

ΓΕΩΡΓΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΟΙΚΟΛΟΓΙΑΣ & ΠΡΟΣΤΑΣΙΑΣ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ

ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΙΚΩΝ ΠΑΡΑΓΟΝΤΩΝ
ΣΤΗ ΔΙΑΠΑΥΣΗ ΤΩΝ ΑΤΕΛΩΝ ΣΤΑΔΙΩΝ ΤΟΥ
SESAMIA NONAGRIOIDES (LEF.)
LEPIDOPTERA - NOCTUIDAE

ΔΙΔΑΚΤΟΡΙΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ
ΑΡΓΥΡΩΣ ΦΑΝΤΙΝΟΥ

ΑΘΗΝΑ 1992

ΓΕΩΡΓΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ

ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΟΙΚΟΛΟΓΙΑΣ &
ΠΡΟΣΤΑΣΙΑΣ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ

Επίδραση περιβαλλοντικών
παραγόντων στη διάπαυση
των ατελών σταδίων του
Sesamia nonagrioides (Lef.)
Lepidoptera - Noctuidae

Διδακτορική διατριβή

Αργυρώς Φαντινού

Τριμελής Συμβουλευτική Επιτροπή

Μ. Καρανδεινός	Καθηγητής	- Εισηγητής
Ι. Τσιτσιπής	Αν. Καθηγητής	- Μέλος
Δ. Λυκουρέσης	Επ. Καθηγητής	- Μέλος

Πενταμελής Εξεταστική Επιτροπή

Μ. Καρανδεινός	Καθηγητής	- Εισηγητής
Χ. Γιαμβριάς	Καθηγητής	- Μέλος
Α. Καραμάνος	Καθηγητής	- Μέλος
Ι. Τσιτσιπής	Αν. Καθηγητής	- Μέλος
Δ. Κωβαίος	Λέκτορας	- Μέλος

ΑΘΗΝΑ 1992

στους Γονείς μου

Π Ε Ρ Ι Ε Χ Ο Μ Ε Ν Α

Σελίδα

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ	
ΠΕΡΙΛΗΨΗ	1
1. Γ Ε Ν Ι Κ Ο Μ Ε Ρ Ο Σ	4
1.1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ	4
1.2. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΚΗ ΑΝΑΣΚΟΠΗΣΗ	4
1.2.1. Ταξινομική θέση το εντόμου	4
1.2.2. Γεωγραφική εξάπλωση, Οικονομική σημασία και Βιοοικολογία του εντόμου	5
1.2.3. Η διάπαυση στα έντομα	9
1.2.3.1. Τύποι διάπαυσης	14
1.2.3.2. Μηχανισμός της διάπαυσης	16
1.2.3.3. Προνομφική διάπαυση	18
1.2.3.4. Οικολογική και Οικονομική σημασία της διάπαυσης	20
1.3. ΣΚΟΠΟΣ ΤΗΣ ΠΑΡΟΥΣΑΣ ΕΡΓΑΣΙΑΣ	22
1.4. ΕΚΤΡΟΦΗ ΤΟΥ ΕΝΤΟΜΟΥ ΣΤΟ ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ	23
2. Ε Ι Δ Ι Κ Ο Μ Ε Ρ Ο Σ	26
2.1. ΠΡΟΚΛΗΣΗ ΤΗΣ ΔΙΑΠΑΥΣΗΣ ΤΟΥ ΕΝΤΟΜΟΥ	26
2.1.1. Εισαγωγή	26
2.1.2. Μέθοδοι και υλικά	28

2.1.3	Αποτελέσματα	30
2.1.3.1.	Επίδραση διαφόρων φωτοπεριόδων	30
2.1.3.2.	Συγκριτική πορεία εξέλιξης των προνυμφών του εντόμου σε φωτοπεριόδους ανάπτυξης και διάπαυσης	40
2.1.3.3.	Σωματική αύξηση των προνυμφών	44
2.1.3.4.	Αλληλεπίδραση φωτοπεριόδου και θερμοκρασίας στη διάπαυση	51
2.1.4.	Συζήτηση	55
2.2.	ΔΙΕΡΕΥΝΗΣΗ ΤΗΣ ΔΙΑΠΑΥΣΗΣ	64
2.2.1.	Εισαγωγή	64
2.2.2.	Μέθοδοι και υλικά	66
2.2.3.	Αποτελέσματα	68
2.2.3.1.	Διερεύνηση του ρόλου της φωτόφασης και σκοτόφασης	68
2.2.3.2.	Επίδραση φωτεινών διακοπών κατά τη διάρκεια της σκοτόφασης	71
2.2.3.3.	Αξιολόγηση της ευαισθησίας των διαφόρων υποσταδίων	75
2.2.4.	Συζήτηση	78
2.3.	ΠΕΡΑΤΩΣΗ ΤΗΣ ΔΙΑΠΑΥΣΗΣ	84
2.3.1.	Εισαγωγή	84
2.3.2.	Μέθοδοι και υλικά	87
2.3.3.	Αποτελέσματα	88
2.3.4.	Συζήτηση	93

2.4.	ΜΕΛΕΤΗ ΔΙΑΠΑΥΣΗΣ ΤΟΥ ΕΝΤΟΜΟΥ ΣΤΗ ΦΥΣΗ	98
2.4.1.	Εισαγωγή	98
2.4.2.	Μέθοδοι και υλικά	99
2.4.3.	Αποτελέσματα	102
2.4.4.	Συζήτηση	108
2.5.	ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ	113
	SUMMARY	115
	ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	118

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Θα ήθελα καταρχήν να εκφράσω τις ιδιαίτερες ευχαριστίες μου στον επιβλέποντα Καθηγητή κ. Μ. Γ. Καρανδεινό για την υπόδειξη του θέματος, τις συμβουλές του κατά τον προγραμματισμό, εκτέλεση και παρουσίαση της διδακτορικής αυτής διατριβής, τις διευκολύνσεις και άδεια που μου παρείχε για την εκτέλεση του πειραματικού μέρους της εργασίας αυτής στο Δημόκριτο, καθώς επίσης για την ουσιαστική συμβολή του στην ερευνητική μου κατάρτιση.

Επίσης θα ήθελα να ευχαριστήσω θερμά τον Καθηγητή κ. Ι. Α. Τσιτσιπή, καταρχήν για την αποδοχή του να εκτελεσθεί η εργασία αυτή στο εργαστήριο Εντομολογίας του Δημοκρίτου, τη συμμετοχή του στην πενταμελή επιτροπή κρίσης, αλλά κύρια για την ποιότητα της συνεργασίας μας. Θα ήθελα να αναφέρω ότι η συμβολή του στην πραγμάτωση αυτής της δουλειάς ήταν καθοριστική μιάς και μου επέτρεψε σήμερα να μπορώ να αισθάνομαι κάποια εμπιστοσύνη στον εαυτό μου.

Τον Επίκουρο Καθηγητή του Εργαστηρίου Εντομολογίας του Γεωργικού Πανεπιστημίου Αθηνών Δ. Λυκουρέση, επίσης ευχαριστώ για την αποδοχή του να συμμετάσχει στην τριμελή επιτροπή κρίσης, για τις φιλικές μας συζητήσεις πάνω στο θέμα μου, τις παρατηρήσεις του, και τη βοήθειά του σε οποιαδήποτε βιβλιογραφική αναζήτησή μου.

Τους Καθηγητές του Γεωργικού Πανεπιστημίου Αθηνών κ.Χ. Γιαμβριά και κ. Α. Καραμάνο επίσης ευχαριστώ για τη συμμετοχή τους στην πενταμελή επιτροπή κρίσης και τις παρατηρήσεις τους.

Το Λέκτορα του Αριστοτέλειου Πανεπιστημίου Θεσσαλονίκης κ. Δ. Κωβαίο ευχαριστώ για τη συμμετοχή του στην Πενταμελή Επιτροπή κρίσης, τις εύστοχες παρατηρήσεις και τη συναδελφική αντιμετώπισή του.

Τη συνάδελφο και φίλη Μαρία Αλεξανδρή ευχαριστώ για την τεχνική και επιστημονική της βοήθεια και την ουσιαστική συμπαράστασή της σε θέματα αξιοποίησης του χρόνου, έτσι ώστε αυτός να αποδειχθεί περισσότερο παραγωγικός για την έρευνα αυτή.

Θα ήθελα επίσης να ευχαριστήσω τον συνάδελφο Ν.

Μπεόπουλο για την ουσιαστική συμπαράστασή του, την βοήθεια στη μετάφραση βιβλιογραφικών γαλλικών αναφορών και την αδιαμαρτύρητη αποδοχή του για αντικατάστασή μου στη διδασκαλία των εργαστηριακών ασκήσεων για κάποιο χρονικό διάστημα. Για το ίδιο γεγονός και την ηθική συμπαράσταση επίσης ευχαριστώ τη συνάδελφο Ν.Ρήγα-Καρανδεινού.

Τη συνάδελφο Κ. Μουρίκη ευχαριστώ ιδιαίτερα για τις εύστοχες γραμματικές και συντακτικές παρατηρήσεις αλλά κύρια για τη βεβαιότητα που διατύπωνε συχνά σχετικά με την ολοκλήρωση της δουλειάς αυτής.

Τους τεχνικούς, παρασκευαστές του εργαστηρίου Εντομολογίας του Δημόκριτου Β. Παπαδόπουλο και Β. Δημόπουλο ευχαριστώ θερμά για την τεχνική βοήθεια, φιλοξενία και τα ευχάριστα διαλείμματα όλα τα χρόνια της παραμονής μου στο Δημόκριτο. Επίσης νοιώθω την ανάγκη να ευχαριστήσω όλους τους Επιστήμονες και Παρασκευαστές του Εργαστηρίου Εντομολογίας του Δημοκρίτου για τη ζεστή φιλοξενία και τη φιλική αντιμετώπιση κατά τη διάρκεια της εκτέλεσης του πειραματικού μέρους της δουλειάς μου.

Επίσης, ευχαριστώ τον κ. Τ. Σοφιά για τη βοήθεια στην εκμάθηση του προγράμματος υπολογιστή, την αυστηρή κριτική αλλά και κατανόηση, παρότρυνση και συμπαράσταση όλο αυτό το διάστημα.

Τέλος ευχαριστώ τη δίδα Ντίνα Ποδάρα για τη δακτυλογράφηση του κειμένου και την κα Ρόζυ Μαντζεβελάκη για τη σχεδίαση των γραφικών.

Π Ε Ρ Ι Λ Η Ψ Η

Το έντομο *Sesamia nonagrioides* (Lef.) (Lepidoptera-Noctuidae) είναι ένας σημαντικός εχθρός της καλλιέργειας του αραβοσίτου, και ιδιαίτερα του επίσπορου στην Ελλάδα και σ'όλες τις χώρες της Μεσογείου. Στην παρούσα εργασία μελετήθηκε το φαινόμενο της προνυμφικής διάπαυσης του εντόμου σε εργαστηριακές και φυσικές συνθήκες.

Η προνυμφική διάπαυση στο είδος αυτό εξαρτάται από την φωτοπερίοδο. Κριτήριο για τη διάπαυση του εντόμου αποτέλεσε η αποτυχία νύμφωσής του σε εύλογο χρονικό διάστημα, το οποίο εξαρτιόταν από τη θερμοκρασία και ήταν αρκετές μέρες μετά από το χρονικό διάστημα (περίπου 45 ημέρες στους 25°C), που απαιτείται για την ανάπτυξη των ατόμων από την ημέρα εκκόλαψής τους μέχρι την μεταμόρφωση της προνύμφης σε νύμφη κάτω από συνθήκες που δεν προκαλούν διάπαυση. Προνύμφες που εκτέθηκαν σε διάφορες φωτοπεριόδους 24 ωρου κύκλου στους 25°C και απέτυχαν να νυμφωθούν την 60η ημέρα από την εκκόλαψή τους θεωρήθηκε ότι είχαν εισέλθει σε διάπαυση. Η καμπύλη πρόκλησης της διάπαυσης του εντόμου ήταν τύπου III μικρής-μεγάλης ημέρας, για τις διάφορες φωτοπεριόδους. Φωτοφάσεις από 6 έως 14 ώρες και σκοτοφάσεις αντίστοιχα 18 έως 8 ώρες προκαλούσαν διάπαυση, ενώ το μεγαλύτερο ποσοστό πρόκλησης της διάπαυσης (100%) εμφανίστηκε όταν οι προνύμφες εκτέθηκαν σε συνθήκες Φ:Σ, 10:14.

Εξετάσθηκε το εύρος της κεφαλικής κάψας, το βάρος των προνυμφών, ο αριθμός και η διάρκεια των προνυμφικών υποσταδίων στο έντομο κάτω από δύο διαφορετικές φωτοπεριόδους (Φ:Σ, 16:8 & 10:14). Οι προνύμφες που είχαν εκτεθεί σε φωτοπερίοδο που προκαλούσε διάπαυση (Φ:Σ, 10:14) πραγματοποίησαν επιπλέον εκδύσεις, αλλά η διάρκεια των προνυμφικών υποσταδίων μέχρι το 5ο υποστάδιο δεν διέφερε στις δύο συνθήκες. Επίσης παρουσίασαν αυξημένο βάρος και μεγαλύτερο εύρος κεφαλικής κάψας.

Συνδυασμός διαφόρων φωτοπεριόδων και θερμοκρασίας επηρέασε σημαντικά την πρόκληση της διάπαυσης. Παρατηρήθηκε ότι η μείωση της θερμοκρασίας σε συνδυασμό με τη φωτοπερίοδο αύξησε σημαντικά το ποσοστό της διάπαυσης. Ωστόσο μιά μικρή αύξηση της θερμοκρασίας μπορούσε να εμποδίσει τη διάπαυση σε όλες τις φωτοπεριόδους που δοκιμάστηκαν.

Για την πρόκληση της διάπαυσης στο είδος αυτό δεν απαιτείται εφαρμογή ενός 24ωρου φωτοπεριοδικού κύκλου, ούτε ειδική αναλογία φωτόφασης προς σκοτόφαση. Από μόνη της καμία από τις δύο φάσεις του φωτοπεριοδικού κύκλου δεν απεδείχθη κρίσιμη αλλά απαιτείται συνδυασμός και των δύο φάσεων για την πρόκληση της διάπαυσης.

Φωτεινές διακοπές μιάς ή δύο ωρών στη διάρκεια της σκοτόφασης του φωτοπεριοδικού κύκλου που προκαλεί διάπαυση (Φ:Σ 10:14), απέδειξαν ότι η πρόκληση της διάπαυσης μπορούσε να αποφευχθεί ανάλογα με τη διάρκεια της φωτεινής διακοπής και τη χρονική εφαρμογή της. Είναι πιθανόν, κατά τη διάρκεια της σκοτόφασης να παράγεται κάποια ουσία απαραίτητη για την ενεργοποίηση του μηχανισμού της διάπαυσης και με τις φωτεινές διακοπές να καταστρέφεται. Η πρόκληση της διάπαυσης στο έντομο αυτό μπορεί να αναιρεθεί με φωτεινές διακοπές μεγάλης σχετικής διάρκειας.

Πειράματα έκθεσης των προνυμφικών υποσταδίων σε συνθήκες ανάπτυξης (Φ:Σ, 16:8) και στη συνέχεια μεταφοράς τους σε συνθήκη διάπαυσης (Φ:Σ, 10:14) και το αντίστροφο, έδειξαν ότι το ποσοστό των ατόμων που εισήλθαν στη διάπαυση αυξήθηκε με την αύξηση του αριθμού των υποσταδίων (και του αντίστοιχου χρόνου) που εκτέθηκαν σε συνθήκες διάπαυσης. Τα αποτελέσματα απεκάλυψαν επίσης ότι, το ποσοστό διάπαυσης είναι μεγαλύτερο όταν εκτίθενται σε συνθήκες διάπαυσης τα τελευταία προνυμφικά υποστάδια. Δεν φαίνεται επομένως να υπάρχει ένα αυστηρά "κρίσιμο" υποστάδιο (ευαίσθητο) για την είσοδο στη διάπαυση αυτού του εντόμου. Η επίδραση της φωτοπεριόδου είναι, κατά κάποιο τρόπο αθροιστική.

Η περάτωση της διάπαυσης διερευνήθηκε με αλλαγή της φωτοπεριόδου, με εφαρμογή θερμικών σοκ και με χαμηλές θερμοκρασίες. Η διάπαυση στο έντομο S. nonagrioides μπορεί να περατωθεί με αλλαγή της φωτοπεριόδου. Μεταφορά διαπαυόντων ατόμων από μικρή σε διάρκεια φωτόφαση σε μεγάλη, είχε σαν αποτέλεσμα την ολοκλήρωση σε σύντομο χρονικό διάστημα της διάπαυσης και επίσπευσης του χρόνου νύμφωσής τους. Θερμικά σοκ με θερμοκρασίες 30, 35 και 40°C δεν επίσπευσαν την περάτωση της διάπαυσης ενώ αύξησαν σημαντικά τη θνησιμότητα των προνυμφών. Το ψύχος δεν αποτέλεσε προϋπόθεση για την περάτωση της διάπαυσης στο είδος αυτό αλλά αποτέλεσε σημαντικό παράγοντα για την επιτάχυνση της διαδικασίας

ολοκλήρωσης της διάπαυσης και τόν συγχρονισμό νύμφωσης του πληθυσμού.

Μελέτη της διάπαυσης του εντόμου στη φύση απέδειξε ότι η πρόκληση της διάπαυσης επιτυγχάνεται νωρίς τον Αύγουστο και η περάτωσή της πραγματοποιείται τον Ιανουάριο. Διαπαύουσες στη φύση προνύμφες μεταφερόμενες στο εργαστήριο σε δύο φωτοπεριδικές συνθήκες (Φ:Σ, 16:8, 10:14), νυμφώθηκαν σταδιακά ολοκληρώνοντας την διάπαυσή τους χωρίς να εκτεθούν προηγουμένως σε ψύχος. Η διαδικασία της περάτωσης της διάπαυσης ήταν βραχύτερη στις προνύμφες που εκτέθηκαν σε φωτοπερίοδο ανάπτυξης σε σχέση με εκείνες που εκτέθηκαν σε φωτοπερίοδο διάπαυσης. Μεταφορές διαπαουσών προνυμφών από το Νοέμβριο μέχρι το Φεβρουάριο έδειξαν ότι ο απαιτούμενος χρόνος για νύμφωση συντομεύθηκε με την πρόοδο του χειμώνα. Οι μεγάλες ημέρες στη φύση προκάλεσαν την περάτωση της διάπαυσης των προνυμφών αλλά τα έντομα εκδήλωσαν μία κατάσταση μεταδιάπαυσης μέχρι την επαναδραστηριοποίηση τους με την άνοδο της θερμοκρασίας.

1. ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

1.1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Στην παρούσα εργασία μελετάται το φαινόμενο της προνυμφικής διάπαυσης του εντόμου Sesamia nonagrioides (Lef.) Lepidoptera - Noctuidae και η επίδραση της φωτοπεριόδου και της θερμοκρασίας στο φαινόμενο αυτό. Η διερεύνηση της διάπαυσης πραγματοποιείται τόσο με εργαστηριακά πειράματα υπό ελεγχόμενες συνθήκες, όσο και με πειράματα και παρατηρήσεις υπαίθρου.

Η καλλιέργεια του αραβοσίτου έχει παρουσιάσει αλματώδη αύξηση τα τελευταία χρόνια και ιδιαίτερα μετά το 1983. Οι καλλιεργούμενες εκτάσεις το 1989 πλησίασαν τα 2.500 χιλιάδες στρέμματα, ενώ αναλογικά αυξημένη ήταν και η απόδοση, η οποία έφθασε την ίδια χρονιά τα 950-1.000 κιλά/στρέμμα. Η συνεχής αύξηση των αρδευόμενων εκτάσεων και οι βελτιωμένες αποδόσεις των υβριδίων του αραβοσίτου συμβάλλουν σημαντικά στη βελτίωση του γεωργικού εισοδήματος. Η προστασία λοιπόν της συγκεκριμένης καλλιέργειας είναι φανερό ότι αποτελεί πρωταρχική δραστηριότητα των ενδιαφερομένων.

Τα αποτελέσματα της εργασίας αυτής πιστεύεται ότι αφενός μεν θα προάγουν την κατανόηση ενός βασικού βιολογικού και οικολογικού φαινομένου - όπως είναι η διάπαυση των εντόμων - αφετέρου δε, θα συμβάλλουν ενδεχομένως στον αποτελεσματικότερο έλεγχο ενός σοβαρού εχθρού του αραβοσίτου στη χώρα μας.

1.2. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΚΗ ΑΝΑΣΚΟΠΗΣΗ

1.2.1. Ταξινομική θέση του εντόμου

Το είδος Sesamia nonagrioides (Lefebvre) (Lepidoptera-Noctuidae) περιέγραψε για πρώτη φορά ο Lefebvre το 1827, δίδοντας του το όνομα Cossus nonagrioides. Το 1852 ο Guenne κατατάσσει το έντομο στο γένος Sesamia. Το 1934, οι Rocci & Turati αναφερόμενοι στο είδος αυτό το κατατάσσουν στο Sesamia vuteria Stoll, δίδοντας σε παρένθεση ως συνώνυμο το nonagrioides, συνωνυμία την οποία διευκρινίζει αργότερα ο Μπατζάκης (1970). Για το είδος αυτό υπήρχε σύγχυση, όσον αφορά την ταυτότητά του, λόγω των διαφόρων συνωνύμων, μερικά από τα οποία αφορούν

άλλα είδη του γένους Sesamia. Μετά από συνεχείς αλλαγές το έντομο τοποθετήθηκε εκ νέου στο γένος Sesamia από τους Tams & Bowden (1953). Σήμερα γίνεται αποδεκτή η ακόλουθη ταξινομική θέση του εντόμου :

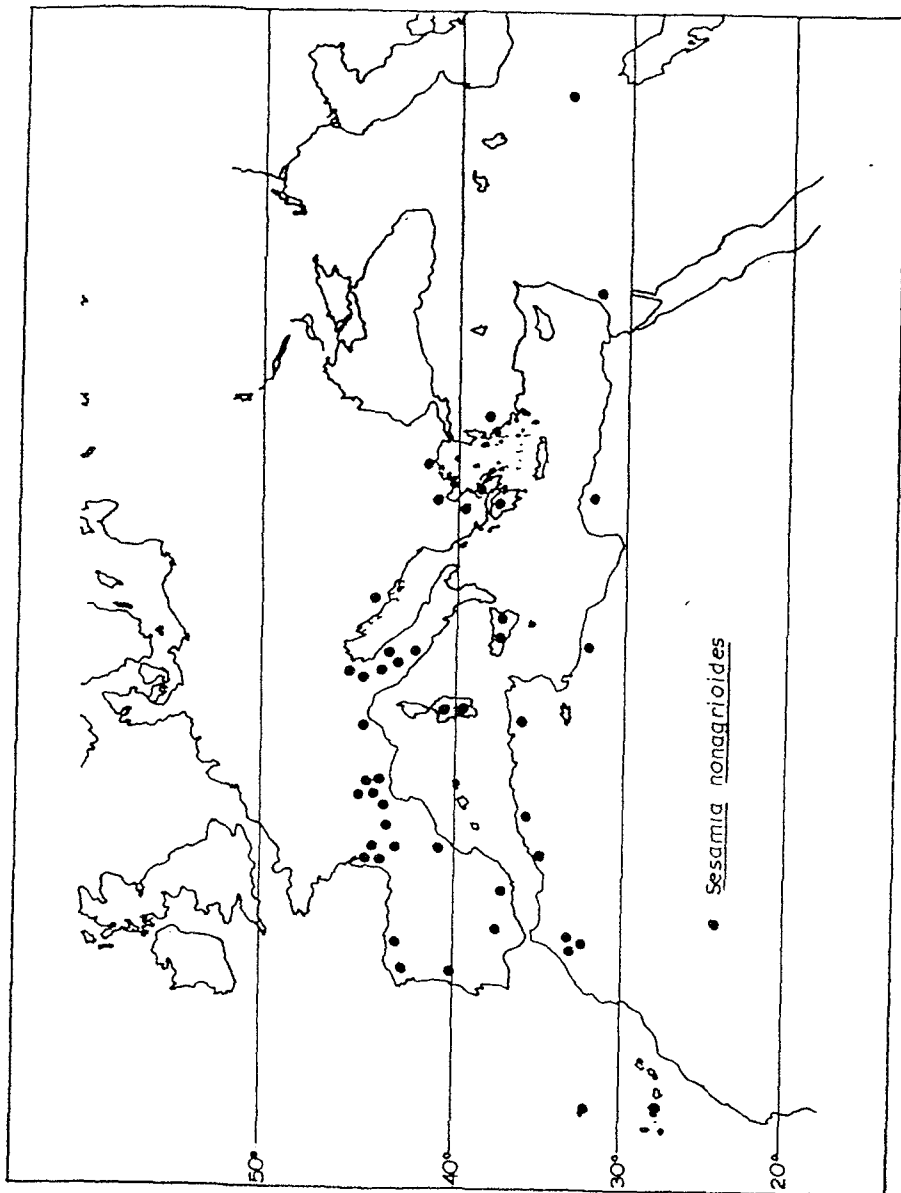
Κλάση : Insecta
Τάξη : Lepidoptera
Υπόταξη : Heteroneura
Οικογένεια : Noctuidae
Γένος : Sesamia
Είδος : S. nonagrioides (Lef.)

Στην Ελλάδα η πρώτη αναφορά του εντόμου γίνεται από τον Σ. Καλογερέα (1930) σε κατάλογο εντόμων, τα οποία συνέλεξε κατά το διάστημα 1924-27 στη Λάρισα. Ενδεχομένως το είδος να υπήρχε προηγουμένως, αφού ο Rebel (1916) αναφέρει ότι το είδος S. cretica βρέθηκε στην Κρήτη από το συλλέκτη Frivaldskys, που από τον Freyer θεωρήθηκε ότι επρόκειτο για το είδος S. hesperica Rbr., συνώνυμο του είδους S. nonagrioides. Οι Rocci & Turati (1934) αναφέρουν την ύπαρξη του είδους και στην Ελλάδα, χωρίς ωστόσο να καταγράψουν συγκεκριμένες γεωγραφικές περιοχές που απαντά. Το 1939 ο Ισαακίδης σε κατάλογο εντόμων αναφέρει την ύπαρξη άλλου είδους του ίδιου γένους και συγκεκριμένα του S. cretica. Αναφορά του S. cretica γίνεται επίσης από τον Πελεκάση το 1962, σε αντίστοιχο κατάλογο εντόμων της περιόδου 1932-1962, χωρίς να αναφέρεται η ύπαρξη του S. nonagrioides.

Ο Σταυράκης το 1967 ανέφερε ότι ο κυριώτερος εχθρός του αραβοσίτου είναι το είδος S. nonagrioides, καταγράφοντας ωστόσο και την ύπαρξη του S. cretica. Τελευταία στην Ελλάδα δεν έχει αναφερθεί το είδος S. cretica. Όλες οι ερευνητικές εργασίες αναφέρονται στο S. nonagrioides.

1.2.2. Γεωγραφική εξάπλωση, Οικονομική σημασία και Βιοοικολογία του εντόμου

Το είδος S. nonagrioides έχει αναφερθεί σ' αρκετές αφρικανικές χώρες, σε όλες σχεδόν τις χώρες γύρω από τη Μεσόγειο (Σχ. 1), τα δε όρια εξάπλωσής του δεν ξεπερνούν τις 45⁰ Βόρειο γεωγραφικό πλάτος (Commonwealth Institute of Entomology, 1979). Το είδος έχει ευρύ φάσμα ξενιστών φυτών της



Σχ. 1. Γεωγραφική εξάπλωση του εντόμου Sesamia nonagrioides (συμπεριλαμβανομένου και του ssp. botanephaga) (Στοιχεία από C.I.E, 1979, συμπληρώμενα από Αλεξάνδρη, 1986).

Οικογένειας των Αγροστωδών συμπεριλαμβανομένου του αραβοσίτου, σόργου, ρυζιού κτλ.

Η ύπαρξη του είδους έχει αναφερθεί στο Ισραήλ (Melamed-Madjar & Tam, 1980), στην Τουρκία (Lodos, 1981), στο Ιράν (Baniabbassi, 1981), στη Σικελία (Nucifora, 1966), στη Σαρδηνία (Prota, 1965), στη Γαλλία (Nerneu, 1953 & Galichet, 1982), στην Κύπρο (Kramblias et al., 1973) κτλ.

Στην Ελλάδα το έντομο S. nonagrioides, είναι ένας σημαντικός εχθρός στην καλλιέργεια του αραβοσίτου και ιδιαίτερα του επίσπορου (Tsitsipis, 1988). Το γεγονός ότι η καλλιέργεια του αραβοσίτου στην Ελλάδα έχει αυξηθεί ιδιαίτερα τα τελευταία χρόνια, λόγω των βελτιωμένων γεωργικών πρακτικών με αποτέλεσμα τις υψηλές αποδόσεις των υβριδίων, καθιστά την προσβολή από το συγκεκριμένο είδος ιδιαίτερης σπουδαιότητας.

Η ζημιά στην καλλιέργεια του αραβοσίτου προκαλείται από τη δραστηριότητα των προνυμφών μέσα στα στελέχη και τους σπάδικες. Η προσβολή των στελεχών επηρεάζει την κανονική ανάπτυξη των σπαδικών ποιοτικά και ποσοτικά, ενώ η απώλεια παραγωγής είναι της τάξης του 0-10% για τον πρώιμο αραβόσιτο, είναι δε δυνατό να φθάσει το 100% για τον επίσπορο (Γλιάτης, 1983 & Tsitsipis, 1988). Η δραστηριότητα των προνυμφών μέσα στους σπάδικες προκαλεί άμεση ζημιά στους σπόρους και δευτερογενώς είναι δυνατή ανάπτυξη μικροοργανισμών, με αποτέλεσμα τη μείωση της εμπορικής αξίας του προϊόντος ή ακόμη την παραγωγή τοξινών από μικροοργανισμούς (aflatoxin B₁) (Tsitsipis et al., 1991).

Η εποχιακή εμφάνιση του εντόμου και ο αριθμός των γενεών έχει μελετηθεί από αρκετούς ερευνητές και φαίνεται να συνδέεται με τις επικρατούσες κλιματολογικές και φυτοοικολογικές συνθήκες της κάθε περιοχής.

Ο Nucifora (1966) στη Σικελία, αναφέρει την εμφάνιση των πρώτων τελειών κατά το τέλος Μαρτίου, οι τελευταίες δε ωοτοκίες λαμβάνουν χώρα τον Οκτώβριο-Δεκέμβριο. Συμπληρώνονται 3-4 γενεές το χρόνο, γεγονός που είχε παρατηρηθεί και στη Σαρδηνία από τον Prota (1965).

Στο Μαρόκο ο Hilal (1978) αναφέρει ότι το είδος σεζάμια συμπληρώνει 4 γενεές το χρόνο σε διάφορους ξενιστές, ενώ ο

Νερνευ (1953) καταγράφει στη Γαλλία την εμφάνιση δύο γενεών το χρόνο.

Ο Moreno (1972) στην Ισπανία, αναφέρει ότι ο χρόνος εμφάνισης του εντόμου ήταν από μέσα Μαΐου έως το Σεπτέμβριο - Οκτώβριο, ο δε μέγιστος πληθυσμός του παρατηρήθηκε τους μήνες Μάιο - Ιούνιο και Αύγουστο - Σεπτέμβριο για τη διαχειμάζουσα και την πρώτη γενεά αντίστοιχα. Ο αριθμός των γενεών ήταν δύο και μία μερική τρίτη.

Σύμφωνα με το Σταυράκη (1967), στην Ελλάδα η νύμφωση των προνυμφών που διαχειμάσαν, πραγματοποιείται μέσα στο διάστημα Απριλίου - Μαΐου. Η δεύτερη γενεά κατά τον ίδιο ερευνητή διαχειμάζει, ωστόσο ο ίδιος θέτει το ερώτημα για πιθανή ύπαρξη και τρίτης γενεάς.

Ο Τσιτσιπής και οι συνεργάτες του (1984, 1989) αναφέρουν ότι στην περιοχή της Κωπαιδας στην Κεντρική Ελλάδα, πρέπει να υπάρχουν τρεις-τέσσερις γενεές το χρόνο. Τα ακμαία της πρώτης γενεάς εμφανίζονται το Μάιο από τις διαχειμάζουσες προνύμφες, της δεύτερης τον Ιούλιο και άλλης μία ή δύο κατά τη διάρκεια Αύγουστου - Σεπτέμβριου και Οκτώβριου.

Τα ακμαία της πρώτης γενεάς εναποθέτουν τα ωά τους σε "πλάκες" κάτω από τον κολεό των φύλλων. Η διάρκεια ζωής των ακμαίων είναι 4-10 ημέρες (Θανόπουλος & Τσιτσιπής, 1986). Η εκκόλαψη των ωών πραγματοποιείται σε 10 ημέρες στους 20°C και σε 3-6 ημέρες σε 30°C (Θανόπουλος & Τσιτσιπής, 1986).

Μετά την εκκόλαψη οι προνύμφες αρχίζουν να τρέφονται από τους ιστούς του κολεού και στελέχους του φυτού, διαπερνούν και φθάνουν στο παρέγχυμα του στελέχους, προχωρώντας πλέον κατά μήκος του, τρώγοντας τον παρεγχυματικό ιστό. Ο Hilal (1978) αναφέρει ότι η διάρκεια ζωής του προνυμφικού σταδίου στους 25°C και με φωτόφαση 16 ωρών ανά 24ωρο ήταν περίπου 24 ημέρες σε τεχνητό υπόστρωμα (Poitout & Bues, 1974). Σύμφωνα με τους Θανόπουλο και Τσιτσιπή (1990) η συντομότερη προνυμφική περίοδος ήταν 26 ημέρες σε θερμοκρασία 30°C και φωτόφαση 16 ωρών ανά 24ωρο σε τεχνητή τροφή (Tsitsipis, 1984). Προς το τέλος της ανάπτυξής τους, οι προνύμφες κατασκευάζουν διευρυμένες στοές, οι οποίες καταλήγουν σε χαρακτηριστικά ανοίγματα, καλυμμένα από την εφυμενίδα του στελέχους ή του κολεού των φύλλων. Η στοά αυτή μπορεί να είναι η ίδια, στην

οποία τρέφεται η προνύμφη ή μπορεί να κατασκευασθεί νέα για το σκοπό της νύμφωσης. Η νύμφη, στο θάλαμο αυτό περιβάλλεται από αραδιά νήματα και από αποχωρήματα της προνύμφης. Η διάρκεια της νυμφικής περιόδου σε εργαστηριακές συνθήκες (25⁰C, 16 ώρες φώς ανά 24ωρο) είναι περίπου δώδεκα ημέρες (Hilal, 1978). Τα τέλεια εξέρχονται από τις στοές, σπάζοντας την εφυμενίδα που τις καλύπτουν.

Οι προνύμφες της τελευταίας γενεάς εισέρχονται σε διάπαυση. Ο Hilal (1978) αναφέρει ότι στο Μαρόκο το έντομο εκδηλώνει μια πραγματική διάπαυση και όχι αναστολή της ανάπτυξης του λόγω της άμεσης επίδρασης περιβαλλοντικών συνθηκών, με παράγοντα πρόκλησης τη διάρκεια της φωτοπεριόδου και φορέα άρσης της τις χαμηλές θερμοκρασίες.

Ο Galichet (1982) πειραματιζόμενος με φυσικό πληθυσμό του ίδιου εντόμου στη Γαλλία, καταλήγει στο συμπέρασμα ότι το είδος της διάπαυσης του εντόμου πρέπει να χαρακτηριστεί ως "ολιγόπαυση", με βάση το γεγονός ότι η αναστολή της ανάπτυξης είναι μικρής διάρκειας, η δε επαναδραστηριοποίηση του εντόμου αρχίζει σύντομα.

1.2.3. Η διάπαυση στα έντομα

Το γεγονός ότι οι καταστάσεις αναστολής ανάπτυξης στα έντομα, δεν οφείλονται μόνο στη μη δραστηριοποίησή τους λόγω της άμεσης επίδρασης χαμηλών θερμοκρασιών, παρατηρήθηκε αρκετά νωρίς από το Duclaux (1869) (από Danks, 1987) στα αυγά του Bombyx mori (L.). Ο Wheeler (1893) (από Danks, 1987), χρησιμοποίησε πρώτος τον όρο "διάπαυση" θέλοντας να περιγράψει ένα στάδιο στην εμβρυογένεση της ακρίδας Xiphidium ensiferum Scudder, αργότερα δε ο Henneguy (1904) (από Danks, 1987) αποσαφήνισε την έννοια συμπεριλαμβάνοντας παρόμοιες περιόδους "αναστολής της οντογενετικής ανάπτυξης" στα διάφορα στάδια των εντόμων. Ο Shelford το 1929 (από Lees, 1955) πρότεινε τη χρήση του όρου "διάπαυση" (diapause) μόνο για τις περιπτώσεις όπου η αναστολή της ανάπτυξης παραγματοποιείται "αυτόματα" (spontaneously) και τη χρήση του όρου "quiescence" για τις περιπτώσεις εκείνες, όπου η αναστολή της ανάπτυξης των εντόμων, ελέγχεται άμεσα από τις δυσμενείς συνθήκες του περιβάλλοντος. Ο Roubaund, (1930) (από Lees, 1955) χρησιμοποίησε τον όρο "αληθινή διάπαυση" (true diapause) για την

περιγραφή της κατάστασης "διάπαυσης", ενώ για την κατάσταση "quiescence" χρησιμοποίησε τον όρο "ψευδοδιάπαυση" (pseudodiapause).

Η πρώτη σημαντική μονογραφία για την εποχιακή εμφάνιση των εντόμων δημοσιεύθηκε από τον Lees (1955) με τον τίτλο "The Physiology of Diapause in Arthropods". Σ' αυτή τη σημαντική εργασία αναλύεται η κατάσταση της διάπαυσης τόσο από φυσιολογικής, όσο και από οικοφυσιολογικής άποψης.

Η κατάσταση της διάπαυσης μελετήθηκε ιδιαίτερα τις τελευταίες δεκαετίες και έχουν γραφεί πάνω σ' αυτή σημαντικότερα άρθρα και επισκοπήσεις, με σπουδαιότερες εργασίες αυτές των Andrewartha & Birch (1954), De Wilde (1962), Beck (1980), Masaki (1980), Saunders (1982), Behrens (1984), Tauber & Tauber & Masaki (1986), Danks (1987).

Ως διάπαυση ορίζεται μία δυναμική, ελεγχόμενη νευροορμονικά κατάσταση του βιολογικού κύκλου των εντόμων, την οποία χαρακτηρίζει η έντονα χαμηλή μεταβολική δραστηριότητα των οργανισμών. Η κατάσταση αυτή συνδέεται α) με μειωμένη μορφογένεση, β) με αυξημένη αντοχή στις περιβαλλοντικές ακρότητες και γ) με αλλαγή στη συμπεριφορά (Tauber et al., 1986).

Ο Beck (1980), ορίζει ως διάπαυση, τη γενετικά ελεγχόμενη κατάσταση μειωμένης (suppressed) ανάπτυξης (μορφογένεσης ή αναπαραγωγής) των εντόμων, της οποίας η έκφραση ρυθμίζεται από περιβαλλοντικούς παράγοντες (κυρίως φωτοπερίοδο). Η κατάσταση αυτή αποτελεί μία ιδιαίτερη στρατηγική επιβίωσης των εντόμων κατά τη διάρκεια περιόδων δυσμενών συνθηκών, όπως είναι π.χ. οι χαμηλές θερμοκρασίες του χειμώνα, οι υψηλές θερμοκρασίες του θέρους, η ξηρασία ή ακόμη η περιορισμένη διαθεσιμότητα τροφής. Η διαδικασία εισόδου στη διάπαυση αρχίζει πολύ πριν ενσχύσουν οι δυσμενείς συνθήκες.

Με την εγκατάσταση της διάπαυσης η μεταβολική μεν δραστηριότητα του εντόμου μειώνεται, συντελούνται όμως κάποιες φυσιολογικές αλλαγές, τις οποίες οι Andrewartha & Birch (1954) χαρακτήρισαν ως diapause development. Όταν ολοκληρωθούν οι αλλαγές αυτές το έντομο περατώνει τη διάπαυση του και επαναδραστηριοποιείται μορφογενετικά ή αναπαραγωγικά, εφόσον βέβαια εν τω μεταξύ έχουν αποκατασταθεί ευνοϊκές για

την ανάπτυξη συνθήκες (π.χ. θερμοκρασίας).

Τα ερεθίσματα που προκαλούνται από τους περιβαλλοντικούς παράγοντες - ρυθμιστές - της διάπαυσης ονομάστηκαν "**token stimuli**" (συμβολικά ερεθίσματα) από τον Lees (1955), γιατί οι παράγοντες αυτοί δεν είναι απαραίτητα οι ίδιοι ευνοϊκοί ή δυσμενείς για την επιβίωση των ζώων αλλά λειτουργούν ως δείκτες που "προαναγγέλουν" αλλαγή άλλων περιβαλλοντικών παραγόντων. Αυτοί οι παράγοντες είναι κυρίως η φωτοπερίοδος (εναλλαγή φωτόφασης - σκοτόφασης), η θερμοκρασία, η υγρασία, η διαθεσιμότητα τροφής και η πληθυσμιακή πυκνότητα. Με τον ορο "**φωτοπερίοδος**" ονομάζουμε την εναλλαγή φωτός και σκότους σε ένα κύκλο που στη φύση έχει βέβαια διάρκεια 24ωρων, σε πειράματα όμως εργαστηρίου διερευνούμε και φωτοπεριόδους διαφορετικής διάρκειας. Σε κάθε περίπτωση η φάση φωτός της φωτοπεριόδου ονομάζεται "**φωτόφαση**" και η φάση του σκότους "**σκοτόφαση**". Από όλους τους παράγοντες που αναφέραμε, η φωτοπερίοδος είναι ο πλέον σημαντικός από οικολογική άποψη, γιατί είναι ο μόνος παράγων του περιβάλλοντος που εμφανίζει απόλυτη κανονικότητα, συνέπεια και ακρίβεια στην επανάληψή του. Έτσι δεν είναι περίεργο ότι, πολλά ζώα αλλά και φυτά στην πορεία της εξέλιξής τους ανέπτυξαν την ικανότητα να χρησιμοποιούν τη φωτοπερίοδο σαν αξιόπιστη περιβαλλοντική πληροφορία, με βάση την οποία ρυθμίζουν διάφορες δραστηριότητες κατά τρόπο που ευνοεί την επιβίωσή τους (Καρανδεινός, 1990). Οι δραστηριότητες αυτές μπορεί να έχουν ετήσιο κύκλο όπως π.χ. μετανάστευση, αναπαραγωγή, διάπαυση κτλ, ή ημερήσιο κύκλο όπως π.χ. σεξουαλική δραστηριότητα, ωοθεσία, έξοδος ακμαίων στα έντομα κτλ, (Gorsuch et al., 1975, Greenfield & Karandinos, 1976).

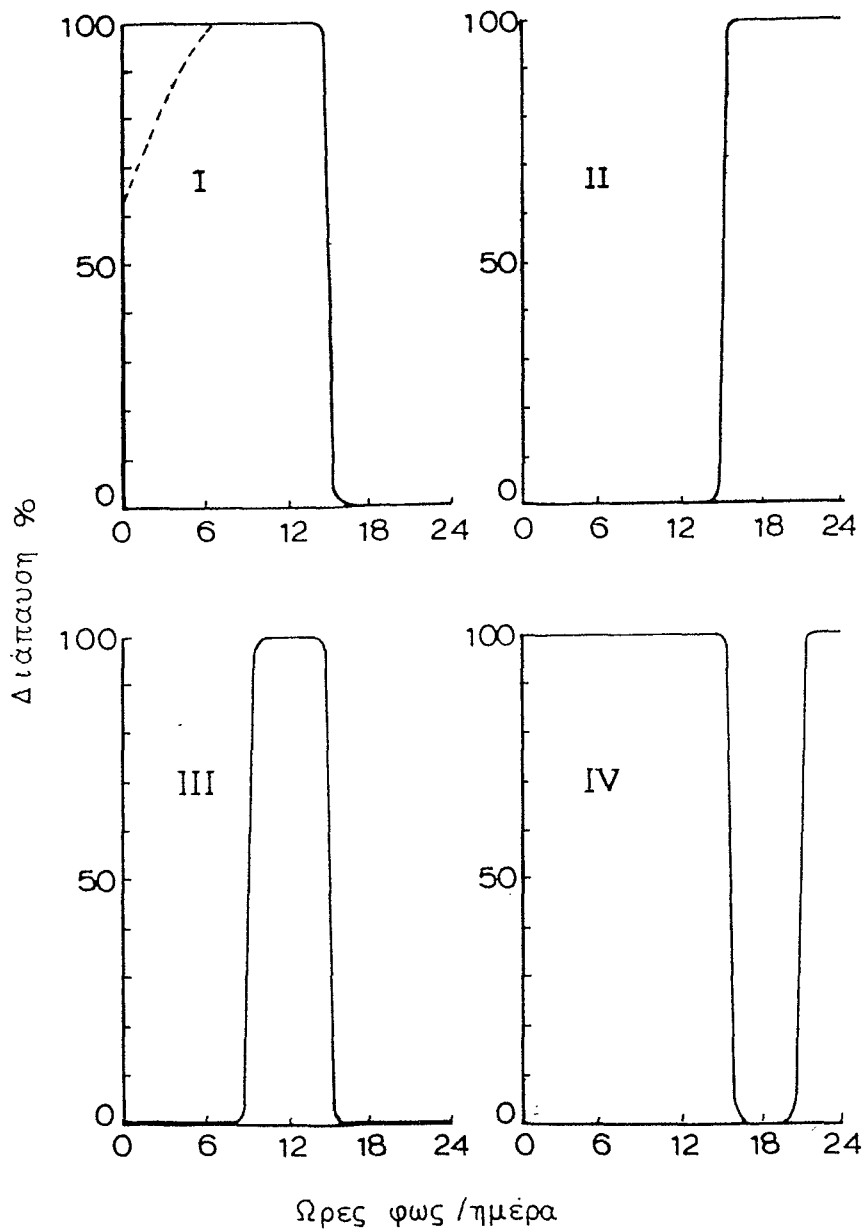
Η επίδραση της φωτοπεριόδου στην πρόκληση της διάπαυσης ελέγχεται πειραματικά με την έκθεση διαφόρων πληθυσμών εντόμων, για μέρος ή ακόμη για όλη τη ζωή τους, σε σταθερές συνθήκες φωτοπεριόδου, διατροφής και θερμοκρασίας. Η εκδήλωση της διάπαυσης μετράται ως ποσοστό πρόκλησης αυτής, η επίδραση δε της φωτοπεριόδου στην πρόκληση της διάπαυσης, αποδίδεται γραφικά με την καμπύλη αντίδρασης στην πρόκληση της διάπαυσης (diapause induction response curve) (Beck, 1980). Οι καμπύλες της φωτοπεριόδου αντίδρασης συνοψίζουν την αντίδραση ολόκληρου του πληθυσμού ενός είδους. Η φωτόφαση που προκαλεί διάπαυση στο 50% των ατόμων ενός πληθυσμού που εκτίθεται σ' αυτήν, χαρακτηρίζεται ως κρίσιμη

(critical daylength) (Danilevsky et al., 1970). Η κρίσιμη αυτή φωτόφαση είναι δυνατόν να είναι χαρακτηριστική με την έννοια, ότι διαφοροποιείται η αντίδραση του πληθυσμού σημαντικά πριν ή μετά την τιμή της. Έτσι σε μερικά είδη εντόμων, είναι δυνατόν μια αλλαγή 10-15 min στη διάρκεια της φωτόφασης να προκαλέσει μια σημαντική αλλαγή στο ποσοστό του πληθυσμού που εισέρχεται σε διάπαυση (Saunders, 1982).

Ο Beck (1980) κατέταξε τις καμπύλες πρόκλησης της διάπαυσης σε τέσσερις βασικούς τύπους: α) αντίδραση μεγάλης ημέρας, όταν τα έντομα εισέρχονται σε διάπαυση, κάτω από συνθήκες μικρής διάρκειας φωτοφάσεων (Τύπος I), β) μικρής ημέρας, όταν εισέρχονται κάτω από συνθήκες μεγάλης διάρκειας φωτοφάσεων (Τύπος II), γ) μικρής - μεγάλης ημέρας, όταν εκδηλώνεται η διάπαυση κάτω από ένα περιορισμένο και ενδιάμεσο εύρος φωτοφάσεων (Τύπος III) και δ) μεγάλης - μικρής ημέρας (Τύπος IV) η οποία χαρακτηρίζεται από την απουσία διάπαυσης, μόνο κάτω από ένα περιορισμένο εύρος μεγάλης μάλλον διάρκειας φωτοφάσεων (Σχ. 2).

Αν και η φωτοπερίοδος θεωρείται ως ο κύριος περιβαλλοντικός παράγοντας, που ελέγχει τη διάπαυση, σε μερικά αρθρόποδα η επίδραση της θερμοκρασίας και μάλιστα η θερμοπερίοδος (η ρυθμική εναλλαγή υψηλής και χαμηλής θερμοκρασίας) μπορεί να αποτελεί το δεσπόζοντα παράγοντα για την πρόκληση της διάπαυσης (Tauber & Tauber, 1973a). Ο Beck (1983) σε μια εκτενή επισκόπηση αναφέρει ότι η θερμοπερίοδος και κύρια η θερμοκρασία που συνδέεται με τη σκοτόφαση (κρυόφαση), επιδρά σημαντικά στην πρόκληση και εγκατάσταση της διάπαυσης. Η θερμοκρασία, και η θερμοπερίοδος μπορεί επίσης να παίζουν ρόλο στην ενίσχυση ή μείωση των φωτοπεριοδικών επιδράσεων στη διάπαυση (Rock, 1983). Σε μεγάλης ημέρας είδη, οι υψηλές θερμοκρασίες σε συνδυασμό με τις μεγάλες ημέρες εμποδίζουν τη διάπαυση, ενώ οι μικρές ημέρες σε συνδυασμό με χαμηλές θερμοκρασίες ενισχύουν τη διάπαυση. Χαμηλές ή υψηλές θερμοκρασίες ακόμα κι αν εφαρμοσθούν για μικρό χρονικό διάστημα είναι δυνατόν να αντιστρέψουν τη φωτοπεριοδική αντίδραση ενός πληθυσμού, ενώ η θερμοπερίοδος μπορεί να αποτελέσει τον κύριο παράγοντα (ερέθισμα) για την πρόκληση της διάπαυσης σε κάποια είδη.

Η διαθεσιμότητα τροφής και η υγρασία είναι δυνατό να λειτουργούν ως κύριος παράγοντας ρύθμισης της διάπαυσης για



Σχ. 2. Βασικοί τύποι διάπαυσης σε σχέση με τη διάρκεια της φωτόφασης που έχουν παρατηρηθεί σε διάφορα είδη εντόμων: I Μεγάλης ημέρας, II Μικρής ημέρας, III Μικρής - Μεγάλης ημέρας, IV Μεγάλης - Μικρής ημέρας (Απο Beck, 1980).

οργανισμούς, που εκδηλώνουν καλοκαιρινή διάπαυση (Masaki, 1980) ή για έντομα που ζουν σε τροπικές περιοχές όπου οι φωτοπεριοδικές και θερμοκρασιακές διακυμάνσεις είναι μικρές. Τέλος, η πληθυσμιακή πυκνότητα, αν και είναι δύσκολο να διαχωρισθεί από την τροφή, έχει βρεθεί ότι επηρεάζει το ποσοστό της διάπαυσης (Tauber et al., 1986).

Η ολοκλήρωση της διάπαυσης (diapause development) επηρεάζεται επίσης από τη δράση διαφόρων παραγόντων. Οι σπουδαιότεροι από αυτούς είναι η φωτοπερίοδος, η θερμοκρασία, το νερό, τα θρεπτικά στοιχεία κτλ. (Beck, 1980). Η επίδραση της φωτοπεριόδου στην περάτωση της διάπαυσης έχει επιβεβαιωθεί σε αρκετά έντομα όπως στα είδη Ostrinia nubilalis Hbn. (McLeod & Beck, 1963) και Laspeyresia pomonella L. (Sieber & Benz, 1980).

Η διάρκεια και η περάτωση της διάπαυσης μπορεί να επιταχυνθούν αν τα διαπαύοντα άτομα ενός πληθυσμού εκτεθούν για μια περίοδο σε χαμηλές θερμοκρασίες (Danks, 1987). Ωστόσο δεν έχουν αναφερθεί περιπτώσεις όπου το ψύχος από μόνο του ενεργεί ως βασικός παράγων για την περάτωση της διάπαυσης. Συνήθως απαιτείται αλληλεπίδραση χαμηλών ή και υψηλών θερμοκρασιών με τη φωτοπερίοδο για την ολοκλήρωση της κατάστασης διάπαυσης, όπως στο είδος Plodia interpunctella Hbn. (Bell, 1976α).

1.2.3.1. Τύποι διάπαυσης

Ορισμένα είδη εντόμων, εκδηλώνουν υποχρεωτική διάπαυση (**obligatory**) (Beck, 1980), δηλαδή κάθε άτομο κάθε γενεάς διαπαύει ανεξάρτητα από τις περιβαλλοντικές συνθήκες που επικρατούν. Τα πιά πολλά από τα είδη αυτά είναι **μονοκυκλικά** (monovoltine ή univoltine), έχουν δηλαδή μία γενεά το χρόνο.

Αλλα είδη εντόμων εκδηλώνουν προαιρετικής φύσεως διάπαυση (**facultative**), δηλαδή η διάπαυση εκδηλώνεται στα άτομα κάποιας γενεάς ή γενεών, ανάλογα με τις περιβαλλοντικές συνθήκες που επικρατούν, κατά τη διάρκεια κάποιου σταδίου (ή σταδίων), που χαρακτηρίζονται ως "κρίσιμα στάδια" τα οποία προηγούνται του σταδίου όπου εκδηλώνεται η διάπαυση (Beck, 1980). Τα έντομα αυτά έχουν δύο ή και περισσότερες γενεές το χρόνο και χαρακτηρίζονται ως **πολυκυκλικά** (multivoltine ή polyvoltine).

Ο όρος "προαιρετική" διάπαυση υπονοεί ότι η διάπαυση μπορεί να αρθεί κάτω από συγκεκριμένους περιβαλλοντικούς παράγοντες και περιγράφει όλες εκείνες τις περιπτώσεις, όπου οι περιβαλλοντικοί παράγοντες που τις ρυθμίζουν είναι γνωστοί και αναστρέψιμοι.

Ο Mueller (1970) ανέλυσε μερικές επαρκώς μελετημένες περιπτώσεις αναστολής της ανάπτυξης στα έντομα, και καθόρισε τέσσερις βασικούς τύπους διάπαυσης:

- α) "**quiescence**", η οποία είναι αποτέλεσμα της άμεσης αντίδρασης του οργανισμού σε κάποιο περιβαλλοντικό παράγοντα. Η επαναδραστηριοποίηση του οργανισμού πραγματοποιείται αμέσως μόλις αρθεί η ισχύς αυτού του παράγοντα.
- β) "**oligopause**" για περιπτώσεις, όπου η διάπαυση αρχίζει και ολοκληρώνεται σταδιακά, προκαλείται από τον ίδιο περιβαλλοντικό παράγοντα ίσης έντασης (φωτοπερίοδος) και είναι προαιρετικής φύσεως.
- γ) "**parapause**", για την περιγραφή περιπτώσεων, στις οποίες η ένταση του προκαλούντος παράγοντα, διαφέρει κατά την έναρξη από τη λήξη της διάπαυσης και είναι μία υποχρεωτική τύπου διάπαυση που παρατηρείται σε μονοκυκλικά είδη. Η εγκατάσταση αυτού του τύπου διάπαυσης καθορίζεται γενετικά και φαίνεται να ρυθμίζεται ανεξάρτητα από το περιβάλλον.
- δ) "**eudiapause**", ως τον τύπο της διάπαυσης που προκαλείται και ολοκληρώνεται από την αντίδραση σε δύο διαφορετικούς παράγοντες. Αυτός ο τύπος διάπαυσης συνήθως προκαλείται από τη φωτοπερίοδο, αλλά τερματίζεται με έκθεση των οργανισμών σε χαμηλές θερμοκρασίες (chilling), ή με αλλαγή του επιπέδου θερμοκρασίας.

Ο Mansingh (1971), σχολιάζοντας την ταξινόμηση κατά Mueller (1970), πρότεινε ένα άλλο σύστημα ταξινόμησης των διαφόρων τύπων αναστολής της ανάπτυξης των οργανισμών ανάλογα με τις δυσμενείς συνθήκες στις οποίες εκτίθενται: α) hibernation (αντίδραση σε χαμηλές θερμοκρασίες), β) aestivation (αντίδραση σε υψηλές θερμοκρασίες) και γ) athermopause (αντίδραση σε άλλους παράγοντες). Ανάλογα επίσης με το βάθος

(ένταση) της αναστολής αυτής διέκρινε επίσης τις περιπτώσεις: α) quiescence (κατευθείαν αντίδραση σε κάποιο περιβαλλοντικό παράγοντα και ανάληψη της δραστηριότητας με την άρση του ισχύοντος παράγοντα), β) oligopause (αναστολή δραστηριότητας με περιοδική όμως θρέψη του οργανισμού) γ) ateleodiapause (διάπαυση, η οποία μπορεί να περατωθεί πρόωρα) και δ) teleodiapause (υψηλής έντασης διάπαυση ανάλογα με το γεωγραφικό πλάτος, υψόμετρο κτλ). Αυτή η ταξινόμηση όμως δε θεωρήθηκε ιδιαίτερα χρήσιμη, γιατί αφορούσε πολλές κατηγορίες συγγενείς μεταξύ τους και όχι επαρκώς καθορισμένες (Beck, 1980). Επίσης υπήρξε σύγχυση μεταξύ των εννοιών της αντοχής στο κρύο (cold hardiness) και διάπαυσης.

Ο Thiele (1973), σε επισκόπησή του συζητά τις προαναφερόμενες κατηγορίες.

Αναγνωρίζοντας τα προβλήματα που δημιουργούνταν με τις διάφορες κατηγορίες διάπαυσης ο Beck (1980) και αργότερα ο Tauber et al. (1986) εκφράζουν επιφυλάξεις για τις κατηγορίες αυτές, θεωρώντας ότι χρειάζεται μεγαλύτερη αποσαφήνιση των διαφόρων όρων και αναλυτικότερη μελέτη αυτών.

1.2.3.2. Μηχανισμός της διάπαυσης

Όπως αναφέρθηκε ανωτέρω ο παράγων που κύρια ρυθμίζει την είσοδο των ειδών σε διάπαυση είναι η φωτοπερίοδος. Αυτό σημαίνει ότι τα έντομα μπορούν να διακρίνουν τις διάφορες φάσεις και να ρυθμίζουν την αναστολή ή μη της ανάπτυξής τους. Το γεγονός ότι τα έντομα έχουν την ικανότητα να ξεχωρίζουν τη μικρή από τη μεγάλη ημέρα, έχει οδηγήσει αρκετούς ερευνητές στη σκέψη ότι πιθανόν να υπάρχει ένα είδος εσωτερικού και κληρονομήσιμου μηχανισμού, ο οποίος επιτρέπει τη μέτρηση της διάρκειας της φωτόφασης ή σκοτόφασης ή και των δύο και την αντίδραση σ' αυτές τις συνθήκες με την αλλαγή του μεταβολισμού τους (Saunders, 1982). Η λειτουργία ενός τέτοιου μηχανισμού προϋποθέτει α) την ύπαρξη κάποιων "φωτοδεκτών" στα έντομα για τη διαπίστωση της νύκτας ή ημέρας, β) την παρουσία ενός τύπου "ρολογιού" που να μετρά τη διάρκεια των φάσεων της φωτοπεριόδου και να συνδυάζει αυτές τις πληροφορίες και γ) τη ρύθμιση των μεταβολικών διαδικασιών για την είσοδο σε διάπαυση, μέσω ενός τελικού συστήματος ορμονών (Saunders, 1976).

Η διάπαυση όπως και άλλες λειτουργίες (αναπαραγωγή, μεταβολισμός κτλ) των εντόμων, ελέγχεται από το ενδοκρινικό σύστημα. Το ενδοκρινικό σύστημα και οι πληροφορίες από το περιβάλλον συντονίζονται μέσω του εγκεφάλου του εντόμου. Το σύστημα αυτό συγκροτούν αδένες και ειδικά κύτταρα που εκκρίνουν ορμόνες δηλαδή, χημικούς "αγγελιοφόρους" που σε πολύ μικρές συγκεντρώσεις δρουν και επηρεάζουν τις φυσιολογικές αντιδράσεις του εντόμου. Οι πηγές των ορμονών που παίζουν κάποιο ρόλο στο φαινόμενο της διάπαυσης είναι : τα νευροεκκριτικά κύτταρα του εγκεφάλου (εκκρίνουν την ορμόνη του εγκεφάλου, **brain hormone**), οι προθωρακικοί αδένες (εκκρίνουν την εκδυσόνη, **ecdysone**), το ζεύγος των αδένων που ονομάζεται **corpora allata** (έκκριση της νεανικής ορμόνης, **juvenile hormone**) και το ζεύγος των **corpora cardiaca**. Ανάλογα με το στάδιο, στο οποίο εκδηλώνεται η διάπαυση, οι νευροορμονικοί μηχανισμοί που είναι υπεύθυνοι γι' αυτήν, είναι διαφορετικοί. Οι περισσότερες ερευνητικές εργασίες αφορούν τη φύση και θέση των φωτοδεκτών και το σύστημα των ορμονών. Τελευταία έχουν πραγματοποιηθεί αρκετές ερευνητικές εργασίες και έχουν γραφεί σχετικές επισκοπήσεις που αφορούν τη φύση και τις ιδιότητες αυτού του μηχανισμού "ρολογιού" στα έντομα (Beck 1977, 1980, Saunders & Bradley, 1984, Pittendrigh et al., 1984, κτλ).

Τα βασικά ερωτήματα αυτών των εργασιών αφορούσαν τη φύση αυτού του ρολογιού, δηλαδή πώς μετράται η διάρκεια των φάσεων, πώς αθροίζονται οι πληροφορίες για τις μικρές ή μεγάλες ημέρες, ή πώς μεταφράζονται οι πληροφορίες από αυτόν τον μηχανισμό ώστε να παραχθεί ή ανασταλλεί η έκκριση ορμόνης από τον εγκέφαλο των εντόμων. Διάφορα μοντέλα έχουν υιοθετηθεί σχετικά με τη λειτουργία αυτών των ρολογιών. Από αυτά τα βασικότερα είναι: α) το μοντέλο που περιγράφει η **θεωρία του Buening (1960)**, όπου οι οργανισμοί μετρούν τη διάρκεια της φωτόφασης ή σκοτόφασης με έναν εσωτερικό ημερήσιο μηχανισμό (ρυθμό) που συνιστάται από δύο ίσες φάσεις (photophil - scotophil), διαφορετικής ευαισθησίας στο φως και β) το **αθροιστικό μοντέλο (hourglass)** του Lees (1966), όπου η διάρκεια της ημέρας ή της νύκτας μετράται από έναν μηχανισμό (χρονόμετρο) τύπου "κλεψύδρας". Αυτός ο μηχανισμός είναι πιθανό ότι ενεργοποιείται την αυγή και σταματά το λυκόφως. Μικρές ή μεγάλες έτσι νύχτες μπορούν να διακριθούν από τους οργανισμούς εάν το φως φθάσει "νωρίς" και έτσι "φωτίσει" ένα συγκεκριμένο σημείο φωτοευαισθησίας τη νύχτα ή εάν "φθάσει" αργά και αποτύχει να "φωτίσει" αυτό το σημείο.

Πολλοί συγγραφείς έχουν επιχειρήσει να ερμηνεύσουν διάφορα δεδομένα, που αφορούσαν τη διάπαυση των εντόμων με ακόμη πολυπλοκότερα μοντέλα (Pittendrigh & Minis 1964, Pittendrigh et al., 1984, Beck 1974 a, b, 1976, 1977). Ωστόσο ο Danks (1987) αναφέρει ότι πολλά από αυτά τα μοντέλα είναι παρόμοια ή ότι είναι δυνατόν παρόμοια δεδομένα να ερμηνευθούν με διάφορους τρόπους. Έτσι δεν είναι απαραίτητη η ύπαρξη ενός σταθερού ή μοναδικού μοντέλου βιολογικού ρολογιού. Μέχρι σήμερα η έρευνα γύρω από αυτά τα θέματα δεν έχει απαντήσει σε πολλά ερωτήματα για το μηχανισμό αυτό και το πρόβλημα της μέτρησης του χρόνου από τα έντομα είναι ακόμη ρευστό. Αν και φαίνεται ότι υπάρχει πιθανότητα να υφίσταται ένας κοινός μηχανισμός, αυτό που μπορούμε να δεχθούμε σήμερα είναι, ότι υπάρχει ένας μεγάλος αριθμός διαφορετικών τύπων χρονομέτρων στα έντομα, που δικαιολογείται αν σκεφθεί κάποιος το μεγάλο αριθμό και την ποικιλία των ειδών των εντόμων (Saunders, 1974).

1.2.3.3.Προνυμφική διάπαυση

Το φαινόμενο της διάπαυσης σε ένα είδος, εκδηλώνεται σε ένα εντελώς καθορισμένο στάδιο ανάπτυξης του (ωό, προνύμφη, νύμφη ή ενήλικο). Γενικά τα έντομα προσλαμβάνουν τα προκαλούντα διάπαυση ερεθίσματα, κατά τη διάρκεια χαρακτηριστικών σταδίων της ζωής τους. Κατά κανόνα, τα ευαίσθητα στάδια σε κάποιο ερέθισμα που προκαλεί διάπαυση είναι διαφορετικά από τα στάδια, όπου εκδηλώνεται η διάπαυση, για την ίδια γενεά ή στις επόμενες γενεές. Η νυμφική διάπαυση του Papilio machaon L. καθορίζεται από την ευαισθησία των προνυμφών στις μικρής διάρκειας φωτοφάσεις (Shimada, 1983).

Για την εκδήλωση της προνυμφικής διάπαυσης υπεύθυνοι είναι διάφοροι νευροορμονικοί μηχανισμοί που ήδη περιγράψαμε. Ο Chippendale (1977), σε μια εκτενή βιβλιογραφική επισκόπηση, καταγράφει τις πληροφορίες για την ορμονική ρύθμιση της προνυμφικής διάπαυσης.

Οι Tauber et al. (1986) περιγράφουν δύο αντίθετες βασικές υποθέσεις για την εξήγηση της νευροορμονικής ρύθμισης της προνυμφικής διάπαυσης :

- α) Τα *corpora allata* παραμένουν ανενεργά κατά τη διάπαυση. Σ' αυτή την περίπτωση, η εκδήλωση της διάπαυσης

οφείλεται στη μη λειτουργία του νευροορμονικού συμπλόκου του εγκεφάλου, λόγω του μη ερεθισμού των αδένων, των υπεύθυνων για την έκκριση εκδυσόνης.

- β) Οι διαπαύουσες προνύμφες έχουν ενεργά *corpora allata*, τα οποία εκκρίνουν νεανική ορμόνη (*juvenile hormone*), που παρεμποδίζει τη σύνθεση, μεταφορά αλλά και ελευθέρωση της προθωρακικής ορμόνης. Σ' αυτή την περίπτωση, το νευροορμονικό σύμπλοκο του εγκεφάλου, παραμένει δραστήριο κατά τη διάπαυση.

Και οι δύο αυτές υποθέσεις έχουν υποστηριχθεί πρόσφατα από πολλούς ερευνητές. Σε μερικά είδη εντόμων η πρόκληση αλλά και η εγκατάσταση της διάπαυσης ρυθμίζεται από τη συνεχή παρουσία της νεανικής ορμόνης (Yin & Chippendale, 1976). Σε άλλα είδη τα επίπεδα της νεανικής ορμόνης είναι χαμηλά κατά τη διάπαυση (Bean & Beck, 1980).

Σύμφωνα με τους Tauber et al. (1986) με την προνυμφική διάπαυση συνδέεται α) ο χαμηλός ρυθμός μεταβολισμού των ατόμων, β) η μείωση της περιεκτικότητας του σώματος σε νερό και γ) η αύξηση των αποθεμάτων λίπους. Οι διαπαύουσες επίσης προνύμφες των διαφόρων ειδών εντόμων εκδηλώνουν μειωμένη δραστηριότητα και σε μερικές περιπτώσεις πραγματοποιούν επί πλέον εκδύσεις.

Στις περισσότερες διαπαύουσες προνύμφες των Λεπιδοπτέρων, που έχουν μελετηθεί, η διάπαυση εκδηλώνεται στο τελευταίο προνυμφικό υποστάδιο. Ωστόσο έχουν παρατηρηθεί διαφορές σ' αυτά τα είδη, που εκδηλώνουν διάπαυση στην αρχή του τελευταίου προνυμφικού υποσταδίου πραγματοποιώντας επί πλέον εκδύσεις, όπως στο *Diatraea grandiosella* Dyar (Chippendale & Reddy, 1972) και σ' εκείνα, που εκδηλώνουν διάπαυση στο τέλος του τελευταίου προνυμφικού υποσταδίου (*prerupal*) και τα οποία νυμφώνονται αμέσως μετά την ολοκλήρωση της διάπαυσης, όπως στο *Ephestia elutella* Hbn. (Bell & Walker, 1973).

Από τους σημαντικότερους παράγοντες του περιβάλλοντος, που επηρεάζουν την προνυμφική διάπαυση (όπως και τις άλλες περιπτώσεις διάπαυσης), είναι κύρια η φωτοπερίοδος, η θερμοκρασία και η σχετική υγρασία (Beck, 1980). Στις περισσότερες περιπτώσεις ειδών εντόμων, η προνυμφική διάπαυση ελέγχεται από τη φωτοπερίοδο, στην οποία έχουν εκτεθεί το

στάδιο του ωού ή και προνυμφικά υποστάδια που προηγούνται του υποσταδίου όπου εκδηλώνεται η διάπαυση. Αυτό έχει αναφερθεί στη περίπτωση του είδους Pectinophora gossypiella Saunders (Adkisson, 1966). Σ' άλλες πάλι, το ευαίσθητο υποστάδιο είναι το ίδιο με το προνυμφικό υποστάδιο όπου εκδηλώνεται η διάπαυση όπως στο O. nubilalis (Beck & Hanek, 1960). Το ευαίσθητο στάδιο έχει μια σημαντική λειτουργία στη ζωή των οργανισμών γιατί καθορίζει πότε η διαδικασία ανάπτυξης θα αλλάξει προς την κατεύθυνση της διάπαυσης. Τα ευαίσθητα στάδια στη ζωή των εντόμων είναι ιδιαίτερης σπουδαιότητας, διότι κατά τη διάρκειά τους προσλαμβάνονται τα περιβαλλοντικά ερεθίσματα και "αποταμιεύονται" από τους οργανισμούς όλες εκείνες οι πληροφορίες που θα μεταφραστούν σε νευροορμονική λειτουργία κατά τη διάπαυση (Tauber et al., 1986).

1.2.3.4. Οικολογική και Οικονομική σημασία της διάπαυσης

Τα έντομα έχουν αναπτύξει την ικανότητα να προσλαμβάνουν τα περιβαλλοντικά ερεθίσματα, που σχετίζονται με εποχιακές αλλαγές και να αντιδρούν σ' αυτά υφιστάμενα ειδικές φυσιολογικές, μορφολογικές αλλά και αλλαγές συμπεριφοράς, που τα προετοιμάζουν έτσι ώστε να ανταπεξέλθουν σε επικείμενες δυσμενείς συνθήκες του περιβάλλοντος. Αυτές οι αλλαγές συνιστούν το "σύνδρομο της διάπαυσης", μία σημαντική οικολογική προσαρμογή των ειδών, που τους επιτρέπει να συγχρονίζουν τους βιολογικούς τους κύκλους, με τις επικρατούσες περιβαλλοντικές συνθήκες (Tauber et al., 1986). Έτσι, τα δραστήρια στάδια της ζωής των εντόμων συγχρονίζονται με την αφθονία τροφής αλλά και όταν οι κλιματολογικές συνθήκες επιτρέπουν τη γρήγορη ανάπτυξή τους με αντίστοιχα υψηλό βαθμό επιβίωσης (Chippendale, 1982).

Είναι φανερό ότι η γεωγραφική εξάπλωση ενός είδους επηρεάζεται άμεσα από τον τύπο διάπαυσης που το χαρακτηρίζει. Σε βορειότερα γεωγραφικά πλάτη, οι τοπικοί πληθυσμοί ενός είδους τείνουν να γίνουν μονοκυκλικοί, εκδηλώνοντας υποχρεωτική διάπαυση. Οι Beck και Apple (1961) έδειξαν ότι, διάφοροι πληθυσμοί του εντόμου O. nubilalis είχαν διαφορετικό αριθμό γενεών, ανάλογα με την περιοχή που εμφανίζονταν. Η μελέτη τους, που αφορούσε πληθυσμούς που ζούσαν από 36^ο Βόρειο γεωγραφικό πλάτος μέχρι 45^ο, έδειξε διαφορές τόσο στον αριθμό των γενεών όσο και στην ένταση της διάπαυσης μεταξύ των

πληθυσμών.

Ο Tzanakakis (1959) έδειξε ότι, η ένταση της διάπαυσης δύο διαφορετικών γεωγραφικών φυλών του εντόμου P. interpunctella διέφερε σημαντικά.

Ο Chippendale (1982) αναφέρει ότι η διάπαυση, είναι εκείνος ο παράγων που συγχρονίζει τους βιολογικούς κύκλους των ατόμων εντός του πληθυσμού του εντόμου D. grandiosella, καθώς επίσης και με τη διαθεσιμότητα τροφής.

Η κατάσταση λοιπόν της διάπαυσης, φαίνεται να επηρεάζει την πληθυσμιακή αφθονία των εντόμων εποχιακά, αλλά και την εμφάνισή τους από μία περιοχή σε άλλη (Lees, 1968).

Η σύγχρονη καταπολέμηση των εντόμων βασίζεται στην αρχή ότι, οι διάφορες επεμβάσεις θα πρέπει να πραγματοποιηθούν πριν οι πληθυσμοί των εχθρών των καλλιεργειών φθάσουν σε επίπεδα, όπου η καταστροφή δε μπορεί πλέον να αποφευχθεί. Αυτή η προσέγγιση απαιτεί μία πρόβλεψη της εξέλιξης των πληθυσμών των εχθρών. Αυτή η πρόβλεψη είναι φανερό ότι θα πρέπει να στηριχθεί στην καλύτερη μελέτη των φυσικών και γενετικών εκείνων παραγόντων που επηρεάζουν τις φαινολογικές αντιδράσεις των εντόμων. Η μελέτη της πρόκλησης, εγκατάστασης και του περάτωσης της διάπαυσης σε σχέση με τους ρυθμούς ανάπτυξης του εντόμου, είναι καθοριστική για τη θεωρητική και εφαρμοσμένη βιολογία, και είναι πλέον απαραίτητη για την εφαρμογή ενός συγχρόνου τρόπου καταπολέμησης.

Σύμφωνα με τους Tauber, Tauber & Masaki (1986) ένας αποτελεσματικός τρόπος διαχείρισης των αγροοικοσυστημάτων απαιτεί βαθειά μελέτη των οικοφυσιολογικών αλλά και γενετικών μηχανισμών που διέπουν τους εποχιακούς κύκλους όλων των οργανισμών, που λειτουργούν σ' αυτά τα αγροοικοσυστήματα. Αυτή η διαχείριση για να είναι αποτελεσματική θα πρέπει α) να προβλέπει με ακρίβεια το χρόνο πρόκλησης και περάτωσης της διάπαυσης, μετανάστευσης, ανάπτυξης και αναπαραγωγής των εχθρών στον αγρό, β) να μπορεί να χειρισθεί τους περιβαλλοντικούς και γενετικούς παράγοντες, που σκοπό έχουν τον περιορισμό των πληθυσμών των εχθρών και γ) να μπορεί να επιλέξει τα καλύτερα προσαρμοσμένα είδη ή βιοτύπους για την εφαρμογή βιολογικής καταπολέμησης.

1.3. ΣΚΟΠΟΣ ΤΗΣ ΠΑΡΟΥΣΑΣ ΕΡΓΑΣΙΑΣ

Η διάπαυση αποτελεί ένα σημαντικό φαινόμενο της φυσιολογίας και οικολογίας των εντόμων γιατί μπορεί να επηρεάσει όχι μόνο την επιβίωση των ειδών, αλλά τον συγχρονισμό τους, το ρυθμό ανάπτυξής τους και την αναπαραγωγή κατά τη διάρκεια των ευνοϊκών περιόδων. Η μελέτη λοιπόν της κατάστασης διάπαυσης, ενδεχομένως να δώσει σημαντικά στοιχεία απαραίτητα για τη διαχείριση των πληθυσμών των εντόμων, ιδιαίτερα εκείνων με σημαντική οικονομική σημασία. Το είδος S. nonagrioides, αναφέραμε ήδη ότι αποτελεί τον σπουδαιότερο εχθρό του αραβοσίτου στην Ελλάδα. Με βάση λοιπόν τις προηγούμενες διαπιστώσεις προσπαθήσαμε να μελετήσουμε την κατάσταση διάπαυσης στο είδος αυτό.

Σκοπός της παρούσας εργασίας ήταν :

- α) Να διαπιστωθεί εάν υπάρχει προνομφική διάπαυση στο συγκεκριμένο είδος, ποιός είναι ο τύπος της και να καθορισθεί κάτω από ποιούς περιβαλλοντικούς παράγοντες προκαλείται και περατώνεται,
- β) Να εντοπισθεί το ευαίσθητο ή ευαίσθητα στάδια για την πρόκληση της διάπαυσης του εντόμου,
- γ) Να διερευνηθεί ο ρόλος της φωτόφασης και σκοτόφασης για την εκδήλωση της διάπαυσης στο συγκεκριμένο είδος και τέλος,
- δ) Να γίνει πειραματισμός με φυσικό πληθυσμό για την επιβεβαίωση του φαινομένου στη φύση.

Το Πειραματικό μέρος της εργασίας πραγματοποιήθηκε στο Εργαστήριο Εντομολογίας του Ινστιτούτου Βιολογίας του Εθνικού Κέντρου Έρευνας Φυσικών Επιστημών "ΔΗΜΟΚΡΙΤΟΣ".

1.4. ΕΚΤΡΟΦΗ ΤΟΥ ΕΝΤΟΜΟΥ ΣΤΟ ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ

Η αποικία του εντόμου S. nonagrioides, από την οποία προμηθευόμαστε το πειραματικό μας υλικό προήλθε από συλλογή φυσικού πληθυσμού στην περιοχή της Κωπαιδας. Το καλοκαίρι του 1985, από προσβεβλημένα στελέχη αραβόσιτου, συλλέχθηκαν 700 περίπου προνύμφες διαφόρων υποσταδίων και μεταφέρθηκαν στο Εργαστήριο όπου διατηρήθηκαν σε συνθήκες θερμοκρασίας $25 \pm 1^{\circ}\text{C}$, φωτοπεριόδου 16 ώρες φωτόφαση 8 ώρες σκοτόφαση και σχετικής υγρασίας 60-70 %.

Τα τέλεια του εντόμου της εργαστηριακής εκτροφής διατηρούνταν σε ξύλινα κλουβιά διαστάσεων 60X30X30 cm με συρμάτινο πλέγμα στο πρόσθιο, το πάνω μέρος και στις δύο πλευρές. Η βάση και η πίσω πλευρά των κλουβιών ήταν από λεπτό ξύλου. Σε κάθε κλουβί τοποθετούσαμε 15 περίπου ζευγάρια εντόμων και μικρά φυτά καλαμποκιού 20-25 cm, τα οποία είχαν το κάτω μέρος τους σε νερό και στα οποία τα θηλυκά εναπόθεταν τα ωά τους. Το νερό προσφερόταν στα τέλεια με οδοντιατρικά τεμάχια βάμβακος που είχαν τοποθετηθεί σε μικρά ποτήρια με νερό σε κάθε κλουβί. Η συλλογή των ωών γινόταν καθημερινά από τα φυτά. Τα ωά απολυμνούνταν με εμβάπτιση σε διάλυμα 2% εμπορικού σκευάσματος χλωρίνης για 5 min. Κατόπιν γινόταν έκπλυση τους με τοποθέτησή τους επί 5 min σε νερό. Η επώαση των ωών γινόταν σε τρυβλία διαμέτρου 10 cm, πάνω σε διηθητικό χαρτί εμποτισμένο με προπιονικό οξύ $3^0/_{\infty}$ για την αποφυγή ανάπτυξης μικροοργανισμών.

Με την εκκόλαψη οι νεαρές προνύμφες τοποθετούντο σε πλαστικά διαφανή κουτιά, διαστάσεων 15X8X3 cm, σε ομάδες 20-30 ατόμων, πάνω σε τεχνητό θρεπτικό υπόστρωμα (Tsitsipis, 1984). Το τεχνητό αυτό υπόστρωμα είχε την εξής σύνθεση και δοσολογία :

Νερό βρύσης	700 ml
Σογιάλ * (Silpro, Ιταλίας)	25 gr
Μαγιά μύρας (σκόνη) (Schwechat, Βιέννη Αυστρίας)	50 gr
Φύτρο σταριού	25 gr

Αλεσμένο κότσαλο καλαμποκιού	350 gr
Μίγμα βιταμινών VanderZant (Nutritional Biochemicals, USA)	4 gr
Ασκορβικό οξύ (Jansen, Chimica Βελγίου)	3 gr
Νιπαγκίνη (Merck, Γερμανίας)	2 gr
Σορβικό κάλι (Merck)	1 gr
Υδροχλωρικό οξύ (2 N)	40 ml

* Περιέχει υδρολυμένη σόγια, ζωικά λίπη, λεκιθίνη σόγιας κτλ.

Ο τρόπος παρασκευής του τεχνητού υποστρώματος ήταν ο εξής: Διαλύουμε τη νιπαγκίνη σε 400 ml βραστό νερό. Αφού κρυώσει το νερό στους 40°C περίπου με τη νιπαγκίνη τοποθετείται σε ποτήρι (blender) του αναμείκτη (mixer) και ρίχνονται διαδοχικά τα συστατικά, εκτός από το κότσαλο και με τελευταίες τις βιταμίνες, με συνεχή ανάδευση. Μετά ρίχνουμε HCl και αφήνουμε τον αναμείκτη σε λειτουργία για 5 min. Μετά ρίχνουμε το περιεχόμενο σε κάδο του αναμείκτη, με τα υπόλοιπα 300 ml νερού ξεπλένουμε τον αναμείκτη και σταδιακά προσθέτουμε το κότσαλο. Το κότσαλο κοβόταν σε μύλο και ο κόκκος του ήταν διαμέτρου μικρότερης των 500 μ. Αφού αναμιχθούν καλά τα συστατικά, αφήνουμε την τροφή να κρυώσει πριν προσφερθεί στις προνύμφες.

Μια φορά την εβδομάδα, οι προνύμφες μεταφέρονταν σε καθαρά κουτιά με νέο τεχνητό υπόστρωμα. Οι προνύμφες λίγο πριν τη νύμφωση (pupation) απομακρύνονταν από τα κουτιά λόγω του κανιβαλισμού, που εκδηλώνεται προς αυτές από τις νεώτερες προνύμφες.

Σ' αυτές τις συνθήκες η διάρκεια ζωής των τελείων ήταν 10 περίπου ημέρες, η επώαση των ωών πραγματοποιούνταν σε 6-7 ημέρες, η προνυμφική ζωή είχε διάρκεια 30-40 ημέρες και η νυμφική διάρκεια ήταν 10 περίπου ημέρες.

Με την έναρξη της παρούσας εργασίας η αποικία είχε ήδη συμπληρώσει 5 γενεές στο εργαστήριο από της μεταφοράς της από τον αγρό.

2. ΕΙΔΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

2.1. ΠΡΟΚΛΗΣΗ ΤΗΣ ΔΙΑΠΑΥΣΗΣ ΤΟΥ ΕΝΤΟΜΟΥ

2.1.1. Εισαγωγή

Τα έντομα εισέρχονται σε διάπαυση στη φύση όταν οι εποχιακοί περιβαλλοντικοί παράγοντες είναι ακόμα ευνοικοί για τη ανάπτυξη και την αύξησή τους. Για να δρομολογηθεί και εγκατασταθεί η κατάσταση της διάπαυσης λαμβάνουν χώρα διάφορες φυσιολογικές λειτουργίες που εξασφαλίζουν ότι, οι οργανισμοί θα παραμείνουν στην κατάσταση αυτή μέχρι την κατάλληλη εποχή για τη συνέχιση και πάλι της ανάπτυξης. Οι μέχρι τώρα μελέτες έχουν δείξει, ότι αυτές οι φυσιολογικές λειτουργίες προκαλούνται κύρια από τη φωτοπερίοδο (εναλλαγή φωτόφασης - σκοτόφασης) και τη θερμοκρασία.

Έχει πλέον αποδειχθεί ότι η φωτοπερίοδος επιδρά σημαντικά στην πρόκληση της διάπαυσης στα χερσαία αρθρόποδα (Tauber & Tauber, 1973α). Τα περισσότερα είδη εντόμων αντιδρούν συνήθως στην απόλυτη διάρκεια της φωτοπεριόδου και έτσι το επίπεδο της διάπαυσης εξαρτάται από το αν η φωτόφαση που επιδρά έχει μικρότερη ή μεγαλύτερη τιμή εκείνης μιας "κρίσιμης τιμής" (Danks, 1987). Μια μικρή επίσης αλλαγή στη διάρκεια της φωτόφασης μπορεί να διαφοροποιήσει σημαντικά το ποσοστό διάπαυσης. Στο έντομο Manduca sexta L. διάπαυση σε ποσοστό 25% προκαλείται όταν η διάρκεια της φωτόφασης ήταν 13,5 ώρες, το ποσοστό όμως της διάπαυσης ήταν μεγαλύτερο από 95% όταν η φωτόφαση ήταν 13 ώρες (Bell et al., 1975).

Η νυμφική διάπαυση του Heliothis punctigera Wal. ρυθμίζεται από την επίδραση μικρού φάσματος φωτόφασεων διάρκειας από 10-14 ωρών. Φωτοπερίοδος 12 ωρών φωτόφασης και 12 σκοτόφασης προκαλεί διάπαυση στο 92% του πληθυσμού (Cullen & Browning, 1978).

Σε μερικά είδη η επίδραση διαφορετικής διάρκειας φωτόφασεων μπορεί να οδηγήσει σε εκδήλωση δύο ειδών διαπαύσεων ετησίως όπως στο είδος Mamestra brassicae L. εκδηλώνει μια μακράς διάρκειας χειμερινή διάπαυση με τον συνδυασμό 13 ωρών φωτόφασης και 11 ωρών σκοτόφασης ή με ακόμη μεγαλύτερες νύκτες. Μια σύντομη καλοκαιρινή διάπαυση εκδηλώνεται επίσης με την επίδραση 15 ωρών φωτόφασης, 9 ωρών

σκοτόφασης ή με ακόμη μικρότερες νύκτες (Furunishi et al., 1982).

Η φωτοπερίοδος έχει επίσης αποδειχθεί ότι επηρεάζει τη ταχύτητα ανάπτυξης των διαφόρων ειδών εντόμων. Αυτή η φωτοπεριοδική ρύθμιση της ανάπτυξης εκδηλώνεται πιο συχνά στα τελευταία προνυμφικά υποστάδια (Danks, 1987). Σε πολλά είδη η ταχύτητα αύξησής τους επηρεάζεται από τη φωτοπερίοδο μόνο εάν οι προνύμφες αυτών των ειδών εισέρχονται σε διάπαυση. Σ' αυτά τα είδη εντόμων, η ταχύτητα αύξησης των τελευταίων υποσταδίων, πριν την εκδήλωση της διάπαυσης είναι πιο αργή σε σχέση με αυτήν των αντιστοίχων υποσταδίων των προνυμφών που δεν εκδηλώνουν διάπαυση, όπως στα είδη Platynota idaeusalis Walker (Rock & Shaffer, 1983) και Homoesoma electellum Hulst. (Chippendale & Kikukawa, 1983). Η αργή αυτή αύξηση έχει συσχετισθεί με τη μείωση της αναπνοής των προνυμφών που εισέρχονται σε διάπαυση. Η καθυστέρηση της ανάπτυξης των προνυμφών λόγω της επίδρασης της φωτοπεριόδου πολλές φορές συνδέεται με αύξηση του αριθμού εκδύσεων και με την εκδήλωση της διάπαυσης. Στο είδος Xestia c-nigrum L. η προνυμφική ανάπτυξη καθυστερεί σε συνθήκες μικρής σε διάρκεια φωτόφασης και συνδέεται με επιπλέον εκδύσεις των ατόμων και υψηλή θνησιμότητα πριν τη νύμφωση (Oku, 1984), ενώ στο είδος P. idaeusalis η μικρή σε διάρκεια φωτόφαση συνδέεται με το εύρος της κεφαλικής κάψας των προνυμφών (Shaffer & Rock, 1983).

Μετά τη φωτοπερίοδο, η θερμοκρασία είναι ο κυριότερος παράγοντας που επηρεάζει την πρόκληση της διάπαυσης των εντόμων. Η θερμοκρασία μπορεί να επηρεάσει τη διάπαυση με πολλούς τρόπους. Πολλά είδη χρησιμοποιούν τη θερμοκρασία σαν τον κύριο παράγοντα για να εισέλθουν σε διάπαυση. Είδη που ζουν σε μικρά γεωγραφικά πλάτη, όπου οι φωτοπεριοδικές διακυμάνσεις είναι μικρές, ή είδη που ζουν στο έδαφος, μέσα στο ξύλο ή στο φλοιό των δέντρων όπως και είδη αποθηκών είναι δυνατόν να εισέρχονται σε διάπαυση χρησιμοποιώντας ως ερέθισμα τη θερμοκρασία όπως συμβαίνει στα εντομα P. interpunctella και E. elutella (Bell, 1976b). Ωστόσο στις περισσότερες περιπτώσεις ειδών, η θερμοκρασία δρα συνεργιστικά με την φωτοπερίοδο, αναστέλλοντας ή ενισχύοντας τις φωτοπεριοδικές αντιδράσεις τους (Beck, 1980). Η συνεργιστική αυτή λειτουργία φωτοπεριόδου θερμοκρασίας μπορεί να οδηγήσει σε αλλαγές της κρίσιμης τιμής της φωτόφασης. Στο είδος H. electellum 3°C είναι αρκετοί για να

αλλάξει η κρίσιμη τιμή κατά 1,5 ώρα (Chippendale & Kikukawa, 1983).

Οι Lespes και Jourdan (1940) πειραματιζόμενοι με φυσικό πληθυσμό του εντόμου S. nonagrioides από το Μαρόκο κατέγραψαν επτά προνομφικά υποστάδια για την πρώτη γενεά και οκτώ για τη δεύτερη.

Ο Hilal (1978) αναφέρει ότι τα προνομφικά υποστάδια του ίδιου εντόμου σε συνθήκη ανάπτυξης (16 ώρες φωτόφαση ανά 24ωρο και 25°C) ήταν επτά με συνολική διάρκεια 30,5 ημέρες για πληθυσμό που προερχόταν από το Μαρόκο. Ο ίδιος ερευνητής αναφέρει επίσης ότι το έντομο εισέρχεται σε διάπαυση σε συνθήκες φωτοφάσεων 4 και 8 ωρών ανά 24ωρο σε ποσοστά 68% και 32% αντίστοιχα στους 25°C. Συνδυασμός φωτοπεριόδου (φωτόφαση 8 ώρες, σκοτόφαση 16 ώρες) και θερμοκρασίας 18°C είχε σαν αποτέλεσμα την αύξηση του ποσοστού των διαπαυόντων εντόμων σε 48%. Μείωση της θερμοκρασίας σε 15°C αύξησε ακόμη περισσότερο το ποσοστό αυτό (70%). Σ' αυτή την εργασία του ο ερευνητής παρατηρεί ότι τα διαπαύοντα άτομα πραγματοποιούν επιπλέον εκδύσεις. Ο ίδιος ερευνητής αργότερα (Hilal, 1988) αναφέρει ότι οι διαπαύουσες προνύμφες πραγματοποιούν μέχρι και 14 εκδύσεις.

Στο κεφάλαιο αυτό θα μελετηθεί η επίδραση των διαφόρων φωτοπεριόδων στη διάπαυση και ανάπτυξη των προνυμφών του S. nonagrioides και η επίδραση της θερμοκρασίας στην πρόκληση της διάπαυσης του εντόμου.

2.1.2. Μέθοδοι & υλικά

Για τη διερεύνηση της πρόκλησης της διάπαυσης του πληθυσμού του σεζάμια, νεαρές προνύμφες τοποθετήθηκαν σε μικρούς φωτοστεγανούς θαλάμους εντός δωματίου με θερμοκρασία 25°C. Ο φωτισμός εξασφαλιζόταν από λαμπτήρες πυρακτώσεως 8 watt. Οι φωτοφάσεις που δοκιμάστηκαν (σε 24ωρο φωτοπεριοδικό κύκλο) ήταν οι εξής: 0, 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 22 και 24 ώρες και ρυθμίζονταν από χρονοδιακόπτες. Η θερμοκρασία εντός των θαλάμων ήταν $25 \pm 1^\circ\text{C}$.

Οι προνύμφες εκτίθονταν στις πειραματικές συνθήκες σε ηλικία 0-24 ωρών από την εκκόλαψή τους από τα ωά. Σε κάθε φωτοπερίοδο τοποθετήθηκαν 25 προνύμφες ανά επανάληψη, σε

τέσσερις επαναλήψεις. Το πείραμα διήρκεσε μέχρι τη νύμφωση όλων των προνυμφών που επέζησαν. Καθημερινά γινόταν καταγραφή των νεκρών και της νύμφωσης των προνυμφών. Σε συνθήκες συνεχούς σκότους οι παρατηρήσεις πραγματοποιούνταν κάτω από κόκκινο φως (μήκους κύματος >540 nm), χαμηλής έντασης.

Η διάπαυση εκφράστηκε ως ποσοστό του αριθμού των ωρίμων (ηλικιωμένων) προνυμφών, οι οποίες αποτύγγαναν να νυμφθούν μέσα σ' ένα εύλογο καθορισμένο χρονικά, διάστημα. Αυτός ο χρόνος, που ποίκιλε ανάλογα με τη θερμοκρασία, ήταν αρκετές μέρες μετά από το χρονικό διάστημα που απαιτείται για την ανάπτυξη των ατόμων (από την εκκόλαψη των ωών, μέχρι την έκδυση προνύμφης-νύμφης) κάτω από συνθήκες συγκεκριμένης φωτοπεριόδου που επέτρεπαν συνεχή ανάπτυξη και ήταν 60 ημέρες σε θερμοκρασία 25⁰C. Αυτή η μέθοδος έχει χρησιμοποιηθεί ευρύτατα και από άλλους ερευνητές στα έντομα O. nubilalis (Beck, 1962), P. idaeusalis (Rock et al., 1983), H. electellum (Teetes et al., 1969).

Για τη διερεύνηση της επίδρασης της φωτοπεριόδου σε επί μέρους χαρακτηριστικά της ανάπτυξης του εντόμου έγινε το εξής πείραμα : νεοκκολαφθείσες προνύμφες τοποθετήθηκαν σε δύο διαφορετικούς φωτοστεγανούς θαλάμους θερμοκρασίας 25 ± 1⁰C και με φωτόφαση 16 και 10 ώρες ανά 24ωρο αντίστοιχα. Οι προνύμφες με την εκκόλαψή τους τοποθετήθηκαν ατομικά σε μικρά πλαστικά κυλινδρικά κουτιά διαστάσεων 3X1 cm, με 1 gr τεχνητής τροφής. Με την τρίτη έκδυσή τους οι προνύμφες, μεταφέρθηκαν σε κυλινδρικά κουτιά διαμέτρου 4 cm και ύψους 4 cm και τους προσφερόταν 2gr τεχνητής τροφής. Η ανανέωση της τεχνητής τροφής γινόταν δύο φορές την εβδομάδα. Σ' αυτά τα κουτιά παρέμειναν μέχρι τη νύμφωσή τους. Σε κάθε μεταχείριση χρησιμοποιήθηκαν 50 προνύμφες. Κάθε προνύμφη εξεταζόταν καθημερινά, και καταγράφονταν η ημερομηνία έκδυσης, το βάρος και το εύρος της κεφαλικής κάψας, η θνησιμότητα των προνυμφών και το βάρος των νυμφών. Οι μετρήσεις πραγματοποιούνταν με την έκδυση των προνυμφών, την έναρξη δηλαδή κάθε υποσταδίου.

Το εύρος της κεφαλικής κάψας των προνυμφών σε κάθε υποστάδιο, μετρήθηκε κάτω από το στερεοσκόπιο με τη βοήθεια μικρομετρικής κλίμακας, από το πρώτο προνυμφικό υποστάδιο. Η ακινητοποίηση των προνυμφών επιτυγχανόταν με ελαφρά νάρκωσή

τους με CO₂. Κάθε προνύμφη τοποθετείτο σε μικρό κύλινδρο από πλεξιγλάς διαμέτρου 4 cm, ύψους 1 cm, που καλυπτόταν με τζάμι και υπήρχε μικρή οπή στο πλάγιο μέρος, η οποία με σωλήνα συνδεόταν με τη συσκευή παροχής CO₂. Η διάρκεια της κάθε μέτρησης δεν ξεπερνούσε τα 5-7 min.

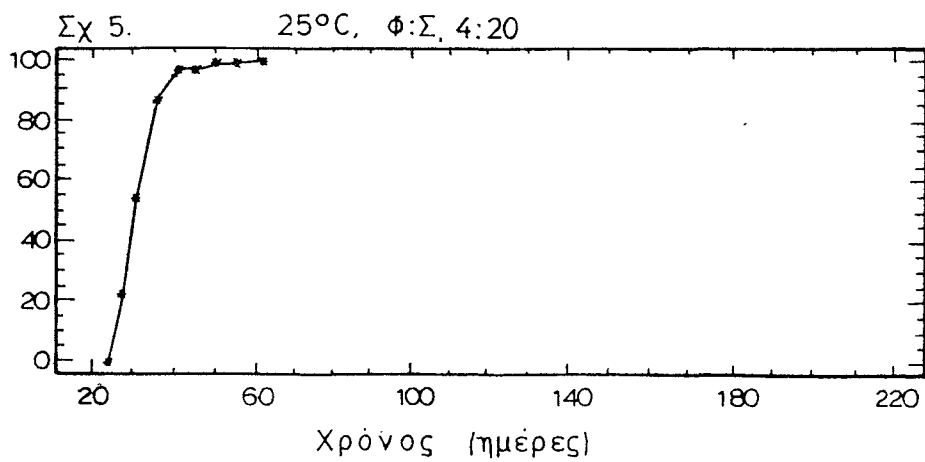
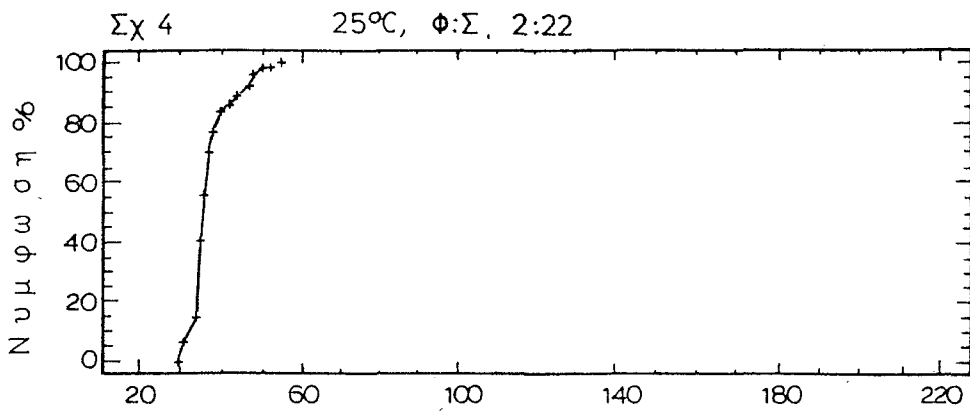
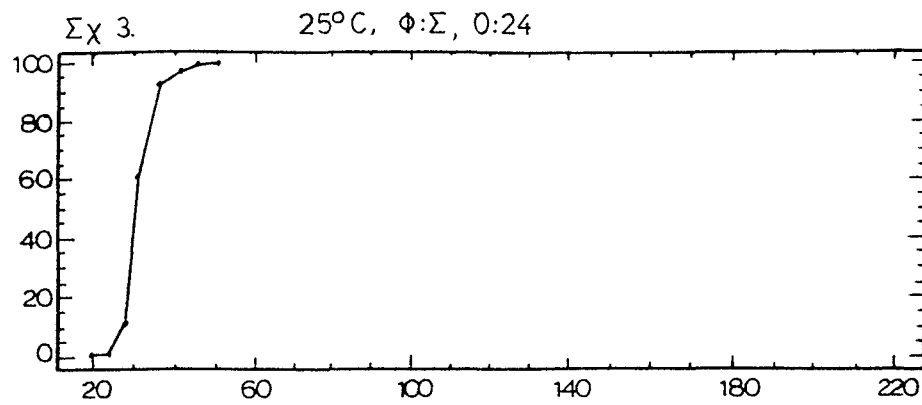
Το βάρος των προνυμφών μετρήθηκε μετά το 3ο προνυμφικό υποστάδιο κατά την ημέρα καταγραφής της έκδυσης. Η στατιστική επεξεργασία των δεδομένων έγινε με το πρόγραμμα υπολογιστού Statgrafics (1987) και οι επιμέρους στατιστικές δοκιμές αναφέρονται στα αποτελέσματα.

Για να μελετηθεί ο ρόλος της θερμοκρασίας στην πρόκληση της διάπαυσης του πληθυσμού του σεζάμια, νεοεκκολαφθείσες προνύμφες τοποθετήθηκαν σε θαλάμους σε πέντε διαφορετικές συνθήκες θερμοκρασίας (17,5, 20, 25, 27,5 και 30°C). Σε κάθε θάλαμο ρυθμιζόμενης θερμοκρασίας τοποθετήσαμε μικρούς, φωτοστεγανούς θαλάμους, ρυθμιζόμενης φωτοπεριόδου, διαστάσεων 50X50X50 cm και στους οποίους η φωτοπερίοδος ρυθμιζόταν με 24 ωρους χρονοδιακόπτες. Η θερμοκρασία σε κάθε μεγάλο θάλαμο ελεγχόταν καθημερινά και η διακύμανσή της δεν ήταν μεγαλύτερη από $\pm 1^\circ\text{C}$, η δε σχετική υγρασία ήταν 60-70%. Σε κάθε συνθήκη θερμοκρασίας μελετήθηκαν τέσσερις διαφορετικές φωτοπερίοδοι: (Φ = φωτόφαση, Σ = σκοτόφαση) 6:18, 10:14, 14:10 και 16:8. Κάθε μεταχείριση περιελάμβανε τέσσερις επαναλήψεις των 25 προνυμφών. Η τεχνητή τροφή των προνυμφών ανανεωνόταν κάθε εβδομάδα. Η καταγραφή των προνυμφών που νυμφώνονταν γινόταν καθημερινά. Κριτήριο για την είσοδο ή μη των προνυμφών σε διάπαυση αποτέλεσε η αποτυχία νύμφωσης μέσα σ' ένα συγκεκριμένο χρονικό διάστημα, μεγαλύτερο από το διάστημα που απαιτείται για τη νύμφωση του μεγαλύτερου μέρους του πληθυσμού, που είχε εκτεθεί σε συνθήκες που δεν προκαλούν διάπαυση στις αντίστοιχες θερμοκρασίες. Για τους 17,5°C κριτήριο ήταν η 90η, τους 20°C η 80η, τους 25°C η 60η, τους 27,5°C η 50η ημέρα και τους 30°C η 45η ημέρα.

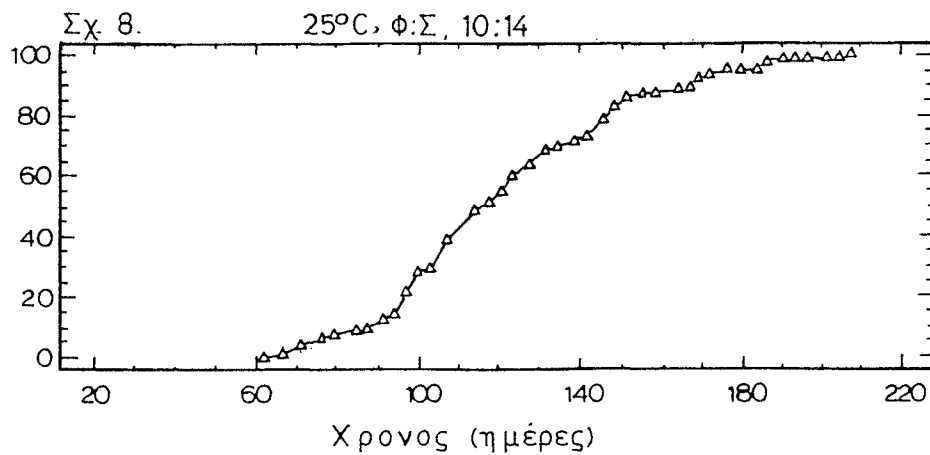
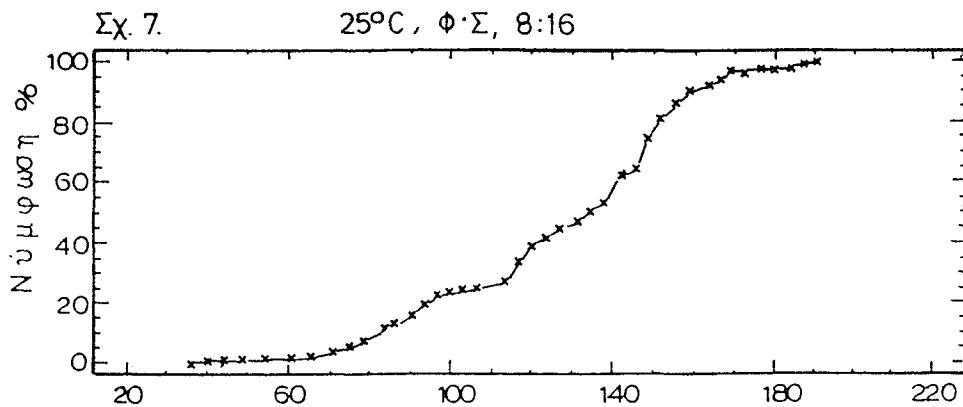
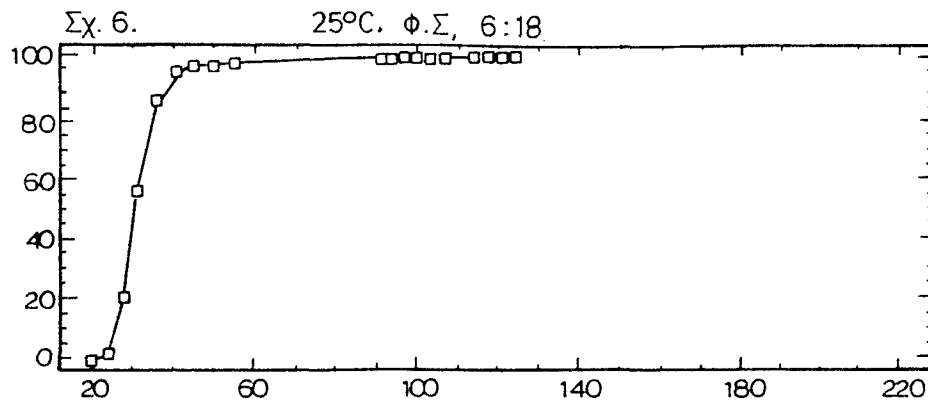
2.1.3. Αποτελέσματα

2.1.3.1. Επίδραση διαφόρων φωτοπεριόδων

Η επίδραση των διαφόρων φωτοπεριόδων 24ωρης διάρκειας στη νύμφωση των προνυμφών, κάτω από σταθερές συνθήκες θερμοκρασίας 25°C, φαίνεται στα Σχήματα 3-15.



Σχ. 3.4.5. Επίδραση 0,2 και 4 ωρών φωτός ανά 24ωρο στη νύμφωση του εντόμου Sesamia nonagrioides.

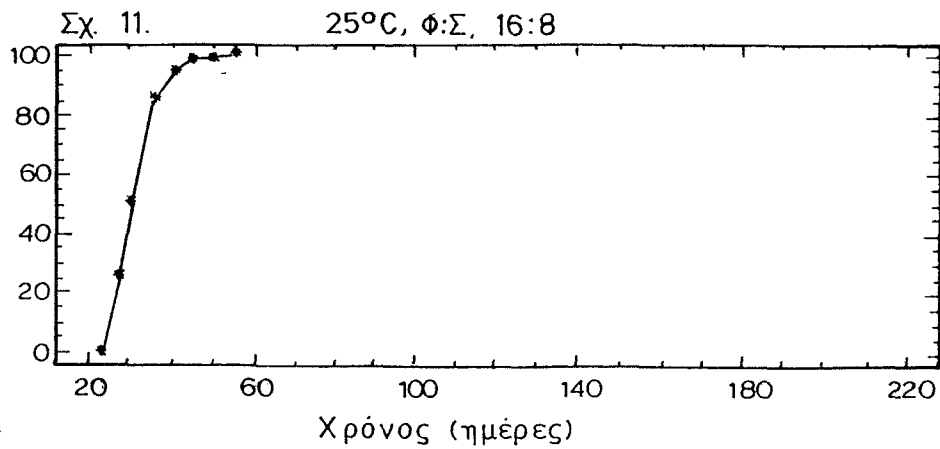
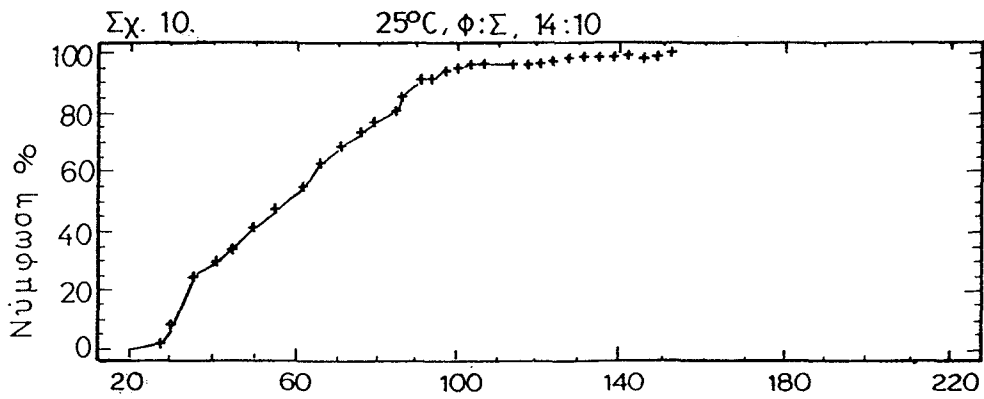
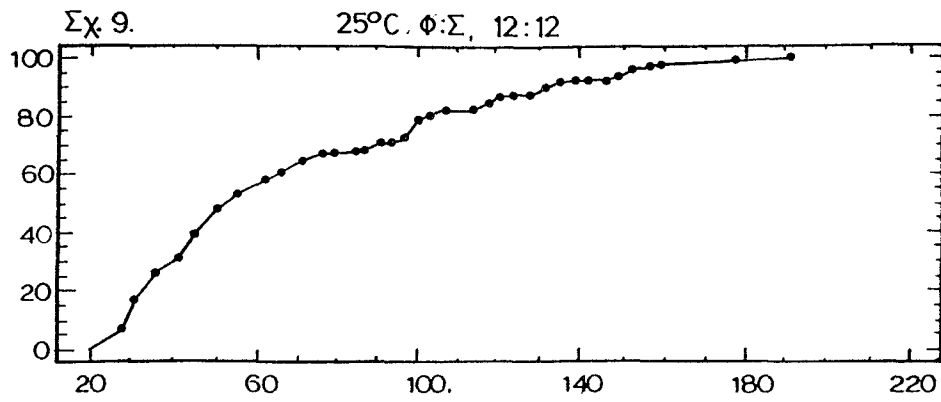


Σχ. 6, 7, 8. Επίδραση 6, 8 και 10 ωρων φωτός ανά 24ωρο στη νυμφωση του εντομού Sesamia nonagrioides.

Κάτω από συνθήκες συνεχούς σκότους (Σχ. 3) η προνυμφική ανάπτυξη συμπληρώθηκε σ' όλα τα άτομα σε 50 ημέρες. Το 50% του πληθυσμού νυμφώθηκε σε 30 ημέρες. Σε συνθήκη Φ:Σ, 2:22 (Σχ. 4) ο ρυθμός νύμφωσης ήταν περίπου ο ίδιος με αυτόν της προηγούμενης μεταχείρισης. Η έναρξη της νύμφωσης παρουσίασε μικρή καθυστέρηση και το 50% του πληθυσμού νυμφώθηκε σε 35 ημέρες. Όταν η διάρκεια της φωτόφασης ήταν 4 και 6 ώρες (Σχ. 5 και 6) παρατηρήθηκε μικρή επίδραση της διάρκειας του φωτόφασης στο ρυθμό της νύμφωσης σε σχέση με τις προηγούμενες συνθήκες των 0 και 2 ωρών φως ανά 24ωρο. Στις 6 ώρες φωτόφαση (Σχ.6) ένα πολύ μικρό ποσοστό του πληθυσμού (2%) καθυστέρησε αρκετά να νυμφωθεί. Οι τελευταίες προνύμφες νυμφώθηκαν στις 100-130 ημέρες.

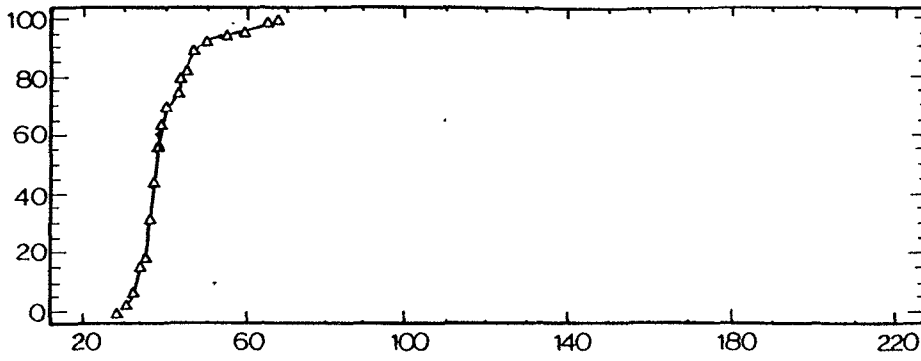
Η πορεία της νύμφωσης των πληθυσμών διαφοροποιείται στις συνθήκες 8 και 10 ωρών φωτόφασης (Σχ. 7, 8). Όταν η φωτόφαση ήταν 8 ώρες (Σχ. 7) η νύμφωση ξεκίνησε την ίδια χρονική περίοδο με τις προηγούμενες συνθήκες, ωστόσο, στο μεγαλύτερο μέρος του πληθυσμού (98,68%) έγινε αναστολή της νύμφωσης για μεγάλο χρονικό διάστημα. Μετά την 71η ημέρα άρχισε η νύμφωση του πληθυσμού, η οποία και ολοκληρώθηκε την 191η ημέρα. Παρόμοια αποτελέσματα παρατηρήθηκαν και στις 10 ώρες φως (Σχ. 8), όπου η αναστολή της νύμφωσης ήταν ιδιαίτερα έντονη. Μέχρι την 66η ημέρα κανένα άτομο του πληθυσμού δεν νυμφώθηκε. Η πορεία της νύμφωσης ακολούθησε ένα αργό ρυθμό και η ολοκλήρωσή της επιτεύχθηκε σε 208 ημέρες.

Μια "ηπιότερη" αναστολή της νύμφωσης εκδηλώθηκε στους πληθυσμούς που εκτέθηκαν στις 12 και 14 ώρες (Σχ. 9, 10). Σ' αυτές τις συνθήκες μέρος και των δύο πληθυσμών νυμφώθηκε σε σύντομο χρονικό διάστημα και μέρος ανέστειλε την πορεία του προς τη νύμφωση. Η ολοκλήρωση της νύμφωσης για τις 12 ώρες φωτόφαση, πραγματοποιήθηκε σε 200 ημέρες, ενώ για τις 14 ώρες σε 155 ημέρες. Η πορεία της νύμφωσης στην συνθήκη των 14 ωρών φαίνεται να είναι μια μεταβατική κατάσταση μεταξύ ανεμπόδιστης ανάπτυξης και ολικής αναστολής αυτής όπως θα φανεί από τα αποτελέσματα των επόμενων συνθηκών. Ένα μικρό μέρος του πληθυσμού σ' αυτή την συνθήκη εμφανίζει καθυστέρηση της ανάπτυξής του. Η νύμφωση του 50 και 80% του πληθυσμού πραγματοποιήθηκε σε 62 και 85 ημέρες για την συνθήκη των 14 ωρών, ενώ για τα αντίστοιχα ποσοστά της συνθήκης των 12 ωρών χρειάστηκαν 55 και 107 ημέρες.

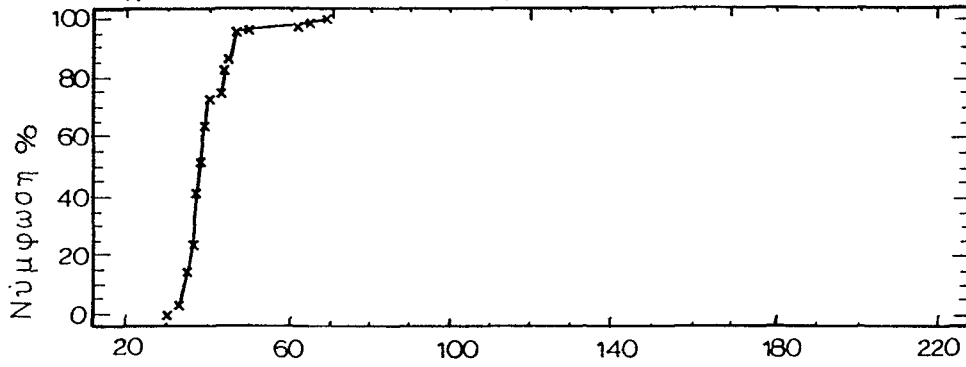


Σχ. 9,10,11. Επίδραση 12,14 και 16 ωρων φωτός ανά 24ωρο στη νύμφωση του εντόμου Sesamia nonagrioides.

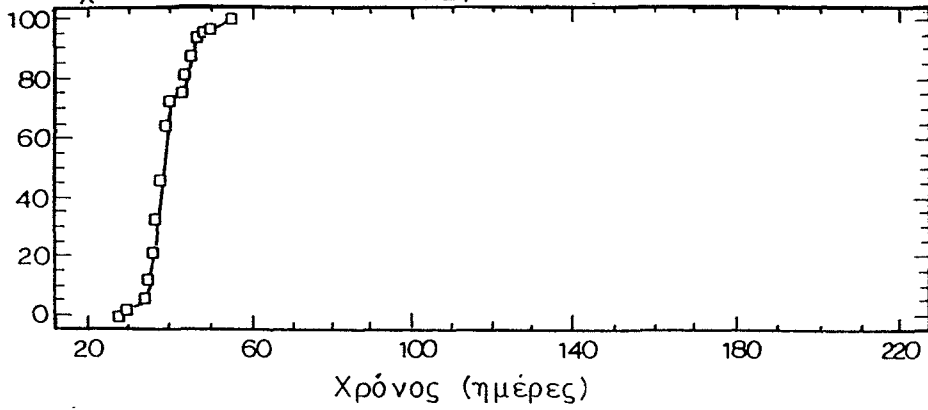
Σχ. 12. 25°C, Φ:Σ, 18:6



Σχ. 13. 25°C, Φ:Σ, 20:4

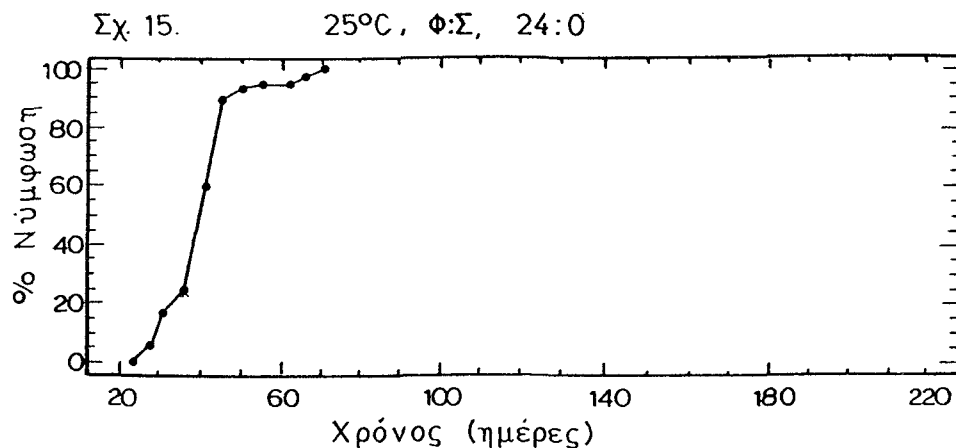


Σχ. 14. 25°C, Φ:Σ, 22:2



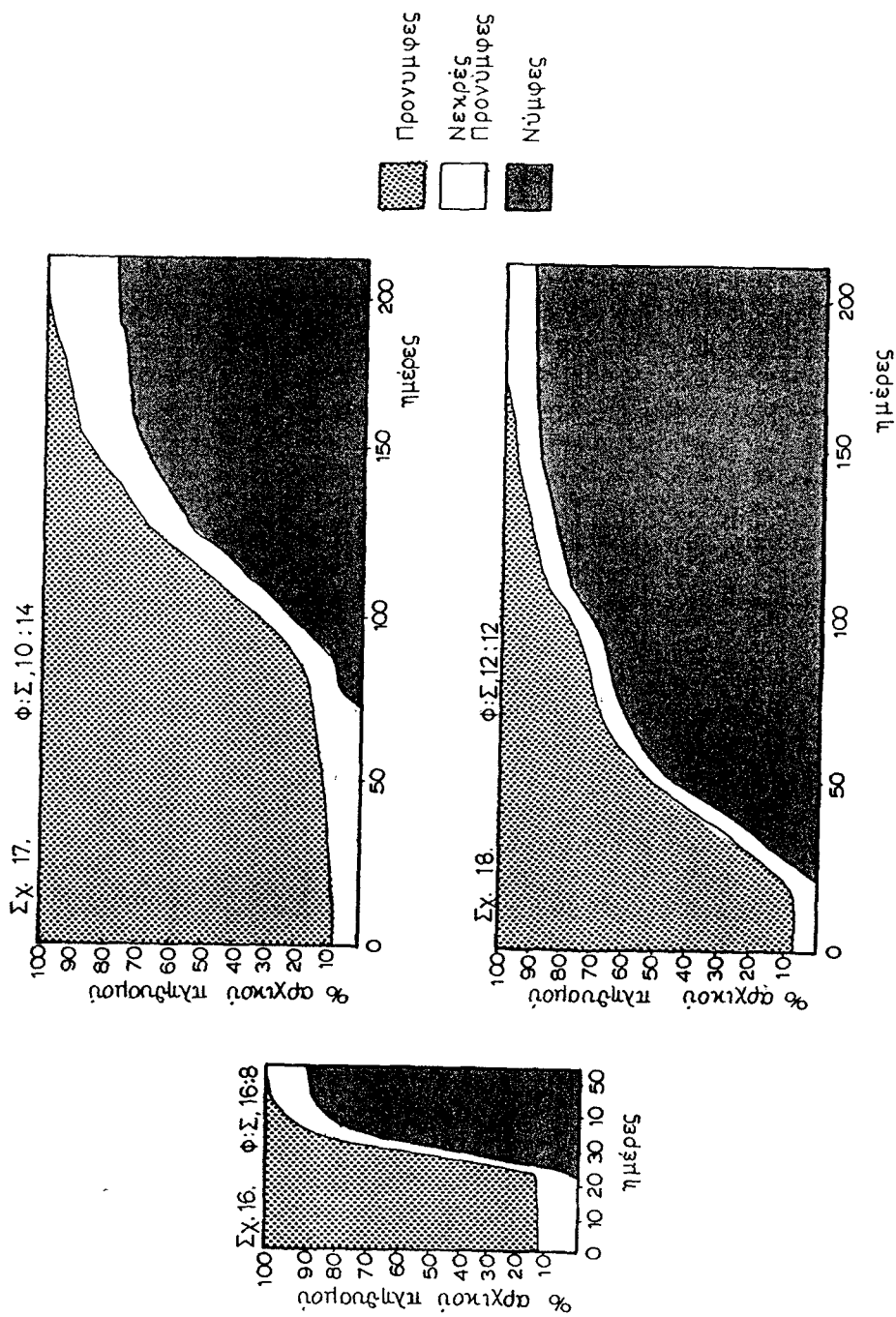
Σχ. 12, 13, 14. Επίδραση 18, 20 και 22 ωρών φωτός ανα 24ωρο στη νύμφωση του εντόμου Sesamia nonagrioides.

Τα αποτελέσματα στις υπόλοιπες συνθήκες (Σχ. 11, 12, 13, 14, 15) είναι παρόμοια με αυτά των συνθηκών 0, 2, 4, 6 ωρών φωτόφασης. Η έναρξη της νύμφωσης για όλες τις συνθήκες τοποθετείται μεταξύ 20ης και 30ης ημέρας, και η ολοκλήρωσή της για το μεγαλύτερο μέρος του πληθυσμού πραγματοποιήθηκε μέχρι την 60η ημέρα.



Σχ. 15. Επίδραση συνεχούς φωτισμού (24 ώρες) στη νύμφωση του εντόμου Sesamia nonagrioides.

Η καθυστέρηση της προνυμφικής ανάπτυξης, σε συνθήκες φωτόφασης μικρότερης διάρκειας των 12 ωρών, φαίνεται να συνδέεται με αυξημένη θνησιμότητα. Στα σχήματα 16, 17 και 18 καταγράφεται η πορεία της θνησιμότητας τριών προηγούμενων πληθυσμών, που εκτέθηκαν σε τρεις διαφορετικές φωτόφασεις: α) σε συνθήκες ταχείας ανάπτυξης (16 ώρες φωτόφαση, Σχ. 16), β) σε συνθήκες όπου ο πληθυσμός καθυστέρησε σημαντικά να νυμφωθεί (10 ώρες φωτόφαση, Σχ. 17) και γ) σε συνθήκη όπου κατά ένα μέρος ο πληθυσμός εξελίχθηκε κανονικά και για το υπόλοιπο υπήρξε καθυστέρηση, (12 ώρες φωτόφαση, Σχ. 18). Σε συνθήκες ταχείας ανάπτυξης του εντόμου (Σχ. 16) η αρχική θνησιμότητα (από την εγκατάσταση του πληθυσμού στο τεχνητό υπόστρωμα) ήταν 13%. Αυτή η θνησιμότητα πιθανόν να οφείλεται στην έλλειψη ικανότητας κάποιων ατόμων να προσαρμοστούν στο τεχνητό υπόστρωμα. Όλα τα υπόλοιπα άτομα του πληθυσμού εξελίχθηκαν κανονικά μετά τις 3 ημέρες από την εγκατάσταση τους στο τεχνητό υπόστρωμα, και νυμφώθηκαν. Στη φωτόφαση 10 ωρών (Σχ. 17) παρατηρήθηκε μια αύξηση της θνησιμότητας με το χρόνο



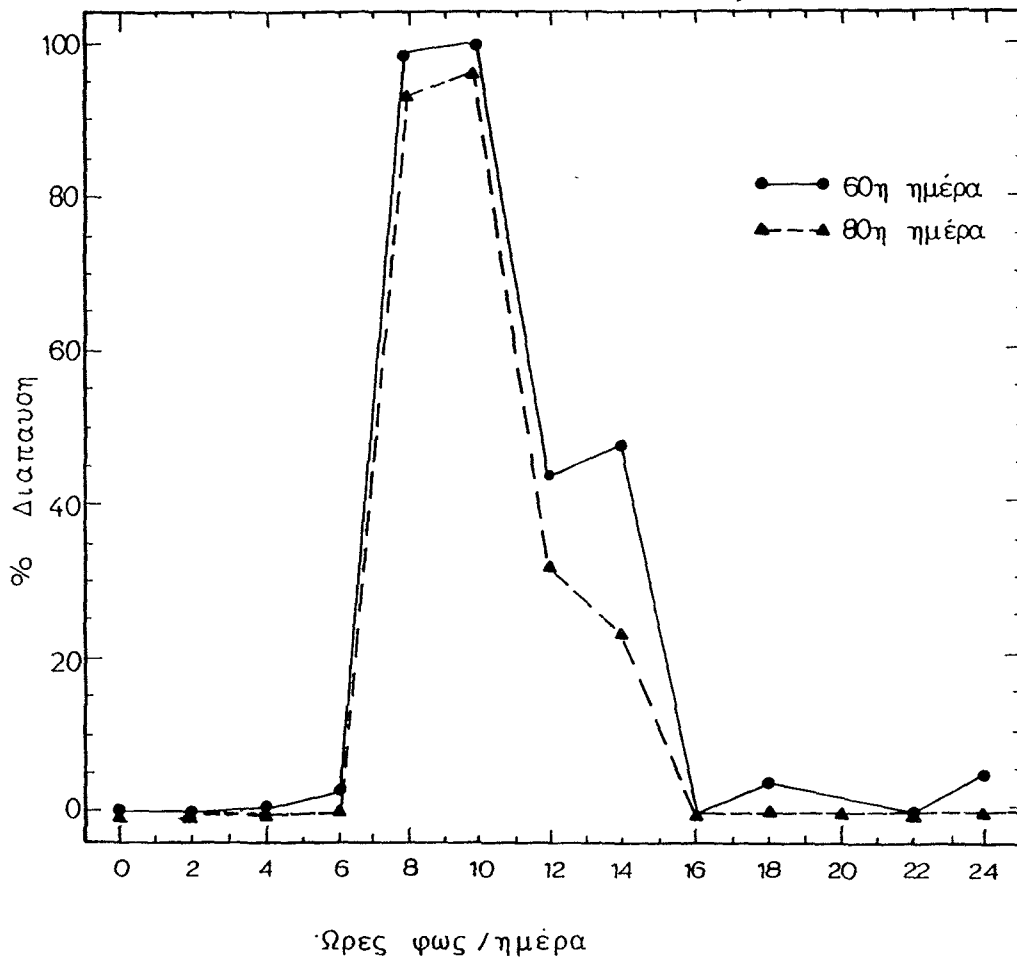
Σχ. 16, 17, 18. Ποσοστιαία μεταβολή προνυμφών, νυμφών και νεκρών προνυμφών πληθυσμού του εντόμου Sesamia nonagrioides σε τρεις φωτοπεριόδους συνθήκες και 25±1 °C

επιπλέον της αρχικής που ήταν 8%. Αυξημένη θνησιμότητα παρατηρήθηκε με την έναρξη της νύμφωσης του πληθυσμού, με αποτέλεσμα συνεχώς ένα ποσοστό του εναπομεινάντα πληθυσμού, να πεθαίνει. Η τελική θνησιμότητα ήταν 22%.

Μια ενδιάμεση κατάσταση παρουσιάζεται στο Σχήμα 18, όπου έχουμε μιά μικρή αύξηση της θνησιμότητας με το χρόνο. Η αρχική θνησιμότητα ήταν 7% και η τελική 11%. Η παραμονή των ατόμων σ' αυτές τις συνθήκες (12 ώρες φωτόφαση) ήταν κατά πολύ μικρότερη αυτής της 10ωρης φωτόφασης.

Η καθυστέρηση της προνυμφικής ανάπτυξης, σε συνδυασμό με την υψηλή θνησιμότητα που παρατηρείται κάτω από αυτές τις συνθήκες (διάρκεια φωτόφασης μικρότερη των 12 ωρών) μας οδηγεί στο συμπέρασμα ότι αυτή η αναστολή της ανάπτυξης των προνυμφών, μπορεί να θεωρηθεί "διάπαυση" που προκαλείται από μικρής διάρκειας φωτοφάσεις ή μεγάλης διάρκειας σκοτοφάσεις. Η αναστολή της νύμφωσης σε συνθήκες 8 και 10 ωρών φωτόφασης, συνδέεται με υψηλά ποσοστά διάπαυσης.

Δεδομένου ότι οι καμπύλες διάπαυσης δεν εμφανίζουν ένα σαφές "ενδιάμεσο σκαλοπάτι", θεωρήθηκε ως εύλογο κριτήριο χρόνου η αποτυχία νύμφωσης μέχρι την 60η ημέρα, από την εκκόλαψη των προνυμφών. Στο Σχήμα 19 φαίνονται τα ποσοστά πρόκλησης της διάπαυσης για τις διάφορες φωτοπεριοδικές συνθήκες σε θερμοκρασία 25°C. Ανεξάρτητα από την ακριβή θέση των σημείων στον κάθετο άξονα είναι φανερό ότι η πρόκληση της διάπαυσης στο *S. nonagrioides* βρίσκεται υπό φωτοπεριοδικό έλεγχο και είναι μια αντίδραση III Τύπου μικρής-μεγάλης ημέρας (Σχ. 2) κατά Beck (1980). Φωτοφάσεις μικρότερης διάρκειας των 6 ωρών και μεγαλύτερης των 14 ωρών, επιτρέπουν ανεμπόδιση ανάπτυξη των ατόμων, σε αντίθεση με εκείνες μεταξύ αυτών των δύο συνθηκών, οι οποίες προκαλούν διάπαυση στα έντομα. Οι "κρίσιμες" φωτοφάσεις (50% διάπαυση), βρίσκονται μεταξύ 6-7 ωρών φωτόφασης ανά 24ωρο για την μικρή ημέρα και 10-12 ώρες φωτόφασης ανά 24ωρο για τις συνθήκες μεγάλης ημέρας. Στο Σχήμα 19, φαίνεται ότι στις συνθήκες φωτόφασης 18, 20 και 24 ωρών, εμφανίζονται μικρά ποσοστά διάπαυσης. Τα ποσοστά αυτά αναφέρονται, στη νύμφωση μετά την 60η ημέρα ενός ατόμου για τις 18 και 20 ώρες φωτόφαση και δύο ατόμων για τις 24 ώρες φωτόφαση. Άρα θα ήταν δυνατόν να θεωρηθεί ότι, σ' αυτές τις συνθήκες η διάπαυση πρακτικά ήταν μηδενική. Το γεγονός ότι σε συνθήκες φωτόφασης 14 ωρών ανά 24ωρο εμφανίζεται μεγαλύτερο



Σχ. 19. Ποσοστό διάπαυσης των προνυμφών του εντόμου *Sesamia nonagroides* σε διάφορες φωτοφάσεις ανά 24ωρο και $25 \pm 1^\circ\text{C}$ την 60η και 80η ημέρα από την εκκόλαψη.

ποσοστό διάπαυσης, απ' ότι στις 12 ώρες, είναι ίσως τυχαίο γεγονός. Η καμπύλη της διάπαυσης είναι περισσότερο "ομαλή" (Σχ. 19) αν ληφθεί σαν κριτήριο αυτό των 70 ή 80 ημερών αντί αυτό των 60.

2.1.3.2. Συγκριτική πορεία εξέλιξης των προνυμφών του εντόμου σε φωτοπεριόδους ανάπτυξης & διάπαυσης

Τα αποτελέσματα που αφορούν τον αριθμό και τη διάρκεια των προνυμφικών υποσταδίων δύο πληθυσμών που εξελίχθηκαν σε δύο διαφορετικές συνθήκες φωτόφασης, δίδονται στον Πίνακα 1. Η έκθεση των προνυμφών σε συνθήκες ανάπτυξης (Φ:Σ, 16:8) τους επέτρεψε να συμπληρώσουν έξι προνυμφικά υποστάδια. Δύο μόνον άτομα συμπλήρωσαν 7 υποστάδια. Ο μέσος χρόνος για την προνυμφική ανάπτυξη ήταν 29,1 ημέρες χωρίς τη διάρκεια του 7ου προνυμφικού υποσταδίου. Η μεγαλύτερη χρονική παραμονή σε ένα υποστάδιο, εμφανίζεται στο 6ο προνυμφικό με διάρκεια 8,08 ημέρες, ενώ η συντομότερη παρατηρήθηκε στο 2ο με μέση διάρκεια 3,05 ημέρες. Η διακύμανση του χρόνου είναι σχετικά μικρή για τα 5 πρώτα υποστάδια και αυξήθηκε στα δύο τελευταία.

Η αρχική θνησιμότητα ήταν 18% και επιπλέον 4 άτομα πέθαναν κατά τη διάρκεια του πειράματος (2 άτομα με την έναρξη του 2ου υποσταδίου και 1 με την έναρξη του 5ου και 1 με την έναρξη του 6ου). Νυμφώθηκαν τελικά 37 άτομα.

Για τη συνθήκη που προκαλεί διάπαυση (Φ:Σ, 10:14), βρέθηκε ότι ο πληθυσμός πραγματοποίησε επιπλέον αρκετές εκδύσεις και η προνυμφική διάρκεια σε μερικά άτομα ξεπέρασε τις 140 ημέρες. Ποσοστό μεγαλύτερο του 50% του πληθυσμού έφθασε στο 9ο υποστάδιο (μετά από 71 ημέρες), ενώ 2 άτομα έφθασαν και το 14ο υποστάδιο (Σχ. 20). Η διακύμανση της διάρκειας των υποσταδίων είναι σημαντική μετά την είσοδο των ατόμων στο 5ο υποστάδιο, και είναι αρκετά υψηλή σ' όλα τα υπόλοιπα. Η αρχική θνησιμότητα ήταν 14% αλλά αυξανόταν συνεχώς με την εξέλιξη του πειράματος, ιδιαίτερα μετά το 8ο υποστάδιο. Νυμφώθηκαν τελικά 18 άτομα. Η πορεία της θνησιμότητας δίδεται στο Σχήμα 21 και για τις δύο συνθήκες. Το ποσοστό της αρχικής θνησιμότητας δεν διέφερε ιδιαίτερα και ήταν παράλληλη και στις δύο συνθήκες μέχρι το 6ο υποστάδιο.

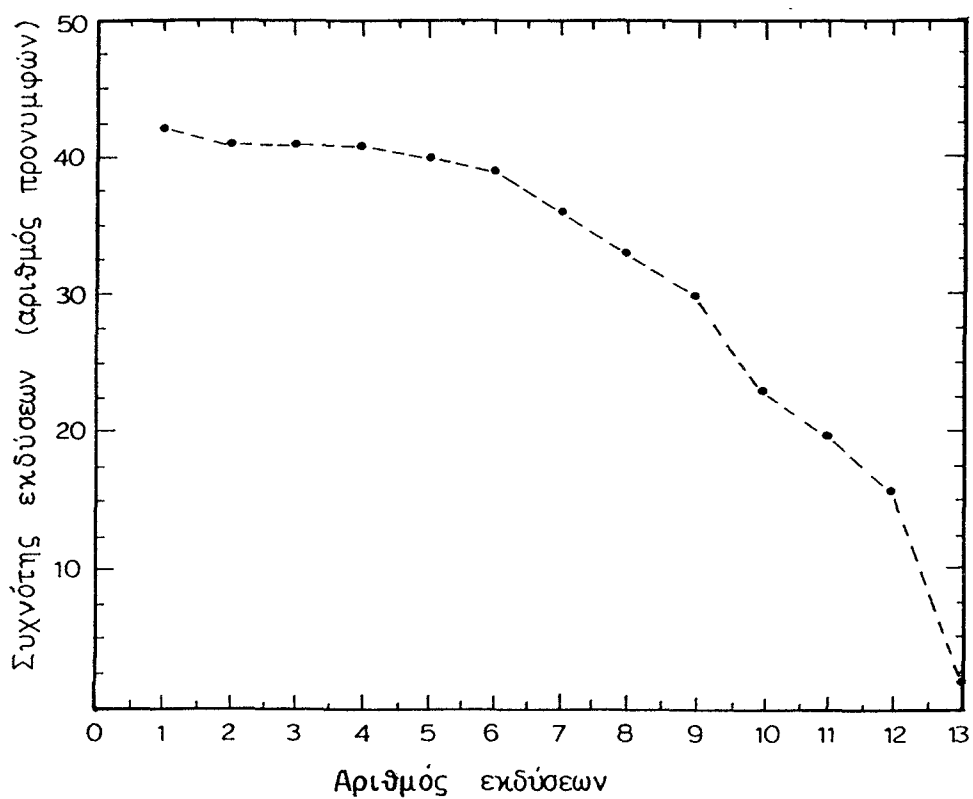
Τα αποτελέσματα έδειξαν ότι η καθυστέρηση της ανάπτυξης λόγω της επίδρασης της μικρής σε διάρκεια φωτόφασης, δεν είναι

Π Ι Ν Α Κ Α Σ 1

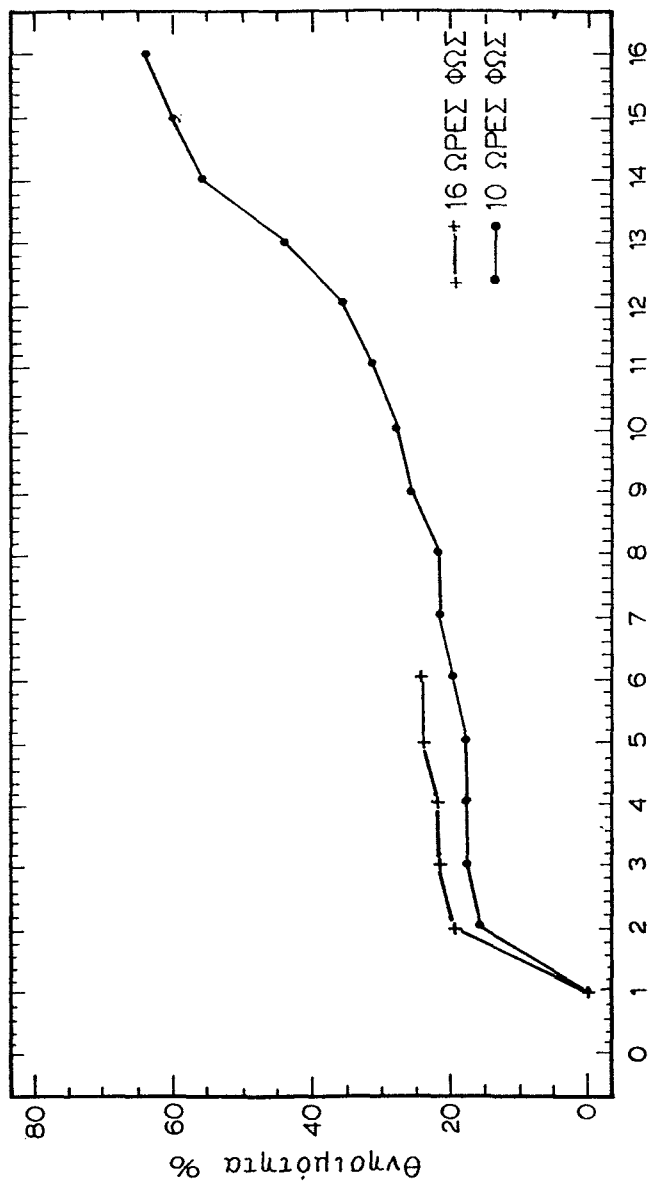
Διάρκεια διαδοχικών προνυμφικών υποσταδίων του εντόμου Sesamia nonagrioides που αναπτύχθηκε σε δύο συνθήκες φωτοπεριόδου (Φ:Σ, 16:8, 10:14) και $25 \pm 1^{\circ}\text{C}$.

Προνυμφικό υποστάδιο	Φ Ω Τ Ο Π Ε Ρ Ι Ο Δ Ο Σ			
	Φ : Σ 16:8		Φ : Σ 10:14	
	Διάρκεια ± (ημέρες)	σ _χ	Διάρκεια ± (ημέρες)	σ _χ
1	3.90	± 0.37 (41)	4.14	± 0.47 (43) *
2	3.05	± 0.39 (39)	3.48	± 0.81 (42) *
3	4.69	± 0.47 (39)	4.73	± 0.55 (41)
4	5.46	± 0.82 (39)	5.25	± 0.83 (41)
5	3.92	± 1.97 (39)	4.17	± 1.33 (41)
6	8.06	± 1.57 (39)	10.12	± 5.41 (40) *
7	13.20	(2)	16.02	± 5.92 (39)
8			11.08	± 3.87 (36)
9			12.45	± 2.50 (33)
10			14.76	± 4.77 (30)
11			14.65	± 5.01 (23)
12			15.30	± 6.03 (20)
13			12.06	± 5.76 (16)
14			6.75	(4)
15			6.50	(2)
Σύνολο προνυμφικής περιόδου	42.30		141.46	

Οι αριθμοί στις παρενθέσεις υποδηλώνουν τον αριθμό των προνυμφών σε κάθε υποστάδιο, ενώ οι αστερίσκοι (*) την παρατηρούμενη στατιστική διαφορά στις δύο φωτοπεριοδικές μεταχειρίσεις σε επίπεδο σημαντικότητας 0.05.



Σχ 20. Συχνότης προνυμφικών εκδύσεων του εντόμου Sesamia nonagrioides, το οποίο εκτέθηκε σε συνθήκη φωτοπεριόδου Φ:Σ ,10:14 και $25 \pm 1^\circ\text{C}$



Προνυμφικό υποσταδίο

Σχ 21. Θνησιμότητα προνυμφών του εντόμου Sesamia nonagrioides κατά τη διάρκεια των διαφόρων προνυμφικών υποσταδίων σε δύο διαφορετικές συνθήκες φωτοπεριόδου (Φ:Σ, 16:8, 10:14) και 25+1°C. Θνησιμότητα εκφρασμένη ως ποσοστό των επιζουσών προνυμφών του αντίστοιχου υποσταδίου.

έκδηλη πριν το 6ο προνομφικό υποστάδιο. Δοκιμή του t-test, για τη διάρκεια των υποσταδίων για τις δύο εξεταζόμενες συνθήκες, έδειξε ότι υπάρχει στατιστική διαφορά, σε επίπεδο σημαντικότητας 0,05, μόνο για το 1ο, 2ο και 6ο προνομφικό υποστάδιο. (για το 1ο υποστάδιο $t=2,56432$ με βαθμούς ελευθερίας 83 για το 2ο $t=2,98489$ με βαθμούς ελευθερίας 79 και για το 6ο $t=2,20991$ με βαθμούς ελευθερίας 75).

2.1.3.3. Σωματική αύξηση των προνομφών

Οι παράμετροι που μελετήθηκαν για την εκτίμηση της σωματικής αύξησης των προνομφών ήταν το εύρος της κεφαλικής κάψας, το βάρος των προνομφών στα διάφορα υποστάδια και τα βάρη των νυμφών.

Το εύρος της κεφαλικής κάψας των προνομφών του σεζάμια στα διαδοχικά υποστάδια καθώς επίσης ο λόγος Dyar (εύρος κεφαλικής κάψας μετά την έκδυση, προς το εύρος της κεφαλικής κάψας πριν την έκδυση) για τις δύο διαφορετικές συνθήκες φωτόφασης, δίδονται στον Πίνακα 2. Το εύρος για τη συνθήκη που προκαλεί ανάπτυξη, παρουσιάζει συνεχή αύξηση μέχρι τη νύμφωση των ατόμων, ενώ για τη συνθήκη που προκαλεί διάπαυση, παρατηρείται μία έντονη αύξηση μέχρι του 6ου υποσταδίου με παρόμοιο ρυθμό αύξησης όπως στη συνθήκη ανάπτυξης, ενώ μετά το 6ο υποστάδιο, η αύξηση είναι πολύ μικρή ή παύει εντελώς. Στο Σχήμα 22 (α και β) δίδονται οι καμπύλες αύξησης του εύρους της κεφαλικής κάψας των προνομφών και στις δύο συνθήκες. Και στις δύο συνθήκες ο ρυθμός αύξησης μειώνεται βαθμιαία με την πρόοδο της ανάπτυξης στα επόμενα υποστάδια.

Η σχέση του εύρους της κεφαλικής κάψας με την εξέλιξη των υποσταδίων, για τη συνθήκη των 16 ωρών φωτόφασης, περιγράφεται ικανοποιητικά από ένα πολυώνυμο δευτέρου βαθμού με συντελεστή $R^2=0,998$ (Σχ. 22α). Το πολυώνυμο είναι :

$$Y = 0,063 + 0,2185 X + 0,82267 X^2$$

όπου Y = το εύρος της κεφαλικής κάψας και X τα διαδοχικά υποστάδια ($\chi=1,2,3,\dots$).

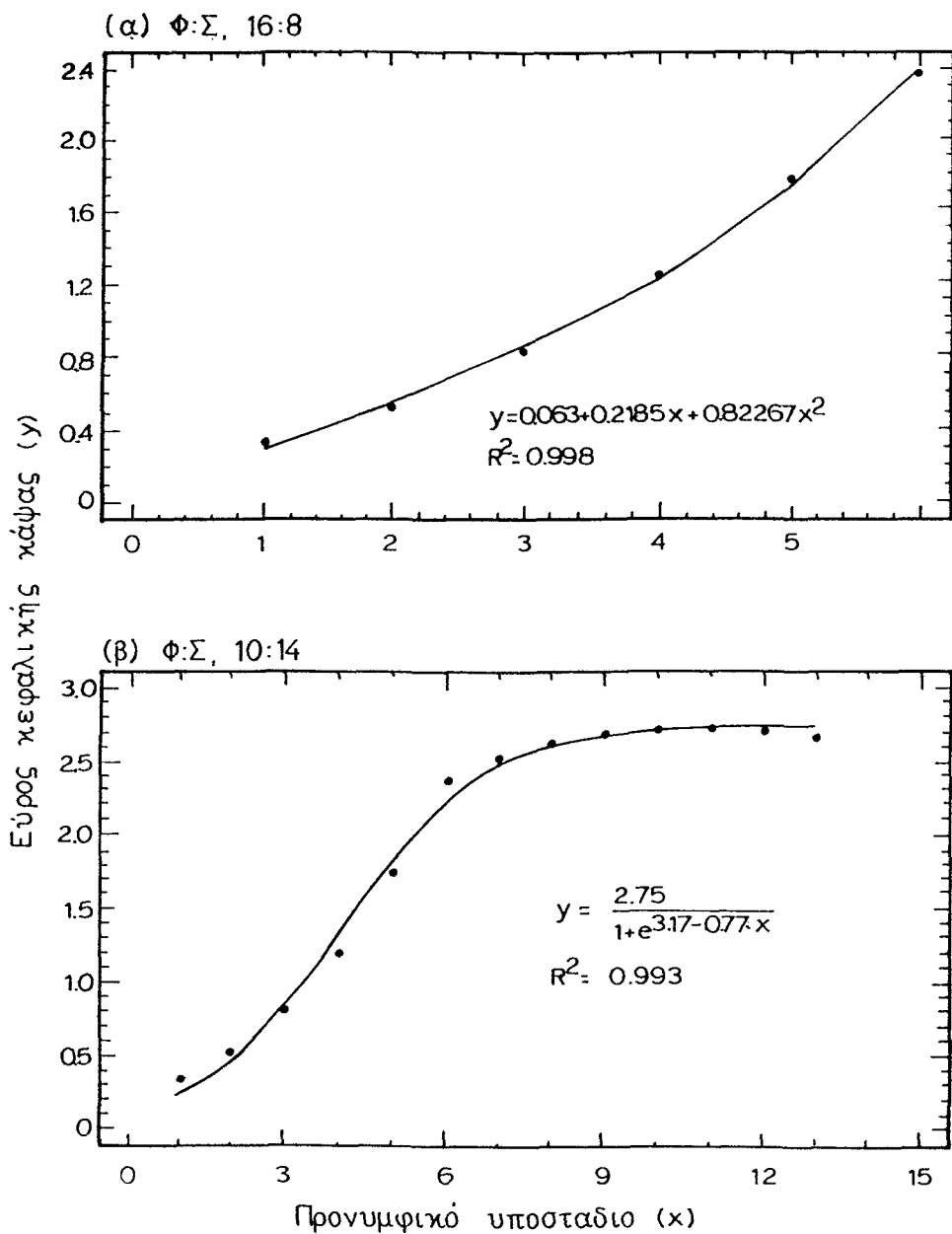
Η σχέση του εύρους της κεφαλικής κάψας με την εξέλιξη των διαφόρων προνομφικών υποσταδίων για τη συνθήκη των 10 ωρών φωτόφασης, (Σχ. 22β) είναι σιγμοειδής με $R^2=0,993$.

ΠΙΝΑΚΑΣ 2

Εύρος κεφαλικής κάψας του εντόμου *Sesamia nonagrioides* στα διάφορα προνυμφικά υποστάδια σε δύο φωτοπεριοδικές συνθήκες (Φ:Σ, 16:8, 10:14) στους $25 \pm 1^{\circ}\text{C}$. Αρχικός πληθυσμός 50 ατόμων, n: ο αριθμός επιζουσών προνυμφών.

ΦΩΤΟΠΕ- ΡΙΟΔΟΣ Φ:Σ	Προνυμφικό υποστάδιο	n	Εύρος μετρήσεων (mm)	Εύρος κεφαλικής κάψας (mm)		Λόγος Dyar
				$\bar{X} \pm$	σ_{χ}	
16 : 8	1	41	0.30 - 0.37	0.33 ± 0.02		1.56
	2	39	0.50 - 0.57	0.52 ± 0.02	*	1.57
	3	39	0.76 - 0.83	0.81 ± 0.03		1.48
	4	39	0.86 - 1.26	1.21 ± 0.03		1.44
	5	38	1.60 - 1.90	1.74 ± 0.07		1.33
	6	37	2.20 - 2.40	2.32 ± 0.07	*	
10 : 14	1	43	0.30 - 0.36	0.33 ± 0.02		1.59
	2	42	0.50 - 0.57	0.53 ± 0.02	*	1.54
	3	41	0.77 - 0.90	0.81 ± 0.03		1.48
	4	41	1.10 - 1.30	1.21 ± 0.04		1.46
	5	41	1.60 - 1.85	1.76 ± 0.06		1.35
	6	40	2.30 - 2.50	2.39 ± 0.06	*	1.06
	7	39	2.40 - 2.70	2.53 ± 0.06		1.04
	8	36	2.50 - 2.80	2.63 ± 0.05		1.02
	9	33	2.60 - 2.80	2.69 ± 0.08		1.01
	10	30	2.60 - 3.00	2.74 ± 0.09		1.00
	11	23	2.60 - 2.90	2.74 ± 0.10		0.99
	12	20	2.60 - 2.90	2.74 ± 0.10		0.98
	13	16	2.60 - 2.80	2.68 ± 0.08		1.00
	14	4	2.60 - 2.80	2.67 ± 0.09		
	15	2	2.70	2.70 ± 0.00		

Οι αστερίσκοι υποδηλώνουν το υποστάδιο (2ο και 6ο) που εμφανίζεται στατιστική διαφορά στις δυο φωτοπεριόδους σε επίπεδο σημαντικότητας 0.05.



Σχ. 22. Καμπυλες αύξησης του ευρους της κεφαλικής κάψας των προθυμφών του εντόμου *Sesamia nonagrioides* που αναπτύχθηκε σε $25 \pm 1^\circ\text{C}$ και σε δύο φωτοπεριοδικές συνθήκες: (α) Φ:Σ, 16:8 και Φ:Σ, 10:14.

Η σχέση αυτή περιγράφεται από την εξίσωση :

$$Y = \frac{2,75}{1 + e^{3,17 - 0,77X}}$$

όπου e = η βάση των νεπέριων λογαρίθμων 2,718281828, Y = το εύρος της κεφαλικής κάψας και X και πάλι το κάθε υποστάδιο. Ωστόσο η πορεία της αύξησης του εύρους σ' αυτή τη συνθήκη μπορεί να χωρισθεί σε δύο τμήματα: α) ένα τμήμα μέχρι του 6ου υποσταδίου που περιγράφεται από μια εξίσωση παρόμοια με αυτήν της προηγούμενης συνθήκης και β) ένα τμήμα όπου ο ρυθμός αύξησης μειώνεται δραστικά στην αρχή και κατόπιν σχεδόν σταματά.

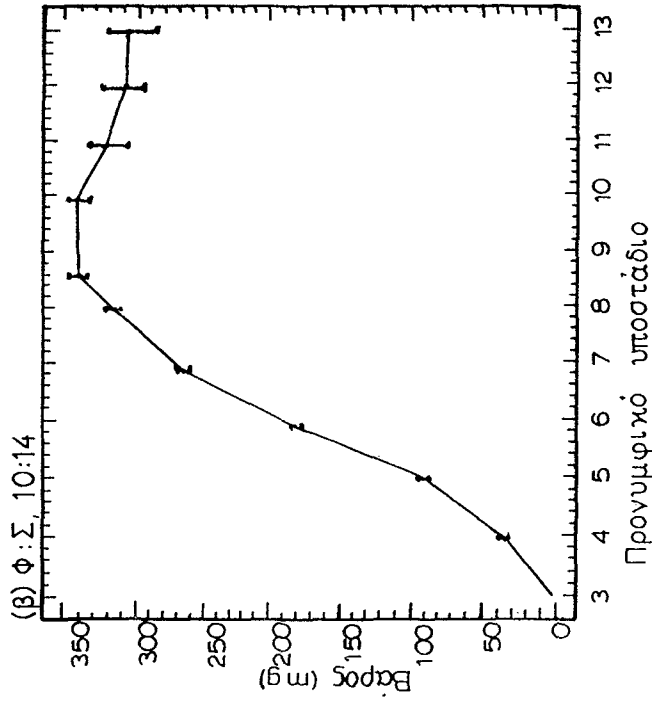
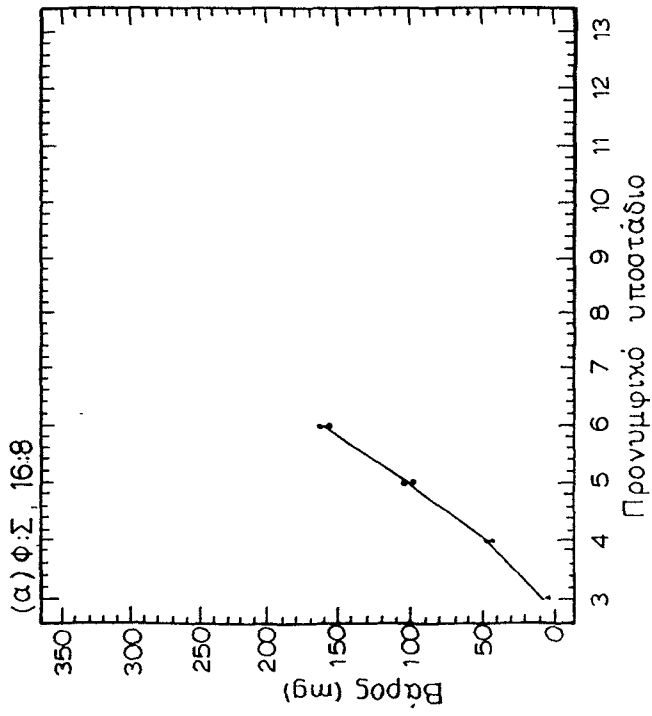
Ο αριθμός των προνυμφικών υποσταδίων, μπορεί να καθορισθεί από τον αριθμό των εκδύσεων. Στην περίπτωση της S. nonagrioides είναι δύσκολο να εκτιμηθεί ο αριθμός των προνυμφικών υποσταδίων των διαπαυόντων ατόμων στη φύση, μιάς και η κατανομή συχνότητας εμφάνισης των ευρών των κεφαλικών καψών δε μπορεί να αποτελέσει ασφαλή τρόπο μέτρησης. Μετά το 6ο προνυμφικό υποστάδιο πρακτικά δεν υπάρχει αύξηση.

Σύγκριση των μέσων βαρών των προνυμφών στα διάφορα υποστάδια έδειξε ότι, (μολονότι στατιστικά σημαντικές διαφορές, όσον αναφορά τα εύρη των κεφαλικών καψών για τις δύο συνθήκες, είχαμε μόνο στο 2ο και 6ο προνυμφικό υποστάδιο), υπήρξε στατιστικά σημαντική διαφορά σ' όλα τα υποστάδια από το 3ο που εξετάσαμε και μετά (Πίνακας 3). Αν και πριν από την εγκατάσταση της διάπαυσης η μέση αύξηση του βάρους ήταν μεγαλύτερη στη συνθήκη ανάπτυξης, οι ώριμες προνύμφες του 6ου υποσταδίου στη συνθήκη διάπαυσης ήταν κατά πολύ βαρύτερες των αντιστοίχων στη συνθήκη ανάπτυξης. Το βάρος των προνυμφών συνέχιζε να αυξάνει σ' αυτή τη συνθήκη μέχρι το 9ο-10ο υποστάδιο και κατόπιν άρχισε βαθμιαία η πτώση του. Ενδιαφέρον παρουσιάζει ο λόγος των βαρών διαδοχικών υποσταδίων, ο οποίος μειώνεται από τα πρώτα υποστάδια μέχρι περίπου το 9ο (στη συνθήκη διάπαυσης) και μετά τείνει να σταθεροποιηθεί στην τιμή ένα ή κάπως μικρότερη της μονάδας. Με την έναρξη του 12ου προνυμφικού σταδίου η θνησιμότητα ήταν μεγαλύτερη από το διπλάσιο αυτής που παρατηρήθηκε με την ολοκλήρωση του 6ου προνυμφικού σταδίου. Ο Πίνακας 3, και τα Σχήματα 23 α, β καταγράφουν τα πιο πάνω αποτελέσματα.

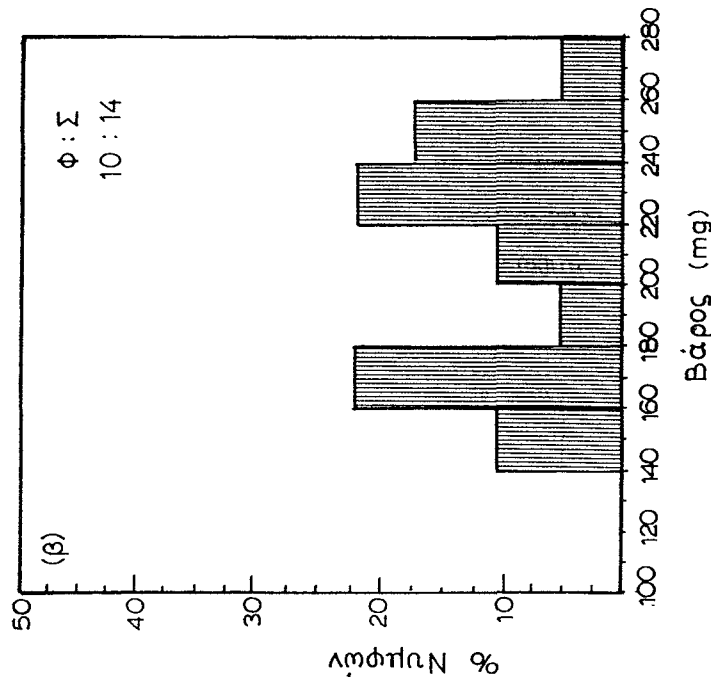
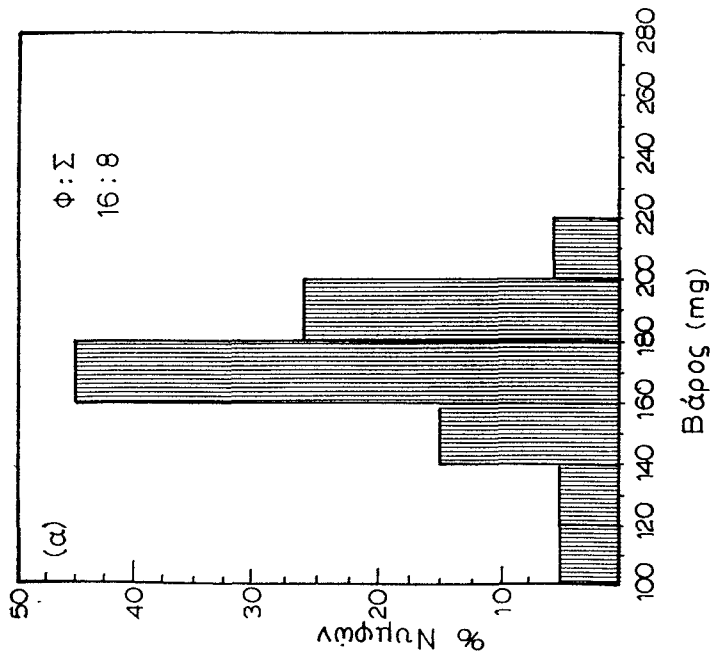
ΠΙΝΑΚΑΣ 3

Μέσο βάρος (mg) προνυμφών στα διαδοχικά προνυμφικά υποστάδια του εντόμου *Sesamia nonagrioides* σε δύο φωτοπεριοδικές συνθήκες (Φ:Σ, 16:8, 10:14) στους $25 \pm 1^{\circ}\text{C}$.

Προνυμφικό υποστάδιο	Φ Ω Τ Ο Π Ε Ρ Ι Ο Δ Ο Σ									
	Φ 16 : Σ 8				Φ 10 : Σ 14					
	Βάρος (mg)	+	σ	Χ	Λόγος	Βάρος (mg)	+	σ	Χ	Λόγος
3	7.44	+	1.74		6.05	6.33	+	1.72		6.44
4	45.05	+	8.32		2.25	40.78	+	9.22		2.19
5	101.28	+	17.11		1.58	89.52	+	17.91		2.01
6	160.37	+	20.06			180.07	+	15.68		1.49
7						268.43	+	28.46		1.21
8						324.13	+	37.02		1.06
9						343.72	+	59.06		0.99
10						342.36	+	68.09		0.94
11						321.69	+	75.66		0.99
12						317.65	+	72.00		0.97
13						308.87	+	72.78		



Σχ 23. Εξέλιξη βάρους προϋμφινών σε σχέση με τα προϋμφινικά υποστάδια του εντόμου Sesamia nonagrioides που αναπτύχθηκε σε δυο συνθήκες φωτοπεριόδου (Φ:Σ, 16:8, 10:14) & $25 \pm 1^\circ\text{C}$.



Σχ. 24 (α,β). Κατανομή βαρών νυμφών των οποίων η προνυμφική ανάπτυξη πραγματοποιήθηκε σε δύο συνθήκες φωτοπεριόδου (Φ:Σ 16:8, 10:14) και 25fPC στο έντομο Sesamia nonagrioides.

Τα βάρη των νυμφών διέφεραν σημαντικά στις δύο συνθήκες. Η μεγαλύτερη παραμονή των προνυμφών στη συνθήκη διάπαυσης και η αύξηση του βάρους τους, έδωσε βαρύτερες νύμφες. Το μέσο βάρος των νυμφών στη συνθήκη διάπαυσης ήταν 202,833 mg, ενώ στη συνθήκη ανάπτυξης το αντίστοιχο βάρος ήταν 168,08 mg, συμπεριλαμβανομένων και των βαρών των δύο ατόμων που πραγματοποίησαν έξι εκδύσεις. Παρατηρείται ότι (Σχήμα 24 α και β), τα βάρη των νυμφών στη συνθήκη διάπαυσης ομαδοποιούνται σε δύο κατηγορίες, η πρώτη με βάρη μεταξύ 140-200 mg και η δεύτερη μεταξύ 200-280 mg. Αυτή η διαφορά σχετίζεται με το χρόνο νύμφωσης των ατόμων. Στην πρώτη κατηγορία κύρια βρίσκονται εκείνα τα άτομα που χρειάστηκαν λιγότερο χρόνο για τη νύμφωση απ' ό,τι τα άτομα της δεύτερης κατηγορίας. Τα άτομα αυτά ήταν κύρια αρρένα. Ο μέσος χρόνος νύμφωσης των αρρένων στη συνθήκη διάπαυσης ήταν 85,45 ημέρες ενώ ο μέσος χρόνος που απαιτούσαν για νύμφωση τα θήλεα ήταν 134,28 ημέρες.

2.1.3.4. Αλληλεπίδραση φωτοπεριόδου και θερμοκρασίας στη διάπαυση

Τα ποσοστά διάπαυσης στις διάφορες θερμοκρασιακές συνθήκες σε σχέση με τα κριτήρια που θέσαμε δίδονται στον Πίνακα 4.

Για την συνθήκη των 16 ωρών φωτόφασης το ποσοστό διάπαυσης δεν ξεπέρασε το 5% για την θερμοκρασία των 17,5°C ενώ ήταν μηδενική ή πρακτικά μηδενική στις άλλες θερμοκρασιακές συνθήκες. Για τις συνθήκες των 14 ωρών και 6 ωρών φωτόφασης ανά 24ωρο παρατηρείται μία αύξηση του ποσοστού διάπαυσης με την πτώση της θερμοκρασίας, όμως η αύξηση αυτή είναι εντονότερη για τις 6 ώρες ενώ για τις 14 ώρες η αύξηση αυτή είναι σταδιακή. Για τις 10 ώρες το ποσοστό πρόκλησης της διάπαυσης για θερμοκρασίες 17,5, 20 και 25°C δεν φαίνεται να διαφέρει και είναι ιδιαίτερα υψηλό. Με τη μεγαλύτερη άνοδο της θερμοκρασίας το ποσοστό αυτό έπεσε κάτω από 30%.

Με βάση τα αποτελέσματα και των προηγούμενων πειραμάτων η συνθήκη Φ:Σ, 16:8 ωρών, χρησιμοποιήθηκε ως συνθήκη ανάπτυξης για ένα ευρύ φάσμα θερμοκρασιών. Στο Σχήμα 25, φαίνεται η πορεία της νύμφωσης των πληθυσμών για τις 5 θερμοκρασίες. Όλες οι προνύμφες σ' αυτή τη συνθήκη δεν εισήλθαν σε διάπαυση. Τα αποτελέσματα της πορείας νύμφωσης στις διάφορες θερμοκρασίες συμφωνούν με αυτά των Θανόπουλου

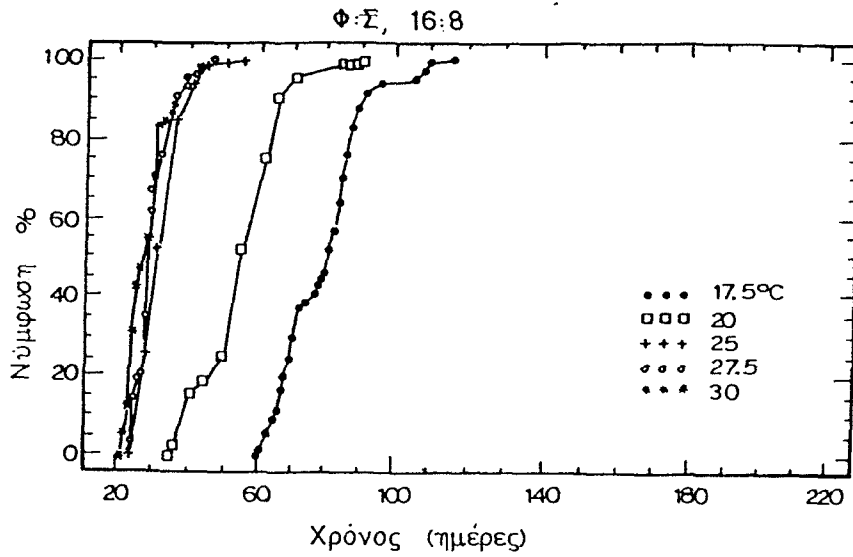
Π Ι Ν Α Κ Α Σ 4

Διάπαυση (%) προνυμφών του εντόμου *Sesamia nonagrioides* που είχαν εκτεθεί από την εκκόλαψη σε διάφορους συνδυασμούς θερμοκρασίας και φωτοπεριόδου. Σε κάθε πειραματική συνθήκη υπήρχαν 4 επαναληψεις των 25 προνυμφών η κάθε μια.

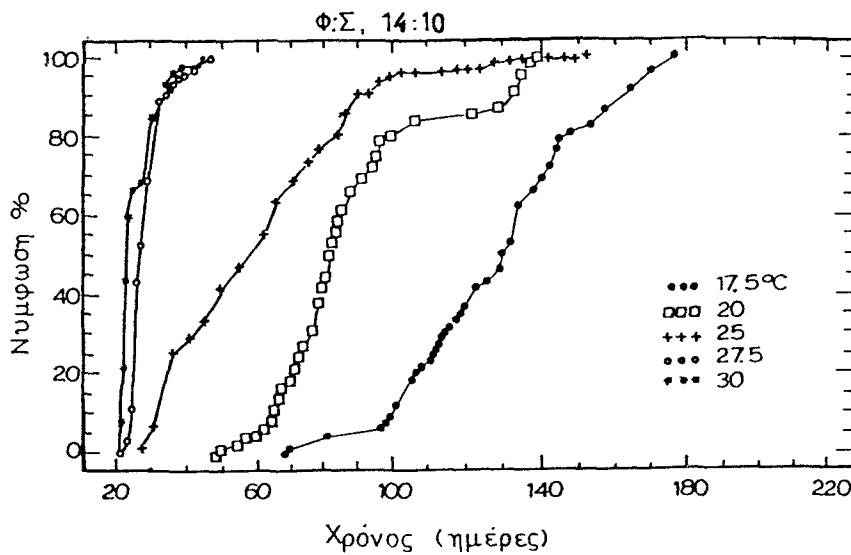
ΦΩΤΟΠΕΡΙΟΔΟΣ Φ : Σ	ΘΕΡΜΟΚΡΑΣΙΑ (°C)				
	17,5	20	25	27,5	30
6 : 18	97.3	92.8	3	0	0
10 : 14	96.7	96.8	100	26.9	4.5
14 : 10	96.5	58.3	49	0	0
16 : 8	4.3	1.2	0	0	0

Στη συνθήκη των 14 ωρών φωτόφασης, παρατηρείται προοδευτική αύξηση του ποσοστού της διάπαυσης με τη μείωση της θερμοκρασίας. Διάπαυση παρατηρήθηκε στους 17,5, 20 και 25°C, ενώ στους 27,5 και 30°C δεν παρατηρήθηκε διάπαυση. Όταν η θερμοκρασία ήταν 17,5°C το ποσοστό πρόκλησης της διάπαυσης ήταν μεγαλύτερο από 95%, όταν όμως η θερμοκρασία ανέβηκε στους 27,5°C, κανένα άτομο δεν εισήλθε σε διάπαυση (Σχήμα 26).

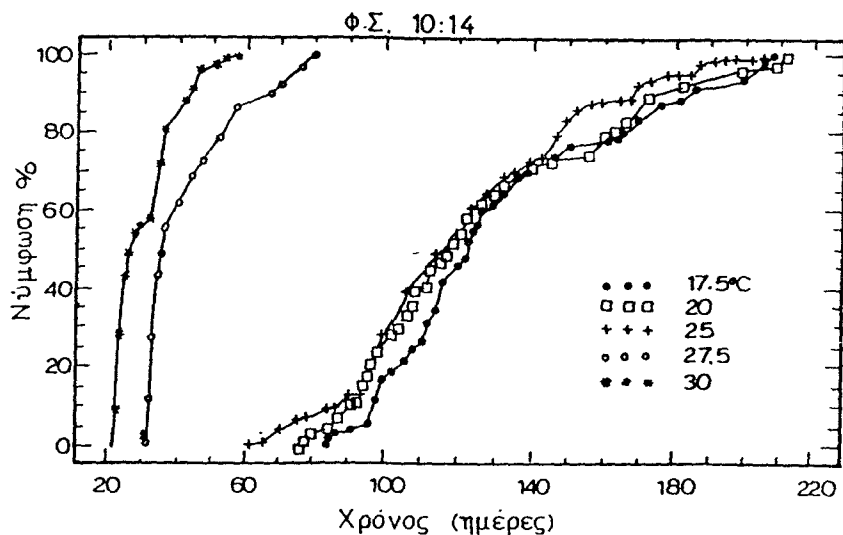
Τα αποτελέσματα για τη συνθήκη 10 ωρών φωτόφασης (Σχ. 27) δείχνουν ότι, η πρόκληση της διάπαυσης στο έντομο *S. nonagrioides* ήταν μια εξαιρετικά εξαρτώμενη από τη θερμοκρασία διαδικασία. Σημαντικές διαφορές παρατηρήθηκαν στο ποσοστό πρόκλησης της διάπαυσης, όταν οι προνύμφες εκτέθηκαν σε σταθερές θερμοκρασίες 20 και 30°C. Είναι χαρακτηριστικό ότι, προνύμφες που εκτέθηκαν στους 20°C μπήκαν όλες σχεδόν σε διάπαυση, ενώ στη θερμοκρασία των 30°C κανένα άτομο δε μπήκε σε διάπαυση. Η θερμοκρασία που διαφοροποιεί την αντίδραση του πληθυσμού φαίνεται ότι βρίσκεται μεταξύ 25 και 27,5°C. Για θερμοκρασίες μεγαλύτερες των 25°C, η φωτοπεριοδική επίδραση



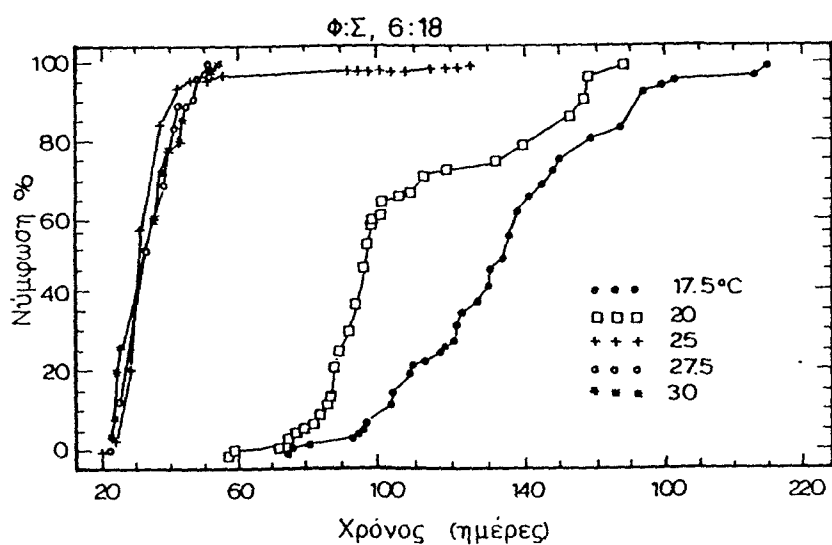
Σχ. 25. Επίδραση διαφορετικών θερμοκρασιών (17,5, 20, 25, 27,5, 30 °C) και της φωτοπεριόδου Φ:Σ, 16:8 στην πορεία της νύμφωσης του εντόμου *Sesamia nonagrioides*.



Σχ. 26. Επίδραση διαφορετικών θερμοκρασιών (17,5, 20, 25, 27,5, 30°C) και της φωτοπεριόδου Φ:Σ, 14:10 στην πορεία της νύμφωσης του εντόμου *Sesamia nonagrioides*.



Σχ. 27. Επίδραση διαφορετικών θερμοκρασιών (17.5, 20, 25, 27.5, 30°C) και της φωτοπεριόδου Φ:Σ, 10:14 στην πορεία της νύμφωσης του εντόμου Sesamia nonagrioides.



Σχ. 28. Επίδραση διαφορετικών θερμοκρασιών (17.5, 20, 25, 27.5, 30°C) και της φωτοπεριόδου Φ:Σ, 6:18 στην πορεία της νύμφωσης του εντόμου Sesamia nonagrioides.

στη διάπαυση περιορίζεται. Τα μικρότερα ποσοστά διάπαυσης που πήραμε στη συνθήκη των 10 ωρών - 20°C, σε σχέση με το ποσοστό 100% που είχαμε στους 25°C και 10 ώρες φωτόφαση, έχουν σχέση με τα κριτήρια χρόνου που θέσαμε. Εάν βάλουμε κριτήριο την 80η ημέρα για τους 17,5°C και την 70η για τους 20°C τα ποσοστά αυτά ήταν 100%. Παρατηρώντας το Σχήμα 27 βλέπουμε ότι η πορεία προς τη νύμφωση των πληθυσμών που εκτέθηκαν στους 25, 20 και 17,5°C είναι σχεδόν παράλληλη και οι ρυθμοί νύμφωσης και στις τρεις περιπτώσεις είναι ανάλογοι. Η έναρξη της νύμφωσης για τους 17,5, 20 και 25°C πραγματοποιήθηκε την 95η, 77η και 66η ημέρα ενώ το 50% της νύμφωσης την 132η, 118η και 118η ημέρα. Επομένως στο φάσμα αυτών των θερμοκρασιών οι προνύμφες περατώνουν τη διάπαυση και νυμφώνονται σχεδόν συγχρόνως.

Αντίστοιχα αποτελέσματα παρατηρήθηκαν και για τη συνθήκη των 6 ωρών φωτόφασης. Σ' αυτή όμως τη συνθήκη παρατηρήθηκε μία θεαματική πτώση του ποσοστού της νύμφωσης από τους 25°C στους 20°C. Γι' αυτή τη συνθήκη η θερμοκρασία που διαφοροποιεί την αντίδραση του πληθυσμού είναι μεταξύ των 20 και 25°C και συγκρίνοντας τα αποτελέσματα με την προηγούμενη συνθήκη, η πτώση της θερμοκρασίας από 20 σε 17,5°C δεν προκαλεί ανάλογη αύξηση του ποσοστού των ατόμων που μπαίνουν σε διάπαυση (Σχήμα 28).

2.1.4. Συζήτηση

Τα αποτελέσματα που περιγράψαμε δείχνουν ότι, όπως στα περισσότερα είδη εντόμων που εκδηλώνουν δραστηριότητα το καλοκαίρι, έτσι και στο είδος *S. nonagrioides* η ανάπτυξη εξαρτάται από τη φωτοπερίοδο. Οι νεαρές προνύμφες του είδους αυτού προσλαμβάνουν ως ερέθισμα τη μικρή σε διάρκεια φωτόφαση, αναστέλλουν την ανάπτυξή τους και εισέρχονται σε διάπαυση. Ο τύπος της διάπαυσης που εκδηλώνεται στο έντομο είναι τύπου III κατά Beck, 1980. Συγκεκριμένα (Σχ. 19) διάπαυση παρατηρήθηκε για τους 25°C σε φωτόφασεις από 6-14 ώρες και σκοτοφάσεις από 18-8 ώρες αντίστοιχα. Αυτός ο τύπος διάπαυσης είναι κοινός σε πολυκυκλικά είδη με προαιρετική διάπαυση στη διάρκεια του χειμώνα. Παρόμοιου τύπου διάπαυση έχει αναφερθεί στα είδη *O. nubilalis* (Beck & Hanek, 1960), *P. idaeusalis* (Rock et al., 1983), *D. grandiosella* (Chippendale & Reddy, 1973).

Τα στοιχεία που αναφέραμε διαφέρουν από τα αποτελέσματα του Hilal (1978), ο οποίος δοκίμασε 5 διαφορετικές συνθήκες

φωτόφασης, 16 ώρες, 12 ώρες, 10 ώρες, 8 ώρες και 4 ώρες και βρήκε αντίστοιχα 0%, 0%, 0%, 32% και 68% ποσοστά διάπαυσης, στους 25°C. Αν και ο Hilal δε δοκίμασε φωτοφάσεις μικρότερες των 4 ωρών, τα δεδομένα του θα μπορούσαν να θεωρηθούν ως τύπος I διάπαυσης κατά Beck (1980). Ο μικρός εξάλλου αριθμός ατόμων με τα οποία πειραματίστηκε ο ερευνητής (Hilal, 1978) και η διαφορετική προέλευση του εντόμου θα μπορούσαν να εξηγήσουν τις παρατηρούμενες διαφορές.

Είναι ενδιαφέρον ότι η διάπαυση στο έντομο S. nonagrioides προκαλείται μόνο με τον απαιτούμενο συνδυασμό φωτόφασης - σκοτόφασης. Σε συνθήκες συνεχούς σκοτόφασης ή φωτόφασης η ανάπτυξη του σεζάμια ήταν ταχεία. Οι προνύμφες αντιδρούν σημαντικά σε αλλαγές στη διάρκεια της φωτόφασης ή της συμπληρωματικής σκοτόφασης (φωτοπερίοδος 24 ωρών) π.χ 2% διάπαυση όταν η φωτόφαση ήταν 6 ώρες και 98% όταν ήταν 8 ώρες. Διακρίνεται λοιπόν μια ικανότητα των προνυμφών που τους επιτρέπει να μπορούν να μετρούν τη διάρκεια της φωτόφασης ή σκοτόφασης ή και τα δύο. Φαίνεται ότι στα άτομα λειτουργεί ένας μηχανισμός κατάλληλος για την προσμέτρηση αυτού του χρόνου. Σε επόμενα πειράματα επιχειρήσαμε να διερευνήσουμε ποιά φάση (φωτόφαση ή σκοτόφαση) είναι σημαντική για τη διάπαυση και προσμετράται από τους οργανισμούς.

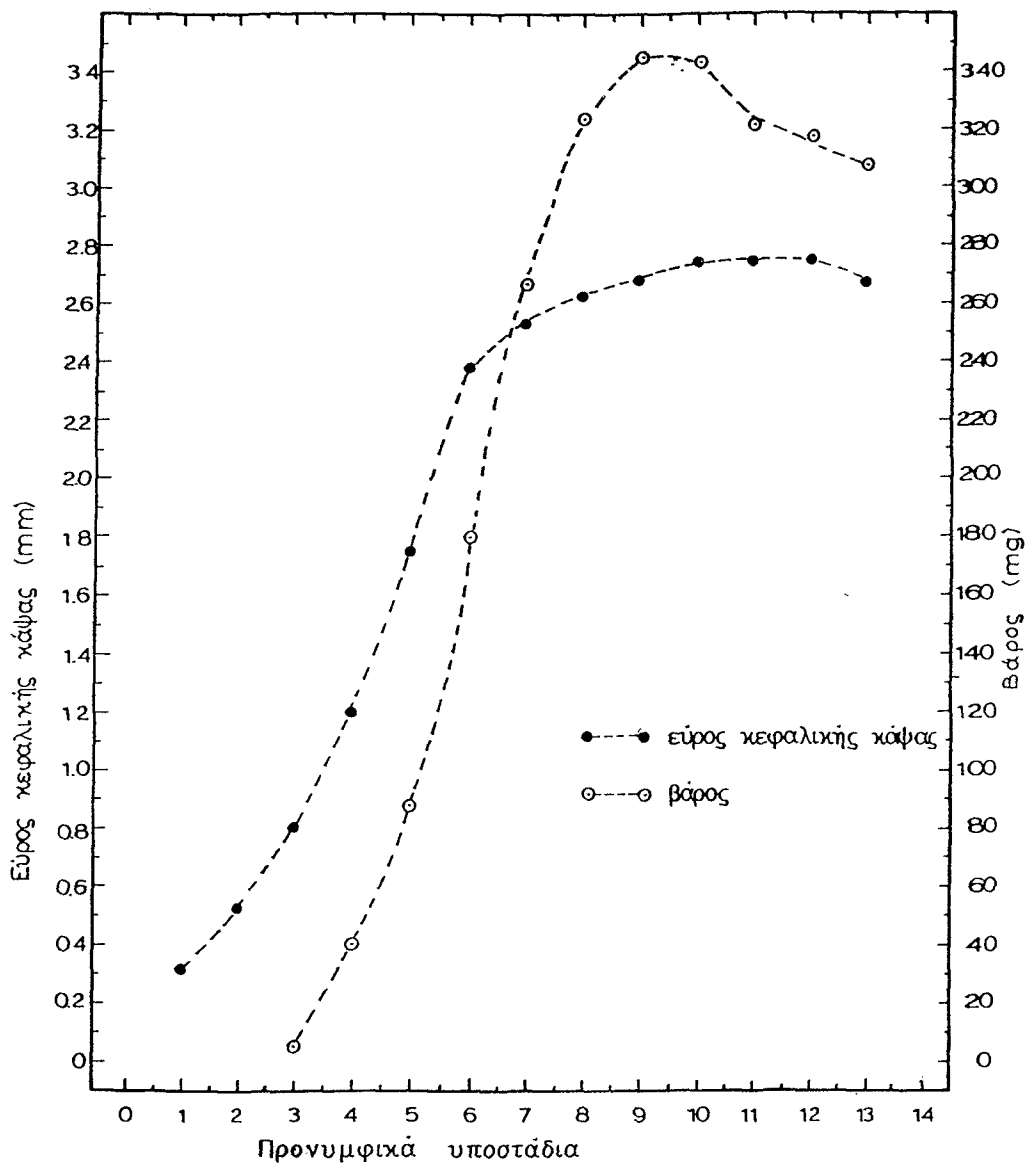
Οι "κρίσιμες" τιμές της φωτόφασης για τη διάπαυση (50% διάπαυση) ήταν μεταξύ 6-8 ωρών και 14-15 ωρών (Σχ.19). Αυτές οι φωτοφάσεις είναι δυνατόν να εμφανίζουν ενδιαφέρον στη διερεύνηση του μηχανισμού της διάπαυσης.

Η μικρή σε διάρκεια φωτόφαση επέδρασε σημαντικά στην προνυμφική ανάπτυξη (Πίνακας, 1). Η επίδραση αυτή εκφράστηκε με υψηλό ποσοστό θνησιμότητας και με την εκδήλωση επιπλέον εκδύσεων των ατόμων, συγκρινόμενα με εκείνα που εξελίχθηκαν κάτω από συνθήκες μεγάλης φωτόφασης. Η προνυμφική ανάπτυξη σε μικρής διάρκειας φωτόφαση καθυστέρησε σημαντικά, όμως αυτή η καθυστέρηση δεν εκδηλώθηκε πριν την έναρξη του βου προνυμφικού υποσταδίου. Το γεγονός αυτό οδηγεί στο συμπέρασμα ότι, τα άτομα του πληθυσμού του σεζάμια, απαιτούν ένα μεγάλο χρονικό διάστημα ώστε να προετοιμασθούν κατάλληλα και να εισέλθουν σε διάπαυση, για την αντιμετώπιση των δυσμενών συνθηκών.

Η διάρκεια των διαφόρων υποσταδίων για τις δύο

εξεταζόμενες συνθήκες (Πίνακας, 1) δε διέφερε και στατιστική διαφορά υπήρχε στο 1ο, 2ο και 6ο προνυμφικό υποστάδιο. Η διαφορά που παρατηρείται στο 6ο προνυμφικό υποστάδιο, είναι φανερό ότι συνδέεται με την εκδήλωση της διάπαυσης σε συνθήκες μικρής φωτόφασης. Η στατιστική διαφορά, για το 1ο και 2ο προνυμφικό υποστάδιο είναι πιθανόν να οφείλεται στο γεγονός ότι, τα ακμαία και τα ωά από τα οποία προήλθαν τα άτομα και των δύο εξεταζόμενων πληθυσμών είχαν εκτεθεί σε συνθήκες μεγάλης ημέρας (φωτόφαση 16 ωρών). Η "μεταφορά" των προνυμφών από τη συνθήκη "μεγάλης" ημέρας σε "μικρής" (κατάσταση διάπαυσης) πιθανόν να έχει ως αποτέλεσμα την απαίτηση μεγαλύτερου χρόνου προσαρμογής του πληθυσμού στις νέες συνθήκες.

Η ταχύτητα σωματικής αύξησης των προνυμφών (Πίνακας 2) εξαρτάται από τη φωτοπερίοδο και σχετίζεται αρνητικά με τον αριθμό των προνυμφικών υποσταδίων που έχουν διέλθει. Αυτό έχει επιβεβαιωθεί και σε άλλα έντομα όπως, Pseudaletia unipuncta Haw. (Guppy, 1959), Pyrrharctia isabella Smith (Coettel & Philogene, 1979), Agrotis ipsilon Huf. (Archer et al., 1980). Έτσι όσο περισσότερα προνυμφικά υποστάδια εκδηλώνει ένα άτομο, τόσο περιορίζεται (μειώνεται) η ταχύτητα αύξησής του. Η αύξηση του εύρους της κεφαλικής κάψας των προνυμφών και στις δύο φωτοπεριοδικές συνθήκες (Πίνακας 2) δεν ακολουθεί τη γεωμετρική αύξηση που εισηγείται ο Dyar (1890) για τα έντομα. Στα τελευταία υποστάδια (6ο για τη "μεγάλη" φωτόφαση και μετά το 6ο για τη "μικρή") ο ρυθμός αύξησης είναι μικρότερος, γεγονός που έχει παρατηρηθεί και σε άλλα είδη όπως στο Oulema melanopus (Hoxie & Wellso, 1974). Οι διαπαύουσες προνύμφες του σεζάμια πραγματοποίησαν 10-13 υποστάδια. Κατά τα τελευταία προνυμφικά υποστάδια, το μέγεθος του εύρους της κεφαλικής κάψας παρέμεινε σταθερό. Φαίνεται ότι υπήρχε μια αντιστοιχία μεταξύ της μείωσης του ρυθμού αύξησης και αριθμού υποσταδίων και πιθανόν έτσι να υπάρχει κάποιο "όριο" στο μέγεθος της κεφαλικής κάψας πάνω από το οποίο, οι προνύμφες πλέον προετοιμάζονται για νύμφωση και κάτω από το οποίο παραμένουν σε προνυμφική κατάσταση. Η μεγάλη παραμονή των ατόμων στη συνθήκη διάπαυσης σε κατάσταση προνυμφική, είχε ως αποτέλεσμα την εμφάνιση ασθενειών (μυκήτων και ιώσεων), γεγονός που οδήγησε σε εξασθένηση των προνυμφών. Οι επιπλέον λοιπόν εκδύσεις που πραγματοποιούν οι προνύμφες πιθανόν να αποτελούν μία προσαρμογή του πληθυσμού, έτσι ώστε να "αποφεύγει" τις διάφορες μολύνσεις, με την αποβολή των εκδυμάτων (Zacharuk, 1973). Επιπλέον οι υπεράριθμες εκδύσεις



Σχ 29. Επίδραση της φωτοπεριόδου (Φ:Σ, 10:14) στο εύρος της κεφαλικής κάψας και στο βάρος των προνυμφών του εντόμου Sesamia nonagrioides στους 25±1°C

είναι αποτέλεσμα της αύξησης της συγκέντρωσης της νεανικής ορμόνης (JH) κατά την πρώτη φάση της διάπαυσης (Lavenseau & Hilal, 1990).

Οι Lespes & Jourdan (1940) πειραματιζόμενοι σε φυσικές συνθήκες με πληθυσμό από το Μαρόκο του είδους *S. nonagrioides* αναφέρουν την ύπαρξη επτά προνυμφικών υποσταδίων για την 1η γενεά με εύρος κεφαλικής κάψας από 0,30 έως 2,20-2,31 mm. Η 2η γενεά πραγματοποίησε οκτώ προνυμφικά υποστάδια και το εύρος της κεφαλικής κάψας στο 8ο υποστάδιο ήταν 3,05-3,08 mm.

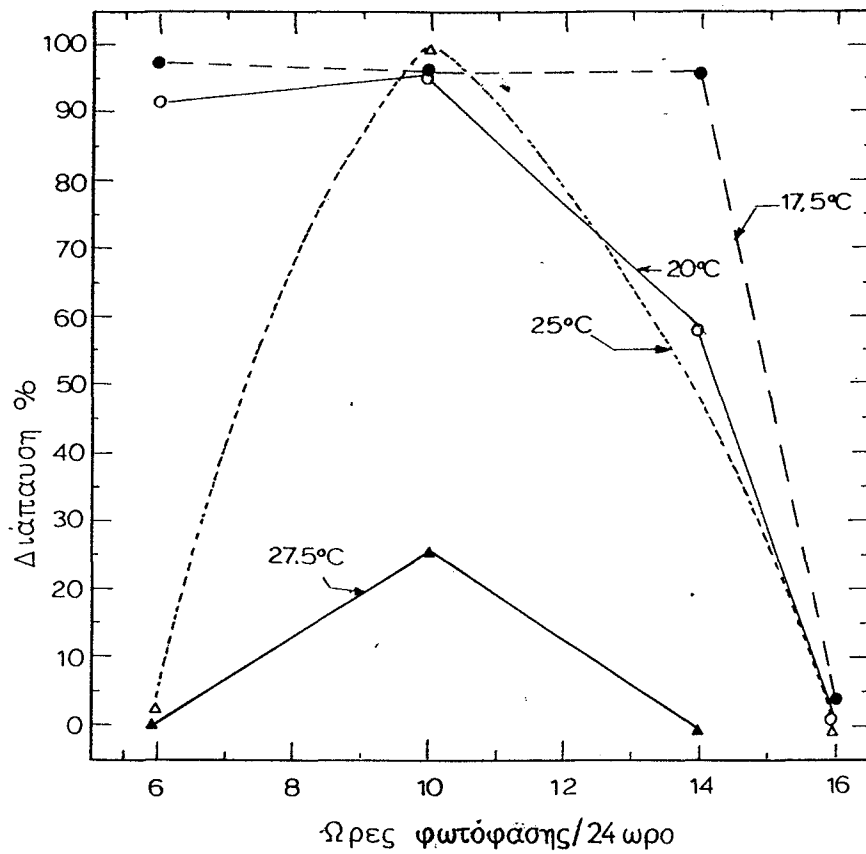
Ο Hilal (1978) αναφέρει ότι σε συνθήκες ανάπτυξης (25°C, 16 ώρες φωτόφαση ανά 24ωρο) τα προνυμφικά υποστάδια του σεζάμια για πληθυσμό από το Μαρόκο ήταν επτά και η συνολική διάρκεια της προνυμφικής ζωής ήταν 30,5 ημέρες. Ο ίδιος ερευνητής (1988) αναφέρει ότι διαπαύουσες προνύμφες μπορούσαν να πραγματοποιήσουν μέχρι 14 εκδύσεις, τα εύρη δε των κεφαλικών καψών μετά την 8η έκδυση ήταν από 2,46 έως 3,13 mm.

Η προετοιμασία των προνυμφών για την είσοδό τους σε διάπαυση συνοδευόταν από μια σημαντική αύξηση του βάρους τους (Πίνακας, 3). Για τη συνθήκη 10 ωρών φωτόφασης αυτό ήταν ιδιαίτερα εντυπωσιακό μετά το 5ο προνυμφικό υποστάδιο. Η εκατοστιαία αύξηση του βάρους από το 5ο στο 6ο υποστάδιο ήταν πολύ μεγάλη, ενώ ο λόγος των βαρών μειώθηκε μετά το 5ο υποστάδιο. Όπως φαίνεται στο Σχήμα 29 το εύρος των κεφαλικών καψών και το βάρος των προνυμφών στη συνθήκη που προκαλεί διάπαυση αυξάνουν περίπου παράλληλα και εκθετικά μέχρι το 6ο υποστάδιο. Μετά το 6ο υποστάδιο το μέν εύρος των κεφαλικών καψών σχεδόν σταθεροποιείται, ενώ το βάρος των προνυμφών εξακολουθεί να αυξάνει μέχρι και το 9ο υποστάδιο, μετά το οποίο όμως εμφανίζει μία αξιολογή κάμψη μέχρι τη νύμφωση. Αυτή η αύξηση του βάρους των προνυμφών που έχει παρατηρηθεί στα περισσότερα είδη, συνδέεται με τη συσσώρευση των απαραίτητων μεταβολικών προϊόντων, που θα χρησιμοποιηθούν ως πηγή ενέργειας (λίπος κτλ) αλλά αποτελεί και μηχανισμό προστασίας (αντοχή από κρύο, αντίσταση στην αφυδάτωση) κατά την περίοδο της διάπαυσης (Tauber et al. 1984, Chippendale & Kikukawa, 1983). Αντίθετα η αύξηση του εύρους των κεφαλικών καψών είναι στοιχείο της αύξησης των προνυμφών.

Με την εξέλιξη της διάπαυσης οι προνύμφες χάνουν σταδιακά βάρος (retrogression) και ένα μεγάλο ποσοστό πεθαίνει.

Αυτό το υψηλό ποσοστό θνησιμότητας έχει σχέση με το γεγονός ότι, πιθανόν πολλά άτομα του πληθυσμού παραμένοντας για μεγάλο χρονικό διάστημα σε προνυμφική κατάσταση κατανάλωσαν ταχύτερα τα αποθέματα λίπους πριν ολοκληρωθεί η διαδικασία της διάπαυσης (McLeod & Beck, 1963). Εδώ θα πρέπει να αναφερθεί ότι, η επανειλημμένη έκθεση των προνυμφών σε CO₂ για τη νάρκωσή τους κατά τη μέτρηση των κεφαλικών καψών, είναι πολύ πιθανόν να οδήγησε σε εξασθένηση κάποιων ατόμων και έτσι στο θάνατό τους. Οι πειραματικές συνθήκες εξάλλου που χρησιμοποιήθηκαν ήταν σταθερές (10 ώρες φωτόφαση, 25°C), ενώ στη φύση π.χ. η επικρατούσα θερμοκρασία παρουσιάζει ημερήσιες διακυμάνσεις. Έτσι είναι πιθανόν, η διάπαυση των προνυμφών που εκδηλώνεται στο εργαστήριο να είναι μειωμένης αποτελεσματικότητας λόγω της μη έκθεσης του πληθυσμού σε φυσιολογικό θερμοκρασιακό κύκλο.

Η ανάπτυξη των εκτοθερμικών οργανισμών, όπως είναι οι προνύμφες των εντόμων, είναι ιδιαίτερα ευαίσθητη στη θερμοκρασία. Η θερμική ενέργεια ρυθμίζει το ρυθμό ανάπτυξης των οργανισμών και σε πολλές περιπτώσεις επηρεάζει τις οδούς ανάπτυξης (π.χ. διάπαυση) (Beck, 1983). Η πρόκληση διάπαυσης στο έντομο S. nonagrioides είναι αποτέλεσμα της συνεργιστικής λειτουργίας της φωτοπεριόδου και της θερμοκρασίας. Αυτό έχει δειχθεί και σε άλλα έντομα π.χ. O. nubilalis (Beck, 1980). Στα μεγάλης ημέρας έντομα (σ' αυτά δηλαδή που αναπτύσσονται χωρίς διάπαυση σε συνθήκες μεγάλης φωτόφασης), οι χαμηλές θερμοκρασίες ενισχύουν τα αποτελέσματα της μικρής σε διάρκεια φωτόφασης στην πρόκληση της διάπαυσης. Αυτό το αποτέλεσμα μπορεί να είναι σημαντικό, όπως στην περίπτωση του εντόμου O. nubilalis (Beck, 1962), όταν οι χαμηλές θερμοκρασίες συνδέονται με τη διάρκεια της σκοτόφασης. Στην περίπτωση του σεζάμια η διάπαυση αναστέλλεται από κάποιο θερμοκρασιακό όριο και μετά (27,5°C) (Σχ. 25, 26, 27, 28). Το ίδιο έχει παρατηρηθεί και σε άλλα έντομα π.χ. Sarcophaga argyrostoma R-D (Saunders, 1971). Στη φωτοπερίοδο με φωτόφαση 10 ωρών - που είναι η άριστη φωτοπερίοδος για πρόκληση της διάπαυσης όπως φαίνεται και από το Σχήμα 30 - στις τρεις χαμηλότερες θερμοκρασίες (17,5, 20, 25°C) οι προνύμφες εισήλθαν όλες σε διάπαυση. Αντίθετα στις άλλες φωτοφάσεις η έκθεση στους 25°C είχε σαν αποτέλεσμα τη μερική ή πλήρη ανάπτυξη των προνυμφών. Η θεώρηση αυτή συνδυάζεται και με το γεγονός της ταύτισης των τριών καμπυλών (στους 17,5, 20, 25°C) στο Σχήμα 27. Δηλαδή η φωτόφαση αυτή προκαλεί διάπαυση σε όλο τον πληθυσμό και εξουδετερώνει την



Σχ 30. Επίδραση της θερμοκρασίας και φωτοπεριόδου στην είσοδο σε διάπαιση των προνυμφών του εντόμου Sesamia nonagrioides

επίδραση της θερμοκρασίας στη διάρκεια της προνυμφικής περιόδου, γεγονός που δεν παρατηρείται στις άλλες φωτοφάσεις. Η εξουδετέρωση αυτή είναι αξιοσημείωτο γεγονός γιατί είναι γνωστό ότι, στις περιπτώσεις που δεν εμπλέκεται το φαινόμενο της διάπαυσης, ο ρυθμός ανάπτυξης των εντόμων μειώνεται με τη μείωση της θερμοκρασίας. Βρέθηκε μάλιστα ότι η μείωση αυτή είναι μεγαλύτερη στα "δραστήρια" στάδια (προνυμφικά) συγκριτικά με τα "αδρανή" (ωά-νύμφες), διαφορά που απεδόθη στην επίδραση της χαμηλής θερμοκρασίας τόσο στο ρυθμό μεταβολισμού όσο και στο ρυθμό λήψης τροφής στα "δραστήρια" στάδια (Karandinos & Axtell, 1967).

Στα περισσότερα είδη εντόμων η αλληλεπίδραση της φωτοπεριόδου και της θερμοκρασίας στη διάπαυση, εκφράζεται με μικρές αλλαγές στις τιμές των κρίσιμων φωτοπεριόδων ή με αλλαγές στις καμπύλες αντίδρασης στη διάπαυση. Στο Σχήμα 30, δίνονται οι καμπύλες πρόκλησης σε διάπαυση του σεζάμια, στις διάφορες θερμοκρασίες. Παρατηρείται ότι η μείωση της θερμοκρασίας σε συνδυασμό με τη μείωση της διάρκειας φωτόφασης αυξάνει σημαντικά το ποσοστό πρόκλησης της διάπαυσης. Παρόμοια αποτελέσματα έχουν καταγραφεί για τη διάπαυση του εντόμου *Heliothis zea* Boddie (Roach & Adkisson, 1970), *D. grandiosella* (Chippendale & Reddy, 1973, Takeda, 1985) του *O. nubilalis* (Beck & Hanec, 1960) κτλ.

Η είσοδος των προνυμφών του σεζάμια σε διάπαυση, καθορίζεται από τη φωτοπερίοδο αλλά τα όριά της βρέθηκαν να εξαρτώνται από τη θερμοκρασία. Μια μικρή αύξηση της θερμοκρασίας για όλο το φωτοπεριοδικό εύρος που δοκιμάσαμε, αναιρεί τα αποτελέσματα της φωτοπεριόδου και "δεσμεύει" τον πληθυσμό σε ανάπτυξη.

Τα αποτελέσματα που περιγράψαμε διαφέρουν ιδιαίτερα από τα αποτελέσματα του Hilal (1978). Ο συγκεκριμένος ερευνητής αναφέρει ότι στους 25°C και για φωτοπερίοδο 8 ωρών φωτόφασης το ποσοστό της διάπαυσης για το έντομο *S. nonagrioides* ήταν 32%. Στους 18°C το ποσοστό ήταν 48% ενώ όταν η θερμοκρασία ήταν 15°C το ποσοστό ανέβαινε στο 70%. Θα πρέπει εδώ να αναφερθεί ότι ο προαναφερόμενος ερευνητής χρησιμοποίησε πολύ μικρούς πληθυσμούς (από 10-20 άτομα σε κάθε μεταχείριση) καθώς και ότι ο πληθυσμός με τον οποίο πειραματιζόταν προερχόταν από το Μαρόκο.

Όπως συμβαίνει στα περισσότερα έντομα των εϋκρατων περιοχών, όπου η θερμοκρασία δρα ως ρυθμιστής των φωτοπεριοδικών αντιδράσεων και όπου συνήθως υπάρχουν κατώτερα και ανώτερα θερμοκά όρια, μέσα στα οποία τα έντομα μπορούν να αντιδράσουν στο φωτοπεριοδικό ερέθισμα (Tauber et al., 1986), έτσι και στο είδος σεζάμια εκδηλώνεται μια αποτελεσματική διάπαυση μέσα στο θερμοκρασιακό εύρος των 17.5 - 25°C. Οι χαμηλές θερμοκρασίες φαίνεται να παίζουν σημαντικό ρόλο τόσο στην πρόκληση της διάπαυσης, όσο και στην επαναδραστηριοποίηση του πληθυσμού, μιας και η νύμφωση καθυστερεί ακόμα και όταν η φωτοπερίοδος είναι "ευνοϊκή" για την ολοκλήρωση της διάπαυσης. Καθώς η διαδικασία της διάπαυσης προχωρεί, οι προνύμφες φαίνεται να χάνουν την "ευαισθησία" τους στη φωτοπερίοδο και σταδιακά αρχίζουν και νυμφώνονται. Η σταδιακή αυτή απώλεια της ευαισθησίας των προνυμφών στη φωτοπερίοδο, ανιχνεύθηκε με συλλογή φυσικού πληθυσμού, όπως θα αναφερθεί σε επόμενα κεφάλαια.

2.2. ΔΙΕΡΕΥΝΗΣΗ ΤΗΣ ΔΙΑΠΑΥΣΗΣ

2.2.1. Εισαγωγή

Στο προηγούμενο κεφάλαιο δείξαμε το ρόλο της φωτοπεριόδου στην πρόκληση της διάπαυσης στις προνύμφες του S. nonagrioides, τον τύπο της καμπύλης πρόκλησης της διάπαυσης και τις κρίσιμες τιμές. Δείξαμε επίσης την αλληλεπίδραση δύο περιβαλλοντικών παραγόντων - της φωτοπεριόδου και της θερμοκρασίας - στην πρόκληση της διάπαυσης του υπό μελέτη εντόμου.

Στο παρόν κεφάλαιο θα διερευνήσουμε δύο ακόμα θέματα. Το ένα αφορά το ρόλο της φωτόφασης και σκοτόφασης της φωτοπεριόδου στην πρόκληση της διάπαυσης. Με άλλα λόγια θα διερευνηθεί αν η αναπτυξιακή πορεία - διάπαυση ή ανάπτυξη - ελέγχεται από τη διάρκεια της φωτόφασης ή της σκοτόφασης.

Αναφέραμε ήδη ότι τα έντομα είναι εφοδιασμένα με κάποιο μηχανισμό που τους επιτρέπει να "μετράνε" τη διάρκεια μίας εκ των δύο φάσεων της φωτοπεριόδου (φωτόφαση - σκοτόφαση) ή και τις δύο. Για τη διερεύνηση της λειτουργικότητας της κάθε φάσης της φωτοπεριόδου στη διάπαυση, είναι απαραίτητο να διατηρείται σταθερή η διάρκεια της μίας φάσεως και να μεταβάλλεται μόνο η διάρκεια της άλλης. Ομως η φυσική φωτοπερίοδος είναι 24 ώρες και μία αλλαγή στη διάρκεια της φωτόφασης οδηγεί αυτόματα σε μια αλλαγή της διάρκειας της σκοτόφασης. Στα διάφορα πειράματα λοιπόν όπου η μία φάση της φωτοπεριόδου διατηρείται σταθερή και μεταβάλλεται η άλλη, προκύπτουν τελικά φωτοπερίοδοι μικρότερης ή μεγαλύτερης διάρκειας της φυσικής περιόδου (μεγαλύτερη ή μικρότερη των 24 ωρών). Τέτοιου είδους πειράματα έχουν πραγματοποιηθεί από πολλούς ερευνητές και οι περισσότεροι από αυτούς συμφωνούν ότι η διάρκεια της σκοτόφασης είναι εκείνη που παίζει τον κρίσιμο ρόλο για την πρόκληση της διάπαυσης σε ένα είδος, χωρίς ωστόσο αυτό να σημαίνει, ότι η διάρκεια της φωτόφασης δεν παίζει κάποιο ρόλο στην εγκατάστασή της (Beck, 1980).

Η σημασία της διάρκειας της σκοτόφασης έχει επιβεβαιωθεί σε αρκετά έντομα, όπως στα είδη Pieris rapae L. (Barker et al., 1963), O. nubilalis (Beck, 1962), σε άλλα δε έχει επίσης αναφερθεί ότι η εκδήλωση της διάπαυσης είναι πιο αποτελεσματική με την εφαρμογή ενός 24ώρου φωτοπεριοδικού κύκλου, όπως στο είδος

P. gossypiella (Adkisson, 1964).

Οι περισσότεροι ερευνητές έχουν συμφωνήσει ότι, δεν υπάρχει ειδική ή συγκεκριμένη αναλογία της διάρκειας της φωτόφασης προς την σκοτόφαση που να απαιτείται για την πρόκληση της διάπαυσης ενός είδους, ούτε επίσης ότι η εκδήλωση της διάπαυσης συνδέεται με έναν αναγκαία 24ωρο φωτοπεριοδικό κύκλο (Lees, 1955, De Wilde, 1962 κτλ.)

Ο Lees (1960) αναφέρει ότι και οι δύο φάσεις της φωτοπεριόδου συμμετέχουν στη ρύθμιση της διάπαυσης των αρθροπόδων. Ο ίδιος ερευνητής αργότερα (1968) διατυπώνει την άποψη ότι τα έντομα δεν μετρούν την απόλυτη διάρκεια της φωτοπεριόδου αλλά την αλλαγή από τη μικρή σε μεγάλη ημέρα ή το αντίστροφο.

Η σπουδαιότητα της σκοτόφασης έχει καταδειχθεί και με άλλες πειραματικές διαδικασίες, αυτές που αφορούν την εφαρμογή διαφόρων φωτεινών διακοπών κατά τη διάρκεια της σκοτόφασης. Οι Buening & Joergens (1960) (από Buening, 1973), πειραματιζόμενοι με την νυμφική διάπαυση του εντόμου P. brassicae βρήκαν ότι μία δίωρη φωτεινή διακοπή κατά τη διάρκεια της σκοτόφασης, είχε ως αποτέλεσμα τη μείωση του ποσοστού των εισαγόμενων σε διάπαυση εντόμων και ότι η μείωση αυτή εξαρτιόταν από τη χρονική στιγμή εφαρμογής της φωτεινής διακοπής.

Τα αποτελέσματα της επίδρασης των φωτεινών διακοπών στη διάπαυση έχουν διερευνηθεί σε λίγα είδη εντόμων. Ωστόσο πολλοί ερευνητές αναφέρουν σε εργασίες τους ότι μια τέτοια μέθοδος θα μπορούσε να εφαρμοσθεί ακόμη και ως τρόπος καταπολέμησής τους όπως οι Hayes et al. (1970). Οι ερευνητές αυτοί εμπόδισαν την είσοδο σε διάπαυση των εντόμων O. nubilalis και L. pomonella στη φύση, με την εφαρμογή φωτός κατά τη διάρκεια της νύκτας με αποτέλεσμα την αύξηση της θνησιμότητας των συγκεκριμένων ειδών λόγω της μη ικανότητάς τους να ανταπεξέλθουν στις δυσμενείς συνθήκες του χειμώνα και στην έλλειψη τροφής.

Το δεύτερο θέμα που διερευνήθηκε σ' αυτό το κεφάλαιο αφορά την ανεύρεση του ευαίσθητου σταδίου ή υποσταδίου στην έκθεση φωτοπεριόδου για την πρόκληση της διάπαυσης.

Ο προσδιορισμός του ευαίσθητου σταδίου ανάπτυξης ενός

είδους για την εισοδό του σε διάπαυση συνιστά διαδικασία απαραίτητη για μια πρώτη προσέγγιση της μελέτης του μηχανισμού της διάπαυσης.

Τα ευαίσθητα στάδια δεν καλύπτουν όλη τη διάρκεια ανάπτυξης ενός είδους και πολλές φορές διαφέρουν αλλά και προηγούνται εκείνου του σταδίου, στο οποίο εκδηλώνεται η διάπαυση. Η νυμφική διάπαυση του εντόμου Pieris brassicae L. καθορίζεται από την ευαισθησία των προνυμφών του 4ου και 5ου υποσταδίου στη φωτοπερίοδο (Claret, 1972). Σ' άλλες περιπτώσεις το στάδιο στο οποίο εκδηλώνεται η διάπαυση είναι το ίδιο με το ευαίσθητο στάδιο. Αυτό έχει παρατηρηθεί στις περισσότερες περιπτώσεις προνυμφικής διάπαυσης, ωστόσο έχει επιβεβαιωθεί ότι η ευαισθησία αυτή ποικίλλει με την εξέλιξη των διαφόρων υποσταδίων. Οι ηλικιωμένες προνύμφες εντόμου Apanteles melanoscelus Ratz είναι περισσότερο ευαίσθητες των νεωτέρων στη φωτοπερίοδο και η διάπαυση εκδηλώνεται στο τελευταίο προνυμφικό στάδιο (Weseloh, 1973), ενώ οι προνύμφες του Limenitis archippus Cramer εκδηλώνουν μεγαλύτερη ευαισθησία στο δεύτερο και εν μέρει στο τρίτο προνυμφικό υποστάδιο η δε διάπαυση εκδηλώνεται στο τρίτο υποστάδιο (Clark & Platt, 1969).

Ο Hilal (1978) αναφέρει ότι το ευαίσθητο στάδιο της διάπαυσης στο έντομο S. nonagrioides είναι το 6ο προνυμφικό υποστάδιο, το ίδιο στο οποίο εκδηλώνεται η διάπαυση.

2.2.2. Μέθοδοι & υλικά

Για να αξιολογηθεί ο ρόλος της φωτόφασης και σκοτόφασης στη πρόκληση της διάπαυσης ομάδες νεοεκκολαπτομένων προνυμφών των 25 ατόμων σε 4 επαναλήψεις, εκτέθηκαν σε μικρούς θαλάμους ρυθμιζόμενης φωτοπεριόδου και σταθερής θερμοκρασίας, που ήδη έχουν περιγραφεί.

Οι φωτοπερίοδοι που εξετάστηκαν ήταν οι εξής: (Φ = φωτόφαση, Σ = σκοτόφαση) $\Phi:\Sigma$ 4:4, 4:14, 6:10, 6:14, 8:12, 8:14, 10:4, 10:8, 10:10, 10:16, 10:18, 10:20, 12:14, 12:16, 14:8, 14:14, 16:14 και 20:20.

Επίσης επαναλήφθηκαν οι φωτοπερίοδοι 12:12 και 14:10 που είχαν δοκιμασθεί και σε προηγούμενο πείραμα. Όλα τα πειράματα έγιναν στη θερμοκρασία των $25 \pm 1^\circ\text{C}$.

Για τον προσδιορισμό της φάσης εκείνης της φωτοπεριόδου που είναι υπεύθυνη για την πρόκληση της διάπαυσης πραγματοποιήθηκαν τα παρακάτω πειράματα: Φωτεινές διακοπές με λευκό φως διάρκειας μίας ή δύο ωρών και χαμηλής έντασης εφαρμόζονταν διαδοχικά κατά τη διάρκεια της σκοτόφασης σε φωτοπεριοδικό κύκλο Φ:Σ, 10:14. Οι διακοπές γίνονταν 1 ώρα μετά την έναρξη της σκοτόφασης σταδιακά σ' όλη τη διάρκειά της και είχαν έναρξη την 11η, 13η, 15η, 17η, 19η και 21η ώρα από την αρχή της φωτοπεριόδου. Ο μάρτυρας εξελισσόταν σε συνθήκη διάπαυσης (Φ:Σ, 10:14). Συνολικά υπήρχαν 7 διαφορετικές μεταχειρίσεις με 4 επαναλήψεις των 25 προνυμφών η κάθε μία για την διακοπή διάρκειας μίας ώρας και ο ίδιος αριθμός για αυτήν με διάρκεια 2 ωρών.

Η χορήγηση φωτεινών διακοπών κατά τη διάρκεια της σκοτόφασης μελετήθηκε επίσης σε σχέση με την έναρξη και τη χρονική της διάρκεια. Φωτεινές διακοπές σε φωτοπερίοδο 10 ωρών φωτόφαση 14 ωρών σκοτόφαση, εφαρμόζονταν στη διάρκεια της σκοτόφασης με έναρξη α) τη 15η ώρα από την αρχή της φωτοπεριόδου, β) τη 19η ώρα από της αρχή της φωτοπεριόδου. Η επιλογή της 15ης ώρας έγινε γιατί βρισκόταν στο μέσον περίπου της σκοτόφασης, ενώ της 19ης γιατί αφορούσε το τέλος της σκοτόφασης. Σε κάθε περίπτωση είχαμε 4 διαφορετικές μεταχειρίσεις που αφορούσαν τη διάρκεια της διακοπής (4 ώρες φως, 2 ώρες φως, 1/2 ώρα, 1/4 ώρας) και το μάρτυρα. Σε κάθε μεταχείριση είχαμε τέσσερις επαναλήψεις των 25 προνυμφών η κάθε μία. Τα ποσοστά πρόκλησης της διάπαυσης σε κάθε συνθήκη καταγράφονταν την 60η ημέρα από την εκκόλαψη.

Στα διαγράμματα που δίδονται τα αποτελέσματα, παρουσιάζεται με γραμμοσκιασμένη επιφάνεια η διάρκεια της σκοτόφασης, ενώ η φωτόφαση απεικονίζεται με λευκή επιφάνεια.

Για τον προσδιορισμό του ευαίσθητου σταδίου πραγματοποιήθηκαν δύο διαφορετικά πειράματα. Στην πρώτη περίπτωση ο πληθυσμός του εντόμου εξελίχθηκε συνεχώς από το στάδιο του ωού μέχρι τη νύμφωση σε συνθήκες που προκαλούν διάπαυση (10 ώρες φωτόφαση και 25°C). Από αυτόν τον πληθυσμό έγινε μεταφορά ανά τακτά χρονικά διαστήματα ομάδων των 100 ατόμων σε συνθήκες που ευνοούν την ανάπτυξη, δηλαδή 16 ώρες φωτόφαση και θερμοκρασία 25°C. Εκεί οι προνύμφες συνέχιζαν την πορεία ανάπτυξής τους μέχρι και τη νύμφωση. Η πρώτη μεταφορά έγινε με την εκκόλαψη των προνυμφών. Οι υπόλοιπες μεταφορές

πραγματοποιούνταν την ημέρα έκδυσης διαδοχικά στα διάφορα υποστάδια, που επιβεβαιωνόταν από το εύρος της κεφαλικής κάψας των προνυμφών και την ύπαρξη του εκδύματος. Συνολικά πραγματοποιήθηκαν 6 μεταφορές μαζί με τον μάρτυρα όπου οι προνύμφες παρέμεναν συνεχώς στη συνθήκη διάπαυσης. Αντίστοιχη διαδικασία μεταφορών ακολουθήθηκε από τη συνθήκη ανάπτυξης σε συνθήκη διάπαυσης (Πίνακας, 5).

Στο δεύτερο πείραμα ακολουθήθηκε μία παρόμοια πειραματική διαδικασία για τον εντοπισμό του ευαίσθητου σταδίου. Κατ'αυτήν ομάδες 100 προνυμφών αφέθηκαν να αναπτυχθούν ατομικά σε συνθήκη διάπαυσης και μεταφέρονταν κατόπιν για μικρό χρονικό διάστημα της ζωής τους σε συνθήκη ανάπτυξης. Το χρονικό διάστημα αυτό αφορούσε την έκθεση ενός, δύο, τριών ή και τεσσάρων υποσταδίων της προνυμφικής ζωής σε συνθήκη ανάπτυξης. Μετά την έκθεση αυτή οι προνύμφες επανέρχονταν σε συνθήκη διάπαυσης για να ολοκληρώσουν το βιολογικό τους κύκλο. Σ' αυτή την πειραματική διαδικασία είχαμε 10 διαφορετικές μεταχειρίσεις συνολικά (Πίνακας, 6). Οι παρατηρήσεις που πήραμε αφορούσαν τη νύμφωση των ατόμων και τη θνησιμότητα, κριτήριο δε της διάπαυσης ήταν και πάλι η αποτυχία νύμφωσης μέχρι την 60η ημέρα. Η αλλαγή της τεχνητής τροφής γινόταν μιά φορά την εβδομάδα και ο εντοπισμός των διαφόρων υποσταδίων με τη μέτρηση της κεφαλικής κάψας των εντόμων σύμφωνα με τη μέθοδο και τα αποτελέσματα που αναφέρθηκαν στο προηγούμενο κεφάλαιο. Οι φωτοπερίοδοι που δοκιμάστηκαν επιλέχθηκαν έτσι ώστε να καλύπτουν το εύρος των φωτοφάσεων και σκοτοφάσεων που είχε διαπιστωθεί ότι προκαλούν διάπαυση σε προηγούμενα πειράματα.

2.2.3. Αποτελέσματα

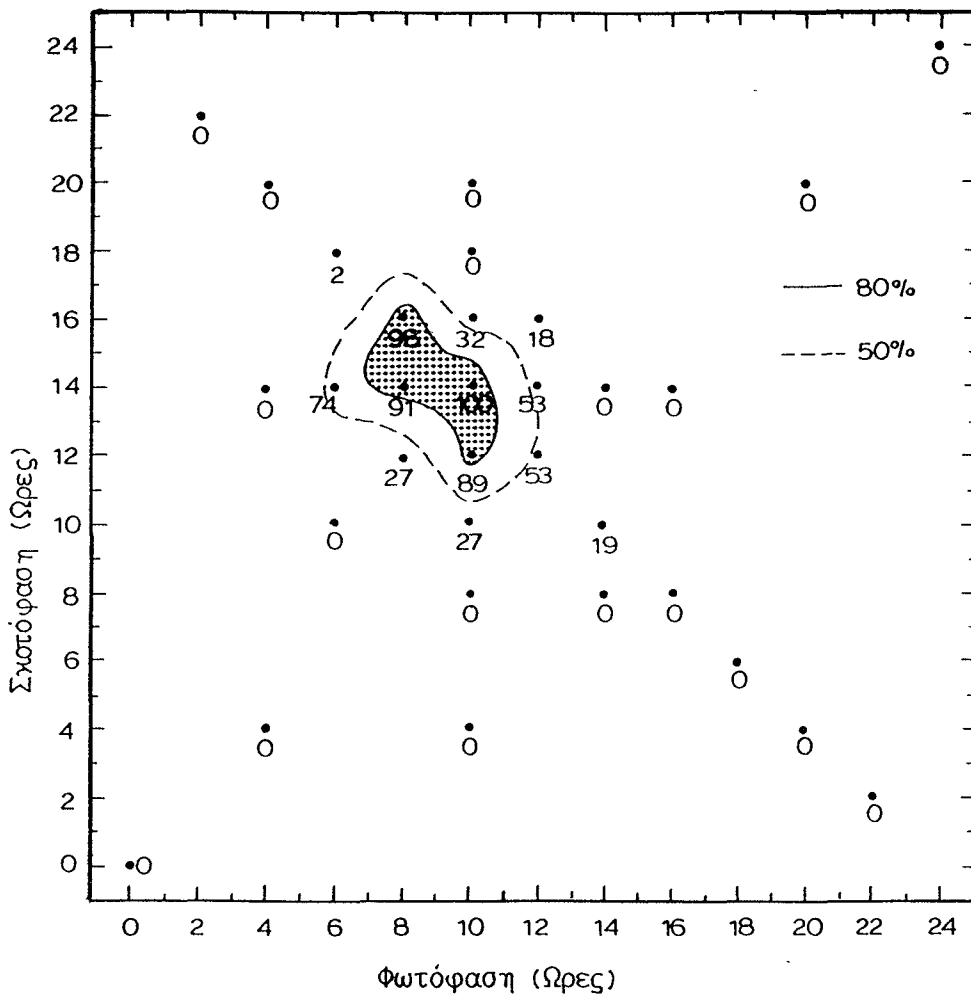
2.2.3.1. Διερεύνηση του ρόλου της φωτόφασης και σκοτόφασης

Τα αποτελέσματα των πειραμάτων που περιγράψαμε καθώς και εκείνα των προηγούμενων πειραμάτων με 24ωρη φωτοπερίοδο δίδονται στον Πίνακα 5. Το βασικό συμπέρασμα από τα δεδομένα αυτά είναι ότι ούτε η διάρκεια της φωτόφασης, ούτε η διάρκεια της σκοτόφασης παίζει κάποιο καθοριστικό ρόλο στη διάπαυση του εντόμου *S. nonagrioides*. Αντίθετα απαιτείται κάποιος συνδυασμός των δύο φάσεων και συγκεκριμένα πρόκληση διάπαυσης επιτυγχάνεται όταν η διάρκεια της φωτόφασης είναι

Π Ι Ν Α Κ Α Σ 5

Επίδραση διαφορετικών φωτοπεριοδικών κύκλων και θερμοκρασίας 25 ± 1°C στην πρόκληση της διάπλευσης του εντόμου *Sesamia nonagrioides*.

Φ : Σ	ΔΙΑΠΛΕΥΣΗ %	Φ : Σ	ΔΙΑΠΛΕΥΣΗ %	Φ : Σ	ΔΙΑΠΛΕΥΣΗ %	Φ : Σ	ΔΙΑΠΛΕΥΣΗ %
0 : 24	0	8 : 12	27	10 : 16	32	14 : 14	0
2 : 22	0	8 : 14	91	10 : 18	0	16 : 8	0
4 : 4	0	8 : 16	98	10 : 20	0	16 : 14	0
4 : 14	0	10 : 4	0	12 : 12	53	18 : 6	0
4 : 20	0	10 : 8	0	12 : 14	53	20 : 4	0
6 : 10	0	10 : 10	27	12 : 16	18	20 : 20	0
6 : 14	74	10 : 12	89	14 : 8	0	22 : 2	0
6 : 18	2	10 : 14	100	14 : 10	19	24 : 0	0



Σχ. 31. Ποσοστά διάπαυσης του εντόμου *Sesamia nonagrioides* στους αντίστοιχους συνδυασμούς διάρκειας φωτόφασης:σκοτόφασης. Οι δύο καμπύλες υποδηλώνουν ποσοστά 50% και 80% περίπου διάπαυσης.

μεταξύ 6 και 14 ώρες και η διάρκεια της σκοτόφασης από 10 ως 16 ώρες.

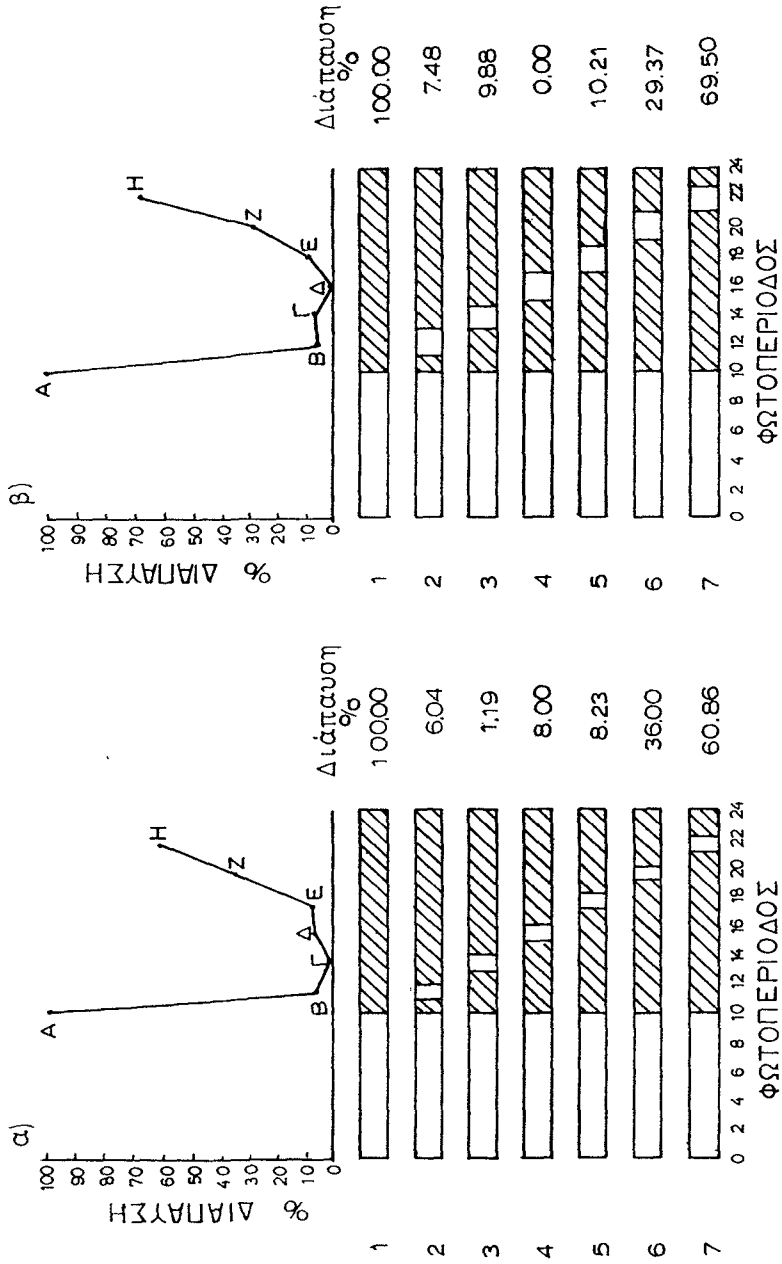
Είναι φανερό ότι πολύ μικρές φωτόφασεις π.χ. 4 ώρες ή πολύ μεγάλες π.χ. 16 ώρες δεν προκαλούν διάπαυση. Όταν η φωτόφαση ήταν 8 ώρες, συνδυασμός με μεγαλύτερης διάρκειας σκοτόφαση (14 ώρες) έδωσε πολύ υψηλό ποσοστό διάπαυσης. Για τις 10 ώρες φωτόφαση είναι χαρακτηριστικό ότι διάπαυση προκαλείται μόνον με συνδυασμό σκοτοφάσεων διάρκειας 10-16 ωρών. Ένα υψηλό ποσοστό διάπαυσης εμφανίζεται όταν η φωτόφαση ήταν 12 ώρες. Για τις 14 ώρες φωτόφαση συνδυασμός με σκοτόφαση 10 ωρών έδωσε τα καλύτερα αποτελέσματα.

Τα ποσοστά πρόκλησης της διάπαυσης στους διάφορους συνδυασμούς φωτόφασης-σκοτόφασης δίδονται στο Σχήμα 31. Οριοθετείται επίσης η "περιοχή" για περίπου 50% και 80% διάπαυση. Η είσοδος του 80% του πληθυσμού σε διάπαυση δίδεται από ένα πολύγωνο μέσα στα όρια του οποίου το ποσοστό της διάπαυσης είναι μεγαλύτερο από 80%. Η μεγάλη διάσταση του πολυγώνου βρίσκεται στον άξονα της φωτόφασης και καλύπτει φωτόφασεις διάρκειας από 6-12 ώρες, ενώ η μικρή στον άξονα της σκοτόφασης και καλύπτει σκοτοφάσεις από 12-16 ώρες. Διάπαυση σε ποσοστό 80% προκαλείται στον πληθυσμό από ένα μικρό εύρος φωτοφάσεων και σκοτοφάσεων αλλά το εύρος των αποτελεσματικών σκοτοφάσεων είναι μεγαλύτερο εκείνου των φωτοφάσεων.

2.2.3.2. Επίδραση φωτεινών διακοπών κατά τη διάρκεια της σκοτόφασης

Ο ρόλος της διάρκειας της σκοτόφασης στην πρόκληση της διάπαυσης διερευνήθηκε και με πειράματα φωτεινών διακοπών της διάρκειας της σκοτόφασης. Τα αποτελέσματα δίδονται στο Σχήμα 32. Η φωτοπερίοδος που διερευνήθηκε ήταν Φ:Σ, 10:14 η οποία από τα προηγούμενα πειράματα απεδείχθη ότι προκαλεί διάπαυση σε όλο τον πληθυσμό.

Στο Σχήμα 32 (α και β) φαίνεται η επίδραση των φωτεινών διακοπών διάρκειας 1 ή 2 ωρών κατά τη διάρκεια της σκοτόφασης στην πρόκληση της διάπαυσης του εντόμου. Οι καμπύλες προκύπτουν από τα ποσοστά διάπαυσης που ελήφθησαν σε κάθε μεταχείριση και συμβολίζονται με τα ίδια γράμματα και στις δύο καμπύλες για ευκολότερο σχολιασμό.



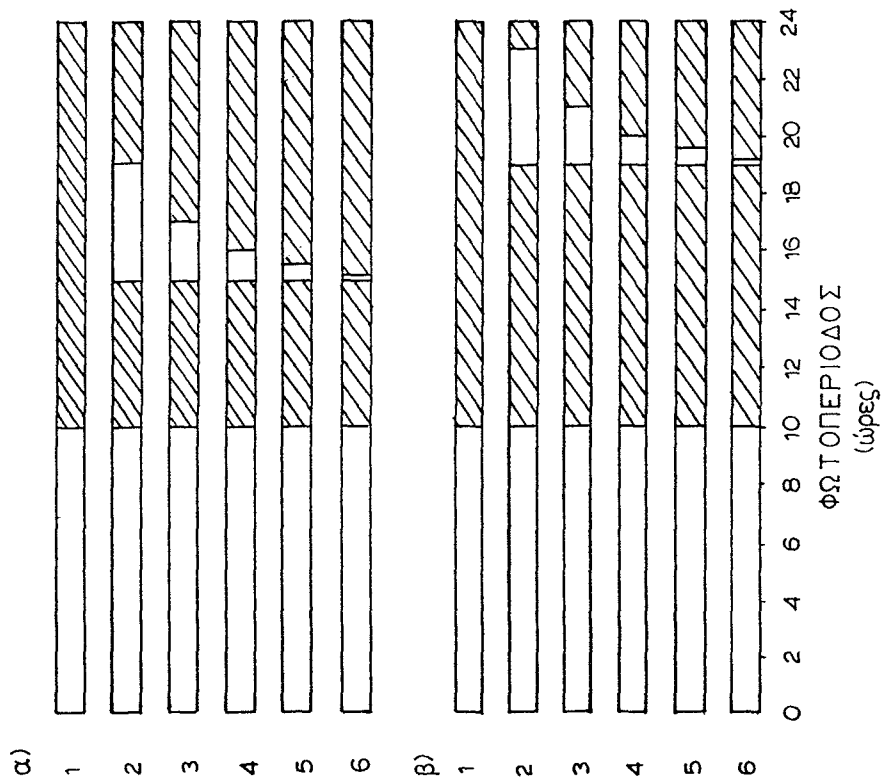
Σ.Χ. 32.(α,β) Επίδραση φωτεινών διακοπών (α) μιάς ώρας και (β) δύο ωρών κατά τη διάρκεια της σκοτόφασης στην πρόκληση της διάπαυσης του εντόμου *Sesamia nonagrioides* στους 25 ± 1°C

Είναι φανερό ότι συνεχής σκοτόφαση προκαλεί 100% διάπαυση στον πληθυσμό. Μία φωτεινή διακοπή, ακόμη κι αν η διάρκειά της είναι 1 ώρα έχει ως αποτέλεσμα τη μείωση του ποσοστού της διάπαυσης.

Από τη μορφή των καμπυλών φαίνεται ότι η επίδραση της φωτεινής διακοπής δεν είναι ίδια σε όλες τις μεταχειρίσεις. Η πορεία ωστόσο των δύο καμπυλών δηλώνει ίδια τάση είτε πρόκειται για διακοπή 1 ώρας ή 2 ωρών. Και στις δύο περιπτώσεις, όταν η διακοπή με φως γινόταν στο μέσο της σκοτόφασης, κανένα άτομο δε μπήκε σε διάπαυση (Γ για διακοπή 1 ώρας, Δ για διακοπή 2 ωρών). Όταν η διακοπή με φως γινόταν στην αρχή της σκοτόφασης τα ποσοστά της διάπαυσης μειωνόντουσαν σημαντικά. Όταν όμως η διακοπή με φως γινόταν στο τέλος της σκοτόφασης τότε η διάπαυση δεν αναστελλόταν για το μεγαλύτερο μέρος του πληθυσμού.

Παρατηρείται ότι και στις δύο περιπτώσεις η μείωση του ποσοστού της διάπαυσης αρχίζει από το σημείο Β (μία ώρα μετά της έναρξης της σκοτόφασης) και μηδενίζεται ή είναι πολύ μικρό στις Γ, Δ και Ε μεταχειρίσεις. Τα αποτελέσματα στο Γ, Δ, Ε μπορούν να αποδοθούν απλά στη μικρή διάρκεια των δύο σκοτοφάσεων χωριστά. Η έναρξη των φωτεινών διακοπών και στις δύο περιπτώσεις έχει την αυτή χρονική έναρξη αντίστοιχα. Η Β, Γ, Δ, και Ε λοιπόν μεταχειρίσεις δείχνουν μία ιδιαίτερη περίοδο ευαισθησίας (φωτοευαισθησίας) στη διάρκεια της σκοτόφασης και οι επεμβάσεις σ' αυτές τις χρονικές στιγμές είναι καθοριστικές. Αυτή η ευαισθησία συμπίπτει με τη 13η έως 15η ώρα μετά την έναρξη της φωτόφασης της φωτοπεριόδου και φαίνεται αυτή η περίοδος να είναι η περισσότερο ευαίσθητη. Η αντίδραση των προνυμφών σ' αυτές τις περιπτώσεις είναι σαν να είχαν εκτεθεί σε συνθήκες "μεγάλης" φωτόφασης. Το σημείο Β συγκριτικά με τα Ζ και Η αποκαλύπτει τη σημασία των πρώτων ωρών της σκοτόφασης για την πρόκληση της διάπαυσης.

Από τα αποτελέσματα αυτά διαπιστώνουμε διαφορετικά ποσοστά πρόκλησης διάπαυσης για την περίπτωση της εφαρμογής μίας ώρας διακοπής και δύο ωρών αντίστοιχα, αν και η χρονική τους έναρξη ήταν ταυτόχρονη π.χ. όταν η έναρξη του φωτεινής διακοπής ήταν 15 ώρες μετά την έναρξη της φωτοπεριόδου και η διάρκειά της μία ώρα το ποσοστό διάπαυσης ήταν 8% ,ενώ όταν ο διακοπή είχε διάρκεια δύο ώρες κανένα άτομο δεν εισήλθε σε διάπαυση.



ΣΧ. 33. (α,β) Επίδραση φωτεινών διακοπών διαφορετικής διάρκειας (4,2,1,1/2, 1/4 ωρών) και χρόνου έναρξης (15ης και 19ης ώρας φωτοπεριόδου) στην πρόκληση της διάπαυσης του εντόμου Sesamia nonagrioides στους 25±1°C.

Τα αποτελέσματα ενός άλλου πειράματος με το οποίο διερευνήθηκε ο ρόλος τόσο της χρονικής στιγμής της διακοπής της σκοτόφασης όσο και της διάρκειας της διακοπής δίδονται στο Σχήμα 33. Τα δεδομένα στα Σχήματα 33α και 33β καθαρά δείχνουν ότι η διάρκεια της διακοπής παίζει καθοριστικό ρόλο στην πρόκληση της διάπαυσης των προνυμφών. Όσο μεγαλύτερης διάρκειας είναι η διακοπή τόσο το ποσοστό των προνυμφών που εισέρχονται σε διάπαυση είναι μικρότερο, δηλαδή η ανατροπή του αναμενόμενου αποτελέσματος (διάπαυση) είναι εντονότερη. Συγκρίνοντας τα αποτελέσματα α και β του Σχήματος 33 βλέπουμε επίσης ότι η επίδραση μιάς διακοπής (δεδομένης διάρκειας) είναι τόσο εντονότερη, όσο ενωρίτερα έγινε η διακοπή της 14ωρης σκοτόφασης. Η "κρίσιμη" διάρκεια της διακοπής εντοπίζεται μεταξύ της μίας ώρας φως και του ενός τετάρτου της ώρας.

2.2.3.3. Αξιολόγηση της ευαισθησίας των διαφόρων υποσταδίων

Στον Πίνακα 6, φαίνονται τα αποτελέσματα του πρώτου πειράματος για τον προσδιορισμό του ευαίσθητου σταδίου στη διάπαυση.

Η φωτόφαση των 16 ωρών έχει ως αποτέλεσμα την γρήγορη ανάπτυξη των προνυμφών και τα αποτελέσματά της δεν είναι αναστρέψιμα στο 6ο προνυμφικό υποστάδιο είναι όμως μερικώς αναστρέψιμα στα νεότερα υποστάδια της προνυμφικής ανάπτυξης. Αναλυτικά φαίνεται ότι το στάδιο του ωού δεν μπορεί να χαρακτηριστεί ως κρίσιμο για την πρόκληση της διάπαυσης στο είδος αυτό. Η έκθεση των ατόμων από το στάδιο του ωού μέχρι το τέλος της προνυμφικής ζωής και η έκθεση των προνυμφών με την εκκόλαψη τους στην συνθήκη μικρής φωτόφασης έδωσε ποσοστό διάπαυσης 100%. Οι μεταφορές των ατόμων μετά την πρώτη έκδυση επηρέασαν το τελικό ποσοστό διάπαυσης. Η διάπαυση περιορίστηκε σε ποσοστό 15% όταν η μεταφορά έγινε μετά την πρώτη έκδυση και σε ποσοστό 12% όταν έγινε μετά την 2η έκδυση (Πίνακας 6α). Η επίδραση των 16 ωρών ήταν αναστρέψιμη, αλλά η επίδρασή της είναι τέτοια ώστε ένα μικρό ποσοστό του πληθυσμού μπήκε σε διάπαυση όταν είχε εκτεθεί μόνον στα νεώτερα υποστάδια της ζωής του σ' αυτή την συνθήκη.

Από τον Πίνακα 6β βλέπουμε ότι αν οι προνύμφες εκτεθούν

ΠΙΝΑΚΑΣ 7

Ποσοστά διάπαυσης των προνυμφών του εντόμου *Sesamia nonagrioides* όταν εκτέθηκαν διαδοχικά σε συνθήκες διάπαυσης-ανάπτυξης και $25 \pm 1^\circ\text{C}$, στα υποστάδια που εμφανίζονται στο σώμα του Πίνακα

Μεταχει- ρίση	Διάπαυση Φ:Σ, 10:14	Ανάπτυξη Φ:Σ, 16:8	Διάπαυση Φ:Σ, 10:14	% Διάπαυση
1	Π ₁	Π ₂	Π ₃ Π ₄ Π ₅ Π ₆	84.34
2	Π ₁ Π ₂	Π ₃	Π ₄ Π ₅ Π ₆	75.00
3	Π ₁ Π ₂ Π ₃	Π ₄	Π ₅ Π ₆	70.11
4	Π ₁ Π ₂ Π ₃ Π ₄	Π ₅	Π ₆	51.19
5	Π ₁	Π ₂ Π ₃	Π ₄ Π ₅ Π ₆	67.53
6	Π ₁ Π ₂	Π ₃ Π ₄	Π ₅ Π ₆	34.12
7	Π ₁ Π ₂ Π ₃	Π ₄ Π ₅	Π ₆	29.41
8	Π ₁	Π ₂ Π ₃ Π ₄	Π ₅ Π ₆	18.09
9	Π ₁ Π ₂	Π ₃ Π ₄ Π ₅	Π ₆	0
10	Π ₁	Π ₂ Π ₃ Π ₄ Π ₅	Π ₆	0

Π₁₋₆ προνυμφικά υποστάδια

σε συνθήκη διάπαυσης δεν "δεσμεύονται" στην πορεία της διάπαυσης, εφόσον βέβαια μεταφερθούν σε συνθήκες ανάπτυξης έστω και στο τελευταίο υποστάδιο. Για να εισέλθουν οι προνύμφες σε διάπαυση πρέπει να εκτεθούν στις συνθήκες διάπαυσης μέχρι το τελευταίο (6ο) υποστάδιο. Είναι φανερό ότι τα δύο φαινόμενα δεν είναι συμμετρικά. Τα αποτελέσματα αυτά μας οδηγούν στη σκέψη ότι ίσως δεν έχει νόημα η αναζήτηση του ευαίσθητου σταδίου. Αυτό γίνεται φανερό και από τα αποτελέσματα των πειραμάτων που εκτίθενται παρακάτω.

Στον Πίνακα 7, δίδονται τα αποτελέσματα του δεύτερου πειράματος. Από τα αποτελέσματα φαίνεται ότι δεν υφίσταται αυστηρά ευαίσθητο υποστάδιο της προνυμφικής ζωής που να αντιδρά ιδιαίτερα στη φωτόφαση που προκαλεί διάπαυση. Η μεταφορά από τη μικρή σε μεγάλη φωτόφαση μπορούσε να επηρεάσει το τελικό ποσοστό διάπαυσης ανάλογα με την χρονική στιγμή και τη διάρκεια που γίνεται η έκθεση. Όσο πιο αργά στην προνυμφική ανάπτυξη γίνεται η έκθεση και όσο πιο μεγάλη είναι η διάρκειά της τόσο μεγαλύτερη είναι η επίδρασή της. Ικανοποιητικά ποσοστά διάπαυσης πήραμε μόνο όταν η έκθεση των προνυμφικών υποσταδίων σε συνθήκη ανάπτυξης γίνονταν ενωρίς κατά την προνυμφική περίοδο, π.χ. όταν η μεταφορά γινόταν στο 2ο υποστάδιο στο 84,34% του πληθυσμού προκλήθηκε διάπαυση, ενώ όταν η μεταφορά έγινε στο 5ο υποστάδιο το ποσοστό των διαπαυόντων ατόμων ήταν 51,19%. Ανάλογα αποτελέσματα φαίνονται και όταν η μεταφορά αφορούσε δύο προνυμφικά υποστάδια. Η επίδραση πάντως της μικρής φωτόφασης εξακολουθεί και στις περιπτώσεις που η διακοπή με έκθεση σε μεγάλη φωτόφαση γίνεται επί τρία διαφορετικά υποστάδια. Η έκθεση όμως αργότερα (από τρίτο έως και πέμπτο) ή επί μεγαλύτερο διάστημα αναιρεί τη δράση της μικρής φωτόφασης για πρόκληση της διάπαυσης. Τα τελευταία προνυμφικά υποστάδια φαίνεται ότι είναι πιο καθοριστικά για τη διάπαυση και η πιθανότητα να εισαχθεί ένας πληθυσμός σε διάπαυση αυξανόταν με την επιμήκυνση της έκθεσης της προνυμφικής περιόδου σε μικρή φωτόφαση. Το μεγαλύτερο ποσοστό διάπαυσης αφορούσε εκείνη τη μεταχείριση, όπου ο πληθυσμός εκτέθηκε σε όλη τη διάρκεια της προνυμφικής περιόδου σε συνθήκες μικρής φωτόφασης.

2.2.4 Συζήτηση

Η προνυμφική διάπαυση του εντόμου *S. nonagrioides*

βρίσκεται κάτω από φωτοπεριοδικό έλεγχο και εκδηλώνεται όταν η διάρκεια της φωτόφασης είναι μεταξύ 6 και 14 ωρών και η σκοτόφαση μεταξύ 10 και 16 ωρών (Σχήμα 31). Η διάρκεια της σκοτόφασης των 14 ωρών παίζει σημαντικό ρόλο στην είσοδο του εντόμου σε διάπαυση. Είναι χαρακτηριστικό ότι μία 14ωρη σκοτόφαση συνδυαζόμενη με φωτόφαση 8-10 ωρών διαρκείας έδωσε τα υψηλότερα ποσοστά διάπαυσης. Η πρόκληση της διάπαυσης στο συγκεκριμένο είδος δεν εξαρτάται από έναν αυστηρά 24ωρο φωτοπεριοδικό κύκλο (αν και τα υψηλότερα ποσοστά διάπαυσης εμφανίστηκαν με την εφαρμογή 24ωρου κύκλου), ούτε εντείνεται από φωτοπεριόδους με ειδική σχέση φωτόφασης προς σκοτόφαση (1:1, 1:2 κτλ). Η διάρκεια της σκοτόφασης ή φωτόφασης δεν παίζει απο μόνη της καθοριστικό ρόλο στην πρόκληση της διάπαυσης του εντόμου αλλά απαιτείται κάποιος συνδυασμός των δύο φάσεων.

Ο Beck (1962) αναφέρει ότι το έντομο O. nubilalis εκδηλώνει διάπαυση όταν η σκοτόφαση έχει διάρκεια 12 ωρών και συνδυάζεται με φωτόφάσεις από 4,5-30 ώρες. Το εύρος των αποτελεσματικών φωτόφάσεων σ' αυτή την περίπτωση είναι αρκετά μεγάλο. Ο ίδιος ερευνητής το 1963 αναφέρει ότι η διάρκεια της σκοτόφασης είναι σημαντική για την είσοδο του παραπάνω εντόμου σε διάπαυση και η φωτόφαση για την έξοδό του.

Ο Lees (1953) μελετώντας τη διάπαυση του ακάρεως Metatetranychus ulmi Koch, διαπιστώνει ότι δεν υπήρξε ξεκάθαρη σχέση μεταξύ λόγου φωτόφασης/σκοτόφασης και ποσοστού πρόκλησης διάπαυσης.

Ανάλογα αποτελέσματα που να αφορούν το έντομο S. nonagrioides δεν έχουν αναφερθεί.

Οι διακοπές της διάρκειας της σκοτόφασης αποτελούν ένα χρήσιμο μέσο για τη μελέτη του μηχανισμού μέτρησης του χρόνου από τα έντομα. Από τα Σχήματα 32 (α και β) φαίνεται ότι η συνεχής διάρκεια της σκοτόφασης είναι σημαντική για τη πρόκληση διάπαυσης στο έντομο S. nonagrioides. Όταν οι φωτεινές διακοπές εφαρμόζονταν στην αρχή της σκοτόφασης, τα αποτελέσματα της "μεγάλης" σκοτόφασης ήταν αναστρέψιμα, ενώ όταν γινόνταν καθυστερημένα είχαν μικρή επίδραση. Αυτό δείχνει ότι πιθανόν από κάποιο σημείο και μετά τα έντομα έχουν καλύψει τις "απαιτήσεις" τους σε σκοτάδι. Η αποτελεσματικότητα των

φωτεινών διακοπών είναι χαρακτηριστική όταν οι διακοπές εφαρμόζονταν 13-15 ώρες μετά την έναρξη της φωτοπεριόδου (περίοδος ιδιαίτερης ευαισθησίας). Σ' αυτή την περίπτωση τα έντομα αντιδρούν ως να εκτίθονταν σε συνθήκη μεγάλης ημέρας αγνοώντας τη φωτεινή διακοπή. Μπορεί να υποθέσει κανείς ότι κατά τη διάρκεια της σκοτόφασης πιθανόν να παράγεται κάποια ουσία απαραίτητη ώστε να ενεργοποιηθεί ο μηχανισμός της διάπαυσης και με τις φωτεινές διακοπές καταστρέφεται. Ανάλογα με το ποσόν αυτής της ουσίας που παράγεται έχουμε ή όχι διάπαυση, Lees (1968).

Η καμπύλη πρόκλησης της διάπαυσης που προκύπτει, από τα ποσοστά αυτής, στις διάφορες χρονικές διακοπές κατά τη διάρκεια της νύκτας είναι μια καμπύλη σχήματος U για το έντομο S. nonagrioides (Σχ. 32). Μερικά είδη παρουσιάζουν δύο "κορυφές" ή δύο "κοίλα" σημεία σ' αυτήν την καμπύλη όπως το είδος P. gossypiella (Adkisson, 1966) και άλλα μόνο ένα τέτοιο σημείο όπως στη περίπτωση του Aedes atropalpus Coq. (Beach & Craig, 1977). Ο Beck (1962) αναφέρει ότι φωτεινές διακοπές μίας ώρας εφαρμοζόμενες διαδοχικά σε 17ωρη σκοτόφαση έδωσαν μία καμπύλη αρκετά πολύπλοκη για τη διάπαυση του εντόμου O. nubilalis. Μία συνεχής σκοτόφαση 17 ωρών δεν εισήγαγε τα έντομα σε διάπαυση. Αν η διακοπή με φως εφαρμόζόταν 11 ή 19 ώρες μετά την έναρξη της φωτόφασης, ένα υψηλό ποσοστό διάπαυσης εμφανιζόταν. Και στις δύο περιπτώσεις είχαμε μία συνεχή 12ωρη σε διάρκεια σκοτόφαση, γεγονός που οδήγησε τον ερευνητή στη διαπίστωση ότι μια 12ωρη σκοτόφαση είναι βασική προϋπόθεση για την πρόκληση διάπαυσης στον πληθυσμό.

Ο Buening (1960) κατέγραψε την αντίδραση του εντόμου P. brassicae στη διάπαυση σε μία διαδοχικά διακοπτόμενη σκοτόφαση 12 ωρών με δίωρες φωτεινές διακοπές. Το ποσοστό της διάπαυσης μειωνόταν όταν η διακοπή της σκοτόφασης γινόταν 16 ώρες μετά την έναρξη της φωτοπεριόδου.

Ο Barker (1963) και ο Barker et al. (1964) ισχυρίζονται ότι, οι φωτεινές διακοπές είναι δυνατόν να ανατρέψουν συνολικά τη διάπαυση με την κατάλληλα χρονικά εφαρμογή τους.

Τα αποτελέσματα της διάρκειας της διακοπής της σκοτόφασης (Σχ. 33 α,β) δείχνουν ότι το είδος σεζάμια απαιτεί ένα μεγάλο σχετικά χρονικό διάστημα διακοπής της σκοτόφασης (μεγαλύτερο από μισή ώρα) για να περιορισθεί σημαντικά η

διάπαυση. Αυτό το διάστημα είναι αρκετά μεγάλο, ωστόσο έχει παρατηρηθεί και σε άλλα έντομα όπως στο έντομο D. grandiosella (Takeda, 1985) όπου η μείωση της διάπαυσης σε ποσοστό 50% απαιτεί μια διακοπή μεγαλύτερη των 45 λεπτών σε φωτοπερίοδο, Φ:Σ 14:10 ωρών.

Σ' άλλα έντομα όπως στο είδος P. rapae (Barker, 1963) πολύ μικρές σε διάρκεια φωτεινές διακοπές κατά τη διάρκεια της σκοτόφασης (< 1sec) ήταν αρκετές για να μειώσουν σημαντικά τη διάπαυση.

Από τα δεδομένα των πειραμάτων που περιγράψαμε, μπορεί να εξαχθεί κάποιο κατ' αρχήν συμπέρασμα σχετικά με το μηχανισμό μέτρησης του χρόνου από το έντομο S. nonagrioides. Τα αποτελέσματα αυτά βοηθούν σε μία καταρχήν προσέγγιση του μηχανισμού αυτού. Για την ανάλυση και διατύπωση κάποιου μοντέλου που να περιγράφει ικανοποιητικά αυτόν το μηχανισμό στο συγκεκριμένο έντομο απαιτείται μια ιδιαίτερη πειραματική διαδικασία με πειράματα που να αποδεικνύουν ότι πραγματικά υπάρχει ή δεν υπάρχει κάποιος ρυθμός σ' αυτό το μηχανισμό (T experiments, resonance). Η έρευνα γύρω από τα θέματα αυτά, δηλαδή της φύσης αυτών των ρολογιών, αποτελεί ένα ιδιαίτερο κομμάτι της μελέτης του φαινομένου της διάπαυσης και δεν συνιστά μέρος της παρούσας διατριβής.

Η είσοδος του εντόμου S. nonagrioides σε διάπαυση στο στάδιο της ώριμης προνύμφης, καθορίζεται από τη μεγάλη έκθεση των προνυμφικών υποσταδίων του σε συνθήκες "μικρής φωτόφασης". Το ευαίσθητο στάδιο της διάπαυσης καλύπτει όλη την προνυμφική περίοδο αλλά η διάπαυση εκδηλώνεται στο 6^ο προνυμφικό υποστάδιο στο είδος αυτό. Το ποσοστό της διάπαυσης μειώνεται με τη μείωση του χρόνου έκθεσης των προνυμφών στις συνθήκες που προκαλούν διάπαυση. Έτσι λοιπόν φαίνεται ότι δεν υφίσταται αυστηρά ένα "ευαίσθητο" υποστάδιο και ότι όλα τα υποστάδια εκδηλώνουν μία σχετική ευαισθησία στα φωτοπεριοδικά ερεθίσματα, ωστόσο η διάπαυση εκδηλώνεται όταν εκτίθενται σε "μικρή" φωτόφαση τουλάχιστον τέσσερα υποστάδια. (Πίνακας 6α και 7)

Τα αποτελέσματα των Πινάκων 6 και 7 δείχνουν καθαρά ότι ένας μεγάλος σχετικά αριθμός "μικρών φωτόφάσεων" απαιτείται για την εκδήλωση της διάπαυσης στο τελευταίο προνυμφικό υποστάδιο. Είναι χαρακτηριστικό ότι σε καμιά μεταχείριση του

Πίνακα 7 δεν εμφανίζεται 100% διάπαυση. Η μεταφορά προνυμφών έστω και για ένα υποστάδιο της ζωής τους σε συνθήκη ανάπτυξης ήταν αρκετή για να περιορισθεί το ποσοστό της πρόκλησης της διάπαυσης των ατόμων. Η μείωση του ποσοστού της διάπαυσης ακόμα και κατά τη μεταφορά προνυμφών 5ου υποσταδίου δείχνει ότι τα αποτελέσματα της μικρής φωτόφασης μπορούν εύκολα να αναιρεθούν και ότι οι φυσιολογικές διαδικασίες της διάπαυσης θα πρέπει να εξελίσσονται σε μεγάλο διάστημα. Αυτή η εύκολη "αναιρέση" των αποτελεσμάτων της μικρής φωτόφασης εισηγείται την πιθανότητα ότι η περάτωση της διάπαυσης του εντόμου στη φύση πιθανόν να επιτυγχάνεται σταδιακά με την αλλαγή της φωτοπεριόδου. Η ανάγκη της έκθεσης των προνυμφών για μεγάλο χρονικό διάστημα σε συνθήκες που προκαλούν τη διάπαυση έχει αναφερθεί και σε άλλα αρθρόποδα όπως στα είδη Chrysopa nigricornis Burm. (Tauber & Tauber, 1972) και Metaseiulus occidentalis Nesbitt (Hoy, 1975).

Τα αποτελέσματα (Πίνακας 6 και 7) δείχνουν ότι δεν υπάρχει ένα ιδιαίτερα ευαίσθητο υποστάδιο, ωστόσο παρατηρείται μία προοδευτική αύξηση της ευαισθησίας με την εξέλιξη των υποσταδίων και κάποια από τα υποστάδια φαίνονται να είναι περισσότερο "κρίσιμα". Είναι πιθανόν οι φυσιολογικές λειτουργίες για την προετοιμασία του εντόμου σε διάπαυση να εκδηλώνονται με την αύξηση της ηλικίας των προνυμφών. Η προοδευτική αυτή αύξηση της ευαισθησίας είναι χαρακτηριστική και σε άλλα είδη εντόμων, όπως στα είδη P. idaeusalis (Rock et al., 1983) και Ephestia cautella Walker (Bell & Bowley, 1980).

Τα αποτελέσματα που περιγράψαμε δεν συμφωνούν με τα αποτελέσματα του Hilal (1978). Ο συγκεκριμένος ερευνητής αναφέρει ότι το 6ο προνυμφικό υποστάδιο είναι το ευαίσθητο στη διάπαυση στο έντομο S. nonagrioides. Οι πειραματικές συνθήκες που δοκίμασε ήταν 18°C, 16 ώρες φωτόφαση για την ανάπτυξη και 18°C, 8 ώρες φωτόφαση για τη διάπαυση. Προνύμφες μεταφερόμενες από τη συνθήκη ανάπτυξης σε συνθήκη διάπαυσης στο 6ο προνυμφικό υποστάδιο, εισήχθησαν σε διάπαυση σε ποσοστό 62% ,ενώ η μεταφορά προνυμφών 6ου υποσταδίου από συνθήκη διάπαυσης σε συνθήκη ανάπτυξης δεν εμπόδισε το μεγαλύτερο μέρος του πληθυσμού (94%) να παραμείνει σε διάπαυση. Το γεγονός ότι ο ερευνητής δεν αναφέρει τον αριθμό των ατόμων που χρησιμοποίησε στην κάθε περίπτωση αλλά και η μεθοδολογία του προσδιορισμού των υποσταδίων που χρησιμοποίησε, δεν μπορεί να μας οδηγήσει σε συγκρίσεις. Οι

πειραματικές συνθήκες εξάλλου που εφάρμοσε διέφεραν από εκείνες που εμείς δοκιμάσαμε.

2.3. ΠΕΡΑΤΩΣΗ ΤΗΣ ΔΙΑΠΑΥΣΗΣ

2.3.1. Εισαγωγή

Στα προηγούμενα κεφάλαια της εργασίας αυτής απεδείχθη η ύπαρξη προνυμφικής διάπαυσης στο είδος S. nonagrioides και μελετήθηκε η αλληλεπίδραση φωτοπεριόδου και θερμοκρασίας στην εγκατάσταση της διάπαυσης αυτής. Απεδείχθη επίσης η ανάγκη έκθεσης των προνυμφών για μεγάλο χρονικό διάστημα σε συνθήκες "μικρής" φωτόφασης για την εκδήλωση της διάπαυσης. Τέλος επιχειρήθηκε η προσέγγιση στη διερεύνηση του μηχανισμού της διάπαυσης σ' αυτό το είδος και απεδείχθη ότι, ο συνδυασμός φωτόφασης-σκοτόφασης ελέγχει τη διάπαυση και όχι αυτή καθαυτή η διάρκεια της σκοτόφασης ή φωτόφασης.

Σ' αυτό το κεφάλαιο θα εξετασθεί η περάτωση της διάπαυσης στο έντομο S. nonagrioides. Θα μελετηθεί η επίδραση της φωτοπεριόδου, τα αποτελέσματα από την επίδραση υψηλών θερμοκρασιών στην περάτωση της διάπαυσης και η πιθανή ανάγκη της έκθεσης των διαπαυόντων προνυμφών σε ψύχος (chilling) για την επιτάχυνση της διαδικασίας της ολοκλήρωσης της διάπαυσης.

Με την εξέλιξη της διάπαυσης η φυσιολογική κατάσταση των οργανισμών αλλάζει (Tauber & Tauber, 1973a). Οι φυσιολογικές αυτές διεργασίες που αφορούν την περάτωση της διάπαυσης, χαρακτηρίζονται ως "diapause development" (Andrewartha & Birch, 1954). Πολλοί παράγοντες έχουν βρεθεί ότι επηρεάζουν τον ρυθμό της περάτωσης των εντόμων από τη διάπαυση. Μεταξύ αυτών περιλαμβάνονται η φωτοπερίοδος, η θερμοκρασία, το νερό, η τροφή κτλ. Σε πολλές περιπτώσεις η ολοκλήρωση της διάπαυσης απαιτεί την αλληλεπίδραση δύο ή περισσότερων παραγόντων.

Όπως ακριβώς η πρόκληση της διάπαυσης ρυθμίζεται από τη φωτοπερίοδο, έτσι και η περάτωσή της μπορεί να επιταχυνθεί με την αλλαγή της φωτοπεριόδου. Γενικά είναι αποδεκτό ότι, εάν οι "μικρές" φωτόφασεις είναι υπεύθυνες για την είσοδο ενός είδους σε διάπαυση, οι "μεγάλες" φωτόφασεις οδηγούν στην ολοκλήρωσή της (Beck, 1980). Τέτοια παραδείγματα εντόμων υπάρχουν αρκετά όπως το Wyeomyia smithii Coq. (Smith & Brust, 1971), το P. gossypiella (Bell & Adkisson, 1964), το O. nubilalis (McLeod & Beck, 1963). Για την περάτωση της διάπαυσης κύριο ρόλο παίζει η απόλυτη τιμή της φωτοπεριόδου, δηλαδή αν η διάρκεια της

φωτόφασης είναι μεγαλύτερη ή μικρότερη της "κρίσιμης" τιμής αυτής. Οι Chippendale & Kikukawa (1983) αναφέρουν ότι μία μόνον "μακρά" ημέρα ήταν αρκετή για να οδηγήσει ένα μέρος του πληθυσμού του H. electellum στην περάτωση της διάπαυσης.

Σε πολλά είδη η περάτωση της διάπαυσης δεν επηρεάζεται από τη φωτοπερίοδο. Κύριος παράγοντας για την ολοκλήρωση της διάπαυσης σ' αυτά τα είδη θεωρείται η θερμοκρασία (Tauber et al., 1986). Σε είδη των εύκρατων κυρίως περιοχών, μία περίοδος χαμηλών θερμοκρασιών (όπως ακριβώς συμβαίνει το χειμώνα στη φύση) επιτρέπει την επιτάχυνση της ολοκλήρωσης της διάπαυσης. Αυτή η περίοδος ποικίλει και μπορεί να φθάσει τις αρκετές εβδομάδες όπως στο Lucilia caesar L. (Ring, 1968).

Οι χαμηλές θερμοκρασίες ευνοούν πολλές φορές την επιβίωση των διαφόρων ειδών κατά τη διάρκεια του χειμώνα, για παράδειγμα, μειώνοντας τις μεταβολικές τους απαιτήσεις (Danks, 1987). Η χρησιμοποίηση των χαμηλών θερμοκρασιών στο εργαστήριο έχει επιβεβαιώσει την επιτάχυνση της περάτωσης της διάπαυσης και πολλοί ερευνητές οδηγήθηκαν στο συμπέρασμα ότι το ψύχος (chilling) είναι απαραίτητη προϋπόθεση για την ολοκλήρωση της διάπαυσης ενός είδους. Ωστόσο πολλά έντομα που εθεωρείτο ότι απαιτούσαν ψύχος για την περάτωση της διάπαυσης έχει αποδειχθεί πλέον ότι μπορεί να οδηγηθούν στην ολοκλήρωσή της με αλλαγή και μόνον της φωτοπεριόδου (Beck, 1980). Στο έντομο O. nubilalis έχει βρεθεί ότι οι "μεγάλες" φωτοφάσεις είναι ικανές να προκαλέσουν την περάτωση της διάπαυσης χωρίς προηγούμενη έκθεση των ατόμων σε ψύχος (McLeod & Beck, 1963). Οι Tauber et al. (1986) πιστεύουν ότι το ψύχος (chilling) δεν δρα ως ερέθισμα για την περάτωση της διάπαυσης, αλλά ως παράγοντας που ρυθμίζει το ταχύτητα της ολοκλήρωσής της (diapause development) και όταν η διάπαυση ολοκληρωθεί ως παράγοντας πλέον που καθορίζει πότε και πως η μεταδιάπαυση (επαναξεκίνημα μορφογένεσης) θα προχωρήσει.

Σε μερικά είδη εντόμων μάλλον υψηλές θερμοκρασίες - συνήθως μεταξύ 15 έως 30°C - παρά χαμηλές είναι απαραίτητη προϋπόθεση για την ολοκλήρωση της διάπαυσης. Σ' αυτές τις περιπτώσεις περιλαμβάνονται είδη όπως P. interpunctella (Tzanakakis, 1959), E. cautella (Bell & Bowley, 1980), Chrysopa carnea Stephens (Tauber & Tauber, 1973b). Απότομες αλλαγές επίσης της θερμοκρασίας οδηγούν σε περάτωση της διάπαυσης όπως στα είδη P. interpunctella (Bell, 1976b) και L. pomonella

(Sieber & Benz, 1980). Επίσης σε πολλά είδη εντόμων η optimum θερμοκρασία για την ολοκλήρωση της διάπαυσης αυξάνει καθώς η διαδικασία της περάτωσης της διάπαυσης εξελίσσεται. Όταν η optimum θερμοκρασία για την ολοκλήρωση της διάπαυσης φθάσει την θερμοκρασία του θερμικού ορίου ανάπτυξης, η διάπαυση περατώνεται και αρχίζει η μορφογένεση, καθώς πλέον οι συνθήκες θερμοκρασίας το επιτρέπουν (Tauber & Tauber, 1976).

Σε πολλές περιπτώσεις για την περάτωση της διάπαυσης, όπως ακριβώς για την πρόκληση, απαιτείται συνδυασμός θερμοκρασίας και φωτοπεριόδου όπως στα είδη E. elutella (Bell, 1983a) και Attagenus megatoma F. (Baker, 1982).

Σε μερικά είδη εντόμων των εύκρατων περιοχών, που εκδηλώνουν χειμερινή διάπαυση, η διάπαυση ολοκληρώνεται σταδιακά κάτω από φυσικές συνθήκες ή και από σταθερές στο εργαστήριο, αν και μπορεί να έχει προκληθεί από την επίδραση των "μικρών" φωτοφάσεων. Η ολοκλήρωση της διάπαυσης επιτυγχάνεται με σταδιακή απώλεια της ευαισθησίας τους στη θερμοκρασία ή φωτοπερίοδο κατά τη διάρκεια του φθινοπώρου ή αργά το χειμώνα. Ο ρυθμός της απώλειας της ευαισθησίας ελέγχεται από εσωτερικούς και εξωτερικούς παράγοντες και επειδή κανένας παράγοντας δεν συγχρονίζει την ολοκλήρωση της διάπαυσης, η περάτωση πραγματοποιείται σε μεγάλο χρονικό διάστημα (Tauber et al., 1986). Τέτοια παραδείγματα εντόμων έχουν αναφερθεί όπως στα είδη O. nubilalis (McLeod & Beck, 1963), D. grandiosella (Takeda & Chippendale, 1982) και Sarcophaga bullata Parker (Denlinger, 1972).

Η περάτωση της κατάστασης διάπαυσης στο έντομο S. nonagrioides σύμφωνα με τον Hilal (1978), μπορεί να επιτευχθεί με την προηγούμενη έκθεση των διαπαουσών προνυμφών σε ψύχος 10°C και τη μεταφορά τους σε συνθήκες 25°C και 16 ωρών φως ανά 24ωρο.

Ο Galichet (1982) αναφέρει ότι "μακρές" ή "βραχείες" φωτοφάσεις συνδυαζόμενες με υψηλή θερμοκρασία 25°C μπορεί να οδηγήσουν στην επιτάχυνση της περάτωσης της διάπαυσης, στο ίδιο έντομο.

2.3.2. Μέθοδοι και υλικά

Για τη μελέτη της επίδρασης της φωτοπερίοδου στην περάτωση της διάπαυσης του σεζάμια έγινε το παρακάτω πείραμα: Σε φωτοστεγανό κλίβανο σταθερής θερμοκρασίας, που έχει ήδη περιγραφεί, εγκαταστήθηκε μεγάλος πληθυσμός (περίπου 3.000) εντόμων από την εκκόλαψη του. Η φωτοπερίοδος ήταν 10 ώρες φωτόφαση ανά 24ωρο και η θερμοκρασία 25°C, δηλαδή συνθήκη διάπαυσης. Ο πληθυσμός εξελισσόταν σε κουτιά με 25 προνύμφες το καθένα. Η αντικατάσταση της τεχνητής τροφής με νέα γινόταν μία φορά την εβδομάδα. Από αυτόν τον πληθυσμό μεταφέρθηκαν σε τακτά χρονικά διαστήματα τέσσερα κουτιά (επαναλήψεις) κάθε φορά σε κλίβανο με 16 ώρες φωτόφαση ανά 24ωρο και 25°C, δηλαδή σε συνθήκη ανάπτυξης. Οι μεταφορές πραγματοποιήθηκαν την 23η, 27η, 30η, 35η, 40η, 45η, 50η, 55η, 60η, 70η, 80η, 90η, 100η, 110η και 120η ημέρα από την εκκόλαψη των προνυμφών, δηλαδή μερικές αρκετά νωρίτερα από την εγκατάσταση της διάπαυσης. Συνολικά υπήρχαν 15 μεταχειρίσεις των τεσσάρων επαναλήψεων η κάθε μία, επιπλέον του μάρτυρα αποτελούμενου από τέσσερις επαναλήψεις των 25 προνυμφών, που εξελίχθηκε συνεχώς στη συνθήκη διάπαυσης. Η νύμφωση και η θνησιμότητα καταγραφόταν καθημερινά.

Για τη διερεύνηση του ρόλου της θερμοκρασίας στην περάτωση της διάπαυσης, διαπαύουσες προνύμφες εκτέθηκαν σε θερμικά σοκ. Προνύμφες που είχαν εξελιχθεί σε συνθήκη διάπαυσης (10 ώρες φως ανά 24ωρο, 25°C) ηλικίας 50 ημερών μεταφέρθηκαν σε επωαστικούς θαλάμους με θερμοκρασία 30°C για 6, 12, 24, 36, 48 και 72 ώρες και φωτοπερίοδο 10 ώρες φωτόφαση ανά 24ωρο. Μετά την έκθεσή τους σ' αυτή τη θερμοκρασία οι προνύμφες μεταφέρονταν και πάλι στην αρχική συνθήκη (10 ώρες φωτόφαση ανά 24ωρο και 25°C). Η κάθε μεταφορά είχε τέσσερις επαναλήψεις των 25 προνυμφών. Εξετάστηκαν ακόμη δύο θερμοκρασίες, 35 και 40°C, με την ίδια πειραματική διαδικασία εκθέτοντας διαπαύουσες προνύμφες σ' αυτές για 6 και 12 ώρες. Η θνησιμότητα και η νύμφωση καταγραφόνταν καθημερινά.

Η επίδραση του ψύχους στην περάτωση της διάπαυσης του εντόμου *S. nonagrioides* μελετήθηκε με το εξής πείραμα. Προνύμφες εκτέθηκαν σε συνθήκη διάπαυσης από την εκκόλαψη τους σε επωαστικούς θαλάμους (25°C, 10 ώρες φωτόφαση ανά 24ωρο). Σε ηλικία 50 ημερών από την εκκόλαψη τους μεταφέρθηκαν σε θάλαμο συνεχούς σκότους και θερμοκρασίας

3-5°C. Σ' αυτές τις συνθήκες οι προνύμφες παρέμειναν για 4, 8, 16 και 24 ημέρες. Σε κάθε μεταχείριση είχαμε τέσσερις επαναλήψεις των 25 προνυμφών. Μετά την έκθεσή τους στο ψύχος οι προνύμφες μεταφέρονταν και πάλι σε θάλαμο ελεγχόμενης φωτοπεριόδου και θερμοκρασίας σε συνθήκη ανάπτυξης (16 ώρες φωτόφαση και 25°C). Η εξέλιξη της νύμφωσης και της θνησιμότητας καταγραφόταν καθημερινά. Τέσσερις επαναλήψεις των 25 προνυμφών, που ήταν ο μάρτυρας, μεταφέρθηκαν σε "μεγάλη" φωτόφαση την 50η ημέρα χωρίς προηγούμενη έκθεση σε ψύχος.

2.3.3. Αποτελέσματα

Στον Πίνακα 8 δίνονται τα αποτελέσματα της επίδρασης της "μεγάλης" φωτόφασης (16 ώρες φως ανά 24ωρο) στην περάτωση της διάπαυσης.

Από τον Πίνακα φαίνεται ότι η αλλαγή στη φωτοπερίοδο από "μικρή" σε "μεγάλη" φωτόφαση ήταν αποτελεσματική και όλα τα άτομα σε όλες τις μεταχειρίσεις νυμφώθηκαν σε σύντομο χρονικό διάστημα ανεξάρτητα με την ηλικία των προνυμφών. Η νύμφωση του 50% του πληθυσμού του μάρτυρα (συνεχώς σε συνθήκη "μικρής" φωτόφασης) απαιτούσε 129 ημέρες.

Αναλυτικά παρατηρείται ότι όταν προνύμφες ηλικίας από 23 μέχρι και 35 ημερών μεταφέρονταν σε συνθήκη "μεγάλης" φωτόφασης, η νύμφωση για το 50% του πληθυσμού απαιτούσε σύντομο χρόνο διάρκειας από 9,5 έως 10,8 ημέρες. Μετά την 35η ημέρα παρατηρείται μία αύξηση του χρόνου που απαιτείται προοδευτικά μέχρι κάποια ηλικία των προνυμφών. Από την 40η ημέρα μέχρι και την 55η ημέρα παρατηρείται σχετικά ο μακρύτερος χρόνος από όλες τις άλλες μεταχειρίσεις. Μετά την 60η ημέρα ο χρόνος αυτός μειώνεται προοδευτικά αλλά η μείωση αυτή στις διάφορες μεταχειρίσεις δεν διαφέρει σημαντικά. Τα αποτελέσματα αυτά δείχνουν καθαρά ότι η διάρκεια της διάπαυσης μπορεί να περιορισθεί και ότι οι "μεγάλες" φωτόφασεις μπορεί να προκαλέσουν την περάτωση της διάπαυσης.

Η επίδραση της θερμοκρασίας στον περάτωση της διάπαυσης φαίνεται στον Πίνακα 9.

Από τα αποτελέσματα αυτά φαίνεται ότι η εφαρμογή θερμικών σοκ στις διαπαύουσες προνύμφες αύξησε σημαντικά τη θνησιμότητα των πληθυσμών.

Π Ι Ν Α Κ Α Σ 8

Χρόνος νύμφωσης (50 % και 100 % του πληθυσμού που τελικά νυμφώθηκε) προνυμφών του εντόμου *Sesamia nonagrioides* μετά τη μεταφορά τους από συνθήκη διάπαυσης (Φ:Σ, 10:14) σε συνθήκη ανάπτυξης (Φ:Σ, 16:8) σε διάφορες προνυμφικές ηλικίες.

ΗΛΙΚΙΑ ΠΡΟΝΥΜΦΩΝ (ΗΜΕΡΕΣ)	ΧΡΟΝΟΣ ΝΥΜΦΩΣΗΣ (ΗΜΕΡΕΣ)	
	50 %	100 %
23	9.5	17
27	10.8	22
30	10.4	20
35	10.8	24
40	13.9	22
45	14.6	21
50	14.5	18
55	14.5	20
60	14.1	19
70	14.1	23
80	13.7	22
90	13.6	23
100	13.5	22
110	13.1	23
120	13.1	17

ΠΙΝΑΚΑΣ 9

Χρόνος που απαιτείται για τη νύμφωση διαπαουσών προνυμφών του εντόμου *Sesamia nonagrioides* ηλικίας 50 ημερών (Φ:Σ,10:14 και $25 \pm 1^{\circ}\text{C}$) μετά την εκθεσή τους σε υψηλότερες θερμοκρασίες (30, 35, 40°C) και την επαναφορά τους στις προηγούμενες συνθήκες.

Θερμοκρασία °C	Διάρκεια έκθεσης (ώρες)	Νύμφωση 50% πληθυσμού (ημέρες)	Ολοκλήρωση νύμφωσης (ημέρες)	Τελική θνησιμότητα (%)
30	6	111.5	161.0	42
	12	123.0	138.0	62
	24	125.0	165.0	50
	36	115.0	169.0	43
	48	125.0	155.0	56
	72	109.0	160.0	56
35	6	122.3	150.0	50
	12	135.0	166.0	61
40	6	120.5	158.0	48
	12	119.0	155.0	65
Μάρτυρας 25 °C	0	129.0	208.0	16

Είναι χαρακτηριστικό ότι μετά την έκθεση των διαπαυσών προνυμφών σε διάφορες θερμοκρασίες, η συχνότητα εμφάνισης ασθενειών (μύκητες, κτλ) ήταν πολύ μεγαλύτερη. Έτσι ενώ στο μάρτυρα η τελική θνησιμότητα ήταν 16% σε όλες τις υπόλοιπες μεταχειρίσεις το ποσοστό αυτό ήταν μεγαλύτερο από 40%.

Ειδικότερα φαίνεται ότι όταν η θερμοκρασία στην οποία εκτέθηκαν οι προνύμφες ήταν 30°C ο χρόνος που απαιτείται για την ολοκλήρωση της νύμφωσης στις διάφορες χρονικές μεταχειρίσεις είναι μικρότερος από το χρόνο που απαιτείται για την ολοκλήρωση της νύμφωσης του μάρτυρα. Ο χρόνος όμως που απαιτείται για τη νύμφωση του 50% των πληθυσμών στις διάφορες μεταχειρίσεις δεν φαίνεται να διάφέρει σημαντικά από τον αντίστοιχο που απαιτείται για το μάρτυρα. Η ολοκλήρωση της νύμφωσης στις διάφορες μεταχειρίσεις δεν διέφερε σημαντικά εκτός από τη μεταχείριση όπου η έκθεση έγινε για 12 ώρες. Σ' αυτή τη μεταχείριση ο πληθυσμός ολοκλήρωσε τη νύμφωσή του σε 138 ημέρες αλλά το τελικό ποσοστό θνησιμότητας ήταν υψηλό (62%).

Στους 35°C η ολοκλήρωση της νύμφωσης δεν διέφερε μεταξύ των δύο διαφορετικών χρόνων έκθεσης. Όμως το ποσοστό θνησιμότητας, όταν ο πληθυσμός εκτέθηκε για 12 ώρες στους 35°C ήταν υψηλότερο από ότι όταν εκτέθηκε για 6 ώρες. Η τελική νύμφωση έγινε γρηγορότερα και πάλι σε σχέση με το μάρτυρα. Για τους 40°C παρατηρήθηκε μία τάση μείωσης του χρόνου που απαιτείται για την ολοκλήρωση της νύμφωσης σε σχέση με το χρόνο έκθεσης. Το ποσοστό της τελικής θνησιμότητας όταν οι προνύμφες εκτέθηκαν για 12 ώρες σε συνθήκες 40°C ήταν ιδιαίτερα υψηλό (65%). Είναι φανερό ότι η θερμοκρασία παίζει μικρό ρόλο στην περάτωση της διάπαυσης αλλά ταυτόχρονα αυξάνει τη θνησιμότητα του πληθυσμού.

Τα αποτελέσματα για την επίδραση του ψύχους στην περάτωση της διάπαυσης δίνονται στον Πίνακα 10.

Η προηγούμενη έκθεση των προνυμφών σε ψύχος και η κατόπιν μεταφορά τους σε μεγάλη φωτόφαση φαίνεται να επιταχύνει το χρόνο που απαιτείται για την ολοκλήρωση της διάπαυσης. Παρατηρείται ότι προνύμφες που μεταφέρθηκαν σε συνθήκη ανάπτυξης την 50η ημέρα από την εκκόλαψή τους (μεταχείριση 1, Πίνακας 10) για να ολοκληρώσουν τη νύμφωσή τους σε ποσοστό 50% χρειάστηκαν 14,4 ημέρες, αποτέλεσμα που

ΠΙΝΑΚΑΣ 10

Χρόνος που απαιτείται για την νόμωση διαπυκνωμένων προνυμφών του εντόμου *Sesamia nonagrioides* ηλικίας 50 ημερών μετά την εκθεσή τους σε ψύχος (5°C) και την κατόπιν μεταφορά τους σε συνθήκη ανάπτυξης, (Φ:Σ, 16:8 και 25 ± 1°C).

	Διάρκεια έκθεσης σε 5°C (ημέρες)	Χρόνος νόμωσης 50 % (ημέρες)	Ολοκλήρωση νόμωσης (ημέρες)	Τελική θνησιμότητα (%)
1	0	14.4	218	0
2	4	19.2	32	0
3	8	17.3	29	2
4	16	17.5	25	12
5	24	-	-	97
6	32	-	-	100

συμφωνεί ικανοποιητικά και με τα αποτελέσματα του Πίνακα 8. Όταν εκτέθηκαν σε ψύχος για τέσσερις ημέρες πριν τη μεταφορά τους σε μεγάλη φωτόφαση, χρειάστηκαν μεγαλύτερο χρόνο (19,2 ημέρες από την επανάφορα τους στους 25⁰C) και φαίνεται ότι οι τέσσερις ημέρες προστέθηκαν στο χρόνο που χρειάζονται χωρίς προηγούμενη έκθεση σε ψύχος (14,4 ημέρες). Όταν η παραμονή των προνυμφών σε ψύχος ήταν μεγαλύτερη (8 ή 16 ημέρες) ο απαιτούμενος χρόνος για τη νύμφωση του 50% του πληθυσμού ήταν 17,3 και 17,5 ημέρες αντίστοιχα. Ο χρόνος αυτός ήταν λίγο μικρότερος από το χρόνο στη μεταχείριση 2 αλλά ήταν αρκετά μεγαλύτερος από εκείνον που απαιτείται για τη νύμφωση πληθυσμού χωρίς έκθεση σε ψύχος. Συγκρίνοντας τα αποτελέσματα του Πίνακα 8, παρατηρείται ότι καμία μεταχείριση στον Πίνακα 8 δεν είχε χρόνο μεγαλύτερο από 14,6 ημέρες. Οι προνύμφες που παρέμειναν για 16 ημέρες σε ψύχος, μπορούν να συγκριθούν με εκείνες της αντίστοιχης ηλικίας του Πίνακα 8, δηλαδή μεταξύ 55 και 60 ημερών που όμως χρειάζονται λιγότερο χρόνο για τη νύμφωση τους σε ποσοστό 50%. Η μεγαλύτερη παραμονή των προνυμφών σε ψύχος είχε ως αποτέλεσμα το θάνατό τους. Όταν οι προνύμφες εκτέθηκαν για 24 ημέρες σε ψύχος μόνον 3% επέζησε και νυμφώθηκε σε 20 περίπου ημέρες μετά τη μεταφορά σε μεγάλη φωτόφαση. Η μεγαλύτερη έκθεση των προνυμφών σε ψύχος (32 ημέρες) είχε ως αποτέλεσμα να μη ζήσει κανένα άτομο. Μετά την έκθεσή τους σε ψύχος οι προνύμφες αυτής της μεταχείρισης (μεταχείριση 6) παρουσίασαν πολύ χαμηλή κινητικότητα, επέζησαν για μια-δύο ημέρες και κατόπιν πέθαναν.

2.3.4. Συζήτηση

Η διάπαυση των εντόμων είναι δυνατόν να περατωθεί στις περισσότερες περιπτώσεις με έκθεση των διαπαυόντων ατόμων για μικρό χρονικό διάστημα σε ψύχος (chilling) ή με απλή αλλαγή των φωτοπεριοδικών συνθηκών χωρίς προηγούμενη έκθεση των διαπαυόντων ατόμων σε ψύχος (Lees, 1955, Beck, 1980). Σύμφωνα με τους τύπους (κατηγορίες) διάπαυσης κατά Mueller (1970), η πρώτη περίπτωση αφορά τον τύπο της διάπαυσης που χαρακτηρίστηκε ως "eudiarpause" ενώ η δεύτερη, όπου ο περάτωση της διάπαυσης επιτυγχάνεται με αναστροφή του προκαλούντος τη διάπαυση παράγοντα δηλ. της φωτοπεριόδου, αφορά την περίπτωση της ολιγόπαυσης "oligopause". Τα αποτελέσματα που ήδη περιγράψαμε δείχνουν ότι η περάτωση της διάπαυσης στο έντομο S. nonagrioides είναι μία εξαιρετικά εξαρτώμενη

διαδικασία από τη φωτοπερίοδο και ο τύπος της διάπαυσης είναι ολιγόπαυση.

Η παραμονή των διαπαυσιών προνυμφών σε συνθήκη διάπαυσης (10 ώρες φωτόφαση) δεν εμπόδισε τον πληθυσμό να προχωρήσει προοδευτικά στην ολοκλήρωση της κατάστασης διάπαυσης (Σχ. 8). Η νύμφωση κάτω από αυτές τις συνθήκες προχώρησε με ιδιαίτερα αργούς ρυθμούς με αποτέλεσμα να μην υπάρχει συγχρονισμός. Έτσι φαίνεται ότι το έντομο εμφανίζει απώλεια της ευαισθησίας του στο φωτοπεριοδικό ερέθισμα της μικρής ημέρας. Οι φυσιολογικές διαδικασίες που απαιτούνται για την περάτωση από τη διάπαυση συνεχίζονται και μπορούν να ολοκληρωθούν σ' αυτές τις συνθήκες έστω και με πολύ αργό ρυθμό. Η απώλεια αυτής της ευαισθησίας στα φωτοπεριοδικά ερεθίσματα έχει αναφερθεί σ' αρκετά έντομα όπως στα είδη O. nubilalis (McLeod & Beck, 1963), D. grandiosella (Takeda & Chippendale, 1982), και S. bullata (Denlinger, 1972).

Η αλλαγή της φωτόφασης από "μικρή" σε "μεγάλη" είχε ως αποτέλεσμα την επίσπευση του ρυθμού νύμφωσης των προνυμφών (Πίνακας 8). Ο ρόλος της "μεγάλης" φωτόφασης στην περάτωση της διάπαυσης είναι χαρακτηριστικός. Όπως ακριβώς συμβαίνει στη φύση έτσι και σε σταθερές συνθήκες η "μεγάλη" φωτόφαση είναι παράγων υπεύθυνος για την περάτωση της διάπαυσης. Η διαδικασία για νύμφωση ήταν ιδιαίτερα ταχεία μετά τη μεταφορά και οι προνύμφες χρειάστηκαν 14-15 ημέρες για να νυμφωθούν σε ποσοστό 50%. Η ανάκτηση της δραστηριότητας των προνυμφών φαίνεται λοιπόν μία εύκολη διαδικασία και δείχνει ότι ο τύπος της διάπαυσης σ' αυτό το είδος μπορεί να χαρακτηριστεί ως ολιγόπαυση (oligopause).

Για τις πρώτες μεταφορές από τη "μικρή" σε "μεγάλη" φωτόφαση ο χρόνος που απαιτείται για νύμφωση είναι μικρότερος σε σχέση με τις υπόλοιπες μεταφορές. Φαίνεται ότι πριν την 40η με 45η ημέρα η διαδικασία για την εγκατάσταση της διάπαυσης εξελίσσεται και γι' αυτό το λόγο οι προνύμφες χρειάζονται μικρότερο χρόνο για την νύμφωση τους. Στις τελευταίες μεταφορές, μετά την 80η ημέρα, ο μικρότερος χρόνος που αναφέρεται σε σχέση με τις προηγούμενες μεταφορές πιθανόν να εξηγείται από το γεγονός ότι οι μεταφερόμενες προνύμφες βρίσκονταν κόντα πλέον στη περάτωση της διάπαυσης, έχοντας συμπληρώσει τις απαραίτητες λειτουργίες. Ο πιο σημαντικός ωστόσο ρόλος της φωτοπερίοδου, ή μάλλον της αλλαγής της

φωτοπεριόδου, στην περάτωση της διάπαυσης είναι ο συγχρονισμός της νύμφωσης. Είναι χαρακτηριστικό ότι μετά τη μεταφορά που πραγματοποιήθηκε την 40η ημέρα από την εκκόλαψη των προνυμφών, οι προνύμφες σε όλες τις μεταχειρίσεις χρειάστηκαν περίπου 14 ημέρες για τη νύμφωσή τους σε ποσοστό 50%. Αρκετά είδη λεπιδοπτέρων έχει αποδειχθεί ότι αντιδρούν στη "μεγάλη" φωτόφαση για την περάτωση της διάπαυσης. Οι Teetes et al. (1969) βρήκαν ότι η περάτωση της διάπαυσης των προνυμφών του είδους H. electellum ήταν πολύ γρήγορη όταν αυτές μεταφέρονταν σε φωτοφάσεις μεγαλύτερες των 10 ωρών. Άλλα είδη λεπιδοπτέρων, για τα οποία έχει αναφερθεί η επίδραση των "μεγάλων" φωτοφάσεων στην περάτωση της διάπαυσης είναι το είδος Papilio polyxenes F. (Oliver, 1969) και το Antheraea mylitta Drury (Jolly et al., 1971).

Η έκθεση των διαπαουσών προνυμφών σε υψηλές θερμοκρασίες για διάφορα χρονικά διαστήματα δεν φαίνεται να ευνοεί ιδιαίτερα την περάτωση της διάπαυσης (Πίνακας 9). Ο λίγο μεγαλύτερος χρόνος που χρειάστηκαν για την ολοκλήρωση της νύμφωσής τους οι προνύμφες σε σχέση με το μάρτυρα, έχει σχέση με την αυξανόμενη θνησιμότητα των πληθυσμών σε όλες τις μεταχειρίσεις. Η μεγάλη θνησιμότητα που παρατηρήθηκε πιθανόν να οφείλεται σε δύο λόγους. Κατ' αρχήν μία άνοδος της θερμοκρασίας από 25 σε 30-35 ή ακόμη περισσότερο 40°C ευνόησε την ανάπτυξη ασθενειών των προνυμφών με αποτέλεσμα την εξασθένησή τους και το θάνατό τους σε σχέση και με το μεγάλο χρόνο παραμονής τους σ' αυτή την κατάσταση. Επίσης είναι πιθανόν μία έκθεση των προνυμφών απότομα σε υψηλή θερμοκρασία να οδήγησε σε γρήγορη κατανάλωση των μεταβολικών αποθεμάτων των ατόμων και έτσι όταν επέστρεψαν και πάλι σε συνθήκη θερμοκρασίας 25°C να μην ήταν πλέον ικανά για την παραπέρα εξέλιξή τους. Οι Θανόπουλος και Τσιτσιπής (1990) αναφέρουν ότι η προνυμφική ανάπτυξη του είδους S. nonagrioides σε 16 ώρες φωτόφαση και 35°C ήταν ανεπιτυχής (θνησιμότητα 100%). Στους 30°C η προνυμφική ζωή ήταν σύντομη (30 ημέρες) και η θνησιμότητα 12,3%. Τα ανώτερα θερμοκά όρια για την ανάπτυξη των προνυμφών και η επιβίωσή τους βρίσκονται στην περιοχή από 32,5°C και κάτω. Η μειωμένη λοιπόν αντοχή των προνυμφών σε αυτές τις θερμοκρασίες εξηγείται από τα ανώτερα θερμοκά όρια της προνυμφικής ανάπτυξης. Το γεγονός ότι στη φύση υφίστανται θερμοκρασίες της τάξεως των 35°C και δεν φαίνεται να αποτελούν πρόβλημα για την επιβίωση του εντόμου, εξηγείται από την ένταξη αυτών των θερμοκρασιών στην ημερήσια

διακύμανση της θερμοκρασίας. Φαίνεται όμως ότι σταθερές θερμοκρασίες αυτού του επιπέδου σε διαπαύοντα άτομα που χαρακτηρίζονται από χαμηλό ρυθμό μεταβολισμού έχει δυσμενή αποτελέσματα. Ο χρόνος εξάλλου παραμονής των προνυμφών σ' αυτές τις συνθήκες θερμοκρασίας πιθανόν να μην ήταν αρκετός ώστε να "δεσμευθούν" σε ανάπτυξη. Δεν υπάρχουν πολλές ερευνητικές εργασίες που να αφορούν την εφαρμογή υψηλών θερμοκρασιών για μικρό χρονικό διάστημα σε διαπαύοντα έντομα με σκοπό την περάτωση της διάπαυσης τους. Ο Bell (1983 b) αναφέρει ότι θερμικά σοκ, 40, 43 και 45°C με διαφορετική χρονική διάρκεια σε διαπαύουσες προνύμφες του εντόμου E. elutella είχαν ως αποτέλεσμα τη θνησιμότητα των προνυμφών σε ποσοστό 30-70% και τη μείωση της διάρκειας της διάπαυσης από επτά σε πέντε εβδομάδες.

Η επίδραση του ψύχους στην ολοκλήρωση της διάπαυσης ήταν σημαντική (Πίνακας, 10). Ο απαιτούμενος χρόνος για τη νύμφωση των προνυμφών περιορίστηκε σημαντικά με μία μικρή έκθεση αυτών σε ψύχος. Η έκθεση όμως σε ψύχος έχει επίδραση στην ταχεία ολοκλήρωση της διάπαυσης μόνο εάν είναι για μικρό διάστημα χρόνου. Έκθεση των προνυμφών για τέσσερις ημέρες σε ψύχος, οδήγησε σε περάτωση της διάπαυσης και σε 19 περίπου ημέρες 50% του πληθυσμού είχε νυμφωθεί. Η ανάγκη των προνυμφών σ' αυτή τη μικρής διάρκειας έκθεση σε ψύχος, δείχνει ότι μία περίοδος έκθεσης σε ψύχος επιταχύνει την περάτωση της διάπαυσης.

Η επιτάχυνση της ολοκλήρωσης της διάπαυσης μπορεί να επιτευχθεί σε ίδιο χρονικό διάστημα και με την αλλαγή μόνον της φωτοπεριόδου. Η τροπική προέλευση του εντόμου S. nonagrioides εξηγεί πιθανόν το γεγονός ότι οι διαπαύουσες προνύμφες δεν απαιτούν ψύχος (chilling) για την περάτωση της διάπαυσης τους. Η επίδραση του ψύχους στον συγχρονισμό της νύμφωσης ήταν σημαντική, περιορίζοντας το εύρος των ημερών που απαιτούνται για την ολοκλήρωση της νύμφωσης των ατόμων. Το ψύχος λοιπόν δεν αποτελεί προϋπόθεση για την περάτωση του εντόμου από τη διάπαυση, αλλά αποτελεί σημαντικό παράγοντα για το συγχρονισμό των ατόμων. Η μεγάλη παραμονή των προνυμφών στο ψύχος (διάστημα μεγαλύτερο των 16 ημερών) τις οδήγησε σε θάνατο. Σύμφωνα με τους Θανόπουλο και Τσιτσιπή (1990) το αναπτυξιακό μηδέν για το στάδιο της προνύμφης στο έντομο S. nonagrioides είναι το 10,85°C. Η υψηλή θνησιμότητα πιθανόν να εξηγείται από την προηγούμενη διαπίστωση, μιάς και οι

προνύμφες παρέμειναν για μεγάλο χρονικό διάστημα σ' αυτή τη συνθήκη. Φαίνεται επίσης ότι η οριακή εξάπλωση του είδους προς το Βορρά εξηγείται από τη μειωμένη αντοχή του στο ψύχος. Ο Hilal (1978) αναφέρει ότι το ψύχος δεν είναι απαραίτητη προϋπόθεση για την περάτωση της διάπαυσης στο έντομο S. nonagrioides. Ο ερευνητής μείωσε τον απαιτούμενο χρόνο για τη νύμφωση των προνυμφών, εκτέθοντας διαπαύουσες προνύμφες σε δύο διαφορετικές θερμοκρασίες 10 και 5°C για 5, 10, 15, 30 και 45 ημέρες. Η έκθεση των διαπαουσών προνυμφών σε 10°C για 30 ημέρες, είχε ως αποτέλεσμα να συμπληρωθεί η νύμφωση σε 9 ημέρες. Όταν οι προνύμφες εκτέθηκαν στους 5°C για 45 ημέρες, χρειάστηκαν 13 ημέρες για τη νύμφωσή τους. Τα αποτελέσματά μας συμφωνούν με εκείνα του Hilal (1978) μέχρι και την 15η ημέρα παραμονής των προνυμφών σε ψύχος. Θα πρέπει ωστόσο να αναφερθεί ότι ο ερευνητής δεν αναφέρει τη θνησιμότητα σε κάθε περίπτωση, καθώς επίσης ότι το αναπτυξιακό μηδέν του βου προνυμφικού υποσταδίου του πληθυσμού από το Μαρόκο με τον οποίο και ο ερευνητής πειραματιζόταν είχε βρεθεί ότι ήταν 12,2°C (Hilal, 1978).

Συμπερασματικά μπορεί να αναφερθεί ότι το έντομο S. nonagrioides εκδηλώνει μία χειμερινή διάπαυση, τύπου ολιγόπαυσης, αφού η επαναδραστηριοποίησή του επιτυγχάνεται σχετικά εύκολα με απλή αναστροφή του προκαλούντος τη διάπαυση παράγοντα που είναι η φωτοπερίοδος. Η επαναδραστηριοποίηση του πληθυσμού της S. nonagrioides απαιτεί διάστημα μεγαλύτερο από 14 ημέρες γεγονός που συνηγορεί στο ότι το είδος πιθανόν μετά την άρση των αβιοτικών παραγόντων που προκαλούν τη διάπαυση, να εκδηλώνει μία κατάσταση "μεταδιάπαυσης". Σε επόμενα πειράματα προσπαθήσαμε να επιβεβαιώσουμε τα παραπάνω πειραματιζόμενοι με το είδος σε φυσικές πλέον συνθήκες.

2.4. ΜΕΛΕΤΗ ΤΗΣ ΔΙΑΠΑΥΣΗΣ ΤΟΥ ΕΝΤΟΜΟΥ ΣΤΗ ΦΥΣΗ

2.4.1 Εισαγωγή

Η σύγχρονη βιβλιογραφία έχει να επιδείξει αρκετές ερευνητικές εργασίες που ασχολούνται με την πρόκληση της διάπαυσης των διαφόρων ειδών εντόμων στο εργαστήριο κάτω από ελεγχόμενες συνθήκες. Από τα αποτελέσματα αυτών των εργασιών έχει αποδειχθεί ο ρόλος των αβιοτικών παραγόντων στην πρόκληση της διάπαυσης και ιδιαίτερα αυτός της φωτοπεριόδου. Αυτές οι γνώσεις ωστόσο που έχουν προκύψει από αυτή την εργαστηριακή έρευνα, σε πολύ λίγες εργασίες έχει επιχειρηθεί να χρησιμοποιηθούν για την πρόβλεψη της διάπαυσης σε φυσικούς πληθυσμούς εντόμων. Οι πολύπλοκες συνθήκες κατά τον πειραματισμό στη φύση εξηγεί αυτή τη δυσκολία.

Η πορεία της διάπαυσης και η εγκατάστασή της έχει όμως μελετηθεί στη φύση σε μερικές περιπτώσεις ειδών εντόμων. Μία από τις πρώτες αναφορές που περιγράφει τη φωτοπεριοδική αντίδραση και τη διάπαυση στη φύση είναι αυτή των McLeod and Beck (1963) στο έντομο O. nubilalis. Οι ερευνητές μελέτησαν την αντίδραση του εντόμου στη φυσική φωτοπερίοδο του φθινοπώρου, χειμώνα και ενωρίς την άνοιξη. Με την εξέλιξη της διάπαυσης οι προνύμφες του εντόμου έχαναν την ευαισθησία τους στην διάρκεια της ημέρας και στα μέσα του Δεκεμβρίου, όταν οι θερμοκρασίες που επικρατούσαν ήταν χαμηλότερες των θερμικών ορίων του εντόμου, η αντίδραση στη φωτοπερίοδο είχε ολοκληρωθεί. Με παρόμοια μεθοδολογία άλλοι ερευνητές κατέγραψαν αντίστοιχα αποτελέσματα σε άλλα είδη όπως S. bullata (Denlinger, 1972), Chrysopa harrisii Fitch (Tauber & Tauber, 1974). Η ολοκλήρωση της διάπαυσης και η περάτωση αυτής έχει μελετηθεί σε αρκετά είδη εντόμων όπως W. smithii (Smith & Brust, 1971), P. idaeusalis (Rock & Shaffer, 1983) κτλ. Σ'αυτές τις εργασίες μολονότι καταγράφεται ο δυναμικός ρόλος της φωτοπεριόδου στην εγκατάσταση της διάπαυσης, αναφέρεται και η σταδιακή απώλεια της ευαισθησίας των ειδών επίσης με την εξέλιξη σ' αυτήν. Σε κάποια από αυτά τα είδη με την ολοκλήρωση της διάπαυσης είναι πιθανόν να εκδηλώνεται μία κατάσταση "μεταδιάπαυσης". Τέτοια κατάσταση συνήθως εκδηλώνεται σ' εκείνα τα είδη που ολοκληρώνουν τη διάπαυση στο τέλος του φθινοπώρου με μέσα χειμώνα αλλά ανακτούν τη δραστηριότητά τους την άνοιξη (Tauber et al., 1986). Κατά τη διάρκεια αυτής της κατάστασης οι

οργανισμοί ανακτούν σταδιακά τη δραστηριότητά τους και η ανάπτυξή τους καθορίζεται από τους επικρατούντες περιβαλλοντικούς παράγοντες και κύρια από τη θερμοκρασία. Η χρονική τοποθέτηση του περάτωσης της διάπαυσης και η έναρξη της "μεταδιάπαυσης" δεν είναι εύκολο να καθορισθούν και γι' αυτό το λόγο υπάρχουν λίγες σχετικά εργασίες με αυτά τα θέματα, όπως αυτές που αφορούν τα έντομα O. nubilalis (Anderson et al., 1982), C. carnea (Tauber & Tauber, 1973c), Malacosoma disstria Huebner (Ives, 1973) κτλ. Ο ακριβής ωστόσο προσδιορισμός αυτών των καταστάσεων αποτελεί σημαντικό εργαλείο που συνδυαζόμενο με πειραματικές άλλες διαπιστώσεις, μπορεί με ασφάλεια να οδηγήσει στην πρόβλεψη για την εμφάνιση και αναπαραγωγή των εντόμων. Η ανάπτυξη λοιπόν κάποιων μοντέλων πρόβλεψης απαιτεί την εμπειριστατωμένη καταγραφή της ολοκλήρωσης της διάπαυσης στη φύση καθώς και τις θερμικές απαιτήσεις των ειδών στην περίοδο της διάπαυσης και μεταδιάπαυσης.

Ο Hilal (1988) μελετώντας την πρόκληση της διάπαυσης στη φύση στο έντομο S. nonagrioides αναφέρει ότι η είσοδος σε διάπαυση πραγματοποιείται το φθινόπωρο με αρχές του χειμώνα και η ολοκλήρωσή της αρχίζει στα τέλη Δεκεμβρίου. Ο πληθυσμός με τον οποίο πειραματίστηκε προερχόταν από το Μαρόκο και η ανάληψή της δραστηριότητάς του την άνοιξη καθορίστηκε από την επικρατούσα θερμοκρασία, που οριοθετούσε και την περίοδο μεταδιάπαυσης.

Ο Galichet (1982) αναφέρει για το ίδιο έντομο ότι η περίοδος επαναδραστηριοποίησης του προκαλείται αμέσως, είναι μικρής διάρκειας και η νύμφωσή του γίνεται αρχές Μαΐου για τα έτη 1978, 1980, 1981.

Σ' αυτό το κεφάλαιο έγινε προσπάθεια να προσδιορισθεί ο χρόνος πρόκλησης της διάπαυσης στο έντομο S. nonagrioides στη φύση καθώς επίσης και ο χρόνος έναρξης της επαναδραστηριοποίησής του. Εγινε επίσης προσπάθεια να καθορισθεί η χρονική έναρξη της διαδικασίας για την ολοκλήρωση της διάπαυσης στη φύση και η πιθανή ύπαρξη μίας κατάστασης "μεταδιάπαυσης".

2.4.2. Μέθοδοι και υλικά

Ο πειραματισμός για τη μελέτη της εξέλιξης της διάπαυσης στη φύση του εντόμου S. nonagrioides πραγματοποιήθηκε σε μικρό πειραματικό αγρό στο Δημόκριτο από τον Ιούλιο του 1988 μέχρι

και το Μάιο του 1989. Το πειραματικό μέρος περιελάμβανε έξι διαφορετικές μεταχειρίσεις που διέφεραν ως προς την ημερομηνία τεχνητής μόλυνσης των φυτών του αραβοσίτου με προνύμφες εντόμου. Η σπορά αραβοσίτου πραγματοποιήθηκε σταδιακά στο πειραματικό τεμάχιο τις ημερομηνίες 18/5, 1/6, 15/6, 29/6, 13/7 και 27/7 του 1988. Μετά περίπου δύο μήνες τα φυτά της κάθε μίας σποράς μολύνονταν διαδοχικά. Έτσι οι μολύνσεις πραγματοποιήθηκαν στις 20/7, 3/8, 17/8, 31/8, 14/9 και 28/9 της ίδιας χρονιάς, αντίστοιχα με την προηγούμενη σειρά σποράς. Σε κάθε μία μεταχείριση, μολύνθηκαν δύο σειρές φυτών με 15 φυτά η κάθε μία. Κάθε φυτό μολυνόταν με 30 νεοεκκολαφθείσες προνύμφες τεχνητής εκτροφής του σεζάμια, κάτω από την ταξιανθία αναστηκώνοντας το φύλλο μεταξύ κολεού και στελέχους τοποθετώντας τις προνύμφες με πινέλο με προσοχή. Μεταξύ των διαφόρων μεταχειρίσεων υπήρχε περιθώριο από δύο σειρές φυτών, οι οποίες δεν συμπεριλαμβάνονταν στις μολύνσεις και στις επόμενες δειγματοληψίες. Επτά ημέρες μετά την έναρξη της νύμφωσης των προνυμφών πραγματοποιήθηκαν δειγματοληψίες για τις τρεις πρώτες μολύνσεις. Η παρακολούθηση της νύμφωσης γινόταν καθημερινά και η διαπίστωσή της γινόταν με την εμφάνιση των στοών εξόδου. Για τις υπόλοιπες μολύνσεις, οι δειγματοληψίες έγιναν με το κιτρίνισμα των φυτών. Σε κάθε δειγματοληψία κοβόντουσαν όλα τα φυτά της κάθε μεταχείρισης και των δύο σειρών δηλαδή 30 φυτά. Τα φυτά μεταφέρονταν στο εργαστήριο όπου ανοίγονταν προσεκτικά και γινόταν καταγραφή των υπαρχουσών προνυμφών ανά φυτό προσδιορίζοντας το προνυμφικό υποστάδιο καθώς επίσης, τις νύμφες, τα ακμαία (από τις εξόδους και τα νυμφικά εκδύματα) και τα νεκρά άτομα αντίστοιχα. Οι δειγματοληψίες πραγματοποιήθηκαν στις 24/8, 16/9, 21/9, 20/10, 9/11 και 15/12 αντίστοιχα για τη σειρά μολύνσεων που αναφέραμε. Η πειραματική διάταξη που περιγράψαμε, οι ημέρες σποράς, μόλυνσης και κοπής των φυτών φαίνονται στο παρακάτω σχήμα (Σχ. 34).

Οι προνύμφες από τα φυτά κάθε μεταχείρισης μεταφέρονταν σε μικρά διαφανή πλαστικά κουτιά, που έχουμε ήδη περιγράψει, με τεχνητό υπόστρωμα και τοποθετούνταν και πάλι στην ύπαιθρο μέσα σε μικρό ξύλινο κλωβό (για την αποφυγή απευθείας έκθεσης στον ήλιο) για την παρακολούθησή τους. Η αλλαγή του τεχνητής τροφής γινόταν μία φορά την εβδομάδα επί τόπου. Η καταγραφή της νύμφωσης και θνησιμότητας γινόταν καθημερινά. Επίσης καταγραφόταν με θερμογράφο η θερμοκρασία.

ΠΙΝΑΚΑΣ 11

Σχηματική παράσταση των διαφόρων μεταφορών ανά μόλυνση και του αριθμού προνυμφών σε κάθε συνθήκη φωτοπεριόδου (Φ:Σ, 16:8, 10:14)

		ΗΜΕΡΟΜΗΝΙΑ ΜΟΛΥΝΣΗΣ ΦΥΤΩΝ							
		17/8		31/8		14/9		28/9	
ΗΜΕΡΟΜΗΝΙΑ	ΜΕΤΑΦΟΡΑΣ	Φ	Σ	Φ	Σ	Φ	Σ	Φ	Σ
		16	10	16	10	16	10	16	10
4/11		37	37	-	-	-	-	-	-
15/12		-	-	-	-	-	-	40	40
25/1		30	40	15	20	20	35	15	20
25/2		30	40	15	20	25	35	15	20

Παράλληλα με τις μολύνσεις που πραγματοποιήθηκαν στη φύση σε φυτά αραβοσίτου, έγινε έκθεση νεοεκκολαφθεισών προνυμφών εργαστηρίου στην ύπαιθρο αλλά σε τεχνητό υπόστρωμα. Σε μικρό ξύλινο κλωβό τοποθετήθηκαν προνύμφες σε πλαστικά διαφανή κουτιά με τεχνητό υπόστρωμα σε έξι διαφορετικές ημερομηνίες αντίστοιχες με τις ημερομηνίες μόλυνσης των φυτών αραβοσίτου. Κάθε μεταχείριση είχε τέσσερις επαναλήψεις των 25 προνυμφών η κάθε μία. Η ανανέωση της τεχνητής τροφής γινόταν μία φορά την εβδομάδα και η καταγραφή της θνησιμότητας και νύμφωσης καθημερινά.

2.4.3. Αποτελέσματα

Στον Πίνακα 12 δίδονται τα αποτελέσματα για την είσοδο σε διάπαυση των προνυμφών που εξελίχθηκαν σε φυσικές συνθήκες στον αραβόσιτο και παρέμειναν στο ύπαιθρο μέχρι τη νύμφωσή τους.

Από τα αποτελέσματα αυτά φαίνεται ότι η πρόκληση της διάπαυσης του εντόμου S. nonagrioides πραγματοποιείται αρκετά

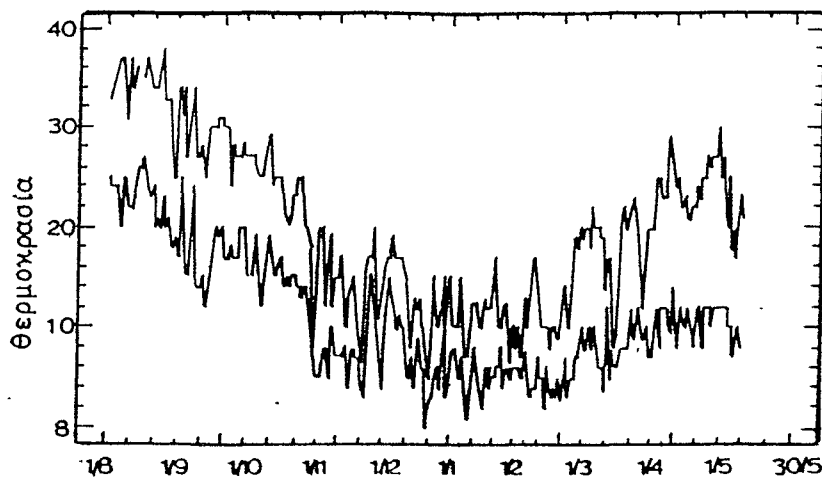
νωρίς και ότι στα μέσα Αυγούστου το μεγαλύτερο μέρος του πληθυσμού ήταν ήδη σε διάπαυση. Αναλυτικά φαίνεται ότι οι προνύμφες με ημερομηνία εκκόλαψης 20/7 προχώρησαν ανεμπόδιστα σε ανάπτυξη και είχαν ήδη νυμφωθεί ή νυμφώθηκαν μέσα σε λίγες ημέρες μετά τη δειγματοληψία. Τα ποσοστά επιβίωσης για όλες τις μεταχειρίσεις έχουν υπολογιστεί με βάση όλα τα άτομα που βρέθηκαν σε κάθε δειγματοληψία (προνύμφες-νύμφες-ακμαία, κτλ.). Ενα μέρος του πληθυσμού που εκκολάφθηκε στις αρχές Αυγούστου (3/8) μπήκε σε διάπαυση σε ποσοστό 30,68%. Στα μέσα Αυγούστου (17/8) ο πληθυσμός δεν μπόρεσε να εξελιχθεί και οι προνύμφες μπήκαν σε διάπαυση σε μεγάλο ποσοστό (96,29%). Στο τέλος Αυγούστου όλος ο πληθυσμός πλέον μπήκε σε διάπαυση. Η επιβίωση των νεαρών προνυμφών στα στελέχη του αραβοσίτου ήταν ιδιαίτερα μικρή με χαμηλότερα ποσοστά στις 20/7 και 31/8. Στο Σχήμα 35 δίδονται οι μέσες και ελάχιστες θερμοκρασίες της περιοχής για το διάστημα από 1/8/1988 έως 30/5/1989.

Π Ι Ν Α Κ Α Σ 12

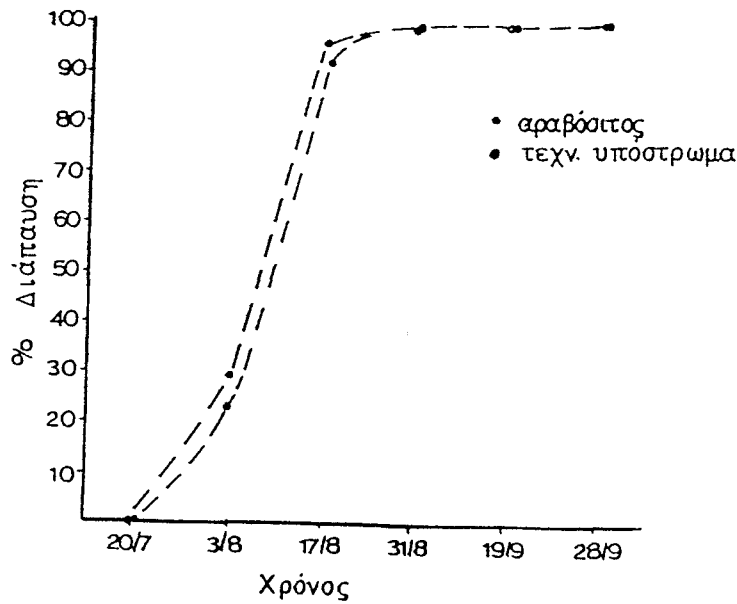
Εξέλιξη της εισόδου του εντόμου S. nonagrioides σε διάπαυση στη φύση, σε φυτεία αραβοσίτου

ΗΜΕΡΟΜΗΝΙΑ ΜΟΛΥΝΣΗΣ	ΑΡΙΘΜΟΣ ΠΡΟΝΥΜΦΩΝ	ΔΙΑΠΑΥΣΗ %	ΕΠΙΒΙΩΣΗ %
20/7	43	0	15,66
3/8	92	30,68	22,20
17/8	286	96,29	33,00
31/8	138	99,24	15,44
14/9	177	100,00	19,66
28/9	180	100,00	20,00

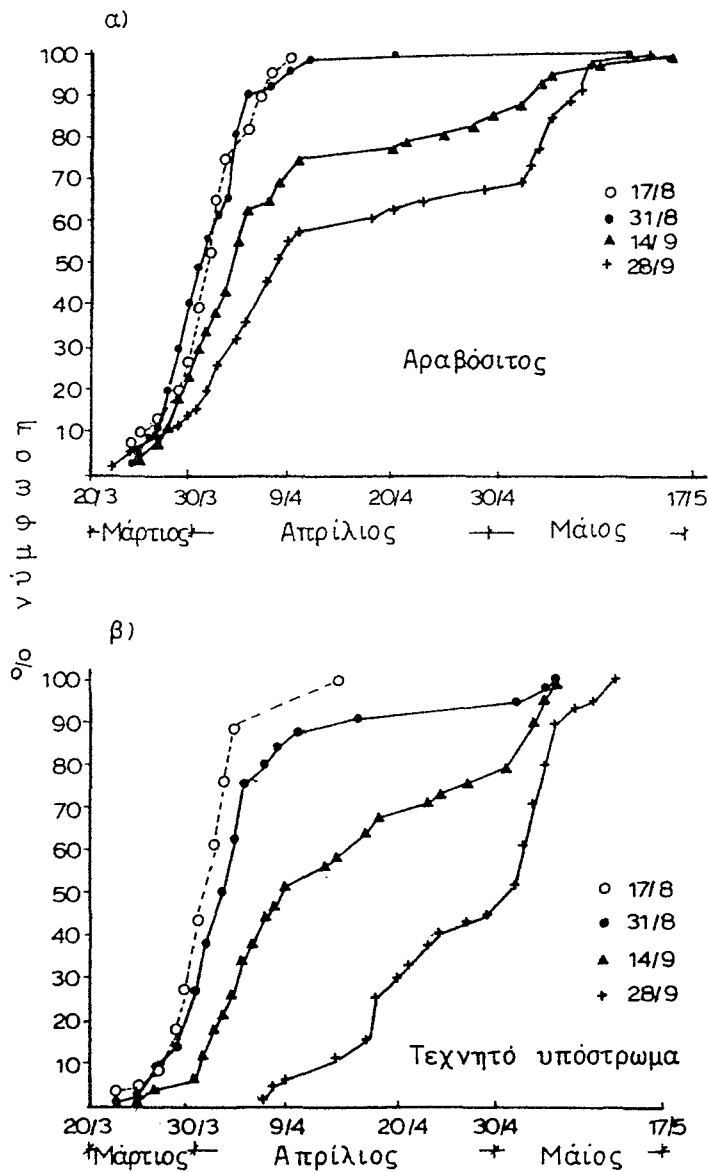
Η πορεία της πρόκλησης της διάπαυσης των προνυμφών που αναπτύχθηκαν σε τεχνητό υπόστρωμα σε φυσικές συνθήκες αλλά και στον αραβόσιτο φαίνεται στο Σχήμα 36. Παρατηρείται ότι για τις μολύνσεις 3/8 και 17/8 υπάρχει μία μικρή καθυστέρηση στην



Σχ. 35. Μέγιστες και ελάχιστες θερμοκρασίες για το διάστημα από 1/8 έως 10/5 1988 στην περιοχή του ΔΗΜΟΚΡΙΤΟΥ



Σχ. 36. Ποσοστό διάπαυσης προνυμφών εργαστηριακής εκτροφής του εντόμου *Sesamia nonagrioides* που εκτράφηκαν σε τεχνητή τροφή και φυτεία αραβοσίτου στη φύση.



Σχ. 37 (α,β). Ποσοστό νύμφωσης προνυμφών εργαστηριακού πληθυσμού του εντόμου *Sesamia nonagrioides* που εκτράφηκαν (σε ζώντα φυτά αραβοσίτου ή τεχνητό υπόστρωμα) στο ύπαιθρο. Στον οριζόντιο άξονα εμφανίζονται οι ημερομηνίες μόλυνσης του αραβοσίτου ή τεχνητού υποστρώματος.

είσοδο σε διάπαυση στα έντομα που αναπτύχθηκαν σε τεχνητό υπόστρωμα σε σχέση με εκείνα που αναπτύχθηκαν στα φυτά του αραβόσιτου. Το ποσοστό των εισαγομένων σε διάπαυση ατόμων στον αραβόσιτο ήταν 30,68% ενώ το αντίστοιχο εκείνων που αναπτύχθηκαν σε τεχνητό υπόστρωμα ήταν 24,2% για τη μόλυνση της 3/8. Ωστόσο, η πορεία της πρόκλησης στη διάπαυση και στα δύο υποστρώματα ήταν παράλληλη με το μεγαλύτερο μέρος των πληθυσμών και στις δύο περιπτώσεις να εισάγεται σε διάπαυση στο μέσον περιόδου του Αυγούστου.

Στα Σχήματα 37(α, β) δίδεται η πορεία της περάτωσης της διάπαυσης (νύμφωση) των διαφόρων πληθυσμών στα δύο διαφορετικά υποστρώματα, αραβόσιτο και τεχνητή τροφή. Στο Σχήμα 37α φαίνεται ότι μολονότι οι πληθυσμοί εκκολάφθησαν σε διαφορετικούς χρόνους και μάλιστα με διαφορά ενός μήνα του πρώτου από τον τελευταίο, η έναρξη της νύμφωσης είναι σχεδόν ταυτόχρονη. Η έναρξη της νύμφωσης τοποθετείται για όλους τους πληθυσμούς μεταξύ 22 έως 25 Μαρτίου. Η πορεία της νύμφωσης σε όλους τους πληθυσμούς είναι περίπου η ίδια με μικρές διαφορές μέχρι και την ολοκλήρωση της νύμφωσης σε ποσοστό 50% για όλους. Η νύμφωση του 50% πραγματοποιήθηκε στις 31/3 με 1/4 για τον πληθυσμό που εκκολάφθηκε στις 17/8, στις 31/3 για τον πληθυσμό που εκκολάφθηκε στις 31/8, στις 3/4 και 8/4 για τους πληθυσμούς που εκκολάφθησαν την 14/9 και 28/9 αντίστοιχα. Από αυτό το σημείο παρουσιάζεται μία μικρή διαφοροποίηση μεταξύ των πληθυσμών και έτσι στις 19/4 έχει ολοκληρωθεί η νύμφωση για τον πληθυσμό της 17/8 ενώ για τους υπόλοιπους η ολοκλήρωση της νύμφωσης τοποθετείται μεταξύ 13 και 17 Μαΐου.

Η διαφοροποίηση για τους πληθυσμούς του εντόμου που τοποθετήθηκαν σε τεχνητό υπόστρωμα από την εκκόλαψή τους είναι μεγαλύτερη. Ο πληθυσμός που εκκολάφθηκε στις 28/9 παρουσιάζει μία καθυστέρηση στην έναρξη της νύμφωσης περίπου 15 ημέρες και ο ρυθμός της είναι βραδύτερος σε σχέση με τους υπόλοιπους πληθυσμούς (Σχήμα 37β). Εκείνο όμως που φαίνεται καθαρά είναι ότι και γι' αυτούς τους πληθυσμούς η έναρξη της νύμφωσης τοποθετείται μετά τις 20/3 και η ολοκλήρωσή της πριν τις 17/5.

Στον Πίνακα 13 δίδονται τα αποτελέσματα της περάτωσης της διάπαυσης σε διαπαύουσες προνύμφες που μεταφέρθηκαν στο εργαστήριο σε ελεγχόμενες συνθήκες. Στις 4/11 μεταφέρθηκαν διαπαύουσες προνύμφες μιάς ημερομηνίας εκκόλαψης.

ΠΙΝΑΚΑΣ 13

Χρόνος (σε ημέρες που απαιτείται για τη νόμφωση διαπαυσών προνυμφών του εντόμου *Sesamia nonagrioides* μετά τη μεταφορά τους από την ύπαιθρο σε δύο φωτοπεριοδικές συνθήκες (Φ:Σ, 16:8, 10:14) στους 25±1°C.

- a. Χρόνος σε ημέρες από τη μεταφορά των προνυμφών μέχρι την έναρξη της νόμφωσης.
 b. Χρόνος σε ημέρες για τη νόμφωση 50 % του πληθυσμού.

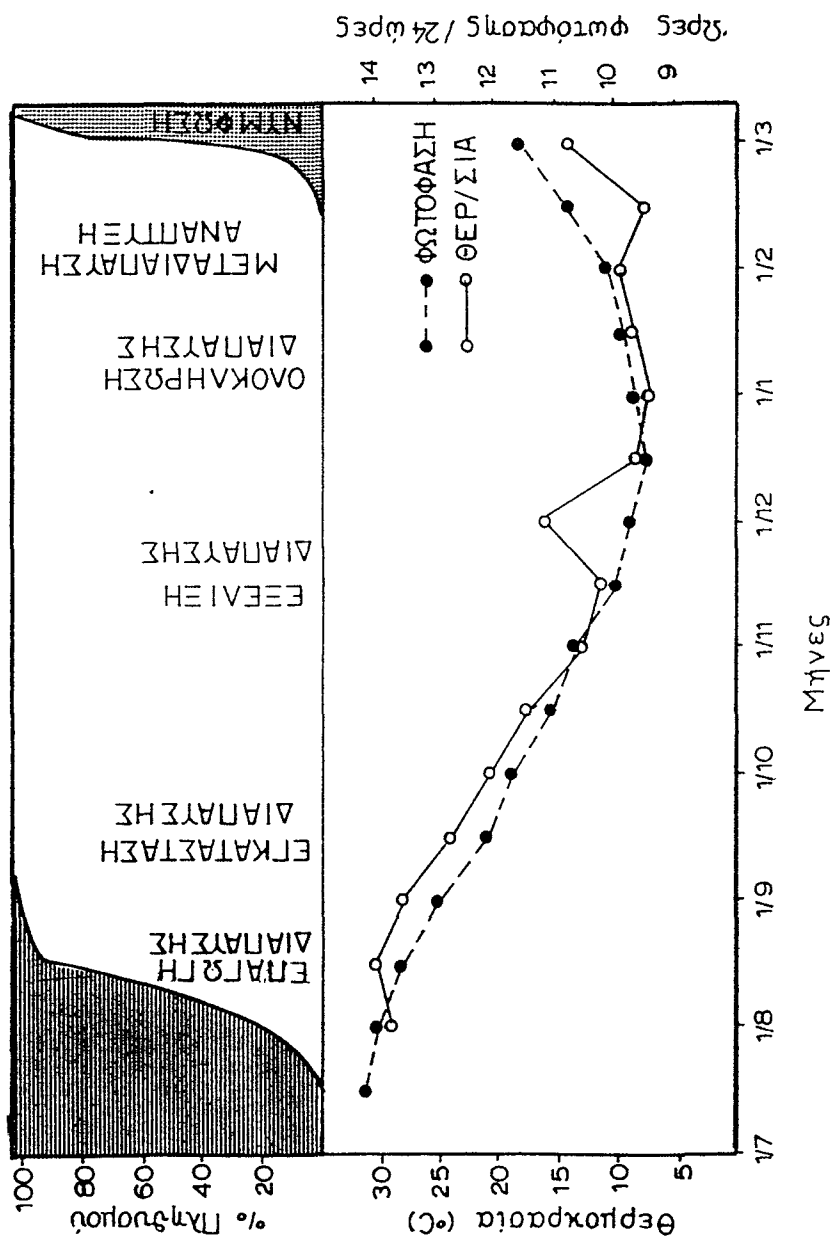
Φ:Σ	Ημερομηνία μόλυνσης	Η Μ Ε Ρ Ο Μ Η Ν Ι Α				Μ Ε Τ Α Φ Ο Ρ Α Σ			
		4/11	15/12	25/1	25/2	4/11	15/12	25/1	25/2
16:8	17/8	10.0 ^a	15.5 ^b	-	6.0	8.5	4.0	5.5	5.5
	31/8	-	-	-	7.0	9.5	4.0	5.5	5.5
	14/9	-	-	-	7.0	10.0	4.0	5.0	5.0
	28/9	-	11.0	15.5	6.0	10.0	4.0	5.0	5.0
10:14	17/8	18.0	44.5	-	7.0	9.0	4.0	6.5	6.5
	31/8	-	-	-	7.0	10.0	5.0	6.5	6.5
	14/9	-	-	-	7.0	14.0	4.0	6.5	6.5
	28/9	-	24.0	34.5	6.0	15.0	5.0	7.0	7.0

Παρατηρείται ότι, όταν οι προνύμφες συνέχιζαν την ανάπτυξή τους σε συνθήκη ανάπτυξης, το 50% αυτών είχε νυμφωθεί μετά 10 ημέρες. Όταν όμως μεταφέρονταν σε συνθήκη διάπαυσης (10 ώρες φωτόφαση) χρειαζόνταν μεγαλύτερο χρόνο για την έναρξη της νύμφωσης (18 ημέρες). Η εξέλιξη της νύμφωσης ήταν αργή και το 50% του πληθυσμού νυμφώθηκε σε 44 ημέρες. Η δεύτερη μεταφορά αφορούσε προνύμφες που είχαν εκκολαφθεί στις 28/9. Είναι φανερό ότι ο χρόνος που απαιτείται για την έναρξη της νύμφωσης αλλά και την ολοκλήρωσή της στο 50% του πληθυσμού είναι περίπου ο ίδιος με το χρόνο που απαιτείται για τις προνύμφες της προηγούμενης μεταφοράς (4/11), αν και η εκκόλαψη αυτών είχε πραγματοποιηθεί ένα μήνα νωρίτερα. Σε συνθήκη διάπαυσης οι μεταφερόμενες προνύμφες χρειαζόνταν μεγαλύτερο χρόνο για την έναρξη της νύμφωσής τους σε σχέση με αυτές της προηγούμενης μεταφοράς. Ωστόσο η εξέλιξη της νύμφωσης ήταν ταχύτερη και το 50% νυμφώθηκε σε 34,5 ημέρες.

Στις υπόλοιπες μεταφορές (25/1 και 25/2) μεταφέρθηκαν προνύμφες από όλες τις ημερομηνίες εκκόλαψης. Παρατηρείται ότι ο απαιτούμενος χρόνος για την έναρξη της νύμφωσης και στη συνθήκη ανάπτυξης αλλά και διάπαυσης έχει μειωθεί σημαντικά. Σε 6-7 ημέρες από τη μεταφορά τους και στις δύο συνθήκες οι προνύμφες άρχισαν να νυμφώνονται ενώ για την ολοκλήρωση της νύμφωσης του 50% του πληθυσμού ο απαιτούμενος χρόνος κυμάνθηκε από 8,5 (συνθήκη ανάπτυξης) μέχρι 15 ημέρες (συνθήκη διάπαυσης). Προνύμφες που είχαν εκκολαφθεί στις 14/9 και 28/9 μεταφερόμενες σε συνθήκη διάπαυσης απαιτούσαν αρκετά μεγαλύτερο χρόνο για τη νύμφωσή τους σε ποσοστό 50% , σε σχέση με εκείνες των προηγούμενων μολύνσεων. Η μεταφορά των προνυμφών στο τέλος Φεβρουαρίου είχε ως αποτέλεσμα τη μείωση του απαιτούμενου χρόνου για την έναρξη της νύμφωσης ακόμα περισσότερο. Μέσα σε 4-5 ημέρες από τη μεταφορά τους οι προνύμφες και στις δύο συνθήκες άρχισαν να νυμφώνονται και το αργότερο σε επτά ημέρες η νύμφωση είχε ολοκληρωθεί για το 50% του πληθυσμού. Μεταξύ των πληθυσμών διαφορετικής ημερομηνίας εκκόλαψης δεν εμφανίστηκαν ουσιαστικές διαφορές.

2.4.4. Συζήτηση

Η πρόκληση της διάπαυσης στο έντομο *S. nonagrioides* στη φύση πραγματοποιείται αρκετά νωρίς (Σχ. 36). Περίπου το 1/3 του πληθυσμού είχε εισαχθεί σε διάπαυση στις αρχές Αυγούστου, ενώ όλος ο πληθυσμός βρισκόταν σε διάπαυση στο τέλος του ίδιου



Σχ. 38. Σχηματική παράσταση της εξέλιξης της διάπασης των προνυμφών του εντόμου *Sesamia nonagrioides* κάτω από φυσικές συνθήκες

μήνα. Ο χρόνος της πρόκλησης της διάπαυσης επιβεβαιώνεται και στα δύο υποστρώματα (αραβόσιτος, τεχνητή τροφή). Από το Σχήμα 38 είναι φανερό ότι μόλις αρχίσουν να μικραίνουν οι ημέρες, τα έντομα αρχίζουν σιγά-σιγά να προετοιμάζονται έτσι ώστε, όταν αρχίσουν να επικρατούν χαμηλές θερμοκρασίες (Σχ. 35) όλος ο πληθυσμός να βρίσκεται σε κατάσταση διάπαυσης. Η γρήγορη αυτή είσοδος του εντόμου σε διάπαυση πιθανόν να εξηγείται από την τροπική του προέλευση και τη μικρή ανθεκτικότητά του στο κρύο, γεγονός που εξηγεί και την έλλειψη ικανότητας του να προχωρήσει βορειότερα. Η εγκατάσταση εξάλλου της διάπαυσης σ' αυτό το είδος πραγματοποιείται στο 6^ο προνομφικό υποστάδιο και επομένως τα άτομα του πληθυσμού απαιτούν ένα σχετικά μεγάλο χρονικό διάστημα για την προετοιμασία τους. Η καθυστερημένη λοιπόν είσοδος σε διάπαυση πιθανόν να έβρισκε τα έντομα απροετοίμαστα στις πιθανές χαμηλές θερμοκρασίες του φθινοπώρου ή νωρίς του χειμώνα. Η φωτοπεριοδική πρόκληση της διάπαυσης στο είδος αυτό έχει ήδη επιβεβαιωθεί σε προηγούμενο κεφάλαιο και εξηγεί για ποιό λόγο αν και οι θερμοκρασίες του Αυγούστου (27,5 - 30°C) ήταν υψηλές δεν εμπόδισαν την πρόκληση της διάπαυσης του πληθυσμού.

Η περάτωση της διάπαυσης του εντόμου είναι ανεξάρτητη από το χρόνο πρόκλησής της, γεγονός που επιβεβαιώνεται και από το χρόνο νύμφωσης των πληθυσμών με διαφορετική ημερομηνία εκκόλαψης (Σχ. 37). Η περάτωση της διάπαυσης πραγματοποιείται αρκετά νωρίς, με αποτέλεσμα μέσα Μαρτίου με μέσα Απριλίου το μεγαλύτερο μέρος των πληθυσμών να έχει νυμφωθεί. Ο ήπιος σχετικά χειμώνας (μέση θερμοκρασία μεγαλύτερη από 7°C, Σχ. 35) επέτρεψε τη γρήγορη περάτωση της διάπαυσης στον πληθυσμό μαζικά. Αυτό είχε ως αποτέλεσμα μια τάση συγχρονισμού της νύμφωσης των πληθυσμών και τη συμπεριφορά τους ως ένας τελικά πληθυσμός. Η διάπαυση εξάλλου είναι ο κύριος παράγοντας για το συγχρονισμό του κύκλου ζωής των εντόμων με τις εποχιακές αλλαγές του περιβάλλοντος. Το στάδιο στο οποίο εκδηλώνεται η διάπαυση είναι κρίσιμο για το συγχρονισμό και αποτελεί το κεντρικό σημείο για την εξέλιξη, ανάπτυξη και αναπαραγωγή ενός είδους πριν και μετά τη διάπαυση (Tauber et al., 1986).

Η περάτωση της διάπαυσης στο είδος S. nonagrioides δεν απαιτεί ψύχος. Με τη μεταφορά τους στο εργαστήριο οι διαπαύουσες προνύμφες "ενστικτωδώς" αρχίζουν να νυμφώνονται σε πολύ μικρότερο χρόνο από αυτόν που χρειάζονται σε φυσικές

συνθήκες (Πίνακας 13). Είναι πιθανόν οι απαιτήσεις του είδους σε ψύχος να είχαν ωστόσο συμπληρωθεί όσο διάστημα παρέμεινε σε φυσικές συνθήκες. Η διάπαυση ολοκληρώθηκε πολύ γρηγορότερα κάτω από μεγάλες φωτόφασεις απ' ό,τι σε μικρές τουλάχιστον μέχρι τον Ιανουάριο. Ο μέσος αριθμός ημερών που απαιτείται για την έκδυση προνύμφης-νύμφης σε ποσοστό 50% του πληθυσμού στις 16 ώρες αλλά και στις 10 ώρες μειώνεται προοδευτικά. Η ολοκλήρωση της διάπαυσης πρέπει να έχει ξεκινήσει μετά τις 15/12 όταν η φωτόφαση της φωτοπεριόδου ήταν 9,5 περίπου ώρες, καθώς ο απαιτούμενος για τη νύμφωση χρόνος μετά από αυτή την ημερομηνία περιορίζεται. Η κατάσταση όμως της διάπαυσης δεν φαίνεται να έχει ολοκληρωθεί για το μεγαλύτερο τμήμα του πληθυσμού λόγω της διαφορετικής αντίδρασης των προνυμφών της ίδιας ημερομηνίας εκκόλαψης (28/9) στη μεγάλη και μικρή φωτόφαση. Οι μικρές φωτόφασεις επιβραδύνουν το ρυθμό ολοκλήρωσης της διάπαυσης ενώ οι μεγάλες τον ενισχύουν. Φαίνεται ότι με την πρόοδο του χρόνου εμφανίζεται μία σταδιακή απώλεια της ευαισθησίας των προνυμφών στη φωτοπερίοδο (Danks, 1987). Από την 25^η Ιανουαρίου και μετά η διάπαυση στο είδος αυτό πρέπει να έχει ολοκληρωθεί. Ο μέσος απαιτούμενος χρόνος για τη νύμφωση μετά τη μεταφορά των προνυμφών ήταν περίπου ο ίδιος με τη μικρή και μεγάλη φωτόφαση, γεγονός που παρατηρείται ιδιαίτερα και στη μεταφορά της 25^{ης} Φεβρουαρίου. Η εμφάνιση όμως των πρώτων νυμφών τοποθετείται μετά τις 20 του Μαρτίου. Συμπεραίνεται λοιπόν ότι το είδος εκδηλώνει μία κατάσταση μεταδιάπαυσης παραμένοντας σε κατάσταση προνυμφική για αρκετό διάστημα. Η έναρξη των υψηλών θερμοκρασιών αποτελεί το κριτήριο για την εξέλιξη της νύμφωσης. Είναι φανερό ότι αν και έχουν περατώσει τη διάπαυση αρκετά ωρίς τα πλέον ώριμα άτομα του πληθυσμού (ημερομηνία εκκόλαψης 17/8) δεν συνεχίζουν την ανάπτυξή τους μέχρι οι θερμοκρασίες να είναι ικανοποιητικές. Αυτό οδηγεί σε μία "συγκέντρωση" του διαπαύοντος πληθυσμού. Έτσι όπως και σε άλλα είδη η διάπαυση προστατεύει το είδος σεζάμια κατά τη διάρκεια του χειμώνα και συγχρονίζει την ανοιξιάτικη εμφάνιση των ακμαίων (Tauber & Tauber, 1976), έτσι ώστε για την πρόβλεψη της εξόδου της άνοιξης δεν χρειάζεται ο καθορισμός των αναλογιών της τρίτης και τέταρτης γενεάς προνυμφών. Ο χειμώνας αποτελεσματικά συγκεντρώνει τις γενεές σ' ένα πληθυσμό ξανά την άνοιξη. Μία άλλη άποψη θα μπορούσε να είναι ότι κατά τους μήνες Ιανουάριο, Φεβρουάριο, Μάρτιο οι θερμοκρασίες είναι χαμηλές κάτω ή γύρω από το αναπτυξιακό μηδέν και έτσι για μεγάλο διάστημα αθροίζονται σχετικά μικρά

ποσά ημεροβαθμών, ενώ αργότερα αυτό δεν συμβαίνει με τις υψηλές θερμοκρασίες π.χ. οι ημεροβαθμοί ενός ψυχρού μήνα μπορεί να αντιστοιχούν με αυτούς μιάς ημέρας ενός θερμού. Στο Σχήμα 38 δίδεται μία σχηματική παράσταση που στηρίζεται στα πιο πάνω συμπεράσματα.

Ο Hilal (1977) αναφέρει ότι μεταφορά προνυμφών διαπαουσών του είδους *S. nonagrioides* στο εργαστήριο σε μεγάλη φωτόφαση συντόμευσε τον απαιτούμενο χρόνο νύμφωσης σημαντικά. Στα μέσα Δεκεμβρίου και μετά ο χρόνος αυτός δε διαφοροποιείται σημαντικά και συμπεραίνει ότι η διάπαυση πρέπει να περατώνεται τον Δεκέμβριο. Ο μέσος απαιτούμενος χρόνος για τη νύμφωση αυτών των προνυμφών ήταν πολύ μεγαλύτερος (16 ημέρες) από αυτόν που χρειάστηκαν οι προνύμφες στα δικά μας πειράματα και σύμφωνα με τον ερευνητή το είδος εκδηλώνει μία κατάσταση μεταδιάπαυσης. Εδώ θα πρέπει να αναφέρουμε ότι ο ερευνητής μελέτησε πληθυσμό του εντόμου από το Μαρόκο και η κάθε μεταφορά αφορούσε δέκα μόνο προνύμφες.

Ο Galichet (1982) πειραματιζόμενος με το ίδιο είδος στη Γαλλία αναφέρει ότι το είδος σεζάμια περνά τη δυσμενή περίοδο του χειμώνα μάλλον σε κατάσταση ολιγόπαυσης παρά σε κατάσταση πραγματικής διάπαυσης. Με μεταφορές διαπαουσών προνυμφών στο εργαστήριο από 10/1/1980 μέχρι 17/4/1980 μειώθηκε ο απαιτούμενος χρόνος για νύμφωση από 18,8 ημέρες σε 8,25 αντίστοιχα.

Γνωρίζοντας την ημέρα περάτωσης της διάπαυσης είναι εύκολο να γίνει η πρόβλεψη της μεταδιάπαυσης στους φυσικούς πληθυσμούς (Tauber & Tauber, 1976). Εκτιμούμε ότι η ημερομηνία περάτωσης της διάπαυσης στο είδος σεζάμια τοποθετείται μέσα Ιανουαρίου. Αυτές οι εκτιμήσεις δείχνουν ότι η κατάσταση της μεταδιάπαυσης είναι σχετικά μεγάλη. Συχνότερες μεταφορές διαπαουσών προνυμφών θα επέτρεπαν τον ακριβή προσδιορισμό της ημέρας περάτωσης αλλά η απόκτηση διαπαουσών προνυμφών ήταν ιδιαίτερα δύσκολη. Τα αποτελέσματα αυτά θα μπορούσαν να βοηθήσουν στο σχεδιασμό μιάς σύγχρονης καταπολέμησης του εντόμου συνδυαζόμενα με τη βιολογική του καταπολέμηση (Alexandri & Tsitsipis, 1990). Η χρησιμοποίηση της μεθόδου της θερμικής άθροισης θα βοηθούσε στην αποτελεσματική πρόβλεψη της εμφάνισης του εντόμου και τη διαχείριση του πληθυσμού του (Tsitsipis et al., 1990).

2.5. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Από τα αποτελέσματα που περιγράψαμε στα προηγούμενα κεφάλαια μπορούν να συνοψισθούν τα κατωτέρω συμπεράσματα :

1. Στο είδος Sesamia nonagrioides (Lef.) (Lepidoptera-Noctuidae) η προνυμφική ανάπτυξη εξαρτάται από τη φωτοπερίοδο. Οι νεαρές προνύμφες προσλαμβάνουν ως ερέθισμα τις αλλαγές της φωτοπεριόδου και εισέρχονται σε διάπαυση. Ο τύπος της διάπαυσης που εκδηλώνει το έντομο, είναι τύπου III διάπαυση κατά Beck (1980), μικρής - μεγάλης ημέρας. Η διάπαυση αυτή προκαλείται στο εργαστήριο από την επίδραση φωτοφάσεων διάρκειας μικρότερης των 14 ωρών και μεγαλύτερης των 6 ωρών και σκοτοφάσεις διάρκειας 18-8 αντίστοιχα.
2. Η διάπαυση αυτή είναι προαιρετική (facultative diapause) και η αποτελεσματικότητα της καθορίζεται από τη συνεργιστική λειτουργία της της φωτοπεριόδου και των θερμοκρασιών εύρους 17.5-25⁰C. Μια μικρή ωστόσο αύξηση της θερμοκρασίας για όλο το φωτοπεριοδικό εύρος που δοκιμάσαμε μπορεί να αναιρέσει τα αποτελέσματα της φωτοπεριόδου και να "δεσμεύσει" τον πληθυσμό σε ανάπτυξη.
3. Η μικρή σε διάρκεια φωτόφαση επιδρά σημαντικά στην διάρκεια της προνυμφικής ανάπτυξης. Οι προνύμφες του εντόμου όταν εκτεθούν σε συνθήκη φωτόφασης 10 ωρών και 25⁰C, εκδηλώνουν επιπλέον εκδύσεις, αυξάνουν σημαντικά το βάρος τους και παρουσιάζουν μεγαλύτερο εύρος κεφαλικής κάψας. Η μεγάλη καθυστέρηση της προνυμφικής ανάπτυξης κάτω από αυτές τις συνθήκες, εισηγείται την απαίτηση του πληθυσμού του εντόμου, μεγάλου σχετικά χρονικού διαστήματος για την κατάλληλη προετοιμασία του για την αντιμετώπιση των δυσμενών συνθηκών.
4. Στο είδος αυτό δεν υφίσταται αυστηρά ευαίσθητο υποστάδιο στη διάπαυση, αλλά οι προνύμφες εκδηλώνουν προοδευτικά αύξηση της ευαισθησίας τους με την εξέλιξη των διαφόρων υποσταδίων. Οι φυσιολογικές λειτουργίες της διάπαυσης εξελίσσονται για μεγάλο διάστημα και τα αποτελέσματα της μικρής σε διάρκεια φωτόφασης μπορούν εύκολα να αναιρεθούν.

5. Η πρόκληση της διάπαυσης εξαρτάται από ένα μικρό εύρος φάσεων του φωτοπεριοδικού κύκλου. Η διακοπή της σκοτόφασης, που προκαλεί διάπαυση, με φως διαφοροποιεί τη φωτοπεριοδική αντίδραση του εντόμου, τα αποτελέσματά της δε εξαρτώνται από το χρονικό σημείο και τη διάρκεια της διακοπής. Εάν η φωτεινή διακοπή εφαρμόζεται αργά (κατά τη διάρκεια της σκοτόφασης), οι προνύμφες αντιδρούν ως ένα βαθμό αγνοώντας τη διακοπή και ένα ποσοστό παραμένει σε διάπαυση. Η εκδήλωση της διάπαυσης δεν ελέγχεται μόνο από τη διάρκεια της φωτόφασης ή σκοτόφασης, αλλά απαιτείται συνδυασμός των δυο φωτοπεριοδικών φάσεων.
6. Η περάτωση της διάπαυσης μπορεί να επιτευχθεί προοδευτικά με την σταδιακή απώλεια της ευαισθησίας των προνυμφών στο φωτοπεριοδικό ερέθισμα. Ομως είναι δυνατόν να συντομευθεί η διαδικασία για την ολοκλήρωση της διάπαυσης, με την μεταφορά των διαπαουσών προνυμφών σε συνθήκες μεγάλης φωτόφασης. Το ψύχος δεν αποτελεί προϋπόθεση για την περάτωση της διάπαυσης του εντόμου, αλλά μπορεί να λειτουργήσει ως παράγοντας συγχρονισμού της εξόδου του πληθυσμού. Ο τύπος αυτός της διάπαυσης χαρακτηρίστηκε ως *oligopause* από τον Mueller (1970).
7. Το είδος αυτό στη φύση εκδηλώνει μία χειμερινή διάπαυση, η οποία εγκαθίσταται στη φύση μέσα Αυγούστου και ολοκληρώνεται τέλος Ιανουαρίου. Η καθυστερημένη έναρξη της νύμφωσης σε σχέση με το χρόνο ολοκλήρωσης της διάπαυσης μας επιτρέπει τη διαπίστωση μίας κατάστασης μεταδιάπαυσης στο έντομο σχετικά μεγάλης διάρκειας. Η ανάληψη της δραστηριότητας των εντόμων με την άνοδο της θερμοκρασίας είναι ιδιαίτερα σύντομη. Ο ακριβής προσδιορισμός της ημερομηνίας τερματισμού της διάπαυσης του εντόμου στη φύση, σε σχέση με την εμφάνιση των ακμαίων, είναι δυνατόν να βοηθήσει στο σχεδιασμό ενός σύγχρονου τρόπου καταπολέμησής του.

S U M M A R Y

The corn borer stalk *Sesamia nonagrioides* (Lef.) (Lepidoptera - Noctuidae) is one of the most important pests of maize in Greece and all mediterranean countries, causing severe damages mostly to late crop. In this study the larval diapause of this species was examined under laboratory and field conditions.

Emphasis was given to the role of photoperiod on larvae reared on artificial diet in the laboratory. Diapause in larvae was determined by the failure to reach larval-pupal ecdysis by a certain age. This age, which varied with temperature, was the maximum time required for development from egg hatch to larval-pupal ecdysis under a non diapausing photoperiodic regime. Based on this, larvae reared at 25°C and different photoperiodic regimes, which failed to pupate by day 60 were considered to be in diapause. A photoperiodic response curve was determined at 25°C and was found to be a so called short day-long day type. This kind of diapause was a facultative one and was induced when larvae were subjected to photophases shorter than 14 hours and longer than 6 hours. Photoperiods of continuous light or continuous darkness prevented diapause, while a 100% diapause was induced when larvae were subjected to L:D, 10:14 regime.

The relationship of head capsule width (HCW) and weight to instar number in larvae of this species was determined at 25°C, under two different photoperiods L:D, 10:14 & 16:8, which are typical for diapause induction and for non-diapause induction respectively. Short daylength was shown to stimulate larval growth (weight and head width). Duration of larval instars 1 to 5 was not increased in diapausing insects but there was a significant increase in duration of 6th instar. Most of the increase in the number of days to larval-pupal ecdysis in diapausing insects occurred during additional larval instars of extended duration.

Combination of photoperiod and temperature strongly influenced the induction of larval diapause of this species. Photoperiodic effects of short daylength were intensified at low temperatures (17,5 or 20°C) while the effects were reduced at high temperatures. Photoperiodic effects (L:D, 10:14) in induction of diapause were nullified by a rise of temperature to 30°C.

Investigation on the role of photophase or scotophase on the

induction of diapause showed that neither specific light-dark ratios nor adherence to a 24 hr photoperiod is essential to the photoperiodic determination of diapause. Diapause induction was not found to be closely associated with the duration of photophase or scotophase. A combination of photophase and scotophase was needed to induce high incidences of diapause.

Light pulses of one and two hours applied at different successive times during the dark period of L:D, 10:14 cycles generated a U response curve. The light pulses averted diapause most effectively when they were placed in the beginning or middle of the scotophase. A conversion in response appeared as the pulse was applied late at the end of scotophase. It is suggested that diapause possibly regulated by a photosubstance that is accumulated during long nights. The species required a long light pulse (longer than half an hour) to avert diapause completely even if the light pulse was placed during the middle of scotophase.

Sensitivity to a diapause inducing photoperiod (L:D, 10:14) did not occur at anyone particular instar in larval development. Results obtained from reciprocal transfers of larvae between diapausing-inducing and averting conditions, showed that latter larval instars are more sensitive for diapause determination. Rather maximum expression of diapause occurred only when all larvae instars were exposed to a short daylength, indicating a cumulative effect.

The influence of the environmental factors on the termination of diapause was also evaluated in larvae in this species. Termination of diapause was investigated by long photoperiods, high temperatures and a period of low temperature. Diapause terminated rapidly under long photoperiods (L:D, 16:8) at 25°C. Batches of mature larvae reared at short daylength until 50 days age were transferred to long daylength and pupated rapidly in 13-15 days after transfer. Temperature rises from 25 to 30, 35 and 40°C for short time was not proven effective in terminating larval diapause. The change of temperature alone was not clearly sufficient for termination of diapause. Mortality was extremely high in diapausing batches transferred to high temperatures. Diapausing larvae were also exposed to low temperature (3-5°C) in constant darkness, for some period, for termination of diapause. In all sets of conditions examined, chilled samples pupated more rapidly than unchilled controls, but rate of pupation of larvae transferred to long days

without chilling and of those after chilling were small. In general, duration of diapause and spread of pupation was reduced after a short exposure to low temperature, but completion of diapause development did not require a period of chilling.

Field experiments proved that *S. nonagrioides* entered to diapause in the middle of August, while at the beginning of March pupation started. Diapausing field collected larvae were reared to larval-pupal ecdysis under two photoperiodic regimes (L:D, 16:8 & 10:14). Diapause termination was spontaneous under both long and short daylengths and did not require chilling. Diapause duration was much shorter under long daylength but it decreased under both long and short daylengths when collected later in the season (from November through winter). Long daylengths apparently terminated diapause of this species in winter under field conditions. Larvae exhibited a post diapause condition and pupation started as soon as temperature level was appropriate.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Αλεξανδρή, Μ. Π. 1986. Βιοοικολογία και παρασιτισμός του Sesamia nonagrioides Lef. (Lepidoptera - Noctuidae) στην περιοχή Ιστιαίας Ευβοίας. Πτυχιακή μελέτη στο Εργαστήριο Γεωργικής Ζωολογίας και Εντομολογίας του ΓΠΑ.
- Alexandri, M. P. and J. A. Tsitsipis. 1990. Influence of the egg parasitoid Platytenomus busseolae (Hym. : Scelionidae) on the population of Sesamia nonagrioides (Lep. : Noctuidae) in Central Greece. *Entomophaga* 35(1):61-70.
- Adkisson, P. L. 1964. Action of the photoperiod in controlling insect diapause. *Amer. Natur.* 98(902):357-374.
- Adkisson, P. L. 1966. Internal clocks and insect diapause. *Science* 154(3746) : 234-241.
- Anderson, T .E., G.G. Kennedy and R.E. Stinner. 1982. Temperature-dependent models of European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) development in North Carolina. *Env. Entom.* 11(6):1145-1150.
- Andrewartha, H. G. and L. C. Birch. 1954. Diapause. pp.55-85 in *The Distribution and Abundance of Animals*. Chicago Univ. Press, Chicago.
- Archer, T. L., G. L. Musick and R. C. Murray. 1980. Influence of temperature and moisture of black cutworms (Lepidoptera : Noctuidae) development and reproduction. *Can. Entom.* 112: 665-674.
- Baniabbassi, N. 1981. *News. Entom. Newsletter, Int. Soc. Sugarcane Technologists.* 10:2.
- Baker, J. E. 1982. Termination of larval diapause - like condition in Attagenus megatoma (Coleoptera : Dermestidae) by low temperature. *Env. Entom.* 11: 506-508.
- Barker, R. J. 1963. Inhibition of diapause in Pieris rapae L. by brief supplementary photophases. *Experientia* 19(4): 185 .

- Barker, R. J., A. Mayer, and C. F. Cohen. 1963. Photoperiodic effects in Pieris rapae. *Ann. entom. Soc. Am.* 56(3): 292-294.
- Barker, R. J, C.F. Cohen, and A. Mayer. 1964. Photoflases: a potential new tool for control of insect populations. *Science* 145(3637) : 1195-1197.
- Beach, R. F. and G. B. Craig, Jr. 1977. Night length measurements by the circadian clock controlling diapause induction in the mosquito Aedes atropalpus. *J. Insect Physiol.* 23(7): 865-870.
- Bean, D. W. and S. D. Beck. 1980. The role of juvenile hormone in the larval diapause of the European corn borer, Ostrinia nubilalis. *J. Insect Physiol.* 26(8):579-584.
- Beck, S. D. 1962. Photoperiodic induction of diapause in an insect. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 122(1): 1-12.
- Beck, S. D. 1963. Physiology and ecology of photoperiodism. *Bull. Entom. Soc. Amer.* 9: 8-16.
- Beck, S. D. 1974a. Photoperiodic determination of insect development and diapause. I. Oscillators, hourglasses and a determination model. *J. comp. Physiol.* 90(3): 275-295.
- Beck, S. D. 1974b. Photoperiodic determination of insect development and diapause. II. The determination gate in a theoretical model. *J. comp. Physiol.* 90(3): 297-310.
- Beck, S. D. 1976. Photoperiodic determination of insect development and diapause. IV. Effects of skeleton photoperiods. *J. comp. Physiol. (A)* 105(3): 267-277.
- Beck, S. D. 1977. Dual system theory of the biological clock: effects of photoperiod, temperature and thermoperiod on the determination of diapause. *J. Insect Physiol.* 23(11-12): 1363-1372.
- Beck, S. D. 1980. *Insect Photoperiodism*. Second edn. Academic Press, N. Y. 387 pp.
- Beck, S. D. 1983. Insect thermoperiodism. *Ann. Rev. Entom.* 28: 91-108.

- Beck, S. D. and J. W. Apple. 1961. Effects of temperature and photoperiod on voltinism of geographical populations of the European corn borer, Pyrausta nubilalis. J. econ. Entom. 54(3): 550-558.
- Beck, S. D. and W. Hanec. 1960. Diapause in the European corn borer, Pyrausta nubilalis (Huebner). J. Insect Physiol. 4(4): 304-318.
- Behrens, W. 1984. Environmental Aspects of Insect Dormancy. pp. 67-93 in Environmental Physiology and Biochemistry of Insects. Springer Verlag, Berlin Heidelberg.
- Bell, C. H. 1976a. Factors influencing the duration and termination of diapause in the Indian meal moth Plodia interpunctella. Physiol. Entom. 1: 93-101.
- Bell, C. H. 1976b. Factors governing the induction of diapause in Ephestia elutella and Plodia interpunctella (Lepidoptera). Physiol. Entom. 1: 83-91.
- Bell, C. H. 1983a. The regulation of development during diapause in Ephestia elutella (Huebner) by temperature and photoperiod. J. Insect Physiol. 29(6): 485-490.
- Bell, C.H. 1983b. Effect of high temperatures on larvae of Ephestia elutella (Lepidoptera: Pyralidae) in diapause. J. stored Prod. Res. 19(4): 153-158.
- Bell, C. H. and C. R. Bowley. 1980. Effect of photoperiod and temperature on diapause in a Florida strain of the tropical warehouse moth Ephestia cautella. J. Insect Physiol. 26(8):533-538.
- Bell, C. H. and D. J. Walker. 1973. Diapause induction in Ephestia elutella (Huebner) and Plodia interpunctella (Huebner) (Lepidoptera, Pyralidae) with a dawn-dusk lighting system. J. stored Prod. Res. 9(3): 149-158.
- Bell, R. A. and P. L. Adkisson. 1964. Photoperiodic reversibility of diapause induction in an insect. Science 144(3622): 1149-1151.
- Bell, R. A, G.G. Rasul, and F. G. Joachim. 1975. Photoperiodic

- induction of the pupal diapause in the tobacco hornworm, Manduca sexta. J. Insect Physiol. 21(8): 1471-1480.
- Buenning, E. 1960. Circadian rhythms and time measurement photoperiodic phenomena. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 25: 249-256.
- Buenning, E. 1973. The Physiological Clock. Third edn. English Univ. Press, London. Springer-Verlag, N.Y. 258 pp.
- Chippendale, G. M. 1977. Hormonal regulation of larval diapause. Ann. Rev. Entom. 22: 121-138.
- Chippendale, G. M. 1982. Insect diapause, the seasonal synchronization of life cycles, and management strategies. Ent. exp. appl. 31(1): 24-35.
- Chippendale, G. M. and S. Kikukawa. 1983. Effect of daylength and temperature on the larval diapause of the sunflower moth, Homoesoma electellum. J. Insect Physiol. 29(8): 643-649.
- Chippendale, G. M. and A. S. Reddy. 1972. Diapause of the southwestern corn borer, Diatraea grandiosella: transition from spotted to immaculate mature larvae. Ann. entom. Soc. Amer. 65(4): 882-887.
- Chippendale, G. M. and A. S. Reddy. 1973. Temperature and photoperiodic regulation of diapause of the southwestern corn borer, Diatraea grandiosella. J. Insect Physiol. 19(7): 1397-1408.
- Claret, J. 1972. Periode de sensibilite des chenniles de Pieris brassicae a la photoperiode controlant la diapause. C. r. hebd. Seanc. Acad. Sci., Paris (D) 247(7): 1055-1058.
- Clark, S. H and A. P. Platt. 1969. Influence of photoperiod on development and larval diapause in the Viceroy butterfly, Limenitis archippus. J. Insect Physiol. 15(10): 1951-1957.
- Commonwealth Institute of Entomology. 1979. Distribution maps of Pests. Series A (Agricultural), Pest : Sesamia nonagrioides (Lef.) Map No. 339. Commonwealth Agricultural Bureau, London.

- Cullen, J. M. and T. O. Browning. 1978. The influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause in pupae of Heliiothis punctigera. *J. Insect Physiol.* 24(8-9): 595-601.
- Danilevsky, A. S., N. I. Goryshin, and V. P. Tyshchenko. 1970. Biological rhythms in terrestrial arthropods. *Ann. Rev. Entom.* 15: 201-244.
- Danks, H. V. 1987. *Insect Dormancy: An Ecological Perspective*. The Biological Survey of Canada (Terrestrial arthropods). 439 pp.
- Denlinger, D. L. 1972. Seasonal phenology of diapause in the flesh fly Sarcophaga bullata. *Ann. Entom. soc. Amer.* 65(2): 410-414.
- De Wilde, J. 1962. Photoperiodism in insects and mites. *Ann. Rev. Entom.* 7: 1-26.
- Duclaux, E. 1869. De l' influence du froid de l' hiver sur le developpement de l' embryon du ver a soie et sur l' eclosion de la graine. *C. r. hebd. Seanc. Acad. Sci., Paris* 69(20) : 1021-1022.
- Dyar, H. G. 1890. The numbers of molts of lepidopterous larvae. *Psyche* 5: 420-422.
- Furunishi, S., S. Masaki, Y. Hashimoto, and M. Suzuki. 1982. Diapause responses to photoperiod and night interruption in Mamestra brassicae (Lepidoptera: Noctuidae). *Appl. Entom. Zool.* 17(3): 398-409.
- Galichet, P. F. 1982. Hibernation d'une population de Sesamia nonagrioides Lef. (Lep., Noctuidae) en France meridionale. *Agromomie (Paris)* 2(6): 561-566.
- Goettel, M. S. and B. J. R. Philogene. 1979. Further studies in the biology of Pyrrharctia (Isia) isabella (Lepidoptera: Arctiidae). III. The relation between head capsule width and number of instars. *Can. Entom.* 111: 323-326.
- Gorsuch, C. S., M. G. Karandinos, and C. F. Koval. 1975. Daily rhythm of Synanthedon pictipes (Lepidoptera: Aegerridae)

female calling behavior in Wisconsin : temperature effects.
Ent. exp. appl. 18: 367-376.

Greenfield, M. D. and M. G. Karandinos. 1976. Oviposition rhythm of Synanthedon pictipes under a 16:8 L:D photoperiod and various thermoperiods. Env. Entom. 5(1): 712-713.

Guppy, J. C. 1959. Some effects of temperature on the immature stages of the armyworm Pseudaletia unipuncta (Lepidoptera:Noctuidae) under controlled conditions. Can. Entom. 101: 1320-1327.

Guenne, M. A. 1852. Noctuelites. Hist. Nat. Ins. Lepidopteres 5, p. 96 (μικροφίλμ).

Γλιάτης, Α. 1983. Εκθεση για το πρόγραμμα μελέτης του βιολογικού κύκλου και της καταπολέμησης του λεπιδόπτερου Sesamia sp. που προσβάλλει τον αραβόσιτο στο νομό της Λάρισας. Εκθεση στο Υπουργείο Γεωργίας. 13 σελ.

Hayes, D. K, W.N. Sullivan, M.Z. Oliver, and M. S. Schechter. 1970. Photoperiodic manipulation of insect diapause: a method of pest control? Science 169 (3943): 382-383.

Henneguy, L. F. 1904. Les Insectes. Morphologie, Reproduction, Embryogenie. Masson, Paris. 804 pp.

Hilal, A. 1978. Etude experimentale de developpment et de la reproduction de Sesamia nonagrioides Lef. (Lepidoptera - Noctuidae). Application e l' etude des populations dans les cultures de cane a sucre e Maroc. These de docteurIngenieur. Universite de Bordeaux.

Hilal, A .1988. Diapause larvaire de Sesamia nonagrioides Lef. (Lep. Noctuidae) et diapause imaginale de Cassida vittata wild (Col., Chrysomelidae):mise en evidence, etude ecophysiologique, endocrinologique et ecologique. These de docteur es sciences, Universite de Bordeaux.

Hoy, M. A. 1975. Diapause in the mite Metaseiulus occidentalis: stages sensitive to photoperiodic induction. J. Insect Physiol. 21(4): 745-752.

- Hoxie, R. P. and S. G. Wellso. 1974. Cereal leaf beetle instars and sex, defined by larval head capsule widths. *Am. ent. Soc. Am.* 67: 183-186.
- Θανόπουλος P. και I. A. Τσιτσιπής. 1986. Επίδραση της θερμοκρασίας στο έντομο Sesamia nonagrioides (Lef.) (Lepidoptera, Noctuidae). 8ο Συνέδριο Ε.Ε.Β.Ε. Ιωάννινα, 24-26 Οκτωβρίου 1986.
- Θανόπουλος P. και I. A. Τσιτσιπής. 1991. Η επίδραση της σχετικής υγρασίας σε δύο διαφορετικές θερμοκρασίες στα στάδια αυγού, νύμφης και τελείου του Sesamia nonagrioides (Lef.). Πρακτικά Α' Πανελ. Εντομ. Συνεδρίου, Αθήνα, 6:129-131.
- Ives, W. G. H. 1973. Heat units and outbreaks of the forest tent caterpillar Malacosoma disstria (Lepidoptera : Lasiocampidae). *Can. Entom.* 105: 529-543.
- Ισαακίδης, Κ. 1939. Ο σκώληξ του αραβοσίτου εν Ελλάδα. Χρον. Μπενακείου Φυτοπ. Ινσ. 3(2): 67-68.
- Jolly, M. S., S. S. Sinha, and J.L. Razden. 1971. Influence of temperature and photoperiod on termination of pupal diapause in the Tasar silkworm, Antheraea mylitta. *J.Insect Physiol.* 17(4) : 753-760.
- Καλογερέας, Σ. 1930. Προσδιορισμός εντόμων από τη fauna της Λαρίσης. Γεωργ. δελτιον (Απρ.-Ιουν.) 333-339.
- Karandinos, M. G. and R. C. Axtell. 1967. Temperature effects on the immature stages of Hippelates pusio, H. bishoppi and H. pallipes (Diptera : Chloropidae). *Ann. entom.Soc. Amer.* 60(5): 1055-1062.
- Καρανδεινός, Γ. Μ. 1990. Σημειώσεις Οικολογίας για τους φοιτητές 4ου εξαμήνου. Γεωργ. Πανεπ. Αθηνών.
- Krambias, A., J. P. Zyngas, and T. Shiakides. 1973. Lepidopterous pest on banana. *FAO Plant Protection Bull.* 21: 64-66.
- Lavenseau, L. et A. Hilal. 1990. Regulation des cycles saisonniers chez la Sesamie (Lepidoptera, Noctuidae). pp. 243-246 in

INRA (Eds) Regulation des cycles saisonniers chez les invertébrés, Dourden (France), 20-22 Février.

- Lees, A. D. 1953. The significance of the light and dark phases in the photoperiodic control of diapause in Metatetranychus ulmi Koch. Ann. App. Biol. 40(3) : 487-497.
- Lees, A. D. 1955. The Physiology of Diapause in Arthropods. Cambridge Monographs in Experimental Biology, No. 4 Cambridge Univ. Press. 151 pp.
- Lees, A. D. 1960. Some aspects in animal photoperiodism. Cold Spring Harb. Symb. Quant. Biol. 25: 261-268.
- Lees, A. D. 1966. Photoperiodic timing mechanisms in insects. Nature, London 210(5040): 986-989.
- Lees, A. D. 1968. Photoperiodism in insects. pp. 67-138 in A.C. Giese (Ed.), Photophysiology Vol. IV., Acad. Press, N. Y. and London.
- Lefebvre, A. 1827. Description de divers insectes inédits. Ann. Soc. Linn. Paris. 6:98 (μικροφίλμ).
- Lespes, L. and M. L. Jourdan. 1940. Observations sur la biologie de la Sesamie du Mais (Sesamia vuteria Stoll.) au Maroc. Rev. Zool. Agr. Appl. Bordeaux 7-8: 49-58.
- Lodos, N. 1981. Maize pests and their importance in Turkey. EPPO, Bull. 11(2): 87-89.
- Mansingh, A. 1971. Physiological classification of dormancies in insects. Can. Entom. 103(7): 983-1009.
- Masaki, S. 1980. Summer diapause. Ann. Rev. Entom. 25:1-25.
- McLeod, D. G. R. and S. D. Beck. 1963. Photoperiodic termination of diapause in an insect. Biol. Bull. mar.,biol. Lab., Woods Hole 124(1): 84-96.
- Melamed-Madjar, V. and S. Tam. 1980. A field survey of changes in the composition of corn borer populations in Israel. Phytoparasitica 8: 201-204.

- Moreno, A. A. 1972. Notas sobre Ostrinia nubilalis (Hb.) and Sesamia nonagrioides (Lef.) Ann.INIA/Ser. Prot. Veg. 2: 149-170.
- Μπατζάκης, Β. Δ. 1970. Διευκρίνιση μιάς συνωνυμίας του είδους Sesamia nonagrioides (Lef.) (Lepidoptera - Noctuidae). Χρον. Μπενακείου Φυτ. Ινσ. Ν. Σ. 9: 320-323.
- Mueller, H. J. 1970. Formen der Dormanz bei Insecten. Nova Acta Leopoldina 35(191): 7-27.
- Nepveu, P. 1953. Observations sur la morphologie et la biologie des Sesamies du maïs et du sorgho en France (Sesamia nonagrioides Lef. et Sesamia cretica Led.). Ann. Epiph. 4: 445-457.
- Nucifora, A. 1966. Appunti sulla biologia di "Sesamia nonagrioides" (Lef.) in Sicilia. Tel. Agr. 18: 395-419.
- Oku, T. 1984. Larval diapause in the spotted cutworm, Xestia c-nigrum Linne (Lepidoptera: Noctuidae). Appl. Entom. Zool. 19(4): 483-490.
- Oliver, C. G. 1969. Experiments on the diapause dynamics of Papilio polyxenes. J. Insect Phys. 15(9) : 1579-1589.
- Pittendrigh, C. S., J. Elliot, and T. Takamura. 1984. The circadian component in photoperiodic induction. pp. 26-47 in R. Porter and G. M. Colling (Eds.), Photoperiodic regulation of insect and molluscan hormones. Ciba Foundation Symposium 104. Pitman, London. 298 p.
- Pittendrigh, C. S. and D. H. Minis. 1964. The entrainment of circadian oscillations by light and their role as photoperiodic clocks. Amer. Natur. 98(902): 261-294.
- Poitout, S. et R. Bues. 1974. Elevage de 28 especes de Lepidopteres Noctuidae et de 2 especes d' Arctiidae sur milieu artificiel simple. Particularite de l' elevage selon les especes. Ann. Zool. Ecol. anim. 6: 431-441.
- Prota, R. 1965. Osservazioni sul'etologia di Sesamia nonagrioides Lef. in Sardegna. Studi Sass. An. Fac. Agr. Sassari 13:

- Πελεκάσης, Κ.Ε.Δ. 1962. Κατάλογος των σπουδαιότερων εντόμων και άλλων ζώων σημειωθέντων ως επιβλαβών εις την Ελληνική Γεωργία κατά την τελευταία τριακονταετία. Χρον. Μπεννακείου Φυτοπ. Ινσ. 5: 5-104.
- Rebel, H. 1916. Die Lepidopterenfauna Kretas. Ann. K. Naturalist. Hofnius, Wien. 66-172.
- Ring, R. A. 1968. Termination of diapause in the larva of Lucilia caesar L. (Diptera : Calliphoridae). Can. J. Zool. 46(3): 335-344.
- Roach, S. H. and P. L. Adkisson. 1970. Role of photoperiod and temperature in the induction of pupal diapause in the bollworm, Heliothis zea. J. Insect Physiol. 16(8) : 1591-1597.
- Rock, G. C. 1983. Thermoperiodic effects on the regulation of larval diapause in the tufted apple budmoth (Lepidoptera: Tortricidae). Env. Entom.12(5): 1500-1503.
- Rock, G. C. and P. L. Shaffer. 1983. Tufted apple budmoth (Lepidoptera: Tortricidae): effects of constant daylengths and temperatures on larval diapause development. Env. Entom. 12(1): 71-75.
- Rock, G. C., P. L. Shaffer, and A. D. Shaltout. 1983. Tufted apple budmoth (Lepidoptera: Tortricidae) : photoperiodic induction of larval diapause and stages sensitive to induction. Env. Entom. 12(1): 66-70.
- Rossi, U., E. Turati, 1934. Le Leucanidi del gruppo zea. Dup. e la cosidetta "Nottua del granoturco" Mem. Soc. Ent. Ital. XIII : 273-293.
- Roubaud, E. 1930. Suspension evolutive et hibernation larvaire obligatoire, provoquées par la chaleur, chez le moustique commun, Culex pipiens L. Les diapauses vraies et les pseudo-diapauses chez les insectes. C.r. herd. Seanc. Acad. Sci., Paris 190(5): 324-326.
- Saunders, D. S. 1971. The temperature compensated photoperiodic

clock "programming" development and pupal diapause in the flesh fly, Sarcophaga argyrostoma J. Insect Physiol. 17(5): 801-812.

Saunders, D. S. 1974. Circadian rhythms and photoperiodism in insects. pp. 461-533 in M. Rockstein (Eds.), Physiology of Insecta (Sec. edn.). Academic Press. N. Y.

Saunders, D. S. 1976. The biological clock of insects. Scient. Amer. 234(2): 114-121.

Saunders, D. S. 1982. Insect Clocks. Second edn. Pergamon Press, Oxford, 409 pp.

Saunders, D. S. and H. Bradley. 1984. Long-night summation and programming of pupal diapause in the flesh fly, Sarcophaga argyrostoma. pp. 65-89 in R. Porter and G. M. Collins (Eds.), Photoperiodic regulation of insect and molluscan hormones. Ciba Foundation Symposium 104, Pitman, London. 298 pp.

Shaffer, P. L. and G. C. Rock, 1983. Tufted apple budmoth (Lepidoptera: Tortricidae): effects of constant daylengths and temperatures on larval growth and determination of larval - pupal ecdysis. Env.Entom. 12(1): 76-80.

Shelford, V. E. 1929. Laboratory and Field Ecology. Williams & Wilkins, Baltimore. 608 pp.

Shimada, K. 1983. Photoperiodic induction of diapause in normal and allatectomized precocious pupae of Papilio machaon. J. Insect Physiol. 29(10): 801-806.

Sieber, R. and G. Benz. 1980. Termination of the facultative diapause in the colding moth, Laspeyresia pomonella (Lepidoptera, Tortricidae). Ent. exp. appl. (2): 204-212.

Smith, S. M. and R. A. Brust. 1971. Photoperiodic control of the maintenance and termination of larval diapause in Wyeomyia smithii (Coq.) (Diptera: Culicidae) with notes on oogenesis in the adult female. Can. J. Zool. 49(7): 1065-1073.

Statgrafics. 1987. Statistical graphics system by statistical graphics corporation, Plus * Ware Product STSC, Inc.

- Σταυράκης, Γ. Ν. 1967. Συμβολή εις τη μελέτη των εν Ελλάδι επιβλαβών εις τον αράβόσιτο ειδών του γένους Sesamia (Lepidoptera - Noctuidae). Χρον. Μπενακείου Φυτοπ. Ινσ. 8 ΝΣ (1): 20-23.
- Takeda, M. 1985. An "hourglasslike" feature in the photoperiodic time measurement in Diatraea grandiosella (Pyralidae). J. Insect Physiol. 31(5): 397-405.
- Takeda, M. and G. M. Chippendale. 1982. Environmental and genetic control of the larval diapause of the southwestern corn borer, Diatraea grandiosella. Phys. Entom. 7(1): 99-110.
- Tams, W. H. T. and J. Bowden. 1953. A revision of the African species of Sesamia Guenne and related genera (Agrotidae-Lepidoptera). Bull. Entom. Res.43: 645-678.
- Tauber, M. J. and C. A. Tauber. 1972. Larval diapause in Chrysopa nigricornis : sensitive stages, critical photoperiod and termination (Neuroptera:Chrysopidae). Ent. exp. appl. 15: 105-111.
- Tauber, M.J. and C.A.Tauber. 1973a. Insect phenology: criteria for analyzing dormancy and for forecasting post diapause development and reproduction in the field. Search (Agric.), Cornell Univ. agric. Exp. Stn 3(12): 1-16.
- Tauber, M.J. and C. A. Tauber. 1973b. Seasonal regulation of dormancy in Chrysopa carnea (Neuroptera). J. Insect Phys. 19(7): 1455-1463.
- Tauber, M. J. and C. A. Tauber. 1973c. Nutritional and photoperiodic control of the seasonal reproductive cycle in Chrysopa mohave (Neuroptera). J. Insect Physiol. 19(4): 729-736.
- Tauber, M.J. and C.A. Tauber. 1974. Thermal accumulations, diapause and oviposition in a conifer-inhabiting predator, Chrysopa harrisii (Neuroptera). Can. Entom. 106(9): 969-978.
- Tauber, M. J. and C. A. Tauber. 1976. Insect seasonality: diapause maintenance, termination, and post-diapause development. Ann. Rev. Entom. 21: 81-107.

- Tauber, M. J., C. A. Tauber, and S. Masaki. 1984. Adaptations to hazardous seasonal conditions: dormancy, migration, and polyphenism. pp. 149-183 in C. B. Huffaker and R. L. Rabb (Eds.), *Ecol. Entom.* Wiley, N. Y. 844 pp.
- Tauber, M. J., C. A. Tauber, and S. Masaki. 1986. *Seasonal adaptations of insects.* Oxford Univ. Press, N.Y. 411 pp.
- Teetes, G. L., P. L. Adkisson, and N. M. Randolph. 1969. Photoperiod and temperature as factors controlling the diapause of the sunflower moth, Homoeosoma electellum. *J. Insect Physiol.* 15(5): 755-761.
- Thiele, H. U. 1973. Remarks about Mansingh's and Mueller's classifications of dormancies in insects. *Can. Entom.* 105(6): 925-928.
- Tsitsipis, J. A. 1984. Rearing the corn borer Sesamia nonagrioides on artificial media in the lab. XVII Inter. Congress of Entomology, Hamburg, Abstract Volume p. 316.
- Tsitsipis, J. A. 1988. The corn stalk borer, Sesamia nonagrioides: Forecasting, crop-loss assessment and pest management. pp. 171-177 in R. Cavalloro, K. D. Sunderland (Eds.) *Intergated Crop Protection in Cereals.* Balkema AA, Rotterdam, Brookfield.
- Tsitsipis, J. A. and M. Alexandri. 1989. The corn stalk borer Sesamia nonagrioides (Lepidoptera, Noctuidae): Population fluctuation and plant infestation relationships. *Acta Phyt. Entom. Hung.* 24: 213-218.
- Tsitsipis, J. A., A. Gliatis and B. E. Mazomenos. 1984. Seasonal appearance of the corn stalk borer, Sesamia nonagrioides in Central Greece. *Med. Fac. Landbouw. Rijksniv.* 49: 667-674.
- Tsitsipis, J.A., R. Thanopoulos, M. Alexandri, and A. Fantinou. 1990. Control strategy against the corn stalk borer, Sesamia nonagrioides, based on knowledge of its biology and ecology. ANPP-Sec. Int. Conf. on pests in Agriculture, Versailles, 4th-6th December 1990.
- Τσιτσιπής, Ι. Α., Α. Γλιάτης, Β. Σαλτζής, Ρ. Σταθόπουλος, Σ.

Μουλούδης, Μ. Στεφανάκης, Σ. Παπαστεφάνου, Κ. Χριστούλας, Γ. Παπαγεωργίου, Ν. Κατράνης, και Δ.

Οικονόμου 1991. Εποχιακή εμφάνιση του Sesamia nonagrioides και Ostrinia nubilalis σε διάφορες περιοχές της Ελλάδος και εκτίμηση της προκαλούμενης απ' αυτά ζημιάς στην παραγωγή αραβοσίτου. Πρακτικά Α'Πανελλ. Εντομ. Συνεδρίου, Αθήνα, 6:153-163.

Tzanakakis, M. E. 1959. An ecological study of the Indian-meal moth Plodia interpunctella (Huebner) with emphasis on diapause. *Hilgardia* 29(5): 205-246.

Weseloh, R. M. 1973. Termination and induction of diapause in the Gypsy moth larval parasitoid, Apanteles melanoscelus. *J. Insect Physiol.* 19(10): 2025-2033.

Wheeler, W. M. 1983. A contribution of insect embryology. *J. Morph.* 8 (1): 1-160.

Yin, G. M. and G. M. Chippendale. 1976. Hormonal control of larval diapause and metamorphosis of the southwestern corn borer Diatraea grandiosella. *J. exp. Biol.* 64(2): 303-310.

Zacharuk, R. Y. 1973. Penetration of the cuticular layers of elaterid larvae (Coleoptera) by the fungus Metarrhizium anisopliae and notes on bacterial invasion. *J. Invert. Path.* 21: 101-106.