

q1971/112

Norges landbrukshøgskoles  
bibliotek  
q1971/112

F O R S T E N T O M O L O G I

Forelesninger høsten 1968 for skogbruksstudenter  
med hovedfag i skogskjøtsel og treteknologi

Av  
Alf Bakke

Vollebekk 1968



## Forord

De viktigste skadeinsektene i skogen, deres levemåte, økonomiske betydning og bekjempelse blir gjennomgått for alle skogbruksstudentene under betegnelsen Forstentomologi I i løpet av det andre studieåret. Etter undervisningsplanen skal de studentene som velger hovedfag i skogskjøtsel eller treteknologi ha en videreføring i faget forstentomologi hvor problemstillingene blir mer utdypet. Alle tiltak for å motvirke og bekjempe skadeinsektene må ha sitt grunnlag i en forståelse av de økologiske faktorene som påvirker insektene. Økologi vil derfor måtte bli en vesentlig del av forstentomologien. I skogbruksstudiet er det ikke mulig å gå inn på alle sider av økologien. En utvelgelse av emner er nødvendig for ikke å sprengte studiets ramme.

Disse forelesningene er et forsøk på å belyse de økologiske emnene gjennom eksempler som har tilknytning til skogsinsektene under norske forhold og som samtidig har visse anvendte aspekter. De er skrevet for studenter høsten 1968 og stensilert opp fordi det er vanskelig å anwise en lærebok som egner seg ved studiet. Sannsynligvis er de for sterkt preget av foreleserens arbeider og interesser de siste årene og bør derfor etter hvert utbygges og gjennomarbeides før de får sin endelige form. Disse stensiltrykkene dekker ikke pensum. Deler av stoffet er bare laget for den ene av hovedfagsgruppene og en del av forelesningene er ikke presentert her.

Selv om stoffet ikke er gjennomarbeidet og derfor uferdig i formen, håper jeg studentene vil ha glede av dette kompendium ved studiet.

Vollebekk i oktober 1968

Alf Bakke

## Innholdsfortegnelse

Faktorer som påvirker skogsinsektenes utviklingsforløp og utbredelse i Norge .....	1
Klima .....	1
Temperatur .....	2
Temperaturens virkning innenfor aktivitetsområdet ...	3
Sverming .....	3
Preferendum .....	3
Larveutvikling .....	4
Betydningen av sommerens lengde for utviklingen ..	5
Letale temperaturer .....	7
Nedre letaltemperatur .....	7
Øvre letaltemperatur .....	9
Barktemperaturer .....	9
Under tykk bark .....	10
Under tynn bark .....	11
Maksimum- og minimumstemperaturer .....	11
Sammenhengen mellom bark- og lufttemperatur ...	12
Temperaturforholdene gjennom en lengre periode, ..	13
Fuktighet .....	14
Lyset .....	14
Diapause .....	15
Generalt om diapausen.....	15
Regulering av antallet generasjoner .....	16
Tilpassing av utviklingsstadiene til årstidens lengde .....	17
Tilpassing for overvintring hos arter med flere års generasjonstid .....	20
Synkronisering mellom insekt og vertsplante .....	21
Tilpassing til årlig variasjon i næringstilgang ..	22
Lysets lokkevirkning på nattinsekter .....	24
Bekjempelse ved hjelp av stråler .....	24
Vinden .....	24
Duftstoffer .....	24
Kjønnspheromoner .....	25
Populasjonspheromoner .....	26
Lyd .....	29
Næring .....	30
Det enkelte tre og skogen som næring for insektene .....	31
Treslagssammensetninger .....	31
Tettheten .....	31
Monokulturer .....	31
Vekstforholdene - trærnes fysiologiske tilstand .....	32
Fuktigheten .....	32
Næringsstoffene i jorden .....	33
Skogens alderstilstand .....	33
Skogskjøtselsmessige tiltak som øker næringsmuligheten for noen sekundære skadeinsekter .....	34
Synkronisering mellom vertstre og insekt .....	35
Symbiose mellom insekter og sopper i trevirke .....	36
Endosymbiose .....	36

Ectosymbiose .....	37
Ambrosia-billene .....	37
Barketende barkbiller .....	39
Betydningen av andre organismer .....	40
Populasjonssvingningene hos lerkevikleren	
Zeiraphera diniana .....	42
Parasittenes betydning når en art slipper over	
til et annet kontinent .....	45
En del litteratur som er nyttet ved utarbeidelsen .....	48
Fremmede bartrær og skadeinsektene .....	50
Skadedyr som har fulgt trærne til deres nye voksested .....	50
Stedegne skadedyr som har funnet livsbetingelser på	
fremmede bartrær .....	53
De viktigste skadelige skogsinsektenes betydning i for-	
skjellige deler av Norge .....	54
1 Sydkysten av Sør- og Østlandet .....	55
2 Lavlandsskogene i Øst- og Sørlandets innland .....	56
3 Fjellskog i Sør-Norge .....	58
4 Vestlandets skogområder .....	59
5 Trøndelag og Helgeland .....	61
6 Nord-Norge .....	61

## FAKTORER SOM PÅVIRKER SKOGSINSEKTENES UTVIKLINGSFORLØP OG UTBREDELSE I NORGE

---

Undersøkelser av insektfaunaens sammensetning i skogsområder på Sørlandet, Vestlandet, Trøndelag og i Troms vil gi forskjellige resultater. Forskjeller vil også kunne påvises mellom skog i lavlandet og i fjellområdene. En del arter vil gå igjen på alle stedene, men ellers vil det fremgå at faunaen er forskjellig både når det gjelder arts-sammensetningen og mengdeforhold. Store forskjeller vil en også kunne finne mellom faunaen i granskog, furuskog, barblandingsskog og lauvskog innenfor et forholdsvis begrenset område.

Årsaken til disse forskjellene er at insektene har forskjellige krav til sine omgivelser. En insektart finnes innenfor det geografiske området der arten kan få tilfredsstilt sine krav. Dersom kravene blir rikelig tilfredsstilt, er arten vanlig på stedet; blir kravene dårlig tilfredsstilt, er arten sjelden.

Utbredelsesområdet er ikke det samme hvert år over lange tidsperioder. Det forandres mer eller mindre fra år til år i samsvar med forandringer i de ytre betingelser som påvirker artenes utviklingsforløp og livskrav.

De ytre faktorene som påvirker insektenes utviklingsmuligheter er mange. Forenklet kan de samles i tre grupper: 1. Klima. 2. Næring. 3. Andre dyr, eller organismer som frembringer sykdommer. For mange arter kommer også spørsmålet om skjulesteder inn som en fjerde hovedfaktor.

### K L I M A

De tre viktigste deler av klimaet er temperatur, fuktighet og lys. Vind og lufttrykk kan også ha en viss betydning.

De klimatiske data vi vanligvis får oppgitt gjennom Meteorologisk Institutt gir uttrykk for det vi kaller makroklimaet.

Temperaturen f.eks. er da tatt i klimahytter 2 m over bakken. Disse data er viktige når vi skal danne oss et bilde av de store linjer i et lands meteorologiske forhold, men de sier svært lite om hvordan forholdene er på de steder hvor insektene lever og utvikler seg. For å beskrive forholdene der må vi inn med måleutstyr på de aktuelle stedene. Det kan være utenpå nåler og blad, i jorden, eller under bark og i veden. Det må da nyttes spesialkonstruert måleutstyr. Det vi da registrerer er mikroklimaet.

### TEMPERATUR

Insektene er vekselvarme dyr, temperaturen inne i organismen blir påvirket av temperaturen i omgivelsene.

Alle insektene krever bestemte temperaturer for å kunne eksistere. Det finnes en nedre og en øvre grense for aktivitet. Mellom disse grensepunktene ligger artens aktivitetsområde. På begge sider av aktivitetsområdet ligger områder hvor dyrene kan leve, men hvor utviklingen stopper. Utenfor disse områdene igjen finner vi på øvre del av temperaturskalaen en øvre vital grense og på nedre del en nedre vital grense. Når temperaturen går over eller under disse grensene, vil dyrene dø enten p.g.a. varme eller kulde. Vi kaller grensetemperaturer for artens letaltemperaturer. Disse intervaller er forskjellig fra art til art. Fig. 1 viser aktiviteten og aktivitetssonene hos eggklarver av nonnen, Lymantria monacha og skriver seg fra arbeider av Arnim gjengitt av Schwerdtfeger 1963, s.125. Arktiske arter er tilpasset et kaldt aktivitetsområde mens tropiske arter krever varme.

Hos noen arter er aktivitetsområdet stort, det dekker en stor del av temperaturskalaen. De er eurytherme. Hos andre er aktivitetsområdet begrenset til en liten del av temperaturskalaen. De er stenotherme.

De fleste vanlige skogsinsektene som lever her i Norge har et aktivitetsområde fra ca. 10-12°C til 30-40°C.

### Temperaturens virkning innenfor aktivitetsområdet

#### S v e r m i n g

Insektenes sverming er temperaturavhengig. Alle artene har en nedre og en øvre temperaturgrense for flukt. Med barkbiller er det foretatt en del undersøkelser over dette. Det viser seg at billene vanligvis krever en høyere temperatur for å kunne lette enn den de trenger for å kunne gjennomføre selve flukten. Rudensky og Vité har påvist at Dendroctonus pseudotsuga krever ca. 22°C for å kunne lette, men de kan lett fly gjennom luftlag på 17°C. Perttunen og Boman har vist at Blastophagus piniperda starter lettest ved 25°C, mens de flyr hyppig når lufttemperaturen er så lav som 10-12°C. Undersøkelser om våren av temperaturforholdene på ubarket tømmer viser at barktemperaturen i solskinn kan være 10-15°C høyere enn lufttemperaturen. Dette er også tilfelle på barken av trær hvor billene overvintret (Fig.2). Kravet til lufttemperatur før sverming kan finne sted er forskjellig hos de forskjellige barkbillene. Mens Blastophagus piniperda, som svermer tidlig om våren, bare behøver 10-12°C, krever Ips acuminatus, som først svermer i mai-juni, helst over 18-20°C i luften før de flyr. Dette fører til forskjell i svermingen i syd og nord, og i lavlandet og høyere områder (Fig.3).

Hos sommerfugler er det også tydelige forskjeller mellom artene. Tidlige vårformer som Panolis flammea kan fly om natten ved temperatur betydelig under 10°C, mens Dendrolimus pini, som svermer i juli, krever 12-14°C før de tar til vingene. De sene høstartene som Operophtera brumata og Erannis defoliaria (frostmålerne) kan vi finne flyvende selv om nattemperaturen bare er noen få grader over frysepunktet.

#### P r e f e r e n d u m

Innenfor det temperaturområdet hvor artene kan eksistere har temperaturen forskjellig effekt på insektenes utvikling. Hver

art har et temperaturpreferendum, d.v.s. et område hvor utviklingen går raskest samtidig som den største prosent av avkommet når frem til det utvokste stadiet. Dette temperaturpreferendum kan variere innenfor samme art. Individuer av arten som skriver seg fra et kaldt område, innen utbredelsesområdet, kan ha et preferendum som ligger lavere enn individer som har utviklet seg i et varmere område. Temperaturpreferendum kan dessuten være forskjellig for de forskjellige utviklingsstadier av en art. Eggutviklingen kan kreve en annen temperatur for å oppnå den gunstigste utvikling enn f.eks. puppestadiet.

For å kunne studere insektenes reaksjon på forskjellige temperaturer er vi svært ofte nødt til å gå over til laboratorieundersøkelser. I laboratoriet er det mulig å la insektene få utvikle seg under konstante temperaturer. I naturen svinger temperaturen både innenfor et døgn og mellom de enkelte årstider, slik at studiet ofte er forbundet med store vanskeligheter. I laboratoriet har vi forholdene mer under kontroll. Ved hjelp av et apparat hvor det kan etableres en temperaturgradient er det mulig å registrere temperaturpreferendum for de forskjellige aktivitetene hos insekter og andre små dyr (Bakke og Knudsen 1967). Det er gjort forsøk med barkbillene (Fig.4) når de gnager sitt gangsystem og med Hylobius abietis både når den foretar sitt næringsgnag og sin egglegging (Fig.5).

#### L a r v e u t v i k l i n g

For å klargjøre temperaturens betydning for utviklingen av barkbillen Blastophagus piniperda er undersøkelsen foretatt ved konstante temperaturer på 12, 22 og 27°C. Billene er sluppet inn på furuklamper i laboratoriet, og et bestemt antall klamper er undersøkt hver 6.dag. Resultatet av undersøkelsen er vist på figuren (Fig.6). Ved 12°C gikk det mer enn 110 dager før de nyklekte biller boret seg ut av klampene, mens utviklingen tok 28-30 dager ved 27°C.

Blastophagus piniperda kunne gnage sitt gangsystem ved så lav temperatur som 6°C og så høy som 30°C. Ved 32° døde dyrene



etter noen timer i gangsystemet.

Tilsvarende forsøk med Ips acuminatus viste at arten ikke kunne gjennomføre sin utvikling ved 12°C, og altså hadde høyere temperaturkrav enn Blastophagus piniperda.

Hos flere insekter oppstår det en stopp i utviklingen selv om temperaturen er gunstig for videre utvikling. En slik stopp, diapause, blir også indusert av daglengden. Vi skal senere komme tilbake til dette.

### B e t y d n i n g e n a v s o m m e r e n s l e n g d e f o r u t v i k l i n g e n

Sommeren regner vi for den perioden av året da middeltemperaturen er over 10°C. I de varmeste områdene av Norge, d.v.s. mesteparten av Østfold og Vestfold, store strøk av Akershus, Buskerud, Telemark og Agder og en smal stripe i de indre fjordstrøkene på Vestlandet varer sommeren ca. 4 mndr. I lavereliggende strøk nord for Stadt til grensen mellom Nord-Trøndelag og Nordland varer sommeren i ca. 3 mndr. I indre og høyereliggende strøk er det bare ca. 2 mndr. sommer. I de nordligste fylkene varer sommeren mindre enn 3 mndr. og i lavereliggende strøk av Troms og Finnmark bare mellom 1 og 2 mndr.

Denne forskjell i sommerens lengde påvirker sterkt mange insektarters utvikling og bevirker at flere arter ikke kan leve mange steder.

Arter som har en lang larveutvikling med et bestemt temperaturkrav for utvikling og som ikke kan overvintre på larvestadiet kan ikke leve i områder med kort sommer. Derfor mangler mange slike arter i de nordlige områdene og i fjellskogen.

Blastophagus minor har neppe lang nok vekstsesong i områdene nord for Dovre og over 400-500 m.o.h. i syd til å kunne gjennomføre sin utvikling. Lignende forhold vil vi sikkert kunne påvise for flere av våre sydlige arter.

Arter med lang larveutvikling vil kunne leve i områder med kort sommer dersom larven lever slik at den kan tåle vinteren. Den

vil da kreve flere vekstsesonger for å nå imaginalstadiet. Hylobius abietis f.eks. kan gjennomføre sin larveutvikling på en sommer i Syd-Norge, men trenger hele 3 år eller mer i nord. (Se NORDIC FOREST ENTOMOLOGISTS RESEARCH GROUP 1962.)

For lang vekstsesong kan også være en begrensning for enkelte insektarter. Det gjelder særlig slike arter som, hvis temperaturforholdene er gunstige over lengre perioder, kan gjennomløpe flere generasjoner i sesongen. I lerkeskogen i de høyere strøk i Alpene er det hvert 10.år masseangrep av lerkevikleren Zeiraphera diniana. Arten er særlig vanlig på 1800-1900 m.o.h., og ingen angrep er registrert under 800 m.o.h. Vikleren har en generasjon i året. På eggstadiet er det ca. 4 mndr. diapause. Eggene overvintrer og klekkes i mai-juni. Larven eter lerkemålene i juni-juli og forpupper seg i skogbunnen. De klekker i august-september og legger sine egg på skuddene. Baltensweiler (1966) som har studert utviklingsforløpet forklarer utbredelsen i de høyere strøk slik: En for lang sesong med gunstige temperaturforhold vil føre til at arten svermer tidlig i april og er ferdig med en generasjon allerede i juni. Den starter så larveutvikling for en 2.generasjon som så vil bli drept senhøstes p.g.a. dårlig næringstilgang. Den kan derfor bare eksistere i områder hvor vekstsesongen er lang nok til å tillate én generasjon, og elimineres når den kommer nedover mot lavlandet. Den samme vikleren opptrer i år (1968) med masseangrep i store deler av Oppland og Hedmark. Store angrep er bare påvist i høydelag over 600 m.o.h. Det er mulig at årsakene til dette er de samme som er antydnet av Baltensweiler i Sveits.

Barkbillene Ips acuminatus og Ips sexdentatus har en nordlig utbredelse i Skandinavia hvor de opptrer med en generasjon i året. Artene finnes praktisk talt ikke i Syd-Skandinavia, men er meget vanlig i deler av Syd-Europa hvor de har to eller flere generasjoner i året. I nord er vekstperioden lang nok til at en generasjon kan utvikles fra egg til imago. Imago overvintrer. En lengre vekstsesong ville føre til at artene starter en ny generasjon som ikke ville klare å nå imaginalstadiet før vinteren

kom. De ville da bli drept enten på grunn av kulden eller andre årsaker i løpet av den forholdsvis lange vinteren.

### Letale temperaturer

På begge sider av det temperaturintervallet insektene kan leve under ligger områder med letaltemperaturer.

#### N e d r e l e t a l t e m p e r a t u r

Toleransen for lav temperatur varierer sterkt fra art til art. Mange tropiske arter dør av kulde selv om temperaturen er over  $0^{\circ}$ , mens arter som er tilpasset et kaldt klima kan overleve temperaturer mange grader under 0. Det er også store forskjeller i kuldetoleransen hos de forskjellige utviklingsstadiene av samme art.

Noen insekter tåler nedfrysing, d.v.s. det dannes is i kroppsvæsken. Når de smelter, kan de fortsette sin utvikling. De fleste artene dør når de fryser, men de har utviklet evnen til å motvirke frysing selv ved svært lave temperaturer. Dette skjer ved at kroppsvæsken underkjøles. Underkjølingspunktet er viktig når en skal registrere hvilken kulde de kan tåle. Å måle underkjølingspunktet hos små insekter er relativt enkelt når en har det nødvendige utstyr. Det kreves en temperaturskriver som er koplet sammen med en termocouple. Når insekter plasseres nær termocouplen under en nedkjøling, vil en på kurven som skrives i løpet av nedkjølingen kunne registrere en svak varmeutvikling idet underkjølingspunktet underskrides og frysingen inntreffer. Utstyr og metode vil bli demonstrert.

Overvintringsstedet er ofte avgjørende for hvor lav temperatur en art må tåle. Arter som tilbringer vinteren under snøen får vanligvis en meget god beskyttelse mot lave temperaturer. Selv om temperaturen er nede mot  $-20^{\circ}\text{C}$  i luften, vil et snølag på ca. 1 m føre til at temperaturen ligger rundt  $0^{\circ}$  i humuslaget (Fig. 7).

En undersøkelse som er foretatt med 2 forskjellige barkbillearter

vil gi oss en forståelse av hvordan artene har løst sitt kuldeproblem vinterstid.

Blastophagus piniperda overvintrer i barken i rothalsen av større furuer og blir altså beskyttet av snøen. Dens underkjølingspunkt ligger på ca.  $-18^{\circ}\text{C}$ . Dette gir den en god margin også for barfrost om høsten. Ips acuminatus overvintrer vanligvis under barken hvor den er utviklet, altså ofte i den øvre del av stammen og i større grener av levende trær. Der er ingen isolasjon til beskyttelse mot vinterkulden. Artens underkjølingspunkt er om sommeren ca.  $-19^{\circ}\text{C}$ , men i løpet av høsten faller dette til ca.  $-33^{\circ}\text{C}$ . Det er utviklet en fysiologisk forsvarsmekanisme ved at underkjølingspunktet er sunket. I mange tilfelle skyldes dette at det dannes glyserol i kroppsvæsken, altså en enkel form for kjølevæske.

Flere andre skogsinsekter overvintrer på steder hvor vinterkulden er sterk. Eggene av f.eks. furubarveps - Neodiprion sertifer - ligger i furunålene gjennom vinteren. De kan tåle ned mot  $-33^{\circ}\text{C}$ . Det samme gjelder eggene av vanlig frostmåler - Operophtera brumata, mens eggene av stor frostmåler - Erannis defoliaria - tåler  $-31$  -  $-32^{\circ}\text{C}$ . Dette viser at disse artene vil ha vanskelig for å overleve i områder med sterk vinterkulde.

Larven av grankonglevikleren - Laspeyresia strobilella - overvintrer i konglene, som oftest henger på trærne gjennom vinteren. De tåler temperaturer ned mot  $-38$  -  $-40^{\circ}\text{C}$ . Under selve larveutviklingen om sommeren fryser de ved  $-10$  -  $-12^{\circ}\text{C}$ .

Underkjølingspunktet gir opplysninger om den absolutte minimumstemperatur dyrene kan tåle. Tidsfaktoren er da ikke med i bildet. Det er vanlig at kuldedød inntreffer ved høyere temperaturer enn underkjølingspunktet når de utsettes i lengre tid for disse temperaturer.

For arter som overvintrer på steder som er utsatt for vinterkulden kan kuldetoleransen bli en begrensende faktor for artens geografiske utbredelse. Furuskuddvikleren - Evetria buoliana - overvintrer som halv voksen larve i furuknoppene. Kanadiske undersøkelser har vist at larven neppe tåler lavere temperatur enn  $-21 - -22^{\circ}\text{C}$ . Dette vil naturlig begrense dens utbredelse mot nord. I Skandinavia har den også en klar sydlig utbredelse. I Norge finnes den bare i kyststrøkene.

#### Ø v r e l e t a l t e m p e r a t u r

Når temperaturen stiger over en bestemt grense, vil insektene dø av varmen. Denne grensen ligger for de fleste insektartene mellom  $40-50^{\circ}\text{C}$ . Den kan variere en del mellom de forskjellige stadiene av en art.

Effekten av temperaturen er avhengig av det tidsrommet dyrene blir utsatt for varmen. Fuktigheten spiller også en viss rolle. Rudinsky og Vité (1956) har studert letalvirkningen av høy temperatur på barkbillen - Dendroctonus pseudotsuga - og gitt resultatet i et diagram (Fig.8). Hvis luften er tørr, er dyrene døde etter ca. 2 timer ved  $40^{\circ}\text{C}$ , mens det går ca. 7 timer ved samme temperatur hvis luftfuktigheten er høy. Hvis luftfuktigheten er høy, dør dyrene etter få minutter når de utsettes for  $45^{\circ}\text{C}$ , mens de kan leve  $1\frac{1}{2} - 2$  døgn ved  $35^{\circ}\text{C}$ .

#### B a r k t e m p e r a t u r e r

For å belyse hvordan temperaturforholdene kan bli under barken av tømmer her i landet skal jeg gi noen resultater av forsøk med furutømmer fra Siljan i Telemark (Bakke 1968).

Undersøkelsene over barktemperaturen som skal refereres ble foretatt i sommerhalvåret 1964 ved en feltstasjon i Siljan i Telemark i en høyde av ca. 300 m.o.h. Studiene ble gjort på tømmerstokker som var hugget i februar/mars samme år, og plassert i terrenget på et underlag slik at de lå 30-50 cm over bakken. Det ble nyttet stokker både med tykk mørk korkbark og med tynn brun speilbark. Stokker ble lagt på tre steder: Inne i en tett

granskog; i en glissen furuskog med høye trær slik at en del sol trengte ned til stokkene; og på en åpen flate. De ble orientert i nord-syd-retningen. På den åpne flaten ble også en del lagt øst-vest. Målingen av barktemperaturen ble foretatt ved hjelp av termocoupler av copper-constatan og et potentiometer som var kombinert med et kontinuerlig registrerende apparat "Speedomax" med 24 målepunkter. Ved hvert målepunkt ble temperaturen registrert fire ganger i timen. Målingene pågikk fra begynnelsen av april til slutten av september.

Barktykkelsen hos furu kan variere ganske betydelig fra mer enn 40 mm ved stammebasis til områder i toppregionen på 1-2 mm. Ved siden av variasjon i tykkelsen er det også fargevariasjoner i furubarken. De tykkbarkede områdene er gjerne mørkere enn de tynnbarkede. Undersøkelsene ble foretatt i stokker med tykk korkbark på 10-30 mm tykkelse og i tynnbarkede områder på 1-2 mm.

#### Under tykk bark

Figur 9 viser barktemperaturen et klart solrikt døgn (A) fra 27. til 28.mai og en mørk overskyet dag (B) på oversiden av tykkbarkede stokker som ligger nord-syd i forskjellige eksponeringer. Kurven i A viser den dagen de høyeste maksimumstemperaturene ble målt i de fleste barklag i løpet av undersøkelsesperioden. Vi kan se at temperaturen i stokken som lå på en åpen flate varierte mellom  $6\frac{1}{2}^{\circ}$  tidlig om morgenen til nesten  $40^{\circ}$  midt på dagen. Det er altså en amplitude på  $33^{\circ}$ . I den mørke skogen derimot var variasjonene bare mellom  $8^{\circ}$  og  $19^{\circ}$ ; en amplitude på  $11^{\circ}$ . Stokken som lå i den glisne bestanden hadde temperaturer som lå midt imellom disse grensene. Den mørke, overskyete dagen var det små avvikelser i barktemperaturene.

Oversiden av en stokk som ligger på en åpen flate blir sterkt utsatt for solstråling på en klar dag. Dette kommer tydelig frem av figur 10. Denne figuren viser temperaturen på overflaten oppe på stokken, under barken på oversiden og under barken på undersiden av samme stokk. Barktemperaturene er noenlunde lik hele natten frem til morgenen da solen begynner å gjøre seg gjeldende. Da når den på oversiden betydelig høyere enn på undersiden.

Forskjellen i maksimumstemperatur mellom oversiden og undersiden er hele  $17^{\circ}$ . Temperaturkurven for overflatetemperaturen viser et interessant forløp. Minimumstemperaturen om natten ligger hele  $5^{\circ}$  under barktemperaturen, mens den om dagen når opp til  $64^{\circ}$  med et maksimum omkring  $25^{\circ}$  høyere enn temperaturen i barken under.

#### Under tynn bark

Hvis vi går til en tynnbarket stokk, finner vi stort sett de samme resultatene. Figur 11 gir et bilde av forholdene under barken på tynnbarkete stokker som har ligget ved forskjellige eksponeringer. På den åpne flaten varierer temperaturen en varm dag (A) fra 2 til  $44^{\circ}$ , mens den i den mørke granskogen bare går fra 5 til  $26^{\circ}$ . En kald, klar dag i mai-juni (B) var barktemperaturen om natten nede i  $-5\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$  på flaten, mens det ikke ble registrert kuldegrader i skogen.

Forskjellene mellom over- og undersiden av en tynnbarket stokk som ligger på en åpen flate og i en mørk skog, er gjengitt i figur 12. Stokken på den åpne flaten hadde en lavere temperatur både på over- og undersiden i løpet av natten enn stokken i skogen, men i løpet av dagen var temperaturen både på over- og undersiden av stokken på flaten høyere enn den i skogen. Det er av interesse å merke seg at maksimumstemperaturen om dagen var høyere på undersiden av den stokken som lå på flaten enn på oversiden av den stokken som lå i skogen.

#### Maksimum- og minimumstemperaturer

Som en følge av solbestrålingen vil maksimumstemperaturen i barken av stokker på åpen flate være betydelig høyere enn i stokker som ligger inne i skog. Dette vil gå tydelig frem av figur 13. Tynn bark er valgt som et eksempel fordi temperaturen fluktuerer mere under denne enn under tykk bark som gir en bedre isolasjon mot varmestralene. Vi kan se av figurene at maksimumstemperaturen under barken av stokker på en åpen flate i en lang periode ligger i området  $15-19^{\circ}$  høyere enn tilsvarende temperatur i stokker i skogen. Utslagene er særlig store på dager hvor det er klart vær. Hvis vi regner ut middel maksimumstemperatur for perioden fra

15.mai til 10.juni, vil vi finne at den var  $18,3^{\circ}$  for stokken i skogen og hele 31,3 for den på flaten.

Forholdet mellom maksimumstemperaturen i barken på over- og undersiden av en stokk som er lagt øst-vest på et åpent område er vist i figur 14A. Diagrammet viser det høyeste avvik i maksimumstemperatur på dager hvor det er mer enn 10 solskinnstimer, og mere like forhold på dager da det er mindre enn 2 solskinnstimer. Men i nesten alle dager har maksimumstemperaturen på oversiden vært høyere enn på undersiden.

Når det gjelder minimumstemperaturen, er forholdet omvendt (Fig.14B). Nesten hver dag i løpet av perioden er minimumstemperaturen lavest på oversiden. De fleste minimumstemperaturer ble registrert i løpet av natten og de tidlige morgentimer. På den tiden var det ingen notat om skydekke, men i løpet av dagen ble antall solskinnstimer registrert. I figuren er også antall solskinnstimer i den etterfølgende dag registrert. Det er grunn til å regne med at dager med mer enn 10 solskinnstimer også har klare morgener og netter. Diagrammet viser da også at avviket i minimumstemperatur er størst i døgn med solskinn mer enn 10 timer og at de fleste solskinnsdagene har sammenheng med lave minimumstemperaturer.

#### Sammenhengen mellom bark- og lufttemperatur

Det kan være av interesse å se hvordan sammenhengen er mellom barktemperatur og lufttemperaturen. Dette går bl.a. frem av figur 15 som viser luft- og forskjellige barktemperaturer i løpet av det døgnet hvor den høyeste maksimumstemperaturen ble målt. Lufttemperaturen er målt i en klimahytte 2 m over bakken, mens barktemperaturene er fra over- og undersiden på en tynn- og en tykkbarket stokk som var orientert øst-vest på en åpen flate. Av figuren går det tydelig frem at selv på den samme lokalitet kan barktemperaturene variere betydelig og at lufttemperaturen forteller oss svært lite, eller ingenting, om temperaturforholdene under barkoverflaten der hvor insektene utvikler seg. Kurven for barktemperaturen på undersiden av en tykkbarket stokk er den mest stabile. Den største fluktuasjon finner vi på oversiden av en tynnbarket stokk. Om natten ligger lufttemperaturen under barktemperaturene på den tykk-



barkete stokken, men tilsvarende mere barktemperaturer på den tynnbarkete. Om dagen derimot er lufttemperaturen betydelig lavere enn temperaturen på oversiden av den tykkbarkete og på over- og undersiden av den tynnbarkete, mens undersiden av den tykkbarkete faktisk ligger litt under lufttemperaturen.

Forholdet mellom luft- og barktemperatur kan også vises i et diagram slik som på figur 16. Dette er forholdet mellom maksimum barktemperatur på oversiden av en tynnbarket stakk som er orientert øst-vest på en åpen flate og maksimum lufttemperatur. Målingene er fra perioden 5.mai til 5.august 1964. Vi ser tydelig at avvikene mellom disse temperaturene er størst på dager hvor det er mer enn 10 soltimer, mens på dager hvor det er mindre enn 2 timer er forskjellene betydelig mindre.:

#### Temperaturforholdene gjennom en lengre periode

Ute i naturen svinger temperaturen fra time til time gjennom et døgn og fra dag til dag etter værforholdene slik vi har sett eksempler på. Ved studier av insektenes utviklingsforhold ute er det derfor av interesse å vite hvilke nivå temperaturen har ligget på gjennom utviklingsperioden. På grunnlag av en del tilfeldig valgte målinger gjennom en tidsperiode kan dette beregnes ved hjelp av en meget enkel statistisk metode. På figur 17 er dette regnet ut for lufttemperaturen og for barktemperaturen på over- og undersiden av en tykkbarket og en tynnbarket stakk som ligger orientert øst-vest på en åpen flate. A og B er en tykkbarket stakk i mai og juni, mens C og D er en tynnbarket stakk i de samme periodene. Hvis vi tar utgangspunktet i  $15^{\circ}$  og  $20^{\circ}$  vil vi se at barktemperaturen på oversiden av stakkene har vært over disse grenser i betydelig lengre tid enn lufttemperaturen.

Barktemperaturen på undersiden har gjennomgående holdt seg over lufttemperaturen. Temperaturer over  $25^{\circ}$  finner vi bare i barken på oversiden av stakkene og særlig på de tynnbarkete stakkene.

Disse eksemplene viser at utviklingsbetingelsene for barkbillene vil variere meget alt etter hvor de anlegger sine gangsystemer. Det er derfor grunn til å anta at den seleksjonen som artene foretar mellom forskjellige barktyper og eksponeringsgrader i stor utstrekning er dirigert av det temperaturkrav de stiller for en vellykket utvikling av sitt avkom.

### FUKTIGHET

Det er av stor betydning for insektene at fuktighetsforholdene i omgivelsene er gunstige. For de fleste skogsinsektene i vårt land er fuktigheten neppe en begrensende faktor. Sammenlignet med temperaturen er fuktigheten derfor av mindre interesse for vår problemstilling.

Fuktighetsforholdene kan påvirke insektene på to måter; 1.gjennom luftfuktigheten, 2.gjennom fuktigheten i næringen, f.eks. i ved, bark, blader og i jorden. Fuktighetspåvirkningen skjer derfor ikke bare direkte, men også indirekte gjennom vertstreet eller andre levende elementer i omgivelsene.

Det er klart samspill mellom den effekt fuktighet og temperatur har på insektenes utvikling og livsforhold. Dette kommer frem i Fig. 18 som viser mortaliteten hos egglarver av Dendrolimus pini når de blir utsatt for forskjellige kombinasjoner av temperatur og relativ luftfuktighet.

Fuktigheten i faste gjenstander lar seg vanskelig registrere etter enkle målemetoder slik som temperaturen. For å få sikre tall er en nødt til å veie en del av gjenstanden og så tørke den for å fastslå vanninnholdet.

### LYSET

Strålingsenergien over hele det elektromagnetiske spektrum kan utgjøre viktige økologiske faktorer for insektene. Strålene kan påvirke protoplasmaet og dyrenes reaksjonsforløp. Varme-strålenes betydning har vi tidligere berørt. Vi skal nå se på

en del effekter av lyset.

Insektene kan reagere forskjellig på lys alt etter hvilket stadium de befinner seg i. Reaksjoner på imaginalstadiet kan også være forskjellig alt etter dyrets fysiologiske tilstand. Finske undersøkelser over Blastophagus piniperda illustrerer dette. Perttunen har studert reaksjonen hos Blastophagus piniperda på lys ved forskjellige temperaturer både om våren i svermetiden og om høsten når dyrene er innstilt på å finne et overvintringssted. Det viste seg at billene om våren reagerer fotopositivt ved temperaturer fra 10 til 35°C, mens de om høsten bare viser tydelig fotopositiv reaksjon i området fra 20 til 30°C. En klar fotonegativ reaksjon ble om våren bare påvist ved 1°C og 5°C, mens høstpopulasjonen reagerte negativt på lys ved alle temperaturer under 15°C. Denne fotonegative reaksjon hos billene på ettersommeren vil dirigere dem til overvintringsstedene og dermed forhindre at en ny generasjon starter opp. Mulighetene for å gjennomføre en 2.generasjon er neppe til stede, og arten kan ikke klare vinteren på larvestadiet under våre vinterforhold.

### Diapause

Lyset, uttrykt gjennom daglengden, er en meget viktig faktor for utviklingsforløpet hos mange insekter og midder. Det griper inn ved å påvirke diapausen.

### G e n e r e l t o m d i a p a u s e n

Diapausen hos insektene er en mekanisme som fører til en stopp i aktiviteten når ugunstige ytre forhold, slik som f.eks. uegnet klima, næringsmangel o.l. gjør videre utvikling umulig, og som sørger for at aktiviteten kommer i gang igjen til rette tid når de ytre forhold igjen er gunstige. Diapausen fremkommer som en tilstand med stopp i morfogenesen hos utviklingsstadiene eller som en stopp i reproduksjonsorganenes utvikling hos imagines. Hos hver enkelt art er diapausen vanligvis begrenset til et enkelt utviklingsstadium, men det finnes flere unntagelser fra denne regelen.

Hos noen arter oppstår diapausen automatisk i hver generasjon. Vi kaller den da obligatorisk. Hos andre oppstår den ikke i hver generasjon, men bare i enkelte generasjoner og blir indusert av bestemte stimuli fra omgivelsene som innvarsler at ugunstige forhold vil komme. Vi kaller da diapausen fakultativ. Karakteristisk for et insekt i diapause er at det i sterkere grad enn ellers kan motstå kulde, at det har en lav metabolisme, men først og fremst at det ikke med en gang blir aktivt når de klimatiske forholdene tillater det, men forblir i diapause til en temperatur-avhengig fysiologisk prosess er avsluttet. Hos arter med en obligatorisk diapause er arvestoffet slik at diapausen oppstår uansett hvordan de ytre forhold er. Ved den fakultative diapausen som blir indusert fra omgivelsene er daglengden, d.v.s. forholdet mellom den mørke og lyse del av døgnet - og temperaturen, de to viktigste utslagsgivende faktorene. Hos de fleste arter vil en forkortelse av daglengden og en senking av temperaturen føre til at diapause inntreer. Fuktighetsforholdene og næringens kvalitet spiller også en rolle i visse tilfelle. Ofte er alle disse fire faktorer med og påvirker diapausmekanismen, men samspillet mellom daglengden og temperaturen har vist seg å være det avgjørende for mange arter. Avslutning av diapausen blir også bestemt av stimuli fra omgivelsene, og her er temperaturen som oftest den viktigste faktoren. Hos de fleste arter er opphold gjennom en periode i temperatur under minimumstemperaturen for normal morfogenese, nødvendig for at diapausen kan avsluttes.

Diapausen hos insektene er i dag gjenstand for en intens forskning. Problemene blir belyst fysiologisk, genetisk og økologisk. Vi skal i første rekke berøre en del økologiske sider av diapausen.

R e g u l e r i n g   a v   a n t a l l e t   g e n e r a -  
s j o n e r   i   å r e t

Vekstsesongens lengde kan variere betydelig innenfor utbredelsesområdet til mange insektarter. I det palearktiske området kan den strekke seg fra et par måneder i nord til 7-8 måneder i syd. For arter som har tilgang på egnet næring gjennom hele vekstsesongen, som f.eks. bladetende arter, vil derfor mulighetene for utvikling være forskjellig hvis artene er utbredt over store

deler av området. I nord tillater vekstperiodens lengde bare at en generasjon blir utviklet, men lenger syd er vekstperioden så lang at artene kan gå gjennom to eller kanskje flere generasjoner. En gjennomført ett-årig livssyklus hos slike arter i hele utbredelsesområdet, regulert av en obligatorisk diapause, vil biologisk sett være lite hensiktsmessig for arten, fordi formeringskapasiteten ville bli hemmet. Hos en rekke arter finner vi derfor et ulikt antall generasjoner i året, avhengig av vekstperiodens lengde. Arten utvikler så mange generasjoner som mulig i løpet av sesongen og utnytter dermed sitt formeringspotensiell fullt ut. Men det er av stor og avgjørende betydning for disse polysykliske artene, d.v.s. de artene som kan ha flere generasjoner i året, at de ikke starter med en ny generasjon uten at mulighetene er til stede for å gjennomføre generasjonsforløpet frem til det stadiet som er tilpasset for overvintring. Hvis de mislykkes i dette, vil populasjonen lett gå til grunne. Generasjonstallet blir derfor regulert ved en fakultativ diapause som blir indusert gjennom påvirkninger fra omgivelsene. Daglengden er den vesentligste faktoren i reguleringen, men temperaturen er også med og virker modifierende på effekten av forskjellig daglengde.

#### T i l p a s s i n g   a v   u t v i k l i n g s   s t a d i e n e t i l   å r s t i d e n s   l e n g d e

En stor gruppe phytophage insekter har bare én årlig generasjon i hele sitt utbredelsesområde selv om mulighetene tilsynelatende er til stede for flere generasjoner i de delene av området som har lengst og varmest sommersesong. Hos mange av disse artene er det i livssyklus innlagt en diapause som sørger for en tilpassing av stadiene til årstidene. Diapausemekanismen hos den røde furubarvepsen Neodiprion sertifer er relativt godt undersøkt. Det er en monosyklisk art som er utbredt i det meste av furuskogområdet i den palearktiske region. Den er også kommet over til Nord-Amerika hvor den har spredd seg til en rekke distrikter. Barvepsen legger egg i furunålene på slutten av vekstsesongen, eggene overvintrer, og larvene klekker og utvikler seg i løpet av forsommeren. Omkring midtsommer spinner de sin kokong i skogbunnen, og imago kommer frem i september. På grunn av de store forskjeller i vekstperiodens lengde mellom sydlige

og nordlige deler av utbredelsesområdet vil eggene klekke til ulike tider om våren. Dessuten er larveutviklingen temperatur-avhengig slik at utviklingen går forttere der temperaturen er høy. Larvene forlater derfor trærne og spinner sin kokong betydelig tidligere i sydlige områder enn i det kalde nord, og tilpassingen av livssyklus til de forskjellige klimasonene skjer gjennom en regulering av kokongstadiets lengde. Denne reguleringsmekanismen har vært studert av flere forskere, og det er utført laboratorieundersøkelser under forskjellige konstante temperaturer og ved forskjellige variasjoner i daglengden for å klargjøre hvilke faktorer som påvirker mekanismen.

Kokongstadiets varighet avgjøres av to utviklingsprosesser; 1. diapause av varierende lengde som kan opptre på prepuppestadiet, og 2. selve morfogenesen etter at diapausen er avsluttet. Morfogenesen er en prosess som går hurtigst ved høye temperaturer. Wallace og Sullivan oppgir at den tar 30 dager ved  $21^{\circ}\text{C}$ . Diapausen derimot, avsluttes tidligere ved lave enn ved høye temperaturer. Den tiden arten er på kokongstadiet er altså et resultat av to utviklingsprosesser med forskjellig temperaturavhengighet (Fig. 19).

Diapausen er fakultativ og induseres bare under bestemte ytre betingelser. Sullivan og Wallace viste i et arbeide i 1965 med en populasjon fra Ontario i Canada at larver som vokste opp ved  $21^{\circ}\text{C}$  og daglengde mellom 4 og 15 timer utviklet seg til imago uten diapause, mens diapausetilstanden inntrådte hos larver som var oppvokst ved daglengder over ca. 16 timer. I et senere arbeide fra 1966 har de nyttet en finsk populasjon og der funnet at denne grensen i daglengden ligger betydelig høyere enn 16 timer. De mener derfor at diapausmekanismens reaksjon på fotoperiodens lengde må variere etter hvilken breddegrad populasjonen skriver seg fra. Vi kan altså fastslå at lange dager fører til diapause, og at grensen mellom det som kan kalles lange og korte dager er forskjellig hos populasjonene fra forskjellige breddegrader.

Diapausens varighet er forskjellig hos populasjoner fra forskjellige breddegrader. Popo fant at under samme temperaturforhold var diapausestilstanden lengst hos en jugoslavisk populasjon, kortere hos en tysk og kortest hos en norsk. Ved 18°C varte den bare ca. 12 dager hos den norske, ca. 60 hos den tyske og hele 105 dager hos den jugoslaviske populasjonen (Fig.20).

Når vi ser disse resultatene på bakgrunn av klimaforskjellene i de tre områdene, vil vi forstå at mekanismene vil føre til at kokongstadiet hos Neodiprion sertifer får lengre varighet på sydlige breddegrader enn i nord, slik at imago dermed klekkes sent i vekstsesongen uansett hvor vi befinner oss i artens utbredelsesområde.

Hos Neodiprion sertifer er det også påvist en forlenget diapause på kokongstadiet. En betydelig del av populasjonen kan ligge som prepuppe i kokongen ett eller flere år. En slik diapause er kjent fra Finland, deler av Norge og Canada og fra høyere strøk i Mellom-Europa. I populasjoner fra Gaupne i Sogn fant Austarå at mer enn 95% av individene både i 1962 og 1965 gjennomførte en slik diapause. Sullivan og Wallace har i et arbeide i 1967 publisert sine undersøkelser som viser hvilke forhold som induserer en slik forlenget diapause hos en kanadisk populasjon. Klimaforholdene for både larvestadiet og kokongstadiet spiller en avgjørende rolle. De konkluderer med at den forlengede diapausen vil oppstå i syd-europeiske og syd-kanadiske populasjoner ved et samspill mellom fotoperioder under 16 timer ved larveutviklingen og temperaturer under 10°C på kokongstadiet. I nord-europeiske populasjoner derimot ville forlenget diapause komme som en følge av samspillet mellom lengre fotoperioder og lave temperaturer. Betydningen av denne diapausmekanismen er lett å forstå. I de tilfellene da utviklingen er blitt forsinket på grunn av ugunstige værforhold, slik at imago vanskelig vil kunne parre og legge egg før vinteren kommer, vil populasjonen kunne reddes ved å gå i forlenget diapause på kokongstadiet.

På grunnlag av det vi nå vet om hvordan diapausmekanismen påvirker kokongstadiets varighet kan vi gjøre følgende oppsummering:

I de aller sydligste områdene hvor sommeren er varm og lang, er det diapause med lang varighet. Diapausens lengde avtar mot nord, og i nordlige områder kan den utebli fullstendig slik at morfogenesen er den eneste utviklingsprosessen som foregår mellom kokongspinningen og klekkingen av imago. I de aller nordligste områdene og i høyfjellsstrøkene i syd kan det oppstå en forlenget diapause som kan strekke seg over 1 år eller mer. Disse forskjellene i kokongstadiets varighet vil være et resultat dels av påvirkninger fra omgivelsene og dels av forskjellig genetisk utrustning som er oppstått ved seleksjon for de forhold breddegradene byr på av daglengder.

T i l p a s s i n g   f o r   o v e r v i n t r i n g   h o s  
a r t e r   m e d   f l e r e   å r s   g e n e r a s j o n s -  
t i d

En del palearktiske arter trenger mer enn en sesong for å gjennomføre en generasjon over hele sitt utbredelsesområde, og andre som fullfører generasjonsforløpet på ett år i sydligste delene, trenger to eller flere år i de nordlige. Hos disse artene finner vi også en diapausemekanisme som sørger for en tilpassing hos det stadiet som skal overvintrere.

Furuspinneren, Dendrolimus pini, overvintrer ofte to ganger som larve i nordlige områder for å kunne gjennomføre sin utvikling. Larven, som eter på nålene oppe i trærne, søker om høsten ned i skogbunnen for å overvintrere og kryper så opp igjen om våren. (1965)  
Russeren Geyspits/, som har undersøkt arten i laboratoriet, har funnet at den vil ete og utvikle seg kontinuerlig hvis den holdes ved 19-20°C og utsettes for lys hele døgnet. Men hvis daglengden blir redusert til 9 timer i døgnet, vil den i løpet av 30 dager skifte hud og gå i en diapausetilstand. Hvis den igjen utsettes for kontinuerlig lys, vil den etter 14 dager begynne å ete og utvikle seg. I naturen blir altså larven dirigert av daglengden til å søke ned fra trærne og finne overvintringsplass i skogbunnen. Dagleger under en bestemt terskel gir stimuli som på et tidlig tidspunkt kan varsle larven om at ugunstige klimaforhold er i anmarsj. Under våre klimaforhold hvor larven overvintrer to ganger, kan diapause inntre etter stimulus fra daglengden både på 3. og 6. larvestadium.



## Synkronisering mellom insekt og vertsplante

En del insektarter er spesialisert til å leve i slike deler eller utviklingsstadier av vertsplanten som bare er tilgjengelig en kort periode av vekstsesongen. Det kan være knopper eller skudd i en bestemt utviklingsfase eller blomster og senere stadier av formeringsorganer. I slike tilfelle er en nøyaktig synkronisering mellom insekt og vertsplante av fundamental betydning for artens eksistens.

Et eksempel på denne situasjon finner vi hos grankongleinsektene, i første rekke grankonglevikleren, Laspeyresia strobilella, og grankonglegallmyggen, Kaltenbachiola strobi.

Begge disse artene er avhengige av granblomstene i en bestemt utviklingsfase for sin egglegging. Deres eggleggingsrør er mykt og kan ikke brukes til å stikke igjennom plantevev. Eggleggingen må derfor foregå mens konglene ennå er små og spriker med skjellene. Denne utviklingsfase har granblomstene vanligvis i ca. en uke eller mer, alt etter hvordan værforholdene er i blomstringsperioden, og det er svært viktig at imago, som bare lever noen få dager, er til stede nettopp da. Den vanlige hvetegallmyggen kunne i kritiske tilfelle legge sine egg på alternative planter, men så vidt vi vet finnes det ingen andre planter som disse to grankongleinsektene kan gå over på når forholdene gjør det umulig å få avlagt eggene på granblomstene. Artene er derfor helt avhengige av en synkronisering for å kunne eksistere. Granen setter bare blomster én gang i året, og på grunn av den spesielle levemåten har disse insektene bare en generasjon gjennom hele sitt utbredelsesområde. For å tilpasse seg sin vert har grankongleinsektene utviklet en diapause på slutten av siste larvestadium. Larveutviklingen foregår fra begynnelsen av juni til ut i juli, da inntreer det en diapause som hindrer videre utvikling. Undersøkelser har vist at diapausen ute i naturen er brutt i november-desember. Larvene har da vært utsatt for lave temperaturer i et par måneder. Laboratorieundersøkelser har vist at diapausen ikke brytes hvis larvene oppbevares hele vinteren ved 22°C og -12°C, men at opphold ved 12°, 6°, 0° og -6°C fører til opphevelse av diapausen. Når diapausen er brutt,

påvirkes morfogenesen av de samme klimafaktorer som påvirker vertstreetts utvikling om våren, og sommerfuglen klekkes samtidig som granen blomstrer.

### Tilpassing til årlig variasjon i næringsstilgang

For enkelte spesialiserte arter kan næringsstilgangen variere sterkt fra år til år, og i noen år kan den være så snau at mulighetene for imago til å plassere eggene i egnet materiale så å si er borte. Grankongleinsektene kan også tjene som eksempel på dette, og vi skal se hvordan grankonglevikleren ved hjelp av diapause har tilpasset seg en slik situasjon.

Grankonglenes blomstringsintensitet varierer sterkt fra år til år i Skandinavia. Enkelte år kan en stor prosent av knoppene utvikle seg til blomster, mens det andre år nesten utelukkende utvikles vegetative knopper og derfor ingen blomster og kongler hvor dyrene kan legge sine egg. Dersom arten hadde en helt gjennomført ett-årig livssyklus, ville populasjonen gå til grunne i år hvor blomstringen er liten eller helt uteblir, fordi det ikke finnes alternative steder for egglegging. Denne situasjonen har grankonglevikleren og grankonglegallmyggen klart å unngå ved at det er utviklet en mekanisme som gir dem muligheter for å gjennomgå en forlenget diapause. Bare en del av populasjonene avbryter diapausen i løpet av første vinteren og klekker etter en overvintring. Resten forblir i diapause på larvestadiet hele den neste sommeren og klekker først den etterfølgende våren. En del av populasjonen kan også forbli i diapause over to somre.

En undersøkelse som ble foretatt i Gudbrandsdalen med konglemateriale fra 1954 og 1959 kan gi oss en viss forståelse av dette (Fig.21). Det rike kongleåret 1954 ble etterfulgt av et år da det var praktisk talt umulig å finne en kongle på trærne. 1956 derimot var et middels godt kongleår. Ved å samle inn kongler i 1954 og la insektene klekke under kontrollerte forhold var det mulig å fastslå at bare 5% av viklerpopulasjonen og 17% av gallmyggpopulasjonen klekket i 1955, og altså gikk døden i møte uten å få lagt sine egg, mens resten lå i diapause og

klekket i 1956 da tilgangen på blomster for egglegging var rikelig.

I 1959 var det et godt kongleår, og det samme var tilfelle i 1960, mens det i 1961 praktisk talt var rent for nye kongler. Diapauseforholdene hos populasjonen fra 1959 var også tydelig anderledes enn hos 1954-populasjonen. Ca. 60% av viklerpopulasjonen og ca. 85% av gallmygg-populasjonen klekket i 1960, mens resten klekket i 1961, bortsett fra ca. 4% av begge populasjoner som kom først i 1962.

Disse resultatene indikerer at det er en sammenheng mellom granens blomstringsstyrke og prosenten av de to kongleinsektene som gjennomfører forlenget diapause. Allerede i 1840 antydet Ratzeburg denne sammenhengen, men ennå har ingen klart å utrede hvilken mekanisme som er i funksjon. Vi vet imidlertid at differensieringen av granknoppene enten til blomster eller til skudd finner sted etter at skuddstrekningen er avsluttet, vanligvis i juli året før knoppene bryter ut. Det er altså samtidig med larveutviklingen hos de insektene som er avhengig av det resultatet differensieringen av knoppene fører til. En regulering av insektenes livssyklus til granens blomstring kan derfor foregå ved at diapausemekanismen påvirkes av de samme faktorene som griper inn ved differensieringen av knoppene.

Gjennom de eksemplene som er trukket frem er det vist hvilken avgjørende rolle diapausen spiller for enkelte insektarter og hvor viktig det er at den inntreffer på det rette tidspunkt i livssyklus. Hos arter som har tilgjengelig næring i hele vegetasjonsperioden, er diapausemekanismen den sikkerhetsfaktor som gjør det mulig for mange arter å utnytte sesongen maksimalt for reproduksjon og samtidig være sikret at arten går vinteren i møte i det stadiet som er best tilpasset de ugunstige værforhold. Den sterke spesialisering til næringer som vi finner hos andre arter, krever en diapausemekanisme innebygd i livssyklus som fenologisk synkroniserer insektet med næringsobjektet. En svikt i denne mekanismen fratår artene enhver mulighet for reproduksjon og kan føre til fullstendig sammenbrudd i populasjoner.

### Lysets lokkevirkning på nattinsekter

Mange insektarter blir lokket til lys. Dette blir utnyttet til insektfangst ved hjelp av en felleanordning. Slike feller har anvendelse både til å registrere nivået av forskjellige insektpopulasjoner og som et ledd i bekjempelse. Det har vist seg at stråler fra spekterets ultrafiolette del gir best lokkevirkning. Det er særlig sommerfugler som lokkes til fellen, nattfly, spinner, svermer, viklere og pyralider, men forskjellige dipter-arter kan også tiltrekkes i store mengder. Oldenborrene søker også til lysfellene. Insektenes reaksjon på lys er avhengig av deres fysiologiske utviklingsfase.

### Bekjempelse ved hjelp av stråler

Stråler fra visse deler av spekteret kan også ha drepende eller steriliserende virkning på insektene. Dette blir i noen grad utnyttet til bekjempelse av skadeinsekter som vanskelig kan bekjempes på annen måte, f.eks. treborende insekter.

### VINDEN

Vinden har stor betydning for opptørking av omgivelsene, spredning av insektene og som transportmedium for luktstoffer.

Uttørkingseffekten er særlig stor når temperaturen er høy og luftfuktigheten lav.

Mange små insekter, f.eks. bladlus kan spres over store avstander med vindstrømmingen. Noen arter er utstyrt med hår som gjør at de lett føres med vinden, mens andre kan spinne en tråd som gir vinden muligheter for å få tak. Flere edderkopper og de første larvestadiene av viklere og målere benytter seg av dette for å oppsøke nye næringskilder. Undersøkelser av luftplankton som er foretatt i høyere luftlag og langt til havs viser at spredningen kan gå over store arealer.

### Duftstoffer

Vindens evne til å spre insektenes dufter er kommet sterkt i søkelyset de siste årene i forbindelse med studiene over insektenes

lokkestoffer, pheromonene. At hunden har løpetid er noe alle vet. Duftstoffer spiller i løpetidsperioden en stor betydning for å føre kjønnene sammen. Hos mange insekter blir også hanner og hunner ført sammen ved hjelp av duftstoffer. Det har lenge vært kjent at hannene hos visse sommerfugler har en utrolig evne til å finne frem til hunner over store avstander i naturen. Undersøkelser har vist at årsaken til dette skyldes kjemiske stoffer som hunnen skiller ut og som fraktes med luftstrømmer. De registreres så av sanseorgan hos hannene, som dermed blir ledet til hunnen. De kjemiske stoffene med denne effekt har mye til felles med hormoner, men i motsetning til hormoner, som blir tilført individets kropp gjennom blodet, blir disse stoffene frigjort til omgivelsene og henvender seg til andre individer av arten. De tyske forskerne Karlson og Butenandt foreslo i 1959 å kalle slike stoffer for pheromoner. Dette navnet er nå etter hvert blitt godtatt av de fleste forskere. Ordet er dannet av de greske ordene pherein (å bære, frakte) og hormon (å stimulere). Pheromoner kan da defineres som en substans som blir utskilt til omgivelsene av et dyr og forårsaker en bestemt reaksjon når det registreres av et annet individ av arten.

Det vanlige er at pheromonene er sekresjonsprodukter fra bestemte kjertler. De blir registrert gjennom de chemoreseptive organene på følehornene eller gjennom smakssansene. I begge tilfelle **overføres** sanseintrykket gjennom det sentrale nervesystemet og stimulerer et bestemt adferdsmønster. Etter definisjonen kan en si at pheromonene fungerer som et kjemisk kontaktmiddel mellom individer av samme art. Alle pheromoner er ikke helt artsspesifikke. En viss effekt kan de ha på nærstående arter.

#### K j ø n n s p h e r o m o n e r

Kjønnspheromoner er stoffer som produseres av det ene kjønn og virker lokkende på det andre. Kjønnspheromoner "sex attractants" er nå blitt påvist hos en rekke forskjellige insekter. Det kan nevnes kornborer, honningbi, lauvskognonne, silkespinner og en furubarveps. Vi skal som eksempel ta for oss forholdene hos lauvskognonnen, Lymantria dispar. Denne arten som opprinnelig har levd i lauvskogene i deler av Europa, har bredt seg til flere områder og er også kommet over til De Forente Stater, hvor den

gjør skade særlig i Ny-England statene. Den angriper der en rekke forskjellige lauvtrearter og forårsaker skade for millioner av dollar. Hunnen til lauvskognonnen kan ikke fly, mens hannen er en meget god flyver og blir lokket til hunnen ved hjelp av et pheromon. Dette kjønnspheromonet, fra f.eks. lauvskognonnen, blir regnet blant de mest fysiologisk aktive substanser som er kjent i dag. Bare  $10^{-7}$  mg av pheromonet som blir utskilt fra en ubefruktet hunn av lauvskognonnen vil lokke til henne mengdevis av hanner som flyr opptil 3,8 km fra hunnen. Lokkestoffet blir produsert i kjertler som ligger på sidene av det siste bakkroppssegment hos hunnen. Den er i stand til å trekke sammen og utvide disse kjertlene og kan på den måten selv regulere utskillelsen av stoffet. Så fort hunnen er befruktet, reduseres eller avtar produksjonen helt. Det tok mye tid og intense kjemiske studier over en periode på omkring 30 år før det lyktes å isolere og identifisere det rene lokkestoffet. Det ble etter hvert mulig fra  $\frac{1}{2}$  million ubefruktede hunner av lauvskognonnen å ekstrahere 20 milligram av det rene ekstrakt. Det viste seg å være en fargeløs oljeaktig løsning som viste blå floresens i ultrafiolett lys. Frem til 1963 var det lyktes å fremstille og identifisere seksualpheromonene fra 3 forskjellige insekter, lauvskognonnen, silkespinneren og den amerikanske kakerlakk. Det har bare lyktes å syntetisere stoffene fra lauvskognonnen og silkespinneren. De har fått navnene henholdsvis "Gyptol" og "Bombycol". Forsøk i praksis i 1964 med sprøyting av Gyptol fra fly mislyktes.

I USA har også kjønnslokkestoffene hos et annet skogsinsekt vært prøvd i felten. Det gjelder den innførte furubarvepsen Diprion similis. Den har sluppet over til Amerika fra Europa og gjør der en betydelig skade på forskjellige furuarter. Den ubefruktede hunnen hos denne arten har en sterkt utviklet evne til å trekke til seg hanner. En hunn som var plassert i felten i en eske, lokket til seg mer enn 11 000 hanner.

#### P o p u l a s j o n s p h e r o m o n e r

Det finnes også eksempler på pheromoner som blir produsert av det ene kjønn, men virker lokkende på begge kjønn. De kalles populasjonspheromoner. Hos en del barkbiller er det påvist slike

pheromoner.

Omfattende undersøkelser, særlig i USA og Canada de siste årene, har påvist at barkbillene lokkes til sitt vertstre ved dufter. Trærne har forskjellig duft etter hvilken fysiologisk tilstand de befinner seg i. Tømmer lukter f.eks. annerledes enn levende trær. Disse duftene er en meget viktig faktor for barkbillene når de er ute og leter etter et sted å plassere sine egg. Det er av meget stor betydning for barkbillene at det treet de angriper er i en slik fysiologisk tilstand at de kan gjøre nytte av det til næring. Et fullt levende tre vil nesten alltid motvirke et forsøk fra en barkbille på innboring ved å skille ut harpiksstoffer, slik at billen blir trengt ut. En bestemt duft er derfor en god ledetråd for en bille under jakten på næringsstoff. Det har vært gjort omfattende forsøk på å ekstrahere disse lokkestoffene, for på den måten å utnytte dem til bekjempelse av barkbillene. Men det har ennå ikke lyktes å oppnå tilfredsstillende resultater på dette området. Under studiene av disse lokkestoffene har en oppdaget den betydningen populasjonspheromonene har. Når en barkbille, Dendroctonus pseudotsugae, har lyktes i å finne et egnet vertstre, borer hunnen seg inn i barken og begynner å anlegge gangsystemet. Etter en stund kommer flere dyr, både hanner og hunner, flyvende til dette treet. Hannen søker inn i hullene til hunnen, og hunnen borer seg nye huller. Dette fenomen at et tre blir først angrepet av noen få pionerbiller, var man klar over svært lenge, men det er først de siste årene at man har kunnet klarlegge årsaksforholdene. Lignende situasjoner har man også påvist for Ips confusus i USA. Hos Dendroctonus er det hunnen som borer seg først inn under barken og som lokker de andre billene til stedet, men hos Ips er det hannen.

I California er det gjort studier både i laboratoriet og i felten for å belyse disse forholdene hos Ips confusus. Det viste seg at når hannen har boret seg inn under barken og nådd inn til cambiet, oppstår det en sterk tiltrekning til stedet fra både hanner og hunner av samme arten. Det har vært påvist at lokkestoffet som tiltrekker dyrene, finnes i de første ekskrementene som kommer etter at billen har boret seg inn. Laboratorie-

undersøkelser har vist at både hannene og hunnene med en gang reagerer sterkt ved å bevege seg mot det stedet hvor lokkestoffene kommer fra. Når de nærmer seg inngangshullet, reagerer hunnene og hannene forskjellig. Hunnene går direkte til inngangshullet mens hannene gjør et avvik fra den rette linje når de er nesten ved hullet. Når duften blir for sterk, ser de ut til å reagere negativt på den eller trekke seg bort. Den biologiske bakgrunn for dette er lett å forstå. Hunnene ønsker å komme i kontakt med hannene og går derfor inn i selve parringskammeret som hannen har laget. Hannene derimot har ikke samme behov. Når de kommer i nærheten av et gangsystem hvor det er en hann, søker de et stykke bort fra det for å begynne å gnage sitt eget gangsystem i nærheten. For hunnen virker derfor lokkestoffet hos Ips confusus direkte som kjønnslokkestoff. Hos hannen har det en funksjon som næringslokkestoff. Produksjonen av disse stoffene avhenger altså av at det lykkes en hannbille å finne et tre eller en tømmerstokk som den har kunnet nytte som næringsmateriale. I mange tilfelle vil det for dyrene være en fordel at flere gangsystem befinner seg på samme tre eller på samme stokk. Det fører som regel til at trærne tørker ut lettere, og at de dermed blir mer egnet som næringsmateriale.

Hos den skarptannede barkbillen, Ips acuminatus, er det også påvist en sterk lokkeeffekt fra hannene etter at de hadde boret seg inn under barken og begynt utformingen av sitt parringskammer. Både hunner og hanner ble påvirket av lokkemidlet. Det er grunn til å regne med at vi hos den skarptannede barkbillen har en situasjon som tilsvarende den som er påvist hos Ips confusus i California. Disse to artene har ellers mye til felles når det gjelder biologi.

Undersøkelsene over insektenes pheromoner er foreløpig bare i sin begynnelse. Men de resultatene som allerede er oppnådd, viser at vi står overfor et meget interessant forskningsfelt som også kan gi oss nye midler i kampen mot skadeinsektene.



## Lyd

Mange insekter frembringer lyd. Gresshopper og sikader er kjente eksempler. Lyden oppstår ved at forskjellige kroppsdelér gnis mot hverandre og forsterkes ofte gjennom membraner. Av skogsinsekter kan flere trebukker og barkbiller lage lyd. Begge kjønn av tømmermannen, Acanthocinus aedilis, og furubukk, Monochamus sutor, gir fra seg sterke lyder når de holdes mellom fingrene.

Lyden hos en del barkbillearter blir frembrakt ved hjelp av stridulasjonsorganer. Arter av slekten Ips, f.eks. den tolvttannede barkbilla Ips sexdentatus, har lydorganer på bakhodet og fremkanten av forbrystet. Når hodet beveger seg, vil en kjøl gniss mot kanten av forbrystet. Det er bare hunnen som har dette organet, og det kan derfor nyttes til kjønnsbestemmelsen.

Margborerne, Blastophagus piniperda og Blastophagus minor, lager også lyd. Her frembringes lyden ved at de siste bakkroppsledd gnis mot dekkvingene. Hos disse artene er det hannen som lager lyden. Blant arter av slekten Scolytus kan begge kjønnene frembringe lyd, og hos mange barkbiller er det ikke påvist lyd-produserende organer. Lyden fra barkbillenes stridulasjonsorganer er lett å registrere for det menneskelige øre dersom dyrene holdes mellom fingertuppene nær øreåpningen.

Man vet svært lite om hvilken rolle lyden spiller for dyrenes adferd. Vi kan bare konstatere at hos de artene hvor bare det ene kjønn lager lyd, produseres lyden alltid av det kjønn som går sist inn i gangsystemet. Hos Blastophagus lager hunnen inngangshullet mens hannen har stridulasjonsorganet; hos Ips sexdentatus og enkelte nordamerikanske Ips-arter er det hannen som lager inngangshull og parringskammer mens hunnen har stridulasjonsorganet.

## NÆRING

Vi kan dele dyrene inn i to grupper etter hva slags næring de må ha. De som eter dyrisk næring kaller vi zoophage, mens planteeterne kalles phytophage. Eksempler på zoophage insekter i skogen er snylteveps, snyltefluer og rovformer som lever av insekter og andre dyr. Alle skadeinsektene i skogen er phytophage.

Blant begge disse hovedgrupper kan vi finne stor variasjon i kravet til næring. Noen arter kan leve på mange treslag, eller parasittere en rekke insekter fra forskjellige familier eller ordener. Vi sier at de er euryphage. De blir også ofte kalt polyphage. Motsetningen er arter som bare lever på et bestemt treslag, eller kanskje en bestemt del av et treslag. Blant de zoophage vil det være f.eks. en snylteveps som bare kan parasittere en bestemt insektart. Disse dyrene er stenophage. For sterkt spesialiserte arter bruker vi også betegnelsen monophage.

Insektene kan foretrekke sin næring i forskjellig sunnhetstilstand. Innen forstentomologien blir dette trærnes eller vedens grad av vitalitet. Noen arter går løs på helt friske og livskraftige trær, f.eks. bladeterer som eikevikler, fjellbjørkemåler; de er utpreget primære arter. Andre foretrekker trærne en del svekket; de er sekundære arter. Eksempler: Scolytus ratzeburgi, Pissodes, Pineus pini. De som lever av trærne etter at de er falt over ende og er helt døde, kan vi kalle tertiære arter. Insektene i trevirke i bygninger kan også føres til denne gruppen. Mellom disse tre hovedgrupper er det ingen klare grenser. Det er ofte vanskelig å plassere en art med sikkerhet i noen av gruppene. Arter kan i noen situasjoner være primære, i andre sekundære, f.eks. Ips typographus.

En ernæringsmåte som på mange måter skiller seg ut fra de nevnte, er symbiosen. Arter som ernærer seg symbiontisk kan vi kalle symbiontophage. Ved symbiose har det oppstått et forhold mellom to eller flere artsforskjellige organismer. I et senere kapittel skal vi behandle symbiosen mellom insekter og sopper i trevirke.

## DET ENKELTE TRE OG SKOGEN SOM NÆRING FOR INSEKTENE

For de phytophage skogsinsektene er det trærne som utgjør næringsgrunnlaget. De fleste artene er sterkt knyttet til et bestemt treslag og som oftest til helt spesielle deler av treet. Betingelsene for at artene skal ha utviklingsmuligheter er at næringsmengden er tilstrekkelig og at kvaliteten er slik at de kan nyttiggjøre seg den. Fra et forstentomologisk synspunkt må vi derfor vurdere både betydningen av skogens tresammensetning og dens vekstbetingelser som viktige faktorer. Dertil kommer også betydningen av de inngrep vi foretar under vår utnyttelse av skogen.

### Treslags sammensetninger

#### T e t t h e t e n

Insektenes evne til å finne frem til sitt vertstre kan være forskjellig utviklet. For arter hvor denne evnen er dårlig utviklet, er det av betydning at deres vertstre er lett å finne. Er treet innblandet mellom andre treslag og sjeldent, kan arten ofte ikke finne treet og få lagt sine egg. For mange arter er derfor en viss tetthet av deres vertstre en forutsetning for at de kan leve på stedet.

For andre arter som har godt utviklet evne til å finne vertstreet, er tettheten av mindre betydning. Mange lerkeinsekter viser en utpreget evne til å finne lerketrær som står spredt omkring i hager og parker. Dette gjelder lerkebarvepsene Pristiphora erichsoni og Pristiphora wesmaeli. Selv trær som står alene flere mil fra bestand blir ofte angrepet av disse artene.

#### M o n o k u l t u r e r

Planting av monokulturer vil gi mange insekter nye muligheter som i mange tilfeller kan føre til at arter som før var sjeldnere eller kanskje ikke hadde eksistensgrunnlag, vil kunne opptre i masser. Som en regel kan en si at monokulturer er sterkere utsatt for masseangrep enn blandede bestander. Schwerdtfeger har påvist en nær sammenheng mellom angrepsintensiteten av furuflyet

Panolis flammea og oppblandingsgraden i furuskogen. Selv et ubetydelig antall andre trær innblandet i furubestanden viste betydelig reduksjon av angrepet. Schimitscheck fant at Lymantria, Bupalus og Panolis stadig utviklet masseangrep i monokulturer utenfor treets naturlige utbredelsesområde. Petrova er av den oppfatning at ospebukken Saperda carcharias også gjør sine største skader i monokulturer. Blandingsskoger er allikevel ikke fri for insektangrep. Lymantria dispar og Tortrix viridana har ofte masseangrep på eik i blandingsskog.

Det kan være flere årsaker til at monokulturer er mer utsatt for insektskader enn blandede bestand. En årsak som ofte fremheves er den artsfattige fauna av phytophage insekter. Artsmengden av parasitter og predatorer blir dermed også lavere enn i en blandingsskog fordi mulighetene for parasittene til å velge mellom forskjellige vertsdyr er liten. Det reservepoliti av parasitter og predatorer som ofte er til stede takket være et rikt vertsregister i blandingsskog vil mangle i en monokultur. Når et skadeinsekt først får gode utviklingsmuligheter p.g.a. gunstig klima eller næringstilgang, vil derfor masseangrep lett kunne oppstå. Som et annet moment må også nevnes at næringstilgangen i en monokultur ikke vil bli begrenset av barrierer av trær uten næringsverdi for arten, slik det ofte vil være i blandingsskog. Fra et skogsentomologisk synspunkt er derfor blandingsskog å foretrekke fremfor monokulturer over store arealer.

#### Vekstforholdene - trærnes fysiologiske tilstand

Sterkt spesialiserte insekter kan mangle utviklingsbetingelser i en skog fordi trærne på stedet ikke finnes i den fysiologiske tilstand som gjør dem brukelige for insektene. Kvaliteten av næringen er altså like viktig som kvantiteten. Trærnes tilstand avhenger av det samspill som er mellom dem og omgivelsene.

#### F u k t i g h e t e n

Skogbunnens fuktighet påvirker trærnes vekst og dermed indirekte insektenes utviklingsforhold. Noen skogsinsekter er bare kjent som skadeinsekter fra tørre områder. I de fleste tilfeller har

det vært vanskelig å avgjøre om dette skyldes bedre næringsgrunnlag gjennom treet arten er knyttet til, eller om fuktighetsforholdene virker direkte på insektene. I Nederland har Voute påvist sammenheng mellom angrep av furuskuddvikleren, Evetria buoliana, og fuktighetsforholdene i jorden. Den nyklekte larven som skal bore seg inn i furunålenes basis i juni-juli, er avhengig av at treet er utsatt for tørke mens innboringen skjer. På områder hvor grunnvannssjiktet var senket gjennom drenering, ble det sterkere angrep av furuskuddvikleren enn på de steder hvor grunnvannssjiktet lå høyt. Schimitschek fremhever at de store masseangrepene av viklere på furu i Nordvest-Tyskland alle har foregått i områder med sand og grov grus hvor grunnvannstanden er lav.

#### N æ r i n g s s t o f f e n e i j o r d e n

Ikke bare fuktigheten, men også næringsforholdene i jorden kan påvirke insektenes utviklingsmuligheter og dermed muligheter for masseangrep. I løpet av de siste 10 år har disse forholdene kommet i sentrum for forskning vesentlig gjennom undersøkelser i Tyskland om gjødslingens effekt på skadeinsektene. Både laboratorium- og feltforsøk, hovedsakelig med furu og gran, har tydelig vist en øking i larvedødelighet hos flere phytophage insekter som en følge av gjødsling, særlig med nitrogen. Årsaken til denne virkningen av gjødsling er ikke helt klarlagt. Schwenke har utformet den hypotesen at trærnes vannbalanse, som har sammenheng med jordbunnsforholdene, påvirker den kjemiske sammensetning i blad og nåler. Den næringen bladete larver blir budt er derfor forskjellig og påvirker larvenes vekst og vitalitet. Merker mener at det er en direkte sammenheng mellom gjødslinger og insektene. Deler av gjødselen opphopes i bestemte organer i larvene, og dette påvirker deres livsfunksjoner. (Det henvises til Christiansens avsnitt om Skadeinsektene og Skog-gjødsling) Det må videre nevnes at sterk nitrogengjødsling ofte fører til at sugende insekter og midd formerer seg opp, altså det motsatte av hva vi fant hos barveps og sommerfugler. Dette kan få betydning både i planteskoler og ute i skogen.

#### S k o g e n s a l d e r s t i l s t a n d

Overmoden skog er ofte svært mottakelig for insektangrep. Den kjente "spruce budworm" i Nord-Amerika synes å starte sine masseangrep fra små kjerner av gammel overmoden skog. Også furuflyet,

her i Europa, synes å ha større utviklingsmuligheter i gammel skog. Mange iakttagelser tyder på at flere masseherjinger har sitt utgangspunkt i slike skoger, og det er derfor viktig å passe på å avvirke skogen når den er moden for det. Den omfattende grantørken vi hadde i Norge i forrige århundre skyldtes uten tvil at granbarkbillen hadde gode utviklingsmuligheter i store arealer av gammel overmoden granskog. Oppsamling av kapital ved å la skogen stå er altså også fra et forstentomologisk synspunkt uheldig.

(1965)

Russeren Rudnew/har studert forholdet mellom skogens fysiologiske tilstand og insektangrep i Ukraina og utformet en teori.

Han mener at vertsplanter kan oppnå en fysiologisk resistens mot insektskader gjennom beskyttende kjemiske bestanddeler i plantevevet. Disse bestanddelene er delvis av samme kjemiske struktur som de vanligst nyttede insekticidene. De blir ikke dannet, - eller dannes i utilstrekkelige mengder når f.eks. et tre blir utsatt for ugunstige betingelser. Dette er bakgrunnen for masseangrep av insekter. Disse ugunstige betingelsene kan skyldes jordbunnsforhold, et uheldig valg av treslag for stedet, eller gale skogskjøtselsmessige tiltak. Når dette blir rettet på, vil også grunnlaget for sykdommer bli borte. Dette er en hypotese som vel av mange oppfattes som en forenkling av forholdene.

Alle de forhold som er nevnt viser at trærnes fysiologiske tilstand er av utslagsgivende betydning for om en masseformering kan komme i gang. Å holde skogen i den beste fysiologiske tilstand og treffe skogskjøtselsmessige tiltak som virker i denne retning, er derfor meget viktig for å forebygge masseangrep av blad- og nåletende insekter.

#### Skogskjøtselsmessige tiltak som øker næringsmuligheten for noen sekundære skadeinsekter

Mange insektarter er sterkt spesialiserte i sitt næringskrav og kan bare legge sine egg på helt spesielle deler av trær i en bestemt fysiologisk tilstand. Hvis man gjennom kulturinngrep skaper forhold som øker næringstilgangen for slike insekter, vil en lett kunne øke deres populasjonsnivå.

De store hugstflatene i barskogene i Europa har lagt forholdene til rette for gransnutebillen, Hylobius abietis. Det blir mengdevis av stubber med røtter i den tilstand som billene må ha for å få rette yngleplasser. Stubbene blir godt solbelyst, mot tidligere da stubbene ofte sto skyggefullt inne i skog. Undersøkelser bl.a. her i Norge har vist at dette er gunstig for Hylobius (Bakke og Lekander 1965). Den store økingen i populasjonen har gjort det nødvendig å gripe til kjemisk bekjempelse for å motvirke den.

Lagring av ubarket virke i skogen om våren og sommeren, som er en følge av nye driftsmetoder, gir en rekke barkbiller, trebukker og snutebiller nye muligheter. I furutømmeret utvikles store mengder margborere. Hvis tømmeret blir liggende i skogen til ut i juli, flyr den nye generasjonen opp i furukronene og borer seg inn i skuddene. Også her har det vært nødvendig å anbefale kjemisk bekjempelse, dels for å bevare virkeskvaliteten, dels på grunn av skogen rundt lagringsplassene. I grantømmer kan granbarkbillen få utviklingsmuligheter som skaper fare for den levende granskog omkring lagringsplassene fordi billen, når den opptrer i store mengder, kan gå løs på frisk skog og drepe trærne.

#### Synkronisering mellom vertstre og insekt

Tyskeren Thalenhorst har påvist betydningen av synkroniseringen mellom visse stadier i treets utvikling og insektene. Granbarvepsen, Pristiphora abietina, må ha granskuddene i en bestemt utviklingsfase om våren dersom den skal få lagt sine egg. Dersom vepsen er klekket for sent eller for tidlig i forhold til den tid granknoppene kaster knopphetta, vil den dø uten å få lagt sine egg.

Liknende synkronisering må også være til stede mellom eikas løvsprett om våren og klekkingen av eikeviklerens larver, Tortrix viridana. I eikeskog som gjennomgående er sterkt angrepet av vikleren, kan en ofte se enkelte trær med lite angrep. Det er trær som enten har vært for tidlig eller for sent ute. Fra Canada er det rapportert om samme forhold mellom "spruce budworm" og Picea mariana.

## SYMBIOSE MELLOM INSEKTER OG SOPPER I TREVRIRKE

Mange insekter har utviklet et symbioseforhold med mikroorganismer. Symbiosen gjør det mulig for insektene å utnytte et næringssubstrat som de ellers ikke, eller vanskelig, kunne fordøye. Vi finner ofte en slik symbiose utviklet mellom insekter og sopper som lever i trevirke. Den form for symbiose som gir fordeler til individer av begge de to samarbeidende artene blir av mange kalt mutalisme.

Det er to former for symbiose, en endosymbiose, hvor en mikro-symbiont lever i spesielle organer i en makrosymbiont, og ectosymbiose, hvor mikrosymbionten utvikler seg utenfor makrosymbiontens kropp, men kan i visse perioder bli oppbevart i spesielle organer av ectodermal opprinnelse.

Symbiosen mellom insekter og sopper i trær og tømmer er karakterisert ved forskjellig grad av felles fordeler og forskjellig grad av felles avhengighet. Utviklingen har ført til morfologiske, fysiologiske og adferdsmessige tilpassinger hos både insektene og soppene for å sikre kontinuiteten i samarbeidet. I noen tilfelle er fordelene ikke av en slik karakter at artene er helt avhengige av symbiosen for å kunne leve, mens det i andre tilfelle er tale om en obligatorisk symbiose.

Symbiosen mellom insekter og sopper i trær er av særlig interesse fordi også en tredje organisme, treet, er med i bildet.

Innenfor flere insektordener som er knyttet til trær kan vi finne symbioseforhold mellom sopper og insekter. Det gjelder Isoptera (termitter), Homoptera (visse lusearter), Coleoptera (flere billefamilier) og Hymenoptera (treveps). Vi skal som eksempel komme nærmere inn på forholdene hos en del biller. De soppene som er med i bildet tilhører klassene Basidiomycetes, Ascomycetes og Fungi imperfecti.

### Endosymbiose

Hos en rekke anobider (borebiller) som lever i ved er det påvist at sopparter lever i celler i tarmen som endosymbionter. Det produseres stoffer som gjør det mulig for billene å utnytte



næringsstoffene i veden. Endosymbiontens antall blir kontrollert av billen, og det er utviklet innretninger som sørger for at den blir overført med egget til den neste generasjon. Eggene er som regel meget ujevne på overflaten, og soppene avsettes på egget når det passerer de ytre delene av eggleggingsapparatet. Soppene kommer fra depoer som munner ut i eggleggingsrøret og ligger godt festet på eggoverflaten. Larven eter deler av eggeskallet og får soppen i seg.

### Ectosymbiose

Den form for ectosymbiose som har størst interesse i vår sammenheng finnes hos barkbillene. Vi finner symbiosen både hos arter som lever inne i veden slik som f.eks. Trypodendron lineatum (ambrosia-biller) og hos slike arter som hovedsakelig lever i barken f.eks. Blastophagus minor og Ips acuminatus. Symbiosen er sterkest utviklet hos de vedborende ambrosia-biller.

### A m b r o s i a - b i l l e n e

De ved- og soppetende (xylomycetophage) Scolytidene tilhører forskjellige underfamilier og er utbredt over store deler av jordkloden. I Skandinavia er det slekten Trypodendron som spiller størst økonomisk rolle med T. lineatum i bartreved og T. domesticum i lauvtreved. I lauvtrær finnes dessuten arter av slekten Xyleborus. Gangsystemet til alle disse billene er utformet i veden. Det består av en inngangstunnel og mange sideganger fra denne. Sidegangene kan være utvidet til en hule hvor larvene har muligheter til å bevege seg fritt. Gangsystemets form er arts-typisk. Det blir vanligvis holdt fritt for ekskrementer og er mer eller mindre kledt på veggene med sopp som larvene og billene kan ete av.

Navnet "ambrosia" skriver seg fra tyskeren Schmidberger som så tidlig som i 1836 satte dette navnet på det belegget han oppdaget på veggene av gangsystemet til Xyleborus dispar. Han oppdaget at billene spiste av dette og trodde det var koagulert saft fra treet. Senere ble det påvist at det var sopper.

Ambrosia-billene opptrer vanligvis som sekundære skadedyr i døde trær eller felt tømmer. Mange arter har et stort register av vertstrær. Dette gjelder særlig de tropiske artene. Fuktighetsinnholdet i veden er en meget viktig faktor for billene når de skal etablere seg. For høy fuktighet er sannsynligvis en av årsakene til at Trypodendron lineatum ikke lager sine gangsystemer i nyfelt virke og hovedsakelig angriper tømmer som er hugget tidlig på vinteren. Novak påviser at arten angriper tømmer med et fuktighetsinnhold mellom 63 og 144% og forlater tømmeret når fuktigheten kommer under 53%.

Soppfloraen hos ambrosia-biller er undersøkt særlig av Francke-Grosmann. Mange ambrosia-sopper utvikler seg ikke eller utvikler seg dårlig på de vanlige kunstige media. Hver ambrosia-bille-art er symbiotisk knyttet til en bestemt ambrosia-sopp eller i noen tilfelle til mer enn en. Soppene er absolutt nødvendige for billenes larveutvikling. Nærstående arter av ambrosia-billen er knyttet til nærstående sopper, eller til forskjellige former av de samme soppene.

Ambrosia-soppenes hyfer vokser vanligvis ikke lengre enn noen få millimeter inn i veden, men Monilia ferruginea, ambrosia-soppen til Trypodendron lineatum, kan gro hele 15 cm inn i vedens lengderetning. Undersøkelser tyder på at soppene ikke kan vokse i veden uten at dens insekt er til stede.

Man var lenge i tvil om hvordan soppen ble overført fra den gamle til den nye vertsplante. Den vanlige antagelse var at overføringen skjedde i tarmkanalen eller ved at sporene var festet til billens kropp, men i løpet av de siste 10-år har en oppdaget og beskrevet spesielle organer som billene har utviklet for å overføre sin symbiont. Disse organer blir kalt "mycetangier". Det er vanligvis bare det ene kjønn som har mycetangiet. En rekke forskjellige mycetangier er beskrevet hos ambrosia-billene; vi skal bare nevne det som er kjent fra hunner hos Trypodendron lineatum. Soppen blir hos denne arten oppbevart i tubeliknende kjertelorganer som ligger i prothorax (Fig.22). Kjertelen munner ut ved basis av forbenene. Hos Scolyti'ene ligger mycetangiet hos det kjønn som først angriper vertstreet, og det vil i de fleste tilfelle være hunnen. Når billene gnager seg inn i veden, er tarmkanalen tom, og de eter ikke mens de utformer inngangskanalen. De

venter en stund i denne kanalen til soppen har begynt å vokse før de fortsetter gnagingen og egglegging. Hvis ikke soppen får etablert seg, dør billen. Larvene er også helt avhengige for vekst og utvikling av den næringen soppen skaffer. Mange ambrosia-biller sørger aktivt for å holde borte fremmede sopparter som, hvis de trengte inn i gangsystemet, ville virke som ugress i sopphaven. Vi kan fastslå at ambrosia-billene lever i en obligatorisk symbiose med sine spesielle sopparter. Nytt av forholdet har i første rekke billene. Visstnok blir soppen spredd gjennom partneren, men den blir holdt under kontroll av billen hele tiden. Soppen skaffer ikke bare en tilstrekkelig og lett tilgjengelig næring, men også alle de nødvendige vitaminene for billen og dens avkom.

#### B a r k e t e n d e   b a r k b i l l e r

Selv om de barketende barkbillene lever i et område med lett fordøyelig næring er mange av dem hele tiden omgitt av en spesiell soppflora som de eter. Foruten gjærsoppene, som alltid er til stede, finnes ofte bestemte blåvedsopper i gangsystemer til mange arter. Sammenhengen mellom soppene og billene kan være mer tilfeldig, men vi finner også eksempler på en virkelig symbiose. Francke-Grosmann mener at kontakten mellom blåvedsoppene og billene skriver seg fra deres felles krav til vertstreets fysiologiske tilstand. For at soppen kan vokse i veden må vanninnholdet reduseres, og barkbillene krever en svekkelse av treets vannbalanse før de makter å etablere seg.

De fleste blåvedsoppene som er knyttet til barkbiller tilhører ascomycetslekten Ceratocystis. Samme art kan opptre i gangsystemet til flere billearter, og tilknytningen mellom sopp og insekt er ikke på langt nær så sterk som hos ambrosia-soppene. Mange av artene kan også finnes frittlevende. På den andre siden finnes det blåvedsopper som har sterkere karakter av ambrosia-sopper. Det gjelder to former av Trichosporium tingens som er knyttet til henholdsvis Blastophagus minor og Ips acuminatus. De er artsspesifikke for sin partner og finnes ikke frittlevende. Mens sporen av andre sopper kan leve opptil et halvt år, dør sporene av Trichosporium tingens ifølge Mathiesen-Käärnik etter 5 døgn i tørr luft.

Sporene til Ceratocystis-artene er godt tilpasset spredningen med billene. De er slimete og kleber lett til billenes kropp og har evnen til å formere seg ved knoppskyting. Denne evnen gjør at det dannes depoer av sopp på de deler av insektkroppen hvor det skjer sekresjon. Disse depoer kan dannes i lommer eller forsenkninger på kroppen og får karakter av et mycetangium. Hos Ips acuminatus ligger slike mycetangier i nærheten av munnåpningen (Fig. 23). For både Blastophagus minor og Ips acuminatus er symbiosen med soppen av stor betydning. Billene har muligheter til å få frem sitt avkom selv på tynne grener og områder med meget tynn bark fordi larvene etter en tid forlater barkområdet og gnager et kammer under vedoverflaten og avslutter sin larvetid som soppeter.

De av våre norske barkedende barkbiller som har mest likhet med ambrosiabillene i sin sopp-symbiose er Blastophagus minor, Ips acuminatus og Ips sexdentatus. En løsere kontakt med Ceratocystis-arter er dessuten påvist hos de samme artene foruten hos Ips typographus, Hylurgops palliatus, Hylastes cunicularius, Dryocetes autographus og Pityogenes-arter.

#### B E T Y D N I N G E N   A V   A N D R E   O R G A N I S M E R

Alle insektarter er utsatt for fare fra andre dyr og parasittære organismer som lever av eller på arten. Betydningen av rovdyr og parasitter har vært inngående studert av mange entomologer, særlig i forsøkene på å forklare populasjonssvingningene som forekommer hos skadeinsektene. Mange oppfatninger har gjort - og gjør - seg fremdeles gjeldende om årsakene til disse svingninger. Ved et par eksempler skal vi belyse hvilken rolle parasitter og rovdyr kan spille ved masseformering av skogsinsekter.

De faktorer som påvirker populasjonsnivået i naturen er mange, men populasjonens størrelse og forandringer av denne avhenger av to hovedfaktorer, fødselsraten (tilveksten) og dødsraten (avgangen). De forandringer som kan oppstå fordi individer vandrer inn eller ut fra det området populasjonen dekker er også av betydning. Vi benevner dette migrasjon.

Fødselsraten påvirkes av tre hovedfaktorer, fecunditeten hos hunnen, - det potensielle avkom hunnen kan produsere i et bestemt tidsrom - fertiliteten, - det virkelige antall individer som kommer til utvikling - og kjønnskvotienten, d.v.s. andelen av hunner i populasjonen.

Dødsraten påvirkes også av en rekke forskjellige faktorer. De viktigste er: levealderen, vitaliteten, ulykkesfrekvensen, de klimatiske forholdene, næringstilgangen, mulighetene for å skaffe skjulesteder, og de naturlige fiendene.

Når fødselsraten er større enn dødsraten, vil populasjonen øke, og økingen vil fortsette helt til en eller flere faktorer griper inn og enten senker fødselsraten eller øker dødsraten. Det er ved å øke dødsraten at parasittene og rovdyrene kan påvirke populasjonsnivået.

Som parasitter kan vi gruppere mange forskjellige arter både av planter, dyr og mikroorganismer. Planter spiller en helt ubetydelig rolle i vår sammenheng. De parasittiske mikroorganismene blir vanligvis utskilt som en egen gruppe under betegnelsen patogener og sidestilt med de dyriske parasittene. En insektparasitt lever enten utenpå eller inne i sin vert som den til slutt dreper. Den trenger bare ett vertsdyr for å gjennomgå sin larveutvikling. Som regel er parasitten mindre enn verten. Det store flertallet av parasittiske insektarter er konsentrert i få ordener, men er allikevel en tallrik gruppe i naturen.

Det som karakteriserer rovdyr er at de i motsetning til parasitter må konsumere flere byttedyr for å bli kjønnsmodne. Alle dyr som fanger og lever av andre dyrearter må økologisk sett grupperes som rovdyr, og vi finner rovdyr innen de fleste dyregrupper. Mange entomologer som arbeider med populasjonsdynamiske problemer skiller ikke mellom parasitter og rovdyr, men benevner begge som predatorer.

På samme måten som forskningen av populasjonsdynamikken har gjort fremskritt ved hjelp av teoretiske studier og matematiske modeller, har den delen av populasjonsforskningen som behandler forholdet byttedyr - predator utviklet seg de siste årene og tatt i

bruk avanserte matematiske metoder. Kanadieren Hollings arbeider fra de siste 8 årene over predasjon har gitt oss enkle modeller som kan nyttes for bearbeidelse av materialet fra felten, og samtidig instruktive, men kompliserte, modeller med mange parametere som gir muligheten for en detaljert analyse av predasjonen. Faktorer som byttedyrets tetthet, predatorernes tetthet, miljøets karakter, byttedyrets evne til å forsvare seg og predatorernes evne til å fange, utgjør de grunnleggende faktorene i modellene. Selv om predatorerne som populasjonsregulerende faktor i hovedtrekkene følger det samme mønster for alle dyregrupper, er det allikevel så mange forskjeller i detaljene at det oftest er vanskelig å analysere de enkelte faktorenes rolle i et naturlig miljø og gi dem eksakte matematiske verdier.

Hver enkelt dyrearts livssystem i felten er flettet sammen av en rekke faktorer, nesten som en gordisk knute, og i de tilfellene det har lyktes å løse opp denne knuten, ligger det mange års sammenhengende arbeide bak, som regel i form av gruppe-arbeide.

#### POPULASJONSSVINGNINGENE HOS LERKEVIKLEREN ZEIRAPHERA DINIANA

Lerkeskogene i de sveitsiske alper, særlig i Øvre Engadin, har i de siste 100 årene flere ganger vært angrepet av lerkevikleren, Zeiraphera diniana. Undersøkelser har vist at angrepene kommer forholdsvis regelmessig igjen hvert 8. til 10. år. Figur 24 viser hvordan populasjonen har variert fra 1890 til 1963. Opplysninger fra årene før 1948 har Baltensweiler skaffet ved å beregne populasjonstettheten på grunnlag av arkivstudier i skogforvaltningene i alpeområdet og sammenholdt dette med undersøkelser fra perioden 1948-63 da populasjonsstørrelsen ble registrert. Da skadene har vært ganske omfattende både skoglig sett og for turistnæringen, har sveitsiske forskere satt i gang en omfattende undersøkelse for å beskrive populasjonstettheten hvert år og klargjøre årsakene til masseangrepene. Siden 1948 har et team av forskere arbeidet med problemene fra så mange sider som mulig, og i løpet av den tid som er gått er det kommet flere publikasjoner som belyser forløpet av populasjonssvingningene. Studier er foretatt over en hel periode fra populasjonen var lav i 1949 gjennom det maksimale stadium i 1954 og til individtallet igjen var lavt i 1958 og 1959. Undersøkelsene er i første rekke

utført av Martignoni, Bovey, Maksymov, Auer, Benz og Baltensweiler. Fordi disse undersøkelsene som nevnt gir et godt bilde av hvilken rolle parasittene spiller for masseangrepet, skal jeg prøve å gi et resymé av de resultatene man foreløpig har.

Omgivelsesfaktorene, særlig næringstilgangen og klimaet, er så gunstig i Øvre Engadin at populasjonen lett kan øke fra et lavt nivå til meget høy tetthet i løpet av 4-5 generasjoner. Men når antallet øker, tvinger innbyrdes konkurransen larvene til å streife vidt omkring for å få tak i næring, og de går da lett til grunne. Den skade som blir påført trærne ved at assimilasjonsorganene blir fjernet, fører til produksjon av relativt svake nåler det følgende år. Disse nålene er dårlig næring for larvene og begrenser formeringsevnen hos dyrene. Næringsbegrensningen og stress på grunn av overbefolkning gir så en virussykdom muligheter til å bryte ut, og en epizooti griper sterkt inn slik at populasjonstallet synker. Når virussykdommens begrensende virkning slutter, griper parasittveps inn og trykker ned populasjonen helt til individantallet er så lite at parasittenes effekt blir borte. Parasittene spiller også en viss rolle i den tiden populasjonen bygges opp, men er bare effektive nok til å utsette populasjonsmaksimum en eller to generasjoner.

Det som nå er nevnt gir bare det mer grove forløp av populasjonssvingningene. En mer inngående undersøkelse har vist at det i lerkeviklerpopulasjonen i de sveitsiske alper er to fysiologisk forskjellige typer av larver som blir benevnt som "den sterke" og "den svake" typen. "Den svake" typen er vanlig gjennom hele svingningsforløpet i populasjonen. Denne typen synes å kunne tolerere en mer begrenset næringsmengde og areal for sin aktivitet, og den er også mer tolerant mot virussykdom. På den annen side blir den lettere angrepet av parasittveps. "Den sterke" typen dominerer populasjonen en forholdsvis kort periode mens populasjonen er økende og frem til sammenbrudd. Den er mere svak for næringskonkurransen og overbefolkning og er betydelig mer mottakelig for virussykdom. Sannsynligvis bærer den med seg virus i latent form.

En gjennomgåelse av hvordan forholdet mellom de to typene utviklet seg i løpet av perioden 1949-56 vil gi oss en forståelse av ut-

viklingsforløpet gjennom en syklus (Fig. 25).

Mens populasjonen var lav i 1949, var "den svake" typen i overvekt. "Den sterke" typen, som er best tilpasset til å leve på et lavt populasjonsnivå, øker så i perioden frem til 1954 og dominerer populasjonen fullstendig. Parasittveps holder "den svake" typen i bakgrunnen. I 1953 og 1954 blir "den sterke" typen utsatt for stressfenomener og virussykdom og avtar katastrofalt i mengde, slik at den praktisk talt er borte i 1955. "Den svake" typen får da store fordeler, men er samtidig utsatt for en betydelig parasittisme, og populasjonen avtar. De to følgende år faller populasjonen ytterligere av samme årsak, men i 1958 er den så lav at parasittene ikke lengre kan være effektive fordi antallet av vertslarver er for lavt. Den drastiske reduksjonen av "den svake" typen blir så fulgt av en betydelig øking av "den sterke" typen, som da igjen bygger opp populasjonen.

10. Parasittvepsene hos lerkevikleren er, som vi forstår, ingen avgjørende faktor for regulering av populasjonen. Deres virkning kommer for sent til å kunne forhindre det høye populasjonsnivået. Når populasjonen kulminerer, er i følge Baltensweiler bare ca. 20% av de voksne larvene parasittert. Først på et senere trinn i populasjonens tilbakegang øker parasitteringsfrekvensen og kan nå 80%. Parasittenes rolle hos lerkeskuddvikleren er derfor bare den at de kan senke populasjonsstørrelsen ytterligere mens den er på et lavt nivå, og dermed utsette tidspunktet for et nytt toppår med en eller to generasjoner.

Det finnes i litteraturen kanskje bare en undersøkelse til foruten den refererte sveitsiske, som på samme måten analyserer populasjonsdynamikken hos en insektart. Det er de kanadiske arbeider over "spruce budworm", Choristoneura fumiferana, som i første rekke er ledet av Frank Morris, New Brunswick. Hans konklusjon når det gjelder parasittenes og rovdyrenes rolle under masseangrepene i Øst-Canada stemmer godt overens med resultatene fra Sveits. Parasittene og predatorerne kan ha betydning når populasjonen er lav, men har ikke evnen til å følge etter når gunstige klimaforhold gir vikleren muligheter for økt produksjon.



I et nettopp utkommet større arbeide over populasjonsdynamiske problemer hos edelgranlusen, Adelges nüsslini, påpeker Eichhorn at predatorene også der først gjør seg gjeldende når et masseangrep har brutt sammen av andre årsaker. Han antyder at predatorene kanskje allikevel har en viss betydning sammen med andre faktorer for å forhindre at et masseangrep bygges opp.

Fuglenes og mindre pattedyrs betydning som predatorer ved masseangrep av skadeinsekter har vært vurdert av mange, og oppfatningene er svært delte. Hovedinntrykket av de siste års mer omfattende undersøkelser faller sammen med de resultatene Altenkirch i 1968 har publisert etter 15 års undersøkelser i Tyskland hvor han har studert småfuglenes rolle under masseangrep av eikevikleren, Tortrix viridana, og frostmåleren, Operophtera brumata. I områder hvor han har hatt 40 fugleholker pr. hektar og fått frem gjennomsnittlig 19 kull pr. hektar, fant han at fuglene ikke var i stand til å stoppe og heller ikke synlig påvirke masseangrepene av de to insektartene.

Små pattedyr kan til en viss grad påvirke populasjonen av furubarveps og lerkebarveps ved å ta kokongene i jorden, men både Holling og Buchner, som arbeidet med problemene tillegger dem en liten rolle som regulerende faktorer.

#### PARASITTENES BETYDNING NÅR EN ART SLIPPER OVER TIL ET ANNET KONTINENT

Granbarvepsen, Diprion hercyniae, er naturlig utbredt i Europa hvor den i løpet av de siste 100 årene aldri har opptrådt i nevneverdige store mengder, selv om det er registrert en del mindre angrep. Omkring århundreskiftet kom denne arten over til Canada, og i 1930 ble det oppdaget store og alvorlige angrep på forskjellige granarter der. Den ble etter hvert et meget alvorlig skadedyr over de østlige delene av Nord-Amerika, og store forskningsprosjekter ble satt i gang for å klargjøre dens levemåte og finne metoder for å begrense skadene. Undersøkelser viste at fugler og en del insektpredatorer levde av barvepsen og at små pattedyr og smellerlarver ødela en betydelig del av kokongene i jorden, men dens naturlige fiender var ikke i stand til å for-

hindre masseangrepene.

I 1934 bestemte kanadiske entomologer seg for å innføre de parasittene som lever på granbarvepsen i Europa i håp om på den måten å få en faktor som kunne stabilisere arten på et nivå slik som i Europa. Av de mange parasittarter som ble innført mellom 1934 og 1939 er det lyktes å få 7 arter etablert, og to av disse, en kokongparasitt og en larveparasitt, øket hurtig i mengde og begynte å gjøre seg gjeldende i barvepspopulasjonen. I 1936 oppdaget man også i en laboratoriepopulasjon at larvene begynte å dø på grunn av en polyedervirus. Årsaken til at sykdommen kom i populasjonen er ikke kjent, men det er grunn til å regne med at den fulgte med en del importerte dyr fra Europa. Senere ble også sykdommen observert ute i skogen, og den spredte seg over store områder, og populasjonen av granbarveps begynte etter hvert å avta. I løpet av de siste 20 årene har populasjonen holdt seg med små svingninger på et forholdsvis lavt nivå. Inngående populasjonsstudier har blitt utført i New Brunswick siden 1938, og det finnes nå tilgjengelige data for 50 generasjoner gjennom en 25-års periode.

Neilson og Morris har i et arbeid fra 1964 summert opp det som er gjort og konkluderer med at både værforholdene og predasjon på kokongstadiet uten tvil er medvirkende årsaker til at antallet barveps har stabilisert seg, men disse to faktorene kan ikke sies å være ansvarlige for den hurtige senking som fant sted mellom 1938 og 1945. Alle tilgjengelige opplysninger indikerer at parasittvepsene og virussykdommen er de faktorer som er årsakene til sammenbruddet av angrepet og den videre regulering av individantallet på et meget lavt nivå som ligger under skadegrensen. De kunne vanskelig vurdere den relative rolle av parasittene og patogenene fordi de mente begge faktorer var i stand til å regulere barvepstettheten hver for seg. Neilson og Morris pekte på at kombinasjonen parasitter og virus dannet et nærmest ideelt regulerende kompleks for barvepspopulasjonen.

De kanadiske entomologenes arbeid med å redusere mengden av granbarveps ved å innføre parasittveps og anvende virus blir vanligvis sett på som et utmerket eksempel på hvordan biologisk

bekjempelse kan gjennomføres på en art som er innført til et område og blitt et alvorlig skadedyr. I litteraturen finnes også en rekke andre eksempler på at tilførsel av parasitter og rovdyr har fått en effektiv regulerende virkning på insektpopulasjoner som har utviklet seg eksplosivt fordi artene er sluppet over til nye områder hvor de naturlige fiendene manglet.

Kan vi så på grunnlag av de eksemplene og andre forskningsresultater som er lagt frem danne oss en oppfatning av parasittenes og predatorenes rolle som populasjonsregulerende faktorer? Et helt entydig bilde er det vanskelig å finne, og det kan være farlig å utforme generelle regler på grunnlag av det vi vet i dag, men visse konturer kan skimtes.

La oss først ta de artene som har vist evnen til en eksplosiv øking av populasjonen med visse mellomrom. Det gjelder flere insektarter som f.eks. lerkevikleren. Hos disse viser det seg at parasitter og rovdyr ikke makter å hindre populasjonen i å øke når fødselsraten av forskjellige grunner øker og at de neppe heller er den direkte årsaken til at antallet etter en tid bringes ned på et lavere nivå. De kan spille en viss rolle i siste delen av nedbrytingsfasen og mens populasjonen er lav, men som regulerende faktorer i den mening å hindre masseformering er de uten avgjørende innflytelse.

Hos mange arter derimot - kanskje de fleste - spiller de naturlige fiender sannsynligvis en større rolle. Vi kan få bevis for dette fra de eksemplene hvor artene får muligheten for å utvikle seg uten innvirkning fra parasitter og rovdyr slik som tilfelle har vært for granbarvepsen som er sluppet inn fra Europa til Nord-Amerika og en rekke andre insektarter som er sluppet inn til områder hvor deres predatorer mangler. I disse tilfellene økte populasjonene ganske betydelig. Først når predatorer fikk gjøre seg gjeldende, ble individtallet regulert til et lavere nivå.

En del litteratur som er nyttet ved utarbeidelsen

- Altenkirch, W. 1968. Vogelschutz und Eichenwickler (*Tortrix viridana* L.): Synökologische Untersuchungen der Kronenfauna eines Eichen-Hainbuchen-Waldes. *Z.ang.Zool.* 55, 1-69.
- Auer, C. 1961. Ergebnisse zwölfjähriger quantitativer Untersuchungen der Populationsbewegungen des Grauen Lärchenwicklers *Zeiraphera griseana* Hb. (= *diniana* Guénée) im Oberengadin (1949-60). *Mitt.schweiz. Anst. forstl.VersWes.* 37:175-263. (124; 125; 126; 127; 128; 130; 135)
- Bakke, A. 1968. Ecological Studies on bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) associated with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Norway with particular reference to the influence of temperature. *Meddr norske SkogforsVes.* 21: 441-602.
- Bakke, A. & Knudsen, P. 1967. An apparatus for studies on temperature-preferendum in insects. *Meddr norske SkogforsVes.* 23: 535-540.
- Bakke, A. & Lekander, B. 1965. Studies on *Hylobius abietis* L. II. The influence of exposure on the development and production of *Hylobius abietis*, illustrated through one Norwegian and one Swedish experiment. *Meddr norske SkogforsVes.* 20: 115-135.
- Baltensweiler, W. 1964a. *Zeiraphera griseana* Hübner (Lepidoptera: Tortricidae) in the European Alps. A contribution to the problem of cycles. *Can.Ent.* 96: 792-800. (124)
- Baltensweiler, W. 1966. The influence of climate and weather on population age distribution and its consequences. *Proceedings of the FAO symposium on intergrated pest control* 2: 15-24.
- Bovey, P. 1957. Beobachtungen über die letzte Lärchenwicklergradation in der Schweiz. *Verhandlungsbericht der Deutschen Gesellschaft für angewandte Entomologie* 14: 55-59.
- Christiansen, E. & Bakke, A. 1968. Temperature preference in Adults of *Hylobius abietis* L. (Coleoptera: Curculionidae) during Feeding and Oviposition. *Z. angew. Ent.* 62(1): 83-89.
- Eichhorn, O. 1968. Problems of the Population Dynamics of Silver Fir Woolly Aphids, Genus *Adelges* (= *Dreyfusia*), Adelgidae. *Z. angew. Ent.* 61 (2): 157-214.
- Francke-Grosman, H. 1965. Über Symbiosen von xylomycetophagen und phloeophagen Scolytidea mit holzbewohnenden Pilzen. *Holz und Organismen, Beiheft* 1: 503-522.
- Francke-Grosman, H. 1967. Ectosymbiosis in Woodinhabiting Insects. I "Symbiosis", Edited by S.Mark Henry. Vol. II. Academic Press, New York. London: 141-205.

- Geyspits, K.F. 1965. Photoperiodic and temperature reactions affecting the seasonal development of the pine moths *Dendrolimus pini* L. and *D. sibericus* Tschetw. (Lepidoptera, Lasio-campidae). Ent. review 44(1): 316-325.
- Graham, K. 1967. Fungal-Insect mutualism in trees and timber. A. Rev. Ent. 12: 105-125.
- Karlson, P. & Butenandt, A. 1959. Pheromones (ectohormones) in insects. A. Rev. Ent. 4: 39-58.
- Maksymov, J.K. 1959. Beitrag zur Biologie und Ökologie des Grauen Lärchenwicklers *Zeiraphera griseana* (Hb.) (Lepidoptera, Tortricidae) im Engadin 35(3): 277-315.
- Nordic Forest Entomologists' Research Group. 1962. Studies on *Hylobius abietis* L. I. Development and life cycle in the Nordic countries. Acta.ent.fenn. 17: 106 pp.
- Perttunen, V. & Boman, T. 1965: Laboratory experiments on the spontaneous take-off activity of *Blastophagus piniperda* (Col., Scolytidae) in relation to temperature and light intensity at different seasons of the year. Proc.XII.Int. Congr. Ent. London (1964) p.344-345.
- Popo, Ahmed. 1967. Vergleichend-ökologische Untersuchungen an verschiedenen Herkünften der Roten Kiefernbuschhornblattwespe *Neodiprion sertifer* (Geoffr.) (Hymenoptera, Diprionidae). Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Forstlichen Fakultät der Georg-August-Universität zu Göttingen in Hann. Münden.
- Rudinsky, J.A. & Vité, J.P. 1956. Effects of temperature upon the activity and the behavior of the Douglas-fir beetle. Forest Sci. 2: 258-267.
- Rudnew, D.F. 1965. Schutz der Wälder vor Schädlingen in der Ukraine. II. Teil. Anz. f. Schädli.k. Arg.38, h.9: 130-135.
- Sullivan, C.R. & Wallace, D.R. 1965. Photoperiodism in the development of the European pine sawfly, *Neodiprion sertifer* (Geoff.). Can.J.Zool. 43: 233-245.
- Sullivan, C.R. & Wallace, D.R. 1967. Interaction of temperature and photoperiod in the induction of prolonged diapause in *Neodiprion sertifer*. Can.Ent. 99: 834-850.
- Wallace, D.R. & Sullivan, C.R. 1966. Geographic variation in the photoperiodic reaction of *Neodiprion sertifer* (Geoff.). Can.J.Zool. 44: 147.

## FREMMEDE BARTRÆR OG SKADEINSEKTENE

Fremmede bartrær er i første rekke arter som ikke er naturlig utbredt i et område. Det kan være arter som er transportert langt fra sitt naturlige utbredelsesområde, som f.eks. de nord-amerikanske artene som flyttes til Europa, eller det kan være en art som bare flyttes korte avstander slik som f.eks. lerken i Nord-Europa eller granen fra Østlandet til Vestlandet. Men mellom-europeiske provenienser av gran kan også oppfattes som fremmede trær når de plantes i Norge.

De fremmede bartrærne kan bli angrepet av to forskjellige grupper av skadedyr. Det kan være slike som er knyttet til treet på dets hjemsted og har funnet veien til treet på dets nye voksested. Disse dyrene vil møte sitt vertstre i nye omgivelser. Klimaforholdene vil ofte være anderledes. Dette kan være en fordel enten for treet eller for skadedyret. Den øvrige fauna som er knyttet til treet vil vanligvis være fattig, og ofte er skadedyrets naturlige fiender ikke til stede. Hvis klimatiske forhold er til fordel for skadedyret eller svekker vertstreet, er mulighetene til stede for en øking av skadedyrpopulasjonen og dermed en øking av skadene på treet.

Den andre gruppen av skadedyr er slike som hører naturlig hjemme der hvor det fremmede treslag plantes. De har levd på nærstående arter og har gjort seg mer eller mindre gjeldende. Dersom det nye treslaget byr dyrene bedre næringsbetingelser enn de som allerede er på stedet, vil dyrene få bedre utviklingsmuligheter og deres betydning som skadedyr vil øke. Dyr fra den lokale fauna kan også få mer karakter av skadedyr dersom det fremmede treslag er mindre resistent mot de skader som dyrene påfører treet. Vi skal ta for oss en del eksempler og i første rekke holde oss til forholdene i Norge.

### S K A D E D Y R   S O M   H A R   F U L G T   T R Æ R N E   T I L D E R E S   N Y E   V O K S E S T E D

En rekke nordamerikanske bartrær er plantet i Nord-Europa. Mange har utviklet seg bra, og svært få skadedyr har fulgt med fra Amerika.

Noen få eksempler har vi allikevel. *Douglaslusa*, *Gilletteella cooleyi*, fulgte med douglas fra Canada til England i 1913. Den spredte seg fort til Skottland og Irland og ble funnet i Nederland i 1928. I 1930-årene spredte den seg i Mellom-Europa og ble registrert i Danmark i 1938. Først i 1960 ble den registrert i Norge hvor den nå finnes i douglas-plantninger langs hele sydkysten. Arten har liten betydning som skadedyr da den sjelden dreper vertstreet. Douglasfrøvepsen, *Megastigmus spermotrophus* er en annen nord-amerikansk art som har fulgt douglas til Europa, hvor den har fått en stor utbredelse. Andre, mere alvorlige, nord-amerikanske skogsskadedyr er ikke fulgt med.

De fremmede bartrær fra mer nærliggende geografiske områder har fått med seg en større del av sin skadedyrfauna. Dette gjelder i første rekke lerk. Allerede fra forrige århundre har vi flere registreringer av lerkabarveps *Pristiphora erichsonii* fra plantninger langs syd- og vestkysten, og i dag er arten funnet over det meste av landet og helt opp til Lofoten. Denne arten og dens to slektninger *Pristiphora wesmaeli* og *Pristiphora laricis* har en vel utviklet evne til å finne frem til vertstreet selv om dette vokser enkeltvis langt fra større bestand. Lerkabarlus, *Adelges laricis* og lerkeseckmøll, *Coleophora laricella*, har også fulgt med lerk til nye områder.

Selv om avstanden fra edelgranens hjemsted til Norge ikke er stor, er det få arter som har fulgt den nordover. På den annen side er edelgranlusa, *Dreyfusia nüsslini*, som har maktet dette, et relativt farlig skadeinsekt. I enkelte områder på Sørlandet har den drept unge plantninger, og i ytre og midtre fjordstrøk på Vestlandet har den gjort seg gjeldende som skadedyr.

Vår hjemlige furu er plantet på Island, hvor det opprinnelig ikke vokste barskog. Furubarlusa, *Pineus pini*, har funnet veien til disse plantninger og i mange tilfelle drept trærne helt. Som en følge av dette spiller denne furuarten i dag ingen rolle i skogreisningen i Island.

Det går frem av de eksemplene som er nevnt at det i første rekke er arter med god spredningsevne som foreløpig har fulgt sitt vertstre til nye områder. Barvepsene er gode flygere, og lusene

er så små at de kan bli fraktet med luftstrømmingene. Lusenes store formeringskapasitet er også en fordel for rask og effektiv spredning. Ingen biller eller sommerfugler har klart å følge vertstreet ved flytting over store avstander.

Dersom flyttingen skjer over korte avstander, f.eks. ved at et treslag plantes utenfor, men nær grensen av sitt naturlige utbredelsesområde, blir forholdene annerledes. Grana er i Mellom-Europa plantet flere steder vestenfor sitt naturlige område. Til slike områder vil granens skadedyrfauna lettere finne vegen. Noen av de alvorligste masseherjingene i Tyskland har nettopp funnet sted i slike områder. I Bayern har nonnen, Lymantria monacha snauspist store områder, og store skader er registrert etter herjinger av den lille granbarvepsen Pristiphora abietina i Sachsen. Årsakene til at skadedyrene formerer seg sterkt i disse områder mener man er treets fysiologiske tilstand. Vekstforholdene er ikke gode. Trærne blir nedsatt i livskraft, og dette gir insektene gode utviklingsmuligheter.

Her i landet har det også i lang tid foregått en bevisst flytting av granen til områder utenfor dens naturlige utbredelsesområde. På de fleste områdene av Vestlandet er granen et fremmed treslag. Det har vært foretatt en del undersøkelser for å finne ut om granens insektfauna på Østlandet har funnet vegen til Vestlandet. Undersøkelsene har vist at de fleste av de artene som er knyttet til kongler og frø også finnes over deler av Vestlandet, f.eks. grankonglevikleren, Laspeyresia strobilella, grankonglegallmyggen, Kaltenbachiola strobi og grankonglemøllet, Dioryctria abietella. Det samme er tilfelle med deres parasitter. Mange barkbiller og trebukker derimot er ikke påvist. Det gjelder viktige arter som granbarkbillene Ips typographus, Pityogenes chalcographus, Polygraphus poligraphus og Dendroctonus micans. Noen barkbiller som Cryphalus abietis, Hylastes cunicularius og Dryocetes spp. er påvist en del steder. Dette er pionerene blant granens barkbiller som også er påvist i andre plantninger utenfor det naturlige granområdet, f.eks. i Danmark, Nord-Tyskland og England. Det er bemerkelsesverdig for Vestlandet at ubarket grantømmer kan ligge i skogen hele sommeren uten at det blir angrepet av de barkbillene som alltid vil opptre der grana vokser naturlig. Den stripete



vedboreren, Trypodendron lineatum, vil derimot kunne opptre da den lever på furu over store deler av Vestlandet. Ingen masseangrep av sommerfugler eller barveps er registrert fra granplantninger vestpå.

S T E D E G N E   S K A D E D Y R   S O M   H A R   F U N N E T  
L I V S B E T I N G E L S E R   P Å   F R E M M E D E   B A R T R Æ R

Sitkagranen er det av våre fremmede bartrær som har vært mest utsatt for europeiske insekter. Treet har sin naturlige utbredelse i kyststrøkene på vestkysten av Nord-Amerika. Arten er i Europa hovedsakelig plantet i Nord-Vest-Europa, Tyskland, Danmark, De britiske øyer og Norge. I løpet av de siste 20-årene er treet angrepet av to insektarter som har ført til betydelig skade.

Kjempebarkbillen, Dendroctonus micans, har gjort seg bemerket særlig i Tyskland og Danmark. Billen angriper trærne fra de er 30 år og oppover. Angrepet foregår særlig i den nedre delen av stammen, og trærne vil dø etter hvert som larvegangene omringer stammen. Før sitkagranen kom til Europa var billen av helt underordnet betydning. Den levde i furu og vanlig gran, men opptrådte bare sporadisk. I sitkagran på Vestlandet er det ikke påvist angrep av kjempebarkbillen. En lignende situasjon har oppstått for sitkagranlusa, Liosomaphis abietinum. Den levde tidligere bare på gran hvor dens sug på nålene sjelden førte til synlige skader. Når den suger på sitkagran-nålene, vil disse lett ta skade og falle av slik at en betydelig avnåling finner sted. Angrepene oppstår særlig i kyststrøk med mild vinter, fordi lusene kan formere seg ved temperaturer ned mot 0°C og dermed starte utviklingen tidlig på våren. En del mindre angrep er registrert på vår syd- og vestkyst, men skaden har vært størst i Danmark, Tyskland og England.

En del andre graninsekter kan også leve på sitkagran. Dette gjelder granbarlus, Sacchiphantes abietis, granskuddvikler, Zeiraphera ratzeburgiana, og bartremidd, Paratetranychus ununguis. Angrepene av de to første har samme resultatet på sitka- som på vanlig gran, mens bartremiddens suging er mer skadelig for sitkagran fordi nålene lettere faller av etter angrepet.

På utenlandske bartrær som Abies-artene, Douglas og lerk er det ennå ikke påvist angrep av stedeagne insekter. Granen på Vestlandet blir i noen tilfelle utsatt for angrep av arter som primært foretrekker furu, men som kan leve på gran. I områder på Vestlandet hvor gran er plantet nær furuskog, kan en finne den skarptannede barkbillen, Ips acuminatus, på grantømmer. Dette er ikke registrert i områder hvor granen vokser naturlig.

Flere europeiske treslag som er plantet i Nord-Amerika blir sterkt angrepet av amerikanske insektarter. Vår vanlige gran, f.eks., er utsatt for angrep i toppskuddene av Pissodes-arter slik at de får et buskete utseende.

#### DE VIKTIGSTE SKADELIGE SKOGSINSEKTEGENES BETYDNING I FORSKJELLIGE DELER AV NORGE

---

Norge strekker seg fra syd mot nord over hele 13 breddegrader, fra ca. 58° til ca. 71° N.br. Det er også store vertikale forskjeller i landskapsbildet. Dette fører til at de klimatiske forholdene varierer sterkt. Som en følge av dette vil skogens og skogsinsektenes utbredelse bli forskjellig i de ulike landsdelene.

De klimatiske faktorene som spiller størst rolle for insektenes utviklingsmuligheter er: 1. Vekstperiodens lengde. Det vil si det tidsrom av året da temperaturen er over den grensen hvor utvikling er mulig. Denne aktivitetsgrensen er forskjellig for de forskjellige insektartene. 2. Vinterens minimumstemperaturer. Betydningen av denne faktor er sterkt avhengig av hvordan insektene overvintrer. Arter som overvintrer oppe i trærne er mer følsomme for kulden enn de som overvintrer i et isolert miljø, f.eks. under snøen. 3. Sommerens maksimumstemperatur. En del arter er avhengige av relativt høye temperaturer i perioder av sin livs- syklus, f.eks. for sverming. Dersom et område sjelden har høye maksimumstemperaturer, vil dette virke begrensende på slike arters utviklingsmuligheter. På grunn av de store klimatiske forskjeller mellom landsdelene og ulike klimakrav hos insektene vil klimaet i Norge begrense skogsinsektenes betydning som skadedyr i mange om-

råder.

Klimatiske og edafiske forhold bestemmer skogstrærnes utbredelse i vårt land og dermed næringsgrunnlaget for skogsinsektene. Utviklingsmulighetene blir bestemt både av skogens treslagssammensetning og av de vekstvilkår trærne har i området, men selvsagt i første rekke av vertstreet's utbredelse.

Skogsinsektene vil derfor ha forskjellig betydning som skadeinsekter i ulike deler av Norge. I dette avsnittet skal vi dele landet opp i forskjellige soner, vesentlig etter klimatiske skillelinjer og peke på de skadeinsekter som er aktuelle eller potensielle faremomenter for levende skog eller skogproduktene i de forskjellige sonene. En slik geografisk inndeling vil måtte bli skjematisk og grensene meget diffuse. Det kan også diskuteres hvilken soneinndeling som er den beste.

#### S Y D K Y S T E N   A V   S Ø R - O G   Ø S T L A N D E T

Dette området er karakterisert ved milde vintre som følge av den nære kontakten med havet. Vekstperioden er relativt lang og somrene varme. Innenfor området finner vi de stedene i Norge hvor det er flest solskinnsdager om sommeren og maksimumstemperaturene kan bli relativt høye. Solstrålene skaper gunstige mikroklimatiske forhold for de varmekrevende artene.

Skogene langs kysten er sterkt preget av de varmekjære lauvtrærne som en oftest finner blandet sammen med gran og furu. Eik dominerer i den sydligste delen av området, men andre treslag som ask, alm og delvis bøk er mer vanlig på Syd-Østlandet. På enkelte steder, særlig ved foten av sydvendte skråninger og fjellknauser med god jord, kan det også vokse grupper av lind.

I området finner vi en rekke skogsinsekter med utpreget sydlig utbredelse.

De varmekjære lauvtrærne har sin egen fauna av barkbiller og trebukker. På eik finner vi eikesplintborer, Scolytus intricatus, vanlig utbredt, sammen med eikebarkbukk, Plagionotus arcuatus og eikepraktbille, Chrysobothris affinis. Disse kan være meget

vanlige på ubarket eiketømmer som blir liggende i skogen gjennom sommeren. Ask blir angrepet av flekket askebarkbille, Hylesinus fraxini og alm av almsplintborer, Scolytus laevis. På lind kan vi finne de to små barkbillene Ernoporus tiliae og Ernoporus caucasicus. Av bladetende insekter er særlig eikevikleren, Tortrix viridana, av betydning. Den opptrer med masseangrep i eikeskogen på Sørlandet med ca. 10 års mellomrom og skadene kan være store. Alt tyder på at den har utmerkede utviklingsbetingelser og at klimaet ikke virker begrensende. På flere av lauvtrærne kan det også oppstå masseangrep av frostmålere, i første rekke de store frostmålerne Erannis defoliaria og Erannis aurantiaria. Selv om disse artene også kan leve på bjørk og osp, er det tydelig at de har en sydlig utbredelse i Norge og hovedsakelig finnes i kystområdene i syd.

Faunaen på gran og furu har også flere sydlige innslag. En del barkbiller finnes hovedsakelig i dette området i Norge, f.eks. Pityogenes trepanatus og Hylastes attenuatus, og der er trebukkene Crioccephalus rusticus og Spondylus buprestoides mest vanlig. Av sommerfugler som har vist evne til å opptre med masseangrep i Europa finner vi nonnen, Lymantria monacha. Den er registrert fra flere steder i de ytre kyststrøkene, men rapporter om større angrep foreligger ikke. Furuskuddvikleren, Evetria buoliana er også begrenset til disse strøkene. Som tidligere nevnt er dens utbredelse i Norge sannsynligvis begrenset av vinterkulden, da dens larve overvintrer i knoppene og fryser ved temperaturer under ca.  $-21^{\circ}\text{C}$ . Vanlig furubarveps, Diprion pini, synes å være mest vanlig i kyststrøkene her i landet. Den er ellers hovedsakelig et mellomeuropeisk skadeinsekt. Lerkeplantninger på Lista har vært sterkt angrepet av stor lerkebarveps, Pristiphora erichsonii. Et betydelig angrep pågikk i årene 1906-07.

#### LAVLANDSSKOGENE I ØST- OG SØRLANDETS INNLAND

Dette området strekker seg fra kystskogbeltet og innover i dalene til opp mot 400-500 m.o.h. Vintertemperaturen kan være lav, mens sommeren kan ha høye maksimumstemperaturer. Vekstperioden er middels lang etter norske forhold. Barskogene dominerer, men lauv-

skog, særlig av bjørk, osp og or, kan være innblandet. En del av de varmekjære artene kan også forekomme på varme lokaliteter. Barskogene kan være relativt ren gran eller furu, men oppblanding av begge treslag er også vanlig.

Lauvskogen har ingen utpregede karakterskadeinsekter, mens barskogen har en meget rik insektfauna. På granen finner vi granbarkbillen, Ips typographus, meget vanlig. Det samme er tilfelle med den lille granbarkbillen, Pityogenes chalcographus, og stripete vedborer, Trypodendron lineatum. Disse artene kan føre til store skader på ubarket grantømmer som lagres i skogen. Skader av furubukk, Monochamus sutor og granbarkbukkene Tetropium spp. vil også være vanlig på slikt tømmer. Faren for angrep av granbarkbillen på levende skog bør en være oppmerksom på etter stormfelling eller andre naturkatastrofer. Arten har bare en årlig generasjon. På ubarket furutømmer finnes liten margborer, Blastophagus minor, sammen med rundtannet barkbille, Orthotomicus proximus. Stor margborer, Blastophagus piniperda, er allikevel her, som ellers i landet, den vanligste barkbillen på furu.

En del nål-etende arter har hatt masseangrep i området. På Ringesrike har nordlig granbarveps, Pristiphora subarctica hatt betydelige masseangrep i en periode fra 1939 til 1949 med så store tilveksttap for skogen at produksjonen ble vesentlig nedsatt. I årene omkring 1955 var det også betydelige skader på granskudd og kongleanlegg av rustrød granskuddvikler, Zeiraphera ratzeburgiana.

Furuen har i dette område flere potensielle nål-etende skadeinsekter. Furuspinneren, Dendrolimus pini, blir stadig funnet sporadisk flygende. I en periode fra 1902-04 hadde den masseherjinger ved Elverum, hvor også 20 000 mål skog ble rasert i årene 1812-16. Den har også opptrådt i masser i det indre av Aust-Agder. Angrepene ved Elverum er de største furuspinnerangrep som er kjent fra Norden. De andre to farlige nål-etende sommerfuglene på furu, furufly, Panolis flammea, og furumåleren, Bupalus piniarius, finnes også i skogene, men av disse er det ikke registrert masseangrep i Norge. Fra Sverige, derimot, foreligger det meldinger om betydelige angrep. Rød furubarveps, Neodiprion sertifer, har med visse års mellomrom masseangrep i distrikter innenfor området. Det er særlig på steder med svake boniteter. De siste årene har angrep vært

rapportert fra flere steder i indre Østfold og Aust-Agder.

F J E L L S K O G   I   S Ø R - N O R G E

Dette området, som strekker seg fra 400-500 m.o.h. og opp til skog-grensen danner en lite markert grense mot lavlandsskogene på grunn av de topografiske forhold i Syd-Norge. Innenfor korte avstander kan vi finne både fjellskog og lavlandsskog fordi dalene danner forsenkninger i et høyere liggende fjellplatå. En invasjon av insektarter fra det ene til det andre område foregår derfor stadig.

Klimaet i området er preget av kald vinter, men først og fremst av den korte vekstsesongen. Gran og furu dominerer skogene bortsett fra det øvre beltet som hovedsakelig består av bjørk.

Mange av de samme skadeinsektene som finnes i lavlandet, opptrer også i fjellskogen, men en del nye arter med nordlig utbredelse kommer til.

På ubarket grantømmer opptrer den relativt store Hylurgops glabratus, en nær slektning av den bleke barkbillen Hylurgops palliatus. På furutømmer finnes ikke den lille margboreren, men den skarptannede barkbillen, Ips acuminatus, er meget vanlig i de tynnbarkedede delene av stamme og greiner.

Masseangrep på barskogen forekommer sjelden i disse strøkene. Men i 1968 er det påvist betydelige skader på siste årsskudd av furu i høyder over 600 m.o.h. ved Dombås, Lesja, Tolga og Femunden etter angrep av furubarvikleren, Zeiraphera diniana. Arten er tidligere funnet i høyere distrikter ved Atna. I Sveits har den omkring hvert 10. år masseangrep i lerkeskogen over 800 m.o.h., og er der tydeligvis best tilpasset forholdene i høyere distrikter. I Sverige, ved grenseområdene mot Norge på høyde med Trøndelag, har det foregått masseangrep av liten furubarveps, Diprion pallipes. Den eter på ungfuru som kommer opp på store brann- eller hugst-flater og hindrer dermed ny skog i å komme opp.

Bjørkeskogen i fjellområdene blir med bestemte mellomrom, ca. hvert 10. år, angrepet av fjellbjørkmåleren Oporinia autumnata. Når avløvingen blir sterk tre år på rad, vil trærne kunne dø. Klimaforholdene i fjellskogbeltet kan bli påvirket gjennom de sterke an-

grepene, og i Finland er det påvist at skoggrensen i visse distrikter i nord er senket som en følge av angrepene.

Undersøkelser av grankonglenes skadeinsekter i Norge de siste 15 årene tyder på at de to viktigste artene, grankonglegallmyggen, Kaltenbachiola strobi, og grankonglevikleren, Laspeyresia strobilella, opptrer i størst mengde i høydelagene 400-600 m.o.h. I disse høydelagene har det vært meget sterke angrep som har redusert frøhøsten vesentlig.

### V E S T L A N D E T S   S K O G O M R Å D E R

Klimaforholdene i skogområdene på Vestlandet er forskjellig i de ytre kyststrøkene og i de indre fjordarmene. De ytre kyststrøkene er karakteristiske ved mild vinter, lang vegetasjonsperiode og relativt kjølige somre. Nedbøren i ytre strøk er betydelig høyere enn gjennomsnitt for landet. Innover langs fjordarmene forandrer klimaet seg mer i retning av Sørlandsklima. Nedbøren avtar, sommer-temperaturen stiger, og vintrene blir kaldere. Vestlandet er skogfattig. Langs fjordarmene kan vi finne en del furuskog som på gode boniteter kan gi utmerket tømmer. Lengre oppe mot fjellet er et lauvskogbelte hovedsakelig av bjørk, or og rogn. Naturlige skoger av gran finnes bare ved Voss. I løpet av det siste århundre er det plantet mye gran og en rekke andre fremmede bartrær på Vestlandet. Sitkagran er særlig plantet i ytre kyststrøk og forskjellige Abies-arter flere steder.

Furuen har en rik barkbillefauna. Alle de vanligste artene fra Østlandet finnes, f.eks. begge Blastophagus-artene, de to Pityogenes-artene og skarptannet barkbille, Ips acuminatus. Furutømmer som ligger ubarket i skogen utover sommeren blir derfor som regel sterkt angrepet av barkbiller og dermed blåvedsopper, fordi begge de viktigste overførerne av blåvedsopper, Blastophagus minor og Ips acuminatus, finnes. Margborer-angrep på levende skog har ført til Kgl. resolusjon med forbud mot lagring av ubarket tømmer. Grantømmer som avvirkes i de eldre plantningene blir derimot ikke angrepet i nevneverdig grad. Granbarkbilleren, Ips typographus, er ikke påvist på Vestlandet. Slike arter som kan leve på både gran og furu,

f.eks. blek barkbille, Hylurgops palliatus og stripet vedborer, Trypodendron lineatum, kan angripe grantømmeret. De lever ellers på furu på Vestlandet. Furubiller som f.eks. Blastophagus piniperda, og Ips acuminatus er i noen tilfelle også påvist på grantømmer i Sogn. Hovedregelen er allikevel at grantømmeret kan ligge i skogen ubarket hele sommeren uten å få alvorlige skader av insekter. Ved Voss, hvor granen er naturlig utbredt, finnes noen av dens barkbiller, f.eks. liten granbarkbille, Pityogenes chalcographus og dobbeltøyet barkbille, Polygraphus poligraphus. Ubarket grantømmer vil der bli angrepet hvis det lagres i skogen gjennom sommeren.

Gransnutebillen, Hylobius abietis, har gjort betydelig skade i granplantningene på Vestlandet der granen plantes på steder hvor det tidligere vokste furu. Populasjonen av billen har vært høy både i Hardanger og Sogn, og det er viktig å være nøye med bekjempelsestiltakene.

En del nål-etende insekter kan angripe furu. Furuspinneren, Dendrolimus pini, har opptrådt i indre Sogn med masseangrep i 1901-04 og i 1935. Den finnes over hele Vestlandet. Rød furubarveps, Neodiprion sertifer, og til dels også vanlig furubarveps, Diprion pini, finnes også over hele området og kan forårsake store skader både på småtrær og i stor skog. I Gaupne i Sogn var det betydelige angrep av Neodiprion sertifer i første delen av 1960-årene. Furubarvepsene har vært særlig plagsomme i plantninger på Syd-Vestlandet hvor angrepene har vært så vanlige at de regnes som en barnesykdom trærne må gjennom. Det er nevnt i et annet kapittel at de fremmede bartrærne av slekten Abies på Vestlandet er angrepet av edelgranlusa, Dreyfusia nusslini. Angrepene er særlig sterke i indre strøk. I ytre strøk blir sitkagranen lett angrepet av sitkagranlusa, Liosomaphis abietina, mens kjempebarkbillen, Dendroctonus micans, som har angrepet sitkagranen i Danmark, ikke er påvist på Vestlandet. Grangallelus, Sacchiphantes viridis, og lerkebarlus, Adelges laricis, har opptrådt i plantninger i Sogn der gran og lerk er plantet sammen.

Lauvskogen blir ofte sterkt angrepet av forskjellige frostmålere og bladbiller. Litteraturen gir mange rapporter om slike angrep, men få opplysninger om hvilke arter som er ansvarlige for angrepene.



Mange av artene er polyfage og kan angripe både bjørk, rogn, hassel, osp og or, mens andre særlig angriper ett av disse treslag. Slike angrep er særlig vanlig i lauvskogliene langs fjordarmene på Nord-Vestlandet. Fra et skoglig synspunkt er skadene av liten betydning. På felter hvor en har plantet gran kan avlauvingen tvert i mot være en fordel fordi en slipper å rydde bort lauvkrattet.

#### T R Ø N D E L A G   O G   H E L G E L A N D

Klimaforholdene i dette området varierer betydelig. Det finnes alle overganger fra kystklima i ytre strøk av Sør-Trøndelag med milde vintre og kjølige somre til innlandsklima i høyere strøk ved Røros og langs grensen til Liene. Granen dominerer i barskogen. Nordgrensen for dens utbredelse følger områdets nordgrense. Større arealer med furu er sjelden bortsett fra i den sørligste delen. Or er et vanlig lauvtre i lavlandet, mens bjørkebeltet danner grense mot høyfjellet. De viktigste barkbillene på gran er til stede i området. Granbarkbillen, Ips typographus, er meget vanlig helt opp mot granens nordgrense, og den, sammen med stripete vedborer, Trypodendron lineatum, vil lett angripe ubarket gran-tømmer som lagres i skogen om sommeren. Fra enkelte områder i Nord-Trøndelag er det meldt om angrep av viklere som eter nåler. Liten granbarvikler, Semasia nanana, hadde masseangrep i Snåsa og Namdalen i 1913-15 og flere steder i Sør-Trøndelag i 1932. Ellers er angrep på levende skog ikke vanlig i dette området. Bjørkeskogen derimot blir sterkt angrepet av fjellbjørkmåler, Oporinia autumnata ca. hvert 10. år. Grankonglene i Trøndelag og Helgeland blir sterkt utsatt for angrep av grankonglevikleren og grankonglegallmygg. I enkelte år har skadene vært så store at Statens Skogfrøverk ikke har kjøpt kongler fra flere områder.

#### N O R D - N O R G E

Dette området omfatter den nordligste delen av Norge, fra granens nordgrense i Helgeland. Størstedelen av skogen ligger nord for polarsirkelen, og klimaet har arktisk preg. Vekstperioden er kort. Vintertemperaturen i indre strøk kan bli meget lav, mens kyststrøkene blir påvirket av havet som modifiserer de arktiske luft-

strømningene. Sommertemperaturen kan bli høy i enkelte perioder av juni-juli, særlig i indre distrikter. Landsdelen er skogfattig, men det vokser bra furuskog langs enkelte fjordarmer og i innlandsdalene. Skoggrensen er lav, og bjørkeskogen utgjør grensebeltet. Furutømmeret i Troms og Finnmark blir angrepet av Blastophagus piniperda, Ips acuminatus og tolvtannet barkbille, Ips sexdentatus. Den sistnevnte er typisk for områder nord for polarsirkelen i Skandinavia, hvor den er meget vanlig. Furutømmer som lagres ubarket i skogen gjennom sommeren er derfor utsatt for barkbilleangrep. Angrep av insekter på furubaret er ikke rapportert fra Nord-Norge. Bjørkeskogen blir derimot sterkt angrepet av fjellbjørkmåleren, Oporinia autumnata, med samme intervaller som i fjellskogen i Syd-Norge. I Nord-Norge går angrepene helt ned til kysten og kan bli meget kratige. Lerk har vært forsøkt plantet bl.a. i Lofoten. Et 20-årig lerkebestand ble drept etter angrep av stor lerkebarveps, Pristiphora erichsonii, i årene 1954-56.

I Fig. 26 er det vist områder av Norge hvor masseangrep av forskjellige skogsinsekter har funnet sted i løpet av det siste hundreåret.

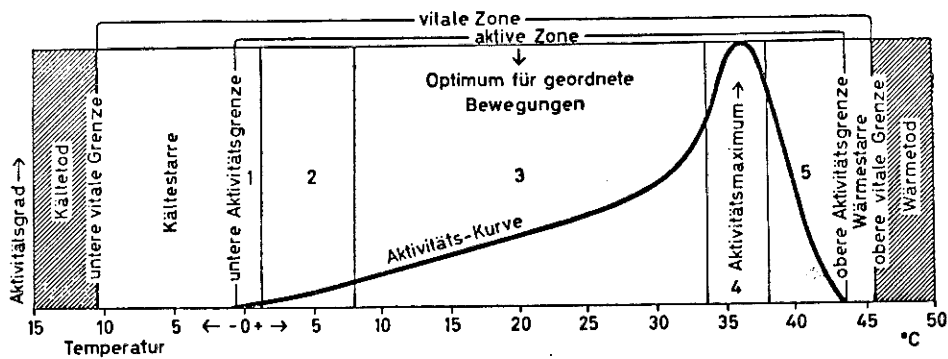


Fig. 1. Aktivitetssoner og aktivitetskurven for egglarver av Lymantria monacha (Schwerdtfeger 1963)

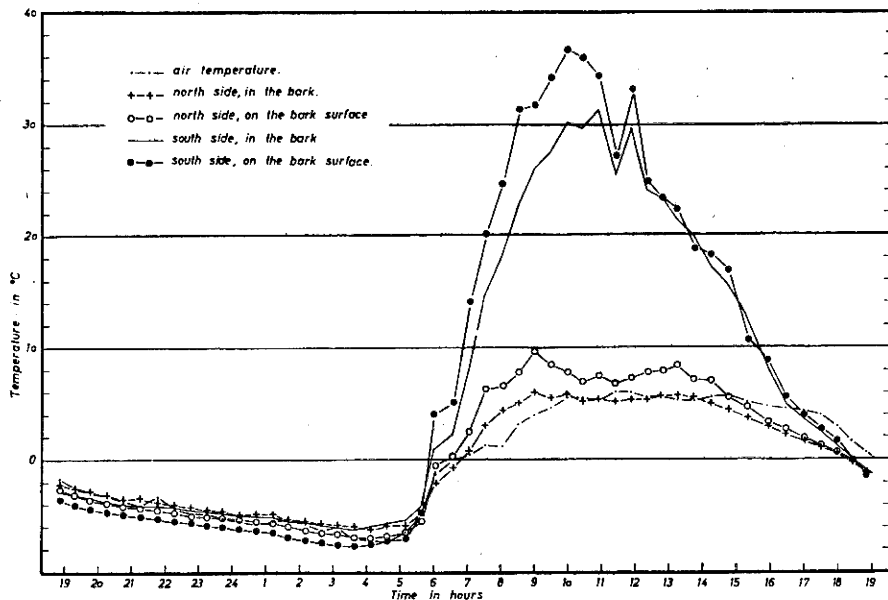


Fig. 2. Lufttemperatur og barktemperaturer ved overvintringsstedet for Blastophagus piniperda på en furustamme 20 cm over bakken under snøsmeltingen 21-22 april. (Bakke 1968)

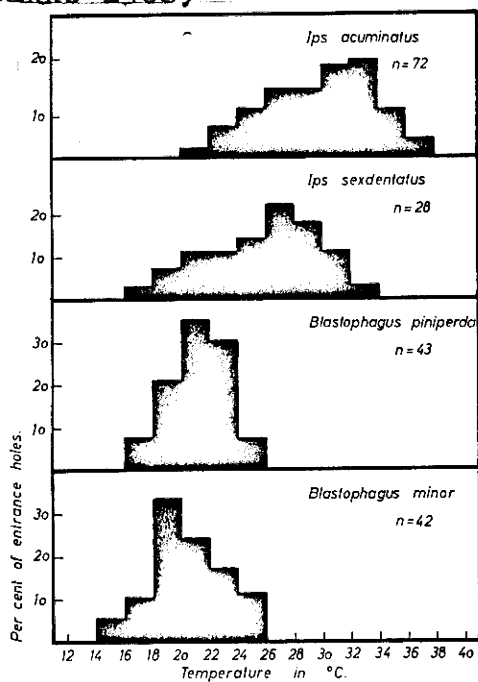


Fig. 4.

Fordelingen av innboringshuller hos fire barkbiller i et temperaturorgel med konstant temperatur. (Bakke 1968)

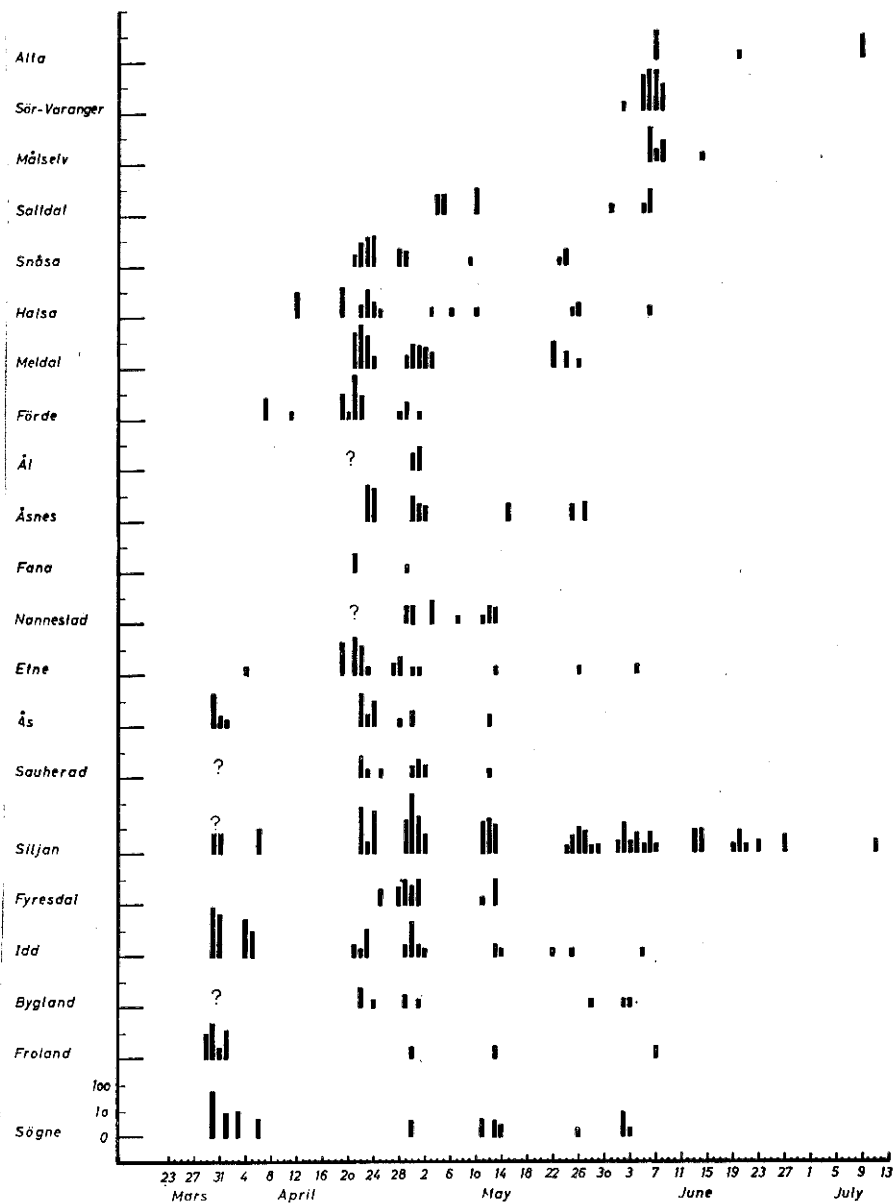


Fig. 3. Svermetiden for Blastophagus piniperda i forskjellige deler av Norge i 1965. (Bakke 1968)

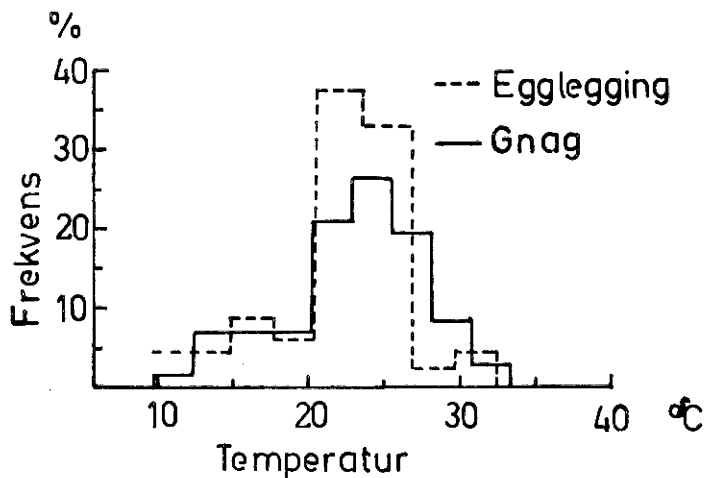


Fig. 5. Fordelingen av gnag- og eggleggingsintensiteten hos Hylobius abietis i et temperaturorgel. (Utarbeidet etter Christiansen og Bakke 1968)

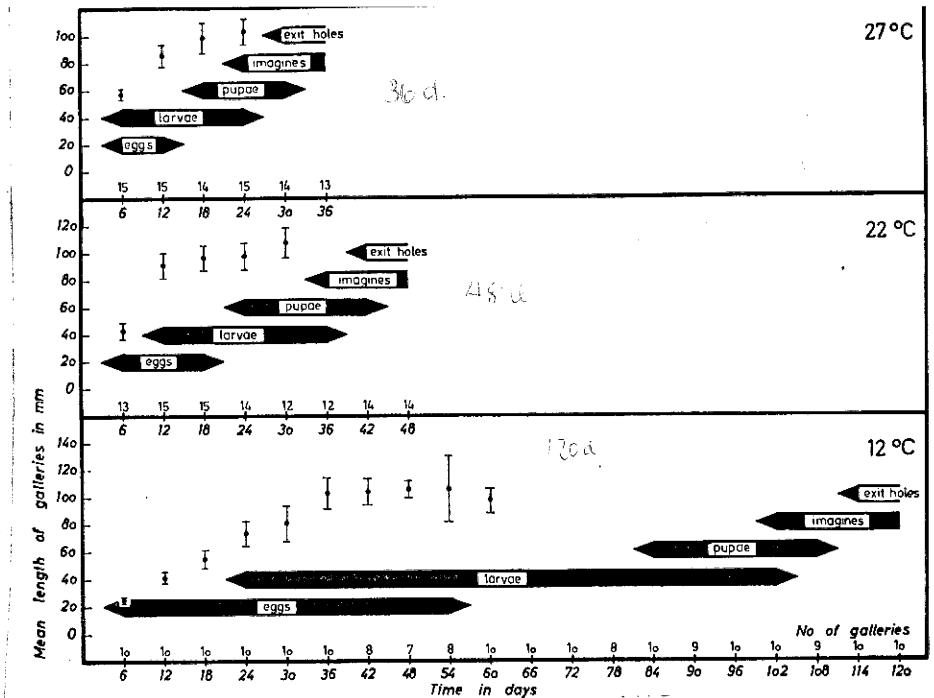


Fig. 6. Utviklingsforløpet og middellengden av morganger hos Blastophagus piniperda ved forskjellige konstante temperaturer. (Etter Bakke 1968.)

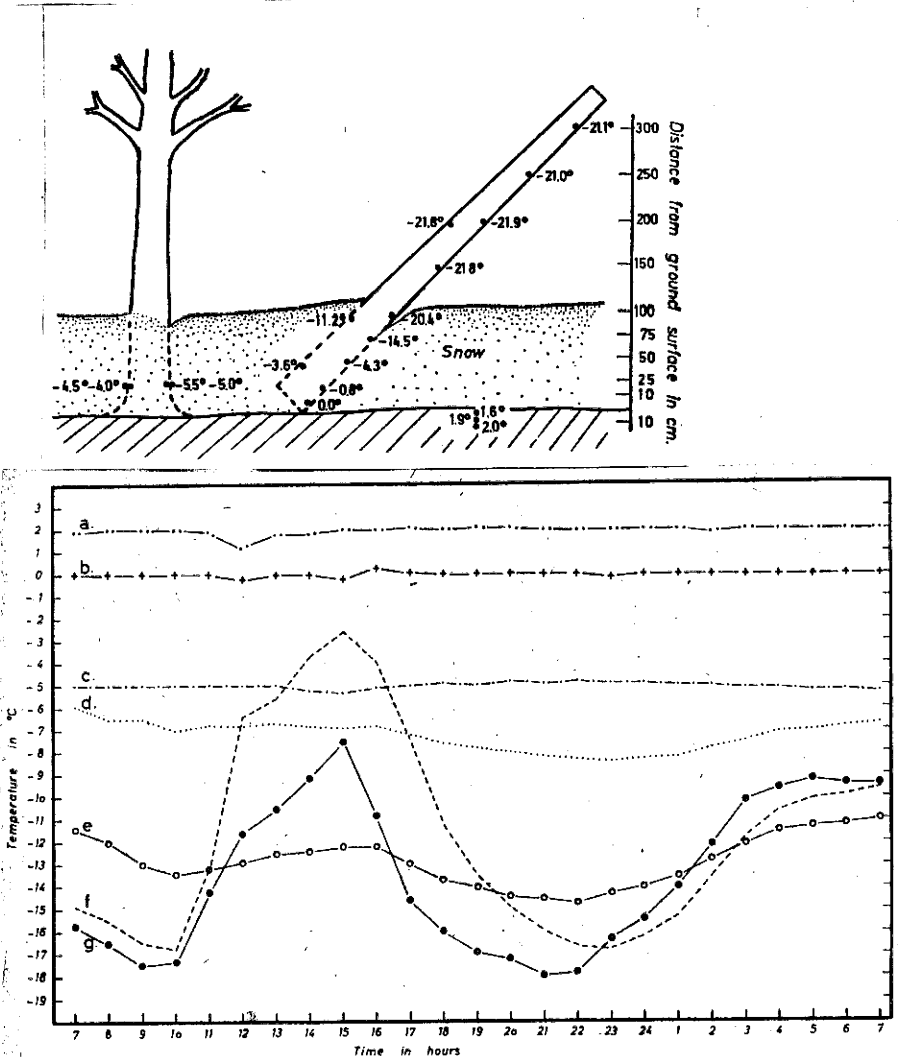


Fig. 7.

a. Temperaturen på stedet hvor barkbillen overvintrer. Eksemplet skriver seg fra Kongsberg kl. 05.00. 25 januar 1967.

b. Temperaturkurvens forløp det samme sted, 27-28 januar 1967 (Bakke 1968).

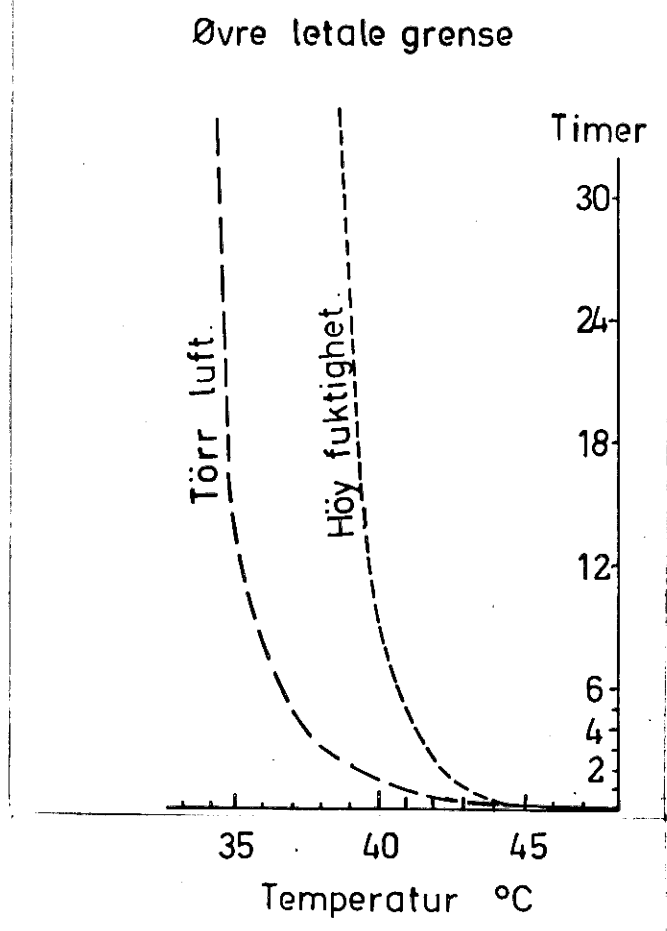


Fig. 8. Övre temperaturgrense hos Dendroctonus pseudotsuga. Rudinsky og Vite 1956

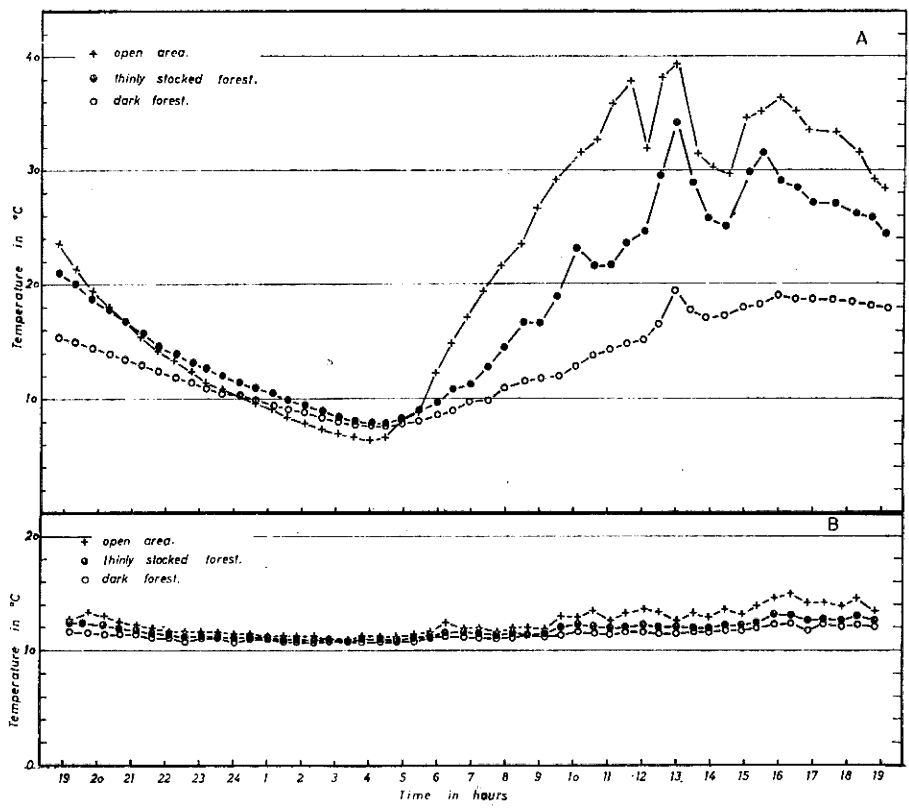


Fig. 9. Temperaturer under barken av tykkbarkedede furustokker orientert nord-syd i forskjellige eksposisjoner. A viser et døgn med klarvær og B et døgn med over-skyet vær. (Bakke 1968)

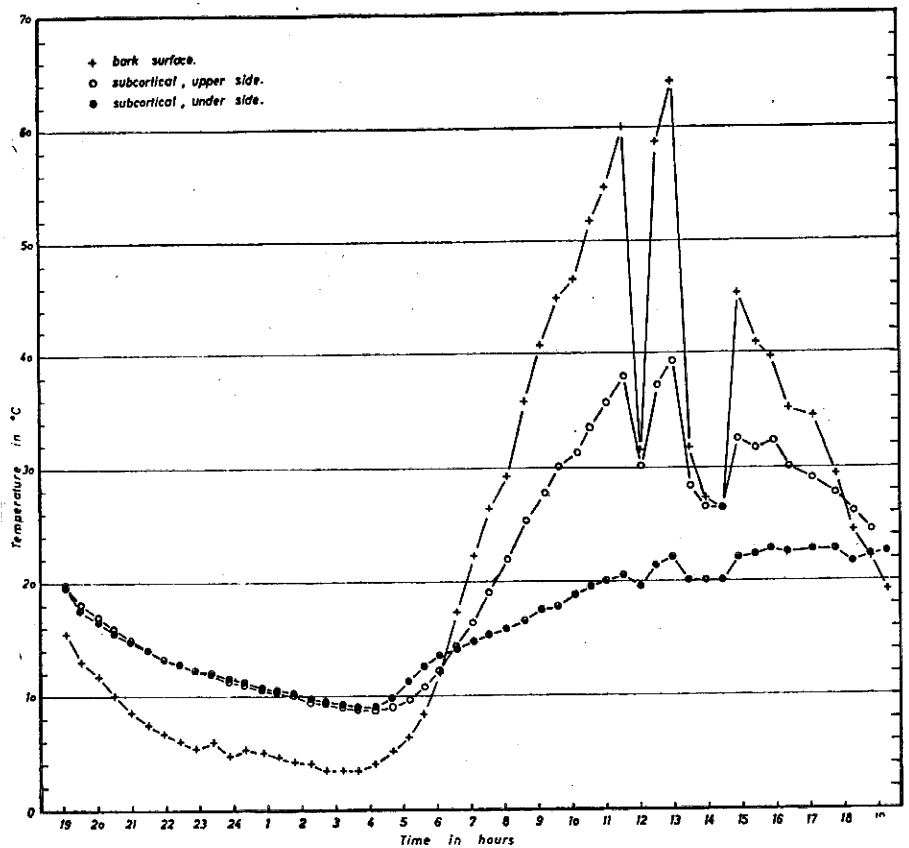


Fig. 10. Temperaturer utenpå og under barken av en tykkbarket furustokk et klart døgn. Stokken lå orientert øst-vest på en åpen flate. (Bakke 1968)

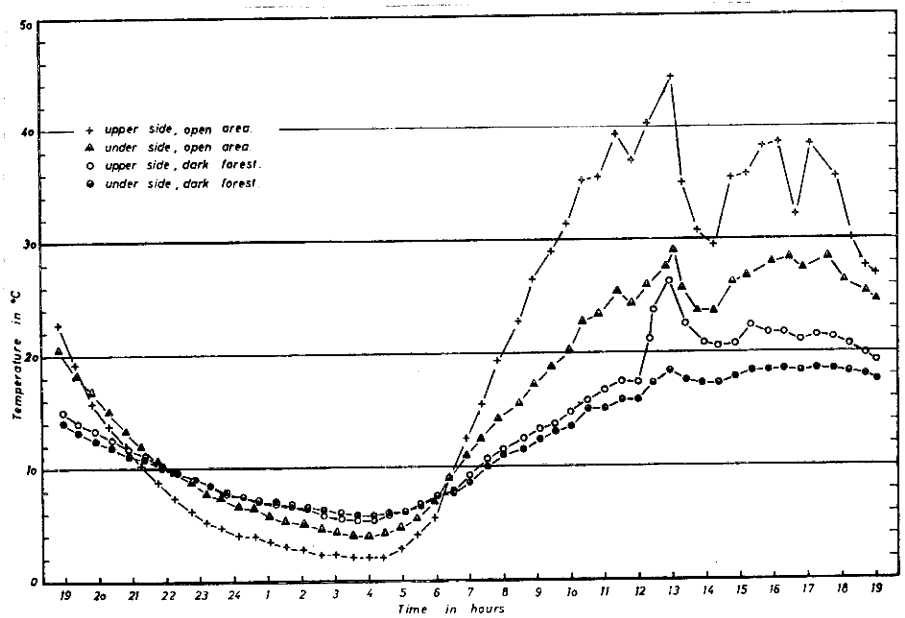


Fig.12. Temperaturer under barken på over- og undersiden av tynnbarkedede furustokker som lå lagret i tett skog og på åpen flate. (Bakke 1968)

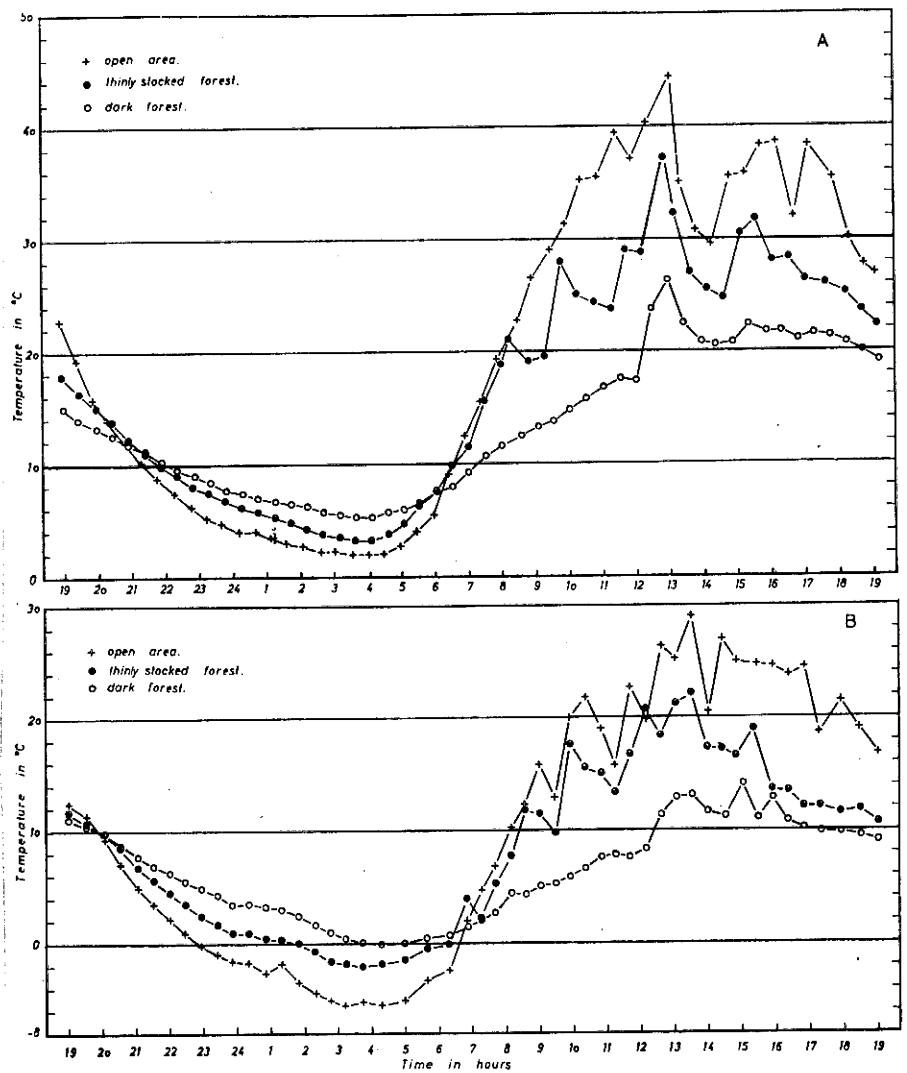


Fig.11. Temperaturer under bark av tynnbarkedede furustokker som lå orientert nord-syd ved forskjellige eksposisjoner. A viser et døgn med varmt klart vær, mens B viser et døgn med kaldt klarvær i mai-juni (Bakke 1968)

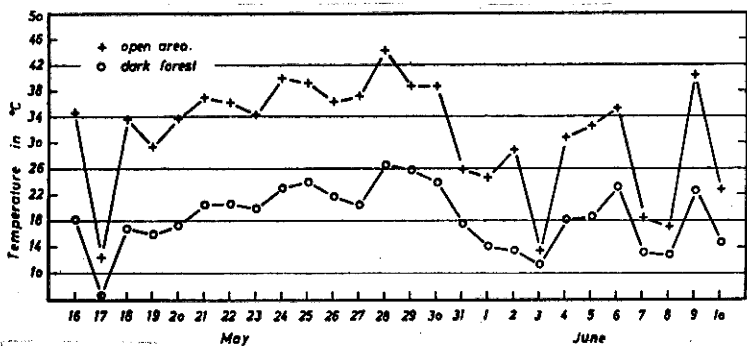


Fig.13. Maksimumstemperaturer under barken på oversiden av tynnbarkedede stokker som lå på åpen flate og i en mørk skog i perioden 16. mai til 10. juni. (Bakke 1968)



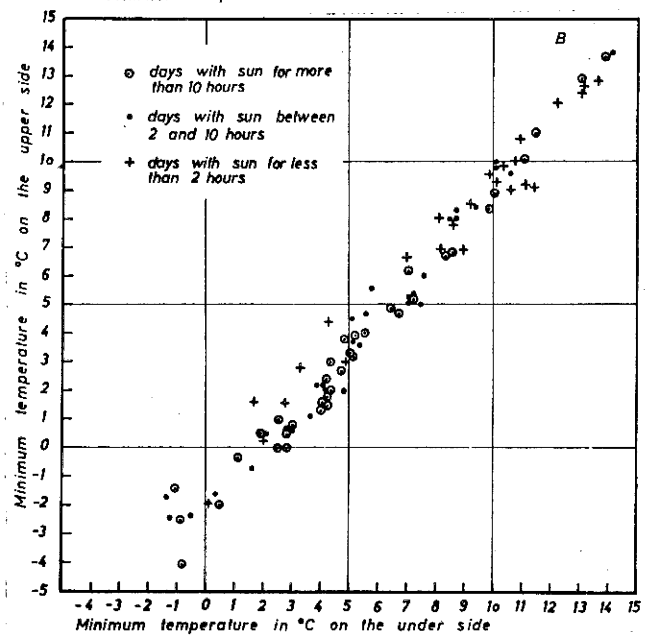
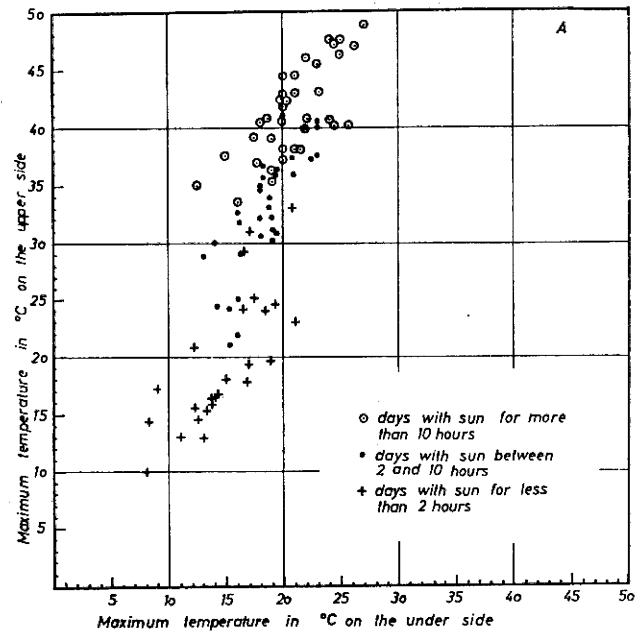


Fig.14.

Forholdet mellom maksimum (A) og minimum (B) temperaturer under barken på over og undersiden av en tynnbarket furustokk som lå ut-satt for solstråling på en åpen flate. (Bakke 1968).

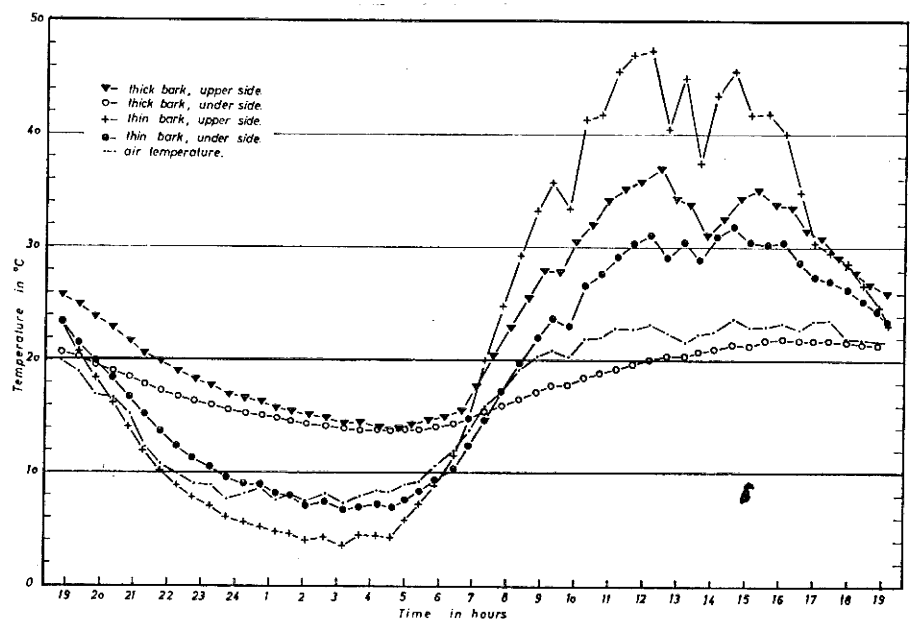
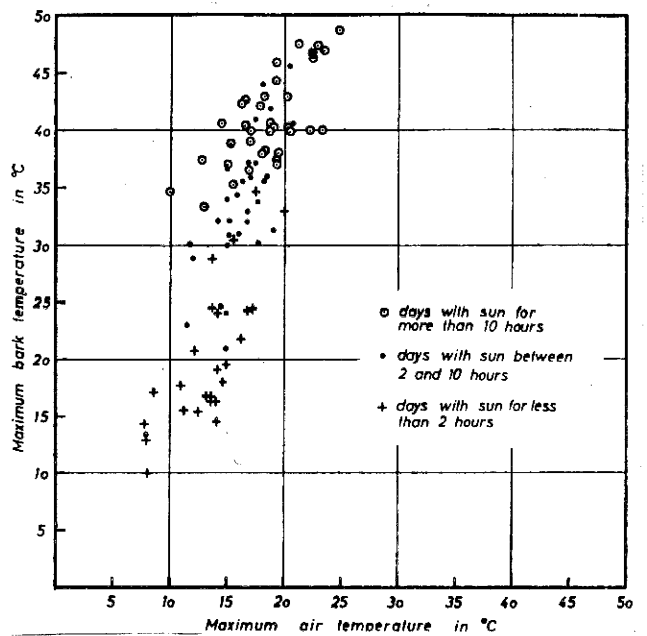
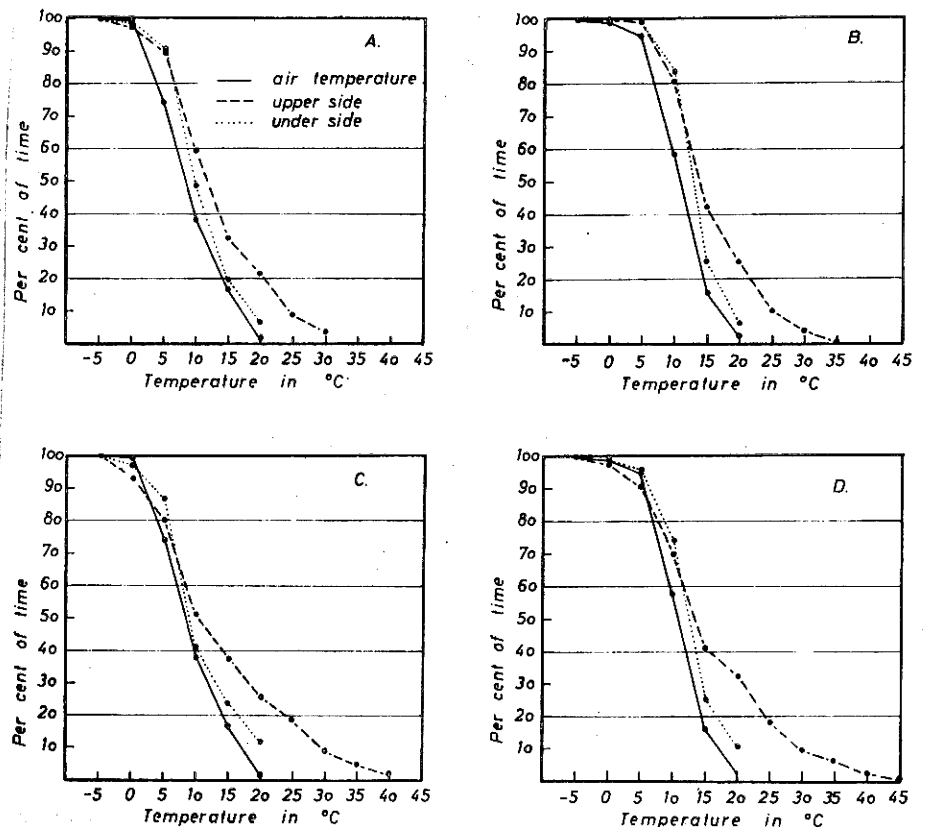


Fig.15. Lufttemperaturer og temperaturer under barken, på over- og undersiden av en tykk- og en tynnbarket furustokk fra en åpen flate. Juli 1965. (Bakke 1968)



**Fig.16.** Forholdet mellom maksimum lufttemperatur og maksimumtemperatur under barken av en tynnbarket furustokk fra en åpen flate. Målingen er foretatt i perioden 5. mai til 5. august. (Bakke 1968)



**Fig.17.** Prosent av tiden i mai og juni med lufttemperaturer og noen barktemperaturer over bestemte grenser.  
 A. Tykkbarket furustokk, oversiden i mai.  
 B. Den samme i juni.  
 C. Tynnbarket furustokk, oversiden i mai.  
 D. Den samme i juni  
 (Bakke 1968).

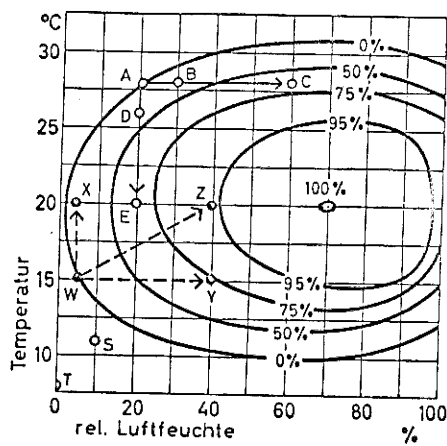


Fig.18.

Prosent overlevende egg av Dendrolimus pini ved forskjellige kombinasjoner av temperatur og relativ fuktighet. (Schwerdtfeger 1963)

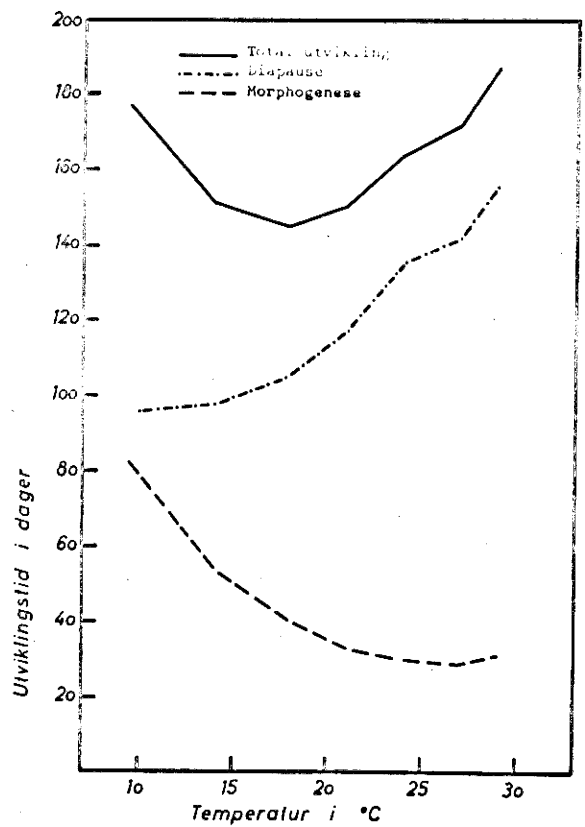


Fig.19

Den totale utviklingstiden og varigheten av morphogenesen og diapausen for kokongstadiet ved ulike temperaturer hos en jugoslaviske populasjon av Neodiprion sertifer. (Etter Popo 1967)

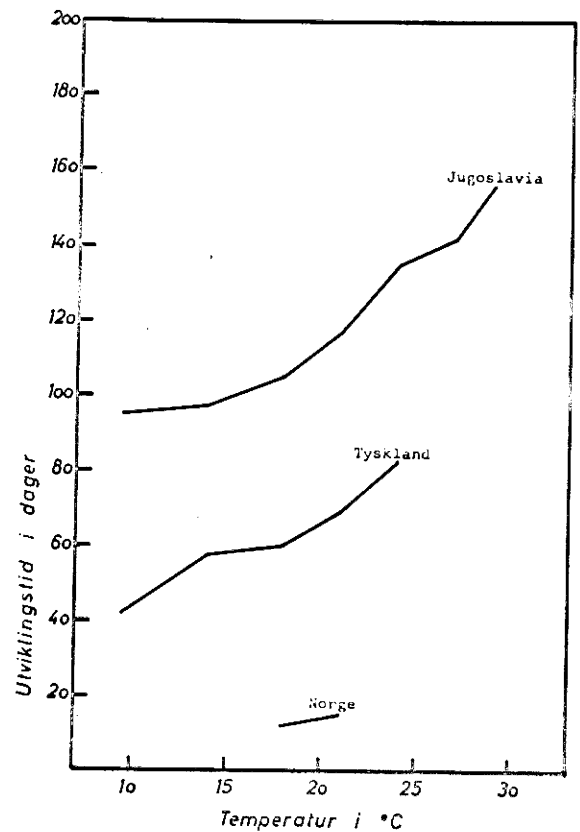


Fig.20

Diapausens varighet ved ulike temperaturer hos prepuppestadiet av Neodiprion sertifer fra Jugoslavia, Tyskland og Norge. (Etter Popo 1967)

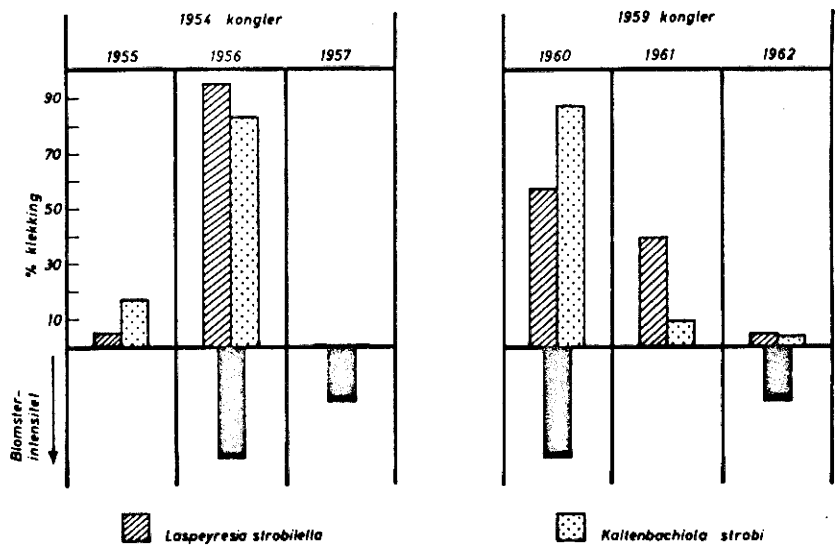


Fig.21

Sammenhengen mellom granens blomstringsintensitet og klekkingsprosenten av Laspeyresia strobiliella og Kaltenbachiola strobi i Fåvang.

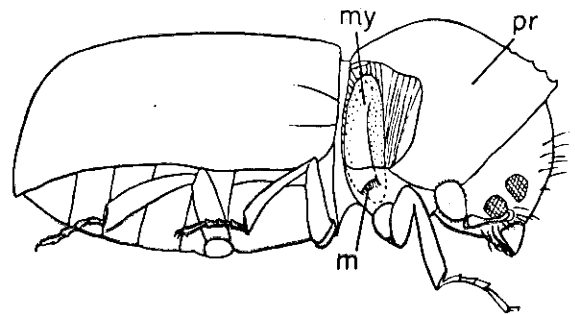


Fig.22

Hunn av Trypodendron lineatum med mycetangium i brystet. my=mycetangium, m=mycetangiets munnning. (Etter Francke-Grosmann 1967.)

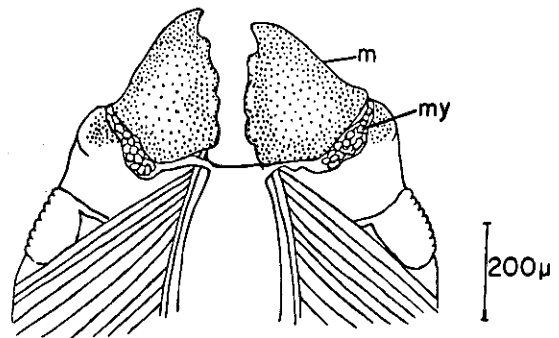


Fig.23

Snitt gjennom hodet av Ips acuminatus. Mycetangiene finnes bak mandiblene. (Etter Francke-Grosmann 1967)

noe over  
 8 toppar  
 på 70 år

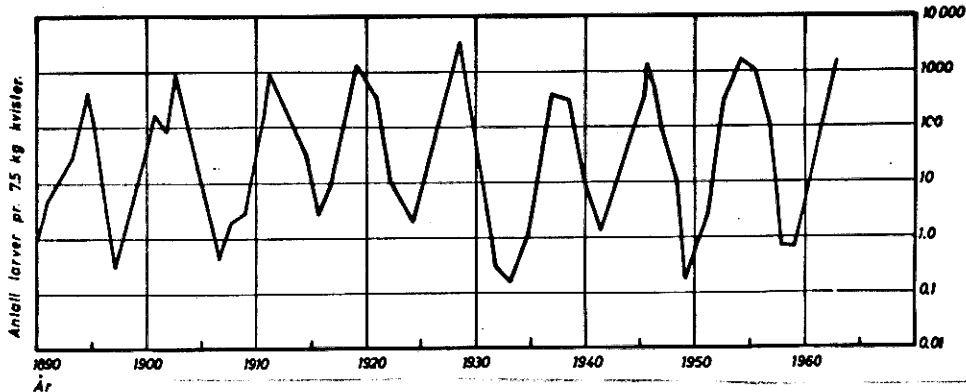


Fig.24  
 Svingsninger i populasjonen av lerkeskuddvikler i Övre Engadin i perioden 1890-1963. (Etter Baltensweiler 1964.)

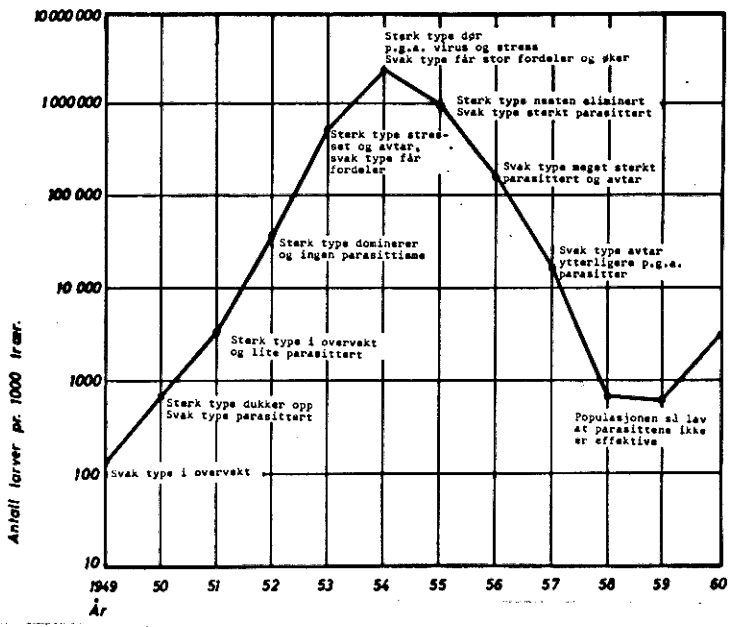


Fig.25  
 Forandringer i forholdet mellom de to fysiologiske typer av lerkvikler i Övre Engadin i løpet av en syklus 1949-56. (Bearbeidet etter Auer 1961)

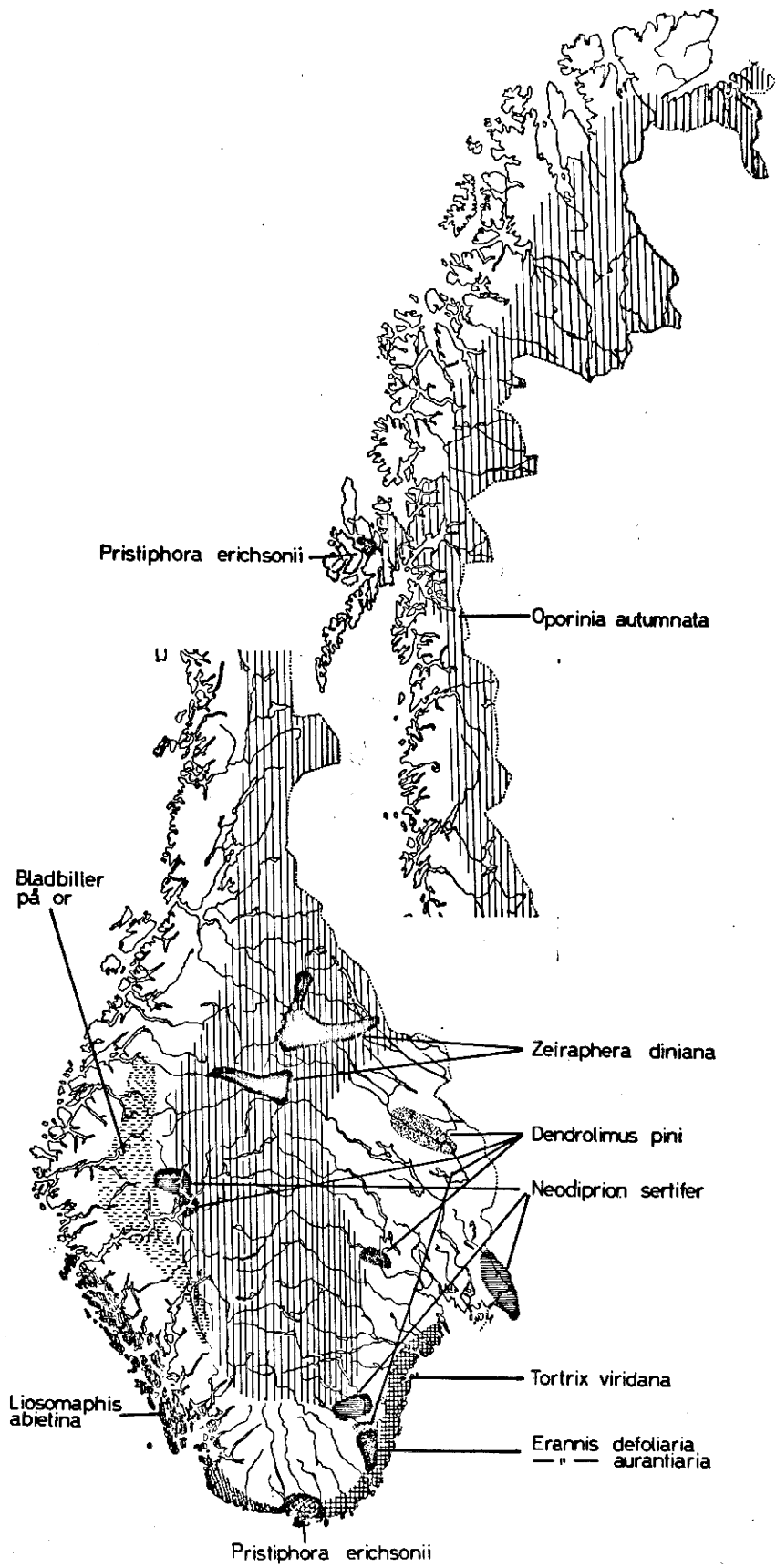


Fig. 26.  
 Skjematisk oversikt over områder i Norge hvor masseangrep av forskjellige skogsinsekter har funnet sted