

Biologia i cicle biològic de *Phyllonorycter corylifoliella* (Hübner, 1796) (Lepidoptera: Gracillariidae) en els conreus de pomera de Lleida, II: Bionomia i potencial de dispersió

Elisenda Olivella

Tarragona, 106, 1r 1a; E- 08015 Barcelona
eolivell@xtec.cat

Abstract. The biology and life cycle of *Phyllonorycter corylifoliella* (Hübner, 1796) (Lepidoptera: Gracillariidae) in apple orchards in Lleida, II: Bionomics and dispersion potentiality. *Phyllonorycter corylifoliella* (Hübner, 1796) is a common species in Lleida plain, whose larvae mine the upper surface of apple leaves during their development. In this paper, details of the bionomics of this species and its dispersion potentiality are given. Studies were carried out by rearing larvae under laboratory conditions and by collecting mined leaves in the field. Data were used to calculate the life duration of the imagines and to determine the duration of embryogenesis. The preferences of females for oviposition on the upper epidermis of leaves were evaluated. Results show that females laid eggs close to the main leaf veins and not on the parenchyma free space between them. This makes it easier for the larvae to fold the leaf to create a mine during its development. Results also show that the majority of chrysalises are located in the apical area of the mine probably due to negative geotaxis. In order to determine if larval development and enlargement of mines follow an exponential rate, the length of the larvae and the surface area of the mines are compared and results are evaluated. Although larvae of fifth instar presented the maximum sizes, there are minimal differences between the surface areas of the mines of the final three larval instars because tissue-feeding larvae (fourth and fifth instars) feed on the deep parenchyma layer without enlarging the mine surface area. As well, the strategy adopted by larvae to prevent an excess of insolation is evaluated in a mine on the upper surface of the leaf. It is shown that during the first (sap-feeding) instars larvae excavate an inner-mine that helps to prevent dehydration. Finally, the effect of intraspecific competition on dispersion ability is evaluated. The maximum number of mines on a leaf (only two) shows indirectly how important intraspecific competition may be.

Resum. *Phyllonorycter corylifoliella* (Hübner, 1796) és una espècie comuna a la plana de Lleida, que forma mines a l'anvers de les fulles de pomera. En aquest article es proporcionen dades sobre la bionomia d'aquesta espècie i el seu potencial de dispersió. A partir de la cria de larves al laboratori i de la recollida periòdica de fulles minades, es calcula la durada de la vida dels adults emergits, i de l'embriogènesi i s'avaluen quines són les preferències de la femella a l'hora d'ovipositar sobre l'anvers de la fulla. Així es demostra que els ous són dipositats majoritàriament prop de la nerviació més propera i a una distància del marge foliar, i això facilita a la larva la formació del plec on continuarà el seu desenvolupament dintre de la mina. També es determina que la majoria de crisàlides es situen a la zona apical de la mina potser degut a una geotàxia negativa. Per tal de calcular si el creixement de la larva i d'eixamplament de la mina segueixen una corba exponencial, es comparen les longituds de les larves i la superfície de les mines entre elles i es valoren els resultats. La larva assoleix les dimensions màximes al cinquè estadi, però en canvi hi ha poca diferència entre les mitjanes de les su-

perfícies de les mines dels tres últims estadis, ja que la larva dels dos últims estadis (històfags) s'alimenta del parènquima en profunditat i no engrandeix notablement la mina. També s'avalua l'estratègia adoptada per la larva per evitar l'excessiva insolació (és una mina situada a l'anvers de la fulla). Es comprova que durant els primers estadis aquesta espècie excava una doble mina que li serveix de protecció extra contra la deshidratació. Finalment, es valora l'efecte de la competència intraspecífica en el poder de dispersió de l'espècie. El baix nombre de larves que poden acabar el seu desenvolupament en una fulla (dues) és una mesura indirecta d'aquesta.

Key Words: *Phyllonorycter*, *P. corylifoliella*, Gracillariidae, lepidoptera, leafminers, egg, larvae, bionomics, life cycle, apple orchards, Lleida, Catalonia, Iberian Peninsula.

Introducció

Aquest article tracta sobre la bionomia de *Phyllonorycter corylifoliella* (Hübner, 1796), amb l'objectiu de determinar la seva potencialitat com a espècie nociva per als conreus de pomera, i és la continuació d'un altre sobre la biologia d'aquesta espècie publicat en aquest mateix butlletí (Olivella 2008). Els estudis es van dur a terme del 1992 al 2007 a la plana de Lleida.

Material i mètodes

La metodologia i la descripció de les finques utilitzades ja es van indicar en el treball anterior (vegeu Olivella 2008). Únicament s'han adoptat metodologies noves en l'estudi de la distribució dels ous sobre la fulla i en el càlcul de la superfície minada, que s'explicaran en els apartats corresponents.

Resultats i discussió

Bionomia dels adults i potencialitat de dispersió de l'espècie

Un dels aspectes necessaris per determinar la capacitat de colonització de *P. corylifoliella* és la potencialitat de dispersió dels adults i la durada de la seva vida.

Les observacions fetes al camp i al laboratori indiquen que els adults de *P. corylifoliella* són poc bellugadissos. Presenten el màxim d'activitat al capvespre i primeres hores del matí, moment en què es desplacen fent vols curts. Reposen la major part del dia, especialment si fa molta calor. Són voladors molt febles i, per tant, és evident que el vent serveix de mitjà de dispersió dels adults. El poder de dispersió del vent és conegut en altres espècies minúscules i, per exemple, en el cas de la minadora del castanyer d'Índia (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986) ha estat calculat en un quilòmetre per generació (Vogl 2005). La capacitat dispersiva de *P. corylifoliella* deu ser similar, ja que les dues minadores són semblants en mida i força de vol.

No s'ha calculat la longevitat dels adults a la natura, però en condicions de laboratori és d'onze dies (11,21 dies \pm 1,11, n = 33) per a tots dos sexes (a temperatura ambient i amb aigua amb sucre *ad libitum*) (Olivella 2008).

Els adults emergeixen a la primavera provinents de les larves hibernants de l'última generació de l'any anterior. La crisalidació va seguida immediatament per l'emergència. En emergir, trenquen la crisàlide pel porus apical i, travessant l'epidermis superior de la fulla, surten a l'exterior. El procés d'estirament de les ales dura de quatre a cinc minuts. En les nostres observacions en el laboratori, els adults van emergir tant al matí (8h 30 min hora solar) com al capvespre (21 h) (Olivella 2008).

Els adults provinents de les larves hibernants emergeixen de les mines situades a les fulles caigudes i es desplacen cap a les branques o fulles dels arbres, on poden estar amagats entre l'escorça o al revers de les fulles, però no solen estar-se entre les fulles de terra.

No es coneix el temps necessari entre l'emergència dels adults i la còpula, però en *P. blancardella* (Fabricius, 1781) s'han descrit còpules en adults de menys d'un dia de vida (Pottinger & Leroux 1971), encara que en els nostres experiments, en condicions de laboratori, les còpules únicament es van produir entre adults de dos a tres dies de vida. No es van observar mai còpules a la natura. En el laboratori, les còpules es van produir durant la nit.

No hi ha informació gaire precisa sobre el temps que transcorre entre la còpula i la posta, però les dades de laboratori indiquen que han de passar almenys 24 h. En el laboratori es van observar postes tant al matí (10-12 h hora solar) com a mitja tarda (16 h hora solar) o al capvespre i la nit. Tanmateix, la major part de la posta es va produir durant la nit.

Oviposició. Període d'oviposició i nombre d'ous per femella

A la plana de Lleida, les larves hibernants comencen a crisalidar a finals de febrer. Els primers adults emergeixen de mitjans de març a l'abril, coincidint amb el període de plena floració de la pomera.

El temps transcorregut entre l'emergència dels adults i la posta és de quatre a cinc dies ($n = 6$). La femella diposita els ous de forma aïllada a l'anvers de les fulles. Abans d'ovipositar explora la zona amb el cap i la part anterior del cos (a *Cameraria ohridella* s'han trobat òrgans sensitius del gust i el tacte a l'espíritrompa (Johne *et al.* 2006)). A continuació gira 180° i amb moviments de contracció i relaxació de l'abdomen fa baixar l'ou pel conducte ovipositor fins a dipositar-lo en el lloc escollit. Tot el procés dura menys d'un minut. En les observacions fetes al laboratori, la femella abandona la fulla immediatament després de dipositar-hi un ou. Conseqüentment, el nombre d'ous que presenta una fulla ha de ser, en la major part dels casos, el resultat del nombre de visites de les femelles.

No es coneix la durada del període d'oviposició en condicions naturals, però ha de dependre de la qualitat de l'aliment assequible per a la femella. En el laboratori i amb una dieta rica en glúcids, el període d'oviposició va durar de quatre a cinc dies. Els glúcids subministrats (aigua saturada de sucre) van servir per augmentar la longevitat de la femella, però no van afectar la formació dels ous (perquè no es va submi-

nistrar proteïna). Per tant, el nombre mitjà d'ous per femella obtinguts en el laboratori ha de mostrar els nivells màxims de capacitat reproductora de l'espècie.

El nombre màxim d'ous dipositats en condicions de laboratori per una femella va ser de 31. Val a dir que moltes de les femelles, encara que van arribar a viure 29 dies, no van ovipositar o únicament van pondre un o dos ous ($n = 27$). Quan es va produir oviposició, aquesta va ser de forma continuada. De manera similar, els valors obtinguts per a altres *Phyllonorycter* spp. en condicions de camp van indicar que el nombre mitjà d'ous que pot pondre una femella volta la trentena (Pottinger & Leroux 1971) i en el cas d'altres minadors, com *Phyllocnistis citrella* Stainton, 1856, va ser de 50 (Beattie 2004).

Durada de l'embriogènesi

La durada de l'embriogènesi depèn de la temperatura i, per tant, presenta diferències a les diverses generacions anuals. Els estudis realitzats es van fer en caps de cria i en condicions ambientals, amb temperatures d'11 a 23 °C. A cada caps, s'hi va posar una parella d'adults i una fulla fresca de pomera. Es van fer observacions diàries per determinar quan es feia la posta i seguir l'evolució dels ous. Si no es produïa la posta, es canviava la fulla per una de fresca. De les deu parelles utilitzades, únicament cinc van fer posta, i aleshores es va seguir l'evolució dels ous fins a l'eclosió de les larves.

L'embriogènesi va durar 10,9 dies \pm 0,44 ($n = 24$, $S = 1,25$) per a la primera generació. A la segona generació anual ($t = 20$ °C \pm 3 i $H = 70$ %), únicament tres femelles van resultar fèrtils. La durada de l'embriogènesi va ser de 7,36 dies \pm 0,08 ($n = 34$, $S = 0,49$). Aquests valors són clarament més baixos que els inferits a partir dels màxims de captura de mascles amb trampa de feromona i d'oviposició de les femelles indicats en un treball anterior (Olivella 2008) i són bastant coincidents amb els indicats per a altres *Phyllonorycter* de la pomera (de 5-16 dies en *P. elmaella* Doganlar & Mutuura, 1980 (Beers *et al.* 1993)).

La larva neonata penetra a dintre de la fulla a través d'un forat a la zona del còrion en contacte amb l'anvers foliar. Perfora l'epidermis mantenint el cos protegit per la closca de l'ou, fins a situar-se sota l'epidermis, i comença la mina. És indispensable que l'ou es mantingui ben adherit a l'epidermis foliar, a fi de protegir l'entrada de la mina. De fet, l'ou està adherit a la mina durant el primer i part del segon estadi, però no s'ha trobat cap mina de tercer estadi amb l'ou encara adherit a la superfície.

Situació dels ous a sobre de la fulla

La posició de l'ou a la fulla és sovint característic de cada espècie i és útil en la determinació (Hering 1951), a més de tenir importància en l'estudi ecològic de cada espècie. Com que la larva no pot sortir de la mina durant el desenvolupament, és la femella, quan situa l'ou a la fulla, la que determina, en part, les possibilitats de supervivència de la larva.

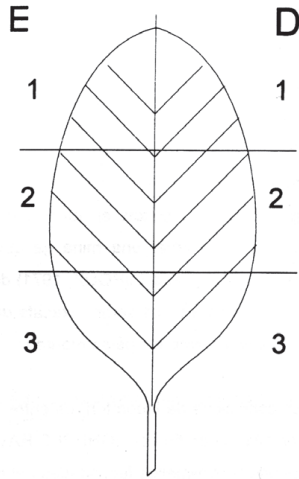


Fig. 1 Fulla patró per determinar on s'han situat els ous de *P. corylifoliella*.

Per determinar si hi havia una preferència per situar l'ou en alguna part concreta de la fulla es va anotar la situació de 125 ous a cada una de les sis seccions d'una fulla patró (fig. 1) durant la primera generació anual (primers d'abril). Es van utilitzar únicament fulles situades entre 0,5 i 1,5 m d'alçada a les finques de Malpartit i Alcarràs I, i que presentessin cinc ous o menys (a fi d'eliminar l'efecte de manca d'espai lliure a la fulla). Es va fer el mateix per a la segona generació. No es va repetir per a la tercera, ja que l'explosió de població d'una altra minadora a les mateixes finques va fer impossible trobar fulles amb ous de *P. corylifoliella* que no estiguessin al mateix temps cobertes de mines de l'altra minadora i, per tant, hi havia un efecte de manca d'espai lliure a la fulla que hauria alterat els resultats.

La zona apical ocupa el 23,6 % de la fulla; la zona mitjana, el 44,8 %, i la zona basal, el 31,6 %. Una distribució a l'atzar dels ous faria que el percentatge d'ous a cada zona (1, 2, 3 de la figura 1) fos igual al percentatge de superfície d'aquesta zona respecte al total de la fulla. L'estudi estadístic de les freqüències observades (percentatge d'ous trobats a cada zona de la fulla) i les esperades (percentatge de cada zona de la fulla respecte al total) mostra que no hi ha diferències significatives ni per la primera generació ($\chi^2 = 5,43$ amb 2 g.d.l., $p > 0,05$) ni per la segona ($\chi^2 = 0,83$ amb 2 g.d.l., $p > 0,50$). Els resultats mostren que la distribució dels ous sobre la fulla és a l'atzar (taula 1). No hi ha preferència per cap zona de la fulla. Això mostra que la qualitat nutritiva del parènquima és uniforme a tota la fulla i no es concentra en una part en particular. Els resultats són semblants als obtinguts per altres autors sobre diverses espècies de *Phyllonorycter*: Pottinger & LeRoux (1971) per *P. blancardella*; Miller (1973) per *P. quercifoliella* i *P. harisella*.

Taula 1 Distribució dels ous a la fulla en les dues primeres generacions anuals. S'indiquen les freqüències observades i les esperades si la distribució dels ous fos a l'atzar (vegeu text).

Generació	Zona fulla	E	D	Total	Esperada
Primera	Apical 1	16	15	31	23,6
	Mig 2	23	21	44	44,8
	Basal 3	24	26	50	31,6
	Total	63	62	125	100
	Esperada	50	50		
Segona	Apical 1	14	16	30	23,6
	Mig 2	28	21	49	44,8
	Basal 3	17	15	32	31,6
	Total	59	52	111	100
	Esperada	50	50		

Durant el desenvolupament, la larva de *P. corylifoliella* doblega la fulla seguint una nerviació i continua el desenvolupament a l'interior del plec format. És per això que és important que la femella dipositi l'ou no gaire a prop del marge extern de la fulla (dificultaria la formació del plec) i que l'ou estigui situat a prop d'una nerviació primària o secundària. Per això es va determinar quin percentatge d'ous estava situat dintre del marge intern (calculat com a 4/5 parts del radi de la fulla) i fora d'aquest marge (fig. 2). La majoria d'ous estan situats dintre del marge intern (90 %) i només el 10 % estan situats fora d'aquest marge. Per tant, els ous estaven dipositats de forma que facilitessin la formació del plec a la larva.

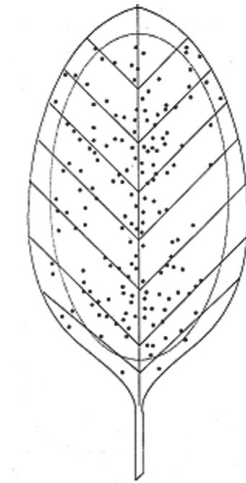


Fig. 2 Situació dels ous de *P. corylifoliella* en una fulla patró.

Situar l'ou a prop d'una nerviació també pot ajudar la larva en la formació del plec. No hi ha gaire informació sobre aquest aspecte; molts autors indiquen, de forma general, que els ous són dipositats al costat o sobre les nerviacions secundàries o principals, sense més precisió (Baggiolini 1960; Frankenhuyzen 1965; Réal & Balachowsky 1966).

Per valorar si la femella situava preferentment els ous a prop d'una nerviació es van mesurar les distàncies (en mm) de 124 ous a la nerviació secundària més propera sobre diferents fulles (cada fulla tenia com a màxim 5 ous) (fig. 3). Al mateix temps, es va mesurar la distància entre nerviacions de fulles a l'atzar (n = 106) i es van calcular les semidistàncies entre elles i també la quarta part de la distància entre elles. Els resultats indiquen que la distància mitjana d'un ou a la nerviació més propera és notablement més baixa ($d = 1,46 \text{ mm} \pm 0,12$, $n = 124$) que la semidistància de les nerviacions entre si ($d_2 = 4,89 \pm 0,65 \text{ mm}$) i que la quarta part de la distància entre elles ($d_4 = 2,44 \pm 0,33 \text{ mm}$). L'anàlisi estadístic de les dades mostra que hi ha diferència significativa entre les semidistàncies entre nerviacions i les distàncies dels ous a la nerviació més propera ($t_{\text{student}} = 2,24 \times 10^{-52}$ $p < 0,0001$) fins i tot entre la quarta part de la distància entre nerviacions i la distància dels ous de *P. corylifoliella* a la nerviació més propera ($t_{\text{student}} = 6,37 \times 10^{-14}$ $p < 0,0001$). Aquest fet indica que la majoria dels ous són molt a prop de les nerviacions, i no pas a la zona entre nerviacions.

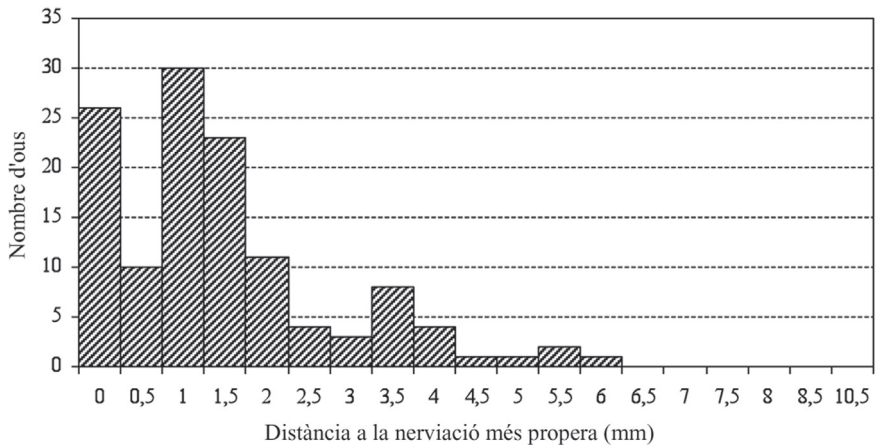


Fig. 3 Distàncies mínimes de l'ou de *P. corylifoliella* a la nerviació més propera.

Altres espècies que no fan un plec durant el desenvolupament larval presenten distàncies a les nerviacions més properes més elevades que les obtingudes per a aquesta minadora (per exemple, *Leucoptera malifoliella* (Costa, [1836]) dades no publicades).

Dades biomètriques de les larves

Un altre aspecte a considerar en l'ecologia d'una espècie és el creixement larval. Així, es van mesurar 340 larves prèviament assignades a un estadi d'acord amb les amplades cefàliques (taula 2). Els elevats errors estàndard mostren la variabilitat

Taula 2 Mesures biomètriques de les larves de *P. corylifoliella*.

Estadi larval	Longitud larva (mm)	Amplada larva (mm)
1r.	0,641 ± 0,021 (n = 57)	0,196 ± 0,008 (n = 16)
2n.	1,107 ± 0,077 (n = 78)	0,342 ± 0,031 (n = 5)
3r. supl.	1,414 ± 0,058 (n = 25)	0,443 ± 0,062 (n = 2)
3r.	2,150 ± 0,080 (n = 86)	0,508 ± 0,015 (n = 19)
4t.	3,210 ± 0,018 (n = 46)	0,576 ± 0,018 (n = 21)
5è.	4,296 ± 0,113 (n = 68)	0,796 ± 0,024 (n = 27)

d'aquestes mesures en relació amb les mesures de les càpsules cefàliques (vegeu Olivella (2008) per a la determinació dels estadis larvals). L'estudi de les mitjanes de cada estadi larval són indicatives del creixement de la larva, ja que la mida del cos varia amb l'edat i amb la quantitat d'aliment consumit per la larva a cada estadi.

L'estudi estadístic de la longitud de les larves mostra que hi ha diferències significatives entre les corresponents als sis estadis (ANOVA 1 factor test LSD $p = 0,05$). La representació gràfica de les desviacions en longitud de les larves indica que el creixement no és lineal, sinó més aviat exponencial, i el penúltim estadi larval és el que experimenta el canvi més acusat. Les dades obtingudes es representen a la figura 4. Altres autors (Baggiolini 1960; Réal & Balachoowsky 1966) només indiquen que les dimensions de les erugues madures arriben a 6,5 mm de longitud.

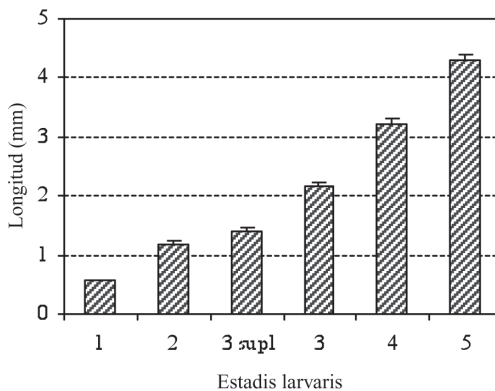


Fig. 4 Mitjanes de les llargades de les larves amb indicació de l'error estàndard de cada estadi.

Una altra dada a tenir en compte per al desenvolupament larval és el pes de les larves. Tanmateix, a causa de les seves petites dimensions, ha estat impossible calcular el pes de les de tots els estadis. Únicament, amb caràcter orientador, s'han pesat 18 larves madures (taula 3). Observi's que, en el pas del quart estadi al cinquè, la larva gairebé duplica el pes.

Taula 3 Pes de les larves madures de *P. corylifoliella* (n = 18).

Estadi	Pes (mg)	Desv. estàndard
5è	1,649 ± 0,090	0,384
4t	0,896	—

Descripció del desenvolupament larval

La petita larva, acabada d'emergir de l'ou, perfora superficialment l'anvers de la fulla fins a situar-se sota l'epidermis foliar i construir una mina epidèrmica d'1-2 mm de longitud. Seguidament, la larva eixampla la mina, que aleshores adquireix la forma d'una petita cullera, el peduncle de la qual és la mina inicial. A poc a poc, la larveta engrandeix la mina, fins que es torna més o menys el·lipsoïdal. Durant els primers estadis, la larva plasmòfaga engrandeix la mina, que arriba a la mida màxima al final del tercer estadi. Durant aquest procés, la larva s'alimenta del parènquima en palissada, però respecta el lacunar. La mina adquireix així el seu aspecte en placa característic.

La mina, en aquest període, és translúcida i s'hi poden distingir (sense obrir-la) la larva i una zona més fosca central, com una segona mina dintre de la mina principal (fig. 5). La larva dels primers estadis se situa a sota de la mina interior, i les mudes, en el segon i el tercer estadi suplementari, es produeixen allí. Aquesta segona mina dintre de la primera general ha estat descrita com una protecció extra de la petita larva davant de l'excessiva insolació (Hering 1951; Watkinson 1985; Triberti 2007).

Durant el tercer estadi, la larva s'alimenta desplaçant-se dintre de la mina, però per fora de la mina interna, i, com a resultat, la mina principal arriba al màxim engrandiment. En aquesta primera fase, la larva està perfectament adaptada a la funció minadora, i presenta el cos aplanat, amb les potes atrofiades, i una càpsula cefàlica triangular i en bisell. Els excrements estan situats al centre de la mina, sota la capa de la mina interior. Al final del tercer estadi, la larva se situa més o menys al centre de la mina i muda al quart estadi. La nova larva presenta un aspecte totalment diferent i s'alimenta rosegant les cèl·lules del parènquima, sobretot del marge de la mina, amb les seves mandíbules (és històfaga). La mina creix molt poc o no creix durant aquest període final de desenvolupament. A l'inici del quart estadi, l'eruga produeix seda, que utilitza per doblegar la fulla i formar una cavitat interna on seguirà alimentant-se fins a acabar el desenvolupament. La mina no és mai visible per la part inferior de la fulla.

La larva de cinquè estadi uneix amb seda els diversos grans d'excrements dipositats durant el seu desenvolupament, així com les restes de la muda de l'estadi anterior (que en aquest cas són càpsula cefàlica i epiteli), i els situa al centre de la mina. Poc abans de crisalidar teixeix un capoll de seda molt lax en un extrem de la mina, dintre del qual es transforma en crisàlide. L'adult emergirà trencant l'epidermis de la fulla (seguint el procés ja descrit anteriorment). Aquesta serà l'única vegada en què l'individu entrarà en contacte amb l'exterior.

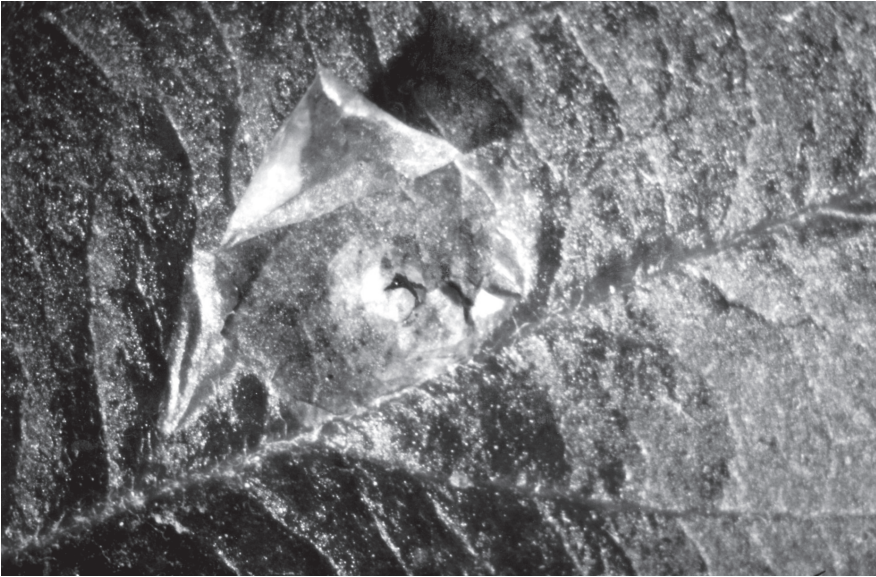


Fig. 5 Dissecció d'una mina de tercer estadi de *P. corylifoliella* en què es pot observar la presència d'una mina interna.

Crisàlide

La crisàlide és sempre en un dels extrems de la mina, a dintre d'un capoll blanc molt lax teixit per la larva de cinquè estadi. Les observacions al camp sobre la situació de la crisàlide dintre de la mina han suggerit que la larva de cinquè estadi presenta preferència per un dels extrems de la mina per pupar. Per valorar aquest fet es va dissenyar una fulla patró on recollir les disposicions apicals (A) o basals (B) de la crisàlide a dintre de la mina (fig. 6).

Es van comptar per generacions i sexe el nombre de crisàlides situades a l'extrem apical de la mina (situat més a prop de l'àpex de la fulla,) i a l'extrem basal (situat més a prop de la base de la fulla). Molt poques crisàlides (< 2 % tant a la primera com a la segona generacions) estaven situades en una línia imaginària de més de 45° de

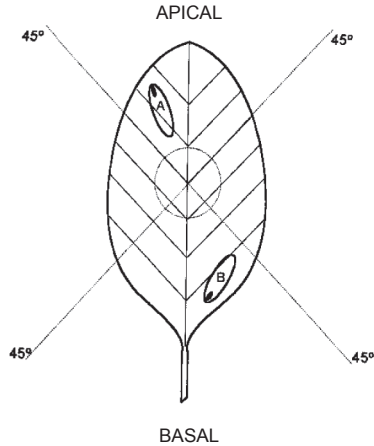


Fig. 6 Situació de les crisàlides de *P. corylifoliella* en una fulla patró (vegeu text).

desviació respecte a l'eix principal de la fulla. Quasi la totalitat de les mines estaven situades paral·lelament al nervi principal de la fulla i sovint la crisàlide es trobava a l'extrem de la mina més proper a l'apex de la fulla (A, fig. 6).

A la taula 4 es mostren els resultats obtinguts en la disposició de les crisàlides. Els valors observats s'han comparat mitjançant el test d' χ^2 , amb els valors esperats en una disposició a l'atzar de les crisàlides. Els resultats indiquen que la larva escull la zona situada apicalment per crisalidar tant a la primera generació ($\chi^2 = 18,45$, amb 1 g.d.l. $p > 0,05$) com a la segona ($\chi^2 = 14,25$, amb 1 g.d.l. $p > 0,05$), i tant els mascles ($\chi^2 = 33,84$, amb 1 g.d.l. $p > 0,05$) com les femelles ($\chi^2 = 10,90$, amb 1 g.d.l. $p > 0,05$). Una de les possibles explicacions biològiques d'aquest fet és que la larva presenti geotàxia negativa, i, com que usualment la fulla de la pomera està vertical, la zona apical també és la més elevada. Com que de vegades les fulles no estan verticals, sinó amb l'apex dirigit cap avall, també hi ha crisàlides situades a l'extrem basal de la mina (B, fig. 6).

Taula 4 Situació de les crisàlides de *P. corylifoliella* a dintre de la mina respecte a l'apex de la fulla.

Generació	Sexe	Apical	Basal	Total
Primera	No sexats	46	13	59
	Femelles	44	18	62
Segona	Mascles	68	15	83
	No sexats	44	15	59
	Total	156	48	204

Competència intraespecífica

De vegades, en una mateixa mina, hi podem trobar larves procedents de dues o més mines separades que han entrat en contacte en engrandir-les. En aquests casos, una larva mata l'altra. Aquest fenomen ha estat denominat competència intraespecífica, sota la forma de canibalisme, i és conegut de moltes espècies minadores (Hespenheide 1991) i, en especial, de molts *Phyllonorycter* spp. (Hering 1951; Pottinger & LeRoux 1971; Miller 1973; West 1985; Auerbach & Simberloff 1989). No sempre és possible determinar si una larva ha mort l'altra, ja que sovint només cal una petita ferida, feta fins i tot per una larva plasmòfaga, perquè una larva es mori. Evidentment, la mortalitat deguda a aquesta competència depèn de la densitat de mines sobre la fulla. Encara que no hem pogut observar directament aquest procés, els recomptes de larves en mines comunitàries mostren que en la majoria dels casos únicament hi ha una larva supervivent, mentre que es troben de dues a tres larves mortes a la mateixa mina comunitària

També hi ha la possibilitat que la mossegada d'una primera larva sobre la fulla provoqui una resposta de la planta en forma de secreció d'un producte que ataqüi directament la segona larva i les successives o que els faci indigerible el parènquima. D'aquesta forma, la primera larva aconseguiria reduir la competència d'altres larves per la mateixa fulla. Per ara, no s'ha trobat cap substància amb aquesta funció, però se saben altres substàncies produïdes per les plantes com a resposta a les larves que les mosseguen i que aconsegueixen mantenir una part de les fulles verdes a la tardor (Engelbrecht *et al.* 1969) o atreure parasitoïdes perquè ataquin la larva a dintre de la mina (Dutton *et al.* 2000).

Una mesura indirecta de la competència intraespecífica és la determinació de quantes larves poden desenvolupar-se fins a donar lloc als adults sobre una sola fulla. En els mostresos fets a la plana de Lleida hem obtingut que, encara que s'han trobat mines d'aquesta espècie a moltes finques (fins i tot amb diferents tipus de control contra les plagues), no s'han trobat mai fulles amb més de dues mines de *P. corylifoliella* en fase de crisàlide. El 21 d'agost de 1992 es va trobar a Malpartit una fulla amb dues crisàlides i dos ous de *P. corylifoliella*, a més de quatre ous i dotze mines (sis de les quals en prepupa) d'una altra espècie minadora plaga de la pomera, *Leucoptera malifoliella*. En total, aquell any es van observar 3.374 mines de diversos estadis, i en tot l'estudi s'han observat més de 20.000 fulles minades.

Creixement de la mina

A partir de la seva eclosió, la petita larva penetra sota l'epidermis de la fulla i s'alimenta de les cèl·lules del parènquima foliar. El desenvolupament larval de *P. corylifoliella* es fa en una única galeria situada entre el parènquima lacunar i l'epidermis de l'anvers de la fulla. De fet, si les larves són tretes de les mines, no hi poden tornar a entrar i es moren per deshidratació. Una bona part del desenvolupament larval d'aquesta espècie té lloc en un mina plana, que no presenta plects. Aquest tret característic li ha donat el nom comú de minadora en placa de la fulla de pomera.

La larva només s'alimenta de les cèl·lules del parènquima en palissada i respecta les cèl·lules del parènquima lacunar i les dues epidèrmis. Les cèl·lules del parènquima lacunar no semblen afectades i, per tant, no es provoca l'asseccament i les fulles minades no presenten cap zona més fosca pel costat contrari on hi ha la mina. Per altra banda, sovint, les mines trencades continuen verdes un cert temps. A causa de la separació entre l'epidermis i el parènquima, la mina de *P. corylifoliella* apareix com una marca el·lipsoïdal clara sobre la fulla durant tot el desenvolupament larval i provoca una pèrdua de superfície foliar fotosintetitzadora baixa. Possiblement hi ha algun efecte de la larva de *P. corylifoliella* en el metabolisme de la fulla que evita que les cèl·lules parenquimàtiques degenerin i morin ràpidament, com passa davant de qualsevol atac a les fulles per un agent extern. Aquest efecte s'ha estudiat en altres *Phyllonorycter* spp. (Li & Proctor 1984). En tot cas, caldrien estudis més acurats per determinar el dany que la mina produeix a la fulla.

S'ha seguit el creixement de la mina durant els estadis larvals a fi de determinar, encara que de forma indirecta, la quantitat d'aliment consumit per la larva en cada estadi i, consegüentment, la pèrdua de superfície foliar provocada (taula 5). Per a aquest treball s'ha fet servir una quadrícula mil·limètrica transparent que se situava sobre la mina, i es comptaven directament el nombre de quadrats que ocupava la mina, a més de l'estadi de la larva.

Taula 5 Superfícies mitjanes de les mines de *P. corylifoliella* en cada estadi larval.

Estadi larval	Superfície mitjana de la mina (mm ²)
1r.	1,09 ± 0.03 (n = 115)
2n.	4,16 ± 0.09 (n = 101)
3r. supl.	10,02 ± 0.61 (n = 56)
3r.	67,24 ± 2,82 (n = 137)
4t.	142,09 ± 3,32 (n = 101)
5è.	130,22 ± 3,32 (n = 101)

Molts autors indiquen les dimensions màximes de la mina al final del desenvolupament de la larva, però no pas la superfície. Així, Baggiolini (1960), Frankenhuyzen (1965) i Jiménez (1966) van indicar mesures màximes de la mina de 20 mm × 35 mm, semblants a les indicades per Réal & Balachowsky (1966). Si es considera que el perfil final de la mina es pot aproximar a un rombe, els resultats indicats pels autors són bastant més elevats que els obtinguts en les nostres observacions (àrea 250-350 mm²).

Els resultats no es poden ajustar a una corba exponencial, ja que les larves històfagues gairebé no contribueixen a l'engrandiment de la mina. Fins i tot, les mesures obtingudes per al cinquè estadi presenten una mitjana més baixa que les de quart estadi. L'explicació és que a les generacions d'estiu s'han trobat mines molt petites (28 mm²), en les quals la larva (a causa de l'estress) havia crisalidat i emergit. Aquestes mides tan petites han fet baixar la mitjana total de la superfície de la mina per a aquest estadi (fig. 7).

Les dimensions de la mina durant els dos últims estadis no són indicatives de la quantitat d'aliment consumit per la larva (ja que en aquest estadi la larva s'alimenta menjant en profunditat en el parènquima). Així, fins i tot hi ha diferències significatives entre les superfícies corresponents al quart i cinquè estadis (ANOVA 1 factor test LSD $p = 0,05$). La mitjana de les superfícies de les mines de tercer estadi és bastant menor que la de les larves històfagues. Evidentment, la diferència en els resultats es deu al fet que, durant el tercer estadi, la larva comença el seu desenvolupament a partir de mines petites (procedents de l'estadi anterior) i les engrandeix durant el temps que viu en aquest estadi, amb la qual cosa la mitjana és més baixa que per a les mines de quart i cinquè estadis.

Hi ha diferències significatives entre la superfície de la mina corresponent als estadis primer, segon i tercer suplementari i el tercer estadi, però no pas entre els tres primers estadis entre si (ANOVA 1 factor LSD test $p = 0,05$). Aquests presenten una variabilitat molt elevada. Això es pot interpretar com que la larva de primer estadi fa una mina molt petita i moltes vegades muda poc després, i la larva de segon estadi inicia el desenvolupament a partir de mines minúscules semblants a les mines inicials de primer estadi. Tanmateix, les superfícies de les mines fetes per larves plasmòfagues segueixen una corba exponencial ($R^2 = 84\%$).

La superfície de la mina situada a dintre de la mina de tercer estadi és molt semblant a la de la mina de tercer estadi suplementari ($17,33 \text{ mm}^2 \pm 4,4$ per a la mina interior i $10,02 \text{ mm}^2 \pm 4,41$ per a la de tercer estadi suplementari; vegeu taula 5). L'estudi estadístic mostra que les diferències no són significatives. Aquest resultat concorda amb l'observació feta sobre el comportament de la larva en aquests estadis, ja que, com s'ha descrit anteriorment, la larva dels primers estadis s'alimenta xuclant la saba de les cèl·lules, sota la protecció d'una mina interior a la mateixa mina. Quan la larva muda a tercer

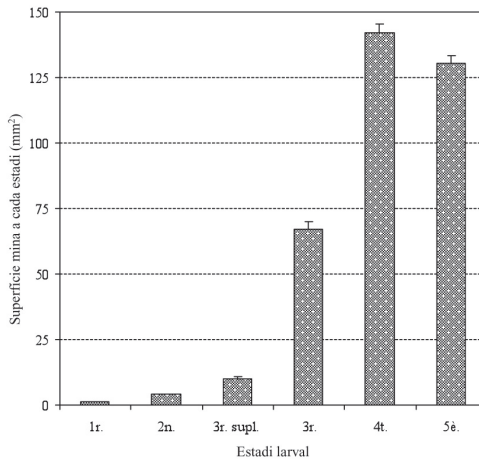


Fig. 7 Mitjanes de les superfícies de les mines de *P. corylifoliella*, amb indicació de l'error estàndard per a cada estadi.

estadi abandona aquesta mina interior i engrandeix la mina exterior, al mateix temps que s'alimenta de la saba de les cèl·lules del mesòfil. Així, la major part del creixement de la mina es deu a la larva d'aquest estadi, que comença el seu desenvolupament amb mines de 10-20 mm² i arriba a la maduresa amb mines de 80-100 mm².

Conclusions

En aquest treball es determinen els principals factors que caracteritzen la bionomia d'aquest minador. La durada de la vida dels adults de *P. corylifoliella* (determinada únicament al laboratori) i la seva capacitat de vol són limitades i el potencial de dispersió depèn, en gran part, dels corrents de vent dominants. S'ha calculat de forma més acurada la durada de l'embriogènesi per a la primera i la segona generacions. Per a la primera generació, l'embriogènesi necessita més temps que per a la segona, Això és així perquè també durant la primera generació les temperatures ambientals són més baixes.

En l'estudi de la distribució dels ous sobre la fulla es volia valorar quines eren les estratègies de la femella per facilitar el desenvolupament larval. Així, s'ha demostrat que la femella diposita els ous aïlladament i a l'atzar sobre tota la fulla i únicament s'aprecia una tendència a situar els ous cap a la zona més interior de la fulla. L'interès de calcular la distància a la nerviació més propera radica en el fet que *P. corylifoliella* doblega la fulla quan acaba la fase de larva plasmòfaga i comença la d'històfaga. S'ha demostrat que la femella de *P. corylifoliella* diposita els ous prou a prop d'una nerviació per facilitar a la larva el plegament de la fulla seguint un eix. A continuació, per determinar quin és el patró de creixement de la larva i el dany que pot causar a la fulla i en quin estadi es produeix, es van mesurar les llargades i amplades de més de 200 larves i les superfícies de 612 mines dels sis estadis. S'ha determinat que el creixement de la mina no es pot aproximar a una corba exponencial, ja que, durant els dos últims estadis, la larva d'aquesta espècie contribueix poc a l'engrandiment de la mina. Posteriorment, l'estudi de l'orientació de la crisàlide dintre de la mina mostra que la majoria de les crisàlides estan situades a la zona apical de la mina, possiblement pel geotropisme negatiu de les larves.

Finalment, s'ha estimat de forma indirecta la competència intraespecífica a partir del nombre de larves que poden arribar al final del desenvolupament en una fulla.

Els factors presentats en aquest treball mostren que *P. corylifoliella* és una espècie molt adaptada a la vida minadora. Presenta, fins i tot, adaptacions suplementàries al fet de minar la cara superior de les fulles (la mina interna present en els primers estadis). A més, causa poc dany a la fulla durant el seu desenvolupament (mesurat com a pèrdua de superfície fotosintetitzadora). Malgrat això, l'elevada competència intraespecífica (únicament s'ha trobat una fulla amb dues larves que han arribat al final del seu desenvolupament) fa preveure que és difícil que aquesta espècie esdevingui una plaga de la pomera.

Agraïments

Al Servei de Sanitat Vegetal de Lleida i Barcelona, en especial a Josep Maria Vives de Quadras, Víctor Sarto i Monteyts i Ramon Torà. A Ramon Albajes, a Jesús

Avilla i a Matilde Eizaguirre, de l'Àrea de Protecció de Conreus de la Universitat de Lleida, per la inestimable ajuda durant la realització del treball. Finalment, a Ramon Eritja, per la seva ajuda i comprensió.

Referències bibliogràfiques

- Auerbach, M. & Simberloff, D. 1989. Oviposition site and larval mortality in a leaf-mining moth. *Ecol. Ent.* 14: 131-140.
- Baggiolini, M. 1960. Observations sur la biologie de deux mineuses du genre *Lithocolletis*: *L. corylifoliella* et *L. blancardella* (Lep. Gracillariidae), nuisibles aux arbres fruitiers en Suisse romande. *Mitt. Schweiz. ent. Ges.* 32(4): 385-397.
- Beattie, A. & Hardy, S. 2004. Citrus leafminer. *Agfact H2AE.4, Quarta edició*: 1-5.
- Beers, E., Brunner, J.F. & Barret, B.A. 1993. Western tentiform leafminer. In: *Orchard pest management: A resource Book for the Pacific Northwest* (Beers, E., Brunner, J.F., Willet, M.J. & Warner, G. Eds.). 270 pp. The Good Fruit Grower. Yakima, Washington.
- Dutton, A., Mattiacci, L. & Dorn, S. 2000. Plant-derived semiochemicals as contact host location stimuli for a parasitoid of leafminers *J. chem. Ecol.*, 26, (10): 2.259-2.273.
- Engelbrecht, L., Orban, U. & Heese, W. 1969. Leafminers caterpillars and cytokinins in the «Green Islands» of Autumn leaves. *Nature*, 223: 319-321.
- Frankenhuyzen, A. van. 1965. *Lithocolletis corylifoliella* een voor Nederland weinig bekende bladmineerder op vruchtbomen. *Neth. J. Plant Path.*, 71: 90.
- Hering, E.M. 1951. *Biology of the Leaf Miners*. 421 pp. Uitgeverij Dr. W. Junk. 'S-Gravenhage.
- Hespenheide, H. A. 1991. Bionomics of leaf-mining insects. *A. Rev. Ent.*, 36: 535-60.
- Johne, A.B., Sprauer, S., Weissbecker, B. & Schütz, S. 2006. Influence of odour compounds of the horse chestnut leaf miner *Cameraria ohridella* (Deschka & Dimic). *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent.*, 15: 137-140.
- Jiménez, A. 1966. Notas sobre orugas minadoras foliares de árboles frutales. *Boln Pat. veg. Ent. agr.*, 29: 63-87.
- Li, J. R. & Proctor, J.T.A. 1984. Simulated pest injury effects photosynthesis and transpiration of apples leaves. *Hortscience*, 19(6): 815-817.
- Miller, P. F. 1973. The biology of some *Phyllonorycter* species (Lepidoptera: Gracillariidae) mining leaves of oak and beech. *J. Nat. Hist.*, 7: 391-409.
- Olivella, E. 2008. Biologia i cicle biològic de *Phyllonorycter corylifoliella* (Hübner, 1796) (Lepidoptera, Gracillariidae) en els conreus de pomera de Lleida, I: Morfologia i dinàmica poblacional. *Bull. Soc. Cat. Lep.*, 99: 55-73.
- Pottinger R.P. & LeRoux E.J. 1971. The biology and dynamics of *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae) on apple in Quebec. *Mem. ent. Soc. Can.*, 77: 1-437.
- Réal, P. & Balachowsky, A.S. 1966. Famille des Gracillariidae. In: *Traité d'Entomologie appliquée à l'Agriculture* (Balachowsky, A. S. Ed.), 2: 309-329. Masson et Cie Ed., Paris.
- Triberti, P. 2007. The *Phyllonorycter* species from Palearctic region feeding on rosaceae (Lepidoptera, Gracillariidae). *Boll. Mus. Civ. Sto. Nat. Verona*, 31: 147-221.
- Vogl, G. 2005. Diffusion and brownian motion analogies in the migration of atoms, animals, men and ideas. *Diffusion Fundamentals*, 2: 1-215.
- Watkinson, I.A. 1985. *Lithocolletinae*. In: *The moths and butterflies of Great Britain and Ireland* (Heath, J. & Emmet, A. M. Eds.), 2: 294-302, 306-362. Harley Books, Colchester, Essex.
- West, C. 1985. Factors underlying the late seasonal appearance of the lepidopterous leaf-mining guild on oak. *Ecol. Ent.*, 10: 111-120.

Data de recepció: 9 de març de 2009

Data d'acceptació: 16 de març de 2009