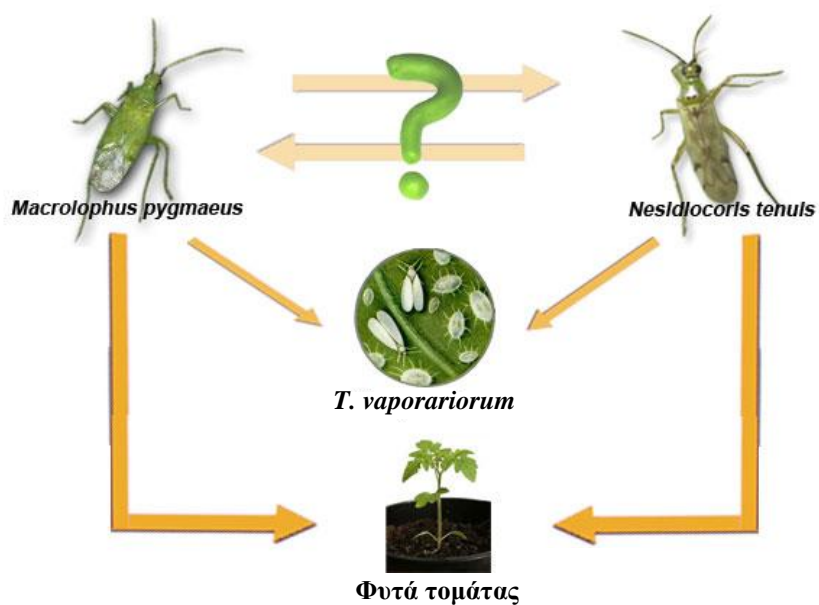


Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών  
Τμήμα Επιστήμης Φυτικής Παραγωγής  
Εργαστήριο Οικολογίας και Προστασίας Περιβάλλοντος

Διερεύνηση της ενδοσυντεχνιακής θήρευσης μεταξύ των αρπακτικών  
*Macrolophus pygmaeus* (Rambur) και *Nesidiocoris tenuis* (Reuter)



Λαμπρόπουλος Παναγιώτης  
Μεταπτυχιακή Μελέτη

Αθήνα 2011

Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών  
Τμήμα Επιστήμης Φυτικής Παραγωγής  
Εργαστήριο Οικολογίας και Προστασίας Περιβάλλοντος

Διερεύνηση της ενδοσυντεχνιακής θήρευσης μεταξύ των αρπακτικών  
*Macrolophus pygmaeus* (Rambur) και *Nesidiocoris tenuis* (Reuter)

Λαμπρόπουλος Παναγιώτης  
Μεταπτυχιακή Μελέτη

**Τριμελής εξεταστική επιτροπή:**

**Εισηγητής:** Φαντινού Αργυρώ, Αναπληρώτρια Καθηγήτρια

**Μέλη:** Εμμανουήλ Νικόλαος, Καθηγητής

Παπαδούλης Γεώργιος, Αναπληρωτής Καθηγητής

Αθήνα 2011

## Ευχαριστίες

Η παρούσα μεταπτυχιακή μελέτη πραγματοποιήθηκε στο Εργαστήριο Οικολογίας και Προστασίας Περιβάλλοντος του Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών του Τμήματος της Επιστήμης της Φυτικής Παραγωγής.

Κατ' αρχήν θα ήθελα να εκφράσω τις ειλικρινείς μου ευχαριστίες στην Αναπληρώτρια Καθηγήτρια του Εργαστηρίου Οικολογίας και Προστασίας Περιβάλλοντος του Γ. Π. Α. κ. Φαντινού Αργυρώ, τόσο για την ανάθεση της παρούσας μελέτης, όσο και την κριτική επίβλεψη και τις εύστοχες παρατηρήσεις της κατά τη διεξαγωγή των πειραμάτων και τη συγγραφή.

Θα ήθελα επίσης να ευχαριστήσω θερμά τον Επ. Καθηγητή του Εργαστηρίου Γ. Ζωολογίας & Εντομολογίας του Γ.Π.Α. κ. Περδίκη Διονύσιο για την πολύτιμη καθοδήγηση του κατά την στατιστική επεξεργασία, καθώς και για την σημαντική συνεισφορά του σε οποιοδήποτε δυσκολία παρουσιάστηκε, κατά την πειραματική διαδικασία.

Θα ήθελα ακόμη να ευχαριστήσω τα μέλη της Τριμελούς Επιτροπής, τον Καθηγητή κ. Εμμανουήλ Νικόλαο και τον Αναπληρωτή Καθηγητή κ. Παπαδούλη Γεώργιο, για το ενδιαφέρον τους, την ανάγνωση, τις βελτιωτικές παρεμβάσεις και την βαθμολόγηση της μελέτης μου.

Τελειώνοντας θα ήθελα να αναφερθώ στην οικογένεια μου και στους φίλους μου που συνέβαλαν ο καθένας με τον τρόπο του, για την επίτευξη του καλύτερου δυνατού αποτελέσματος. Ιδιαίτερα ευχαριστώ την συνάδελφο μου Νυδριώτη Ευθυμία για την ανάγνωση του κειμένου και την ηθική υποστήριξη που μου προσέφερε.

## Περίληψη

Η μελέτη των βασικών αλληλεπιδράσεων μεταξύ θηρευτή – θηράματος και ο προσδιορισμός της λειτουργικής απόκρισης ενός θηρευτού εξυπηρετεί στην καλύτερη αξιολόγηση ενός αρπακτικού ως φυσικού εχθρού. Η μελέτη των αλληλεπιδράσεων παράλληλα μεταξύ διαφόρων ειδών θηρευτών που επιδρούν σε ένα είδος λείας, καθώς και η επίδραση αυτών των αλληλεπιδράσεων στην πιθανά αθροιστική θηρευτική συμπεριφορά τους, αποκτά βαρύνουσα σημασία στην μελέτη πολύπλοκων τροφικών συστημάτων καθώς αποτελούν εργαλείο για την αποτελεσματικότερη εφαρμογή τους, στην βιολογική καταπολέμηση εχθρών των καλλιεργούμενων φυτών.

Η παρούσα εργασία είχε ως σκοπό την εκτίμηση της λειτουργικής απόκρισης των αρπακτικών *Macrolophus pygmaeus* και *Nesidiocoris tenuis* όταν τους προσφέρθηκε ως λεία, άτομα του αλευρώδη *Trialeurodes vaporariorum*, σε φύλλα τομάτας, σε ένα απλοποιημένο σύστημα φυτού - θηράματος - θηρευτού. Ως θηρευτές επιλέχθηκαν νύμφες 5<sup>ου</sup> νυμφικού σταδίου των δυο αρπακτικών, των οποίων η αρπακτικότητά μελετήθηκε κατά τη διάρκεια 24 ωρών. Ως λεία χρησιμοποιήθηκαν άτομα 2<sup>ου</sup> και 3<sup>ου</sup> προνυμφικού σταδίου του αλευρώδη. Επιπλέον, μελετήθηκε ο πιθανός ενδοειδικός ανταγωνισμός τόσο για το είδος *M. pygmaeus*, όσο και το *N. tenuis* καθώς και ο ενδεχόμενος διαειδικός ανταγωνισμός, στην ταυτόχρονη παρουσία και των δύο θηρευτών. Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν, με άτομα του *T. vaporariorum*, σε διάφορες αυξανόμενες πυκνότητες (10, 30, 50, 70 και 90 άτομα), σε φύλλα τομάτας. Ακόμη επιχειρήθηκε η διερεύνηση της ενδεχόμενης ανάπτυξης ενδοσυντεχνιακής θήρευσης (IGP), μεταξύ των δύο ειδών των θηρευτών. Τέλος, μελετήθηκαν οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ των δύο ειδών αρπακτικών, σε ταυτόχρονη παρουσία τους, χωρίς την παρουσία λείας, με παρατηρήσεις διάρκειας 30 λεπτών. Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν σε εργαστηριακές συνθήκες, στη θερμοκρασία των 25°C.

Η λειτουργική απόκριση τόσο του *M. pygmaeus*, όσο και του *N. tenuis* βρέθηκε ότι ακολουθεί τον Τύπο II του Holling. Σύμφωνα με αυτόν τον Τύπο ο

αριθμός των καταναλωθέντων ατόμων λείας αυξάνεται με έναν σταθερά μειούμενο ρυθμό σχηματίζοντας μία καμπύλη η οποία τείνει προς ένα μέγιστο όπου παρατηρείται ο κορεσμός του θηρευτή.

Κατά την ταυτόχρονη παρουσία δύο ατόμων του *M. pygmaeus*, παρατηρήθηκε ανάπτυξη ενδοειδικού ανταγωνισμού, σε μέσες πυκνότητες λείας (30 και 50 ατόμων). Στις ίδιες πυκνότητες λείας, τα άτομα του *N. tenuis* δεν καταγράφηκαν στοιχεία που να επιβεβαιώνουν την ύπαρξη ενδοειδικού ανταγωνισμού, ενδεχομένως λόγω της πιο έντονης φυτοφαγικής συμπεριφοράς του είδους αυτού. Στις μεγαλύτερες πυκνότητες λείας (90 άτομα), τόσο μεταξύ των ατόμων του *M. pygmaeus*, όσο και του *N. tenuis* αναπτύχθηκε συνεργιστική θηρευτική δράση, και η πραγματική κατανάλωση ατόμων λείας ήταν μεγαλύτερη με την εκτιμηθείσα αναμενόμενη.

Κατά την ταυτόχρονη παρουσία ατόμων και των δύο ειδών θηρευτών δεν παρατηρήθηκε ανάπτυξη ενδοσυντεχνιακής θήρευσης. Παρατηρήθηκε όμως στις μέσες πυκνότητα λείας (30 και 50 άτομα) μειωμένη θηρευτική ικανότητα και των δύο θηρευτών γεγονός που εισηγείται την ύπαρξη διαειδικού ανταγωνισμού. Αντιθέτως, στις υψηλότερες πυκνότητες οι θηρευτές ανέπτυξαν συνεργιστική θηρευτική δράση καταναλώνοντας μεγαλύτερο αριθμό ατόμων λείας, σε σχέση με τις αναμενόμενες τιμές.

Στην απουσία λείας, η ταυτόχρονη παρουσία και των δύο θηρευτών, είχε σαν αποτέλεσμα την αύξηση της κινητικότητας τους, με πιο κινητικά τα άτομα του *M. pygmaeus*. Επιπλέον, δεν παρατηρήθηκαν διαφορές μεταξύ των επαφών όταν υπήρχαν άτομα του ίδιου είδους θηρευτών ή κατά την ταυτόχρονη παρουσία και των δύο ειδών θηρευτών. Τέλος, παρατηρήθηκαν επαφές είτε μεταξύ ατόμων του ίδιου είδους ή των δύο ειδών των θηρευτών το πρώτο χρονικό διάστημα της ταυτόχρονης παρουσίας τους στο τριβλίο.

## Summary

The dynamical relationship between predators and their prey is one of the dominant themes in ecology. The functional also response of a predator is a key factor in the population dynamics of predator–prey systems and can determine if a predator is able to regulate the density of its prey and serves to a better assess of its ability as a natural enemy. Moreover, the study of the interactions between different species of predators that may affect one common prey, and the impact of these interactions in potential additive predatory behavior, acquires great significance in the study of complex food systems as a tool for the effective implementation in biological control pests of cultivated plants.

At the present study we investigated the functional response of predators *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis* to densities of second and third instar of whitefly *Trialeurodes vaporariorum*, on tomato leaf, in a simplified tritrophic system (plant - prey – predators). As predators we used fifth instar of both predators. Furthermore, we studied the possible intraspecific competition that might is exhibited in both species *M. pygmaeus*, and *N. tenuis* as well as the potential interspecific competition, at the simultaneous presence of both predators. The prey densities that were selected were 10, 30, 50, 70 and 90 individuals of 2<sup>nd</sup>-3<sup>rd</sup> instar of *T. vaporariorum* on tomato leaves, into petri dishes. Furthermore, we studied the development of the potential intraguild predation (IGP), between the two predator species. Finally, we studied the behavioural interactions between the two predator species in the absence of prey, at their simultaneous presence, with observations of a 30 minutes period. The experiments were conducted under laboratory conditions at a temperature of 25°C.

Through the schematic presentation of the predation of *M. pygmaeus* and *N. tenuis*, it was found that both the predators exhibit a Type II functional according to Holling classification.. According to this Type, the number of the consumed prey increased with a constant decreased rhythm forming a curve

which extends to a plateau where predator's saturation is observed. At the simultaneous presence of two individuals of *M. pygmaeus*, we observed an intraspecific competition at prey densities of 30 and 50 individuals. However, there was not found such a behaviour between individuals of *N. tenuis* at the same prey densities. At higher prey densities (90 individuals) there was found a synergistic impact of the individuals of *M. pygmaeus*, as well as that of *N. tenuis* with the actual consumption of prey to be higher from the expected.

There was not observed an intraguild predation between the individuals of both species. However, there was a reduction in predatory ability of the two predators at the densities of 30 and 50 individuals of prey suggesting the existence of an interspecific competition. Additionally, at higher prey densities the number of the consumed prey items were increased, a fact that suggests the existence of a synergistic effect of the two predatory species.

In the simultaneous presence of both predator species in the absence of prey, it was observed an increase in the mobility of the predators, with the more active to be the individuals of *M. pygmaeus*. Furthermore, no differences were observed between the number of contacts among either the two individuals of a the predator species or the two species at their simultaneous presence at a petri dish, while the contacts took place only during the first period of the observation time.

## Πίνακας περιεχομένων

### Περίληψη

### Summary

<b>1. Εισαγωγή</b> .....	<b>1</b>
1.1 Αλληλεπιδράσεις μεταξύ ειδών .....	1
1.2 Η θήρευση .....	4
1.2.1 Κατηγοριοποίηση των θηρευτών .....	5
1.2.2 Γενικευμένοι και Εξειδικευμένοι θηρευτές .....	10
1.2.3 Στρατηγικές θηρευτών και η επίδραση τους στους πληθυσμούς των θηραμάτων .....	11
1.2.4 Μαθηματικά πρότυπα θηράματος – θηρευτή .....	12
1.2.5 Αριθμητική και λειτουργική απόκριση θηρευτών .....	16
1.2.6 Ποσότητα – Ποιότητα λείας .....	21
1.3 Πολυφάγα είδη.....	22
1.3.1 Πολυφαγική συμπεριφορά στα Heteroptera .....	25
1.3.2 Ο ρόλος των πολυφάγων εντόμων στην βιολογική καταπολέμηση .....	27
1.3.3 Τα πολυφάγα αρπακτικά Miridae ως παράγοντες βιολογικής αντιμετώπισης σε καλλιέργειες κηπευτικών .....	28
1.4 Ενδοσυντεχνιακή θήρευση .....	29
1.4.1 Κατηγορίες της ενδοσυντεχνιακής θήρευσης.....	32
1.4.2 Ο ρόλος της Ενδοσυντεχνιακής Θήρευσης στην Ολοκληρωμένη Αντιμετώπιση Εχθρών.....	34
1.4.3 Η ενδοσυντεχνιακή θήρευση των αρπακτικών Heteroptera.....	37
<b>2. Σκοπός της εργασίας</b> .....	<b>39</b>
<b>3. Υλικά και μέθοδοι</b> .....	<b>41</b>
3.1 Το σύστημα μελέτης.....	41
3.1.1 Οικογένεια Miridae.....	42
3.1.2 Το αρπακτικό <i>Macrolophus pygmaeus</i> (Rambur) .....	44
3.1.3 Το αρπακτικό <i>Nesidiocoris tenuis</i> (Reuter) .....	48
3.1.4 <i>Trialeurodes vaporariorum</i> , Westwood (Hemiptera:Aleurodidae) Αλευρώδης των θερμοκηπίων .....	52



3.1.5 <i>Ephestia kuhniella</i> Zell. (Lepidoptera:Pyralidae)	
Μεσογειακό σκουλήκι των αλεύρων .....	55
3.2 Προετοιμασία πειραμάτων και εκτροφές .....	56
3.2.1 Παραγωγή φυτών τομάτας.....	57
3.2.2 Εκτροφή των αρπακτικών εντόμων .....	59
3.2.3 Εκτροφή της λείας ( <i>Trialeurodes vaporariorum</i> ).....	60
3.2.4 Προετοιμασία τριβλίων.....	60
3.3 Λειτουργική απόκριση των αρπακτικών <i>M. pygmaeus</i> και <i>N. tenuis</i> ,	
σε λεία <i>T. vaporariorum</i> .....	61
3.4 Αρπακτικότητα και συμπεριφορά των αρπακτικών <i>M. pygmaeus</i> και	
<i>N. tenuis</i> , σε κοινή παρουσία, με αυξανόμενη πυκνότητα λείας .....	62
3.5 Διερεύνηση της αναδύμενης συνεργιστικής καταναλωτικής συμπεριφοράς	
των ειδών <i>M. pygmaeus</i> και <i>N. tenuis</i> .....	64
3.6 Αλληλεπιδράσεις των αρπακτικών <i>M. pygmaeus</i> και <i>N. tenuis</i> ,	
σε απουσία λείας .....	65
3.7 Στατιστική ανάλυση δεδομένων .....	65
<b>4. Αποτελέσματα .....</b>	<b>70</b>
4.1 Λειτουργική απόκριση του <i>M. pygmaeus</i> και του <i>N. tenuis</i>	
με λεία <i>T. vaporariorum</i> .....	70
4.2 Αρπακτικότητα και συμπεριφορά των αρπακτικών <i>M. pygmaeus</i>	
και <i>N. tenuis</i> , σε κοινή παρουσία, με αυξανόμενη πυκνότητα λείας .....	74
4.3 Εκτίμηση ενδοειδικών αλληλεπιδράσεων των θηρευτών <i>M. pygmaeus</i>	
και <i>N. tenuis</i> .....	78
4.4 Αλληλεπιδράσεις των αρπακτικών <i>M. pygmaeus</i> και <i>N. tenuis</i> ,	
στην απουσία λείας .....	85
<b>5. Συζήτηση .....</b>	<b>89</b>
<b>6. Συμπεράσματα.....</b>	<b>104</b>
<b>Βιβλιογραφία .....</b>	<b>105</b>

## 1. Εισαγωγή

### 1.1 Αλληλεπιδράσεις μεταξύ ειδών

Στη φύση, οι δυνητικοί παράγοντες που μπορούν να επηρεάσουν τα μεγέθη των πληθυσμών των διαφόρων οργανισμών είναι πολλοί. Οι παράγοντες αυτοί κατατάσσονται σε δύο βασικές κατηγορίες: (α) τους *πυκνοανεξάρτητους* (αναφερόμενοι και ως *έμμεσοι*), η επίδραση των οποίων σε κάθε άτομο του πληθυσμού ενός είδους είναι ανεξάρτητη της πυκνότητας του πληθυσμού και (β) *πυκνοεξαρτημένους*, η επίδραση των οποίων σε κάθε άτομο του πληθυσμού είναι τόσο εντονότερη όσο η πυκνότητα του πληθυσμού είναι μεγαλύτερη. Η επίδραση των τελευταίων είναι μεγαλύτερη όσο αυξάνει η πυκνότητα του πληθυσμού ενός οργανισμού για το λόγο αυτό θεωρούνται και *άμεσοι* παράγοντες. Οι πυκνοανεξάρτητοι παράγοντες (αβιοτικοί κυρίως) μεταβάλλουν τα μεγέθη των πληθυσμών μέσω της θνησιμότητας που προκαλούν. Οι πυκνοεξαρτημένοι (βιοτικοί) τείνουν να μειώσουν τον ρυθμό γονιμότητας των ατόμων και ταυτόχρονα να αυξήσουν τον ρυθμό θνησιμότητας ανά άτομο πληθυσμού καθώς το πληθυσμιακό μέγεθος αυξάνεται.

Οι σχέσεις ανάμεσα σε διαφορετικά είδη - αλληλεπιδράσεις - είναι πολλαπλές και συνήθως περιγράφονται ανάλογα με την ευεργετική, καταστροφική ή ουδέτερη επίδρασή τους στα διάφορα εμπλεκόμενα είδη. Οι σχέσεις αυτές συμβάλλουν στη διατήρηση της ζωής και σε αυτές στηρίζεται η λειτουργία των διαφόρων κοινοτήτων.

Στην οικολογία χαρακτηρίζονται ως **βιολογικές αλληλεπιδράσεις** (biological interactions), οι σχέσεις μεταξύ ατόμων δύο ειδών μιας κοινότητας. Αυτές οι σχέσεις μπορούν να ομαδοποιηθούν σε συγκεκριμένες κατηγορίες (classes of interactions), με βάση το αποτέλεσμα της αλληλεπίδρασης ή τον τρόπο λειτουργίας της αλληλεπίδρασης μεταξύ των ειδών. Σύμφωνα με τα παραπάνω η επίδραση αυτή μπορεί να είναι **θετική (+)**, **αρνητική (-)** ή **ουδέτερη (0)** στους πληθυσμούς των ειδών. Εάν κανένα από τα δύο είδη δεν

επηρεάζεται από τη δραστηριότητα του άλλου τότε η αλληλεπίδραση αυτή θεωρείται και συμβολίζεται ως **ουδέτερη (0 , 0)**. Οι κυριότερες μορφές αλληλεπιδράσεων των πληθυσμών είναι ο **ανταγωνισμός**, η **θήρευση**, και ο **παρασιτισμός** που χαρακτηρίζονται ως αρνητικές αλληλεπιδράσεις. Επιπλέον στη φύση παρατηρούνται και αλληλεπιδράσεις θετικές μεταξύ των ειδών, στις οποίες εντάσσονται η **αμοιβαιότητα (+ , +)**, ο **ομοσιτισμός (+ , 0)**, η **αντιβίωση (- , 0)** που μαζί με την **ουδετερότητα (0 , 0)**, είναι ίσως λιγότερο εμφανείς στη φύση (Pianka 2000) και κατά συνέπεια λιγότερο μελετημένες από τους οικολόγους σε αντίθεση με τις αρνητικές.

Στον Πίνακα 1, παρουσιάζονται όλες οι τύποι αλληλεπιδράσεων μεταξύ των ειδών μιας κοινότητας και οι πιθανές εκβάσεις για το κάθε είδος.

**Πίνακας 1. Βασικές κατηγορίες αλληλεπιδράσεων μεταξύ ειδών**

Τύπος	Είδος A	Είδος B
<b>Αλληλεπίδρασης</b>	<b>A</b>	<b>B</b>
Ανταγωνισμός	-	-
Θήρευση	+	-
Παρασιτισμός	+	-
Αμοιβαιότητα	+	+
Ομοσιτισμός	+	0
Αντιβίωση	-	0
Ουδετερότητα	0	0

**Ανταγωνισμός (- , -)** εκδηλώνεται μεταξύ πληθυσμών διαφορετικών ειδών (**διαειδικός**), αλλά και μεταξύ ατόμων του ίδιου είδους (**ενδοειδικός**), κατά την εκμετάλευση κοινών πόρων που είτε σπανίζουν, είτε είναι άφθονοι. Κατά τη διαδικασία απόκτησης ή χρήσης τους από τους οργανισμούς προκύπτει βλαπτικό (αρνητικό) αποτέλεσμα για τον ένα ή τον άλλον οργανισμό ή και για τους δυο. Ο ανταγωνισμός διακρίνεται σε: (α) ανταγωνισμό **εκμετάλλευσης (exploitation)**, όταν η εκμετάλλευση των κοινών πόρων από τον ένα πληθυσμό ελαττώνει τη διαθεσιμότητα τους για τον άλλον,

και σε (β) ανταγωνισμό **παρέμβασης (interference)**, όταν ο ένας από δύο ανταγωνιστές απαγορεύει στον άλλον την πρόσβαση στους αναζητούμενους πόρους ή παρεμβαίνει δυσμενώς στον άλλον κατά την αναζήτησή τους.

**Θήρευση** και ο **παρασιτισμός (+, -)** παρατηρούνται όταν ένα είδος επιδρά αρνητικά σε έναν άλλο, αλλά το ίδιο επωφελείται από την αλληλεπίδραση αυτή. Σε επίπεδο ατομικό το ένα είδος ωφελείται, ενώ το άλλο ζημιώνεται. Σε επίπεδο ωστόσο πληθυσμιακό πιθανόν να ωφελούνται και τα δύο είδη. Η ουσιαστική διαφορά της θήρευσης και του παρασιτισμού είναι πως στον παρασιτισμό ο ξενιστής δεν θανατώνεται άμεσα, αλλά μετά από κάποιο ορισμένο χρονικό διάστημα, «χρησιμοποιούμενος» για τη ολοκλήρωση του βιολογικού κύκλου του θηρευτή του .

Αντίθετα οι αλληλεπιδράσεις κατά τις οποίες ωφελούνται και τα δύο είδη (ή το ένα ωφελείται ενώ το άλλο δεν επηρεάζεται) χαρακτηρίζονται ως **θετικές**. Υπάρχουν επίσης κατηγορίες αλληλεπιδράσεων λαμβάνοντας υπόψη εάν η σχέση μεταξύ των πληθυσμών είναι υποχρεωτικά συμβιωτική (κανένα είδος δεν επιβιώνει χωρίς το άλλο) ή εάν η σχέση τους δεν είναι υποχρεωτικά συμβιωτική δηλαδή, το ένα είδος μπορεί και επιβιώνει ανεξάρτητα από το άλλο. Αν και οι θετικές αλληλεπιδράσεις έχουν διερευνηθεί από τους επιστήμονες σε πολύ μικρότερη έκταση σε σχέση τις αρνητικές όπως η θήρευση και ο ανταγωνισμός, δεν παύουν να αποτελούν ένα πολύ σημαντικό κεφάλαιο της οικολογίας (Begon 1996).

Η **αμοιβαιότητα (+, +)** παρατηρείται στη φύση όταν δύο είδη επωφελούνται από την μεταξύ τους σχέση και ως συνέπεια αυτής της σχέσης παρατηρείται αύξηση της αρμοστικότητας των συμμετεχόντων ειδών (Boucher *et al.* 1982). Υπάρχουν δύο κατηγορίες **αμοιβαιότητας** λαμβάνοντας υπόψη εάν η σχέση μεταξύ των ειδών είναι υποχρεωτικά συμβιωτική όπου σε αυτή την περίπτωση ονομάζεται **mutualism** (όπου κανένα είδος δεν επιβιώνει χωρίς το άλλο π.χ. λειχήνες δηλαδή, συμβιωτική σχέση μεταξύ μύκητα και φύκους) ή εάν η σχέση τους χαρακτηρίζεται προαιρετικά συμβιωτική που ονομάζεται **cooperation**, όπου τα είδη μπορούν και επιβιώνουν ανεξάρτητα το ένα από το άλλο (π.χ. επικονίαση). Τέτοιου είδους αλληλεπιδράσεις φαίνεται να

λαμβάνουν χώρα συχνά μεταξύ ειδών σε τροπικά οικοσυστήματα. Χαρακτηριστικό παράδειγμα σχέσης αμοιβαιότητας αποτελεί η σχέση μεταξύ αφίδων και μυρμηγκιών (Flat 2000), καθώς και μεταξύ αρκετών ειδών μερμηγκιών με διάφορους σαπροφυτικούς μύκητες. Επιπλέον, παρόμοια συμβιωτική σχέση είναι αυτή μεταξύ τερμιτών και διάφορων ειδών πρωτόζωων που ζουν στο πεπτικό σύστημα των εντόμων και αποσυνθέτουν την κυτταρίνη και τα παράγωγα αυτής (Breznak 1994). Χωρίς αυτά τα πρωτόζωα, οι τερμίτες δεν θα επιβίωναν, αλλά ούτε και τα είδη των πρωτόζωων θα μπορούσαν να ζήσουν εκτός του εντερικού περιβάλλοντος του εντόμου.

**Ομοσιτισμός (+, 0)** παρατηρείται όταν το ένα είδος επωφελείται από την σχέση του με κάποιο άλλο είδος, ενώ το άλλο εμπλεκόμενο είδος παραμένει ανεπηρέαστο. Παράδειγμα αποτελεί η σχέση μεταξύ διάφορων επίφυτων, όπως οι ορχιδέες που αναπτύσσονται πάνω σε κορμούς μεγάλων δένδρων χωρίς όμως να τους προκαλούν εμφανή προβλήματα (Pianka 2000).

Η **ουδετερότητα** εκφράζει την σχέση μεταξύ δύο ειδών που η δραστηριότητα του ενός δεν επηρεάζει τη δραστηριότητα του άλλου είδους και αντίστροφα. Η πραγματική ουδετερότητα φαίνεται να αποτελεί σπάνιο φαινόμενο ή να μην εμφανίζεται στη φύση, εξαιτίας των έμμεσων αλληλεπιδράσεων που αναπτύσσονται μεταξύ των ειδών σε ένα οικοσύστημα (Pianca 2000). Αυτό ίσως γίνεται περισσότερο αντιληπτό σε πολύπλοκα κοινωνικά δίκτυα.

## 1.2. Η θήρευση

Η θήρευση είναι μια σχέση αλληλεπίδρασης μεταξύ δύο ειδών στην οποία ουσιαστικά το ένα είδος τρέφεται καταναλώνοντας εξ ολοκλήρου ή μερικώς το άλλο είδος. Επομένως, παρατηρείται ροή ενέργειας στο σύστημα, από το θήραμα, το οποίο βλάπτεται από τη σχέση αυτή, προς τον θηρευτή που επωφελείται. Η σχέση αυτή μεταξύ των ειδών είναι μια διαδικασία με ιδιαίτερη σημασία γιατί καθορίζει την αφθονία και στην ποικιλότητα των

ειδών σε ένα οικοσύστημα. Γενικά, αποτελεσματική θήρευση συμβάλλει στην πληθυσμιακή αύξηση του θηρευτή και στη μείωση του πληθυσμού του θηράματος. Αυτές οι πληθυσμιακές αυξομειώσεις διαφοροποιούν τα πληθυσμιακά φορτία και των υπόλοιπων οργανισμών που ουσιαστικά δεν λαμβάνουν μέρος στην θήρευση αλλά επηρεάζονται έμμεσα από αυτή. Το φαινόμενο της θήρευσης είναι ευρέως διαδεδομένο στη φύση και ιδιαίτερα πολύπλοκο στη ερμηνεία του. Κατηγορία της θήρευσης μπορεί να θεωρηθεί και ο καννιβαλισμός όπου σε περιπτώσεις έντονου ανταγωνισμού παρέμβασης εκδηλώνεται κατανάλωση μεταξύ ατόμων του ίδιου είδους. Η θήρευση αποτελεί θεμελιώδες στοιχείο της συμπεριφοράς των οργανισμών και συμβάλλει στην εξέλιξη των ζώων (Darwin 1871, Ricklefs 1969, Dawkins και Krebs 1979).

### 1.2.1. Κατηγοριοποίηση των θηρευτών

Χωρίς αμφιβολία οι θηρευτές επηρεάζουν σημαντικά την κατανομή και αφθονία των ειδών που καταναλώνουν, επιρροή που ασκείται και αντίστροφα από τα θηράματα προς τους θηρευτές. Αυτών των ειδών οι σχέσεις έχουν ιδιαίτερο ενδιαφέρον στην οικολογία αν και ο προσδιορισμός των παραμέτρων αυτών των σχέσεων σχετικά με το πώς και γιατί διαφοροποιούνται οι πληθυσμιακές πυκνότητες των οργανισμών είναι αρκετά δύσκολος.

Δύο είναι οι βασικοί τρόποι κατηγοριοποίησης των θηρευτών. Η πρώτη αναφέρεται ως **ταξινομική κατηγοριοποίηση** (Taxonomic classification) και η δεύτερη χαρακτηρίζεται ως **λειτουργική κατηγοριοποίηση** (Functional classification).

Όσον αφορά την ταξινομική κατηγοριοποίηση οι θηρευτές διαχωρίζονται σε τρεις κατηγορίες, τους **σαρκοφάγους θηρευτές** (σαρκοβόρα) που καταναλώνουν ζωικούς οργανισμούς, τους **φυτοφάγους θηρευτές** που καταναλώνουν φυτική ύλη και τους **πολυφάγους θηρευτές** που καταναλώνουν ύλη από διάφορα τροφικά επίπεδα.

Με βάση τον δεύτερο τρόπο κατηγοριοποίησης των θηρευτών (λειτουργική κατηγοριοποίηση), που λαμβάνει υπόψη του τη βλάβη που προκαλούν οι θηρευτές στη λεία τους (ή στον ξενιστή) καθώς και την εν γένει συμπεριφορά τους, αυτοί διαχωρίζονται σε τέσσερις κατηγορίες:

- **Σαρκοφάγα ή πραγματικοί θηρευτές** (σκοτώνουν και καταναλώνουν τη λεία τους)
- **Φυτοφάγα** (αφαιρούν τμήμα της λείας τους θηράματος, σπάνια όμως η ενέργεια αυτή είναι θανατηφόρα για τη λεία)
- **Παράσιτα** (καταναλώνουν τμήμα του ξενιστή, που σπάνια η ενέργεια αυτή είναι θανατηφόρα για τον ξενιστή τους)
- **Παρασιτοειδή** (σκοτώνουν ένα άτομο λείας για να αναπτυχθούν και να ολοκληρώσουν τον βιολογικό τους κύκλο)



**Εικόνα 1: Ακμαίο αρπακτικό Coccinellidea, σε φύλλο τριανταφυλλιάς (φωτό: Εργ. Οικολογίας, Λαμπρόπουλος Παναγιώτης)**

**Πραγματικοί θηρευτές (Αρπακτικά)** (Εικόνα 1) θεωρούνται τα είδη αυτά, τα οποία έχουν μέγεθος μεγαλύτερο από αυτό της λείας τους και

χρειάζεται να καταναλώσουν περισσότερα του ενός, άτομα της λείας, για να ολοκληρώσουν την ανάπτυξή τους.

Η θήρευση ή αρπακτισμός, είναι φαινόμενο που παρατηρείται συχνότατα στο ζωικό βασίλειο. Αρπακτικά είδη εντόμων συναντώνται σχεδόν σε όλες τις τάξεις των εντόμων, εκ των οποίων οι πλέον σημαντικές είναι αυτές των Hemiptera (Miridae, Anthocoridae, Nabidae, Pentatomidae και άλλες), Coleoptera (Coccinellidae, Carabidae και άλλες), Diptera, Neuroptera, Hymenoptera, Mantodea, Thysanoptera (Λυκουρέσης, 1995).

Σε αυτές τις τάξεις υπάρχουν είδη εντόμων που μπορεί να εκδηλώνουν την αρπακτική τους δραστηριότητα κατά τη διάρκεια μόνο των ατελών στάδιων της ζωής τους (π.χ. Cecidomyiidae), και επίσης είδη που εκδηλώνουν την αρπακτική τους δραστηριότητα κατά τη διάρκεια ολόκληρου του βιολογικού τους κύκλου (π.χ. Miridae). Επιπλέον, εκτός από τα αρπακτικά έντομα υπάρχουν και αρπακτικές αράχνες και αρπακτικά ακάρεα που μπορεί να επιδρούν, σε πολλές περιπτώσεις σημαντικά, στη μείωση του πληθυσμού ζωικών-εχθρών των καλλιεργούμενων φυτών.



**Εικόνα 2: Φυτοφάγα έντομα (αφίδες) σε βλαστό δένδρου ροδιάς (φωτό: Εργ. Οικολογίας, Λαμπρόπουλος Παναγιώτης)**

Οι φυτοφάγοι θηρευτές (Εικόνα 2) καταναλώνουν και αυτοί μεγάλο αριθμό θηραμάτων, διαφορετικών συνήθως ειδών, κατά τη διάρκεια του βιολογικού τους κύκλου αλλά εμφανίζουν μερική κατανάλωση του θηράματός



τους. Τις περισσότερες φορές η ζημιογόνος προσβολή τους δεν είναι θανατηφόρα. Τρέφονται με αυτότροφους οργανισμούς και δεν βρίσκονται σε στενή συμβίωση με τα φυτικά είδη τα οποία χρησιμοποιούν ως τροφή.

Τα **παράσιτα** (Εικόνα 3) όπως και οι φυτοφάγοι θηρευτές, εκδηλώνουν μερική κατανάλωση των θηραμάτων τους (ξενιστές). Οι επιθέσεις τους σε μερικές περιπτώσεις είναι αρκετά επιζήμιες για τους ξενιστές. Σε αντίθεση με τις προηγούμενες κατηγορίες καταναλωτών, τα παράσιτα προσβάλλουν ένα ή ελάχιστα άτομα κατά τη διάρκεια της ζωής τους και είναι κατά κανόνα εξειδικευμένα όσον αφορά τους ξενιστές που προσβάλλουν. Επιπλέον, η κύρια διαφορά τους με τους φυτοφάγους οργανισμούς είναι ότι τα παράσιτα βρίσκονται σε πολύ στενή σχέση με το θήραμα τους (ξενιστής). Μύκητες, βακτήρια ή και φυτά που παρασιτούν σε φυτά αποτελούν χαρακτηριστικά παραδείγματα παράσιτων.



**Εικόνα 3:** Παράσιτα φυτών *Cuscuta sp.* και νηματώδης του γένους *Meloidoginea* (πηγή: Διαδίκτυο)

**Παρασιτοειδή,** (Εικόνα 4 και 5) θεωρούνται τα έντομα εκείνα τα οποία έχουν μέγεθος συνήθως μικρότερο από αυτό του ξενιστή τους και απαιτούν μόνο ένα άτομο του ξενιστή για την ολοκλήρωση της ανάπτυξης τους, το οποίο

τελικά και θανατώνουν. Ο μεγαλύτερος αριθμός των παρασιτοειδών εντόμων ταξινομείται στις τάξεις Hymenoptera και Diptera.



**Εικόνα 4. *Aphidius colemani* που επιτίθεται σε αφίδα (Koppert Biological System)**

Ακριβέστερα, έχουν καταγραφεί περί τα 50.000 είδη υμενοπτέρων, 15.000 δίπτερον και 3.000 παρασιτοειδή που ανήκουν σε άλλες τάξεις (Gaston 1991, Eggleton & Belshaw 1992, Godfray 1994). Τα ακμαία άτομα ζουν ελεύθερα ενώ τα ωά και τα ανήλικα στάδια (στην πλειονότητα των ειδών των παρασιτοειδών) ζουν εντός του θηράματος τους (ξενιστής) (Εικόνα 5).



**Εικόνα 5: Παρασιτιμένες αφίδες σε φύλλο ροδιάς (φωτό: Εργ. Οικολογίας, Λαμπρόπουλος Παναγιώτης)**

Η σημαντική διαφορά με τα παράσιτα είναι πως τα παρασιτοειδή χρειάζονται αυστηρά ένα άτομο για να ολοκληρώσουν τον βιολογικό τους κύκλο και πως μετά την ενηλικίωση τους ο ξενιστής θανατώνεται (Thompson 1982). Ο ρυθμός επιθέσεων των παρασιτοειδών εξαρτάται άμεσα από την ωοπαραγωγικότητα των θηλυκών ακμαίων ατόμων (Godfray 1994).

### 1.2.2 Γενικευμένοι και Εξειδικευμένοι θηρευτές

Οι οικολόγοι που ασχολούνται με τη βιολογική διαχείριση των εχθρών έχουν εισηγηθεί διάφορα χαρακτηριστικά των φυσικών εχθρών με βάση τα οποία μπορούν να χαρακτηρισθούν, ως αποτελεσματικοί βιολογικοί παράγοντες. Σε αυτά τα χαρακτηριστικά συμπεριλαμβάνονται ο βαθμός της τροφικής εξειδίκευσης τους, ο χρόνος ανάπτυξης τους σε σχέση με τη λεία τους και το ωοπαραγωγικό δυναμικό τους. Η υψηλή εξειδίκευση, ο συγκρίσιμος αναπτυξιακός χρόνος ανάπτυξης σε σχέση με τη λεία και η υψηλή γονιμότητα χαρακτηρίζει κύρια τους **εξειδικευμένους θηρευτές (specialists)**, π.χ. τα παρασιτοειδή των Υμενοπτέρων και Διπτέρων, αφού γενικά επιτίθενται σε μικρό εύρος ειδών λείας, αναπτύσσονται μέσα στο θήραμα τους και έτσι έχουν συγκρίσιμο χρόνο ανάπτυξης με αυτό και γενικά έχουν υψηλή αναπαραγωγή. Η εισαγωγή επομένως παρασιτοειδών που έχει συχνά οδηγήσει σε επιτυχείς βιολογικούς ελέγχους καταγράφει την ικανότητα αυτών των εξειδικευμένων θηρευτών να ρυθμίζουν τις πληθυσμιακές πυκνότητες των ξενιστών – εχθρών (Debach & Rosen 1991) και διευκρινίζει τη σπουδαιότητα τους στη βιολογική αντιμετώπιση των φυτοφάγων εντόμων (Hawkins et al. 1997).

Αντίθετα οι **γενικευμένοι (generalists)** θηρευτές δεν διακρίνονται από τα παραπάνω χαρακτηριστικά και συχνά έχουν ευρύτερη διατροφική συμπεριφορά, μεγαλύτερη διάρκεια ζωής σε σχέση με το θήραμά τους και παρά την απόκριση τους στις πληθυσμιακές αυξήσεις των θηραμάτων τους η πιθανή καθυστέρηση τους μπορεί να μην αποφέρει τον περιορισμό των εχθρών (Debach & Rosen 1991). Παράλληλα οι γενικευμένοι θηρευτές εμπλέκονται

συχνά σε καταστάσεις ενδοσυντεχνιακής θήρευσης IGP (Intraguild predation), τρεφόμενοι παράλληλα όχι μόνον από άλλους θηρευτές αλλά και από παρασιτοειδή (Polis et al. 1989, Rosenheim et al. 1993). Έτσι, κάποιες φορές έχει αναφερθεί ότι μπορεί να μην συνεισφέρουν στη διαχείριση των εχθρών (Snyder & Wise 2001). Ωστόσο, διάφοροι γενικευμένοι θηρευτές έχουν αναφερθεί ως αποτελεσματικοί βιολογικοί παράγοντες σε διάφορα συστήματα καλλιεργειών, όπως κηπευτικών (Snyder & Wise 2001). Αρκετοί ερευνητές διερωτώνται για την πιθανή ανωτερότητα των εξειδικευμένων θηρευτών και πραγματοποιείται συνεχής έρευνα για την κατανόηση της σχετικής αξίας των εξειδικευμένων και γενικευμένων θηρευτών στη βιολογική διαχείριση με μελέτες σε φυσικές συνθήκες. Σε αυτές τις μελέτες καταβάλλεται προσπάθεια ώστε να συγκριθούν οι επιδράσεις των δυο αυτών κατηγοριών φυσικών εχθρών παράλληλα στο ίδιο αγροοικοσύστημα (Chang & Kareiva 1999).

### **1.2.3. Στρατηγικές θηρευτών και η επίδραση τους στους πληθυσμούς των θηραμάτων**

Γενικά έχει παρατηρηθεί, ότι τα άτομα του θηράματος τα οποία δέχονται πιο συχνά επιθέσεις από τα αρπακτικά είναι άτομα που εμφανίζουν μικρότερες πιθανότητες να επιβιώσουν και να αναπαραχθούν (Errington 1946). Παρόμοια αποτελέσματα έδειξαν και άλλες μελέτες σε άλλα σπονδυλωτά είδη. Σύμφωνα με τον Καρανδεινό (1983) ένας πραγματικά «συνετός» θηρευτής συγκεντρώνει την προσοχή του σε εκείνες τις ηλικίες του θηράματος που έχουν τις μικρότερες αναπαραγωγικές αξίες, με αποτέλεσμα να καρπώνεται τη μέγιστη ποσότητα τροφής προκαλώντας την ελάχιστη ζημία στην μελλοντική αύξηση του εκμεταλλευόμενου πληθυσμού. Γενικά, ως πιο ευάλωτα άτομα να δεχτούν επίθεση θεωρούνται τα νεαρά άτομα, τα απομακρυσμένα από τις αποικίες, τα ασθενή και τα γερασμένα (Καρανδεινός 1983). Επομένως, η επίδραση της θήρευσης στους πληθυσμούς του θηράματος είναι πολύ μικρότερη από την αναμενόμενη.

Γνωρίζοντας ότι, η επίδραση των θηρευτών σε επίπεδο ατόμου των θηραμάτων είναι γενικά αρνητική (ανεξάρτητα αν το θήραμα είναι φυτό ή ζώο). Μπορεί να θεωρηθεί ότι και η επίδραση της θήρευσης σε επίπεδο πληθυσμού των θηραμάτων είναι αναμενόμενο να είναι επιβλαβής (Krebs & Davies 1997). Στην πραγματικότητα όμως οι επιδράσεις αυτές δεν μπορούν εύκολα να προβλεφθούν κύρια λόγω δύο σημαντικών αιτιών: α) τα άτομα της λείας που θανατώνονται δεν αποτελούν συνήθως τυχαίο δείγμα του πληθυσμού και β) τα άτομα τα οποία διαφεύγουν της θήρευσης συνήθως εκδηλώνουν αντιδράσεις ή συμπεριφορές οι οποίες αντισταθμίζουν την απουσία των ατόμων τα οποία θανατώθηκαν (Pianca 2000).

#### 1.2.4. Μαθηματικά πρότυπα θηράματος – θηρευτή (*LOTKA-VOLTERA*)

Διάφορα μαθηματικά υποδείγματα έχουν αναπτυχθεί για τη διερεύνηση των σχέσεων μεταξύ θηράματος και θηρευτή. Το πιο γνωστό και απλό πληθυσμιακό μοντέλο που περιγράφει το σύστημα θηρευτή-λείας προτάθηκε σχεδόν ταυτόχρονα από τους Lotka (1925) και Volterra (1926). Το μοντέλο αυτό καλείται **πρότυπο Lotka-Volterra** και αποτελεί τη βάση των μεταγενέστερων μοντέλων που περιγράφουν τη σχέση θηρευτή-θηράματος. Οι Lotka-Volterra διερεύνησαν τη σχέση αυτή διατυπώνοντας δύο εξισώσεις, μια για τον πληθυσμό του θηράματος και μια για τον πληθυσμό του θηρευτή, όπως δίνονται παρακάτω.

$$\frac{dH}{dt} = (a_1 - b_1 P)H \quad (1)$$

$$\frac{dP}{dt} = (-a_2 + b_2 H)P \quad (2)$$

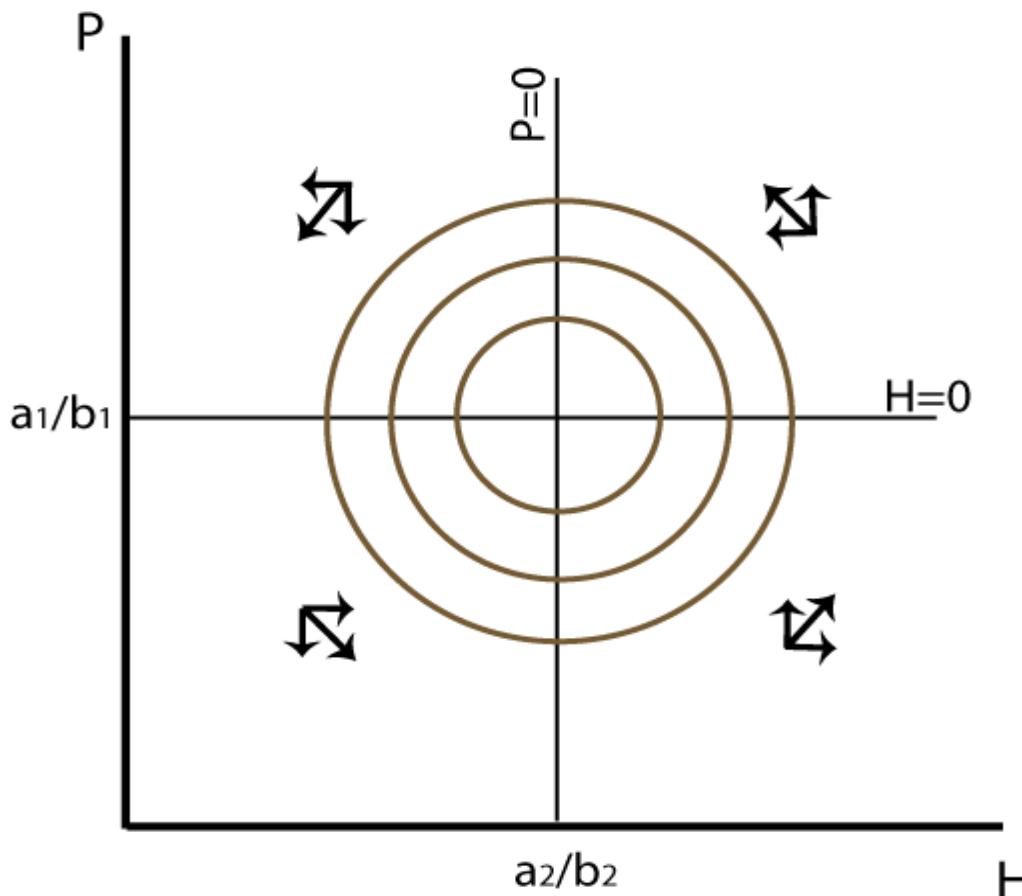
όπου, **H**: ο πληθυσμός του θηρευτή, **P**: ο πληθυσμός του θηράματος, **a<sub>1</sub>**: ρυθμός αύξησης του θηράματος, **a<sub>2</sub>**: ρυθμός θανάτων του θηρευτή, **b<sub>1</sub>P**: ρυθμός θανάτων του θηράματος και **b<sub>2</sub>H**: ρυθμός αύξησης του θηρευτή.

Από τον πρώτο τύπο παρατηρούμε ότι κατά την απουσία του θηρευτή (**P=0**), ο πληθυσμός του θηράματος αυξάνεται εκθετικά, με ενδογενή ρυθμό

αύξησης  $a_1$ . Όταν υπάρχει θηρευτής τότε ο προηγούμενος ρυθμός αύξησης μειώνεται κατά  $b_1P$ . Από τη δεύτερη εξίσωση γίνεται αντιληπτό ότι στην απουσία θηράματος ( $H=0$ ), ο πληθυσμός του θηρευτή μειώνεται εκθετικά με έναν ενδογενή ρυθμό μείωσης  $a_2$ . Όταν όμως υπάρχει διαθεσιμότητα θηράματος τότε ο πληθυσμός του θηρευτή αυξάνει. Από τα παραπάνω συμπεραίνουμε πως η μεταβολή του πληθυσμού του θηρευτή είναι απευθείας ανάλογη της μεταβολής του θηράματος και αντίστροφα (Καρανδεινός 1983). Το μοντέλο των *Lotka-Volterra* ικανοποιείται με βάση τις παρακάτω παραδοχές:

1. Ο πληθυσμός του θηρευτή μπορεί να αυξάνεται απεριόριστα όταν δεν υπάρχει θηρευτής.
2. Ο πληθυσμός του θηρευτή μειώνεται συνεχώς σε περίπτωση απουσίας του θηράματος.
3. Οι θηρευτές μπορούν να καταναλώσουν απεριόριστο αριθμό ατόμων του θηράματος και
4. Το σύστημα θηράματος-θηρευτή θεωρείται κλειστό και δεν υπάρχει καμία επίδραση από το περιβάλλον, δηλαδή και οι δύο πληθυσμοί κινούνται τυχαία μέσα σε ένα ομοιογενές περιβάλλον.

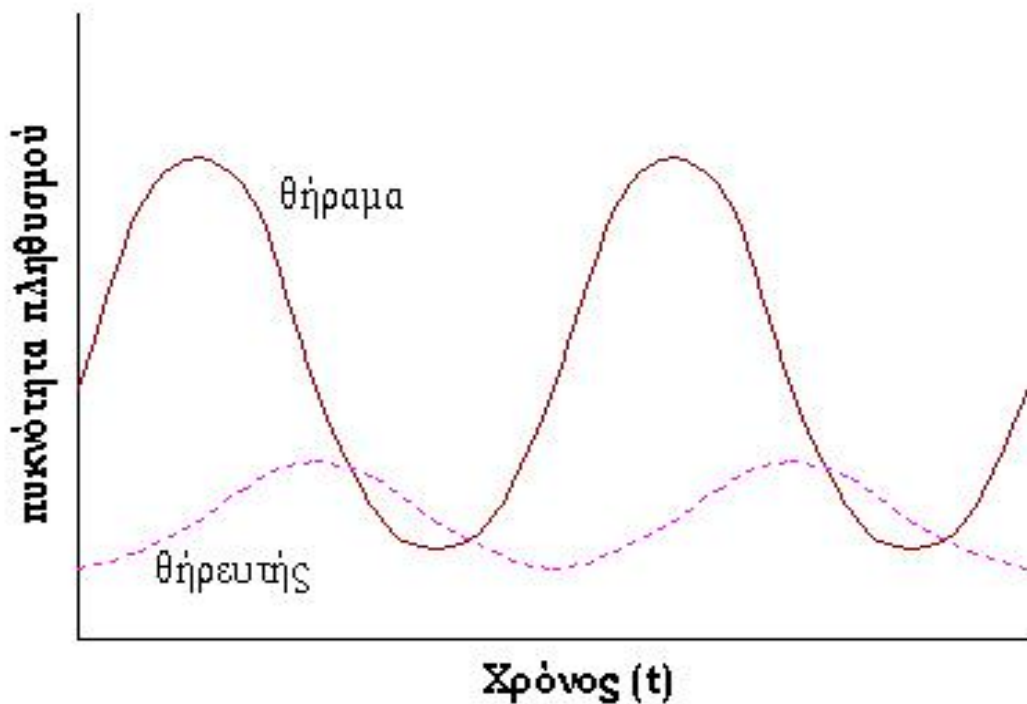
Οι παραπάνω εξισώσεις μπορούν να αποτυπωθούν και να διερευνηθούν με διαγράμματα φάσης. Στον κατακόρυφο άξονα τοποθετείται ο πληθυσμός του θηρευτή ενώ στον οριζόντιο άξονα ο πληθυσμός του θηράματος. Το σημείο τομής των δύο ευθειών είναι το σημείο της ουδέτερης ισορροπίας του συστήματος, δηλαδή τα δύο είδη (θήραμα – θηρευτής) ισορροπούν σε διάφορες πληθυσμιακές πυκνότητες εμφανίζοντας περιοδικές πληθυσμιακές ταλαντώσεις (Διάγραμμα 1).



**Διάγραμμα 1: Ισοκλινείς θηράματος – θηρευτή των εξισώσεων των *Lotka–Volterra***

Παρατηρούμε ότι το σύστημα πραγματοποιεί αριστερόστροφες περιοδικές ταλαντώσεις. Συμπερασματικά, αυτές οι εξισώσεις δείχνουν ότι καθώς ο πληθυσμός του θηρευτή αυξάνεται, ο πληθυσμός του θηράματος ελαττώνεται μέχρι ενός σημείου, όπου η τάση αυτή αντιστρέφεται. Αφού ο πληθυσμός του θηρευτή μειούμενος έχει φτάσει σε ένα συγκεκριμένο επίπεδο, τότε ο πληθυσμός του θηράματος αρχίζει να αυξάνει και πάλι, ενώ ακολουθεί αύξηση του πληθυσμού του θηρευτή (Καρανδεινός 1983).

Η γραφική παράσταση της συμπεριφοράς του συστήματος συναρτήσει του χρόνου φαίνεται στο παρακάτω διάγραμμα (Διάγραμμα 2). Το ύψος των ταλαντώσεων εξαρτάται από τους αρχικούς πληθυσμούς του θηρευτή και του θηράματος. Επομένως, αν το σύστημα ξεκινήσει από κάποιο σημείο που βρίσκεται κοντά στο σημείο ουδέτερης ισορροπίας του συστήματος τότε θα εμφανίζονται ταλαντώσεις μικρού εύρους, ενώ όσο απομακρύνεται από το σημείο ισορροπίας τόσο το ύψος της ταλάντωσης θα μεγαλώνει.



**Διάγραμμα 2: Συμπεριφορά του συστήματος θηράματος – θηρευτή συναρτήσει του χρόνου, κατά το πρότυπο *Lotka – Volterra***

Το μοντέλο που περιγράψαμε απέχει προφανώς αρκετά από το να μπορεί κάποιος να ερμηνεύσει τις συμπεριφορές του θηράματος – θηρευτή σε πραγματικά συστήματα. Πολλές υποθέσεις ωστόσο έχουν διατυπωθεί με βάση αυτές τις εξισώσεις με σκοπό να προσεγγισθεί με όσο περισσότερο ρεαλιστικό τρόπο η έκβαση τέτοιων σχέσεων. Μια αρχική απόπειρα για μια τέτοια προσέγγιση, αποτελεί η πυκνοεξαρτημένη αύξηση του θηράματος που θα έπρεπε να ενσωματωθεί στο υπόδειγμα αυτό. Παράλληλα η πυκνοεξαρτημένη αύξηση του θηρευτή αποτελεί ένα επιπλέον βήμα για την έκβαση της πραγματικής σχέσης θηράματος-θηρευτή. Η ενσωμάτωση αυτών των προοπτικών οδηγεί σε μη κυκλικές πλέον ταλαντώσεις του συστήματος. Παράλληλα, οι βελτιώσεις του μοντέλου *Lotka – Volterra* οδήγησαν στην ενσωμάτωση της θηρευτικής λειτουργικής και αριθμητικής απόκρισης των θηρευτών.



### 1.2.5. Αριθμητική και λειτουργική απόκριση θηρευτών

Ο Solomon (1949) περιέγραψε δύο διακριτές περιπτώσεις στον τρόπο με τον οποίο οι θηρευτές αντιδρούν (αποκρίνονται) σε διάφορες μεταβολές της πυκνότητας του θηράματός τους. Έτσι διέκρινε δύο διαφορετικά είδη αποκρίσεων του θηρευτή: την λειτουργική απόκριση (functional response) και την αριθμητική απόκριση (numerical response).

Η λειτουργική απόκριση του θηρευτή εκφράζεται ως η σχέση μεταξύ του ρυθμού κατανάλωσης του θηράματος και της αφθονίας (πληθυσμού) του θηράματος (Holling, 1966). Επομένως, ένας θηρευτής συλλαμβάνει και καταναλώνει περισσότερα θηράματα, όσο αυξάνει ο πληθυσμός (πυκνότητα) του θηράματος στην μονάδα του χρόνου. Υπάρχει όμως ένα άνω όριο κατανάλωσης θηραμάτων από τον θηρευτή, που πέρα από αυτό ο αριθμός των θηραμάτων που καταναλώνει παραμένει σταθερός, ανεξάρτητα της αύξησης του πληθυσμού του θηράματος δηλαδή, επέρχεται ο κορεσμός του θηρευτή (όριο κορεσμού).

Οι οικολόγοι έχουν αναπτύξει διάφορα μοντέλα λειτουργικής απόκρισης, στα οποία η λειτουργική απόκριση είναι στενά εξαρτημένη από τρία χαρακτηριστικά του θηρευτή: το **ρυθμό επιτυχίας της θήρευσης (attack rate)**, το **χρόνο χειρισμού του θηράματος (handling time)** και το **χρόνο πέψης της καταναλωθείσας λείας**. Το ποσοστό επιτυχίας είναι μια παράμετρος που εκφράζει την ικανότητα του θηρευτή να κυνηγά και επηρεάζεται από την ταχύτητα αναζήτησης της τροφής, την περιοχή και το επίπεδο αντίληψης του θηρευτή, καθώς επίσης από την ικανότητά του να ανιχνεύει και να συλλαμβάνει το θήραμα του. Ο χρόνος χειρισμού είναι η χρονική περίοδος που χρειάζεται ο θηρευτής για να συλλάβει (περιλαμβανομένης της αξιολόγησης, της καταδίωξης και της παγίδευσης του θηράματος) και να καταναλώσει τη λεία του.

Έχοντας ως βασικό κριτήριο την αφθονία της λείας δημιουργούνται διαφοροποιήσεις στον τύπο της λειτουργικής απόκρισης με αποτέλεσμα ο

Holling να ταξινομήσει τις λειτουργικές αποκρίσεις των θηρευτών στους εξής τρεις τύπους :

**Τύπος I :** Σε αυτήν την περίπτωση παρουσιάζεται μια γραμμική αύξηση του ρυθμού κατανάλωσης του θηρευτή κατά άτομο μέχρι ένα μέγιστο ( $N_{\max}$ ) όσο αυξάνεται η πυκνότητα της λείας. Αυτή η μορφή λειτουργικής απόκρισης περιγράφεται από την εξίσωση όπως αναφέραμε:

$$N_a = \alpha T_s N$$

όπου  $N_a$  = αριθμός ατόμων της λείας που καταναλώθηκαν

$N$  = αριθμός λείας που ήταν αρχικά διαθέσιμος

$T_s$  = συνολικός χρόνος που είχα στη διάθεσή του το αρπακτικό για αναζήτηση λείας

$\alpha$  = σταθερά επιτάχυνσης, στιγμιαίος ρυθμός επίθεσης του αρπακτικού

Η εξίσωση αυτή έχει εφαρμογή σε εκείνες τις περιπτώσεις όπου  $N < N_{\max}$ .

Η λειτουργική αυτή απόκριση καταγράφεται όταν ο χρόνος χειρισμού (handling time) της λείας από το αρπακτικό είναι αμελητέος. Επομένως ο θηρευτής καταναλώνει όλο το διαθέσιμο χρόνο του για την αναζήτηση της λείας του, η οποία γίνεται τυχαία και ο ρυθμός της κατανάλωσης παραμένει σταθερός ανεξάρτητα από την πυκνότητα πληθυσμού. Η συμπεριφορά αυτή απαντάται συνήθως σε παθητικά αρπακτικά όπως είναι οι αράχνες.

**Τύπος II :** Ο αριθμός ατόμων λείας που καταναλώνονται ( $N_a$ ) αυξάνεται με έναν σταθερά μειούμενο αριθμό προς μία μέγιστη τιμή. Επομένως η λειτουργική απόκριση εάν την τοποθετήσουμε στους άξονες ασυμμετρίας εμφανίζεται ως καμπυλόγραμμη, η οποία καταλήγει ασυμπτωτικά σε κάποια μέγιστη τιμή του  $N_a$ . Ένας τέτοιος τύπος λειτουργικής απόκρισης προτάθηκε από το Holling (1959) και σε αυτήν την περίπτωση ο συνολικός χρόνος χειρισμού περιλαμβάνει την σύλληψη, την θανάτωση, την κατανάλωση αλλά και την πέψη του θηράματος με αποτέλεσμα να μειώνεται ο διαθέσιμος χρόνος του αρπακτικού για την αναζήτηση της λείας του. Σύμφωνα λοιπόν με τον τύπο αυτό, με την αύξηση της πυκνότητας της λείας αρχικά

εμφανίζεται αύξηση της καταναλωθείσας λείας όμως ο ρυθμός μειώνεται καθώς το αρπακτικό χρησιμοποιεί όλο και μικρότερο ποσοστό από το διαθέσιμο χρόνο του για αναζήτηση επιπλέον λείας.

Για την εκτίμηση του χρόνου αυτού της λειτουργικής απόκρισης χρησιμοποιείται η ακόλουθη εξίσωση:

$$T_s = T - T_h N_a$$

Όπου  $T_s$  = ο χρόνος που καταναλώνεται από το αρπακτικό για αναζήτηση της λείας

$T$  = ο συνολικός χρόνος έκθεσης της λείας στο αρπακτικό

$T_h$  = ο χρόνος χειρισμού της λείας.

Στον τύπο αυτό λειτουργικής απόκρισης αυτό που μεταβάλλεται με την αύξηση της πυκνότητας της λείας, είναι το ποσοστό θνησιμότητας του θηράματος το οποίο μειώνεται, ενώ ο ρυθμός επίθεσης του αρπακτικού παραμένει σταθερός. Το μεγαλύτερο ποσοστό θνησιμότητας του θηράματος καταγράφεται στις χαμηλές πυκνότητες λείας.

Ο Holling (1966) εξέφρασε μια άλλη εξίσωση που περιγράφει τον τύπο αυτό λειτουργικής απόκρισης και μας δίνει τον αριθμό των ατόμων της λείας που καταναλώνονται σε διάφορες πυκνότητες. Ο τύπος αυτός ο οποίος χρησιμοποιείται ευρέως πλέον έχει την ακόλουθη μορφή:

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

Σύμφωνα με την εξίσωση αυτή, η μέγιστη τιμή του  $N_a$ , όπου καταλήγει ασυμπτωτικά η καμπύλη, ισούται με το πηλίκο  $T_t / T_h$  όπως αναφέρθηκε. Το σημείο αυτό εκφράζεται και ως η κατάσταση κορεσμού του αρπακτικού, το σημείο δηλαδή όπου οριζοντιώνεται η καμπύλη. Οποιαδήποτε περαιτέρω αύξηση της πυκνότητας του θηράματος δεν επιφέρει ανάλογη αύξηση κατανάλωσης. Η απόκριση αυτής της κατηγορίας παρατηρείται κυρίως σε παρασιτοειδή και άλλους θηρευτές από τα ασπόνδυλα.

**Τύπος III** : Ο τύπος αυτός μοιάζει αρκετά με τη λειτουργική απόκριση τύπου II, η διαφορά τους έγκειται στο γεγονός ότι αρχικά το ποσοστό της

καταναλωθείσας λείας είναι μικρό και αυξάνεται σταδιακά έως ότου σταθεροποιηθεί. Κατά τη σχηματική απεικόνιση του τύπου αυτού λειτουργικής απόκρισης καταγράφεται μια σιγμοειδής καμπύλη προς τους άξονες συμμετρίας. Το σημείο στο οποίο θα σταθεροποιηθεί ο ρυθμός επίθεσης και κατανάλωσης του αρπακτικού εξαρτάται από την πυκνότητα λείας, δηλαδή η συμπεριφορά του θηρευτή επηρεάζεται σημαντικά από την πυκνότητα λείας στην οποία εκτίθεται.

Ο τύπος III λειτουργικής απόκρισης εκφράζει κυρίως τη συμπεριφορά σπονδυλωτών αρπακτικών σύμφωνα με τον Holling (1965), ενώ οι Hassel *et al.* (1976) διαφωνούν υποστηρίζοντας ότι ο τύπος αυτός χαρακτηρίζει ένα μεγαλύτερο μέρος αρπακτικών απ' ό,τι είχε αρχικά προταθεί.

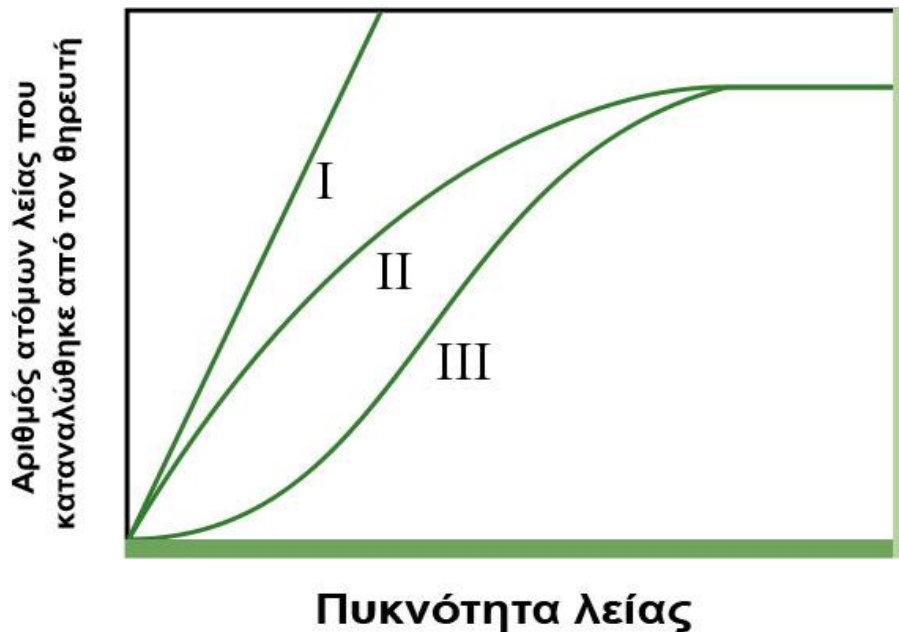
Παρά το γεγονός ότι οι τρεις βασικές κατηγορίες λειτουργικής απόκρισης είναι οι κυριότερες που χαρακτηρίζουν τους θηρευτές, σε διάφορες μελέτες διατυπώνεται ένα ακόμη πρότυπο για την καλύτερη παρατήρηση και κατανόηση των θηρευτικών συμπεριφορών που μελετώνται.

**Τύπος IV:** Ο τύπος αυτός παρουσιάζει και αυτός ομοιότητες με τον τύπο II λειτουργικής απόκρισης, με τη διαφορά όμως ότι σε πολύ μεγάλες πυκνότητες λείας η κατανάλωση μειώνεται. Έτσι η σχηματική απεικόνιση είναι ένας θόλος αντί της καμπύλης του τύπου II. Η συμπεριφορά αυτή παρατηρείται συνήθως όταν το αρπακτικό παρενοχλείται από άτομα της λείας του που βρίσκονται σε υψηλές συγκεντρώσεις και έτσι μπορεί να αναστείλει την επίθεσή του. Επίσης παρατηρείται σε περιπτώσεις όπου το είδος της λείας εκδηλώνει μια μορφή άμυνας που εντοπίζεται σε μεγάλες μόνο συγκεντρώσεις.

Στις περισσότερες μελέτες περιγράφεται η συμπεριφορά διάφορων θηρευτών που εκδηλώνουν θηρευτική συμπεριφορά τύπου II. Αυτές οι συμπεριφορές συναντώνται πιο συχνά στη φύση (Hassel *et al.* 1976, Begon *et al.* 1996). Το χαρακτηριστικό των αρπακτικών που ανήκουν στον τύπο αυτό λειτουργικής απόκρισης είναι η υψηλή θηρευτική ικανότητα που εκδηλώνουν. Ειδικότερα παρατηρείται, ότι τοποθετώντας κατά αύξουσα πορεία τις πυκνότητες της λείας στην τετμημένη του διαγράμματος, αρχικά η

κατανάλωσή του αυξάνει σχεδόν γραμμικά έως ότου τελικά αρχίσει σταδιακά να επιβραδύνεται για να φτάσει στο ανώτερο όριό της και να σταθεροποιηθεί.

Στο Διάγραμμα 3 δίνονται οι διάφοροι τύποι λειτουργικής απόκρισης κατά Holling (1966).



**Διάγραμμα 3. Τύποι λειτουργικής απόκρισης θηρευτών κατά Holling (1966)**

Η αριθμητική απόκριση εκφράζει την αύξηση της πυκνότητας του θηρευτή ως συνέπεια της αύξησης της πυκνότητας του θηράματος, επομένως και ο μεγαλύτερος αριθμός θηρευτών καταναλώνει μεγαλύτερο αριθμό θηραμάτων. Όμως, ο όρος αριθμητική απόκριση του θηρευτή είναι συχνά διαφορούμενη καθώς μπορεί να απορρέει από δύο διαφορετικούς μηχανισμούς:

1. την αφθονία του θηράματος που μπορεί να προκαλεί την αύξηση του ρυθμού αναπαραγωγής του θηρευτή, επομένως και την αύξηση του πληθυσμού του ("numerical response per se")
2. την προσέλκυση των θηρευτών που ευνοείται σε περιοχές με συνάθροιση ατόμων θηράματος ("aggregational response").

Ο ρυθμός αναπαραγωγής του θηρευτή φυσικά εξαρτάται από το ρυθμό θήρευσης. Όσο μεγαλύτερος ο αριθμός των καταναλωθέντων ατόμων ή της βιομάζας της καταναλωθείσας λείας, τόσο περισσότερη ενέργεια μπορεί να

διαθέσει για αναπαραγωγή ο θηρευτής. Ακόμη, ο ρυθμός θνησιμότητας του θηρευτή μειώνεται με την αύξηση της κατανάλωσης λείας.

Το πιο απλό παράδειγμα αριθμητικής απόκρισης του θηρευτή βασίζεται στην υπόθεση ότι ο ρυθμός αναπαραγωγής του είναι ανάλογος του αριθμού των καταναλωθέντων ατόμων της λείας. Παραδείγματος χάριν, εάν καταναλωθούν 10 άτομα θηράματος, θα γεννηθεί ένα νέο άτομο θηρευτή.

Η τάση συγκέντρωσης θηρευτών σε ορισμένη πυκνότητα θηράματος συχνά ονομάζεται «**συναθροιστική απόκριση**». Αυτός ο όρος είναι καλύτερος από την αριθμητική απόκριση επειδή δεν είναι επιδέχεται διάφορες ερμηνείες. Η συναθροιστική απόκριση φαίνεται πως είναι πολύ σημαντική για τα διάφορα συστήματα θηρευτή – θηράματος. Στην βιολογική καταπολέμηση οι θηρευτές που επιλέγονται πρέπει να εμφανίζουν υψηλή συναθροιστική απόκριση, έτσι ώστε να αποδίδουν καλά στις υψηλές πυκνότητες θηραμάτων.

Η μελέτη της λειτουργικής απόκρισης ενός φυσικού εχθρού έχει αναφερθεί ότι είναι περισσότερο αποτελεσματική σε εφήμερες καλλιέργειες, όπως αυτές των κηπευτικών, ενώ η αριθμητική απόκριση είναι περισσότερο σημαντική σε σταθερές επαναλαμβανόμενες καλλιέργειες (Wiedenmann & Smith 1997).

### **1.2.6. Ποσότητα – Ποιότητα λείας**

Η πολυφάγος φύση πολλών φυσικών εχθρών είναι ένα θέμα κριτικής σημασίας για τους ερευνητές που ασχολούνται με την βιολογική αντιμετώπιση (Simberloff & Stiling 1996). Οι θηρευτές που εξαπολύονται σε προγράμματα βιολογικού ελέγχου είναι συχνά γενικευμένοι, καταναλώνοντας μία ευρεία ποικιλία από είδη θηραμάτων. Τα διάφορα είδη λείας τα οποία διαχειρίζονται οι θηρευτές εμφανίζουν διαφορές στο μέγεθος και την κινητικότητά τους. Επομένως, το ποσοτικό και ποιοτικό κέρδος του θηρευτή από την κατανάλωσή τους ποικίλει για κάθε είδος. Η θεωρία της **άριστης αναζήτησης τροφής** (Stephens & Krebs 1986) υποθέτει ότι κάθε αρπακτικό χρησιμοποιεί τα

διάφορα είδη λείας τα οποία είναι διαθέσιμα με τέτοιο τρόπο ώστε να λαμβάνει το μέγιστο ενεργειακό κέρδος.

Για αρκετό καιρό είχε επικρατήσει η άποψη ότι τα θηράματα μεγαλύτερου μεγέθους απέδιδαν και μεγαλύτερο ενεργειακό όφελος και για αυτό το λόγο θεωρούνταν προτιμητέα στο αρπακτικό (Charnon 1976). Τα τελευταία όμως χρόνια, μελέτες πάνω στα συστήματα θήραμα - θηρευτής και ξενιστής - παρασιτοειδές έδειξαν ότι με την αύξηση του μεγέθους της λείας παρατηρήθηκε μείωση του ποσοστού επιτυχίας στη σύλληψη της λείας εξαιτίας της καλύτερης άμυνας που εκδήλωναν ή της ικανότητας απόδρασης των μεγαλύτερων θηραμάτων (Pastorok 1981, Chau & Makauer 1997). Αυτή η συμπεριφορά των μεγαλύτερων θηραμάτων μπορεί να αυξήσει το ποσοστό θνησιμότητας του θηρευτή καθώς και το χρόνο χειρισμού της λείας (Pastorok 1981, Sabelis 1992) με αποτέλεσμα να μειώνεται τελικά η αποδοτικότητα των μεγαλύτερων θηραμάτων και να θεωρείται πιο επωφελής η επίθεση και κατανάλωση μικρότερων θηραμάτων. Η αναζήτηση, κινητικότητα και ταχύτητα της θηρευτικής απόκρισης μπορούν να επηρεάσουν σημαντικά το ποσοστό επιτυχίας της σύλληψης της λείας (Malcolm 1992).

Η ποιότητα ενός είδους θηράματος για το θηρευτή εξαρτάται από μια μεγάλη ποικιλία παραγόντων οι οποίοι περιλαμβάνουν τη θρεπτική σύσταση της λείας σε σχέση με τις θρεπτικές απαιτήσεις του αρπακτικού και την παρουσία ή απουσία χημικών ή μηχανικών μηχανισμών άμυνας. Από οικολογικής πλευράς, το σημαντικό είναι η επίδραση του είδους λείας στην ανάπτυξη, αναπαραγωγή και επιβίωση το θηρευτή. Επομένως η ποιότητα της λείας θα μπορούσε να οριστεί ως η συνεισφορά του είδους τροφής στη υγεία του καταναλωτή.

### **1.3. Πολυφάγα είδη**

Είναι πλέον ευρέως αποδεκτό ότι η κατανάλωση τροφής ή εισροής ενέργειας από τροφικές πηγές που βρίσκονται σε περισσότερα του ενός τροφικά επίπεδα, είναι πολύ συχνό φαινόμενο στα φυσικά οικοσυστήματα

(Power 1990, Polis *et al.* 1989, Diehl 1993, Polis 1994, Coll & Guershon 2002). **Πολυφαγία (omnivory)** ορίζεται ως η ικανότητα ενός οργανισμού να προσλαμβάνει την τροφή του από περισσότερα του ενός τροφικά επίπεδα (Pimm & Lawton 1978). Η πολυφαγία ως φαινόμενο μέσα σε τροφικά δίκτυα συνθέτει τροφικές δομές και επηρεάζει τα χαρακτηριστικά διαδοχικών τροφικών επιπέδων ή τις έμμεσες επιδράσεις των θηρευτών πάνω στις βασικές τους τροφικές πηγές μέσω των ενδιάμεσων καταναλωτών (Finke & Denno 2004 & 2005, Bascompte *et al.* 2005, Bruno & O'Connor 2005, Shurin *et al.* 2006).

Τις τελευταίες δεκαετίες, η διερεύνηση της συμπεριφοράς των πολυφάγων ειδών έχει καταλάβει μια σημαντική θέση στην μελέτη των πληθυσμών, των κοινωνιών και των κοινωνικών δικτύων (Pimm & Lawton 1978, Polis & Strong 1996). Οι περισσότεροι οικολόγοι, σήμερα θεωρούν πως η διερεύνηση των αιτιών και των συνεπειών της πολυφαγίας, ορισμένων αρπακτικών συμβάλλει στην ερμηνεία της συμπεριφοράς των οργανισμών (behavioural ecology). Οι διαπιστώσεις αυτές στηρίζονται κυρίως σε πειραματικές μελέτες (Spiller & Schoener 1994, Holyoak & Sachdev 1998, Arim & Marquet 2004, Perfecto *et al.* 2003) καθώς και σε οπτικές παρατηρήσεις όπως για παράδειγμα μικρών οργανισμών (πτηνά, ερπετά) τα οποία εμφανίζουν αδηφαγική συμπεριφορά τόσο σε αράχνες όσο και σε φυτοφάγα έντομα. Ουσιαστικά, είναι αναγκαίο να γνωρίζουμε πως και για πιο λόγο τα πολυφάγα αρπακτικά αναπτύσσουν αυτή την ενδιαφέρουσα διατροφική συμπεριφορά. Η βασική ιδέα της θεωρίας της πολυφαγίας στηρίζεται στο γεγονός ότι η διατροφική συμπεριφορά αυτών των οργανισμών βασίζεται στη κατανάλωση θηραμάτων που ανήκουν σε διαφορετικά τροφικά επίπεδα (food mixing) (Singer & Bernays 2003).

Έως σήμερα έχουν αναπτυχθεί αρκετές υποθέσεις για τους λόγους που ώθησαν διάφορους οργανισμούς να εκδηλώνουν πολυφαγική συμπεριφορά. Οι υποθέσεις αυτές αναλύθηκαν και ομαδοποιήθηκαν σε πέντε κύριες κατηγορίες εξέλιξης της πολυφαγίας που αναφέρονται στην εργασία των Hailey *et al.* 1998.



Οι υποθέσεις αυτές είναι:

1. Μια ποιοτικά πλουσιότερη πηγή τροφής (θήραμα) υπάρχει αλλά είναι περιορισμένη κι έτσι ο θηρευτής εξαναγκάζεται να συμπεριλάβει στην διατροφή του λιγότερο πλούσιες τροφικές πηγές (φυτό).
2. Ένας απλός διατροφικός τύπος δεν είναι και ο πλουσιότερος ποιοτικά, έτσι ο συνδυασμός τροφικών πηγών επιτρέπει στο θηρευτή να έχει ένα αποδοτικότερο διατροφικά γεύμα.
3. Οι τροφές περιλαμβάνουν τοξίνες (τόσο οι φυτικές όσο και οι ζωικές) και η πολυφαγική συμπεριφορά μειώνει την απορρόφηση συγκεκριμένων συστατικών που πιθανά είναι βλαβερές για τον οργανισμό.
4. Η σχετική ποιότητα των διάφορων διατροφικών πηγών αλλάζει διαρκώς και με την δυνατότητα της πολυφαγικής συμπεριφοράς ο θηρευτής μπορεί να επιλέγει κάθε φορά ένα όσο το δυνατόν καλύτερο τροφικό μείγμα και
5. Η πολυφαγική συμπεριφορά μειώνει την έκθεση του οργανισμού σε περιβαλλοντικούς κινδύνους, όπως οι κλιματικοί και άλλοι αβιοτικοί παράγοντες.

Στις κλασικές οικολογικές αναλύσεις, η μαθηματική σταθερότητα ενός τροφικού δικτύου εξαρτάται από την αφθονία των ειδών, από την συνεκτικότητα (συνδεσιμότητα) του δικτύου και τη σταθερότητα μεταξύ των δεσμών (ειδών) του δικτύου (May 1973, Paine 1992). Παλαιότερα, διάφορα μοντέλα τροφικών δικτύων προέβλεπαν ότι η πολυφαγική συμπεριφορά, σε τελική ανάλυση, αποσταθεροποιεί την οικολογική κοινότητα (Pimm & Lawton 1978, Pimm 1982, Pimm *et al.* 1993). Όμως, πιο πρόσφατες αναφορές (Strong 1992, Polis & Strong 1996) καταδεικνύουν ότι η εκτεταμένη πολυφαγική συμπεριφορά όχι μόνο δεν αποσταθεροποιεί ένα τροφικό δίκτυο, αλλά αντίθετα μπορεί να αποτελεί ένα ισχυρό σταθεροποιητικό παράγοντα μέσα στα τροφικά αυτά δίκτυα. Παρόλη όμως την σημαντική παρουσία της πολυφαγικής συμπεριφοράς ως κύριου παράγοντα πολυπλοκότητας μέσα σε ένα οικολογικό τροφικό δίκτυο αυτό δεν είχε επαληθευτεί πειραματικά (Winemiller 1990, Hall & Raffaelli 1991, Polis 1991). Όμως πλέον με βάση τις απόψεις νεότερων

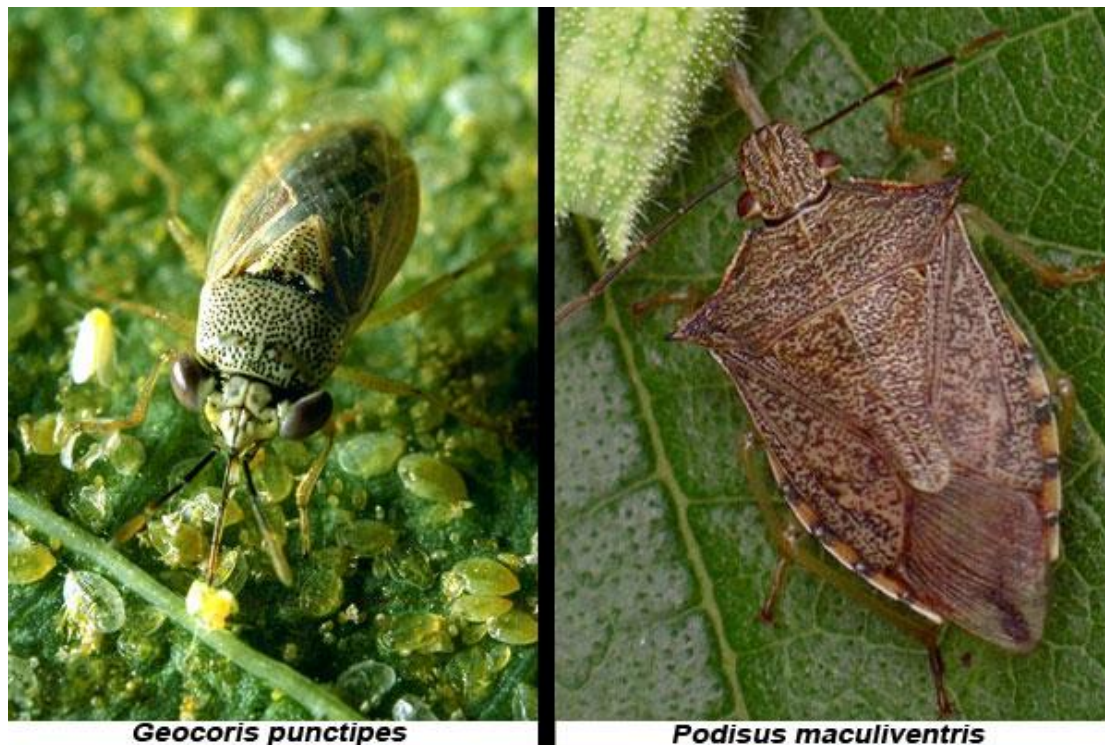
οικολόγων, οι οποίοι εργάστηκαν κυρίως με την συμπεριφορά αρθροπόδων οργανισμών αποδεικνύεται και πειραματικά ότι η πολυφαγική συμπεριφορά αποτελεί παράγοντα κλειδί στην σταθερότητα και πολυπλοκότητα τροφικών δικτύων (Fagan 1997, Dunne et al. 2002, Jordan & Scheuring, 2004, Namba *et al.* 2008).

Έχουν αναφερθεί αρκετά παραδείγματα που αναδεικνύουν την σημαντική επίδραση των πολυφάγων οργανισμών στην σταθεροποίηση ενός τροφικού δικτύου. Οικολογικές κοινότητες που περιλαμβάνουν πολυφάγα έντομα φαίνεται να εμφανίζουν μεγαλύτερη σταθερότητα από κοινότητες χωρίς την παρουσία πολυφάγων εντόμων (Lawler & Morin, 1993, Morin & Lawler 1996). Επιπλέον, στην εργασία των McCann & Hasting (1997) στην οποία γίνεται μια επαναξιολόγηση της σχέσης μεταξύ της σταθερότητας ενός τροφικού δικτύου και της αδηφαγίας (omnivory) σε ένα τρι-τροφικό δίκτυο συμπεραίνεται ότι η άμεση αδηφαγία τείνει να σταθεροποιήσει το τροφικό δίκτυο.

### **1.3.1 Πολυφαγική συμπεριφορά στα Heteroptera**

Η ικανότητα των αρπακτικών εντόμων της τάξης των Heteroptera να αντλούν θρεπτικά στοιχεία από φυτικούς ιστούς φαίνεται πως είναι πολύ σημαντική στην διατήρηση τόσο των νυμφικών σταδίων όσο και των ακμαίων ατόμων κατά την απουσία θηράματος (Sweet 1960, Ehler 2000, Alomar & Albejes 1996). Η ικανότητα αυτή μπορεί να αποτρέψει το θηρευτή από τον αφανισμό (Luff 1983) καθώς και να τα καθιστά ικανά να εγκαθίστανται σε φυτικά τμήματα ή και ολόκληρα φυτά αποτρέποντας την ανάπτυξη σημαντικών πληθυσμών θηραμάτων (Bugg *et al.* 1991). Στα Heteroptera έχει αποδειχθεί ότι το χαρακτηριστικό της ζωοφυτοφαγικής συμπεριφοράς, όταν εκδηλώνεται, συγκεντρώνει αρκετά πλεονεκτήματα για τα είδη αυτά. Για παράδειγμα, η αναπαραγωγική ικανότητα του *Geocoris punctipes* (Say) (Heteroptera:Lygaeidae) βρέθηκε αυξημένη στα ανήλικα όσο και στα ενήλικα

άτομα τα οποία τρέφονταν τόσο από φυτικούς ιστούς όσο και από άλλα θηράματα (ζωικούς οργανισμούς) – (mixed diet) (Davis 1981).



*Geocoris punctipes*

*Podisus maculiventris*

**Εικόνα 6: Αρπακτικά πολυφάγα έντομα της τάξης Heteroptera (Koppert Biological System)**

Επιπλέον, η θνησιμότητα στα νυμφικά στάδια, ο χρόνος ανάπτυξης και η περίοδος πριν την εναπόθεση των ωών (preoviposition period) του *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae) ήταν μικρότερες όταν στην διατροφή του εντόμου υπήρχε φυτική πηγή από όταν δεν υπήρχε (Ruberson *et al.* 1986).

Στα αρπακτικά είδη της οικογένειας Anthocoridae μέρος της διατροφής τους προέρχεται από την διατροφή τους με φυτικό χυμό (Ferkovich & Shapiro 2004b). Το *Orius insidiosus* όταν κατά τη διάρκεια των νυμφικών σταδίων του τρέφονταν από φυτικούς ιστούς και θηράματα ολοκλήρωσε την ανάπτυξη του σε μικρότερο χρόνο από ότι στην περίπτωση που τρέφοταν μόνο με άλλα έντομα (Kiman & Yeargan 1985)

Ο ρυθμός ανάπτυξης, το ποσοστό επιβίωσης, και η γονιμότητα του *Campylomma livida* Reuter (Heteroptera: Miridae) βρέθηκαν σημαντικά υψηλότερα όταν διατρέφονταν από άλλα έντομα και φυτικούς ιστούς, σε

αντίθεση με την περίπτωση που τρέφονταν μόνο από άλλα έντομα (Wheeler 2001).

Τα πολυφάγα έντομα για να μπορούν να ανταπεξέρχονται στην ικανότητα να δρουν και να τρέφονται τόσο ως φυτοφάγοι οργανισμοί όσο και ως αρπακτικά έχουν θωρακιστεί με ένα μοναδικό μείγμα μορφολογικών, φυσιολογικών χαρακτηριστικών καθώς και με ιδιαίτερες προσαρμογές στην συμπεριφορά τους (Eubanks *et al.* 2003). Στα ζωοφυτοφάγα είδη της τάξης των Heteroptera έχει εξελιχθεί το κατάλληλο πεπτικό σύστημα καθώς και οι σιελογόνοι αδένες τους εμφανίζουν ενδιάμεσα χαρακτηριστικά, όσον αφορά το μήκος, μέγεθος και θέση που βρίσκονται, σε σχέση με εκείνα τα είδη που είναι μόνο φυτοφάγα ή μόνο αρπακτικά (Goodchild 1966, Houseman 1983). Επιπρόσθετα, πολλά είδη πολυφάγων ετεροπτέρων μπορούν να παράγουν ειδικά πεπτικά ένζυμα (πρωτεϊνάσες και φωσφωλιπάσες), ενώ άλλα φυτοφάγα ή αρπακτικά συγγενή τους είδη παράγουν μόνο ένα υποσύνολο από αυτά τα ένζυμα (Kahn & Ford 1967, Cohen 1990, Schaefer & Panizzi 2000, Wheeler 2001). Παράλληλα, τα πολυφάγα ετερόπτερα εμφανίζουν μορφολογικά χαρακτηριστικά όπως ένα συνδυασμό εξειδικευμένων στοματικών μορίων με ιδιαίτερα χαρακτηριστικά που εμφανίζονται μεμονωμένα είτε αποκλειστικά μόνο σε φυτοφάγα ή αποκλειστικά σε άλλα αρπακτικά είδη (Cohen 1996). Πάντως, η εξέλιξη των μορφολογικών, φυσιολογικών χαρακτηριστικών καθώς και της συμπεριφοράς των πολυφάγων ετεροπτέρων δεν έχει διερευνηθεί σε σημαντικό βαθμό (Eubanks *et al.* 2003).

### **1.3.2 Ο ρόλος των πολυφάγων εντόμων στην βιολογική καταπολέμηση**

Είναι πολύ σημαντικό για τους οικολόγους που ασχολούνται με την εφαρμοσμένη εντομολογία να μπορούν να κατανοήσουν το ρόλο των πολυφάγων αρπακτικών στο αγρο-οικοσύστημα για δύο κύριους λόγους. Πρώτα, επειδή τα πολυφάγα είδη δρουν ως θηρευτές οργανισμών που προκαλούν ζημιά στις καλλιέργειες οπότε αυτοί οι θηρευτές αυτοί μπορούν να δράσουν ως παράγοντες βιολογικού ελέγχου (biological control agents). Αυτό

γίνεται ιδιαίτερα εμφανές σε διαταραγμένα αγροοικοσυστήματα ή σε εποχικά σύντομες καλλιέργειες, στις οποίες τα πολυφάγα αρπακτικά μπορούν να διατηρήσουν τους πληθυσμούς τους σε περιόδους απουσίας του ή των θηραμάτων τους, τρεφόμενα από φυτικά τμήματα (Walde 1995, Karban & Baldwin 1997, McMurtry & Croft 1997, Eubanks & Denno 1999, 2000). Δεύτερον, η φυτοφαγική συμπεριφορά ορισμένων πολυφάγων αρπακτικών εξαρτώμενου του είδους και των οικολογικών συνθηκών, μπορεί να αποτελέσει σημαντικό παράγοντα δράσης των αρπακτικών αυτών ως ουσιαστικά εχθρών των καλλιεργειών. Η επίδραση της πολυφαγικής συμπεριφοράς στην καλλιέργεια ποικίλει σε συνάρτηση με την διαθεσιμότητα των αρθροπόδων θηραμάτων, απαιτώντας έτσι τη χρήση πιο σύνθετων ενεργειών για την αποτελεσματική διαχείριση αυτών των οργανισμών σε ένα γεωργικό οικοσύστημα (Alomar & Albajes 1996, Agrawal *et al.* 1999, Agrawal & Klein 2000, Lucas & Alomar 2002). Έτσι, ορισμένα πολυφάγα είδη μπορούν να χαρακτηριστούν σαν αποτελεσματικοί βιολογικοί παράγοντες όταν τα αρθρόποδα θηράματα τους βρίσκονται σε υψηλούς πληθυσμούς και σαν σημαντικοί, σε ορισμένες περιπτώσεις, εχθροί των καλλιεργειών όταν τα θηράματα τους διατηρούν ιδιαίτερα μικρούς πληθυσμούς ή απουσιάζουν πλήρως (Alomar & Albajes 1996, McGregor *et al.* 2000).

Ένας επιπλέον παράγοντας, των πολυφάγων αρπακτικών, που θα πρέπει να λαμβάνεται υπόψη στο βιολογικό έλεγχο, είναι ότι δεν είναι στενά συνδεδεμένα με τη λεία τους και έτσι μπορεί να είναι λιγότερο αποτελεσματικά στον πληθυσμιακό έλεγχο της λείας στις υψηλές πυκνότητες αυτής (Wei & Walde 1997).

### **1.3.3 Τα πολυφάγα αρπακτικά *Miridae* ως παράγοντες βιολογικής αντιμετώπισης σε καλλιέργειες κηπευτικών**

Τα *Miridae* θεωρούνταν παλαιότερα ως φυτοφάγα είδη, αλλά πλέον η άποψη αυτή έχει διαφοροποιηθεί ολοκληρωτικά καθώς στην οικογένεια αυτή συμπεριλαμβάνονται πολλά είδη που εκδηλώνουν και αρπακτική

συμπεριφορά. Αρκετά είδη είναι ή έχουν θεωρηθεί σημαντικότεροι και αποτελεσματικοί βιολογικοί παράγοντες σε προγράμματα βιολογικής καταπολέμησης εχθρών των θερμοκηπιακών καλλιεργειών (Albajes & Alomar, 1999). Ορισμένα από αυτά τα είδη είναι τα *Macrolophus pygmaeus*, *Macrolophus costalis*, *Dicyphus tamaninii*, *Dicyphus errans*, *Dicyphus hesperus* και *Nesidiocoris tenuis*. Θεωρούνται ιθαγενή είδη της λεκάνης της Μεσογείου και του Καναδά. Στις περιοχές αυτές συναντώνται σε αυτοφυή φυτά κυρίως της οικογένειας Solanaceae, όπως *Solanum nigrum*, αλλά και σε αυτοφυή όπως *Dittrichia viscosa* (Compositae), καθώς και σε πολλές καλλιέργειες κηπευτικών τομάτας, μελιτζάνας, πιπεριάς και αγγουριού (Perdikis *et al.* 2007).

Στις περισσότερες εργασίες που έχουν δημοσιευθεί και αφορούν την αρπακτική συμπεριφορά των Miridae χρησιμοποιήθηκαν ως θηράματα ωά και προνύμφες των *Trialeurodes vaporariorum* και *Bemisia tabaci*, αλλά τα πολυφάγα αυτά έντομα έχει βρεθεί ότι μπορούν να ρυθμίσουν με αποτελεσματικό τρόπο και διάφορους άλλους εχθρούς των θερμοκηπιακών καλλιεργειών όπως οι αφίδες, τα ακάρεα, οι θρίπες, οι φυλλορύκτες καθώς και ωά και προνύμφες λεπιδοπτέρων (Riudavents & Castane 1998, Alvarado *et al.* 1997). Ο ρυθμός ανάπτυξης των νυμφικών σταδίων καθώς και η αναπαραγωγική ικανότητα των αρπακτικών εξαρτάται από το είδος του θηράματος που καταναλώνουν (Fauvel *et al.* 1987). Τα αρπακτικά Miridae παράλληλα τρέφονται και με φυτική ύλη, μυζώντας φυτικούς χυμούς από διάφορα μέρη των καλλιεργούμενων ή αυτοφυών φυτών.

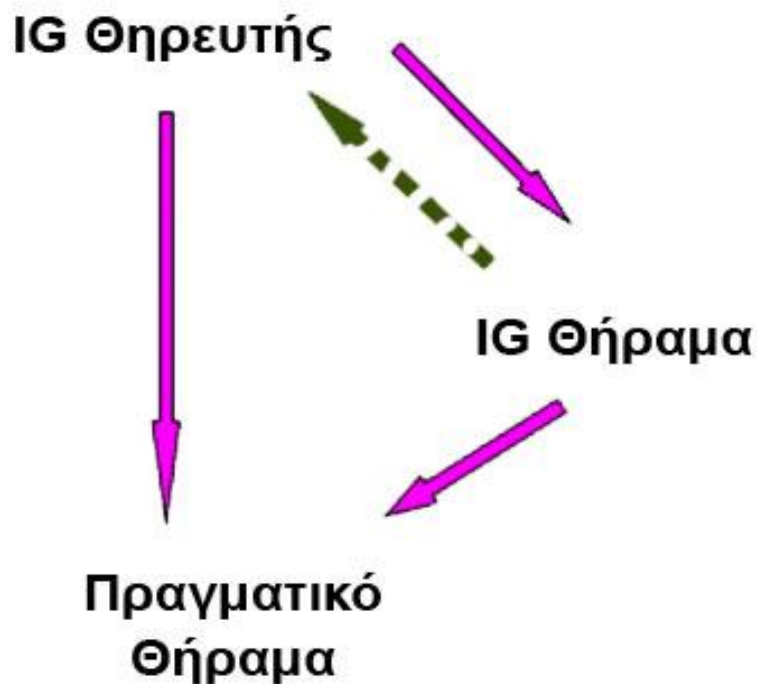
#### 1.4 Ενδοσυντεχνιακή θήρευση

Ενδοσυντεχνιακή θήρευση ή **IGP**, ορίζεται η θήρευση μεταξύ ειδών τα οποία τρέφονται από παρόμοιες τροφικές πηγές (Polis *et al.* 1989, Lucas 2005). Η ενδοσυντεχνιακή θήρευση είναι μια ευρέως διαδεδομένη αλληλεπίδραση μεταξύ διαφόρων ειδών σε φυσικά οικοσυστήματα (Agrim & Marquet 2004) και επιπλέον φαίνεται να είναι ιδιαίτερα σημαντική μεταξύ ειδών αρθροπόδων που

εκμεταλλεύονται εφήμερα κατανεμημένες πηγές (Lucas 2005). Το φαινόμενο της εμπλοκής των εν δυνάμει ανταγωνιζόμενων ειδών σε σχέσεις που αφορούν ένα σύστημα θηράματος-θηρευτή, δηλαδή σε IGP, εκφράζεται από μέλη που ανήκουν στην ίδια συντεχνία (guild). Ως συντεχνία ορίζεται ένα σύνολο ειδών τα οποία εκμεταλλεύονται ίδιες ή παρόμοιες περιβαλλοντικές πηγές (πόρους) με παρεμφερή τρόπο (Root 1967). Μερικοί οικολόγοι υποθέτουν ότι η ενδοσυντεχνιακή θήρευση μπορεί να εκδηλωθεί από τους θηρευτές λόγω της ανάγκης τους για πρόσληψη θρεπτικών συστατικών υψηλότερης διατροφικής αξίας από αυτά που συμπεριλαμβάνονται στους φυτικούς ιστούς (Matsumura *et al.* 2004). Ακόμα όμως κι αν αυτή η υπόθεση δεν ισχύει σε μεγάλο βαθμό, από παρατηρήσεις έχει αποδειχθεί πως η τάση της ενδοσυντεχνιακής θήρευσης μειώνεται όσο η ποιότητα και/ή η ποσότητα του θηράματος αυξάνει (Polis *et al.* 1989, Lucas *et al.* 1998).

Ένα απλοποιημένο σύστημα ενδοσυντεχνιακής θήρευσης απαιτεί τουλάχιστον την παρουσία τριών ειδών εκ των οποίων τα δύο καταναλώνουν παρόμοιες τροφικές πηγές, ενώ παράλληλα το ένα μπορεί να είναι και θηρευτής του άλλου (Διάγραμμα 4). Έτσι, ορίζουμε ως IG θηρευτή το είδος αυτό που δρα και ως θηρευτής του άλλου αρπακτικού το οποίο και χαρακτηρίζεται ως IG θήραμα. Το τρίτο είδος αποτελεί το πραγματικό θήραμα το οποίο εν δυνάμει μπορεί να καταναλωθεί και από τους δύο θηρευτές (Arim & Marquet 2004).

Ενδοσυντεχνιακή θήρευση έχει αναφερθεί σε συστήματα όπου και το IG θηρευτής και το IG θήραμα είναι θηρευτές (Polis & McCormick 1987, Lucas *et al.* 2007), σαπροφάγοι (King & Dawson 1973, Wissinger *et al.* 1996) ή φυτοφάγοι οργανισμοί (LeCato 1978, Herrera 1984). Ωστόσο, η επίδραση της ενδοσυντεχνιακής θήρευσης μεταξύ πολυφάγων ειδών έχει μελετηθεί περιορισμένα ενώ και η σχέση μεταξύ αδηφαγίας (omnivory) και ενδοσυντεχνιακής θήρευσης χρειάζεται περαιτέρω διερεύνηση (Gillespie & Roitberg 2006).



**Διάγραμμα 4: Απλοποιημένο σύστημα ενδοσυντεχνιακής θήρευσης  
(Εργ. Οικολογίας – Λαμπρόπουλος Παναγιώτης)**

Τόσο η διαθεσιμότητα θηράματος (εκτός συντεχνίας), όσο και η επάρκεια φυτικών ιστών για κατανάλωση από τους θηρευτές μπορούν να διαφοροποιήσουν τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ των πολυφάγων ειδών και πιο συγκεκριμένα τη σχέση μεταξύ του IG θηρευτή και του IG θηράματος. Οι Laycock *et al.* (2006) έδειξαν ότι η διαθεσιμότητα θηράματος και η ύπαρξη κατάλληλων φυτών – ξενιστών μείωσαν σημαντικά το φαινόμενο της ενδοειδικής θήρευσης (κανιβαλισμού) στο πολυφάγο είδος, *Dicyphus hesperus* (Miridae). Στο φαινόμενο του κανιβαλισμού τόσο ο IG θηρευτής όσο και το IG θήραμα είναι άτομα του ίδιου είδους του αρπακτικού.

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



Οι υποθέσεις αυτές είναι οι ακόλουθες:

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

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

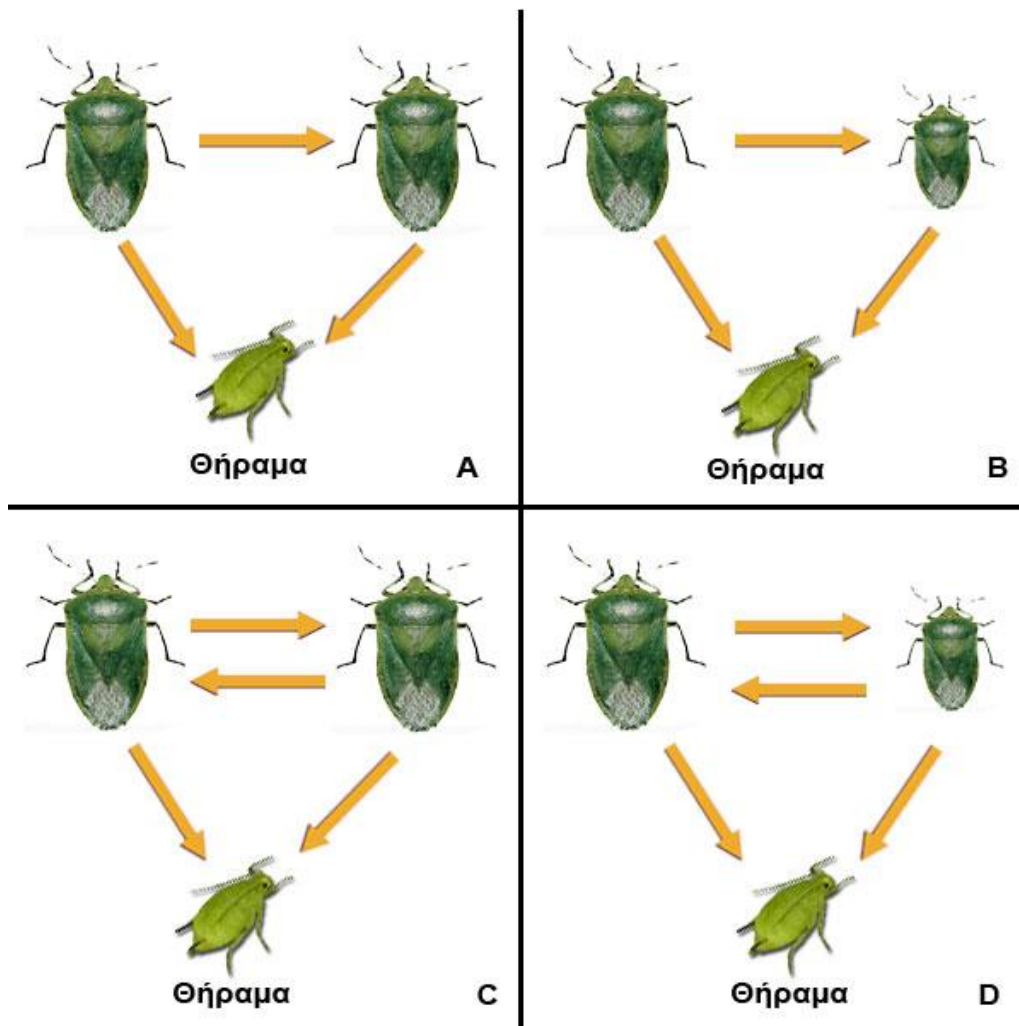
#### 1.4.1 Κατηγορίες της ενδοσυντεχνιακής θήρευσης

Η έκβαση της ενδοσυντεχνιακής θήρευσης σε ένα μελετώμενο απλοποιημένο σύστημα ενδοσυντεχνιακής θήρευσης καθορίζεται από την παρουσία και επενέργεια δύο βασικών παραμέτρων:

1. της συμμετρίας (που καθορίζει την συμμετρική ή ασύμμετρη ενδοσυντεχνιακή θήρευση)
2. της ηλικιακής δομής (Age Structure) (που μπορεί να είναι σχετικά σημαντική ή ασήμαντη)

Όταν σε ένα απλοποιημένο σύστημα υφίσταται ασυμμετρία στην ενδοσυντεχνιακή θήρευση, τότε παρατηρείται μονόπλευρη θήρευση του ενός

IG παράγοντα προς τον άλλο, ενώ συμμετρική IGP εμφανίζεται σε περιπτώσεις όπου και οι δύο IG παράγοντες θηρεύουν από κοινού ο ένας τον άλλο. Η συμμετρία ωστόσο δεν υπονοεί ότι αν και θα παρατηρείται αμφίπλευρη θήρευση μεταξύ των δύο IG παραγόντων, θα παρατηρείται και ίση ποσοτικά ή ποιοτικά κατανάλωση IG θηράματος (Polis *et al.* 1989).



**Εικόνα 7: Κατηγορίες ενδοσυντεχνιακής θήρευσης. Ασυμετρία και σχετικά ασήμαντη ηλικιακή δομή (A), Ασυμετρία και σχετικά σημαντική ηλικιακή δομή (B), Συμμετρία και σχετικά ασήμαντη ηλικιακή δομή (C), Συμμετρία και σχετικά σημαντική ηλικιακή δομή (D). (Εργ. Οικολογίας – Λαμπρόπουλος Παναγιώτης)**

Επιπλέον, η επίδραση της ηλικιακής δομής (στάδιο εξέλιξης, μέγεθος οργανισμού), μπορεί είτε να επηρεάζει την ενδοσυντεχνιακή θήρευση ή να μην έχει σημαντική επίδραση στο σύστημα αυτό. Όταν αναφέρεται ότι η ηλικιακή δομή μπορεί να είναι σχετικά σημαντική στην IGP σημαίνει ότι ένα ανήλικο

στάδιο (μικρότερο μέγεθος, μειωμένες αμυντικές ικανότητες) του ενός IG παράγοντα μπορεί να θηρεύεται από μεγαλύτερα άτομα του άλλου IG παράγοντα. Το μέγεθος και το στάδιο εξέλιξης των IG μελών θεωρούνται παράγοντες κλειδιά για την ενδοσυντεχνιακή θήρευση. Γενικά, μεγαλύτερα άτομα ενός είδους μπορούν να καταναλώσουν μικρότερα άτομα λείας ενός άλλου είδους, καθώς η λεία αυτή είναι συνήθως πιο εύκολο να καταναλωθεί και παρουσιάζει μειωμένα αμυντικά χαρακτηριστικά (π.χ. νεαρά άτομα, ωά, ή νύμφες) (Polis *et al.* 1989).

Λαμβάνοντας υπόψη την παρουσία ή απουσία των δύο προαναφερόμενων βασικών παραμέτρων μπορούμε να κατηγοριοποιήσουμε την Ενδοσυντεχνιακή Θήρευση σε 4 τυπικές κατηγορίες (Εικόνα 7):

1. Ασυμμετρία και σχετικά ασήμαντη ηλικιακή δομή (Εικόνα 7.A)
2. Ασυμμετρία και σχετικά σημαντική ηλικιακή δομή (Εικόνα 7.B)
3. Συμμετρία και σχετικά ασήμαντη ηλικιακή δομή (Εικόνα 7.C)
4. Συμμετρία και σχετικά σημαντική ηλικιακή δομή (Εικόνα 7.D)

#### **1.4.2 Ο ρόλος της Ενδοσυντεχνιακής Θήρευσης στην Ολοκληρωμένη Αντιμετώπιση Εχθρών**

Αν και γενικά έχει αναπτυχθεί η άποψη ότι ο αυξανόμενος πληθυσμός ενός φυσικού εχθρού οδηγεί σε προοδευτική μείωση του πληθυσμού του φυτοφάγου οργανισμού (Riechert & Lawrence 1997, Snyder & Ives 2003, Snyder *et al.* 2004, Sunderland 1999), σε πολλές περιπτώσεις αυτό καταρρίπτεται στην πράξη. Υπάρχουν αρκετές υποθέσεις γιατί ένας πληθυσμός φυτοφάγου είδους δεν μπορεί να ρυθμιστεί με τη χρησιμοποίηση φυσικών εχθρών (Evans & Schmidt 1990, Stiling 1993). Τα αίτια που μπορεί να προκαλούν παράδοξες πληθυσμιακές διακυμάνσεις δεν είναι σε πολλές περιπτώσεις εύκολο να διαφανούν καθώς χρειάζονται σε βάθος παρατηρήσεις των σχέσεων που αναπτύσσονται μεταξύ των ειδών (Rosenheim 2001, Snyder

& Wise 2001), καθώς και της επίδρασης των αβιοτικών παραγόντων. Οι διάφορες ανταγωνιστικές σχέσεις μεταξύ των φυσικών εχθρών, συμπεριλαμβανομένων και της ενδοσυντεχνιακής θήρευσης, είναι αυτές που επιδρούν ουσιαστικά στις διάφορες πληθυσμιακές διακυμάνσεις των ειδών μέσα στο αγροοικοσύστημα (Rosenheim 1998).

Η ρύθμιση των πληθυσμών εχθρών των καλλιεργειών με τη χρήση φυσικών εχθρών αξιολογείται ετησίως σε ένα οικονομικό κόστος περί των 4.5 δισεκατομμυρίων δολαρίων, στις Ηνωμένες Πολιτείες Αμερικής (Losey & Vaughan 2006). Η ανάπτυξη αποτελεσματικών προγραμμάτων ολοκληρωμένης αντιμετώπισης εχθρών των καλλιεργειών που περιλαμβάνει περισσότερα από έναν φυσικούς εχθρούς απαιτεί ωστόσο τη γνώση των αλληλεπιδράσεων μεταξύ των ειδών. Η επίδραση δύο διαφορετικών φυσικών εχθρών που μοιράζονται το ίδιο θήραμα μπορεί να είναι συνεργιστική (χωρίς επιπρόσθετο κέρδος), αθροιστική (πολλαπλασιαστικό φαινόμενο) ή μειωτική (Losey & Denno 1998, Colfer & Rosenheim 2001, Cardinale *et al.* 2003, Powell & Webster 2004).

Η έρευνα των βιολογικών παραγόντων, που εμπλέκονται σε ένα σύστημα ενδοσυντεχνιακής θήρευσης σε ένα αγρο-οικοσύστημα, είναι σημαντική όταν καταβάλλεται προσπάθεια να συμβαδίσει τόσο με την επιτέλεση ενός αποτελεσματικού βιολογικού ελέγχου όσο και με την διατήρηση της βιοποικιλότητας (Straub *et al.* 2008). Τα τελευταία χρόνια έχουν γίνει αρκετές μελέτες που στοχεύουν στην διερεύνηση του φαινομένου της ενδοσυντεχνιακής θήρευσης μεταξύ φυσικών εχθρών. Πιο συγκεκριμένα οι μελέτες αυτές σκοπεύουν στην διερεύνηση του εάν και κατά πόσον είναι αποτελεσματική η χρησιμοποίηση πολλαπλών φυσικών εχθρών σε προγράμματα ολοκληρωμένης αντιμετώπισης. Η ενδοσυντεχνιακή θήρευση παρατηρείται σε πολλές περιπτώσεις αλληλεπιδράσεων μεταξύ εντόμων, ακάρεων και άλλων οργανισμών που λαμβάνουν μέρος σε προγράμματα βιολογική καταπολέμησης ως φυσικοί εχθροί.

Ενδοσυντεχνιακή θήρευση έχει παρατηρηθεί σε πολλές περιπτώσεις αρπακτικών Coccinellidae. Μεταξύ των αφιδοφάγων *Harmonia axyridis* &

*Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera:Coccinellidae) (Noia *et al.* 2008) σε *Aphis fabae*, έχει αναφερθεί ενδοσυντεχνιακή θήρευση (Εικόνα 10). Από την μελέτη αυτή αποδείχτηκε ότι η συμμετρική ενδοσυντεχνιακή θήρευση μεταξύ των αρπακτικών Coccinellidae επηρεάζεται από την πυκνότητα του θηράματος. Παρόλα αυτά, ακόμα και σε χαμηλές πυκνότητες θηράματος η συμπεριφορά και η προτίμηση των θηρευτών για την κατανάλωση αφίδων παρέμεινε σταθερή. Επιπλέον, σε αρκετές περιπτώσεις αρπακτικών Coccinellidae παρατηρείται το φαινόμενο του καννιβαλισμού κατά το οποίο, ωά του εντόμου θηρεύονται από τα νυμφικά ή ακμαία στάδια του ίδιου είδους (Cottrell 2005).



*Coccinella undecimpunctata*

*Harmonia axyridis*

**Εικόνα 8: Ενδοσυντεχνιακή θήρευση μεταξύ αφιδοφάγων Coccinellidae.  
(Koppert Biological System)**

Επίσης, ενδοσυντεχνιακή θήρευση έχει παρατηρηθεί μεταξύ παρασιτοειδών με αρπακτικά ή εντομοπαθογόνων νηματώδων. Επιπλέον, άλλες ενδοσυντεχνιακές σχέσεις αναπτύσσονται και μεταξύ εντομοπαθογόνων μυκήτων και αρπακτικών εντόμων. Μεταξύ του παρασιτοειδούς *Diglyphus begini* (Ashmead) και του εντομοπαθογόνου νηματώδη *Steinernema carposapsae* (Weiser) παρατηρήθηκε ενδοσυντεχνιακή σχέση όταν

χρησιμοποιήθηκαν για τον έλεγχο του φυλλορύκτη *Liriomyza trifolii* (Burgess) σε καλλιέργειες χρυσάνθεμου (Sher *et al.* 2000).

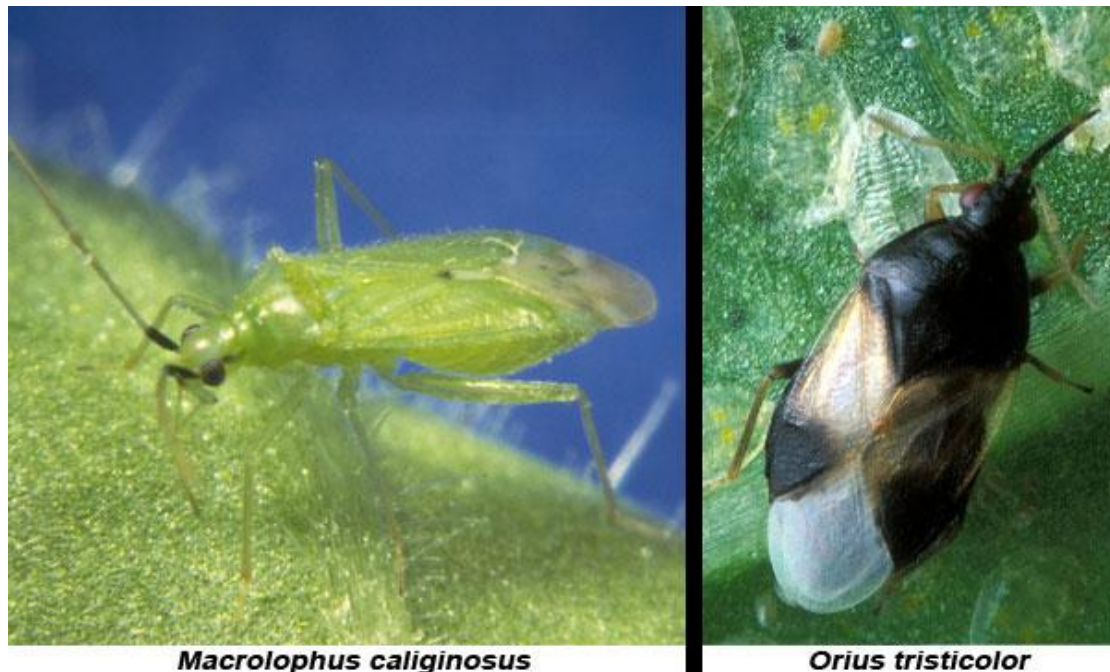
### 1.4.3 Η ενδοσυντεχνιακή θήρευση στα αρπακτικά Heteroptera

Ενδοσυντεχνιακή θήρευση έχει σημειωθεί μεταξύ πολλών αρπακτικών Heteroptera, όπου σε ορισμένες περιπτώσεις μπορεί να είναι σημαντική ενώ σε άλλες δεν φαίνεται να επηρεάζει ιδιαίτερα την θηρευτική συμπεριφορά τους ως φυσικών εχθρών και την χρήση τους στις καλλιέργειες. Για παράδειγμα, αν και παρατηρείται ενδοσυντεχνιακή θήρευση μεταξύ των δύο θηρευτών - ειδών *Macrolophus caliginosus* και *Dichyphus tamaninii* σε καλλιέργεια τομάτας προσβεβλημένη με *T. vaporariorum*, αυτή δεν θεωρείται σημαντική και σε βαθμό τέτοιο που να επηρεάσει την αρπακτική ικανότητα τους να θηρεύουν την πραγματική λεία (άτομα του αλευρώδη) (Lucas & Alomar, 2002).

Από πειράματα σε καλλιέργειες βαμβακιού όπου υπήρχε *Tetranychus urticae* φαίνεται ότι το αρπακτικό *Geocoris* sp. δρα και ως θηρευτής του ωφέλιμου *Orius tristicolor* (Rosenheim *et al.* 2004), με αποτέλεσμα να μειώνεται σταδιακά η θηρευτική ικανότητα του *Orius tristicolor* και να δρα αναποτελεσματικά σε προγράμματα ολοκληρωμένης αντιμετώπισης.

Μεταξύ των φυσικών εχθρών *Macrolophus caliginosus* και ειδών Syrphidae παρατηρήθηκε από κοινού (συμμετρική) ενδοσυντεχνιακή θήρευση σε πειράματα που πραγματοποιήθηκαν σε αρένα χωρίς φυτό και με φυτά σε παρουσία και απουσία λείας. Τα ωά των Syrphidae αποτελούσαν θήραμα για τα ανήλικα και ακμαία *Macrolophus caliginosus*, ενώ παράλληλα τα ανήλικα και ακμαία *Macrolophus caliginosus* αποτελούσαν θηράματα για τα ακμαία Syrphidae σε αρένα. Τα αποτελέσματα ωστόσο διαφοροποιήθηκαν σε πειράματα με παρουσία φυτών. Έτσι, παρατηρήθηκε αρκετά μικρότερη κατανάλωση ατόμων *Macrolophus caliginosus* από τα ακμαία Syrphidae σε σχέση με το πείραμα χωρίς θήραμα, ενώ τα άτομα *Macrolophus caliginosus* θήρευαν τα ωά των Syrphidae με την ίδια συχνότητα (Frechette *et al.* 2007). Ο

ρυθμός ενδοσυντεχνιακής θήρευσης όμως δεν επηρεάστηκε σημαντικά από την απουσία ή παρουσία της πραγματικής λείας.



**Εικόνα 9: Πολυφάγα αρπακτικά έντομα *Macrolophus caliginosus* και *Orius tristicolor* (Koppert Biological System)**

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

## 2. Σκοπός της εργασίας

Τα πολυφάγα είδη *M. pygmaeus* και *N. tenuis* συγκεντρώνουν αρκετά βιολογικά χαρακτηριστικά, επιθυμητά για ένα φυσικό εχθρό. Αναπτύσσουν σημαντικούς πληθυσμούς σε καλλιέργειες κηπευτικών τα οποία αποτελούν σημαντικές καλλιέργειες για τη χώρα μας και μπορούν να τρέφονται σε βάρος των πλέον επιβλαβών και δύσκολα αντιμετωπίσιμων εντόμων εχθρών, όπως είναι οι αλευρώδεις και οι αφίδες.

Ένα ιδιαίτερα βασικό βιολογικό χαρακτηριστικό που εμφανίζουν είναι ότι έχουν την ικανότητα να διατηρούνται σε μεγάλους πληθυσμούς όταν οι πληθυσμοί της λείας τους είναι μειωμένοι, ακόμα και σε απουσία αυτής, τρεφόμενα από το φυτό χωρίς όμως να προκαλούν ιδιαίτερη ζημιά σε αυτό. Επίσης σημαντικό χαρακτηριστικό είναι η ικανότητά τους να επιβιώνουν και να αναπτύσσουν πληθυσμούς σε αυτοφυή φυτά, έτσι ώστε να αποικίζουν νωρίς στις καλλιέργειες των κηπευτικών, με τις οποίες συνορεύουν και να αυξάνεται η αποτελεσματικότητά τους ως φυσικοί εχθροί.

Επομένως, η διερεύνηση και ο προσδιορισμός της λειτουργικής απόκρισης των συγκεκριμένων θηρευτών αποτελεί σημαντικό παράγοντα στην κατάρτιση πρακτικών που αφορούν τη βιολογική διαχείριση καλλιεργειών, σε συνδυασμό και με τις αλληλεπιδράσεις που μπορούν να αναπτύξουν τα αρπακτικά αυτά όταν βρεθούν μαζί, τόσο σε παρουσία όσο και απουσία λείας. Παράλληλα αποτελούν ένα σημαντικό εργαλείο για την διερεύνηση των ποσοτικών αλληλεπιδράσεων μεταξύ των ειδών που μπορεί να συμβάλλει στην περαιτέρω γνώση των θεωρητικών διερευνήσεων της οικολογίας και του φαινομένου της θήρευσης και της IGP .

Με βάση τις προηγούμενες διαπιστώσεις, στην παρούσα εργασία χρησιμοποιήθηκε ένα απλό σύστημα θηρευτών – θηράματος - ξενιστή με σκοπό την διερεύνηση των πιθανών οικολογικών αλληλεπιδράσεων. Για το λόγο αυτό αρχικά μελετήθηκε ο ρυθμός αρπακτικότητας των δυο προαναφερόμενων πολυφάγων ειδών (*M. pygmaeus* και του *N. tenuis*) ξεχωριστά για κάθε είδος με λεία άτομα 2<sup>ου</sup> και 3<sup>ου</sup> προνυμφικού σταδίου του αλευρώδη *Trialeurodes vaporariorum* και σε διάφορες πυκνότητες της λείας



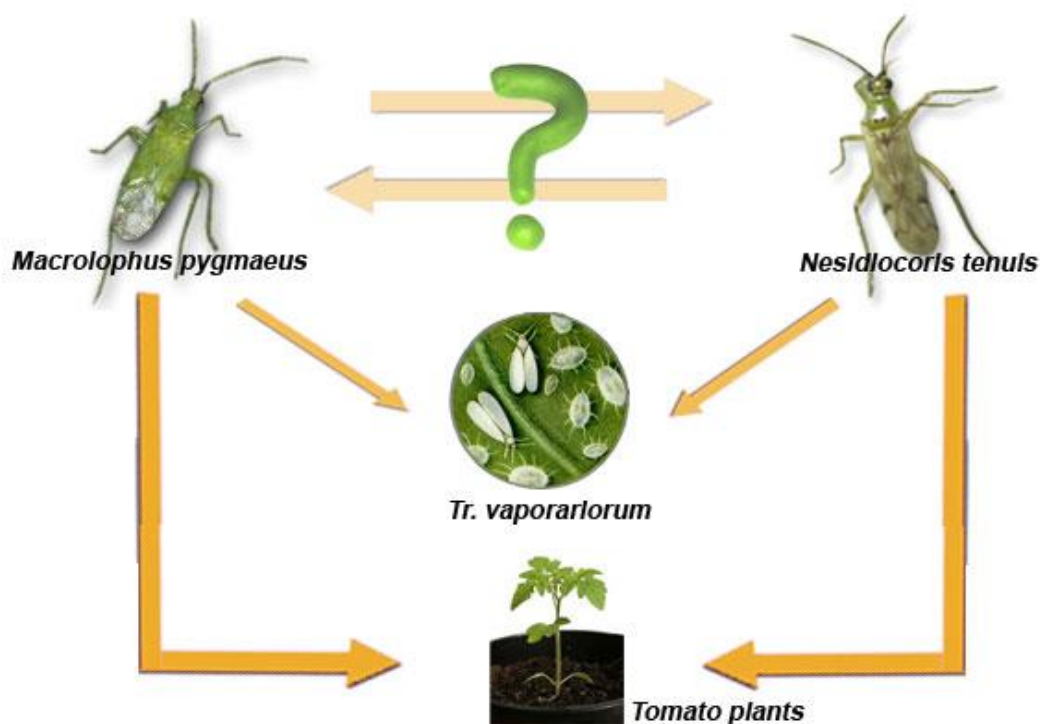
(10, 30, 50, 70 και 90 άτομα). Παράλληλα, διερευνήθηκε ο ρυθμός αρπακτικότητας και οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ του *M. pygmaeus* και του *N. tenuis* στην ταυτόχρονη παρουσία τους σε κοινή αρένα έχοντας ως λεία άτομα 2<sup>ου</sup> και 3<sup>ου</sup> νυμφικού σταδίου του αλευρώδη *T. vaporariorum* σε διάφορες αυξανόμενες πυκνότητες (10, 30, 50, 70, 90 και 140 άτομα). Εκτιμήθηκε έτσι η συνολική αρπακτικότητα σε συνδιασμούς ανά δυο ατόμων θηρευτή είτε του ίδιου είδους είτε των δυο διαφορετικών ειδών, με σκοπό τη διερεύνηση της πιθανής εκδήλωσης ενδοειδικού ή διαειδικού ανταγωνισμού στις διάφορες αυξανόμενες ποσότητες λείας. Παράλληλα έγινε προσπάθεια αξιολόγησης της πιθανής αρπακτικής συνεργειστικής δράσης των δυο ειδών μέσω της εκτίμησης της αναμενόμενης καταναλωτικής συμπεριφοράς τους. Οι αλληλεπιδράσεις των ειδών αυτών μελετήθηκαν περαιτέρω με την παρατήρηση της συμπεριφοράς των αρπακτικών ανά δυο άτομα είτε *M. pygmaeus* ή *N. tenuis* αλλά και με την ταυτόχρονη παρουσία των δυο ειδών αρπακτικών όταν βρίσκονταν σε κοινή αρένα σε απουσία λείας με σκοπό τη διερεύνηση περαιτέρω της μεταξύ τους ανταγωνιστικής σχέσης ή της εκδήλωσης ενδοσυντεχνιακής θήρευσης. Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν σε ελεγχόμενες εργαστηριακές συνθήκες όπου η θερμοκρασία ήταν 25°C και η σχετική υγρασία 65% .

Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν στο εργαστήριο Οικολογίας & Προστασίας Περιβάλλοντος του Γ.Π.Α. Η καλλιέργεια των φυτών-ξενιστών και οι εκτροφές των θηρευτών και του θηράματος πραγματοποιήθηκαν στο θερμοκήπιο του εργαστηρίου Γεωργικής Ζωολογίας & Εντομολογίας του Γ.Π.Α.

### 3. Υλικά και μέθοδοι

#### 3.1 Το σύστημα μελέτης

Με σκοπό την διερεύνηση του συστήματος ενδοσυντεχνικής θήρευσης αλλά και της μελέτης της συμπεριφοράς των αρπακτικών *Macrolophus pygmaeus* και *Nesidiocoris tenuis*, σε παρουσία και απουσία λείας, χρησιμοποιήθηκαν πληθυσμοί των αρπακτικών αυτών, πληθυσμοί του αλευρώδη των θερμοκηπίων *Trialeurodes vaporariorum* καθώς και ωά του λεπιδοπτερού *Ephestia kuhniella*. Το σύστημα μελέτης παρουσιάζεται στο Διάγραμμα 5.



**Διάγραμμα 5. Τα είδη και οι δυνητικές αλληλεπιδράσεις στο υπό μελέτη σύστημα (Εργ. Οικολογίας – Λαμπρόπουλος Παναγιώτης)**

Τα είδη *Macrolophus pygmaeus* και *Nesidiocoris tenuis* ανήκουν στην οικογένεια Miridae. Παρακάτω δίνονται στοιχεία της βιοοικολογίας τους καθώς

και σύντομη περιγραφή της φυσικής και τεχνητής λείας που χρησιμοποιήθηκαν στα πειράματα.

### 3.1.1. Οικογένεια *Miridae*

Η οικογένεια *Miridae* είναι η μεγαλύτερη οικογένεια στα *Heteroptera* και ανήκει στην υπερ-οικογένεια *Miroidea*. Σε αυτήν την υπερ-οικογένεια ανήκουν και τα περισσότερα γένη και είδη των *Hemiptera* τα οποία ανέρχονται στα 1.200 γένη και περισσότερα από 10.000 είδη (Schuh & Slater 1995).

Ο αριθμός των ειδών που φαίνεται να υπάρχει στη φύση και να ανήκει σε αυτή την οικογένεια μπορεί να φτάνει και τα 20.000 (Henry & Wheeler 1988). Τα περισσότερα γνωστά είδη είναι φυτοφάγα, ενώ σε τουλάχιστον 25 γένη υπάρχουν είδη που συμπεριφέρονται ως γενικευμένοι θηρευτές.

Τα έντομα που απαντούν σε αυτήν την οικογένεια είναι μαλακόσωμα, μικρού μεγέθους (2-15mm) και έχουν σχήμα στενό – ωοειδές ή επίμηκες. Έχουν μεγάλη ποικιλία έντονων και λαμπερών χρωμάτων κυρίως πράσινο, καστανό ή και μαύρο και μπορεί κατά περιοχές να είναι ερυθρά, πορτοκαλί ή λευκά. Μορφολογικά, η κεφαλή τους έχει σχήμα τριγωνικό ενώ οι κεραίες τους αποτελούνται από 4 άρθρα από τα οποία το 3<sup>ο</sup> και 4<sup>ο</sup> έχουν μικρότερη διάμετρο από το 2<sup>ο</sup>. Οι οφθαλμοί τους είναι σύνθετοι και το ρύγχος τους αποτελείται από 4 άρθρα. Το πρόνωτό τους έχει σχήμα τραπεζοειδές και στην πρόσθια πλευρά του σχηματίζεται ένας όχι πολύ καλά ανεπτυγμένος δακτύλιος. Στο νωτιαίο πρόσθιο τμήμα του προνώτου υπάρχουν δύο ανυψωμένες περιοχές μη ευδιάκριτες. Το επιθωράκιο είναι τριγωνικό και το πρόσθιο μέρος του επικαλύπτεται από την οπίσθια πλευρά του προνώτου.

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

Ως αρπακτικά είδη τα περισσότερα, φέρουν μακριούς πόδες και συνήθως έχουν ταρσούς με τρία άρθρα. Τα παράμερα (paramera) τα οποία είναι τα βοηθητικά όργανα σύζευξης του αρσενικού, είναι ανομοιομόρφως ανεπτυγμένα και το αριστερό είναι πάντα πολύ πιο ανεπτυγμένο από το δεξιό. Το θηλυκό φέρει ευμεγέθη πριονωτό ωοθέτη για την εναπόθεση των ωών του εντός των φυτικών ιστών (Schuh & Slater 1995). Απαντούν στην Εύκρατη ζώνη και διαχειμάζουν στο στάδιο του ωού ή ως ενήλικα. Μπορούν να εμφανίσουν μία γενιά ανά έτος ή και περισσότερες ανάλογα με το είδος. Συνήθως τα μονοκυκλικά είδη παρουσιάζουν εξειδίκευση ως προς τα φυτά – ξενιστές και τα είδη με δύο γενιές ανά έτος είναι μονοφάγα ενώ τέλος, όσα εμφανίζουν πολλές γενιές ανά έτος είναι πολυφάγα, χαρακτηριστικό παράδειγμα το γένος *Lygus*. Ο βιολογικός τους κύκλος ολοκληρώνεται συνήθως σε 6 εβδομάδες το μέγιστο και η ατελής τους μορφή αποτελείται από 5 νυμφικά στάδια έως ότου εμφανιστεί το ακμαίο (Wheeler & Henry, 1992).

Οι τροφικές προτιμήσεις των ειδών της οικογένειας Miridae εμφανίζουν μεγάλη ποικιλία. Η πλειοψηφία των ειδών της οικογένειας Miridae είναι φυτοφάγα είδη στα οποία συμπεριλαμβάνονται κάποιοι σημαντικοί εχθροί των καλλιεργειών όπως το *Lygus lineolaris* το οποίο εντοπίζεται σε καλλιέργειες βαμβακιού, ρυζιού καθώς και αρκετών κηπευτικών και φρούτων καθώς και το *Calocoris trivialis*, ενώ υπάρχουν και πολλά αρπακτικά τα οποία αντιπροσωπεύουν περίπου το ένα τρίτο των ειδών που έχουν μελετηθεί (Alomar & Wiedenmann 1996). Γενικά οι διατροφικές συνήθειες των ειδών της οικογένειας αυτής ποικίλουν καθώς απαντούν είδη μυκητοφάγα και είδη που εμφανίζουν συμπεριφορά πολυφαγίας, τρέφονται δηλαδή και από το φυτό αλλά και από τους ζωικούς οργανισμούς πάνω στο φυτό. Η συμπεριφορά αυτή των εντόμων της οικογένειας Miridae ως αρπακτικά είναι πολύ σημαντική για τη βιολογική διαχείριση των καλλιεργειών.

### 3.1.2 Το αρπακτικό *Macrolophus pygmaeus* (Rambur)

Το έντομο *Macrolophus pygmaeus* (Εικόνα 6) είναι αρπακτικό πολυφάγο έντομο που ανήκει στην οικογένεια των Miridae. Πιο συγκεκριμένα, το έντομο *Macrolophus pygmaeus* ταξινομείται ως εξής:

Τάξη: Hemiptera

Υποτάξη: Heteroptera

Υπεροικογένεια: Miridoidea

Οικογένεια: Miridae

Υποοικογένεια: Bryocorinae

Φυλή: Dicyphini

Γένος: *Macrolophus*

Είδος: *Macrolophus pygmaeus*

Το *M. pygmaeus* θεωρείται ιθαγενές έντομο της λεκάνης της Μεσογείου. Στην Ελλάδα έχει καταγραφεί σε μεγάλους πληθυσμούς σε διάφορα κηπευτικά φυτά όπως τομάτα, αγγούρι, μελιτζάνα, πιπεριά, φασόλι (Lykouressis *et al.* 2000) και κολοκύθι καθώς και σε πολλά αυτοφυή φυτά.



**Εικόνα 10: Άτομο *Macrolophus pygmaeus* 5<sup>ο</sup> νυμφικού σταδίου (Koppert Biological System)**

Εμφανίζεται ως αρπακτικό εντόμων – εχθρών που ζημιώνουν κυρίως κηπευτικές καλλιέργειες, όπως είναι οι αλευρώδεις, αφίδες, θρίπες, ωά και προνύμφες λεπιδοπτέρων και ακάρεα. Μπορεί να τραφεί από διάφορα είδη λείας κατά τη διάρκεια της ανάπτυξής του με προτίμηση στα *Trialeurodes vaporariorum* και *Myzus persicae*, καθώς και από άλλα είδη όπως *Macrosiphum euphorbiae*, *Aphis gossypii*, *A.fabae* και *Tetranychus urticae* (Perdikis & Lykouressis 1997, 1999, 2000). Σε περιόδους όπου οι πληθυσμοί της λείας είναι μειωμένοι και οι ανάγκες του σε τροφή δεν καλύπτονται, το *M. pygmaeus* μπορεί να τραφεί και από το φυτικό χυμό των φυτών – ξενιστών του. Δεν προκαλεί ζημιές στα καλλιεργούμενα φυτά ακόμα και όταν παρατηρούνται σε πολύ μεγάλους πληθυσμούς (Lykouressis *et al.* 2000).

Σύμφωνα με μελέτες βρέθηκε ότι στην απουσία λείας η μελιτζάνα αποτελεί το καταλληλότερο φυτό για την επιβίωση και ανάπτυξη των νυμφών του αρπακτικού, συγκρινόμενο με την τομάτα, την πιπεριά, το αγγούρι και το φασόλι (Pedikis & Lykouressis 1999, 2000).

Έχει επίσης παρατηρηθεί ότι το *Macrolophus pygmaeus* καθώς και άλλα είδη των Miridae αναπτύσσουν πληθυσμούς σε αυτοφυή φυτά τα οποία γειτνιάζουν με διάφορες καλλιέργειες κηπευτικών (Alomar *et al.* 1994). Διάφορες μελέτες έχουν πραγματοποιηθεί με σκοπό την αξιολόγηση των αυτοφυών ως ξενιστές για την οικογένεια Miridae. Ειδικότερα μελετήθηκε ο ρόλος τους στην εμφάνιση, στην αφθονία και στη διασπορά των αρπακτικών αυτών. Σύμφωνα με μελέτες των Alomar *et al.* (1994) για τα είδη *Dicyphus tamaninii* και *Macrolophus caliginosus*, διαπιστώθηκε ότι τα έντομα αυτά μπορούν να αναπτύξουν μεγάλους πληθυσμούς σε αυτοφυή φυτά που γειτνιάζουν με καλλιεργούμενες εκτάσεις ή βρίσκονται στα περιθώρια των αγρών. Τα φυτά αυτά αποτελούν καταφύγιο για τα ενήλικα αρπακτικά κατά τη διάρκεια του χειμώνα. Αυτή η συμπεριφορά είναι πολύ σημαντική για την επιβίωση και εγκατάσταση των αρπακτικών εντόμων καθώς είναι σε θέση να αποικίζουν νωρίς την άνοιξη, κατά την καλλιεργητική περίοδο, τις γειτονικές καλλιέργειες κηπευτικών συμβάλλοντας με αυτόν τον τρόπο στην πιο αποτελεσματική αντιμετώπιση των εντόμων – εχθρών των καλλιεργειών αυτών

(Alomar *et al.* 1994, Nicoli & Burgio 1997). Συνεπάγεται ότι όσο πιο απομακρυσμένα είναι τα αυτοφυή φυτά από την καλλιέργεια τόσο μικρότεροι πληθυσμοί αρπακτικών καταγράφονται εντός της καλλιέργειας. Στην Ελλάδα το *M. pygmaeus* έχει καταγραφεί σε 13 είδη φυτών (Lykouressis *et al.* 2000) σε διάφορες περιοχές όπως Ηλεία, Βοιωτία και Χανιά με κυριότερο φυτό ξενιστή το *Solanum nigrum* L. της οικογένειας *Solanaceae*, ενώ έχει βρεθεί και σε άλλα σημαντικά αυτοφυή φυτά όπως το *Dittrichia viscosa* (Compositae) και *Ecbalium elaterium* (Cucurbitaceae). Κατά τη διερεύνηση της λειτουργικής απόκρισης του *M. pygmaeus* από τους Fantinou *et al.* (2008), με λεία διάφορα νυμφικά στάδια της αφίδας *Myzus persicae*, παρατηρήθηκε ότι το αρπακτικό ακολουθεί τον τύπο II κατά Holling. Τα αποτελέσματα αυτά συμφωνούν και με άλλες μελέτες που έχουν πραγματοποιηθεί για τον προσδιορισμό της λειτουργικής απόκρισης και σε άλλα αρπακτικά Miridae (Foglar *et al.* 1990, Monserrat *et al.* 2000). Παρόλα αυτά, κατά τη μελέτη των Enkegaard *et al.* 2001, το *M. caliginosus* φάνηκε να παρουσιάζει τύπου III λειτουργική απόκριση κατά Holling, σε λεία αλευρώδη των ειδών *T. vaporariorum* και *B. tabaci*.



**Εικόνα 11: Ακμαίο άτομο *Macrolophus pygmaeus*  
(Koppert Biological System)**

Το ωό του *M. pygmaeus* είναι λευκού χρώματος έχει σχήμα επίμηκες, είναι ελαφρώς κυρτό και το πρόσθιο τμήμα του στενεύει.

Τα νυμφικά στάδια του *M. pygmaeus* είναι πέντε, όπως συμβαίνει στα περισσότερα είδη της οικογένειας Miridae. Τα στάδια αυτά μπορούμε να τα διακρίνουμε μεταξύ τους από τα μορφολογικά χαρακτηριστικά που εμφανίζουν. Αναλυτικότερα, οι νύμφες 1<sup>οο</sup> σταδίου είναι οι μικρότερες σε μέγεθος από τα υπόλοιπα προνυμφικά στάδια και μοιάζουν μορφολογικά αρκετά με αυτές που ανήκουν στο 2<sup>ο</sup> στάδιο. Έχουν σχήμα επίμηκες, σχεδόν λευκού χρώματος κατά την εμφάνιση που σύντομα γίνεται ανοιχτού κίτρινου χρώματος με κόκκινους οφθαλμούς. Εκτός από τη διαφορά του μεγέθους των δύο νυμφικών σταδίων, που δεν αποτελεί και χαρακτηριστική διαφορά, η μόνη διαφορά που παρουσιάζουν και η οποία μας επιτρέπει την διάκρισή τους είναι η σχέση μεταξύ του μήκους του 3<sup>οο</sup> και 4<sup>οο</sup> άρθρου της κεραίας τα οποία εάν συγκριθούν μπορούμε να παρατηρήσουμε, ότι το 4<sup>ο</sup> άρθρο έχει μήκος περίπου το διπλάσιο από το 3<sup>ο</sup>. Οι νύμφες 3<sup>οο</sup> σταδίου έχουν σχήμα επίμηκες και ανοιχτό κίτρινο χρώμα, ενώ ο θώρακας και η κοιλία εμφανίζονται να είναι ανοιχτού πράσινου χρώματος. Οι οφθαλμοί έχουν βαθύ κόκκινο χρώμα και οι πτεροθήκες αρχίζουν να διακρίνονται ελάχιστα. Οι νύμφες 4<sup>οο</sup> σταδίου έχουν σχήμα απιοειδές με κοιλία πλατύτερη σε σχέση με τα προηγούμενα στάδια και το σώμα αρχίζει να αποκτά πρασινωπό χρώμα. Οι οφθαλμοί έχουν βαθύ κόκκινο χρωματισμό. Οι πτεροθήκες είναι πλέον περισσότερο ανεπτυγμένες και φτάνουν σε μήκος σχεδόν έως το μέσον του δεύτερου κοιλιακού τμήματος. Τέλος, οι νύμφες 5<sup>οο</sup> σταδίου είναι απιόμορφες με πλατύτερη κοιλία, ο θώρακας και η κοιλία διατηρούν το ανοιχτοπράσινο χρωματισμό, ο οποίος όμως μπορεί να γίνει βαθυπράσινος, και οι οφθαλμοί εξακολουθούν να έχουν βαθύ κόκκινο χρωματισμό. Στο 5<sup>ο</sup> στάδιο οι πτεροθήκες είναι πλέον ανεπτυγμένες και το μήκος τους εκτείνεται έως το 4<sup>ο</sup> με 5<sup>ο</sup> κοιλιακό τμήμα (Perdikis & Lykouressis 2002).

Γενικά, η διάκριση μεταξύ των νυμφικών σταδίων του *M. pygmaeus* βασίζεται για το 1<sup>ο</sup> και 2<sup>ο</sup> στάδιο στη σχέση του μήκους του 3<sup>οο</sup> και 4<sup>οο</sup> άρθρου



της κεραίας και μεταξύ του 3<sup>ου</sup>, 4<sup>ου</sup> και 5<sup>ου</sup> σταδίου στο σχετικό μήκος των πτεροθηκών.

### 3.1.3 Το αρπακτικό *Nesidiocoris tenuis* (Reuter)

Το έντομο *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (Heteroptera:Miridae) (Εικόνα 12) θεωρείται ένας σημαντικός φυσικός εχθρός αρκετών εντόμων και άλλων αρθροπόδων, εχθρών των καλλιεργούμενων φυτών. Είναι και αυτό ιθαγενές έντομο της λεκάνης της Μεσογείου, με σημαντική παρουσία στις οικοσυστήματα αυτά. Επιπλέον, σε περιπτώσεις που η λεία του είναι περιορισμένη ή απουσιάζει ολοκληρωτικά, το *N. tenuis* μπορεί να τραφεί απομυζώντας φυτικούς χυμούς (Lykouressis *et al.* 2000) και μπορεί να προκαλέσει επιβράδυνση της ανάπτυξης του φυτού της τομάτας ή/και ανθόπτωση (Perdikis *et al.* 2009).



**Εικόνα 12: Ακμαίο άτομο του αρπακτικού *N. tenuis*  
(Εργ. Οικολογίας – Λαμπρόπουλος Παναγιώτης)**

Στην βιβλιογραφία αναφέρεται ότι το έντομο αυτό μπορεί να είναι επιβλαβές για ορισμένες καλλιέργειες (Malezieux *et al.* 1995, Arno *et al.* 1996).

Ανήκει στην οικογένεια Miridae και ταξινομείται ως εξής:

Τάξη: Hemiptera

Υποτάξη: Heteroptera

Υπεροικογένεια: Miridoidea

Οικογένεια: Miridae

Υποοικογένεια: Bryocorinae

Φυλή: Dicyphini

Γένος: Nesidiocoris

Είδος: Nesidiocoris tenuis

Ατελή και ακμαία στάδια του εντόμου έχουν καταγραφεί να αναπτύσσουν πληθυσμούς σε διάφορα αυτοφυή φυτά στην Ελλάδα, με πιο σημαντικούς ξενιστές φυτά της οικογένειας Solanaceae (El-Dessouki *et al.* 1976). Πιο συγκεκριμένα, έχει βρεθεί σε αυτοφυή φυτά *Dittrichia viscosa* (Compositae), *Solanum nigrum* (Solanaceae) (Alomar *et al.* 1994), καθώς και στο *Ecballium elaterium* (Cucurbitaceae) στην περιοχή της Πελοποννήσου (Lykouressis *et al.* 2000), όπου σε πολλές περιπτώσεις συναντάται μαζί με το *M. pygmaeus*. Πειράματα έδειξαν ότι ανάλογα με τη διαθεσιμότητα και την ωριμότητα των φυτών ξενιστών το *N. tenuis* μετακινείται μεταξύ των διαφόρων φυτικών ειδών (Raman & Sanjayan 1984). Όμως εντοπίζεται συχνότατα σε κηπευτικές καλλιέργειες κυρίως τομάτας ενώ πολλές φορές εγκαθίσταται σε θερμοκηπιακές καλλιέργειες (Goula & Alomar 1994, Malausa & Trottin-Caudal 1996). Από μελέτες για την κατανομή των αρπακτικών πάνω στο φυτό βρέθηκε ότι τα έντομα εμφανίζουν την τάση να αποικίζουν κυρίως τα κορυφαία τμήματα του φυτού, που είναι τρυφερά και συγκεντρώνουν μεγαλύτερους πληθυσμούς αλευρωδών (Tavella *et al.* 1997). Όσον αφορά τις διατροφικές του συνήθειες μπορεί να τραφεί θηρεύοντας άτομα μεταξύ πολλών ειδών λείας όπως αλευρώδεις, αφίδες, ωά και προνύμφες λεπιδοπτέρων, φυλλορύκτες, θρίπες και ακάρεα (Carnero *et al.* 2000). Το *N. tenuis* τρέφεται με όλα τα νυμφικά στάδια του αλευρώδη των θερμοκηπίων *T. varporariorum* (Kajita 1978). Επιπλέον, όσον αφορά τη θήρευση ωών και

προνυμφών λεπιδοπτέρων έχει αποδειχθεί η σημαντική συμβολή του στην ολοκληρωμένη αντιμετώπιση του *Tuta absoluta* κύριου εχθρού σε καλλιέργειες τομάτας, τα τελευταία χρόνια και στη χώρα μας (Perdikis *et al.* 2009). Νεαρές προνύμφες λεπιδοπτέρων προτιμώνται σε σχέση με προνύμφες ηλικίας 1-2 ημερών. Προνύμφες 2<sup>ου</sup> σταδίου συνήθως προσβάλλονται από το αρπακτικό κατά τη διάρκεια ή αμέσως μετά την έκδυση τους (Torreno 1994). Το έντομο επίσης, έχει παρατηρηθεί να τρέφεται κι από νεκρά έντομα που παγιδεύονται σε κολλώδεις ουσίες των φυτών ξενιστών (Torreno & Magallona 1994). Το αρπακτικό σε απουσία λείας μπορεί να τραφεί απομυζώντας φυτικούς χυμούς, προκαλώντας σε ορισμένες περιπτώσεις ζημιές, κυρίως σε τρυφερή βλάστηση, δημιουργώντας χαρακτηριστικές νεκρωτικές περιοχές (necrotic rings) στα στελέχη βλαστών στα ανθικά στελέχη καθώς και νύγματα σε καρπούς (Calvio *et al.* 2009). Η συμπεριφορά του αυτή προκαλεί μπορεί σε ορισμένες περιπτώσεις να προκαλέσει μείωση της παραγωγής ανθέων και καρπών σε καλλιέργειες τομάτας εάν η συχνότητα απομύζησης φυτικών χυμών είναι μεγάλη (Calvo & Urbaneja 2004, Sanchez *et al.* 2006). Η τάση αυτή να προκαλεί νεκρωτικές κηλίδες στα στελέχη των φυτών μειώνεται όσο αυξάνεται ο πληθυσμός της λείας (Arno *et al.* 2006).

Από διάφορα πειράματα έχει παρατηρηθεί ότι η επιβίωση και η αναπαραγωγική ικανότητα του *N. tenuis* σε διαφορετικά φυτά ξενιστές, επηρεάζεται έμμεσα από τη θρεπτική αξία των φυτών - ξενιστών. Βιοχημικές αναλύσεις έδειξαν ότι η υψηλή περιεκτικότητα σε πρωτεΐνες και άζωτο, η χαμηλή περιεκτικότητα σε υδατάνθρακες και φαινόλες, καθώς και η μικρή τιμή του λόγου C/N του είδους *Lycopersicon esculentum*, σε σύγκριση με άλλα αυτοφυή είδη, οδήγησαν σε υψηλότερο ποσοστό επιβίωσης και υψηλότερη αναπαραγωγική ικανότητα του *N. tenuis*. Με βάση την εργασία των Calvo *et al.* (2009), οι καλλιέργειες τομάτας αποτελούν πολύ καλά φυτά ξενιστές για την επιβίωση του *N. tenuis*.



**Εικόνα13: Χαρακτηριστικά μορφολογικά στοιχεία του αρπακτικού *N. tenuis* (Εργ. Οικολογίας – Λαμπρόπουλος Παναγιώτης)**

Το *N. tenuis* παρουσιάζει πολλά κοινά χαρακτηριστικά με το *M. pygmaeus* τόσο στα μορφολογικά όσο και στα βιολογικά χαρακτηριστικά τους. Τα είδη του γένους *Nesidiocoris* έχουν σώμα επίμηκες, με μήκος που κυμαίνεται μεταξύ 3,5 – 4,5 mm και χρώμα πράσινο – κάστανο. Το *N. tenuis* παρουσιάζει πολλά κοινά χαρακτηριστικά με το *M. pygmaeus* τόσο στα μορφολογικά όσο και στα βιολογικά χαρακτηριστικά τους. Το έντομο διέρχεται από 5 νυμφικά στάδια ανάπτυξης έως ότου γίνει ακμαίο. Η απόσταση των οφθαλμών από την πρόσθια πλευρά του pronotum είναι μικρότερη από το πλάτος τους. Τα άρθρα των κεραιών φέρουν μαύρες περιοχές καθώς επίσης στα ακμαία άτομα υπάρχει εγκάρσια μια χαρακτηριστική μαύρη ταινία στον πρόνωτο τους (Goula & Alomar 1994). Το χρώμα του σώματος των νυμφικών σταδίων όσο και του ακμαίου είναι περισσότερο σκούρο πράσινο σε σύγκριση με αυτό του *M. pygmaeus*.

Η αναπαραγωγική ικανότητα και η μακροβιότητα του *N. tenuis* ήταν μεγαλύτερη, όταν τράφηκε με φυτικούς χυμούς (φυτά καπνού) και προνύμφες λεπιδοπτερών, παρά όταν τράφηκε μόνο με φυτικούς χυμούς (Torreno &

Magallona 1994). Παρόμοια μελέτη έδειξε ότι η διάρκεια ανάπτυξης του αρπακτικού ήταν μικρότερη όταν τράφηκε με ωά λεπιδοπτέρων παρά μόνο με φυτικούς χυμούς (Libutan & Bernardo 1995).

### **3.1.4 *Trialeurodes vaporariorum*, Westwood (Hemiptera: Aleurodidae), Αλευρώδης των θερμοκηπίων**

Ο αλευρώδης των θερμοκηπίων (Εικόνα 8) αποτελεί έναν από τους σημαντικότερους εχθρούς των καλλιεργούμενων φυτών, προκαλώντας σημαντικές ζημιές κυρίως στις θερμοκηπιακές κηπευτικές και ανθοκομικές καλλιέργειες (Russel 1977).

Είναι κοσμοπολίτικο είδος προσβάλλοντας πολλά είδη φυτών που ανήκουν κυρίως στις οικογένειες Solanaceae, Cucurbitaceae, Malvaceae, Labiatae, Compositae, ενώ έχουν καταγραφεί περισσότερα από 250 γένη φυτών σε 84 οικογένειες που προσβάλλονται από το *T. vaporariorum* (Russel 1977). Ειδικότερα μέσα σε θερμοκήπια προκαλεί ζημιές σε καλλιέργειες τομάτας, πιπεριάς, μελιτζάνας, πεπονιού και ιδιαίτερα στο αγγούρι. Στην οικογένεια Aleurodiadae ταξινομούνται περισσότερα από 1200 είδη (Γιαμβριάς 1994).



**Εικόνα 14: Ακμαία και ενήλικα άτομα του *Trialeurodes vaporariorum* (Koppert Biological System)**

Ο *T. vaporariorum* για να ολοκληρώσει τον βιολογικό του κύκλο διέρχεται από 6 στάδια ανάπτυξης. Το στάδιο του ωού, το πρώτο, δεύτερο, τρίτο και τέταρτο (rura) νυμφικό στάδιο και το ακμαίο. Είναι μικρά ημιμετάβολα έντομα με μήκος του ακμαίου περίπου 1,5 – 2 mm, έχει 4 πρερύγια και το σώμα τους είναι καλυμμένο με λευκή κηρώδη σκόνη που εκκρίνεται μετά την έξοδο του από την rura.

Πολλαπλασιάζονται παρθενογενετικά. Το θηλυκό εναποθέτει τα ωά του σε ομάδες στην κάτω επιφάνεια των φύλλων, κυρίως στα ανώτερα φύλλα. Το θηλυκό μπορεί να εναποθέσει περισσότερα από 80 - 150 ωά σε ολόκληρη τη διάρκεια της ζωής του. Το ωό έχει σχήμα ωοειδές μεγέθους 2,5 mm και λευκό χρώμα. Μετά από δύο περίπου μέρες το χρώμα των ωών γίνεται σκούρο καφέ. Η εκκόλαψη των ωών πραγματοποιείται σε 7 με 10 μέρες από την εναπόθεση τους. Το πρώτο νυμφικό στάδιο είναι κινητό και συνήθως τα έντομα μετακινούνται προς τα κατώτερα φύλλα, ενώ τα υπόλοιπα στάδια είναι ακίνητα. Η ταξινόμησή τους βασίζεται σε χαρακτηριστικά του τελευταίου νυμφικού σταδίου (4ου) ενώ το ακμαίο δεν προσφέρει διαγνωστικούς χαρακτήρες για τη διάκριση των διαφόρων ειδών (Gillott 1995). Η διάρκεια του βιολογικού κύκλου του εντόμου κυμαίνεται περίπου στις 20 - 35 μέρες εξαρτωμένου άμεσα από την καλλιέργεια (πχ. 28 μέρες σε μελιτζάνα, ενώ 21 μέρες σε αγγούρι), και τις περιβαλλοντικές συνθήκες. Τόσο τα ακμαία όσο και τα ανήλικα στάδια παρατηρούνται επί το πλείστο στην κάτω επιφάνεια των φύλλων. Τα ακμαία βρίσκονται συνήθως στα ανώτερα φύλλα (Εικόνα 9).

Τα άτομα του *T. vaporariorum* έχουν στοματικά μόρια νύσσοντος μυζητικού τύπου με αποτέλεσμα να νύσσουν τους φυτικούς ιστούς και σε μεγάλες προσβολές προκαλούν ανασχεση της ανάπτυξης του φυτού-ξενιστή. Παράλληλα, οι μελιτώδεις εκκρίσεις που παράγονται από το έντομο υποβαθμίζουν την εμπορική αξία των παραγόμενων καρπών και αποτελούν ιδανικό υπόστρωμα για την ανάπτυξη μυκήτων του γένους *Cladosporium* (καπνιά). Εκτός από τις άμεσες ζημιές ο αλευρώδης του θερμοκηπίου προκαλεί και έμμεσες ζημιές καθώς αποτελεί φορέα ιώσεων (Malais & Ravensberg 1995).



**Εικόνα 15: Ακμαία και νύμφες του *Trialeurodes vaporariorum*, σε φύλλο τομάτας (φωτό: Λαμπρόπουλος Παναγιώτης)**

Εξαιτίας της μεγάλης αρνητικής επίπτωσης που προκαλεί η παρουσίας αλευρωδών των θερμοκηπίων στα καλλιεργούμενα φυτά έχει γίνει μεγάλη προσπάθεια αντιμετώπισης του εχθρού αυτού. Η χρήση χημικών σκευασμάτων φαίνεται ότι δεν αποδίδει μιας και η αποτελεσματικότητά τους είναι περιορισμένη και οι αλευρώδης είναι ανθεκτικοί σε όλα σχεδόν τα εντομοκτόνα. Υπάρχουν πολλοί οργανισμοί που τρέφονται με ωά, ανήλικα ή ακμαία άτομα του *T. vaporariorum*. Από τους πιο αποτελεσματικούς εχθρούς θεωρείται το υμενόπτερο παρασιτοειδές *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae). Το έντομο αυτό χρησιμοποιείται ευρύτατα σε προγράμματα ολοκληρωμένης αντιμετώπισης αλευρωδών των θερμοκηπιακών καλλιεργειών. Επιπλέον, υπάρχουν πάρα πολλά παρασιτοειδή έντομα καθώς και αρπακτικά έντομα και ακάρεα, που επιδρούν στη μείωση των πληθυσμών του αλευρώδη των θερμοκηπίων, όπως τα είδη *Eretmocerus eremicus* (Hymenoptera: Aphelinidae), *Macrolophus caliginosus*, *Macrolophus pygmaeus*, *Nesidiocoris tenuis*, *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae). Ακόμη, υπάρχουν και εντομοπαθογόνοι μύκητες που είναι αποτελεσματικοί

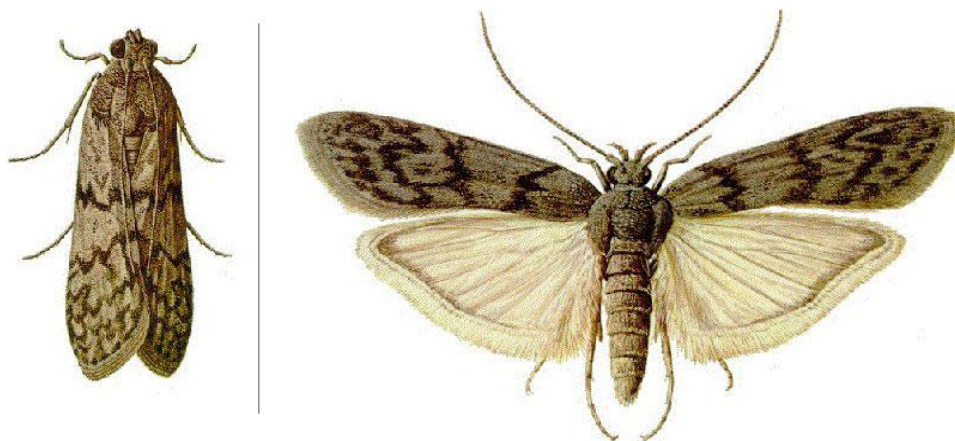
στην μείωση του πληθυσμού του *T. vaporariorum*, όπως οι *Verticillium lecanii* και *Aschersonia aleurodis* (Feron 1978, Fransen 1990).

### 3.1.5. *Ephestia kuhniella* Zell. (Lepidoptera:Pyralidae) - Μεσογειακό σκουλήκι των αλεύρων

Ανήκει στην οικογένεια Pyralidae η οποία είναι η μεγαλύτερη ομάδα των Lepidoptera με αριθμό ειδών περίπου 25.000. Περιλαμβάνουν ποικίλους ξενιστές τόσο σε χερσαία όσο και σε υδάτινα οικοσυστήματα (Gillott 1995). Η προνύμφη του εντόμου έχει τελικό μήκος 15-20mm και χρώμα συνήθως υπορόδινο με την κεφαλή και το πρόνωτο καστανά. Το τέλειο έχει άνοιγμα πτερύγων 18-25mm και σώμα τεφρού χρώματος (Εικόνα 16).

Οι πρόσθιες πτέρυγες έχουν γενικό χρώμα τεφρό ή υπότεφρο με διάσπαρτες μικρές σκουρόχρωμες κηλίδες και μαυριδερές εγκάρσιες κυματοειδείς ή τεθλασμένες γραμμές. Οι οπίσθιες πτέρυγες είναι υπόλευκες με περιφέρεια και νεύρα καστανά. Οι χειλικές προσακτρίδες είναι ευδιάκριτες.

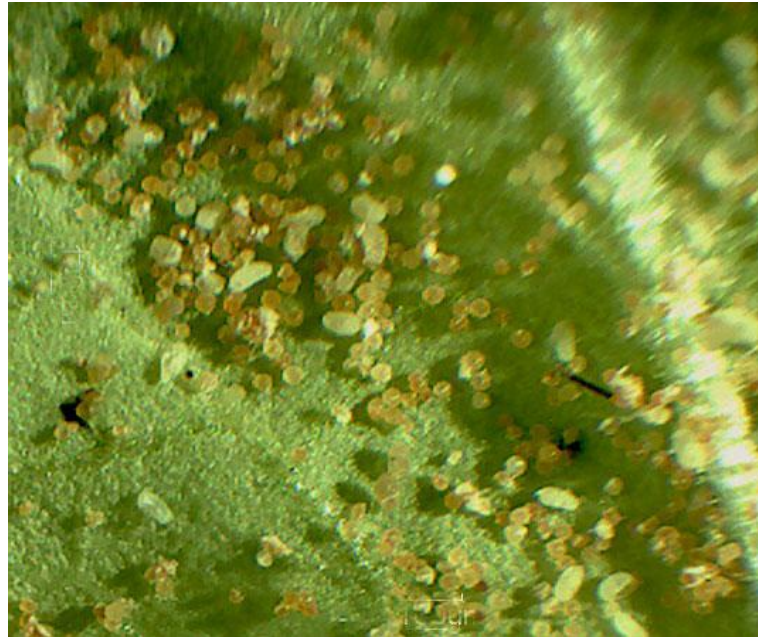
Το *E. kuhniella* έχει συνήθως έως 5 γενεές το χρόνο. Είναι νυκτόβιο έντομο που δραστηριοποιείται με το ημίφως ή τη νύχτα, ενώ την ημέρα τα άτομα παραμένουν αδρανοποιημένα. Γεννούν περίπου μέχρι 300 ωά το καθένα (Μπουχέλος 2005).



Εικόνα 16: Τέλειο άτομο *Ephestia Kuhniella* (πηγή: Διαδίκτυο)



Οι προνύμφες υφαίνουν μετάξινα νήματα μέσα στα οποία τρέφονται και αναπτύσσονται. Εκτός από τα άλευρα και σπόρους δημητριακών προσβάλλει ακόμη όσπρια, πίτυρα, γύρη σε κυψέλες μελισσών κ.α. Τα ωά της *E. kuhniella* αποτελούν εναλλακτική πηγή τροφής για τα τέλεια και τις νύμφες των αρπακτικών Miridae, όταν δεν υπάρχουν ικανοί πληθυσμοί λείας, (αλευρώδης, αφίδες και άλλα) (Εικόνα 17).



**Εικόνα 17: Ωά *Ephestia kuhniella*  
(Εργ. Οικολογίας – Λαμπρόπουλος Παναγιώτης)**

Η χρήση ωών *E. kuhniella* δίνει τη δυνατότητα, σε προγράμματα ολοκληρωμένης αντιμετώπισης, να παραμένει ο φυσικός εχθρός σε επίπεδα τέτοια που να μην επιτρέπει την ραγδαία πληθυσμιακή αύξηση ενός αρθροπόδου εχθρό των καλλιεργειών.

### **3.2. Προετοιμασία πειραμάτων και εκτροφές**

Για την σωστή πειραματική διαδικασία απαιτήθηκαν η ανάπτυξη φυτών τομάτας, η δημιουργία και συντήρηση εκτροφών των δύο αρπακτικών εντόμων, εκτροφή του εντόμου *T. vaporariorum*, το οποίο χρησιμοποιήθηκε ως λεία καθώς και η κατάλληλη διαμόρφωση τριβλίων *petri*.

### 3.2.1. Παραγωγή φυτών τομάτας

Στη μελέτη αυτή χρησιμοποιήθηκαν φυτά τομάτας (*Lycopersicon esculentum*) ποικιλίας Primadona. Το πρώτο στάδιο για την παραγωγή των φυτών ήταν η προβλάστηση σπόρων. Αυτή γινόταν μέσα σε πλαστικούς δίσκους διαμέτρου 22 cm. και βάθους 3 cm στους οποίους τοποθετούνταν κατάλληλη ποσότητα υποστρώματος αφού πρώτα θρυμματιζόταν καλά και διαβρεχόταν με νερό (Εικόνα 18).

Αφού ανακατευόνταν και θρυμματιζόταν καλά, κατάλληλη ποσότητα υποστρώματος τοποθετούνταν στη βάση του δίσκου και στη συνέχεια συμπιεζόταν με τα δάχτυλα έτσι ώστε να σχηματιστεί στρώμα πάχους 2 cm. Επάνω τοποθετούνταν περίπου 10 σπόροι τομάτας σε ανάλογες αποστάσεις μεταξύ τους, έτσι ώστε τα φυτά να μην επηρεάζονται κατά την ανάπτυξη τους. Στην συνέχεια οι σπόροι καλύπτονταν με υπόστρωμα το οποίο συμπιεζόταν ελαφρά.



**Εικόνα 18: Προβλαστήσεις φυτών τομάτας σε δίσκο  
(Εργ. Οικολογίας – Λαμπρόπουλος Παναγιώτης)**

Ο δίσκος μεταφερόταν σε θάλαμο ελεγχόμενων συνθηκών θερμοκρασίας  $25\pm 1^{\circ}\text{C}$ , σχετικής υγρασίας  $65\pm 5\%$  και φωτοπεριόδου 16 ώρες

φως : 8 ώρες σκοτάδι. Μετά τη βλάστηση των σπόρων τα φυτά ελέγχονταν καθημερινά για τυχόν παρουσία εντόμων ή άλλων συμπτωμάτων κατά την ανάπτυξη τους.



**Εικόνα 19: Μεταφυτευμένα σπορόφυτα τομάτας  
(Εργ. Οικολογίας – Λαμπρόπουλος Παναγιώτης)**

Όταν τα φυτά είχαν αποκτήσει το δεύτερο ή τρίτο πραγματικό φύλλο μεταφέρονταν στο χώρο του θερμοκηπίου όπου εκεί μεταφυτεύονταν σε πλαστικές γλάστρες διαμέτρου 15 cm, με το ίδιο υπόστρωμα που χρησιμοποιούνταν και στις προβλαστήσεις (Εικόνα 19). Το θερμοκήπιο ήταν υαλόφρακτο και εφοδιασμένο με θερμοκουρτίνες οροφής και μηχανήμα κλιματισμού για την διατήρηση της θερμοκρασίας περίπου στους 25°C. Εντός του θερμοκηπίου είχαν τοποθετηθεί ξύλινοι και μεταλλικοί πάγκοι ύψους 80 cm. επάνω στους οποίους ήταν τοποθετημένοι ξύλινοι εντομολογικοί κλωβοί. Οι κλωβοί που χρησιμοποιήθηκαν ήταν διαστάσεων (110x100x60 cm). Ο σκελετός των κλωβών ήταν ξύλινος και πάνω σε αυτόν ήταν προσαρμοσμένη λεπτή μουσελίνα. Εκεί τοποθετούνταν τα μεταφυτευμένα φυτά όπου ελέγχονταν τακτικά και δέχονταν τακτικό πότισμα. Επιπλέον, γινόταν τακτικά καθάρισμα των φύλλων τους από έντομα που τυχόν είχαν εισέλθει στον κλωβό.

### 3.2.2. Εκτροφή των αρπακτικών εντόμων

Στην εκτροφή του εργαστηρίου χρησιμοποιήθηκαν ανεπτυγμένα φυτά τομάτας (cv Primadona), με περισσότερα από 3 πραγματικά φύλλα και τα οποία είχαν παραχθεί με τη μέθοδο της προβλάστησης και μεταφυτεύονταν σε πλαστικές γλάστρες διαμέτρου 15cm. Οι γλάστρες τοποθετούνταν σε δύο ξύλινους κλωβούς διαστάσεων 110x100x60 cm που είχαν καλυφθεί με λεπτή μουσελίνα για τη διατήρηση του πληθυσμού εκτροφής και αποφυγή εισόδου άλλων ειδών εντόμων (Εικόνα 20).

Τα φυτά πριν τη εισαγωγή τους στους κλωβούς ελέγχονταν για τυχόν ανεπιθύμητες προσβολές. Έπειτα, στα φυτά τοποθετούνταν ικανή ποσότητα ωών από *E. kuhniella* ως λεία για τα αρπακτικά, που παραλαμβάνονταν από την εταιρεία Korperl για τις ανάγκες του πειράματος. Οι κλωβοί ελέγχονταν τακτικά και αφαιρούνταν συχνά τα ξερά ή προσβεβλημένα φύλλα. Γινόταν συχνή προσθήκη και αντικατάσταση των φυτών, κυρίως στο κλωβό του *N. tenuis*.



**Εικόνα 20: Ξύλινοι κλωβοί διαστάσεων 110x100x60 cm.  
(Λαμπρόπουλος Παναγιώτης)**

### 3.2.3. Εκτροφή της λείας (*Trialeurodes vaporariorum*)

Οι εκτροφές των εντόμων τόσο της λείας όσο και των αρπακτικών διατηρούνταν στο θερμοκήπιο του εργαστηρίου Γεωργικής Ζωολογίας και Εντομολογίας, μέσα σε ειδικούς εντομολογικούς ξύλινους κλωβούς. Για την εκτροφή της λείας τοποθετούνταν 4 – 5 ανεπτυγμένα φυτά τομάτας (cv Primadona) μέσα σε ξύλινο κλωβό διαστάσεων 110x100x60 cm που είχε καλυφθεί με λεπτή μουσελίνα για τη διατήρηση του πληθυσμού εκτροφής και αποφυγή εισόδου άλλων ειδών εντόμων. Τα φυτά εξετάζονταν πολύ προσεκτικά για την αποφυγή εισόδου στον κλωβό άλλων εντόμων που θα δημιουργούσαν πρόβλημα στην εκτροφή. Μετά την εισαγωγή των φυτών τομάτας εισάγονταν ακμαία άτομα αλευρώδη (*T. vaporariorum*), τα οποία ανέπτυσαν τις αποικίες τους στα φυτά αυτά. Στην εκτροφή της λείας γινόταν πολύ συχνά έλεγχος για τυχόν εισαγωγή άλλων επιβλαβών εντόμων.

### 3.2.4. Προετοιμασία τριβλίων

Για την πειραματική διαδικασία στο εργαστήριο χρησιμοποιήθηκαν πλαστικά τριβλία Petri στα οποία τοποθετήθηκαν τα αρπακτικά και τα διάφορα είδη λείας. Για την εξασφάλιση επαρκούς αερισμού στο καπάκι τους υπήρχε οπή διαμέτρου 4cm. Η οπή καλύφθηκε με άσπρη μουσελίνα ώστε να αποφθεχθεί η διαφυγή των προς μελέτη εντόμων και η εισαγωγή άλλων ανεπιθύμητων. Για την διάνοιξη της οπής χρησιμοποιήθηκε πυρακτωμένος σωλήνας μήκους 10cm. Σε όλες τις πειραματικές διαδικασίες πριν την διενέργεια τους, το τριβλίο καλύπτονταν με λεπτό στρώμα νωτισμένου βάμβακος, καλά στραγγισμένου και φύλλου τομάτας, κατάλληλα διαμορφωμένο και καλυμμένο στην μία του πλευρά με λεπτό κομμάτι νωτισμένου βάμβακος (Εικόνα 21).



**Εικόνα 21: Διαμορφωμένο τριβλίο πριν τη χρήση με φύλλο τομάτας (Εργ. Οικολογίας – Λαμπρόπουλος Παναγιώτης)**

### **3.3. Λειτουργική απόκριση των αρπακτικών *M. pygmaeus* και *N. tenuis*, σε λεία *T. vaporariorum***

Για τη διερεύνηση της λειτουργικής απόκρισης τόσο του *M. pygmaeus* όσο και του *N. tenuis*, σε διάφορες πυκνότητες λείας *T. vaporariorum*, συλλέγονταν άτομα και από τις δύο εκτροφές των αρπακτικών μικρότερης ηλικίας του 5<sup>ου</sup> σταδίου, τα οποία τοποθετούνταν σε ξεχωριστούς ατομικούς κλωβούς με ωά *E. kuehniella*, στο εργαστήριο. Με καθημερινή παρατήρηση τα άτομα εκείνα των αρπακτικών που έφταναν στο πέμπτο νυμφικό στάδιο ανάπτυξης συλλέγονταν και τοποθετούνταν σε άλλον καθαρό ατομικό κλωβό τομάτας, με απουσία οποιασδήποτε λείας για 24 ώρες. Μετά την πάροδο των ωρών αυτών τα άτομα των αρπακτικών μπορούσαν να χρησιμοποιηθούν στα πειράματα. Μετά τη συλλογή τους από την εκτροφή τοποθετούνταν σε τριβλία petri παράλληλα με άτομα αλευρώδη *T. vaporariorum*. Οι πυκνότητες του αλευρώδη που χρησιμοποιήθηκαν ήταν 10, 30, 50, 70 και 90 άτομα 2<sup>ου</sup> και 3<sup>ου</sup> νυμφικού σταδίου, τα οποία και συλλέγονταν από την εκτροφή της λείας στο θερμοκήπιο. Αφού ολοκληρώνονταν η διαδικασία τοποθέτησης των εντόμων, τα τριβλία κλείνονταν καλά, καλύπτονταν περιμετρικά με parafilm και

τοποθετούνταν στο θάλαμο ελεγχόμενων συνθηκών με φωτοπερίοδο 16:8 (φως:σκοτάδι), θερμοκρασία 25°C και σχετικής υγρασίας 65±5%, για 24 ώρες.



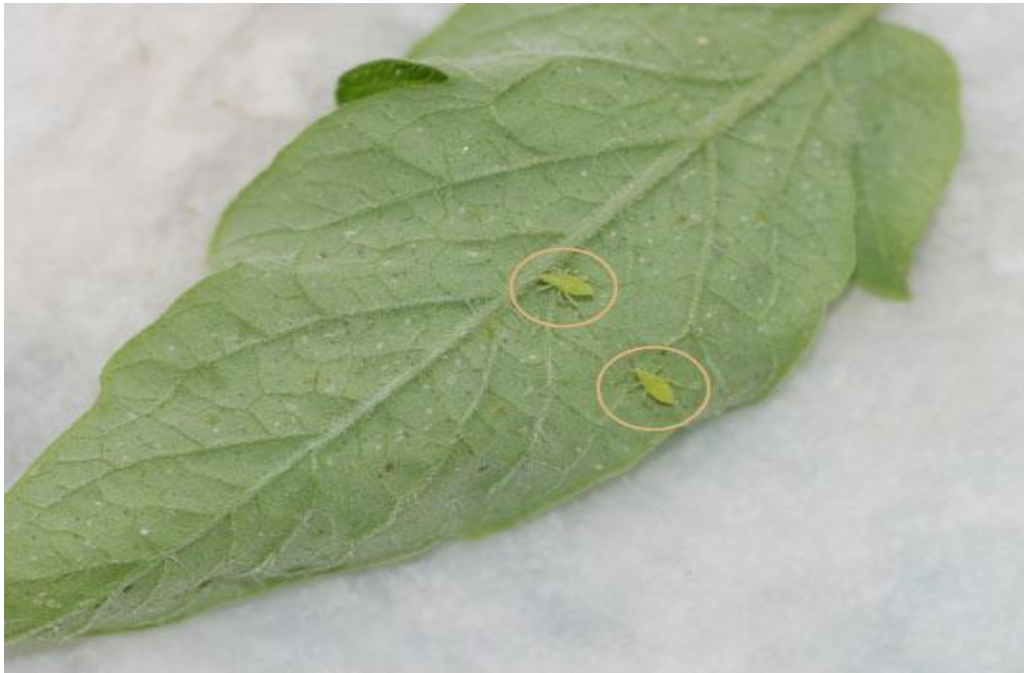
**Εικόνα 22: Θάλαμοι ελεγχόμενων θερμοκρασιών (Εργαστήριο Οικολογίας)**

Μετά την πάροδο των ωρών αυτών γινόταν προσεκτική καταμέτρηση των νεκρών – μυζημένων και ζωντανών ατόμων της λείας. Τα άτομα του αρπακτικού μεταφέρονταν κατόπιν στην κύρια εκτροφή στο θερμοκήπιο. Για κάθε πυκνότητα λείας διενεργήθηκαν 10 πειραματικές επαναλήψεις.

#### **3.4. Αρπακτικότητα και συμπεριφορά των αρπακτικών *M. rygmaeus* και *N. tenuis*, σε κοινή παρουσία, με αυξανόμενη πυκνότητα λείας**

Για την διερεύνηση της αρπακτικότητας, αλλά και της γενικότερης συμπεριφοράς των αρπακτικών, σε συνθήκες ταυτόχρονης παρουσίας τους και με διαθέσιμη την κοινή λεία τους, συλλέγονταν άτομα των αρπακτικών *M. rygmaeus* και *N. tenuis*, μικρότερης ηλικίας 5<sup>ου</sup> σταδίου, από τις εκτροφές και

μεταφέρονταν σε ατομικούς κλωβούς με φυτά τομάτα όπου τρέφονταν με ωά *Ephestia kuehniella*.



**Εικόνα 23:** Δύο άτομα *M. pygmaeus* σε τριβλίο με φύλλο τομάτας σε λεία *T. vaporariorum* (Εργ. Οικολογίας – Λαμπρόπουλος Παναγιώτης)

Με καθημερινή παρατήρηση συλλέγονταν τα άτομα των θηρευτών του 5<sup>ου</sup> νυμφικού σταδίου ανάπτυξης και μεταφέρονταν σε άλλους ατομικούς κλωβούς με καθαρά φυτά τομάτας (απουσία λείας), για 24 ώρες (Εικόνα 16). Μετά την πάροδο των ωρών αυτών, τα άτομα των αρπακτικών τοποθετούνταν σε διαμορφωμένα τριβλία, με παρουσία λείας *T. vaporariorum* 2<sup>ου</sup> και 3<sup>ου</sup> νυμφικού σταδίου, σε διάφορες πυκνότητες (10, 30, 50, 70, 90 και 140 άτομα). Μελετήθηκε η αρπακτική συμπεριφορά σε τρία διαφορετικά ζευγάρια θηρευτών και των δύο ειδών. Το ένα περιλάμβανε 2 άτομα *M. pygmaeus*, το δεύτερο 2 άτομα *N. tenuis* και το τρίτο ένα άτομο *M. pygmaeus* και ένα άτομο *N. tenuis*.

Μετά την τοποθέτηση των εντόμων στο τριβλίο, αυτό κλεινόταν προσεκτικά και καλύπτονταν περιμετρικά με parafilm, για μεγαλύτερη προστασία. Τα τριβλία τοποθετούνταν σε θαλάμους ελεγχόμενων συνθηκών, με φωτοπερίοδο 16:8 (φως : σκοτάδι), θερμοκρασία 25°C και σχετική υγρασία 65±5%, για 24 ώρες. Μετά τις 24 ώρες, τα τριβλία ανοίγονταν και γινόταν



καταγραφή των νεκρών-μυζημένων και ζωντανών ατόμων λείας καθώς και νεκρών ή μυζημένων αρπακτικών. Τα ζωντανά αρπακτικά μεταφέρονταν στους αντίστοιχους κλωβούς εκτροφής.

### **3.5. Διερεύνηση της αναδυόμενης συνεργιστικής καταναλωτικής συμπεριφοράς των ειδών *M. pygmaeus* και *N. tenuis*.**

#### **Ενδοειδικές-Διαειδικές αλληλεπιδράσεις**

Με σκοπό την διερεύνηση της αναδυόμενης συνεργιστικής αρπακτικής συμπεριφοράς των θηρευτών *M. pygmaeus* και *N. tenuis*, καθώς και των πιθανών ενδοειδικών αλληλεπιδράσεων τους, των δύο ειδών θηρευτών, χρησιμοποιήθηκαν τα δεδομένα από τα πειράματα που διενεργήθηκαν για τον προσδιορισμό της λειτουργικής απόκρισης των δύο θηρευτών. Για τον λόγο αυτό χρησιμοποιήθηκαν τα δεδομένα που αφορούσαν τον ρυθμό κατανάλωσης της λείας *T. vaporariorum* σε ταυτόχρονη παρουσία και των δύο ειδών θηρευτών σε αντίστοιχες αυξανόμενες πυκνότητες, καθώς και τα δεδομένα που αφορούσαν τον ρυθμό κατανάλωσης όταν στην αρένα ήταν δύο άτομα από το κάθε είδος θηρευτή. Από τα δεδομένα που αφορούσαν τους ρυθμούς κατανάλωσης της λείας του κάθε είδους θηρευτή, προσδιορίστηκαν μαθηματικά οι εκτιμηθείσες αναμενόμενες πιθανότητες των καταναλωθέντων ατόμων λείας, στην περίπτωση που δύο άτομα του ίδιου είδους θηρευτών βρίσκονταν ταυτόχρονα στην ίδια αρένα. Από τα δεδομένα που αφορούσαν τον ρυθμό κατανάλωσης της λείας *T. vaporariorum* τόσο σε ταυτόχρονη παρουσία και των δύο θηρευτών, όσο και όταν ήταν δύο άτομα από το κάθε είδος αρπακτικού, προσδιορίστηκαν αντίστοιχα τα συνολικά πραγματικά καταναλωθέντα άτομα λείας. Οι πυκνότητες της λείας, σε όλες τις περιπτώσεις ήταν 10, 30, 50, 70 και 90 άτομα *T. vaporariorum* 2<sup>ov</sup> – 3<sup>ov</sup> σταδίου. Οι ενδοειδικές αλληλεπιδράσεις εκτιμήθηκαν χωριστά για το είδος *M. pygmaeus* και το είδος *N. tenuis*.

### 3.6. Αλληλεπιδράσεις των αρπακτικών *M. rygmaeus* και *N. tenuis*, σε απουσία λείας

Με σκοπό τη διερεύνηση των αλληλεπιδράσεων μεταξύ των αρπακτικών εντόμων *M. rygmaeus* και *N. tenuis*, σε απουσία λείας παρατηρήθηκε η συμπεριφορά ατόμων *M. rygmaeus* και *N. tenuis* όταν τοποθετήθηκαν ταυτοχρόνως σε αρένα, για μισή ώρα, σε φύλλο τομάτας, χωρίς την παρουσία κάποιου είδους λείας. Σε κάθε τριβλίο τοποθετούνταν 1 άτομο από το *M. rygmaeus* και 1 άτομο από το *N. tenuis* ή δύο άτομα του αρπακτικού *M. rygmaeus* ή δύο άτομα του *N. tenuis*, 5<sup>ου</sup> νυμφικού σταδίου ανάπτυξης, τα οποία συλλέγονταν από τους κλωβούς εκτροφής των αρπακτικών. Για το κάθε τριβλίο (επανάληψη), η παρατήρηση και η καταγραφή της συμπεριφοράς αφορούσε μόνο το ένα εκ των δύο ατόμων (του ίδιου ή διαφορετικού είδους). Καταγράφονταν ο χρόνος ακινησίας και κίνησης του υπό παρατήρηση ατόμου στις διάφορες θέσεις του τριβλίου (τοιχώματα, βαμβάκι κτλ.) καθώς και ο αριθμός των επαφών μεταξύ των δύο ατόμων. Συνολικά για κάθε ζευγάρι εντόμων πραγματοποιήθηκαν 10 επαναλήψεις. Στην περίπτωση του ζεύγους με το 1 άτομο *M. rygmaeus* και 1 άτομο *N. tenuis*, πραγματοποιήθηκαν 20 επαναλήψεις εκ των οποίων οι 10 επαναλήψεις αφορούσαν παρατηρήσεις της συμπεριφοράς του *M. rygmaeus* και οι υπόλοιπες 10 επαναλήψεις τις παρατηρήσεις του *N. tenuis*. Η καταγραφή των στοιχείων πραγματοποιούνταν με διαρκή παρατήρηση για 30 λεπτά και μετά τα έντομα μεταφέρονταν στους κλωβούς εκτροφής στο θερμοκήπιο.

### 3.7. Στατιστική ανάλυση δεδομένων

Τα δεδομένα που αφορούσαν τα καταναλωθέντα άτομα λείας από την αρπακτικότητα του κάθε είδους σε κάθε πυκνότητα της λείας αναλύθηκαν με τη μέθοδο της ανάλυσης διασποράς (ANOVA). Οι συγκρίσεις των μέσων έγιναν με τη δοκιμασία των Tukey – Kramer (HSD) μετά τη μετατροπή των

δεδομένων κατά Box and Cox (1964). Οι αναλύσεις έγιναν με τη χρήση του στατιστικού πακέτου JMP IN (version 8.1, S.A.S. Institute).

Η σχέση μεταξύ του ρυθμού θήρευσης και της αρχικής πυκνότητας λείας (αφού εξαιρέθηκαν τα σκοτωμένα και μη απομυζημένα άτομα), διερευνήθηκε μέσω της προσομοίωσης των καμπύλων λειτουργικής απόκρισης. Το σχήμα της καμπύλης καθορίστηκε από τη λογιστική συσχέτιση του ποσοστού της λείας που καταναλώθηκε σε σχέση με τη διαθέσιμη πυκνότητα της λείας. Το πολυώνυμο Juliano (1993) χρησιμοποιήθηκε για το λόγο αυτό:

$$\frac{Ne}{No} = \frac{\exp(P_0 + P_1No + P_2No^2 + P_3No^3)}{1 + \exp(P_0 + P_1No + P_2No^2 + P_3No^3)}$$

όπου  $N_e$  ο αριθμός των καταναλωθέντων ατόμων λείας,  $N_o$  ο αρχικός διαθέσιμος αριθμός λείας και  $P_0$ ,  $P_1$ ,  $P_2$  και  $P_3$  οι συντελεστές για την εκτίμηση του σημείου τομής της καμπύλης, του γραμμικού, του δευτεροβάθμιου και του τριτοβάθμιου όρου της εξίσωσης που εκτιμήθηκαν με τη μέθοδο της μέγιστης πιθανοφάνειας. Η εκτίμηση των παραμέτρων  $P_0$  και  $P_3$  έγινε με εφαρμογή της λογιστικής συσχέτισης. Ο γραμμικός όρος  $P_1$  όταν δε διαφέρει σημαντικά από το 0 υποδεικνύει τον Τύπο I λειτουργικής απόκρισης. Μία σημαντικά αρνητική τιμή καταγράφει τον Τύπο II ενώ μία σημαντική θετική τιμή υποδηλώνει τον Τύπο III. Ο κάθε όρος διαφέρει από το 0 εάν το διάστημα εμπιστοσύνης δε συμπεριλαμβάνει το 0. Όταν καθορίστηκε ο τύπος καμπύλης μη γραμμική συσχέτιση με ελάχιστα τετράγωνα, για την περιγραφή της λειτουργικής απόκρισης τύπου II, η μετατροπή των Royama (1971) και Rogers (1972). Αυτή η εξίσωση είναι:

$$Na = N \left[ 1 - e^{\left( \frac{-aT}{1+aThN} \right)} \right]$$

Όπου  $N_a$  ο αριθμός των ατόμων που δέχτηκαν επίθεση από το θηρευτή,  $N$  η αρχική πυκνότητα λείας και  $T$  ο χρόνος (24 ώρες) αναζήτησης

τροφής του θηρευτή. Η παράμετρος  $\alpha$  είναι ο ρυθμός επίθεσης και  $T_h$  ο χρόνος που απαιτείται για το χειρισμό κάθε ατόμου της λείας.

Η εκτίμηση των παραμέτρων της λειτουργικής απόκρισης έγινε με μη γραμμική ανάλυση παλινδρόμησης με τη βοήθεια του στατιστικού προγράμματος SPSS v. 19.0.0 (SPSS Inc., 2010).

Τα δεδομένα που καταγράφηκαν κατά τη διεξαγωγή των πειραμάτων που αφορούσαν την αρπακτικότητα και την συμπεριφορά των *M. pygmaeus* και *N. tenuis*, στις συνθήκες ταυτόχρονης δράσης (κοινή παρουσία), τόσο στην παρουσία όσο και στην απουσία λείας αναλύθηκαν με τη ανάλυση διασποράς (ANOVA). Οι συγκρίσεις των μέσων αναλύθηκαν περαιτέρω με τη δοκιμασία των Tukey – Kramer (HSD), μετά τη μετατροπή των δεδομένων κατά Box and Cox (1964).

Με σκοπό να προσδιοριστούν οι αναμενόμενες πιθανότητες των εκάστοτε καταναλωθέντων ατόμων λείας από τους θηρευτές, χρησιμοποιήθηκε η μεθοδολογία των Soluk και Collins, 1998. Η ανάλυση τους βασίζεται στο πολλαπλασιαστικό μοντέλο (multiplicative risk) το οποίο προσδιορίζει την πιθανότητα θήρευσης της λείας που θηρεύει ένα άτομο θηρευτή A ( $P_a$ ) και ένα άτομο θηρευτή B ( $P_b$ ), όταν βρίσκονται μόνα τους. Επιπλέον, στην εξίσωση ενσωματώνεται και το γινόμενο των πιθανοτήτων των θηρευμένων ατόμων από τα δυο είδη A και B ( $P_aP_b$ ). Αφαιρώντας τον όρο  $P_aP_b$ , από τις πιθανότητες θήρευσης της λείας αντίστοιχα από το είδος A και B, προκύπτει η εκτιμηθείσα αναμενόμενη πιθανότητα κατανάλωσης ατόμων λείας στην ταυτόχρονη παρουσία των δυο θηρευτών. Πιο συγκεκριμένα, με τον όρο που αφαιρείται  $P_aP_b$ , στην εξίσωση, αποφεύγεται ένα απλά προσθετικό αποτέλεσμα που προκύπτει από ένα προσθετικό μοντέλο, στο οποίο δεν αποφεύγεται ουσιαστικά ένα άτομο λείας να θηρεύεται δύο φορές, γεγονός που στην πραγματικότητα δεν ισχύει. Το πολλαπλασιαστικό μοντέλο δεν έχει αυτό το θεμελιώδες πρόβλημα. Έτσι, σε καθαρά λογική βάση, το πολλαπλασιαστικό μοντέλο είναι το καταλληλότερο μοντέλο για τη μεταβολή του θήραματος που μπορεί συνήθως να μετρηθεί (π.χ. ποσοστό αριθμού των θηραμάτων που σκοτώθηκαν ή επιζούν). Αν το γινόμενο  $P_aP_b$  είναι μικρό (το οποίο συμβαίνει σε περίπτωση

που είτε ο θηρευτής έχει μικρή επίδραση ή δεν επηρεάζει το θήραμα όταν είναι μόνος του), τότε τα δύο μοντέλα προσθετικό και πολλαπλασιαστικό, παράγουν, παρόμοιες προβλέψεις. Το ωστόσο πρόσθετικό μοντέλο, όμως, παράγει μια συστηματική προκατάληψη στα αποτελέσματα σε σχέση με το πολλαπλασιαστικό μοντέλο.

Ο τύπος των Soluk και Collins (1988) αναφέρει ότι αν αρπακτικά έχουν ανεξάρτητες επιδράσεις, τότε, το ποσοστό των θηραμάτων που επιβιώνουν από τους δύο θηρευτές θα πρέπει να είναι:

$$P_{ab(\text{predicted})} = P_a + P_b - P_a * P_b$$

Όπου  $P_{ab(\text{predicted})}$  είναι η εκτιμηθείσα αναμενόμενη πιθανότητα κατανάλωσης ατόμων λείας σε ενδεχόμενη ταυτόχρονη παρουσία και των δύο θηρευτών A και B, ενώ οι  $P_a$  και  $P_b$  είναι οι πιθανότητες κατανάλωσης ατόμων λείας όταν υπάρχει μόνον ο A ή ο B θηρευτής αντίστοιχα, για μια συγκεκριμένη αρχική πυκνότητα λείας. Με την αφαίρεση του όρου  $P_a * P_b$ , στην εξίσωση επιτυγχάνεται η μη θήρευση ενός ατόμου λείας δύο φορές κι από τους δύο θηρευτές, γεγονός που στην πραγματικότητα θεωρείται αδύνατον.

Ο αριθμός των αναμενόμενων καταναλωθέντων ατόμων λείας από την ταυτόχρονη παρουσία των δύο θηρευτών προκύπτει από τον τύπο:

$$C_{ab} = N_o(P_{ab(\text{predicted})}) = N_o(P_a + P_b - P_a * P_b)$$

Όπου  $C_{ab}$  είναι ο αριθμός των αναμενόμενων καταναλωθέντων ατόμων λείας από την ταυτόχρονη παρουσία και των δύο θηρευτών και  $N_o$  είναι η αρχική πυκνότητα της λείας. Οι αναμενόμενες τιμές των καταναλωθέντων ατόμων λείας που προέκυψαν και των πραγματικών τιμών που είχαν προκύψει από την πειραματική διαδικασία αναλύθηκαν μέσω της ανάλυσης διασποράς (ANOVA). Οι συγκρίσεις των μέσων αναλύθηκαν περαιτέρω με τη δοκιμασία των Tukey – Kramer (HSD), μετά τη μετατροπή των δεδομένων κατά Box and Cox (1964).

Με σκοπό την ανάλυση των δεδομένων που αφορούν στην εκτίμηση των ενδοειδικών αλληλεπιδράσεων των θηρευτών *M. pygmaeus* και *N. tenuis*, ακολουθήθηκε παρόμοια μεθοδολογία με αυτή για την εκτίμηση της αναδυόμενης συνεργιστικής καταναλωτικής συμπεριφοράς, χρησιμοποιώντας τους τύπους των Soluk και Collins (1988), εστιάζοντας κάθε φορά μόνο στο καθένα είδος (Evans 1991, Sih 1998).

Οι στατιστικές αναλύσεις πραγματοποιήθηκαν με τη χρήση του στατιστικού πακέτου JMP IN (version 8.1, S.A.S. Institute).

## 4. Αποτελέσματα

### 4.1 Λειτουργική απόκριση του *M. pygmaeus* και του *N. tenuis* με λεία *T. vaporariorum*

Ο αριθμός των ατόμων της λείας *T. vaporariorum* που καταναλώθηκαν κατά μέσο όρο από τις νύμφες του *M. pygmaeus* ή *N. tenuis*, δίνονται στον Πίνακα 2.

**Πίνακας 2:** Καταναλωθέντα άτομα λείας *T. vaporariorum* (μ.ό. ± τ.σ.) από νύμφες 5<sup>ης</sup> ηλικίας του *M. pygmaeus* και *N. tenuis*, στις 24 ώρες.

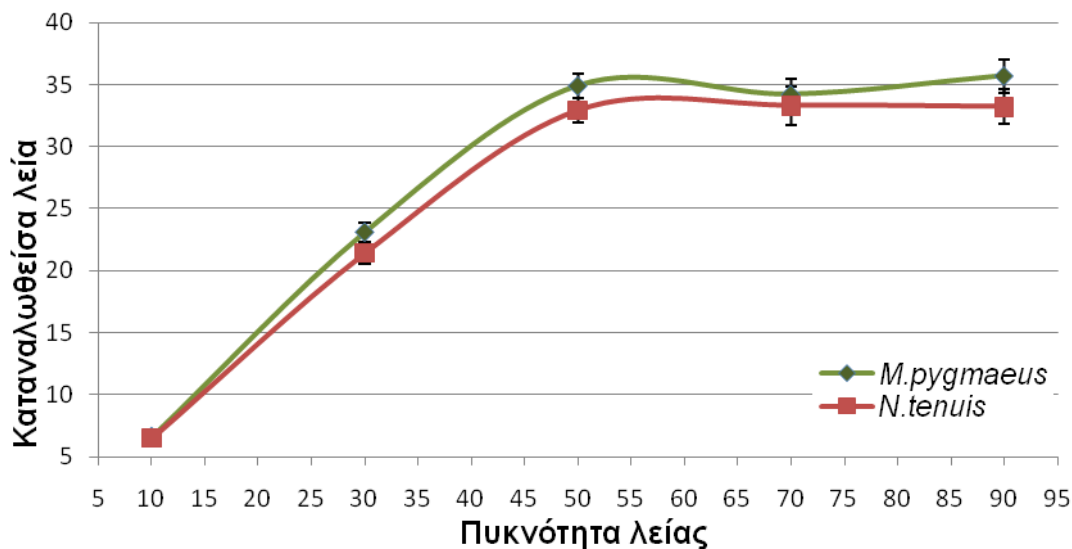
Πυκνότητα λείας	Θηρευτές	
	<i>M. pygmaeus</i>	<i>N. tenuis</i>
10	6.6 ± 0.43 Aa	6.5 ± 0.52 Aa
30	23.1 ± 0.78 Ba	21.4 ± 0.9 Ba
50	34.9 ± 0.97 Ca	32.9 ± 1 Ca
70	34.2 ± 1.3 Ca	33.3 ± 1.56 Ca
90	35.7 ± 1.35 Ca	33.2 ± 1.4 Ca

Μέσοι όροι που ακολουθούνται από το ίδιο μικρό γράμμα στην ίδια σειρά ή από το ίδιο κεφαλαίο γράμμα εντός της κάθε στήλης δεν διαφέρουν σημαντικά (Tukey-Kramer HSD.  $\alpha=0.05$ ).

Με βάση τα αποτελέσματα του Πίνακα 2 παρατηρείται ότι με την αύξηση της πυκνότητας της λείας αυξήθηκε η κατανάλωση των ατόμων *T. vaporariorum*. Μεταξύ των πυκνοτήτων λείας, τόσο για το *M. pygmaeus* όσο και για το *N. tenuis*, παρατηρήθηκαν στατιστικά σημαντικές διαφορές με την αύξηση της πυκνότητας της λείας, μέχρι την πυκνότητα των 50 ατόμων. *M.pygmaeus* (F=149,37, B.E.: 4,45, P<0,0001) και *N. tenuis* (F=105.48, B.E.: 4,45, P<0,0001). Μετά την πυκνότητα αυτή, στατιστικά σημαντικές διαφορές δεν παρατηρήθηκαν και φαίνεται να επήλθε κορεσμός και για τους δύο

θηρευτές. Επιπλέον, μεταξύ των δύο θηρευτών δεν παρατηρήθηκαν στατιστικά σημαντικές διαφορές σε όλες τις πυκνότητες λείας που εξετάσαμε.

Στο Διάγραμμα 6 παρουσιάζεται ο ρυθμός κατανάλωσης ατόμων *T. vaporariorum* 2<sup>ου</sup> – 3<sup>ου</sup> νυμφικού σταδίου ανάπτυξης από τα αρπακτικά *M. pygmaeus* και *N. tenuis*.



**Διάγραμμα 6:** Καταναλωθέντα άτομα λείας *T. vaporariorum* 2<sup>ου</sup>-3<sup>ου</sup> νυμφικού σταδίου ανάπτυξης, από τα αρπακτικά *M. pygmaeus* και *N. tenuis*, 5<sup>ου</sup> νυμφικού σταδίου ανάπτυξης

Η κατανάλωση του κάθε αρπακτικού είδους εμφανίζει μια σταθερή αύξηση με την αύξηση της πυκνότητας της λείας. Μια μικρή τάση επιβράδυνσης του ρυθμού κατανάλωσης παρατηρείται μετά την πυκνότητα των 40 ατόμων λείας, και μετά την πυκνότητα των 50 ατόμων δεν παρατηρούνται διαφορές. Καταγράφεται επίσης μια τάση σταθερής μείωσης του ρυθμού κατανάλωσης στην πυκνότητα των 70 ατόμων για το *M. pygmaeus*.

Η περαιτέρω αξιολόγηση της αρπακτικής συμπεριφοράς και των δυο αρπακτικών έγινε με την εκτίμηση της λειτουργικής απόκρισης τους. Στον Πίνακα 3 δίδονται τα δεδομένα της μέγιστης πιθανοφάνειας της λογιστικής συσχέτισης του ποσοστού λείας του *Tr. vaporariorum* που καταναλώθηκε από τον κάθε θηρευτή, σε σχέση με την αρχική πυκνότητα λείας, όπως εκτιμήθηκαν από την ανάλυση του πολυωνύμου Juliano (1972).



**Πίνακας 3:** Εκτίμηση της μέγιστης πιθανοφάνειας της λογιστικής συσχέτισης του ποσοστού λείας του *Tr. varorariorum* που καταναλώθηκε από το *M. pygmaeus* και *N. tenuis* σε σχέση με την αρχική πυκνότητα λείας.

Θηρευτής	Παράμετροι	Εκτιμούμενοι όροι	Τ.Σ.
<i>M. pygmaeus</i>	Σημείο τομής (P <sub>0</sub> )	2.012	0.174
	Γραμμικός συντελεστής (P <sub>1</sub> )	-0.027	0.002
<i>N. tenuis</i>	Σημείο τομής (P <sub>0</sub> )	1.806	0.175
	Γραμμικός συντελεστής (P <sub>1</sub> )	-0.026	0.002

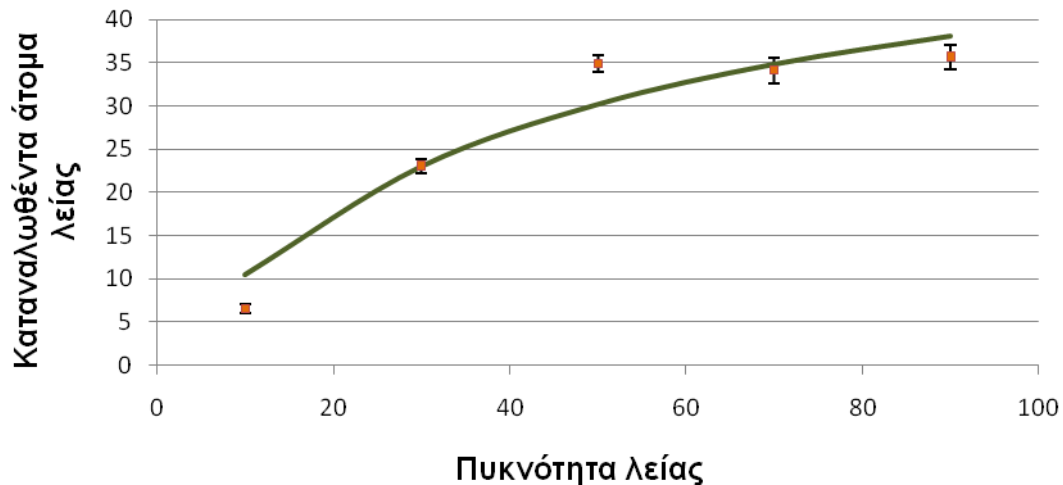
Η εκτίμηση της μέγιστης πιθανοφάνειας και για τους δύο θηρευτές εκφράζεται από τον σημαντικά αρνητικό όρο της γραμμικής συσχέτισης (P<sub>1</sub>) (Πίνακας 3). Με βάση αυτούς και τα δύο αρπακτικά *M. pygmaeus* και *N. tenuis*, εκδηλώνουν Τύπου II λειτουργική απόκριση κατά τον Holling. Στη συνέχεια υπολογίστηκαν οι παράμετροι της λειτουργικής απόκρισης και για τα δύο αρπακτικά και δίδονται στον Πίνακα 4.

**Πίνακας 4:** Υπολογισμός των μέσων ( $\pm$  ΤΣ) του χρόνου χειρισμού (Th/24h) και του ρυθμού επίθεσης (a/24h) της λειτουργικής απόκρισης του *M. pygmaeus* και του *N. tenuis* τρεφόμενα από προνύμφες 2<sup>ου</sup>-3<sup>ου</sup> σταδίου ανάπτυξης της λείας *Tr. varorariorum*.

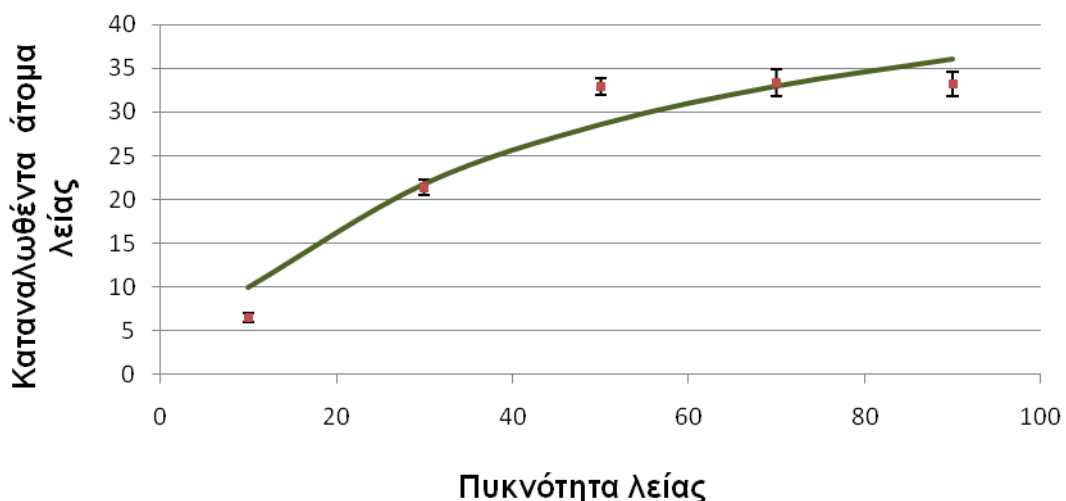
Θηρευτής	Παράμετροι	Εκτιμούμενοι όροι	Τ.Σ.	R <sup>2</sup>	P
<i>M. pygmaeus</i>	Th	0.018	0.002	0.894	<0.01
	a	1.289	0.149		
<i>N. tenuis</i>	Th	0.019	0.002	0.840	<0.01
	a	1.219	0.155		

Με βάση τα αποτελέσματα δεν παρατηρείται σημαντική διαφορά του χρόνου χειρισμού και του χρόνου επίθεσης μεταξύ των δύο αρπακτικών.

Λαμβάνοντας υπόψη την εξίσωση του Rogers (1972) για την εκτίμηση της λειτουργικής απόκρισης του αρπακτικού χρησιμοποιήθηκαν τα καταναλωθέντα άτομα της λείας και στα Διαγράμματα 7 και 8 δίνονται οι καμπύλες για τον κάθε ένα από τους δύο θηρευτές ξεχωριστά.



Διάγραμμα 7: Ρυθμός κατανάλωσης των ατόμων *Tr. vaporariorum* 2<sup>ου</sup> – 3<sup>ου</sup> νυμφικού σταδίου ανάπτυξης από το αρπακτικό *M. pygmaeus* κατά την αύξηση της προσφερόμενης λείας



Διάγραμμα 8: Ρυθμός κατανάλωσης των ατόμων *Tr. vaporariorum* 2<sup>ου</sup> – 3<sup>ου</sup> νυμφικού σταδίου ανάπτυξης από το αρπακτικό *N. tenuis* κατά την αύξηση της προσφερόμενης λείας .

Η λειτουργική απόκριση των θηρευτών δεν παρουσιάζει διαφορές με την αύξηση της πυκνότητας των ατόμων της λείας. Ο αριθμός των καταναλωθέντων ατόμων λείας και για τους δύο θηρευτές αυξήθηκε με έναν σταθερά μειούμενο αριθμό προς μια μέγιστη τιμή με την αύξηση της πυκνότητας της προσφερόμενης λείας. Η αύξηση αυτή ακολουθεί μια καμπυλόγραμμη πορεία η οποία τείνει προς μια μέγιστη τιμή όπου φαίνεται να προσεγγίζει την τιμή κορεσμού (Διαγράμματα 7 και 8).

#### 4.2 Αρπακτικότητα και συμπεριφορά των αρπακτικών *M. pygmaeus* και *N. tenuis*, σε κοινή παρουσία, με αυξανόμενη πυκνότητα λείας

Ο συνολικός αριθμός κατανάλωσης των ατόμων της λείας όταν δύο άτομα θηρευτών από το κάθε είδος (*M. pygmaeus* – *M. pygmaeus* ή *N. tenuis* – *N. tenuis*) και όταν ένα άτομο από το κάθε είδος (*M. pygmaeus* – *N. tenuis*) είχαν εγκλειστεί μαζί σε κάθε τρυβλίο παρουσιάζεται στον Πίνακα 5.

**Πίνακας 5: Καταναλωθέντα άτομα λείας (μ.ο ± τ.σ.) και για τα τρία ζεύγη των θηρευτών (*M. pygmaeus* – *M. pygmaeus*, *N. tenuis* – *N. tenuis*, *M. pygmaeus* – *N. tenuis*).**

Αριθμός ατόμων λείας <i>Tr.</i> <i>vaporiariorum</i>	Ζεύγη Θηρευτών					
	<i>M. pygmaeus</i> <i>M. pygmaeus</i>		<i>N. tenuis</i> <i>N. tenuis</i>		<i>M. pygmaeus</i> <i>N. tenuis</i>	
10	8.7 ± 0.3	Aa	8.5 ± 0.31	Aa	8 ± 0.42	Aa
30	24.2 ± 0.9	Ba	24.8 ± 0.66	Ba	24.6 ± 0.98	Ba
50	42.2 ± 1.12	Ca	43.4 ± 0.92	Ca	42 ± 1.26	Ca
70	49.7 ± 2.1	Da	51.9 ± 1.96	Da	55.5 ± 1.65	Da
90	67.8 ± 1.16	Ea	69 ± 1.14	Ea	68.8 ± 1.57	Ea
140	70.6 ± 2.39	Ea	70.3 ± 2.15	Ea	71.5 ± 2.15	Ea

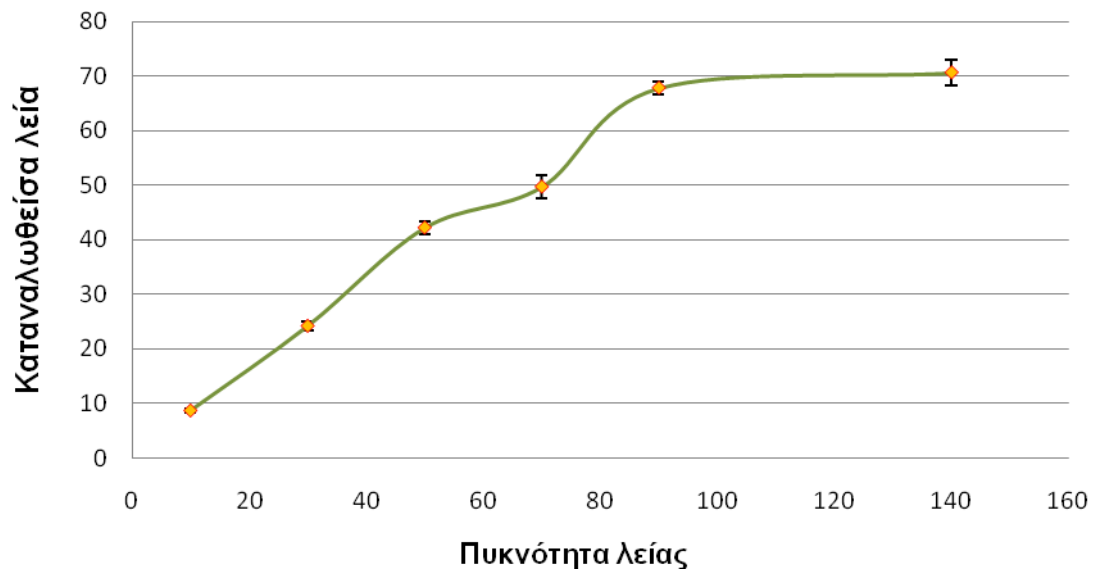
Μέσοι όροι που ακολουθούνται από το ίδιο μικρό γράμμα στην ίδια σειρά ή από το ίδιο κεφαλαίο γράμμα εντός της κάθε στήλης δεν διαφέρουν σημαντικά (Tukey-Kramer HSD,  $\alpha=0.05$ ).

Ο αριθμός των ατόμων λείας που καταναλώθηκαν από τα δυο άτομα θηρευτή του ίδιου είδους παρουσιάζεται αυξημένος σημαντικά σε σχέση με τον αριθμό ατόμων που καταναλώθηκαν όταν είχαμε ένα άτομο θηρευτή ιδιαίτερα με την αύξηση της πυκνότητας της λείας (Πίνακας 2, 5).

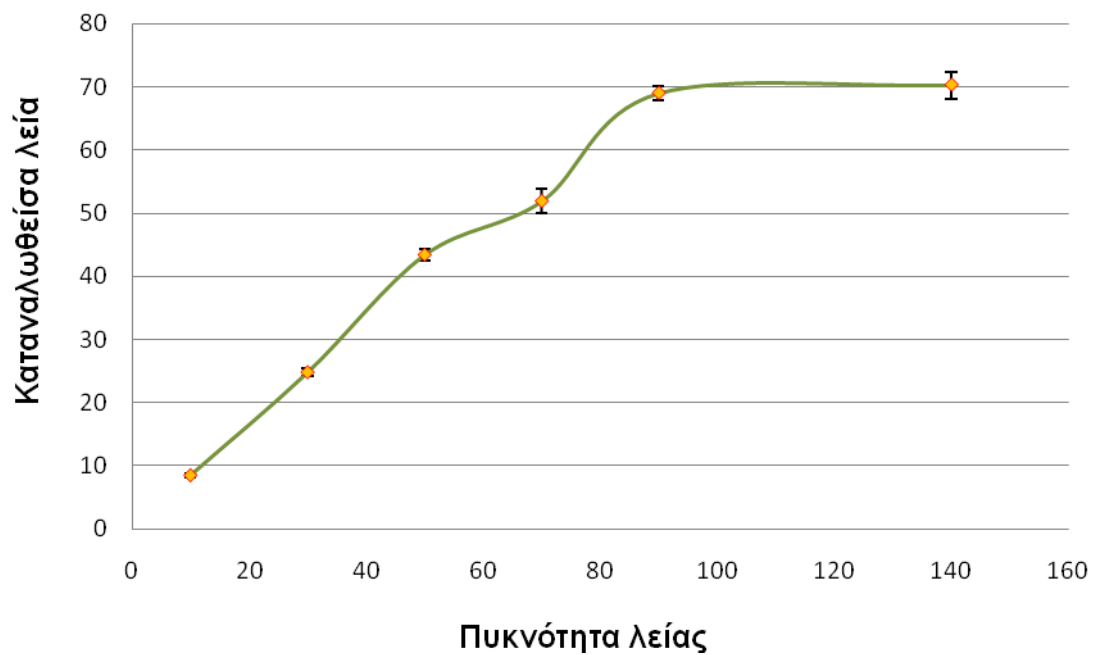
Ωστόσο η κατανάλωση των ατόμων της λείας από τα δύο άτομα του ίδιου είδους θηρευτή (*M.pygmaeus* - *M.pygmaeus* και *N.tenuis* - *N. tenuis*) δεν διαφοροποιείται από εκείνη που εκδηλώθηκε όταν είχαμε μόνο ένα άτομο από το κάθε είδος (*M.pygmaeus* - *N.tenuis*) ( $F = 0,0417$ , B.E. = 2,177,  $P = 0,9592$ ). Με την αύξηση της πυκνότητας της λείας όταν οι θηρευτές ήταν δυο άτομα του αρπακτικού *M. pygmaeus* φαίνεται ότι αυξήθηκε σημαντικά και ο αριθμός των καταναλωθέντων ατόμων, μέχρι του ορίου των 90 ατόμων λείας. Από την πυκνότητα των 90 ατόμων λείας και πάνω φαίνεται ότι επέρχεται ο κορεσμός του θηρευτή ( $F = 259,38$ , B.E. = 5,54,  $P < 0,001$ ). Ανάλογα αποτελέσματα καταγράφηκαν και για τα ζεύγη *N. tenuis* - *N. tenuis* ( $F = 324,14$ , B.E. = 5,54,  $P < 0,001$ ), και *M. pygmaeus* - *N. tenuis*. ( $F = 304,07$ , B.E. = 5,54,  $P < 0,001$ ).

Ο αριθμός των καταναλωθέντων ατόμων λείας σε σχέση με την προσφερόμενη λεία για τα τρία ζευγάρια των θηρευτών *M. pygmaeus* - *M. pygmaeus*, *N. tenuis* - *N. tenuis*, *M. pygmaeus* - *N. tenuis*, δίνεται στα Διαγράμματα 9, 10 και 11.

Με βάση τα αποτελέσματα του Διαγράμματος 9 παρατηρείται ένας επιταχυνόμενος ρυθμός κατανάλωσης της λείας από τη συνδυαστική δράση των δυο ατόμων του *M. pygmaeus*, και μια επιβράδυνση της κατανάλωσης στις ενδιάμεσες πυκνότητες από 50 μέχρι τα 70 άτομα λείας, ενώ στις μεγάλες πυκνότητες η κατανάλωση διατηρήθηκε στα ίδια επίπεδα. Η πορεία του ρυθμού κατανάλωσης φαίνεται να είναι τυπικής λογιστικής μορφής εισηγούμενη ότι για τα αρπακτικά επήλθε κορεσμός στις υψηλές πυκνότητες της λείας.



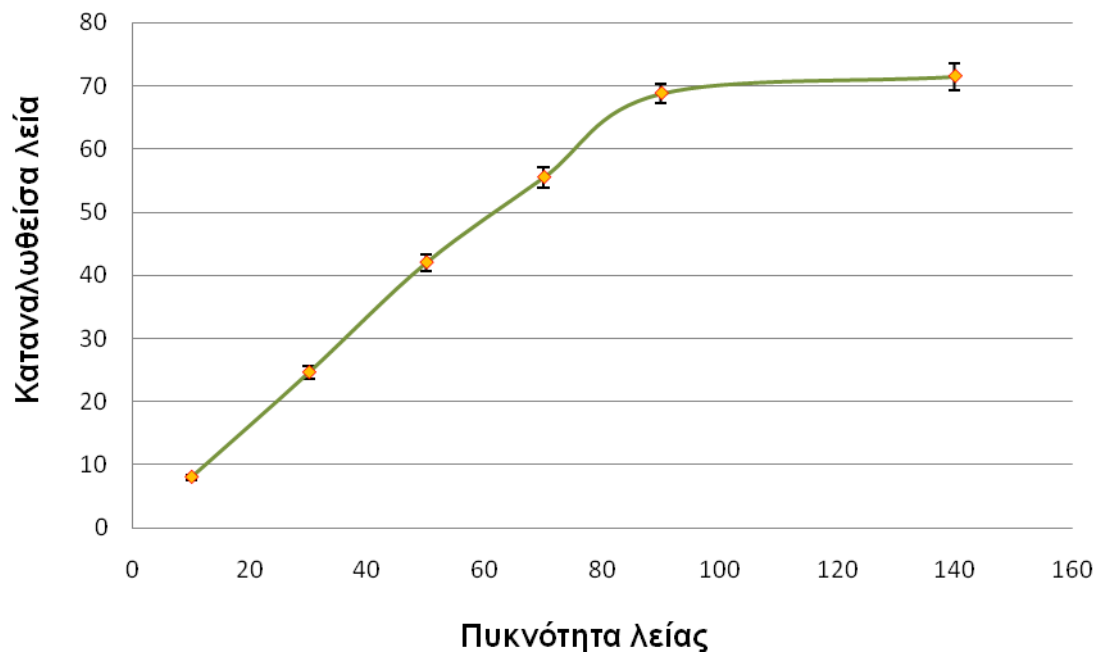
**Διάγραμμα 9:** Αριθμός καταναλωθέντων ατόμων λείας *Tr. vaporariorum* σε συνάρτηση με την πυκνότητα λείας με θηρευτές δύο άτομα *M. pygmaeus*.



**Διάγραμμα 10:** Αριθμός καταναλωθέντων ατόμων λείας *Tr. vaporariorum* σε συνάρτηση με την πυκνότητα λείας με θηρευτές δύο άτομα *N. tenuis*.

Ανάλογα αποτελέσματα καταγράφονται και στην περίπτωση της θηρευτικής συμπεριφοράς των δυο ατόμων *N. tenuis* (Διάγραμμα 10). Η μέγιστη συνολική κατανάλωση φαίνεται ότι δεν ξεπερνά τα 70 άτομα λείας.

Παράλληλα στις ενδιάμεσες πυκνότητες καταγράφεται επίσης ένας επιβραδυνόμενος ρυθμός κατανάλωσης, ενώ στις μικρές πυκνότητες φαίνεται ότι τα αρπακτικά μπορούν να εξαντλούν όλη την προσφερόμενη ποσότητα της λείας. Κορεσμός του θηρευτή φαίνεται να επέρχεται και σε αυτή την περίπτωση μετά την πυκνότητα των 90 ατόμων λείας.



**Διάγραμμα 11:** Αριθμός καταναλωθέντων ατόμων λείας *Tr. vaporariorum* σε συνάρτηση με την πυκνότητα λείας με θηρευτές ένα άτομο *M. pygmaeus* και ένα άτομο *N. tenuis*.

Στην περίπτωση της ταυτόχρονης παρουσίας δυο ατόμων θηρευτή αλλά διαφορετικών ειδών δηλαδή ενός ατόμου *M. pygmaeus* και ενός ατόμου *N. tenuis* (Διάγραμμα 11) ο αριθμός των καταναλωθέντων ατόμων λείας αυξήθηκε με έναν σταθερά μειούμενο ρυθμό προς μια μέγιστη τιμή με την αύξηση της πυκνότητας της λείας. Πέραν της πυκνότητας των 90 ατόμων προσφερόμενης λείας, ο αριθμός καταναλωθέντων ατόμων λείας παρέμεινε σταθερός. Παράλληλα ο ρυθμός κατανάλωσης δεν παρουσίασε ανάλογη επιβράδυνση στις ενδιάμεσες πυκνότητες με εκείνη που παρουσιάστηκε στις δυο προηγούμενες περιπτώσεις όπου ο συνδυασμός των θηρευτών αφορούσε ίδια είδη (Διαγράμματα 9, 10).

### 4.3 Εκτίμηση ενδοειδικών αλληλεπιδράσεων των θηρευτών *M. pygmaeus* και *N. tenuis*

Η ανάλυση των δεδομένων που αφορούν στην εκτίμηση των ενδοειδικών αλληλεπιδράσεων των θηρευτών *M. pygmaeus* και *N. tenuis*, με λεία *Tr. vaporariorum* καθώς και την μεταξύ τους εκτίμηση της αναδυόμενης συνεργιστικής καταναλωτικής συμπεριφοράς, αναφέρονται παρακάτω.

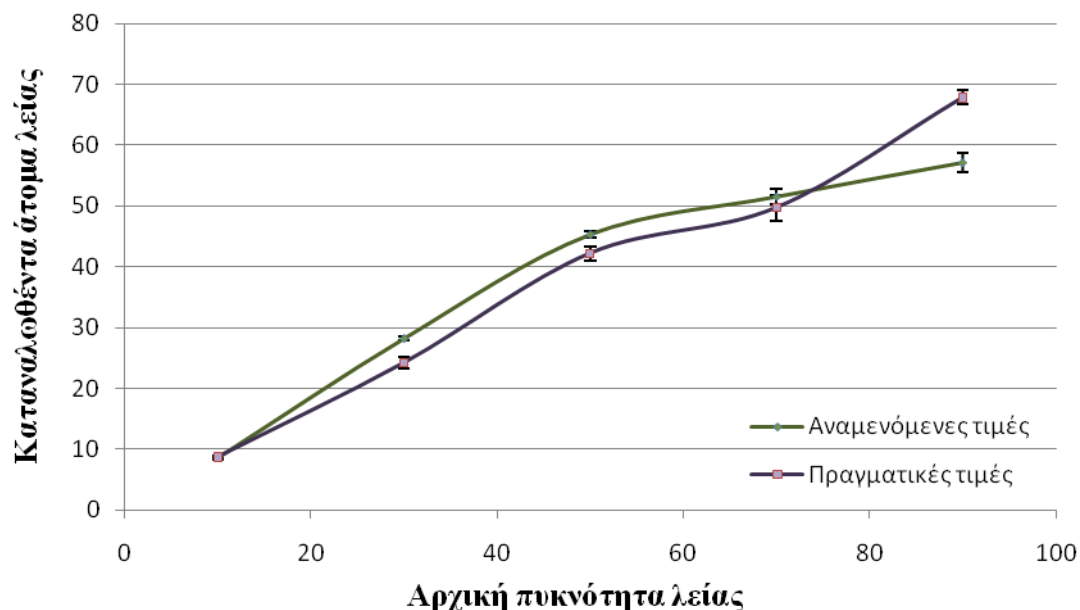
#### A. Ενδοειδικές αλληλεπιδράσεις του είδους *M. pygmaeus*

Οι τιμές των αναμενόμενων καταναλωθέντων ατόμων λείας καθώς και των πραγματικών καταναλωθέντων ατόμων λείας του *Tr. vaporariorum* από την παρουσία δύο ατόμων του θηρευτή *M. pygmaeus*, δίνονται στον Πίνακα 7.

**Πίνακας 7: Μέσες αναμενόμενες και πραγματικές τιμές των καταναλωθέντων ατόμων λείας (μ.δ. ± Τ.Σ.), στην παρουσία δύο ατόμων του θηρευτή *M. pygmaeus* (mean ± Τ.Σ.), στις 24 ώρες.**

Σύστημα Θηρευτών	Πυκνότητα λείας	Καταναλωθέντα άτομα λείας
Αναμενόμενες τιμές <i>M.pygmaeus</i> <i>M.pygmaeus</i>	10	8,6 ± 0,28 Aa
	30	28,2 ± 0,33 Ba
	50	45,3 ± 0,54 Ca
	70	51,5 ± 1,31 Da
	90	57,1 ± 1,62 Ea
Πραγματικές τιμές <i>M.pygmaeus</i> <i>M.pygmaeus</i>	10	8.7 ± 0.3 Aa
	30	24.2 ± 0.9 Bb
	50	42.2 ± 1.12 Cb
	70	49.7 ± 2.1 Da
	90	67.8 ± 1.16 Eb

Οι διαφορές μεταξύ των αρχικών πυκνοτήτων λείας καταγράφονται με κεφαλαία γράμματα, τόσο για τις αναμενόμενες τιμές θήρευσης, όσο και για τις πραγματικές. Με μικρά γράμματα καταγράφονται οι διαφορές μεταξύ των αναμενόμενων τιμών θήρευσης και των πραγματικών τιμών, για κάθε αρχική πυκνότητα λείας. Στην πυκνότητα των 10 ατόμων λείας δεν παρατηρήθηκαν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των αναμενόμενων και των πραγματικών καταναλωθέντων ατόμων ( $p = 0,962$ ). Στις πυκνότητες των 30 και 50 ατόμων λείας, παρατηρήθηκαν σημαντικά χαμηλότεροι αριθμοί πραγματικά καταναλωθέντων ατόμων σε σύγκριση με τις αναμενόμενες τιμές, γεγονός που υποδηλώνει ενδεχόμενη επίδραση ενδοειδικού ανταγωνισμού στις πυκνότητες αυτές (Διάγραμμα 14).



**Διάγραμμα 14:** Ρυθμός αναμενόμενων καταναλωθέντων ατόμων λείας και πραγματικών καταναλωθέντων ατόμων λείας στην παρουσία δύο ατόμων του θηρευτή *M. pygmaeus*.

Αντίθετα, στη μέγιστη πυκνότητα λείας που χρησιμοποιήθηκε (90 άτομα) παρατηρήθηκε σημαντικά αυξημένος αριθμός πραγματικά καταναλωθέντων ατόμων σε σύγκριση με τις αναμενόμενες τιμές.



## B. Ενδοειδικές Αλληλεπιδράσεις του είδους *N. tenuis*

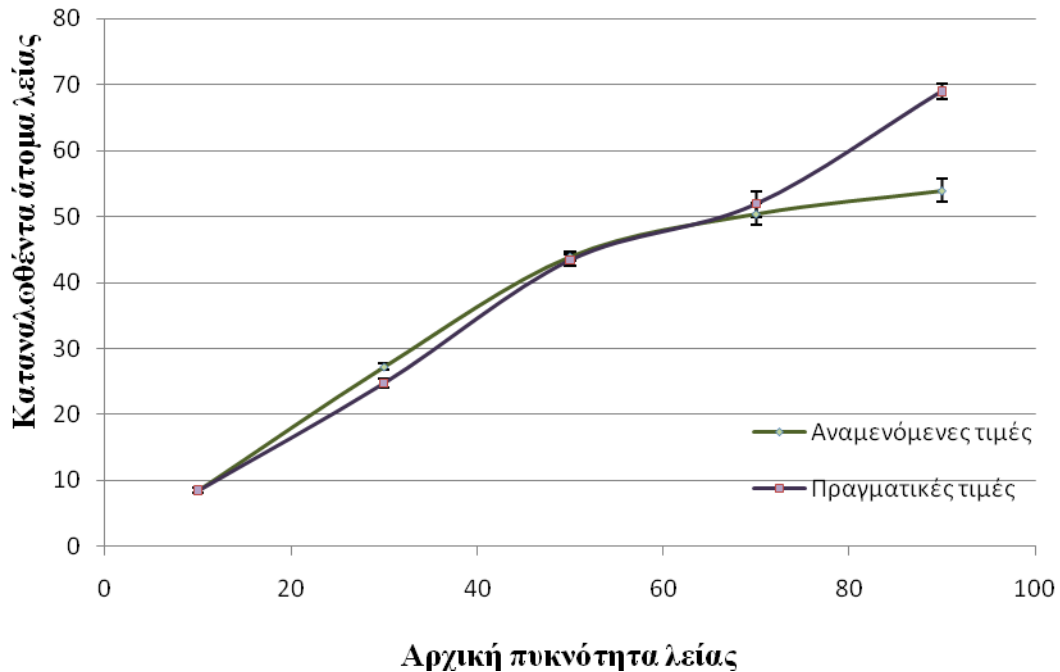
Οι τιμές των αναμενόμενων καταναλωθέντων ατόμων λείας καθώς και των πραγματικών καταναλωθέντων ατόμων λείας του *T. vaporariorum* από την παρουσία δύο ατόμων του θηρευτή *N. tenuis*, δίνονται στον Πίνακα 8.

**Πίνακας 8: Μέσες Αναμενόμενες και Πραγματικές τιμές των καταναλωθέντων ατόμων λείας (mean  $\pm$  Τ.Σ.), στην παρουσία δύο ατόμων του θηρευτή *N. tenuis* (mean  $\pm$  Τ.Σ.), στις 24 ώρες.**

Σύστημα Θηρευτών	Πυκνότητα λείας	Καταναλωθέντα άτομα λείας
Αναμενόμενες τιμές <i>N.tenuis</i> <i>N.tenuis</i>	10	8,5 $\pm$ 0,36 Aa
	30	27,3 $\pm$ 0,52 Ba
	50	43,9 $\pm$ 0,70 Ca
	70	50,4 $\pm$ 1,66 Da
	90	53,9 $\pm$ 1,73 Ea
Πραγματικές τιμές <i>N.tenuis</i> <i>N.tenuis</i>	10	8.5 $\pm$ 0.31 Aa
	30	24.8 $\pm$ 0.66 Bb
	50	43.4 $\pm$ 0.92 Ca
	70	51.9 $\pm$ 1.96 Da
	90	69 $\pm$ 1.14 Eb

Οι διαφορές μεταξύ των αρχικών πυκνοτήτων λείας καταγράφονται με κεφαλαία γράμματα, τόσο για τις αναμενόμενες τιμές θήρευσης, όσο και για τις πραγματικές. Με μικρά γράμματα καταγράφονται οι διαφορές μεταξύ των αναμενόμενων τιμών θήρευσης και των πραγματικών τιμών, για κάθε αρχική πυκνότητα λείας. Στις πυκνότητες μέχρι και των 70 ατόμων λείας δεν παρατηρούνται στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των αναμενόμενων και των πραγματικών αριθμών των καταναλωθέντων ατόμων λείας, εκτός από την πυκνότητα των 30 ατόμων λείας, που όμως η διαφορά μεταξύ των αναμενόμενων και των πραγματικών τιμών δεν είναι ιδιαίτερα μεγάλη.

Σημαντική διαφορά παρατηρείται στην πυκνότητα των 90 ατόμων της λείας όπου οι πραγματικοί αριθμοί των καταναλωθέντων ατόμων λείας είναι σαφώς μεγαλύτεροι των αναμενόμενων τιμών.



**Διάγραμμα 15:** Ρυθμός αναμενόμενων καταναλωθέντων ατόμων λείας και πραγματικά καταναλωθέντων ατόμων λείας στην παρουσία δύο ατόμων του θηρευτή *N. tenuis*.

Στο Διάγραμμα 15 εμφανίζονται οι αριθμοί των αναμενόμενων καταναλωθέντων ατόμων και των πραγματικά (παρατηρηθέντων) καταναλωθέντων ατόμων λείας στην ταυτόχρονη παρουσία δύο ατόμων του θηρευτή *N. tenuis*. Φαίνεται πως και σε αυτή την περίπτωση, όπως και σε αυτή των *M. pygmaeus*- *M. pygmaeus*, ο κορεσμός των θηρευτών με βάση τα πραγματικά (παρατηρηθέντα) άτομα λείας επέρχεται σε υψηλότερες πυκνότητες ατόμων λείας *T. vaporariorum*, σε σύγκριση με τις αναμενόμενες τιμές που εκτιμήθηκαν.

### Γ. Εκτίμηση αναδυόμενης συνεργιστικής καταναλωτικής συμπεριφοράς των ειδών *Macrolophus pygmaeus* και *Nesidiocoris tenuis*

Οι τιμές των εκτιμώμενων αναμενόμενων καταναλωθέντων ατόμων λείας καθώς και των πραγματικά καταναλωθέντων ατόμων λείας του *Tr. varorariorum* στην ταυτόχρονη παρουσία ενός ατόμου από το κάθε είδος θηρευτή δίνονται στον Πίνακα 6.

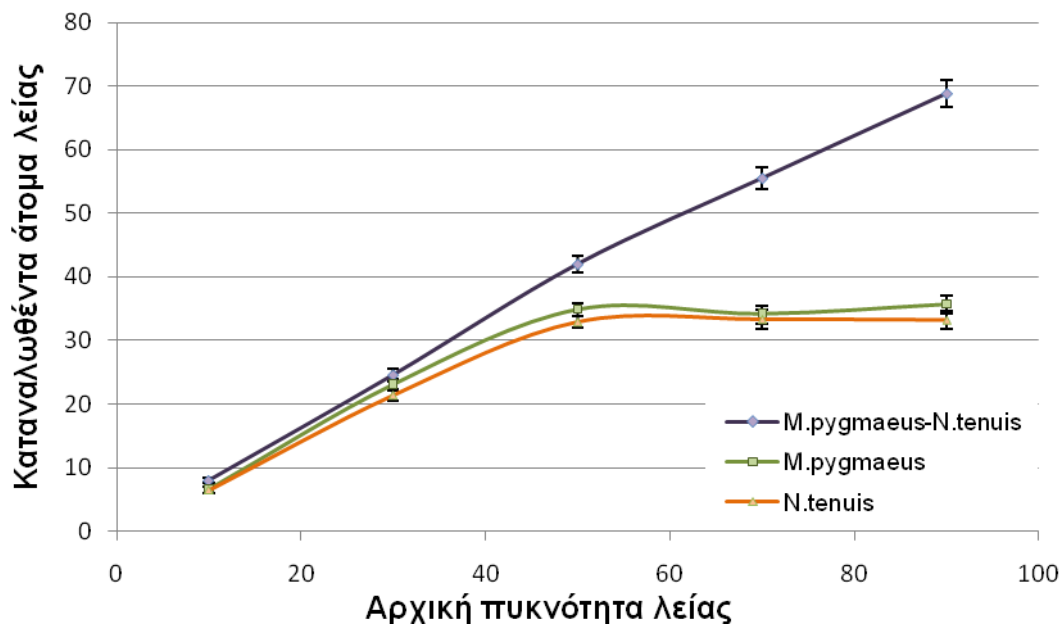
**Πίνακας 6: Μέσες Αναμενόμενες και Πραγματικές τιμές των καταναλωθέντων ατόμων λείας (mean ± Τ.Σ.), καθώς και τα ποσοστά των αναμενόμενων και πραγματικών καταναλωθέντων ατόμων λείας (mean ± Τ.Σ.)**

Σύστημα Θηρευτών	Πυκνότητα λείας	Καταναλωθέντα άτομα λείας	Ποσοστά
Αναμενόμενες τιμές <i>M.pygmaeus</i> <i>N.tenuis</i>	10	8,7 ± 0,26 Aa	0.87 ± 0.012
	30	28,03 ± 0,32 Ba	0.93 ± 0.024
	50	44.8 ± 0,46 Ca	0.89 ± 0.009
	70	51,3 ± 0,96 Da	0.73 ± 0.014
	90	55.7 ± 1,13 Ea	0.61 ± 0.012
Πραγματικές τιμές <i>M.pygmaeus</i> <i>N.tenuis</i>	10	8 ± 0,42 Aa	0.80 ± 0.042
	30	24,6 ± 0,98 Bb	0.82 ± 0.033
	50	42 ± 1,26 Cb	0.84 ± 0.025
	70	55,5 ± 1,65 Db	0.79 ± 0.024
	90	71,5 ± 2,15 Eb	0.76 ± 0.055

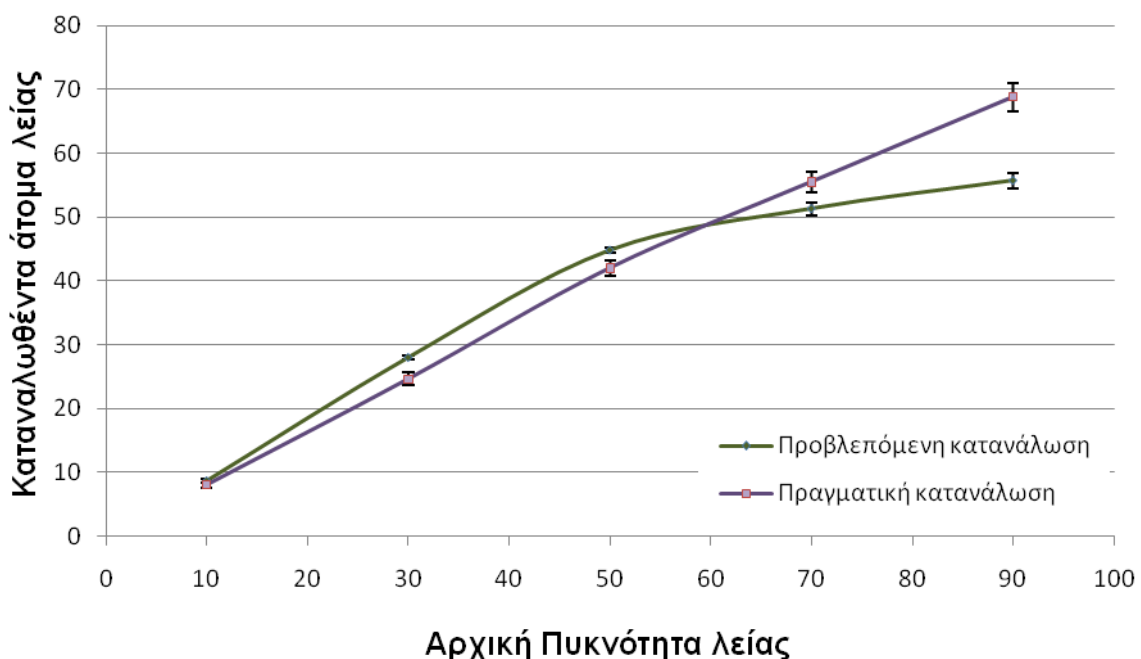
Οι διαφορές μεταξύ των αρχικών πυκνοτήτων λείας καταγράφονται με κεφαλαία γράμματα, τόσο για τις αναμενόμενες τιμές θήρευσης, όσο και για τις πραγματικές. Με μικρά γράμματα καταγράφονται οι διαφορές μεταξύ των αναμενόμενων τιμών θήρευσης και των πραγματικών τιμών, για κάθε πυκνότητα λείας. Τόσο στις αναμενόμενες τιμές θήρευσης όσο και στις πραγματικές τιμές παρατηρήθηκαν στατιστικά σημαντικές διαφορές, μεταξύ των πυκνοτήτων λείας ( $F = 730,82$ , B.E. = 4,45,  $P < 0,0001$  και  $F = 368,62$ ,

B.E. = 4,45,  $P < 0,0001$ , αντίστοιχα). Επομένως, με την αύξηση της αρχικής πυκνότητας της λείας παρατηρήθηκε αντίστοιχη αύξηση του αριθμού των καταναλωθέντων ατόμων λείας από τους θηρευτές τόσο στις εκτιμηθείσες αναμενόμενες τιμές, όσο και στις πραγματικές τιμές. Όσον αφορά τις συγκρίσεις μεταξύ των αναμενόμενων και των πραγματικών τιμών θήρευσης, παρατηρείται ότι στην πυκνότητα λείας των 10 ατόμων ο αριθμός των πραγματικά καταναλωθέντων και εκτιμούμενων καταναλωθέντων ατόμων λείας είναι παρόμοιος. Στις ενδιάμεσες πυκνότητες λείας (30 και 50 ατόμων *Tr. vaporariorum*), παρατηρήθηκαν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ αναμενόμενων και πραγματικών τιμών, με τις εκτιμηθείσες αναμενόμενες να εμφανίζονται μεγαλύτερες, γεγονός που υποδηλώνει πιθανή επίδραση ανταγωνισμού μεταξύ των θηρευτών σε αυτές τις πυκνότητες λείας. Αντιθέτως, με την αύξηση της πυκνότητας της λείας, παρατηρήθηκε σημαντική διαφορά μεταξύ των αναμενόμενων και των πραγματικών τιμών θήρευσης, με αποτέλεσμα τα πραγματικά καταναλωθέντα άτομα λείας να είναι σημαντικά περισσότερα από τα αναμενόμενα. Επομένως, η ταυτόχρονη παρουσία των δύο θηρευτών φαίνεται πως επιδρά στην αύξηση του συνολικού αριθμού καταναλωθέντων ατόμων λείας, στις υψηλές πυκνότητες της λείας.

Οι αριθμοί των καταναλωθέντων ατόμων λείας *T. vaporariorum*, και από τα δύο αρπακτικά, καθώς και καταναλωθέντα άτομα λείας από το κάθε είδος θηρευτή (*M. pygmaeus* και *N. tenuis*), δίδονται στο Διάγραμμα 12. Στις μικρές πυκνότητες λείας (10 και 30 άτομα λείας), παρατηρείται παρόμοια κατανάλωση των ατόμων λείας. Μετά την πυκνότητα των 50 ατόμων λείας παρατηρείται μια στατιστικά σημαντική διαφορά στην κατανάλωση όταν είχαμε ταυτόχρονη δράση των δυο αρπακτικών σε σχέση με τον αριθμό καταναλωθέντων ατόμων λείας όταν ο κάθε θηρευτής είναι μόνος του, γεγονός που διατηρείται και στις υψηλότερες πυκνότητες της λείας .



**Διάγραμμα 12:** Καταναλωθέντα άτομα λείας στην ταυτόχρονη παρουσία ενός ατόμου *M. pygmaeus* και ενός *N. tenuis*, και για κάθε ένα από τους θηρευτές *M. pygmaeus* και *N. tenuis*.



**Διάγραμμα 13:** Ρυθμός αναμενόμενων καταναλωθέντων ατόμων λείας και πραγματικά καταναλωθέντων ατόμων λείας με ταυτόχρονη παρουσία και των δύο θηρευτών *M. pygmaeus* και *N. tenuis*.

Ο ρυθμός των αναμενόμενων (εκτιμηθέντων) καταναλωθέντων ατόμων λείας και των πραγματικά καταναλωθέντων ατόμων λείας στην ταυτόχρονη

παρουσία και των δύο θηρευτών παρουσιάζεται στο Διάγραμμα 13. Στις πυκνότητες των 30 και 50 ατόμων λείας *Tr. vaporariorum* παρατηρείται μειωμένος ο αριθμός των πραγματικά καταναλωθέντων ατόμων λείας σε σχέση με εκείνον που εκτιμήθηκε (αναμενόμενος αριθμός) των καταναλωθέντων ατόμων λείας. Στις υψηλές πυκνότητες λείας οι πραγματικοί αριθμοί καταναλωθέντων ατόμων λείας εμφανίζονται υψηλότεροι από αυτούς των εκτιμηθέντων αναμενόμενων. Ο κορεσμός των θηρευτών με βάση τις εκτιμηθείσες αναμενόμενες τιμές φαίνεται να προσεγγίζει τα 55 άτομα λείας, ενώ με βάση τους πραγματικούς αριθμούς καταναλωθέντων ατόμων λείας ο κορεσμός των θηρευτών επέρχεται περίπου σε πυκνότητες περίπου 70 ατόμων λείας.

#### 4.4 Αλληλεπιδράσεις των αρπακτικών *M. pygmaeus* και *N. tenuis*, στην απουσία λείας

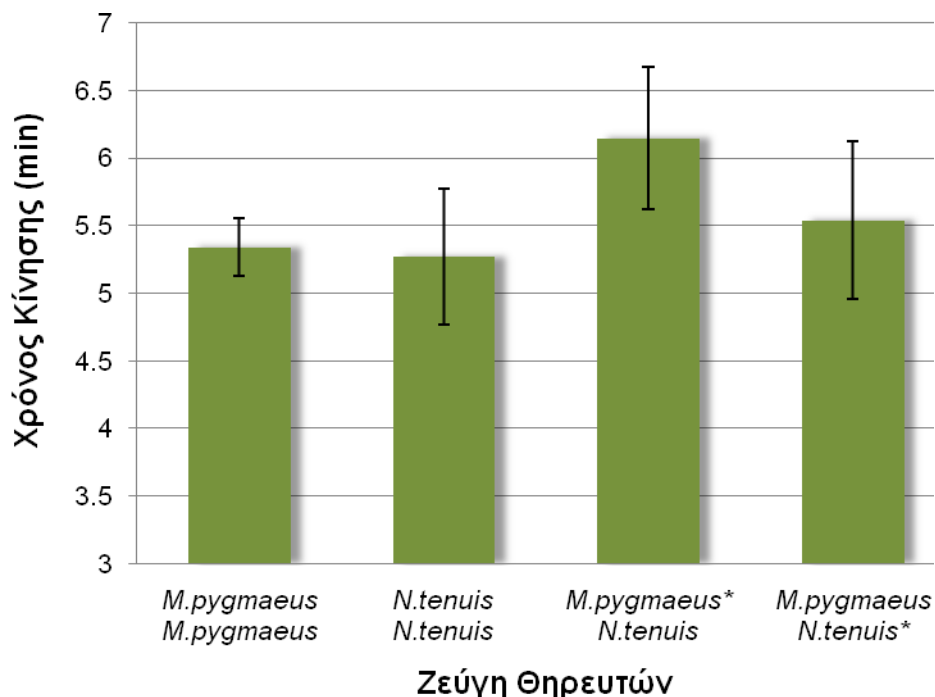
Κατά τη παρακολούθηση του συστήματος των δύο ατόμων θηρευτών, χωρίς ωστόσο την παρουσία ατόμων λείας, καταγράφηκαν ο αριθμός των επαφών μεταξύ των δύο θηρευτών καθώς και ο συνολικός χρόνος κίνησης του καθενός από τα δύο αρπακτικά και τα αποτελέσματα παρουσιάζονται στον Πίνακα 9.

**Πίνακας 9:** Αριθμός επαφών μεταξύ των αρπακτικών και χρόνος κίνησης του ενός αρπακτικού (μ.ο. ± τ.σ.) σε λεπτά και για τα τέσσερα ζευγάρια θηρευτών

Ζεύγη Θηρευτών	Αριθμός Επαφών	Διάκεια Κίνησης (min)
<i>M. pygmaeus</i> - <i>M. pygmaeus</i>	5	5.34±0.42 A
<i>N. tenuis</i> - <i>N. tenuis</i>	3	5.27±1 A
<i>M. pygmaeus</i> * - <i>N. tenuis</i>	4	6.15±1.05 A
<i>M. pygmaeus</i> - <i>N. tenuis</i> *	4	5.54±1.17 A

Τα αποτελέσματα αφορούσαν τέσσερα διαφορετικά ζευγάρια θηρευτών (*M. pygmaeus* – *M. pygmaeus*, *N. tenuis* – *N. tenuis*, *M. pygmaeus*\* – *N. tenuis*, *M. pygmaeus* – *N. tenuis*\*). Ο συμβολισμός \* που συνοδεύει το κάθε είδος αρπακτικού αφορά τις περιπτώσεις όπου στα υπό μελέτη ζευγάρια παρατηρούνταν το είδος αυτό. Έτσι στο ζευγάρι *M. pygmaeus*\* - *N. tenuis* παρατηρήθηκε η συμπεριφορά του *M. pygmaeus* ενώ στο ζευγάρι *M. pygmaeus* - *N. tenuis*\* παρατηρήθηκε η συμπεριφορά του *N. tenuis*.

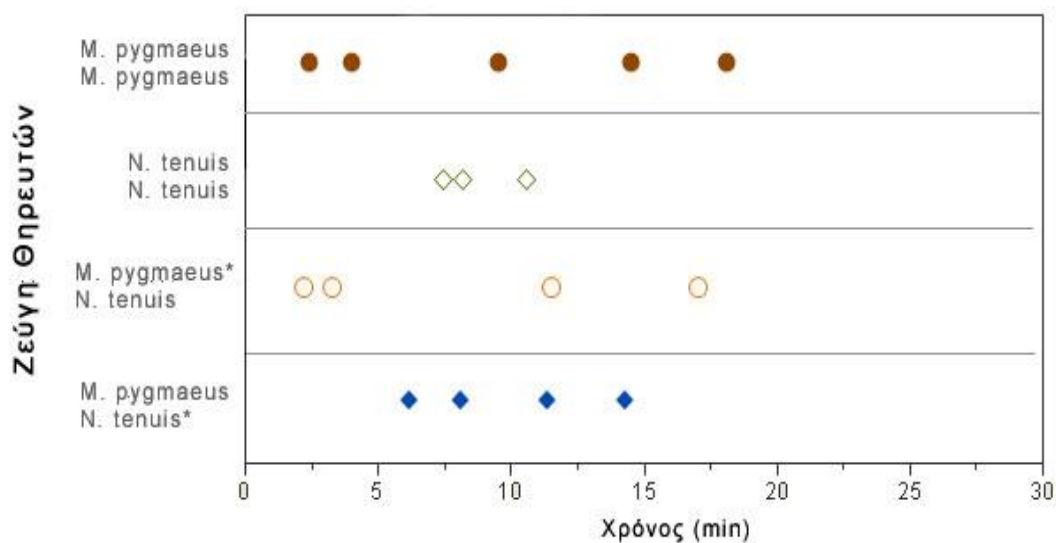
Ο αριθμός των επαφών δεν παρουσίασε διαφορές μεταξύ των διαφορετικών ζευγαριών θηρευτών. Επιπλέον, δεν παρατηρούνται στατιστικά σημαντικές ( $F = 0,102$ , B.E. = 3,36,  $P = 0,958$ ) διαφορές στον συνολικό χρόνο κίνησης τόσο του *M. pygmaeus* όσο και του *N. tenuis* από την ταυτόχρονη παρουσία θηρευτή του ίδιου ή διαφορετικού είδους. Ο συνολικός χρόνος κίνησης του ενός αρπακτικού μέσα στο τριβλίο, για το χρονικό διάστημα των τριάντα (30) λεπτών, παρουσιάζονται και για τα τέσσερα ζευγάρια θηρευτών, στο Διάγραμμα 16.



**Διάγραμμα 16:** Συνολικός χρόνος κίνησης (min ± ΤΣ) του ενός θηρευτή, μέσα στο τριβλίο για χρονικό διάστημα τριάντα (30) λεπτών και για τα τέσσερα διαφορετικά ζεύγη θηρευτών, χωρίς την παρουσία ατόμων λείας.

Παρά το γεγονός ότι δεν παρατηρήθηκαν στατιστικά σημαντικές διαφορές στον συνολικό χρόνο κίνησης του κάθε θηρευτή στην ταυτόχρονη παρουσία ενός άλλου ατόμου είτε στις περιπτώσεις που αφορούσαν το ίδιο είδος ή διαφορετικά είδη, η κινητικότητα φαίνεται ότι παρουσιάζει τάσεις αύξησης στις περιπτώσεις όπου τα άτομα δεν ήταν του ίδιου είδους. Αξίζει παράλληλα να καταγραφεί ότι στους συνδυασμούς των δυο διαφορετικών ειδών η κινητικότητα του *M. pygmaeus* ήταν μεγαλύτερη σε σχέση με εκείνη που καταγράφεται για το είδος *N. tenuis*.

Παράλληλα καταγράφηκαν οι ακριβείς χρόνοι σε σχέση με το συνολικό διάστημα (χρόνο αλληλεπίδρασης) των 30 λεπτών που πραγματοποιούνταν οι παρατηρήσεις, όπου τα δυο άτομα των αρπακτικών είχαν επαφή και τα αποτελέσματα παρουσιάζονται στο Διάγραμμα 17.



**Διάγραμμα 17:** Χρόνος και αριθμός επαφών στην διάρκεια των 30 λεπτών που παρατηρήθηκαν μεταξύ των δυο θηρευτών σε όλους τους συνδυασμούς (τέσσερα διαφορετικά ζεύγη θηρευτών, χωρίς την παρουσία ατόμων λείας).

Σε όλα τα ζεύγη θηρευτών δεν παρατηρήθηκαν επαφές μεταξύ των ατόμων πέρα του χρόνου των 19 λεπτών. Παράλληλα δεν παρατηρήθηκαν επαφές σε όλες τις επαναλήψεις που πραγματοποιήθηκαν.



Αξίζει να αναφερθεί πως όσον αφορά στο ζευγάρι των θηρευτών *M. pygmaeus* - *M. pygmaeus* οι επαφές μεταξύ των ατόμων φαίνεται να διασπείρονται σέ όλο το χρονικό εύρος των πρώτων 19 περίπου λεπτών. Κατά την παρατήρηση των δυο ατόμων του αρπακτικού *N. tenuis*, καταγράφηκε μικρότερος αριθμός επαφών και οι επαφές διασπείρονταν σε ένα πιο περιορισμένο χρονικό εύρος μεταξύ του 6<sup>ο</sup> μέχρι του 11<sup>ο</sup> λεπτού. Από το Διάγραμμα 17 φαίνεται ότι για τα ζευγάρια θηρευτών *M. pygmaeus*\* - *N. tenuis* και *M. pygmaeus* - *N. tenuis*\*, οι επαφές μεταξύ των θηρευτών διασπείρονται μέσα σε ένα χρονικό εύρος των πρώτων 18 λεπτών.

## 5. Συζήτηση

Με βάση τα αποτελέσματα που περιγράψαμε οι νύμφες 5<sup>ου</sup> σταδίου του αρπακτικού *M. pygmaeus* επέδειξαν υψηλή αρπακτικότητα για τα άτομα *T. vaporariorum*. Η αρπακτικότητα αυτή διατηρήθηκε σε υψηλές πυκνότητες λείας γεγονός που εισηγείται την μεγάλη αποτελεσματικότητά του στη διαχείριση αυτού του εχθρού.

Σύμφωνα με τους Lykouressis *et al.* (2009) οι νύμφες 5<sup>ου</sup> σταδίου του αρπακτικού *M. pygmaeus* μπορούν να καταναλώσουν περίπου 90-95 ωά *T. vaporariorum*, σε πυκνότητες 150 ωών. Οι ίδιοι ερευνητές αναφέρουν ότι με λεία άτομα 2<sup>ου</sup> νυμφικού σταδίου *T. vaporariorum* το αρπακτικό κατανάλωνε περίπου 56 άτομα λείας σε πυκνότητα 80 ατόμων, ενώ όταν του προσφέρονταν 3<sup>ου</sup> νυμφικού σταδίου λεία κατανάλωνε περίπου 24 άτομα λείας σε πυκνότητα 40 ατόμων (Lykouressis *et al.* 2009). Τα αποτελέσματα αυτά εισηγούνται πως ένας πολύ μεγαλύτερος αριθμός ωών παρά νυμφών καταναλώνεται από το *M. pygmaeus*, και ότι ο ρυθμός κατανάλωσης μειώνεται με την αύξηση του νυμφικού σταδίου. Σύμφωνα με τα αποτελέσματα της παρούσας εργασίας το αρπακτικό μπορούσε να καταναλώσει 25 από τα 30 άτομα της λείας που του προσφέρθηκε και περίπου 35 όταν η πυκνότητα του θηράματος ήταν 50, 70 και 90 άτομα λείας 2<sup>ου</sup> και 3<sup>ου</sup> σταδίου. Τα αποτελέσματα αυτά αν και φαίνεται ότι διαφέρουν από αυτά των προαναφερόμενων εργασιών δεν αποκλίνουν δεδομένου ότι η λεία στην πειραματική διαδικασία της παρούσας εργασίας αποτελούνταν από άτομα τόσο 2<sup>ου</sup> όσο και 3<sup>ου</sup> σταδίου ανάπτυξης. Ο σχετικά μεγαλύτερος αριθμός που αναφέρεται στην εργασία των Lykouressis *et al.* (2009) αφορούσε άτομα μόνον 2<sup>ου</sup> σταδίου. Σύμφωνα με πολλές μελέτες έχει αναφερθεί πως ο ρυθμός σύλληψης (capture rate) μπορεί να μειώνεται με την αύξηση του μεγέθους του θηράματος εξαιτίας της μεγαλύτερης ικανότητας του να αμύνεται (defence response) απέναντι στην επιθετική τακτική του θηρευτή ή λόγω της μεγαλύτερης ικανότητας να διαφεύγει από τον κυνηγό του (Pastorok 1981, Chau & Mackauer 1999). Κατά μια άλλη άποψη, η σύλληψη και κατανάλωση θηραμάτων μικρότερου μεγέθους μπορεί να έχει περισσότερα

πλεονεκτήματα, γιατί για την κατανάλωση θηραμάτων μεγαλύτερου μεγέθους ο θηρευτής πρέπει να διαθέσει πολύ περισσότερη ενέργεια άλλα συγχρόνως αυξάνεται και η πιθανότητα τραυματισμού του κατά την «μάχη». Η μεγαλύτερη ικανότητα των θηραμάτων να αμυνθούν μπορεί να αυξήσει την πιθανότητα θνησιμότητας του αρπακτικού καθώς επίσης και να αυξήσει τον απαιτούμενο χρόνο χειρισμού (handling time) της λείας (Pastorok 1981, Sabelis 1992).

Σε πρόσφατη εργασία μας (Fantinou *et al.* 2008) με το ίδιο αρπακτικό βρέθηκε ότι νύμφες 5<sup>ου</sup> σταδίου του *M. pygmaeus* με λεία διάφορα στάδια της αφίδας *Myzus persicae* μπορούσαν να καταναλώσουν περισσότερα άτομα των μικρότερων σταδίων, αν και υψηλότερο ποσοστό βιομάζας φαίνεται ότι αποκτήθηκε κατά την κατανάλωση αφίδων μεγαλύτερου σταδίου (Fantinou *et al.*, 2008). Επιπλέον, όταν τοποθετούνταν στην ίδια αρένα άτομα από όλα τα στάδια της λείας φαίνεται ότι ο θηρευτής προτιμούσε να τραφεί με τα μικρότερου σταδίου άτομα της *M. persicae* (Fantinou *et al.*, 2009)

Να αναφερθεί επίσης ότι σε ανάλογα πειράματα βρέθηκε ότι θηλυκά άτομα του *M. melanotoma* που είχαν πριν εκτεθεί για 24 ώρες σε πείνα, εκδήλωσαν επίσης έναν υψηλό ρυθμό θήρευσης καταναλώνοντας 166 ωά *T. vaporariorum* σε χρονικό διάστημα 24 ωρών, όταν τους προσφέρθηκαν ως λεία 200 ωά *T. vaporariorum* και 50 ωά *Tetranychus urticae* (Enkegaard 2001). Παράλληλα οι νύμφες 5<sup>ου</sup> σταδίου του αρπακτικού *M. melanotoma*, μετά από 24 ώρες χωρίς τροφή, μπορούσαν να καταναλώσουν 25 άτομα λείας (1<sup>ου</sup> και 2<sup>ου</sup> σταδίου) και 24 άτομα λείας (3<sup>ου</sup> και 4<sup>ου</sup> σταδίου) όταν εκτέθηκαν σε πυκνότητα λείας 40 άτομα *T. vaporariorum* στην κάθε περίπτωση (Enkegaard *et al.* 2001).

Η αρπακτικότητα του θηρευτή *N. tenuis* για το *T. vaporariorum* με βάση τα αποτελέσματα βρέθηκε επίσης υψηλή και ανάλογη προς εκείνη του *M. pygmaeus*, γεγονός που εισηγείται ότι το *T. vaporariorum* είναι κατάλληλο είδος λείας και για τα δύο είδη και επομένως ενδέχεται να εμφανίζουν ανταγωνισμό έχουν ανάλογη συμπεριφορά και μια αλληλοκάλυψη βιοθέσεων. Τα Miridae έχει επίσης αναφερθεί ότι είναι περισσότερο επιτυχημένοι

θηρευτές, όταν επιτίθενται σε ακίνητα ή χαμηλής κινητικότητας θηράματα (Dolling 1991).

Δεν έχουν πραγματοποιηθεί πολλές εργασίες που να αφορούν την κατανάλωση του *N. tenuis* σε αυξανόμενες πυκνότητες διαφόρων ειδών λείας. Ο Li Ling-rui *et al.* (2008) αναφέρουν ότι το *N. tenuis* επιδεικνύει υψηλή θηρευτική ικανότητα σε ωά και ακμαία του *T. vaporariorum*, καθώς επίσης σε ωά και δευτέρου σταδίου προνύμφες *Plutella xylostella*. Σύμφωνα με τους ερευνητές η κατανάλωση ωών *T. vaporariorum* και *P. xylostella* ήταν μεγαλύτερη σε σχέση με εκείνη που καταγράφηκε για τα ακμαία του *T. vaporariorum* και του 2<sup>ου</sup> σταδίου προνύμφες του *P. xylostella*.

Σύμφωνα με τους Calvo *et al.* (2009) η θήρευση του *N. tenuis* στον αλευρώδη *Bemisia tabaci*, σε φυτά τομάτας σε θερμοκηπιακές συνθήκες, έδειξε ότι το αρπακτικό παρουσιάζει καλή θηρευτική συμπεριφορά, επιδρώντας σε σημαντική μείωση των πληθυσμών του αλευρώδη από 81% έως 96%. Επιπλέον, με βάση την ίδια μελέτη ο θηρευτής μπορούσε να αναπτύξει ικανούς πληθυσμούς σε καλλιέργειες τομάτας καταφέροντας έτσι να επιβιώσει και σε σχετικά μειωμένες πυκνότητες της λείας. Αντίθετα, σύμφωνα με άλλους ερευνητές το *N. tenuis* δεν μπορεί να ολοκληρώσει την ανάπτυξη του σε απουσία λείας, σε φύλλα τομάτας (Urbaneja *et al.* 2005). Επιπλέον, από πειράματα σε θερμοκηπιακές συνθήκες παρατηρήθηκε ότι η φυτοφαγική συμπεριφορά του *N. tenuis* αυξήθηκε όταν η πυκνότητα της προσφερόμενης λείας ήταν περιορισμένη ή εντελώς απύσχα, ενισχύοντας έτσι την υπόθεση ότι το *N. tenuis* καταφεύγει στην πρόσληψη φυτικών χυμών όταν δεν μπορεί να ανακαλύψει λεία υψηλότερης διατροφικής αξίας (Sanchez *et al.* 2008). Η φυτοφαγική συμπεριφορά του αρπακτικού μειώθηκε σημαντικά με την αύξηση του αριθμού των θηρευμένων ατόμων λείας *B. tabaci* και *T. vaporariorum* (Sanchez *et al.* 2008). Στην παρούσα εργασία, για το εύρος των πυκνοτήτων που δοκιμάσαμε δεν υπήρξαν ενδείξεις ότι η φυτοπαρασιτική συμπεριφορά του αρπακτικού ανέστειλε την θηρευτική δραστηριότητά του καθώς ήταν πάντοτε παρόμοια με αυτή του *M. pygmaeus*.

Αν και δεν παρατηρηθήκαν στατιστικά σημαντικές διαφορές, μια καμπή στη πορεία της κατανάλωσης, καταγράφηκε όταν χρησιμοποιήθηκαν δύο άτομα από το κάθε είδος αρπακτικού στην ίδια πυκνότητα λείας (περίπου 70 άτομα λείας). Η συμπεριφορά αυτή πιθανά να μπορεί να αποδοθεί σε σύγχυση του θηρευτή με την αύξηση της πυκνότητας της λείας. Σύμφωνα με τους Jeschke & Tollrian (2007) η σύγχυση ενός αρπακτικού φαίνεται να μειώνεται εάν είναι πιο εύκολο να προσδιορίσει τις διαφορές μεταξύ των ατόμων του θηράματος του. Κατά την πειραματική διαδικασία που ακολουθήθηκε χρησιμοποιήθηκαν 2<sup>ο</sup> και 3<sup>ο</sup> σταδίου άτομα λείας και με την αύξηση της πυκνότητας της λείας προφανώς και ο αριθμός εκείνων των ατόμων που προτιμούν να καταναλώσουν τα αρπακτικά αυξάνει ωστόσο όταν ο αριθμός τους έφθασε σε ένα ορισμένο-σχετικά υψηλό επίπεδο τότε ίσως να μην ήταν εύκολο για τα αρπακτικά να εκτιμήσουν σωστά τη διαθέσιμη λεία. Η απόπειρα του αρπακτικού να τραφεί με περισσότερα άτομα από αυτά που μπορούσε τελικά να καταναλώσει, μπορεί να εκληφθεί πιθανά μια αντίδραση σύγχυσης που στοχεύει στη βελτιστοποίηση της θηρευτικής ικανότητας κατά την εξερεύνηση μιας ομάδας ατόμων λείας.

Από την ανάλυση των δεδομένων μας προσδιορίστηκε η λειτουργική απόκριση τόσο του αρπακτικού *M. pygmaeus*, όσο και του *N. tenuis* και φαίνεται να ακολουθούν τον τύπο II του Holling τον οποίο εκδηλώνουν συχνά αρκετά είδη των Ετεροπτέρων (Foglar *et al.* 1990, Monserrat *et al.* 2004). Σύμφωνα με τον τύπο αυτό ο ρυθμός αρπακτικότητας αυξάνεται με έναν σταθερά μειούμενο ρυθμό καθώς αυξάνεται η πυκνότητα του θηράματος μέχρι να φτάσει σε ένα μέγιστο πέραν του οποίου η κατανάλωση δεν αυξάνεται πλέον για οποιαδήποτε περαιτέρω αύξηση του προσφερόμενου αριθμού λείας. Έτσι το γεγονός ότι και τα δυο είδη εκδηλώνουν αυτόν τον τύπο λειτουργικής απόκρισης εισηγείται ότι μπορεί να αποτελούν αποτελεσματικούς θηρευτές ακόμα και σε χαμηλές πυκνότητες θηράματος στις οποίες εξάλλου παρατηρήθηκε από τα πειράματα καθολική κατανάλωση της λείας. Ως αποτέλεσμα, οι φυτοφαγικές συνήθειες των δύο ειδών των θηρευτών δεν

φαίνεται να αναστέλλουν την κατανάλωση λείας τουλάχιστον για τα επίπεδα πυκνότητας λείας που εξετάστηκαν.

Η λειτουργική απόκριση αποτελεί παράγοντα κλειδί στη πληθυσμιακή δυναμική του συστήματος θήραμα – θηρευτής. Η εκτίμηση του τύπου της λειτουργικής απόκρισης μπορεί να καθορίσει εάν ένα αρπακτικό μπορεί να ρυθμίσει την πυκνότητα του θηράματός του (Murdoch & Oaten 1975). Για να πραγματοποιηθεί αυτό η απόκριση πρέπει να είναι πυκνοεξαρτημένη δηλαδή πρέπει ο θηρευτής να αντιδρά στις υψηλότερες πυκνότητες του θηράματος καταναλώνοντας ένα αυξανόμενο ποσοστό της διαθέσιμης λείας. Στον τύπο II της λειτουργικής απόκρισης ένα συγκεκριμένο διάστημα χρόνου, ο χρόνος χειρισμού ( $T_h$ ), συνδέεται με κάθε άτομο λείας που θα καταναλωθεί ή θα δεχτεί την επίθεση ανεξάρτητα της πυκνότητας του θηράματος ( $N$ ). Ως αποτέλεσμα ενώ τα άτομα της λείας είναι ευκολότερο να εντοπιστούν καθώς η πυκνότητά τους αυξάνει, ο χρόνος χειρισμού για το κάθε άτομο παραμένει ίδιος και ο μεγαλύτερος αριθμός ατόμων που θα δεχθούν επίθεση ή θα καταναλωθούν καθορίζεται τελικά από την αναλογία του συνολικού διαθέσιμου χρόνου ανίχνευσης προς εκείνο του χειρισμού. ( $T/T_h$ ). Πιο συγκεκριμένα, σε χαμηλές πυκνότητες λείας ένα μικρότερο ποσοστό του χρόνου του θηρευτή αφιερώνεται για το χειρισμό, ακόμα και αν ο θηρευτής επιτίθεται σε κάθε διαθέσιμο άτομο. Καθώς αυξάνει η πυκνότητα της λείας και περισσότερα θηράματα δέχονται επίθεση το ποσοστό του χρόνου που καταναλώνεται για χειρισμό αυξάνει. Αυτό το ποσοστό προσεγγίζει μια μέγιστη τιμή και σε αυτό το σημείο ο χρόνος χειρισμού ( $T_h$ ), παρά τη διαθεσιμότητα λείας, περιορίζει τον αριθμό των ατόμων που ένας θηρευτής μπορεί να καταναλώσει καθορίζοντας το επίπεδο κορεσμού (plateau).

Ο τύπος αυτός της λειτουργικής απόκρισης του *M. pygmaeus* έχει προσδιορισθεί και με άλλα είδη λείας π.χ. αφίδες του είδους *M. persicae*, σε όλα τα νυμφικά στάδια (Fantinou *et al.*, 2008). Ωστόσο οι Enkegaard *et al.* (2001) αναφέρουν ότι το αρπακτικό *M. melanotoma* εκδήλωσε λειτουργική απόκριση τύπου III όταν του προσφέρθηκαν ως λεία άτομα *Tr. vaporariorum* 1<sup>ου</sup> σταδίου, σε διάφορες πυκνότητες λείας (Enkegaard *et al.* 2001).

Παράλληλα οι Monserrat *et al.* (2000) βρήκαν ότι η λειτουργική απόκριση του *M. melanotoma* ήταν τύπου II όταν του προσφέρθηκαν ως λεία νύμφες του *T. vaporariorum*. Επιπλέον, φαίνεται πως και σε άλλα είδη λείας το *M.* εκδηλώνει τύπου II λειτουργική απόκριση όπως στην περίπτωση που του προσφέρθηκε ως λεία άτομα του *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera:Thripidae), ή ενήλικα άτομα *Tetranychus urticae*. (Foglar *et al.* 1990)

Φαίνεται πως το *M. melanotoma* μπορεί να εμφανίζει τύπου II και III λειτουργική απόκριση, και αυτό φαίνεται να εξαρτάται είτε από το είδος ή το μέγεθος της λείας (Hassel *et al.* 1976, Stream 1994), την αφθονία της λείας (Hassel & May, 1974), την ύπαρξη εναλλακτικής λείας (Holling 1959, Murdoch 1973), καθώς και της ηλικίας του. Σύμφωνα με τους Holling (1959) και Murdoch (1973), μια τύπου III λειτουργική απόκριση ενός θηρευτή, μπορεί να προκύπτει όταν υπάρχει διαθέσιμη πηγή εναλλακτικής τροφής για το θηρευτή.

Ανάλογοι τύποι λειτουργικής απόκρισης έχουν καταγραφεί και για άλλα είδη ετεροπτέρων. Μελέτες για τα αρπακτικά *Dicyphus tamaninii*, *Orius majusculus* και *O. laevigatus*, αναφέρουν ότι εκδήλωσαν λειτουργική απόκριση τύπου II όταν τους προσφέρθηκαν ως λεία νύμφες του *T. vaporariorum* (Monserrat *et al.* 2000). Επιπλέον, τύπος II στα ίδια είδη θηρευτών προέκυψε όταν τους προσφέρθηκαν άτομα 2<sup>ov</sup> νυμφικού σταδίου του *F. occidentalis*. Ωστόσο τύπου III λειτουργική απόκριση εκδήλωσε το *Nabis kinbergii*, σε καλλιέργεια μηδικής (*Medicago sativa*), με προσφερόμενη λείας διάφορα είδη αφίδων (Siddique & Chapman, 1987).

Όσο αφορά το *N. tenuis*, δεν έχουν αναφερθεί εργασίες που να αφορούν στον προσδιορισμό του τύπου της λειτουργικής απόκρισης. Στη μοναδική εργασία που προσεγγίζεται η διερεύνηση της λειτουργικής του απόκρισης οι Li Ling-rui *et al.* (2008) αναφέρουν ότι το *N. tenuis* εκδήλωσε λειτουργική απόκριση τύπου II κατά Holling σε ωά και ακμαία του *T. vaporariorum*, καθώς επίσης σε ωά και δευτέρου σταδίου προνύμφες *Plutella xylostella*.

Η αύξηση του αριθμού των ατόμων του θηρευτή αύξησε την συνολική κατανάλωση των ατόμων λείας, στις μεγάλες πυκνότητες που δοκιμάσαμε. Βρέθηκε ότι, σε σχετικά χαμηλές πυκνότητες λείας, 30 και 50 άτομα, η αναμενόμενη κατανάλωση στην ταυτόχρονη παρουσία δυο ατόμων του *M. pygmaeus*, , ήταν σημαντικά υψηλότερη σε σχέση με αυτή που καταγράφηκε πραγματικά (Διάγραμμα 14), γεγονός που υποδηλώνει μια αναδύομενη αλληλεπίδραση των δυο ατόμων του θηρευτή και μια ενδεχόμενη επίδραση ενδοειδικού ανταγωνισμού στις πυκνότητες αυτές (Soluk 1993). Αντίθετα, στη μέγιστη πυκνότητα λείας που χρησιμοποιήθηκε (90 άτομα λείας) ο αριθμός των πραγματικά καταναλωθέντων ατόμων ήταν σημαντικά αυξημένος σε σύγκριση με τις αναμενόμενες τιμές. Στην περίπτωση του *N. tenuis*, στις χαμηλές πυκνότητες λείας δεν καταγράφηκαν διαφορές μεταξύ της πραγματικής και της αναμενόμενης κατανάλωσης λείας (Διάγραμμα 15), αλλά, όπως και στην περίπτωση του *M. pygmaeus* σημαντική διαφορά παρατηρήθηκε στην πυκνότητα των 90 ατόμων της λείας όπου οι πραγματικοί αριθμοί των καταναλωθέντων ατόμων λείας είναι σαφώς μεγαλύτεροι των αναμενόμενων τιμών. Πιθανά οι διαφορές αυτές μεταξύ των δυο αρπακτικών να σχετίζονται με το βαθμό της φυτοφαγικής δραστηριότητάς τους. Γενικά, το *N. tenuis* θεωρείται πως παρουσιάζει περισσότερο έντονη φυτοφαγική συμπεριφορά από το *M. pygmaeus* καθώς, σε απουσία λείας, μπορεί να προκαλέσει επιβράδυνση στην ανάπτυξη του φυτού της τομάτας ή/και ανθόπτωση (Perdikis *et al.* 2009), ενώ το *M. pygmaeus* δεν έχει αναφερθεί να προκαλεί ζημιά παρά μόνο στην απουσία λείας και σε εξαιρετικές περιπτώσεις σε μικρόκαρπη τομάτα και σε φυτά ζέρμπερας (Sanchez *et al.* 2008). Επομένως, η σημαντική φυτοφαγική συμπεριφορά του *N. tenuis* μπορεί να συνετέλεσε στη μείωση του ενδοειδικού ανταγωνισμού σε συνθήκες μειωμένης διαθεσιμότητας λείας και για αυτό να μην καταγράφηκε μείωση της πραγματικής σε σχέση με την αναμενόμενη κατανάλωση, όπως αντιθέτως σημειώθηκε στο *M. pygmaeus*. Θα πρέπει ωστόσο να αναφερθεί ότι η παρούσα εργασία πραγματοποιήθηκε σε περιορισμένο χώρο και επομένως απαιτείται η επιβεβαίωση αυτών των τάσεων



σε μεγαλύτερης κλίμακας πειράματα όπου θα υπάρχει η δυνατότητα μετακίνησης για τα αρπακτικά.

Παράλληλα η παρουσία δυο ατόμων θηρευτών, από ένα άτομο *M. pygmaeus* και ένα *N. tenuis*, είχε ως αποτέλεσμα η συνολική κατανάλωση να αυξηθεί σε σχέση με εκείνη που καταγράφηκε όταν το κάθε άτομο από το κάθε είδος ήταν μόνο του, σε πυκνότητες λείας μεγαλύτερες των 50 ατόμων (Διάγραμμα 12). Ωστόσο δεν διέφερε σε σχέση με εκείνη που καταγράφηκε στην παρουσία δυο ατόμων *M. pygmaeus* ή δυο ατόμων *N. tenuis* (Διαγράμματα 14, 15). Το γεγονός αυτό είναι σημαντικό μιας και υποδηλώνει ότι τα δυο είδη αυτά θα μπορούσαν να χρησιμοποιηθούν μαζί στη βιολογική αντιμετώπιση του αλευρώδη. Αξίζει ωστόσο να παρατηρηθεί ότι στην περίπτωση των δυο ειδών η σχέση πραγματικής συνολικής κατανάλωσης με την πυκνότητα της λείας ήταν γραμμικής μορφής, ενώ η σχέση αυτή παρουσιάζεται λογιστικής μορφής για τη συνολικά προσδοκόμενη κατανάλωση. Έτσι η συνολική πραγματική κατανάλωση ήταν μεγαλύτερη της προβλεπόμενης (αναμενόμενης) γεγονός που εισηγείται την ύπαρξη διαδειδικών αλληλεπιδράσεων μεταξύ των δυο ειδών.

Επειδή τα δυο αρπακτικά της παρούσας εργασίας μπορούν και συνυπάρχουν στα αγροτικά οικοσυστήματα, έχουν τις ίδιες διατροφικές συνήθειες και παρόμοια αρπακτική συμπεριφορά, το ενδεχόμενο να αναπτύσσονται ανταγωνιστικές σχέσεις ή να εμπλέκονται σε συστήματα ενδοσυντεχνιακής θήρευσης δεν θα μπορούσε να αποκλειστεί. Δεδομένου παράλληλα ότι στις φυσικές κοινότητες συνυπάρχουν πολλά αρπακτικά που τρέφονται με περισσότερα από ένα είδος θηράματος, η κατανόηση των αναδυόμενων πολλαπλών επιπτώσεων των θηρευτών αποτελεί ένα κρίσιμο ζήτημα για τη μελέτη της οικολογίας της κοινότητας.

Ένας αυξανόμενος αριθμός μελετών έχουν δείξει ότι η αλληλεπίδραση θηρευτή-θηράματος μπορεί να αλλοιωθεί από την παρουσία πρόσθετων αρπακτικών, έτσι ώστε η συνολική επίδραση των αρπακτικών ζώων να μην μπορεί να προβλεφθεί από τις ανεξάρτητες επιπτώσεις τους (Sih *et. al.* 1998, Bolker *et al.* 2003, Werner & Peacor 2003). Δεδομένου ότι τα περισσότερα

είδη λείας αντιμετωπίζουν περισσότερα από ένα είδη αρπακτικών (Polis 1991), η κατανόηση που αφορά το χρόνο αλλά και το που προκύπτουν τέτοιες μη αθροιστικές επιδράσεις περισσότερων θηρευτών αποτελεί απαραίτητη προϋπόθεση για την κατανόηση της δυναμικής μιας κοινότητας. Σε μια ανασκόπηση 23 μελετών, οι Sih *et al.* (1998) έδειξαν ότι οι πολλαπλές επιδράσεις θηρευτών συνδέονται συχνά με μια μη αθροιστική επίδραση, και ότι τις περισσότερες φορές το συνολικό συνδυαστικό αποτέλεσμα ήταν μικρότερο από το αναμενόμενο από τις ανεξάρτητες επιδράσεις των θηρευτών, ένα αποτέλεσμα που αναφέρεται ως μείωση του κινδύνου (risk reduction). Η μείωση αυτή του κινδύνου κατά κύριο λόγο οφείλεται στις θηρευτή προς θηρευτή αλληλεπιδράσεις, όπως η κατάσταση intraguild predation (Polis *et al.* 1989), ή στις παρεμβάσεις, που έχει επίσης αποδειχθεί ότι προκύπτουν από τις επιδράσεις του θηρευτή σε χαρακτηριστικά του θηράματος που μειώνουν έτσι την θηρευτική αποτελεσματικότητα ενός δεύτερου αρπακτικού (Peacor & Werner 1997).

Αν και οι περισσότεροι οργανισμοί δέχονται επιθέσεις από διάφορα είδη αρπακτικών, η θεωρία θηρευτή-θηραμάτων έχει ιστορικά επικεντρώσει στην αλληλεπίδραση μεταξύ των επιμέρους θήραματων και του αρπακτικού είδους (Holling 1966, Hassell & May 1974, Hassell 1978, Kareiva 1994). Μόνο πρόσφατα η θεωρητική βιβλιογραφία για τις αλληλεπιδράσεις θηρευτών-θηραμάτων έχει διευρυνθεί ώστε να περιλαμβάνει και τις πολλαπλές επιπτώσεις των θηρευτών στη συμπεριφορά θήραματων και στη δυναμική των πληθυσμών (Polis *et al.* 1989, Sih 1992, Soluk 1993, Kareiva 1994).

Στα γεωργικά συστήματα, η χρήση ομάδων φυσικών εχθρών είναι ένα αμφιλεγόμενο θέμα του ελέγχου της διαχείρισης και του βιολογικού ελέγχου των φυτογόνων εχθρών (Ehler 1990, Benrey & Lamp 1994). Υπάρχουν περιπτώσεις στις οποίες ομάδες εχθρών μπορεί να παρέχουν ενισχυμένη δράση καταστολής των επιβλαβών οργανισμών (Frazer *et al.* 1981, Kenmore *et al.* 1984, Murdoch 1990, Dobei & Denno 1994), αλλά υπάρχουν και άλλες περιπτώσεις στις οποίες συνδυασμοί αρπακτικών είχαν λιγότερο αποτελεσματική δράση στην μείωση πληθυσμών των φυτοφάγων (Rosenheim

*et al.* 1995). Σε όλες αυτές τις μελέτες, διακρίνεται μια σπανιότητα πληροφοριών σχετικά με τις λεπτομέρειες των πολλαπλών αλληλεπιδράσεων των θηρευτών. Έτσι η κατανόηση των διαδικασιών για το πώς μια ομάδα αρπακτικών επηρεάζει πληθυσμούς φυτοφάγων οργανισμών, είναι ζωτικής σημασίας τόσο για την οικολογία των πληθυσμών όσο και για την ολοκληρωμένη διαχείριση επιβλαβών οργανισμών. (Losey & Denno 1998).

Οι αλληλεπιδράσεις θηρευτή-θήραματος μπορούν να ταξινομηθούν με βάση τα αποτελέσματά τους για κάθε θηρευτή και των μετέπειτα επιπτώσεων τους στην συμπεριφορά των θηραμάτων (Polis *et al.* 1989, Soluk 1993). Τέσσερις κατηγορίες πιθανής αλληλεπίδρασης μεταξύ δύο ειδών αρπακτικών μπορεί να καταγράφονται: (1) αρπακτικά που δεν επηρεάζει το ένα το άλλο, (2) αρπακτικά που επιτίθενται και σκοτώνουν το ένα το άλλο, (3) αρπακτικά που επηρεάζουν είτε τη συμπεριφορά αναζήτησης τροφής, ή το εύρος της αναζήτησης τροφής ενός άλλου αρπακτικού, και (4) αρπακτικά που επηρεάζουν με τη δράση τους τη συμπεριφορά της λείας και έτσι ως αποτέλεσμα επηρεάζουν την υποψηφιότητα της λείας για άλλα αρπακτικά είδη. Αν δύο αρπακτικά είδη δεν έρχονται σε “μάχη”-επαφή, τότε ο συνδυασμός της δράσης τους και η συνολική επίπτωση επί του πληθυσμού του θήραματος θα είναι αυξημένη (προσθετική) και απλά θα ισούται με το άθροισμα των επιμέρους επιπτώσεών τους. Εάν ένα είδος αρπακτικού σκοτώνει («intraguild predation» [Polis *et al.* 1989]) ή επηρεάζει την αναζήτηση τροφής, ή τη συμπεριφορά άλλου αρπακτικού (Jeffries 1990), η αλληλεπίδραση του θα είναι ανταγωνιστική και λιγότερα θήραματα από τα αναμενόμενα θα θανατωθούν από την συνδυασμένη δράση των δυο αρπακτικών (Rosenheim *et al.* 1993, Dobel & Denno 1994).

Αντίθετα, κάποια είδη αρπακτικών μπορεί επίσης να αντιδρούν συνεργιστικά φαινόμενο που ονομάζεται «διευκόλυνση αρπακτικού» (predator facilitation) (Charnov *et al.* 1976). Τέτοιες συνεργιστικές αλληλεπιδράσεις εκδηλώνονται όταν η θρέψη ή η δραστηριότητα ενός είδους αρπακτικού κατά την αναζήτηση της τροφής του μεταβάλλει τη συμπεριφορά ή την τροφική βιοθέση των θηραμάτων, καθιστώντας τα πιο ευάλωτα σε επιθέσεις από ένα

άλλο είδος αρπακτικού (Charnov *et al.* 1976, Soluk & Collins 1988, Soluk 1993). Συνεργιστική ή ενισχυτική δράση έχουν σαν αποτέλεσμα η ομάδα (συντεχνία) των ειδών των αρπακτικών να σκοτώνει περισσότερα θηράματα σε σχέση με το απλό άθροισμα των επιμέρους επιπτώσεών τους (Soluk 1993). Στις περισσότερες περιπτώσεις, της διευκόλυνσης των αρπακτικών, το ένα είδος αρπακτικού οδηγεί το θήραμα από ένα βιότοπο σε άλλο και το άλλο αρπακτικό επιτίθεται στο κυνηγημένο ή στο μετατοπίζομενο θήραμα (Moynihan 1962, Hobson 1968, Zaret & Paine 1973, Soluk & Collins 1988, Soluk & Richardson 1997).

Αποτελέσματα από προηγούμενες μελέτες σχετικά με την αλληλεπίδραση διαφορετικών θηρευτών, έχουν δείξει μειωμένη θηρευτική ικανότητα ως συνέπεια των διαδειδικών παρεμβολών μεταξύ ενός ενεργού είδους -ως αναφορά τον τρόπο ανίχνευσης (active searching) της λείας θηρευτή- και ενός είδους που καιροφυλακτεί για τη λεία (sedentary or sit-wait) αρπακτικό (Soluk & Collins 1988, Rosenheim *et al.* 1993, Soluk 1993). Μερικές φορές, τα καιροφυλακτούντα είδη επιτίθενται ή και θανατώνουν το ενεργό αρπακτικό (Soluk & Collins 1988, Rosenheim *et al.* 1993, Soluk 1993). Αντίθετα ο Connel (1983), σε μια επισκόπηση πειραμάτων πραγματικές συνθήκες (field experiments), συμπεραίνει ότι οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ του ίδιου είδους είναι πιο έντονες από εκείνες των διαειδικών. Ωστόσο, μεταξύ οικολογικά παρόμοιων ειδών, οι διαειδικές αλληλεπιδράσεις μπορεί μερικές φορές να είναι εξίσου έντονες όσο οι ενδοειδικές (Evans, 1991). Οι Björkman και Liman (2005) μελέτησαν την επίδραση του ενδοειδικού και διαειδικού ανταγωνισμού των γενικευμένων θηρευτών *Orthotylus marginalis* (Heteroptera: Miridae) και *Anthocoris nemorum* (Heteroptera: Anthocoridae) και σε αντίθεση με το αναμενόμενο βρήκαν ότι οι διαειδικές αλληλεπιδράσεις δεν επηρέασαν το συνολικό ρυθμό θήρευσης.

Με βάση τα αποτελέσματα μας, στις ενδιάμεσες πυκνότητες φαίνεται ότι εκδηλώνεται μια διαειδική αλληλεπίδραση που ωστόσο σε μεγαλύτερες πυκνότητες αναιρείται (Διάγραμμα 13). Είναι πιθανό ότι η συμπεριφορά των δύο ετεροπτέρων που μελετήθηκαν να διαφοροποιείται ανάλογα με την

πυκνότητα της λείας, έτσι ώστε να μπορούν να αποφευχθούν τυχόν σοβαρές αρνητικές αλληλεπιδράσεις. Η τάση για θετική συσχέτιση της αποτελεσματικής θήρευσης μεταξύ των δύο ειδών αρπακτικών στις υψηλές πυκνότητες ήταν ένα αξιόλογο εύρημα. Αυτό μπορεί να σημαίνει ότι και οι δύο θηρευτές προτιμούν ορισμένα ενδιαιτήματα ή ότι οι αριθμοί τους επηρεάζονται από τους ίδιους παράγοντες (π.χ. αριθμητική ανταπόκρισή τους στις μεταβολές της πυκνότητας του θηράματος). Απαιτούνται ωστόσο περαιτέρω μελέτες για να αποκαλύψουν τους μηχανισμούς που καθορίζουν τη θετική αυτή σχέση, έτσι ώστε να μπορούν να αξιολογηθούν για την προώθηση των φυσικών αυτών εχθρών για να καταστεί ο βιολογικός έλεγχος αποτελεσματικός.

Συμπερασματικά, συνάγεται το συμπέρασμα ότι τα δύο είδη ετεροπτέρων που μελετήθηκαν φαίνεται να υιοθετούν συμπεριφορές, ως προς την αναζήτηση τροφής τους, που πιθανά να έχουν ως αποτέλεσμα την ελαχιστοποίηση των αρνητικών, ανταγωνιστικών διαειδικών αλληλεπιδράσεων. Τα δύο είδη ίσως έτσι να είναι κατάλληλα για χρήση σε συνδυασμό για τη βιολογική καταπολέμηση. Ωστόσο, το είδος των καλλιεργειών και των θηραμάτων μπορεί να δημιουργήσει εμπόδια στην πράξη και χρειάζεται περαιτέρω διερεύνηση πριν την απόφαση μιας τέτοιας διαχειριστικής τακτικής.

Το αποτέλεσμα της συνολικά αυξημένης κατανάλωσης στην ταυτόχρονη παρουσία των δυο ειδών αλλά της πιθανής παρενόχλησης του ενός από το άλλο σε σχετικά μικρές πυκνότητες λείας μας οδήγησαν στη διερεύνηση των σχέσεων τους στην απουσία λείας. Η κινητικότητα των δυο ειδών φαίνεται ότι παρουσιάζει τάσεις αύξησης σε συνθήκες συνύπαρξης. Αξίζει παράλληλα να καταγραφεί ότι στους συνδυασμούς των δυο διαφορετικών ειδών η κινητικότητα του *M. pygmaeus* ήταν μεγαλύτερη σε σχέση με εκείνη που καταγράφεται για το είδος *N. tenuis*. Παράλληλα όλες οι επαφές μεταξύ των δυο ειδών πραγματοποιήθηκαν στα πρώτα 5-17 λεπτά. Φαίνεται ότι αρχικά, χρόνος αφιερώνεται, δαπανάται από το κάθε αρπακτικό στον προσδιορισμό του άλλου αρπακτικού και πιθανού ανταγωνιστή ενώ στη συνέχεια καταφέρνουν τα δυο είδη να οριοθετούν περιοχές και να

δραστηριοποιούνται ανεξάρτητα. Στα πειράματα ωστόσο που διενεργήσαμε χρησιμοποιήσαμε άτομα 5<sup>ου</sup> σταδίου και από τα δυο είδη που έχουν συγκρίσιμα μεγέθη και ανάλογες συμπεριφορές. Είναι αναγκαίο να διερευνηθούν αυτές οι συμπεριφορές με την έκθεση του κάθε αρπακτικού στην παρουσία μικρότερης ηλικίας ατόμων του άλλου θηρευτή και το αντίθετο. Είναι γνωστό ότι πολλά είδη πολυφάγων αρπακτικών ετεροπτέρων εμπλέκονται σε σχέσεις ενδοσυντεχνιακής θήρευσης.

Οι Tommasini *et al.* (2002), οι οποίοι μελέτησαν ενδεχόμενη ενδοσυντεχνιακή θήρευση μεταξύ των *Orius insidiosus* και *Orius laevigatus*, παρατήρησαν ότι τα ενήλικα άτομα και των δύο ειδών είχαν αρκετά επιθετική συμπεριφορά σε νεαρές νύμφες. Δεν υπήρξε IGP μεταξύ ακμαίων ατόμων και των δύο ειδών, ενώ μεταξύ ακμαίων ατόμων του ενός είδους και 5<sup>ου</sup> νυμφικού σταδίου του άλλου είδους, παρατηρήθηκαν πολύ λίγα θηρευμένα άτομα. Επιπλέον, μεταξύ των δύο ειδών έχει παρατηρηθεί ότι η θηρευτική τους ικανότητα αυξάνει ανάλογα με το στάδιο ανάπτυξής τους (Isenhour & Yeorgan, 1981, Tommasini & Nicoli 1994).

Συμμετρική ενδοσυντεχνιακή θήρευση έχει παρατηρηθεί μεταξύ του *M. melanotoma* και *D. tamaninii*, σε απουσία εναλλακτικής πηγής τροφής (φυτικής και ζωικής) (Lucas *et al.* 2009), ενώ η ένταση της ενδοσυντεχνιακής θήρευσης μειώθηκε με την αύξηση της εναλλακτικής πηγής φυτικής προελεύσεως (ανώριμοι και ώριμοι καρποί τομάτας). Άτομα *M. melanotoma* θηρεύονταν από *D. tamaninii*, το οποίο καταναλώνοντας νύμφες μπορούσε να ολοκληρώσει τον βιολογικό του κύκλο. Η ενδοσυντεχνιακή θήρευση μεταξύ των αρπακτικών δεν παρατηρήθηκε καθόλου όταν και οι δύο θηρευτές βρίσκονταν πάνω σε φυτό τομάτας. Επιπλέον, κατά τους Lucas *et al.* (2009), από την σύγκριση των τροφικών πηγών φάνηκε ότι όταν προσφέρονταν σε πεινασμένους θηρευτές ως εναλλακτική πηγή άτομα αφίδων και αλευρωδών, δεν υπήρξε σημαντική επίδραση στην μείωση της ενδοσυντεχνιακής θήρευσης των αρπακτικών. Αντιθέτως, η προσφορά καρπών τομάτας επέδρασε σημαντικά στην μείωση της ενδοσυντεχνιακής θήρευσης. Το γεγονός αυτό μπορεί να επιβεβαιώσει την προτίμηση των θηρευτών αυτών στην

συγκεκριμένη τροφική πηγή (Lucas & Alomar 2002). Παρατηρήθηκε όμως ότι η IGP μεταξύ των θηρευτών του συστήματος δεν επηρέασε την θηρευτική ικανότητα του *M. melanotoma* στα άτομα της πραγματικής λείας (αλευρώδεις) (Lucas & Alomar 2002)

Επιπλέον, ενδοσυντεχνιακή θήρευση έχει αναφερθεί μεταξύ των *M. melanotoma* και *Orius majusculus*, με τα άτομα του πρώτου είδους να θηρεύονται σημαντικά από άτομα του *O. majusculus* (Jakobsen *et al.* 2002).

Οι Lucas *et al.* (2009), μελετώντας της IGP μεταξύ των *M. melanotoma* και *D. tamaninii*, παρατήρησαν ότι τα ενήλικα αρσενικά, τα οποία ήταν ιδιαίτερα κινητικά, θηρεύονταν κατά πολύ λιγότερο από ότι τα μεγαλύτερα και λιγότερα κινητικά ακμαία θηλυκά άτομα. Επιπλέον, τα θηλυκά άτομα *M. caliginosus* ήταν πολύ πιο ευαίσθητα στην IGP. Ακόμη, δεν φάνηκε να σχετίζεται η ενδοσυντεχνιακή θήρευση με το μέγεθος του θηράματος (Lucas *et al.* 2009).

Σε πρόσφατη εργασία των Perdakis *et al.* (2009), μελετήθηκε η πιθανότητα IGP μεταξύ των *M. pygmaeus* και *N. tenuis*. Οι ερευνητές προσπάθησαν να προσδιορίσουν τη χωρική κατανομή των δυο ειδών σε φυτά, αλλά και τις πιθανές αλληλεπιδράσεις στη συμπεριφορά αλλά και την ανάπτυξη των νυμφών του *M. pygmaeus* όταν συνευρίσκονταν σε αρένα με ακμαία *N. tenuis*. Με βάση τα αποτελέσματα αυτά το *N. tenuis* είχε την τάση να συγκεντρώνεται στο ανώτερο τμήμα του φυτού στη ταυτόχρονη παρουσία του *M. pygmaeus*, ενώ παρατηρήθηκε σημαντική μείωση του ελέγχου του πληθυσμού του αλευρώδη στις μικρές πυκνότητες λείας αν και αυτό το αποτέλεσμα περιορίστηκε στις μεγαλύτερες. Δεν αναφέρονται στοιχεία IGP αν και φαίνεται να αναδύονται στοιχεία ανταγωνισμού των δυο ειδών.

Με βάση τα συνολικά αποτελέσματα της εργασίας αυτής τα δυο αρπακτικά επέδειξαν υψηλή θηρευτική συμπεριφορά και εκδήλωσαν λειτουργική απόκριση τυπου II. Η αύξηση του αριθμού των θηρευτών από το κάθε είδος αλλά και από τα δυο διαφορετικά είδη είχε σαν αποτέλεσμα την αύξηση της συνολικής κατανάλωσης γεγονός που υποδηλώνει ότι οι

ενδοειδικές και διαειδικές αλληλεπιδράσεις δεν επηρέασαν την συνολική κατανάλωση. Σε ενδιάμεσες πυκνότητες λείας παρουσιάστηκε απόκλιση μεταξύ των πραγματικών και προβλεπόμενων (αναμενόμενων) τιμών κατανάλωσης που απαιτείται περαιτέρω να διερευνηθούν για την επιβεβαίωση πιθανών διαειδικών αλληλεπιδράσεων σε συνθήκες περιορισμένου χώρου αλλά και σε ευρύτερου ή πολυπλοκότερου χώρου. Τα αποτελέσματα δεν ανέδειξαν την ύπαρξη IGP μεταξύ των δυο αρπακτικών. Ωστόσο το φαινόμενο αυτό απαιτείται να διερευνηθεί με τη χρησιμοποίηση ακμαίων του ενός είδους με ανήλικα άτομα του άλλου και το αντίστροφο.



## 6. Συμπεράσματα

1. Τα αρπακτικά *M. pygmaeus* και *N. tenuis* ακολουθούν τον Τύπο II του Holling της λειτουργικής απόκρισης, όταν ως λεία τους προσφέρθηκαν άτομα αλευρώδη *T. vaporariorum*, 2<sup>ου</sup> και 3<sup>ου</sup> νυμφικού σταδίου
2. Ενδοειδικός ανταγωνισμός παρατηρήθηκε σε μέσες πυκνότητες θηράματος (30 και 50 ατόμων), για το αρπακτικό *M. pygmaeus*, ενώ στις υψηλές πυκνότητες λείας παρατηρήθηκε συνεργιστική συμπεριφορά μεταξύ των ατόμων του αρπακτικού.
3. Μεταξύ των ατόμων του θηρευτή *N. tenuis* δεν παρατηρήθηκε ενδοειδικός ανταγωνισμός σε μικρές και μέσες πυκνότητες λείας, ενδεχομένως λόγω της περισσότερο έντονης φυτοφαγικής συμπεριφοράς του, ενώ στις υψηλές πυκνότητες λείας υπήρξε συνεργιστική επίδραση μεταξύ των ατόμων του θηρευτή.
4. Δεν παρατηρήθηκε ενδοσυντεχνιακή θήρευση μεταξύ των ατόμων των δύο ειδών θηρευτών 5<sup>ου</sup> νυμφικού σταδίου ανάπτυξης. Παρόλα αυτά σε μέσες πυκνότητες λείας (30 και 50 ατόμων) παρατηρήθηκε διαειδικός ανταγωνισμός, με αποτέλεσμα την απόκλιση μεταξύ της πραγματικής και της αναμενόμενης θηρευτικής ικανότητας των θηρευτών. Αντιθέτως, σε μεγάλες πυκνότητες λείας η παρουσία και των δύο θηρευτών είχε συνεργιστική επίδραση στην θηρευτική ικανότητα των αρπακτικών.
5. Η κινητικότητα των θηρευτών εμφάνισε τάσεις αύξησης κατά την ταυτόχρονη παρουσία τους. Επιπλέον, τόσο κατά την παρουσία ατόμων του ίδιου είδους θηρευτή όσο και κατά την ταυτόχρονη παρουσία ατόμων και των δύο ειδών θηρευτών, επαφές των ατόμων υπήρξαν μόνο κατά το πρώτο διάστημα της ταυτόχρονης παρουσίας τους, στην απουσία λείας.

## Βιβλιογραφία

- Agrawal, A.A., Kobayashi, C., Thaler, J.S., 1999.** Influence of prey availability and induced host-plant resistance on omnivory by western flower thrips. *Ecology* 80, 518–523.
- Agrawal, A.A., Klein, C.N., 2000.** What omnivores eat: Direct effects of induced plant resistance on herbivores and indirect consequences for diet selection by omnivores. *Journal of Animal Ecology* 69, 525–535.
- Albajes, R. and Alomar, O., 1999.** Current and potential use of polyphagous predators. In: Albajes, R., Gullino, M.L., van Lenteren, J.C., Elad, Y. (Eds.), *Integrated Pest Disease Management in Greenhouse Crops*. Kluwer, Dordrecht, pp. 265–275.
- Alomar, O., Goula, M. and Albajes, R. 1994.** Mirid bugs for biological control: identification, survey in non-cultivated winter plants and colonization of tomato fields. *Bulletin IOBC/WPRS*, 17(5): 217-223.
- Alomar, O. and Albajes, R., 1996.** Greenhouse whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) predation and tomato fruit injury by the zoophytophagous predator *Dicyphus tamaninii* (Heteroptera: Miridae). In: Alomar, O., Wiedenmann, R.N. (Eds.), *Zoophytophagous Heteroptera: Implications for Life History and Integrated Pest Management*. Entomological Society of America, Lanham, Maryland, pp. 155–177.
- Alomar, O. and Wiedenmann, R.N. 1996.** Zoophytophagous Heteroptera: Implications for Life History and Integrated pest Management. *Proceedings Thomas Say Publications in Entomology: Lanham MD*. 1-202.
- Alvarado, P., Balta, O., Alomar, O., 1997.** Efficiency of four Heteroptera as predators of *Aphis gossypii* and *Macrosiphum euphorbiae* (Hom.: Aphididae). *Entomophaga* 42, 215–226.
- Arim, M., Marquet, P.A., 2004.** Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecol. Lett.* 7, 557–564.

- Arno J., Castane, C., Riudavets, J., Roig, J. and Gabarra, R., 2006.** Characterization of damage to tomato plants produced by the zoophytophagous predator *Nesidiocoris tenuis*. *IOBC/WPRS Bulletin* 29(4), 249–254.
- Bascompte, J., Melian, C.J., Sala, E., 2005.** Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 102, 5443–5447.
- Begon, M., J.L. Harper and C.R. Townsend. 1996.** *Ecology: individuals, populations, and communities*, Third Edition. Blackwell Science Ltd., Cambridge, Massachusetts, USA.
- Benrey, B., and W. O. Lamp. 1994.** Biological control in the management of planthopper population. Pages 519-550 in R. E Denno and T. J. Perfect, editors. *Planthoppers: their ecology and management*. Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- Bjorkman, C., and Liman, A., 2005.** Foraging behaviour influences the outcome of predator-predator interactions, *Ecol. Entomol.* 30:164-169
- Bolker, B., Holyoak, M., Krivan, V., Rowe, L., and Schmitz, O., 2003.** Connecting theoretical and empirical studies of trait-mediated interactions. *Ecology*, 84(5):1101–1114.
- Boucher D. and S. James, 1982.** The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:315-347
- Box, G. E. P., & Cox, D. R. 1964.** An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society, B*, 26(211-234).
- Breznak J.A., and A. Brune, 1994.** Role of Microorganisms in the Digestion of Lignocellulose by Termites, *Annual Review of Entomology* Vol. 39: 453-487 (Volume publication date January 1994
- Bruno, J.F., O'Connor, M.I., 2005.** Cascading effects of predator diversity and omnivory in a marine food web. *Ecol. Lett.* 8, 1048–1056.
- Bugg, R. L., F. L. Wäckers, K. E. Brunson, J. D. Dutcher, S. C. Phatak. 1991.** Coolseason cover crops relay intercropped with cantaloupe:

- influence on a generalist predator, *Geocoris punctipes* (Hemiptera: Lygaeidae). *Journal of Economic Entomology* 84(2): 408-416.
- Calvo J. and Urbaneja A., 2004.** *Nesidiocoris tenuis*, un aliado para el control biologico de la mosca blanca. *Horticultura Internacional* 44:20–25.
- Calvo J., Bolckmans K., Stansly F., Urbaneja A. 2009.** Predation by *Nesidiocoris tenuis* on *Bemisia tabaci* and injury to tomato. *BioControl* 54:237–246.
- Cardinale, B.J., Harvey, C.T., Gross, K., and Ives, A.R. 2003.** Biodiversity and Biocontrol: Emergent Impacts of a Multi-enemy Assemblage on Pest Suppression and Crop Yield in an Agroecosystem, *Ecology Letters*, 6, 857-865.
- Carnero, A., Dí'az, S., Amador, S., Hernandez, M. & Hernandez, E. 2000.** Impact of *Nesidiocoris tenuis* (Heteroptera: Miridae) on whitefly population in protected tomato crops. *IOBC/WPRS Bulletin* 23(1), 259.
- Chang G.C. and Kareiva P. 1999.** The case for indigenous generalists in biological control. In “theoretical approaches to biological control” (Hawkins B.A. and Cornell H.C., eds) 103-115. Cambridge University Press. Cambridge U.K.
- Charnov EL. 1976.** Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* 9: 129-136.
- Charnov, E. L., G. H. Orians, and K. Hyatt. 1976.** Ecological implications of resource depression. *American Naturalist* 110:247-259.
- Chau A. and Mackauer M. 1999.** Self-superparasitism in the solitary parasitoid *Monoctonus paulensis* (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae) proximate mechanisms. *Canadian Entomologist* 131: 769-777
- Cohen, A. C. 1990.** Feeding adaptations of some predaceous Hemiptera. *Annals of the Entomological Society of America* 83:1215–1223.
- Cohen, A. C. 1996.** Plant feeding by predatory Heteroptera: evolutionary and adaptational aspects of trophic switching. Pages 1–17 in O. Alomar and R. N. Wiedenmann, editors. *Zoophytophagous Heteroptera: implications for life history and integrated pest management*. Thomas Say Publications

in Entomology, Entomological Society of America, Lanham, Maryland, USA

- Colfer, R.G., and Rosenheim, J.A., 2001.** Predation on Immature Parasitoids and its Impact on Aphid Suppression, *Oecologia*, 126, 292\_304.
- Coll, M., Guershon, M., 2002.** Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plant and prey diets. *Annu. Rev. Entomol.* 47, 267–297.
- Connell, J.H., 1983.** On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am. Nat.*, 122, 661–696.
- Cottrell T.E., 2005.** Predation and cannibalism of lady beetle eggs by adult lady beetles. *Biol. Control*, **34**, 159-164.
- Γαμβριάς, X. 1994.** Οι Εχθροί Καλλιεργειών στα Θερμοκήπια (πανεπιστημιακές παραδόσεις). Γ.Π.Α.
- Darwin C. 1871. On the Origin of Species. Murray, London.**
- Davis, D. L. 1981.** Population dynamics of four species of *Geocoris* in the peanut agroecosystem. Ph.D. dissertation, Texas A&M University, College Station.
- Dawkins R. and Krebs J.R. 1979.** Arms races between and within species. *Proc. of the Royal Society of London Series B*, 205:489-511.
- DeBach P. and Rosen D. 1991.** Biological control by natural enemies. Cambridge University Press. Cambridge U.K.
- Diamond J. and Case T.J. 1986.** Community Ecology. Harper & Row, New York.
- Diehl, S. 1993.** Relative consumer sizes and the strengths of direct and indirect interactions in omnivorous feeding relationships. *Oikos* 68:151–157.
- Diehl, S. and R. Kornijow. 1997.** The influence of submerged macrophytes on trophic interactions among fish and invertebrates. In E. Jeppesen, Ma. Sondergaard, Mo. Sondergaard, and K. Christoffersen, editors. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer-Verlag, New York, New York, USA, in press.
- Dobel, H. G., and R. E Denno. 1994.** Predator planthopper interactions. Pages 325-399 in R. F. Denno and T. J. Perfect, editors. *Planthoppers: their*

ecology and management. Chapman and Hall, New York, New York, USA.

- Dolling, W. R. 1991.** "The Hemiptera." Oxford Univ. Press, New York.
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, D.N., 2002.** Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol. Lett.* 5, 558–567.
- Eggleton, P. and R. Belshaw. 1992.** Insect Parasitoids: An evolutionary overview. *Proc. R. Soc. London B.* 337: 1-20.
- Ehler, LE, 1990.** Introduction strategies in biological control of insects. In: *Critical Issues in Biological Control.* (Eds) M Mackauer, LE Ehler and J Roland. Intercept Press, Andover, Hants.
- Ehler, L.E., 2000.** Critical issues related to nontarget effects in classical biological control of insects. In: Follet, P.A., Duan, J.J. (Eds.), *Nontarget Effects of Biological Control.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 3–14.
- Enkegaard, A., Brødsgaard, H.F. & Hansen, D.L., 2001.** *Macrolophus caliginosus*: Functional response to whiteflies and preference and switching capacity between whiteflies and spider mites. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 101, 81-88.
- El-Dessouki, S.A., El-Kifl, A.H. and Helal, H.A., 1976.** Life cycle, host plants and symptoms of damage of the tomato bug, *Nesidiocoris tenuis* Reut. (Heteroptera: Miridae), in Egypt. *Journal of Plant Disease and Protection* 83(4), 204–220.
- Errington, P.L. 1946.** Predation and vertebrate populations. *Quarterly Review of Biology*, 21: 144-177.
- Eubanks, M.D., Denno, R.F., 1999.** The ecological consequences of variation in plants and prey for an omnivorous insect. *Ecology* 80, 1253–1266.
- Eubanks, M.D., Denno, R.F., 2000.** Host plants mediate omnivore–herbivore interactions and influence prey suppression. *Ecology* 81, 936–947.
- Eubanks M.D., J.D. Styrsky and R.F. Denno 2003.** The evolution of omnivory in heteropteran insects, *Ecology* 84, pp. 2549–2556.

- Evans D.L. and J.O. Schmidt, editors, 1990.** Insect defences: adaptive mechanisms and strategies of prey and predators. State University of New York Press, Albany, New York, USA
- Evans, E. W. 1991.** Intra versus interspecific interactions of ladybeetles (Coleoptera, Coccinellidae) attacking aphids. *Oecologia* 87:401–408.
- Fagan, W.F., 1997.** Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *Am. Nat.* 150, 554–567.
- Fantinou, A., Perdikis, D., Maselou, D. and Labropoulos, P. 2008.** Prey killing without consumption: does predator show adaptive foraging behavior. *Biological Control*, 47: 187-193.
- Fantinou A.A., D.Ch.Perdikis, P.Lampropoulos and D.Maselou, 2009.** Preference and consumption of *Macrolophus pygmaeus* preying on mixed instar assemblages of *Myzus persicae*. *Biological Control* 47: 187-193.
- Fauvel, G., Malausa, J., Kaspar, B., 1987.** Etude en laboratoire des principales caractéristiques biologiques de *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera: Miridae). *Entomophaga* 32, 529–543.
- Ferkovich, S. M., and J. P. Shapiro. 2004b.** Increased egg-laying in *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) fed artificial diet supplemented with an embryonic cell line. *Biol. Control* 31: 11-15.
- Feron P., 1978.** Biological Control of Insect Pests by Entomogenous Fungi. *Annual Review of Entomology* Vol. 23: 409-442
- Finke, D.L., Denno, R.F., 2004.** Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature* 429, 407–410.
- Finke, D.L., Denno, R.F., 2005.** Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in damping trophic cascades. *Ecol. Lett.* 8, 1299–1306.
- Flatt Th., and W. Weisser. 2000.** The Effects of Mutualistic Ants on Aphid Life History Traits. *Ecology* 81:3522–3529
- Foglar, H., Malausa, J.C., and Wajnberg, E. 1990,** The Functional Response and Preference of *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera: Miridae) for

Two of its Prey: *Myzus persicae* and *Tetranychus urticae*, *Entomophaga*, 35, 465-474.

- Fransen, J.J. 1990.** Natural enemies of whiteflies:fungi. In: Whiteflies: Their Bionomics, Pest Status and Management (Ed.: D. Gerling). Intercept Ltd., Andover, UK. pp. 187-210.
- Frazer, B. D., N. Gilbert, P. M. Ives, and D. A. Raworth. 1981.** Predator reproduction and the overall predator-prey relationship. *The Canadian Entomologist* 113:1015-1024.
- Frechette B., Rojo S., Alomar O., and Lucas E. 2007.** Intraguild Predation between Syrphids and Mirids: Who is the Prey? Who is the Predator?, *BioControl*, 52, 175\_191
- Gaston, K.J. 1991.** The magnitude of global insect species richness. *Conserv. Biol.* 5: 283-296.
- Gillespie, D.R., and Roitberg, B.D. 2006.** Inter-guild Influences on Intra-guild Predation in Plant-feeding Omnivores, in *Trophic and Guild Interactions in Biological Control*, eds. J. Brodeur and G. Boivin, Dordrecht, The Netherlands: Springer, pp. 71\_100.
- Gillot C., 1995.** *Entomology*. Plenum Press, New York..
- Godfray A.C.J. and Waage J.K. 1991.** Predictive modelling in biological control: the mango mealy bug (*Rastrococcus invadens*) and its parasitoids. *The Journal of Applied Entomology* 28:434-453.
- Goodchild A.J.P. 1966.** Evolution of the alimentary canal in the Hemiptera. *Biol. Rev.* 41 (1966), pp. 97–140.
- Goula M., Alomar O., 1994.** Miridos (Heteroptera Miridae) de interes en el control integrado de plagas en el tomate. Guia para su identification. *Boletin de Sanidad Vegetal Plagas*, 20: 131-143.
- Hall, S.J., Rafaelli, D., 1991.** Food-web patterns: lessons from a species rich web. *J. Anim. Ecol* 60, 823–842.
- Hailey, A., R. L. Chidavaenzi, and J. P. Loveridge. 1998.** Diet mixing in the omnivorous tortoise *Kinixys spekii*. *Functional Ecology* 12:373–385.



- Hassel, M. P., May, R M., 1974.** Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability. *J. Anim. Ecol.* 43: 567-594
- Hassel, M. P., Lawton, J. H. and Beddington, J. R. 1976.** The components of arthropod predation. 1. The prey death rate. *Journal of Animal Ecology* 45: 135- 164.
- Hassell, M.P., 1978.** *The Dynamics of Arthropod Predator Prey Systems* Monographs in Population Biology 13, pp: 1–237 Princeton, N.J: Prinnceton University Press
- Hawkins B.A. and Marino P.C. 1997.** The colonization of native phytophagous insects in North America by exotic parasitoids. *Oecologia* 112:566-571.
- Henry, T. J. and Wheeler, J. 1988.** Family Miridae Hahn. In: Henry, T. J. & Froeschner, R. C. (Eds), *Catalog of the Heteroptera, or true bugs of Canada and the continental United States.* E. J. Brill, Leiden, pp. 251–507.
- Herrera, C.M. 1984,** Avian Interference of Insect Frugivory: An Exploration into the Plantbird-fruit Pest Evolutionary Triad, *Oikos*, 42, 203\_210.
- Hobson, E. S. 1968.** Predatory behavior of some shore fishes in Gulf of California. U.S. Fish and Wildlife Service Resource Report 73:1-92.
- Holling C.S. 1959.** Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist*, 91, 385-98.
- Holling, C. S. 1965.** The functional response of predators to prey density. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 48: 1-86.
- Holling, C. S. 1966.** The functional response of invertebrate predators to prey density. *Mem. Entomol. Soc. Can.* 48, 86.
- Holt R.D. & Polis G.A. 1997.** A theoretical framework for intraguild predation. *Am. Nat.* **149**: 745–764.
- Holyoak, M. and Sachdev, S., 1998.** Omnivory and the stability of simple food webs. *Oecologia* 117, 413–419.

- Houseman J.G. and A.E.R. Downe 1983.** Cathepsin D-like activity in the posterior midgut of hemipteran insects, *Comp. Biochem. Physiol.* **75B** , pp. 509–512
- Jakobsen, L., Enkegaard, A. & Brødsgaard, H. F. 2002.** Interactions between the two polyphagous predators *Orius majusculus* and *Macrolophus caliginosus*. *IOBC-WPRS Bulletin* 25(1): 115–118
- Jeffries, M. 1990.** Interspecific differences in movement and hunting success in damselfly larvae (Zygoptera: Insecta): responses to prey availability and predation threat. *Freshwater Biology* 23:191-196.
- Jeschke, J. M. & Tollrian, R. 2007.** Prey swarming: which predators become confused and why? *Animal Behaviour*, 2007, 74, 387-393
- Jordan, F. and Scheuring, I., 2004.** Network ecology: topological constraints on ecosystem dynamics. *Phys. Life. Rev.* 1, 139– 172.
- Juliano, S.A., 1993.** Nonlinear curve fitting: predation and functional response curves. *Design and Analysis of Ecological Experiments* (eds S.M. Scheiner & J. Gurevitch), pp. 159–182. Chapman & Hall, New York.
- Isenhour D. J., Yeargan K. V., 1981.** Predation by *Orius insidiosus* on the soybean thrips, *Sericothrips variabilis*: effect of the prey stage and density *Environ. Entomol.* 10 (4): 496-500.
- Kahn, M. R., and J. B. Ford. 1967.** The distribution and localization of digestive enzymes in the alimentary canal and salivary glands of the cotton stainer, *Dysdercus fasciatus*. *Journal of Insect Physiology* 13:1619–1627.
- Kajita, H. 1978.** The feeding behavior of *Cyrtopeltis tenuis* Reuter on the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood). *Rostria* (Transactions of the Hemipteran Society of Japan) 29:235–238.
- Karban, R., Baldwin, I.T., 1997.** *Induced Responses to Herbivory*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Kareiva, P., 1994.** Higher order interactions as a foil to reductionist ecology. *Ecology* 75, 1527–1528.

- Kenmore, P. E., F. O. Carino, C. A. Perez, V. A. Dyck, and A. P. Gutierrez. 1984.** Population regulation of the rice brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stal) within rice fields in the Philippines. *Journal of Plant Protection in the Tropics* 1:19-37.
- Kimman Z.B. and Yeargan K.V. 1985.** Development and reproduction of the predator *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) reared on diets of selected plant material and arthropod prey. *Annals of the Entomological Society of America* 78: 464-467.
- King, C., and Dawson, P. 1973.** Population Biology and the Tribolium model. *Evolutionary Biology*, 5, 133\_227.
- Krebs, J.R. and Davies, N.B. 1997** (eds.) *Behavioural ecology an evolutionary approach.* (4<sup>th</sup> edition) Blackwell, Oxford.
- Καρανδεινός Μ., 1983.** Εισαγωγή Στην Πληθυσμιακή Οικολογία. Τόμος Ι. Εκδόσεις Γ.Π.Α. Αθήνα.
- LI Ling-rui,XUE Ren-feng,WANG Xiao-jing,ZENG Fan-rong.** Predation of *Nesidiocoris tenuis* to *Trialeurodes vaporariorum* and *Plutella xylostella*. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests,Institute of Plant Protection,Chinese Academy of Agricultural Sciences,Beijing 100081,China
- Libutan, G. M., and E. N. Bernardo. 1995.** The host preference of the capsid bug, *Cyrtopeltis tenuis* [sic] Reuter (Hemiptera: Miridae). *Philippine Entomol.* 9: 567–586.
- LeCato, G.L. 1978.** Functional Response of Flour Beetles to Density of Cigarette Beetles and the Role of Predation in Population Regulation, *Environmental Entomology*, 7, 77\_80.
- Losey, J.E., and Denno, R.F. 1998.** Positive Predator-predator Interactions: Enhanced Predation Rates and Synergistic Suppression of Aphid Populations, *Ecology*, 79, 2143-2152.
- Losey, J. E., and M. Vaughan. 2006.** The economic value of ecological services provided by insects. *BioScience* 56: 311–323.

- Lotka A.J. 1925.** Elements of physical biology. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Lawler, S.P., Morin, P.J., 1993.** Food web architecture and population dynamics in laboratory microcosms of protists. *Am. Nat.* 141, 675–686.
- Lucas I., Coderre D. & Brodeur J. 1998.** Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology* 79: 1084–1092.
- Lucas E. and O. Alomar 2002.** Impact of the presence of *Dicyphus tamaninii* Wagner (Heteroptera:Miridae) on whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) predation by *Macrolophus caliginosus* (Wagner) (Heteroptera: Miridae). *Biological Control* 25 (2002) 123–128.
- Lucas E. 2005.** Intraguild predation among aphidophagous predators. *Eur. J. Entomol.* 102: 351–364, 2005
- Lucas E., Labrie G., Vincent C. & Kovach J., 2007.** The multicolored Asian ladybeetle, *Harmonia axyridis*, beneficial or nuisance organism? In: Vincent C., Goettel M. & Lazarovitz G., eds. *Biological control: a global perspective*. Wallingford, UK: CABI Publishing
- Lucas E., Fréchette B. and Alomar O., 2009.** Resource quality, resource availability, and intraguild predation among omnivorous mirids. *Biocontrol Science and Technology*,19:6,555 — 572
- Luff, M.L. (1983).** The potential of predators for pest control. *Agriculture, Ecosystems & Environment* Volume 10, Issue 2, p.159-181
- Λυκουρέσης Π.Α. 1995.** Ολοκληρωμένη αντιμετώπιση εντόμων-εχθρών καλλιιεργειών (πανεπιστημιακές παραδόσεις). Γ.Π.Α.
- Lykouressis, D., Perdikis, D. and Tsagarakis, A. 2000.** Polyphagous mirids in Greece: Host plants and abundance in traps placed in some crops. *Bolletino Laboratorio di Entomologia Agraria ‘Fillippo Silvestri’*, 56: 57-68.
- Lykouressis D.P., Perdikis D.C. and Konstantinou A.D., 2009.** Predation Rates of *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae) on Different Densities of Eggs and Nymphal Instars of the Greenhouse Whitefly

*Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae). *Entomologia Generalis* 32: 105-112.

- Malais, M.H. Ravensberg, W.J. 2003**, 2nd ed. *Knowing and Recognizing – The biology of glasshouse pest and their natural enemies*. Koppert B.V and Reed Business Information. Netherlands p. 57-82.
- Malausa, J-C., and Trottin-Caudal, Y. 1996**. Advances in the strategy of use of the predaceous bug *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera: Miridae) in glasshouse crops. In “Zoophytophagous Heteroptera: Implications for Life History and Integrated Pest Management” (O. Alomar and R. N. Wiedenmann, Eds.), pp. 178–189. Thomas Say Publ. Entomol., Lanham, MD.
- Malezieux, S., Girardet, C., Navez, B., and Cheyrias, J-M. 1995**. Contre l’aleurode des serres en culture de tomates sous abris, utilisation et de’veloppement de *Macrolophus caliginosus* associe’ a’ *Encarsia formosa*. *Phytoma* 471, 29–32.
- Malcolm, S.B., 1992**. Prey defense and predator foraging. In: M.J. Crawley (ed), *Natural Enemies*, Blackwell Scientific Publications, Oxford:448-475.
- Matsumura M., G.M. Traftlet-Smith, C. Gratton, D. L. Finke, W. F. Fagan, and R. F. Denno, 2004**. Does intraguild predation enhance predator performance? A stoichiometric perspective. *Ecology*, 85(9), 2004, pp. 2601–2615
- May, R.M. 1973**. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton. 235 pp.
- McCann, K. and Hastings, A., 1997**. Re-evaluating the omnivory stability relationship in food webs. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264, 1249–1254.
- McGregor, R.R., Gillespie, D.R., Park, C.G., Quiring, D.M.J., Foisy, M.R.J., 2000**. Leaves or fruit? The potential for damage to tomato fruits by the omnivorous predator, *Dicyphus hesperus* Knight (Heteroptera: Miridae). *Entomol. Exp. Appl.* 95, 325–328.

- McMurtry, J.A., Croft, B.A., 1997.** Life-styles of phytoseiid mites and their roles in biological control. *Annu. Rev. Entomol.* 42, 291–321.
- Montserrat, M., Albajes, R., Castane, C., 2000.** Functional response of four heteropteran predators preying on greenhouse whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) and western flower thrips (Tysanoptera: Thripidae). *Environ. Entomol.* 29, 1075–1082.
- Montserrat, M., R. Albajes and C. Castane, 2004.** Behavioral responses of three plantinhabiting predators to different prey densities. *Biol. Control* 30: 256-264.
- Morin P.J. 1999.** *Community Ecology.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Morin, P.J. and Lawler, S.P., 1996.** Effects of food chain length and omnivory on population dynamics in experimental food webs. In: Polis, G.A., Winemiller, K.O. (Eds.), *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics.* Chapman and Hall, New York, pp. 218–230.
- Morin, P.J. 1999.** Productivity, intraguild predation, and population dynamics in experimental food webs. *Ecology* 80:752–760
- Moynihan, M. 1962.** The organization and probable evolution of some mixed species flocks of neotropical birds. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 143:1-110.
- Murdoch, W.W. 1973.** The functional response of predators. *J. Appl. Ecol.* 10: 335-342.
- Murdoch, W.W. and A. Oaten. 1975.** Predation and population stability. *Advances in Ecological Research* 9: 1-131
- Murdoch, W. W. 1990.** The relevance of pest-enemy models to biological control. Pages 1-24 in M. Mackauer, L. E. Ehler, and J. Roland, editors. *Critical issues in biological control.* Intercept, Andover, UK.
- Μπουχέλος, Κ. 2005.** Έντομα αποθηκών (Πανεπιστημιακές παραδόσεις). 97-100.
- Namba T., K. Tanabe, N. Maeda 2008.** Omnivory and stability of food webs. *Ecological Complexity* 5 (2008) 73-85.

- Nicoli, G. and Burgio, G. 1997.** Mediterranean biodiversity as source of new entomophagous species for biological control in protected crops. Bulletin IOBC/WPRS, 20 (4): 27-38.
- Nóia M., I. Borges & A.O. Soares, 2008.** Intraguild predation between the aphidophagous ladybird beetles *Harmonia axyridis* and *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae): the role of intra- and extraguild prey densities. Biological Control, 46: 140-146.
- Odum E.P., 1971.** Fundamentals of Ecology (Third edition). W.B. Saunders Comp. Philadelphia.
- Paine, R. T. 1992.** Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. Nature 355:73– 75.
- Pastorok RA. 1981.** Prey vulnerability and size selection by Chaoborus larvae. Ecology, 62: 1311-1324.
- Peacor, S. D. and E. E. Werner. 1997.** Trait-mediated indirect interactions in a simple aquatic food web. Ecology 78:1146-1156.
- Perdikis, D. and Lykouressis, D. 1997.** Rate of development and mortality of nymphal stages of the predator *Macrolophus pygmaeus* Rambur feeding on various preys and hosts plants. Bulletin IOBC/WPRS, 20(4): 241-248.
- Perdikis, D. and Lykouressis, D. 1999.** Development and mortality of nymphal stages of the predator bug *Macrolophus pygmaeus*, when maintained at different temperatures and on different hosts plants. Bulletin IOBC/WPRS, 22(5): 137-144.
- Perdikis, D. and Lykouressis, D. 2000.** Effects of various items, host plant and temperature on the development and survival of *Macrolophus pygmaeus* (Rambur) (Hemiptera: Miridae). Biological Control 17: 55-60.
- Perdikis, D. Ch., and D. P. Lykouressis. 2002.** Life table and biological characteristics of *Macrolophus pygmaeus* when feeding on *Myzus persicae* and *Trialeurodes vaporariorum*. Entomol. Exp. Appl. 102: 261-272.
- Perdikis, D.C. and Lykouressis, D.P., 2004.** *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae) population parameters and biological characteristics

when feeding on eggplant and tomato without prey. *Journal of Economic Entomology* 97, 1291–1298.

- Perdikis, D.C., Lykouressis, D.P. and Economou, L.P., 2004.** Influence of light–dark phase, host plant, temperature, and their interactions on the predation rate in an insect predator. *Environmental Entomology* 33, 1137–1144.
- Perdikis D., Ch. Favas, D. Lykouressis and A. Fantinou. 2007.** Ecological relationships between non-cultivated plants and insect predators in agroecosystems: the case of *Dittrichia viscosa* (Asteraceae) and *Macrolophus caliginosus* (Hemiptera: Miridae). *Acta Oecologica*: 31, 299-306.
- Perdikis, D., Fantinou A.A., N. Garantonakis, P. Kitsis, D. Maselou and S. Panagakis. 2009.** Studies on the damage potential of the predator *Nesidiocoris tenuis* on tomato plants. *Bulletin of Insectology* 62: 41-46
- Perfecto, I., A. Mas, T. Dietsch, and J. Vandermeer. 2003.** Conservation of biodiversity in coffee agroecosystems: a tri-taxa comparison in southern Mexico. *Biodiversity and Conservation* 12:1239-1252.
- Pimm, S. L. 1982.** Food webs. Chapman and Hall, London, UK
- Pimm, S.L., Lawton, J.H., 1978.** On feeding on more than one trophic level. *Nature* 275, 542–544.
- Pimm, S.L., Lawton, J.H., Cohen, J.E., 1993.** Food web patterns and their consequences. *Nature (London)* 350, 669–674.
- Polis, G.A., and McCormick, S.J. 1987,** Intraguild Predation and Competition among Desert Scorpions, *Ecology*, 68, 332\_343.
- Polis G.A., Myers C.A. and Holt R.D., 1989.** The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:297-330.
- Polis, S.L., 1991.** Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food-web theory. *Am. Nat.* 138, 123–155.
- Polis, G.A., Strong, D.R., 1996.** Food web complexity and community dynamics. *Am. Nat.* 147, 813–846.



- Powell, J.R., and Webster, J.M., 2004.** Intraguild Antagonism between Biological Controls: Impact of Entomopathogenic Nematode Application on an Aphid Predator, *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae), *Biological Control*, 30, 110\_118.
- Power, M. 1990.** Effects of fish in river food webs. *Science* (Washington, D.C.) 250:411–415.
- Pianka E., 2000.** *Evolutionary Ecology* 6<sup>th</sup> edition, Pearson Education, Inc.
- Raman, K. & Sanjayan, K.P., 1984.** Host plant relationships and population dynamics of the mirid, *Cyrtopeltis tenuis* Reut. (Hemiptera: Miridae). *Proceedings Indian Academy of Science (Animal Science)* 50(4), 355–361.
- Riechert, S.E., Lawrence, K., 1997.** Test for predation effects of single versus multiple species of generalist predators: spiders and their insect prey. *Entomol. Exp. Appl.* 84, 147–155.
- Riudavets, J. and Castane, C., 1998.** Identification and evaluation of native predators of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) in the Mediterranean. *Environ. Entomol.* 27, 86–93.
- Ricklefs R.E. 1969.** An analysis of nesting mortality in birds. *Smiths Cont Zoology*, 9:1-48.
- Rogers, D. J. 1972.** Random search and insect population models. *Journals of American Ecology* 41: 369-383
- Root R. 1967.** The niche exploitation pattern of the blue-grey gnat catcher. *Ecol. Monogr.* 37: 317–350.
- Rosenheim J.A., Wilhoit L.R. and Armer C.A. 1993.** Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population. *Journal Oecologia* 96:439-449.
- Rosenheim, J. A., H. K. Kaya, L. E. Ehler, J. J. Marois, and B. A. Jaffee. 1995.** Intraguild predation among biological-control agents: theory and practice. *Biological Control* 5: 303-335.
- Rosenheim, J.A., 1998.** Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Ann. Rev. Entomol.* 43, 421–447.

- Rosenheim, J.A., 2001.** Source-sink dynamics for a generalist insect predator in a habitat with strong higher-order predation. *Ecol. Monogr.* 71, 93–116.
- Rosenheim, J.A., Glik, T.E., Goeriz, R.E., Ramert, B., 2004.** Linking a predator's foraging behavior with its effects on herbivore population suppression. *Ecology* 85(12), 3362–3372.
- Royama, T., 1971.** A comparative study of models for predation and parasitism. *Researches on Population Ecology, Supplement 1*, pp. 1-91.
- Ruberson JR, Tauber MJ and Tauber CA, 1986.** Plant feeding by *Podisus maculiventris* (Heteroptera; Pentatomidae): Effect on survival, development, and preoviposition period. *Environ Entomol* 15: 894-897.
- Russel LM. 1977.** Hosts and distribution of the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (WESTWOOD) (Hemiptera: Homoptera: Aleyrodidae). *U.S.D.A. Coop. plant pest rep.* 2: 449-458.
- Sabelis MW. 1992.** Predatory arthropods. In: *Natural Enemies* (Crawley M.J. ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford; 225-264.
- Sanchez JA, del Pino-Perez M, Davo MM, Martinez-Cascales JI, Lacasa A, 2006.** Zoophytophagy of the plantbug *Nesidiocoris tenuis* in tomato crops in southeast Spain. *IOBC wprs Bull.* 29, 243–248.
- Sanchez, J.A. & Lacasa, A., 2008.** Impact of the zoophytophagous plant bug *Nesidiocoris tenuis* (Heteroptera: Miridae) on tomato yield. *Journal of Economic Entomology* 101(6), 1864–1870.
- SAS Institute. JMP version 8.0 (2008)** Cary (NC): SAS Institute Inc
- Schaefer, C. W., and A. R. Panizzi. 2000.** Economic importance of Heteroptera: a general view. Pages 3–8 in C. W. Schaefer and A. R. Panizzi, editors. *Heteroptera of economic importance*. CRC Press, New York, New York, USA.
- Schowalter D and Timothy, 1996.** *Insect Ecology. An Ecosystem Approach*. Academic Press.

- Schuh, R. T. and J. A. Slater. 1995.** True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera). Classification and Natural History. Cornell University Press, Ithaca, New York. xii + 338 pp.
- Sher R.B., Parrella M.P. and Kaya H.K. , 2000.** Biological Control of the Leafminer *Liriomyza trifolii* (Burgess): Implications for Intraguild Predation between *Diglyphus begini* Ashmead and *Steinernema carpocapsae* (Weiser). *Biological Control*, 17:2, pp. 155-163(9)
- Shurin, J.B., Gruner, D.S. and Hillebrand, H., 2006.** All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs. *Proc. R. Soc. Lond. B* 273, 1–9.
- Siddique, A. B. & Chapman, R. B. 1987.** Effect of prey type and quantity on the reproduction, development and survival of Pacific damsel bug, *Nabis kinbergii* Reuter (Hemiptera: Nabidae). *NZ J. Zool.* 14, 343–349.
- Sih, A. 1992.** Forager uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs. *American Naturalist* 139:1052-1069.
- Sih, A., G. Englund, and D. Wooster. 1998.** Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology and Evolution* 13:350–355.
- Simberloff, D. and Stiling, P. 1996.** How risky is biological control? *Ecology*, 77:1965-1974.
- Singer, M.S. and E.A. Bernays. 2003.** Understanding omnivory needs a behavioral perspective. *Ecology* 84: 2532-2537 (Invited Special Feature).
- Snyder W.E. and Wise D.H. 2001.** Contrasting trophic cascades generated by a community of generalist predators. *Ecology* 82:1571-1583.
- Snyder, W.E. and Ives, A.R., 2003.** Interactions between specialist and generalist natural enemies: parasitoids, predators, and pea aphid biocontrol. *Ecology* 84, 91–107.
- Snyder, W.E., Chang, G.C., Prasad, R.P., 2004.** Biodiversity and successful conservation biological control: is there a relationship? In: P. Barbosa, I. Castellanos (Eds.), *Ecology of Predator–Prey Interactions*. Oxford University Press, Oxford, UK.

- Solomon ME. 1949** The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology*, 18: 1-35.
- Soluk, D. A. & Collins, N.C., 1988.** Synergistic interactions between fish and stoneflies: facilitation and interference among stream predators. *Oikos*, 52,94–100.
- Soluk, D.A. 1993.** Multiple predator effects: predicting combined functional responses of stream fish and invertebrate predators. *Ecology*, **74**, 219–225.
- Soluk, D. A., and J. S. Richardson. 1997.** The role of stoneflies in enhancing the growth of trout: a test of the importance of predator-predator facilitation within a stream community. *Oikos* 80:214-219.
- Spiller, D. A., and T. S. Schoener. 1994.** Effects of top and intermediate predators in a terrestrial food web. *Ecology* 75:182-196.
- SPSS Inc., 2010.** SPSS, SPSS v. 19.0.0, SPSS Inc., Chicago 2010
- Stiling, P., 1993.** Why do natural enemies fail in classical biological control programs? *Am. Entomol.* 39, 31–37.
- Straub, C.S., Finke, D.L., and Snyder, W.E. 2008.** ‘Are the Conservation of Natural Enemy Biodiversity and Biological Control Compatible Goals?’, *Biological Control*, 45, 225\_237.
- Streams FA, 1994.** Effect of prey size on attack components of the functional response by *Notonecta undulata*. *Oecologia* 98: 57 - 63.
- Strong, D.R., 1992.** Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor control in species ecosystems. *Ecology* 73, 747–754.
- Sunderland, K., 1999.** Mechanisms underlying the effects of spiders on pest populations. *J. Arachnol.* 27, 308–316.
- Sweet MH 1960.** The seed bugs: a contribution to the feeding habits of the Lygaeidae (Hemiptera:Heteroptera). *Ann Entomol Soc Am* 53: 317-321.
- Tavella L., Alma A., Sargiotto C., 1997.** Samplings of Miridae Dicyphinae in tomato crops of northwestern Italy. *IOBC/WPRS Bulletin*, 20 (4): 249-256.

- Thingstad, T. F., H. Havskum, K. Garde, and B. Riemann. 1996.** On the strategy of "eating your competitor": a mathematical analysis of algal mixotrophy. *Ecology* 77:2108-2118.
- Thompson J.N., 1982.** Interaction and Coevolution. Wiley-Interscience, New York.
- Tommasini M. G., Nicoli G. 1994.** Pre-imaginal activity of four Orius species reared on two preys. *IOBC/WPRS Bull.*, 17 (5): 237-241
- Tommasini M.G., G. Burgio, F. Mazzoni, S Maini, 2002.** On intra-guild predation and cannibalism in *Orius insidiosus* and *Orius laevigatus* (Rhynchota Anthocoridae): laboratory experiments. *Bulletin of Insectology* 55 (1-2): 49-54
- Torreno, H.S., 1994.** Predation behaviour and efficiency of the bug *Cyrtopeltis tenuis* (Hemiptera: Miridae), against the cutworm, *Spodoptera litura* (F.). *Philippine Entomologist* 9(4), 426–434.
- Torreno H. S., Magallona E. D., 1994.** Biological relationship of the bug, *Cyrtopeltis tenuis* Reuter (Hemiptera: Miridae) with tobacco. *Philippine Entomologist*, 9: 406-425.
- Urbaneja A, Tapia G, Stansly P, 2005.** Influence of host plant and prey availability on developmental time and survivorship of *Nesidiocoris tenuis* (Het.: Miridae). *Biocontrol Sci. Technol.* 15, 513–518.
- Volterra, V. 1926.** Animal ecology. McGraw-Hill, New York
- Wei, Q., and Walde, S. J., 1997.** The functional response of *Typhlodromus pyri* to its prey, *Panonychus ulmi*: The effect of pollen. *Experimental and Applied Acarology*, 21, 677–684.
- Walde S. J. 1995.** Internal Dynamics and Metapopulations: Experimental Tests with Predator-Prey Systems. *Population Dynamics New Approaches and Synthesis 1995*, Pages 173-193.
- Wheeler, A. G. Jr. & Henry, T. J. 1992.** A synthesis of the Holarctic Miridae (Heteroptera): distribution, biology, and origin, with emphasis on North America. Entomological Society of America, Lanham, Maryland, 282 pp.

- Wheeler A . G . 2001.** Predacious Plant Bugs (Miridae). Heteroptera of Economic Importance. CRC Press 2001 Pages 657–693
- Weidenmann R.N. and Smith G.W. 1997.** Attributes of natural enemies in ephemeral crop habitats. *Biological Control* 10:16-22.
- Werner, E. E. and S. D. Peacor. 2003.** A review of trait-mediated indirect interactions. *Ecology* 84: 1083-1100.
- Winemiller, K.O., 1990.** Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecol. Monogr.* 60, 331–367.
- Wissinger, S.A., Sparks, G.B., Rouse, G.L., Brown, W.S., and Steltzer, H. (1996),** Intraguild Predation and Cannibalism among Larvae of Detritivorous Caddisflies in Subalpine Wetlands, *Ecology*, 77, 2421-2430.
- Zaret, T. M., and R. T. Paine. 1973.** Species introduction in a tropical lake. *Science* 182:449-455.