

En flughistoria

CHRISTER SOLBRECK

Solbreck, C.: En flughistoria. [A fly story.] – Entomologisk Tidskrift 139(2): 89-97. Uppsala, Sweden 2018. ISSN 0013-886x.

The population dynamics of a tephritid fly, *Euphranta connexa*, the chief seed predator on the perennial herb White Swallowwort (*Vincetoxicum hirundinaria*) is summarized based upon recently published long-term studies. Strong density-dependent processes characterize both rates of egg-laying on seed pods and larval survival inside pods. Predator satiation has lately become more important as patterns of annual fluctuations in seed production rates have changed concomitantly with climate changes.

This is also my personal story of how a long-term study developed. How by accident I began to study this insect. How initially central ideas gradually faded and new ideas and interests emerged. Ecological ideas wax and wane and long-term studies cannot be planned except in a very general sense. They have to be very cheap side projects, because there are essentially no funds available.

Christer Solbreck, SLU, Dept of Ecology, Box 7044, S-750 07 Uppsala, Sweden. E-post: Christer.Solbreck@slu.se

Nyligen avslutade jag en 40-årig studie av fröproduktion och fröpredation hos tulkörten (*Vincetoxicum hirundinaria*) (Fig. 1) (Solbreck & Knape 2017). Hur hade mängden frön varierat över tiden? Vad styrde detta, och hur mycket frön överlevde de fröätande insekternas attacker? Vi fann att variationerna mellan år var mycket stora men även att dynamiken idag är mycket annorlunda än när vi började. Klimatförändringen verkar vara en viktig orsak till detta.

Två insekter äter tulkörtens frön. Tulkörtsborrflugans (*Euphranta connexa*) (Fig. 2) larver lever inne i tulkörtens baljlika frukter, där de äter de omogna fröna (Solbreck 2000), medan riddarskinnbaggen (*Lygaeus equestris*) såväl som nymf som vuxen suger näring från frön i alla ut-



Figur 1. En tulkörtspänta (*Vincetoxicum hirundinaria*) i juli med såväl blommor som baljor i olika mognadsstadier. En riddarskinnbagge skyntar på ett blad till höger om mitten.

A White Swallowwort plant (*Vincetoxicum hirundinaria*) in July displaying flowers as well as seed pods in various developmental stages.



Figur 2. En tulkörtsborrfluga (*Euphranta connexa*) vilande på ett tulkörtsblad. Den U-formade svarta teckningen mot vingens framkant är ett bra artkännetecken. Den utdragna bakkroppsspetsen visar att det är en hona.

A female *Euphranta connexa* resting on a Swallowwort leaf. The U-shaped black marking on the fore-wing is diagnostic.

vecklingsstadier. Riddarskinnbaggen är en kändis och t o m Gotlands landskapsinsekt, vilket föranledde lokalradion att kontakta mig för en intervju. Men när det uppdagades att borrflugan var den stora frökonsumenten, medan baggen var relativt oviktig i sammanhanget så skrinlades intervjun direkt. Detta illustrerar ödet för de "okända" insekterna, att deras historier sällan berättas. Så nu tänkte jag berätta om flugan, hur vi kom att studera den och lite om forskningens irrvägar.

Varför studera flugan?

Historien börjar i slutet av 1960-talet när jag som student kom till Zoologiska institutionen i Stockholm. Där var Carl-Cedric Coulianos ledare för de "terrestra evertbratekologerna". Han var en mycket inspirerande ekologilärare och samtidigt skinnbaggsexpert. Fröskinnbaggar (*Lygaeidae*) låg honom särskilt varmt om hjärtat. Så det var lätt hänt att bli populationsökolog med riddarskinnbaggen som studieobjekt. År 1975 lade jag fram min avhandling om



Figur 3. Landskapet kring Tullgarn med många bergknallar där tulkörten trivs.

A view of the landscape around Tullgarn with its many rocky outcrops where White Swallowwort grows.



Figur 4. En "ö" av tulkört i klippskrevorna.

A habitat island of White Swallowwort in a rock crevice.

baggens flygvanor.

Mycket intressant hände inom populations-ekologin under 1960- och 70-talen. Bland annat började man betrakta naturen som en övärld av habitat, till stor del inspirerat av MacArthur och Wilsons idéer om öbiogeografi. För de växtätande insekterna kunde värdväxternas förekomst i landskapet ses som öar i ett hav av olämpliga miljöer. Insektpopulationer koloniserade och dog ut på dessa öar med konsekvenser dels för populationernas överlevnad på landskapsnivå och dels för djursamhällets rikedom på dessa habitatöar.

Metapopulationsekologi pratar vi om idag, men intressant nog användes begreppet metapopulation sällan på den tiden, även om det stammar från 1960-talet. Idag skulle frågorna hamna inom den så kallade landskapsekologin, men på den tiden var den grenen av ekologin ännu inte något etablerat begrepp.

När jag under mitten av 1970-talet började få ansvar för handledning av examensarbetare

och doktorander så var det uppenbart att riddarskinnbaggens viktigaste näringsväxt, tulkörten, utgjorde ett utmärkt exempel på habitatöar. Vi hade ekologikurser på Tullgarn (Fig. 3) och där hade tulkörten en tydligt ö-lik fördelning i landskapet (Fig. 4).

En av mina examensarbetare, Clas Magnusson fick i uppgift att kartera tulkörtens förekomst på Tullgarn och att inventera insektssamhället på dessa "öar". Efter en solig sommar i Tullgarns alla bergsbranter återvände han med bland annat en utmärkt karta över alla tulkörtsöar. Denna blev sedan nyttjad när Birgitta Tullberg (nyligen så tragiskt bortgångna) började sin forskarbildning 1977. Hennes uppgift blev att analysera riddarskinnbaggens populationsdynamik i tid och rum.

Vi förstod från början att det skulle vara viktigt att mäta mängden tulkörtsfrön, som var baggens viktigaste föda. Denna resurs varierade uppenbarligen mycket starkt från år till år, och det borde påverka populationerna av riddarskinn-



Figur 5. Två angripna tulkörtsbaljor. Den till vänster har ett litet hål vid basen som visar varfluglarven lämnat baljan för att bilda puparium i marken. Den högra baljan är torr och öppnad, men fröna är förstörda och resterna klibbar ihop. På eftersommaren är det lätt att räkna mängden angripna respektive oangripna baljor.

Two seed pods of White Swallowwort attacked by *E. connexa*. The left pod has a small hole at its base showing where the fullgrown larva left the pod to pupariate in the soil. The other pod is dry and opened, but the seeds are destroyed and seed remains clog together. In late summer it is easy to count the number of attacked and healthy pods.

baggar. Efter något år upptäckte vi att det fanns fler insekter som åt av tulkörtsfröna, nämligen larverna av tulkörtsborrflugan. Sedan dess har såväl totalmängden tulkörtsbaljor som antalet av fluglarverna angripna baljor (Fig. 5) räknats årligen på alla tulkörtsöar inom ett några km² stort område på Tullgarn.

Efter att Birgitta disputerat fortsatte jag att samla in frö- och insektsdata för att se vad som skulle ske. Vad man observerar under 4-5 år i ett populationssystem behöver inte vara representativt för skeenden under längre perioder. Ovanliga händelser, långsiktiga trender eller långa vågrörelser i populationer kan lätt missas. Det var alltså en ganska diffus idé om att



Figur 6. Flera arter parasitsteklar angriper flugans larver. Här borrar en parasitstekel (troligen *Bracon picticornis* (Wesmael)) in sitt äggläggningsrör genom baljans vägg. Parasitoidernas effekt på flugpopulationen är dock mycket liten.

Several species of parasitic Hymenoptera attack the fly larvae. Here a female parasitoid (probably *Bracon picticornis* (Wesmael)) is inserting her ovipositor through the pod wall. Parasitoid effects on fly populations are, however, small.

något intressant skulle kunna hända som fick mig att fortsätta. Effekter av ett ändrat klimat var ingen "stor grej" på den tiden. Dels var det inte särdeles klart vad som hände med klimatet under 80-talet, dels var ekologer inte särskilt intresserade av frågan då.

Berättelsen om flugan är alltså historien om en insekt vi från början inte avsåg att studera. Den handlar om skeenden vi inte förutsåg och om ekologiska idéer som bleknar och växer fram under resans gång.

Något händer

Under 1990-talet började jag undan för undan misstänka att tulkörtsöarna hade börjat tillväxa,



Figur 7. En ung spindel (*Dolomedes fimbriatus* (Clerck)) har fångat en vuxen borrfluga. Inte heller predatorer spelar någon större roll i flugpopulationens dynamik.

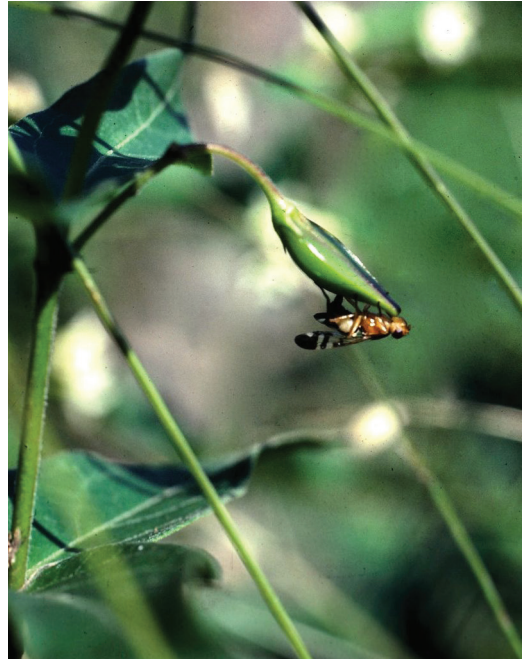
A young *Dolomedes fimbriatus* (Clerck) spider has captured an adult fly. Predator effects on fly populations are also small.

men dataserien var för kort för att påvisa detta statistiskt. Det dröjde många år innan jag hade tidsserier långa nog att våga påstå detta (Solbreck 2012, 2014). Förändringarna hade varit mycket små fram till 1990-talets början, då en ändring i klimatet till varmare och fuktigare somrar och en längre vegetationsperiod inträdde.

Mängden tulkört på Tullgarn är nu ungefär tre gånger så stor som när vi började till följd av ökad vegetativ tillväxt och fler fröplantor. Tulkörtsöarna är i stort sett desamma som när vi började, men deras areal är genomsnittligt större.

Man borde vänta sig fler flugor som ett resultat av ökad tillgång på mat för fluglarverna. Men låt oss först skärskåda vad andra faktorer, som t ex fiendetryck, betyder för populationens utveckling?

Larverna i baljorna lever väl skyddade för rovdjur. Det är bara parasitsteklar som kommer åt larverna genom att sticka sitt ägglägningsrör genom baljans vägg. Flera arter parasitsteklar angriper larverna (Solbreck 2000). Dominerande är *Scambus brevicornis* och *Bracon picticornis*



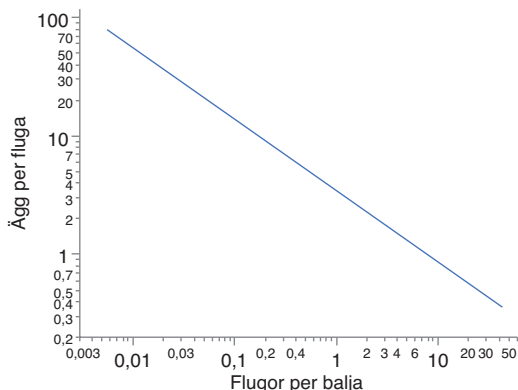
Figur 8. En flughona lägger ägg i en ung tulkörtsbalja. A female fly ovipositing in an immature pod.



Figur 9. Äggläggningen ger upphov till ett ärr i baljans vägg (pilen). Den nykläckta larven har just börjat gnaga på ett omoget frö, vilket visar sig i den bruna fläcken.

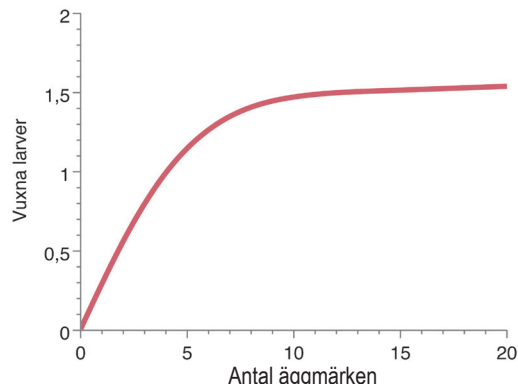
Each egg deposited results in a scar in the pod wall (arrow). The newly hatched larva has just started to feed on the immature seed resulting in the brown spot.

(Fig. 6). I en analys visade det sig att parasitsteklarnas effekt på flugpopulationen är helt försumbar (Solbreck & Ives 2007). Steklarna är polyfaga, och en trolig förklaring är att deras täthet huvudsakligen styrs av tillgången på andra och vanligare värdarter.



Figur 10. Antalet ägg per fluga minskar när flugpopulationens täthet (i relation till mängden baljor) ökar. Detta är ett exempel på en starkt täthetsberoende process. Förenklat efter Solbreck & Ives (2007). Observera att det är logaritmisk skala på bägge axlarna.

The number of eggs per fly decreases as the fly density (in relation to pod density) increases. This is an example of a strong density dependent process. Simplified after Solbreck & Ives (2007). Notice the logarithmic scale on both axes.



Figur 12. Produktionen av vuxna larver i medelstora tulkörtsbaljor. Även detta samband är starkt täthetsberoende. Larverna konkurrerar hårt om födan, och många ägg ger inte fler vuxna larver. Förenklat efter Solbreck & Ives (2007).

Production of fullgrown larvae in seed pods of average size. This relationship is also density dependent. There is strong competition for larval food, and many eggs do not result in more emerging larvae. Simplified after Solbreck & Ives (2007).



Figur 11. En nästan fullvuxen fluglarv som äter sig genom massan av mjuka, omogna frön.

An almost fullgrown larva tunnelling through the mass of soft seed tissue.

När flugorna är puparier i marken från höst till vår och när de är vuxna under försommaren är de oskyddade och kan emellanåt angrivas av predatorer (Fig. 7). Dock verkar detta också helt oväsentligt för flugans populationsutveckling.

Vad är det då som styr flugpopulationerna? När honan lägger ägg i en tulkörtsbalja (Fig. 8) bildas ett ärr i baljväggen (Fig. 9). Man kan alltså i efterhand se hur många ägg som lagts

i baljorna. Har man vidare kunskap om antalet flugmödrar och baljor så kan man räkna ut hur många ägg varje hona lägger i förhållande till antalet baljor per hona (Fig. 10). Vi fann att när mängden baljor per hona minskade så sjönk också honans äggproduktion. Äggproduktionen är med andra ord starkt täthetsberoende (se fakturata nästa sida). Med ökande konkurrens om ägg-läggingsplatser så lade varje hona färre ägg.

Larverna i baljorna (Fig. 11) drabbas också av stark inomartskonkurrens. Ju fler ägg det läggs i en balja desto högre blir larvernas dödlighet pga födobrist och aggression, och snabbt inträder en tröskel då ökat antal ägg inte ger fler överlevande larver (Fig. 12). Därmed hade vi påvisat två starka täthetsberoende mekanismer genom vilka födotillgången påverkar flugpopulationen. Sammanfattningsvis visade studien att mängden tulkörtsbaljor helt styr dynamiken i flugpopulationen (Solbreck & Ives 2007).

Det stora beroendet av födotillgång i kombination med den mycket stora variationen i mängden baljor får till resultat att flugbeståndet varierar våldsamt mellan år (Fig. 13). Till exem-

pel var populationen i studieområdet (uttryckt i antal angripna baljor) år 2005 189 000 för att året därpå krympta till 43! Stora fluktuationer är alltså inte förbehållet skadeinsekter eller så kallade utbrotsarter.

Nytt klimat – nya mönster

En ny mekanism som påverkar flugantalet har framträtt under senare år i samband med klimatförändringen. Men för att förklara den måste jag gå tillbaka till själva tulkörten och dess svar på det nya klimatet.

Mellanårsvariationen i baljmängden är anorlunda nu än tidigare (Fig. 13). Medan fluktuationerna tidigare var närmast slumpmässiga och till stor del styrda av nederbörds mängd, har de under senare tid uppvisat ett mönster med ännu större variation och med toppar vartannat år. De högre toppar vi ser nu dränerar uppenbarligen växtens resurser så att nästföljande år blir lågproducerande oavsett väderförhållanden. Om

ett år har väldigt mycket frö så har nästa väldigt lite. Detta vartannatårsmönster får konsekvenser för flugpopulationen.

Predatormättnad ”predator satiation” innebär att predatorpopulationer inte kan utnyttja bytestoppar när fluktuationerna är för stora. När ett toppår i frömängd följer ett bottenår så finns det fler baljor än flugpopulationen kan nyttja (Fig. 14). Flughonornas ägg räcker inte till! Under senare år har fröpredationen procentuellt sett sjunkit starkt till följd av detta. Så även om flugpopulationen har ökat så har dess täthet i relation till resursen (flugor/baljor) minskat, och tulkörten får nu mycket fler oangripna frön än tidigare (Fig. 15).

Botten upp – födan styr

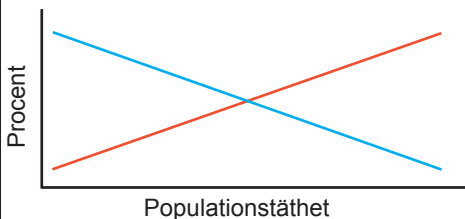
Tulkörtsborrflugan är ett exempel på en art vars numerär helt styrs av födotillgången; en reglering underifrån i näringskedjan (botten upp reglering). Tre mekanismer har klarlagts

Hur styrs populationer?

Täthetsberoende. De faktorer som påverkar en population kan delas upp i täthetsberoende och täthetsoberoende.

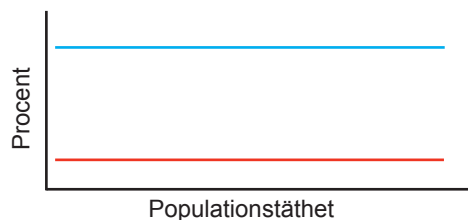
Täthetsberoende faktorer har olika stor procentuell effekt vid olika tätheter i beståndet. Till exempel sjunker antalet ägg per hona (blått) (jämför med Fig. 10) med tätheten, eller så ökar dödligheten (rött) med tätheten. Det senare kan också uttryckas som att antalet överlevande inte ökar med ökad reproduktion (Fig. 12).

Med täthetsberoende faktorer kan populationen stabiliseras vid vissa värden eller till vissa intervall. Men det kan också leda till stora fluktuationer eller instabilitet i populationen beroende på den täthetsberoende kurvans lutning och form. Födotillgång, parasitoider och predatorer kan resultera i täthetsberoende effekter.



Täthetsoberoende faktorer har samma procentuella effekt oberoende av beståndets täthet. Sannolikheten att dö eller antalet ägg per hona är lika högt vid hög som vid låg populationstäthet. En sådan faktor kan inte reglera en

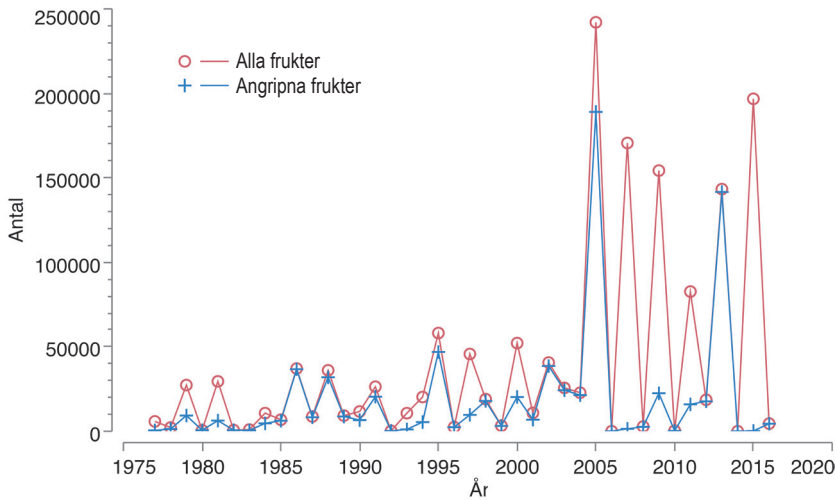
population utan den ökar eller minskar kontinuerligt (tills den kraschar). Väder är oftast en täthetsberoende faktor, men det kan också fiender vara.



Tidsfördröjning. Effekten av en faktor är sällan momentan. Det tar till exempel tid för en fiendepopulation att tillväxa så att den får effekt på bytespopulationen. Ju större tidsfördröjningarna är desto mer tenderar populationer att fluktueras.

Samverkande faktorer. En population påverkas samtidigt av såväl födotillgång, som fiender och väder, och dessa faktorer samverkar ofta. Till exempel påverkar vädret ofta växter som är föda för insekter. Då kan det se ut som om vädret har en täthetsberoende effekt.

Samspelet mellan olika slags omvärldsfaktorer gör det ofta mycket svårt att intuitivt förutsäga vad som styr en populations utveckling. Man får helt enkelt räkna på saken. Eller snarare det är inte alls enkelt, utan kan vara ganska svårt!



Figur 13. Förändringarna i antalet baljor och borrflugor (=angripna baljor) 1977 – 2016. Notera de högre topparna och vartannatårsmönstret under den senare perioden.

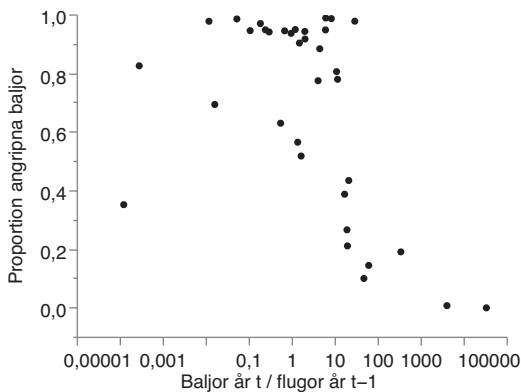
Fluctuations in the number of total pods (circles) and attacked pods (crosses) 1977 – 2016. Notice the higher peaks and alternate year pattern during the latter part of the study.

via vilka födotillgången påverkar populationen, nämligen ändrad äggläggningstakt, ändrad larvöverlevnad samt "predatormättnad" när mellanårsvariationen i frötillgång blir för stor. Men emellanåt är också vädret av betydelse via dess effekt på växtens fröproduktion. Fröproduktionen minskar under torra somrar. Ordet

"emellanåt" är dock motiverat eftersom effekten på fröproduktionen ändrats med tiden. Vädrets roll har minskat i det nya klimatet!

Euphranta i biologisk bekämpning?

E. connexa är ju knappast en insekt av ekonomisk betydelse – trodde jag. Tre arter *Vincetoxicum*, förutom tulkörten även *V. rossicum* (Kleopow) Babar och *V. nigrum* (L.) Moench har etablerat sig i Nordamerika. De två senare arterna, vilka är europeiska men saknas i Sverige, har utvecklat sig till ogräs i östra Kanada/nordöstra USA. Man söker nu utveckla program för biologisk bekämpning av dem. *E. connexa* är en kandidat för att introduceras i denna roll (Milbrath et al 2017). Det är intressant att notera att vad som länge kan te sig som totalt världsfrånvärd forskning ofta finner en tillämpad roll så småningom. Ännu har inga beslut tagits om att använda *E. connexa* i Nordamerika, men perspektivet är intressant.



Figur 14. När mängden baljor per fluga blir hög så räcker äggen inte till för att angripa mer än en liten proportion av baljorna. Ett exempel på så kallad "predator satiation". (De lägre värdena till vänster är ett resultat av slumpvariationer vid extremt låga baljtätheter.)

When the number of pods per fly (x-axis) is very high egg production becomes limiting and the proportion of attacked pods (y-axis) drops resulting in predator satiation. (The low values in the left part of the the graph are the result of random fluctuations at extremely low pod densities.)

Idéer som ändras

Mycket kretsade kring habitatöar när vi började. Vad betyder denna rumsliga struktur för flugpopulationen? Inte särskilt mycket. Flugan är en god flygare och efter en populationsdal, då flugorna dött ut i lokala tulkörtsöar, sker en snabb återkolonisering av "öarna". Visserligen kan man ibland se en svag fördröjning i återkoloniseringen, men den effekten är liten. Ut-

vecklingen i de olika öarna är helt synkron, och flugorna bildar inte någon metapopulation.

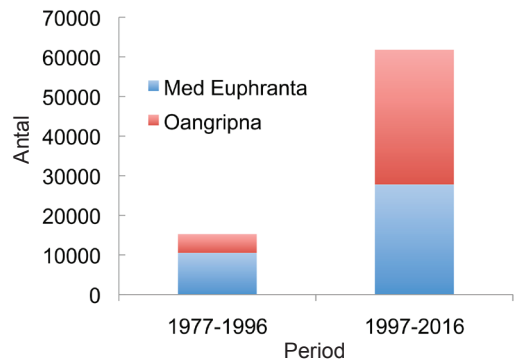
Det är få insekter för vilka vi har en så klar bild över vad som styr bestånden som hos tulkörtsborrflugan. Detta gäller också för skeenden i en föränderlig värld. Men egentligen var hela studien en sinkadus. Centrala ideer i projektets inledning blev perifera och helt nya frågeställningar öppnade sig med tiden.

Flugan var inte i vår tankevärld från början. Öbiogeografin blev ointressant för att förklara flugpopulationens dynamik, liksom metapopulationsbegreppet (vilket blossade upp och fallade under studieperioden). Den tidsmässiga dynamiken dominerar helt över den rumsliga för flugpopulationen, så ö-strukturen blev relativt ointressant. Vidare var klimatförändringar inte på agendan när vi började, och det tog lång tid innan vi upptäckte sådana effekter.

Långsiktiga projekt kan inte planeras i detalj. Intressanta idéer i inledningsfasen blir förvånansvärt snabbt irrelevanta eller ointressanta. Jag har intrycket av att ekologiska ideer ofta har en kortare livslängd än tidshorisonten för de förändringar man iakttar i naturen.

Men det fanns ändå hela tiden en grundläggande idé om att det är viktigt att följa populationer över längre tid. Det kan hända oväntade saker. Vidare insåg jag att det är viktigt att samla in data även på de omvärldsfaktorer som kan tänkas styra populationen. Mängden föda är i detta sammanhang en självklar faktor, som märkligt nog sällan mäts i entomologiska studier. Det räcker inte att räkna insekterna, man måste också kvantifiera förändringarna i omvärlden, och söka efter mekanismerna som styr populationernas storlek. Då behöver man data på föda, konkurrenser och fiender. Väderdata finns alltid från SMHI. Ingen dyr apparatur behövdes för att följa flugpopulationerna och miljöförändringarna, och fältarbetet var om än långvarigt så måttligt tidskrävande varje år. Det är viktigt att välja billiga system att studera. Ingen myndighet ger forskningspengar till decennielånga projekt.

Men i den slutliga analysen krävs proffshjälp. Den som gjort en 40-årig studie härstammar med nödvändighet från en statistisk urtid. Analyser är idag krångliga och fordrar kompetens och unga hjärnor. Tack Tony (Ives) och Jonas (Knape) för era värdefulla insatser!



Figur 15. Medelantalet baljor är mycket större nu än tidigare, men flugpopulationen (även om den är talrikare) angriper en mycket mindre andel av dem. Orsaken är det nya fluktuationsmönstret med större varians och vartannatårsmönster med mycket resp lite baljor. Tulkörtens produktion av friska frön är mycket större nu än tidigare.

The mean pod abundance is much higher now than before, but the fly population (blue) although larger is attacking a much smaller proportion of the pods. This is due to the new fluctuation pattern with higher variance and the alternate year pattern of high and low crops. The production of healthy seeds by the plant (red) is accordingly much higher now than before.

Litteratur

- Milbrath, L.R., Adams, A.S. & Biazzo, J. 2017. Identifying critical life stage transitions for biological control of long-lived perennial *Vincetoxicum* species. – *Journal of Applied Ecology* 55: 1465-1475.
- Solbreck, C. 2000. Ecology and biology of *Euphranta connexa* (Fabr.) (Diptera: Tephritidae) - a seed predator on *Vincetoxicum hirundinaria* Med. (Asclepiadaceae). – *Entomologisk Tidskrift* 121: 23-30.
- Solbreck, C. & Ives, A.R. 2007. Density dependence vs. independence, and irregular population dynamics of a swallow-wort fruit fly. – *Ecology* 88: 1466-1475.
- Solbreck, C. 2012. Climate change and longterm patch dynamics of a perennial herb. – *Basic and Applied Ecology* 13: 414-422.
- Solbreck, C. 2014. Tulkörten och klimatet. Om nyttan av långa tidsserier. – *Svensk Botanisk Tidskrift* 108: 11-17.
- Solbreck, C. & Knape, J. 2017. Seed production and predation in a changing climate: new roles for resource and seed predator feedback? – *Ecology* 98: 2301-2311.