

ERIPAINOS

*Luonnon Tutkija*, n:o 2, 1973

Michael Hubbard

# Päivänkorentojen (Ephemeroptera) lisääntymisbiologiasta ja eliniästä

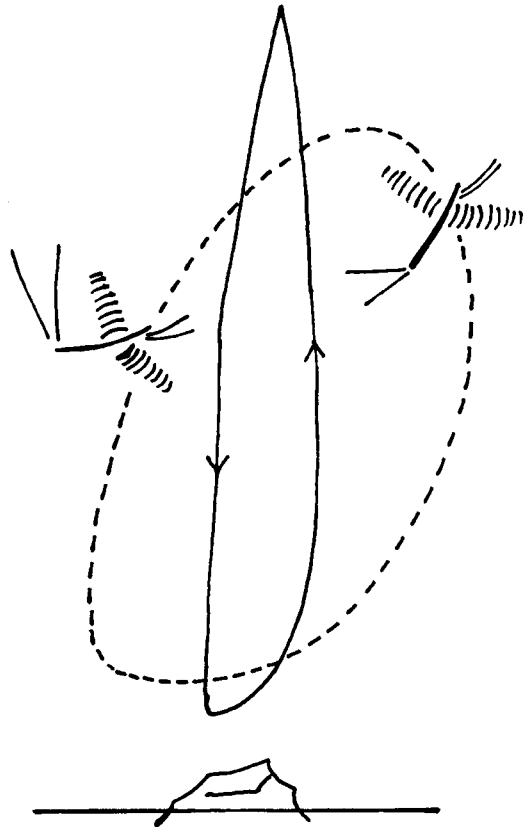
Ismo J. Holopainen

Siivellisten hyönteisten primitiivisintä lahkoo, päivänkorentoja on usein pidetty kaiken katoavuuden vertauskuvana, sillä yksilön aikuiselämä saattaa olla vain tunnin tai parin mittainen. Tätä on kuitenkin aina edeltänyt vedessä elävä toukkavaihe, joka kestää lajista riippuen muutamasta kuukaudesta pariin vuoteen. Lyhyen, mutta kiihkeän aikuisvaiheen ainoana tarkoituksena voidaan sanoa olevan suvun jatkaminen, siis parittelu ja naaraan hedelmöityminen.

Päivänkorennoilla parittelua edeltää aina nk. parveilu, joka suurien yksilömäärien johdosta on usein varsin huomiota herättävä ja päässyt jopa kansanrunouteen »savuavana jokena» tai »keskikesän lumimyrskynä».

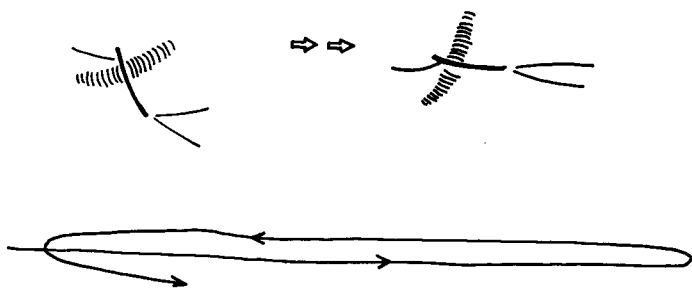
## Parveilu

Erotukseksi muista hyönteisten parveiluilmiöistä päivänkorentojen ja useiden kaksisiipisheimojen parveilua on nimetty varsinaiseksi parveiluksi (SYRJÄMÄKI 1964 b). Se on päivänkorentokoiraiden tärkein lentoaktiivisuusmuoto (naaraat eivät parveile), ja määritelmän mukaan myös yksi yksilö voi parveilla — siis lentää parveilulentoa, joka on tietyn kaavan mukainen lentotoiminto: Se suoritetaan lajille tyypillisessä parvessa, on vuorokausijaksottainen ilmiö sekä jatkuu par-



Kuva 1. *Siphonurus linnaeanus*. Parveilevan koiraan lentorata parvimerkin (kivi tms.) päällä tyyneellä (yhtenäinen viiva) ja tuulisella säällä (katkoviiva). Parveilevat yksilöt ovat suuntautuneet vastatuuleen. HOLOPAINEN (1970) mukaan.

Kuva 2. *Heptagenia fuscogrisea*. Koiraan lentorata parvessa. Vasemmalla tyynellä säällä hitaasti lentävän yksilön pysty asento ja oikealla tuulta vastaan lentävän yksilön vaakasuora asento. HOLOPAINEN (1970) mukaan.



veilukauden aikana samanlaisena päivästä päivään. Lisäksi saman lajin koirailla on samat tai samanlaiset parveilupaikat vuodesta toiseen (NIELSEN & HAEGER 1960).

Karkeasti ottaen päivänkorenoilla voidaan erottaa kaksi parveilutapaa (tarkempi jaotus: ks. HOLOPAINEN 1970): (1) Nk. normaali ylösalas lento (kuva 1), josta nimitys surviainen on saanut alkunsa. Näin parveilevat mm. *Ephemera vulgata*, *Leptophlebia marginata*, *Caenis horaria* ja *Siphonurus linaeanus*. (2) Horisontaalinen edestakaisin lento (*hovering*, kuva 2), jota noudattavat mm. *Heptagenia*-lajit. Parveilu tapahtuu yleensä iltahämärissä lähellä vesistöjä ja sitä säätelee ulkoisten (sää- ym.) tekijöiden lisäksi sisäiset tekijät (parveilumotivaatio, vrt. SAVOLAINEN 1972). Parveilevat koiraat orientoituvat usein johonkin maastomerkkiin, nk. parvimerkkiin.

## Parittelu

ARO (1928) kuvaa parittelun alkua seuraavasti:

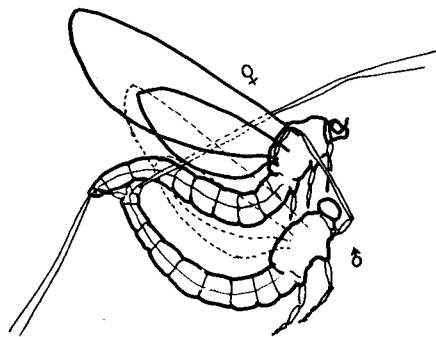
»Isoilla pääläella olevilla erikoissilmillään koiraat pälyilevät alinomaan yläilmoihin ilmaantuisiko joku naaraskin sattumalta lähetyville. Heti sen lähestyessä huomaakin alapuolella lentelevä tai survova koira sen, rientää nuolen nopeudella alta päin luo, viskaa pitkät eturaajansa sen kaulan ympäri, taivuttaa takaruumiinsa naaraan takaruumiin alle, viskaa niveltävät peräsukansensa sen ympäri ristiin noin 7:nneen nivelen kohdalta ja tarttuu koiraslämssillään 8:teen tai 9:teen niveleen...».

Naaraat siis lentävät parveen sivusta nk. tarjoutumislentoa (*offering flight*, vrt. esim.

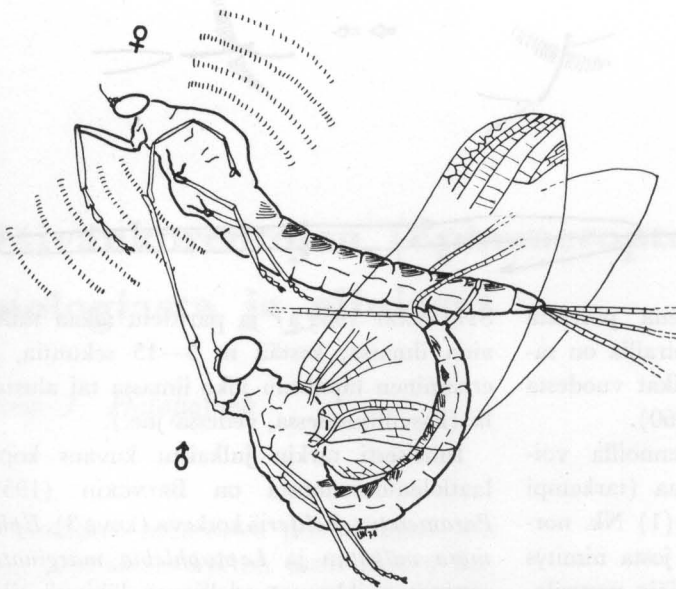
SYRJÄMÄKI 1964 a) ja parittelu alkaa miltei aina ilmassa, kestää n. 5—15 sekuntia, ja eroaminen tapahtuu joko ilmassa tai alustalla (kasvillisuudessa, vedessä jne.).

Ilmeisesti tarkin julkaistu kuvaus kopulaatiolentoasennosta on BRINCKIN (1957) *Parameletus cheliferiä* koskeva (kuva 3). *Ephemera vulgatan* ja *Leptophlebia marginatan* asennot poikkeavat edellisestä lähinnä siinä että naaraan takaruumis on suora ja koira on paljon taaempana, jolloin siivet eivät satu kohdakkain ja lentäminen on mahdollista (yleensä vain naaras lentää, kuvat 4 ja 5, HOLOPAINEN 1970).

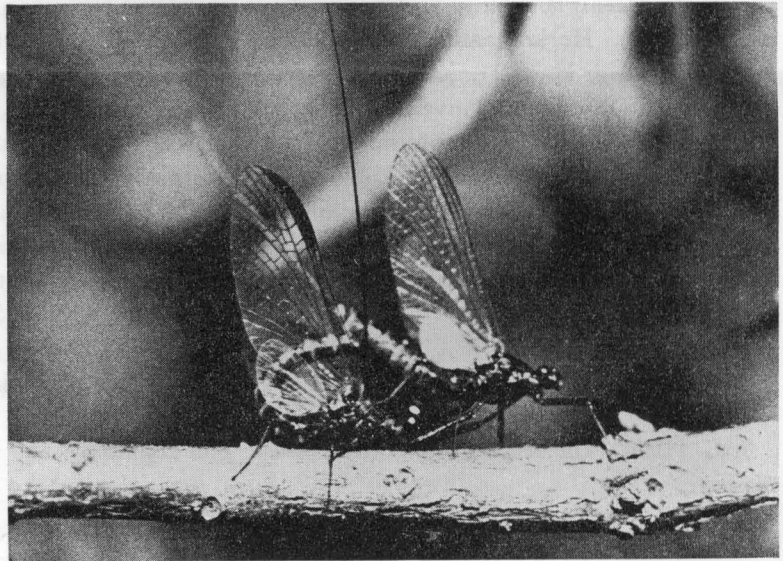
Normaalisti parittelu tapahtuu aikuisvaiheessa, poikkeuksena ovat kuitenkin lajit, joiden naaras elää koko terrestrisen elämänsä subimagona (siivellinen nk. esi aikuinen) tai luo nahkansa vasta kopulaation jälkeen. Esim. EDMUNDS (1956) ilmoittaa *Plethogensiella* sekä koiraan että naaraan kopuloivan ja kuolevan subimagoasteella; kuitenkin DEGRANGEN (1960) mukaan koiraan täytyy olla kopuloidessaan imago vaiheessa koska pe-



Kuva 3. *Parameletus chelifera*. Kopuloiva pari ilmassa. BRINCK (1957) mukaan.



Kuva 4. *Ephemera vulgata*. Kopulaatolentoasento. HOLOPAINEN (1970) mukaan.



Kuva 5. *Leptophlebia marginata*. Kopulaatolennostaan oksalle laskeutunut pari. (Valok. I. J. Holopainen.)

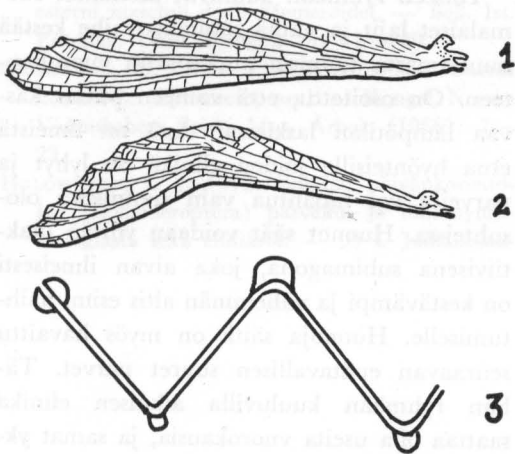
nikset ovat vasta tällöin toimintakykyiset. GRANDIN (1960) mukaan *Caenis*-lajien naarailla ei ole lainkaan sukupuoliauukkoja vaan vasta naaraan muniessa 7. ja 8. takaruumiinjaokkeen välinen kalvo rikkoutuu. Tällöin hedelmöitys tapahtuu naaraan ruumiin ulkopuolella ja ilmeistä on että naaras munii välittömästi parittelun jälkeen.

#### Morfologiset sopeutumukset parveiluun ja ilmassa tapahtuvaan paritteluun

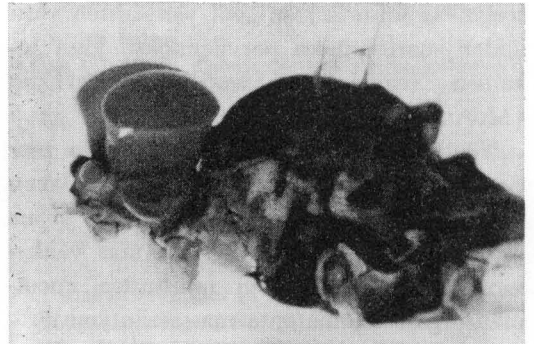
Päivänkorentojen etusiivet ovat kolmiomaiset ja muodostavat pienentyneiden takasiipien kanssa toiminnallisen kokonaisuuden (kansikuva, joiltakin lajeita takasiivet puuttuvat kokonaan). Viereiset pitkittäissuonet

ovat keskenään eri tasossa ja siiven pinta on näinollen poimuinen. Lisäksi siiven etureuna on vahvasti kitinisoitunut ja jäykkä kun taas takareuna on ohut ja taipuisa (kuva 6). Poimuisuus sekä siipien taipuminen mutkalle siipisuonien ohentumista siiven ylöslyöntivaiheessa vähentävät ilman vastusta. Edellä kuvattu siipien rakenne ja lähentyminen kaksisiipisyyttä on katsottu sopeutumaksi pystysuoraan lentoon ja myös nk. helikopterilento (hovering; EDMUNDS & TRAVER 1954, McALPINE & MUNROE 1968). Tätä tukee myös se että eräillä kehittyneillä (apomorfiisilla) muodoilla, joiden lentorata on vaakasuora ja lento nopeaa ja voimakasta, siiven rakenne myös poikkeaa normaalista (siipi on taipumaton, ei poimuinen, ILLIES 1968). Lentämistä helpottaa osaltaan myös se että aikuisena päivänkorennot eivät nauti ravintoa vaan ilman täyttämä suoli toimii aerostaattisena elimenä keventäen ruumista.

Päivänkorentokoiraillla on huomiota herättävän pitkät etujalat, joiden säären ja nilkan välissä oleva rotaationivel sallii nilkan kiertymisen ulkokautta (pronaatio) ylöspäin mahdollistaen näin otteen naaraan siipien tyvestä (vrt. kansikuva). Pitkien etujalkojen välttämättömyyteen kopulaation normaalille ku-



Kuva 6. *Siphonurus*. (1) siipi alaslyönnin keskivaiheessa, (2) siipi ylöslyönnin keskivaiheessa ja (3) poikkileikkaus siiven etuosasta. EDMUNDS & TRAVER (1954) mukaan.



Kuva 7. *Centropatilum luteolum*. Koiraan pää ja eturuumis sivulta. Huomaa kartiomainen koirassilmä. (Valok. I. J. Holopainen.)

lulle viittaa myös amerikkalaisen *Campsurus* -suvun koiraiden etujalat, jotka ovat pidentyneet normaalisti vaikka muut jalat (naarilla kaikki) ovat surkastuneet lyhyiksi tyngiksi ja nämä lajit joutuvatkin viettämään koko lyhyen aikuiselämänsä ilmassa (MORGAN 1929).

Koiraillla on hyvin kehittyneet verkkosilmät, joiden selänpuoleinen usein turbaanimaiseksi laajentunut osa, nk. koirassilmä (kuva 7) on tyypillinen suurilla ommatideilla varustettu superpositiosilmä kun taas sivuosa on appositiosilmä. Koirassilmän katsotaan olevan sopeutunut liike- ja hämäränäköön ja siis ylilentävien naaraiden havaitsemiseen. Vaikka silmän morfologinen jako ei olisikaan täydellinen on silti havaittavissa toiminnallinen jako (SPIETH 1940). Vastaavanlainen ja samaa päämäärää palveleva silmän erikoistuminen on tapahtunut myös mäkäröillä (WENK 1965) ja monilla muilla kaksisiipisillä (DOWNES 1969).

### Parveilun alkuperä ja biologinen merkitys

Kaksisiipisten ja myös päivänkorentojen parveilua ja parinmuodostusta ilmassa pidetään alkuperäisenä (plesiomorfisena) ominaisuutena ja parveilun katsotaan kehittyneen organisoitumattomasta massaesiintymisestä organisoiduksi parveksi (ryhmä, jossa yksilöt

reagoivat toisiinsa) ja siitä yksittäisten yksilöiden suorittamaksi parvilennoksi, jossa jokainen reagoi itsenäisesti parvimerkkiin (McALPINE & MUNROE 1968).

Näyttää siltä, että päivänkorennoilla pystysuoraa lentorataa noudattavilla lajeilla on selvemmin tunnistettava parvimerkki ja ne myös usein lentävät yksin kun taas vaakasuoraan lentävien parvi muistuttaa enemmän organisoitumatonta massaesiintymistä.

Päivänkorentoparvissa lähestyvän naaraan havaitseminen on ilmeisesti täysin visuaalista, sillä hajuhoukutusjärjestelmästä ei ole mitään tietoa ja jo BERNHARD (1907) ilmoittaa, ettei naaraalla ole tähän sopivia erityselimiä. Myös tuntosarvien Johnston'in elimet ovat heikosti kehittyneet eivätkä toimine kuuloteliminä (NEEDHAM & al. 1935).

Parveilevien koiraiden »naaraskäsite» ei ole kovin tarkka, sillä useimmilla lajeilla mikä tahansa vaakasuoraan parven yli kulkeva objekti (höyhen, lintu, erilaiset hyönteiset jne.) laukaisee takaa-ajo- ja tarttumisreaktion. Esim. *Heptagenia fuscogrisea* -koiraat ovat suorittaneet normaalia pitempiä takaa-ajolentoja itseään lähes kymmenen kertaa suurempien sudenkorentojen perässä. Myös saman lajin koiras joutuu usein paritteluyrityksen kohteeksi ja koiraiden välinen parittelulento saattaa kestää pitkäänkin, vaikka yleensä erehdys havaitaan välittömästi.

Huolimatta takaa-ajoreaktion väljyydestä myös kaikki paikalle saapuvat naaraat tulevat kopuloiduksi mikä johtuu koiraiden suuresta määrästä ja polygamiasta — koiraat palaavat parittelun jälkeen parveen kun taas naaraat lentävät veteen munimaan.

Parveilun biologisesta merkityksestä on kaksisiipisten kohdalla paljon erimielisyyttä eikä kysymystä voida vielä pitää täysin selvitettyinä (vrt. esim. McALPINE & MUNROE 1968, NIELSEN & HAEGER 1960 ja SYRJÄMÄKI 1964 a). Päivänkorennoilla sen sijaan paritteluhavaintoja on saatu vain silloin kun koiraat parveilevat, ja myös harvat havaitut

alustakopulaatiot ovat tapahtuneet parveiluaikana ja parvien välittömässä läheisyydessä. Parveilun merkitys lisääntymistoiminnoille on ilmeinen ja tärkeä, koska se tuo koiraat yhteen rajoitetulle alueelle. Samanlainen merkitys on naaraiden etsimis- ja tarjoutumislennolla, jolloin naaraat ilmeisesti reagoivat koiraiden parviin tai parvipaikkoihin. Parveilun merkitystä korostaa vielä parvipaikan spesifisyys ja naaraskäsitteen epäspesifisyys.

### Subimagovaiheen pituus ja aikuisen elinikä

Aika, jonka yksilöt viettävät subimagona ennen aikuistumistaan, vaihtelee paljon sekä eri lajien välillä että saman populaation sisällä. Vaiheen kestoajan mukaan voidaan kuitenkin erottaa kaksi lajiryhmää, jotka poikkeavat jyrkästi toisistaan. Ensimmäiseen ryhmään kuuluvat lajit, joiden subimagovaihe on hyvin lyhyt kestäen n. 1—15 min. Suomessa tähän kuuluvat vain *Caenis* -lajit, esim. *C. horarian* subimagovaiheen pituus on noin 5—15 min. (GRIMELAND 1966, HOLOPAINEN 1970). Tällä lajilla aikuisen elinikä on vain muutamia tunteja: kuoriutuessaan vedestä illan hämärtyessä ne parveilevat ja kuolevat ennen yön tuloa.

Toiseen ryhmään kuuluvat useimmat suomalaiset lajit ja näillä subimagovaihe kestää muutamasta tunnista aina pariin vuorokautteen. On osoitettu, että vaiheen pituus kasvaa lämpötilan laskiessa; tästä on ilmeistä etua hyönteisille joiden elinikä on lyhyt ja parveilu voi tapahtua vain suotuisissa olosuhteissa. Huonot säät voidaan ylittää inaktiivisena subimagona, joka aivan ilmeisesti on kestävämpi ja vähemmän altis esim. haihtumiselle. Huonoja säitä on myös havaittu seuraavan epätavallisen suuret parvet. Tähän ryhmään kuuluvilla aikuisen elinikä saattaa olla useita vuorokausia, ja samat yksilöt voivat parveilla useana perättäisenä iltana. Ovovivipaaristen lajien (esim. *Cloeon dipterum*) naaraat voivat elää jopa 2—4

viikkoa. Yleisen isosurviaisen (*Ephemera vulgata*) koiraat elävät normaalioloissa 2—3 päivää mutta ovat häkissä säilyneet hengissä yli viikon (GLEISS 1954, HOLOPAINEN 1970).

### Kirjallisuutta

- ARO, J. E. 1928: Suomen päivänkorennoiset. — 68 s. Helsinki.
- BERNHARD, C. 1907: Über die vivipare Ephemeride *Chloeon dipterum*. — Biol. Centralbl. 27: 467—479.
- BRINCK, P. 1957: Reproductive system and mating in Ephemeroptera. — Opuscula Entomol. 22: 1—37.
- DEGRANGE, Ch. 1960: Recherches sur la reproduction des Ephéméroptères. — Theses, Grenoble 132: 1—193.
- DOWNES, J. A. 1969: The swarming and mating flight of Diptera. — Ann. Rev. Entomol. 14: 271—298.
- EDMUNDS, G. F. 1956: Exuviation of subimaginal Ephemeroptera in flight. — Entomol. News 67: 91—93.
- EDMUNDS, G. F. & TRAVER, J. R. 1954: Entomology — The flight mechanics and evolution of the wings of Ephemeroptera, with notes on the archetype insect wing. — J. Wash. Acad. Sci. 44: 390—400.
- GLEISS, H. 1954: Die Eintagsfliegen. — Die Neue Brehm-Bücherei 136: 1—48.
- GRANDI, M. 1960: Contributi allo studio degli Efemeroidei italiani. XXIII. Gli organi genitali esterni maschili degli Efemeroidei. — Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna 24: 67—120.
- GRIMELAND, G. 1966: Flyveaktivitet hos *Caenis horaria* L. (Ephemeroptera). — Kongel. Norske Videnskabers Selsk. Mus. Årbok (1966): 7—23.
- HOLOPAINEN, I. J. 1970: Eräiden päivänkorentojen (Ephemeroptera) parveilu- ja lisääntymisbiologiasta sekä eliniästä. — 95 s. Julkaisematon Pro gradu-työ. Helsingin yliopiston eläintieteen laitos.
- ILLIES, J. 1968: Ephemeroptera (Eintagsfliegen). — Handbuch der Zoologie 4 (2) 2/5: 1—63.
- MCALPINE, J. F. & MUNROE, D. D. 1968: Swarming of Lonchaeid flies and other insects, with descriptions of four new species of Lonchaeidae (Diptera). — Canad. Entomol.: 1154—1178.
- MORGAN, A. H. 1929: The mating flight and the vestigial structures of the stump-legged mayfly, *Campsurus segnis* Needham. — Ann. Entomol. Soc. Amer. 22: 1—46.
- NEEDHAM, J. G., TRAVER, J. R. & HSU, Y.-C. 1935: The biology of mayflies, with a systematic account of North American species. — 759 pp. New York.
- NIELSEN, E. T. & HAEGER, J. S. 1960: Swarming and mating in mosquitoes. — Misc. Publ. Entomol. Soc. Amer. 1: 71—95.
- SAVOLAINEN, E. 1972: Eräiden päivänkorentojen (Ephemeroptera) parveilusta. Parvet, säätekkijöiden vaikutus parveiluun ja parveilun säätely. — Julkaisematon lisenssiaatti-työ. Helsingin Yliopiston eläintieteen laitos.
- SPIETH, H. T. 1940: Studies on the biology of the Ephemeroptera. II. The nuptial flight. — J. New York Entomol. Soc. 48: 379—390.
- SYRJÄMÄKI, J. 1964 a: Swarming and mating behaviour of *Allochironomus crassiforceps* Kieff. (Dipt., Chironomidae). — Ann. Zool. Fennici 1: 125—145.
- 1964 b: Sääskien parveilun biologiasta. — Luonnon Tutkija 68: 143—148.
- WENK, P. 1965: Über die Biologie blutsaugender Simuliiden (Diptera). II. Schwarmverhalten, Geschlechterfindung und Kopulation. — Zeitsch. Morphol. Ökol. Tiere 55: 671—713.

Fil.kand. Ismo J. Holopainen  
Helsingin yliopiston Lammin biologinen asema  
16900 Lammi