

Sommer-bladfald hos æble induceret af bladminérende møllarver (Lepidoptera: Lyonetiidae)

Af Boy Overgaard Nielsen¹.

Det er velkendt, at planter – når som helst i vækstperioden – kan skaffe sig af med beskadigede eller syge blade ved bladløsning (abscission) (Kozlowski 1973; Addicot & Lyon 1973; Addicot 1982). For eksempel kan skader på blade som følge af minérende insektlarvers gnaveaktivitet inde i bladvævet (endofytisk levevis, endofagi) resultere i bladløsning og afkastning af blade hos mange arter af træer og buske før det normale efterårslovfald sætter ind. De fleste forfattere betragter tidlig afkastning af angrebne blade som et generelt svar på en eller anden beskadigelse (f. eks. Faeth et al.

1981; Pritchard & James 1984a; Simberloff & Stiling 1987; Stiling & Simberloff 1989; Auerbach & Simberloff 1989), mens andre (Owen 1978; Williams & Whitham 1986) betragter bladafkastning som en forsvarsforanstaltning specifikt rettet mod endofytiske planteædere. I nogle insekt-plante systemer resulterer tidlig afkastning af angrebne blade da også i høj dødelighed i den involverede insektbestand (Faeth et al. 1981; Williams & Whitham 1986; Simberloff & Stiling 1987; Stiling et al. 1987; Auerbach & Simberloff 1989; Preszler & Price 1993; Waddell et al. 2001), i andre tilfælde

er bladfaldet uden betydning som dødelighedsfaktor (Pritchard & James 1984b; Stiling & Simberloff 1989; Maier 1989; Shinozaki et al. 2012; Liu et al. 2015).

I en villahave blev der nogle år observeret et påfaldende bladfald fra æble- og paradisæbletræer. Nedfaldet var på sit højeste sidst i maj–først i juli og mindede da om et alt for tidligt efterårslovfald. Mange af de nedfaldne blade var angrebet og beskadiget af minérende larver af Clerks minérmøl, *Lyonetia clerkella* (Linnaeus, 1758). Det var derfor nærliggende at undersøge sammenhængen mellem insektangreb og bladfald nærmere med henblik på afklaring af to hovedspørgsmål: 1. Fører endofagi til tidligt bladtab? (Er minérede blade hyppigere i nedfaldsløvet end på træet? Hvilken effekt har minéring på bladets levetid på træet? Påvirker omfanget af de skader, som et blad påføres ved minéring, sandsynligheden for, at det afkastes?) og 2. Har tidlig bladafkastning indflydelse på de minérende møllarvers overlevelse?

Summary

Early abscission of apple leaves induced by leaf mining moth larvae (Lepidoptera: Lyonetiidae)

Leaf abscission in apple was studied by leaf sampling in litter and canopy. Early abscission of mined leaves in late May-early July occurred during the mining activity of first larval generation of the multivoltine outbreak species *Lyonetia clerkella*. During outbreak and declining phase c. 30% and 6% of attached leaves in the canopy and c. 84% and 48% of abscised leaves were mined. *L. clerkella* chiefly mined medium-sized leaves, i. e. the two predominant size classes of the canopy (leaf areas 1.5-5.9 cm², 6.0-13.0 cm²), whereas small leaves (< 1.5 cm²) were underexploited. A larval removing experiment demonstrated a causal relation between the leaf miner and premature leaf abscission. Leaves from which the newly hatched larvae had been removed abscised significantly less frequently than mined leaves but at a rate similar to that of unmined leaves. The probability of leaf abscission increased with increasing proportion of leaf area damaged by the leaf miner, but decreased with increasing leaf size. Abscission was triggered at a threshold of c. 10% of leaf area damaged. No abscission (or functional abscission layer) of mined leaves were observed when <5% of the lamina was injured and a leaf injury <10% occurred in 75% of attached mined leaves. The abscission of mined apple leaves occurred most frequently during the late larval development of *L. clerkella*. Owing to rapid larval development and slow host response 59-69% of the mined apple leaves shed had already been abandoned by the mature larvae. About 75% of the larvae still mining abscised apple leaves reached the adult stage. The survival of *L. clerkella*-larvae in picked leaves kept in net bags on the ground and in attached leaves inspected in the canopy was not significantly different. Apparently, abscission was not an important mortality factor of *L. clerkella* larvae.

Keywords: apple leaves, early leaf abscission, induced abscission, leaf mining moth, *Lyonetia clerkella*, leaf damage, larval mortality.

MATERIALER OG METODER

Clerks minérmøl

L. clerkella er en polyfag art, der bl.a. angriber diverse frugttræer (Jørgensen 1982); æble og kirsebær betragtes dog som hovedværter (Berg 1959-1960; Carter 1984). Hunnen lægger ca. 50 æg, der enkeltvis prikkes ind under bladundersiden overhuden. Larven passerer tre larvestadier (L₁, L₂, L₃) (Berg 1959-1960) og gnaver en lang, smal, slynget gangmine, der ofte krydser både større sideribber og bladets midtribbe (Figur 1). Larvens ekskrementer deponeres i minen, hvor de danner en fin, sort midterlinie; den sidste del af minen er dog altid ekskrementfri. Larvens minéring i bladet kan medføre, at områder af bladvævet indesluttet og afskæres

¹ Institut for Bioscience, Genetik, Økologi og Evolution, Aarhus Universitet, Ny Munkegade 114-116, DK-8000 Aarhus C, Danmark. E-mail: boy.overgaard.nielsen@bios.au.dk



Figur 1. Clerks minérmøl (*Lyonetia clerkella*), gangminer i kirsebærblade.

Foto: Boy Overgaard Nielsen.

Linear mines of Lyonetia clerkella in cherry leaves.

Figur 2. Clerks minérmøl (*Lyonetia clerkella*), puppevugge. Forpupning sker i en silkekoko-
kon ophængt i tynde silkestråde. Foto: Anni Lene Nielsen.

*Lyonetia clerkella. Pupation takes place in a spindle-shaped silken cocoon suspended in a
hammock of white silk.*

(”ringes”); sådanne partier misfarves og dør (Berg 1959-1960), hvilket kan udløse tidlig bladløsning (Kemner 1926; Baeschlin 1975; Naruse 1978). Når larven er fuldvoksen, gnaver den et halvmåneformet udgangshul og forlader minen. Forpupningen sker uden for minen i en tenformet silkekoko-
kon ophængt i en ”hængekøje” af hvidt spind – en såkaldt puppevugge (Figur 2). Larveudviklingen i minen varer 19-24 dage og hele udviklingen fra æg til voksent møl 34-62 dage (Kemner 1926; Berg 1959-1960). *L. clerkella* har flere årlige generationer (multivoltin); i Sverige, Norge og Danmark optræder 2-3 og i Tyskland 3-4 årlige generationer. Voksne møl (Figur 3) fra årets sidste generation overvintrer oftest i en barkrevne eller under mos eller lav på barken (Kemner 1926; Berg 1959-1960; Baeschlin 1975). Det er en udbrudsart, der over større områder pludseligt kan opformere sig til høj bestandstæthed (udbruds- eller epidemisk fase) for derpå at aftage i antal (nedgangsfase) til et lavt, stabilt niveau (ikke-udbrudsfase eller endemisk fase). Data præsenteret i denne artikel stammer fra første larvegeneration i maj-begyndelsen af juli under et udbrud af *L. clerkella* 1988-1989 (udbrudsfase) og 1990 (nedgangsfase). Supplerende undersøgelser blev udført 1991-1994 (endemisk fase).

Undersøgellesområde

En have i et villakvarter i Lystrup, Østjylland. På lokaliteten var blade af en række træer og buske angrebet af *L. clerkella*, der i begyndelsen af juli udnyttede værtplanterne i rækkefølgen kirsebær (*Prunus cerasus*) > æble (*Malus* sp.) > almindelig røn (*Sorbus aucuparia*) > paradisæble (*Malus* sp.) > laurbærkirsebær (*Prunus laurocerasus*) > *Cotoneaster* spp. > vortebirk (*Betula pendula*). I undersøgelsen blev hovedvægten lagt på æble (sort: ”Cox Orange”, alder: ca. 20 år, højde: ca. 6 m).

Undersøgelles hovedelementer

Prøvetagning

a) Blade i kronen: Sidst i maj og i begyndelsen af juli 1988, 1989 og 1990, (dvs. i starten og ved afslutningen af første generations larveudvikling) blev 20 æblegrene

med forskellig orientering i den øverste, midterste og nederste del af kronen tilfældigt udvalgt og afløvet. Bladene blev inddelt i tre grupper: blade minéret af *L. clerkella*, ikke-minérede blade og blade angrebet af æbleskurv (*Venturia inaequalis*) eller andre skadevoldere. Sidstnævnte kategori af blade (ca. 2-9%) blev kasseret. Antallet af miner pr. blad samt udviklingsstadierne af levende og døde larver i minerne blev registreret. b) Nedfaldsløv: I maj-juli blev nedfaldne æbleblade indsamlet 2-3 gange om ugen (1988-1990) eller ugentligt (1991-1994). Bladene blev grupperet som ovenfor, og bladløsningens natur blev registreret, dvs. om løsningen var sket via et løsningslag eller ved et mekanisk brud på bladstilk.

Mærkning af blade i kronen

I midten af maj 1989 og 1990, hvor de første spæde gangminer af *L. clerkella* viste sig, blev minérede og ikke-minérede æbleblade fra samme perifere kortskud i kronen mærket omkring stilkens med henholdsvis røde og hvide selvklebende etiketter. I 1989 blev 350 minérede og 150 ikke-minérede blade mærket, i 1990 mærkedes 200 blade i hver kategori. I 1989 og 1990 blev afkastede mærkede blade indsamlet gennem henholdsvis 4 og 11 uger. Til slut blev mærkede blade – stadig tilstede i kronen – plukket. Det blev registreret, om bladene sad fast eller var løst tilheftet med et funktionsdygtigt løsningslag. Udviklingen af minerne og skønnede larvestadier blev noteret.

Måling af bladstørrelse og omfanget af skader på bladet

Længde og bredde af de mærkede blade blev målt og grupperet i 4 længdeklasser: <2,0 cm; 2,0-3,9 cm; 4,0-5,9 cm og > 5,9 cm. En regression af bladareal mod bladlængde² baseret på 63 mærkede blade ($y = 0,0038x, r^2 = 0,873, df 62$) gjorde det muligt at korrelere de 4 længdeklasser med arealklasser: <1,5 cm²; 1,5-5,9 cm²; 6,0-13,0 cm² og >13,0 cm². Fra 1990 blev bladarealet målt direkte med Li-3100 arealmåler (Li-Cor, Lincoln, USA). På de mærkede blade blev arealet af miner og områder med

tydeligt gulbrunt eller sortagtigt nekrotisk væv målt ved optælling af punkter i en ”dot grid” (Benjamin et al. 1968).

Induktion af bladløsning

Møllarvernes rolle i bladløsningen blev nærmere studeret ved at fjerne nyklækkede larver (L₁) fra miner i blade i kronen, hvorved yderligere beskadigelse som følge af minéring blev forhindret. L₁-larver blev fjernet fra 65 gangminer v. hjælp af en krogformet nål, mens larver i andre 65 miner på blade i nærheden blev skånet som kontrol. Endelig blev 150 ikke-minérede æbleblade inddraget i sammenligningen. Alle bladene blev individuelt mærket (nummereret); afkastede blade blev indsamlet gennem 11 uger.

Bladløsning og larvedødelighed

Sidst i maj-begyndelsen af juni (1988, 1989, 1990) blev antallet af miner, der var forladt af de modne larver – eller som stadig indeholdt levende eller døde larver – opgjort i tilfældigt indsamlede, afkastede æbleblade. Sidst i maj 1989 blev 578 minérede blade plukket og anbragt i netposer (maskestørrelse 3cm) på jorden. Larveudviklingen blev noteret to gange ugentligt indtil klækning af de voksne møl. I samme periode

blev larveudviklingen i 506 mærkede miner i kronen fulgt.

RESULTATER

Bladfaldets fænologi og hyppigheden af minérede blade i krone og nedfaldsløv

Tidlig afkastning af æbleblade blev observeret sidst i maj–først i juli 1989 og 1990 med maksimum midt i juni (Figur 4). Bladfaldet midt i juni 1990 blev forstærket af kraftig blæst (op til 19 m/sek). Medio juli–august var bladfaldet lavt, ca. 3% var minérede. Under *L. clerkella*-udbruddet (1988-89) var 84% af alle afkastede blade minérede, i nedgangsfasen (1990) kun 48% (Tabel 1). I 1991-94 (endemisk fase) blev færre end 150 æbleblade afkastet årligt (sidst i maj–først i august, <1% minérede). Hyppigheden af minérede blade var signifikant højere i nedfaldsløvet end i trækronen (Tabel 1, a-b, c-d). Procentdelen af minérede blade faldt signifikant gennem undersøgelsesperioden – såvel i nedfaldsløvet som i kronen (Tabel 1, a-c, b-d).

Størrelsesfordelingen af minérede æbleblade

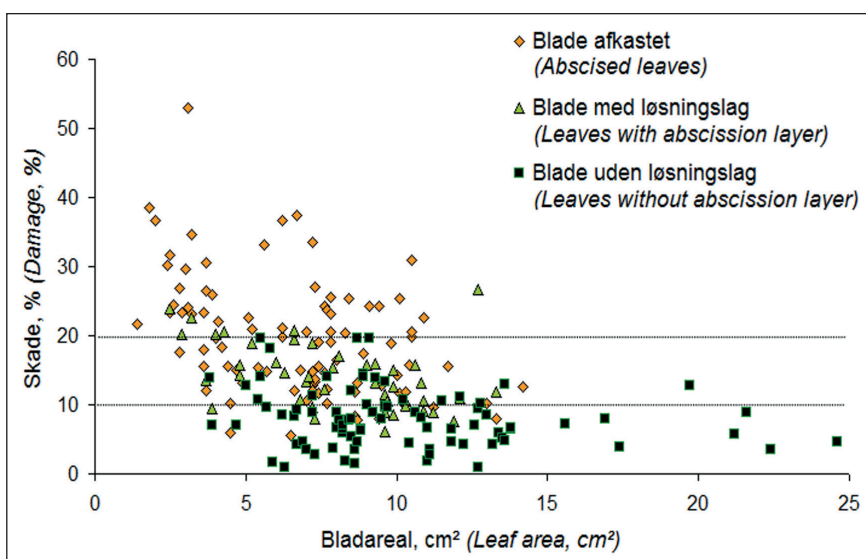
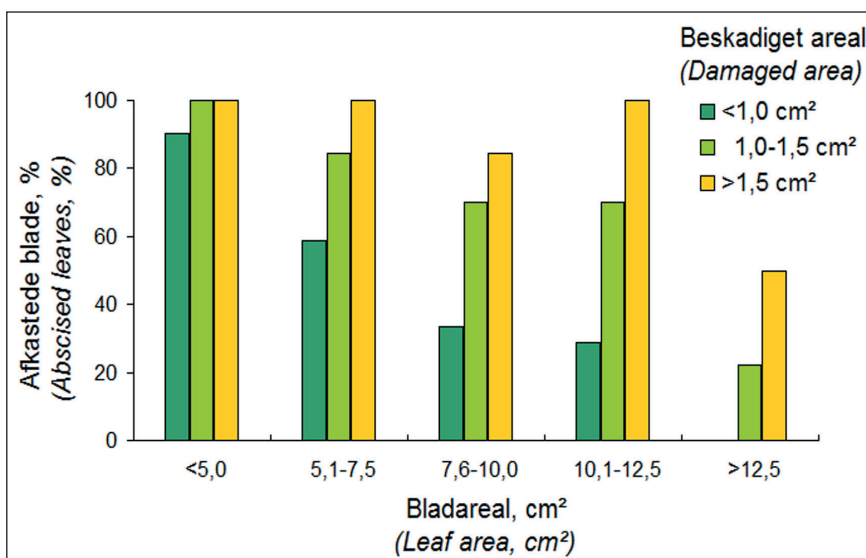
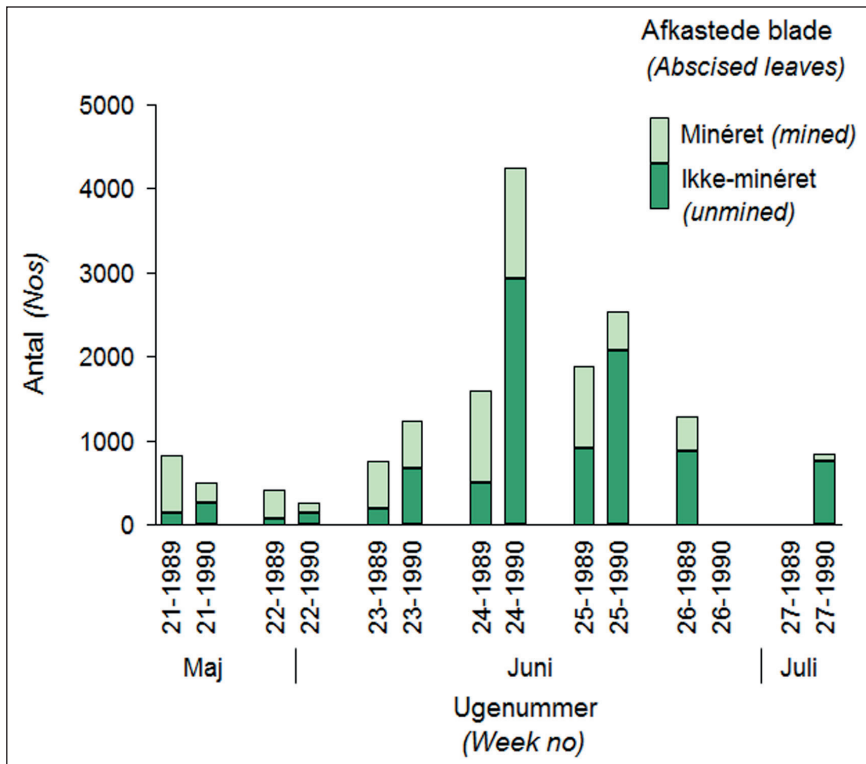
Størrelsesfordelingen blandt minérede og ikke-minérede æbleblade i kronen var signifikant forskellig både under udbruddet



Figur 3. Clerks minérmøl (*Lyonetia clerkella*), det voksne møl, lys form.

Foto: Kjeld Brem Sørensen.

Lyonetia clerkella. Adult moth, light form.



Figur 4. Antal tidligt afkastede æbleblade minéret/ikke-minéret af *Lyonetia clerkella*. Ugentlig registrering 1989 (n = 6755) og 1990 (n = 9628).
Numbers of prematurely abscised apple leaves mined/unmined by *Lyonetia clerkella* recorded weekly in 1989 (n = 6755) and 1990 (n = 9628).

Figur 5. Effekt af bladareal beskadiget ved minéring af *Lyonetia clerkella*. Forholdet mellem bladareal, beskadiget areal og afkastningsrate for mærkede æbleblade (n = 218) inden for fem størrelsesklasser af blade 1989 og 1990.

Effect of leaf area damaged by mining by *Lyonetia clerkella*. Relation between leaf area, leaf damage, and abscission rate of marked apple leaves (n = 218) within five size classes of leaves 1989 and 1990.

Figur 6. Effekt af bladbeskadigelse ved minéring af *Lyonetia clerkella*, mærkede æbleblade 1989 og 1990. Sammenhængen mellem bladareal, omfang af skade på bladet (%) og plantens reaktion på skaden i form af bladafkastning og dannelse af løsningslag.
Effect of leaf damage on apple owing to mining by *Lyonetia clerkella*, marked apple leaves 1989 and 1990. The relation between leaf area, extent of leaf damage (%), and plant host reactions: premature abscission of leaves and formation of abscission layer.

Tabel 1. Antal og procentdel af æbleblade minéret af *Lyonetia clerkella* i krone og nedfaldsløv, 1989 og 1990. Chi² værdier og signifikansniveauer angivet, *** = P < 0,001.

Number and percentage of apple leaves mined by *Lyonetia clerkella* in canopy and litter layer, 1989 and 1990. Chi² values and significance levels indicated *** = P < 0.001.

		Blade ialt (Leaves, total)	Ikke-minérede blade (Unmined leaves)	Minérede blade (Mined leaves)	Chi ² df=1
		n	n	n (%)	
1989					
a	Krone, maj (Canopy, May)	3799	2651	1148 (30,2)	
b	Nedfaldsløv, maj (Litter, May)	819	132	687 (83,9)	a-b: 808,029 ***
c	Krone, juli (Canopy, July)	939	856	83 (8,8)	a-c: 177,836 ***
d	Nedfaldsløv, juli (Litter, July)	1283	879	404 (31,4)	c-d: 161,206 *** b-d: 547,611 ***
1990					
a	Krone, maj (Canopy, May)	3778	3555	223 (5,9)	
b	Nedfaldsløv, maj (Litter, May)	500	261	239 (47,8)	a-b: 800,287 ***
c	Krone, juli (Canopy, July)	1809	1754	55 (3,0)	a-c: 20,594 ***
d	Nedfaldsløv, juni-juli (Litter, June-July)	839	753	86 (10,3)	c-d: 57,681 *** b-d: 238,289 ***

Tabel 2. Størrelsesfordeling (bladareal, cm²) i kronen af æbleblade minéret og ikke-minéret af *Lyonetia clerkella*, maj-juni 1989 og 1990. Procenter i parentes.

Size class distribution (leaf area, cm²) of attached apple leaves mined or unmined by *Lyonetia clerkella*, May-June 1989 and 1990. Percentages in brackets.

Chi² test (df=3), ** P < 0.005, *** P < 0.001.

		n	Bladareal (Leaf area)				Chi ² df=3
			<1,5	1,5-5,9	6,0-13,0	>13,0	
1989							
a	Minérede blade (Mined leaves)	206	9 (4,4)	108 (52,4)	81 (39,3)	8 (3,9)	
b	Ikke-minérede blade (Unmined leaves)	505	67 (13,3)	234 (46,3)	191 (37,8)	13 (2,6)	a-b: 12,902 **
1990							
a	Minérede blade (Mined leaves)	127	2 (1,6)	64 (50,4)	61 (48,0)	0 (0,0)	
b	Ikke-minérede blade (Unmined leaves)	1568	151 (9,6)	750 (47,8)	549 (35,0)	118 (7,5)	a-b: 23,696 ***

Tabel 3. Mærkningsforsøg med æbleblade 1989 og 1990. Afkastede blade og blade i kronen minéret og ikke-minéret af *Lyonetia clerkella* (+ med løsningslag, - uden løsningslag).

Leaf mining experiments 1989 and 1990. Abscised and attached leaves mined or unmined by *Lyonetia clerkella* (+ with abscission layer, - without abscission layer).

		n	Afkastede blade (Leaves abscised)	Blade i kronen + (Attached leaves+)	Blade i kronen - (Attached leaves -)
a	Ikke minérede 1989 (Unmined 1989)	140	6 (4,2%)	2 (1,4%)	132 (94,3%)
b	Ikke minérede 1990 (Unmined 1990)	199	39 (19,6%)	3 (1,5%)	157 (78,9%)
c	Minérede 1989 (Mined 1989)	341	119 (34,9%)	52 (15,2%)	170 (49,9%)
d	Minérede 1990 (Mined 1990)	184	114 (62,0%)	2 (1,1%)	68 (37,0%)

Chi² analyse (df=1): Afkastede blade (leaves abscised): a-c: chi² = 46,776 ***; b-d: chi² = 69,749 ***
Afkastede blade + blade i kronen med løsningslag (leaves abscised + attached with abscission layer):
a-c: chi² = 81,971 ***; b-d: chi² = 67,662 ***. (***) p < 0,001

(1989) og i nedgangsfasen (1990) (Tabel 2, a-b). Begge år minerede *Lyonetia clerkella* øjensynlig især de mellemstore blade (bladareal 1,5-5,9 cm² og 6,0-13,0 cm²). De to bladstørrelser blev udnyttet i flæng uden signifikante forskelle (χ^2 , 1989: 0,230, ns og 1990: 1,190; ns). Små blade (< 1,5 cm²), derimod, var stærkt underrepræsenteret blandt de minerede blade (χ^2 , 1989: 11,222; $P < 0,001$ og 1990: 8,328; $P < 0,005$).

Effekt af minéring på bladets levetid

Mærkningsforsøget viste, at blandt de afkastede blade var andelen af minerede blade signifikant højere end af ikke-minerede (Tabel 3). I 1990 toppede nedfaldet af mærkede blade efter 5-6 uger og ophørte efter ca. 10 uger, dvs. ved slutningen af observationsperioden. På det tidspunkt var der meget få minerede blade med funktionsdygtigt løsningslag tilbage i kronen. I 1989, hvor forsøgsperioden kun var 4 uger, havde adskillige minerede blade i kronen allerede udviklet et funktionsdygtigt løsningslag. Det samlede, potentielle omfang af tidlig bladafkastning som følge af minéring er så-

ledes summen af afkastede, minerede blade og – stadig fastsiddende – minerede blade med funktionsdygtigt løsningslag. Begge år var den totale andel af blade opgivet af værtræet også signifikant højere blandt minerede blade end blandt ikke-minerede (Tabel 3). Det samme var tilfældet i 1994, hvor 81,5% og 9,3% af hhv. minerede og ikke-minerede blade blev droppet tidligt.

Bladafkastning induceret ved minéring

Æbleblade, hvor den nyklækkede larve var fjernet, blev afkastet signifikant mindre hyppigt end blade med uforstyrrede miner (henholdsvis 10 blade af 65 (15,4%) og 53 blade af 65 (81,5%); $\chi^2=54,328$; $df=1$; $P < 0,001$), faktisk i et forholdsmæssigt antal som ikke-minerede blade (14 blade af 150 (9,3%); $\chi^2=1,120$; $df=1$; ns).

Omfanget af bladlæsioner og sandsynligheden for afkastning

Blandt de mærkede blade var afkastede blade og blade i kronen med funktionsdygtigt løsningslag ens fordelt på størrelsesklasser af blade ($\chi^2=4,151$; $df=3$; ns). Sandsynlig-

heden for afkastning (herunder også dannelse af funktionsdygtigt løsningslag) steg dramatisk med antallet af miner pr. blad og med tiltagende beskadigelse af bladpladen (Figur 5) ($\chi^2=6,125$; $df=2$; $0,025 < P < 0,05$). Frekvensen af afkastning og induceret løsningslag faldt derimod med tiltagende bladareal ($\chi^2=37,168$; $df=4$; $P < 0,001$). Stigende andel bekadiget bladareal øgede klart sandsynligheden for afkastning (Figur 6): ved beskadigelser svarende til under 10% af bladarealet blev 9% af bladene afkastet og 13 % havde udviklet løsningslag, mens beskadigelser på mellem 10 og 20% udløste 48% bladfald og dannelse af løsningsvæv hos yderligere 31 % af bladene. Ved skader over 20% dannede alle blade løsningsvæv. Til gengæld blev der ikke observeret bladfald, hvis beskadigelsen udgjorde under 5% af bladarealet.

Tidlig bladafkastning og overlevelse af minérende larver

Afkastning af minerede æbleblade skete oftest i løbet af den sene udvikling (L_3) af *L. clerkella*-larven (midt i juni, Figur 4). Men allerede sidst i maj og først i juni 1988-1990 var 59-69% af minerne i de afkastede blade forladt af de modne larver, mens ca. 15-16% stadig husede levende L_3 -larver. Kun nogle få procent indeholdt døde individer (L_3 , Tabel 4). Nogle af disse var

Tabel 4. Overlevelse af *L. clerkella*-larver i afkastede æbleblade (1988, 1990), i blade i kronen (1989) og i nedplukkede blade i netposer på jorden (1989). *Survival of L. clerkella-larvae in abscised apple leaves (1988, 1990), in attached leaves in the canopy (1989), and in picked leaves in net bags on the ground (1989).*

	Afkastede blade (Abscised leaves)		Blade i kronen (Attached leaves in canopy) (a)		Nedplukkede blade i netposer (Picked leaves in net bags) (b)		Chi ² a-b df=1
	1988 n (%)	1990 n (%)	1989 n (%)	1989 n (%)			
Blade ialt (Leaves, total)	1018	592	506	578			
† L_1 - L_2 i mine († L_1 - L_2 in mine)	47 (4,6)	100 (16,9)	70 (13,8)	77 (13,3)	0,025	ns	
† L_3 i mine († L_3 in mine)	10 (1,0)	32 (5,4)	68 (13,4)	59 (10,2)	2,420	ns	
Mine forladt af L_3 (Mine abandoned by L_3)	707 (69,4)	352 (59,4)					
Levende L_3 i mine (Live L_3 in mine)	155 (15,2)	98 (16,6)					
Overlevende L_3 , ialt (Surviving L_3 , total)	862 (84,7)	450 (76,0)	368 (72,7)	442 (76,5)	1,808	ns	

parasiteret af snyltehvepse: 1988 8 larver, 1989 1 larve, 1990 38 larver; andre dødsårsager blev ikke påvist. I 1978 eksperimentelt nedplukkede blade og 506 mærkede blade i kronen var overlevelsesraten ikke signifikant forskellig, henholdsvis 76,5% og 72,2% (Tabel 4).

DISKUSSION

Flere undersøgelser korrelerer blad-minéring og bladafkastning, f. eks. Owen (1978); Faeth et al. (1981); Maier (1983, 1989). Den kausale sammenhæng er demonstreret eksperimentelt af Preszler & Price (1993) og bekræftes i den foreliggende undersøgelse. Sidst i maj–først i juni kan minérende *L. clerkella*-larver fra årets første larvegeneration inducere omfattende tidlig bladafkastning hos æble. Når unge blade beskadiges ved minéring, synes sandsynligheden for tidlig afkastning at blive forøget (Preszler & Price 1993), mens det helt ubetydelige tab af æbleblade, der ledsager de senere larvegenerationers minéring, antagelig afspejler, at bladenes følsomhed reduceres med tiltagende blad-alder. Tidlig bladafkastning af ferskenblade i Japan tilskrives dog skader forvoldt af 3.-6. larvegeneration af *L. clerkella* (Naruse 1978).

Tidlig afkastning af æbleblade, minérede såvel som ikke-minérede, var langt mere markant i udbruds- og nedgangsfasen end i den endemiske fase. Ligeledes var afkastningen af begge kategorier af blade betydelig i maj-juni, men ubetydelig i juli-august. Afkastningen af minérede og ikke-minérede blade synes således – af ukendte årsager – til dels korreleret, hvilket kunne antyde en systemisk effekt (Stiling et al. 1991). Skader på æbleblade fremkaldt af minérende larver af minérmøllet *Phyllonorycter crataegella* fremskyndede dog ikke afkastning af ikke-minérede blade i nærheden (Maier 1983).

Da den bladminérende larve af *L. clerkella* er helt afhængig af et enkelt blad som fødekilde og levested, kan størrelsen af det angrebne blad påvirke artens udvikling

og chance for overlevelse. Derfor kunne selektion af bladstørrelse være en vigtig parameter for æglæggende hunner af bladminérende insekter (Bultman & Faeth 1986b; Simberloff & Stiling 1987; Auerbach & Simberloff 1989). Miner af *L. clerkella* forekom især i mellemstore æbleblade, der var dominerende i kronen, mens små minérede blade syntes underrepræsenteret. Det vides ikke, om de æglæggende hunner vælger små blade fra eller foretrækker store blade til æglægning. Bladvalget kunne f. eks. også ske på basis af bladenes fænologi ved løvspring eller efter deres rumlige fordeling i kronen snarere end direkte efter bladstørrelse. Hos æble er en høj sandsynlighed for afkastning fælles for små minérede og ikke-minérede blade, hvilket tyder på, at små blade har en ”indbygget” risiko for tidlig afkastning. Afkastning af ineffektive blade kan være en fordel for en plante, og da små blade kan være mindre effektive end større, kan sandsynligheden for afkastning og bladstørrelse være koblet (Pritchard & James 1984a).

Sandsynligheden for afkastning af minérede æbleblade afhænger øjensynlig af omfanget af den forvoldte skade set i forhold til bladpladens totale udstrækning (Figur 5 og 6). Et lignende forhold er observeret i æbleblade minéret af minérmøllet *Ph. crataegella* samt hos en række andre arter af løvfældende eller stedsegrønne træer beskadiget af minérende insektlarver (se f. eks. Naruse 1978; Pritchard & James 1984a; Bultman & Faeth 1986a; Simberloff & Stiling 1987; Auerbach & Simberloff 1989; Maier 1983, 1989). Åbenbart fremskyndes tidlig afkastning af æbleblade minéret af *L. clerkella*, når skaden på bladpladen passerer en tærskelværdi på ca. 10% (Figur 6). En tilsvarende tærskelværdi for bladskade ($\geq 10\%$) blev observeret i blade af paradisæble indsamlet tilfældigt i kronen ($n = 163$) og på jorden ($n = 132$) (Nielsen upubliceret). Næsten alle minérede æbleblade, der var mindre end ca. 3,5-5,5 cm², blev afkastet tidligt. I disse blade svarer den relative skade forvoldt af en enkelt fuldt udviklet *L. clerkella* mine til 15-23% af bladets areal

(gennemsnitligt areal af mine: 63,0 mm², s.d. 15,95, $n = 46$; gennemsnitligt areal af tilknyttet nekrotiseret bladvæv: 19,3 mm², s.d. 22,14, $n = 46$). Følgelig kan miner i små blade – selv miner i et tidligt udviklingsstadium – inducere afkastning. Store blade ($>ca 15cm^2$) reagerede øjensynligt ikke på minéringen (Figur 6). Hos fersken udløser mere end 2 miner pr. blad afkastning af bladet (Naruse 1978). I æbleblade (minérende insekt: *Ph. crataegella*) og bøgblade (minérende insekt: *Rhynchaenus fagi*) udløses bladafkastning, når mere end ca. 20% af bladarealet er beskadiget (Maier 1983; Pritchard & James 1984a).

Minérede blade afkastes ofte lang tid efter, at den minérende larve har forladt minen – eller i det mindste efter at fødeoptagelsen er afsluttet (Kahn & Cornell 1983; Pritchard & James 1984a; Stiling & Simberloff 1989; Maier 1989). Sidst i maj 1989 og 1990 forlod de første modne *L. clerkella*-larver minerne i kronen, og i de første uger af afkastningsperioden indeholdt adskillige miner stadig modne larver, der næsten var klar til at forlade minerne. I løbet af de følgende 2-3 uger øgedes andelen af forladte miner i de afkastede blade fra omkring 40% til 85%, sideløbende med øget bladafkastning. Øjensynligt er larveudviklingen så hurtig og værtplantens reaktion så langsom, at modne larver enten kan nå at forlade minen før bladet afkastes, eller det lykkes dem at fuldføre udviklingen i de afkastede blade og at forpuppe sig uden for minen. Det understøttes af, at larvemortaliteten i blade i kronen og i eksperimentelt afkastede (nedplukkede) æbleblade ikke var signifikant forskellig (Tabel 4). Selv om bladaldring og naturlig afkastning er forskellig fra nedplukning af et blad (Kahn & Cornell 1983; Auerbach & Simberloff 1989), så overlevede ca. 75% af de larver, der minérede i de naturligt eller eksperimentelt afkastede blade til det voksne stadium. Undersøgelsen indikerer dermed, at tidlig afkastning af æbleblade ikke resulterer i en højere mortalitetsrate blandt de tilstedeværende larver af *L. clerkella* – sammenlignet med larver i blade i kronen.

Da de afkastede æbleblade blev indsamlet senest 2-3 dage efter nedfaldet, er døde larver i minerne antagelig primært bukket under for dødelighedsfaktorer, der har været virksomme, før bladene faldt. Skønt de minérende larver af Clerks minérmøl kan inducere omfattende bladafkastning hos æble, reduceres betydningen for minedanneren ved minérmøllens hurtige larveudvikling. Hos fersken betragtes tidlig bladafkastning som en vigtig mortalitetsfaktor for bladminérende *L. clerkella*-larver (Naruse 1978), men i æbleblade synes bladafkastningen således at være uden populationsdynamisk betydning for minedanneren. De vidt forskellige resultater fra fersken og æble kan bl.a. forklares ved forskelle i værtplanternes og de minérende insekters fænologi, timing mellem bladfald og larveudvikling, eller ved klimatiske faktorer, der påvirker de afkastede blades tilstand (se f. eks. Kahn & Cornell 1983; Bultman & Faeth 1986a; Stiling & Simberloff 1989).

TAK

Tak til Anni Lene Nielsen og Kjeld Brem Sørensen for at stille fotos til rådighed for denne artikel.

CITERET LITTERATUR

- Addicott FT (1982) Abscission. Univ. of California Press, Berkeley.
- Addicott FT & Lyon JL (1973) Physiological ecology of abscission. I: Kozłowski TT (red) Shedding of plant parts. Academic Press London, pp 85-124.
- Auerbach M & Simberloff D (1989) Oviposition site preference and larval mortality in a leaf mining moth. *Ecological Entomology* 14: 131-140.
- Benjamin DM Freeman GH & Brown ES (1968) The determination of irregularly-shaped areas of leaves destroyed by chewing insects. *Annals of applied Biology* 61: 13-17.
- Berg W (1959-1960) Zur Kenntnis der Obstbaumminier-Motte *Lyonetia clerkella* L. unter besonderer Berücksichtigung des Massenwechsels während der Jahre 1951 bis 1953 (Teil 1 & 2). *Zeitschrift für angewandte Entomologie*, 45: 157-187, 268-303.
- Bultman TL & Faeth SH (1986a) Selective oviposition by a leaf miner in response to temporal variation in abscission. *Oecologia* 69: 117-120.
- Bultman TL & Faeth SH (1986b) Leaf size selection by leaf-mining insects on *Quercus emoryi*. *Oikos* 46: 311-316.
- Baeschlin R (1975) Minérmöll på fruktträr. Statens Planteverns Flygeskrifter, Småskrift 7: 1-8.
- Carter DJ (1984) Pest Lepidoptera of Europe. DW Junk Publishers, Dordrecht, Boston, Lancaster.
- Faeth SH, Connor EF & Simberloff D (1981) Early leaf abscission: a neglected source of mortality for folivores. *American Naturalist* 117: 409-415.
- Jørgensen J (1982) Havebrugszoologi for have og landskab. DSR Forlag, København.
- Kahn DM. & Cornell HV (1983) Early leaf abscission and folivores: comments and considerations. *American Naturalist* 122: 428-432.
- Kemner NA (1926) Clercks Minerarmal (*Lyonetia clerkella* L.). Dess biologi och metoderna för dess bekämpande. Meddelande från Centralanstalten för försöksväsendet på jordbruksområdet, Entomologiska Avdelningen 49: 1-59.
- Kozłowski TT (1973) Extent and significance of shedding of plant parts. I: Kozłowski TT (red) Shedding of plant parts. Academic Press, London, pp 1-44.
- Liu W-H Dai X-H & Xu J-S 2015 Influence of leaf-mining insects on their host plants: A review. *Collectanea Botanica* 34: e005. doi: <http://dx.doi.org/10.3989/collectbot.2015.v34.005>
- Maier CT (1983) Effect of the apple blotch leafminer (Lepidoptera: Gracillariidae) on apple leaf abscission. *Journal of Economic Entomology* 76: 1265-1268.
- Maier CT (1989) Accelerated abscission of cranberry leaves damaged by the leafminer, *Coptodisca negligens* (Lepidoptera Heliozelidae). *Environmental Entomology* 18: 773-777.
- Naruse H (1978) Defoliation of peach tree caused by the injury of the peach leaf-miner *Lyonetia clerkella* I. Influence of larval density. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology* 22: 1-6.
- Owen DF (1978) The effect of a consumer, *Phytomyza ilicis*, on seasonal leaf-fall in the holly *Ilex aquifolium*. *Oikos* 31: 268-271.
- Preszler RW & Price PW (1993) The influence of *Salix* leaf abscission on leaf-miner survival and life history. *Ecological Entomology* 18: 150-154.
- Pritchard IM & James R (1984a) Leaf mines: their effect on leaf longevity. *Oecologia* 64: 132-139.
- Pritchard IM & James R (1984b) Leaf fall as a source of leaf miner mortality. *Oecologia* 64: 140-141.
- Shinozaki Y Yamamoto A Oishi M & Sato S (2012) Early leaf abscission has little effect on larval mortality of *Ectoedemia cerviparadiseicola* (Lepidoptera Nepticulidae) associated with *Quercus gilva*. *Annals of the Entomological Society of America* 105: 572-581.
- Simberloff D & Stiling P (1987) Larval dispersion and survivorship in a leaf-mining moth. *Ecology* 68: 1647-1657.
- Stiling P & Simberloff D (1989) Leaf abscission: induced defense against pests or response to damage? *Oikos* 55: 43-49.
- Stiling P Simberloff D & Anderson LC (1987) Non-random distribution patterns of leaf miners on oak trees. *Oecologia* 74: 102-105.
- Stiling P Simberloff D & Brodbeck BV (1991) Variation in rates of leaf abscission between plants may affect the distribution patterns of sesile insects. *Oecologia* 88: 367-370.
- Waddell KJ Fox CW White KD & Mousseau TA (2001) Leaf abscission phenology of a scruboak: consequences for growth and survivorship of a leaf mining beetle. *Oecologia* 127: 251-258.
- Williams AG & Whitham TG (1986) Premature leaf abscission: an induced plant defence against gall aphids. *Ecology* 67: 1619-1627.