

BENT LAUGE MADSEN

Undersøgelser over populationsbevægelser hos vandløbinsekter

I 1953 formulerede Karl Müller hypotesen om kolonisationscyklus hos insekter fra vandløb (Müller 1953). Ved de voksne ægbærende hunners flyvning opstrøms kompenseres for det tab, der sker ved den af strømmen forårsagede drift af insektlarver.

Uanset at mange har iagttaget denne opstrømsflugt direkte, har den dog ofte været betvivlet. Enkelte har endog ment at kunne modbevise den (Schumacher 1970).

Ikke mindst svenske iagttagelser (Lehmann 1970, Södergren 1971, Svensson 1974) har leveret materiale, der støtter hypotesen.

I det følgende skal gives nogle resultater fra undersøgelser i danske vandløb. Danske vandløb er mere homogene end de fleste svenske, der er undersøgt. Det må være en betydelig fordel. Uregelmæssigheder i form af vandfald, stillestående områder etc. kan give så meget "støj" i migrationsmønstret, at det kan være svært at se et klart og entydigt mønster.

VANDLØBENE

Alle undersøgelser er foretaget i Jylland 1972-73.

Der er lavet undersøgelser over flugtmønstret hos Ephemeroptera i Sønderup å (Himmerland). Åen er mæandrerende i en bred eng uden træbevoksning. Der er ikke terrænformer, der vil lede vinden i en bestemt retning i forhold til åen. Der er foretaget i alt 9 indsamlinger dækkende følgende tider: 10.-13. juni, 14.-20. juni, 21.-27. juni, 12.-19. juli, 30. juli - 6. august, 7.-15. august, 22.-31. august, 4.-9. september, 9.-17. september.

Desuden er der lavet undersøgelser i en lille kildebæk i Himmerland, ganske nær et kildeudspring. Plantevækst hindrer her vindpåvirkning.

Endelig er der lavet undersøgelser over flugtmønstre og nymfepopulationsforskydning hos Plecoptera i to skovbække nær Silkeborg. Begge løber i velafgrænsede, regelmæssige dale. En tæt og regelmæssig nymfepopulation forekommer her over en begrænset strækning på få hundrede meter. For en nærmere beskrivelse se Madsen (1976).

METODER

Imagines er fanget på transparente plasticfolier udsået tværs over vandløbene. Plasticfolierne er påsmurt en lim, der bevarer klæbeevnen i lang tid. Der er ikke for døgnfluers og silvringers vedkommende iagttaget undvigemåvner i nærheden af fælden. For en enkelt arts vedkommende, Plecopteren *Brachyptera risi*, er disse undersøgelser suppleret med direkte tællinger og iagttagelser langs bækken.

Undersøgelser af sidstnævnte arts nympher er foretaget ved en direkte optælling af antallet på stenene i bækken. Bestanden i de forskellige dele af bækken er beregnet ud fra optællinger på 10 håndstore sten hvert sted. Ud fra erkendelsen af, at der er en meget stor variation i udbredelse og nævnterne af benthos i lotiske miljøer, er een sten taget som en substratenhed, hvilket næppe er mere unøjagtigt end anvendelsen af et rent arealmål.

Ved statistiske beregninger er anvendt et signifikansniveau $p \leq 0.05$.

EPHEMEROPTERA IMAGINES

Døgnfluer har et kort og ukompliceret imagoliv. Efter klækning fra subimago sker parringen og umiddelbart derefter æglægningen. Der sker næppe nogen næringsoptagelse. Der skulle derfor hos døgnfluer være ideelle muligheder for påvisning af eksistensen af en egentlig opstrømsflugt.

Kun et kortvarigt parringsflugtmønster kan interferere hermed. De arter, der er undersøgt, er *Caenis rivulorum*, *Ephemerella ignita* samt *Baetis* spp. Denne sidste slægt er repræsenteret med mindst tre arter.

Hvor store fangsterne er, ses i fig. 1. Her er desuden angivet grafisk den procentmæssige fordeling på de to sider af fælden. *Caenis* har en kort flyvetid, og der eksisterer kun een prøve heraf. Af en stikprøve på ca. 300 af de 9356 individer var ca. 60% hunner. Af de andre var så godt som alle de fangne imagines hunner. I fig. 1 er for hver enkelt prøve fordelingen på de to sider af fælden angivet.

For dem alle gælder, at fangsten på den nedstrøms vendende side er signifikant større end fangsten på den anden side. Konklusionen er da, om man kan gå ud fra, at fangsttallene på de to sider er et udtryk for flyveretningen, at der for imagohunnerne er tale om en meget tydelig opstrømsflugt.

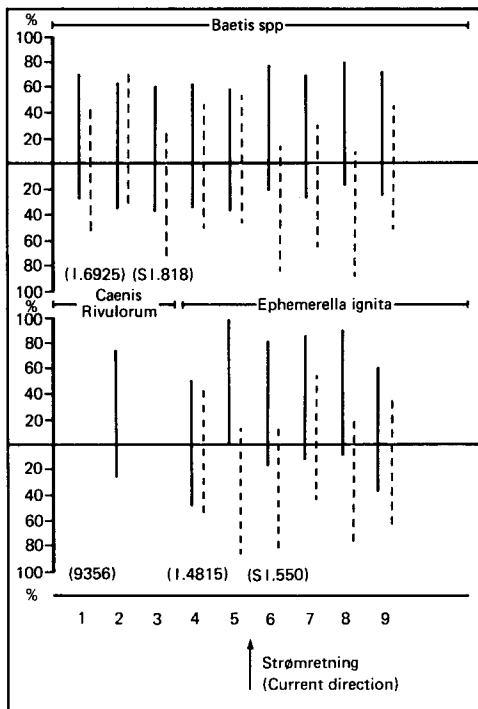
EPHEMEROPTERA SUBIMAGINES

Der er også fanget subimagines. Antallet er væsentligt mindre end imagotallet og fordelingen mellem hanner og hunner er mere ligelig. Fordelingen på de to sider af fælden er helt anderledes end imagofordelingen (fig.1). Der er for han og hun subimagines en tendens til et større antal på den op-

strøms vendende side. For hunner alene er der ingen forskel i fangsten på de to sider.

Antallet af individer, der fanges på fælden, kan være et udtryk for

1. det antal, der fanges under en retningsbestemt flugt,
2. det antal, der fanges ved en tilfældig sværmning, og
3. det antal, der fanges ved, at vinden blæser individer ind på fælden.



Figur 1. Den procentmæssige fordeling af imagines (fuldt optrukken linje) og subimagines (stiplet linje) på de to sider af fælderne. Antallet af imagines (I) og subimagines (SI) angivet i parentes. Tallene 1-9 er fangstperioder i tiden 10. juni til 17. september (se teksten).

The distribution in percentages of imagines (solid line) and subimagines (dot-and-dash line) on the two sides of the traps. The number of imagines (I) and subimagines (SI) is bracketed. Figures 1 to 9 indicate trapping periods in the period 10th June to 17th September (see text).

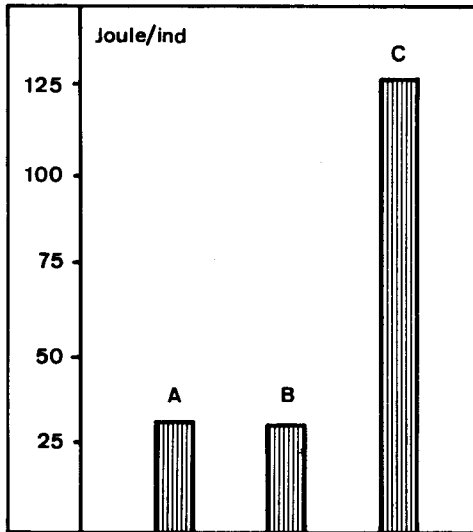
Under forudsætning af, at subimagines og imagines er i luften under forholdvis ensartede vindforhold, er det nærliggende at antage, at den af vinden indblæste proportion vil være ens for de to former. Den betydelige forskel i imago og subimago fordeling på fælden kan derfor tillskrives en særlig imago adfærd. Den er her fortolket som en opstrømsflugt.

PLECOPTER IMAGINES

Plecoptererne har et mere kompliceret imagoliv. Levetiden for imago af *Taeniopteryx nebulosa* kan være 3-4 uger eller måske mer (Elvang og Madsen 1973). Imago af *Brachyptera risi* har en tilsvarende længde. I den tid skal i hvert tilfælde hunnerne optage megen næring.

I fig. 2 er vist den meget store forskel i energiindhold hos nyklækkede hanner, nyklækkede hunner og modne ægfyldte hunner af *B. risi*. Tilvæksten i energiindholdet er påfaldende, når man sammenligner den relativt korte imagotid med den lange nymphetid, der normalt varer fra november til maj.

Denne næringsoptagelse må medføre en vis aktivitet, der vil kunne influere stærkt på flugtmønsteret. Det er derfor ikke at forvente, at Plecoptererne, hvis de har opstrømsflugt, vil have et så entydigt flugtmønster som Ephemeroptererne. Müller (1973) har for *Capnia atra*'s vedkommende beskrevet et ret kompliceret mønster, først og fremmest komponeret af bevægelser på tværs af vandløbet.



Figur 2. Energiindholdet i joule pr. individ hos nyklækkede hunner (A), nyklækkede hanner (B) og modne hunner (C) af *Brachyptera risi*.

Energy contents in joule per individual in newly hatched females (A), newly hatched males (B) and mature *Brachyptera risi* females (C).

OPTÆLLING OG MÆRKNING

De optællinger, der blev lavet af exuviae på stenene i klækningsperioden, viste, at der ikke var nogen significant stigning i antallet af klækninger

af imagines i den opstrøms eller nedstrøms retning af den undersøgte bækstrækning. Det samme gjorde sig gældende for de observerede imagines langs bækstrækningen i den første del af perioden (fig. 3).

Det er helt anderledes med de imagines, der er observeret i den sidste del af imagosæsonen. Her findes størsteparten i den øverste del af bækken. Det kan tydes, som om der sker en samling af imagines hen mod slutningen af imagosæsonen.

Mærkning af ca. 3000 imagines gav en ringe genfangst, ca. 1.5%. Her viste det sig, at de mærkede fra den nederste del blev genfundet over hele den ovenfor liggende bækstrækning, medens mærkede fra den øverste del blev fundet mere lokalt. Selv om antallet af genfangster var meget skuffende, bekræftede det, at bevægelsesmønsteret er kompliceret, og at den nederste population har en tendens til en nettobevægelse opstrøms. Ingen statistik er anvendt, da informationsmængden er for ringe til sikker behandling.

FÆLDEFANGST

Til fangst af flyvende imagines er opsat fælder 3 steder ved Sugebæk.

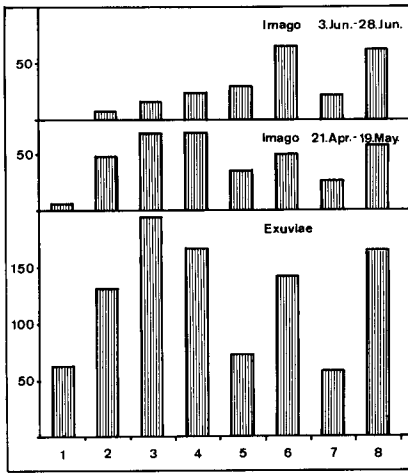
Følgende tankegang ligger bag denne opstilling: Hvis der ved en velafgrænset bæk er en retningsbestemt komponent i flugtmønsteret, vil denne kunne komme til udtryk på flugttallene på de tre fælder. Er klækningen i de enkelte dele af bækken ens, som den åbenbart er i Sugebæk, så vil antallet, der fanges på de tre fælder, være stigende i den retning, hvori den retningsbestemte bevægelse foregår.

Resultaterne er vist i fig. 4. Den statistiske beregning (Kruskall-Wallis test) er lavet på 10 sæt data for hver fælde, og den viser, at der ikke er nogle signifikante forskelle i fangsterne fra de sider, der vender opstrøms.

På de sider, der vender nedstrøms, er fangsten derimod stigende i den opstrøms retning, hvilket indikerer en nettobevægelse i den opstrøms retning.

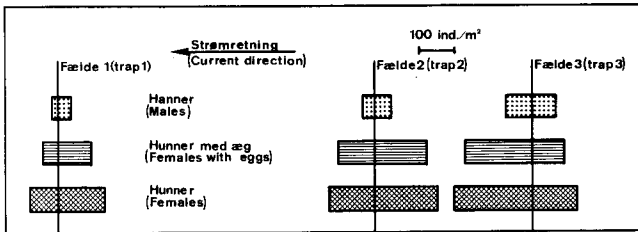
En faktor, der næppe er uden betydning for antallet af fangster på den opstrøms vendende side, er, at sværningsforholdene her vist nok er bedre end sværningsforholdene på den anden side. I hvert tilfælde er det iagttaget, at *Brachyptera risi* foretrækker at sværme i lys. Der er mere lys på den opstrøms vendende side af fælden end på den nedstrøms vendende side af fælden. Yderligere er det muligt, at vinden har en vis betydning for antallet af fangster. De svage vinde, der herskede i området, var overvejende i nedstrøms retning.

Trods det komplicerede flugtmønster kan der ud fra de tre af hinanden uafhængige sæt iagttagelser: optællinger, mærkninger og fælder eftervises en bevægelsekomponent i den opstrøms retning.



Figur 3. Antallet af exuviae og imagines af *Brachyptera risi* på en bækstrækning med st. 8 øverst og st. 1 nederst i strømretningen.

The number of exuviae and *Brachyptera risi* imagines in a brook section (station 8 upstream from station 1).



Figur 4. Fordelingen af hanner, ægbærende hunner og hunner (med og uden æg) af *Brachyptera risi* på den opstrøms og nedstrøms vendende side af fælde 1 (nederst), fælde 2 (i midten) og fælde 3 (øverst) i Sugebæk.

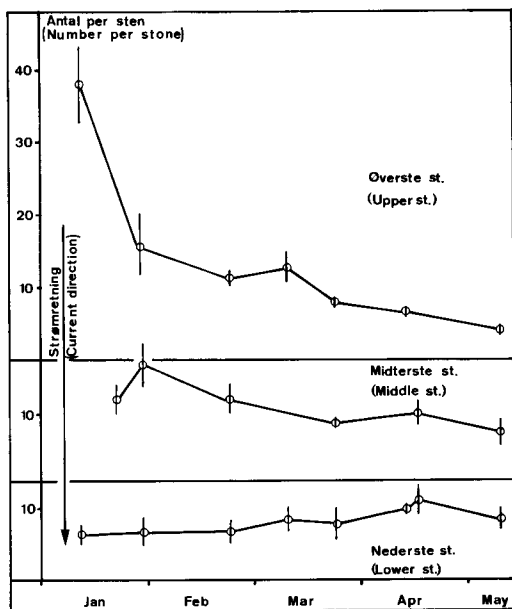
The distribution of males, eggbearing females and females (eggbearing as well as not-egg-bearing) of *Brachyptera risi* on the upstream and downstream facing side of trap 1 (bottom), trap 2 (in the middle), and trap 3 (top) in Sugebæk.

FORDELING AF NYMPHER

Det er i udpræget grad hunner, der er fanget på fældeerne (fig. 4). Skal dette tydes som hunnernes æglægningsfærd, må der i den følgende nymfhesæson være et større antal nympher øverst i bækken end nederst i bækken.

Det er også tilfældet. I nymfhesæsonen 1972-73, der fulgte efter imago-observationerne, er der talt nympher regelmæssigt i de forskellige dele af bækken.

Resultaterne ses i fig. 5. I starten er der langt der største antal ved den øverste station. Der er også foretaget enkelte undersøgelser endnu højere oppe i bækken. Her er tallene endnu større, men bækken er her meget



Figur 5. Antallet af *Brachyptera risi* nymfer pr. sten på tre stationer i Sugebæk gennem en nymfesæson. Lodrette streger er standardafvigelse.

The number of Brachyptera risi nymphs per stone at three stations in Sugebæk throughout a nymph season. Vertical line indicate the standard deviation.

uregelmæssig, der er kun få egnede levesteder for larverne. Det større antal på stenene kan derfor eventuelt heroppe skyldes de få levesteder.

I løbet af larvesæsonen falder antallet i den øverste del, medens der ikke sker nogen egentlig stigning i de nedre dele. At der ikke sker nogen stigning her kan eventuelt skyldes, at driften herfra holder trit med tilgangen. De dyr, der driver væk fra den nederste del, ender ud i et okkerfyldt område, hvor de ret hurtigt dør.

Lige før klækningen til imago begynder, er bestanden ens i den øverste og nederste del af bækken, en tilstand, der svarer meget til situationen året før, opregnet på grundlag af antallet af exuviae.

Der er altså ikke tale om, at den øverste del af populationen helt forsvinder. Men tænker man sig situationen, at der ikke er en kompensation

for driften, vil næste års drift sikkert bringe larvepopulationen i den øverste del af bækken ned på eller nær nulpunktet.

REFERENSER

- Elvang, O. og Madsen, B.L. 1973. Biologiske studier over *Taeniopteryx nebulosa* (L.) med en bemærkning om vækst. Ent. medd. 41:49-59.
- Lehmann, U. 1970. Stromaufwärts gerichteter Flug von *Philopotamus montanus*. Oecologia 4:163-175.
- Madsen, B.L. and Butz, I. 1976. Population movements of adult *Brachyptera risi* (Plec.). Oikos 27:273-280.
- Madsen, B.L. 1976. Population dynamics of the nymph of *Brachyptera risi*. Oikos 27: 281-287.
- Miller, K. 1953. Investigations on the organic drift in North-Swedish streams. Ann. Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm 35:133-148.
- Miller, K. 1973. Life cycles of stream insects Aquilo Ser. Zoologica Tom. 14:105-112.
- Schumacher, H. 1970. Untersuchungen zur Taxonomie, Biologie und Ökologie einiger Köcherfliegenarten der Gattung *Hydropsyche* Pict. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 55:511-557.
- Svensson, B.W. 1974. Population movements of adult Trichoptera at a South Swedish stream. Oikos 25: 157-175.
- Södergren, S. 1971. Undersökningar över drift av Ephemeroptera, Plecoptera och Trichoptera i Rickleån. Rapport från Rickleåns fältstation. Umeå Universitet nr. 18.

SUMMARY

In this paper observations on the movements of some Ephemeroptera and one Plecoptera species from Danish streams are summarized.

Flying imagines were trapped on adhesive, transparent strips of plastic suspended vertically across the stream under observation. It is assumed that imagines flying in an up- or downstream direction are caught on the up- or downstream facing side respectively. No avoidance reactions were observed.

The distribution of exuviae and nymphs is investigated by counting them on stones, one stone taken as one unit.

The results with Ephemeroptera are summarized in fig.1. The distribution of female subimagos on the two sides of the trap shows nearly equal occurrence on the two sides indicating no difference in the direction of the movement. The distribution of the adults, however, indicates a strong upstream directed movement. There is no evidence that this movement is determined by wind direction.

The life cycle of the Plecoptera *Brachyptera risi* includes a period with considerable increase in weight and energy content in the adult female (fig. 2). The movements during this period can introduce a good deal of noise in detecting a unidirectional movement component.

The increase in adults in the upper part of the brook towards the end of the season (fig.3) and a similar increase in the number of trapped adults on the downstream facing side of the traps (fig.4) indicate a net movement in the upstream direction. The number of young nymphs succeeding the adult generation investigated decreased in the downstream direction (fig.5), but during the season a displacement in the current direction is observed. The observed movements of the nymphs and adults are considered the main elements in a stream colonization cycle.

MS received 25.4.1977

Bent Lauge Madsen, Miljøstyrelsens Ferskvandslaboratorium, Lysbrogade 52, Silkeborg, Danmark