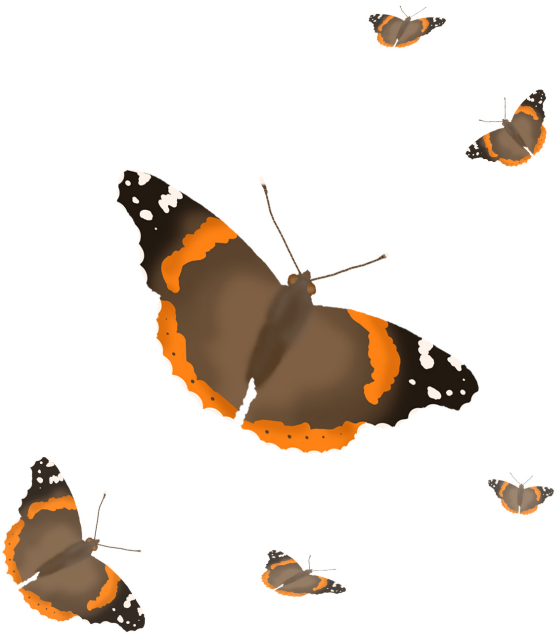
UPPSALA
UNIVERSITET

Utredning av migrerande fjärilars anpassningar och hur klimatförändringen påverkar dessa



Sofie von Knorring

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2015
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Sofie von Knorring
Sofie.Von_Knorring.4099@student.uu.se
Uppsala Universitet

Sammandrag

Årlig migration där en art reser mellan två särskilda platser i en upprepande cykel är ett vanligt fenomen och förekommer inom flera olika taxan. Av alla migrerande grupper som finns är fjärilarna relativt ostuderade och det finns mycket kvar att reda ut med deras specifika anpassningar och beteende. Eftersom vi har begränsande kunskaper om dem är det svårt att veta hur eventuella klimatförändringar kommer att påverka migranterna. Därför är det av intresse att utreda deras migrationsanpassningar för att förstå den globala uppvärmningens möjliga påverkan på migranternas anpassningar och vilka konsekvenser det ger för migranterna.

Migrationen kan röra sig om resor på långa sträckor och det behövs särskilda egenskaper för att klara resan, som förmåga att förflytta sig längs sträckan och att orientera sig. Bland flera karaktärer som fjärilar har är att de kan öka sin flyghastighet med mer välutbildade muskler som har större och fler mitokondrier. Fjärilarna gör också aktiva val av vilka vindar de ska flyga i vilket underlättar deras transport. Dagfjärilar kan med solens position orientera sig för att hitta rätt riktning. Deras orienteringsförmåga förstärks även av en magnetkompass som behöver ljus utav rätt våglängd för att essentiella molekyler i uppfattningsprocessen ska fungera. Himlakroppar som solen och månen verkar båda vara essentiella för magnetkompassens funktion.

När temperaturzonerna förskjuts på grund av global uppvärmning kan nya insektsimmigranter erövra nya områden. Många insekter har kort generationstid och har därmed större chans att snabbt anpassa sig till ett varmare klimat. De kan även öka sin aktivitet när de varma säsongerna förlängs. Forskningen tyder på att fjärilar som har god spridningsförmåga och snabbt kan reagera på förändringar har bättre chans att överleva, oavsett om de är migrerande arter eller inte. Den globala uppvärmningen kan ge problem för arter som använder sig både av fotoperiod och temperatur för att bestämma tidpunkten för migrationstillfället. Det finns dock chans att fjärilarna kan utvärdera de olika faktorerna och anpassa sin interna ”säsongskalender” för att hitta rätt migrationstillfälle. Migranter har lätt att förflytta sig och kan enklare hitta nya områden än mer stationära insekter. Det är särskilt viktigt om deras habitat försvinner eller förflyttas på grund utav klimatförändringar. När den globala temperaturen höjs måste arter också ha temperaturtålighet för att klara stora temperaturförändringar. För att dra absoluta slutsatser är det nödvändigt att med mer forskning inom ämnet.

Inledning

Regelbunden migration är ett vanligt fenomen och återfinns i många olika taxa (Mouritsen *et al.* 2013). Arterna från de olika djurgrupperna migrerar för att undvika ofördelaktiga säsonger, söka efter föda, para sig och få avkommor. För att hitta till rätt slutmål måste migranterna veta när de ska bege sig av, vart de ska resa, ha anpassningar för att klara den långa resan och sedan, om de har en så lång livstid, kunna återvända hem igen. Det gäller även att komma vid rätt tillfälle för tillväxtsäsongen på de växter och djur som migranterna lever av (Weidinger & Kral 2007). Om födan börjar sin aktiva säsong tidigare måste migranterna reagera på förändringen.

Fjärilar som migrerar är ett relativt ostuderat ämne. Först och främst är fjärilar små och svåra att observera på avstånd. Till skillnad mot fåglar kan fjärilar inte ringmärkas. När en fjäril återhittas är det svårt att veta vart den ursprungligen migrerat från. Det finns vissa tekniker som tros bli hjälpfulla verktyg i framtida studier. Genom att studera isotopmängderna i fjärilarnas vävnader kan individer särskiljas (Brattstrom *et al.* 2008). Beroende på deras ursprung och levnadsstil kommer de att inneha olika isotopkompositioner. Tekniken är fortfarande i prövofasen och behöver utvecklas. Att studera fjärilars migrationsmönster, de bakomliggande mekanismerna är därför problematiskt.

I framtiden står världens alla organismer inför konsekvenserna av global uppvärmning, där vissa arter får erfara tydligare effekter av klimatförändringen. Den forskning som finns om fjärilars migration är mest fokuserad på ett fåtal arter och på få delar av migrationsprocessen (Merlin *et al.* 2009). Det finns stora osäkerheter om hur de migrerande fjärilarnas egenskaper fungerar och hur de kan påverkas av den globala uppvärmningen. Att studera och utreda deras specifika anpassningar kan vara hörnstenen för att förstå och förutsäga deras livssituation i framtiden. Många av de fjärilar som årligen migrerar är dessutom skadeinsekter. Genom att veta hur de påverkas av global uppvärmning kan vi förbereda oss inför eventuella framtida problem och därmed minska ekonomiska förluster (Jiang *et al.* 2010). Innan jag undersöker vilka egenskaper migrerande fjärilsarter innehar, och hur de kan tänkas påverkas av varmare temperaturer, kommer jag att ta upp andra viktiga delar. Först migrationsbegreppet sedan de mest aktuella arterna inom forskningen, samt vilka ekologiska faktorer som gör migration till en gynnsam strategi. Alla viktiga karaktärer migrerande fjärilsarter har, kommer troligtvis inte att påverkas av den globala uppvärmningen men det är av intresse att utreda dem för att ha förståelse för hur egenskaperna kan komma att fungera tillsammans med de egenskaperna som faktiskt påverkas. Alla egenskaperna kommer tillsammans ge en sammanfattande bild av migranternas levnadssätt och deras framtid.

Migrationsbegreppet

I forskningen finns det olika sätt att definiera och att använda sig av migrationsbegreppet. En del vill använda migration som en term där arter kontinuerligt reser över en sträcka som upprepas i en bestämd tidscykel. Andra personer föredrar en definition där all bestämd och styrd resa arter gör över områden inkluderas (Williams 1957, Sparks *et al.* 2007). Oavsett om resan resulterar ett tillfälligt eller permanent besök i ett nytt område definieras det som migration. Mitt fokus kommer att vara på migration enligt den första definitionen eftersom jag anser att det är intressantare att studera arter vars migration är en anpassning som kretsar kring att nå någorlunda specifika mål och resträckor inom bestämda tidsramar, istället för en mer slumpartad process.

Studerade arter

Även om migration hos fjärilar inte är så utrett som hos andra taxan finns det flera arter inom olika familjer som gör årliga flygningar. Den art som är mest känd och kanske ”drottningen” över fjärilarnas migration är monarken (*Danaus plexippus*). Årligen migrerar den från norra Nordamerika till hjärtat av Mexiko, en resa på 4 000 km (Figur 1) (Mouritsen *et al.* 2013). Monarken har, antagligen eftersom den är känd, mycket forskning centrerad runt sig och den står ofta som representant för migrerande fjärilar. Forskning om andra arter är begränsad men några arter som förekommer mer frekvent i litteraturen är amiralen (*Vanessa atalanta*) och gammaflyet (*Autographa gamma*). Med risk för att det finns begränsat med forskning om fjärilar kan jag komma att diskutera med generaliseringar och dra paralleller till andra djurgrupper.

Figur 1. Monarkens södra migration i Nordamerika. Oavsett vilken plats de tillbringat sommaren flyger alla fjärilar till ett samlat område i Mexiko. Resan kan vara runt 4 000 km lång. Bilden är baserad på bilder från NASA (2005) och Descouens D (2012).

Monarken hör till underfamiljen mjölkväxtfjärilar (Danainae) som vanligen inte finns inom Sveriges gränser. Familjen praktfjärilar (Nymphalidae) är en stor familj där många av svenska fjärilarna återfinns. Amiralen är en av de mer kända migrerande fjärilarna i familjen och återfinns på många olika världsdelar, inklusive Europa. Även den närbesläktade tistelfjärilen (*Cynthia cardui*, tidigare *Vanessa cardui*) är en migrerande fjäril som bland andra platser återfinns i Sverige. Eftersom flera av de välstuderade fjärilarna hör till gruppen praktfjärilar kan deras anpassningar visa sig vara lika. Gammaflyet är en nattaktiv fjäril och hör till familjen nattflyn (Noctuidae). Nattaktiva fjärilar kan ha andra egenskaper än dagaktiva eftersom vissa processer kan bara vara funktionella specifika tider på dygnet, exempelvis med solen eller månen. Där det är aktuellt kommer jag att analysera skillnaderna och likheterna mellan de olika fjärilstyperna.

Anledningar till migration

För att ge en bättre bild av hur livet som migrant fungerar tänker jag ge exempel på en livsstrategi. Bland Sveriges fjärilsarter finns det flertalet som migrerar. Amiralen är särskilt känd och har mycket forskning kring sig eftersom den har en stor utbredning både i Europa och Nordamerika. I Europa har amiralen sin huvudsakliga utbredning i södra Europa kring

medelhavet. Under vintern kan det milda klimatet tillåta viss aktivitet och parning. När det blir varmare kring våren flyttar den sedan till nordligare breddgrader och undkommer då den hårda torkan i söder (Stefanescu 2001, Mikkola 2003a, Nesbit *et al.* 2009). Amirallarver använder brännässlan som värdväxt och som sin huvudsakligs föda (Pollard & Greatorex-Davies 1998, Stefanescu 2001). Dess ankomst till sin nordliga hemvist är anpassad så att den sammanfaller med tidpunkten för när den största åtkomsten på brännässla av högsta kvalitén finns att tillgå (Stefanescu 2001). På sin långa resa upp till norr reproducerar sig fjärilen flera gånger för att sedan nå till sin nordligaste gräns (Mikkola 2003a). Amiraler kan inte överleva vintern i sina nordliga habitat utan flyttar då söderut (Chapman *et al.* 2012). I några enstaka fall kan larver och vuxna klara sig genom vintern men arten kan fortfarande ses som en konsekvent migrant, vilket menas att de i bestämda tidscykler förflyttar sig mellan två bestämda områden (Pollard & Greatorex-Davies 1998). Fjärilsmigration kan skilja sig från art till art. Grundstommen i migrationen, anledning varför de flyttar och deras resa, är däremot ofta densamma.

Det finns likheter mellan amiralen och andra migrerande fjärilar. Monarkerna gör även som amiralerna och går inte i dvala på sina södra hemorter utan bibehåller viss aktivitet vintern igenom (Mikkola 2003a, Stefanescu 2001). Larver som kläckts från ägg lagda på hösten kan växa till sig vintern igenom så länge temperaturen är tillräckligt hög, men deras utveckling är i allmänhet begränsad. Tistelfjärilen gör en liknande resa och migrerar årligen från Europa till Afrika (Stefanescu *et al.* 2013). Hela resan involverar sex generationer (Stefanescu et al. 2013). Monarken har även den flera generationer under sin långa resa (Flockhart *et al.* 2013). Gammaflyets anledning till att flytta norrut är densamma som de nämnda dagaktiva fjärilarna, när temperaturen blir alltför ogästvänlig i söder migrerar de norrut och vice versa. Under sommarsäsongen kan alla fjärilsarterna leva av de tillfälliga resurserna i norr. Snart måste de dock alla återvända till sina ursprungliga södra breddgrader eftersom de inte är anpassade för att klara sig genom vintern.

Tidigare var det många som trodde att fjärilarna inte tjänade på att lägga sina ägg på sina nordligare vistelser eftersom få observerades återvända söderut. På 70-talet namngavs teorin till ”pied piper effect” (namngivet efter berättelsen om råttfångaren), vilket innebär att de ständigt förflyttar sig till en plats även fast den är ogynnsam för dem. Tesen motbevisas av att gammaflyn faktiskt är fler i antalet när de migrerar söderut än när de nådde sina nordligare sommarvistelser, vilket tyder på att de har reproducerat sig framgångsrikt (Chapman *et al.* 2012).

Temperaturens inverkan på migranterna

I framtiden finns det stora risker att temperaturen kommer att höjas. Redan under det senaste århundradet har jordens temperaturer ökat, globalt ungefär med 0,6° C och i Europa med 0,8° C (Parmesan *et al.* 1999, Root *et al.* 2003). Till följd av de höjda temperaturerna riskerar klimatet att förändras och den europeiska temperaturökningen har hittills förskjutit geografin ungefär 120 km norrut (Parmesan et al. 1999). Lokalt har säsongerna framskridit. Insekter har i kalla områden mer hämmad utveckling än på varmare platser och deras aktiva fas kan förlängas med stigande temperatur. Temperaturen är en viktig indikator för att träda in i olika livsfaser och kan komma att konkurrera med indikatorer som inte förändras med värme. Höjda temperaturer kan också komma att påverka de migrerande fjärilarna på andra sätt som på deras distribution och generationstid. Nedan kommer jag att utveckla var och en utav dem.

Nya arter kan etablera sig på nordligare breddgrader

Många icke migrerande fjärilsarter har reagerat på temperaturförändringen och förflyttar sig allt längre norrut för att följa med sitt habitat. Vissa arter kan även öka sina distributionsområde genom att bibehålla sin södra gräns till samma breddgrad medan den nordliga förskjuts (Hill et al. 2002, Parmesan et al. 1999). Särskilt arter som är generalister och mycket mobila har större chans att expandera sitt distributionsområde (Cormont et al. 2011). För fjärilar som mer eller mindre stannar inom en begränsad distribution kan en snabb förändring av miljön vara mer än vad de klara av. När nya arter rör sig in och etablerar sig på nya breddgrader kan konsekvenserna bli omfattande. Skräckscenarier kan vara att nya insektssjukdomar eller parasiter införs och lokala arter kan slås ut.

Det är inte bara så att ökande temperaturer förskjuter fjärilarnas habitat, utan de kan även öka fjärilarnas benägenhet att flyga över större arealer och flytta till nya områden (Cormont *et al.* 2011). Det är en karaktär som syns även på andra arter men med spridningsförmåga som enligt min definition inte anses som migranter.

I en studie från Storbritannien studerades antalet inflyttande fjärilsarter mellan åren 1982-2005. De fann en positiv korrelation mellan månadstemperaturen och antalet arter (Sparks *et al.* 2007). För varje ökad grad Celsius, ökade antalet migrerande fjärilsarter med 14 stycken. Dagens temperaturer är varmare än de var innan 1990 och genom detta har antalet migrerande fjärilsarter till Storbritannien ökat. Studien hade en bredare definition på migranter än den som jag valt att studera, och alla fjärilsarter som på något sätt flyttar studerades. Med de stigande temperaturerna är det också troligare att de nyinflyttade migranterna överlever säsongen och kan etablera sig permanent (Sparks *et al.* 2007).

En ökad temperatur kan dock vara direkt skadlig för insekter, särskilt om det habitat de naturligt lever i redan har en förhöjd temperatur (Deutsch *et al.* 2008). De insekter som är mest temperaturkänsliga hittas ofta i tropikerna eftersom deras habitat har temperaturer som redan är vid temperaturgränsen av vad insekter kan leva i. En marginell förändring i tropikerna kan därför ge allvarliga konsekvenser. Arter som endast lever i kalla habitat kommer också att få allt mer begränsad spridning om temperaturen höjs när deras habitat försvinner (Deutsch et al. 2008).

Generationstiden minskar

När temperaturen ökar förskjuts också fjärilarnas kalender och alla livsfaser sker tidigare. Den reproduktiva säsongen förlängs också när fjärilarna kan påbörja våren tidigare och vintern skjuts upp. Det är därmed möjligt att flera generationer tillkommer under en säsong (Altermatt 2010) och det finns chans för arterna att öka i individantal (Deutsch *et al.* 2008). Amiralerna som i vanliga fall har begränsad vinteraktivitet på grund utav den kalla temperaturen kan tillväxa snabbare när det blir varmare (Stefanescu 2001). Det här kan vara anledningen till att amiralen som många andra fjärilar har ökat i Storbritannien under de senaste åren (Pollard & Greatorex-Davies 1998). På högre latituder har fjärilar naturligt en kortare säsong eftersom årstemperaturen är lägre (Karlsson 2014). Med en global uppvärmning finns det större möjligheter för fjärilarna att öka sina aktiviteter och mer värmekrävande arter kan etablera sig.

I och med att temperaturen ökar och förlänger fjärilarnas aktiva säsong kommer det att påverka fjärilarnas evolution. När generationstiden minskar för fjärilarna lämnas dörren öppen för en snabbare anpassningstid. Fjärilarna kan reagera snabbare på de stigande

temperaturerna än många av de växter de lever av som har längre generationstider och kommer därför att börja sin säsong tidigare (Parmesan 2007). Med en snabb utveckling är risken dessutom större att skadeinsekter anpassar sig och blir svårare att bekämpa.

Konflikt mellan temperatur och fotoperiod

När migrationsperioden närmar sig behöver fjärilarna någon indikation på att det är dags att ge sig av. Amiraler migrerar troligen först söderut när temperaturen är inom ett särskilt intervall (Brattstroem et al. 2008). Det är även troligt att temperaturen är viktig för att vända migrationsriktningen. Om monarker inte utsätts för kyla under sin vintervistelse kommer de att fortsätta att migrera söderut (Guerra & Reppert 2013). Nattfjärilar använder troligtvis temperaturen som en säsongsindikator och påbörjar olika livsfaser beroende på hur varmt eller kallt det är (Valtonen et al. 2011). Det vanligaste är att insekter använder sig av fotoperiod för att påbörja sin vintersäsong (Bale & Hayward 2010). Beroende på vilken breddgrad de befinner sig på är den kritiska fotoperioden för att gå i vinterdvala olika (Bale & Hayward 2010). Arter som övervintrar som puppa kan kombinera information från fotoperiod och temperatur för att påbörja våren vid bästa möjliga tid (Valtonen et al. 2011). Arter som använder temperaturbaserad klocka har större möjligheter att svara på global uppvärmning i och med att de reagerar när temperaturen är gynnsam och inte på ett specifikt datum. Majoriteten av de svenska dagfjärilarna, inkluderat amiralen och tistelfjäril, har flyttat fram sin första flygdag (Karlsson 2014). Vilket indikerar att fjärilarna har reagerat på de höjda temperaturerna och framskridit sin säsong.

Monarkerna som behöver en kallperiod för att deras migrationsorientering skall vända i nordlig riktning ligger risigt till om deras vinterområde står inför allt varmare temperaturer (Guerra & Reppert 2013). Temperaturen får inte heller slå över åt det andra hållet och ge alltför kalla temperaturer. Monarkerna måste införskaffa föda genom hela vintern och kräver temperaturer som är tillräckliga för kortare flygningar. Insekter som övervintrar i kalla områden behöver kyla för att de inte ska förfrysa under vintern. Det kan låta motsägelsefullt men ett snötäcke fungerar som en bra isolering mot kyla och ger bättre skydd än en något varmare vinter med inget snötäcke (Bale & Hayward 2010). Den fotoperiodiska klockan kan hos vissa arter vara beroende av ett visst kallt temperaturintervall och kan ge svagare respons senare under säsongen om den tidiga kylan uteblir (Bale & Hayward 2010). Detta kan leda till att vissa arter inte kan påbörja de olika levnadsfaserna när kylan uteblir. Även fast varmare temperaturer till stor del är gynnsam för fjärilar kan det vara skadligt för dem.

Vindens roll i migrationen

Fjärilar som migrerar rör sig över stora arealer. En studie i Finland fick resultat som tyder på att amiraler gör en flytt på ungefär 3 000 km från Finland till Katalonien i Spanien (Mikkola 2003b). Monarken gör en ännu längre resa på 4 000 km (Mouritsen *et al.* 2013). När insekter förflyttar sig måste de tampas mot väder och vind. Större insekter som fjärilar och trollsländor kan med sina vingar styra sin flygning bättre än mindre insekter (Srygley & Dudley 2008). Oavsett storlek har fjärilarna dock fortfarande begräsningar vad gäller hur mycket vindmotstånd de klarar att flyga i. Vindarna kan därmed spela en essentiell roll i migrationen.

Att förutsäga hur framtida klimatförändringar kommer att påverka faktorer som väder och vind är svårt. De prognoser som finns skiljer sig kraftigt från varandra eftersom de parametrar som används i modellerna inte är säkra utan måste antas. IPCC (Intergovernmental Panel On Climate Change) är en organisation vars uppdrag är att är att studera den globala

uppvärmningen och rapportera om effekterna det kan ha på människan och miljön. Med jämna mellanrum presenterar de olika klimatprognoser. I en utav IPCC:s senaste rapport från 2007 anges det även där att det är osäkert hur vindar påverkas av den globala uppvärmningen och beroende på modell spås olika starka förändringar i vindstyrka och riktning (2007). Tills bättre modeller kan antas får den delen av diskussionen dröja.

Svagflygande fjärilar liftar med vinden

För fjärilar som inte klarar att flyga i motvind finns det ett specifikt gränsskikt där vinden är starkare än fjärilens flygkapacitet (engelska ”flight boundary layer”). På marken kan vinden till stor del isoleras men blir starkare och starkare desto längre ifrån marken insekten befinner sig (Srygley & Dudley 2008). Vid en viss höjdnivå kommer vindens hastighet att överträffa insektens maximala hastighet och den måste bibehålla sig under den nivån på relativt vindsvaga nivåer. Om fjärilar däremot kan utnyttja vindarna för att nå till sitt mål kan de röra sig i vindhastigheter som överstiger deras flyghastighet. Både amiralen och gammaflyet migrerar söderut endast när de kan följa med vindar i migrationsriktningen (Mikkola 2003a, Chapman *et al.* 2008b). Eftersom de vet vilka vindar de ska röra sig med måste fjärilarna ha någon mekanism så att de kan orientera sig, en typ utav kompass. Jag kommer att diskutera karaktären av deras orienteringsmekanism senare i texten.

Sida vid sida flyger fåglar snabbare än fjärilar. Tättingar kan flyga tre gånger så fort som ett gammafly (Alerstam et al. 2011). Med aktivt val av vindar kan fjärilarna däremot uppnå höga hastigheter. Gammaflyn kan röra sig med en markhastighet som är lika stor som för flyttande tättingar eller ännu högre (Alerstam *et al.* 2011). Med rätt vindar kan svärmaren migrera upp till 65 mil under en enda natt, en sträcka som motsvarar 40 % av Sveriges totala längd (Chapman *et al.* 2008b). Fåglar behöver inte i samma utsträckning använda sig utav vindar till hjälp eftersom de har bättre kapacitet att styra sin flygning i starka vindar. Därför flyger de i större utsträckning med motvindar eftersom de kommer fram oavsett vädrets eventuella utmaningar (Alerstam *et al.* 2011). Att kunna välja rätt vindar är en smart anpassning, men strategin innebär ett visst väntande på de rätta vindarna. Är det fel riktning på vindarna får fjärilen stanna i vegetationen. Amiraler väntar också kvar vid marken och söker istället efter föda när vindriktningen är fel (Mikkola 2003b). Amiraler flyger också endast när vädret är soligt och fint.

Eftersom förutsägelserna om hur vindarnas riktning och styrka kommer förändras med klimatförändringar är osäkra, går det bara att spekulera hur fjärilarnas migration kan komma att förändras. En möjlighet är att det i framtiden fortfarande kommer finnas vindar i alla väderstreck men att medeltalet av antalet vindar i en viss riktning kommer att förändras. Fjärilar som måste vänta på en vind åt rätt håll för att migrera kommer att avsevärt påverkas om vindarnas riktning inte sammanfaller med deras migrationsriktning. Men det finns för lite material än för att ge definitiva slutsatser.

När fjärilarna letar efter gynnsamma vindar att flyga i kan de hamna på höga höjder. Alerstam *et al.* (2011) fann att svärmare förflyttar sig i vindar kring 200-800 meter över marken. Det är lägre än tättingar som flög oftast mellan 400-1 400 meter över marken. Ibland rörde sig fåglarna på nivåer ända upp till 3 600 meter, medan fjärilarna sällan befann sig över 1 000 meter (Alerstam *et al.* 2011). Dagfjärilar flyger även som svärmarna oftast strax under 1 000 meter över marken (Mikkola 2003b). Tistelfjäril har även observerats på 1 500 meter över marken (Stefanescu et al. 2013) och enstaka fjärilar flyger ända upp till 3 000 meter över marken (Mikkola 2003b). Experimenten använder sig utav radar vilket gör det svårt att säga

vilka insekter som registreras av radarn, bara storleken på organismerna kan urskiljas. Fjärilar är större än de flesta insekter men det är svårt att vara helt säker på att fjärilana är de insekter som observeras. Fjärilar är ofta starkt förknippade som svaga flygare med rörigt flygmönster. De har däremot ett tydligt mål och använder sig av bestämda tekniker för att nå dit. Dessa studier visar på att fjärilar har liknande migrationstekniker som fåglar och god flygkapacitet.

Fjärilar är ektotermer och det är därför troligt att de begränsas av de kallare temperaturerna på höga höjder (Alerstam et al. 2011). Om temperaturen är alltför kall kanske deras vistelse högt upp är begränsad och de återvänder till varmare vindar lägre ner när de fått för kall kroppstemperatur.

Det finns inga tydliga meteorologiska indikationer vid marknivå som berättar hur vindarna ter sig högre upp (Chapman *et al.* 2008b). Enda sättet en fjäril kan hitta rättriktade vindar är att flyga upp till en hög nivå och återvända ner igen om inte vinden hade en önskvärd riktning. Även om vindarna i huvudsak följer fjärilens önskvärda riktning finns det alltid en risk att sidovindar kommer leda fjärilen fel. Gammaflyn anpassade sin flygning när det visade sig att de var på väg i fel riktning (Chapman *et al.* 2008b). Fjärilar är också kapabla att rätta till sin kurs även om det inte finns fasta landmärken att följa (Srygley 2001).

Fysiologiska anpassningar

För att klara av resan använder fjärilar även andra strategier för att öka sin migrationsförmåga. En av dessa är att migrerande fjärilar har en ökad flygförmåga. Jämfört med arter vars livsstrategi är att stanna kring samma plats och endast göra kortare flygturer har amiralen större muskler som sköter flygningen (Rauhamaki *et al.* 2014). Deras muskelceller har också större och fler mitokondrier. Amiralen (tillsammans med andra starka eller snabba flygare) har även större mängd utav enzymet Cytochrome-c Oxidase (CytOx) vilket effektiviserar aerob metabolism (Rauhamaki et al. 2014).

Nivån av metabolism under flygningen (engelska, flight metabolic rate) är hos ängsnätfjäril (*Melitaea cinxia*) ärftlig (Mattila & Hanski 2014). Metabolismen är direkt förknippad med fjärilens spridningsförmåga. När klimatet förändras kommer även habitaten att förändras. En god förflyttningsförmåga kan vara det avgörande karaktärsdraget för att fjärilen ska klara sig. Eftersom egenskapen är ärftlig kan den evolvera när den utsätts för selektion.

Att leva som migrant kommer dock inte utan kostnad och fjärilar ställs inför tradeoffs. Tradeoff (översatt från engelska: avvägning) är två eller flera karaktärer som utgår från gemensamma resurser och när den ena karaktärer används går det på kostnad för den andra. För andra insekter förloras fekunditet när muskelmassan ökar (Blanquart & Gandon 2011). Det är därför troligt att fjärilarna genom sin migration måste betala med minskad fertilitet på grund av att de allokerar energi till migration och resurser.

De fysiologiska anpassningarna avspeglar sig också i fjärilarnas genaktivitet som förändras (Zhu et al. 2008). Migrerande monarker har ökade näringsförråd och minskad reproduktiv framgång jämfört med andra monarker. Många migrerande fjärilar använder sig av flera generationer under en resa. Generationerna kan ha annorlunda beteenden eftersom de är inriktande på olika mål, som resa eller att söka föda (Zhu et al. 2008). Särskilt den sexuella utvecklingen är uppskjuten hos migrerande fjärilar (McNeil 2011).

Alla ovanstående egenskaper hos migrerande fjärilarna påverkas inte direkt av temperaturen men är viktiga för deras migration. De ger också fördel för migranterna eftersom det medför bättre spridningsmöjligheter.

Solen, magnetfält eller planlös riktning?

För att välja vilka vindar fjärilarna ska migrera med måste de ha förmågan att veta vilken riktning som är i deras migrationsriktning. För att hitta till sina migrationsmål använder organismer inneboende orienteringsmekanismer som vägleder dem i rätt riktning. Det förekommer också att migranter kombinerar flera olika mekanismer (Muheim *et al.* 2006). Hos fåglar finns det många migranter där olika arter använder sig av olika navigeringsmöjligheter. Vissa använder sig utav doft, andra av igenkännande landmärken, solen, stjärnor eller geomagnetiska fält (Mouritsen *et al.* 2013, Muheim *et al.* 2006). Ibland har migranterna inte bara en intern kompass utan även en inneboende karta och kan därför veta vart de befinner sig på liknande sätt som fåglar lokaliserar sig (Mouritsen *et al.* 2013). Alla dessa orienteringsmekanismer är oberoende av temperaturen men för att förstå de migrerande arterna fullständigt är det viktigt att utreda dem.

Att hitta rätt med sol och magnetism

Amiralfjärilar som, under experiment, hade möjlighet att se himlen (och i och med det solen), kunde hålla en mer konstant väderriktning än de som inte kunde se den (Nesbit *et al.* 2009). Det stärker hypotesen att fjärilarna utnyttjar solens position för att hålla rätt kurs. Används solen som guide måste insekten anpassa kompassen efter tiden eftersom solens position varierar med tiden (Mouritsen *et al.* 2013). Exempel på en art som använder sig av en tidskompenserad solkompass är monarken (Merlin *et al.* 2009, Stalleicken *et al.* 2005). Solen verkar alltså vara en viktig del utav fjärilarnas orientering och fångas av fjärilarnas antenner (Merlin et al. 2012).

En del studier har funnit bevis som tyder på att fjärilar inte använder sig av jordens geomagnetiska fält för att orientera sig (Stalleicken et al. 2005, Nesbit *et al.* 2009). Utan möjlighet att åskåda himlen med solen kunde de inte flyga i rätt migrationsriktning och därför kan man dra slutsatsen att magnetism inte utnyttjas i orientering. Andra studier kom däremot fram till motsatsen eftersom monarker kunde fås desorienterande om ett magnetfält starkare än jordens användes i missvisande riktning (Larue et al. 2006, Guerra *et al.* 2014). Detta ger två motsägande teser som båda stärks av experiment som utförts på samma art. Guerra *et al.* (2014) kommenterar de konflikterande idéerna och ger ett förslag på förklaring. De fann att monarkernas kompass är känslig för ljus inom vissa våglängder, 380 - 420 nanometer (blå-violett ljus till största del synligt för det mänskliga ögat). När kryptokromer, särskilda fotoreceptorer, träffas av fotonerna kommer de att inducera en kemisk reaktion som möjliggör orientering med jordens magnetfält (Guerra et al. 2014). Utan ljus i rätt energiintervall fungerar därför inte fjärilarnas magnetiska kompass. Båda de artiklarna som inte funnit magnetisk orientering hade utfört sina studier på ett sådant sätt att fjärilarna hade begränsad möjlighet att se himlen, Guerra *et als* (2014) idé är därför en trolig förklaring till alla studiernas resultat. Solens position är därför inte nödvändig för att fjärilarna ska kunna orientera sig. Så länge ljus i rätt våglängd finns tillgänglig kan de orientera sig via magnetfält vilket gör att de olika orienteringsteknikerna kompletterar varandra (Guerra *et al.* 2014).

Fjärilarnas antenner är väsentliga både för att deras magnetiska sinne och solorienterade sinne ska fungera. Om den ena förloras kan monarker fortfarande orientera sig (Guerra *et al.* 2012). Mekanismen kan däremot inte fungera om en antenn lämnas intakt medan den andra täcks av

färg, vilket gör att den har oförmåga att uppta ljus. När antennerna har olika ljusintag ger de olika signaler till fjärilens hjärna och den kan inte använda solpositions-kompass för att hitta rätt riktning. Så fort den missvisande antennen tas bort kunde monarkerna hitta rätt riktning igen. Om båda antennerna avlägsnas tappar monarkerna helt förmågan att orientera sig med solpositions-kompass (Merlin *et al.* 2009). Förmågan att tidskompensera, som är essentiell för den typen av kompass, verkar därmed fungera från antennerna (Merlin *et al.* 2009). Rimligtvis kan de inte heller utnyttja den magnetiska kompassen när det ljus som är väsentligt för kompassens funktion inte kan uppfattas med antennerna.

Det kan uppstå problematik med att använda ett magnetiska sinne. Vissa fåglar använder ett magnetiskt sinne för att hitta rätt. Om fåglarna utsattes för elektromagnetiska fält från mänskliga konstruktioner blev deras sinne bli tillfälligt funktionsodugligt (Engels *et al.* 2014). Det kan då vara troligt att fjärilar som också utnyttjar magnetiska fält är kommer att reagera på samma sätt. Båda kompasserna kommer dock troligen inte att påverkas av klimatförändringar eftersom solens position och jordens magnetfält inte förändras av stigande temperaturer. Så länge fjärilarnas habitat befinner sig i samma migrationsriktning kommer deras kompasser att vägleda dem rätt.

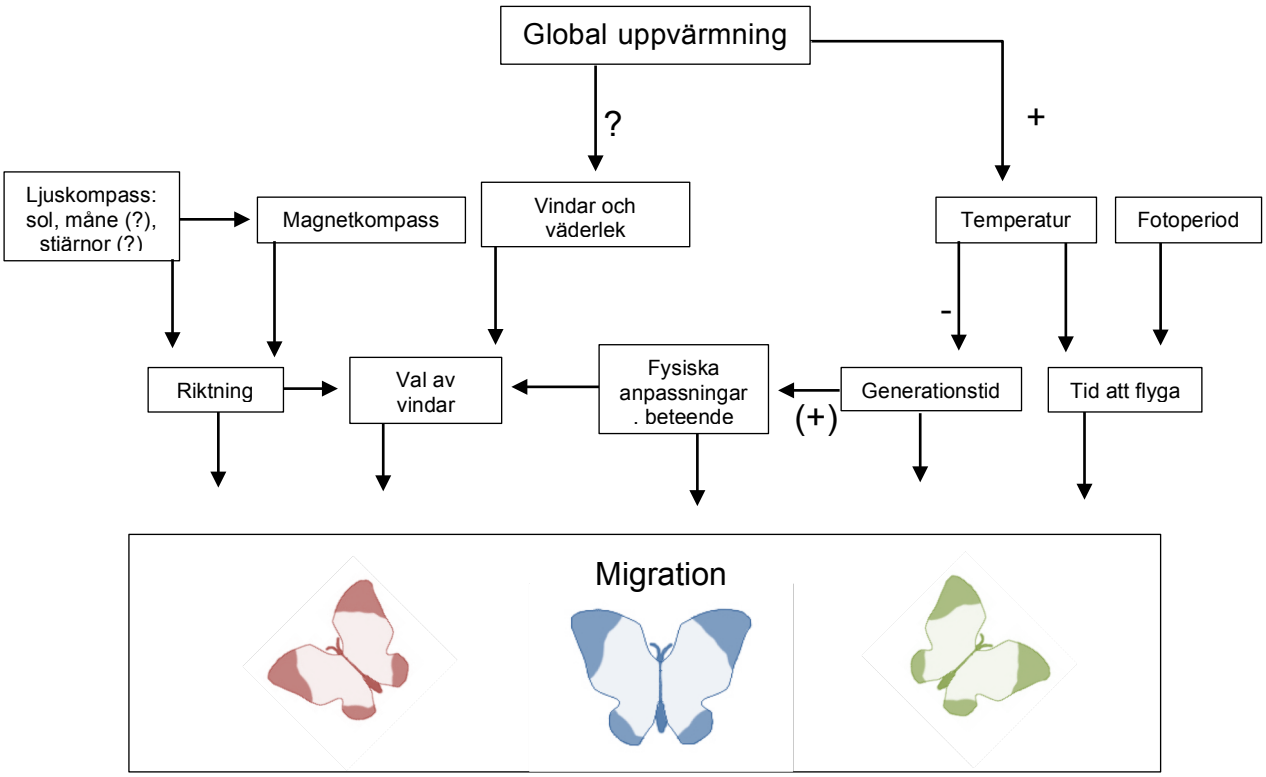
Navigering under natten

För alla fall jag diskuterat är solen en viktig del av fjärilarnas vägledning till deras slutmål. Antingen används solen för att guida fjärilarna direkt eller så är den essentiell del i deras magnetiska navigering, där den gör vissa kemiska reaktioner möjliga. Nattfjärilar har endast möjlighet att åskåda solen, endast i vid soluppgång eller solnedgång. Om solen är en viktig del för deras navigering kan den endast användas under en kort del av dagen. Gammaflyn som är nattaktiv är kapabla att orientera sig i rätt riktning och kompenserar om de hamnat ur sin planerade sträcka (Chapman *et al.* 2008b). Åkerjordflyet (*Agrotis exclamationis*) använder sig av ett magnetiskt sinne men det är troligt att de också kombinerar denna med en ytterligare orienteringsmekanism (Baker 1987). Baker anser att positionen av månen är en god kandidat för kalibrering av det magnetiska sinnet. Stjärnor kan uteslutas som orienteringsfaktor hos gammaflyn eftersom deras ögon inte är anpassade för att uppfatta den typen utav ljus (Chapman *et al.* 2008b). Om den, liksom åkerjordflyet, använder en geomagnetisk kompass kanske månen är en viktig del av orienteringen och hjälper den geomagnetiska kompassen (Merlin *et al.* 2012). Är en liknande mekanism aktiv hos både gammafly som för åkerjordfly är det rimligt att månens position. Fördelen med att använda flera olika sinnen för att orientera sig är att de kan stärka varandra. När ett sinne har svårt att orientera sig på grund utav mulet väder, störande signaler eller liknande kan ett annat sinne ta vid. Nattfjärilarnas kompass följer därmed de dagaktiva fjärilarnas orienteringsmekanism som behöver ljus för att magnetsinnet ska fungera (Guerra et al. 2012, Nesbit et al. 2009). Det är dock inte säkert att det magnetiska sinnet hos nattaktiva fjärilar behöver ljus i särskild våglängd för att fungera som hos de dagaktiva fjärilarna. Precis som för de dagaktiva fjärilarna kommer de nattaktiva fjärilarnas kompass inte att påverkas av klimatförändringar.

Diskussion

Global uppvärmning kan komma att påverka några utav de viktiga delarna i fjärilars migration medan andra kommer att lämnas mer eller minde opåverkade (Figur 2). Den nordliga gränsen för fjärilarnas distribution förskjuts allt mer norrut i och med att klimatförändringar ger ökande globala temperaturer. Med hotbilden om ett allt varmare klimat

kommer många arter att påverkas; vissa blir vinnare, andra förlorare. Med stigande temperaturer har flertalet migrerande arter ökat sin utbredning norrut men det har även arter av mer stationär karaktär. Fjärilar har snabb generationstid och har därför större chans att snabbare anpassa sig på klimatförändringar än de arter som har längre generationstid. Arter som har större möjlighet att röra sig över stora arealer har större chans att hitta nya habitat och att hantera varmare temperaturer. För de arter som är beroende av kyla eller är temperaturkänsliga kan detta dock innebära problem (Deutsch et al. 2008, Guerra & Reppert 2013).



Figur 2. Samverkan mellan de faktorer som är nödvändiga eller påverkar fjärilars migration samt den globala uppvärmningens påverkan. Plustecknen anger ett förhållande som ger ökad effekt och anges parantes när det är en möjlig ökad effekt. Minustecknet anger ett förhållande som har en minskad effekt. Frågetecken anger ett förhållande där effekterna ännu är okända.

Den globala uppvärmningens effekter på de vindar som fjärilarna utnyttjar är svåra att förutsäga (IPCC 2007). Vissa modeller föreslår stora förändringar i vindintensitet och riktning. Utan hjälp från vindarna kommer fjärilarnas migration att avsevärt försämras. Om så är fallet kan det vara lönsammare att vara en art som inte är lika bunden av att resa långt. Inte heller har den globala uppvärmningen några direkta effekter på de kompasser som fjärilarna använder. Däremot använder många fjärilar temperaturen som en indikator (Bale & Hayward 2010, Valtonen et al. 2011). Temperaturen samverkar ofta med fotoperioden och det kan leda till konflikt när den globala uppvärmningen tidigarelägger säsongen. Eftersom samma fjärilsart kan ha olika längd på fotoperioden för att påbörja olika delar av deras livscykel är det troligt att tolkningen av denna fotoperiod kan anpassas när premisserna leder till en ny selektion (Valtonen et al. 2011). Fjärilar har med sin snabba generationstid en stark fördel jämte andra arter och kan rimligen svara bättre på förändringar.

Endast en liten andel av alla arter inom gruppen fjärilar är migranter. Möjligen för att de anpassningar som behövs är svåra att evolvera (Alerstam et al. 2011). De anpassningar som

en migrerande fjäril har är både fysiologiska anpassningar och beteenden. Genom att välja särskilda vindar en särskild höjd kan fjärilarna öka sin hastighet och nå sina destinationer mycket fortare, ibland till och med snabbare än fåglar. För att ens uppnå detta måste fjärilarna kunna navigera och veta vilken riktning de rör sig. Det har fjärilarna löst med multipla kompasser som samverkar. Dagfjärilar använder en ljuskänslig geomagnetisk- och en solljusgrundad kompass. Nattfjärilar kan rimligtvis använda sig utav liknande mekanismer men det är inte helt utrett.

De artiklar som jag diskuterat har främst fokuserat på tre fjärilsarter: monarken, amiralen och gammafly. Gammaflyet är en nattfjäril och de andra är dagfjärilar. Därmed har jag kunnat diskutera anpassningar på fjärilar som migrerar under olika delar av dygnet. Sannolikheten att flertalet migrerande fjärilsarter använder sig av liknande mekanismer är hög men med begränsad forskning inom ämnet går det inte att säkerställa att så är fallet.

Genom artspecifika studier finns det goda möjligheter att bredda den kunskap vi känner till. Många arter är ännu glömda av vetenskapen och jämförande studier för att utreda vilka anpassningar som är allmänna och artspecifika hos fjärilar skulle ge mer förståelse för migrationens utveckling. Med min översiktsartikel har jag bara börjat att se komplexiteten hos de migrerande fjärilars anpassningar och vilka möjliga effekter klimatförändringen har. En aspekt som finns kvar att undersöka är hur klimatförändringar påverkar de habitat som de migrerande fjärilarna behöver. Det är möjligt att både förlust av habitat och habitatsfragmentering kan påverka flertalet arter negativt. Också varför ljus är en viktig del i en magnetisk kompass är intressant aspekt att studera vidare. De anpassningar som jag har diskuterat visar att fjärilars migration har struktur och smarta lösningar på svåra moment. De är inte offer av väder och vind utan har god kontroll över sin migration.

Slutsats

Fjärilar som migrerar har flera särskilda egenskaper för att klara lång resa. De har starkare fysiologi och gör aktiva val av vindar. De har en eller flera kompasser, vissa är ljusbaserade på sol eller liknande och andra är geomagnetiska. Temperaturen i kombination med fotoperiod används ofta av fjärilarna som kalender. Den forskningen som jag har diskuterat antyder på att de migrerande fjärilsarterna kommer att förskjuta sitt migrationsområde i takt med att de globala temperaturerna ökar. Forskningen tyder också på att fjärilar som har god spridningsförmåga och värmetålighet kommer att gynnas i framtiden även om de inte är migrerande arter.

Tack

Ett stort tack vill jag ge till min handledare David Berger som gav fantastiska råd för att återfå fokus i texten och att ta med intressanta vinklar. Tack till mina medstudenter Philippa Björk, Cecilia Böhme, Anton Johansson och Arvid Löf för återkoppling och korrekturläsning. Samt ett stort tack till min käraste mamma som tog sig tiden att läsa och ge några kloka råd.

Referenser

Alerstam T, Chapman JW, Bäckman J, Smith AD, Karlsson H, Nilsson C, Reynolds DR, Klaassen RHG, Hill JK. 2011. Convergent patterns of long-distance nocturnal migration in noctuid moths and passerine birds. Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society **278**: 3074–3080.

Altermatt F. 2010. Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences **277**: 1281–1287.

Baker R. 1987. Integrated Use of Moon and Magnetic Compasses by the Heart-and-Dart Moth, Agrotis-Exclamationis. Animal Behaviour **35**: 94–101.

Bale JS, Hayward S a. L. 2010. Insect overwintering in a changing climate. Journal of Experimental Biology **213**: 980–994.

Blanquart F, Gandon S. 2011. Evolution of Migration in a Periodically Changing Environment. The American Naturalist **177**: 188–201.

Brattstrom O, Wassenaar LI, Hobson KA, Akesson S. 2008. Placing butterflies on the map - testing regional geographical resolution of three stable isotopes in Sweden using the monophagus peacock Inachis io. Ecography **31**: 490–498.

Chapman JW, Bell JR, Burgin LE, Reynolds DR, Pettersson LB, Hill JK, Bonsall MB, Thomas JA. 2012. Seasonal migration to high latitudes results in major reproductive benefits in an insect. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **109**: 14924–14929.

Chapman JW, Reynolds DR, Hill JK, Sivell D, Smith AD, Woiwod IP. 2008a. A seasonal switch in compass orientation in a high-flying migrant moth. Current Biology **18**: R908–R909.

Chapman JW, Reynolds DR, Mouritsen H, Hill JK, Riley JR, Sivell D, Smith AD, Woiwod IP. 2008b. Wind selection and drift compensation optimize migratory pathways in a high-flying moth. Current Biology **18**: 514–518.

Cormont A, Malinowska AH, Kostenko O, Radchuk V, Hemerik L, WallisDeVries MF, Verboom J. 2011. Effect of local weather on butterfly flight behaviour, movement, and colonization: significance for dispersal under climate change. Biodiversity and Conservation **20**: 483–503.

Deutsch CA, Tewksbury JJ, Huey RB, Sheldon KS, Ghalambor CK, Haak DC, Martin PR. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. Proceedings of the National Academy of Sciences **105**: 6668–6672.

Flockhart DTT, Wassenaar LI, Martin TG, Hobson KA, Wunder MB, Norris DR. 2013. Tracking multi-generational colonization of the breeding grounds by monarch butterflies in eastern North America. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences **280**: 20131087.

Guerra PA, Gegear RJ, Reppert SM. 2014. A magnetic compass aids monarch butterfly migration. Nature Communications **5**: 4164.

Guerra PA, Merlin C, Gegear RJ, Reppert SM. 2012. Discordant timing between antennae disrupts sun compass orientation in migratory monarch butterflies. Nature Communications **3**: 958.

Guerra PA, Reppert SM. 2013. Coldness Triggers Northward Flight in Remigrant Monarch Butterflies. Current Biology **23**: 419–423.

Hill, JK, Thomas, CD, Fox, R, Telfer, MG, Willis, SG, Asher, J, Huntley, B. 2002. Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 269: 2163–2171.

IPCC. 2007. Winds, Waves and Surface Fluxes & Wind speed: Solomon, S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL (red). Contribution of Working

Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007, ss 283-285 & 877-888. Cambridge University Press, Cambridge.
Jiang XF, Luo LZ, Sappington TW. 2010. Relationship of flight and reproduction in beet armyworm, Spodoptera exigua (Lepidoptera: Noctuidae), a migrant lacking the oogenesis-flight syndrome. Journal of Insect Physiology **56**: 1631–1637.
Karlsson B. 2014. Extended season for northern butterflies. International Journal of Biometeorology **58**: 691–701.
Larue A, Naber S, Talnagi J. 2006. Geomagnetic navigation in monarchs and black swallowtails. Ohio Journal of Science **106**: 117–121.
Mattila ALK, Hanski I. 2014. Heritability of flight and resting metabolic rates in the Glanville fritillary butterfly. Journal of Evolutionary Biology **27**: 1733–1743.
McNeil JN. 2011. Studying the cost of migration: a comparison of Pseudaletia unipuncta populations from canada and the azores. Açoreana **7**: 125-137.
Merlin C, Gegear RJ, Reppert SM. 2009. Antennal Circadian Clocks Coordinate Sun Compass Orientation in Migratory Monarch Butterflies. Science **325**: 1700–1704.
Merlin C, Heinze S, Reppert SM. 2012. Unraveling navigational strategies in migratory insects. Current Opinion in NeurobiologyNeuroethology **22**: 353–361.
Mikkola K. 2003a. The Red Admiral butterfly (Vanessa atalanta, Lepidoptera : Nymphalidae) is a true seasonal migrant: an evolutionary puzzle resolved? European Journal of Entomology **100**: 625–626.
Mikkola K. 2003b. Red Admirals Vanessa atalanta (Lepidoptera : Nymphalidae) select northern winds on southward migration. Entomologica Fennica **14**: 15–24.
Mouritsen H, Derbyshire R, Stalleicken J, Mouritsen OO, Frost BJ, Norris DR. 2013. An experimental displacement and over 50 years of tag-recoveries show that monarch butterflies are not true navigators. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **110**: 7348–7353.
Muheim R, Phillips JB, Akesson S. 2006. Polarized light cues underlie compass calibration in migratory songbirds. Science **313**: 837–839.
Nesbit RL, Hill JK, Woiwod IP, Sivell D, Bensusan KJ, Chapman JW. 2009. Seasonally adaptive migratory headings mediated by a sun compass in the painted lady butterfly, Vanessa cardui. Animal Behaviour **78**: 1119–1125.
Parmesan C. 2007. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. Global Change Biology **13**: 1860–1872.
Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, Hill JK, Thomas CD, Descimon H, Huntley B, Kaila L, Kullberg J, Tammaru T, Tennent WJ, Thomas JA, Warren M. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. Nature **399**: 579–583.
Pollard, Greatorex-Davies. 1998. Increased abundance of the red admiral butterfly Vanessa atalanta in Britain: the roles of immigration, overwintering and breeding within the country. Ecology Letters **1**: 77–81.
Rauhamaki V, Wolfram J, Jokitalo E, Hanski I, Dahlhoff EP. 2014. Differences in the Aerobic Capacity of Flight Muscles between Butterfly Populations and Species with Dissimilar Flight Abilities. Plos One **9**: e78069.
Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. Nature **421**: 57–60.
Sparks TH, Dennis RLH, Croxton PJ, Cade M. 2007. Increased migration of Lepidoptera linked to climate change. European Journal of Entomology **104**: 139–143.
Srygley RB. 2001. Compensation for fluctuations in crosswind drift without stationary landmarks in butterflies migrating over seas. Animal Behaviour **61**: 191–203.

Srygley RB, Dudley R. 2008. Optimal strategies for insects migrating in the flight boundary layer: mechanisms and consequences. Integrative and Comparative Biology **48**: 119–133.
Stalleicken J, Mukhida M, Labhart T, Wehner R, Frost B, Mouritsen H. 2005. Do monarch butterflies use polarized skylight for migratory orientation? Journal of Experimental Biology **208**: 2399–2408.
Stefanescu C. 2001. The nature of migration in the red admiral butterfly Vanessa atalanta: evidence from the population ecology in its southern range. Ecological Entomology **26**: 525–536.
Stefanescu C, Paramo F, Akesson S, Alarcon M, Avila A, Brereton T, Carnicer J, Cassar LF, Fox R, Heliola J, Hill JK, Hirneisen N, Kjellen N, Kuhn E, Kuussaari M, Leskinen M, Liechti F, Musche M, Regan EC, Reynolds DR, Roy DB, Ryrholm N, Schmaljohann H, Settele J, Thomas CD, van Swaay C, Chapman JW. 2013. Multi-generational long-distance migration of insects: studying the painted lady butterfly in the Western Palaearctic. Ecography **36**: 474–486.
Weidinger K, Kral M. 2007. Climatic effects on arrival and laying dates in a long-distance migrant, the Collared Flycatcher Ficedula albicollis. Ibis **149**: 836–847.
Zhu H, Casselman A, Reppert SM. 2008. Chasing Migration Genes: A Brain Expressed Sequence Tag Resource for Summer and Migratory Monarch Butterflies (Danaus plexippus). Plos One **3**: e1345.