

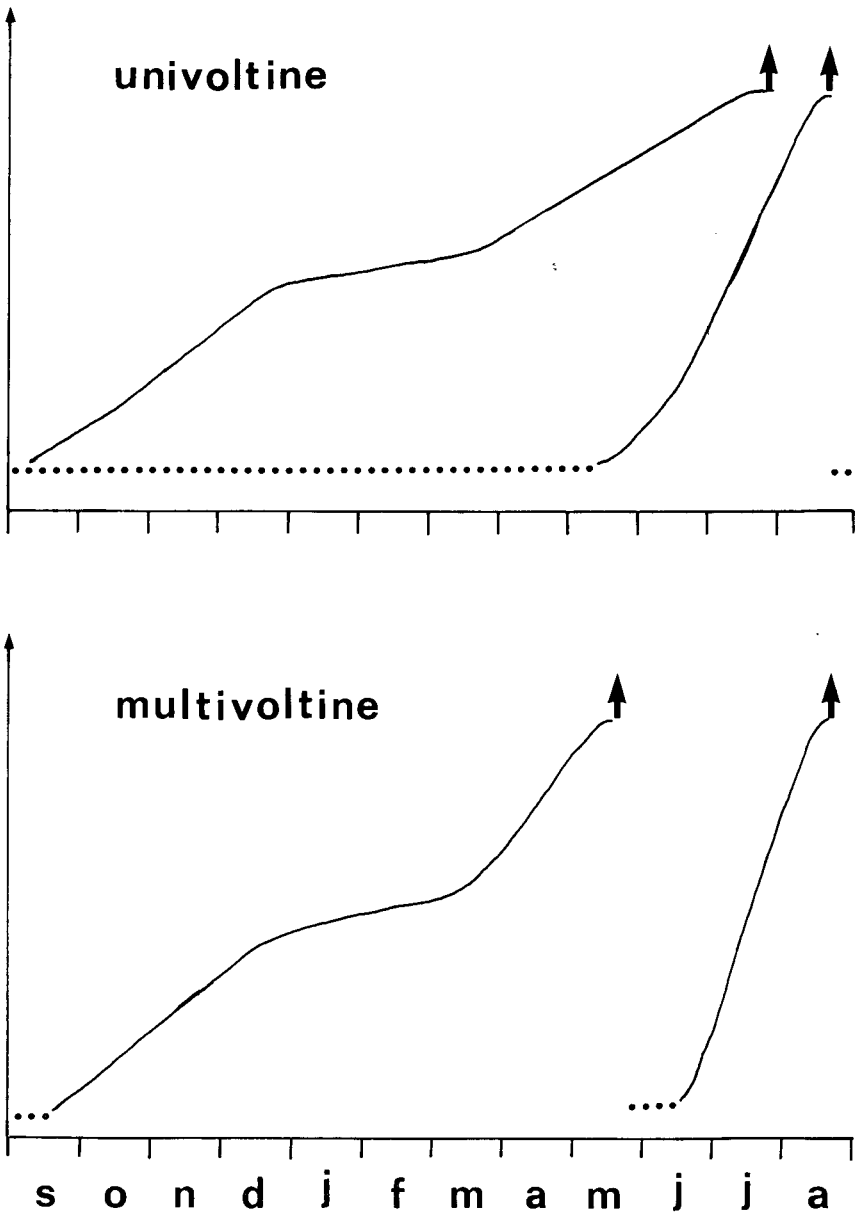
## Døgnfluers funksjon i økosystemet

JOHN BRITTAIN

Døgnfluer, eller Ephemeroptera som de kalles av entomologer, utgjør en viktig del av den norske ferskvannsfauna. De forekommer både i bekker, elver og innsjøer fra kysten og til opp på snaufjellet. De finnes dessuten i flere forskjellige vanntyper, blant annet eutrofe eller næringsrike innsjøer, humusrike skogstjern og små bekker i nærheten av breer. Døgnfluens livssyklus består av 4 stadier: egg, nymfe og de to voksne stadier subimago og imago. De to førstnevnte stadier varer lengst og tilbringes i vann, mens subimagines og imagines i terrestre miljøer, vanligvis bare lever i noen få dager eller i enkelte tilfelle bare noe få timer. Dette er grunnen til at de kalles døgnfluer eller Ephemeroptera.

Først vil jeg omtale livssyklusen, deretter vil jeg gå nærmere inn på de enkelte funksjoner døgnfluene har i økosystemet. Livssyklusen er noe forskjellig fra art til art. Det finnes univoltine og multivoltine arter med henholdsvis én og flere generasjoner i løpet av ett år. Det er mulig at også noen få arter kan bruke mere enn ett år for å gjennomgå sin livssyklus, men dette er ikke dokumentert. Som eksempel på univoltine arter her i landet, kan nevnes *Leptophlebia vespertina*, *Heptagenia fuscogrisea*, *Baetis macani* og *Siphonurus lacustris*. Artene *Baetis rhodani* og *Cloëon dipterum* har, i det minste i noen norske lokaliteter, to generasjoner i løpet av ett år. Univoltine arter kan videre deles i to grupper, de som har et kortvarig eggstadium (ca. 3—6 uker) og de som har et lengre eggstadium, ofte kombinert med diapause. Eggene i den første gruppen klekkes til nymfe om sommeren eller høsten og vokser gradvis til de klekkes til voksne den følgende sommer. Om vinteren er veksten mer eller mindre nedsatt. Den andre gruppen har enten egg med et diapausestadium eller egg som utvikler seg meget langsomt og som derfor ikke klekkes før til våren eller sommeren. Straks eggene er klekket, skjer imidlertid utviklingen relativt raskt. De to univoltine typer er vist i fig. 1.

Vanligvis har artene med to generasjoner pr. år en vintergenerasjon som utvikles langsomt og klekkes tidlig på året fulgt av en sommergenerasjon som vokser raskt (fig. 1). I Norge kan det se ut som to



*Fig. 1*

Vekstkurver av forskjellige livssykluslister hos norske døgnfluer. Eggstadiet er stiplet, nymfestadiet heltrukket og klekkingen er vist med piler.  
*Growth curves of different life cycle types found in Norwegian mayflies. The egg stage is represented by the dotted line, the nymphs by the continuous lines and emergence by the arrows.*

generasjoner om året er det meste, men i land med lengre sommer, gjennomgår noen arter to sommergenerasjoner. Multivoltine arter som *B. rhodani* og *C. dipterum* er blant de mest tallrike og utbredt døgnfluer i Europa og den store livssyklusplastisitet som de har, må ha bidratt til deres utbredelses-suksess.

Nærbeslektede arter i samme lokalitet har ofte forskjellig livssyklus og dette er illustrert ved de to *Leptophlebia* arter *L. vespertina* og *L. marginata*. Morfologisk sett er de nokså like, men *L. marginata* klekkes som voksen før *L. vespertina* og vanligvis er det en tydelig forskjell i størrelsen mellom de to arter. Denne samme forskjell i størrelse er tilstede selv i habitater (miljøer) der artene oppnår større lengde p.g.a. bedre næringsforhold eller temperatur. Dette kan illustreres ved resultater fra Bogstadvann, Oslo, i fig. 2. Grunnen til større lengder på stasjon 2 er trolig at dette er en bukt med høy temperatur og høy primærproduksjon.

Eggene av de fleste arter klekkes i løpet av et forholdsvis kort tidsrom (1—3 uker). Andre arter har egg som klekkes over et lengre tidsrom som en tilpassing til vanskelige habitater hvor det finnes faktorer som er skadelige på bestemte stadier i livssyklusene.

Disse variasjoner i livssyklusen gjør det vanskelig å finne det rette tidspunkt for registrering av artene som er tilstede samt å vurdere tettheten og artenes betydning i systemet. Imidlertid med to innsamlings-tider, f.eks. i mai og juli i lavlandet og juni og august i fjellet, vil man få med de aller fleste arter.

På grunn av disse variasjoner i livssyklus, vil reguleringer av vassdrag virke forskjellig på forskjellige arter. Det ubevegelige eggstadiet er særlig utsatt ved senkninger av vannstanden, mens nymfene som kan bevege seg i forhold til overflaten, blir mindre påvirket av variasjon i vannstanden. Den reduksjon i næringen som kan følge av reguleringen, vil imidlertid kunne redusere antallet betraktelig. Virkningen blir også forskjellig på forskjellige arter fordi noen legger eggene sine langt ute i vannet eller elven, mens andre plasserer eggene ved stranden. I det siste tilfellet kan de lett bli utsatt for uttørring.

Ser en nærmere på de funksjoner i økosystemet som døgnfluer deltar i, kan man begynne med dyrenes næring. Døgnfluer, unntatt bestemte afrikanske arter og amerikanske slekter, er plante-etere. Dyremateriale, slik som skallet etter hudskifter, er av og til funnet i maveinnholdet til enkelte døgnfluer på grunn av deres spisemåte. Den mest alminnelige og utbredte næring blant Ephemeroptera er finfordelt plantemateriale, detritus. Utbredelsen av døgnfluer har vært sammenholdt med detritusens utbredelse (Egglisshaw 1964, Fahy 1972). Alger er også viktig føde, for mange arter spiser diatomer og andre alger om sommeren når primærproduksjonen er på topp. En del arter beiter på alger som finnes på vannplanter (epifytter), f.eks. på *Isoetes* og *Myriophyllum*. Om høsten og ved snesmeltingen om våren, spiser de av blader og annet landmateriale som kommer inn i det akvatiske systemet (allokton materiale).

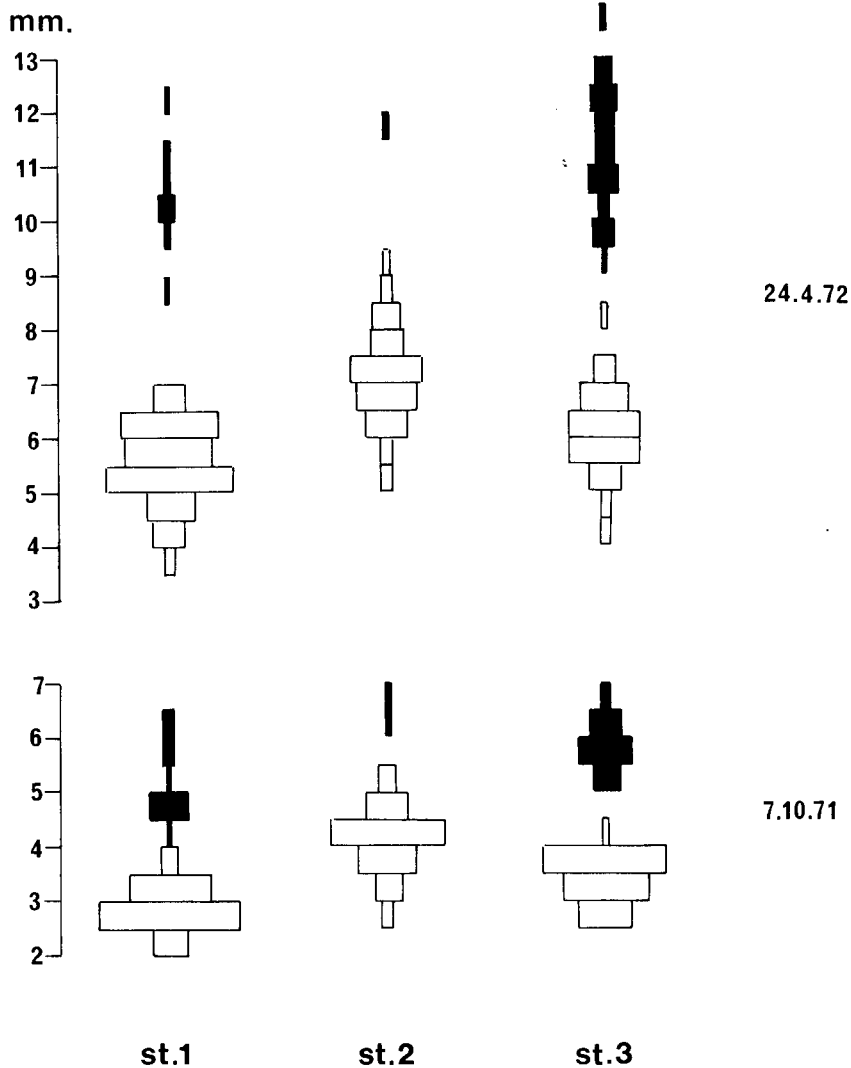


Fig. 2

Størrelsens fordeling mellom *Leptophlebia marginata* (svart) og *L. vespertina* (lyst) på tre innsamlingsstasjoner rundt Bogstadvann, Oslo.

Size difference between *Leptophlebia marginata* (shaded) and *L. vespertina* (unshaded) at three sampling stations around the lake, Bogstadvann, Oslo.

Døgnfluer spiser sjelden dette før det er delvist oppløst av bakterier eller sopp. De arter som benytter forskjellige næringstyper, har ofte størst vekst på bestemte tidspunkter. F.eks. *Ephemerella ignita* som vokser meget raskt i løpet av sommeren, spiser mye diatomer, som forekommer særlig på denne årstid (Erichsen-Jones 1950). Når det gjelder *Leptophlebia vespertina*, kan de relative mengder av detritus og alger i kosten varierer gjennom året, avhengig av mengden på de steder hvor nymfene oppholder seg (Kjellberg 1972). Størrelsen hos nymfene er også en viktig faktor for det relative forhold mellom fødeemnene. Det første nymfestadium hos *L. vespertina*, som må ta opp næring før det kan skifte til annet stadium, spiser f.eks. finfordelt detritus. Fødestørrelsen kan også være av betydning for å fjerne mulig konkurranse mellom nærknyttete arter (se fig. 2).

En kort tid før klekking slutter nymfene å spise og munndelene begynner å degenerere. Hos begge de voksne stadier er disse atrofiert og funksjonsløse og derfor tar dyrene ikke næringen til seg. Dette er sannsynlig en medvirkende årsak til at de lever så kort tid som voksne. De lever av de fettreservene som ble bygget opp i nymfestadiet.

Følger man næringskjeden videre, ser man at døgnfluer er viktig føde for både hvirvelløse og hvirveldyr i ferskvann og på land.

Døgnfluens egg er små og noen arter legger dem som klumper i vannet. Hos andre arter igjen blir eggmassene fordelt så snart de kommer i kontakt med vann. De sistnevnte blir sannsynligvis lite spist av predatorer, beskatningen fra planteeterne er nok av større betydning. Snegler, som beiter på påvekstalger, vil antagelig ta inn døgnflueegg hvis disse ligger der beitingen foregår, på samme måte som sneglene kan spise egg av enkelte ikter, som er direkte avhengige av å bli spist av snegler for å kunne fullføre sin livssyklus. Da eggene av døgnfluene er bløte og ukitiniserte, vil de ikke overleve raspingen av radula (sneglenes raspertunge) og passasjen gjennom tarmen.

Av hvirvelløse rovdyr, som tar døgnfluenymfer, kan nevnes vannkalver, øyestikkere, vannedderkopper og forskjellige arter steinfluer og vårfluer. Små nymfer kan også bli spist av vannmidder og rovformer av fjærmygg.

Foruten indirekte å tjene som føde for fisk gjennom hvirvelløse rovdyr, blir både nymfer og voksne døgnfluer tatt direkte som føde av fisk. Både ørret, laks og abbor er i større eller mindre grad avhengige av døgnfluer. Nymfene taes både ved bunnen og i drivet. Ved klekkingen er nymfene særlig truet fordi de kommer opp på toppen av steinene i fullt dagslys. Som sportsfiskerne vet, blir døgnfluene villig tatt av fisk når arten klekkes i store mengder. Det er av stor betydning for en jevn næringstilførsel for fisk og andre dyr høyere oppe i næringskjeden at de forskjellige døgnfluearter ikke klekker til samme tid. Da en regulering av vassdraget ofte medfører at noen arter forsvinner, mens andre får klekketiden forskjøvet, kan dette få uheldige følger for dyr som er avhengig av døgnfluer som føde. Mange terrestre dyr lever i stor grad av

døgnfluer som klekkes i store mengder i løpet av sommerhalvåret, som f.eks. enkelte edderkopper som lever i nærheten av vannkanten der de kan finne betydelige mengder av subimagines. Ved vannansamlinger kan insektetende fugl fortære store mengder av voksne døgnfluer.

Driv er, som nevnt tidligere, viktig som fiskenæring og utnyttes ofte i stor grad av ørret og laks. Dette driv av dyr i rennende vann er blitt gjenstand for omfattende undersøkelser i de senere årene, og Ephemeroptera, særlig *Baetis* arter, er som regel påvist som en meget viktig del av drivet (Waters 1972). Bortsett fra flomperioder, viser drivet ofte tydelig periodisk veksling over døgnet; døgnfluer er mest tallrik når det er mørkt. Forklaring på dette er antagelig at døgnfluer er mer aktive om natten når de kommer opp på steinene for å beite og da lettere blir revet med av strømmen. Store eksemplarer er ofte mer vanlig i drivet da aktiviteten er større like før klekking. Den funksjonelle betydningen for organismene i drivet har vært mye diskutert. I første omgang ble en koloniseringssyklus foreslått, man antok at voksne individer fløy oppover vassdraget for å legge eggene sine. Deretter skjedde koloniseringen nedover elven ved driv (Müller 1954). Likevel er døgnfluer av slekten *Baetis* stadig observert i drivet i stort antall, mens den sjelden har vært observert i å fly oppover vassdraget. Vandringer mot strømmen av nymfene, som har vært en del observert, foregår imidlertid i for liten grad til å erstatte det som driver nedover. På den annen side kan det være en reguleringsprosess i populasjonen hvor produksjonens over-skudd fjernes i drivet.

Ved vurderingen av døgnfluens funksjon i økosystemet, må man ikke glemme kommensaler og parasitter, som er mer eller mindre avhengig av bestemte arter eller grupper for å kunne gjennomføre sin livssyklus. Larver av enkelte simuliider (knott) og chironomider (fjærmygg) sitter på nymfene av døgnfluer (Fontaine 1964, Disney 1971). Simuliidene fester seg på arter som er flate og chironomidene på gravende arter av slekten *Ephemera*. Det ser ut til at døgnfluene ikke blir skadet så mye at de ikke kan fullføre livssyklusen sin. Tilfeller av slike assosiasjoner, (samliv), finnes hovedsakelig i tropene. Larver av knott får ved assosiasjon en større bevegelighet og et sikret sted å forpuppe seg. Fjærmyggen får fordelene av en konstant tilførsel av plantepartikler i vannstrømmen, mens gjellene av den gravende *Ephemera* holdes rene. Assosiasjonene mellom fjærmygg og døgnfluer er temporære. Det ser ut som om assosiasjonen er obligatorisk både for knottene og fjærmyggene.

Visse fjærmygglarver av underfamilien Orthocladiinae er trolig parasitter på døgnfluenymfer, rapportert fra blant annet Tsjekkoslovakia, Frankrike, Tyskland og Japan (Fontaine 1964). Men i de fleste tilfelle av assosiasjoner mellom tovinger og døgnfluer er relasjonene ennå uklare.

Ephemeropternymfer er også mellomverter for enkelte iktearter (Digenia). *Crepidostomum farionis* (Allocreadiidae) er rapportert fra ertemusling, *Pisidium amnicum*, eller kulemusling, *Sphaerium corneum*, som fungerer som første mellomvert (Brown 1927). Cercariesta-

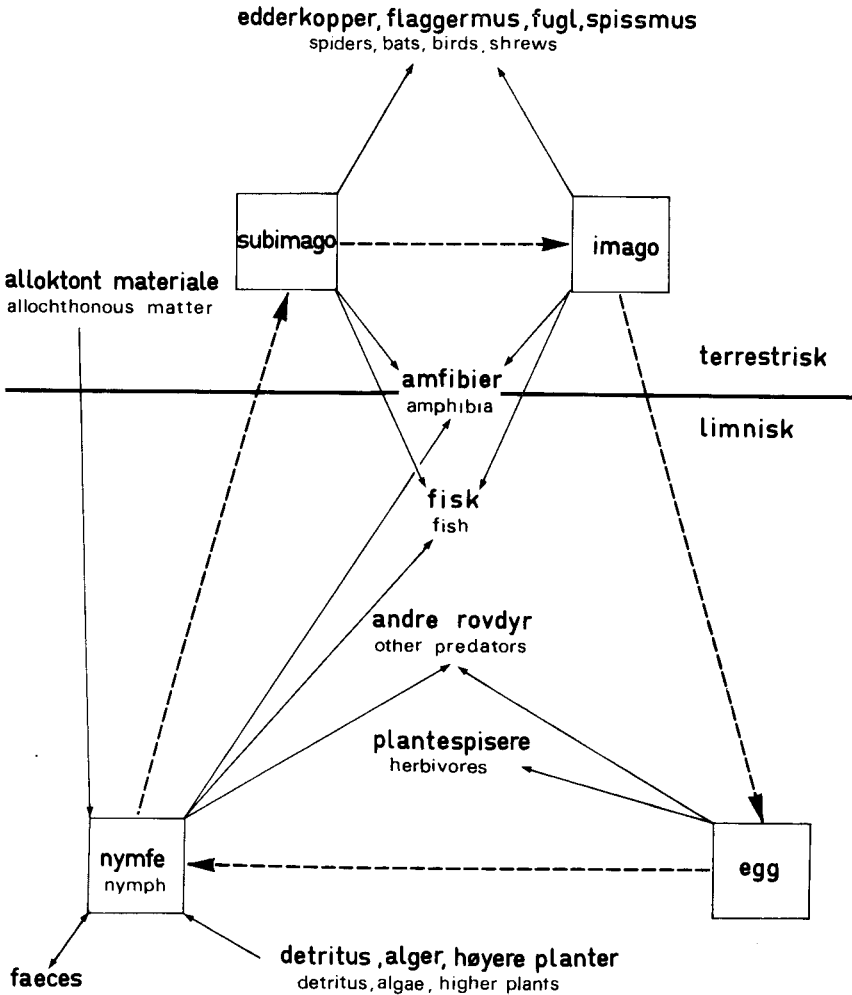


Fig. 3

Et forenklet skjema, begrenset til direkte forbindelser, av døgnfluenes stilling i næringskjeden ved forskjellige livssyklus-stadier. Parasittenes livssyklus er tilpasset noen av disse næringskjeder.

A simplified diagram, limited to direct connections, of the position of mayflies in the food chain at different life cycle stages. The life cycles of a number of parasites are adapted to some of these food chains.

diet svermer ut av muslingen og trenger inn og ensyteres i fettvevet og musklene hos døgnfluen, *Ephemera danica*. Sluttverten for *C. farionis* er ørret eller harr. Infeksjonen skjer når fisken spiser enten infiserte nym-

fer eller voksne døgnfluer. På liknende måte har flere andre medlemmer av iktefamilien Allocreadiidae, døgnfluenymfer som mellomvert og fisk som sluttvert (Hall 1929). Fisk er ikke den eneste sluttvert av ikter som parasitterer døgnfluer. Også frosker, salamandere og selv flaggermus har vært nevnt som sluttvert. Parasittologiske undersøkelser kan benyttes til å vise forskjellige næringskjeder kvantitativt (Halvorsen og Andersen 1973) og kvalitativt som f.eks. predasjon på døgnfluer av flaggermus (se Bakke 1973).

Rundormer (Nematoda) er heller ikke uvanlig hos døgnfluenymfer. Ofte finnes de sammenrullet i abdomen. Infeksjonen er ikke nødvendigvis dødelig for verten, men fører antagelig til sterilitet. Rundormen, *Cystidicotoides tennissima*, er en hyppig parasitt i maven på laksefisker. Mellomvertene, både i Europa og N.-Amerika, er døgnfluer. I Europa er larven av denne nematoden blitt funnet i slektene *Ephemera* og *Habroleptoides*. Igjen er infeksjonskilden ikke bare nymfer, men også subimagines og imagines (Moravec 1971).

Som konklusjon kan man si at døgnfluene har flere viktige funksjoner i økosystemet og står på mange måter sentralt når det gjelder forståelsen av de enkelte systemene. Dette på grunn av deres forekomst i så mange forskjellige vanntyper hvor de ofte finnes i forholdsvis stort antall. I tillegg illustrerer de godt de generelle prinsipper og funksjoner i aquatiske økosystemer.

Jeg vil gjerne takke mine kolleger ved Zoologisk Museum for kritikk av artikkelens språk og innhold. En del av arbeidet ble utført i den tiden jeg hadde stipend fra det britiske «Royal Society».

#### SUMMARY

##### THE FUNCTION OF MAYFLIES (EPHEMEROPTERA) IN THE ECOSYSTEM

The function of mayflies (Ephemeroptera) in the ecosystem is reviewed. Among the aspects considered are life cycle, nutrition, predation, drift and parasitism.

Author's address: Zoological Museum, Sars gt. 1, N—Oslo 5.

#### LITTERATUR

- Bakke, T. 1973: Parasitters tilpasning til terrestre vertebraters kontakt med ferskvannsbiotoper. *Fauna* 26: (under trykking).
- Brittain, J. E. 1972: The life cycles of *Leptophlebia vespertina* (L.) and *L. marginata* (L.) (Ephemeroptera) in Llyn Dinas, North Wales. *Freshw. Biol.* 2: 271—277.
- Brown, F. J. 1927: On *Crepidostomum farionis* O. F. Müller (= *Stephanophiala laureata* Zeder), a distome parasite of the trout and grayling. 1. The life History. *Parasitology* 19: 86—99.
- Disney, R. H. L. 1971: Two phoretic black-flies (Diptera: Simuliidae) and their associated mayfly host (Ephemeroptera: Heptageniidae) in Cameroon. *J. Ent. (A)* 46: 53—61.
- Egglisshaw, H. L. 1964: The distributional relationship between the bottom fauna and plant detritus in streams. *J. Anim. Ecol.* 33: 463—476.



- Erichsen-Jones, J. R. 1950: A further ecological study of the river Rheidol: the food of the common insects of the main stream. *J. Anim. Ecol.* 19: 159—174.
- Fahy, E. 1972: The feeding behaviour of some common lotic insect species in two streams of differing detrital content. *J. Zool., Lond.* 167: 337—350.
- Fontaine, J. 1964: Commensalisme et parasitisme chez les larves d'Ephéméroptères. *Bull. mens. Soc. Lin. Lyon* 33: 163—174.
- Hall, M. C. 1929: Arthropods as intermediate hosts of helminthes. *Smithson, misc. Collns* 81: 1—77.
- Halvorsen, O. og Andersen, K. 1973: Parasitter i ferskvannsmiljøer, biologi og økologi. *Fauna* 26: 165—189.
- Kjellberg, G. 1972. Autekologiska studier över *Leptophlebia vespertina* (Ephemeroptera) i en mindre skogtjärn 1966—1968. *Entomol. Ts.* 93: 1—29.
- Moravec, F. 1971: On the life history of the nematode *Cystidicoloides tenuissima* (Zeder, 1800) in the River Bystrice, Czechoslovakia. *Folia Parasit., Praha* 18: 107—112.
- Müller, K. 1954: Investigations on the organic drift i North Swedish streams. *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm* 35: 133—148.
- Steine, I. 1972: The number and size of drifting nymphs og Ephemeroptera, Chironomidae, and Simuliidae by day and night in River Stranda, Western Norway. *Norsk ent. Tidsskr.* 19: 127—131.
- Waters, T. F. 1972: The drift of stream insects. *A. Rev. Ent.* 17: 253—272.