

462

# OPPDRA G S M E L D I N G

Bestandsstruktur og genetisk mangfold i norske bestander av  
*Parnassius mnemosyne* og  
*Parnassius apollo* (Lepidoptera)

Kaare Aagaard  
Kjetil Hindar  
Oddvar Hanssen  
Torveig Balstad  
Wendy Fjellstad



NINA • NIKU

NINA Norsk institutt for naturforskning

Bestandsstruktur og genetisk  
mangfold i norske bestander av  
*Parnassius mnemosyne* og  
*Parnassius apollo* (Lepidoptera)

Kaare Aagaard  
Kjetil Hindar  
Oddvar Hanssen  
Torveig Balstad  
Wendy Fjellstad

## NINA•NIKUs publikasjoner

NINA•NIKU utgir følgende faste publikasjoner:

### NINA Fagrapport

### NIKU Fagrapport

Her publiseres resultater av NINAs og NIKUs eget forskningsarbeid, problemoversikter, kartlegging av kunnskapsnivået innen et emne, og litteraturstudier. Rapporter utgis også som et alternativ eller et supplement til internasjonal publisering, der tidsaspekt, materialets art, målgruppe m.m. gjør dette nødvendig.

Opplag: Normalt 300-500

### NINA Oppdragsmelding

### NIKU Oppdragsmelding

Dette er det minimum av rapportering som NINA og NIKU gir til oppdragsgiver etter fullført forsknings- eller utredningsprosjekt. I tillegg til de emner som dekkes av fagrapportene, vil oppdragsmeldingene også omfatte befæringsrapporter, seminar- og konferanseforedrag, årsrapporter fra overvåkningsprogrammer, o.a.

Opplaget er begrenset. (Normalt 50-100)

### NINA•NIKU Project Report

Serien presenterer resultater fra begge instituttene prosjekter når resultatene må gjøres tilgjengelig på engelsk. Serien omfatter original egenforskning, litteraturstudier, analyser av spesielle problemer eller tema, etc.

Opplaget varierer avhengig av behov og målgrupper.

### Temahefter

Disse behandler spesielle tema og utarbeides etter behov bl.a. for å informere om viktige problemstillinger i samfunnet. Målgruppen er "almenheten" eller særskilte grupper, f.eks. landbruket, fylkesmennenes miljøvern-avdelinger, turist- og friluftlivskretser o.l. De gis derfor en mer populærfaglig form og med mer bruk av illustrasjoner enn ovennevnte publikasjoner.

Opplag: Varierer

### Fakta-ark

Hensikten med disse er å gjøre de viktigste resultatene av NINA og NIKUs faglige virksomhet, og som er publisert andre steder, tilgjengelig for et større publikum (presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivåer, politikere og interesserte enkeltpersoner).

Opplag: 1200-1800

I tillegg publiserer NINA og NIKU-ansatte sine forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler, gjennom populærfaglige tidsskrifter og aviser.

Aagaard, K., Hindar, K., Hanssen, O., Balstad, T. & Fjellstad, W. 1997. Bestandsstruktur og genetisk mangfold i norske bestander av *Pamassius mnemosyne* og *Pamassius apollo* (Lepidoptera). - NINA Oppdragsmelding 462: 1-20.

Trondheim, april 1997

ISSN 0802-4103

ISBN 82-426-0781-8

Forvaltningsområde:

Bevaring av naturens mangfold

Conservation of biodiversity

Rettinghshaver ©:

Stiftelsen for naturforskning og kulturminneforskning

NINA•NIKU

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:

Odd Terje Sandlund

NINA•NIKU, Trondheim

Design og layout:

Synnøve Vanvik

Sats: NINA•NIKU

Kopiering: Norservice

Opplag: 250

Kontaktadresse:

NINA

Tungasletta 2

7005 Trondheim

Tel: 73 58 05 00

Fax: 73 91 54 33

Tilgjengelighet: Åpen

Prosjekt nr.: 16302 *Pamassius*

Ansvarlig signatur:

Oppdragsgiver:

Direktoratet for naturforvaltning

## Referat

Aagaard, K., Hindar, K., Hanssen, O., Balstad, T. & Fjellstad, W. 1997. Bestandsstruktur og genetisk mangfold i norske bestander av *Parnassius mnemosyne* og *Parnassius apollo* (Lepidoptera). - NINA Oppdragsmelding 462: 1-20.

Denne rapporten sammenfatter resultatene av åtte års feltstudier av mnemosynesommerfugl (*Parnassius mnemosyne*), tre års feltstudier av apollosommerfugl (*Parnassius apollo*) og de bestandsgenetiske undersøkelsene som er utført på det norske materialet av disse artene.

Begge arter er ført opp på vedleggslistene til Bern-konvensjonen om truede ville dyr og planter i Europa. Mnemosynesommerfuglen er fulgt med fangst-gjengfangst metoder i Sunndalen i perioden 1988-96.

Bestanden gjennomgikk store svingninger i individantall i løpet av undersøkelsesperioden. Utviklingen var imidlertid ikke den samme i alle delbestandene innen Sunndalen. Mens den nederste og øverste delbestanden nesten forsvant rundt 1995, var svingningene i antall mye mer avdempet i de midtre bestandene.

Forholdstallet mellom antall merkete hanner og hunner var som 3 : 1. Estimerer av antall individer i bestanden av begge kjønn indikerer at kjønnsforholdet i bestandene er nærmere 1 : 1. Det totale antall hanner i Sunndalen er anslått til å variere fra rundt 1000 individer (1993) til mindre enn 100 (1995). Estimerer for hunner er mer usikre, men ligger i samme størrelsesorden dersom kjønnsforholdet er 1 : 1.

Genetisk analyse av mnemosynesommerfugl er gjennomført med elektroforese av 20 enzymkodende gener hos bestander i Sunndalen, Tafjord og Veitastrond. Graden av genetisk variasjon (heterozygositet) er størst hos bestanden i Sunndalen og minst hos den i Tafjord. Bestanden i Sunndalen består av flere delbestander som viser tildels store innbyrdes genetiske forskjeller. Enda større genetiske forskjeller fins mellom bestandene i Sunndalen, Tafjord og Veitastrond, som neppe utveksler individer i dag.

I Sunndalen er det for det meste god overensstemmelse mellom resultater fra feltundersøkelser og fra den bestandsgenetiske analysen når det gjelder overflyging mellom nabobestander av mnemosynesommerfugl. Avvik mellom felt- og genetikk-resultater kan muligens forklares ut fra historiske årsaker.

Levedyktigheten til mnemosynesommerfuglen i Sunndalen må sikres gjennom forekomsten av en mosaikk av naturlige og menneskeskapt lokaliteter med egnet habitat. Vegmyndigheter og aktører i skogbruk og jordbruk må informeres og involveres i forvaltningen av denne landskapsmosaikken. Genetisk variasjon hos *P. mnemosyne* kan bare bevares ved å sikre levedyktigheten til flere bestander,

både på mikrogeografisk nivå (Sunndalen) og på makrogeografisk nivå (Norge). Muligheter for naturlig overflyvning mellom etablerte delbestander er viktig. Dette sikres ved at det finnes et nettverk av lokaliteter som - ihvertfall fra tid til annen - inneholder gode mnemosynehabitat med en veksling av åpen mark og vokseområder for lerkespore (*Corydalis intermedia*).

Apollosommerfuglen har ikke vært studert like lenge som mnemosynesommerfuglen og derfor har vi mindre informasjon om populasjonsdynamikken deres. To populasjoner ble studert, Hjørdal og Bandak, og populasjonsstørrelsene ble estimert til henholdsvis 345 og 495 dyr i 1994, med en betydelig økning til 1995. Som for mnemosynesommerfugl tyder estimatene på en kjønnsfordeling på rundt 1 : 1, til tross for en overvekt av hannedyr merket i felten. Individer flyr mellom flekker av levested i en landskapsmosaikk.

Apollosommerfugler fra Gjende, Vinstra, Flå, Hjørdal og Bandak er undersøkt genetisk etter samme metode som undersøkelsene av mnemosynesommerfugl. Apollosommerfuglen er generelt sett mindre genetisk variabel enn det mnemosynesommerfuglen er, og viser vesentlig mindre genetisk differensiering mellom bestander. Dette gjelder også den stikkprøven vi har fra Gjende, som ifølge litteraturen kan representere en egen underart, *P. apollo jotunensis*. Våre resultater tyder på at den neppe representerer annet enn en lokal bestand av samme underart som fins ellers i Norge.

Emneord: Sommerfugler - metapopulasjoner - truede arter - enzym elektroforese - populasjonsgenetikk - fangst - gjengfangst - populasjonsstørrelse.

Kaare Aagaard, Kjetil Hindar, Oddvar Hanssen, Torveig Balstad, Norsk institutt for naturforskning, Tungasletta 2, 7005 Trondheim.

Wendy Fjellstad, Norsk institutt for naturforskning, Dronningensgt. 13, 0105 Oslo.

## Abstract

Aagaard, K., Hindar, K., Hanssen, O., Balstad, T. & Fjellstad, W. 1997. Population structure and genetic diversity of Norwegian populations of *Parnassius mnemosyne* and *Parnassius apollo* (Lepidoptera). - NINA Oppdragsmelding 462: 1-20.

This report summarises the results of eight years field study of the clouded apollo (*Parnassius mnemosyne*), three years field study of the apollo (*Parnassius apollo*) and analyses of population genetics from Norwegian samples of these species. Both species are registered as strictly protected in Appendix II of the Bern Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats.

The clouded apollo has been monitored using mark-recapture methods in Sunndalen during the period 1988-96. The population has undergone large fluctuations in total number of individuals during the study period. However, the population trends differed among subpopulations within Sunndalen. Whilst the subpopulations at either end of the valley almost disappeared around 1995, the fluctuations were much less severe in the central populations.

Whilst the proportion of marked males to marked females in the field was 3 : 1, population estimates for each sex indicate that the true proportion is closer to 1 : 1. The total number of males in Sunndalen is estimated to vary from about 1000 individuals (1993) to less than 100 (1995). The estimates for females is more uncertain, but is of similar size if the sex ration is 1 : 1.

Genetic analyses of clouded apollo from populations in Sunndalen, Tafjord and Veitastrom have been carried out through electrophoresis of 20 enzyme-coding genes. The degree of genetic variation (heterozygosity) is greatest in the Sunndalen population and least in the Tafjord population. The population in Sunndalen comprises several subpopulations which show quite large reciprocal genetic differences. Even greater are the genetic differences between the Sunndalen, Tafjord and Veitastrom populations, which are unlikely to exchange individuals today.

In Sunndalen there is for the most part, good agreement between our data from field studies and that from the analysis of population genetics regarding flights between neighbouring populations of clouded apollo. Discrepancies between field and genetic data can possibly be explained by historical factors.

The viability of the clouded apollo in Sunndalen must be safeguarded through the maintenance of a mosaic of natural and man-made localities of suitable habitat. The road authorities and interested parties in forestry and agriculture must be informed and involved in the conservation of this landscape mosaic. The clouded apollo's genetic variation can only be preserved through ensuring the viability of several populations, both on the micro-geo-

graphic scale (Sunndalen) and the macro-geographic scale (Norway). The potential for natural dispersal between established subpopulations is important. This can be ensured through the presence of a network of sites which, at least from time to time, provide good clouded apollo habitat, including presence of *Corydalis intermedia*.

Apollo populations have not been studied over such a long time scale as the clouded apollo, thus we have less data on their population dynamics. Two populations were studied, Hjartdal and Bandak, with population sizes estimated to be 345 and 495 animals respectively in 1994, with a considerable increase in 1995. As with the clouded apollo, estimates indicate a sex ratio of around 1 : 1, in spite of a bias of males being marked in the field. Individuals ranged between patches of habitat in mosaic landscapes.

Apollo butterflies from Gjende, Vinstra, Flå, Hjartdal and Bandak have been genetically analysed following the same procedure as for clouded apollo. Apollos are generally less genetically diverse than clouded apollo and show considerably less genetic differentiation between populations. This also applies to apollo from Gjende which, according to the literature, may represent a different sub-species, *P. apollo jotunensis*. Our results indicate that these apollo hardly represent more than a local population of the same sub-species as otherwise found in Norway.

Key words: Butterflies - metapopulations - red list species - enzym electrophoresis - population genetic - capture-recapture - population size.

Kaare Aagaard, Kjetil Hindar, Oddvar Hanssen, Torveig Balstad, Norwegian Institute for Nature Research, Tungasletta 2, N-7005 Trondheim, Norway.  
Wendy Fjellstad, Norwegian Institute for Nature Research, Dronningensgt. 13, N-0105 Oslo, Norway.

## Forord

Feltundersøkelsene over mnemosynesommerfuglen startet i 1988 som et Økoforsk-prosjekt. Mnemosynesommerfuglen står sammen med apollosommerfugl og herosommerfugl på Bern-konvensjonens appendiks 2. Dette medfører at de ulike nasjonene som har undertegnet denne konvensjonen plikter å trygge bestandene gjennom å skaffe seg kunnskap om artenes status og iverksette eventuelle tiltak. Mnemosynesommerfuglen er fra 1968 utdødd i Danmark, sterkt truet i Skåne og Blekinge og på tilbakegang i skjærgården i Finland. De svenske bestandene i Medelpad og nord for Uppsala og de norske på vestkysten vår er derimot noenlunde stabile og livskraftige. Mnemosynesommerfuglen er sjelden og truet i Tyskland. Lengre sør som i Frankrike og i andre av Middelhavslandene er det store bestander som ofte finnes på de nordvendte dalskråningene.

Apollosommerfuglen var den første insektarten som ble fredet i Europa. Et dekret fra forrige århundre fredet arten i en delstat i Tyskland. Arten er av de sommerfuglartene som har fått mest oppmerksomhet i forvaltningssammenheng i Europa. Den er også tatt med på CITES -konvensjonens lister over arter som det er ulovlig å innføre eller eksportere uten spesiell tillatelse. Arten synes imidlertid å ha gode bestander i enkelte områder. Den har gjennomgått sterke svingninger i utbredelse i Skandinavia de siste femti år og forsvunnet fra kysten fra Halden til Kristiansand.

Både apollosommerfuglen og mnemosynesommerfuglen skal i prinsippet være fredet eller sikret på annen måte i alle de europeiske land hvor den forekommer. I praksis varierer de lokale bestemmelsene sterkt fra mer eller mindre strenge vernebestemmelser i Tyskland og det meste av Norden, unntatt Sverige, til land hvor de hittil ikke er fredet.

I Norge er begge arter midlertidig vernet og Direktoratet for naturforvaltning har som et ledd i forvaltningen av disse artene støttet undersøkelsene i perioden 1988-96. I en tre-årsperiode har vi også mottatt støtte fra Hydro Aluminium - Sunndal Verk til feltundersøkelser av mnemosynesommerfugl i Sunndalen.

En lang rekke personer har deltatt i arbeidet i løpet av prosjektperioden. Oddvar Hanssen har vært ansvarlig for feltarbeidet i mange år. I de første årene hadde vi god hjelp av Geir Sølli og Kjell Åge Johansen. Senere fulgte en periode hvor Pål Olsvik og Frode Ødegaard gjennomførte flere feltsesonger. I de siste årene har Wendy og Jo Inge Fjellstad gjennomført feltarbeidet både for mnemosyneundersøkelsene og ved Wendys egne apollosommerfuglundersøkelser i Telemark. Lars Korsnes og Marc Daverdin har også vært til stor hjelp de siste årene. I tillegg har Lars Ove Hansen, Arne Bretten, Runar Krogen, Frode Ødegaard og Pål Olsvik også samlet inn materiale av apollosommerfugl. Kjetil Hindar og Torveig Balstad har stått for de

genetiske analysene og rapportert dette arbeidet. Vi vil takke alle som har gjort det mulig å gjennomføre denne undersøkelsen, og spesielt de som har holdt den lange tidsserien av feltundersøkelser på mnemosynesommerfugl gående.

Trondheim desember 1996  
Kaare Aagaard  
prosjektleder

## Innhold

|  |    |
|--|----|
| Referat .....  | 3  |
| Abstract .....   | 4  |
| Forord .....   | 5  |
| 1 Innledning .....   | 6  |
| 2 Problemstillinger .....  | 7  |
| 3 Materialet .....   | 7  |
| 3.1 Mnemosynesommerfugl og apollosommerfugl<br>i Norge .....   | 7  |
| 3.2 Undersøkte bestander av mnemosyne-<br>sommerfugl i Norge .....                                   | 8  |
| 3.3 Undersøkte bestander av apollosommerfugl .....   | 8  |
| 4 Metoder .....  | 12 |
| 4.1 Bestandsestimater .....  | 12 |
| 4.2 Genetisk analyse .....   | 12 |
| 5 Resultater og diskusjon .....  | 13 |
| 5.1 Bestandsstørrelser .....   | 13 |
| 5.1.1 Bestandsstørrelse av mnemosyne i<br>Sunndal .....  | 13 |
| 5.1.2 Bestandsstørrelser av apollosommerfugl<br>i Telemark .....                                     | 16 |
| 5.2 Bestandsgenetiske forhold hos<br>mnemosynesommerfugl .....                                       | 16 |
| 5.2.1 Genetisk variasjon innen bestander<br>av mnemosynesommerfugl .....                             | 16 |
| 5.2.2 Genetisk variasjon mellom bestander av<br>mnemosynesommerfugl .....                            | 17 |
| 5.2.3 Populasjonsdynamikk, spredning og<br>genetisk differensiering hos<br>mnemosynesommerfugl ..... | 17 |
| 5.3 Bestandsgenetiske forhold hos<br>apollosommerfugl .....  | 18 |
| 5.3.1 Genetisk variasjon innen bestander<br>av apollosommerfugl .....                                | 18 |
| 5.3.2 Genetisk variasjon mellom bestander av<br>apollosommerfugl .....                               | 18 |
| 5.4 Forvaltningsmessige konsekvenser .....   | 19 |
| 6 Litteratur .....   | 20 |

## 1 Innledning

Det intensive jordbruket i nordvestlige deler av Europa har i økende grad endret levebetingelsene for en rekke dyre- og plantearter de siste femti år. Endringene er så påfallende at slagordene har skiftet fra en *grønn* natur til en *fargerik* natur. I dette ligger bl.a. en ny bevissthet om å ta vare på mangfoldet i eng og kantbiotoper.

Arter som er knyttet til disse eng- og kantbiotopene er i sterk tilbakegang. Naturtypen er rik på dagsommerfugler som ved sitt levesett, farger og fargemønstre er lett synlige og tiltrekker seg oppmerksomhet. Denne insektgruppen har blitt en av de mest studerte dyregruppene både i bevaringsbiologisk sammenheng og som modellorganismer for teoretisk økologi om små, fragmenterte bestander (Gilpin & Hanski 1991, Harrison 1994).

I Nederland, England og Danmark har en rekke dagsommerfuglarter forsvunnet i løpet av de siste tiårene. Særlig i England har utviklingen blitt fulgt nøye av økologer, og en rekke arbeider beskriver tilbakegangen og stiller opp teoretiske modeller for utdøingshastighet og rekoloniseringsmuligheter (Thomas 1994).

På europeisk nivå har den negative utviklingen i biologisk mangfold mellom annet ført til at et utvalg av store og lett kjennelige insektarter er blitt tatt inn på appendiks II til Konvensjonen om bevaring av ville dyr og planter i Europa, også kalt Bern-konvensjonen. Tre dagsommerfugler som også forekommer i Norge er med på denne listen: *Parnassius apollo*, *Parnassius mnemosyne* og *Coenonympha hero*. Norge er gjennom avtaler forpliktet til å trygge bestander av disse artene (Aagaard 1995).

Denne studien er konsentrert om de to artene i slekten *Parnassius*: *P. mnemosyne* eller mnemosynesommerfugl og *P. apollo* eller apollosommerfuglen.

## 2 Problemstillinger

En overordnet problemstilling i all forvaltning av små bestander er hvor små slike bestander av dyrearter, i dette tilfellet dagsommerfugler, kan være før de dør ut ved ugunstige økologiske forhold eller på grunn av innnavl (Lande 1988). Videre er det meget interessant om såkalte metapopulasjonsmodeller (Gilpin & Hanski 1991) kan forklare hvordan systemer av flere små, delvis isolerte bestander unngår å dø ut i løpet av f.eks. en tiårsperiode eller hundreårsperiode.

Mer konkret for mnemosynesommerfuglen var problemstillingene:

- Hvor store er de ulike delbestandene av mnemosynesommerfugl i Sunndalen og hvor mye varierer de over tid?
- Hvor stor er vandringen eller migrasjonen av sommerfugler mellom ulike lokaliteter i Sunndalen?
- Hvordan er den genetiske variasjonen fordelt innen og mellom delbestander i Sunndalen?
- Hvordan er den genetiske variasjonen hos mnemosynesommerfugl i Sunndalen sammenliknet med andre bestander i Norge?
- Hvilke forvaltningsmessige konsekvenser kan vi trekke av kunnskapen om mnemosynesommerfuglens bestandsstruktur?

For apollosommerfuglen var problemstillingene begrenset til:

- Hvordan er den genetiske variasjonen fordelt innen og mellom delbestander, bestander og beskrevne underarter av apollosommerfugl i Sør-Norge?
- Hvordan er den genetiske variasjonen fordelt hos apollosommerfugl sammenliknet med mnemosynesommerfugl?
- Hvilke forvaltningsmessige konsekvenser kan vi trekke av kunnskapen om apollosommerfuglens bestands-genetiske struktur?
- Hvor stor var bestandsstørrelsen i et år (1994) på to lokaliteter i Telemark.

## 3 Materialet

### 3.1 Mnemosynesommerfugl og apollosommerfugl i Norge

I Norge er mnemosynesommerfuglen (figur 1) tilsynelatende begrenset til de to fylkene Møre og Romsdal og Sogn og Fjordane. Til nå er den påvist i Sunndalen, Eikesdal, Tafford og Veitastrond. Det vil ikke være overraskende om arten blir funnet i flere dalfører, særlig i Sogn og Fjordane. Mnemosynesommerfuglen er hos oss overveiende bundet til sørvendte dalskråninger hvor stadige snøras holder trevegetasjonen nede. Rasene har ført til at disse dalskråningene sannsynligvis er blant de eldste, åpne naturlige engstykkene i Norge (figur 2). De solvarme bakkene kjennetegnes av en rik flora og fauna, ofte med arter som her eksisterer mot nordgrensen i sitt utbredelsesområde i Europa.

I tillegg til de områdene som holdes åpne av snøras, har menneskelig aktivitet skapt åpne områder i form av dyrket mark, kraftlinjegater og veiskråninger. Til sammen utgjør disse åpne områdene en mosaikk av midlertidige og permanente åpne enger med kantskog. Mnemosynesommerfuglen er bundet til denne naturtypen og er også avhengig av at riktig vertsplante for larvestadiet forekommer. Mnemosynesommerfuglens larver lever bare på plantearter i lerkesporeslekten (*Corydalis*). Den eneste arten av lerkespore som forekommer på Vestlandet og nordover er vanlig lerkespore (*Corydalis intermedia*). Denne plantearten har rike bestander i løvskogskantene ned mot de åpne rasmarkene i Sunndalen.

Mnemosynesommerfuglen har i Sunndalen sitt voksne stadium fra siste halvdel av mai og kan opptre i dette stadiet til midten av juli. Eggstadiet varer fra denne perioden og helt fram til mars-april neste år. De nyklekkete larvene oppsøker de ferske skuddene av lerkespore som er en av de tidligste vårplantene. Larvestadiet varer noen få uker fra slutten av mars til begynnelsen av mai. Puppestadiet er kort og den nye generasjonen klekker igjen, normalt i slutten av mai men senere i år med kald vår. Denne livssyklusen er noenlunde sammenfallende i tid for bestander både langt sør i Europa og i Norge. Da larvene er helt avhengig av lerkesporeplantene som visner i juni, kan denne sommerfuglarten ikke avvike fra en streng årssyklus ved f.eks. å ha en annen generasjon på slutten av sommeren. Derimot kan hele syklusen være forskjøvet i tid, som vist ved observasjoner fra bestander ved Veitastrond (Hansen, Heibo & Lønnve 1993). Her fløy arten så sent som i august på lokaliteter som ligger 450 til 550 m over havet.

Apollosommerfuglen (figur 3) har tidligere hatt en vid utbredelse i Norge sør for Dovre og øst for Langfjellene. Den har de siste tiår forsvunnet fra kystområdene på Sørlandet og Østlandet. Hansen (1993) gir en omfattende beskrivelse av utbredelse og biologi for denne arten i Norge. Apollo flyr gjerne i sørvendte, bratte skråninger med åpne steinskråninger (figur 4).



## 3.2 Undersøkte bestander av mnemosynesommerfugl i Norge

Den største bestanden av mnemosynesommerfuglen i Norge finner vi i Sunndalen. Fra 1988 har vi fulgt denne bestanden ved årlige undersøkelser. De to første årene kjente vi fire lokaliteter for arten i Sunndal, men sent på sommeren 1989 og i 1991 ble det oppdaget nye lokaliteter (figur 5). En rapport fra de første undersøkelsene er gitt av Aagaard & Hanssen (1989).

De områdene som vi kaller lokalitet A til G ligger fordelt i tre klynger. Nederst i dalen ligger A og B. Rundt 12 km lengre opp ligger C og D og E. Øverst opp og rundt 9 km fra E ligger så F og G. Til sammen utgjør disse lokalitetene et nærmest endimensjonalt (lineært) system av lokaliteter og sublokaliteter med mer eller mindre adskilte bestander av mnemosynesommerfugl. Bestanden av denne arten i Sunndal kan derfor oppfattes som en naturlig fragmentert bestand som gir gode muligheter for å teste teorier om metapopulasjoner.

Lokalitet A (Orheiman) er en typisk rasmark beliggende mellom 35 og 120 m o.h. Den holdes åpen ved at store snøras slår ned skogen med ujevne mellomrom. Det er nå, med unntak av et middels stort ras i 1995, mange år siden siste store ras, og lokaliteten var i 1996 langt mer gjengrodd av småtrær og busker enn den var da studiene begynte i 1988. Mnemosynesommerfuglen utnytter sannsynligvis også rasmark-områder høyere oppe uten at vi kan følge den i dette området.

Lokalitet B (Hoelsand) er en mosaikk av mindre, åpne områder som veksler i utforming fra veiskråning som blir holdt åpen av Statens Vegvesen, til naturlige enger (rasmarker) et stykke opp fra dalbunnen. Veiskråningen ligger på rundt 20 m o.h. mens de øvre delene av rasmarka går opp i 175 m høyde. Minste avstand mellom lokalitet A og B er 1,6 km i luftlinje. De to lokalitetene er mer eller mindre knyttet sammen med åpen engvegetasjon langs stier og dyrket mark.

Lokalitet C (Litlefale) er satt sammen av engstykker, tidligere snauhogstfelt og en kraftlinjegate. I begynnelsen av undersøkelsesperioden var et hogstfelt en viktig del av biotopen, men dette er nå 8 år senere nesten helt gjenvokst av busker og trær. Kraftlinjetraseen blir ryddet regelmessig og utgjør en sentral del av flygeområdet.

Lokalitet D ( Myra) er en helt ut kunstig eng i gjengroingsfase. Overfor denne enga går kraftlinjetraseen gjennom oreskog hvor mnemosynesommerfuglen også er sett.

Lokalitet E (Snøva) er et mindre engstykke under gjengroing forlenget med åpne veikanter. Engstykket ble oversvømt av et leirras i 1989. Vedhogst på 1980-tallet mellom enga og gråoreskogen i moreneskråningene ga fine flyge-

steder for mnemosynesommerfuglen, men dette området er nå grodd igjen.

Lokalitetene C, D og E ligger innen et område som er ca 2,2 km langt med en høyde over havet på mellom 100 og 130 m. Avstanden mellom C og D er 0,7 km. Mellom D og E er den 0,9 km. Det er med stor sannsynlighet andre egnede områder høyere oppe i lia bak de lokalitetene som vi følger. Det første funnet av mnemosynesommerfugl i Sunndal ble gjort i dette området i en høyde av 600 m o.h. (Opheim 1949).

Lokalitet F (Gravem) ligger i tilknytning til en av de største rasviftene i dalen. Mnemosynesommerfuglen utnytter den sørøstlige delen av rasvifta og flyr videre over i små rasvifter under en blankskurt fjellside. Berggrunnen her er skifrig og kalkrik. Lokaliteten er rundt 500 m bred og ligger mellom 270 og 400 m o.h.

Lokalitet G (Vollan) er sammensatt av åpne engstykker som har oppstått ved et større snøskred for flere tiår siden. Det åpne området rett ovenfor veggen er senere ryddet og tilplantet med gran, men er de siste 3-4 årene igjen forbusket. De åpne områdene lengre oppe i lia er naturlige glenner som virker rimelig stabile. Området er ca 500 m i diagonal og hever seg fra 220 m o.h. til ca 470 m o.h.

Korteste avstand på kartet mellom lokalitetene F og G er 1,2 km. Mellom disse lokalitetene hever terrenget seg opp i 725 m høyde slik at flygeavstanden blir opp mot 2 km. Dersom sommerfuglene følger terrenget rundt en fjellknaus, Gjærahaugen, som stikker frem mellom disse lokalitetene, blir avstanden fort opp mot 4-5 km.

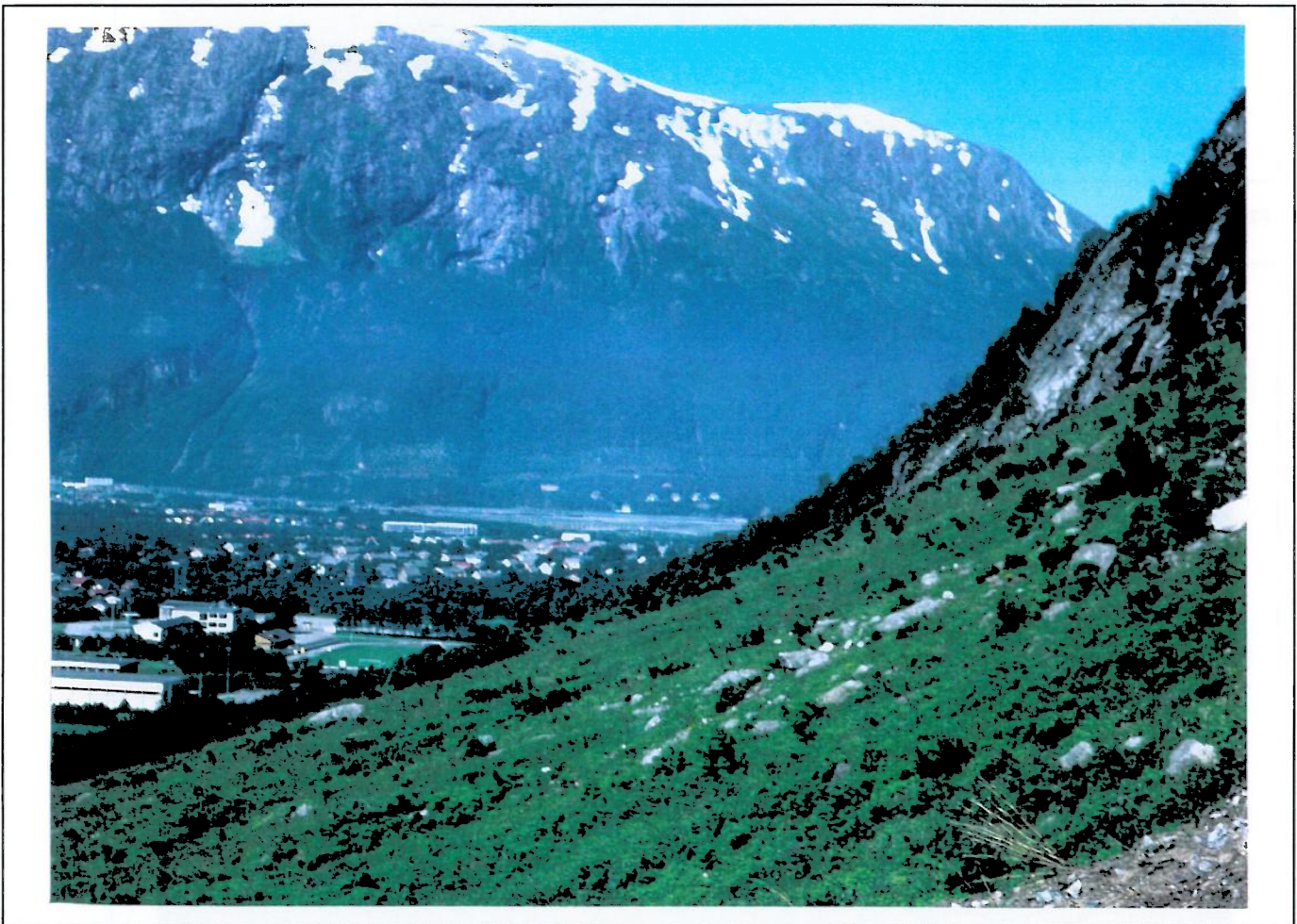
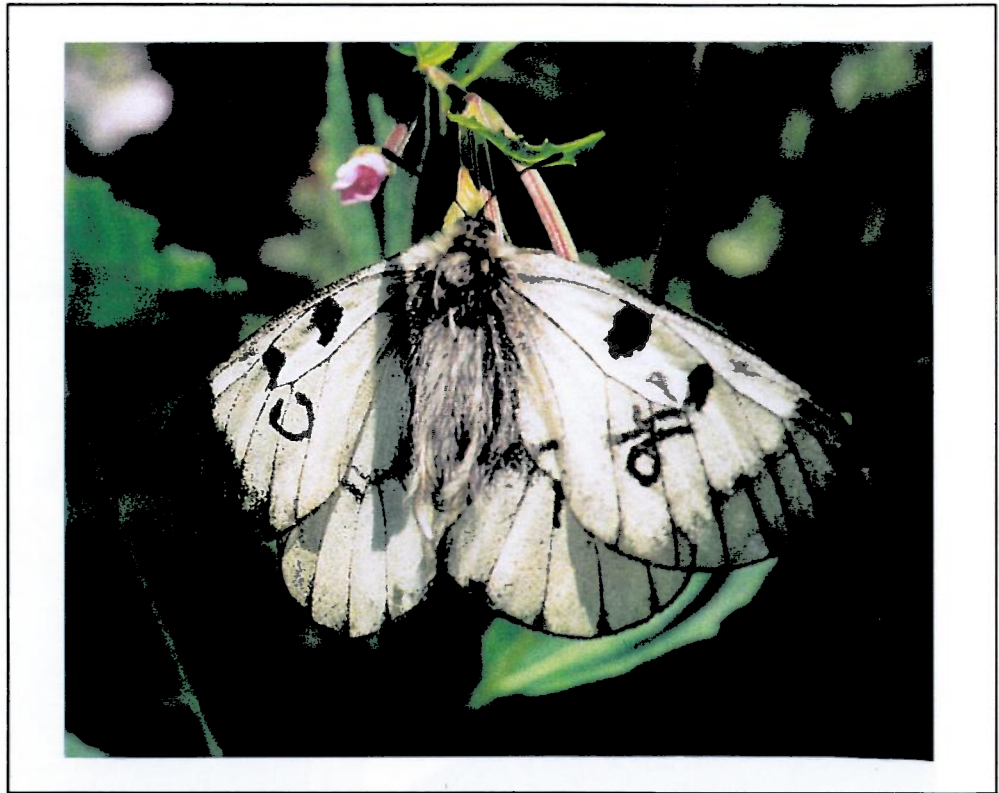
Andre bestander på Vestlandet av denne arten er bare undersøkt i kortere perioder. Fra Tafjord har vi noen få bestandsestimater og et materiale samlet inn for genetiske analyser. Opheim (1949) beskrev bestanden i Sunndalen som en ny underart, ulik den som var kjent fra Tafjord og Nord-Sverige. Vi finner individer innen en lokalitet som i følge karakterene gitt av Opheim skulle tilhøre ulike underarter.

## 3.3 Undersøkte bestander av apollosommerfugl

Til denne undersøkelsen har vi hentet materiale fra fem lokaliteter: Gjende og Vinstra i Oppland, Flå i Buskerud og Hjartdal og Bandak i Telemark (figur 5). Vi har ikke gjennomført bestandsestimater på de tre første lokalitetene. I Telemark har Fjellstad gjennomført fangst-gjenfangst studier på to populasjoner.

Den mindre og mørkere fjellformen fra Gjende ble beskrevet av Opheim (1945) som en ny underart (*P. apollo jotunensis*), morfologisk og økologisk ulik fra apollosommerfugl i lavlandsområdene på Østlandet. Senere er det også vist at larvene av fjellformen lever på rosenrot (*Sedum rosea*) mens larvene i lavlandet lever på smørbukk (*Sedum maximum*) (Lund 1971).

**Figur 1.** Merkede mnemosynesommerfugler (*Parnassius mnemosyne*). Foto: Kaare Aagaard.



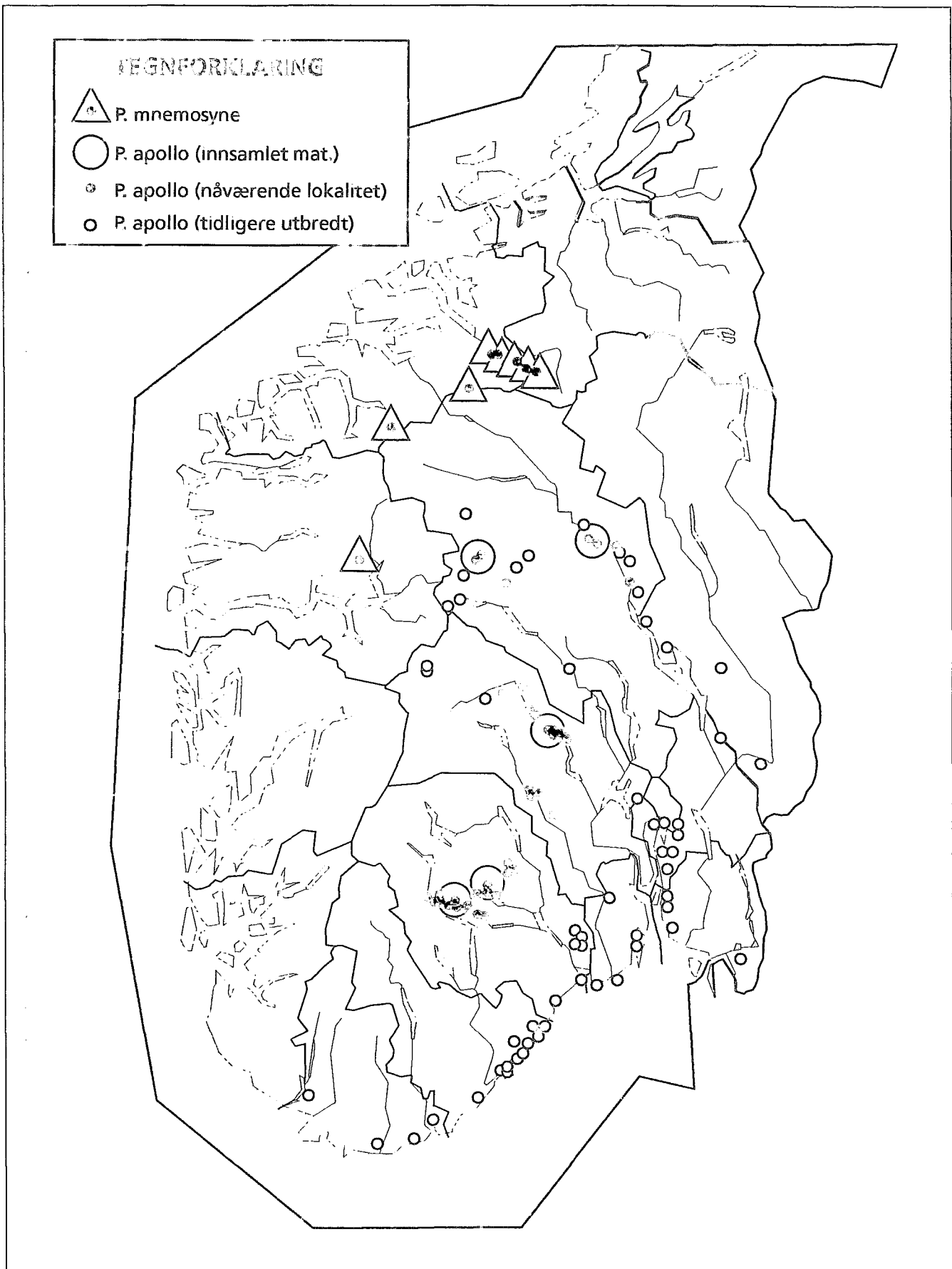
**Figur 2.** Habitat for mnemosynesommerfugl. Foto: Kaare Aagaard.



**Figur 3.** Apollosommerfugl med en perlemorsommerfugl i bakgrunnen. Foto: Lars Ove Hansen.



**Figur 4.** Habitatbilde fra Gjendetunga i Jotunheimen. Foto: Frode Ødegaard.



Figur 5. Utbredelseskart for mnemosynesommerfugl og apollosommerfugl i Norge.

Lokaliteten sør for Vinstra karakteriseres ved varme og soleksponerte kalkbakker med mye berg i dagen. Arten har vært funnet på denne lokaliteten gjennom en årrekke og synes å ha en god bestand. Arten er forøvrig observert på flere passende lokaliteter oppe i lia mellom Harpefoss og Vinstra. Alle disse lokalitetene er trolig delbestander som står i forbindelse med hverandre. Ved Gjende flyr den i sørvestvendte skråninger opp til 1100 m over havet (figur 4).

Funnstedet i Flå i Buskerud karakteriseres også av bratte, sørvendte skråninger som går flere hundre meter rett til værs (Hansen 1993).

Den ene lokaliteten i Telemark ligger på grensen mellom kommunene Hjartdal og Seljord. Området er tre kilometer langt og litt over en halv kilometer bredt og danner et belte langs en bratt, sørvendt dalside. Apollosommerfuglen flyr i enger spredt gjennom området, fra 370-600 m o.h. Det er to hovedgrupper av enger, en i vest og en i øst; minste avstand mellom dem er 1,1 km. Mellom engene er det for det meste skog, med noen områder med ur og klipper. Engene var inntil nylig skjøttet på tradisjonelt vis, men noen har nå blitt nedlagt og begynner å gro igjen. Den andre lokaliteten ligger omkring 40 km sørvest, langs innsjøen Bandak, igjen i en bratt og sørvendt dalside. Det ble funnet to delbestander; i vest flyr apollosommerfuglen i enger og langs veikantene nede ved vatnet, og i øst på flere hogstflater og en stor, nylig nedlagt eng 650 m o.h.

## 4 Metoder

### 4.1 Bestandsestimater

Bestandene av mnemosynesommerfugl i Sunndal er fulgt ved fangst-merking-gjenfangst metoden siden 1988. To delbestander av apollosommerfugl er fulgt med samme metode i to år i Telemark. Denne metoden er ofte brukt ved studier av dagsommerfugler. Sommerfuglene fanges i flukt eller sittende i vegetasjonen, merkes på vingene med vannfast tusj og slippes med en gang. Et meget høyt gjenfangsttall både samme dag og opptil 20 dager etter merking indikerer at dyrene ikke tar skade av denne behandlingen.

Det finnes flere programpakker som behandler tallmateriale fra slike fangst-gjenfangst eksperiment. De fleste er basert på Jolly-Sebers statistiske modeller. Et problem for oss ved å bruke disse programpakkene er at de er utviklet for virveldyr med en levetid som er lengre enn undersøkelsen. Programmene gir estimater for daglig bestand og overlevelsesrate. Vi trenger imidlertid en metode for å beregne det totale antall individer som i løpet av hele sesongen opptrer i en bestand. Slike metoder er sjelden diskutert i litteraturen, men Seufert (1990) har foreslått to metoder. I den ene metoden estimerer han bestanden for alle dager i undersøkelsesperioden og deler summen av disse på gjennomsnittlig livslengde for arten og kjønn. Den andre metoden, som vi har brukt her for mnemosynesommerfugl, antar at forholdet mellom alle individene som ble merket og de som ble gjenfunnet minst én gang er lik forholdet mellom de merkete og den totale bestanden. Beregningene er utført adskilt for hanner og hunner.

### 4.2 Genetisk analyse

I forbindelse med feltstudiene i Sunndalen er det innsamlet et materiale på 130 individer av mnemosynesommerfugl som er analysert med enzynelektroforese på NINAs populasjonsgenetiske laboratorium i Trondheim. Vi har videre analysert 27 individer fra Tafjord, 8 individer fra Veitastrand og ett fra Eikesdal.

Av apollosommerfugl har vi analysert genetisk et materiale på 24 individer fra Gjende, 20 fra Vinstra, 10 fra Flå, 20 fra Hjartdal og 21 fra Bandak.

Vi benyttet standard teknikker for enzynelektroforese, slik metoden er beskrevet av Aebersold et al. (1987). Samtlige individer ble analysert elektroforetisk for 20-24 gener (loci). Tolkningen av resultatene følger nomenklaturen for variasjon i enzymgener hos sommerfugler. I dette systemet angis et enzymkodende gen med en forkortelse som henviser til enzymet, for eksempel forkortes aspartat-aminotransferase med AAT. Dersom flere gener koder for dette enzymet, skilles disse genene med nummerering. Det locuset (genet) som koder for det mest anodalt orienterte enzymet (etter at enzymene er separert i et spenningsfelt)

nummereres AAT-1, det neste AAT-2, osv. Det vanligst forekommende allelet (anleggsvarianten) i et gen kalles 100-allelet. Andre alleler i det samme genet benevnes i forhold til 100-allelet, der f.eks. 50-allelet har en vandringslengde som er halvparten av 100-allelets. Hver sommerfugl har to alleler i hvert gen, som enten kan være like (genet er da homozygot for dette allelet) eller ulike (heterozygot).

Vi fant genetisk variasjon hos mnemosynesommerfugler fra Sunndalen i følgende enzymkodende gener, som her er angitt med sin standard forkortelse: fosfoglukoseisomerase (PGI), fosfomannoseisomerase (PMI), fosfoglukomutase (PGM-1), fumarase (FUM), glukosefosfatdehydrogenase (G6PDH), isocitratdehydrogenase (IDH) og malisk enzym (ME); i en annen norsk bestand fant vi dessuten variasjon i superoksyddismutase (SOD). I tillegg til disse 8 genene, ble det analysert men ikke funnet genetisk variasjon i ytterligere 12 gener hos *P. mnemosyne* fra Norge.

Hos apollosommerfuglene fant vi genetisk variasjon i følgende 14 enzymkodende gener: PGI, PMI, PGM, IDH, G6PDH-2, AAT-1, butyratdehydrogenase (BDH), fruktosebifosfat-aldolase (FBALD), fosfoglukonatdehydrogenase (PGDH), adenylatkinase (AK-1), hexokinase (HK), aconitase (ACON-1), alfyglycerofosfatase (AGP) og peptidase-leucyl-tyrosine (PEP-LT). I tillegg undersøkte vi 10 gener som vi ikke fant genetisk variasjon i.

De genetiske analysene er basert på standard populasjons-genetiske metoder for å beregne genetisk variasjon innen og mellom populasjoner (Nei 1987). Vi har beregnet genetisk diversitet (forventet heterozygositet) i hvert variabelt gen i hver delbestand (sub-populasjon) som

$$h = 1 - \sum p_i^2,$$

der  $p_i$  er frekvensen av det  $i$ -te allelet. Heterozygositeten i hver sub-populasjon ( $H_s$ ) er gjennomsnittet av heterozygositeten i alle de undersøkte genene, både variable og ikke-variable. Den genetiske differensieringen mellom sub-populasjoner er beregnet som

$$G_{ST} = 1 - (\bar{H}_s/H_T),$$

der  $\bar{H}_s$  er den gjennomsnittlige heterozygositeten i alle sub-populasjonene, og  $H_T$  er heterozygositeten i totalpopulasjonen (dvs. alle populasjoner i studieområdet, sett under ett).

## 5 Resultater og diskusjon

### 5.1 Bestandsstørrelser

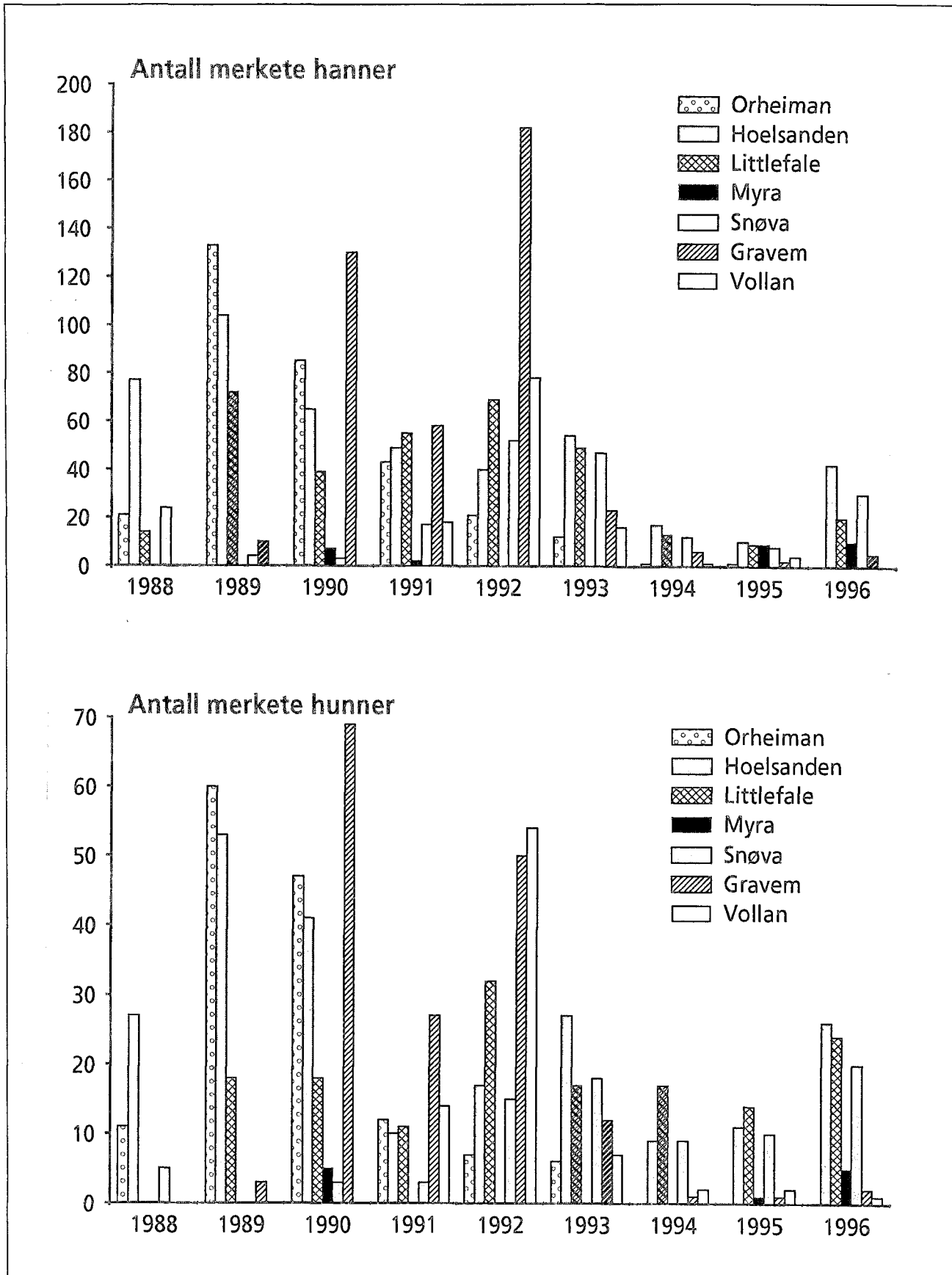
#### 5.1.1 Bestandsstørrelser av mnemosyne i Sunndalen

En oversikt over antall merkete hanner og hunner i Sunndalen viser til dels store variasjoner fra år til år og mellom de ulike lokalitetene (figur 6). Mest påfallende er den sterkt nedadgående trend på Orheiman (lokalitet A) hvor antall merkete dyr faller fra over 200 til ingen i løpet av en 7-års periode. Denne lokaliteten står imidlertid i nær kontakt med Hoelsanden (B) hvor det også var et avtakende antall merkete dyr fram til 1995, men hvor resultatet fra 1996 igjen viser en øking. På Littlefale (C) har vi stort sett merket like mange hunner gjennom hele perioden, men antallet hanner var noe lavere i 1994 og 1995 enn i årene før. Snøva (E) viser en lignende utvikling etter at effekten av et leirras i 1989 avtok. Vi mangler materiale fra Gravem (F) og Vollan (G) fra perioden hhv. før 1990 og 1991. De første årene ble det merket et stort antall, særlig på Gravem. De tre siste årene har antallet vært lite og på Vollan ble det i 1996 bare sett ett individ.

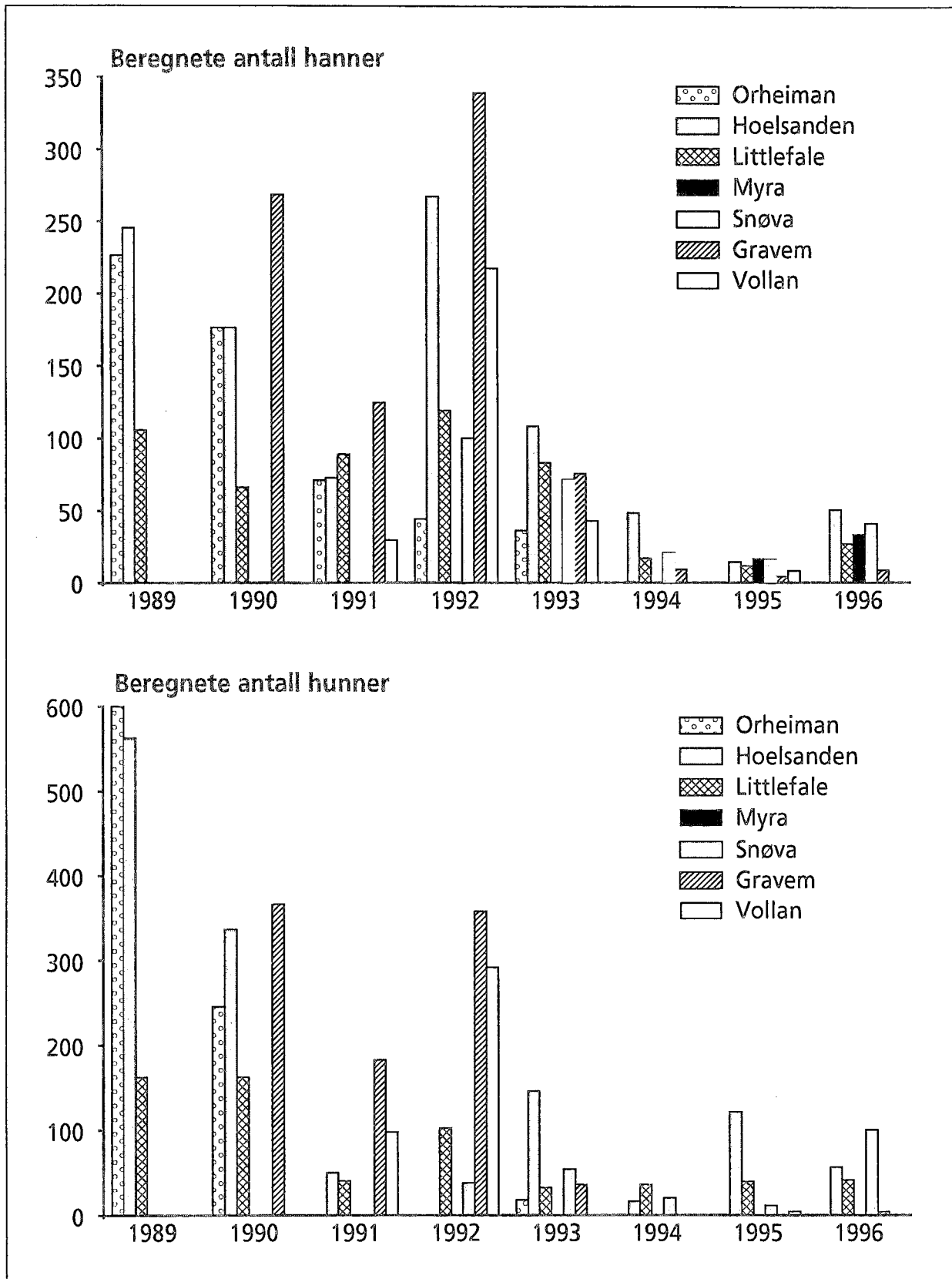
Dersom vi estimerer antall dyr i bestanden med den enkleste metoden som er beskrevet foran, får vi et bilde for hannene som stort sett er likt det bildet antall merkete dyr gir (figur 7a). Beregnet antall blir vanligvis omtrent det doble av antall merkete dyr. For hunner får vi et noe mer avvikende resultat mellom antall merkete og beregnede individer (figur 7b). De beregnete antallene ligger på opp mot en tidobling av antall merkete, med størst differanse i de tidlige, rike årene. Ut fra disse beregningene forandres også forholdstallet mellom hanner og hunner. I observasjons-materialet er dette forholdstallet (antall hanner delt på antall hunner) ofte mellom 2 og 3. Forholdstallet mellom beregnede antall hanner og hunner er langt lavere. I flere tilfeller blir det lavere enn 1 og bare i få tilfeller er det mer enn 2.

Materialet viser at vi har merket rundt tre ganger så mange hanner som hunner av mnemosynesommerfugl. Dette forholdstallet stemmer godt med det som tilsvarende feltundersøkelser i Finland, Tyskland og Frankrike har gitt. (Väisänen & Somerma 1985, Seufert 1990, Napolitano, Geiger & Descimon 1988). Beregninger etter den siste metoden som er nevnt overfor, indikerer at forholdstallet er mer likt 1 : 1.

Dersom vi antar at vi merker rundt halvparten av alle hannene og at det er like mange individer av begge kjønn, kan vi som et grovt estimat på totalt antall dyr velge å multiplisere antall merkete hanner med 4. Dette gir da som resultat at vi har minst seks lokaliteter av mnemosynesommerfugl i Sunndalen som i et godt år hver kan ha en bestand på mellom 200 og 500 individer. Mest stabile er de



Figur 6. Antall hanner (a) og hunner (b) av mnemosynesommerfugl merket på de ulike lokalitetene i Sunndalen i perioden 1988 til 1996.



Figur 7. Beregnet antall hanner (a) og hunner (b) av mnemosynsommerfugl på de ulike lokalitetene i Sunndalen i perioden 1989 til 1996.



bestandene som ligger i midten av dalen, mens begge ytterbestandene har gått sterkt tilbake de siste årene.

I et enkelt år som 1992 vil et estimat for alle lokalitetene i det året gi rundt 1000 hanner og muligens et tilsvarende antall hunner. I 1995 var den samlede bestand nede på rundt 100 hanner og tilsvarende antall hunner.

### 5.1.2 Bestandsstørrelser av apollo-sommerfugl i Telemark

Også for apollosommerfuglen var det en overvekt av merkete hanndyr, mens forholdet mellom det estimerte antallet hanndyr og hunndyr var omkring 1 : 1. For både apollo- og mnemosynesommerfuglen er det sannsynligvis hannen som leter etter hunnen, og er det mest aktive av kjønnene. Hanner vil derfor være det kjønn som blir fanget mest.

Den totale bestanden ved Hjartdal-lokaliteten ble estimert til å være 345 i 1994, omkring likt fordelt mellom de to delbestandene. På Bandak ble det estimert 495 dyr, med en overvekt av dyr i den øverste delbestanden. I 1995 ble begge populasjonene estimert til å være betydelig større.

## 5.2 Bestandsgenetiske forhold hos mnemosynesommerfugl

### 5.2.1 Genetisk variasjon innen bestander av mnemosynesommerfugl

Vi fant tre alleler i PGI-genet og to alleler i de andre variable genene hos de undersøkte bestandene av mnemosynesommerfugl i Norge (tabell 1). De ulike genene var ikke variable i alle bestandene; generelt fant vi variasjon i flere gener i Sunndalen (6 gener) enn i Tafjord og Veitastrond (4 gener). I ett gen (SOD) var Veitastrond-bestanden den eneste som viste genetisk variasjon.

De ulike bestandene av *P. mnemosyne* viste betydelig variasjon i hvor genetisk variable de er (målt som forventet heterozygositet, tabell 1). I delbestandene innad i Sunndalen varierte heterozygositeten fra 9,2 % i den mest variable bestanden (lokalitet C, Litlefale) til 8,1 % i lokalitet B (Hoelsanden) og lokalitet F (Gravem). Hver av delbestandene i Sunndalen hadde høyere heterozygositet enn bestandene i Tafjord (6,4 %) og Veitastrond (7,0 %).

**Tabell 1.** Frekvensen av det vanligste (100) allelet i variable gener hos norske bestander av mnemosynesommerfugl. Beregningen av gjennomsnittlig heterozygositet er basert på 20 gener.

| Gen             | Sunndalen |          |           |        |        | Tafjord  | Veitastrond |
|-----------------|-----------|----------|-----------|--------|--------|----------|-------------|
|                 | Orheiman  | Hoelsand | Litlefale | Gravem | Vollan | Øyeskred | Eldedalen   |
| PGI             | 0,70      | 0,63     | 0,68      | 0,04   | 0      | 0        | 0           |
| PMI             | 0,64      | 0,87     | 0,61      | 1      | 1      | 1        | 1           |
| PGM-1           | 0,89      | 0,87     | 0,98      | 0,98   | 0,95   | 0,85     | 0,79        |
| FUM             | 0,40      | 0,63     | 0,63      | 0,64   | 0*     | 0,29     | 0,93        |
| G6PDH           | 0,08      | 0,12     | 0,23      | 0,58   | 0,50*  | 0,08     | 0           |
| ME              | 0,98      | 0,98     | 0,98      | 0,93   | 0,90   | 0,65     | 0,57        |
| SOD             | 1         | 1        | 1         | 1      | 1      | 1        | 0,67        |
| Heterozygositet | 0,088     | 0,081    | 0,092     | 0,081  | 0,083  | 0,064    | 0,070       |

\*Kun to individer analysert

Dersom vi inkluderer svenske og franske bestander i sammenlikningen (Hindar et al., in prep. a), finner vi at de norske og svenske bestandene er stort sett mindre genetisk variable enn de fleste bestandene fra sentrale deler av utbredelsesområdet (i de franske Alpene). Genetisk lite variable bestander fins perifert i utbredelsesområdet både i Nord-Europa (Tafjord) og i Mellom-Europa (i de franske Pyrenéene). De minst variable bestandene i våre undersøkelser fins imidlertid i to svenske områder (Blekinge og Uppland) der bestandene er sterkt redusert etter endringer i kulturlandskapet de siste tiårene.

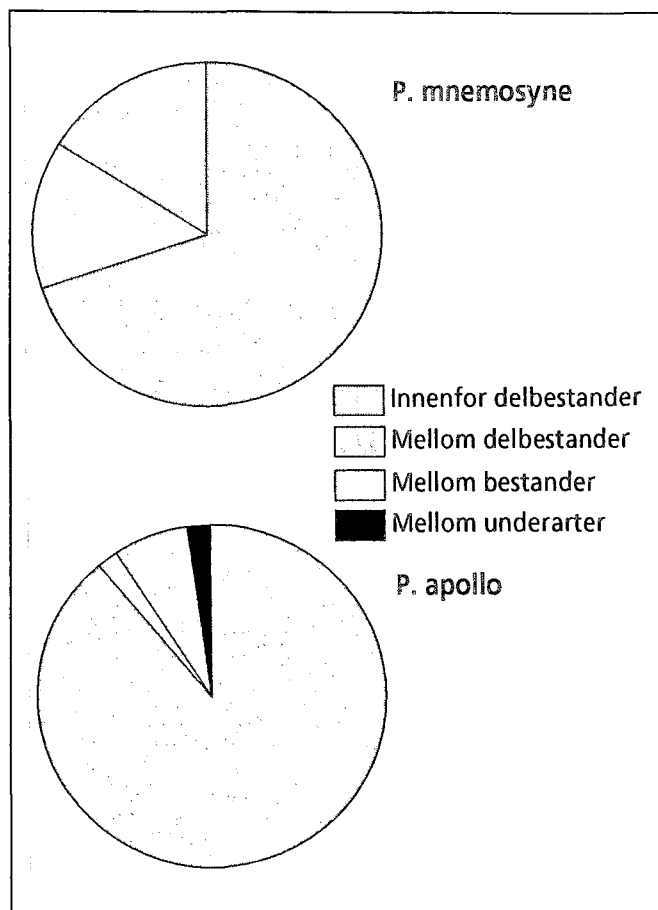
### 5.2.2 Genetisk variasjon mellom bestander av mnemosyne-sommerfugl

De genetiske analysene av *P. mnemosyne* tyder på en høy grad av genetisk differensiering mellom bestander, til og med når det gjelder delbestandene i Sunndalen. Dette kan leses direkte av variasjonen i genfrekvensene: for eksempel hadde de tre allelene i PGI-enzymet markert forskjellig forekomst i lokalitetene A, B, C, F og G. (Vi har kun analysert et lite antall sommerfugler fra lokalitet D og E; de likner mest på den nedenforliggende lokalitet C.) Det såkalte 100-allelet var vanligst nederst i dalen (tabell 1), mens de to andre allelene var henholdsvis vanlig både nede og oppe i dalen, eller også kun oppe i dalen. I Tafjord og Veitastrond var bestandene fiksert for ett av disse allelene. Dersom vi inkluderer alle våre stikkprøver fra Vest-Europa i sammenlikningen, fant vi ialt 9 alleler i PGI; enkelte bestander i Pyrenéene var fiksert for et allel som vi ikke fant i Norge.

En analyse av genetisk variasjon innen og mellom bestander (såkalt «hierarkisk analyse av genetisk diversitet», Nei 1987) i Norge viser at når vi tar alle de variable genene i betraktning, finner vi at 30,4 % av den genetiske variasjonen er fordelt mellom bestander (og 69,6 % innen bestand, figur 8). Av mellom-komponenten på 30,4 % fins 14,5 % mellom delbestander innen bestand (dvs. mellom lokalitetene i Sunndalen i dette tilfellet) og 15,9 % fins mellom bestander (dvs. mellom Sunndalen, Tafjord og Veitastrond). Dette viser at den genetiske struktureringen av bestander av *P. mnemosyne* er meget høy, til og med på mikrogeografisk nivå innad i Sunndalen (en mer detaljert analyse av Sunndalen er gjort under). Den totale mellom-komponenten på 30,4 % viser ifølge Wright (1978) at det neppe skjer nåværende utveksling av *P. mnemosyne* mellom bestandene i de tre undersøkte dalene.

### 5.2.3 Populasjonsdynamikk, spredning og genetisk differensiering hos mnemosynesommerfugl

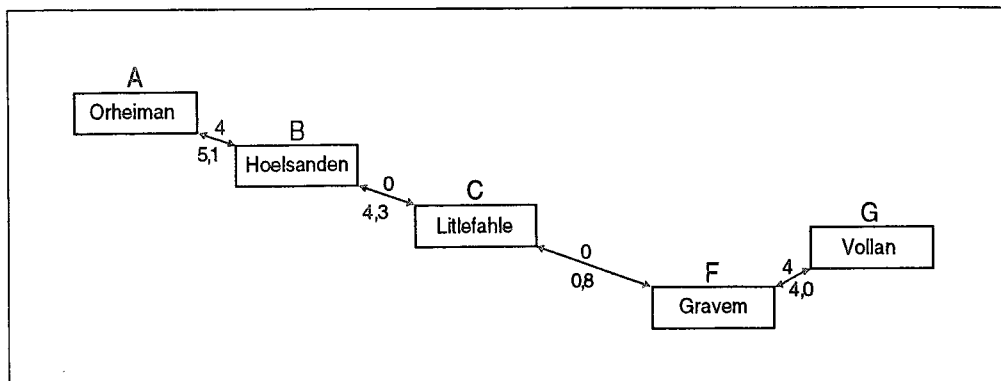
I Sunndalen har vi muligheter til å sammenlikne utvekslingen av individer mellom delbestander slik den kan beregnes med merking-gjenfangst, og slik den kan beregnes med



Figur 8. Fordeling av genetisk variasjon innen og mellom bestander hos *P. mnemosyne* og apollo-sommerfugl fra Norge, målt med enzyમેlektroforese av henholdsvis 20 og 24 enzymkodende gener.

genetiske metoder. Merkestudiene har i løpet av 7 år funnet 7 overflyvere mellom lokalitet A og B, og i løpet av 5 år funnet 5 overflyvere mellom lokalitet F og G. Dette tilsvarer 1 fanget overflyver pr år (og pr generasjon) mellom disse lokalitetene, noe som ut fra beregningene av total bestandsstørrelse skulle tyde på i størrelsesorden 4 overflyvere pr generasjon (figur 9). Det er verken funnet overflyvere mellom B og C eller mellom C og F i de årene merkestudiene er gjennomført. De populasjonsdynamiske analysene tyder derfor på at delbestandene kan grupperes i tre: A-B, C, og F-G (overflyvninger er også observert mellom C og D, men tas ikke med her da de genetiske analysene av D og E er basert på for få individer).

Genetiske beregninger av utveksling av individer mellom delbestander baserer seg på parvise sammenlikninger av genetisk forskjell ( $G_{ST}$ ), som kan omregnes til antall migranter mellom delbestander ( $Nm$ , der  $N$  er effektiv bestandsstørrelse og  $m$  er migrasjonsrate) med formelen  $G_{ST} = 1/(4Nm + 1)$ . Som det fremgår av figur 9, stemmer de genetiske dataene rimelig godt med gjenfangstdataene når det gjelder sammenhengen mellom lokalitet A og B, og mellom lokalitet F og G. Videre stemmer genetikken og gjenfangstene overens når det gjelder fravær av utveksling



**Figur 9.** Beregning av utveksling av individer av *P. mnemosyne* mellom delbestander på 5 lokaliteter i Sunndalen. Gjenfangstdataene (kursiverte tall over pilene) refererer seg til overflyvninger av individer mellom lokaliteter. De genetiske dataene (tall under pilene) refererer seg til den utvekslingen av individer som vi har beregnet ut fra graden av genetisk forskjell mellom lokaliteter.

mellom delbestand C og F-G. Det er imidlertid ikke overensstemmelse mellom den genetisk beregnede utvekslingen på 4,3 individer pr generasjon mellom lokalitet B og C, og fraværet av overflyvere mellom disse to lokalitetene.

Disse resultatene er interessante, fordi de tyder på at den genetiske likheten som vi kan måle mellom eksisterende delbestander i Sunndalen kan være en effekt av historiske årsaker (dvs. utdøing og rekolonisering en gang i fortiden) snarere enn av nåværende utveksling av individer (Slatkin et al. 1995). I Sunndalen kan det for eksempel tenkes at den sentralt beliggende delbestanden på Litlefale (lokalitet C) er en kilde for spredning til andre lokaliteter etter flaskehals i bestandsstørrelsen, og at bestanden i dalen oppfører seg som en metapopulasjon (Gilpin & Hanski 1991). Dette passer sammen med to andre observasjoner i denne undersøkelsen, nemlig: (1) at i nedgangstider for mnemosynesommerfuglbestanden i Sunndalen, er det den sentralt beliggende bestanden som er den mest stabile, og (2) den sentralt beliggende delbestanden er mer genetisk variabel enn bestandene oppe og nede i dalen. Denne analysen skal videreføres etter en nyutviklet metode for å beregne migrasjon mellom bestander ut fra kunnskap om deres genfrekvenser (Tufto et al. 1996).

## 5.3 Bestandsgenetiske forhold hos apollosommerfugl

### 5.3.1 Genetisk variasjon innen bestander av apollosommerfugl

Vi fant tre alleler i seks av de variable genene hos apollosommerfugl, og to alleler i de ni andre genene som var variable i vårt materiale. I de fleste tilfellene var variantene sjeldne og frekvensen av det vanligste allelet 1 eller nær 1 i de fleste delbestandene (tabell 2).

De ulike delbestandene og bestandene av *P. apollo* viste betydelig variasjon i hvor genetisk variable de er (tabell 2). Heterozygositeten varierte fra 4,5 % i delbestand B-1 i Bandak til 8,3 % i delbestand B-2 samme sted. Materialet i delbestand B-1 er imidlertid svært lite, og resultatene er forbundet med stor usikkerhet.

Bestanden fra Gjende, som ifølge litteraturen kan tilhøre en egen underart, så ikke ut til å skille seg fra de andre apollobestandene med hensyn til graden av genetisk variasjon.

### 5.3.2 Genetisk variasjon mellom bestander av apollosommerfugl

De undersøkte delbestandene og bestandene av apollosommerfugl skilte seg mindre fra hverandre enn bestandene av mnemosynesommerfugl (figur 8). De to sommerfuglartene har ulik utbredelse i Norge (figur 4), men vår analyse representerer bestander med omtrent samme innbyrdes geografiske avstand og er derfor sammenliknbar i forhold til å måle genetisk differensiering i forhold til geografisk avstand.

Analysen viser mindre relativ genetisk differensiering mellom bestander av apollosommerfuglen, enn mellom delbestander av mnemosynesommerfuglen innad i Sunndalen. Til og med de gruppene av *P. apollo* som er gitt status som ulike underarter, representerer neppe annet enn lokale, genetisk forskjellige bestander av én og samme underart. Analysen viser også mindre absolutt genetisk differensiering mellom bestander av apollosommerfuglen, siden den totale heterozygositeten som analysen er basert på, er mindre for apollosommerfuglen ( $H_T = 0,069 \pm 0,021$ ; gjennomsnitt  $\pm$  standardfeil for 24 gener) enn for mnemosynesommerfuglen ( $H_T = 0,111 \pm 0,041$  for 20 gener).

**Tabell 2.** Frekvensen av det vanligste (100) allelet i variable gener hos norske bestander av apollosommerfugl. Beregningen av gjennomsnittlig heterozygositet er basert på 24 gener.

| Gen             | Gjende | Vinstra | Flå   | Hjartdal |       | Bandak |       |
|-----------------|--------|---------|-------|----------|-------|--------|-------|
|                 |        |         |       | H-1      | H-2   | B-1    | B-2   |
| PGI             | 1      | 1       | 0,90  | 1        | 0,83  | 0,88   | 0,85  |
| PMI             | 0,98   | 1       | 0,86  | 1        | 0,96  | 1      | 1     |
| PGM             | 0,88   | 0,97    | 1     | 1        | 0,97  | 1      | 0,94  |
| HK              | 0,76   | 0,85    | 0,90  | 0,90     | 0,90  | 1      | 0,80  |
| IDH             | 1      | 1       | 1     | 1        | 1     | 1      | 0,94  |
| G6PDH-2         | 1      | 0,96    | 1*    | 1        | 0,93  | 0,88   | 0,97  |
| ACON-1          | 0,83   | 1       | 1     | 1        | 1     | 1      | 1     |
| PEP-LT          | 1      | 0,64    | 1*    | 0,90     | 0,93  | 0,88   | 1     |
| AAT-1           | 1      | 0,91    | 1     | 1*       | 1*    | 1      | 0,80  |
| AGP             | 1      | 0,95    | 0,94  | 0,90     | 0,97  | 1      | 0,97  |
| BDH             | 0,75   | 0,53    | 0,38  | 0,60     | 0,83  | 0,88   | 0,76  |
| FB-ALD          | 0,94   | 1       | 1*    | 1        | 1     | 1      | 1     |
| PGDH            | 1      | 0,96    | 0,94  | 0,75     | 0,95  | 0,88   | 0,83  |
| AK-1            | 0,86   | 1       | 0,95  | 1        | 1     | 1      | 0,94  |
| Heterozygositet | 0,070  | 0,070   | 0,058 | 0,058    | 0,055 | 0,045  | 0,083 |

\*Kun to eller tre individer er analysert

## 5.4 Forvaltningsmessige konsekvenser

De økologiske og genetiske analysene av mnemosynesommerfugl og apollosommerfugl gir grunnlag for følgende anbefalinger når det gjelder å bevare artene og deres variasjon som levedyktig element i norsk fauna:

Levedyktigheten til mnemosynesommerfuglen i Sunndalen må sikres gjennom forekomsten av en mosaikk av en rekke naturlige og menneskeskapt lokaliteter med egnet habitat.

Vegmyndigheter og aktører i skogbruk og jordbruk må informeres og involveres i forvaltningen av denne landskapsmosaikken til fordel for mnemosynesommerfuglen.

Genetisk variasjon hos mnemosynesommerfuglen kan bare bevares ved å sikre levedyktigheten til flere bestander, både på mikrogeografisk nivå (Sunndalen) og på makrogeografisk nivå.

Muligheter for naturlig overflyvning mellom etablerte delbestander hos mnemosynesommerfuglen er viktig, blant annet i form av lokaliteter som - ihvertfall fra tid til annen - inneholder godt habitat for arten. Habitatet må både ha tilstrekkelige forekomster av lerkespore som larvene lever på, og åpne, solvarme områder med blomster som de voksne kan hente næring fra.

Kunnskap om genetiske forskjeller mellom bestander kan brukes til å velge kilde til reetablering av utdødde stammer. Denne kunnskapen er mer kritisk for mnemosynesommerfuglen enn for den nært beslektede apollosommerfuglen.

For apollosommerfugl synes det på grunn av de relativt mange bestandene i Sør-Norge å være mindre risiko for utryddelse av arten. Det viktigste forvaltningstiltaket er å hindre tilbakegang forårsaket av tapt levested, særlig i områder hvor kulturlandskapet er i sterk endring

## 6 Litteratur

- Aebersold, P.B., Winans, G.A., Teel, D.J., Milner, G.B. & Utter, F.M. 1987. Manual for starch gel electrophoresis: A method for the detection of genetic variation. - NOAA Technical Report, NMFS 61, Seattle.
- Gilpin, M. & Hanski, I. (red.) 1991. Metapopulation Dynamics. - Academic Press, London.
- Hansen, L.O. 1993. Status for apollosommerfugl (*Parnassius apollo*) og herosommerfugl (*Coenonympha hero*) i Norge - NINA Utredning 046: 1-43.
- Hansen, L.O., Heibo, E. & Lønnve, O. 1993. August-flygende mnemosynesommerfugler i Sogn og Fjordane! - Insekt-nytt 18 (2): 13-22.
- Harrison, S. 1994. Metapopulations and conservation. - S. 111-128 i Edwards, P.J., May, R.M. & Webb, N.R., red. Large-Scale Ecology and Conservation Biology. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Hindar, K., Fjellstad, W., Aagaard, K. & Balstad, T. (in prep. b) Genetic structure of *Parnassius apollo* in Norway.
- Hindar, K., Aagaard, K., Balstad, T., Braconnot, S., Descimon, H., Hammarstedt, O. & Hanssen, O. (in prep. a) Extreme genetic differentiation of a threatened butterfly, *Parnassius mnemosyne*, in western Europe.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. - Science 241: 1455-1460.
- Napolitano, M., Geiger, M. & Descimon, H. 1988. Structure démographique et génétique de quatre populations provençales de *Parnassius mnemosyne* (L.) (Lepidoptera Papilionidae) isolement et polymorphisme dans des populations "menacées". - Génét. Sel. Evol. 1988. 20(1): 51-62.
- Nei, M. 1987. Molecular Evolutionary Genetics. - Columbia University Press, New York.
- Opheim, M. 1945. Macro-lepidoptera from the Mountains of Southern Norway II. *Parnassius apollo* L. ssp. *Jotunensis* ssp. Nov. - Norsk ent. Tidsskr. 11: 36-39.
- Opheim, M. 1949. To dagsommerfugler med vestlig utbredelse i Norge. - Univ. Bergen, Årbok 1948. Naturvid. Rekke No 5:1-11.
- Seufert, W. 1990. Untersuchungen zur Ökologie des Schwarzen Apollo (*Parnassius mnemosyne* L.; Lepidoptera: Papilionidae) in der Rhön. - Diplomarbeit an der Julius-Maximilians-Universität Würzburg, Fakultät für Biologie.
- Slatkin, M., Hindar, K. & Michalakis, Y. 1995. Processes of genetic diversification - S. 213-225 i Heywood, V.H., red. Global Biodiversity Assessment. United Nations Environmental Programme (UNEP), Nairobi, og Cambridge University Press, Cambridge.
- Thomas, C.D. 1994. Local extinctions, colonizations and distributions: habitat tracking by British butterflies. - S. 319-336 i Leather, S.R., Watt, A.D., Mills, N.J. & Walters, K.F.A., red. Individuals, Populations and Patterns in Ecology. Intercept, Andover, Hampshire.
- Tufto, J., Engen, S. & Hindar, K. 1996. Inferring patterns of migration from gene frequencies under equilibrium conditions. - Genetics 144: 1911-1921.
- Väisänen, R. & Somerha, P. 1985. The status of *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera Papilionidae) in Finland. - Notulae Entomologica 65: 109-118.
- Wright, S. 1978. Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 4. Variability within and among Natural Populations. - University of Chicago Press, Chicago.
- Aagaard, K. 1995. Sommerfugler - i norsk og nord-europeisk natur. - S. 167-177 i Brox, K.H., red. Natur 1995. Tapir forlag, Trondheim.
- Aagaard, K. & Hanssen, O. 1989. Population studies of *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera) in Sunndalen, Norway. - S. 160-166 i Future of Butterflies in Europe: Strategies for survival. Wageningen.
- Aagaard, K., Hindar, K., Hanssen, O. & Balstad, T. (in prep.). Metapopulation genetics and dynamics of the Clouded apollo *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera).

ISSN 0802-4103  
ISBN 82-426-0781-8

462

**NINA  
OPPDRAGS-  
MELDING**

NINA Hovedkontor  
Tungasletta 2  
7005 TRONDHEIM  
Telefon: 73 58 05 00  
Telefax: 73 91 54 33

**NINA  
Norsk institutt  
for naturforskning**