



ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ

Σχολή Αγροτικής Παραγωγής Υποδομών & Περιβάλλοντος

Τμήμα Επιστήμης Φυτικής Παραγωγής

Εργαστήριο Οικολογίας & Προστασίας Περιβάλλοντος

Μελέτη της επίδρασης του φυτοπαρασιτισμού, του επιπέδου πείνας και της ενδοομαδικής θήρευσης (IGP) στη λειτουργική απόκριση πολυφάγων αρπακτικών

Μασέλου Α. Διονυσία

Διδακτορική Διατριβή

Επιβλέπων Καθηγητής: Α. Φαντινού

Καθηγήτρια ΓΠΑ

ΑΘΗΝΑ 2015



ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ

Σχολή Αγροτικής Παραγωγής Υποδομών & Περιβάλλοντος

Τμήμα Επιστήμης Φυτικής Παραγωγής

Εργαστήριο Οικολογίας & Προστασίας Περιβάλλοντος

Μελέτη της επίδρασης του φυτοπαρασιτισμού, του επιπέδου πείνας και της ενδοομαδικής θήρευσης (IGP) στη λειτουργική απόκριση πολυφάγων αρπακτικών

Μασέλου Α. Διονυσία

Διδακτορική Διατριβή

Επιβλέπων Καθηγητής: Α. Φαντινού

Καθηγήτρια ΓΠΑ

ΑΘΗΝΑ 2015

ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ
Σχολή Αγροτικής Παραγωγής Υποδομών & Περιβάλλοντος
Τμήμα Επιστήμης Φυτικής Παραγωγής
Εργαστήριο Οικολογίας & Προστασίας Περιβάλλοντος

Μελέτη της επίδρασης του φυτοπαρασιτισμού, του επιπέδου πείνας και της ενδοομαδικής θήρευσης (IGP) στη λειτουργική απόκριση πολυφάγων αρπακτικών

Μασέλου Α. Διονυσία
Διδακτορική Διατριβή

Τριμελής Συμβουλευτική Επιτροπή

Α. Φαντινού Καθηγήτρια ΓΠΑ, Επιβλέπων

Δ. Περδίκης Επίκουρος Καθηγητής ΓΠΑ, Μέλος

Π. Μυλωνάς Ερευνητής Α΄ Μπενάκειο Φυτοπαθολογικό Ινστιτούτο, Μέλος

Μέλη Εξεταστικής Επιτροπής

Δ. Κωβαίος Καθηγητής ΑΠΘ, Μέλος

Γ. Ματσίνος Αναπληρωτής Καθηγητής Πανεπιστήμιο Αιγαίου, Μέλος

Γ. Παπαδούλης Καθηγητής ΓΠΑ, Μέλος

Κ. Σαιτάνης Επίκουρος Καθηγητής ΓΠΑ, Μέλος

ΑΘΗΝΑ 2015

Η εκπόνηση της διδακτορικής διατριβής έτυχε χορήγηση υποτροφίας από το Πρόγραμμα Ηράκλειτος ΙΙ: Ενίσχυση του ανθρώπινου ερευνητικού δυναμικού μέσω της υλοποίησης διδακτορικής διατριβής».

Η παρούσα έρευνα έχει συγχρηματοδοτηθεί από την Ευρωπαϊκή Ένωση (Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο - ΕΚΤ) και από εθνικούς πόρους μέσω του Επιχειρησιακού Προγράμματος «Εκπαίδευση και Δια Βίου Μάθηση» του Εθνικού Στρατηγικού Πλαισίου Αναφοράς (ΕΣΠΑ) – Ερευνητικό Χρηματοδοτούμενο Έργο: Ηράκλειτος ΙΙ. Επένδυση στην κοινωνία της γνώσης μέσω του Ευρωπαϊκού Κοινωνικού Ταμείου.

Η έγκριση διδακτορικής διατριβής από το Τμήμα Επιστήμης Φυτικής Παραγωγής του Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών δεν υποδηλώνει αποδοχή των γνώμων του συγγραφέα. (Ν5343/1932 άρθρο 202).



Ευρωπαϊκή Ένωση
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



ΥΠΟΥΡΓΕΙΟ ΠΑΙΔΕΙΑΣ, ΔΙΑ ΒΙΟΥ ΜΑΘΗΣΗΣ ΚΑΙ ΘΡΗΣΚΕΥΜΑΤΩΝ
ΕΙΔΙΚΗ ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗΣ

Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης



ΕΥΡΩΠΑΪΚΟ ΚΟΙΝΩΝΙΚΟ ΤΑΜΕΙΟ
Πρόγραμμα για την ανάπτυξη

Στην Οικογένειά μου

“Ένα ταξίδι χιλίων χιλιομέτρων αρχίζει με ένα βήμα.”

Λάο Τσε

Περιγραφή της διατριβής και σύνοψη των αποτελεσμάτων

Τα παμφάγα αρπακτικά κατέχουν διπλό ρόλο στα οικοσυστήματα, γιατί μπορούν να τρέφονται με λεία και φυτικούς πόρους και αναγνωρίζονται ως ένα σημαντικό συστατικό των τροφικών πλεγμάτων. Αυτή η διπλή ικανότητά τους σημαίνει ότι λόγω της κατανάλωσης επιβλαβών φυτοφάγων μπορούν να επιδρούν θετικά στα φυτά ξενιστές, αλλά επίσης μπορεί να έχουν και αρνητικές επενέργειες λόγω της θρέψης τους και από τη φυτική βιομάζα. Ένα αυξανόμενος όγκος εμπειρικών μελετών έχει παράσχει πρόσφατα στοιχεία για τη σημασία της ποιότητας των φυτικών πόρων στην έκβαση των αλληλεπιδράσεων μεταξύ παμφάγων και φυτοφάγων εχθρών. Αν και μεμονωμένες μελέτες προσανατολίζονται σε διαφορετικές κατευθύνσεις, υπάρχουν στοιχεία που υποδεικνύουν ότι βραχυπρόθεσμα η υψηλή ποιότητα του φυτού ξενιστή, και κατ' επέκταση η διαθεσιμότητα πλούσιων θρεπτικών συστατικών στα αρπακτικά, μπορεί εν μέρει να έχει σαν αποτέλεσμα την «απελευθέρωση» των φυτοφάγων εχθρών από την πίεση που τους εξασκείται από τους παμφάγους θηρευτές, ενώ μια πιο μακροπρόθεσμη προοπτική, υποδεικνύει ότι υψηλής ποιότητας φυτικοί πόροι μπορεί να υποστηρίξουν μεγαλύτερες πυκνότητες παμφάγων θηρευτών, που τελικά θα προκαλέσουν ισχυρότερες αρνητικές επιπτώσεις στα φυτοφάγα ζώα. Παρά το γεγονός ότι αυτές οι ομάδες οργανισμών έχουν αποτελέσει αντικείμενο πολλών μελετών και ο πιθανός ρόλος τους στους βιολογικούς ελέγχους έχει αναγνωριστεί, περιορισμένες εργασίες έχουν πραγματοποιηθεί για να αντιμετωπίσουν το συγκεκριμένο ζήτημα, δηλαδή του πώς οι φυτικοί πόροι μπορεί να επηρεάσουν τον έλεγχο των φυτοφάγων εχθρών από τα παμφάγα ή πώς ο ανταγωνισμός μεταξύ των παμφάγων αρπακτικών μπορεί να διαφοροποιηθεί από την ποικιλότητα των φυτικών τροφικών προτιμήσεων τους.

Στην εργασία αυτή προσπαθήσαμε να αξιολογήσουμε τη θηρευτική αποτελεσματικότητα ενός αρπακτικού χρησιμοποιώντας ένα απλό τρι-τροφικό σύστημα αποτελούμενο από ένα παμφάγο αρπακτικό (*Macrolophus pygmaeus* Rambur, Hemiptera - Miridae), τη λεία του (*Myzus persicae* Sulzer, Hemiptera - Aphididae) και δυο φυτά ξενιστές (μελιτζάνα, πιπεριά), διερευνώντας είτε φυσιολογικά χαρακτηριστικά του όπως το επίπεδο

της πείνας του, ή την παρουσία εναλλακτικών φυτικών πόρων καθώς επίσης την παράλληλη δραστηριότητα του με ένα παμφάγο επίσης αρπακτικό (*Nesidiocoris tenuis* Reuter, Hemiptera - Miridae). Η παρούσα διατριβή χωρίζεται σε δύο μέρη. Το πρώτο μέρος αποτελείται από τρία κεφάλαια και παρέχει μια γενική επισκόπηση της βιβλιογραφίας. Στο πρώτο κεφάλαιο δίνεται μια βιβλιογραφική ανασκόπηση του φαινομένου της θήρευσης, των κατηγοριών θηρευτών και περιγράφονται οι αποκρίσεις και η συμπεριφορά των παμφάγων αρπακτικών. Το δεύτερο κεφάλαιο εστιάζει σε δημοσιευμένες πληροφορίες που αφορούν τα Hemiptera με έμφαση στην οικογένεια των Miridae. Τέλος στο τρίτο κεφάλαιο δίνονται λεπτομερείς πληροφορίες για το χειρισμό του βιολογικού υλικού που χρησιμοποιήθηκε στα εργαστηριακά πειράματα, της προβλάστησης των φυτών ξενιστών και τις εκτροφές των εντόμων.

Το δεύτερο μέρος αποτελείται από τέσσερα κεφάλαια στα οποία περιγράφονται τα εργαστηριακά πειράματα και αποτελέσματα που προέκυψαν. Στο **Κεφάλαιο 2.1** επιχειρήθηκε να διερευνηθεί η επίδραση του επιπέδου πείνας στη λειτουργική απόκριση και κατά συνέπεια στην κατανάλωση λείας του πολυφάγου αρπακτικού *M. rygmaeus*. Άτομα *M. rygmaeus* εκτέθηκαν για δυο διαφορετικές χρονικές περιόδους σε κατάσταση πείνας δηλαδή σε στέρηση λείας και επίσης σε ταυτόχρονη στέρηση λείας και φυτικών πόρων. Μετά την έκθεση τους σε λεία (*M. persicae*) διαφόρων πυκνοτήτων δεν καταγράφηκε διαφοροποίηση της αρπακτικής συμπεριφοράς του αρπακτικού με το επίπεδο πείνας ωστόσο, όταν ο θηρευτής είχε εκτεθεί σε συνθήκες ταυτόχρονης έλλειψης λείας και φυτικού υλικού παρατηρήθηκε ένας σημαντικά μεγαλύτερος αριθμός καταναλωθέντων ατόμων σε ενδιάμεσες πυκνότητες λείας. Σ' όλες τις μεταχειρίσεις ο θηρευτής εκδήλωσε λειτουργική απόκριση Τύπου II (Βλ. Περίληψη Κεφ. 2.1. σελ. 74)

Στο **Κεφάλαιο 2.2** διερευνήθηκε η επίδραση ανθικών πόρων (γύρη ή άνθος) μελιτζάνας ή πιπεριάς στην κατανάλωση της αφίδας *M. persicae* από το αρπακτικό *M. rygmaeus* σε δυο χωρικές κλίμακες, σε τρυβλία (φύλλα) και κλωβούς (ολόκληρα φυτά) σε ένα ευρύ φάσμα πυκνοτήτων της λείας. Τα ποσοστά κατανάλωσης και ο τύπος λειτουργικής απόκρισης του αρπακτικού δεν επηρεάστηκαν από το είδος του φυτού (μελιτζάνα, πιπεριά) ή τη χωρική πειραματική κλίμακα (φύλλα- φυτά). Η παράλληλη με τη λεία χορήγηση

φυτικών πόρων (άνθος, γύρη) μελιτζάνας και λιγότερο πιπεριάς μείωσε το ανώτερο επίπεδο της καμπύλης λειτουργικής απόκρισης και αύξησε το χρόνο χειρισμού ανά θήραμα του αρπακτικού. Τα αποτελέσματα εισηγούνται την αντικατάσταση της ζωικής λείας με φυτικούς πόρους σε ορισμένες πυκνότητες της λείας ανάλογα με το είδος του φυτού ξενιστή (Βλ. Περίληψη Κεφ. 2.2. σελ. 108).

Στο **Κεφάλαιο 2.3.** μελετήθηκε η απόκριση του αρπακτικού σε διάφορα οσφρητικά ερεθίσματα φυτών ξενιστών σε σχέση με την προσβολή από *M. persicae*, και την παρουσία ή απουσία φυτικών πόρων (άνθος) με τη χρήση του ολφακτόμετρου. Συγκεκριμένα αρχικά καταγράφηκε η επιλογή μεταξύ δύο φυτών ξενιστών (μελιτζάνας, πιπεριάς) αξιολογώντας την προέλευση του από το κάθε φυτό –ξενιστή ενώ στη συνέχεια μελετήθηκε η επίδραση της παρουσίας λείας ή ενός άνθους στην απόκριση του αρπακτικού. Σύμφωνα με τα αποτελέσματα παρατηρήθηκε μια σημαντική προτίμηση του αρπακτικού προς το φυτό της μελιτζάνας που έφερε προσβολή από αφίδες εν συγκρίσει με το καθαρό φυτό, το οποίο επιβεβαιώνεται και από την ταυτοποίηση ουσιών με αναλύσεις αέριου χρωματογράφου όπου το προφίλ του προσβεβλημένου φυτού από αφίδες διέφερε σημαντικά από το καθαρό φυτό ή το φυτό με το άνθος (Βλ. Περίληψη Κεφ. 3.2. σελ. 157).

Στο **Κεφάλαιο 2.4.** εξετάσαμε τα αναδυόμενα αποτελέσματα των αλληλεπιδράσεων (Multiple-predator effects, MPEs), μεταξύ δύο πολυφάγων αρπακτικών της οικογένειας Miridae, του *M. pygmaeus* και του *N. tenuis* στην κατανάλωση λείας *M. persicae* διάφορων πυκνοτήτων, στην παρουσία ή απουσία φυτικών πόρων (άνθος). Τα αναδυόμενα αποτελέσματα των αλληλεπιδράσεων προέκυψαν από την εφαρμογή του πολλαπλασιαστικού (MRM) και του μοντέλου υποκατάστασης (substitutive model). Η παρουσία άνθους μείωσε σημαντικά την κατανάλωση λείας από ένα άτομο *M. pygmaeus*, ωστόσο μείωση δεν καταγράφηκε στην κατανάλωση της λείας από ένα άτομο *N. tenuis*. Όταν τα αρπακτικά είχαν πρόσβαση μόνο σε λεία, το αποτέλεσμα των ενδοειδικών και διαειδικών αλληλεπιδράσεων στη κατανάλωση λείας ήταν προσθετικό. Αντίθετα, η παρουσία εναλλακτικού φυτικού πόρου προκάλεσε την εκδήλωση μη προσθετικών αλληλεπιδράσεων στους ενδοειδικούς συνδυασμούς θηρευτών, οι οποίες διαφοροποιήθηκαν ανάλογα με το είδος του αρπακτικού. Το *M. pygmaeus* έδειξε μια καθαρή προτίμηση προς το

άνθος, ενώ τα άτομα *N. tenuis* διαχωρίζονταν χωρικά. Στους διαειδικούς συνδυασμούς καταγράφηκε μια σταθερή τάση των αρπακτικών να διαχωρίζουν τις βιοθέσεις τους (Βλ. Περίληψη Κεφ. 2.4 σελ.194).

Outline of Thesis and summary of results

Omnivorous predators have double roles in ecosystems, being able to feed on prey and plant resources and are recognized as an important component of food webs. This duality implies that they can impose positive effects on host plants by consuming detrimental herbivore but also may impose negative effects by consuming plant biomass. A growing body of empirical studies has recently provided evidence for the importance of plant quality for the outcome of omnivore–herbivore interactions. Although individual studies point in different directions, some evidence suggests that in the short run increased host plant quality may partly release herbivores from omnivore predation, while in a longer perspective, high quality plants may support higher omnivore densities, which eventually cause stronger negative impacts on the herbivores. Although these groups have been the subjects of many studies and their potential role in biological control has been recognized, few experiments have been designed to address the particular question of how plant resources affect pest suppression by omnivores or how competition between omnivorous predators may be mediated through the diversity of their plant feeding preferences.

In the present thesis we attempt to evaluate the predator efficiency of an omnivorous insect by using a simple tritrophic system consisted of a polyphagous predator (*Macrolophus pygmaeus* Rambur, Hemiptera - Miridae), its prey (*Myzus persicae* Sulzer, Hemiptera - Aphididae) and two host plants (eggplant, pepper plant), by considering either physiological traits such as the hunger level of the predator, or the presence of alternative plant resources as well as the simultaneous presence of another omnivorous in the system (*Nesidiocoris tenuis* Reuter, Hemiptera - Miridae). The present thesis is divided into two parts. Part One consists of three chapters and provides a general overview of literature regarding predation, omnivory, functional responses of predators, IGP (Chapter 1), biological control, behaviour of Hemiptera with emphasis on Miridae (Chapter 2) and finally describes in details the biological material used in experiment with emphasis on plant cultures and rearing of insects (Chapter 3).

Part two consists of four chapters and describes laboratory experiments and quantifying efforts concerning processes that take place at the individual level. More

specifically in **Chapter 2.1 entitled “Effect of hunger level on prey consumption and functional response of the predator *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae)** the main objective was to evaluate the influence of the hunger level on the consumption and the functional response of *M. pygmaeus*. For this purpose newly emerged adults females of *M. pygmaeus* were used under laboratory conditions which were deprived from prey for 24 or for 48 h on pepper plant, as well as for 48 h only on a wet layer of cotton wool in plastic Petri dishes. A female adult of each of the hunger states was introduced into a dish with a pepper leaf with aphids, and its predation rate was recorded after a period of 24 h and 48h (after prey replacement). In all experiments, 2nd instars of aphid *M. persicae* at different densities (2, 4, 8, 12, 16, 20, 24, 32 and 40 items) were used as prey. The predatory behavior of insects was not altered with the degree of prey deprivation. However, at the prey density of 20 prey items a significantly higher predation rate was recorded when predators deprived of both prey and leaf for 48 h. The logistic regression showed that *M. pygmaeus* exhibited a Holling’s type II functional response in all treatments. Values of handling time and attack rate were not significantly differed between the treatments regardless of their hunger level.

In **Chapter 2.2 entitled “Use of plant resources by an omnivorous predator and the consequences for effective predation”** we searched the effects of floral resources (pollen or flower) of eggplant or pepper plant on the predation rate of *M. pygmaeus*. Plant-provided food may enhance survival and establishment of omnivorous predators on target crops but on the other hand they may adversely affect predation rates and thus their potential for biological control of target pests. This omnivorous predator is commonly used in augmentative releases in greenhouse crops and experiments have shown its ability to utilize plant resources; eggplant and pepper plant leaves are the most and least suitable, respectively. We used experiments in dishes (leaves) and cages (plants) under a range of densities of its prey, the aphid *M. persicae*. We did not find evidence that the consumption rates and the type of the functional responses of *M. pygmaeus* were affected by the plant leaf (eggplant vs. pepper plant) or the increase in the spatial scale (leaf vs plant). However, the presence of pollen or a flower of eggplant and to a lesser extent of pepper plant reduced the plateau of the functional

response to aphid density and increased the handling time per prey. The extent of prey feeding replacement by flower resources was dependent on the interaction between plant species and prey density. It seems that there is a constant rate of prey consumption replacement at intermediate and high prey densities on eggplant but only at intermediate prey densities on pepper plant. These results indicate the interactions between plant and prey resources in diets of omnivores and may be useful for its efficacy in pest control on eggplant and pepper plant.

In **Chapter 3** entitled “**Response of the omnivorous predator *Macrolophus pygmaeus* (Banks) to volatiles produced by host plants in response to attack by *Myzus persicae* and the presence of floral resources**” we attempt to identify further the presence of the floral resources (flower) of eggplant or pepper plant on the selection of the host plant by *M. pygmaeus*. For this reason we explored the relationship between *M. pygmaeus* and host plants by using and comparing its attractiveness to pepper plant and eggplant. Plant preference was measured by olfactometric bioassays. Between the two host plants tested, eggplant was found to be the most attractive under laboratory conditions. Furthermore the availability of *M. persicae* as prey on eggplant was crucial for the successful response of *M. pygmaeus*. The gas chromatography-mass spectrometry analysis showed that infested by prey plants induced the release of additional compounds as compared to the volatiles emitted from clean plants. Nevertheless, *M. pygmaeus* seemed to prefer plants where phytophagy provides a fitness benefit.

Ecological theory often assumes predator species have similar effects; however, this assumption potentially obscures important differences and interactions. Multiple predator effects (MPEs) can modify the strength of pest regulation causing positive or negative deviations from that predicted from their individual independent effects. Despite increasing evidence that omnivory can shape predator-prey interactions, few studies have examined the impact of alternative plant food on interactions among multiple predators. In **Chapter 2.4.**, entitled “**Plant Resources as a Factor Altering Emergent Multi-Predator Effects**” we examined the effects of and interactions of two omnivorous mirids *M. pygmaeus* and *N. tenuis* on

different densities of their aphid prey *M. persicae* offered on a leaf by simultaneously manipulating presence or absence of a flower as alternative food recourse. Data were compared with calculated expected values using MRM and the substitutive model. Results demonstrated that although the provisioning of a flower to single individuals of *M. pygmaeus* yielded to a significant reduction of the consumption of aphids, this reduction was not apparent in the single *N. tenuis* treatment. When the predators had access only to prey the effects of multiple predation, either conspecific or heterospecific, were additive. On the contrary, the addition of an alternative plant recourse affected MPEs in conspecific pairings only, and the direction of the deviation depended on the predator species. Foraging behavioural observations about the location of conspecific pairings revealed that *M. pygmaeus* individuals showed a clear tendency to reside mainly in the flower whereas, *N. tenuis* was found to reside mostly different posts in the dish. We suggest that competition between omnivorous predators may be mediated through diversification of their feeding preferences within plant that directly affects the strength of MPEs. Consequently, the preference rate of the interacting predators for different plant resources should be considered in studies evaluating the outcomes of MPEs.

Ευχαριστίες

Η παρούσα διδακτορική διατριβή πραγματοποιήθηκε στο Εργαστήριο Οικολογίας και Προστασίας Περιβάλλοντος του Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών στο τμήμα Επιστήμη της Φυτικής Παραγωγής.

Θα ήθελα να εκφράσω τις ειλικρινείς και θερμές μου ευχαριστίες στην Καθηγήτρια του Εργαστηρίου Οικολογίας και Προστασίας Περιβάλλοντος του Γ.Π.Α., κ. Φαντινού Αργυρώ για την ανάθεση της παρούσας μελέτης καθώς και για την πολύτιμη επίβλεψη της καθ' όλη τη διάρκεια της υλοποίησής της και τη σημαντική συνδρομή της κατά τη συγγραφή. Η στήριξη και η εμπιστοσύνη που μου έδειξε από την αρχή της γνωριμίας μας ακόμα και στις πιο δύσκολες στιγμές καθώς και οι σημαντικές συμβουλές της σε όλα τα επίπεδα αποτέλεσαν για μένα το σημαντικότερο εφόδιο σε όλα τα βήματά μου κατά τη διάρκεια των σπουδών μου.

Επίσης θα ήθελα να ευχαριστήσω τον εκλιπόντα Καθηγητή του *Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics (IBED)*, *University of Amsterdam* Sabelis Maurice και μέλος της αρχικής τριμελούς συμβουλευτικής επιτροπής. Η βοήθειά του κατά τη διάρκεια της συνεργασίας μας υπήρξε καθοριστική για την ερευνητική μου κατάρτιση και μου επέτρεψε σήμερα να μπορώ να αισθάνομαι μεγαλύτερη εμπιστοσύνη στον εαυτό μου. Επίσης θα πρέπει να αναφέρω την καθοριστική συμβολή του στη συγγραφή και αποδοχή δημοσιεύσεων που αφορούν σε δεδομένα της συγκεκριμένης διατριβής.

Θα ήθελα να ευχαριστήσω θερμά τον Επ. Καθηγητή του Εργαστηρίου Γεωργικής Ζωολογίας και Εντομολογίας του Γ.Π.Α. κ Περδίκη Διονύσιο για τη συμμετοχή του στην τριμελή συμβουλευτική επιτροπή, τις φιλικές συζητήσεις πάνω στο θέμα μου, τις σημαντικές παρατηρήσεις αλλά κύρια την ανιδιοτελή βοήθειά του κατά την εκτέλεση του πειραματικού και συγγραφικού μέρους της εργασίας αυτής.

Ευχαριστώ επίσης τον Ερευνητή του Μπενακείου Φυτοπαθολογικού Ινστιτούτου κ. Μυλωνά Παναγιώτη για την αποδοχή του να εκτελεστεί μέρος της πειραματικής εργασίας στο εργαστήριο Εντομολογίας του Μ.Φ.Ι., τη συμμετοχή του στην τριμελή συμβουλευτική επιτροπή, την καθοδήγηση, τις εύστοχες παρατηρήσεις του κατά τη

συγγραφή, αλλά κύρια για την ποιότητα της συνεργασίας μας κατά τη διάρκεια τόσο των πειραμάτων όσο και της συγγραφής.

Θα ήθελα ακόμη να ευχαριστήσω τα μέλη της εξεταστικής επιτροπής, κ. Παπαδούλη Γεώργιο, Καθηγητή του Εργαστηρίου Ζωολογίας και Εντομολογίας και πρύτανη του Γ.Π.Α., κ. Κωβαίο Δημήτρη, Καθηγητή του Αριστοτελείου Πανεπιστημίου Θεσσαλονίκης καθώς και, κ. Ματσίνο Γιάννη, Αν. Καθηγητή του Τμήματος Περιβάλλοντος του Πανεπιστημίου Αιγαίου για το ενδιαφέρον τους, την ανάγνωση και τις βελτιωτικές παρεμβάσεις τους στην ολοκλήρωση της παρούσας διατριβής. Επίσης ευχαριστώ τον Επ. Καθηγητή του Εργαστηρίου Οικολογίας και Προστασίας Περιβάλλοντος του Γ.Π.Α. κ. Σαϊτάνη Κωνσταντίνο, για τη συμμετοχή στην επταμελή επιτροπή κρίσης καθώς και για τη διαθεσιμότητά του και την άμεση ανταπόκριση του σε απορίες μου που σχετίζονταν με την στατιστική επεξεργασία των αποτελεσμάτων μου.

Ακόμα, θα ήθελα να ευχαριστήσω το Εθνικό Στρατηγικό Πλαίσιο Αναφοράς (ΕΣΠΑ) – Ερευνητικό Χρηματοδοτούμενο Έργο: Ηράκλειτος II, για τη χορήγηση υποτροφίας για την εκπόνηση της διδακτορικής μου διατριβής.

Θερμά ευχαριστώ επίσης τη Δρ Αναστασάκη Ειρήνη από το Εργαστήριο Βιολογικής Καταπολέμησης του Μ.Φ.Ι. για τη βοήθειά της στην παραλαβή και ανάλυση των πτητικών ουσιών στην πειραματική διαδικασία.

Τελειώνοντας ένα μεγάλο ευχαριστώ σε όλους τους συνεργάτες και συνυποψήφιους που ομόρφυναν και στήριξαν την κάθε στιγμή, υποψήφια διδάκτορα Μακρογιάννη Δέσποινα, υποψήφια διδάκτορα Αρβανίτη Κωνσταντίνα, υποψήφιο διδάκτορα Σταθάκη Θεόδωρο, Δρ Λύτρα Ιωάννα, Δρ Παξινού-Μουζάκη Χαρά, Δρ Μαυρίκου Σοφία και Δρ Φλαμπούρη Ευαγγελία καθώς και τον Δρ Παπανικολάου Νίκο για τις χρήσιμες συμβουλές του στη στατιστική ανάλυση. Ένα μεγάλο ευχαριστώ στον κ. Σοφιό Αναστάσιο για τη βοήθειά του κατά τη διαδικασία της εκτύπωσης. Ενώ θα ήθελα να αναφερθώ ιδιαιτέρως στη μητέρα μου Καίτη, τη γιαγιά μου Μαρίκα και τον Παναγιώτη Γολέμη για την ηθική υποστήριξη που μου προσέφεραν και συνέβαλλαν με τον τρόπο τους στην εκπόνηση της μελέτης.

Αθήνα 2015

Περιεχόμενα

| | | |
|----------|--------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 1. | Μέρος Πρώτο | 1 |
| 1.1. | Κεφάλαιο 1 | 1 |
| 1.1.1. | Θήρευση | 1 |
| 1.1.2. | Είδη θηρευτών | 2 |
| 1.1.3. | Εύρος και σύνθεση τροφής θηρευτών | 6 |
| 1.1.4. | Αποκρίσεις θηρευτών | 7 |
| 1.1.5. | Παμφάγα αρπακτικά | 14 |
| 1.1.6. | Ενδοομαδική – Ενδοσυντεχνιακή θήρευση | 17 |
| 1.1.7. | Βιβλιογραφία | 21 |
| 1.2. | Κεφάλαιο 2 | 28 |
| 1.2.1. | Βιολογική αντιμετώπιση | 28 |
| 1.2.2. | Ο ρόλος των παμφάγων αρπακτικών στη βιολογική αντιμετώπιση | 29 |
| 1.2.3. | Παμφάγα Hemiptera αρπακτικά | 30 |
| 1.2.4. | Οικογένεια Miridae | 33 |
| 1.2.5. | Το αρπακτικό <i>Macrolophus pygmaeus</i> | 36 |
| 1.2.6. | Το αρπακτικό <i>Nesidiocoris tenuis</i> | 42 |
| 1.2.7. | Βιβλιογραφία | 47 |
| 1.3. | Κεφάλαιο 3 | 60 |
| 1.3.1 | Σκοπός διατριβής | 60 |
| 1.3.2 | Διαχείριση Φυτικού υλικού – Εκτροφές | 62 |
| 1.3.2.1. | Παραγωγή φυτών μελιτζάνας και πιπεριάς | 62 |
| 1.3.2.2. | Εκτροφές των αρπακτικών εντόμων <i>Macrolophus pygmaeus</i> και <i>Nesidiocoris tenuis</i> | 64 |
| 1.3.2.3. | Εκτροφή της λείας – αφίδας <i>Myzus persicae</i> | 66 |
| 1.3.2.4. | Προετοιμασία τρυβλίων και κλωβών | 67 |
| 1.3.2.5. | Βιβλιογραφία | 71 |

| | | |
|--------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 2. | Μέρος Δεύτερο | 72 |
| 2.1. | Κεφάλαιο 1 : Επίδραση του επιπέδου πείνας στην κατανάλωση λείας και τη λειτουργική απόκριση του αρπακτικού <i>Macrolophus ruginosus</i> | 73 |
| 2.1.1. | Περίληψη | 74 |
| 2.1.2. | Εισαγωγή | 75 |
| 2.1.3. | Υλικά & Μέθοδοι | 81 |
| | 2.1.3.1. Πειραματική Διαδικασία | 81 |
| | 2.1.3.2. Στατιστική ανάλυση | 85 |
| 2.1.4. | Αποτελέσματα | 86 |
| 2.1.5. | Συζήτηση | 96 |
| 2.1.6. | Βιβλιογραφία | 100 |
| 2.2. | Κεφάλαιο 2: Κατανάλωση φυτικών πόρων από το αρπακτικό <i>Macrolophus ruginosus</i> και συνέπειες στη θηρευτική αποτελεσματικότητά του. | 107 |
| 2.2.1. | Περίληψη | 108 |
| 2.2.2. | Εισαγωγή | 109 |
| 2.2.3. | Υλικά & Μέθοδοι | 115 |
| | 2.2.3.1. Πειραματική Διαδικασία | 115 |
| | 2.2.3.2. Στατιστική ανάλυση | 120 |
| 2.2.4. | Αποτελέσματα | 122 |
| 2.2.5. | Συζήτηση | 138 |
| 2.2.6. | Βιβλιογραφία | 146 |
| 2.3. | Κεφάλαιο 3: Επίδραση του φυτού ξενιστή, της παρουσίας εναλλακτικών πόρων και της λείας στην απόκριση του <i>Macrolophus ruginosus</i> . | 156 |
| 2.3.1. | Περίληψη | 157 |
| 2.3.2. | Εισαγωγή | 158 |
| 2.3.3. | Υλικά & Μέθοδοι | 165 |
| | 2.3.3.1. Πειραματική Διαδικασία | 165 |
| | 2.3.3.2. Απόκριση του <i>Macrolophus ruginosus</i> | 165 |
| | 2.3.3.3. Παραλαβή πτητικών | 172 |
| | 2.3.3.4. Στατιστική ανάλυση | 174 |
| 2.3.3. | Αποτελέσματα | 174 |

| | | |
|----------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 2.3.4.1. | Βιοδοκιμές με τη χρήση του ολφακτόμετρου | 174 |
| 2.3.4.2. | Παραλαβή πτητικών ουσιών από φυτά μελιτζάνας | 181 |
| 2.3.5. | Συζήτηση | 185 |
| 2.3.6. | Βιβλιογραφία | 190 |
| 2.4. | Κεφάλαιο 4: Οι φυτικοί πόροι σαν παράγοντας διαφοροποίησης των αναδυομένων αποτελεσμάτων των αλληλεπιδράσεων μεταξύ πολλαπλών αρπακτικών (Emergent Multi-Predator Effects) | 197 |
| 2.4.1. | Περίληψη | 198 |
| 2.4.2. | Εισαγωγή | 199 |
| 2.4.3. | Υλικά & Μέθοδοι | 207 |
| 2.4.3.1. | Πειραματική Διαδικασία | 207 |
| 2.4.3.2. | Στατιστική ανάλυση | 210 |
| 2.4.4. | Αποτελέσματα | 215 |
| 2.4.4.1. | Επιπτώσεις ενδοειδικών αλληλεπιδράσεων στη συνολική κατανάλωση λείας. | 215 |
| 2.4.4.2. | Επιπτώσεις των αλληλεπιδράσεων πολλαπλών θηρευτών στην κατανάλωση λείας | 217 |
| 2.4.4.3. | Θέση των ατόμων των θηρευτών στο τρυβλίο: επίδραση του είδους και των αλληλεπιδράσεων των θηρευτών | 222 |
| 2.4.5. | Συζήτηση | 225 |
| 2.4.6. | Βιβλιογραφία | 232 |
| | Προέλευση Φωτογραφιών | 240 |
| | Απόδοση Αγγλικών Όρων στην Ελληνική | 242 |
| | Κατάλογος δημοσιευμάτων διατριβής | 244 |
| | Βιογραφικό σημείωμα | 246 |

1. Μέρος Πρώτο

1.1. Κεφάλαιο 1.

1.1.1. Θήρευση

Με τον όρο θήρευση στην Οικολογία ορίζεται η ευρεία και ποικίλη ομάδα αλληλεπιδράσεων μεταξύ οργανισμών ή πληθυσμών διαφορετικών ειδών και τροφικών επιπέδων των οποίων κοινό τους γνώρισμα είναι η καταδίωξη - προσβολή ενός ζωντανού οργανισμού (λείας ή ξενιστή) και η μερική ή ολική κατανάλωση του από έναν άλλο οργανισμό (θηρευτή, φυτοφάγο, παράσιτο, παρασιτοειδές). Συνοπτικά, ως θήρευση ορίζεται η κατανάλωση ενός οργανισμού (θήραμα - λεία) από έναν άλλο οργανισμό (θηρευτής - αρπακτικό), συνήθως διαφορετικού είδους αν και κάτω από ιδιαίτερες συνθήκες μπορεί να παρατηρηθεί και το φαινόμενο του κανιβαλισμού (Σζαιτάνης και Καρανδεινός 2010). Σε ατομικό επομένως επίπεδο ο ένας οργανισμός ζημιώνεται, ενώ ο άλλος ωφελείται. Σε πληθυσμιακό ωστόσο επίπεδο και οι δυο οργανισμοί μπορεί να ωφελούνται. Αυτές οι πληθυσμιακές αυξομειώσεις διαφοροποιούν τα πληθυσμιακά φορτία και των υπόλοιπων οργανισμών που συγκροτούν τη βιοκοινότητα και ουσιαστικά δεν λαμβάνουν μέρος στην θήρευση αλλά επηρεάζονται έμμεσα από αυτή. Το φαινόμενο της θήρευσης είναι ευρέως διαδεδομένο στη φύση και αποτελεί βασικό παράγοντα της σύνθεσης των τροφικών δικτύων (Krebs, 1979). Η διαδικασία της θήρευσης είναι σημαντική για την οργάνωση και λειτουργία των κοινοτήτων καθώς περιορίζει την αφθονία ή την κατανομή του θηράματος αλλά και το πληθυσμιακό μέγεθος θηρευτή, επιτρέπει τη μεταφορά ενέργειας μεταξύ των τροφικών επιπέδων, ενώ ευνοεί τη φυσική επιλογή επιτρέποντας την ανάπτυξη στρατηγικών τόσο των θηραμάτων όσο και των θηρευτών. Είναι ευνόητο ότι η φυσική επιλογή τείνει να αυξήσει την ικανότητα των θηρευτών να ανιχνεύουν, να συλλαμβάνουν και να καταναλώνουν τη λεία τους (ταχύτητα, σωματικός εξοπλισμός κτλ.). Αντίστοιχα, η φυσική επιλογή ευνοεί την ανάπτυξη χαρακτηριστικών και συμπεριφοράς που βοηθούν τα άτομα της λείας να διαφεύγουν των θηρευτών τους (αποφυγή, απόκρυψη, μιμητισμός, άμυνα, κτλ.) (Ricklefs and Miller, 2000). Είναι προφανές ότι αυτές οι δύο επιλεκτικές δυνάμεις κινούνται προς αντίθετες κατευθύνσεις, δηλαδή όσο η λεία αναπτύσσει τεχνικές

διαφυγής της θήρευσης, τόσο ο θηρευτής αναπτύσσει περισσότερο αποτελεσματικούς μηχανισμούς ανίχνευσης και σύλληψης της. Αυτός ο συνεξελικτικός αγώνας εξοπλισμού (coevolutionary arms race) μεταξύ της απόκτησης μηχανισμών διαφυγής από τα θηράματα και της προσπάθειας παράκαμψής τους από την πλευρά των θηρευτών εντοπίζεται σε πολλά συστήματα θηρευτών – θηραμάτων (Dawkins and Krebs, 1979; Ricklefs and Miller, 2000).

1.1.2. Είδη θηρευτών

Ως θηρευτής ορίζεται ο οργανισμός ή το είδος εκείνο που καταναλώνει μερικώς ή ολικώς έναν άλλο οργανισμό ή ένα άλλο είδος. Η παρουσία θηρευτών επηρεάζει σημαντικά τις σχέσεις μεταξύ των ειδών στη φύση και ειδικότερα αυτών σε σχέση με το θήραμά τους.

Μια πρώτη προσπάθεια κατηγοριοποίησης των θηρευτών βασίστηκε στο είδος της λείας που καταναλώνουν. Η ταξινόμηση αυτή αναφέρεται ως ταξινομική κατηγοριοποίηση (Taxonomic classification) και διακρίνει τα αρπακτικά στις εξής κατηγορίες:

- Σαρκοφάγα είδη (carnivore) τα οποία καταναλώνουν ζωικούς οργανισμούς.
- Φυτοφάγα είδη (herbivore) τα οποία τρέφονται με φυτικούς οργανισμούς.
- Παμφάγα είδη (omnivore) τα οποία τρέφονται και με τις δυο κατηγορίες οργανισμών.

Ωστόσο κατά τον Thompson (1982), οι θηρευτές μπορούν να κατηγοριοποιηθούν με μια πιο οικολογική προσέγγιση με βάση τον τρόπο με τον οποίο αλληλεπιδρούν και καταναλώνουν τη λεία τους. Ο εναλλακτικός αυτός τρόπος διάκρισης των θηρευτών ορίζεται ως λειτουργική κατηγοριοποίηση (Functional classification) (Thompson, 1982) και γίνεται με βάση τη βλάβη που προκαλούν οι καταναλωτές στη λεία τους (ή στον ξενιστή) αλλά και την εν γένει συμπεριφορά τους και διακρίνονται κατά αυτόν τον τρόπο στις εξής κατηγορίες:

- Πραγματικοί θηρευτές (αρπακτικά) (true predators)
- Φυτοφάγοι (herbivore)
- Παράσιτα (parasites)
- Παρασιτοειδή (parasitoid)

Αναλυτικά:

Α) Οι **πραγματικοί θηρευτές** (αρπακτικά) θανατώνουν άμεσα μετά την επίθεσή τους το θήραμά τους, ενώ κατά τη διάρκεια του βιολογικού τους κύκλου θανατώνουν περισσότερα του ενός άτομα τα οποία μπορεί να ανήκουν και σε διαφορετικά είδη (Ricklefs and Miller, 2000). Συνήθως είναι μεγαλύτερα ζώα από τη λεία τους και μολονότι τις περισσότερες φορές παρατηρείται ολική κατανάλωση του θηράματος, υπάρχουν περιπτώσεις όπου μερικά είδη πραγματικών θηρευτών καταναλώνουν μερικώς το θήραμα τους. Χαρακτηριστικά παραδείγματα πραγματικών θηρευτών αποτελούν οι τίγρεις, οι αετοί, οι πασχαλίτσες και τα σαρκοφάγα φυτά (Εικόνα 1.1.1).



Εικόνα 1.1.1. Αρπακτικό έντομο *Propylea quatuordecimpunctata* (Coleoptera, Coccinellidae) τρεφόμενο με αφίδα *Aphis fabae* (Hemiptera, Aphididae)

Β) Οι **φυτοφάγοι θηρευτές** κατά τη διάρκεια του βιολογικού τους κύκλου αφαιρούν συνήθως τμήματα της λείας, η οποία σε αυτή την περίπτωση αποκαλείται ξενιστής (host), διαφορετικών συνήθως ειδών, δηλαδή καταναλώνουν μερικώς το θήραμα τους. Τις περισσότερες φορές η ζημιογόνος αυτή προσβολή τους δεν είναι θανατηφόρα. Η φυτοφαγία συγκροτεί μία αμφίδρομη σχέση. Τα φυτά, αν και φαινομενικά παθητικά, επιδρούν σημαντικά στην αρμοστικότητα των φυτοφάγων. Για τα φυτοφάγα επίσης περισσότερο σημαντική είναι η ποιότητα της τροφής παρά η ποσότητά της. Χαρακτηριστικά παραδείγματα αποτελούν τα μεγάλα σπονδυλωτά φυτοφάγα ζώα, όπως το πρόβατο και η αγελάδα, καθώς και τα φυτοφάγα έντομα (Εικόνα 1.1.2).



Εικόνα 1.1.2. Φυτοφάγο *Myzus persicae* (Homoptera:Aphididae)

Γ) Τα **παράσιτα** όπως και οι φυτοφάγοι θηρευτές, εκμεταλλεύονται και καταναλώνουν μερικώς τα θηράματα τους χρησιμοποιώντας τα ως ενδιαιτήματα. Αντίθετα με ότι συμβαίνει κατά τη θήρευση, κατά τον παρασιτισμό (parasitism), οι οργανισμοί - παράσιτα (parasites) δεν σκοτώνουν τον οργανισμό με τον οποίο τρέφονται, ο οποίος αποκαλείται επίσης ξενιστής (host). Είναι μικρά ζώα σε σχέση με τον ξενιστή και δεν προκαλούν τον άμεσο θάνατό του. Πιθανόν σε έντονες

πληθυσμιακές πυκνότητες παρασίτων, να επέρχεται ο θάνατος του ξενιστή από την εξάντληση ή την υψηλή συγκέντρωση τοξινών που εκκρίνονται από το παράσιτο (Ricklefs and Miller, 2000). Εν αντιθέσει με τις προηγούμενες κατηγορίες καταναλωτών, τα παράσιτα προσβάλλουν ένα ή ελάχιστα άτομα κατά τη διάρκεια του βιολογικού τους κύκλου και είναι κατά κανόνα εξειδικευμένα όσον αφορά τους ξενιστές που προσβάλλουν. Μύκητες, ιοί, βακτήρια, πρωτόζωα και νηματώδεις ή και φυτά που παρασιτούν σε φυτά αποτελούν χαρακτηριστικά παραδείγματα παρασίτων (Εικόνα 1.1.3).



Εικόνα 1.1.3. Παράσιτο κρότωνα (Parasitiformes : Ixodidae)

Δ) Τα **παρασιτοειδή** αποτελούν μια ομάδα εντόμων, συνήθως ωφελίμων, τα οποία διακρίνονται με βάση την εναπόθεση ωών από τα ενήλικα θηλυκά στον ξενιστή, και τον τρόπο ανάπτυξης των προνυμφών τους. Έχουν συνήθως παρόμοιο μέγεθος με τον ξενιστή και σχετικά ίδια διάρκεια ζωής. Περίπου 10% των εντόμων που έχουν περιγραφεί ανήκουν στην κατηγορία των παρασιτοειδών (Piper, 2007). Ανήκουν κυρίως στην τάξη Hymenoptera αλλά μερικά σημαντικά είδη απαντούν και στα Diptera (Εικόνα 1.1.4). Ως ενήλικα ζουν ελεύθερα στη φύση και εναποθέτουν τα ωά τους κοντά ή επάνω ή εντός στον ξενιστή τους (είδη εντόμων ή αραχνών). Οι προνύμφες των παρασιτοειδών αναπτύσσονται επάνω ή εντός του σώματος του ξενιστή τους, ο οποίος βρίσκεται στο στάδιο του ωού, της προνύμφης ή νύμφης και προοδευτικά μέχρι τη μεταμόρφωσή τους σε νύμφες, τον καταναλώνουν σχεδόν ολοκληρωτικά.

Συνήθως ένα άτομο παρασιτοειδούς αναπτύσσεται σε ένα άτομο του ξενιστή. Περίπου το 25% των αρπακτικών ειδών ανήκει σε αυτή τη κατηγορία θηρευτών (Price, 1980). Για τα παρασιτοειδή ο ρυθμός θήρευσης καθορίζεται κυρίως από το ρυθμό με τον οποίο τα θηλυκά εναποθέτουν τα ωά τους.



Εικόνα 1.1.4. Παρασιτοειδές *Aphidius colemani* (Hymenoptera, Braconidae)

Εκτός από τις διαφορές που σημειώθηκαν ανωτέρω τα παράσιτα και τα παρασιτοειδή διαφέρουν από τους πραγματικούς θηρευτές (αρπακτικά) και σε άλλα χαρακτηριστικά. Τα παράσιτα έχουν τις περισσότερες φορές μικρότερο μέγεθος από τον ξενιστή τους σε αντίθεση με το αρπακτικό το οποίο είναι συνήθως μεγαλύτερο από το θήραμά του. Επίσης, τα παράσιτα και τα παρασιτοειδή είναι περισσότερο εξειδικευμένοι όσον αφορά τη δομή, το μεταβολισμό και το βιολογικό τους κύκλο από ότι είναι τα αρπακτικά. Η εξειδίκευση είναι ανάλογη με τις απαιτήσεις τους και την ευχέρεια διασποράς τους από τον ένα ξενιστή στον άλλον.

1.1.3. Εύρος και σύνθεση τροφής θηρευτών

Το σύνολο των ειδών με τα οποία μπορεί να τραφεί ένα είδος θηρευτή είναι γνωστό σαν φάσμα ή αποτελεί το εύρος των ξενιστών ή θηραμάτων αυτού του θηρευτή. Αυτό μπορεί να είναι περιορισμένο ή ευρύ, αλλά ποτέ δεν εκτείνεται σε όλα

τα είδη. Ανάλογα με αυτό το φάσμα οι θηρευτές μπορεί να διακριθούν σε τρεις κατηγορίες. Τα **μονοφάγα**, εκείνα δηλαδή που τρέφονται με ένα μόνο είδος λείας. Ένα κλασσικό παράδειγμα είναι ο δάκος της ελιάς (*Bactrocera oleae*, Diptera, Tephritidae). Βέβαια πολλά από τα αποκαλούμενα μονοφάγα είδη συχνά τρέφονται το καθένα με μια ομάδα πολύ συγγενικών ειδών. Τα **ολιγοφάγα** που τρέφονται με ομάδες συγγενών ειδών συνήθως της ίδιας οικογένειας και τα **πολυφάγα** που μπορούν να τραφούν με ποικιλία ειδών διάφορων οικογενειών.

Παράλληλα ο βαθμός εξειδίκευσης που εκδηλώνουν οι θηρευτές σε σχέση με την τροφή τους επηρεάζει σημαντικά τη δυναμική των τροφικών δικτύων και με βάση αυτό το χαρακτηριστικό διακρίνονται σε δύο κατηγορίες, σε **εξειδικευμένους** και οι **γενικευμένους** θηρευτές (Ricklefs and Miller, 2000). Οι δύο αυτές κατηγορίες μπορούν να περιέχουν και τους τέσσερις τύπους αρπακτικών της λειτουργικής ταξινόμησης (αρπακτικά, φυτοφάγοι, παράσιτα και παρασιτοειδή).

Οι εξειδικευμένοι θηρευτές (specialists) θηρεύουν ένα περιορισμένο εύρος ειδών και συνήθως ο χρόνος ανάπτυξής τους είναι συγκρίσιμος με αυτόν της λείας τους. Επίσης λόγω της υψηλής τους εξειδίκευσής τους διακρίνονται από υψηλή γονιμότητα για την εξασφάλιση της βιωσιμότητάς τους. Εξαιτίας των χαρακτηριστικών τους, οι εξειδικευμένοι θηρευτές αποτελούν σημαντικούς βιολογικούς παράγοντες στην επιτυχή και αποτελεσματική βιολογική διαχείριση. Αντιθέτως οι γενικευμένοι θηρευτές (generalists) διακρίνονται από τους εξειδικευμένους θηρεύοντας ένα ευρύ φάσμα ειδών. Χαρακτηριστικό παράδειγμα εξειδικευμένων θηρευτών αποτελούν τα παράσιτα, ενώ τα περισσότερα είδη πραγματικών θηρευτών ανήκουν στους γενικευμένους θηρευτές (Debach and Rosen, 1991).

1.1.4. Αποκρίσεις θηρευτών

Οι θηρευτές μπορεί να αντιδρούν στις αλλαγές της αφθονίας των θηραμάτων τους με πολλούς τρόπους:

- α) με ατομικές αλλαγές συμπεριφοράς για μικρό διάστημα,
- β) με εκμάθηση (εκπαίδευση) κατά τη διάρκεια της ζωής τους ,

γ) με συνάθροιση σε περιοχές υψηλής αφθονίας θηραμάτων,

δ) με αύξηση της αναπαραγωγής τους ώστε να πλεονεκτούν έναντι της πληθυσμιακής αύξησης των θηραμάτων τους.

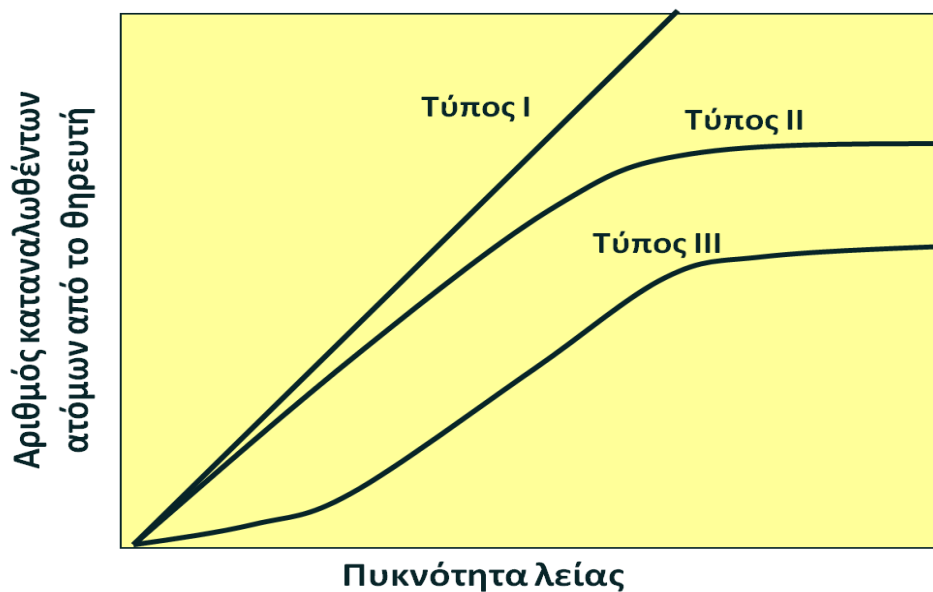
Η μελέτη των αλληλεπιδράσεων μεταξύ των θηρευτών και των θηραμάτων έχει καταδείξει δύο διακριτές αντιδράσεις του θηρευτή, στην προσπάθειά του να μεταβάλλει την πυκνότητα του θύματος. Η μια αφορά τον ανεξάρτητο θηρευτή, ο οποίος καταναλώνει περισσότερα θηράματα, ή τα συλλαμβάνει ταχύτερα όταν ο πληθυσμός των θηραμάτων αυξάνει. Η άλλη αφορά θηρευτές, οι οποίοι καθίστανται πολυαριθμότεροι μέσω της αυξημένης αναπαραγωγής ή της μετανάστευσης. Η πρώτη περίπτωση ονομάζεται **λειτουργική απόκριση** και η δεύτερη **αριθμητική απόκριση** (Solomon, 1949).

Συγκεκριμένα η **λειτουργική απόκριση** (functional response) εκφράζει τη σχέση μεταξύ του ρυθμού κατανάλωσης του θηράματος και της αφθονίας του (πληθυσμού του) (Holling, 1966). Όσο αυξάνεται επομένως η πυκνότητα της λείας, ο θηρευτής καταναλώνει περισσότερα άτομα λείας ή τα καταναλώνει με πιο γρήγορους ρυθμούς (Βερεσόγλου, 2002; Σαιτάνης και Καρανδεινός, 2010). Παρατηρείται όμως και ένα ανώτατο όριο κατανάλωσης θηραμάτων από τον θηρευτή πέραν του οποίου ο ρυθμός κατανάλωσης παραμένει σταθερός, ανεξάρτητα από τον πληθυσμό του θηράματος, δηλαδή επέρχεται ο κορεσμός του θηρευτή.

Η **αριθμητική απόκριση** (numerical response) εκφράζει την αύξηση της πυκνότητας του θηρευτή ως συνέπεια της αύξησης της πυκνότητας του θηράματος. Καταγράφει επομένως, μια αλλαγή του αναπαραγωγικού δυναμικού του θηρευτή ως αποτέλεσμα της αύξησης των θηραμάτων. Η απόκριση αυτή μπορεί επίσης να συμπεριλάβει τα αποτελέσματα μιας πιθανά μεταναστευτικής συμπεριφοράς του. Ωστόσο κατά τον Hassel *et al.* (1976), η αριθμητική απόκριση είναι άμεση διότι σε περιοχές με υψηλή πληθυσμιακή πυκνότητα θηράματος τείνει να συγκεντρώνεται και ο μεγαλύτερος πληθυσμός θηρευτών. Η συμπεριφορά αυτή εκφράζεται επομένως μέσα και από την συναθροιστική απόκριση των θηρευτών.

Έχοντας ως βασικό εργαλείο την λειτουργική και αριθμητική απόκριση των θηρευτών, μπορεί να αξιολογηθεί η αποτελεσματικότητά τους ως φυσικών εχθρών σε πληθυσμούς θηραμάτων (Solomon, 1949; Holling, 1959). Επίσης η εκτίμηση των αποκρίσεων των ειδών μπορούν να δώσει σημαντικές πληροφορίες σε σχέση με τη συμπεριφορά τους μακροπρόθεσμα ή βραχυπρόθεσμα. Κατά τους Zemek and Nachman (1998), έχει παρατηρηθεί ότι τα αρπακτικά ζώα μπορούν να αναστείλουν το ρυθμό μετανάστευσής τους σε περίπτωση όπου είναι αυξημένες οι πυκνότητες θηραμάτων. Παράλληλα, ο Murdoch (1971) έχει εισηγηθεί τον όρο «αναπτυξιακή» απόκριση, αναφερόμενος στην ταχεία αύξηση των αρπακτικών ζώων όταν οι πυκνότητες των θηραμάτων είναι υψηλές. Έχει βρεθεί ότι τα αρπακτικά ζώα μπορούν να παρεμποδίσουν το ένα το άλλο με σκοπό την εξασφάλιση της τροφής τους και κατά αυτόν τον τρόπο μπορούν να μειώνουν τη λειτουργική απόκριση κάθε μεμονωμένου αρπακτικού ζώου σε έναν πληθυσμό (Abrams and Ginzburg, 2000). Η συνδυασμένη επίδραση αυτών των παραγόντων στην απόκριση ενός αρπακτικού ζώου στην πυκνότητα θηραμάτων έχει χαρακτηριστεί ως συνολική απόκριση (Price, 1997). Επομένως, η θηρευτική ικανότητα που εκδηλώνει ένα αρπακτικό αξιολογείται από τη λειτουργική και αριθμητική απόκρισή του, η εκτίμηση των οποίων ωστόσο εξαρτάται από άλλους διάφορους παράγοντες, όπως είναι η προτίμηση των θηρευτών σε κάποια είδη ή ακόμα και σε κάποια συγκεκριμένα στάδια ενός είδους κ.α.

Η λειτουργική απόκριση είναι συγκεκριμένη για κάθε σύστημα θηρευτή – θηράματος και απαραίτητη για την αξιολόγηση τη σχέσης αυτής. Χρησιμοποιείται για την περιγραφή της απόκρισης μεμονωμένων ατόμων ενός φυσικού εχθρού, στις διαφορετικές πυκνότητες λείας ή ξενιστή. Σύμφωνα με τους Holling (1959) και Hassell (1978), η λειτουργική απόκριση επηρεάζεται σημαντικά από δύο παραμέτρους, το ρυθμό επίθεσης (a) που εκφράζει το ρυθμό της επιτυχούς επίθεσης (ικανότητα ανίχνευσης) και το χρόνο χειρισμού (T_h) ο οποίος αποτελεί το χρόνο που απαιτείται για την καταδίωξη, παγίδευση, κατανάλωση και πέψη της λείας. Με βάση την αφθονία της λείας, η προσέγγιση του Holling έχει οδηγήσει στην ανάπτυξη ενός μηχανιστικού προτύπου για την κατηγοριοποίηση της λειτουργικής απόκρισης ανάλογα με τη μορφή της καμπύλης (Εικόνα 1.1.5).



Εικόνα 1.1.5. Τύποι λειτουργικής απόκρισης κατά Holling (1966)

Ειδικότερα:

Τύπος I: η γραμμική λειτουργική απόκριση κατά την οποία παρατηρείται μια γραμμική αύξηση της κατανάλωσης του θηρευτή κατά άτομο όσο αυξάνεται η πυκνότητα της λείας μέχρι ένα μέγιστο (N_{max}). Ο τύπος αυτός λειτουργική απόκρισης εκφράζεται από τον εξίσωση:

$$N_a = \alpha \cdot T_s \cdot N$$

Όπου N_a ο αριθμός ατόμων της λείας που καταναλώθηκαν, N η αρχική πυκνότητα λείας, T_s ο συνολικός χρόνος που είχε στη διάθεσή του το αρπακτικό και α ο ρυθμός επίθεσης τους αρπακτικού. Η εξίσωση εφαρμόζεται στις περιπτώσεις όπου $N < N_{max}$.

Ο χρόνος χειρισμού της λείας σε αυτήν την περίπτωση θεωρείται αμελητέος και ο θηρευτής καταναλώνει όλο το διαθέσιμο χρόνο του προς αναζήτηση θηράματος. Ο Τύπος I παράγει μια πυκνοανεξάρτητη θνησιμότητα μέχρι κορεσμού. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελούν θηρευτές που συλλαμβάνουν παθητικά τα θηράματά τους, όπως οι αράχνες με την κατασκευή των ιστών.

Τύπος II: Στην περίπτωση αυτή η απόκριση του θηρευτή αυξάνει συνεχώς αλλά με μειούμενο ρυθμό, φθάνοντας ασυμπτωτικά σε μία μέγιστη τιμή η οποία

αντιπροσωπεύει τον κορεσμό του θηρευτή. Επομένως η μορφή της λειτουργικής απόκρισης είναι καμπυλόγραμμη, και καταλήγει ασυμπτωτικά σε κάποια μέγιστη τιμή του N_a .

Ένα κυρίαρχο στοιχείο της απόκρισης του Τύπου II είναι ο **χρόνος χειρισμού** για τον θηρευτή. Ο χρόνος χειρισμού αναφέρεται στο χρονικό διάστημα το οποίο χρειάζεται το αρπακτικό για την καταδίωξη της λείας, την καθυπόταξή της, την κατανάλωσή της και την πέψη της. Επειδή ο χρόνος χειρισμού περιορίζει τον αριθμό των ατόμων λείας, τα οποία ο θηρευτής μπορεί να καταναλώσει ανά μονάδα χρόνου, ο αριθμός των θηραμάτων που συλλαμβάνονται ανά μονάδα χρόνου επιβραδύνεται σε ένα «πλατώ», ενώ ο αριθμός τους εξακολουθεί να αυξάνεται. Για το λόγο αυτό η λειτουργική αντίδραση του Τύπου II σπάνια δρα ως μια σταθεροποιητική δύναμη σ' ένα πληθυσμό θηραμάτων, εκτός εάν το θήραμα είναι περιορισμένο χωρικά όποτε ο κίνδυνος θήρευσης του θηράματος αυξάνει με την αύξηση της πυκνότητας (Murdoch and Oaten 1975) λόγω έλλειψης καταφυγίων.

Για τον τύπο αυτό λειτουργικής απόκρισης χρησιμοποιείται η ακόλουθη εξίσωση:

$$T_s = T_t - T_h \cdot N_a$$

Όπου T_s είναι ο χρόνος που καταναλώνεται από το αρπακτικό για αναζήτηση της λείας, T_t , ο συνολικός χρόνος έκθεσης της λείας στο αρπακτικό και T_h ο χρόνος χειρισμού της λείας. Σε αυτήν την περίπτωση ο συνολικός χρόνος χειρισμού περιλαμβάνει την σύλληψη, την θανάτωση, την κατανάλωση αλλά και την πέψη του θηράματος με αποτέλεσμα να μειώνεται ο διαθέσιμος χρόνος του αρπακτικού για την αναζήτηση της λείας του. Το μεγαλύτερο ποσοστό θνησιμότητας του θηράματος καταγράφεται στις χαμηλές πυκνότητες λείας.

Ο Holling (1966) περιέγραψε με μια άλλη εξίσωση για τον τύπο αυτό λειτουργικής απόκρισης που μας δίνει τον αριθμό των ατόμων της λείας που καταναλώνονται σε διάφορες πυκνότητες και έχει την ακόλουθη μορφή:

$$N_a = (\alpha \cdot N \cdot T_t) / (1 + \alpha \cdot N \cdot T_h)$$

Σύμφωνα με την εξίσωση αυτή, η μέγιστη τιμή του N_a , όπου καταλήγει ασυμπτωτικά η καμπύλη, ισούται με το πηλίκο T_t / T_h όπως αναφέρθηκε. Το σημείο αυτό εκφράζεται και ως κατάσταση κορεσμού του αρπακτικού, το σημείο δηλαδή όπου οριζοντιώνεται η καμπύλη. Οποιαδήποτε περαιτέρω αύξηση της πυκνότητας του θηράματος δεν επιφέρει ανάλογη αύξηση κατανάλωσης. Ο Τύπος II θεωρείται ως ο επικρατέστερος στη φύση (Jeschke *et al.*, 2004; Van Leeuwen *et al.*, 2007).

Τύπος III: η σιγμοειδής καμπύλη. Ο τύπος αυτός μοιάζει αρκετά με τη λειτουργική απόκριση τύπου II, η διαφορά τους έγκειται στο γεγονός ότι αρχικά το ποσοστό της καταναλωθείσας λείας είναι μικρό και αυξάνεται σταδιακά έως ότου σταθεροποιηθεί. Κατά τη σχηματική απεικόνιση του τύπου αυτού λειτουργικής απόκρισης καταγράφεται μια σιγμοειδής καμπύλη. Ο ρυθμός επίθεσης και κατανάλωσης του αρπακτικού εξαρτάται από την πυκνότητα λείας, δηλαδή η συμπεριφορά του θηρευτή επηρεάζεται σημαντικά από την πυκνότητα λείας στην οποία εκτίθεται. Στον Τύπο III ο αριθμός των συλληφθέντων θηραμάτων είναι στην αρχή χαμηλός, στη συνέχεια όμως αυξάνεται σιγμοειδώς, πλησιάζοντας ένα «πλατώ» στο οποίο ο ρυθμός επίθεσης παραμένει σταθερός. Η λειτουργική αντίδραση του Τύπου III μπορεί δυνητικά να σταθεροποιήσει ένα πληθυσμό λείας, διότι ο ρυθμός επίθεσης ποικίλει ανάλογα με την πυκνότητα των ατόμων της. Έτσι, στις χαμηλές πυκνότητες ο ρυθμός επίθεσης είναι αμελητέος, αλλά καθώς η πυκνότητα αυξάνει η αρπακτική πίεση αυξάνει με τρόπο πυκνοεξαρτημένο. Ένας άλλος λόγος για το σιγμοειδές σχήμα της καμπύλης της λειτουργικής απόκρισης Τύπου III, μπορεί να είναι η **αναζήτηση ειδώλου (search image)**. Σύμφωνα με την υπόθεση της αναζήτησης ειδώλου, όταν ένα νέο είδος λείας εμφανίζεται σε μια περιοχή, ο κίνδυνος να θηρευτεί είναι μικρός. Ο θηρευτής δεν έχει αποκτήσει ακόμη για αυτό είδωλο αναζήτησης, δηλ. έναν τρόπο να το αναγνωρίζει. Αφότου ο θηρευτής εξασφαλίσει ένα "εδώδιμο" κομμάτι λείας, είναι ευκολότερο να εντοπίσει άλλα παρόμοια. Όσο πιο έμπειρος και επιτυχής γίνεται ο θηρευτής στην εξασφάλιση κάποιου τύπου λείας, τόσο πιο πολύ και έντονα συγκεντρώνεται σε αυτό. Με τον καιρό ο πληθυσμός της λείας περιορίζεται ή διασπείρεται τόσο πολύ που οι συναντήσεις του με τον θηρευτή ελαττώνονται. Το είδωλο αναζήτησης για αυτό το είδος αρχίζει να φθίνει και ο θηρευτής στρέφεται σε άλλο είδος. Ο τύπος III λειτουργικής απόκρισης εκφράζει κυρίως τη συμπεριφορά

σπονδυλωτών αρπακτικών σύμφωνα με τον Holling (1965), ενώ οι Hassel *et al.* (1977) διαφωνούν υποστηρίζοντας ότι ο τύπος αυτός χαρακτηρίζει ένα μεγαλύτερο μέρος αρπακτικών απ' ότι είχε αρχικά προταθεί.

Έχουν παρατηρηθεί διαφοροποιήσεις του τύπου λειτουργική απόκρισης λόγω της επίδρασης διαφόρων παραγόντων. Έτσι, έρευνες για την επίδραση της θερμοκρασίας στις παραμέτρους της λειτουργικής απόκρισης αναφέρουν την συστηματικά εκθετική μείωση του χρόνου χειρισμού με την αύξηση της θερμοκρασίας αλλά επίσης ότι η κλιμάκωση του ρυθμού επίθεσης με την αύξηση της θερμοκρασίας μπορεί να είναι γραμμική, σιγμοειδής, σχήματος υπερβολής, ή ακόμη να μην παρατηρείται (Thompson, 1978; Zhang *et al.*, 1996; Xia *et al.*, 2003; Gilioli *et al.*, 2005). Άλλοι επιστήμονες, ερευνώντας την επίδραση της αυξημένης πυκνότητας των θηρευτών, αναφέρουν μείωση του της κατανάλωσης λόγω παρεμβάσεων μεταξύ των αρπακτικών (Schenk and Bacher, 2002; DeAngelis and Holland, 2006). Παρεμβάσεις μεταξύ των αρπακτικών έχουν ως αποτέλεσμα τη μείωση του χρόνου που καταναλώνουν για την αναζήτηση θηράματος περιορίζοντας έτσι το ρυθμό κατανάλωσης (VanceChalcraft and Soluk, 2005; VanceChalcraft *et al.*, 2007).

Το επίπεδο της πείνας και το επίπεδο κορεσμού του αρπακτικού έχει αποδειχτεί ότι επηρεάζουν επίσης το ρυθμό αναζήτησης, αφού για σχετικά μεγάλα θηράματα το αρπακτικό μπορεί να κορεσθεί σε κάθε περίπτωση που καταφέρνει να συλλάβει τη λεία και ο διαθέσιμος χρόνος για νέα αναζήτηση μειώνεται από το σχετικά μεγάλο χρόνο που απαιτείται για το χειρισμό της (Nakamura 1974). Ως εκ τούτου, το αναπτυξιακό στάδιο των θηρευτών και των θηραμάτων ή γενικότερα η σχέση μεταξύ των μάζας των σωμάτων τους διαδραματίζει επίσης σημαντικό ρόλο για τον καθορισμό του τύπου λειτουργικής απόκρισης που εκδηλώνουν τα αρπακτικά (Thompson, 1975; McArdle and Lawton 1979; Aljetlawi *et al.* 2004).

Αλλαγές στον τρόπο αναζήτησης (ενέδρα, απλή βάδιση) των αρπακτικών έχει αποδειχθεί ότι έχουν την δυνατότητα να αλλάξουν τη μορφή της λειτουργικής απόκρισης από τύπο II σε τύπο III (Akre και Johnson 1979). Με τον ίδιο τρόπο η δομή των ενδαιτημάτων μπορεί να επηρεάσει τον τρόπο αναζήτησης των θηρευτών και κατεπέκταση τον τύπο απόκρισής τους. Όταν η δομή των ενδαιτημάτων είναι πιο

πολύπλοκη το θήραμα μπορεί να κρύβεται σε καταφύγια και έτσι ο θηρευτής περιορίζεται στη σύλληψη μόνο των διαθέσιμων ατόμων λείας που βρίσκονται έξω από τα καταφύγια. Όταν η δομή των ενδιαιτημάτων είναι πολύ απλή και δεν υπάρχουν δυνατότητες διαφυγής, το θήραμα δεν μπορεί να κρυφτεί από το αρπακτικό και τα περισσότερα έτσι άτομα του πληθυσμού του θηράματος είναι διαθέσιμα για θήρευση.

Η μελέτη της λειτουργικής απόκρισης ενός θηρευτή και ο προσδιορισμός του τύπου της θηρευτικής συμπεριφοράς του, έχει σαν αποτέλεσμα την ασφαλέστερη εκτίμηση της συμπεριφοράς και της αποτελεσματικότητας του επίσης ως εν δυνάμει φυσικού εχθρού μέσα σε μια καλλιέργεια. Η διερεύνηση επομένως και ο προσδιορισμός της λειτουργικής απόκρισης των θηρευτών είναι απαραίτητη πλέον κατά την κατάρτιση προγραμμάτων της βιολογικής διαχείρισης των εχθρών των καλλιεργειών (Fernández-arhex and Corley 2003)

1.1.5. Παμφάγα αρπακτικά

Οι περισσότεροι οργανισμοί στα φυσικά οικοσυστήματα έχουν την ικανότητα να καταναλώνουν τροφή από πηγές που βρίσκονται σε περισσότερα του ενός τροφικά επίπεδα (Polis *et al.*, 1989; Power, 1990; Polis, 1991; Diehl, 1993; Coll and Guershon, 2002; Denno and Fagan, 2003; Eubanks and Styrsky, 2005). Οι οργανισμοί αυτοί στην Οικολογία χαρακτηρίζονται ως παμφάγοι (omnivory) (Pimm and Lawton, 1978). Ένας παμφάγος οργανισμός μπορεί να αντλήσει ενέργεια και θρεπτικά στοιχεία από ένα εύρος τροφών λειτουργώντας ως αρπακτικό, φυτοφάγο και σαπροφάγο. Γενικά όμως η διατροφική συμπεριφορά των οργανισμών αυτών βασίζεται στην κατανάλωση τροφής - θηραμάτων που ανήκουν σε διαφορετικά τροφικά επίπεδα (food mixing) (Singer and Bernays, 2003) και οι επιδράσεις τους στα τροφικά δίκτυα των οικοσυστημάτων με δυσκολία μπορούν να ερμηνευθούν και να προβλεφτούν. Ειδικότερα τα παμφάγα έντομα για να μπορούν να δρουν και να τρέφονται τόσο ως φυτοφάγοι οργανισμοί όσο και ως αρπακτικά, είναι εξοπλισμένα με ένα μοναδικό μείγμα μορφολογικών, φυσιολογικών χαρακτηριστικών καθώς και με ιδιαίτερες προσαρμογές στην συμπεριφορά τους (Eubanks *et al.*, 2003). Η ικανότητα αυτή των

παμφάγων εντόμων μπορεί να δημιουργήσει πολύπλοκες τροφικές δομές μεταξύ των τροφικών δικτύων (Finke and Denno, 2004; 2005; Bascompte *et al.*, 2005; Bruno and O'Connor, 2005; Shurin *et al.*, 2006).

Η παρουσία παμφάγων οργανισμών είναι πολύ κοινή στα οικοσυστήματα και η συμπεριφορά τους επηρεάζεται κατά πολύ από τον τρόπο δράσης τους (ως ανταγωνιστές ή ως θηρευτές άλλων ειδών) στα διάφορα τροφικά επίπεδα (Polis, 1991). Ωστόσο αν και μπορεί να συνιστούν πολύ σημαντικά εργαλεία για τη μελέτη των αλληλεπιδράσεων μεταξύ των τροφικών επιπέδων στην οικολογία, μόνο τα τελευταία έτη μελετάται συστηματικά η επίδρασή τους στη σταθερότητα των κοινοτήτων (Namba *et al.*, 2008). Η σταθερότητα ενός τροφικού δικτύου εξαρτάται από την αφθονία των ειδών και την πολυπλοκότητα των μεταξύ τους σχέσεων (May, 1973; Paine, 1992). Στα αγροοικοσυστήματα η παρουσία των παμφάγων είχε αρχικά θεωρηθεί ότι αποδυναμώνει τις σχέσεις μεταξύ των διαφόρων τροφικών επιπέδων και επομένως αυξάνει την αστάθεια (Pimm and Lawton, 1978). Οι Pimm and Rice (1987), σε μια προσπάθεια ερμηνείας της επίδρασης των παμφάγων οργανισμών στα τροφικά δίκτυα, διαπίστωσαν ότι η παρουσία τους μειώνει τη σταθερότητα των τροφικών ιστών και γενικά τη δομή της οικολογικής κοινότητας (Pimm, 1982; Pimm *et al.*, 1993). Έχουν αναφερθεί ωστόσο αρκετά παραδείγματα που αναδεικνύουν την σημαντική επίδραση των παμφάγων οργανισμών στην σταθερότητα ενός τροφικού δικτύου (McCann *et al.*, 1997; 1998; Lalonde *et al.*, 1999; Williams and Martinez, 2000; van Rijn *et al.*, 2002). Σύγχρονες μελέτες έδειξαν ότι η συμμετοχή αυτών των οργανισμών στις τροφικές αλυσίδες μπορεί να αποτελεί σταθεροποιητικό παράγοντα της λειτουργίας των οικοσυστημάτων (Holyoak and Sachdev, 1998, Namba *et al.*, 2008). Στο ίδιο συμπέρασμα κατέληξαν και μελέτες της συμπεριφοράς αρθροπόδων οργανισμών (Fagan, 1997; Dunne *et al.*, 2002; Jordan and Scheuring, 2004). Αυτό μπορεί να συμβαίνει λόγω της διατροφής τους ή κάποιας άλλης επίδρασης τους (π.χ. εκτόπιση, αλλαγή συμπεριφοράς) που μπορεί να έχουν σε πληθυσμούς άλλων αρπακτικών (ενδοομαδικός - ενδοσυντεχνιακός ανταγωνισμός) με αποτέλεσμα την μείωση της έντασης της επίδρασης των αρπακτικών στους πληθυσμούς της κοινής λείας και επομένως σύμφωνα με ερευνητές στην καλύτερη διατήρηση της ισορροπίας (Finke and Denno, 2004). Παρόμοια επίδραση μπορεί επίσης να έχει και η διατροφή τους σε φυτά

διαφορετικής θρεπτικής αξίας (Eubanks and Denno, 2000). Ωστόσο, περαιτέρω μελέτες απαιτούνται για την καλύτερη κατανόηση του ρόλου των παμφάγων αρπακτικών στη σταθερότητα των οικοσυστημάτων καθώς η δράση τους επηρεάζεται από αυτά καθ' αυτά τα είδη και από τις ιδιότητες του περιβάλλοντος (αγροοικοσυστήματος) εντός του οποίου αλληλεπιδρούν (Kratina *et al.*, 2012).

Η μελέτη της συμπεριφοράς των παμφάγων οργανισμών αποτελεί σημαντικό εργαλείο στην πληθυσμιακή οικολογία (Pimm and Lawton, 1978; Polis and Strong, 1996). Επιτρέπει την πρόβλεψη των επιδράσεών τους στον οργανισμό στόχο (λεία) καθώς και την κατανόηση των έμμεσων αλληλεπιδράσεων που μπορεί να προκύψουν από την ταυτόχρονη δράση τους σε περισσότερα του ενός τροφικών πηγών (Holt and Lawton, 1994).

Οι Hailey *et al.* (1998) στην προσπάθειά τους να ερμηνεύσουν τους λόγους που πιθανόν να οδηγούν στην εμφάνιση αυτής της συμπεριφοράς, δηλαδή της διατροφής από πολλά τροφικά επίπεδα, διατύπωσαν μεταξύ άλλων τις παρακάτω βασικές υποθέσεις:

1. Λόγω της περιορισμένης διαθεσιμότητας μιας πλουσιότερης τροφής σε θρεπτικά στοιχεία, ο θηρευτής εξαναγκάζεται να συμπεριλάβει στη διατροφή του και λιγότερο πλούσιες σε θρεπτικά στοιχεία τροφικές πηγές .
2. Ο συνδυασμός τροφικών πηγών επιτρέπει στο θηρευτή να έχει ένα αποδοτικότερο διατροφικά γεύμα, καθώς μπορεί μια σχετικά απλή διατροφική επιλογή να παρέχει υψηλότερη ενέργεια, παρά το γεγονός ότι μπορεί να υστερεί σε άλλα θρεπτικά στοιχεία απαραίτητα για το θηρευτή.
3. Η παρουσία τοξινών σε ορισμένες τροφές υψηλής ενεργειακής αξίας έχει ως αποτέλεσμα την απαραίτητη κατανάλωση και άλλων ειδών τροφής, ώστε να μειωθεί η απορρόφηση συγκεκριμένων συστατικών που πιθανόν είναι βλαβερά για τον οργανισμό.
4. Η κατανάλωση ενός είδους τροφής μπορεί να ευνοεί την πέψη μιας άλλης τροφής και επομένως ο συνδυασμός τους οδηγεί στη βέλτιστη πρόσληψη ενέργειας.

1.1.6. Ενδοομαδική – Ενδοσυντεχνιακή Θήρευση

Οι θηρευτικές αλληλεπιδράσεις και οι ανταγωνιστικές σχέσεις μεταξύ των οργανισμών στις κοινότητες έχουν μια πλούσια ιστορία έρευνας και μαθηματικής ανάλυσης. Εντούτοις, ο μοναδικός συνδυασμός της θήρευσης και του ανταγωνισμού αποτελεί μια σύγχρονη και σχετικά πρόσφατη δραστηριότητα της μαθηματικής και βιολογικής μελέτης. Ως ενδοομαδική - ενδοσυντεχνιακή θήρευση (Intraguild Predation, IGP) ορίζεται η θήρευση μεταξύ ειδών τα οποία τρέφονται από παρόμοιες τροφικές πηγές (Polis *et al.*, 1989; Lucas, 2005). Στα φυσικά οικοσυστήματα είναι ένα ευρέως διαδεδομένο φαινόμενο λόγω της αφθονίας των ειδών με αποτέλεσμα την ταυτόχρονη έκθεση θηραμάτων σε πολλαπλούς θηρευτές (McIntosh and Peckarsky, 1999; Eklon and Van Kooten, 2001; Straub *et al.*, 2008).

Το φαινόμενο της εμπλοκής των εν δυνάμει ανταγωνιζόμενων ειδών σε ένα παράλληλο σύστημα θηράματος – θηρευτή εκφράζεται από μέλη – οργανισμούς που ανήκουν στην ίδια συντεχνία (guild). Ως συντεχνία ορίζεται ένα σύνολο ειδών τα οποία εκμεταλλεύονται ίδιες ή παρόμοιες περιβαλλοντικές πηγές (πόρους) με παρεμφερή τρόπο (Root, 1967). Η ενδοομαδική- ενδοσυντεχνιακή θήρευση ή IGP, είναι η θανάτωση και η κατανάλωση μεταξύ δυνητικών ανταγωνιστών (Polis *et al.*, 1989; Holt and Polis, 1997). Αυτή η αλληλεπίδραση, αντιπροσωπεύει ένα συνδυασμό θήρευσης και ανταγωνισμού, επειδή και τα δύο εμπλεκόμενα είδη χρησιμοποιούν τους ίδιους πόρους λείας και επομένως ανταγωνίζονται, αλλά παράλληλα μπορεί να προκύπτει όφελος για κάποιο από αυτά λόγω της ικανότητάς του να θηρεύει το άλλο. Ένα απλοποιημένο σύστημα ενδοσυντεχνιακής θήρευσης απαιτεί τουλάχιστον την παρουσία τριών ειδών εκ των οποίων τα δύο καταναλώνουν παρόμοιες τροφικές πηγές, ενώ παράλληλα το ένα μπορεί να είναι και θηρευτής του άλλου. Έτσι, ορίζουμε ως IG θηρευτή το είδος αυτό που δρα και ως θηρευτής του άλλου αρπακτικού το οποίο χαρακτηρίζεται ως IG θήραμα. Το τρίτο είδος αποτελεί το «πραγματικό θήραμα», το οποίο εν δυνάμει μπορεί να καταναλωθεί και από τους δύο θηρευτές (Arim and Marquet, 2004). Κατά τη διαμόρφωση θεωρητικών μοντέλων της IGP θήρευσης, τα ανταγωνιζόμενα είδη ταξινομούνται ως «κορυφαίο αρπακτικό» (top predator) ή «ενδιάμεσο αρπακτικό» (intermediate predator) (το είδος που πιθανά θηρεύεται).

Το φαινόμενο της ενδοομαδικής - ενδοσυντεχνιακής θήρευσης είναι κοινό στη φύση και μπορεί να είναι ασύμμετρο, όπου μόνο το ένα είδος τρέφεται με το άλλο, ή συμμετρικό, όπου και τα δύο είδη αλληλοθηρεύονται (Polis *et al.*, 1989). Επειδή το κυρίαρχο αρπακτικό ωφελείται διπλά λόγω της τροφοληψίας αλλά και της παράλληλης εξάλειψης του δυνητικά ανταγωνιστή του, οι IGP αλληλεπιδράσεις μπορεί να έχουν σημαντικές επιπτώσεις στη διάρθρωση των οικολογικών κοινοτήτων. Έτσι επηρεάζουν την κατανομή και διασπορά των ειδών και μπορεί να έχουν καθοριστική επίδραση στην επιτυχία της βιολογικής αντιμετώπισης εχθρών (εντόμων και ακάρεων) των καλλιεργειών (Polis and Holt, 1992, Rosenheim and Harmon, 2006). Ωστόσο, το αποτέλεσμα των αλληλεπιδράσεων σχετίζεται με την επίδραση ποικίλων παραγόντων όπως ο αριθμός των ειδών που συμμετέχουν, ο βαθμός ανταγωνιστικότητάς τους, η πολυπλοκότητα του χώρου αλληλεπίδρασης, ο βαθμός διαθεσιμότητας του θηράματος (δηλ. τα φυτοφάγα), οι αμυντικές ιδιότητες του φυτοφάγου, η ποιότητα του φυτού ξενιστή (θρεπτική αξία, μορφολογία -τρίχωμα) ή ο χρόνος αλληλεπίδρασης (Lucas *et al.*, 1998; Lucas, 2005; Kagata and Ohgushi, 2006; Montserrat *et al.*, 2008).

Η μελέτη της ενδοσυντεχνιακής θήρευσης, παρουσιάζει έντονο θεωρητικό αλλά και πρακτικό ενδιαφέρον. Το θεωρητικό ενδιαφέρον απορρέει από την μελέτη της σχετικής συμβολής διαφόρων αλληλένδετων λειτουργικών στοιχείων στη σταθερότητα του οικοσυστήματος (Morin and Lowler, 1995). Το πρακτικό ενδιαφέρον προκύπτει από την συγκέντρωση γνώσης των σχέσεων αυτών, η οποία μπορεί να αποκαλύψει τους κύριους και δευτερεύοντες βιοτικούς παράγοντες που αλληλεπιδρούν στη δυναμική και αειφορία των αγροοικοσυστημάτων. Η μελέτη των σχέσεων αυτών μπορεί να είναι περισσότερο πολύπλοκη στις περιπτώσεις όπου εμπλέκονται στο σύστημα παμφάγοι καταναλωτές (omnivores) που τρέφονται όχι μόνο σε λεία (φυτοφάγα έντομα-έντομα εχθροί των καλλιεργειών) αλλά και με το φυτό (π.χ. με νέκταρ, γύρη ή φυτικό χυμό). Τόσο η διαθεσιμότητα θηράματος (εκτός συντεχνίας), όσο και η επάρκεια φυτικών πόρων για κατανάλωση από τους θηρευτές μπορούν να διαφοροποιήσουν τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ των παμφάγων ειδών και πιο συγκεκριμένα τη σχέση μεταξύ του IG θηρευτή και του IG θηράματος. Οι Laycock *et al.* (2006) έδειξαν ότι η διαθεσιμότητα θηράματος και η ύπαρξη κατάλληλων φυτών

– ξενιστών μείωσαν σημαντικά το φαινόμενο της ενδοειδικής θήρευσης (κανιβαλισμού) στο παμφάγο είδος, *Dicyphus hesperus* (Miridae).

Διάφορα μοντέλα έχουν αναπτυχθεί και αναφέρουν τις υποθέσεις αυτές που όταν ισχύουν μπορεί να επιτευχθεί η σταθεροποίηση ενός IGP συστήματος. Οι υποθέσεις αυτές είναι οι ακόλουθες:

1. Το IG θήραμα χρησιμοποιεί το κοινό θήραμα με πιο αποτελεσματικό τρόπο από τον IG θηρευτή,
2. Ο IG θηρευτής δεν καταναλώνει αποτελεσματικά το IG θήραμα,
3. Ο IG θηρευτής λαμβάνει το περισσότερο μέρος της ενέργειας του από το πραγματικό θήραμα παρά από το IG θήραμα (Polis *et al.* 1989, Holt & Polis 1997).

Η θεωρητική επίσης διερεύνηση της IGP, προβλέπει ότι η παραγωγικότητα του συστήματος επηρεάζει το αποτέλεσμα της ενδοσυντεχνιακής θήρευσης (Thingstad *et al.*, 1996; Diehl and Kornijow, 1997; Holt and Polis, 1997). Έτσι, σε ένα σύστημα χαμηλής παραγωγικότητας το IG θήραμα μπορεί να παρεμποδίζει τη δράση του IG θηρευτή μέσω του ανταγωνισμού. Η συνύπαρξη είναι πιθανή σε ενδιάμεσα επίπεδα παραγωγικότητας, ενώ σε υψηλά ο IG θηρευτής μπορεί να αφανίσει το IG θήραμα (Polis *et al.*, 1989; Holt and Polis, 1997; Morin, 1999).

Ένα ερώτημα που παρουσιάζει επίσης ενδιαφέρον για τους οικολόγους είναι εάν πολλά είδη θηρευτών που δρουν ταυτόχρονα μπορούν να καταστείλουν τους πληθυσμούς της κοινής λείας τους περισσότερο από ότι το κάθε είδος αρπακτικού μόνο του, και αν αυτό το αποτέλεσμα θα μπορούσε να διαφοροποιηθεί στην παρουσία IGP (ενδοσυντεχνιακής θήρευσης). Τα συνδυασμένα αποτελέσματα από τη δραστηριότητα πολλαπλών θηρευτών στο πληθυσμιακό μέγεθος της λείας συχνά δεν μπορεί να προβλεφθούν από τις ανεξάρτητες επιδράσεις τους. Στα αναδυόμενα αποτελέσματα των αλληλεπιδράσεων μεταξύ πολλαπλών αρπακτικών (Emergent Multiple-Predator Effects, MPEs), συμπεριλαμβάνονται η αύξηση του κινδύνου σύλληψης της λείας, στην περίπτωση που από τις συνδυασμένες δράσεις των αρπακτικών προκύπτει θάνατος σε περισσότερα άτομα λείας από εκείνα που προβλεπόταν από τα επιμέρους αποτελέσματα τους, καθώς και η μείωση του

κινδύνου σύλληψης της λείας, όπου λιγότερα τελικά άτομα λείας θανατώνονται από ό, τι θα μπορούσε να προβλεφθεί (Sih *et al.*, 1998, McCoy *et al.* 2012). Αν και η IGP αναγνωρίζεται γενικά ότι επηρεάζει τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ πολλαπλών αρπακτικών (Rosenheim *et al.*, 1993; Sih *et al.*, 1998), τα αποτελέσματα της ένταξης ενός κορυφαίου αρπακτικού στην καταστολή της λείας δεν είναι πλήρως κατανοητά. Σύγχρονες ερευνητικές προσπάθειες εισηγούνται ότι προσθέτοντας ένα κορυφαίο αρπακτικό σε μια συνάθροιση γενικά προκαλείται απελευθέρωση του θηράματος από τη θήρευση, ενώ προσθέτοντας ένα ενδιάμεσο αρπακτικό προκαλείται μείωση των πληθυσμών του θηράματος (Vance-Chalcraft *et al.*, 2007).

Τόσο η θήρευση IGP όσο και οι πολλαπλές επιπτώσεις θηρευτών (MPE) μπορεί να ασκούν μεγάλη επίδραση στη δυναμική των πληθυσμών, τη διάρθρωση και τη λειτουργία του οικοσυστήματος. Αυτά τα δύο φαινόμενα δεν αποκλείονται αμοιβαία, και, συχνά είναι αλληλένδετες διαδικασίες. Επιπλέον, οι περιβαλλοντικές μεταβλητές συχνά αλληλεπιδρούν με τις δύο αυτές διαδικασίες, έτσι ώστε το αποτέλεσμα των δυο φαινομένων να κυμαίνεται σε διαφορετικούς αβιοτικούς περιορισμούς. Η αυξημένη πολυπλοκότητα των βιοτόπων είναι ένας παράγοντας που έχει αποδειχθεί ότι επηρεάζει την IGP και την εκδήλωση MPE, καθώς μπορεί να παρέχει καταφύγιο για το θήραμα, να περιορίζει το κυνήγι κάποιων αρπακτικών, ενώ μπορεί να οδηγεί και σε αύξηση της θνησιμότητας του θηράματος εάν τα αρπακτικά είδη που συμμετέχουν χρησιμοποιούν διαφορετικά μικροπεριβάλλοντα και κυνηγούν με συμπληρωματικές στρατηγικές. Σύμφωνα με τους Vance-Chalcraft *et al.* (2007) αν IGP δεν υφίσταται, τότε είναι πιθανό ότι η απελευθέρωση πολλαπλών αρπακτικών θα ευνοήσει την καταστολή του πληθυσμού της κοινής λείας. Ωστόσο, εάν ασύμμετρη ή αμοιβαία ενδοσυντεχνιακή θήρευση παρατηρείται είναι πιο πιθανό ότι ο καλύτερος παράγοντας ελέγχου ο οποίος θα δρα μόνος του (πχ ένας θηρευτής), θα είναι πιο αποτελεσματικός στην καταστολή του πληθυσμού της λείας σε σχέση με την παρουσία πολλών αρπακτικών που θα δρουν σε συνδυασμό.

1.1.7. Βιβλιογραφία

- Abrams, P.A., Ginzburg, L.R. 2000. The nature of predation: Prey dependent, ratio dependent or neither? *Trends Ecol. Evol.* 15, 337–341.
- Aljetlawi, A.A., Sparrevik, E., Leonardsson, K. 2004. Prey predator size dependent functional response: derivation and rescaling to the real world. *J. Animal Ecol.* 73, 239–252.
- Akre, B.G., Johnson, D.M. 1979. Switching and sigmoid functional response curves by Damselfly naiads with alternative prey available. *J. Animal Ecol.* 48, 703–720.
- Arim, M., Marquet, P.A. 2004. Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecol. Lett.* 7, 557–564.
- Bascompte, J., Melian, C.J., Sala, E., 2005. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 102, 5443–5447.
- Bruno, J.F., O' Connor, M.I. 2005. Cascading effects of predator diversity and omnivory in a marine food web. *Ecol. Lett.* 8, 1048–1056.
- Coll, M., Guershon, M. 2002. Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plant and prey diets. *Annu. Rev. Entomol.* 47, 267–297.
- Dawkins, R., Krebs, J.R. 1979. Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal society of London, B* 205, 489–511.
- De Angelis, D.L., Holland, J.N. 2006. Emergence of ratiodependent and predator-dependent functional responses for pollination mutualism and seed parasitism. *Ecol. Model.* 191, 551–556.
- DeBach, P. and Rosen, D. 1991. *Biological control by natural enemies.* Cambridge University Press. Cambridge U.K.
- Denno, R.F., Fagan, W.F. 2003. Might nitrogen limitation promote omnivory among carnivorous arthropods? *Ecology* 84, 2522–2531.
- Diehl, S., Kornijów, R. 1997. Influence of submerged macrophytes on trophic interactions among fish and macroinvertebrates. *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes* (eds E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christoffersen), pp. 24–46. Springer, New York

- Diehl, S. 1993. Relative consumer sizes and strengths of direct and indirect interactions in omnivorous feeding relationships. *Oikos* 68, 151-157.
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, D.N. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol. Lett.* 5, 558-567.
- Eklov, P., Van Kooten, T. 2001. Facilitation among piscivorous predators: effects of prey habitat use. *Ecology* 89, 2486–2494
- Eubanks, M.D., Denno, R.F. 2000. Host plants mediate omnivore-herbivore interactions and influence prey suppression. *Ecology* 81, 936-947.
- Eubanks, M.D., Styrsky, J.D., Denno, R.F. 2003. The evolution of omnivory in hemipteran insects. *Ecology* 84, 2549-2556.
- Fagan, W.F. 1997. Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *Am. Nat.* 150, 554-567.
- Fernández-arhex V., Corley J. C. 2003. The Functional Response of Parasitoids and its Implications for Biological Control. *Bioc Sci Tech* 4: 403-413.
- Finke, D.L. Denno, R.F. 2004. Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature* 429, 407-410.
- Finke, D.L., Denno, R.F. 2005. Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in damping trophic cascades. *Ecol. Lett.* 8, 1299-1306.
- Hailey, A., Chidavaenzi, R.L., Loveridge, J.P. 1998. Diet mixing in the omnivorous tortoise *Kinixys spekii*. *Funct. Ecol.* 12, 373-385.
- Gilioli, G., Baumgartner, J., Vacante, V. 2005. Temperature influences on functional response of *Coenosia attenuate* (Diptera : Muscidae) individuals. *J. Econ. Entomol.* 98, 1524-1530.
- Hassel, M.P., Lawton, J. H., May, R.M. 1976 Patterns of dynamical behaviour in single-species populations. *J. Anim. Ecol.* 45, 471–486.
- Hassel, M.P., Lawton, J.H., Beddington, J.R. 1977. Sigmoid functional response by invertebrate predators and parasitoids. *J. Animal Ecol.*, 43, 249-262.
- Hassell, M.P. 1978. The dynamics of arthropod predator–prey systems. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Holling, C.S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Entomol.* 91, 385–398.

- Holling, C.S. 1965. The functional response of predators to prey density. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 48, 1-86.
- Holling, C.S. 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Mem. Entomol. Soc. Can.* 48, 86
- Holt, R.D., Polis G.A. 1997. A theoretical framework for intraguild predation. *Am. Natur.* 149, 745-764.
- Holt, R.D., Lawton, J.H. 1994. The ecological consequences of shared natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25, 495-520.
- Holyoak, M., Sachdev, S., 1998. Omnivory and the stability of simple food webs. *Oecologia* 117, 413-419.
- Jeschke, J.M., Kopp, M., Tollrian, R. 2004. Consumer-food systems: why type I functional responses are exclusive to filter feeders. *Biol. Rev.* 79, 337-349
- Jordan, F., Scheuring, I. 2004. Network ecology: topological constraints on ecosystem dynamics. *Phys. Life. Rev.* 1, 139-172.
- Kagata, H., Ohgushi, T. 2006. Bottom-up trophic cascades and material transfer in terrestrial food webs. *Ecol. Res.* 21, 26-34
- Kratina P., LeCraw R. M, Ingram T., Anholt B R. 2012. Stability and persistence of food webs with omnivory: Is there a general pattern? *Ecosphere* <http://dx.doi.org/10.1890/ES12-00121.1>
- Krebs, J.R. 1979. Foraging strategies and their social significance. In: *Handbook of Behavioral Neurobiology. Vol. 3 : Social Behavior and Communication* (Ed. by P. Marler & J. G. Vandenbergh), pp. 225-270. New York: Plenum Press
- Lalonde, S., Boles, E., Hellmann, H., Barker, L., Patrick, J.W., Frommer, W.B., Ward, J.M. 1999. The dual function of sugar carriers: transport and sugar sensing. *Plant Cell* 11, 707-726.
- Laycock, A., Camm, E., Van Laerhoven, S., Gillespie, D., 2006. Cannibalism in a Zoophytophagous Omnivore is mediated by prey availability and plant substrate. *J. Insect Behav.* 19, 219-229.
- Lucas, E. 2005. Intraguild predation among aphidophagous predators. *Eur. J. Entomol.* 102, 351-364.
- Lucas, E., Coderre, D., Brodeur, J. 1998. Intraguild predation among aphid predators: Characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology* 79: 1084-1092.

- May, R.M. 1973. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton University Press, Princeton. pp. 235.
- McArdle, B.H., Lawton, J.H. 1979. Effects of prey size and predator instar on the predation of *Daphnia* by *Notonecta*. *Ecol entomol* 4, 267–275.
- McCann, K., Hasting, A. 1997. Re-evaluating the omnivory stability relationship in food webs. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264, 1249-1254.
- McCann, K., Hastings, A., Huxel, G.R. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395, 794-798.
- McCoy, M. W., Stier, A. C., Osenberg, C. W., Fryxell, J. 2012. Emergent effects of multiple predators on prey survival: The importance of depletion and the functional response. *Ecology Letters*, 15, 1449–1456.
- McIntosh, A.R, Peckarsky, B.L. 1999. Criteria determining behavioural responses to multiple predators by a stream mayfly. *Oikos* 85, 554–564.
- Montserrat, M., Magalhaes, S., Sabelis, M. W., de Roos, A. M., Janssen, A., 2008. Patterns of exclusion in an intraguild predator-prey system depend on initial conditions. *J. Anim. Ecol.* 77, 624–630
- Morin, P.J., Lawler, S.P. 1995. Food web architecture and population dynamics: theory and empirical evidence. *Annu Rev Ecol Syst* 26, 205-229
- Morin, P., 1999. Productivity, intraguild predation, and population dynamics in experimental food webs. *Ecology* 80, 752–760
- Murdoch, W. W. 1971. The developmental response of predators to changes in prey density. *Ecology* 52, 132-137
- Murdoch, W. W., Oaten, A. 1975. Predation and population stability. *Advan. Ecol. Res.* 9, 1-131.
- Namba, T., Tanabe, K., Maeda, N. 2008. Omnivory and stability of food webs. *Ecol. Complex.* 5, 73-85.
- Paine, R.T. 1992. Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature* 355, 73-75.
- Pimm, S.L. 1982. Food webs. Chapman and Hall, London, U.K.
- Pimm, S.L., Lawton, J.H., Cohen, J.E. 1993. Food web patterns and their consequences. *Nature (London)* 350, 669-674.

- Pimm, S.L. Lawton, J.H. 1978. On feeding on more than one trophic level. *Nature* 275, 542-544.
- Pimm, S.L., Rice, J.C. 1987. The dynamics of multispecies, multi-life stage models of aquatic food webs. *Theor. Pop. Biol.* 32, 303-3025
- Piper, R. 2007. *Extraordinary Animals: An Encyclopedia of Curious and Unusual Animals*. Greenwood
- Polis, G.A. and R.D. Holt. 1992. Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 151-155. Polis G.A., Strong D.R. 1996. Food web complexity and community dynamics. *Am. Nat.* 147, 813-846.
- Polis, G.A., 1991. Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food-web theory. *American Naturalist* 138, 123-155.
- Polis, G.A., Myers, C.A. Holt, R.D., 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20, 297-330.
- Power, M. 1990. Effects of fish in river food webs. *Science (Washington, D.C.)* 250, 411-415.
- Price, P.W. 1980. *Evolutionary Biology of Parasitism*. Princeton University Press, Princeton
- Price, P.W. 1997. *Insect Ecology*, 3rd edn. John Wiley & Sons Inc., Toronto, Canada.
- Ricklefs, R. E., Miller G. L. 2000: *Ecology*. New York: W. H. Freeman & Co., pp. 822
- Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37, 317-350.
- Rosenheim, J.A., Harmon, J. 2006. The influence of intraguild predation on the suppression of a shared prey population: an empirical reassessment. In: Brodeur J, Boivin G, editors. *Trophic and guild interactions in biological control*. New York, USA: Springer. pp. 1–20.
- Rosenheim, J. A., Wilhoit, L. R., Armer, C. A. 1993. Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population. *Oecologia* 96, 439-449
- Schenk, D., Bacher, S. 2002. Functional response of a generalist insect predator to one of its prey species in the field. *J. Animal Ecol.* 71, 524–531.
- Shurin, J.B., Gruner, D.S., Hillebrand, H. 2006. All wet or dried up? Real differences between aquatic terrestrial food webs. *Proc. R. Soc. Lond. B* 273, 1-9.

- Sih, A., Englund, G., Wooster, D. 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends Ecol. Evol.* 13, 350–355.
- Singer, M.S., Bernays, E.A. 2003. Understanding omnivory needs a behavioral perspective. *Ecology* 84, 2532-2537 (Invited Special Feature).
- Solomon, M.E. 1949. The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.*, 18, 1-35.
- Straub, C.S., Finke, D.L., Snyder, W.E. 2008. “Are the Conservation of Natural Enemy Biodiversity and Biological Control Compatible Goals?” *Biol. Control* 45, 225-237.
- Thingstad, T.F., Havskum, H., Garde, K., et al. 1996. On the strategy of “eating your competitor”: A mathematical analysis of algal mixotrophy. *Ecology* 77, 2108–2118.
- Thompson, D.J. 1975. Towards a predator prey model incorporating age structure – effects of daphnia magna by ischnura elegans. *Journal of Animal Ecology* 44, 907-916.
- Thompson, D.J. 1978. Towards a Realistic Predator-Prey Model: The Effect of Temperature on the Functional Response and Life History of Larvae of the Damselfly, *Ischnura elegans*. *J. Animal Ecol.* 47, 757-767.
- Thompson, J.N. 1982. *Interaction and Coevolution*. Wiley Interscience, New York.
- van Leeuwen, W., Vermeer, J.E., Gadella, T.W.Jr., Munnik, T. 2007. Visualization of phosphatidylinositol 4, 5-bisphosphate in the plasma membrane of suspension-cultured tobacco BY-2 cells and whole *Arabidopsis* seedlings. *Plant J* 52, 1014–1026.
- van Rijn, P.C.J. 2002. The impact of supplementary food on a prey–predator interaction. Ph.D. thesis, University of Amsterdam.
- Vance-Chalcraft, H.D., Soluk, D. 2005. Multiple predator effects result in risk reduction for prey across multiple prey densities. *Oecologia* 144, 472–480.
- Vance-Chalcraft, H.D., Rosenheim, J.A., Vonesh, J.R., Osenberg, C.W., Sih, A. 2007. The influence of intraguild predation on prey suppression and prey release: A meta-analysis. *Ecology* 88, 2689–2696
- Williams, R.J., Martinez, N.D. 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404, 180–183.
- Xia, J.Y., Rabbinge, R., Van Der Werf, W. 2003. Multistage Functional Responses in a Ladybeetle Aphid System: Scaling up from the Laboratory to the Field. *Environ. Entomol.* 32, 1511-1522.

- Zhang, R., Heong, K., Domingo, I. 1996. Relationship between temperature and functional response in *Cardiochiles philippinensis* (Hymenoptera: Braconidae), a larval parasitoid of *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae). Environ. Entomol. 25, 1321-1324.
- Zemek, R., Nachman, G. 1998. Interactions in tritrophic acarine predator-prey metapopulation system: effects of *Tetranychus urticae* on the dispersal rates of *Phytoseiulus persimilis* (Acarina: Tetranychidae, phytoseiidae). Exp. Appl. Acar. 22, 259-278.

Βερεσόγλου, Δ. Σ., 2002. Οικολογία. Περιφερ. Εκ. «έλλα».

Σαιτάνης Κ. και Καρανδεινός Μ.Γ. 2010. Πληθυσμιακή Οικολογία - Δυναμική Πληθυσμών. ΕΜΒΡΥΟ.

1.2. Κεφάλαιο 2.

1.2.1. Βιολογική αντιμετώπιση

Βιολογική αντιμετώπιση των εντόμων – φυτοφάγων εχθρών ορίζεται ως μια εναλλακτική μέθοδος φυτοπροστασίας κατά την οποία χρησιμοποιούνται ωφέλιμοι οργανισμοί (φυσικοί εχθροί) με σκοπό τον περιορισμό του πληθυσμού ενός επιζήμιου οργανισμού. Οι βιολογικοί αυτοί παράγοντες δύνανται τελικά να μειώσουν τον πληθυσμό ενός επιβλαβούς εντόμου και να το καταστήσουν λιγότερο ή καθόλου επιζήμιο από ότι θα ήταν σε περίπτωση μη χρησιμοποίησής τους.

Η βελτίωση των προγραμμάτων βιολογικής αντιμετώπισης καθιστά απαραίτητη την εξέλιξη της μελέτης της βιοοικολογίας πιθανών φυσικών εχθρών, με σκοπό την αποτελεσματική τους εφαρμογή στη διαχείριση φυτοφάγων οργανισμών όπως αφίδες, θρίπες και αλευρώδεις. Οι κύριοι βιολογικοί παράγοντες που χρησιμοποιούνται στη βιολογική αντιμετώπιση είναι οι εξής:

1. Τα παρασιτοειδή (parasitoids).
2. Οι παθογόνοι μικροοργανισμοί (μύκητες, βακτήρια, ιοί) και
3. Τα αρπακτικά (predators).

Αρπακτικά είδη απαντώνται σε πολλές τάξεις εντόμων οι σημαντικότερες των οποίων είναι τα Coleoptera, Neuroptera, Diptera και Hemiptera. Στα Coleoptera τα σημαντικότερα αρπακτικά είδη που χρησιμοποιούνται στη βιολογική αντιμετώπιση ανήκουν στις οικογένειες των Coccinellidae, Carabidae και Staphylinidae. Στην τάξη των Neuroptera τα κυριότερα είδη αρπακτικών ανήκουν στην οικογένεια Chrysopidae, ενώ στα Diptera οι σημαντικότερες οικογένειες αρπακτικών είναι οι Cecidomyiidae, Syrphidae και Chamaemyiidae (Λυκουρέσης 2000).

Στην τάξη Hemiptera ανήκει ένας μεγάλος αριθμός αρπακτικών ειδών, τα οποία απαντώνται συχνά στα αγροοικοσυστήματα και μπορούν να αποτελέσουν σημαντικούς παράγοντες βιολογικής αντιμετώπισης. Στα αρπακτικά είδη της τάξης αυτής τόσο τα ακμαία όσο και τα ατελή στάδια των εντόμων δραστηριοποιούνται ως θηρευτές άλλων εντόμων που αποτελούν σημαντικούς εχθρούς των θερμοκηπιακών

καλλιιεργειών (Kajita, 1984; Malausa *et al.*, 1987). Οι κυριότερες οικογένειες που απαντώνται στην τάξη των Hemiptera και περιλαμβάνουν αρπακτικά είδη είναι οι οικογένειες των Miridae, Anthocoridae, Pentatomidae, Nabidae, Lygaeidae και Reduviidae (Λυκουρέσης, 2000).

Ένα μεγάλος αριθμός ωφέλιμων αρπακτικών που χρησιμοποιούνται στα θερμοκήπια είναι είδη μη ιθαγενή για τις περιοχές (De Clercq, 2002). Ωστόσο αν και έχουν εντοπιστεί ελάχιστα προβλήματα από την εισαγωγή των ξενικών αυτών ειδών (μη-ιθαγενή), θεωρείται απαραίτητη η εκτίμηση της πιθανής επίδρασης σε οργανισμούς μη στόχους στην περίπτωση που οι οργανισμοί αυτοί είναι πολυφάγοι (Albajes *et al.*, 2006; Van Lenteren and Loomans, 2006).

1.2.2. Ο ρόλος των παμφάγων αρπακτικών στη βιολογική αντιμετώπιση

Η κατανόηση του ρόλου που διαδραματίζουν τα παμφάγα αρπακτικά στο αγροοικοσύστημα είναι ιδιαίτερα σημαντική. Τα παμφάγα είδη μπορούν να δράσουν ως θηρευτές οργανισμών τα οποία προκαλούν ζημιές στις καλλιέργειες, οπότε μπορούν να χρησιμοποιηθούν και ως παράγοντες βιολογικού ελέγχου (biological control agents). Η ιδιότητά τους να τρέφονται από διαφορετικά τροφικά επίπεδα αποτελεί ένα σημαντικό χαρακτηριστικό για την εφαρμογή τους στη βιολογική διαχείριση σε αγροοικοσυστήματα ή σε εποχικά σύντομες καλλιέργειες, δεδομένου ότι μπορούν να διατηρήσουν τους πληθυσμούς τους σε περιόδους απουσίας των θηραμάτων τους, τρεφόμενα από φυτικά τμήματα (Walde, 1995; Kardan and Baldwin, 1997; McMurtry and Croft, 1997; Eubanks and Denno, 1999; 2000). Σε ορισμένες περιπτώσεις όμως έχει βρεθεί ότι η φυτοφαγική συμπεριφορά ορισμένων παμφάγων αρπακτικών μπορεί να προκαλέσει ζημία στο καλλιεργούμενο φυτό και προϊόν (Calvo *et al.*, 2009; Castañé *et al.*, 2011). Επίσης, αναφορικά με τη χρήση τους στη βιολογική διαχείριση, καθώς αποτελούν γενικευμένους θηρευτές, δεν είναι στενά συνδεδεμένοι με τη λεία τους με αποτέλεσμα να μπορούν εύκολα να μεταστραφούν σε άλλα είδη και έτσι να αποβούν λιγότερο αποτελεσματικά στον πληθυσμιακό έλεγχο της λείας στόχου (Wei and Walde, 1997).

Η μελέτη επομένως και η αξιολόγηση της συμπεριφοράς των παμφάγων οργανισμών στον έλεγχο των επιζήμιων οργανισμών είναι μία πολύπλοκη διεργασία στη οποία θα πρέπει να ληφθούν υπόψη πολλοί παράγοντες.

Ως εκ τούτου αν και οι μέχρι τώρα μελέτες ήταν περιορισμένες, τα τελευταία χρόνια το ενδιαφέρον γύρω από τους οργανισμούς αυτούς έχει αυξηθεί (Alomar and Albajes, 1996; Agrawal et al., 1999; Agrawal and Klein 2000; Wheeler, 2001; Lucas and Alomar, 2002) με αποτέλεσμα την επιτυχή εφαρμογή των παμφάγων οργανισμών ως βιολογικών παραγόντων (Alomar and Albajes, 1996; McGregor et al., 2000). Πρόσφατες εργασίες εισηγούνται ότι η θρεπτική ποιότητα των φυτών ξενιστών βραχυπρόθεσμα μπορεί μερικώς να απελευθερώσει τα φυτοφάγα από τη θρεπτική πίεση των παμφάγων (Stenberg et al. 2011), ενώ μακροπρόθεσμα η υψηλή ποιότητα των φυτών μπορεί να υποστηρίξει μεγαλύτερες πυκνότητες παμφάγων που τελικά θα προκαλέσουν ισχυρά αρνητικά αποτελέσματα στους πληθυσμούς των φυτοφάγων (Eubanks and Denno 2000). Σύμφωνα με Ågren et al. (2012) τα φυτά σε ορισμένες περιπτώσεις θα μπορούσαν να εξελιχθούν γενετικά ώστε να καθίστανται περισσότερο κατάλληλα για κατανάλωση από τα παμφάγα. Με αυτό τον τρόπο με τη πληθυσμιακή αύξηση των παμφάγων θα περιορίζεται η ζημία από τους φυτοφάγους. Οι βελτιωτές επομένως θα μπορούσαν να χειρίζονται την καταλληλότητα για τα παμφάγα είδη των φυτών των καλλιεργειών με αποτέλεσμα την επιτυχή έκβαση των αλληλεπιδράσεων παμφάγων - φυτοφάγων.

1.2.3. Παμφάγα Hemiptera αρπακτικά

Η τάξη των Hemiptera περιλαμβάνει αρκετά είδη παμφάγων οργανισμών και η κατανόηση της συμπεριφοράς τους τα τελευταία χρόνια αποτελεί αντικείμενο αρκετών ερευνών (Wheeler, 2001; Coll and Guershon, 2002; Torres and Boyd 2009).

Η ικανότητα των αρπακτικών εντόμων της τάξης των Hemiptera να αντλούν θρεπτικά στοιχεία από φυτικούς ιστούς φαίνεται πως είναι πολύ σημαντική στην διατήρηση τόσο των νυμφικών σταδίων τους όσο και των ακμαίων ατόμων κατά την απουσία θηράματος (Alomar and Albajes, 1996; Ehler, 2000; Torres and Boyd 2009). Η

ικανότητα αυτή δίνει τη δυνατότητα στους θηρευτές να επιβιώνουν εν απουσία θηραμάτων (Ehler and Miller, 1978; Luff, 1983; Bugg *et al.*, 1987) και ως εκ τούτου να αποτελούν σημαντικούς βιολογικούς παράγοντες στον έλεγχο επιζήμιων οργανισμών και στην αποτροπή ανάπτυξης σημαντικών πληθυσμών τους (Bugg *et al.*, 1991; Eubanks and Denno 1999, 2000; van Rijn *et al.*, 2002; Torres and Barros 2010; Pumariño and Alomar 2012). Στα Hemiptera έχει αποδειχθεί ότι το χαρακτηριστικό της ζωοφυτοφαγικής συμπεριφοράς, όταν εκδηλώνεται, συγκεντρώνει αρκετά πλεονεκτήματα για τα είδη αυτά. Για παράδειγμα, οι νύμφες του *Dicyphus tamaninii* Wagner (Miridae) σε περιόδους απουσίας λείας, επιβιώνουν τρεφόμενες κυρίως σε καρπούς τομάτας (Salameo *et al.*, 1987; Lucas and Alomar, 2002). Επιπλέον, η θνησιμότητα των νυμφικών σταδίων, ο χρόνος ανάπτυξης και η περίοδος πριν την εναπόθεση των ωών (preoviposition period) του *Podisus maculiventris* (Say) (Hemiptera, Pentatomidae) βρέθηκαν μικρότερες όταν στην διατροφή του εντόμου υπήρχε φυτική πηγή σε σχέση με την περίπτωση όπου δεν υπήρχε (Ruberson *et al.* 1986). Επίσης η ταχύτητα ανάπτυξης, το ποσοστό επιβίωσης και η γονιμότητα του *Campylomma livida* Reuter (Hemiptera: Miridae) βρέθηκαν σημαντικά υψηλότερα όταν διατρέφονταν από άλλα έντομα και παράλληλα με φυτικούς ιστούς, σε αντίθεση με την περίπτωση που τρέφονταν μόνο από άλλα έντομα (Wheeler, 2001).

Οι Eubanks *et al.* (2003) κατέγραψαν τα μορφολογικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά των παμφάγων τα οποία συνδέονται με την ικανότητά τους να τρέφονται τόσο από φυτικό όσο και από ζωικό ιστό μελετώντας δύο υποτάξεις των Hemiptera. Συγκεκριμένα από μελέτες έχει αποδειχθεί ότι διαθέτουν το κατάλληλο πεπτικό σύστημα σε σχέση με εκείνα τα είδη που είναι μόνο φυτοφάγα ή μόνο αρπακτικά (Goodchild, 1966; Houseman and Downe, 1983), μπορούν και παράγουν ειδικά πεπτικά ένζυμα (πρωτεϊνάσες και φωσφωλιπάσες), ενώ άλλα φυτοφάγα ή αρπακτικά συγγενή τους είδη παράγουν μόνο ένα υποσύνολο από αυτά τα ένζυμα (Kahn and Ford, 1967; Cohen, 1990; Schaefer and Panizzi, 2000; Wheeler, 2001). Επιπλέον, μορφολογικά διακρίνονται από έναν συνδυασμό εξειδικευμένων στοματικών μορίων με ιδιαίτερα χαρακτηριστικά όπως στοματικά μόρια μυζητικού τύπου που εμφανίζονται μεμονωμένα είτε αποκλειστικά μόνο σε φυτοφάγα ή αποκλειστικά σε αρπακτικά είδη (Cohen, 1996).

Η φυτοφαγική ωστόσο δραστηριότητα των Hemiptera σε αρκετές περιπτώσεις έχει συνδεθεί αρνητικά με τη θηρευτική αποτελεσματικότητά τους ανάλογα με το φυτό ξενιστή. Οι Rosenheim et al. (2004) κατέγραψαν ότι άτομα του είδους *Lygus hesperus* Knight (Hemiptera, Miridae) που έχει αναφερθεί και ως θηρευτής δεν εκδήλωσαν θηρευτική συμπεριφορά σε καλλιέργεια βαμβακιού στον αγρό αλλά και στο εργαστήριο υποδεικνύοντας ότι το είδος του φυτού επηρεάζει σημαντικά την επιλογή ενός παμφάγου θηρευτή μεταξύ του φυτού και της λείας. Η συμπεριφορά αυτή έχει οδηγήσει σε διάφορους προβληματισμούς. Για παράδειγμα, έχει αναφερθεί ότι οι εναλλακτικοί πόροι μπορεί να οδηγήσουν σε μείωση της κατανάλωσης των φυτοφάγων, εάν τα αρπακτικά έχουν κορεσθεί ή μεταστρέφονται για να τραφούν με τέτοιες εναλλακτικές πηγές που μπορεί να είναι είτε προτιμώμενες ή απλά πιο πλούσιες (McMurtry and Scriven, 1966; Chesson, 1989; Eubanks and Denno, 2000; Eubanks and Styrsky 2005; Koss and Snyder, 2005). Αντίθετα, άλλοι ερευνητές θεωρούν ότι οι εναλλακτικοί φυτικοί πόροι μπορεί επίσης να προσελκύσουν ή να διατηρήσουν τα αρπακτικά σε ένα βιότοπο με αρνητικές συνέπειες για τα φυτοφάγα (Settle et al., 1996; Harmon et al., 2000; Halaj and Wise, 2002; Musser and Shelton, 2003; Shrewsbury and Raupp, 2006). Το έλλειμμα θεωρητικής και εμπειρικής κατανόησης των συνεπειών των εναλλακτικών φυτικών πόρων στη συμπεριφορά των παμφάγων αρπακτικών αντικατοπτρίζεται στο γεγονός ότι, οι προσπάθειες για το βιολογικό έλεγχο των φυτοφάγων δεν ήταν πάντα επιτυχείς (Gurr et al., 2000).

Παράλληλα με τη φυτοφαγία, φαινόμενα ενδοσυντεχνιακής θήρευσης έχουν σημειωθεί μεταξύ πολλών Ημίπτερων αρπακτικών (Lucas and Rosenheim 2011). Σε ορισμένες περιπτώσεις τα αποτελέσματα μπορεί να είναι αρνητικά ενώ σε άλλες, δεν φαίνεται να επηρεάζουν ιδιαίτερα την θηρευτική συμπεριφορά τους και την αποτελεσματικότητά τους ως φυσικών εχθρών. Για παράδειγμα, έχει παρατηρηθεί ενδοσυντεχνιακή θήρευση μεταξύ των δύο θηρευτών - ειδών *Macrolophus pygmaeus*, Rambur (Miridae) και *D. tamaninii* σε καλλιέργεια τομάτας προσβεβλημένη με *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Hemiptera: Aleyrodidae). Ωστόσο η IGP αυτή σχέση δεν θεωρείται σημαντική και σε βαθμό τέτοιο που να επηρεάσει την αρπακτική ικανότητα τους να θηρεύουν την πραγματική λεία (άτομα του αλευρώδη) (Lucas and Alomar, 2002). Από πειράματα πάντως σε καλλιέργειες βαμβακιού προσβεβλημένες

από *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) βρέθηκε ότι το αρπακτικό *Geocoris* sp. δρα και ως θηρευτής του ωφέλιμου *Orius tristicolor* White (Hemiptera, Anthocoridae) (Rosenheim *et al.*, 2004), με αποτέλεσμα να μειώνεται σταδιακά η θηρευτική ικανότητα του *O. Tristicolor*. Σε αυτή την περίπτωση επομένως η παρουσία του πρώτου αρπακτικού είδους δρα αναποτελεσματικά σε προγράμματα ολοκληρωμένης αντιμετώπισης.

Μεταξύ του *M. pygmaeus* και διαφόρων ειδών Syrphidae, παρατηρήθηκε (συμμετρική) ενδοσυντεχνιακή θήρευση σε πειράματα που πραγματοποιήθηκαν σε πειραματικό πεδίο χωρίς φυτό και με φυτά σε παρουσία και απουσία λείας. Τα ωά των Syrphidae αποτελούσαν θήραμα για τα ανήλικα και ακμαία *M. pygmaeus*, ενώ παράλληλα τα ανήλικα και ακμαία *M. pygmaeus* αποτελούσαν θηράματα για τις προνύμφες Syrphidae σε πειραματικό πεδίο. Τα αποτελέσματα ωστόσο διαφοροποιήθηκαν σε πειράματα με παρουσία φυτών. Έτσι, παρατηρήθηκε αρκετά μικρότερη κατανάλωση ατόμων *M. pygmaeus* από τα ακμαία Syrphidae σε σχέση με το πείραμα χωρίς θήραμα, ενώ τα άτομα *M. pygmaeus* θήρευαν τα ωά των Syrphidae με την ίδια συχνότητα (Frechette *et al.*, 2007).

1.2.4. Οικογένεια Miridae

Η οικογένεια Miridae ανήκει στην υπεροικογένεια Miroidea και είναι η μεγαλύτερη στα Hemiptera. Σ' αυτήν την υπεροικογένεια ανήκουν και τα περισσότερα γένη και είδη των Hemiptera τα οποία ανέρχονται στα 1.200 γένη και 10.000 είδη (Schuh and Slater, 1995). Ο αριθμός των ειδών που φαίνεται να υπάρχει στη φύση και να ανήκει σε αυτή την οικογένεια μπορεί να φτάνει και τα 20000 (Henry and Wheeler, 1988).

Τα έντομα που απαντούν σε αυτήν την οικογένεια είναι μαλακόσωμα, μικρού μεγέθους (2-15mm) και έχουν σχήμα στενό – ωοειδές ή επίμηκες. Έχουν μεγάλη ποικιλία έντονων και λαμπερών χρωμάτων κυρίως πράσινο, καστανό ή και μαύρο και μπορεί κατά περιοχές να είναι ερυθρά, πορτοκαλί ή λευκά. Μορφολογικά, η κεφαλή τους έχει σχήμα τριγωνικό ενώ οι κεραίες τους αποτελούνται από 4 άρθρα από τα οποία το 3^ο και 4^ο έχουν μικρότερη διάμετρο από το 2^ο. Οι οφθαλμοί τους είναι

σύνθετοι και το ρύγχος τους αποτελείται από 4 άρθρα. Το πρόνωτό τους έχει σχήμα τραπεζοειδές και στην πρόσθια πλευρά του σχηματίζεται ένας όχι πολύ καλά ανεπτυγμένος δακτύλιος. Στο νωτιαίο πρόσθιο τμήμα του προνώτου υπάρχουν δύο ανυψωμένες περιοχές μη ευδιάκριτες. Το επιθωράκιο είναι τριγωνικό και το πρόσθιο μέρος του επικαλύπτεται από την οπίσθια πλευρά του προνώτου.

Στα ημιέλυτρα διακρίνονται τέσσερα τμήματα κατά περιοχές, το *clavus*, το *corium*, το *cuneus* και το μεμβρανώδες τμήμα. Το *cuneus* είναι ένα τριγωνικό τμήμα στο οπίσθιο τμήμα του *corium* το οποίο στα είδη της οικογένειας *Miridae* είναι πολύ καλά ανεπτυγμένο. Στο μεμβρανώδες τμήμα των ημιέλυτρων διακρίνονται δύο ευμεγέθη κύτταρα εκ των οποίων το εσωτερικό είναι μεγαλύτερο.

Ως αρπακτικά είδη τα περισσότερα, φέρουν μακριούς πόδες και συνήθως έχουν ταρσούς με τρία άρθρα. Τα παράμερα (*paramers*) τα οποία είναι τα βοηθητικά όργανα σύζευξης του αρσενικού, είναι ανομοιομόρφως ανεπτυγμένα και το αριστερό είναι πάντα πολύ πιο ανεπτυγμένο από το δεξιό. Το θηλυκό φέρει ευμεγέθη πριονωτό ωοθήτη για την εναπόθεση των ωών του εντός των φυτικών ιστών (Wagner 1952, Schuh and Slater 1995).

Απαντούν στην εύκρατη ζώνη και διαχειμάζουν στο στάδιο του ωού ή ως ενήλικα. Μπορούν να εμφανίσουν μία γενιά ανά έτος ή και περισσότερες ανάλογα με το είδος. Συνήθως τα μονοκυκλικά είδη παρουσιάζουν εξειδίκευση ως προς τα φυτά – ξενιστές και τα είδη με δύο γενιές ανά έτος είναι μονοφάγα ενώ τέλος, όσα εμφανίζουν πολλές γενιές ανά έτος είναι πολυφάγα, χαρακτηριστικό παράδειγμα το γένος *Lygus*. Ο βιολογικός τους κύκλος ολοκληρώνεται σε 6 εβδομάδες το μέγιστο και η ατελής τους μορφή αποτελείται από 5 νυμφικά στάδια έως ότου εμφανιστεί το ακμαίο.

Τα είδη της οικογένειας *Miridae* παρουσιάζουν ποικίλες διατροφικές συνήθειες που κυμαίνονται από αποκλειστικά φυτοφάγους οργανισμούς μέχρι αρπακτικά (Dolling, 1991; Alomar and Wiedenmann, 1996; Coll and Ruberson, 1998). Γενικά οι διατροφικές συνήθειες των ειδών της οικογένειας αυτής ποικίλουν καθώς απαντούν και είδη μυκητοφάγα, αρκετά είδη τα οποία λειτουργούν ως παμφάγα και τρέφονται από πολλά τροφικά επίπεδα, ενώ αρκετά ταυτόχρονα αποτελούν σημαντικούς φυσικούς εχθρούς επιζήμιων οργανισμών των καλλιεργειών (Albajes and Alomar, 1999;

Maselou *et al.*, 2014). Ωστόσο η συμπεριφορά τους μπορεί να επηρεαστεί σημαντικά από το ενδιαίτημα στο οποίο εντοπίζονται και τη διαθεσιμότητα της λείας (Finke and Denno, 2002; Janssen *et al.*, 2007; Perdikis *et al.*, 2014). Γενικότερα αρκετά από τα είδη της οικογένειας Miridae αποτελούν σημαντικούς παράγοντες βιολογικής διαχείρισης των καλλιεργειών (Shipp, 2006; Urbaneja *et al.*, 2012; Molla *et al.*, 2014). Ορισμένα από αυτά τα είδη είναι τα *M. pygmaeus*, *Macrololpus costalis* Fieber (Hemiptera: Miridae), *D. tamaninii*, *Dicyphus errans* (Wolff), *Dicyphus hesperus* Knight και *Nesidiocoris tenuis* Reuter (Messelink *et al.*, 2014). Θεωρούνται ιθαγενή είδη της λεκάνης της Μεσογείου και του Καναδά. Στις περιοχές αυτές συναντώνται σε αυτοφυή φυτά όπως τα είδη *Solanum nigrum* (Solanaceae) και *Dittrichia viscosa* (Asteraceae), καθώς και σε πολλές καλλιέργειες κηπευτικών τομάτας, μελιτζάνας, πιπεριάς και αγγουριού (Perdikis *et al.*, 2007).

Οι Alomar *et al.* (1994) κατέγραψαν για πρώτη φορά παρουσία ειδών της οικογένειας Miridae και συγκεκριμένα αρπακτικά Dicyphinae σε αυτοφυή φυτά τα οποία γειτνιάζαν με καλλιέργειες τομάτας, ξεκινώντας έτσι μια νέα σειρά ερευνών για τη σημασία αυτοφυών φυτών στη διατήρηση ή και αύξηση των πληθυσμών των αρπακτικών αυτών εντόμων. Διαπιστώθηκε ότι τα έντομα αυτά μπορούν να αναπτύξουν μεγάλους πληθυσμούς σε αυτοφυή φυτά που γειτνιάζουν με καλλιεργούμενες εκτάσεις ή βρίσκονται στα περιθώρια των αγρών. Τα φυτά αυτά αποτελούν καταφύγιο για τα ενήλικα αρπακτικά κατά τη διάρκεια του χειμώνα. Αυτή η συμπεριφορά είναι πολύ σημαντική για την επιβίωση και εγκατάσταση των αρπακτικών εντόμων καθώς είναι σε θέση να αποικίζουν νωρίς την άνοιξη, κατά την καλλιεργητική περίοδο, τις γειτονικές καλλιέργειες κηπευτικών συμβάλλοντας με αυτόν τον τρόπο στην πιο αποτελεσματική αντιμετώπιση των εντόμων – εχθρών των καλλιεργειών αυτών (Alomar *et al.*, 1994; Nicoli and Burgio, 1997; Alomar and Goula 2002; Castane 2004).

Στις περισσότερες εργασίες που αφορούν την αρπακτική συμπεριφορά των Miridae χρησιμοποιήθηκαν ως θηράματα ωά και νύμφες των *T. vaporariorum* και *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera, Aleyrodidae), αλλά τα πολυφάγα αυτά έντομα έχει βρεθεί ότι μπορούν να ρυθμίσουν με αποτελεσματικό τρόπο και διάφορους άλλους εχθρούς των θερμοκηπιακών καλλιεργειών όπως αφίδες, ακάρεα, θρίπες,

φυλλορύκτες καθώς και ωά και προνύμφες λεπιδοπτέρων (Riudavents and Castane, 1998; Alvarado *et al.*, 1997; Arno *et al.* 2010; Calvo *et al.*, 2012). Η ανάπτυξη των νυμφικών ηλικιών καθώς και η αναπαραγωγική ικανότητα των αρπακτικών εξαρτάται από το είδος του θηράματος που καταναλώνουν (Fauvel *et al.*, 1987). Τα αρπακτικά Miridae παράλληλα τρέφονται και από τα φυτά, μυζώντας φυτικούς χυμούς από διάφορα μέρη των καλλιεργούμενων ή αυτοφυών φυτών.

Συμμετρική ενδοσυντεχνιακή θήρευση έχει παρατηρηθεί μεταξύ των αρπακτικών Miridae, *D. tamaninii* και *M. caliginosus*. Σε αυτά παρατηρήθηκε ότι η ενδοσυντεχνιακή ήταν συμμετρική κατά την απουσία πραγματικού θηράματος, ενώ η έντασή της μειωνόταν σημαντικά όταν υπήρχαν πράσινοι και κόκκινοι καρποί τομάτας. Η ύπαρξη όμως άλλων εξωτερικών πηγών τροφής δεν είχε καμία επίδραση στην ενδοσυντεχνιακή θήρευση (Lucas, 2005). Επίσης, έχει διατυπωθεί η υπόθεση ότι η ενδοσυντεχνιακή θήρευση μεταξύ πολυφάγων αρπακτικών Miridae είναι περισσότερο έντονη όταν το «πραγματικό» θήραμα εμφανίζεται σε σχετικά μικρές πληθυσμιακές πυκνότητες ή απουσιάζει πλήρως (Lucas *et al.*, 1998; 2009).

1.2.5. Το αρπακτικό *Macrolophus pygmaeus*

Το *M. pygmaeus* είναι ένα πολυφάγο αρπακτικό έντομο το οποίο ανήκει στην οικογένεια Miridae και ειδικότερα ταξινομείται ως εξής:

Τάξη: Hemiptera

Υποτάξη: Hemiptera

Υπεροικογένεια: Miridoidea

Οικογένεια: Miridae

Υποοικογένεια: Bryocorinae

Φυλή: Dicyphini

Γένος: *Macrolophus*

Είδος: *Macrolophus pygmaeus* (Rambur, 1839)

Είναι ιθαγενές της λεκάνης της Μεσογείου ενώ πληθυσμοί του έχουν βρεθεί και στη Δανία, Μ. Βρετανία, Ιρλανδία, Ελβετία, Πολωνία και Ολλανδία (Kerzhner and Josifon, 1999) καθώς επίσης και στη Ν. Ζηλανδία (Eyles et al. 2008). Στην Ελλάδα έχει καταγραφεί σε μεγάλους πληθυσμούς σε κηπευτικά φυτά όπως τομάτα και μελιτζάνα, και λιγότερο σε πιπεριά, φασόλι και κολοκύθι (Lykouressis et al., 2000) καθώς και σε πολλά αυτοφυή φυτά.

Παρουσία του *M. pygmaeus* σε αυτοφυή έχει σημειωθεί σε διάφορες περιοχές της Ελλάδας όπως Ηλεία, Βοιωτία και Χανιά με κυριότερο φυτό ξενιστή κατά την περίοδο του χειμώνα το φυτό *D. viscosa* της οικογένειας Asteraceae ακολουθούμενο από το *Solanum nigrum* L. της οικογένειας Solanaceae, ενώ έχει βρεθεί και σε άλλα αυτοφυή φυτά όπως το *Ecbalium elaterium* (Cucurbitaceae) (Lykouressis et al., 2000).

Το ωό του *M. pygmaeus* είναι λευκού χρώματος και έχει σχήμα επίμηκες, είναι ελαφρώς κυρτό και το πρόσθιο τμήμα του στενεύει και σχηματίζεται ένα είδος λαιμού. Η ανάπτυξη του *M. pygmaeus* συμπληρώνεται από πέντε νυμφικά στάδια/ηλικίες έως ότου εμφανιστεί το ακμαίο. Τα στάδια αυτά μπορούμε να τα διακρίνουμε μεταξύ τους από τα μορφολογικά χαρακτηριστικά που εμφανίζουν. Ειδικότερα, οι νύμφες 1^{ης} ηλικίας μοιάζουν μορφολογικά αρκετά με αυτές που ανήκουν στη 2^η ηλικία καθώς έχουν σχήμα επίμηκες, ανοιχτού κίτρινου χρώματος με κόκκινους οφθαλμούς. Μόνη διαφορά που παρουσιάζουν και η οποία μας επιτρέπει την διάκρισή τους είναι η σχέση μεταξύ του μήκους του 3^{ου} και 4^{ου} άρθρου της κεραίας τα οποία όπως συγκρινόμενα μπορούμε να παρατηρήσουμε, ότι το 4^ο άρθρο έχει μήκος περίπου το διπλάσιο από το 3^ο στην 2η νυμφική ηλικία. Εν συνεχεία οι νύμφες 3^{ης} ηλικίας έχουν σχήμα επίμηκες και ανοιχτό κίτρινο χρώμα, ενώ ο θώρακας και η κοιλία εμφανίζονται να είναι ανοιχτού πράσινου χρώματος. Οι οφθαλμοί είναι επίσης κόκκινοι και οι πτεροθήκες διακρίνονται ελάχιστα. Τέλος οι νύμφες 4^{ης} και 5^{ης} ηλικίας είναι απιόμορφες με πλατύτερη κοιλία, ο θώρακας και η κοιλία διατηρούν το ανοιχτοπράσινο χρωματισμό, ο οποίος όμως μπορεί να γίνει βαθυπράσινος, και οι οφθαλμοί εξακολουθούν να έχουν βαθύ κόκκινο χρωματισμό. Χαρακτηριστικό των σταδίων αυτών είναι οι πτεροθήκες οι οποίες πλέον είναι καλά ανεπτυγμένες. Ειδικότερα στην 4^η ηλικία οι πτεροθήκες

καλύπτουν μέρος της κοιλίας και κατά την 5^η ηλικία εκτείνονται έως το 4^ο με 5^ο κοιλιακό τμήμα (Perdikis and Lykouressis, 2001-2002) (Εικόνα 1.2.1). Η περίοδος ανάπτυξης κάθε νυμφικής ηλικίας βρέθηκε να επηρεάζεται από το είδος της λείας, από τα φυτά ξενιστές στα οποία βρίσκεται η λεία, από τις θερμοκρασίες οι οποίες επικρατούν την περίοδο θήρευσης καθώς επίσης και από την πυκνότητα της λείας (Perdikis and Lykouressis, 2000).



Εικόνα 1.2.1. *Macrolophus pygmaeus* 5^{ης} νυμφικής ηλικίας

Το ενήλικο *M. pygmaeus* έχει μήκος 3-4mm και το σώμα του είναι επίμηκες. Εμφανίζεται σε ποικίλες αποχρώσεις του πρασίνου, από σχεδόν φωτεινό πράσινο έως πρασινοκίτρινο ή σκοτεινό πράσινο (Εικόνα 1.2.2).

Τα είδη του γένους *Macrolophus* διακρίνονται με βάση το πλάτος της μαύρης επιμήκους ταινίας πίσω από τους οφθαλμούς καθώς και του χρώματος του πρώτου άρθρου της κεραίας (Josifon, 1992). Έτσι κατά την παρατήρηση του ενήλικου *M. pygmaeus* μπορούμε να διακρίνουμε ότι το πλάτος της ταινίας είναι πολύ μικρό, ίσο με το 1/5 του ύψους του οφθαλμού, ενώ το χρώμα του πρώτου άρθρου της κεραίας είναι ομοιόμορφα μαύρο. Η διάμετρος του πρώτου άρθρου είναι ελαφρώς μεγαλύτερη από ότι στα υπόλοιπα άρθρα τα οποία είναι κίτρινου χρώματος. Οι οφθαλμοί έχουν χρώμα ερυθρό σκούρο και το ρύγχος φέρεται κάτω από το σώμα και είναι χρώματος ανοικτού κίτρινου που στην κορυφή του τελευταίου άρθρου γίνεται καστανή. Οι

κνήμες είναι ανοικτού κίτρινου χρώματος ενώ οι ταρσοί φέρουν κιτρινοκάστανο χρωματισμό που στην άκρη σκουραίνει.



Εικόνα 1.2.2. Ενήλικα άτομα *Macrolophus pygmaeus*

Επί του νώτου φέρουν μαύρη κηλίδα στο οπίσθιο άκρο του clavus των ημιέλυτρων. Στο μεμβρανώδες τμήμα των ημιέλυτρων σχηματίζονται δύο κύτταρα, ένα μεγαλύτερο και ένα αρκετά μικρότερο που περικλείονται από νεύρα πράσινου χρώματος. Το μεμβρανώδες τμήμα των ημιέλυτρων είναι σχεδόν διαφανές εκτός από το οπίσθιο τμήμα του το οποίο είναι γκριζωπό.

Το θηλυκό διακρίνεται εξαιτίας του πριονωτού του ωοθήτη με τον οποίον τοποθετεί τα ωά του εντός των φυτικών ιστών (Schuh and Slater, 1995). Η εναπόθεση ωών γίνεται μεμονωμένα. Η διάκριση των ωών γίνεται μέσω του τρισχιδούς αναπνευστικού κερατίου τους το οποίο είναι ορατό στην επάνω επιφάνεια του φύλλου (Perdikis and Lykouressis, 2001-2002). Στο σημείο εναπόθεσης δεν παρατηρείται καμία διόγκωση του φυτικού ιστού. Ο μέσος αριθμός ωών που εναποθέτουν ανά άτομο επηρεάζεται από τη θερμοκρασία σε σημαντικό βαθμό, με υψηλή αναπαραγωγική ικανότητα να καταγράφεται στους 25 – 27,5 °C. Ο αριθμός των ωών που εναποθέτουν είναι υψηλός στην αρχή της περιόδου της ωοτοκίας τους και μειώνεται με την αύξηση της ηλικίας τους.

Ανήκει στα παμφάγα αρπακτικά λειτουργώντας ως αρπακτικό αλλά και ως φυτοφάγο. Εμφανίζεται κυρίως ως αρπακτικό επιζήμιων εντόμων των κηπευτικών καλλιεργειών όπως είναι οι αλευρώδεις, αφίδες, θρίπες, ωά και προνύμφες λεπιδοπτέρων καθώς και ακάρεα ενώ τα τελευταία χρόνια έχει βρεθεί ότι συμβάλλει σημαντικά στη βιολογική διαχείριση του *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae), (Albajes and Alomar, 1999; Lykouressis et al., 1999–2000; Urbaneja et al., 2012). Οι Desneaux et al. (2011), έδειξαν ότι η συνδυασμένη δράση του αρπακτικού *M. pygmaeus* με το παρασιτοειδές *Trichogramma achaeae* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) μπορεί να οδηγήσει σε σημαντική μείωση του πληθυσμού του *T. absoluta* σε καλλιέργειες τομάτας. Επίσης οι Urbaneja et al. (2009) κατέγραψαν στο εργαστήριο την αποτελεσματική θήρευση του *M. pygmaeus* σε όλες τις προνυμφικές ηλικίες του *Tuta absoluta* με προτίμηση στην 1^η προνυμφική ηλικία. Ωστόσο οι Molla et al. (2014) έδειξαν ότι ενώ μπορεί να τραφεί και σε ωά *T. absoluta* τα ενήλικα άτομα εμφάνισαν μειωμένη εναπόθεση ωών σε σχέση με τη χρήση της *E. kuehniella* ως λεία.

Καθώς ανήκει στους γενικευμένους θηρευτές μπορεί να τραφεί από διάφορα είδη λείας κατά τη διάρκεια της ανάπτυξής του με προτίμηση στα είδη *T. vaporariorum* και *Myzus persicae* Sulzer (Hemiptera, Aphididae), ακολουθούμενα από τα *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) (Homoptera: Aphididae), *Aphis gossypii*, Glover (Homoptera: Aphididae), *Aphis fabae* Scopoli (Hemiptera: Aphididae) και *T. urticae* (Perdikis and Lykouressis, 1997; 1999; 2000). Σε περιόδους όπου οι πληθυσμοί της λείας είναι μειωμένοι, το *M. pygmaeus* μπορεί να τραφεί και από το φυτικό χυμό των φυτών – ξενιστών όμως οι ζημιές που έχουν αναφερθεί ότι προκαλεί στα καλλιεργούμενα φυτά είναι αμελητέες σε σχέση με την αρπακτική συμπεριφορά τους ακόμα και όταν παρατηρούνται σε πολύ μεγάλους πληθυσμούς (Hansen et al., 1999; Lykouressis et al., 2000; Perdikis and Lykouressis, 2000; 2002; 2004).

Ωστόσο η διαθεσιμότητα της λείας αποτελεί βασικό παράγοντα για την επιτυχή εγκατάσταση του αρπακτικού σε διάφορα φυτά ξενιστές (Ingegno et al., 2011). Μελέτες έχουν δείξει ότι οι νύμφες του *M. pygmaeus* μπορούν να ολοκληρώσουν επιτυχώς την ανάπτυξή τους τρεφόμενες με γύρη μέλισσας και με κομμένους στήμονες από άνθη του ζιζανίου *Ecballium elaterium* (Cucurbitaceae), χωρίς την παρουσία άλλης πηγής τροφής είτε φυτικής είτε ζωικής προέλευσης, εκτός από πηγή

νερού (υγρό βαμβάκι) (Perdikis and Lykouressis, 2000). Επίσης οι Perdikis and Lykouressis (2000) παρατήρησαν ότι όταν προστέθηκαν κόκκοι γύρης μέλισσας σε φύλλα μελιτζάνας, η περίοδος της ανάπτυξής του μειώθηκε σημαντικά και ήταν συγκρίσιμη με αυτήν όταν τρεφόταν με φύλλα μελιτζάνας στην παρουσία της αφίδας *M. persicae*. Οι Vandekerckhove and De Clercq (2010) κατέγραψαν ότι όταν νύμφες του αρπακτικού τράφηκαν αποκλειστικά με γύρη, παρουσίασαν μειωμένο ρυθμό επιβίωσης και εναπόθεσης ωών σε σχέση με εκείνον στην ταυτόχρονη παρουσία ωών *E. kuehniella*. Επιπλέον η επιβίωση του *M. pygmaeus* παρατάθηκε σημαντικά όταν προσφέρθηκαν φυτά *Vicia faba* (Fabales, Fabacea) τα οποία έφεραν νεκτάρια σε σχέση με τα φυτά τα οποία είχαν αφαιρεθεί τα νεκτάρια (Portillo et al., 2012). Σύμφωνα με τους Lykouressis et al. (2014), το *M. pygmaeus* εμφάνισε παρόμοια κατανάλωση αφίδων *M. persicae* σε φυτά υψηλής ή χαμηλής καταλληλότητας για την ανάπτυξή του, στοιχείο το οποίο αποτελεί σημαντική πληροφορία για τη χρήση του ως παράγοντα βιολογικής αντιμετώπισης υποδεικνύοντας ότι η θηρευτική αποτελεσματικότητά του δεν επηρεάζεται από το φυτό ξενιστή..

Επίσης και το είδος του φυτού πάνω στο οποίο αναπτύσσεται και επιβιώνει το αρπακτικό φαίνεται να έχει κάποια επίδραση στην ανάπτυξή του (Lykouressis et al., 2001). Η χρήση της μελιτζάνας ως φυτού - ξενιστή είχε την πιο ευνοϊκή επίδραση ακόμα και σε απουσία λείας στην ανάπτυξη και επιβίωση των νυμφών του *M. pygmaeus* σε σχέση με άλλα φυτά-ξενιστές όπως η πιπεριά, όπου εμφανίζεται υψηλό ποσοστό θνησιμότητας, ενώ στην παρουσία λείας δεν εμφανίζει σημαντικές διαφορές (Perdikis and Lykouressis, 1999; 2000).

Το αρπακτικό εκδηλώνει αρπακτική συμπεριφορά από την πρώτη ηλικία νυμφικής ανάπτυξης. Η θερμοκρασία καθώς και η ηλικία του αρπακτικού φαίνεται να επηρεάζουν σημαντικά τη θηρευτική αποτελεσματικότητά του. Η μελέτη της αρπακτικότητας του σε διάφορες θερμοκρασίες έδειξε ότι η ημερήσια κατανάλωση λείας αυξάνονταν με την ενηλικίωση του αρπακτικού, ενώ η αύξηση της θερμοκρασίας οδήγησε σε αύξηση της κατανάλωσης λείας από όλα τα στάδια. Ειδικότερα καταγράφηκε ότι τα θηλυκά άτομα όπως και οι νύμφες 5^{ης} ηλικίας του *M. pygmaeus* εμφανίζουν την υψηλότερη αρπακτική ικανότητα ακολουθούμενα από τις νύμφες 4^{ης} ηλικίας. Τα αρσενικά ενήλικα άτομα και οι νύμφες 3^{ης} ηλικίας εκδηλώνουν μικρότερο

ρυθμό αρπακτικότητας συγκρινόμενα με εκείνα της 4^{ης} ηλικίας, ενώ τα άτομα 1^{ης} και 2^{ης} ηλικίας έχουν τον μικρότερο ρυθμό θήρευσης (Perdikis and Lykouressis, 1999). Γενικά τα θηλυκά άτομα και οι νύμφες έχουν υψηλό ρυθμό αρπακτικότητας (Alvarado *et al.*, 1997).

Η μελέτη της αρπακτικής του συμπεριφοράς έδειξε ότι το αρπακτικό αναζητά το θήραμά του φέρνοντας το ρύγχος του ανάμεσα στους πρόσθιους πόδες του και σε σχεδόν κάθετη θέση ως προς τη φυτική επιφάνεια. Κατά τη διάρκεια αυτού κινεί το ρύγχος επάνω-κάτω ώστε να καταφέρει να αγγίξει τη λεία του. Ταυτόχρονα κινεί και τις κεραίες του οι οποίες είναι στραμμένες προς τα εμπρός. Η μύζηση της αφίδας-θηράματος διαρκεί μερικά λεπτά, όταν ολοκληρωθεί, η νωτιαία επιφάνεια της αφίδας έχει ερμητικά προσηλωθεί στην κοιλιακή της επιφάνεια ενώ οι πλευρές της παραμένουν όρθιες. Διακρίνοντας τις μυζημένες αφίδες από τις ζωντανές μπορούμε να εκτιμήσουμε την αρπακτική ικανότητα του *M. pygmaeus* (Perdikis and Lykouressis, 2001-2002). Έχει διερευνηθεί παράλληλα η θηρευτική συμπεριφορά του αρπακτικού σε σχέση με την πυκνότητα ή το μέγεθος της λείας (Fantinou *et al.*, 2008). Χρησιμοποιήθηκαν ως λεία όλα τα νυμφικά στάδια της αφίδας *M. persicae* και διερευνήθηκε η μέση κατανάλωση του σε διαφορετικές θερμοκρασίες. Τα αποτελέσματα έδειξαν ότι η συχνότητα της συμπεριφοράς του αρπακτικού να εγκαταλείπει λεία την οποία είχε θανατώσει ήταν μεγαλύτερη στα μεγαλύτερου μεγέθους στάδια και στα λιγότερο προτιμώμενα. Σε χαμηλότερες θερμοκρασίες τα αρπακτικά ήταν λιγότερο επιλεκτικά και θανάτωναν περισσότερα άτομα της λείας χωρίς να τα καταναλώνουν. Η συμπεριφορά ωστόσο αυτή δεν σχετιζόταν με την αύξηση της πυκνότητας της λείας. Αντίθετα αποδείχθηκε ότι εκδηλώνονταν σε ενδιάμεσες πυκνότητες της λείας και συνδέονταν με το επίπεδο θερμοκρασίας και το στάδιο της λείας.

1.2.6. Το αρπακτικό *Nesidiocoris tenuis*

Το έντομο *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae) θεωρείται ένας σημαντικός φυσικός εχθρός αρκετών εντόμων και άλλων αρθρόποδων των καλλιεργούμενων φυτών και ταξινομείται ως εξής:

Τάξη: Hemiptera

Υποτάξη: Hemiptera

Υπεροικογένεια: Miridoidea

Οικογένεια: Miridae

Υποοικογένεια: Bryocorinae

Φυλή: Dicyphini

Γένος: *Nesidiocoris*

Είδος: *Nesidiocoris tenuis* (Reuter, 1985)

Είναι ιθαγενές έντομο της λεκάνης της Μεσογείου και ένας παμφάγος θηρευτής καθώς έχει βρεθεί ότι εν απουσία λείας στα φυτά τομάτας μπορεί να τραφεί απομυζώντας φυτικούς χυμούς (Lykouressis et al., 2000) και μπορεί να προκαλέσει επιβράδυνση της ανάπτυξης του φυτού της τομάτας ή και ανθόπτωση (Perdikis et al., 2009).

Τα είδη του γένους *Nesidiocoris* έχουν σώμα επίμηκες, με μήκος που κυμαίνεται μεταξύ 3,5 – 4,5 mm και χρώμα πράσινο – κάστανο. Το *N. tenuis* παρουσιάζει πολλά κοινά μορφολογικά και βιολογικά χαρακτηριστικά με το *M. pygmaeus*. Η απόσταση των οφθαλμών από την πρόσθια πλευρά του πρυνώτου είναι μικρότερη από το πλάτος τους. Τα άρθρα των κεραιών φέρουν μαύρες περιοχές και στα ακμαία άτομα υπάρχει μια χαρακτηριστική εγκάρσια μαύρη ταινία στον πρόνωτό τους (Goula and Alomar, 1994) (Εικόνες 1.2.3 - 1.2.4). Το χρώμα του σώματος των νυμφικών σταδίων όσο και του ακμαίου είναι περισσότερο σκούρο πράσινο σε σύγκριση με αυτό του *M. pygmaeus*. Το έντομο διέρχεται από 5 νυμφικά στάδια ανάπτυξης έως ότου γίνει ακμαίο τα οποία εμφανίζουν παρόμοια μορφολογικά χαρακτηριστικά με τα αντίστοιχα του *M. pygmaeus*. Βασική διαφορά τους είναι το ελαφρώς πιο σκούρο χρώμα του *N. tenuis* ενώ τα ακμαία άτομα του *N. tenuis* φέρουν μια χαρακτηριστική μαύρη ταινία στο πρόνωτό τους (Goula and Alomar, 1994). Τα άρθρα των κεραιών φέρουν μαύρες περιοχές.

Η αναπαραγωγική ικανότητα και η μακροβιότητα του *N. tenuis* ήταν μεγαλύτερη, όταν τράφηκε παράλληλα με φυτικό χυμό από φυτά καπνού και προνύμφες λεπιδοπτέρων, παρά όταν τράφηκε μόνο με φυτικό χυμό (Torreno and Magallona, 1994). Παρόμοια μελέτη έδειξε ότι η διάρκεια ανάπτυξης του αρπακτικού ήταν μικρότερη όταν τράφηκε με ωά λεπιδοπτέρων παρά μόνο με φυτικούς χυμούς (Libutan and Bernardo, 1995).



Εικόνα 1.2.3. Ενήλικο άτομο *Nesidiocoris tenuis*

Πολλοί ερευνητές αναφέρουν ότι σε αντίθεση με το *M. pygmaeus* το *N. tenuis* μολονότι τρέφεται από φυτικό ιστό, σε απουσία λείας δεν μπορεί να ολοκληρώσει την ανάπτυξή του (Urbaneja et al., 2005) αν και οι Nakaishi et al. (2011) έδειξαν ότι φυτά του γένους *Sesamum* μπορεί να ευνοήσουν την ανάπτυξή του. Από διάφορα πειράματα έχει παρατηρηθεί ότι η επιβίωση και η αναπαραγωγική ικανότητα του *N. tenuis* σε διαφορετικά φυτά ξενιστές, επηρεάζεται έμμεσα από τη θρεπτική αξία των φυτών - ξενιστών. Βιοχημικές αναλύσεις έδειξαν ότι η υψηλή περιεκτικότητα σε πρωτεΐνες και άζωτο, η χαμηλή περιεκτικότητα σε υδατάνθρακες και φαινόλες, καθώς και η μικρή

τιμή του λόγου C/N στο είδος *Lycopersicon esculentum*, σε σύγκριση με άλλα αυτοφυή είδη, οδήγησαν σε υψηλότερο ποσοστό επιβίωσης και υψηλότερη αναπαραγωγική ικανότητα του *N. tenuis* (Sánchez and Lacasa, 2008). Με βάση την εργασία των Calvo et al. (2009), η τομάτα αποτελεί πολύ καλό φυτό-ξενιστή για την επιβίωση του *N. tenuis*. Οι Calvo et al. (2009) βρήκαν επίσης ότι στην απουσία λείας το αρπακτικό μπορεί να προκαλέσει ζημιές και σε νεαρή βλάστηση δημιουργώντας χαρακτηριστικές νεκρωτικές περιοχές. Με την αύξηση της λείας όμως τα συμπτώματα αυτά μειώνονται σημαντικά (Arno et al., 2006). Λόγω της συμπεριφοράς του αυτής ανήκει στα πιο αμφιλεγόμενα είδη της φυλής Dicyrhini. Ωστόσο αποτελεί έναν αποτελεσματικό θηρευτή για πολλά είδη λείας όπως αλευρώδεις, αφίδες και θρίπες (Goula and Alomar, 1994; Tavella et al., 1997; Carnero et al., 2000; Sanchez et al., 2003; Castañé et al., 2008; Sanchez, 2008; Belda et al., 2010) και τα τελευταία χρόνια έχει αποδειχθεί η σημαντική συμβολή του στην ολοκληρωμένη αντιμετώπισή του *Tuta absoluta* (Perdikis et al., 2009; Urbaneja et al., 2012; Sanchez et al., 2014).



Εικόνα 1.2.4. Ενήλικο άτομο *Nesidiocoris tenuis*

Έχει καταγραφεί σε διάφορα αυτοφυή φυτά στην Ελλάδα με πιο σημαντικούς ξενιστές είδη της οικογένειας Solanaceae (El-Desouki et al., 1976) καθώς και στο

Ecballium elaterium (Cucurbitaceae) (Lykouressis et al., 2000), όπου σε πολλές περιπτώσεις συναντάται μαζί με το *M. pygmaeus*. Πιο συγκεκριμένα, έχει βρεθεί σε αυτοφυή φυτά *Dittrichia viscosa* (Asteraceae), *Solanum nigrum* (Solanaceae) (Alomar et al., 1994). Πειράματα έδειξαν ότι ανάλογα με τη διαθεσιμότητα και την ωριμότητα των φυτών ξενιστών το *N. tenuis* μετακινείται μεταξύ των διαφόρων φυτικών ειδών (Raman & Sanjayan 1984). Όμως εντοπίζεται συχνότερα σε κηπευτικές καλλιέργειες κυρίως τομάτας ενώ πολλές φορές εγκαθίσταται σε θερμοκηπιακές καλλιέργειες (Goula and Alomar 1994; Malausa and Trottin-Caudal, 1996).

Μελέτες έχουν δείξει ότι ο μεγαλύτερο πληθυσμός του εντόμου εντοπίζεται στα ανώτερα τμήματα του φυτού (Tavella et al., 1997; Arno et al., 2010; Perdíkis et al., 2014) ενώ το είδος του φυτού στο οποίο εντοπίζεται αποτελεί σημαντικό παράγοντα επιβίωσης και αναπαραγωγής του *N. tenuis* με καταλληλότερο φυτό ξενιστή την τομάτα (Calvo et al., 2009) όπου και εντοπίζεται κυρίως (Goula and Alomar, 1994; Malausa and Trottin-Caudal, 1996).

Οι Urbaneja et al. (2014) έδειξαν ότι η προσθήκη ζάχαρης θα μπορούσε να υποκαταστήσει τα ώα της *E. kuehniella* στην προσπάθεια εγκατάστασης του αρπακτικού στην καλλιέργεια, το οποίο υποδηλώνει ότι πιθανόν φυσικά σάκχαρα όπως το νέκταρ και τα μελιτώματα θα ήταν επίσης αποτελεσματικά.

Οι De Puysseleyr et al. (2013) έδειξαν ότι το *N. tenuis* μπορεί να αναπτυχθεί επιτυχώς και χωρίς την παρουσία φυτού με πρόσβαση μόνο σε νερό και λεία υψηλής θρεπτική αξίας όπως ώα *E. kuehniella*. Ωστόσο η διάρκεια ανάπτυξης τους *N. tenuis* ήταν μικρότερη τρεφόμενο με ώα λεπιδοπτέρων παρά όταν τράφηκε μόνο με φυτικούς χυμούς (Libutan and Bernardo, 1995).

1.2.7. Βιβλιογραφία

Agrawal, A.A., Kobayashi, C., Thaler, J.S. 1999. Influence of prey availability and induced host plant resistance on omnivory by western flower thrips. *Ecology*, 80, 518- 523.

Agrawal, A.A., Klein, C.N. 2000. What omnivores eat: direct effects of induced plant resistance on herbivores and indirect consequences for diet selection by omnivores. *J. Anim. Ecol.* 69, 525-535.

Ågren G. I., Stenberg J. A., Björkman C. 2012. Omnivores as plant bodyguards—A model of the importance of plant quality. *Basic Appl. Ecol.*5:441-448

Albajes, R., Alomar, O., 1999. Current and potential use of polyphagous predators. In: Albajes, R., Gullino, M.L., Van Lenteren, J.C., Elad, Y. (Eds.), *Integrated Pest Disease Management in Greenhouse Crops*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 265–275.

Albajes, R., Castañé, C., Gabarra, R., Alomar, O. 2006. Risks of plant damage caused by natural enemies introduced for arthropod biological control. In: Bigler, F., Babendreier, D., Kuhlmann, U. (Eds.), *Environmental Impact of Invertebrates for Biological Control of Arthropods: Methods and Risk Assessment*. CABI Publishing, Oxon, pp. 132–144.

Alomar, O., Goula, M. Colonisation of tomato fields by predatory mirid bugs (Hemiptera: Heteroptera) in northern Spain *Agriculture Ecosystems & Environment*
DOI: 10.1016/S0167-8809(01)00322-X

Alomar, O., Goula, M., Albajes, R. 1994. Mirid bugs for biological control: identification, survey in non-cultivated winter plants and colonization of tomato fields. *Bulletin IOBC/WPRS*, 17(5), 217-223.

Alomar, O., Albajes, R. 1996. Greenhouse whitefly (Homoptera: aleyrodidae) predation and tomato fruit injury by the zoophytophagous predator *Dicyphus tamaninii* (Hemiptera: Miridae). In: Alomar O., Wiedenmann R. N. (Eds.), *Zoophytophagous Hemiptera: Implications for Life History and Integrated Pest Management*. Entomological Society of America, Lanham, Maryland, pp. 155-177.

- Alomar, O., Wiedenmann, R.N. 1996. Zoophytophagous Hemiptera: Implications for Life History and Integrated pest Management. Proceedings Thomas Say Publications in Entomology: Lanham MD. pp. 1- 202.
- Alvarado, P., Balta, O., Alomar, O. 1997. Efficiency of four Hemiptera as predators of *Aphis gossypii* and *Macrosiphum euphorbiae* (Homoptera: Aphididae). *Entomophaga*, 42, 215-226.
- Arno, J., Castane, C., Ruidavets, J., Roig, J., Gabarra, R., 2006. Characterization of damage to tomato plants produced by the zoophytophagous predator *Nesidiocoris tenuis*. *IOBC/WPRS Bull.* 29(4), 249-254.
- Arnó, J., Castañé, C., Riudavets, J., Gabarra, R., 2010. Risk of damage to tomato crops by the generalist zoophytophagous predator *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (Hemiptera: Miridae). *Bull. Entomol. Res.* 100, 105–115.
- Belda, J.E., Calvo, F.J., Giménez, A., 2010. Estrategia para el control biológico de *Tuta absoluta* en tomate mediante sueltas de *Nesidiocoris tenuis* en pre-trasplante. *Phytoma-España* 217, 48–52.
- Bugg, R.L., Ehler, L.E. , Wilson, L.T. 1987. Effect of common knotweed (*Polygonum aviculare*) on abundance and efficiency of insect predators of crop pests. *Hilgardia*, 55, 1-52.
- Bugg, R.L., Wackers, F.L., Brunson, K.E., Dutcher, J.D., Phatac, S.C. 1991. Cool season cover crops relay intercropped with cantaloupe: influence on a generalist predator, *Geogoris punctipes* (Hemiptera: Lygaeidae). *J. Econ. Entom.* 84(2), 408-416.
- Calvo, J., Bolckmans, K., Stansly, P., Urbaneja, A., 2009. Predation by *Nesidiocoris tenuis* on *Bemisia tabaci* and injury to tomato. *BioControl* 54, 237–246
- Calvo, F.J., Lorente, M.J., Stansly, P.A., Belda, J.E., 2012. Preplant release of *Nesidiocoris tenuis* and supplementary tactics for control of *Tuta absoluta* and *Bemisa tabaci* in greenhouse tomato. *Entomol. Exp. Appl.* 143, 111–119.
- Carnero, A., Di'az, S., Amador, S., Hernandez, M., Hernadez, E. 2000. Impact of *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera, Miridae) on whitefly population in protected tomato crops. *OIBC/WPRS Bull.* 23(1), 259.

- Castañé, C. 2004. Colonization of tomato greenhouses by the predatory mirid bugs *Macrolophus caliginosus* and *Dicyphus tamaninii* Biol. Control 30, 591-597.
- Castañé, C., Arnó, J., Beitia, F., Gabarra, R., 2008. Moscas blancas. In: Jacas, J.A., Urbaneja, A. (Eds.), Control biológico de plagas agrícolas. Phytoma España S.L., Spain, pp. 239–253.
- Castañé, C., Arnó, J., Gabarra, R., Alomar, O. 2011. Plant damage to vegetable crops by zoophytophagous mirid predators. Biol.Control, 59, 22–29.
- Chesson, J. 1989. The effect of alternative prey on the functional response of *Notonecta hoffmani*. Ecology 70, 1227-1235.
- Cohen, A.C. 1990. Feeding adaptations of some predaceous Hemiptera. Ann. Entomol. Soc. America 83, 1215-1223.
- Cohen, A.C. 1996. Plant feeding by predatory Hemiptera: evolutionary and adaptional aspects of trophic switching. Pages 1-17 in Alomar O., Wiedenmann R. N. (Eds.). Zoophytophagous Hemiptera: implications for life history and integrated pest management. Thomas Say Publications in Entomology, Entomological Society of America, Lanham, Maryland, USA.
- Coll, M., Ruberson, J.R. 1998. Predatory Hemiptera: Their Ecology and Use in Biological Control.: Entomological Society of America, Maryland.
- Coll, M., Guershon, M. 2002. Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plant and prey diets. Annu. Rev. Entomol. 47,267-297.
- De Puyseleir, V., De Man, S., Hofte, M., De Clercq, P. 2013. Plantless rearing of the zoophytophagous bug *Nesidiocoris tenuis*. BioControl, 58, 205-213
- Desneux, N., Pizzol, P., Thomas, C., Pautrat, E., Bearez, P., Poncet, C., Kabiri, F., Frandon Biotop, J., Tabone, E. 2011. Potential for direct interference between natural enemies of *Tuta absoluta* on tomato. Acta Horticulturae, 917, 31-37.
- Dolling, W.R. 1991. "The Hemiptera" Oxford Univ. Press, New York.

- Ehler, L.E., Miller, J.C. 1978. Biological control in temporary agroecosystems. *Entomophaga*, 23, 207-212.
- Ehler, L. E. 2000. Critical issues related to nontarget effects in classical biological control of insects. In: Follet P. A., Duan J. J.(Eds.), *Nontarget Effects of Biological Control*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 3-14.
- El-Dessouki, S.A., El-Kifl, A.H., Helal,H.A., 1976. Life cycle, host plants and symptoms of damage of the tomato bug, *Nesidiocoris tenuis* Reut. (Hemiptera: Miridae) in Egypt. *Zeit Fu r Pflanzenkn u Pflanzenschutz* 83, 204–220
- Eubanks, M.D., Denno, R.F. 1999. The ecological consequences of variation in plants and prey for an omnivorous insect. *Ecology* 80, 1253–1266.
- Eubanks, M.D., Denno, R.F. 2000. Host plants mediate omnivore-herbivore interactions and influence prey suppression. *Ecology* 81, 936-947.
- Eubanks, M.D., Styrsky, J.D., Denno, R.F. 2003. The evolution of omnivory in hemipteran insects. *Ecology* 84, 2549-2556.
- Eubanks, M.D., Styrsky, J.D. 2005. Effects of plant feeding on the performance of omnivorous “predators”. In: Wackers, F.L., van Rijn, P.C.J., Bruin, J. (Eds) *Plant provided foods for carnivorous insects*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 148–177.
- Eyles, A. C., T. Marais, and S. George. 2008. First New Zealand record of the genus *Macrolophus* Fieber, 1858 (Hemiptera: Miridae: Bryocorinae: Dicyphini): *Macrolophus pygmaeus* (Rambur, 1839), a beneficial predacious insect. *Zootaxa* 1779, 33–37.
- Fantinou, A., Perdikis, D., Maselou, D., Labropoulos, P. 2008. Prey killing without consumption: Does predator show adaptive foraging behavior. *Biol. Control*, 47, 187–193.
- Fauvel, G., Malausa, J., Kaspar, B. 1987. Etude en laboratoire des principales caractéristiques biologiques de *Macrolophus caliginosus* (Hemiptera: Miridae). *Entomophaga*, 32, 259-543.

- Finke, D.L., Denno, R.F., 2002. Intraguild predation diminished in complexstructured vegetation: implications for prey suppression. *Ecology* 83, 643–652.
- Fréchette, B., Rojo, S., Alomar, O., Lucas, E., 2007. Intraguild predation among mirids and syrphids: who is the prey? who is the predator? *Biocontrol* 52, 175–191.
- Goodchild, A.J.P. 1966. Evolution of the alimentary canal in the Hemiptera. *Biol. Rev.* 41, 97-140.
- Goula, M., Alomar, O. 1994. Miridos (Hemiptera: Miridae) de interes en el control integrado de plagas en el tomate. Guiapara su identificacion. *Bol Sanid Veg Plagas* 20, 131–143
- Gurr, G. M., Wratten, S.D. , Barbosa, P. 2000. Success in conservation biological control of arthropods. Pages 105-132 in G. Gurr and S. D. Wratten, editors. *Biological Control: Measures of Success*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Halaj, J., Wise, D.H. 2002. Impact of a detrital subsidy on trophic cascades in a terrestrial grazing food web. *Ecology* 83, 3141-3151.
- Hansen, M.T., Nohria, N., Tierney, T. 1999. "What's your strategy for managing knowledge?", *Harvard Business Review*, March-April, pp. 106-16.
- Harmon, J.P., Ives, A.R., Losey, J.E., Olson, A.C., Rauwald, K.S. 2000. *Colemegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) predation on pea aphids promoted by proximity to dandelions. *Oecologia* 125, 543-548.
- Henry, T.J., Wheeler, J. 1988. Family Miridae Hahn. In: Henry, T.J. & Froeschner, R.C. (Eds), *Catalog of the Hemiptera or the true bugs of Canada and the continental United States*. E.J. Brill, Leidem, pp. 251-507.
- Houseman, J.G., Downe, A.E.R. 1983. Cathepsin D-like activity in the posterior midgut of hemipteran insects, *Comp. Biochem. Physiol.* 75B pp. 509-512.
- Ingegno, B.L., Pansa, M.G., Tavella, L., 2011. Plant preference in the zoophytophagous generalist predator *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae). *Biol. Control* 58, 174–181.

- Janssen, A., Sabelis, M.W., Magalhães, S., Montserrat, M., Van Der Hammen, T., 2007. Habitat structure affects intraguild predation. *Ecology* 88, 2713–2719
- Josifov, B., Southwood, R. 1992. Zur Taxonomie der palaarkischen *Macrolophus*-Arten. *Reichenbachia*, 29, 1-4.
- Kahn, M.R., Ford, J.B. 1967. The distribution and localization of digestive enzymes in the alimentary canal and salivary glands of the cotton stainer, *Dysdercus fasciatus*. *J. Insect Physiol.* 13, 1619-1627.
- Kajita, H. 1984. Predation of the greenhouse whitefly, *Trialeuriodes vaporariorum* (Westwood) [Homoptera, Aleyrodidae], by *Campylomna* sp. [Hemiptera, Miridae]. *Appl. Entomol. Zool.* 19, 67-74.
- Kardan, R., Baldwin, I.T. 1997. *Induced Responses to Herbivory*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Kerzhner, I.M., Josifov, M., 1999: Cimicomorpha II: Miridae. In: B. Aukema & C. Rieger (eds), *Catalogue of the Hemiptera of the Palaearctic Region*, Vol. 3. Netherlands Entomological Society, Amsterdam pp. 1-576.
- Koss, A.M., Snyder, W.E. 2005. Alternative prey disrupt biocontrol by a guild of generalist predators. *Biol. Control* 32, 243-251.
- Libutan, G.M., Bernardo, E.N. 1995. The host preference of the caspid bug, *Cyrtopeltis tenuis* (sic) Reuter (Hemiptera, Miridae). *Philipp. Entomol.* 9, 567-586.
- Lucas, E., Coderre, D., Brodeur, J. 1998. Intraguild predation among aphid predators: Characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology* 79, 1084-1092.
- Lucas, E., Alomar, O., 2002. Impact of *Macrolophus caliginosus* presence on damage production by *Dicyphus tamaninii* (Hemiptera: Miridae) on tomato fruits. *J. Econ. Entomol.* 95, 1123–1129.
- Lucas, E. 2005. Intraguild predation among aphidophagous predators. *Eur. J. Entomol.* 102, 351-364.

- Lucas, É., Fréchette, B., Alomar, O., 2009. Resource quality, resource availability, and intraguild predation among omnivorous mirids. *Bioc. Sci. Tech.* 19, 555–572.
- Lucas, E. , Rosenheim J.A. 2011. Influence of extraguild prey density on intraguild predation by heteropteran predators: A review of the evidence and a case study *Biol. Control* 59, 61-67
- Luff M.L. 1983. The potential of predators for pest control. *Agriculture, Ecosyst. Envir.* 10, 159-181.
- Lykouressis, D., Perdikis, D., Tsagarakis, A. 2000. Polyphagous mirids in Greece: Host plants and abundance in traps placed in some crops. *Bolletino Laboratorio di Entomologia Agraria 'Fillippo Silvestri'*. 56, 57-68.
- Lykouressis, D.P., Perdikis, D.Ch., Chalkia, Ch.A., 1999–2000. The effects of natural enemies on aphid populations on processing tomato. *Entomol. Hellenica* 13, 35–42.
- Lykouressis, D., Perdikis, D., Michalaki, M. 2001. Nymphal development and survival of *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae) on two eggplant varieties as effected by temperature and presence/absence of prey. *Biol.Control* 20, 222-227
- Lykouressis, D.P., Perdikis, D.Ch., Charalampous, P. 2014. Plant food effects on prey consumption by the omnivorous predator *Macrolophus pygmaeus*. *Phytoparasitica* 42, 303-309.
- Malausa, J.C., Drescher, J., Franco, E. 1987. Perspectives for the use of a predaceous bug *Macrolophus caliginosus* Wagner (Hemiptera, Miridae) on glasshouses crops. *IOBC/WPRS Bull.* 1987 X, 106-107.
- Malausa, J.C., Trottin-Caudal, Y. 1996. Advances in the strategy of the use of the predaceous bug *Macrolophus caliginosus* (Hemiptera, Miridae) in glasshouse crops. In “Zoophytophagous Hemiptera: Implications for Life History and Intergrated Pest Management” (O. Alomar and R.N. Wiedenmann, Eds), pp 178-189. Thomas Say Publ. Entomol., Lanham, MD.
- Maselou, D.A., Perdikis, D.Ch., Sabelis, M.W., Fantinou, A.A. 2014. Use of plant resources by an omnivorous predator and the consequences for effective predation. *Biol. Control*

79, 92–100.

- McGregor, R.R., Gillespie, D.R., Park, C.G., Quiring, D.M.J., Foisy, M.R.J. 2000. Leaves or fruit? The potential for damage to tomato fruits by the omnivorous predator, *Dicyphus hesperus* Knight (Hemiptera, Miridae). *Entomol. Exp. Appl.* 95, 325-328.
- McMurtry, J.A., Scriven, G.T. 1966. The influence of pollen and prey density on the number of prey consumed by *Amblyseius hibisci* (Chant) (Acarina: Phytoseiidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.* 59, 147-49.
- McMurtry, J.A., Croft, B.A. 1997. Life-styles of phytoseiid mites and their roles in biological control. *Ann. Rev. Entomol.* 42, 291–321.
- Messelink, G., Bennison, J., Alomar, O., Ingegno, B., Tavella, L., Shipp, L., Palevsky, E., Wäckers, F. 2014. Approaches to conserving natural enemy populations in greenhouse crops: current methods and future prospects. *BioControl* 59, 377-393.
- Molla, O., Biondi, A., Alonso-Valiente, M., Urbaneja, A. 2014. A comparative life history study of two mired bugs preying on *Tuta absoluta* and *Ephestia kuehniella* eggs on tomato crop: implication for biological control. *BioControl*, 59, 175-183.
- Musser, F. R., Shelton, A. M. 2003. Predation of *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae) eggs in sweet corn by generalist predators and the impact of alternative foods. *Environ. Entomol.* 32, 1131-1138.
- Nakaishi, N., Fukui, Y., Arakawa, R. 2011. Reproduction of *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) on Sesame. *Appl. Entomol. Zool.* 55, 199-205.
- Nicoli, G., Burgio, G. 1997. Mediterranean biodiversity as source of new entomophagous species for biological control in protected crops. *Bulletin IOBC/WPRS*, 20 (4), 27-38.
- Perdikis, D., Lykouressis, D. 1997. Rate of development and mortality of nymphal stages of the predator *Macrolophus pygmaeus* Rambur feeding on various preys and hosts plants. *Bulletin IOBC/WPRS*, 20(4), 241-248.

- Perdikis, D., Lykouressis, D. 1999. Development and mortality of nymphal stages of the predator bug *Macrolophus pygmaeus*, when maintained at different temperatures and on different hosts plants. Bulletin IOBC/WPRS, 22(5), 137-144.
- Perdikis, D., Lykouressis, D., 2000. Effects of various items, host plants and temperatures on the development and survival of *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae). Biol. Control 17, 55–60.
- Perdikis, D.Ch., Lykouressis, D.P. 2001-2002. Description of the Egg and Nymphal Instars of *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae). Entomologia Hellenica, 14, 32-40.
- Perdikis, D.C., Lykouressis, D.P., 2002. Life table and biological characteristics of *Macrolophus pygmaeus* when feeding on *Myzus persicae* and *Trialeurodes vaporariorum*. Entomol. Exp. Appl. 102, 261–272.
- Perdikis, D., Lykouressis, D., 2004. *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae) population parameters and biological characteristics when feeding on eggplant and tomato without prey. J. Econ. Entomol. 97, 1291–1298.
- Perdikis, D., Favas, Ch., Lykouressis D., Fantinou, A. 2007. Ecological relationships between non-cultivated plants and insect predators in agroecosystems: the case of *Dittrichia viscosa* (Asteraceae) and *Macrolophus caliginosus* (Hemiptera: Miridae). Acta Oecol. 31, 299-306
- Perdikis, D., Lucas, E., Garantonakis, N., Giatropoulos, A., Kitsis, P., Maselou, D., Panagakis, S. 2014 Intraguild predation and sublethal interactions between two zoophytophagous mirids, *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis* Biol. Control 70, 35–41.
- Portillo, N., Alomar, O., Wackers, F., 2012. Nectarivory by the plant-tissue feeding predator *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae): nutritional redundancy or nutritional benefit? J. Insect Physiol. 58, 397–401.

- Pumariño L., Alomar O. 2012. The role of omnivory in the conservation of predators: *Orius majusculus* (Heteroptera: Anthocoridae) on sweet alyssum Biol. Control 62: 24-28.
- Raman, K., Sanjayan, K. P., Suresh, G. 1984. Impact of feeding injury of *Cyrtopeltis tenuis* Reut. (Hemiptera: Miridae) on some biochemical changes in *Lycopersicon esculentum* Mill (Solanaceae). *Current Science*, 53, 1092–1093
- Riudavets, J., Castañé, C., 1998. Identification and evaluation of native predators of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera, Thripidae) in the Mediterranean. *Environ. Entomol.* 27, 86–93
- Rosenheim, J.A., Goeriz, R.E., Thacher E.F. 2004. Omnivore or herbivore? Field Observations of Foraging by *Lygus hesperus* (Hemiptera: Miridae) *Environ. Entomol.* 33, 1362-1370.
- Ruberson, J.R., Tauber, M.J., Tauber, C.A. 1986. Plant feeding by *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae): Effect on survival, development and preoviposition period. *Environ. Entomol.* 15, 894-897.
- Salamero, A., Gabarra, R., Albajes, R., 1987. Observations on the predatory and phytophagous habits of *Dicyphus tamaninii* Wagner (Hemiptera Miridae). *IOBC/WPRS Bulletin X/2*, 165–169
- Sanchez, J.A., Martinez- Cascales, J. I., Lacasa, A., 2003. Abundance and wild host plants of predator mirids (Hemiptera: Miridae) in horticultural crops in the southeast of Spain. *Bulletin IOBC/WPRS*, 26 (10), 147-151.
- Sanchez, J.A., 2008. Factors influencing zoophytophagy in the plant bug *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae). *Agric. Forest Entomol.* 10, 75–80.
- Sánchez, J.A., Lacasa, A. 2008. Impact of the zoophyte phagous plant bug *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae) on tomato yield. *J. Econ. Entomol.* 101, 1864–1870.
- Sanchez, J.A., La-Spina, M., Lacasa, A. 2014. Numerical response of *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae) preying on *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) in tomato crops. *Eur. J. Entomol.* 111 (3), 387-395.

- Schaefer, C.W., Panizzi, A.R. 2000. Economic importance of Hemiptera: a general review. Pages 3-8 in C. W. Schaefer and A. R. Panizzi, editors. Hemiptera of economic importance. CRC Press, New York, USA.
- Schuh, T.R., Slater, J.A. 1995. True bugs of the world (Hemiptera: Hemiptera). Cornell University Press.
- Settle, W.H., Ariawan, H., Tri Asuti, E., Cahyana, W., Hakim, A.L., Hindayana, D., Sri Lestari, A., Sartano, P. 1996. Managing tropical rice pests through conservation of generalist natural enemies and alternative prey. *Ecology* 77, 1975–1988.
- Shipp J.L., Wang, K. 2006 Evaluation of *Dicyphus hersperus* (Heteroptera: Miridae) for biological control of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) on greenhouse tomato *J Econ Entomol.* 99 , 414-20.
- Shrewsbury, P.M., Raupp, M.J. 2000. Evaluation of components of vegetational texture for predicting azalea lace bug, *Stephanitis pyrioides* (Hemiptera: Tingidae), abundance in managed landscapes. *Envir. Entomol.* 29, 919-926.
- Stenberg, J A. Lehrman A., C. Bjorkman 2011. Host-plant genotype mediates supply and demand of animal food in an omnivorous insect *Ecol. Entom.* 36, 442-449.
- Tavella, L., Alma, A., Sargiotto, C., 1997. Samplings of Miridae Dicyphinae in tomato crops of northwestern Italy. *IOBC/WPRS Bull.* 20(4), 249-256.
- Torres J. B. , D.W., Boyd. 2009. Zoophytophagy in predatory Hemiptera *Braz. arch. biol. technol.* vol.52 no.5
- Torres J. B. ,. Barros E. M 2010. Zoophytophagous pentatomids feeding on plants and implications for biological control *Arthropod-Plant Interactions* 4, 219–227
- Torreno, H.S., Magallona, E.D. 1994. Biological relationship of the bug, *Cyrtopeltis tenuis* Reuter (Hemiptera: Miridae) with tobacco. *Philipp Entomol* 9(4), 406–425.
- Tavella, L., Alma, A., Sargiotto, C., 1997. Samplings of Miridae Dicyphinae in tomato crops of northwestern Italy. *IOBC/WPRS Bull.* 20(4), 249-256.

- Urbaneja, A., Tapia, G., Stansly, P.A., 2005. Influence of host plant and prey availability on developmental time and survivorship of *Nesidiocoris tenuis* (Het: Miridae). *Bioc. Sci. Technol.* 15, 513–518
- Urbaneja, A., Montón, H., Molla, O. 2009. Suitability of the tomato borer *Tuta absoluta* as prey for *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis*. *J. Appl. Entom.* 133(4), 292-296.
- Urbaneja, A., Gonzalez-Cabrera, J., Arno, J., Gabarra, R., 2012. Prospects for the biological control of *Tuta absoluta* in tomatoes of the Mediterranean basin. *Pest Manag. Sci.* 68, 1215–1222
- Urbaneja-Bernat, P., Molla, O., Alonso, M., Bolkcmans, K, Urbaneja, A., Tena, A. 2014. Sugars as complementary alternative food for the establishment of *Nesidiocoris tenuis* in greenhouse tomato. *J. Appl. Entomol.* 139, 161-167.
- van Lenteren, J.C., Loomans, A.J.M., 2006. Environmental risk assessment: methods for comprehensive evaluation and quick scan. In: Bigler, F., Babendreier, D., Kuhlmann, U. (Eds.), *Environmental Impact of Invertebrates for Biological Control of Arthropods: Methods and Risk Assessment*. CABI Publishing, Oxon, pp. 254–272.
- van Rijn, P.C.J. 2002. The impact of supplementary food on a prey–predator interaction. Ph.D. thesis, University of Amsterdam.
- Vandekerkhove B, De Clercq P, 2010. Pollen as an alternative or supplementary food for the mirid predator *Macrolophus pygmaeus*. *Biol. Control* 53, 238–242.
- Wagner, E. 1952. *Blidwanzen ader Miridaen*. Verlag von Gustav Fisher. Lena pp. 218.
- Walde, 1995. Internal Dynamics and Metapopulations: Experimental Tests with Predator – Prey Systems. *Population Dynamics New Approaches and Synthesis* 1995, 173-193.
- Wei, Q., Walde, S.J. 1997. The functional response of *Typhlodromus pyri* to its prey, *Panonychus ulmi*: the effect of pollen. *Exp. Appl. Acarol.* 21, 677-684.
- Wheeler, A.G. 2001. *Predacious Plant Bugs (Miridae)*. Hemiptera of Economic Importance. CRC Press 2001 pp. 657-693.

Vance-Chalcraft, H. D., Rosenheim, J. A., Vonesh, J. R., Osenberg, C. W., Sih, A. 2007. The influence of intraguild predation on prey suppression and prey release: A meta-analysis. *Ecology* 88, 2689–2696

1.3. Κεφάλαιο 3

1.3.1. Σκοπός διατριβής

Το παμφάγο είδος *M. pygmaeus* συγκεντρώνει αρκετά βιολογικά χαρακτηριστικά, επιθυμητά για ένα φυσικό εχθρό. Αναπτύσσει σημαντικούς πληθυσμούς σε καλλιέργειες κηπευτικών τα οποία είναι πολύ σημαντικά για τη χώρα μας και μπορεί και τρέφεται σε βάρους επιζήμιων και δύσκολα αντιμετωπίσιμων εντόμων εχθρών, όπως είναι οι αλευρώδεις και οι αφίδες. Η ζωοφυτοφαγική συμπεριφορά του αποτελεί σημαντικό βιολογικό χαρακτηριστικό που του επιτρέπει να διατηρείται σε μεγάλους πληθυσμούς όταν η πυκνότητα του πληθυσμού της λείας είναι χαμηλή ενώ μπορεί και επιβιώνει ακόμα και σε απουσία αυτής τρεφόμενο από φυτικούς πόρους χωρίς όμως να προκαλεί ζημιά στα φυτά ξενιστές. Η φυτοφαγική του δραστηριότητα σε σχέση με τη αρπακτική αποτελεσματικότητά του ωστόσο δεν έχει ιδιαίτερα μελετηθεί.

Στην παρούσα διατριβή επιχειρήθηκε η διερεύνηση της επίδρασης της φυτοφαγίας του παμφάγου αυτού αρπακτικού στην αρπακτική δραστηριότητα του. Συγκεκριμένα προσπαθήσαμε να αξιολογήσουμε την επίδραση της φυσιολογικής κατάστασης του θηρευτή και αναλυτικά το επίπεδο πείνας του τόσο από ζωική όσο και φυτική πηγή στην λειτουργική του απόκριση. Παράλληλα εκτιμήθηκε η παρουσία εναλλακτικών φυτικών πόρων στην αρπακτική αποτελεσματικότητά του σε ένα ευρύ φάσμα πυκνοτήτων ζωικής λείας. Διεξήχθησαν επίσης βιοδοκιμές με τη χρήση του ολφακτόμετρου με σκοπό τον προσδιορισμό της απόκρισης του αρπακτικού σε ερεθίσματα που αφορούσαν το φυτό ξενιστή, τη λεία και την παρουσία εναλλακτικής φυτικής πηγής. Τέλος καθώς σε καλλιέργειες είναι συνήθης η ταυτόχρονη παρουσία του αρπακτικού *N. tenuis*, το οποίο έχει παρόμοια βιολογικά χαρακτηριστικά και εκδηλώνει επίσης φυτοφαγική συμπεριφορά, πραγματοποιήθηκαν πειραματικοί χειρισμοί στο εργαστήριο ώστε να αξιολογηθούν πιθανές αλληλεπιδράσεις μεταξύ των αρπακτικών στην παρουσία ή απουσία φυτικών πόρων οι οποίες μπορούν να

επηρεάσουν σημαντικά τη θηρευτική τους συμπεριφορά. Βασικοί στόχοι της παρούσας διατριβής ήταν:

1. Η διερεύνηση της επίδρασης του επιπέδου πείνας στην κατανάλωση λείας και τη λειτουργική απόκριση του αρπακτικού.
2. Η αξιολόγηση της κατανάλωσης φυτικών πόρων στη θηρευτική αποτελεσματικότητά του.
3. Ο προσδιορισμός της προσέλκυσης του αρπακτικού από το φυτό – ξενιστή, την παρουσία ή απουσία εναλλακτικών φυτικών πόρων και λείας.
4. Η διερεύνηση των ενδοειδικών και διαειδικών αλληλεπιδράσεων μεταξύ δύο αρπακτικών και η πιθανή διαφοροποίησή τους στην παρουσία εναλλακτικών φυτικών πόρων.

Για την κάθε πειραματική ενότητα παρουσιάζονται αναλυτικά οι στόχοι σε κάθε επιμέρους κεφάλαιο.

Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν στο εργαστήριο Οικολογίας & Προστασίας Περιβάλλοντος του Γ.Π.Α. Ο προσδιορισμός των πτητικών ουσιών πραγματοποιήθηκε στο Εργαστήριο Εντομολογίας του Μπενακείου Φυτοπαθολογικού Ινστιτούτου. Η καλλιέργεια των φυτών-ξενιστών και οι εκτροφές του θηρευτή και του θηράματος έγιναν στο θερμοκήπιο του εργαστηρίου Γεωργικής Ζωολογίας και Εντομολογίας του Γ.Π.Α.

1.3.2. Διαχείριση Φυτικού υλικού – Εκτροφές

Για τη διεξαγωγή των πειραμάτων προηγήθηκε η προετοιμασία του φυτικού υλικού και η δημιουργία και συντήρηση εκτροφών των δύο αρπακτικών εντόμων, *M. ruginosus* και *N. tenuis* καθώς και της λείας *Myzus persicae*. Επίσης βασική προϋπόθεση των πειραματικών χειρισμών ήταν και η κατάλληλη διαμόρφωση κλωβών και τρυβλίων.

1.3.2.1. Παραγωγή φυτών μελιτζάνας και πιπεριάς

Στη μελέτη αυτή χρησιμοποιήθηκαν φυτά μελιτζάνας, *Solanum melongena*, ποικιλίας Bonika F1 και πιπεριάς, *Capsicum annuum var. annuum*, ποικιλίας Vidi F1 (Solanales, Solanaceae).

Για την παραγωγή των φυτών αρχικά πραγματοποιήθηκε προβλάστηση των σπόρων μέσα σε πλαστικούς δίσκους διαμέτρου 22 cm και βάθους 3 cm με την αντίστοιχη προσθήκη υποστρώματος το οποίο θρυμματίζονταν και διαβρέχονταν επαρκώς (Εικόνα 1.3.1).



Εικόνα 1.3.1. Προβλαστήσεις φυτών μελιτζάνας και πιπεριάς σε δίσκο

Σε κάθε πλαστικό δίσκο τοποθετούνταν στη βάση του επαρκής ποσότητα υποστρώματος, περίπου 2 cm και στη συνέχεια περίπου 15-20 σπόροι είτε μελιτζάνας

είτε πιπεριάς. Ακολούθως οι σπόροι καλύπτονταν με υπόστρωμα το οποίο συμπιέζονταν ελαφρώς.

Ο δίσκος μεταφέρονταν σε θερμοκήπιο με σταθερή θερμοκρασία $22,5 \pm 2,5^{\circ}\text{C}$ και υγρασία $65 \pm 5\%$. Το θερμοκήπιο ήταν υαλόφρακτο, εφοδιασμένο με θερμοκουρτίνες οροφής και μηχανήμα κλιματισμού για τη διατήρηση της θερμοκρασίας. Εντός τους θερμοκηπίου είχαν τοποθετηθεί ξύλινοι και μεταλλικοί πάγκοι ύψους περίπου 80cm, πάνω στους οποίους ήταν τοποθετημένοι ξύλινοι εντομολογικοί κλωβοί διαστάσεων 110x100x60cm 80 x 70 x 60 cm (Εικόνα 1.3.2). Ο σκελετός τους ήταν ξύλινος και πάνω σε αυτόν ήταν προσαρμοσμένη λεπτή μουσελίνα.



Εικόνα 1.3.2. Ξύλινοι κλωβοί

Μετά τη βλάστηση των σπόρων τα φυτά ελέγχοντα καθημερινά για τυχόν παρουσία άλλων εντόμων ή άλλων συμπτωμάτων κατά την ανάπτυξή τους. Όταν τα φυτά είχαν αποκτήσει το τρίτο πραγματικό φύλλο μεταφυτεύονταν σε πλαστικές γλάστρες διαμέτρου 10 cm με ταυτόχρονη ανανέωση του υποστρώματός τους και τοποθετούνταν στους ξύλινους κλωβούς (Εικόνα 1.3.3). Διεξάγονταν τακτικά ποτίσματα στα φυτά για την ομαλή ανάπτυξή τους καθώς και έλεγχοι ώστε να είναι απαλλαγμένα από επιζήμιους εχθρούς.



Εικόνα 1.3.3. Φυτά μελιτζάνας

1.3.2.2. Εκτροφές των αρπακτικών εντόμων *Macrolophus pygmaeus* και *Nesidiocoris tenuis*

Δημιουργήθηκαν τρεις εκτροφές για τα αρπακτικά είδη με ανεπτυγμένα φυτά (περισσότερα από 4 φύλλα) μελιτζάνας και πιπεριάς, τα οποία είχαν παραχθεί με τη μέθοδο της προβλάστησης.

Η εκτροφή του *M. pygmaeus* πραγματοποιήθηκε από την απελευθέρωση ενήλικων ατόμων και νυμφών τα οποία προέρχονταν από φυσικό πληθυσμό που είχε συλλεγεί το 2011 σε καλλιέργεια τομάτας στη Βοιωτία, σε φυτά τόσο μελιτζάνας (cv. Bonika F1) όσο και πιπεριάς (cv. Vidi). Αντίστοιχα για το *N. tenuis* δημιουργήθηκε μία εκτροφή σε φυτά μελιτζάνας από πληθυσμούς που είχαν συλλεχθεί από θερμοκηπιακή καλλιέργεια τομάτας στην περιοχή του Μαραθώνα. Οι εκτροφές διατηρούνταν σε ξεχωριστούς ξύλινους κλωβούς. Ως λεία χρησιμοποιήθηκαν ωά *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera, Pyralidae) τα οποία προέρχονταν από την εταιρεία Koppert BV (Entofood, The Netherlands) (Εικόνα 1.3.4) τα οποία τοποθετούνταν σε επαρκή ποσότητα στα φύλλα των φυτών (Εικόνα 1.3.5, 1.3.6).



Εικόνα 1.3.4. Ωά *Epherstia kuehniella* της εταιρείας Koppert.

Οι κλωβοί με τις εκτροφές των αρπακτικών διατηρούνταν στο θερμοκήπιο σε σταθερές συνθήκες και ελέγχονταν τακτικά για τη καλή διατήρησή τους. Παράλληλα συχνά προστίθονταν και αντικαθίστονταν φυτά όταν έχαναν την ευρωστιά τους.



Εικόνα 1.3.5. Φυτό μελιτζάνας με ωά *Epherstia kuehniella*

Για τη δημιουργία του πειραματικού πληθυσμού εντόμων εξασφαλίστηκε η συντήρηση των αρπακτικών στις εκτροφές για τουλάχιστον 5 γενεές πριν τη χρήση τους στα πειράματα.



Εικόνα 1.3.6. Φυτό πιπεριάς με ωά *Ephestia kuehniella*.

1.3.2.3. Εκτροφή της λείας – αφίδας *Myzus persicae*

Για του πειραματικούς χειρισμούς χρησιμοποιήθηκε ως λεία άτομα αφίδων του είδους *Myzus persicae*, Sulzer (Hemiptera, Aphididae) το οποίο αποτελεί σημαντικό εχθρό των καλλιεργειών με κυριότερους ξενιστές τις καλλιέργειες παντζαριού, αγγουριού, μαρουλιού, πατάτας, πιπεριάς και μελιτζάνας (Εικόνα 1.3.7). Επιπλέον έχει βρεθεί ότι το *M. pygmaeus* αποτελεί σημαντικό θηρευτή της αφίδας, ενώ μελέτες έχουν δείξει την ταχεία ανάπτυξη και αναπαραγωγή του σε μελιτάνα με λεία *Myzus persicae* (Lykouressis et al. 1999–2000; Perdikis and Lykouressis 2002). Οι εκτροφές των αφίδων διατηρούνταν στο θερμοκήπιο σε φυτά μελιτζάνας και πιπεριάς μέσα σε ειδικούς εντομολογικούς ξύλινους κλωβούς. Τα φυτά που χρησιμοποιήθηκαν έφεραν 4-5 ανεπτυγμένα φύλλα στα οποία γινόταν συχνή αντικατάσταση λόγω προσβολής ώστε να διατηρηθεί η εκτροφή.

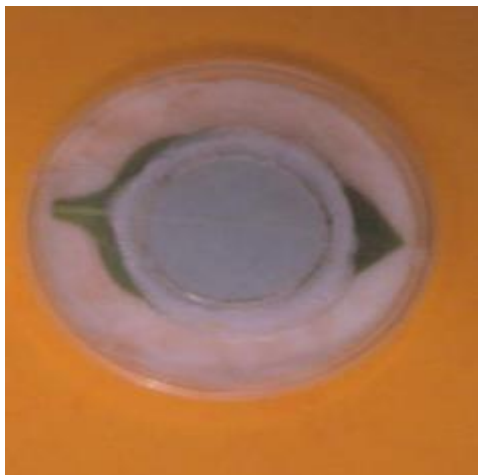


Εικόνα 1.3.7. Προσβεβλημένο φύλλο μελιτζάνας με αφίδες *Myzus persicae*.

Οι έλεγχοι που διεξάγονταν ήταν τακτικοί και ενδεδελεχείς για αποφυγή εισαγωγής άλλων εντόμων (πχ παρασιτοειδή) τα οποία θα μπορούσαν να καταστρέψουν την εκτροφή.

1.3.2.4. Προετοιμασία τρυβλίων και κλωβών

Κατά την πειραματική διαδικασία στο εργαστήριο χρησιμοποιήθηκαν πλαστικά τρυβλία Petri (Ø 9 cm, 1.5cm ύψος) στα οποία τοποθετήθηκαν τόσο τα αρπακτικά όσο και η λεία. Για την εξασφάλιση επαρκούς αερισμού στο καπάκι τους υπήρχε οπή διαμέτρου 3cm. Η οπή καλύφθηκε με άσπρη μουσελίνα ώστε να αποφθεχθεί η διαφυγή των εντόμων που μελετούσαμε ή η εισαγωγή άλλων ανεπιθύμητων (Εικόνα 1.3.8). Για την διάνοιξη της οπής χρησιμοποιήθηκε πυρακτωμένος σωλήνας μήκους 10cm. Σε όλες τους πειραματικούς χειρισμούς, κατά την προετοιμασία, το τρυβλίο καλύπτονταν με λεπτό στρώμα βάμβακος νοτισμένου με νερό και καλά στραγγισμένου. Εν συνεχεία όταν γινόταν τοποθέτηση φύλλου (μελιτζάνας ή πιπεριάς) ή άνθους (μελιτζάνας ή πιπεριάς), καλύπτονταν η μία πλευρά του φύλλου και ο μίσχος του άνθους με λεπτό κομμάτι νοτισμένου και πάλι βαμβακιού ώστε να διατηρηθεί η ευρωστία τους (Εικόνες 1.3.9, 1.3.10).



Εικόνα 1.3.8. Τρυβλίο διαμορφωμένο για την πειραματική διαδικασία με φύλλο πιπεριάς



Εικόνα 1.3.9. Τρυβλίο διαμορφωμένο για την πειραματική διαδικασία με φύλλο μελιτζάνας



Εικόνα 1.3.10. Τρυβλίο διαμορφωμένο για την πειραματική διαδικασία με φύλλο και άνθος μελιτζάνας

Πριν τη έναρξη των πειραμάτων τα αρπακτικά συλλέγονταν κατά τη 2^η νυμφική ηλικία από την εκτροφή και διατηρούνταν σε ατομικούς πλαστικούς κλωβούς με ένα φυτό μελιτζάνας ή πιπεριάς στο εργαστήριο σε θάλαμο ελεγχόμενων συνθηκών με θερμοκρασία 25 °C, σχετική υγρασία 60-65 % και φωτοπερίοδο 16Φ:8Σ (Εικόνα 1.3.11).



Εικόνα 1.3.11. Θάλαμοι ελεγχόμενων συνθηκών

Οι κλωβοί ήταν κατασκευασμένοι από διαφανές πλαστικό φύλλο PVC πάχους 1 mm και είχαν σχήμα κυλινδρικό (Εικόνα 1.3.12). Το ύψος τους ήταν 40 cm και η διάμετρός τους 10 ή 14 cm ανάλογα με τη διάμετρο της γλάστρας της πιπεριάς ή της μελιτζάνας. Σε κάθε κλωβό είχαν αφαιρεθεί 2 τετραγωνικά τμήματα διαστάσεων 9 x 9 ή 11 x 11 cm. Στα ανοίγματα αυτά τοποθετήθηκε λευκή μουσελίνα ανάλογα με τις διαστάσεις των τμημάτων που είχαν αφαιρεθεί, καθώς επίσης και στο άνοιγμα της οροφής. Τα ανοίγματα αυτά εξασφάλιζαν επαρκή αερισμό στο εσωτερικό του κλωβού, ώστε να επικρατούν ευνοϊκές συνθήκες θερμοκρασίας και υγρασίας για την ανάπτυξη των εντόμων. Καθημερινή παρακολούθηση των φυτών επέτρεπε τη συλλογή των αρπακτικών 1^{ης} ημέρας στην επιθυμητή ηλικία ανάλογα με τους πειραματικούς χειρισμούς.



Εικόνα 1.3.12. Ατομικός κλωβός των αρπακτικών



Εικόνα 1.3.13. Κλωβός για τη διεξαγωγή των μετρήσεων του πειράματος



Εικόνα 1.3.14. Κλωβός με φυτό μελιτζάνας κατά τη διάρκεια πειράματος

Επίσης σε πειραματικούς χειρισμούς χρησιμοποιήθηκαν και νεαρά φυτά μελιτζάνας και πιπεριάς σε γλάστρες μέσα σε μεγαλύτερους πλαστικούς κλωβούς. Ο κλωβός αυτός ήταν κυκλικός και είχε διάμετρο 30 cm. Είχε ύψος 35 cm και από το τοίχωμά του είχαν αφαιρεθεί 2 τετραγωνικά τμήματα διαστάσεων 20x20 cm. Στα ανοίγματα καθώς και στην οροφή του κλωβού τοποθετήθηκε μουσελίνα για την εξασφάλιση επαρκούς αερισμού στο εσωτερικό του κλωβού. Στην βάση του κλωβού υπήρχε φελιζόλ κυκλικού σχήματος και πάχους 3 cm στο κέντρο του οποίου τοποθετούνταν ένα φυτό μελιτζάνας ή πιπεριάς ανάλογα με την πειραματική διαδικασία (Εικόνες 1.3.13, 1.3.14).

1.3.2.5. Βιβλιογραφία

Lykouressis, D.P., Perdikis, D.Ch., Chalkia, Ch.A., 1999–2000. The effects of natural enemies on aphid populations on processing tomato. *Entomol. Hellenica* 13, 35–42.

Perdikis, D.C., Lykouressis, D.P. 2002. Life table and biological characteristics of *Macrolophus pygmaeus* when feeding on *Myzus persicae* and *Trialeurodes vaporariorum*. *Entomol. Exp. Appl.* 102, 261–272.

2. Μέρος Δεύτερο

2.1. Κεφάλαιο 1 Επίδραση του επιπέδου πείνας στην κατανάλωση λείας και τη λειτουργική απόκριση του αρπακτικού *Macrolophus pygmaeus*

2.2. Κεφάλαιο 2 Κατανάλωση φυτικών πόρων από το αρπακτικό *Macrolophus pygmaeus* και συνέπειες στη θηρευτική αποτελεσματικότητά του.

2.3. Κεφάλαιο 3. Επίδραση του φυτού ξενιστή, της παρουσίας εναλλακτικών πόρων και της λείας στην απόκριση του *Macrolophus pygmaeus*.

2.4. Κεφάλαιο 4 Οι φυτικοί πόροι ως παράγοντες διαφοροποίησης των αναδυομένων αποτελεσμάτων των αλληλεπιδράσεων μεταξύ πολλαπλών αρπακτικών (Emergent Multi-Predator Effects)



2.1. Κεφάλαιο 1. Επίδραση του επιπέδου πείνας στην κατανάλωση λείας και τη λειτουργική απόκριση του αρπακτικού *Macrolophus pygmaeus*

2.1. Κεφάλαιο 1

Επίδραση του επιπέδου πείνας στην κατανάλωση λείας και τη λειτουργική απόκριση του αρπακτικού *Macrolophus pygmaeus*

2.1.1. Περίληψη.

Καθώς φυσιολογικοί παράγοντες μπορούν να επηρεάσουν την επιθετική συμπεριφορά των εντόμων, στην παρούσα μελέτη επιχειρήθηκε να διερευνηθεί η επίδραση του επιπέδου πείνας στην κατανάλωση λείας και στη συνέχεια στη λειτουργική απόκριση του παμφάγου αρπακτικού *Macrolophus pygmaeus* (Rambur), (Hemiptera, Miridae. Για τον πειραματισμό, χρησιμοποιήθηκαν θηλυκά άτομα του *M. pygmaeus* ηλικίας < 24 ωρών, τα οποία εκτέθηκαν σε διαφορετικές καταστάσεις πείνας και συγκεκριμένα α) στέρηση λείας για 24 και 48 ώρες με έκθεση σε καθαρό φύλλο πιπεριάς πάνω σε υγρό βαμβάκι και β) στέρηση λείας για 48 ώρες με έκθεση μόνο σε υγρό βαμβάκι, μέσα σε τρυβλία Petri. Μετά την έκθεση τους στα διάφορα επίπεδα πείνας τα αρπακτικά εισάγονταν ατομικά σε ένα τρυβλίο όπου είχε τοποθετηθεί ένα φύλλο πιπεριάς με λεία σε διάφορες πυκνότητες. Ως λεία χρησιμοποιήθηκαν 2^{ης} προνυμφικής ηλικίας αφίδες *Myzus persicae* (Sulzer), (Homoptera: Aphididae) σε διάφορες πυκνότητες (2, 4, 8, 12, 16, 20, 24, 32 και 40 άτομα). Μετά από 24 ώρες καταγραφόταν η κατανάλωση του αρπακτικού, γινόταν επανατοποθέτηση της λείας και καταγραφόταν εκ νέου η κατανάλωσή του έπειτα από ακόμη 24 ώρες (συνολικά 48 ώρες). Από τα αποτελέσματα προέκυψε ότι η αρπακτική συμπεριφορά του *M. pygmaeus* δεν διαφοροποιήθηκε από το επίπεδο πείνας στο οποίο είχαν εκτεθεί τα αρπακτικά. Ωστόσο, όταν ο θηρευτής είχε εκτεθεί σε πείνα 48 ωρών μόνο σε βαμβάκι στην πυκνότητα των 20 ατόμων λείας παρατηρήθηκε ένας σημαντικά μεγαλύτερος αριθμός καταναλωθέντων ατόμων. Σ' όλες τις μεταχειρίσεις ο θηρευτής εκδήλωσε λειτουργική απόκριση Τύπου II. Οι παράμετροι της λειτουργικής απόκρισης, ρυθμός επίθεσης (a) και χρόνος χειρισμού (T_h), δεν διέφεραν σημαντικά μεταξύ των πειραματικών χειρισμών.

2.1.2. Εισαγωγή

Η τροφοληψία συνιστά δραστηριότητα μέσω της οποίας τα ζώα επιχειρούν να αποκτήσουν τα θρεπτικά συστατικά που απαιτούνται για την αύξηση, την ανάπτυξη και την αναπαραγωγή τους (Behmer, 2009). Πολλά ζώα είναι σε θέση να εντοπίζουν και να ρυθμίζουν την πρόσληψη τροφής τους εκδηλώνοντας μια ευρεία ποικιλία διατροφικών συμπεριφορών. Δεδομένου ότι οι περισσότεροι καταναλωτές τρέφονται σε διακριτά χρονικά διαστήματα και όχι διαρκώς, ο χρόνος λήψης των γευμάτων και η διακοπή της σίτισης συνιστούν θέματα με ιδιαίτερο οικολογικό ενδιαφέρον (Strubbe & Woods, 2004). Τα αρπακτικά ζώα, εκδηλώνουν συγκεκριμένες ατομικές ή σε επίπεδο είδους συμπεριφορές με βάση αποφάσεις που καθορίζουν τον κατάλληλο χρόνο που θα επιχειρηθεί η σύλληψη λείας ή, και σε περίπτωση επιτυχίας της σύλληψης της, με την ποσότητα λείας που θα καταναλωθεί.

Το κίνητρο για την έναρξη ενός γεύματος καθορίζεται από ενδογενείς παράγοντες που πιθανά σχετίζονται με την ισορροπία των θρεπτικών ουσιών και των μεταβολιτών ή τα επίπεδα πεπτιδίων στα έντομα (Nagata *et al.*, 2011). Ο Griffith (1982), για παράδειγμα, πρότεινε ότι στα αρπακτικά η τροφοληψία περιορίζεται από το ρυθμό παραγωγής πεπτικών ενζύμων. Επιπλέον, η πιθανότητα του αρπακτικού να επιτεθεί στη λεία εξαρτάται από διάφορους άλλους παράγοντες, όπως οι συνθήκες φωτισμού, η πυκνότητα θηράματος ή η ευαισθητοποίησή του απέναντι στο θήραμα που μπορεί να προκύπτει από ερεθίσματα, π.χ. το μέγεθος θηράματος ή η κινητικότητα του που γενικά μπορεί να επηρεάζουν την ανιχνευσιμότητά του (Streams, 1982, 1994).

Έρευνες αναφέρουν ότι οι φυσιολογικοί περιορισμοί που καθορίζουν την ανάγκη για διατροφή των αρπακτικών σχετίζονται κύρια με το ποσό της προσληφθείσας τροφής και το μέγεθος του εντέρου ενός αρπακτικού ζώου. Ένα γενικευμένο πρότυπο για την αποσαφήνιση των πιθανών παραγόντων που ρυθμίζουν την πρόσληψη τροφής προτάθηκε για πρώτη φορά από τον Holling (1966). Σύμφωνα με αυτό η κατάσταση πείνας αντανakλά την ανάγκη πρόσληψης από τα ζώα μιας

ποσότητας τροφής τέτοιας ώστε να επιστρέψουν σε κατάσταση πλήρους κορεσμού (Holling 1966), και αποτελεί το βασικό άξονα ρύθμισης των διαφόρων τύπων συμπεριφορών τροφοληψίας. Σύμφωνα με τη θεωρία αυτή το καθεστώς πείνας, το οποίο εξαρτάται από την ποσότητα της τροφής που υπάρχει στο έντερο, καθορίζει και κατ' επέκταση καθοδηγεί την τροφοληπτική συμπεριφορά του ζώου. Η θηρευτική συμπεριφορά μπορεί να θεωρηθεί ότι συμπεριλαμβάνει μια σειρά διαδοχικών γεγονότων (ενεργειών), όπως η ανίχνευση, η καταδίωξη, η σύλληψη, υπόταξη, βρώση και αφομοίωση - πέψη της λείας, το καθένα από τα οποία ελέγχεται από το επίπεδο πείνας του αρπακτικού. Ως εκ τούτου, η χωρητικότητα του εντέρου είναι σημαντική και καθορίζει τη μέγιστη ποσότητα της προσλαμβανόμενης τροφής. Όταν προσεγγίζεται η μέγιστη χωρητικότητα του εντέρου, τότε το επίπεδο της πείνας σταδιακά μηδενίζεται και σαν συνέπεια σταματά η διατροφή. Με βάση τις παρατηρήσεις ότι η διαδικασία του κορεσμού διεγείρεται από τη βρώση και όταν προσεγγιστεί αναστέλλει την πρόσληψη τροφής, μελέτες επιβεβαιώνουν ότι ο κορεσμός είναι μια διαδικασία αρνητικής ανάδρασης (Smith, 1998). Βασιζόμενοι στο πρότυπο Holling, οι Johnson *et al.* (1975) αναφέρουν ότι η πείνα στα έντομα συνδέεται άμεσα με το βαθμό πληρότητας του εντέρου και πρότειναν ότι η συμπεριφορά της θήρευσης καθορίζεται από δύο επίπεδα πείνας τα οποία ανεξάρτητα επηρεάζουν παραμέτρους της. Το πρώτο επίπεδο πείνας σχετίζεται με την πλήρωση του πρόσθιου εντέρου (προσθέντερο), και επηρεάζει το αριθμό των επιθέσεων και την κατάποση της τροφής, ενώ το δεύτερο επίπεδο αφορά την πλήρωση του μέσου εντέρου (μεσέντερο), η οποία επηρεάζει μόνο το ρυθμό επίθεσης. Το πρότυπο αυτό της περιορισμένης χωρητικότητας του εντέρου προβλέπει ακόμη ότι η μερική κατανάλωση ενός ατόμου θηράματος λαμβάνει χώρα όταν στο έντερο του αρπακτικού δεν υπάρχει αρκετός χώρος για ένα ολόκληρο θήραμα. Υπάρχουν αυξανόμενες ενδείξεις ότι πολλά ζώα αλλά και έντομα έχουν την τάση να ρυθμίζουν την πρόσληψη θρεπτικών ουσιών παρά να μεγιστοποιήσουν την ενεργειακή πρόσληψη (Simpson *et al.*, 2004; Skorupa *et al.*, 2008; Hengeveld *et al.*, 2009).

Οι Jeschke *et al.* (2002) με βάση εμπειρικά δεδομένα έδειξαν ότι τα περισσότερα ζώα χρειάζονται λιγότερο χρόνο για το χειρισμό, δηλαδή τη σύλληψη και την βρώση της λείας τους από ό, τι για την πέψη της. Σύμφωνα με τους ερευνητές σε αντίθεση με

τον χειρισμό του θηράματος, η πέψη μπορεί να θεωρηθεί σαν διαδικασία η οποία δεν εμποδίζει το αρπακτικό από την αναζήτηση ή το χειρισμό νέων θηραμάτων (Jeschke *et al.*, 2002). Δεδομένου ότι πέψη είναι μια παθητική διαδικασία, είναι λογικό ότι δεν αποτελεί φραγμό για την αναζήτηση νέας λείας από τα ζώα. Ωστόσο, κατά τη διαδικασία της πέψης επηρεάζεται η πληρότητα του εντέρου και κατά συνέπεια τα αισθήματα της πείνας και κορεσμού. Επομένως, επηρεάζεται και το κίνητρο τους για να τραφούν. Σε ευνοϊκές συνθήκες, π.χ. σε μεγάλη αφθονία τροφής, μπορεί ο χρόνος που απαιτείται για την πέψη να περιορίζει τον χρόνο της αναζήτησης τροφής του. Ζώα στα οποία η πέψη εξελίσσεται αργά ή βρίσκονται σε συνθήκες αφθονίας τροφής, διατηρούν ένα πλήρες έντερο και έτσι έχουν ένα παρατεταμένο αίσθημα κορεσμού, με αποτέλεσμα να μην έχουν κίνητρο ή να μην είναι σε θέση να δαπανήσουν περισσότερο χρόνο για την αναζήτηση τροφής. Αυτή είναι μια εξήγηση για τον περιορισμένο χρόνο που τα ζώα διαθέτουν για την αναζήτηση της τροφής τους. Ωστόσο, ο ρυθμός αρπακτικότητας εξαρτάται και από άλλους οικολογικούς παράγοντες, όπως τη συχνότητα συναντήσεων με τα υποψήφια θηράματα (Whelan and Brown, 2005) ή την προσπάθεια αποφυγής κινδύνου κατά τη θήρευση (Pastorok, 1981).

Η λειτουργική απόκριση όπως αναφέρθηκε (Κεφάλαιο 1.1) ορίζεται ως ο ρυθμός πρόσληψης λείας από ένα καταναλωτή ως συνάρτηση της πυκνότητας της (Holling 1966), και επηρεάζεται από ποικίλους παράγοντες μεταξύ των οποίων είναι ο τρόπος αναζήτησης του αρπακτικού (Akre and Johnson, 1979; Mols, 1986; Bell, 1990; Cloarec, 1991), το στάδιο ανάπτυξης, η διαθεσιμότητα καταφυγίων για τα θηράματα (Hildrew and Townsend, 1977) και η ποιότητα της λείας (Holling *et al.*, 1976). Η πείνα / κορεσμός του θηρευτή έχει επίσης βρεθεί ότι μπορεί να επηρεάσει τη λειτουργική απόκριση, (είτε τον τύπο είτε τις παραμέτρους της) επηρεάζοντας το κίνητρο της θήρευσης και γενικότερα τη θηρευτική συμπεριφορά (Holling, 1966; Nagamura, 1974; Thompson, 1975; McArdle and Lawton, 1979; Mills, 1982; Bailey, 1986; Jeschke *et al.*, 2002). Συγκεκριμένα έχει βρεθεί ότι ο τύπος της λειτουργικής απόκρισης που εκδηλώνουν είδη αραχνών διαφοροποιείται ανάλογα με την ένταση της πείνας που έχουν εκτεθεί (Riechert and Harp, 1987).

Η μελέτη του Holling (1966) αναφορικά με την επίδραση της πείνας στην διατροφική συμπεριφορά σε είδη της οικογένειας Mantidae έδειξε ότι η πείνα μπορεί να επηρεάσει το κίνητρο για επίθεση ή το χρόνο που απαιτείται για να προσεγγίσουν το θήραμα αλλά δεν επηρεάζει το χρόνο ή τρόπο χειρισμού της λείας και την συχνότητα επιθέσεων. Ωστόσο, έχει αναφερθεί ότι η πείνα μπορεί να διαφοροποιήσει το χρόνο χειρισμού καθώς και αφομοίωσης και ως συνέπεια την συχνότητα αναζήτησης λείας (Lövei et al., 1985; Carter and Dixon, 1982; Ferran et al., 1994; Henaut et al., 2002). Σε μια κατάσταση εντονότερης πείνας, ο θηρευτής μπορεί να έχει μικρότερη ή και μεγαλύτερη θηρευτική αποτελεσματικότητα ή ικανότητα χειρισμού του θηράματος. Παράλληλα η πείνα μπορεί να επηρεάσει θετικά το κίνητρο αναζήτησης και βρώσης με αποτέλεσμα τη μείωση του ρυθμού επίθεσης, του συνολικού χρόνου θήρευσης και την αύξηση των παύσεων για πέψη (Sabelis, 1990; van Gils et al., 2003; Jeschke and Tollrian, 2005). Οι Jeschke et al. (2002) διαχωρίζουν τους θηρευτές σε δύο βασικές κατηγορίες σύμφωνα με το χρόνο χειρισμού και το χρόνο πέψης της λείας. Σύμφωνα με τη μελέτη τους, τα αρπακτικά μπορούν να διακριθούν σε αυτά που η πέψη περιορίζει τη θηρευτική τους ικανότητα (digestion limited predators) και σε εκείνα που ο περιορισμός καθορίζεται από τον χρόνο χειρισμού της λείας τους (handling limited predators). Σύμφωνα με τους ίδιους ερευνητές οι περισσότεροι θηρευτές θεωρούνται ως «digestion limited predators» δηλαδή αφομοιώνουν τα θηράματα τους πιο αργά σε σχέση με το χρόνο που χρειάζονται για να τα χειριστούν.

Σε διάφορες έρευνες έχουν καταγραφεί αποτελέσματα που αποδεικνύουν ότι το επίπεδο πείνας μπορεί να επηρεάσει τη συμπεριφορά αναζήτησης λείας καθώς και τη διαδικασία πέψης και επομένως το ρυθμό κατανάλωσης του αρπακτικού. Η κατανάλωση λείας από προνύμφες του αρπακτικού *Poecilus cupreus* L. (Coleoptera: Carabidae) αυξήθηκε εκθετικά με την αύξηση του διαστήματος χωρίς τροφή (πείνας) από μία μέχρι και επτά ημέρες (Lövei et al., 1985). Συγκεκριμένα, οι Lamine et al. (2005) αναφέρουν ότι το μονοπάτι αναζήτησης (search path) του αρπακτικού *Deraeocoris lutescens* Schilling (Heteroptera: Miridae) καθοριζόμενο από την ταχύτητα μετακίνησης, το μήκος τη διανυόμενης απόστασης, τον αριθμό διακοπών αναζήτησης και άλλα, τροποποιήθηκε ανάλογα με το επίπεδο πείνας του. Έτσι παρατηρήθηκε μια εκτεταμένη διαδρομή αναζήτησης μετά από σύντομης διάρκειας πείνα σε νεαρότερες

νύμφες, ενώ αυτή η συμπεριφορά καταγράφηκε σε νύμφες μεγαλύτερων ηλικιών μετά από μεγάλη διάρκεια στέρησης τροφής. Παρόμοια αποτελέσματα έχουν καταγραφεί από τους Henaut *et al.* (2002) για το *Orius majusculus* (Reuter) (Heteroptera: Anthocoridae). Τα αποτελέσματα τους έδειξαν ότι πεινασμένα για 6 ώρες αρπακτικά βιάζονταν με πιο αργό ρυθμό και σταματούσαν την αναζήτηση λείας συχνότερα και για μεγαλύτερο διάστημα σε σχέση με άτομα που δεν είχαν πεινάσει. Επίσης, πεινασμένα άτομα 4 ημερών *Rhynocoris marginatus* (Fabr.) (Heteroptera: Reduviidae) περιηγήθηκαν 2.34 φορές λιγότερο από ότι πεινασμένα άτομα μιας ημέρας για να εντοπίσουν τη λεία τους (Claver and Ambrose 2003). Το επίπεδο πείνας ομοίως βρέθηκε να έχει μια σημαντική, αν και καθοριζόμενη από το είδος, επίδραση στα πρότυπα συμπεριφοράς και στην ταχύτητα της κίνησης των *Pterostichus cupreus* L., *P. melanarius* Illiger, και *P. niger* Schaller (Coleoptera: Carabidae) σε χαμηλές και υψηλές πυκνότητας αφίδας. Μάλιστα τα πεινασμένα *P. cupreus* εκδήλωσαν περισσότερο αποτελεσματική και συστηματική δραστηριότητα αναζήτησης ανιχνεύοντας αφίδες στη βάση των φυτών (Wallin and Ekblom 1994). Επίσης πεινασμένα άτομα *Phytoseiulus persimilis* (Athias-Henriot) (Acarina: Phytoseiidae) παρέμειναν περισσότερο σε αποικίες λείας σε αντίθεση με εκείνα που δεν είχαν πεινάσει (Nachappa *et al.*, 2006). Οι Gillespie *et al.* (2012) έδειξαν ότι ο αριθμός των καταναλωθέντων ατόμων λείας από τα θηλυκά άτομα του *Dicyphus hesperus* Knight (Hemiptera: Miridae) αυξήθηκε με αντίστοιχη αύξηση του χρόνου έκθεσης τους σε συνθήκες πείνας.

Σύμφωνα με τον Turnbull (1962), σε χαμηλότερες πυκνότητες λείας, οι ευκαιρίες επίθεσης περιορίζονται γεγονός που καθιστά το αρπακτικό περισσότερο πεινασμένο, με αποτέλεσμα την κατάποση μεγαλύτερης ποσότητας λείας κάθε φορά ώστε να προσεγγίζεται η χωρητικότητα του εντέρου του. Από την άλλη μεριά, σε υψηλότερες πυκνότητες του θηράματος, παρέχονται στο θηρευτή περισσότερες ευκαιρίες σίτισης, αν και το ερέθισμα που προκαλείται από την πείνα είναι μικρό. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα η ποσότητα της τροφής που απαιτείται από το αρπακτικό να είναι περιορισμένη κάθε φορά ώστε να φτάσει στο στάδιο κορεσμού. Ωστόσο, πληροφορίες για τη διαφοροποίηση της αρπακτικότητας λόγω της πιθανώς διαφορετικής επίδρασης της πείνας σε χαμηλές ή υψηλές πυκνότητες λείας δεν έχουν αναφερθεί. Πρόσφατα οι Papanikolaou *et al.* (2014) κατέδειξαν ότι ο πυκνοεξαρθώμενος ρυθμός

θήρευσης του *Propylea quatuordecimpunctata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae) επηρεάστηκε από τη διαδικασία πέψης. Πράγματι, ο ρυθμός θήρευσης επηρεάζεται από τη διαδικασία αναζήτησης και πέψης της λείας, που ωστόσο διαφοροποιούνται ανάλογα με την προσφερόμενη πυκνότητα λείας στο αρπακτικό, το οποίο μπορεί να ενεργεί κάτω από διάφορες καταστάσεις πείνας. Αυτού του είδους οι επιδράσεις μπορούν να διερευνηθούν και να ποσοτικοποιηθούν μέσω της εκτίμησης της λειτουργικής απόκρισης του αρπακτικού το οποίο προηγούμενα θα έχει εκτεθεί σε διαφορετικές καταστάσεις πείνας.

Στο πλαίσιο της βιολογικής αντιμετώπισης, τα πολυφάγα αρπακτικά θεωρείται ότι πλεονεκτούν γιατί μπορούν να επιβιώσουν για μεγαλύτερο χρονικό διάστημα σε περιόδους ανεπάρκειας ή ακόμα και απουσίας λείας (Coll & Guershon, 2002; Eubanks and Styrsky, 2005; Perdikis et al., 2011). Ωστόσο, μελέτες για το ρυθμό κατανάλωσης σε σχέση με το επίπεδο πείνας πολυφάγων αρπακτικών και ιδιαίτερα στα Heteroptera είναι σχετικά περιορισμένες. Αν και κάποιες ενδείξεις έχουν καταγραφεί στη μελέτη των Gillespie et al. (2012) όπου αναφέρεται ότι η κατανάλωση του *D. hesperus* καθορίστηκε από το επίπεδο πείνας του, θα πρέπει να αναφερθεί ότι τα αποτελέσματα προέκυψαν από πειράματα με χρήση τεχνητής τροφής (ωά *Ephestia kuehniella* Zeller, Lepidoptera: Pyralidae). Επίσης, μεταβαλλόμενες περίοδοι πείνας μπορεί να αποτελούν σημαντικούς παράγοντες επίδρασης στην αποτελεσματικότητα των πολυφάγων ειδών καθώς η εξαπόλυσή τους πραγματοποιείται συνήθως μετά από αρκετές ημέρες στέρησης λείας (Henaut et al., 2002).

Ο σκοπός της παρούσας έρευνας ήταν να μελετηθεί η επίδραση διαφορετικών περιόδων πείνας α) στην κατανάλωση λείας του παμφάγου αρπακτικού *Macrolophus pygmaeus* (Rambur) (Hemiptera: Miridae) και β) στη λειτουργική απόκριση και στις παραμέτρους της. Οι βασικές υποθέσεις μας ήταν ότι: α) αύξηση της κατανάλωσης λείας θα προκύψει ως αποτέλεσμα της αύξησης του επιπέδου πείνας του αρπακτικού και β) τα αρνητικά αποτελέσματα μιας μειωμένης κατανάλωσης λείας σε χαμηλές και υψηλές πυκνότητες λείας πιθανά υποδεικνύει την αρνητική επίδραση της πείνας στο χρόνο χειρισμού της λείας και τη διαδικασία πέψης αντίστοιχα. Για να εξετάσουμε αυτές τις υποθέσεις, σχεδιάσαμε πειράματα στα οποία χρησιμοποιήθηκαν αρπακτικά

τα οποία είχαν εκτεθεί σε 3 διαφορετικές καταστάσεις πείνας και η κατανάλωσή της λείας τους καταγράφηκε σε 2 διαδοχικές ημέρες μετά την έναρξη των πειραμάτων. Για κάθε κατάσταση πείνας και πειραματικής ημέρας εκτιμήθηκε η αντίστοιχη λειτουργική απόκριση και οι παράμετροι της.

2.1.3. Υλικά & Μέθοδοι

2.1.3.1. Πειραματική Διαδικασία

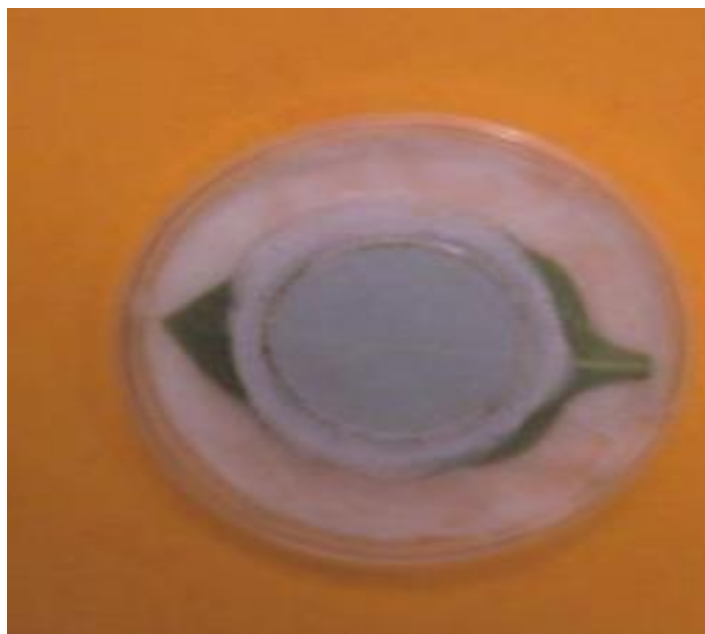
Η αναλυτική περιγραφή των εκτροφών των εντόμων (αρπακτικού, λείας) καθώς και της προβλάστησης και διατήρησης του φυτικού υλικού παρουσιάζονται στο Κεφάλαιο 1.3.2.



Εικόνα 2.1.1. Φυτά πιπεριάς Vidi

Τα πειράματα διεξήχθησαν σε πλαστικά τρυβλία Petri στα οποία τοποθετήθηκε ένα φύλλο πιπεριάς (cv. Vidi) επάνω σε στρώμα υγρού βάμβακος (Εικόνες 2.1.1, 2.1.2). Για να περιορίσουμε την πιθανότητα κατανάλωσης φυτικού ιστού (Perdikis and Lykouressis, 2000; 2004) επιλέχθηκε η πιπεριά ως φυτό ξενιστής το οποίο συγκρινόμενο με άλλα φυτά θεωρείται το λιγότερο κατάλληλο για την ανάπτυξη του

αρπακτικού (Perdikis and Lykouressis, 2000). Ως λεία χρησιμοποιήθηκαν αφίδες 2ης νυμφικής ηλικίας του είδους *M. persicae*. Οι αφίδες με τη βοήθεια μικρού πινέλου, απομακρύνονταν προσεκτικά από τα φυτά πιπεριάς και κατανέμονταν ομοιόμορφα στο φύλλο που είχε τοποθετηθεί στο τρυβλίο (βλέπε περιγραφή στο Κεφάλαιο 1.4). Οι πυκνότητες λείας που χρησιμοποιήθηκαν ήταν 2, 4, 8, 12, 16, 20, 24, 32 και 40 άτομα ανά τρυβλίο. Οι πυκνότητες επιλέχτηκαν με βάση τα αποτελέσματα προηγούμενης έρευνας, όπου είχε βρεθεί ότι ο κορεσμός του αρπακτικού επιτυγχάνεται σε πυκνότητα λείας 24 ατόμων 2ης νυμφικής ηλικίας της αφίδας *M. persicae* (Fantinou et al. 2008).



Εικόνα 2.1.2. Πλαστικό τρυβλίο Petri με φύλλο πιπεριάς

Η θηρευτική συμπεριφορά αξιολογήθηκε σε ενήλικα θηλυκά άτομα *M. pygmaeus* τα οποία είχαν εκτεθεί σε διάφορες περιόδους πείνας (Εικόνες 2.1.3, 2.1.4). Τα έντομα συλλέγονταν από την εκτροφή (Κεφάλαιο 1.3.2.) κατά τη 2^η νυμφική τους ηλικία και μεταφέρονταν σε μικρότερους κλωβούς στις ίδιες συνθήκες με την εκτροφή. Για τα πειράματα, συλλέγονταν από τους κλωβούς αυτούς με καθημερινή παρακολούθηση τα ενήλικα θηλυκά άτομα ηλικίας < 24 ωρών. Τα θηλυκά αυτά άτομα εκτέθηκαν σε διάφορες πειραματικές συνθήκες πείνας. Αξιολογήθηκαν τρία επίπεδα πείνας για τα αρπακτικά με έκθεση τους για 24 ώρες (επίπεδο πείνας 1) και 48 ώρες (επίπεδο πείνας

2) πάνω σε ένα καθαρό φύλλο πιπεριάς χωρίς την παρουσία λείας σε υγρό βαμβάκι. Επίσης, καθώς το αρπακτικό έχει τη ικανότητα να επιβιώνει και να αναπαράγεται ακόμα και σε περιόδους απουσίας λείας τρεφόμενο αποκλειστικά από φυτικό ιστό (Perdikis and Lykouressis 2000; 2004) τα αρπακτικά εκτέθηκαν σε πηγή μόνο νερού (υγρό βαμβάκι) και χωρίς φυτικό ιστό για 48 ώρες (επίπεδο 3) σε τρυβλίο Petri. Οι λόγοι που επιλέχθηκαν ενήλικα θηλυκά άτομα σχετίζονταν με το γεγονός ότι ο χρόνος έκθεσης στις διάφορες συνθήκες πείνας και οι πειραματικοί χειρισμοί εν συνεχεία (συνολική διάρκεια από τη συλλογή τους 3-4 ημέρες) μπορεί να οδηγούσαν σε πιθανή αλλαγή προνομφικής ηλικίας.



Εικόνα 2.1.3. Ενήλικο θηλυκό άτομο *M. pygmaeus* στην εκτροφή με *E. kuehniella*



Εικόνα 2.1.4. Ενήλικο θηλυκό άτομο *M. rygmaeus* πριν τη χρήση του στην πειραματική διαδικασία.

Εν συνεχεία, κάθε ένα θηλυκό άτομο του θηρευτή που είχε εκτεθεί στις προαναφερθείσες καταστάσεις πείνας, εισαγόταν σε ένα τρυβλίο εντός του οποίου είχε τοποθετηθεί ένα φύλλο πιπεριάς με αφίδες σε διάφορες πυκνότητες. Μετά από 24 ώρες καταγραφόταν τα πλήρως μυζημένα άτομα λείας. Μετά την καταγραφή και την απομάκρυνση των μυζημένων ατόμων πραγματοποιούνταν τοποθέτηση νέου φύλλου πιπεριάς στο τρυβλίο με νέα ποσότητα λείας ίσης προς αυτή της μεταχείρισης, δηλαδή γινόταν επανατοποθέτηση λείας ίσου αριθμού με αυτόν της ανάλογης πυκνότητας της μεταχείρισης. Τα μυζημένα άτομα λείας καταγραφόταν και πάλι, μετά από την παρέλευση διαστήματος 24 ωρών, (στο εξής 2^η ημέρα παρατηρήσεων). Για κάθε μεταχείριση πραγματοποιήθηκαν 10 επαναλήψεις. Η επιλογή των επίπεδων πείνας πραγματοποιήθηκε μετά από την πραγματοποίηση πειράματος σχετικά με το ποσοστό επιβίωσης των θηλυκών σε καθεστώς έντονης πείνας. Έτσι 15 θηλυκά *M. rygmaeus* ηλικίας < 24 ωρών εκτέθηκαν σε έλλειψη λείας στην παρουσία μόνο φύλλου και, βρέθηκε ότι η μέση επιβίωσή τους ήταν 5.3 ± 0.5 ημέρες. Επομένως το διάστημα

των 48 ωρών πείνας που επιλέχθηκε αντιστοιχούσε περίπου στο μισό διάστημα από αυτό που τα θηλυκά μπορούν να αντέξουν.

2.1.3.2. Στατιστική ανάλυση

Τα δεδομένα από την κατανάλωση ατόμων λείας συγκρίθηκαν μεταξύ των πυκνοτήτων, κυρίως με σκοπό να εντοπιστεί αν στις χαμηλές πυκνότητες λείας η κατανάλωση διαφοροποιούνταν σε κάθε κατάσταση πείνας και ημέρα παρακολούθησης με τη χρήση της διπαραγοντικής ανάλυσης διασποράς (ANOVA). Τα δεδομένα των τριών καταστάσεων πείνας (24 και 48 ώρες σε φύλλο πιπεριάς και 48 ώρες σε βαμβάκι) συγκρίθηκαν μεταξύ της 1^{ης} και 2^{ης} ημέρας κατανάλωσης με τη χρήση της μεθόδου της ανάλυσης επανειλημμένων μετρήσεων (a repeated measures ANOVA), σε κάθε πυκνότητα. Πριν την ανάλυση των δεδομένων έγινε λογαριθμική μετατροπή τους ώστε να πληρούνται οι προϋποθέσεις της ANOVA. Οι συγκρίσεις μεταξύ των δεδομένων έγιναν με τη δοκιμασία student's test και χρησιμοποιήθηκε το στατιστικό πακέτο JMP 10.0 (SAS Institute Inc., 2012).

Η σχέση μεταξύ του αριθμού καταναλωθέντων ατόμων για κάθε θηρευτή και της πυκνότητας του λείας πραγματοποιήθηκε μέσω της προσομοίωσης των καμπυλών της λειτουργικής απόκρισης. Το σχήμα της καμπύλης καθορίστηκε από τη λογιστική συσχέτιση του ποσοστού της λείας που καταναλώθηκε σε σχέση με τη διαθέσιμη πυκνότητα της χρησιμοποιώντας το πολυώνυμο του Juliano (1993):

$$\frac{Ne}{No} = \frac{\exp(P_0 + P_1 No + P_2 No^2 + P_3 No^3)}{1 + \exp(P_0 + P_1 No + P_2 No^2 + P_3 No^3)} \quad (1)$$

όπου Ne είναι ο αριθμός της λείας που καταναλώθηκε από το αρπακτικό, No η αρχική πυκνότητα της προσφερόμενης λείας στο αρπακτικό και P_0 , P_1 , P_2 , and P_3 είναι οι παράμετροι, εκτίμησης του σημείου τομής της καμπύλης, γραμμικού, δευτεροβάθμιου και τριτοβάθμιου όρου της εξίσωσης αντίστοιχα. Ο υπολογισμός των παραμέτρων P_0 έως P_3 έγινε με την εφαρμογή της μη γραμμικής παλινδρόμησης στο πολυώνυμο. Κάθε

παράμετρος ήταν διαφορετική του μηδενός εάν το 95% του διαστήματος εμπιστοσύνης δεν συμπεριλάμβανε το μηδέν. Για τον προσδιορισμό της λειτουργικής απόκρισης, μη γραμμική συσχέτιση με ελάχιστα τετράγωνα εφαρμόστηκε για την προσαρμογή της εξίσωσης Holling (1959), μετά από μετατροπή όπως περιγράφεται από τους Livdahl και Stiven (1983). Η μετατροπή αυτή απλοποιεί την εξίσωση μετατρέποντάς την σε γραμμική αφαιρώντας όμως και το στατιστικό πρόβλημα που προκύπτει από τη μετατροπή των Royama (1971) και Rogers (1972) και αυξάνοντας το βαθμό επεξήγησης της ανεξάρτητης μεταβλητής (N_a) κατά τη συσχέτιση. Αναλυτικά η εξίσωση:

$$\frac{1}{Na} = \frac{1}{aTNo} + \frac{T_h}{T} \quad (2)$$

όπου N_a είναι ο αριθμός της καταναλωθείσας λείας, N_a η αρχική πυκνότητα λείας και T είναι ο χρόνος (24 ώρες/1 ημέρα) κατά τον οποίο το αρπακτικό ήταν εκτεθειμένο στη λεία του. Η παράμετρος a είναι ο ρυθμός επίθεσης και το T_h ο χρόνος που απαιτείται για να χειριστεί το αρπακτικό τη λεία του. Οι αναλύσεις πραγματοποιήθηκαν με το στατιστικό πακέτο SPSS 19.0.0 (SPSS Inc., 2010). Οι συγκρίσεις των παραμέτρων a και T_h του αρπακτικού πραγματοποιήθηκαν μεταξύ των καταστάσεων πείνας (24 και 48 ώρες σε φύλλο πιπεριάς και 48 ώρες σε βαμβάκι) καθώς και ημερών καταγραφής κατανάλωσης (1^η και 2^η ημέρα). Οι σημαντικές διαφορές ελέχθησαν με σύγκριση των ορίων εμπιστοσύνης των παραμέτρων.

2.1.4. Αποτελέσματα

Η φυσική θνησιμότητα των αφίδων λόγω των πειραματικών χειρισμών βρέθηκε αμελητέα. Συγκεκριμένα για τις πυκνότητες 2, 4, 8, 12, 16, 20, 24, 32 και 40 άτομα λείας η θνησιμότητα ήταν 0 ± 0 , 0 ± 0 , 2.5 ± 0.37 , 2.5 ± 0.4 , 2 ± 0.32 , 2.49 ± 0.24 , 2.5 ± 0.24 , 2.4 ± 0.4 και 2.5 ± 0.24 (M.O. \pm T.Σ.) αντίστοιχα.

Στον Πίνακα 2.1.1 δίνεται αναλυτικά η κατανάλωση του θηρευτή για κάθε επίπεδο πείνας (24 και 48 ώρες σε φύλλο και 48 ώρες σε βαμβάκι), σε κάθε πυκνότητα και ημέρα παρατήρησης (1^η και 2^η ημέρα).

Η μέση κατανάλωση μεταξύ των επιπέδων πείνας για την 1^η ή για τη 2^η ημέρα κυμάνθηκε στα ίδια περίπου επίπεδα. Επίσης στο 1^ο επίπεδο πείνας δεν παρατηρήθηκαν διαφορές στην κατανάλωση αφίδων μεταξύ 1^{ης} και 2^{ης} ημέρας παρατήρησης στις μικρές και ενδιάμεσες πυκνότητες λείας. Όταν τα αρπακτικά εκτέθηκαν για 48 ώρες σε ένα καθαρό φύλλο πιπεριάς πάνω σε υγρό βαμβάκι (2^ο επίπεδο πείνας) παρατηρήθηκε μια μικρή αύξηση της κατανάλωσης την δεύτερη ημέρα παρατηρήσεων σε πυκνότητες λείας μεγαλύτερες των 20 ατόμων που όμως δεν ήταν σημαντική. Τέλος δεν βρέθηκε διαφορά στην κατανάλωση μεταξύ 1^{ης} και 2^{ης} ημέρας παρατηρήσεων στην κάθε πυκνότητα, όταν τα αρπακτικά είχαν πρόσβαση μόνο σε πηγή νερού, εκτός από αυτήν που καταγράφηκε στην πυκνότητα των 40 ατόμων λείας. Μεταξύ των επιπέδων πείνας δεν παρουσιάστηκαν διαφορές ωστόσο η ανάλυση των αποτελεσμάτων έδειξε ότι στην πυκνότητα των 20 ατόμων λείας, το επίπεδο πείνας επηρέασε σημαντικά την κατανάλωση (Πίνακας 2.1.2). Σε αυτήν την πυκνότητα λείας, ο θηρευτής που εκτέθηκε σε πείνα 48 ωρών σε βαμβάκι και είχε πρόσβαση μόνο σε νερό, κατανάλωσε σημαντικά περισσότερα άτομα λείας σε σύγκριση με τα δύο άλλα επίπεδα πείνας (24 και 48 ώρες σε φύλλο). Στις υπόλοιπες πυκνότητες λείας δεν καταγράφηκαν σημαντικές διαφορές μεταξύ των μεταχειρίσεων (Πίνακας 2.1.2).

Πίνακας 2.1.1. Αριθμός καταναλωθέντων ατόμων (Μ.Ο. ± Τ.Σ.) 2^{ης} νυμφικής ηλικίας *Myzus persicae* από το αρπακτικό *Macrolophus pygmaeus* που είχε εκτεθεί σε 3 διαφορετικές καταστάσεις πείνας (24 & 48 ώρες σε φύλλο και υγραμένο βαμβάκι και 48 ώρες μόνο σε υγραμένο βαμβάκι) μετά από 24 και 48 ώρες (1^η και 2^η ημέρα παρατήρησης) με επανατοποθέτηση της λείας.

| Πυκνότητα λείας | 24 ώρες σε φύλλο | | | 48 ώρες σε φύλλο | | | 48 ώρες σε βαμβάκι | | | | | |
|---------------------------|----------------------|----------------------|-------------|----------------------|----------------------|----|----------------------|----------------------|-------------|----|-------------|---|
| | 1 ^η Ημέρα | 2 ^η Ημέρα | | 1 ^η Ημέρα | 2 ^η Ημέρα | | 1 ^η Ημέρα | 2 ^η Ημέρα | | | | |
| 2 | 1.9 ± 0.1 | A | 1.9 ± 0.1 | A | 1.9 ± 0.1 | A | 1.9 ± 0.10 | A | 1.8 ± 0.13 | A | 2.0 ± 0.00 | A |
| 4 | 3.7 ± 0.15 | B | 3.8 ± 0.2 | B | 3.9 ± 0.1 | B | 3.8 ± 0.13 | B | 3.3 ± 0.26 | B | 3.6 ± 0.84 | B |
| 8 | 6.9 ± 0.43 | C | 7.0 ± 0.3 | C | 6.1 ± 0.4 | C | 7.0 ± 0.30 | C | 6.9 ± 0.28 | C | 7.5 ± 0.22 | C |
| 12 | 10.7 ± 0.37 | D | 10.5 ± 0.78 | D | 10.6 ± 0.52 | D | 10.7 ± 0.42 | D | 10.3 ± 0.26 | D | 10.4 ± 0.54 | D |
| 16 | 13.5 ± 0.45 | E | 12.2 ± 0.66 | D | 11.8 ± 0.85 | D | 12.5 ± 0.64 | E | 13.0 ± 0.49 | E | 13.3 ± 0.72 | E |
| 20 | 15.0 ± 0.7 | E | 15.3 ± 1.27 | E | 16.5 ± 0.60 | E | 15.8 ± 0.65 | F | 18.2 ± 0.63 | FG | 18.2 ± 0.44 | F |
| 24 | 19.0 ± 0.83 | F | 19.4 ± 0.85 | F | 18.1 ± 0.88 | EF | 19.6 ± 0.72 | G | 17.2 ± 1.30 | F | 18.1 ± 0.99 | F |
| 32 | 21.8 ± 0.87 | G | 21.3 ± 1.22 | F | 20.8 ± 1.27 | F | 22.9 ± 1.16 | H | 21.4 ± 1.97 | GH | 23.3 ± 1.41 | G |
| 40 | 25.9 ± 1.52 | H | 26.1 ± 2.15 | G | 27.6 ± 1.38 | G | 28.9 ± 1.39 | I | 23.5 ± 1.57 | H | 26.1 ± 1.75 | G |
| F_(8,81) | 295.21 | | 115.38 | | 224.41 | | 334.53 | | 163.95 | | 224.57 | |
| P | <0.0001 | | <0.0001 | | <0.0001 | | <0.0001 | | <0.0001 | | <0.0001 | |

Οι τιμές που ακολουθούνται από το ίδιο κεφαλαίο γράμμα σε κάθε στήλη δεν διέφεραν σημαντικά

Πίνακας 2.1.2. Ανάλυση επανειλημμένων μετρήσεων (repeated measures ANOVA) για την εκτίμηση της επίδρασης του επιπέδου πείνας (24 & 48 ώρες σε φύλλο και 48 ώρες σε βαμβάκι) και του χρόνου παρατήρησης (1^η ή 2^η ημέρα) μέσα σε κάθε πυκνότητα πείνας.

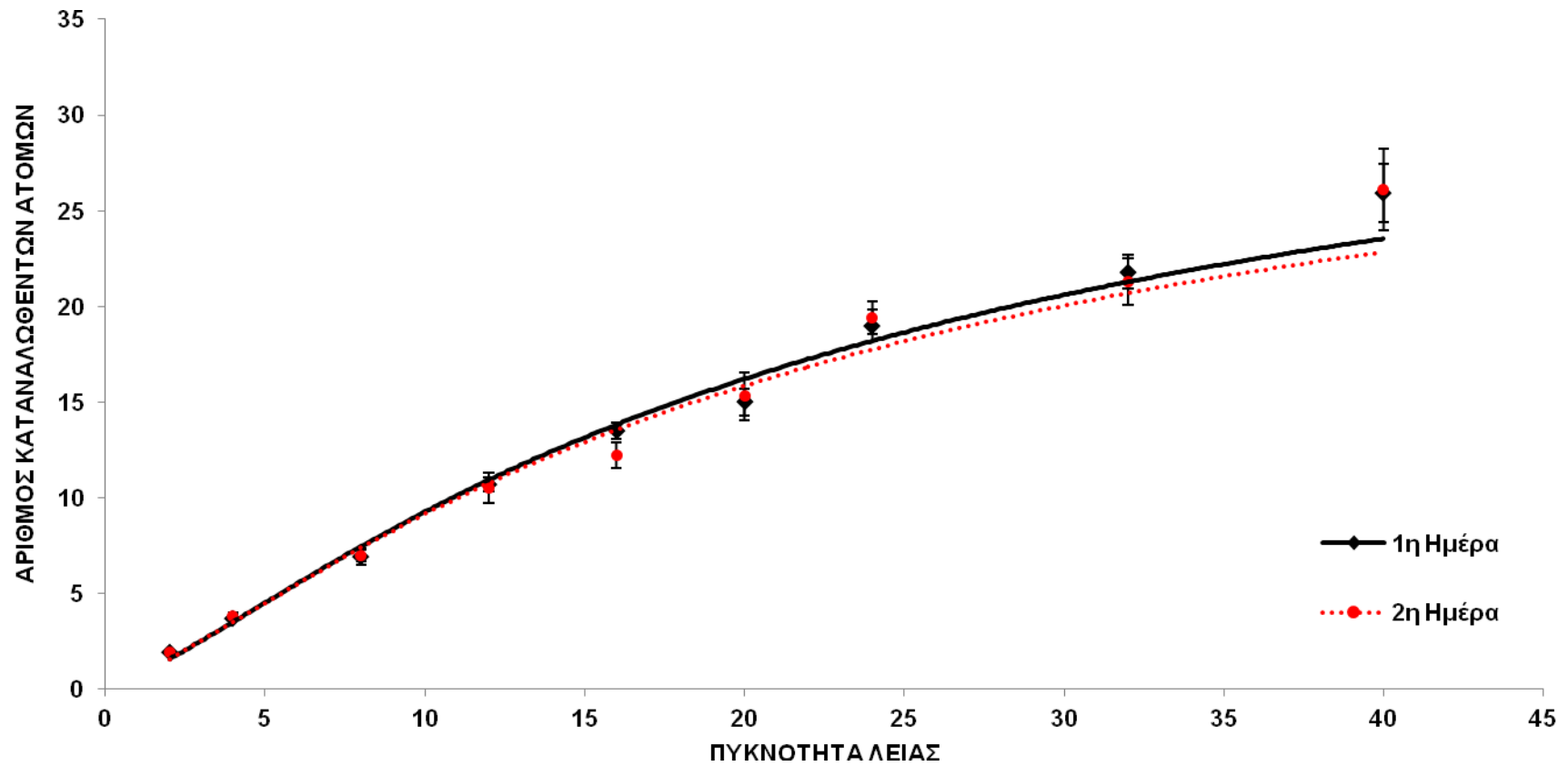
| Παράγοντας | Πυκνότητα λείας | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------------------|-----------------|------|------|------|-------|------|------|------|------|------|------|------|--------|------|------|------|------|------|------|--|
| | 2 | | 4 | | 8 | | 12 | | 16 | | 20 | | 24 | | 32 | | 40 | | | |
| | β.ε. | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | |
| Πείνα | 2,54 | 0.03 | 0.97 | 2.41 | 0.099 | 2.09 | 0.13 | 0.10 | 0.89 | 1.31 | 0.27 | 7.99 | 0.0009 | 1.75 | 0.18 | 0.04 | 0.95 | 1.89 | 0.16 | |
| Χρόνος | 1,54 | 0.64 | 0.43 | 0.26 | 0.61 | 4.26 | 0.04 | 0.05 | 0.81 | 0.03 | 0.85 | 0.13 | 0.71 | 1.61 | 0.21 | 1.19 | 0.28 | 0.49 | 0.48 | |
| Πείνα x Χρόνος | 2,54 | 0.64 | 0.53 | 0.43 | 0.65 | 0.72 | 0.49 | 0.16 | 0.85 | 1.42 | 0.25 | 0.13 | 0.87 | 0.17 | 0.83 | 0.73 | 0.48 | 0.35 | 0.70 | |

Σύμφωνα με τον Πίνακα 2.1.3 ο γραμμικός συντελεστής (P_1) σε όλες τις μεταχειρίσεις κατά την 1η και 2η ημέρα παρατήρησης, είχε αρνητική τιμή και διαφορετική του μηδενός ($P_1 < 0$) σε συνδυασμό με μη σημαντικές τιμές για τους δευτεροβάθμιους ή τετραγωνικό (quadratic) και τριτοβάθμιο ή κυβικό (cubic) όρο, γεγονός που οδηγεί στο συμπέρασμα ότι το *M. pygmaeus* εκδηλώνει Τύπου II λειτουργική απόκριση (Trexler et al., 1988). Η εκτίμηση αυτή ενισχύεται και από τη σχηματική απεικόνιση της λειτουργικής απόκρισης όπου παρατηρήθηκε μια σταθερή αύξηση της κατανάλωσης του αρπακτικού αλλά με μειούμενους ρυθμούς με την παράλληλη αύξηση της πυκνότητας της λείας. (Διαγράμματα 2.1.1-2.1.3). Ειδικότερα όταν το αρπακτικό εκτέθηκε σε 24 ώρες πείνας σε φύλλο η καμπύλη της λειτουργικής απόκρισης κατά την 1^η και 2^η ημέρα δεν παρουσίασε σημαντικές διαφοροποιήσεις (Διάγραμμα 2.1.1). Ομοίως και στα εντονότερα επίπεδα πείνας (2^ο και 3^ο επίπεδο, 48 ώρες πείνας σε φύλλο και σε βαμβάκι αντίστοιχα) παρατηρήθηκε επίσης ένα υψηλότερο ανώτερο επίπεδο, μια υψηλότερη τάση κατανάλωσης κατά τη 2^η ημέρα παρατήρησης (Διαγράμματα 2-3). Ο κορεσμός του θηρευτή σύμφωνα με το πρότυπο φαίνεται ότι επιτυγχάνεται περίπου στα 24-32 άτομα αφίδων σε όλες τις μεταχειρίσεις (Διαγράμματα 2.1.1-2.1.3).

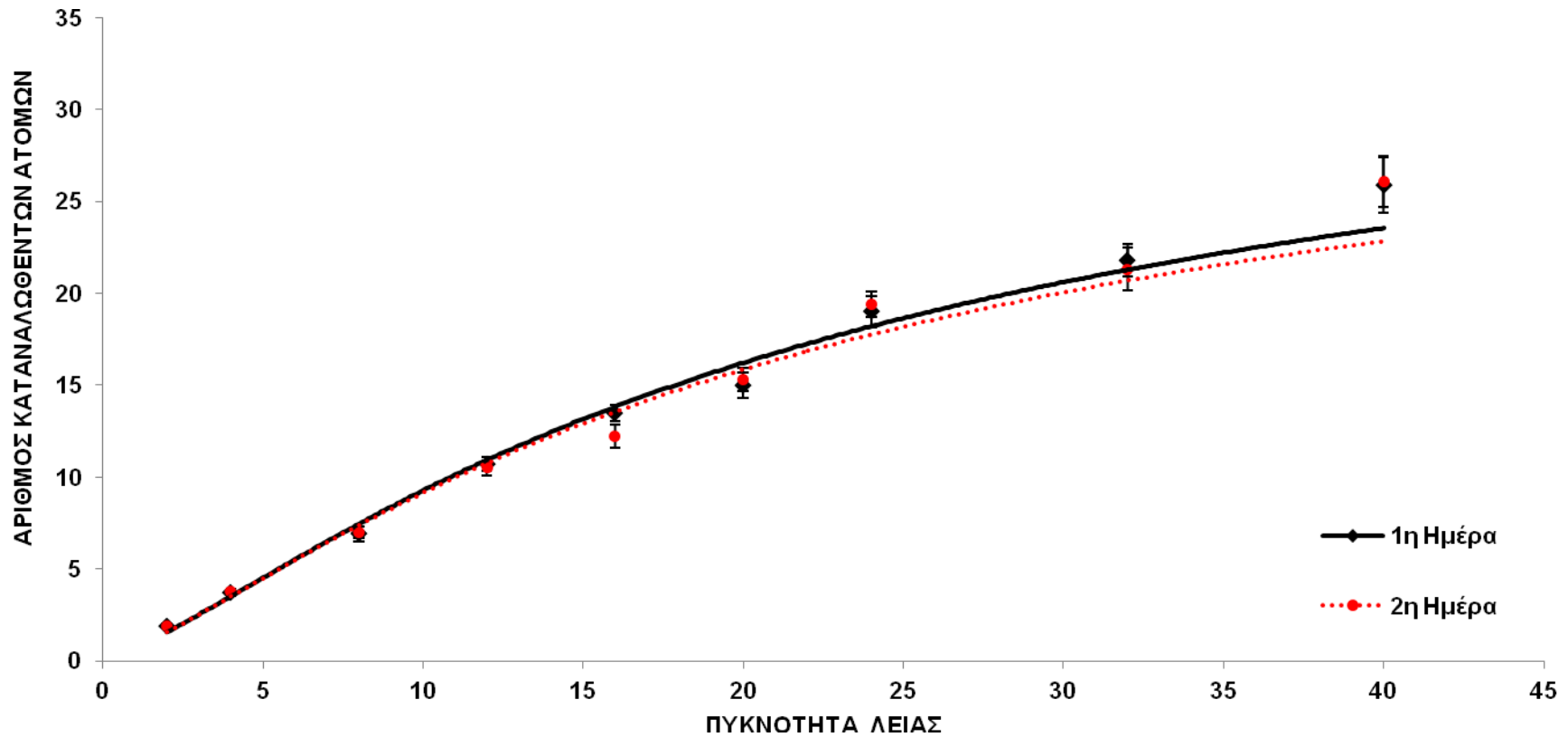
Οι εκτιμηθείσες τιμές των παραμέτρων της λειτουργικής απόκρισης παρουσιάζονται στον Πίνακα 2.1.4. Όταν ο θηρευτής εκτέθηκε σε κατάσταση πείνας 48 ωρών είτε σε φύλλο είτε σε βαμβάκι, παρατηρήθηκε μείωση του ρυθμού επίθεσης (a) ενώ ο χρόνος χειρισμού (T_h) παρέμεινε σταθερός. Ωστόσο συγκρίνοντας τα όρια εμπιστοσύνης των παραμέτρων οι τιμές και των δύο παραμέτρων δεν βρέθηκαν να διαφέρουν σημαντικά μεταξύ των πειραματικών μεταχειρίσεων (Πίνακας 2.1.4).

Πίνακας 2.1.3. Εκτίμηση των παραμέτρων της λειτουργικής απόκρισης με τη μέθοδο της μη γραμμικής παλινδρόμησης για το ποσοστό κατανάλωσης αφίδων *Myzus persicae* 2^{ης} νυμφικής ηλικίας από το *Macrolophus pygmaeus* ως συνάρτηση 3 διαφορετικών καταστάσεων πείνας (24 και 48 ώρες σε φύλλο; 48 ώρες σε βαμβάκι) κατά την 1^η και 2^η ημέρα παρατήρησης.

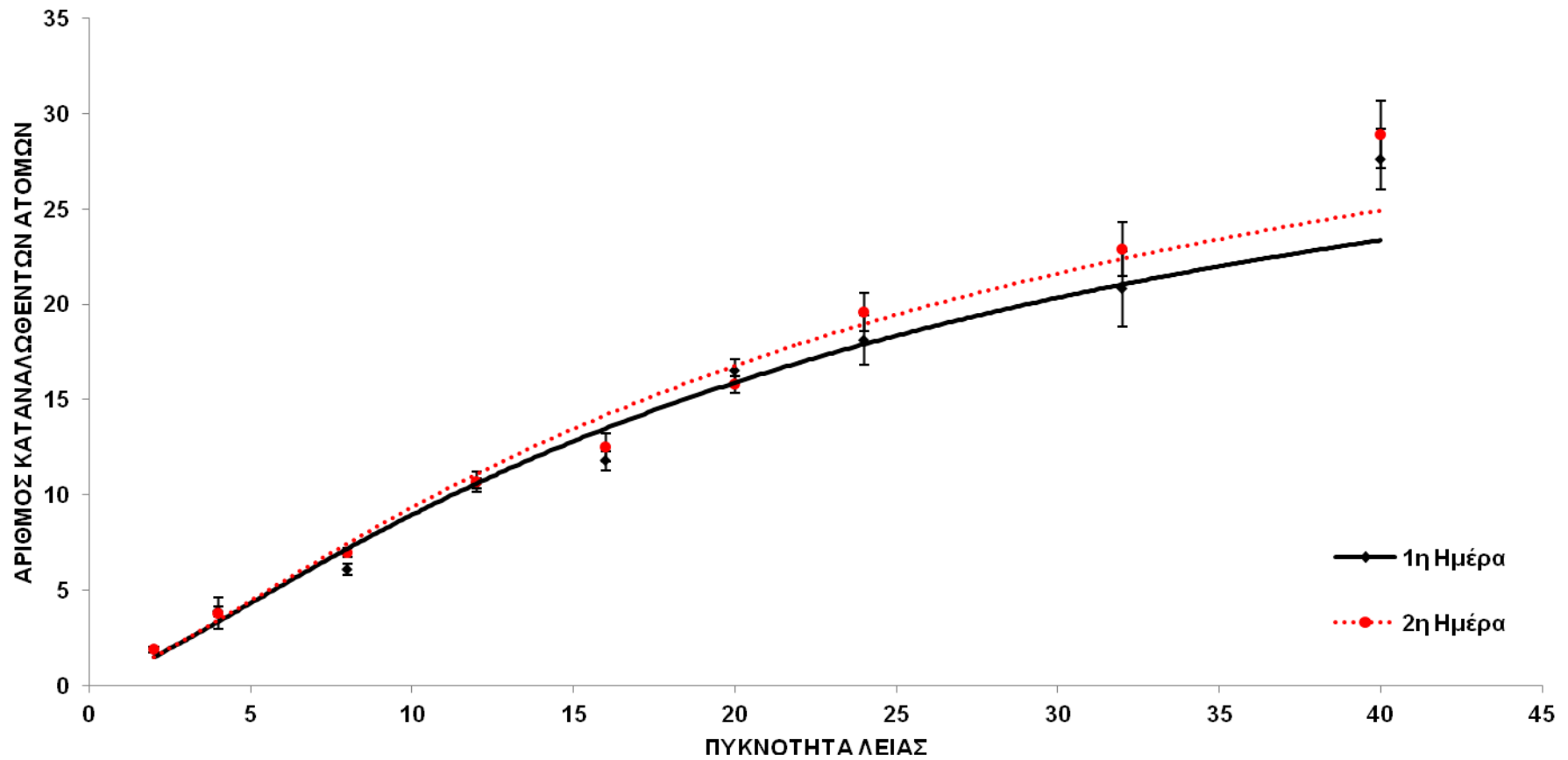
| Κατάσταση πείνας | Παράμετροι | 1 ^η Ημέρα | | | 2 ^η Ημέρα | | |
|---------------------------|---------------------------------|-----------------------|--------|-------|-----------------------|--------|-------|
| | | Εκτιμώμενοι Όροι | T.Σ | P | Εκτιμώμενοι Όροι | T.Σ. | P |
| 24 ώρες σε φύλλο | Σημείο τομής (P ₀) | -1.103 | 0.049 | 0.004 | -1,065 | 0,072 | 0.009 |
| | Γραμμική (P ₁) | -0.141 | 0.008 | | -0,149 | 0,012 | |
| | Δευτεροβάθμια (P ₂) | 0.004 | 0.0001 | | 0,004 | 0,001 | |
| | Τριτοβάθμια (P ₃) | -3.930e ⁻⁵ | 0.0001 | | -4,492e ⁻⁵ | 0,0001 | |
| 48 ώρες σε φύλλο | Σημείο τομής (P ₀) | -1,113 | 0,062 | 0.007 | -1,075 | 0,047 | 0.004 |
| | Γραμμική (P ₁) | -0,142 | 0,010 | | -0,146 | 0,008 | |
| | Δευτεροβάθμια (P ₂) | 0,004 | 0,001 | | 0,004 | 0,0001 | |
| | Τριτοβάθμια (P ₃) | -3,880e ⁻⁵ | 0,0001 | | -4.182e ⁻⁵ | 0,0001 | |
| 48 ώρες σε βαμβάκι | Σημείο τομής (P ₀) | -1,221 | 0,067 | 0.008 | -1,090 | 0,057 | 0.006 |
| | Γραμμική (P ₁) | -0,123 | 0,011 | | -0,142 | 0,009 | |
| | Δευτεροβάθμια (P ₂) | 0,003 | 0,0001 | | 0,004 | 0,0001 | |
| | Τριτοβάθμια (P ₃) | -3.013e ⁻⁵ | 0,0001 | | -4.091e ⁻⁵ | 0,0001 | |



Διάγραμμα 2.1.1. Καμπύλη λειτουργικής απόκρισης του *M. pygmaeus* τρεφόμενο σε 2^{ης} προνυμφικής ηλικίας *M. persicae* μετά από 24 ώρες πείνας σε καθαρό φύλλο κατά την 1^η και 2^η ημέρα παρατήρησης.



Διάγραμμα 2.1.2. Καμπύλη λειτουργικής απόκρισης του *M. rugosus* τρεφόμενο σε 2^{ης} προνυμφικής ηλικίας *M. persicae* μετά από 48 ώρες πείνας σε καθαρό φύλλο κατά την 1^η και 2^η ημέρα παρατήρησης.



Διάγραμμα 2.1.3. Καμπύλη λειτουργικής απόκρισης του *M. pygmaeus* τρεφόμενο σε 2^{ης} προνυμφικής ηλικίας *M. persicae* μετά από 48 ώρες πείνας σε νοτισμένο βαμβάκι κατά την 1^η και 2^η ημέρα παρατήρησης.

Πίνακας 2.1.4. Παράμετροι λειτουργικής απόκρισης α) χρόνου χειρισμού [$T_h/1$ ημέρα] και β) ρυθμού επίθεσης [$a/1$ ημέρα] (\pm T.Σ.) του *M. pygmaeus* τρεφόμενο με 2^{ης} προνυμφικής ηλικίας αφίδες *M. persicae* σε διάφορες καταστάσεις πείνας (24 και 48 ώρες σε φύλλο; 48 ώρες σε βαμβάκι) κατά την 1^η και 2^η ημέρα παρατήρησης.

| Κατάσταση πείνας | Παράμετροι | 1 ^η Ημέρα | | | | | 2 ^η Ημέρα | | | | |
|--------------------|------------|----------------------|-------|-------------|----------------|-------|----------------------|-------|-------------|----------------|-------|
| | | Εκτιμ. Όροι | S.E. | 95% C.I. | R ² | P | Εκτιμ. Όροι | S.E. | 95% C.I. | R ² | P |
| 24 ώρες σε φύλλο | T_h | 0.630 | 0.008 | 0.613-0.646 | 0.959 | 0.004 | 0.637 | 0.013 | 0.612-0.663 | 0.909 | 0.009 |
| | a | 0.325 | 0.140 | 0.297-0.353 | | | 0.327 | 0.022 | 0.284-0.371 | | |
| 48 ώρες σε φύλλο | T_h | 0.628 | 0.011 | 0.606-0.649 | 0.935 | 0.007 | 0.615 | 0.009 | 0.598-0.632 | 0.957 | 0.004 |
| | a | 0.310 | 0.017 | 0.277-0.344 | | | 0.313 | 0.014 | 0.286-0.341 | | |
| 48 ώρες σε βαμβάκι | T_h | 0.633 | 0.011 | 0.611-0.655 | 0.935 | 0.007 | 0.624 | 0.009 | 0.606-0.643 | 0.947 | 0.005 |
| | a | 0.314 | 0.018 | 0.279-0.349 | | | 0.331 | 0.016 | 0.298-0.363 | | |

2.1.5. Συζήτηση

Σύμφωνα με τα αποτελέσματά μας, σχεδόν σε όλες τις πειραματικές μεταχειρίσεις ο αριθμός καταναλωθέντων ατόμων λείας από τα θηλυκά άτομα *M. pygmaeus* δεν επηρεάστηκε από την κατάσταση πείνας στην οποία εκτέθηκαν. Ως εκ τούτου, η διάρκεια έκθεσης σε συνθήκες πείνας, η οποία αναλογούσε μέχρι και το ήμισυ της διάρκειας του μέσου χρόνου επιβίωσης των θηλυκών ατόμων χωρίς τροφή δεν επηρέασε σημαντικά την θηρευτική τους ικανότητα. Επιπλέον από τα αποτελέσματά της παρούσας εργασίας επιβεβαιώνεται περαιτέρω ότι η παρουσία ή όχι φύλλου δεν φαίνεται ότι επηρεάζει σημαντικά την κατανάλωση λείας. Πρόσφατα οι Maselou *et al.* (2014), σε πειράματα, σε τρυβλία (φύλλα) και κλωβούς (ολόκληρα φυτά) σε ένα ευρύ φάσμα πυκνοτήτων της λείας, έδειξαν ότι τα ποσοστά κατανάλωσης και ο τύπος λειτουργικής απόκρισης του *M. pygmaeus* δεν επηρεάστηκαν από το είδος του φυτού (μελιτζάνα, πιπεριά) ή τη χωρική πειραματική κλίμακα (φύλλα- φυτά). Μολονότι είναι ευρέως γνωστό ότι η φυτοφαγία αποτελεί σημαντικό παράγοντα επιβίωσης του θηρευτή σε καλλιέργειες όπου η λεία είναι σε πολύ μικρούς πληθυσμούς ή και απύσα (Albajes and Alomar, 1999; Perdakis and Lykouressis, 2000) πιθανές επιπτώσεις της στέρησης της φυτοφαγίας στη θηρευτική ικανότητά του δεν έχουν μελετηθεί. Οι Lykouressis *et al.* (2014) αναφέρουν ότι σε φύλλα από διαφορετικά φυτά- ξενιστές άλλα περισσότερο και άλλα λιγότερο κατάλληλα για την ανάπτυξή του, δεν βρέθηκε να διαφοροποιείται η θηρευτική ικανότητα του αρπακτικού.

Γενικά, τα αρπακτικά Heteroptera, έχει βρεθεί ότι μπορούν να επιβιώσουν για διαστήματα χρόνου χωρίς την παρουσία λείας. Θηλυκά άτομα του *D. hesperus* που παρέμειναν χωρίς την παρουσία λείας για χρονικό διάστημα από 1 έως 7 ημέρες παρουσίασαν αύξηση στην κατανάλωση λείας μετέπειτα ανάλογη με το διάστημα που παρέμειναν χωρίς λεία (Gillespie *et al.* 2012). Η παραπάνω αντίδραση ήταν άμεσα εξαρτώμενη από το είδος του φυτού. Παρόμοια αποτελέσματα αύξησης της κατανάλωσης μετά από πείνα έχουν παρατηρηθεί και σε άλλα είδη αρπακτικών εντόμων. Συγκεκριμένα προνύμφες του αρπακτικού *P. cupreus* κατανάλωσαν σχεδόν διπλάσια

ποσότητα λείας μετά από 1 ημέρα πείνας συγκρινόμενη με αυτή όταν δεν είχαν πεινάσει (Lovei et al., 1995). Επίσης, νύμφες του *P. maculiventris* οι οποίες είχαν αφεθεί να πεινάσουν για 9 ώρες κατανάλωσαν μεγαλύτερη ποσότητα λείας από ότι μη πεινασμένες (Torres et al., 2002). Στην παρούσα εργασία η κατανάλωση αφίδων δεν αυξήθηκε σε αρπακτικά άτομα μετά από έκθεση σε συνθήκες πείνας. Ωστόσο, αν και το φυτό πιπεριάς δεν είναι το πλέον κατάλληλο για την ανάπτυξη του *M. pygmaeus* (Perdikis and Lykouressis, 2000) φαίνεται πως στην προκειμένη περίπτωση η λήψη κάποιων θρεπτικών από το φυτό ή /και νερού ήταν αρκετή για να μην επηρεαστεί η συνολική αρπακτική συμπεριφορά του.

Τα ενήλικα θηλυκά άτομα *M. pygmaeus* εκδήλωσαν λειτουργική απόκριση Τύπου II σε όλες τις μεταχειρίσεις πείνας, υποστηρίζοντας τα αποτελέσματα προηγούμενων μελετών σε άτομα του ίδιου είδους 5ης νυμφικής ηλικίας σε φυτά μελιτζάνας (Fantinou et al. 2008). Παρόμοια αποτελέσματα έχουν καταγραφεί από τους Foglar et al. (1990) και Lampropoulos et al. (2013). Ωστόσο, ορισμένες μελέτες αναφέρουν ότι το αρπακτικό αυτό εκδηλώνει Τύπου III λειτουργική απόκριση όταν του προσφέρεται ως λεία 1^{ης} ηλικίας νύμφες ή ωά *T. variorariorum* (Enkegaard et al., 2001; Hamdan, 2006). Οι διαφορές αυτές πιθανόν να προκύπτουν καταρχάς από το γεγονός ότι και στις δυο προηγούμενες εργασίες τα έντομα προέρχονταν από τεχνητές εκτροφές εταιρειών. Αυτό θα μπορούσε να έχει επηρεάσει τη θηρευτική αποτελεσματικότητά τους σε σχέση με τα αρπακτικά που χρησιμοποιήθηκαν στην παρούσα εργασία, δεδομένου ότι τα τελευταία είχαν συλλεχθεί από φυσικό πληθυσμό στην περιοχή της Βοιωτίας και είχαν εκτραφεί για 5 γενεές στο θερμοκήπιο. Επίσης στις προαναφερθείσες εργασίες χρησιμοποιήθηκαν διαφορετικά φυτά ξενιστές, όπως φασόλια και καπνός, και τα φύλλα τους πιθανά προσέφεραν περισσότερα καταφύγια και ευκαιρίες επομένως διαφυγής στη λεία (Hildrew and Townsend, 1977). Επίσης, στο διαφορετικό μέγεθος επίσης της λείας μπορεί να αποδοθούν αυτές οι διαφορές.

Το γεγονός ότι ο τύπος απόκρισης παρέμεινε αμετάβλητος ανεξάρτητα από το επίπεδο πείνας, καταδεικνύει περαιτέρω ότι η θηρευτική απόκριση του αρπακτικού δεν καθορίζεται από το επίπεδο πείνας και ως συνέπεια, το παμφάγο αυτό είδος μπορεί να θεωρηθεί ότι είναι καλά προσαρμοσμένο ώστε να μπορεί να ανταπεξέρχεται πιθανές δυσμενείς συνθήκες όπως η στέρηση της λείας. Με βάση τα αποτελέσματα, το αρπακτικό φαίνεται ότι μπορεί να αντιμετωπίσει την πίεση της μη διαθεσιμότητας λείας μέσω της πιθανής αξιοποίησης ενεργειακών αποθεμάτων για τις χρονικές τουλάχιστον περιόδους που δοκιμάστηκαν. Αυτή η συμπεριφορά της μη μειωμένης κατανάλωσης λείας και της αποτελεσματικότητας του αρπακτικού πάντως αποτελεί ένα βραχυπρόθεσμο αποτέλεσμα (short term effect) της επίδρασης της πείνας στη συμπεριφορά του και ενδεχομένως μακροπρόθεσμα η στέρηση λείας να επηρεάζει τη διαχείριση των ενεργειακών του αποθεμάτων (αποθήκευση και κατανάλωση) ή και φυσιολογικά χαρακτηριστικά του π.χ., την αναπαραγωγή ή την πληθυσμιακή αύξηση (long term effects). Ωστόσο, απαιτούνται περαιτέρω μελέτες με έκθεση του αρπακτικού σε εντονότερες περιόδους πείνας για τη συγκέντρωση επιπλέον αποτελεσμάτων, τα οποία θα μπορούσαν να βοηθήσουν περισσότερο στην κατανόηση των συμπεριφορών αυτών.

Αν και τόσο ο τύπος λειτουργικής απόκρισης όσο και η κατανάλωση δεν διαφοροποιήθηκαν μεταξύ των διαφόρων επιπέδων πείνας θα πρέπει να σημειωθεί ότι, όταν το αρπακτικό εκτέθηκε σε πείνα στερούμενο τόσο της ζωικής λείας όσο και φυτικού ιστού για 48 ώρες, καταγράφηκε μεγαλύτερη κατανάλωση ατόμων λείας σε σχέση με τις άλλες συνθήκες πείνας στην πυκνότητα των 20 ατόμων λείας. Φαίνεται επομένως, ότι η διαθεσιμότητα λείας (πυκνότητα) μπορεί να αλληλοεπιδρά με το επίπεδο πείνας στην κατανάλωση λείας από το αρπακτικό. Μελέτες έχουν δείξει ότι, ο χρόνος χειρισμού (συμπεριλαμβανομένου και του χρόνου αναζήτησης) και η διαδικασία αφομοίωσης της τροφής από το αρπακτικό επηρεάζουν το χρόνο σύλληψης της λείας (Paranikolaou et al., 2014). Ένας μεγάλος χρόνος χειρισμού επιτρέπει στα άτομα της λείας να διαφεύγουν πριν το αρπακτικό είναι έτοιμο να επιτεθεί και πάλι σε ένα νέο θήραμα. Επίσης η πιθανότητα ένα αρπακτικό να αναζητήσει ένα νέο θήραμα εξαρτάται από την πέψη του, η οποία όπως

έχει αναφερθεί καθορίζει το επίπεδο πείνας (Jeschke *et al.*, 2002). Είναι πιθανό όλοι αυτοί οι παράγοντες να επιδρούν διαφορετικά σε διαφορετικές πυκνότητες λείας και πιο συγκεκριμένα ο χρόνος χειρισμού (συμπεριλαμβανομένου και του χρόνου αναζήτησης) να περιορίζει την κατανάλωση λείας στις χαμηλές πυκνότητες, ενώ η διαδικασία πέψης να περιορίζει την κατανάλωση τροφής στις υψηλές πυκνότητες λείας. Ενδεχομένως, σε μια ενδιάμεση πυκνότητα λείας, όπως αυτή των 20 ατόμων αφίδας, και μετά από ένα έντονο επίπεδο πείνας, όπως 48 ώρες πρόσβαση μόνο σε νερό, κάθε ένα από αυτά τα χαρακτηριστικά ή και τα δυο να επηρεάστηκαν αρνητικά και τελικά για αυτό να καταγράφηκε σημαντική επίδραση στην κατανάλωση λείας. Τα αποτελέσματα αυτά εισηγούνται ότι η διερεύνηση της αλληλεπίδρασης των οικολογικών παραμέτρων, όπως του χρόνου χειρισμού και αφομοίωσης της τροφής, και της σχέσης τους με το ρυθμό κατανάλωσης λείας από ένα αρπακτικό αποτελούν ουσιαστικές πληροφορίες για την αξιολόγηση των συμπεριφορών τους π.χ. όπως η κατανάλωση τους σε διάφορες πυκνότητες θηράματος (Jeschke *et al.*, 2002; Papanikolaou *et al.*, 2014). Ωστόσο θεωρείται απαραίτητη μια πιο αναλυτική προσέγγιση του φαινομένου με πειραματισμό σε μικρότερα χρονικά διαστήματα πείνας του αρπακτικού, ώστε να αποσαφηνισθούν επακριβώς οι επιπτώσεις της πείνας στις χαμηλές και ενδιάμεσες πυκνότητες πείνας.

Συμπερασματικά, η θήρευση και λειτουργική απόκριση του *M. rygmaeus* παρέμειναν ανεπηρέαστα από το επίπεδο πείνας του. Επομένως, σύμφωνα με τα αποτελέσματά μας το αρπακτικό *M. rygmaeus* μπορεί να αντιμετωπίσει αποτελεσματικά τις αρνητικές επιπτώσεις της πείνας τουλάχιστον για τις υπό μελέτη χρονικές περιόδους. Ωστόσο, τα άτομα που εκτέθηκαν σε μεγαλύτερες καταστάσεις πείνας, στις ενδιάμεσες πυκνότητες λείας κατανάλωσαν σημαντικά μικρότερο αριθμό λείας, υποδεικνύοντας ότι το επίπεδο πείνας μπορεί να επηρεάσει το χειρισμό και/ή την πέψη του αρπακτικού σε σχέση με την πυκνότητα λείας. Τα αποτελέσματα αυτά υποδεικνύουν τη ικανότητα του αρπακτικού να επιβιώνει και να ανταπεξέρχεται σε καταστάσεις πείνας διατηρώντας την θηρευτική αποτελεσματικότητά του. Παράλληλα συμβάλουν στην καλύτερη κατανόηση των περίπλοκων επιπτώσεων του παράγοντα πείνα στη λειτουργική απόκριση των θηρευτών.

2.1.6. Βιβλιογραφία

- Akre, B.J., Johnson, D.M. 1979. Switching and sigmoid functional response curves by damselfly naiads with alternative prey available. *J. Anim. Ecol.*, 48, 703-720.
- Albajes, R., Alomar, O. 1999. Current and potential use of polyphagous predators. In: *Integrated Pest Disease Management in Greenhouse Crops* (Albajes R., Gullino M.L., Van Lenteren J.C., Elad Y. (Eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 265-275.
- Bailey, P.C.E. 1986. The effect of predation risk on the predatory behaviour of a sit-and-wait predator, *Ranatra dispar* (Heteroptera). *J. Ethology* 4, 17-25.
- Behmer, S.T., 2009. Insect herbivore nutrient regulation. *Annu. Rev. Entom.* 54, 165-187.
- Bell, W. J. 1990. Searching behavior patterns in insects. *Annu. Rev. Entomo.* 35, 447-467.
- Carter, M.C., Dixon, A.G. F. 1982. Habitat quality and the foraging behaviour of coccinellid larvae. *J. Anim. Ecol.* 51, 865-878.
- Claver, M.A., Ambrose, D.P. 2003. Suppression of *Helicoverpa armigera* (Hübner), *Nezara viridula* (L.) and *Riptortus clavatus* Thunberg infesting pigeonpea by the reduviid predator *Rhynocoris fuscipes* (Fabricius) in field cages. *Entomologia Croatica* 7, p. 85-88.
- Cloarec, A., 1991. Predatory versatility in the water bug, *Diplonychus indigus*. *Behav. Process.* 23, 231-242.
- Coll, M., Guershon, M. 2002. Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plant and prey diets. *Annu. Rev. Ent.* 47, 267-297.
- Enkegaard, A., Brødsgaard, H.F., Hansen, D.L. 2001. *Macrolophus caliginosus*: Functional response to whiteflies and preference and switching capacity between whiteflies and spider mites. *Entomol. Exp. Appl.* 101,81-88.

- Eubanks, M.D., Styrsky, J.D. 2005. Effects of plant feeding on the performance of omnivorous “predators”. In: *Plant Provided Foods for Carnivorous Insects* (WACKERS F.L., van RIJN P.C.J., BRUIN J. Eds.),. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 148–177.
- Fantinou, A.A., Perdikis, D.Ch., Maselou, D.A., Lambropoulos, P.D. 2008. Prey killing without consumption: does *Macrolophus pygmaeus* show adaptive foraging behaviour? *Biol. Con.* 47,187–193.
- Ferran, A., Ettifouri, M., Clement, P., Bell, W. J. 1994. Sources of variability in the transition from extensive to intensive search in coccinellid predators (Col.: Coccinellidae). *J. Ins. Beh.*, 7, 633–647.
- Foglar, H., Malausa, J., Wajnberg, E. 1990. The functional response and preference of *Macrolophus caliginosus* (Hemiptera: Miridae) for two of its prey: *Myzus persicae* and *Tetranychus urticae*. *Entomophaga*, 35, 465–474.
- Gillespie, D., Vanlaerhoven, S.L., McGregor, R., Chan, S., Roitberg, B.D. 2012. Plant feeding in an omnivorous mirid, *Dicyphus hesperus*: why plant context matters. *Psyche*, 1–12.
- Griffiths, D., 1982. Tests of alternative models of prey consumption by predators, using antlion larvae. *J. Anim.Ecol.* 51, 363-373.
- Hamdan, A.J.S. 2006. Functional and numerical responses of the predatory bug, *Macrolophus caliginosus* Wagner fed on different densities of eggs of the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood). *J. Biol. Res.*, 6, 147-154.
- Henaut, Y., Alauzet, C., Lambin, M. 2002. Effects of starvation on the search path characteristics of *Orius majusculus* (Reuter) (Heteroptera: Anthocoridae). *J. Appl. Ent.*, 126, 501–503.
- Hengeveld, G.M., van Langevelde, F., Groen, T.A., de Knegt, H.J., 2009. Optimal Foraging for Multiple Resources in Several Food Species. *Am. Nat.* 174, 102-110.

- Hildrew, A.G., Townsend, C.R. 1977. The influence of substrate on the functional response of *Plectrocnemia conspersa* (Curtis) larvae (Trichoptera:Polycentropodidae). *Oecologia* 31, 21–26.
- Holling, C.S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Ent.* 91, 385-398.
- Holling, C.S. 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 48, 86.
- Holling, C.S., Dunbrack, R.L., Dill, L.M. 1976. Predator size and prey size: presumed relationship in the mandid *Hierodula coarctata* Saussure. *Canadian Journal of Zoology* 54, 1760-1764.
- Jeschke, J.M., Kopp, M., Tollrian, R. 2002. Predator functional responses: discriminating between handling and digesting prey. *Ecol. Mon.*, 72, 95-112.
- Jeschke, J.M., Tollrian, R., 2005. Predicting herbivore feeding times. *Ethology* 111, 187-206.
- Johnson, D.M., Akre, B.G., Crowley, P.H., 1975. Modeling arthropod predation – wasteful killing by damselfly naiads. *Ecology* 56, 1081-1093.
- Juliano, S.A. 1993. Nonlinear curve fitting: predation and functional response curve. *In: Design and Analysis of Ecological Experiments* (CHEINER S.M., GURVEN J. Eds.), Springer, New York, pp. 159–182.
- Lampropoulos, P.D., Perdikis, D.Ch., Fantinou, A.A. 2013. Are multiple predator effects directed by prey availability? *Basic Appl. Ecol.* 14, 605-613.
- Lamine, K., Lambin, M., Alauzet, C. 2005. Effect of starvation on the searching path of the predatory bug. *Deraeocoris lutescens*. *BioControl*, 50, 717–727.
- Livdahl, T.P., Stiven, A.E. 1983. Statistical difficulties in the analysis of predator functional response data. *Can. Entomol.* 115, 1365–1370.

- Lovei, G.L., Monostori, E., Ando, I. 1985. Digestion rate in relation to starvation in the larva of a carabid predator, *Poecilus cupreus*. *Entom. Exp. Appl.* 37, 123–127.
- Lykouressis, D.P., Perdikis, D.Ch., Charalampous, P. 2014. Plant food effects on prey consumption by the omnivorous predator *Macrolophus pygmaeus* *Phytoparasitica* 42 (3), 303-309.
- Maselou, D.A., Perdikis, D.Ch., Sabelis, M.W., Fantinou, A.A. 2014. Use of plant resources by an omnivorous predator and the consequences for effective predation. *Biol. Control* 79, 92–100.
- Mc Ardle, B.H., Lawton, J.H. 1979. Effects of prey and predator instar on the predation of *Daphnia* by *Notonecta*. *Ecol. Entomol.* 4, 267-275.
- Mills, N.H. 1982. Satiation and the functional response: A test of a new model. *Ecol. Entomol.* 7, 161-166.
- Mols, P.J.M. 1983. Simulation of the motivation and egg production of the carabid beetle *Pterostichus coerulescens* L., pp. 35-43. In P. Brandmayer, P. J. den Boer & F. Weber [eds.], *The synthesis of field and laboratory experiments, Report of the Fourth Meeting of European Carabidologists, 24-26 September 1981*. Pudoc, Wageningen, The Netherlands.
- Nachappa, P., Margolies, D.C., Nechols, J.R. 2006. Resource-dependent giving-up time of the predatory mite, *Phytoseiulus persimilis*. *J. Insect Beh.*, 19, 741-752.
- Nagamura, K. 1974. A model of functional response of a predator to prey-density involving the hunger effects. *Oecologia (Berlin)*, 16, 265-278.
- Nagata, S., Morooka, N., Asaoka, K., Nagasawa, H., 2011. Identification of a novel hemolymph peptide that modulates silkworm feeding motivation. *Journal of Biol. Chem.* 286, 7161-7170.

- Papanikolaou, N.E., Milonas, P.G., Demiris, N., Papachristos, D.P., Matsinos, Y.G., 2014. Digestion Limits the Functional Response of an Aphidophagous Coccinellid (Coleoptera: Coccinellidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 107, 468-474.
- Pastorok, R.A., 1981. Prey vulnerability and size selection by *Chaoborus* larvae. *Ecology*, 62: 1311-1324.
- Perdikis, D., Lykouressis, D., 2000. Effects of various items, host plants and temperatures on the development and survival of *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae). *Biol. Control*, 17, 55–60.
- Perdikis, D., Lykouressis, D. 2004. *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae) population parameters and biological characteristics when feeding on eggplant and tomato without prey. *J. Econ. Entomol.* 97, 1291–1298.
- Perdikis, D., Fantinou, A., Lykouressis, D. 2011. Enhancing pest control in annual crops by conservation of predatory Heteroptera. In: *Heteropteran Predators and Their Role in Biological Control in Agroecosystems* (Perdikis D., & Alomar O., Guest Eds.) *Biol. Control*, 59, 13-21.
- Riechert, S. E., and Luczak, J. 1982. Spider foraging: behavioral responses to prey. In: *Spider Communication: Mechanisms and Ecological Significance* (Ed. by P. N. Witt & J. S. Rovner), Princeton New Jersey: Princeton University Press. pp. 353-385.
- Rogers, D.J. 1972. Random search and insect population models. *J. Anim. Ecol.* 41, 369–383.
- Royama, T. 1971. A comparative study of models for predation and parasitism. *Researches on Population Ecology Supplement* 1, 1–91.
- Sabelis, M.W. 1990. How to analyze prey preference when prey density varies? A new method to discriminate between the effects of gut fullness and prey type composition. *Oecologia* 82, 289-298.

- Sanchez, J.A., Gillespi, D.R., McGregor, R.R. 2004. Plant preference in relation to life history traits in the zoophytophagous predator *Dicyphus hesperus*. Entomol. Exp. Appl. 112, 7–19.
- SAS Institute., 2012. -JMP Version 10.0.0., SAS Institute Inc.
- Simpson, S.J., Sibly, R.M., Lee, K.P., Behmer, S.T., Raubenheimer, D., 2004. Optimal foraging when regulating intake of multiple nutrients. Anim. Behav. 68, 1299-1311.
- Skorupa, D.A., Dervisevendic, A., Zwiener, J., Pletcher, S.D., 2008. Dietary composition specifies consumption, obesity, and lifespan in *Drosophila melanogaster*. Aging Cell 7, 478-490.
- Smith, G.P., 1998. Pregastric and gastric satiety, in: Smith, G.P. (ed.), Satiating: from gut to brain. University press, Oxford , pp. 10-39.
- SPSS v. 19.0.0., 2010.- SPSS Inc., Chicago.
- Streams, F.A., 1982. Diel foraging and reproductive periodicity in *Notonecta undulata* Say (Heteroptera). Aquat. Insects, 4, 111-119.
- Streams, F.A., 1994. Effect of prey size on attack components of the functional response by *Notonecta undulata*. Oecologia, 98, 57-63.
- Strubbe, J.H., Woods, S.C., 2004. The timing of meals. Psychological Review 111, 128-141.
- Thompson D. J., 1975. -Towards a predator-prey model incorporating age structure: the effects of predator and prey size on the predation of *Daphnia magna* by *Ischura elegans*. J. Anim. Ecol., 44, 907-916.
- Torres, J.B., Evangelista, Jr.W.S., Barras, R., Guedes, R.N.C. 2002. Dispersal of *Podisus nigrispinus* (Het., Pentatomidae) nymphs preyino on tomato leafminer: Effect of predator release time, density and satiation level. J. Appl. Entomol. 126, 326-332.

- Trexler, J.C., McCulloch, C.E., Travis, J. 1988. How can the functional response best be determined? *Oecologia* 76, 206-214.
- Turnbull, A..L. 1962. Quantitative studies of the food of *Linyphia triangularis* (Clerck) (araneae, 243 linyphiidae) . *Canadian entomol.* 94,1233-1249.
- van Gils, J.A., Schenk, I.W., Bos, O., Piersma, T. 2003. Incompletely informed shorebirds that face a digestive constraint maximize net energy gain when exploiting patches. *Amer. Natur.* 161, 777-793.
- Wallin, H., Ekbom, B. 1994. Influence of hunger level and prey densities on movement patterns in three species of *Pterostichus* beetles (Coleoptera: Carabidae). *Environ. Entomol.* 23(5), 1171-1181.
- Whelan, C.J., Brown, J.S., 2005. Optimal foraging and gut constraints: reconciling two schools of thought. *Oikos* 110, 481-496.



**2.2. Κεφάλαιο 2. Κατανάλωση φυτικών πόρων από το αρπακτικό Μακρολοφίης
ρυγίσιος και συνέπειες στη θηρευτική αποτελεσματικότητά του.**

2.2. Κεφάλαιο 2

Κατανάλωση φυτικών πόρων από το αρπακτικό *Macrolophus pygmaeus* και συνέπειες στη θηρευτική αποτελεσματικότητά του.

2.2.1. Περίληψη

Η κατανάλωση φυτικών πόρων ενισχύει την επιβίωση και εγκατάσταση των παμφάγων αρπακτικών στις καλλιέργειες, αλλά μπορεί να επηρεάσει δυσμενώς τα ποσοστά θήρευσης και επομένως τη δυναμικότητα τους για βιολογικό έλεγχο των εχθρών στόχων. Ωστόσο, δεν έχει διερευνηθεί πώς η θήρευση επηρεάζεται από την θρεπτική ποιότητα των φυτικών πόρων σε διάφορες πυκνότητες της λείας τους. Το αρπακτικό *Macrolophus pygmaeus* χρησιμοποιείται σε μαζικές εξαπολύσεις σε διάφορες θερμοκηπιακές καλλιέργειες. Πειράματα έχουν αποδείξει την ικανότητά του να τρέφεται και από φυτικούς πόρους. Η μελιτζάνα θεωρείται το πλέον κατάλληλο φυτό για την επιβίωση και αναπαραγωγή του στην απουσία λείας, ενώ η πιπεριά θεωρείται ως λιγότερο κατάλληλο για την ανάπτυξη του αρπακτικού απουσία λείας. Στη μελέτη αυτή διερευνήθηκε η επίδραση του άνθους ή μόνο της γύρης μελιτζάνας ή πιπεριάς στην κατανάλωση της αφίδας *Myzus persicae* από το αρπακτικό. Πειράματα, σε τρυβλία (φύλλα) και κλωβούς (ολόκληρα φυτά) σε ένα ευρύ φάσμα πυκνοτήτων της λείας, έδειξαν ότι τα ποσοστά κατανάλωσης και ο τύπος λειτουργικής απόκρισης του *M. pygmaeus* δεν επηρεάστηκαν από το είδος του φυτού (μελιτζάνα, πιπεριά) ή τη χωρική πειραματική κλίμακα (φύλλα- φυτά). Ωστόσο, η παρουσία γύρης ή άνθους μελιτζάνας και λιγότερο πιπεριάς μείωσε το ανώτερο επίπεδο της καμπύλης λειτουργικής απόκρισης και αύξησε το χρόνο χειρισμού ανά θήραμα του αρπακτικού. Το είδος του φυτού και η πυκνότητα της λείας αλληλεπίδρασε στο βαθμό αντικατάστασης ζωικής λείας από την παρουσία φυτικών πηγών (γύρη ή ολόκληρο άνθος). Φαίνεται ότι υφίσταται ένα σταθερό ποσοστό αντικατάστασης της ζωικής λείας στις ενδιάμεσες και υψηλές πυκνότητές της στην μελιτζάνα από τις φυτικές πηγές, αλλά μόνο στις ενδιάμεσες πυκνότητες θηράματος στο φυτό της πιπεριάς. Τα αποτελέσματα αυτά καταδεικνύουν τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ φυτικών πόρων και διαθεσιμότητας λείας σε δίαιτες των παμφάγων αρπακτικών

και μπορεί να αξιοποιηθούν για την καλύτερη αποτελεσματικότητά των αρπακτικών στην καταπολέμηση των εχθρών.

2.2.2. Εισαγωγή

Είναι πλέον διαμορφωμένη η άποψη ότι οι σχέσεις των ειδών δεν καθορίζονται μόνο με βάση τους «κλασικούς» ρόλους των «αρπακτικών», «θηραμάτων», «ανταγωνιστών», «φυτοφάγων» και «σαρκοφάγων» (Polis *et al.* 1989; Polis and Strong 1996). Οι οργανισμοί είναι ικανοί να συμμετέχουν σε πιο πολύπλοκες αλληλεπιδράσεις από τις προαναφερόμενες, με πολλά παραδείγματα -όπως αυτά της κατανάλωσης τροφής από διάφορα επίπεδα ή του κανιβαλισμού- (Polis *et al.*, 1989), όπου τα είδη διαδραματίζουν πολλαπλούς «κλασικούς ρόλους» και όπου η καθαρή επίδραση του ενός είδους σε κάποιο άλλο είδος δεν είναι καθαρά μονοδιάστατη, αλλά καθορίζεται από το αποτέλεσμα της ισορροπίας των άμεσων και έμμεσων αλληλεπιδράσεων μεταξύ των ειδών.

Ως παμφάγα αρπακτικά όπως αναφέρθηκε (Μέρος Πρώτο, 1.1.5.) ορίζονται οι οργανισμοί εκείνοι οι οποίοι, κατά τη διάρκεια της ζωής τους χρησιμοποιούν περισσότερα από ένα τροφικά επίπεδα, τρέφονται δηλαδή εκτός από διάφορα είδη λείας και από φυτικούς πόρους με αποτέλεσμα να διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο στα τροφικά δίκτυα (Coll and Guershon, 2002; Denno and Fagan, 2003; Eubanks and Styrsky, 2005; Frank *et al.*, 2011). Οι καταναλωτές αυτοί τρέφονται με διάφορα είδη τροφής, τα οποία προμηθεύονται από πολλαπλά τροφικά επίπεδα, και συμβάλλουν στην πολυπλοκότητα των αλληλεπιδράσεων μεταξύ των ειδών και έτσι, μπορούν να συνεισφέρουν στη σταθερότητα του τροφικού πλέγματος, σε σχέση με τους καταναλωτές εκείνους που τρέφονται αποκλειστικά από ένα τροφικό επίπεδο (Frank *et al.*, 2011). Η σημασία της φυτοφαγίας και κατ' επέκταση της διατροφής των αρπακτικών από διάφορα επίπεδα για την κατανόηση των οικολογικών συστημάτων αναγνωρίζεται πλέον όλο και περισσότερο (Holt, 1977, 1983; Holt and Lawton, 1994; Polis and Strong, 1996; Bonsall and Hassell, 1997;

Eubanks and Styrsky, 2005; Vandermeer 2006; Torres and Boyd 2009). Ιδιαίτερα η πολυπλοκότητα σε ένα τροφικό σύστημα, που μπορεί να προκύψει από αυτή καθαυτή τη φυτοφαγική συμπεριφορά αλλά και τη πιθανά παράλληλη ικανότητα διατροφής από διαφορετικά τροφικά επίπεδα (omnivory) των οργανισμών που μετέχουν, έχει αρκετά διερευνηθεί στους θηρευτές αρθροπόδων (Janssen *et al.*, 1998; Eubanks and Denno, 2000; Gillespie and McGregor, 2000; Rosenheim, 2001; Snyder and Wise, 2001; Agrawal, 2003; Coll 2009).

Αρκετοί παμφάγοι οργανισμοί έχουν χρησιμοποιηθεί ευρέως στη βιολογική καταπολέμηση επιβλαβών εντόμων με αρκετά υψηλό ποσοστό επιτυχίας (Alomar and Wiedenmann, 1996; Hodek and Honek, 1996; McMurtry and Croft, 1997; Dixon, 2000; Coll and Guershon, 2002; van Rijn *et al.*, 2002; Ågren *et al.*, 2012; Janssen and Sabelis, 2015). Βασική προϋπόθεση για την αποτελεσματική εφαρμογή τους είναι η γνώση της βιοοικολογίας τους, των τροφικών σχέσεών τους με τα άλλα είδη αλλά και της ενδεχόμενης διατροφής τους από εναλλακτικές πηγές τροφής που είναι διαθέσιμες στο τροφικό δίκτυο (Eubanks and Styrsky, 2005; Coll 2009; Calvo *et al.*, 2015).

Τα παμφάγα αρπακτικά επιλέγουν πιο συχνά να τρέφονται σε διάφορα τροφικά επίπεδα, προκειμένου να ικανοποιήσουν στο βέλτιστο βαθμό τις ενεργειακές και θρεπτικές απαιτήσεις τους (McMurtry and Rodriguez, 1987; Polis *et al.*, 1989; Bjorndal, 1991; Agrawal and Klein, 2000; Deno and Fagan 2003; Mayntz *et al.*, 2005; Raubenheimer *et al.*, 2009). Έχει αποδειχθεί ότι, η διατροφή η οποία βασίζεται και στους φυτικούς πόρους μπορεί να υποστηρίξει επαρκώς την ανάπτυξη (Vacante *et al.*, 1997; Perdikis and Lykouressis, 2000, Wilder *et al.*, 2011), το χρόνο επιβίωσης (Lingren and Lukefahr, 1977; Lee and Heimpel, 2008; Robinson *et al.* 2008) και την αναπαραγωγή (Fouly *et al.*, 1995; Nomikou *et al.*, 2002; Perdikis and Lykouressis, 2002; Lee and Heimpel, 2008; Lundgren and Seagraves, 2011) των παμφάγων αρπακτικών αλλά επίσης, να επηρεάσει τη διασπορά και κατανομή τους (Eubanks and Denno, 1999; Wanner *et al.*, 2006). Επιπλέον, έχει παρατηρηθεί ότι, τα αρπακτικά αυτά λόγω της δυνατότητάς τους να λειτουργούν ως παμφάγα μπορούν να επιβιώσουν και να διατηρούν τους πληθυσμούς τους σε περιόδους απουσίας λείας, τρεφόμενα αποκλειστικά από φυτικούς πόρους ως εναλλακτική πηγή τροφής, και

ενισχύοντας με τον τρόπο αυτό την αποτελεσματικότητά τους στον έλεγχο των επιζήμιων εχθρών των φυτών (Eubanks and Styrsky, 2005; Perdikis *et al.*, 2011; Agren *et al.*, 2012). Οι Jacometti *et al.* (2010) έδειξαν ότι ανεξάρτητα από τις χαμηλές πυκνότητες λείας της αφίδας *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Hemiptera, Aphididae), ο πληθυσμός του παμφάγου αρπακτικού *Micromus tasmaniae* Walker (Neuroptera, Hemerobiidae) αυξήθηκε στην παρουσία της ταξιανθίας του *Fagopyrum esculentum* Moench (Polygonaceae), ενώ των αφίδων μειώνονταν. Μια ανάλογα θετική αλληλεπίδραση μεταξύ εναλλακτικής πηγής τροφής (άνθος) και πληθυσμού παμφάγου αρπακτικού, όταν η προσφερόμενη λεία ήταν σε χαμηλή πυκνότητα, έχει αναφερθεί και από τους Pimm and Lawton (1978) και επίσης τους Eubanks and Denno (1999).

Γενικότερα τα παμφάγα αρπακτικά και η δυνατότητά τους να εναλλάσσουν τη διατροφική τους συμπεριφορά μεταξύ λείας και φυτού μπορεί επηρεάσει σημαντικά τη δυναμική των πληθυσμών τους (Agrawal *et al.*, 1999; Agrawal and Klein, 2000; Diehl and Feisel, 2000; Eubanks and Denno, 2000; Finke and Denno, 2002, 2005; Bruno and O'Connor, 2005; Lundgren, 2009). Η φυτοφαγία των αρπακτικών μπορεί να έχει, σε επίπεδο ατόμου, βραχυπρόθεσμες συνέπειες εξαιτίας των αλλαγών που μπορεί να προκύψουν από τη μείωση ή αύξηση της κατανάλωσης λείας ανά ημέρα ή, και μακροπρόθεσμες σε επίπεδο πληθυσμού, οι οποίες οφείλονται σε αλλαγές που προκύπτουν από την επίδραση των εναλλακτικών πηγών τροφής στην αναπαραγωγή και γενικά στην αριθμητική απόκριση τους (Eubanks, 2005; Eubanks and Styrsky, 2005; Robinson *et al.* 2008). Οι Leman and Messelink (2015) σε πειράματα εργαστηρίου παρατήρησαν ότι η κατανάλωση του *Amblyseius swirskii* (Athias-Henriot) (Acari: Phytoseiidae) ήταν μειωμένη σε άτομα του *Frankliniella occidentalis* στην παρουσία γύρης. Ωστόσο η παράλληλη παρουσία γύρης ή ωών του λεπιδοπτερού *E. kuehniella* σε καλλιέργεια χρυσανθέμου, ευνόησε τον έλεγχο των θριπών λόγω της έντονης αριθμητικής απόκρισης των θηρευτών εξαιτίας της παρεχόμενης συμπληρωματικής τροφής. Επίσης οι Lee *et al.* (2006) αναφέρουν ότι ο κορεσμός του θηρευτή που προκύπτει ως αποτέλεσμα της διατροφής από νέκταρ ή γύρη μπορεί να περιορίσει την αρπακτικότητα ενός παμφάγου.

Εναλλακτικοί φυτικοί πόροι που είναι απαραίτητοι για την ολοκλήρωση του βιολογικού κύκλου ενός αρπακτικού χαρακτηρίζονται ως «συμπληρωματικές» (complementary) πηγές της λείας και μπορεί να απαιτούνται ταυτόχρονα με τη λεία σε όλα ή σε κάποιο από τα στάδια ανάπτυξης του παμφάγου. Από την άλλη μεριά, φυτικοί πόροι που μπορεί να καταναλώνονται ταυτόχρονα με τη λεία όμως δεν είναι απαραίτητοι, αλλά είναι ισότιμοι θρεπτικά με τη λεία θεωρούνται «διατροφικά υποκατάστατα» (supplementary) και υποκαθιστούν κατ' επιλογή τη ζωική πηγή τροφής (Sabelis and Van Rijn, 2005). Για παράδειγμα, τόσο η γύρη όσο και το νέκταρ αποτελούν συμπληρωματικούς πόρους της διατροφής διαφόρων ειδών Syrphidae (hoverflies) που είναι αφιδοφάγα κατά την προνυμφική περίοδο, τρέφονται ωστόσο με αυτούς τους φυτικούς πόρους (γύρη ή νέκταρ) ως ακμαία. Το νέκταρ είναι επίσης σημαντικό για την ανάπτυξη πολλών ειδών παρασιτοειδών υμενοπτέρων και η χρήση επιλεγμένων φυτών (παγίδων) σε άνθηση ή η παροχή ανθικών πόρων αποτελεί σύγχρονη πλέον πρακτική στη διαχείριση των βιολογικών ελέγχων (Landis *et al.*, 2000; Begum *et al.*, 2006). Παράλληλα αρκετά είδη πολυφάγων αρπακτικών χρησιμοποιούν φυτικούς πόρους σε περιόδους κατά τις οποίες η λεία τους δεν είναι διαθέσιμη ή είναι χαμηλής θρεπτικής αξίας (Eubanks and Denno, 1999; Gillespie *et al.*, 2012).

Έχει παρατηρηθεί ότι όταν οι διαθέσιμοι φυτικοί πόροι είναι υψηλής διατροφικής αξίας (γύρη), τα παμφάγα αρπακτικά στρέφονται προς τη φυτοφαγία (Wei and Walde, 1997; van Rijn, 2002; Janssen *et al.*, 2003; Badii *et al.*, 2004; Spellman *et al.*, 2006; Robinson *et al.*, 2008). Αντίθετα, μια χαμηλής διατροφικής αξίας τροφή από το φυτό έχει ως συνέπεια την αύξηση της θήρευσης (Agrawal *et al.*, 1999; Eubanks and Denno, 2000; Coll, 2009; Gillespie *et al.*, 2012; Agren *et al.*, 2012). Μέχρι σήμερα οι μελέτες που αφορούν την αξιολόγηση και κυρίως την ποσοτικοποίηση της φυτοφαγίας των αρπακτικών είναι περιορισμένες. Έχει αναφερθεί για παράδειγμα ότι, η κατανάλωση εναλλακτικής φυτικής τροφής μπορεί να οδηγήσει σε μείωση της κατανάλωσης της λείας από τα πολυφάγα αρπακτικά, όταν η εναλλακτική αυτή φυτική τροφή και η λεία αποτελούν υποκατάστατο το ένα του άλλου (Eubanks και Denno, 2000; Sabelis και Van Rijn, 2005; Koss και Snyder, 2005). Οι Badii *et al.* (2004) έδειξαν ότι η κατανάλωση λείας από το παμφάγο αρπακτικό

άκαρι *Euseius hibisci* (Chant) (Phytoseiidae), μειώθηκε στην παρουσία γύρης σε όλες τις πυκνότητες του *Tetranychus urticae* Koch (Tetranychidae) που χρησιμοποιήθηκαν, ενώ όταν προσφέρθηκαν ωά *E. kuehniella* στο αρπακτικό *Dicyphus hesperus* Knight (Hemiptera, Miridae), η κατανάλωσή του αυξήθηκε στην παρουσία φύλλων τομάτας (Gillespie and McGregor, 2000). Επιπλέον, έχει βρεθεί ότι η φυτοφαγία των πολυφάγων αρπακτικών των Ετερόπτερων διευκολύνει την κατανάλωση λείας, εξαιτίας της αυξημένης προσφοράς νερού από τους φυτικούς πόρους (Sinia et al., 2004). Ωστόσο, στις περισσότερες περιπτώσεις έχει αναφερθεί ότι η φυτοφαγία ασκεί αρνητική επίδραση στην κατανάλωση λείας, η οποία γίνεται πιο έντονη όσο αυξάνεται η πυκνότητα του θηράματος (Wei and Walde, 1997; Cottrell and Yeargan, 1998; van Rijn et al., 2002; Lykouressis et al., 2014).

Παρά το γεγονός ότι πειραματικές πληροφορίες αποδεικνύουν ότι η φυτοφαγία των πολυφάγων μπορεί να επηρεάσει την αρπακτικότητα τους, δυστυχώς ελάχιστα έχει μελετηθεί η επίδραση εναλλακτικής τροφής υψηλής θρεπτικής αξίας, όπως η γύρη, στην κατανάλωση της λείας των αρπακτικών, σε ένα σχετικά μεγάλο εύρος πυκνοτήτων λείας που να εκτείνεται από πολύ χαμηλές έως πολύ υψηλές σε σχέση με το επίπεδο κορεσμού του αρπακτικού. Αν ωστόσο ο σκοπός είναι η βαθύτερη κατανόηση της επίδρασης αυτής της εναλλακτικής τροφής, φυτικές πηγές όπως η γύρη των ανθέων, θα πρέπει να θεωρούνται ως άμεσα διαθέσιμες (*ad libitum*), και ευκόλως προσβάσιμες από τον θηρευτή. Η κατανάλωσή τους επομένως θα εξαρτάται κυρίως από τις απαιτήσεις του θηρευτή με σκοπό τη βέλτιστη διατροφή του.

Διάφορες προσεγγίσεις έχουν επιχειρηθεί για την ποσοτικοποίηση και κατανόηση των επιδράσεων της φυτοφαγίας στην κατανάλωση λείας. Ο Murdoch (1969), διατυπώνοντας την αρχή ότι το παμφάγο αρπακτικό στοχεύει πρωτίστως στην κατανάλωση λείας, υποστήριξε ότι υπάρχει ένα συγκεκριμένο επίπεδο – όριο – (threshold) πυκνότητας λείας, πάνω από το οποίο το αρπακτικό τρέφεται αποκλειστικά από το θήραμα ενώ, κάτω από το οποίο στρέφεται και σε εναλλακτικές πηγές τροφής αξιοποιώντας τη φυτοφαγική του συμπεριφορά. Οι van Baalen et al. (2001) προέβλεψαν ότι ένας παμφάγος θηρευτής θα πρέπει να στρέφεται σε εναλλακτικές φυτικές πηγές

όταν η πυκνότητα του προτιμητέου θηράματος του δεν είναι επαρκής. Εν αντιθέσει, οι Wei and Walde (1997) διερευνώντας την κατανάλωση ενός παμφάγου αρπακτικού σε διάφορες πυκνότητες λείας στην παρουσία και απουσία γύρης, απέδειξαν ότι μείωση στην κατανάλωση της λείας παρατηρούνταν μόνο στις υψηλές πυκνότητες λείας. Επιπλέον, οι Robinson et al. (2008) κατέγραψαν μία διαφορετική συσχέτιση δείχνοντας ότι, οι φυτικοί πόροι είχαν μία σημαντική αρνητική επίδραση στην κατανάλωση της αφίδας *Acyrtosiphon pisum* Harris (Homoptera: Aphididae) από τα ενήλικα *M. tasmaniae* μόνο στις ενδιάμεσες πυκνότητες λείας. Με βάση τα αποτελέσματα αυτά, επομένως φαίνεται ότι η επίδραση της εναλλακτικής φυτικής τροφής στην κατανάλωση λείας επηρεάζεται από την ποιότητα της φυτικής τροφής αλλά και από τη διαθεσιμότητα της λείας.

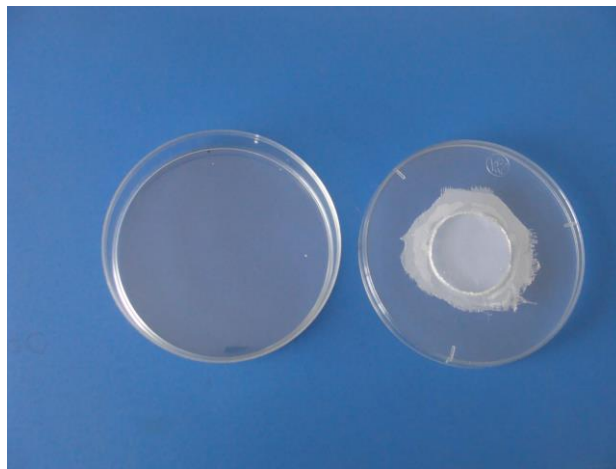
Με βάση τις ανωτέρω εκτιμήσεις, σκοπός της παρούσας έρευνας ήταν η διερεύνηση των πιθανών επιδράσεων φυτικών πόρων (άνθος ή γύρη), που προέρχονταν από δύο φυτά διαφορετικής θρεπτικής ποιότητας για τη διατροφή του αρπακτικού *M. ruginervis*, στην κατανάλωση της λείας του, σε ένα εύρος προσφοράς λείας (*M. persicae*) εκτεινόμενο από πολύ χαμηλή έως πολύ υψηλή πυκνότητα σε σχέση με τον κορεσμό του. Ως εκ τούτου, διατυπώσαμε δύο συγκεκριμένες υποθέσεις: (1) Η κατανάλωση της λείας από το αρπακτικό θα πρέπει να αυξάνεται στην περίπτωση που η διαθέσιμη εναλλακτική φυτική τροφή είναι χαμηλής θρεπτικής ποιότητας, (2) παράλληλα, θα μπορούσε να υφίσταται μία συγκεκριμένη πυκνότητα λείας πέραν της οποίας η κατανάλωση της θα αντικαθίσταται από την κατανάλωση των εναλλακτικών προσφερομένων πηγών φυτικής τροφής, όπως για παράδειγμα το άνθος ή η γύρη, τα οποία είναι πλούσια σε αμινοξέα και λιπίδια και τα οποία μπορεί να αξιοποιηθούν και για την ανάπτυξη ή την αναπαραγωγή (Wäckers, 2005).

2.2.3. Υλικά & Μέθοδοι

2.2.3.1. Πειραματική διαδικασία

Η αναλυτική περιγραφή των εκτροφών των εντόμων (αρπακτικού, λείας) καθώς και της προβλάστησης και διατήρησης του φυτικού υλικού παρουσιάζονται στο Κεφάλαιο 1.3.2.

Η θηρευτική ικανότητα του *M. rygmaeus* μελετήθηκε σε δύο πειραματικές χωρικές κλίμακες, σε τρυβλία petri με φύλλα μελιτζάνας ή πιπεριάς (Εικόνα 2.2.1) και σε ατομικούς μικρούς κυκλικούς πλαστικούς κλωβούς (Υ 35 cm, Δ 30 cm), όπου είχαμε εσωκλείσει φυτά μελιτζάνας ή πιπεριάς μέσου ύψους ~30cm, τα οποία έφεραν 6-7 πραγματικά φύλλα (Εικόνα 2.2.2, 2.2.4) (στο εξής μικρή – μεγάλη κλίμακα). Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν σε απουσία και παρουσία φυτικής πηγής και στις δυο χωρικές κλίμακες.



Εικόνα 2.2.1. Πλαστικό τρυβλίο Petri

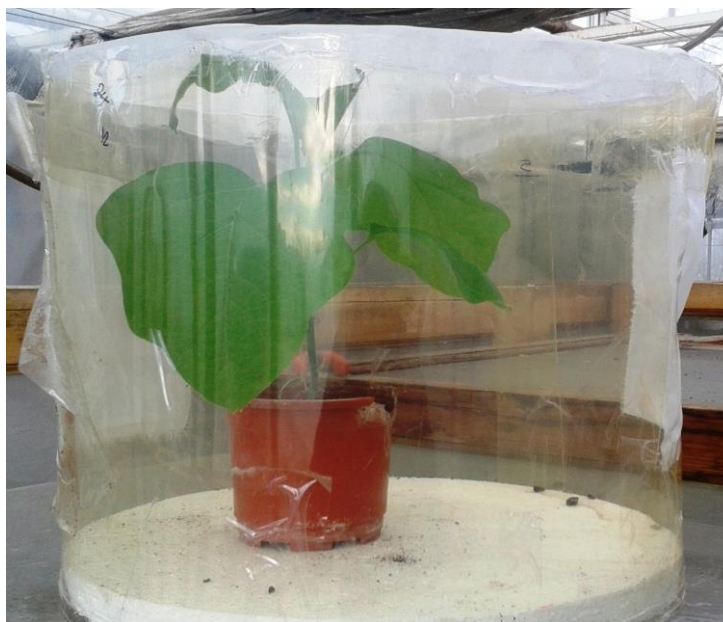
Συγκεκριμένα η κατανάλωση ατόμων λείας από το αρπακτικό στα τρυβλία αξιολογήθηκε με πειράματα όταν υπήρχε μόνο λεία στο φύλλο και στην παρουσία λείας και εναλλακτικής φυτικής πηγής (είτε γύρης είτε άνθους) από το κάθε φυτό ξενιστή (μελιτζάνα ή πιπεριά). Η διερεύνηση της κατανάλωσης του αρπακτικού στους κλωβούς

πραγματοποιήθηκε στα φυτά μελιτζάνας ή πιπεριάς τα οποία δεν έφεραν άνθος, και επίσης σε φυτά που έφεραν άνθος σε πλήρη άνθιση. Τόσο στην μελιτζάνα όσο και στην πιπεριά τοποθετήθηκε λεία σε ένα από τα φύλλα του κάθε φυτού.



Εικόνα 2.2.2. Φυτό μελιτζάνας με άνθος

Εικόνα 2.2.3. Φυτό πιπεριάς



Εικόνα 2.2.4. Φυτό μελιτζάνας σε κλωβό

Τα άνθη για τα πειράματα μικρής κλίμακας συλλέγονταν την ίδια ημέρα πειραματισμού από φυτά μελιτζάνας ή πιπεριάς (Εικόνα 2.2.5). Επίσης η γύρη συλλέγονταν από ώριμα άνθη από το κάθε φυτό ξενιστή, μελιτζάνα ή πιπεριά, με τη βοήθεια στερεοσκοπίου και χρησιμοποιούνταν άμεσα ή διατηρούνταν στους 3 - 5 °C μέχρι τη χρήση της (έως 5 ημέρες) (Εικόνα 2.2.6).



Εικόνα 2.2.5. Άνθη φυτών πιπεριάς και μελιτζάνας τα οποία συλλέχτηκαν για τις πειραματικές μεταχειρίσεις



Εικόνα 2.2.6. Άνθος πιπεριάς με γύρη και γύρη που έχει συλλεχθεί από άνθος μελιτζάνας.

Σε όλα τα πειράματα, ως λεία χρησιμοποιήθηκαν 2^{ης} νυμφικής ηλικίας άτομα *M. persicae*. Για τα πειράματα στα τρυβλία οι αφίδες κατανέμονταν ομοιόμορφα στο φύλλο που είχε τοποθετηθεί στο τρυβλίο (βλέπε περιγραφή στο Κεφάλαιο 1.4), με τη βοήθεια μικρού πινέλου, μετά την λήψη τους από τα αντίστοιχα φυτά ξενιστές. Για την αξιολόγηση της επίδρασης της φυτικής πηγής στην κατανάλωση της λείας από το αρπακτικό, ένα άνθος ή η γύρη του που είχε συλλεχθεί (Εικόνα 2.2.7) τοποθετούνταν επίσης εκτός από αφίδες πάνω στο φύλλο.



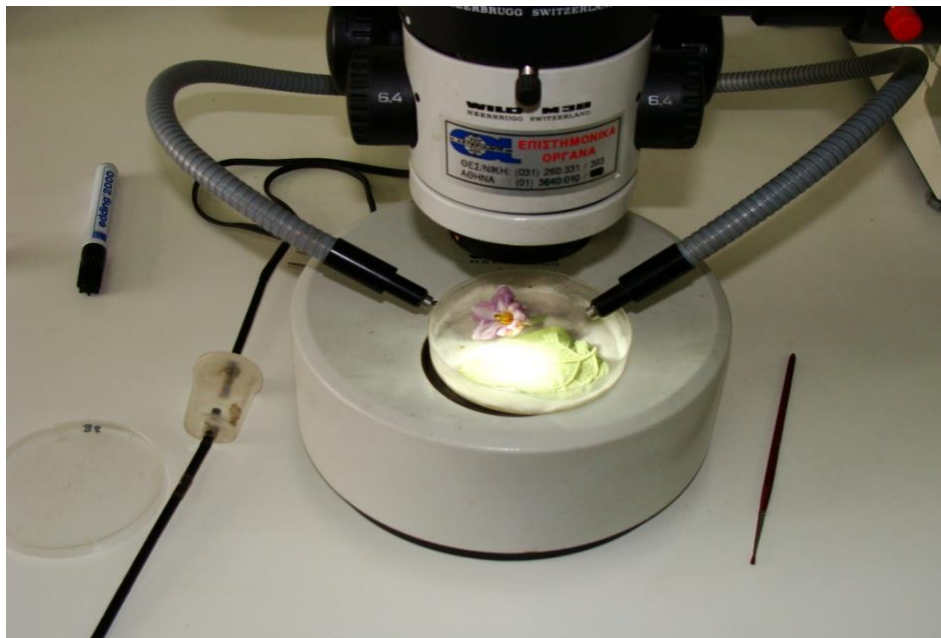
Εικόνα 2.2.7. Τρυβλίο με φύλλο και άνθος μελιτζάνας

Η τοποθέτηση της λείας στα φυτά σε κλωβούς (μεγάλη κλίμακα) γινόταν στο 6^ο φύλλο κάθε φυτού (μετρώντας από τη βάση) με τη βοήθεια πινέλου με προσοχή. Οι πυκνότητες λείας που χρησιμοποιήθηκαν για τα πειράματα της μικρής χωρικής κλίμακας (τρυβλία) ήταν: 2, 4, 8, 16, 20, 24, 32 και 40 άτομα αφίδας ανά τρυβλίο, ενώ για τη μεγάλη χωρική κλίμακα 4, 12, 24 και 32 άτομα ανά φυτό. Οι πυκνότητες επιλέχτηκαν με βάση τα αποτελέσματα προηγούμενης έρευνας, όπου είχε βρεθεί ότι ο κορεσμός του αρπακτικού επιτυγχάνεται σε πυκνότητα λείας 24 ατόμων 2^{ης} προνυμφικής ηλικίας της αφίδας *M. persicae* (Fantinou et al., 2008). Σε κάθε μεταχείριση το φύλλο του φυτού, το άνθος ή η γύρη καθώς και η λεία προέρχονταν από το αντίστοιχο είδος φυτού, μελιτζάνα ή πιπεριά.

Η θηρευτική ικανότητα αξιολογήθηκε σε άτομα 5^{ης} νυμφικής ηλικίας του *M. pygmaeus*. Τα έντομα από την εκτροφή (Κεφάλαιο 1.3.2.) μεταφέρονταν σε μικρότερους κλωβούς από τους οποίους και συλλέγονταν άτομα 5^{ης} νυμφικής ηλικίας < 24 ωρών. Για τη μείωση της πιθανής διακύμανσης μεταξύ των επιπέδων πείνας των συλλεγόντων ατόμων του αρπακτικού, η οποία θα μπορούσε να οδηγήσει σε μεροληπτικά αποτελέσματα για την εκτίμηση της κατανάλωσης της λείας, όλα τα αρπακτικά πριν από τη χρησιμοποίησή τους στα πειράματα διατηρούνταν σε «καθαρά» φυτά μελιτζάνας ή πιπεριάς, αντίστοιχα με το φυτό το οποίο θα χρησιμοποιούνταν στο πείραμα (απαλλαγμένα από οποιοδήποτε είδος λείας), για 24 ώρες στις ίδιες συνθήκες θερμοκρασίας, υγρασίας και φωτοπεριόδου της εκτροφής και της μετέπειτα έκθεσης τους στις διάφορες μεταχειρίσεις.

Μετά την τοποθέτηση της λείας, είτε στο φύλλο του φυτού ξενιστή σε τρυβλίο είτε σε φύλλο φυτού σε κλωβό, ένα πεινασμένο άτομο *M. pygmaeus* 5^{ης} προνυμφικής ηλικίας ελευθερωνόταν στο κάθε τρυβλίο ή στο 5^ο φύλλο κάθε φυτού (μετρώντας από τη βάση του στελέχους του φυτού). Τόσο τα τρυβλία όσο και τα φυτά κλωβών, με τη διάταξη που περιγράφηκαν μεταφέρονταν και διατηρούνταν σε θαλάμους ελεγχόμενων συνθηκών με 25 °C, 65 ± 5% ΣΥ και 16:8 ώρες (Φ:Σ) για 24 ώρες, μετά την πάροδο των οποίων καταγράφονταν ο αριθμός των καταναλωθέντων ατόμων λείας για κάθε μεταχείριση. Ως καταναλωθέντα άτομα καταγράφονταν τα άτομα τα οποία είχαν απομυζηθεί τελείως και είχαν το σχήμα «βάρκας». Η εργασία αυτή διεξάγονταν με την βοήθεια στερεοσκοπίου (Εικόνα 2.2.8) Σε κάθε μεταχείριση, τρυβλίο – φυτό με την παρουσία – απουσία εναλλακτικής τροφής πραγματοποιήθηκαν 10 επαναλήψεις για κάθε πυκνότητα λείας.

Για την καλύτερη σύγκριση των αποτελεσμάτων και την ασφαλέστερη αξιολόγησή τους, πραγματοποιήθηκαν επίσης μετρήσεις σε κάθε πυκνότητα λείας χωρίς την παρουσία του αρπακτικού, ώστε να εκτιμηθεί η πιθανή θνησιμότητα των αφίδων λόγω πειραματικών χειρισμών. Σε αυτήν την περίπτωση, 5 επαναλήψεις για κάθε πυκνότητα λείας διεξήχθησαν σε όλες τις προαναφερθείσες μεταχειρίσεις.



Εικόνα 2.2.8. Καταμέτρηση καταναλωθέντων ατόμων *Myzus persicae*

2.2.3.2. Στατιστική Ανάλυση

Η ανάλυση των δεδομένων της κατανάλωσης λείας από το αρπακτικό *M. pygmaeus* σε Petri τρυβλίο, πραγματοποιήθηκε με την ανάλυση διασποράς (ANOVA) με παράγοντες: α) το είδος του φυτού, (μελιτζάνα - πιπεριά), β) την πυκνότητα λείας, με οκτώ επίπεδα και γ) την παρουσία ή απουσία ενός άνθους ή γύρης. Οι συγκρίσεις των μέσων έγιναν με τη δοκιμασία student's test μετά τη λογαριθμική μετατροπή των δεδομένων, ώστε να πληρούνται οι προϋποθέσεις της ANOVA. Ομοίως τα δεδομένα της κατανάλωσης της λείας από το αρπακτικό στα μεγαλύτερης κλίμακας πειράματα (ολόκληρο φυτό) αναλύθηκαν με τη μέθοδο της ANOVA μετά τη λογαριθμική μετατροπή των δεδομένων, με παράγοντες: α) το είδος του φυτού (μελιτζάνα – πιπεριά), β) την πυκνότητα λείας με τέσσερα επίπεδα και γ) την παρουσία ή απουσία ενός άνθους του φυτού ξενιστή. Παράλληλα, έγινε συγκρίθηκε η κατανάλωση λείας εντός κάθε είδους φυτού (μελιτζάνα ή πιπεριά) μετά την λογαριθμική μετατροπή των δεδομένων με παράγοντες: α) τις δύο διαφορετικές χωρικές κλίμακες (τρυβλίο Petri – φυτό σε ατομικό κλωβό), β) τις αντίστοιχες τέσσερις κοινές πυκνότητες λείας και γ) την παρουσία ή απουσία άνθους.

Όλες οι αναλύσεις πραγματοποιήθηκαν με το στατιστικό πακέτο JMP IN (version 10.1, S.A.S. Institute).

Η σχέση μεταξύ του αριθμού καταναλωθέντων ατόμων για κάθε θηρευτή και της πυκνότητας του λείας πραγματοποιήθηκε μέσω της προσομοίωσης των καμπυλών της λειτουργικής απόκρισης όπως περιγράφεται στο Κεφάλαιο 2.1 καθώς και ο υπολογισμός των παραμέτρων a και T_h . Οι συγκρίσεις των παραμέτρων a και T_h του αρπακτικού πραγματοποιήθηκαν μεταξύ των ειδών των φυτών (μελιτζάνα – πιπεριά) καθώς και μεταξύ των πειραματικών χειρισμών (παρουσία ή απουσία εναλλακτικής τροφής). Οι σημαντικές διαφορές ελέγχθησαν με σύγκριση των ορίων εμπιστοσύνης των παραμέτρων.

Τέλος, η επίδραση της παρουσίας εναλλακτικής τροφής (γύρη ή άνθος) στην κατανάλωση λείας στην κάθε πυκνότητα λείας αξιολογήθηκε περαιτέρω, για τα πειράματα μικρής χωρικής κλίμακας. Συγκεκριμένα εκτιμήθηκε ο ρυθμός μείωσης της κατανάλωσης λείας από το αρπακτικό βασιζόμενοι στην αρχική κατανάλωση χωρίς την παρουσία εναλλακτικής τροφής και την κατανάλωση μετά την παρουσία ανθικών πόρων με την υπολογιστική εξίσωση

$$\text{Ρυθμός μείωσης κατανάλωσης} = Y_i - X_i / Y_i \quad (3)$$

όπου Y_i η μέση κατανάλωση λείας από το αρπακτικό στην απουσία άνθους ή γύρης σε μια δεδομένη πυκνότητα λείας i στο τρυβλίο και X_i η μέση κατανάλωση λείας στην παρουσία εναλλακτικής τροφής (άνθος ή γύρη) στην αντίστοιχη πυκνότητα.

2.2.4. Αποτελέσματα

Η θνησιμότητα των αφίδων στα πειράματα του μάρτυρα (φύλλο με αφίδες χωρίς την παρουσία του θηρευτή) στο τρυβλίο ήταν αμελητέα και δεν αξιολογήθηκε στις αναλύσεις των δεδομένων. Συγκεκριμένα για τις πυκνότητες 2, 4, 8, 16, 20, 24, 32 και 40 άτομα αφίδων βρέθηκε να είναι 0 ± 0 , 0 ± 0 , 2.5 ± 0.37 , 2.5 ± 0.4 , 2 ± 0.32 , 2.49 ± 0.24 , 2.5 ± 0.24 , 2.4 ± 0.4 και 2.5 ± 0.24 (Μ.Ο. \pm Τ.Σ.) αντίστοιχα.

Συνολικά παρατηρήθηκε μια αυξητική τάση της κατανάλωσης αφίδων από τον θηρευτή αλλά με φθίνοντα ρυθμό με την αύξηση της πυκνότητας της λείας ανεξάρτητα του είδους του φυτού ξενιστή (Πίνακας 2.2.1). Υψηλή επίσης κατανάλωση λείας καταγράφηκε και στην παρουσία άνθους ή γύρης ως εναλλακτικής πηγής τροφής σε ένα φύλλο, όπου επίσης παρατηρήθηκε μια αύξηση της τάσης της κατανάλωσης λείας με την αύξηση της πυκνότητας. Ωστόσο, και στα δύο είδη φύλλων ο αριθμός των καταναλωθέντων ατόμων βρέθηκε μικρότερος σε σχέση με τον αντίστοιχο όπου μόνο λεία προσφέρονταν στο αρπακτικό (Πίνακας 2.2.1). Ο αριθμός των καταναλωθέντων ατόμων ήταν ανάλογος μεταξύ των δυο εναλλακτικών φυτικών πόρων στις διάφορες πυκνότητες. Παρατηρείται επίσης εντονότερη μείωση της κατανάλωσης στην μεταχείριση με φύλλο μελιτζάνας ειδικότερα σε πυκνότητες μεγαλύτερες των 16 ατόμων (Πίνακας 2.2.1).

Από την συνολική ανάλυση των δεδομένων βρέθηκε ότι η κατανάλωση επηρεάστηκε σημαντικά το είδος του φυτού ($F_{1,486} = 14.1666$, $P=0.0002$), την παρουσία εναλλακτικής τροφής (άνθος ή γύρη) ($F_{2,486} = 53.6319$, $P<0.0001$), καθώς και από την πυκνότητα λείας ($F_{8,486}=555.0513$; $P<0.0001$) στο φύλλο. Επιπλέον βρέθηκε μια σημαντική αλληλεπίδραση μεταξύ του παράγοντα «είδος φυτού» και του παράγοντα παρουσία ή απουσία «εναλλακτικής τροφής» ($F_{2,486} = 12.9964$; $P<0.0001$) καθώς και μεταξύ των παραγόντων «πυκνότητα λείας» και «εναλλακτική τροφή» ($F_{16,486}=4.7848$; $P<0.0001$). Ωστόσο η αλληλεπίδραση και παραπάνω παραγόντων δεν βρέθηκε σημαντική.

Πίνακας 2.2.1. Αριθμός καταναλωθέντων ατόμων (Μ.Ο. ± Τ.Σ.) 2^{ου} νυμφικού σταδίου *Myzus persicae* από το αρπακτικό *Macrolophus pygmaeus* σε φύλλα μελιτζάνας ή πιπεριάς σε τρυβλία Petri με ή χωρίς την παρουσία γύρης ή άνθους από το κάθε είδος φυτού.

| Αριθμός καταναλωθέντων ατόμων (Μ.Ο. ± Τ.Σ.) | | | | | | | | | | | | |
|---------------------------------------------|-------------|----|--------------|-----|---------------|-----|-------------|-----|--------------|-----|---------------|-----|
| Πυκνότητα Λείας | Μελιτζάνα | | | | | | Πιπεριά | | | | | |
| | Φύλλο | | Φύλλο + Γύρη | | Φύλλο + Άνθος | | Φύλλο | | Φύλλο + Γύρη | | Φύλλο + Άνθος | |
| 2 | 2.0 ± 0.00 | Aa | 2.0 ± 0.00 | Aa | 2.0 ± 0.00 | Aa | 1.9 ± 0.1 | Aa | 2.0 ± 0.00 | Aa | 2.0 ± 0.00 | Aa |
| 4 | 3.8 ± 0.13 | Ba | 3.8 ± 0.13 | Ba | 3.4 ± 0.27 | Ba | 3.4 ± 0.22 | Ba | 3.8 ± 0.13 | Ba | 3.8 ± 0.13 | Ba |
| 8 | 7.1 ± 0.23 | Ca | 6.4 ± 0.31 | Ca | 6.7 ± 0.30 | Ca | 6.9 ± 0.55 | Ca | 6.7 ± 0.30 | Ca | 6.8 ± 0.25 | Ca |
| 12 | 9.0 ± 0.88 | Ca | 8.3 ± 0.86 | Dab | 7.5 ± 1.15 | Cb | 9.0 ± 0.60 | Da | 8.6 ± 0.54 | Da | 8.3 ± 0.6 | CDa |
| 16 | 13.2 ± 0.59 | Da | 8.7 ± 0.78 | Dc | 8.9 ± 0.86 | Dbc | 13.1 ± 0.55 | Ea | 10.3 ± 0.47 | DEb | 9.2 ± 0.68 | Dbc |
| 20 | 17.1 ± 0.48 | Ea | 10.7 ± 1.04 | Ebc | 10.3 ± 0.97 | DEc | 15.8 ± 1.01 | EFa | 12.2 ± 0.79 | EFb | 11.4 ± 1.18 | Ebc |
| 24 | 17.9 ± 0.35 | Ea | 11.1 ± 1.22 | Ec | 9.8 ± 0.83 | Dc | 16.5 ± 0.82 | Fa | 13.5 ± 0.75 | Fb | 13.6 ± 1.00 | Eb |
| 32 | 18.9 ± 0.31 | Ea | 12.5 ± 0.69 | EFb | 11.9 ± 0.80 | Eb | 18.1 ± 1.61 | FGa | 16.9 ± 1.02 | Ga | 16.4 ± 0.75 | Fa |
| 40 | 22.8 ± 0.49 | Fa | 14.9 ± 0.41 | Fc | 15.1 ± 0.62 | Fc | 20.3 ± 1.01 | Gab | 17.6 ± 1.38 | Gbc | 18.5 ± 1.24 | Fb |

Οι τιμές που ακολουθούνται από το ίδιο κεφαλαίο γράμμα σε κάθε στήλη και από το ίδιο μικρό γράμμα σε κάθε σειρά δεν διέφεραν σημαντικά

Στα πειράματα που πραγματοποιήθηκαν σε μεγαλύτερη χωρική κλίμακα (φυτά σε κλωβούς) η θνησιμότητα των αφίδων και πάλι λόγω των πειραματικών χειρισμών ήταν μηδαμινή και δεν αξιολογήθηκε. Συγκεκριμένα για τις πυκνότητες 4, 12, 24 και 36 βρέθηκε να είναι 0 ± 0 , 2 ± 0.32 , 2.5 ± 0.37 και 2.5 ± 0.4 (Μ.Ο. \pm Τ.Σ.) αντίστοιχα.

Συνολικά και πάλι παρατηρήθηκε μια αύξουσα τάση της κατανάλωσης αφίδων από τον θηρευτή αλλά με φθίνοντα ρυθμό με την αύξηση της πυκνότητας της λείας ανεξάρτητα του είδους του φυτού ξενιστή (Πίνακας 2.2.2). Η παρουσία άνθους μείωσε τον αριθμό των καταναλωθέντων ατόμων και η μείωση αυτή ήταν μεγαλύτερη στα φυτά πιπεριάς. Ο αριθμός των καταναλωθέντων ατόμων λείας επηρεάστηκε σημαντικά από τον παράγοντα «πυκνότητα λείας» ($F_{3,144}=220.347$; $P<0.0001$) καθώς και από την παρουσία ή απουσία της «εναλλακτικής τροφής» (άνθος) (Πίνακας 2.2.2). Μεταξύ των δύο ειδών φυτών, δεν καταγράφηκαν σημαντικές διαφορές στην κατανάλωση του αριθμού αφίδων ($F_{1,144}=1.2473$; $P<0.2659$). Τα αποτελέσματα της ANOVA δίδονται αναλυτικά στον Πίνακα 2.2.3.

Τα αποτελέσματα των συγκρίσεων μεταξύ της μεγάλης χωρικής κλίμακας (φυτό) και της μικρής (τρυβλίο) δίνονται στον Πίνακα 2.2.4. Στις μεταχειρίσεις με φυτά μελιτζάνας, η επίδραση της χωρικής κλίμακας (τρυβλίο - φυτό) και της πυκνότητας λείας βρέθηκαν να είναι σημαντικές αλλά όχι η αλληλεπίδρασή τους ($F_{1,72}=7.844$; $P=0.0065$, $F_{3,72}=246,947$; $P<0.0001$ and $F_{3,72}=1.0165$; $P=0.3905$ αντιστοίχως). Στις μεταχειρίσεις με φυτά πιπεριάς, η πυκνότητα λείας βρέθηκε να επηρεάζει σημαντικά την κατανάλωση του αρπακτικού ($F_{3,72}=135,394$; $P<0.0001$). Ωστόσο, η επίδραση της πειραματικής χωρικής κλίμακας καθώς και η αλληλεπίδρασή της με την πυκνότητα λείας δεν βρέθηκαν σημαντικές ($F_{1,72}=0.1366$; $P=0.7128$, $F_{3,72}=0.8980$; $P=0.4466$ αντιστοίχως). Η παρουσία άνθους, είτε στο τρυβλίο είτε στο φυτό, είχε ως αποτέλεσμα τη σημαντική μείωση της κατανάλωσης λείας σε σύγκριση με την κατανάλωση στις αντίστοιχες μεταχειρίσεις χωρίς άνθος (Πίνακες 2.2.1-2.2.2).

Πίνακας 2.2.2. Αριθμός καταναλωθέντων ατόμων (Μ.Ο. ± Τ.Σ.) αφίδων 2^{ου} νυμφικού σταδίου *Myzus persicae* από το αρπακτικό *Macrolophus pygmaeus* σε φυτά μελιτζάνας ή πιπεριάς με ή χωρίς την παρουσία άνθους από το κάθε είδος φυτού.

| Αριθμός καταναλωθέντων ατόμων (Μ.Ο. ± Τ.Σ.) | | | | | | | | | |
|---------------------------------------------|-------------|-----|---------------|----|-------------|----|---------------|-----|--|
| Πυκνότητα Λείας | Μελιτζάνα | | | | Πιπεριά | | | | |
| | Φυτό | | Φυτό με άνθος | | Φυτό | | Φυτό με άνθος | | |
| 4 | 3.0 ± 0.26 | Aa | 3.0 ± 0.26 | Aa | 3.8 ± 0.13 | Aa | 3.2 ± 0.13 | Aa | |
| 12 | 8.5 ± 0.76 | Bab | 6.3 ± 0.44 | Bc | 9.8 ± 0.49 | Ba | 7.5 ± 0.86 | Bbc | |
| 24 | 14.7 ± 0.83 | Ca | 11.5 ± 1.32 | Cb | 15.3 ± 1.65 | Ca | 9.9 ± 1.08 | Cb | |
| 32 | 17.9 ± 0.86 | Da | 14.1 ± 1.08 | Db | 18.6 ± 1.63 | Ca | 13.1 ± 0.77 | Db | |

Οι τιμές που ακολουθούνται από το ίδιο κεφαλαίο γράμμα σε κάθε στήλη και από το ίδιο μικρό γράμμα σε κάθε σειρά δεν διέφεραν σημαντικά

Πίνακας 2.2.3. Αποτελέσματα ANOVA για την εκτίμηση της επίδρασης των παραγόντων (είδος φυτού, παρουσία εναλλακτικής τροφής και πυκνότητα λείας) στην κατανάλωση του *M. pygmaeus* αφίδων 2^{ου} νυμφικού σταδίου *Myzus persicae* σε 2 χωρικές κλίμακες (τρυβλίο – φυτό)

| Παράγοντες | Τρυβλίο | | | | Φυτό | | | |
|------------------------------------------------------------------------|---------|---------------------|----------|---------|------|---------------------|---------|---------|
| | β.ε. | Άθροισμα Τετραγώνων | F | P | β.ε. | Άθροισμα Τετραγώνων | F | P |
| Είδος φυτού (Μελιτζάνα/Πιπεριά) | 1 | 0.1072 | 14.1666 | 0.0002 | 1 | 0.0153 | 1.2473 | 0.2659 |
| Παρουσία ή απουσία εναλλακτικής τροφής (γύρη/άνθος) | 2 | 0.8120 | 53.6319 | <0.0001 | 1 | 0.4155 | 33.7956 | <0.0001 |
| Πυκνότητα λείας | 8 | 33.6124 | 555.0513 | <0.0001 | 3 | 8.1270 | 220.347 | <0.0001 |
| Είδος φυτού x Παρουσία ή απουσία εναλλακτικής τροφής | 2 | 0.1968 | 12.9964 | <0.0001 | 1 | 25.4847 | 0.9962 | 0.3199 |
| Είδος φυτού x Πυκνότητα λείας | 8 | 0.0927 | 1.5303 | 0.1440 | 3 | 0.0575 | 1.5596 | 0.2018 |
| Παρουσία ή απουσία εναλλακτικής τροφής x Πυκνότητα λείας | 16 | 0.5795 | 4.7848 | <0.0001 | 3 | 0.0751 | 2.0381 | 0.1112 |
| Είδος φυτού x Παρουσία ή απουσία εναλλακτικής τροφής x Πυκνότητα λείας | 16 | 0.1003 | 0.8285 | 0.6532 | 3 | 0.0025 | 0.0670 | 0.9773 |
| Σφάλμα | 486 | 0.6789 | | | 144 | 0.0123 | | |

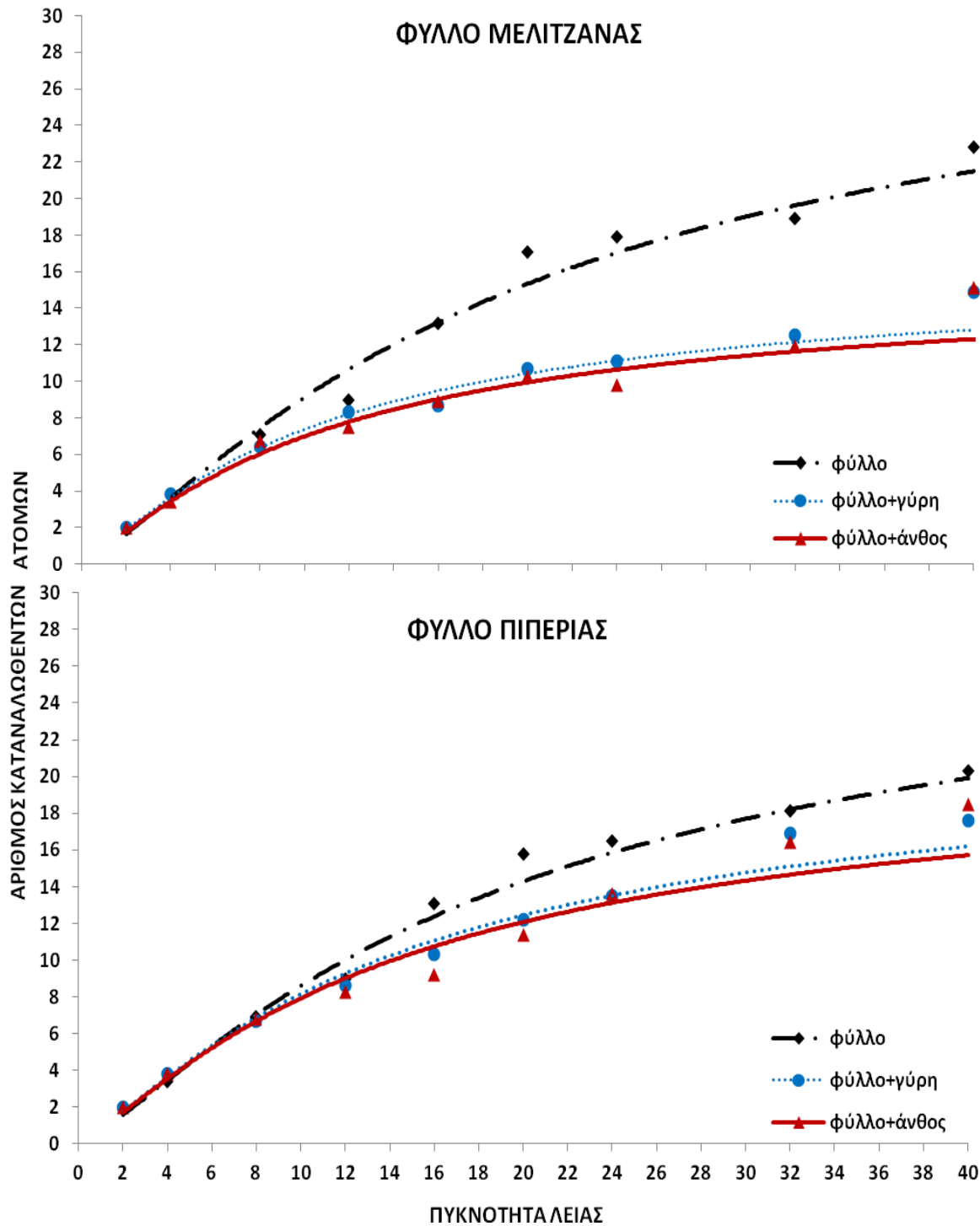
Πίνακας 2.2.4. Αποτελέσματα της ANOVA που εφαρμόστηκε για την εκτίμηση της επίδρασης της χωρικής κλίμακας (τρυβλίο – φυτό) στην κατανάλωση του *M. pygmaeus* στα 2 είδη φυτών καθώς και στην παρουσία-απουσία εναλλακτικής τροφής (άνθος).

| Παράγοντες | Απουσία εναλλακτική τροφής | | | | Παρουσία εναλλακτικής τροφής | | | |
|----------------------------------|----------------------------|---------------------|----------|----------|------------------------------|---------------------|----------|----------|
| | β.ε. | Άθροισμα Τετραγώνων | F | P | β.ε. | Άθροισμα Τετραγώνων | F | P |
| Μελιτζάνα | | | | | | | | |
| Χωρική κλίμακα (τρυβλίο-φυτό) | 1 | 0.0560 | 7.8470 | 0.0065 | 1 | 0.0026 | 0.1351 | 0.7142 |
| Πυκνότητα λείας | 3 | 5.2904 | 246.9470 | <0.0001 | 3 | 3.1562 | 55.5513 | <0.0001 |
| Χωρική κλίμακα x Πυκνότητα λείας | 3 | 0.0218 | 1.0165 | 0.3905 | 3 | 0.0389 | 0.6846 | 0.5643 |
| Σφάλμα | 72 | 0.5142 | | | 72 | 1.3638 | | |
| Πιπεριά | | | | | | | | |
| Χωρική κλίμακα (τρυβλίο-φυτό) | 1 | 0.0015 | 0.1366 | 0.7128 | 1 | 0.1457 | 16.9980 | <0.0001* |
| Πυκνότητα λείας | 3 | 4.5753 | 135.3941 | <0.0001* | 3 | 3.3160 | 129.4737 | <0.0001* |
| Χωρική κλίμακα x Πυκνότητα λείας | 3 | 0.0303 | 0.8980 | 0.4466 | 3 | 0.0212 | 0.8264 | 0.4836 |
| Σφάλμα | 72 | 0.8110 | | | 72 | 0.6147 | | |

Η εκτίμηση της λειτουργικής απόκρισης για όλες τις πειραματικές μεταχειρίσεις (2 είδη φυτών, μελιτζάνα ή πιπεριά, παρουσία ή απουσία είτε άνθους είτε γύρης και πυκνότητα λείας σε 2 διαφορετικές πειραματικές κλίμακες, τρυβλίο – φυτό), εκφράζεται από το σημαντικό αρνητικό όρο της γραμμική συσχέτισης $P_1 < 0$ στον Πίνακα 2.2.5. Επιπλέον, παρουσιάζεται στο Διάγραμμα 2.2.1 μια σταθερή αύξηση της κατανάλωσης του αρπακτικού αλλά με μειούμενους ρυθμούς με την παράλληλη αύξηση της πυκνότητας της λείας. Με βάση τα στοιχεία του Πίνακα 2.2.5, το αρπακτικό σε όλες τις περιπτώσεις εκδήλωσε μια Τύπου II λειτουργική απόκριση. Στις μεταχειρίσεις με φυτά μελιτζάνας, παρατηρείται ότι το *M. pygmaeus* προσέγγισε το ανώτερο επίπεδο της καμπύλης σε χαμηλότερες πυκνότητες λείας στην απουσία εναλλακτικής πηγής τροφής δηλαδή η κατανάλωση ατόμων λείας του αρπακτικού φαίνεται να σταθεροποιείται γρηγορότερα. Ειδικότερα, η καμπύλη της λειτουργικής απόκρισης παρουσιάζει υψηλότερο ανώτερο επίπεδο στη μεταχείριση όπου ο θηρευτής είχε στη διάθεσή του μόνο λεία πάνω στο φύλλο, σε σχέση με τις καμπύλες που εκτιμήθηκαν στις μεταχειρίσεις όπου υπήρχε παράλληλη παρουσία άνθους ή μόνο γύρης (Διάγραμμα 2.2.1). Αντίθετα, στις μεταχειρίσεις όπου χρησιμοποιήθηκε φύλλο πιπεριάς, η διαφοροποίηση αυτή δεν ήταν τόσο έντονη (Διάγραμμα 2.2.1). Ο κορεσμός του θηρευτή φαίνεται ότι επιτυγχάνεται στα 20 άτομα αφίδων στο φύλλο και στα δυο είδη φυτών στην απουσία εναλλακτικής τροφής. Αντίστοιχα ο θηρευτής προσέγγισε τον κορεσμό στα 12-14 άτομα λείας όταν υπήρχε παράλληλη παρουσία εναλλακτικής τροφής (γύρη, άνθος).

Πίνακας 2.2.5. Εκτίμηση των παραμέτρων της λειτουργικής απόκρισης με τη μέθοδο της μη γραμμικής παλινδρόμησης για το ποσοστό κατανάλωσης αφίδων *Myzus persicae* 2^{ης} νυμφικής ηλικίας από το *Macrolophus pygmaeus* ως συνάρτηση δυο ειδών φυτών (μελιτζάνα – πιπεριά), της παρουσίας ή απουσίας εναλλακτικής τροφής (άνθος – γύρη) και της πυκνότητας λείας σε δυο χωρικές πειραματικές κλίμακες (Petri dish - φυτό).

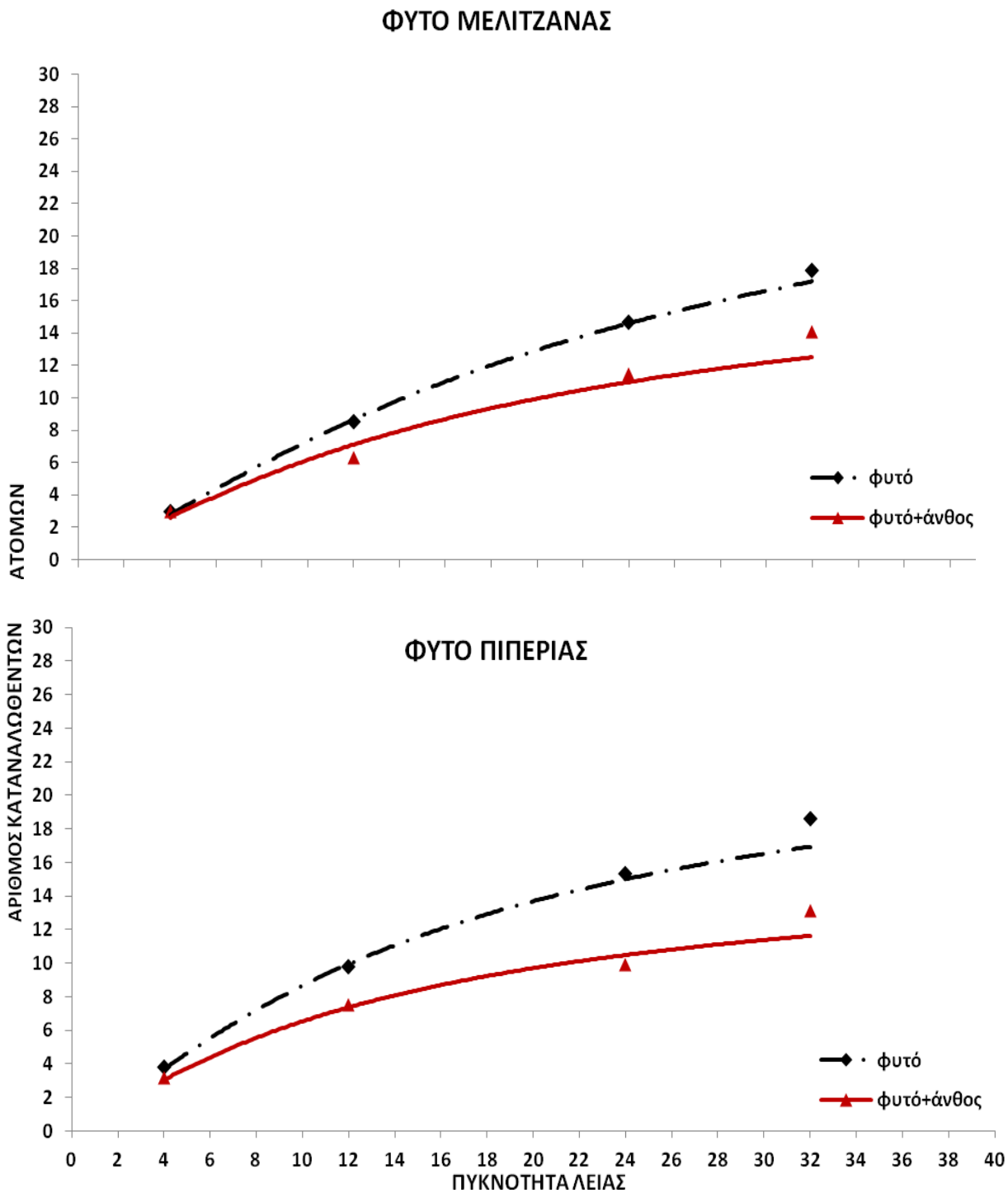
| Μεταχειρίσεις | Παράμετροι | Μελιτζάνα | | | Πιπεριά | | |
|----------------------|---------------------------------|------------------------|--------|-------|------------------------|--------|-------|
| | | Εκτιμώμενοι Όροι | Τ.Σ. | P | Εκτιμώμενοι Όροι | Τ.Σ. | P |
| Φύλλο | Σημείο τομής (P ₀) | -1.086 | 0.059 | 0.006 | -1.179 | 0.071 | 0.009 |
| | Γραμμική (P ₁) | -0.145 | 0.010 | | -0.132 | 0.012 | |
| | Δευτεροβάθμια (P ₂) | 0.004 | 0.001 | | 0.003 | 0.001 | |
| | Τριτοβάθμια (P ₃) | -4.273 e ⁻⁵ | 0.0001 | | -3.460e ⁻⁵ | 0.0001 | |
| Φύλλο + Γύρη | Σημείο τομής (P ₀) | -0.958 | 0.072 | 0.009 | -0.963 | 0.053 | 0.005 |
| | Γραμμική (P ₁) | -0.174 | 0.013 | | -0.173 | 0.009 | |
| | Δευτεροβάθμια (P ₂) | 0.005 | 0.001 | | 0.005 | 0.0001 | |
| | Τριτοβάθμια (P ₃) | -4.907 e ⁻⁵ | 0.0001 | | -5.645e ⁻⁵ | 0.0001 | |
| Φύλλο + Άνθος | Σημείο τομής (P ₀) | -1.008 | 0.094 | 0.015 | -0.921 | 0.061 | 0.007 |
| | Γραμμική (P ₁) | -0.169 | 0.016 | | -0.182 | 0.011 | |
| | Δευτεροβάθμια (P ₂) | 0.004 | 0.001 | | 0.005 | 0.001 | |
| | Τριτοβάθμια (P ₃) | -4.452e ⁻⁵ | 0.0001 | | -6.035e ⁻⁵ | 0.0001 | |
| Φυτό | Σημείο τομής (P ₀) | -1.456 | 0.080 | 0.008 | -1.027 | 0.153 | 0.014 |
| | Γραμμική (P ₁) | -0.093 | 0.009 | | -0.156 | 0.031 | |
| | Δευτεροβάθμια (P ₂) | 0.001 | 0.0001 | | 0.004 | 0.002 | |
| | Τριτοβάθμια (P ₃) | - | - | | -4.646 e ⁻⁵ | 0.0001 | 0.012 |
| Φυτό με άνθος | Σημείο τομής (P ₀) | -1.413 | 0.120 | 0.017 | -1.119 | 0.152 | |
| | Γραμμική (P ₁) | -0.111 | 0.014 | | -0.159 | 0.032 | |
| | Δευτεροβάθμια (P ₂) | 0.002 | 0.001 | | 0.004 | 0.002 | |
| | Τριτοβάθμια (P ₃) | - | - | | -4.015 e ⁻⁵ | 0.0001 | |



Διάγραμμα 2.2.1. Καμπύλες λειτουργικής απόκρισης του *M. pygmaeus* τρεφόμενο σε 2^{ης} προνυμφικής ηλικίας *M. persicae*, σε διάφορες πυκνότητες σε φύλλο μελιτζάνας ή πιπεριάς, με ή χωρίς την παρουσία άνθους ή γύρης σε τρυβλία Petri.

Οι καμπύλες της λειτουργική απόκρισης του αρπακτικού στη μεγαλύτερη χωρική κλίμακα (φυτό μελιτζάνας ή πιπεριάς), παρουσίασαν έντονες διαφορές μεταξύ των φυτών που έφεραν άνθη και εκείνων που δεν έφεραν και στα δυο είδη φυτών (Διάγραμμα 2.2.2). Αξίζει επίσης να παρατηρηθεί ότι η κατανάλωση ατόμων λείας του αρπακτικού φαίνεται να σταθεροποιείται γρηγορότερα στις χαμηλές και ενδιάμεσες πυκνότητες λείας στο φυτό πιπεριάς. Στον Πίνακα 2.2.6 παρουσιάζονται οι εκτιμώμενες τιμές των παραμέτρων της λειτουργικής απόκρισης του αρπακτικού δηλαδή, του χρόνου χειρισμού και ρυθμού επίθεσης. Οι συγκρίσεις μεταξύ των τιμών τους για κάθε πειραματική μεταχείριση, κατέδειξαν σημαντικές διακυμάνσεις τόσο μεταξύ των ειδών των φυτών όσο και εντός του κάθε είδος φυτού, ανάλογα με την παρουσία ή απουσία εναλλακτικής πηγής τροφής (Πίνακας 2.2.7).

Στις μεταχειρίσεις χωρίς άνθος, ο χρόνος χειρισμού (T_h) της λείας του αρπακτικού σε φυλλικούς δίσκους, είτε μελιτζάνας είτε πιπεριάς στο τρυβλίο, ήταν σημαντικά μικρότερος σε σχέση με τον αντίστοιχο χρόνο που εκτιμήθηκε σε ολόκληρα φυτά. Πιο αναλυτικά, η τιμή της παραμέτρου T_h του αρπακτικού στο φυλλικό δίσκο μελιτζάνας ήταν σημαντικά μικρότερη από τις αντίστοιχες τιμές που εκτιμήθηκαν στην παρουσία άνθους ή γύρης (Πίνακας 2.2.7). Παρόμοια αποτελέσματα καταγράφηκαν και στους φυλλικούς δίσκους πιπεριάς με την προσθήκη άνθους ή γύρης πιπεριάς. Στην μεγαλύτερη χωρική κλίμακα πειραματισμού (φυτό σε κλωβό), ανεξάρτητα από το είδος του φυτού ξενιστή ο χρόνος χειρισμού δεν διέφερε σημαντικά μεταξύ των φυτών που έφεραν ή όχι άνθος. Για το κάθε είδος φυτού ξενιστή ο ρυθμός επίθεσης (a) δεν διέφερε σημαντικά μεταξύ των μεταχειρίσεων είτε στη μικρή είτε στη μεγάλη χωρική κλίμακα. Επιπλέον, από τις συγκρίσεις μεταξύ των δύο ειδών φυτών (παρουσία, απουσία άνθους) δεν προέκυψαν σημαντικές διαφορές (Πίνακας 2.2.7).



Διάγραμμα 2.2.2. Καμπύλες λειτουργικής απόκρισης του *M. ruginosus* τρεφόμενο σε 2^{ης} προνυμφικής ηλικίας *M. persicae*, σε διάφορες πυκνότητες σε φυτό μελιτζάνας ή πιπεριάς, με ή χωρίς την παρουσία άνθους.

Πίνακας 2.2.6. Παράμετροι λειτουργικής απόκρισης α) χρόνου χειρισμού [$T_h/1$ ημέρα] και β) ρυθμού επίθεσης [$a/1$ ημέρα] (\pm Τ.Σ.) του *M. pygmaeus* τρεφόμενο με 2^{ης} προνυμφικής ηλικίας αφίδες *M. persicae* σε διάφορες πυκνότητες λείας, σε απουσία ή παρουσία εναλλακτικής τροφής (άνθος – γύρη), σε δυο διαφορετικά είδη φυτών (μελιτζάνα – πιπεριά) και δυο χωρικές πειραματικές κλίμακες (Petri dish - φυτό).

| Μεταχειρίσεις | Παράμετροι | Μελιτζάνα | | | | Πιπεριά | | | |
|---------------|------------|------------------|-------|----------------|-------|------------------|-------|----------------|-------|
| | | Εκτιμώμενοι Όροι | Τ.Σ. | R ² | P | Εκτιμώμενοι Όροι | Τ.Σ. | R ² | P |
| Φύλλο | T_h | 0.655 | 0.009 | 0.943 | 0.005 | 0.671 | 0.012 | 0.917 | 0.007 |
| | a | 0.347 | 0.018 | | | 0.338 | 0.021 | | |
| Φύλλο + Γύρη | T_h | 0.808 | 0.015 | 0.839 | 0.009 | 0.733 | 0.011 | 0.924 | 0.005 |
| | a | 0.445 | 0.040 | | | 0.391 | 0.023 | | |
| Φύλλο + Άνθος | T_h | 0.817 | 0.021 | 0.757 | 0.015 | 0.740 | 0.014 | 0.884 | 0.008 |
| | a | 0.416 | 0.048 | | | 0.384 | 0.028 | | |
| Φυτό | T_h | 0.661 | 0.020 | 0.908 | 0.007 | 0.699 | 0.024 | 0.799 | 0.014 |
| | a | 0.267 | 0.024 | | | 0.377 | 0.052 | | |
| Φυτό με άνθος | T_h | 0.755 | 0.035 | 0.750 | 0.016 | 0.803 | 0.029 | 0.759 | 0.012 |
| | a | 0.275 | 0.042 | | | 0.349 | 0.052 | | |

Πίνακας 2.2.7. Σημαντικές διαφορές μεταξύ των τιμών του χρόνου χειρισμού (T_h) και ρυθμού επίθεσης (a) του αρπακτικού *M. ruginervis* τρεφόμενο με αφίδες 2^{ου} νυμφικού σταδίου *Myzus persicae*, στην παρουσία και απουσία γύρης και άνθους, δύο διαφορετικών ειδών φυτού (μελιτζάνα – πιπεριά) και σε δυο χωρικές πειραματικές κλίμακες (τρυβλίο Petri- φυτό).

| Είδος Φυτού | Μεταχείριση | Μελιτζάνα | | | | Πιπεριά | | | | | | | |
|-------------|-------------|-------------|----------------|-----------------|------|----------------|-------|----------------|-----------------|------|----------------|----|----|
| | | Φύλλο | Φύλλο +Γύρη | Φύλλο +Άνθος | Φυτό | Φυτό +Άνθος | Φύλλο | Φύλλο +Γύρη | Φύλλο +Άνθος | Φυτό | Φυτό +Άνθος | | |
| T_h | Μελιτζάνα | Φύλλο | - | S | S | NS | NS | NS | S | S | NS | S | |
| | | Φύλλο+Γύρη | | - | NS | S | NS | S | S | S | S | NS | |
| | | Φύλλο+Άνθος | | | - | S | NS | S | S | S | S | NS | |
| | | Φυτό | | | | - | NS | NS | S | S | NS | S | |
| | | Φυτό +Άνθος | | | | | - | NS | NS | NS | NS | NS | |
| | Πιπεριά | Φύλλο | | | | | | - | S | S | NS | S | |
| | | Φύλλο+Γύρη | | | | | | | - | NS | NS | NS | |
| | | Φύλλο+Άνθος | | | | | | | | - | NS | NS | |
| Φυτό | | | | | | | | | | - | NS | | |
| a | Μελιτζάνα | Φύλλο | - | NS | NS | NS | NS | NS | NS | NS | NS | NS | |
| | | Φύλλο+Γύρη | | - | NS | S | S | NS | NS | NS | NS | NS | |
| | | Φύλλο+Άνθος | | | - | S | NS | NS | NS | NS | NS | NS | |
| | | Φυτό | | | | - | NS | NS | S | S | NS | NS | |
| | | Φυτό +Άνθος | | | | | - | NS | NS | NS | NS | NS | |
| | Πιπεριά | Φύλλο | | | | | | | - | NS | NS | NS | NS |
| | | Φύλλο+Γύρη | | | | | | | | - | NS | NS | NS |
| | | Φύλλο+Άνθος | | | | | | | | | - | NS | NS |
| Φυτό | | | | | | | | | | | - | NS | |

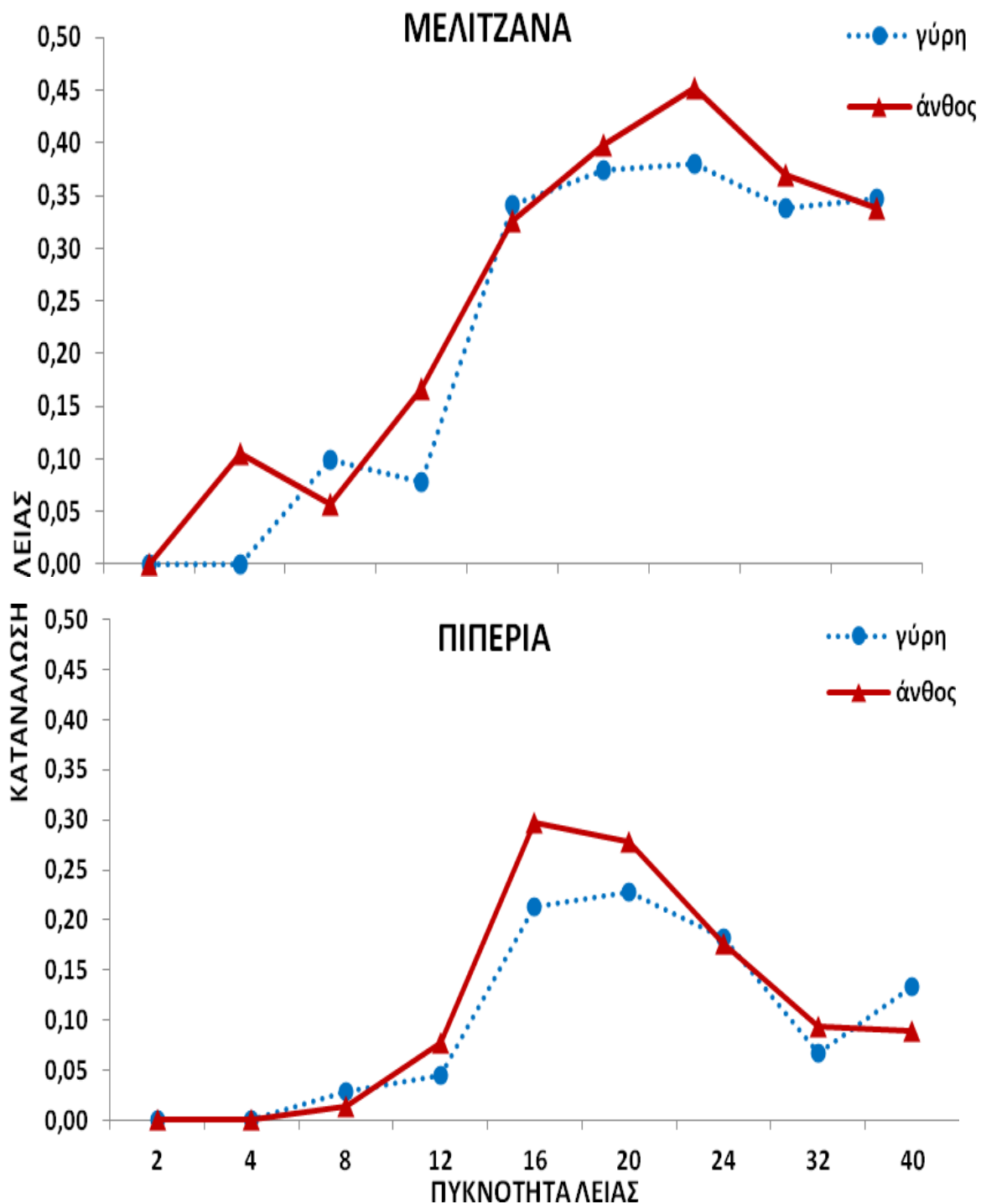
S: Διαφέρουν σημαντικά

NS: Δεν διαφέρουν σημαντικά

Στο Διάγραμμα 2.2.3 παρουσιάζεται η μείωση του ρυθμού κατανάλωσης του *M. pygmaeus* στις διάφορες πυκνότητες λείας στη μικρή χωρική κλίμακα (τρυβλίο) όταν, η προσφερόμενη εναλλακτική τροφή (άνθος – γύρη) εκφράστηκε σαν διαφορά των καταναλωθέντων ατόμων στην παρουσία εναλλακτικής τροφής από το συνολικό αριθμό καταναλωθέντων ατόμων στην απουσία εναλλακτικής τροφής. Η κατανάλωση των φυτικών πόρων (γύρης ή άνθους) αντιπροσώπευε ένα μικρό μέρος της καταναλωθείσας λείας στις χαμηλές πυκνότητες στη μελιτζάνα. Ωστόσο, με την αύξηση του αριθμού της λείας, το ποσοστό μείωσης της κατανάλωσης της λείας παρουσίασε αύξηση. Έτσι τριπλασιάστηκε περίπου σε πυκνότητες λείας των 16 ατόμων, ενώ διατηρήθηκε στα ίδια επίπεδα για τις υψηλότερες πυκνότητες.

Αντίστοιχα, στο φυτό πιπεριάς το ποσοστό κατανάλωσης των φυτικών πόρων στις μικρές πυκνότητες αντιστοιχούσε σε μικρό ποσοστό της συνολικής κατανάλωσης, αλλά αυξήθηκε στην πυκνότητα λείας των 16 ατόμων παραμένοντας στα ίδια επίπεδα για πυκνότητες λείας 20 και 24 ατόμων. Αντίθετα παρουσίασε πτώση και πάλι στις υψηλότερες πυκνότητες θηράματος (32 και 40 άτομα).

Από παρατηρήσεις διάρκειας 2 ωρών που πραγματοποιήθηκαν πρωινές (10:00 π.μ. – 12:00 μ.μ.) και απογευματινές ώρες (17:00μ.μ. – 19:00 μ.μ.) (μη δημοσιευμένα αποτελέσματα) επιβεβαιώθηκε η κατανάλωση φυτικών πόρων από το *M. pygmaeus* (Εικόνες 2.2.9, 2.2.10).



Διάγραμμα 2.2.3. Μείωση της κατανάλωσης του *M. pygmaeus* αφίδων *Myzus persicae* διάφορων πυκνοτήτων εκφρασμένη ως ποσοστό της διαφοράς της κατανάλωσης λείας μεταξύ των μεταχειρίσεων απουσία - παρουσία εναλλακτικής φυτικής πηγής (άνθος - γύρη) στην αντίστοιχη πυκνότητα, σε μικρή χωρική κλίμακα (τρυβλίο).



Εικόνα 2.2.9. *M. pygmaeus* σε άνθος μελιτζάνας



Εικόνα 2.2.10. *M. pygmaeus* τρεφόμενο από γύρη μελιτζάνας

2.2.5. Συζήτηση

Η πρώτη υπόθεση μας ότι η κατανάλωση λείας από το αρπακτικό *M. pygmaeus* θα πρέπει να διαφοροποιείται σε σχέση με την θρεπτική ποιότητα του φυτού - ξενιστή δεν επιβεβαιώθηκε. Η καταναλωτική συμπεριφορά του *M. pygmaeus* στις διάφορες πυκνότητες των νυμφών *M. persicae* τόσο σε φύλλα όσο και φυτά μελιτζάνας και πιπεριάς ήταν συγκρίσιμη παρά την γνωστή διαφορετική επίδραση αυτών των φυτών ξενιστών στην επιβίωση και ωοπαραγωγή του αρπακτικού (Perdikis and Lykouressis 2000, 2004 a, b).

Η μη διαφοροποιούμενη αρπακτική συμπεριφορά του *M. pygmaeus* στα φυτά ξενιστές που παρατηρήθηκε φαίνεται να υποστηρίζεται και από πρόσφατα αποτελέσματα μελετών (Lykouressis et al., 2014), που έχουν καταδείξει ότι ο ρυθμός θήρευσης του σε νύμφες *M. persicae* σε φυλλικούς δίσκους, δεν διέφερε μεταξύ τριών ειδών φυτών ξενιστών (τομάτα, πιπεριά και *Solanum nigrum* L. Solanaceae), στα οποία ωστόσο είχε παρατηρηθεί διαφοροποίηση τόσο στο χρόνο ανάπτυξης όσο και στην ωοπαραγωγή του θηρευτή. Στην παρούσα μελέτη, η αρπακτική συμπεριφορά διερευνήθηκε περαιτέρω χρησιμοποιώντας φυτά μελιτζάνας και πιπεριάς, επειδή είχαν αξιολογηθεί ως δύο είδη με μεγάλη απόκλιση ως προς την επιβίωση και ωοπαραγωγή του θηρευτή στην απουσία λείας (Perdikis and Lykouressis 2000, 2004 a,b). Ωστόσο, τα αποτελέσματα έδειξαν ότι η αρπακτικότητά του παμφάγου αρπακτικού δεν διαφοροποιήθηκε σε σχέση με το φυτό - ξενιστή και η συμπεριφορά του φαίνεται να επιβεβαιώνει την άποψη ότι η επίδραση του φυτού-ξενιστή στο τρίτο τροφικό επίπεδο μπορεί να εξαρτάται από το στάδιο ανάπτυξης του φυτού (Messina et al., 1997). Ωστόσο, σε αρκετές μελέτες έχει παρατηρηθεί διαφοροποίηση της καταναλωτικής συμπεριφοράς αρπακτικών με το φυτό ξενιστή. Για παράδειγμα, οι Shipp and Whitfield (1991) παρατήρησαν ότι η θηρευτική αποτελεσματικότητα του *Neoseiulus cucumeris* (Oudemans) (Acari: Phytoseiidae) σε *F. occidentalis* ήταν μεγαλύτερη σε φύλλα πιπεριάς από ότι αγγουριού και θεωρούν ότι αυτό σχετίζονταν με την πυκνή παρουσία τριχωμάτων στην επιφάνεια των φύλλων αγγουριού. Σε άλλη μελέτη οι Coll and Ridgway (1995) βρήκαν ότι το *Orius insidiosus* Say (Heteroptera: Anthocoridae) εκδήλωσε μικρότερο ρυθμό αρπακτικότητας σε *F. occidentalis* σε φυτά

τομάτας από ότι σε φυτά φασολιού ή αραβόσιτου. Η διαφοροποίηση αυτή, αποδόθηκε στα αδενικά τριχώματα στην επιφάνεια του φύλλου τομάτας που μπορεί να παρεμπόδισαν την αποτελεσματική αναζήτηση λείας και πιθανά προσέφεραν περισσότερα καταφύγια στην προστασία των θριπών από τις επιθέσεις των αρπακτικών. Παρόμοια οι De Clercq *et al.* (2000) ανέφεραν ότι *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae) παρουσίασε μικρότερη κατανάλωση σε *Spodoptera exigua* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae) στην τομάτα από ό, τι στην πιπεριά ή και μελιτζάνα. Ανάλογα θεώρησαν ότι η παρουσία αδενικών τριχωμάτων στην επιφάνεια του φυτού και η ύπαρξη αλληλοχημικών μπορεί να αποτέλεσαν τους λόγους της μειωμένης δραστηριότητας του αρπακτικού στην τομάτα, με αποτέλεσμα την μείωση της ικανότητας αναζήτησης της λείας και κατεπέκταση της θηρευτικής αποτελεσματικότητας του.

Τα αποτελέσματα της καταναλωτικής συμπεριφοράς του αρπακτικού *M. pygmaeus*, έχουν πρακτικές συνέπειες για την αξιοποίηση του στη βιολογική αντιμετώπιση, καθώς υποδεικνύουν ότι το ποσοστό θήρευσης του δεν επηρεάζεται από τα φυτά ξενιστές του. Το γεγονός επομένως της ικανότητας του να αναπτύσσεται και να εγκαθίσταται σε φυτά ξενιστές διατρεφόμενο και από ιστούς φύλλων, χωρίς ωστόσο να επηρεάζεται η θηρευτική αποτελεσματικότητά του, αποτελεί ένα επιπλέον χαρακτηριστικό που μπορεί να αξιολογηθεί στην καταπολέμηση των φυτοφάγων εχθρών. Θα πρέπει εδώ να αναφερθεί ότι σε ένα αυξανόμενο αριθμό πειραματικών μελετών επιχειρείται ο προσδιορισμός των μηχανισμών που εμπλέκονται στην αποτελεσματικότητα των φυσικών εχθρών με βάση τις επιδράσεις που πιθανά ασκούνται από τα φυτά ξενιστές. Σε μερικές μελέτες έχουν μετρηθεί οι άμεσες επιπτώσεις της χημικής ποιότητας των φυτών (Cornelissen and Stiling 2006), ενώ σε άλλες έχει αξιολογηθεί η αρχιτεκτονική των φυτών (Forkner and Hunter 2000; Denno *et al.* 2002) στη δυναμική των αρπακτικών. Υπάρχει, ωστόσο, ένα έλλειμμα μελετών που να αφορούν στην παράλληλη διερεύνηση των επιπτώσεων της ποιότητας και της ποσότητας των φυτών στους φυσικούς εχθρούς των φυτοφάγων εντόμων.

Πολλοί ερευνητές αμφισβητούν ότι η φυτοφαγία αποτελεί προαιρετική συμπεριφορά για τα παμφάγα Ετερόπτερα αρπακτικά. Αντίθετα θεωρούν ότι είναι υποχρεωτική αλλά συνδέεται αποκλειστικά με την ανάγκη πρόσληψης νερού από τα

αρπακτικά, το οποίο μπορούν να αποκτήσουν με την κατανάλωση φυτικών ιστών και το οποίο διευκολύνει την κατανάλωση και πέψη της λείας τους (Gillespie and McGregor, 2000; Sinia *et al.*, 2004). Παράλληλα η θρεπτική αξία των φύλλων θεωρείται περιορισμένη. Για παράδειγμα τα σάκχαρα τους θεωρούνται χαμηλής διατροφικής αξίας (Coll, 2009), και ενώ οι καρποί και η γύρη περιέχουν συχνά 10 % άζωτο, τα φύλλα συνήθως περιέχουν 0.7 % (Eubanks *et al.*, 2003). Αντίθετα η γύρη έχει βρεθεί ότι είναι πλούσια σε αμινοξέα και λιπίδια τα οποία συμβάλλουν και ενισχύουν σημαντικά στην ανάπτυξη και αναπαραγωγή των πολυφάγων (Fægri and vander Pijl, 1979; Roulston and Cane, 2000).

Η κατανάλωση λείας από το αρπακτικό *M. pygmaeus* διαφοροποιήθηκε με την παρουσία φυτικών πόρων (άνθος, γύρη), τα οποία όπως αναφέρθηκε θεωρούνται υψηλότερης θρεπτικής αξίας, γεγονός που επιβεβαιώνει την αρχική μας υπόθεση. Συγκεκριμένα, η παρουσία κυρίως γύρης ή άνθους, φυτών μελιτζάνας και σε μικρότερο βαθμό πιπεριάς, είχε ως αποτέλεσμα την εμφάνιση ενός χαμηλότερου μέγιστου επίπεδου (Plateau) στην καμπύλη της λειτουργικής απόκρισης του αρπακτικού σε συνάρτηση με την πυκνότητα της λείας, και την αύξηση του χρόνου χειρισμού ανά άτομο λείας. Το αποτέλεσμα αυτό μπορεί να οφείλεται στην υψηλότερη θρεπτική αξία των φυτικών πόρων (άνθος, γύρη), συγκρινόμενη με εκείνη των φύλλων για τον θηρευτή. Επομένως είναι πιθανό ότι η γύρη αποτέλεσε προτιμητέα διατροφική πηγή για το παμφάγο αρπακτικό με αποτέλεσμα να μειωθεί η αρπακτικότητα του. Η ανάλυση των αποτελεσμάτων της παρούσας μελέτης δεν ανέδειξε διαφορές στην κατανάλωση λείας μεταξύ των μεταχειρίσεων γύρης ή άνθους, υποδεικνύοντας περαιτέρω ότι το αρπακτικό κατανάλωνε πιθανά κυρίως γύρη από τους ιστούς του προσφερόμενου άνθους.

Αν και μορφολογικά και βιοχημικά χαρακτηριστικά των φυτών ξενιστών έχουν αναφερθεί ότι έμμεσα ή άμεσα μπορεί να επηρεάσουν το τρίτο τροφικό επίπεδο δηλαδή τους θηρευτές (Price, 1986), τα αποτελέσματα μας κατέδειξαν ότι ο τύπος της λειτουργικής απόκρισης του αρπακτικού δεν σχετίζονταν με το είδος του φυτού ξενιστή, είτε στην παρουσία είτε στη απουσία εναλλακτικών φυτικών πόρων. Ωστόσο επίδραση του φυτού ξενιστή στη λειτουργική απόκριση έχει αναφερθεί σε διάφορα είδη (Da Silva *et al.*, 1992; Coll and Ridgway 1995; Messina and Hanks 1998; Kumar *et al.*,

1999; De Clercq *et al.*, 2000; Shipp and Whitefield 1991; Skirvin and Fenlon 2001). Συγκεκριμένα οι De Clercq *et al.* (2000), έδειξαν ότι *P. nigrispinus* εκδηλώνει τύπου II λειτουργική απόκριση στο *S. exigua* σε πιπεριά και αγγούρι και τύπου III στην τομάτα. Επίσης οι Messina and Hanks (1998) ανέφεραν τύπου II αλλά και III λειτουργική απόκριση του αρπακτικού *Propylea quatuordecimpunctata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae) με λεία την αφίδα *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (Homoptera Aphididae) σε *Oryzopsis hymenoides* (ψείρα) και *Triticum aestivum* (μαλακό σιτάρι). Οι διαφορές στην πυκνότητα των τριχωμάτων των φύλλων καθώς και άλλα μορφολογικά χαρακτηριστικά αναφέρθηκαν ως παράγοντες πρόκλησης των διαφορών αυτών.

Ωστόσο στη παρούσα μελέτη καταγράφηκαν σημαντικές διαφορές στο χρόνο χειρισμού των θηρευτών στις διάφορες μεταχειρίσεις. Ο μικρότερος χρόνος χειρισμού εκτιμήθηκε τις μεταχειρίσεις που είχαν πραγματοποιηθεί στο τρυβλίο. Διάφοροι παράγοντες μπορούν να επηρεάσουν το χρόνο χειρισμού, δηλαδή το χρόνο που απαιτείται για την σύλληψη, υπόταξη, κατάποση και πέψη ενός ατόμου λείας, όπως π.χ. η ταχύτητα των θηρευτών και η κινητικότητα των θηραμάτων αλλά και ο χρόνος που δαπανάται από το θηρευτή για να υποτάξει ένα άτομο θηράματος (Hassell, 1978). Ο χρόνος αυτός συσχετίζεται με συμπεριφορικούς και δομικούς αμυντικούς μηχανισμούς της λείας. Στην περίπτωση μας φαίνεται πιθανό ότι ο περιορισμένος χώρος του τρυβλίου ευνόησε την ανίχνευση και το ρυθμό συναντήσεων της λείας με το θηρευτή και επομένως ο χρόνος χειρισμού ήταν μικρότερος. Ο μεγαλύτερος επίσης χρόνος χειρισμού που παρατηρήθηκε στις μεταχειρίσεις τρυβλίου φύλλου και γύρης ή άνθους καθώς και στα φυτά κλωβών που έφεραν άνθος πιθανά οφείλεται στο ότι οι φυτικοί αυτοί πόροι μπορεί μηχανικά να εμπόδισαν την κυκλοφορία του αρπακτικού. Επίσης μπορεί να λειτούργησαν ως καταφύγιο για τις αφίδες καθιστώντας αυτές λιγότερο ευάλωτες στο αρπακτικό (Sabelis and van Rijn, 1997)

Στις περισσότερες μελέτες, η μελέτη της θηρευτικής συμπεριφοράς και της λειτουργικής απόκρισης των θηρευτών πραγματοποιούνται σε μικρής χωρικής κλίμακας πειράματα, με κομμένα φύλλα ή φυλλικούς δίσκους σε τρυβλία ή τεχνητά πειραματικά πεδία. Ωστόσο, η πρακτική αυτή πιθανά μειώνει τη δυναμική των αλληλεπιδράσεων και οδηγεί είτε σε μεροληψία είτε σε ασαφή αποτελέσματα, τα οποία μπορεί να μην ανταποκρίνονται στις πραγματικές φυσικές συνθήκες (Lundgren

et al., 2005). Σε γενικές γραμμές ωστόσο, οι περισσότεροι συγγραφείς αναφέρουν ότι όσο η δομή του ενδαιτήματος γίνεται πιο ετερογενής ή πολύπλοκη, τόσο η θηρευτική αποτελεσματικότητα των αρπακτικών μειώνεται (Grez and Villagran, 2000; Gingras and Boivin, 2002; Legrand and Barbosa, 2003; Janssen et al. 2007; Shakya et al. 2009). Ωστόσο, έχουν καταγραφεί αποτελέσματα άλλων ερευνών που υποστηρίζουν το αντίθετο (O'Neil, 1989; Latham and Mills, 2009). Στην παρούσα μελέτη, τα αποτελέσματα που αφορούσαν την κατανάλωση του αρπακτικού όταν αναζητούσε τη λεία του σε ολόκληρο φυτό, έδειξαν ότι η μεγαλύτερη χωρική κλίμακα δεν επηρέασε τον τύπο της λειτουργικής απόκρισης του σε σχέση με εκείνη που εκτιμήθηκε στα πειράματα στο τρυβλίο. Αυτό καταδεικνύει ότι, ο θηρευτής διατηρεί μια θετική χωρική συσχέτιση με το θήραμά του και επομένως είναι ικανός να εντοπίζει και να εκμεταλλεύεται άμεσα και αποτελεσματικά τις αποικίες της λείας του, για τη χωρική τουλάχιστον κλίμακα και την πειραματική διαδικασία που ακολουθήθηκε στην παρούσα εργασία

Η δεύτερή υπόθεση που διατυπώθηκε στην παρούσα εργασία αφορούσε το γεγονός ότι θα υπάρχει μια ανώτατη οριακή πυκνότητα λείας πέραν της οποίας, η κατανάλωση από το αρπακτικό θα αντικαθίσταται από τους σε υψηλής θρεπτικής αξίας φυτικούς διαθέσιμους πόρους (άνθος, γύρη). Τα αποτελέσματά μας στα τρυβλία γενικά επιβεβαίωσαν την υπόθεση αυτή αλλά η καταναλωτική συμπεριφορά του αρπακτικού καθορίστηκε με βάση την αλληλεπίδραση μεταξύ του είδους του φυτού και της πυκνότητας της λείας. Αναλυτικά, βρέθηκε ότι σε πυκνότητες λείας μεγαλύτερες από μια συγκεκριμένη τιμή (κατώφλι), η εναλλακτική πηγή τροφής (άνθος ή γύρη) αντικαθιστά ένα σταθερό ποσοστό ατόμων λείας που θα είχαν καταναλωθεί, όπως καταγράφεται από τα αποτελέσματα στην απουσία της εναλλακτικής τροφής. Προφανώς, για συγκεκριμένη ποσότητα ζωικής βιομάζας (λεία) που καταναλώνεται από το θηρευτή απαιτείται παράλληλα μια ανάλογη ποσότητα και φυτικών ιστών ώστε να προωθείται επιτυχώς η πέψη ή για την πιθανή βέλτιστη απαιτούμενη θρεπτική ισορροπία του παμφάγου. Στην περίπτωση ειδικά όπου το αρπακτικό είχε την δυνατότητα να καταναλώσει, εκτός της λείας του, διαθέσιμους πόρους του φυτού μελιτζάνας (γύρη) αυτό φαίνεται ότι επιβεβαιώνεται γιατί το *M. ruginosus* αντικαθιστά με μια σχετικά σταθερή ποσότητα των διαθέσιμων φυτικών

πόρων την κατανάλωση της ζωικής λείας. Αυτό το αποτέλεσμα αποτελεί μια χρήσιμη πληροφορία όσον αφορά τη διαχείριση των μαζικών εκτροφών του αρπακτικού δεδομένου ότι, μόνο μια συγκεκριμένη ποσότητα λείας θα μπορούσε να χρησιμοποιηθεί και το υπόλοιπο θα μπορούσε να αντικατασταθεί με τη προσθήκη γύρης. Όσον αφορά τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ θηρευτή – θηράματος στο σύστημα αυτό, το παραπάνω αποτέλεσμα υποδηλώνει ότι η παρουσία ανθέων (δηλαδή όταν τα φυτά βρίσκονται στην άνθηση), μπορεί να έχει βραχυπρόθεσμα ως αποτέλεσμα την μειωμένη κατανάλωση λείας και τη μικρότερη επομένως αποτελεσματικότητα του αρπακτικού (short term effects). Ωστόσο, καταδεικνύει ακόμα ότι οι πηγές αυτές τροφής (άνθος ή γύρη) είναι υψηλής διατροφικής αξίας καθώς αντικαθιστούν την κατανάλωση της λείας και ενδεχομένως μακροπρόθεσμα να ευνοούν την αναπαραγωγή ή την πληθυσμιακή αύξηση των πολυφάγων θηρευτών (long term effects), ώστε να αντισταθμίζεται η βραχυπρόθεσμη μειωμένη κατανάλωση των φυτοφάγων εχθρών.

Όταν άνθη ή γύρη πιπεριάς προσφέρθηκαν στο αρπακτικό παράλληλα μαζί με τη λεία του, παρατηρήθηκε μια σημαντική μείωση του ρυθμού κατανάλωσης των αφίδων στην πυκνότητα των 16 ατόμων. Η μείωση αυτή αν και διατηρήθηκε σταθερή και στις πυκνότητες των 20 και 24 ατόμων, δεν καταγράφηκε στις μεγαλύτερες πυκνότητες λείας. Ως εκ τούτου, στις ενδιάμεσες πυκνότητες, οι οποίες συμπίπτουν με τον κορεσμό του θηρευτή (Fantinou *et al.*, 2008), το παμφάγο αρπακτικό φαίνεται να αντικαθιστά ζωική βιομάζα (αφίδες) με την διαθέσιμη εναλλακτική (άνθος, γύρη). Η συγκεκριμένη αυτή συμπεριφορά πιθανώς υποδεικνύει ότι όταν η λεία είναι σε αφθονία, το παμφάγο αρπακτικό μπορεί και αγνοεί την διαθέσιμη φυτική τροφή, δεδομένου ότι έχει από προηγούμενα αποτελέσματα αποδειχθεί δε ευνοεί τη αποδοτικότητά του (Perdikis and Lykouressis 2000, 2004 a, b). Ωστόσο, στις ενδιάμεσες πυκνότητες λείας, οι οποίες είναι κοντά στον κορεσμό του αρπακτικού, ο θηρευτής στρέφεται προς τους φυτικούς πόρους, καθώς η πυκνότητα του θηράματος δεν είναι ούτε αρκετά μικρή - που σε αυτήν την περίπτωση η εναλλακτική φυτική τροφή δεν έχει κάποια επίδραση-, αλλά ούτε αρκετά μεγάλη για να του προσφέρει ένα υψηλότερο διατροφικό κέρδος, ώστε να επενδύσει ενέργεια για να την ανιχνεύσει, σε σχέση με τη εύκολα διαθέσιμη αλλά και υψηλής διατροφικής αξίας φυτική τροφή.

Παρόμοια συμπεριφορά παρατηρήθηκε και από τους Robinson *et al.* (2008) στην κατανάλωση αφίδων από ενήλικα άτομα του *M. tasmaniae*.

Τα αποτελέσματα παρόμοιων ερευνητικών εργασιών, στις οποίες κυρίως έχει μελετηθεί η επίδραση της γύρης στην κατανάλωση λείας από διάφορα αρπακτικά αλλά και η ποσοτικοποίηση της κατανάλωσης με βάση τη λειτουργική απόκριση τους, ποικίλουν. Σε ορισμένες περιπτώσεις η προσθήκη ή παρουσία γύρης έχει αναφερθεί ότι επιδρά αρνητικά στην κατανάλωση λείας σε διάφορες πυκνότητες (Wei and Walde, 1997; Cottrell and Yeargan, 1998; Badii *et al.*, 2004). Επίσης, η αρνητική επίδραση της συμπληρωματικής διατροφής (supplemental) στη λειτουργική απόκριση έχει αναφερθεί και από τους van Rijn *et al.* (2002). Σύμφωνα με τα αποτελέσματα των προαναφερόμενων ερευνητών το *N. cucumeris* τρεφόμενο με *F. occidentalis* παρουσίασε μειωμένη λειτουργική απόκριση στην περίπτωση που στη δίαιτά του είχε προστεθεί γύρη *Typha latifolia* Linnaeus (Typhaceae). Ωστόσο, υπάρχουν αποτελέσματα όπου έχει καταγράψει μια θετική συσχέτιση μεταξύ του ποσοστού κατανάλωσης λείας και της πυκνότητας λείας στην παρουσία γύρης όπως, στο *Amblyseius gossipi* (Acarina, Phytoseiidae) με λεία *Tetranychus cinnabarinus* Boisd (Acari, Tetranychidae) στην παρουσία γύρης από το φυτό *Zea mays* (Elbrady and Elebenhawy, 1968).

Σύμφωνα με τα αποτελέσματά της παρούσας εργασίας, και στα δύο είδη φυτών (μελιτζάνα – πιπεριά) φαίνεται ότι το *M. pygmaeus* έχει την ικανότητα να συμπληρώνει τη διατροφή του με φυτικούς πόρους (άνθος – γύρη) στις περιπτώσεις που η λεία του είναι σε χαμηλές πυκνότητες. Παράλληλα, σε ενδιάμεσες πυκνότητες λείας το αρπακτικό υποκαθιστά το θήραμά του με την διαθέσιμη εναλλακτική φυτική πηγή. Ακόμα περισσότερο, φαίνεται ότι στην περίπτωση που το αρπακτικό αναζητά τη λεία του στην μελιτζάνα υποκαθιστά μέρος της με φυτικούς πόρους και στις υψηλές πυκνότητες, εν αντιθέσει με την πιπεριά που τις αντίστοιχες υψηλές πυκνότητες δεν αξιοποιεί τους εναλλακτικούς φυτικούς πόρους.

Συμπερασματικά, η εναλλακτική φυτική τροφή μπορεί να αντικαταστήσει την κατανάλωση λείας σε κάποιο συγκεκριμένο εύρος της διαθεσιμότητας της. Οι φυτικοί επίσης πόροι θα πρέπει με επιφύλαξη να θεωρούνται είτε ως υποκατάστατο ή συμπλήρωμα διατροφής των παμφάγων αρπακτικών μιας και απαιτείται για την

αξιολόγησή τους πειραματισμός σε ένα μεγάλο εύρος πυκνοτήτων της λείας τους. Ο ρυθμός θήρευσης του *M. pygmaeus* δεν διαφοροποιήθηκε με το είδος του φυτού, είτε ήταν υψηλής είτε χαμηλής διατροφικής αξίας, στην περίπτωση που τα αρπακτικά δραστηριοποιούνταν σε φυλλικούς δίσκους. Ωστόσο, όταν εναλλακτική τροφή (άνθος ή γύρη), που θεωρείται υψηλής διατροφικής αξίας, διατέθηκε στα αρπακτικά παράλληλα με τη λεία τους, καταγράφηκε μείωση της αρπακτικότητας τους σε σχέση με την πυκνότητα της λείας. Ειδικότερα, στην περίπτωση της μελιτζάνας, έντονη μείωση της κατανάλωσης παρατηρήθηκε στις ενδιάμεσες και τις υψηλές πυκνότητες λείας, ενώ στην περίπτωση της πιπεριάς μόνο στις ενδιάμεσες πυκνότητες λείας. Τα αποτελέσματα αυτά μπορούν να αποτελέσουν αφετηρία για την καλύτερη κατανόηση της πολυπλοκότητας των αλληλεπιδράσεων μεταξύ φυτού και λείας στη διατροφική συμπεριφορά των πολυφάγων αρπακτικών. Μπορούν παράλληλα να αξιοποιηθούν για την αποδοτική μαζική παραγωγή τους για εμπορικούς σκοπούς αλλά και για την αποτελεσματικότητα των αρπακτικών στο χωράφι. Μελλοντικές ερευνητικές προσπάθειες απαιτούνται ώστε τα αποτελέσματα αυτά να συνδυαστούν με την αναπαραγωγή και την πληθυσμιακή αύξηση του παμφάγου αρπακτικού, καθώς και στην μακροπρόθεσμη αποτελεσματικότητά του για τον έλεγχο των επιζήμιων οργανισμών.

2.2.6. Βιβλιογραφία

- Agrawal, A.A. 2003. Why omnivory? *Ecology* 84: 2521.
- Agrawal, A.A., Klein, C.N. 2000. What omnivores eat: direct effects of induced plant resistance on herbivores and indirect consequences for diet selection by omnivores. *J Anim. Ecol.* 69, 525-535.
- Agrawal, A.A., Kobayashi, C., Thaler, J.F. 1999. Influence of prey availability and induced host-plant resistance on omnivory by western flower thrips. *Ecology* 80, 518-523.
- Ågren, G.I. Stenberg J.A., Björkman, C. 2012. Omnivores as plant bodyguards—A model of the importance of plant quality *Basic Appl. Ecol.* 13, 441-448.
- Alomar, O., Wiedenmann, R.N. 1996. Zoophytophagous Heteroptera: implications for life history and integrated pest management. Lanham, MD, Thomas Say Publications in Entomology, Entomological Society of America.
- Badii, M.H., Hernandez-Ortiz, E., Flores, A.E., Landeros, J. 2004. Prey stage preference and functional response of *Euseius hibisci* to *Tetranychus urticae* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Exp. Appl. Acarol.*, 34, 263-273.
- Begum, M., Gurr, G.M., Wratten, S.D., Hedberg, P.R., Nicol, H.I. 2006. *Using selective food plants to maximize biological control of vineyard pests. J. Appl. Ecol.* 43: 547-554
- Bjorndal, K.A. 1991. Diet Mixing: Nonadditive Interactions of Diet Items in an Omnivorous Freshwater Turtle. *Ecology*, 72, 1234-1241.
- Bonsall, M.B., Hassell, M.P. 1997. Apparent competition structures ecological assemblages. *Nature (Lond)* 388, 371-373
- Bruno, J.F., O'Connor, M.I. 2005. Cascading effects of predator diversity and omnivory in marine food webs. *Ecology Letters* 8, 1048-1056.
- Calvo, F. J., Knapp, M., van Houten, Y.M., Hoogerbrugge, H., Belda, J.E. 2015. *Amblyseius swirskii*: What made this predatory mite such a successful biocontrol agent? *Exp. Appl. Acarol.* 65, 419-433.

- Coll, M. 2009. Feeding on non-prey resources by natural enemies. In L. G. Lundgren (Eds.), Relationships of natural enemies and non-prey foods Dordrecht. Springer Verlag, pp. ix–xxiii.
- Coll, M., Guershon, M. 2002. Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plant and prey diets. *Annu.Rev.Entomol.* 47, 267-297.
- Coll, M., Ridgway, R.L. 1995. Functional and numerical responses of *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthocoridae) to its prey in different vegetable crops. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 88, 732–738.
- Cornelissen, T., Stiling, A. 2006. Does low nutritional quality act as a plant defence? An experimental test of the slow-growth, high mortality hypothesis. *Ecol.Entomol.* 31, 32–40.
- Cottrell, T.E., Yeargan, K.V. 1998. Influence of a native weed, *Acalypha ostryaefolia* (Euphorbiaceae), on *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) population density, predation, and cannibalism in sweet corn. *Environ. Entomol.* 27, 1375-1385.
- Da Silva, P.G., Hagen, K.S., Gutierrez, A.P. 1992. Functional response of *Curinus coeruleus* (Col. Coccinellidae) to *Heteropsylla cubana* (Hom. Psyllidae) on artificial and natural substrates. *Entomophaga* 37, 555–564.
- DeClercq, P., Mohaghegh, J., Trriy, L. 2000. Effect of host plant on the functional response of the predator *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae). *Biol. Control* 18, 65-70
- Denno, R.F., Gratton, C., Peterson, M.A., Langellotto, G.A., Finke, D.L., Huberty, A.F. 2002. Bottom-up forces mediate natural-enemy impact in a phytophagous insect community. *Ecology* 83, 1443–1458.
- Denno, R.F., Fagan, W.F. 2003. Might nitrogen limitation promote omnivory among carnivorous arthropods? *Ecology* 84, 2522–2531.
- Diehl, S., Feiße, M. 2000. Effects of enrichment on three-level food chains with omnivory. *Am. Naturalist* 155, 200–218.

- Dixon, A.F.G. 2000. Insect Predator-prey Dynamics Ladybird Beetles and Biological Control. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Elbadry, E.A., Elbenhawy, E.M. 1968. The effects of pollen feeding on the predatory efficiency of *Amblyseius gossipi* (Acarina: Phytoseiidae) Entomol. Exp. Appl. 3, 273–276.
- Eubanks, M.D. 2005. Predaceous herbivores and herbivorous predators: the biology of omnivores and the ecology of omnivore-prey interactions. Pages 3-17 in *Ecology of Predator - Prey Interactions*. Pedro Barbosa and Ignacio Castellanos, Eds. Oxford University Press.
- Eubanks, M.D., Denno, R.F. 1999. The ecological consequences of variation in plants and prey for an omnivorous insect. *Ecology* 80, 1253–1266.
- Eubanks, M.D., Denno, R.F. 2000. Host plants mediate omnivore–herbivore interactions and influence prey suppression. *Ecology* 81, 936–947.
- Eubanks, M.D., Styrsky, J.D. 2005. Effects of plant feeding on the performance of omnivorous “predators”. In: Wackers, F.L., van Rijn, P.C.J., Bruin, J. (Eds) *Plant provided foods for carnivorous insects*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 148–177.
- Eubanks, M.D., Styrsky, J.D., Denno, R.F. 2003. The evolution of omnivory in Heteropteran insects. *Ecology* 84, 2549-2556.
- Faegri, K., van der Pijl, L. 1979. *The principles of pollination ecology*, 3rd revised edition. Oxford, Pergamon Press.
- Fantinou, A.A., Perdikis, D.Ch., Maselou, D.A., Lambropoulos, P.D. 2008. Prey killing without consumption: Does *Macrolophus pygmaeus* show adaptive foraging behaviour? *Biol. Control*. 47, 187-193.
- Finke, D.L., Denno, R.F. 2002. Intraguild predation diminished in complex-structured vegetation: Implications for prey suppression. *Ecology* 83, 643-652.

- Finke, D.L., Denno, R.F. 2005. Predator diversity and the functioning of ecosystems: The role of intraguild predation in dampening trophic cascades. *Ecol. Lett.* 8, 1299–1306.
- Forkner, R.E. & Hunter, M.D. 2000 What goes up must come down? Nutrient addition and predation pressure on oak herbivores. *Ecology* 81, 1588–1600.
- Fouly, A.H., Abou-Setta, M.M., Childers, C.C. 1995. Effects of diet on the biology and life tables of *Typhlodromalus peregrinus* (Acari: Phytoseiidae). *Environ. Entomol.* 24, 870-874.
- Frank, K.T., Petrie, B., Fisher, J.A.D., Leggett, W.C. 2011. Transient dynamics of an altered large marine ecosystem. *Nature* 477, 86-89.
- Gillespie, D.R., McGregor, R.R. 2000. The functions of plant feeding in the omnivorous predator *Dicyphus hesperus*: water places limits on predation. *Ecol. Entomol.* 25, 380–386.
- Gillespie, D.R., VanLaerhoven, S.L., McGregor, R.R., Chan, S., Roitberg, B.D. 2012. Plant Feeding in an Omnivorous Mirid, *Dicyphus hesperus*: Why Plant Context Matters *Psyche*, Article ID 495805.
- Gingras, D., Dutilleul, P., Boivin, G. 2002. Modeling the impact of plant structure on host-finding behavior of parasitoids. *Oecologia* 130, 396-402.
- Grez, A.A., Villagran, P. 2000. Effects of structural heterogeneity of a laboratory arena on the movement patterns of adult *Eriopis connexa* and *Hippodamia variegata* Coleoptera: Coccinellidae. *Eur. J. Entomol.* 97, 563-566.
- Hassell, M.P. 1978. The dynamics of arthropod predator-prey systems. – Princeton Univ. Press.
- Hodek, I., Honěk, A. 1996. Ecology of Coccinellidae. Kluwer Academic Publishers.
- Holling, C.S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Entomol.* 91, 385-398.
- Holt, R.D. 1977. Predation, apparent competition and the structure of prey communities. *Theor. Popul. Biol.* 12, 197–229.

- Holt, R.D. 1983. Optimal foraging and the form of the predator isocline. *Amer. Naturalist* 122, 521-541.
- Holt, R.D., Lawton, J.H. 1994. The ecological consequences of shared natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25, 495–520.
- Jacometti, M., Jørgensen, N., Wratten, S. 2010. Enhancing biological control by an omnivorous lacewing: Floral resources reduce aphid numbers at low aphid densities. *Biol. Control* 55, 159–165.
- Janssen, A., Sabelis, W.M. 2015. Alternative food and biological control by generalist predatory mites: the case of *Amblyseius swirskii* *Exp. Appl. Acarol.* 65, 413-418.
- Janssen, A., Willemse, E., van der Hammen, T. 2003. Poor host plant quality causes omnivore to consume predator eggs. *J. Anim. Ecol.* 72, 478-483.
- Janssen, A., Sabelis, M.W., Magalhães, S. , Montserrat, M., van der Hammen, T. 2007. Habitat structure affects intraguild predation. *Ecology* 88, 2713–2719.
- Janssen, A., Pallini, A., Venzon, M., Sabelis, M.W. 1998. Behaviour and indirect interactions in food webs of plant-inhabiting arthropods. *Exp. Appl. Acarol.* 22, 497-521.
- Juliano, S.A. 1993. Nonlinear Curve Fitting: Predation and Functional Response Curve. In Cheiner, S.M., Gurven J. (Eds.) *Design and Analysis of Ecological Experiments* Chapman and Hall, New York. pp 159-182.
- Koss, A.M., Snyder, W.E. 2005. Alternative prey disrupts biocontrol by a guild of generalist predators. *Biol. Control* 32, 243-251.
- Kumar, A., Kumar, N., Siddiqui, A., Tripathi, A. 1999. Prey-predator relationship between *Lipaphis erysimi* Kalt. (Hom., Aphididae) and *Coccinella septempunctata* L. (Col., Coccinellidae). II. Effect of host plants on the functional response of the predator. *J. Appl. Entomol.* 123, 591–596.
- Landis DA, Wratten SD, Gurr GM (2000) Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.* 45,175-201

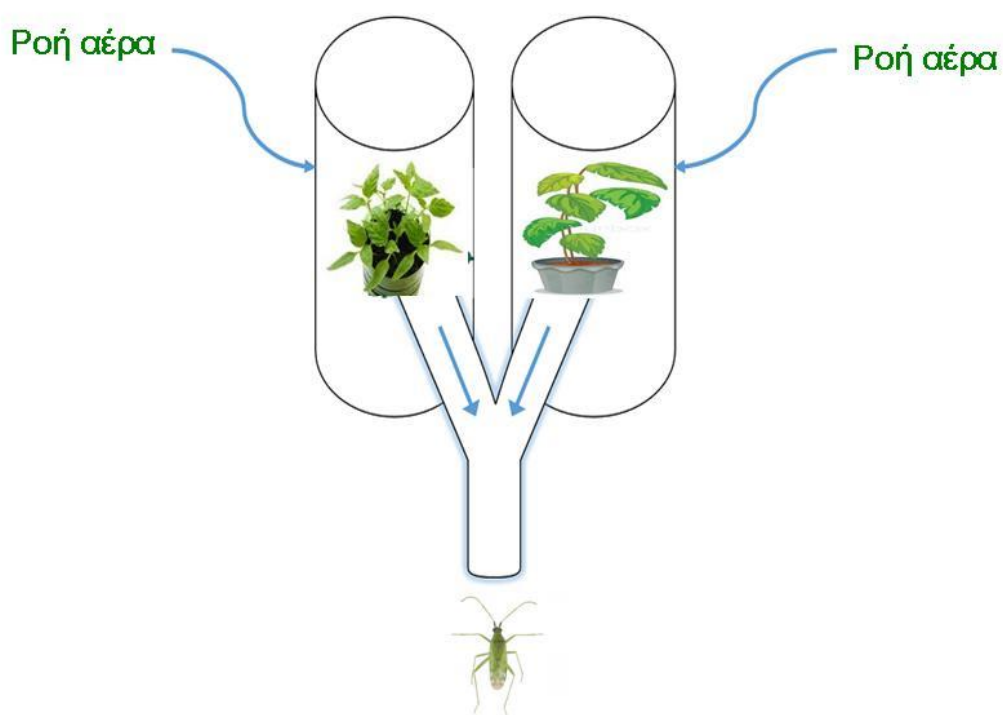
- Latham, D., Mills, N.J. 2009. Quantifying insect predation: a comparison of three methods for estimating daily per capita consumption of two aphidophagous predators. *Environ. Entomol.* 38, 1117-1125.
- Lee, J.C., Andow, D.A., Heimpel, G.E. 2006. Influence of floral resources on sugar feeding and nutrient dynamics of a parasitoid in the field. *Ecol. Entomol.* 31, 470-480.
- Lee, J.C., Heimpel, G.E. 2008. Floral resources impact longevity and oviposition rate of a parasitoid in the field. *J. Anim. Ecol.* 77, 565-572.
- Legrand, A.I., Barbosa, P.B. 2003. Plant morphological complexity impacts foraging efficiency of adult *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *Environ. Entomol.* 32, 1219-1226.
- Leman, A., Messelink, G.J. 2015. Supplemental food that supports both predator and pest: A risk for biological control? *Exp. Appl. Acarol.* 65, 511-524
- Lingren, P.D., Lukefahr, M.J. 1977. Effects of nectariless cotton on caged populations of *Campoletis sonorensis*. *Environ. Entomol.* 6, 586-588.
- Livdhal, T.P., Stiven, A.E. 1983. Statistical difficulties in the analysis of predator functional response data. *Can. Entomol.* 115, 1365-1370.
- Lundgren, J.G. 2009. Nutritional aspects of non-prey foods in the life histories of predaceous Coccinellidae. *Biol. Control* 51, 294-305.
- Lundgren, J.G., Seagraves M. P. 2011. Physiological benefits of nectar feeding by a predatory beetle *Biol. J. Linn. Soc.* 104,661-669.
- Lundgren, J.G., Huber, A., Wiedenmann, R.N. 2005. Quantification of the consumption of corn pollen by the predator *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) during anthesis in an Illinois cornfield. *Agri. For. Entomol.* 7, 53-60.
- Lykouressis, D.P., Perdakis, D.Ch., Charalampous, P. 2014. Plant food effects on prey consumption by the omnivorous predator *Macrolophus pygmaeus* *Phytoparasitica* 42 (3), 303-309.
- Mayntz, D., Raubenheimer, D, Salomon. M., Toft, S., Simpson, S.J. 2005. Nutrient-specific

- foraging in invertebrate predators. *Science* 307, 111-113.
- McMurtry, J.A., Croft, B.A. 1997. Life-styles of phytoseiid mites and their roles in biological control. *Ann. Rev. Entomol.* 42, 291–321.
- McMurtry, J.A., Rodriguez, J.G. 1987. Nutritional ecology of Phytoseiid mites. In Slansky, F., Rodriguez, J.G. (Eds.) *Nutritional ecology of insects, mites, and spiders*. John Wiley & Sons, New York, New York, USA. pp. 609–644.
- Messina, F.J., Hanks, J.B. 1998. Host plant alters the shape of the functional response of an aphid predator (Coleoptera: Coccinellidae). *Environ. Entomol.* 27, 1196–1202.
- Messina, F.J., Jones, T. A., Nielson, D.C. 1997. Host-plant effects on the efficacy of two predators attacking Russian wheat aphids (Homoptera: Aphididae). *Environ. Entomol.* 26, 1398–1404.
- Murdoch, W.W. 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecol. Monogr.* 39, 335–354.
- O'Neil, R.J. 1989. Comparison of laboratory and field measurements of the functional response of *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae). *J. Kans. Entom. Soc.* 70, 40–48.
- Nomikou, M., Janssen, A., Schraag, R., Sabelis, M.W. 2002. Phytoseiid predators suppress populations of *Bemisia tabaci* on cucumber plants with alternative food. *Exp. Appl. Acarol.* 27, 57–68
- Perdikis, D., Lykouressis, D. 2000. Effects of various items, host plants and temperatures on the development and survival of *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae). *Biol. Control*, 17, 55-60.
- Perdikis, D.C., Lykouressis, D.P. 2002. Life table and biological characteristics of *Macrolophus pygmaeus* when feeding on *Myzus persicae* and *Trialeurodes vaporariorum*. *Entomol. Exp. Appl.* 102, 261–272.

- Perdikis, D., Lykouressis, D. 2004 a. *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae) population parameters and biological characteristics when feeding on eggplant and tomato without prey. *J. Econ.Entomol.* 97, 1291–1298.
- Perdikis, D.Ch., Lykouressis, D.P. 2004 b. *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) as a suitable prey for *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae) population increase on pepper plants. *Environ. Entomol.* 33, 499-505.
- Perdikis, D., Fantinou, A., Lykouressis, D. 2011. Enhancing pest control in annual crops by conservation of predatory Heteroptera. *Biol.Control.* 59, 13–21.
- Pimm, S.L., Lawton, J.H., 1978. Feeding on more than one trophic level. *Nature* 275 (5680), 542–544.
- Polis, G.A., Strong, D.R. 1996. Food web complexity and community dynamics. *Am. Nat.* 147, 813-846.
- Polis, G.A., Myers, C.A., Holt R. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation—potential competitors that eat each other. *Ann.Rev. Ecol. Syst.* 20, 297–330.
- Price, P.W. 1986. Ecological aspects of host plant resistance and biological control: interaction among three trophic level. p. 11-36. In: Boethel, D.J.; Eikenbary, R.D., eds. *Interaction of plant resistance and parasitoids and predators of insects*. Wiley, New York, NY, USA
- Raubenheimer, D., Simpson, S.J., Mayntz, D. 2009. Nutrition, ecology and nutritional ecology: toward an integrated framework. *Functional Ecology* 23,4-16
- Robinson, K.A., Jonsson, M., Wratten, S.D., Wade, M.R., Buckley, H.L. 2008. Implications of floral resources for predation by an omnivorous lacewing. *Basic Appl. Ecol.* 9, 172-181.
- Rogers, D.J. 1972. Random search and insect population models. *J. Anim. Ecol.* 41, 369-383.
- Rosenheim, J.A. 2001. Source-sink dynamics for a generalist insect predator in habitats with higher-order predation. *Ecol. Monogr.* 71, 93-116.

- Royama, T. 1971. A comparative study of models for predation and parasitism. *Res. Pop. Ecol. Suppl.*, 1, 1–91.
- Roulston, T., Cane, J.H. 2000. Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Syst. Evol.* 222, 187-209.
- Sabelis, M.W., van Rijn, P.C.J. 1997. Predation by insects and mites. In: T. Lewis (Ed.), *Thrips as Crop Pests*. CAB-International, London, pp. 259-354.
- Sabelis, M.W., van Rijn, P.C.J. 2005. When does alternative food promote biological pest control? Proceedings of the Second International Symposium on Biological Control of Arthropods Davos, Switzerland.
- SAS Institute., 2012. JMP Version 10.0.0., SAS Institute Inc
- Shakya S., Weintraub, P.G., Coll, M. 2009 Effect of pollen supplement on intraguild predatory interactions between two omnivores: The importance of spatial dynamics *Biol. Control* 50, 281–287
- Shipp, J.L., Whitfield G.H. 1991. Functional response of the predatory mite, *Amblyseius cucumeris* (Acari: Phytoseiidae), on western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Environ. Entomol.* 20, 694-699
- Sinia, A., Roitberg, B., McGregor, R.R., Gillespie, D.R. 2004. Prey feeding increases water stress in the omnivorous predator *Dicyphus hesperus*. *Entomol. Exp. Appl.* 110, 243-248.
- Skirvin, D. J., Fenlon, J. S. 2001. Plant species modifies the functional response of *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) to *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae): implication for biological control. *Bull. Entomol. Res.* 91, 61-67.
- Snyder, W.E., Ives, A.R. 2001. Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology* 82, 705-716.
- Snyder, W.E., Wise, D.H. 2001. Contrasting trophic cascades generated by a community of generalist predators. *Ecology* 82, 1571-1583.
- Spellman, B., Brown, M.W., Mathews, C.R. 2006. Effect of floral and extrafloral resources

- on predation of *Aphis spiraecola* by *Harmonia oxyridis* on Apple. *BioControl* 51, 715-724.
- SPSS v. 19.0.0. 2010. SPSS Inc., Chicago.
- Torres, J.B., Boyd, D.Jr. 2009. Zoophytophagy in predatory Hemiptera. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 52, 1199–1208.
- van Baalen, M., Krivan, V., van Rijn, P.C.J., Sabelis, M.W. 2001. Alternative food, switching predators, and the persistence of predator-prey systems. *Am. Nat.* 157, 512–524.
- van Rijn, P.C.J. 2002. The impact of supplementary food on a prey–predator interaction. Ph.D. thesis, University of Amsterdam.
- van Rijn, P.C.J., van Houten, Y.M, Sabelis, M.W. 2002. How plants benefit from providing food to predators even when it is also edible to herbivores. *Ecology* 83, 2664–2679.
- Wäckers, F. 2005. Suitability of (extra-)floral nectar, pollen, and honeydew as insect food sources. In *Plant-Provided Food and Herbivore-Carnivore Interactions* (eds F.L. Wäckers, P.C.J. van Rijn & J. Bruin), pp. 17-74. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wanner, H., Gu, H., Dorn, S. 2006. Nutritional value of floral nectar sources for flight in the parasitoid wasp, *Cotesia glomerata*. *Physiol. Entomol.* 31, 127-133.
- Wei, Q., Walde, S.J. 1997. The functional response of *Typhlodromus pyri* to its prey, *Panonychus ulmi*: the effect of pollen. *Exp. Appl. Acarol.* 21, 677-684.
- Wilder, S.M., Holway, D.A., Suarez, A.V. & Eubanks, M.D. 2011. Macronutrient content of plant-based food affects growth of a carnivorous arthropod. *Ecology*, 92, 325-332.
- Vacante, V., Cocuzza, G.E., De Clercq, P., Van De Veire, M., Tirry, L. 1997. Development and survival of *Orius albidipennis* and *O. laevigatus* (Heteroptera: Anthocoridae) on various diets. *Entomophaga* 42, 493–498.
- Vandermeer, J. 2006. Omnivory and the stability of food webs. *J. Theor. Biol* 238, 497–504.



2.3. Κεφάλαιο 3. Επίδραση του φρούτου ξενιστή, της παρουσίας εναλλακτικών πόρων και της λείας στην απόκριση του *Macrolophus pygmaeus*.

2.3.Κεφάλαιο 3

Επίδραση του φυτού ξενιστή, της παρουσίας εναλλακτικών πόρων και της λείας στην απόκριση του *Macrolophus pygmaeus*.

2.3.1. Περίληψη

Το *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera, Miridae) είναι ένας γενικευμένος θηρευτής ο οποίος συναντάται σε αρκετά είδη φυτών ξενιστών και τρέφεται τόσο από ζωική όσο και από φυτική λεία. Στην παρούσα εργασία μελετήθηκε η απόκριση του αρπακτικού σε διάφορα οσφρητικά ερεθίσματα με τη χρήση του ολφακτόμετρου. Συγκεκριμένα αρχικά καταγράφηκε η επιλογή μεταξύ δύο φυτών ξενιστών (μελιτζάνας, πιπεριάς), αρπακτικών που προέρχονταν από το κάθε φυτό – ξενιστή. Στη συνέχεια πραγματοποιήθηκαν βιοδοκιμές χρησιμοποιώντας ως οσφρητική πηγή ένα άνθος από το κάθε φυτό ώστε να αξιολογηθεί η προσέλκυση του αρπακτικού από εναλλακτικούς φυτικούς πόρους. Καθώς το αρπακτικό εκδήλωσε μεγαλύτερη απόκριση προς το φυτό της μελιτζάνας, πραγματοποιήθηκαν επιπλέον βιοδοκιμές χρησιμοποιώντας φυτά μελιτζάνας που έφεραν ή όχι άνθος και συγκρίνοντας επιπλέον την απόκριση του αρπακτικού μεταξύ των φυτών εκείνων που είχαν προσβληθεί από αφίδες και καθαρών φυτών. Ταυτόχρονα πραγματοποιήθηκε παραλαβή πτητικών από τα φυτά με τη χρήση προσροφητικών παγίδων και ανάλυσή τους σε αέριο χρωματογράφο. Σύμφωνα με τα αποτελέσματα η προέλευση του αρπακτικού δεν επηρέασε την προσέλκυσή του προς τα φυτά μελιτζάνας ή πιπεριάς. Επιπλέον, παρατηρήθηκε μια σημαντική προσέλκυση του αρπακτικού προς το προσβέβλημένο από αφίδες φυτό μελιτζάνας σε σύγκριση με το καθαρό φυτό. Το αποτέλεσμα αυτό επιβεβαιώθηκε και από τη σύνθεση των πτητικών ουσιών που προσδιορίστηκαν με τον αέριο χρωματογράφο η οποία διέφερε σημαντικά μεταξύ των φυτών που είχαν προσβληθεί από αφίδες και το καθαρών φυτών. Στο σύνολο τέσσερις ουσίες βρέθηκαν να υπάρχουν μόνο στην υπερκείμενη αέρια φάση των φυτών μελιτζάνας που είχαν προσβληθεί από αφίδες ανάμεσα στις οποίες είναι το (E)-β-φαρνεσένιο και η 2-μεθυλ βουτανάλη οξίμη. Συμπερασματικά τα αρπακτικά έδειξαν μια επιτυχή ευαισθητοποίηση σε ερεθίσματα που σχετίζονταν κύρια με την παρουσία της λείας του στα φυτά.

2.3.2. Εισαγωγή

Η αποτελεσματικότητα των θηρευτών συνδέεται άμεσα με την ικανότητα αναζήτησης της λείας τους. Ο προσανατολισμός, ο προσδιορισμός και η εξερεύνηση φυτών για τον εντοπισμό της εγκαταστημένης λείας από τα αρπακτικά συνδέονται με περίπλοκες φυσικοχημικές αλληλεπιδράσεις. Τόσο το είδος της λείας όσο και το φυτό ξενιστής μπορούν να επηρεάσουν σημαντικά τη συμπεριφορά των θηρευτών και ειδικότερα των παμφάγων αρπακτικών. Κατά την αναζήτηση της λείας τους πολλά αρπακτικά εντόμων χρησιμοποιούν μια ποικιλία ερεθισμάτων μονωμένα ή συνδυαστικά, όπως χημικά, οπτικά και ακουστικά σήματα, είτε ακόμη τις διακυμάνσεις της θερμοκρασίας και της υγρασίας, (Greany and Hagen, 1981; Letourneau, 1988).

Τα φυτά ξενιστές μπορούν να υποστηρίξουν την ανάπτυξη αρπακτικών και αύξηση των πληθυσμών αρπακτικών και παράλληλα αμύνονται έναντι των φυτοφάγων εντόμων και ακάρεων. Ο προσανατολισμός των αρπακτικών προς τα θηράματά τους μπορεί να καθορίζεται τόσο από οσφρητικά όσο και οπτικά ερεθίσματα που συνδέονται με τα ίδια τα φυτά (Price *et al.*, 1980; Dicke and Sabelis, 1988; Hattingh and Samways, 1995; Freund and Olmstead, 2000; Henneman *et al.*, 2002). Το σχήμα και η αρχιτεκτονική των φυτών μπορεί να είναι καθοριστικά για το αρπακτικό για τον προσδιορισμό ενδιαιτημάτων που μπορεί να υποστηρίξουν την παρουσία και ανάπτυξη των θηραμάτων του (Hattingh and Samways, 1995; Wackers and Lewis, 1999, Freund and Olmstead, 2000). Επιπλέον, το χρώμα των φυτών μπορεί να παρέχει στα αρπακτικά πολύτιμες πληροφορίες κατά τη διάρκεια της αναζήτησης της τροφής τους (Wäckers and Lewis, 1999; Henneman *et al.*, 2002; Fischer *et al.*, 2004; Goyer *et al.*, 2004). Ωστόσο, τα χημικά ερεθίσματα συνιστούν συγκεκριμένες και αξιόπιστες ενδείξεις που υποδεικνύουν την παρουσία θηραμάτων σε ένα ενδιαίτημα. Εκτεταμένη έρευνα έχει αποδείξει ότι οι φυσικοί εχθροί βασίζονται σε διάφορα είδη χημικών ερεθισμάτων για τον εντοπισμό της λείας τους. Τα ερεθίσματα μπορεί να προέρχονται είτε απευθείας από το φυτό - ξενιστή ή το θήραμα για παράδειγμα φερομόνες, είτε έμμεσα από το φυτό - ξενιστή, για παράδειγμα πτητικές ενώσεις

προϊόντα δευτερογενούς μεταβολισμού (Vet and Dicke, 1992; Steidle and van Loon, 2003; de Boer and Dicke, 2006; Hilker and Meiners, 2006). Τα αρπακτικά έντομα προσελκύονται από πτητικά φυτών που είναι καθαρά από φυτοφάγα (Takabayashi et al., 1991, Reddy 2002, Bukovinszky et al., 2005), αλλά και από μείγματα πτητικών ουσιών που παράγονται από φυτά μετά την προσβολή τους από φυτοφάγα. Τα φυτά προσβαλλόμενα από φυτοφάγα, αντιδρούν στην προσβολή αυτή εκλύοντας πτητικές ενώσεις, οι οποίες επιτρέπουν στους φυσικούς εχθρούς να τα εντοπίζουν και να τα επιλέγουν με μεγάλη ακρίβεια (Hilker and Meiners, 2002). Με αυτόν τον τρόπο, τα αρπακτικά έντομα κατά τη διάρκεια της αναζήτησης της τροφής τους, συχνά συνδυάζουν τα άμεσα και έμμεσα ερεθίσματα που προκαλούνται είτε από τα καθαρά φυτά είτε από φυτά με προσβολή και έλκονται από ουσίες που προέρχονται από όλο το σύμπλεγμα του ξενιστή – φυτού / θήραματος (Erbilgin and Raffa, 2001; Reddy and Guerrero, 2004). Η αντίδραση των αρπακτικών σε πολύ συγκεκριμένα ερεθίσματα ή σήματα, που εκπέμπονται από συμπλέγματα ξενιστή -φυτού / θηράματος, εξαρτάται από τη διαιτητική εξειδίκευση των αρπακτικών ειδών και το διατροφικό εύρος των θηραμάτων τους (Vet and Dicke, 1992; Steidle and Van Loon, 2003). Η αντίδραση επίσης των αρπακτικών στα ερεθίσματα που εκπέμπονται μπορεί να είναι είτε έμφυτη ή επίκτητη μέσω συνειρμικής μάθησης (Steidle and van Loon, 2003; de Boer and Dicke, 2006).

Η αξιολόγηση των πτητικών ουσιών που επάγονται από τα φυτά λόγω της προσβολής τους από τα φυτοφάγα έντομα έχει αποδειχθεί σε αρκετές οικογένειες αρπακτικών (π.χ. Dicke et al., 1990; Turlings et al., 1990; van den Boom et al., 2004; van Roecke and Dicke, 2004). Πολλά παρασιτοειδή, αρπακτικά ακάρεα, και αρπακτικά έντομα χρησιμοποιούν πτητικά ερεθίσματα για να εντοπίσουν τη λεία ή τους ξενιστές τους (Dicke, 1999; Dicke and Vet, 1999; Sabelis et al., 1999). Επομένως, οι ουσίες αυτές πιστεύεται ότι έχουν σημαντική επίδραση στις αλληλεπιδράσεις μεταξύ φυτών, φυτοφάγων, και των φυσικών εχθρών στις τροφικές αλυσίδες (Turlings et al., 1995; Dicke and Vet, 1999). Συγκεκριμένα, μελέτες έχουν δείξει ότι η σύνθεση των πτητικών ουσιών που απελευθέρωναν διαφορετικά είδη φυτών διέφερε παρά το γεγονός ότι είχαν προσβληθεί από τα ίδια είδη φυτοφάγων (Turlings et al., 1990; Vet and Dicke, 1992; Tumlinson et al., 1993; Dicke, 1999).

Η εκπομπή αυτών των χημικών σημάτων οφείλεται στην καταπόνηση “stress” των φυτών λόγω της προσβολής τους και έχει ως αποτέλεσμα τη διαφοροποίηση του χημικού τους προφίλ (Pettersson *et al.*, 2008). Οι Dicke and Sabelis (1998) συμπέραναν ότι η αντίδραση αυτή των φυτών μπορεί να θεωρηθεί μέρος της έμμεσης άμυνάς τους στα φυτοφάγα, επειδή με αυτόν τον τρόπο τα φυτά προσελκύουν φυσικούς εχθρούς των φυτοφάγων. Συγκεκριμένα φυτά που έχουν αποικιστεί από φυτοφάγα έντομα παράγουν μια ομάδα πτητικών οργανικών ενώσεων (volatile organic compounds, VOCs) που συχνά αναφέρονται ως “επαγόμενα πτητικά φυτών από φυτοφάγα” (Herbivore Induced Plant Volatiles, HIPVs). Αυτές οι ενώσεις μπορεί να περιλαμβάνουν σημειοχημικά που ενεργούν ως απωθητικά για άλλα εκτός των εγκατεστημένων ειδών φυτοφάγων και ως ελκυστικά για οργανισμούς που επιδρούν στα εγκατεστημένα φυτοφάγα, όπως τα αρπακτικά και παρασιτοειδή (Dicke *et al.*, 1990). Με ένα ρόλο διπλής λειτουργίας, αυτά τα σήματα υποδεικνύουν ότι το φυτό είναι ήδη προσβεβλημένο και, ως εκ τούτου, λιγότερο κατάλληλο ως ξενιστής για νέα φυτοφάγα, αλλά συμβάλλουν επίσης στην αύξηση της αποτελεσματικότητας της αναζήτησης των φυτοφάγων από θηρευτές και παρασιτοειδή (Pickett *et al.*, 2006). Είναι σαφές και έχει γίνει ευρέως αποδεκτό ότι τα φυτά ανταποκρίνονται σε προσβολές από συγκεκριμένα είδη φυτοφάγων, προσαρμόζοντας αναλόγως την επαγόμενη άμεση και έμμεση άμυνά τους (Karban and Baldwin, 1997; Lou *et al.*, 2006). Ο άμεσος αμυντικός μηχανισμός των φυτών στοχεύει άμεσα στο φυτοφάγο έχει ως αποτέλεσμα την καθυστέρηση της ανάπτυξης των φυτοφάγων ή και το θάνατο τους (Lou and Baldwin, 2003), ενώ η έμμεση την άμυνα τους μέσω της αύξησης της θνησιμότητας των φυτοφάγων, με την προσέλκυση παρασιτοειδών και αρπακτικών με την παραγωγή συγκεκριμένου μείγματος πτητικών HIPVs (Thaler 1999; Kessler and Baldwin 2001). Μελέτες για τους μηχανισμούς που οδηγούν στην παραγωγή των HIPVs έχουν αποκαλύψει το ρόλο συγκεκριμένων ειδικών διεγερτών (Mattiacci *et al.*, 1995; Alborn *et al.*, 1997; Halitschke *et al.*, 2001). Αυτοί οι διεγέρτες μπορεί να ενεργοποιήσουν διάφορες οδούς σηματοδότησης στα φυτά με αποτέλεσμα τη συσσώρευση ή την απελευθέρωση χημικών ουσιών άμυνας (Kessler and Baldwin, 2001; Zangerl, 2003).

Οι γενικευμένοι θηρευτές καθώς εξερευνούν ένα μεγάλο εύρος τροφικών πηγών, ανταποκρίνονται σε περισσότερα ερεθίσματα ενώ παράλληλα εμφανίζουν και συμπεριφορές εκμάθησης (Glinwood *et al.*, 2011; Steidle and Van Loon, 2003). Η

ικανότητα της εκμάθησης μπορεί να επιτρέψει στα αρπακτικά να βελτιστοποιούν τη αξιοποίηση πόρων σε περιβάλλοντα με μέτριο βαθμό προβλεψιμότητας. Η εκμάθηση έχει αποδειχθεί σε ένα εύρος αρθροπόδων συμπεριλαμβανομένων των κοινωνικών εντόμων (Farina *et al.*, 2005), φυτοφάγων (Dukas and Bernays, 2000; Egas and Sabelis, 2001; Shikano and Isman, 2009), και αρπακτικών (Guillette *et al.*, 2009; Rahmani *et al.*, 2009). Τα αρπακτικά αρθρόποδα χρησιμοποιώντας χημικές πληροφορίες κατά την αναζήτηση του φυτού - ξενιστή τους, εξοικειώνονται συνδυάζοντας οσμές που σχετίζονται με την παρουσία του θηράματος (Vet and Dicke, 1992; De Boer and Dicke, 2006; Dukas, 2008). Τα πτητικά μείγματα που απελευθερώνονται από τα φυτά μπορούν να ποικίλλουν σημαντικά μεταξύ των διαφόρων συνδυασμών φυτών και φυτοφάγων (Van Den Boom *et al.*, 2004), μεταξύ διάφορων φυτοφάγων στο ίδιο είδος φυτού (Leitner *et al.*, 2005) και ακόμη μεταξύ του ίδιου είδους φυτοφάγου σε διαφορετικούς γονότυπους του ίδιου είδους φυτού (Degen *et al.*, 2004). Αυτή η ποικιλότητα μπορεί να παρέχει πληροφορίες στα αρπακτικά σχετικά με την ταυτότητα και την ποιότητα του φυτού ξενιστή και της λείας. Κατά την οσφρητική συνειρμική μάθηση, κάθε οσφρητικό ερέθισμα είναι συνδυασμένο με ένα υπό συνθήκη ερέθισμα, όπως η σίτιση ή επαφή με το θήραμα ή τα προϊόντα του (Perañá και Prokopy, 1989; Vet and Dicke, 1992). Για ένα αρπακτικό που μπορεί να εκμεταλλεύεται μια σειρά από πόρους, που διαφέρουν σε ποιότητα και διαθεσιμότητα στο χώρο και το χρόνο, η συνειρμική οσφρητική μάθηση μπορεί να αυξήσει την αποτελεσματικότητα με την οποία μπορεί να ανιχνευτεί και να αξιοποιηθεί ο πλέον ευνοϊκός πόρος. Οι περισσότερες μελέτες σχετικά με την οσφρητική μάθηση σε αρθρόποδα έχουν επικεντρωθεί στις μέλισσες, μύγες των φρούτων και παρασιτοειδή (Vet and Dicke 1992; Dukas, 2008), αλλά υπάρχουν περιορισμένα παραδείγματα για τα αρπακτικά καθώς εκτός των ακάρεων που έχουν μελετηθεί αρκετά, λίγα στοιχεία είναι γνωστά για τα αρπακτικά έντομα (De Boer and Dicke, 2006).

Σε μια σειρά μελετών έχει αποδειχθεί ότι αρπακτικά έντομα ανταποκρίνονται και προσελκύονται σε φυτά που ήταν προσβεβλημένα με φυτοφάγα είδη που αποτελούν λεία τους (Shimoda and Dicke 2000; Ninkovic *et al.* 2001; Ninkovic and Pettersson, 2003; Mc Gregor and Gillespie 2004; Ingegno *et al.* 2013). Ωστόσο η ανταπόκρισή αυτή έχει βρεθεί ότι επηρεάζεται από διάφορους παράγοντες όπως για

παράδειγμα το επίπεδο πείνας και η εμπειρία των αρπακτικών αλλά και από το αν πρόκειται για φυσικούς ή εργαστηριακούς πληθυσμούς (Drukker *et al.* 2000).

Αυτές οι τρι-τροφικές αλληλεπιδράσεις που ρυθμίζουν τις σχέσεις μεταξύ φυτού - λείας - αρπακτικού περιπλέκονται στην παρουσία παμφάγων αρπακτικών τα οποία έχουν τη δυνατότητα να τραφούν και από τα δύο τροφικά επίπεδα (φυτό και λεία) (Eubanks and Styrksy, 2005). Τα παμφάγα είναι πιθανότερο ότι ανταποκρίνονται τόσο σε συστατικά στοιχεία των φυτών όσο και σε πτητικές ουσίες που παράγονται από τη δράση των φυτοφάγων, δεδομένου ότι, στην απουσία του θηράματος, μπορεί σε ορισμένες περιπτώσεις να επιβιώσουν τρεφόμενα αποκλειστικά με φυτικούς πόρους (Stenberg *et al.*, 2010; 2011). Δεδομένου του απρόβλεπτου της αφθονίας των θηραμάτων, η ικανότητα των παμφάγων να επιβιώνουν στα φυτά επιλέγοντάς τα αξιολογώντας ουσίες που εκλύονται από αυτά, ακόμη και όταν δεν υπάρχει θήραμα τα καθιστά ιδιαίτερα κατάλληλα για το βιολογικό έλεγχο φυτοφάγων, υπό την προϋπόθεση ότι δεν προκαλούν τα ίδια ζημίες στα φυτά. Έτσι, υπό ευνοϊκές συνθήκες, τα παμφάγα έχουν χαρακτηριστεί ως «σωματοφύλακες» των φυτών καθώς η εκ των προτέρων εγκατάστασή τους σε φυτά, μπορεί να αναστείλει την ανάπτυξη φυτοφάγων πληθυσμών, αυξάνοντας έτσι τη παραγωγή φυτικής βιομάζας.

Αποτελεί επίσης σύγχρονο πεδίο έρευνας εάν η παρουσία των παμφάγων μπορεί να επάγει την άμυνα των φυτών έναντι μελλοντικών προσβολών από φυτοφάγα. Έχει αναφερθεί ότι η ωοπαραγωγή του *Orius laevigatus* (Fieber) (Hemiptera: Anthocoridae), αύξησε την αντοχή των φυτών τομάτας στην προσβολή από *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) (De Puysseleyn *et al.*, 2011). Επίσης οι Perez-Hedo *et al.* (2015) βρήκαν ότι το είδος *Nesidiocoris tenuis* Reuter (Heteroptera: Miridae) όχι μόνο αποτελεί φυσικό αποτελεσματικό θηρευτή για το φυτοφάγο *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) σε φυτά τομάτας, αλλά παράλληλα συμβάλλει στην ενίσχυση της φυσιολογικής άμυνας του φυτού μέσω της φυτοφαγίας του, επειδή με τις αλλοιώσεις που προκαλεί στους φυτικούς ιστούς κινητοποιείται η παραγωγή αμπισικού και γιασμονικού οξέως τα οποία καθιστούν τα φυτά λιγότερο ελκυστικά στο *B. tabaci*, αλλά και ελκυστικότερα στο παρασιτοειδές *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera: Aphelinidae). Σε πρόσφατη εργασία των Pappas *et al.* (2015) φυτά τομάτας εκτέθηκαν για κάποιο χρονικό διάστημα στο *Macrolophus*

rygmaeus και μετά την απομάκρυνση του αρπακτικού από τα φυτά αξιολογήθηκε η παρουσία και η ανάπτυξη δύο προτιμώμενων ειδών λείας του, δηλαδή του *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) και του *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Westwood) (Hemiptera: Aleyrodidae). Παρατηρήθηκε ότι η προηγούμενη παρουσία του αρπακτικού στο φυτό μείωσε τη γονιμότητα του *T. urticae* στα φυτά για διάστημα δυο εβδομάδων. Η μειωμένη ανάπτυξη των ακάρεων, ως αποτέλεσμα της προηγούμενης έκθεσης του φυτού σε *M. rygmaeus* συνοδευόταν από μια τοπική και συστηματική αυξημένη συσσώρευση σε μεταγραφάσεις (transcripts) και δραστηριότητα αναστολέων πρωτεΐνωσης, που είναι γνωστό ότι εμπλέκονται στην άμυνα των φυτών. Φαίνεται ότι τα παμφάγα αρπακτικά μπορεί να επάγουν την άμυνα των φυτών ώστε να περιοριστεί η ανάπτυξη των φυτοφάγων.

Ωστόσο οι μελέτες για την επίδραση της παρουσίας κάποιας πλούσιας σε θρεπτικά στοιχεία εναλλακτικής φυτικής πηγής (άνθος) στο φυτό και κατ' επέκταση του σύνθετου χημικού προφίλ του φυτού, στην απόκριση ενός παμφάγου αρπακτικού δεν υπάρχουν. Στο Κεφάλαιο 2 του δευτέρου μέρους της παρούσας διατριβής διαπιστώθηκε ότι το *M. rygmaeus* δεν διαφοροποίησε την αρπακτική συμπεριφορά του σε δυο φυτά ξενιστές (μελιτζάνας και πιπεριάς) που έφεραν το ίδιο φυτοφάγο την αφίδα *Myzus persicae*. Ωστόσο η κατανάλωση λείας από το αρπακτικό διαφοροποιήθηκε με την παρουσία φυτικών πόρων (άνθος, γύρη). Συγκεκριμένα, η παρουσία κυρίως γύρης ή άνθους, φυτών μελιτζάνας και σε μικρότερο βαθμό πιπεριάς, είχε ως αποτέλεσμα την εμφάνιση χαμηλότερου μέγιστου επίπεδου (Plateau) στην καμπύλη λειτουργικής απόκρισης του αρπακτικού σε συνάρτηση με την πυκνότητα της λείας (Maselou et al., 2014). Η διαφοροποίηση αυτή πιθανά να συνδέεται και με την προσέλκυση του αρπακτικού από το φυτό – ξενιστή ή από το μείγμα των πτητικών που προκύπτει από την ταυτόχρονη παρουσία εναλλακτικής φυτικής πηγής και λείας στο φυτό. Από προηγούμενες μελέτες έχει βρεθεί ότι το *M. rygmaeus* αντιδρά σε πτητικές ουσίες που εκλύονται από φυτά όταν έχουν προσβληθεί από τη λεία τους αλλά όχι από τις ουσίες που εκλύονται από τα ίδια τα άτομα της λείας (Ingegno et al., 2011; Lins et al. 2014). Προκύπτει επομένως ότι το συγκεκριμένο αρπακτικό προσελκύεται από πτητικές ουσίες που εκλύονται ως αντίδραση του ίδιου του φυτού στην προσβολή (Mollá, 2013). Κατά τους Moayeri et al. (

2007), η παρουσία δύο ειδών φυτοφάγων σε φυτά πιπεριάς προσέλκυσε περισσότερο το αρπακτικό σε σχέση με την παρουσία ενός είδος λείας. Επίσης οι Lins *et al.* (2014) μελετώντας το μηχανισμό προσανατολισμού του *M. ruginervis* για την εξεύρεση της λείας του, βρήκαν ότι όταν είχε προηγηθεί παραμονή μεγάλης διάρκειας από άτομα του ίδιου είδους στο φυτό, τα αρπακτικά κινήθηκαν κυρίως προς το καθαρό φυτό. Η πιθανή εξήγηση για το γεγονός αυτό σύμφωνα με τους ερευνητές φαίνεται να συνδέεται με την αποφυγή ενδοειδικών αλληλεπιδράσεων.

Με βάση τα παραπάνω σκοπός της παρούσας μελέτης ήταν η διερεύνηση της προσέλκυσης του αρπακτικού προς φυτά - ξενιστές με λεία και χωρίς λεία και με την παρουσία ή απουσία άνθους. Για το λόγο αυτό επιχειρήθηκε καταρχήν η αξιολόγηση της πιθανής συνειρμικής μάθησης των αρπακτικών εκτιμώντας την πιθανή επίδραση της προέλευσης τους από φυτά-ξενιστές στον προσανατολισμό προς κάποιο φυτό-ξενιστή της εκτροφής τους ή προς άλλο φυτό. Επίσης σχεδιάστηκαν μεταχειρίσεις ώστε να διερευνηθεί περαιτέρω η προτίμηση του αρπακτικού μεταξύ φυτών που έφεραν άνθος ή λεία. Τέλος πραγματοποιήθηκαν αναλύσεις των πτητικών που απαντώνται στα φυτά στις διάφορες μεταχειρίσεις ώστε να συγκεντρωθούν περισσότερες πληροφορίες για την ακριβέστερη διερεύνηση των παραγόντων που επηρεάζουν την επιλογή των φυτών από το αρπακτικό.

2.3.3. Υλικά και Μέθοδοι

2.3.3.1. Πειραματική διαδικασία

Χρησιμοποιήθηκαν φυτά μελιτζάνας και πιπεριάς ύψους περίπου 25-30 cm τα οποία έφεραν 5-6 πραγματικά φύλλα και είχαν αναπτυχθεί στο θερμοκήπιο σε θερμοκρασία $22.5 \pm 2.5^{\circ}\text{C}$ και σε φυσικό φως. Τα αρπακτικά προέρχονταν από τις εκτροφές του θερμοκηπίου σε φυτά μελιτζάνας ή πιπεριάς με λεία ωά *Ephestia kuehniella* (βλ. Κεφάλαιο 1.3.2.)

2.3.3.2. Απόκριση του *Macrolophus pygmaeus*

Στο πρώτο μέρος των πειραμάτων διερευνήθηκε η απόκριση του αρπακτικού *M. pygmaeus* σε διάφορα πτητικά ερεθίσματα με τη χρήση του ολφακτόμετρου. Σε κάθε πειραματική διαδικασία χρησιμοποιήθηκαν αρπακτικά *M. pygmaeus* τα οποία ήταν 5^{ης} νυμφικής ηλικίας <24ωρών. Πριν από κάθε πειραματισμό τα αρπακτικά εκτέθηκαν σε πείνα 24 ωρών στην παρουσία μόνο καθαρού φύλλου μελιτζάνας ή πιπεριάς ανάλογα με το χειρισμό.

Περίπου 1 ώρα πριν την έναρξη των δοκιμών τα αρπακτικά απομονώνονταν ατομικά σε πλαστικές φιάλες ώστε να μην είναι εκτεθειμένα στα υπό δοκιμή ερεθίσματα πριν την εξαπόλυσή τους και την αποφυγή της οποιασδήποτε εξοικείωσής τους με αυτές. Η απόκριση των θηρευτών διερευνήθηκε με οσφρητικές βιοδοκιμές με τη χρήση διπλής επιλογής σχήματος Y ολφακτόμετρου (Two-choice Y-olfactometer). Το ολφακτόμετρο αποτελούνταν από σωλήνα κατασκευασμένο από υλικό Pirex, διαμορφωμένου σε κεντρικό βραχίονα 12 cm μήκους και εσωτερικής διαμέτρου 2.5 cm στην αρχή του (στόμιο) και από δυο πλευρικούς βραχίονες ίσους μεταξύ τους μήκους 15 cm και εσωτερικής διαμέτρου 3cm, που συνδεόμενοι σχημάτιζαν μεταξύ τους γωνία 70 μοιρών (Εικόνα 2.3.1). Το στόμιο του ολφακτομέτρου συνδέονταν με μια αντλία κενού (Εικόνα 2.3.2), στην οποία είχε προσαρμοστεί ένα ροόμετρο ώστε να ρυθμίζεται και ελέγχεται η ροή του αέρα σε 2.5 L min^{-1} (Εικόνα 2.3.3).

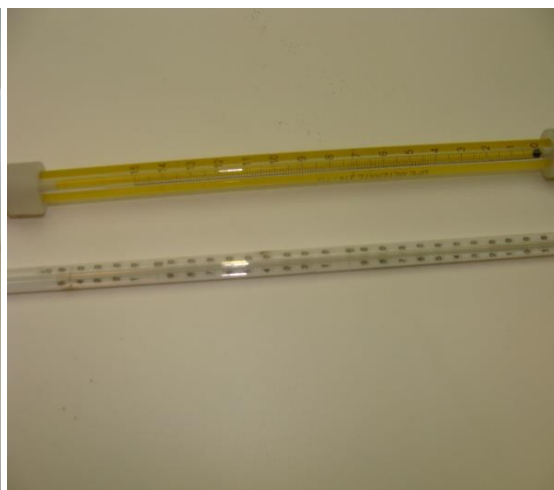


Εικόνα 2.3.1. Διπλής επιλογής σχήματος Y- ολφακτόμετρο

Κάθε πλευρικός βραχίονας του ολφακτόμετρου συνδέονταν σε γυάλινη κυλινδρική φιάλη ύψους 40cm και διαμέτρου 15cm. Οι φιάλες αυτές αποτελούσαν τα δοχεία εντός των οποίων τοποθετούνταν οι οσφρητικές πηγές. Οι φιάλες αυτές συνδέονταν με μια κωνική φιάλη 350 ml όγκου με νερό. Ο εξωτερικός αέρας εισάγονταν μέσω ενός φίλτρου ενεργού άνθρακα και διοχετεύονταν στην κωνική φιάλη με νερό ώστε να διαθέτει επαρκή υγρασία.



Εικόνα 2.3.2. Αντλία κενού



Εικόνα 2.3.3. Ροόμετρο και θερμοόμετρο που χρησιμοποιήθηκαν για τον έλεγχο του ροής αέρα και της θερμοκρασίας

Μεταξύ του σωλήνα Y και των δοχείων οσφρητικών πηγών παρεμβαλλόταν ένας λευκός πίνακας ώστε τα υπό δοκιμασία έντομα να μην έχουν οπτική επαφή με τα

φυτά κατά τις βιοδοκιμές. Ο σωλήνας του ολφακτόμετρου τοποθετήθηκε σε οριζόντια θέση επειδή τα αρπακτικά που χρησιμοποιήθηκαν ήταν 5^{ης} νυμφικής ηλικίας τα οποία δεν πετούν. Σε όλα τα πειράματα η ροή του αέρα ελεγχόταν για πιθανή διαρροή. Επίσης πριν από την έναρξη των πειραματικών χειρισμών, ελεγχόταν η ροή του αέρα με το ροόμετρο ώστε να διατηρείται σταθερή σε όλες τις βιοδοκιμές. Σε κάθε πειραματικό χειρισμό ένα φυτό ή ένα άνθος τοποθετούνταν μέσα στη φιάλη (Εικόνα 2.3.4).



Εικόνα 2.3.4. Πειραματικά υάλινα δοχεία

Μετά τον έλεγχο της ροής του αέρα ένα άτομο θηρευτή εισάγονταν στην ελεύθερη άκρη του ολφακτόμετρου. Η κάθε παρατήρηση διαρκούσε 10 λεπτά. Ειδικότερα για κάθε άτομο καταγράφονταν οι αντιδράσεις του σε δύο χρόνους, όπου ο πρώτος χρόνος αφορούσε το χρονικό διάστημα που χρειάζονταν το αρπακτικό για να φτάσει στο σημείο διασταύρωσης των πλευρικών βραχιόνων (σημείο «διασταύρωσης»), ενώ ο δεύτερος αφορούσε το χρονικό διάστημα που χρειάζονταν το αρπακτικό σε κάθε επιλεγόμενο πλευρικό βραχίονα για να διανύσει διάστημα περίπου 10cm (Εικόνα 2.3.5). Καθώς τα αρπακτικά είναι περισσότερο δραστήρια το απόγευμα (Perdikis *et al.*, 2004), οι μετρήσεις πραγματοποιούνταν μεταξύ 12:00μμ και 17:00μμ ώστε να εξασφαλίζεται η ίδια ανταπόκριση από όλα τα άτομα.

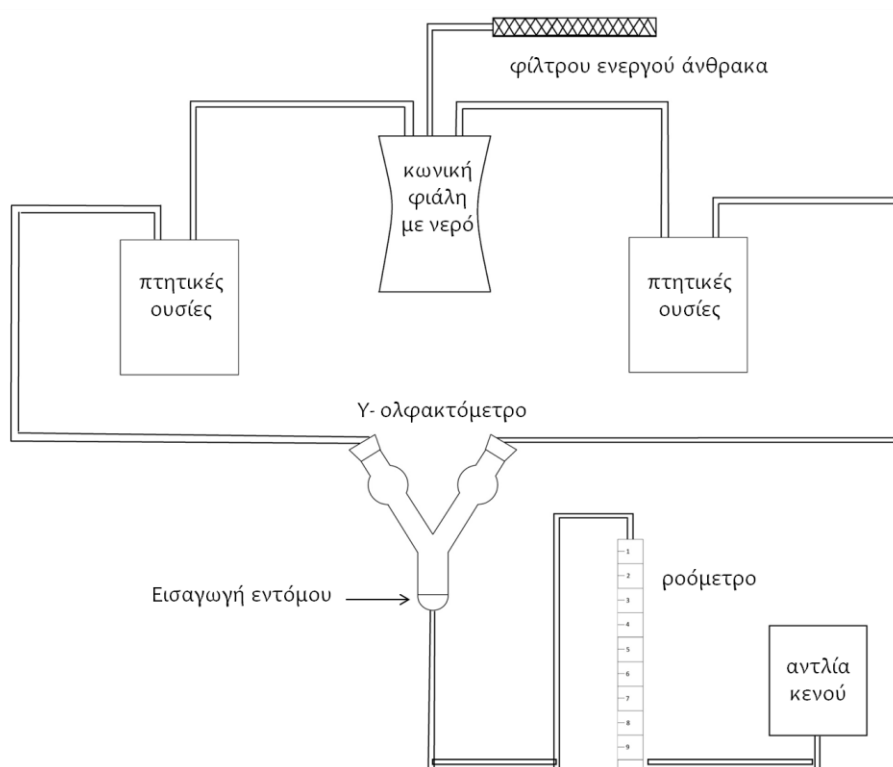


Εικόνα 2.3.5. Σημεία καταγραφής χρόνων κατά την παρατήρηση.

Τα αρπακτικά μετά την πάροδο των 10 λεπτών από την τοποθέτησή τους στον κεντρικό σωλήνα Y που δεν επέλεξαν βραχίονα απορρίπτονταν από τις μετρήσεις και αντικαθίσταντο από άλλο. Κάθε άτομο χρησιμοποιούνταν μόνο μία φορά ενώ για κάθε πειραματικό χειρισμό οσμών, πραγματοποιήθηκαν 40 επαναλήψεις. Μετά από κάθε πέντε επαναλήψεις δοκιμών, γινόταν εναλλαγή των θέσεων των πτητικών πηγών στα δοχεία των οσφρητικών πηγών (αριστερά, δεξιά) ώστε να περιορισθεί η χωρική επίδραση στην επιλογή. Επίσης μετά από τη δοκιμασία 10 αρπακτικών, ο ολφακτομετρικός σωλήνας και τα δοχεία των οσμών καθαρίζονταν επαρκώς με ουδέτερο σαπούνι και αλκοόλη (70 %) και αποστειρώνονταν σε αεροστεγή λέβητα βρασμού (autoclave) στους 120 °C για 20 λεπτά. Οι πειραματικοί χειρισμοί διεξάγονταν στους $25 \pm 1^\circ\text{C}$, , $65 \pm 5\% \text{RH}$ και υπό σταθερό φωτισμό (Εικόνες 2. 3.6 – 2.3.7.).



Εικόνα 2.3.6. Διάταξη Y-tube olfactometer














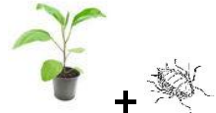

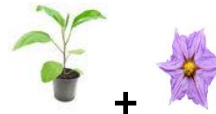




Εικόνα 2.3.7. Σχηματική απεικόνιση διάταξης Y-tube olfactometer

Προκειμένου να αξιολογηθεί η επίδραση της πιθανής συνειρμικής μάθησης των αρπακτικών χρησιμοποιήθηκαν αρπακτικά που είχαν εκτραφεί με λεία *Ephestia kuehniella* σε πιπεριά ή μελιτζάνα. Μετά την απομάκρυνση τους από τις εκτροφές και την έκθεση τους σε πείνα πραγματοποιήθηκαν οι βιοδοκιμές όπου τους παρέχονταν επιλογές που αφορούσαν είτε φυτά ξενιστές που έφεραν ή δεν έφεραν ένα άνθος, είτε φυτά ξενιστές προσβεβλημένα ή καθαρά, από αφίδες *Myzus persicae*. Κάθε φυτό τοποθετούνταν σε κάθε φιάλη οσφρητικών προσδιορισμών λίγο πριν την έναρξη κάθε βιοδοκιμής.

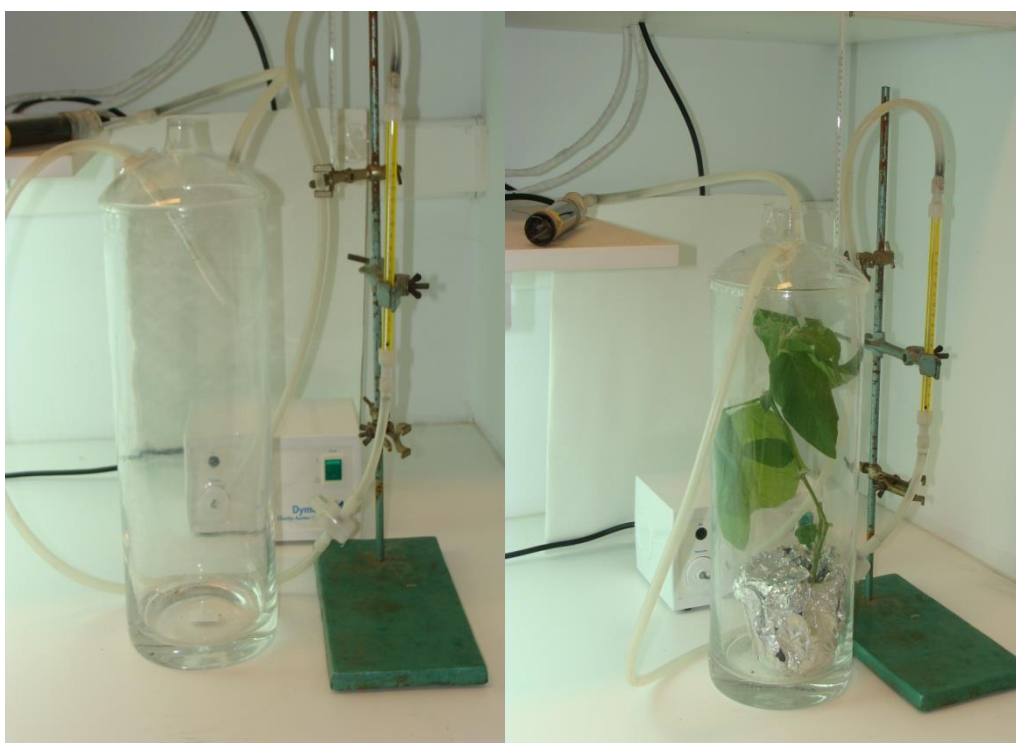
Μετά την ολοκλήρωση των οπτικών παρατηρήσεων με τη χρήση του ολφακτόμετρου, τα αρπακτικά απομακρύνονταν και τοποθετούνταν σε τρυβλία πάνω σε φύλλο μελιτζάνας ή πιπεριάς ανάλογα με την προέλευσή τους και επάρκεια ωών του λεπιδοπτέρου *E. kuehniella* και παρέμεναν σε αυτές τις συνθήκες μέχρι την ολοκλήρωση της ανάπτυξής του και καταγραφής του φύλου τους. Οι παρατηρήσεις διεξάγονταν ανά 24 ώρες. Τα τρυβλία με τα αρπακτικά διατηρούνταν σε θάλαμο σταθερών συνθηκών, θερμοκρασίας 25 C°, σχετικής υγρασίας 60-65% και φωτοπερίοδο 16Φ:8Σ ωρών. Αναλυτικά οι βιοδοκιμές που πραγματοποιήθηκαν αναφέρονται στον Πίνακα 2.3.1.

Πίνακας 2. 3. 1. Βιοδοκιμές με τη χρήση του ολφακτόμετρου

| <i>Macrolophus ruginosus</i> | Πηγή 1 | vs. | Πηγή 2 |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|  Από πιπεριά | Φυτό Πιπεριάς  | vs. | Αέρας |
| | Φυτό Μελιτζάνας  | vs. | Αέρας |
| | Φυτό Πιπεριάς  | vs. | Φυτό Μελιτζάνας  |
| | Άνθος πιπεριάς  | vs. | Αέρας |
|  Από μελιτζάνα | Φυτό Μελιτζάνας  | vs. | Αέρας |
| | Φυτό Πιπεριάς  | vs. | Αέρας |
| | Φυτό Μελιτζάνας  | vs. | Φυτό Πιπεριάς  |
| | Άνθος Μελιτζάνας  | vs. | Αέρας |
| | Φυτό Μελιτζάνας  | vs. | Φυτό Μελιτζάνας με αφίδες  |
| | Φυτό Μελιτζάνας  | vs. | Φυτό Μελιτζάνας με άνθος  |
| | Φυτό Μελιτζάνας με άνθος  | vs. | Φυτό Μελιτζάνας με αφίδες  |

2.3.3.3. Παραλαβή πτητικών

Η δεύτερη σειρά πειραμάτων αφορούσε την παραλαβή πτητικών από τα φυτά μελιτζάνας. Ειδικότερα, φυτά μελιτζάνας που έφεραν άνθος (ΦΑ), φυτά χωρίς άνθος (Φ) και φυτά προσβεβλημένα με αφίδες (ΦΑΦ) τοποθετήθηκαν σε κατάλληλους υάλινους θαλάμους συλλογής πτητικών, όπου υπήρχαν οπές για την είσοδο και έξοδο του αέρα όπου προσαρμοζόταν σωλήνες από teflon με αντίστοιχα βιδωτές ενώσεις (Εικόνα 2.3.8). Από τη μία οπή ο αέρας εισχωρούσε στο θάλαμο, αφού προηγουμένως περνούσε από φίλτρο ενεργού άνθρακα για να διασφαλιστεί η καθαρότητά του.

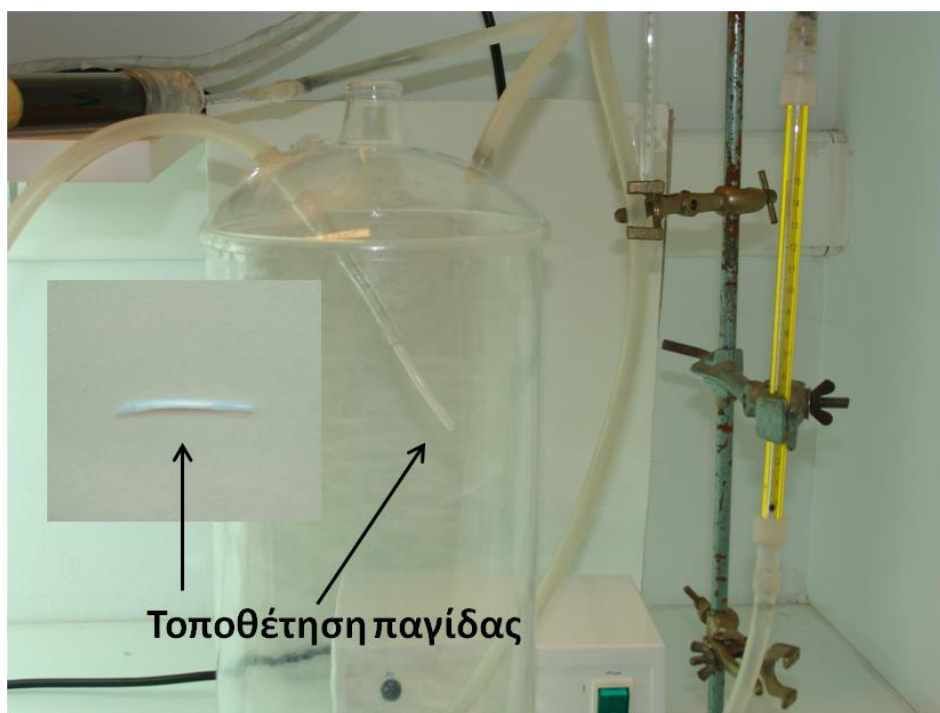


Εικόνα 2.3.8. Διάταξη θαλάμου συλλογής πτητικών με παγίδα και κυκλοφορία αέρα

Στη δεύτερη οπή (έξοδο) τοποθετήθηκε παγίδα που αποτελείτο από ένα σωλήνα Teflon εσωτερικής διαμέτρου 3 mm, μέσα στον οποίο υπήρχε προσροφητικό υλικό Porapak Q 80-100 mesh, στερεωμένο ανάμεσα σε υαλοβάμβακα και τάπες μικρότερης διαμέτρου σωλήνα Teflon (Εικόνα 2.3.9). Η παγίδα ήταν συνδεδεμένη με αντλία κενού που η ροή συλλογής ρυθμιζόταν με ροόμετρο.

Λόγω της αυξημένης εξατμισοδιαπνοής των φυτών, επιλέχτηκε η συλλογή των πτητικών να πραγματοποιείται για 6 ώρες. Μετά από το διάστημα αυτό, η παγίδα

εκπλύθηκε με 500 μL n-πεντάνιο και το παραλαμβανόμενο δείγμα τοποθετήθηκε σε φιαλίδια αέριας χρωματογραφίας και φυλάχθηκε στους $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ μέχρι την ανάλυση. Πριν την ανάλυση στον αέριο χρωματογράφο, το δείγμα συμπυκνώθηκε υπό ρεύμα αζώτου (N_2) μέχρι τα 100 μL .



Εικόνα 2.3.9. Τοποθέτηση παγίδας πτητικών ουσιών

Τα δείγματα αναλύθηκαν με αέριο χρωματογράφο Varian CP-3800 εφοδιασμένο με ανιχνευτή φασματομέτρο μάζας 1200L. Ο εισαγωγέας δείγματος ήταν ο 1079 και η θερμοκρασία στο θάλαμο εισαγωγής του δείγματος ήταν στους 220°C ενώ, η θερμοκρασία της γραμμής μεταφοράς του ανιχνευτή ήταν στους 200°C . Η παροχή του ηλίου (He) ρυθμίστηκε σε σταθερή ροή 1 mL/min . Χρησιμοποιήθηκε στήλη VF5ms τριχοειδή στήλη μήκους 30 m, διαμέτρου 0,25 mm και πάχους 0,25 μm . Το θερμοκρασιακό πρόγραμμα ανάλυσης άρχιζε από τους $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ όπου παραμένει για 1 min και σταδιακά έφθανε τους 65°C ανά $1^{\circ}\text{C}/\text{min}$. Στη συνέχεια, έφθανει τους 180°C με ρυθμό $3^{\circ}\text{C}/\text{min}$ και τέλος τους 250°C με ρυθμό αύξησης $15^{\circ}\text{C}/\text{min}$. Δείγματα, όγκου 1 μL , εισήχθησαν στο θάλαμο εξαέρωσης με τη βοήθεια αυτόματου δειγματολήπτη.

Για την ταυτοποίηση των πτητικών συστατικών έγινε χρωματογραφική ανάλυση μίγματος n-αλκανίων αναφοράς (C₈-C₂₀) και υπολογίστηκε ο δείκτης κατακράτησης (Retention Index) της κάθε ουσίας, ο οποίος συγκρίθηκε με βιβλιογραφικά δεδομένα. Παράλληλα, έγινε σύγκριση των φασμάτων μάζας με αυτά προτύπων ουσιών που είχαμε στη διάθεσή μας, με δεδομένα των βιβλιοθηκών του οργάνου (NIST 2005, version 2.0) καθώς και με βιβλιογραφικές αναφορές.

2.3.3.4. Στατιστική ανάλυση

Για την ανάλυση των αποκρίσεων του *M. pygmaeus* με τη χρήση του ολφακτόμετρου χρησιμοποιήθηκε ο δοκιμασία του χ^2 . Η μηδενική μας υπόθεση ήταν ότι τα αρπακτικά είχαν 50:50 πιθανότητες να επιλέξουν μεταξύ των 2 βραχιόνων των οσμών. Τα άτομα τα οποία δεν επέλεξαν βραχίονα αποκλείστηκαν από τη στατιστική ανάλυση. Επίσης για το φύλο του αρπακτικού που καταγράφηκε σε κάθε βιοδοκιμή χρησιμοποιήθηκε και πάλι η δοκιμασία του χ^2 ώστε να μελετηθεί αν επηρέασε την επιλογή του ή όχι. Οι χρόνοι απόκρισης του αρπακτικού συγκρίθηκαν με μη παραμετρικές δοκιμές (Wilcoxon test and Kruskal Wallis test). Η στατιστική επεξεργασία των δεδομένων από την παραλαβή πτητικών, έγινε με ανάλυση της παραλλακτικότητας ενώ επιπλέον, εφαρμόστηκε η διακριτική ανάλυση (discriminant analysis). Όλες οι αναλύσεις έγιναν με το στατιστικό πακέτο SPSS 19.0.0 (SPSS Inc., 2010).

2.3.4. Αποτελέσματα

2.3.4.1. Βιοδοκιμές με τη χρήση του ολφακτόμετρου

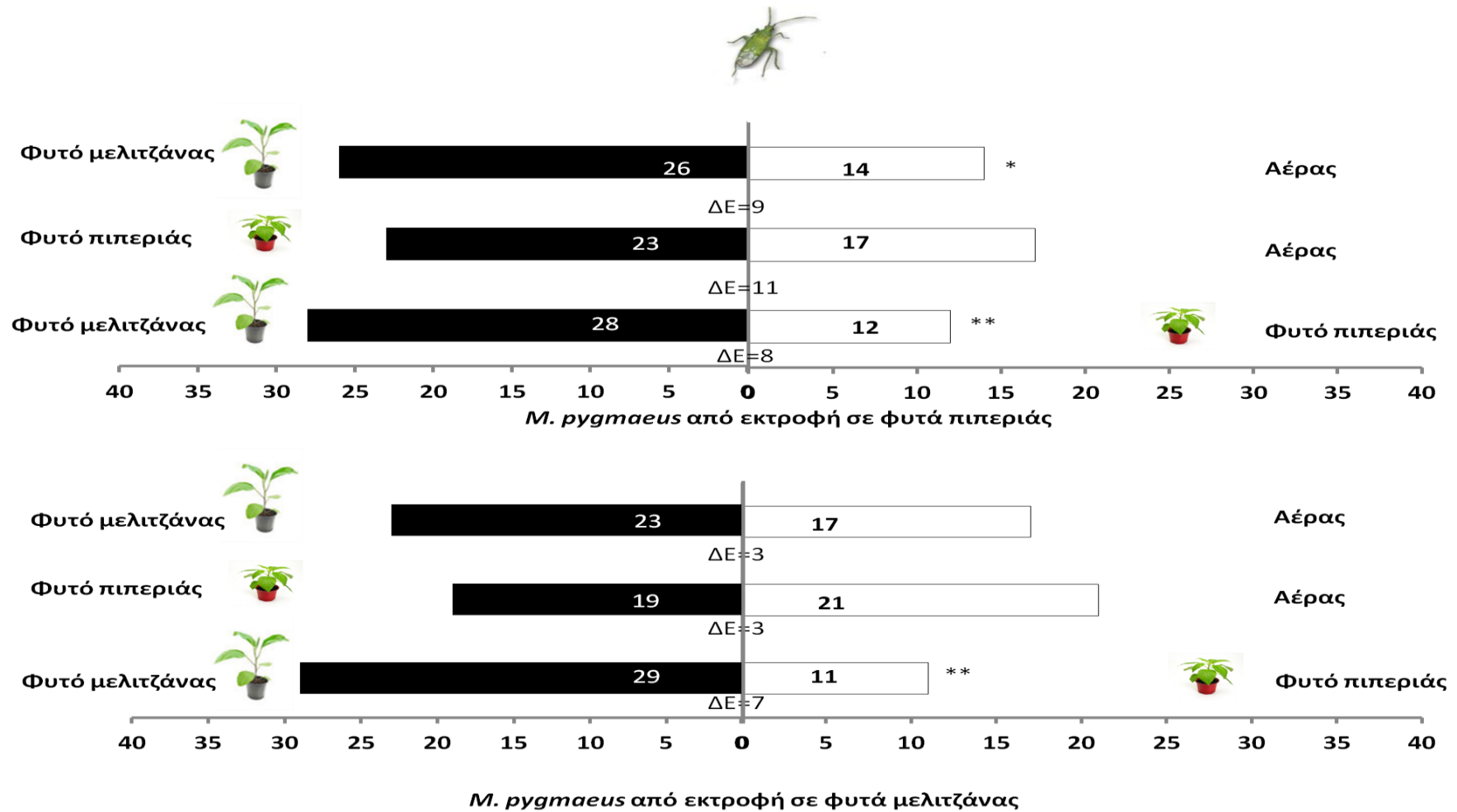
Αρχικά διερευνήθηκε αν η προέλευση του αρπακτικού από το φυτό ξενιστή (μελιτζάνα ή πιπεριά) θα μπορούσε να επηρεάσει την επιλογή και προτίμησή του προς τα πτητικά ερεθίσματα. Σύμφωνα με τα αποτελέσματα το *M. pygmaeus* ανεξάρτητα από την προέλευσή του, δηλαδή είτε είχε εκτραφεί σε μελιτζάνα είτε σε πιπεριά, στην επιλογή μελιτζάνα – πιπεριά, εκδήλωσε σαφή προτίμηση προς το φυτό μελιτζάνας

($X^2_{\text{πιπεριά}}=6.4$, $P=0.011$; $X^2_{\text{μελιτζάνα}}=8.1$, $P=0.004$). Επίσης ανεξάρτητα της προέλευσης του αρπακτικού, μεταξύ φυτού ξενιστή (μελιτζάνα ή πιπεριά) και καθαρού αέρα δεν καταγράφηκαν σημαντικές διαφορές (Διαγράμμα 2.3.1). Με βάση προηγούμενες μελέτες (Maselou *et al.*, 2014) εν συνεχεία αξιολογήθηκε η παρουσία άνθους πιπεριάς ή μελιτζάνας στην προσέλκυση του αρπακτικού. Σύμφωνα με τα αποτελέσματα η παρουσία άνθους δεν επηρέασε την επιλογή του αρπακτικού και δεν καταγράφηκαν σημαντικές διαφορές μεταξύ του αριθμού των ατόμων που επέλεξαν το άνθος και εκείνου που κατευθύνθηκε προς την καθαρή πηγή αέρα ($X^2_{\text{πιπεριά}}=0.4$, $P=0.527$; $X^2_{\text{μελιτζάνα}}=2.5$, $P=0.114$). (Διάγραμμα 2.3.2.).

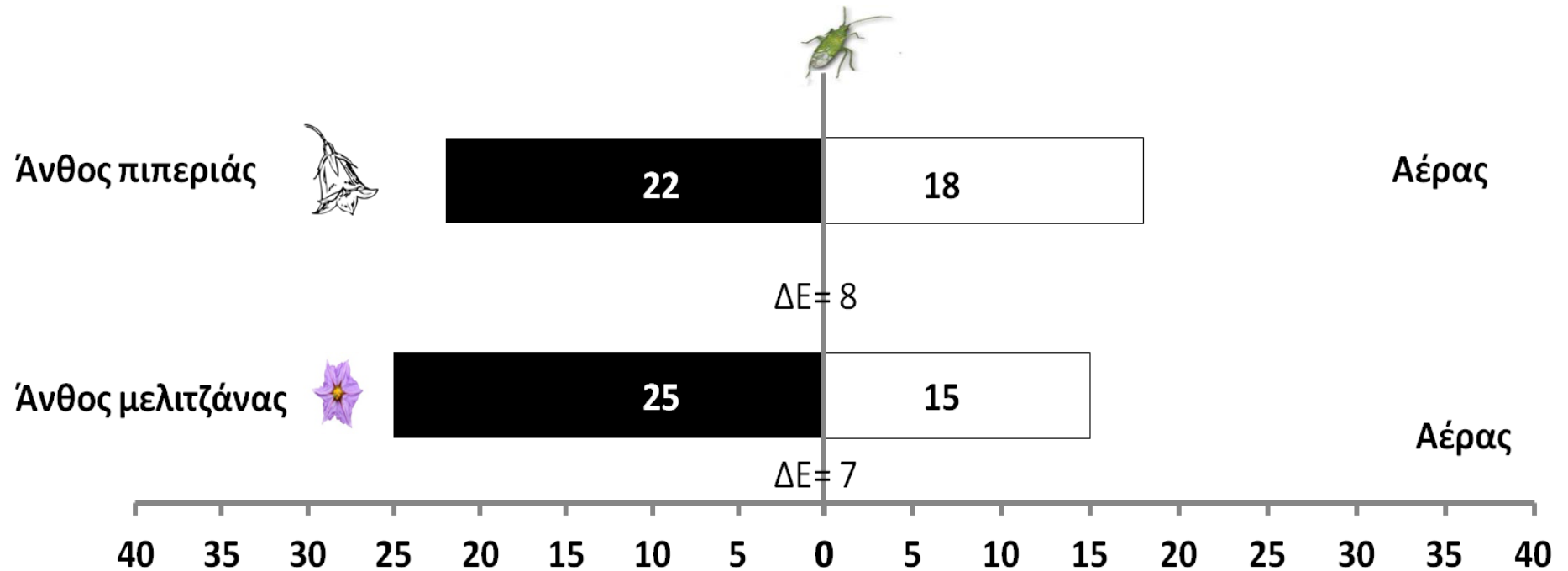
Επειδή το αρπακτικό έδειξε ότι προσελκύεται περισσότερο από τη μελιτζάνα διερευνήθηκε περαιτέρω η τάση αυτή με επιπλέον βιοδοκιμές τα αποτελέσματα των οποίων παρουσιάζονται στο Διάγραμμα 2.3.3. Όταν στο *M. pygmaeus* δόθηκε η επιλογή μεταξύ καθαρού από λεία φυτού και προσβεβλημένου αποκρίθηκε έντονα στην παρουσία αφίδων και στατιστικά σημαντικά μεγαλύτερος αριθμός ατόμων ($X^2=16.9$, $P=0.0001$) κινήθηκε προς το συνδυαστικό ερέθισμα φυτού- ξενιστή και λείας συγκρινόμενος προς το καθαρό φυτό. Ωστόσο όταν το αρπακτικό είχε να επιλέξει μεταξύ καθαρών από φυτοφάγα φυτών μελιτζάνας, όπου το ένα έφερε άνθος ενώ το άλλο δεν έφερε, η απόκριση του δεν διέφερε σημαντικά μεταξύ των δύο ερεθισμάτων ($X^2=0.9$, $P=0.343$). Παράλληλα όταν συγκρίθηκε η απόκριση του *M. pygmaeus* μεταξύ ενός φυτού που έφερε ένα άνθος και ενός προσβεβλημένου με αφίδες φυτού δεν καταγράφηκαν στατιστικά σημαντικές διαφορές ($X^2=0.1$, $P=0.752$).

Τα αποτελέσματα που αφορούσαν το φύλο των αρπακτικών που είχαν αποκριθεί στις βιοδοκιμές παρουσιάζονται στον Πίνακα 2.3.2. Ο συνολικός αριθμός θηλυκών ατόμων που καταγράφηκαν σε όλες τις βιοδοκιμές δεν διέφερε σημαντικά από τον αριθμό των αρσενικών ατόμων ($x^2=3.636$, $P=0.057$). Επιπλέον οι αναλύσεις των δεδομένων έδειξαν μη στατιστικώς σημαντικές διαφορές στις επιλογές μεταξύ των θηλυκών και των αρσενικών ατόμων σε κάθε μια από τις βιοδοκιμές που πραγματοποιήθηκαν.

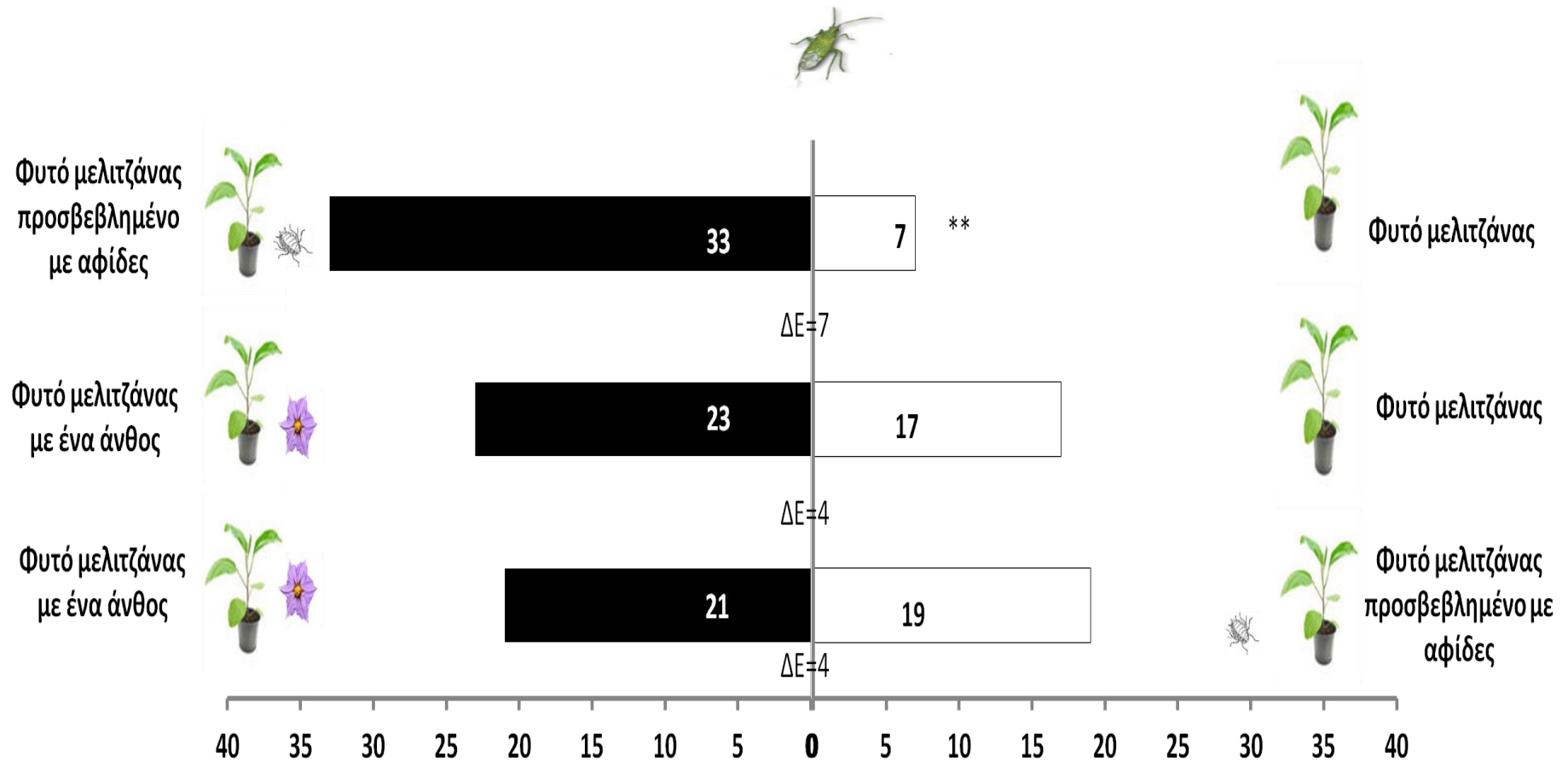
Κατά τις βιοδοκιμές καταγράφηκε επίσης και ο χρόνος απόκρισης του αρπακτικού στο ερέθισμα ο οποίος παρουσιάζεται στον Πίνακα 2.3.3. Σύμφωνα με τη στατιστική ανάλυση οι χρόνοι δεν διέφεραν σημαντικά μεταξύ των βιοδοκιμών καθώς και μεταξύ των δύο βραχιόνων σε κάθε βιοδοκιμή.



Διάγραμμα 2.3.1. Απόκριση νυμφών 5^{ης} ηλικίας *M. rygmaeus* (σε κάθε οριζόντια στήλη φαίνεται ο αριθμός ατόμων που αποκρίθηκαν) προερχόμενων από εκτροφή σε φυτά πιπεριάς ή μελιτζάνας παρουσία ωών *Erphestia kuehniella* μεταξύ φυτών πιπεριάς και μελιτζάνας σε διπλής επιλογής σχήματος Y ολφακτόμετρο (** $P < 0.05$, * $P < 0.10$; β.ε.: 1) (ΔΕ: αριθμός ατόμων αρπακτικού που δεν επέλεξαν).



Διάγραμμα 2.3.2. Απόκριση νυμφών 5^{ης} ηλικίας *M. pygmaeus* (σε κάθε οριζόντια στήλη φαίνεται ο αριθμός ατόμων που αποκρίθηκαν) προερχόμενα από εκτροφή πιπεριάς ή μελιτζάνας παρουσία ωών *Erhestia kuehniella* σε άνθος πιπεριάς ή μελιτζάνας και πηγής αέρα αντίστοιχα, σε διπλής επιλογής σχήματος Υ ολφακτόμετρο (** $P < 0.05$, * $P < 0.10$; β.ε.: 1) (ΔΕ: αριθμός ατόμων αρπακτικού που δεν επέλεξαν)



Διάγραμμα 2. 3.3. Απόκριση νυμφών 5^{ης} ηλικίας *M. pygmaeus* (σε κάθε οριζόντια στήλη φαίνεται ο αριθμός ατόμων που αποκρίθηκαν) προερχόμενα από εκτροφή σε μελιτζάνα στη παρουσία ωών *Ephestia kuehniella* σε φυτά μελιτζάνας τα οποία έφεραν αφίδες ή άνθος εναλλακτικά, σε διπλής επιλογής σχήματος Υ ολφακτόμετρο (** $P < 0.05$, * $P < 0.10$; β.ε.: 1) (ΔΕ: αριθμός ατόμων αρπακτικού που δεν επέλεξαν)

Πίνακας 2.3.2. Σύγκριση του αριθμού θηλυκών και αρσενικών ατόμων *M. pygmaeus* σε κάθε βιοδοκιμή.

| Προέλευση <i>M. pygmaeus</i> | Βιοδοκιμές | Θηλυκά άτομα | Αρσενικά άτομα | χ^2 | P |
|------------------------------|-------------------------------------------------------------------|--------------|----------------|----------|-------|
| Από μελιτζάνα | Φυτό μελιτζάνας- Αέρας | 14 | 9 | 1.087 | 0.297 |
| | Φυτό πιπεριάς- Αέρας | 10 | 9 | 0.053 | 0.819 |
| | Φυτό μελιτζάνας-Φυτό πιπεριάς | 15 | 14 | 0.034 | 0.853 |
| | | 5 | 6 | 0.091 | 0.763 |
| Από πιπεριά | Φυτό μελιτζάνας- Αέρας | 14 | 12 | 0.154 | 0.695 |
| | Φυτό πιπεριάς- Αέρας | 12 | 11 | 0.043 | 0.835 |
| | Φυτό μελιτζάνας-Φυτό πιπεριάς | 15 | 13 | 0.143 | 0.705 |
| | | 5 | 7 | 0.333 | 0.564 |
| Από μελιτζάνα | Άνθος μελιτζάνας- Αέρας | 15 | 10 | 1.000 | 0.317 |
| Από πιπεριά | Άνθος πιπεριάς- Αέρας | 12 | 10 | 0.182 | 0.670 |
| Από μελιτζάνα | Φυτό μελιτζάνας προσβεβλημένο με αφίδες- Φυτό μελιτζάνας | 20 | 13 | 1.485 | 0.223 |
| | | 5 | 2 | 1.286 | 0.257 |
| | Φυτό μελιτζάνας με άνθος- Φυτό μελιτζάνας | 11 | 12 | 0.043 | 0.835 |
| | | 10 | 7 | 0.529 | 0.467 |
| | Φυτό μελιτζάνας με άνθος- Φυτό μελιτζάνας προσβεβλημένο με αφίδες | 12 | 9 | 0.429 | 0.513 |
| | | 12 | 7 | 1.316 | 0.251 |

Πίνακας 2.3.3. Σύγκριση του χρόνου απόκρισης του αρπακτικού *M. rugosus* στα δύο σημεία καταγραφής.

| Προέλευση <i>M.</i> <i>rugosus</i> | Βιοδοκιμές | Βραχίονας 1 (min) | | | Βραχίονας 2 (min) | | | Wilcoxon, P _{values} | |
|------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------|--------------------------|--------------------------|---------------|--------------------------|--------------------------|---------------|-------------------------------|--------------------------|
| | | 1 ^η Καταγραφή | 2 ^η Καταγραφή | Συνολ.χρόνος | 1 ^η Καταγραφή | 2 ^η Καταγραφή | Συνολ.χρόνος | 1 ^η Καταγραφή | 2 ^η Καταγραφή |
| Από μελιτζάνα | Φυτό μελιτζάνας (1)- Αέρας (2) | 2.20 ±0.45 | 2.69 ±0.52 | 5.23 ±0.65 | 2.06 ±0.45 | 2.07 ±0.40 | 4.00 ±0.57 | 0.463 | 0.407 |
| | Φυτό πιπεριάς (1)- Αέρας (2) | 2.47 ±0.47 | 1.75 ±0.43 | 4.22 ±0.57 | 2.64 ±0.50 | 2.16 ±0.49 | 478 ±0.58 | 0.904 | 0.334 |
| | Φυτό μελιτζάνας (1)-Φυτό πιπεριάς (2) | 3.00 ±0.45 | 1.96 ±0.34 | 4.95 ±0.50 | 2.68 ±0.67 | 1.26 ±0.24 | 3.93 ±0.76 | 0.646 | 0.241 |
| Από πιπεριά | Φυτό μελιτζάνας (1)- Αέρας (2) | 3.84 ±0.42 | 1.21 ±0.17 | 5.06 ±0.50 | 3.31 ±0.60 | 1.49 ±0.34 | 4.80 ±0.75 | 1.000 | 0.683 |
| | Φυτό πιπεριάς (1)- Αέρας (2) | 2.84 ±0.40 | 1.55 ±0.33 | 4.39 ±0.49 | 3.74 ±0.53 | 1.66 ±0.36 | 5.39 ±0.63 | 0.196 | 0.287 |
| | Φυτό μελιτζάνας (1)-Φυτό πιπεριάς (2) | 3.39 ±0.40 | 1.76 ±0.28 | 5.16 ±0.44 | 3.56 ±0.82 | 1.24 ±0.25 | 4.81 ±0.80 | 0.906 | 0.530 |
| Από μελιτζάνα | Άνθος μελιτζάνας (1)- Αέρας (2) | 2.91 ±0.47 | 1,83 ±0.98 | 4.74 ±0.53 | 2.86 ±0.62 | 1,38 ±0.35 | 4.25 ±0.77 | 0.164 | 0,363 |
| Από πιπεριά | Άνθος πιπεριάς (1)- Αέρας (2) | 3.25 ±0.53 | 2.03 ±0.39 | 5.28 ±0.48 | 3.42 ±0.62 | 2.19 ±0.48 | 5.61 ±0.61 | 0.879 | 0.845 |
| Από μελιτζάνα | Φυτό μελιτζάνας προσβεβλημένο με αφίδες (1)- Φυτό μελιτζάνας (2) | 3.92 ±0.45 | 1.88 ±0.30 | 5.94 ±0.46 | 4.23 ±1.03 | 1.52 ±0.47 | 5.74 ±0.85 | 0.398 | 0.398 |
| | Φυτό μελιτζάνας με άνθος (1)- Φυτό μελιτζάνας (2) | 2.57 ±0.45 | 2.41 ±0.45 | 5.00 ±0.53 | 1.99 ±0.49 | 2.71 ±0.57 | 4.71 ±0.65 | 0.332 | 0.831 |
| | Φυτό μελιτζάνας με άνθος (1)- Φυτό μελιτζάνας προσβεβλημένο με αφίδες (2) | 3.20 ±0.62 | 2.01 ±0.49 | 4.98 ±0.67 | 3.40 ±0.71 | 1.65 ±0.31 | 5.18 ±0.72 | 0.758 | 0.760 |
| Kruskall-Wallis χ^2 / P _{values} | | 14.450 / 0.153 | 7.268 / 0.700 | 6.913 / 0.734 | 12.194 / 0.272 | 5.836 / 0.829 | 5.873 / 0.826 | | |

2.3.4.2. Παραλαβή πτητικών ουσιών από φυτά μελιτζάνας

Συνολικά 68 ουσίες ανιχνεύθηκαν κατά τη χρωματογραφική ανάλυση της υπερκείμενης αέριας φάσης των φυτών μελιτζάνας (Πίνακας 2.3.4). Ποιοτικές όσο και ποσοτικές διαφοροποιήσεις παρατηρούνται στα πτητικά συστατικά μεταξύ των καθαρών φυτών μελιτζάνας, των καθαρών φυτών με άνθος και των φυτών που είχαν προσβληθεί από αφίδες *M. pericae*. Από τα κύρια τερπενοειδή συστατικά το α- και β-πινένιο, το λιμονένιο, το 3-δ-καρένιο ανιχνεύθηκαν στα φυτά μελιτζάνας σε ποσοστά που κυμαίνονται από 0,90 έως 5,28 %, τα οποία δε διαφέρουν σημαντικά. Στα φυτά τα οποία είχαν προσβληθεί με αφίδες ανιχνεύθηκαν επιπλέον 7 ενώσεις σε σχέση με τα καθαρά φυτά και ταυτοποιήθηκαν ο βουτυρικός εστέρας του οξικού οξέος, η 2-μεθυλοβουτανάλη οξίμη, η βορνεόλη, η κιτρονελόλη, το (E)-β-φαρνεσένιο και το (E,E)-4,8,12-τριμεθυλ-1,3,7,11-τριδεκατετραένιο [(E,E)-TMTT]. Επιπλέον, μεταξύ των καθαρών φυτών και των φυτών με αφίδες παρατηρούνται σημαντικές διαφορές ως προς τα ποσοστά ορισμένων πτητικών, όπως το m-μενθέν-1-ιο, ο βουτυρικός εστέρας του βουτανοϊκού οξέος, το (E)-4,8-διμεθυλ-1,3,7 εννιατριένιο [(E)-DMNT], η λιναλοόλη και το (Z)-α-περγαμοντένιο.

Πίνακας 2.3.4. Χρωματογραφική ανάλυση της υπερκείμενης αέριας φάσης των φυτών μελιτζάνας (Φ), φυτών μελιτζάνας με άνθος (ΦΑ) και φυτών μελιτζάνας προσβεβλημένων με αφίδες *M. pericae* (ΦΑΦ).

| α/α | RI' | Συστατικά | Φ | ΦΑ | ΦΑΦ | F | Sig. |
|-----|-----|-------------------------------------|------|------|------|-------|-------|
| 1 | 800 | n-οκτάνιο | 3,08 | 0,00 | 3,48 | 14,48 | 0,005 |
| 2 | 802 | Εξανάλη | 0,00 | 3,85 | 0,00 | 17,77 | 0,003 |
| 3 | 811 | Βουτυρικός εστέρας του οξικού οξέος | 0,00 | 0,06 | 0,61 | 13,08 | 0,006 |
| 4 | 835 | 2-μεθυλο βουτανάλη οξίμη | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 4,92 | 0,054 |
| 5 | 856 | m-ξυλένιο | 4,39 | 0,00 | 4,29 | 4,00 | 0,079 |
| 6 | 864 | o-ξυλένιο | 3,91 | 6,02 | 8,29 | 2,47 | 0,165 |
| 7 | 887 | p-ξυλένιο | 1,79 | 2,42 | 3,54 | 1,71 | 0,259 |
| 8 | 900 | n-εννιάνιο | 1,04 | 2,92 | 0,84 | 5,79 | 0,04 |
| 9 | 906 | Επτανάλη | 0,26 | 0,76 | 1,87 | 3,22 | 0,112 |

| α/α | RI' | Συστατικά | Φ | ΦΑ | ΦΑΦ | F | Sig. |
|-----|------|------------------------------------------|------|------|------|-------|-------|
| 10 | 927 | α-πινένιο | 5,02 | 5,28 | 3,99 | 1,62 | 0,273 |
| 11 | 938 | β-κιτρονελλένιο | 0,00 | 3,78 | 0,00 | 15,90 | 0,004 |
| 12 | 978 | m-μενθ-1-ένιο | 1,60 | 1,90 | 0,84 | 8,47 | 0,018 |
| 13 | 972 | β-πινένιο | 1,33 | 1,02 | 2,02 | 2,58 | 0,156 |
| 14 | 976 | p-μενθάνιο | 1,15 | 1,75 | 1,27 | 0,34 | 0,726 |
| 15 | | Υδρογονάνθρακας 1 | 3,81 | 3,90 | 5,17 | 0,69 | 0,54 |
| 16 | 993 | Βουτυρικός εστέρας του βουτανοϊκού οξέος | 0,97 | 0,00 | 1,81 | 8,31 | 0,026 |
| 17 | 1000 | n-δεκάνιο | 7,89 | 7,78 | 1,59 | 5,45 | 0,045 |
| 18 | 1005 | 3-δ-καρένιο | 3,81 | 2,54 | 3,06 | 2,13 | 0,201 |
| 19 | 1016 | Υδρογονάνθρακας 1 | 3,91 | 1,35 | 1,67 | 2,55 | 0,158 |
| 20 | 1021 | p-κυμένιο | 1,54 | 0,56 | 1,20 | 2,62 | 0,152 |
| 21 | 1025 | Λιμονένιο | 3,89 | 4,54 | 6,16 | 2,63 | 0,152 |
| 22 | 1028 | Ευκαλυπτόλη | 1,12 | 2,29 | 0,56 | 23,76 | 0,001 |
| 23 | 1030 | Αιθυλεξανόλη | 3,40 | 2,53 | 3,08 | 0,30 | 0,753 |
| 24 | 1032 | Βενζυλαλκόλη | 0,13 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 0,422 |
| 25 | | Άγνωστη 1 | 0,36 | 0,43 | 0,00 | 1,95 | 0,222 |
| 26 | | Υδρογονάνθρακας 2 | 0,54 | 0,62 | 0,69 | 0,05 | 0,956 |
| 27 | 1055 | Υδρογονάνθρακας 3 | 1,87 | 1,52 | 0,38 | 2,59 | 0,155 |
| 28 | 1061 | Υδρογονάνθρακας 4 | 1,82 | 1,38 | 1,17 | 1,69 | 0,262 |
| 29 | | Υδρογονάνθρακας 5 | 1,23 | 0,99 | 0,00 | 4,35 | 0,068 |
| 30 | 1076 | Διυδρογονομυρκενόλη | 2,78 | 3,44 | 2,30 | 1,73 | 0,255 |
| 31 | 1100 | n-εντεκάνιο | 5,90 | 0,31 | 1,21 | 66,89 | 0 |
| 32 | 1101 | Λιναλοόλη | 0,90 | 4,81 | 3,03 | 10,76 | 0,01 |
| 33 | 1109 | Εννιαλάλη | 5,11 | 3,72 | 5,30 | 3,16 | 0,116 |
| 34 | 1114 | (E)-4,8-διμεθυλ-1,3,7 εννιατριένιο | 0,14 | 0,21 | 0,61 | 16,69 | 0,004 |
| 35 | 1115 | Υδρογονάνθρακας 6 | 0,43 | 0,42 | 0,17 | 11,20 | 0,009 |

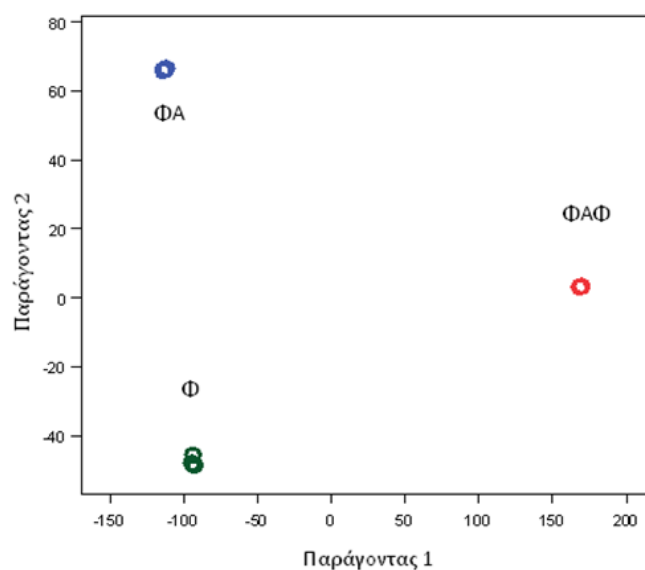
| α/α | RI' | Συστατικά | Φ | ΦΑ | ΦΑΦ | F | Sig. |
|-----|-------------|-----------------------------------|-------------|-------------|-------------|---------------|--------------|
| 36 | 1146 | Καμφορόρα | 0,69 | 1,38 | 0,89 | 1,65 | 0,269 |
| 37 | 1148 | Μενθόνη | 0,44 | 0,76 | 0,25 | 6,62 | 0,03 |
| 38 | 1165 | (Z)-2-εννενάλη | 0,83 | 0,63 | 0,66 | 0,75 | 0,511 |
| 39 | 1166 | Βενζυλεστέρας του οξικού οξέος | 0,54 | 0,80 | 0,79 | 0,49 | 0,638 |
| 40 | 1168 | Βορνεόλη | 0,00 | 0,45 | 0,36 | 18,89 | 0,003 |
| 41 | 1191 | Φαινυλεστέρας του οξικού οξέος | 0,29 | 0,53 | 0,52 | 2,88 | 0,133 |
| 42 | 1194 | α-τερπινεόλη | 0,56 | 0,64 | 0,66 | 0,28 | 0,769 |
| 43 | 1200 | Δοδεκαένιο | 1,83 | 2,43 | 1,97 | 2,32 | 0,18 |
| 44 | 1204 | Βερμπενόνη | 0,13 | 0,11 | 0,19 | 0,32 | 0,737 |
| 45 | 1207 | Δεκανάλη | 3,05 | 2,61 | 3,00 | 0,31 | 0,748 |
| 46 | 1232 | Κιτρονελόλη | 0,00 | 0,23 | 0,22 | 8,63 | 0,017 |
| 47 | 1253 | Λιναλοολεστέρας του οξικού οξέος | 0,36 | 0,57 | 0,41 | 1,37 | 0,323 |
| 48 | 1274 | Άγνωστη 2 | 0,56 | 0,00 | 0,55 | 3,19 | 0,114 |
| 49 | 1281 | Άγνωστη 3 | 0,14 | 0,38 | 0,21 | 0,76 | 0,51 |
| 50 | 1286 | Ισοβορνυλεστέρας του οξικού οξέος | 0,57 | 1,01 | 0,58 | 2,65 | 0,15 |
| 51 | 1300 | Τριδεκαένιο | 0,83 | 0,84 | 1,02 | 0,48 | 0,639 |
| 52 | 1311 | Εντεκανάλη | 0,33 | 0,30 | 0,27 | 0,32 | 0,736 |
| 53 | 1322 | Υδρογονάνθρακας 7 | 1,02 | 0,55 | 0,55 | 0,44 | 0,662 |
| 54 | | Άγνωστη 4 | 0,83 | 0,00 | 0,82 | 0,61 | 0,578 |
| 55 | 1371 | Άγνωστη 5 | 3,88 | 5,52 | 3,25 | 7,73 | 0,022 |
| 56 | 1400 | Τετραδεκαένιο | 1,39 | 1,30 | 2,07 | 0,93 | 0,444 |
| 57 | 1405 | Λογκιφολένιο | 0,30 | 0,31 | 0,32 | 0,02 | 0,977 |
| 58 | 1412 | Άγνωστη 6 | 0,00 | 0,00 | 0,16 | 4,00 | 0,079 |
| 59 | 1431 | (Z)-α-περγαμοντένιο | 0,38 | 0,52 | 1,79 | 54,87 | 0 |
| 60 | 1452 | Γερανυλακετόνη | 0,83 | 0,73 | 0,00 | 3,53 | 0,097 |
| 61 | 1453 | (E)-β-φαρνεσένιο | 0,00 | 0,00 | 1,23 | 159,97 | 0 |

| α/α | RI' | Συστατικά | Φ | ΦΑ | ΦΑΦ | F | Sig. |
|-----|------|-------------------------------------------------|-------------|-------------|-------------|--------------|--------------|
| 62 | 1500 | Πενταδεκαένιο | 1,00 | 0,91 | 1,35 | 0,36 | 0,709 |
| 63 | 1527 | Λιλιάλη | 0,43 | 0,37 | 0,35 | 0,14 | 0,869 |
| 64 | 1581 | Άγνωστη 7 | 0,80 | 0,44 | 0,46 | 0,64 | 0,558 |
| 65 | | Άγνωστη 8 | 0,25 | 0,90 | 0,00 | 11,27 | 0,009 |
| 66 | 1586 | (E,E)-4,8,12-τριμεθυλ-1,3,7,11-τριδεκατετραένιο | 0,00 | 0,00 | 0,20 | 2,46 | 0,166 |
| 67 | | Άγνωστη 9 | 1,68 | 0,84 | 3,34 | 29,92 | 0,001 |
| 68 | 1600 | Εξαδεκαένιο | 0,91 | 0,82 | 0,54 | 1,62 | 0,274 |

Οι στατιστικώς σημαντικές διαφορές φαίνονται με έντονο χαρακτήρα

Το αρωματικό προφίλ των φυτών μελιτζάνας με άνθος έδειξε πως υπάρχουν διαφοροποιήσεις σε σχέση με τα καθαρά φυτά. Ενώσεις όπως η εξανάλη και το β-κιτρονελλένιο βρέθηκαν μόνο στα φυτά με άνθος. Στατιστικά σημαντικές διαφορές παρατηρήθηκαν στα ποσοστά της ευκαλυπτόλης, της λιναλοόλης και της κιτρονελλάλης καθώς και σε αυτά διαφόρων αλκανίων (εννιαένιο, εντεκάνιο) και άγνωστων ενώσεων (άγνωστη 5).

Η διακριτική ανάλυση με τη μέθοδο της εισαγωγής μεταβλητών κατά βήμα (stepwise analysis) έδωσε 100% σωστή ταξινόμηση και 100% ταξινόμηση κατά τη διασταύρωση εγκυρότητας (cross-validated classification) (Διάγραμμα 2.3.4) . Από τη στατιστική ανάλυση μπορούμε να αξιολογήσουμε ποιο συστατικό συνεισφέρει στον κάθε νέο παράγοντα και προκαλεί την ταξινόμηση των διαφορετικών ομάδων. Στην παρούσα ανάλυση, ο παράγοντας 1 επηρεάζεται από το (E)-β-φαρνεσένιο και το (E,E)-TMTT και ξεχωρίζει καλύτερα τα φυτά με τις αφίδες από τις άλλες δυοκατηγορίες φυτών. Η λιναλοόλη, η δεκανάλη και η κιτρονελόλη επηρεάζουν το δεύτερο παράγοντα.



Διάγραμμα 2.3.4. Διάγραμμα δύο παραγόντων όπως προέκυψε από τη διακριτική ανάλυση και για τις τρεις κατηγορίες φυτών: φυτό μελιτζάνας (Φ), φυτό μελιτζάνας με άνθος (ΦΑ) και φυτό μελιτζάνας με αφίδες (ΦΑΦ)

2.3.5. Συζήτηση

Σύμφωνα με τα αποτελέσματα των βιοδοκιμών, το *M. pygmaeus* εκδήλωσε προτίμηση προς τα φυτά μελιτζάνας σε σχέση με τα φυτά πιπεριάς επιβεβαιώνοντας και προηγούμενες μελέτες σύμφωνα με τις οποίες, στην απουσία λείας η πιπεριά βρέθηκε λιγότερο κατάλληλο είδος φυτού για την επιβίωση, ανάπτυξη και αναπαραγωγή του θηρευτή στην απουσία λείας σε σχέση με τη μελιτζάνα (Perdikis and Lykouressis, 1999; 2000). Ωστόσο οι Ingegno *et al.* (2011) μελετώντας την απόκριση του αρπακτικού, το οποίο προέρχονταν από εκτροφή σε φυτά καπνού, σε διάφορα είδη φυτών, έδειξαν ότι η πιπεριά καταγράφηκε εξίσου προτιμητέα με το φυτό τομάτας. Επομένως φαίνεται ότι ένα κριτήριο για την επιλογή του φυτού ξενιστή είναι η φυτοφαγία του αρπακτικού όπως βρέθηκε και στην παρούσα μελέτη όπου σημαντικά μεγαλύτερος αριθμός ατόμων κινήθηκε προς το φυτό μελιτζάνας. Ως εκ τούτου, η επιλογή αυτή υποδεικνύει ότι φαίνεται να προτιμά εκείνα τα φυτά ξενιστές όπου η ενδεχόμενη φυτοφαγία του θα του προσφέρει ένα πλεονέκτημα μεγαλύτερης αποδοτικότητας (Perdikis and Lykouressis, 2000; Maselou *et al.*, 2014).

Συγκρίνοντας τη μεθοδολογία της παρούσας εργασίας και αυτής των Ingegno et al. (2011) θα πρέπει να αναφερθεί ότι οι τελευταίοι χρησιμοποίησαν θηλυκά άτομα του αρπακτικού, ηλικίας μιας εβδομάδας και επίσης πριν τις βιοδοκιμές τα άφησαν για 18 ώρες χωρίς λεία και φυτικό ιστό σε γυάλινο σωλήνα. Η προσέλκυση του αρπακτικού από το φυτό πιπεριάς στην προαναφερόμενη μελέτη πιθανά σχετίζεται με το επίπεδο πείνας αλλά ακόμα και με το στάδιο ανάπτυξης του θηρευτή, δεδομένου ότι τα ενήλικα πετούν. Πάντως στον αγρό έχει βρεθεί ότι τα φυτά πιπεριάς δεν αποτελούν βασικούς ξενιστές για το αρπακτικό αυτό επιβεβαιώνοντας τα αποτελέσματά μας (Lykouressis et al., 2000; Tavella and Goula, 2001; Sanchez et al., 2003).

Η προέλευση του αρπακτικού δεν φάνηκε να επηρεάζει την απόκρισή του επομένως η εκτροφή του σε κάποιο από τα είδη φυτών ξενιστών δεν το εμπόδισε στη συνέχεια να επιλέξει το καταλληλότερο φυτό ξενιστή για την ενδεχόμενη επιβίωσή και ανάπτυξή του (Διάγραμμα 2.3.1). Αυτή η αντίδραση υποδεικνύει ότι η συμπεριφορά του δεν καθοδηγείται από κάποια εξοικείωση που σχετίζεται με το φυτό ξενιστή και υποδεικνύει την επιτυχή ικανότητα ανίχνευσης του βέλτιστου φυτού μεταξύ των ξενιστών – φυτών. Η τάση επίσης του αρπακτικού προς το φυτό πιπεριάς ή μελιτζάνας σε σχέση με τον αέρα πιθανά συνδέεται με κάποιο μηχανισμό προσανατολισμού του και παραμονής του σε φυτά όπου μπορεί να επέλθει πιθανή προσβολή από φυτοφάγα (Διάγραμμα 2.3.1).

Αν και ένας μεγαλύτερος αριθμός ατόμων κινήθηκε προς το άνθος και των δυο φυτών μελιτζάνας ή πιπεριάς παρά προς την πηγή αέρα δεν καταγράφηκαν σημαντικές διαφορές μεταξύ των επιλογών του αρπακτικού (Διάγραμμα 2.3.2).. Σύμφωνα με τα αποτελέσματα των Maselou et al. (2014) και του Κεφαλαίου 2 η παρουσία άνθους σε φυτά μελιτζάνας ή πιπεριάς μείωσε σημαντικά την κατανάλωση λείας από το *M. pygmaeus*. Η συμπεριφορά αυτή του αρπακτικού θα αναμενόταν να συνδέεται με διαφορετικό βαθμό προσέλκυσης προς τους πλουσιότερους τροφικά φυτικούς πόρους όπως το άνθος. Επομένως η μη σημαντική προσέλκυση του αρπακτικού προς το άνθος πιθανά να συνδέεται με αυτή καθαυτή την προτίμησή του για το φυτό ξενιστή. Έχει αποδειχθεί ότι το *Dicyphus hesperus* Knight (Hemiptera: Miridae) και το *M. pygmaeus* προτιμούν φυτά ξενιστές στα οποία η νυμφική επιβίωση στην απουσία λείας ευνοήθηκε σε σχέση με άλλα φυτά (Sanchez et al., 2004,

Ingegno et al., 2011). Επομένως η παρουσία του άνθους ενδεχομένως δε αποτέλεσε ισχυρό ερέθισμα για τα αρπακτικά ώστε να εκδηλώσουν την προτίμηση τους. Το ενδεχόμενο αυτό φαίνεται ότι συνδέεται με το αποτέλεσμα της μη προσέλκυσης του αρπακτικού προς το φυτό που έφερε άνθος σε σχέση με το φυτό που δεν έφερε άνθος. Φαίνεται ότι οι φυτικοί εναλλακτικοί πόροι δεν συνδράμουν στην προσέλκυση του αρπακτικού από το φυτό και ενδεχομένως αξιοποιούνται από το *M. pygmaeus* μετά την εγκατάστασή του σε αυτό. Επομένως φαίνεται ότι το αρπακτικό στοχεύει κύρια στην εξασφάλιση της επιβίωσής του στην απουσία λείας ή στην επιλογή φυτών όπου ενδεχομένως θα υπάρξει μελλοντική ανάπτυξη λείας.

Το *M. pygmaeus* έδειξε σαφή προτίμηση προς τα φυτά μελιτζάνας τα οποία είχαν προσβληθεί από αφίδες *M. persicae* σε σχέση με τα καθαρά φυτά, επιβεβαιώνοντας κατά αυτό τον τρόπο τη σημασία της λείας στην επιλογή του φυτού – ξενιστή από το αρπακτικό αυτό. Ανάλογα αποτελέσματα έχουν αναφερθεί σε προηγούμενες μελέτες όπου καταγράφηκε η επιλογή του αρπακτικού μεταξύ φυτών προσβεβλημένων με διάφορα είδη λείας σε σύγκριση με καθαρά φυτά - ξενιστές (Moyaeri et al., 2007; Ingegno et al., 2011; Lins et al, 2014). Συγκεκριμένα οι Moyaeri et al. (2006) έδειξαν ότι το αρπακτικό προσελκύνονταν από φυτά προσβεβλημένα από *M. persicae* ή *T. urticae* αλλά δεν αντέδρασαν όταν είχαν να επιλέξουν μεταξύ καθαρού αέρα και ατόμων λείας. Οι Ingegno et al. (2011) αναφέρουν ότι το αρπακτικό αυτό δεν εκδήλωσε σημαντική αντίδραση μεταξύ φυτών τομάτας προσβεβλημένων με *T. variegatorum* και φυτών επίσης προσβεβλημένων αλλά από τα οποία είχε απομακρυνθεί το προαναφερόμενο φυτοφάγο. Τα αποτελέσματα αυτά συνδυαζόμενα με αυτά της παρούσας μελέτης εισηγούνται ότι το *M. pygmaeus* προτιμά προσβεβλημένα φυτά. Η συγκεκριμένη ικανότητα διάκρισης αυτών των ουσιών από το αρπακτικό μπορεί να συμβάλλει στην αύξηση της αποτελεσματικότητας του με τη μείωση του χρόνου που απαιτείται για εντοπισμό των προσβολών από εχθρούς-λεία, ένα επιθυμητό χαρακτηριστικό συμπεριφοράς για τους παράγοντες βιολογικού ελέγχου (Moyaeri et al., 2006).

Τα αποτελέσματα παραλαβής πτητικών ουσιών καταδεικνύουν την ύπαρξη επαγόμενων πτητικών ενώσεων στα φυτά της μελιτζάνας μετά την προσβολή από αφίδες *M. persicae*. Είναι γνωστό ότι φυτικές πτητικές ενώσεις διαδραματίζουν

σημαντικό ρόλο ως σήματα επικοινωνίας προκαλώντας αλληλεπιδράσεις μεταξύ των φυτών, προς μικροοργανισμούς και έντομα. Τα φυτά όταν επιτίθενται από φυτοφάγα είδη έχουν εξελίξει μηχανισμούς άμυνας, παράγοντας τοξίνες, αναστολείς της πέψης ή επαγόμενα πτητικά συστατικά τα οποία απωθούν τα φυτοφάγα (herbivore-induced plant volatiles HIPVs) καθώς και πτητικές αυτές ενώσεις για να προσελκύσουν τους φυσικούς εχθρούς των φυτοφάγων εχθρών τους. Το (E)-β-φαρνεσένιο βρέθηκε στην υπερκείμενη αέρια φάση των φυτών μελιτζάνας που είχαν προσβληθεί από αφίδες. Η ένωση αυτή είναι φερομόνη συναγερού που παράγεται από τα περισσότερα είδη αφίδων ως αντίδραση σε επιθέσεις από αρπακτικά ή παρασιτοειδή (Edwards *et al.*, 1973; Francis *et al.*, 2005) ωστόσο καθώς στην παρούσα μελέτη οι αφίδες δεν είχαν εκτεθεί σε κάποιο αρπακτικό αυτό υποδεικνύει ότι η παρουσία της ένωσης αυτής οφείλεται στο φυτό και λειτουργεί ως προσελκυστικό για τους φυσικούς εχθρούς (*).* (Bernasconi *et al.*, 1998; Cavaleiro *et al.*, 2002; Verheggen *et al.*, 2008).

Ο ρόλος του (E)-β-φαρνεσενίου στην προσέλκυση του φυσικού εχθρού των αφίδων είναι σημαντικός όμως πιθανόν να συμβάλλουν και άλλες ουσίες στην προσέλκυση αυτή, καθώς παρατηρούνται διαφοροποιήσεις στα ποσοστά και σε άλλες πτητικές ενώσεις στα φυτά με αφίδες σε σχέση με το καθαρό φυτό. Η παρουσία (E-E)-TMTT και η αύξηση των ποσοστών του (Z)-α-περγαμοντένιου, της λιναλοόλης και του (E)-DMNT που παρατηρείται, ίσως είναι επίσης σημαντικός παράγοντας. Έχει αναφερθεί ότι οι παραπάνω ενώσεις παίζουν ουσιαστικό ρόλο στην προσέλκυση διαφόρων φυσικών εχθρών (Du *et al.*, 1998). Οι Moayeri *et al.*, (2007) αναφέρουν αύξηση των ποσοστών του (Z)-α-περγαμοντένιου και του (E)-DMNT και την παρουσία των (E-E)-TMTT και φαρνεσενίου σε φυτά πιπεριάς που είχαν προσβληθεί με αφίδες. Φυτά πατάτας που προσβλήθηκαν από αφίδες παρουσίασαν στην υπερκείμενη αέρια φάση 5 νέες ενώσεις που δεν υπήρχαν στα καθαρά φυτά αλλά ούτε σε μηχανικά τραυματισμένα. Οι ενώσεις αυτές ήταν η λιναλόλη, η D γερμακρεν-1-όλη, το α-ζιγκιμπερένιο, το (E)-β-φαρνεσενίου, το β-μπισαμπολένιο και το β-σεσκειφυλλανδρένιο (Harmel *et al.*, 2007). Οι van der Boom *et al.*, (2004) σε φυτά μελιτζάνας που είχαν προσβληθεί από *T. urticae* ταυτοποίησαν τις ενώσεις (E-E)-TMTT, (Z)-α-περγαμοντένιο, (E)-DMNT, ελεμένιο, (E)-β-οκιμένιο καθώς και διάφορες οξίμες σε σχέση με φυτά καθαρά.

Αξιολογώντας τα αποτελέσματα της διακριτικής ανάλυσης των πτητικών ουσιών των φυτών για την απόκριση του αρπακτικού, φαίνεται ότι το μείγμα των ουσιών που απαντάται στις τρεις μεταχειρίσεις (φυτό, φυτό με άνθος, φυτό με αφίδες) έχει διαφορετικό αρωματικό προφίλ. Ωστόσο το εύρημα που αφορούσε την μη επιλογή του αρπακτικού μεταξύ φυτού με άνθος σε σχέση με το φυτό-αφίδες πιθανόν να οφείλεται στην παρουσία τεσσάρων κοινών ενώσεων που ταυτοποιήθηκαν στις δύο μεταχειρίσεις. Αντίστοιχα, στο φυτό με άνθος και στο φυτό χωρίς άνθος εντοπίστηκαν τέσσερις κοινές ενώσεις. Πρόσφατες μελέτες έχουν δείξει ότι το αρωματικό προφίλ του φυτού διαφοροποιείται ανάλογα με την ηλικία του (νεαρό φυτό-φυτό πριν την άνθιση-φυτό ανθισμένο) και ως εκ τούτου μπορεί να επηρεάζεται σημαντικά η απόκριση ενός φυσικού εχθρού (Desurmont *et al.*, 2015). Για να προσδιοριστεί ωστόσο η χημική βάση της διάκρισης του αρπακτικού, είναι απαραίτητο να μελετήσουμε τις ηλεκτροφυσιολογικές αντιδράσεις των κεραίων του και να αξιολογηθούν οι μεμονωμένες ουσίες και μείγματα στη συμπεριφορά του. Αυτή η προσέγγιση ήταν εκτός του πεδίου εφαρμογής της έρευνάς μας, αλλά θα πρέπει να αντιμετωπιστεί σε μελλοντικές μελέτες.

Με βάση τα αποτελέσματα της εργασίας δεν καταγράφηκε στατιστική διαφορά μεταξύ των επιλογών αρσενικών και θηλυκών ατόμων *M. pygmaeus* σε όλες τις βιοδοκιμές που δοκιμάστηκαν. Τέτοιες διαφοροποιήσεις έχουν αναφερθεί σε άλλες πειραματικές εργασίες οι οποίες όμως μελέτησαν ενήλικα άτομα (Raina *et al.*, 2004; Moayeri *et al.*, 2007). Στην παρούσα εργασία χρησιμοποιήθηκαν αρπακτικά 5^{ης} νυμφικής ηλικίας και ενδεχομένως το γεγονός ότι δεν βρέθηκαν διαφορές εισηγείται ότι τέτοιες διαφοροποιήσεις πιθανά εκδηλώνονται στο στάδιο του ενηλίκου.

Συμπερασματικά, το *M. pygmaeus* έδειξε να αντιδρά στο σύμπλεγμα ουσιών που εκλύονται περισσότερο στα φυτά μελιτζάνας και στην παρουσία της λείας επιβεβαιώνοντας προηγούμενες μελέτες, ενώ η παρουσία του άνθους δεν έδειξε να καθορίζει σημαντικά την επιλογή του. Τα αποτελέσματα αυτά υποδεικνύουν την ανάγκη περαιτέρω εξέτασης της συμπεριφοράς του αρπακτικού με τη χρήση βιοδοκιμών σε σχέση με την παρουσία ή απουσία εναλλακτικών πόρων πάνω στο φυτό ξενιστή σε ένα μεγαλύτερο εύρος ειδών φυτών. Οι μελέτες αυτές θα βοηθήσουν επίσης στην καλύτερη αξιοποίησή του ως βιολογικού παράγοντα.

2.3.6. Βιβλιογραφία

- Alborn, H.T., Turlings, T.C.J., Jones, T.H., Stenhagen, G., Loughrin, J.H., Tumlinson, J.H. 1997. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science* 276, 945–949.
- Bernasconi, M.L., Turlings, T.C., Ambrosetti, L., Bassetti, P., Dorn, S. 1998. Herbivore-induced emissions of maize volatiles repel the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis*. *Entomol Exp App* 87, 133-142
- Bukovinszky T., Gols R., Posthumus M.A., Vet L.E.M., van Lenteren J.C. 2005. Variation in plant volatiles and attraction of the parasitoid *Diadegma semiclausum* (Hellen). *J Chem Ecol* 31, 461-480.
- Cavaleiro C., Salgueiro L. R., Antunes T., Sevinate Pinto I., Barroso J. 2002. Composition of the essential oil and micromorphology of trichomes of *Teucrium salvistrum*, an endemic species from Portugal. *Flavour Fragr. J.* 17, 287-291
- de Boer J.G., Dicke M. 2006. Olfactory learning by predatory arthropods. *Anim Biol* 56, 143-155.
- Degen T., Dillmann C., Marion-Poll F., Turlings T.C.J. 2004. High genetic variability of herbivore-induced volatile emission within a broad range of maize inbred lines. *Plant Physiol* 135, 1928–1938
- Dicke, M. 1999. Evolution of induced indirect defense of plants, pp. 62–88, in R. Tollrian and C. J. Harvell (eds.). *The Ecology and Evolution of Inducible Defenses*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Dicke, M., Vet, L.E.M., 1999. Plant–carnivore interactions: evolutionary and ecological consequences for plant, herbivore and carnivore. In: Olf, H., Brown, V.K., Drent, R.H. (Eds.), *Herbivores: Between Plants and Predators*. Blackwell Science, Oxford, UK, pp. 483–520
- Dicke, M., Sabelis M.W. 1988. How plants obtain predatory mites as bodyguards. *Neth. J. Zool.* 38,148–165.
- Dicke, M., Van der Maas, K.J., Takabayashi, J., Vet, L.E.M. 1990. Learning affects response to volatile allelochemicals by predatory mites. *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society* 1, 31-36.
- Dukas, R. 2008. Evolutionary biology of insect learning. *Annu Rev Entomol* 53, 145–160
- Dukas, R., Bernays, E.A. 2000. Learning improves growth rate in grasshoppers. *Proc Natl Acad Sci USA* 97, 2637–2640

- Drukker, B., Bruin, J., Sabelis, M.W. 2000. Anthocorid predators learn to associate herbivore-induced plant volatiles with presence or absence of prey. *Physiol Entomol* 25, 260–265.
- De Puyssseleyr V, Höfte M, De Clercq P. 2011 Ovipositing *Orius laevigatus* increase tomato resistance against *Frankliniella occidentalis* feeding by inducing the wound response. *Arthropod-Plant Inter* 5, 71–80.
- Edwards, L.J., Siddal, J.B., Dunham, L.L., Uden, P., Kislow, C.J. 1973. Trans-b-farnesene, alarm pheromone of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer). *Nature* 241, 126–127.
- Egas M., Sabelis M.W. 2001. Adaptive learning of host preference in a herbivorous arthropod. *Ecol Lett* 4, 190–195.
- Erbilgin N., Raffa K.F. 2001. Modulation of predator attraction to pheromones of two prey species by stereochemistry of plant volatiles. *Oecologia* 127, 444–453.
- Eubanks, M.D., Styrsky, J.D. 2005. Effects of plant feeding on the performance of omnivorous “predators”. In: Wackers, F.L., van Rijn, P.C.J., Bruin, J. (Eds) *Plant provided foods for carnivorous insects*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 148–177.
- Farina W.M., Gruter C., Diaz P.C. 2005. Social learning of floral odours inside the honeybee hive. *Proc R Soc Lond B* 272, 1923–1928.
- Fischer, S., Samietz, J., Wäckers, F.L., Dorn, S. 2004. Perception of chromatic cues during host location by the pupal parasitoid *Pimpla turionellae* (L.) (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Env Entomol* 33, 81–87.
- Francis, F., Vandermoten, S., Verheggen, F.J., Lognay, G., Haubruge, E. 2005. Is the (E)-b-farnesene only volatile terpenoid in aphids? *J. Appl. Entomol.* 129, 6–11.
- Freund, R.L., Olmstead, K.L. 2000. Role of vision and antennal olfaction in habitat and prey location by three predatory heteropterans. *Env Entomol* 29, 721–732.
- Glinwood, R., Ahmed, E., Qvarfordt, E., Ninkovic, V. 2011 Olfactory learning of plant genotypes by a polyphagous insect predator. *Oecologia* 166, 637–647.
- Goyer, R.A., Lenhard, G.J., Strom, B.L. 2004. The influence of silhouette color and orientation on arrival and emergence of *Ips* pine engravers and their predators in loblolly pine. *Forest Ecology and Management* 191, 147–155.
- Greany, P.D., Hagen, K.S. 1981. Prey selection, In: Nordund DA, Jones R.J., Lewis W.J. (eds) *Semiochemicals: their role in pest control*. Wiley, Chichester, p. 51–77.
- Guillette, L.M., Hollis, K.L., Markarian, A. 2009. Learning in a sedentary insect predator: antlions (Neuroptera: Myrmeleontidae) anticipate a long wait. *Behav Process* 80, 224–232

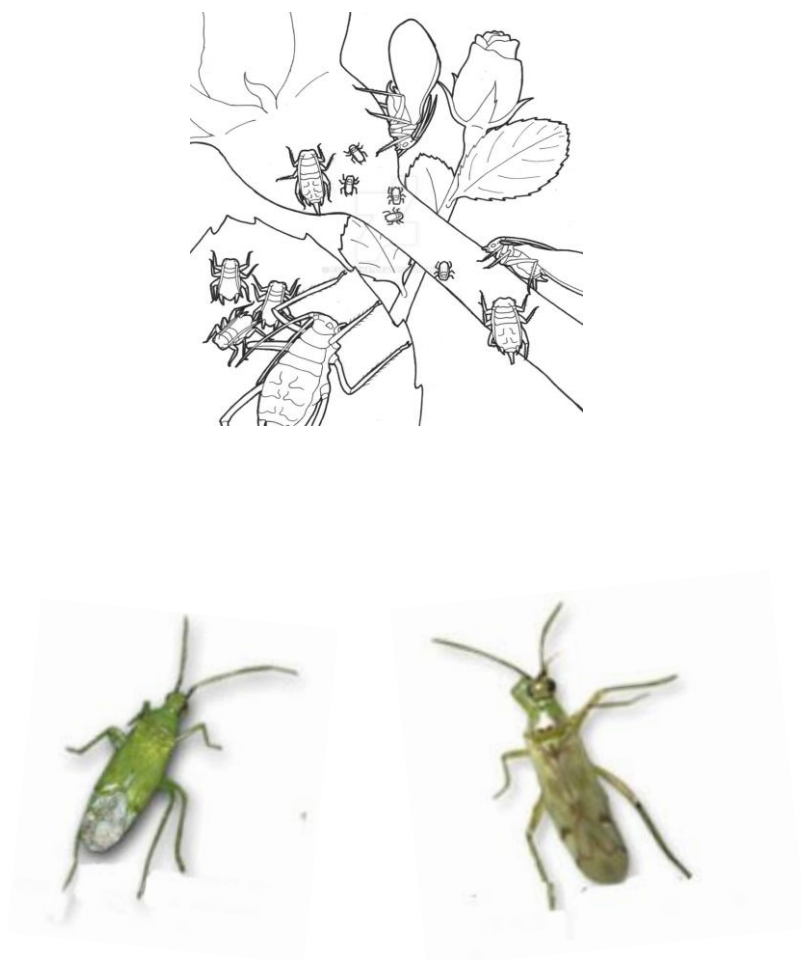
- Halitschke, R., Schittko, U., Pohnert, G., Boland, W., and Baldwin, I.T. 2001. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. III. Fatty acid-amino acid conjugates in herbivore oral secretions are necessary and sufficient for herbivore-specific plant responses. *Plant Physiology* 125, 711–717
- Hattingh, V., Samways, M.J. 1995. Visual and olfactory location of biotopes, prey patches, and individual prey by the ladybeetle *Chilocorus nigritus*. *Entomol. Exp. Appl.* 75, 87-98.
- Henneman, M.L., Dyreson, E.G., Takabayashi, J., Raguso, R.A. 2002. Response to walnut olfactory and visual cues by the parasitic wasp *Diachasmimorpha juglandis*. *J Chem Ecol* 28, 2221-2244.
- Hilker, M., Meiners, T. 2002. Induction of plant responses to oviposition and feeding by herbivorous arthropods: a comparison. *Entom Experim Appl* 104, 181-192.
- Hilker, M., Meiners, T. 2006. Early herbivore alert: Insect eggs induce plant defense. *J. Chem Ecol* 32, 1379-1397.
- Ingegno, B.L., Ferracini, C., Gallinotti, D., Alma, A., Tavella, L. 2013. Evaluation of the effectiveness of *Dicyphus errans* (Wolff) as predator of *Tuta absoluta* (Meyrick). *Biol Control* 67, 246–252.
- Ingegno, B.L., Pansa, M.G., Tavella, L. 2011. Plant preference in the zoophytophagous generalist predator *Macrolophus pygmaeus* (Heteroptera: Miridae). *Biol Control* 58, 174–181.
- Karban, R. and Baldwin, I.T. 1997. “Induced Responses to Herbivory”. Chicago University Press, Chicago, Illinois, U.S.A.
- Kessler, A. and Baldwin, I.T. 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science* 291, 2141–2144.
- Leitner, M., Boland, W., Mithofer, A. 2005. Direct and indirect defences induced by piercing-sucking and chewing herbivores in *Medicago truncatula*. *New Phytol* 167,597–606.
- Letourneau, D. K. 1998. Conservation biology: lessons for conserving natural enemies. Pages 9-38 in P. Barbosa, editor. *Conservation biological control*. Academic Press, San Diego.
- Lins, J.C., Jr., van Loon, J.J.A., Bueno, V.H.P. Lucas-Barbosa, D. Dicke, M. van Lenteren, J.C. 2014 Response of the zoophytophagous predators *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis* to volatiles of uninfested plants and to plants infested by prey or conspecifics. *BioControl* 59, 707-718.

- Lou, Y. and Baldwin, I.T. 2003. *Manduca sexta* recognition and resistance among allopolyploid *Nicotiana* host plants. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 100, 14581–14586.
- Lou, Y., Xiaoyan, H., Turlings, T.C.J., Cheng, J. Xuexin, C., and Gongyin, Y. 2006. Differences in induced volatile emissions among rice varieties result in differential attraction and parasitism of *Nilaparvata lugens* eggs by the parasitoid, *Anagrus nilaparvatae* in the field. *Journal of Chemical Ecology* 32, 2375-2387.
- Lykouressis, D., Perdikis, D., Tsagarakis, A. 2000. Polyphagous mirids in Greece: Host plants and abundance in traps placed in some crops. *Bulletino Laboratorio di Entomologia Agraria 'Fillippo Silvestri'*, 56, 57-68.
- Maselou, D.A., Perdikis, D.Ch., Sabelis, M.W., Fantinou, A.A. 2014. Use of plant resources by an omnivorous predator and the consequences for effective predation. *Biol Control* 79, 92–100.
- Mattiacci, L., Dicke, M., and Posthumus, M.A. 1995. β -glucosidase: an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 92, 2036-2040.
- McGregor, R.R., Gillespie, D.R. 2004. Olfactory responses of the omnivorous generalist predator *Dicyphus hesperus* to plant and prey odours. *Entomol Exp Appl* 112, 201–205.
- Moayeri, H.R.S, Ashouri A., Poll L., Enkegaard A. 2007. Olfactory response of a predatory mirid to herbivore induced plant volatiles: multiple herbivory vs. single herbivory. *J Appl Entom.* 131, 326–332.
- Moayeri, H.R.S, Ashouri A., Brødsgaard, H.F., Enkegaard A. 2006. Odour-mediated preference and prey preference of *Macrolophus caliginosus* between spider mites and green peach aphids. *J. App. Entom.* 130, 504–508.
- Mollá, O., 2013. Control biológico de la polilla del tomate *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) mediante la gestión de miridos depredadores. Ph.D. Thesis, Faculty of Biological Sciences, University of Valencia, Spain.
- Ninkovic, V., Pettersson, J. 2003. Searching behaviour of the seven spotted ladybird, *Coccinella septempunctata*—effects of plant–plant odour interaction. *Oikos* 100, 65–70
- Ninkovic, V., Al Abassi, S., Pettersson, J. 2001. The influence of aphid-induced plant volatiles on ladybird beetle searching behavior. *Biol Control* 21, 191–195

- Pappas, M.L., Steppuhn, A., Geuss, D., Topalidou, N., Zografou, A., Sabelis, M. W., Broufas, G.D. 2015. Beyond predation: the zoophytophagous predator *Macrolophus pygmaeus* induces tomato resistance against spider mites. PLoS ONE 10(5), doi:10.1371/journal.pone.0127251.
- Papaj, D. R., Prokopy, R. J. 1989. Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Ann Rev Entomol* 34, 315-350.
- Perdikis, D., Lykouressis, D., Economou, L. 2004. The influence of light-dark phase, host plant, temperature, and their interactions on predation rate in an insect predator. *Environ. Entomol.* 33, 1137-1144.
- Perdikis, D., Lykouressis, D. 1999. Development and mortality of nymphal stages of the predator bug *Macrolophus pygmaeus*, when maintained at different temperatures and on different hosts plants. *Bulletin IOBC/WPRS*, 22(5), 137-144.
- Perdikis, D., Lykouressis, D. 2000. Effects of various items, host plants and temperatures on the development and survival of *Macrolophus pygmaeus* (Rambur) (Hemiptera: Miridae). *Biol. Control* 17, 55-60.
- Pérez-Hedo, M., Urbaneja-Bernat, P., Jaques, J., Flors, V., Urbaneja, A. 2015 Defensive plant responses induced by *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae) on tomato plants. *J Pest Sci.* in press, doi: 10.1007/s10340-10014-10640-10340
- Pettersson, J., Ninkovic, V., Glinwood, R., Al Abassi, S., Birkett, M.A., Pickett, J.A., Wadhams, L. 2008. Chemical stimuli supporting foraging behavior of *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae): volatiles and allelobiosis. *Appl Entomol Zool* 43,315–321
- Pickett, J.A., Bruce, T.J.A., Chamberlain, K., Hassanali, A., Khan, Z.R., Matthes, M.C., Napier, J.A., Smart, L.E, Wadhams, L.J., and Woodcock, C.M. 2006. Plant volatiles yielding new ways to exploit plant defence. In “Chemical ecology: From Gene to Ecosystem” (M. Dicke and W. Takken, Eds.), pp 161-173. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Price, P. W., Bouton, C. E., Gross, P., McPherson, B. A., Thompson, J. N., and Weiss, A. E. 1980. Interactions among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annu Rev Ecol Syst* 11,41–65
- Rahmani, H., Hoffmann, D., Walzer, A., Schausberger, P. 2009. Adaptive learning in the foraging behavior of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*. *Behav Ecol* 20, 946–950
- Raina, R., Joseph, M., Avalokiteswar, S. 2004. Electroantennogram responses of *Chrysoperla carnea* (Stephens) to volatiles. *Indian J Exp Biol* 42, 1230–1234

- Reddy, G.V.P. 2002. Plant volatiles mediate orientation and plant preference by the predator *Chrysoperla carnea* Stephens (Neuroptera: Chrysopidae). *Biol Control* **25**, 49-55.
- Reddy, G.V.P., Guerrero, A. 2004. Interactions of insect pheromones and plant semiochemicals. *Trends in Plant Science* **9**, 253-261.
- Sabelis, M. W., Janssen, A., Pallini, A., Venzon, M., Bruin, J., Drukker, B., and Scutareanu, P. 1999. Behavioral responses of predatory and herbivorous arthropods to induced plant volatiles: From evolutionary ecology to agricultural applications, pp. 269–296, in A. A. Agrawal, S. Tuzun, and E. Bent (eds.). *Induced Plant Defenses Against Pathogens and Herbivores. Biochemistry, Ecology and Agriculture*. APS Press, St. Paul, Minnesota.
- Sanchez, J.A., Gillespie, D.R., McGregor, R.R. 2004. Plant preference in relation to life history traits in the zoophytophagous predator *Dicyphus hesperus*. *Entomol. Exp. Appl.* **112**, 7-19.
- Sanchez, J.A., Martinez-Cascales, J.I., Lacasa, A. 2003. Abundance and wild host plants of predators mirids (Heteroptera, Miridae) in horticultural crops in the Southeast of Spain. *IOBC/WPRS. Bull.* **26** (10), 147-151.
- SAS Institute., 2012. -JMP Version 10.0.0., SAS Institute Inc.
- Shikano, I., Isman, M.B. 2009. A sensitive period for larval gustatory learning influences subsequent oviposition choice by the cabbagelooper moth. *Anim Behav* **77**, 247–251.
- Shimoda, T., Dicke, M. 2000. Attraction of a predator when can it be adaptive? To chemical information related to nonprey. *Behav Ecol* **11**, 606–613.
- SPSS v. 19.0.0., 2010.- SPSS Inc., Chicago.
- Steidle, J.L.M., van Loon, J.J.A. 2003. Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods: testing a concept. *Entom Exp Appl* **108**, 133-148.
- Stenberg, J.A., Lehrman, A., Björkman, C. 2010. Uncoupling direct and indirect plant defences: novel opportunities for improving crop security in willow plantations. *Agr. Ecos. Envir.* **139**, 528–533.
- Stenberg, J.A., Lehrman, A., Björkman, C. 2011. Plant defence: feeding your bodyguards can be counter-productive. *Bas Appl Ecol* **12**, 629–633.
- Takabayashi, J., Noda, T., Takahashi, S. 1991. Plants produce attractants for *Apanteles kariyai*, a parasitoid of *Pseudoaetia separata*; cases of 'communication' and 'misunderstanding' in parasitoid-plant interactions. *Appl Entom Zool* **26**, 237-243.
- Tavella, L., Goula, M. 2001. Dicyphini collected in horticultural areas of north-western Italy (heteroptera, Miridae). *Boll Zool Agrar Bachic Ser II* **33**, 93-102.

- Thaler, J. 1999. Jasmonic acid mediated interactions between plants, herbivores, parasitoids and pathogens: A review of field experiments in tomato. In "Induced Plant Defenses Against Pathogens and Herbivores" (A.A. Agrawal, S. Tuzun, and E. Bent, Eds.), pp. 319-334. APS Press, St Paul, Minnesota, U.S.A.
- Tumlinson, J. H., W. J. Lewis, Vet, L.E.M. 1993. How parasitic wasps find their hosts. *Sci Amer* 268, 100-106.
- Turlings, T. C. J., Loughrin, J. H., McCall P. J., Rose, U. S. R., Lewis, W. J., Tumlinson, J. H. 1995. How caterpillar damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 92, 4169-4174.
- Turlings, T.C.J., Tumlinson, J.H., Lewis, W.J. 1990. Exploitation of herbivore- induced plant odors by host- seeking parasitic wasps. *Science* 250, 1251- 1253.
- Van Den Boom, C.E.M., Van Beek, T.A., Posthumus, M.A., De Groot, A., Dicke, M. 2004. Qualitative and quantitative variation among volatile profiles induced by *Tetranychus urticae* feeding on plants from various families. *J Chem Ecol* 30,69-89
- Van Poecke, R.M.P., Dicke, M. 2004. Indirect defense of plants against herbivores: Using *Arabidopsis thaliana* as a model plant. *Plant Biol.* 6,387-401.
- Verheggen, F.J., Arnaud, L., Bartram, S., Gohy, M., Haubruge, E. 2008. Aphid and plant volatiles induce oviposition in an aphidophagous hoverfly. *J. Chem. Ecol.* 34, 301-307.
- Vet, L.E.M., Dicke M. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Ann Rev Entomol* 37, 141-172.
- Vet, L. E. M., Dlicke, M. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu Rev Entomol* 37,141-172.
- Wäckers, F.L., Lewis, W.J. 1999. A comparison of color-, shape- and pattern-learning by the hymenopteran parasitoid *Microplitis croceipes*. *Journal of Comparative Physiology A - Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* 184, 387-393.
- Zangerl, A.R. 2003. Evolution of induced plant responses to herbivores. *Basic and applied ecology* 4, 91-103.



2.4. Κεφ. 4. Οι φρυτικοί πόροι σαν παράγοντας διαφοροποίησης των αναδυομένων αποτελεσμάτων των αλληλεπιδράσεων μεταξύ πολλαπλών αρπακτικών (Emergent Multi-Predator Effects)

2.4. Κεφάλαιο 4

Οι φυτικοί πόροι ως παράγοντες διαφοροποίησης των αναδυομένων αποτελεσμάτων των αλληλεπιδράσεων μεταξύ πολλαπλών αρπακτικών (Emergent Multi-Predator Effects)

2.4.1. Περίληψη

Τα αποτελέσματα των αλληλεπιδράσεων που εκδηλώνονται μεταξύ πολλαπλών αρπακτικών (Multiple-predator effects, MPEs), μπορεί να επηρεάσουν την αποτελεσματικότητά τους στον έλεγχο των επιβλαβών οργανισμών προκαλώντας θετική ή αρνητική απόκλιση από τη ανεξάρτητη ατομική τους επίδραση. Παρά τις ισχυρές ενδείξεις ότι η παμφαγία (δηλαδή η κατανάλωση πόρων από περισσότερα του ενός τροφικών επιπέδων) μπορεί να διαμορφώνει και να τροποποιεί τις αλληλεπιδράσεις θηρευτή – θηράματος, δυστυχώς λίγες μελέτες έχουν κοινοποιηθεί σχετικά με την επίδραση των εναλλακτικών φυτικών πόρων στα αποτελέσματα των αλληλεπιδράσεων που εκδηλώνονται μεταξύ των παμφάγων αρπακτικών στην κατανάλωση της λείας τους. Στην παρούσα μελέτη εξετάσαμε τις επιπτώσεις και τα αποτελέσματα των αλληλεπιδράσεων μεταξύ δύο παμφάγων αρπακτικών της οικογένειας Miridae, του *Macrolophus pygmaeus* και του *Nesidiocoris tenuis* στην κατανάλωση διάφορων πυκνοτήτων λείας *Myzus persicae*, πάνω σε φύλλα μελιτζάνας με την παρουσία ή απουσία ενός άνθους ως εναλλακτική πηγή τροφής. Για την αξιολόγηση της καταναλωθείσας συμπεριφοράς των αρπακτικών σχεδιάστηκαν μεταχειρίσεις είτε του ενός ατόμου, είτε των δύο ατόμων από το κάθε είδος ξεχωριστά (ενδοειδικές) είτε των δύο ατόμων, ένα άτομο από κάθε είδος θηρευτή (διαειδικές). Τα δεδομένα της κατανάλωσης για τους διάφορους συνδυασμούς θηρευτών συγκρίθηκαν με τις αναμενόμενα αποτελέσματα όπως προκύπτουν από την εφαρμογή του πολλαπλασιαστικού (MRM) και μοντέλου υποκατάστασης (substitutive model). Τα αποτελέσματα έδειξαν ότι αν και η παρουσία ενός άνθους μείωσε σημαντικά την κατανάλωση λείας από ένα άτομο *M. pygmaeus*, αυτή η μείωση δεν καταγράφηκε στην κατανάλωση της λείας από ένα άτομο *N. tenuis*. Όταν τα αρπακτικά είχαν πρόσβαση μόνο σε λεία, το αποτέλεσμα των ενδοειδικών και διαειδικών αλληλεπιδράσεων στη

κατανάλωση λείας ήταν προσθετικό. Αντίθετα, η παρουσία εναλλακτικού φυτικού πόρου προκάλεσε στην εκδήλωση μη προσθετικών αλληλεπιδράσεων στους ενδοειδικούς συνδυασμούς θηρευτών, οι οποίες διαφοροποιήθηκαν ανάλογα με το είδος του αρπακτικού. Η καταγραφή της θέσης του κάθε αρπακτικού σε ενδοειδικούς συνδυασμούς μέσα στο τρυβλίο έδειξε ότι, το *M. pygmaeus* είχε μια καθαρή προτίμηση προς το άνθος, ενώ τα άτομα *N. tenuis* διαχωρίζονταν χωρικά. Παράλληλα στους διαειδικούς συνδυασμούς καταγράφηκε μια σταθερή τάση των παμφάγων να διαχωρίζουν τις βιοθέσεις τους. Τα αποτελέσματα εισηγούνται ότι η έκβαση του ανταγωνισμού μεταξύ των παμφάγων αρπακτικών, μπορεί να καθορίστηκε από τη διαφοροποίηση των διατροφικών τους συνηθειών, που σχετίζονται με το διαθέσιμο φυτικό πόρο ο οποίος πιθανά επέδρασε άμεσα στις μεταξύ τους αλληλεπιδράσεις. Ως συνέπεια, το επίπεδο προτίμησης για διαφορετικές φυτικές πηγές τροφής των αλληλεπιδρώντων θηρευτών θα πρέπει να αξιολογείται κατά την εκτίμηση των αποτελεσμάτων των αλληλεπιδράσεων στην κατανάλωση της λείας μεταξύ πολλαπλών αρπακτικών.

2.4.2. Εισαγωγή

Η θήρευση αποτελεί ένα από τους πλέον βασικούς παράγοντες λειτουργίας των φυσικών οικοσυστημάτων καθορίζοντας τη δυναμική των πληθυσμών και τη δομή των κοινοτήτων (Paine 1966; Sih, et al. 1985; Sih, 1987). Η αρπακτική συμπεριφορά των θηρευτών μπορεί να έχει άμεσες επιπτώσεις για τα θηράματά τους προκαλώντας το θάνατό τους, αλλά και έμμεσες σημαντικές συνέπειες, επηρεάζοντας την αφθονία, την ποικιλότητα των ειδών, τη μορφολογία, τη φυσιολογία, και επίσης τη συμπεριφορά των θηραμάτων (Sih, 1987; Lima and Dill, 1990). Καθώς στη φύση σχεδόν όλα τα θηράματα ζουν σε κοινότητες με πολλά είδη αρπακτικών τα περισσότερα θηράματα είναι υποψήφια για κατανάλωση από πολλαπλά αρπακτικά (πολλά είδη αρπακτικών που δρουν ταυτόχρονα) (Soluk 1993; McIntosh and Peckarsky 1999; Eklov and Van Kooten 2001). Η κατανόηση της λειτουργίας των φυσικών κοινοτήτων απαιτεί τη μελέτη των αντιδράσεων των θηραμάτων όταν εκτίθενται σε πολλαπλούς θηρευτές αλλά επίσης, και τη διερεύνηση των μηχανισμών που καθορίζουν το αποτέλεσμα των

αλληλεπιδράσεων τους (McIntosh and Peckarsky 1999; Eklov and Van Kooten 2001; Straub and Snyder, 2008).

Η συνειδητοποίηση της ανάγκης αυτής έχει οδηγήσει σε μια αυξανόμενη προσοχή και μελέτη κατά την τελευταία δεκαετία των συνδυασμένων επιδράσεων από την ταυτόχρονη επενέργεια πολλαπλών αρπακτικών ειδών στο κοινό τους θήραμα. Το αποτέλεσμα της θήρευσης από την ταυτόχρονη δράση διαφόρων αρπακτικών ειδών συχνά δεν προκύπτει από το άθροισμα των επιδράσεων τους, αλλά μπορεί η θηρευτική επενέργεια τους να είναι συχνά μεγαλύτερη (με αποτέλεσμα την αύξηση της κατανάλωσης του θηράματος) ή μικρότερη (με αποτέλεσμα την μείωση της κατανάλωσης του θηράματος) σε σχέση με την αθροιστική κατανάλωση των επιμέρους θηρευτών. Και οι δύο αυτές επιπτώσεις, της αύξησης ή της μείωσης κατανάλωσης του θηράματος, αποκαλούνται στην οικολογία ως αναδυόμενα αποτελέσματα της επενέργειας πολλαπλών αρπακτικών (Multiple-predator effects, MPEs) (Sih *et al.*, 1998), και τα οποία δεν μπορεί να εκτιμηθούν με βάση το θηρευτικό αποτέλεσμα του κάθε είδους ξεχωριστά. Αύξηση ή μείωση της κατανάλωσης του θηράματος μπορεί επίσης να προκύψει λόγω της αλληλεπίδρασης μεταξύ πολλών ατόμων ενός είδους αρπακτικού που θηρεύουν στο ίδιο είδος λείας ταυτόχρονα (Beddington 1975; Hassel 1978). Οι επιπτώσεις μεταξύ πολλαπλών ειδών αρπακτικών θεωρούνται ως πραγματικά αναδυόμενες αν το μέγεθος της αύξησης ή μείωσης του κινδύνου για το θήραμα διαφέρει από εκείνο που προκύπτει από τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ ατόμων του κάθε είδους (Sih *et al.* 1998; Vance-Chalcraft *et al.* 2004).

Τα αποτελέσματα της ταυτόχρονης επενέργειας πολλαπλών ειδών θηρευτών μπορεί να έχουν σημαντικές οικολογικές και οικονομικές επιπτώσεις. Για παράδειγμα, τα θηρευτικά αποτελέσματα πολλαπλών αρπακτικών μπορεί να είναι συνεργειστικά για τον περιορισμό της εξάπλωσης μη ιθαγενών ειδών (Harvey *et al.*, 2004) ή για την μείωση των πληθυσμών εχθρών σε αγροοικοσυστήματα (Losey and Denno 1998), με επακόλουθο θετικές συνέπειες για την οικονομική σημασία καλλιεργειών (Cardinale *et al.*, 2003). Εναλλακτικά, τα αρπακτικά είδη μπορεί να αλληλεπιδρούν μεταξύ τους ή / και να καταναλώσουν το ένα το άλλο, με αποτέλεσμα να μειώνεται έτσι η συνδυαστική αποτελεσματικότητά τους στον έλεγχο πληθυσμών των εχθρών (Sih *et al.* 1985; Rosenheim 1998). Ωστόσο πολλές φορές παρατηρείται στη βιβλιογραφία να

απουσιάζουν αναλυτικές πληροφορίες για τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ των πολλαπλών θηρευτών και των παρατηρούμενων αποτελεσμάτων αυτών. Έτσι, η κατανόηση του πώς μια ομάδα (σύμπλεγμα) αρπακτικών μπορεί να λειτουργεί και πως τα είδη θηρευτών αλληλεπιδρούν ώστε να επηρεάζουν τους πληθυσμούς των φυτοφάγων αποτελεί ζωτικής σημασίας γνώση τόσο για τη θεωρητική οικολογία, όσο και για την ολοκληρωμένη διαχείριση των επιβλαβών οργανισμών. Η πρακτική επομένως σημασία των αναδυόμενων αποτελεσμάτων της δράσης πολλαπλών αρπακτικών στην δυναμική των ευρύτερων κοινοτήτων αποτυπώνει την ανάγκη ανίχνευσης και αξιολόγησής τους με ακρίβεια.

Γενικά έχει επικρατήσει η άποψη ότι η παρουσία ενός ατόμου φυσικού εχθρού μπορεί να συμβάλλει στη μείωση του πληθυσμού του επιζήμιου οργανισμού στόχου (Snyder and Ives, 2003; Snyder *et al.*, 2004). Όμως παρουσία πολλαπλών φυσικών εχθρών, οι οποίοι χρησιμοποιούν το ίδιο ενδιαίτημα και λεία, οι αλληλεπιδράσεις που εκδηλώνονται μπορεί να έχουν ως αποτέλεσμα μια διαφορετική συνολική κατανάλωση όπως αναφέρθηκε από αυτήν που θα ανέμενε κάποιος από το άθροισμα των ατομικών καταναλώσεων των ειδών αρπακτικών (Sih *et al.*, 1998; Cardinale *et al.*, 2003; Snyder *et al.*, 2005; Finke and Denno, 2005; Wilby *et al.*, 2005; Ives *et al.*, 2005; Straub and Snyder, 2008; Ameixa *et al.*, 2013). Όταν το αποτέλεσμα της ταυτόχρονης επίδρασης πολλαπλών θηρευτών δεν διαφέρει από το αναμενόμενο με βάση τις επιμέρους επιπτώσεις των θηρευτών, τότε δεν υπάρχουν ενδείξεις ότι οι θηρευτές αλληλεπιδρούν και το συνδυαστικό αποτέλεσμα για το θήραμα θεωρείται αθροιστικό (additive result). Κατά τους Sih *et al.* (1998), θεωρείται ότι έχουμε αναδυόμενα αποτελέσματα δράσης πολλαπλών αρπακτικών στην περίπτωση που η επιβίωση του θηράματος διαφέρει από εκείνη που μπορεί να προβλεφθεί αθροίζοντας τα θηρευτικά αποτελέσματα του κάθε ενός από τους θηρευτές όταν ενεργεί σε συνθήκες απομόνωσης (non additive result).

Αναλυτικότερα, το αποτέλεσμα της επενέργειας πολλαπλών αρπακτικών (Multiple-predator effects, MPEs) –δηλαδή της μη άθροισης των επιμέρους θηρευτικών αποτελεσμάτων – μπορεί να είναι θετικό (συνεργιστικό), με αποτέλεσμα την αύξηση της πιθανότητας σύλληψης της λείας» ('risk enhancement'). Στην περίπτωση αυτή η θνησιμότητα της λείας στην ταυτόχρονη παρουσία δυο ή παραπάνω ειδών

αρπακτικών, είναι μεγαλύτερη από εκείνη που προκύπτει από το άθροισμα των ατομικών επενεργειών τους όταν το κάθε ένα είδος δρα ξεχωριστά, λόγω της αξιοποίησης και διαμερισμού των πόρων (resource partitioning), της διευκόλυνσης (facilitation) μεταξύ των αρπακτικών και/ή των αλλαγών στα μικροενδιαιτήματα ή τις συμπεριφορές των θηραμάτων (Soluk and Collins 1988; Martin *et al.* 1989; Losey and Denno 1998; Sih *et al.* 1998). Το αποτέλεσμα ωστόσο της επενέργειας πολλαπλών αρπακτικών μπορεί να είναι και αρνητικό εξαιτίας παρεμβάσεων-παρενοχλήσεων που εκδηλώνονται μεταξύ των θηρευτών (interference) ή εάν το θήραμα αντιδρώντας στη παρουσία του ενός θηρευτή μειώνει τον κίνδυνο σύλληψης του στην παρουσία ενός δεύτερου θηρευτή, όπου στην περίπτωση αυτή προκύπτει «μείωση πιθανότητας σύλληψης» ('risk reduction') για το θήραμα, δηλαδή η θνησιμότητα της λείας είναι μικρότερη από την προβλεπόμενη αθροιστική κατά την ατομική δράση των θηρευτών. Φαινόμενα «μείωσης κινδύνου» για το θήραμα σχετίζονται με τον ανταγωνισμό παρέμβασης (interference competition) και εκμετάλλευσης (exploitative competition), με την ενδοσυντεχνιακή θήρευση ή ακόμη με τη συμπεριφορά παμφαγίας (Sih *et al.*, 1998).

Η ταυτόχρονη παρουσία επίσης πολλαπλών θηρευτών μπορεί να μην επιφέρει κάποια μεγαλύτερη επίδραση στην θνησιμότητα της λείας από ότι οι επιμέρους επιδράσεις των θηρευτών. Έτσι μια ουδέτερη επίδραση μπορεί να προκύψει στο κοινό θήραμα από τη συνδυαστική δραστηριότητα των θηρευτών σε σχέση με την περίπτωση που τα αρπακτικά λειτουργούν ανεξάρτητα, και η παρουσία άλλων ειδών θηρευτών δεν επηρεάζει την κατανάλωσή τους (Chang, 1996; Wilby *et al.*, 2005). Κατά τους Sih *et al.* (1998) αυτή η δράση μπορεί να θεωρηθεί και ως προσθετική (additive).

Τα αποτελέσματα της κοινής επενέργειας πολλαπλών θηρευτών (MPEs) μπορούν να τροποποιηθούν ανάλογα με το είδος των αρπακτικών, τον τρόπο θήρευσής τους (Nilsson *et al.*, 2006), την πυκνότητα λείας (Werling *et al.*, 2012), την ποικιλότητα της λείας (Wilby and Orwin 2013), τα χαρακτηριστικά των φυτών-ξενιστών (Denno *et al.*, 2005; Tylianakis *et al.*, 2007), τη δομή του ενδιαιτήματος (Janssen *et al.*, 2007; Grabowski *et al.*, 2008) ή την παρουσία ενός μη ιθαγενούς θηράματος (Byers *et al.*, 2014). Για παράδειγμα, χαρακτηριστικά της λείας όπως το μέγεθος, η ηλικία ή ακόμη η αποφυγή της θήρευσης (dropping of aphids) (Vonesh and Osenberg 2003;

Wilby *et al.*, 2005) μπορεί να διευκολύνουν τη διαφοροποίηση θέσεων με αποτέλεσμα, την αύξηση της λειτουργικής συμπληρωματικότητας (functional complementarity) μεταξύ των αρπακτικών, ενώ η δομική πολυπλοκότητα των ενδιαιτημάτων έχει αποδειχθεί ότι μπορεί να μειώσει τις επιπτώσεις της ενδοσυντεχνιακής θήρευσης εξαιτίας της μείωσης συναντήσεων και παρέχοντας καταφύγια για τα ενδοσυντεχνιακά θηράματα (Finke and Denno 2005; Janssen *et al.*, 2007).

Σε ένα οικοσύστημα ορισμένα αρπακτικά μπορεί να είναι παμφάγα, δηλαδή να τρέφονται από περισσότερα του ενός τροφικά επίπεδα και να αυξάνουν την πολυπλοκότητα των αλληλεπιδράσεων μεταξύ των ειδών (Frank *et al.*, 2011). Στα παμφάγα αρπακτικά φαίνεται να επηρεάζεται σημαντικά η αποτελεσματικότητά τους από τη διατροφή τους σε φυτικούς πόρους. Αποτελέσματα ερευνητικών προσπαθειών της παμφαγίας έχουν καταδείξει ότι οι εναλλακτικοί φυτικοί πόροι μπορούν να επηρεάσουν σημαντικά την αποτελεσματικότητα των παμφάγων αρπακτικών στους επιζήμιους πληθυσμούς (Agrawal and Klein, 2000; Bruno and O'Connor, 2005; Wäckers *et al.*, 2005; Kehrli and Wratten, 2011; Maselou *et al.* 2014). Ειδικότερα έχει βρεθεί ότι η παρουσία εναλλακτικών φυτικών πόρων μπορεί να οδηγήσει σε μείωση της κατανάλωσης λείας από ένα παμφάγο αρπακτικό εάν η εναλλακτική πηγή μπορεί να υποκαταστήσει τη λεία (Eubanks and Denno, 2000; Koss and Snyder, 2005; Sabelis and van Rijn, 2006). Σύμφωνα με τους Sabelis & van Rijn (2006), η παρουσία φυτικών πόρων μπορεί να αυξήσει ή να μειώσει τη θηρευτική αποτελεσματικότητα των αρπακτικών αρθροπόδων ανάλογα με το βαθμό συμπληρωματικότητας ή υποκατάστασης που έχουν σε σχέση με το θήραμα στη διατροφή των θηρευτών (Κεφάλαιο 2.2.).

Οι περισσότερες έρευνες γύρω από τα παμφάγα αρπακτικά έχουν διεξαχθεί σε ένα ενδιαίτημα με ένα άτομο ή ένα μόνο είδος θηρευτή, ενώ μελέτες των αλληλεπιδράσεων μεταξύ δύο ή περισσότερων παμφάγων οργανισμών και των αποτελεσμάτων στην κατανάλωση της κοινής λείας τους είναι εξαιρετικά περιορισμένες και αποτελούν ένα νέο πεδίο έρευνας. Ειδικότερα, η μελέτη της επίδρασης των εναλλακτικών φυτικών πόρων στη πιθανή τροποποίηση των αποτελεσμάτων από τις αλληλεπιδράσεις πολλαπλών θηρευτών (MPEs) είναι εξαιρετικά περιορισμένη. Οι Venzon *et al.* (2001), αναφέρουν ότι η ένταση και η δυναμική των αποτελεσμάτων της ταυτόχρονης επενέργειας πολλαπλών θηρευτών

(MPEs) στους πληθυσμούς της λείας μπορεί να διαφοροποιηθεί με την παρουσία παμφάγων αρπακτικών στο τροφικό δίκτυο. Ωστόσο, η εκδήλωση ενδοειδικού ανταγωνισμού για φυτικούς πόρους στα παμφάγα είδη μπορεί να αυξήσει ή και να μειώσει την κατανάλωση λείας και να ενισχύσει τον περιορισμό του πληθυσμού λείας. Παρόμοια αποτελέσματα μπορεί να προκύψουν επίσης και μεταξύ παμφάγων αρπακτικών ειδών εξαιτίας της ύπαρξης διαειδικού ανταγωνισμού (Coll, 2009). Επομένως, η εκτίμηση της επίδρασης της συμπεριφοράς της ‘φυτοφαγίας’ στον έλεγχο ενός επιζήμιου οργανισμού σε ένα σύστημα με πολλά είδη θηρευτών, οι οποίοι πιθανά έχουν διαφορετικές ανάγκες για κατανάλωση φυτικών πόρων μπορεί να προσφέρει σημαντικές πληροφορίες τόσο σε θεωρητικό όσο και σε πρακτικό επίπεδο.

Γενικά η μελέτη της επίδρασης αυτής καθαυτής της φυτοφαγίας στα αποτελέσματα των αλληλεπιδράσεων πολλαπλών θηρευτών (MPEs) στην κατανάλωση λείας, αποτελεί ένα σύγχρονο πεδίο έρευνας. Σε μια πολύ πρόσφατη και ενδιαφέρουσα μελέτη οι Wilby *et al.* (2013) έδειξαν ότι η αρχιτεκτονική και η σύνθεση των φυτών-ξενιστών διαφοροποίησε τα αποτελέσματα της επενέργειας πολλαπλών αρπακτικών στη λεία. Συγκεκριμένα ανέφεραν ότι το νέκταρ των ανθέων από τα δύο είδη φυτών που μελετήθηκαν μπορούσε να τροποποιήσει τη δυναμική και την κατεύθυνση των αναδυομένων αποτελεσμάτων της αλληλεπίδρασης πολλαπλών αρπακτικών (MPEs) στον έλεγχο των φυτοφάγων εχθρών οργανισμών. Σύμφωνα με τα αποτελέσματά τους, η θετική αλληλεπίδραση των πολλαπλών αρπακτικών για τον φυτοφάγο εχθρό σε μια μονοκαλλιέργεια σιταριού αντιστράφηκε σε αρνητική σε καλλιέργεια σιταριού και φασολιού, λόγω της αλλαγής στη θηρευτική συμπεριφορά και δραστηριότητα του κάθε αρπακτικού στην παρουσία ανθέων φασολιού με νέκταρ. Με βάση τα αποτελέσματα αυτά, αλλά και τις πληροφορίες που αναφέρουν ότι τα αρπακτικά είδη που εμφανίζονται στα τροφικά πλέγματα πιθανά εκδηλώνουν διαφορετικές προτιμήσεις για τις διαθέσιμες τροφικές πηγές όπως τα άνθη (π.χ. γύρη, νέκταρ), μπορεί να υποστηριχθεί περαιτέρω η άποψη των Northfield *et al.*, (2012), ότι τα αποτελέσματα των αλληλεπιδράσεων (MPEs) θα πρέπει να διαφοροποιούνται μεταξύ των φυτών - ξενιστών πριν ή μετά την άνθιση.

Τα *Macrolophus pygmaeus* (Rambur) και *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (Hemiptera: Miridae) είναι παμφάγα αρπακτικά τα οποία μπορούν να τραφούν με αλευρώδεις, με πολλά είδη λεπιδοπτέρων, καθώς και άλλους εχθρούς των κηπευτικών καλλιεργειών (Albajes and Alomar, 1999; Perdikis and Lykouressis, 2004; Urbaneja et al., 2009; van Lenteren, 2012; Mollá et al., 2014), και χρησιμοποιούνται ευρέως στη διαχείριση φυτοφάγων –εχθρών (Lykouressis et al., 1999-2000; Urbaneja et al., 2012; De Puysseleyr et al., 2013) (Αναλυτικά στοιχεία της βιοοικολογίας των αρπακτικών παρατίθενται στο Κεφάλαιο 1.2.). Το *M. pygmaeus* μπορεί να επιβιώσει στην απουσία λείας τρεφόμενο από φυτικό χυμό (Perdikis and Lykouressis, 2000; Vandekerkhove and De Clercq; 2010), ενώ η γύρη έχει αναφερθεί ότι ευνοεί την ανάπτυξή και την αναπαραγωγή του (Perdikis and Lykouressis, 2000; Maleki et al., 2006; Vandekerkhove and De Clercq; 2010). Μολονότι δεν έχει παρατηρηθεί να εκδηλώνει θηρευτική συμπεριφορά έναντι άλλων ειδών αρπακτικών των ημιπτέρων (Jakobsen et al., 2004), έχει βρεθεί ότι μπορεί να θηρεύσει παρασιτοειδή (Chailleux et al., 2013), αλλά επίσης ότι εκδηλώνει κανιβαλιστική (Hamdi et al., 2013) καθώς και κλεπτοπαρασιτική συμπεριφορά σε ατελή παρασιτοειδή (Chailleux et al., 2014). Το *N. tenuis* είναι επίσης ένας φυτοφάγος γενικευμένος θηρευτής, ο οποίος όμως δεν μπορεί να ολοκληρώσει την ανάπτυξή του στην απουσία λείας (Urbaneja et al., 2005), αν και πρόσφατες έρευνες έδειξαν ότι αυτό εξαρτάται και από το είδος του φυτού (Nakaishi et al., 2011). Η ανάγκη για πρόσληψη νερού αποτελεί σημαντικό κίνητρο για την εκδήλωση της φυτοφαγίας του (De Puysseleyr et al., 2013). Παράλληλα πρόσφατα οι Perez-Hedo et al. (2015) παρατήρησαν ότι το είδος αυτό όχι μόνο αποτελεί φυσικό αποτελεσματικό θηρευτή για το φυτοφάγο *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) σε φυτά τομάτας, αλλά παράλληλα συμβάλλει στην φυσιολογική άμυνα του φυτού μέσω της φυτοφαγίας του, επειδή με τις αλλοιώσεις που προκαλεί στους φυτικούς ιστούς κινητοποιείται η παραγωγή αμψισικού και γιασμονικού οξέως τα οποία καθιστούν τα φυτά λιγότερο ελκυστικά στους φυτοφάγους εχθρούς.

Έχει βρεθεί ότι το καθένα από τα δύο αυτά είδη θηρευτών μπορεί να επηρεάσει τη συμπεριφορά του άλλου καθώς και την ανάπτυξή του, στην περίπτωση που δραστηριοποιούνται ταυτόχρονα. Συγκεκριμένα έχουν παρατηρηθεί αλλαγές στη χωρική κατανομή τους στο φυτό σε πειράματα θερμοκηπίου καθώς και αύξηση της

κινητικότητας του *N. tenuis* όταν συνυπήρχε με το *M. pygmaeus* όταν εκτέθηκαν μαζί σε τρυβλία (Perdikis et al., 2014). Επίσης καταγράφηκαν ενδείξεις ενδοσυντεχνιακής θήρευσης μεταξύ των αρπακτικών αφού νεαρά άτομα του *M. pygmaeus* βρέθηκαν απομυζημένα στη παρουσία του *N. tenuis* (Perdikis et al., 2014). Ενήλικα θηλυκά άτομα του *N. tenuis* προκάλεσαν υψηλή θνησιμότητα σε νύμφες του *M. pygmaeus* σε απουσία λείας (Moreno-Ripoll et al., 2012). Επίσης οι Lampropoulos et al. (2013) κατέγραψαν ενδοειδικές και διαειδικές αλληλεπιδράσεις μεταξύ των δύο θηρευτών με «αύξηση του κινδύνου» και «μείωση του κινδύνου» για τον αλευρώδη *Trialeurodes vaporariorum* Westwood (Hemiptera: Aleyrodidae) στις ενδιάμεσες και υψηλές πυκνότητες λείας αντίστοιχα. Επιπλέον οι Casula and Nannini (2013) εκτίμησαν τα αποτελέσματα των αλληλεπιδράσεων πολλαπλών θηρευτών (MPEs) στη θήρευση του *T. vaporariorum* σε φυτά τομάτας και συγκεκριμένα δύο ειδών αράχνης, το *Oxyopes lineatus* Latreille (Araneae: Oxyopidae) και *Pityohyphantes phrygianus* C.L. Koch (Araneae: Linyphiidae) και δύο ειδών της οικογένειας Miridae, το *N. tenuis* και *Macrolophus melanotoma* (Costa). Τα δύο είδη Miridae, εκδήλωσαν διαφορετικές συμπεριφορές κατά τον περιορισμό του αλευρώδη. Συγκεκριμένα το *M. melanotoma* ήταν λιγότερο αποτελεσματικό σε σχέση με το *N. tenuis* στις υψηλές πυκνότητες λείας ενώ, το αντίθετο καταγράφηκε στις μικρές πυκνότητες (Casula and Nannini, 2013). Τέλος, πρόσφατες πειραματικές μελέτες έδειξαν ότι η παρουσία ανθέων μπορεί να μειώσει το ανώτερο επίπεδο της καμπύλης της λειτουργικής απόκρισης του *M. pygmaeus* κατά τη θήρευση αφίδων (Maselou et al., 2014).

Στην παρούσα εργασία επιχειρήθηκε η διερεύνηση των αποτελεσμάτων της κοινής επίδρασης των δύο προαναφερόμενων παμφάγων αρπακτικών της οικογένειας Miridae σε ένα φυτοφάγο εχθρό (MPEs), εκθέτοντας καταρχήν το καθένα χωριστά σε λεία αλλά παράλληλα αξιολογώντας τη δραστηριότητα ζευγών είτε από άτομα του ίδιου είδους είτε από ένα άτομο του κάθε είδους, σε διάφορες πυκνότητες λείας και με την παρουσία ή απουσία ενός άνθους ως εναλλακτική πηγή τροφής. Αυτός ο πειραματικός σχεδιασμός μπορούσε να προσφέρει ικανοποιητικές πληροφορίες για το ρόλο που μπορούν να έχουν διάφοροι εναλλακτικοί πόροι στην εκδήλωση αλληλεπιδράσεων μεταξύ πολλαπλών αρπακτικών (MPEs). Συγκεκριμένα τέθηκαν τα εξής ερωτήματα: α) Εκδηλώνουν τα αρπακτικά *M. pygmaeus* και *N. tenuis* ενδοειδικές

και διαειδικές αλληλεπιδράσεις κατά την κατανάλωση της κοινής λείας τους όταν συνυπάρχουν στο ίδιο πειραματικό πεδίο; β) Οι πιθανές προαναφερθείσες αλληλεπιδράσεις διαφοροποιούνται από τη διαθεσιμότητα της λείας; γ) Η παρουσία άνθους μπορεί να επηρεάσει τη δυναμική ή την ένταση των πιθανών ενδοειδικών και διαειδικών αλληλεπιδράσεων;

2.4.3. Υλικά και Μέθοδοι

2.4.3.1. Πειραματική διαδικασία

Τα πειράματα διεξήχθησαν σε μικρή χωρική κλίμακα και συγκεκριμένα σε τρυβλία Petri (Ø 9cm, 1.5cm ύψος). Στο κέντρο του κάθε τρυβλίου τοποθετούνταν ένα φύλλο μελιτζάνας πάνω σε νοτισμένο με νερό βαμβάκι. Σε κάθε φύλλο κατανέμονταν ομοιόμορφα τα άτομα της λείας και επίσης όπου απαιτούνταν η εναλλακτική φυτική πηγή, δηλαδή ένα άνθος μελιτζάνας (Εικόνες 2.4.1, 2.4.2). Σε όλα τα πειράματα, ως λεία χρησιμοποιήθηκαν 2^{ης} νυμφικής ηλικίας άτομα *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae). Τα άνθη που αποτελούσαν την εναλλακτική φυτική πηγή που χρησιμοποιήθηκαν σε όλα τα πειράματα βρίσκονταν σε πλήρη άνθηση και συλλέγονταν με προσοχή 1 ώρα πριν την χρήση τους στα πειράματα.



Εικόνα 2.4.1. Τρυβλίο με φύλλο μελιτζάνας



Εικόνα 2.4.2. Τρυβλίο με φύλλο και άνθος μελιτζάνας

Τα αρπακτικά *M. pygmaeus* και/ή *N. tenuis* που χρησιμοποιήθηκαν ήταν 5^{ης} νυμφικής ηλικίας (<24ωρών) και πριν τη χρήση τους εισάγονταν σε κλωβούς με καθαρά φυτά μελιτζάνας όπου εκτίθονταν για 24 ώρες σε στέρηση λείας για την εξισορρόπηση των πιθανών διακυμάνσεων των επιπέδων πείνας μεταξύ τους (Εικόνες 2.4.3, 2.4.4).



Εικόνα 2.4.3. *M. pygmaeus* 5^{ης} νυμφικής ηλικίας



Εικόνα 2.4.4. *N. tenuis* 5^{ης} νυμφικής ηλικίας

Για την αξιολόγηση της καταναλωθείσας συμπεριφοράς των αρπακτικών σχεδιάστηκαν μεταχειρίσεις είτε του ενός ατόμου, είτε των δύο ατόμων από το κάθε είδος ξεχωριστά, είτε των δύο ατόμων, ένα άτομο από κάθε είδος θηρευτή. Οι μεταχειρίσεις επομένως που πραγματοποιήθηκαν για τη μελέτη της ενδοειδικής και διαειδικής αλληλεπίδρασης και το προσδιορισμό της συνεργιστικής ή ανταγωνιστικής καταναλωτικής συμπεριφοράς των αρπακτικών ήταν οι εξής:

A) ένα άτομο *M. rygmaeus* ή ένα άτομο *N. tenuis* στο πεδίο (τρυβλίο) (*Mp* ή *Nt*).

B) δύο άτομα *M. rygmaeus* ή δύο άτομα *N. tenuis* στο πεδίο (*2Mp* ή *2Nt*)

Γ) ένα άτομο *M. rygmaeus* και ένα άτομο *N. tenuis* ταυτόχρονα στο πεδίο (*MpNt*)

Οι πυκνότητες λείας που χρησιμοποιήθηκαν στην κάθε μεταχείριση ήταν 4, 12, 20, 24, 32 και 40 άτομα ανά τρυβλίο, ενώ για κάθε πυκνότητα διεξάγονταν 10 επαναλήψεις. Όλες οι μεταχειρίσεις πραγματοποιήθηκαν με την παρουσία ή απουσία του άνθους σε όλες τις επιλεγμένες πυκνότητες λείας. Το άνθος τοποθετούνταν δίπλα

από το φύλλο και ο μίσχος του καλυπτόταν με νοτισμένο με νερό βαμβάκι. Με την εισαγωγή του αρπακτικού/ών στο πεδίο, τα τρυβλία μεταφέρονταν και διατηρούνταν σε θαλάμους ελεγχόμενων συνθηκών με 25 °C, 65 ± 5% ΣΥ και 16:8 ώρες (Φ:Σ) για 24 ώρες, μετά την πάροδο των οποίων καταγραφόταν ο αριθμός των καταναλωθέντων ατόμων λείας για κάθε μεταχείριση. Ως καταναλωθέντα άτομα καταγράφονταν τα άτομα τα οποία είχαν απομυζηθεί τελείως και είχαν το σχήμα «βάρκας». Η καταμέτρηση αυτή διεξάγονταν με την βοήθεια του στερεοσκοπίου. Στις μεταχειρίσεις όπου χρησιμοποιήθηκε και εναλλακτική τροφή-άνθος, πριν την μέτρηση των καταναλωθέντων ατόμων λείας καταγραφόταν η θέση του κάθε αρπακτικού μέσα στο τρυβλίο, δηλαδή είτε πάνω στο φύλλο ή μέσα στο άνθος, ενώ επιπλέον στους διαιδικούς συνδυασμούς καταγραφόταν η θέση και το είδος του αρπακτικού.

Η φυσική θνησιμότητα των αφίδων στο τρυβλίο λόγω των πειραματικών μεταχειρίσεων εκτιμήθηκε με τη διεξαγωγή 5 επαναλήψεων σε κάθε πυκνότητα και μεταχείριση χωρίς την παρουσία αρπακτικού και καταγράφηκε αμελητέα. Συγκεκριμένα για τις πυκνότητες 4, 12, 20, 24, 32 και 40 άτομα λείας η φυσική θνησιμότητα βρέθηκε αντιστοίχως 0.0, 0.0, 0.8 ± 0.37, 0.4 ± 0.24, 1.0 ± 0.32, 1.2 ± 0.20, στην απουσία άνθους και 0.0, 0.0, 0.0, 0.6 ± 0.24, 0.8 ± 0.20, 1.0 ± 0.0 (Μ.Ο. ± Τ.Σ.) στην παρουσία άνθους.

2.4.3.2. Στατιστική ανάλυση

Τα δεδομένα της καταναλωθείσας λείας από το αρπακτικό σε κάθε μεταχείριση και πυκνότητα λείας αναλύθηκαν με τη μέθοδο της 3-παραγοντικής ανάλυσης διασποράς (ANOVA) με παράγοντες α) τη μεταχείριση του θηρευτή (Mp , Nt , $2Mp$, $2Nt$ και $MpNt$), β) την παρουσία ή απουσία εναλλακτικής φυτικής πηγής (άνθος) και γ) την πυκνότητα λείας με έξι επίπεδα. Οι συγκρίσεις των μέσων έγιναν με τη δοκιμασία student's test μετά τη λογαριθμική μετατροπή των δεδομένων, ώστε να πληρούνται οι προϋποθέσεις της ANOVA. Η κανονικότητα ελέγχτηκε με τη δοκιμασία των Shapiro and Wilk (1965) και οι μέσοι συγκρίθηκαν με το Student test. Επίσης διεξήχθησαν

συγκρίσεις μεταξύ των μεταχειρίσεων (ανά ζεύγος) για τον έλεγχο των διαφορών μεταξύ των επιπέδων ($P < 0.05$) (LSMeans Contrast).

Με σκοπό να προσδιοριστούν ταυτόχρονα η πιθανή ανεξαρτησία ή και η αλληλεπίδραση μεταξύ των θηρευτών στην κατανάλωση λείας χρησιμοποιήθηκαν δύο μοντέλα, το πολλαπλασιαστικό μοντέλο (Multiplicative Risk Model, MRM) και το μοντέλο υποκατάστασης (Substitutive Model). Και τα δύο αυτά μοντέλα είναι απαραίτητα για την αξιολόγηση των αποτελεσμάτων που προκύπτουν είτε από την επίδραση της σύνθεσης των ειδών, είτε της πυκνότητας των αρπακτικών στο πεδίο (Griffen, 2006; Schmitz, 2007). Η εφαρμογή του προσθετικού μοντέλου (additive design) δηλαδή ότι η αναμενόμενη κατανάλωση θα πρέπει να είναι ίση με το άθροισμα της κατανάλωσης των επιμέρους αρπακτικών, ουσιαστικά προσμετρά και την περίπτωση όπου ένα άτομο λείας θηρεύεται δύο φορές, γεγονός που στην πραγματικότητα δεν ισχύει. Το πολλαπλασιαστικό μοντέλο (MRM) απομακρύνει αυτό το ενδεχόμενο και επιτρέπει να ελεγχθεί εάν η αναμενόμενη κατανάλωση λείας από το συνδυασμό δύο ατόμων θηρευτών μπορεί να εκτιμηθεί με βάση την ατομική κατανάλωση του κάθε θηρευτή όταν θηρεύει ο κάθε ένας μόνος του (Sih *et al.*, 1998; Griffen, 2006), συνεκτιμώντας ωστόσο τη μείωση των διαθέσιμων ατόμων λείας για κάθε θηρευτή λόγω της παρουσίας του άλλου θηρευτή. Δηλαδή εκτιμά το συνδυαστικό αποτέλεσμα για το θήραμα, όταν δύο είδη θηρευτών είναι παρόντα, αλλά τα αποτελέσματα της επίδρασης τους είναι ανεξάρτητα (Sih *et al.*, 1998; Soluk and Collins, 1988; Soluk, 1993). Αν και το συγκεκριμένο μοντέλο δεν έχει χρησιμοποιηθεί ευρύτατα σε μελέτες πολλαπλών θηρευτών (Evans, 1991; Vance-Chalcraft *et al.*, 2004; Straub and Snyder, 2006) πλέον θεωρείται απαραίτητο για την καλύτερη κατανόηση των αλληλεπιδράσεων διότι εκτιμά την επίδραση του είδους και όχι του αριθμού των αρπακτικών.

Με το μοντέλο υποκατάστασης (substitutive) προσδιορίζεται εάν, μπορεί λειτουργικά να υποκαταστήσει ο ένας θηρευτής τον άλλον, συγκρίνοντας την κατ' άτομο επίδραση του κάθε θηρευτή με την αντίστοιχη επίδραση όταν επενεργούν πολλαπλοί θηρευτές. Επομένως καθορίζει αν οι μη αθροιστικές επιδράσεις από το συνδυασμό ειδών θηρευτών είναι ισχυρότερες εκείνων του συνδυασμού ατόμων ενός

είδους και πρακτικά ερωτά αν δύο αρπακτικά έχουν ισοδύναμες επιπτώσεις στο θήραμα, ουσιαστικά βαθμονομώντας τις επιπτώσεις του ενός είδους έναντι του άλλου (Vanve-Chalcraft and Soluk, 2005; Griffen, 2006).

Αρχικά διερευνήθηκε αν θετικές (διευκόλυνση, αύξηση του κινδύνου σύλληψης της λείας) ή αρνητικές (παρενόχληση, μείωση του κινδύνου σύλληψης της λείας) αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ατόμων θηρευτών εκδηλώνονται στις ενδο- και δια-ειδικές μεταχειρίσεις με βάση το MRM. Συγκεκριμένα το μοντέλο αυτό προσδιορίζει το αναμενόμενο ποσοστό ατόμων λείας που θα καταναλωθεί και από τα δύο άτομα θηρευτών (P_{AB}) με βάση την πιθανότητα θήρευσης της λείας από ένα άτομο θηρευτή A (P_A) και ένα άτομο θηρευτή B (P_B), όταν έχουν ανεξάρτητες επιδράσεις σύμφωνα με τον τύπο:

$$P_{AB} = P_A + P_B - P_A P_B$$

Όπου P_A η πιθανότητα κατανάλωσης λείας από το θηρευτή A όταν δρα μόνος του και P_B η πιθανότητα κατανάλωσης λείας από το θηρευτή B όταν δρα επίσης μόνος του. Επιπλέον, στην εξίσωση ενσωματώνεται και το γινόμενο των πιθανοτήτων των θηρευμένων ατόμων και από τους δυο θηρευτές A και B ($P_A P_B$). Αφαιρώντας τον όρο $P_A P_B$, από τις πιθανότητες θήρευσης της λείας αντίστοιχα από το θηρευτή A και B, προκύπτει η εκτιμηθείσα αναμενόμενη πιθανότητα κατανάλωσης ατόμων λείας στην ταυτόχρονη παρουσία τους. Αν το γινόμενο $P_A P_B$ είναι μικρό (το οποίο συμβαίνει σε περίπτωση που είτε ο θηρευτής έχει πολύ μικρή επίδραση ή δεν επηρεάζει το θήραμα όταν είναι μόνος του), τότε τα δύο μοντέλα προσθετικό και πολλαπλασιαστικό, παράγουν, παρόμοιες προβλέψεις. Το προσθετικό μοντέλο, ωστόσο, παράγει μια συστηματική μεροληψία στα αποτελέσματα σε σχέση με το πολλαπλασιαστικό. Το πολλαπλασιαστικό μοντέλο υποθέτει ότι (1) η επίδραση του κάθε είδους αρπακτικού σε ένα είδος θηράματος δεν επηρεάζεται από την παρουσία άλλων ειδών αρπακτικών, (2) δεν υπάρχει αναπαραγωγή κατά τη διάρκεια αυτής της χρονικής περιόδου, και (3) ο στιγμιαίος ρυθμός κατανάλωσης λείας από ένα αρπακτικό είδος είναι σχετικά σταθερός κατά τη διάρκεια του πειράματος (Soluk, 1993). Η παρατηρούμενη

κατανάλωση όταν δυο άτομα θηρευτή είτε του ίδιου είτε διαφορετικού είδους είναι παρόντα συγκρίθηκε με την αναμενόμενη με βάση τον τύπο:

$$C = N_{aph}(P_A + P_B - P_A P_B)$$

όπου, C η αναμενόμενη κατανάλωση για κάθε πυκνότητα λείας N_{aph} , σε κάθε 24ωρη μεταχείριση.

Για να ελέγξουμε αν προκύπτει αποτέλεσμα από την επενέργεια των πολλαπλών θηρευτών στη λεία καθώς και την κατεύθυνση του αποτελέσματος (risk enhanced or risk reduction), έγινε σύγκριση των αναμενόμενων τιμών του MRM με τις πραγματικές τιμές που καταγράφηκαν κατά την πειραματική διαδικασία με 3-παραγοντική ανάλυση διασποράς (3-way ANOVA) για τις μεταχειρίσεις με συνδυασμούς δυο ατόμων θηρευτών είτε του ίδιου είδους (conspecific), είτε διαφορετικού είδους (heterospecific). Οι τρεις παράγοντες που εξετάστηκαν ήταν: α) ο συνδυασμός θηρευτών με τρία επίπεδα ($2M_p$, $2N_t$, $M_p N_t$), β) η κατανάλωση με δύο επίπεδα (αναμενόμενη και πραγματική τιμή) και γ) η παρουσία - απουσία εναλλακτικής πηγής τροφής (άνθος). Για να πληρούνται οι προϋποθέσεις της ANOVA πραγματοποιήθηκε λογαριθμική μετατροπή των δεδομένων.

Η ένταση των ενδο- και δια- ειδικών αλληλεπιδράσεων (con- vs. heterospecific interactions) διερευνήθηκε περαιτέρω με το μοντέλο υποκατάστασης (substitutive) το οποίο ελέγχει αν αλλαγή στην κατανάλωση από δυο είδη θηρευτών διαφέρει από εκείνη που μπορεί να προβλεφθεί από τη συνδυασμένη δράση ατόμων του κάθε είδους ξεχωριστά, δηλαδή εάν η συνολική κατανάλωση λείας των διαειδικών συνδυασμών θηρευτών διαφέρει από την αντίστοιχη κατανάλωση των ενδοειδικών συνδυασμών. Ειδικότερα, η εκτίμηση αυτή προκύπτει από τον τύπο:

$$E_{(M_p N_t)} = \sqrt{M_p (1,2) \times N_t (1,2)}$$

όπου $E_{(M_p N_t)}$ η αναμενόμενη κατανάλωση λείας των M_p και N_t και $M_{p,2}$ and $N_{t,2}$ οι πραγματικές τιμές θήρευσης των ενδοειδικών μεταχειρίσεων για τα ζεύγη M_p και N_t αντίστοιχα, όταν δηλαδή δύο άτομα είτε M_p ή N_t δρούσαν ταυτόχρονα (Lamprouopoulos

et al., 2013 και οι αναφορές που συμπεριλαμβάνονται). Οι πραγματικές με τις αναμενόμενες τιμές θήρευσης συγκρίθηκαν μέσω 2-παραγοντικής ανάλυσης διασποράς (2 way-ANOVA). Αναλυτικά, ο πρώτος παράγοντας είχε δύο επίπεδα, αναμενόμενες και πραγματικές τιμές και ο δεύτερος τα έξι επίπεδα πυκνότητας της λείας. Όλες οι συγκρίσεις πραγματοποιήθηκαν με τη χρήση του Student test.

Προκειμένου να διευκρινιστεί εάν κάθε άτομο κάθε είδους θηρευτή εκδηλώνει παρόμοια τάση ή προτίμηση για τη ζωική λεία ή την φυτική πηγή (άνθος), η θέση του κάθε ατόμου στο φύλλο ή στο άνθος μέσα στο τρυβλίο, είτε στις μεταχειρίσεις με ένα άτομο από το κάθε είδος θηρευτή (Mr ή Nt), είτε στις ενδοειδικές (2Mr ή 2Nt) και τέλος στις διαειδικές μεταχειρίσεις MrNt καταγράφηκε και αναλύθηκε. Ειδικότερα, στην κάθε μεταχείριση συγκρίθηκαν τα ποσοστά παρουσίας των ατόμων ή ζευγών θηρευτών στο φύλλο ή το άνθος μεταξύ τους για κάθε επίπεδο πυκνότητας με τη χρήση του χ^2 . Επειδή δεν καταγράφηκαν σημαντικές διαφορές μεταξύ των πυκνοτήτων, τα δεδομένα της κάθε μεταχείριση συνενώθηκαν (επίπεδα πυκνότητας ως επαναλήψεις). Το ποσοστό των ατόμων στις μεταχειρίσεις ενός ατόμου (από το κάθε είδος, δηλαδή μεταχειρίσεις με Mr ή Nt) που εκτιμήθηκε ότι είχαν επιλέξει το άνθος σε αντίθεση με εκείνο που επέλεξε το φύλλο συγκρίθηκαν με μονοπαραγοντική ανάλυση διασποράς (one-way ANOVA) μετά τη γωνιακή μετατροπή των δεδομένων (τοξ ημ νx). Στις ενδο- και δια-ειδικές μεταχειρίσεις οι πιθανές θέσεις των ζευγών ήταν τρεις (και τα 2 άτομα μέσα στο άνθος ή και τα 2 άτομα πάνω στο φύλλο ή τέλος 1 άτομο μέσα στο άνθος και 1 άτομο πάνω στο φύλλο), και τα ποσοστά των θέσεων αναλύθηκαν με μονοπαραγοντική ανάλυση διασποράς (one-way ANOVA) με παράγοντα τις τρεις θέσεις παρατήρησης μέσα στο τρυβλίο. Όλες οι αναλύσεις διεξήχθησαν με τη χρήση του SAS 10.0.0 (2012) στατιστικού πακέτου.

2.4.4. Αποτελέσματα

2.4.4.1. Επιπτώσεις ενδοειδικών αλληλεπιδράσεων στη συνολική κατανάλωση λείας.

Αρχικά, εξετάσαμε την επίδραση των διαφόρων συνδυασμών των αρπακτικών, της απουσίας / παρουσίας του άνθους και της πυκνότητας της λείας στη συνολική κατανάλωση της. Η 3-παραγοντική ANOVA έδειξε ότι η αλληλεπίδραση των παραγόντων «θηρευτή», «απουσία ή παρουσία άνθους» και «πυκνότητα λείας» ήταν σημαντική ($F_{20,540}=1.78$; $P=0.02$; Πίνακας 2.4.1).

Στις μεταχειρίσεις όπου δεν υπήρχε εναλλακτική τροφή (απουσία άνθους), η κατανάλωση του κάθε ατόμου του κάθε είδους θηρευτή (*Mr* ή *Nt*) δεν διέφερε σημαντικά μεταξύ των 2 ειδών ($F_{1,540}=1.29$, $P=0.26$; Πίνακας 1), αν και σταθερά μεγαλύτερος αριθμός ατόμων καταναλώθηκε από ένα άτομο *Nt* συγκρινόμενο με εκείνο που καταναλώθηκε από ένα άτομο *Mr*. Η συνολική κατανάλωση λείας ήταν σημαντικά μικρότερη στις μεταχειρίσεις με ένα άτομο από το κάθε είδος θηρευτή σε σχέση με την κατανάλωση που καταγράφηκε στην παρουσία 2 ατόμων από το κάθε είδος (*Mr* vs. 2*Mr*: $F_{1,540}=52.37$, $P<0.0001$; *Nt* vs. 2*Nt*: $F_{1,540}=33.25$, $P<0.0001$) ή ακόμη στην παρουσία ενός ατόμου από το κάθε είδος (*Mr* vs. *MrNt*: $F_{1,540}=51.69$, $P<0.0001$; *Nt* vs. *MrNt*: $F_{1,540}=36.67$, $P<0.0001$) (Πίνακας 2.4.1).

Η παρουσία φυτικής πηγής (άνθος) οδήγησε σε σημαντική μείωση της κατανάλωσης από το ένα άτομο *Mr* στις πυκνότητες λείας μεγαλύτερες των 4 ατόμων σε σχέση με την αντίστοιχη κατανάλωση που είχε καταγραφεί χωρίς την παρουσία άνθους ($F_{1,540}=141.58$, $P<0.0001$). Αντίθετα, δεν καταγράφηκαν σημαντικές διαφορές μεταξύ του αριθμού καταναλωθέντων ατόμων λείας στην απουσία ή παρουσία της εναλλακτικής πηγής στην μεταχείριση του ενός ατόμου *Nt* ($F_{1,540}=4.01$, $P=0.05$) (Πίνακας 2.4.1). Όταν χρησιμοποιήθηκαν 2 άτομα από το ίδιο είδος δηλαδή είτε 2 άτομα *Mr* ή 2 άτομα *Nt*, παρουσία άνθους, παρατηρήθηκε μείωση της κατανάλωσης στις μεγάλες πυκνότητες λείας ($F_{1,540}=10.80$, $P=0.001$; $F_{1,540}=15.47$, $P<0.001$ για τα 2*Mr* και 2*Nt* αντιστοίχως). Τέλος, στις διαειδικές μεταχειρίσεις (*MrNt*), η καταγραφείσα θνησιμότητα λείας δεν διέφερε σημαντικά μεταξύ της παρουσίας και της απουσίας λείας ($F_{1,540}=3.26$, $P=0.07$; Πίνακας 2.4.1).

Πίνακας 2.4.1. Αριθμός (Μ.Ο. ± Τ.Σ.) καταναλωθέντων ατόμων 2^{ου} νυμφικού σταδίου *Myzus persicae* διάφορων πυκνοτήτων, από: 1 άτομο Mp ή Nt και από ενδοειδικά (2Mp ή 2 Nt) και διαειδικά ζεύγη (Mp Nt) θηρευτών στην παρουσία ή απουσία ενός άνθους μελιτζάνας

Το Mp υποδηλώνει το *M. pygmaeus* και το Nt υποδηλώνει το *N. tenuis*.

| Πυκνότητα λείας | Mp | | 2Mp | | Nt | | 2 Nt | | MpNt | |
|-----------------|--------------------|-------------------|-------------------|----------------------|---------------------|--------------------|--------------------|----------------------|-------------------|--------------------|
| | Λεία | Λεία + Άνθος | Λεία | Λεία + Άνθος | Λεία | Λεία + Άνθος | Λεία | Λεία + Άνθος | Λεία | Λεία + Άνθος |
| 4 | 3.8 ± 0.13 Aa | 3.4 ± 0.27 Aa | 3.9 ± 0.10 Aa | 3.8 ± 0.13 Aa | 3.7 ± 0.15 Aa | 3.3 ± 0.21 Aa | 3.8 ± 0.13 Aa | 3.6 ± 0.16 Aa | 3.9 ± 0.10 Aa | 3.7 ± 0.15 Aa |
| 12 | 9.0 ± 0.88 Bd | 7.5 ± 1.15 Be | 11.8 ± 0.13 Ba | 10.1 ± 0.38 Babcd | 9.7 ± 0.62 Bbcd | 9.0 ± 0.58 Bcd | 11.6 ± 0.22 Bab | 10.6 ± 0.62 Bab | 11.8 ± 0.13 Ba | 11.0 ± 0.42 Bab |
| 20 | 17.1 ± 0.40 Cab | 10.3 ± 0.97 Cc | 19.0 ± 0.49 Ca | 17.9 ± 0.48 Cab | 17.8 ± 0.68 Cab | 15.4 ± 0.71 Cb | 19.1 ± 0.38 Ca | 17.7 ± 0.50 Cab | 18.8 ± 0.51 Ca | 18.2 ± 0.77 Ca |
| 24 | 17.9 ± 0.35 Ccd | 9.8 ± 0.83 Ce | 22.5 ± 0.56 Da | 19.7 ± 1.04 Cabc | 19.0 ± 0.91 Cbcd | 16.6 ± 1.31 Cd | 21.8 ± 0.89 Cab | 20.1 ± 1.09 CDabc | 22.6 ± 0.56 Da | 22.2 ± 0.44 Da |
| 32 | 18.9 ± 0.31 Cd | 11.9 ± 0.8 De | 28.1 ± 1.20 Ea | 26.9 ± 1.35 Dab | 20.1 ± 1.42 Ccd | 19.5 ± 1.36 Dd | 27.5 ± 0.79 Da | 23.8 ± 2.20 DEbc | 28.5 ± 1.30 Ea | 25.8 ± 0.85 Eab |
| 40 | 22.8 ± 0.49 Dd | 15.1 ± 0.62 Ee | 33.7 ± 0.92 Fa | 28.0 ± 2.70 Dbc | 23.5 ± 1.31 Dcd | 26.1 ± 1.59 Ecd | 34.5 ± 1.30 Ea | 26.3 ± 1.65 Ebc | 33.5 ± 1.65 Fa | 30.4 ± 1.16 Fab |

Οι τιμές που ακολουθούνται από το ίδιο κεφαλαίο γράμμα σε κάθε στήλη και από το ίδιο μικρό γράμμα σε κάθε σειρά δεν διέφεραν σημαντικά

2.4.4.2. Επιπτώσεις των αλληλεπιδράσεων πολλαπλών θηρευτών στην κατανάλωση λείας.

Εν συνεχεία διερευνήθηκε το αποτέλεσμα των επιδράσεων των πολλαπλών θηρευτών στην κατανάλωση λείας με την εφαρμογή του πολλαπλασιαστικού (Multiplicative Risk Model, MRM) και του μοντέλου υποκατάστασης (Substitutive Model). Στην περίπτωση που οι θηρευτές δεν είχαν στη διάθεσή τους εναλλακτική φυτική πηγή, η παρατηρούμενη κατανάλωση από τα ζεύγη των ενδο- και δια-ειδικών συνδυασμών ($2Mr$, $2Nt$, $MrNt$) δεν διέφερε σημαντικά από την αναμενόμενη με βάση τις εκτιμήσεις που προέκυψαν με την εφαρμογή του MRM μοντέλου, υποδεικνύοντας ότι οι θηρευτές δρούσαν ανεξάρτητα (Πίνακας 2.4.2, Διάγραμμα 2.4.1).

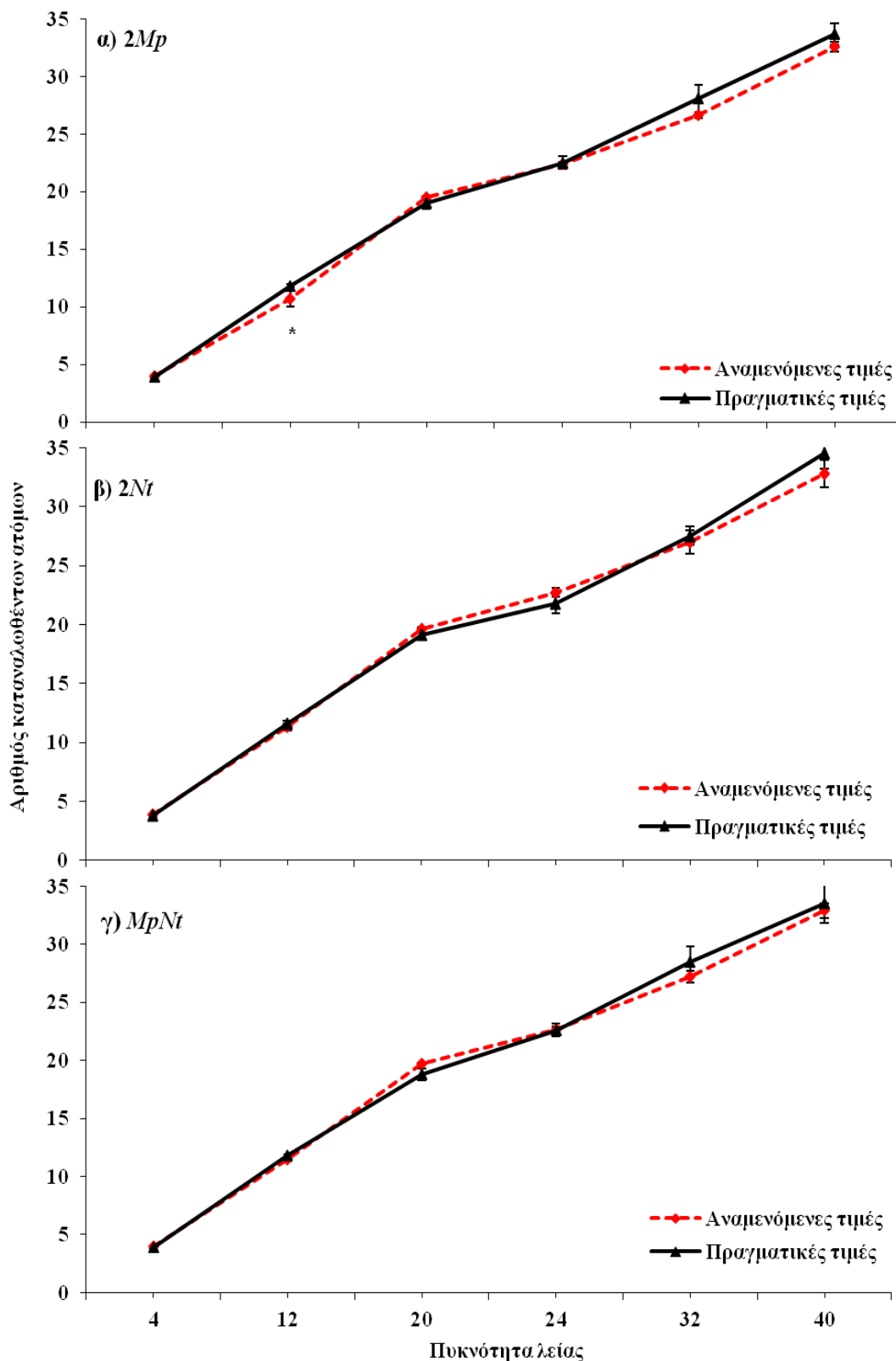
Ωστόσο, στην παρουσία άνθους, παρατηρήθηκαν διαφορετικά αποτελέσματα (Πίνακας 2.4.2, Διάγραμμα 2.4.2). Το MRM μοντέλο αποκάλυψε μια “αύξηση του κινδύνου σύλληψης του θηράματος” στην περίπτωση των ζευγών του Mr (ενδοειδικές μεταχειρίσεις Mr) και ειδικότερα στις πυκνότητες των 20, 24 και 32 ατόμων λείας. Αντίθετα στην περίπτωση ζευγαριών του Nt το MRM μοντέλο αποκάλυψε μια “μείωση του κινδύνου σύλληψης για τη λεία” ειδικά στις πυκνότητες των 32 και 40 ατόμων (Διάγραμμα 2.4.2α, 2.4.2β). Στους διαειδικούς συνδυασμούς θηρευτών ($MrNt$) δεν παρατηρήθηκαν διαφορές μεταξύ αναμενόμενου και παρατηρούμενου αριθμού ατόμων που καταναλώθηκαν (Διάγραμμα 2.4.2γ).

Με την εφαρμογή του μοντέλου υποκατάστασης (substitutive) δεν βρέθηκαν διαφορές μεταξύ της αναμενόμενης και παρατηρούμενης κατανάλωσης λείας στην απουσία άνθους (Πίνακας 2.4.2; Διάγραμμα 2.4.3α). Αντίθετα στην παρουσία άνθους αποκαλύφθηκαν αλληλεπιδράσεις μεταξύ των αρπακτικών τα αποτελέσματα των οποίων καθορίζονταν από την πυκνότητα της λείας. Συγκεκριμένα η κατανάλωση λείας ήταν μεγαλύτερη από το άθροισμα των ατομικών καταναλώσεων του κάθε είδους όπως παρατηρήθηκε στις ενδοειδικές μεταχειρίσεις.

Πίνακας 2.4.2. Αποτελέσματα της ανάλυσης διασποράς (ANOVA) των συγκρίσεων μεταξύ της παρατηρηθείσας κατανάλωσης ατόμων 2^{ου} νυμφικού σταδίου *Myzus persicae* από ενδοειδικά (2Mp ή 2Nt) και διαειδικά ζεύγη (MpNt) θηρευτών με την αναμενόμενη με βάση το πολλαπλασιαστικό μοντέλο (Multiplicative Risk Model - MRM) και το μοντέλο υποκατάστασης (Substitutive Model).

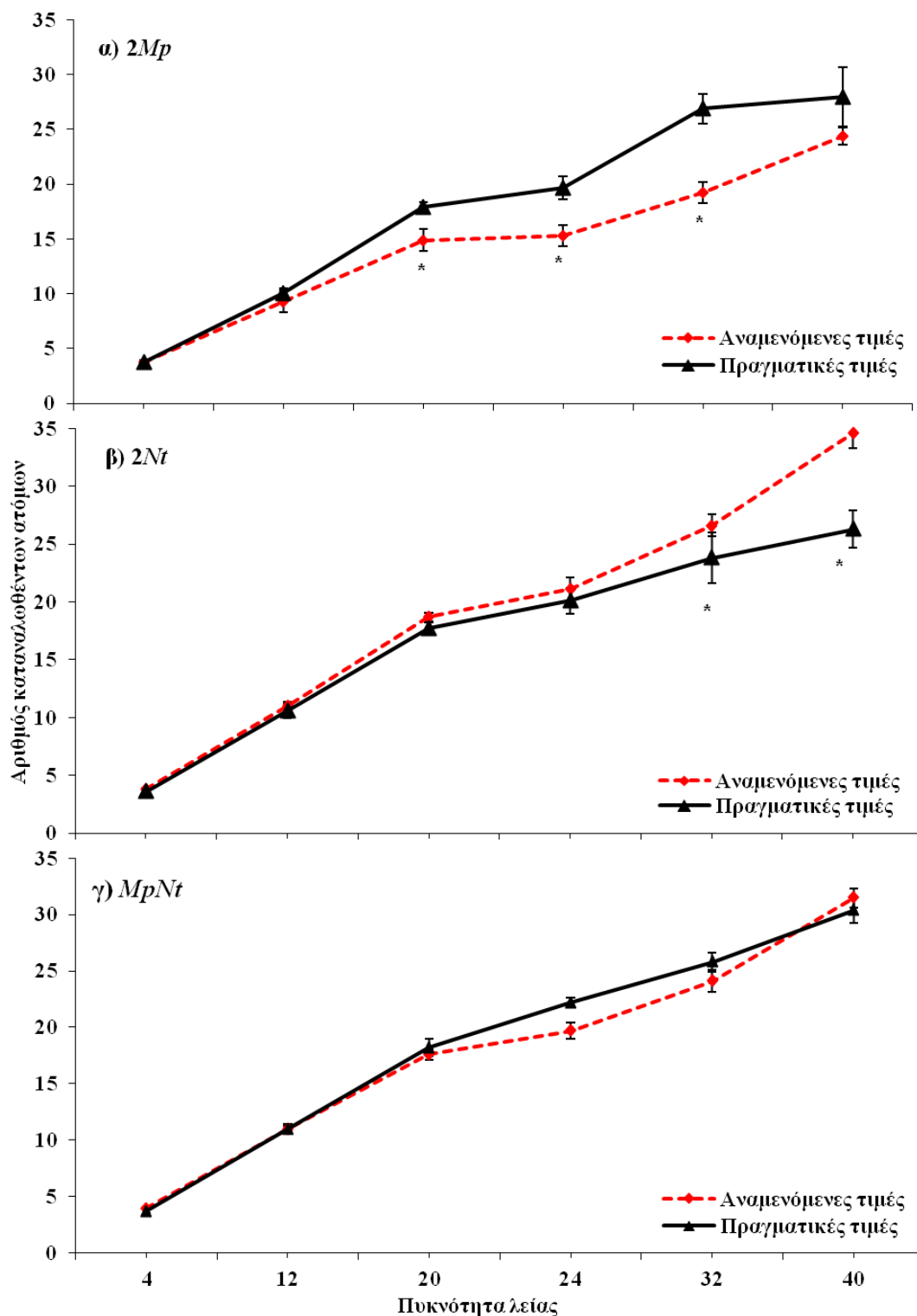
Το Mp υποδηλώνει το *M. pygmaeus* και το Nt το *N. tenuis*.

| Πηγή | Λεία | | | | Λεία & Άνθος | | | |
|-------------------------------------------------------|------|---------|----------|----------|--------------|---------|----------|----------|
| | df | SS | F | P | df | SS | F | P |
| Πολλαπλασιαστικό μοντέλο | | | | | | | | |
| MRM | | | | | | | | |
| Καταγραφείσα/Αναμενόμενη | 1 | 0.0011 | 0.7493 | 0.3874 | 1 | 0.0139 | 2.7483 | 0.0983 |
| Θηρευτής (2Mp, 2Nt, MpNt) | 2 | 0.0018 | 0.5929 | 0.5533 | 2 | 0.1872 | 18.5392 | <0.0001* |
| Καταγραφείσα/Αναμενόμενη x Θηρευτής | 2 | 0.0025 | 0.8415 | 0.4320 | 2 | 0.2037 | 20.1803 | <0.0001* |
| Πυκνότητα λείας | 5 | 28.5611 | 3866.579 | <0.0001* | 5 | 25.4847 | 1009.791 | <0.0001* |
| Καταγραφείσα/Αναμενόμενη x Πυκνότητα | 5 | 0.0174 | 2.3614 | 0.9741 | 5 | 0.0631 | 2.4995 | 0.0307* |
| Θηρευτής x Πυκνότητα λείας | 10 | 0.0048 | 0.3256 | 0.9741 | 10 | 0.0583 | 1.1552 | 0.3206 |
| Καταγραφείσα/Αναμενόμενη x Θηρευτής x Πυκνότητα λείας | 10 | 0.0049 | 0.3335 | 0.9717 | 10 | 0.0547 | 1.0830 | 0.347 |
| Σφάλμα | 324 | 0.4787 | | | | 1.6354 | | |
| Πηγή | df | | F | P | df | | F | P |
| Μοντέλο υποκατάστασης | | | | | | | | |
| Καταγραφείσα/Αναμενόμενη | 1 | 0.0001 | 0.0558 | 0.8138 | 1 | 0.0216 | 7.3433 | 0.0078* |
| Πυκνότητα λείας | 5 | 9.6268 | 1188.163 | <0.0001* | 5 | 8.8465 | 601.443 | <0.0001* |
| Καταγραφείσα/Αναμενόμενη x Πυκνότητα λείας | 5 | 0.0016 | 0.2019 | 0.9610 | 5 | 0.0135 | 0.9142 | 0.4747 |
| Σφάλμα | 108 | 0.1750 | | | 108 | 0.3177 | | |



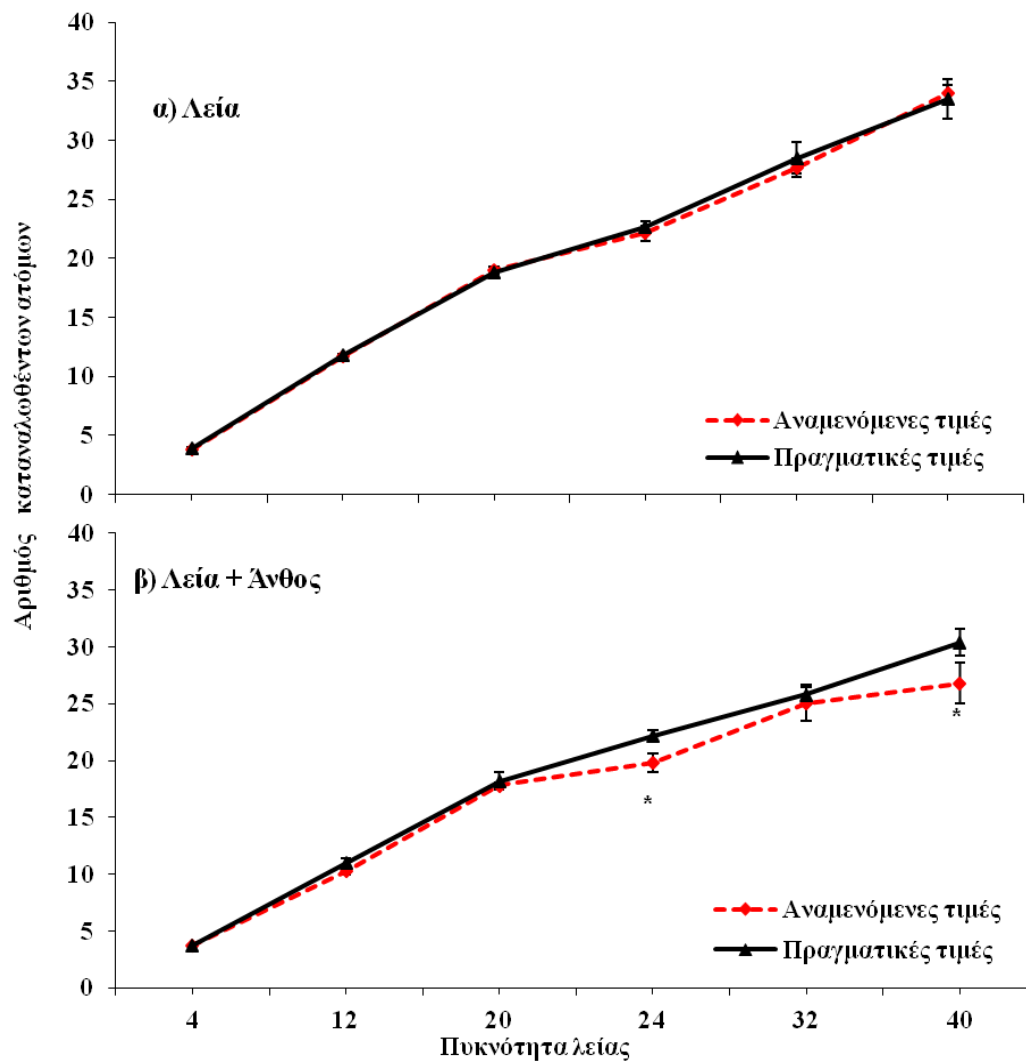
Διάγραμμα 2.4.1. Αναμενόμενη και παρατηρηθείσα κατανάλωση λείας (Μ.Ο.±Τ.Σ.) σύμφωνα με το πολλαπλασιαστικό μοντέλο (MRM) από ενδοειδικά (2Mr ή 2 Nt) και διαειδικά ζεύγη (MrNt) σε διάφορες πυκνότητες νυμφών *M. persicae*.

Οι αστερίσκοι υποδεικνύουν σημαντικές διαφορές μεταξύ των 2 τιμών ($P < 0.05$)



Διάγραμμα 2.4.2. Αναμενόμενη και παρατηρηθείσα κατανάλωση λείας (Μ.Ο.±Τ.Σ.) σύμφωνα με το πολλαπλασιαστικό μοντέλο (MRM) από ενδοειδικά (2Mp ή 2Nt) και διαειδικά ζεύγη (MpNt) σε διάφορες πυκνότητες νυμφών *M. persicae* και με την ταυτόχρονη παρουσία άνθους.

Οι αστερίσκοι υποδεικνύουν σημαντικές διαφορές μεταξύ των 2 τιμών ($P < 0.05$).



Διάγραμμα 2.4.3. Αναμενόμενη και παρατηρηθείσα κατανάλωση λείας (Μ.Ο.±Τ.Σ.) σύμφωνα με το μοντέλο υποκατάστασης (Substitutive Model) από διαειδικά ζεύγη (*MpNt*) σε διάφορες πυκνότητες νυμφών *M. persicae* και σε α) απουσία και β) παρουσία άνθους.

Οι αστερίσκοι υποδεικνύουν σημαντικές διαφορές μεταξύ των 2 τιμών ($P < 0.05$).

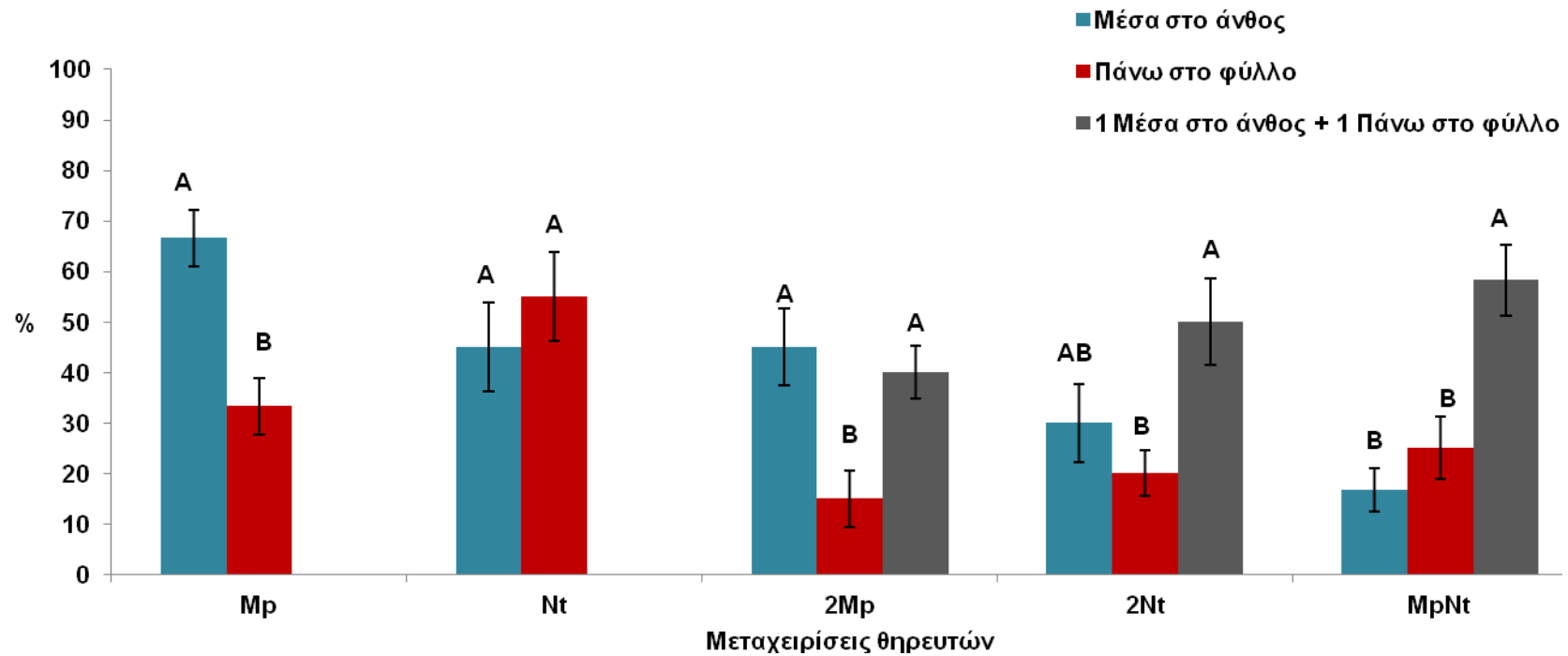
2.4.4.3. Θέση των ατόμων των θηρευτών στο τρυβλίο : επίδραση του είδους και των αλληλεπιδράσεων μεταξύ θηρευτών.

Επίσης μελετήθηκε η επίδραση του είδους του αρπακτικού (*Mr* vs. *Nt*) και των πιθανών αλληλεπιδράσεών τους στην επιλογή θέσης μέσα στο τρυβλίο στην παρουσία άνθους (μέσα στο άνθος vs. πάνω στο φύλλο; Πίνακας 2.4.3, Διάγραμμα 2.4.4).

Τα ποσοστά των ατόμων που καταγράφηκαν μέσα στο άνθος ή πάνω στο φύλλο στις μεταχειρίσεις με ένα άτομο θηρευτή, καθώς και τα ποσοστά των ζευγών των ενδοειδικών και διαειδικών συνδυασμών, όπου καταγράφηκαν και τα δύο άτομα μέσα στο άνθος ή και τα δύο πάνω στο φύλλο, καθώς και εκείνα που διαχώρισαν τις θέσεις τους με το ένα άτομο να βρίσκεται μέσα στο άνθος και το άλλο πάνω στο φύλλο, παρουσιάζονται στο Διάγραμμα 2.4.4. Όταν ήταν ένα άτομο *Mr* στο πεδίο, σημαντικά υψηλότερο ποσοστό των ατόμων καταγράφηκε μέσα στο άνθος σε σχέση με αυτό πάνω στο φύλλο ($F_{1,10} = 15.24$, $P = 0.0029$). Αντίθετα δεν σημειώθηκαν σημαντικές διαφορές μεταξύ των ποσοστών των ατόμων μέσα στο άνθος ή πάνω στο φύλλο στην περίπτωση που ένα άτομο *Nt* ήταν μόνο του στο πεδίο ($F_{1,10} = 0.76$, $P = 0.4030$). Στις ενδοειδικές μεταχειρίσεις του *Mr*, μεγαλύτερο ποσοστό ζευγών καταγράφηκε όπου και τα δύο άτομα βρίσκονταν στο άνθος ή ένα στο άνθος και το άλλο στο φύλλο, σε σχέση με το ποσοστό των ζευγών που καταγράφηκε με τα δύο άτομα να βρίσκονταν πάνω στο φύλλο ($F_{2,15} = 6.88$, $P = 0.0076$) (Διάγραμμα 2.4.4). Αντίστοιχα για το *Nt* μεγαλύτερο ποσοστό ζευγών, εντοπίστηκε όπου τα άτομα καταλάμβαναν διαφορετικές θέσεις μέσα στο τρυβλίο (δηλαδή ένα στο άνθος και ένα στο φύλλο), ενώ το ποσοστό ζευγών που καταγράφηκε των οποίων και τα δύο άτομα να εντοπίζονται μαζί στο άνθος ή στο φύλλο δεν διέφεραν σημαντικά ($F_{2,15} = 4.64$, $P = 0.0270$). Στις διαειδικές μεταχειρίσεις τα αποτελέσματα ήταν παρόμοια όμως το ποσοστό των ζευγών όπου τα άτομα διαχώρισαν τις θέσεις τους ήταν σημαντικά μεγαλύτερο ($F_{2,15} = 12.50$, $P = 0.0006$), (Διάγραμμα 2.4.4). Ειδικότερα στις διαειδικές μεταχειρίσεις όπου καταγράφηκε και το είδος του κάθε αρπακτικού όταν διαχώριζαν τις θέσεις τους, βρέθηκε ότι τα περισσότερα άτομα που εντοπίστηκαν μέσα στο άνθος ήταν *Mr* σε ένα ποσοστό της τάξεως του 77.14%.

Πίνακας 2.4.3. Αριθμός ατόμων που καταγράφηκε μέσα στο άνθος ή πάνω στο φύλλο στις μεταχειρίσεις ενός ατόμου κάθε είδους αρπακτικού (*Mr* ή *Nt*) , και αριθμός ενδοειδικών (*2Mr* ή *2Nt*) και διαειδικών ζευγών (*MrNt*) θηρευτών όπου και τα δυο άτομα βρέθηκαν μέσα στο άνθος ή πάνω στο φύλλο ή διαχωρίστηκαν χωρικά σε τρυβλία Petri στην ταυτόχρονη παρουσία φύλλου και άνθους.

| Πυκνότητα λειάς | <i>Mr</i> | | <i>Nt</i> | | <i>2 Mr</i> | | <i>2 Nt</i> | | | <i>MrNt</i> | | | |
|--------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|------------------------|------------------------|----------------------------------------------------|------------------------|------------------------|----------------------------------------------------|------------------------|------------------------|----------------------------------------------------|
| | Μέσα στο άνθος | Πάνω στο φύλλο | Μέσα στο άνθος | Πάνω στο φύλλο | 2 μέσα στο άνθος | 2 πάνω στο φύλλο | 1 μέσα στο άνθος + 1 πάνω στο φύλλο | 2 μέσα στο άνθος | 2 πάνω στο φύλλο | 1 μέσα στο άνθος + 1 πάνω στο φύλλο | 2 μέσα στο άνθος | 2 πάνω στο φύλλο | 1 μέσα στο άνθος + 1 πάνω στο φύλλο |
| 4 | 9 | 1 | 6 | 4 | 6 | 1 | 3 | 6 | 1 | 3 | 1 | 1 | 8 |
| 12 | 7 | 3 | 7 | 3 | 6 | 1 | 3 | 1 | 1 | 8 | 2 | 2 | 6 |
| 20 | 6 | 4 | 5 | 5 | 5 | 2 | 3 | 4 | 2 | 4 | 2 | 3 | 5 |
| 24 | 7 | 3 | 5 | 5 | 4 | 0 | 6 | 1 | 2 | 7 | 0 | 3 | 7 |
| 32 | 5 | 5 | 3 | 7 | 5 | 1 | 4 | 3 | 4 | 3 | 3 | 1 | 6 |
| 40 | 6 | 4 | 1 | 9 | 1 | 4 | 5 | 3 | 2 | 5 | 2 | 5 | 3 |
| Άθροισμα | 40 | 20 | 27 | 33 | 27 | 9 | 24 | 18 | 12 | 30 | 10 | 15 | 35 |



Διάγραμμα 2.4.4. Ποσοστό (%) ατόμων στις μεταχειρίσεις του ενός ατόμου θηρευτή στο πεδίο (1Mp ή 1Nt) που βρέθηκαν μέσα στο άνθος ή πάνω στο φύλλο καθώς και ποσοστό ζευγών σε ενδοειδικές (2Mp ή 2Nt) και διαειδικές (MpNt) μεταχειρίσεις όπου και τα 2 άτομα βρέθηκαν μέσα στο άνθος ή και τα 2 άτομα πάνω στο φύλλο, ή το ένα μέσα στο άνθος και το άλλο άτομο πάνω στο φύλλο. Το Mp δηλώνει το *M. pygmaeus* και το Nt δηλώνει το *N. tenuis*. Τα κεφαλαία ή μικρά γράμματα παρουσιάζουν τις συγκρίσεις μέσα στην κάθε μεταχείριση. Ίδια γράμματα δεν διέφεραν σημαντικά.

2.4.5. Συζήτηση

Στην παρούσα μελέτη, στόχος ήταν η διερεύνηση των αλληλεπιδράσεων μεταξύ πολλαπλών θηρευτών και τα πιθανά αναδυόμενα αποτελέσματα αυτών (Emergent MPEs), ειδικότερα μεταξύ των *M. pygmaeus* και *N. tenuis*, αρπακτικών εντόμων που χρησιμοποιούνται ευρέως στη βιολογική καταπολέμηση για τον έλεγχο επιζήμιων οργανισμών αλλά, και της πιθανότητας αυτές οι αλληλεπιδράσεις να διαφοροποιούνται από την παρουσία εναλλακτικής φυτικής πηγής (άνθος).

Τα αποτελέσματα των πειραμάτων στο εργαστήριο έδειξαν ότι τα δύο είδη θηρευτών αξιοποιούν με διαφορετικό τρόπο την εναλλακτική φυτική πηγή. Ειδικότερα, στις ενδοειδικές μεταχειρίσεις, η παρουσία άνθους οδήγησε σε αύξηση της πιθανότητας θήρευσης της λείας (risk enhancement) από τα ζεύγη του *M. pygmaeus*, και σε μείωση (risk reduction) από τα ζεύγη του *N. tenuis*, ενώ στις διαειδικές μεταχειρίσεις δεν καταγράφηκαν σημαντικές διαφορές. Επιπλέον βρέθηκε ότι, άτομα του *M. pygmaeus* καταγράφονταν πιο συχνά μέσα στο άνθος σε σχέση με τα άτομα του *N. tenuis*, είτε στις ενδοειδικές είτε στις διαειδικές μεταχειρίσεις θηρευτών που εξετάστηκαν.

Η παρουσία του άνθους στις μεταχειρίσεις με ένα άτομο *M. pygmaeus* οδήγησε σε μια σημαντική μείωση της κατανάλωσης αφίδων, γεγονός το οποίο υποδηλώνει ότι το συγκεκριμένο παμφάγο αρπακτικό μπορεί να εκμεταλλεύεται τους φυτικούς πόρους ανάλογα με το είδος τους και τη διαθεσιμότητά τους και ότι ο φυτικός ιστός και οι αφίδες μπορούν να υποκαθίστανται μερικώς ή για συγκεκριμένες περιόδους στη δίαιτά του. Ωστόσο, αυτή η μείωση κατανάλωσης της λείας δεν ήταν εμφανής στις αντίστοιχες μεταχειρίσεις με ένα άτομο *N. tenuis*. Είναι γνωστό ότι το *M. pygmaeus* μπορεί να αναπτυχθεί τρεφόμενο αποκλειστικά με γύρη από μέλισσες (στην παρουσία πηγής νερού), χωρίς συμπληρωματική ζωική λεία (Perdikis and Lykouressis, 2000; Vandekerkhove and De Clercq, 2010). Αντίθετα, αρκετές μελέτες έχουν δείξει την αδυναμία του *N. tenuis* να ολοκληρώσει την ανάπτυξή του χωρίς την παρουσία ζωικής λείας (Perdikis and Lykouressis, 2004; Urbaneja et al., 2005), αν και οι Nakaishi et al. (2011) έδειξαν ότι αυτό μπορεί να εξαρτάται από το είδος του φυτού. Συγκεκριμένα όμως, σε φυτά μελιτζάνας όπως και τομάτας και πιπεριάς, το *N. tenuis* εναποθέτει πολύ μικρό

αριθμό ωών (Nakaishi *et al.*, 2011). Επομένως, μπορούμε να υποθέσουμε ότι η παρουσία ζωικής λείας αποτελεί σημαντικό και απαραίτητο στοιχείο της διατροφής του *N. tenuis*, δεδομένου ότι στην παρουσία υψηλής ποιότητας λείας η φυτοφαγία του σχετίζεται κύρια με την πρόσληψη νερού (De Puysseleir *et al.*, 2013). Ως εκ τούτου, η διαφορά στην κατανάλωση αφίδων από τα δύο είδη αρπακτικών στην παρουσία άνθους είναι πιθανό να οφείλεται στην διαφορετική εκμετάλλευση των εναλλακτικών φυτικών πόρων και συγκεκριμένα του άνθους.

Σύμφωνα με το πολλαπλασιαστικό μοντέλο (MRM) όταν τα αρπακτικά είχαν πρόσβαση μόνο σε λεία δεν προέκυψαν αναδυόμενα αποτελέσματα από τη αλληλεπίδρασή τους σε (Emergent MPEs) ενδοειδικούς και διαειδικούς συνδυασμούς τους. Είναι δυνατόν επομένως, με βάση την καταγεγραμμένη θνησιμότητα λείας στις μεταχειρίσεις όπου στο πεδίο υπήρχε ένα μόνο άτομο θηρευτή, να μπορεί να εκτιμηθεί η θνησιμότητα της λείας σε περιπτώσεις διαφορετικών συνδυασμών θηρευτών. Αυτό υποδηλώνει ότι η θηρευτική συμπεριφορά των αρπακτικών δεν επηρεάστηκε σημαντικά από την παρουσία ενός άλλου ατόμου του ίδιου ή διαφορετικού είδους θηρευτή. Ωστόσο, οι Lampropoulos *et al.* (2013), έδειξαν ότι τα δύο είδη θηρευτών που χρησιμοποιήθηκαν και στην παρούσα εργασία, κατά τη θήρευση του *T. vaporariorum* εκδήλωσαν αναδυόμενες αλληλεπιδράσεις (Emergent MPEs), κυρίως στις ενδιάμεσες και υψηλές πυκνότητες λείας. Αυτή η διαφορά μεταξύ των αποτελεσμάτων των δύο μελετών μπορεί να οφείλεται στο είδος της λείας που χρησιμοποιήθηκε στην παρούσα έρευνα καθώς η αφίδα αποτελεί ένα κινητό θήραμα. Δεδομένου ότι τα πειράματα διεξήχθησαν σε φυλλικούς δίσκους, η διαρκής εξερεύνηση της περιορισμένης περιοχής του τρυβλίου από τους θηρευτές θα μπορούσε να αυξήσει τις συναντήσεις με ένα είδος ακίνητης λείας σε μεγαλύτερο βαθμό σε σχέση με μια κινητή. Έχει επίσης αναφερθεί ότι διακυμάνσεις που παρατηρούνται στην επίδραση των αρπακτικών σε διάφορα είδη λείας μπορεί να αιτιολογηθούν και μέσα από τις διαφοροποιήσεις χαρακτηριστικών της κάθε είδους λείας (Provost *et al.*, 2006).

Τα αποτελέσματα από την εφαρμογή του μοντέλου υποκατάστασης (substitutive model) έδειξαν ότι οι επιδράσεις της ταυτόχρονης παρουσίας των δύο ειδών θηρευτών ήταν συγκρίσιμες με αυτές που παρατηρήθηκαν στους ενδοειδικούς

συνδυασμούς θηρευτών. Συμπεραίνεται επομένως σε αυτό το σύστημα θηρευτών επικράτησαν οι ανεξάρτητες επιδράσεις του κάθε είδους στη λεία, ενώ οι αλληλεπιδράσεις τους ήταν ασήμαντες. Τα αθροιστικά θηρευτικά αποτελέσματα του συστήματος των δυο θηρευτών, συγκρινόμενα με εκείνα που προέκυψαν από το σύστημα του κάθε είδους, εισηγούνται την απουσία ενδοσυντεχνιακής θήρευσης και τον ανταγωνισμό παρέμβασης μεταξύ των θηρευτών και επιπλέον δεν συνδέονταν με το είδος του θηρευτή.

Ωστόσο, στην παρουσία του άνθους, με το πολλαπλασιαστικό μοντέλο (MRM) προέκυψαν αντίθετα αποτελέσματα για τους ενδοειδικούς συνδυασμούς των δυο θηρευτών. Συγκεκριμένα, στις ενδοειδικές μεταχειρίσεις του *M. pygmaeus* (2Mp) καταγράφηκε μια “αύξηση του κινδύνου για τη λεία”, γεγονός που εισηγείται τη διευκόλυνση μεταξύ των ατόμων του θηρευτή για τη σύλληψη λείας και επομένως τη μεγαλύτερη αποτελεσματικότητα του αρπακτικού. Αντίθετα, στις αντίστοιχες ενδοειδικές μεταχειρίσεις του *N. tenuis* (2Nt) παρατηρήθηκε “μείωση του κινδύνου σύλληψης λείας”, που οδηγεί στο συμπέρασμα για πιθανή αναδυόμενη ανταγωνιστική δραστηριότητα μεταξύ των ατόμων του είδους αυτού. Και στις δύο ενδοειδικές μεταχειρίσεις η ένταση των αλληλεπιδράσεων αυξήθηκε με την αντίστοιχη αύξηση της πυκνότητας της λείας. Ως εκ τούτου, ένα διακριτά υψηλότερο θηρευτικό αποτέλεσμα των δυο ατόμων *M. pygmaeus* εκτιμήθηκε, καταδεικνύοντας τη διευκόλυνση μεταξύ των ατόμων στη συνολική κατανάλωση λείας. Από τη άλλη, το διαφορετικό αποτέλεσμα που προέκυψε με την παρουσία της εναλλακτικής τροφής στα άτομα και τους ενδοειδικούς συνδυασμούς του *N. tenuis* μπορεί να οφείλεται στη δυναμική ανάπτυξης παρεμβάσεων-παρενοχλήσεων μεταξύ των ατόμων του είδους αυτού με αποτέλεσμα μια αναδυόμενη ανταγωνιστική επίδραση (emergent MPEs) που οδήγησε και στη μείωση της κατανάλωσης της λείας. Αξίζει επίσης να τονισθεί ότι, όταν τα δύο είδη αρπακτικών συνδυάστηκαν (διαειδικές μεταχειρίσεις) η παρουσία του άνθους δεν προκάλεσε τη δημιουργία σημαντικών αλληλεπιδράσεων μεταξύ των ειδών.

Ωστόσο, με το μοντέλο υποκατάστασης (substitutive) εκτιμήθηκε μεγαλύτερη από την αναμενόμενη θνησιμότητα της λείας στις διαειδικές μεταχειρίσεις (MpNt) στην παρουσία άνθους. Σε αρκετές μελέτες, όπου τα δύο αυτά μοντέλα έχουν

χρησιμοποιηθεί έχουν προκύψει διαφορετικά αποτελέσματα (Griffen, 2006; Schmitz, 2007; Vance-Chalcraft and Soluk, 2005; Carey and Wahl, 2010). Η ασυνέπεια των αποτελεσμάτων που έχει παρατηρηθεί από τη χρησιμοποίηση και των δυο μοντέλων, σε πολλές αλλά και στην παρούσα μελέτη, καταδεικνύει τη σταθερή τάση ότι ενδοειδικές παρεμβάσεις συχνά μειώνουν το θηρευτικό αποτέλεσμα πολύ περισσότερο σε σχέση με τη μείωση που προκύπτει από τις διαειδικές παρεμβάσεις μεταξύ αρπακτικών (Griffen, 2006). Υπογραμμίζεται επομένως, η σημασία της συναξιολόγησης των ενδοειδικών αλληλεπιδράσεων κατά την εκτίμηση των επιπτώσεων πολλαπλών αρπακτικών ώστε να διασφαλισθεί ότι, οι παρατηρούμενες επιπτώσεις των πολλαπλών αρπακτικών συνιστούν αναδυόμενο αποτέλεσμα των αλληλεπιδράσεων μεταξύ των ειδών θηρευτών και όχι απλά της μεταβολής της πυκνότητας τους (Sih et al., 1998). Επομένως απαιτείται η εφαρμογή και των δυο μοντέλων ώστε να εκτιμηθούν με ακρίβεια τόσο η φύση των αλληλεπιδράσεων μεταξύ πολλαπλών θηρευτών όσο και η επίδραση τους στο κοινό θήραμα. Με αυτή την προσέγγιση ερωτήματα σχετικά με τις επιδράσεις της ανεξάρτητης λειτουργίας των θηρευτών, αλλά και της σχετικής επίδρασης των ενδοειδικών και διαειδικών αλληλεπιδράσεων των πολλαπλών αρπακτικών στη λεία μπορούν να αντιμετωπιστούν ταυτόχρονα (Carey and Wahl 2010).

Στην παρούσα μελέτη η ενδοειδική αλληλεπίδραση μεταξύ θηρευτών βρέθηκε να είναι πιο έντονη από τη διαειδική. Μολονότι έχει αποδειχθεί ότι σε συγγενή είδη αρπακτικών οι ενδοειδικές και διαειδικές αλληλεπιδράσεις έχουν την ίδια ένταση (Evans, 1991), φαίνεται ότι τα δύο Ετερόπτερα αρπακτικά της παρούσας μελέτης παρουσιάζουν πιθανά ικανοποιητικά διακριτές συμπεριφορές αναζήτησης της τροφής τους, ώστε να μειώνουν τις μεταξύ τους ανταγωνιστικές αλληλεπιδράσεις. Αυτό πιθανόν να οφείλεται στις διαφορετικές διατροφικές προτιμήσεις αλλά και τις απαιτήσεις του κάθε είδους θηρευτών, όπως έχει υποστηριχθεί σε προηγούμενες μελέτες (Albajes and Alomar, 1999; Perdikis and Lykouressis, 2000; Vandekerckhove and De Clercq, 2010).

Η ερμηνεία των αποτελεσμάτων ενισχύεται περαιτέρω από τις παρατηρήσεις που πραγματοποιήθηκαν για τον προσδιορισμό της θέσης του κάθε αρπακτικού μέσα στο

πεδίο (μέσα στο άνθος ή πάνω στο φύλλο). Στις μεταχειρίσεις με ένα άτομο, καταγράφηκε προτίμηση του αρπακτικού *M. pygmaeus* για το άνθος, με αποτέλεσμα τη μείωση της κατανάλωσης της λείας. Αντίθετα, στις ενδοειδικές μεταχειρίσεις τα δύο αρπακτικά του *M. pygmaeus* εκδήλωσαν μια τάση να εκμεταλλεύονται παράλληλα τη λεία στο φύλλο όσο και το άνθος. Αυτό οδήγησε σε μικρότερη ανταγωνιστική αλληλεπίδραση μεταξύ τους και επομένως στην αύξηση της κατανάλωσης της λείας. Εν αντιθέσει με το *M. pygmaeus*, τα άτομα του *N. tenuis* όταν εκτέθηκαν μόνα τους στο πεδίο, βρέθηκαν τόσο μέσα στο άνθος όσο και πάνω στο φύλλο σε παρόμοια ποσοστά. Ωστόσο, στις ενδοειδικές μεταχειρίσεις, τα δύο άτομα *N. tenuis* εκδήλωσαν την τάση να ξεχωρίσουν χωρικά επιλέγοντας διαφορετικές θέσεις μέσα στο τρυβλίο (1 στο άνθος + 1 στο φύλλο), γεγονός που πιθανότητα να σχετίζεται και με τη παρατηρούμενη μείωση της κατανάλωσης σε σχέση με τις αναμενόμενες τιμές. Αυτή η συμπεριφορά πιθανά υποδεικνύει την ύπαρξη αρνητικών παρεμβάσεων μεταξύ των ατόμων του *N. tenuis* πιθανότατα λόγω της μεγαλύτερης επιθετικότητας τους (Moreno-Ripoll et al. 2012).

Αν και δεν παρατηρήθηκε ενδοσυντεχνιακή θήρευση από τα αποτελέσματα της παρούσας εργασίας βρέθηκε ότι στις διαειδικές μεταχειρίσεις, τα άτομα των δυο αρπακτικών εκδήλωσαν μια ισχυρή τάση να καταλαμβάνουν διαφορετικές θέσεις μέσα στο τρυβλίο (1 στο άνθος και 1 στο φύλλο). Ειδικότερα με την καταγραφή των παρατηρήσεων που αφορούσαν και τον προσδιορισμό του είδους σημαντικά μεγαλύτερος αριθμός ατόμων *M. pygmaeus* εντοπίστηκε κυρίως μέσα στο άνθος, ενώ του *N. tenuis* πάνω στο φύλλο. Η τάση αυτή διαχωρισμού των βιοθέσεων τους επιβεβαιώθηκε και δικαιολογείται ακόμη και από τα αποτελέσματα των παρατηρήσεων των ατομικών μεταχειρίσεων των αρπακτικών (*Mr* ή *Nt*) στο τρυβλίο, όπου τα *M. pygmaeus* βρέθηκαν να επωφελούνται περισσότερο από το άνθος σε σχέση με τα *N. tenuis*. Η συμπεριφορά αυτή ενδεχομένως να αιτιολογεί γιατί τα περισσότερα άτομα του *M. pygmaeus* βρέθηκαν στο άνθος και στους διαειδικούς συνδυασμούς αυξάνοντας έτσι την πρόσβαση σε μια θρεπτική πηγή, και παράλληλα περιορίζοντας την χωρική επικάλυψη με τα άτομα του *N. tenuis* καθώς εκμεταλλεύονται διαφορετικούς πόρους.

Παρά το γεγονός ότι δεν βρέθηκαν ενδείξεις που να υποστηρίζουν την ύπαρξη αναδυομένων αποτελεσμάτων των αλληλεπιδράσεων (MPEs) μεταξύ των δύο παμφάγων αρπακτικών ειδών, η παρουσία άνθους προκάλεσε τελικά την εκδήλωση αλληλεπιδράσεων εντός των ατόμων του κάθε είδους. Η επίδραση της ποιότητας των φυτών ξενιστών στις αλληλεπιδράσεις μεταξύ παμφάγων αρπακτικών έχει αναγνωρισθεί σε προηγούμενες μελέτες (Gillespie and Roitberg, 2006), ωστόσο, η ένταση των ανταγωνιστικών αλληλεπιδράσεων τους είναι πιθανόν να μπορεί τροποποιηθεί σημαντικά και από τη διαφοροποίηση των διατροφικών τους προτιμήσεων για τους φυτικούς πόρους. Στην πραγματικότητα, ο ανταγωνισμός μπορεί να προκαλέσει μια μεταστροφή στο διαμερισμό των βιοθέσεων (niche partitioning) για τις φυτικές πηγές τροφής (π.χ. άνθος ή φύλλο), η οποία, κατά συνέπεια θα μπορούσε να επηρεάσει την κατανάλωση του ενδοσυντεχνιακού θηράματος. Επομένως, τέτοιου είδους αντιδράσεις συμπεριφοράς μπορούν να επηρεάσουν τις καταναλωτικές συνήθειες των αρπακτικών και εισηγούνται ένα σημαντικό ρόλο μη-τροφικών αλληλεπιδράσεων (Prasad and Snyder 2010).

Ο ρόλος της ποικιλότητας των θηρευτών στη διατήρηση της λειτουργίας ενός οικοσυστήματος καθώς και στο διαχειριστικό έλεγχο των επιζήμιων φυτοφάγων πληθυσμών είναι αμφιλεγόμενος (Ives *et al.*, 2005; Cardinale *et al.*, 2003; Straub and Snyder, 2008; Letourneau *et al.*, 2009). Ως εκ τούτου, η γνώση της αφθονίας, της σύνθεσης και επίσης της συμπληρωματικότητας των «φυσικών εχθρών» είναι απαραίτητη για μια επιτυχή εφαρμογή τους στη βιολογική καταπολέμηση επιβλαβών οργανισμών (Northfield *et al.*, 2012; Crowder and Jabbour, 2014). Είναι ενδιαφέρον ότι τα αποτελέσματα της παρούσας έρευνας υποδεικνύουν ότι η αποτελεσματικότητα των παμφάγων αρπακτικών μπορεί να επηρεαστεί από την ανθοφορία των καλλιεργειών, γνώση η οποία μπορεί να είναι ιδιαίτερα σημαντική και χρήσιμη για τη βέλτιστη οργάνωση, σχεδιασμό και διατήρηση των προγραμμάτων βιολογικής καταπολέμησης.

Εν κατακλείδι, η προτίμηση των παμφάγων αρπακτικών για τους φυτικούς πόρους και συγκεκριμένα το άνθος, σε σχέση με τη διαθεσιμότητα λείας, μπορεί να καθορίσει το αποτέλεσμα των ενδοειδικών και διαειδικών τους αλληλεπιδράσεων τους. Θα

πρέπει ωστόσο να αναφερθεί ότι τα αποτελέσματα των πειραμάτων μας συνδέονται με βραχυπρόθεσμες αλληλεπιδράσεις μεταξύ των αρπακτικών. Τα πειράματα γύρω από την αφθονία και τις αλληλεπιδράσεις των παμφάγων αρπακτικών σε ένα οικοσύστημα είναι δυστυχώς περιορισμένα, δημιουργείται επομένως η σαφής ανάγκη για πειρατισμό μεγαλύτερης διάρκειας, σε μεγαλύτερες χωρικές κλίμακες, με τη συμμετοχή περισσότερων ειδών αρπακτικών ώστε να διερευνηθεί περαιτέρω ο ρόλος αυτών των αλληλεπιδράσεων στη δυναμική των πληθυσμών. Η αύξηση π.χ της χωρικής κλίμακας πειρατισμού θα μπορούσε να μειώσει την πιθανότητα συναντήσεων των θηρευτών και τη δυναμική των διαειδικών αλληλεπιδράσεων τους. Επίσης έχει διατυπωθεί η πρόβλεψη ότι η αύξηση της χωρικής κλίμακας θα μπορούσε να ενδυναμώνει τα θετικά αποτελέσματα της αφθονίας των ειδών, επειδή η ανομοιογένεια του ενδιαιτήματος θα ευνοούσε τη λειτουργική συμπληρωματικότητα τους (complementarity) (Tylianakis and Romo 2010). Η λειτουργική αυτή συμπληρωματικότητα (functional complementarity) έχει αποδειχθεί ότι προωθεί θετικές αλληλεπιδράσεις μεταξύ των πολλαπλών αρπακτικών (Wilby and Thomas 2007).

Αυτός ο νέος ερευνητικός πειραματικός προσανατολισμός μπορεί να προκαλέσει την παραγωγή σημαντικής γνώσης για τη χρησιμοποίηση των πόρων από τα παμφάγα αρπακτικά και θα βελτιώσει τη δυνατότητα πρόβλεψης μας για το πώς οι επιδράσεις θηρευτών και η παρουσία εναλλακτικών τροφικών πόρων μπορεί να επηρεάσουν τη ρύθμιση των πληθυσμών των φυτοφάγων εχθρών.

2.4.6. Βιβλιογραφία

- Agrawal, A.A., Klein, C.N. 2000. What omnivores eat: direct effects of induced plant resistance on herbivores and indirect consequences for diet selection by omnivores. *J. Anim. Ecol.* 69, 525-535.
- Albajes, R., Alomar., O. 1999. Current and potential use of polyphagous predators. In: Albajes R, Lodovica- Gullino M, Van Lenteren JC, Elad Y, editors. Integrated pest and disease management in greenhouse crops. Dordrech: Kluwer, 265-275.
- Ameixa, O.M.C., Messelink, G.J., Kindlmann, P. 2013. Nonlinearities Lead to Qualitative Differences in Population Dynamics of Predator-Prey Systems. *PLoS One* 8, e62530.
- Beddington, J. R. 1975. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *J. Anim. Ecol.* 51, 331–340.
- Bruno, J.F., O’Connor, M.I. 2005. Cascading effects of predator diversity and omnivory in marine food webs. *Ecol. Lett.* 8, 1048-1056.
- Byers, J.E., Smith, R.S., Weiskel, H.W., Robertson, C.Y. 2014. A Non-Native Prey Mediates the Effects of a Shared Predator on an Ecosystem Service. *PLoS One* 9(4), e93969.
- Cardinale, B.J., Harvey, C.T., Gross, K., Ives, A.R. 2003. Biodiversity and biocontrol: Emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecol. Lett.* 6, 857–865.
- Carey, M.P., Wahl, D.H. 2010. Interactions of multiple predators with different foraging strategies in an aquatic food web. *Oecologia* 162,443-452.
- Casula, P., Nannini, M. 2013. Evaluating the Structure of Enemy Biodiversity Effects on Prey Informs Pest Management *ISRN Ecology* no 619393.
- Chailleux, A., Bearez, P., Pizzol, J., Amiens-Desneux, E., Ramirez-Romero, R., et al. 2013. Potential for combined use of parasitoids and generalist predators for biological control of the key invasive tomato pest *Tuta absoluta*. *J. Pest Sci.* 86, 533-541.
- Chailleux, A., Wajnberg, E., Zhou, Y., Amiens-Desneux, E., Desneux, N. 2014. New parasitoid-predator associations: female parasitoids do not avoid competition with

- generalist predators when sharing invasive prey. *Naturwissenschaften*, 101, 1075-1083.
- Chang, G.C. 1996. Comparison of single versus multiple species of generalist predators for biological control. *Environ. Entomol.* 25, 207-212.
- Coll, M. 2009. Feeding on non-prey resources by natural enemies. In L. G. Lundgren, editors. *Relationships of natural enemies and non-prey foods* Dordrecht: Springer Verlag, pp. ix–xxiii.
- Crowder, D.W., Jabbour, R. 2014. Relationships between biodiversity and biological control in agroecosystems: Current status and future challenges *Biol. Control* 75, 8–17.
- Denno, R.F., Finke, D.L., Langellotto, G.A. 2005. Direct and indirect effects of vegetation structure and habitat complexity on predator-prey and predator-predator interactions. In P. Barbosa and I. Castellanos, editors. *Ecology of Predators-Prey Interactions*. Oxford University Press, London pp. 211-239.
- De Puyseleir, V., De Man, S., Höfte, M., De Clercq, P. 2013. Plantless rearing of the zoophytophagous bug *Nesidiocoris tenuis*. *BioControl* 58, 205-213.
- Eklov, P., Van Kooten, T. 2001. Facilitation among piscivorous predators: effects of prey habitat use. *Ecology* 89, 2486–2494
- Eubanks, M.D., Denno, R.F. 2000. Host plants mediate omnivore-herbivore interactions and influence prey suppression. *Ecology* 81, 936-947.
- Evans, E.W. 1991. Intra versus interspecific interactions of ladybeetles (Coleoptera: Coccinellidae) attacking aphids. *Oecologia* 87, 401-408.
- Finke, D.L., Denno, R.F. 2005. Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in dampening trophic cascades. *Ecol. Lett.* 8, 1299–1306.
- Frank, S.D., Shrewsbury, P.M., Denno, R.F., 2011. Plant versus prey resources: Influence on omnivore behavior and herbivore suppression. *Biol. Control* 57, 229–235.

- Gillespie, D.R., Roitberg, B.D. 2006. Inter-guild influences on intra-guild predation in plant-feeding omnivores. In Brodeur J, Boivin G, editors. Trophic and guild interactions in biological control. Springer, Dordrecht, NL. 71-100.
- Grabowski, J.H., Hughes, A.R., Kimbro, D.L. 2008. Habitat complexity influences cascading effects of multiple predators. *Ecology* 89. 3413–3422.
- Griffen, B.D. 2006. Detecting emergent effects of multiple predator species. *Oecologia* 148, 702–709.
- Hamdi, F., Chadoeuf, J., Chermiti, B., Bonato, O. 2013. Evidence of cannibalism in *Macrolophus pygmaeus*, a natural enemy of whiteflies. *J. Insect Beh.* 26(4), 614-621.
- Harvey, C.A., Tucker, N., Estrada, A., 2004. Live fences, isolated trees and windbreaks: tools for conserving biodiversity in fragmented tropical landscapes? In: Schroth, G., Fonseca, G.A.B., Harvey, C.A., Gascon, C., Vasconcelos, H.L., Izac, A.M.N. (Eds.), *Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes*. Island Press, Washington, DC, pp. 261–289.
- Hassell, M. P. 1978. *The dynamics of arthropod predator–prey systems*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Ives, A.R., Cardinale, B.J., Snyder, W.E. 2005. A synthesis of subdisciplines: predator–prey interactions, and biodiversity and ecosystem functioning. *Ecol. Lett.* 8, 102–116.
- Jakobsen, L., Enkegaard, A., Brødsgaard, H.F. 2004. Interactions between two polyphagous predators, *Orius majusculus* (Hemiptera: Anthocoridae) and *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera: Miridae). *Biocontrol Sci. Tech.* 14(1), 17-24.
- Janssen, A., Sabelis, M.W., Magalhaes, S., Montserrat, M., Van der Hammen, T. 2007. Habitat structure affects intraguild predation. *Ecology* 88: 2713–2719.
- Kehrli, P., Wratten, S.D. 2011. A Perspective on the Consequences for Insect Herbivores and Their Natural Enemies When They Share Plant Resources ISRN Ecology no 480195. Vol 2011, doi:10.5402/2011/480195

- Koss, A.M., Snyder, W.E. 2005. Alternative prey disrupt biocontrol by a guild of generalist predators. *Biol. Control* 32, 243–251.
- Labropoulos, P.D., Perdikis, D.Ch., Fantinou, A.A. 2013. Are multiple predator effects directed by prey availability? *Basic Appl. Ecol.* 14, 605-613.
- Letourneau, D.K., Jedlicka, J.A., Bothwell, S.G., Moreno, C.R. 2009. Effects of natural enemy biodiversity on the suppression of arthropod herbivores in terrestrial ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 573–592.
- Lima, S.L. Dill, L.M. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68, 619-640.
- Losey, J.E., Denno, R.F. 1998. Positive predator– predator interactions: enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. *Ecology* 79, 2143–2152.
- Lykouressis, D.P., Perdikis, D.Ch., Chalkia, Ch.A. 1999-2000. The effects of natural enemies on aphid populations on processing tomato. *Entomol. Hell.* 13, 35-42.
- Lykouressis, D.P., Perdikis, D.Ch., Charalampous, P. 2014. Plant food effects on prey consumption by the omnivorous predator **Macrolophus pygmaeus**. *Phytoparasitica* 42, 303-309.
- Maleki, F., Ashouri, A., Mohaghegh, J., Bandani, A.R. 2006. Effect of some diets on *Macrolophus pygmaeus* rambur (Hemiptera: Miridae) fitness under laboratory conditions. *Communic. Agric Appl. Biol. Sci.* 71,393-397.
- Martin, T.H., Wright, R.A., Crowder, L.B. 1989. Non – additive impact of blue crabs and spot on their prey assemblages. *Ecology* 70, 1935-1942.
- Maselou, D.A., Perdikis, D.Ch., Sabelis, M.W., Fantinou, A.A. 2014. Use of plant resources by an omnivorous predator and the consequences for effective predation. *Biol. Control* 79, 92–100.
- McIntosh, A.R, Peckarsky, B.L. 1999. Criteria determining behavioural responses to multiple predators by a stream mayfly. *Oikos* 85, 554–564.

- Mollá, O., Biondi, A., Alonso-Valiente, M., Urbaneja, A. 2014. A comparative life history study of two mirid bugs preying on *Tuta absoluta* and *Ephestia kuehniella* eggs on tomato crops: implications for biological control. *BioControl* 59,175-183.
- Moreno-Ripoll, R., Agustí, N., Berruezo, R., Gabarra, R. 2012. Conspecific and heterospecific interactions between two omnivorous predators on tomato. *Biol. Control* 62, 189–196.
- Nakaishi, N., Fukui, Y., Arakawa, R. 2011. Reproduction of *Nesidiocoris* Te Reproduction of *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) on Sesame. *Appl Entomol Zool* 55, 199-205.
- Nilsson, E., Hertonsso, P.I.A., Stenberg, M., Brodersen, J., Olsson, K., et al. 2006. Facilitation and interference among three predators affect their consumption of a stream-dwelling mayfly. *Freshw Biol.* 51, 1507–1514.
- Northfield, T.D., Crowder, D.W., Jabbour, R., Snyder, W.E. 2012. Natural enemy functional identity, trait-mediated interactions and biological control. In: Ohgushi T, Schmitz O, Holt RD, editors. *Trait-Mediated Indirect Interactions: Ecological and Evolutionary Perspectives*. Cambridge University Press, New York, 450–465.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100,65–75.
- Pérez-Hedo, M., Urbaneja-Bernat, P, Jaques, J.A., Flors, V., Urbaneja, A. 2015. Defensive plant responses induced by *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae) on tomato plants *J. Pest Sci.* doi: 10.1007/s10340-014-0640.
- Perdikis, D., Lykouressis, D. 2000. Effects of various items, host plants and temperatures on the development and survival of *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae). *Biol. Control* 17, 55-60.
- Perdikis, D., Lykouressis, D. 2004. *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae) population parameters and biological characteristics when feeding on eggplant and tomato without prey. *J. Econ. Entomol.* 97, 1291-1298.
- Perdikis, D., Lucas, E., Garantonakis, N., Giatropoulos, A., Kitsis, P., et al. 2014. Intraguild predation and sublethal interactions between zoophytophagous mirids (*Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis*). *Biol. Control* 70, 35-41.

- Prasad, R.P., Snyder, W.E. 2010. A non-trophic interaction chain links predators in different spatial niches. *Oecologia* 162, 747-753.
- Provost, C., Lucas, É., Coderre, D., Chouinard, G. 2006. Prey Selection by the Lady Beetle *Harmonia axyridis*: The Influence of Prey Mobility and Prey Species. *J. Insect Beh.* 19, 265-277.
- Rosenheim, J.A. 1998. Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annu. Rev. Entomol.* 43, 421-447.
- Sabelis, M.W., van Rijn, P.C.J. 2006. When does alternative food promote biological pest control? *Bulletin IOBC/wprs* 29 (4),195-200.
- SAS Institute 2012. JMP version 10.0.0 SAS Institute Inc.
- Schmitz, O.J. 2007. Predator diversity and trophic interactions. *Ecology* 88, 2415-2426.
- Shapiro, S.S., Wilk, M.B. 1965. An analysis of variance for normality (complete samples). *Biometrika* 52,591-611.
- Sih, A., Crowley, P., McPeck, M., Petranka, J., Strohmeier, K. 1985. Predation, competition, and prey communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16, 269-311
- Sih, A. 1987. Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. In: Kerfoot WC, Sih A (eds) *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. University Press of New England, Hanover, N.H., pp 203-224.
- Sih, A., Englund, G., Wooster, D. 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends Ecol. Evol.* 13, 350-355.
- Snyder, W.E.P., Ives, A.R. 2003. Interactions between specialist and generalist natural enemies: parasitoids, predators, and pea aphid biological control. *Ecology* 84, 91-107.
- Snyder, W.E., Clevenger, G.M., Eigenbrode, S.D. 2004. Intraquild predation and successful invasion by introduced ladybirds beetles. *Oecologia* 140, 559-565

- Snyder, W.E., Chang, G.C. Prasad, R.P. 2005. Conservational biological control: Biodiversity influences the effectiveness of predators. In: Ecology of Predator – Prey Interactions, P. Barbosa, ed. Oxford University Press, New York, pp. 324-343.
- Soluk, D.A. 1993. Multiple prey effects: predicting combined functional response of stream fish and invertebrate predators. *Ecology* 74, 219-225.
- Soluk, D.A., Collins, N.C. 1988. Synergistic interactions between fish and stoneflies: facilitation and interference among stream predators. *Oikos* 52, 94-100.
- Straub, C.S., Snyder, W.E. 2006. Species identity dominates the relationship between predator biodiversity and herbivore suppression. *Ecology* 87, 277-282.
- Straub, C.S., Snyder, W.E. 2008. Increasing enemy biodiversity strengthens herbivore suppression on two plant species. *Ecology* 89. 1605-1615.
- Tylianakis, J.M., Tschamntke, T., Lewis, O.T. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature* 445, 202–205.
- Tylianakis, J.M., Romo, C.M. 2010. Natural enemy diversity and biological control: Making sense of the context-dependency. *Bas. Appl. Ecol.* 11, 657–668.
- Urbaneja, A., Tapia, G.A.S., Stansly, P.A. 2005. Influence of host plant and prey availability on the developmental time and survival of *Nesidiocoris tenuis* Reuter (Heteroptera: Miridae). *Biocontrol Sci. Technol.* 15,513–518.
- Urbaneja, A., Monton, H., Molla, O. 2009. Suitability of the tomato borer *Tuta absoluta* as prey for *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis*. *J. Appl. Entomo.l* 133, 292–296.
- Urbaneja, A., González-Cabrera, J., Arnó, J., Gabarra, R. 2012. Prospects for the biological control of *Tuta absoluta* in tomatoes of the Mediterranean basin. *Pest Manag. Sci.* 68,1215–1222.
- Vance-Chalcraft, H.D., Soluk, D.A., Ozburn, N. 2004. Is prey predation risk influenced more by increasing predator density or predator species richness in stream enclosures? *Oecologia* 139, 117-122.

- Vance-Chalcraft, H.D., Soluk, D.A. 2005. Estimating the prevalence and strength of non-
- Vandekerkhove, B., De Clercq, P. 2010. Pollen as an alternative or supplementary food for the mirid predator *Macrolophus pygmaeus* Biol. Control 53, 238-242.
- van Lenteren, J. 2012. The state of commercial augmentative biological control: plenty of 518 natural enemies, but a frustrating lack of uptake. BioControl 57, 1-20.
- Venzon, M., Pallini, A., Janssen, A. 2001. Interactions mediated by predators in arthropod food webs. Neotrop. Entomol. 30, 1–9.
- Vonesh, J.R. and C.W. Osenberg. 2003. Multi - predator effects across life history stages: non additivity of egg and larval stage predation in an African treefrog. Ecol. Lett. 6, 503-508.
- Wäckers, F.L., Van Rijn, P.C.J., Bruin, J. 2005. Plant-Provided Food for Carnivorous Insects: a protective mutualism and its applications. Cambridge: Cambridge University Press. 356 p.
- Werling, B.P., Lowenstein, D.M., Straub, C.S., Gratton, C. 2012. Multi-predator effects produced by functionally distinct species vary with prey density. J Insect Sci. 12 no 30.
- Wilby, A., Villareal, S.C., Lan, L.P., Heong, K.L., Thomas, M.B. 2005. Functional benefits of predator species diversity depend on prey identity. Ecol. Entomol. 30, 497–501.
- Wilby, A., Thomas, M.B. 2007. Diversity and pest management in agro-ecosystems- some perspectives from ecology. In: Jarvis DI, Padoch C, Cooper HD, editors. Managing biodiversity in agricultural ecosystems. New York: Columbia University Press. 225–269.
- Wilby, A., Anglin, A.L., Nesbit, C. 2013. Plant species composition alters the sign and strength of an emergent multi-predator effect by modifying predator foraging behaviour. PLoS One 8 (8), e70258.
- Wilby, A., Orwin, K. 2013. Herbivore species richness, composition and community structure mediate predator richness effects and top-down control of herbivore biomass. Oecologia, 172,67-77.

Προέλευση Φωτογραφιών

Εικόνα 1.1.1. Αρπακτικό έντομο *Propylea quatuordecimpunctata* (Coleoptera, Coccinellidae) τρεφόμενο με αφίδα *Aphis fabae* (Hemiptera, Aphididae): Δρ Παπανικολάου Νικόλαος

Εικόνα 1.1.2. Φυτοφάγο *Myzus persicae* (Homoptera:Aphididae): Μασέλου Διονυσία

Εικόνα 1.1.3. Παράσιτο κρότωνας (Parasitiformes : Ixodidae): Δρ Μιχαηλάκης **Αντώνιος**

Εικόνα 1.1.4. Παρασιτοειδές *Aphidius colemani* (Hymenoptera, Beaconidae): Καθ. Περδίκη Διονύσιος

Εικόνα 1.2.1. *Macrolophus pygmaeus* 5^{ης} νυμφικής ηλικίας: Καθ. Περδίκη Διονύσιος

Εικόνα 1.2.2. Ενήλικα άτομα *Macrolophus pygmaeus*: Μασέλου Διονυσία

Εικόνα 1.2.3. Ενήλικο άτομο *Nesidiocoris tenuis*: Μασέλου Διονυσία

Εικόνα 1.2.4. Ενήλικο άτομο *Nesidiocoris tenuis*: Μασέλου Διονυσία

Εικόνα 1.3.1. Προβλαστήσεις φυτών μελιτζάνας και πιπεριάς σε δίσκο: Μασέλου Διονυσία

Εικόνα 1.3.2. Ξύλινοι κλωβοί : Μασέλου Διονυσία

Εικόνα 1.3.3. Φυτά μελιτζάνας: Μασέλου Διονυσία

Εικόνα 1.3.4. Ωά *Ephestia kuehniella* της εταιρείας Koppert: Μασέλου Διονυσία

Εικόνα 1.3.5. Φυτό μελιτζάνας με ωά *Ephestia kuehniella*: Μασέλου Διονυσία

Εικόνα 1.3.6. Φυτό πιπεριάς με ωά *Ephestia kuehniella*: Μασέλου Διονυσία

Εικόνα 1.3.7. Προσβεβλημένο φύλλο μελιτζάνας με αφίδες *Myzus persicae*: Μασέλου Διονυσία

Εικόνα 1.3.8. Τρυβλίο διαμορφωμένο για την πειραματική διαδικασία με φύλλο πιπεριάς: Μασέλου Διονυσία

Εικόνα 1.3.9. Τρυβλίο διαμορφωμένο για την πειραματική διαδικασία με φύλλο μελιτζάνας: Μασέλου Διονυσία

Εικόνα 1.3.10. Τρυβλίο διαμορφωμένο για την πειραματική διαδικασία με φύλλο και άνθος μελιτζάνας: Μασέλου Διονυσία

Εικόνα 1.3.11. Θάλαμοι ελεγχόμενων συνθηκών: Μασέλου Διονυσία

Εικόνα 1.3.12. Ατομικός κλωβός των αρπακτικών: *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 1.3.13. Κλωβός για τη διεξαγωγή των μετρήσεων του πειράματος: *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 1.3.14. Κλωβός με φυτό μελιτζάνας κατά τη διάρκεια πειράματος: *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 2.1.1. Φυτά πιπεριάς *Vidi*: *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 2.1.2. Πλαστικό τρυβλίο Petri με φύλλο πιπεριάς: *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 2.1.3. Ενήλικο θηλυκό άτομο *M. pygmaeus* στην εκτροφή με *E. kuehniella*: *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 2.1.4. Ενήλικο θηλυκό άτομο *M. pygmaeus* πριν τη χρήση του στην πειραματική διαδικασία: *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 2.2.1. Πλαστικό τρυβλίο Petri: *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 2.2.2. Φυτό μελιτζάνας με άνθος : *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 2.2.3. Φυτό πιπεριάς: *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 2.2.4. Φυτό μελιτζάνας σε κλωβό: *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 2.2.5. Άνθη φυτών πιπεριάς και μελιτζάνας τα οποία συλλέχτηκαν για τις πειραματικές μεταχειρίσεις: *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 2.2.6. Άνθος πιπεριάς με γύρη και γύρη που έχει συλλεχθεί από άνθος μελιτζάνας: *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 2.2.7. Τρυβλίο με φύλλο και άνθος μελιτζάνας: *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 2.2.8. Καταμέτρηση καταναλωθέντων ατόμων *Myzus persicae*: *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 2.2.9. *M.pygmaeus* σε άνθος μελιτζάνας: *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 2.2.10. *M. pygmaeus* τρεφόμενο από γύρη μελιτζάνας: *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 2.4.1. Τρυβλίο με φύλλο μελιτζάνας: *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 2.4.2. Τρυβλίο με φύλλο και άνθος μελιτζάνας: *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 2.4.3. *M. pygmaeus* 5^{ης} νυμφικής ηλικίας: *Μασέλου Διονυσία*

Εικόνα 2.4.4. *N. tenuis* 5^{ης} νυμφικής ηλικίας: *Μασέλου Διονυσία*

Απόδοση Αγγλικών Όρων στην Ελληνική

Στην παρούσα διατριβή οι παρακάτω αγγλικοί όροι αποδόθηκαν με τους εξής ελληνικούς. Η επιλογή των όρων έγινε από πρόσφατα και παλαιότερα δημοσιεύματα ελληνικά (βιβλία, ανακοινώσεις συνεδρίων, επιστημονικά ή τεχνικά περιοδικά κ.α.). Μερικές φορές δίνονται δύο αποδόσεις για τον ίδιο όρο, επειδή θεωρούνται είτε αμφότερες έγκυρες ή έχουν προταθεί από περισσότερους του ενός ερευνητές. Σε αρκετές περιπτώσεις που κρίνεται ότι δεν υπάρχει ικανοποιητική απόδοση ενός όρου, επιχειρείται μια νέα απόδοση, η οποία τίθεται στην κρίση των εξεταστών.

| | |
|---------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------|
| Additive interactions | προσθετικές αλληλεπιδράσεις |
| Attack rate | ρυθμός επίθεσης (a) |
| Alternative food resources | εναλλακτικοί διατροφικοί πόροι |
| Complementarity | συμπληρωματικότητα |
| Complementary resources | συμπληρωματικοί πόροι |
| Conspecific, intraspecific | ενδοειδικός |
| Digestion limited predators | περιοριζόμενα από την πέψη αρπακτικά |
| Ecological niche | οικολογική βιόθεση |
| Emergent Multiple Predators effects (MPEs) | αναδυόμενα αποτελέσματα από την αλληλεπίδραση πολλαπλών αρπακτικών |
| Facilitation | διευκόλυνση |
| Functional response | λειτουργική απόκριση (αντίδραση) |
| Generalist predator | γενικευμένος θηρευτής |
| Habitat | ενδιαιτήμα, βιοκατοικία |
| Handling limited predators | περιοριζόμενα από τον χειρισμό λείας αρπακτικά |
| Handling time | χρόνος χειρισμού (T_h) |
| Heterospecific, interspecific | διαειδικός |
| Interference | παρενόχληση, παρέμβαση |
| Interference competition | ανταγωνισμός παρέμβασης |
| IGP Intraguild predation | ενδομαδική- ενδοσυντεχνιακή θήρευση |
| Intermediate predator | ενδιάμεσο αρπακτικό |
| Multiplicative risk model, MRM | πολλαπλασιαστικό μοντέλο (MRM) |
| Niche differentiation | διαφοροποίηση βιοθέσεων |
| Non additive interactions | μη προσθετικές αλληλεπιδράσεις |

| | |
|--------------------------------|---------------------------------------------|
| Numerical response | αριθμητική απόκριση |
| Omnivory | παμφάγο |
| Phytophagy | φυτοφαγία, φυτοпараσιτισμός |
| Polyphagous | πολυφάγο |
| predator | αρπακτικό, θηρευτής |
| prey | θήραμα, λεία |
| Prey risk enhancement | αύξηση κινδύνου σύλληψης της λείας |
| Prey risk reduction | μείωση κινδύνου σύλληψης της λείας |
| Resource partitioning | διαμερισμός πόρων |
| Resources | πόροι |
| Satiation | κορεσμός |
| Search image | αναζήτηση ειδώλου |
| Specialist predator | εξειδικευμένος θηρευτής |
| Substitutive model | μοντέλο υποκατάστασης |
| Supplementary resources | υποκατάστατοι πόροι (συμπληρωματικοί πόροι) |
| top predator | κορυφαίο αρπακτικό |

Κατάλογος δημοσιευμάτων διατριβής

Από την παρούσα διατριβή έχουν προκύψει, έχουν υποβληθεί ή βρίσκονται στο στάδιο προετοιμασίας οι παρακάτω δημοσιεύσεις / ανακοινώσεις:

Δημοσιεύσεις στο σύστημα SCI

1. **Maselou D., Perdikis D., Sabelis M. W. and Fantinou A. 2014** Use of plant resources by an omnivorous predator and the consequences for effective predation. *Biological control*, 79: 92–100.
2. **Maselou D., Perdikis D., Sabelis M. W. and Fantinou A. 2015.** Plant resources as a factor altering emergent multi-predator effects. *PlosOne* doi:10.1371/journal.pone.0138764.
3. **Maselou D. A., Perdikis D. Ch. and Fantinou A. A. 2015.** Effect of hunger level on prey consumption and functional response of the predator *Macrolophus pygmaeus*. *Bulletin of Insectology* 68 (2): xxx-xxx, 2015 ISSN 1721-8861
4. **Maselou D. A., Anastasaki I. and Milonas P.G. 2015:** The role of host plants, alternative food resources and herbivore induced volatiles in choice behavior of an omnivorous predator. (*submitted in Chemoecology*)

Πλήρεις εργασίες ή περιλήψεις σε διεθνή συνέδρια

1. **Maselou D., Perdikis D. and Fantinou A. 2012.** Effect of *Macrolophus pygmaeus*' phytophagy behavior on prey consumption Working Group "Integrated Control in Protected Crops, Mediterranean Climate". Catania , Sicily (Italy), 09 - 12 October: *IOBC-WPRS Bulletin Vol. 80*, 2012 p. 91-95
2. **Maselou D., Perdikis D., Sabelis M. and Fantinou A. 2013.** Effect of floral resources on predation of *Myzus persicae* by *Macrolophus pygmaeus* on pepper plants. 2nd International Symposium on Organic Greenhouse Horticulture, Avignon , France, 28-31 October.
3. **Maselou D., Perdikis D. and Fantinou A. 2014.** Does supplementing flowers affect inter- and intraspecific interactions between *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis* foraging on an aphid population? Xth European Congress of Entomology, University of York, York, UK, 3-8 August.
4. **Maselou D., Perdikis D. and Fantinou A. 2014.** Intra- versus inter-specific interactions of *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis* foraging on an aphid population. Working Group "Integrated Control in Protected Crops". Ghent, Belfort (Belgium), 14- 18 October. *IOBC-WPRS Bulletin Vol. 102*, 2014 pp. 245-251

Περίληψεις, ανακοινώσεις σε εθνικά συνέδρια

1. **Μασέλου Δ., Δ. Περδίκη, Μ. W. Sabelis και Α. Φαντινού 2013.** Επίδραση του επιπέδου πείνας στη λειτουργική απόκριση του αρπακτικού *Macrolophus pygmaeus*. 15^ο Πανελλήνιο Εντομολογικό Συνέδριο, 22-25 Οκτωβρίου 2013, Καβάλα.
2. **Μασέλου Δ., Αναστασάκη Ε. και Π.Γ. Μυλωνάς 2015.** Απόκριση του *Macrolophus pygmaeus* σε πτητικές ουσίες. 16^ο Πανελλήνιο Εντομολογικό Συνέδριο, 20-23 Οκτωβρίου 2015, Ηράκλειο

Βιογραφικό σημείωμα

| | |
|--------------------------------|------------------------------|
| Όνοματεπώνυμο: | Μασέλου Διονυσία |
| Ημερομηνία γεννήσεως: | 15-12-1983 |
| Τόπος γεννήσεως: | Αθήνα |
| Οικογενειακή κατάσταση: | Άγαμη |
| Διεύθυνση Κατοικίας: | Βεντούρη 13, Χολαργός, 15561 |
| Τηλέφωνο: | 2130051199 - 6979442191 |
| e-mail: | maselounadia@yahoo.gr |

ΕΚΠΑΙΔΕΥΣΗ

Απρίλιος 2009-Ιούλιος 2015 - Εκπόνηση διδακτορικής διατριβής

Υποψήφια διδάκτορας με υποτροφία στο εργαστήριο Οικολογίας & Προστασίας Περιβάλλοντος του Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών, με επιβλέπουσα καθηγήτρια Κα Αργυρώ Φαντινού. Τίτλος εργασίας: «Μελέτη της επίδρασης του φυτοπαρασιτισμού, του επιπέδου πείνας και της ενδοομαδικής θήρευσης (IGP) στην λειτουργική απόκριση πολυφάγων αρπακτικών».

Οκτώβριος 2007- Μάρτιος 2009 - Εκπόνηση μεταπτυχιακής διατριβής

MSc - Μετά από γραπτές επιτυχείς εξετάσεις όπου κατέλαβα την πρώτη θέση παρακολούθησα και ολοκλήρωσα Μεταπτυχιακές Σπουδές του κύκλου «Επιστήμη & Σύγχρονα Συστήματα Φυτικής Παραγωγής, Φυτοπροστασίας και Αρχιτεκτονικής Τοπίου», στο Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών με κατεύθυνση Φυτοπροστασίας και Περιβάλλοντος. Βαθμός: “ Άριστα ” (9)

Τίτλος μεταπτυχιακής μελέτης « «Επίδραση της θερμοκρασίας στη λειτουργική θηρευτική απόκριση του αρπακτικού *Macrolophus pygmaeus*». Βαθμός τριμελούς επιτροπής Άριστα (10)

Οκτώβριος 2001-Σεπτέμβριος 2007 - Ανώτατη εκπαίδευση

Ολοκλήρωση των σπουδών στο τμήμα Επιστήμης Φυτικής Παραγωγής του Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών. Ειδικότητα Φυτοπροστασίας και περιβάλλοντος. Βαθμός Πτυχίου: “Λίαν Καλώς” (7,16)

Τίτλος πτυχιακής μελέτης «Διερεύνηση της θηρευτικής συμπεριφοράς του *Macrolophus pygmaeus*, (Rambur) *Miridae*: Επίδραση του είδους, του μεγέθους και της κινητικότητας της λείας». Βαθμός τριμελούς επιτροπής Άριστα (10).

Σεπτέμβριος 1995-Ιούλιος 2001 - Μέση εκπαίδευση

Φοίτηση στο 22^ο Ενιαίο Γυμνάσιο-Λύκειο Αθηνών.

ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΑΚΗ ΕΜΠΕΙΡΙΑ

- Εκτροφή εντόμων και πειράματα που αφορούσαν στην ανάπτυξη και συμπεριφορά πληθυσμών εντόμων, με έμφαση στην βιολογική γεωργία.
- Συμμετοχή σε πειράματα αγρού στην περιοχή της Κυπαρισσίας (Μεσσηνίας) που αφορούσαν τη συλλογή και προσδιορισμό αρπακτικών εντόμων και της λείας τους.
- Συμμετοχή σε πειράματα βιοδοκιμών.
- Στατιστική ανάλυση πειραματικών δεδομένων.

ΕΡΕΥΝΗΤΙΚΑ ΠΡΟΓΡΑΜΜΑΤΑ

- **Μάιος 2005-Ιανουάριος 2006:** Συμμετοχή στο ερευνητικό πρόγραμμα του εργαστηρίου Οικολογίας & Προστασίας του Περιβάλλοντος , «Περιβάλλον-Πυθαγόρας II: Ο Οικολογικός Ρόλος της Βιοποικιλότητας στα Αγροοικοσυστήματα: Ο ρόλος των αυτοφυών φυτών στη διατήρηση της οικολογικής ισορροπίας στα αγροοικοσυστήματα», Επιστημ.Υπεύθυνος η Αναπλ. Καθηγήτρια Α. Φαντινού. Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών (Γ.Π.Α.).
- **Μάιος 2006-Μάιος 2008:** Συμμετοχή στο ερευνητικό πρόγραμμα «Μελέτη των αλληλεπιδράσεων μεταξύ φυσικών εχθρών σημαντικών επιβλαβών εντόμων: μια νέα προσέγγιση με σημαντικό πρακτικό ενδιαφέρον στην καλλιέργεια των

κηπευτικών στη χώρα μας » ΓΓΕΤ, Επιστημ. Υπεύθυνος η Αναπλ. Καθηγήτρια Α. Φαντινού. Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών (Γ.Π.Α.).

- **Ιανουάριος 2011-Δεκεμβριος 2013:** Υπότροφος Διδάκτορας στο πλαίσιο της πράξης «Ηράκλειτος II- Ενίσχυση του ανθρώπινου ερευνητικού δυναμικού μέσω της υλοποίησης διδακτορικής έρευνας». Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών (Γ.Π.Α.).
- **Φεβρουάριος 2015-Αύγουστος 2015:** Συμμετοχή ως επιστημονική συνεργάτης στην επιστημονική ομάδα του έργου: «Pest Practice- Advancing work safety for pest control workers», (2013-1-GR1-LEO05-13904). Επιστ. Υπεύθυνος: Δρ Αντώνης Μιχαηλάκης. Μπενάκειο Φυτοπαθολογικό Ινστιτούτο (Μ.Φ.Ι.)
- **Αύγουστος 2015-έως σήμερα:** Συμμετοχή ως επιστημονική συνεργάτης στην επιστημονική ομάδα του έργου: «LIFE CONOPS» (LIFE12 ENV / GR / 000466). Επιστ. Υπεύθυνος: Δρ Αντώνης Μιχαηλάκης. Μπενάκειο Φυτοπαθολογικό Ινστιτούτο (Μ.Φ.Ι.)

ΔΗΜΟΣΙΕΥΣΕΙΣ

Σε ξένα περιοδικά, στο σύστημα SCI:

1. **Maselou D. A., Anastasaki I. and Milonas P.G. 2015:** The role of host plants, alternative food resources and herbivore induced volatiles in choice behavior of an omnivorous predator. (*submitted in Chemoecology*)
2. **Maselou D. A., Perdikis D. Ch. and Fantinou A. A. 2015.** Effect of hunger level on prey consumption and functional response of the predator *Macrolophus pygmaeus* Bulletin of Insectology 68 (2): xxx-xxx, 2015 ISSN 1721-8861
3. **Maselou D., Perdikis D. and Fantinou A. 2015.** Mobility vs. Quality: Prey Characteristics Effects on the Prey Selection of a Generalist Predator (*submitted*).
4. **Maselou D., Perdikis D., Sabelis M. W. and Fantinou A. 2015.** Plant resources as a factor altering emergent multi-predator effects PlosOne doi:10.1371/journal.pone.0138764.
5. **Maselou D., Perdikis D., Sabelis M. W. and Fantinou A., 2014** Use of plant resources by an omnivorous predator and the consequences for effective predation. *Biological control*, 79: 92–100.
6. **Perdikis D., Lucas E., Garantonakis N., Giatropoulos A., Kitsis P., Maselou D., Panagakis S., Lampropoulos P. Paraskevopoulos A., Lykouressis D. & Fantinou A. 2014.** Intraguild predation and sub lethal interactions between zoophytophagous mirids (*Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis*) *Biological control*, 70: 35–41.

7. **Perdikis D., Panagakis S. and Maselou D. 2010.** Studies on the damage potential of *Closterotomus (=Calocoris) trivialis* and *Aphanosoma italicum* (Hemiptera: Miridae) on citrus. *Journal of Pest Science* ,83: 113-119.
8. **Fantinou A.A., D. Ch. Perdikis, P. Lampropoulos and D. Maselou. 2009.** Preference and consumption of *Macrolophus pygmaeus* preying on mixed instar assemblages of *Myzus persicae* *Biological Control*, 47: 187-193.
9. **Perdikis D., A. Fantinou, N. Garandonakis, P. Kitsis, D. Maselou and S. Panagakis. 2009.** Studies on the damage potential of the predator *Nesidiocoris tenuis* on tomato plants. *Bulletin of Insectology*, 62: 41-46.
10. **Fantinou A., D. Perdikis, D. Maselou and P. Lampropoulos. 2008.** Prey killing without consumption: does predator show adaptive foraging behavior *Biological Control*, 47: 187-193.

Σε Διεθνή Συνέδρια:

1. **Maselou D., Perdikis D. and Fantinou A. 2014.** Intra- versus inter-specific interactions of *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis* foraging on an aphid population. Working Group “Integrated Control in Protected Crops”. Ghent, Belfort (Belgium), 14-18 October. *IOBC-WPRS Bulletin Vol. 102, 2014 pp. 245-251*
2. **Maselou D., Perdikis D. and Fantinou A. 2014.** Does supplementing flowers affect inter- and intraspecific interactions between *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis* foraging on an aphid population? Xth European Congress of Entomology, University of York, York, UK, 3-8 August.
3. **Maselou D., Perdikis D., Sabelis M. and Fantinou A. 2013.** Effect of floral resources on predation of *Myzus persicae* by *Macrolophus pygmaeus* on pepper plants. 2nd International Symposium on Organic Greenhouse Horticulture, Avignon , France, 28-31 October.
4. **Maselou D., Perdikis D. and Fantinou A. 2012.** Effect of *Macrolophus pygmaeus*' phytophagy behavior on prey consumption Working Group “Integrated Control in Protected Crops, Mediterranean Climate”. Catania , Sicily (Italy), 09 - 12 October: *.IOBC-WPRS Bulletin Vol. 80, 2012 p. 91-95*
5. **Perdikis D., E. Lucas, N. Garantonakis, A. Giatropoulos, P. Kitsis, D. Maselou, A. Paraskevopoulos, D. Lykouressis and A. Fantinou. 2009.** Intraguild predation between *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis*. IOBC 2009. “Integrated Control in Protected Crops, Mediterranean Climate”.Crete, Chania, 06-11 September:

IOBC-WPRS Bulletin Vol. 49, 2009 p. 301-305.

6. **Maselou D., Perdikis D. and Fantinou A. 2009.** The effects of the prey size and mobility on prey selection by the predatory bug *Macrolophus pygmaeus*. IOBC 2009. "Integrated Control in Protected Crops, Mediterranean Climate". Crete, Chania, 06-11 September: IOBC-WPRS Bulletin Vol. 49, 2009 p. 293-296.
7. **Perdikis D., A. Giatropoulos, P. Lampropoulos, D. Maselou, A. Fantinou and D. Lykouressis: 2007.** The role of non-cultivated plants in the colonization of a tomato field by polyphagous mirid predators. Working Group on "Integrated Protection in Field Vegetable Crops" October 3-7, 2007, Ljubljana, Slovenia. IOBC/WPRS 30(8):17-18.
8. **Perdikis D., P. Lampropoulos, D. Maselou and A. Fantinou. 2006.** Investigation on the efficiency of a predator: A strategy beyond satiation Working Group on "Integrated Control in Protected Crops, Mediterranean Climate", Murcia, Spain 14-18 May 2006. IOBC/WPRS 29(4): 241-242
9. **Fantinou, A, D. Maselou, P. Lampropoulos, D. Perdikis and D. Lykouressis 2005.** Predation rate and functional response of the predator *Macrolophus pygmaeus* on the aphid *Myzus persicae*. In "2nd Interational Symposium on Biological Control of Arthropods", 12-16 September, Davos, Switzerland.

Σε Εθνικά Συνέδρια:

1. **A. Μιχαηλακης, Δ. Μασελου, Α. Στεφοπουλου, Γ. Κολιοπουλος, Δ. Παπαχρηστος, Π.Γ. Μυλωνας, Δ. Νικολοπουλου, Κ. Μαχαιρα, Χ. Αθανασιου, Γ. Βλοντζος, Β. Σωτηρουδας 2015.** Πρόβλεψη και ανάλυση των αναγκών κατάρτισης και των δεξιοτήτων των εφαρμοστών διαχείρισης επιβλαβών οργανισμών. 16^ο Πανελλήνιο Εντομολογικό Συνέδριο, 20-23 Οκτωβρίου 2015, Ηράκλειο
2. **A. Μιχαηλακης, Δ. Μασελου, Α. Στεφοπουλου, Γ. Κολιοπουλος, Δ. Παπαχρηστος, Π.Γ. Μυλωνας, Δ. Νικολοπουλου, Κ. Μαχαιρα, R. Bellini, Σ. Χρίστου, Κ. Γεωργιου, Ε. Ηλια, Β. Ραδης, Σ. Ιωαννου, P. Laabs, J. Sell, F. Ragazzi, E. Vignocchi, Α. Κατσαφυλλουδη 2015.** Pest Practice: εκπαιδευτική ηλεκτρονική πλατφόρμα για την κατάρτιση των επαγγελματιών διαχείρισης επιβλαβών οργανισμών. 16^ο Πανελλήνιο Εντομολογικό Συνέδριο, 20-23 Οκτωβρίου 2015, Ηράκλειο
3. **Μασέλου Δ., Αναστασάκη Ε. και Π.Γ. Μυλωνάς 2015.** Απόκριση του *Macrolophus pygmaeus* σε πτητικές ουσίες. 16^ο Πανελλήνιο Εντομολογικό Συνέδριο, 20-23 Οκτωβρίου 2015, Ηράκλειο
4. **Μασέλου Δ., Δ. Περδίκης, M. W. Sabelis και Α. Φαντινού 2013.** Επίδραση του επιπέδου

πείνας στη λειτουργική απόκριση του αρπακτικού *Macrolophus pygmaeus*. 15^ο Πανελλήνιο Εντομολογικό Συνέδριο, 22-25 Οκτωβρίου 2013, Καβάλα.

5. **Μασέλου Δ., Δ. Περδίκης και Α. Φαντινού 2009.** Επίδραση του είδους, του μεγέθους και της κινητικότητας της λείας στη θηρευτική συμπεριφορά του *Macrolophus pygmaeus*. 13^ο Πανελλήνιο Εντομολογικό Συνέδριο, 3-6 Νοεμβρίου 2009, Αλεξανδρούπολη.
6. **Περδίκης Δ., E. Lucas, N. Γαραντωνάκης, Α. Γιατρόπουλος, Π. Κίτσης, Δ. Μασέλου, Σ. Παναγάκης, Α. Παρασκευόπουλος, Δ. Λυκουρέσης και Α. Φαντινού.2009.** Ενδοσυντεχνιακός ανταγωνισμός μεταξύ των πολυφάγων αρπακτικών *Macrolophus pygmaeus* και *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae). 13^ο Πανελλήνιο Εντομολογικό Συνέδριο, 3-6 Νοεμβρίου 2009, Αλεξανδρούπολη.
7. **Περδίκης Δ., Δ. Λυκουρέσης, N. Γαραντωνάκης, Α. Κούρτη, Θ. Γκουβίτσας, Α. Φαντινού, Α. Γιατρόπουλος, Δ. Μασέλου, Π. Λαμπρόπουλος, Α. Παρασκευόπουλος και Ε. Γκινάλα 2008.** Η αξιοποίηση των αυτοφυών φυτών και ο ρόλος της αυτοφυούς βλάστησης των περιθωρίων στον αποικισμό καλλιεργειών από αρπακτικά *Macrolophus* (Hemiptera: Miridae). «Σύγχρονες Τάσεις της Έρευνας στην Οικολογία», 4^ο Πανελλήνιο Συνέδριο, 9-12 Οκτωβρίου, Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας, Βόλος.
8. **Μασέλου Δ., Δ. Περδίκης και Α. Φαντινού 2005.** Επίδραση της θερμοκρασίας στη λειτουργική θηρευτική απόκριση του αρπακτικού *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae). 11^ο Πανελλήνιο Εντομολογικό Συνέδριο, 11-14 Οκτωβρίου 2005, Λίμνη Πλαστήρα, Καρδίτσα

ΠΑΡΑΚΟΛΟΥΘΗΣΗ ΣΥΝΕΔΡΙΩΝ - ΣΕΜΙΝΑΡΙΩΝ

- 11^ο Πανελλήνιο Εντομολογικό Συνέδριο, 11-14 Οκτωβρίου 2005, Λίμνη Πλαστήρα, Καρδίτσα
- 12^ο Πανελλήνιο Εντομολογικό Συνέδριο, 13-16 Νοεμβρίου 2007, Λάρνακα, Κύπρος.
- Πιλοτικές Προσεγγίσεις για την Ανασυγκρότηση των Πυρόπληκτων Περιοχών, Εθνικό Μετσόβιο Πολυτεχνείο, 6 Μαΐου 2008.
- IOBC-WPRS Working Group "Integrated Control in Protected Crops, Mediterranean Climate", Mediterranean Agronomic Institute of Chania (MAICh), 06-11 September 2009, Crete, Greece.
- 13^ο Πανελλήνιο Εντομολογικό Συνέδριο, 3-6 Νοεμβρίου 2009, Αλεξανδρούπολη.
- IOBC-WPRS Working Group "Integrated Control in Protected Crops, Mediterranean Climate", 09-12 October 2012, University of Catania, Sicily, Italy.

- 15^ο Πανελλήνιο Εντομολογικό Συνέδριο, 22-25 Οκτωβρίου 2013, Καβάλα.
- Xth European Congress of Entomology, University of York, York, UK, 3-8 August 2014
- Σεμινάριο Πιστοποίησης Βιολογικών Προϊόντων της εταιρείας «Διαδρομές Ποιότητας Α.Ε.- QWays»
- Pest Practice: Σεμινάρια εκπαίδευσης με θέμα, «Προστασία και ασφάλεια για τους επαγγελματίες στη διαχείριση επιβλαβών οργανισμών». 03-04 Ιουνίου 2015, Αθήνα.
- 16^ο Πανελλήνιο Εντομολογικό Συνέδριο, 20-23 Οκτωβρίου 2013, Ηράκλειο Κρήτης.

ΞΕΝΕΣ ΓΛΩΣΣΕΣ

- Αγγλικά: Πτυχίο «Proficiency» Cambridge University & Michigan University
- Γαλλικά: Πτυχίο «B2» DELF

ΓΝΩΣΕΙΣ Η/Υ

- Κάτοχος των ενοτήτων Επεξεργασία Κειμένου (Microsoft Office), Λογιστικά Φύλλα (Microsoft Excel) και Υπηρεσίες Διαδικτύου (Internet) του ECDL CORE HELLAS.
- Καλή γνώση των στατιστικών πακέτων JMP και SPSS.

ΕΠΑΓΓΕΛΜΑΤΙΚΗ ΕΜΠΕΙΡΙΑ

- **2002-2009:** Υπάλληλος γραφείου καθώς και τεχνική υποστήριξη στην εταιρεία «Qinet» με αντικείμενο το εμπόριο και την παροχή υπηρεσιών Η/Υ και λογισμικού γενικών εφαρμογών.
- **Ιούλιος 2004-Φεβρουάριος 2005/ Ιούλιος 2009-Μάιος 2010:** Υπάλληλος στον Ο.Τ.Ε. στην τηλεφωνική εξυπηρέτηση καταλόγου.
- **Ιούλιος 2005-Αύγουστος 2005 / Μάρτιος 2006-Απρίλιος 2006:** Πρακτική άσκηση στο εργαστήριο της Οικολογίας & Προστασίας Περιβάλλοντος του Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών.
- **Νοέμβριος 2008-Δεκέμβριος 2008:** Πρακτική άσκηση για την ολοκλήρωση των μεταπτυχιακών σπουδών, στην εταιρεία «Διαδρομές Ποιότητας Α.Ε.- QWays» με αντικείμενο την πιστοποίηση βιολογικών προϊόντων.
- **Μάιος 2010-Αύγουστος 2010:** Υπάλληλος γραφείου στη ναυτιλιακή εταιρεία Blue-Star Ferries.
- **Σεπτέμβριος 2010-Οκτώβριος 2011:** Γεωπόνος στην εταιρεία Gardenland: Αρχιτεκτονική τοπίου-Έργα πρασίνου.

- **Σεπτέμβριος 2014 – Οκτώβριος 2014:** Υπάλληλος γραφείου στον εκδοτικό οίκο Oxford University Press Ελλάδα & Κύπρου.
- **Φεβρουάριος 2015-Αύγουστος 2015:** Συμμετοχή ως επιστημονική συνεργάτης στην επιστημονική ομάδα του έργου: «Pest Practice- Advancing work safety for pest control workers», (2013-1-GR1-LEO05-13904). Μπενάκειο Φυτοπαθολογικό Ινστιτούτο (Μ.Φ.Ι.)
- **Αύγουστος 2015-έως σήμερα:** Συμμετοχή ως επιστημονική συνεργάτης στην επιστημονική ομάδα του έργου: «LIFE CONOPS» (LIFE12 ENV / GR / 000466). Μπενάκειο Φυτοπαθολογικό Ινστιτούτο (Μ.Φ.Ι.)

ΕΝΔΙΑΦΕΡΟΝΤΑ : Μουσική, Λογοτεχνία & Παραδοσιακοί Χοροί



Ευρωπαϊκή Ένωση
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



ΥΠΟΥΡΓΕΙΟ ΠΑΙΔΕΙΑΣ, ΔΙΑ ΒΙΟΥ ΜΑΘΗΣΗΣ ΚΑΙ ΘΡΗΣΚΕΥΜΑΤΩΝ
ΕΙΔΙΚΗ ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗΣ

Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης

