

*Lilkeby, København*  
**Michael Hubbard**

Særtryk af „Flora og Fauna“, 72. årg. 4. hæfte 1966

~~PRIVATE LIBRARY  
OF WILLIAM L. PETERS~~

—  
Bent Lauge Madsen  
Om rytmisk aktivitet  
hos døgnfluenymfer

# Om rytmisk aktivitet hos døgnfluenymfer

Af Bent Lauge Madsen

(Københavns Universitets Ferskvandsbiologiske Laboratorium, Hillerød)

With an English summary

At aktiviteten hos døgnflue-imagines er bundet til bestemte tider af døgnet har længe været kendt. En oversigt over de danske arters aktivitet er givet af Jensen 1955. Sværmning, parring, æglægning etc. er bundet til bestemte tider af døgnet og er sandsynligvis reguleret af lysets ændringer.

At nymferne også viser døgnrytme er først for nylig påvist ved målinger af strømmens bortskylning af dyr, den såkaldte drift (Müller 1963, 1965, Waters 1963). Müller har ved meget grundige målinger af driften i en lille bæk ved den limnologiske station Freudenthal i Schlitz i Tyskland påvist, at larverne af døgnfluen *Baetis (rhodani)* viser udpræget døgnrytme ved deres talmæssige forekomst i driften.

*Baetis* er til stede i driften i meget større antal om natten end om dagen, hvilket er illustreret med fig. 1. Målingerne, der ligger til grund for figuren, er foretaget i den lille rene skovbæk Sugebæk ved Silkeborglaboratoriet. I en sidebemærkning kan nævnes, at Sugebæk nu er ødelagt, idet der er tilsluttet en kloakledning fra landsbyen Rodelund. En af vore sidste rene bække er forsvundet og erstattet af en kloakrende, en skæbne, der synes uundgåelig for vore vandløb.

I et af de talrige vandfald, Sugebæk danner på sit løb gennem Sønderskoven, er anbragt et jernrør med en diameter på 25 mm. En lille del af bækens vand løber derigennem og ledes ned i en sigte, hvor dyr, planterester etc. opsamles. Sigten tømmes morgen og aften, og man kan herved få et indtryk af, hvorledes de forskellige arters forekomst i driften varierer gennem døgnet.

*Baetis'* døgnvariation i driften fremgår med tydelighed af fig. 1. Müller har ved kunstigt at ændre lysrytmen vist, at rytmen i driften dermed også ændrer sig, hvilket kan tages som et indicium for, at lyset er den regulerende faktor (Müller 1965).

Om årsagen til denne døgnrytme foreligger hidtil ingen arbejder. Müller arbejder med fænomenet, men har hidtil intet publiceret derom.

Tætheden af *Baetis* på stenenes overside er større om natten end om dagen, de er således om natten mere udsat for bortskylning. Rytmen i adfærden afspejles i rytmen i driften.

Gennem de sidste tre år har jeg arbejdet med studiet af danske vandløbsdyrs biologi og fysiologi på Københavns Universitets Ferskvandsbiologiske Laboratorium. Specielt er der arbejdet med nymfer af slørvinger og døgnfluer.

Jeg har ved disse undersøgelser længe været opmærksom på en døgnbundet rytme i mange arters adfærd. Ved natiagttagelser i

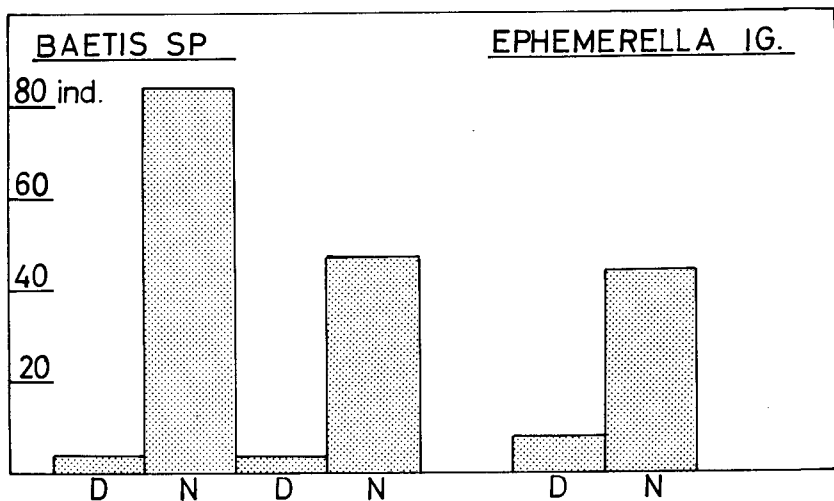


Fig. 1. Driftens døgnvariation hos *Baetis sp.* og *Ephemerella ignita*.  
Diurnal variation in the drift of *Baetis sp.* and *Ephemerella ignita*.

strømakvarier belyst med rødt lys har jeg ofte iagttaget stor aktivitet hos dyr, der om dagen sidder stille.

Der skal her redegøres for en metode, jeg har udviklet til registrering af denne rytmiske aktivitet.

I et strømakvarium (vedr. beskrivelse se Madsen 1966) har forsøgsdyrene mulighed for at anbringe sig i strøm, i læ eller i smalle revner. Over strømakvariet er anbragt et fotografiapparat (Exakta varex) med 35 mm linse (Novoflex Weitwinkel) med udtræk. Akvariebunden med dyrene kan belyses med en elektronflash (Braun F 80) med to fakler.

Dyrenes positioner registreres fotografisk. Optages en serie med minutters intervaller kan man ved at sammenligne billede nr. ét med billede nr. to, nr. to med nr. tre o. s. v. tælle, hvor mange individer, der har skiftet position i det pågældende tidsrum.

Rent praktisk gøres det på den måde, at dyrenes positioner tegnes over i forstørrelse på transparentpapir. Ved at lægge nr. ét over to, to over tre o. s. v. fås en oversigt over positionsændringerne.

Disse positionsændringer tages som et mål for den relative aktivitet, der bedst kan fremstilles i et koordinatssystem som en sumkurve, hvor ordinaten angiver det samlede antal positionsændringer og abscissen den forløbne forsøgstid.

Laves sådanne serier på forskellige tider af døgnet kan man ved sammenligning af sumkurverne over positionsændringerne få et indtryk af døgnvariationen i aktiviteten.

Målinger over aktiviteten hos *Baetis* skal ikke opgives her, idet Müllers arbejde herover ventes snart. Derimod vises i fig. 2 aktivi-

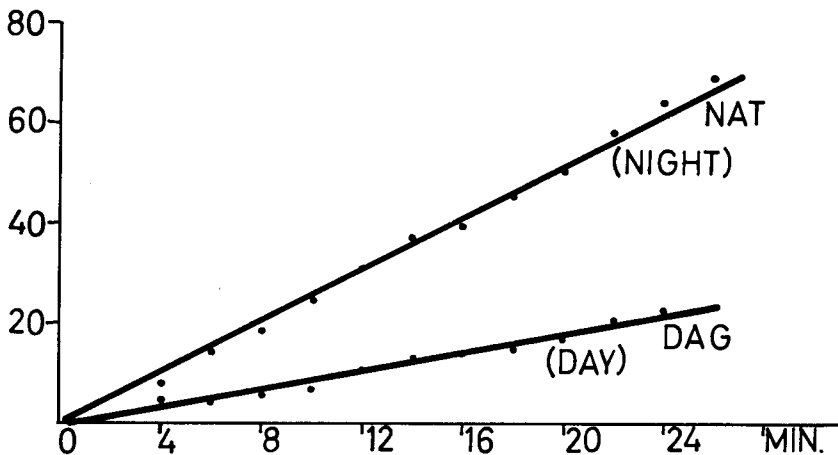


Fig. 2. Sumkurve over *Ephemerella ignita* relative aktivitet målt som positionsændringer pr. tidsenhed.

Summation curve on the relative activity of *Ephemerella ignita* measured as changes of position per time unite.

tetsrytmen hos en anden art, *Ephemerella ignita*. At der er døgnbundet rytme i aktiviteten ses med stor tydelighed.

Man kan stille spørgsmålet, om denne aktivitet kan skyldes påvirkning fra elektronflashens lys. Hertil er at sige, at der er realitet bag forskellen i *Ephemerella ignita*s to aktivitetskurver, idet iagttagelser i svagt rødt lys om natten viser en aktivitet, der er væsentlig større end dagaktiviteten. Desuden er lyspåvirkningen fra flashen ikke blot stor om natten. Også om dagen er den meget større end det lys, der er i laboratoriet.

Metoden er ikke anvendelig til en art som *Heptagenia sulphurea*. Denne art har meget store øjne og reagerer blot man nærmer sig akvariet. Både ved dag og nat får flashens glimt dyret til at bevæge sig.

Afspejles nu aktivitetsrytmen i artens forekomst i driften? I fig. 1 er vist en enkelt typisk døgnmåling af *Ephemerella ignita*'s forekomst i driften. Der er forskel på dag- og natmålingerne, men forskellen er ikke så udtalt som for *Baetis* vedkommende.

Forklaringen på dette kan måske være den, at de to arter har hver sin habitat (ved habitat forstås her: det sted hvor dyret lever). *Baetis* findes ofte på stenenes oversider, specielt om natten, mens *Ephemerella ignita* findes mellem stenene, i planter og i grusbunden.

I strømakvariet er der lavet undersøgelser over de to arters strømpræferens. Med den beskrevne fotografiske metode er undersøgt, hvor mange dyr, der sidder i strøm, hvor mange der sidder i læ og hvor mange, der holder til i små revner.

Resultatet fra en forsøgsserie er vist i fig. 3. Histogrammernes højde angiver gennemsnittet af observationerne, der strækker sig over fire døgn. Forsøgene er gennemført med 38 *Baetis* nymfer og 47 *Ephemerella ignita* nymfer.

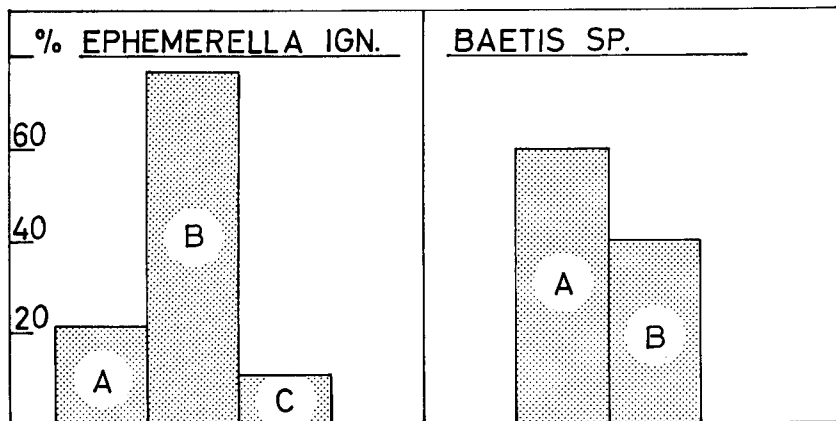


Fig. 3. Histogram over forekomsten af *Ephemera ignita* (47 individer) og *Baetis sp.* (38 individer) på strømeksponeerede steder (A), i læ (B) og i revner (C). Histogram on the occurrence of *Ephemera ignita* (47 individuals) and *Baetis sp.* (38 individuals) on places with current (A), in deadwater (B), and in crevices (C).

Det ses, at flertallet af *Baetis* sidder i strømmen, mens færre sidder i læ. Ingen sidder i revner. Det skal bemærkes, at figuren giver et gennemsnit af dag- og natobservationer. Et histogram over natobservationer vil vise en større del anbragt i strømmen.

*Ephemera ignita* derimod har en helt anden fordeling. Her sidder flertallet i læ og nogle sidder i revner. Kun godt 20 % af dyrene sidder på strømeksponeerede steder. Der er ikke hos *Ephemera ignita* påvist tydelig forskel i strømpræferens på forskellige tider af døgnet.

Vi kan korrelere rytme i driftforekomsten med dyrenes aktivitetsrytme og opholdssted. Den forøgede nataktivitet giver stærk forøget natforekomst i driften, hvis der er tale om et dyr, der som *Baetis* lever på stenenes overside. En forøget nataktivitet afspejles svagere, når der er tale om et dyr, der som *Ephemera ignita* lever overvejende i læ.

Døgnrytmen i aktivitet kan tænkes at have betydning som værn mod predatorer, der sporer deres bytte ved synet, som f. eks. ørred. Et dyr, der bevæger sig, er lettere at se end et dyr, der sidder stille. Det kan derfor tænkes at være til fordel for et dyr, at dets aktivitetsperiode ligger ved svagt lys, hvor en bevægelse vanskeligt ses. Udvikling af døgnrytmen med nataktivitet kan være et resultat af selectionen, idet individer med nataktivitet har haft en større chance for overlevelse end tilfældet var med individer af samme art med dagaktivitet eller aktivitet hele døgnet.

Driften har en positiv betydning derved, at der sker en spredning af populationen over en større del af vandløbet. Den negative betydning ligger i, at driften vil kunne tømme et vandløb helt for dyr eller føre organismerne til uegnede biotoper. Alt vil før eller senere

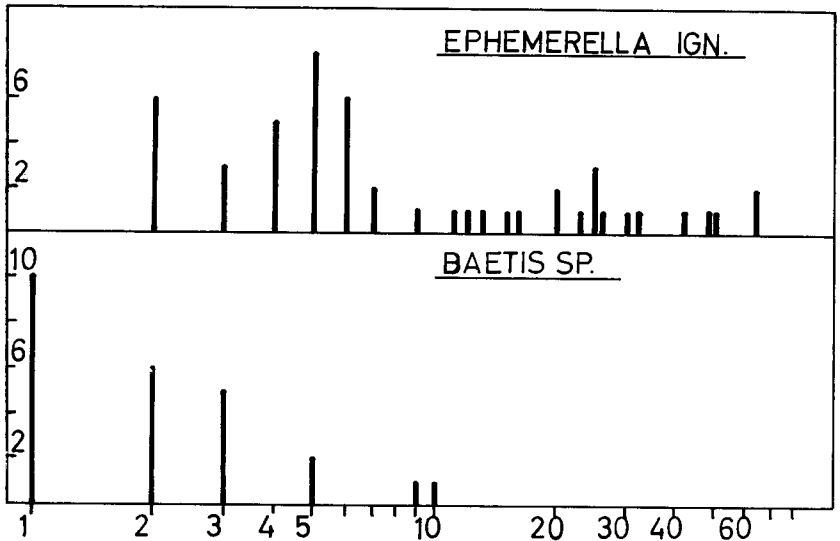


Fig. 4. Eksperiment over strømreaktion. De lodrette søjler angiver antallet af dyr, der har fået fat i substratet inden for de på abscissen afsatte tider i sekunder. Bemærk den logaritmiske skala.

Experiment on current reaction. The vertical columns indicate the number of individuals having obtained a firm hold in the substrate within the times in seconds on the abscissa. Note the logarithmic time scale.

ende i havet. Afgørende for et vandløbsdyrs eksistens i vandløbet er dets evne til kompensation for denne nedskylning.

Kompensationen kan ske på flere måder. Hos de fleste insekter sker det ved, at de ægbærende hunner flyver op mod strømmen. Hvor langt de flyver, før de lægger æggene, vides ikke, men ved denne adfærd sikrer de artens fortsatte beståen i vandløbet.

Andre dyr som *Gammarus pulex* (ferskvandstangloppen) vandrer aktivt op mod strømmen helt inde ved bredderne, hvor strømmen er svag.

Dyrenes evne til at få fat i bunden igen efter at være blevet revet med af strømmen må også anses for at være af betydning som en kompensation for driften.

Til belysning heraf har jeg gennemført en række forsøg i strømakvarier med en del forskellige strømndyr, og der er opnået flere interessante resultater, der senere publiceres i en større sammenhæng. Som et mål for dyrenes strømreaktion tages den tid, der går mellem dyret sættes i strømakvariet til det har fat i bunden. Dette mål afhænger af flere faktorer: strømhastighed, substrat, temperatur, belysning med mere.

Resultater fra forsøg med *Baetis* og *Ephemera ignita* er vist i fig. 4. Forsøgene er udført ved de temperaturer, der var på dyrenes opholdssted. For *Baetis* vedkommende 11° C og for *Ephemera ignita*'s vedkommende 14° C. Strømhastigheden var i forsøget ca. 30

cm pr. sekund. Bunden består af halvcylindre af perspex, der er anbragt med ca. 4 cm afstand. Imellem halvcylindrene er et læområde. Alle overflader er beklædt med fint sand.

Søjlerens længde i fig. 4 angiver det antal dyr, der har fået fat i bunden inden den på abscissen angivne tid. Bemærk at tidsskalaen er logaritmisk.

Begge arter har en hurtig reaktion, men der ses dog en forskel, idet *Baetis* er hurtigere end *Ephemerella ignita*. Hos denne er der flere individer, der først får et fast tag i bunden efter ca. et minuts forløb. Med så lang en strømreaktionstid vil dyret efter gentagne nedskylninger blive skyllet langt ned. Men i betragtning af dens ringere chance for bortsylning på grund af dens præferens for læområderne må den til trods for denne længere reaktionstid siges at være lige så tilpasset i vandløb som *Baetis*.

#### Efterskrift:

Efter manuskriptets indlevering er der publiceret en undersøgelse over *E. ignita* predatorer (Maitland 1965).

Især laks og havørred har i maveindholdet store mængder *E. ignita* nymfer. En sammenligning mellem nymferne i vandløbet og i maveindholdet viser, at det overvejende er de største nymfer, der fanges af predatorerne. Forklaringen herpå er vel, at de store nymfer er lettest at få øje på. Heri ligger en støtte for den antagelse, der i nærværende afhandling ligger til grund for hypotesen om udviklingen af *E. ignita*'s rytmiske aktivitet: At den ses af predatorerne.

#### Summary

##### *On the diurnal periodicity of Ephemeropteran nymphs*

In this paper the diurnal periodicity in the drift of nymphs of *Baetis* sp. as described by Müller (1963) and Waters (1963) is referred to.

In Fig. 1 the phenomenon is illustrated by an example of my own from Sugebæk, a small stony stream near Silkeborg. *Ephemerella ignita* shows a less pronounced diurnal periodicity than that of *Baetis* (see Fig. 1).

According to information from Müller, *Baetis* occurs in much higher numbers on the upper surface of stones at night than by day. They are then more easily swept away by the current. Most probably the higher number in night-drift reflects a greater activity at night.

In order to examine the activity of *Ephemerella ignita*, I have introduced a photographic recording method. The animals are photographed at intervals of two minutes and the changes of position are noted by comparing each photograph with the next in the series.

The activity is expressed as the slope of the curve resulting from the accumulation of the changes of position. As seen in Fig. 2, the activity of *Ephemerella ignita* is greater at night than by day. That is, this periodic activity is correlated with the periodicity of the drift of the animals.

The fact that the diurnal periodicity in the drift of *E. ignita* is not so pronounced as that of *Baetis* may be due to the different habitats of the two species.

Fig. 3 shows the distribution of the two species in a streamtank where the animals had a choice of substrata with various current conditions, from full current to crevices without any current. The observations shown agree well with observations in the field. *Baetis* sp. is found in open current, whereas *Epheme-*

*rella ignita* is a species from slow water amongst stones, vegetation and in crevices.

The selective value of the night-time activity is discussed. It is proposed to be an adaptation for existence in a biotope in which predators find their prey by sight, since an animal moving by night is not so easily seen as an animal moving by day.

This hypothesis is supported by the observation, that salmon and some other stream living fishes obviously selects the larger of the nymphs available in the stream (Maitland 1965).

One of the adaptations to the current is the behaviour of an animal when swept away by the current.

Fig. 4 shows results from an experiment in which animals were placed in a current and the time taken for them to obtain firm holds on the substratum recorded. The figure shows a difference between the two species which may be correlated with their different habitats. For example *Baetis*, which occurs in places where the current is strong, has a relatively faster reaction time.

I wish to thank L. S. Bellamy, Zoology Department, University College of North Wales, Bangor, for having corrected the English summary.

#### Litteratur

- Jensen, C. F., 1955: Ephemeroptera. Flora og Fauna 62, p. 53-75.
- Madsen, B. L., 1966: Reaction to current by Brachyptera risi. - Oikos (in press).
- Maitland, P. S., 1965: The distribution, life cycle, and predators of *Ephemerella ignita* (Poda) in the river Endrick, Scotland. - Oikos 16, p. 48-57.
- Müller, K., 1963: Tag-Nachtrhythmus von Baetidenlarven in der organischen Drift. - Naturwissenschaften 50, p. 161.
- Müller, K., 1965: Field Experiments on Periodicity of Freshwater invertebrates. - Circadian Clocks, Amsterdam, p. 315-317.
- Waters, T. F., 1962: Diurnal periodicity in the drift of stream invertebrates. - Ecology 43, p. 316-320.