



Examensarbete

Institutionen för ekologi



Parasitering på en expanderande art

- har kartfjärilen undkommit sina naturliga fiender?

Cecilia Söderlind

SJÄLVSTÄNDIGT ARBETE, BIOLOGI, D-NIVÅ, 30 HP

HANDLEDARE: ERIK ÖCKINGER, INST. F. EKOLOGI

BITR. HANDLEDARE: MAJ RUNDLÖF INST. F. EKOLOGI

EXAMINATORER: JANNE BENGTTSSON, INST. F. EKOLOGI OCH THOMAS RANIUS, INST. F. EKOLOGI

Examensarbete 2009:12
Uppsala 2009

*SLU, Institutionen för ekologi
Box 7044, 750 07 Uppsala*

SLU, Sveriges lantbruksuniversitet
NL-fakulteten, Fakulteten för naturresurser och lantbruk
Institutionen för ekologi

Författare: Cecilia Söderlind

Arbetets titel: Parasitering på en expanderande art – har kartfjärilen undkommit sina naturliga fiender?

Title of the project: Parasitism in a expanding species – has the European map butterfly escaped from its natural enemies

Nyckelord: Kartfjäril, parasitoid, flykt från naturliga fiender

Handledare: Erik Öckinger

Examinatorer: Janne Bengtsson och Thomas Ranius

Kurstitel: Självständigt arbete

Kurskod: EX0564

Omfattning på kursen: 30 hp

Nivå och fördjupning på arbetet: Avancerad D

Utgivningsort: Ultuna, Uppsala

Utgivningsår: 2009

Program: Agronomprogrammet, inriktning mark/växt

Abstract

Warmer climate is a driving factor to species expansion northwards. Expansion to new areas can result in escape from natural enemies, resulting in reduced levels of mortality and thereby potentially increasing the rate of expansion. The most important parasitoid species attacking butterfly larvae belong to the families Tachinidae, Ichneumonidae and Braconidae. The aim of this thesis was to investigate parasitism and difference between populations in established area and newly colonized area for the European map butterfly, *Araschnia levana*, in order to examine if the butterfly has escaped from some natural enemies. In 1982 the first European map butterfly was observed in Sweden and has now established up to middle Småland. In order to see if the European map butterfly has escaped from natural enemies in newly colonized areas reared groups of larvae from the first generation where placed in the different areas (from Skåne up to the south of Småland). Larvae where collected after a time in the field and reared until they became adults. No parasitoids were hatched from any of the larval groups, and hence, there was no indication of lower parasitism in newly colonized area. One explanation for this can be that the European map butterfly has been established for a short time in Sweden and therefore can the whole range in Sweden be regarded as a newly colonized area. The method that was used in order to find parasitoids can also have influenced the result. The European map butterfly can despite this result have left their enemies behind when expanding northwards in Sweden.

Sammanfattning

Varmare klimat kan leda till att arter sprider sig norrut. Genom expansion till nya områden kan arter delvis fly från sina naturliga fiender vilket skulle kunna bidra till att dödligheten blir låg i nykoloniserade områden. Mindre reglering från naturliga fiender kan minska dödligheten, vilket i sin tur ökar expansionshastigheten. De viktigaste parasitoiderna hos fjärilar är parasitflugor, bracksteklar och äkta parasitsteklar. Syftet med detta arbete var att undersöka frekvenskillnaden i parasitism mellan områden där kartfjärilen, *Araschnia levana*, varit etablerad en längre tid och mer nyetablerade populationer, för att testa om kartfjärilens spridning norrut har gjort att den flytt undan en del av sina naturliga fiender. I Sverige observerades kartfjärilen första gången 1982 och har nu etablerat sig upp till mellersta Småland. För att ta reda på om kartfjärilen flytt från fiender i det nykoloniserade området sattes uppfödda larver från första generation (vårgeneration) ut i fält på platser inom det etablerade området (Sydskåne) och det nykoloniserade området (norra Skåne och sydligaste Småland). Efter en tid ute i fält samlades larverna in och föddes upp fram till nästa generations fjärilar kläcktes. Inga parasitoider kläcktes från någon av de utplacerade grupperna, och alltså fanns det ingen skillnad i frekvensen av parasitism mellan det nykoloniserade området och det etablerade området. En anledning till detta skulle kunna vara att hela det svenska utbredningsområdet är ett nykoloniserat område dit parasitoider som finns längre söderut ännu inte har kommit. Metoden för att hitta parasitoider kan även ha påverkat resultatet. Kartfjärilen kan ha flytt från sin fiende även om detta arbete inte påvisar att så är fallet inom dess utbredning i Sverige.

| | |
|--|----|
| Abstract..... | 3 |
| Sammanfattning | 4 |
| Inledning..... | 6 |
| Parasitoider..... | 7 |
| Parasitoiders påverkan på värdpopulationen..... | 9 |
| Studerad art | 10 |
| Syfte..... | 12 |
| Material och metod för fältförsök..... | 12 |
| Från ägg till larv | 12 |
| Utplacering av larver | 13 |
| Uppfödning av utplacerade larver | 16 |
| Larvgrupper som hittats i fält | 17 |
| Beräkningar..... | 17 |
| Försvinnandetakt i fält | 17 |
| Larvdödlig och puppdödlig..... | 17 |
| Statistiska analyser | 18 |
| Resultat..... | 19 |
| Finns det någon skillnad i parasiteringsgrad mellan det etablerade området och det nykoloniserade området? | 19 |
| Försvinnandetakt i fält | 19 |
| Finns det någon dödlighetsskillnad mellan det etablerade och nykoloniserade området?..... | 21 |
| Finns det någon dödlighetsskillnad mellan uppfödda grupper och hittade grupper? | 23 |
| Populationstorlekens betydelse | 25 |
| Dissekering av puppor | 25 |
| Diskussion | 26 |
| Parasiteringsgrad samt dödlighet i etablerat och nykoloniserat område..... | 26 |
| Parasitoider hos närbesläktade arter | 28 |
| Parasiteringsgrad samt dödlighet i hittade och uppfödda larver | 29 |
| Predatorer | 30 |
| Eventuella metodproblem | 31 |
| Förbättringar av praktiska metoder..... | 32 |
| Fortsatt forskning..... | 33 |
| Tack..... | 34 |
| Referenser..... | 34 |

Inledning

Allt fler studier visar att ett varmare klimat leder till att arter förskjuter sina utbredningsområden norrut (Thomas & Lennon, 1999; Parmesan & Yohe, 2003; Root m.fl., 2003; Hickling m.fl., 2006; Schweiger m.fl., 2008). En sådan förflyttning norrut av utbredningens nordgräns har observerats för många olika taxa, som t.ex. fjärilar och andra insekter, spindlar, fåglar, och fiskar (Parmesan, 1999; Thomas & Lennon, 1999; Asher m.fl., 2001; Hickling m.fl., 2006; Menéndez m.fl., 2008) och kan associeras med varmare klimat som därmed är en orsak till spridning norrut (Parmesan, 1996; Parmesan, 1999; Parmesan & Yohe, 2003).

En förändring av en arts utbredningsområde beror dels på att populationer förflyttar sig och dels på att populationer dör ut på andra ställen. Utdöende av populationer sker under längre tid. Några individer dör, men några lever vidare och därmed består populationen. Även om expansion av en sydgräns kan vara möjligt har jag valt att koncentrerat mig på expansion av nordligt gränsområde. Förskjutning norrut av utbredningens nordgräns borde gå fortare än utdöende i sydgränsen då fler individer behöver dö för att population ska försvinna än antalet som behöver förflyttas för att expansion ska ske. Förskjutning av ett utbredningsområde norrut kan orsakas av att nordgränsen förflyttas norrut medan sydgränsen förblir oförändrad eller genom att även den sydliga gränsen förflyttas norrut (Parmesan m.fl., 1999). Alltså behöver en expansion norrut inte innebära att ett utbredningsområde ökar i storlek. Om många individer dör i ett gränsområde kan följden bli att utbredningsområdet minskar fastän det sker en spridning över utbredningsgränsen på ett annat ställe.

Arters utbredning och antal individer i ett område påverkas av klimat, utbredningen av artens habitat och interaktioner mellan arter (Ford, 1945; Shaw, 1990; Parmesan m.fl., 1999; Mitikka m.fl., 2008; Thomas m.fl., 2001; Warren m.fl., 2001; Fox m.fl., 2006; Menéndez m.fl., 2008). Hur klimatförändringar påverkar interaktioner, som leder till förändrat utbredningsområde för arter, är oklart och det har inte forskats mycket kring detta. Men frikoppling från interaktioner mellan arter kan bidra till att arter kan exploatera fler typer av omgivningar (Stireman III m.fl., 2005; Menéndez 2008). Ändras habitatet kan individer/populationer behöva förflytta sig till nya områden och därmed verkar tillgången på lämpligt habitat som en drivande faktor för spridning och i det långa loppet utbredning hos en art (Shaw, 1990). Olämpligt habitat kan dessutom utgöra en barriär som begränsar arters utbredning (Dowdeswell, 1949). Störning av interaktioner mellan arter är ett problem som

kan orsakas av förändrat klimat. En värdväxts utbredningsområde kan vara begränsande om växtätare potentiellt kan sprida sig till ett större område vid varmare klimat men värdväxt inte har spridit sig till detta område (Schweiger m.fl., 2008). Detta får till följd att mindre områden utgörs av lämpligt habitat och därmed kan expansionen av utbredningsområdet förhindras.

Uppvärmning av klimat norröver möjliggör arters spridning norrut om de trivs i varmare klimat. Fjärilars nordliga expansion kan ha triggats av ökad temperatur och byte av värdväxt samt habitat (Parmesan m.fl., 1999; Thomas m.fl., 2001; Warren m.fl., 2001; Fox m.fl., 2006; Menéndez m.fl., 2008). En värdväxt i norr som tidigare växt i ett för kallt område kan bli ett möjligt habitat när klimatförändringen gjort att området blivit varmare. Alltså kan fjärilar öka sitt utbredningsområde då värdväxter expanderar till följd av varmare klimat och fjärilen följer efter eller så gör varmare klimat att fjärilen expanderar till nytt område som tidigare haft för låg temperatur, men där värdväxten redan finns (Menéndez m.fl., 2008; Schweiger m.fl., 2008).

Genom expansion till nya områden kan invaderande arter delvis fly från sina naturliga fiender vilket bidrar till att dödligheten kan vara låg i nyexploaterat område (Cornell & Hawkins, 1993; Schönrogge m.fl., 1995, 1998; Menéndez m.fl., 2008). Mindre reglering från naturliga fiender kan leda till en snabb spridning som ökar expansionshastighet (Keane & Crawley, 2002; Colautti m.fl., 2004; Liu & Stiling, 2006).

Arter kan undkomma sina naturliga fiender i nyetablerade områden genom att: 1) fienderna har inte hunnit ta sig till de nya områdena (Menéndez m.fl., 2008) eller förhindras att ta sig dit av geografiska barriärer, 2) fiender i områdena har redan specialiserat sig på en värd och inte är benägna att utnyttja en ny värd (Kraaijeveld m.fl., 1995; Geervliet m.fl., 2000; Vos & Vet, 2004), eller 3) de parasitoider som hittar sin värd genom att söka upp dess värdväxt (Young m.fl., 1986; Turlings m.fl., 1990) kan missa en ny värd genom att denna lever på en växt som parasitoidens andra värdar inte lever på eller genom att värden har gjort ett dietbyte dvs. bytt värdväxt (Gratton & Welter, 1999; Geervliet m.fl., 2000; Menéndez m.fl., 2008).

Parasitoider

Hos insekter utgörs parasitoider av dem vars larver vanligen är de som äter inuti (endoparasitism) eller utanpå (exoparasitism) sin värdorganism (Askew, 1971; Shaw, 1990;

Gauld & Bolton, 1996). Angrepp från en parasitoid dödar oftast värden (Askew, 1971; Hassel, 2000). Parasitoider utgör 10 % av insektsfaunan (Eggleton & Belshaw, 1992) varav de flesta utgörs av steklar (*Hymenoptera*) och resten av tvåvingar (*Diptera*) och skalbaggar (*Coleoptera*) (Speight m.fl., 1999). Vanligtvis hittar honan värden, men ibland kan larver i första utvecklingsstadiet hitta värden. Parasitoider kan komma in i värden på flera sätt varav en omtalad metod är att honan placerar ägg inuti eller utanpå värd med hjälp av ägg-läggingsrör. Kläckta larver utvecklas sedan inuti värd och får sin näring när de förtär värden (Ford, 1945; Gauld & Bolton 1996). En ovanlig metod för parasitoider att komma in i sin värd sker genom att värden äter upp parasitoidens ägg (Eggleton & Belshaw, 1992).

Parasitoider kan delas in i generalister med flera värdarter och specialister med en värdart (Shaw m.fl., 2009). De kan även grupperas in i ägg-, larv- eller puppparasitoider beroende på i vilket utvecklingsstadium de angriper sin värd (Shaw m.fl., 2009). Dessutom delas parasitoider in i primära och sekundära parasitoider. De primära parasitoiderna attackerar en värd direkt, som sedan dör, medan sekundära parasitoider (hyperparasitoider) attackerar primära parasitoider (Shaw, 1990). En insekt som blivit angripen av en koinobiont parasitoid fortsätter att utvecklas medan angrepp av idiobiont parasitoid innebär att värden stannar kvar i sitt utvecklingsstadium. Alltså kan en koinobiont parasitoid döda sin värd i ett senare utvecklingsstadium än det attackerade (Askew & Shaw, 1986). Parasitoider kan antingen vara ägg-larv parasitoider, då ägg attackeras men larv dör eller larv-pupp parasitoider, där larv attackeras men det är puppstadiet som inte fullbordas. Larv-pupp parasitoider finns bland parasitflugor och äkta parasitsteklar medan ägg-larv parasitism är ovanligt hos europeiska fjärilar (Shaw m.fl., 2009). Ytterligare en indelning av parasitoider är solitär respektive grupplevande beroende på om en eller flera larver utvecklas från en värd (Shaw, 1990).

Det finns lite kunskapen om vilka parasitoider som attackerar fjärilar och de få studier som gjorts hos europeiska fjärilar har skett på skadegörare (vitfjärilar och tjockhuvudfjärilar) (Shaw, 1990) och några få arter som är av intresse för naturvärden, exempelvis juvelvingar (Shaw m.fl., 2009). Fjärilar parasiteras av insekter från ordningarna tvåvingar, *Diptera*, och steklar, *Hymenoptera*, (Ford 1945; Shaw, 1990; Shaw m.fl., 2009). Inom ordningen tvåvingar, *Diptera*, utgör arter inom familjen parasitflugor, *Tachinidae*, de regelbundna och viktiga parasitoiderna hos europeiska fjärilar (Ford, 1945; Shaw m.fl., 2009). Steklar som parasiterar larver hos europeiska fjärilar kommer från bracksteklar, *Braconidae* och äkta parasitsteklar, *Ichneumonidae* samt en del glanssteklar, *Eulophidae*, varav bracksteklar och äkta parasitsteklar är de viktigaste (Ford, 1945; Askew, 1971; Shaw 1990; Shaw m.fl., 2009).

Prastflugor angriper endast fjärilslarver medan det finns olika steklar som attackerar ägg-, larv- och puppstadiet (Shaw m.fl., 2009). Steklar som attackerar fjärilar använder äggläggningssrör för att placera ägg utanpå eller inuti sin värd (Ford, 1945; Gauld & Bolton, 1996; Stireman m.fl., 2006). Detta äggläggningssrör kan även användas för att injicera paralyserande gift i värden (Askew, 1971). Tvåvingar saknar det tubformade äggläggningssröret vilket innebär att de får ta till andra metoder för att infektera sin värd. En av dessa metoder är att lägga små ägg i vegetationen som värden kan äta upp. Mikroäggen kläcks i värdens mage och nykläckta larver äter sig slutligen in i värdens hemocoel (Askew, 1971; Stireman m.fl., 2006).

Parasitoiders påverkan på värdpopulationen

Parasitoider anses som viktiga reglerare av sina värdars populationsdynamik (Hassel m.fl., 1989; Hawkins & Cornell, 1994; Bonsall m.fl., 2004; Pacala & Hassel, 1991; Hawkins, 2005). Hos fjärilspopulationer i Europa är parasitism en viktig dödlighetsfaktor och påträffas i ägg, larv eller puppstadiet (Shaw, 1990; Stefanescu m.fl., 2003). Hur mycket parasitoider påverkar en arts dödlighet är dock svårt att förutsäga eftersom andra faktorer, så som väder, predatorer och sjukdomar påverkar (Harcourt, 1966; Michelbacher m.fl., 1943 och Bink, 1972 i Gilbert & Singer, 1975). Dessutom kan det vara svårt att skilja ut i vilken grad dödlighet orsakas av parasitoider och inte något annat. Parasitism kan ha stor betydelse speciellt i medel/sena larvstadium och puppstadium (Hawkins m.fl., 1997).

Parasitoider kan påverka värdpopulationer på olika sätt. Infektion från primära parasitoider innebär att angripna värdar dör vilket leder till minskning eller begränsning av värdpopulationen. Antalet individer i en värdpopulation kan även minskas av att en del parasitoider äter upp sin värdart. Primära parasitoiders population kan i sin tur hållas nere av sekundära parasitoider som angriper dem. Detta innebär att trycket/minskningen från primära parasitoider på värdens population minskar (Shaw, 1990; Gratton & Welter, 1999). Parasitoider kan även tänkas påverka genom att flykt från dem kan ge upphov till lokala utbrott (Maron m.fl., 2001). Dessutom har det visat sig att mer intensiva utbrott hos herbivorer skulle kunna bero på att mer varierande klimat bryter upp eller stör dynamiken mellan fiende och herbivor (Stireman III m.fl., 2005).

Parasitoiders värdar är inte helt försvarslösa mot angrepp från parasitoider. Genom att skaka på kroppen kan fjärilslarver få angripare att ramla av. Larverna kan dessutom ha tjock

kutikula vilket utgör en extra stark barriär för parasitoider att ta sig igenom med sitt ägglägningsrör. En del larver har även ett inre försvar genom att kapsla in parasitoidlarver som därmed dör (Askew, 1971).

Studerad art

Kartfjärilen, *Araschnia levana*, tillhör dagfjärilar, underfamilj vinterpraktfjärilar, och utseendemässigt skiljer sig åt mellan vår- och sommargeneration. Vårgenerationens fjärilar har rödgul eller brungul vingovansida med mörk teckning medan sommargenerationen har brunsvart vingovansida med ljus teckning. Vingarnas undersida hos båda generationerna är violettbrun till guldbrun med ljusa ribbor och tvärribbor som bildar ett nätverk, likt en karta, vilket har gett kartfjärilen sitt namn (Eliasson m.fl., 2005). Honorna lägger sina ägg i strängar på undersidan av nässelblad och äggen kläcks inom en vecka. De brunsvarta larverna är grupplevande och konsumerar nässlor. På kroppen har larverna tornar (se bild 1) som gör att de kan förväxlas med påfågelöggas larver, men kartfjärilslarverna har två spröt på huvudet vilket påfågelögslarver saknar (Henriksen & Kreutzer, 1982; Eliasson m.fl., 2005).



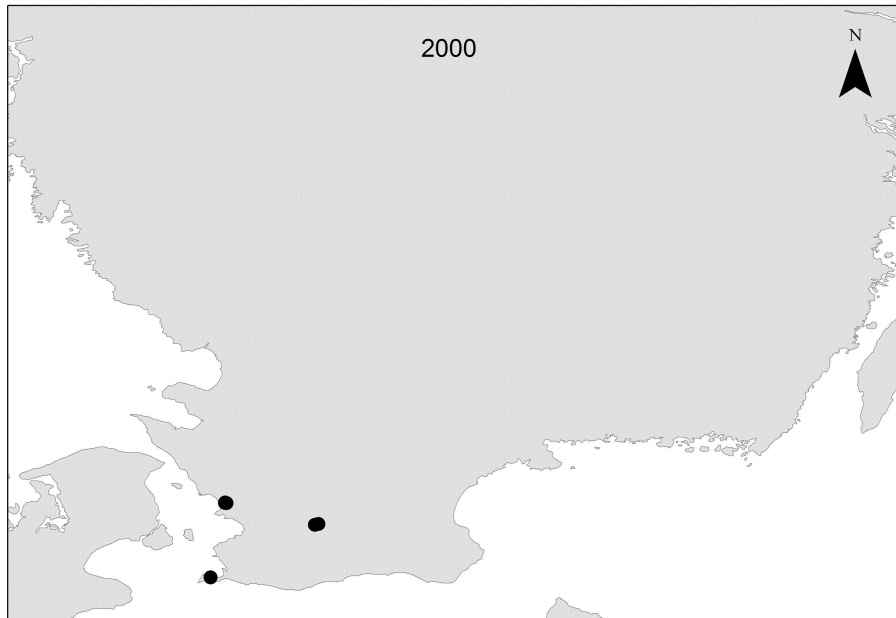
Bild 1. Kartfjärilslarv på nässelblad.

Kartfjärilar förekommer i gläntor, hyggen, längs småvägar, samt på igenväxta f.d. torvtäcker där värdväxten brännässla *Urtica dioica* är tillgänglig. Kartfjärilen förekommer idag från Finland ner till Mellaneuropa och observerades i Sverige första gången 1982 (Eliasson m.fl., 2005). Dess snabba spridning norrut i Europa tros delvis vara orsakad av uppvärmning och en annan faktor till den snabba spridningen kan vara att kartfjärilen delvis flyr från sina

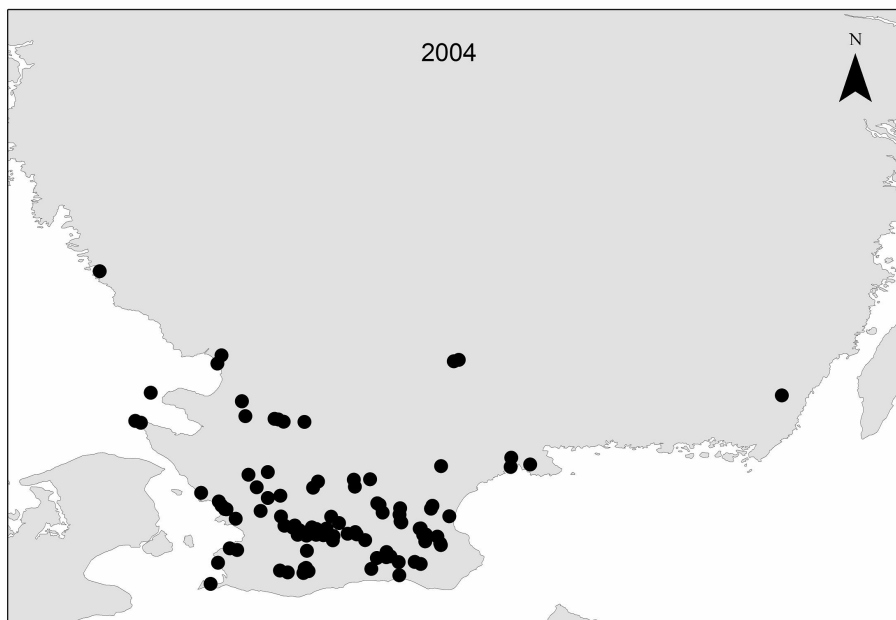
fiender. Inom Sverige har kartfjärilens utbredningsområde förflyttats norrut och numera har den etablerat sig upp till mellersta Småland, se karta 1 a, b och c.

Karta 1. Karta över kartfjärilens expansion i Sverige fram till 2009. Svarta prickar visar platser där kartfjäril observerats (Artportalen, 2009).

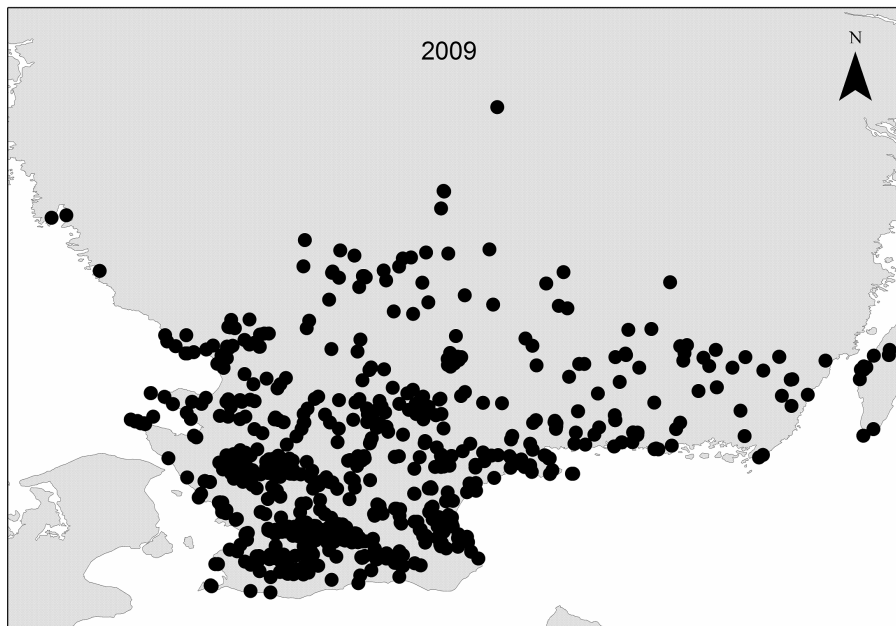
a) kartfjärilens etablering t.o.m. år 2000



b) kartfjärilens etablering t.o.m. 2004



c) kartfjärilens etablering fram t.o.m. 2009



Syfte

Syftet med detta arbete var att undersöka frekvens och frekvensskillnad av parasitism mellan områden där kartfjärilen varit etablerad en längre tid och mer nyetablerade populationer, för att testa om kartfjärilens spridning norrut har gjort att den flytt undan en del av sina naturliga fiender. Dessutom ville jag göra en bedömning om flykt från sina naturliga fiender kan ha positiv påverkan på kartfjärilens möjlighet att etablera sig i nya områden. Eftersom det enligt min vetskap inte finns några tidigare studier av vilka parasitoider som angriper kartfjärilen var en del av syftet även att kartlägga detta.

Två hypoteser testades:

1. Det är lägre frekvens av parasitoider hos kartfjärils larver i nykoloniserat område än etablerat område
2. Kartfjärilen har flytt från en del av sina naturliga fiender i nykoloniserat område

Material och metod för fältförsök

Från ägg till larv

För att ta reda på om parasiteringsgraden hos kartfjärilen skiljer sig åt mellan nykoloniserat område och etablerat område utfördes fältförsök. Uppfödda larver från vårgenerationens fjärilar placerades ut i de två områdena och parasiteringsgraden beräknades.

För att få larver till utsättningsexperiment samlades 21 kartfjärilshonor in från Ålstorp, Skåne i slutet på maj. Ålstorp valdes för att flest kartfjärilar fanns där efter att flera platser besökts utifrån tidigare års fyndplatser. Honorna transporterades i plastburkar med lufthål under bilfärd i kylväska till Tåghusa, Skåne.

Fjärilshonorna placerades i separata behållare inomhus bestående av två ihopsatta burkar med nät över. Sockerlösning på bomullstussar, fixerade med kapsyler, utgjorde mattillgången och i varje behållare fanns brännässlor för äggläggning. Fjärilshonorna lade sina ägg i strängar på undersidan av brännässelblad och undantagsvis i nättaket. Strängarna av ägg förflyttades över i petriskålar med fuktigt papper med hjälp av skalpell och pincett. För att äggen inte skulle torka ut sprayades papprena med vatten flera gånger per dag så att fuktigheten bibehölls. Petriskålarna placerades inomhus vid ett fönster och varje petriskål märktes med datum när äggen lagts.

Efterhand som larverna kläcktes delades de upp i grupper om 30 larver. Larverna flyttades till behållare med hjälp av en liten pensel och ihopsatt pincett. Dessa behållare bestod av två mindre ihopsatta plastmuggar med nät över och i varje hus hade larverna mat i form av nässlor. Varje grupp fick en bokstav och bodde i behållarna några dagar innan de placerades ut i fält. I början av arbetets gång sattes dygnsgamla larver ut, men efter hand var de äldre vid utsättning. Äldre larver placerades ut därför att små larver antogs vara känsligare för flytt.

Utplacering av larver

Larverna sattes ut i fält antingen i det etablerade området (söder), där kartfjärilar funnits sedan 2000 (se karta 1 a i inledning) eller i det nykoloniserade området (norr), där kartfjärilen funnits sedan 2004 (se karta 1 b i inledning), vilket gjorde det möjligt att jämföra parasiteringsgraden mellan områdena. Parasitoider i larvstadiet var huvudinriktningen för studien.

Vid arbetets start valdes 16 platser ut i Skåne och södra Småland för utplacering av larver. Åtta platser i norra Skåne (Osby, Vittsjö och Verum) och i södra Småland (Stenbrohult) representerade det nykoloniserande området och åtta platser i Sydsåne (från Revinge i väst till Fyledalen i öst) representerade det etablerade området. Lämpliga utplaceringsplatser för larverna valdes utifrån fyndplatser föregående år hämtat från Artportalen (Artportalen, 2009). Efter att flera platser besökts valdes platser i gläntor, öppna områden i skogen eller längs

skogsväggkant samt hyggen för utplacering av larver. På dessa platser ansågs larverna kunna trivas och ha tillräcklig tillgång på brännässlor.

Med hjälp av en liten pensel flyttades larverna över till nässlor på de utvalda platserna. Larverna visade sig efterhand vilja vara på undersidan av bladen vilket gjorde att de placerades nära bladkanterna för att underlätta förflyttning till undersidan. Vid nässlorna placerades oftast en grön pinne för att det lättare skulle gå att hitta tillbaka till rätt nässla vid återbesökstillfällena.

På varje plats sattes en larvgrupp ut och antalet utsatta larver per grupp varierade mellan 20-30 stycken, se tabell 1, beroende på hur många som dog innan gruppen hunnit placeras ut. Utplacering av larver undveks vid ösregn för att minska risken att de spolades bort vid utplacering. Detta medförde att några larvgrupper placerades ut efter längre tid inomhus än andra grupper. Larvgrupperna kontrollerades var tredje dag om vädret tillät, men vid ösregn uteblev en kontroll.

Antalet larver vid återbesöken räknades och vid två olika tillfällen (ett i norr och ett i söder) fylldes larver på i grupper där så många larver försvunnit att det kvarvarande antalet var mindre än 10. Svårigheter att återfinna larver vid återbesöken gjorde att det från ett par grupper (J och K) samlades in fler larver än vad antalet larver vid tillsättning plus antalet tillsatta larver borde ha gett upphov till, se tabell 1. Troligtvis har larver missats när de räknats innan dess att larver tillsattes.

Tabell 1. Datum för utsättning, tillsättning och insamling, antal larver för de grupper som samlades in efter att ha varit utplacerade i fält samt antal larver i de hittade larvgrupperna och insamlingsdatum.

| | | Utsättning | | Tillsättning | | Insamling | |
|------------|----------|------------|-------|--------------|-------|-----------|-------|
| Norr/söder | Grupp | Datum | Antal | Datum | Antal | Datum | Antal |
| Söder | A | 30 maj | 27 | 14 juni | 21 | 26 juni | 7 |
| Söder | B | 30 maj | 28 | | | 29 juni | 1 |
| Söder | C | 31 maj | 20 | 14 juni | 22 | 26 juni | 1 |
| Söder | D | 2 juni | 27 | | | 26 juni | 8 |
| Söder | E | 2 juni | 28 | | | 27 juni | 19 |
| Söder | G | 3 juni | 27 | 14 juni | 25 | 26 juni | 11 |
| Söder | H | 3 juni | 29 | 14 juni | 23 | 26 juni | 14 |
| Norr | I | 6 juni | 30 | | | 30 juni | 14 |
| Norr | J | 6 juni | 24 | 21 juni | 2 | 27 juni | 15 |
| Norr | K | 6 juni | 28 | 21 juni | 6 | 26 juni | 17 |
| Norr | L | 6 juni | 26 | 21 juni | 7 | 28 juni | 10 |
| Norr | P | 16 juni | 28 | | | 26 juni | 17 |
| Norr | S | 16 juni | 29 | | | 26 juni | 8 |
| Söder | U | 23 juni | 41 | | | 5 juli | 9 |
| Söder | Hittad 1 | | | | | 23 juni | 9 |
| Söder | Hittad 2 | | | | | 27 juni | 21 |
| Norr | Hittad 3 | | | | | 29 juni | 18 |

Under den tid larvgrupperna var ute i fält försvann en del grupper då deras utplaceringsplatser röjdes ner eller så försvann grupp av okänd anledning. De platser som röjdes ner låg nära en fiskdamm (etablerat område) samt på betesmark (nykoloniserat område). En större larvgrupp (41 stycken) upptäcktes först när larverna hunnit kläckas i en av behållarna. Denna grupp placerades ut i det etablerade området och var yngre än övriga utplacerade grupper i området. Försvinnandet av grupper och utplacering av den större gruppen resulterade i att insamlandet av utplacerade larver skedde från 14 grupper (6 grupper i norr och 8 grupper i söder), se karta 2.

Karta 2. Karta över utplaceringsplatser i etablerat och nykoloniserat område



Uppfödning av utplacerade larver

Innan larverna skulle förpuppas och inför detta sprida sig bort från gruppen samlades de in. Larverna vältes försiktigt från brännässlan ner i små burkar, märkta med gruppbokstav. Därefter placerades larvgrupperna i samma slags behållare som fjärilshonorna haft och nässlor fylldes på efterhand som de åts upp.

I behållarna utvecklades larverna till puppor som förflyttades över till små muggar märkta med datum vid flytt samt grupp. Muggarna täcktes med nät för att hindra kläckta fjärilar från att flyga iväg. De flesta pupporna sattes fast på muggarnas insida för eventuellt underlätta fjärlars framkomlighet ur pupporna, men några blev liggande på botten. Muggarna placerades i plastbackar och hölls utomhus både i skugga och solljus.

När fjärlarna kommit fram placerades de i burkar och dödades genom att frysas för att de inte skulle släppas ut i omgivningarna (några sparades till andra projekt). Det var viktigt att inte släppa ut fjärlarna eftersom de inte kom från området och därmed kunde ha påverkat genpoolen om de släppts ut. Övervägning skedde om de skulle släppas ut i Ålstorp eftersom de tagits därifrån, men tiden att köra dem samt att få kläcktes samtidigt gjorde att detta alternativ valdes bort.

Den 24 juli gjordes en tågresa från Skåne upp till Uppsala och med på resan fanns puppor som inte hunnit kläckas. De reste i sina muggar placerade i en papperspåse. Tolv puppor kläcktes inom några dagar efter ankomst till Uppsala, men majoriteten av pupporna kläcktes aldrig. Puppor som inte kläckts inom två veckor efter ankomst till Uppsala placerades i kylrum inför dissekering då de öppnades med hjälp av pincett och skalpell.

Larvgrupper som hittats i fält

Tre ”vilda” larvgrupper hittades i fält i närheten av utplacerade grupper och antalet larver per grupp noterades (se tabell 1, i avsnittet utplacering av larver). Larvgrupperna samlades in och placerades i behållare som märktes med fyndplats och datum, och behandlades i övrigt på samma sätt som de larver som placerats ut i mitt experiment. Statistiska analyser utfördes dels på utsatta larvgrupper och dels inkluderades hittade larvgruppers värden för att se om det gjorde någon skillnad. Vidare utfördes jämförelse mellan hittade grupper och uppfödda grupper.

Beräkningar

Försvinnandetakt i fält

Under tiden larverna var ute i fält försvann en del larver av oförklarlig anledning vilket utgör försvinnandetakten i fält. Larverna kan ha blivit uppätta eller så har de spridit sig iväg från utplaceringspunkten och inte återfunnits. Försvinnandetakten i fält räknades ut genom att dela antalet försvunna larver mellan kontrolltillfällena på antalet dagar som gått mellan tillfällena. På detta vis kunde det dagliga bortfallet anges för varje grupp.

Larvdödlighet och puppdödlighet

Alla larver som samlats in från fält överlevde inte fram till förpuppningen. Larvdödligheten per insamlad grupp räknades ut genom att dela antalet larver som dött efter insamlingstillfället med det antal som tagits in efter fältvistelse.

Puppdödligheten per grupp räknades fram genom att dela antalet puppor som inte kläckts med det totala antalet puppor i gruppen. Grupper som kunde ha påverkats av tågresan uteslöts från beräkningar på puppdödligheten. Den tid det vanligen (90 % av kläckta puppor)

togs för puppor att kläckas avgjorde om en grupp togs med. Detta innebar att grupper med puppor som var yngre än två veckor uteblev från beräkning av puppdödlighet. Grupper som togs bort var den hittade gruppen i det nykoloniserade området, samt tre utplacerade grupper varav två i det etablerade området och en i det nykoloniserade området.

Statistiska analyser

Statistiska analyser på larvdödlighet och puppdödlighet utfördes i Minitab genom 2t-test och alla proportioner transformerades med arcsin av \sqrt{x} med undantag för analyser på bortfallet av larver i fält där medelvärdet hos larvgrupperna användes.

Samtliga analyser i Minitab genomfördes i två omgångar, dels med alla insamlade grupper och dels på de grupper som hade åtta eller fler larver vid insamling av gruppen. Tre grupper togs alltså bort när analyserna gjordes en andra omgång eftersom mindre än åtta larver ansågs vara en liten population, som dessutom kunde ha gett ett skevt resultat.

Jämförelse av larvdödligheten och puppdödligheten skedde dels mellan det etablerade och nykoloniserade området och dels mellan hittade och uppfödda larvgrupper. Den sammanlagda dödligheten analyserades genom att föra in både värden för larvdödligheten och puppdödligheten hos de grupper som inte påverkats av tågresan.

Statistiska analyser som jämförde det etablerade och nykoloniserade området var: 1) försvinnandetakten hos larver i fält hos utplacerade larvgrupper, 2) larvdödligheten hos uppfödda larver, 3) larvdödligheten hos uppfödda och hittade larver, 4) puppdödligheten hos uppfödda larver, 5) puppdödligheten hos uppfödda och hittade grupper, 6) den sammanlagda dödligheten hos uppfödda larver, samt 7) den sammanlagda dödligheten hos uppfödda och hittade grupper. Dessutom utfördes jämförande statistiska analyser på hittade och uppfödda larver: 1) larvdödligheten jämfördes, 2) puppdödligheten jämfördes, och till sist 3) jämfördes den sammanlagda dödligheten.

Resultat

Finns det någon skillnad i parasiteringsgrad mellan det etablerade området och det nykoloniserade området?

Inga larver i någon av de utsatta larvgrupperna blev parasiterade och därmed upptäcktes ingen skillnad i parasiteringsgrad mellan det etablerade och nykoloniserade området.

Däremot fanns parasitangrepp i den hittad gruppen från det nykoloniserade området. 4 av 18 larver i denna grupp dog och dessa hade troligen angripits av någon art inom tvåvingar, *Diptera*. Kokonger kom fram ur de angripna larverna och var hårda samt marmorerade. Vid arbetets slut var hölkena fortfarande intakta och därför kunde parasitoiderna inte artbestämmas.

Försvinnandetakt i fält

I både det etablerade och det nykoloniserade området försvann en relativt stor andel av larverna från det att de sattes ut till det att de samlades in. Försvinnandetakten hos de utplacerade larvgrupperna i söder, etablerat område, var 1,42 larv/dag i genomsnitt medan försvinnandetakten i norr, nykoloniserat område, i genomsnitt var 1,05 larv/dag. Uteslutande av grupper med färre än 8 larver vid intagning resulterade i förändrat värde för larverna i det etablerade området med 1,45 larv/dag i genomsnitt. Dessa skillnader var inte statistiskt signifikanta (t-test: $t = -1,08$; $p = 0,304$ när alla grupper av uppfödda larver togs med, se figur 1). Borttagande av grupper med färre än åtta larver gjorde alltså ingen skillnad (t-test: $t = -0,87$; $p = 0,418$), men medelvärdet i etablerat område höjdes något, se figur 2.

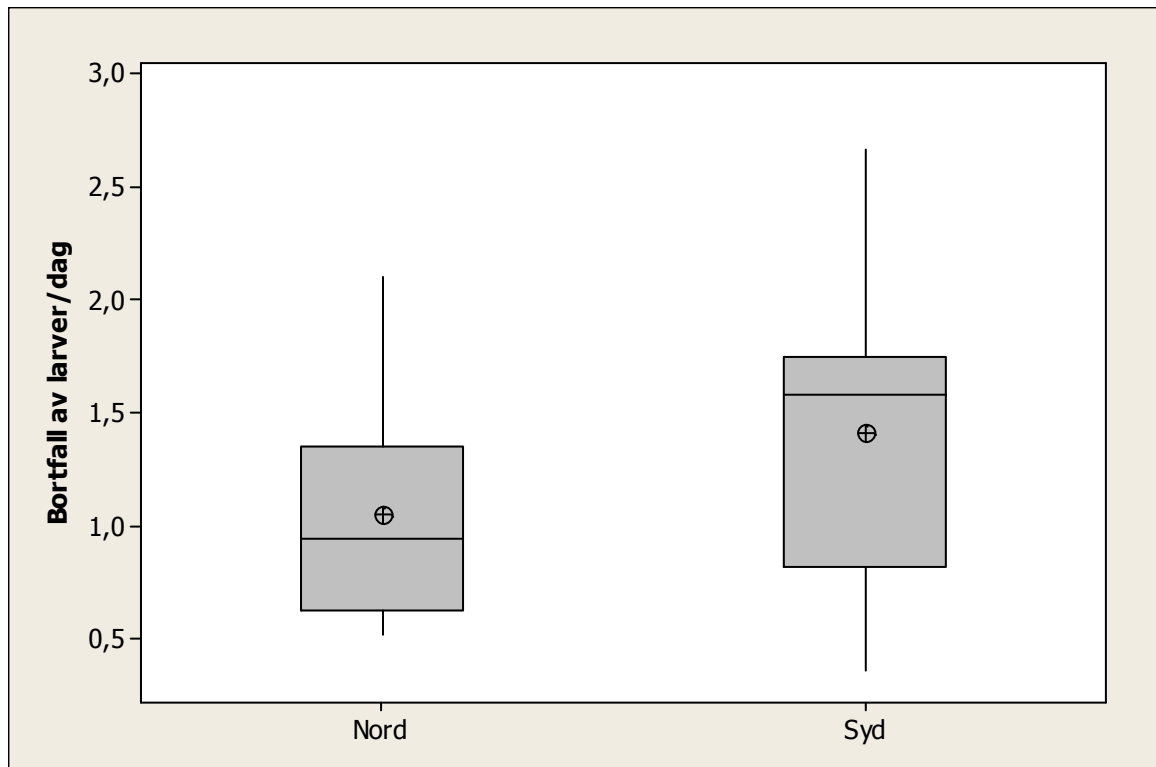


Fig. 1. Boxplot över försvinnandetakten hos larver per dag i det nykoloniserade området (Nord) och etablerade området (Syd). Alla grupper resultat har används. Medeltalet är markerat med en prick och medianen syns om heldragen vågrät linje.

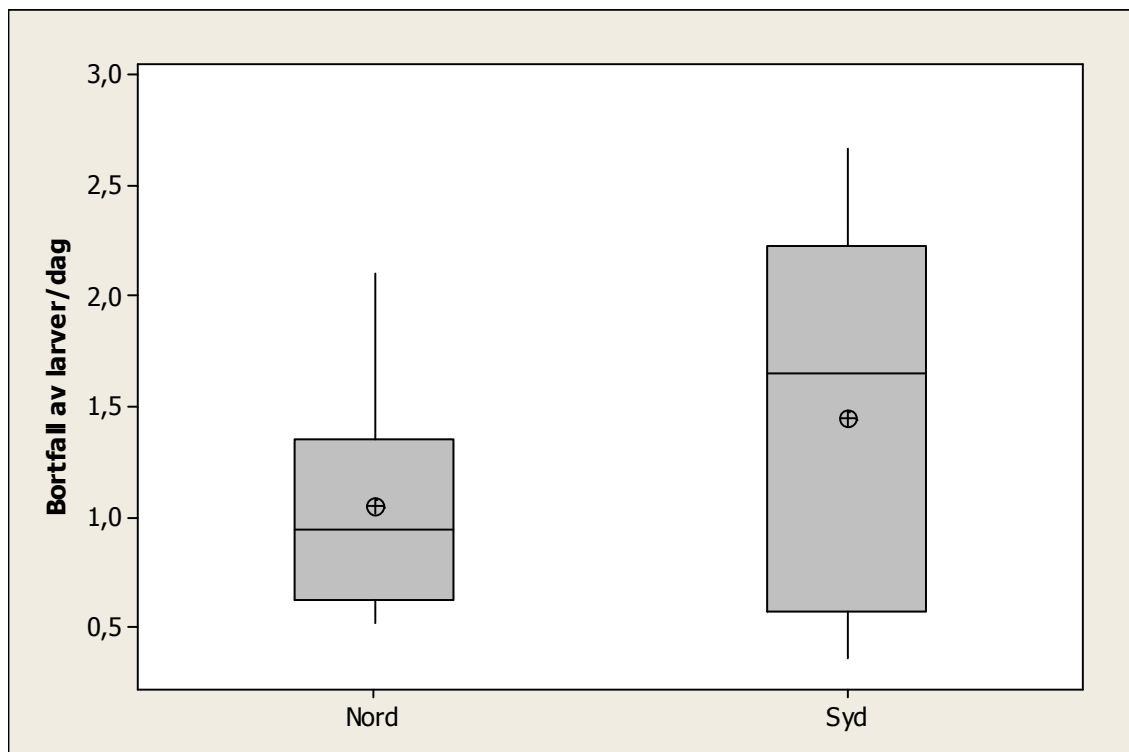


Fig. 2. Boxplot över försvinnandetakten hos larver per dag i det nykoloniserade (Nord) och etablerade område (Syd). Utgått från grupper med 8 eller fler larver.

Finns det någon dödlighetsskillnad mellan det etablerade och nykoloniserade området?

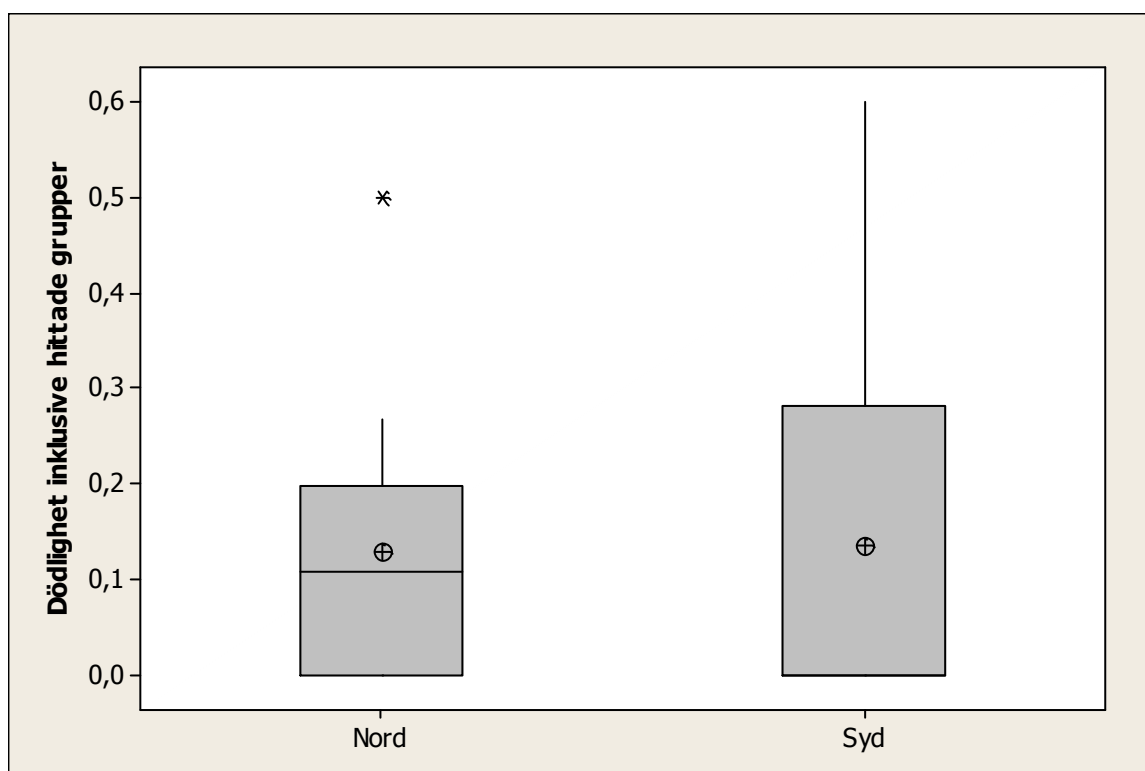
Larvdödlighet hos de insamlade larverna skiljde sig inte mellan det etablerade och nykoloniserade området. Några av de larver som tagits tillbaka efter utplacering dog av okänd anledning och blev aldrig några puppor. Larvdödligheten efter insamling av larver beräknades hos det sammanlagda antalet utplacerade larver i det etablerade området vara 2,9 %, medan larvdödligheten i det nykoloniserade området beräknades till 2,5 %, se tabell 2. Dessa siffror visar ingen större skillnad på larvdödligheten mellan det etablerade och nykoloniserade området hos de intagna larverna. Inkluderades hittade larvgrupper höjdes larvdödligheten till 5 % i det etablerade området och till 6,1 % i det nykoloniserade området, se tabell 2. Skillnaderna mellan områdena var inte statistiskt signifikanta (t test: $t = -0,06$; $p = 0,955$). Eftersom det bara samlades in två larvgrupper från etablerat område och en grupp i nykoloniserat område går det inte att säga att larver ute i det fria har högre dödlighet trots att dessa larver höjde larvdödligheten.

Puppdödligheten hos utplacerade larver i det etablerade området var 17 % och i det nykoloniserade området var puppdödligheten 21,5 %, se tabell 2. Inkluderades hittade grupper blev puppdödligheten 26,2 % i det etablerade området, se tabell 2. Den hittade gruppen i det nykoloniserade området togs bort från analysen för puppdödligheten eftersom gruppen eventuellt påverkats av tågresa. Puppdödligheten i det nykoloniserade området verkade vara högre än i det etablerade området, men den skillnaden var inte statistiskt signifikant (t-test: $t = -0,69$; $p = 0,507$). Puppdödligheten var högre än larvdödligheten både i det etablerade och nykoloniserade området.

Tabell 2. Larvdödligheten och puppdödligheten i det etablerade och nykoloniserade området. De olika dödligheterna inkluderar i samtliga fall uppfödda larver och i två fall hittade larver. Den hittade gruppen i det nykoloniserade området uteslöts i beräkning på puppdödligheten eftersom den kunde ha påverkats av tågresa.

| | Etablerat område | Nykoloniserat område |
|---|------------------|----------------------|
| Larvdödlighet (%) | 2,9 | 2,5 |
| Puppdödlighet (%) | 17 | 21,5 |
| Larvdödlighet (%) inkluderat hittade larver | 5 | 6,1 |
| Puppdödlighet (%) inkluderat hittade larver | 26,2 | - |

En statistisk analys över den sammanlagda dödligheten hos både larver och puppor från uppfödda grupper visade ingen signifikant skillnad mellan det nykoloniserade och etablerade området (t-test: $t = 1,05$; $p = 0,305$). Inkluderades hittade grupper fanns det inte heller någon signifikant skillnad (t-test: $t = 0,26$; $p = 0,799$). Dödligheten hos larver och puppor skiljde sig alltså inte mellan det etablerade och nykoloniserade området, se figur 3.



Figur 3. Boxplot över jämförelse av sammanlagd dödlighet mellan det nykoloniserade och etablerade område. Hittade grupper är inkluderade.

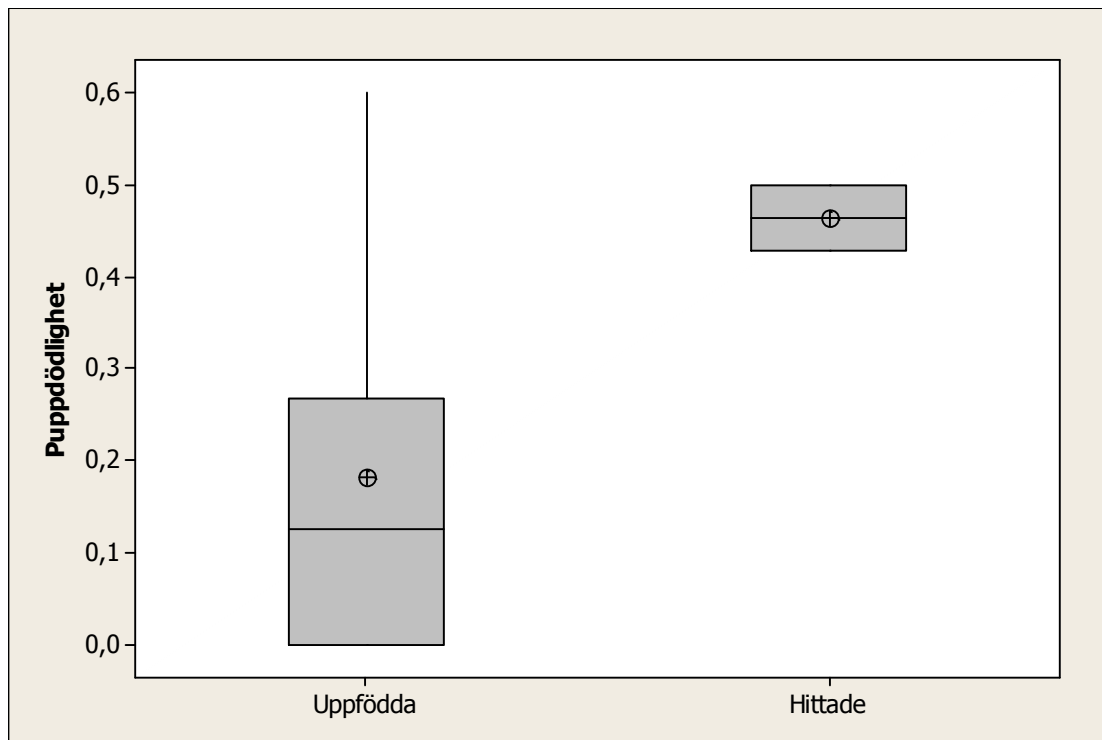
Finns det någon dödlighetsskillnad mellan uppfödda grupper och hittade grupper?

De två hittade larvgrupperna i söder, etablerat område, hade tillsammans en larvdödlighet på 10 % medan den hittade larvgruppen i det nykoloniserade området, norr, hade en larvdödlighet på 22,2 %. Larvdödligheten hos alla hittade larver var 14,6 % vilket var högre än hos uppfödda larver med 2,6 % larvdödlighet (se tabell 3), men få insamlade grupper kan ha gett ett skevt resultat. Dessa skillnader var inte statistiskt signifikanta (t-test: $t = -1,55$; $p = 0,261$). Alltså verkar det inte finnas någon skillnad i larvdödlighet mellan uppfödda och hittade grupper.

De hittade grupperna i söder, etablerat område, hade en puppdödlighet på 44,4 % medan uppfödda hade en sammanlagd puppdödlighet på 19,5 %, se tabell 3. Skillnaden var signifikant (t-test: $t = -3,96$; $p = 0,003$) med högre dödlighet hos hittade larver, se figur 4. Ett säkrare resultat hade fåtts om fler hittade grupper hittats och samlats in från fält.

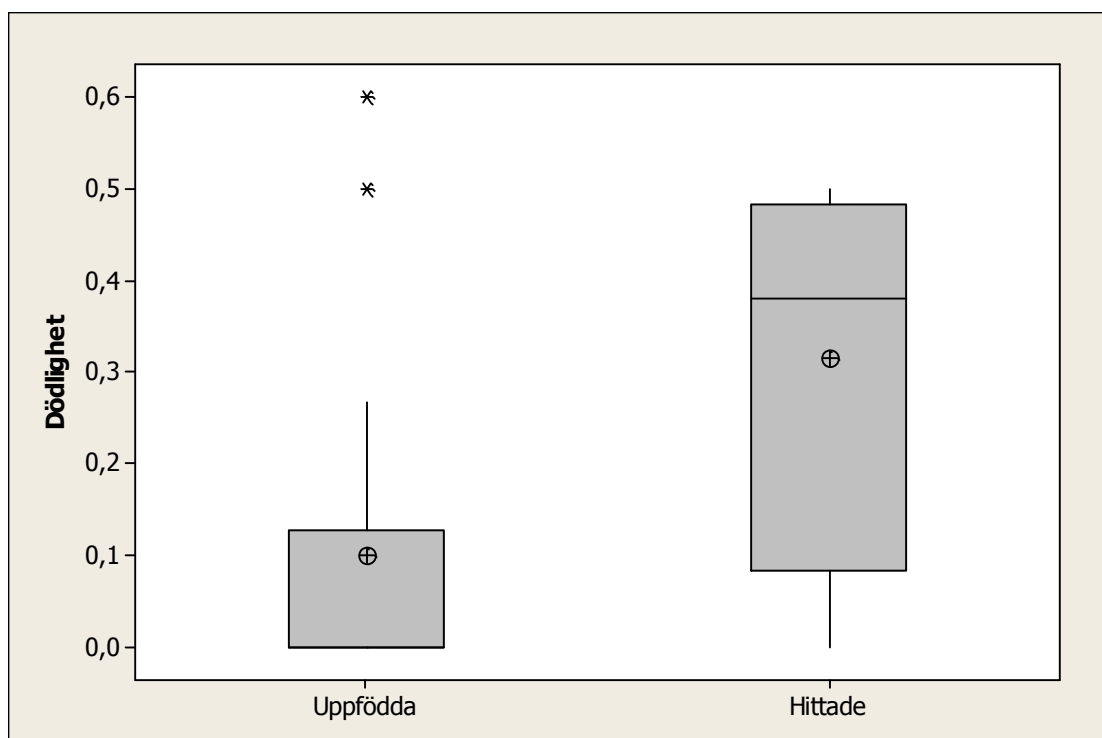
Tabell 3. Den sammanlagda larvdödligheten och puppdödligheten hos uppfödda respektive hittade larver.

| | Larvdödligheten (%) | Puppdödligheten (%) |
|-----------------|---------------------|---------------------|
| Uppfödda larver | 2,6 | 19,5 |
| Hittade larver | 14,6 | 44,4 |



Figur 4. Boxplot över puppödligheten vid jämförelse mellan uppfödda och hittade grupper

Statistisk analys visade ingen signifikant skillnad av total dödlighet mellan hittade och uppfödda larver (t-test: $t = -1,67$; $p = 0,194$, se figur 4), men det tycks finnas en tendens till högre dödlighet hos hittade larver än hos uppfödda larver. Eftersom den statistiska analysen bygger på få grupper kan resultatet vara osäkert.



Figur 5. Boxplot över sammanlagd dödlighet hos larver och puppor uppdelat mellan uppfödda och hittade larver.

På de platser där vilda larvgrupper hittades fanns även utplacerade uppfödda larvgrupper i närheten. Jämförelse av larvdödligheten hos hittade grupper och uppfödda grupper i närheten visar på att larvdödligheten vid samma platser skiljer sig åt. Larvdödligheten hos de två hittade larvgrupperna i det etablerade området var 33,3 % och 0 % medan den uppfödda larvgruppen på samma plats hade en larvdödlighet på 11,1 % (se tabell 4). Däremot var den genomsnittliga larvdödligheten hos hittade grupper i det etablerade området lägre än hos uppfödda larver i samma område. I det nykoloniserade området hade den hittade larvgruppen högre larvdödlighet, 22,2 %, än den uppfödda larvgruppen, 11,8 %, se tabell 4. Alltså tycks den verkliga larvdödligheten inte speglas så bra hos de uppfödda larverna eftersom larvdödligheten skiljer sig relativt mycket mellan uppfödda och hittade larvgrupper. Liknande jämförelse kunde inte göras på puppdödligheten eftersom den hos några grupper (antingen uppfödda eller hittade) ansågs ha kunnat bli påverkade av tågresan.

Tabell 4. Jämförelse av larvdödligheten mellan uppfödda och hittade larver på de platser där larvgrupper både placerats ut och andra larvgrupper har hittats.

| Larvdödlighet (%) | Etablerat område | Nykoloniserat område |
|-------------------|------------------|----------------------|
| Uppfödda larver | 11,1 | 11,8 |
| Hittade larver | 33,3 + 0 | 22,2 |

Populationstorlekens betydelse

Samtliga tester i Minitab genomfördes med färre antal larvgrupper i söder (etablerat området) när grupper med färre än åtta larver tagits bort från analyserna. Grupperna som togs bort bestod av sju eller en larv vid insamlingen av larver vilket bedömdes som små populationer i detta fall. Statistiska analyser från dessa värden gav ingen signifikant skillnad mellan det etablerade och nykoloniserade området. Den signifikanta skillnaden mellan hittade och uppfödda larvers puppdödlighet kvarstod och tendensen till högre sammanlagd larvdödlighet och puppdödlighet hos hittade larver bibehölls.

Dissekering av puppor

Antalet kläckta inom 13 dagar utgjorde 90% (111 av 123) av det totala antalet puppor. Av de pupporna som inte hade kläckts inom två veckor efter genomförd tågresa ansågs de som varit

yngre än två veckor vid resan ha kunnat påverkas av resan. Alltså togs grupper, som innehöll puppor som kunde ha påverkats av tågresan, bort från analyser av puppdödighet. Inga parasitoider hittades i någon av de dissekerade pupporna. De fjärilar som fanns inuti pupporna hade kommit olika långt i sitt utvecklingsstadium och några puppor var till synes tomma. Mer än hälften av de okläckta pupporna som inte bedömdes påverkade av tågresan innehöll helt utvecklade fjärilar som av okänd anledning inte kommit fram ur pupporna.

Diskussion

Parasiteringsgrad samt dödlighet i etablerat och nykoloniserat område

Inga parasitoider hittades hos de utplacerade larvgrupperna, och någon statistisk analys över skillnaden i parasiteringsgrad mellan ett etablerat och ett nykoloniserat område kunde inte utföras. Alltså ger denna undersökning inget stöd för att parasitism skulle kunna vara lägre i ett nykoloniserat område vilket skulle stödja teorin att arter kan fly från sina fiender.

Parasitoider fanns i en upphittad population vilket tyder på att fler parasitoider skulle kunna ha hittats om fler populationer samlats in från fält, men givetvis kan inget sägas säkert utifrån detta.

En undersökning i England av rödfläckig blåvinge (*Aricia agestis*) har visat att parasiteringsgraden kan skilja sig mellan ett etablerat och ett nykoloniserat område med flest parasitoider i det etablerade området. Fjärilen hade i en generation signifikant skillnad mellan områdena med 25 % dödlighet från parasitering i det nykoloniserade området och 54 % i det etablerade området (Menéndez m.fl., 2008). Det nykoloniserade områdets lägre parasiteringsgrad tyder på att rödfläckig blåvinge har flytt från några av sina naturliga fiender vilket stödjer teorin att arter kan fly från sina naturliga fiender och därmed få en ökad expansionsförmåga.

Mått på om en art har flytt från naturliga fiender kan dels göras genom att jämföra antalet arter av naturliga fiender mellan ett etablerat och ett nykoloniserat område och dels genom att mäta dödlighet orsakat av naturliga fiender. Beroende på om flykt från parasitoider mäts genom den dödlighet de orsakar eller genom antalet parasitoider som angriper kan man få olika resultat. Hittas färre arter i det nykoloniserade området behöver detta inte betyda att parasiteringen är lägre i området eftersom effekten av parasitoider kan variera mellan arter (se Colautti m.fl., 2004; Liu & Stiling, 2006). Ett annat mått på om en art lyckats fly från sin fiende är om de har lägre parasitism än redan etablerade arter i det nykoloniserade området (Menéndez m.fl. 2008).

Resultatet från denna undersökning visar att kartfjärilar parasiteras i mycket låg grad. De parasitoider som hittades hos fyra kartfjärilslarver kläcktes inte inom arbetstiden och det är oklart om de kommer att kläckas detta år eller under våren kommande år. Troligtvis är det parasitoider inom ordningen tvåvingar, *Diptera*, som har angripit kartfjärilslarverna. Flera bakomliggande faktorer kan ha gjort att så få parasitoider hittades.. Eftersom även de ”etablerade” populationerna i Skåne är relativt nya kan det innebära att den låga parasiteringsgraden beror på att eventuella naturliga fiender som finns längre söderut ännu inte hunnit dit. Alltså kan hela kartfjärilens utbredningsområde i Sverige ses som ett nykoloniserat område. Östersjön och Öresund kan utgöra en alltför svår barriär för parasitoider som därmed hindrats att följa efter kartfjärilen under dess spridning söderifrån. Eftersom det inte finns några studier av kartfjärilens parasitoider i Centraleuropa går det dock inte att bedöma om detta är troligt eller inte.

En annan tänkbar förklaring till att få parasitoider hittats kan ha att göra med att synkroniseringen mellan parasitoidernas cykel och larvernas cykel varit ur balans vilket kan ha orsakats av väder (Pyörnilä, 1976 b). Dessutom kan själva utförandet av undersökning ha påverkat genom att utplacerade larver kan ha varit ute under ”fel” period då parasitoider inte har hittat dem. Även åldern vid utsättning kan ha påverkat. Parasitoider som angriper larverna när de är mycket små kan ha missats där dygngamla larver inte sattes ut. Larverna togs hem innan de blev så stora att de började sprida sig från gruppen och därmed kan parasitoider som angriper larver precis innan förpuppning ha missats (Shaw, 1990, Shaw m.fl., 2009).

Resultatet att dödlighetstakten, larvdödligheten, puppdödligheten och den sammanlagda dödligheten inte skiljde sig åt mellan det etablerade området i söder och det nykoloniserade området i norr ger inga bevis för att larver i nykoloniserat område flyr från sina fiender som därmed skulle bidra till lägre dödlighet i nykoloniserat område. Undersökningen bygger på få insamlade populationer och ett större antal observationer hade varit önskvärt för att få fram ett säkrare resultat samt eventuellt upptäcka signifikanta skillnader mellan det etablerade och nykoloniserade området. Även ett större antal larver per grupp vid insamlingstillfället hade varit önskvärt, även om populationsstorleken inte gjorde någon skillnad, eftersom det var få insamlade grupper som hade runt 20 larver.

Parasitoider hos närbesläktade arter

Eftersom det har visat sig att närbesläktade arter kan ha gemensamma parasitoider (Shaw m.fl., 2009) skulle undersökning av nära släktingar kunnat påvisa tänkbara parasitoider hos kartfjärilen. Parasitoider hos nära släktingar som nässelfjäril (*Aglais urticae*) och påfågelöga (*Inachis io*) kan tänkas vidga sin värdkrets till att inkludera kartfjäril även om vatten (Östersjön och Öresund) utgjort en barriär för parasitoider i söder (Jobin m.fl., 1996; Gröbler & Lewis, 2008). De nära släktingarna påfågelöga, nässelfjäril och kartfjäril kan alltså ha gemensamma parasitoider samt skulle kunna attackeras av nära besläktade parasitoider. Gemensamma parasitoidsteklar hos nässelfjäril och påfågelöga har observerats, se tabell 2. Däremot har inga gemensamma parasitflugor påträffats, men eftersom de inte är så värdspecifika är det troligt att de har en större värdkrets (Shaw m.fl., 2009) och därmed kan det finnas parasitflugor som attackerar nässelfjäril, påfågelöga och kartfjäril.

Hos nässelfjärilen har larvparasitoider inom familjerna parasitflugor och steklar hittas och undersökning i Finland visade att den viktigaste parasiterande stekeln var *Phobocampe confusa* (felidentifierad som *Hyposoter horticola* enligt Shaw m.fl., 2009) som främst attackerade larver i andra utvecklingsstadiet. Denna parasitoid har även hittas av andra (Hedwig, 1950 och Roer, 1965 i Pyörnilä, 1976b). Även *Ephialtes rufatus* och *Stenichneumon culpator* har observerats hos nässelfjärilslarver (Hellén, 1940 och Roer, 1965 i Pyörnilä, 1976b). Bland första generationens nässelfjärilslarver i Finland varierade parasitism från steklar mellan åren med 11,1-12,8 % (Pyörnilä, 1976b).

Tabell 2. Gemensamma steklar hos nässelfjäril, påfågelöga och kartfjäril (utifrån tabell och information hämtat från Pyörnilä, 1976a och Shaw m.fl., 2009).

| Parasitoid | Nässelfjäril | Påfågelöga | Kartfjäril |
|--------------------------------|--------------|------------|------------|
| <i>Phobocampe confusa</i> | X | X | X |
| <i>Ichneumon cessator</i> * | X | | |
| <i>Thyrateles haereticus</i> * | | X | |
| <i>Apechthis compuncator</i> | X | X | |
| <i>Pteromalus puparum</i> | X | | X |

* Inom samma underfamilj, Ichneumoninae

En undersökning i Finland utförd under tre somrar (1971-1973) på insamlade larver och ägg visade att nässelfjärilslarver i sitt fjärde utvecklingsstadium attackerades mest av parasitoider

med i medel 41,8 %. Parasitflugorna *Pelatachina tibialis* och *Phryxe vulgaris* attackerade nässeljärilslarverna och dödligheten de orsakade varierade mellan 12,3-26,3 % i första generationens nässeljärilslarver (Pyörnilä, 1976a). I England har parasitoiden *Compsilura concinnata* observerats med 55-65 % parasitism hos halv vuxna larver och 80 % parasitism hos larver i sent larvstadium (Bell, 1944 i Pyörnilä, 1976a). I en undersökning i Tyskland orsakade *Sturmia bella* och *P. vulgaris* 1-13,2 % dödlighet varierande mellan år och generationer (Pyörnilä, 1976a).

På ställen där kartfjärilslarver sattes ut letade jag även efter larver från påfågelläg och nässeljäril men hittade inga. Detta är något förvånande eftersom alla lever på samma värdväxt, brännässla, och trivs i liknande miljöer (Eliasson m.fl., 2005). Eftersom det på majoriteten av utplaceringsplatserna inte hittades fler kartfjärilar i närheten kan platserna ha varit mindre bra för kartfjärilslarver. Men inte heller på de tre platserna där fler ”vilda” kartfjärilslarver hittades fanns larver från påfågelläg eller nässeljäril. Uteblivna fynd kan dels bero på att larver inte fanns i områden eller så upptäcktes de inte.

Parasiteringsgrad samt dödlighet i hittade och uppfödda larver

Skillnaden i denna undersökning mellan hittade och uppfödda grupper visade på att puppdödligheten kan vara högre hos hittade larver. Den sammanlagda dödligheten hos intagna larver och puppor verkar även den tendera att vara högre hos hittade larver i fält. Eftersom jämförelsen av puppdödlighet mellan hittade och uppfödda larver visade en signifikant skillnad trots att få grupper hittades kan en mer signifikant skillnad ha uppmärksammas om fler hittade grupper samlats in. Detta resonemang gör det troligt att puppdödligheten är lägre hos uppfödda larver av okänd orsak, men eftersom det var få hittade grupper behöver den signifikanta skillnaden inte spegla verkligheten. Fler hittade grupper kan istället påvisa att det inte finns någon signifikant skillnad i puppdödligheten mellan hittade och uppfödda larvgrupper. Uppfödda larver har levt i en skyddad miljö när de var små, men väl utplacerade i fält har de varit utlämnade för angrep i lika stor grad som hittade larvgrupper. Varför hittade larver ändå tycks ha högre dödlighet, i alla fall i puppstadiet, kan förklaras av att uppfödda larver i detta försök inte varit exponerade för parasitoider under rätt tidsperiod.

Undersökningar för att ta reda på parasitoidgraden hos fjärilar (rödfläckig blåvinge och nässeljäril) har utförts på upphittade larver och experimentellt lagda ägg (Pyörnilä, 1976 a, b; Menéndez m.fl., 2008). Parasiteringsgraden i experiment på rödfläckig blåvinge visade

ingen skillnad i parasiteringsdrag mellan uppfödda och hittade larver. I detta experiment där ägg från rödfläckig blåvinge (lagda av honor på labb) placerades ut parasiterades larver i lika stor grad oavsett om de kom från utplacerade ägg eller hade hittats ute i fält.

Parasiteringsgraden hos rödfläckig blåvinge i det nykoloniserade området var 31 % för experimentella larver och 33 % för vilda larver medan experimentella larver i det etablerade området hade en parasiteringsgrad på 78 % och vilda larver 67 % (Menéndez m.fl., 2008). Denna undersökning är inte helt jämförbar med den utförda på kartfjäril eftersom ägg placerades ut i fält och inte kläckta larver. Utplacering av experimentellt uppfödda larver istället för ägg kan ha gett ett annat resultat om graden av parasitering i stor utsträckning påverkas av om ägg eller larver sätts ut. Trots inte helt jämförbara experiment är det ändå värt att notera att parasiteringsgraden i den undersökningen inte skiljde sig mellan hittade och uppfödda larver.

Predatorer

Under den tid larverna var ute och kontrollerades observerades dels spindlar som fångat flera larver i sina nät och dels skinnbaggar som stack en larv, vilken senare dog. Spindlar och skinnbagge utgör alltså en del av kartfjärilslarvers naturliga fiender. Det kan tänkas att spindlarna påverkar extra mycket eftersom ett enda nät på rätt plats under ett blad där larverna sitter kan fånga in många larver.

Flera naturliga fiender kan vara småfåglar och myror. Småfåglar äter larver (Baker, 1970 i Gilbert & Singer, 1975; Holmes, 1979; Henrich & Collins, 1983; Young m.fl., 1986; Faeth, 1990), men både levnadssätt och utseende kan troligen ha betydelse för hur stor del av larverna som bli uppätta. Kartfjärilens larver är mörka och sitter i regel på under undersidan av nässelbladen när de äter. Därför upptäcker småfåglar dem kanske först när larverna blivit större och konsumerar mer brännässlor (Heinrich & Collins, 1983; Faeth, 1990) samt är mer rörliga vilket skulle kunna underlätta för fåglar att upptäcka dem (Heinrich, 1993). När en fågel väl hittat larverna kan det tänkas att den äter upp många (Young m.fl., 1986) eftersom larverna lever i grupp fram till dess att de splittras upp inför förpuppning. Myror kan tänkas hitta relativt små larver och bära iväg dem till sin stack. Eftersom myror meddelar resten av kolonin att de hittat mat kan de troligen bära iväg på många larver. Myror kan vara en orsak till att utplacerade larver i fält försvunnit, men är troligen inte den enda förklaringen. Larver som har försvunnit kan ha ätits upp av okända predatorer.

Eventuella metodproblem

Utsättningen av larver var till viss del väderberoende eftersom häftigt regn innebar en störande faktor vid utplacering av larver på nässelblad. Eftersom larverna placerades en i taget på ett blad krävdes precision och regn hade kunnat innebära att larv som placerats på blad omedelbart sköljdes ner. Regn borde inte påverka dem i någon större grad om de får vara ostörda eftersom larverna i regel tycks äta på undersidan av nässelblad.

Vid kontrolltillfällena hände det att nässelbladet larverna satt på knuffades till så att larver ramlade ner och när larvantalet skulle räknas vändes nässelblad, eftersom larverna satt på undersidan, vilket kunde göra bladen ostadiga så att larver ramlade ner.

Sammanfattningsvis kan problem vid utsättning av små larver vara: 1) det är lätt att tappa bort små larver som placerats ut, de syns inte så lätt, 2) risk att tappa larver vid utplacering (de tappar greppet från pensel), 3) vädret kan till viss del påverka utsättningen av larver, samt 4) svårt att undvika välta ner små larver, större larver håller sig lättare kvar på växlighet på egen hand.

Metoden att föda upp larver och sedan placera ut dem i grupper på valda platser användes för att säkerställa att larver hittades och förhindra att för få larvgrupper hittades. Huruvida detta var en bättre metod än att samla in ”vilda” larvgrupper från fält för att upptäcka parasitism kan diskuteras (se avsnitt parasiteringsgrad samt dödlighet i etablerat och nykoloniserat område). Vad som talar emot att kartfjärilslarver varit för gamla när de sattes ut i fält och därför inte angripits av parasitoider är att alla parasitoider på kartfjäril knappast kan utgöras av äggparasitoider som påverkar dödligheten i både ägg och larvstadiet. Det tycks inte heller rimligt att alla larvparasitoider skulle attackera i tidigt stadium. Eftersom det sattes ut dygns gamla larver på vissa ställen borde dessa ställen ha högre parasitering om larver blir angripna i ung ålder, men inga parasitoider hittades hos sådana larver.

Ett annat problem med de utplacerade larverna var att de i stor grad försvann av okänd anledning under den tid de varit ute i fält. Det kan vara så att några av dessa försvunna larver varit angripna av parasitoider och försvunnit iväg från resten av gruppen eller dött i fält (Shaw, 1990). Har de försvunnit iväg från resten av gruppen kan de ha missats när gruppen kontrollerades. De enda döda larver som upptäcktes vid kontrollerna var de som fastnat i spindelnät. Övriga döda larver har troligen missats helt vid kontroller. Mellanrummen mellan

kontrolltillfällena hade knappast kunnat minskas eftersom avståndet mellan det etablerade området och det nykoloniserade området var stort.

De hittade larverna kan ha gett en missvisande grad av parasitism. Om angripna larver försvunnit från gruppen innan den hittas visar gruppen en lägre parasiteringsgrad än vad det är i verkligheten. Hittas larvgrupper sent kan de larver som finns kvar vara just angripna larver som tar längre tid på sig att äta upp sig och därmed blir parasitismen överrepresenterad (Shaw, 1990).

Påfyllning av larvgrupper med få larver skedde för att hindra att grupper försvann helt. Minskande antal larver efter tillsättning visade att larver försvunnit, men om det var den ursprungliga gruppens larver eller de tillsatta larverna som försvunnit gick inte att fastställa. I flera fall försvann hälften av larverna i en grupp relativt fort så hade fler larver per grupp satts ut från början hade troligen fler larver funnits kvar när grupperna samlades in.

Tågresan kan ha påverkat resultatet över puppdödighet och borde ha uteblivit. De fjärilar som inte var helt utvecklade vid dissekering kan ha störts av tågresan. Dissekerade puppor som inte ansågs ha blivit påverkade av tågresan innehöll både helt utvecklade fjärilar, inte helt utvecklade fjärilar samt var tomma. De tomma kan ha angripits av virus eller svamp.

På några ställen där larver placerades ut slogs nässlorna ner under fältarbetets gång vilket var svårt att förutsäga. Ett ställe låg nära en fiskedamm och anledningen till att nässlorna slogs ner kan vara att hindra spridning av dem in på närliggande fält, eller så slogs de ner i samband med att trädan slogs. Brännässlor slogs även ner i ett naturbetesområde och förlust av larver här hade kunnat undvikas om larverna placerats ut på ett annat ställe än där röjning verkade ingå i skötseln av betesmarken.

Förbättringar av praktiska metoder

Vill man pröva metoden att föda upp och sedan placera ut larver i fält bör antalet larver från uppfödda grupper vara högt för att undvika att hela grupper eller stora delar av grupper försvinner ute i fält. Kartfjärilshonorna kunde lägga runt 90 ägg vid ett tillfälle samt lägga ägg vid flera tillfällen. Utifrån detta kan ett rimligt larvantal per grupp tänkas vara 90 larver.

Ett större antal utplacerade grupper säkrar att tillräckligt många stora grupper av larver finns kvar när det är dags att samla in dem från fält. Vid jämförelse mellan två områden är det

viktigt att ha tillräckligt med grupper som dessutom har högt larvantal för att få en så rättvis uppfattning som möjligt över eventuell skillnad i parasiteringsgrad.

En taktik som provats för att hitta larver precis innan de förpuppas, på ställen där de sedan förpuppas, är att märka larverna med färg som syns i UV-ljus. Denna taktik visade sig för *Eurytides marcellus* och *Papilio cresphontes* ge ett återfinnande av ungefär 70 % av märkta larver medan endast ca 35 % märkta *Papilio troilus* L. återfanns. En anledning till att endast 35 % återfanns av *P. troilus* L. troddes vara att larver på sin väg till plats för omvandling till puppor ätits upp. När de väl hängde i växtligheten inför puppbildning var predationstrycket lågt. (West & Hazel, 1996). Möjligen hade märkning av kartfjärilslarver inneburit att fler återhittats vid insamlingstillfällena, men detta hade å andra sidan inneburit optimal kontroll av larver nattetid (obekvämt arbetstid) då UV-ljus syns tydligt. Dessutom är larverna mycket små och även om det är möjligt att märka dem kan det ändå vara svårt att hitta dem. Någon form av märkning hade ändå varit önskvärd för att förhindra att larver tappas bort ute i fält och UV-färg kan vara en möjlighet.

Fortsatt forskning

Eftersom kunskapen om parasitoider hos kartfjärilar är låg (få observationer) hade det varit önskvärdt att ta reda på vilka som angriper dem. För att hitta parasitoider är det troligen bäst att leta bland individer i naturen istället för att föda upp dem och sen placera ut dem. Det är även viktigt att samla in larver innan de hinner sprida sig inför puppbildning vilket gör att de bli svårare att upptäcka eftersom de då inte befinner sig i en grupp. Samtidigt ska de inte tas in allt för tidigt eftersom parasitoider som angriper dem i de sista larvstadierna då kan missas.

Genom att hitta larver ute i fält redan när de är små och sedan följa dessa fram till intagning innan splittring av gruppen inför puppbildning kan kanske fler parasitoider hittas. Men det är svårt att upptäcka ägg/små larver i fält eftersom de är mycket små och finns på undersidan av nässelbladen. En möjlig metod att hålla koll på var larver är under en längre tid är att märka dem på något vis exempelvis med UV-färg. Genom att samla in larver vid olika tidpunkter kan fler parasitoidarter hittas eftersom de kan angripa i olika utvecklingsstadium. Samlas larver endast in i sena utvecklingsstadier kan larver som angripits i ett tidigt utvecklingsstadium redan ha dött från parasitoidangrepp och parasitoider kan därför missas. Alltså bör flera insamlingstillfällen tillämpas eftersom detta troligen ger en mer informativ bild över frekvensen av parasitoidarter som angriper kartfjärilen.

Vidare är det intressant att få reda på om trycket från parasitoider är lägre i ett nykoloniserat område jämfört med ett etablerat område för att ta reda på om kartfjärilarna flytt från naturliga fiender som därmed kunnat bidra till ökad expansionsmöjlighet. Ska detta göras bör många grupper av larver hittas inom de olika områdena och samlas in vid olika tidpunkter, exempelvis när larverna är medelstora samt så nära puppbildning som möjligt. Detta för att upptäcka så många parasitoider som möjligt då de attackerar och kommer fram i olika larvstadium.

Tack

Jag vill tacka handledaren Erik Öckinger, Maj Rundlöf samt Magne Friberg för stöd och hjälp under arbetets framställande. Slutligen vill jag även tacka Thomas Ranius för att han ställde upp som examinator med kort varsel och opponenter Anders Eriksson för kommentarer på arbetet. Tack!

Referenser

- Asher, J., Warren, M., Fox, R., Harding, P., Jeffcoate, G. & Jeffcoate, S. (2001) *The Millennium Atlas of Butterflies in Britain and Ireland*. Oxford University Press, Oxford.
- Askew, R.R. (1971). *Parasitic insects*. Heinemann, London.
- Askew R.R. & Shaw M.R., 1986 Parasitoid communities: their size, structure and development. I: Insect parasitoids (red: Waage, J. & Greathead, D.) Academic Press, London, sid. 225-264.
- Artportalen. Artdatabanken och naturvårdsverket. [Online] (2009-09-22). Tillgänglig <http://www.artportalen.se> [2009-10-28]
- Bonsall, M.B., Hassell, M.P., Reader, P.M. & Jones, T.H. (2004) Coexistence of natural enemies in a multitrophic host – parasitoid system. *Ecological Entomology*, **29**, 639-647.
- Cornell, H.V. & Hawkins, B.A. (1993) Accumulation of native parasitoid species on introduced herbivores: a comparison of hosts as natives and hosts as invaders. *American Naturalist*, **141**, 847-865.
- Colautti, R.I., Ricciardi, A., Grigorovich, I., Maclsaac, H. (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, **7**, 721-733.
- Dowdeswell, W.H., Fisher, R.A. Ford, E.B. (1949) The quantitative study of populations in the Lepidoptera. 2. *Maniola jurtina* L. *Heredity*, **3**, 67-84.

- Eliasson, C.U., Ryrholm, R., Gärdenfors, U. (2005). *Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Fjärilar: Dagfjärilar. Hesperiiidae – Nymphalidae*. ArtDatabanken, SLU, Uppsala
- Eggleton, P. & Belshaw, R. (1992) Insect parasitoids: an evolutionary overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London series B-Biological Sciences*, **337**, 1-20.
- Faeth, S.H. (1990) Structural damage to oak leaves alters natural enemy attack on a leaf miner. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **57**, 57-63.
- Ford E.B. (1945). *Butterflies*. Collins. London.
- Fox, R., Asher, J., Brereton, T., Roy, D., Warren, M. (2006) *The State of Butterflies in Britain and Ireland*. Pisces Publications, Oxford.
- Gauld, I. & Bolton, B. (1996). *The Hymenoptera*. Oxford University press, Oxford.
- Geervliet, J.B.F., Verdel, M.S.W., Schaub, J., Snellen, H., Dicke, M., Vet, L.E.M. (2000) Coexistence and niche segregation by field populations of the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula* in the Netherlands: predicting field performance from laboratory data. *Oecologia*, **124**, 55-63.
- Gilbert L.E. & Singer, M.C. (1975) Butterfly ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **6**, 365-397.
- Gratton, C. & Welter, S.C. (1999) Does 'enemy-free space' exist? Experimental host shifts of an herbivorous fly. *Ecology*, **80**, 773-785.
- Gröbler, C. & Lewis, O.T. (2008) Response of native parasitoids to a range-expanding host. *Ecological Entomology*, **33**, 453-463.
- Harcourt, D.G. (1966) Major factors in the survival of the immature stages of *Pieris rapae* (L.). *Canadian Entomologist*, **98**, 653-662.
- Hawkins, B.A., Cornell, H.V., Hochberg, M.E. (1997). Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology*, **78**, 2145-2152.
- Henrich, B. & Collins, S.L. (1983) Caterpillar leaf damage, and the game of hide-and-seek with birds. *Ecology*, **64**, 592-602.
- Henriksen, H.J. & Kreutzer, IB. (1982) *The butterflies of Scandinavia in nature*. Skandinavisk bogforlag, Odense.
- Heinrich, B. (1993) How avian predators constrain caterpillar foraging. I: *Caterpillars: ecological and evolutionary constraints on foraging* (red: Casey, T.M & Stamp, N.E.). Chapman & Hall, London.
- Hickling, R., David, B.R., Hill, J.K., Fox, R., Thomas, C.D. (2006) The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology*, **12**, 450-455.

- Holmes, R.T., Schultz, J.C., Nothnagle, P. Bird Predation on Forest Insects: An Exclosure Experiment, *Science*, **206**, 462-463.
- Jobin, A., Schaffner, U., Nentwig, W. (1996) The structure of the phytophagous insect fauna on the introduced weed *Solidago altissima* in Switzerland. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **79**, 33-42.
- Keane, R.M. & Crawley, M.J. (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 164-170.
- Kraaijeveld, A.R., Nowee, B., Najem, R. (1995) Adaptive variation in host-selection behaviour of *Asobara tabida*, a parasitoid of *Drosophila* larvae. *Functional Ecology*, **9**, 113-118.
- Liu, H. & Stiling, P. (2006) Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis. *Biological Invasions*, **8**, 1535-1545.
- Maron J.L., Harrison S., Greaves, M. (2001) Origin of an insect outbreak: escape in space or time from natural enemies? *Oecologia*, **126**, 595-602.
- Menéndez, R., González-Megías, A., Lewis, O.T., Shaw, M.R & Thomas, C.D. (2008) Escape from natural enemies during climate-driven range expansion: a case study. *Ecological Entomology*, **33**, 413-421.
- Mittika, V., Heikkinen, R.K., Luoto, M., Araújo M. B., Saarinen, K., Pöyry, J., Fronzek, S. (2008) Predicting range expansion of the map butterfly in Northern Europe using bioclimatic models. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 623-641.
- Pacala S.W. & Hassell M.P. (1991) The persistence of host-parasitoid associations in patchy environments. II. Evaluation of field data. *American Naturalist*, **138**, 584-605.
- Parmesan, C. (och 12 andra) (1999) Polewards shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, **399**, 579-583.
- Parmesan C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **37**, 637-669.
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37-42.
- Pyörnilä M. (1976a.) Parasitism in *Aglais urticae* (L.) (Lep., Nymphalidae) Parasitism of larval stages by tachinids. *Annales Entomologici Fennici*, **42**, 133-139.
- Pyörnilä M. (1976b.) Parasitism in *Aglais urticae* (L.) (Lep., Nymphalidae) Parasitism of larval stages by ichneumonids. *Annales Entomologici Fennici*, **42**, 156-161.
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C. & Pounds, J.A. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57-60.
- Schweiger O., Settele J., Kudrna O., Klotz S., Kuhn I. (2008) climate change can cause spatial mismatch of trophically interacting species. *Ecology*, **89** (12), 3472-3479.

- Schönrogge, K., Stone, G.N., Crawley, M.J. (1995) Spatial and temporal variation in guild structure – parasitoids and inquilines of *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera, Cynipidae) in its native and alien ranges. *Oikos*, **72**, 51-60.
- Schönrogge, K., Walker, P., Crawley, M.J. (1998) Invaders on the move: parasitism in the sexual galls of four alien gall wasps in Britain (Hymenoptera: Cynipidae). *Proceeding of the Royal Society of London series B-Biological Sciences*, **265**, 1643-1650.
- Shaw, M.R. (1990). Parasitoids of European butterflies and their study. I: *Butterflies of Europe* 2. *Introduction to Lepidopterology* (red: Kurdna, O.). AULA-Verlag, Wiesbaden.
- Shaw, M.R., Stefanescu, C., van Nouhuys, S. (2009) Parasitoids of European butterflies I: *Ecology of butterflies in Europe*. (red: Settele, J., Konvicka, M., Shreeve, T.G. & Van Dyck, H.).
- Stefanescu, C., Pintureau, B., Tschorsnig, H.-P., Pujade-Villar, J. (2003) The parasitoid complex of the butterfly *Iphiclides podalirius feisthamelii* (Lepidoptera: Papilionidae) in north-east Spain. *Journal of Natural History*, **37**, 379-396.
- Stireman, III, J. O. m. fl. (2005) Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: implications of global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **102**, 17384-17387.
- Stireman, III, J.O., O'Hara, J.E., Wood, D.M. (2006). Tachinidae: evolution, behaviour, and ecology. *Annual Review of Entomology*, **51**, 523-555.
- Thomas, C.D. & Lennon, J.J. (1999) Birds extend their ranges northwards. *Nature*, **399**, 213.
- Thomas, C.D., Bodsworth, E.J., Wilson, R.J., Sinmons, A.D., Davies, Z.G., Musche M., Conradt L. (2001) Ecological and evolutionary processes at expanding range margins, *Nature*, **411**, 577-581.
- Turlings, T.C.J., Tumlinson, J.H., Lewis, W.J. (1990) Exploitation of Herbivore-Induced Plant Odors by Host-Seeking Parasitic Wasps. *Science*, **250**, 1251-1253.
- Speight, M. R., Hunter, M. D., Watt, A. D. (1999) *Ecology of Insects: Concepts and applications*. Aldern press Ltd, Oxford and Northampton.
- Vos, M. & Vet, L.E.M. (2004) Geographic variation in host acceptance. by an insect parasitoid: genotype versus experience. *Evolutionary Ecology Research*, **6**, 1021-1035.
- Warren, M.S., Hill, J.K., Thomas, J.A., Asher, J., Fox, R., Huntley, B. *et al.* (2001) Rapid responses of British Butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature*, **414**, 65-69.
- Young, A.M., Blum, M.S., Fales, H.M., Bian, Z. (1986) Natural history and chemistry of the neotropical butterfly *Papilio anchisiades* (Papilionidae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, **40**, 36-53.