

Är svärmande nattsländor (Trichoptera) starkare flygare än icke-svärmande?

BO GULLEFORS

Gullefors, B.: Är svärmande nattsländor (Trichoptera) starkare flygare än icke-svärmande? [**Are swarming caddisflies (Trichoptera) stronger flyers than non-swarming?**] – Entomologisk Tidskrift 139 (2): 99-110. Uppsala, Sweden 2018. ISSN 0013-886x.

Swarming, defined as a behaviour where insects gather and fly in certain patterns before mating, occurs among all Swedish caddisflies except Limnephilidae. It can be classified as advanced or simple swarming and I here describe in more details observed behaviours among some advanced swarmers. I also hypothesize that the investment in wing load among males is related to the swarming behaviour.

I found that the males of the advanced swarming caddisflies are stronger flyers, ie. have higher Flight Muscle Ratio (FMR), and are more skilled flyers than those with simple swarming, they are in turn stronger than those not swarming. Highest FMR was found in species in the Hydropsychidae and Leptoceridae families where the male catches the female in flight, connects the genitalia in the air and flies with the female in in-copula flight. These males have a FMR > 0.45, ie. the flight muscles account for more than 45% of body weight. The males of all the studied species have higher FMR compared to the females.

Bo Gullefors, Forsed 131, SE-873 91 Bollstabruk. E-post: bo.gullefors@gmail.com

Svärmning, som utgör en viktig del i parningsbeteendet, förekommer hos flera insektsordningar, bland andra dagsländor (Ephemeroptera), nattsländor (Trichoptera), steklar (Hymenoptera) och tvåvingar (Diptera) (Downes 1969, Sullivan 1981). I stora svärmar dansar hanar för att attrahera honor av samma art (Thornhill & Alcock 1983), men också det omvända förekommer, att honor uppträder i svärmar, t.ex. hos dansflugor (Diptera: Empididae) (Svensson & Petersson, 1992).

Det har länge varit känt att nattsländor svärmar. Redan Linné nämner det i sina föreläsningar, troligen år 1771 (Lönnberg 1913). Även McLachlan (1874-1880), Wallengren (1891) och Silfvenius (1906) tar upp nattsländornas svärmingar, men, liksom Linné, inte så ingående. Gruhl (1960) och Benz (1975) beskriver detaljerat svärmning av två arter *Hydropsyche* sp. Solem (1976, 1978, 1984) och Statzner (1978) har studerat svärmning av 17 arter av sex olika nattsländefamiljer. Långhornsnattsländor, Leptoceridae,

är de svärmande nattsländor som ägnats mest intresse i Sverige (Petersson 1987, 1989, 1990, 1995, Gullefors & Petersson 1993, Gullefors 2015a). Ivanov (1985, 1991) ger beskrivningar över såväl olika arters svärningsmönster som hur svärmning kan ha utvecklats evolutionärt.

Svärmning förekommer hos de flesta nattsländefamiljer med undantag av husmasknattsländor, Limnephilidae. Svärmdansernas utförande varierar från mycket enkla rörelser hos många arter till mycket avancerade hos ryssjenattsländor, Hydropsychidae och långhornsnattsländor, Leptoceridae. De avancerade svärmflygarna flyger snabbt med tvära vändningar och loopar. Hos en del arter fångar hanarna honorna, kopplar samman genitalierna och flyger med honorna hängande under sig till närliggande träd. Hanen bär då förutom sin egen vikt även honans. Dessa hanars flygmuskler bör vara kraftigare än för de arter som utför enklare svärmingar och inte flyger med honorna hängande under sig.

Begreppet svärmning används ibland lite



Figur 1. Svärmande hanar av *Hydropsyche pellucidula*: – a) i början av svärmingen är de få till antalet, – b) efter ett tag kan de vara flera hundra.

Swarming males of *Hydropsyche pellucidula*: – a) at the beginning of the swarming they are few in numbers. – b) after a while they can be several hundreds.

oprecist för att beskriva allmänt massuppträdande av insekter. Vid äkta svärming, den definition som jag använder i denna artikel, måste tre villkor vara uppfyllda: 1) aktiv ansamling av insekter (Matthews & Matthews 1978), 2) fixt upprepat flygmönster av de svärmande individerna (Dahl 1965) och 3) föranleder parning (Downes 1969), se även Gullefors & Petersson (1993). Även om svärming vanligtvis avser ett stort antal individer går det att hävda att en enda hane svärmflyger ifall hans beteendemönster överensstämmer med individernas i stora svärmar (Downes 1969).

Marden (1987) har undersökt flygmuskulaturen hos ett stort antal ordningar av insekter bland andra fjärilar (Lepidoptera), trollsländor (Odonata), steklar (Hymenoptera) och tvåvingar (Diptera). Petersson (1995) och Hoffsten (2004) har gjort motsvarande för nattsländor (Trichoptera).

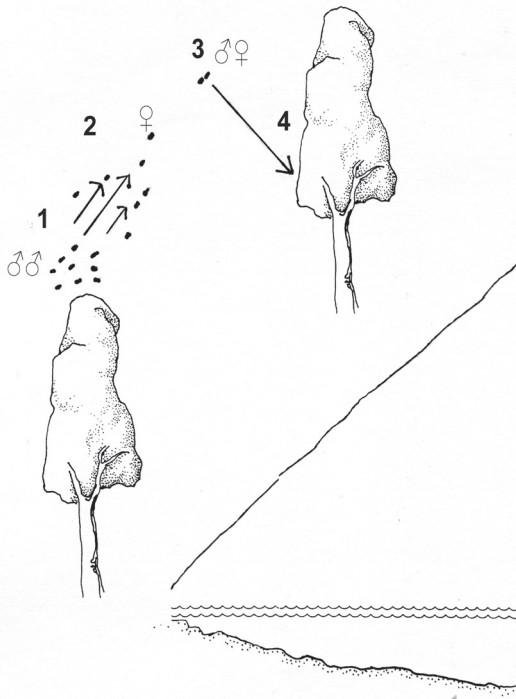
Syftet med denna artikel är att beskriva svärmingmönster hos nattsländor och besvara frågan om hanar av svärmande nattsländor är starkare flygare än icke-svärmande.

Material och metoder

Undersökningsområdet är Forsån (63°00' N, 17°32' O) i Ångermanland och de angränsande sjöarna Valasjön (63°00' N, 17°30' O) och Forssjön (63°00' N, 17°32' O). Området är beskrivet i Gullefors (2014). Nomenklaturen följer Gullefors (2015b).

Jag har under många år studerat olika nattsländarterers svärming- och parningsbeteende, ofta med kikare och videokamera. Observationerna har omfattat 100 upp till 1000 individer i svärmar av Hydropsychidae och Leptoceridae, men också enstaka individers flygning. När det var möjligt mättes den tid par av olika arter satt kopulerande.

Under somrarna 1991 och 1992 fångade jag med håv nattsländor längs Forsån och vid de två nämnda sjöarna. Nattsländorna placerades i små glasburkar och avlivades inom en timme efter fångst genom frysning i frybox. För att beräkna flygmuskelmassan användes den metod som Marden (1987), Petersson (1995) och Hoffsten (2004) beskrivit. Hela insekten vägdes med noggrannhet till 0,001 mg med en elektronisk



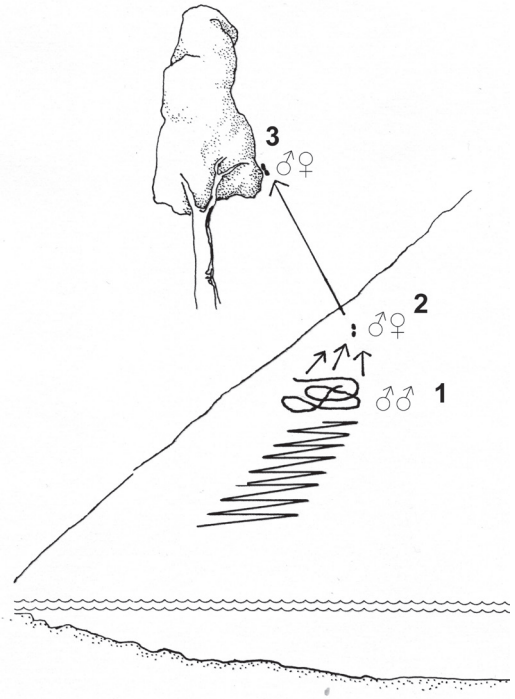
Figur 2. Svärming och parning hos *Hydropsyche pellucidula* och *H. siltalai*:

1. Hanarna svärmar över höga träd.
2. En hona närmar sig svärmen och hanarna jagar efter henne.
3. När en hane hunnit ifatt honan kopplar paret samman sina genitalier och hanen flyger *in-copula* med honan till ett träd i närheten.
4. Där sitter paret *in-copula* i flera timmar.

Swarming and mating of *Hydropsyche pellucidula* and *H. siltalai*:

1. The males swarm over tall trees.
2. A female approaches the swarm and the males chase her.
3. When a male has caught the female, they couple their genitalia and the male flies *in-copula* with the female to a nearby tree.
4. There the couple stays *in-copula* for several hours.

våg (Cahn Model 4700). Sedan huvud, bakropp, vingar och ben, inklusive coxae, skurits bort vägdes mellankroppen (thorax). Mellankroppen klipptes därefter med en dissektionssax i två halvor och blötlades i 0,35 mol l⁻¹ NaOH under 24 timmar och sköljdes sedan med vatten varvid alla vävnader avlägsnades från exoskel-



Figur 3. Svärming av flera arter Leptoceridae, *Athripsodes* spp. och *Ceraclea* spp.:

1. Hanar flyger i sicksackmönster på spaning efter honor. När hanarna upptäckt en hona ökar flygintensiteten och deras flygningar bildar ett molnliknande klot.
2. Honan jagas ikapp och den hane som får tag i honan flyger med henne *in-copula* till ett träd i närheten,
3. där de parar sig.

Swarming of several species of Leptoceridae, *Athripsodes* spp. och *Ceraclea* spp.:

1. The males fly in zigzag patterns looking for females. When finding a female, the males increase the intensity of their flight which forms a sphere-like cloud.
2. The female is chased and the male who gets the female flies with her *in-copula* to a nearby tree,
3. where they copulate.

ettet. Efter torkning i rumstemperatur under mer än 8 timmar vägdes exoskelettet. Subtraktion av exoskelettets vikt från mellankroppens vikt gav flygmusklernas vikt. Flygmusklernas andel av kroppsvikten, FMR (Flight Muscle Ratio), beräknades som vikten av flygmusklerna dividerad med den totala kroppsvikten. Till skill-

nad från Marden (1987), Petersson (1995) och Hoffsten (2004) har jag inte tagit bort vävnader tillhörande tarmkanal och andra icke-muskulära vävnader. Tarmkanalen i nattsländornas thorax är mycket liten, risken finns att mer än den minimala del som är icke-muskulär vävnad tas bort. Vågningarna avser nattsländornas våtvikt varför processen måste ske snabbt för att minimera avdunstning.

Resultat

I följande beskrivning har jag delat in nattsländornas svärmning och parbildning i tre kategorier 1) avancerad svärmning, 2) enkel svärmning och 3) parbildning utan svärmning.

1. Avancerad svärmning

De avancerade svärmarna finns i familjerna, Hydroptychidae och Leptoceridae, som utmärker sig med sina artspecifika och komplexa svärmdanser.

1a. Svärmning och parning hos Hydroptychidae, ryssjenattsländor

Svärmande hanar av *H. pellucidula* och *H. silta-lai* samlades över trädtopparna på 5-20 meter höga granar, alar och björkar längs Forsån under eftermiddagar och kvällar i främst juni och juli. Först flög enstaka hanar på svärmlplatsen (Fig. 1a). Mycket snart bestod svärmen av 20-40 hanar, i vissa svärmar kunde antalet bli hundratals upp till mer än tusen. De bildade ett moln av flygande insekter (Fig. 1b).

Flygrörelserna var komplexa med både vertikala och horisontella sicksackrörelser i kombination med loopar och korkskruvsliknande rörelser. Ibland verkade hanarna förflytta sig upp och ner på samma plats svävande mot vinden.

När en hona närmade sig kanten av svärmen för att sedan flyga bort, följde 5-10 hanar efter henne, ibland betydligt fler. Den snabbaste hanen fångade honan efter 2-5 meter och paret kopplade ihop sina genitalier (Fig. 2). Vid sammankopplingen förlorade paret höjd. Hanen flög sedan med den inaktiva honan hängande upp

Tabell 1. Flygmuskelandelen (FMR) för olika kategorier av svärmning, familjer och typer av parningsflykt. FMR anger lägsta och högsta medelvärden för de ingående arterna. Hanarna har genomgående högre FMR än honorna av samma art. Överlappningarna beror på att honor av några arter (t.ex. *Beraea pullata*, *Limnephilus lunatus*) har högre FMR än hanar av några arter med mycket låg FMR (t.ex. *Agapetus ochripes*, *Chaetopteryx villosa*). Spännvidden i FMR för båda dessa grupper är stor av samma anledning.

Flight Muscle Ratio (FMR) for different categories of swarming, families and simple flying behaviour at mating. FMR specify the lowest and highest mean values for the species within the category. The males have consistently higher FMR than the females of the same species. The overlaps are due to the fact that females of some species (e.g. *Beraea pullata*, *Limnephilus lunatus*) have higher FMR than males of some species with very low FMR (e.g. *Agapetus ochripes*, *Chaetopteryx villosa*). The span of FMR for both of these groups is great for the same reason.

Svärmningstyp/Swarming category	Familj/Family	Flygbeteende vid parning/ Flying at coupling	Kön/Sex	FMR range	
Arter med avancerad svärmning/ Species with advanced swarming	Hydroptychidae	In-copulaflygare/ In-copula flyers	Hane/male	0,443 - 0,482	
			Hona/female	0,339 - 0,340	
			Inte setts flyga in-copula/ Not seen flying in-copula	Hane/male	0,375 - 0,392
				Hona/female	0,276 - 0,303
	Leptoceridae	In-copulaflygare/ In-copula flyers	Hane/male	0,451 - 0,486	
			Hona/female	0,276 - 0,340	
		Tandemflygare/ Tandem flyers	Hane/male	0,353 - 0,358	
			Hona/female	0,270 - 0,303	
		Uppsökare/ Searcher	Hane/male	0,355	
			Hona/female	0,240 - 0,282	
Arter med enkel svärmning/ Species with simple swarming			Hane/male	0,232 - 0,355	
Arter med parning utan svärmning/ Species mating without swarming	Limnephilidae		Hona/female	0,220 - 0,315	
			Hane/male	0,179 - 0,325	
			Hona/female	0,158 - 0,307	

och ner i genitalkoppling till ett närliggande träd, där slutfördes parningen. Flygsträckan i in-copula-flygningen var i regel 10-15 meter, men kunde vara betydligt längre. Ibland misslyckades par med genitalkopplingen och sjönk virvlande till marken. Där skiljdes paret åt. Efter separationen flög de till närmaste träd, tillbaka till svärmen eller en annan närliggande svärm.

Själva kopulationen hos *Hydropsyche* spp. varade i regel 2-3 timmar; ett infångat par placerat i en glasburk satt sammankopplade in-copula i mer än fem timmar.

Svärkning av den mindre *Ceratopsyche silfvenii* sker på en höjd av 0,5-2 m över marken över buskar, gräs eller örter. Svärmarna är i regel mindre (10-20 individer) än hos *Hydropsyche* spp. När honorna flyger in i svärmarna ökar hanarna flygintensiteten och en av hanarna griper tag i honan. Svärhöjden är låg och paret faller in i buskaget. Någon in-copula-flykt har inte observerats.

1 b. Svärkning och parning hos Leptoceridae, långhornsnattsländor

Hanar av flera arter av *Athripsodes* och *Ceraclea* spp. svärmar över vattenytan av Forsån och de två sjöarna. Deras arts specifika flygmönster är ett led i parningen (Gullefors & Petersson 1993, Gullefors 2015a). Hanar flyger i horisontellt sicksackmönster några cm över vattenytan på jakt efter honor (Fig. 3), medan hanar av *Mystacides azurea* flyger i vertikala sicksackrörelser upp och ner. *Triaenodes unanims* flyger ett par meter upp vid träd en bit från stranden i sicksack-mönster med loopar både horisontellt och vertikalt.

Gullefors och Petersson (1993) fann tre olika parningssystem hos familjen Leptoceridae. I en grupp, de flesta *Athripsodes* och *Ceraclea* spp., kopplar hanarna och honorna samman sina genitalier i luften, sedan flyger hanarna med honorna hängande under sig i in-copula-flykt (Fig. 3). Till skillnad från *Hydropsyche* spp. kan *Athripsodes*- och *Ceraclea*-hanarna flyga med honorna till betydande höjder. *Ceraclea nigronervosa* sågs flyga med en hona mer än 30 m upp till ett träd 20 m över vattenytan.

I en annan grupp med *Mystacides azurea* och *Athripsodes aterrimus*, flyger hanar och honor tillsammans i tandemflygning och kopplar sam-

man sina genitalier först sedan de landat på ett blad, i ett träd eller en buske. I den tredje gruppen, med *Oecetis lacustris* och *Triaenodes bicolor*, har honor observerats sittande på vattenväxter. Det är oklart hur de svärmflyger, men Silfvenius (1906) uppger att han fångat svärmande hanar. Jag har sett *Oecetis*- och *Triaenodes*-hanar "flygsöka" efter honor. När hanen finner en hona genomför han en enkel uppvaktning och därefter börjar paret kopulera.

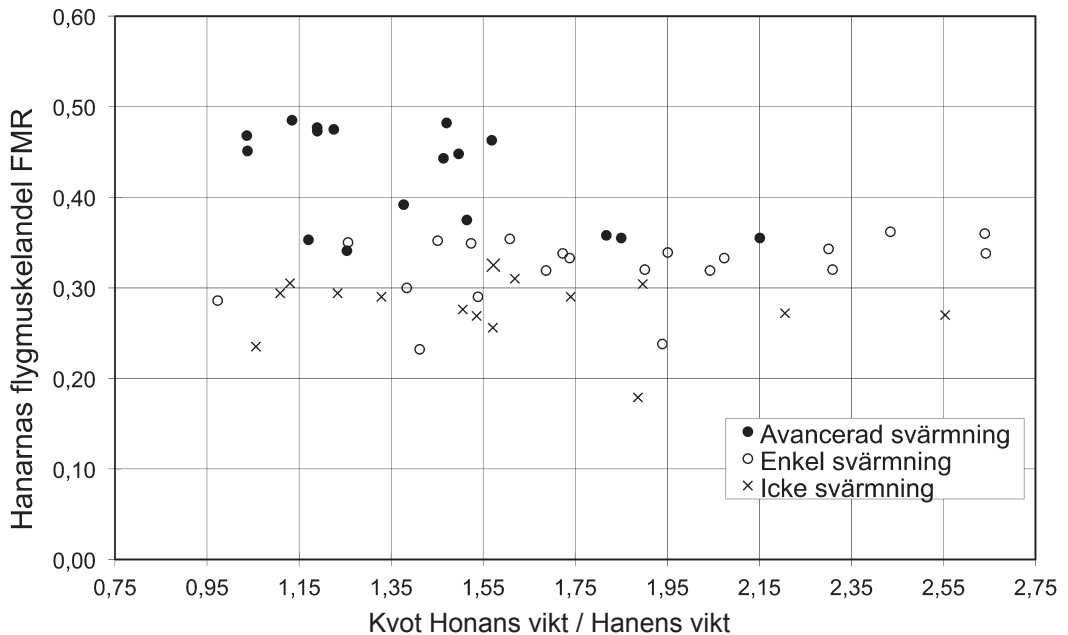
Hanar av in-copula-flygande arter har längre vingar jämfört med sina honor. I tandemflygande arter har könen ungefär samma vingstorlek, medan hanarna i den tredje gruppen, uppsökarna, är mindre än honorna (Gullefors & Petersson 1993).

2 Enkel svärkning

Vid enkel svärkning ses ett stort antal hanar av berörd art flyga intensivt inom ett begränsat område, t ex i närheten av en trädgren där det finns honor. Hanarna landar på en kvist, ett blad eller barr och söker genast efter honor. Det gäller Rhyacophilidae (t.ex. *Rhyacophila nubila*), Glososomatidae (t.ex. *Agapetus ochripes*), Hydropsilidae (t.ex. *Oxyethira distinctella*), Polycentropodidae (t.ex. *Polycentropus flavomaculatus*) och Brachycentridae (t.ex. *Micrasema setiferum*). *Wormaldia subnigra* (Philopotamidae) svärmflyger i närheten av större stenar i strömmande partier av Forsån, landar på en av stenarna och springer runt med vibrerande vingar i sin jakt på en hona. *Molanna angustata* (Molannidae) svärmar i åttaformade figurer lågt ovanför vattenytan. Andra nattsländor med enkel svärkning är Psychomyiidae, Phryganeidae, Lepidostomatidae, Goeridae, Beraeidae och Sericostomatidae.

3 Parbildning hos icke-svärmande nattsländor, Limnephilidae, husmasknattsländor

Jag har inte sett några arter inom familjen Limnephilidae, husmasknattsländor utföra flygaktiviteter som kan räknas som svärkning. I september och oktober varje år brukar ett stort antal individer av *Chaetopteryx villosa* uppträda på marken vid stranden av Forsån där de parar sig. Deras aktivitet kan inte uppfattas som svärkning i strikt betydelse. Motsvarande galler för de Limnephilidae-arter som flyger vid Valasjöns och Forssjöns stränder.



Figur 4. Kvoten mellan honornas vikt/hanarnas vikt (F/M) för olika nattsländearter i relation till flygmuskandel (FMR) för hanen hos resp. art. Data visas för 53 arter där tre eller fler hanar med minst en hona har fångats. Arter har markerats med olika symboler beroende på vilken svärmningskategori de tillhör (jfr Tabell 1, Bilaga 1).

The ratio between the weight of females and the weight of the males (F/M) for different species of caddisflies in relation to the male Flight Muscle Ratio (FMR) of resp. species. Data are plotted for the 53 species where three or more males with at least one female have been captured. Species are marked with different symbols representing different swarming categories (cf. Table 1, Appendix 1).

De fångade nattsländornas flygmuskulatur

För att mäta storleken på olika arters flygmuskulatur fångades och undersöktes totalt 1 515 individer, 1 034 hanar och 481 honor, fördelade på 77 arter (Bilaga 1).

Hanarna av samtliga arter har högre FMR (Flight Muscle Ratio, flygmuskelmassa i förhållande till sin totala kroppsvikt), jämfört med honorna av samma art (Bilaga 1). Honorna väger mer än hanarna av samma art, i flera fall mer än det dubbla, vilket delvis kan förklaras av att de är äggbärande.

Hanarna av arter med avancerad svärmning och in-copula-flykt, har höga FMR-värden (>0,45, Tabell 1, Bilaga 1). Två avancerade svärmare, *Cheumatopsyche lepida* och *Ceratopsyche silfveni*, med något lägre FMR (<0,40) har inte observerats flyga in-copula. Tandemflygare och uppsökare har ännu lägre FMR (0,35).

Arter med enkel svärmning har betydligt lägre FMR, t.ex. har hanar av *Agapetus ochripes* och *Micrasema setiferum* FMR på 0,23-0,24. De flesta arter som inte svärmar, Limnephilidae, har FMR-värden lägre än 0,30, några har värden strax över (Tabell 1, Bilaga 1).

När man jämför kvoten av honornas vikt/hanarnas vikt (F/M) för de 53 arter, där tre eller fler hanar med minst en hona fångats (Bilaga 1), med hanarnas flygmuskandel (FMR) kan tre kategorier urskiljas (Fig. 4): 1) arter med avancerad svärmning (●), 2) arter med enkel svärmning (○) och 3) arter som inte svärmar (×).

Diskussion

Rubrikens fråga; om svärmande nattsländor är starkare flygare än icke-svärmande, kan besvaras med ett ja!

Storleken på flygmuskulaturen står i tydlig relation till nattsländornas flygaktivitet. Avancerade svärmarer har kraftigare flygmuskulatur (högre FMR-värde) än arter med enkel svärmning och de i sin tur har högre FMR än icke-svärmande arter (Fig. 4, Tabell 1). Högsta FMR uppvisar de arter, där hanen fångar honan i flykten, kopplar genitalierna i luften och flyger med henne hängande under sig i in-copula-flykt. Hanar av arter inom familjerna Hydropsychidae och Leptoceridae har mycket höga FMR-värden, t.ex. *Hydropsyche pellucidula* resp. *Athripsodes cinereus* har en flygmuskulatur som utgör mer än 48 % av kroppsvikten, dvs FMR > 0,48 (Bilaga 1), enstaka individer av de båda arterna har FMR-värden över 0,53. Petersson (1995) uppmätte anmärkningsvärt höga 0,58 för *A. cinereus*. Värden över 0,60 har endast noterats för trollsländor (Marden 1987, 1989). Att tandemflygarna, *A. aterrimus* och *M. azurea*, där hane och hona flyger tillsammans och uppsökarna, *O. lacustris* och *T. bicolor*, där hanarna flyger till de stillasittande honorna, har lägre FMR, 0,35, är väntat. Att också *Y. unanims* har FMR 0,35 är dock förvånande, då arten förutom tandem också flyger in-copula där flygningen varit dalande, vilket kan bero hanens svagare flygmuskler jämfört med de utpräglade in-copulaflygarna. *Ylodes simulans* FMR på 0,29 är anmärkningsvärt lågt bland de avancerade svärmflygarna. Endast ett par har dock undersökts. Hur parningen går till är inte känt.

Den kraftiga flygmuskulaturen hos hanarna av in-copulaflygande arter är helt nödvändig då hanen förutom sin egen vikt även bär honans, vilket innebär mer än hans egen dubbla vikt, för *Hydropsyche pellucidula*, *H. siltalai*, *Ceraclea fulva* och *C. senilis* 2,5 gånger den egna vikten (Fig. 4, Bilaga 1). För uppsökarna, dvs. de arter, där hanar letar upp honor, är viktskillnaden mellan hanar och honor ännu större. Hos flera arter är honans vikt dubbla hanens eller mer, t.ex. arterna *Cyrnus flavidus* och *Neureclipsis bimaculata* (Polycentropodidae), *Phryganea bipunctata* (Phryganeidae), *Anabolia nervosa* och *Limnephilus nigriceps* (Limnephilidae), *Goera pilosa* (Goeridae) och *Molanna angustata* (Mollanidae) (Bilaga 1).

Hög flygmuskelandel (FMR) förväntas hos djur som ofta behöver maximal kraft för

att fånga rov, lyfta byten, undkomma rovdjur eller konkurrera i luften om revir eller partner (Marden 1987).

För in-copulaflygarna bör hanar med höga FMR ha en fördel framför hanar med lägre FMR. Petersson (1995) kunde inte visa att enskilda hanar av arten *Athripsodes cinereus* med kraftigare flygmuskler hade större parningsframgång än de med mindre kraftiga muskler, även om det verkar troligt. Han påvisade dock att större hanar mer sällan efter genitalkopplingen tappade sådan höjd att paret föll i vattnet, med risk för predation av fisk. Även om paret klarade sig från att bli fiskbyten skildes de åt och hanen förlorade därigenom ett parningstillfälle. Större hanar kunde bära honor i alla storlekar på ett säkert sätt till stranden. De hade alltså möjlighet lyfta även större, tyngre och därmed förmodligen mer fruktsamma honor. Motsvarande bör gälla för de andra in-copulaflygande arterna inom såväl Leptoceridae som Hydropsychidae.

En skillnad mellan dessa två familjer är att hanarna inom Leptoceridae är större (längre vingar) än honorna (Gullefors & Petersson 1993) medan för Hydropsychidae är det tvärtom (Esben-Petersen 1916, Gullefors opubl.). Hos nattsländor är honorna vanligtvis större än hanarna.

Även Hoffsten (2004) har studerat nattsländors flygmuskler. Tretton av de 17 arter han redovisar är gemensamma med denna studie. Tio av de 13 arterna hade i genomsnitt sex procent högre FMR än vad samma arter har i denna studie. Av de tre som har lägre FMR har *Molannodes tinctus* och *Athripsodes commutatus* fyra procent lägre FMR. För *Beraea pullata* är avvikelserna betydligt större, men då endast två exemplar ingår i min studie är jämförelser osäkra. Skillnaderna i FMR för övriga arter är inte större än att de kan bero på en liten skillnad i våra metoder vid dissektion och vägning.

Med undantag av *Potamophylax latipennis* har tolv av arterna i Hoffstens studie ca 23 procent lägre vikt jämfört med resultatet i min studie. Hanarna av *Potamophylax latipennis* vägde i Hoffstens undersökning 59,3 mg mot 49,4 mg i denna och honorna 90,9 mg resp. 77,6 mg. Det kan inte råda någon större skillnad i mätteknik av total våtvikt utan här måste andra förklaringar gälla.

Förmodligen kan nattsländor variera i storlek och vikt från olika lokaler, vilket också gäller för fångst vid olika tider. Petersson (1989) visade att kläckande *Mystacides azurea* och *Athripsodes aterrimus* minskade i kroppsstorlek (vinglängd) under säsongen.

Några av familjerna, som jag räknar till enkla svärmare, ifrågasätts av Ivanov (1991) som svärmande arter. Han anser att *Rhyacophila nubila* inte svärmar, medan Solem (1984) beskriver artens svärmning. Även familjen Glossosomatidae saknar svärmning enligt Ivanov (1991), men *Agapetus ochripes*, en art av Glossosomatidae, har jag många gånger sett svärma över högt gräs vid stranden av Forsån.

Limnephilidae räknar Ivanov (1991) inte till svärmande nattsländor. Solem (1984) beskriver dock att *Chaetopteryx villosa* svärmar på marken, *Potamophylax* spp. bland buskar och *Rhadicoleptus alpestris* i luften. Trots att Limnephilidae inte är svärmande arter, har flera arter jämförbar flygstyrka med enkla svärmare. De flygningar Limnephiliderna utför är huvudsakligen förflyttningsflygningar, där högt FMR inte verkar vara till någon större fördel (Marden 1987).

Nattsländehonornas uppträdande vid svärmning och parbildning är inte lika beforskat som hanarnas. Det John Morse observerade i Mongoliet (pers. medd.) väcker en del frågor om hur honorna aktivt tar del i parbildningen. Morse såg en phryganeid-hona flyga med en hane med fladdrande vingar hängande under sig. Här verkar honan vara in-copulaflygaren, dvs. helt omvända roller. Av de svenska phryganeid-arterna är honorna större än hanarna, men har svagare muskelstyrka (Bilaga 1), varför det knappast kan ha varit en normal in-copulaflygning som Morse såg. För mig tycks det mest troligt att ett par blivit uppskrämt under parningsakten och att den större honan lyckades flyga iväg med hanen trots hans protesterande fladdrande vingslag. Mot detta talar, enligt Morse, att stranden saknade vegetation på flera meter och att vegetationen även längre bort var gräsmark. Honan kunde inte ha startat sin flygning från en högre nivå.

Den av Morse gjorda iakttagelsen visar att helt avvikande och oväntade parningsbeteen-

den hos nattsländor är tänkbara. Nattsländors svärmning och parning är områden där många frågor är obesvarade och nya intressanta upptäckter kan göras.

Fortsatta undersökningar av svärnings- och parbildningsmönster hos nattsländor och andra insektsgrupper kan ge fördjupad kunskap om beteenden och ekologi och bidra till att öka förståelsen för bevarandet av den biologiska mångfalden.

Tack

Tack till Erik Petersson som för länge sedan visade mig arbetsmetoden att mäta nattsländornas flygmuskulatur. Tack till John Morse om den intressanta iakttagelsen i Mongoliet. Tack också till två anonyma granskare och Mats Jonsell för synpunkter och förslag på förbättringar i manuset.

Litteratur

- Benz, G. 1975. Über die Tanzschwärme der Köcherfliege *Hydropsyche pellucidula* Curtis (Trichoptera: Hydropsychidae). – Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft. 48: 147-157.
- Dahl, C. 1965. Studies on swarming activity in Trichoceridae (Diptera) in Southern Sweden. – Opusc. Entomol. Suppl. 27: 1-68.
- Downes, J.A. 1969. The swarming and mating flight of Diptera. – Annu. Rev. Entomol. 14: 271-298.
- Esen-Petersen, P. 1916. Vaarfluer. Danmarks Fauna, no 19. – G.E.C. Gads Forlag, København.
- Gruhl, K. 1960. Die Tanzgesellschaft der *Hydropsyche saxonica* McLach (Trichoptera). – Mitteilungen der Deutscher Entomologische Gesellschaft. 19: 76-83.
- Gullefors, B. 2014. Nattsländorna (Trichoptera) längs Forsån i Ångermanland. – Ent. Tidskr. 135: 153-161.
- Gullefors, B. 2015a. Svärmning och parbildning hos nattsländan *Athripsodes commutatus* (Trichoptera: Leptoceridae). – Ent. Tidskr. 136: 1-4.
- Gullefors, B. 2015b. Sveriges nattsländor (Trichoptera), utbredning, vanlighetsgrad, habitat och flygtider. – Ent. Tidskr. 136: 145-161.
- Gullefors, B. & Peterson, E. 1993. Sexual dimorphism in relation to swarming and pair formation patterns in leptocerid caddisflies (Trichoptera: Leptoceridae). – Journal of Insect Behavior. 6, 563-577.
- Hoffsten P.-O. 2004. Site-occupancy in relation to flight-morphology in caddisflies. – Freshwater Biology 49: 810-817.

- Ivanov, V.D. 1985. Behaviour of caddisflies in their flight. – Latvijas Entomol. Riga 28: 85-94 (på ryska med en engelsk sammanfattning).
- Ivanov, V.D. 1991. Evolution of flight of caddis flies. – In Tomaszewski, C. (ed): Proc. of the 6th Int. Symp. Trichoptera: 351-357. – Adam Mickiewicz Univ. Press. Poznan.
- Lönnberg, E. 1913. Linnés Föreläsningar öfver Djurriket. Med understöd af svenska staten för Uppsala universitet utgifna och försedda med förklarande anmärkningar af Einar Lönnberg. – Uppsala.
- Marden, J.H. 1987. Maximum lift production during takeoff in flying animals. – Journal of Experimental Biology. 130: 235-258.
- Marden, J.H. 1989. Bodybuilding dragonflies: costs and benefits of maximizing flight muscle. – Physiological Zoology. 62: 505-521.
- Matthews, R.W. & Matthews, J.R. 1978. Insect Behavior. – Wiley & Sons. New York.
- McLachlan, R. 1874-1880. A monographic revision and synopsis of the Trichoptera of the European fauna. – London (reprinted 1968, E.W. Classey Ltd., Hampton).
- Peterson, E. 1987. Weight-associated male mating success in the swarming caddis fly, *Mystacides azureus* L. – Annales Zoologica Fennici 24: 335-339.
- Petersson, E. 1989. Swarming activity patterns and seasonal decline in adult size in some caddis flies (Trichoptera: Leptoceridae). – Aquatic Insects 11: 17-28.
- Petersson, E. 1990. Age-Assortative Mating Patterns in Two Swarming Caddisfly Species (Trichoptera: Leptoceridae). – Journal of Insect Behavior, Vol. 3, No. 6, 1990, 797-803.
- Petersson, E. 1995. Male load-lifting capacity and mating success in the swarming caddisfly *Athripsodes cinereus*. – Physiol. Entomol. 20:66-70.
- Silfvenius, A.J. 1906. Trichopterologische Untersuchungen. I. Über der Laich der Trichopteren. – Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 28(4): 1-128.
- Solem, J.O. 1976. Studies on the behaviour of adults of *Phryganea bipunctata* and *Agrypnia obsoleta* (Trichoptera). – Norw. J. Ent. 23: 23-28.
- Solem, J.O. 1978. Swarming and habitat segregation in the family Leptoceridae (Trichoptera). – Norw. J. Ent. Vol. 25: 145-148.
- Solem, J.O. 1984. Adult behaviour of North European caddisflies. – In Morse, J.C. (ed): Proc. of the 4th Int. Symp. Trichoptera, Ser. Ent. 30: 375-382. Junk Publ., Hague.
- Statzner, B. 1978. The effects of flight behaviour on the larval abundance of Trichoptera in the Shierensee brooks (North Germany). – In Crichton, M.I. (ed.): Proc. of the 2nd Int. Symp. Trichoptera: 121-134. – Junk Publ., Hague.
- Sullivan, R.T. 1981. Insect swarming and mating. – Florida Entomologist 64 (1): 44-65.
- Svensson, B.G. & Petersson, E. 1992. Why insects swarm: testing the model for lek mating systems on swarming *Empis borealis* females. – Behav. Ecol. Sociobiol. 31:253-261.
- Thornhill, R. & Alcock, J. 1983. The evolution of insect mating systems. – Harvard University Press, Cambridge.
- Wallengren, H.D.J. 1891. Skandinavien Neuroptera. II. Neuroptera. Trichoptera. (*Phryganea* L.) – Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. Bd. 24 No 10: 1-173.

Bilaga 1. Vikt (mg) och FMR-värden (Flight Muscle Ratio) för samtliga fångade nattsländor (1515 stycken) fördelade på deras arttillhörighet och kön. S.D. = standardavvikelse, F/M = honans vikt dividerad med hanens vikt. De 53 arter som finns i Fig. 4 har markerats med (●) avancerad svärmning, (○) enkel svärmning och (x) de som inte svärmar.

Appendix 1. Weight (mg) and FMR values (Flight Muscle Ratio) for all captured caddisflies (Trichoptera) (n=1515) divided in species and sex. S.D. = Standard deviation, F/M = female weight divided by the weight of the male. The 53 species in Fig. 4 are marked with (●) advanced swarming, (○) simple swarming and (x) not swarming.

Family/Species	Fig. 4	Kön/Sex	Weight (mg)	S.D.	FMR	S.D.	No	F/M
Rhyacophilidae								
<i>Rhyacophila nubila</i> (Zetterstedt, 1840)	○	Male	15,330	2,231	0,319	0,018	30	1,69
		Female	25,855	5,432	0,239	0,020	20	
Glossosomatidae								
<i>Agapetus ochripes</i> Curtis, 1834	○	Male	1,204	0,080	0,232	0,024	17	1,41
		Female	1,700	0,360	0,230	0,022	10	

fortsättning nästa sida / continued on next page

Bilaga 1 fortsättning/continued

Family/Species	Fig. 4	Kön/Sex	Weight (mg)	S.D.	FMR	S.D.	No	F/M
Hydroptilidae								
<i>Agraylea multipunctata</i> Curtis, 1834	○	Male	0,672	0,138	0,349	0,026	10	1,52
		Female	1,024	0,490	0,278	0,019	2	
<i>Hydroptila cornuta</i> Mosely, 1922		Male	0,309				1	
		Female						
<i>Hydroptila tineoides</i> Dalman, 1819		Male	0,340	0,039	0,271	0,045	2	1,80
		Female	0,612		0,237		1	
<i>lthytrichia lamellaris</i> Eaton 1873		Male						
		Female	0,423	0,056	0,216	0,034	8	
<i>Oxyethira distinctella</i> Mclachlan, 1880		Male	0,253		0,332		1	1,51
		Female	0,358	0,056	0,267	0,033	8	
<i>Oxyethira flavicomis</i> (Pictet, 1934)		Male	0,298				1	1,34
		Female	0,399				1	
<i>Oxyethira sagittifera</i> Ris, 1897		Male	0,292				1	
		Female						
Philopotamidae								
<i>Wormaldia subnigra</i> Mclachlan, 1865	○	Male	2,609	0,335	0,290	0,022	30	1,54
		Female	4,015	0,627	0,261	0,023	8	
Psychomyiidae								
<i>Lype phaeopa</i> (Stephens, 1836)	○	Male	1,433	0,224	0,333	0,022	20	1,74
		Female	2,490	0,729	0,275	0,034	8	
<i>Tinodes waeneri</i> (Linnaeus, 1758)	○	Male	3,080	0,754	0,300	0,024	8	1,38
		Female	4,262	1,280	0,257	0,022	6	
Polycentropodidae								
<i>Cymus flavidus</i> Mclachlan, 1864	○	Male	4,118	0,622	0,343	0,030	10	2,30
		Female	9,473	2,185	0,227	0,004	2	
<i>Cymus trimaculatus</i> (Curtis, 1834)	○	Male	1,841	0,479	0,338	0,037	20	1,72
		Female	3,172	0,410	0,250	0,039	3	
<i>Holocentropus dubius</i> (Rambur, 1842)	○	Male	4,377	0,584	0,339	0,030	16	1,95
		Female	8,539		0,262		1	
<i>Holocentropus picicornis</i> (Stephens, 1836)	○	Male	3,178	0,763	0,320	0,026	22	1,90
		Female	6,042	1,115	0,264	0,036	12	
<i>Neureclipsis bimaculata</i> (Linnaeus, 1758)	○	Male	4,424	0,516	0,338	0,036	20	2,64
		Female	11,690	2,250	0,313	0,036	10	
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> (Pictet, 1834)	○	Male	4,397	0,520	0,320	0,034	30	2,31
		Female	10,153	2,637	0,250	0,019	10	
<i>Polycentropus irroratus</i> (Curtis, 1835)	○	Male	5,248	1,184	0,362	0,035	3	2,44
		Female	12,779	1,300	0,280	0,056	4	
Hydropsychidae								
<i>Cheumatopsyche lepida</i> (Pictet, 1834)	●	Male	3,251	0,328	0,375	0,019	2	1,51
		Female	4,924	1,142	0,276	0,064	3	
<i>Ceratopsyche silfvenii</i> (Ulmer, 1906)	●	Male	9,569	0,984	0,392	0,039	30	1,38
		Female	13,178	1,528	0,303	0,017	2	
<i>Hydropsyche pellucidula</i> (Curtis, 1834)	●	Male	19,681	1,784	0,482	0,038	40	1,47
		Female	28,938	6,864	0,339	0,012	10	
<i>Hydropsyche siltalai</i> Dahler, 1963	●	Male	17,490	2,499	0,443	0,034	30	1,46
		Female	25,597	7,684	0,340	0,013	10	
Phryganeidae								
<i>Agrypnia obsoleta</i> (Hagen, 1864)	○	Male	29,309	3,915	0,354	0,031	20	1,61
		Female	47,118	15,493	0,301	0,065	6	
<i>Agrypnia pagetana</i> Curtis, 1835	○	Male	17,790	2,881	0,350	0,027	20	1,26
		Female	22,350		0,258		1	
<i>Oligotricha striata</i> (Linnaeus, 1758)		Male	36,060		0,404		1	
		Female						
<i>Phryganea bipunctata</i> Retzius, 1783	○	Male	74,524	15,477	0,360	0,017	14	2,64
		Female	196,802	78,306	0,210	0,021	6	

fortsättning nästa sida / continued on next page

Bilaga 1 fortsättning/continued

Family/Species	Fig. 4	Kön/Sex	Weight (mg)	S.D.	FMR	S.D.	No	F/M
Brachycentridae								
<i>Micrasema setiferum</i> (Pictet, 1834)	○	Male	0,695	0,091	0,238	0,023	5	1,94
		Female	1,348		0,220		1	
Lepidostomatidae								
<i>Lepidostoma hirtum</i> (Fabricius, 1775)	○	Male	6,007	0,799	0,286	0,026	12	0,97
		Female	5,846	1,081	0,289	0,028	6	
Limnephilidae								
<i>Apatania muliebris</i> McLachlan, 1866		Male						
		Female	8,662	0,458	0,247	0,005	2	
<i>Chaetopteryx villosa</i> (Fabricius, 1798)	×	Male	18,516	2,848	0,179	0,016	30	1,89
		Female	34,923	3,383	0,158	0,008	4	
<i>Anabolia concentrica</i> (Zetterstedt, 1840)		Male	42,910	9,489	0,290	0,018	2	
		Female						
<i>Anabolia nervosa</i> (Curtis, 1834)	×	Male	32,580	7,364	0,270	0,012	11	2,55
		Female	83,207	10,931	0,164	0,009	3	
<i>Glyphotaelius pellucidus</i> (Retzius, 1783)		Male						
		Female	70,870		0,260		1	
<i>Limnephilus binotatus</i> Curtis, 1834		Male	34,970		0,312		1	1,61
		Female	56,170		0,257		1	
<i>Limnephilus borealis</i> (Zetterstedt, 1840)	×	Male	50,234	15,984	0,294	0,023	13	1,11
		Female	55,696	7,511	0,290	0,024	10	
<i>Limnephilus decipiens</i> (Kolenati, 1848)		Male	29,590		0,298		1	1,31
		Female	38,640		0,279		1	
<i>Limnephilus extricatus</i> McLachlan, 1865		Male						
		Female	16,175		0,289		1	
<i>Limnephilus femoratus</i> (Zetterstedt, 1840)	×	Male	10,509	2,375	0,256	0,023	20	1,57
		Female	16,509	2,612	0,216	0,021	12	
<i>Limnephilus flavicornis</i> (Fabricius, 1787)	×	Male	45,214	9,707	0,294	0,021	12	1,23
		Female	55,783	9,576	0,303	0,021	18	
<i>Limnephilus fuscinervis</i> (Zetterstedt, 1840)	×	Male	13,595	2,590	0,235	0,023	18	1,06
		Female	14,362	2,031	0,222	0,014	15	
<i>Limnephilus lunatus</i> Curtis, 1834	×	Male	23,950	3,987	0,305	0,023	6	1,13
		Female	27,178	4,575	0,305	0,019	10	
<i>Limnephilus marmoratus</i> Curtis, 1834		Male						
		Female	68,495	27,96	0,254	0,034	6	
<i>Limnephilus nigriceps</i> (Zetterstedt, 1840)	×	Male	20,723	3,233	0,272	0,017	20	2,21
		Female	45,705	5,618	0,169	0,022	4	
<i>Limnephilus politus</i> McLachlan, 1865	×	Male	29,467	4,868	0,304	0,015	12	1,90
		Female	55,894	27,392	0,207	0,062	7	
<i>Limnephilus rhombicus</i> (Linnaeus, 1758)	×	Male	62,682	6,198	0,290	0,032	3	1,33
		Female	83,283	6,628	0,287	0,026	4	
<i>Limnephilus sericeus</i> (Say, 1824)		Male	10,340		0,315		1	1,71
		Female	17,670		0,307		1	
<i>Limnephilus stigma</i> Curtis, 1834	×	Male	33,053	14,754	0,290	0,036	4	1,74
		Female	57,520	15,677	0,262	0,048	6	
<i>Limnephilus subcentralis</i> Brauer, 1857	×	Male	23,672	3,277	0,276	0,022	25	1,51
		Female	35,646	3,461	0,222	0,020	14	
<i>Phacopteryx brevipennis</i> (Curtis, 1834)		Male						
		Female	14,294	4,664	0,230	0,047	2	
<i>Halesus radiatus</i> (Curtis, 1834)	×	Male	46,395	7,406	0,310	0,028	12	1,62
		Female	75,118	7,081	0,230	0,026	6	
<i>Halesus tessellatus</i> (Rambur, 1842)	×	Male	52,423	6,05	0,269	0,015	3	1,54
		Female	80,520		0,216		1	
<i>Micropterna lateralis</i> (Stephens, 1837)		Male	40,455	3,64	0,292	0,041	2	
		Female						
<i>Potamophylax latipennis</i> (Curtis, 1834)	×	Male	49,360	7,48	0,325	0,030	13	1,57
		Female	77,610	18,51	0,225	0,026	7	

fortsättning nästa sida / continued on next page

Bilaga 1 fortsättning/continued
Family/Species

Family/Species	Fig. 4	Kön/Sex	Weight (mg)	S.D.	FMR	S.D.	No	F/M
Goeridae								
<i>Goera pilosa</i> (Fabricius, 1775)	○	Male	8,682	1,14	0,319	0,025	21	2,04
		Female	17,734	3,65	0,243	0,036	6	
Beraeidae								
<i>Beraea pullata</i> (Curtis, 1834)		Male	1,553		0,311		1	1,67
		Female	2,590		0,315		1	
Sericostomatidae								
<i>Sericostoma personatum</i> (Spence, 1826)		Male	24,518	2,74	0,334	0,008	3	
		Female						
Molannidae								
<i>Molanna angustata</i> Curtis, 1834	○	Male	10,908	1,82	0,333	0,026	25	2,07
		Female	22,618	3,73	0,252	0,021	10	
<i>Molannodes tinctus</i> (Zetterstedt, 1840)	○	Male	4,012	0,51	0,352	0,021	20	1,45
		Female	5,822	2,74	0,252	0,033	12	
Leptoceridae								
<i>Athripsodes aterrimus</i> (Stephens, 1836)	●	Male	3,538	0,63	0,358	0,030	30	1,82
		Female	6,430	1,96	0,270	0,044	12	
<i>Athripsodes cinereus</i> (Curtis, 1834)	●	Male	5,873	1,05	0,485	0,032	22	1,13
		Female	6,662	1,94	0,282	0,028	12	
<i>Athripsodes commutatus</i> (Rostock, 1874)	●	Male	4,235	0,58	0,468	0,023	50	1,04
		Female	4,390	0,80	0,280	0,026	30	
<i>Ceraclea alboguttata</i> (Hagen, 1860)	●	Male	9,565	1,46	0,473	0,022	22	1,19
		Female	11,381	3,72	0,276	0,012	5	
<i>Ceraclea annulicornis</i> (Stephens, 1836)	●	Male	8,528	1,41	0,475	0,021	20	1,23
		Female	10,449	0,97	0,298	0,024	3	
<i>Ceraclea dissimilis</i> (Stephens, 1836)	●	Male	4,437	0,55	0,451	0,026	25	1,04
		Female	4,606	0,45	0,307	0,030	10	
<i>Ceraclea excisa</i> (Morton, 1904)		Male	5,638		0,481		1	
		Female						
<i>Ceraclea fulva</i> (Rambur, 1842)		Male	14,470	5,77	0,486	0,042	2	2,35
		Female	33,950		0,271		1	
<i>Ceraclea nigronevosa</i> (Retzius, 1783)	●	Male	14,880	2,66	0,477	0,027	27	1,19
		Female	17,694	4,38	0,318	0,016	6	
<i>Ceraclea senilis</i> (Burmeister, 1839)	●	Male	8,129	1,90	0,463	0,031	26	1,57
		Female	12,752	3,18	0,302	0,042	14	
<i>Erotesis baltica</i> Mclachlan, 1877		Male	2,503		0,348		1	
		Female						
<i>Mystacides azurea</i> (Linnaeus, 1761)	●	Male	3,948	0,55	0,353	0,033	22	1,17
		Female	4,620	0,98	0,303	0,030	10	
<i>Oecetis lacustris</i> (Pictet, 1834)	●	Male	1,928	0,18	0,355	0,028	25	1,85
		Female	3,567	0,46	0,240	0,031	10	
<i>Oecetis ochracea</i> (Curtis, 1825)	●	Male	6,305	0,80	0,448	0,039	10	1,50
		Female	9,435	1,31	0,222	0,011	5	
<i>Oecetis testacea</i> (Curtis, 1834)		Male						
		Female	3,752	0,15	0,319	0,045	2	
<i>Trianodes bicolor</i> (Curtis, 1834)	●	Male	2,492	0,29	0,355	0,034	20	2,15
		Female	5,360	0,71	0,282	0,042	18	
<i>Trianodes unanims</i> Mclachlan, 1877	●	Male	4,078	0,49	0,341	0,023	35	1,25
		Female	5,113	1,02	0,272	0,028	18	
<i>Ylodes simulans</i> (Tjeder, 1929)		Male	2,470		0,289		1	1,91
		Female	4,714		0,249		1	
Antal							1515	