

Matošević, D. 2007. Neke biološke osobitosti lisnih minera
Rad. – Šumar. inst. Jastrebar. 42 (1): 47–66

Pregledni članak
Review paper

Prispjelo - *Received*: 08.05.2007.
Prihvaćeno - *Accepted*: 13.06.2007.

Dinka Matošević¹

NEKE BIOLOŠKE OSOBITOSTI LISNIH MINERA – DEFINICIJA, OBLIK I PODJELA MINA

SOME BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF LEAFMINERS – DEFINITION, SHAPE AND CLASSIFICATION OF MINES

SAŽETAK

Lisni mineri su grupa kukaca čije su ličinke endofagne tj. hrane se i žive unutar biljnog tkiva. Kao rezultat svoje ishrane ostavljaju karakteristične tragove na biljnim organima-mine. Mina je jedna od osnovnih dijagnostičkih karakteristika pri determinaciji vrste lisnog minera. Mine se mogu klasificirati prema: biljnom organu na kojem su nastale, vertikalnom rasporedu na listu, horizontalnom rasporedu na listu i obliku mine. Oblik mine je usko vezan uz određene rodove, porodice i redove lisnih minera. Lisni mineri su vrlo specijalizirani i prema načinu ishrane, a specijalizacija se može sagledati sa tri aspekta: kojim se biljnim tkivom hrane, na kojim biljnim organima i na kojoj biljnoj vrsti stvaraju mine.

Ključne riječi: mina, dijagnostička karakteristika, Lepidoptera, Hymenoptera, Coleoptera, Diptera, način ishrane

UVOD

INTRODUCTION

Većina živih bića se tijekom evolucije razvijala prema načinu ishrane. Ličinke kukaca su razvile posebne specijalizacije u ishrani koje su u velikom broju slučajeva vrlo karakteristične za određene vrste. To se pogotovo odnosi na fitofagne ličinke kukaca za koje se može reći da ličinke ostavljaju «osobnu iskaznicu» pa se prema načinu oštećivanja biljke, vrsti biljke domaćina često može točno utvrditi vrsta štetnog kukca. Lisni mineri su grupa kukaca čije su ličinke endofagne tj. hrane se i žive unutar biljnog tkiva. Kao rezultat svoje ishrane ostavljaju karakteri-

¹ Šumarski institut, Jastrebarsko, Cvijetno naselje 41, 10450 Jastrebarsko, e-mail: dinkam@sumins.hr

stične tragove na biljnim organima, u većini slučajeva na listu. Ti se tragovi nazivaju mine. Mina se može nazvati «potsjetnicom» svakog lisnog minera jer se kod većine vrsta, poznavajući oblik mine i biljku domaćina, može točno odrediti vrsta lisnog minera. Prema dosadašnjim istraživanjima do danas je opisano 10 000 vrsta lisnih minera koji su svrstani u 50 porodica iz 4 reda: Coleoptera, Hymenoptera, Diptera i Lepidoptera. Red Lepidoptera je najbogatiji vrstama (Hering 1957).

DEFINICIJA, OBLIK I PODJELA MINA

DEFINITION, SHAPE AND CLASSIFICATION OF MINES

Mina je jedna od osnovnih dijagnostičkih karakteristika pri determinaciji vrste lisnog minera. Zbog toga je potrebno dobro poznavanje njezine građe, izgleda, položaja na biljnom organu, boje, izgleda ekskremenata i drugih značajki. U ovom se članku daje osnovna podjela mina koja olakšava determinaciju lisnih minera.

Definicija mine

Mina je kanal u parenhimu ili epidermi lista koji je nastao zbog hranjenja ličinke kukca, ali kod kojeg vanjska epiderma lista ostaje neoštećena. Mina pruža ličinki i životni i hranidbeni prostor. Za definiciju mine je bitna činjenica da i gornja i donja epiderma ostaju neoštećene tj. da je prostor koji je ličinka oštetila i u kojoj živi unutar tih dviju epidermi. Još je bitno da se mina može nalaziti samo na biljnim organima koji sadrže parenhimsko tkivo u kojem je klorofil. Ovakvo tkivo se nalazi u listovima i stabljikama, nezrelim plodovima, u dijelovima cvijeta i, rijetkim slučajevima, u korijenu (Hering 1951; Maček 1999).

Među fitofagnim kukcima postoje različiti načini oštećivanja lista koji se mogu zamijeniti s minama npr. skeletiranje i tip oštećivanja gdje je konzumirana i epiderma i parenhim. Ovi tipovi oštećivanja karakteristični su za vrste reda Coleoptera i ne smatraju se minama.

Isto tako je važna i činjenica da minu u listu stvara isključivo ličinka kukca pa do sada još nisu zabilježene vrste kod kojih bi imago stvarao mine. Gljivične bolesti stvaraju na listu nekroze koje se na prvi pogled mogu zamijeniti s minama. Pri detaljnijem pregledu vidljivo je da se radi o mrtvom tkivu, a ne o prostoru između dvije eiderme.

Neki autori (Hering 1951; Maček 1999) minu nazvaju hiponom ili hiponium što dolazi od grčke riječi hyponomos - podzemni prolaz pa se i kod podjele mina imena različitih tipova tvore sa prefiksom -nom.

Podjela mina

Zbog boljeg razumijevanja građe mine potrebno je ukratko objasniti građu lista. List je građen od gornje epiderme ispod koje se nalazi palisadni ili asimilacijski

parenhim građen od gusto poredanih stanica bogatih klorofilom. Ispod njega se nalazi spužvasti parenhim koji je siromašan klorofilom i građen je od rijetko poredanih nepravilnih stanica. Spužvasti parenhim zaštićuje donja epiderma na kojoj se nalaze i puči. Palisadni i spužvasti parenhim se zajedno nazivaju mezofil lista (Denffer i Ziegler 1988).

Mine se mogu klasificirati prema: biljnom organu na kojem su nastale, vertikalnom rasporedu na listu, horizontalnom rasporedu na listu i obliku mine.

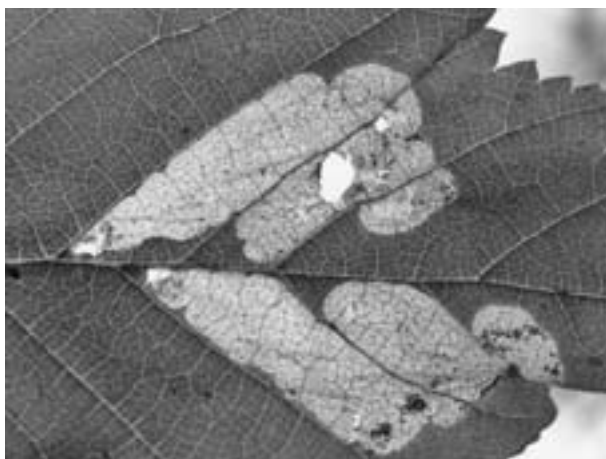
Ovo su bitne dijagnostičke karakteristike i poznavanje oblika mine i biljke domaćina znatno olakšava determinaciju same vrste lisnih minera jer se u velikom broju slučajeva, pogotovo za vrste porodice Gracillariidae, prema obliku mine i domaćinu na kojem je mina nađena može odrediti vrsta lisnog minera. Ova podjela mina preuzeta je od Hering (1951), a uz svaki primjer stavljena je vlastita fotografija.

Mine se mogu podijeliti prema pojavi na **biljnim organima**: *filonom* (*phyllo-nome*) – mina na listu i peteljci, *kaulonom* (*caulonome*) – mina na stabljici, *antonom* (*anthonome*) – mina na cvijetu, *karponom* (*carponome*) – mina na plodu.

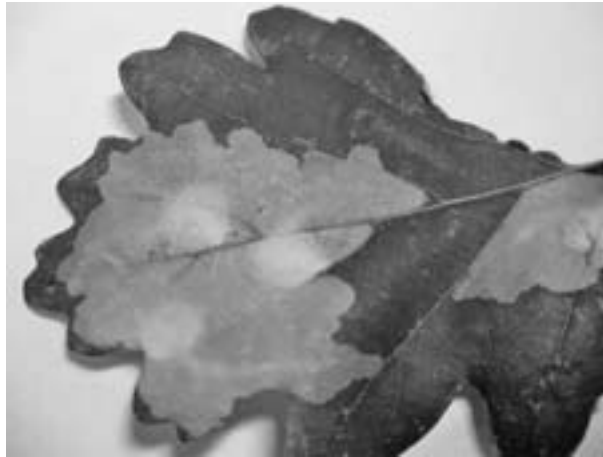
Mine se prema **vertikalnom** položaju na listu tj. načinu konzumacije parenhima dijele:

Puna mina (Slika 1.) je ona kod koje je ličinka konzumirala cijeli mezofil lista i ostale su samo gornja i donja epiderma, to je naprimitivniji oblik mine. Ovaj tip mine se može prepoznati tako da je ona potpuno transparentna kada se gleda prema svjetlu. npr. *Colephora kuehnella* Goetze ili *Kaliofenusa pusilla* Serville. Česta je kod reda Hymenoptera i Coleoptera.

Gornjopovršinjska mina (Slika 2.) je ona koja se nalazi s gornje strane lista kod koje ličinka konzumira samo palisadni parenhim, a spužvasti parenhim ostaje nedirnut, npr. *Parectopa robiniella* Clem., *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, *Tischeria ekebladella* Bjerkander.



Slika 1. *Kaliofenusa pusilla*, puna mina
Figure 1 *Kaliofenusa pusilla*, full depth mine

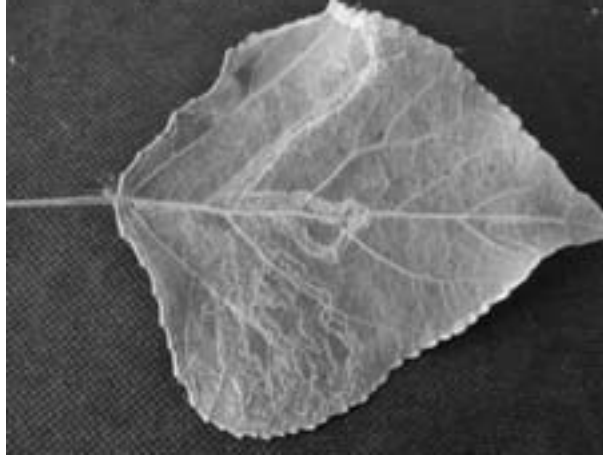


Slika 2. *Tischeria ekebladella*, gornjopovršinska mina
Figure 2 *Tischeria ekebladella*, upper surface mine

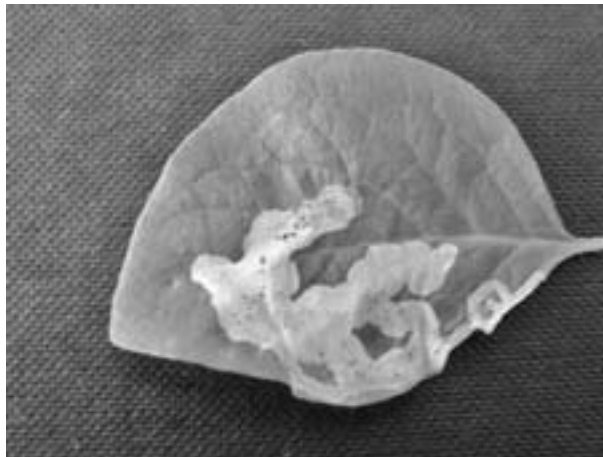


Slika 3. *Phyllonorycter quercifoliella*, donjopovršinska mina
Figure 3 *Phyllonorycter quercifoliella*, lower surface mine

Donjopovršinska mina (Slika 3.) je ona s donje strane lista kod koje ličinka konzumira samo spužvasti parenhim, npr. vrste roda *Phyllonorycter*.
Epidermalna mina (Slika 4.) je ona kod koje ličinka konzumira samo površinski dio palisadnog parenhima ispod same epiderme pa takva mina ostavlja dojam jedva vidljivog, srebrnastog traga na površini lista (sličan tragu puža), npr. *Phyllocnistis unipunctella* Zeller, *Phyllonocnistis xenia* Hering. Ovakav tip epidermalne mine zadržava se tijekom cijelog života ličinke kod malog broja vrsta, a najčešći slučaj je da se epidermalna mina koju rade prvi larvalni stadiji pretvara u parenhimalnu minu što je čest slučaj u porodici Gracillariidae (Lepidoptera).



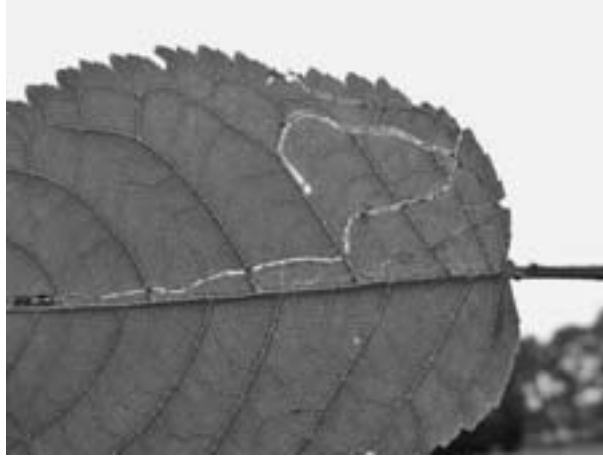
Slika 4. *Phyllocnistis unipunctella*, epidermalna mina
Figure 4 *Phyllocnistis unipunctella*, epidermal mine



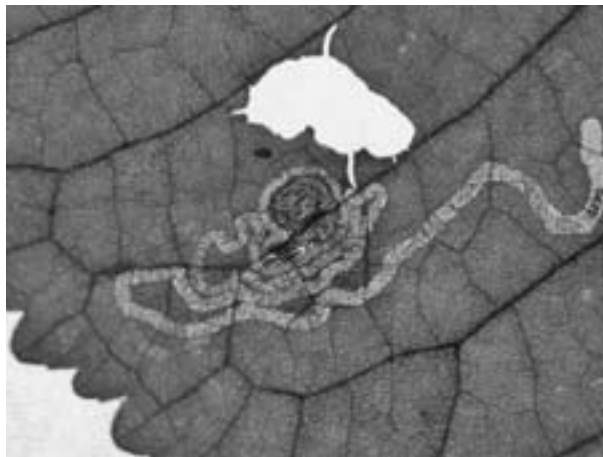
Slika 5. *Aulagromyza cornigera*, međuparenhimska mina
Figure 5 *Aulagromyza cornigera*, inter-parenchymal mine

Međuparenhimska mina (Slika 5.) je ona kod kojih ličinka konzumira i palisadni i spužvasti parenhim, ali ne ostaje netaknuta samo epiderma nego i jedan sloj jednog i drugog parenhima uz gornju i donju epidermu. Takve međuparenhimske mine karakterizira žutozelena boja koju daje netaknuti sloj stanica parenhima. Ovakav tip mina nalazi se kod vrsta reda Diptera.

Zbog mijenjanja ishrane ličinki minera tijekom larvalnih stadija mijenja se i tip mine. Vrste roda *Phyllonorycter* prvo stvaraju linearne epidermalne mine koje kasnije produbljuju u parenhimalne.



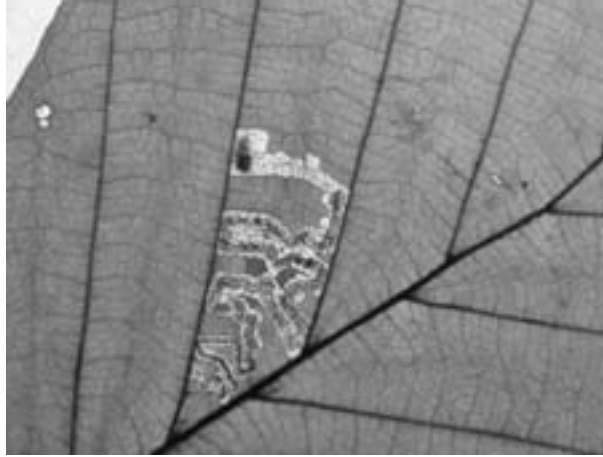
Slika 6. *Lyonetia clerkella*, linearna mina
Figure 6 *Lyonetia clerkella*, linear mine



Slika 7. *Stigmella punetorum*, spiralna mina
Figure 7 *Stigmella punetorum*, spiral mine

Vertikalni raspored mine uzrokuje i karakterističnu boju mine pa se već samo prema boji mine može zaključiti o kojoj se vrsti mine radi čime se olakšava determinacija vrste.

Horizontalni oblik mine ima značajniji utjecaj na stvaranje karakterističnog oblika mine od vertikalnog oblika mine. Horizontalni oblik mine ovisi o načinu hranjenja ličinke tj. na koji način se ličinka kreće u mini tijekom svog života i ishrane. Prema horizontalnom obliku mine se mogu podijeliti na linearne i okruglaste, a svaki od ova dva osnovna tipa mina može se podijeliti na forme.



Slika 8. *Stigmella tityrella*, serpentinasta mina
Figure 8 *Stigmella tityrella*, serpentine mine



Slika 9. *Parectopa robiniella*, zvjezdasta mina
Figure 9 *Parectopa robiniella*, star mine

1. **Linearna mina** (ophionom) (Slika 6.) nastaje kada se ličinka kreće u samo jednom smjeru i to prema naprijed. Primjer ovakve mine je *Lyonetia clerckella* L. i vrste roda *Stigmella*.
- a/ *Spiralna mina* (heliconom) (Slika 7.) kod koje ličinka, pogotovo u prvim larvalnim stadijima, stvara minu koja se spiralno okreće oko prethodno napravljenog dijela pa se mina stvara na vrlo maloj površini lista, npr. *Stigmella prunetorum* Stainton.



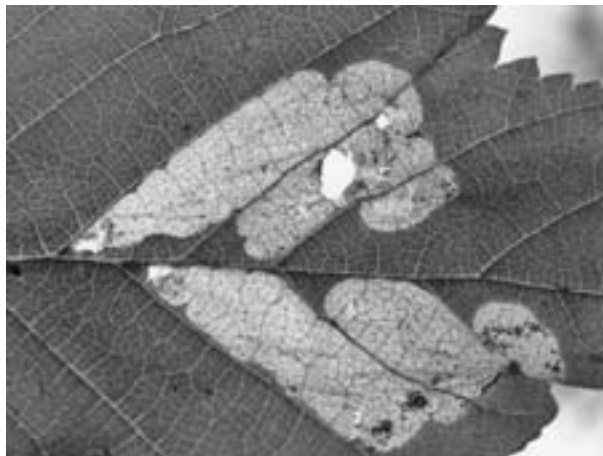
Slika 10. *Fenusa dornhii*, okruglasta mina
Figure 10 *Fenusa dornhii*, blotch mine



Slika 11. *Phyllonorycter robiniella*, mjehurasta mina
Figure 11 *Fenusa dornhii*, blotch mine

- b/ *Serpentinasta mina* (visceronom) (Slika 8.) kod koje ličinka stvara linerani, serpentinasti hodnik. Ličinka izbjegava prelazak glavnih žila lista, koje su joj zbog svoje tvrdoće nepalatibilne, pa stvara serpentinastu minu što joj omogućava veću dužinu na malom prostoru npr. *Simplimorpha promissa* Staudinger, *Stigmella tityrella* Stainton
- c/ *Zvezdasta mina* (asteronom) (Slika 9.) kod koje se od glavnog, linearnog dijela mine zvjezdasto granaju dodatni hodnici npr. *Parectopa robiniella*, vrste roda *Phytomyza*.

2. **Okruglasta mina** (stigmatonom) (Slika 10.) nastaje kada ličinka izjeda tkivo lista nepravilno, u svim smjerovima. Kao i kod linearne mine i ova se vrsta mine dijeli na različite forme. Mogu biti gornjo ili donjopovršinske. Najprimitivniji oblik ovog tipa mine je potpuno nepravilnog oblika kod kojeg ličinka izjeda tkivo u svim smjerovima. Kao primjer se mogu navesti mineri iz reda Coleoptera i Hymenoptera.
- a/ *Mjehurasta mina* (physonom) (Slika 11.) ima oblik mjehura ili žulja sa nagnutom epidermom. Do ovakve pojave dolazi kada iz tkiva koje je pojela ličinka dolazi do isparavanja vodene pare koja se zadržava u mini i nadiže sloj epiderme npr. *Phyllonorycter robiniella*.
- b/ *Šatorasta mina* (ptychonom) (Slika 12.) nastaje kada se epiderma jedne strane lista skupi i povuče za sobom drugu stranu lista pa nastaje konkavna mina tj. iznad epiderme se uzdiže dio mine kao šator. Ova mina je karakteristična za vrste porodica Gracillariidae i to roda *Phyllonorycter*. Kod većine vrsta ovog roda ličinka prvih larvalnih stadija stvara nepravilnu lineranu do okruglastu, epidermalnu minu. Nakon presvlačenja i mijenjanja usnog aparata ličinka počinje konzumirati parenhim i produbljuje minu. Vanjske stijenke epidermalnih stanica su jedino ostale od prvobine epidermalne mine. Ličinka provlači svilene niti, koje koristi i kod kukuljenja, preko nekadašnje epidermalne mine. Kod sušenja se svilene niti napnu i uzrokuju sakupljanje vanjskog dijela epiderme iznad mine, na onim mjestima na mini koja se nalazi iznad svilenih niti nastaju „bore“. Kod nekih vrsta tih bora nema, kod nekih su jedva vidljive, a kod nekih su naglašene. Po obliku tih bora i njihovom broju mogu se determinirati neke vrste lisnih minera kada se npr. više vrsta istoga roda nalazi na istom domaćinu npr. na johi (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.). Ova vrsta mina javlja se samo



Slika 12. *Phyllonorycter roboris*, šatorasta mina
Figure 12 *Phyllonorycter roboris*, tentiform mine



Slika 13. *Acrocercops brongniardella*, linearno okruglasta mina
Figure 13 *Acrocercops brongniardella*, linear-blotch mine

kod onih vrsta koje izlučuju svilu, a to su uglavnom vrste porodice Gracilariidae reda Lepidoptera. Ne nalaze se nikada kod redova Diptera, Hymenoptera i Coleoptera.

Između ove dvije osnovne forme okruglastih mina postoji i nekoliko varijacija, odnosno, kombinacija izgleda mine pa jedna ličinka iste vrste može tijekom svog života stvarati minu različitog oblika. To je:

c/ *linearno okruglasta mina* (ophistigmatonom) (Slika 13.) nastaje kombinacijom linearne i okruglaste mine npr. *Acrocercops brongniardella* Fabricius.

Neke se mine ne mogu svrstati u navedenu podjelu, posebno ne mine na biljkama jednosupnicama i četinjačama koje imaju uske listove jer kod takvih listova ličinka konzumira skoro cijelu površinu lista. Mine ovakvog tipa nazivaju se pantonom.

Uzročnici mina

Minerima se smatraju samo one vrste kukaca čije ličinke žive u unutrašnjosti biljnog organa, najčešće lista. Među kukcima se mogu naći i vrste čija imaga, a to su najčešće predstavnici reda Coleoptera, svojim žderanjem stvaraju oštećenja slična minama, ali ako se detaljnije pogledaju sve karakteristike koji definiraju minu, onda se takva oštećenja ne smatraju minama. Prema dosadašnjim istraživanjima samo ličinke kukaca pripadnika četiri reda stvaraju mine. To su vrste redova Lepidoptera, Coleoptera, Diptera i Hymenoptera pa se i prema redu kojem pripada uzročnik mine one mogu podijeliti na lepidopteronome, dipteronomone, hymenopteronome i coleopteronome. Ličinke, kukuljice i imaga ovih kukaca se razlikuju kao i oblik mine koje stvaraju pa se prema svim tim dijagonističkim karakteristikama može determinirati vrsta. Samo je u nekim slučajevima, kao kod nekih vrsta roda *Phyllo-norycter* na hrastovima za determinaciju vrste potreban imago (Hering 1951).

Vrste reda Diptera (Agromyzidae) dominiraju na jednogodišnjim biljkama, a vrste reda Lepidoptera na višegodišnjim biljkama (Hespenheide 1991; Askew i Shaw 1979a).

Budući da je podjela mina prema uzročnicima koji pripadaju različitim redovima osnovna tj. prva dijagnostička karakteristika kod determinacije vrste potrebno je najprije objasniti osnovne karakteristike minera pripadnika različitih redova.

Red Lepidoptera

Ličinka reda Lepidoptera naziva se gusjenica i ona, kod onih vrsta koje žive kao mineri, stvara minu. One imaju hitiniziranu i tamnu glavenu čahuru i to ih razlikuje od ličinki reda Diptera. Na glavi se nalaze: usni aparat, sićušne antene i male oči čiji broj varira, a najčešće ih ima 5 ili 6 koje su raspoređene u luku. Vrste rodova *Eriocrania* i *Nepticula* imaju samo jedno oko. S gornje strane prvog (ponekad i drugog) segmenta nalaze se hitinizirane pločice. Kod određenih vrsta ove pločice imaju dijagnostički značaj. Na prva tri prsna segmenta gusjenica ima parove nogu, nekoliko pari abdominalnih nogu najčešće od 6 do 9 segmenta i na 13 segmentu nožice za guranje. Prisustvo nogu na ostalim abdominalnim segmentima je bitna dijagnostička karakteristika jer znači da se radi o ličinkama reda Hymenoptera. Kod velikog broja vrsta lisnih minera gusjenice nemaju nogu. Gusjenice se tijekom svog života u mini presvlače nekoliko puta. Taj broj se razlikuje od vrste do vrste, a najčešće 4 ili 5 puta. Nakon presvlačenja se kod većine vrsta reda Lepidoptera primjećuju razlike u načinu stvaranja mine i ishrani. Prvi larvalni stadiji (L1 i L2) najčešće stvaraju lineranu minu, a nakon presvlačenja L3 i L4 počinju naglo mijenjati smjer i širiti minu i stvarati vrečaste, okruglaste ili šatoraste mine. Gusjenica se u prvim larvalnim stadijima hrani samo tekućim sadržajem stanica (plazmofagni tip), a nakon prelaska u više larvalne stadije počinje se hraniti parenhimom lista (histofagni tip).

Nakon zadnjeg presvlačenja ličinka se kukulji. Zadnji kraj kukuljice (kremaster) ima značajnu dijagnostičku funkciju, na njemu se nalaze kukice i karakteristično oblikovane hitinizirane strukture koje pomažu kod determinacije vrste (Gregor i Patočka 2001; Patočka i Turčani 2005)

Kukuljica je najčešće gola u mini, kod nekih vrsta je u kokonu od svilenih niti, (npr. *Phyllonorycter platani*, *P. robiniella*), a kod nekih vrsta gusjenica zadnjeg larvalnog stadija kukuljica ispada iz mine i kukulji se u tlu (*Parectopa robiniella*, *Tischeria decidua*). Kod reda Lepidoptera nalazi se najveća raznolikost mina, jer su zastupljeni su skoro svi opisani oblici.

Postoje određene dijagnostičke karakteristike prema kojima se može odrediti da li je minu stvorila gusjenica iz reda Lepidoptera što olakšava determinaciju. To su:

Epidermalne mine rade samo gusjenice Lepidoptera (rod *Phyllocnistis*). Kod drugih redova neke mine počinju kao epidermalne mine, ali se vrlo brzo šire i pretvaraju u dublje mine koje uključuju i mezofil lista.

Sve mine u kojima nema ekskremenata napravile su gusjenice Lepidoptera.

Prisustvo svilenih niti u mini tijekom larvalnih stadija upućuje da se radi o gusjenicama Lepidoptera i mogu se naći skoro u svim stadijima prije kukuljenja.

Linearne mine kod kojih su ekskrementi u kontinuiranoj centralnoj liniji napravile su gusjenice Lepidoptera, kod linearnih mina reda Diptera ekskrementi su odloženi uz oba ruba mine tj. u dvije linije u isprekidanom nizu. Dvostruki niz ekskremenata je vrlo rijedak za red Lepidoptera.

Mine u iglicama četinjača rade isključivo vrste reda Lepidoptera.

Ukoliko ličinka ima hitiniziranu glavenu čahuru, više od jednog para abdominalnih nogu s hitiniziranim kukicama, ukoliko ima dva para pigmentiranih očiju na glavi onda se radi o mini vrste reda Lepidoptera.

Red Diptera

Postoje neke dijagnostičke karakteristike prema kojima se može odmah odrediti da li je mina na listu stvorila ličinka iz reda Diptera. To su:

Ukoliko se ekskrementi nalaze u dva paralelna reda u linearnoj mini i odloženi su u obliku isprekidane crte onda je uzročnik mine ličinka reda Diptera.

Linearne mine koje se ne šire, osim na početku i na kraju, gdje se nalaze okruglasti otvori napravile su ličinke reda Diptera. Svilene niti su potpuno odsutne iz svih mina reda Diptera.

Ukoliko se u mini nalazi bačvasti kokon i ne nalaze se ostaci hitiniziranih glavenih čahura onda se radi o mini reda Diptera.

Red Hymenoptera

Ličinke vrsta reda Hymenoptera koje stvaraju mine pripadaju porodici Tenthredinidae. Osnovna razlika između gusjenica vrsta reda Lepidoptera je veći broj abodominalnih nogu (više od 5 pari). Glava ličinke je dobro razvijena i ima jedan par očiju. Imago uvijek odlaže jaje u tkivo lista. Kukuljenje se kod većine vrsta odvija izvan mine tj. u tlu pa ili ličinka zadnjeg larvalnog stadija odlazi sama u tlo, tamo stvara kokon u kojem se kukulji ili kao što je to slučaj kod vrsta roda *Heterarthrus* ličinka od gornje epiderme lista stvara okruglasti kokon koji pada na tlo i tu se odvija kukuljenje. Mine reda Hymenoptera dosta se lako razlikuju od onih Lepidoptera. Kod ovog reda nema epidermalnih mina ili mina samo s jedne strane lista (gornje ili donje), to su najčešće pune mine kod kojih ostaje samo gornja i donja epiderma.

Osnovne dijagnostičke karakteristike vrsta lisnih minera reda Hymenoptera su: Ukoliko se ostatak ljuške jaja nalazi na površini lista onda se ne radi o vrsti reda Hymenoptera. One uvijek odlažu jaja u tkivo lista.

Mine vrsta reda Hymenoptera počinju kao linearne mine, ali se vrlo brzo šire u okruglaste mine kod kojih ličinka konzumira cijeli parenhim lista pa ostaju samo gornja i donja epiderma (*Profenusa pygmaea* Klug, *Heterarthrus vagans* Fallen). U ovom redu nema niti jedne vrste koja stvara tipične linearne mine.

Ekskrementi se u mini nalaze nepravilno razasuti po cijeloj unutrašnjosti mine i niti jedna vrsta ovog reda ih ne odlaže u pravilnim linijama.

Mine vrsta reda Hymenoptera nikada ne sadrže svilene niti.

Ličinke s većim brojem abdominalnih nogu i samo jednim parom očiju na glavi pripadaju redu Hymenoptera. Na abdominalnim nogama nikada se ne nalaze hitinizirane kukice.

Red Coleoptera

Ličinke reda Coleoptera koje miniraju list nemaju noge. Kukuljenje se odvija ili u mini ili u tlu. Dosta je teško navesti osobite dijagnostičke karakteristike mine-
ra reda Coleoptera, a relativno mali broj vrsta koje provode životni ciklus u mini i dosta tipična oštećenja olakšavaju determinaciju. Najvažnije dijagnostičke karakteristike vrsta lisnih minera reda Coleoptera su:

Svilene niti se nikada ne nalaze u mini tijekom života ličinke.

Ekskrementi se nalaze razasuti u mini i nisu odloženi u pravilnim linijama.

Boja mina

Boja mine, zbog čega se i mina tako ističe na listu i vidljiv je svaki detalj njezinog oblika, nastaje zbog toga što su dijelovi tkiva lista izjedeni. Zrak ulazi u prazne dijelove tkiva lista i nastaje drugačija boja od one na ostatku, zdravom dijelu lista. Boja mine ovisi i o tome kojim se dijelom parenhima lista ličinka hrani. Ovisno o vrsti mine, bitne dijagnostičke karakteristike mine su kod nekih vrsta najbolje vidljive u protusvjetlu (kada se mina drži prema izvoru svjetla i svjetlo prolazi kroz nju), a kod nekih vrsta su najbolje vidljive kada svjetlo pada direktno na minu.

Kod nekih vrsta boju mine ne određuje samo vrsta lisnog tkiva koje je pojedeno nego i promjene u tkivu lista koje je ostalo, a to je degeneracija i promjena boje preostalog lisnog tkiva pod utjecajem izlučina ličinki. Postoji nekoliko tipova boje mine prema kojima se grubo može determinirati red kojem pripadaju mineri.

1. *Svijetlozelena boja mine* gledano u protusvjetlu, sivozelena boja gledano pod direktnim svjetlom je najčešća boja mine i nalazi se kod vrsta svih redova. Nastaje potpunim ili djelomičnim izjedanjem palisadnog parenhima koji se nalazi s gornje strane lista dok epiderma ostaje neoštećena. Zrak ulazi na mjesto izjedanog parenhima i mina poprima sivozelenu boju u direktnom svjetlu odn. svjetlozelenu u protusvjetlu. Sličan izgled ima i mina kod koje je izjedan spužvasti parenhim s donje strane lista, a ostavljen palisadni parenhim s gornje strane lista. Ova boja mina vrlo je česta kod reda Diptera, a nalazi se i kod reda Lepidoptera i Coleoptera.
2. *Žučkasta boja mine* gledano u protusvjetlu i direktnom svjetlu nastaje kod unutarparenhimalnih mina. Ličinka izjeda sloj parenhima, ali sloj koji se drži uz epidermu ostaje netaknut. U većini slučajeva taj sloj parenhima se ipak ošteti i promijeni boju koja postaje svjetlija i blijeđa. To daje žučkastu boju mine, a česta je kod reda Diptera, roda *Phytomyza*.
3. *Tamnozeleno boja mine* tj. tamnija boja mine od okolne površine lista nastaje zbog popunavanja mine granulama otpadnog materijala. Ličinke lisnih minera ne probavljaju klorofil nego ga izbacuju iz organizma u tamni-

joj boji. Kod onih vrsta lisnih minera kod kojih ekskrementi popunjavaju cijeli prostor mine, mina zbog tamnozelenih ekskremenata ima tamniji oblik od okolne površine lista. To je vidljivo kod nekih vrsta reda Diptera u linearnim minama, posebno u minama prve proljetne generacije. Tamnoz zelna boja karakteristična je za tek nastale mine, one kasnije poprimaju sivu do bijelu boju jer zrak počinje ulaziti u minu.

4. *Bijela do žućkastobijela boja mine* u direktnom i protusvjetlu nastaje kod pune mine tj. kod one kod koje je izjeden cijeli parenhim lista i ostale su samo gornja i donja epiderma. Boju mine određuje boja epiderme, ukoliko je ona prozirna mina je bijela, ukoliko je žućkasta takvu boju poprima i cijela mina. Ovakve mine nalaze se kod minera reda Coleoptera i Hymenoptera.
5. *Srebrnobijela boja mine* u direktnom svjetlu (u protusvjetlu mina je jedva vidljiva) nastaje kod epidermalnih mina tj. kada se ličinka hrani u stanica epiderme i zrak je ušao u taj prostor. Vrlo tanka stijenka koja se sastoji samo od vanjskih stijenki stanica epiderme stvara karakterističnu boju mine. Epidermalni mineri (npr. *Phyllonocnistis* vrste i prvi larvalni stadiji porodice Gracillariidae) se mogu prepoznati po ovoj boji mine. Dok većina vrsta porodice Gracillariidae u kasnijim larvalnim stadijima mijenja način ishrane i počinje stvarati drugačiji tip mine (vrečaste, šatoraste ili pjegaste) neke vrste cijeli larvalni stadij provode u epidermalnoj mini i njezina boja postaje sve upadljivija. Tako vrsta *Acrocercops brongniardella* Fabricius stvara veliku epidermalnu, srebrnobijelu minu preko cijele površine lista.
6. *Zelenobijela prošaranost (pjegavost) mine* je česta boja kod vrsta roda *Phyllonorycter*, ali je ta boja uočljiva s gornje strane mine. Ovakva prošaranost nastaje kada ličinka ne konzumira sav parenhim ispod epiderme lista nego samo izjeda rupe koje kroz najgornje slojeve parenhima dolaze do epiderme. Te rupe su svjetlije i bijele između zelenog sloja parenhima pa mina izgleda šarena. Jednostavnije rečeno, ličinka se hrani u središnjim dijelovima tkiva lista, ali izgriza kratke kanale prema gornjoj epidermi koji izgledaju svjetliji od ostatka mine. Ovakva boja gornje strane mine pomaže pri otkrivanju minera na listu, jer je mina u prvim larvalnim stadijima vidljiva samo s donje strane lista, a u kasnijim larvalnim stadijima ličinka histofagnog tipa izgriza ovakve rupe prema epidermi s gornje strane lista i nastaju karakteristične zelenobijele pjege. Ukoliko se ove pjege primjete s gornje strane lista, sigurno je da će se s donje strane naći mina, vjerojatno roda *Phyllonorycter*.
7. *Crvenosmeđa boja mine* nastaje zbog prirodne boje epiderme, a karakteristična je za mine na rodu *Alnus*. Nakon što ličinka pojede parenhim ističe se boja epiderme, a ona je crvenosmeđe boje. Ovakvu boju ima i mina vrste *Tischeria dodonea*, a ta je boja važna dijagnostička karakteristika jer se po njoj razlikuje od ostalih vrsta istoga roda.

8. *Smeđa i crna boja mine* nastaje kod mina na rodu *Salix i Populus* kod kojih je tamnjenje lišća uobičajena pojava (npr. lišće pri izradi herbarija potamni). Kod ovog primjera vidljivo je da boja mine (kao i kod crvenosmedih mina na rodu *Alnus*) ovisi ne samo o vrsti lisnog minera nego i o biljci domaćinu.

Ekskrementi u mini i njihov dijagnostički značaj

Samo manji dio konzumirane hrane ličinka koristi za procese u svom tijelu, većinu izbacuje van u obliku ekskremenata. Ličinka se cijelog života hrani, osim kada se presvlači, pa zbog toga u mini postoji kontinuirani niz ekskremenata. Tragovi ekskremenata koje ličinka ostavlja u mini jedna je od bitnih karakteristika za determinaciju vrste minera.

Kod lisnih minera postoje dva načina odlaganja ekskremenata:

1. izbacivanje ekskremenata iz mine što rade samo ličinke reda Lepidoptera (npr. rod *Tischeria*). Ličinka stvara otvor na mini kroz koji gurne abdomen, izbacuje ekskreme i vraća se u minu.
2. ostavljanje ekskremenata u mini što radi većina ličinki svih redova

Izgled i konzistencija ekskrementa razlikuje se prema načinu na koji se ličinka hrani. Prema načinu ishrane stanicama parenhima u listu razlikuju se dva tipa ličinki – ličinke plazmofagnog i histofagnog tipa.

Ličinke plazmofagnog tipa uglavnom žive u sloju epidermalnih stanica i hrane se njihovim tekućim sadržajem pa su ekskrementi jedva vidljivi i nekonzistentni.

Ličinke histofagnog tipa žive u sloju parenhimalnih stanica, više se ne hrane samo sokovima nego i krutim staničnim dijelovima pa su ekskrementi kruti i vidljivi.

Većina vrsta lisnih minera ostavlja ekskreme u mini. One vrste koje stvaraju epidermalne mine i koje cijelog života pripadaju plazmofagnom tipu ličinke ne ostavljaju trag ekskremenata jer se hrane lako probavljivim staničnim sokovima. Kod vrsta roda *Phyllonorycter* ličinke ranih larvalnih stadija su plazmofagne, pa se u ranim minama može naći glavena čahura i samo jedno zrno ekskremenata, koje je izbacila gusjenica prije presvlačenja na kraju plazmofagne faze. Kasniji larvalni stadiji su histofagni.

Kod ličinki histofagnog tipa ekskrementi su vidljivi i odloženi u karakterističnim formacijama. Već se pri prvom pogledu na minu po načinu odlaganja ekskremenata može odrediti da li se radi o minerima reda Lepidoptera ili Diptera. Ovo je pogotovo dobro uočljivo u lineranim minama. Gusjenica reda Lepidoptera se hrani ležeći na leđima odn. dorzalno ili ventralno u odnosu na epidermu. Analni otvor se tada nalazi u centru mine pa se i linija ekskremenata nalazi u centralnoj liniji u mini.

Ličinka reda Diptera se ponaša drugačije. Ustroj njezinog usnog aparata zahtijeva da ličinka leži bočno dok se hrani tj. ili lijevo ili desno u odnosu na epidermu pa leži koso u mini. Zbog toga ekskreme odlaže uz lijevu i desnu stranu mine naizmjenice. Zbog toga se linija ekskremenata nalazi u dva isprekidana reda.

Vrste reda Lepidoptera vrlo rijetko odlažu ekskreme u dvije paralelne linije. Važna dijagnostička karakteristika je i da li su ekskrementi odloženi u linijama ili prugama. Linije ekskremenata imaju posebnu dijagnostičku važnost u linearnim minama, pogotovo kod vrsta koje miniraju iste domaćine.

Vrste koje stvaraju okruglaste, mjehuraste i šatoraste mine također odlažu ekskreme na karakterističan način. Neke vrste odlažu ekskreme na hrpice u određenom dijelu mine (dosta veliki broj vrsta roda *Phyllonorycter*). Vrste roda *Eriocrania* odlažu ekskreme u karakterističnim nitastim nakupinama.

Kod nekih vrsta redova Lepidoptera i Coleoptera ličinke od ekskremenata, koje sakupljaju na hrpu, stvaraju mjesto za odmor i kukuljenje. Neke vrste sve ekskreme povežu zajedno svilenim nitima i time stvaraju kokon u kojem se kukulji. Ovakva nakupina dobro se vidi kao tamna mrlja kada se mina gleda u protusvjetlu.

Izgled i konzistencija ekskremenata može se razlikovati i između dvije generacije iste vrste. Ličinke prve generacije imaju na raspolaganju bolju hranu s manje neprobavljivih tvari pa linija ili zrna ekskremenata mogu biti tanji, a ličinke druge generacije moraju konzumirati tvrđu, teže probavljivu hranu pa je linija ekskremenata deblja, a zrnca krupnija.

Posljednji ekskrementi prije kukuljenja razlikuju se od prijašnjih ekskremenata. Oni su krupniji jer ličinka potpuno isprazni cijeli probavni sustav i Malpigijeve cijevi. Kod vrsta reda Diptera koje se kukulje u mini ovi zadnji ekskrementi služe za pričvršćenje kukuljice u mini.

Ishrana lisnih minera

Endofagni način života predstavlja specijalizaciju u načinu ishrane. Ličinke minera konzumiraju samo određene biljne tvari (npr. kod plazmofagnog i histofagnog tipa ličinke) i te su ličinke znatno selektivnije u odabiru hrane u odnosu na ličinke drugih vrsta kukaca koje se slobodno hrane i konzumiraju cijeli list ili druge biljne dijelove. Ta specijalizacija se može sagledati sa tri aspekta: prvo kojim se biljnim tkivom hrani, drugo na kojim biljnim organima i treće na kojoj biljnoj vrsti stvaraju mine. Većina minera je usko specijalizirana prema načinu ishrane i cijeli razvojni ciklus hrani se samo na jednom listu na kojem je ženka odložila jaje. Oni ne mogu mijenjati biljku na kojoj se hrane.

Odabir biljnog tkiva

Mjesto gdje ličinka stvara minu ovisi o mjestu ovipozicije odn. ženka je odgovorna za odabir hrane za buduću ličinku. Lisni mineri su vrlo specijalizirani u odabiru hrane. Neke vrste su specijalizirane do te mjere da se hrane samo u određenom tipu epidermalnih stanica. Kod nekih vrsta, ukoliko ženka odloži jaje na pogrešnu stranu lista, ličinka ugiba jer se ne može hraniti u tom tipu stanica. Ako ženka vrste *Phyllonorycter emberizaepenella* Bche. odloži jaja s gornje strane lista vrsta iz roda *Lonicera* i *Symphoricarpos* (mine se inače razvijaju s donje strane li-

sta) razvijaju se mine netipičnog oblika u kojima ličinka ugiba prije nego što uspije stvoriti parenhimalnu minu (Hering 1951). Kod drugih vrsta je pak svejedno da li se mine razvijaju s gornje ili donje strane lista odn. događa se i da se kod prevelike gustoće mina na jednom listu ženka počne odlagati jaja s gornje strane lista i ličinka se uspješno razvija (npr. kod vrste *Phyllonorycter platani*). Za rod *Phyllonorycter* je karakteristična dosljednost da mine stvaraju samo s određene strane lista i to je jedna od bitnih dijagnostičkih značajki. Transformacija iz epidermalne u parenhimalnu minu prilično je česta pojava kod velikog broja vrsta lisnih minera i to uvijek nakon određenog larvalnog stadija. To znači da nakon presvlačenja i prelaska u novi larvalni stadij slijedi promjena morfoloških obilježja (glave, usnog aparata, probavnog sustava, oblika tijela) i promjena vrste hrane, od biljnih sokova do krute hrane parenhima lista. Ta promjena od epidermalne na parenhimalnu ishranu karakteristična je za porodicu Gracillariidae reda Lepidoptera i za neke vrste porodice Agromyzidae reda Diptera. Ovakvih promjena nema kod vrsta koje stvaraju pune mine tj. hrane se cijelim tkivom lista i kod kojih ostaju samo gornja i donja epiderma (mineri porodice Tenthredinidae reda Hymenoptera, Eriocraniidae reda Lepidoptera). Evolucijski se smatra da su takve vrste primitivnije od onih usko specijaliziranih koje miniraju samo s određene strane lista (Hering 1951). Ista vrsta lisnog minera će uvijek odabrati isti biljni organ na kojem će stvoriti minu. Već je ranije spomenuta definicija da se mine mogu nalaziti samo na onim biljnim dijelovima koji sadrže parenhimsko tkivo s klorofilom. Većina poznatih vrsta lisnih minera žive u listu i to u plojci lista, a postoji manji broj vrsta koje žive u peteljci lista ili npr. u krilcima plodova javora (*Ectoedemia louisella* Sircom).

Odabir biljke domaćina

Za potpuni razvoj generacije lisnim minerima je potrebna biljka domaćin, a poznavanje te biljke domaćina bitan je preduvjet za determinaciju vrste i poznavanje biologije minera. Poznavajući biljku domaćina i oblik i položaj mine u velikom broju slučajeva se može determinirati vrsta lisnog minera. Zbog toga je determinacija vrste biljke domaćina jedan od najvažnijih dijagnostičkih karakteristika kod određivanja vrste lisnog minera.

Prema načinu ishrane kukci se mogu podijeliti na monofagne, oligofagne i polifagne. Monofagni kukci se hrane samo s jednom vrstom biljke domaćina, oligofagni se hrane s nekoliko vrsta, a polifagni s više vrsta iz različitih biljnih porodica.

Svi ovi načini ishrane zastupljeni su kod lisnih minera, ali je podjela detaljnije razrađena zbog uske specijalizacije u prehrani većine vrsta (Hering 1951). U svim navedenim kategorijama mogu se naći predstavnici lisnih minera što govori o velikoj varijaciji u specijalizaciji u vrsti hrane unutar ove grupe kukaca minera.

Monofagija - kukac se hrani jednom biljnom vrstom ili vrstama iz jednoga roda, a dijeli se na prvostupanjsku, drugostupanjsku i trećestupanjsku.

Monofagija (prvi stupanj) - miner se hrani samo jednom biljnom vrstom. To su npr. *Stigmella speciosa* kojem je domaćin isključivo *Acer pseudoplatanus* L.,

Phyllonorycter platanoidella Joannis na *Acer platanoides* L., *Phyllonorycter monspessulanella* Fuchs na *Acer monspessulanum* L..

Monofagija (drugi stupanj) - miner se hrani samo sa vrstama jedne sekcije unutar biljnog roda, ali unutar toga živi na nekoliko vrsta. Primjer ove monofagije su vrste *Phyllonorycter harisella* L. koji stvara mine samo na vrstama taksonomske grupe *Q. robur*, a *Phyllonorycter parisiella* Wocke samo na vrstama taksonomske grupe *Q. pubescens* (Gregor i Patočka 2001).

Monofagija (treći stupanj) - ovo se još naziva i generička monofagija jer se miner hrani svim vrstama jednoga roda. Primjeri generičke monofagije su *Phyllonorycter platani* koji se hrani na svim vrstama roda *Platanus* i *Phyllonorycter issikii* Kumata kojem su domaćini vrste roda *Tilia*.

Oliofagija - kukac se hrani vrstama iz nekoliko srodnih biljnih rodova, a dijeli se na prvostupanjsku, drugostupanjsku i trećestupanjsku.

Oliofagija (prvi stupanj) – sve vrste kojima se miner hrani pripadaju istoj biljnoj porodici. Primjeri oligofagije prvog stupnja su mineri *Tischeria ekebladella*, *Tischeria dodonea* Stainton i *Tischeria decidua* Wocke koji se hrane na vrstama iz rodova *Quercus* i *Castanea* (porodica Fagaceae), *Phyllonorycter oxyacanthae* Frey na vrstama iz porodice Rosaceae (*Crataegus*, *Pyrus*) i *Gracillaria syringella* Fabr. na vrstama iz porodice Oleaceae (*Ligustrum*, *Fraxinus*, *Syringa*).

Oliofagija (drugi stupanj) - sve vrste biljaka na kojima se miner hrani pripadaju različitim, ali srodnim biljnim porodicama istog reda. Primjer drugostupanjske oligofagije je *Phyllonorycter tristrigella* Haworth koji kao domaćine ima vrste iz rodova *Ulmus* (porodica Ulmaceae) i *Alnus* (porodica Betulaceae). *Phyllonorycter messaniella* Zeller stvara mine na vrstama iz rodova *Quercus* i *Fagus* (porodica Fagaceae) i *Carpinus* (porodica Betulaceae) (Gregor i Patočka 2001).

Oliofagija (treći stupanj) - svi vrste na kojima se kukac hrani pripadaju različitim, ali srodnim redovima

Polifagija - kukac se hrani vrstama koje pripadaju različitim redovima, a dijeli se na prvostupanjsku i drugostupanjsku.

Polifagija (prvi stupanj) - kukac se hrani biljnim vrstama koji pripadaju različitim redovima, ali istom razredu. Primjer prvostupanjske polifagije je vrsta *Lyonetia clerkella* koja stvara mine na velikom broju vrsta porodice Rosaceae (red Rosales) i na vrstama roda *Betula* (red Fagales).

Polifagija (drugi stupanj) - kukac se hrani biljnim vrstama koje pripadaju različitim razredima.

Pantofagija - polifagija koja se širi na različita koljena i potkoljena biljnog carstva.

Ksenofagija - ovaj tip ishrane ne odnosi se na normalno hranjenje nego slučajeve kada kukac zbog nedostatka hrane ili prenapučenosti lista napada neuobičajenu biljku domaćina. U primjer ksenofagije mogao bi se svrstati kestenov moljac miner *Cameraria ohridella* koji, vjerojatno zbog nedostatka hrane, može stvoriti mine i na vrsti *Acer platanoides*.

ZAKLJUČAK

CONCLUSION

Lisni mineri su fitofagni kukci koji cijeli svoj životni ciklus provode u vrlo ograničenom prostoru, unutar tkiva lista. Svojom ishranom njihove ličinke stvaraju mine, vrlo karakteristične oblike prema čijim oblicima je moguća determinacija vrste. Način života u mini predstavlja visoki stupanj specijalizacije ličinki lisnih minera. Bitne dijagnostičke karakteristike za determinaciju vrste lisnog minera su biljka domaćin, oblik mine, položaj mine na listu, način odlaganja ekskremenata u mini, kukuljica i imago. Oblik mine je usko vezan uz određene rodove, porodice i redove lisnih minera. Lisni mineri su vrlo specijalizirani i prema načinu ishrane, a specijalizacija se može sagledati sa tri aspekta: kojim se biljnim tkivom hrane, na kojim biljnim organima i na kojoj biljnoj vrsti stvaraju mine.

LITERATURA

REFERENCES

- Askew, R. R.; Shaw, M. R. 1979a. Mortality factors affecting the leaf-mining stages of *Phyllo-norycter* (Lepidoptera, Gracillariidae) on oak and birch 1. Analysis of the mortality factors. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 67:31-49.
- Denffer, D., Zeigler H. 1988. Botanika. Morfologija i fiziologija. Školska knjiga, Zagreb, 183-186.
- Gregor, F., Patočka J. 2001. Die Puppen der mitteleuropäischen Lithocolletinae (Insecta: Lepidoptera: Gracillariidae). *Mitt. internat. entomol. Ver. Supplement VIII*. Frankfurt a. M.
- Hering, E. M. 1951. *Biology of the Leaf Miners*. Uitegeverij dr W. Junk Gravenhage.
- Hespenheide, H. A. 1991. Bionomics of leaf-mining insects. *Annu. Rev. Entomol.* 36: 535-560.
- Maček, J. 1999. Hiponomološka favna Slovenije. Slovenska akademija znanosti in umetnosti. Razred za naravoslovne vede. Dela 37, Ljubljana.
- Patočka, J., Turčani, M. 2005. *Lepidoptera pupae. Central European Species*. Apollo Books.

SOME BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF LEAFMINERS –
DEFINITION, SHAPE AND CLASSIFICATION OF MINES

Summary

Leaf miners are a group of insects whose larvae have endophagous way of life – inside the leaf tissue. As a result of their feeding they leave behind very characteristic «footprint» - a mine. Mine is one of the main diagnostic characteristics during the identification of leaf miners. Mines can be classified according to the plant part on which they are found, horizontal and vertical position on leaf and shape of the mine. The shape of the mine is very characteristic for particular genera, families and orders of leaf miners. Leaf miners are very specialized in their choice of food, and this specialization can be considered from three different angles: which tissue of the plant is eaten, which organs of the plants are attacked and which species of plant is preferred.

Keywords: mine, diagnostic characteristic, Lepidoptera, Hymenoptera, Coleoptera, Diptera, choice of food