

Insekter i tid og rom

Bjørn Økland og Sverre Kobro

Insektpopulasjoner kan endre seg dramatisk fra år til år, og mellom ulike områder. Bakgrunnen for denne variasjonen opptar økologer verden over, og er kanskje nøkkelen til å forstå hvordan biologisk mangfold og skadegjørende arter skal forvaltes. Denne artikkelen presenterer eksempler fra nyere forskning på populasjonsdynamikk hos insekter.

Studier av variasjon i tid og rom er vanskelig fordi det finnes få gode datasett. En skulle kanskje tro at de store mengdene av insektdata som finnes i museer og private samlinger skulle dekke behovet, men innsamlingsinnsatsen er ofte for skjevt fordelt og tilfeldig til at de kan brukes til å besvare slike spørsmål. Innsatsen er som regel langt større innenfor noen områder hvor samlerne har vært mest aktive, mens andre områder har vært utenfor rekkevidde eller oppmerksomheten. Tilsvarende oppstår det skjevheter fordi ulike geografiske områder ikke har vært undersøkt samtidig, noe som gir et galt bilde når vi vet at populasjonene varierer betydelig over tid. For å forstå populasjonsendringer over tid trenges lange tidsserier, hvor selv 20 år kan være lite. Ekstra verdifullt blir det når det har vært gjennomført innsamling med lik metodikk i mange lokaliteter samtidig, slik at den geografiske (romlige) variasjonen kan analyseres. Her følger noen utvalgte eksempler basert på slike datasett.

BARTREKVELDVIKLER - LAGER BØLGER FRA SØRVEST MOT NORDØST

Bartrekveldvikler - *Zeiraphera griseana* (tidligere navn furunålvikler *Z. diniana*) har regelmessige utbrudd på lerkeskog i Alpene, hvor den går under navnet grå lerkevikler. I Norge går den hovedsaklig på furu hvor den har hatt masseangrep på fjellskog, men kan også gå på gran. Takket være iherdig innsats av Baltensweiler (1985) finnes det i dag et enestående datagrunnlag for å studere hvordan utbruddene av denne arten brer seg i tid og rom. Tidsserien dekker ca. 50 år fra et omfattende rutenett i Spania, Sveits, Østerrike og Nord-Italia. En tidsserie fra hele området under ett kan gi inntrykk av sykliske svingninger (**Figur 1**). I likhet med lemensvingninger gir svingninger i insektutbrudd grunnlag for spekulasjoner og flere hypoteser. Den vanligste hypotesen er at svingningene skyldes en forsinket respons hos naturlige fiender (predatorer eller parasitter), slik det for eksempel er foreslått for southern pine beetle (*Dendroctonus frontalis*; Turchin og medforfattere 1999). Men den forsinkete responsen kan være ganske komplisert. For løvskogsnønnen i Nord-Amerika er det for eksempel en rådende hypotese at svingningene skyldes årlige endringer i eikenøttproduksjonen på grunn av vekselbæring* hos eik, som igjen fører til svingninger hos populasjonene av mus

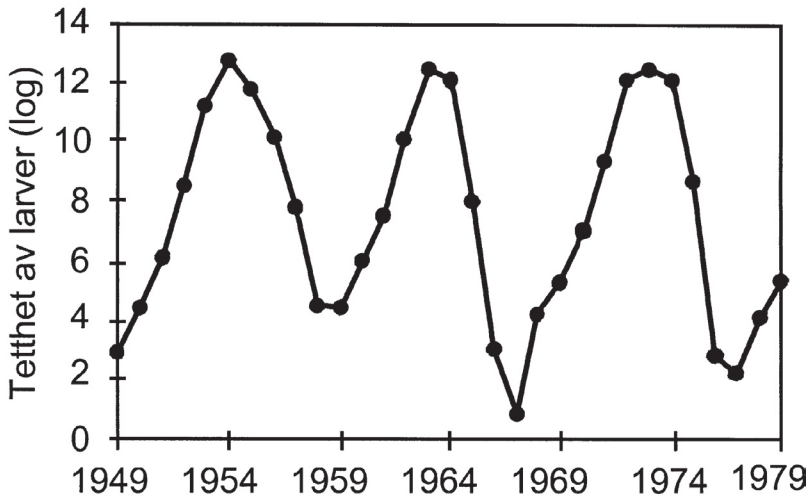
* Forklart bak.

og spissmus som predaterer på pupper av løvskogsnonnen (Liebholdt og medforfattere 2000). Når en ser på endringer i rom og tid samtidig, viser det seg at utbruddene av bartrekveldvikler brer seg fra sørvest mot nordøst i Alpene (se animasjon ved å velge «lbm movie» på siden <http://asi23.ent.psu.edu/onb1/>). Ser en ekstra nøye på disse bølgene, viser det seg at det bølgjer ut fra 2 sentre, og det senteret som ligger lengst mot sørvest starter først. Wave-let analyse av disse bølgene tyder på at grad av sammenheng i disse lerkeskogene spiller en avgjørende rolle for hvordan utbruddene er synkronisert (Johnson og medforfattere, 2004). Det er langt i fra alle insektarter som viser slike regelmessige svingninger. Men et fellestrekk for de fleste som er undersøkt er at populasjonsdynamikken er synkronisert over forbausende store områder. Det vil si at variasjonen i tidsseriene viser en stor grad av likhet innenfor avstander på 300 km eller mer. Klimatiske faktor antas å være årsaken til likhet over så store områder, og

at spredning av insektindivider innenfor samme generasjon neppe kan være årsaken (Koenig 2002). Dette poenget understrekes ytterligere i et studium av 6 insektarter, hvor tidsseriene hos alle artene viste stor grad av likhet over store områder (såkalt «romlig synkronitet»). Av disse 6 artene viste løvskogsnonnen likhet over størst område, til tross for at denne arten har dårligst spredningsevne, siden hunnene har sterkt redusert flyveevne (Peltonen og medforfattere 2002).

GRANBARKBILLEN – SYNKRONISERT AV VÆRSYSTEMENE

Granbarkbilla (*Ips typographus*) er den mest alvorlige skogskadegjøreren i Nord-Europa. I Norge drepte denne arten skog tilsvarende 5 millioner m³ tømmer i løpet av siste utbruddsperiode, 1971–1981 (Bakke 1989). Professor Alf Bakke (Skogforsk) og Lars Skattebøl (Universitetet i Oslo) påviste granbarkbillens feromon og utviklet

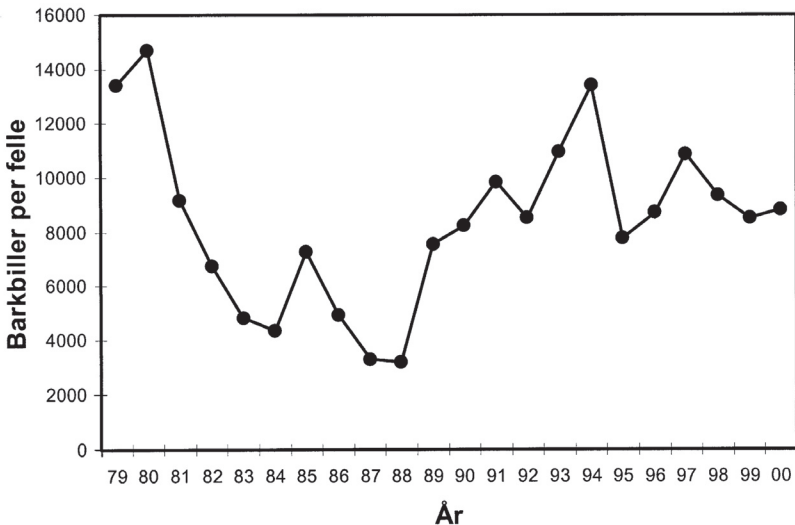


Figur 1. Svingninger i tettheten av bartrekveldvikler (*Zeiraphera griseana*) i Alpene.

velegnete feller. Senere er det lagt ned et betydelig arbeid for forstå denne artens økologi (Christiansen og Bakke 1989, Krokene 1997). Særlig interessant er studiene av bartrærnes forsvar mot angrep av biller og sopp (se nettsiden <http://www.skogforsk.no/condef/>). Til tross for mye kunnskap om økologiske mekanismer, så kan en ikke ut fra dette alene avgjøre hva som styrer variasjonen av populasjonene i tid og rom. Granbarkbilleren er imidlertid en av få arter i Norge som har et datasett som egner seg til å studere dette. Takket være feromonfelle-overvåkingen finnes det i dag årlige prøver fra ca 100 lokaliteter i Sør Norge og Trøndelag siden 1979 (Bakke 1989). Forskere ved Skogforsk har nylig analysert disse dataene i samarbeid med forskningsmiljøer i USA (Økland og Bjørnstad 2003, Økland og Berryman 2004), og det er beskrevet en modell for utbruddene (Økland og Bjørnstad, i trykk).

De romlige mønstrene hos denne arten har ikke så regulære romlige mønstre som barktrekveldvikleren. De sagtakkete tidsseriene gjenspeiler at det er en negativ avhengighet av fjorårets populasjonsstørrelse (**Figur 2**). Analysene tyder på at dynamikken hos denne arten synkroniseres av ressurstilgangen, dvs. tilgangen på vindfall og svekkete trær (Økland & Berryman 2004). Naturlige fiender synes ikke å spille rolle for dynamikken, slik det har vært foreslått for andre barkbillearter, siden det ikke ble funnet noen sammenheng med populasjonsstørrelsen to eller flere år før.

Analysen av den romlige fordelingen hos granbarkbilleren viser det samme som for mange andre arter, nemlig at tidsseriene er synkronisert over store områder (i størrelsesorden 50 000 km²; Økland & Bjørnstad 2003). Det synes å være slik at områder som er utsatt for de samme værssystemene har synkroniserte tidsserier. Tidsseriene viser



Figur 2. Tidsserie for granbarkbilleren i Sør-Norge i perioden 1979-2000.

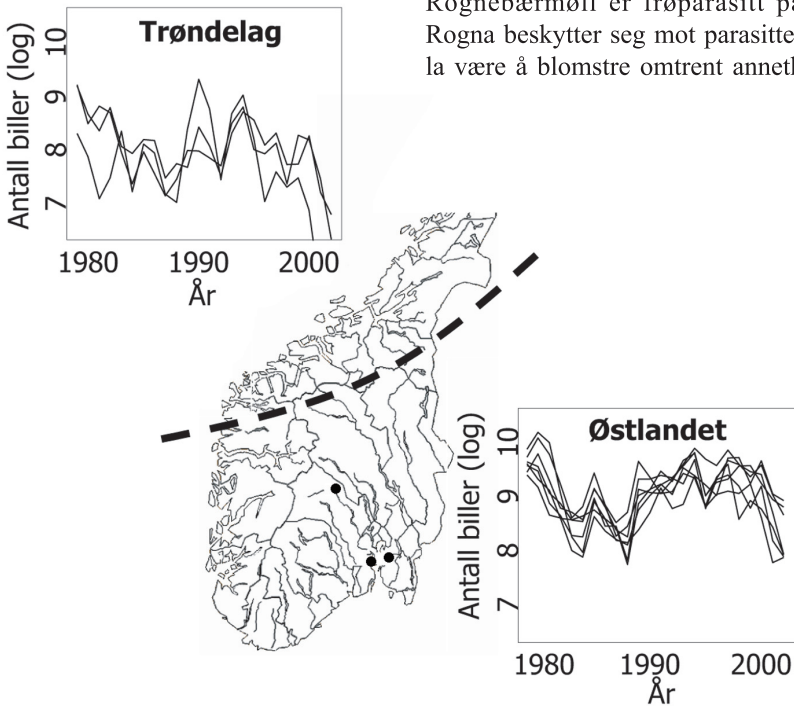
en stor grad av likhet innenfor Østlandet, mens Trøndelag og Østlandet skiller seg fra hverandre. Sammenligning med tids-serier av klimatiske data tyder på at kraftige stormer som forårsaker vindfelling er den egenskapen ved værsystemene som virker synkroniserende (**Figur 3**). Østlandet og Trøndelag er utsatt for forskjellige værsystemer og vil i mange tilfeller ikke treffes av de samme stormene.

ROGNEBÆRMØLL – BÆRMENGDEN HOS ROGN AVGJØR

Rognebærmøll (*Argyresthia conjugella*) har vært et stort problem for epledyrkere

i over 100 år. Man ble tidlig klar over at møllangrepene hadde sammenheng med vekselbæring på rogn, men det stemte ikke alltid like bra. Det var først i 70-årene at Edland (1978) viste at man kunne regne seg frem til om det ble møllangrep i eple eller ikke, og altså lage prognoser for ventet angrepsfare. Varsling av slik fare ble startet som en service for fruktdyrkere i 1979 og er fremdeles operativ. For ca 40 prognosestasjoner har innsamling av data vært kontinuerlig siden, og vi har dermed fått en lang tidsserie for variasjoner hos rogn, rognebærmøll og en parasittoid på rognebærmøll.

Rognebærmøll er frøparasitt på rogn. Rogna beskytter seg mot parasitten ved å la være å blomstre omtrent annethvert år



Figur 3. Skjematisk kart som viser hvordan Østlandet og Trøndelag har ulike tidsserier av granbarkbiller, fordi disse områdene er utsatt for ulike stormsystemer. Basert på Økland & Bjørnstad 2003.

(Kobro og medforfattere 2003). De årene rognene ikke har bær dør mesteparten av møllene fordi de ikke har noe alternativ vertplante, larvene kan knapt overleve i eple. I andre år setter rognene rikelig med bær. De få møllene som har overlevd finner nok bær til eggleggingen, og samtidig får rognene tilstrekkelig frø til sin egen reproduksjon. Dette kalles predatormetning. For at en slik beskyttelsesmekanisme skal virke, må bærmengden variere synkront over større områder, og Kobro og medforfattere (2003) påviste slik synkronitet i det sydlige Norge. For de to foregående eksemplene tenker man seg at klima styrer bestandsvariasjonene. Det er sannsynlig at rognene i hele Fennoskandia er synkronisert, og det er vanskelig å påvise noen klimaparameter som kan forklare synkroniteten. Hvordan vekselbæringen egentlig har oppstått er ikke så lett å si noe om, men det finnes flere hypoteser om dette (Satake og Iwasa 2002). Derimot kan vi vurdere situasjonen slik den er nå; i et år med lite bæring på rognene vil de aller fleste frø i rognebærene bli spist av møll. Disse trærne reproducerer ikke. Seleksjonspresset mot å blomstre i slike år vil være svært sterkt; prosessen er egentlig selvforsterkende.

Både rognebærmøll og parasittoiden *Microrogaster pollitus* har tilpasset seg vekselbæringen hos rogn ved at en liten prosent av insektene ligger over ett eller flere år ekstra for å unngå de dårlige årene. Det har klekket insekter fra rognebær opp til 5 år etter at bærene ble høstet (Kobro og medarbeidere 2003). Likevel er vekselbæringen hos rogn så dominerende for møllet og parasittoiden, at bestandene svinger i takt med rognene. Bærproduksjonen følger to års sykluser på Vestlandet mens på Østlandet

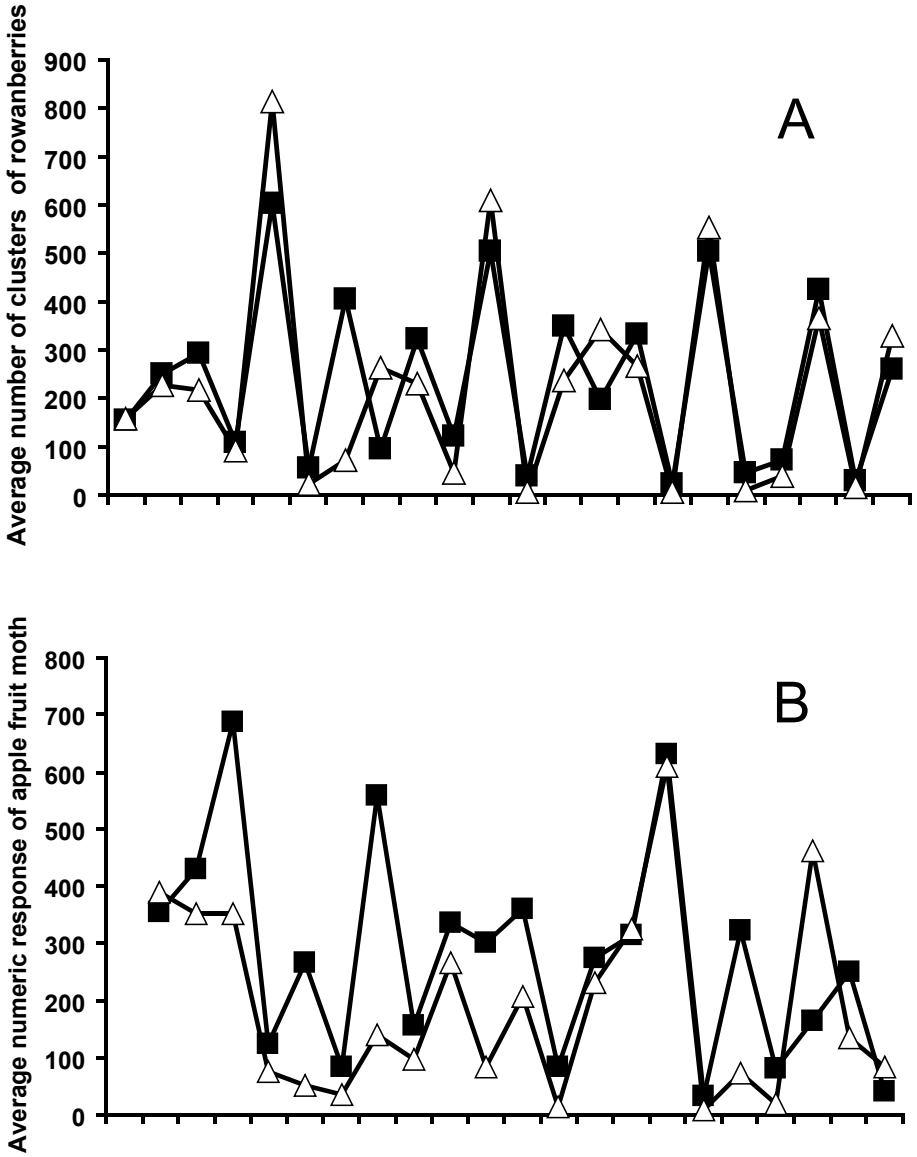
er det sterkere innslag av tre års sykklisitet. Tre års sykklusene synes mer effektive for å hindre frøtap på grunn av rognebærmøll (Satake og medforfattere 2004).

FROSTMÅLERE – STYRES FRA SOLA

Både fjellbjørkemåler (*Epirrita autumnata*) og frostmåler (*Operophtera* spp.) har lenge hatt masseforekomst med omtrent 10 års intervaller på den skandinaviske halvøya, sannsynligvis gjennom mer enn 140 år. I fjellet og mot nord i Skandinavia kan angrepene være så harde at bjørka dør (Tenow 1972). Det finnes flere hypoteser for hvorfor disse svingningene finner sted (Ruohomäki og medforfattere 2000). Det er en påfallende samvariasjonen mellom solflekkaktivitet og herjingen av disse målerne (Elton 1924; **Figur 5**). Selås og medforfattere (2004) har presentert en ny hypotese for å forklare denne samvariasjonen: Ozonlaget i atmosfæren svekkes ved lav solflekaktivitet, som igjen øker innstrålingen av UV-lys som er skadelig for planter. Deres hypotese er at plantene må produsere forsvarsstoffer for å beskytte seg mot UV-strålingen. Å lage «solkrem» koster energi og skjer trolig på bekostning av plantenes forsvar mot gnagende insekter. Det er viktigere for plantene å beskytte seg mot UV-lys enn insektgnag.

SOPPMYGG – EN UTPREGET BO-REAL GAMMELSKOGSGRUPPE

De gode datasettene finnes i hovedsak for arter som er tallrike og som gjør utbrudd. Det kan tenkes at arter som er sjeldne også varierer dramatisk i tid og rom, men det er



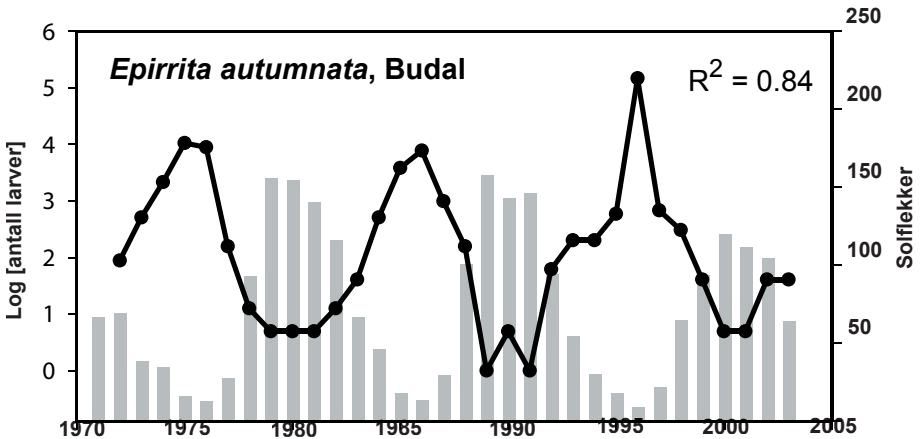
Figur 4. Vekselbæring hos rogn (A) og konsekvensen for rognebærmøll (B)

ikke så lett å dokumentere (Mason 1987). Samtidig er det behov for større innsikt i hva som styrer dynamikken hos de sjeldne artene. Mange av de mest artsrike gruppene, som ikke har vært så populære å studere, er underrepresentert i den økologiske litteraturen (såkalt «taxonomic bias», se Clark and May 2002). For grupper hvor mange av artene har fellestrekk i økologi, er det en mulig tilnærming å analysere hva som styrer artsrikdom og antall individer for hele gruppen under ett, slik det for eksempel er gjort for soppmygg. Denne gruppen er omtalt på: <http://www.skogforsk.no/default.cfm?obj=menu&act=displayMenu&StartParentId=26&sub=122> og også i tidligere artikkel i Insekt-Nytt (Gammelmo 2004). Sammenheng med landskapsfaktorer hos denne dyregruppen ble studert for første gang i norske barskoger (Økland 1994, 1996). I likhet med utbruddsartene viser det seg at det er storskala faktorer som har størst innflytelse. I boreal skog ble det funnet at andel gammelskog i landskapet (nærreste

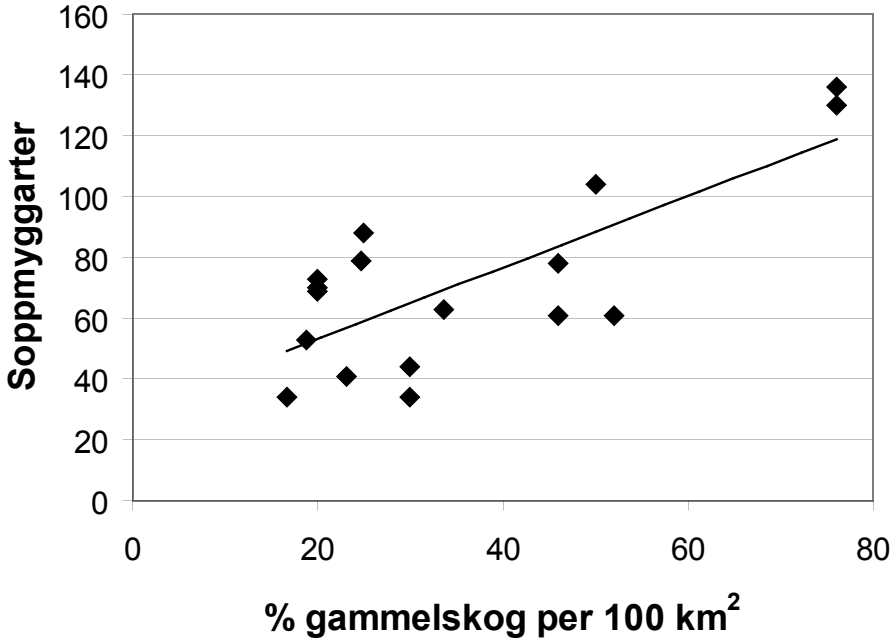
100 km²) er avgjørende for både artsrikdom og forekomst av enkeltarter (Økland 1996) (Figur 6). På lokal skala ser en at det også er en positiv innflytelse av innslaget av skogtyper med nøkkelbiotopkarakter (Økland 1994, 1996, Økland og medforfattere 2005). Inkluderes flere vegetasjonsregioner, så viser det seg at barskog i den boreale sone er artsrikere enn eikedominert skog i den boreonemorale sone (Figur 7; Økland og medforfattere 2005). Dette er oppsiktsvekkende, siden de fleste andre organismegrupper viser en motsatt trend ved at artsrikdommen øker når det nemorale innslaget øker (mer edelløvtrær).

ORDFORKLARING

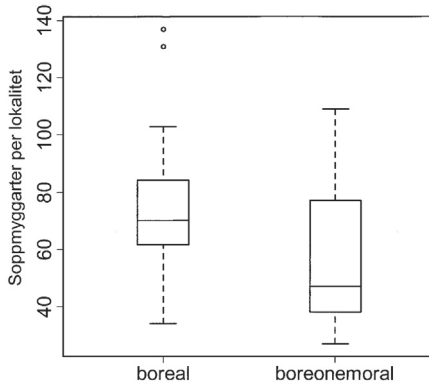
Vekselbæring (på engelsk «masting») er det fenomen at mange treslag ikke blomstrer hvert år, men blomstrer samtidig med flere års mellomrom. Antall år mellom hver blomstring kan være relativt konstant, men noe variasjon forekommer. Fremherskende



Figur 5. Samvariasjon mellom solflekkeaktivitet (søylar) og bestanden av frostmåler (kurve).



Figur 6. Artsrikdom av soppmygg fremtrer som en funksjon av hvor mye gammelskog som finnes i landskapet rundt (100 km²) på Østlandet. Figur fra Økland (1996).



Figur 7. Artsrikdommen av soppmygg er gjennomsnittlig høyere i barskog i den boreale sonen enn i eikedominert skog i den boreonemorale sonen. Boksplott gjengitt fra Økland og medforfatterne (2005).

intervall-lengde mellom blomstringer varierer mellom treslag og regioner. Det finnes flere hypoteser for årsaken til vekselbæring (Satake and Iwasa 2002).

LITTERATUR

- Bakke, A. 1989. The recent *Ips typographus* outbreak in Norway - experiences from a control program. *Holarct Ecol* 12:515–519
- Baltensweiler, W. 1985. Eidg. Anst. Forstl. Versuchswes. Ber. 270, 215.
- Christiansen, E. and Bakke, A. 1989. Granbarkbiller: hva nyere forskning har lært oss. *Rapp. Nor. inst. Skogforsk.* 4/89: 1-21.
- Clark, A., May, R., 2002. Taxonomic bias in conservation research. *Science* 297: 191-192.
- Bjørnstad, O.N., Peltonen, M., A.M. Liebhold, A.M., & Baltensweiler, W. 2002. Waves of larch budmoth outbreaks in the European alps. *Science* 298: 1020-1023
- Edland T. 1978. Prognosar om angrep av rognebærmøll (*Argyresthia conjugella* Zell.) på epler. *Gartneryrket* 68: 440-444.
- Elton, C.S. 1924. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. *Br J Exp Biol* 2:119–163.
- Gammelmo, Ø. 2004. Soppmygg – en av gammelskogens viktigste insektfamilier. *Insekt-Nytt* 29(1/2): 17-22.
- Johnson, D.M., Bjørnstad, O.N, Liebhold, A.M. (2004). Landscape geometry and travelling waves in the larch bud moth. *Ecology Letters* 7: 967–974.
- Koenig, W.D. 2002. Global patterns of environmental synchrony and the Moran effect. *Ecography* 25: 283–288.
- Kobro S., L. Søreide, E. Djønne, T. Rafoss, G. Jaastad, and P. Witzgall. 2003. Masting of rowan *Sorbus aucuparia* L. and consequences for the apple fruit moth *Argyresthia conjugella* Zeller. *Popul. Ecol.* 45:25-30.
- Krokene, P. 1997. «Hva skjer når tredrepende barkbiller har utbrudd? (Outbreaks of tree-killing bark beetles).» *Naturen* 3/97: 122-131.
- Liebhold, A., Elkinton, J., Williams, D. and Muzika, R.-M. 2000. What causes outbreaks of the gypsy moth in North America? *Popul. Ecol.* 42: 257-266.
- Mason, R.R. 1987. Non-outbreaks species of forest lepidoptera. Pp. 31-58 in: Barbosa, P. and Schultz, J.C. (eds) *Insect outbreaks*. Academic Press, San Diego.
- Peltonen, M., Liebhold, A.M., Bjørnstad, O.N., & Williams, D.W. 2002. Variation in spatial synchrony among forest insect species: roles of regional stochasticity and dispersal. *Ecology* 83: 3120-3129.
- Ruohomäki, K., Tanhuanpää, M., Ayres, M.P., Kaitaniemi, P., Tammaru, T. and Haukioja, E. 2000. Causes of cyclicity of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera, Geometridae): grandiose theory and tedious practice. *Population Ecology* 42(3): 211 – 223.
- Satake A. and Iwasa, Y. 2002. Spatially limited pollen exchange and long-range synchronization of trees. *Ecology* 83(4): 993-1005.
- Satake A., O. N. Bjørnstad and S. Kobro. 2004. Masting and trophic cascades: interplay between rowan trees, apple fruit moth, and their parasitoid in southern Norway. *OIKOS* 104: 540-550.
- Selås V., O. Hogstad, S. Kobro and T. Rafoss (2004). Can sunspot activity and UV-B radiation explain cyclic outbreaks of forest moth pest species? *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 1897–1901.
- Tenow O. 1972. The outbreaks of *Oporinia autumnata* Bkh. And *Operophtera* spp. (Lep., Geometridae) in the Scandinavian mountain chain and northern Finland 1862-1968. *Zoologiska bidrag från Uppsala*. Almqvist & Wiksell, 107 pp.
- Turchin P., Taylor A.D., Reeve J.D. 1999. Dynamical role of predators in population cycles of a forest insect: an experimental test. *Science* 285: 1068-1071.
- Økland, B. 1994. Mycetophilidae (Diptera), an insect group vulnerable to forestry? A comparison of clearcut, managed and semi-

natural spruce forests in southern Norway. *Biodiversity and Conservation* 3: 68-85.

Økland, B. 1996. Unlogged forests: Important sites for preserving the diversity of mycetophilids (Diptera: Sciaroidea). *Biological Conservation* 76: 297-310.

Økland, B. & Bjørnstad, O.N. 2003. Synchrony and geographical variation of the spruce bark beetle (*Ips typographus*) during a non-epidemic period. *Population Ecology* 45: 213-219.

Økland, B. & Bjørnstad, O.N. (i trykk) A resource accumulation/depletion model of forest insect outbreaks. *Ecology*.

Økland, B. & Berryman, A. 2004. Resource dynamic plays a key role in regional fluctuations of the spruce bark beetles *Ips typographus*. *Agricultural and Forest Entomology* 6: 141-146.

Økland, B., Götmark, F., Nordén, B., Franc, N., Kurina, O. & Polevoi, A. 2005. Regional diversity of mycetophilids (Diptera: Sciar-

oidea) in Scandinavian temperate forests. *Biological Conservation* 121(1): 9-20.

Bjørn Økland

Skogforsk

Høgskoleveien 12, 1432 Ås

bjorn.okland@skogforsk.no

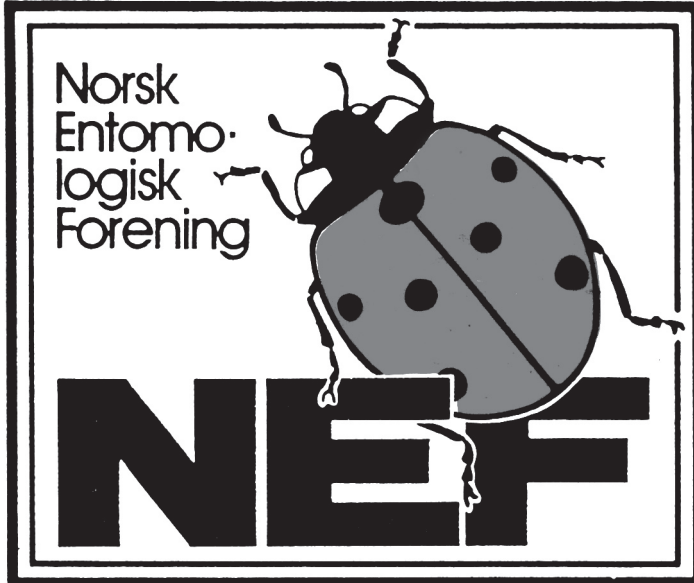
Sverre Kobro

Planteforsk

Høgskoleveien 7, Fellesbygget,

1432 Ås

sverre.kobro@planteforsk.no



www.entomologi.no