

Biologiske undersøgelser over *Taeniopteryx nebulosa* (L.)  
(Plecoptera), med en bemærkning om vækst

af OLAV ELVANG OG BENT LAUGE MADSEN

(With a summary: Biological studies on *Taeniopteryx nebulosa* (L.),  
with a note on growth).

Fra efteråret 1966 til foråret 1967 er der foretaget regelmæssige undersøgelser over både nymfe og imago af slørvingen *Taeniopteryx nebulosa* (L.). Feltundersøgelserne er foretaget ved Gudenåen ved Bredstenbro, Midtjylland. Her er nymferne talrige i vegetationen i åen, og i det tidlige forår kan imago studeres ved bredderne. Desuden er der lavet forsøgsrækker over de faktorer, der styrer imagos fremkomst. Vi ønsker at takke gårdejer Jens Rasmussen, Bredstenbro, for hjælp og velvilje under undersøgelserne.

#### BESKRIVELSE AF BIOTOPEN

En bro fører over åen lige ved observationsstedet, og bropillerne giver gode muligheder for iagttagelser af metamorfosen. Langs åen er en række popler, hvor både metamorfose og imagoadfærd kan iagttages. Desuden har en række pæle vinkelret på åen givet gode observationsmuligheder for imagoadfærd.

Om aftenen og om natten i imagotiden er luftfugtigheden i 50 cm højde 100%. Om dagen er den normalt fra 50 til 80%. Temperaturforløbet i en del af perioden er vist i fig. 5.

#### IMAGO

##### 1. *Metamorfose.*

Der er kun observeret metamorfose om aftenen efter mørkets frembrud. De fleste er iagttaget først på aftenen. Måske er luftfugtigheden, som anført af Brinck (1949), bestemmende for klækningstidspunktet. Tidspunktet for klækningen kan også ses som en beskyttelse mod predatorer. Normalt varer metamorfosen 30 til 60 minutter. I den tid sidder dyret helt ubeskyttet på en fri overflade, og det ville i dagtimerne være et let bytte for f. eks. fugle.

Nymferne kravler op på pæle eller bropiller eller op på træstammer, der

står helt ude ved bredden. De anbringer sig på en lodret flade med hovedet nedad, benene spærres ud til siden og fæstnes i underlaget. Efter nogle minutters forløb krummes ryggen flere gange, og nymfen revner langs thorax' overside. Thorax og ben kommer først frem, dernæst hoved og antenner. Et stykke tid efter kommer også abdomen fri af exuvien, sandsynligvis når benene er hærdnet så meget, at de kan give et sikkert fæste. Der er sjældent læ, hvor nymferne metamorfoserer. Kort tid efter kravler den lyse, nyklækkede imago bort fra exuvien.

Exuvien kan blive siddende i uger efter metamorfosen. De mange hundrede, der er undersøgt, sidder med ganske få undtagelser alle orienteret med hovedet nedad. Denne orientering kan forklares ved, at den er en tilpasning til klækning på lodrette flader, hvor dyret hænger med abdomen inde i exuvien, til benene er hærdnede.

## 2. Imagoadfærd.

De fleste imagines er set på popler og pæle. Nogle få er set på bropiller. Dyrene er stort set inaktive om dagen, hvor kun få er set fremme på træer og pæle. I koldt og blæsende vejr findes de så godt som alle i revner og under bark. Ofte sidder der her mange sammen. En del er fundet i græsset ved foden af pæle og træer.

Ved mørkets frembrud bliver dyrene aktive. De kommer frem fra skjulestederne og bevæger sig frit omkring. På en enkelt pæl ca. 1 meter høj og 10 cm i diameter er der talt 50 imagines på een gang. Når dyrene bevæger sig omkring, berører antennerne skiftevis underlaget. Et dyr, der sidder

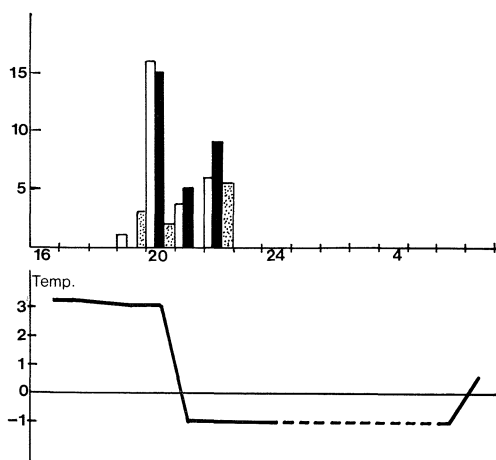


Fig. 1. Aktivitet på pæle, 31. marts–1. april 1967. For hver time er afsat antallet af observerede aktive hanner (hvid), aktive hunner (sort) og parringer (prikket). Temperaturkurven angiver lufttemperaturen i 50 cm's højde. (Activity on fence poles March 31–April 1. With 1 hour intervals are given the total number of active males (white), active females (black), and copulations (dotted). Below is given the air temperature at a height of 50 cm).

stille, berører underlaget med den yderste del af antennerne. Disse observationer er foretaget på en række pæle, der strækker sig fra åen vinkelret ind på engen.

Et eksempel på en sådan måling er vist på fig. 1. Det ses, at aktiviteten er begrænset til få timer om aftenen. Muligvis er pludselige fald i temperaturen årsag til aktivitetens ophør. Brinck (1949) anfører, at arten er aktiv i det svage solskin i den sene vinter og det tidlige forår. Fødeoptagelse er kun observeret om natten, og ved alle observationer er der kun set hunner spise. Føden er alger på pælene.

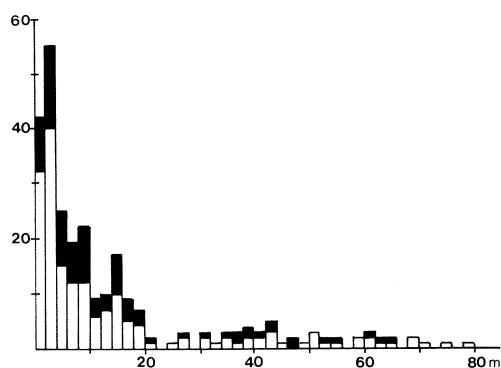


Fig. 2. Antal af hanner (hvid) og hunner (sort) på en række pæle vinkelret på åbredden 22. marts 1967 kl. 22-24. (Number of males (white) and females (black) on a row of fence poles at a right angle to the river bank March 22, 22-24 h.).

Parringen sker langt overvejende om aftenen efter mørkets frembrud. Dog er parring også observeret om dagen, når dyrene sidder i deres skjulesteder. Før parringen står hannen og hunnen overfor hinanden, antenne mod antenne. Hunnen har nedbøjet bagkrop og vingerne løftet skråt opad. Derefter går hannen om på siden af hunnen, mens begges antenner vibrerer kraftigt. Selve parringsstillingen er som beskrevet af Brinck (1949). Forstyrres parret, går parterne straks fra hinanden. Efter parringen bliver hunnen stående med bagkroppen hævet skråt opad et stykke tid.

Imago holder sig ret nær ved vandet, men der er dog fundet individer op til 80 meter fra bredden. Et eksempel på fordelingen er vist på fig. 2, der er resultatet af en optælling på 40 pæle i et hegn, der strækker sig fra bredden vinkelret ind på en eng.

Ved undersøgelsen blev der aldrig set flyvende imagines. River vinden dem væk fra underlaget, flager de ubehjælpsomt af sted og lander hurtigt på jorden. Carlo F. Jensen (personlig meddelelse) har iagttaget arten flyvende om dagen.

En række mærkningsforsøg tyder på, at der sker en vis vandring (eller

dødelighed) i populationen. I tiden fra 7. til 16. marts 1967 blev med mellemrum et antal dyr mærket med farvekode. Genfangsten udgør kun en lille brøkdel af de mærkede.

Et af formålene med mærkningen var at undersøge, om imago foretog vandringer langs vandløbet mod strømretningen. Det lykkedes imidlertid ikke at finde mærkede individer på steder fjernet fra de steder, hvor mærkningen var foretaget.

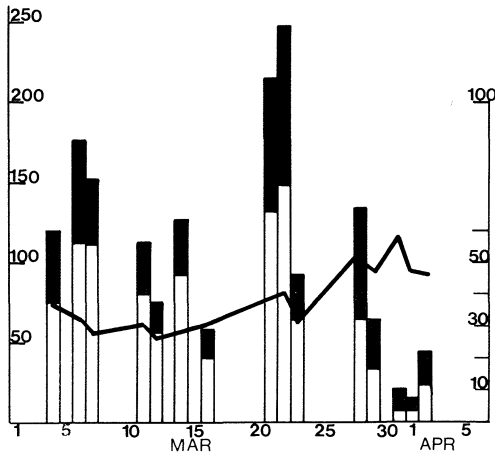


Fig. 3. Antallet af hanner (hvid) og hunner (sort) i imago-perioden 1967. Den ubrudte linie er hunnerprocenten (skala til højre). (Number of males (white) and females (black) in the imago season 1967. The solid line is the female-percentage (scale to the right)).

### 3. Flyvetidens forløb.

Mærkningen kan give et indtryk af størrelsesordenen for imagostadiets varighed. Som det fremgår af fig. 3 er der i 1967 ikke fundet imagines før 4. marts og efter 2. april. Imagos levetid er således, ved de betingelser der herskede ved denne undersøgelse, næppe over en måned. Den længste imagolevetid, der er observeret i undersøgelsen, er på 17 dage (fig. 4). Alle var hunner.

I imagotiden kan antallet af observerede dyr svinge meget (fig. 3). En af årsagerne er utvivlsomt vejrforholdene. I døgn med stærk blæst er i gennemsnit kun observeret halvt så mange dyr som på dage med svag blæst. Både dyr, der går fremme, og dyr under bark og i revner er talt med. På dage med stærk blæst er der fundet imagines i græsset lige ved pælene.

## NYMFE

### 1. Vækst og klækning.

Målinger af nymferne viser en hurtig vækst i det tidlige efterår (fig. 6).

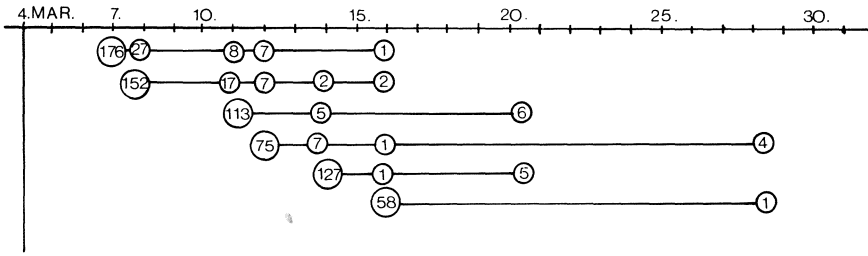


Fig. 4. Antal mærkede imagines (store cirkler) og antallet af genfundne fra hver mærkningsserie (små cirkler). (Number of marked imagines (large circles) and the number of recaptured imagines from each marking series (small circles)).

Allerede i december er mange af nymferne fuldvoksne. Dette vækstmønster er i overensstemmelse med andre beskrivelser (Jensen, 1951 og personlig meddelelse; Svensson, 1966).

Jensen (1951) har gennem en lang årrække registreret en stor variation i tidspunktet for klækningen af imago. Den er afhængig af vintertemperaturerne. Lave vintertemperaturer giver sen klækning og høje giver tidlig klækning. Klækning i Danmark er dog ikke registreret tidligere end ca. 1 uge ind i februar og normalt har den sin maksimum i marts.

At temperaturen spiller en stor rolle for klækningstidspunktet er uden for enhver tvivl. Nebeker (1971) har for flere slørvinger eksperimentelt påvist, at en kunstigt forhøjet temperatur fremskynder klækningstidspunktet, i visse tilfælde med 5 måneder, således at en klækning, der normalt skulle finde sted i juni, skete i januar. Denne undersøgelse er lavet i forbindelse med varmeforurening af vandløb, og de økologiske konsekvenser i de tempererede områder er tydelige. Sommerimagines, der klækkes om vinteren, vil ikke kunne gennemføre parring, fødeoptagelse og æglægning på grund af de lave vintertemperaturer.

Med de relativt store variationer, der er i vintertemperaturerne fra år til år, vil denne faktor ikke være ideel som styrende for klækningen, i hvert tilfælde for så vidt angår de arter, der klækkes tidligt på året. Et økologisk hensigtsmæssigt klækningstidspunkt må være, når der er en vis sandsynlighed for, at en given høj temperatur er så stabil, både med hensyn til størrelse og varighed, at imago kan overleve, til æggene er lagt.

At daglængden for mange insekter er en regulerende faktor i livscyklens forskellige stadier har længe været kendt (Danilevski, 1965). For døgnfluer har Pleskot (1963) meget klart fremhævet daglængden som den mekanisme, der kan sikre, at insekternes opstigning fra vandet hindres, så længe luften ikke har den temperatur, der er nødvendig for imagos overlevelse. Også

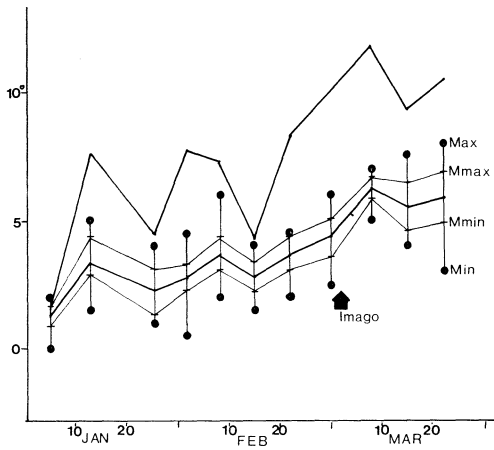


Fig. 5. Kraftig linie: Ugentlige middeltemperaturer for vand (nederst) og luft (øverst) i Gudenå v. Bredstenbro januar–marts 1967. For vand er også angivet ugentlig middelmaximum (Mmax), middelminimum (Mmin) samt absolut maximum og minimum (max, min). (Solid line: Weekly mean temperatures of water (below) and air (above) in Gudenå at Bredstenbro Jan. – March 1967. For the water are given the weekly mean maximum (Mmax), mean minimum (Mmin), and absolute maximum and minimum (max, min)).

Hynes (1970) fremhæver daglængden som en relevant styrende faktor, og Khoo (1963) har eksperimentelt vist daglængdens betydning for diapausen hos *Capnia bifrons*.

## 2. Eksperimenter over klækningen.

Det er sandsynligt, at klækningstidspunktet for *T. nebulosa* kan styres både af daglængde og temperatur.

For at undersøge dette har vi gennem to år gennemført klækningsforsøg med arten. Den hypotese, der ligger til grund for forsøget, er følgende: De fuldvoksne nymfer klækkes ikke, før vandtemperaturen har nået en vis værdi, T og daglængden en vis værdi, D. Når temperaturen op på værdien T, før daglængden når værdien D, sker ingen klækning. Den økologiske betydning af dette er, at en tidligt indtruffet høj temperatur ikke er så stabil, at imagos overlevelse er sikret med en vis sandsynlighed.

Efter at daglængden D er nået, vil temperaturen være den eneste styrende faktor.

I et system af strømakvarier, der skematisk er vist i fig. 7, forsøgte vi at holde nymfer under forskellige kombinationer af daglængde og temperatur. Som temperatur under T valgtes 3° og som temperatur over T valgtes 7°. Værdierne er delvis arbitrære og er overvejende bestemt af mulighederne for temperaturregulering. I det første forsøg var som temperatur over T valgt 12° p. g. a. manglende kølemulighed. Det gav imidlertid en ekstrem dødelighed, og adgang til et ekstra køleanlæg gav mulighed for at vælge 7°. Som daglængder valgtes 5 og 16 timer.

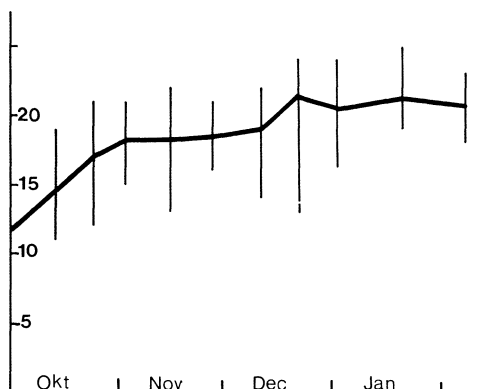


Fig. 6. Middelstørrelsen hos nymfer af *T. nebulosa* med angivelse af største og mindste værdi. Kurven er baseret på 504 nymfer, hvis størrelse er angivet som hovedets maximale bredde, udtrykt i enheder à 67  $\mu$ m. (Mean size of nymphs of *T. nebulosa* with the largest and smallest value. The graph is based on 504 nymphs. The size is given as the maximal head width and is expressed in units of 67  $\mu$ m.).

Selve anlægget er bygget op omkring 2 plastikbassiner med hver 50 liter vand, hvis temperatur blev reguleret med Hetofrieg køleanlæg. Styringen skete med kontaktermometre. På hvert bassin er monteret 2 strømrrender af perspex. Hver rende er forsynet med to kanaler. Vandet fra bassinet pumpes ind gennem den bageste ende og løber gennem strømrrenden gennem et filter tilbage til bassinet.

For at sikre nymfernes overlevelse var det nødvendigt at gennemlufte bassinet kraftigt.

De parallelle strømrrender fra de to bassiner blev overdækket med en lystæt kasse, i hvilken der var anbragt daglysrør. Lysreguleringen skete med kontakture.

Som substrat og næring blev anvendt *Batrachium* fra Gudenåen. Både preferensforsøg og feltagttagelser viste, at denne plante var det korrekte substrat for nymferne.

På det tidspunkt, da klækningen kunne forventes, blev hver strømrrende overdækket med et net, så imagines ikke kunne undslippe.

I det første forsøg, startet efteråret 1966, anbragtes 175 nymfer i hver rende. I de »varme« render var dødeligheden imidlertid meget stor, 95% i løbet af to måneder. I de »kolde« render var dødeligheden ringe. Efter en nedsættelse af den varme temperatur til 7° var der ikke væsentlige problemer med nymfernes overlevelse.

På fig. 7 er resumeret klækningsresultaterne. Tilsyneladende peger de i den retning, der er antydnet i hypotesen, at en kombination af en daglængde og en temperatur på henholdsvis D og T er nødvendig for klækning. Ingen imagines er klækket i de »kolde« render, mens der i de »varme« render er klækket 11 imagines, heraf de 10 i den lange dag.

Resultatet skal naturligvis ses i sammenhæng med det ringe antal, det er lykkedes at føre levende igennem forsøgene i de »varme« render. Af den oprindelige populations overlevende nymfer klækkedes 2 hanner i den lange dag (16. februar) og 1 hun i den korte dag (23. februar).

13. januar blev der tilført 50 frisk indsamlede nymfer i de to »varme« render, men separeret fra nymferne tilhørende den oprindelige forsøgspopulation. Af disse klækkedes en måned efter 7 hanner og 1 hun i den »lange« dag, mens der ingen blev klækket i den »korte« dag.

Gennem det første forsøg blev der indvundet en del erfaringer, der kunne sikre bedre overlevelse af nymferne. Kritisk er den høje temperatur, gennemluftning og tilstrækkelig med detritus sammen med *Batrachium*.

Desværre kunne vi i den næste forsøgsrække, efteråret 1967 til foråret 1968, ikke udnytte disse erfaringer for så vidt angik den høje temperatur. Manglende køleanlæg bevirkede, at vi som høj temperatur måtte anvende 11.6°. Trods stor dødelighed bekræftedes de tidligere resultater. Af de nymfer, der blev sat i renderne midt i november, klækkedes 1 han 4. marts, og 1 han og 1 hun 13. marts. Alle klækninger skete i den »varme« rende ved lang dag. I de andre, hvor dødeligheden iøvrigt var ringere, skete ingen klækning.

Som i alle økologiske forsøg er det meget vanskeligt at overføre iagttagelser fra eksperimenter til iagttagelser i naturen. Det er ikke at forvente, at man kan byde forsøgsdyrene optimale forhold med hensyn til alle faktorer. Et uløst spørgsmål i de her skitserede forsøg er f. eks., at klækningen af de fuldvoksne dyr, der 13. januar 1967 blev anbragt i høj temperatur og

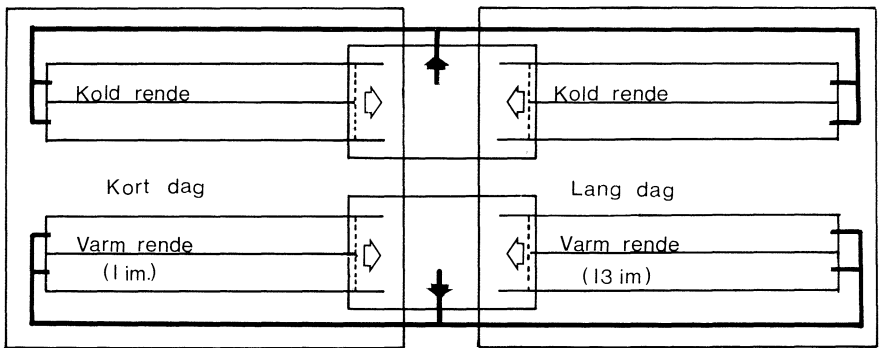


Fig. 7. Diagram over strømakvarier med angivelse af antal klækkede imagines i parentes. (Diagram of stream tanks with cold stream (kold rende), warm stream (varm rende), and the light tight boxes with long day (lang dag) and short day (kort dag). Number of imagines hatched in brackets).



lang dag, først begyndte efter en måneds forløb, selv om de var fuldvoksne ved forsøgets start. Måske er utilstrækkelige ernæringsforhold en del af forklaringen herpå.

De her skitserede forsøg skal først og fremmest ses som en tilnærmelse til en metodik, med hvilken man kan arbejde med nogle af de problemer, der knytter sig til livscyklerner hos dyr i vandløb.

#### DAGLÆNGDE OG »UDVIKLINGSNULPUNKT«

Mange vandløbsinsekter har en vækststandsning i den kolde årstid (Brinck, 1949; Illies, 1952; Thorup, 1963).

Temperaturen kan måske være bestemmende for vækststandsningens begyndelse og slutning. Illies (1952) har anvendt udtrykket »udviklingsnulpunkt« for den temperatur, ved hvilken væksten standser. At temperaturen næppe kan være eneafgørende for styringen af væksten viser det fænomen, at den temperatur, ved hvilken væksten standser, er højere end den temperatur, ved hvilken væksten starter igen. Illies forklarer dette med, at »udviklingsnulpunktet« falder i løbet af vinteren, mens Thorup (1963) i en diskussion heraf fremhæver lyset som en mere relevant styrende faktor, dog af indirekte art, idet lyset er bestemmende for produktion af næring. Bestemmende for produktionen er to lysparametre, daglængde og lysstyrke. Den sidste kan være underkastet variationer fra år til år, og især kan der være store lokale forskelle, f. eks. i åbne og beskyggede dele af bække, hvilket ville være en uheldig egenskab for en faktor, der skal styre en populations synkrone udvikling.

Det er imidlertid meget nærliggende at betragte daglængden som den faktor, der er bestemmende for starten og slutningen af vækststandsningen. Det vil f. eks. forklare, at der er lavere temperatur ved vækststandsningens slutning end ved dens start, idet der er en tidsforskydning mellem den korteste dag og den laveste temperatur. For samme daglængde er temperaturen højere om efteråret end om foråret (Corbet, 1962).

En eftervisning af denne teori må naturligvis foretages på eksperimentelt grundlag, men en vurdering af nogle publicerede vækstkurver af typen med vækststandsning antyder, at start og slutning af vækststandsningen falder ved omtrent samme daglængde. Det gælder f. eks. Thorups omhyggelige vækstmålinger af *Baetis rhodani* og *Nemurella picteti* fra Rold kilde (Thorup, 1963: fig. 1 og fig. 4).

For *B. rhodani*'s vedkommende ligger starten og slutningen af vækststandsningen symmetrisk omkring solhverv. Der er ganske vist et »fald« i

*Biologiske undersøgelser over Taeniopteryx nebulosa*

væksten i denne periode, men det kan sikkert fortolkes som selektiv drift. Egne upublicerede undersøgelser har vist, at hos adskillige nymfer af vandløbsinsekter, bl. a. *B. rhodani*, er det især de største nymfer, der driver med strømmen. Det kan i øvre dele af små vandløb bevirke et fald i gennemsnitsstørrelsen. Det fremgår også af Thorups diagrammer, at det er de store størrelser, der er forsvundet i løbet af vækststandsingsperioden.

Også start og slutning af vækststandsningen hos *N. picteti* ligger symmetrisk omkring solhverv, men perioden er længere end hos *B. rhodani*. Tilsvarende eksempler kan findes for f. eks. *Nemoura meyeri* hos Svensson (1966).

Det må dog understreges, at de skøn, der er foretaget, er baseret på publicerede gennemsnitskurver i nedsat format. En nøjere analyse ville kunne udføres på primærmaterialet, der dog stadig ville være behæftet med den svaghed, at de enkelte målepunkter ligger med ca. en måneds mellemrum. Utvivlsomt ville det være en lovende opgave at lave en undersøgelse over de nævnte arter med meget hyppige indsamlinger omkring vækststandsningens start og ophør.

SUMMARY:

Biological studies on *Taeniopteryx nebulosa* (L.) (Plecoptera), with a note on growth.

During the winter and spring of 1967 observations were made on nymphs and imagines of the plecopteran *T. nebulosa* in and at the river Gudenå at Bredstenbro, Central Jutland. Temperature conditions are given in Fig. 5.

Emergence takes place in the dark, which may be regarded as protection against predators, e. g. birds. All exuviae were observed on vertical surfaces. While the legs of the metamorphosing imago are hardening, the animal is hanging with its abdomen in the exuvium. It is assumed that the downward orientation of the head is an adaptation to hatching on a vertical surface.

The activity (Fig. 1), including copulation, is restricted to the evening, although copulation has been observed by day, when the imagines will hide in crevices. The majority of the population remains quite close to the bank (Fig. 2). Females were observed feeding in the evening.

In 1967 the imago season was restricted to the month of March. The proportion of the females increases throughout the season (Fig. 3).

Marking of imagines was indicative of the duration of life of the imago (Fig. 4). The longest duration of life of four individuals were 17 days. All were females.

The nymphs grow in the autumn, and from December most of them are fullgrown (Fig. 6). A hypothesis was set forward that the photoperiod, as well as the temperature, govern the time of emergence. A temperature  $T$  is necessary for emergence, but emergence does not occur until the day has reached the length  $D$ . The ecological

significance of this is that the length of the day indicates whether a rise of temperature is a short-timed event, or whether it is so constant and of such duration that the imago can find favourable life conditions in the air. Especially it is of great importance to insects with an early emergence that premature emergence does not occur.

A stream tank system (Fig. 7) was constructed. The nymphs were placed in cold water (3° C.) and warm (7° C.) water during short (5 h) and long (16 h) days. No emergence occurred in the cold stream tanks, but in the warm stream tanks 13 imagines emerged during the long day, and one during the short day (Fig. 7). These experiments may have many drawbacks, and should only be considered as an approach to an experimental procedure in the study of the growth of stream insects.

Winter growth cease typical of several stream insects is briefly discussed. Illies (1952) introduced the »Entwicklungsnulpunkt« in order to explain the cease and start of growth. Growth ceases at a certain temperature and starts again at a lower temperature. Instead of using the temperature as regulator, it seems more reasonable to focus on the photoperiod as a regulating factor. Some published growth curves (e. g., Svensson, 1966; Thorup, 1963) seem to indicate that the points of cease and start of growth are symmetrical around solstice. Acceptance of the photoperiod as a regulating factor also explains that the temperature at which growth ceases is higher than that at which growth starts again, since there is a time lag between the shortest days and the lowest winter temperatures in temperate regions.

#### LITTERATUR

- Brinck, P., 1949: Studies on Swedish stoneflies. *Opusc. ent.*, Suppl. 11: 1–250.
- Corbet, P. S., 1962: A biology of dragonflies. Witherby.
- Danilevski, A. S., 1965: Photoperiodism and seasonal development of insects. Oliver and Boyd.
- Hynes, N. B. H., 1970: The Ecology of running waters. Liverpool Univ. Press.
- Illies, J., 1952. Die MÖlle. *Arch. Hydrobiol.*, 46: 424–612.
- Jensen, C. F., 1951: Plecoptera, en faunistisk biologisk undersøgelse af Skjernå. *Flora og fauna*, 57: 17–40.
- Khoo, S. G., 1963: Studies on the biology of *Capnia bifrons* and notes on the diapause in the nymphs of this species. *Gewäss. Abwäss.*, 34/35: 23–30.
- Nebeker, A. V., 1971: Effect of high winter temperatures on the adult emergence of aquatic insects. *Water Res.*, 5: 777–783.
- Pleskot, G., 1963: Beobachtung über Diapausen in der Entwicklung der Ephemeropteren. *Verh. XI. Int. Congr. Ent.*, 1: 363–366.
- Svensson, P., 1966: Growth of nymphs of stream living stoneflies (Plecoptera) in northern Sweden. *Oikos*, 17: 197–206.
- Thorup, J., 1963: Growth and life-cycle of invertebrates from Danish springs. *Hydrobiologia*, 22: 55–84.

Forfatterens adresse/Author's address:

Zoologisk Laboratorium,  
Universitetsparken 15, 2100 København Ø, Danmark.