



**ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΕΠΙΣΤΗΜΗΣ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΓΕΩΡΓΙΚΗΣ ΖΩΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΕΝΤΟΜΟΛΟΓΙΑΣ**

**ΠΡΟΓΡΑΜΜΑ ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΩΝ ΣΠΟΥΔΩΝ
ΟΛΟΚΛΗΡΩΜΕΝΑ ΣΥΣΤΗΜΑΤΑ ΦΥΤΟΠΡΟΣΤΑΣΙΑΣ ΚΑΙ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗΣ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ**

Μεταπτυχιακή Διπλωματική Εργασία

Λειτουργική απόκριση του *Macrolophus pygmaeus* (Rambur)
σε συνθήκες ενδοειδικού ανταγωνισμού



Μαρία Βασιλική Κ. Γιακουμάκη

Επιβλέπων Καθηγητής

Περδίκης Διονύσιος, Αναπληρωτής Καθηγητής, ΓΠΑ

**ΑΘΗΝΑ
2020**

ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΕΠΙΣΤΗΜΗΣ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΓΕΩΡΓΙΚΗΣ ΖΩΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΕΝΤΟΜΟΛΟΓΙΑΣ

Μεταπτυχιακή Διπλωματική Εργασία
Λειτουργική απόκριση του *Macrolophus pygmaeus* (Rambur)
σε συνθήκες ενδοειδικού ανταγωνισμού

“Functional Response of *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae)
under intraspecific interactions”

Μαρία Βασιλική Κ. Γιακουμάκη

Εξεταστική επιτροπή

Περδίκης Διονύσιος, Αναπληρωτής Καθηγητής ΓΠΑ (επιβλέπων)

Παπαδούλης Γεώργιος, Καθηγητής ΓΠΑ

Φαντινού Αργυρώ, Καθηγήτρια ΓΠΑ

Λειτουργική απόκριση του *Macrolophus pygmaeus* (Rambur) σε συνθήκες ενδοειδικού ανταγωνισμού

ΠΜΣ: Ολοκληρωμένα Συστήματα Φυτοπροστασίας και Διαχείρισης Περιβάλλοντος
Τμήμα Επιστήμης Φυτικής Παραγωγής
Εργαστήριο Γεωργικής Ζωολογίας και Εντομολογίας

Περίληψη

Οι δύο βασικότερες αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ατόμων πληθυσμών διαφόρων ειδών στα οικοσυστήματα είναι η θήρευση και ο ανταγωνισμός. Ο ανταγωνισμός παρέμβασης (Interference competition) παρατηρείται όταν ο ένας από τους ανταγωνιστές απαγορεύει στον άλλον την πρόσβαση στους αναζητούμενους πόρους όπως τροφή, χώρος κλπ., ή παρεμβαίνει δυσμενώς στην ανάπτυξη του. Αμοιβαία παρεμβατικότητα, ή αλλιώς ενδοειδικός ανταγωνισμός, προκύπτει, όταν τα εμπλεκόμενα άτομα ανήκουν στο ίδιο είδος. Ανταγωνισμός παρέμβασης για την πρόσβαση στην λεία, μεταξύ ωφέλιμων εντόμων, όπως είναι τα αρπακτικά, ενδεχομένως να επιφέρει αρνητικές συνέπειες στη θηρευτική ικανότητα των αρπακτικών και επομένως, στην αποτελεσματικότητά τους στα προγράμματα Βιολογικής Αντιμετώπισης. Ακόμη, η λειτουργική απόκριση, δηλαδή η κατά άτομο κατανάλωση λείας όταν η πυκνότητα της λείας αυξάνεται, αποτελεί βασικό στοιχείο ώστε να κατανοήσουμε τις σχέσεις που αναπτύσσονται μεταξύ της του θηρευτή (καταναλωτή) και της λείας.

Το αρπακτικό *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae), είναι μη εξειδικευμένο αρπακτικό το οποίο έχει την ικανότητα να μειώνει μεγάλους πληθυσμούς σημαντικών επιβλαβών εχθρών των καλλιεργειών. Πρόσφατα παρατηρηθήκαν ενδείξεις ότι ανακύπτει ενδοειδικός ανταγωνισμός μεταξύ των ατόμων του αρπακτικού, ο οποίος χρήζει περαιτέρω μελέτης ώστε να αξιολογηθεί η θηρευτική του αποτελεσματικότητα με συνθήκες πληθυσμιακής αύξησης των θηρευτών με ταυτόχρονη πληθυσμιακή αύξηση της λείας.

Στην παρούσα διατριβή εξετάστηκε η διερεύνηση της ύπαρξης ενδοειδικού ανταγωνισμού παρέμβασης μεταξύ των νυμφών 5^{ης} ηλικίας του *M. pygmaeus* και η επίδραση του στον ρυθμό επίθεσης και στον χρόνο χειρισμού της λείας σε αυξανόμενες πυκνότητες του θηρευτή. Για αυτό τον σκοπό, μελετήθηκε εργαστηριακά η λειτουργική απόκριση των νυμφών με λεία τα ωά του λεπιδόπτερου *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae). Για την αξιολόγηση της συμπεριφοράς κατανάλωσης της λείας από το αρπακτικό σχεδιάστηκαν μεταχειρίσεις είτε του ενός ατόμου, είτε των δύο ή τριών (ενδοειδικές) ατόμων θηρευτή με πρόσβαση σε διαφορετικές

πυκνότητες λείας. Τα αποτελέσματα έδειξαν ότι οι θηρευτές ακολούθησαν τον τύπο II της λειτουργικής απόκρισης. Η αξιολόγηση των παραμέτρων της λειτουργικής απόκρισης πραγματοποιήθηκε με το μαθηματικό υπόδειγμα των Crowley-Martin. Ο χρόνος χειρισμού της λείας δεν επηρεάστηκε σημαντικά στις ενδοειδικές μεταχειρίσεις σε σύγκριση με τον χρόνο χειρισμού του ενός ατόμου θηρευτή, όμως μειώθηκε με σημαντική διαφορά ο ρυθμός επίθεσης στην λεία στις χαμηλές πυκνότητες. Τα αποτελέσματα εισηγούνται την εκδήλωση ενδοειδικού ανταγωνισμού σε μικρές πυκνότητες λείας και την πυκνο – εξαρτημένη από τον αριθμό των θηρευτών κατανάλωση του αρπακτικού. Τα αποτελέσματα της μελέτης, μπορεί να συμβάλλουν στη βέλτιστη μαζική εκτροφή του αρπακτικού αλλά και σε Προγράμματα Βιολογικής Αντιμετώπισης, αλλά και στην κατανόηση των ενδοειδικών αλληλεπιδράσεων.

Επιστημονική περιοχή: Βιολογική Αντιμετώπιση Εντομολογικών Εχθρών

Λέξεις κλειδιά: αμοιβαία παρεμβατικότητα, πυκνο – εξαρτημένη θήρευση, χρόνος χειρισμού, ρυθμός επίθεσης

Functional Response of *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae) under intraspecific interactions

MSc: Plant Protection and Environment
Department of Crop Science
Laboratory of Agricultural Zoology and Entomology

Abstract

Two of the strongest interactions among the species and the individuals in ecosystems are predation and competition. Interference competition occurs when access to resources (food, space etc.) is negatively affected by the presence of other individuals, affecting their feeding behavior as well as their growth. When individual of the same species (conspecific) interferes in competition, it is known as Mutual interference or intraspecific competition. In many cases mutual interference among predators has negatively affected their efficiency as predators and thus, their efficacy in Biological Control. Additionally, functional response, the per capita predator consumption in increasing prey density, is essential for understanding the potential of a predator to reduce a prey population.

M. pygmaeus (Rambur) (Hemiptera: Miridae) is a generalist predator of many important harmful pests. The results of recent studies examining the intraspecific competition among individuals of *M. pygmaeus* implied that mutual interference could exist affecting its feeding behavior. However, further information is required to evaluate the influence of mutual interference in the efficacy of *M. pygmaeus* in pest control.

In this study, the effect of different predator densities on its feeding rate and behavior was studied. For this purpose, laboratory experiment was conducted in petri dishes evaluating functional response curve of 5th instar nymphs when feeding on different densities of *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae) eggs. We evaluated the handling time and attack rate. In low prey density using specific models. Intra specific experiments involve done, two and three predators fed in different prey densities which were increased according to the predator density increase.

In all treatments, *M. pygmaeus* exhibited a type II functional response. Therefore Crowley – Martin model was used to fit the data. Handling time was not significantly affected by mutual interference. On the other hand, attacking rate was significantly affected in

intraspecific treatments (two & three predators) comparing to the single predator treatment. These results indicate the presence of mutual interference among the conspecific of *M. pygmaeu* and additionally that the feeding rate of the 5th instar nymphs is predator-density dependent. The results could help in improving mass rearing of the predator and as well as in the optimal application of the predator in Integrated Pest Management programs, and in understanding the conspecific relationships.

Scientific area: Biological Control of Pests

Key words: *Mutual interference, density dependent predation, handling time, attack rate*

Περιεχόμενα

Ευχαριστίες

1. Εισαγωγή

1.1 Βιολογική αντιμετώπιση.....	1
1.2 Αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ειδών.....	2
1.3 Θήρευση.....	3
1.3.1 Είδη θηρευτών.....	4
1.3.2 Αποκρίσεις θηρευτών.....	7
1.3.3 Λειτουργική απόκριση.....	8
1.3.4 Παράγοντες που επηρεάζουν την λειτουργική απόκριση και τις παραμέτρους της.....	12
1.4 Ανταγωνισμός.....	16
1.4.1 Ανταγωνισμός στην κλάση Insecta.....	17
1.5 Θήρευση και Ανταγωνισμός στα ωφέλιμα έντομα.....	19
1.5.1 Αμοιβαία παρεμβατικότητα.....	20
1.6 Τα πολυφάγα αρθρόποδα στη Βιολογική Αντιμετώπιση	23
1.6.1 Hemiptera–Miridae.....	23
1.7 <i>Macrolophus pygmaeus</i> Rambur.....	24
1.7.1 Ταξινομική θέση.....	24
1.7.2 Βιολογικά χαρακτηριστικά.....	24
1.7.3 Λειτουργική απόκριση και ανταγωνισμός στο <i>M. pygmaeus</i>	27
ΣΚΟΠΟΣ ΤΗΣ ΕΡΓΑΣΙΑΣ.....	30
2. Υλικά και μέθοδοι	
2.1 Υλικά.....	32
2.1.1 Εκτροφή του <i>M. pygmaeus</i>	32
2.1.2 Προετοιμασία τρυβλίων.....	32

2.1.3 Θάλαμος σταθερών συνθηκών.....	33
2.1.4 Θερμοκήπιο	33
2.2 Πειραματική διαδικασία για έναν θηρευτή.....	33
2.2.1. Προετοιμασία των αρπακτικών πριν από τις επεμβάσεις.....	33
2.2.2 Προετοιμασία των τρυβλίων με το φύλλο τομάτας και τη λεία πριν από τις επεμβάσεις.....	34
2.2.3 Διεξαγωγή του πειράματος.....	35
2.3 Πειραματική διαδικασία για 2 & 3 θηρευτές.....	36
2.3.1 Προετοιμασία των αρπακτικών.....	36
2.3.2 Προετοιμασία των τρυβλίων.....	36
2.3.3 Διεξαγωγή του πειράματος.....	36
2.4 Στατιστική ανάλυση.....	38
2.4.1 Διερεύνηση του τύπου της λειτουργικής απόκρισης στις τρεις επεμβάσεις για ένα, δύο και τρεις θηρευτές	38
2.4.2 Διερεύνηση της ύπαρξης ενδοειδικού ανταγωνισμού μεταξύ δύο και τριών θηρευτών.....	39
3. Αποτελέσματα	
3.1. Τύπος λειτουργικής απόκρισης για έναν, δύο και τρεις θηρευτές.	40
3.2. Εκτίμηση των παραμέτρων της λειτουργικής απόκρισης για έναν, δύο και τρεις θηρευτές.....	43
3.3. Μέση κατανάλωση λείας από έναν, δύο και τρεις θηρευτές.....	45
4. Συζήτηση.....	46
Βιβλιογραφία.....	50

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Θα ήθελα να εκφράσω τις θερμές μου ευχαριστίες στον Αναπληρωτή Καθηγητή Διονύσιο Περδίκη που με εμπιστεύτηκε και μου ανέθεσε το θέμα της παρούσας Μεταπτυχιακής Μελέτης. Καθ' όλη τη διάρκεια των σπουδών μου υπήρξε πολύ σημαντικός πυλώνας στήριξης και μεταλαμπάδευσης πολύτιμων γνώσεων στο αντικείμενο της Γεωργικής Εντομολογίας. Με την απαραίτητη αυστηρότητα και σχολαστικότητα, καθοδήγησε την εκπόνηση της Μεταπτυχιακής Μελέτης από την αρχή έως το τέλος, σε επίπεδο μεθοδολογίας καθώς και για την συγγραφή της μελέτης. Η αμέριστη παροχή βοήθειας και γνώσεων αποτέλεσαν για μένα πηγή έμπνευσης και ασφάλειας ώστε να συνεχίσω τις σπουδές μου σε Μεταπτυχιακό επίπεδο στο Εργαστήριο Γεωργικής Ζωολογίας και Εντομολογίας.

Θα ήθελα επίσης να ευχαριστήσω τα δύο ακόμη μέλη της τριμελούς επιτροπής, τον κύριο Παπαδούλη Γεώργιο, καθηγητή του Εργαστηρίου Γεωργική Ζωολογίας και Εντομολογίας, και την κυρία Φαντινού Αργυρώ, Καθηγήτρια του Εργαστηρίου Οικολογίας και Προστασίας Περιβάλλοντος του Γ.Π.Α. Με την αρωγή της κυρίας Φαντινού επιλέχθηκε το θέμα της μελέτης και έδωσε κατευθυντήριες γραμμές για την ολοκλήρωση της εκπόνησής της. Παράλληλα, η επιστημονική εμπειρία και οι συμβουλές του κυρίου Παπαδούλη, σε κάθε επίπεδο, αποτέλεσαν για μένα πολύ σημαντικό εφόδιο στην διάρκεια των σπουδών μου καθώς και της καθημερινότητας. Το ερευνητικό έργο των παραπάνω καθηγητών, αποτέλεσε και αποτελεί για μένα πηγή έμπνευσης για αναζήτηση και διερεύνηση των αντικειμένων της Οικολογίας και Εντομολογίας.

Επίσης, θα ήθελα να ευχαριστήσω εκ βαθέων τον Δρ. Νίκο Παπανικολάου. Ο κύριος Παπανικολάου μού προσέφερε πολύτιμη βοήθεια και γνώσεις. Σε πολύ κρίσιμες στιγμές η συνδρομή του ήταν σημαντική στα θέματα μεθοδολογίας.

Παράλληλα, δεν θα μπορούσα να παραλείψω την αναφορά στη φίλη και συνάδελφο Σοφία Δερβίσογλου, υποψήφια Διδάκτορα στο Εργαστήριο Γεωργικής Ζωολογίας και Εντομολογίας. Η κυρία Δερβίσογλου αποτέλεσε πολύτιμη πηγή βοήθειας θυσιάζοντας με ανιδιοτέλεια τον χρόνο της.

Ακόμη, θα ήθελα να ευχαριστήσω τους φίλους Νίκο, Γιώργο, Αγγελική, Δώρα και Μαρία καθώς και τον κύριο Διονύση Μπράτη για όλη την στήριξη και την βοήθεια.

Τέλος, ευχαριστώ από καρδιάς όλα τα μέλη της οικογένειάς μου, τους γονείς μου, τ' αδέρφια μου, την Γωγώ και την Βιβή, οι οποίοι βρίσκονται πάντα δίπλα μου στις δυσκολότερες αλλά και στις καλύτερες στιγμές μου.

1. Εισαγωγή

1.1 Βιολογική αντιμετώπιση

Η βιολογική αντιμετώπιση εντομολογικών εχθρών είναι μία εναλλακτική μέθοδος αντιμετώπισης επιβλαβών εντόμων η οποία έχει εισαχθεί στα αγροοικοσυστήματα εδώ και περίπου 120 έτη (VanLenteren 2012). Στην Βιολογική Αντιμετώπιση χρησιμοποιούνται ζωντανοί οργανισμοί προκειμένου να περιοριστούν οι εχθροί των καλλιεργειών (DeBach & Rosen 1991). Οι ζωντανοί οργανισμοί χαρακτηρίζονται ως ωφέλιμοι και αποτελούν φυσικούς εχθρούς των επιζήμιων εντόμων-εχθρών. Η εφαρμογή της μεθόδου βασίζεται στις βιολογικές αλληλεπιδράσεις που αναπτύσσονται μεταξύ των ωφέλιμων οργανισμών και των εχθρών των καλλιεργειών και κυρίως στις σχέσεις θήρευσης. Οι φυσικοί εχθροί αποτελούν, με μία γενικότερη έννοια, θηρευτές των επιζήμιων εχθρών και πλέον η λεία (θήραμα) είναι τα επιζήμια έντομα. Τα είδη των θηρευτών που χρησιμοποιούνται στη Βιολογική Αντιμετώπιση είναι τα αρπακτικά, τα παρασιτοειδή και οι παθογόνοι μικροοργανισμοί (παράσιτα).

Κατά την Κλασσική Βιολογική Αντιμετώπιση εφαρμόζουμε δύο βασικές ενέργειες, την εισαγωγή (introduction) και την εξαπόλυση (release) των φυσικών εχθρών σε ένα αγροοικοσύστημα (Λυκουρέσης 2000). Ανάλογα με τον πληθυσμό των εχθρών εφαρμόζεται και η Βιολογική Αντιμετώπιση με συχνές εξαπολύσεις (Augmentative Biological Control). Κατά τη μέθοδο αυτή γίνονται επαναλαμβανόμενες εξαπολύσεις στην καλλιεργητική περίοδο (Λυκουρέσης 2000, VanLenteren 2012). Οι εξαπολύσεις ανάλογα με την έκταση του προβλήματος, είναι περιοδικές (periodic releases, μεταξύ συγκεκριμένων χρονικών διαστημάτων), μη περιοδικές (inoculative releases, ανεξάρτητες από χρονικό όριο), συμπληρωματικές (supplementary releases) και τέλος, εξαπολύσεις υπερβολικά μεγάλου αριθμού (inundative releases). Οι δύο αυτές μέθοδοι αποτελούν θεραπευτικές μεθόδους (curative methods) καθώς εφαρμόζονται μετά την εμφάνιση του εχθρού στο αγροοικοσύστημα (DeBach 1974).

Σύγχρονες μελέτες προσανατολίζονται στο να βρουν μεθόδους για τη διατήρηση (conservation) και την αύξηση (enhancement) των ωφέλιμων οργανισμών που ήδη υπάρχουν σε ένα αγροοικοσύστημα, εισάγοντας μία νέα αντίληψη για τη βιολογική αντιμετώπιση (Conservation Biological Control). Η εγκατάσταση των ωφέλιμων οργανισμών στα αγροοικοσυστήματα σε συνδυασμό με την αύξηση και διατήρησή τους, συμβάλει στη διατήρηση της βιοποικιλότητας και στην αύξηση της αποτελεσματικότητας των φυσικών

εχθρών (DeBacker *et al.*, 2015, vanLenteren 1986, Ge *et al.*, 2018). Μία αρκετά αποτελεσματική μέθοδος η οποία προτείνεται είναι ο εμπλουτισμός του αγροοικοσυστήματος με ανθοφόρα φυτά και η διατήρηση της υπάρχουσας αυτοφυούς βλάστησης (Altieri *et al.* 1977, Perdakis *et al.* 2011, Arnó *et al.*, 2018). Ορισμένα είδη φυτών έχουν αποδειχτεί ότι αποτελούν «δεξαμενές» σημαντικών ωφέλιμων εντόμων και μπορούν να ενισχύσουν και να αυξήσουν τους πληθυσμούς του στο αγροοικοσύστημα (Frank 2010, Haung *et al.* 2011).

Θεωρητικά, όσο μεγαλύτερος είναι ο αριθμός των ωφέλιμων εντόμων σε ένα αγροοικοσύστημα, τόσο πιο αποτελεσματική θα είναι η βιολογική αντιμετώπιση. Ωστόσο, αυτή η προοπτική χρήζει περαιτέρω μελέτης, καθώς σύμφωνα με έρευνες, τα αποτελέσματα φαίνεται ότι δεν αντιστοιχούν με την παραπάνω υπόθεση (Fathirour *et al.*, 2006, Pakyari & Fathirour, 2009). Κάθε είδος αλλά και κάθε άτομο μεμονωμένα μέσα σε ένα αγροοικοσύστημα γίνεται μέρος μια πολύπλοκης κοινότητας όπου αλληλεπιδρά με άλλα είδη και **με άτομα του ίδιου είδους (conspecific interactions)**. Οι αλληλεπιδράσεις που δημιουργούνται μεταξύ των ειδών και των ατόμων δημιουργούν σύνθετους τροφικούς δεσμούς και όσο αυξάνονται οι πληθυσμοί τόσο της λείας, όσο και των θηρευτών, τόσο πιο σύνθετες γίνονται οι αλληλεπιδράσεις τους (Wasserman *et al.*, 2016).

Επομένως, για την βέλτιστη αξιοποίηση ενός φυσικού εχθρού, σε οποιοδήποτε σύστημα Βιολογικής Αντιμετώπισης και αν θέλουμε να τον εφαρμόσουμε, χρειάζεται αρχικά να αξιολογήσουμε την αντίδραση του θηρευτή απέναντι στις πληθυσμιακές διακυμάνσεις όλων των ατόμων που μετέχουν στο αγροοικοσύστημα και αλληλεπιδρούν με τον θηρευτή (Chase *et al.* 2002, Ge *et al.*, 2018).

1.2 Αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ειδών

Στα αγροοικοσυστήματα όπως και στο σύνολο των οικοσυστημάτων, μεταξύ των ειδών που διαβιούν, αναπτύσσονται ποικίλες σχέσεις. Οι σχέσεις αυτές ονομάζονται βιολογικές αλληλεπιδράσεις. Οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ειδών ομαδοποιούνται σε θετικές, αρνητικές και ουδέτερες ανάλογα με το αποτέλεσμα που υπάρχει μεταξύ τους μετά την αλληλεπίδραση. Όταν κανένα από τα δύο είδη δεν επηρεάζεται από τη δραστηριότητα του άλλου, οι σχέσεις μεταξύ τους χαρακτηρίζονται ως **ουδέτερες**. Οι κυριότερες όμως μορφές αλληλεπιδράσεων που επιδρούν στα αγροοικοσυστήματα είναι οι **θετικές** και οι **αρνητικές** (Chase *et al.* 2002).

Στις θετικές αλληλεπιδράσεις επωφελούνται και τα δύο είδη ή επωφελείται ο ένας οργανισμός ενώ ο άλλος παραμένει ανεπηρέαστος. Η **αμοιβαιότητα (mutualism)** είναι ένα είδος θετικής αλληλεπίδρασης κατά την οποία επωφελούνται και τα δύο είδη. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αμοιβαιότητας είναι οι σχέσεις που αναπτύσσονται μεταξύ των ανθοφόρων φυτών και των εντόμων που τρέφονται με γύρη, νέκταρ ή και άλλες θρεπτικές ουσίες που παράγει το φυτό (vanRijn, 2002). Νεότερα ερευνητικά αποτελέσματα δείχνουν ότι στην πορεία της εξέλιξης, αναπτύχθηκαν μηχανισμοί τέτοιοι ώστε να επωφελούνται και τα δύο είδη. Μέσω των εντόμων, τα φυτά μπορούν να πραγματοποιούν λειτουργίες όπως η επικονίαση και η προστασία από έντομα εχθρούς και ως ένα είδος επιβράβευσης προσφέρουν στα έντομα τροφή και καταφύγιο (Wäckers *et al.* 2005).

Από τις πιο συνηθισμένες αλληλεπιδράσεις στη φύση είναι ο **ανταγωνισμός** και η **θήρευση**. Αυτά τα δύο είδη ανήκουν στην ομάδα των αρνητικών αλληλεπιδράσεων και αυτό διότι κάποιο είδος ή και όλα τα είδη τα οποία εμπλέκονται στη σχέση ζημιώνονται με κάποιον τρόπο. Υπάρχει πληθώρα ερευνών όπου το κάθε φαινόμενο μελετάται ξεχωριστά. Τα τελευταία όμως έτη, η έρευνα στρέφεται στη μελέτη του συνδυασμού των δύο φαινομένων καθώς όπως αποδεικνύεται, σε ορισμένα είδη, υπάρχει άρρηκτη σχέση μεταξύ τους. Η συμπεριφορά και η θηρευτική εικόνα που παρουσιάζει ένας μεμονωμένος θηρευτής μπορεί να αλλάξουν όταν υπάρχει πληθυσμιακή διακύμανση της λείας αλλά και των ατόμων του ίδιου είδους. Η διερεύνηση της θηρευτικής ικανότητας ενός μεμονωμένου θηρευτή και τα ειδικά



Εικόνα 1. Αρπακτικό, νύμφη Reduviidae. Πηγή, Οδυσσέας Φίλιππας. Αθήνα.

χαρακτηριστικά της αποτελούν θεμελιώδη πληροφορία για την εφαρμογή του στη βιολογική αντιμετώπιση.

1.3 Θήρευση

Η **θήρευση** είναι μια μορφή αλληλεπίδρασης η οποία παρατηρείται όταν ένα είδος επιδρά αρνητικά σε ένα άλλο καταναλώνοντάς το μερικώς ή

ολοκληρωτικά, και το ίδιο επωφελείται από την αλληλεπίδραση αυτή (Σαϊτάνης και Καρανδρινός 2010). Το άτομο που καταναλώνει ονομάζεται **θηρευτής (ή αρπακτικό predator)**

και το άτομο που καταναλώνεται ονομάζεται **λεία (prey)**. Ο θηρευτής και η λεία ανήκουν σε διαφορετικά είδη ωστόσο πολλές φορές μπορεί να παρατηρηθεί το φαινόμενο του κανιβαλισμού, δηλαδή θήρευση μεταξύ ατόμων του ίδιου είδους (Σαϊτάνης και Καρανδεινός 2010, Arvaniti *et al.*, 2019). Η θήρευση αποτελεί θεμελιώδη συμπεριφορά των ειδών και συμβάλλει στη διατήρηση της ισορροπίας και της ροής ενέργειας μέσα στα οικοσυστήματα (Polis&strong 1996). Επίσης, η θήρευση έχει διαδραματίσει πολύ βασικό ρόλο στη φυσική επιλογή και κατά συνέπεια στην εξέλιξη της μορφής και της συμπεριφοράς των ειδών (Darwin 1871, Dawkins&Krebs 1979). Αν και σε επίπεδο ατόμου, φαίνεται πως το ένα είδος ζημιώνεται, σε πληθυσμιακό επίπεδο υπάρχει όφελος για τους πληθυσμούς και των δύο ειδών. Θα μπορούσαμε ακόμη να πούμε ότι είναι μια αμφίδρομη σχέση καθώς οι θηρευτές περιορίζουν την αφθονία και την κατανομή των θηραμάτων, όμως η πυκνότητα των θηραμάτων συμβάλει δραστικά τόσο στη συμπεριφορά των θηρευτών όσο και στην πληθυσμιακή τους διακύμανση (**αποκρίσεις θηρευτών**) (Solomon 1949, Holling 1966, Novak&Achtziger 1995). Τέλος, οι σχέσεις θηράματος-θηρευτή επηρεάζουν τόσο τις σχέσεις όσο και την αφθονία των υπόλοιπων ειδών σε ένα οικοσύστημα, παρόλο που αυτά δεν μετέχουν άμεσα στο υπό εξέταση σύστημα θηράματος-θηρευτή.

1.3.1 Είδη θηρευτών

Από οικολογικής άποψης η κατηγοριοποίηση των θηρευτών γίνεται με δύο τρόπους. Ο πρώτος περιλαμβάνει την **Ταξινομική Κατηγοριοποίηση (Taxonomic Classification)** όπου η διάκριση γίνεται με βάση το είδος της τροφής:

- **Σαρκοφάγοι θηρευτές**, καταναλώνουν λεία ζωικής προέλευσης
- **Φυτοφάγοι θηρευτές**, καταναλώνουν λεία φυτικής προέλευσης
- **Παμφάγοι θηρευτές**, καταναλώνουν λεία από διάφορα τροφικά επίπεδα.

Ο δεύτερος τρόπος κατηγοριοποίησης κατά Thompson (1982), περιλαμβάνει τη **Λειτουργική Κατηγοριοποίηση (Functional Classification)** και αναφέρεται στη σχέση που αναπτύσσεται μεταξύ του θηρευτή και της λείας ή του ξενιστή. Επίσης, για άλλους ερευνητές, θηρευτής θεωρείται κάθε ζωντανός οργανισμός ο οποίος επιδρά άμεσα στον, κατά άτομο, ρυθμό αύξησης του θηράματος ή της λείας, καταναλώνοντας μέρος ή ολόκληρο το θήραμα (Chase *et al.*, 2002). Έτσι, κατά τους παραπάνω τρόπους κατηγοριοποίησης, στους θηρευτές περιλαμβάνονται **τα Παρασιτοειδή, οι Φυτοφάγοι θηρευτές, τα Παράσιτα και τα Αρπακτικά.**

✓ **Παρασιτοειδή:**

Η κατηγορία αυτή περιλαμβάνει αποκλειστικά έντομα. Τα κυριότερα είδη ανήκουν στις τάξεις των Diptera και Hymenoptera (Λυκουρέσης 2000). Ο τρόπος που δρουν τα παρασιτοειδή είναι πολύ συγκεκριμένος και χαρακτηρίζεται από υψηλή εξειδίκευση σε ότι αφορά τη λεία (ή ξενιστή τους). Τα θηλυκά εναποθέτουν τα ωά τους **εντός (ενδοπαρασιτισμός) (Εικόνα 2) ή πλησίον του ξενιστή (εκτοπαρασιτισμός) (Εικόνα 3)** (Porter *et al.*, 1997). Και στις δύο περιπτώσεις, όταν το ωό εκκολαφθεί, τότε η προνύμφη τρέφεται αποκλειστικά από τον ξενιστή προκαλώντας σταδιακά τον θάνατό του. Για να αναπτυχθεί η προνύμφη και να ενηλικιωθεί χρειάζεται μόνο έναν ξενιστή. Όταν ενηλικιωθούν απομακρύνονται από τον ξενιστή δημιουργώντας χαρακτηριστικές οπές εξόδου (κατά τον ενδοπαρασιτισμό). Το θηλυκό μπορεί να εναποθέσει περισσότερα του ενός ωά. Τα παρασιτοειδή έχουν υψηλή γονιμότητα και συγκρίσιμο χρόνο ανάπτυξης με αυτόν του ξενιστή. Τα παραπάνω χαρακτηριστικά τους καθιστούν τα παρασιτοειδή πολύ ικανούς θηρευτές ώστε να μειώνουν αποτελεσματικά τους πληθυσμούς των εχθρών. Τα ενήλικα παρασιτοειδή έχουν διαφορετικές διατροφικές συνήθειες από τα ανήλικα καθώς τρέφονται με γύρη και φυτικούς χυμούς (vanRijn and Wackers 2016, Vatalla *et al.* 2006). Έτσι, κατατάσσονται στην κατηγορία των **“lifehistory omnivores”** (Wäckers 2005).



Εικόνα 2. Ενήλικο θηλυκό εκτοπαρασιτοειδές προνυμφών, *Necremnus spp.* Eulophidae.

Πηγή: Γιακουμάκη 2015, Αλμερία, Ισπανία



Εικόνα 3. Μουμιοποιημένες αφίδες με οπή εξόδου από το ενδοπαρασιτοειδές.

Πηγή: Γιακουμάκη 2019, Αθήνα

✓ Φυτοφάγοι θηρευτές

Καταναλώνουν λεία φυτικής προέλευσης. Σε αυτήν την κατηγορία εντάσσονται οι εχθροί των καλλιεργειών. Οι φυτοφάγοι εχθροί διαθέτουν είτε μυζητικού τύπου στοματικά μόρια μυζώντας χυμούς από τα φυτά, είτε μασητικού τύπου καταναλώνοντας μέρη του φυτού (Εικόνα 4 & 5).



Εικόνα 4. Φυτοφάγος θηρευτής, προνύμφη *Papilion sp.* Linnaeus 1758, (Lepidoptera, Papilionidae).

Πηγή: Γιακουμάκη 2018, Χαλκίδα



Εικόνα 5. Φυτοφάγος θηρευτής, *Aphis gossypi* Glover 1877 (Hemiptera, Aphididae).

Πηγή: Γιακουμάκη 2019, Εργαστήριο Γεωργικής Ζωολογίας και Εντομολογίας Γ.Π.Α.

✓ Αρπακτικά

Συμπεριλαμβάνονται θηρευτές πολλών τάξεων και οικογενειών. Τα αρπακτικά μπορούν να καταναλώσουν την λεία με μασητικού τύπου στοματικά μόρια, όπως τα είδη της οικογένειας Coccinellidae (Samways & Wilson, 1988) και Mantidae (Εικόνα 6 & 7), είτε μυζώντας την λεία με μυζητικού τύπου στοματικά μόρια, προκαλώντας έτσι τον θάνατό της. Χαρακτηριστικά είδη τα οποία διαθέτουν μυζητικού τύπου στοματικά μόρια αποτελούν τα είδη των οικογενειών Reduviidae (Das, *et al.*, 2009, Kumar *et al.*, 2009) (Εικόνα 1) Miridae (Εικόνα 12 & 13) και άλλα. Επίσης, έχουν μέγεθος μεγαλύτερο από αυτό της λείας τους και χρειάζεται να καταναλώσουν περισσότερα του ενός, άτομα της λείας, για να ολοκληρώσουν την ανάπτυξή τους.

Επίσης, τα αρπακτικά μπορεί να διαχωρίζονται σε εξειδικευμένους και σε γενικευμένους θηρευτές. Οι γενικευμένοι θηρευτές έχουν ευρύτερη διατροφική συμπεριφορά, γι αυτόν τον λόγο οι γενικευμένοι θηρευτές εμπλέκονται συχνά σε καταστάσεις ενδοσυντεχνιακής θήρευσης IGP (Intraguid Predation), τρεφόμενοι παράλληλα όχι μόνον από

τους άλλους θηρευτές, αλλά και από τα παρασιτοειδή (Polis *et al.* 1989, Rosenheim *et al.* 1993). Ακόμη, οι γενικευμένοι θηρευτές δεν έχουν άμεση σχέση με το θήραμά τους όπως συμβαίνει με τους εξειδικευμένους θηρευτές, και παρά την απόκρισή τους στις πληθυσμιακές αυξήσεις των θηραμάτων τους, η πιθανή καθυστέρησή τους μπορεί να μην αποφέρει τον περιορισμό των εχθρών (Debach&Rosen 1991).

Τα σημαντικότερα είδη συμπεριλαμβάνονται στις τάξει των Coleoptera, Hemiptera, Diptera, με κυριότερες οικογένειες τις Carabidae και Staphylinidae, Cecidomyiidae, Syrphidae, Anthocoridae, Miridae, Reduviidae, Pentatomidae, Nabidae, Lygaeidae και άλλα.



Εικόνα 6. Αρπακτικό της οικογένειας Mantidae.
Πηγή: Γιακουμάκη, 2018, Αθήνα.



Εικόνα 7. Πολυφάγος θηρευτής, *Coccinella septempunctata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae) Πηγή: Κατσουλάκου Μύρινα, Άρτα.

1.3.2 Αποκρίσεις θηρευτών

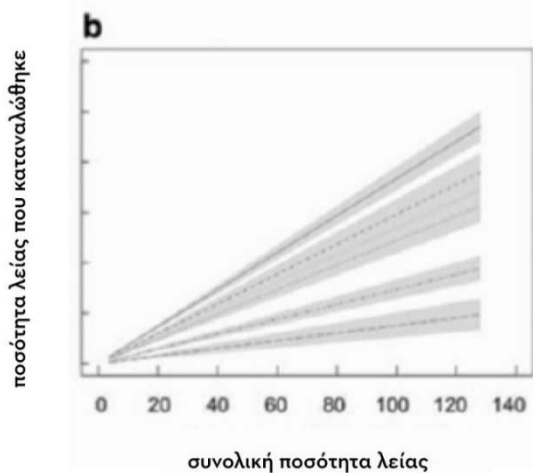
Οι θηρευτές μπορεί να παρουσιάσουν διαφορετική συμπεριφορά όταν η πυκνότητα της λείας αυξάνεται. Για παράδειγμα, τα θηλυκά ορισμένων ειδών, ενδέχεται να παρουσιάσουν διαφοροποίηση στην επιλογή της θέσης και στον αριθμό των ωών που θα εναποθέσουν ανάλογα με την αφθονία της λείας καθώς σε μικρότερες πυκνότητες λείας έχει παρατηρηθεί μεγαλύτερος αριθμός εναποθετημένων ωών (Sugawara *et al.*, 2018, Fathipour *et al.*, 2020). Επίσης, η πυκνότητα της λείας επηρεάζει σε μεγάλο βαθμό τη διασπορά του φυσικού εχθρού πάνω στο προσβεβλημένο φυτό (Henne & Johnson, 2010). Ακόμη, για ορισμένα είδη, μεγαλύτερη αφθονία σε λεία συνεπάγεται και πιο επιλεκτική συμπεριφορά για το είδος και την ηλικία της λείας που θα καταναλώσει ο θηρευτής (Fantinou *et al.*, 2009).

Παράλληλα, οι πραγματικοί θηρευτές και τα παρασιτοειδή έχει παρατηρηθεί ότι ανταποκρίνονται με ποικίλους τρόπους στην κατανάλωση της λείας όσο η αφθονία της λείας αυξάνεται. Ο Solomon (1949), μελέτησε τις σχέσεις μεταξύ των θηρευτών και των θηραμάτων και διέκρινε δύο βασικές αντιδράσεις του θηρευτή κατά την αλληλεπίδρασή του με την πυκνότητα της λείας. Η πρώτη εκφράζει τη σχέση μεταξύ του ρυθμού κατανάλωσης και της αφθονίας της λείας και η δεύτερη, έχει περισσότερο πληθυσμιακή προσέγγιση και αφορά στην επίδραση που έχει η πυκνότητα της λείας στην αύξηση του πληθυσμού ή τη διασπορά και μετακίνηση των θηρευτών. Η πρώτη αντίδραση ονομάζεται **λειτουργική απόκριση (functional response)** και η δεύτερη **αριθμητική απόκριση (numerical απόκριση)**. Τα δύο αυτά είδη απόκρισης μαζί μπορούν δώσουν πληροφορίες για την ικανότητα του θηρευτή να ελέγχει τον πληθυσμό ενός επιβλαβούς εχθρού (Holling 1966).

1.3.3 Λειτουργική απόκριση

Η λειτουργική απόκριση εκφράζεται ως η σχέση του ρυθμού κατανάλωσης της λείας από τον θηρευτή με την πυκνότητα της λείας. Ο θηρευτής συλλαμβάνει και καταναλώνει περισσότερα θηράματα όσο αυξάνεται ο πληθυσμός της λείας. Υπάρχει όμως, σύμφωνα με τον Holling, ένα όριο στην κατανάλωση της λείας, στο οποίο όριο έχει επέλθει ο κορεσμός του θηρευτή οπότε η κατανάλωση από τον θηρευτή δεν επηρεάζεται, ανεξάρτητα από την αύξηση του πληθυσμού της λείας. Ο Holling προσδιόρισε δύο βασικές παραμέτρους στην προσπάθεια του να ερμηνεύσει τη διατροφική συμπεριφορά των αρπακτικών κατά τη λειτουργική απόκριση, **τον ρυθμό επιθέσεων (attacking rate, a , « the per capita prey consumption at low prey densities»)** και τον **χρόνο χειρισμού** της λείας (**handling time**). Ως ρυθμός επιθέσεων (ή αλλιώς επιτυχία του ρυθμού επιθέσεων) ορίζεται η θηρευτική ικανότητα του αρπακτικού ή αλλιώς η ικανότητα ανίχνευσης της λείας στις μικρές πυκνότητες. Ο χρόνος χειρισμού περιλαμβάνει τον χρόνο που χρειάζεται ο θηρευτής για να κάνει μία σειρά διαδικασιών, την αναζήτηση, σύλληψη, κατανάλωση και πέψη της λείας.

Ο αριθμός των ατόμων της λείας που καταναλώθηκαν συνδέεται με τον συνολικό αριθμό ατόμων λείας που ήταν διαθέσιμα μέσω ενός μηχανιστικού πρότυπου για την κατηγοριοποίηση της λειτουργικής απόκρισης που αποτυπώνεται σε 3 καμπύλες, ο τύπος των οποίων εξαρτάται από τη διατροφική συμπεριφορά του θηρευτή.

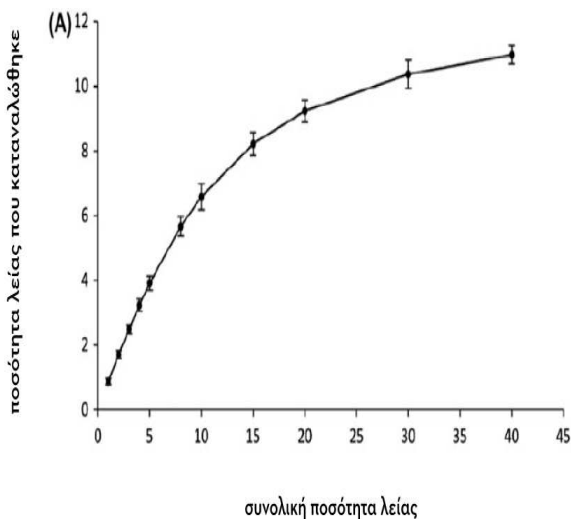


Εικόνα 8. Καμπύλη τύπου I. Feng *et al.*, 2018

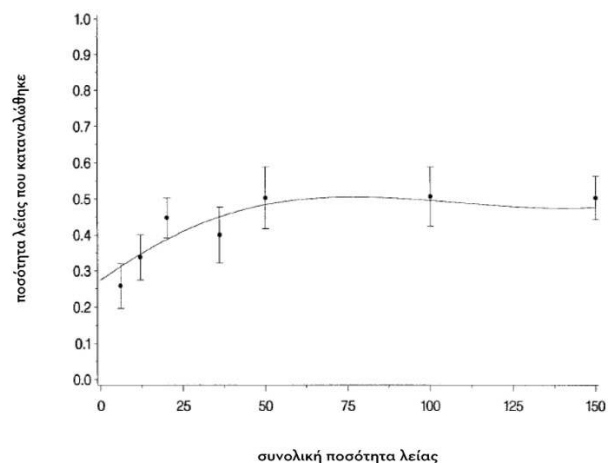
αμελητέος διότι ο θηρευτής καταναλώνει όλο τον διαθέσιμο χρόνο του στην αναζήτηση της λείας. Στη φύση απαντάται πιο σπάνια και περιγράφει την παθητική σύλληψη της λείας. Χαρακτηριστικό παράδειγμα εδώ αποτελούν οι αράχνες οι οποίες συλλαμβάνουν την τροφή μέσω των ιστών που δημιουργούν. Έχει παρατηρηθεί και σε είδη αρπακτικών εντόμων, ωστόσο αυτός ο τύπος απόκρισης απαντάται σπανιότερα σε σύγκριση με τους άλλους δύο τύπους λειτουργικής απόκρισης (Koch *et al.* 2003, Feng *et al.*, 2018). Για να καταγραφεί ο συγκεκριμένος τύπος απόκρισης, πρέπει να λάβουν χώρα συγκεκριμένες προϋποθέσεις. Για παράδειγμα, η λεία να είναι συναθροισμένη ή πολύ μικρού μεγέθους. Επίσης σημαντικό ρόλο διαδραματίζει και το επίπεδο κορεσμού του θηρευτή. Σχετική μελέτη για το αρπακτικό έντομο *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae) τρεφόμενο με λεία *Aphis citricola* (vanderGoot) (Hemiptera, Aphididae) σε διαφορετικές συνθήκες (συνάθροιση, διασπορά και πυκνότητα της λείας) έδειξε ότι όταν η λεία ήταν σε αφθονία και σε συνάθροιση, τις πρώτες δύο ώρες παρατήρησης, υπήρξε γραμμική αύξηση στην κατανάλωση της λείας από το αρπακτικό (Feng *et al.*, 2018).

Ο δεύτερος τύπος (**τύπος II**) είναι αρνητικά εξαρτημένος από την πυκνότητα της λείας. Ο τύπος αυτός περιγράφει το φαινόμενο κατά το οποίο τα αρπακτικά καταναλώνουν τη λεία με ένα σταθερά μειούμενο ποσοστό μέχρι η κατανάλωση να φτάσει σε μία μέγιστη τιμή. Η καμπύλη είναι καμπυλόγραμμη και καταλήγει ασυμπτωματικά σε ένα μέγιστο. Με άλλα λόγια όσο αυξάνεται η λεία, το ποσοστό κατανάλωσης της λείας μειώνεται. Σε αυτόν το τύπο θήρευσης, η κατανάλωση αρχικά αυξάνεται σχεδόν γραμμικά, κι έπειτα, παρατηρείται στο διάγραμμα ένα «πλατώ», ένα σημείο δηλαδή στο οποίο η καμπύλη τείνει να γίνει επίπεδη (Εικόνες 9). Το σημείο αυτό, όπου η καμπύλη καταλήγει ασυμπτωματικά, εκφράζεται ως η

κατάσταση κορεσμού του θηρευτή, από το σημείο αυτό και μετά, η αύξηση της πυκνότητας του θηράματος δεν επιφέρει αύξηση στην κατανάλωση. Σε αυτή την περίπτωση το αρπακτικό καταναλώνει χρόνο σε δύο είδη δραστηριοτήτων, πρώτον στην αναζήτηση της λείας και δεύτερον στον χειρισμό της λείας, όπως περιγράφηκε, ανάλογα με το είδος του θηρευτή (Holling, 1959). Η αναζήτηση της λείας αντιπροσωπεύει την παράμετρο του ρυθμού επίθεσης ή, όπως αναφέρθηκε, την επιτυχία αναζήτησης λείας όταν η λεία είναι σε μικρές πυκνότητες. Σε αυτό το σημείο, στις μικρές πυκνότητες λείας, δεν έχει ακόμα επέλθει ο κορεσμός του αρπακτικού. Αναφορικά με την καμπύλη, ο ρυθμός επίθεσης αποτυπώνεται στην αρχή της καμπύλης. Σε ό,τι αφορά τους φυσικούς εχθρούς, στις μέχρι τώρα μελέτες, ο επικρατέστερος τύπος λειτουργικής απόκρισης είναι ο τύπος II.



Εικόνα 9. Τύπος II λειτουργικής απόκρισης. (Enkegaard *et al.*, 2001).



Εικόνα 10 :Τύπος III λειτουργικής απόκρισης. (Sharifian *et al.*, 2016).

Ο τρίτος τύπος θήρευσης (τύπος III) είναι θετικά εξαρτημένος από την πυκνότητα της λείας. Κατά τη σχηματική απεικόνιση αυτού του τύπου, καταγράφεται μία σιγμοειδής καμπύλη (Εικόνα 10). Η σιγμοειδής καμπύλη οφείλεται στο γεγονός ότι αρχικά, στις μικρές ποσότητες λείας δεν υπάρχει μεγάλη κατανάλωση, καθώς η κατανάλωση αυξάνεται στην πορεία. Οι τύποι II και III μοιάζουν μεταξύ τους, καθώς και στις δύο περιπτώσεις η κατανάλωση φτάνει αργότερα σε ένα σταθερό ποσοστό και η καμπύλη οριζοντιώνεται, η οποία, όπως αναφέρθηκε, αντιπροσωπεύει στην κατάσταση κορεσμού και στις δύο περιπτώσεις. Η διαφορά των δύο τύπων έγκειται στην αρχή της κατανάλωσης, όπου στον τύπο III, η επιτυχία στην ανεύρεση της

λείας επιβραδύνεται. Σύμφωνα με τις μελέτες που έχουν πραγματοποιηθεί έως τώρα, υπάρχουν κάποιες πιθανές αιτίες που οδηγούν τα αρπακτικά σε αυτού του είδους την απόκριση. Αρχικά, ενδέχεται να καθυστερεί η αναζήτηση της λείας από τους θηρευτές εξαιτίας της μορφολογικής πολυπλοκότητας του ενδιαιτήματος, καθώς και εξαιτίας της πιθανής ανεύρεσης καταφυγίου από την λεία (Hawkins *et al.*, 1993, Feng *et al.*, 2018). Επίσης, η εναλλακτική πηγή τροφής μπορεί να αναβάλει την διαδικασία της θήρευσης για ένα μικρό χρονικό διάστημα (Fathirour *et al.*, 2020). Επιπρόσθετα, το αρπακτικό ίσως χρειάζεται ένα χρονικό διάστημα προσαρμογής στο ενδιαίτημα (Mondal *et al.*, 2017).

Ο χρόνος χειρισμού περιορίζει την κατανάλωση λείας από τον θηρευτή στη μονάδα του χρόνου. Ο χρόνος χειρισμού της λείας είναι το κυρίαρχο στοιχείο που επηρεάζει τις καμπύλες τύπου II και III οι οποίες καταλήγουν να φθάσουν σε ένα μέγιστο. Αναφορικά με τα παρασιτοειδή, ως ανώτατο όριο θεωρείται ο αριθμός των ωών τον οποίο μπορεί ένα θηλυκό να εναποθέσει (Getz and Mills 1996, Mills and Lapan 2004). Σε ό,τι αφορά τα αρπακτικά, το ανώτατο όριο καθορίζεται από το επίπεδο κορεσμού του θηρευτή (Mills 1982, Jeschke *et al.*, 2002, Paraniokalaou *et al.*, 2014). Η θεωρία του Holling με τον πάροδο των χρόνων, ενώ έχει υιοθετηθεί από την πλειοψηφία των ερευνητών, έχει πολλές φορές αμφισβητηθεί ως προς κάποιες παραμέτρους. Πιο συγκεκριμένα, αναφορικά με τον χρόνο χειρισμού, υπάρχει η θεωρία ότι ο κορεσμός του θηρευτή και η αφομοίωση της τροφής είναι οι κύριοι παράγοντες που μειώνουν την θήρευση στις μεγάλες πυκνότητες. Όμως, ο χειρισμός της λείας και η αφομοίωση είναι δύο ξεχωριστές βιολογικές διαδικασίες των αρπακτικών οι οποίες πρέπει να μελετώνται ξεχωριστά (Paraniokalaou *et al.*, 2014, Feng *et al.*, 2018). Οι Jeschke *et al.*, 2002 με βάσει εμπειρικές παρατηρήσεις, προχώρησαν σε έναν διαχωρισμό των εντόμων σε δύο κατηγορίες, σε αυτά που η κατανάλωση λείας δεν αυξάνεται άλλο εξαιτίας της διαδικασίας αφομοίωσης της λείας (**digestion limited**) και σε αυτά όπου η κατανάλωση σταματάει για λόγους που αφορούν τον χειρισμό της λείας (**handling limited**). Η κατηγορία στην οποία ανήκει ένας θηρευτής μπορεί να εξακριβωθεί εφαρμόζοντας επεμβάσεις για το έλεγχο της λειτουργικής απόκρισης με βραχυπρόθεσμη και μακροπρόθεσμη παρατήρηση (Paraniokalaou *et al.* 2014, Feng *et al.*, 2018).

Στη βιολογική αντιμετώπιση τα αρπακτικά διαδραματίζουν κυρίαρχο ρόλο στον έλεγχο των επιβλαβών εντόμων. Η λειτουργική απόκρισης έχει πολύ μεγάλη σημασία για την αξιολόγηση ενός φυσικού εχθρού, καθώς, η διαφορά της λειτουργικής απόκρισης από την

απλή καταγραφή καταναλωθείσας λείας είναι ότι μας δίνει πληροφορίες για τον τρόπο που αντιδρά ο θηρευτής στις χαμηλές και στις υψηλές πυκνότητες λείας. Έτσι, η μελέτη του χρόνου χειρισμού και του ρυθμού επίθεσης επί της εκάστοτε λείας καθορίζουν, εκτός από την αρπακτική ικανότητα του θηρευτή, και τον τρόπο που θα πρέπει να εφαρμοστεί σε ένα πρόγραμμα Βιολογικού Ελέγχου (Hassanpour *et al.*, 2009). Παραδείγματος χάρη, εφόσον ένα αρπακτικό έχει μικρό ρυθμό επίθεσης σε μικρές πυκνότητες λείας, τότε θα πρέπει να βρίσκεται στο αγροοικοσύστημα πριν την εμφάνιση του εντόμου-στόχου ώστε να είναι αποτελεσματικό στις μικρές πυκνότητές του μόλις εμφανιστεί στην καλλιέργεια (preventive methods) (Ingegno *et al.*, 2017, Ge *et al.*, 2018). Παράλληλα, ένας θηρευτής ο οποίος βάσει των συνθηκών και της λείας έχει βρεθεί ότι ακολουθεί λειτουργική απόκριση τύπου II, μπορεί να εφαρμοστεί σε πρόγραμμα εντατικών εξαπολύσεων για την άμεση μείωση του πληθυσμού του εχθρού (VanLenteren 2012, Yang *et al.* 2015).

1.3.4 Παράγοντες που επηρεάζουν την λειτουργική απόκριση και τις παραμέτρους της.

Από τα αποτελέσματα των ερευνών που έχουν πραγματοποιηθεί έως τώρα, φαίνεται ότι υπάρχουν πολλοί παράγοντες οι οποίοι επηρεάζουν τον τύπο της καμπύλης λειτουργικής απόκρισης, τον χρόνο χειρισμού και τον ρυθμό επίθεσης σε μικρές πυκνότητες λείας. Σημαντικά αρπακτικά είδη έχουν μελετηθεί ιδιαίτερα και μας δίνουν πολύ βασικές πληροφορίες για την σχέση που αναπτύσσεται μεταξύ του θηρευτή και της λείας σε συνδυασμό με τον περιβάλλον τους.

Ανάμεσα στους παράγοντες που επηρεάζουν τη λειτουργική απόκριση εντάσσονται αβιοτικοί παράγοντες όπως είναι το φως (Koski & Johnson. 2002.), η σχετική υγρασία (Kalyebi *et al.*, 2005) και η θερμοκρασία. Ειδικότερα η θερμοκρασία, διαδραματίζει πολύ βασικό ρόλο στη λειτουργική απόκριση των θηρευτών καθώς επηρεάζει όλες τις βιολογικές λειτουργίες τους (Afshar & Latifi 2017, Sugawara *et al.*, 2018). Οι τελευταίοι, είδαν ότι με την αύξηση της θερμοκρασίας μπορεί να αλλάξει ο τύπος της λειτουργικής απόκρισης. Τα ενήλικα θηλυκά του ακάρεως *Amblyseius swirskii* (Athias-Henriot) (Acari: Phytoseiidae) όταν τράφηκαν με διαφορετικές πυκνότητες ωών του *Tetranychus urticae* Koch (Tetranychidae) είχαν λειτουργική απόκριση τύπου II στους 25° C, αλλά τύπου III στους 30° C και 35° C. Στην ίδια μελέτη, με την αύξηση της θερμοκρασίας μειώθηκε ο χρόνος χειρισμού και αυξήθηκε ο ρυθμός επίθεσης.

Σε αντίστοιχη μελέτη, οι Mohaghegh *et al.*, (2001) έδειξαν ότι η θερμοκρασία είχε επίσης επίδραση στον τύπο της λειτουργικής απόκρισης για το αρπακτικό *Podisus nigrispinus* Dallas (Heteroptera: Pentatomidae) με λεία προνύμφες του λεπιδόπτερου *Spodoptera exigua* (Huëbner) (Lepidoptera: Noctuidae). Το αρπακτικό είχε λειτουργική απόκριση τύπου II στους 18° C και 23°C, ενώ στους 27°C είχε τύπο III. Στην ίδια μελέτη, το δεύτερο αρπακτικό που μελετήθηκε, το *Podisus maculiventris* Say, στις ίδιες πυκνότητες με την ίδια λεία, είχε λειτουργική απόκριση τύπου II στους 18° C, και τύπου III στους 23 ° C και στους 27 ° C. Τέλος, μία πρόσφατη μελέτη των Ziaei Madbouni *et al.*, (2017), έδειξε ότι ενήλικα θηλυκά του αρπακτικού *Nesidiocoris tenuis* Reuter (Hemiptera: Miridae), τρεφόμενα επί νυμφών του αλευρώδη *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) σε 6 διαφορετικές πυκνότητες λείας είχαν τύπο II λειτουργικής απόκρισης στους 15, 25°C, και τύπο III στους 35°C. Επίσης, ο χρόνος χειρισμού μειωνόταν όσο αυξανόταν η θερμοκρασία.

Με τα παραπάνω παραδείγματα βλέπουμε ότι, σε ορισμένα ωφέλιμα είδη, η αύξηση της θερμοκρασίας μπορεί να διαφοροποιήσει τον τύπο της καμπύλης και να μετατραπεί από τύπου II σε τύπο III. Πρακτικά, αυτό σημαίνει ότι για κάποια είδη ο ρυθμός επίθεσης στην λεία (attack rate) όταν είναι σε μικρές πυκνότητες, βρίσκεται σε συνάρτηση με την αύξηση της θερμοκρασίας. Όταν η θερμοκρασία αυξάνεται, κάποια είδη αρπακτικών παρουσιάζουν μικρό χρόνο επίθεσης στις μικρές πυκνότητες λείας, ο οποίος αυξάνεται στην πορεία. Σε άλλα είδη ενδέχεται να παρουσιαστεί αύξηση του ρυθμού επίθεσης, και μείωση του αργότερα, όσο η θερμοκρασία αυξάνεται (Zamani *et al.*, 2006, Sugawara *et al.*, 2018). Μπορεί, βέβαια, να αυξηθεί ο ρυθμός επίθεσης με την αύξηση της θερμοκρασίας, χωρίς όμως να επηρεαστεί ο τύπος της λειτουργικής απόκρισης (Jalali *et al.*, 2010).

Σε άλλη περίπτωση, ενδέχεται να μην επηρεαστεί ο τύπος της λειτουργικής απόκρισης από την διακύμανση της θερμοκρασίας, αλλά ο χρόνος χειρισμού (Sugawara *et al.*, 2018). Ο τύπος της καμπύλης για το αρπακτικό *Celithemis fasciata* (Kirby) (Odonata: Libellulidae), δεν επηρεάστηκε από την αύξηση της θερμοκρασίας όταν τράφηκε με προνύμφες του *Chironomustentans* (Fabricius) (Diptera: Chironomidae) σε αυξανόμενες πυκνότητες. Όμως, με την αύξηση της θερμοκρασίας μειώθηκε ο χρόνος χειρισμού της λείας (Gresens *et al.*, 1982). Παρόμοια αποτελέσματα έχει καταδείξει και η μελέτη των Jalali *et al.* (2010) για το αρπακτικό *Adalia bipunctata* (L) (Coleoptera: Coccinellidae) όπου ο χρόνος χειρισμού του *Myzus persicae* (Sulzer) μειώθηκε με την αύξηση της θερμοκρασίας χωρίς να επηρεαστεί ο τύπος της

λειτουργικής απόκρισης. Από την άλλη πλευρά, σε άλλα είδη, ενδέχεται να υπάρξει μεγάλη αύξηση στο χρόνο χειρισμού της λείας με την αύξηση της θερμοκρασίας (Mahdian *et al.*, 2006).

Η θερμοκρασία επηρεάζει τον χρόνο χειρισμού και τον ρυθμό επίθεσης, ανάλογα και με το είδος του θηρευτή (Mahdian *et al.*, 2006, Zamani *et al.*, 2006, Sugawara *et al.*, 2018). Η μελέτη της σχέσης της αύξησης της θερμοκρασίας με τον χρόνο χειρισμού και το ρυθμό επίθεσης, αποτελεί πολύ βασική πληροφορία καθώς θα μπορούσε να κατατάξει τους θηρευτές σε κατηγορίες ανάλογα με τον βαθμό επίδρασης (temperature dependent) (Madbouni *et al.*, 2017). Η επίδραση έχει να κάνει κυρίως με την γενικότερη επιρροή της θερμοκρασίας στις βιολογικές λειτουργίες του κάθε είδους εντόμου (Jiadong *et al.*, 2019). Συγκεκριμένα, το κάθε έντομο έχει ανώτερο και κατώτερο θερμικό κατώφλι, τα όρια των οποίων όταν ξεπεραστούν, οι βιολογικές λειτουργίες είτε επιβραδύνονται είτε αναστέλλονται. Οι ιδανικές συνθήκες θερμοκρασίας, για την θηρευτική ικανότητα θηρευτή, αποτελούν πολύ χρήσιμη πληροφορία για την σωστή περίοδο εγκατάστασης ή εξαπόλυσης του ωφέλιμου εντόμου στο αγροοικοσύστημα (χαμηλές-υψηλές θερμοκρασίες), καθώς και εάν ένας μη ιθαγενής, νεοεισαχθείς φυσικός εχθρός μπορεί να διατηρήσει την αρπακτική του ικανότητα στις νέες συνθήκες περιβάλλοντος και θερμοκρασίας (Mahdian *et al.*, 2006).

Ανάμεσα στους βιοτικούς παράγοντες εντάσσονται τα μορφολογικά χαρακτηριστικά του φυτού ξενιστή (DeClercq *et al.*, 2000, Madadi *et al.*, 2007, Salehi *et al.*, 2016), η ηλικία ή το στάδιο του θηρευτή σε συνάρτηση με την ηλικία ή το στάδιο της λείας, το μέγεθος και η θρεπτική της αξίας, καθώς και η παρουσία πολλών θηρευτών.

Οι θηρευτές μπορεί να παρουσιάσουν διαφορετικό τύπο λειτουργικής απόκρισης ανάλογα με το στάδιο ή την ηλικία τους. Ιδιαίτερο ενδιαφέρον παρουσιάζει το αρπακτικό *H. axyridis* καθώς έχει αναφερθεί να παρουσιάζει και τους 3 τύπους λειτουργικής, (τύπος I, Feng *et al.*, 2018, τύπος II, Koch *et al.* 2003, Feng *et al.*, 2018), και τύπος III (Hu *et al.* 1989). ανάλογα με το είδος της λείας, το ηλικιακό στάδιο του θηρευτή και τις πειραματικές συνθήκες. Τα ενήλικα του αρπακτικού της οικογένειας παρουσιάζουν τύπο I όταν τρέφονται με προνύμφες του *Danaus plexippus* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae) ενώ στις ίδιες πυκνότητες οι προνύμφες 3^{ης} ηλικίας του αρπακτικού ακολουθούν τον τύπο II (Koch *et al.*, 2003).

Παράλληλα, σε άλλα είδη της οικογένειας Coccinellidae, οι Seyfollahi *et al.*, (2019) μελέτησαν τον τύπο της λειτουργικής απόκρισης σε 3 διαφορετικές περιπτώσεις, σε προνύμφες 4^{ης} ηλικίας, σε ενήλικα θηλυκά και αρσενικά άτομα για το αρπακτικό *Hyperaspis*

polita (Weise) (Coleoptera: Coccinellidae), τρεφόμενο επί όλων των νυμφικών σταδίων του επιβλαβούς *Phenacoccus solenopsis* (Tinsley) (Hemiptera: Pseudococcidae) και είδαν ότι οι προνύμφες είχαν διαφορετικό τύπο λειτουργικής απόκρισης (τύπος III) από τα ενήλικα θηλυκά και αρσενικά (τύπος II) όταν τράφηκαν με νύμφες 5^{ης} ηλικίας της λείας. Αντίθετα, οι Nakhaei Madih *et al.*, (2016), μελέτησαν τα αντίστοιχα ηλικιακά στάδια του αρπακτικού με την ίδια λεία, αλλά στη δική τους μελέτη η λεία αποτελούνταν από διάφορες πυκνότητες μόνο του ενήλικου θηλυκού *P. solenopsis*. Οι ερευνητές είδαν ότι όλα τα ηλικιακά στάδια είχαν τον ίδιο τύπο λειτουργικής απόκρισης (τύπος II). Στις παραπάνω περιπτώσεις όπως και σε πολλά ακόμα είδη των οικογενειών Chrysoridae, Anthocoridae κ.α., φαίνεται ότι αναφορικά με την αρπακτική ικανότητα και το τύπο λειτουργικής απόκρισης, η ηλικία του θηρευτή βρίσκεται σε συνάρτηση με την ηλικία της λείας (Hassanpour *et al.* 2009, Hassanzadeh-Avval *et al.*, 2019).

Όπως συμπεραίνουμε, η ηλικία του θηρευτή έχει επίδραση στον τύπο της καμπύλης και η μελέτη των διαφόρων ηλικιών του θηρευτή μας βοηθάει να εξάγουμε συμπεράσματα για την συνολικότερη εικόνα του αρπακτικού για την εφαρμογή του σε προγράμματα βιολογικής αντιμετώπισης. Σε πολλές έρευνες όπου αξιολογείται η λειτουργική απόκριση, η παράμετρος του χρόνου χειρισμού είναι εκείνη που αξιολογεί την ικανότητα ενός θηρευτή να ελέγχει τον πληθυσμό των επιβλαβών εντόμων σε σύγκριση με τα υπόλοιπα ηλικιακά στάδια του θηρευτή (Farazmand *et al.* 2012, Papanikolaou *et al.*, 2013, Ge *et al.*, 2018, Khan & Yoldaş 2018, Seyfollahi *et al.*, 2019). Επίσης, η συνάρτηση ηλικία του θηρευτή – ηλικία της λείας, αναφορικά με τον χρόνο χειρισμού, επηρεάζεται κυρίως από δύο παράγοντες, τα μεγέθη των δύο εμπλεκόμενων, θηρευτή-λείας, αλλά και από τις ενεργειακές ανάγκες του εκάστοτε σταδίου στο οποίο βρίσκεται ο θηρευτής (Al - Ansari 2010, Lohar *et al.* 2012, Papanikolaou *et al.*, 2013).

Σε σχέση με τη λεία, σημαντικό παράγοντα αποτελεί το μέγεθός της καθώς για κάποια είδη θηρευτών ο χρόνος χειρισμού είναι ανάλογος του μεγέθους της λείας (Foglar *et al.*, 1990, Aljetlawi *et al.* 2004, Pérez-Hedo and Urbaneja, 2015, Seyfollahi *et al.*, 2019, Milonas *et al.*, 2011). Στα περισσότερα είδη αρπακτικών, τόσο τα ενήλικα, όσο και τα ανήλικα στάδια, έχουν δείξει προτίμηση σε νεαρές νύμφες αφίδων. Αυτό συμβαίνει διότι οι ενήλικες αφίδες αναπτύσσουν πιο αποτελεσματικούς αμυντικούς μηχανισμούς σε σχέση με τα ανήλικα στάδια (Fantinou *et al.*, 2008 & 2009, Papanikolaou *et al.*, 2011 & 2013, Prieto *et al.*, 2016, Jiadong *et al.*, 2019). Σε άλλες περιπτώσεις, μπορεί ένας θηρευτής να δείξει προτίμηση και μεγαλύτερη

θηρευτική ικανότητα σε μεγαλύτερα μεγέθη λείας, ανάλογα με την διατροφική της αξία (Akyazi *et al.*, 2018).

1.4 Ανταγωνισμός

Ο χρόνος χειρισμού (handling time) όπως είδαμε, εξαρτάται από διάφορους παράγοντες. Το είδος του θηρευτή επί της εκάστοτε λείας, τη θερμοκρασία, το μέγεθος της λείας και του θηρευτή, το ηλικιακό του στάδιο, και το επίπεδο πείνας και κορεσμού του θηρευτή, είναι μερικοί από τους πιο κρίσιμους παράγοντες που καθορίζουν τον ρυθμό αρπακτικότητας. Ο ρυθμός επίθεσης μπορεί εξίσου να επηρεαστεί από ποικίλους παράγοντες οι οποίοι αποτελούν «εμπόδιο» ή «παρέμβαση» για το αρπακτικό προκειμένου να φτάσει την λεία. Για παράδειγμα, το τρίχωμα του φυτού ξενιστή μπορεί να αποτελέσει βασικό παράγοντα επιβράδυνσης του ρυθμού επίθεσης (Salehi *et al.*, 2016).

Επιπλέον, εξαιτίας της πολυπλοκότητας των αλληλεπιδράσεων που λαμβάνουν χώρα σε ένα πραγματικό φυσικό οικοσύστημα μεταξύ του θηράματος και της λείας, η μελέτη της λειτουργικής απόκρισης σε ένα σύστημα που περιλαμβάνει έναν μεμονωμένο θηρευτή και αυξανόμενη λεία, δεν μας επιτρέπει να προβλέψουμε την δυναμική του συστήματος, όπως θα συνέβαινε σε πραγματικές συνθήκες, όπου συμβαίνουν πληθυσμιακές διακυμάνσεις και διάφορα άτομα λείας ή θηρευτών αλληλεπιδρούν (Wasserman *et al.*, 2016). Στη βιβλιογραφία έως τώρα, ο μεγαλύτερος όγκος ερευνών για τη διερεύνηση της λειτουργικής απόκρισης αφορά σε υποδείγματα τα οποία βασίζονται κατά κανόνα στην επίδραση που έχει η αυξανόμενη πυκνότητα της λείας στην κατανάλωσή της από ένα μόνο άτομο θηρευτή. Παλαιότερες αλλά και πιο πρόσφατες έρευνες, όμως, φανερώνουν ότι πολύ σημαντικό ρόλο διαδραματίζει και η αύξηση της πυκνότητας του θηρευτή (Skalski & Gilliam 2001, Kratina *et al.* 2009, Papanikolaou *et al.*, 2016). Στην προσπάθεια για αναζήτηση της λείας, τα αρπακτικά ενδεχομένως να «συναντήσουν» το ένα το άλλο παρεμβαίνοντας έτσι στην διαδικασία θήρευσης. Συνεπώς ενδέχεται να μειωθεί ο ρυθμός επίθεσης και κατανάλωσης της λείας καθώς και άλλων βιολογικών διαδικασιών. Το παραπάνω φαινόμενο, εντάσσεται στις αρνητικές αλληλεπιδράσεις και πιο συγκεκριμένα, στο φαινόμενο του **ανταγωνισμού**.

Αν περισσότεροι του ενός οργανισμοί του ίδιου ή διαφορετικού είδους διεκδικούν κάποιον πόρο (τροφή, φως, χώρο), τότε μεταξύ τους αναπτύσσεται ανταγωνισμός. Ο ανταγωνισμός μπορεί να διακριθεί σε **ενδοειδικό (intraspecific competition)** όταν άτομα του ίδιου είδους διεκδικούν κοινούς πόρους και σε **διαειδικό ή διαπληθυσμιακό (interspecific**

competition) όταν στην αλληλεπίδραση εμπλέκονται άτομα διαφορετικού είδους. Οι πόροι μπορεί να βρίσκονται είτε σε αφθονία είτε να είναι περιορισμένοι. Σε αυτήν την περίπτωση, ένα από τα δύο ή και τα δύο είδη ζημιώνεται. Ο ανταγωνισμός επίσης, διακρίνεται σε ανταγωνισμό **εκμετάλλευσης (exploitation)** και ανταγωνισμό **παρέμβασης (interference)**, ενός ή περισσότερων πόρων. Στην πρώτη περίπτωση τα άτομα έχουν πρόσβαση σε περιορισμένους πόρους καθώς έχουν ήδη ελαττωθεί από την αξιοποίηση προηγούμενων ατόμων. Στην δεύτερη περίπτωση, ο ένας από τους δύο ανταγωνιστές «παρεμβαίνει» στον άλλον με αποτέλεσμα να επηρεάζει την αξιοποίηση των πόρων από τον άλλον ανταγωνιστή (Καρανδεινός 2010).

Ο ανταγωνισμός είναι μια μορφή αλληλεπίδρασης αντίστοιχης σημασίας με τη θήρευση διότι καθορίζει τις πληθυσμιακές διακυμάνσεις των ειδών σε ένα ενδιαίτημα. Ακόμη, ο ανταγωνισμός μεταξύ εντόμων του ίδιου είδους μπορεί να συμβάλει στην εξέλιξη μορφολογικών χαρακτηριστικών αλλά και προσαρμογών στη συμπεριφορά τους (Bolnick 2001). Η έννοια του ανταγωνισμού έχει αμφισβητηθεί από τους οικολόγους ερευνητές και αυτό διότι όπως αναφέρεται σε παλαιότερες μελέτες, για να προσδιοριστεί ανταγωνισμός οποιουδήποτε είδους θα πρέπει τα όρια του οικοσυστήματος να είναι πολύ περιορισμένα. Στη βιολογική αντιμετώπιση όμως, είναι πολύ σημαντική η πληροφορία που αντλούμε για την ακριβή πληθυσμιακή διακύμανση θηραμάτων και θηρευτών τόσο σε επίπεδο αγροοικοσυστήματος, όσο και σε επίπεδο μεμονωμένων φυτών.

1.4.1 Ανταγωνισμός στην κλάση Insecta

Το φαινόμενο του ανταγωνισμού μελετάται ιδιαίτερα διότι έχει αντίκτυπο στις βιολογικές λειτουργίες και στη συμπεριφορά των ειδών σε ατομικό και πληθυσμιακό επίπεδο. Σε παλαιότερες αλλά και πιο σύγχρονες μελέτες, το φαινόμενο του ανταγωνισμού έχει απασχολήσει αρκετά τους ερευνητές όσον αφορά τα επιζήμια φυτοφάγα έντομα καθώς εξορισμού αναπτύσσουν μεγάλους πληθυσμούς σε μία καλλιέργεια. Στους εχθρούς των καλλιεργειών δεν μελετάται η λειτουργική απόκριση, καθότι ως φυτοφάγα δεν αναπτύσσεται η σχέση λείας – θηρευτή. Τα είδη και τα άτομα του ίδιου είδους ανταγωνίζονται μεταξύ τους για τον χώρο, τη τροφή, και ακόμη για την αναπαραγωγή. Όπως έχει παρατηρηθεί σε είδη των Τάξεων Lepidoptera, Diptera, Coleoptera, Hemiptera, ο περιορισμός των πόρων και κυρίως της τροφής, ενδέχεται να επηρεάσει βιολογικές παραμέτρους όπως η επιβίωση τόσο των ανήλικων όσο και των ενηλίκων σταδίων, η διάρκεια της νυμφικής ανάπτυξης, ο αριθμός και η ποιότητα των απογόνων, η αναπαραγωγική ικανότητα των επόμενων γενεών. Ακόμη, έχει παρατηρηθεί

επίδραση στην αναζήτηση θέσης από τα θηλυκά για την εναπόθεση των ωών (Averill&Prokory 1987, Reisen 1975, Peckarsky & Cowan 1991). Επίσης, τα αποτελέσματα των ερευνών μάς δίνουν πληροφορίες για τη διασπορά των εντόμων επάνω στο φυτό όταν αυτά εμπλέκονται σε κάποιο είδος ανταγωνισμού (Gianolii 2000, Mooney *e tal.* 2008, Hambäck & Beckerman 2003). Επιπλέον, επηρεάζεται αρνητικά ο ρυθμός αναπαραγωγής αλλά και η ποιότητα των απογόνων σε ορισμένα φυτοφάγα είδη, όταν συνυπάρχουν σε έναν ξενιστή, (Pascual & Callejas 2004, Mooney *et al.* 2008, Cao *et al.*, 2013).

Ο **διαπληθυσμιακός ανταγωνισμός** έχει μελετηθεί σε φυτοφάγα είδη τα οποία συνυπάρχουν στον ίδιο ξενιστή την ίδια καλλιεργητική περίοδο (Cao *et al.*, 2013) και ο **ενδοειδικός** για άτομα του ίδιου είδους τα οποία αναπτύσσουν μεγάλους πληθυσμούς σε μια καλλιέργεια (Duan *et al.*, 2013). Οι Horgan *et al.*, (2020), παρατήρησαν ότι όταν το φλοιοφάγο έντομο *Sogatella furcifera* Horváth (Hemiptera: Delphacidae), εχθρός του ρυζιού, βρίσκεται σε μεγάλες πυκνότητες, τα θηλυκά εναποθέτουν ωά μικρότερου μεγέθους. Χαρακτηριστικά παραδείγματα φυτοφάγων εντόμων που παρατηρείται ενδοειδικός και διαειδικός ανταγωνισμός εκμετάλλευσης είναι τα είδη που ορύσσουν στοές σε φύλλα, καρπούς και στον φλοιό όπως είδη των οικογενειών, Buprestidae, Gelechiidae, Tephritidae, Scolytidae, καθώς ανταγωνίζονται για τους πόρους εντός των ξενιστών (διαθεσιμότητα θρεπτικών συστατικών, χωρική διασπορά κλπ) (Beaver 1974, Bultman 1986, Duan *et al.*, 2013).

Ο ανταγωνισμός είναι μια μορφή αλληλεπίδρασης που επικρατεί σε μεγάλο βαθμό τόσο στα τροποποιημένα οικοσυστήματα, όπως είναι τα αγροοικοσυστήματα, όσο και στα φυσικά. Η παρουσία του ανταγωνισμού είναι πολύ έντονη και σε ορισμένες περιπτώσεις, απασχολεί ιδιαίτερα τους οικολόγους ερευνητές, καθώς μπορεί να προκαλέσει προβλήματα στην ισορροπία των εκάστοτε οικοσυστημάτων (Mooney & Cleland, 2001). Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελούν τα εισβλητικά είδη τα οποία εμπλέκονται σε διαειδικό ανταγωνισμό με τα ιθαγενή είδη και σε πολλές περιπτώσεις τα πρώτα έχουν μειώσει ή και εξαλείψει τα δεύτερα (Chase *et al.*, 2002, Grez *et al.*, 2016). Τα είδη που επικρατούν έναντι των άλλων όταν εμπλέκονται σε ανταγωνισμό, χαρακτηρίζονται ως επικρατούντα (dominant/superior) (Vila & Weiner, 2004). Οι Zaviezo *et al.*, (2018) στη Χιλή, μελέτησαν την επίδραση του ενδοειδικού και διαειδικού ανταγωνισμού εκμετάλλευσης μεταξύ του εισβλητικού είδους *H. axyridis*, ενός εξωτικού, και ενός ιθαγενούς είδους της οικογένειας Coccinellidae. Τα αποτελέσματα έδειξαν, ότι σε πειράματα διαειδικού ανταγωνισμού, το εισβλητικό είδος στις μεγάλες πυκνότητες

λείας, κατανάωνε πολύ μεγαλύτερες ποσότητες σε σύγκριση με τα δύο άλλα είδη. Ταυτόχρονα, το εισβλητικό είδος δεν επηρεάστηκε από τον ενδοειδικό ανταγωνισμό, δηλαδή η αρπακτική ικανότητα και η ημερήσια κατανάλωση λείας παρέμειναν σταθερές και υψηλές στις μεγάλες πυκνότητες λείας. Οι ερευνητές, με βάση τα αποτελέσματα αυτά, εξήγησαν πως η μείωση ή και εξάλειψη των πληθυσμών των ιθαγενών ειδών έχει προκληθεί από την έντονη αρπακτική συμπεριφορά του εισβλητικού είδους σε συνθήκες διαειδικού ανταγωνισμού, καθώς το καθιστά επικρατέστερο είδος. Ο θρίπας της Καλιφόρνια *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) έχει επικρατήσει ως εξωτικό είδος στην Ευρώπη και στην Τουρκία (Atakan & Uygur, 2005, Morse & Hoddle, 2006), αλλά δεν έχει επικρατήσει στην ανατολική Β. Αμερική, καθώς το συγγενές του είδος *Frankliniella intonsa* (Trybom) είναι επικρατέστερο σε συνθήκες διαειδικού ανταγωνισμού (Paini *et al.* 2008).

1.5 Θήρευση και ανταγωνισμός στα ωφέλιμα έντομα

Ο ανταγωνισμός έχει πολύ μεγάλη σημασία και για τη βιολογική αντιμετώπιση καθώς πολλά σημαντικά αρπακτικά έχουν την τάση να συναθροίζονται και να αναπτύσσονται μεγάλους πληθυσμούς σε μία καλλιέργεια αλλά και στην αυτοφυή βλάστηση (Lenteren & Bakker 1976, 1978, Foglaretal., 1990, Enkegaard *et al.*, 2001, Fantinou *et al.*, 2009). Επίσης, πολλά είδη χρησιμοποιούνται σε εξαπολύσεις μεγάλου αριθμού με στόχο την ύπαρξη μεγάλου αριθμού ατόμων σε μια καλλιέργεια (DeBacker 2014). Τέλος, πολλά είδη αρπακτικών εκτρέφονται σε μεγάλη κλίμακα σε συνθήκες μαζικής εκτροφής για την μετέπειτα αξιοποίησή τους στα αγροοικοσυστήματα (Εικόνα 14). Συνεπώς, εφόσον η θήρευση είναι μια πυκνό-εξαρτημένη αλληλεπίδραση, έχει ιδιαίτερη σημασία να μελετηθεί η επίδραση του ανταγωνισμού στην θηρευτική ικανότητα μεταξύ των ωφέλιμων εντόμων, για να στοχεύσουμε στην βέλτιστη αξιοποίησή τους στα προγράμματα Βιολογικής Αντιμετώπισης, καθώς και στις ιδανικότερες συνθήκες εκτροφής τους (Kumar *et al.*, 2009, Das, *et al.*, 2009, Luo *et al.*, 2013).

Σε ένα αγροοικοσύστημα, ενδέχεται να συνυπάρξουν πολυφάγοι ωφέλιμοι οργανισμοί διαφόρων ειδών και οικογενειών. Στη περίπτωση των ωφέλιμων οργανισμών, όταν συνυπάρξουν δύο ή περισσότερα είδη που βρίσκονται στο ίδιο ενδιαίτημα και εκμεταλλεύονται κοινούς πόρους με παρόμοιο τρόπο, ο όρος που χρησιμοποιείται στην βιβλιογραφία είναι η **ενδοσυντεχνιακή θήρευση** και λιγότερο ο όρος διαειδικός ανταγωνισμός. Τα εμπλεκόμενα είδη εντάσσονται στην ίδια συντεχνία (guild). Τα είδη είναι εν δυνάμει ανταγωνιστές εξαιτίας της πολυφαγίας, και εμπλέκονται σε ένα παράλληλο σύστημα

θηράματος - θηρευτή (Rosenheim & Harmon 2006). Με τον όρο ενδοσυντεχνιακή ή ενδοομαδική θήρευση (intraguild predation) περιγράφουμε το φαινόμενο κατά το οποίο μπορεί να προκύψει θανάτωση ή κατανάλωση μεταξύ των δυνητικών ανταγωνιστών (Polis *et al.*, 1989, Holt and Polis 1997).

1.5.1 Αμοιβαία παρεμβατικότητα.

Όταν άτομα του ίδιου είδους, τα οποία συνυπάρχουν σε ένα ενδιαίτημα, παρέμβουν με οποιονδήποτε τρόπο το ένα στο άλλο, τότε το φαινόμενο αποκαλείται αμοιβαία παρεμβατικότητα (mutual interference) (Hassell 1971). Η αμοιβαία παρεμβατικότητα αφορά σε συμπεριφορικές αλλαγές των οργανισμών που προκαλούν μείωση στον χρόνο που το κάθε άτομο δαπανά για να αποκτήσει τροφή ή στην ποσότητα τροφής που εν τέλει λαμβάνει. Εμφανίζεται συνήθως όταν η ποσότητα τροφής είναι μικρή ή ο αριθμός των ατόμων που τρέφονται είναι μεγάλος. Πιο συγκεκριμένα, παρατηρήθηκε ότι όταν ενήλικα θηλυκά παρασιτοειδή συναντήσουν το ένα το άλλο, ή συναντήσουν έναν ήδη παρασιτισμένο ξενιστή, τείνουν να απομακρυνθούν από τη βιοθέση τους (Hassell & Varley, 1969, Hassell 1971). Το φαινόμενο έχει παρατηρηθεί και από άλλους ερευνητές σε άλλα είδη παρασιτοειδών (Yang *et al.*, 2015). Οι τελευταίοι ερευνητές εισήγαγαν 2 και 3 παρασιτοειδή του είδους *Tamarixia trioza* eBurks (Hymenoptera: Eulophidae) στο πειραματικό πεδίο με ξενιστές και παρατήρησαν ότι όταν τα παρασιτοειδή συναντούσαν το ένα το άλλο, απομακρύνονταν από τους ξενιστές. Ακόμη, άλλη ομάδα ερευνητών θεωρεί ότι οι θηρευτές καταναλώνουν πολύτιμο χρόνο στις συναντήσεις με άλλους θηρευτές, σπαταλώντας έτσι σημαντικό χρόνο από την διαδικασία θήρευσης (Ruxton *et al.* (1992). Πρόκειται, συνεπώς για δύο φαινόμενα, την απομάκρυνση από την βιοθέση όπου απαντάται η λεία, αλλά και την σπατάλη χρόνου κατά την συνάντηση των θηρευτών, ο οποίος χρόνος θα καταναλωνόταν για την ανεύρεση και κατανάλωση της λείας.

Η αλληλεπίδραση μεταξύ ατόμων του ίδιου είδους (conspecific interaction) συνεπώς, μπορεί να οδηγήσει σε αμοιβαία παρεμβατικότητα ή ενδοειδικό ανταγωνισμό παρέμβασης (mutual interference / intraspecific interference competition). Θα μπορούσαμε να πούμε ότι η αμοιβαία παρεμβατικότητα είναι ταυτόσημη έννοια με τον ενδοειδικό ανταγωνισμό παρέμβασης, καθώς λαμβάνει χώρα όταν η παρουσία πολλών ατόμων του ίδιου είδους συμβάλει αρνητικά στην πρόσβαση σε κάποιον πόρο (DeLong & Vasseur 2011). Ορισμένοι ερευνητές διαφωνούν με τον όρο της παρεμβατικότητας καθώς θεωρούν ότι δεν υπάρχει παρέμβαση στο ενδιαίτημα μεταξύ των θηρευτών. Αντίθετα ο χώρος του ενδιαίτηματος

θεωρείται «πόρος», συνεπώς μείωση του χώρου συνεπάγεται και μείωση των πόρων. Σε αυτή την περίπτωση μιλάμε για ανταγωνισμό εκμετάλλευσης και όχι παρέμβασης (intraspecific exploitation competition) (Andrewartha 1985, Kumar *et al.*, 2009, Das *et al.*, 2009). Σε κάθε περίπτωση, είτε αναφερόμαστε σε ανταγωνισμό παρέμβασης, είτε σε ανταγωνισμό εκμετάλλευσης, το ενδιαφέρον επικεντρώνεται γύρω από τις επιπτώσεις του ενδοειδικού ανταγωνισμού στις θηρευτικές ικανότητες και στο αναπαραγωγικό δυναμικό των ωφέλιμων οργανισμών. Τα ενδεχόμενα που προκύπτουν βάσει των ερευνών, φανερώνουν ότι ο ανταγωνισμός μπορεί να αποβεί ωφέλιμος (Sam Manohar *et al.*, 2009, Kumar *et al.*, 2009, Maselou *et al.*, 2015, Pietro *et al.*, 2016), να έχει αρνητικές επιδράσεις στην θήρευση, ή και να μην επηρεάσει την θηρευτική ικανότητα των αρπακτικών (Chase *et al.*, 2002).

Παράλληλα, εξετάστηκε η επίδραση του ανταγωνισμού και σε άλλες βιολογικές λειτουργίες των αρπακτικών όπως είναι η διασπορά, η αναπαραγωγική ικανότητα και ο ρυθμός αύξησης (Zaviezo 2018, Aragwala *et al.* 2003, Moreno-Ripoll *et al.* 2012, Mondal *et al.*, 2017). Ο Groenteman (2004), διερεύνησε το ενδεχόμενο ο ενδοειδικός ανταγωνισμός μεταξύ των θηλυκών του είδους *Orius albidibenis* Reuter (Hemiptera: Anthocoridae) να επηρεάζει την εναπόθεση των ωών σε μεγάλες πυκνότητες του θηρευτή. Τα αποτελέσματα της έρευνας έδειξαν ότι στις μεγάλες πυκνότητες δεν υπήρξε επίδραση του ανταγωνισμού στον αριθμό των ωών που εναπόθεσαν τα θηλυκά αλλά ούτε και στην επιλογή των θέσεων εναπόθεσης των ωών.

Ο Nachman (2006), έδειξε ότι ο ανταγωνισμός μεταξύ των ατόμων ίδιου είδους, του αρπακτικού *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Acari, Mesostigmata: Phytoseiidae) με λεία το *T. urticae*, υφίσταται, ωστόσο είναι αμελητέος και δεν επηρέασε την αρπακτική ικανότητα του θηρευτή. Σε άλλα είδη αρπακτικών ακάρεων όπως τα *Cheyletus malaccensis* (Acari: Cheyletidae) (Jiadong *et al.*, 2019), *A. Swirskii* Athias-Henriot (Fathipour *et al.*, 2020), *Neoseiulus californicus* και *Typhlodromus bagdasarjani* (Acari: Phytoseiidae) (Farazmand *et al.*, 2012), η αμοιβαία αλληλεπίδραση οδήγησε σε ανταγωνισμό ο οποίος μείωσε την θηρευτική τους ικανότητα.

Υπάρχουν ποικίλες μεθοδολογίες αξιολόγησης της ύπαρξης και του βαθμού του ανταγωνισμού μεταξύ των ατόμων του ίδιου είδους. Τα αποτελέσματα εξαρτώνται από τις παραμέτρους και τα ερωτήματα που θέτουν εξαρχής οι ερευνητές. Η πλειοψηφία των ερευνητών, έχει υιοθετήσει τον όρο της αμοιβαίας παρεμβατικότητας καθώς και μαθηματικά

υποδείγματα τα οποία ελέγχουν αποκλειστικά την παράμετρο της συνάντησης ή παρέμβασης μεταξύ των θηρευτών (Free *et al.* 1977, Pakyari *et al.*, 2009, Paranikolaou *et al.* 2016, Hassanzadeh-Avval *et al.*, 2019, Fathipour *et al.*, 2020).

Τα αποτελέσματα των μελετών δείχνουν ότι, ο βαθμός επίδρασης της παρεμβατικότητας στη θηρευτική ικανότητα, μεταξύ των ατόμων του ίδιου είδους ενδεχομένως να διαφέρει ανάλογα με τα είδος της λείας (Al-Deghairi *et al.*, 2014). Επίσης, παράγοντες όπως η θερμοκρασία ενδεχομένως να επηρεάσουν τον βαθμό της επίδρασης του ανταγωνισμού και να προκαλέσουν αύξηση ή μείωση της επίδρασης ανάλογα με το είδος του θηρευτή (Ge *et al.*, 2018).

Μία μέθοδος την οποία έχουν εφαρμόσει πολλοί ερευνητές, είναι ο έλεγχος του ρυθμού αρπακτικότητας ενός θηρευτή σε συγκεκριμένη πυκνότητα λείας. Έπειτα, για την διερεύνηση της αμοιβαίας παρεμβατικότητας, οι ερευνητές προβαίνουν σε αύξηση του αριθμού των θηρευτών δίνοντάς τους την ίδια πυκνότητα λείας. Η μέθοδος έχει εφαρμοστεί σε διάφορα είδη θηρευτών όπως, σε αρπακτικά της οικογένειας Anthocoridae όπως το *Orius sauteri* (Ge *et al.*, 2018), και το *Anthocoris minki* Dohrn (Hassanzadeh-Avval *et al.*, 2019), σε αρπακτικά είδη θριπών *Scolothrips longicornis* Priesner (Thysanoptera: Thripidae) (Pakyari & Fathipour 2009) και άλλα. Στα παραπάνω παραδείγματα που αναφέρθηκαν, σύμφωνα με τις παραμέτρους που έθεσαν οι ερευνητές, φάνηκε ότι οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ατόμων των θηρευτών προκάλεσαν παρεμβατικότητα και μείωσαν τον ρυθμό θήρευσης.

Ανάμεσα στους παράγοντες που επηρεάζουν το βαθμό επίδρασης της αμοιβαίας παρεμβατικότητας, έχει αποδειχτεί ότι είναι και η αυξανόμενη πυκνότητα της λείας. Οι Beddington (1975), DeAngelis *et al.* (1975) και Crawly&Martin (1989), εισήγαγαν μαθηματικά υποδείγματα με τη βοήθεια των οποίων αξιολογείται η λειτουργική απόκριση σε αυξανόμενες πυκνότητες λείας ταυτόχρονα με την επίδραση που έχει ο αυξανόμενος πληθυσμός των θηρευτών. Τα μαθηματικά υποδείγματα των παραπάνω ερευνητών υποδηλώνουν ότι η θήρευση εξαρτάται τόσο από την αυξανόμενη πυκνότητα της λείας, όσο και από την πυκνότητα του θηρευτή. Συνεπώς, με τη βοήθεια μαθηματικών υποδειγμάτων, είμαστε σε θέση να δούμε εάν σε αυξανόμενες πυκνότητες λείας επηρεάζεται ο χρόνος χειρισμού ή ο ρυθμός επίθεσης των θηρευτών (Maselou *et al.* 2015, Paranikolaou *et al.* 2016).

1.6 Τα πολυφάγα αρθρόποδα στη Βιολογική Αντιμετώπιση

Τα πολυφάγα αρθρόποδα τρέφονται με παραπάνω από ένα τροφικά επίπεδα. Πολλά αρπακτικά είδη είναι ταυτόχρονα και φυτοφάγα (Coll and Guershon 2002). Η κατανάλωση φυτικής ύλης είναι ορισμένες φορές βασική για την ομαλή ανάπτυξή τους καθώς προμηθεύει τα αρπακτικά με βασικά θρεπτικά συστατικά και νερό (Eubanks and Denno 1999, Sinia *et al.*, 2004).

Η πολυφαγία έχει απασχολήσει αρκετά τους ερευνητές καθώς τίθεται το ερώτημα εάν η θηρευτική τους ικανότητα επηρεάζεται από την παρουσία φυτικής τροφής (Maselou *et al.* 2014, Oveja *et al.* 2016, Biond *et al.* 2015, Vankosy & vanLaerhoven 2015). Η συμπεριφορά τους μπορεί να επηρεαστεί από το περιβάλλον στο οποίο διαβιούν και από τη διαθεσιμότητα της λείας (Maselou *et al.* 2014, Perdikis *et al.* 2014). Σε κάθε περίπτωση, η ικανότητα τους να τρέφονται από διάφορα τροφικά επίπεδα, τους δίνει το πλεονέκτημα να επιβιώνουν σε συνθήκες απουσίας της λείας (Eubanks and Deno 1999, Perdikis *et al.* 2011). Η παραπάνω ιδιότητα είναι πολύ χρήσιμη στη βιολογική αντιμετώπιση καθώς ένας πολυφάγος φυσικός εχθρός έχει τη δυνατότητα να εγκαθίσταται σε ένα αγροοικοσύστημα παράλληλα με την καλλιέργεια και να αναπτύσσει εγκαίρως πληθυσμούς ικανούς να ελέγξουν του εντομολογικούς εχθρούς όταν εκείνοι εμφανιστούν στην καλλιέργεια (Perdikis *et al.*, 2011, DeBacker *et al.*, 2015).

1.6.1 Hemiptera - Miridae

Τα Hemiptera είναι πολύ σημαντικά στη βιολογική αντιμετώπιση καθώς το 8.3% των ειδών (19 είδη) που εφαρμόζονται σε προγράμματα βιολογικής αντιμετώπισης ανήκουν σε αυτά (vanLanteren 2016).

1.7 *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae)

1.7.1 Ταξινομική θέση



Τάξη: Hemiptera

Υποτάξη: Heteroptera

Υπεροικογένεια: Miridoidea

Οικογένεια: Miridae

Υποοικογένεια: Bryocorinae

Φυλή: Dicyphini

Γένος: *Macrolophus*

Είδος: *Macrolophus pygmaeus*
(Rambur)

Εικόνα 11. Ενήλικο *M. pygmaeus* σε φύλλο τομάτας. Πηγή: Κατσουλάκου Μύρινα, Αθήνα.

1.7.2 Βιολογικά χαρακτηριστικά του αρπακτικού.

Το *M. pygmaeus* απαντάται στην Παλαιαρκτική ζώνη σύμφωνα με τους Sanchez *et al.*, (2012). Στη λεκάνη της Μεσογείου είναι ενδημικό είδος (Kerzhner & Josifon 1999). Πρόκειται για πολυφάγο αρπακτικό, καθώς τρέφεται με ζωική αλλά και φυτική ύλη. Η προτίμησή του ωστόσο φαίνεται πως είναι λεία ζωικής προέλευσης. Ακόμη, το αρπακτικό διαθέτει ορισμένα χαρακτηριστικά τα οποία το καθιστούν πολύ καλό θηρευτή για τα Μεσογειακά οικοσυστήματα.

Το αρπακτικό μπορεί να μειώσει πληθυσμούς ορισμένων ιδιαίτερα επιβλαβών εντόμων κηπευτικών κυρίως φυτών. Θεωρείται πολύ καλός θηρευτής αφίδων (Perdikis *et al.* 1999, Debacker 2015), αλευρωδών (Perdikis and Lykouressis 2002, Alomar *et al.*, 2006), ακάρεων (Enkegaard *et al.*, 2001), θριπών (Blaeser *et al.*, 2004), του άκαρι *T. urticae* (Gigon *et al.*, 2016) καθώς και του λεπιδόπτερου *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera: Gelechiidae) (Nannini *et al.*, 2014). Στην Ιταλία, την Γαλλία και την Ισπανία, το αρπακτικό θεωρείται πολύ σημαντικός

φυσικός εχθρός του λεπιδόπτερου *T. absoluta* (Nannini *et al.*, 2014, Urbaneja *et al.*, 2012, Zappala *et al.*, 2013). Οι Sanchez *et al.*, (2018), διαπίστωσαν ότι λαμβάνοντας προληπτικά μέτρα σε θερμοκηπιακές καλλιέργειες τομάτας, το αρπακτικό εντοπίστηκε σε μεγάλους πληθυσμούς και ήταν ικανό να μειώσει σημαντικά τις προσβολές του λεπιδόπτερου *T. absoluta*.

Μελέτη σε θερμοκήπια με φυτά πιπεριάς, έδειξε ότι το αρπακτικό μπορεί να μειώσει σε πολύ μεγάλο βαθμό τους πληθυσμούς αφίδων ακόμη και στο 100%, αρκεί να εγκατασταθεί (Messelink *et al.*, 2011). Παράλληλα, σε συνδυασμό με άλλα αρπακτικά είδη, μπορεί να μειώσει τους πληθυσμούς του θρίπα της Καλιφόρνια *F. occidentalis* (Debacker 2015, Messelink *et al.*, 2011). Τα τελευταία χρόνια, εφαρμόζεται επιτυχώς σε προγράμματα Ολοκληρωμένης Διαχείρισης του επιβλαβούς λεπιδόπτερου *T. absolut* ακαθώς αποτελεί ένα από τους φυσικούς ιθαγενείς εχθρούς του (Zappala *et al.*, 2013, De Backer *et al.*, 2014). Παρόμοια αποτελέσματα έχουν βρεθεί και σε θερμοκηπιακές καλλιέργειες πεπονιού, όπου μεγάλος πληθυσμός του αρπακτικού μείωσε αποτελεσματικά τους πληθυσμούς του αλευρώδη *B. tabaci* (Karut *et al.*, 2018).

Η διάρκεια ανάπτυξης των νυμφών εξαρτάται από την θερμοκρασία και το είδος της λείας. Έχει 5 νυμφικά στάδια και διατηρεί τις διατροφικές του ιδιότητες σε όλη τη διάρκεια της ζωής του. Αυτό συνεπάγεται ότι, όπως το ενήλικο, έτσι και οι νύμφες τρέφονται με λεία φυτικής και ζωικής προέλευσης. Σε ό,τι αφορά τα κηπευτικά φυτά, την ταχύτερη νυμφική ανάπτυξη σε απουσία λείας παρουσίασε το αρπακτικό σε φυτά μελιτζάνας. Σε φυτά πιπεριάς δεν μπορεί να ολοκληρωθεί η ανάπτυξη των νυμφών σε απουσία λείας (Perdikis & Lykouressis 2004). Παράλληλα, οι νύμφες μπορούν ολοκληρώνουν την ανάπτυξή τους όταν τρέφονται μόνο με γύρη. Ωστόσο το διάστημα που χρειάζεται για να αναπτυχθεί όταν τρέφεται μόνο με γύρη είναι μεγαλύτερο σε σχέση με τη διάρκεια της ανάπτυξης όταν τρέφεται με το συνδυασμό γύρης-λείας-φυτικού χυμού (Perdikis & Lykouressis 2000, Vanderkekhove & Clercq 2010). Επιπλέον, οι νύμφες ολοκληρώνουν την ανάπτυξή τους όταν τρέφονται με φύλλα καπνού (Margaritoroulos *et al.* 2003). Σε πολλά είδη στα οποία το αρπακτικό έχει καταγραφεί να δημιουργεί αποικίες, η νυμφική ανάπτυξη σε φύλλα δεν ολοκληρώθηκε, ενδεχομένως, εξαιτίας της απουσίας λείας (γύρης ή και λείας ζωικής προέλευσης) (Lykouressis *et al.* 2008, Ingeno *et al.* 2011).

Η ανάπτυξη και οι βιολογικές λειτουργίες του αρπακτικού εξαρτώνται και από την θερμοκρασία. Η νυμφική ανάπτυξη (με 80% επιτυχία στην ολοκλήρωση της νυμφικής ανάπτυξης), το εύρος της θερμοκρασίας είναι μεταξύ 15 °C και 32 °C. Η μεγαλύτερη διάρκεια νυμφικής ανάπτυξης παρατηρήθηκε στους 15 °C (68,48 μέρες) και η μικρότερη διάρκεια στους 30 °C (18,69 μέρες) (Perdikis & Lykouressis 2004, Martínez-García *et al.*, 2017). Η ιδανική θερμοκρασία για την επιβίωση και την αναπαραγωγή των ενηλίκων είναι μεταξύ 27–30 °C. Επιπλέον, στη βορειοδυτική Ιταλία, νύμφες του αρπακτικού καταγράφηκαν κατά τη διάρκεια του χειμώνα, το οποίο φανερώνει ότι μπορούν να επιβιώσουν και να διαχειμάσουν σε αυτό το στάδιο τους χειμερινούς μήνες χωρίς να χρειάζεται να γίνουν ενήλικα. (Ingenio *et al.*, 2009).

Σε αντίθεση με άλλους πολυφάγους θηρευτές της ίδιας οικογένειας όπως το *N. tenuis*, το αρπακτικό *M. rygmaeus* δυνητικά δεν προκαλεί βλάβες στα φυτά ξενιστές. Ωστόσο, σε πολύ μεγάλους πληθυσμούς και σε απουσία λείας, έχουν καταγραφεί ζημιές (Moerkens *et al.*, 2015). Οι Sanchez *et al.*, (2018), σε μελέτη μεγάλης κλίμακας σε θερμοκηπιακές εγκαταστάσεις τομάτας, είδαν ότι το αρπακτικό μείωσε τους πληθυσμούς του λεπιδόπτερω και αλευρωδών σε μεγάλο ποσοστό, όμως η απόδοση της καλλιέργειας μειώθηκε καθώς μειώθηκε το μέγεθος των καρπών.

Παράλληλα με τα υπόλοιπα επιθυμητά χαρακτηριστικά, το αρπακτικό έχει βρεθεί να αποικίζει σε αυτοφυή βλάστηση καθώς και σε κηπευτικά φυτά (Lykouressis *et al.*, 2000). Το αυτοφυές είδος *Solanum nigrum* (Solanaceae) φαίνεται να είναι το σημαντικότερο αυτοφυές φυτό για το αρπακτικό. Στην Ιταλία, οι μεγαλύτεροι πληθυσμοί έχουν καταγραφεί στο είδος *Artemisia vulgaris* L. (Asteraceae) (Ingegno *et al.* 2009).

Το αρπακτικό εφαρμόζεται σήμερα σε προγράμματα Βιολογικής Αντιμετώπισης, σε Περιοδικές Εξαπολύσεις, σε καλλιέργειες τομάτας, μελιτζάνας, πιπεριάς και άλλων κηπευτικών. Από πρόσφατες μελέτες, έχει βρεθεί ότι η παρουσία του και οι πληθυσμοί του μπορούν να ενισχυθούν από την παρουσία συμπληρωματικής τροφής όπως π.χ. *E. kuehniella* και κύστες *Artemia franciscana* Kellogg (DeBacker 2015, Moerkens *et al.*, 2017). Φαίνεται ότι η συμπληρωματική τροφή φυτικής προέλευσης ενισχύει ή μειώνει την θηρευτική ικανότητα του αρπακτικού, ανάλογα με την πυκνότητα της λείας (threshold prey density) και το είδος της συμπληρωματικής τροφής (Maselou *et al.*, 2014).



Εικόνα 12. Ενήλικο θηλυκό *M. pygmaeus* σε άνθος



Εικόνα 13. Νεαρή νύμφη *M. pygmaeus*

1.7.3 Λειτουργική απόκριση και ανταγωνισμός στο *M. pygmaeus*

Η λειτουργική απόκριση του αρπακτικού έχει μελετηθεί σε διάφορα είδη λείας όπως ο αλευρώδης *T. vaporariorum*, το *M. persicae*, ωά *T. absoluta* (Sharifian *et al.*, 2017), ωά *E. kuehniella* (Sharifian *et al.*, 2015). Οι δύο κυριότεροι τύποι λειτουργικής απόκρισης δηλαδή τύπος II & III, έχουν καταγραφεί. Οι έρευνες των Fantinou *et al.*, (2008, 2009) έδειξαν ότι το αρπακτικό εκδηλώνει τύπο II λειτουργικής απόκρισης σε όλα τα νυμφικά στάδια της αφίδας *M. persicae*. Παράλληλα, από τις παρατηρήσεις των ερευνητών, φάνηκε ότι το αρπακτικό προτιμά λεία η οποία είναι μικρού μεγέθους (νεαρά στάδια της αφίδας), παρά το γεγονός ότι μεγαλύτερο ποσοστό βιομάζας αντλεί από μεγαλύτερου μεγέθους λείας (νύμφες 4^{ης} ηλικία). Παράλληλα, καθώς το αρπακτικό προτιμούσε λεία μικρού μεγέθους, παρατηρήθηκε ότι θανατώνει ένα ποσοστό λείας χωρίς να την καταναλώνει, στην προσπάθειά του να αντλήσει στον μέγιστο βαθμό τα απαραίτητα θρεπτικά συστατικά. Τα παραπάνω αποτελέσματα αποτέλεσαν πολύ σημαντικά βήματα για την αξιολόγηση της διατροφικής συμπεριφοράς του αρπακτικού καθώς και για περαιτέρω μελέτες (Prieto *et al.*, 2016).

Το αρπακτικό μπορεί να βρεθεί σε πολύπλοκα οικοσυστήματα, τα οποία να περιλαμβάνουν (εκτός από το σύστημα θηρευτής – λεία) συμπληρωματική τροφή, άλλα ωφέλιμα έντομα ή ακόμη και άλλα άτομα του ίδιου είδους. Έτσι, η μελέτη της λειτουργικής του απόκρισης γίνεται πιο εξειδικευμένη λαμβάνοντας υπόψη όσες περισσότερες παραμέτρους είναι εφικτό, οι οποίες ενδεχομένως να επηρεάσουν την θρεπτική του αποτελεσματικότητα. Για παράδειγμα, έχει μελετηθεί η επίδραση στη λειτουργική απόκριση η παρουσία

εναλλακτικής τροφής μαζί με την λεία. Τα αποτελέσματα δείχνουν η παρουσία εναλλακτικής τροφής όπως γύρη ή άνθος, δεν διαφοροποιούν τον τύπο της καμπύλης, όμως μπορούν να μειώσουν το επίπεδο κορεσμού του θηρευτή και να αυξήσουν τον χρόνο χειρισμού της λείας (Maselou *et al.*, 2014).

Οι Messelink *et al.*, (2011), παρατήρησαν ότι έπειτα από περιοδικές εξαπολύσεις *M. pygmaeus* σε προσβεβλημένα φυτά πιπεριάς, ο μέσος όρος των ατόμων του αρπακτικού που εντοπίζονταν στα άνθη ήταν 2,9 μέσα σε μία εβδομάδα. Παρόμοια αποτελέσματα των Bouagga *et al.*, (2018), έδειξαν ότι σε φυτά πιπεριάς με λεία στους 20 °C, το αρπακτικό μπορεί να εγκατασταθεί και να συνυπάρχουν στο ίδιο φυτό περισσότερα από ένα άτομα. Οι Enkegaard *et al.*, (2001), έδειξαν ότι ενήλικα θηλυκά του αρπακτικού *M. pygmaeus* προτιμούν να δημιουργούν αποικίες σε τμήματα του φυτού όπου η λεία είναι σε μεγάλες πυκνότητες. Δεδομένου ότι ο ενδοειδικός ανταγωνισμός μπορεί να επιδράσει στη θηρευτική ικανότητα των αρπακτικών, μελέτες των τελευταίων ετών προσανατολίζονται στο να διερευνήσουν και την ύπαρξη ανταγωνισμού μεταξύ των ατόμων του *M. pygmaeus* με διάφορες μεθόδους.

Οι Lampropoulos *et al.* (2013), μέσω της μεθόδου που εφάρμοσαν, διαπίστωσαν την ύπαρξη ανταγωνισμού μεταξύ δύο ενήλικων ατόμων του *M. pygmaeus* με λεία αυξανόμενες πυκνότητες νυμφών του αλευρώδη *T. vaporariorum*. Σύμφωνα με τα αποτελέσματά τους, διαπιστώθηκε ανταγωνισμός μεταξύ των ατόμων σε συνάρτηση με την πυκνότητα της λείας, δηλαδή, στις ενδιάμεσες πυκνότητες λείας (30-50 νύμφες). Η ανταγωνιστική συμπεριφορά των αρπακτικών ήταν έντονη με μείωση στην κατανάλωση της λείας, ενώ στις μεγαλύτερες πυκνότητες λείας (>50 νύμφες), η επίδραση της συνύπαρξης δύο θηρευτών οδήγησε σε μεγαλύτερη κατανάλωση λείας. Με την ίδια μεθοδολογία, οι Michaelides *et al.*, (2018), βρήκαν ότι υπάρχει ανταγωνιστική συμπεριφορά, η οποία μειώνει την κατανάλωση της λείας, μεταξύ δύο ατόμων του θηρευτή, στις μεγάλες πυκνότητες λείας, με λεία ωά του λεπιδόπτερου *T. absoluta*. Τέλος, οι Maselou *et al.*, (2015), εφαρμόζοντας την ίδια μεθοδολογία αξιολόγησης της ύπαρξης ενδοειδικού ανταγωνισμού με δύο ενήλικα άτομα αρπακτικού και λεία αυξανόμενες πυκνότητες της αφίδας *M. persicae*, κατέγραψαν ότι με την παρουσία συμπληρωματικής τροφής, υπήρξε ωφέλιμη ανταγωνιστική συμπεριφορά στις ενδιάμεσες πυκνότητες με μείωση του πληθυσμού του θηράματος. Ταυτόχρονα, ακόμη και στην απουσία συμπληρωματικής τροφής, η ταυτόχρονη παρουσία των δύο ατόμων ευνόησε τη μείωση του πληθυσμού της λείας.

Επίσης, η συνύπαρξη με άλλα άτομα, μπορεί να οδηγήσει σε αλλαγή συμπεριφοράς του αρπακτικού. Οι Prieto *et al.*, (2016), αύξησαν τον αριθμό ατόμων του *M. pygmaeus* και της λείας αναλογικά, και όπως αναφέρουν, δεν επηρεάστηκε ο αριθμός της λείας που τα αρπακτικά θανάτωσαν. Διαπίστωσαν, όμως, ότι σε αντίθεση με την περίπτωση του ενός μεμονωμένου θηρευτή, ο αριθμός των ατόμων της λείας τα οποία είχαν καταναλωθεί μερικώς από τα θηλυκά μειώθηκε με πολύ μεγάλη στατιστική διαφορά. Τα θηλυκά, στην παρουσία άλλων θηρευτών, κατανάλωσαν πλήρως την λεία. Σε μία άλλη έρευνα των Maselou *et al.*, (2015), τοποθετήθηκε σε πειραματικό πεδίο φύλλο με λεία και άνθος, και απελευθερώθηκαν αρχικά ένας και έπειτα δύο θηρευτές του *M. pygmaeus*. Από παρατηρήσεις για την διασπορά των αρπακτικών στο πειραματικό πεδίο, οι ερευνητές είδαν ότι όταν χρησιμοποιήθηκαν δύο θηρευτές, τα αρπακτικά διασπείρονταν και στο άνθος αλλά και στο φύλλο όπου υπήρχε η λεία. Αντίθετα, όταν στο πειραματικό πεδίο υπήρξε ένας θηρευτής, η προτίμηση του αρπακτικού ήταν το άνθος και όχι το φύλλο που είχε τοποθετηθεί η λεία. Ενδεχομένως, η διαφορετική διασπορά στο πειραματικό πεδίο να προέκυψε εξαιτίας συναντήσεων μεταξύ των αρπακτικών.

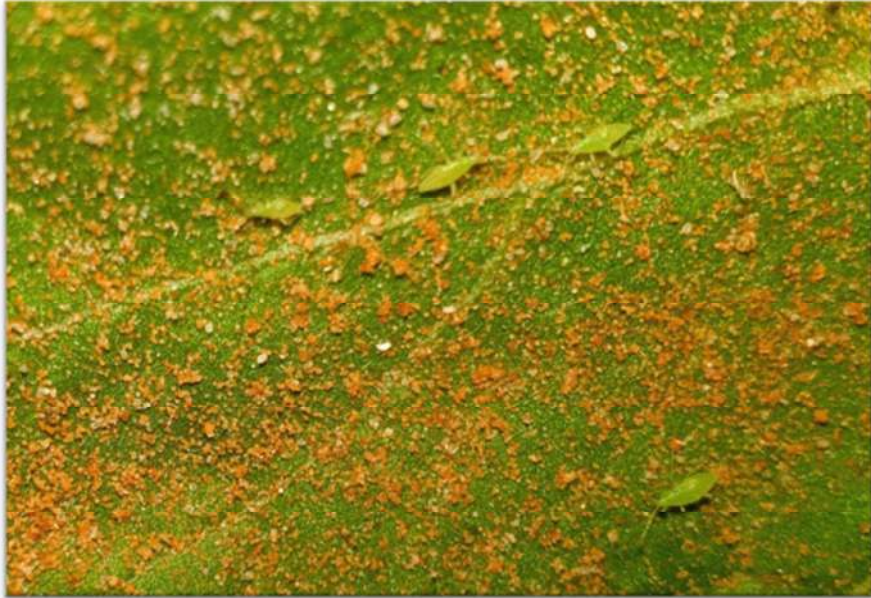
Λαμβάνοντας υπόψη τα παραπάνω αποτελέσματα των ερευνών, υπάρχουν ενδείξεις ότι το *M. pygmaeus* έχει την τάση να αντιδρά στην παρουσία άλλων ατόμων του ίδιου είδους. Ανάλογα με την λεία, την ηλικία του θηρευτή, και τις πειραματικές συνθήκες, φαίνεται ότι η αντίδραση του είναι διαφορετική. Όπως αναφέραμε, η αξιολόγηση ενός αρπακτικού βασίζεται σε μεγάλο βαθμό στην αποτύπωση της καμπύλης της λειτουργικής απόκρισης και των δύο βασικών παραμέτρων, του ρυθμού επίθεσης σε χαμηλές πυκνότητες λείας αλλά και του χρόνου χειρισμού. Σε αρπακτικά τα οποία παρουσιάζουν τον τύπο II, έχει βρεθεί ότι η συνύπαρξη με άλλα άτομα του ίδιου είδους, μπορεί να έχει επίδραση στον ρυθμό επίθεσης (Papanikolaou *et al.*, 2016). Μέχρι στιγμής, δεν υπάρχει η γνώση για το πώς ο ενδοειδικός ανταγωνισμός μπορεί να επηρεάσει τους δύο αυτούς παράγοντες της λειτουργικής απόκρισης του αρπακτικού *M. pygmaeus*. Επομένως είναι σημαντικό να διερευνηθεί η αντίδραση (λειτουργική απόκριση) του αρπακτικού σε αυξανόμενες πυκνότητες λείας αλλά και σε αυξανόμενο αριθμό θηρευτών.

Σκοπός της εργασίας

Η θηρευτική ικανότητα που εκδηλώνει ένα αρπακτικό αξιολογείται από τη λειτουργική απόκρισή του η οποία επηρεάζεται σημαντικά από δύο παραμέτρους, το ρυθμό επίθεσης που εκφράζει το ρυθμό της επιτυχούς επίθεσης (ικανότητα ανίχνευσης) και το χρόνο χειρισμού ο οποίος αποτελεί το χρόνο που απαιτείται για την καταδίωξη, παγίδευση, κατανάλωση και πέψη της λείας. Οι δυο παραπάνω παράγοντες είναι σημαντικοί για την κατανόηση των διατροφικών συνηθειών ενός θηρευτή, και σε πολλές περιπτώσεις αρπακτικών, επηρεάζονται από την αμοιβαία παρεμβατικότητα η οποία λαμβάνει χώρα ανάμεσα σε άτομα του ίδιου είδους.

Όπως αναφέρθηκε, το *M. pygmaeus* παρουσιάζει ορισμένα πολύ επιθυμητά χαρακτηριστικά τα οποία το καθιστούν σημαντικό φυσικό εχθρό. Έως τώρα, έχει διερευνηθεί η λειτουργική απόκριση του αρπακτικού σε ποικίλα είδη σημαντικών εχθρών, σε διαφορετικές πυκνότητες λείας, σε διαφορετικές περιβαλλοντικές συνθήκες, καθώς και η συμπεριφορά του σε συνθήκες ενδοσυντεχνιακής θήρευσης. Ωστόσο, μέχρι στιγμής, δεν υπάρχουν επαρκή στοιχεία για το εάν προκύπτει ενδοειδικός ανταγωνισμός μεταξύ των ατόμων του αρπακτικού. Καθώς το αρπακτικό εφαρμόζεται σε πολλά προγράμματα βιολογικής αντιμετώπισης, είναι απαραίτητη η απόκτηση γνώσης για όσο πιο πολλές βιολογικές και οικολογικές παραμέτρους του ώστε να χρησιμοποιείται με τον καλύτερο και πιο οικονομικό τρόπο.

Σκοπός της παρούσας διατριβής ήταν να μελετηθεί η λειτουργική απόκριση του αρπακτικού *M. pygmaeus* σε συγκεκριμένες πυκνότητες λείας καθώς να διερευνηθεί η ύπαρξη αμοιβαίας παρεμβατικότητας μεταξύ δύο και τριών ατόμων. Για τη διερεύνηση της λειτουργικής απόκρισης χρησιμοποιήθηκε αρχικά ένα απλό σύστημα θηράματος – θηρευτή με έναν άτομο του αρπακτικού *M. pygmaeus*, και λεία ωά του λεπιδόπτερου σε φύλλα τομάτας. Έπειτα, για τη περαιτέρω διερεύνηση της λειτουργικής απόκρισης σε συνθήκες ενδοειδικού ανταγωνισμού χρησιμοποιήθηκαν δύο και έπειτα τρία άτομα του θηρευτή, σε ανάλογα αυξανόμενες πυκνότητες λείας. Τα αποτελέσματα προσαρμόστηκαν σε μαθηματικά υποδείγματα για να εξαγάγουμε τα τελικά συμπεράσματα.



Εικόνα 14. Νύμφες 4^{ης} και 5^{ης} ηλικίας του αρπακτικού *M. pygmaeus* σε μαζική εκτροφή.

Πηγή: Γιακουμάκη, 2020. Θερμοκήπιο Γεωργικής Ζωολογίας και Εντομολογίας Γ.Π.Α.

2. Υλικά και μέθοδοι

2.1 Υλικά

Για τη διεξαγωγή της πειραματικής διαδικασίας χρησιμοποιήσαμε άτομα *M. pygmaeus*, πλαστικά τρυβλία Petri, φυτά τομάτας και λεία. Όλα τα πειράματα διεξήχθησαν σε συνθήκες εργαστηρίου. Χρησιμοποιήθηκαν επίσης, ο θάλαμος σταθερών συνθηκών και το θερμοκήπιο του εργαστηρίου Γεωργικής Ζωολογίας και Εντομολογίας του Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών. Για τη διερεύνηση του τύπου της λειτουργικής απόκρισης αλλά και για διερεύνηση της ύπαρξης αμοιβαίας παρεμβατικότητας χρησιμοποιήθηκαν μαθηματικά υποδείγματα.

2.1.1 Εκτροφή του *M. pygmaeus*

Τα έντομα εκτρέφονταν σε φυτά μελιτζάνας (cv. Bonica). Τα φυτά όταν απέκτησαν 4-5 πραγματικά φύλλα μεταφυτεύτηκαν σε πλαστικά φυτοδοχεία διαστάσεων 14 cm και 11 cm. Μετά τη μεταφύτευση, τα φυτοδοχεία με τα φυτά μελιτζάνας τοποθετήθηκαν σε κλωβούς διαστάσεων 80×80×70 cm με ξύλινο σκελετό και προσαρμοσμένη μουσελίνα ώστε να είναι εντομοστεγείς αλλά ταυτόχρονα να υπάρχει επαρκής αερισμός. Τα φυτά ανάλογα με τις ανάγκες ποτίζονταν κάθε 1-3 ημέρες. Κανένα φυτοπροστατευτικό προϊόν δεν εφαρμόστηκε στα φυτά. Οι ξύλινοι κλωβοί είναι τοποθετημένοι στο θερμοκήπιο του Εργαστηρίου.

Τα έντομα της εκτροφής του *M. pygmaeus* είχαν συλλεχθεί από την περιοχή της Βοιωτίας. Τα αρπακτικά εκτρέφονταν στους ξύλινους κλωβούς με τα φυτά μελιτζάνας που αναφέρθηκαν παραπάνω και τους παρέχονταν επιπλέον τροφή με ωά *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) μαζί με κύστες (ωά) του γένους *Artemia* sp. (Entofood®, Koppert, The Netherlands). Στην εκτροφή παρέχονταν τροφή κάθε 4-5 μέρες ανάλογα με τις ανάγκες του πληθυσμού. Επίσης εφαρμόζονταν η απομάκρυνση άλλων εντόμων και αρθροπόδων που είχαν εισέλθει στους κλωβούς και τακτικό πότισμα των φυτών.

2.1.2 Προετοιμασία τρυβλίων

Τα τρυβλία που χρησιμοποιήθηκαν είχαν διάμετρο 9cm. Για τον αερισμό των τρυβλίων, δημιουργήθηκε οπή στο καπάκι τους με τη βοήθεια πυρακτωμένου κυλινδρικού σωλήνα διαμέτρου 4 cm. Η οπή καλύφθηκε με λευκή μουσελίνα.



Εικόνα 15. Θάλαμος σταθερών συνθηκών.
Εργαστήριο Γεωργικής Ζωολογίας και
Εντομολογίας Γ.Π.Α.



Εικόνα 16. Ξύλινος κλωβός με την εκτροφή του αρπακτικού
M. pygmaeus. Θερμοκήπιο του Εργαστηρίου Γεωργικής
Ζωολογίας και Εντομολογίας Γ.Π.Α.

2.1.3 Θάλαμος σταθερών συνθηκών.

Οι συνθήκες του θαλάμου είναι ρυθμιζόμενες με στόχο να διατηρείται σταθερή υγρασία 60 ± 5 %, θερμοκρασία στους 25 ± 5 °C και φωτοπερίοδο 16Φ:8Σ.

2.1.4 Θερμοκήπιο

Το θερμοκήπιο είναι υαλόφρακτο με παράθυρα στην οροφή ώστε να ρυθμίζεται η θερμοκρασία και η υγρασία. Η ρύθμιση της θερμοκρασίας γίνεται με κλιματιστικό μηχάνημα ώστε να διατηρείται στους $22,5 \pm 2,5$ °C. Η φωτοπερίοδος καθορίζεται από συνθήκες φυσικού φωτός.

2.2 Πειραματική διαδικασία για έναν θηρευτή

2.2.1. Προετοιμασία των αρπακτικών πριν από τις επεμβάσεις.

Για τη διερεύνηση της λειτουργικής απόκρισης του θηρευτή χρησιμοποιήθηκαν νύμφες 5^{ης} ηλικίας. Από την εκτροφή του θερμοκηπίου συλλέγονταν νύμφες του αρπακτικού με την βοήθεια αναρροφητήρα. Οι νύμφες μεταφέρονταν στο εργαστήριο και εξετάζονταν προσεκτικά, με τη βοήθεια στερεοσκοπίου, ώστε να εντοπιστούν εκείνες που ήταν 4^{ης} ή μικρότερης ηλικίας. Έπειτα, οι νύμφες που διαλέγονταν, μεταφέρονταν σε τρυβλία Petri στα οποία είχε τοποθετηθεί φυλλάριο τομάτας και ενυδατωμένο βαμβάκι το οποίο κάλυπτε την

κάτω επιφάνεια τρυβλίου και τον μίσχο του φυλλαρίου. Στις νύμφες δινόταν άφθονη τροφή (*adlibitum*). Ως τροφή χρησιμοποιήθηκε το σκεύασμα Entofood® (Koppert, The Netherlands). Τα τρυβλία έπειτα καλύπτονταν περιμετρικά με parafilm και μεταφέρονταν στο θάλαμο σταθερών συνθηκών.

Γινόταν καθημερινός έλεγχος ώστε να εντοπιστούν οι νύμφες 5^{ης} ηλικίας (Εικόνα 16). Οι νύμφες 5^{ης} ηλικίας συλλέγονταν άμεσα και τοποθετούνταν ατομικά σε τρυβλίο Petri (προετοιμασμένο όπως περιγράφηκε παραπάνω) στο οποίο ήταν τοποθετημένο ένα φυλλάριο τομάτας και βαμβάκι ενυδατωμένο το οποίο κάλυπτε την κάτω επιφάνεια του τρυβλίου και τον μίσχο του. Παράλληλα, δεν δινόταν επιπλέον τροφή στις νύμφες ώστε να παραμείνουν χωρίς λεία για 24 ώρες πριν από την επέμβαση. Τα τρυβλία, έπειτα, καλύπτονταν περιμετρικά με parafilm και μεταφέρονταν στο θάλαμο σταθερών συνθηκών όπου και παρέμεναν για 24 ώρες.

2.2.2 Προετοιμασία των τρυβλίων

Για τη διερεύνηση της λειτουργικής απόκρισης στο εργαστήριο, χρησιμοποιήθηκαν τρυβλία με φυλλάριο τομάτας και ως λεία χρησιμοποιήθηκαν ωά του λεπιδοπτέρου *E. kuehniella* (EPHES control®, AgrobioS. L., Almeria, Spain). Τα ωά ελέγχονταν στο στερεοσκόπιο ώστε να είναι ακέραια (Εικόνα 20). Τα φυλλάρια τομάτας τα οποία επιλέχτηκαν είχαν ίδιες διαστάσεις, ήταν καθαρά από άλλα αρθρόποδα και δεν είχαν δεχθεί επέμβαση με κανένα φυτοπροστατευτικό σκεύασμα.

Στο τρυβλίο τοποθετούνταν το φυλλάριο τομάτας μαζί με ενυδατωμένο βαμβάκι το οποίο κάλυπτε την κάτω επιφάνεια του τρυβλίου και τον μίσχο του φυλλαρίου. Έπειτα, με τη βοήθεια του στερεοσκοπίου και λεπτού πινέλου, τοποθετούνταν προσεκτικά επάνω στο φυλλάριο τα ωά (Εικόνα 18).



Εικόνα 17. Νύμφη 5^{ης} ηλικίας του αρπακτικού *M. ruginosus*.

Πηγή: Γιακουμάκη 2019. Γεωργικής Ζωολογίας και Εντομολογίας Γ.Π.Α.

Εικόνα 18. Διάταξη ωών *E. kuenhiella*, όπως τα τοποθετήσαμε στο φύλλο τομάτας.

Πηγή: Γιακουμάκη 2019. Εργαστήριο Γεωργικής Ζωολογίας και Εντομολογίας Γ.Π.Α.

2.2.3 Διεξαγωγή του πειράματος

Οι νύμφες 5^{ης} ηλικίας, οι οποίες είχαν τοποθετηθεί στον θάλαμο σταθερών συνθηκών προ 24 ωρών, συλλέγονταν με αναρροφητήρα από τα τρυβλία και τοποθετούνταν σε τυχαίο σημείο στο τρυβλίο με τη λεία, το οποίο είχε προετοιμαστεί όπως περιγράψαμε παραπάνω. Έπειτα τα τρυβλία καλύπτονταν περιμετρικά με parafilm ώστε να μην διαφύγουν τα έντομα και τοποθετούνταν στον θάλαμο σταθερών συνθηκών για 12 ώρες (8μμ -8πμ). Σε κάθε τρυβλίο γινόταν εισαγωγή ενός ατόμου του θηρευτή και χρησιμοποιήθηκαν πυκνότητες ωών 1, 2, 4, 8, 16 & 32 ωά/τρυβλίο. Για κάθε πυκνότητα έγιναν 10-15 επαναλήψεις. Έπειτα από 12 ώρες, στις 8 π.μ., οι νύμφες απομακρύνονταν προσεκτικά από τα τρυβλία με τη βοήθεια του αναρροφητήρα. Έπειτα τα τρυβλία με την λεία που είχε καταναλωθεί μεταφέρονταν στον χώρο του εργαστηρίου. Με την βοήθεια του στερεοσκοπίου καταμετρούνταν τα πλήρως μυζημένα ωά. Μερικώς μυζημένα ωά καταγράφηκαν μόνο στις μεγάλες πυκνότητες όταν τοποθετήθηκαν τρεις θηρευτές, ωστόσο το ποσοστό ήταν αμελητέο και δεν συμπεριλήφθηκε στα αποτελέσματα.

2.3 Πειραματική διαδικασία για 2 & 3 θηρευτές

2.3.1 Προετοιμασία των αρπακτικών

Όπως και στην προηγούμενη διαδικασία, χρησιμοποιήθηκαν νύμφες 5^{ης} ηλικίας. Όταν οι νύμφες έφταναν στην 5^η ηλικία απομακρύνονταν και τοποθετούνταν ατομικά σε τρυβλίο με φυλλάριο τομάτας για 24 ώρες στον θάλαμο σταθερών συνθηκών χωρίς λεία.

2.3.2 Προετοιμασία των τρυβλίων με το φύλλο τομάτας και τη λεία πριν από τις επεμβάσεις

Όπως και προηγουμένως, στο τρυβλίο τοποθετήθηκαν τα ωά με βοήθεια ειδικού πινέλου και του στερεοσκοπίου. Τα φυλλάρια τομάτας ήταν καθαρά και ίδιου μεγέθους. Η κάτω επιφάνεια του τρυβλίου καλυπτόταν από ενυδατωμένο βαμβάκι όπως και ο μίσχος.

2.3.3 Διεξαγωγή του πειράματος

Οι νύμφες συλλέγονταν από τα τρυβλία που είχαν τοποθετηθεί προ 24 ωρών με την βοήθεια του αναρροφητήρα και τοποθετούνταν προσεκτικά στα τρυβλία με φυλλάριο και λεία σε τυχαίο σημείο. Σε κάθε τρυβλίο εισάγονταν 2 ή 3 θηρευτές. Όταν χρησιμοποιήσαμε 2 θηρευτές στο κάθε τρυβλίο τοποθετήθηκαν 2, 4, 8, 16, 32 ή 64 ωά ενώ για τους 3 θηρευτές δόθηκαν 3, 6, 12, 24, 48 ή 96 ωά. Τα ωά τοποθετούνταν στην επάνω επιφάνεια του φυλλαρίου κατά τρόπο που να καλύπτουν έκταση ανάλογη του αριθμού τους. Τα τρυβλία καλύπτονταν περιμετρικά με parafilm ώστε να μην διαφύγουν τα έντομα και τοποθετούνταν στον θάλαμο σταθερών συνθηκών για 12 ώρες (8μμ -8πμ). Για κάθε πυκνότητα λείας στους 2 και 3 θηρευτές έγιναν 10-15 επαναλήψεις.

Οι πυκνότητες επιλέχθηκαν σύμφωνα με προκαταρκτικές παρατηρήσεις μας. Όπως έγινε και σε άλλες σχετικές μελέτες για τον ενδοειδικό ανταγωνισμό, όταν αυξήσαμε τον αριθμό των θηρευτών, αυξήσαμε αναλογικά και την πυκνότητα της λείας σε σύγκριση με τις πυκνότητες που δόθηκαν προς κατανάλωση στον ένα θηρευτή (Durán Prieto *et al.*, 2016, Papanikolaou *et al.*, 2016).



Εικόνα 20. Φύλλα τομάτας στα οποία έχουν κατανεμηθεί τα ωά *E. kuehniella*. Στην εικόνα αποτυπώνεται η αναλογική αύξηση των ατόμων της λείας όταν αυξήσαμε τον αριθμό των θηρευτών. Από αριστερά προς τα δεξιά, 16 (16*1) ωά δόθηκαν στον έναν θηρευτή, 32 (16*2) ωά στους δύο θηρευτές και 48 (16*3) ωά στους τρεις θηρευτές. Πηγή: Γιακουμάκη 2019. Εργαστήριο Γεωργικής Ζωολογίας και Εντομολογίας Γ.Π.Α.

Μετά την πάροδο των 12 ωρών, τα τρυβλία μεταφέρονταν στο εργαστήριο. Οι νύμφες απομακρύνονταν από τα τρυβλία προσεκτικά και με τη βοήθεια του στερεοσκοπίου. Τέλος, μετρούσαμε τα μυζημένα ωά (Εικόνα 21).



Εικόνα 20. Ακέραια ωά *E. kuenhiella* όπως φαίνονται στο στερεοσκόπιο πριν από την έκθεσή τους στους θηρευτές.
Πηγή: Γιακουμάκη 2019. Εργαστήριο Γεωργικής Ζωολογίας και Εντομολογίας Γ.Π.Α.

Εικόνα 21. Μυζημένα ωά *E. kuenhiella* όπως φαίνονται στο στερεοσκόπιο.
Πηγή: Γιακουμάκη 2019. Εργαστήριο Γεωργικής Ζωολογίας και Εντομολογίας Γ.Π.Α.

2.4 Στατιστική ανάλυση.

2.4.1 Διερεύνηση του τύπου της λειτουργικής απόκρισης στις τρεις επεμβάσεις για ένα, δύο και τρεις θηρευτές.

Εν πρώτοις, διερευνήθηκε ο τύπος της λειτουργικής ανταπόκρισης του αρπακτικού. Καθώς η εξαρτημένη μεταβλητή είναι διωνυμική (ένα ωό είτε καταναλώθηκε είτε όχι), πραγματοποιήθηκε λογιστική ανάλυση της παλινδρόμησης της αναλογίας της λείας που καταναλώθηκε σε σχέση με την αρχική πυκνότητα αυτής, με τη μέθοδο της μέγιστης πιθανοφάνειας (Trexler *et al.*, 1988). Συγκεκριμένα, χρησιμοποιήθηκε το πολυώνυμο (Juliano, 2001):

$$\frac{N_e}{N_0} = \frac{\exp(P_0 + P_1 N_0 + P_2 N_0^2 + P_3 N_0^3)}{1 + \exp(P_0 + P_1 N_0 + P_2 N_0^2 + P_3 N_0^3)}$$

όπου N_e ο συνολικός αριθμός των ωών που καταναλώθηκαν, N_0 ο συνολικός αριθμός ωών που δόθηκαν στο αρπακτικό και P_0 , P_1 , P_2 και P_3 είναι εκτιμώμενες παράμετροι. Εάν η παράμετρος P_1 είναι αρνητική, αυτό συνεπάγεται ότι η κατανάλωση της λείας μειώνεται όσο

η λεία αυξάνεται, υποδεικνύοντας τον τύπο II της λειτουργικής απόκρισης. Εάν η παράμετρος P_1 είναι θετική και η παράμετρος P_2 αρνητική, τότε τα αποτελέσματα θα υποδείκνυαν τον τρίτο τύπο λειτουργικής απόκρισης (Juliano, 2001).

2.4.2 Διερεύνηση της ύπαρξης ενδοειδικού ανταγωνισμού μεταξύ δύο και τριών θηρευτών.

Τα αποτελέσματα της λογιστικής ανάλυσης της παλινδρόμησης έδειξαν ότι το αρπακτικό ακολουθεί λειτουργική απόκριση τύπου II. Το μαθηματικό μοντέλο Crowley-Martin (Crowley, & Martin 1989), το οποίο υπολογίζει ενδεχόμενη επίδραση του ενδοειδικού ανταγωνισμού στη θήρευση, προσαρμόστηκε στα δεδομένα:

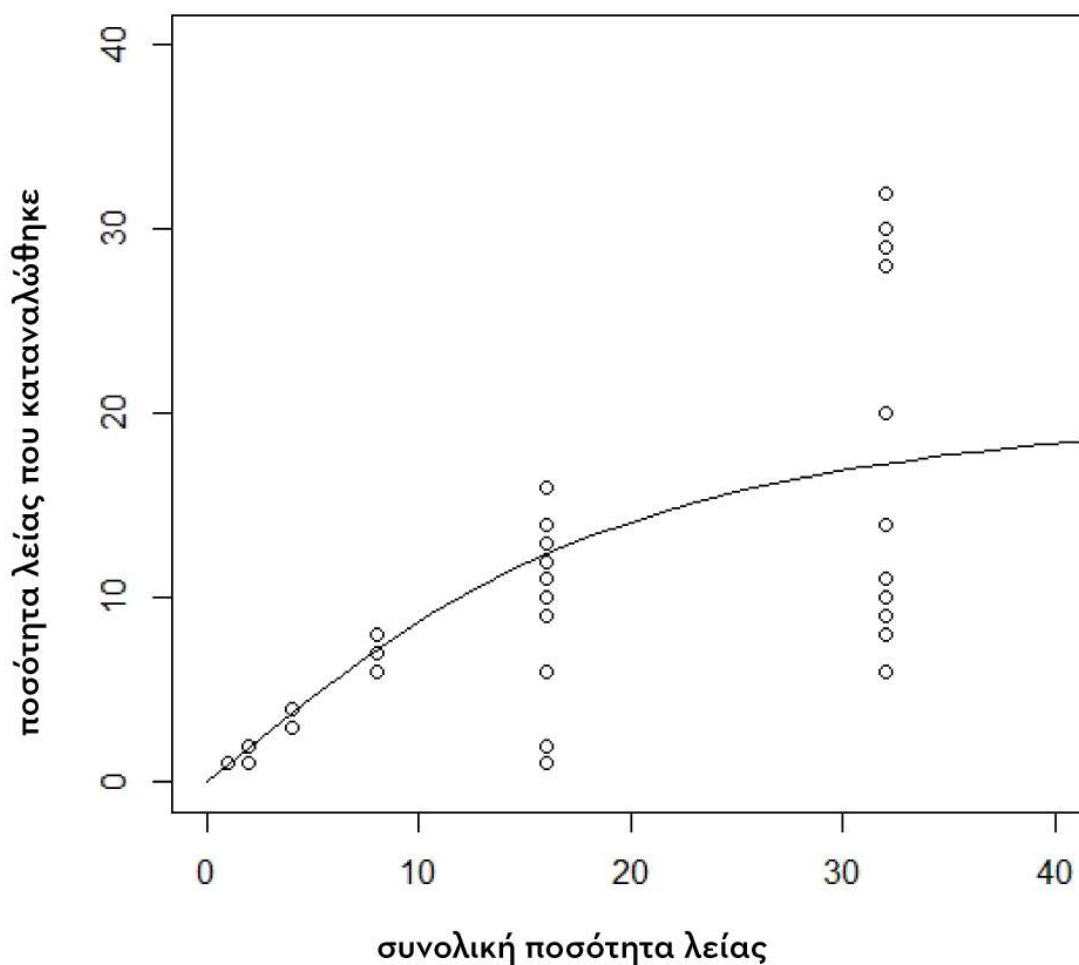
$$\frac{dN}{dt} = - \frac{aNP}{1+aT_hN+c(P-1)+aT_hcN(P-1)}$$

όπου N η πυκνότητα της λείας, P την πυκνότητα των θηρευτών, a ο ρυθμός επίθεσης των αρπακτικών στις χαμηλές πυκνότητες λείας, T_h ο χρόνος χειρισμού της λείας και c μία σταθερά. Η προσαρμογή του μαθηματικού μοντέλου Crowley-Martin στα δεδομένα έγινε σύμφωνα με τη μέθοδο που προτείνεται από τους Papanikolaou *et al.* (2016). Η στατιστική ανάλυση των δεδομένων πραγματοποιήθηκε με τη χρήση του λογισμικού στατιστικής ανάλυσης και προγραμματισμού R (R Core Team 2019).

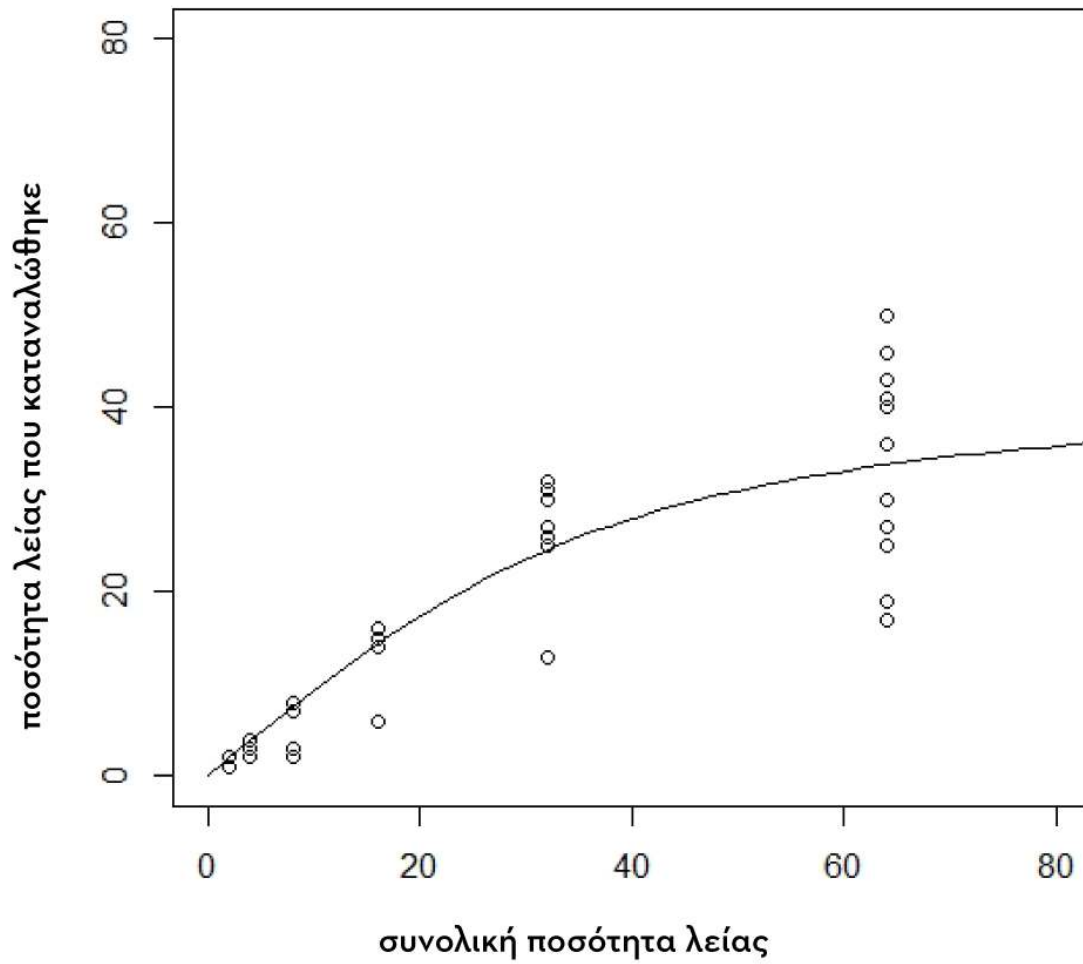
3. Αποτελέσματα

3.1. Τύπος λειτουργικής απόκρισης για έναν, δύο και τρεις θηρευτές.

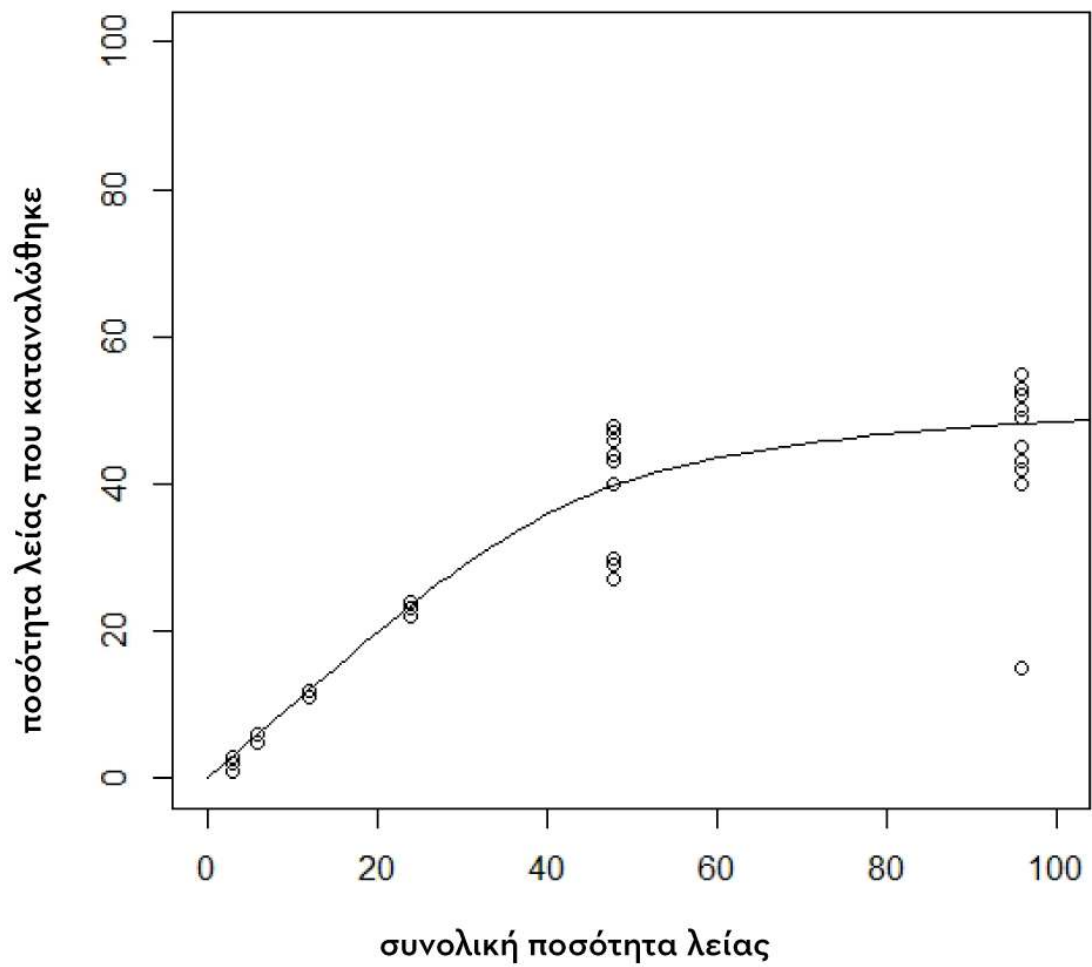
Όπως υποδεικνύουν τα αποτελέσματα στον Πίνακα 1, η παράμετρος P_1 είχε αρνητική τιμή και διαφορετική του μηδενός σε όλες τις μεταχειρίσεις ($P < 0.001$). Αυτό σημαίνει ότι η ποσότητα της καταναλωθείσας λείας μειώνεται σταθερά με την αύξηση της αρχικής πυκνότητας. Κατά συνέπεια, το αρπακτικό ακολουθεί λειτουργική απόκριση τύπου II.



Γράφημα 1. Λειτουργική απόκριση 1νύμφης 5^{ης} ηλικίας του αρπακτικού *M. pygmaeus*, σε αυξανόμενες πυκνότητες ωών *E. kuehniella*.



Γράφημα 2. Λειτουργική απόκριση 2 νυμφών 5^{ης} ηλικίας του αρπακτικού *M. ruggaesus* σε αυξανόμενη πυκνότητα ωών *E. kuehniella*.



Γράφημα 3. Λειτουργική απόκριση 3 νυμφών 5^{ης} ηλικίας του αρπακτικού *M. ruginervis* σε αυξανόμενη πυκνότητα ωών *E. kuehniella*.

Πίνακας 1. Εκτιμώμενες παράμετροι (P_0 , P_1 , P_2 και P_3) της λογιστικής ανάλυσης της παλινδρόμησης της αναλογίας της λείας που καταναλώθηκε σε σχέση με την αρχική πυκνότητα αυτής, στην πυκνότητα του ενός ($P=1$), δύο ($P=2$) και τριών ($P=3$) θηρευτών.

Παράμετροι	P=1	P=2	P=3
P_0	2.355±0.300	1.636 ±0.135	2.633 ±0.225
P_1	-10.825 ±2.152*	-6.811 ±0.968*	-10.763 ±1.225*
P_2	1.950 ±2.055	-1.758 ±0.982	-4.006 ±1.317
P_3	5.432 ±2.079	1.997 ±1.034	6.808 ±1.819

* $P < 0.001$

3.2. Εκτίμηση των παραμέτρων της λειτουργικής απόκρισης για έναν, δύο και τρεις θηρευτές.

Ο εκτιμώμενος μέσος ρυθμός επίθεσης για τον έναν θηρευτή ήταν 0.283 h^{-1} . Στις περιπτώσεις έκθεσης δύο και τριών θηρευτών, ο εκτιμώμενος μέσος ρυθμός επίθεσης ήταν 0.151 h^{-1} και 0.188 h^{-1} αντίστοιχα. Οι ρυθμοί επίθεσης στους δύο και τρεις θηρευτές ήταν σημαντικά μικρότεροι από τον ρυθμό επίθεσης του ενός θηρευτή (Πίνακας 2) (95% διάστημα εμπιστοσύνης).

Ωστόσο, οι μέσοι χρόνοι χειρισμού της λείας στον έναν, στους δύο και στους τρεις θηρευτές δεν διέφεραν στατιστικά μεταξύ τους (Πίνακας 2). Στην περίπτωση του ενός θηρευτή, ο χρόνος χειρισμού της λείας ήταν 0.542 h, στους δύο θηρευτές 0,507 h, και στους τρεις θηρευτές 0,605 h.

Πίνακας 2. Εκτιμώμενες παράμετροι (μέσος όρος, 95% διάστημα εμπιστοσύνης) του μαθηματικού μοντέλου Crowley-Martin, στην πυκνότητα του ενός (P=1), δύο (P=2) και τριών (P=3) θηρευτών.

	$a(h^{-1})$	$T_h(h)$	c
P=1	0.283 (0.224-0.347)	0.542 (0.419- 0.674)	-
P=2	0.151 (0.131-0.173)	0.507 (0.406-0.615)	0.115 (0.007-0.320)
P=3	0.188 (0.160-0.218)	0.605 (0.481-0.723)	0.076 (0.005-0.212)

Η παράμετρος c διέφερε από το 0 (σύμφωνα με το 95% διάστημα εμπιστοσύνης) σε όλες τις περιπτώσεις. Η τιμή που πήρε η παράμετρος c μας υποδεικνύει ότι η θήρευση των νυμφών 5^{ης} ηλικίας είναι εξαρτημένη από την πυκνότητα των θηρευτών (Πίνακας 2).

3.3. Μέση κατανάλωση λείας από έναν, δύο και τρεις θηρευτές

Πίνακας 3. Μέση κατανάλωση των θηρευτών στις διάφορες πυκνότητες λείας

P=1 θηρευτής, P=2 θηρευτές, P=3 θηρευτές. ANOVA. Between groups, F-Ratio 193.452, P-Value<0.005, Df=5

	1	2	3	4	6	8	12	16	24	32	48	64	96
P=1	1±0	1,83 (±0,38)	----	3,86 (±0,35)	----	7,73 (±0,59)	----	10,4 (±4,31)	----	18,92 (±10,20)	----	----	----
P=2	----	1,9 ±0,31	----	3,5 ±0,70	----	7,07 ±2,05	----	14,84 (±2,73)	----	25,5 (±7,18)	-----	32,57 (±10,18)	-----
P=3	----	----	2,7 (±0,67)	----	5,8 (±0,42)	----	11,9 (±0,31)	----	23,72 (±0,64)	----	40,8 (±8,8)	-----	44,25 (±10,18)

4. Συζήτηση

Στην εργασία αυτή διερευνήθηκαν οι επιπτώσεις της αμοιβαίας παρεμβατικότητας μεταξύ ατόμων του πολυφάγου αρπακτικού *M. pygmaeus* στον χρόνο χειρισμού της λείας και στον ρυθμό επίθεσης στις μικρές πυκνότητες. Τα μαθηματικά υποδείγματα στα οποία προσαρμόσαμε τα αποτελέσματα έδειξαν ότι ο χρόνος χειρισμού δεν επηρεάστηκε από την αύξηση του αριθμού των θηρευτών. Στην μεταχείριση όπου χρησιμοποιήθηκε ένας θηρευτής, ο χρόνος χειρισμού της λείας εκτιμήθηκε 0,542 (0.419- 0.674) h, στην μεταχείριση δύο θηρευτών 0,507 (0.406-0.615) h, και σε εκείνη των τριών θηρευτών 0,605 (0.481-0.723) h. Επομένως, ο χρόνος χειρισμού (*handling time*) δεν διέφερε στατιστικά μεταξύ των επεμβάσεων. Πρακτικά, το αποτέλεσμα αυτό εισηγείται ότι, η θηρευτική αποτελεσματικότητα των νυμφών 5^{ης} ηλικίας του αρπακτικού σε αυξανόμενη λεία, δεν είναι εξαρτημένη από την αυξανόμενη πυκνότητα του θηρευτή.

Αντίθετα με τον χρόνο χειρισμού, ο ρυθμός επίθεσης (*attack rate*) στις μικρές πυκνότητες λείας επηρεάστηκε με την αύξηση της πυκνότητας των θηρευτών. Ο εκτιμώμενος ρυθμός επίθεσης όταν χρησιμοποιήθηκε ένας θηρευτής ήταν 0.283 h^{-1} ενώ για τις περιπτώσεις των 2 και 3 θηρευτών $0,151 \text{ h}^{-1}$ και $0,188 \text{ h}^{-1}$ αντίστοιχα. Αυτό το αποτέλεσμα φανερώνει την ύπαρξη ενδοειδικού ανταγωνισμού μεταξύ των νυμφών 5^{ης} ηλικίας του αρπακτικού, καθώς ήταν σημαντικά χαμηλότερος στις μεταχειρίσεις των 2 και 3 ατόμων θηρευτών σε σχέση με τον ρυθμό επίθεσης του ενός θηρευτή. Επομένως, ο ρυθμός επίθεσης σε χαμηλότερες πυκνότητες λείας, βρέθηκε ότι εξαρτάται από την πυκνότητα του θηρευτή.

Αυτά τα αποτελέσματα υποδεικνύουν την ύπαρξη ανταγωνισμού μεταξύ των ατόμων του θηρευτή σε μικρές πυκνότητες λείας ενδεχομένως γιατί σε αυτές τις πυκνότητες το αρπακτικό δεν έχει φτάσει σε επίπεδο κορεσμού. Η περαιτέρω επομένως αναζήτηση της περιορισμένης σε ποσότητα λείας πιθανά ευνοεί φαινόμενα αμοιβαίας παρεμβατικότητας μεταξύ των ατόμων. Με τη αύξηση της ποσότητας της λείας το αρπακτικό καταναλώνοντας μεγαλύτερες ποσότητες από τη διαθέσιμη λεία φτάνει στο επίπεδο του κορεσμού, και ο χρόνος χειρισμού τείνει προς το ανώτερο όριο λόγω του αυξημένου χρόνου που απαιτείται για την αφομοίωση ή πέψη της λείας (Jeschke *et al.*, 2002). Σε αυτή την περίπτωση, ενδεχομένως να υπάρχει παρεμβατικότητα μεταξύ των θηρευτών, ωστόσο το επίπεδο του ανταγωνισμού είναι μειωμένο καθώς τα αρπακτικά δεν απαιτούν χρόνο για αναζήτηση της λείας και άρα πραγματοποιούνται λιγότερες επαφές και περιορισμένος ανταγωνισμός μεταξύ τους. Το

παραπάνω φαινόμενο έχει παρατηρηθεί και σε άλλα αρπακτικά Coccinellidae τα οποία έχουν τύπο II λειτουργικής απόκρισης (Paranikolaou *et al.*, 2016). Ωστόσο, η παραπάνω υπόθεση χρήζει περαιτέρω μελέτης καθώς μέχρι στιγμής δεν έχει διερευνηθεί εάν το αρπακτικό ανήκει στην κατηγορία των θηρευτών όπου η κατανάλωση σταματάει εξαιτίας της διαδικασίας πέψης (**digestion-limited**) όπως έχει παρατηρηθεί σε άλλα αρπακτικά όπως το είδος *Propylea quatuordecimpunctata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae) (Jeschke *et al.*, 2002; Paranikolaou *et al.*, 2014).

Τα αποτελέσματά μας διαφέρουν από άλλες μελέτες όπου μελετήθηκε η ύπαρξη ενδοειδικού ανταγωνισμού μεταξύ των ατόμων του συγκεκριμένου αρπακτικού. Οι Lampropoulos *et al.* (2013) και οι Michaelides *et al.*, (2018), αναφέρουν ότι όταν τοποθετήθηκαν στο πειραματικό πεδίο δύο θηρευτές, παρατηρήθηκε μεταξύ τους ανταγωνιστική συμπεριφορά στις ενδιάμεσες και στις μεγάλες πυκνότητες λείας. Ακόμη, οι Maselou *et al.*, (2015), δεν παρατήρησαν ανταγωνιστική συμπεριφορά μεταξύ ατόμων του θηρευτή στην παρουσία και απουσία συμπληρωματικής τροφής μαζί με την λεία, σε καμία πυκνότητα λείας. Αντίθετα, διαπίστωσαν ότι όταν τοποθέτησαν δύο θηρευτές, το αρπακτικό είχε καλύτερη διασπορά χωρικά και προσέγγιζε την λεία σε μεγαλύτερο βαθμό από την μεταχείριση όπου τοποθετήθηκε ένας θηρευτής. Στις παραπάνω μελέτες, δεν αξιολογήθηκε η επίδραση στον χρόνο χειρισμού και στον ρυθμό επίθεσης, αλλά εφαρμόστηκε διαφορετική μεθοδολογία για την διερεύνηση της επίδρασης του ενδοειδικού ανταγωνισμού. Ενδεχομένως, για τον παραπάνω λόγο να διαφέρουν ποιοτικά τα αποτελέσματά μας από τις υπόλοιπες έρευνες. Ακόμα, σε όλες τις παραπάνω μελέτες, η λεία ήταν διαφορετική (νύμφες του αλευρώδη *T. vaporariorum*, ωά *T. absoluta* και νύμφες *M. persicae* αντίστοιχα). Το είδος της λείας έχει αναφερθεί ότι διαδραματίζει πολύ σημαντικό ρόλο στην θηρευτική ικανότητα ενός αρπακτικού, και ταυτόχρονα στην επίδραση του ενδοειδικού ανταγωνισμού (Al-Deghairi *et al.*, 2014).

Το αρπακτικό *M. pygmaeus* εφαρμόζεται σε Προγράμματα Ολοκληρωμένης Διαχείρισης (Πολλαπλές Εξαπολύσεις, Εντατικές Εξαπολύσεις και Ενίσχυση των Ιθαγενών Πληθυσμών) σε καλλιέργειες τομάτας και πιπεριάς για την αντιμετώπιση πολύ επιζήμιων εχθρών όπως το λεπιδόπτερο *T. absoluta*, η αφίδα *M. persicae*, αλευρώδεις και άλλα επιζήμια έντομα (Messelink *et al.*, 2011, Nannini *et al.*, 2012, Urbaneja *et al.*, 2012, DeBacker *et al.*, 2014, Moerkens *et al.*, 2017, Sanchez *et al.*, 2018). Σε είδη που έχουν παρατηρηθεί ενδοειδικές

ανταγωνιστικές σχέσεις, έχουν αναφερθεί ορισμένες περιπτώσεις, όπου ο έλεγχος των επιβλαβών εντόμων ήταν αρνητικά συνδεδεμένος με την αύξηση του πληθυσμού των θηρευτών. Σε αυτές τις περιπτώσεις ενδείκνυται να εξαπολύεται συγκριμένος αριθμός θηρευτών ανάλογα με το επίπεδο της πυκνότητας της λείας (Ge *et al.*, 2018). Τα αποτελέσματά μας επομένως μπορούν να φανούν χρήσιμα για την εξαπόλυση του αρπακτικού στην κατάλληλη αναλογία πυκνότητα θηρευτή – πυκνότητα λείας, ώστε να μην παρατηρηθεί μείωση της θηρευτικής αποτελεσματικότητας του αρπακτικού λόγω ανταγωνισμού.

Τα αποτελέσματά μας έδειξαν ότι οι παράμετροι της λειτουργικής απόκρισης του αρπακτικού *M. pygmaeus* είναι εξαρτημένοι από την πυκνότητα των θηρευτών. Η αύξηση του αριθμού των θηρευτών συνεπάγεται μείωση στον ρυθμό επίθεσης, και κατ'επέκταση, στην θηρευτική αποτελεσματικότητα κάθε θηρευτή ξεχωριστά στις χαμηλές πυκνότητες λείας. Επομένως, παράλληλα με την αξιοποίηση των αποτελεσμάτων στην Βιολογική Αντιμετώπιση, μπορούμε να αντλήσουμε πληροφορίες για την μαζική εκτροφή του αρπακτικού όπου ως τροφή χρησιμοποιούνται τα ωά *E. kuehniella*. Για παράδειγμα, θα πρέπει η λεία να διατηρείται σε μεγάλες πυκνότητες, διαφορετικά, ο ενδοειδικός ανταγωνισμός μπορεί να οδηγήσει σε μειωμένη κατανάλωση λείας, με πιθανά αρνητικά αποτελέσματα στην ανάπτυξη και αναπαραγωγή του αρπακτικού (Moreno-Ripoll *et al.*, 2012, Arvaniti *et al.*, 2019).

Συμπερασματικά, τα αποτελέσματα έδειξαν ότι σε αυξημένη πυκνότητα θηρευτών υπάρχουν ενδείξεις ανταγωνισμού στην κατανάλωση λείας και κυρίως στις χαμηλές πυκνότητές της. Ωστόσο, απαιτείται διερεύνηση σε επεμβάσεις μεγαλύτερης κλίμακας, δηλαδή σε ολόκληρα φυτά καθώς έχουν υπάρξει ενδείξεις ότι όταν τα αρπακτικά έχουν διαθέσιμο περισσότερο χώρο, μειώνεται το επίπεδο του ενδοειδικού ανταγωνισμού παρέμβασης μεταξύ τους. Το αρπακτικό σε πρόσφατη έρευνα των Maselou *et al.*, (2014), έδειξε ότι τόσο σε επέμβαση μικρής κλίμακας (τρυβλίο-φύλλο) όσο και σε επέμβαση σε φυτό, ο τύπος της λειτουργικής απόκρισης δεν επηρεάστηκε. Πιο συγκεκριμένα, οι χρόνοι χειρισμού της λείας δεν διέφεραν μεταξύ τους σε κανένα από τα δύο φυτά που εξετάστηκαν (χρόνος χειρισμού 0,655 h και 0,661 σε φύλλο μελιτζάνας και σε ολόκληρο φυτό αντίστοιχα, 0,671 h και 0,699 h σε φύλλο πιπεριάς και σε ολόκληρο φυτό αντίστοιχα). Ωστόσο, δεν γνωρίζουμε εάν η αύξηση του αριθμού των ατόμων του θηρευτή σε επεμβάσεις μεγαλύτερης κλίμακας, δηλαδή σε ολόκληρα φυτά, θα οδηγούσε σε μεταβολή του χρόνου χειρισμού και του ρυθμού επίθεσης. Δεδομένου ότι όταν τα πειράματα είναι μεγαλύτερης ή μικρότερης κλίμακας ενδέχεται να αλλάξει ο τύπος

της λειτουργικής απόκρισης και να γίνει τύπου III ή και τύπος I (Feng *et al.*, 2018) ή ακόμη ενδέχεται να μην υπάρξει καμία ένδειξη ενδοειδικού ανταγωνισμού μεταξύ των θηρευτών (Hattingh & Samways, 1990). Απαιτείται η περαιτέρω διερεύνηση της εκτίμησης του φαινομένου του ενδοειδικού ανταγωνισμού στο είδος αυτό.

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Afshar, F., R., & Latifi, M., (2017).** Functional response and predation rate of *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) at three constant temperatures. *Persian J. Acarol.* 6(4), 299–314.
- Akyazi, R., Sousan, M. & Altunç, Y., E., (2019).** The prey-stage preferences of *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot and *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Mesostigmata: Phytoseiidae), between egg and nymph stages of *Tetranychus urticae* Koch (Trombidiformes: Tetranychidae). *Plant Protection Bulletin* 59(1) 37-42.
- Al – Ansari, M., K., E., (2010).** Intra-Specific Competition and Cannibalism in The Ladybird Beetle, *Coccinella undecimpunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Plant Protection and Pathology* 6 (1), Issue (12), 1009-1012.
- Al-Deghairi, M. A., Abdel-Baky, N. F., Fouly, A. H., & Ghanim, N. M. (2014).** Foraging behavior of two Coccinellid species (Coleoptera: Coccinellidae) fed on aphids. *Journal of Agricultural and Urban Entomology* 30, 12–24.
- Albajes R. & Alomar O., (2002).** Current and potential use of polyphagous predators. In: Albajes R., Lodovica Gullino M., Van Lenterer J.C. & Elad Y., eds. *Integrated pest and disease management in greenhouse crops*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers 265-275.
- Aljetlawi, A., Sparrevik, E., & Leonardsson, K., (2004).** Prey-predator size-dependent functional response: derivation and rescaling to the real world. *Journal of Animal Ecology* 73(2), 239–252.
- Altieri, M A., van Schoonhoven, A., Doll, J. (1977).** The Ecological Role of Weeds in Insect Pest Management Systems: A Review Illustrated by Bean (*Phaseolus vulgaris*) Cropping Systems, *PANS*, 23(2), 195-205.
- Alvarado, P., Balta, O., Alomar, O. (1997).** Efficiency of four Heteroptera as predators of *Aphis gossypii* and *Macrosiphum euphorbiae* (Hom.: Aphididae). *Entomophaga* 42, 215–226.
- Andrewartha, H. G. and Birch, L. C. 1958.** The Lotka- Volterra theory of intraspecific competition. *Australian Journal of Zoology* 2, 174-177.
- Arnó, J., Oveja, M.F., Gabarra, R., (2018),** Selection of flowering plants to enhance the biological control of *Tuta absoluta* using parasitoids, *Biological Control* 122, 41-50.

- Arvaniti, K., Fantinou, A., & Perdakis, D. (2019).** Cannibalism among same-aged nymphs of the omnivorous predator *Dicyphus errans* (Hemiptera: Miridae) is affected by food availability and nymphal density. *European Journal of Entomology* 116, 302-308.
- Atakan, E. & Uygur, S. (2005).** Winter and spring abundance of *Frankliniella spp.* and *Thrips tabaci* Lindeman (Thysan., Thripidae) on weed host plants in Turkey. *Journal of Applied Entomology* 129, 17–26.
- Averill, A. L., & Prokopy, R. J. (1987).** Intraspecific Competition in the Tephritid Fruit Fly *Rhagoletis Pomonella*. *Ecology* 68(4), 878–886.
- Beaver, R. A. (1974).** Intraspecific Competition among Bark Beetle Larvae (Coleoptera: Scolytidae). *The Journal of Animal Ecology* 43(2), 455.
- Beddington, J., R. (1975).** Mutual interference between parasites or predators and its effect on search efficiency. *J Anim Ecol.* 1975 44, 331–340.
- Bodino, N., Ferracini, C., & Tavella, L. (2019).** Functional response and age-specific foraging behaviour of *Necremnostutae* and *N. cosmopterix*, native natural enemies of the invasive pest *Tuta absoluta* in Mediterranean area. *Journal of Pest Science* 92, 1467–1478.
- Biondi, A., Zappalà, L., Di Mauro, A., Tropea Garzia, G., Russo, A., Desneux, N., Siscaro, G., (2016).** Can alternative host plant and prey affect phytophagy and biological control by the zoophytophagous mirid *Nesidiocoris tenuis*? *BioControl*, 61, 79–90.
- Blaeser, P., Sengonca, C. & Zegula, T. (2004).** The potential use of different predatory bug species in the biological control of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *J Pest Sci* 77, 211–219.
- Bolnick, D., I. (2001).** Intraspecific competition favours niche width expansion in *Drosophila melanogaster*. *Nature*, 410, 463–466 .
- Bouagga, S., Urbaneja, A., & Pérez-Hedo, M. (2018).** Comparative biocontrol potential of three predatory mirids when preying on sweet pepper key pests. *Biological Control* 121, 168–174.
- Bultman, T. L., & Faeth, S. H. (1986).** Effect of Within-Leaf Density and Leaf Size on Pupal Weight of a Leaf-Miner, *Cameraria* (Lepidoptera: Gracillariidae). *The Southwestern Naturalist*, 31(2), 201-206.

- Cao, T.-T., Lü, J., Lou, Y.-G., & Cheng, J.-A. (2013).** Feeding-Induced Interactions Between Two Rice Planthoppers, *Nilaparvatalugens* and *Sogatellafurcifera* (Hemiptera: Delphacidae): Effects on Feeding and Honeydew Excretion. *Environmental Entomology* 42(6), 1281–1291.
- Chase, J. M., Abrams, P. A., Grover, J. P., Diehl, S., Chesson, P., Holt, R. D., Case, T. J. (2002).** The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology Letters*, 5(2), 302–315.
- Crowley, P., H., & Martin, E., K., (1989).** Functional responses and interference within and between year classes of a dragonfly population. *J. North Am. Benthol. Soc* 8, 211-221.
- Darwin, C. (1871).** Pangenesis. *Nature* 3(78), 502–503.
- Das, S. S., M., Kumar, A., G., Ambrose, D., P., (2009).** Impact of Intraspecific Competition on the Predation of *Irantharmipes* (Stal) (Hemiptera: Reduviidae) on Cotton Bollworm, *Helicoverpaarmigera* (Hubner). *Journal of Biological Control* 23(4), 381-384.
- Dawkins, R., & Krebs, J. R. (1979).** Arms Races between and within Species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 205(1161), 489–511.
- Duan, J. J., Larson, K., Watt, T., Gould, J., & Lelito, J. P. (2013).** Effects of Host Plant and Larval Density on Intraspecific Competition in Larvae of the Emerald Ash Borer (Coleoptera: Buprestidae). *Environmental Entomology* 42(6), 1193–1200.
- De Puyseleir, V., De Man, S., Höfte, M., De Clercq, P., (2013).** Plantless rearing of the zoophytophagous bug *Nesidiocoris tenuis*. *BioControl* 58, 205–213.
- DeBach, P. (1964).** The scope of biological control. In P. DeBach (ed), *Biological control of insect pests and weeds*. Chapman and Hall Ltd., London.
- DeBacker, L., Medigo, R. C., Haubruge, É., Verheggen, F., (2014).** *Macrolophus pygmaeus* (Rambur) as an efficient predator of the tomato leafminer *Tuta absoluta* (Meyrick) in Europe. A review. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement/Biotechnology*, 18(4), 536-543.
- De Backer, L., Megido, R.C., Fauconnier, M.L. et al. (2015).** *Tuta absoluta*-induced plant volatiles: attractiveness towards the generalist predator *Macrolophus pygmaeus* *Arthropod-Plant Interactions*, 465–476.

- De Clercq, P., Mohaghegh, J. and Tirry, L. 2000.** Effect of host plant on the functional response of the predator *Podisusnigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae). *Biol. Control* 18, 65-70
- DeLong, J., P., Vasseur, D., A. (2011).** Mutual interference is common and mostly intermediate in magnitude. *BMC Ecol* 11, 1
- Ding-Xu, L., Juan, T. and Zuo-Rui, Sh. (2007).** Functional response of the predator *Scolothripstakahashii* to hawthorn spider mite, *Tetranychusviennensis*: Effect of age and temperature. *Biocontrol* 52, 41-61.
- Enkegaard, A., Brødsgaard, H.F. and Hansen, D.L. 2001.** *Macrolophuscaliginosus*: Functional response to whiteflies and preference and switching capacity between whiteflies and spider mites. *Entomol. Exp. Appl.* 101, 81-88.
- Eubanks, M., Denno, R. F. (1999).** The ecological consequences of variation in plants and prey for an omnivorous insect. *Ecology* 80, 1253-1266.
- Fantinou A., A., Perdikis D., C., Labropoulos P., D., & Maselou D., A., (2009).** Preference and consumption of *Macrolophus pygmaeus* preying on mixed instar assemblages of *Myzuspersicae*. — *Biol. Contr.* 51, 76–80.
- Fantinou A., A., Perdikis D., C., Maselou D., A., & Lambropoulos P., D., (2008).** Prey killing without consumption: Does *Macrolophus pygmaeus* show adaptive foraging behaviour? — *Biol. Contr.* 47, 187–193.
- Farazmand, A., Fathipour, Y., & Kamali, K. (2012).** Functional response and mutual interference of *Neoseiuluscalifornicus* and *Typhlodromusbagdasarjani* (Acari: Phytoseiidae) on *Tetranychusurticae* (Acari: Tetranychidae). *International Journal of Acarology*, 38(5), 369–376.
- Fathipour, Y., Maleknia, B., Bagheri, A., Soufbaf, M., & Reddy, G. V. P. (2020).** Functional and numerical responses, mutual interference, and resource switching of *Amblyseiuswirsikii* on two-spotted spider mite. *Biological Control*, 146, 104266.
- Fathipour, Y., Hosseini, A., Talebi, A. A. & Moharramipour, S. 2006:** Functional response and mutual interference of *Diaeretiellarapae* (Hymenoptera: Aphidiidae) on *Brevicorynebrassicae* (Homoptera: Aphididae). — *Entomol. Fennica* 17, 90–97

- Feng, Y., Zhou, Z.-X., An, M.-R., Yu, X.-L., & Liu, T.-X. (2018).** The effects of prey distribution and digestion on functional response of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control* 124, 74–81.
- Frank, S. D. (2010).** Biological control of arthropod pests using banker plant systems: past progress and future directions. *Biol Control* 52, 8-16.
- Free, C., A, Beddington, J., R, Lawton, J., H (1977).** On the inadequacy of simple models of mutual interference for parasitism and predation. *Journal of Animal Ecology* 46,543–544.
- Foglar, H., Malausa, J.C. &Wajnberg, E.** The functional response and preference of *Macrolophus caliginosus* [Heteroptera: Miridae] for two of its prey: *Myzus persicae* and *Tetranychus urticae*. *Entomophaga* 35, 465–474.
- Ge, Y., Camara, I., Wang, Y., Liu, P., Zhang, L., Xing, Y., Shi, W. (2018).** Predation of *Aphis craccivora* (Hemiptera: Aphididae) by *Oriussauteri* (Hemiptera: Anthocoridae) Under Different Temperatures. *Journal of Economic Entomology* 111(6), 2599–2604.
- Getz, W., M., Mills, N., J., (1996).** Host–parasitoid coexistence and egg-limited encounter rates. *Am Nat* 148, 301–315.
- Gianoli, E., (2000).** Competition in Cereal Aphids (Homoptera: Aphididae) on Wheat Plants. *Environmental Entomology* 29(2), 213 – 219.
- Gigon, V., Camps, C., & Le Corff, J. (2015).** Biological control of *Tetranychus urticae* by *Phytoseiulus macropilis* and *Macrolophus pygmaeus* in tomato greenhouses. *Experimental and Applied Acarology* 68(1), 55–70.
- 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: A Journal of Entomology* 2012, 1–12.
- Groenteman, R., Guershon, M., & Coll, M. (2006).** Effects of leaf nitrogen content on oviposition site selection, offspring performance, and intraspecific interactions in an omnivorous bug. *Ecological Entomology*, 31(2), 155–161.

- Gresens, S., E., Cothran, M., L., Thorp, J., H., (1982).** The Influence of Temperature on the Functional Response of the Dragonfly *Celithemisfasciata*. *Oecologia (Berl)* 53, 281-284.
- Hamback, P. A., & Beckerman, A. P. (2003).** Herbivory and plant resource competition: a review of two interacting interactions. *Oikos* 101(1), 26–37.
- Hassanpour, M., Bagheri, M., Golizadeh, A., & Farrokhi, S. (2016).** Functional response of *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae) to *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae): effect of different host plants. *Biocontrol Science and Technology*, 26(11), 1489–1503.
- Hassanzadeh-Avval, M., Sadeghi-Namaghi, H., & Fekrat, L. (2019).** Factors influencing functional response, handling time and searching efficiency of *Anthocorisminki* Dohrn (Hem.: Anthocoridae) as predator of *Psyllopsis repens* Loginova (Hem.: Psyllidae). *Phytoparasitica*.
- Hassell, M., P., (1978).** The dynamics of arthropod predator-prey systems. Princeton University Press.
- Hassell, M. P., & Varley, G. C. (1969).** New Inductive Population Model for Insect Parasites and its Bearing on Biological Control. *Nature* 223(5211), 1133–1137.
- Hattingh, V., & Samways, M. J. (1990).** Absence of intraspecific interference during feeding by the predatory ladybirds *Chilocorus spp.* (Coleoptera: Coccinellidae). *Ecological Entomology* 15(4), 385–390.
- Henne, D. C., & Johnson, S. J. (2010).** Laboratory evaluation of aggregation, direct mutual interference, and functional response characteristics of *Pseudacteon tricuspis* Borgmeier (Diptera: Phoridae). *Biological Control* 55(1), 63–71.
- Holling, C., S., (1965).** The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Mem. Entom. Soc. Can.* 45, 1–60.
- Holling C., S., (1966).** The functional response of invertebrate predators to prey density. *Mem Entomol Soc Can.* 98, 1–86
- Holt, R.D., Polis G.A. (1997).** A theoretical framework for intraguild predation. *Am. Natur.* 149, 745-764.

- Horgan, F. G., Arida, A., Ardestani, G., Almazan, M., L., P. (2020).** Intraspecific competition counters the effects of elevated and optimal temperatures on phloem-feeding insects in tropical and temperate rice. *PlosONE*15(10): e0240130.
- Huang, N., Enkegaard, A., Osborne, L. S., Ramakers, P. M. J., Messelink, G. J., Pijnakker, J., Murphy, G. (2011).** The banker plant method in biological control. *Crit Rev Plant Sci.* 30, 1–3.
- Hawkins, B.A., Thomas, M.B., Hochberg, M.E., (1993).** Refuge theory and biological control. *Science* 262(5138),1429-1432.
- Hu, Y., S., Wang, Z., M., Ning, C., L., Pi, Z., Q., Gao, G., Q., (1989).** The functional response of *Harmonia axyridis*(Leis) to their prey of *Cinara sp.* *Nat Enemies Insects* 11, 164–168
- Ingegno, B. L., Candian, V., Psomadellis, I., Bodino, N., & Tavella, L. (2017).** The potential of host plants for biological control of *Tuta absoluta* by the predator *Dicyphus errans*. *Bulletin of Entomological Research* 107(03), 340–348.
- Ingegno B.L., Pansa M.G. & Tavella L. (2009).** Tomato colonization by predatory bug (Heteroptera: Miridae) in agroecosystems of NW Italy. *IOBC/WPRS Bull.*49, 287-291.
- Ingegno B. L., Pansa M. G., Tavella L. (2011).** Plant preference in the zoophytophagous generalist predator *Macrolophus pygmaeus* (Heteroptera: Miridae). *Biol Control* 58(3), 174-181.
- Jalali, M. A., Tirry, L., & De Clercq, P. (2009).** Effect of temperature on the functional response of *Adalia bipunctata* to *Myzus persicae*. *BioControl* 55(2), 261–269.
- Jafari, S., Fathipour, Y. & Faraji, F. (2012)** The influence of temperature on the functional response and prey consumption of *Neoseiulus barkeri* (Acari: Phytoseiidae) on *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Journal of Entomological Society of Iran* 31(2), 39–52.
- Jeschke, J. M., Kopp, M., & Tollrian, R. (2002).** Predator functional responses: discriminating between handling and digesting prey. *Ecological monographs* 72(1), 95–112.
- Jiadong, Y., Yanhui, L., Li, X., Mo, W., Cong, Z., Jing, W., Xia, B. (2019).** Predation of *Cheyletus malaccensis* (Acari: Cheyletidae) on *Megoura japonica* (Hemiptera: Aphididae) under five different temperatures. *International Journal of Acarology* 54(3), 1–5.

- Juliano, S., A., (2001).** Nonlinear curve fitting. In: Scheiner SM, Gurevitch J. Predation and functional response curves. Design and analysis of ecological experiments. New York, NY: Oxford University Press; p. 178–196
- Kalyebi, A., Overholt, W., A., Schulthess, F., Mueke, J., M., Hassan, S., A. & Sithanatham, S., (2005).** Functional response of six indigenous trichogrammatid egg parasitoids (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in Kenya: influence of temperature and a relative humidity. — Biol. Contr. 32: 164–171.
- Karut, K., Kazak, C., & Döker, İ. (2018).** Potential of single and combined releases of *Eretmocerus mundus* and *Macrolophus melanotoma* to suppress Bemisia tabaci in protected eggplant. Biological Control, 126, 1–6.
- Khan, M. H., & Yoldaş, Z. (2018).** Assessment of the functional response parameters of *Coccinella septempunctata* to varying densities of *Acyrtosiphon pisum*. Journal of Asia-Pacific Entomology.
- Kerzhner, I.M., Josifov, M., (1999).** Cimicomorpha II: Miridae. In: Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic region. Wageningen University, Wageningen, The Netherlands.
- Kratina, P., Vos, M., Bateman, A., Anholt, B., R., (2009)** Functional responses modified by predator density. Oecologia 159, 425–433.
- Krivan, V., Sirot, E., (2004).** Do short - term behavioural responses of consumers in tri - trophic food chains persist at the population time - scale? Evol. Ecol. Res. 6, 1063–1081.
- Koch, R., L., Hutchison, W., D., Venette RC, Heimpel, G., E., (2003)** Susceptibility of immature monarch butterfly, *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae: Danainae), to predation by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). Biol Control 28:265–270
- Koski, M., L., & Johnson, B., M., (2002):** Functional response of kokanee salmon (*Oncorhynchus nerka*) to Daphnia at different light levels. — Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59, 707–716.
- Krebs J. (1977).** Optimal foraging: Theory and experiment. — Nature 268, 583–584.
- Kumar, S., P., Kumar, A., G., Ambrose, D., P., (2009).** Impact Of Intraspecific Competition in The Predation of *Rhynocoris Longifrons* (Stål) (Hemiptera: Reduviidae) On Camponotine Ant *Camponotus Compressus* Fabricius. Hexapoda 16(1), 01-04.

- Lampropoulos, P., Perdikis, D., & Fantinou, A., (2013).** Are multiple predator effects directed by prey availability? *Basic Appl Ecol.* 14, 605–613.
- Lenteren, J. C. Van, Bakker, K., & Alphen, J. J. M. van. (1978).** How to analyse host discrimination. *Ecological Entomology*, 3(1), 71–75.
- Lohar, M. K., S. N. Khuhro, M. H. Lakho, G. A. Magsi & T. A. Khuhro. (2012).** Biology and feeding potential of predator, *Hippodamia convergens* Guir, (Coleoptera: Coccinellidae) on mustard aphid, *Lipaphis erysimi* (Kalt.) in laboratory. *Pak. J. Agric., Agric. Engineer. Vet. Sci.* 28, 150–159.
- Lou, H., H., (1987)** Functional response of *Harmonia axyridis* to the density of *Rhopalosiphum prunifoliae*. *Nat Enemies Insects* 9, 84–87.
- Luo, S., Li, H., Lu, Y., Zhang, F., Haye, T., Kuhlmann, U., & Wu, K. (2013).** Functional response and mutual interference of *Peristenusspretus* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of *Apolygus lucorum* (Heteroptera: Miridae). *Biocontrol Science and Technology* 24(3), 247–256.
- Lykouressis D., Giatropoulos A., Perdikis D. & Favas C., (2008).** Assessing the suitability of noncultivated plants and associated insect prey as food sources for the omnivorous predator *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae). *Biol. Control.* 44(2), 142–148.
- Lykouressis, D., Perdikis, D., & Charalampous, P. (2013).** 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. *Biological Control* 79, 92–100
- Maselou, D.A., Perdikis, D.Ch., Sabelis, M.W., & Fantinou, A.A. (2015).** Plant resources as a factor altering emergent multi-predator effects. *PLoS ONE* 10(9).
- Madadi, H., Enkegaard, A., Brodsgaard, H. F., Kharrazi-Pakdel, A., Mohaghegh, J., & Ashouri, A. (2007).** Host plant effects on the functional response of *Neoseiulus cucumeris* to onion thrips larvae. *Journal of Applied Entomology*, 131(9–10), 728–733

- Mahdian, K., Vantornhout, I., Tirry, L., & De Clercq, P., (2006).** Effects of temperature on predation by the stinkbugs *Picromerus bidens* and *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae) on noctuid caterpillars. — Bull. Entomol. Res. 96: 489–496.
- Martínez-García, H., Román-Fernández, L. R., Sáenz-Romo, M. G., Pérez-Moreno, I., & Marco-Mancebón, V. S. (2016).** Optimizing *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae) as a biological control agent: mathematical models for predicting its development as a function of temperature. Bulletin of Entomological Research 106(02), 215–224.
- Martínez-García, H., Sáenz-Romo, M. G., Aragón-Sánchez, M., Román-Fernández, L. R., Sáenz-de-Cabezón, E., Marco-Mancebón, V. S., Pérez-Moreno, I. (2017).** Temperature-dependent development of *Macrolophus pygmaeus* and its applicability to biological control. BioControl 62:481–493.
- Meikle, W. G., Patt, J. M., & Sammataro, D. (2012).** Intraspecific Competition Effects on *Aethinatumida* (Coleoptera: Nitidulidae). Journal of Economic Entomology, 105(1), 26–33.
- Messelink, G., Bloemhard, C., M., J., Kok, L., Janssen, A. (2011).** Generalist predatory bugs control aphids in sweet pepper. Integrated control in protected crops, temperate climate IOBC/wprs Bulletin Vol. 68, 2011 pp. 115-118
- Michaelides, G., Sfenthourakis, S., Pitsillou, M., & Seraphides N. (2018).** Functional response and multiple predator effects of two generalist predators preying on *Tuta absoluta* eggs. Pest Management Science 74, 332-339.
- Mills, N., J., (1982).** Satiation and the functional response: a test of a new model. Ecol. Entomol. 7, 305–315
- Mills, N., J., Lacan, I., (2004)** Ratio dependence in the functional response of insect parasitoids: evidence from *Trichogramma minutum* foraging for eggs in small host patches. Ecol. Entomol. 29, 208–216
- Milonas, P. G., Kontodimas, D. C., & Martinou, A. F. (2011).** A predator's functional response: Influence of prey species and size. Biological Control 59(2), 141–146.
- Moayeri, H., R., S., Madadi, H., Pouraskar, H., & Enkegaard, A., (2013).** Temperature dependent functional response of *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Aphidiidae) to the

cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae* (Hemiptera: Aphididae). — Eur. J. Entomol. 110, 109–113.

Moerkens, R., Berckmoes, E., Van Damme, V. et al. (2017). Inoculative release strategies of *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae) in tomato crops: population dynamics and dispersal. J Plant Dis Prot. 124, 295–303

Moerkens, R., Berckmoes, E., Van Damme, V., Ortega-Parra, N., Hanssen, I., Wuytack, M., De Vis, R. (2015). High population densities of *Macrolophus pygmaeus* on tomato plants can cause economic fruit damage: interaction with Pepino mosaic virus? Pest Management Science, 72(7), 1350–1358.

Mohaghegh, De Clercq, & Tirry. (2001). Functional response of the predators *Podisus maculiventris* (Say) and *Podisus nigripinus* (Dallas) (Het., Pentatomidae) to the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hubner) (Lep., Noctuidae): effect of temperature. Journal of Applied Entomology 125(3), 131–134.

Mollá, O., Biondi, A., Alonso-Valiente, M., Urbaneja, A., (2014). A comparative life history study of two mirid bugs preying on *Tuta absoluta* and *Ephestiala kuehniella* eggs on tomato crops: implications for biological control. BioControl. 59, 175-183.

Mondal, R. P., Chandra, G., Bandyopadhyay, S., & Ghosh, A. (2017). Effect of temperature and search area on the functional response of *Anisopssardea* (Hemiptera: Notonectidae) against *Anopheles stephensi* in laboratory bioassay. Acta Tropica 166, 262–267.

Montserrat, M., Albajes, R.; Castañé, C., (2000). Functional response of four heteropteran predators preying on greenhouse whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) and western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae). Environ. Entomol. 29, 1075–1082.

Mooney, H., A. & Cleland, E., E. (2001). The evolutionary impact of invasive species. Proceedings of the National Academy of Sciences 98, 5446–5451.

Mooney, K. A., Jones, P., & Agrawal, A., A. (2008). Coexisting congeners: demography, competition, and interactions with cardenolides for two milkweed-feeding aphids. Oikos 117(3), 450–458.

Morse, J., G. & Hoddle, M., S. (2006) Invasion biology of thrips. Annual Review of Entomology 51, 67–89.

- Moreno-Ripoll, R., Agustí, N., Berruezo, R., & Gabarra, R. (2012).** Conspecific and heterospecific interactions between two omnivorous predators on tomato. *Biological Control* 62(3), 189–196.
- Nachman, G. (2006).** The Effects of Prey Patchiness, Predator Aggregation, and Mutual Interference on the Functional Response of *Phytoseiulus persimilis* Feeding on *Tetranychusurticae* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Exp Appl Acarol* 38, 87–111.
- Nakhaei, Madih, S., Ramezani, L., Zarghami, S., & Zandi, Sohani, N., (2016).** Functional response of different life stages of *Hyperaspispolita* feeding on cotton mealybug *Phenacoccusolenopsis*. *Iran J Plant Prot Sci* 47, 303–311
- Nannini, M., Atzori, F., Coinu, M., Murgia, G., Pintore, R., Pesci, R., & Sanna, F. (2014).** Developing Improved Methods for The Release of *Macrolophus Pygmaeus* (Rambur) (Heteroptera: Miridae) In Sardinian Tomato Greenhouses. *Acta Horticulturae*(1041), 163–170.
- Novak, H., & Achtziger, R. (1995).** Influence of heteropteran predators (Het., Anthocoridae, Miridae) on larval populations of hawthorn psyllids (Hom., Psyllidae). *Journal of Applied Entomology* 119(1-5), 479–486.
- Oida, H., Kadono, F., (2012).** Development of *Geocorisvarius* and *G. proteus* (Hemiptera: Geocoridae) provided with *Ephestiakuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae) eggs. *Appl Entomol Zool.* 47, 365–372.
- Oveja, M. F., Riudavets, J., Arnó, J., & Gabarra, R. (2015).** Does a supplemental food improve the effectiveness of predatory bugs on cucumber? *BioControl*, 61(1), 47–56.
- Paini, D.R., Funderburk, J.E. & Reitz, S.R. (2008)** Competitive exclusion of a worldwide invasive pest by a native. Quantifying competition between two phytophagous insects on two host plant species. *Journal of Animal Ecology*, 77, 184–190.
- Pakyari, H., Fathipour, Y., (2009).** Mutual interference of *Scolothrips longicornis* Priesner (Thysanoptera: Thripidae) on *Tetranychusurticae* Koch. (Acari: Tetranychidae) *IOBC WPRS Bull.* 50, 65–68.

- Pascual, S. & Callejas, C. (2004).** Intra- and interspecific competition between biotypes B and Q of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) from Spain Bulletin of Entomological Research 94, 369–375.
- 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). Annals of the Entomological Society of America 107(2), 468–474. doi:10.1603/an13088
- Papanikolaou, N., E., Martinou, A., F., Kontodimas, D., C., Matsinos, Y., G., and Milonas, P., G. (2011).** Functional responses of immature stages of *Propylea quatuordecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) to *Aphis fabae* (Hemiptera: Aphididae). European Journal of Entomology, 108, 391-395.
- Papanikolaou, N. E., Milonas, P. G., Kontodimas, D. C., Demiris, N., & Matsinos, Y. G. (2013).** Temperature-Dependent Development, Survival, Longevity, and Fecundity of *Propylea quatuordecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). Annals of the Entomological Society of America, 106(2), 228–234.
- Peckarsky, B. L., Cowan, C., A. (1991).** Consequences of larval intraspecific competition to stonefly growth and fecundity. Oecologia 88(2), 277 – 288.
- Pérez-Hedo, M., & Urbaneja, U. (2014).** Prospects for predatory mirid bugs as biocontrol agents of aphids in sweet peppers. — J. Pest Sci. 88, 65–73.
- Perdikis D., Kapaxidi E. & Papadoulis G., (2008).** Biological control of insect and mite pests in greenhouse solanaceous crops. Eur. J. Plant Sci. Biotechnol 2(1), 125-144.
- 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 sublethal interactions between two zoophytophagous mirids, *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis*. Biol Control. 70:35–41.
- Perdikis, D.Ch., Lykouressis, D. (2000).** Effects of various items, host plants, and temperatures on the development and survival of *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae). Biological control 17,55-60.

- Perdikis, D., C., Lykouressis, DP, (2002).**Life table and biological characteristics of *Macrolophus pygmaeus* when feeding on *Myzuspersicae* and *Trialeurodesvaporariorum*. Entomol Exp Appl.; 102, 261-272.
- Perdikis, D., C, Lykouressis, D., P., Economou, L., P., (1999).**The influence of temperature, photoperiod and plant type on the predation rate of *Macrolophus pygmaeus* on *Myzuspersicae*.BioControl44, 281-289.
- Perdikis D., Fantinou A. & Lykouressis D., (2011).**Enhancing pest control in annual crops by conservation of predatory Heteroptera. Biol. Control 59(1), 13-21.
- Perez-Hedo M, Urbaneja A, (2015).** Prospects for predatory mirid bugs as biocontrol agents of aphids in sweet peppers. J Pest Sci. 88, 65-73.
- 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.D., (1989).** The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. Annual Review of Ecology and Systematics 20, 297-330.
- Porter, S., D., Pesquero, M., A., Campiolo, S., Fowler, H., G., (1995).** Growth and development of *Pseudacteon phorid* fly maggots (Diptera: Phoridae) in the heads of *Solenopsis* fire ant workers (Hymenoptera: Formicidae) Environmental Entomology 24, 475-479.
- Prokopy, R., J. (1972).**Evidence for a Marking Pheromone Deterring Repeated Oviposition in Apple Maggot Flies, Environmental Entomology3(1), 326–332.
- Durán Prieto, J., D., Trotta, V., Fanti, P., Castañé, C., &Battagli, D. (2012).**Predation by *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae) on *Acyrtosiphonpisum* (Hemiptera: Aphididae): Influence of prey age/size and predator’s intraspecific interactions Eur. J. Entomol. 113(201), 37–43.
- Pyke, G., H., Pullian, H., R., &Charnov, E., L. (1977):** Optimal foraging: A selective review of theory and test. — Quart. Rev. Biol. 52, 137–153
- Queiroz, O. S., Ramos, R. S., Gontijo, L. M., &Picanco, M. C. (2015).** Functional Response of Three Species of Predatory Pirate Bugs Attacking Eggs of *Tutaabsoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). Environmental Entomology, 44(2), 246–251.

- Reisen, W., K. (1975).** intraspecific competition in *Anopheles Stephensi* Liston, Mosquito News35(4), 473-482.
- Roditakis N.E. et al., (2003).**Beneficial Hemiptera Anthocoridae and Miridae in Crete. In: Proceedings of the 10th Panhellenic Entomological Congress, November 4- 7, 2003, Heraklion, Crete. Book of Abstracts 93.
- 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.
- Ruxton, G. D., Gurney, W. S. C., & de Roos, A. M. (1992).** Interference and generation cycles. Theoretical Population Biology 42(3), 235–253.
- Salehi, Z., Yarahmadi, F., Rasekh, A., &Sohani, N., Z., (2016).** Functional responses of *Oriusalbidipennis* Reuter (Hemiptera, Anthocoridae) to *Tutaabsoluta* Meyrick (Lepidoptera, Gelechiidae) on two tomato cultivars with different leaf morphological characteristics. — Entomol. Gen. 36, 127–136.
- Sampson C. & Jacobson R., J., (1999).***Macrolophuscaliginosus*Wagner (Heteroptera: Miridae) a predator causing damage to UK tomatoes. IOBC/WPRS Bull.22(1), 213-216.
- Samways, M., J., & Wilson, S.J. (1988).**Aspects of the feeding behaviour of *Chilocorusnigrinus* (F.) (Col., Coccinellidae) relative to its effectiveness as a biocontrol agent. Journal of Applied Entomology 106, 177- 182.
- Sanchez, J. A., Spina, M. L., &Perera, O. P. (2012).** Analysis of the population structure of *Macrolophus pygmaeus* (Rambur) (Hemiptera: Miridae) in the Palaearctic region using microsatellite markers. Ecology and Evolution 2(12), 3145–3159.
- Sanchez, J. A., López-Gallego, E., Pérez-Marcos, M., Perera-Fernández, L. G., & Ramírez-Soria, M. J. (2018).** How Safe Is It to Rely on *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae) as a Biocontrol Agent in Tomato Crops? Frontiers in Ecology and Evolution.
- Sharifian, I., Sabahi, Q., &Khoshabi, J. (2015).** Functional response of *Macrolophus pygmaeus* (Rambur) and *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) feeding on two different prey species. Archives of Phytopathology and Plant Protection, 48:17-20, 910-920,

- Seyfollahi, F., Esfandiari, M., Mossadegh, M. S., & Rasekh, A. (2019).** Functional Response of *Hyperaspispolita* (Coleoptera, Coccinellidae) to the Recently Invaded Mealybug *Phenacoccusolenopsis* (Hemiptera, Pseudococcidae). *Neotropical Entomology*.
- Skalski, G. T., & Gilliam, J. F. (2001).** Functional Responses with Predator Interference: Viable Alternatives to the Holling Type II Model. *Ecology*, 82(11), 3083-3092.
- Sugawara, R., Ullah, M. S., Ho, C.-C., & Gotoh, T. (2018).** Impact of temperature-mediated functional responses of *Neoseiuluswomersleyi* and *N. longispinosus* (Acari: Phytoseiidae) on *Tetranychusurticae* (Acari: Tetranychidae). *Biological Control*, 126, 26–35.
- Tahriri, S., Talebi, A. A., Fathipour, Y., & Zamani, A. A. (2007).** Host stage preference, functional response and mutual interference of *Aphidiusmatricariae* (Hym.: Braconidae: Aphidiinae) on *Aphis fabae* (Hom.: Aphididae). *Entomological Science*, 10(4), 323–331.
- Tschanz, B., Bersier, L.F., Bacher, S., (2007).** Functional responses: a question of alternative prey and predator density. *Ecology* 88, 1300–1308.
- Thompson, J.N. 1982.** Interaction and Coevolution. Wiley Interscience, New York.
- Urbaneja, A., González-Cabrera, J., Arnó, J., & Gabarra, R. (2012).** Prospects for the biological control of *Tutaabsoluta* tomatoes of the Mediterranean basin. *Pest Management Science*, 68(9), 1215–1222.
- Vandekerkhove, B., De Clercq, P. (2010).** Pollen as an alternative or supplementary food for the mirid predator *Macrolophus pygmaeus*. *Biological Control*, 53, 238–242.
- VandeKerkhove B, Parmentier L, Van Stappen G, Grenier S, Febvay G, Rey M, et al.(2009)** Artemia cysts as an alternative food for the predatory bug *Macrolophus pygmaeus*. *J Appl.Entomol.* 133, 133-142.
- Van Lenteren, J., Hemerik, L., Lins, J., & Bueno, V. (2016).** Functional Responses of Three Neotropical Mirid Predators to Eggs of *Tutaabsoluta* on Tomato. *Insects*, 7(3), 34.
- 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.
- van Rijn, P. C. J., Wäckers, F. L. (2016).** Nectar accessibility determines fitness, flower choice and abundance of hoverflies that provide natural pest control. *Journal of Applied Ecology*, 53, 925–933.

- Vila, M. & Weiner, J. (2004).** Are invasive plant species better competitors than native plant species? Evidence from pairwise experiments. *Oikos*, 105, 229–238.
- ZiaeiMadbouni, M., A., Samih, M., A., Namvar, P., & Biondi, A., (2017).** Temperature-dependent functional response of *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae) to different densities of pupae of cotton whitefly, *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Eur. J. Entomol.* 114, 325–331.
- 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.
- Wasserman, R.J., Alexander, M.E., Dalu, T., Ellender, B.R., Kaiser, H., Weyl, O.L., (2016).** Using functional responses to quantify interaction effects among predators. *Funct. Ecol.* 30, 1988–1998.
- Yang, X.-B., Campos-Figueroa, M., Silva, A., & Henne, D. C. (2015).** Functional Response, Prey Stage Preference, and Mutual Interference of the *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae) on Tomato and Bell Pepper. *Journal of Economic Entomology* 108(2), 414–424.
- Zamani, A., A., Talebi, A., A., Fathipour, Y., & Baniameri, V., (2006).** Temperature-dependent functional response of two aphid parasitoids, *Aphidius colemani* and *Aphidius matricariae* (Hymenoptera: Aphidiidae), on the cotton aphid. — *J. Pest Sci.* 79, 183–188.
- Zappalà, L., Biondi, A., Alma, A., Al-Jboory, I., J., Arnò, J., Bayram A., Chailleux A., El-Arnaouty, A., Gerling, D., & Guenaoui, Y. (2013):** Natural Enemies of The South American Moth, *Tuta Absoluta*, In Europe, North Africa and Middle-East, And Their Potential Use in Pest Control Strategies. — *J. Pest Sci.* 86, 635–647.
- Zaviezo, T., Soares, A. O., & Grez, A. A. (2018).** Interspecific exploitative competition between *Harmonia axyridis* and other coccinellids is stronger than intraspecific competition. *Biological Control* 131, 62-68.
- 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

