

GEA, FLORA ET FAUNA

Explosions demogràfiques de l'eruga peluda del suro, *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758), als boscos del Montnegre el 2019 i 2020: possibles causes, impactes i idoneïtat dels tractaments per combatre la plaga

Constantí Stefanescu*, Agnès Soldevila**, Cèsar Gutiérrez*, Ignasi Torre*, Andreu Ubach* & Marta Miralles***

* Grup de recerca BiBIO. Museu de Ciències Naturals de Granollers. c/Francesc Macià, 51. 08452 Granollers.

** Universitat de Girona. c/Maria Aurèlia Capmany i Farnés, 69. 17003 Girona.

*** Ajuntament de Sant Celoni. c/Bruc, 26. 08470 Sant Celoni.

Autor per a la correspondència: Constantí Stefanescu. A/e: canliro@gmail.com

Rebut: 03.11.2020; Acceptat: 30.11.2020; Publicat: 30.12.2020

Resum

Després d'anys sense afectacions severes, l'eruga peluda del suro, *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758), ha defoliat grans superfícies de suredes i alzinars al Montnegre entre 2018-2020. L'inici d'aquest episodi eruptiu podria estar relacionat amb un col·lapse de les poblacions de ratolins i musaranyes, que regulen les poblacions de la papallona quan aquestes es troben en baixes densitats. Un recull bibliogràfic posa de manifest l'existència d'un complex molt extens d'enemics naturals al voltant d'aquest lepidòpter, alguns dels quals actuen de forma dependent de la densitat i, previsiblement, retornaran les poblacions a nivells habituals en un període d'1-4 anys. A la zona afectada s'han detectat diverses espècies de parasitoides i l'escarabat *Calosoma sycophanta* (Linnaeus, 1758). A més, un seguiment en 10 localitats defoliades i en 10 localitats poc afectades el 2019 demostra que, en les zones eruptives, al voltant d'un 50 % de les postes de *L. dispar* van patir depredació, possiblement per part d'ocells. El maig de 2020, aproximadament 2500 ha de bosc es van tractar amb *Bacillus thuringiensis* (Berliner, 1915) var. *kurstaki* per combatre la plaga. Per avaluar l'efectivitat d'aquesta mesura es va dissenyar un seguiment que demostra que l'ús de l'insecticida no ha minimitzat els nivells de defoliació en relació a les zones no tractades. També s'ha constatat una recuperació molt important dels arbres, especialment dels suros, que un mes després del pic de l'afectació presentaven defoliacions de només un 15 %. A Catalunya, considerem que actualment no hi ha cap argument en favor d'utilitzar aquest mètode per combatre els episodis eruptius esporàdics de *L. dispar*.

Paraules clau: *Lymantria dispar*, Lepidoptera, depredadors, parasitoides, plaga forestal, *Quercus suber*, *Bacillus thuringiensis*, Catalunya.

Abstract

Population outbreaks of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758), in the forests of Montnegre in 2019 and 2020: possible causes, impacts and suitability of treatment aimed at combatting this pest

After years without significant damage, in 2018-2020 an outbreak of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758), defoliated large areas of cork oaks and holm oaks in the Montnegre mountains. The onset of this outbreak could be related to the collapse of mice and shrew populations that regulate the moth populations when they are at low densities. A literature search reveals the existence of a very extensive complex of natural enemies that prey on the gypsy moth, some of which provoke density-dependent mortality that predictably leads to a return to normal populations levels within a period of 1-4 years. Several species of parasitoids and the beetle *Calosoma sycophanta* (Linnaeus, 1758) have been detected in the study area. In addition, the monitoring of egg-clusters in 10 defoliated and 10 unaffected localities in 2019 showed that around 50 % of the egg masses suffered predation at the outbreak sites. In May 2020, approximately 2,500 ha of forest were treated with *Bacillus thuringiensis* (Berliner, 1915) var. *kurstaki* to combat the pest. To assess the effectiveness of this measure, we designed a systematic survey in 15 areas, whose results show that the use of this insecticide did not reduce defoliation when comparisons were made with untreated areas. Moreover, we noted that defoliated trees, especially cork oaks, recovered well and a month after the peak of the infestation showed defoliations of only 15 %. In Catalonia, we thus consider that there is currently no argument in favour of using this method to combat sporadic outbreaks of *L. dispar*.

Key words: *Lymantria dispar*, Lepidoptera, natural enemies, parasitoids, forest pest, *Quercus suber*, *Bacillus thuringiensis*, Catalonia.

Introducció

Lymantria dispar (Linnaeus, 1758) és un lepidòpter de la família Lymantriidae, conegut popularment a Catalunya com a eruga peluda del suro. Nativa d'Europa i Àsia (Savotikov *et al.*, 1995) i ben distribuïda per la península Ibèrica i Catalunya, es comporta com una espècie amb fases eruptives capaces de provocar defoliacions severes sobre una gran diversitat d'espècies arbòries. Els danys que origina són especialment pronunciats als Estats Units, on va ser introduïda accidentalment a partir d'una població europea el 1869 i on es comporta com una espècie invasora i en expansió (Montgomery & Wallner, 1988). A Europa també experimenta explosions demogràfiques importants, tant en les regions centrals com en la regió mediterrània (p. ex. Mcmanus & Csóka, 2007; Junta de Andalucía, 2013).

Durant el darrer segle a Catalunya s'han documentat diversos episodis de defoliació massiva provocats per *L. dispar*, sobretot en suredes de les serralades Litoral i Prelitoral i del Sistema Transversal (Blanch i Rissech & Masana i Ribes, 1992). Després de vàries dècades sense episodis notables, entre 2018-2020 s'han tornat a enregistrar defoliacions molt importants a les comarques de la Selva, el Maresme i el Vallès Oriental (Fig. 1). La defoliació va ser especialment important al massís del Montnegre, on el 2019 es va estimar en 1472,9 ha la massa forestal afectada (Tardà & Riera, 2020). Aquests episodis van causar una gran alarma social i preocupació entre els propietaris de les explotacions de suredes de la zona. Com a resposta a les defoliacions ocorregudes el 2018 i, especialment, el 2019, i en previsió de les afectacions que hi podria haver l'any següent, el Departament d'Agricultura, Ramaderia, Pesca i Alimentació de la Generalitat de Catalunya (DARP) va planificar un programa de control de les poblacions de *L. dispar* mitjançant el tractament amb *Bacillus thuringiensis* (Berliner, 1915) var. *kurstaki* (Btk). A la primavera de 2019 es va fer un tractament puntual en una finca del municipi de Tordera, però el maig de 2020 el tractament es va estendre a una extensa zona forestal del Montnegre d'aproximadament 2500 ha.

Tot i la gran preocupació social que han generat aquests episodis recents, la informació que disposem de l'ecologia d'aquesta espècie al nostre país és molt limitada. Aquest coneixement és, però, de gran importància de cara a implementar mesures per a controlar la plaga. Per pal·liar aquesta mancança, a partir d'una recerca bibliogràfica recent (Soldevila, 2020) s'ha sintetitzat la informació més rellevant sobre el complex d'enemics naturals de *L. dispar* i la manera com afecten la seva dinàmica poblacional. Així mateix, s'ha portat a terme recerca de camp per entendre millor quins són els efectes que produeixen aquests episodis eruptius sobre els boscos atacats.

Els objectius principals d'aquest treball són els següents:

- 1 Donar a conèixer la informació bàsica sobre la regulació de les poblacions que exerceixen els enemics naturals, particularment en relació amb la situació a Catalunya.
- 2 Valorar si les explosions demogràfiques recents al Montnegre podrien tenir l'origen en una disminució de les

poblacions de petits mamífers, ja que alguns autors han identificat aquesta com la causa més probable de les fases eruptives (Liebhold *et al.*, 2000).

- 3 Avaluar la depredació de què són objecte les postes, comprovant si en les àrees amb una major incidència de la plaga la resposta dels depredadors és més acusada (Higashiura, 1989).
- 4 Dissenyar i testar un mètode efectiu per quantificar la defoliació en aquesta zona que, alhora, permeti avaluar l'efectivitat dels tractaments que hi van tenir lloc.

L'article es tanca amb una discussió sobre la idoneïtat de les mesures preses fins ara.

Material i mètodes

Biologia de *L. dispar*

Lymantria dispar és una papallona univoltina, que hiverna en la fase d'ou. Els ous són postos durant l'estiu, agrupats en masses que contenen de mitjana entre 250 i 500 unitats (Tobin *et al.*, 2012). Aquestes masses es recobreixen amb pèls del final de l'abdomen de la femella per formar un embolcall protector (Villemant & Andreï-Ruiz, 1999). Les larves eclosionen a la primavera, des de finals de març i al llarg de l'abril en la majoria de localitats catalanes. Les erugues passen per sis estadis les femelles i per cinc els mascles. Cadascun dels estadis es prolonga una mitjana d'uns deu dies, de manera que tot el desenvolupament larvari s'allarga poc menys de dos mesos. La principal fase dispersiva de l'espècie la constitueixen les larves de primer estadi, que en néixer es desplacen al capdamunt dels arbres i es pengen d'un fil de seda que segreguen i que facilita que siguin arrossegades pel vent fins a 4-7 km (excepcionalment a distàncies superiors als 20 km), un fenomen que es coneix com a dispersió estratificada (Savotikov *et al.*, 1995; Tobin *et al.*, 2012). Un cop assolit el desenvolupament, normalment al mes de juny, les larves crisaliden en llocs protegits com esquerdes de l'escorça dels arbres, sota pedres i troncs, etc. Aquesta fase dura al voltant de deu o quinze dies. El cicle es completa quan els adults emergeixen de les crisàlides, amb un màxim a finals de juny i començaments de juliol. La longevitat dels adults és d'uns cinc dies, temps suficient per aparellar-se i, les femelles, fer la posta. Les femelles tenen una mida més gran que els mascles i a Europa occidental i a Nord d'Amèrica són incapaces de volar (Keena *et al.*, 2008). Per a l'aparellament emeten una feromona sexual que atrau als mascles (Tobin *et al.*, 2012). Després de copular, fan la posta normalment a <1 m de l'exúvia de la crisàlide.

L'eruga peluda del suro és una espècie molt polífaga, que pot utilitzar com a plantes nutrícies més de 300 espècies d'arbres caducifolis i coníferes (Tobin & Liebhold, 2011). Les preferències varien depenent de la situació geogràfica de les poblacions (Mcmanus & Csóka, 2007). A l'est de Amèrica del Nord, per exemple, prefereix roures (*Quercus alba* L. i *Q. prinus* Willd.), i en canvi a l'oest ataca diverses espècies de pollancre (*Populus* sp.). A la regió mediterrània menja preferentment suro (*Q. suber* L.) i alzina (*Q. ilex* L.).



Figura 1. Episodis eruptius de la població de *Lymantria dispar* als boscos del Montnegre. a) Agrupació d'erugues a punt de crisalidar en alzinar defoliat (Olzinelles, Sant Celoni, 31/05/2020); b) crisàlides i postes sobre tronc d'alzina surera (Olzinelles, Sant Celoni, 10/07/2019). Evolució de la recuperació de les fulles a la sureda de can Draper (Montnegre) l'estiu de 2019: c) 15/06/2019; d) 10/07/2019; e) 20/07/2019. Fotos de M. Miralles.

El paper dels petits mamífers en els cicles eruptius de *L. dispar* als boscos del Montnegre

Per testar si l'inici dels episodis eruptius al Montnegre podria estar relacionat amb una disminució de les poblacions dels petits mamífers, s'ha analitzat la dinàmica poblacional de ratolins i musaranyes en aquesta zona en la darrera dècada i s'ha comparat amb la d'altres parcs de la Xarxa de Parcs Naturals de la província de Barcelona. S'han utilitzat per a aquesta comparativa les dades que proporciona el projecte SEMICE (Seguiment dels petits mamífers comuns d'Espanya; <https://www.semice.org/>), que permet detectar les variacions poblacionals dels petits mamífers més comuns (sorícids i rosegadors de menys de 150 g de pes) a través d'estacions de seguiment mantingudes des del 2008 fins l'actualitat. Aquest és un seguiment bianual (primavera i tardor) que permet copsar les abundàncies en els períodes de màxima i mínima abundància de les dues espècies principals de petits mamífers (85% del total de captures: Torre *et al.*, 2020): el ratolí de bosc, *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758), i la musaranya vulgar, *Crocridura russula* (Herrmann, 1780). El monitoreig s'ha realitzat al voltant de nou territoris: serralada de Marina, massís del Garraf, serra de Collserola, serralada Litoral, Guílleries, Montesquiu, Sant Llorenç del Munt i l'Obac, massís del Montseny i serres del Montnegre i el Corredor. En concret, al Parc Natural de Montnegre i el Corredor hi ha quatre estacions de seguiment en els municipis de Dosrius, Vallgorguina, Sant Iscle de Vallalta i Santa Susanna.

En el seu conjunt, s'ha analitzat la informació recollida en 36 parcel·les i 24 campanyes de trampeig (2008-2019), amb un total de 864 observacions. Les tendències temporals s'han analitzat mitjançant el software TRIM (Pannekoek & van Strien, 2005), adequat per sèries temporals de recomptes amb observacions incompletes. Els valors imputats d'abundància obtinguts amb TRIM s'han utilitzat en models lineals generalitzats mixtes (GLMM, Bolker *et al.*, 2009) com a variables resposta (distribució Poisson), i amb els factors fixos «any» (2008-2019), «estació de l'any» (primavera-tardor), «parc» (Montnegre vs Altres), i les interaccions. La parcel·la s'ha introduït com a factor aleatori. Els models més versemblants han estat seleccionats en base a la seva parsimònia (AIC, Burnham & Anderson, 2004).

Depredació de postes en poblacions eruptives i no eruptives

Durant l'hivern de 2019-2020 es va quantificar la depredació de postes en un total de 20 localitats del Montnegre, la meitat de les quals en zones fortament afectades per defoliació l'estiu de 2019 i l'altra meitat en zones on l'afectació havia estat molt menor (Soldevila, 2020). Els comptatges de postes es van fer seguint dues metodologies que, en tots dos casos, mostrejaven un total de 100 m² i que s'apliquen regularment als Estats Units per estimar la densitat poblacional de l'espècie (Liebhold *et al.*, 1994): (a) al llarg de recorreguts de 50 m de llargada i 2 m d'amplada; i (b) en parcel·les circulars de radi fix de 5,67 m. En cadascuna de les 20 localitats es va estimar el nombre de postes de forma independent amb les dues metodologies, seleccionant per a cada estima un lloc escollit a l'atzar. A part d'estimar el nombre de postes/100

m² en cada localitat, durant els comptatges es van enregistrar també les postes situades a <2 m d'alçada que presentaven signes evidents de depredació (manca d'una part substancial de la pròpia posta). Les postes situades a més alçada (p. ex. en branques superiors dels arbres) es van comptabilitzar amb ajuda de binocles però no va ser possible distingir si presentaven o no signes de depredació. Les dades obtingudes amb els dos mètodes de cens s'han tractat conjuntament, de manera que es disposa de 20 estimes de postes depredades i postes no depredades a <2 m, tant en les zones fortament afectades com en les poc afectades. Amb aquestes dades es va testar si la incidència de la depredació diferia segons la zona en funció del grau d'afectació per la plaga. Es va utilitzar un t-test per a mostres aparellades, comparant si el nombre de postes que presentaven signes de depredació diferia del nombre de postes senceres (aparellades per localitat). Aquest test es va aplicar per separat tant per al grup de localitats en zones fortament afectades com per al grup en zones poc afectades.

Seguiment de la defoliació i recuperació de boscos al Montnegre-Corredor al 2020

Es van seleccionar un total de 15 localitats per fer-hi un seguiment de l'evolució de la defoliació del bosc a causa de la plaga, i de la posterior recuperació (Fig. 2, Taula 1). D'aquestes localitats, vuit havien quedat excloses del tractament amb insecticida per correspondre a àrees de cria de rapinyaires dins del Parc, pertànyer a propietaris que no volien que es tractés dins la seva finca, o estar molt pròximes a nuclis habitats.

En cada localitat es van escollir a l'atzar un total de 25 arbres (excepte en una zona on, per error, se'n van escollir 24), que es van visitar en un total de cinc ocasions entre el 29 de maig i el 21 de juliol de 2020. Les visites es van espaiar entre 7-10 dies, excepte la cinquena visita que es va fer 15 dies després de la quarta. En cada visita i localitat, la mateixa persona (CG) feia una avaluació del percentatge de defoliació de la capçada de cadascun dels 25 arbres seleccionats, aproximant fins a un 5 % de precisió en l'estima. La identitat dels 374 arbres estudiats va ser: *Quercus suber*: 189 (50,5 %) individus; *Q. ilex*: 136 (36,4 %); *Q. humilis*: 19 (5,1 %); *Pinus*

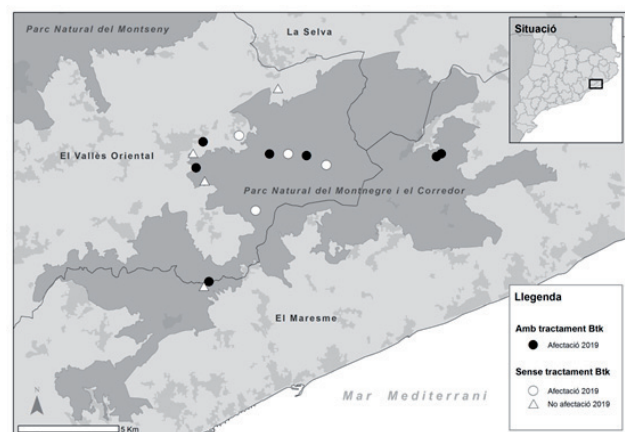


Figura 2. Situació de les localitats on es va fer l'estudi de defoliació el juny-juliol de 2020.

Taula 1. Localitats seleccionades als boscos del Montnegre-Corredor per a l'estudi de la defoliació causada per *Lymantria dispar* al 2020. Per a cada localitat s'indica: si la zona ja va ser o no afectada per defoliació severa el 2019; si es va tractar amb *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* al maig de 2020; quin va ser el percentatge de *Quercus ilex*, *Q. suber* i altres espècies d'arbres dins de la mostra de 25 arbres escollits a l'atzar; i quin va ser el percentatge de defoliació màxima i final (a principis de la tercera setmana de juliol) del conjunt d'arbres de cada localitat.

Localitat	Afectació 2019	Bkt 2020	% <i>Q. suber</i>	% <i>Q. ilex</i>	% altres	defol. max	defol. final
Sureda de can Draper	Si	Si	64	28	8	93,8	25,9
Can Pau Foguera	Si	No	88	4	8	71,1	10,2
Can Ponet	Si	No	76	20	4	62,2	14,7
Can Draper	No	No	80	16	4	57,0	12,2
Cal Batlle	Si	No	24	52	24	43,5	10,4
Sureda d'en Ramis	Si	Si	88	12	0	36,9	5,2
Suro del Gamarús	No	No	33,3	12,5	54,2	22,0	12,7
Coll Sacrés	Si	Si	88	8	4	15,8	15,5
Can Macià	No	No	32	28	40	9,8	8,5
Can Mascaró	Si	Si	8	80	12	87,2	43,1
Casanova d'en Pibernat	Si	Si	20	76	4	99,9	56,4
La Busiga	Si	Si	8	92	0	95,4	37,1
La Columberta	Si	No	44	52	4	64,7	24,7
Parada caçadors	Si	Si	52	24	24	21,8	14,1
Sota can Reixac	No	No	52	44	4	95,8	46,0

pinea L.: 22 (5,8 %); *Prunus avium* L.: 3 (0,8 %); *Castanea sativa* Mill.: 2 (0,5 %); *Alnus glutinosa* L.: 2 (0,5 %); *Arbutus unedo* L.: 1 (0,3 %). Aquestes proporcions representen de forma aproximada l'estructura dels boscos estudiats en quant a composició específica.

S'han aplicat GLMMs per veure quins són els factors que expliquen el nivell de defoliació màxima (calculada com el percentatge de defoliació màxima observada en cadascun dels arbres) i el de defoliació final (calculada com la defoliació observada en cadascun dels arbres durant la darrera visita). En tots dos casos la variable resposta (expressada en percentatge) s'ha modelat segons una distribució binomial, amb tres o quatre factors fixos i un factor aleatori (localitat).

En el model amb variable resposta «percentatge de defoliació màxima», els factors fixos han estat «Afectació 2019», «Tractament Btk» i «espècie d'arbre». Els dos primers indiquen, respectivament, si l'arbre estudiat es troba o no en una zona que va ser fortament defoliada l'any 2019, i si es troba o no en una zona tractada amb Btk l'any 2020. L'espècie d'arbre és també una variable categòrica amb tres nivells: *Q. suber* (considerat com a nivell de referència), *Q. ilex*, i «altres» (que agrupa les dades de la resta d'espècies arbòries, molt menys representades a les mostres; Taula 1). En el model amb variable resposta «percentatge de defoliació final», a més dels factors anteriors s'ha afegit «percentatge de defoliació màxima».

Finalment, s'han construït dos models lineals simples per testar si la defoliació màxima per zona (definida com la mitjana de defoliació dels 25 arbres en la visita en què es va assolir un valor màxim) s'explica per l'abundància relativa en cada zona de les espècies majorment afectades, suro i alzina (Taula 1).

Resultats

Dinàmica de les poblacions de petits mamífers al Parc Natural de Montnegre i el Corredor i relació amb els episodis eruptius de *L. dispar*

El model lineal més versemblant (AIC 4416,4, r^2 marginal= 0,57) indica que la població de ratolí de bosc oscil·la interanualment i estacionalment (Fig. 3a), amb un patró de dents de serra (màxims primaverals i mínims a la tardor, $z = -6,85$, $P < 0,001$). Durant el període d'estudi, la població ha assolit els seus mínims els anys 2016 ($z = -3,45$, $P < 0,001$)

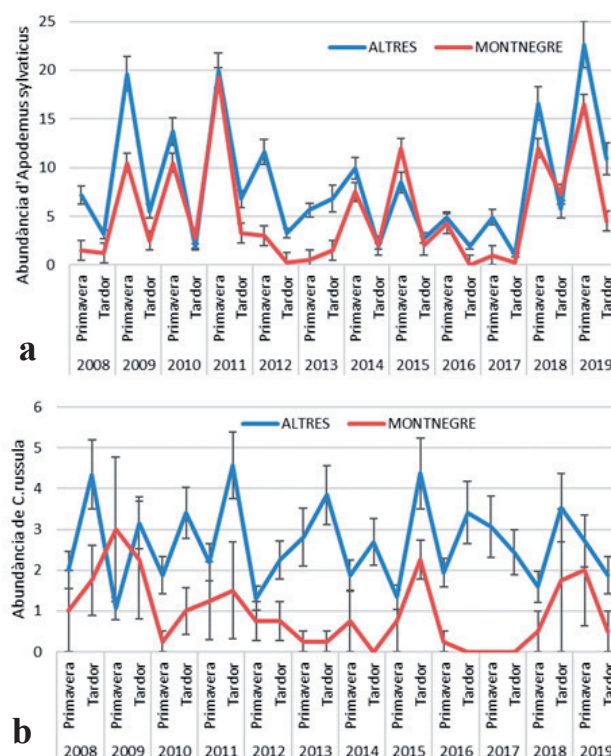


Figura 3. Abundància mitjana ($\pm$ error estàndard) estacional per parcel·la (a) del ratolí de bosc, *Apodemus sylvaticus* i (b) de la musaranya vulgar, *Crocidura russula*, al conjunt de parcs naturals (Montesquiú, Les Guilleries, Montseny, Sant Llorenç del Munt, Garraf, Serralada Litoral, Serralada de Marina, i Collserola) comparada amb l'abundància mitjana en el Parc Natural de Montnegre-Corredor entre els anys 2008 i 2019.

i 2017 ($z = -3,64$, $P < 0,001$). Des de l'inici del seguiment (2008), la població ha patit una davallada continuada fins el 2017 (any de mínims de tota la sèrie), amb un augment considerable els anys 2018 ($z = 10,52$, $P < 0,0001$) i 2019 ($z = 15,49$, $P < 0,0001$). Durant aquest període l'abundància mitjana al Montnegre ha estat inferior que a la resta de parcs ($z = -2,74$, $P < 0,01$). No obstant, els índexs mitjans d'abundància per parcel·la i campanya del Montnegre es correlacionen amb els índexs obtinguts als altres parcs ($r = 0,86$, $P < 0,001$, $n = 24$), indicant una dinàmica poblacional semblant (Fig. 3a).

En el cas de la musaranya vulgar, el model lineal més versemblant (AIC 2446,1, r^2 marginal = 0,31) indica que la població oscil·la interanual i estacionalment (màxims a la tardor i mínims a la primavera, $z = 11,19$, $P < 0,001$). Durant el període d'estudi, la població sembla mantenir una estabilitat en el temps. No obstant, els índexs mitjans d'abundància per parcel·la i campanya del Montnegre no es correlacionen amb els índexs obtinguts als altres parcs ($r = 0,17$, $P > 0,05$, $n = 24$), indicant una dinàmica poblacional diferent (Fig. 3b). Així doncs, durant els anys 2016 i 2017 la població davalla fortament al Montnegre en comparació a la resta de parcs (Fig. 3b), tot i que solament el 2016 la davallada és significativa ($z = -2,47$, $P < 0,01$).

Depredació de postes

A les 20 localitats censades es van trobar un total de 4915 postes, de les quals l'enorme majoria (un 94 %) a les localitats que havien sofert forta defoliació l'estiu de 2019. La densitat de postes en les localitats afectades va ser de $231,5 \pm 134,7$ postes/100 m², mentre que en les no afectades va ser només de $14,3 \pm 20,2$ postes/100 m². La majoria de les postes es van trobar a l'escorça dels arbres, tant a la base com a les branques superiors, sobretot en alzina surera (*Q. suber*) i alzina (*Q. ilex*) i, amb una menor freqüència, en pins (*Pinus* spp.) i arboç (*A. unedo*).

L'alçada a la qual es van trobar les postes va diferir segons el grau d'afectació de la zona. En les fortament afectades, la proporció de postes situada a la part superior dels arbres (>2 m) va ser molt més alta (54 %) que en les poc afectades (18%), un resultat confirmat per qualsevol dels dos mètodes de cens (transsecte de distància fixa: $\chi^2 = 97,75$, $P < 0,0001$; parcel·la circular de radi fix: $\chi^2 = 40,885$, $P < 0,0001$). Per tant, quan la població assoleix nivells de plaga, les femelles tendeixen a pondre amb major freqüència a les branques superiors, mentre que quan la densitat és baixa predominen les postes a prop de la base dels arbres.

Del total de les 2364 postes detectades a <2 m, 1082 (46 %) presentaven signes evidents de depredació. En la zona afectada el nombre de postes depredades no va diferir del nombre de postes intactes (t-test per a mostres aparellades: $t = 0,507$, $P = 0,618$, $n = 20$, Fig. 4). En canvi, a la zona no afectada, el nombre de postes intactes va ser significativament superior al de postes depredades ($t = 2,338$, $P = 0,03$, $n = 20$). Aquests resultats indiquen que la depredació de les postes segueix un patró denso-dependent i és més important en les zones més afectades per la plaga, on el nombre de postes és major.

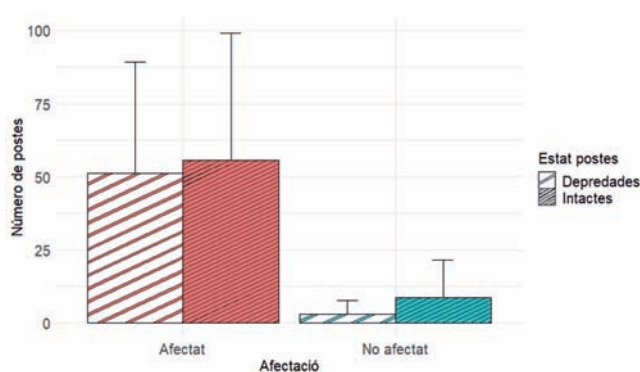


Figura 4. Número de postes intactes i depredades en 20 localitats del Montnegre que van ser fortament afectades per la plaga l'estiu de 2019, i en 20 zones on els nivells d'afectació van ser molt baixos. Només s'inclouen les dades de postes situades a alçades inferiors a 2 m.

Seguiment de la defoliació al Montnegre l'estiu de 2020

El moment de màxima defoliació es va observar al voltant del 20 de juny (Fig. 5). Només a les quatre localitats amb menys afectació es va retardar uns 10 dies i va tenir lloc a principis de juliol. La defoliació màxima per localitat va ser del $58,5 \pm 32,0$ %.

Únicament l'espècie d'arbre va tenir un efecte significatiu sobre el nivell màxim de defoliació, tot indicant

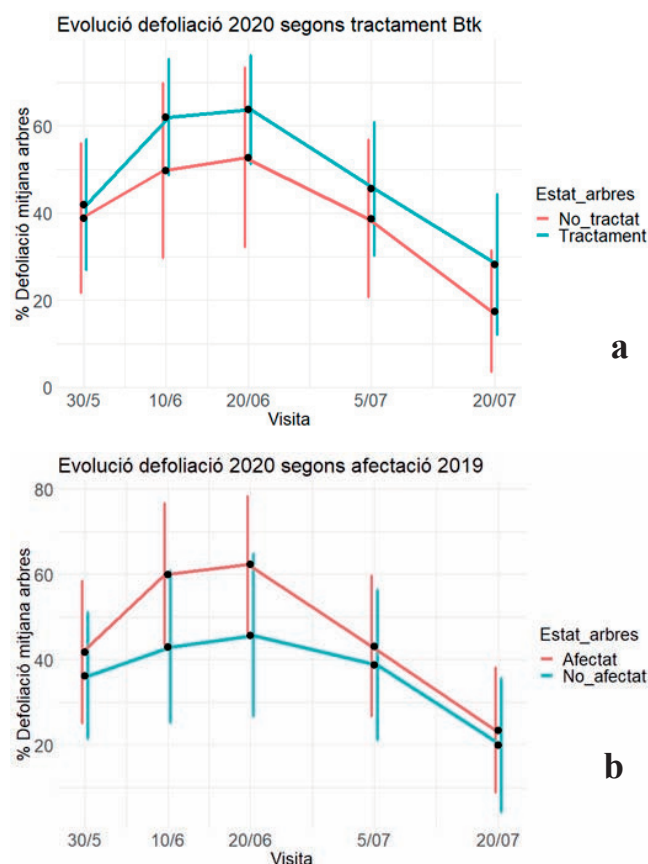


Figura 5. Evolució temporal de la defoliació en les 15 localitats del Montnegre estudiades el 2020, distingint les localitats (a) segons si es va fer ($n = 7$) o no ($n = 8$) tractament amb Btk al mes maig; i (b) segons si la localitat va ser fortament afectada ($n = 11$) o no ($n = 4$) per la plaga l'any anterior. En ambdós casos, les diferències no són significatives.

Taula 2. Model GLMM per explicar el nivell de màxima defoliació en 15 localitats del Montnegre l'any 2020. En cada localitat, el percentatge de defoliació màxima es va estimar a partir del seguiment de 25 arbres. En aquest model, la localitat s'ha entrat com un factor aleatori. Nivell de significació: · $P < 0,1$; * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$

Factors fixos	Estima	SE	z value	Pr(> z)
(Intercept)	0,5855	1,3361	0,438	0,661
afectació 2019	0,8507	1,8484	0,46	0,645
Btk 2020	0,6817	1,6717	0,408	0,683
arbre 'Q. ilex'	-0,4071	0,4155	-0,98	0,327
arbre 'altres'	-4,8383	0,9961	-4,857	1.19e-06 ***

que les espècies d'arbres diferents del suro i l'alzina van ser menys defoliades (Taula 2). En canvi, el tractament insecticida realitzat durant el maig de 2020 no va tenir cap efecte significatiu, tal com s'aprecia a la figura 5a. De la mateixa manera, el fet que una zona hagués estat afectada per la plaga l'any anterior tampoc permet predir si els nivells de defoliació l'any posterior seran més alts o més baixos (Fig. 5b).

D'altra banda, el seguiment va permetre explorar quins factors determinen el nivell de defoliació final. En aquest cas, tant l'espècie d'arbre com el nivell de defoliació màxima expliquen el nivell final de defoliació que presentava cada arbre (Taula 3). Tant l'alzina com les altres espècies d'arbres presentaven a la darrera visita un nivell de defoliació més alt que el suro, és a dir, es van recuperar menys que aquesta darrera espècie. En particular, és destacable la molt major velocitat de recuperació del suro en relació amb l'alzina. Així mateix, també s'observa que, independentment de l'espècie, els arbres que van assolir pics de defoliació més alts van presentar també uns nivells de defoliació final més alts, un efecte previsible i molt significatiu. El model també indica un efecte marginalment significatiu de l'afectació a l'any anterior, que de manera sorprenent s'associa amb una menor defoliació final, és a dir, les zones afectades l'any anterior tendeixen a presentar menor defoliació final. Com passava amb la defoliació màxima, cal destacar altre cop que el tractament amb Btk del mes de maig no va tenir cap efecte sobre la capacitat de recuperació dels arbres.

Finalment, es van construir dos models lineals simples per predir el nivell de defoliació màxima en el conjunt d'una lo-

calitat a partir de la composició del bosc (percentatge d'alzina i percentatge de suro, respectivament). Únicament el percentatge d'alzines va predir significativament i positivament el nivell de defoliació ($P = 0,014$), és a dir, quant més alzines presentava el bosc més defoliació total es va observar al conjunt de les 15 localitats estudiades. En el cas del percentatge de suro, l'efecte no va ser significatiu ($P = 0,322$).

Discussió

Les fases eruptives en *L. dispar*

Les poblacions de *L. dispar* habitualment romanen a baixes densitats. Tanmateix, sota determinades circumstàncies les densitats comencen a augmentar ràpidament, assolint en unes poques generacions nivells de plaga. A escala local, aquestes poblacions es col·lapsen en poc temps a causa de les fortes mortalitats derivades de l'acció dels enemics naturals (un o dos anys, segons Elkinton & Liebhold, 1990; fins a quatre anys en altres casos, segons Alalouni *et al.*, 2013). A Amèrica del Nord, on l'espècie es distribueix per àrees molt extenses, Campbell & Sloan (1978) han descrit una dinàmica alternativa, denominada d'estabilitat bimodal, segons la qual les poblacions poden romandre estables durant llargs períodes tant a baixes com a altes densitats. Per exemple, la fase de plaga es pot perpetuar durant diversos anys (fins a una dècada) quan coexisteixen subpoblacions amb alta i baixa densitat, gràcies a la dispersió de les larves de primer estadi des de les zones més afectades a altres que no ho estan.

A Europa s'ha suggerit que les explosions demogràfiques són cícliques i es repeteixen amb una periodicitat de 8-11 anys (Montgomery & Wallner, 1988; Alalouni *et al.*, 2013; Junta de Andalucía, 2013), però aquesta possibilitat no ha estat testada estadísticament. A Catalunya no hi ha cap evidència que existeixin cicles d'aquest tipus i, per exemple, al Montnegre feia més de dues dècades que no s'observaven defoliacions massives com les ocorregudes els darrers tres anys. En canvi, l'existència de cicles eruptius periòdics ha estat repetidament investigada a les poblacions americanes, amb resultats no sempre coincidents. Algunes anàlisis apunten l'existència d'una dinàmica complexa en què apareixen dos cicles superposats amb periodicitats de 4-5 anys i 8-10 anys, respectivament (Johnson *et al.*, 2006). Aquests patrons, a més, es veuen influïts pel tipus de bosc i el clima: als boscos més secs domina una periodicitat de cinc anys, mentre que als més humits són més freqüents els cicles de deu anys. S'ha especulat que aquestes periodicitats emergeixen de la interacció dels enemics naturals amb la papallona. Contràriament, a partir dels efectes combinats d'un depredador generalista i un baculovirus específic, Dwyer *et al.* (2004) van desenvolupar un model que prediria fases eruptives irregulars i de baixa freqüència, que s'ajusta bé a les dades empíriques del continent americà utilitzades per aquests autors.

Depredadors naturals

Existeix una profusa bibliografia que posa de manifest l'existència d'un complex d'enemics naturals enormement

Taula 3. Model GLMM per explicar el nivell de defoliació final (enregistrat la tercera setmana de juliol) en 15 localitats del Montnegre l'any 2020. En cada localitat, el percentatge de defoliació final es va estimar a partir del seguiment dels mateixos 25 arbres en què s'havia estimat el nivell màxim de defoliació. En aquest model, la localitat s'ha entrat com un factor aleatori, com a la taula 2.

Factors fixos	Estima	SE	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-7,9995	1,3487	-5,931	3.00e-09 ***
% de màxima defoliació	6,7316	1,3674	4,923	8.52e-07 ***
afectació 2019	-1,3558	0,6968	-1,946	0.05169 .
Btk 2020	0,2907	0,6707	0,433	0,66474
arbre 'Q. ilex'	2,6933	0,5113	5,268	1.38e-07 ***
arbre 'altres'	3,04	1,0395	2,924	0.00345 **

divers al voltant de *L. dispar*, i que aquests influeixen fortament en la dinàmica de l'espècie (p. ex. Elkinton & Liebhold, 1990; Hoch *et al.*, 2001; Alalouni *et al.*, 2013). En els següents apartats es detalla quins són els principals enemics naturals i es discuteix aquesta informació en el context del que se sap pel cas concret de Catalunya.

El paper dels petits mamífers en l'inici dels cicles eruptius

Els petits mamífers (p. ex. el ratolí *Peromyscus leucopus* (Rafinesque, 1818) i la musaranya *Blarina brevicauda* (Say, 1823)), depreden les pupes i larves de *L. dispar* en els darrers estadis i, segons Elkinton & Liebhold (1990), exerceixen un rol destacable en la dinàmica de les poblacions americanes. Gschwantner *et al.* (2002) arriben a conclusions semblants, destacant el ratolí lleonat, *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) i, secundàriament, el ratolí de bosc, *A. sylvaticus* i el talpó roig, *Myodes glareolus* (Schreber, 1780), com a principals espècies implicades a Centreeuropa. Aquestes afirmacions es basen en treballs experimentals, que conclouen que els petits mamífers són capaços de regular les poblacions de *L. dispar* quan aquestes es troben a baixa densitat, contribuint així a mantenir uns nivells innocus (Campbell & Sloan, 1977). Els mateixos treballs mostren un impacte de la depredació molt menor quan les densitats són elevades, perquè la resposta numèrica dels depredadors a l'augment en el nombre de preses és molt limitada (Elkinton & Liebhold, 1990). En efecte, el nombre de pupes consumides pels petits mamífers en funció de la densitat de les pupes segueix una corba sigmoidal (resposta funcional de tipus 3, segons el treball clàssic de Holling, 1959) de manera que el consum augmenta ràpidament quan ho fan els recursos però només durant un temps limitat; a partir d'una certa densitat de pupes, el consum s'estabilitza per molt que aquesta densitat continuï augmentant. Una de les raons d'aquesta saturació és que les pupes només estan disponibles durant un curt període de temps (aproximadament un mes), i això limita molt l'augment numèric de les poblacions de petits mamífers que seria necessari per aconseguir una resposta sense saturació (Hanski, 1992).

En el cas concret dels Estats Units, s'ha identificat una situació complexa en què la pèrdua del poder regulador per part del ratolí *P. leucopus* és conseqüència d'una davallada poblacional causada per una baixa producció d'agllans en boscos de *Q. rubra* L. i *Q. alba* (Elkinton *et al.*, 1996; Liebhold *et al.*, 2000). Les agllans representen l'aliment clau per assegurar la supervivència d'aquests petits mamífers durant l'hivern, i l'escassetat d'aquest recurs es tradueix en un col·lapse de les poblacions la primavera següent. Això, al seu torn, suposa una major taxa de supervivència de les pupes de *L. dispar* i l'inici d'un augment poblacional, que se situa per sobre del llindar que són capaços de regular els petits mamífers. Això dona lloc a un ràpid augment de les poblacions de l'insecte fins assolir nivells de plaga en un període d'uns tres anys.

El treball d'Elkinton *et al.* (1996) és important perquè aporta un mecanisme clar per explicar l'origen dels episodis eruptius i, a més, relaciona la dinàmica de *L. dispar* a diferents nivells tròfics i, en darrer terme, amb els efectes del cli-

ma sobre la productivitat de les agllans. En el cas concret de les dues espècies de roures estudiades, s'han identificat com a factors climàtics principals la temperatura primaveral (amb un efecte positiu sobre la producció d'agllans) i la sequera estival (amb un efecte negatiu), malgrat que la pròpia estratègia reproductiva dels roures també hi juga un paper important (Sork *et al.*, 1993). Així mateix, la defoliació produïda per la plaga redueix fortament la producció d'agllans fins a dos anys després de què la població de l'insecte s'hagi col·lapsat, la qual cosa repercuteix negativament sobre les poblacions de ratolins i podria explicar per què *L. dispar* de vegades augmenta ràpidament altre cop després del col·lapse induït pel baculovirus LdNPV en la fase eruptiva (Campbell & Sloan, 1978).

Malgrat no disposar de dades concretes a Catalunya, creiem que és molt probable que els petits mamífers també juguin un paper primordial en relació a la dinàmica de l'eruga peluda del suro a les zones mediterrànies. A casa nostra, el ratolí de bosc és el petit mamífer més comú en els boscos (Torre *et al.*, 2018). Aquest rosegador és generalista quant a la seva dieta, i pot depredar sobre un ampli ventall d'aliments d'origen vegetal (llavors, fruits) i animal (invertebrats) (Torre *et al.*, 2002), fet que el faculta com a potencial depredador de l'insecte. En aquest sentit, és molt suggerent que les poblacions de petits mamífers del Montnegre (àmpliament dominades pel ratolí de bosc i la musaranya vulgar, que serien l'equivalent ecològic de les espècies americanes i centreeuropees esmentades) patissin un col·lapse 2-3 anys abans de les defoliacions massives. Encara que en d'altres indrets de la província de Barcelona on també es van observar fortes davallades dels petits mamífers (hi ha força sincronia poblacional, Torre *et al.* 2018) no hi va haver defoliacions, cal destacar que els nivells poblacionals assolits al Montnegre van ser inferiors als de la resta de localitats. Tot i que aquestes dades només són correlatives i en cap cas permeten inferir un lligam directe entre la davallada dels petits mamífers i els episodis eruptius de *L. dispar*, constitueixen un bon punt de partida per aprofundir en una relació ecològica que es podria estendre al primer nivell tròfic (la producció d'agllans) i que en altres àrees sembla fora de dubte. De fet, en els boscos mediterranis mixtos, els ratolins de bosc depenen molt de la disponibilitat d'agllans, i una bona collita d'agllans es tradueix en un augment de les poblacions de cara a la primavera següent (Torre *et al.*, 2002; Sunyer *et al.*, 2016). Les tardors dels anys 2015 i 2016 la disponibilitat d'agllans en roures mixtes del Montnegre va ser molt baixa (L. Freixas i S. Míquez, com. pers.), coincidint amb anys excepcionalment secs (Torre *et al.*, 2020). Aquests factors relacionats directament (agllans) o indirectament (clima) amb la disponibilitat d'aliment podrien explicar les densitats excepcionalment baixes assolides pels petits mamífers comuns al Montnegre durant els anys 2016-2017.

El paper dels enemics naturals en el retorn de les poblacions de *L. dispar* a nivells innocus

Existeix una molt abundant literatura en relació al paper dels enemics naturals com a causants del col·lapse de les

poblacions de *L. dispar* un cop aquestes han entrat en una fase eruptiva. Les revisions d'Elkinton & Liebhold (1990) i d'Alalouni *et al.* (2013) aporten molta informació interessant però, alhora, posen de manifest la complexitat del fenomen, amb diferències geogràfiques en el complex d'enemics naturals. Tot i això, un patró generalitzat és el rol primordial que hi juguen els parasitoides. Només a Europa s'han citat més de 150 espècies (109 himenòpters i 56 dípters) atacant ous, larves i pupes (Alalouni *et al.*, 2013). Els parasitoides, a més, han estat utilitzats en la lluita biològica per combatre les plagues de *L. dispar* als Estats Units, i des de l'any 1905 diverses espècies han estat introduïdes amb més o menys èxit des d'Europa i Àsia (Elkinton & Liebhold, 1990; McManus & Csóka, 2007).

Com prediuen els models clàssics de dinàmica poblacional entre hostes i parasitoides (p. ex. Speigth *et al.*, 1999), hi ha nombroses evidències que aquests causen un impacte dependent de la densitat sobre les poblacions de *L. dispar* i que, per tant, contribueixen al seu retorn a nivells pre-eruptius en períodes de temps relativament curts. Per exemple, els taquíids especialistes *Parasetigena silvestris* (Robineau-Desvoidy, 1863) i *Blepharipa pratensis* (Meigen, 1824) provoquen mortalitats substancials a partir del segon any de la fase de plaga i juguen un paper important en el col·lapse de la població (Hoch *et al.*, 2001; Lee & Pemberton, 2019). No només els parasitoides especialistes sinó també els generalistes poden respondre de forma dependent de la densitat. Per exemple, un estudi experimental (Gould *et al.*, 1990) així ho va demostrar en el cas de *Compsilura concinnata* (Meigen, 1824) -un taquíid molt comú a Catalunya-, i també s'ha documentat aquest tipus de resposta en el chalcíd *Brachymeria tibialis* (Walker, 1834) (= *intermedia* Ness, 1834), una espècie molt polífaga que va ser introduïda amb èxit a Amèrica del Nord com agent de control de la plaga (Elkinton & Liebhold, 1990).

La informació en el cas concret de Catalunya és molt escassa i, d'acord amb la nostra recerca bibliogràfica, es limita als treballs de Pujade i Villar (1983, 1984a i b), que va estudiar els parasitoides d'ous, larves i pupes a Sant Feliu de Buixalleu (La Selva) el 1983, tot just un any després que les suredes en aquesta localitat patissin una defoliació massiva. L'estudi va posar de manifest un nivell de parasitisme molt importants (més del 50 % de les larves i pupes mostrejades) i va confirmar la presència d'algunes de les espècies que, segons la bibliografia, actuen com a principals agents de mortalitat (p. ex. *Anastatus* sp., *Cotesia* sp., *Exorista* sp. i *Brachymeria tibialis*).

Un altre depredador repetidament esmentat com a regulador de les fases eruptives de l'eruga peluda del suro és el caràbid *Calosoma sycophanta*, tant a Amèrica del Nord, on va ser importat per a combatre la plaga (Weseloh, 1985a,b; Weseloh *et al.*, 1995), com a Europa (Gschwantner *et al.*, 2002). Aquest escarabat només apareix en abundància quan les poblacions de *L. dispar* assoleixen altes densitats, causant aleshores una mortalitat substancial en larves i pupes. Weseloh (1985b) va estimar que aproximadament el 75 % de les pupes presents als troncs dels arbres eren depredades tant

per les larves com pels adults de l'escarabat, essent aquest percentatge menor quan les pupes es localitzaven a les fulles i en branques secundàries.

La importància de *C. sycophanta* per controlar la fase eruptiva es relaciona directament amb la seva biologia (Weseloh *et al.*, 1995). Els adults, que tenen una longevitat de fins a tres anys, passen l'hivern enterrats i emergeixen de la hibernació a finals de primavera, quan les larves de *L. dispar* es troben ja en quart estadi. Per tal que les femelles puguin madurar els ous, necessiten alimentar-se almenys durant una setmana; en cas contrari, entren en diàpaua reproductiva i ja no fan la posta aquella temporada. Quan la densitat de l'eruga peluda del suro és elevada, les femelles de *C. sycophanta* troben preses abundants en el període crític de la reproducció i l'èxit reproductiu és alt. Les larves de l'escarabat emergeixen a principis d'estiu i s'alimenten preferentment de les pupes aleshores disponibles durant unes dues setmanes, abans de crisalidar i transformar-se en adults que hibernaran fins la temporada següent. Aquest cicle biològic es tradueix en una resposta retardada d'1-2 anys respecte la fase eruptiva de *L. dispar*, de manera que les densitats màximes de l'escarabat solen observar-se al segon o tercer any de la plaga. És, per tant, un depredador potencial de primer ordre per controlar la plaga, però en canvi poc important per mantenir els nivells poblacionals a baixa densitat. En aquest sentit, el seu efecte és complementari al dels petits mamífers.

Encara que no existeixin treballs publicats, a Catalunya es disposa de nombroses observacions sobre la gran abundància de *C. sycophanta* en localitats fortament afectades per *L. dispar* (observacions dels autors i de molts altres col·legues al Montnegre al 2019 i 2020; N. Vicens, com. pers. a les suredes del Castell de Montsoriu el 2019, etc.).

La importància d'altres depredadors durant la fase eruptiva també s'ha demostrat al Montnegre a partir del seguiment de postes durant l'hivern de 2019-2020. Gairebé la meitat de 2000 postes van patir predació, com ho evidenciava la falta d'una part substancial de la posta. A més, la taxa de predació va ser més gran a la zona afectada que a la no afectada, la qual cosa suggereix que els depredadors s'agreguen en les àrees on el número de postes és més gran, causant un impacte dependent de la densitat.

Encara que no disposem d'observacions sobre els depredadors de les postes al Montnegre, pel tipus de signe observat i pel que es coneix en d'altres regions sospitem que els ocells podrien ser els principals implicats. Higashiura (1989) va comprovar que a Hokkaido, al Japó, els depredadors més comuns són el pica-soques blau (*Sitta europaea* (Linnaeus, 1758)), la mallerenga d'aigua (*Poecile palustris* (Linnaeus, 1758)), la mallerenga carbonera (*Parus major* (Linnaeus, 1758)), el picot garser (*Dendrocopos kizuki* (Temminck, 1836)) i el gaig (*Garrulus glandarius* (Linnaeus, 1758)), tots ells o espècies emparentades -amb l'excepció de la mallerenga d'aigua- ben presents al Montnegre. En les parcel·les estudiades al Japó es van enregistrar depredacions de 35-90 % de les masses d'ous a l'hivern, amb una taxa de depredació més alta a major densitat de postes. Per la seva banda, Cooper & Smith (1995), a Connecticut, nord-est dels Estats Units, van trobar que un 67-89 % de les postes

localitzades van ser parcialment o totalment depredades pels ocells entre febrer i abril. Les espècies implicades constitueixen un gremi semblant al del treball al Japó: *Poecile atricapillus* (Linnaeus, 1766), *Sitta carolinensis* (Latham, 1790) i *Picoides pubescens* (Linnaeus, 1766). També s'han estimat taxes similars a Eslovàquia, on fins el 77 % de les postes sofreixen efectes de la depredació per part d'ocells (Alalouni *et al.*, 2013). Seria molt interessant poder confirmar si els ocells actuen realment com els principals depredadors de postes a la zona del Montnegre.

Finalment, hi ha molts treballs que també apunten al paper clau dels patògens (virus i fongs) en el col·lapse de les plagues de *L. dispar* (Doane, 1976; Malakar *et al.*, 1999; Zúbrik *et al.*, 2016). No disposem de cap informació d'aquests patògens a les poblacions catalanes, però és molt probable que almenys el baculovirus LdNPV hi sigui present. Aquest virus apareix tant a les poblacions europees com americanes, és altament específic i infecta els estadis larvals, produint-los la mort (Hajek & van Nouhuys, 2016). Es transmet de forma horitzontal, de manera molt efectiva quan les poblacions de l'hoste es troben en elevades densitats (Myers & Cory, 2016).

Per altra banda, *Entomophaga maimaiga* (Humber, Shimazu & Soper), és un fong específic altament virulent per *L. dispar* (tot i que també pot infectar altres espècies de limàntrids i algunes de noctúids i esfingids), originari del Japó on causa epizootics de forma regular en les larves d'estadis tardans (Malakar *et al.*, 1999; Zúbrik *et al.*, 2016). Pot provocar una elevada mortalitat i en alguns casos fins i tot arribar a destruir les poblacions durant el cicle eruptiu (Andreadis & Weseloh, 1990). A Europa no hi havia constància de la presència d'aquest fong, però el 1999 es va introduir voluntàriament a Bulgària. Actualment, està ben establert en aquest país i en la darrera dècada s'ha estès ràpidament per altres vuit països veïns (Zúbrik *et al.*, 2016). La seva incidència es veu molt afavorida en condicions d'humitat (Andreadis & Weseloh, 1990), però és capaç de resistir fases de sequera en un estat de latència, la qual cosa li dona el potencial per estabrir-se també a la zona mediterrània.

Els tractaments als boscos del Montnegre: una mesura adequada?

A rel de la preocupació social que van generar les defoliacions massives al Montnegre el 2018 i, sobretot, el 2019, el DARP va proposar fer tractaments aeris amb Btk la primavera de 2020. El seguiment de les defoliacions causades per *L. dispar* que presentem en aquest treball va ser motivat per la necessitat de disposar de dades objectives del procés de recuperació del bosc.

Al conjunt de 15 localitats es va estimar que els arbres van patir una mitjana de defoliació màxima del 58,5%, però aquests nivells presentaven variacions de fins un ordre de magnitud, amb localitats molt poc afectades i altres completament defoliades (rang de defoliació: 9,8-99,9 %). Tot i la forta sincronia en l'evolució de les defoliacions, les quatre localitats menys afectades (amb una mitjana de 17,5 % de defoliació) van arribar a la màxima afectació gairebé dues

setmanes més tard que la resta. Aquest retard podria suggerir que es tractava d'àrees on els nivells de la plaga de l'any anterior havien estat baixos i que enguany havien estat colonitzades per larves dispersives de primer estadi des de zones en fase eruptiva, un procés que requeriria almenys un cert temps per tenir lloc. Tanmateix, dues de les quatre parcel·les es troben en zones que van presentar defoliacions severes el 2019. L'absència d'una relació entre el nivell de defoliació en anys consecutius es confirma plenament amb el model estadístic, ja que el nivell d'afectació de l'any anterior no afecta significativament el nivell de l'any present.

Els altres dos factors que s'han avaluat per explicar aquests nivells de defoliació tan variables han estat la identitat de l'espècie arbòria atacada i el fet que la zona fos o no tractada amb insecticida en el moment en què les larves s'estaven desenvolupant. El model indica que el tractament tampoc té cap efecte sobre els valors de màxima defoliació, un resultat que queda fora de dubte tant pel nombre considerable i balancejat de localitats mostrejades com per l'efecte absolutament neutre d'aquest factor (Taula 2).

L'espècie d'arbre atacada, en canvi, sí que té poder explicatiu sobre la defoliació, tot indicant que el suro i l'alzina presenten nivells d'afectació significativament més alts que la resta d'espècies. Malgrat que *L. dispar* és una papallona extremament polífaga, capaç d'utilitzar centenars de plantes hostes (Tobin & Liebhold, 2011; Castedo-Dorado *et al.*, 2016), té una marcada preferència tròfica. En general, les espècies menys preferides són consumides només en situacions eruptives per estadis larvaris avançats (Barbosa, 1978). A la regió mediterrània, el suro ha estat repetidament esmentat com el recurs preferit (McManus & Csóka, 2007) i, de fet, els episodis de defoliació documentats a Catalunya s'han concentrat, o almenys iniciat, en suredes. No obstant això, les nostres dades indiquen que la defoliació al 2020 va afectar de forma encara més severa els alzinars que les suredes, i en el conjunt de les 15 localitats trobem una relació positiva significativa entre el nivell màxim de defoliació i el percentatge d'alzines –però no de suros– dins de les parcel·les. El retard en el pic de defoliació a les zones menys afectades podria relacionar-se amb una composició forestal més diversificada, amb major presència d'arbres diferents de l'alzina i el suro sobre els quals el desenvolupament larvari és més lent en ser espècies no preferides (Barbosa, 1978).

El seguiment també ha aportat informació interessant sobre la dinàmica de recuperació dels arbres després d'haver-se assolit la màxima defoliació. Els dos factors que en el nostre model millor prediuen el nivell de recuperació són el grau d'afectació màxima i l'espècie arbòria. Per una banda, tal com era d'esperar, la recuperació és menor si l'arbre ha patit una defoliació més severa. De l'altra, la identitat de l'espècie atacada és clau; concretament, s'observa com el suro té una capacitat de recuperació molt més gran que la resta d'arbres, inclosa l'alzina. Així doncs, els boscos dominats per suredes presentaven nivells de defoliació molt baixos, de menys del 15 %, només un mes després d'haver-se enregistrat el pic d'afectació. En canvi, els alzinars més purs mantenien defoliacions fins a tres cops superiors, del voltant del 45 %. La

meteorologia d'aquesta temporada, amb un hivern, primavera i estiu anormalment plujosos, no explica la ràpida resposta dels suros, perquè el mateix patró ja el vam poder observar l'any anterior, caracteritzat per una sequera estival molt notable i uns màxims històrics de temperatures que van coincidir amb el moment de màxima defoliació dels arbres (Fig. 1c-e). El seguiment demostra una capacitat de recuperació molt notable del suro, que el converteix en un arbre molt resilient a les defoliacions, en comparació amb d'altres espècies arbòries.

Un resultat difícil d'interpretar és la tendència a una menor defoliació final relativa en les àrees que van ser fortament defoliades al 2019. Aquest resultat, però, s'ha d'interpretar amb cautela, tant perquè aquest factor té un efecte només marginalment significatiu com perquè l'afectació a 2019 és una informació només disponible a nivell de localitat i no de l'arbre concret estudiat.

En conjunt, els resultats anteriors qüestionen seriosament el tractament amb Btk com a solució per reduir els nivells de la població de *L. dispar*. Encara que la nul·la efectivitat d'aquest mètode podria haver estat deguda a què el tractament no es va fer en el moment adequat (p. ex. massa tard, quan moltes larves ja havien arribat a estadis avançats, que són més resistents), hi ha altres elements que posen en dubte igualment el mètode. En primer lloc, en una certa localitat l'evolució de les erugues no és sincrònica, observant-se diversos estadis larvals en un mateix moment (CS, CG i MM, obs. pers.), fet que dificulta l'eficàcia del tractament. En segon lloc, un aspecte molt rellevant és l'impacte negatiu que el producte té sobre altres espècies no diana. Tot i ser un insecticida selectiu, àmpliament utilitzat en programes de control integrat de plagues (Pérez-Guerrero *et al.*, 2014), el Btk causa un impacte negatiu sobre qualsevol espècie de lepidòpter que estigui en estat larvari actiu (Miller, 1990; Boulton, 2004; Boulton *et al.*, 2007; Sample *et al.*, 2008). En el cas dels boscos del Montnegre, els tractaments previsiblement provoquen una elevada mortalitat entre un gran nombre d'espècies de lepidòpters diürns i nocturns, sobretot pel fet que és en aquest període quan en un clima mediterrani com el nostre es desenvolupa el màxim nombre d'espècies (Yela & Herrera, 1993). A més, alguns treballs demostren que l'impacte negatiu sobre lepidòpters no diana (tant pel que fa a l'abundància com a la riquesa d'espècies) és més gran a les zones tractades que a les defoliades però no tractades (Miller, 1990; Sample *et al.*, 2008), la qual cosa contradiu un dels arguments sovint plantejats en favor del tractament amb Btk. D'altra banda, encara que l'impacte sobre altres grups d'artròpodes tradicionalment s'ha considerat nul, hi ha evidències sobre l'afectació d'espècies d'himenòpters icneumònids i del neuròpter *Chrysoperla carnea* (Stephens, 1836), que actuen com a reguladors de les poblacions d'altres insectes (Flexner *et al.*, 1986; Hilbeck & Schmidt, 2006). Tots aquests aspectes són encara més rellevants en àrees protegides, com ara el Parc Natural de Montnegre-Corredor, on la conservació de la biodiversitat hauria de ser un objectiu prioritari.

D'altra banda, res fa pensar que el tractament, almenys en el cas del Montnegre, ha ajudat a minimitzar l'impacte de la

plaga sobre la productivitat de les suredes, que és justament l'argument de molts propietaris forestals per justificar-lo. Cal remarcar, a més, la manca d'estudis que mesurin de forma objectiva com afecta la defoliació provocada per *L. dispar* en la productivitat del suro. Tenint en compte l'extrema capacitat de recuperació d'aquesta espècie, cal qüestionar que l'impacte sigui tan gran com suggereixen els defensors del tractament. Igualment, hem constatat la molt escassa informació que existeix sobre el fenomen denominat «vena sec» (una anomalia fisiològica del suro que afecta la seva qualitat i en redueix la seva comercialització), especialment en relació al seu lligam amb les plagues de *L. dispar*, que hores d'ara no permet valorar objectivament aquest fenomen.

Finalment, a l'hora de valorar la idoneïtat del tractament també cal tenir en compte l'elevada despesa econòmica que això suposa (al voltant de 115000 €, amb un cost d'unes 50 €/ha, segons dades del DARP).

Conclusions

L'eruga peluda del suro, *L. dispar*, és una espècie autòctona que normalment es troba a baixes densitats però que, esporàdicament, assoleix nivells de plaga i causa defoliacions en suredes i alzinars principalment. Sembla ser que l'inici d'aquests episodis eruptius es relaciona amb un col·lapse de les poblacions de ratolins i musaranyes que regulen l'insecte quan aquest viu en baixes densitats. A Catalunya, almenys fins ara, no hi ha cap evidència que les plagues segueixin cicles periòdics. Un cop les poblacions arriben a una fase eruptiva, el més habitual és que en un període d'entre 1-4 anys retornin als nivells innocus gràcies a l'acció reguladora per part dels nombrosos enemics naturals que té l'espècie, entre els quals destaquen diversos parasitoides, l'escarabat *C. sycophanta* i els ocells que depreden les postes, a més de patògens com un virus i un fong específics.

La completa defoliació d'algunes masses forestals al Montnegre-Corredor i altres àrees properes i la preocupació per la possible afectació en la productivitat de les suredes va portar al DARP a planificar un tractament amb Btk al maig de 2020. Tanmateix, el seguiment de la defoliació en diverses localitats ha permès comprovar una nul·la efectivitat d'aquest tractament. Alhora, hem pogut constatar que el suro té una gran capacitat natural de recuperació, i que només un mes després de la màxima defoliació els arbres presentaven defoliacions de només un 15 %. Aquesta capacitat de recuperació és molt més gran en el suro que en les altres espècies arbòries atacades, i qüestiona que l'impacte de la defoliació suposi un greu problema per l'arbre. De la mateixa manera, no hem pogut trobar cap evidència inequívoca a la literatura que les defoliacions de *L. dispar* siguin les responsables del fenomen denominat «vena sec», que malmet el suro i dificulta la comercialització. Si es tenen en compte aquest seguit d'observacions, a més de l'impacte negatiu que el Btk causa sobre altres lepidòpters no diana i la considerable despesa econòmica que suposa el tractament, concloem que actualment no hi ha cap argument en favor d'utilitzar aquest mètode a Catalunya per combatre els episodis eruptius esporàdics de *L. dispar*.

Agraïments

L'Ajuntament de Sant Celoni va promoure el seguiment de la defoliació en el seu municipi i, juntament amb el Parc de Montnegre-Corredor, van finançar el treball de camp. Ramon Riera ens va proporcionar dades sobre afectació de les defoliacions i sobre les zones sotmeses als tractaments amb Btk. Mireia Vila i Pep Pannon van proporcionar informació sobre la situació de *L. dispar* al Parc Natural del Montnegre-Corredor. Lúdia Freixas va compartir les dades de producció d'agllans al Montnegre, recollides com a part del seguiment del líro gris que es fa des del Museu de Ciències Naturals de Granollers. Ferran Páramo va preparar la figura 2. Paco Lloret, Narcís Vicens i Toni Arrizabalaga van comentar una primera versió del treball, i han ajudat a millorar el text. Juli Pujade i Villar ens va proporcionar còpies dels estudis de parasitisme duts a terme a la dècada dels 80. Patrícia Jové (Institut Català del Suro) va respondre amablement les consultes sobre el fenomen del vena sec.

Bibliografia

- ALALOUNI, U., SCHÄDLER, M. & BRANDL, R. 2013. Natural enemies and environmental factors affecting the population dynamics of the gypsy moth. *Journal of Applied Entomology*, 137: 721-738.
- ANDREADIS, T. G. & WESELOH, R. M. 1990. Discovery of *Entomophaga maimaiga* in North American gypsy moth, *Lymantria dispar*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 87: 2461-2465.
- BARBOSA, P., 1978. Host plant exploitation by the gypsy moth, *Lymantria dispar*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 24: 28-37.
- BLANCH I RISSECH, F. & MASANA I RIBAS, R. M. 1992. Les indústries sureres a Llagostera. *Crònica* 6: 1-12.
- BOLKER, B. M., BROOKS, M. E., CLARK, C. J., GEANGE, S. W., POULSEN, J. R., STEVENS, M. H. H. & WHITE, J.-S. S. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 24: 127-135.
- BOULTON, T. J. 2004. Responses of nontarget Lepidoptera to foray 48bt *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* on Vancouver Island, British Columbia, Canada. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 23: 1297-1304.
- BOULTON, T. J., OTVOS, I. S., HALWAS, K. L., ROHLFS, D. A. 2007. Recovery of nontarget Lepidoptera on Vancouver Island, Canada: one and four years after a gypsy moth eradication program. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 26: 738-748.
- BURNHAM, K. P. & ANDERSON, D. R. 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research*, 33: 261-304.
- CAMPBELL, R. W. & SLOAN, R. J. 1977. Natural regulation of innocuous gypsy moth populations. *Environmental Entomology*, 6: 315-22.
- CAMPBELL, R. W. & SLOAN R. J. 1978. Numerical bimodality among North American gypsy moth populations. *Environmental Entomology*, 7: 641-646.
- CASTEDO-DORADO, F., LAGO-PARRA, G., LOMBARDEO, M. J., LIEBHOLD, A. M. & ALVAREZ-TABOADA, M. 2016. European gypsy moth (*Lymantria dispar dispar* L.) completes development and defoliates exotic radiata pine plantations in Spain. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 46 (1): 18. doi: 10.1186/s40490-016-0074-y.
- COOPER, R. J. & SMITH, H. R. 1995. Predation on gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) egg masses by birds. *Environmental Entomology*, 24: 571-575.
- DOANE, C. C. 1976. Ecology of pathogens of the gypsy moth. In: *Perspectives in forest entomology* (J. Anderson & H. Kaya, eds.): 285-293. Academic Press, New York.
- DWYER, G., DUSHOFF, J. & YEE, S. H. 2004. The combined effects of pathogens and predators on insect outbreaks. *Nature*, 430: 341-345.
- ELKINTON, J. S. & LIEBHOLD, A. M. 1990. Population dynamics of gypsy moth in North America. *Annual Review of Entomology*, 35: 571-596.
- ELKINTON, J. S., HEALY, W. M., BUANOCCORSI, J. P., BOETTNER, G. H., HAZZARD, A. M., SMITH, H. R. & LIEBHOLD, A. M., 1996. Interactions among gypsy moths, white-footed mice, and acorns. *Ecology*, 77: 2332-2342.
- FLEXNER, J. L., LIGHTHART, B. & CROFT, B. A. 1986. The effects of microbial pesticides on non-target, beneficial arthropods. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 16: 203-254.
- GOULD, J. R., ELKINTON, J. S. & WALLNER, W. E. 1990. Density-dependent suppression of experimentally created gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae), populations by natural enemies. *Journal of Animal Ecology*, 59: 213-233.
- GSCHWANTNER, T., HOCH, G. & SCHOPF, A. 2002. Impact of predators on artificially augmented populations of *Lymantria dispar* L. pupae (Lep., Lymantriidae). *Journal of Applied Entomology*, 126: 66-73.
- HAJEK, A. E. & VAN NOUHUYS, S. 2016. Fatal diseases and parasitoids: from competition to facilitation in a shared host. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283: 1-9.
- HANSKI, I. 1992. Insectivorous Mammals. In: *Natural Enemies: The population biology of predators, parasites and diseases* (Craley, M., Ed.): 163-187. Wiley-Blackwell.
- HIGASHIURA, Y. 1989. Survival of eggs in the gypsy moth *Lymantria dispar*. I. Predation by birds. *Journal of Animal Ecology*, 58: 403-412.
- HILBECK, A. & SCHMIDT, J. E. U. 2006. another view on Bt proteins - How specific are they and what else might they do? *Biopesticides International*, 2: 1-50.
- HOCH, G., ZUBRIK, M., NOVOTNY, J. & SCHOPF, A. 2001. The natural enemy complex of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lep., Lymantriidae) in different phases of its population dynamics in eastern Austria and Slovakia - a comparative study. *Journal of Applied Entomology*, 125: 217-227.
- HOLLING, C. S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation the European pine sawfly. *Canadian Entomologist*, 91: 293-320.
- JOHNSON, D. M., LIEBHOLD, A. M. & BJORSNSTAD, O. N. 2006. Geographical variation in the periodicity of gypsy moth outbreaks. *Ecography*, 29: 367-374.
- JUNTA DE ANDALUCÍA. 2013. *Plan de lucha integrada contra la lagarta peluda Lymantria dispar (Linnaeus, 1758) en la Comunidad Autónoma de Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. 45 p.
- KEENA, M. A., CÔTÉ, M.-J., GRINBERG, P. S. & WALLNER, W. E. 2008. World distribution of female flight and genetic variation in *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). *Population Ecology*, 37: 636-649.
- LEE, J.-H. & PEMBERTON, R. W. 2019. Phenology of *Parasetigena silvestris* (Diptera: Tachinidae), gypsy moth (*Lymantria dispar*)

- (Lepidoptera: Lymantriidae) larval parasitoid and its efficiency for parasitisation. *Biocontrol Science and Technology*, 29: 427-436.
- LIEBHOLD, A. M., ELKINTON, J. S., WILLIAMS, D. & MUZIKA, R. M. 2000. What causes outbreaks of the gypsy moth in North America. *Population Ecology*, 42: 257-266.
- LIEBHOLD, A. M., THORPE, K., GHENT, J. & LYONS, D. B. 1994. *Gypsy moth egg mass sampling for decision-making: A Users' Guide*. United States Department of Agriculture.
- MALAKAR, R., ELKINTON, J. S., CARROLL, S. D. & D'AMICO, V. 1999. Interactions between two gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) pathogens: Nucleopolyhedrovirus and *Entomophaga maimaiga* (Zygomycetes: Entomophthorales): field studies and a simulation model. *Biological Control*, 16: 189-198.
- MCMANUS, M. & CSÓKA, G. 2007. History and impact of gypsy moth in North America and comparison to recent outbreaks in Europe. *Acta Silv. Lign. Hung.* 3: 47-64.
- MILLER, J. C. 1990. Field assessment of the effects of a microbial pest control agent on nontarget Lepidoptera. *American Entomologist*, 36: 135-139.
- MONTGOMERY, M. E. & WALLNER, W. E. 1988. The gypsy moth: a westward migrant. In: *Dynamics of Forest Insect Populations: Patterns, Causes, Implications* (Berryman, A.A. ed.): 353-375. Springer Science, New York.
- MYERS, J. H. & CORY, J. S. 2016. Ecology and evolution of pathogens in natural populations of Lepidoptera. *Evolutionary Applications*, 9: 231-247.
- PANNEKOEK, J. & van STRIEN, A. J. 2005. TRIM 3 manual. Trends and indices for monitoring data. CBS, Statistics Netherlands, Voorburg, Netherlands Freely available via www.ebccc.info
- PÉREZ-GUERRERO, S., GELAN-BEGNA, A., REDONDO VILLA, A., TAMAJÓN, R. & VARGAS-OSUNA, E. 2014. Lethal and sublethal effects of commercial insecticides on *Philodromus buxi*, a potential predator of defoliating Lepidoptera in dehesa woodland in southern Spain. *International Journal of Pest Management*, 60: 121-127.
- PUJADE-VILLAR, J., 1983. *Estudi dels paràsits i hiperparàsits de la crisàlide de Lymantria dispar L. (Lepidoptera, Lymantridae)*. Servei de Protecció dels Vegetals, Generalitat de Catalunya. Full d'informació tècnica, 28.
- PUJADE-VILLAR, J., 1984a. *Estudi dels paràsits i depredadors dels ous de Lymantria dispar L. (Lepidoptera, Lymantridae)*. Servei de Protecció dels Vegetals, Generalitat de Catalunya. Full d'informació tècnica, 61.
- PUJADE-VILLAR, J., 1984b. *Estudi dels paràsits i depredadors de les larves i crisàlides de Lymantria dispar L. (Lepidoptera, Lymantridae)*. Servei de Protecció dels Vegetals, Generalitat de Catalunya. Full d'informació tècnica, 62.
- SAMPLE, B., BUTLER, L., ZIVKOVICH, C., WHITMORE, R. & REARDON, R. 2008. Effects of *Bacillus thuringiensis* berliner var. *kurstaki* and defoliation by the gypsy moth (*Lymantria dispar* L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) on native arthropods in west Virginia. *The Canadian Entomologist*, 128: 573-592.
- SAVOTIKOV, I.F., SMETNIK, A.I. & ORLINSKII, A.D. 1995. Situation of the Asian form of gypsy moth (*Lymantria dispar*) in Russia and in the world. *EPP0 Bulletin*, 25 (4): 617-622.
- SOLDEVILA, A. 2020. *Causes de les explosions demogràfiques i mètodes de seguiment de la papallona Lymantria dispar als boscos del Montnegre*. Memòria del Treball de Fi de Grau. Universitat de Girona.
- SORK, V. L., BRAMBLE, J. & SEXTON, O., 1993. Ecology of mast-fruiting in three species of North American deciduous oaks. *Ecology*, 74: 528-541.
- SPEIGHT, M. R., HUNTER, M. D. & WATT, A. D. 1999. *Ecology of insects. Concepts and applications*. 350 pp. Blackwell Science, London.
- SUNYER P, MUÑOZ, A, MAZZEROLE, M. J., et al. 2016. Wood mouse population dynamics: Interplay among seed abundance seasonality, shrub cover and wild boar interference. *Mammalian Biology*, 81: 372-379
- TARDÀ, A. & RIERA, R. 2020. *Estudi de l'àrea d'afectació de l'eruga peluda del suro al massís del Montnegre a partir d'imatges Sentinel-2 (2019)*. Informe inèdit. 18 p. Institut Cartogràfic i Geològic de Catalunya i Diputació de Barcelona.
- TOBIN, P. C., BAI, B. B., EGGEN, D. A. & LEONARD, D. S. 2012. The ecology, geopolitics, and economics of managing *Lymantria dispar* in the United States. *International Journal of Pest Management*, 58: 195-210.
- TOBIN, P.-C. & LIEBHOLD, A. M. 2011. *Gypsy moth*. In: *Encyclopedia of Biological Invasions* (Simberloff, D. & Rejmanek, M., Eds.). P. 298-304. Berkeley: University of California Press.
- TORRE, I., ARRIZABALAGA, A. & DÍAZ, M. 2002. Ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*). *Galemys*, 14: 1-26
- TORRE, I., RASPALL, A., ARRIZABALAGA, A. & DÍAZ, M. 2018. SEMICE: An unbiased and powerful monitoring protocol for small mammals in the Mediterranean Region. *Mammalian Biology*, 88: 161-167.
- TORRE, I., BASTARDAS-LLABOT, J., ARRIZABALAGA, A. & DÍAZ, M. 2020. Population dynamics of small endotherms under global change: Greater white-toothed shrews *Crocidura russula* in Mediterranean habitats. *Science of The Total Environment*, 705: 135799
- VILLEMANT, C. & ANDREÏ-RUIZ, M. C. 1999. Life-cycles and biological features of eggs predators of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) in the Mamora cork oak forest, Morocco. *European Journal of Entomology*, 96: 29-36.
- WESELOH, R., BERNON, G., BUTLER, L., FUESTER, R., MC CULLOUGH, D. & STEHR, F. 1995. Releases of *Calosoma sycophanta* (Coleoptera: Carabidae) near the edge of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) distribution. *Environmental Entomology*, 24: 1713-1717.
- WESELOH, R. M. 1985a. Changes in population size, dispersal behavior, and reproduction of *Calosoma sycophanta* (Coleoptera: Carabidae), associated with changes in gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae), abundance. *Environmental Entomology*, 14: 370-377.
- WESELOH, R. M. 1985b. Predation by *Calosoma sycophanta* L. (Coleoptera: Carabidae): Evidence for a large impact on gypsy moth, *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae), pupae. *The Canadian Entomologist*, 117: 1117-1126.
- YELA, J. L. & HERRERA, C. M. 1993. Seasonality and life cycles of woody plant-feeding noctuid moths (Lepidoptera: Noctuidae) in Mediterranean habitats. *Ecological Entomology*, 18: 259-269.
- ZÚBRIK, M., HAJEK, A., PILARSKA, D., SPILDA, I., GEORGIEV, G., HRASOVEC, B., HIRKA, A., GOERTZ, D., HOCH, G., BARTA, M., SANIGA, M., KUNCA, A., NIKOLOV, C., VAKULA, J., GALKO, J., PILARSKI, P. & CSÓKA, G. 2016. The potential for *Entomophaga maimaiga* to regulate gypsy moth *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Erebididae) in Europe. *Journal of Applied Entomology*, 140 (8): 565-579.