

Døgnrytme hos den lille frostmåler

Operophtera brumata L.

(Lepidoptera, Geometridae)

af MOGENS HVIDTFELDT LORENTZEN

(With a summary: Daily rhythm of activity of the winter moth
Operophtera brumata L.).

Indledning

Den lille frostmåler *Operophtera brumata* (L.) lever på forskellige løvtræer. Larverne klækkes på vore breddegrader fra slutningen af marts til begyndelsen af maj ca. 130-140 dage efter, at æggene er lagt. Der sker en vis vindspredning af de nyklækkede larver. Larverne lever af knopper, blomster og blade. De forlader træerne fra midten af maj til begyndelsen af juni efter det femte larvestadium og forpupper sig i jorden ved foden af træerne. De voksne sommerfugle klækkes fra slutningen af oktober til begyndelsen af december.

P. J. Alma (1969) har undersøgt aktiviteten hos hannerne af *O. brumata* ved hjælp af lysfælder og sugefælder. Han finder, at nattens fangst er tre-toppet. Der er flest lige efter solnedgang og frem til kl. 19. Et næste, mindre maksimum kommer kl. 22 til 24. Dette forbinder han med parringernes ophør. Hanner, der frigøres fra parringen, vil søge ned i undervegetationen. Denne aktivitet afspejles i større fangst. Endelig er der et tredje maksimum kl. 4 til 6, hvilket han sætter i forbindelse med de sidste frostmåleres tilbagevenden til jorden før solopgang. Der sidder ingen på træerne efter kl. 7.30.

Resultater

Lige efter solnedgang kravler de vingeløse hunner op ad træstammerne fra skjulestedet ved jorden. Hannerne kommer frem lidt senere. Disse kravler ligeledes op ad træstammerne, men begynder efter et øjeblik at flyve. De flyver sjældent højere end 1 m over jorden. Efter en kort flyveperiode lander de igen på træstammerne. På dette tidspunkt kan man ofte se dem kravle op langs den rute, en af hannerne har gået. Når en han har fundet en hun,

Døgnrytme hos den lille frostmåler

TABEL 1. Aktivitetens start hos hanner af den lille frostmåler *Operophtera brumata* L. Antallet af uparrede hanner på 10 udvalgte træer.

TABLE 1. Start of activity in males of *Operophtera brumata* L. Number of unmated males resting on 10 selected trees.

Dato (Date)	Kl. (hrs.)								
	16.00	16.10	16.20	16.30	16.40	16.50	17.00	17.10	17.20
20.11.	0	1	5	2	3	3	4	4	5
21.	0	1	13	4	6	10	11	13	13
22.	0	1	3	3	1	1	2	3	5
23.	0	0	1	4	3	4	4	5	5
24.	0	0	2	2	3	3	3	3	3
25.	0	0	1	2	1	0	1	2	2
26.	0	0	0	2	1	1	2	2	2
27.	1	1	8	7	5	5	8	13	13
28.	0	0	2	4	3	4	3	5	5
29.	0	1	4	2	5	5	5	5	6
30.	0	1	2	2	2	3	3	3	3
1.12.	0	1	2	2	2	3	4	6	6
2.	1	1	3	3	2	3	4	4	5
3.	0	0	1	2	2	2	2	2	2
4.	0	0	1	3	2	3	3	3	3
5.	0	0	1	1	1	1	1	1	1
6.	0	0	1	1	1	1	1	1	1
sum (total)	2	8	50	46	43	52	61	75	80

begynder parringen, der varer ca. 5-5½ time. De hanner, der ikke finder en hun, sætter sig på træstammerne. Både disse enlige hanner og de dyr, der er i parring, fortsætter med at kravle op, men når dog sjældent højere end 4 m. Efter parringen kravler hunnen ud på de lidt tyndere grene, og æglægningen finder sted straks efter. Æggene lægges i revner i barken. Antallet af hanner på stammerne falder natten igennem, efterhånden som de søger skjul i undervegetationen.

I november og december 1972 fandt jeg en lignende tretoppet aktivitet hos frostmåler-hannerne, som beskrevet hos Alma (se ovenfor). Jeg optalte dels de uparrede hanner i felten, og dels undersøgte jeg nogle i en aktiograf. Optællingerne foregik på et område af Vestvolden ved Brøndby-øster (Sjælland), et gammelt fæstningsanlæg med volde og skrænter, med tjørn i opvækst mellem højere træer. *O. brumata* fandtes især på elmetræer,

TABEL 2. Antallet af uparrede hanner på 75 udvalgte træer.

TABLE 2. Number of unmated males resting on 75 selected trees.

Dato (Date)	Kl. (hrs.)								
	17.30	19	21	23	01	03	06	07	08
20.-21.11.	33	32	30	27	12	12	11	0	0
21.-22.	114	92	79	63	28	21	13	0	0
22.-23.	53	41	38	31	8	5	0	0	0
23.-24.	77	73	69	65	52	38	19	2	0
24.-25.	21	20	0	0	0	0	0	0	0
25.-26.	12	10	9	6	1	0	0	0	0
26.-27.	10	10	10	7	3	2	2	0	0
27.-28.	82	59	53	36	26	23	22	0	0
28.-29.	61	34	30	22	11	9	8	0	0
29.-30.	70	44	36	35	22	22	18	2	0
30.11.-1.12.	41	32	27	19	14	14	12	1	0
1.-2.	48	35	34	20	8	6	6	5	0
2.-3.	46	42	37	16	13	7	0	0	0
3.-4.	14	14	5	4	4	4	4	3	0
4.-5.	25	12	12	7	6	7	7	4	0
5.-6.	7	5	5	5	4	4	4	1	0
6.-7.	9	8	7	6	5	5	4	0	0
sum (total)	723	563	481	369	217	179	130	18	0
ændringen i antallet (sum) (difference of number (total))	160	82	112	152	38	49	112	18	
ændringen i antallet pr. time (sum) (difference of number per hour (total))	107	41	56	76	19	16	112	18	

og fra lidt før solnedgang og godt en time frem (fra kl. 16.00 til 17.20) optaltes antal hanner ca. hvert 10. minut på 10 elmetræer, der lå på en nogenlunde cirkelformet rute. Kl. 17.30 og derefter ca. hver anden time natten igennem til kl. 8.00 optaltes på 75 træer.

Hannerne kom frem mellem kl. 16.00 og 17.20, fra 16.10 til 16.20 kravlede de op ad stammen, og de fleste begyndte at flyve kl. 16.20 til 16.30. Fra 16.30 til 16.40 var der et fald i antallet, idet de havde en flugtperiode, hvor

Døgnrhythme hos den lille frostmåler

de spredtes mellem træerne. Under flugten fløj de rundt lige over det visne græs og sjældent højere end det lave tjørnekrat (1-1½ m). Fra kl. 16.40 til 17.20 landede de efterhånden på stammerne igen. Efter 17.30 begyndte antallet igen at falde, men det var sjældent at se dem i flugt. Det skyldes dels, at det var mørkt og dels, at flugten fra kl. 17.30 til solopgang kl. ca. 7 foregik direkte fra stammen og ned i vegetationen. Antallet faldt dog ikke jævnt gennem natten, idet der forsvandt flest fra kl. 17.30 til 19. Derefter var der igen et større fald fra kl. 23 til 1, og endelig forsvandt de sidste lige før solopgang kl. 6-7. Resultatet af optællingerne kan ses i tabel 1 og 2.

Om dagen fandtes ingen dyr på træerne, men antallet på træerne ændredes hurtigt fra kl. 16 til 17.20. Fra kl. 17.30 til kl. 7-8 næste morgen sad de stille på stammerne eller kravlede efterhånden lidt længere op. Af og til forsvandt en eller flere ned i vegetationen. Denne aktivitet kan udtrykkes ved ændringen i antallet på stammerne. Tabel 2 viser nederst den summerede ændring i antallet på stammerne. Det ses, at denne aktivitet er treetoppet med det første maksimum kl. 17.30 til 19, det andet kl. 23 til 1 og det tredje maksimum lige før solopgang, kl. 6 til 7.

Hannernes flugtperiode begyndte oftest kl. 16.20, men kun hvis lysstyrken på dette tidspunkt var under ca. 4 lux. Hvis lysstyrken først kom under

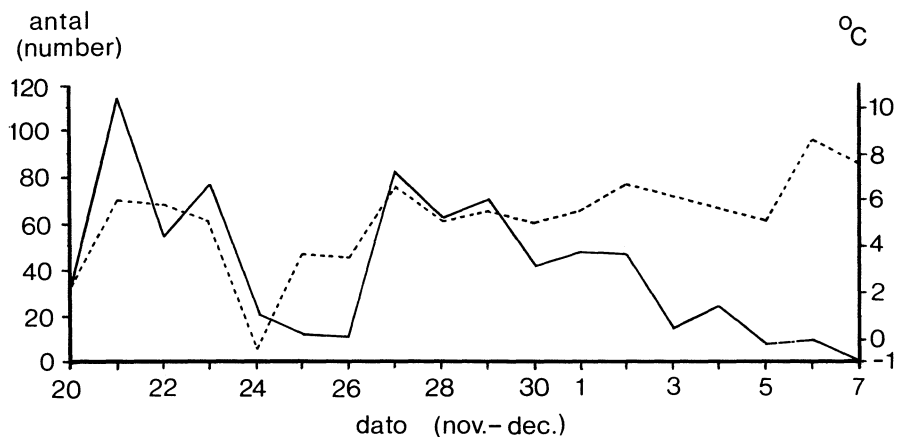


Fig. 1. Antallet af hanner kl. 17.30 (fuldt optrukne linie) og lufttemperaturen (stiplede linie) på samme tidspunkt.

Fig. 1. Number of males at 5.30 p.m. (unbroken line) and air temperature (broken line) at the same time.

4 lux på et senere tidspunkt, begyndte hannerne først at flyve på dette tidspunkt. Det var sjældent at se dem i flugt før kl. 16.20.

Figur 1 viser temperaturen og det optalte antal hanner kl. 17.30. Det ses, at der fra den 20. til omkring den 30. november er nogenlunde overensstemmelse mellem de to kurvers forløb: dvs. en positiv korrelation mellem temperaturen og antallet af aktive hanner. 24. november observeredes flyvende hanner selv ved en temperatur på $1\frac{1}{2}$ - 2° C under frysepunktet. Efter denne dato var antallet lavt i endnu to dage, selv om temperaturen steg, og først 27. november var der igen et stort antal. Dette synes at vise, at frost hæmmer og udskylder klækningerne (se også Briggs, 1957). Efter den 30. november faldt antallet jævnt til nul (7. december).

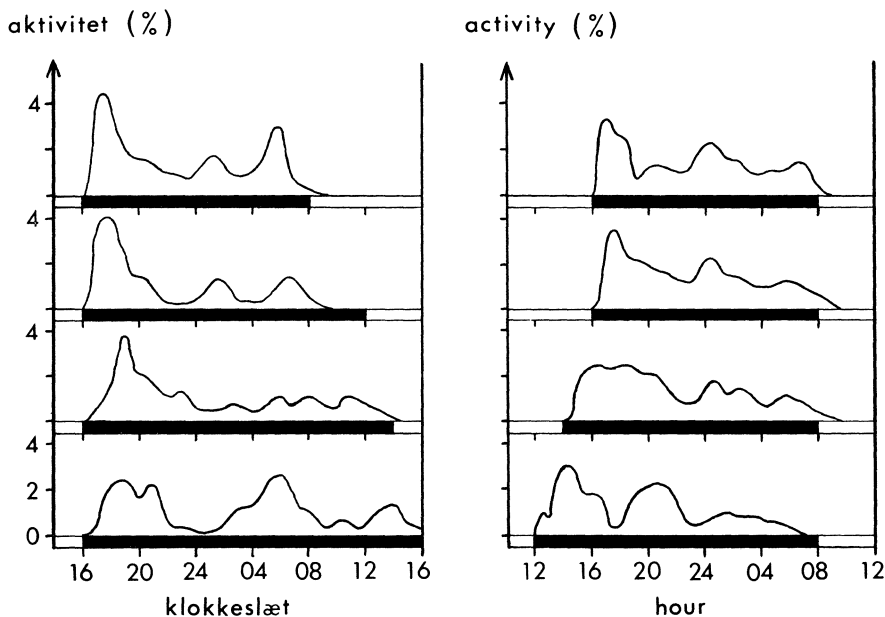


Fig. 2. Bevægelsesaktiviteten registreret i en aktivograf, når den mørke periode blev forlænget dag for dag. De sorte vandrette bjælker markerer tidspunkterne for mørkeperioderne. Til venstre er »solnedgangen« konstant kl. 16. Til højre er »solopgangen« konstant kl. 8. Ordinat: aktiviteten i % af døgnets totale aktivitet beregnet pr. 15 min.

Fig. 2. The locomotor activity, as recorded in an actograph, if the dark period was increased day by day. Black bars indicate length of dark period. Left: »Sunset« constant at 4 p.m. Right: »Sunrise« constant at 8 a.m. Ordinate: activity expressed as percentage of total activity through the diel calculated per 15 min.

Døgnrytme hos den lille frostmåler

Parallelt med optællingerne i felten undersøgtes bevægelsesaktiviteten hos 20 hanner i en vippeaktivograf af egen konstruktion (Lorentzen, 1974). Denne var anbragt udendørs i en trækasse, der kunne lukkes lystæt. Bevægelsesaktiviteten hos *O. brumatas* hanner ved naturlig belysning, udviste et tretoppet mønster med maksima kl. 17-19, kl. 24-2 og kl. 5-7. For at undersøge, om lysændringerne ved solnedgang og solopgang havde indflydelse på dette aktivitetsmønster, udførtes nogle forsøg, hvor tidspunkterne for »solnedgang« og for »solopgang« ændredes ved hjælp af den lystætte kasse. Figur 2 viser til venstre resultatet af forsøg, hvor »solopgangen« rykkedes til et senere tidspunkt dag for dag, og til højre resultatet af forsøg, hvor »solnedgangen« rykkedes til et tidligere tidspunkt dag for dag. Det ses, at tidspunkterne for de tre aktivitetsmaksima blev forskudt i samme retning som de nye tidspunkter for »solopgang« hhv. »solnedgang«. I et tredje forsøg gik forsøgsdyrene i konstant mørke, men her blev aktiviteten hurtigt uregelmæssig og hørte helt op efter fire døgn. Sammenholdt viser disse forsøg, at tidspunkterne for bevægelsesaktivitetens tre maksima er afhængige af stimuli i form af lysændringerne ved solnedgang og ved solopgang.

De fleste hanner startede bevægelsesaktiviteten mellem kl. 16.30 og 16.50, når lysstyrken faldt under ca. 1 lux. Om morgenen standsede de fleste bevægelsesaktiviteten ved samme lysværdi. Der var sjældent aktivitet efter kl. 8.30, hvor lysværdien som regel var lige over 1 lux.

Figur 3 viser forholdet mellem mængden af aktivitet målt i aktivograf og gennemsnitstemperaturen i aktivitetsperioden, dvs. fra kl. 16.00 til 8.00. Punkterne viser observationer for de enkelte forsøgsdyr. De åbne cirkler markerer døgn med naturlige dag- og natlængder, mens udfyldte cirkler markerer døgn, hvor den mørke periode er kunstigt forlænget. Det ses, at aktivitetsgraden øges med stigende temperatur, og at forlængelsen af mørkeperioden, og dermed afkortningen af lysperioden, virker dæmpende på aktivitetsgraden.

Både under optællingerne i felten og under aktivografforsøgene måltes luftfugtigheden. I hele undersøgelsesperioden lå den mellem 85 % og 100 % relativ luftfugtighed. Disse små udsving skønnes ikke at have indflydelse på aktiviteten.

Diskussion

Alma (1969) fandt ved hjælp af fælder, at *O. brumata*-hannernes aktivitet er tretoppet med maksima omkring kl. 18, kl. 22 til 24 og kl. 4 til 6. I den foreliggende undersøgelse fandtes, at de uparrede hanners aktivitet er tretoppet med maksima omkring kl. 17 til 19, kl. 23 til 1 og kl. 6 til 7. I aktivo-

grafforsøg med enkelte individer fandtes en trettoppet aktivitet med maksima i normal belysning kl. 17 til 19, kl. 24 til 2 og kl. 5 til 7. Aktivograf-forsøgene viste, at det er lysændringerne ved solnedgang og solopgang, der er bestemmende for tidspunkterne for de tre maksima. Variationerne i de

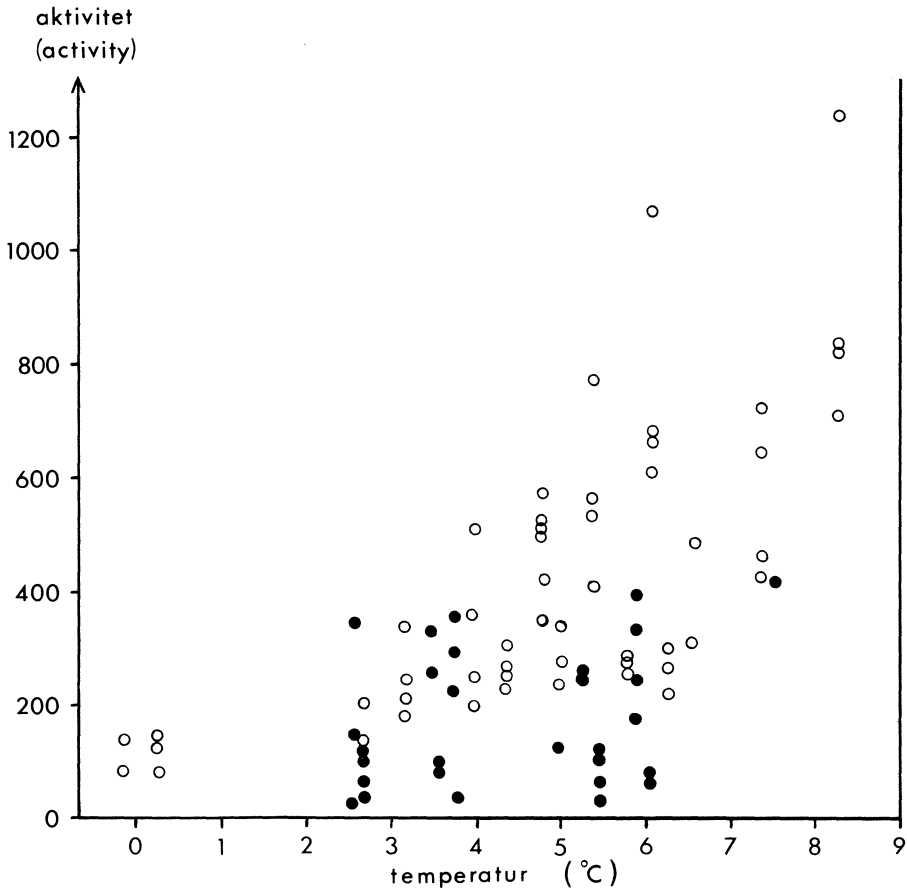


Fig. 3. Forholdet mellem aktivitetsmængden registreret i en aktivograf og gennemsnits-temperaturen i aktivitetsperioden (kl. 16-8). Åbne cirkler svarer til døgn med normale lys- og mørkeperioder. Udfyldte cirkler svarer til døgn med forlængede mørkeperioder og forkortede lysperioder. Ordinaten angiver antallet af registrede bevægelser.

Fig. 3. The interaction between the degree of locomotory activity in an actograph, and mean temperature during the period of activity (4 p.m. - 8 a.m.). Open dots indicate activity under natural light conditions. Solid dots indicate activity during prolonged dark- and shortened light phases. The ordinate gives number of movements recorded.

Døgnrytme hos den lille frostmåler

tre undersøgelser kan således foruden de forskellige målemetoder skyldes, at dyrene ikke har oplevet de samme lysforhold. Alma fandt, at det andet aktivitetsmaksimum stemte overens med parringernes ophør. Hvis dette forudsættes her, betyder det at hannerne har den samme aktivitet, selv om de ikke er i parring.

Ved lysmålinger fandtes, at hannernes flyveaktivitet på Vestvolden begyndte ved lysværdier under ca. 4 lux. I aktivografen begyndte kravleaktiviteten først ved lysværdier under 1 lux. Denne forskel kan skyldes, at dyrene i felten er skjult i vegetationen, når de påvirkes af lyset, mens lyset er målt mere eksponeret. Derfor fås en for høj værdi i forhold til det tilfælde, hvor lyset måles ved siden af dyret i en aktivograf. Denne sidste værdi er derfor et mere korrekt udtryk for den udløsende lysværdi.

Lektor, cand. mag. Hans Dreisig, Zoologisk Laboratorium, Københavns Universitet, takkes for gode råd og kritisk gennemgang af manuskriptet.

SUMMARY:

Daily rhythm of activity of the winter moth *Operophtera brumata* (L.) (Lep., Geometridae).

During November-December 1972 field investigations of the diurnal rhythm of the winter moth, *Operophtera brumata*, were made near Copenhagen, Denmark, and in an actograph placed in the open, close to the research area. The research area was an old rampart grown with old elms and young hawthorn shrub. At regular intervals during the night the number of males, sitting on 75 selected trees, was registered (tables 1 and 2). At about sunset (4-4.10 p.m.) the moths would appear from their shelter, and, after an initial period of crawling up the trees, started to fly, if the illumination was below 4 lux. Between 5 and 5.30 p.m. the males would again settle on the tree trunks, where some of them found females and started to copulate. Between 5 and 7 p.m. a number of unmated males returned to the litter, while others remained on the tree trunks. As regards the locomotory rhythm, these unmated males behaved as if they had mated, i. e. they gradually climbed the tree trunks. Between 11 p.m. and 1 a.m. – when copulating normally stops – they grew restless, and a great number of these unmated males disappeared by this time. The last of the moths returned to the ground, just before sunrise (6-7 a.m.).

During November, when the moths were abundant, a positive correlation was found between the number of males and the air temperature at about sunset (Fig. 1). Flying males were observed, even at 2° C below zero. There were indications that emergence of adults was inhibited and delayed, when the temperature fell below zero.

The locomotory rhythms of the males in the actograph showed three peaks, corresponding to the behaviour of the population in the field. Under natural light conditions the males in the actograph became active at 4.30-4.50 p.m. at illumination below 1 lux. The time of the three peaks was: 5-7 p.m., 0-2 a.m., and 5-7 a.m. Experiments showed that the peaks of the activity was determined by a light-off (sunset) and a

light-on stimulus (sunrise) (Fig. 2). The degree of activity (i. e. the number of movements recorded during the period of activity) increased with temperature (Fig. 3). Further, a prolonged dark period involved a decrease in activity.

LITTERATUR

- Alma, P. J., 1969: A study of the activity and behaviour of the Winter-Moth, *Operophtera brumata* (L.) (Lep., Hydromeneidae). *Entomologist's mon. Mag.*, 105: 258-265.
- Briggs, J. B., 1957: Some features of the biology of the Winter-Moth (*Operophtera brumata* (L.)) on top fruits. *Journal of Horticultural Science*, 32: 108-125.
- Lorentzen, M. H., 1974: En vippeaktivograf, der kan konstrueres med simple midler. - *Ent. Meddr*, 42: 49-52.

Forfatterens adresse/Author's address:
Nørrekær 243,
2610 Rødovre, Danmark.