

FLORA OG FAUNA

Udgivet af
Naturhistorisk
Forening for Jylland

115. Årgang. Hæfte 1. Århus. September 2009



Leder: Samarbejde mellem JFN og NFJ

Naturhistorisk Forening for Jylland (NFJ) har indgået et samarbejde med Jysk Forening for Naturvidenskab (JFN), og det betyder, at begge foreninger kan tilbyde medlemmerne meget mere end før. JFN arrangerer foredrag og ekskursioner, de kommende findes på side 29 i dette nummer, og begge foreningers medlemmer har adgang til dem. Til gengæld får JFN's medlemmer Flora & Fauna.

Foredragene og ekskursionerne vil blive refereret i bladet, og det giver plads til naturhistoriske nyheder. Men Flora & Fauna vil stadig opfylde sit gamle formål, nemlig at bringe originale videnskabelige artikler om dansk natur.

Bestyrelsen for (NFJ) har længe savnet kontakt med medlemmerne udover den, vi har gennem Flora & Fauna. Vi har haft den på konferencerne, der afholdes ca. hvert andet år, og på generalforsamlingerne. Nu har vi flere muligheder for kontakt, og vi opfordrer medlemmerne til at bruge den!

De to foreninger vælger hver to bestyrelsesmedlemmer til Naturhistorisk Museum. Årsagen er, at begge foreninger bidrog væsentligt til oprettelsen af Museet for ca. 70 år siden.

Foreningerne er ikke fusioneret. De beholder deres selvstændighed, men samarbejder på alle områder.

Formanden for JFN, Arn Gyldenholm er nu medlem af NFJ's bestyrelse, valgt på generalforsamlingen 2009.

Begge foreningers bestyrelse håber på, at medlemmerne tager godt mod de nye muligheder.

Se generalforsamlingsreferatet på bagsiden af indholdsfortegnelsen.

Nyheder bringes både i Flora & Fauna og på www.floraogfauna.dk, hvorfra der linkes til www.jffn.dk. Der er planer om at udgive de biologistuderendes specialer på hjemmesiderne. Det gives der meddelelser om, når det er blevet en realitet.

Eigil Holm



Hos Jysk Forening for Naturvidenskab af 1903 forventer vi os meget godt af det tættere samarbejde med Naturhistorisk Forening for Jylland. De to foreninger har forskellige, men beslægtede arbejdsområder, hvilket giver muligheder for ny udvikling. JFN dækker Århus og omegn med foredrag og ekskursioner, mens NFJ er landsdækkende og udgiver bladet Flora og Fauna.

Begge foreninger medvirker til afholdelse af temadage i samarbejde med andre foreninger eg. *Invasive*

arter (2008) og Darwin (2009).

Det kræver tid og energi at drive en forening som vores. Arbejdskraften i foreningerne er frivillig og ulønnet, hvilket naturlig nok sætter en grænse for den enkeltes mulige tidsforbrug. Der er derfor sund fornuft i at samle kræfterne, for på den måde at få etableret flere og måske mere tidsvarende tilbud til medlemmerne. Udover at de to foreningers medlemmer nu frit kan benytte sig af begge foreningers tilbud, så forventer vi, at der meget snart vil ske en indsats på hjemmesiderne, som

vil give medlemmerne endnu flere muligheder for naturoplevelser og naturinformationer. Vi planlægger således at informere om interessante naturfund og -seværdigheder, som er et besøg værd, samt til indlæg i klima- og naturplejedebatten. Udover dette vil der også komme referater af vore foredrag og ekskursioner, samt links til andre interessante foredrag og ekskursioner.

Der skulle således være dannet basis for en fremtidig spændende udvikling i vore foreninger.

Arn Gyldenholm

Første fund af skov-vårfluen *Enoicyla pusilla* på Fyn og artens udbredelsesmønster i Danmark

Peter Wiberg-Larsen¹, Frank Gert Larsen² & Annette Sode²

First records of the land caddisfly *Enoicyla pusilla* in Fyn – with notes on its distribution in Denmark

In 2002, the terrestrial caddis fly *Enoicyla pusilla* was recorded for the first time from the island of Funen. Here, surprisingly, a number of specimens were found, submerged and live, in a small stream during standard monitoring of stream macroinvertebrates. Since then, it has been found at two additional sites on this island. However, its distribution in Funen and in the islands of Lolland and Zealand seems very local and sporadic, and it has hitherto not been recorded from other Danish islands except Als. In southern Jutland, it is widely distributed, being found in every deciduous forest surveyed so far. It is hypothesised that the species has colonized southern Jutland by own (slow) distributional powers following the species biotope, i.e. the expanding forests after the latest glacial period. Also, it is suggested that the very local distribution in the islands Funen, Lolland and Zealand is due to anthropogenic introduction. The finding of apparently live and vigorous larvae in running water show that the species may survive for extended periods in well-oxygenated stream waters and indicates that streams may act as dispersal corridors if and when the larvae are exposed to spates.

Key words: *Enoicyla pusilla*, first record, streams, Funen

Den eneste rent landlevende vårflue, *Enoicyla pusilla* (Burmeister 1839), har været kendt fra Danmark siden slutningen af 1800-tallet, hvor de første larver blev fundet ved Maribo (Petersen 1914). Den globale udbredelse omfatter det vestlige Europa fra den Iberiske Halvø i syd til Danmark mod nord, størstedelen af det centrale Europa, mens den fx ikke er fundet i det østlige Polen, Baltikum, Finland, Norge

eller Sverige. Dens danske udbredelse omfatter det sydlige Jylland (inkl. Als) samt enkelte fund fra Lolland og Sydsjælland (Wiberg-Larsen 2001). Den synes primært tilknyttet skov, idet den bl.a. lever af døde blade – og de tilknyttede mikroorganismer, som nedbryder bladmaterialet - fra en række arter af løvtræer (Wiberg-Larsen 2001). Eftersom hunnerne altid er vingeløse, må arten formodes at have en

relativt beskednen evne til at spredes ved egen hjælp.

Med en sydlig udbredelse er det umiddelbart overraskende, at arten ikke hidtil er fundet på de sydlige øer Fyn, Langeland, Ærø, Falster, Møn og Bornholm. En mulig forklaring kunne være, at arten sammen med skoven er indvandret til Danmark sydfra efter seneste istid, men først nåede frem, efter at øerne var blevet skilt fra fastlandet (Wiberg-Larsen 2001). Det gjorde det kun muligt for arten at kolonisere Jylland ved egen hjælp, mens de spredte forekomster på Sjælland og Lolland snarere skyldes senere introduktion ved menneskets hjælp.

Nu foreligger der imidlertid fund af arten fra Fyn. Historien bag disse interessante fund er ikke mindre opsigtsvækkende.

Natur- og Vandmiljøafdelingen i det nu nedlagte Fyns Amt foretog fra og med 1988 årlige undersøgelser af miljøtilstanden på ca. 900 stationer i små og store vandløb. Ved disse undersøgelser blev der indsamlet smådyr (makroinvertebrater) fra vandløbene, og ud fra arts sammensætningen blev miljøtilstanden vurderet. Der blev hyppigt hjembragt prøver med smådyr, som ikke lod sig identificere i felten. Således hjembragte den ene af forfatterne (FGL) den 7. maj 2002 en prøve fra Jerstrup Bæk, et tilløb til Kragelund Møllebæk, beliggende knapt 6 km øst for Bogense. Proven, der blev undersøgt af den anden forfatter (PWL), indeholdt flere arter af vårfluer (Trichoptera), bl.a. nogle larver af familien Limnephilidae, som manglede både gæller og side-linje på bagkroppen. De kunne bl.a. derfor let bestemmes til *Enoicyla pusilla* (se boksen).

¹Danmarks Miljøundersøgelser, Afd. for Ferskvandsøkologi, Århus Universitet, Vejlssøvej 25, 8600 Silkeborg; E-mail: pwl@dnu.dk.

²Miljøcenter Odense, Ørbækvej 100, 5220 Odense SØ; E-mails: frgla@ode.mim.dk & ansod@ode.mim.dk

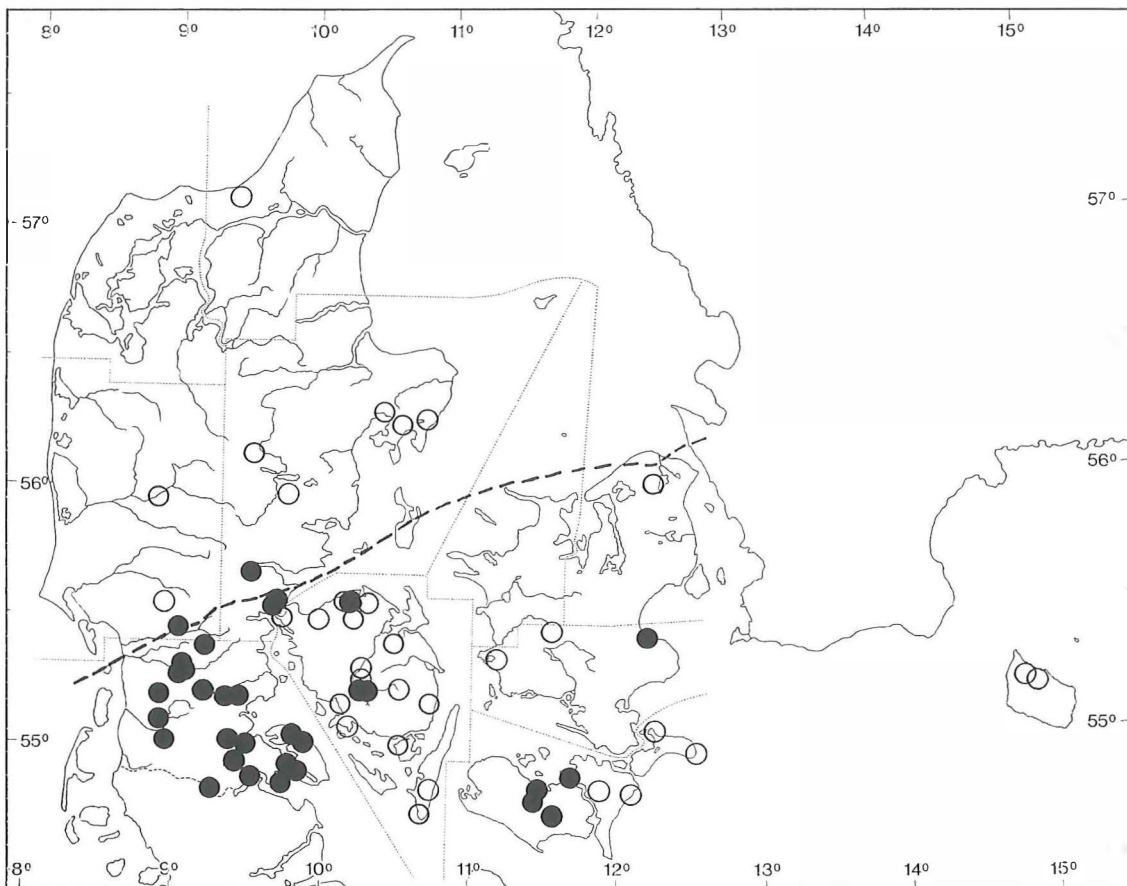


Fig. 1. Opdateret kort over *E. pusilla*'s danske udbredelse: fund fra Wiberg-Larsen (2001) suppleret med fund angivet i Tabel 1. Stiplet linje viser årsmiddel-isotermeren for Danmark (1961-90).

Revised map of the distribution of E. pusilla in Denmark: records from Wiberg-Larsen (2001) supplemented by records presented in Table 1. Broken line indicates yearly mean temperature isotherm of Denmark (1961-90).

Boks 1

Enoicyla pusilla tilhører ordenen vårfluer (Trichoptera), som er meget nært beslægtet med sommerfuglene (Lepidoptera). De voksne vårfluer har taglagte vinger, besat med hår – ikke skæl som hos sommerfuglene. Og de har aldrig munddelene omdannede til en sugesnabel. Vårfluelarverne har tre veludviklede benpar samt et par klobærende bagfødder på sidste bagkropsled. Ingen af dem har gangvorter på bagkroppens led, som de kendes fra sommerfuglene. Larverne hos flere familier af vårfluer bygger transportable huse. Hos *E. pusilla* er huset op til 8,5 mm langt, svagt krummet, og bygget af sandskorn (Figur 3). Der er kendt 170 arter af vårfluer fra Danmark; langt de fleste lever i vandløb eller søer/damme, enkelte i kilder fra grænsen mellem vand og luft. Som husbyggende og landlevende kan larver af *E. pusilla* kun forveksles med sommerfuglelarver, som tilhører familien Psychidae. Sidstnævnte bygger imidlertid lidt sjuskede huse af plantestykker. De voksne er små og uanseelige (Figur 4) – hunnen helt vingeløs.



Figur 2. Parti fra Vejle Granskov mellem Fangel og Nr. Broby, Fyn. Larver af *E. pusillus* blev fundet talrigt mellem vissent løv nær foden af bøge- og egetræer. Foto: Peter Wiberg-Larsen.

The forest, Vejle Granskov, one of the three known habitats of E. pusilla.



Fig. 3. Larve af *E. pusilla* fra Vejle Granskov på Fyn. Larven er let at kende fra husbyggende sommerfuglelarver (familien Psychidae) på sit krumme rør af sandskorn. Foto: Peter Wiberg-Larsen.

Larvae of E. pusilla from Vejle Granskov, Funen.

Eftersom arten ikke tidligere - så vidt vi ved - er meldt fra vandløb, undersøgte PWL en uge senere (15. maj 2002) lokaliteten og fandt her ganske rigtigt flere larver kravlende aktivt rundt på vandløbsbundens sten. Imidlertid fandtes arten også talrigt på vandløbets brinker, som var meget stejle, fordi vandløbet er reguleret, og dets bund derved nedsænket op til 1½ m under omgivende terræn. Det er derfor ikke svært at forestille sig, at enkelte larver fra tid til anden falder ned i vandløbet. Efterfølgende blev larven fundet i Jerstrup Skov, som mod øst grænser op til bækken. Jerstrup Skov består primært af nåletræsbevoksninger, men indeholder også partier med gammel eller nyplantet bøgeskov, hvor larven forekom talrigt. Derimod blev den ikke fundet i nåletræsbevoksningerne. Nærmest Jerstrup Bæk, hvor larven først blev fundet, bestod skoven af unge træer af Eg, Pil, Birk og Poppel. Allerede 17. maj samme år fandt FGL igen larver af *E. pusilla*, denne

gang ved Skelbækken, der er et lille tilløb til Odense Å, beliggende ca. 3 km sydvest for Fangel. Her fandtes larver i stort antal i en smal bræmme løvskov langs vandløbet nedstrøms for hovedvejen mellem Fangel og Nr. Broby, ligesom den forekom i Vejle Granskov, der ligger opstrøms langs samme vandløb (Figur 2). Til trods for navnet indeholder denne skov primært gamle bøgebevoksninger. Besøg 1. maj og 18. oktober 2003 ved Skelbækken og i Vejle Granskov viste, at bestanden af *E. pusillus* begge steder var meget stor (Figur 3).

Vårfluen er efterfølgende blevet eftersøgt flere steder på Fyn om end ikke systematisk (Tabel 1). Metoden er beskrevet i Wiberg-Larsen (2001) og omfatter eftersøgning af larver (eller tomme larve- og puppehuse) ved foden af store løvtræer inden for 30 minutter. Undersøgelser har imidlertid kun kunnet tilføje yderligere ét findested: Gyldensten Fælleskov, ca. 3 km øst

for Bogense (og dermed 3 km vest for det første fynske findested ved Jerstrup Bæk). Her blev der fundet larver i gammel løvskov bestående af Bøg og Eg (PWL).

Derudover har PWL i perioden 2004-2008 eftersøgt arten på enkelte lokaliteter på Sjælland, Lolland, Møn og Sydjylland (Tabel 1).

Der danner sig på baggrund af dels data præsenteret i Wiberg-Larsen (2001), dels de senere undersøgelser, et billede af en meget sammenhængende udbredelse i det sydlige Jylland, hvor arten forekom på samtlige undersøgte lokaliteter – primært i forskellige slags løvskov eller hegn af løvfældende træer. Derimod synes forekomsterne på øerne, selv med de nye eftersøgninger, at være langt mere lokale og fragmentariske (Fig. 1). Der er således ingen positive fund fra hverken Falster eller Møn, ligesom der kun foreligger ét fund fra Sjælland. På Fyn synes udbredelsen at være

| Lokalitet / Site | Forekomst <i>lrecord</i> | Datodate (undersøger/collector) | UTM koordinater/coordinates |
|---|-----------------------------|--|--|
| F - Vejle Skov | 0 | 18.x.2003 (ASO/PWL) | 6126818N/581829E |
| F - Vejle Granskov v. Kløvejbjerg | xxx (la, im.) | 17.v.2002 (FGL), 1.v.2003, 18.x.2003 (ASO,PWL) | 6127792N/582030E |
| F - Sumpskov v. Skelbæk, Ny Mullofte | xxx (la) | 1.v.2003 (ASO/PWL) | 6128581N/581669E |
| F - Mullofte Skov, SV f. Fangel | 0 | 25.vi.2004 (PWL) | 6129577N/582195E |
| F - Hestehave v. Gelskov | 0 | 1.v.2003 (ASO/PWL) | 6119905N/584223E |
| F - Skov Ø f. Sallinge Å, V f. Ryslinge | 0 | 20.v.2002 (FGL) | 6121892N/597146E |
| F - Ravnsmose Skov, S f. Ryslinge | 0 | 20.v.2002 (FGL) | 61204487N/598204E |
| F - Onsebakke, SV-del | 0 | 1.v.2003 (ASO/PWL) | 6120095N/581202E |
| F - Dalene, NV f. Bederslev | 0 | 5.xii.2004 (ASO/PWL) | 6157617N/583934E |
| F - Jerstrup Bæk, vej Nr. Esterbølle – Jerstrup | xxx (la) | 7.v.2002 (FGL), 15.v.2002 (PWL) | 6158027N/575489E |
| F - Jerstrup Skov, Nr. Esterbølle | xxx (la) | 15.v.2002 (PWL) | 6158696N/575546E 6158371N/575533E 6158132N/575367E |
| F - Gyldensten Fællesskov/Kohave | xx (la) | 8.iv.2004 (PWL/ASO) | 6157835N/572741E |
| F - Præsteskov, SV. f. Gyldensten | 0 | 15.iii.2009 (PWL/ASO) | 6157678N/571730E |
| F - Ebberup Skov, V. f. Brenderup | 0 | 17.v.2002 (FGL) | 6149714N/562876E |
| F - Brenderup Skov, V. f. Brenderup | 0 | 17.v.2002 (FGL) | 6149578N/562579E |
| NWZ - Klinteskov, Ø f. Tisso | 0 | 5.iv.2008 (PWL) | 6161630N/646044E |
| SZ - Bulbro Skov, S f. hovedvej 150, Sorø | 0 | 5.iv.2008 (PWL) | 6147407N/663750E |
| LFM - Nyrod, V.f. Knuthenborg Safaripark | x (la) | 20.v.2002 (PWL) | 6078038N/659655E |
| LFM - Maribo Storskov, V.f. pumpestation v. Hejrede Sø | x (la) | 6.vi.2003 (UT) | 6068930N/660512E |
| LFM - Bønnet Skov, Falster | 0 | 21.v.2002 (PWL) | 6079499N/701263E |
| LFM - Hannenov Skov, Falster | 0 | 21.v.2002 (PWL) | 6079901N/686908E |
| LFM - Ulifshale, Møn | 0 | 29.x.2005 (PWL) | 6105080N/659655E |
| LFM - Store Klinteskov, Møn | 0 | 13.ix.2008 (PWL) | 6097417N/727255E |
| EJ - Fuglsang, Fredericia | xx (la) | 23.v.2003 (UT) | 6157439N/544202E |
| SJ - Søgårdlejrens park, Ø f. Klielev | xx (la) | 13.v.2003 (PWL) | 6088459N/528767E |
| SJ - Bevtoft Plantage | xx (case) | 6.v.2008 (PWL) | 6117986N/514630E |
| SJ - Ulkebølle Skov (Moseskoven), Als | xxx (la) | 24.vi.2003 (UT) | 6090523N/550216E |
| SJ - Als Nørreskov, lige N f. Elstrup | xxx (la) | 24.vi.2003 (UT) | 6097232N/557083E |
| SJ - Gilbæk, N f. Elsmark Skov, Als | x (la) | 29.vi.2008 (MH) | 6100038N/553193E |

Tabel 1. Oversigt over lokaliteter, hvor *E. pusilla* er eftersøgt. Fauna-distrikter: EJ – østlige Jylland; SJ – sydlige Jylland; F – Fyn, NWZ – nordvestlige Sjælland; SZ – sydlige Sjælland; LFM – Lolland, Falster & Møn. xxx - meget talrig/*abundant*, xx - relativt talrig/*relatively abundant*, x - fåtallig/*sparse*, 0 - ikke fundet/*not recorded*. Im. – imagines; la - larver/*larvae*; case - tomme huse/*empty cases*. Indsamlere/*collectors*: Frank Gert Larsen (FGL), Annette Sode (ASO), Peter Wiberg-Larsen (PWL), Per Gørtz (PG), Hans Thorslund Andersen (HTA), Uffe Terndrup (UT). Forest sites where the presence of *E. pusilla* has been surveyed. Faunal districts: EJ – Eastern Jutland; SJ – Southern Jutland; F – Funen, NWZ – North-western Zealand; SZ – Southern Zealand; LFM – Lolland, Falster & Møn.

så lokal, at selv småskove, som ligger ganske tæt ved findestederne, tilsyneladende ikke huser arten. De nye data understøtter således teorien om, at *E. pusilla*'s kolonisering af Danmark fra syd efter seneste istid på grund af hunnernes og larvernes generelt begrænsede spredningsevne er sket relativt sent (Wiberg-Larsen 2001) og muligvis samtidig med bogens indvandring. I så fald nåede arten ikke frem til øerne, før disse på grund af stigningen i havets vandspejl blev adskilt fra Jylland og det nordtyske fastland. Var den således nået frem tidligere, burde den nemlig have været langt mere vidt udbredt på øerne, samtidig med at den spredte sig nordpå i Jylland til sin nuværende – formodentlig temperaturbetingede – nordgrænse omkring Vejle. De spredte forekomster på Fyn, Lolland og Sjælland skyldes derfor formodentlig en langt senere kolonisering. Denne kolonisering er i givet fald betinget af menneskets aktiviteter. Larver burde således relativt let kunne transporteres med helt unge træer, der er importeret fra fx Tyskland med henblik på udplantning. Det kunne meget vel være tilfældet med de fynske forekomster. Dertil kommer, at såvel Jerstrup Skov og Gyldensten Fælleskov drives af Gyldensten Gods, hvor brug af skovmaskiner kan have bidraget til spredningen af larverne, mens arten tilsyneladende ikke findes i selv nærliggende småskove, som har andre ejere.

For teorien om sen introduktion med mennesker taler yderligere det forhold, at arten på de Britiske Øer, som også relativt sent efter istiden blev adskilt fra det europæiske fastland, kun findes i et meget begrænset område (ca. 1500 km² beliggende i nordvest Worcestershire og tilgrænsende dele af Herefordshire, Shropshire og Staffordshire) (Green & Westwood 2005). Denne yderst lokale udbre-



Figur 4. Han af *E. pusilla*. Commaster, Belgien. Foto: James Lindsey.
Male of *E. pusilla* Commaster, Belgium. Photo: James Lindsey.

delse kan efter vores opfattelse også kun forklares med introduktion med mennesker. Ganske vist foreslår Whitehead (2007), at larvernes habitatkrav er så specielle (kræver angiveligt fugtige jorder med overfladisk artesisk grundvand, og fibrostr rodbundet tørv med stor evne til at optage fugtighed), at det forhindrer den i at have en større udbredelse i England. Denne forklaring på artens engelske udbredelse er dog efter vores opfattelse yderst tvivlsom. Intet ved de danske forekomster tyder således på, at larverne stiller så specielle krav til miljøet.

E. pusilla's indvandringshistorie i Danmark bygger på indicier. Særlig problematisk er det naturligvis at drage slutninger ud fra manglende fund. Vi finder dog dette berettiget, fordi der er anvendt samme metode og indsamlingsindsats på samtlige lokaliteter. Det er imidlertid muligt, at eftersøgning af subfossile larve- og puppehuse fra fx uforstyrrede organiske lag i Draved Skov, som har vist sig velegnede til

studier af skovens udvikling i Danmark (se fx Møller & Bradshaw 2001), kan bringe konkret viden om tidspunktet for artens indvandring.

Nye engelske undersøgelser har beskæftiget sig med en interessant side af larvernes biologi. Således skulle deres forkærlighed for at klatre op ad træstammer og græsstrå efter regn skyldes, at de her optager vand fra regndråber (Whitehead 2007), om end det modsatte har været foreslået: nemlig at larverne vandrer til vejrs for at tørre (Green & Westwood 2005). Sidstnævnte forfattere har således ved (ganske vist ikke særlig vel beskrevne) laboratoriestudier påvist, at larverne kan drukne, hvis de er neddykket i vand i mere end nogle få timer. Over for dette står vores observationer af tilsyneladende aktive og vel fungerende larver i rindende vand, hvor iltoptagelsen er langt mere optimal end i stillestående vand, da larverne i sidstnævnte selv skal skabe vandfornyelse hen over deres hudoverflade, hvorigennem ilten optages. Fund af

larver i Gilbæk på Als viser, at forekomster i vandløb ikke er cnestående (Tabel 1). Men uanset hvad stiller larverne krav til fugtighedsforholdene i deres miljø; de har således risiko for at dø, både hvis de tørrer ud, eller hvis de drukner i iltfattigt stillestående vand (fx i drivvåd jord).

Et spændende aspekt ved at larverne kan overleve et stykke tid i strømmende vand er, at vandløb derved kan fungere som spredningsveje. Således kan larverne ligesom mange andre invertebrater tænkes at blive transporteret nedstrøms med strømmen (såkaldt drift), specielt i forbindelse med store afstrømninger (se fx Brittain & Eikeland 1988). Det er således en nærliggende mulighed, at forekomsten af arten i kratskoven på begge sider af Skelbæk er et resultat af nedstrøms spredning via dette vandløb, som forløber i randen af den ca. 1 km opstrøms herfor beliggende Vejle Granskov. Alternativt skulle larver og hunner have passeret en hovedvej for at nå

dertil, hvilket er lidet sandsynligt, når man ser på artens tydelige spredningsproblemer mellem i øvrigt nærtliggende skove.

Den tidligere artikel om *E. pusilla* i Flora & Fauna (Wiberg-Larsen 2001) gav anledning til en del henvendelser til forfatteren. Der blev således meldt om fund af husbyggede vårfluer på mure og træværk på steder, som ligger væsentlig nord for artens kendte udbredelse. Der var dog tale om sommerfuglelarver af familien Psychidae, som også bygger transportable huse. Der blev dog også fundet rigtige *Enoicyla*-larver, bl.a. på mosbegrøede træer, men kun inden for artens hidtidigt kendte udbredelse.

Tak

De oven for nævnte entomologer takkes for deres interesse. Per Gørtz, Fiskeøkologisk Laboratorium, takkes, for at henlede vores opmærksomhed på fund af arten i Gilbæk på Als, James Lindsey takkes for lån af foto og

endelig takkes den anonyme reviewer for gode ideer til forbedring af manuskriptet.

Citeret litteratur

- Brittain JE & Eikeland TJ 1988. Invertebrate drift – A review. - *Hydrobiologia* 166: 77-93.
- Green GH & Westwood B 2005. In search of the land Caddis. – *British Wildlife* 17: 21-25.
- Møller PF & Bradshaw R 2001. Draved Skov – et dansk forskningsprojekt gennem mere end 50 år. Tema: Geologi i skoven. - *Geologi* – nyt fra GEUS nr. 4/ december 2001.
- Petersen E 1914. *Enoicyla pusilla* Burm. i Danmark. - *Ent. Meddr.* 10: 141-143.
- Whitehead PF 2007. New autecological data for *Enoicyla pusilla* (Burmeister, 1839) (Trichoptera: Limnephilidae) from the Worcestershire Malvern Hills. – *Entomologist's Gazette* 58: 26-28.
- Wiberg-Larsen P 2001. Udbredelsen af Danmarks eneste helt land-levende vårflue, *Enoicyla pusilla* Burm. – *Flora og Fauna* 107: 27-34.

Kuldefølsomhed hos dræbersneglens æg og unger

Mie Himmelstrup¹ og Peter Esbjerg¹

Susceptibility of eggs and juveniles of *Arion lusitanicus* to low temperatures

The Spanish slug is a pest in Denmark, first recorded 1991. Despite invasive occurrence and the public goal of population reduction, important biological information is yet lacking, e.g. about cold tolerance. In order to investigate this aspect, we collected adult slugs to produce eggs and juveniles for experimental exposure to cold conditions as these seem to be the dominant overwintering stages. To ensure sufficient experimental material, we also included some field collected eggs. Rearing took place at 19°C but survival of eggs, 1 cm, 2cm and 3 cm juveniles were tested at +5°C, 0-1°C, -1°C (only juveniles), -5°C and -10°C. The tests included both direct transfer from high to low temperature and also stepwise down and up again. The effect on survival of the various experimental temperature changes were tested against reference temperature conditions (constant 19°C). The results were very clear: eggs survive well down to 0°C, but not at -5°C while 1-4 cm juveniles survive well down to -1°C, but not at -5°C. In typical a Danish winter, there will still be many protected microhabitats with a temperature regime above this minimum survival temperature, unless a combination of continuing frost and lack of snow cover prevails. The predicted future climate change with milder and more humid winters, which are already now more common, will further improve the conditions for the Spanish slug and hence the problems caused by it.

Key words: Arion lusitanicus, susceptibility to low temperatures, overwintering, eggs, juveniles, Denmark

Dræbersneglen, *Arion lusitanicus*, betragtes i en række lande, hvor dens forekomst er ret ny, oftest som et alvorligt skadedyr pga. dens adfærd og masseforekomst (f.eks. von Proschwitz 1997; Briner & Frank 1998a, b; Grimm & Paill 2001; Kozłowski 2007). Trods dræbersneglens forekomst i Danmark siden 1991 (von Proschwitz 1992), er mange aspekter af dens biologi ikke undersøgt. Eksempelvis kendes

overvintringsbiologi og temperatortolerance ikke sikkert. Observationer fra flere lande tyder på, at flertallet af voksne dræbersnegle dør inden vinterperioden efter endt æglægning (Davies 1987; Briner & Frank 1998b; Kozłowski & Sionek 2000; Grimm 2001). Ægforekomster og til dels æglægning er observeret skjult under en række materialer, der kan beskytte mod udtørring og kraftige temperaturudsving, som

f.eks. fugtig bund dækket af store gamle græstotter, hvor græstotter dækker foden af fugtige stubbe eller under kunstige materialer (Pagh & Jensen 2008, samt forfatternes iagttagelser). Som i udlandet formodes det primært at være æg og/eller snegleunger, som overvintrer.

Formålet med denne undersøgelse er at belyse, hvor lave temperaturer dræbersnegleæg og-unger af forskel lig alder kan overleve. Kendskab til de forskellige stadiers temperatortolerance, og dermed mulighed for at overvinde i Danmark, kan medvirke til at fokusere bekæmpelsesindsatsen på steder, hvor vinteren har været særlig gunstig for sneglens overlevelse. Ligeledes vil kendskab til, om lave temperaturer har en væsentlig indflydelse på populationen, kunne give et billede af, hvordan populationsudviklingen og dermed sneglens udbredelse vil ændre sig, når det globale klima ændrer sig.

Materialer

For at skaffe æg og unger til forsøg blev i alt 226 voksne dræbersnegle indsamlet på fire forskellige lokaliteter i Danmark: Søndermarken på Frederiksberg, Virum, Rungsted Kyst og Brædstrup ved Horsens. Indsamlingen foregik i perioden september til oktober 2007. Ligeledes blev 150 dræbersnegleæg (heraf indgik 120 æg i forsøg) indsamlet i Søndermarken af en omgang for at sikre nok snegleunger til forsøg. For at sikre, at de indsamlede snegle og æg var dræbersnegle, blev disse indsamlet på steder, der er kendte dræbersneglelokaliteter. De voksne er ligeledes valgt ud fra korrekt farvetegning, den karakteristiske randsøm og den rette slimfarve. Desuden havde de voksne snegle en høj reproduktionskapacitet i laboratoriet, hvilket er karakteristisk for dræbersnegle. For at sikre, at æggene

¹Institut for Jordbrug og Økologi, Københavns Universitet, Thorvaldsensvej 40, 1871 Frederiksberg C.



Figur 1. Æg af dræbersnegl lagt på jord, med beskyttelse fra planter og planterester, hvoraf en del er fjernet. Foto: Mie Himmelstrup.
Eggs of the Spanish slug laid on soil protected by plants and plant remnants (partly removed).

stammede fra dræbersnegle, blev ungeres udseende fulgt fra start til individerne var halvstore.

Både voksne snegle, unger og æg blev holdt i et temperaturstyret laboratorium ved $19 \pm 1^\circ\text{C}$ døgnet rundt og 9-11 timers naturligt dagslys. Den 2. november 2007 overførtes forsøgsmaterialet til et klimaskab med samme temperatur og daglængde.

I laboratoriet blev de voksne snegle

holdt i lukkede, transparente plastikkasser på $12,5 \times 22 \times 30,5$ cm, opdelt efter indsamlingslokalitet med 8-15 individer i hver kasse. I alt 16 individer fra alle lokaliteter (undtagen Søndermarken) blev placeret enkeltvis i små, transparente plastikkasser ($6,5 \times 10 \times 14$ cm) med hullet låg, for med sikkerhed at kende moderdyret, og fordi dødeligheden ofte var højere ved mange individer sammen. Underlaget i alle kasser bestod af to lag gennemfugtede papirservietter, og sneglene

blev fodret med icebergsalat. Tre gange ugentligt blev kasserne rengjort, sneglene fodret, og antallet af lagte æg pr. kasse og deres læggedato blev registreret. Æg lagt indenfor 0-3 dage blev tildelt samme læggedato. Æg, lagt af de voksne snegle i laboratoriet, blev overført til små, transparente plastikkasser ($6,5 \times 10 \times 14$ cm), uden hullet låg, med samme underlag som hos de voksne individer. Hver 2.-3. dag blev fugtigheden i kasserne kontrolleret og justeret efter behov. Æg indsamlet i Søndermarken blev anbragt i en lukket lille plastikkasse sammen med det jord, de lå på. Jorden fik ikke tilført fugt på noget tidspunkt, da den var fugtig nok. Alle kasser med æg blev nummeret, så æggenes oprindelse og læggedato kunne spores. Ødelagte eller klækkede æg blev smidt ud for at forhindre råd.

Plastikkasserne med æg blev inspiceret hver 2.-3. dag for at registrere antallet af nyklækkede snegleunger. Snegleunger klækket indenfor 0-3 dage blev tildelt samme klækkedato. De nyklækkede snegleunger blev overført til samme størrelse og type kasser, som anvendtes til æg og med samme form for underlag. Ungerne blev fodret med icebergsalat.

I forsøgene er anvendt æg og unger avlet i laboratoriet og samt dræbersnegleunger fra æg samlet i Søndermarken. Æggene var 4-16 dage gamle, da de indgik i forsøg.

Snegleungerne var ca. 1 cm (0-9 dage gamle), ca. 2 cm (19-30 dage gamle) eller ca. 4 cm (70-71 dage gamle), da de indgik i forsøg. For hver længdekategori kunne der være en variation på $\pm 0,3$ cm. Ingen æg eller snegleunger anvendtes mere end én gang. Under forsøgene var æg anbragt i 30 ml transparente forsøgsbægre med låg og unger var anbragt i 30 ml forsøgsbægre eller i små plastikkasser afhængig af antallet af dyr, der blev testet sammen. I bunden af hvert forsøgsbæger eller -kasse lå et styk-

ke fugtet filterpapir for at forhindre udtørring, og snegleungerne havde et stykke icebergsalat som foder.

Metode

Æg og ungers overlevelse blev testet ved +5, 0-1, -1°C (kun unger), -5 og -10°C. Referenceholdene stod konstant ved 19±1°C i laboratorium/klimaskab.

Overlevelsessuccesen ved lave temperaturer kan især påvirkes af varigheden af opholdet ved den lave temperatur og hastigheden af temperaturfaldet samt hastigheden af tilbagevenden til starttemperatur (temperaturstigning). Derfor blev æg og ungers overlevelsessucces testet ved:

- 2 eller 14 dages ophold ved den lave temperatur samt
- et trinvis eller hurtigt temperaturændringsforløb mellem 19±1°C og den lave temperatur:

Trinvis temperaturændring foregik ved, at æg/unger med 2 dages intervaller blev udsat for trinvis lavere temperatur i forskellige termoskabe mellem 19±1°C og testtemperaturen. De forskellige trin er +5°C, 0-1°C og -5°C. Efter 2 eller 14 dages ophold ved testtemperaturen blev temperaturen atter øget trinvis til 19±1°C. En hurtig temperaturændring foregik ved, at æg/unger før og efter opholdet ved testtemperaturen kun blev udsat for +5°C (eller ved 0°C for ægforsøg 4. og 6. oktober 2007) i 2 dage mellem 19±1°C og testtemperaturen. Tabel 1-2 giver en oversigt over, hvilke forsøg og temperaturer æg og de forskellige længder (alder) af snegleunger blev testet ved.

Snegleæg, der var ensaldrede og stammede fra samme kuld, blev anbragt i forsøgsbægre med 8-10 æg i hver og placeret ved referencetemperaturen og ved hver af testtemperaturene. I hvert forsøg var der 3-15 uafhængige gentagelser (æggene



Figur 2. Ca. 2 uger gamle unger af dræbersnegl. Foto: Mie Himmelstrup. *Juveniles of the Spanish Slug, approximately two weeks old.*

havde ikke samme oprindelse). Snegleunger blev anbragt i forsøgsbægre med 3 eller 6 unger pr. bæger eller i plastikbægre med 15 eller 45 unger pr. kasse. Bægre eller kasser blev placeret ved referencetemperaturen og ved hver af testtemperaturene. I hvert bæger eller kasse ved referencetemperaturen og de forskellige testtemperaturer var ungerne inden for samme længdekategori. Desuden var unger af samme alder og oprindelse repræsenteret i hvert bæger/kasse. I hvert forsøg er der mellem 1-14 uafhængige gentagelser (snegleungerne havde ikke samme oprindelse, men var alle klækket indenfor 12 dage).

Alle forsøg med æg eller unger afsluttedes under referenceforholdene i laboratorie/klimaskab (19±1°C), hvor antallet af overlevende æg og unger pr. bæger/kasse for de forskellige testtemperaturer og forsøg blev registreret. Et æg blev registreret som overlevet, når en levende unge

blev klækket. En snegleunge blev registreret som overlevet, når den reagerede på berøring og kunne fungere på normal vis. Klækning blev registreret, indtil alle æg var klækket eller vurderet ubefrugtede eller ødelagte (se Boks 1). Herefter blev en gennemsnitlig klækkeprocent for hver gentagelse og referencehold beregnet (se tabel 1). For ungerne registreredes antal overlevende, indtil to dage efter de var vendt tilbage til referenceforholdene. En samlet gennemsnitlig overlevelsesprocent for hver gentagelse og referencehold pr. forsøg blev beregnet (se tabel 2).

Data er analyseret ved hjælp af den non-parametriske test "Wilcoxon-Mann-Whitney-test" (Siegel & Castellan 1988) for at undersøge, om der er signifikant forskel på æggenes klækkeprocent/ den procentvise overlevelse for snegleunger på referencehold (19±1°C) og testhold (+5°, 0-1, -1, -5 eller -10°C).

Resultater

Der var generelt en god klækkeprocent for reference-æggen (79 – 87,5%), ligesom klækkeprocenten for reference-æggen konsekvent var blandt de højeste (om end ikke nødvendigvis signifikant). Det demonstrerer, at referencebehandlingen var valgt.

Der kunne ikke påvises nogen forskel på klækkeprocent mellem æg holdt under referencetemperaturen på $19\pm 1^\circ\text{C}$ og æg udsat for temperaturændringer ned til $0-1^\circ\text{C}$ (Tabel 1). Dette gjaldt både ved forsøg med en trinvis og hurtig temperaturændring og uanset længde af ophold.

Derimod klækkede ingen æg efter at have været udsat for -5°C eller -10°C , uanset om det var et 2 eller 14 dages ophold ved testtemperatur og om temperaturændringsforløbet var trinvis eller hurtigt.

For 1-4 cm lange snegleunger kunne der ikke påvises nogen forskel på overlevelsesprocenten mellem unger holdt under referencetemperaturen på $19\pm 1^\circ\text{C}$ og unger udsat for temperaturændringer ned til -1°C (Tabel 2). Dette gjaldt både ved forsøg med en trinvis og hurtig temperaturændring og uanset længde af ophold. Alle snegleunger udsat for -5°C eller -10°C i blot 2 dage med enten en

trinvis eller hurtig temperaturændring døde (Tabel 2).

Diskussion

Da resultaterne af vores undersøgelse er meget entydige, kan en ret klar konklusion drages: Æg af dræbersnegle, der har været udsat for betingelser som i denne undersøgelse, kan ikke tåle frost, og unger på 1-4 cm kan tåle -1°C , men dør ved -5°C . At snegleungerne ikke fryser ved -1°C kan forklares ved deres indhold af saltoner, som også er til stede på deres våde overflade. Deres følsomhed overfor -5°C indikerer, at de ikke har en kuldebeskyttelse (frysepunktsænkning), og der er god grund til at tro, at de dør ved -2 til -3°C . Dette kan dog ikke nødvendigvis overføres direkte til naturlige forhold. Sneglene kan måske danne cryoprotektorer, der sænker frysepunktet, hvis de har en lang og mere naturlig indvintingsperiode, og dette kan i øvrigt være afhængigt af føden, som i vores forsøg alene var icebergsalat. Nogen grad af sæsonbetonet ændring af frysepunktet er konstateret hos agersnegl (*Deroceras reticulatus*) (Cook 2004), og hos den nøgne snegl (*Lehmannia valentiana*) er der i Japan fundet ændringer af både varme- og kuldeterolerance hen over året (Udaka et al. 2008). Selv hvis dræbersneglen ikke kan sænke frysepunktet, har den gode muligheder for at undslippe frost. Unge kan i søge dybt ned i jord-

Tabel 1. Samlet oversigt over forsøg, behandling vs reference, med æg udført i perioden 4. til 27. oktober 2007. * angiver, at resultatet er entydigt med stærk signifikant forskel ($p < 0,001$).

*Results from egg experiments, treatments vs reference. Experiments were performed between October 4th and 27th. * indicate that the difference is strongly significant ($p < 0,001$).*

| Forsøgslængde og ændring <i>Duration of experiment and temp. change</i> | Temperatur (°C) <i>Temperature</i> | Antal æg <i>Number of eggs</i> | Antal klækkede æg <i>Number of eggs hatched</i> | Gns. klækning (%) <i>Average hatching (%)</i> | P (test) (n_1/n_2) |
|--|---------------------------------------|-----------------------------------|--|--|------------------------|
| 2 døgn / trinvis <i>2 days / gradual</i> | Reference | 40 | 32 | 80 | |
| | 0-1 | 40 | 32 | 80 | 0,56 (4/4) |
| | -5 | 40 | 0 | 0 | * (4/4) |
| | Reference | 80 | 68 | 82 | |
| | 5 | 80 | 56 | 70 | 0,22 (9/9) |
| | 0-1 | 70 | 58 | 85 | 0,48 (8/8) |
| 2 dage / hurtig temp. ændring | -5 | 80 | 0 | 0 | * (9/9) |
| | -10 | 80 | 0 | 0 | * (9/9) |
| | Reference | 24 | 19 | 79 | |
| | 5 | 24 | 22 | 92 | 0,90 (3/3) |
| | 0-1 | 24 | 20 | 80 | 0,65 (3/3) |
| | -5 | 24 | 0 | 0 | * (3/3) |
| 14 døgn / hurtig <i>14 days / fast</i> | -10 | 24 | 0 | 0 | * (3/3) |
| | Reference | 80 | 64 | 80 | |
| | 0-1 | 120 | 89 | 74 | 0,34 (8/12) |
| | -5 | 50 | 0 | 0 | * (5/8) |
| | -10 | 100 | 0 | 0 | * (8/10) |
| | Reference | 134 | 113 | 85 | |
| | 5 | 116 | 99 | 85 | 0,24 (13/13) |
| | 0-1 | 134 | 96 | 72 | 0,07 (15/15) |
| | -5 | 134 | 0 | 0 | * (15/15) |
| | -10 | 134 | 0 | 0 | * (15/15) |
| 14 døgn / hurtig <i>14 days / fast</i> | Reference | 40 | 35 | 88 | |
| | 5 | 40 | 34 | 85 | 0,55 (4/4) |
| | -5 | 40 | 0 | 0 | * (4/4) |
| | -10 | 40 | 0 | 0 | * (4/4) |

| Forsøgslængde og ændring <i>Duration of experiment and temp. change</i> | Længde (cm) <i>Length</i> | Temperatur (°C) <i>Temperature</i> | Antal snegleunger <i>Number of juveniles</i> | Antal overlevende snegleunger <i>Number of surviving juveniles</i> | Gns. overlevelse (%) <i>Average survival</i> | P (test) (n ₁ /n ₂) |
|--|------------------------------|---------------------------------------|---|---|---|--|
| 14 dage/trinvis temp.ændring <i>14 days / gradual</i> | 1 | Reference | 24 | 20 | 83 | |
| | 1 | 5 | 24 | 22 | 92 | 0,81 (8/8) |
| | 1 | 0-1 | 24 | 22 | 92 | 0,81 (8/8) |
| | 1 | -5 | 24 | 0 | 0 | * (8/8) |
| 14 dage/hurtig temp.ændring <i>14 day / fast</i> | 1 | Reference | 18 | 14 | 78 | |
| | 1 | 5 | 15 | 11 | 73 | 0,42 (5/5) |
| | 1 | 0-1 | 18 | 16 | 89 | 0,88 (6/6) |
| | 1 | -5 | 18 | 0 | 0 | * (6/6) |
| 2 dage/trinvis temp.ændring <i>2 days / gradual</i> | 1 | Reference | 84 | 76 | 90 | |
| | 1 | -5 | 84 | 0 | 0 | * (14/14) |
| | 1 | Reference | 45 | 40 | 89 | |
| | 1 | -1 | 45 | 43 | 96 | - (1/1) |
| | 2 | Reference | 120 | 113 | 94 | |
| | 2 | -1 | 120 | 117 | 98 | 0,64 (8/8) |
| 2 dage/hurtig temp.ændring <i>2 days / fast</i> | 2 | -5 | 120 | 0 | 0 | * (8/8) |
| | 4 | Reference | 100 | 95 | 95 | |
| | 4 | -1 | 105 | 102 | 97 | 0,44 (7/8) |
| | 4 | -5 | 120 | 0 | 0 | * (8/8) |
| 2 dage/hurtig temp.ændring <i>2 days / fast</i> | 1 | Reference | 78 | 70 | 90 | |
| | 1 | -5 | 78 | 0 | 0 | * (13/13) |

Tabel 2. Samlet oversigt over forsøg, behandling mod reference, med snegleunger af forskellig længde udført i perioden 17. oktober til 10. januar 2008. - betyder, at data ikke er testet, mens * angiver, at der er stærk signifikant forskel ($p < 0,001$).

*Results from experiments, treatments vs reference, with juveniles of different length/age. Experiments were performed from Oct 17th 2007 to Jan 10th 2008. - indicate that the data has not been statistically tested. * indicate that the difference is strongly significant ($p < 0,001$).*

Boks 1 (Egne obs.)

Overfladen på nylagte æg er skinnende hvid/gullig og indholdet er væskende.

Befrugtede æg vil efterhånden som udviklingen af ægget skrider frem få en hård skal, eller der vil dannes en hård geléklump indeni, hvori fosteret udvikler sig. Få dage inden ægget klækker, bliver skallen violetrødlig, eller mørkeaftegninger på snegleungen kan ses gennem ægget.

Hvis ægget ikke udvikler sig eller er **ubefrugtet** forbliver det hvidt, med et mat, forkalket udseende, eller det svulmer op. De opsvulmede æg er bløde og indeholder kun gullig væske, mens andre består af en hård geléklump uden spor af fosterdannelse. Æg med et ikke-udviklet udseende blev i dette forsøg vurderet ubefrugtet og blev sprængt for at få det bekræftet.

Æg der var sammenklappet, havde revner i skallen så æggesubstansen kom ud, eller var gået i forrådnelse blev defineret som **ødelagte** æg.

sprækker eller løs jord, hvor der både er fugtigt og frostfrit, og ægene har for en stor dels vedkommende mulighed for at overleve, fordi de er ofte placeret på beskyttede steder. Eksempelvis kan der under en meget stor græstot, som yderligere dækkes af nedfaldent løv, være frostfrit endog i en længerevarende men ikke for streng frostperiode. Det illustreres bl.a. ved en let halmdekning over rodfrugter på brakmark i vinteren 2007-2008. Her sikrede halmen, at der ved -1°C i 5 cm jorddybde uden dække, var 4°C varmere under dækket (Grevsen & Bjørn 2009). For at en vinter skal gøre større indhug i dræbersneglene, kræves formentlig en lang barfrostperiode med frosset jord 30-50 cm ned, hvilket ikke er set siden midten af 1990'erne, og da kun på bare marker i visse landsdele.

Med den globale opvarmning er det i Danmark snarere milde, fugtige vintre, der iflg. 2007-rapporten fra FN's Internationale klimapanel IPCC (Alcama et al. 2007) vil dominere. Dermed indebærer ændringerne i klimaet – alt andet lige – en udsigt til yderligere fremgang for dræbersneglene. Denne fremgang må dog forventes modificeret af meget forskelligartede sommerperioder. Der er (ifølge IPCC) udsigt til større generel uforudsigelighed især med øget risiko for lange tørre sommerperioder, hvilket er ugunstigt for dræbersnegle. Samtidig forudses i midlertid også en øgning af den anden ekstrem: Meget våde sommerperioder. Hvis en sådan forekommer efter en meget mild vinter, kan dræbersneglene nærmest eksplodere i antal. Derfor kan man forsigtigt gætte på, at dræbersnegleproblemerne

fortsat vil tage noget til, men med kraftige fald ind imellem.

Citeret litteratur

- Alcama J, Moreno JM, Novaky B, Bindi M, Corobov R, Devoy RJN, Giannakopoulos C, Martin E Olesen JE & Shvidenko A 2007: Europe. Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II. – I: Parry ML, Canziani OF, Palutikof JP, van der Linden PJ & Hanson CE (red.), Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK, pp. 541-580.
- Briner T & Frank T 1998a: Egg laying activity of the slug *Arion lusitanicus* Mabille in Switzerland. – *J. Conchology* 36(3): 9-15.
- Briner T & Frank T 1998b: The palatability of 78 wildflower strip plants to the slug *Arion lusitanicus*. – *Ann. Appl. Biol.* 133: 123-133.
- Cook RT 2004: The tolerance of the Field Slug *Deroceras reticulatum* to Freezing Temperatures. – *Cryoletters* 25(3): 187-194.
- Davies SM 1987: *Arion flagellus* Collinge and *A. lusitanicus* Mabille in the British Isles: A morphological, biological and taxonomic investigation. – *J. Conchology* 32: 339-354.
- Grevsen K & Bjørn g 2009: Vinterdækning og opbevaring af jordskokker. – *Frugt & Grønt* 7/8 2009: 332-334.
- Grimm B 2001: Life cycle and population density of the pest slug *Arion lusitanicus* Mabille (Mollusca: Pulmonata) on grassland. – *Malacologica* 43 (1-2): 25-32.
- Grimm B & Pail W 2001: Spatial distribution and home-range of the pest slug *Arion lusitanicus* (Mollusca: Pulmonata). – *Acta Oecologica* 22: 219-227.
- Kozłowski J 2007: The distribution, biology, population dynamics and harmfulness of *Arion lusitanicus* Mabille, 1868 (Gastropoda: Pulmonata: Arionidae) in Poland. – *J. Plant Prot. Res.* 47, No. 3.
- Kozłowski J & Sionek R 2000: The rate of egg laying and hatching of the slug *Arion lusitanicus* Mabille, a pest of arable crops. – *J. Plant Prot. Res.* 40: 162-167.
- Pagh S & Jensen F 2008: Dræbersneglen *Arion lusitanicus*, æglægningsteder, efterårsskjul, aktuelle fjender: 1-57. – <http://www.skovognatur.dk/DyrOgPlanter/Artsleksikon/Bloeddyr/Iberisk/aegnoegle/>
- Siegel S & Castellan NJ 1988: Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences. - 2nd ed. McGraw-Hill Book Co.
- von Proschwitz T 1992: Spanska skogssniglen – *Arion lusitanicus* Mabille – en art i snabb spridning med människan i Sverige. – *Göteborg Naturhist. Mus. Årstryck* 1992: 35-42.
- von Proschwitz T 1997: *Arion lusitanicus* Mabille and *A. rufus* (L.) in Sweden: A comparison of occurrence, spread and naturalization of two alien slug species. – *Heldia* 4 Sonderheft 5: 137-138.
- Udaka H, Goto SG & Numata H 2008: Effects of the photoperiod and acclimation to heat and cold tolerance in the terrestrial slug, *Lehmannia valentiana* (Pulmonata: Limacidae). – *Appl. Entomol. Zool.* 43: 547-551.

Respirations-porer i kutikulaoverfladen hos nogle små vandkalve (Dytiscidae; Coleoptera): Opdagelse af en ny plastronstruktur?

Bent Lauge Madsen¹

Respiratory pores in the cuticular surface of some small water beetles: A novel plastron structure discovered?

This study applies various microscope techniques to extend further on previous studies on small, submersion tolerant Dytiscids (Madsen 2007, 2008). The study supports the suggestion (put forward in the previous papers), that the beetles large numbers of minute pores, covered by an air-water interface, must be serving for the uptake of dissolved oxygen from the water. They cover the outer surface of elytra, pronotum and the head, and in some species, the legs and abdominal surfaces also. As stated in the above papers this mode of respiration is regarded as an adaption to life in running waters, where normal Dytiscid surface respiration involves a risk of being swept away by the current.

These respiratory pores penetrate the cuticula, as seen with light microscopy on semitransparent surfaces of live specimens. The strong refraction of light indicates that they are filled with air. SEM-studies on KOH-macerated *Stictotarsus duodecimpustulatus* show that the funnels are covered by a chitinous structure (membrane), which leaves a narrow opening along the perimeter. In one species, *Porhydrus lineatus*, the openings are star-like slits, but with approximately the same area and the same linear dimensions as the opening in *S. duodecimpustulatus*. It appears that these openings are covered by an air-water interface which has little resistance to oxygen flux density.

All species, which carry respiratory pores, are small, the largest known one (*S. duodecimpustulatus*) is 5,5 mm long. The size and density of the respiratory pores is believed to be a trade-off between respiratory surface and structural strength of the integument.

The membrane observed at the entrance of respiratory pores may reduce oxygen diffusion, but may on the other hand prevent microorganisms to enter and block the narrow parts of the pores. The membranes, however, seem to be narrowly open along their perimeter, and in the realm of such small dimensions, it is the linear dimensions of the pore openings, rather than the area, which determines the oxygen flux.

The mechanism driving the oxygen in this observed multiple micropore system is believed to be functionally similar, but structurally very different, to the traditional plastrons, in which interfaces are supported by tiny, hydrophobic hairs. The air-water interfaces of the respiratory pores seem to be supported by their tiny hydrophobic surfaces, and they are, as in classical plastrons, supposed to curve inwards from pressure by the hydrostatic forces. Such curvature prevents the intrusion of water into the air filled pore.

Thus, the study of this markedly different respiration behaviour in some small water beetles (compared to „normal“ water beetles needing oxygen exchange at water surface) has led to the discovery of a novel and alternative respiration system to the traditional plastron.

Key words: Water beetles, Dytiscids, respiration, surface tension, pores, plastron, interfaces, diffusion.

Alle vandkalve kan ånde med luft, som de henter ved vandoverfladen. For 1½ år siden skrev jeg her i Flora og Fauna (Madsen 2007) om nogle voksne vandkalve (og en haliplide), der har udviklet et supplerende åndedrætsystem. Det tillader dem at forblive neddykket langt ud over, hvad der er normalt for vandkalve. De pågældende vandkalve blev kaldt *undervandsarter*, i modsætning til dem, der ofte skal hente ilt ved overfladen, som blev kaldt *overfladearter*. Undersøgelsen viste, at undervandsarterne har, i sammenligning med overfladearterne, et bemærkelsesværdigt veludviklet trachesystem i dækvingerne, ligesom de har talrige porelignende strukturer på dækvingernes overside, der åbenbart har en åben forbindelse til trachesystemet.

Fortolkningen af disse observationer var, at ilten sandsynligvis finder vej fra dækvingernes yderside ind til trachesystemet gennem de talrige porer, her kaldet respirations-porer. Et væsentligt argument for, at respirations-porerne leder ilt fra overfladen ind til trachesystemet, er at luftbobler, fanget på dækvingernes overflade, svinder så hurtigt, at det ikke kan forklares alene ved diffusion ud i vandet. Men disse lejlighedsvis luftbobler er ikke tilstrækkelige til dække dyrenes iltbehov. Der må altså hos de neddykningstolerante undervandsarter være en mekanisme, som kan udnytte ilt, der er opløst i vandet. Artiklen efterlod den detaljerede struktur og mekanismen for denne iltoptagelse ubesvaret.

Nye undersøgelser i 2008-09 har nu givet et bud på dette spørgsmål. Nye detaljer er bragt til veje, efter forfatteren har fået adgang til et moderne scanning-elektronmikroskop (SEM) på Statens Naturhistoriske Museum, og hvor en ny teknik samtidig har gjort det muligt

¹Vandborg Gl. Skole, Kirkensgaardvej 38, DK-7620 Lemvig. E-mail: bent@laugemadsen.dk

at studere levende vandkalves overflade ved en rimelig høj forstørrelse.

Metoder

Materiale, arter

Alle denne artikels arter er vandkalve (*Dytiscidae*), biller nært beslægtet med løbebiller (*Carabidae*). Sammen med bl.a. haliplider og hvirvlere (*Gyrinidae*) er de samlet i underordenen *Adephaga*. Mens løbebillerne generelt er landlevende, er vandkalvene primært vandlevende (ferskvand), men mange kan forlade vandet og flyve til nye levesteder. De går også regelmæssigt på land for at rense overfladen for mikroorganismer (se Madsen 2005).

Hovedparten af resultaterne er fra *Stictotarsus duodecimpustulatus* (se Madsen 2007, figur 7), men resultater fra *Deronectes latus* (figur 1), *Nebrioporus depressus*, *Oreodytes sanmarkii*, *Porhydrus lineatus* og *Hydroporus palustris* er også inddraget. Deres størrelser er vist i tabel 5. De fem første er undervandsarter, mens den sidste er en overfladeart. Alle undervandsarterne er fra Flynder å-systemet i Klosterheden. Overfladearten er fra damme ved Gåskærhus, Ferring Sø.

Da denne artikels undersøgelser især er lavet på dækvingerne, gennemgås nogle af disses almene træk (Wigglesworth 1965), fælles for undervands- og overfladearter, og som har betydning for problemstillingerne.

Dækvingerne (elytra) har to ydersider, nemlig en tyk kutikulaover-side (dorsal), der vender ud mod omgivelserne, og en tynd, membranlignende underside (ventral), der vender ind mod hulrummet over bagkroppen (sub-elytralrummet). Imellem dækvingens to ydersider er et væskefyldt (hæmolymfe) hulrum (intra-elytralrummet). Ud over disse to afgrænsende ydersider af dækvingen (over- og underside), ope-

reses også med de to kutikula-lags indersider, der begge vender ind mod det væskefyldte hulrum (intra-elytralrummet). De to kutikula-indersider er beklædt med epidermis-celler, som er de celler, der danner kutikulaen. Denne terminologi, hvor jeg bruger hhv. over-/underside og yder-/indersider, er anvendt i de mikroskopiske beskrivelser.

Vandkalve har, som alle adephage biller, 4-6 greneede trachestammer i dækvingernes hæmolymfeyldte intra-elytralrum (Shelford 1915). De forsyner de levende celler i bl.a. epidermis med ilt. Det er disse trachestammer, der er stærkt forstørrede og vidt forgrenede hos undervandsarterne, og her er iltstrømmen tilsyneladende vendt, så de fører ilt fra omgivelserne til trachesystemet inde i dyret. Dækvingernes overflade er gennembrudt af porer af forskellig slags. Nogle er meget små vokskirtler, andre er større dermalkirtler, der har en kirtel i epidermis, hvorfra et kutikula-kledt rør fører op til overfladen. Nogle af dermalkirtlerne udskiller olieagtige stoffer, der sammen med vokslaget gør overfladen vandskylende. Særlig mange er der i bagenden, og det har indirekte betydning for overfladearternes ånding: Når vandkalven skal hente luft, stikker den bagenden gennem vandhinden. Så viger vandhinden ned, og en helt tør bagende stikker op i luften. Vandkalven risikerer så ikke, at der trænger vand ind sammen med den luft, som den suger ind i sub-elytralrummet. Herfra går luften gennem bagkroppens åndehuller (spirakler) ind i trachesystemet. Det skal bemærkes, at også undervandsarterne kan ånde på denne måde, fx hvis iltindholdet på deres levested bliver for ringe. Luften i subelytralrummet giver samtidig vandkalvene opdrift. Deres massefylde bliver mindre end vandets, og de kan stige til overfladen uden at svømme.

Lysmikroskopi af levende dyr

Overfladen på levende vandkalve er observeret og fotodokumenteret i lysmikroskop. På mikroskopets krydsbord er monteret et mikroakvarium, der er fræsset ud af en plexiglasplade (figur 2). Langs kanterne er en "voldgrav," og midt i pladen er fræsset små kamre, hvis størrelser er tilpasset de enkelte vandkalve-arter. Kamrene lukkes foroven med et dækglas. Gennem kamrene er der boret en kanal fra den ene yderside, gennem de små observationskamre, og videre til den bageste voldgrav. I den mest simple form pumpes frisk vand frem og tilbage i kamrene med en injektionssprøjte. I en mere avanceret udgave sendes en svag vandstrøm gennem kamrene med en peristaltisk pumpe, og vandet føres tilbage til pumpen gennem et dræn fra voldgraven. Dette udstyr er først og fremmest brugt til at observere vandhinder og luftfyldte, indre strukturer. Dyret belyses i forskellige vinkler med en bøjelig lysleder fra en stærk decocool® lampe. Detaljeringsgraden er begrænset af det ikke optimale mikroskopi-udstyr, men er tilstrækkelig til med sikkerhed at afgøre, om der er luft til stede. Kriteriet er luftens markante brydningsforskelle i vand, i kutikula og i hæmolymfe, der får luft til at fremtræde med karakteristisk sølvagtigt lysende skær. Der er ikke mikroskopet ved forstørrelser over 600x, da afstanden mellem præparat og objektiv her bliver så lille, at præparatet ikke kan belyses ovenfra eller fra siden.

Scanning-mikroskopi af døde dyr

Scanning Elektron Mikroskopi (SEM) giver mulighed for at studere overflader ved meget stor forstørrelse. Men da præparaterne må belægges med en ledende metaloverflade, kan nogle fine, bløde strukturer måske skjules eller ødelægges. SEM billederne er lavet i et Field Emission Scanning Electron

FLORA OG FAUNA

114. årgang

UDGIVET AF
NATURHISTORISK FORENING
FOR JYLLAND

REDAKTION:
JON FEILBERG (ANSV.)
JENS REDDERSEN
HANS-HENRIK SCHIERUP

ÅRHUS

2008-09

Artikler

- Erik Aude og Jens Reddersen: Hvad styrer den botaniske naturkvalitet i mindre løvskove i det danske landbrugsland? 13
- Hans Henrik Bruun: Om flydeevnen hos frugter af Ræve-Star (*Carex vulpina*) og skovengenes forsvinden i Danmark 73
- Annelise Jensen, Birger Jensen & Thomas Secher Jensen: Overvintrende vandflagermus (*Myotis daubentoni*) i midtjysk bunker 1982-2008 27
- Ruth Nielsen: Marine makroalger i Københavns Havn med fund af *Polysiphonia kieliana* - ny art for Danmark 77
- Thorsten Møller Olesen, Kim Aarestrup, Hans Heidemann Lassen, Bjørn Howe Jessen, Henrik Carl: Eftersøgning af havlampret *Petromyzon marinus* Linnaeus 1758 på gydevandring 1
- Tove Steenberg og Susanne Harding: Farvevarianter i den første population af harlekinmariehønen, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera; Coccinellidae) i Danmark 9
- Peter Vestergaard, Vagn Alstrup & Henning Adersen: Regeneration af en nordjysk klithede efter brand 33

Mindre meddelelser

- Carsten Kirkeby & Jakob Damgaard: Nyt opsigtsvækkende fund af jordkrebs (*Gryllotalpa gryllotalpa* Linnaeus 1758) i Danmark 43
- Jens Reddersen (mindre meddelelse): Frøproduktion i en kystnær bestand af Rynket Rose (*Rosa rugosa* Thunb.) 47

Bog anmeldelser

| | |
|---|----|
| Bog anmeldelse (Nils Grøngård) Mirka i Urskoven (2 CD'er) | 46 |
| Bog anmeldelse (Jan Kresten Nielsen og Jesper Kresten Nielsen): Danekræ – Danmarks bedste fossiler | 91 |
| Nye Naturbøger | 51 |
| Bog anmeldelse (Jon Feilberg) S. Kjeldgaard, M. Landt & P. Meedom: Anholts Flora | 29 |
| Bog anmeldelse (Jens Reddersen) H.J. Baagøe & T.S. Jensen: Dansk Pattedyratlas | 46 |

Andet

| | |
|--|----|
| Generalforsamlingsreferat | 30 |
| Bestyrelsens beretning til generalforsamlingen d. 17. maj 2009 | 90 |

REFERAT FRA NFJ's GENERALFORSAMLING 2009

Referat af Generalforsamling søndag d. 17. maj 2009 i Ørhage Naturcenter, Klitmøller.

1. Valg af dirigent. Thomas Secher Jensen blev valgt til dirigent og konstaterede, at generalforsamlingen var rettidigt indkaldt.

2. Formanden aflægger bestyrelsens beretning.

Bestyrelsen havde iværksat en spørgeskemaundersøgelse om den fremtidige publiceringsform af Flora og Fauna i aprilnummeret 2009. Der var indkommet 59 svar, hvilket var en svarprocent på 26 % af 222 personlige abonnenter. Resultatet blev, at 29 dvs. 13 % ønskede Flora og Fauna elektronisk og som årsskrift, mens andre 29 dvs. 13 % ønskede det som tryksag alene, dvs. dødt løb de to muligheder.

Resultatet gav anledning til en grundig debat, hvor konklusionen blev, at spørgsmålet blev sendt tilbage til bestyrelsen.

Bestyrelsens forslag om fusionen med Jydsk Forening for Naturvidenskab (JFN) blev drøftet ihærdigt. Generalforsamlingen tilsluttede sig NFJ bestyrelsens forslag om at lade det første år være et forsøgsår, for at afsøge samarbejdsflader. JFN kan tilbyde foredrag og ekskursioner, mens NFJ kan tilbyde et kvalificeret medlemsblad. JFN har hidtil annonceret deres arrangementer overfor deres medlemmer elektronisk, hvilket ikke umiddelbart kan lade sig gøre for NFJs vedkommende, da foreningen ikke ligger inde med en komplet liste over medlemmernes e-mail adresser. De

to foreningers bestyrelser har aftalt at mødes til efteråret for at drøfte den videre fremgangsmåde, der skal føre til en fusion.

Herefter blev bestyrelsens beretning godkendt.

3. Kassereren forelægger regnskab. NFJs formue står i sikre papirer, så den er ikke berørt af finanskrisen. Regnskabet for 2008 var så godt, at formuen er urørt. Bestyrelsen foreslog derfor uændret kontingent for 2010 dog med den bemærkning, at Flora og Fauna er to numre bag ud i forhold til årgangen.

Generalforsamlingen godkendte regnskabet for 2008. Herefter diskuteredes budgettet, hvoraf det fremgår, at foreningen bliver nødt til at dække et kommende underskud ved at tage af formuen.

4. Forslag fra medlemmer drøftes. Der var ikke indkommet forslag fra medlemmerne. Bestyrelsen foreslog, at der skulle afholdes en konference lørdag den 7. november over temaet 'Naturen i byen'. Red bem. Det har efter generalforsamlingen vist sig, at konferencen ikke kunne gennemføres i 2009, hvorfor den er blevet udskudt til foråret 2010.

5. Valg til bestyrelsen. Egil Holm og Peter Wind blev genvalgt, mens Arn Gyldenholm, formand for JFN, blev nyvalgt alle for tre år.

6. Valg af revisor: Lars Bøgh blev genvalgt for 2 år.

7. Evt. Julie Dahl-Møller efterlyste muligheden for flerforenings medlemskab til en favorabel pris samt

mulighederne for øget samarbejde med andre naturhistoriske foreninger.

Efter generalforsamlingen var Holger Søndergård fra Biologisk Forening for Naturvidenskab kompetent guide og fremviste en række naturperler i egnen omkring Klitmøller. Vi indledte ekskursionen i Nystrup Plantage, hvor vi bl.a. studerede det artsrige bregneflor. Næste stop var på Vangså Hede, hvor vi traskede ind over klithederne for at kikke nærmere på nogle fugtige lavninger med bl.a. Klokkelyg (*Erica tetralix*) og Liden Ulvefod (*Lycopodiella imundata*).

Frokosten blev indtaget ved borde og bænke i Tvorup Klitplantage, hvor der også var tid til en mindre vandring i den vrang klitplantage. Der blev også tid til et stop på sydsiden af Nors Sø, hvor både plantelivet langs søens bred og ikke mindst fuglelivet på søen tiltrak sig stor opmærksomhed.

Ekskursionen blev afsluttet med et besøg i Hansted Reservatet med udgangspunkt fra P-pladsen ved Ørhage. Vi vandrede langs randen af Tved Plantage til Isbjerg, hvor det medbragte teleskop blev stillet op. De spottede traner (*Grus grus*) vakte stor opmærksomhed og megen begejstring. På tilbagevejen var ruten lagt gennem Tved Plantage. Vi takker Ørhage Naturcenter for at huse generalforsamlingen, samt Holger Søndergård for tilrettelæggelse og ledelse af ekskursionen. Vejret var perfekt til ekskursionen.

Ref. Peter Wind



Figur 1. En af artiklens medvirkende, vandkalven *Deronectes latus*. Dækvingernes store trache-stammer kan ses gennem de to lyse pletter. Foto: Bent Lauge Madsen.

*One of the species studied: The submersion tolerant water beetle *Deronectes latus*. Note the large tracheal trunks through the transparent spots.*

Microscope (JEOL JSM-6335F), og præparaterne er belagt med en legering af 80% platin og 20% palladium i ca. 20 nm tykkelse. SEM-undersøgelserne er især lavet på afrevne dækvinger, uanset at der er relevante porestrukturer også andre steder.

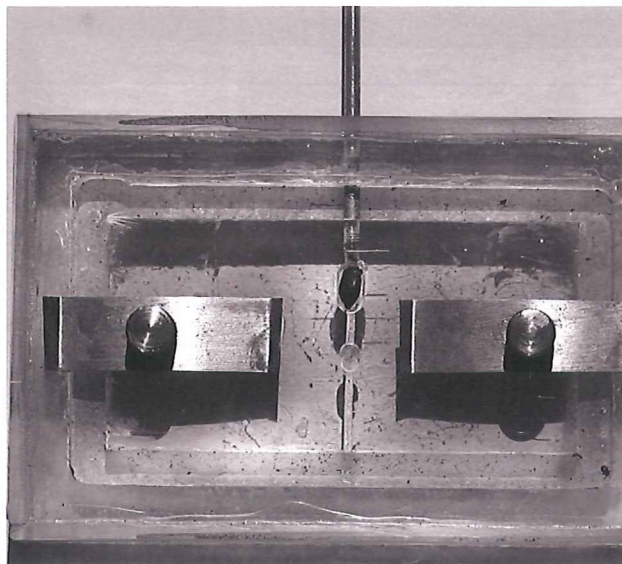
KOH-behandling af præparater

For at studere de rene kitin-strukturer ("skeletonet"), er dækvinger og andre dele af vandkalvene kogt i 10% kaliumhydroxid (KOH) i vandbad i op til 2 timer, eller de er lagt i kold kaliumhydroxid i en uge til en måned. De to metoder er benævnt hhv. stærk og svag KOH-behandling. Herefter er de rensset i destilleret vand, inden de bliver præpareret til mikroskopisk undersøgelse. På den måde fås præpara-

ter i forskellig nedbrydningsstilstand.

Måling på præparater

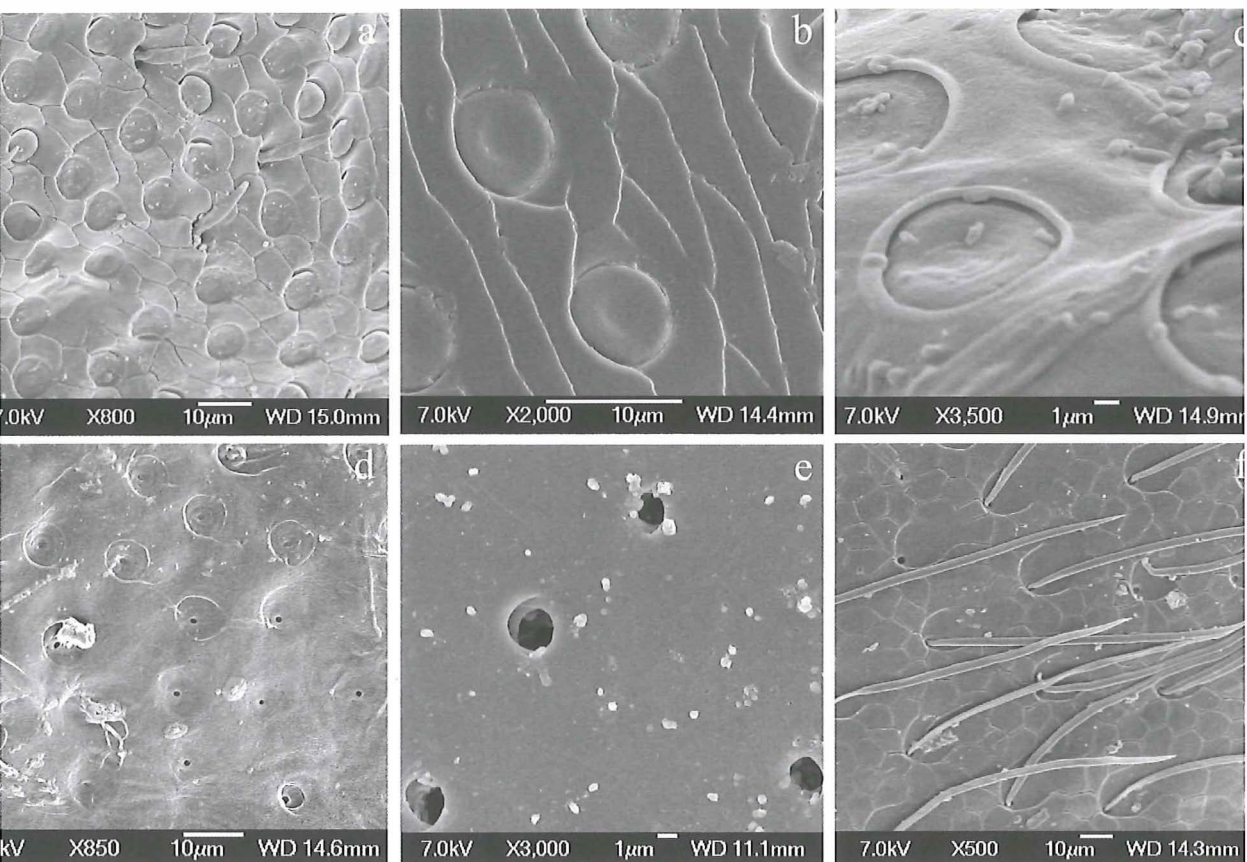
Antal og dimensioner af respirations-porer er målt på papirtryk af SEM-billeder. Værdierne er kalibreret efter den målestok, der automatisk anføres på SEM-billederne. Antal er ved større forstørrelser med store strukturer talt på hele SEM-papiraftrykket, der omfatter mere end de udsnit, der er vist i figur 3. Hvor strukturerne er små og mange pga. lavere forstørrelse, er der målt i tilfældige felter. I disse tilfælde er værdien angivet med standardafvigelse (SD). Porenes tæthed kan overvurderes, når der måles på stærkt krummede dele af dyrene, idet det kun er det projicerede areal, der er grundlag for



Figur 2. Mikro-akvarium, set fra oven, hvori levende forsøgsdyr (den sorte plet i centrum) kan observeres ved op til 600x forstørrelse. Kammer for mindre biller nedenfor. De to klemmer holder dæklasset. Foto: B. L. Madsen. *Micro-aquarium (view from above) for observation of live beetles at up to 600x magnification. The animals are confined in small central chambers (upper chamber at center with dark beetle, empty, smaller chamber below), where water is exchanged with a syringe or a peristaltic pump (note the tube and channel.)*

beregningen af tætheden. Et alternativt og måske mere korrekt mål er antallet af porer pr. epidermiscelle. Disse celler afspejles i furer på ydersiden af kutikulaen. De danner polygoner (se fx figur 3a), der modsvare mønsteret af de underliggende epidermisceller (Hinton 1970). Antallet af vandhinder er målt som afstande fra centrum til centrum mellem vandhinderne på friske dækvinger neddykket i vand, og de tilsvarende poretællinger på SEM præparater er også målt som afstande fra centrum til centrum på SEM præparater.

Supplerende målinger af varigheden af luftbobler, fanget på dyrenes overflade, er gennemført som beskrevet i Madsen (2007). De er udvidet med målinger af bobler



Figur 3 a-e: Udsnit af større SEM-billeder af forskellige KOH-behandlede dele af *S. duodecimpustulatus*. Svag behandling: a, b og c. Stærk behandling: d og e.

a: Bagspidsen af dækvingen. Læg mærke til de små polygoner, der er grænserne for epidermiscellerne, og at respirations-porerne er i mellemrummene. De spredte hår kan være sanseorganer. b): Inderside af mellembenets lår med respirations-porer. c: Forreste del af dækvinge (skulder). De små, regelmæssigt formede partikler er formodentlig mikroorganismer. På a-c ses, at membraner over respirations-porerne har en antydning af en perifer åbning. d: Overside af dækvinge. Bemærk de forsvundne membraner over respirations-porerne. e): Inderside af dækvinge-kutikula med frie åbninger. Hvordan åbninger ser ud på intakte dyr, er ukendt. 3f: Overside af svagt KOH-behandlet dækvinge af overfladearten *H. palustris*. Her er ingen respirations-porer. De få huller er formodentlig fra tabte hår, eller de er porer fra dermalkirtler. Bemærk de mange "støvkorn", formentlig mikroorganismer.

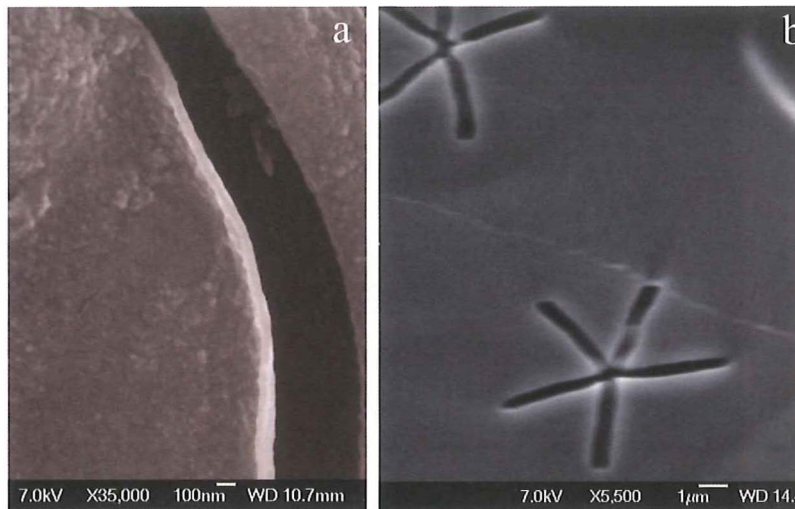
a - e: SEM-photos of different body parts of the submersion tolerant species *S. duodecimpustulatus*. a, b, and c are weakly macerated with KOH, d and e are strongly macerated. a. Dorsal surface of elytron apex with round respiratory pores. Note the polygon-shaped epidermal cell borders and the border position of the respiratory pores. b: Middle legs femur with respiratory pores. c: Anterior lateral part of elytron with respiratory pores, apparently covered by a partially closed membrane. Note the microorganisms on surfaces. a-c: Note that the respiratory pores membranes seem to be open along the perimeter. d: Elytron, displaying respiratory pores with membranes lost by KOH treatment. e: Ventral cuticular surface of elytron, showing the respiration-pores opening into the elytral cavity. The termination structure of an intact pore is unknown. 3f: Dorsal, KOH-macerated (weak) elytral surface of the submersion non-tolerant species *H. palustris*. Note the absence of respiratory pores. The few holes may be from lost hairs or openings from dermal glands. Note the microorganisms on surface.

andre steder end på dækvingerne. Boblerne fæstner sig tilfældigt, og de kan slippe igen uforudsigeligt. Det er således noget af et lykketræf at måle en boble fra start til den er helt absorberet.

Supplerende neddykningstolerancer (tabel 5) er gennemført som i Madsen (2007) ved at vandkalvene spærres inde i små netbure, der holdes neddykket i et akvarium. Forsøgsdyrene observeres for aktivitet mindst fire gange i døgnet. Dyr, der stadig er fuldt aktive efter mindst en uges forløb ved sommertemperaturer, anses for at være neddykningstolerante, men som regel fortættes forsøgene i en måned. Overfladearterne bliver inaktive inden for et interval fra ca. 3 timer til ca. 3 dage, afhængig af temperatur og dyrets størrelse. Se Madsen (2007, tabel 1).

Resultater

Respirations-porenes kitinskelet I figur 3a-e er vist udsnit af større SEM-billeder af overflader på undervandsarten *S. duodecimpustulatus*, alle behandlet med KOH. Figur 3a viser oversiden af dækvingens spids bagtil, hvor de runde respirations-porer ligger tæt, og hvor grænserne mellem epidermiscellerne er tydelige. Figur 3b viser en tilsvarende porestruktur på et ben. Figur 3c viser dækvingens skulderparti. Respirations-poren er i denne tilstand omgivet af en ophøjet, voldformet ring, hvori der er en struktur, der kan minde om et låg eller en prop, som tilsyneladende lukker poren. Den kaldes her en membran, og den er på figur 3c let undersøenket. Det ser på alle tre figurer ud, som om respirations-porenes membran har en smal åbning langs periferien. De små partikler på membranen på figur 3c er formodentlig bakterier, der har kunnet modstå den svage KOH-behandling. Figur 3d viser en dækvinges overside, der har fået en stærk KOH behandling. Kun de



Figur 4. Sammenligning af respirationsåbninger hos to arter. a. Udsnit af den perifere åbning på respirations-pore hos *S. duodecimpustulatus* set ved høj (35000x) forstørrelse. b. Den stjerneformede respirations-pore hos undervandsarten *P. lineatus*. Bemærk, at den ikke har membran. Sammenlign dimensioner (tabel 2) af denne poreåbning med de perifere poreåbningers dimensioner.

*Comparison of respiration openings between two species. a. Part of the 0,4 µm wide opening along the perimeter of the respiratory pore from *S. duodecimpustulatus*, as seen at high (35000x) magnification. b. The star-like respiratory pore opening (without a membrane) on the submersion tolerant *P. lineatus*. Compare the dimensions of this pore-opening with the dimensions of the perimeter pore-openings as shown in table 2. Linear dimensions rather than area may determine flux density (Brown & Escombe 1900; Krogh 1941).*

mest modstandsdygtige dele af dækvingen er tilbage. Respirations-porenes membraner er væk, så man kan se både tragten og indgangen til stilken (tragt og stilk, jf. nedenfor). Figur 3e viser en tilsvarende behandlet dækvinge set fra oversidens (figur 3 d) inderside. Her udmunder tragtens stilk åbent med en diameter på ca. 1,5–2 µm. Det har endnu ikke været muligt at se, hvordan porerne på intakte dyr munder ud i intra-elytralrummet, hvor trachesystemet er.

Endelig viser figur 3f, for sammenligningens skyld, en KOH-behandlet dækvinge fra overfladearten *H. palustris*. De huller, der ses, kan

være huller efter hår, eller det kan være udmundinger fra dermalkirtler. Antallet er beregnet til 592 pr. mm². Der er ikke set strukturer, fx tragt eller membran, som minder om respirations-porerne hos undervandsarterne.

I figur 4 a er vist et stærkt forstørret udsnit af en respirations-pore hos *S. duodecimpustulatus*. Den er tilsyneladende ikke porøs. Der er højest set nogle uregelmæssige og uregelmæssigt forekommende sprækker, som kan være opstået ved præpareringen. Derimod kan man på figuren se, at der er en ca. 0,4 µm vid åbning langs periferien. I figur 4b ses en helt anderledes,

| Art. Species | Kropsdel. Bodypart | Henvisning. Reference | Antal/mm ² . No./mm ² | ± SD | Struktur. Structure |
|------------------------------|--|-----------------------|---|------|---------------------|
| <i>S. duodecimpustulatus</i> | | | | | |
| | Dækvinge, spids. <i>Elytron, apex</i> | Figur 3a | 6312 ± 239 | | rp |
| | do. | do. | 12937 ± 239 | | ep |
| | Dækvinge overside. <i>Elytron, dorsal</i> | Figur 3 d | 3711 | | rp |
| | Dækvinge inderside. <i>Elytron ventral</i> | Figur 3 e | 3900 ± 470 | | rp |
| | Dækvinge, søm, skulder. <i>Elytron, seam, shoulder</i> | | 3121 ± 511 | | rp |
| | Baglår. <i>Hind femur</i> | | 4400 | | rp |
| <i>N. depressus</i> | | | | | |
| | Dækvinge, midt, søm. <i>Elytron, middle, seam.</i> | Madsen 2007 fig.5 | 3420 | | rp |
| | Bagkrop underside, led 1. <i>Abdomen segment 1</i> | | 3668 | | rp |
| | Bagkrop, underside, led 3. <i>Abdomen segment 3</i> | | 8030 | | rp |
| <i>D. latus</i> | | | | | |
| | Dækvinge, skulder. <i>Elytron, seam, shoulder</i> | | 3737 | | rp |
| | Bagkrop, underside led 4. <i>Abdomen segment 4</i> | | 3896 | | rp |
| | Forbryst overside. <i>Pronotum</i> | | 2692 | | rp |
| | do. | | 23319 | | ep |
| <i>O. sanmarkii</i> | | | | | |
| | Dækvinge, midt, søm. <i>Elytron, middle, seam</i> | | 14370 ± 487 | | rp |
| | Dækvinge, spids. <i>Elytron, apex</i> | | 18018 | | rp |
| | Dækvinge spids. <i>Elytron apex</i> | Madsen 2007 fig.4 | 21600 | | rp |
| | Forbryst overside. <i>Pronotum</i> | | 7990 | | rp |
| | do. | | 19900 | | ep |
| | Hoved overside. <i>Head, dorsal</i> | | 6050 | | rp |
| | do. | | 15900 | | ep |
| | Bagkrop, underside. <i>Abdomen, ventral</i> | | 0 | | rp |
| | Mellembryst, ventral. <i>Metasternum</i> | | 0 | | rp |
| <i>P. lineatus</i> | | | | | |
| | Dækvinge. <i>Elytron.</i> | | 3518 | | rp |

Tabel 1: Tætheden af respirations-porer (rp) og epidermisceller (ep) på udvalgte undervandsarters forskellige kropsdele. Minimumtal opnået fra plane flader, jf. tekst, fremhævet med fed. *No. of respiration-pores on selected submersion tolerant water beetle's different body parts. Minimum numbers (in bold) are from reliable countings on flat areas (e.g. elytron middle seam) as opposed to countings on curved areas (e.g. apex and margins), where the numbers of pores can be overestimated because of the difference between the projected flat area over the curved, real area.*

stjerneformet porestruktur hos den lidt mindre, nært beslægtede undervandsart, *P. lineatus*. Her er ingen membran, kun smalle spalter i stjerneform.

Hos *O. sanmarkii*, *D. latus* og *N. depressus* er kendskabet til detaljer om eventuelle poreåbninger endnu uafklaret. Alle membraner på respirations-porerne på dækvingerne af *N. depressus* (se figur 5 i Madsen 2007) og hos *D. latus* har et hår i midten.

Tæthed og dimensioner af respirations-porer er vist i tabel 1 og tabel 2, og er generelt meget højt –

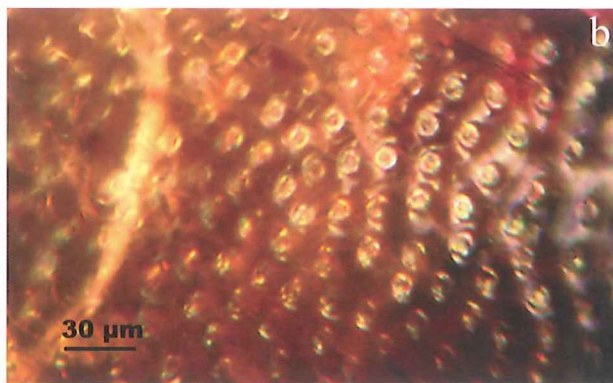
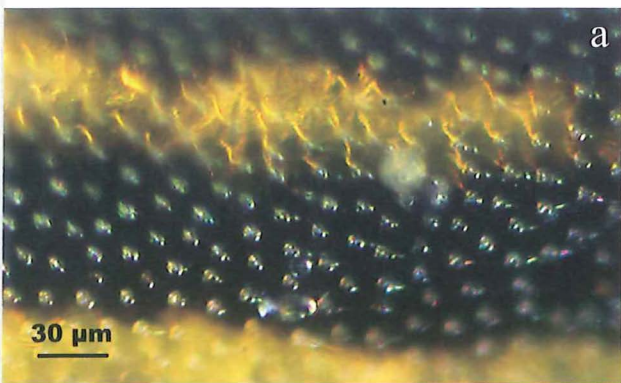
minimum ca. 3100 porer pr. mm², men ofte væsentligt højere.

Mikroskopi af levende dyr

Den ydre overflade hos de undersøgte, levende vandkalve er vand-skyende. Når de tages op fra vandet og anbringes i luft, bliver deres overflade som regel straks tør. Iagttagelser af levende undervandsarter i mikroakvarier har afsløret, at oversiden af dækvingerne, der er neddykket i vand, har et tæt mønster af små, skinnende vandhinder, dvs. grænseflader mellem vand og luft. Vandhinderne fremtræder særlig tydeligt, når de belyses på kutikulaen mørke felter (figur 5a). Her

står den belyste luft med sin lysbrydning fra kutikulaen til luften i kontrast til den mørke overflade.

Disse små, skinnende vandhinder er af ensartet, lille størrelse, og de er jævnt fordelt i et ensartet mønster. De må ikke forveksles med de tilfældigt fordelte luftbobler af forskellig men ofte meget større størrelse, der ofte ses fanget på dyrenes overflader. Se fx boblen ved venstre øje på forsiden *N. depressus*. Observationerne afslørede også, at vandhinderne ikke kun ses på dækvingernes oversider, men også på hoved og forbryst (pronotum), og hos de største af arterne



Figur 5: Genskin fra vandhinder på respirations-porer i overfladen af levende vandbiller, observeret i pålys i mikroakvariet. **a:** Vandhinder på respirations-porer observeret på flad overflade af *N. depressus* dækvinge. Porerens fortættelse kan følges gennem den lyse, ret gennemsigtige kutikula, som skinnende rør og tracheer. Lysets brydning og stærke genskin i vand og i klar kutikula tages som et tegn på, at de er luftfyldte. Foto: Bent Lauge Madsen. **b:** Vandhinder på respirations-porer observeret på krum overflade af forbenets lår hos *S. duodecimpustulatus*. Genskinnet synes at være stærkest i en perifer ring og i centrum. Det sidste bliver skarpere ved dybere fokus, mens den perifere bliver skarpere ved højere fokus. Det fortolkes som genskin fra en vandhinde, der dækker den perifere spalte i figur 4a. Foto: Bent Lauge Madsen.

Reflections from air-water interfaces on respiratory pores on live water beetles as observed with incident light in the microaquarium figure 2. a: Reflexions from interfaces, covering respiratory pores, as seen on a flat surface of N. depressus elytron. Air-water interfaces, apparently covering respiratory pores on a N. depressus elytron, submerged in water. Brightly shining channels, penetrating the cuticular integument, are visible through the semitransparent elytron cuticle. The strong refraction of light is taken as an indication of air-filled space surrounded by water or transparent cuticle. b: Interfaces on curved foreleg-femora of S. duodecimpustulatus. In the oblique light, peripheral and central bright shining interfaces seem evident. The central structure of an interface sharpens at deeper focus, indicating that this light comes from a deeper part of the narrow pore. The peripheral light sharpens at higher focus, indicating that it is near or on the surface, probably an interface covering the circular, peripheral opening shown in figure 4a.

| Art. Species | Antal. Samples. | Radius y. Radius o. (µm) | ± SD | Radius i. Radius i. (µm) | ± SD | Total areal y. Total area o. (µm ²) | Area i. Area i. (µm ²) | Åbningsareal. Opening area. (µm ²) | Åbning. Opening. % | Antal/mm ² . No/mm ² . | Poreareal/mm ² . Pore area/mm ² . (mm ² /mm ²) |
|------------------------------|-----------------|--------------------------|------|--------------------------|-------|---|------------------------------------|--|--------------------|--|---|
| <i>S. duodecimpustulatus</i> | 30 | 3,4 | ±0,3 | * 3,0 | | 36,3 | 28,3 | 8,0 | 22 | 3200 | 0,12 |
| <i>D. latus</i> | 4 | 3,3 | ±0,2 | 2,9 | ±0,17 | 33,7 | 25,5 | 7,7 | 24 | 4000 | 0,13 |
| <i>O. sanmarkii</i> | 13 | 1,5 | ±0,3 | | | ** 7,0 | | | | 14400 | 0,10 |
| <i>N. depressus</i> | 20 | 3,7 | ±0,7 | | | 43,0 | | | | 3400 | 0,15 |
| <i>P. lineatus</i> | 33 | *** 3,6 | ±0,2 | | | *** 40,7 | | 6,3 | 16 | 3500 | |

Tabel 2: Radius (µm) og areal (µm²) af den ydre (y) og indre (i) del af respirations-porens overflade, areal af åbning, samt respirations-poreareal (incl. membran) pr. overflade-arealenhed, beregnet ud fra et afrundet, minimalt poreantal (tabel 1). Målt på KOH-behandlet dækvinge. *: Beregnet som differens mellem ydre radius og den perifere åbningsvidde. **: Tilnærmet cirkelform. ***: Beregnet fra porens omskrevne cirkel.

*Radius (µm) and area (µm²) of respiratory pores outer (o) and inner (i) surface on KOH macerated elytral surface. In the last columns are shown the respiratory pore area (incl. membrane) per area unit of the surface, estimated from the rounded, minimum number of respiratory pores (see table 1). *: Estimated as difference between outer radius and width of peripheral opening. **: Approximated circle. ***: Estimated from the circle circumscribing the pore opening.*

| Art. Species | Hoved. Head. | Forbryst, dorsal Pronotum. | Dækvinger. Elytrae | Forbryst, ventral. Prosternum. | Mellembryst. Mesosternum | Metacoaxalplade. Metacoxal plate. | Sidedækker. Epipleuron. | Bagkrop 1-7. Abdomen 1-7. | Ben. Legs. |
|------------------------------|--------------|-------------------------------|-----------------------|-----------------------------------|-----------------------------|--------------------------------------|----------------------------|------------------------------|------------|
| <i>D. latus</i> | x | x | x | x | x | x | x | x | x |
| <i>N. depressus</i> | x | x | x | x | x | x | x | x | x |
| <i>O. sanmarkii</i> | x | x | x | o | o | o | o | o | o |
| <i>S. duodecimpustulatus</i> | x | x | x | x | x | x | x | x | x |
| <i>H. palustris</i> | o | o | o | o | o | o | o | o | o |

Tabel 3: Observationer af tæt, regelmæssig forekomst af vandhinder på forskellige kroppsdele.

Observations of dense, regular occurrence of air/water interfaces on different body parts

(*S. duodecimpustulatus*, *N. depressus* og *D. latus*) er de tillige på undersiden af kroppen og på benene (tabel 3). De er derimod aldrig set hos overfladearten *H. palustris*.

For at undersøge, om der er en sammenhæng mellem vandhinderne og respirations-porerne, er den indbyrdes afstand mellem vandhinderne målt på friske dækvinger af hhv. *N. depressus* og *S. duodecimpustulatus*. Tilsvarende er afstandene mellem respirations-porerne på de samme dækvingeområder målt på KOH behandlede dækvinger, se tabel 4. Statistisk test viser, at inden for hver af arterne er afstanden mellem vandhinderne den samme som afstanden mellem respirations-porerne.

Vandhinderne på *S. duodecimpustulatus*, *O. sanmarkii*, *D. latus* og *N. depressus* ser cirkelformede ud, og de kan ved den sideværts belysning minde om små bobler. Det kan ikke med sikkerhed afgøres, om de dækker hele porens yderside, eller om det, der får dem til at ligne bobler, er luft under membranen. De fremstår under visse belysninger som lysende ringe i randen af poren (figur 5b). De synes også at have en stærkere lysende plet i centrum. Den bliver særlig skarp, når der fokuseres lidt dybere, mens ringen bliver skarpere ved højere fokus. Hos undervandsarten *P. lineatus* ser vandhinderne ud som små stjerner, når de belyses sideværts.

Gennem den transparente kutikula i figur 5a og figur 6 kan man se, at der inde i kutikulaen er et system af luftfyldte rør. På figur 6 kan man se, at røret øverst har et udvidet kammer, der også er luftfyldt. Hele strukturen ligner et lille søm, eller en lille langstilket tragt. Røret har ikke de spiralformede strukturer, som en trache har. Denne tragt med rør er den struktur, jeg kalder en respirations-pore. Det har ikke været muligt at se, om der er en videre forbindelse fra respirations-poren til trachesystemet i intralelytralrummet, der grænser op til oversidens inderside. Tracheoler er for tynde (under 1 µm) til, at de med sikkerhed kan identificeres med udstyrets 600x forstørrelse. Men der er i gennemsnitlige ben fra *S. duodecimpustulatus*, som i helt frisk tilstand er monteret i vand i et hulslebet objektglas, set meget tynde (<1 µm), luftfyldte "tråde", der måske kan tolkes som tracheoler. De kommer meget tæt på porerne, men en forbindelse er ikke dokumenteret.

Varighed af luftbobler

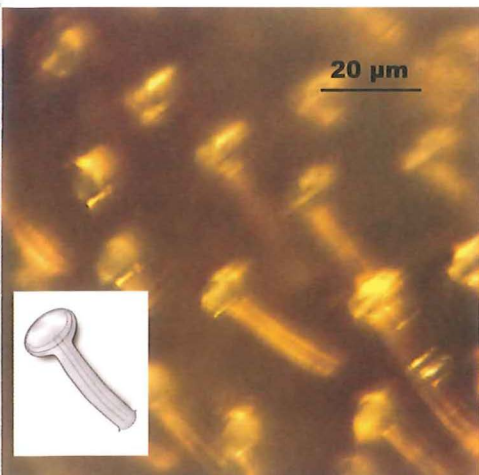
For at undersøge om luftbobler, fanget andre steder end på undervandsarternes dækvinger, forsvinder på samme måde, som vist i Madsen 2007, blev der i juni og i november 2008 lavet en måleserie med *D. latus*. Her er målt bobler, fanget på dækvinger, skinneben, forbryst (pronotum) og på hovedet. Alle steder (figur 7) svinder boblerne på samme måde som hos to

andre undervandsarters (*O. sanmarkii* og *S. duodecimpustulatus*) dækvinger.

For at få et indtryk af, hvor stor en andel af boblens luft, der forsvinder hhv. ind gennem respirations-porerne og ud i vandet, er boble-varighed sammenlignet hos en undervandsart med respirations-porer (*O. sanmarkii*), og en overfladeart (*H. palustris*) uden respirations-porer (se figur 3f). Data fra Madsen 2007 er suppleret med nye data i figur 8, som klart viser, at for enhver boblestørrelse er boblevarigheden mere end en størrelsesorden større for overfladearten uden respirations-porer.

Undervandsarternes størrelse

I tabel 5 er opstillet alle de arter, hvis evne eller mangel på evne til at holde sig neddykket, er kendt (Madsen 2007 og nye data, der er mærket *). Desuden er der i tabellen medtaget seks arter fra andre undersøgelser, som med høj sandsynlighed er undervandsarter. Arternes gennemsnitlige længde er vist i kolonnerne for hhv. overflade- og undervandsarter. Længderne for de danske arter er gennemsnit fra beskrivelserne i Nilsson & Holmen (1995). Tabel 5 antyder klart, at undervandsarterne sammenlignet med overfladearterne generelt er mindre arter, således at alle undervandsarter er små, mens overfladearterne godt kan være små, men ofte er mellemstore eller store. Figur 9 tyde-



Figur 6. Tragtformede respirationsporer er, her i et skråt perspektiv, synlige i forbenets delvist transparente lårcuticula hos *D. latus*. Fortolknings-skitse indlagt. Foto: Bent Lauge Madsen.

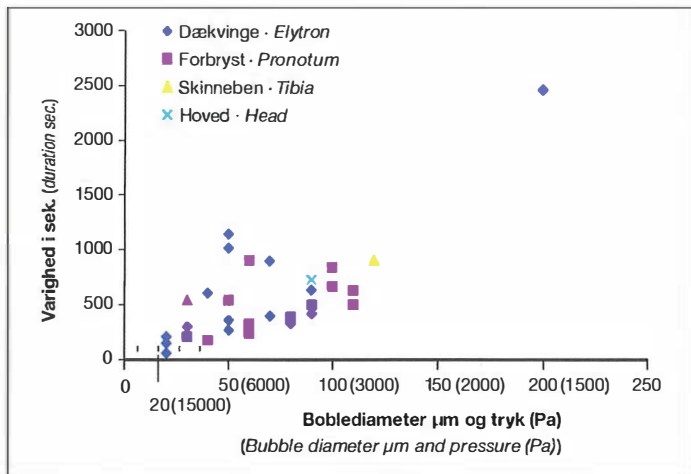
An oblique view of a funnel-like respiratory pore in a semitransparent foreleg femoral cuticula of the middle leg of D. latus. Interpreting diagramme superimposed.

ligger denne forskel.

Diskussion

Respirations-porernes realitet

Bobleforsøgene (figur 7) bekræfter resultaterne fra Madsen 2007, nemlig at luftens vej ind gennem respirations-porerne er en reel og hurtig transportvej ind gennem overfladen til dyrenes indre, og den sker ikke alene på dækvingerne (som vist i Madsen 2007) men også på andre kroppsdele, hvor der også er påvist respirations-porer. Luftens hurtigere forsvinden disse steder kan derfor ikke forklares ved en diffusion ud i vandet alene. Bobleværdigheden hos to arter, hhv. med og uden respirations-porer, indikerer, at fluxen ud i vandet er mere end 10 x mindre end fluxen ind gennem porerne (figur 8). Beregninger (Madsen 2007) gør det dog usandsynligt,



Figur 7: Varigheden (sek.) for luftbobler af forskellig størrelse, der er fæstnet på *D. latus* overflader. x akse viser både boble diameter og bobletryk (tallet i parentes). Trykket i pascal (Pa) er beregnet ud fra $2x$ overfladespændingen ($0,072 \text{ N/m}$) divideret med boblens krumningsradius, målt i m. Disse luftbobler må ikke forveksles med vandhinderne på respirations-porerne.

Duration (sec) of air bubbles trapped on different body surfaces of D. latus. x-axis shows both bubble diameter and bubble pressure (in brackets). The pressure (Pa) is calculated as $2 \times$ the surface-tension ($0,072 \text{ N/m}$) divided by curvature radius of the bubble in m. These bubbles should not be confused with the interfaces covering the respiratory pores.

at de fasthæftede "store" bobler på denne måde kan dække dyrenes behov for ilt. De kan muligvis give et bidrag, men det væsentlige er, at de viser, der er hul igennem fra ydersiden til dyrets indre trachesystem.

Respirations-porernes struktur

At der er porer i vandkalvenes overflader, er ikke noget nyt (se Metoder). Hos både overflade- og undervandsarter findes dermal-porer, der har en simpel åbning (Wigglesworth 1963). De er udgange fra kirtler, som udskiller stoffer, der bl.a. holder overfladen ren og vandskyende (Se Madsen 2007). Det nye er, at der hos undervandsarter er fundet porer i meget større tæthed, og med en helt anden struktur end hos overfladearter. Således er der målt højst 592 porer pr. mm^2 på dækvinge-overfladen af

overfladearten *H. palustris*, og mange af disse "porer" kan være spor efter tabte hår (figur 3f). Men der er hos *H. palustris* ikke fundet udmundinger fra porer, der ligner respirations-porernes komplicerede struktur hos undervandsarterne, ligesom der heller ikke er set vandhinder på dem (tabel 3).

Tætheden af respirations-porer (tabel 1) udviser stor variation - alt efter hvilken art, der er talt på, og hvor på dyret, der er talt. Det kan afspejle, at der er reelle forskelle i tætheden, som fx på dækvinge og forbryst hos *O. sammarkii*: Mens der er respirations-porer ved næsten alle dækvingernes epidermisceller (Madsen 2007 figur 4), er der på hoved og forbryst kun respirations-porer ved ca. 40 % af epidermiscellerne. Men forskellene i an-

| | <i>N. depressus</i> | <i>S. duodecim-pustulatus</i> |
|---|---------------------|-------------------------------|
| Vandhinde afstande, μm . <i>Interface distances, μm</i> | 17,2 \pm 2,3 | 15,2 \pm 2,4 |
| Respirations-pore afstande, μm . <i>Respiratory pore distances, μm</i> | 16,9 \pm 2,2 | 14,7 \pm 2,7 |
| t-test værdi (<i>t-value</i>) | 0,49 | 0,84 |
| Frihedsgrader. <i>Degrees of freedom</i> | 48 | 78 |
| Sandsynlighed (P). <i>Probability (P)</i> | 0,63 | 0,40 |

Tabel 4: Tætheden af vandhinder og porer fra samme dækvingeområder, målt som afstande fra centrum til centrum. T-test viser, at der ikke er signifikante afstandsforskelle mellem nabo-respirations-porer og nabo-vandhinder på samme art. Sandsynligheden for, at de hører sammen, er stor.

Density of air-water interfaces and respiratory pores from same elytron area, measured as center to center distances. T-test indicates that there are no significant differences in distances between neighbour-interfaces and between neighbour-respiration-pores respectively. The probability that the interfaces are at the same sites as the respiratory pores is high.

tallet inden for den samme art kan også afspejle, at der er talt både på flade områder, fx nær dækvingesømmen, og på krumme flader, fx i bagenden og i kanterne, hvor tætheden kan være overestimeret på krumme flader. I så fald kommer minimumstallene nærmest de reelle tætheder, mens tallene fra den krumme rand kan være for store. Derfor er minimumstallene brugt i beregningen af porearealet pr. mm^2 overflade (tabel 2).

Det er påfaldende, at respirationsporerne på alle de undersøgte arter, med undtagelse af *P. lineatus*, har en membran, der dækker langt det meste af tragtens åbning (tabel 2, figur 3 og figur 4a). Kun langs periferien ser der ud til at være en åbning. Hvordan membranen er fæstnet til respirations-poren, og hvordan dens struktur og tykkelse er, er endnu en uløst gåde. Men den må være tyndere og mere nedbrydelig end den øvrige del af kutikulaen, da den forsvinder ved hård KOH behandling (figur 3d).

Respirations-porens tragtformede

struktur, som ses fx på benet hos *D. latus* (figur 6) med en bred indgang og en tynd forbindelse ind i dyret, kan ses som et kompromis mellem at skabe en stor kontaktflade til omgivelserne, og videreføre poren som en tynd forbindelse til dyrets indre, så kutikulaen ikke svækkes for meget. Det kan måske undre, at der så synes indskudt den nævnte membran, som for en umiddelbar betragtning lukker af for diffusion over en bred kontaktflade til de iltrige omgivelser. En mulig forklaring på membranens tilstedeværelse kan være, at den efterlader så smal en åbning (figur 4a), at den lukker af for mikroorganismer, der kunne blokere det tynde rør længere inde. De mikroorganismer, der fx ses på figur 3c, kan næppe klemme sig længere ned gennem åbningen, end at de kan nås i forbindelse med vandkalvens hovedrengøring (Madsen 2007). Et tilsvarende filter med smal passage, der kan standse støv og mikroorganismer, findes også i insekters åndehuller (spirakler). Filteret hos gødningsbiller er således en fint perforeret plade, der tilsyneladende på tilsvarende måde

indskrænker det areal, som er åben for diffusion ind til tracheerne (Krogh 1941).

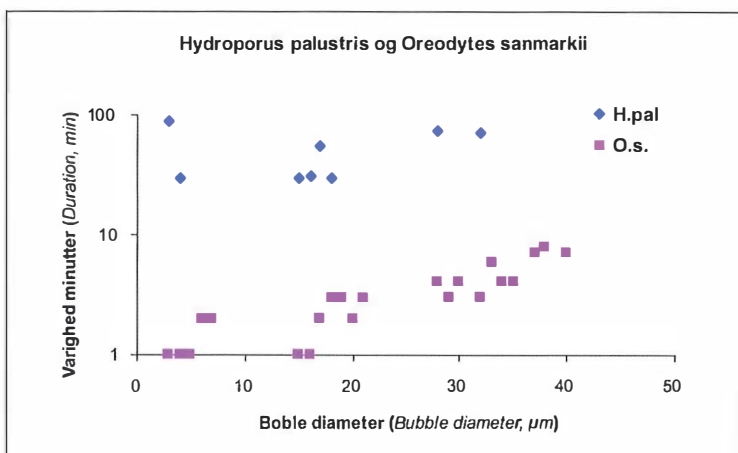
Hvordan den videre forbindelse forløber fra respirations-porens tynde rør ind til det forgrenede trachesystem, er uafklaret i denne artikel. Det kan kun afgøres af ultratynde snit, der undersøges i transmissions-elektronmikroskopi (TEM). Sådanne tyndsnit er udført i forbindelse med et specialeprojekt på Århus Universitet (Hornor 2008), men de er endnu ikke analyseret. Imidlertid er der ved denne artikels afslutning publiceret et arbejde (Kehl & Dettner 2009), hvor TEM-analyser klart viser, at tracheoler går op gennem respirationsporerne hos *Deronectes aubei*, en tysk undervandsart, tæt beslægtet med *D. latus*. Forfatterne mener endog, at tracheolerne kan fortsætte op gennem et hår som dem, der er set på *D. latus* og *N. depressus* respirations-poren (Madsen 2007 figur 5). Forfatterne mener således, at hårene fungerer som trachegæller, meget lig den man finder fx hos vår-fluelarver (Mill 1998), hvor ilten

kan diffundere fra vandet igennem en uhyre tynd kutikula ind til tra-cheolerne.

Illens vej i respirations-poren

Respirations-porer og vandhinder forekommer med samme tætheder på samme kropsdele hos samme art (tabel 4), hvilket tyder på, at de hører sammen. Det kraftige genskin fra lysets brydning ved overgang fra kutikula til luft i respirations-poren, når den belyses sideværts, tyder på, at respirations-poren er fyldt med luft.

Det ser også umiddelbart ud som om, at der ligger en vandhinde over poren og dens membran, når den er neddykket i vand (figur 5a). Men det kan med det anvendte udstyr ikke med sikkerhed afgøres. Det kan ikke udelukkes, at det, som ser ud som en "boble" over hele respirations-poren, kan være en optisk illusion, om end det unægtelig ligner luft på overfladen af poren. Under nogle sideværts belysninger kan genskinnet fra vandhinden hos *S. duodecimpustulatus*, *N. depressus* og *D. latus* se ud som en ring i poren's periferi (figur 5b), mens genskinnet hos *P. lineatus* ser ud som en stjerne. Det kan fortolkes som brydning i luft under en vandhinde, der dækker henholdsvis de perifere og de stjerneformede åbninger. Her er med rimelig sandsynlighed en grænseflade mellem vand og luft, mens det øvrige, centrale genskin hos de runde respirations-porer kunne komme fra luft inde under membranen. At dette centrale lys er særlig tydeligt ved dybere fokus, kan fortolkes som brydningens genskin fra dybere luftlag i tragtens stilk. Modsvarende bliver det ringformede genskin skarpere ved højere fokus. På nuværende stadi af undersøgelsen vil jeg derfor konkludere, at vand-luft grænsefladen kun dækker åbningen i den runde respirations-pores periferi, og over den stjerneformede pores grene. Som det ses i tabel 2, er disse åbne



Figur 8: Tiden (min.), der går, før luftbobler, fæstnet på dækvingerne af en undervands art (*O. sanmarkii*) og en overfladeart (*H. palustris*), er tømt. Bemærk logaritmisk tidsskala.

*Time (min.) elapsing between start and final disappearance of air bubbles attached to elytrae of a submersion-tolerant (*O. sanmarkii*) and a submersion non-tolerant (*H. palustris*) species. The dominant flux in *O. sanmarkii* is into the animal, not out to the water. Note logarithmic timescale.*

arealer af omtrent samme størrelsesorden hos de tre målte arter. I øvrigt har den omskrevne cirkel, der kan tegnes uden om den stjerneformede pore hos *P. lineatus*, omtrent samme areal som den cirkel, der omgrænser de tre andre arters respirations-porer (tabel 2).

Det er i disse to åbne strukturer, tilsyneladende overspændt med en vandhinde, jeg mener, at vi kan søge stedet for udveksling af ilt mellem vand og den luftfyldte respirations-pore. Det åbne, ringformede areal i en *S. duodecimpustulatus* respirations-pore er ca. 8 µm², mens membranen's areal er knap 4x større (tabel 2). Der burde altså kunne sive 4x mere ilt gennem membranen end gennem det åbne areal, hvis ikke iltens gennemtrængelighed i membranen gjorde en forskel: ilt trænger ca. 1 mio. gange langsommere gennem kitin end gennem luft (Krogh 1919).

Den smalle, perifere åbning på 0,4 µm vidde byder tilsyneladende ikke på en særlig stor respirationsflade.

Men i de små dimensioner, der er tale om her, er det ikke arealet af en åbning, der alene bestemmer, hvor meget ilt, der kan diffundere igennem. Brown & Escombe (1900) fandt, at der diffunderer meget mere kuldioxid gennem grønne blades spalteåbninger, end deres areal-andel af bladfladen alene kan forklare. Med analogier fra Maxwells elektriske teorier forklarede de fysikken bag fænomenet: Det er de lineære forhold, fx omkredsen eller diameteren, der tæller mere end fladeforholdene (arealerne). Krogh (1941) har således brugt denne "diameterlov" til at forklare, hvorfor gødningsbillens perforerede spirakel-membran ikke nødvendigvis begrænsede iltfluxen. Keister et al. (1961) har vist, at der gennem 3 små spalter i en membran over en fluelarve-spirakel kommer lige så meget ilt, som gennem et udskåret hul, hvis areal er 12 gange større end spalternes. Men fælles for spalterne og det store hul er, at de har samme omkreds. Overført til respirations-poren kan det betyde,

| Længde, overflade. <i>Length, nontolerant</i> | Længde, undervand <i>Length, tolerant</i> | Art. Species | Kilde. Reference | Område. Area |
|--|--|-------------------------------------|------------------|--------------|
| 2,0 | | <i>Hydroglyphus pusillus</i> * | | Danmark |
| 5,0 | | <i>Hygrotus impressopunctatus</i> * | | " |
| | 3,4 | <i>H. versicolor</i> | Madsen 2007 | " |
| 3,3 | | <i>H. inaequalis</i> | " | " |
| | 4,4 | <i>Deronectes latus</i> | " | " |
| | 4,7 | <i>Nebrioporus depressus</i> | " | " |
| | 3,1 | <i>Oreodytes sanmarkii</i> | " | " |
| | 5,5 | <i>Stictotarsus 12-pustulatus</i> | " | " |
| | 3,0 | <i>Porhydrus lineatus</i> * | | " |
| 4,7 | | <i>Hyphydrus ovatus</i> * | | " |
| 4,2 | | <i>Scarodytes halensis</i> * | | " |
| | 2,2 | <i>Graptodytes granularis</i> | Madsen 2007 | " |
| | 2,3 | <i>G. pictus</i> * | " | " |
| | 2,5 | <i>G. bilineatus</i> | Madsen 2007 | " |
| 4,0 | | <i>Hydroporus planus</i> * | | " |
| 3,7 | | <i>H. erythrocephalus</i> | Madsen 2007 | " |
| 3,6 | | <i>H. palustris</i> | " | " |
| 4,3 | | <i>Laccophilus minutus</i> * | | " |
| 3,6 | | <i>Noterus crassicornis</i> * | | " |
| 8,5 | | <i>Agabus guttatus</i> | Madsen 2007 | " |
| 8,0 | | <i>A. sturmi</i> * | | " |
| 10,0 | | <i>A. bipustulatus</i> * | | " |
| 7,0 | | <i>A. paludosus</i> * | | " |
| 7,5 | | <i>A. congener</i> * | | " |
| 8,5 | | <i>A. nebulosus</i> * | | " |
| 8,0 | | <i>Platambus maculatus</i> | Madsen 2007 | " |
| 13,5 | | <i>Ilybius ater</i> * | | " |
| 10,0 | | <i>I. fuliginosus</i> * | | " |
| 11,5 | | <i>I. fenestratus</i> * | | " |
| 12,0 | | <i>Rhantus pulverosus</i> * | | " |
| | 2,0 | <i>Hydroglyphus hamulatus</i> | Meuche 1937 | Tyskland |
| | 1,5 | <i>Siettitia balsetensis</i> (?) | Smrz 1981 | Frankrig |
| | 3,0 | <i>Morimotoa phreatica</i> (?) | Ueno 1957 | Japan |
| | 1,2 | <i>Phreatodytes relictus</i> (?) | Ueno 1957 | Japan |
| | 1,5 | <i>Kushelhydrus phreaticus</i> (?) | Ordish 1976 | New Zealand |
| | 2,3 | <i>Phreatodessus hades</i> (?) | Ordish 1976 | New Zealand |

Tabel 5. Størrelse (længde i mm) af undervands- og overfladearter. (?) er oplysninger hentet i litteraturen, hvor der ikke er data om neddykningstolerance, men det er her betragtet som sandsynligt. (*) er nye resultater, der ikke er publiceret i Madsen 2007. *Size (body-length, mm) of submersion tolerant and nontolerant water beetles. Entries with ? means that data are from literature, where submersion tolerance is regarded probable by present author, but they are not proved. Entries marked with * are new results not published in Madsen 2007, but they follow the same survival pattern, with survival of surface species range from a few hours for the large species no. 23-33 to 1-3 days for submersion non-tolerant small species. In contrast submersion tolerable species can survive submersion beyond weeks or even a month.*

at diffusionen kommer fra et meget større område end det areal, der er i den ringformede eller stjerneformede respirations-pore.

Iltpumpen

Når dyret bruger ilt, vil der komme en iltgradient mellem vandet og respirations-porens luft. Der er mindre ilt (målt som iltens partialtryk, ikke antallet af iltmolekyler, se Madsen 2005) inde i poren end ude i vandet. Den gradient vil drive transporten af ilt, opløst i vandet, ind over grænsefladen til poren, og derfra videre ind i dyret.

Denne grænseflade mellem vand og luft har formodentlig samme funktion som de små vandhinder i en klassisk plastron, hvor vandhinden bæres af små, ofte bøjede, vandskyende hår (se Madsen 2005): Vandtrykket vil få disse grænseflader til at krumme indad. Men deres overfladespænding vil presse modsat vej for at rette vandhinden ud (Vogel 2006 a, b; Denny 1993). Det modtryk hindrer, at vandet fortrænger luften i plastron-hårene, med mindre vandtrykket bliver meget stort. Det er på samme måde, skøjteløberen bæres oppe af trykket fra de buede vandhinder, den træder i vandet. Man kan næsten sammenligne det med et elastisk trampolin-tæppe. Jo mindre vandhindens krumningsradius er, des større er trykket udad, akkurat som ved luftboblerne i figur 7.

Det er værd at bemærke, at krumningen er tværs over hhv. de ringformede og de stjerneformede vandhinder. Egentlig er der tale om lange trug, og heri afviger de egentlig ikke meget fra vandhinden i plastronens bøjede hår. Det ændrer lidt (en faktor 2 mindre) på beregningen af trykket i forhold til de kugleformede bobler i figur 7, men det er uvæsentligt her.

Trods uenighed med denne artikels anonyme fagreferent mener jeg, at

ud over den iltgradient, som respirationen giver, kan gradienten påvirkes af buede vandhindes overfladespænding. Når vandtrykket krummer vandhinden, presser vandhinden jo igen. Det vil bidrage til lavere tryk inde i poren, og det øger iltgradienten (Denny 1993). At den buede vandhinde presser udad, betyder naturligvis ikke, at vandtrykket udenfor stiger. Trykændringen kan kun mærkes i det lukkede rum inde i poren. Jo mindre krumningens radius er, des større er undertrykket, og med de krumningsradier, der er tale om her, kan det være ganske stort. Det er det samme, der i princippet sker, når uhyre små (nanometer-størrelse), buede vandhinder i høje træers blade kan skabe et undertryk på mere end 10 atmosfærer, som kan "bære" en 100 meter vandsøjle fra rodderne til toppen (Taiz & Zeiger 1998). Realiteten bag denne opfattelse af "iltpumpen" vil blive undersøgt nærmere i det kommende arbejde, hvor der forventes acceptable data over den faktuelle ilttransport gennem dyrenes overflade.

En flaskehals

I vandet umiddelbart over respirations-porerne er der et iltfattigt grænselag. Det ligger som en "halo" over alle iltforbrugende flader (Graham 1990). Ilten, der diffunderer herfra ind i dyret, erstattes langsomt fra det ilttrige vand ovenover, da diffusionen går meget trægt i vand (10000x langsommere end i luft). Grænselaget reduceres væsentligt, når vandet (og/eller dyret) bevæger sig (Madsen 2005). Så fører det strømmende vand ilten i "pakker" med mange molekyler samlet i en ensrettet bevægelse tættere på respirations-porerne. Herfra går den videre transport med diffusionens tilfældige "molekyle for molekyle" bevægelse. Hvis grænselagets tykkelse halveres, takket være det strømmende vand, bringer diffusionen 4 gange så mange iltmolekyler, som hvis strømmen

ikke havde halveret grænselaget. Det er således en fordel, måske en nødvendighed, for alle de nævnte undervandsarter, at de lever i vand, som bevæger sig.

Men en anden, interessant ting kommer ind i billedet: De spredte porer kan måske vise sig at have en særlig fordel frem for den ensartede, tætte, klassiske plastron: Hos dybvandstægen *Aphelocheirus* (se Madsen 2005) kan der være 4 mio. plastronhår pr. mm^2 , mens respirations-porerne er meget mere spredt (tabel 1 og 2). Over den klassiske plastron ligger et ensartet, iltfattigt grænselag, hvor den eneste vej til mere ilt er lodret oppefra. Men over de meget spredte porer kan man forvente, at der over hver respirations-pore et kuppelformet grænselag: Man skal forstille sig, at den iltfattige halo over respirations-porerne er formet som et bakkelandskab med toppe over respirations-porerne og med flade "sletter" imellem. Ilt diffunderer således ind både fra siden og oppefra. Og når porerne er ring- eller stjerneformede, kommer der måske ilt fra endnu flere sider og kanter. Det er faktisk, hvad man kan udlede af Brown & Escombe (1900). Og det er sådan, man kan forklare, at der gennem de grønne blades spalteåbninger kan fordampe 50% af det vand, der vil fordampe fra et stykke vådt filterpapir, hvis areal er 100x spalteåbningernes (Salisbury & Ross 1991).

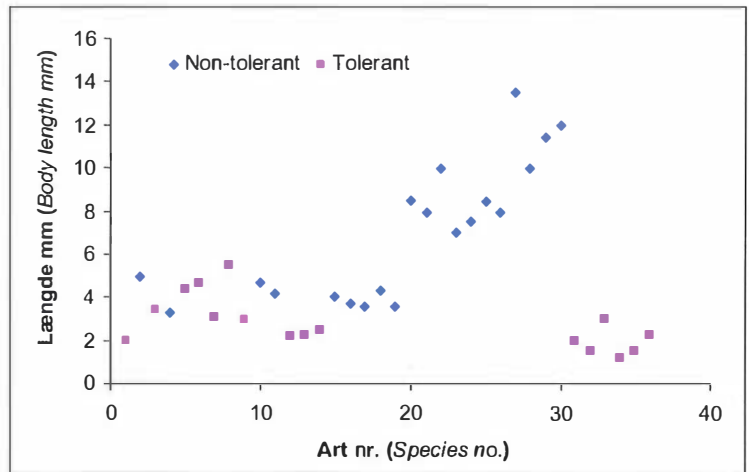
Grænse for størrelsen

En anden flaskehals for iltforsyningen er dyrenes størrelse. Som det ses i figur 9 og i tabel 5, er alle de arter, der kan holde sig neddykket, små. Den største, *S. duodecimspatulatus*, er ca. 5,5 mm lang, og den mindste, *Hydroglyphus hamulatus*, er ca. 1,6 mm lang. Der er også små vandkalve blandt overfladearterne, mens de større alle er overfladearter. At *H. hamulatus* (tidligere *Bidessus*) er en undervandsart, er vel-

dokumenteret (Meuche 1937). De resterende seks er hule- og grundvands-arter, og de kan formodentlig holde sig neddykket, men det er ikke efterprøvet. I Ordish (1976) er der SEM-billeder af dækvingerne hos hhv. *Kuschelhydrus preaticus* og *Phreatodessus hades*, som viser strukturer, der minder om porestrukturen hos *O. sammarkii* (Madsen 2007, figur 4). De er formodentlig porer af samme slags, altså respirations-porer. Ordish overvejede ikke deres eventuelle betydning for respirationen. Men han har iagttaget, at de to arter, når de er i et akvarium, holder sig på bunden, og at de er dårlige svømmere.

At der er en grænse for, hvor store undervandsarterne kan være, skal sikkert ses i sammenhæng med dyrenes behov for ilt, og med antallet af respirations-porer, der kan levere ilten. Det antal er bestemt af, hvor stor en overflade, de kan brede sig på. Denne overflade vokser med 2. potens, når rumfanget (og dermed iltbehovet) vokser med 3. potens (Bonner 2006). Små arter har et større overfladeareal pr. volumen end større arter. Desuden er tætheden og størrelsen af respirations-porer sandsynligvis begrænset af, hvor meget kutikulaen kan tåle at blive svækket af de mange, gennemgående huller. Her er igen et "valg" mellem mange, men små respirations-porer, eller få, men store respirations-porer. Fx har *O. sammarkii* 4-5 gange flere respirations-porer pr. mm² dækvinge end *D. latus*, mens arealet af dens respirations-pore (inkl. membranen) er ca. 4-5 gange mindre (tabel 2).

Ved *S. duodecimpustulatus* (vådvægt 15,5 mg) er der åbenbart nået en grænse, over hvilken der ikke er plads til flere respirations-porer, uden det går ud over den fysiske stabilitet. Ingen arter større end den kan, med den nutidige viden, holde sig uafhængig af luft fra vandoverfladen. Alle potentielle overflader,



Figur 9: Længde (mm) af undervands- og overflade-vandbillearter. Arts nr. refererer til tabel 5.

Body length (mm) of submersion tolerant and non tolerant water beetles. Species no. refers to table 5.

selv benene, er udnyttet til respirations-porer (tabel 3). Også *D. latus* (vådvægt 8,0 mg) og *N. depressus* (vådvægt 8,5 mg) har udnyttet alle overflader, den sidste endog med en særlig stor tæthed på noget af bagkroppen (tabel 1).

Den mindste art, *O. sammarkii*, (vådvægt 3,2 mg), har altså den relativt største overflade ift. rumfanget. Dækvinger, forbryst (pronotum) og hoved har åbenbart overflade nok til at rumme det nødvendige antal respirations-porer, og så behøver den endda på forbryst og hoved kun at udnytte ca. 40 % af mulighederne, målt som antallet af epidermisceller. Tætheden her er under halvdelen af tætheden på dækvingerne (tabel 1).

Konklusion

Tilstedeværelsen af vandhinder ved de åbne indgange til respirations-porerne gør det fristende at foreslå, at de fundne respirations-porer fungerer som de permanente plastroner, man kender fra fx de små klo-biller (Brocher 1912; Madsen 2005). I modsætning til overflade-

arternes respirations-luftbobler fortrænges sådanne luftmasser ikke af vandtrykket, når ilten i dem forbruges. De krumme vandhinders modtryk hindrer, at vandet kan trænge ind, når ilten bruges. Disse plastroners luftmasse er således permanent, med mindre vandtrykket bliver så stort, at plastronstrukturen bryder mekanisk sammen. En af fordelene ved respirations-porens plastron er, at ilten går direkte ind i tracheosystemet, i stedet for at tage en lang omvej gennem en ubrudt plastron ind til sub-elytralrummets åndehuller.

Tilbage står spørgsmålet, om der i stedet for en plastron, er tale om en egentlig tracheogælle, som Kehl & Dettner (2009) foreslår. At der er realitet bag deres påvisning af tracheoler i porerne er uomtvisteligt. Det ville være højest usandsynligt, om disse pore-tracheoler ikke også findes i de arter, der er behandlet i denne artikel. Forskellen på de to fortolkninger ligger i, om der er vandhinde, som skiller de ydre omgivelser fra det indre tracheosystem. En sådan vandhinde kan

ikke ses ved hverken TEM eller traditionel SEM. Den kan kun ses på intakte dyr i vand, som det er sket i denne undersøgelse. Den struktur fortjener at blive undersøgt med mere avanceret udstyr, end det, der har været til min rådighed.

Tak

En særlig glæde er det igen at kunne sige tak til K. J. Siewertz Poulsen, min gamle billementor, for at udvikle og fremstille udstyr, uden hvilket dette arbejde ikke var muligt. Han har også bidraget med omhyggelige målinger af forskellige dimensioner på billerne. Tak til professor Niels Peder Kristensen for kyndig entomologisk vejledning. Tak til Jan Pedersen og Cristine Mette Schou Frandsen, Statens Naturhistoriske Museum, for SEM billeder (figur 3a-e), og en særlig tak til Jan for tålmodigt at have lært mig at betjene SEM udstyret. Tak til Steve Vogel, Duke University, N.C., for mange diskussioner om, hvordan den fysiske side af sagen fungerer. Tak til Vagn Brostrup og Tommy Wolk for grafisk hjælp. Og tak til en anonym referee, der ved kritiske og kompetente kommentarer og spørgsmål har fået mig til at nytænke mine oprindelige fortolkninger af respirations-porernes fysiske struktur og funktion. Endelig tak til en energisk og tålmodig redaktør, der gennem kritiske spørgsmål har gjort artiklens synspunkter klarere. Hvad der må være af uklarheder og vildskud er alene mit ansvar.

Citeret litteratur

Bonner JT 2006: Why size matters. - Princeton University Press.
 Brocher F 1912: Reserche sur la respiration des insectes aquatiques - les elmides. - Ann. Biol. Lac. 5: 136-179.
 Brown HT & Escombe F 1900:

Static diffusion of liquids and gases in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. - Phil. Trans. Royal Soc. London, Ser. B: 223-291.
 Denny MV 1993: Air and water. - Princeton University Press.
 Graham JB 1990: Ecological, evolutionary, and physical factors influencing aquatic animal respiration. - American Zoologist 30:137-146
 Hinton HE 1969: Some little known surface structures. - AC Nevelle (ed): Insect Ultrastructure, 41-58. Blackwell, Oxford.
 Horner D 2008: Identification of a novel gill structure in dytiscid beetle respiration. - MSc. thesis, Biological Institute, Ecology and Genetics, University of Århus.
 Kehl S & Dettner K 2009: Surviving submerged-setal tracheal gills for gas exchange in adult rheophilic diving beetles. - Journal of morphology. I trykken.
 Keister ML & Buck J 1961: Respiration in *Phormia regina* in relation to temperature and oxygen. - J. Insect Physiol. 7: 51-72.
 Krogh A 1919: The rate of diffusion of gases through animal tissues with some remarks on the coefficient of invasion. - J. Physiol. 52: 391-408.
 Madsen BL 2005: At trække vejret i ferskvand. - Naturens Verden 5: 6-15.
 Madsen BL 2007: Vandløbsbiller (Haliplidae, Dytiscidae; Coleoptera), der ånder gennem dækvingerne. - Flora og Fauna 113: 71-81.
 Madsen BL 2008: A new respiratory adaptation in some stream water beetles. - Verh. Internat. Verein. Limnol. 30, part

1:133-135.
 Meuche A 1937: Der Käfer *Bidessus hamulatus* Gyll. in Ostholstein. - Entomologische Blätter 33: 427-438.
 Mill PJ 1998: Gills. - In: Harrison F.W. et al (eds.), Microscopic anatomy of invertebrates. Wiley Liss, vol. 11 A, p.337-362.
 Nilsson AN. & Holmen M. 1995: The aquatic Adephaga (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. II. Dytiscidae.- Fauna Entomol. Scand.32.
 Ordish RG 1976: Two new genera and species of subterranean water beetles from New Zealand (Coleoptera: Dytiscidae). - New Zeal. J. Zool. 3: 1-10.
 Salisbury FB & Ross CV 1991: Plant physiology. - Wadsworth. Belmont California.
 Shelford VE 1915: Elytral tracheation of the tiger beetles.- Transactions of the American Microscopical society, 34: 241-253.
 Smr• J 1981: Respiration - a new function of some hydroporine elytra. - Acta ent. bohemoslov. 73: 209-215.
 Taiz L & Zeiger E 1998: Plant Physiology. - Sinauer. Sunderland Massachusetts
 Ueno S 1957: Blind aquatic beetles of Japan, with some accounts of the fauna of Japanese subterranean waters. - Arch. Hydrobiol. 2: 250-296.
 Vogel S 1994: Life in moving fluids. - Princeton University Press.
 Vogel S 2006a: Comparative Biomechanics. - Princeton University Press.
 Vogel S 2006b: Living in a physical world VIII: Gravity and life in water. - J. Biosci. Vol 31: 309-322.
 Wigglesworth VB 1965: The principles of insect physiology. - Methuen, London.

BOGANMELDELSE

"Dinosaurens fjer" af Sissel-Jo Gazan, Gyldendal, ISBN 978-87-02-06847-4, 446 sider. 299,00 kr.

Det er ikke så tit, at naturhistoriske blade indeholder anmeldelser af skønlitteratur, men da romanen i høj grad handler om ornitologi, er der her en passende anledning. Ikke alene er der jo mildt sagt langt mellem romaner med et ornitologisk indhold; i dette tilfælde er der tilmed tale om en krimi der i den grad fungerer!

"Dinosaurens fjer" var indstillet til Weekendavisens litteraturpris 2008, men det forhindrede ikke én af denne anmelders litteraturkyndige kolleger (en kvinde) i at synes den var "for meget dameblad" – hvilket måske ikke kan undre når man tager i betragtning at Gazan bl.a. er kulturmedarbejder på *Femina*. Udover at være damebladsmedarbejder er forfatteren imidlertid også biolog, uddannet på Københavns Universitets Zoologisk Museum med speciale i fuglenes afstamning. Dette speciale mne spiller en stor rolle i romanen, der for en stor del foregår netop på Zoologisk Museum – med den specialestudierende Anna som hovedperson. Der er således et vist selvbiografisk tilsnit over romanen, og forfatteren er da også, ligesom sin hovedperson, enlig nyskilt mor. Også hvad andre ydre omstændigheder angår, er romanen realistisk; blandt tildragelserne nikker man bl.a. genkendende til tsunamien i juli 2004 og museets succesfulde udstilling "*Fra dino til dyne*" i 2006.

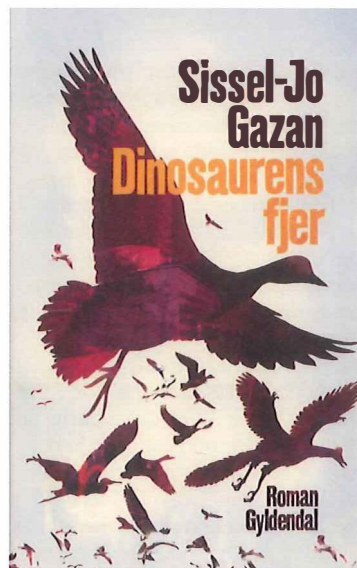
Afsærlig interesse for evt. ornitologer blandt læserne er det måske at den kendte danske ornitolog Jon Fjelds optræder i en birolle i bogen. Vi møder nemlig her "en højt placeret ornitolog på Zoologisk Museum" ved navn Johan Fjeldberg. Ganske vist skal forfatteren på *Facebook* have benægtet dette sammenfald af identiteter, men den køber jeg ikke! Den sædvanlige

benægtelse i bogens kolofon af at virkelige personer skulle optræde i bogen, forekommer da også her lidt mere tvetydig end det er sædvanligt.

For denne anmelder, der var studenterkustode på Zoologisk Museum i firserne, er bogens beskrivelse af det fysiske miljø på museet absolut genkendeligt; det gælder bl.a. de lange, skumle gange og stovede magasiner. Det samme kan man til gengæld ikke sige om museets barske forskerverden med behård konkurrence mellem målrettede eliteforskere og ultranorder! Hvorvidt denne manglende genkendelse skyldes anmelderens utilstrækkelige kendskab til museums- og forskermiljøet eller om forfatteren har overdrevet sine beskrivelser af samme miljø på grænsen af det ekstreme, må forblive et åbent spørgsmål.

For en ornitolog med en vis tidsmæssig afstand til sin studietid kan det også være svært at følge bogens evolutionsbiologiske ræsonnementer, og for lægmand må det være decideret umuligt. Heldigvis har disse beskrivelser mest til formål at give læseren et indtryk af studie- og forskermiljøet og dets vilkår; det er således ikke nødvendigt at forstå ræsonnementerne for at forstå romanens plot. Alligevel efterlades jeg dog med et indtryk at udbyttet af bogen ville have været endnu større efter et par kurser i palæobiologi og videnskabsteori. Det samme gælder i øvrigt sætternissen som har belemret romanen med de fagsproglige misfostre "palæornitologi" og "palæoobiologi", tilmed på samme side (65).

Nu må læseren ikke få det indtryk at hele romanen foregår i det nævnte, forholdsvis stovede miljø – absolut ikke! Tværtimod kan såvel en almindelig, kedelig gennemsnitsdansker som et medlem af den - ikke spor kedelige - feltornitologiske subkultur her blive opdateret mht. en anden af samfundets mere eller mindre kendte subkultu-



rer, nemlig *goth-miljøet* som tilsyneladende beskrives meget realistisk.

Generelt synes denne anmelder at romanen slipper godt fra beskrivelsen af sine hovedpersonernes psykologi og at den generelt rummer troværdige og nuancerede personportrætter. På det mere detaljerede niveau er jeg dog uforstående over for baggrunden for "skurkens" idiosynkratiske insisteren på sin forældede tilgang til fuglenes evolution. Ligeledes forekommer Annas altoverskyggende raseri og frustration over sin mors livsløgn en kende overdrevet; måske er der her tale om endnu et selvbiografisk element i bogen?

Uden at robe for meget tør jeg godt sige at romanen allerede – med rette – er blevet kendt for sin fantastiske mordmetode; her er der virkelig noget at komme efter for krimifreaks som er gået sukkerkolde i ordinære blodbade og andre hverdagsagtige grusomheder. Gak i stedet til biologen og bliv - dybt rystet!

Thomas Vikstrøm

Foreningernes fællesprogram

Onsdag den 21. oktober kl.19-20.30

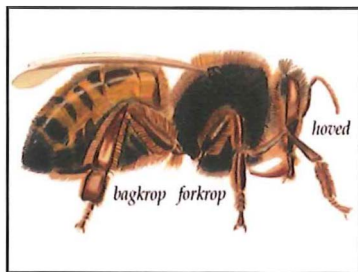
TEORI, HYPOTESE, MODEL.

Nogle centrale begreber fra videnskabs teorien. Foredrag ved Helge Kragh.

Begreber som „teori“, „hypotese“ og „model“ spiller en vigtig rolle i såvel den videnskabelige praksis som i diskussionen om gyldigheden af naturvidenskabelige udsagn. Det er fx almindeligt at kritisere den darwinske udviklingsteori med argumentet, at den jo „kun er en teori“. Ligeledes kan man afvise at kommentere et spørgsmål, fordi det er „hypotetisk“.

Hvad mener man egentlig med disse og relaterede begreber som „forklaring“ og „forudsigelse“? Bruges begreberne på samme måde i alle naturvidenskabelige fag? Har de ændret sig gennem tiden? Disse spørgsmål vil blive belyst bl.a. ved henvisninger til eksempler fra videnskabshistorien.

Tid og sted: Naturhistorisk Museums auditorie kl. 19.00 - 20.30
Arrangør: Jydsk Forening for Naturvidenskab og Naturhistorisk Forening for Jylland



Tirsdag den 3. november kl.19-20.30

DRONNINGAVL, FORÆDLING AF BIER OG BIERNES GENETIK.

Foredrag ved Eigil Holm.

Eigil Holm har en af Danmarks fineste titler: Inseminator reginarum. Det kalder man nemlig personer, som har lært at inseminere bidronninger. Inseminering bruges i forædling af bier, og i USA til produktion af dronninger, som så efterfølgende kan forsendes overalt med postvæsenet. I Danmark forædler vi mest ved paring af udvalgte bidronninger på øer, der ligger så langt fra fastlandet, at fremmede bier ikke flyver derover. Det har givet fremragende resultater, fx bier, der ikke stikker (næsten), sjældent sværmer, producerer meget honning og bliver mere resistente over for sygdomme. I naturen parrer droner og dronninger sig på en dronesamlingsplads i tidsrummet kl. 11-16 i stille solskin ved temperaturer over 19°. Her samles bierne fra 50-100 km², hvorved indavl hindres. Genetisk set er dronernes sædceller med vinger, og dronningen er tvekönnat! Forklaring følger i foredraget. Der bydes på smagsprøver af honning i kaffepausen, og honningens krystallografi demonstreres. Litteratur: Eigil Holm: Dronningavl, arvelighedslære og forædling af bier (2009). www.eigilholm.dk

Tid og sted: Naturhistorisk Museums auditorie kl. 19.00 - 20.30
Arrangør: Jydsk Forening for Naturvidenskab og Naturhistorisk Forening for Jylland

Søndag d. 22. november kl. 7.30
LAKSEGYDNING VED GIBER Å

På denne tid af året er der i Giber Å en stor bestand af havørred, som er trukket op fra havet for at gyde. Det er en voldsom aktivitet, hvorunder hunfiskene graver op til 40-50 cm dybe gruber i bunden af vandløbet. I disse legegruber bliver æggene så lagt og derefter dækker hunfiskene dem til med et lag grus. Nu skal æggene så ligge, indtil de klækkes i april måned næste år. Da havørreden er en sky fisk, er det nødvendigt at være på plads, så snart det første morgenlys bryder igennem. Så kan vi forhåbentlig se fiske svømme forsigtigt frem til gydepladserne og gå i gang med udgravningen og legen.

Frank Jensen fra Naturhistorisk Museum viser frem og fortæller om havørredens rolle i vandløbene. Foruden havørred vil der (næsten) sikkert være lejlighed til at se vandstæren fiske vårfluer.

Praktiske oplysninger: Det anbefales kraftigt at være iført varmt vand- og vindtæt tøj (helst mørkt i farven) og solidt fodtøj.

Tid og sted: Søndag d. 22. november 2009 kl. 7.30 ved Skovmøllens Plads nord for Giber Å mod Moesgård. Turlleder: Frank Jensen, Naturhistorisk Museum.
Arrangør: Jydsk Forening for Naturvidenskab og Naturhistorisk Forening for Jylland.

Afsender:
Ekspeditionen
Biblioteket
Naturhistorisk Museum
Universitetsparken
8000 Århus C



FLORA OG FAUNA
udgives af NATURHISTORISK
FORENING FOR JYLLAND
med støtte fra Undervisningsministeriets
tips/lottomidler.

Udkommer med fire hæfter om året.
Hjemmesider: www.floraogfauna.dk,
www.jffn.dk, www.naturhistoriskguide.dk

Formand: Eigil Holm, Byskovvej 4,
8751 Gedved. tlf. 75 66 51 30
eigil.holm@pc.dk, www.eigilholm.dk

Abonnement kan tegnes ved henvende-
else til ekspeditionen.
Personlige abonnenter: kr. 190,00 pr. år-
gang (incl. moms). Institutioner: kr.
215,00 pr. årgang (incl. moms) og ud-
landsabon. kr. 230.

Ekspedition: Biblioteket, Naturhistorisk
Museum, Universitetsparken, 8000
Århus C. Tlf. 86 12 97 77 (10-16).
E-mail: nm@nathist.dk
Girokonto nr. 7 06 87 86.

Redaktion: Jon Feilberg (ansvarshaven-
de), Kastrupvej 8, 4100 Ringsted. tlf.
5760 0125, red@floraogfauna.dk
Jens Reddersen (zoologi), Bykrogen 3,
8420 Knebel. tlf. 86 35 08 20.
jens.reddersen@vip.cybercity.dk
Hans-Henrik Schierup (botanik), Katter-
højvej 57, 8720 Højbjerg. tlf. 86 27 33 73.
hans-henrik.schierup@biology.au.dk

Bestyrelse: Eigil Holm (formand), Peer
Høgsberg (kasserer), Julie Dahl Møller,
Per Egge Rasmussen, Arn Gyldenholm,
Hans-Henrik Schierup, Henrik Sell, Peter
Wind (sekretær).

Trykt hos Prinfo, Djurs.
ISSN 0015-3818

INDHOLD - HÆFTE 115(1)

Peter Wiberg-Larsen, Frank Gert Larsen & Annette Sode: Første
fund af skov-vårfluen *Enoicyla pusilla* på Fyn og artens udbredel-
sesmønster i Danmark 1

Mie Himmelstrup og Peter Esbjerg: Kuldefølsomhed hos dræber-
sneglens æg og unger 7

Bent Lauge Madsen: Respirations-porer i kutikulaoverfladen hos
nogle små vandkalve (Dytiscidae; Coleoptera): Opdagelse af en ny
plastronstruktur? 13

Boganmeldelse (*Thomas Vikstrom*)
Sissel-Jo Gazan: Dinosaurens fjer 28

Foreningernes fællesprogram (foredrag og ture) 29

Referat af MFJ's generalforsamling 2009 bagside af indholdsfort.

Indholdsfortegnelse for årgang 114 (2008-09) midtersiderne

Forsidefotos:

Unger af Dræbersnegl *Arion lusitanicus*. Foto: Mie Himmelstrup.

Vandkalven *Nebrioporus depressus*. Foto: Bent Lauge Madsen.

Vårfluen *Enoicyla pusilla*. Foto: James Lindsey.