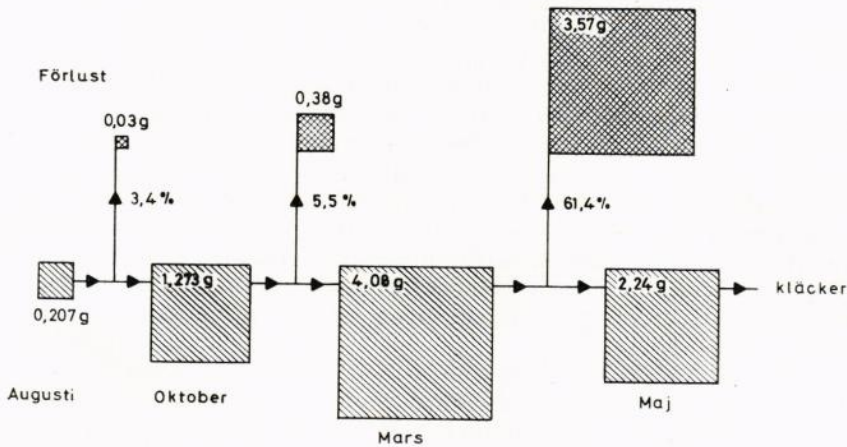


Fig. 15.

Vad beträffar parasitangrepp har jag vid några enstaka tillfällen hittat nematoder i abdomen på de äldre nympherna. Dessa tycks ej ta någon skada av angreppen.

*Utläckning*

Då nymphen närmar sig utläknings-stadiet mörknar vinganlagen. Själva utläckningen går så till att nymphen simmar upp till vattenytan. När den nått upp kommer översidan att sticka upp ovanför vattnet. Huden mellan vingarna rämvar och ur huden kryper den färdigbildade subimagon. Utläckningen sker alltid mycket nära stranden och ofta kan nympherna även krypa upp på grenar, vasstrån och dylikt och kläcka där. Detta torde främst vara fallet i rinnande vatten. Subimagon liknar den färdiga imagon, men ben och cerci är korta och vingarna är ej så glasklara som hos imagon. Könnsprodukterna är färdigbildade, dock ej kopulationsapparaten. Subimagon är en dålig flygare, detta beroende på att tarmen fortfarande är fylld med vätska. Dessutom är huden överdragen av ett fettlager för att skydda subimagon från väta. Den färdigbildade imagon kan nämligen ej lämna vattenytan om den är våt. Mikroskopiska hår på cuticulan bidrar till att hålla vattnet borta. Subimagostadiet, vars huvuduppgift är att föra insekten från vattenytan till en skyddad plats på land, är oftast mycket kort, hos *Leptophlebia* oftast fem till sex timmar. Vid kyliga och regniga dagar kan det dock ta flera dygn innan imagon lämnar subimagohuden. I litteraturen finner man uppgifter på att subimagostadiet hos dagsländorna kan räcka i över en vecka vid dålig väderlek.

Då subimagostadiet oftast är mycket kort utsättes de ej för någon direkt predation. Indirekt spelar spindlarna längs tjärnens stränder en stor roll. Betraktar man spindelnäten i tjärnens omedelbara närhet under utkläckningsperioden, finner man att en mycket stor del av subimagines har fastnat i dessa.

För att få en uppfattning om utkläckningens storlek och tidpunkt har jag använt mig av burar täckande en kvadratmeter strand och en kvadratmeter vattenyta. Burarna har tillverkats dels av genomskinlig plast, dels av myggnät av nylon. Burarna har vittjats en gång varje dygn under den isfria perioden 1968. Två av burarna har dessutom under kläckningsperioden vittjats varannan timme, detta för att få en bild av kläckningens förlopp under dygnet. För att få en uppfattning om strandens betydelse har burar placerats vid tre olika strandtyper: I fast strand med skvattram, II Sphagnummyr med skvattram och III Sphagnummyr. Figur 16 visar medelvärde från varje strandtyp. Som figuren visar är utkläckningens maximum begränsad till ett fåtal dagar i månadsskiftet maj—juni. Temperaturen har legat mellan 14—18°C. Vädret har varit vackert med solsken. Dåligt väder med regn tycks ha en negativ effekt på utkläckningen. Största utkläckningen har skett vid Sphagnumstranden.

Vilken eller vilka faktorer som utlöser utkläckningen är svårt att utröna. Möjligen kan en snabb temperaturökning i kombination med vackert väder vara avgörande. Syrgas-situationen får ej heller glömmas. Det kan nämligen vara så att utkläckningen sker då syrgashalten närmar sig ett för nymphen kritiskt värde. Detta fenomen är känt från flera av de arter vilka lever i rinnande vatten (Macan 1963). Det skulle sålunda förhålla sig så att den för nymphen kritiska perioden överlevs i form av äggstadiet. Äggen är troligen betydligt motståndskraftigare än nymphen. Det kan i detta sammanhang nämnas att i mera oligotrofa sjöar som ligger i tjärnens omedelbara närhet, kläckningen 1968 skedde betydligt senare. Detta kan möjligen ha berott på bättre syrgasförhållanden då temperaturen vid strandzonen tycks ha varit densamma. Växling i ljusintensitet med flera andra faktorer torde även kunna vara av betydelse. I de försök med ljusa kontra mörklagda akvarier jag utfört vid olika temperaturer (10 och 7°C), har det visat sig att nympherna i de ljusa akvarierna kläckt något före dem i de mörka. Beträffande temperaturen visar resultatet klart att ett lägre gradtal haft en negativ inverkan på kläckningen. Nympherna i sjugradersakvarierna kläckte flera dagar senare än de övriga. Det bör påpekas att försöken startade samtidigt med från tjärnen nyfångade utkläckningsfärdiga nymphes. Tyvärr har materialet varit i knappaste laget — endast nio nymphes i varje akvarium. Resultatet från detta försök bör därför ej betraktas alltför okritiskt. I fig. 17 visas resultatet från detta försök i diagramform.

Fig. 18 visar kläckningens förlopp under dygnet under utkläckningsperioden. Som fig. visar sker utkläckningen under morgontimmarna och är som intensivast mellan kl 6.00 och 8.00. Efter kl 12.00 sker ej någon utkläckning. Enligt litteraturuppgifter skall dagsländorna i huvudsak kläcka på eftermiddagen och kvällen. Bland andra nämner Harris (1952), att dagsländorna oftast kläcker på eftermiddagen kl 15.00—16.00 eller kvällen kl 20.00—24.00 oftast i 8—12 gradigt vatten. *Leptophlebia vespertina* skulle sålunda skilja sig från denna regel. I en öringsjö i Skottland fann Morgan (1961) att *vespertina* kläckte under dagen.

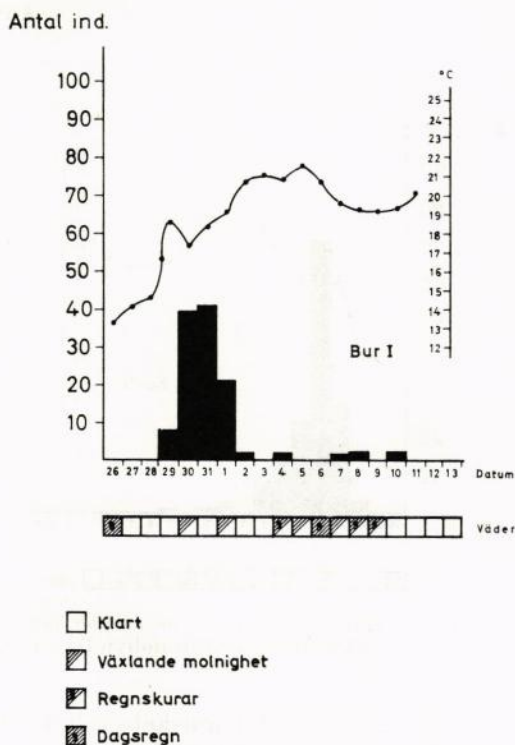


Fig. 16 a. Antal utkläckta *L. vespertina* per dygn vid strandtyp I fast strand med skvattram Tvåttjärnarna 1968.

Beträffande könsfördelningen kläcktes något fler hanar än honor. Fördelningen är 52 % hanar mot 48 % honor. Någon skillnad i tid som t.ex. att hanarna kläckts tidigare än honorna har ej förelegat vid de tillfällen jag undersökt förhållandet.

Sommaren 1968 kläcktes i tjärnen omkring 217 000 *Leptophlebia vespertina* motsvarande en färskvikt av 1,4 kg. Denna vikt utgör cirka 2,5 % av den totala färskvikten av de i tjärnen utkläckta insekterna sommaren 1968. (Kjellberg 1971).

### Imago

Imagon, som kommer fram ur subimagohuden, har långa cerci, hanen betydligt längre än honan. Även benen är längre än hos subimagon. Hanens främre benpar är betydligt längre än de övriga benen. Ögonen är mörkröda och betydligt större än honans, vilka är svarta. Kroppslängd och vikt är hos honan större än hanens som har en något gracilare kroppsform. Hanen är svart med ett ljusst parti på abdomen, honan mörkbrun. Vingarna är till skillnad från subimagon glasklara och helt genomskinliga.

Imagons munapparat är tillbakabildad och någon föda intages ej. Den luftfyllda tarmen tjänar istället som stabiliseringsorgan. Luftinnehållet kan



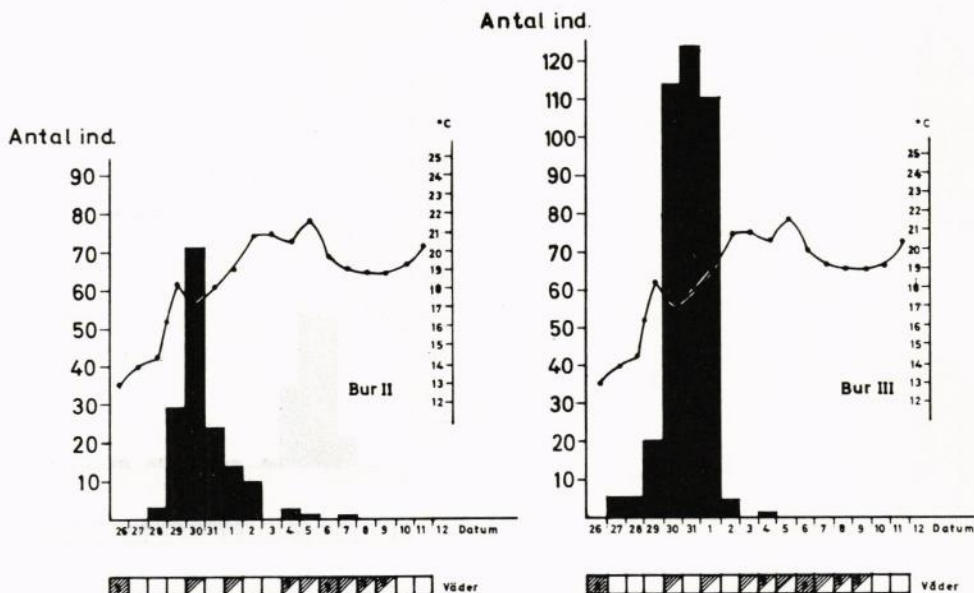


Fig. 16 b. Antal utkläckta *L. vespertina* per dygn vid strandtyp II (sphagnummyr med skvattram) och strandtyp III (sphagnummyr). Tvåttjärnarna 1968.

regleras genom olika muskelrörelser. Detta torde ha betydelse speciellt för hanarna under svärmsdansens.

Imagon lever i fångenskap (burarna) 2,5 dygn. Får de tillfälle att kopulera torde de dö betydligt tidigare d.v.s. vad beträffar hanarna i det närmaste omedelbart efter kopulationen och honorna omedelbart efter äggläggningen, som äger rum strax efter kopulationen.

Flygtiden varade vid tjärnen sommaren 1968 från den 27 maj till den 13 juni d.v.s. 18 dagar. I England kan man se *vespertina*-imagines från april till augusti enligt Harris (1952). Detta skulle tyda på att arten har en betydligt längre utkläckningsperiod i England. Nu torde det även råda liknande förhållanden i Sverige om man betraktar landet i stort. Man får anta att utkläckningen i södra Sverige sker betydligt tidigare än vad den gör i exempelvis våra fjälltrakter. Jag har personligen hittat utkläckningsfärdiga nympher i slutet av juli i norra Härjedalsfjällen.

#### Parningsdans

När det gäller ephemerider talar man om svärmning istället för parningsdans. Detta beroende på att hanarna ofta uppträder i större eller mindre svärmar som mycket karaktäristiskt för gruppen rör sig i en upp och nedgående rörelse. Beträffande *L. vespertina* torde det dock vara riktigare att tala om parningsdans då hanarna hos denna art i motsats till de flesta andra ephemerider ej uppträder i några egentliga svärmar utan utför sina flygövningar helt ensamma. Jag har dock i litteraturen sett uppgifter på att *vespertina* skall kunna svärma i stora rökliknande moln över myrlandskapet. De gånger jag personligen sett något som kan liknas vid rök av arten ifråga,

Antal utkläckta

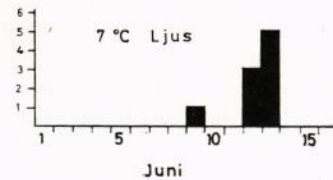
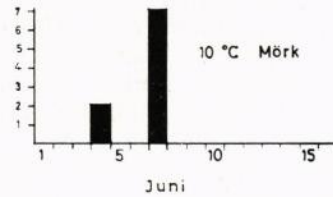
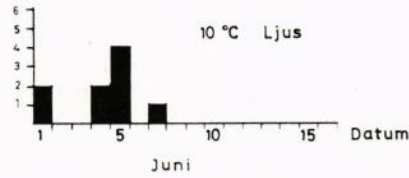


Fig. 17. Kläckningsförsök vid olika temperatur med *L. vespertina*.

har varit då jag vid min promenad längs någon strandkant skrämt upp tusentals imagines. Dessa har då blivit kvar i luften ett tag, varvid de flugit upp och ner i likhet med en normal svärmning. De har dock ganska omgående åter satt sig till ro, så snart jag lämnat platsen. Jag vill dock tills vidare inte påstå att *vespertina* ej kan svärma enligt traditionellt mönster.

Parningsdansen sker i det närmaste omedelbart efter imagons utkläckning. Enligt Leonard (1962) äger parningsdansen (svärmningen) oftast rum under eftermiddagen och kvällen hos de flesta dagsländor. Detta gäller dock ej *vespertina* som svärmar mitt på dagen under det intensivaste solskenet. Parningsdansen är mycket väderlekskänslig och vid regn, kyla och mulet väder sker ej någon parningsdans. Enligt litteraturen skall detta bero på att imagon ej har möjlighet att skapa tillräckligt med muskelvärme för att kunna flyga vid kylig väderlek. Detta torde dock inte vara hela sanningen då t.ex. arter som *Ephemera vulgata* just under »kalla» och regniga dagar kan svärma mycket intensivt. Dessutom har jag personligen vid flera tillfällen observerat flygande *vespertina* under just denna väderlekssituation. Fig. 19 visar parningsdansen dels under flygperioden (a) och dels under dagen (b). (c) visar parningsdansen under en dag med kraftigt regn under förmiddagen och en bit in på eftermiddagen. Då solen kom fram kl 15.00 satte parningsdansen igång nästan omedelbart om dock något »försenad». Detta ger sålunda ett klart belägg på regnets negativa inverkan.



Jag har med hjälp av fig. 20 försökt beskriva parningsdansens förlopp hos *L. vespertina* vid tjärnen. Utgångsläget för dansen är i mycket beroende på strandens utformning. Finns det tillgång till högre träd i strandens omedelbara närhet sitter hanarna bland grenarna på fyra till fem meters höjd. Härifrån flyger de ut över tjärnen, där de låter sig falla till vattenytan varefter de flyger uppåt igen till cirka två meters höjd och åter snabbt sänka sig. Detta upprepas oftast tre till fem gånger varefter de stiger i det närmaste lodrätt upp i luften och återvänder till en ny utgångspunkt i närheten av den gamla. Här vilar hanen en stund innan han ånyo upprepar sin flygtur. Hittar hanen ej någon hona kan dessa turer upprepas ett flertal gånger under dansperioden. Vid fallet har hanen förmodligen till skillnad mot de flesta övriga ephemerider vingar och cerci ihopslagna. Jag har tyvärr ej haft möjlighet att kontrollera detta, men det snabba fallet tyder på att så är fallet. Normalt brukar ephemeridhanen fälla ut vingar och cerci, för att använda dessa som en fallskärm vid den nedåtriktade fallrörelsen som härigenom blir långsammare.

Honorna sitter betydligt lägre och i strandkantens omedelbara närhet. De gör då och då kortare flygturer strax ovan vattenytan. De flyger i en markerad bågrörelse. De brukar endast flyga ut cirka fem meter från stranden varpå de vänder och nära vattenytan återvänder för att vila en stund inför nästa flygtur. Betraktar man de vilande hanarna och honorna finner man att de senare försöker gömma sig bland gräset eller genom att sätta sig på grenarnas undersida, medan hanarna däremot gärna exponerar sig på exempelvis en grens översida.

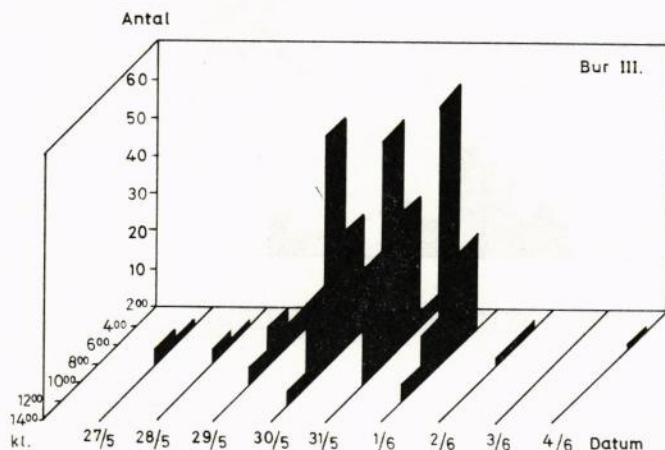
Kommer hanen intill en hona under sitt fall griper han henne under och bakifrån genom att lägga de långa frambenen kring hennes vingfästen, varefter de kopulerar. Allt detta går mycket snabbt och äger rum i luften. Oftast hinner paret släppa varandra innan de faller till marken eller ned på vattnet. Efter kopuleringen söker sig honan tillbaka till strandkanten, där hon gömmer sig bland grässtrån o.d. Huruvida hanen ånyo kan kopulera har jag icke haft möjlighet att kontrollera. Enligt litteraturen skall dock hanar av vissa arter kunna kopulera med flera honor. Detta kan kanske bero på att dessa arters hanar vid svärmningen är utsatta för kraftig predation, som kompenseras på detta sätt. Man kan undra över vad det är som gör att honorna flyger ut över vattnet då hanarna dansar. Som människa reagerar man tämligen omedelbart över de kraftiga reflexer som solen bildar i hanens vingar. Om detta kan ha betydelse för honan är svårt att avgöra. Jag har vid flera tillfällen låtit små genomskinliga plastbitar falla vid stranden, vilka skapat reflexer, men ej funnit något samband med ökad flykt hos honorna. Det kan möjligen förhålla sig så, att det är honornas närhet som gör att hanarna börjar dansa, d.v.s. honorna skulle utsöndra något sexualpheromon. Vore det kortvägiga ljusets reflexer i hanens vingar av avgörande betydelse skulle detta kunna ge en förklaring till varför *vespertina* dansar under den tid då solskenet är som intensivast.

#### Äggläggning

Honan sitter oftast stilla vid stranden en till två timmar efter kopuleringen innan hon börjar äggläggnen. Vid dålig väderlek (regn, kyla) kan hon vänta upp till tjugofyra timmar. Äggläggnen tillgår så, att honan



Fig. 18. *L. vespertina* utkläckning under dygnet utkläckningsperioden 1968 vid strandtyp III (sphagnummyr).



flyger ut några meter från stranden, oftast cirka tre meter. Här vänder hon, för att på återvägen mot stranden vid upprepade tillfällen slå sig ner en kortare stund på ytan, varvid hon lägger ett antal ägg (10—50 st per gång). Då hon återvänt till stranden vilar hon en stund för att sedan åter göra en äggläggningstur. Detta upprepas tills alla äggen är lagda, vilket skett efter två till åtta turer. I fig. 21 har jag försökt ge en bild av äggläggningen. Vid blåsig väderlek händer det ofta att vinden för med sig de äggläggande honorna till lovartsidan och härigenom uppkommer en ojämn fördelning längs tjärnens stränder vad beträffar antalet lagda ägg per ytenhet. Detta kompenseras dock genom nymphernas aktiva spridning. Vid en eventuell kalavverkning kring en sjö eller tjärn torde dock vindfaktorn kunna bli en fara för arten, då nästan samtliga honor vid äggläggningen kan föras ifrån tjärnen eller sjön.

#### Predation

Under speciellt parningsdansen, men även under äggläggningen är imagines tämligen oskyddade och lätta att upptäcka. Vid dessa tillfällen är de speciellt utsatta för predation från trollsländor och fåglar. Även spindlarna fångar en hel del i sina nät under denna period. Speciellt trollsländorna (*Libellula* och *Cordulia*) torde ta en hel del av de dansande hanarna. Trollsländorna jagar ju med förkärlek just i starkt solsken. De döda och döende imagines som hamnar på vattenytan utgör ett lättfångat byte för tjärnens fiskar. Det har emellertid visat sig, att det nuvarande fiskbeståndet i mycket ringa utsträckning tillgodogjort sig detta födotillskott (Kjellberg 1971). Dessutom tycks de flesta imagines vid sin död ej hamna på vattenytan i någon större utsträckning.

#### Spridning

Spridningen inom ett område kan dels ske genom nymphernas aktiva vandring, dels genom spridning av imagines. Det förstnämnda spridnings-sättet är dock begränsat till nederbördsområdet och oftast till smärre områden inom detta beroende på vandringshinder. Imagostadiet har en helt

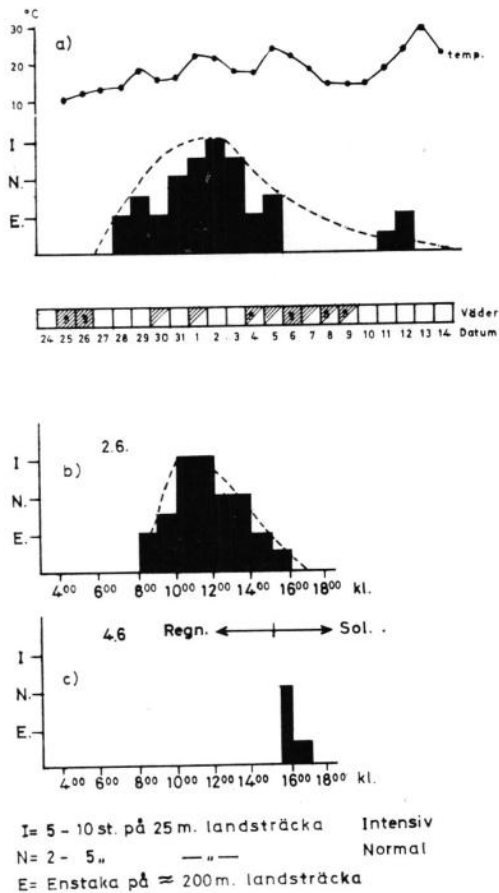


Fig. 19. Parningsdansens intensivitet under a) flygperioden och b, c) dygnet Tvåtvärnarna 1968.

annan möjlighet till spridning. Imagines torde ej vara några uthålligare flygare, dessutom lever de en mycket begränsad tid. Detta medför att de inte har någon större möjlighet till längre spridning genom aktiv flykt. För att trots detta få en så effektiv spridning som möjligt utnyttjar imagon vinden och kan på detta sätt transporteras betydande sträckor. Man kan ofta se hur *Leptophlebia*-imagines vid tjärnen flyga rätt upp i luften i en brant stigning, för att efter en stund nå så högt, att de försvinner för betraktaren. Jag har vid flera tillfällen med kikare försökt att följa sländorna vid dessa tillfällen, men de har stigit så högt att de varit omöjliga att se även med detta hjälpmedel.

Ifall imagon aktivt kan sänka sig då den kommer över någon lämplig sjö har jag inte haft möjlighet att kontrollera. Detta torde dock vara möjligt, genom att imagon kan fälla ihop vingar och cerci och på detta sätt minska sin bärande yta och således falla nedåt. Spridningen med vindens hjälp är främst betydelsefull vad beträffar artens spridning till nya områden. Inom ett område torde de två spridningssätten komplettera varandra.

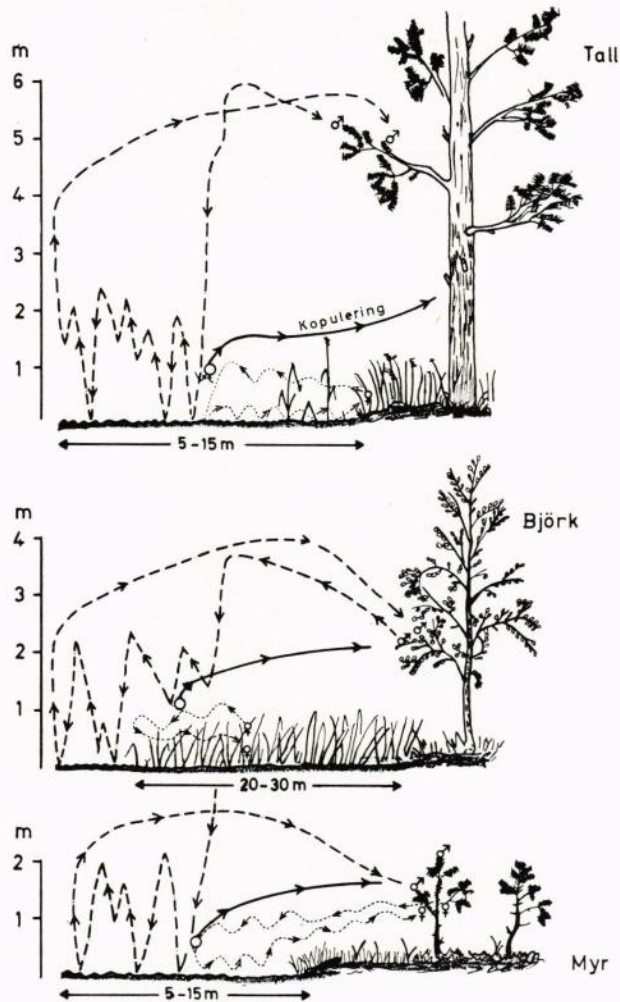


Fig. 20. Parningsdans: Hanens och honans flygturer. Observationerna gjorda juni 1968 vid Två-tjärnarna.

### Ägg

Äggen vilka färdigutvecklas redan hos nymphen är 0,17 mm långa och ovala till formen. Varje hona har tre till sex hundra ägg. Jämför man detta äggantal med övriga i litteraturen beskrivna ephemeridarter finner man att äggantalet hos *vespertina* hör till de lägsta. Leonard (1962) påstår att äggantalet per hona varierar från fyrahundra till tvåtusen hos de amerikanska ephemeriderna. Som exempel på en ephemerid i vårt land med litet äggantal kan nämnas *Baëtis rhodani*, vilken har fyrahundra ägg per hona enligt Harris (1952). Äggen är tyngre än vattnet och sjunker omedelbart vid äggläggningen. Äggen är häftande och kommer sålunda att häfta fast vid exempelvis vegetation och grenar.



Äggutvecklingen är enligt Harris (1952) temperaturberoende och äggen fordrar ett visst antal dygnsgrader för att kläckas. Jag är dock personligen av den uppfattningen att även syrgashalten torde kunna vara av betydelse vad beträffar *vespertina*. Äggen skulle sålunda ej kläckas ifall syrgaskoncentrationen är för låg, detta för att skydda nymphen från att kläckas under en med avseende på syrgasen kritisk period. Detta får dock endast tas som en hypotes tills vidare. Det är för en del ephemeridararter känt att äggen måste genomgå en sorts diapaus innan de kan kläckas (Pleskot 1953).

### Predation

Predation av äggen torde främst ske indirekt från betande former (herbivorer) vilka vid sin avbetning av diverse substrat även får i sig äggen. (*Asellus*, trichopterer m.fl.).

### Livscykel och produktion

I fig. 22 har jag försökt åskådliggöra livscykeln med utgångspunkt från individantalet per kvadratmeter. Materialet är insamlat från strandtyp I (fast strand med skvattram). För att få en uppfattning om antalet ägg lagda per kvadratmeter har jag med hjälp av tunna linor inrutat ett större område nära stranden där jag sedan kunnat uppskatta äggantalet genom att räkna de tillfällen då honorna lagt en äggomgång innanför dessa rutor.

Då nympherna under vintern lämnar de strandnära områdena och söker sig ned på djupare vatten kommer de här att öka sitt individantal per kvadratmeter på grund av att utbredningsområdet minskar. För att justera detta, har jag med utgångspunkt från det antal jag funnit under isen beräknat hur nympherna skulle ha fördelat sig vid stranden efter den fördelning som råder under den isfria perioden. Detta förfaringssätt torde ge ett ganska bra korrigeringsvärde, då det gäller bottenorganismer vilka företar en tillfällig utvandring från sitt normala utbredningsområde.

I månadsskiftet maj—juni lägges omkring 2 000 ägg per kvadratmeter. Av dessa kläcker ungefär hälften i slutet av augusti. Nympherna, vilka växer snabbt under de första månaderna, tycks klara sig tämligen väl från mortalitet och predation under denna tidsperiod. Den låga predationen torde främst bero på att de är tämligen små under denna period. Endast cirka 4 % försvinner från slutet av augusti till slutet av oktober. Att värdet är så lågt är förvånansvärt, då nympherna under vissa tider är tämligen aktiva och till och med kan förekomma simmande i pelagialen. Under vintern då tillväxten är dålig vistas nympherna på cirka en meters djup. Mortalitet och predation ökar något och förlusten är ungefär 20 % från slutet av oktober till slutet av mars. Detta torde bero på att nympherna på detta djup till skillnad från strandzonen saknar en hel del substrat under vilka de kan gömma sig. Dessutom bidrar den ökade individtätheten på grund av det minskade utbredningsområdet till ökade predationsmöjligheter. Det kalla vattnet och de på grund av is och snö dåliga ljusförhållandena torde dock vara till fördel för nympherna, då många av predatorerna är inaktiva under dessa förhållanden, t.ex. abborren. Under vårperioden fram till kläckningen i månadsskiftet maj—juni är nympherna utsatta för kraftig mortalitet och predation. Förlusterna är nu så höga som 86 %. Detta höga värde torde bero på att nympherna vid denna årstid är tämligen stora och dessutom

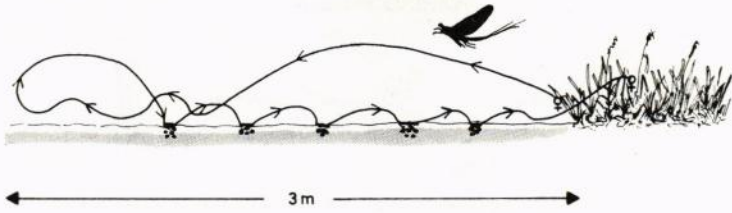


Fig. 21. *L. vespertina*. Äggläggningen. Observationerna gjorda juni 1968 vid Tvåttjärnarna.

aktiva på ett helt annat sätt (aktiva vandringar). Dessutom är predatorerna mer aktiva genom att bland annat vattentemperaturen stigit. Detta gäller främst abborren, som troligen är den betydelsefullaste predatorn under denna period.

Vid utkläckningen tillkommer nya faror. Förlusterna vid detta tillfälle är hela 82 %. En avgörande roll för detta värde spelar de många spindelnäten längs tjärnens stränder. Speciellt subimagines fastnar i stor mängd i dessa nät, då de från vattenytan söker sig in bland strandvegetationen. Ett tjugotal imagines deltar i parningsdansen varunder de utsättes för predation från främst trollsländor och fåglar. Ungefär fem honor bidrar sedan genom sin äggläggning till att ringen skall slutas. De imagines som ej råkar ut för predation dör tämligen snart en naturlig död. Härvid tillföres de ofta andra

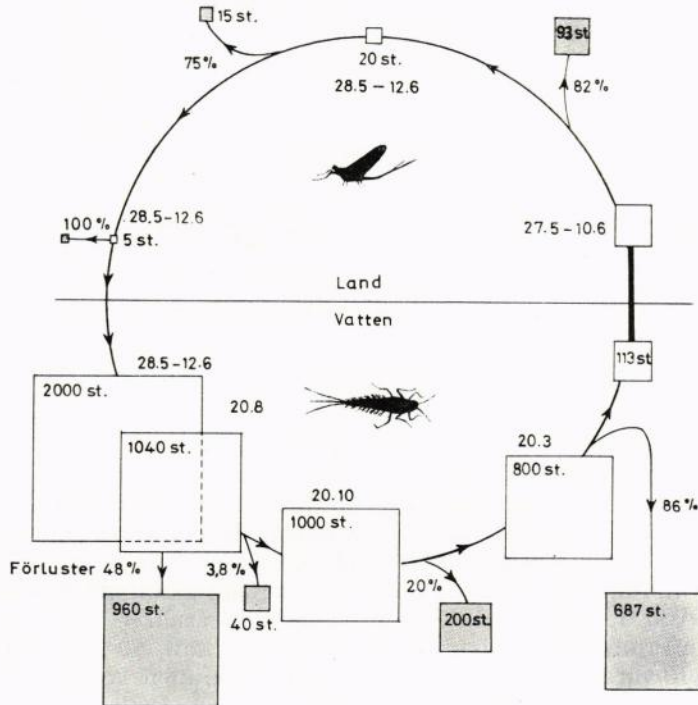


Fig. 22. *L. vespertina*. Livscykel vid strandtyp I (fast strand med skvattram) i Tvåttjärnarna.

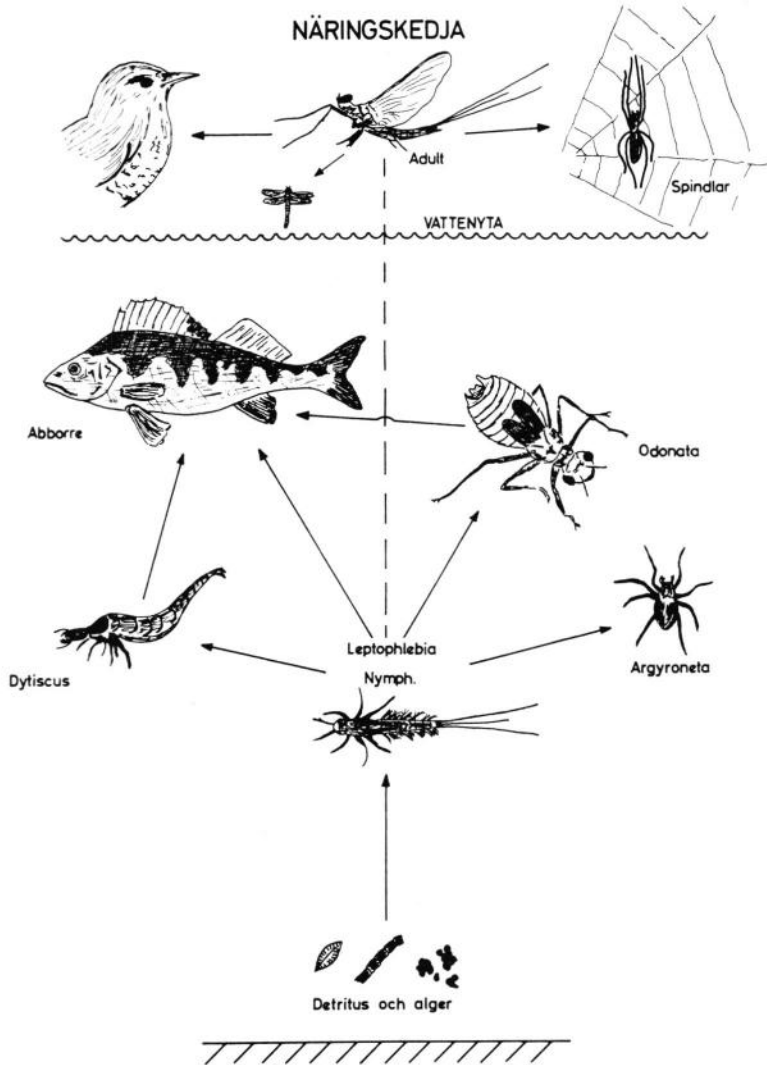


Fig. 23. Näringskedja grundad på *L. vespertina* från Tvåjärnarna.

näringskedjor. En del kan dock i form av yffauna ånyo komma tjärnen till godo som fiskföda.

I ett opåverkat naturligt system torde mortaliteten vara av underordnad betydelse jämfört med predationen. Hög förlust beroende på enbart mortalitet torde endast inträffa vid extremt ogynnsamma miljöförhållanden samt vid humanpåverkan. I fig. 23 har jag sammanställt en näringskedja som visar de betydelsefullaste predatorgrupperna.

Produktionen har beräknats på så sätt att individförlusten mellan två på varandra följande provtagningsstillfällen multiplicerats med tillväxten uttryckt i biomassa under detta tillfälle. Detta värde som är produktions-



förlusten genom predation (ev även mortalitet) under den aktuella perioden har sedan adderats till den genom biomassaförändringen direkt mätbara produktionen. Genom att utföra denna beräkning på material insamlat varannan månad kan man få en god bild av årsproduktionen då det gäller arter med en längre livscykel.

Vid strandtyp I har jag funnit ett produktionsvärde av 3,75 gram per kvadratmeter och år och vid strandtyp III 5,80 gram per kvadratmeter och år. Beräknas  $\frac{P}{B}$  kvoten för dessa två stationer, där P är produktionen och B

den aktuella medelbiomassan finner man värdena 3,3 och 2,6. Jämföres dessa kvoter med de som Kajak och Rybak (1966) funnit för bottenorganismer med en längre utvecklingsperiod stämmer de väl överens. Enligt Kajak och Rybak skall denna kvot ligga mellan 2 och 6.

Den högre produktionen vid strandtyp III beror på en minskad predation genom att strandvegetationen här hindrar främst abborren vid dess näringsök. Det är sålunda i första hand predationen som bestämmer produktionens storlek. Individantalet (ev överbefolkning) och tillgången på föda torde även ha betydelse.

### Summary

*Leptophlebia vespertina* prefers acid waters poor in nutrients (dystrophic). In running water the nymphs prefer the quieter parts of the stream over the more disturbed areas.

The nymphs are found most often in the immediate vicinity of the shore, both in running and standing waters, and are closely tied to a substrate of larger pieces of organic material as peat, old leaves, pine needles, and bark.

The nymphs are most active at night and the preferred mode of movement is creeping. The preferred temperature range is 5 to 20°C, and the nymphs cannot survive freezing and die at a temperature over 30°C. Heightened activity and a great deal of wandering is found both at the period of fall circulation and before the emergence. These movements are thought to be important for the spread of the species throughout its distributional area.

Immediately before the emergence the nymphs are completely inactive. The most important defence against danger is immobility in front of a dark background.

The nymphs require relatively high concentration of oxygen.

The food of these animals consists mainly of algae, especially diatoms, and detritus.

The rate of growth is above all dependent on water temperature and access to food. The nymphs usually live only for one year and growth occurs during the entire year. The females, which are somewhat larger than the males, grow much more than the males during the last half year of the growing period. The most rapid biomass increase occurs in the spring. During the growing period these insects shed their skins at least ten times.

In the tarn, the most important predators are water mites, dragon-fly larvae (spec. damselflies), water beetles (*Dytiscidae*) and fish. The nymphs emerge in the immediate vicinity of the shore. Normally, during emergence the nymphs swim up to the surface. There, the part of the back that protrudes

above the water splits and the subimago emerges. It takes off almost immediately and flies to some shaded place on the shore. Sometimes the nymphs creep up on a surface and emerge there. This happens especially in running water. The emergence takes place during a very few days at the end of May and the beginning of June, only during the morning, and more males than females emerge. It is thought that lots of sunshine and a rising water temperature provide the clues for the onset of emergence. The duration of the subimago stage is usually 5—6 hours. At the time of emergence, the greatest loss occurs when the subimagos become caught in the spider webs along the shore.

Imagos live for 2—3 days. During the summer, 1968, the flight period at the tarn was 18 days (27th May to 13th June). It is believed that one could find imagos from May to August if the whole of Sweden is considered. The earliest emergences takes place in southern Sweden and the latest in the mountainous areas.

The mating dances occur immediately after the imagos leave the skin of the subimago stage. There is no behavioral interaction between males during these mating dances. Copulation takes place in the air while the male grips the female from underneath and from behind. The laying of the eggs begins a short while after the copulation. Each female contains 300—600 eggs and lays them in batches of 10—50. The complete development of the eggs takes place during the nymphal stages.

The imagos are preyed upon mostly by birds, dragonflies and spiders.

New areas are populated by wind dispersal of the flying stages.

The yearly production during 1967—1968 was 3,75 gm wet weight/m<sup>2</sup> at the shore-type I and 5,80 gm/m<sup>2</sup> at shore-type III. (Shore-type I was a compact mass of Sphagnum plus detritus and tree roots. Shore-type III consisted of loose Sphagnum). The ratio of production to biomass (average), or P/B, was around 3, and the yearly production in the tarn was determined mostly by predation.

The energy content of these insects was 5.2 Kcal/gm dry weight.

#### Referenser

- FOX, H. MUNRO, SIMMONDS, B. G. and WASHBURN, R. 1935. Metabolic Rates of Ephemerid Nymphs from Flowing and from Still Waters. *J. Exper. Biol.* 12: 179—84.
- FOX, H. M., WINGFIELD, C. A. and SIMMONDS, B. G. 1937. Oxygen Consumption of Ephemerid Nymphs from Flowing and from Still Waters in Relations to the Concentration of Oxygen in the Water. *J. Exper. Biol.* 14: 210—18.
- HARRIS, J. R. 1952. *An Anglers Entomology.*
- KAJAK, Z. and RYBAK, J. L. 1966. Production and some trophic dependences in benthos against primary production and zooplankton production of several Masurian lakes. *Verh. Internat. Ver. Limnol.* 16: 441—451.
- KJELLBERG, G. 1971. Ett tusenbrödrabestånd (*Perca fluviatilis*) näringsekologi i en mindre skogstjärn. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm. Nr. 4.
- KLAPALEK, F. 1909. Ephemerida. Die Süßwasserfauna Deutschlands. Vol. 8: 1—32.
- LEONARD, J. W. and LEONARD, F. A. 1962. Mayflies of Michigan Trout Streams.
- MACAN, T. T. 1961. A key to the nymphs of the British species of Ephemeroptera. *Fresh-water Biological Association No. 20.*
- MOON, H. P. 1939. The growth of *Caenis horaria*, *Leptophlebia vespertina* and *L. marginata* (Ephemeroptera). *Proc. Zool. Soc. London*, 108.
- MORGAN, N. C. and WADDELL, A. B. 1961. Insect Emergence from a small Trout Loch and its bearing on the Food Supply of Fish. *Fish and Salmon Fish. Research*, No. 61.



- MURPHY, H. E. 1922. Notes on the biology of some of our North American species of mayflies. Bull. Ll. Libr., Entom. Ser. 2.
- NEEDHAM, J. G., TRAVER, J. R. and HSU, Y. C. 1935. The biology of mayflies. New York.
- PLESKOT, G. 1953. Zur Ökologie der Leptophlebiider. Österr. Zool. Zeitschr. Band IV, Heft 1/2.
- 1958. Die Periodizität einiger Ephemeropteren der Schwechat. Wasser und Abwasser 1958: 1—32.
- WESENBERG-LUND, C. 1943. Biologie der Süßwasserinsekten.
- WHITNEY, R. J. 1939. Thermal resistance of Mayfly Nymphs from ponds and Streams. J. Exper. Biol. 16: 374—86.
- WINGFIELD, C. A. 1939. Function of gills of Mayfly Nymphs. J. Exper. Biol. 16: 374—85.