

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΣΧΟΛΗ ΓΕΩΠΟΝΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ ΚΑΙ ΑΓΡΟΤΙΚΟΥ
ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ

ΜΕΛΕΤΗ ΤΗΣ ΒΙΟΟΙΚΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΤΗΣ ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑΣ
ΔΙΑΦΟΡΕΤΙΚΩΝ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ ΤΗΣ ΜΥΓΑΣ ΤΗΣ ΜΕΣΟΓΕΙΟΥ
CERATITIS CAPITATA (DIPTERA: TEPHRITIDAE)

ΑΛΕΞΑΝΔΡΟΣ Δ. ΔΙΑΜΑΝΤΙΔΗΣ
ΓΕΩΠΟΝΟΣ

ΔΙΔΑΚΤΟΡΙΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ

Ν. ΙΩΝΙΑ ΜΑΓΝΗΣΙΑΣ, ΦΕΒΡΟΥΑΡΙΟΣ 2009

ΜΕΛΕΤΗ ΤΗΣ ΒΙΟΟΙΚΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΤΗΣ ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑΣ ΔΙΑΦΟΡΕΤΙΚΩΝ
ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ ΤΗΣ ΜΥΓΑΣ ΤΗΣ ΜΕΣΟΓΕΙΟΥ *CERATITIS CAPITATA*
(DIPTERA: TEPHRITIDAE)

ΑΛΕΞΑΝΔΡΟΣ Δ. ΔΙΑΜΑΝΤΙΔΗΣ
ΔΙΔΑΚΤΟΡΙΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ

Η διατριβή εκπονήθηκε στο Εργαστήριο Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας, του
Τμήματος Γεωπονίας Φυτικής Παραγωγής και Αγροτικού Περιβάλλοντος, του Πανεπιστημίου
Θεσσαλίας

Τριμελής Συμβουλευτική Επιτροπή

Ν. Θ. Παπαδόπουλος	Επίκουρος Καθηγητής	Εισηγητής
Β. Ι. Κατσόγιαννος	Καθηγητής	Μέλος
Ι. Α. Τσιτσιπής	Συνταξιούχος Καθηγητής	Μέλος

Επταμελής Εξεταστική Επιτροπή

Ν. Θ. Παπαδόπουλος	Επίκουρος Καθηγητής	Εισηγητής
Β. Ι. Κατσόγιαννος	Καθηγητής	Μέλος
Ι. Α. Τσιτσιπής	Συνταξιούχος Καθηγητής	Μέλος
Δ. Κ. Σταμόπουλος	Καθηγητής	Μέλος
Μ. Σαββοπούλου-Σουλτάνη	Καθηγήτρια	Μέλος
Ν. Α. Κουλούσης	Επίκουρος Καθηγητής	Μέλος
Χ. Νάκας	Λέκτορας	Μέλος

Ν. ΙΩΝΙΑ ΜΑΓΝΗΣΙΑΣ, ΦΕΒΡΟΥΑΡΙΟΣ 2009

Στους γονείς μου Δημήτρη & Μαρία

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

ΠΡΟΛΟΓΟΣ-ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ	8
ΕΥΡΕΙΑ ΠΕΡΙΛΗΨΗ	10
SUMMARY	14
1 ΓΕΝΙΚΗ ΕΙΣΑΓΩΓΗ	17
1.1 Μορφολογικά χαρακτηριστικά του εντόμου	17
1.2 Ξενιστές και οικονομική σημασία.....	19
1.3 Καταγωγή και γεωγραφική εξάπλωση.....	20
1.4 Βιολογία του εντόμου	22
1.5 Αντιμετώπιση	23
1.6 Βιολογικές εισβολές της μύγας της Μεσογείου σε νέες περιοχές .	26
1.7 Διαφοροποίηση βιολογικών χαρακτηριστικών μεταξύ γεωγραφικά απομονωμένων πληθυσμών	30
1.8 Σκοπός της παρούσας διατριβής	34
2 ΓΕΝΙΚΑ ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ	40
2.1 Εργαστηριακές συνθήκες	40
2.2 Έντομα που χρησιμοποιήθηκαν και μέθοδος εκτροφής τους.....	40
3 ΒΙΟΛΟΓΙΑ ΕΝΗΛΙΚΩΝ ΔΙΑΦΟΡΕΤΙΚΩΝ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ ΤΗΣ ΜΥΓΑΣ ΤΗΣ ΜΕΣΟΓΕΙΟΥ	49
3.1 Περίληψη	49
3.2 Εισαγωγή.....	50
3.3 Υλικά και μέθοδοι.....	53
3.3.1 Γενικά.....	53
3.3.2 Εκτροφή ανηλικών F ₁ γενεάς.....	53
3.3.3 Δημογραφικές παράμετροι ενηλίκων.....	55
3.3.4 Στατιστική ανάλυση	57
3.4 Αποτελέσματα	58
3.4.1 Επιβίωση διαφορετικών πληθυσμών	58
3.4.2 Αναπαραγωγή.....	63
3.5 Συζήτηση.....	70
4 ΒΙΟΛΟΓΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ ΑΝΗΛΙΚΩΝ ΣΤΑΔΙΩΝ ΚΑΙ ΠΑΡΑΜΕΤΡΟΙ ΑΥΞΗΣΗΣ ΓΕΩΓΡΑΦΙΚΑ ΑΠΟΜΟΝΩΜΕΝΩΝ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ ΤΗΣ ΜΥΓΑΣ ΤΗΣ ΜΕΣΟΓΕΙΟΥ	78

4.1	Περίληψη	78
4.2	Εισαγωγή.....	79
4.3	Υλικά και μέθοδοι.....	81
4.3.1	Γενικά.....	81
4.3.2	Βιολογία ανηλίκων σταδίων διαφορετικών πληθυσμών	81
4.3.3	Πληθυσμιακές παράμετροι.....	82
4.3.4	Στατιστική ανάλυση	83
4.4	Αποτελέσματα	84
4.4.1	Βιολογικά χαρακτηριστικά ανηλίκων σταδίων	84
4.4.2	Πληθυσμιακές παράμετροι.....	92
4.5	Συζήτηση.....	95
5	ΔΙΑΦΟΡΕΣ ΣΤΟ ΣΕΞΟΥΑΛΙΚΟ ΚΑΛΕΣΜΑ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ ΤΗΣ ΜΥΓΑΣ ΤΗΣ ΜΕΣΟΓΕΙΟΥ	101
5.1	Περίληψη.....	101
5.2	Εισαγωγή.....	102
5.3	Υλικά και μέθοδοι.....	106
5.3.1	Γενικά.....	106
5.3.2	Επίδραση της ηλικίας και της τροφής των ενηλίκων στο σεξουαλικό κάλεσμα των διαφορετικών πληθυσμών.....	106
5.3.3	Ημερήσιος ρυθμός σεξουαλικού καλέσματος.....	107
5.3.4	Στατιστική ανάλυση	107
5.4	Αποτελέσματα	108
5.4.1	Επίδραση του πληθυσμού, της ηλικίας και της τροφής των ενηλίκων στο σεξουαλικό κάλεσμα	108
5.4.2	Επίδραση του πληθυσμού, της τροφής των ενηλίκων και της ώρας της ημέρας στο σεξουαλικό κάλεσμα	113
5.5	Συζήτηση.....	116
6	ΠΡΟΣΑΡΜΟΓΗ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ ΤΗΣ ΜΥΓΑΣ ΤΗΣ ΜΕΣΟΓΕΙΟΥ ΣΤΟ ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ	121
6.1	Περίληψη.....	121
6.2	Εισαγωγή.....	122
6.3	Υλικά και μέθοδοι.....	124
6.3.1	Γενικά.....	124
6.3.2	Βιολογικά χαρακτηριστικά ανηλίκων σταδίων	125

6.3.3 Βιολογικά χαρακτηριστικά ενηλίκων	125
6.3.4 Στατιστική ανάλυση	126
6.4 Αποτελέσματα	127
6.4.1 Βιολογικά χαρακτηριστικά ανηλίκων	127
6.4.2 Προσαρμογή στο εργαστήριο και βιολογικά χαρακτηριστικά ενηλίκων	136
6.5 Συζήτηση	147
7 ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ ΣΥΝΩΣΤΙΣΜΟΥ ΚΑΤΑ ΤΗΝ ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΤΩΝ ΠΡΟΝΥΜΦΩΝ ΣΤΗ ΒΙΟΛΟΓΙΑ ΕΝΟΣ ΜΑΚΡΟΒΙΟΥ ΚΑΙ ΕΝΟΣ ΒΡΑΧΥΒΙΟΥ ΠΛΗΘΥΣΜΟΥ ΤΗΣ ΜΥΓΑΣ ΤΗΣ ΜΕΣΟΓΕΙΟΥ.....	152
7.1 Περίληψη	152
7.2 Εισαγωγή.....	153
7.3 Υλικά και μέθοδοι.....	157
7.3.1 Γενικά.....	157
7.3.2 Επίδραση της πυκνότητας των προνυμφών στη βιολογία των ανηλίκων	158
7.3.3 Επίδραση της πυκνότητας των προνυμφών στη βιολογία των ενηλίκων	159
7.3.4 Στατιστική ανάλυση	161
7.4 Αποτελέσματα	162
7.4.1 Επίδραση της πυκνότητας των προνυμφών στη βιολογία των ανηλίκων	162
7.4.1.1 Επιβίωση ανηλίκων σταδίων	162
7.4.1.2 Μήκος και βάρος νυμφών.....	165
7.4.1.3 Διάρκεια ανάπτυξης ανηλίκων σταδίων	171
7.4.2 Επίδραση της πυκνότητας των προνυμφών στη βιολογία των ενηλίκων	176
7.4.2.1 Επιβίωση	176
7.4.2.2 Ωοπαραγωγή.....	181
7.5 Συζήτηση	184
8 ΑΝΑΚΕΦΑΛΑΙΩΣΗ, ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ, ΕΦΑΡΜΟΓΕΣ ΤΩΝ ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΩΝ, ΠΡΟΟΠΤΙΚΕΣ	192
8.1 Πρακτικές εφαρμογές των αποτελεσμάτων	197
8.2 Προοπτικές περαιτέρω έρευνας.....	198

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ.....	200
ΒΙΟΓΡΑΦΙΚΟ ΣΗΜΕΙΩΜΑ.....	220

ΠΡΟΛΟΓΟΣ-ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Η παρούσα διατριβή εκπονήθηκε κατά τα έτη 2005 – 2008 στο Εργαστήριο Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Τμήματος Γεωπονίας Φυτικής Παραγωγής και Αγροτικού Περιβάλλοντος του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας.

Η διατριβή αποτελείται (εκτός από την εισαγωγή, τα γενικά υλικά και τις μεθόδους και την ανακεφαλαίωση) από πέντε σχετικά αυτοτελή και αλληλοσχετιζόμενα κεφάλαια. Το κάθε κεφάλαιο περιλαμβάνει περίληψη, εισαγωγή, υλικά και μεθόδους, αποτελέσματα και συζήτηση των αποτελεσμάτων. Λόγω της σχετικής αυτοτέλειας των κεφαλαίων κάποιες επαναλήψεις, ιδίως στην εισαγωγή και τα υλικά και μεθόδους του κάθε κεφαλαίου, ήταν αναπόφευκτες.

Θερμότερες ευχαριστίες οφείλω στον Επίκουρο Καθηγητή κ. Ν. Θ. Παπαδόπουλο, επιβλέποντα της διδακτορικής μου διατριβής, για την ανάθεση του θέματος, τη συνεχή καθοδήγηση και βοήθεια στην εκτέλεση των πειραμάτων και την παρουσίαση των αποτελεσμάτων, καθώς και τις διορθώσεις του στο κείμενο της διατριβής. Επίσης ευχαριστώ τους καθηγητές κ. Β. Ι. Κατσόγιαννο και Ι. Α. Τσιτσιπή, μέλη της συμβουλευτικής επιτροπής, για τις υποδείξεις και τη συμβολή τους στην παρουσίαση του κειμένου.

Επίσης οφείλω να ευχαριστήσω για τη συμμετοχή τους στην εξεταστική επιτροπή τους καθηγητές κ.κ. Δ. Κ. Σταμόπουλος, Μ. Σαββοπούλου-Σουλτάνη, τον επίκουρο καθηγητή κ. Ν. Α. Κουλούση και το Λέκτορα Χ. Νάκα.

Ευχαριστώ θερμά τους καθηγητές του Πανεπιστημίου της Καλιφόρνιας Davis, Dr J. R. Carey και Dr H. G. Müller, καθώς και την υποψήφια διδάκτορα του Πανεπιστημίου της Καλιφόρνιας S. Wu για τις χρήσιμες υποδείξεις τους στη συγγραφή των δημοσιευμάτων που προέκυψαν από την παρούσα διατριβή. Επίσης θερμές ευχαριστίες οφείλω στο Λέκτορα κ. Χ. Θ. Νάκα για την πολύτιμη βοήθεια του στη στατιστική επεξεργασία των αποτελεσμάτων.

Ευχαριστίες εκφράζονται στους Δρες: P. Rendon (ARS USDA, Guatemala), D. McInnis and R. Vargas (USDA, Hawaii), A. Malavasi (Mosca Fruit, Brazil), B. Paranhos (Emprapa, Brazil), L. Dantas (Madeira), C. Caceres (IAEA, Vienna), and S. Ekesi (ICIPE, Kenya) για τη συλλογή και αποστολή

νυμφών του εντόμου από διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές που χρησιμοποιήθηκαν στα πειράματα.

Θερμές ευχαριστίες εκφράζονται στις κκ. Μ. Γιαννάκου και Α. Πρωτογέρου, βοηθητικό προσωπικό του Εργαστηρίου Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Π.Θ., για την πολύτιμη βοήθεια τους κατά την εκτέλεση των πειραμάτων, καθώς επίσης και στο διδάκτορα Εντομολογίας κ. Κ. Ζάρπα για τις εποικοδομητικές συζητήσεις σε θέματα εντομολογίας. Ευχαριστώ επίσης τις υποψήφιες διδάκτορες κκ. Σ. Παπαναστασίου και Κ. Μωραίτη για τις χρήσιμες συζητήσεις κατά την εκτέλεση των πειραμάτων.

Τμήμα της παρούσας διατριβής πραγματοποιήθηκε με την υποστήριξη του National Institute on Ageing (USA).

Τέλος, θα ήθελα να ευχαριστήσω τους γονείς μου και τον αδελφό μου, καθώς και την κ. Κ. Κραββαρίτη για τη θερμή και διαρκή τους συμπαράσταση καθόλη τη διάρκεια εκπόνησης της διδακτορικής μου διατριβής.

ΕΥΡΕΙΑ ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Μελετήθηκε στο εργαστήριο (25 °C) η βιοοικολογία και η συμπεριφορά γεωγραφικά απομονωμένων πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) που προέρχονταν από έξι διαφορετικές περιοχές, οι οποίες παρουσιάζουν μεγάλες κλιματικές διαφορές μεταξύ τους (Κένυα, Η.Π.Α., Γουατεμάλα, Βραζιλία, Πορτογαλία και Ελλάδα). Σε όλα τα πειράματα χρησιμοποιήθηκαν έντομα F₁ γενεάς, εκτός από τα πειράματα που αφορούσαν στην ανταπόκριση δύο πληθυσμών του εντόμου με διαφορετική διάρκεια ζωής ενηλίκων στην καταπόνηση που οφείλονταν στο συνωστισμό των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους, όπου χρησιμοποιήθηκαν και έντομα τα οποία είχαν εκτραφεί για περισσότερες γενεές στο εργαστήριο.

Σε μία πρώτη ενότητα πειραμάτων, μελετήθηκε, σε ταυτόσημες εργαστηριακές συνθήκες (common garden experiments), η διάρκεια ζωής και η αναπαραγωγική ικανότητα ενηλίκων (F₁ γενεά) πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από έξι διαφορετικές περιοχές (Κένυα, Χαβάη, Γουατεμάλα, Βραζιλία, Πορτογαλία και Ελλάδα). Τα θηλυκά βρέθηκαν να είναι είτε σχετικά βραχύβια (στη συνέχεια της διατριβής θα αναφέρονται ως βραχύβια) [μέση αναμενόμενη διάρκεια ζωής στην ηλικία 0 (e₀) 48 – 58 ημέρες (Κένυα, Χαβάη, Γουατεμάλα)], είτε σχετικά μακρόβια (στη συνέχεια της διατριβής θα αναφέρονται ως μακρόβια) [(e₀) 72 – 76 ημέρες (Βραζιλία, Πορτογαλία, Ελλάδα)], ενώ τα αρσενικά με μία εξαίρεση (Γουατεμάλα) ήταν μακρόβια (e₀ 106 – 122 ημέρες). Η διάρκεια ζωής των αρσενικών ήταν μεγαλύτερη από των θηλυκών σε όλους τους πληθυσμούς. Ωστόσο, η διαφορά μεταξύ των δύο φύλων στη διάρκεια ζωής παρουσίασε μεγάλη παραλλακτικότητα ανάμεσα στους πληθυσμούς (20 – 58 ημέρες). Οι έξι πληθυσμοί δε διέφεραν σημαντικά ως προς τη μέση ωοπαραγωγή των θηλυκών. Ωστόσο υπήρχαν μεγάλες διαφορές μεταξύ των πληθυσμών στην κατανομή της ωοτοκίας σε σχέση με την ηλικία. Συγκεκριμένα, η περίοδος πρωτοκίας ήταν σημαντικά μικρότερη για τα θηλυκά των βραχύβιων πληθυσμών, τα οποία ωοτοκούσαν υψηλούς αριθμούς αυγών νωρίτερα κατά τη διάρκεια της ζωής τους σε σχέση με εκείνα των μακρόβιων πληθυσμών. Σε όλους τους πληθυσμούς παρατηρήθηκε μετα-αναπαραγωγική διάρκεια ζωής,

η οποία ήταν σημαντικά μεγαλύτερη για τα θηλυκά από την Κένυα. Συνεπώς φαίνεται ότι οι πληθυσμοί του εντόμου έχουν αναπτύξει διαφορετικές «στρατηγικές» επιβίωσης και αναπαραγωγής ως μέσο προσαρμογής σε περιβάλλοντα με διαφορετικά οικολογικά χαρακτηριστικά.

Σε άλλα πειράματα εργαστηρίου (25 °C, 60% Σ.Υ και 14:10 Φ:Σ) μελετήθηκε, σε ταυτόσημες εργαστηριακές συνθήκες, η επιβίωση και η διάρκεια ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων έξι διαφορετικών πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από τις Κένυα, Πορτογαλία, Ελλάδα, Χαβάη, Βραζιλία και Γουατεμάλα. Επιπλέον, υπολογίστηκαν οι παράμετροι αύξησης των έξι πληθυσμών σε συνδυασμό με τα στοιχεία δημογραφίας των ενηλίκων (Κεφάλαιο 3). Βρέθηκε ότι η επιβίωση των ανηλικών σταδίων (από αυγό έως ενήλικο) διέφερε σημαντικά μεταξύ των πληθυσμών και κυμάνθηκε από 67.5 % (Πορτογαλία) έως 82.5 % (Ελλάδα). Οι έξι πληθυσμοί παρουσίασαν σημαντικές διαφορές στη διάρκεια ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων. Ο πληθυσμός από την Κένυα παρουσίασε τη μικρότερη διάρκεια ανάπτυξης από αυγό έως ενήλικο (16.8 ημέρες), ενώ εκείνος από τη Γουατεμάλα τη μεγαλύτερη (19.6 ημέρες). Επιπλέον, οι έξι πληθυσμοί διέφεραν και στις παραμέτρους αύξησης του πληθυσμού. Η ενδογενής ταχύτητα αύξησης (r) κυμαίνονταν από 0.08 (Ελλάδα) έως 0.12 (Κένυα) και η μέση διάρκεια γενεάς (T) από 42.0 ημέρες (Κένυα) έως 63.1 ημέρες (Ελλάδα).

Σε ένα άλλο πείραμα μελετήθηκε στο εργαστήριο η επίδραση της ηλικίας και της τροφής των ενηλίκων (ζάχαρη, πρωτεΐνη + ζάχαρη) στο σεξουαλικό κάλεσμα των αρσενικών τεσσάρων πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από τις Βραζιλία, Πορτογαλία, Κένυα και Ελλάδα. Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν κάτω από ταυτόσημες εργαστηριακές συνθήκες (25 °C, 60% Σ.Υ και 14:10 Φ:Σ) για όλους τους πληθυσμούς. Οι τέσσερις πληθυσμοί διέφεραν σημαντικά στην πορεία της σεξουαλικής ωρίμανσης και στη συχνότητα του σεξουαλικού καλέσματος μετά τη σεξουαλική ωρίμανση και στις δύο τροφές. Η διαθεσιμότητα πρωτεΐνης στην τροφή των ενηλίκων αύξησε σημαντικά τη συχνότητα του σεξουαλικού καλέσματος και στους τέσσερις πληθυσμούς. Ωστόσο, η θετική επίδραση της πρωτεΐνης ήταν διαφορετική στους διαφορετικούς πληθυσμούς. Ο ημερήσιος ρυθμός του σεξουαλικού καλέσματος παρουσίασε δύο μέγιστα για όλους τους

πληθυσμούς και στις δύο τροφές που χρησιμοποιήθηκαν, όμως διέφερε μεταξύ των πληθυσμών.

Σε μία άλλη ενότητα πειραμάτων, μελετήθηκε σε ταυτόσημες συνθήκες η προσαρμογή στις εργαστηριακές συνθήκες εκτροφής (έως την F₁₀ γενεά) πέντε διαφορετικών πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από την Κένυα, την Πορτογαλία, την Ελλάδα, τη Χαβάη και τη Γουατεμάλα. Πειράματα που αφορούσαν στα βιολογικά χαρακτηριστικά των ανηλίκων (επιβίωση, διάρκεια ανάπτυξης) πραγματοποιήθηκαν στην F₁ και F₁₀ γενεά εργαστηρίου για όλους τους πληθυσμούς, ενώ εκείνα που αφορούσαν στις βιολογικές παραμέτρους των ενηλίκων (διάρκεια ζωής, ωοπαραγωγή θηλυκών) πραγματοποιήθηκαν στην F₂, F₅, F₇ και F₉ γενεά εργαστηρίου. Με μοναδική εξαίρεση τον πληθυσμό από τη Χαβάη, η προσαρμογή στο εργαστήριο είχε ως αποτέλεσμα αύξηση της επιβίωσης των ανηλίκων (αυγό έως ενήλικο). Η εκτροφή επί 10 γενεές στο εργαστήριο μείωσε τη συνολική διάρκεια ανάπτυξης των ανηλίκων (αυγό έως ενήλικο) σε όλους τους πληθυσμούς, εκτός από εκείνον της Κένυας. Η προσαρμογή στο εργαστήριο επηρέασε με διαφορετικό τρόπο τη διάρκεια ζωής των ενηλίκων των διαφορετικών πληθυσμών. Συγκεκριμένα, βρέθηκε ότι η προσαρμογή στο εργαστήριο μείωσε τη διάρκεια ζωής των θηλυκών και αρσενικών σε όλους τους πληθυσμούς, εκτός από τα θηλυκά της Κένυας και τα αρσενικά της Γουατεμάλας. Επιπλέον, η προσαρμογή στο εργαστήριο μείωσε την περίοδο προωτοκίας των θηλυκών σε όλους τους πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν. Ο πληθυσμός από την Κένυα παρουσίασε τη μεγαλύτερη σταθερότητα σε σημαντικές παραμέτρους της αρμοστικότητας (fitness) των ενηλίκων (διάρκεια ζωής, ωοπαραγωγή θηλυκών), κατά την προσαρμογή του στο εργαστήριο σε σχέση με τους υπόλοιπους τέσσερις.

Τέλος, μελετήθηκε στο εργαστήριο (25 °C, 60% Σ.Υ και 14:10 Φ:Σ) η επίδραση της πυκνότητας των προνυμφών ανά μονάδα τροφής κατά την ανάπτυξή τους, στα βιολογικά χαρακτηριστικά των ανηλίκων και ενηλίκων ενός μακρόβιου και ενός βραχύβιου πληθυσμού της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από την Ελλάδα και τη Γουατεμάλα αντίστοιχα. Βρέθηκε ότι οι δύο πληθυσμοί ανταποκρίνονται με διαφορετικό τρόπο στις συνθήκες καταπόνησης που προέρχονται από το συνωστισμό των προνυμφών. Συγκεκριμένα, η αύξηση της πυκνότητας των προνυμφών ανά μονάδα

τροφής κατά την ανάπτυξή τους: (1) μειώνει την επιβίωση των προνυμφών και νυμφών μόνο στην περίπτωση του βραχύβιου και όχι του μακρόβιου πληθυσμού, (2) αυξάνει τη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών μόνο στην περίπτωση του μακρόβιου πληθυσμού, (3) μειώνει το μέγεθος (μήκος και βάρος) των νυμφών και των δύο πληθυσμών και (4) μειώνει τη διάρκεια ζωής των ενηλίκων και την ωοπαραγωγή των θηλυκών και των δύο πληθυσμών.

Με βάση τα δεδομένα των παραπάνω πειραμάτων γίνεται εξαγωγή συμπερασμάτων σχετικά με την εξέλιξη βιολογικών χαρακτηριστικών (life-history traits) μεταξύ γεωγραφικά απομονωμένων πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου. Συζητούνται οι δυνατότητες πρακτικής εφαρμογής των αποτελεσμάτων της παρούσας εργασίας και οι προοπτικές για μελλοντικές συναφείς έρευνες.

SUMMARY

The ecology and behavior of geographically isolated *Ceratitis capitata* (medfly) (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) populations originating from six different geographic regions that exhibit big climatic differences (Kenya, USA, Guatemala, Brazil, Portugal and Greece), were studied in the laboratory (25 °C). F₁ flies obtained from field infested hosts of the above six regions were used in all the experiments, except for those regarding the response of two medfly populations with different adult life span, in stressful conditions induced by larval crowding, in which flies that had been reared for more generations in the laboratory were also included.

In a first series of experiments, adult life span and female reproductive potential were studied, under identical laboratory conditions (common garden experiments) in medfly populations originating from six different geographic regions (Kenya, Hawaii, Guatemala, Brazil, Portugal and Greece). The experiments were conducted using F₁ flies for all six populations tested. Females were either relatively short-lived (hereafter short-lived) [life expectancy at eclosion (e_0) 48 – 58 days; Kenya, Hawaii, and Guatemala] or relatively long-lived (hereafter long-lived) (e_0 72 – 76 days; Greece, Portugal, and Brazil], while males with one exception (Guatemala) were generally long-lived (e_0 106 – 122 days). Males universally outlived females in all populations. However, the longevity gender gap was highly variable (20 – 58 days) among them. Lifetime fecundity rates were similar among populations. However, large differences were observed in their age-specific reproductive patterns. Preoviposition period was significantly shorter for females of the short-lived populations. In addition, females of the short-lived populations matured at earlier ages and allocated more of their resources to reproduction early in life compared to long-lived ones. In all populations, females experienced a post reproductive life span with this segment being significantly longer in flies from Kenya. Therefore, it seems plausible that medfly populations, inhabiting ecologically diverse habitats, have evolved different life history strategies to cope with local environmental conditions.

In other laboratory experiments, survival and duration of immature stages of six medfly populations obtained from six different geographic

regions (Kenya, Portugal, Greece, Hawaii, Brazil and Guatemala) were studied in F₁ generation under identical conditions (25 °C). These data were combined with data on adult demography (Chapter 3) to calculate population increase parameters. Survival of immature stages (egg to adult) differed significantly among populations ranging from 67.5 % (Portugal) to 82.5 % (Greece). In addition, significant differences were observed in the duration of immature stages among the six populations. Kenyan population exhibited the shortest (16.8 days) egg to adult developmental time, while the one from Guatemala the longest (19.6 days). The six populations also differed in several population increase parameters. For example, the intrinsic rate of population increase (r) ranged from 0.08 (Greece) to 0.12 (Kenya) and mean generation time (T) from 42.0 days (Kenya) to 63.1 days (Greece).

In an additional experiment in the laboratory, the effect of age and adult food (sugar, yeast + sugar) on male sexual signalling was studied under identical laboratory conditions in four medfly populations (F₁ generation) originating from Brazil, Portugal, Kenya, and Greece. On both diets, the four populations differed significantly in the progress of maturity (indicated by the average number of males exhibiting sexual signalling) and in the quantity of signalling after attaining maturity. Yeast availability significantly increased sexual signalling; however, it had a different impact on the quantity of signalling in the different populations. A bimodal pattern of sexual signalling was recorded for all populations and diets. However, quantitative differences among the populations within the 'sexually active' period of the day resulted in significant differences in the daily pattern of sexual signalling.

In another series of experiments, adaptation of five medfly populations originating from Kenya, Portugal, Greece, Hawaii and Guatemala to laboratory rearing conditions (up to F₁₀ generation) was studied under identical laboratory conditions for all populations tested. Experiments on biological parameters of immatures (survival, developmental time) were conducted in F₁ and F₁₀ generation for all populations, while those on adults' biology (life span, fecundity) in F₂, F₅, F₇ and F₉ generation. Laboratory adaptation increased the survival of immatures (egg to adult) in all populations, except for the one from Hawaii. With the exception of Kenyan population, rearing in the laboratory for 10 generations reduced

developmental time (from egg to adult) in all populations. Laboratory adaptation had a different impact on the longevity of the different populations. Specifically rearing in the laboratory for 10 generations reduced adult life span in all populations apart from females from Kenya and males from Guatemala. In addition, laboratory adaptation reduced preoviposition period in all five populations tested. The population from Kenya was the most stable during adaptation to laboratory conditions, in important fitness components (adult life span, fecundity rates) among all populations tested.

Finally, the effect of larval crowding conditions per food amount on the biology of immatures and adults of a long-lived and a short-lived medfly population originating from Greece and Guatemala respectively was studied under laboratory conditions (25 °C). The two populations exhibited a different response to stress imposed by larval crowding per food amount. Specifically, increased larval density during their development: (1) reduced larval and pupal survival in the short-lived population but not in the long-lived one, (2) increased larval developmental time only in the case of the long-lived population, (3) reduced pupal size (length and weight) of both populations and (4) reduced adult life span and female fecundity in both populations.

General conclusions on the evolution of life-history traits among geographically isolated medfly populations are extracted in the last chapter based on the above findings. Directions for future research and practical implications of the results are also pointed out.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1

1 ΓΕΝΙΚΗ ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η μύγα της Μεσογείου, *Ceratitis capitata* (Wiedemann), ανήκει στην οικογένεια Tephritidae των Διπτέρων και στο άθροισμα Ceratidini. Το γένος *Ceratitis* (MacLeay) περιλαμβάνει περισσότερα από 90 είδη, τα οποία κατάγονται από τις τροπικές περιοχές της Αφρικής (De Meyer, 2000). Η μύγα της Μεσογείου αποτελεί το πλέον γνωστό είδος του γένους *Ceratitis*, με ευρεία γεωγραφική κατανομή, η οποία περιλαμβάνει πλήθος τροπικών και εύκρατων περιοχών (βλέπε παρακάτω). Είναι εξαιρετικά πολυφάγο είδος και θεωρείται ένας από τους σημαντικότερους εχθρούς της παγκόσμιας παραγωγής φρούτων (Liquido et al., 1991; Papadopoulos et al., 2001).

1.1 Μορφολογικά χαρακτηριστικά του εντόμου

Το μήκος σώματος του ενηλικού κυμαίνεται μεταξύ 4 – 6 mm, ενώ το πλάτος μεταξύ 1.2 – 2 mm. Το σώμα των ενηλικών φέρει χαρακτηριστικό χρωματισμό με κίτρινες, καστανές, μαύρες και άσπρες κηλίδες στο θώρακα, την κοιλιά και τις πτέρυγες (Τζανακάκης & Κατσόγιαννος, 1998). Το χρώμα της κεφαλής είναι υπόλευκο-κιτρινωπό, ενώ οι κεραίες είναι καστανού χρώματος με μικρό αριθμό μαύρων τριχών στο μέσο τους. Τα δύο βασικά άρθρα των κεραιών είναι ερυθροκάστανα και η «arista» σχεδόν μαύρη. Το μεγαλύτερο τμήμα της κεφαλής καταλαμβάνεται από τους σύνθετους οφθαλμούς, οι οποίοι έχουν χρώμα ιριδίζον πορφυρό, έως σκούρο καστανέρυθρο. Η διάκριση των αρσενικών από τα θηλυκά είναι εύκολη χάρις σε ένα ζεύγος έμμισχων κερατοειδών αποφύσεων (orbital blisters) αργυρότεφρου χρώματος που διακρίνεται στο μέτωπό των αρσενικών (Εικόνα 1). Οι πτέρυγες έχουν μήκος περίπου 4.5 mm η καθεμιά, είναι διαφανείς και φέρουν κίτρινες, καστανέρυθρες και μαύρες κηλίδες. Το νωτιαίο τμήμα του θώρακα είναι μαύρο γυαλιστερό με χαρακτηριστικές ρίγες λευκού χρώματος, σε αντίθεση με το κοιλιακό που είναι κιτρινωπό. Το μεγαλύτερο τμήμα του scutellum είναι μαύρου χρώματος με μία κυματοειδή λευκή ζώνη στο πρόσθιο τμήμα του, ενώ η κοιλιά πορτοκαλί-κίτρινη με δύο καστανέρυθρες



Εικόνα 1. Ενήλικο αρσενικό (αριστερά) και θηλυκό (δεξιά) της μύγας της Μεσογείου (φωτ. Ν. Παπαδόπουλος). Στην κεφαλή του αρσενικού διακρίνονται οι κερατοειδείς αποφύσεις.

εγκάρσιες ζώνες. Ο ωοθέτης είναι κιτρινέρυθρος, χαρακτηριστικά προεξέχων από το τελευταίο κοιλιακό τμήμα των θηλυκών και το μήκος του κυμαίνεται μεταξύ 0.9 – 1.3 mm. Τα πόδια είναι κίτρινου-ερυθρού χρώματος και φέρουν κίτρινες, σκληρές τρίχες στο οπίσθιο τμήμα της κνήμης (Papadopoulos, 2004).

Τα αυγά είναι λεία, λευκά, επιμήκη με ελλειπτικό σχήμα, έχουν μήκος 0.9 – 1.1 mm και διάμετρο 0.2 – 0.3 mm.

Οι προνύμφες είναι υπόλευκου χρώματος, άποδες, ακέφαλες με κυλινδρικό σχήμα. Το πρόσθιο τμήμα του σώματος τους είναι στενότερο από το οπίσθιο. Υπάρχουν τρεις προνυμφικές ηλικίες που διακρίνονται μεταξύ τους με βάση το σχήμα, το μέγεθος και το χρώμα των στοματικών αγκίστρων (White & Elson-Harris, 1992). Σε γενικές γραμμές η προνύμφη 1^{ης} ηλικίας έχει μήκος 0.17 – 2.2 mm, η 2^{ης} 2.3 – 5 mm και η 3^{ης} 6 – 10 mm (Papadopoulos, 2004).

Το σχήμα της νύμφης είναι ελλειψοειδές με χαρακτηριστική μορφή βαρελιού, μήκος 4.4 – 4.5 mm και διάμετρο 2 – 2.5 mm. Το χρώμα της εξαρτάται από τον ξενιστή στον οποίο αναπτύσσονται οι προνύμφες και ποικίλλει από υπόλευκο έως σκούρο καστανό (Papadopoulos, 2004).

1.2 Ξενιστές και οικονομική σημασία

Η μύγα της Μεσογείου αποτελεί το πλέον πολυφάγο είδος της οικογένειας Tephritidae προσβάλλοντας ημιώριμους, σχεδόν ώριμους ή και ώριμους καρπούς πολλών δέντρων, θάμνων ή ποωδών φυτών με τροπική, υποτροπική και εύκρατη προέλευση που ανήκουν συνολικά σε 67 οικογένειες φυτών (Papadopoulos, 2004). Σύμφωνα με τη λίστα των Liquidó & συνεργάτες (1991), ο συνολικός αριθμός των ξενιστών του εντόμου ανέρχεται στους 353. Για ορισμένους από τους ξενιστές της προηγούμενης λίστας δεν υπάρχουν διαθέσιμα στοιχεία που να επιβεβαιώνουν την προσβολή ορισμένων από αυτούς στο ύπαιθρο. Ο Papadopoulos (1998), αναφέρει δύο ακόμα ξενιστές του *C. capitata*, το *Malus floribunda* (Rosaceae) και το *Carya illinoensis* (Juglandaceae). Το 40% των ξενιστών του εντόμου ανήκει σε 5 οικογένειες: Myrtaceae (6%), Rosaceae (10%), Rutaceae (9%), Sapotaceae (9%) και Solanaceae (6%) (Liquidó et al., 1991). Συγκεκριμένα, σε τροπικές και υποτροπικές περιοχές αποτελεί σοβαρό εχθρό πολλών καρποφόρων

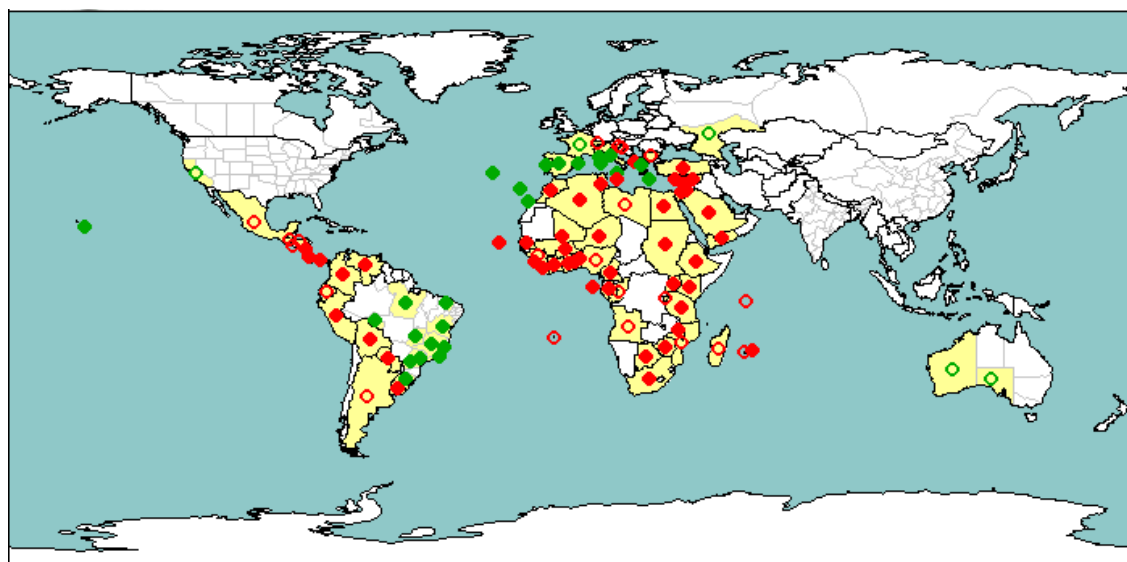
δέντρων όπως: καφές (*Coffea arabica*), μάνγκο (*Manifera indica*), παπάγια (*Carica papaya*), αβοκάντο (*Persea americana*), γκουάβα (*Psidium guajava*) κ.α (Papadopoulos, 2004). Σε εύκρατες περιοχές και ειδικότερα στη Μεσόγειο, οι καλλιέργειες εσπεριδοειδών αποτελούν τους κύριους ξενιστές του εντόμου, ενώ σύκα, πυρηνόκαρπα και γιγαρτόκαρπα συγκαταλέγονται επίσης μεταξύ των σημαντικών ξενιστών του (Τζανακάκης & Κατσόγιαννος, 1998). Στη χώρα μας προκαλεί σημαντικές ζημιές κυρίως στα εσπεριδοειδή (*Citrus spp.*) όπως μανταρίνια (*Citrus aurantium*) και πορτοκάλια (*Citrus sinensis*), καθώς και σε σύκα (*Ficus carica*), ροδάκινα (*Prunus persica*), βερίκοκα (*Prunus armeniaca*), μήλα (*Malus silvestris*), αχλάδια (*Pyrus communis*), κυδώνια (*Cydonia oblonga*) και άλλα φρούτα (Papadopoulos et al., 2001).

Η παρουσία και μόνιμη εγκατάσταση της μύγας της Μεσογείου σε μια περιοχή μπορεί να έχει σημαντικές οικονομικές συνέπειες, όχι μόνο λόγω της άμεσης ζημιάς που προκαλεί προσβάλλοντας τους καρπούς, αλλά και εξαιτίας του κόστους που απαιτείται, τόσο για την παρακολούθηση των πληθυσμών της, όσο και για την καταπολέμηση της με χημικά ή άλλα μέσα. Επιπλέον, το *C. capitata* είναι έντομο «καραντίνας» σε πολλές χώρες, γεγονός που επηρεάζει το εμπόριο των φρούτων σε παγκόσμιο επίπεδο. Αυστηρά μέτρα φυτοϋγειονομικού ελέγχου έχουν θεσπιστεί με σκοπό να αποτραπεί η εξάπλωσή της μύγας της Μεσογείου σε περιοχές όπου η παρουσία της δεν έχει εξακριβωθεί. Κατά το παρελθόν, αλλά και σήμερα, πραγματοποιούνται εκτεταμένες προσπάθειες από διεθνείς οργανισμούς με σκοπό τον περιορισμό της εξάπλωσης της μύγας της Μεσογείου ή την εξάλειψη της από περιοχές στις οποίες έχει μόνιμα εγκατασταθεί (Gonzalez & Troncoso, 2007; Guillen & Sanchez, 2007; Hagen et al., 1981; Jessup et al., 2007; Mau et al., 2007; Mitchell & Saul, 1990; Reyes et al., 2007).

1.3 Καταγωγή και γεωγραφική εξάπλωση

Το *C. capitata* αποτελεί κοσμοπολίτικο είδος (Εικόνα 2), έχοντας εποίκησει κατά τους τελευταίους δύο αιώνες πλήθος τροπικών και εύκρατων περιοχών της γης (Bonizzoni et al., 2001). Μελέτες που αφορούν στη γενετική σύσταση πληθυσμών από διαφορετικές ηπείρους, δείχνουν ότι η μύγα της Μεσογείου κατάγεται από την Αφρική και συγκεκριμένα από τις υποτροπικές

περιοχές της ερήμου Σαχάρα (Gasperi et al., 1991; Kourti, 2002; Kourti et al., 1992; Malacrida et al., 1998). Την υπόθεση αυτή επιβεβαιώνει η βαθμιαία απώλεια γενετικής παραλλακτικότητας πληθυσμών του εντόμου από περιοχές της Μεσογείου, της Λατινικής Αμερικής, αλλά και του Ειρηνικού, σε σχέση με εκείνους που προέρχονται από Αφρικανικές τροπικές περιοχές (π.χ. Κένυα) (Malacrida et al., 1992). Στην ίδια μελέτη οι Malacrida & συνεργάτες καταλήγουν στο συμπέρασμα ότι, από γενετική άποψη, οι πληθυσμοί του εντόμου μπορούν να διακριθούν σε: (α) προγονικούς (υποτροπικές περιοχές της Αφρικής), (β) αρχέγονους (Μεσόγειος) και (γ) νέους πληθυσμούς (Λατινική Αμερική και περιοχές του Ειρηνικού).



Καταγραφή σε εθνικό επίπεδο

◆ Παρουσία

◇ Παρουσία σε ορισμένες περιοχές

Καταγραφή σε τοπικό επίπεδο

◆ Παρουσία

◇ Παρουσία σε ορισμένες περιοχές

Εικόνα 2. Γεωγραφική εξάπλωση του *C. capitata* (Από EPPO 1996).

Η εξάπλωση και εγκατάσταση του *C. capitata* σε νέες περιοχές θεωρείται ότι ξεκίνησε από τη Μεσόγειο, με το είδος να αναφέρεται για πρώτη φορά στην Ισπανία το 1842 (Robinson & Hooper, 1989). Ο εποικισμός της Μεσογείου πραγματοποιήθηκε, είτε μέσω της κοιλάδας του Νείλου αρχικά στην Αίγυπτο και στη συνέχεια στα παράλια της Μέσης Ανατολής και τις υπόλοιπες Μεσογειακές χώρες, είτε μέσω των δυτικών παράλιων της Αφρικανικής ηπείρου αρχικά στην Ισπανία και από εκεί στις υπόλοιπες χώρες

(Paradopoulos, 1998). Η εγκατάσταση του στη δυτική Αυστραλία θεωρείται δευτερογενές γεγονός εποικισμού, με δεδομένο ότι η λεκάνη της Μεσογείου αποτελεί πιθανότατα την πρωταρχική περιοχή «εισβολής» του από την τροπική Αφρική, όπου και κατάγεται (Bonizzoni et al., 2004). Ο εποικισμός περιοχών του Νέου Κόσμου επιτεύχθηκε με τη βοήθεια ανθρώπινων δραστηριοτήτων, όπως για παράδειγμα το διεθνές εμπόριο φρούτων. Η παρουσία του εντόμου αναφέρεται σε όλες τις χώρες της κεντρικής Αμερικής (Enkerlin et al., 1989), εκτός από το Μεξικό όπου συντονισμένες προσπάθειες καταπολέμησης οδήγησαν στην εξάλειψή του, τουλάχιστον στις βόρειες περιοχές της χώρας (Paradopoulos, 1998). Κατά το δεύτερο μισό του προηγούμενου αιώνα η παρουσία της μύγας της Μεσογείου έχει επιβεβαιωθεί στη βόρεια Αμερική, ενώ πιστεύεται ότι έχει εγκατασταθεί μόνιμα στην Καλιφόρνια (Bonizzoni et al., 2001; Carey, 1991). Ωστόσο, άλλοι ερευνητές υποστηρίζουν πως η παρουσία του *C. capitata* στην Καλιφόρνια, οφείλεται σε άτομα που μεταφέρονται από άλλες περιοχές και όχι σε μόνιμα εγκατεστημένο πληθυσμό (Davies et al., 1999; Haymer et al., 1997; Meixner et al., 2002). Τέλος, το έντομο ενδημεί σε όλες τις χώρες της νότιας Αμερικής (White & Elson-Harris, 1992), σε νησιά του Ατλαντικού (Μαδέρα, Αζόρες, Κανάρια νησιά) (Fimiani, 1989), του Ειρηνικού (Χαβάη) (Harris, 1989) και του Ινδικού Ωκεανού (Μαδαγασκάρη) (White & Elson-Harris, 1992). Η περιστασιακή παρουσία του *C. capitata* σε χώρες της κεντρικής Ευρώπης (Αυστρία, Γερμανία, Βέλγιο), η οποία αποδίδεται στη μεταφορά προσβεβλημένων φορτίων φρούτων από νοτιότερες περιοχές και όχι σε μόνιμη εγκατάστασή του στις περιοχές αυτές, σε συνδυασμό με την απουσία του από τις βαλκανικές χώρες (εκτός από την Κροατία), συνιστούν ότι η χώρα μας και ειδικά η βόρεια Ελλάδα βρίσκονται στη βορειότατη ζώνη εξάπλωσης του είδους (Paradopoulos, 1998).

1.4 Βιολογία του εντόμου

Η μύγα της Μεσογείου είναι πολυκυκλικό, ομοδυναμικό είδος και συμπληρώνει αρκετές γενεές το έτος ανάλογα με την γεωγραφική περιοχή, τις κλιματικές συνθήκες (κυρίως τη θερμοκρασία) και τη διαθεσιμότητα ξενιστών (Fletcher, 1989). Στη χώρα μας θεωρείται ότι συμπληρώνει 3 – 7 γενεές το έτος (Τζανακάκης & Κατσόγιαννος 1998). Σε τροπικές, υποτροπικές, καθώς

και στις νότιες περιοχές της Μεσογείου, αναπτύσσεται συνεχώς σε όλη τη διάρκεια του έτους. Μειωμένοι ρυθμοί ανάπτυξης παρατηρούνται σε περιόδους κατά τις οποίες επικρατούν χαμηλές θερμοκρασίες (Mavrikakis et al., 2000). Ωστόσο στις βορειότερες περιοχές της Μεσογείου (Θεσσαλονίκη) το *C. capitata* διαχειμάζει επιτυχώς μόνο ως προνύμφη εντός προσβεβλημένων καρπών (Paradopoulos et al., 1996). Τα ενήλικα αμέσως μετά την έξοδο τους από το νυμφικό περίβλημα τρέφονται με πρωτεϊνούχα και ζαχαρούχα θρεπτικά υποστρώματα προκειμένου να ωριμάσουν αναπαραγωγικά (Christenson & Foote, 1960). Η σεξουαλική συμπεριφορά της μύγας της Μεσογείου περιλαμβάνει την προσέλκυση επιδεκτικών προς σύζευξη θηλυκών από τα αρσενικά τα οποία εκλύουν σεξουαλική φερομόνη. Αμέσως μετά την προσέγγιση των θηλυκών ακολουθεί μια πολύπλοκη αλληλουχία συμπεριφορών που εκδηλώνεται και από τα δύο φύλα και χαρακτηρίζεται ως «ερωτοτροπία» (courtship) (Briceno & Eberhard, 2000). Μετά τη σύζευξη τα θηλυκά ωτοκοούν σε ημιώριμους ή ώριμους καρπούς, διατρυπώντας με τον ωθέτη τους το περικάρπιο ή το μεσοκάρπιο των καρπών και αποθέτοντας στο βάθος της οπής 1 – 6 αυγά. Η αποτροπή της ωτοκίας από άλλα θηλυκά στον ίδιο καρπό, επιτυγχάνεται μέσω της σήμανσης του καρπού με φερομόνη αποτροπής ωτοκίας που αποτίθεται από τα θηλυκά αμέσως μετά την ωτοκία (Prokory et al., 1978). Η τροφική δραστηριότητα των προνυμφών αμέσως μετά την εκκόλαψη τους, πραγματοποιείται κυρίως στην περιοχή του μεσοκαρπίου. Εκτός από την άμεση ζημιά στα σαρκώδη τμήματα των καρπών που προκαλεί η διατροφή των προνυμφών, συχνά στα προσβεβλημένα τμήματα αναπτύσσονται δευτερογενώς μύκητες και βακτήρια που επιτείνουν τη ζημιά. Μόλις ολοκληρώσουν την ανάπτυξή τους οι προνύμφες εγκαταλείπουν τους καρπούς και νυμφώνονται σε μικρό βάθος (< 5 cm) στο έδαφος (Τζανακάκης & Κατσόγιαννος, 1998).

1.5 Αντιμετώπιση

Η αντιμετώπιση του *C. capitata* με συμβατικές μεθόδους βασίζεται στην παρακολούθηση του πληθυσμού, είτε με τη χρήση παγίδων είτε με δειγματοληψίες καρπών και τη διενέργεια δολωματικών ή ψεκασμών

καλύψεως με οργανοφωσφορικά κυρίως εντομοκτόνα. Από τα διάφορα είδη παγίδων που χρησιμοποιούνται, περισσότερο διαδεδομένες είναι οι τροφικές και φερομονικές (τύπου McPhail και Jackson αντίστοιχα). Τα τροφικά ελκυστικά που χρησιμοποιούνται συνήθως στις παγίδες τύπου McPhail είναι οξικό αμμώνιο, πουτρεσκίνη και τριμεθυλαμίνη, ενώ η παραφερομόνη trimedlure που προσελκύει τα αρσενικά χρησιμοποιείται κυρίως στις παγίδες τύπου Jackson (Katsoyannos et al., 1999a; Katsoyannos et al., 1999b; Papadopoulos, 2004).

Εκτός από τη χημική μέθοδο καταπολέμησης, για την αντιμετώπιση της μύγας της Μεσογείου εφαρμόζονται και άλλα μέτρα όπως η εξαπόλυση στείρων εντόμων, η μαζική παγίδευση, η βιολογική καταπολέμηση, καθώς και πλήθος καλλιεργητικών και νομοθετικών μέτρων. Η μέθοδος εξαπόλυσης στείρων εντόμων (SIT) συνίσταται στην παραγωγή, στείρωση και εξαπόλυση στο ύπαιθρο μεγάλου αριθμού αρσενικών με σκοπό τη σύζευξη με τα θηλυκά του άγριου πληθυσμού-στόχου και την απόθεση άγονων αυγών από αυτά (Dyck et al., 2005; Vreysen et al., 2007). Η μέθοδος αυτή έχει εφαρμοστεί και συνεχίζει να εφαρμόζεται με επιτυχία σε αρκετές περιοχές του πλανήτη (Dyck et al., 2005; Hendrichs et al., 2002).

Η μέθοδος της μαζικής παγίδευσης μπορεί να έχει ικανοποιητικά αποτελέσματα, ειδικά όταν το επίπεδο πληθυσμού του εντόμου είναι χαμηλό (Τζανακάκης & Κατσόγιαννος, 1998). Η αποτελεσματικότητα των παγίδων εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από το σχέδιο, το χρώμα και το σχήμα τους (Epsky et al., 1995; Katsoyannos, 1994; Vargas et al., 1997a). Η ανάπτυξη νέων ελκυστικών ουσιών κατά την τελευταία δεκαετία (Epsky et al., 1999; Heath et al., 1997; Katsoyannos et al., 1999a), κατέστησε οικονομικά συμφέρουσα την αντιμετώπιση της μύγας της Μεσογείου με τη μέθοδο της μαζικής παγίδευσης (Navarro-Llopis et al., 2008).

Η βιολογική καταπολέμηση της μύγας της Μεσογείου αφορά κυρίως στην εκτροφή και εξαπόλυση ιθαγενών και εξωτικών παρασιτοειδών με σκοπό τη μείωση των πληθυσμών του εντόμου. Η μέθοδος αυτή μπορεί να συνδυαστεί με επιτυχία με τη μέθοδο εξαπόλυσης στείρων εντόμων (Vreysen et al., 2007). Στη βιολογική καταπολέμηση της μύγας της Μεσογείου χρησιμοποιούνται κυρίως παρασιτικά υμενόπτερα της οικογένειας Braconidae, όπως για παράδειγμα το *Diachasmimorpha longicaudata*

(Paranahos et al., 2002). Σε μελέτη καταγραφής των παρασιτοειδών της μύγας της Μεσογείου σε καλλιέργειες καφέ στη Χαβάη, οι Vargas & συνεργάτες (2001) βρήκαν ότι το *Forpous arisanus* (Hymenoptera, Braconidae) αποτελούσε το μεγαλύτερο ποσοστό ($\approx 80\%$) αυτών. Στην ίδια μελέτη οι Vargas & συνεργάτες (2001) καταλήγουν στο συμπέρασμα ότι το *F. Arisanus* σε συνδυασμό με δολωματικούς ψεκασμούς με «φιλικότερες» προς το περιβάλλον χημικές ουσίες (spinosad), θα μπορούσε να χρησιμοποιηθεί για την καταπολέμηση του *C. capitata* σε περιφερειακό επίπεδο. Επιπλέον, υψηλά επίπεδα παρασιτισμού (65%) νυμφών της μύγας της Μεσογείου από το παρασιτικό υμενόπτερο *Aganaspis daci* (Eucoilidae), οι οποίες προέρχονταν από προσβεβλημένους καρπούς σύκων που συλλέχθηκαν στη Χίο, αναφέρονται από τους Papadopoulos & Katsoyannos (2003).

Στη βιολογική καταπολέμηση της μύγας της Μεσογείου, εκτός από τα παρασιτοειδή, μπορούν να χρησιμοποιηθούν εντομοπαθογόνοι μύκητες, ιοί και νηματώδεις. Τα τελευταία χρόνια έχουν δοκιμαστεί στο εργαστήριο, με ενθαρρυντικά αποτελέσματα, οι εντομοπαθογόνοι μύκητες *Beauveria bassiana* και *Metarhizium anisopliae* σε νύμφες και ενήλικα της μύγας της Μεσογείου (Quesada-Moraga et al., ; 2006, 2008). Επιπλέον, ενήλικα που προήλθαν από συλλήψεις στο ύπαιθρο βρέθηκαν να είναι προσβεβλημένα από τους εντομοπαθογόνους μύκητες *Entomophthora muscae* και *Entomophthora schizophorae* (Uziel et al., 2003). Διάφορα είδη εντομοπαθογόνων νηματωδών έχουν επίσης δοκιμαστεί εναντίον του εντόμου (Gazit et al., 2000).

Νεότερα πειραματικά δεδομένα δείχνουν ότι οι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου μπορούν να αντιμετωπιστούν αποτελεσματικά με στείρωση των ενηλίκων στο φυσικό τους περιβάλλον, χρησιμοποιώντας παγίδες που περιέχουν τροφικά ελκυστικά αναμειγμένα με ρυθμιστές της ανάπτυξης των εντόμων (Insect growth regulators, IGRs). Τα πλέον ενθαρρυντικά αποτελέσματα, τόσο σε δοκιμές στο εργαστήριο (Casana-Giner et al., 1999), όσο και στο ύπαιθρο (Navarro-Lloris et al., 2004; 2007), έδωσε η ουσία lufenuron, η οποία αναστέλλει τη σύνθεση της χιτίνης. Επιπλέον, η εφαρμογή καολινίτη, τόσο στο εργαστήριο όσο και στο ύπαιθρο, απέτρεψε την ωοτοκία των θηλυκών της μύγας της Μεσογείου σε νεκταρίνια και μήλα (Mazor & Erez, 2004).

Στα καλλιεργητικά μέτρα αντιμετώπισης του εντόμου ανήκουν η συλλογή και καταστροφή των προσβεβλημένων καρπών πριν τη συγκομιδή, καθώς και η καταστροφή των μη καλλιεργούμενων άγριων ξενιστών του εντόμου. Επιπλέον, μετασυλλεκτικά γίνεται απεντόμωση των φρούτων με χρήση χαμηλών και υψηλών θερμοκρασιών και ακτινοβολίας γ (Mitchell & Saul, 1990). Τα νομοθετικά μέτρα αντιμετώπισης του *C. capitata* αφορούν κυρίως στη θέσπιση αυστηρών κανόνων «καραντίνας» με σκοπό να αποτραπεί η εισαγωγή του σε φρουτοπαραγωγικές περιοχές όπου δεν υπάρχει. Σε αρκετές αγορές γίνονται δεκτοί μόνο οι καρποί που μετασυλλεκτικά έχουν υποστεί μεταχειρίσεις τέτοιες, οι οποίες εξασφαλίζουν θνησιμότητα του εντόμου σε επίπεδα της τάξης του 99.9968% (Probit 9) (Paradopoulos, 2004).

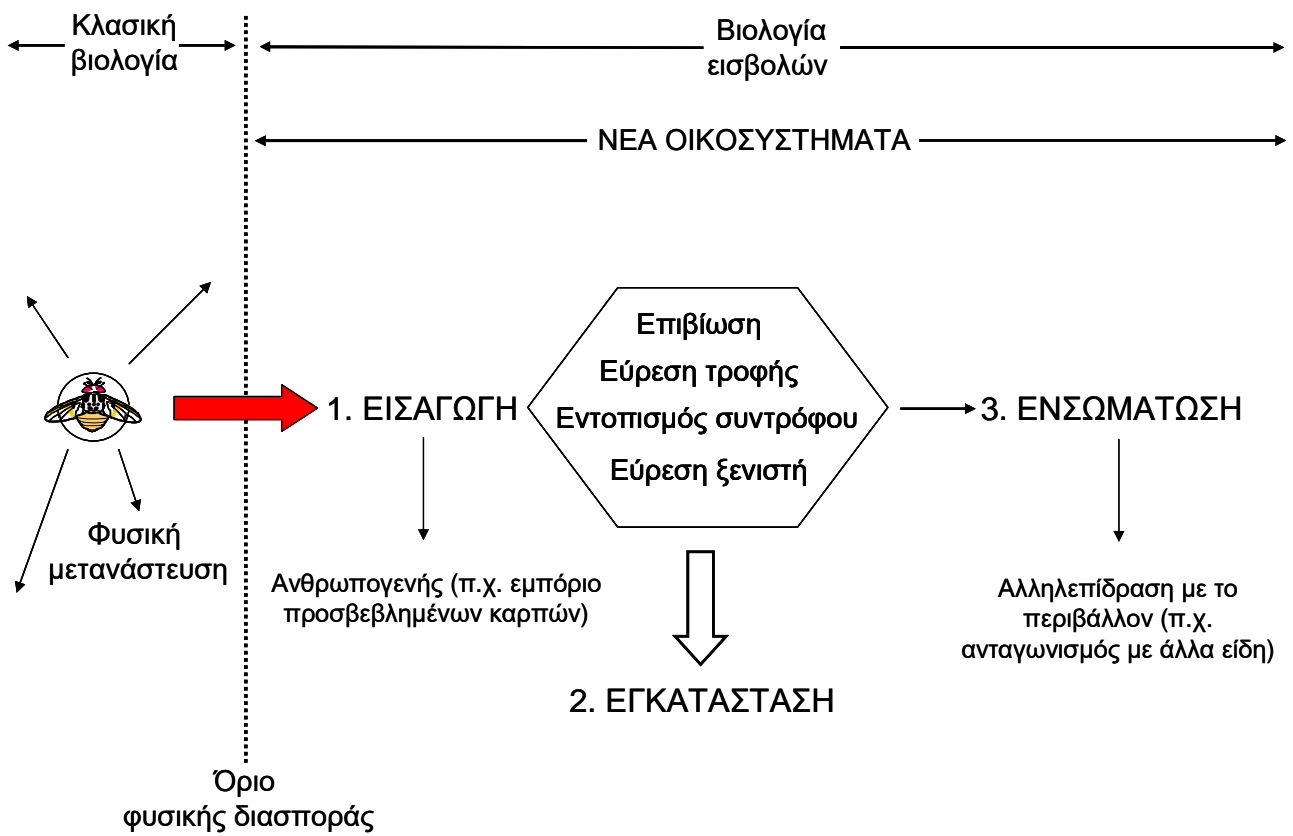
1.6 Βιολογικές εισβολές της μύγας της Μεσογείου σε νέες περιοχές

Με τον όρο «βιολογική εισβολή» εννοούμε τη γεωγραφική εξάπλωση ενός είδους σε περιοχές οι οποίες δεν ήταν προηγουμένως κατειλημμένες από αυτό (Vermeij, 1996). Οι βιολογικές εισβολές μπορεί να είναι αποτέλεσμα κλιματικών και τεκτονικών αλλαγών, καθώς και ανθρώπινων δραστηριοτήτων (Vermeij, 1996). Η μελέτη των βιολογικών εισβολών και των επιπτώσεων τους στην παγκόσμια βιοποικιλότητα, αλλά και γενικότερα στη δομή των οικοσυστημάτων, οδήγησαν στην ανάπτυξη ενός νέου ερευνητικού πεδίου γνωστού ως «βιολογία εισβολών» (Petersen et al., 2006). Η βιολογία εισβολών ξεπερνά τα όρια της «κλασσικής βιολογίας», η οποία αφορά στη μελέτη των ζωντανών οργανισμών, εντός των ορίων φυσικής διασποράς τους. Η βιολογία εισβολών ασχολείται με τη μελέτη των χαρακτηριστικών νεοεισαχθέντων μη-ιθαγενών ειδών σε νέα οικοσυστήματα, την ικανότητα διασποράς τους σε αυτά, καθώς και τις αλληλεπιδράσεις τους με ιθαγενή είδη των οικοσυστημάτων στα οποία εισάγονται (Petersen et al., 2006).

Τα είδη της οικογένειας Tephritidae παρουσιάζουν ένα ιδιαίτερα πλούσιο ιστορικό επιτυχημένων εισβολών σε αρκετές περιοχές της γης με διαφορετικά κλιματικά και οικολογικά χαρακτηριστικά (White & Elson-Harris, 1992). Ανάμεσα σε αυτά τα είδη, η μύγα της Μεσογείου αποτελεί τον μεγαλύτερο εχθρό για την παγκόσμια παραγωγή φρούτων, έχοντας εποικήσει

με επιτυχία αρκετές τροπικές και εύκρατες περιοχές της γης τα τελευταία 100-150 χρόνια, ενώ διαρκώς αυξάνεται η επέκταση της γεωγραφικής της κατανομής και σε νέες περιοχές (Carey, 1991). Η εισβολή της μύγας της Μεσογείου σε νέες περιοχές χωρίζεται σε τρεις φάσεις: (1) εισαγωγή, (2) εγκατάσταση και (3) ενσωμάτωση (Σχήμα 1) (Vermeij, 1996). Κατά την φάση της εισαγωγής σε νέες περιοχές, σημαντικό ρόλο διαδραματίζουν ανθρωπογενείς δραστηριότητες, όπως π.χ. το διεθνές εμπόριο φρούτων μέσω του οποίου προσβεβλημένοι καρποί μεταφέρονται σε περιοχές όπου το έντομο δεν υπήρχε προηγουμένως (Malacrida et al., 2007). Η επιτυχημένη εγκατάσταση του *C. capitata* σε νέες περιοχές περιλαμβάνει: (1) την επιβίωση ενός ικανοποιητικού αριθμού ενηλίκων στις συνθήκες του νέου περιβάλλοντος, (2) την εύρεση κατάλληλης τροφής η οποία διασφαλίζει την επιβίωση και την ωοπαραγωγή, (3) τον εντοπισμό σεξουαλικού συντρόφου και (4) την εύρεση ξενιστών κατάλληλων για ωοτοκία και ανάπτυξη των προνυμφών. Ο κύκλος αυτός είναι πιθανόν να επαναλαμβάνεται για αρκετά έτη, έτσι ώστε ο αρχικός πληθυσμός να αποκτήσει ικανό μέγεθος και εξάπλωση τέτοια που να αποτρέπουν την εξάλειψή του (Carey, 1996).

Η μεγάλη επιτυχία της μύγας της Μεσογείου, ιδιαίτερα κατά τη φάση της εγκατάστασης σε νέες περιοχές, οφείλεται πιθανότατα σε πλήθος μορφολογικών, φυσιολογικών και ηθολογικών χαρακτηριστικών που παρουσιάζουν όλα τα στάδια του βιολογικού της κύκλου (Yuval & Hendrichs, 2000). Για παράδειγμα, οι Yuval & Hendrichs (2000) υποστηρίζουν ότι η απόθεση των αυγών στο εσωτερικό των καρπών, από τα θηλυκά, αποτελεί μία μορφή «γονικής φροντίδας» προς τις προνύμφες, οι οποίες με τον τρόπο αυτό διαφεύγουν σε μεγάλο βαθμό τον κίνδυνο από αρπακτικά και παρασιτοειδή. Συγχρόνως, οι προνύμφες του *C. capitata* βελτιστοποιούν την πρόσληψη τροφής, μέσω ενεργής μετακίνησης στα πλέον θρεπτικά τμήματα του εσωτερικού των καρπών (Zucoloto, 1987). Επιπλέον, η έξοδος των προνυμφών από τους καρπούς, προκειμένου αυτές να νυμφωθούν στο έδαφος κάτω από τα δέντρα-ξενιστές του εντόμου, παρουσιάζει συγκεκριμένο ημερήσιο ρυθμό που ελαχιστοποιεί τον κίνδυνο αρπακτικότητας από διάφορα είδη μυρμηγκιών (Yuval & Hendrichs, 2000). Η συμπεριφορά των ενηλίκων



Σχήμα 1. Απεικόνιση των τριών φάσεων της βιολογικής εισβολής του *C. capitata* σε νέες περιοχές [από Petersen et al. (2006) τροποποιημένο].

είναι εξαιρετικά πολύπλοκη και σε αντίθεση με αρκετά βραχύβια είδη εντόμων, τα οποία επικεντρώνονται αποκλειστικά στην αναπαραγωγή κατά το στάδιο του ενηλικού καθώς τρέφονται μόνο ως ανήλικα, τα ενήλικα του *C. capitata* καταναλώνουν ένα σημαντικό ποσοστό του χρόνου τους σε ημερήσια βάση στην εύρεση και κατανάλωση τροφής. Επιπλέον, η ιδιαίτερα υψηλή σε θρεπτική αξία τροφή των ενηλικών που βασίζεται κυρίως σε υδατάνθρακες και πρωτεΐνες, συμβάλλει στο υψηλό αναπαραγωγικό δυναμικό των θηλυκών, με την ωοπαραγωγή τους κατά το στάδιο της αναπαραγωγικής ωρίμανσης να χαρακτηρίζεται από έναν σταθερό ρυθμό (Novoseltsev et al., 2004). Η πολλαπλή σύζευξη των θηλυκών στο ύπαιθρο (Bonizzoni et al., 2002), αν και παρατηρείται σε σχετικά μικρά ποσοστά, έχει πιθανότατα προσαρμοστικό χαρακτήρα, καθώς πολλαπλά συζευγμένα θηλυκά παρουσιάζουν υψηλότερη ωοπαραγωγή σε σχέση με εκείνα που έχουν συζευχθεί μόνο μια φορά (Whittier & Shelly, 1993). Τέλος, η τρίτη φάση των βιολογικών εισβολών περιλαμβάνει διεργασίες με τις οποίες τα είδη-εισβολείς αλληλεπιδρούν στα νέα οικοσυστήματα με είδη που προϋπήρχαν σε αυτά, γεγονός που μπορεί να έχει σημαντικές οικολογικές και εξελικτικές συνέπειες (Vermeij, 1996). Συγκεκριμένα, η εισβολή της μύγας της Μεσογείου σε νέες περιοχές είχε ως αποτέλεσμα τον οικολογικό εκτοπισμό άλλων ιθαγενών ειδών διπτέρων της οικογένειας Tephritidae από συγκεκριμένα ενδιαιτήματα των περιοχών αυτών, γεγονός που αποδίδεται στις ανταγωνιστικές αλληλεπιδράσεις που προέκυψαν μετά την είσοδο του *C. capitata* στα οικοσυστήματα αυτά (για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Duyck et al., 2004). Ωστόσο, υπάρχουν και περιπτώσεις στις οποίες η μύγα της Μεσογείου εκτοπίστηκε από άλλα είδη της οικογένειας Tephritidae, όπως για παράδειγμα από το *Bactrocera dorsalis* στη Χαβάη. Συγκεκριμένα, η εισβολή του *B. dorsalis* στη Χαβάη το 1945 είχε ως συνέπεια τον οικολογικό εκτοπισμό του *C. capitata* από αρκετές περιοχές, εκτός από εκείνες στις οποίες υπήρχαν καλλιέργειες καφέ και εκείνες σε σχετικά υψηλό υψόμετρο με προτιμώμενους ξενιστές του εντόμου (Nishida et al., 1985; Vargas et al., 1983).

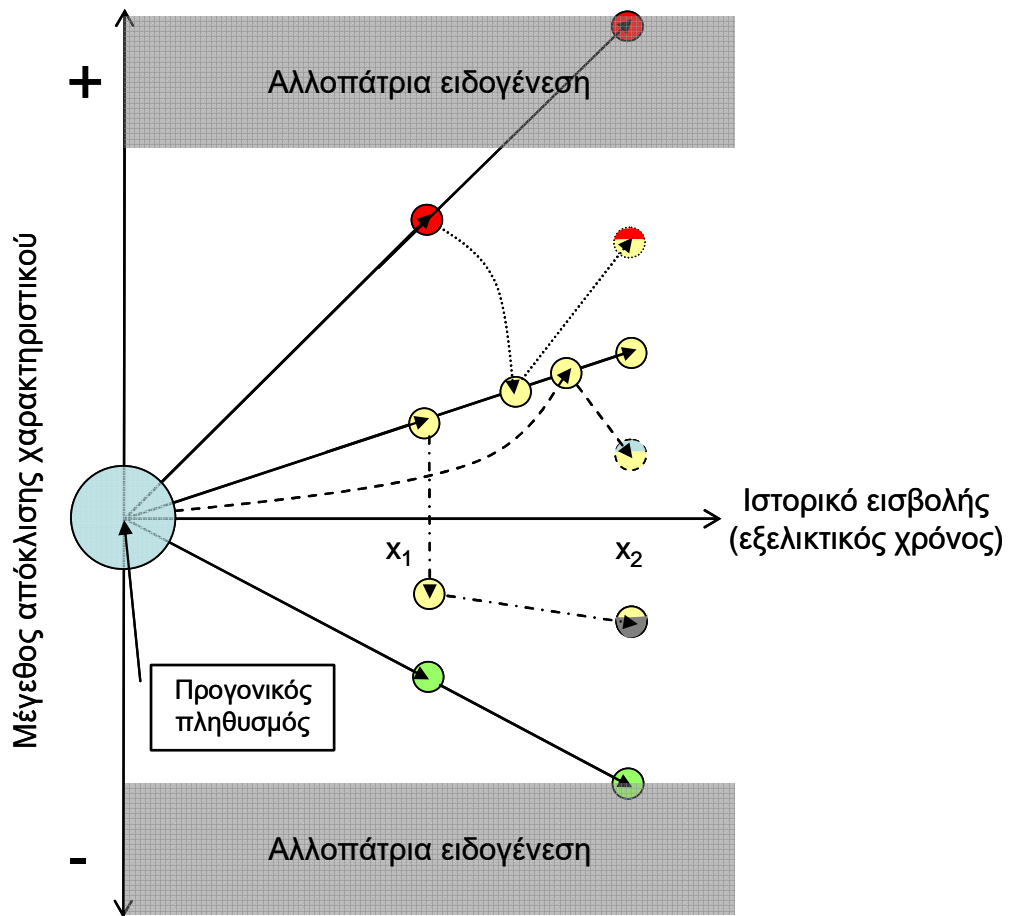
1.7 Διαφοροποίηση βιολογικών χαρακτηριστικών μεταξύ γεωγραφικά απομονωμένων πληθυσμών

Γεωγραφικά απομονωμένοι πληθυσμοί ειδών εντόμων που αναπτύσσονται σε περιβάλλοντα με διαφορετικά οικολογικά χαρακτηριστικά είναι δυνατόν να παρουσιάζουν διαφορές σε βιολογικά χαρακτηριστικά (διάρκεια ζωής, ωτοκία), καθώς δέχονται πιέσεις επιλογής με διαφορετική ένταση και κατεύθυνση (Futuyma, 2005; Stearns, 1992). Για παράδειγμα, αλλοπάτριοι πληθυσμοί του *Drosophilla serrata* που προέρχονταν από διαφορετικές περιοχές της Αυστραλίας παρουσίασαν σημαντικές διαφορές στην επιβίωση των ενηλίκων και την ωοπαραγωγή των θηλυκών (Birch et al., 1962). Επιπλέον, αρσενικά του *Papargae aegeria* (Lepidoptera: Saturniidae) που προέρχονταν από τη Σουηδία, είχαν μικρότερη διάρκεια ζωής σε σύγκριση με αρσενικά ενός πληθυσμού που προέρχονταν από την Πορτογαλία (Μαδέρα) (Gotthard et al., 2000). Οι Gottard & συνεργάτες (2000) υποστηρίζουν ότι η ένταση της επιλογής για μεγάλη διάρκεια ζωής των αρσενικών είναι μικρότερη για τον πληθυσμό από τη Σουηδία, καθώς η εμφάνιση και αναπαραγωγή των θηλυκών στην περιοχή αυτή λαμβάνει χώρα σε μια περιορισμένη χρονική περίοδο, μετά την οποία η «αναπαραγωγική αξία» των αρσενικών (reproductive value) προσεγγίζει γρήγορα το μηδέν. Αντίθετα, στην περιοχή της Μαδέρας όπου οι καιρικές συνθήκες επιτρέπουν την ανάπτυξη και αναπαραγωγή σε όλη τη διάρκεια του έτους, η αναπαραγωγική αξία των αρσενικών μειώνεται σε σχέση με την ηλικία με χαμηλότερο ρυθμό σε σχέση με τα αρσενικά από τη Μαδέρα, καθώς η πιθανότητα εύρεσης επιδεκτικών προς σύζευξη θηλυκών στη Μαδέρα παραμένει σταθερή σε όλη τη διάρκεια του έτους (Gotthard et al., 2000). Επιπλέον, τα αρσενικά από τη Σουηδία παρουσιάζουν υψηλότερους ρυθμούς ανάπτυξης ανηλίκων από τα θηλυκά, ενώ το αντίθετο συμβαίνει για τον πληθυσμό από τη Μαδέρα (Gotthard et al., 1994). Το γεγονός αυτό πιθανότατα αποδίδεται στη πίεση της επιλογής για πρωτανδρία, η οποία είναι μεγαλύτερη για τον πληθυσμό από τη Σουηδία, λόγω της εμφάνισης των θηλυκών στην περιοχή αυτή σε μια πολύ μικρή περίοδο του έτους (Gotthard et al., 1994). Επίσης, αρσενικά του *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae) που προέρχονταν από περιοχές με υψηλό υψόμετρο στην

Καλιφόρνια, παρουσίασαν μικρότερη διάρκεια ζωής και αυξημένο ρυθμό γήρανσης (senescence rate), σε σχέση με αρσενικά από περιοχές με χαμηλό υψόμετρο (Tatar et al., 1997). Οι Tatar & συνεργάτες (1997) αποδίδουν το παραπάνω αποτέλεσμα στην αυξημένη «αναπαραγωγική προσπάθεια» των αρσενικών από περιοχές με υψηλό υψόμετρο σε νεαρές ηλικίες σε σχέση με αρσενικά που προέρχονταν από χαμηλό υψόμετρο, η οποία έχει ως συνέπεια μειωμένη επιβίωση σε μεγαλύτερες ηλικίες και ταχύτερο ρυθμό γήρανσης. Η αύξηση της «αναπαραγωγικής προσπάθειας» σε νεαρές ηλικίες είναι απαραίτητη για τα αρσενικά από περιοχές με υψηλό υψόμετρο, καθώς οι χαμηλές θερμοκρασίες που επικρατούν το χειμώνα στις περιοχές αυτές περιορίζουν κατά πολύ την περίοδο αναπαραγωγής του είδους (Tatar et al., 1997).

Συνεπώς, φαίνεται ότι οι πληθυσμοί εντόμων που έχουν εποικίσει περιοχές με διαφορετικά οικολογικά χαρακτηριστικά μπορεί να διαφέρουν σε βιολογικά χαρακτηριστικά, τόσο των ανηλικών σταδίων, όσο και των ενηλικών. Η ανάπτυξη ενός ποιοτικού μοντέλου απεικόνισης των μεταβολών των βιολογικών χαρακτηριστικών μεταξύ γεωγραφικά απομονωμένων πληθυσμών ενός είδους θα μπορούσε να αποτελέσει τη βάση για τη διατύπωση ερωτημάτων και τη μελέτη των μεταβολών αυτών.

Στο Σχήμα 2 περιγράφονται διαφορετικές περιπτώσεις-σενάρια βιολογικών εισβολών. Η διαφοροποίηση των βιολογικών χαρακτηριστικών στις διαφορετικές περιπτώσεις εξαρτάται από: (1) το ιστορικό των βιολογικών εισβολών, δηλαδή των εξελικτικό χρόνο που μεσολαβεί από τον εποικισμό μιας νέας περιοχής έως το χρόνο μελέτης της απόκλισης του συγκεκριμένου χαρακτηριστικού, (2) την ένταση και την κατεύθυνση της φυσικής επιλογής που μπορεί να προκαλέσει διαφοροποίηση μεταξύ γεωγραφικά απομονωμένων πληθυσμών σε ένα συγκεκριμένο χαρακτηριστικό (π.χ. διάρκεια ζωής) και (3) τη γενετική σύσταση του πληθυσμού που εποικίζει μια νέα περιοχή. Το μοντέλο (πρότυπο) βασίζεται σε τρεις βασικές προϋποθέσεις: (1) Η απόκλιση μεταξύ των πληθυσμών σε ένα συγκεκριμένο χαρακτηριστικό αποτελεί γραμμική συνάρτηση του εξελικτικού χρόνου και της έντασης και κατεύθυνσης της φυσικής επιλογής, (2) το συγκεκριμένο χαρακτηριστικό του προγονικού πληθυσμού δε μεταβάλλεται με την πάροδο του χρόνου (σταθερό στον άξονα χ) και (3) η ένταση και η κατεύθυνση της φυσικής επιλογής



Σχήμα 2. Σχηματική παρουσίαση της αλληλεπίδρασης ανάμεσα σε διαφορετικά γεγονότα βιολογικών εισβολών, του ιστορικού τους (εξελικτικός χρόνος) και της έντασης και κατεύθυνσης της φυσικής επιλογής που μπορεί να προκαλέσουν συνεχή απόκλιση ενός χαρακτηριστικού του προγονικού πληθυσμού έως τα όρια της αλλοπάτριας ειδογένεσης (περιοχές γκρίζου χρώματος). Η απόκλιση του χαρακτηριστικού για το οποίο εφαρμόζεται το μοντέλο αποτελεί γραμμική συνάρτηση του εξελικτικού χρόνου και της έντασης και κατεύθυνσης της φυσικής επιλογής. Οι κλίσεις των ευθειών απόκλισης από τον άξονα x (μη μεταβολή του χαρακτηριστικού στον προγονικό πληθυσμό) αντιπροσωπεύουν την ένταση και κατεύθυνση της φυσικής επιλογής σε διαφορετικά περιβάλλοντα.

αντιπροσωπεύεται από την κλίση (γωνία) που σχηματίζεται ανάμεσα στις διαφορετικές γραμμές απόκλισης του συγκεκριμένου χαρακτηριστικού από τον προγονικό πληθυσμό (βλέπε Σχήμα 2). Ο κύκλος στην αρχή των αξόνων αντιπροσωπεύει το συγκεκριμένο χαρακτηριστικό του προγονικού πληθυσμού για το οποίο εφαρμόζεται το μοντέλο.

Δίνονται τέσσερα διαφορετικά σενάρια εισβολών: (1) Εισβολή ατόμων από το προγονικό περιβάλλον σε περιοχές όπου το έντομο δεν υπάρχει (βέλη τύπου συμπαγής γραμμής) (Σχήμα 2). Σε αυτή την περίπτωση η προσαρμογή σε περιβάλλοντα με διαφορετικά οικολογικά χαρακτηριστικά, μπορεί να προκαλέσει διαφοροποίηση του συγκεκριμένου χαρακτηριστικού προς μια εντελώς διαφορετική κατεύθυνση (κύκλοι κόκκινου, κίτρινου και πράσινου χρώματος κατά τη χρονική στιγμή X_1 του εξελικτικού χρόνου) σε σχέση με τον αρχέγονο πληθυσμό (σταθερό χαρακτηριστικό με το χρόνο). Σε ακραίες περιπτώσεις η απόκλιση του συγκεκριμένου χαρακτηριστικού από τον προγονικό πληθυσμό μπορεί να είναι τόσο μεγάλη ώστε να οδηγήσει σε αλλοπάτρια ειδογένεση (βλέπε κύκλους κόκκινου και πράσινου χρώματος κατά τη χρονική στιγμή X_2 του εξελικτικού χρόνου).

(2) Επαν-εισβολή από τον προγονικό πληθυσμό σε μία περιοχή όπου το έντομο έχει ήδη εισβάλλει κατά το παρελθόν (βέλη τύπου παύλας). Στην περίπτωση αυτή η απόκλιση του συγκεκριμένου χαρακτηριστικού είναι δυνατόν να αλλάξει κατεύθυνση με αποτέλεσμα την προσέγγιση του προγονικού με τον πληθυσμό που είχε για πρώτη φορά εισβάλλει στην περιοχή αυτή (κύκλος μεικτού κίτρινου-μπλε χρώματος) ως προς το χαρακτηριστικό για το οποίο εφαρμόζεται το μοντέλο.

(3) Εισβολή από μία περιοχή στην οποία το έντομο έχει εισβάλλει κατά το παρελθόν σε μία διαφορετική περιοχή η οποία επίσης καταλαμβάνεται από αυτό (βέλη τύπου διακεκομμένης γραμμής). Ανάλογα με το μέγεθος της εισβολής, η απόκλιση του χαρακτηριστικού από τον προγονικό πληθυσμό μπορεί να αλλάξει και πάλι κατεύθυνση με αποτέλεσμα την προσέγγιση των δύο εμπλεκόμενων σε αυτό το σενάριο πληθυσμών (κύκλος μεικτού κίτρινου-κόκκινου χρώματος) ως προς το συγκεκριμένο χαρακτηριστικό.

(4) Εισβολή του εντόμου από μία περιοχή όπου έχει εισβάλλει κατά το παρελθόν σε μία άλλη στην οποία δεν απαντάται (βέλη τύπου παύλας-τελείας). Η προσαρμογή σε αυτό το νέο ενδιαίτημα είναι δυνατόν να αλλάξει

τη μορφή της απόκλισης του χαρακτηριστικού που μελετάται (κύκλος μεικτού κίτρινου-γκρι χρώματος), εξαιτίας της αλληλεπίδρασης ανάμεσα στο νέο περιβάλλον και το γενότυπο του πληθυσμού-εισβολέα.

1.8 Σκοπός της παρούσας διατριβής

Η φυλογενετική σχέση πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου έχει αποτελέσει αντικείμενο εκτεταμένων μελετών και η συγγένεια μεταξύ πληθυσμών από διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές έχει προσδιοριστεί με γενετικές και μοριακές μεθόδους (Bonizzoni et al., 2004; 2001; Gasperi et al., 1991; Kourti, 2002; Malacrida et al., 1992; 1998). Το έντομο εκδηλώνει εξαιρετική ικανότητα προσαρμογής σε μεγάλη ποικιλία ενδιαιτημάτων. Το *C. capitata* έχει την ικανότητα να επιβιώνει και να αναπτύσσει μεγάλους πληθυσμούς σε εύκρατα περιβάλλοντα, όπως τα βόρεια παράλια της Μεσογείου, όπου συχνά κατά τη διάρκεια του χειμώνα σημειώνονται θερμοκρασίες μικρότερες από 0 °C, σε εξαιρετικά ξηροθερμικές περιοχές, όπως οι βόρειες χώρες της Αφρικής και η μέση Ανατολή και σε τροπικά περιβάλλοντα της κεντρικής και νοτίου Αμερικής (White & Elson-Harris, 1992). Η ανάπτυξη της μύγας της Μεσογείου για δεκάδες και ίσως εκατοντάδες έτη σε διαφορετικά περιβάλλοντα, οδήγησε στη διαφοροποίηση των πληθυσμών της από τον προγονικό πληθυσμό της Δυτικής Αφρικής, όπως αυτό τεκμηριώνεται από αρκετές μελέτες της γενετικής των πληθυσμών αυτών. Η επιτυχής επιβίωση και ανάπτυξη σε διαφορετικά περιβάλλοντα προϋποθέτει προσαρμοστικές αλλαγές, μέσω της φυσικής επιλογής, σε βιολογικά, οικολογικά και ηθολογικά χαρακτηριστικά. Οι παραπάνω αλλαγές πιθανότατα αντανακλώνται και στις διαφορές στη γενετική σύσταση μεταξύ των πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που όπως προαναφέρεται έχουν τεκμηριωθεί. Αν και η γενετική διαφοροποίηση μεταξύ των διαφορετικών πληθυσμών του εντόμου είναι τεκμηριωμένη, εντούτοις δεν υπάρχουν στοιχεία σχετικά με τη διαφοροποίηση σε βιολογικά, οικολογικά και ηθολογικά χαρακτηριστικά.

Η δημογραφία των ανηλίκων και ενηλίκων της μύγας της Μέσογείου έχει μελετηθεί εκτενώς σε άγριους πληθυσμούς του εντόμου (Carey, 1984; Harris & Carey, 1989; Harris et al., 1991; Papadopoulos et al., 2002; Rossler,

1975; Vargas & Carey, 1989; 1990; Vargas et al., 2000). Τα αποτελέσματα των μελετών αυτών δείχνουν ότι οι πληθυσμοί του εντόμου από διαφορετικά περιβάλλοντα μπορεί να διαφέρουν σε βασικά στοιχεία της βιολογίας τους. Ωστόσο, το γεγονός ότι οι πληθυσμοί στις παραπάνω μελέτες προέρχονται από τρεις μόνο περιοχές (Ισραήλ, Ελλάδα και Χαβάη), σε συνδυασμό με την παραλλακτικότητα μεταξύ των μελετών αυτών στις συνθήκες εκτέλεσης των πειραμάτων (θερμοκρασία, σχετική υγρασία, υπόστρωμα ωοτοκίας), καθιστούν επισφαλή την εξαγωγή συμπερασμάτων σε σχέση με τις διαφορές μεταξύ των πληθυσμών του εντόμου που προέρχονται από διαφορετικά περιβάλλοντα σε βασικά στοιχεία της βιολογίας τους, όπως η διάρκεια ζωής και η ωοπαραγωγή. Συνεπώς, συγκριτικές μελέτες γεωγραφικά απομονωμένων πληθυσμών του εντόμου θα μπορέσουν να απαντήσουν σε πλήθος ερωτημάτων σε σχέση με την προσαρμοστικότητα της μύγας της Μεσογείου σε διαφορετικά περιβάλλοντα και την επίδραση του περιβάλλοντος μέσω της φυσικής επιλογής σε βασικά βιολογικά χαρακτηριστικά των πληθυσμών.

Επιπλέον, όπως έχει ήδη αναφερθεί η μύγα της Μεσογείου αποτελεί έναν από τους σημαντικότερους εχθρούς των φρούτων παγκοσμίως και είναι έντομο καραντίνας σε πολλές χώρες. Η κατανόηση της βιο-οικολογίας και συμπεριφοράς της σε σχέση με την προσαρμογή της σε διαφορετικά περιβάλλοντα μπορεί να αξιοποιηθεί για το σχεδιασμό της αντιμετώπισης της με αποτελεσματικές και φιλικές προς το περιβάλλον μεθόδους. Από τις πολλές μεθόδους που εφαρμόζονται, η εξαπόλυση στείρωμένων εντόμων είναι μια από τις πιο σημαντικές (για λεπτομέρειες βλέπε Ενότητα 1.5). Σημαντικά στοιχεία για την επιτυχία της μεθόδου εξαπόλυσης των στείρωμένων εντόμων αποτελούν η σεξουαλική ανταγωνιστικότητα των εξαπολυόμενων στείρωμένων αρσενικών και η συμβατότητα των μαζικώς εκτρεφόμενων φυλών με τους φυσικούς πληθυσμούς. Πληθυσμοί του εντόμου που προέρχονται από διαφορετικά περιβάλλοντα μπορεί να διαφέρουν σε βασικές παραμέτρους της βιοοικολογίας και συμπεριφοράς τους, καθιστώντας την αντιμετώπισή τους με μία μόνο μαζικά εκτρεφόμενη φυλή μη εφικτή. Συνεπώς, συγκριτικές μελέτες γεωγραφικά απομονωμένων πληθυσμών του εντόμου σε βασικά στοιχεία της συμπεριφοράς των αρσενικών, όπως π.χ. το σεξουαλικό κάλεσμα έχουν μεγάλη πρακτική σημασία.

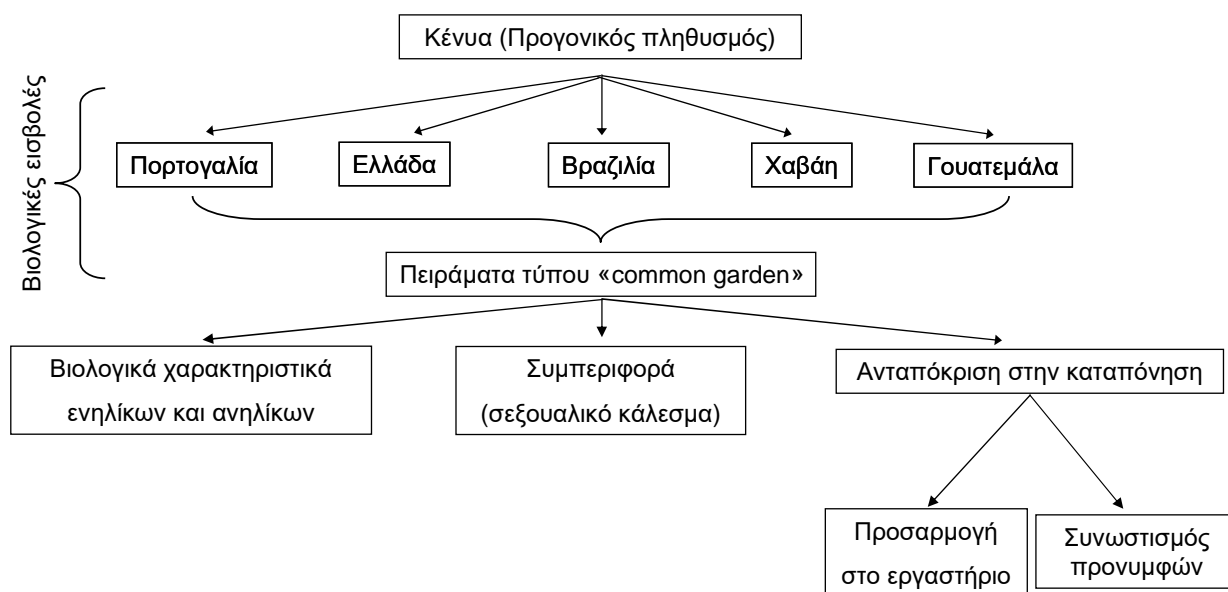
Η προσαρμογή άγριων πληθυσμών σε σταθερές συνθήκες στο εργαστήριο μπορεί να θεωρηθεί ως μια μορφή γενετικής καταπόνησης (στρες), καθώς συνοδεύεται σε αρκετές περιπτώσεις από ραγδαία μείωση της γενετικής τους παραλλακτικότητας (bottleneck effect), γεγονός το οποίο μπορεί να επηρεάσει σε μεγάλο βαθμό την επιβίωση και την ωοπαραγωγή των θηλυκών (Meats et al., 2004). Σε πρακτικό επίπεδο, η μελέτη της προσαρμογής στο εργαστήριο διαφορετικών πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου έχει ιδιαίτερη σημασία στην επιλογή της κατάλληλης φυλής που θα χρησιμοποιηθεί σε εθνικά και διεθνή προγράμματα εξαπόλυσης στερημένων εντόμων. Η βιολογία εργαστηριακών πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου έχει αποτελέσει αντικείμενο εκτεταμένης έρευνας (Economidou, 1992; Krainacker et al., 1987; Vargas & Carey, 1989; Vargas et al., 1996; 1997b). Ωστόσο, δεν υπάρχει μέχρι σήμερα μια λεπτομερής δημογραφική ανάλυση της προσαρμογής γεωγραφικά απομονωμένων πληθυσμών του εντόμου στο εργαστήριο.

Μια άλλη μορφή καταπόνησης που μπορεί να επηρεάσει τη δυναμική πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου, είναι ο συνωστισμός των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους (Wilbur, 1980). Η πυκνότητα των προνυμφών επηρεάζει την ανάπτυξή τους, κυρίως μέσω της επίδρασης που αυτή έχει στην ποσότητα της διαθέσιμης τροφής (Gibbs et al., 2004). Επιπλέον, η αύξηση της πυκνότητας των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους επηρεάζει σημαντικές παραμέτρους της αρμοστικότητας των ενηλίκων, όπως το μέγεθος του σώματος, την επιβίωση και την ωοπαραγωγή (Peters & Barbosa, 1977 και αναφορές που δίνουν). Παρά τη σημαντική επίδραση που μπορεί να έχει η πυκνότητα των προνυμφών σε σημαντικά βιολογικά χαρακτηριστικά των ενηλίκων και ενηλίκων σε πολλά είδη εντόμων, ο αριθμός των μελετών με αντικείμενο την επίδραση του παραπάνω παράγοντα στη βιολογία της μύγας της Μεσογείου είναι ιδιαίτερα περιορισμένος (Dukas et al., 2001; Papaj et al., 1989b; Prokory & Duan, 1998). Επιπλέον, μέχρι σήμερα δεν είναι γνωστό εάν ο συνωστισμός των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους, επηρεάζει κατά τον ίδιο τρόπο τα δημογραφικά χαρακτηριστικά των ενηλίκων που προέρχονται από σχετικά μακρόβιους και σχετικά βραχύβιους πληθυσμούς της μύγας της Μεσογείου.

Σκοπός της παρούσας διατριβής ήταν να διερευνηθεί εάν πληθυσμοί

της μύγας της Μεσογείου που προέρχονται από διαφορετικές περιοχές έχουν διαφοροποιηθεί σε σημαντικά βιολογικά χαρακτηριστικά των ανηλίκων και ενηλίκων, καθώς και σε ηθολογικά χαρακτηριστικά των ενηλίκων, ως αποτέλεσμα εξέλιξης σε περιβάλλοντα με διαφορετικά οικολογικά χαρακτηριστικά (Σχήμα 3). Επιπλέον, διερευνήθηκε η ανταπόκριση διαφορετικών πληθυσμών του εντόμου στην καταπόνηση που προέρχονταν είτε από την προσαρμογή τους σε σταθερές συνθήκες εκτροφής στο εργαστήριο, είτε από το συνωστισμό των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους (Σχήμα 3).

Στην παρούσα διατριβή μελετήθηκε στο εργαστήριο η βιοοικολογία και η συμπεριφορά γεωγραφικά απομονωμένων πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου. Συγκεκριμένα, στο Κεφάλαιο 1 δίνονται γενικά εισαγωγικά στοιχεία σε σχέση με τη μορφολογία, την καταγωγή και γεωγραφική εξάπλωση, τη βιολογία και την καταπολέμηση της μύγας της Μεσογείου, ενώ παράλληλα δίνεται και ένα θεωρητικό πρότυπο στο οποίο βασίζεται η παρούσα μελέτη. Στο Κεφάλαιο 2 γίνεται μια συνοπτική περιγραφή των υλικών που χρησιμοποιήθηκαν και των μεθόδων που ακολουθήθηκαν κατά την εκτέλεση των πειραμάτων. Στο Κεφάλαιο 3 μελετώνται τα βιολογικά χαρακτηριστικά των ενηλίκων (επιβίωση, ωοπαραγωγή) της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από έξι διαφορετικές περιοχές (Γουατεμάλα, Βραζιλία, Πορτογαλία, Κένυα, Η.Π.Α., Ελλάδα). Στο Κεφάλαιο 4 γίνεται μελέτη των βιολογικών χαρακτηριστικών των ανηλίκων σταδίων των παραπάνω έξι πληθυσμών. Τα στοιχεία αυτά συνδυάζονται με τα δημογραφικά στοιχεία των ενηλίκων από το Κεφάλαιο 3, προκειμένου να υπολογιστούν οι πληθυσμιακές παράμετροι των παραπάνω έξι πληθυσμών. Στο Κεφάλαιο 5 μελετάται η επίδραση της τροφής, της ηλικίας και της ώρας της ημέρας στο σεξουαλικό κάλεσμα αρσενικών που προέρχονταν από τέσσερις διαφορετικές περιοχές (Βραζιλία, Πορτογαλία, Κένυα και Ελλάδα). Στο Κεφάλαιο 6 πραγματοποιείται λεπτομερής δημογραφική ανάλυση της προσαρμογής στο εργαστήριο πέντε γεωγραφικά απομονωμένων πληθυσμών του εντόμου (Γουατεμάλα, Πορτογαλία, Κένυα, Η.Π.Α., Ελλάδα). Στο Κεφάλαιο 7 μελετάται η επίδραση της πυκνότητας των προνυμφών στη βιολογία των ανηλίκων και ενηλίκων ενός μακρόβιου (Ελλάδα) και ενός βραχύβιου (Γουατεμάλα) πληθυσμού της μύγας της Μεσογείου. Τέλος, στο Κεφάλαιο 8 δίνεται μια γενική



Σχήμα 3. Πειραματικός σχεδιασμός της παρούσας μελέτης

ανακεφαλαίωση και εξάγονται γενικά συμπεράσματα που προκύπτουν από το σύνολο της διατριβής, ενώ παράλληλα δίνονται και προοπτικές περαιτέρω έρευνας.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2

2 ΓΕΝΙΚΑ ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

2.1 Εργαστηριακές συνθήκες

Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν στους χώρους του Εργαστηρίου Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας κατά την τριετία 2005 – 2008. Οι συνθήκες που επικρατούσαν κατά τη διάρκεια των πειραμάτων ήταν θερμοκρασία 25 ± 1 °C, σχετική υγρασία $65 \pm 5\%$ και φωτοπερίοδος 14:10 (Φ:Σ), με τη φωτόφαση από τις 07:00 έως και τις 21:00 h. Το φως, στο χώρο όπου πραγματοποιούνταν τα πειράματα δημογραφίας, προέρχονταν από λαμπτήρες φθορίου (day light type) και συμπληρώνονταν από το φυσικό φως που έμπαινε στο χώρο του εργαστηρίου από τέσσερα παράθυρα, τα οποία βρίσκονταν στην οροφή του δωματίου. Η ένταση του φωτός στο επίπεδο όπου διατηρούνταν τα κλουβιά με τα έντομα κατά τη διάρκεια των πειραμάτων κυμαίνονταν από 800 έως 1000 lux. Οι αποικίες των διαφορετικών πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου διατηρούνταν σε ξεχωριστό χώρο του εργαστηρίου, στον οποίο το φως προέρχονταν αποκλειστικά από λαμπτήρες φθορίου με την ένταση του φωτός στο επίπεδο όπου διατηρούνταν τα κλουβιά με τα έντομα να κυμαίνεται από 1500 έως 2000 lux.

2.2 Έντομα που χρησιμοποιήθηκαν και μέθοδος εκτροφής τους

Περιβαλλοντικοί παράγοντες, όπως π.χ. οι καρποί των φυτών-ξενιστών στους οποίους αναπτύσσονται οι προνύμφες της μύγας της Μεσογείου (Krainacker et al. 1987; Papachristos et al. 2008, 2009) και η προσαρμογή σε σταθερές συνθήκες στο εργαστήριο (Ν.Θ. Παπαδόπουλος και συνεργάτες δημοσίευτα στοιχεία, προσωπική επικοινωνία με Ν.Θ. Παπαδόπουλο) είναι δυνατόν να επηρεάσουν σημαντικές παραμέτρους της αρμοστικότητας των ανηλίκων και ενηλίκων της μύγας της Μεσογείου. Για τους λόγους αυτούς, στα πειράματα χρησιμοποιήθηκαν έντομα F₁ γενεάς, με εξαίρεση τα πειράματα

του 6^{ου} Κεφαλαίου όπου χρησιμοποιήθηκαν και έντομα τα οποία είχαν εκτραφεί για περισσότερες γενεές στο εργαστήριο. Χρησιμοποιήθηκαν πληθυσμοί του *C. capitata* που προέρχονταν από έξι διαφορετικές περιοχές που παρουσιάζουν μεγάλες κλιματικές διαφορές (Γουατεμάλα, Βραζιλία, Πορτογαλία, Κένυα, Η.Π.Α., Ελλάδα). Λεπτομέρειες σε σχέση με τις γεωγραφικές συντεταγμένες, καθώς και τους άγριους ξενιστές από τους οποίους προέρχονταν οι διαφορετικοί πληθυσμοί, δίνονται στον Πίνακα 1. Στον Πίνακα 2 δίνονται τα μετεωρολογικά στοιχεία των περιοχών από τις οποίες προήλθαν οι άγριοι πληθυσμοί του εντόμου.

Οι αποικίες των διαφορετικών πληθυσμών του εντόμου ξεκινούσαν από νύμφες που προέρχονταν από προσβεβλημένους καρπούς φυτών-ξενιστών από τις αντίστοιχες περιοχές προέλευσης (Πίνακας 1). Συγκεκριμένα, γινόταν συλλογή πρόσφατα πεσμένων καρπών κάτω από δέντρα φυτών-ξενιστών, οι οποίοι μεταφέρονταν σε σταθερές εργαστηριακές συνθήκες (25 °C). Οι προσβεβλημένοι καρποί τοποθετούνταν σε πλαστικές λεκάνες και επάνω σε στρώμα λεπτής και ξηρής άμμου (πάχους περίπου 2 cm), το οποίο λειτουργούσε ως υπόστρωμα νύμφωσης των εξερχόμενων προνυμφών. Οι νύμφες συλλέγονταν σε πλαστικά τρυβλία Petri διαμέτρου 5 cm και αποστέλλονταν άμεσα από τις αντίστοιχες περιοχές προέλευσης του κάθε πληθυσμού στο Εργαστήριο Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Π.Θ.

Τα ενήλικα του κάθε πληθυσμού μετά την έξοδό τους από τις νύμφες τοποθετούνταν σε ξύλινα κλουβιά διαστάσεων 30 x 30 x 30 cm, τα οποία είχαν τις τρεις πλευρές τους καλυμμένες με συρμάτινο πλέγμα, τη μια με γυαλί και τις δύο με ξύλο (Εικόνα 3). Σε κάθε κλουβί και για κάθε πληθυσμό τοποθετούνταν, 100 – 200 ενήλικα και των δύο φύλων, νερό σε πλαστικά φιαλίδια με φιτίλι και τροφή ενηλίκων, η οποία αποτελούνταν από μείγμα υδρολυμένης πρωτεΐνης (MP Biomedicals, Ohio, USA), ζάχαρης και νερού σε αναλογία 1:4:5 αντίστοιχα.

Τα θηλυκά ωτοκοούσαν σε κοίλα πλαστικά ημισφαίρια, κόκκινου χρώματος, πάχους 1.5 mm και διαμέτρου 5 cm (Εικόνα 4A). Τα τεχνητά αυτά υποστρώματα ωτοκίας έφεραν 40 – 50 ομοιόμορφα κατανεμημένες οπές διαμέτρου 1 mm, εντός των οποίων τα θηλυκά τοποθετούσαν τον ωοθήτη τους και απέθεταν τα αυγά τους στο εσωτερικό κοίλωμα των ημισφαιρίων

Πίνακας 1. Χώρες και περιοχές προέλευσης, γεωγραφικές συντεταγμένες και ξενιστές από τους οποίους προέρχονταν οι διαφορετικοί πληθυσμοί του *C. capitata* που χρησιμοποιήθηκαν στα πειράματα.

Χώρα προέλευσης	Περιοχή	Γεωγραφικές συντεταγμένες		Ξενιστής
		Γεωγραφικό μήκος	Γεωγραφικό πλάτος	
Γουατεμάλα	Αντίγκουα	90°41' W	14°34' N	<i>Coffea arabica</i> (Rubiaceae)
Βραζιλία	Πετρολίνα	40°49' W	9°40' S	<i>Psidium guajava</i> (Myrtaceae)
Πορτογαλία	Μαδέρα	16°98' W	32°74' N	<i>Prunus persica</i> (Rosaceae)
Κενυα	Ναϊρόμπι	36°80' E	1°27' S	<i>C. arabica</i> (Rubiaceae)
Η.Π.Α.	Χαβάη (Καυαί)	159°30' W	22°03' N	<i>C. arabica</i> (Rubiaceae)
Ελλάδα (1)	Χίος	25°99' E	38°47' N	<i>Citrus aurantium</i> (Rutaceae)
Ελλάδα (2)	Βόλος (Μαγνησία)	22°59' E	39°24' N	<i>Citrus reticulata</i> (Rutaceae)

Πίνακας 2. Μέση ετήσια θερμοκρασία (εύρος) και συνολική βροχόπτωση στις έξι περιοχές από τις οποίες προήλθαν οι έξι πληθυσμοί του εντόμου που χρησιμοποιήθηκαν. Τα στοιχεία προέρχονται από την παγκόσμια βάση μετεωρολογικών δεδομένων (FAO CLIM 2) του FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) και αφορούν τα τελευταία 30 έτη.

Περιοχή	Μέση θερμοκρασία (°C)	Συνολική βροχόπτωση (mm)
Γουατεμάλα (Αντίγκουα)	16.0 - 19.7	992
Χαβάη (νήσος Καυαί)	22.0 - 26.4	1080
Κένυα (Ναϊρόμπι)	16.8 - 20.5	684
Βραζιλία (Πετρολίνα)	23.9 - 28.2	569
Πορτογαλία (Μαδέρα)	15.9 - 22.3	624
Ελλάδα (Χίος)	10.4 - 27.7	656



Εικόνα 3. Ξύλινο κλουβί που χρησιμοποιήθηκε για την εκτροφή των ενηλίκων της μύγας της Μεσογείου.



Εικόνα 4. Τεχνητό υπόστρωμα ωτοκίας που χρησιμοποιήθηκε για την εκτροφή της μύγας της Μεσογείου (A) και αυγά που είχαν αποτεθεί στην εσωτερική επιφάνεια του (B).

(Εικόνα 4B). Το κάθε ημισφαίριο είχε προσαρμοστεί σε κυκλική οπή διαμέτρου 5 cm που είχε γίνει στο κάλυμμα ενός πλαστικού τρυβλίου Petri διαμέτρου 5.5 cm. Στην βάση του τρυβλίου υπήρχε νερό, έτσι ώστε η σχετική υγρασία κάτω από το ημισφαίριο να διατηρείται σε επίπεδα τέτοια που να επιτρέπουν την ωτοκία των θηλυκών (Boller, 1985). Σε κάθε κλουβί εκτροφής ενηλίκων των διαφορετικών πληθυσμών τοποθετούνταν ένα υπόστρωμα ωτοκίας. Τα κλουβιά που χρησιμοποιήθηκαν για την εκτροφή των ενηλίκων, καθώς και τα τεχνητά υποστρώματα ωτοκίας που χρησιμοποιήθηκαν προέρχονταν από προηγούμενα πειράματα του Εργαστηρίου Εφαρμοσμένης Ζωολογίας και Παρασιτολογίας του Αριστοτελείου Πανεπιστημίου Θεσσαλονίκης (B.I. Κατσόγιαννος και Ν.Θ. Παπαδόπουλος, προσωπική επικοινωνία με Ν.Θ. Παπαδόπουλο). Τα αυγά μεταφέρονταν με τη βοήθεια μαλακού πινέλου από τα παραπάνω τεχνητά υποστρώματα ωτοκίας σε θρεπτικό υπόστρωμα κατάλληλο για την εκκόλαψή τους και την ανάπτυξη των προνυμφών. Το υπόστρωμα αποτελούνταν από δίσκους βάμβακος διαμέτρου 5 cm, οι οποίοι είχαν εμποτιστεί με 10 ml ημίρρευστης τεχνητής τροφής. Η τροφή αποτελούνταν από 100 gr ζάχαρης, 100 gr μαγιά μπύρας, 50 gr αλευριού σόγιας, 8 gr ασκορβικού οξέος, 8 gr κιτρικού οξέος, 2 gr μίγματος αλάτων και 1.5 gr προπιονικού νατρίου. Τα συστατικά αυτά διαλύονταν σε 500 ml νερού. Λεπτομέρειες σε σχέση με την προετοιμασία της τροφής δίνονται από τον Boller (1985). Σε κάθε δίσκο βάμβακος με τεχνητή τροφή τοποθετούνταν 100-150 αυγά. Οι δίσκοι με την τροφή των προνυμφών και τα αυγά τοποθετούνταν μέσα σε πλαστικά τρυβλία Petri διαμέτρου 9 cm τα οποία είχαν αποστειρωθεί με καθαρό οινόπνευμα. Τα τρυβλία κλείνονταν και τοποθετούνταν σε διαφανείς πλαστικές σακούλες, έτσι ώστε να αποφευχθεί η απώλεια υγρασίας. Δύο έως τρεις ημέρες μετά την εκκόλαψη των αυγών οι δίσκοι βάμβακος με τις προνύμφες μεταφέρονταν σε πλαστικά κύπελλα διαμέτρου 9 cm, των οποίων η επιφάνεια καλύπτονταν με ύφασμα από λεπτή οργανίνα. Καθημερινά και μέχρι να ολοκληρωθεί η ανάπτυξη των προνυμφών σε κάθε δίσκο βάμβακος γινόταν επιπλέον προσθήκη 3 ml τεχνητής τροφής. Η ανάπτυξη των προνυμφών στο θρεπτικό υπόστρωμα ολοκληρώνονταν σε 7-8 ημέρες (25 °C) μετά την εκκόλαψη των αυγών. Μετά την ολοκλήρωση της ανάπτυξης, αφαιρούνταν η οργανίνα από τα πλαστικά κύπελλα και στη

συνέχεια αυτά τοποθετούνταν μέσα σε πλαστικές λεκάνες που έφεραν στρώμα στεγνής άμμου πάχους 0.5 – 1 cm. Οι ανεπτυγμένες προνύμφες εξέρχονταν από τα πλαστικά κύπελλα και νυμφώνονταν στην άμμο. Δύο έως τρεις ημέρες μετά τη νύμφωση, η άμμος απομακρύνονταν με κοσκίνισμα και οι νύμφες συλλέγονταν και τοποθετούνταν σε πλαστικά τρυβλία Petri διαμέτρου 9 cm έως την έξοδο των ενηλίκων.

Για τον προσδιορισμό των δημογραφικών παραμέτρων των ενηλίκων χρησιμοποιήθηκαν διαφανή, πλαστικά ποτήρια χωρητικότητας 400 ml (βλέπε Ενότητα 3.3.3). Σε αυτά τοποθετούνταν, αμέσως μετά την έξοδο τους από τις νύμφες, ένα ζεύγος ενηλίκων αποτελούμενο από ένα θηλυκό και ένα αρσενικό. Καθημερινά καταγράφονταν η επιβίωση των ενηλίκων και η ωοπαραγωγή των θηλυκών. Για τον προσδιορισμό των βιολογικών παραμέτρων των ανηλίκων σταδίων χρησιμοποιήθηκαν μικρά πλαστικά κύπελλα διαμέτρου 4.5 cm (βλέπε Ενότητα 3.3.2), τα οποία έφεραν στη βάση τους δίσκους βάμβακος εμποτισμένους με το θρεπτικό υπόστρωμα που περιγράφεται παραπάνω. Οι παράμετροι που προσδιορίζονταν ήταν: (1) επιβίωση (%) για όλα τα στάδια ανάπτυξης των ανηλίκων, (2) διάρκεια εμβρυϊκής ανάπτυξης (αυγό), (3) διάρκεια προνυμφικής ανάπτυξης, (4) διάρκεια ανάπτυξης νυμφικού σταδίου και (5) συνολική διάρκεια ανάπτυξης ανηλίκων σταδίων (αυγό-ενήλικο).

Στη στατιστική ανάλυση των δεδομένων χρησιμοποιήθηκαν παραμετρικές και μη παραμετρικές μέθοδοι. Συγκεκριμένα στις παραμετρικές μεθόδους περιλαμβάνονταν ανάλυση παραλλακτικότητας (ANOVA) και σύγκριση των μέσων όρων με το κριτήριο Tukey HSD, ανάλυση πολλαπλής γραμμικής παλινδρόμησης (ANCOVA) και σύγκριση μέσων όρων με το t κριτήριο (Sokal & Rohlf, 1995). Στις μη παραμετρικές μεθόδους περιλαμβάνονταν το μοντέλο ανάλογων κινδύνων του Cox (Cox proportional hazards model), μοντελοποίηση δεδομένων με τον εκτιμητή της συνάρτησης επιβίωσης Kaplan-Meier (KM) και σύγκριση μεταξύ KM εκτιμητών με τη χρήση του ελέγχου log-rank (Mantel-Cox), έλεγχος Kruskal-Wallis καθώς και σύγκριση ποσοστών με το κριτήριο χ^2 (Collett, 2003; Sokal & Rohlf, 1995). Η ανάλυση των στοιχείων πραγματοποιήθηκε με το λογισμικό SPSS 15.0 (SPSS, Chicago, IL., USA).

Περισσότερες λεπτομέρειες για τα υλικά και τις μεθόδους δίνονται στα

επί μέρους κεφάλαια.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3

3 ΒΙΟΛΟΓΙΑ ΕΝΗΛΙΚΩΝ ΔΙΑΦΟΡΕΤΙΚΩΝ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ ΤΗΣ ΜΥΓΑΣ ΤΗΣ ΜΕΣΟΓΕΙΟΥ

3.1 Περίληψη

Οι συγκρίσεις βιολογικών χαρακτηριστικών μεταξύ πληθυσμών από διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές χρησιμοποιούνται συχνά στη μελέτη της εξέλιξης ενός είδους. Η μύγα της Μεσογείου εποίκησε αρκετές εύκρατες και τροπικές περιοχές της γης κατά τους δύο τελευταίους αιώνες. Με σκοπό να διαπιστωθεί εάν γεωγραφικά απομονωμένοι πληθυσμοί του εντόμου διαφέρουν ως προς τα βιολογικά χαρακτηριστικά των ενηλίκων, μελετήθηκε, σε ταυτόσημες εργαστηριακές συνθήκες, η διάρκεια ζωής και η αναπαραγωγική ικανότητα ενηλίκων (F_1 γενεά) πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από έξι διαφορετικές περιοχές (Κένυα, Χαβάη, Γουατεμάλα, Βραζιλία, Πορτογαλία και Ελλάδα). Αν και τα θηλυκά βρέθηκαν να είναι είτε σχετικά βραχύβια (στη συνέχεια της διατριβής θα αναφέρονται ως βραχύβια) [μέση αναμενόμενη διάρκεια ζωής στην ηλικία 0 (e_0) 48 – 58 ημέρες (Κένυα, Χαβάη, Γουατεμάλα)], είτε σχετικά μακρόβια (στη συνέχεια της διατριβής θα αναφέρονται ως μακρόβια) [(e_0) 72 – 76 ημέρες (Βραζιλία, Πορτογαλία, Ελλάδα)], τα αρσενικά με μία εξαίρεση (Γουατεμάλα) ήταν μακρόβια (e_0 106 – 122 ημέρες). Παρά το γεγονός ότι η διάρκεια ζωής των αρσενικών ήταν μεγαλύτερη από των θηλυκών σε όλους τους πληθυσμούς, η διαφορά μεταξύ των δύο φύλων στη διάρκεια ζωής παρουσίασε μεγάλη παραλλακτικότητα ανάμεσα στους πληθυσμούς (20 – 58 ημέρες). Η μέση ωοπαραγωγή των θηλυκών δε διέφερε σημαντικά μεταξύ των πληθυσμών. Ωστόσο υπήρχαν μεγάλες διαφορές μεταξύ των πληθυσμών στην κατανομή της ωοτοκίας σε σχέση με την ηλικία. Συγκεκριμένα, τα θηλυκά των βραχύβιων πληθυσμών παρουσίασαν σημαντικά μικρότερη περίοδο προωοτοκίας, ενώ ωοτοκούσαν υψηλούς αριθμούς αυγών νωρίτερα κατά τη διάρκεια της ζωής τους σε σχέση με εκείνα των μακρόβιων πληθυσμών. Σε

όλους τους πληθυσμούς παρατηρήθηκε μετα-αναπαραγωγική διάρκεια ζωής, η οποία ήταν σημαντικά μεγαλύτερη για τα θηλυκά από την Κένυα. Συνεπώς φαίνεται ότι οι πληθυσμοί του εντόμου έχουν αναπτύξει διαφορετικές «στρατηγικές» επιβίωσης και αναπαραγωγής ως μέσο προσαρμογής σε περιβάλλοντα με διαφορετικά οικολογικά χαρακτηριστικά.

3.2 Εισαγωγή

Η επιβίωση, η αναπαραγωγή και η μεταβολή τους σε σχέση με την ηλικία αποτελούν σημαντικές παραμέτρους της αρμοστικότητας (fitness) των ατόμων (Roff, 2002; Stearns, 2000). Η θεωρία των «χαρακτηριστικών της ζωής» (life history theory), κατέστησε δυνατή την κατανόηση της μεγάλης ποικιλίας των κύκλων ζωής που παρατηρούνται στη φύση, παρέχοντας απαντήσεις σε ερωτήματα που σχετίζονται με τις διαφορές μεταξύ των οργανισμών στη διάρκεια ζωής, τον αριθμό των απογόνων και την κατανομή της αναπαραγωγής σε σχέση με την ηλικία. Οι πληθυσμοί των εντόμων, εντός των γεωγραφικών ορίων εξάπλωσης ενός είδους, παρουσιάζουν σε αρκετές περιπτώσεις διαφορές σε χαρακτηριστικά που ελέγχονται από συγκεκριμένα γονίδια. Αυτή η γεωγραφική παραλλακτικότητα σε χαρακτηριστικά της αρμοστικότητας των ενηλίκων, όπως είναι η διάρκεια ζωής και η αναπαραγωγή, εμπεριέχει περιβαλλοντικά και γενετικά στοιχεία (Futuyma, 2005). Κατά τον Carey (2003), η απόκλιση μεταξύ πληθυσμών σε δημογραφικά χαρακτηριστικά έχει προσαρμοστικό χαρακτήρα και οφείλεται κατά κύριο λόγο στη φυσική επιλογή, η οποία ενεργεί με διαφορετικό τρόπο σε περιβάλλοντα με διαφορετικά οικολογικά χαρακτηριστικά.

Ο όρος «βιολογική εισβολή» (biological invasion) αναφέρεται στον εποικισμό νέων περιοχών από μη ιθαγενή είδη. Οι βιολογικές εισβολές αποτελούν απειλή για τη διατήρηση της βιοποικιλότητας, τη λειτουργία των οικοσυστημάτων, τις ανθρώπινες οικονομικές δραστηριότητες και τη δημόσια υγεία (Kolar & Lodge, 2001). Η μεγάλη αύξηση του αριθμού των καταγεγραμμένων βιολογικών εισβολών που παρατηρείται τα τελευταία χρόνια, αποδίδεται στις περισσότερες περιπτώσεις στην παγκοσμιοποίηση του εμπορίου και στη συνεχή αύξηση των διεθνών εμπορικών συναλλαγών (Perrings et al., 2005). Αρκετές από τις καταγεγραμμένες βιολογικές εισβολές

αναφέρονται σε είδη της οικογένειας Tephritidae, γεγονός που αποδίδεται κυρίως στο διεθνές εμπόριο φρούτων (Malacrida et al., 1998). Η οικογένεια περιλαμβάνει σημαντικά είδη εντόμων-εχθρών, με τα κυριότερα από αυτά να ανήκουν στα γένη *Ceratitis*, *Anastrepha*, *Bactrocera*, *Dacus*, και *Rhagoletis* (White & Elson-Harris, 1992). Η ταχεία εξάπλωση και ο εποικισμός νέων περιοχών από τα είδη αυτά αποτελούν αντικείμενο εκτεταμένης έρευνας, κυρίως στα πεδία της οικολογίας, της βιολογίας και της εξελικτικής γενετικής (Aluja & Norrbom, 2000; Duyck et al., 2006; Duyck et al., 2004). Η μεγάλη παραλλακτικότητα που παρατηρείται μεταξύ αυτών των ειδών σε σημαντικά χαρακτηριστικά όπως η διάρκεια ζωής, η αναπαραγωγή, η διάρκεια γενεάς και η ικανότητα διασποράς, συνιστούν διαφορετικό και απρόβλεπτο δυναμικό εποικισμού νέων περιοχών για καθένα από τα παραπάνω είδη της οικογένειας Tephritidae (Malacrida et al., 2007). Ωστόσο, μετά την επιτυχημένη εισαγωγή ενός μη ιθαγενούς είδους σε ένα νέο οικοσύστημα, ακολουθεί η διαδικασία προσαρμογής του σε αυτό ως ανταπόκριση στις πιέσεις επιλογής που δέχεται από το περιβάλλον. Η προσαρμογή ως ανταπόκριση σε αβιοτικούς (θερμοκρασία, φωτοπερίοδος) και βιοτικούς παράγοντες (ανταγωνισμός, αρπακτικά είδη), περιλαμβάνει αλλαγές στην μορφολογία και τη φυσιολογία, καθώς επίσης και σε βασικές δημογραφικές παραμέτρους των ατόμων, όπως η διάρκεια ζωής και ο αριθμός των απογόνων (Lee, 2002). Παρά το μεγάλο όγκο πληροφοριών σε σχέση με τη γενετική συγγένεια πληθυσμών, που προέρχονται από διαφορετικές ηπείρους και χώρες, ειδών της οικογένειας Tephritidae, λίγες είναι οι μελέτες που αφορούν στις δημογραφικές παραμέτρους των πληθυσμών αυτών σε περιβάλλοντα με διαφορετικά οικολογικά χαρακτηριστικά.

Το *C. capitata* έχει χρησιμοποιηθεί ως μοντέλο στην δημογραφική έρευνα, καθώς και σε μελέτες που σχετίζονται με την γήρανση (aging) και τους μηχανισμούς που τη διέπουν (Carey, 2003). Επιπλέον, αποτελεί ένα είδος με μεγάλη ικανότητα εποίκησης νέων περιοχών και μια από τις μεγαλύτερες απειλές για την παγκόσμια παραγωγή φρούτων (Carey, 1991). Το μεγάλο εύρος ξενιστών σε συνδυασμό με την ικανότητα προσαρμογής του *C. capitata* σε διαφορετικούς κλιματικούς τύπους συντελούν στην εποίκηση νέων περιοχών με διαφορετικά οικολογικά χαρακτηριστικά (λεπτομέρειες για τη γεωγραφική εξάπλωση του είδους δίνονται στην ενότητα 1.3 της

εισαγωγής). Η βιβλιογραφία περιλαμβάνει αρκετές μελέτες με αντικείμενο τη γενετική διαφορετικών πληθυσμών του εντόμου σε παγκόσμια κλίμακα (Gasperi et al., 2002 και αναφορές που δίνουν). Όμως, δεν υπάρχουν συγκριτικά στοιχεία της δημογραφίας ενηλίκων του εντόμου από πληθυσμούς που προέρχονται από διαφορετικές περιοχές σε παγκόσμιο επίπεδο.

Επειδή δεν υπάρχουν συγκριτικά στοιχεία για τα βιολογικά χαρακτηριστικά των ενηλίκων της μύγας της Μεσογείου που προέρχονται από περιοχές με διαφορετικά οικολογικά χαρακτηριστικά, εξετάστηκαν οι παρακάτω υποθέσεις: (1) Οι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου από διαφορετικά περιβάλλοντα έχουν αναπτύξει διαφορετικές «στρατηγικές» αναπαραγωγής και επιβίωσης ανταποκρινόμενοι στις πιέσεις της φυσικής επιλογής. Παράγοντες όπως το κλίμα, καθώς και η χωρική και χρονική κατανομή σημαντικών τροφικών πόρων είναι δυνατόν να συμβάλουν στην εξέλιξη μικρότερης ή μεγαλύτερης διάρκειας ζωής. Επιπλέον, το ιστορικό της γεωγραφικής εξάπλωσης του είδους σε κάθε περιοχή και φυλογενετικοί περιορισμοί μπορεί επίσης να εμπλέκονται στη διαμόρφωση σημαντικών βιολογικών χαρακτηριστικών, όπως η διάρκεια ζωής και η αναπαραγωγή, οδηγώντας σε σημαντικές διαφορές ανάμεσα σε διαφορετικούς πληθυσμούς της μύγας της Μεσογείου ως προς τα παραπάνω χαρακτηριστικά. (2) Η διάρκεια ζωής των αρσενικών είναι μεγαλύτερη από εκείνη των θηλυκών σε όλους τους πληθυσμούς, με τη διαφορά ανάμεσα στα δύο φύλα να είναι αναλογικά παρόμοια μεταξύ των πληθυσμών. Προηγούμενες μελέτες της δημογραφία του εντόμου δείχνουν ότι τα αρσενικά ζουν περισσότερο από τα θηλυκά (Carey, 1984; Papadopoulos et al., 2002). Ωστόσο, συζητώντας εκτεταμένα το θέμα των διαφορών στη διάρκεια ζωής ανάμεσα στα δύο φύλα στη μύγα της Μεσογείου, οι Carey et al. (1995a) επισημαίνουν ότι διαφορετικές πειραματικές συνθήκες μπορεί να αντιστρέψουν το πλεονέκτημα των αρσενικών στη διάρκεια ζωής. (3) Οι περίοδοι προωτοκίας και ωοτοκίας είναι μεγαλύτερες στα θηλυκά των σχετικά μακρόβιων πληθυσμών σε σχέση με εκείνα των σχετικά βραχύβιων πληθυσμών. Επειδή αυτές οι περίοδοι έχουν άμεση επίδραση στην αρμοστικότητα των ατόμων, αναμένεται ότι οι διαφορές στη διάρκεια ζωής των θηλυκών ανάμεσα στους πληθυσμούς του εντόμου να εντοπίζονται σε αυτές τις δύο περιόδους (Reznick et al., 2006). Επιπλέον, επειδή η διάρκεια ζωής μετά την ωοτοκία δεν έχει επίδραση στην

αρμοστικότητα των ατόμων, αναμένεται οι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου να μην παρουσιάζουν σημαντικές διαφορές σε αυτή την περίοδο της ζωής τους.

Στο κεφάλαιο αυτό έγινε σύγκριση, κάτω από ταυτόσημες εργαστηριακές συνθήκες, της διάρκειας ζωής και της αναπαραγωγικής ικανότητας ενηλίκων που προέρχονταν από έξι διαφορετικούς πληθυσμούς του εντόμου.

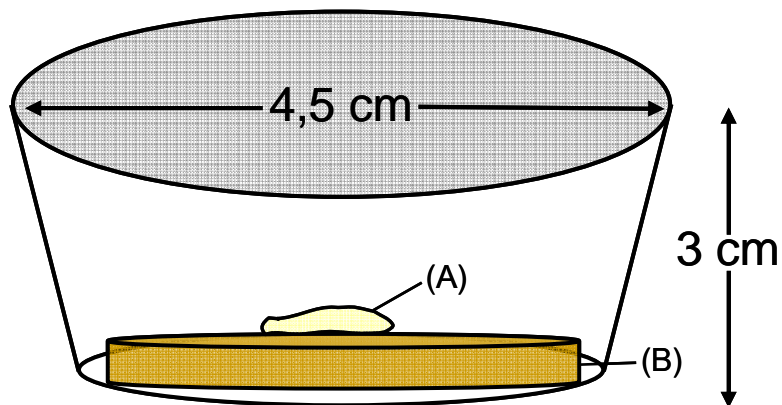
3.3 Υλικά και μέθοδοι

3.3.1 Γενικά

Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν στους χώρους του Εργαστηρίου Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Π.Θ. από το καλοκαίρι του 2005 μέχρι το φθινόπωρο του 2006. Οι συνθήκες που επικρατούσαν κατά τη διάρκεια των πειραμάτων περιγράφονται στην Ενότητα 2.1. Στα πειράματα χρησιμοποιήθηκαν έξι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από τις παρακάτω περιοχές: Βραζιλία, Πορτογαλία, Κένυα, Γουατεμάλα, Χαβάη και Ελλάδα. Λεπτομέρειες που αφορούν τις γεωγραφικές συντεταγμένες των περιοχών και τους ξενιστές από τους οποίους προήλθαν οι παραπάνω πληθυσμοί δίνονται στο Κεφάλαιο 2 (Ενότητα 2.2). Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν στην F₁ γενεά (βλέπε Κεφάλαιο 2) υπό ταυτόσημες εργαστηριακές συνθήκες και για τους έξι πληθυσμούς. Η εκτροφή των ενηλίκων της άγριας γενεάς των έξι πληθυσμών πραγματοποιήθηκε όπως περιγράφεται στην ενότητα του 2.2 του Κεφαλαίου 2.

3.3.2 Εκτροφή ανηλίκων F₁ γενεάς

Η εκτροφή των ανηλίκων της F₁ γενεάς πραγματοποιούνταν ατομικά σε μικρά πλαστικά κύπελλα διαμέτρου 4,5 cm (Σχήμα 4), των οποίων το κάλυμμα έφερε 50 – 60 ομοιόμορφα κατανεμημένες οπές διαμέτρου 1 mm, έτσι ώστε να διασφαλίζεται η είσοδος οξυγόνου στο εσωτερικό του κυπέλλου. Κάθε ένα από τα κύπελλα αυτά έφερε στο εσωτερικό του μικρό δίσκο βάμβακος διαμέτρου 4 cm εμποτισμένο με τεχνητή τροφή (βλέπε Κεφάλαιο 2). Η απόθεση των αυγών στα τεχνητά υποστρώματα ωτοκίας, καθώς και η



Σχήμα 4. Πλαστικό κύπελλο με το θρεπτικό υπόστρωμα στο εσωτερικό του που χρησιμοποιήθηκε για την εκτροφή των ανηλίκων της F_1 γενεάς των έξι διαφορετικών πληθυσμών που χρησιμοποιήθηκαν στα πειράματα. (A) προνύμφη μύγας Μεσογείου, (B) θρεπτικό υπόστρωμα.

συλλογή τους και για τους έξι πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν γίνονταν κατά το πρώτο δίωρο της φωτόφασης (07:00 – 09:00 h). Τα αυγά μεταφέρονταν με τη βοήθεια μαλακού πινέλου από το εσωτερικό των υποστρωμάτων ωτοκίας στην επιφάνεια του θρεπτικού υποστρώματος που περιγράφεται παραπάνω. Για κάθε πληθυσμό συλλέγονταν συνολικά 200 – 225 αυγά. Μετά την ολοκλήρωση της ανάπτυξης των προνυμφών αφαιρούνταν το κάλυμμα από τα κύπελλα εκτροφής των προνυμφών και αυτά τοποθετούνταν σε μεγαλύτερα πλαστικά, διάφανα κύπελλα, διαμέτρου 6 cm, η βάση των οποίων έφερε στρώμα στεγνής άμμου πάχους 1-2 mm. Οι ανεπτυγμένες προνύμφες εξέρχονταν από τα πλαστικά κύπελλα και νυμφώνονταν στην άμμο. Οι νύμφες διατηρούνταν ατομικά σε πλαστικά τρυβλία Petri διαμέτρου 5 cm μέχρι την έξοδο των ενηλίκων.

3.3.3 Δημογραφικές παράμετροι ενηλίκων

Αμέσως μετά την έξοδο τους από τις νύμφες, ένα ζεύγος ενηλίκων (μια επανάληψη) αποτελούμενο από ένα θηλυκό και ένα αρσενικό, τοποθετούνταν σε διαφανές, πλαστικό κλουβί χωρητικότητας 400 ml με διάμετρο βάσης 9 cm, διάμετρο κορυφής 5 cm και ύψος 12 cm (Εικόνα 5). Στη βάση του κάθε κλουβιού είχε προσαρμοστεί με κολλητική ταινία το κάλυμμα ενός τρυβλίου Petri διαμέτρου 9 cm, το οποίο σε ειδική οπή έφερε ένα τεχνητό υπόστρωμα (πλαστικό ημισφαίριο κόκκινου χρώματος) ωτοκίας. Στο κάλυμμα είχε προσαρμοστεί επίσης φυτίλι το οποίο επικοινωνούσε με τη βάση του τρυβλίου που περιείχε νερό. Η παροχή τροφής ενηλίκων (βλέπε Κεφάλαιο 2) στο εσωτερικό των κλουβιών γινόταν με τη μορφή στερεοποιημένων σταγόνων που τοποθετούνταν στα τοιχώματα των κλουβιών καθώς και στο κάλυμμα του τρυβλίου παράπλευρα του ημισφαιρίου που λειτουργούσε σαν υπόστρωμα ωτοκίας. Στην πλευρική επιφάνεια του κάθε κλουβιού υπήρχε για αερισμό άνοιγμα 25 cm², το οποίο ήταν καλυμμένο με λεπτό τούλι. Κάτω από το κοίλο πλαστικό υπόστρωμα ωτοκίας τοποθετούνταν ένα κυλινδρικό δοχείο το οποίο περιείχε 3-5 ml χυμό πορτοκαλιού, οι πτητικές ουσίες του οποίου φαίνεται ότι διεγείρουν την ωτοκία των θηλυκών (Ioannou, 2005). Κάθε δεύτερη ημέρα γινόταν αντικατάσταση του χυμού με φρέσκο. Καθημερινά καταγράφονταν η επιβίωση των ενηλίκων και η ωοπαραγωγή των θηλυκών. Η



Εικόνα 5. Πλαστικό διαφανές κλουβί στο οποίο τοποθετούνταν ένα ζεύγος ενηλίκων για τη μελέτη της δημογραφίας των ενηλίκων των διαφορετικών πληθυσμών (Β.Ι. Κατσόγιαννος και Ν.Θ. Παπαδόπουλος, προσωπική επικοινωνία με Ν.Θ. Παπαδόπουλο) Στη βάση του κλουβιού διακρίνεται το πλαστικό υπόστρωμα ωτοκίας.

καταμέτρηση των αυγών πραγματοποιούνταν με απομάκρυνσή τους από το υπόστρωμα ωτοκίας με τη βοήθεια μαλακού πινέλου και τοποθέτησή τους σε εμποτισμένο με νερό ύφασμα μαύρου χρώματος. Χρησιμοποιήθηκαν 50 ζεύγη ενηλίκων (επαναλήψεις) για όλους τους πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν, εκτός από τον πληθυσμό από τη Γουατεμάλα όπου χρησιμοποιήθηκαν 61 επαναλήψεις. Οι παράμετροι που υπολογίστηκαν ήταν: (1) η μέση αναμενόμενη διάρκεια ζωής στις ηλικίες 0 και 100 (e_0 και e_{100} αντίστοιχα), (2) η μέγιστη ωοπαραγωγή (Gross fecundity rate), δηλαδή ο συνολικός αριθμός αυγών ανά θηλυκό που ζει έως τη θεωρητικά αναμενόμενη τελευταία ημέρα της ζωής του και (3) η μέση ωοπαραγωγή (Net fecundity rate), δηλαδή ο μέσος αριθμός αυγών ανά θηλυκό στη διάρκεια της ζωής του. Λεπτομέρειες για τον υπολογισμό των παραμέτρων αυτών δίνονται από τους Carey (1984; 1993) και Papadopoulos & συνεργάτες (2002).

3.3.4 Στατιστική ανάλυση

Ο Kaplan-Meier (KM) εκτιμητής της συνάρτησης επιβίωσης χρησιμοποιήθηκε για την μοντελοποίηση των περιόδων προωτοκίας, ωτοκίας και μετά την ωτοκία. Σύγκριση μεταξύ KM εκτιμητών έγινε με τη χρήση του ελέγχου log-rank (Mantel-Cox). Για τις συγκρίσεις του μέσου αριθμού των αυγών ανά θηλυκό (net fecundity rate) χρησιμοποιήθηκε ο μη παραμετρικός έλεγχος Kruskal-Wallis. Η επίδραση του πληθυσμού και του φύλου στη διάρκεια ζωής προσδιορίστηκαν με το μοντέλο ανάλογων κινδύνων του Cox (Cox proportional hazards model) της μορφής $\lambda(t) = \lambda_0(t) e^{\eta_i(X_i)}$ (1) (Collett, 2003). Οι παράγοντες του πληθυσμού και του φύλου αποτελούν τις συμμεταβλητές (covariates) στο μοντέλο (1) όπου το $\eta_i(X_i) = \beta_0\text{φύλο}_i + \beta_1\text{πληθυσμός}_1i + \beta_2\text{πληθυσμός}_2i + \beta_3\text{πληθυσμός}_3i + \beta_4\text{πληθυσμός}_4i + \beta_5\text{πληθυσμός}_5i + \beta_{01}\text{φύλο}_i\text{πληθυσμός}_1i + \beta_{02}\text{φύλο}_i\text{πληθυσμός}_2i + \beta_{03}\text{φύλο}_i\text{πληθυσμός}_3i + \beta_{04}\text{φύλο}_i\text{πληθυσμός}_4i + \beta_{05}\text{φύλο}_i\text{πληθυσμός}_5i$ (1α) αποτελεί το γραμμικό τμήμα του μοντέλου. Η $\lambda(t)$ αποτελεί τη συνάρτηση κινδύνου (hazard rate) δεδομένων των παρατηρήσεων στις συμμεταβλητές και η $\lambda_0(t)$ τη συνάρτηση κινδύνου αναφοράς (baseline hazard). Όλες οι συμμεταβλητές είναι δείκτριες συναρτήσεις με τον παράγοντα φύλο_i να λαμβάνει την τιμή 1 για αρσενικό άτομο (διαφορετικά λαμβάνει τιμή 0), τους παράγοντες

πληθυσμός_{1i}, πληθυσμός_{2i}, πληθυσμός_{3i}, πληθυσμός_{4i} και πληθυσμός_{5i} να λαμβάνουν την τιμή 1 όταν το άτομο προέρχεται από τη Γουατεμάλα, την Ελλάδα, την Πορτογαλία, τη Βραζιλία και τη Χαβάη αντίστοιχα (διαφορετικά 0), ενώ τα θηλυκά από την Κένυα αποτελούν την κατηγορία αναφοράς (baseline). Η επίδραση των συμμεταβλητών στη διάρκεια ζωής υπολογίζεται από τους συντελεστές $\beta_{(i)}$ στο γραμμικό τμήμα του μοντέλου. Η υπόθεση της αναλογικότητας για την εφαρμογή του μοντέλου Cox ελέγχθηκε με γραφικές μεθόδους (martingale και deviance). Και οι δύο μέθοδοι στηρίζουν την προϋπόθεση της αναλογικότητας κινδύνων. Οι συναρτήσεις κινδύνου (hazard rates) για κάθε πληθυσμό προέκυψαν με λείανση (smoothing) των κανονικοποιημένων λόγων θνησιμότητας, μέσω τοπικής γραμμικής προσαρμογής (local linear fitting) και εφαρμογή της μεθόδου μετασχηματισμού (transformation approach) (Müller et al., 1997; Wang et al., 1998). Οι τελικοί εκτιμητές περικόπτονται στη χρονική στιγμή κατά την οποία υπάρχουν λιγότερα από 10 άτομα σε κίνδυνο, εξαιτίας επιδράσεων στα όρια της δεξιάς πλευράς της κατανομής λόγω μεγάλης παραλλακτικότητας.

3.4 Αποτελέσματα

3.4.1 Επιβίωση διαφορετικών πληθυσμών

Οι διαφορές μεταξύ των πληθυσμών στη μέση αναμενόμενη διάρκεια ζωής στην ηλικία 0 (e_0), τόσο μεταξύ θηλυκών όσο και αρσενικών ήταν μεγάλες (Πίνακας 3). Σε ορισμένες περιπτώσεις μάλιστα οι διαφορές αυτές ανάμεσα στον πλέον μακρόβιο πληθυσμό (Βραζιλία) και εκείνον με τη μικρότερη αναμενόμενη διάρκεια ζωής (Γουατεμάλα) ήταν 4 και 8 εβδομάδες για θηλυκά και αρσενικά αντίστοιχα. Η κατάταξη των πληθυσμών ως προς τη μακροβιότητα ήταν περίπου η ίδια και στα δύο φύλα. Τα έντομα από τη Γουατεμάλα είχαν τη μικρότερη διάρκεια ζωής και για τα δύο φύλα. Θα πρέπει να σημειωθεί ότι, στα αρσενικά η μέγιστη διάρκεια ζωής που παρατηρήθηκε για τον πληθυσμό από τη Γουατεμάλα δεν ξεπέρασε σε καμία περίπτωση τη μέση αναμενόμενη διάρκεια ζωής στην ηλικία 0 (e_0) των υπόλοιπων πέντε πληθυσμών. Τα θηλυκά από την Κένυα και τη Χαβάη ήταν σχετικά βραχύβια. Ωστόσο, τα αρσενικά από τις δύο αυτές περιοχές παρουσίασαν παρόμοια διάρκεια ζωής με εκείνη των αρσενικών των μακρόβιων πληθυσμών

Πίνακας 3. Μακροβιότητα αρσενικών και θηλυκών των έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου.

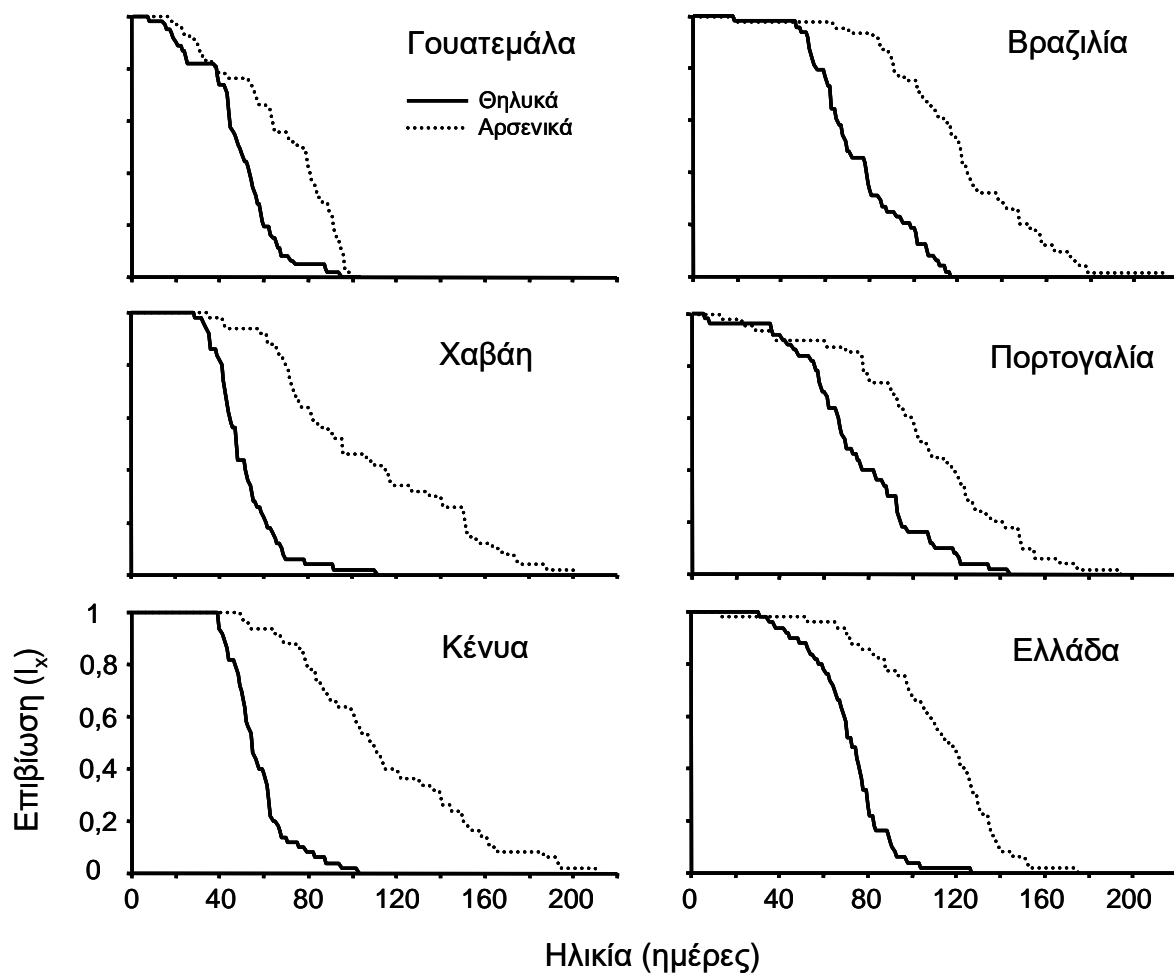
Πληθυσμός	Μέση αναμενόμενη διάρκεια ζωής (e_x , ημέρες)		Μέγιστη διάρκεια ζωής (ημέρες)	Διαφορά αρσενικά-θηλυκά
	e_0	e_{100}		
Αρσενικά				
Γουατεμάλα	68.0	0.0	99.0	19.9 ^α
Χαβάνη	106.5	45.5	201.0	54.9
Κένυα	115.9	38.2	211.0	57.6
Βραζιλία	122.3	36.0	214.0	46.6
Πορτογαλία	107.1	31.1	195.0	31.5
Ελλάδα	112.1	27.2	175.0	39.8
Θηλυκά				
Γουατεμάλα	48.1	0.0	94.0	1.4 ^β
Χαβάνη	52.1	11.5	111.0	2.0
Κένυα	58.3	3.5	103.0	2.0
Βραζιλία	75.7	8.5	117.0	1.6
Πορτογαλία	75.6	21.4	144.0	1.4
Ελλάδα	72.3	16.0	127.0	1.5

^αΑπόλυτη διαφορά (ημέρες)

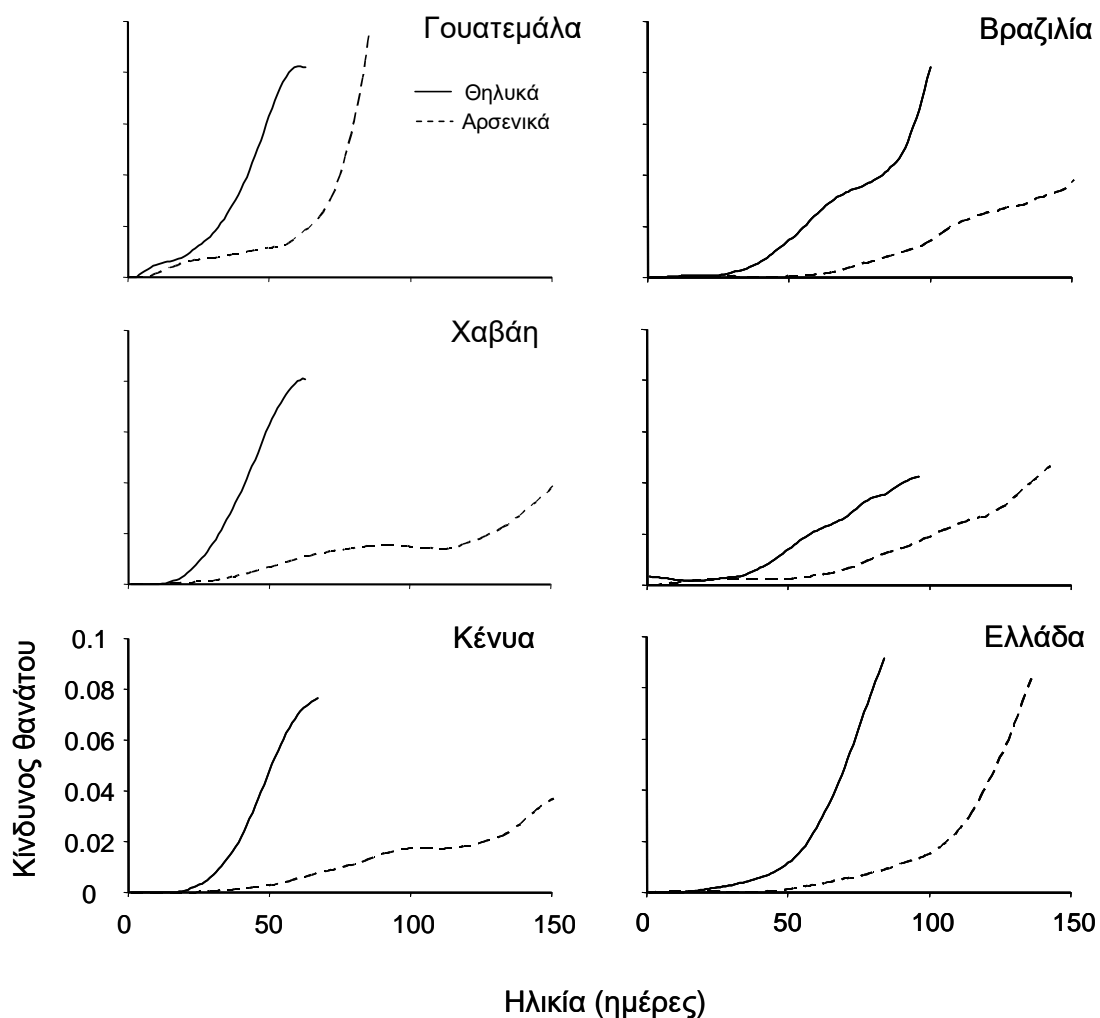
^βΣχετική διαφορά (αρσενικά/θηλυκά)

(Βραζιλία, Πορτογαλία, Ελλάδα). Συνεπώς, οι πληθυσμοί των θηλυκών μπορούν να διαχωριστούν σε βραχύβιους (Γουατεμάλα, Χαβάη, Κένυα) και μακρόβιους (Βραζιλία, Πορτογαλία, Ελλάδα). Τα αρσενικά ωστόσο διαχωρίζονται διαφορετικά με τον πληθυσμό από τη Γουατεμάλα να χαρακτηρίζεται ως βραχύβιος και τους υπόλοιπους πέντε να χαρακτηρίζονται ως μακρόβιοι. Τα αρσενικά είχαν μεγαλύτερη μέση και μέγιστη διάρκεια ζωής από τα θηλυκά και στους έξι πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν. Σε ορισμένες περιπτώσεις (Κένυα, Βραζιλία) η μέγιστη διάρκεια ζωής των αρσενικών ήταν σχεδόν διπλάσια της αντίστοιχης των θηλυκών. Η διαφορά στη διάρκεια ζωής ανάμεσα στα δύο φύλα παρουσίασε μεγάλη παραλλακτικότητα μεταξύ των πληθυσμών. Για παράδειγμα, τα αρσενικά από τη Γουατεμάλα έζησαν κατά μέσο όρο 1.4 φορές παραπάνω από τα αντίστοιχα θηλυκά, ενώ τα αρσενικά από την Κένυα 2 φορές παραπάνω από τα αντίστοιχα θηλυκά (Πίνακας 3).

Οι καμπύλες επιβίωσης, καθώς και οι συναρτήσεις κινδύνου (hazard functions) για τα αρσενικά και θηλυκά των έξι πληθυσμών του εντόμου που χρησιμοποιήθηκαν δίνονται στα Διαγράμματα 1 και 2. Στα θηλυκά από τη Γουατεμάλα και τη Χαβάη σημειώθηκε μείωση της επιβίωσης μέχρι την ημέρα 20 και 40 αντίστοιχα, η οποία γίνεται ακόμα πιο αισθητή μετά την ημέρα 40 (Διάγραμμα 1). Η μείωση της επιβίωσης είναι αποτέλεσμα της αύξησης με χαμηλό ρυθμό του κινδύνου θανάτου (hazard) γύρω στην ημέρα 20 για τα θηλυκά από τη Γουατεμάλα και στην ημέρα 40 για εκείνα από τη Χαβάη, η οποία ακολουθείται από ταχεία αύξηση του κινδύνου θανάτου στις επόμενες 30 ημέρες (Διάγραμμα 2). Τα θηλυκά από τις Κένυα, Βραζιλία, Πορτογαλία και Ελλάδα παρουσίασαν υψηλή επιβίωση μέχρι την ημέρα 40. Μετά την ηλικία αυτή η επιβίωση για τα θηλυκά από την Κένυα μειώθηκε με ταχύτερο ρυθμό σε σχέση με εκείνη των υπολοίπων τριών πληθυσμών (μακρόβιοι). Το γεγονός αυτό αποδίδεται σε χαμηλό κίνδυνο θανάτου για τα θηλυκά από την Κένυα μέχρι την ημέρα 40, ο οποίος αυξήθηκε ραγδαία από την ημέρα 40 έως και την ημέρα 80. Η επιβίωση για τα αρσενικά από τη Γουατεμάλα σημείωσε σημαντική μείωση μέχρι την ημέρα 40, ενώ ήταν υψηλή για τα αρσενικά των υπόλοιπων πέντε πληθυσμών (μακρόβιοι) μέχρι την ημέρα 50 για να μειωθεί βαθμιαία στη συνέχεια. Τέλος, ο κίνδυνος θανάτου παρουσίασε ομοιότητες για τα αρσενικά των μακρόβιων πληθυσμών, όντας χαμηλός κατά τους δύο



Διάγραμμα 1. Καμπύλες επιβίωσης ενηλίκων έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στο εργαστήριο (25 °C). Πενήντα έως 61 ζεύγη ενηλίκων χρησιμοποιήθηκαν για κάθε πληθυσμό.



Διάγραμμα 2. Κίνδυνος θανάτου (hazard rate) ενηλίκων έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στο εργαστήριο (25 °C). Πενήντα έως 61 ζεύγη ενηλίκων χρησιμοποιήθηκαν για κάθε πληθυσμό.

πρώτους μήνες και βαθμιαία αυξανόμενος για το υπόλοιπο της ζωής τους.

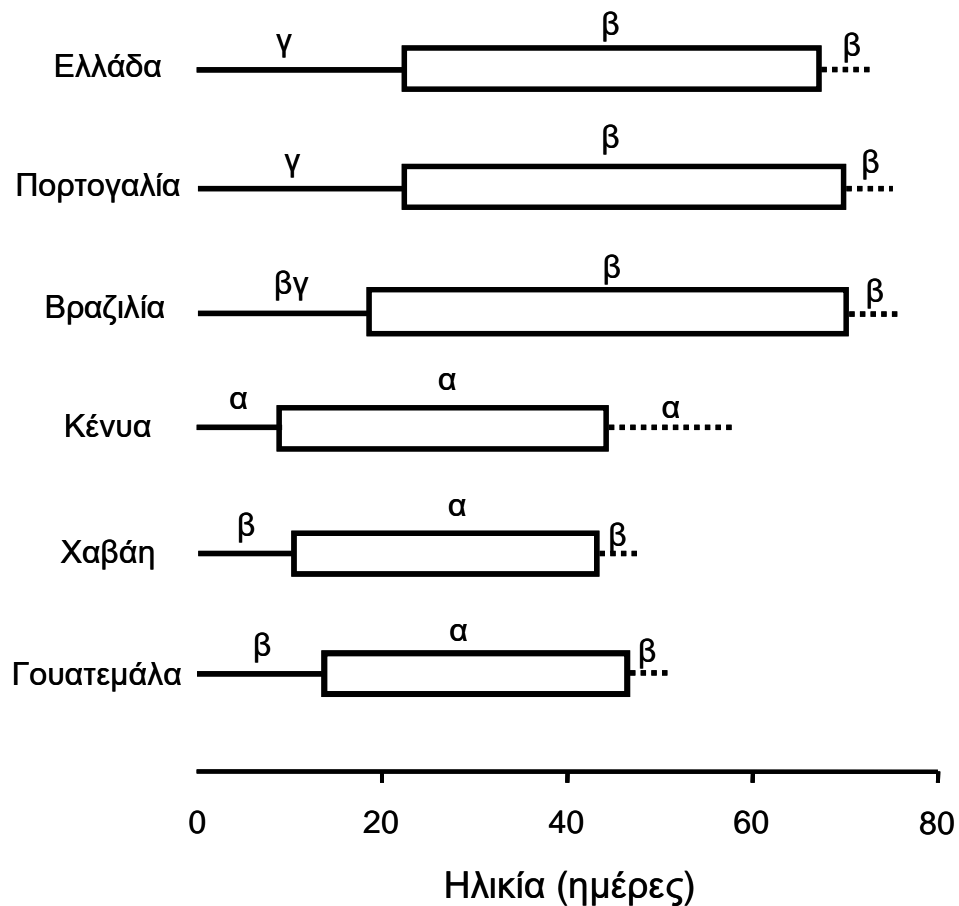
Ο υπολογισμός των συντελεστών β (Πίνακας 4) του μοντέλου (1α) δείχνει σημαντική επίδραση του φύλου ($\chi^2 = 123.53$, $df = 1$, $P < 0.001$), του πληθυσμού ($\chi^2 = 101.61$, $df = 5$, $P < 0.001$) και της αλληλεπίδρασης φύλο x πληθυσμός ($\chi^2 = 49.02$, $df = 5$, $P < 0.001$) στον κίνδυνο θανάτου. Για παράδειγμα, για ένα θηλυκό από τη Βραζιλία το μοντέλο λαμβάνει τη μορφή $\lambda(t) = \lambda_0(t) e^{-0.937}$, που σημαίνει ότι ο κίνδυνος θανάτου μειώνεται κατά έναν παράγοντα $e^{0.937}$ (≈ 2.5523) για ένα θηλυκό από τη Βραζιλία σε σχέση με ένα θηλυκό από την Κένυα (πληθυσμός αναφοράς). Αντίθετα, για ένα αρσενικό από την Ελλάδα ο κίνδυνος θανάτου μειώνεται κατά $e^{2.338}$ (≈ 10.3604) σε σχέση με τα θηλυκά από την Κένυα (λ_0).

3.4.2 Αναπαραγωγή

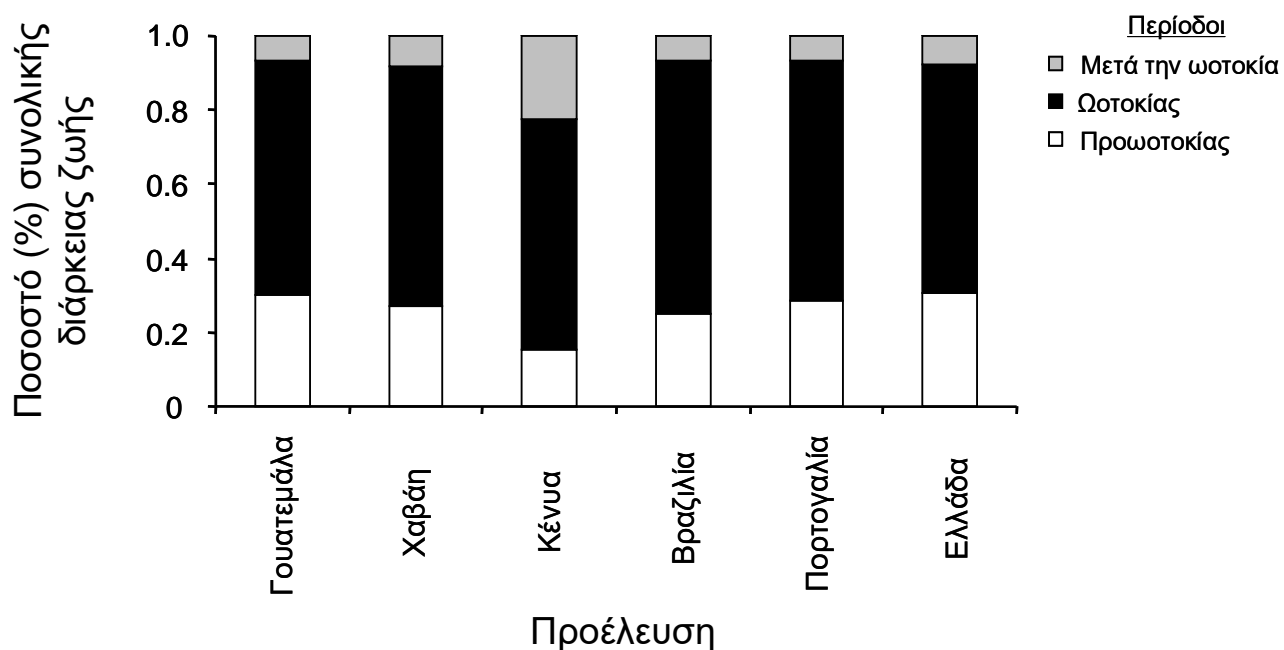
Οι περίοδοι αναπαραγωγής σε σχέση με την ηλικία δίνονται στο Διάγραμμα 3 συγκριτικά για τους έξι πληθυσμούς. Η συνεχής γραμμή δείχνει τη μέση περίοδο προωτοκίας, το πλαίσιο τη μέση περίοδο ωτοκίας και η διακεκομμένη γραμμή τη μέση περίοδο μετά την ωτοκία (Reznick et al. 2006) (Διάγραμμα 3). Από το διάγραμμα αυτό φαίνεται ότι: (1) Οι πληθυσμοί από τις Ελλάδα, Πορτογαλία και Βραζιλία (μακρόβιοι) αποτελούν μια ομάδα με παρόμοιες περιόδους προωτοκίας, ωτοκίας και μετά την ωτοκία, (2) οι πληθυσμοί από τις Κένυα, Χαβάη και Γουατεμάλα (βραχύβιοι) παρουσιάζουν παρόμοιες περιόδους ωτοκίας. Ωστόσο, υπάρχουν σημαντικές διαφορές μεταξύ τους στην διάρκεια των άλλων δύο τμημάτων της διάρκειας ζωής, με τα θηλυκά από την Κένυα να παρουσιάζουν σημαντικά μεγαλύτερη μετα-αναπαραγωγική διάρκεια ζωής. Επιπλέον, υπολογίστηκε το ποσοστό της συνολικής διάρκειας ζωής των θηλυκών που αναλογεί σε καθεμία από τις τρεις υποπεριόδους (προ-, μετα-, ωτοκία) για κάθε πληθυσμό. Τα ποσοστά αυτά υπολογίστηκαν διαιρώντας τον αριθμό των ημερών που αντιπροσωπεύει καθεμία από τις τρεις αυτές υποπεριόδους για κάθε άτομο με τη συνολική διάρκεια της ζωής του. Από το Διάγραμμα 4 προκύπτει ότι παρά τη μεγάλη παραλλακτικότητα στη διάρκεια της περιόδου ωτοκίας μεταξύ των πληθυσμών (Διάγραμμα 3), το ποσοστό της διάρκειας ζωής που τα θηλυκά όλων των πληθυσμών «δαπανούν» στην ωτοκία είναι παρόμοιο και

Πίνακας 4. Μεταβλητές του μοντέλου ανάλογων κινδύνων του Cox (Cox proportional hazards model) για τους έξι πληθυσμούς της μύγας της Μεσογείου. Τα θηλυκά από την Κένυα αποτελούν τον πληθυσμό αναφοράς (baseline).

Πηγή παραλλακτικότητας	β	Τυπικό σφάλμα	Expr(β)	<i>P</i>
Πληθυσμός				
Γουατεμάλα	0.428	0.191	1.534	< 0.001
Ελλάδα	-0.737	0.202	0.479	0.025
Πορτογαλία	-1.104	0.205	0.372	< 0.001
Βραζιλία	-0.937	0.205	0.392	< 0.001
Χαβάη	0.275	0.200	1.316	< 0.001
Φύλο	-2.447	0.220	0.087	0.170
Πληθυσμός x Φύλο				< 0.001
Γουατεμάλα x Φύλο	1.315	0.282	0.234	< 0.001
Ελλάδα x Φύλο	0.999	0.288	0.321	0.001
Πορτογαλία x Φύλο	1.335	0.288	0.229	< 0.001
Βραζιλία x Φύλο	0.846	0.288	0.374	0.003
Χαβάη x Φύλο	-0.137	0.284	0.872	0.628



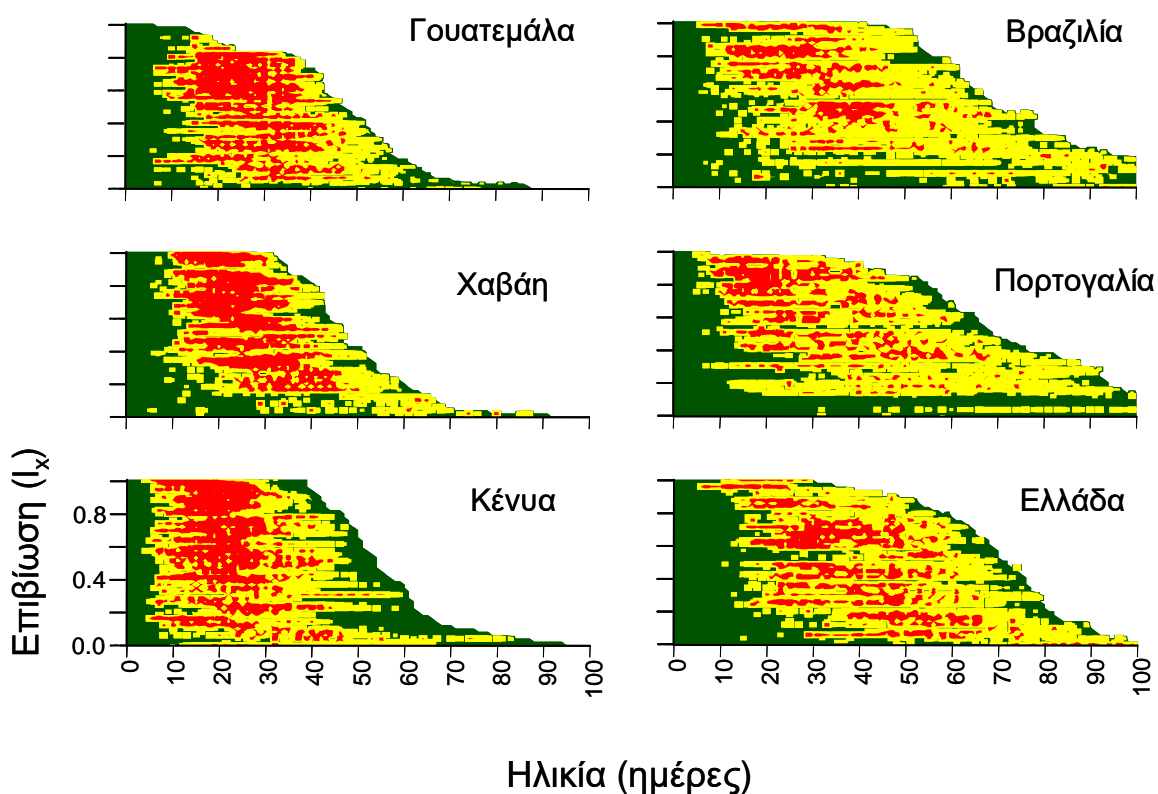
Διάγραμμα 3. Περίοδοι αναπαραγωγής σε σχέση με την ηλικία συγκριτικά για τους έξι πληθυσμούς. Η συνεχής γραμμή δείχνει τη μέση περίοδο προωτοκίας, το πλαίσιο τη μέση περίοδο ωτοκίας και η διακεκομμένη γραμμή τη μέση περίοδο μετά την ωτοκία. Τα τμήματα της διάρκειας ζωής που αναφέρονται στην ίδια περίοδο και φέρουν το ίδιο γράμμα στην κορυφή τους δε διαφέρουν σημαντικά μεταξύ τους ($P > 0.05$, logrank test).



Διάγραμμα 4. Ποσοστό επί της συνολικής διάρκειας ζωής των περιόδων προωτοκίας, ωτοκίας και μετά την ωτοκία για τους έξι πληθυσμούς της μύγας της Μεσογείου.

κυμαίνεται από 61% (Ελλάδα) έως 68% (Βραζιλία). Επιπλέον, τα θηλυκά από την Κένυα παρουσίασαν σημαντικά μικρότερη περίοδο προωτοκίας και μεγαλύτερη περίοδο ζωής μετά την ωοτοκία σε σύγκριση με τους υπόλοιπους πληθυσμούς, όχι μόνο ως μέση χρονολογική διάρκεια (Διάγραμμα 3), αλλά και ως ποσοστό επί της συνολικής διάρκειας ζωής. Για παράδειγμα, η διάρκεια της περιόδου προωτοκίας αντιπροσωπεύει μόνο το 15% της συνολικής διάρκειας ζωής για τα θηλυκά από την Κένυα, με το ίδιο ποσοστό να κυμαίνεται μεταξύ 25% (Βραζιλία) και 30% (Ελλάδα) για τους υπόλοιπους πληθυσμούς. Η περίοδος μετά την ωοτοκία αποτελεί το 22% της συνολικής διάρκειας ζωής για τα θηλυκά από την Κένυα και μόνο το 7% (Βραζιλία) με 8% (Ελλάδα) για τους υπόλοιπους πέντε πληθυσμούς. Η ανάλυση χ^2 επιβεβαιώνει τα παραπάνω, καθώς φαίνεται ότι τα ποσοστά των τριών υποπεριόδων (προ-, μετά-, ωοτοκίας) επί της συνολικής διάρκειας ζωής μεταξύ των έξι πληθυσμών διαφέρουν μόνο στην περίπτωση του πληθυσμού από την Κένυα και ειδικά στις περιόδους προ- και μετά την ωοτοκία ($P < 0.05$).

Η λεπτομερειακή αποτύπωση της ωοτοκίας των θηλυκών (event-history diagram) (Carey et al., 1998a) των έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου δίνεται στο Διάγραμμα 5. Παρά το ότι ο μέσος αριθμός των αυγών ανά θηλυκό (net fecundity) δε διέφερε σημαντικά (Kruskal Wallis $\chi^2 = 5.61$, $df = 5$, $P = 0.34$) μεταξύ των πληθυσμών (Πίνακας 5), υπάρχουν διαφορές στην κατανομή της ωοπαραγωγής σε σχέση με την ηλικία. Συγκεκριμένα, στους πληθυσμούς με μικρότερη διάρκεια ζωής (Κένυα, Χαβάη, Γουατεμάλα), υψηλή ωοπαραγωγή (> 20 αυγά) παρατηρείται σε μια σχετικά περιορισμένη χρονική περίοδο μεταξύ των ημερών 10 και 40. Αντίθετα οι μακρόβιοι πληθυσμοί (Βραζιλία, Πορτογαλία, Ελλάδα) κατανέμουν τις ημέρες υψηλής ωοπαραγωγής ομοιόμορφα καθ' όλη τη διάρκεια της περιόδου ωοτοκίας τους. Επιπλέον, ο ρυθμός αναπαραγωγικής ωρίμανσης, ο οποίος καθορίζεται από την ηλικία έναρξης της ωοτοκίας για κάθε άτομο, διαφέρει μεταξύ των πληθυσμών. Για παράδειγμα, η έναρξη της ωοτοκίας για όλα τα θηλυκά από την Κένυα, καθώς και για ένα μεγάλο ποσοστό εκείνων από τη Χαβάη και τη Γουατεμάλα (βραχύβιοι πληθυσμοί), σημειώθηκε στις 10 πρώτες ημέρες της ζωής τους. Αντίθετα, κατά το ίδιο χρονικό διάστημα ελάχιστα θηλυκά από τις Βραζιλία, Πορτογαλία και Ελλάδα (σχετικά μακρόβιοι πληθυσμοί) ξεκίνησαν



Διάγραμμα 5. Λεπτομερής αποτύπωση της ωτοκίας των θηλυκών (event-history diagram) των έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου. Κάθε οριζόντια γραμμή απεικονίζει τη διάρκεια ζωής ενός θηλυκού και τα διαφορετικά χρώματα δείχνουν τα επίπεδα της ωτοπαραγωγής σε κάθε ηλικία. Πράσινο: 0 αυγά, κίτρινο: 1-20 αυγά, κόκκινο: > 20 αυγά. Χρησιμοποιήθηκαν 50 με 61 άτομα για κάθε πληθυσμό.

Πίνακας 5. Παράμετροι ωοπαραγωγής ενηλίκων της μύγας της Μεσογείου στο εργαστήριο (25 °C) που προέρχονταν από έξι διαφορετικούς πληθυσμούς. Τα θηλυκά ωτοκούσαν σε κοίλα πλαστικά ημισφαίρια.

Πληθυσμός	Ωοπαραγωγή		Ποσοστό θηλυκών (%) σε κάθε κλάση ωοπαραγωγής				
	Μέγιστη ($\sum_{x=\alpha}^{\beta} M_x$)	Μέση ($\sum_{x=\alpha}^{\beta} I_x M_x$)	0	1 – 100	101 – 500	501 – 1000	> 1001
Γουατεμάλα	683.5	525.2	10	11	15	62	2
Χαβάη	727.8	569.5	2	6	22	68	2
Κένυα	701.1	655.0	0	0	18	80	2
Βραζιλία	746.5	545.1	0	10	27	61	2
Πορτογαλία	700.5	549.1	6	14	20	54	6
Ελλάδα	1117.2	631.1	2	6	28	52	12

I_x : Ποσοστό επιβίωσης στην αρχή της ηλικίας x , M_x : Μέσος αριθμός αυγών θηλυκών ηλικίας x

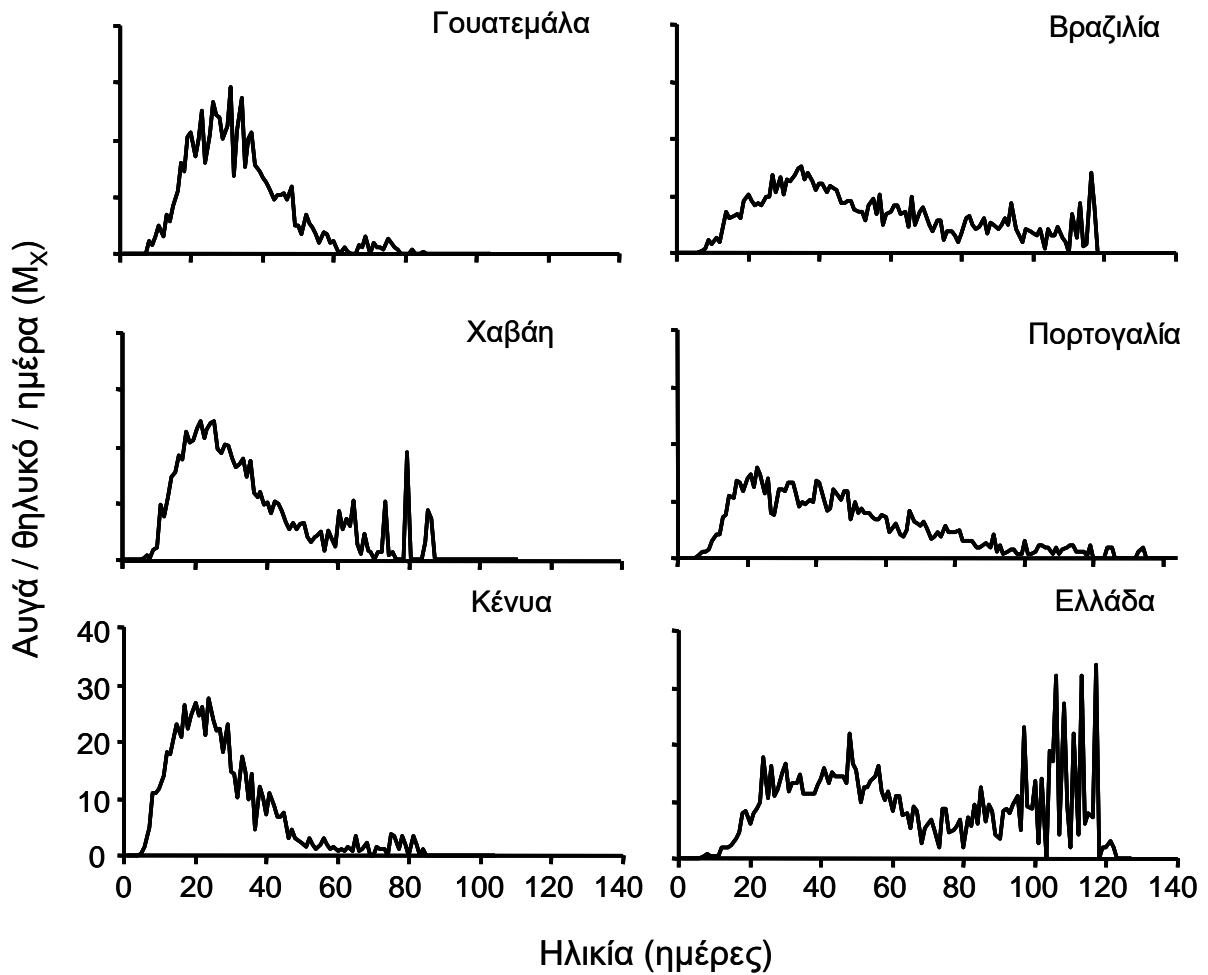
την απόθεση των αυγών τους (Διάγραμμα 5).

Η πορεία της ωοπαραγωγής σε σχέση με την ηλικία δίνεται στο Διάγραμμα 6. Το μέγιστο της ωοπαραγωγής (20 – 30 αυγά/θηλυκό/ημέρα) για τα θηλυκά που προέρχονταν από τις Γουατεμάλα, Χαβάη και Κένυα παρατηρήθηκε μεταξύ των ημερών 20 και 30. Στους μακρόβιους πληθυσμούς (Πορτογαλία, Βραζιλία, Ελλάδα) το μέγιστο της ωοπαραγωγής (10 – 20 αυγά/θηλυκό/ημέρα) παρατηρήθηκε μεταξύ των ημερών 20 και 50. Η ωοτοκία των βραχύβιων πληθυσμών (Γουατεμάλα, Χαβάη, Κένυα) παρουσίασε απότομη μείωση μετά την ημέρα 30, σε αντίθεση με εκείνη των μακρόβιων πληθυσμών η οποία μειώθηκε ομαλά μετά την ημέρα 50.

3.5 Συζήτηση

Από τα παραπάνω αποτελέσματα προκύπτουν τέσσερα ευρήματα: (1) Μεγάλες διαφορές μεταξύ των πληθυσμών του *C. capitata* στη διάρκεια ζωής. (2) Τα αρσενικά ήταν μακροβιότερα των θηλυκών σε όλους τους πληθυσμούς του εντόμου, με τη διαφορά στη διάρκεια ζωής ανάμεσα στα δύο φύλα να είναι πολύ μεγαλύτερη από αυτή που αναμενόταν και να παρουσιάζει μεγάλη παραλλακτικότητα μεταξύ των έξι πληθυσμών. (3) Παρά τις μεγάλες διαφορές στη διάρκεια ζωής μεταξύ των θηλυκών, οι διαφορές στη μέση ωοπαραγωγή (net fecundity) μεταξύ των πληθυσμών δεν ήταν σημαντικές. Ωστόσο, τα αποτελέσματα δείχνουν ότι οι πληθυσμοί διαφέρουν στην κατανομή της ωοπαραγωγής σε σχέση με την ηλικία. (4) Όλοι οι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου παρουσίασαν μετα-αναπαραγωγική διάρκεια ζωής, με αυτή την περίοδο να είναι σημαντικά μεγαλύτερη για τα θηλυκά από την Κένυα.

Τα αποτελέσματα του κεφαλαίου αυτού δείχνουν μεγάλη παραλλακτικότητα μεταξύ των έξι πληθυσμών του *C. capitata* στη διάρκεια ζωής των θηλυκών, με ένα σαφή διαχωρισμό ανάμεσα σε βραχύβιους και μακρόβιους πληθυσμούς. Καθώς (α) ένα μεγάλο μέρος της παραλλακτικότητας που οφείλεται στο περιβάλλον αφαιρέθηκε με τη χρησιμοποίηση της F_1 γενεάς και (β) τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν υπό ταυτόσημες εργαστηριακές συνθήκες για όλους τους πληθυσμούς, φαίνεται ότι οι παραπάνω πληθυσμοί έχουν διαφοροποιηθεί γενετικά ως προς τη διάρκεια ζωής. Οι διαφορές που παρατηρήθηκαν στην επιβίωση των θηλυκών



Διάγραμμα 6. Ωοπαραγωγή στο εργαστήριο (25 °C) έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου σε σχέση με την ηλικία των εντόμων. Τα θηλυκά (50 έως 61 στον κάθε πληθυσμό) ωτοκούσαν σε κοίλα πλαστικά ημισφαίρια.

ανάμεσα στους πληθυσμούς του εντόμου θα μπορούσαν, τουλάχιστον εν μέρει, να αποδοθούν στην πίεση επιλογής που ασκούν εξωτερικοί παράγοντες θνησιμότητας, όπως π.χ. η αρπακτικότητα (Partridge & Barton, 1996; Stearns, 1992; Stearns et al., 2000; Williams, 1957). Ωστόσο, μέχρι στιγμής δεν υπάρχουν διαθέσιμα ποσοτικά στοιχεία για το πώς η θνησιμότητα που οφείλεται σε φυσικούς εχθρούς και πιθανόν άλλοι εξωτερικοί παράγοντες θνησιμότητας επηρεάζουν την επιβίωση του εντόμου στη φύση.

Η αναπαραγωγική επιτυχία για τα θηλυκά στη μύγα της Μεσογείου εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από τον αριθμό των αυγών που αυτά ωτοκοούν στους καρπούς φυτών ξενιστών κατά τη διάρκεια της ζωής τους. Η χωρική και χρονική κατανομή κατάλληλων υποστρωμάτων ωτοκίας διαφέρει μεταξύ των οικοσυστημάτων, λειτουργώντας πιθανότατα ως ένας παράγοντας που επιλέγει για μικρή ή μεγάλη διάρκεια ζωής των θηλυκών του εντόμου. Για παράδειγμα, σε τροπικά περιβάλλοντα καρποί φυτών ξενιστών είναι διαθέσιμοι σε όλες τις εποχές του έτους, σε σχέση με εύκρατα ενδιαιτήματα, στα οποία η παρουσία τους είναι εποχική. Συνεπώς, αναμένεται η πίεση επιλογής για μεγάλη διάρκεια ζωής θηλυκών να είναι μικρότερη σε τροπικά οικοσυστήματα, ενώ αντίθετα σε εύκρατες περιοχές η εποχικότητα των φυτών ξενιστών του εντόμου καθιστά απαραίτητη την εξέλιξη μεγαλύτερης διάρκειας ζωής, προκειμένου να «γεφυρωθούν» τα κενά που δημιουργούνται λόγω απουσίας κατάλληλων υποστρωμάτων ωτοκίας. Πράγματι, τα θηλυκά από τροπικές περιοχές (Χαβάη, Γουατεμάλα, Κένυα) είχαν μικρότερη διάρκεια ζωής σε σχέση με εκείνα του ελληνικού πληθυσμού (τυπικό Μεσογειακό κλίμα). Ωστόσο, τα θηλυκά από τη Βραζιλία κατατάσσονται επίσης μεταξύ των μακρόβιων πληθυσμών. Θα πρέπει να σημειωθεί ότι ο πληθυσμός από τη Βραζιλία προέρχονταν από μια ημι-ξηρική (semi arid) περιοχή (βλέπε Κεφάλαιο 2), η οποία χαρακτηρίζεται επίσης από εποχικότητα στην χρονική κατανομή κατάλληλων φυτών ξενιστών, όπως και τα εύκρατα περιβάλλοντα. Πιθανότατα, οι ιδιαιτερότητες του οικοσυστήματος αυτού οδήγησαν στην εξέλιξη μεγάλης διάρκειας ζωής θηλυκών όπως αυτή αποτυπώθηκε στη μελέτη μας. Τέλος, παρά το ότι το κλίμα της νήσου Μαδέρα παρουσιάζει χαρακτηριστικά των τροπικών περιοχών, τα θηλυκά που προέρχονταν από τη συγκεκριμένη περιοχή παρουσίασαν επίσης μεγάλη διάρκεια ζωής. Οι πιέσεις επιλογής του συγκεκριμένου αυτού οικοσυστήματος που ευνοούν τα μακρόβια

θηλυκά παραμένουν άγνωστες. Μία πιθανή εξήγηση ωστόσο, είναι ότι η συνεχιζόμενη «εισβολή» πληθυσμών του εντόμου από ηπειρωτικές περιοχές της Πορτογαλίας (εύκρατο κλίμα), δεδομένου του συχνού εμπορίου φρούτων μεταξύ των δύο αυτών περιοχών, συντελεί στην εξέλιξη μεγάλης διάρκειας ζωής θηλυκών.

Στη μελέτη μας τα αρσενικά ήταν μακροβιότερα των θηλυκών και στους έξι πληθυσμούς. Προηγούμενη μελέτη με αντικείμενο τη διαφορά στη θνησιμότητα ανάμεσα στα δύο φύλα της μύγας της Μεσογείου, έδειξε ότι τα αρσενικά παρουσίαζαν μεγαλύτερη διάρκεια ζωής από τα θηλυκά, τα οποία όμως είχαν μεγαλύτερη μέγιστη διάρκεια ζωής από τα αρσενικά σε όλες τις μεταχειρίσεις που χρησιμοποιήθηκαν (Carey et al., 1995a). Οι Carey & συνεργάτες (1995) απέδωσαν το παραπάνω φαινόμενο σε μεγαλύτερη θνησιμότητα των θηλυκών σε σχέση με τα αρσενικά σε νεαρές ηλικίες, κατάσταση η οποία ανατρέπεται σε προχωρημένες ηλικίες όπου τα αρσενικά παρουσίασαν μεγαλύτερη θνησιμότητα από τα θηλυκά. Τα αποτελέσματα της δικής μας μελέτης ωστόσο δείχνουν μια ξεκάθαρη υπεροχή των αρσενικών έναντι των θηλυκών στη μακροβιότητα τόσο σε νεαρές, όσο και σε προχωρημένες ηλικίες (Πίνακας 1). Το γεγονός αυτό μπορεί να οφείλεται στην αναπαραγωγική βιολογία αρσενικών και θηλυκών της μύγας της Μεσογείου. Τα αρσενικά του *C. capitata* συζευγνύονται πολλές φορές κατά τη διάρκεια της ζωής τους, σε αντίθεση με τα θηλυκά τα οποία είναι μονογαμικά ή ολιγογαμικά με το ποσοστό επανασύζευξης τους στη φύση να εκτιμάται μεταξύ 4% και 21% (Bonizzoni et al., 2002). Επιπλέον, τα αρσενικά σε προχωρημένες ηλικίες εκδηλώνουν σεξουαλικό κάλεσμα και μπορούν να συζευχτούν με επιδεκτικά θηλυκά [(Papadopoulos et al., 2004, Ν.Θ. Παπαδόπουλος και συνεργάτες αδημοσίευτα στοιχεία (προσωπική επικοινωνία με Ν.Θ. Παπαδόπουλο)]. Σε τροπικές, υποτροπικές, καθώς και στις νότιες περιοχές της Μεσογείου το *C. capitata* συμπληρώνει 3 – 7 γενεές το έτος και αναπτύσσεται συνεχώς σε όλη τη διάρκεια του έτους (Papadopoulos, 2004). Συνεπώς, τα μακρόβια αρσενικά αποκτούν ένα σημαντικό πλεονέκτημα, καθώς η παρατεταμένη διάρκεια ζωής αυξάνει την πιθανότητα να επιτύχουν πολλαπλές συζεύξεις με τα θηλυκά των επικαλυπτόμενων γενεών.

Ένα από τα πιο ενδιαφέροντα ευρήματα της μελέτης μας ήταν ότι η

διαφορά στη διάρκεια ζωής ανάμεσα σε αρσενικά και θηλυκά παρουσίασε μεγάλη παραλλακτικότητα μεταξύ των έξι πληθυσμών του εντόμου. Κατά τους Carey & Liedo (1995) οι παράγοντες που οδηγούν σε διαφορές στη θνησιμότητα μεταξύ αρσενικών και θηλυκών εντάσσονται σε τρεις ευρείες κατηγορίες: (1) Διαφορές στη σωματική και γενετική δομή μεταξύ αρσενικών-θηλυκών, (2) αναπαραγωγική βιολογία του κάθε φύλου και (3) «ηθολογική προδιάθεση» (behavioural predisposition). Η πρώτη κατηγορία περιλαμβάνει κυρίως φυσιολογικούς και ενδοκρινολογικούς παράγοντες που συνδέονται με τη δομή των ατόμων κάθε φύλου και που καθορίζουν τον τρόπο που αυτά ανταποκρίνονται σε διάφορα είδη σωματικής και φυσιολογικής καταπόνησης (stress). Στην κατηγορία αυτή περιλαμβάνονται επίσης άμεσες και έμμεσες επιδράσεις που προκύπτουν ως αποτέλεσμα γενετικών διαφορών ανάμεσα στα δύο φύλα. Η δεύτερη κατηγορία περιλαμβάνει την επίδραση φυσιολογικών διεργασιών, η οποία συχνά αναφέρεται ως κόστος αναπαραγωγής, στη θνησιμότητα των δύο φύλων. Τυπικά παραδείγματα τέτοιων διεργασιών, οι οποίες συνδέονται στενά με την αναπαραγωγική βιολογία των δύο φύλων, αποτελούν η παραγωγή ορμονών, η ανάπτυξη και ωρίμανση του αναπαραγωγικού συστήματος αρσενικών και θηλυκών και η παραγωγή αυγών ή απογόνων. Τέλος, η τρίτη κατηγορία παραγόντων περιλαμβάνει συγκεκριμένες συμπεριφορές τις οποίες εκδηλώνουν τα άτομα των δύο φύλων ως μέσο διατήρησης της περιοχής τους, καθώς και τις στρατηγικές που ακολουθούν αρσενικά πολλών ειδών με σκοπό τον εντοπισμό, την «προσέγγιση», τη «διεκδίκηση» και τη φύλαξη συντρόφου. Η αλληλεπίδραση ανάμεσα στους παραπάνω παράγοντες είναι αυτή που τελικά καθορίζει την ευαισθησία των ατόμων κάθε φύλου στο θάνατο. Η παραλλακτικότητα των διαφορών στη διάρκεια ζωής μεταξύ αρσενικών-θηλυκών που παρατηρήθηκε στη μελέτη μας, δείχνει ότι οι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου υπόκεινται σε διαφορετικές για κάθε φύλο πιέσεις επιλογής. Επειδή τα αρσενικά και θηλυκά του *C. capitata* ακολουθούν διαφορετικά χρονοδιαγράμματα ως προς την αναπαραγωγή τους, διαφορετικές πιέσεις επιλογής μεταξύ των πληθυσμών έχουν πιθανότητα συγκεκριμένες συνέπειες για τα άτομα κάθε φύλου, γεγονός που εξηγεί την παραλλακτικότητα μεταξύ των πληθυσμών στη διαφορά της διάρκειας ζωής ανάμεσα σε αρσενικά και θηλυκά. Σε παρόμοια συμπεράσματα κατέληξαν και

οι Gotthard et al. (2000) συγκρίνοντας τη θνησιμότητα αρσενικών και θηλυκών μεταξύ δύο πληθυσμών του είδους *Paparge aegeria* (Saturniidae). Στη μελέτη αυτή οι συγγραφείς καταλήγουν στο συμπέρασμα ότι οι δύο πληθυσμοί του *P. aegeria* υπόκεινται σε διαφορετικές πιέσεις επιλογής για κάθε φύλο, με τον χρόνο εμφάνισης των θηλυκών ατόμων να αποτελεί τον παράγοντα κλειδί που επιλέγει για μικρή ή μεγάλη διάρκεια ζωής αρσενικών.

Οι διαφορετικοί πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου που χρησιμοποιήθηκαν έχουν παρόμοιο αναπαραγωγικό δυναμικό, όπως φαίνεται από το μέσο αριθμό αυγών ανά θηλυκό. Ωστόσο, υπάρχουν μεγάλες διαφορές μεταξύ των πληθυσμών στην κατανομή της ωτοκίας σε σχέση με την ηλικία. Συγκεκριμένα, οι πληθυσμοί με μικρή διάρκεια ζωής θηλυκών (Γουατεμάλα, Χαβάη, Κένυα) ωριμάζουν γρηγορότερα και αποθέτουν το μεγαλύτερο μέρος των αυγών τους σε μικρότερες ηλικίες σε σχέση με τους μακρόβιους πληθυσμούς (Βραζιλία, Πορτογαλία, Ελλάδα). Τα θηλυκά του *C. capitata* περνούν μια περίοδο σεξουαλικής ωρίμανσης, κατά την οποία είναι απαραίτητη η διατροφή με υδατάνθρακες και πρωτεΐνη (Christenson & Foote, 1960; Webster & Stoffolano, 1978). Τα θηλυκά εισέρχονται σε μια «κατάσταση αναμονής» (waiting mode) όταν η πρωτεΐνη δεν συμπεριλαμβάνεται στην τροφή των θηλυκών, κατά την οποία η ωτοκία αναστέλλεται προσωρινά, ενώ επιστρέφει σε κανονικά επίπεδα όταν τα θηλυκά λάβουν πάλι πρωτεΐνη (Carey et al., 1998b). Στη φύση τα θρεπτικά υποστρώματα που περιέχουν πρωτεΐνη είναι σπάνια με ανομοιογενή χωρική και χρονική κατανομή (Hendrichs & Hendrichs, 1990). Επιπλέον, η διαθεσιμότητα καρπών σε κατάλληλο για την ωτοκία στάδιο ωρίμανσης, συνδέεται άμεσα με την αναπαραγωγική επιτυχία των θηλυκών στη μύγα της Μεσογείου. Η εποχική εμφάνιση τέτοιων υποστρωμάτων ωτοκίας ανάμεσα σε διαφορετικά οικοσυστήματα είναι δυνατόν να επηρεάζει το χρονοδιάγραμμα της ωτοκίας των θηλυκών επηρεάζοντας άμεσα την περίοδο προωτοκίας (Papadopoulos et al., 2001). Η έλλειψη καρπών κατάλληλων για ωτοκία μπορεί να οδηγήσει σε παρατεταμένη περίοδο προωτοκίας (Papadopoulos et al., 1996). Αντίθετα, σε οικοσυστήματα με πληθώρα κατάλληλων υποστρωμάτων ωτοκίας, είναι πιθανό τα θηλυκά της μύγας της Μεσογείου να έχουν διαμορφώσει μια διαφορετική στρατηγική η οποία περιλαμβάνει μια σχετικά σύντομη περίοδο προωτοκίας. Συνεπώς, φαίνεται ότι οι διαφορές μεταξύ των

οικοσυστημάτων στη χωρική κατανομή πρωτεϊνούχων τροφών, καθώς και στη διαθεσιμότητα κατάλληλων υποστρωμάτων ωτοκίας επιλέγουν για μεγάλη ή μικρή περίοδο πρωτοκίας.

Η θεωρία της «ανταγωνιστικής πλειοτροπίας» (antagonistic pleiotropy) προβλέπει ότι η αύξηση της αρμοστικότητας σε νεαρή ηλικία εξαιτίας πολλαπλών ανταγωνιστικών επιδράσεων ενός και μόνο γονιδίου, έχει ως συνέπεια ένα κόστος στην αρμοστικότητα των ατόμων σε προχωρημένες ηλικίες (Williams, 1957). Τα θηλυκά από τις Γουατεμάλα, Χαβάη και Κένυα ωριμάζουν αναπαραγωγικά και αποθέτουν το μεγαλύτερο τμήμα της συνολικής ωοπαραγωγής τους σε μικρότερη ηλικία σε σύγκριση με τους υπόλοιπους τρεις πληθυσμούς (μακρόβιοι). Ωστόσο, τα χαρακτηριστικά αυτά που οδηγούν σε αυξημένη αρμοστικότητα των ατόμων σε νεαρή ηλικία, αντισταθμίζονται από μια μείωση των πόρων που κατανέμονται στη διατήρηση του σώματος (Kirkwood & Rose, 1991) με συνέπειες την έναρξη της «αναπαραγωγικής γήρανσης» (reproductive senescence) σε μικρότερη ηλικία, μείωση της περιόδου ωτοκίας και τελικά μικρότερη διάρκεια ζωής σε σύγκριση με τα θηλυκά των μακρόβιων πληθυσμών. Τα υψηλά επίπεδα ωοπαραγωγής που και οι έξι πληθυσμοί του εντόμου παρουσίασαν στη μελέτη μας, χαρακτηρίζονται στην περίπτωση των τριών πληθυσμών με μικρή διάρκεια ζωής θηλυκών, από μία απότομη μείωση του ρυθμού ωτοκίας μετά την ημέρα 30 (Διάγραμμα 6). Η μείωση αυτή συνδέεται πιθανότατα με μικρότερη διάρκεια ζωής θηλυκών σε σύγκριση με εκείνα των μακρόβιων πληθυσμών (Βραζιλία, Πορτογαλία, Ελλάδα), στα οποία οι χαμηλότεροι ρυθμοί «αναπαραγωγικής γήρανσης» συνδυάζονται και με μεγαλύτερη διάρκεια ζωής. Αναλύοντας ατομικά στοιχεία ωτοκίας από ένα δείγμα 531 θηλυκών της μύγας της Μεσογείου, οι Müller et al. (2001) κατέληξαν στο συμπέρασμα η απότομη μείωση της ωτοκίας σε νεαρές ηλικίες αυξάνει σημαντικά την πιθανότητα θανάτου, ανεξάρτητα από τον συνολικό αριθμό των αυγών.

Σε είδη στα οποία δεν παρέχεται μητρική φροντίδα στους απογόνους, η επίδραση στην αρμοστικότητα παύει μετά το πέρας της τελευταίας αναπαραγωγής. Συνεπώς, η ύπαρξη περιόδου ζωής μετά την ωτοκία σε είδη όπως η μύγα της Μεσογείου, όπου δεν απαιτείται η παροχή φροντίδας στα ανήλικα στάδια, δεν προβλέπεται με βάση τη θεωρία της εξέλιξης. Ωστόσο, τα

αποτελέσματα μας δείχνουν ότι τα θηλυκά όλων των πληθυσμών που χρησιμοποιήθηκαν παρουσιάζουν μια σχετικά μεγάλη περίοδο ζωής μετά την ωοτοκία, η οποία είναι σημαντικά μεγαλύτερη (20% της συνολικής διάρκειας ζωής) για τα θηλυκά από την Κένυα. Μία πιθανή εξήγηση για την ύπαρξη μετα-αναπαραγωγικής περιόδου ζωής στη μύγα της Μεσογείου, είναι ότι τα θηλυκά αυτά σε ένα πληθυσμό μειώνουν την πιθανότητα θανάτου των νεαρών και ωοτοκούντων θηλυκών από αρπακτικά. Η αξία των μετα-αναπαραγωγικών ατόμων ως δολωμάτων για αρπακτικά έχει μελετηθεί σε πολλά άλλα είδη εντόμων, όπως σε Λεπιδόπτερα της οικογένειας Saturniidae και Ημίπτερα της οικογένειας Lygaeidae (Price, 1997). Επιπλέον, καθώς η μύγα της Μεσογείου θεωρείται ότι κατάγεται από την Αφρική (βλέπε Κεφάλαιο 1) και ειδικότερα από την περιοχή της Κένυας, αναμένεται ότι η μεγαλύτερη ποικιλότητα αρπακτικών και παθογόνων του εντόμου απαντάται σε αυτήν την περιοχή. Συνεπώς, είναι λογικό να υποθέσουμε ότι η πίεση επιλογής που δέχεται ο πληθυσμός από την Κένυα από τα διάφορα είδη εξειδικευμένων αρπακτικών και παθογόνων είναι μεγαλύτερη σε σύγκριση με τους υπόλοιπους πέντε πληθυσμούς, γεγονός που εξελικτικά οδηγεί στη διαμόρφωση μεγαλύτερης περιόδου ζωής μετά την ωοτοκία. Συγκριτική μελέτη μεταξύ πληθυσμών με υψηλή και χαμηλή αρπακτικότητα του ψαριού *Poecilia reticulata* έδειξε ότι οι παραπάνω πληθυσμοί δε διαφέρουν ως προς τη διάρκεια της μετα-αναπαραγωγικής περιόδου ζωής (Reznick et al., 2006). Επειδή στο είδος αυτό, όπως και στη μύγα της Μεσογείου, τα άτομα μετά την αναπαραγωγή δεν παρέχουν κανενός είδους φροντίδα στους απογόνους, οι συγγραφείς στη μελέτη αυτή καταλήγουν στο συμπέρασμα ότι η μετα-αναπαραγωγική περίοδος ζωής σε αυτό το είδος αντιπροσωπεύει μια «τυχαία επιπλέον προσθήκη» (random add-on) πριν το θάνατο. Περισσότερες και μακροπρόθεσμες μελέτες συγκριτικού χαρακτήρα θα βοηθήσουν στην καλύτερη κατανόηση του ρόλου της φυσικής επιλογής στη διαμόρφωση της μετα-αναπαραγωγικής περιόδου ζωής τόσο στη μύγα της Μεσογείου, όσο και σε άλλα είδη.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4

4 ΒΙΟΛΟΓΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ ΑΝΗΛΙΚΩΝ ΣΤΑΔΙΩΝ ΚΑΙ ΠΑΡΑΜΕΤΡΟΙ ΑΥΞΗΣΗΣ ΓΕΩΓΡΑΦΙΚΑ ΑΠΟΜΟΝΩΜΕΝΩΝ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ ΤΗΣ ΜΥΓΑΣ ΤΗΣ ΜΕΣΟΓΕΙΟΥ

4.1 Περίληψη

Μελετήθηκε στο εργαστήριο στους 25 °C η επιβίωση και η διάρκεια ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων έξι διαφορετικών πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από τις Κένυα, Πορτογαλία, Ελλάδα, Χαβάη, Βραζιλία και Γουατεμάλα. Επίσης, σε συνδυασμό με τα στοιχεία δημογραφίας των ενηλίκων του Κεφαλαίου 3, υπολογίστηκαν οι παράμετροι αύξησης των έξι πληθυσμών. Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν στην F₁ γενεά για όλους τους πληθυσμούς. Βρέθηκε ότι η επιβίωση των ανηλικών σταδίων (από αυγό έως ενήλικο) διέφερε σημαντικά μεταξύ των πληθυσμών και κυμάνθηκε από 67.5 % (Πορτογαλία) έως 82.5 % (Ελλάδα). Οι έξι πληθυσμοί παρουσίασαν σημαντικές διαφορές στη διάρκεια ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων. Ο πληθυσμός από την Κένυα παρουσίασε τη μικρότερη διάρκεια ανάπτυξης από αυγό έως ενήλικο (16.8 ημέρες), ενώ εκείνος από τη Γουατεμάλα τη μεγαλύτερη (19.6 ημέρες). Οι μεγαλύτερες διαφορές μεταξύ των έξι πληθυσμών στα επιμέρους στάδια της ανάπτυξης των ανηλικών παρατηρήθηκαν στο στάδιο της προνύμφης. Επιπλέον, οι έξι πληθυσμοί διέφεραν και στις παραμέτρους αύξησης του πληθυσμού. Η ενδογενής ταχύτητα αύξησης (r) κυμαίνονταν από 0.08 (Ελλάδα) έως 0.12 (Κένυα) και η μέση διάρκεια γενεάς (T) από 42.0 ημέρες (Κένυα) έως 63.1 ημέρες (Ελλάδα). Σχολιάζεται η σημασία των παραπάνω ευρημάτων στην κατανόηση της προσαρμογής της μύγας της Μεσογείου σε διαφορετικά περιβάλλοντα.

4.2 Εισαγωγή

Οι λεπτομερείς πληροφορίες για τη γέννηση, την ανάπτυξη, την αναπαραγωγή και το θάνατο των ατόμων σε έναν πληθυσμό αποτελούν απαραίτητα στοιχεία για τη μελέτη της οικολογίας των ειδών (Wilson & Bossert, 2000). Επιπλέον, η επιβίωση, ο ρυθμός ανάπτυξης των ανηλίκων, η επιβίωση και αναπαραγωγή των ενηλίκων, καθώς και ο εγγενής ρυθμός αύξησης ενός πληθυσμού καθορίζουν το μέγεθος, τη δομή και τη βιωσιμότητά του (Vargas et al., 1997b). Η δημογραφική ανάλυση σε επίπεδο πληθυσμού για είδη εντόμων έχει πολλαπλές εφαρμογές, όπως: ανάλυση της ισορροπίας και δομής του πληθυσμού, εκτίμηση της πιθανότητας εξαφάνισής του, πρόβλεψη της εξέλιξης βασικών βιολογικών παραμέτρων (π.χ. διάρκεια ζωής), πρόβλεψη πληθυσμιακών εκρήξεων σε είδη-εχθρούς και μελέτη του δυναμικού εποικισμού νέων περιοχών από μη ιθαγενή είδη (Vargas et al., 2000). Ειδικότερα, η εφαρμογή πληθυσμιακών-δημογραφικών αναλύσεων σε είδη της οικογένειας Terphritidae με οικονομική σημασία μπορεί να οδηγήσει στην υιοθέτηση αποτελεσματικότερων στρατηγικών καταπολέμησής τους (Carey, 1982, , 1989; Vargas & Carey, 1990).

Η βιολογία των ανηλίκων σταδίων του *C. capitata* σε σταθερές εργαστηριακές συνθήκες αποτέλεσε αντικείμενο εκτεταμένης έρευνας κατά τις τελευταίες δεκαετίες. Στις μελέτες αυτές έχουν χρησιμοποιηθεί τόσο εργαστηριακοί (Duyck & Quilicy, 2002; Krainacker et al., 1987; Shoukry & Hafez, 1979; Vargas et al., 1996; 1997b), όσο και άγριοι πληθυσμοί του εντόμου από τροπικές (Harris & Carey, 1989; Harris et al., 1991; Vargas & Carey, 1989, , 1990; Vargas et al., 2000) και εύκρατες περιοχές της γης (Carey, 1984; Papachristos et al., 2008; Papadopoulos et al., 2002). Στην περίπτωση των εργαστηριακών πληθυσμών, η τεχνητή επιλογή για μεγάλο αριθμό γενεών είναι δυνατόν να οδηγήσει σε αλλαγές της γενετικής τους σύστασης επηρεάζοντας σημαντικά βασικές βιολογικές παραμέτρους όπως η διάρκεια ανάπτυξης ανηλίκων και η διάρκεια ζωής ενηλίκων (Vargas & Carey, 1989). Συνεπώς, ανεξάρτητα από την προέλευσή τους, οι εργαστηριακές φυλές του *C. capitata* δεν μπορούν να χρησιμοποιηθούν για την εξαγωγή ασφαλών συμπερασμάτων σχετικά με τις στρατηγικές προσαρμογής πληθυσμών του εντόμου σε διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές.

Τα αποτελέσματα μελετών από άγριους πληθυσμούς της μύγας της Μεσογείου, που προέρχονται από διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές, δείχνουν ότι γεωγραφικά απομονωμένοι μεταξύ τους πληθυσμοί παρουσιάζουν διαφορές σε βασικές παραμέτρους της βιολογίας των ανηλίκων (Harris & Carey, 1989; Papadopoulos et al., 2002; Vargas & Carey, 1989). Ωστόσο, το γεγονός ότι οι πληθυσμοί των προαναφερθέντων μελετών προέρχονται από μόνο δύο γεωγραφικές περιοχές (Χαβάη, Ελλάδα) και διαφορετικούς ξενιστές σε κάθε περίπτωση, σε συνδυασμό με την παραλλακτικότητα που παρατηρείται στις μελέτες αυτές ως προς τις πειραματικές συνθήκες (θερμοκρασία, διάρκεια φωτοπεριόδου), καθιστούν δύσκολες τις συγκρίσεις μεταξύ τους. Συνεπώς, οι συγκρίσεις ανάμεσα σε γεωγραφικά απομονωμένους πληθυσμούς της μύγας της Μεσογείου, υπό ταυτόσημες εργαστηριακές συνθήκες, είναι πολύτιμες για την κατανόηση της προσαρμογής και εξέλιξης των βιολογικών χαρακτηριστικών του εντόμου σε διαφορετικά περιβάλλοντα.

Όπως προκύπτει από τα αποτελέσματα του Κεφαλαίου 3, οι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου από διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές παρουσιάζουν σημαντικές διαφορές σε βασικές βιολογικές παραμέτρους των ενηλίκων, όπως είναι η διάρκεια ζωής και η κατανομή της ωοτοκίας σε σχέση με την ηλικία, οι οποίες επηρεάζουν σε σημαντικό βαθμό βασικές πληθυσμιακές παραμέτρους [ενδογενής ταχύτητα αύξησης (r), καθαρή αναπαραγωγική ταχύτητα (R_0), κ.α.]. Στη βιβλιογραφία περιλαμβάνεται περιορισμένος αριθμός μελετών με αντικείμενο τη σύγκριση των πληθυσμιακών παραμέτρων μεταξύ ειδών της οικογένειας Tephritidae με οικονομική σημασία (Duyck et al., 2007; Vargas et al., 1997b; 2000). Ωστόσο, μέχρι σήμερα δεν υπάρχουν συγκριτικά στοιχεία μεταξύ πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου από περιοχές με διαφορετικά οικολογικά χαρακτηριστικά (εύκρατες, τροπικές), ως προς τις πληθυσμιακές παραμέτρους. Τα στοιχεία αυτά είναι ιδιαίτερα σημαντικά για την κατανόηση τόσο της παρούσας γεωγραφικής κατανομής της μύγας της Μεσογείου, όσο και των διαφορετικών στρατηγικών προσαρμογής που ακολουθεί το είδος σε διαφορετικά περιβάλλοντα (Papadopoulos et al., 2002). Επιπλέον τα στοιχεία αυτά είναι δυνατόν να αξιοποιηθούν για την ανάπτυξη πληθυσμιακών μοντέλων και μεθόδων δειγματοληψίας και παγίδευσης, καθώς και να συμβάλλουν στην

καλύτερη κατανόηση των ενδοειδικών και διαειδικών αλληλεπιδράσεων της μύγας της Μεσογείου με άλλα φυτοφάγα είδη εντόμων ή φυσικούς εχθρούς.

Στο κεφάλαιο αυτό εξετάζεται η υπόθεση ότι οι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου που προέρχονται από περιβάλλοντα με διαφορετικά οικολογικά χαρακτηριστικά παρουσιάζουν διαφορές: (1) σε παραμέτρους της βιολογίας των ανηλίκων και (2) σε πληθυσμιακές παραμέτρους [ενδογενής (r), πεπερασμένη (λ) ταχύτητα αύξησης κ.α.]. Για το σκοπό αυτό μελετήθηκε υπό ταυτόσημες εργαστηριακές συνθήκες, η βιολογία ανηλίκων της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από έξι διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές (Κένυα, Γουατεμάλα, Χαβάη, Βραζιλία, Πορτογαλία, Ελλάδα). Συγκεκριμένα, καθορίστηκαν η επιβίωση και η διάρκεια ανάπτυξης των αυγών, προνυμφών και νυμφών των παραπάνω έξι πληθυσμών. Τα στοιχεία αυτά συνδυάστηκαν με τα στοιχεία της δημογραφίας των ενηλίκων του Κεφαλαίου 3 για να υπολογιστούν οι πληθυσμιακές παράμετροι των παραπάνω έξι πληθυσμών.

4.3 Υλικά και μέθοδοι

4.3.1 Γενικά

Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν στους χώρους του Εργαστηρίου Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Π.Θ. από το καλοκαίρι του 2005 μέχρι το φθινόπωρο του 2006. Οι συνθήκες που επικρατούσαν κατά τη διάρκεια των πειραμάτων περιγράφονται στην Ενότητα 2.1. Χρησιμοποιήθηκαν έξι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από τις παρακάτω περιοχές: Βραζιλία, Πορτογαλία, Κένυα, Γουατεμάλα, Χαβάη και Ελλάδα (βλέπε Κεφάλαιο 2). Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν στην F₁ γενεά υπό ταυτόσημες εργαστηριακές συνθήκες και για τους έξι πληθυσμούς. Η εκτροφή των ενηλίκων της άγριας γενεάς των έξι πληθυσμών πραγματοποιήθηκε όπως περιγράφεται στην Ενότητα 2.2.

4.3.2 Βιολογία ανηλίκων σταδίων διαφορετικών πληθυσμών

Για τον προσδιορισμό των βιολογικών παραμέτρων των ανηλίκων σταδίων της F₁ γενεάς των έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου, χρησιμοποιήθηκε η πειραματική διαδικασία που περιγράφεται στην Ενότητα

3.3.2. Τα αυγά λαμβάνονταν κατά το πρώτο δίωρο της φωτόφασης (07:00 – 09:00 h) και τοποθετούνταν ατομικά σε μικρά πλαστικά κύπελλα που έφεραν θρεπτικό υπόστρωμα κατάλληλο για την εκκόλαψή τους και την ανάπτυξη των προνυμφών (βλέπε Κεφάλαιο 3). Από κάθε πληθυσμό λαμβάνονταν συνολικά 200 – 225 αυγά. Ο έλεγχος της εκκόλαψης των προνυμφών πραγματοποιούνταν ανά δύο ώρες κάτω από στερεοσκόπιο και ξεκινούσε 48 ώρες μετά την απόθεσή τους για όλους τους πληθυσμούς. Παράλληλα, την προηγούμενη ημέρα και κατά το τελευταίο δίωρο της φωτόφασης (19:00 – 21:00 h), γινόταν έλεγχος των αυγών για όλους τους πληθυσμούς προκειμένου να διασφαλιστεί ότι η εκκόλαψη δεν είχε αρχίσει νωρίτερα. Σε καμία περίπτωση δεν παρατηρήθηκε εκκόλαψη των προνυμφών πριν από 48 ώρες μετά την απόθεσή τους. Η νύμφωση των προνυμφών καταγράφονταν καθημερινά κατά το τελευταίο δίωρο της φωτόφασης. Επίσης με τη βοήθεια στερεοσκοπίου που έφερε μεγεθυντικούς φακούς με βαθμολογημένη κλίμακα μετρήθηκε το μήκος όλων των νυμφών και για τους έξι πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν. Οι νύμφες διατηρούνταν ατομικά σε πλαστικά τρυβλία Petri διαμέτρου 5 cm μέχρι την έξοδο των ενηλίκων. Οι παράμετροι που προσδιορίστηκαν για τους έξι πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν ήταν: (1) επιβίωση (%) για όλα τα στάδια ανάπτυξης των ανηλίκων, (2) διάρκεια εμβρυϊκής ανάπτυξης (αυγό), (3) διάρκεια προνυμφικής ανάπτυξης, (4) διάρκεια ανάπτυξης νυμφικού σταδίου και (5) συνολική διάρκεια ανάπτυξης ανηλίκων σταδίων (αυγό-ενήλικο). Τα ενήλικα που προέκυψαν χρησιμοποιήθηκαν για τον προσδιορισμό των βιολογικών παραμέτρων των ενηλίκων των έξι πληθυσμών (Κεφάλαιο 3).

4.3.3 Πληθυσμιακές παράμετροι

Τα στοιχεία από τα πειράματα ανάπτυξης των ανηλίκων σταδίων, σε συνδυασμό με εκείνα της δημογραφίας των ενηλίκων του Κεφαλαίου 3 χρησιμοποιήθηκαν για τον υπολογισμό των δημογραφικών παραμέτρων των έξι πληθυσμών του εντόμου που χρησιμοποιήθηκαν. Λεπτομέρειες σε σχέση με τον υπολογισμό των δημογραφικών παραμέτρων του πληθυσμού για τη μύγα της Μεσογείου δίνονται από τον Carey (1982; 1984; 1993; 2001; Papadopoulos et al., 2002).

4.3.4 Στατιστική ανάλυση

Η επίδραση του πληθυσμού και του φύλου στη διάρκεια ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων προσδιορίστηκαν με το μοντέλο ανάλογων κινδύνων του Cox της μορφής $\lambda(t) = \lambda_0(t) e^{\eta_i(X_i)}$ (2) (Collett, 2003). Αρχικά, το μοντέλο εφαρμόστηκε διαδοχικά δύο φορές μελετώντας ξεχωριστά την επίδραση του πληθυσμού και του φύλου στη διάρκεια ανάπτυξης των αυγών, προνυμφών και νυμφών. Στις αναλύσεις αυτές, ο πληθυσμός βρέθηκε να έχει σημαντική επίδραση, ενώ αντίθετα η επίδραση του φύλου βρέθηκε να είναι μη σημαντική (βλέπε αποτελέσματα). Συνεπώς, ως συμμεταβλητή στο μοντέλο (2) συμπεριλήφθηκε τελικά μόνο ο παράγοντας πληθυσμός με το γραμμικό κομμάτι του μοντέλου να ισούται με $\eta_i(X_i) = \beta_1\text{πληθυσμός}(1)_i + \beta_2\text{πληθυσμός}(2)_i + \beta_3\text{πληθυσμός}(3)_i + \beta_4\text{πληθυσμός}(4)_i + \beta_5\text{πληθυσμός}(5)_i$ (2α). Η $\lambda(t)$ αποτελεί τη συνάρτηση κινδύνου (hazard rate) δεδομένων των παρατηρήσεων στις συμμεταβλητές και η $\lambda_0(t)$ τη συνάρτηση κινδύνου αναφοράς (baseline hazard). Όλες οι συμμεταβλητές είναι δείκτριες συναρτήσεις με τους παράγοντες πληθυσμός(1)_i, πληθυσμός(2)_i, πληθυσμός(3)_i, πληθυσμός(4)_i και πληθυσμός(5)_i να λαμβάνουν την τιμή 1 όταν το άτομο (αυγό, προνύμφη, νύμφη) προέρχεται από τη Γουατεμάλα, την Ελλάδα, τη Βραζιλία, την Πορτογαλία και τη Χαβάη αντίστοιχα (διαφορετικά 0), με την Κένυα να αποτελεί την κατηγορία αναφοράς. Η επίδραση των συμμεταβλητών στη διάρκεια ζωής μετρήθηκε από τους συντελεστές β στο γραμμικό κομμάτι του μοντέλου. Ο Kaplan-Meier (KM) εκτιμητής της συνάρτησης επιβίωσης χρησιμοποιήθηκε για την μοντελοποίηση των περιόδων εμβρυϊκής, προνυμφικής και νυμφικής ανάπτυξης, καθώς και της συνολικής διάρκειας ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων (αυγό-ενήλικο). Σύγκριση μεταξύ KM εκτιμητών έγινε με τη χρήση του ελέγχου log-rank (Mantel-Cox). Τα ποσοστά επιβίωσης των ανηλικών σταδίων αναλύθηκαν με το κριτήριο χ^2 με εφαρμογή της διόρθωσης Bonferroni σε πολλαπλές ανά δύο συγκρίσεις ποσοστών (Sokal & Rohlf, 1995). Στα δεδομένα που αφορούσαν στο μήκος των νυμφών έγινε ανάλυση της παραλλακτικότητας και ακόλουθη (post-hoc) σύγκριση των μέσων όρων με το κριτήριο Tukey's HSD (Sokal & Rohlf, 1995).

4.4 Αποτελέσματα

4.4.1 Βιολογικά χαρακτηριστικά ανηλίκων σταδίων

Η επιβίωση από αυγό έως ενήλικο διέφερε σημαντικά μεταξύ των πληθυσμών και κυμάνθηκε από 67.5 % (Πορτογαλία) έως 82.5 % (Ελλάδα) (Πίνακας 6). Επιπλέον, η επιβίωση στο στάδιο της νύμφης ήταν πολύ υψηλή (> 94%) για όλους τους πληθυσμούς. Τέλος, σημαντικές διαφορές στην επιβίωση μεταξύ των έξι πληθυσμών παρατηρήθηκαν, τόσο στο στάδιο του αυγού, όσο και στο στάδιο της προνύμφης (Πίνακας 6). Η επιβίωση στο στάδιο του αυγού και της προνύμφης ήταν υψηλή και κυμάνθηκε από 79.3 % (Βραζιλία) έως 96.5 % (Ελλάδα) και από 84.7 % (Πορτογαλία) έως 96 % (Βραζιλία) αντίστοιχα.

Ο υπολογισμός των συντελεστών β_i (Πίνακες 7,8 και 9) του μοντέλου (2α) έδειξε σημαντική επίδραση του πληθυσμού στη διάρκεια ανάπτυξης των αυγών ($\chi^2 = 371.8$, $df = 5$, $P < 0.001$), των προνυμφών ($\chi^2 = 354.8$, $df = 5$, $P < 0.001$) και των νυμφών ($\chi^2 = 147.7$, $df = 5$, $P < 0.001$). Αντίθετα, η εφαρμογή του μοντέλου (2) έδειξε ότι η επίδραση του φύλου στη διάρκεια ανάπτυξης των ανηλίκων σταδίων δεν ήταν σημαντική ($\chi^2_{\text{αυγό}} = 2.0$, $\chi^2_{\text{προν.}} = 0.8$, $\chi^2_{\text{νυμφ.}} = 2.9$, $df = 1$, $P > 0.1$). Στους Πίνακες 10 και 11 δίνεται η μέση διάρκεια ανάπτυξης των ανηλίκων σταδίων για τα αρσενικά και θηλυκά αντίστοιχα των έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που χρησιμοποιήθηκαν στα πειράματα. Επειδή το φύλο δεν είχε σημαντική επίδραση στη διάρκεια ανάπτυξης των ανηλίκων σταδίων, οι συγκρίσεις μεταξύ των πληθυσμών ως προς τη διάρκεια ανάπτυξης των ανηλίκων σταδίων πραγματοποιήθηκαν συμπεριλαμβάνοντας αρσενικά και θηλυκά μαζί (Πίνακας 12). Όπως προκύπτει από τον παραπάνω πίνακα, οι έξι πληθυσμοί παρουσίασαν σημαντικές διαφορές στη διάρκεια ανάπτυξης των ανηλίκων σταδίων. Συγκεκριμένα, η διαφορά ανάμεσα στον πληθυσμό με τη μικρότερη διάρκεια ανάπτυξης από αυγό έως ενήλικο και σε εκείνον με τη μεγαλύτερη, ήταν ιδιαίτερα μεγάλη (≈ 3 ημέρες) και παρατηρήθηκε μεταξύ των πληθυσμών της Κένυας (16.8 ημέρες) και της Γουατεμάλας (19.7 ημέρες) (Πίνακας 12). Η μεγαλύτερη διαφορά (≈ 2 ημέρες) στη διάρκεια των επί μέρους σταδίων της ανήλικης ανάπτυξης μεταξύ των πληθυσμών, παρατηρήθηκε στο στάδιο της προνύμφης και πάλι ανάμεσα στους

Πίνακας 6. Επιβίωση ανηλίκων σταδίων των έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που αναπτύχθηκαν σε τεχνητή τροφή στο εργαστήριο (25° C).

Πληθυσμός	Επιβίωση (%)			
	Αυγό	Προνύμφη	Νύμφη	Αυγό – Ενήλικο
Κένυα	82.3 β (n=210)	87.8 αβ (n=173)	96.0 α (n=152)	69.5 β
Πορτογαλία	84.0 β (n=219)	84.7 β (n=184)	94.8 α (n=156)	67.5 β
Ελλάδα	96.5 α (n=200)	90.6 αβ (n=193)	94.2 α (n=175)	82.5 α
Χαβάη	89.0 αβ (n=200)	86.5 β (n=178)	99.3 α (n=154)	76.5 α
Βραζιλία	79.3 β (n=222)	96.0 α (n=176)	95.8 α (n=169)	72.9 α
Γουατεμάλα	95.0 α (n=202)	86.5 β (n=192)	98.8 α (n=166)	81.2 α
χ^2	46.8274	14.8972	10.3614	12.3906
df	5	5	5	5
<i>P</i>	< 0.001	0.01	0.06	0.02

Ποσοστά στην ίδια στήλη που ακολουθούνται από το ίδιο γράμμα δε διαφέρουν σημαντικά (χ^2 κριτήριο, $P > 0.05$, συγκρίσεις ανά δύο ακολουθούμενες από τη διόρθωση Bonferroni για πολλαπλές συγκρίσεις).

Πίνακας 7. Μεταβλητές του μοντέλου ανάλογων κινδύνων του Cox για την επίδραση του πληθυσμού στη διάρκεια της εμβρυικής ανάπτυξης (αυγό) των έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου. Τα αυγά από την Κένυα αποτέλεσαν τον πληθυσμό αναφοράς (baseline).

Πηγή παραλλακτικότητας	β	Τυπικό σφάλμα	Exp(β)	<i>P</i>
Πληθυσμός				< 0.001
Γουατεμάλα	-2.416	0.140	0.089	< 0.001
Ελλάδα	-0.464	0.116	0.629	< 0.001
Βραζιλία	-0.896	0.122	0.408	< 0.001
Πορτογαλία	-0.049	0.118	0.952	0.677
Χαβάη	-0.525	0.119	0.591	< 0.001

Πίνακας 8. Μεταβλητές του μοντέλου ανάλογων κινδύνων του Cox για την επίδραση του πληθυσμού στη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών των έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου. Οι προνύμφες από την Κένυα αποτέλεσαν τον πληθυσμό αναφοράς (baseline).

Πηγή παραλλακτικότητας	β	Τυπικό σφάλμα	Exp(β)	<i>P</i>
Πληθυσμός				< 0.001
Γουατεμάλα	-2.061	0.129	0.127	< 0.001
Ελλάδα	-1.702	0.127	0.182	< 0.001
Βραζιλία	-0.614	0.117	0.541	< 0.001
Πορτογαλία	-1.154	0.124	0.315	< 0.001
Χαβάη	-0.354	0.118	0.702	0.003

Πίνακας 9. Μεταβλητές του μοντέλου ανάλογων κινδύνων του Cox για την επίδραση του πληθυσμού στη διάρκεια ανάπτυξης των νυμφών των έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου. Οι νύμφες από την Κένυα αποτέλεσαν τον πληθυσμό αναφοράς (baseline).

Πηγή παραλλακτικότητας	β	Τυπικό σφάλμα	Exp(β)	<i>P</i>
Πληθυσμός				< 0.001
Γουατεμάλα	-1.070	0.117	0.343	< 0.001
Ελλάδα	-0.836	0.116	0.433	< 0.001
Βραζιλία	-0.736	0.116	0.479	< 0.001
Πορτογαλία	-0.997	0.120	0.369	< 0.001
Χαβάη	-1.431	0.125	0.239	< 0.001

Πίνακας 10. Μέση διάρκεια ανάπτυξης (ημέρες) ανηλικών σταδίων αρσενικών των έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που αναπτύχθηκαν σε τεχνητή τροφή στο εργαστήριο (25 °C). Χρησιμοποιήθηκαν από 72 (Χαβάη) έως 92 (Ελλάδα) άτομα για κάθε πληθυσμό.

Πληθυσμός	Μέση διάρκεια ανάπτυξης (ημέρες ± SE)			
	Αυγό	Προνύμφη	Νύμφη	Αυγό – Ενήλικο
Κενυα	1.97 ± 0.01	5.7 ± 0.03	9.1 ± 0.03	16.8 ± 0.04
Πορτογαλία	1.97 ± 0.01	6.3 ± 0.07	9.9 ± 0.05	18.1 ± 0.08
Ελλάδα	2.01 ± 0.01	7.0 ± 0.10	9.7 ± 0.04	18.8 ± 0.14
Χαβάη	2.00 ± 0.01	5.9 ± 0.05	10.4 ± 0.05	18.2 ± 0.06
Βραζιλία	2.01 ± 0.01	6.1 ± 0.06	9.6 ± 0.05	17.7 ± 0.09
Γουατεμάλα	2.22 ± 0.01	7.4 ± 0.04	10.0 ± 0.04	19.6 ± 0.07

Πίνακας 11. Μέση διάρκεια ανάπτυξης (ημέρες) ανηλικών σταδίων θηλυκών των έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που αναπτύχθηκαν σε τεχνητή τροφή στο εργαστήριο (25 °C). Χρησιμοποιήθηκαν από 66 (Πορτογαλία, Κένυα) έως 81 (Χαβάη) άτομα για κάθε πληθυσμό.

Πληθυσμός	Μέση διάρκεια ανάπτυξης (ημέρες ± SE)			
	Αυγό	Προνύμφη	Νύμφη	Αυγό-Ενήλικο
Κένυα	1.96 ± 0.01	5.7 ± 0.04	9.3 ± 0.06	17.0 ± 0.08
Πορτογαλία	1.98 ± 0.01	6.3 ± 0.08	10.0 ± 0.04	18.2 ± 0.10
Ελλάδα	2.02 ± 0.01	6.9 ± 0.07	9.8 ± 0.05	18.7 ± 0.08
Χαβάη	2.02 ± 0.01	5.9 ± 0.06	10.4 ± 0.05	18.4 ± 0.06
Βραζιλία	2.03 ± 0.01	6.2 ± 0.06	9.7 ± 0.05	17.9 ± 0.08
Γουατεμάλα	2.27 ± 0.02	7.4 ± 0.05	10.0 ± 0.03	19.7 ± 0.06

Πίνακας 12. Μέση διάρκεια ανάπτυξης (ημέρες) ανηλικών σταδίων (αρσενικά και θηλυκά) των έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που αναπτύχθηκαν σε τεχνητή τροφή στο εργαστήριο (25 °C). Χρησιμοποιήθηκαν από 146 (Κένυα) έως 165 (Ελλάδα) άτομα για κάθε πληθυσμό.

Πληθυσμός	Μέση διάρκεια ανάπτυξης (ημέρες ± SE)			
	Αυγό	Προνύμφη	Νύμφη	Αυγό – Ενήλικο
Κένυα	1.96 ± 0.01 γ	5.71 ± 0.02 ε	9.20 ± 0.03 δ	16.87 ± 0.04 δ
Πορτογαλία	1.97 ± 0.01 γ	6.26 ± 0.06 γ	9.92 ± 0.03 β	18.16 ± 0.06 γ
Ελλάδα	2.01 ± 0.01 β	6.98 ± 0.08 β	9.76 ± 0.03 γ	18.76 ± 0.08 β
Χαβάη	2.01 ± 0.01 β	5.92 ± 0.04 δ	10.4 ± 0.04 α	18.32 ± 0.04 βγ
Βραζιλία	2.02 ± 0.01 β	6.13 ± 0.04 γ	9.60 ± 0.04 γ	17.83 ± 0.06 γ
Γουατεμάλα	2.25 ± 0.01 α	7.43 ± 0.03 α	10.0 ± 0.03 β	19.68 ± 0.04 α

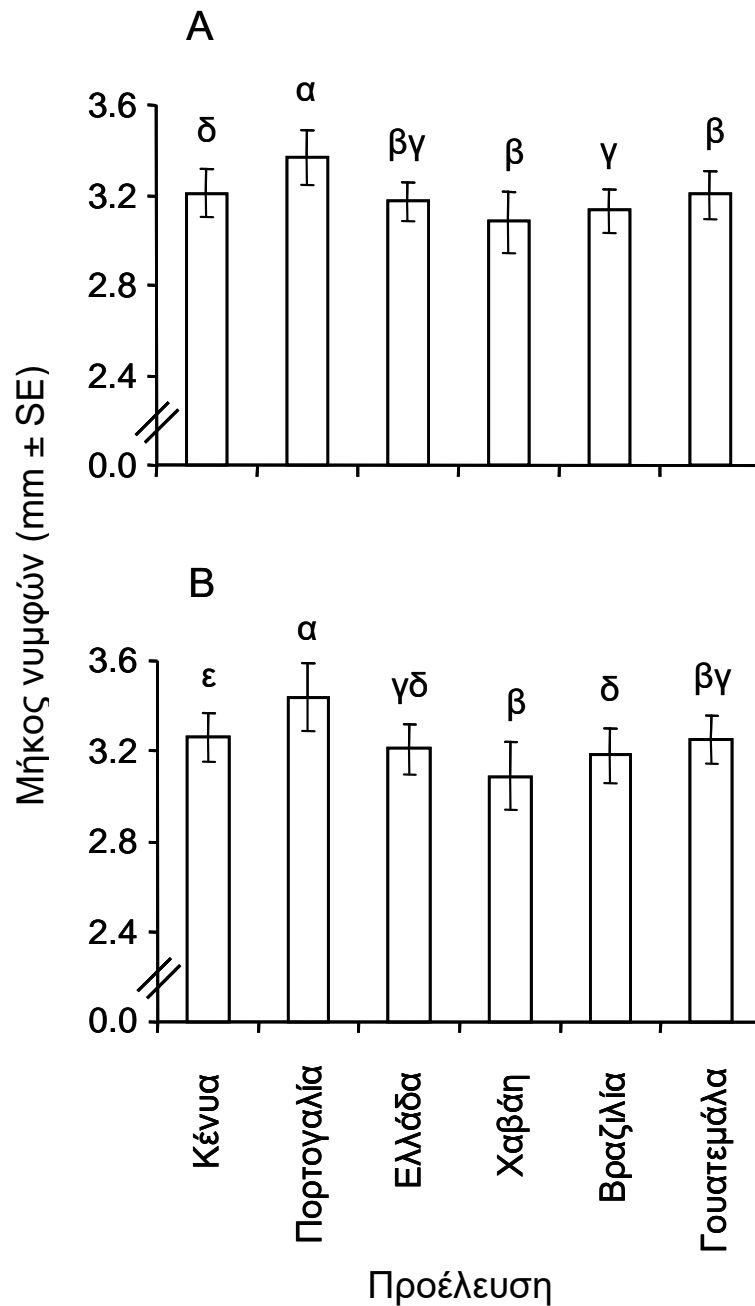
Μέσοι όροι στην ίδια στήλη που ακολουθούνται από το ίδιο γράμμα δε διαφέρουν σημαντικά σύμφωνα με το κριτήριο log-rank ($P > 0.05$)

πληθυσμούς από την Κένυα (5.7 ημέρες) και τη Γουατεμάλα (7.4 ημέρες) (Πίνακας 12). Μικρότερες, αλλά στατιστικά σημαντικές, ήταν οι διαφορές μεταξύ των έξι πληθυσμών στη διάρκεια ανάπτυξης του αυγού και της νύμφης. Συγκεκριμένα, η διάρκεια ανάπτυξης στο στάδιο του αυγού κυμάνθηκε από 1.96 ημέρες (Κένυα) έως 2.25 ημέρες (Γουατεμάλα), ενώ εκείνη της νύμφης από 9.2 ημέρες (Κένυα) έως 10.4 ημέρες (Χαβάη). Ιδιαίτερο ενδιαφέρον παρουσιάζει το γεγονός ότι ο πληθυσμός από τη Γουατεμάλα παρουσιάζει τη μεγαλύτερη διάρκεια ανάπτυξης ανηλικών σταδίων, αλλά παράλληλα και τη μικρότερη διάρκεια ζωής ενηλικών (βλέπε Κεφάλαιο 3).

Η ανάλυση της παραλλακτικότητας του μήκους των νυμφών έδειξε σημαντική επίδραση του πληθυσμού ($F = 146.8$, $df = 5$, 926, $P < 0.01$) και του φύλου ($F = 39.5$, $df = 1$, 926, $P < 0.01$). Στην ίδια ανάλυση η αλληλεπίδραση πληθυσμός x φύλο δεν ήταν σημαντική ($F = 1.3$, $df = 5$, 926, $P = 0.22$). Στο Διάγραμμα 7 δίνεται το μήκος των νυμφών για αρσενικά (A) και θηλυκά (B) για τους έξι πληθυσμούς του εντόμου που χρησιμοποιήθηκαν στα πειράματα. Οι νύμφες από την Πορτογαλία είχαν σημαντικά μεγαλύτερο μήκος από εκείνες των υπολοίπων πέντε πληθυσμών τόσο στα αρσενικά, όσο και στα θηλυκά άτομα, ενώ εκείνες από τη Χαβάη το μικρότερο. Επιπλέον, οι θηλυκές νύμφες είχαν σημαντικά μεγαλύτερο μήκος από τις αρσενικές και για τους έξι πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν ($F = 39.5$, $df = 1$, 926, $P < 0.05$).

4.4.2 Πληθυσμιακές παράμετροι

Στον Πίνακα 13 δίνονται οι παράμετροι αύξησης των έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου. Η τιμή του r ήταν σχετικά χαμηλή και για τους έξι πληθυσμούς του εντόμου και κυμάνθηκε από 0.084 (Βραζιλία) έως 0.125 (Κένυα). Οι τιμές αυτές δείχνουν πως η ημερήσια αύξηση για τον πληθυσμό από την Βραζιλία ήταν 8.4 %, ενώ για εκείνον από την Κένυα 12.5 %. Η τιμή του R_0 κυμάνθηκε μεταξύ 155.9 (Πορτογαλία) και 251.2 (Ελλάδα). Οι παραπάνω τιμές υποδηλώνουν ότι ο πληθυσμός από την Πορτογαλία (σε συνθήκες εργαστηρίου) αυξάνεται κατά περίπου 156 φορές από γενεά σε γενεά, ενώ εκείνος από την Ελλάδα κατά 251.2 φορές. Ο χρόνος διπλασιασμού του πληθυσμού παρουσίασε την μεγαλύτερη τιμή (8.2) για τον πληθυσμό από τη Βραζιλία και την μικρότερη (5.6) για εκείνον από την Κένυα.



Διάγραμμα 7. Μήκος αρσενικών (A) και θηλυκών (B) νυμφών για τους έξι πληθυσμούς της μύγας της Μεσογείου. Στήλες για το κάθε φύλο που ακολουθούνται από το ίδιο γράμμα δε διαφέρουν σημαντικά σύμφωνα με το κριτήριο Tukey's HSD.

Πίνακας 13. Δημογραφικές παράμετροι των έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που αναπτύχθηκαν σε τεχνητή τροφή στο εργαστήριο (25 °C).

Παράμετροι και χρόνοι αύξησης των πληθυσμών	Πληθυσμοί					
	Κένυα	Πορτογαλία	Ελλάδα	Χαβάη	Βραζιλία	Γουατεμάλα
Παράμετροι αύξησης						
Ενδογενής ταχύτητα αύξησης (r)	0.125	0.089	0.088	0.113	0.084	0.11
Πεπερασμένη ταχύτητα αύξησης (λ)	1.133	1.093	1.092	1.119	1.088	1.116
Ενδογενής αναλογία γεννήσεων (b)	0.147	0.111	0.093	0.127	0.103	0.118
Ενδογενής αναλογία θνησιμότητας (d)	0.023	0.022	0.006	0.014	0.019	0.008
Καθαρή αναπαραγωγική ταχύτητα (R_0)	187.56	155.88	251.21	193.9	157.68	202.63
Χρόνοι αύξησης (ημέρες)						
Χρόνος διπλασιασμού του πληθυσμού (DT)	5.57	7.78	7.91	6.15	8.24	6.32
Μέση διάρκεια γενιάς (T)	42.0	56.7	63.1	46.7	60.2	48.4
Μέση ηλικία σε σταθερό πληθυσμό (\bar{a})	6.8	9.6	10.3	7.8	10.7	8.0

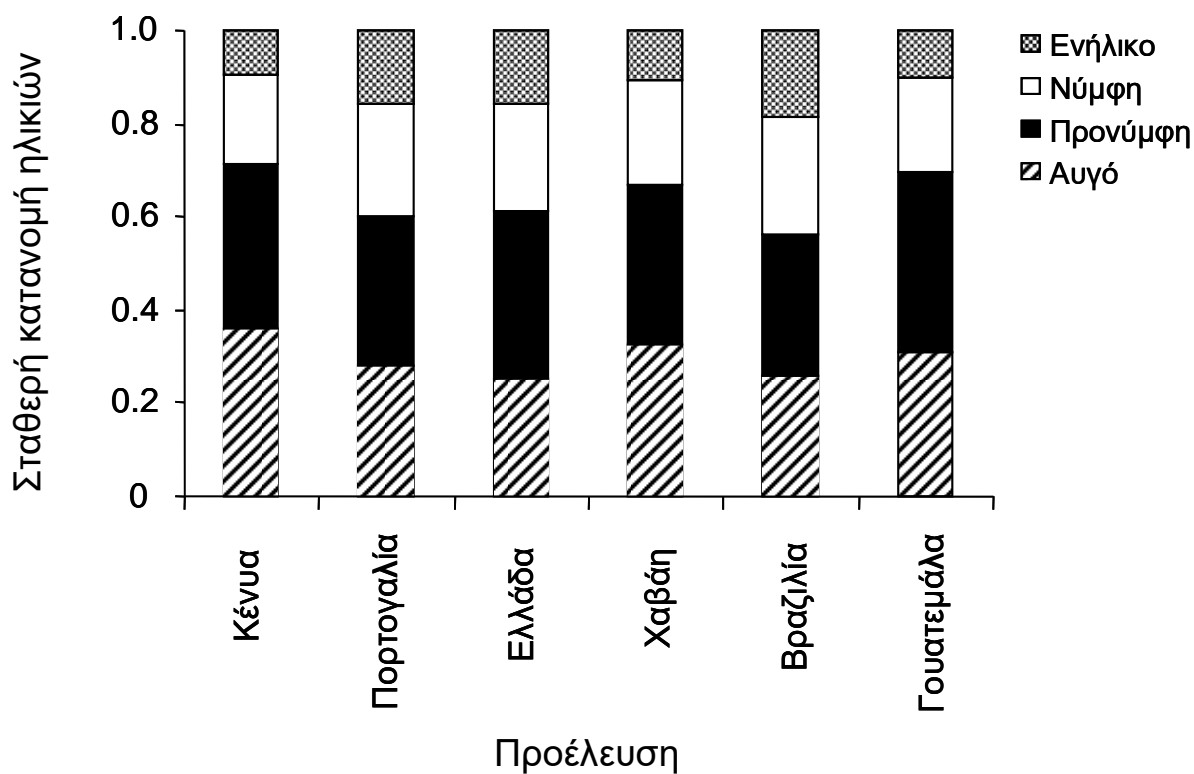
Η μέση διάρκεια γενεάς κυμάνθηκε από 42 (Κένυα) έως 60 ημέρες (Βραζιλία). Στο Διάγραμμα 8 δίνεται η σταθερή κατανομή ηλικιών των έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου. Το μεγαλύτερο ποσοστό [30% (Βραζιλία) – 39% (Γουατεμάλα)] και των έξι πληθυσμών αποτελείται από προνύμφες. Αντίθετα, τα ενήλικα αντιπροσώπευαν το μικρότερο ποσοστό [9% (Κένυα) – 19% (Βραζιλία)] σε όλους τους πληθυσμούς.

Στο Διάγραμμα 9 δίνεται η επιβίωση των έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου. Οι πληθυσμοί από την Κένυα και την Πορτογαλία παρουσίασαν τα υψηλότερα επίπεδα θνησιμότητας στα ανήλικα στάδια, με αποτέλεσμα τη μείωση των πληθυσμών αυτών κατά 30% περίπου έως το στάδιο του ενηλίκου. Υψηλή θνησιμότητα παρατηρήθηκε για όλους τους πληθυσμούς μετά την 60^η ημέρα, με εξαίρεση τον πληθυσμό από τη Γουατεμάλα στον οποίο η επιβίωση μειώθηκε ραγδαία μετά την 40^η ημέρα.

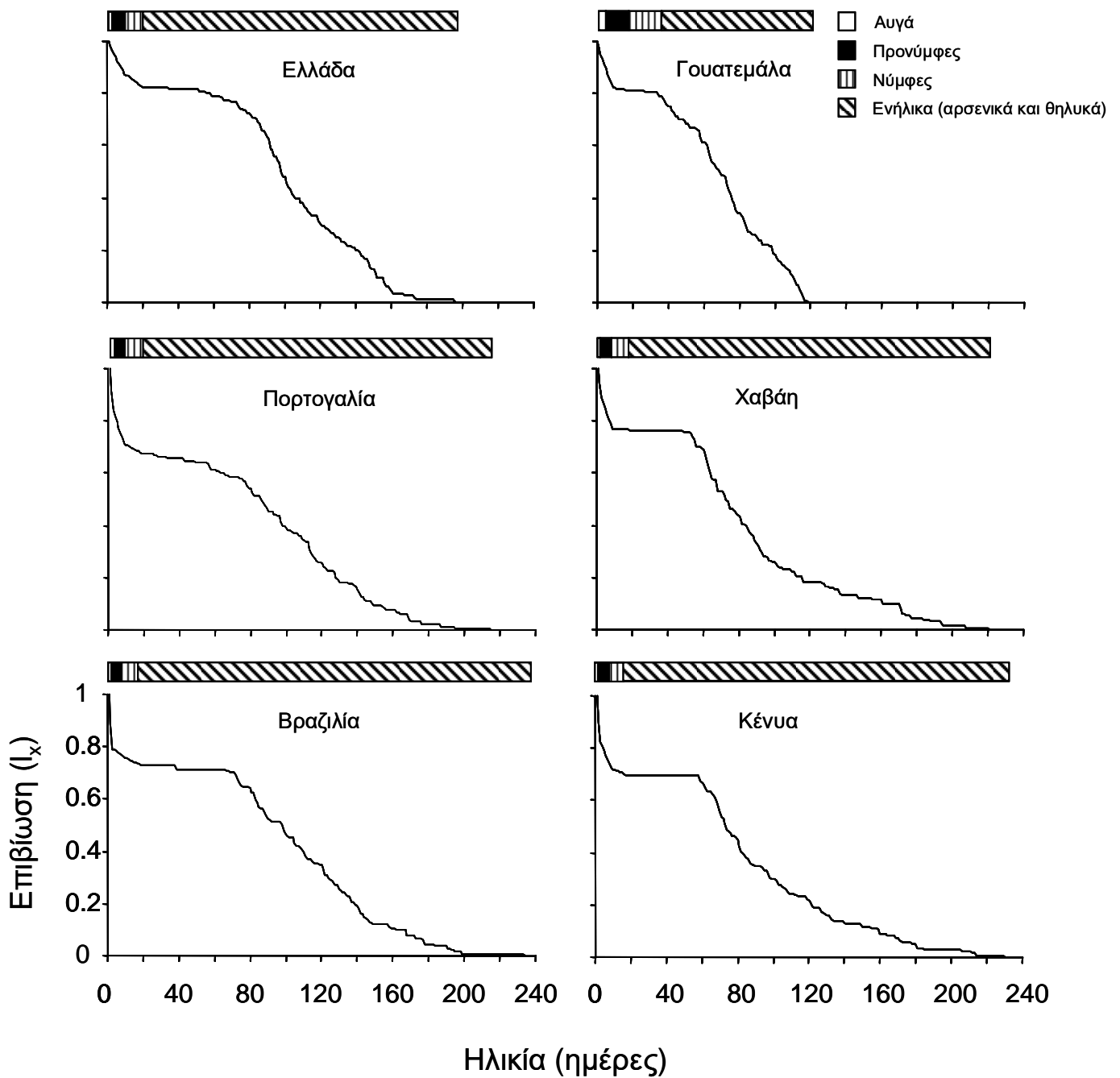
4.5 Συζήτηση

Τα αποτελέσματα του κεφαλαίου αυτού δείχνουν ότι οι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου που προέρχονται από περιβάλλοντα με διαφορετικά οικολογικά χαρακτηριστικά (π.χ. εύκρατα, τροπικά) παρουσιάζουν σημαντικές διαφορές στην επιβίωση, αλλά και τη διάρκεια ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων. Οι μεγαλύτερες διαφορές μεταξύ των πληθυσμών στα επί μέρους στάδια της ανήλικης ανάπτυξης παρατηρήθηκαν κατά το προνυμφικό στάδιο (Πίνακας 7). Επιπλέον, οι διαφορετικοί πληθυσμοί του *C. capitata* παρουσιάζουν μεγάλες διαφορές και σε βασικές δημογραφικές παραμέτρους αύξησης, όπως η ενδογενής ταχύτητα αύξησης (r), η καθαρή αναπαραγωγική ταχύτητα (R_0) και η μέση διάρκεια γενεάς (T) (Πίνακας 8).

Καθώς ένα μεγάλο ποσοστό της παραλλακτικότητας που οφείλεται στο περιβάλλον (π.χ. ξενιστής) αφαιρέθηκε με τη χρησιμοποίηση της F_1 γενεάς, σε συνδυασμό με τις ταυτόσημες εργαστηριακές συνθήκες κάτω από τις οποίες πραγματοποιήθηκαν τα πειράματα για όλους τους πληθυσμούς, φαίνεται ότι οι διαφορές μεταξύ των πληθυσμών του εντόμου σε σημαντικές παραμέτρους της βιολογίας των ανηλικών (επιβίωση, διάρκεια ανάπτυξης) έχουν πιθανότατα γενετική βάση και οφείλονται στις διαφορετικές στρατηγικές προσαρμογής της μύγας της Μεσογείου σε διαφορετικά περιβάλλοντα.



Διάγραμμα 8. Σταθερή κατανομή ηλικιών των έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στο εργαστήριο (25 °C).



Διάγραμμα 9. Επιβίωση των έξι πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στο εργαστήριο (25 °C). Οι διαφορετικές γραμμοσκιάσεις στο επάνω μέρος κάθε διαγράμματος δείχνουν τη μέση διάρκεια του κάθε σταδίου.

Ωστόσο, δεν υπάρχουν πληροφορίες σε σχέση με τις πιέσεις επιλογής που δέχονται οι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου που χρησιμοποιήθηκαν στα πειράματα στα διαφορετικά περιβάλλοντα από τα οποία προέρχονται. Επιπλέον, ο αριθμός των μελετών με αντικείμενο διαφορές σε βασικές βιολογικές παραμέτρους των ανηλίκων (π.χ. διάρκεια ανάπτυξης) μεταξύ διαφορετικών πληθυσμών ειδών εντόμων, είναι ιδιαίτερα περιορισμένος. Σε μια από αυτές οι Gotthard et al. (1994) βρήκαν σημαντικές διαφορές στη διάρκεια ανάπτυξης των ανηλίκων μεταξύ δύο πληθυσμών του Λεπιδοπτέρου *Papargae aegeria* που προέρχονταν από τη Σουηδία και την Πορτογαλία (Μαδέρα). Συγκεκριμένα, στην περίπτωση του πληθυσμού από τη Σουηδία, τα αρσενικά είχαν μικρότερη διάρκεια ανάπτυξης ανηλίκων από τα θηλυκά, με το αντίστροφο να συμβαίνει στον πληθυσμό από τη Μαδέρα. Οι Gotthard & συνεργάτες (1994) κατέληξαν στο συμπέρασμα ότι οι μη-επικαλυπτόμενες γενεές σε συνδυασμό με την συγχρονισμένη εμφάνιση των θηλυκών σε περιορισμένο χρονικό διάστημα στη Σουηδία, επιλέγουν για μικρότερη διάρκεια ανάπτυξης ανηλίκων των αρσενικών και πρωτανδρία, ενώ αντίθετα ανάλογες πιέσεις επιλογής δεν υπάρχουν στη Μαδέρα, πιθανότατα λόγω αλληλεπικαλυπτόμενων γενεών. Επιπλέον, τα αρσενικά από τη Σουηδία είχαν και τη μικρότερη διάρκεια ζωής ενηλίκων, γεγονός που αποδίδεται σε «χαμηλή ποιότητα» ενηλίκων, εξαιτίας του κόστους που πιθανότατα έχει ο υψηλός ρυθμός ανάπτυξής τους ως ανήλικα. Ωστόσο, κάτι τέτοιο δε φαίνεται να ισχύει στην περίπτωση των διαφορετικών πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου, καθώς ο πληθυσμός από τη Γουατεμάλα είχε τη μικρότερη διάρκεια ζωής ενηλίκων (βλέπε Κεφάλαιο 3), παρά το γεγονός ότι παρουσίασε παράλληλα και τη μεγαλύτερη διάρκεια ανάπτυξης ανηλίκων (Πίνακας 2). Συνεπώς, φαίνεται ότι απαιτείται περισσότερη έρευνα προκειμένου να προσδιοριστούν οι πιέσεις επιλογής που προκαλούν τις διαφορές που αποτυπώθηκαν στη μελέτη μας σε βασικές παραμέτρους της βιολογίας των ανηλίκων μεταξύ των διαφορετικών πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου.

Ο πληθυσμός από την Κένυα, η οποία πιθανότατα αποτελεί την περιοχή καταγωγής της μύγας της Μεσογείου (βλέπε Εισαγωγή), παρουσίασε την μικρότερη συνολική διάρκεια ανάπτυξης των ανηλίκων σταδίων. Συνεπώς, φαίνεται ότι οι πιέσεις επιλογής που έχουν υποστεί οι πληθυσμοί του εντόμου που εποίκισαν διαφορετικά περιβάλλοντα, οδήγησαν στην εξέλιξη

μεγαλύτερης διάρκειας ανάπτυξης των ανηλίκων σε σχέση με τον προγονικό πληθυσμό (Κένυα). Θεωρητικά, η εξέλιξη χαμηλών ρυθμών ανάπτυξης και συνεπώς μεγάλης διάρκειας ανάπτυξης ανηλίκων, ευνοείται σε περιβάλλοντα με χαμηλή διαθεσιμότητα θρεπτικών πόρων, προκειμένου να ελαχιστοποιηθεί το κόστος της ανάπτυξης (Arendt & Reznick, 2005). Μια πιθανή εξήγηση για την μικρότερη διάρκεια ανάπτυξης ανηλίκων του προγονικού πληθυσμού από την Κένυα σε σχέση με τους υπόλοιπους πέντε, είναι ότι λόγω της χρονικά μεγαλύτερης παρουσίας στο συγκεκριμένο ενδιαίτημα έχει προσαρμοστεί έτσι ώστε να εκμεταλλεύεται καλύτερα τους διαθέσιμους θρεπτικούς πόρους κατά το προνυμφικό στάδιο, επιτυγχάνοντας με αυτό τον τρόπο και μικρότερη διάρκεια ανάπτυξης ανηλίκων.

Τα αποτελέσματα της μελέτης μας δείχνουν ότι οι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου που προέρχονται από διαφορετικά περιβάλλοντα διαφέρουν σε βασικές δημογραφικές παραμέτρους αύξησης. Το γεγονός αυτό δικαιολογείται καθώς βασικές συνιστώσες για τον υπολογισμό των πληθυσμιακών παραμέτρων αύξησης του πληθυσμού αποτελούν: (1) η επιβίωση και η διάρκεια ανάπτυξης των ανηλίκων, (2) η διάρκεια ζωής των θηλυκών και (3) η αναπαραγωγική ικανότητα των θηλυκών (Carey, 1993), παράμετροι στις οποίες οι πληθυσμοί που χρησιμοποιήθηκαν στη μελέτη μας παρουσιάζουν σημαντικές διαφορές (βλέπε και Κεφάλαιο 3). Σε πρόσφατη μελέτη οι Parachristos & Papadopoulos (2009), βρήκαν σημαντικές διαφορές στις παραμέτρους αύξησης πληθυσμών που προέρχονταν από διαφορετικές ποικιλίες εσπεριδοειδών. Οι τιμές των πληθυσμιακών παραμέτρων αύξησης στη μελέτη αυτή ήταν γενικά μικρότερες από τις τιμές που αναφέρονται στην παρούσα μελέτη. Σε γενικές γραμμές πάντως, οι παράμετροι αύξησης των διαφορετικών πληθυσμών του *C. capitata* στη μελέτη μας ήταν παρόμοιες με εκείνες άγριων πληθυσμών του εντόμου (Papadopoulos et al., 2002; Vargas & Carey, 1989, , 1990; Vargas et al., 2000) και χαμηλότερες συγκρινόμενες με εργαστηριακούς πληθυσμούς του εντόμου (Krainacker et al., 1987; Vargas & Carey, 1989; Vargas et al., 1997b). Ωστόσο, μελετώντας την ανάπτυξη σε διαφορετικούς ξενιστές χρησιμοποιώντας έναν άγριο πληθυσμό του εντόμου ο Carey (1984) αναφέρει μεγαλύτερες τιμές ενδογενούς ταχύτητας αύξησης του πληθυσμού ($0.120 < r < 0.164$) και μικρότερη μέση διάρκεια γενεάς ($35.8 < T < 44.0$) σε σχέση με τη δική μας μελέτη. Το γεγονός ότι οι εργαστηριακοί

πληθυσμοί του εντόμου παρουσιάζουν υψηλότερους ρυθμούς αύξησης και μικρότερη μέση διάρκεια γενεάς σε σχέση με τους άγριους πληθυσμούς, αποδίδεται στην τεχνητή επιλογή για μεγάλο αριθμό γενεών στο εργαστήριο, η οποία προκαλεί αλλαγές σε σημαντικές βιολογικές παραμέτρους του εντόμου, όπως μείωση της διάρκειας ανάπτυξης ανηλίκων (Vargas & Carey, 1989).

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 5

5 ΔΙΑΦΟΡΕΣ ΣΤΟ ΣΕΞΟΥΑΛΙΚΟ ΚΑΛΕΣΜΑ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ ΤΗΣ ΜΥΓΑΣ ΤΗΣ ΜΕΣΟΓΕΙΟΥ

5.1 Περίληψη

Η προσαρμογή πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου σε διαφορετικά περιβάλλοντα μπορεί να επηρεάσει σημαντικά στοιχεία της σεξουαλικής τους συμπεριφοράς, όπως το σεξουαλικό κάλεσμα (sexual signalling) των αρσενικών. Για να εξετάσουμε την παραπάνω υπόθεση μελετήσαμε την επίδραση της ηλικίας και της τροφής των ενηλίκων (ζάχαρη, πρωτεΐνη + ζάχαρη) στο σεξουαλικό κάλεσμα των αρσενικών τεσσάρων πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου, *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) που προέρχονταν από τις Βραζιλία, Πορτογαλία, Κένυα και Ελλάδα. Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν στην F₁ γενεά κάτω από ταυτόσημες εργαστηριακές συνθήκες (25°C, 60% Σ.Υ και 14:10 Φ:Σ). Και στις δύο τροφές οι τέσσερις πληθυσμοί διέφεραν σημαντικά τόσο στην πορεία της σεξουαλικής ωρίμανσης, όσο και στη συχνότητα του σεξουαλικού καλέσματος μετά τη σεξουαλική ωρίμανση. Η διαθεσιμότητα πρωτεΐνης στην τροφή των ενηλίκων αύξησε σημαντικά τη συχνότητα του σεξουαλικού καλέσματος και στους τέσσερις πληθυσμούς. Όμως, η θετική επίδραση της πρωτεΐνης ήταν διαφορετική στους διαφορετικούς πληθυσμούς. Ο ημερήσιος ρυθμός του σεξουαλικού καλέσματος παρουσίασε δύο μέγιστα για όλους τους πληθυσμούς και στις δύο τροφές που χρησιμοποιήθηκαν, όμως διέφερε μεταξύ των πληθυσμών. Σχολιάζεται η σημασία των παραπάνω αποτελεσμάτων για την κατανόηση της προσαρμογής γεωγραφικά απομονωμένων πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου σε διαφορετικά οικοσυστήματα και την αντιμετώπιση του εντόμου με τη μέθοδο της εξαπόλυσης στειρωμένων εντόμων.

5.2 Εισαγωγή

Η ανταλλαγή χημικών ερεθισμάτων μέσω των φερομονών παίζει σημαντικό ρόλο στην αναπαραγωγική συμπεριφορά των εντόμων. Σε πολλά είδη εντόμων η προσέλκυση των θηλυκών από τα αρσενικά, καθώς και ο αριθμός των συζεύξεων που αυτά επιτυγχάνουν, συνδέεται άμεσα με τη χρήση φερομονικών και άλλων ερεθισμάτων (Alcock, 1997). Ωστόσο, το σεξουαλικό κάλεσμα, που σε αρκετές περιπτώσεις συνοδεύεται από την έκλυση φερομονών, καθώς και άλλες αναπαραγωγικές δραστηριότητες (ερωτοτροπία, σύζευξη), μπορεί να επηρεάσουν αρνητικά (κόστος) βασικά χαρακτηριστικά της αρμοστικότητας των εντόμων, όπως τη διάρκεια ζωής (Cordts & Partridge, 1996; Papadopoulos et al., 2004). Επιπλέον, το σεξουαλικό κάλεσμα στη φύση συνδέεται και με αυξημένες πιθανότητες θνησιμότητας, λόγω αρπακτικότητας (Hendrichs et al., 1994).

Στη μύγα της Μεσογείου η έκλυση φερομόνης από τα αρσενικά αποτελεί τμήμα της πολύπλοκης αναπαραγωγικής συμπεριφοράς του είδους, βασικό στοιχείο της οποίας αποτελούν οι συναθροίσεις τύπου «lek» (Arita & Kaneshiro, 1985; Prokopy & Hendrichs, 1979; Whittier et al., 1992). Τα αρσενικά συγκεντρώνονται συνήθως στην κάτω επιφάνεια προτιμώμενων δέντρων-ξενιστών (Whittier et al., 1992). Από τις θέσεις αυτές εκδηλώνουν μια συμπεριφορά γνωστή ως «σεξουαλικό κάλεσμα», η οποία αφορά στην έκλυση σεξουαλικής φερομόνης που προσελκύει τα θηλυκά (Εικόνα 6). Κατά την



Εικόνα 6. Σεξουαλικό κάλεσμα αρσενικού της μύγας της Μεσογείου (φωτ. Ν. Παπαδόπουλος).

έκλυση της φερομόνης τα αρσενικά λαμβάνουν χαρακτηριστική στάση συστρέφοντας την κοιλιά τους προς τα πάνω, εκθέτοντας το ακραίο τμήμα του εδρικού τους επιθήλιου (Arita & Kaneshiro, 1986). Αμέσως μετά την άφιξη μιας πιθανής «συντρόφου» λαμβάνει χώρα μία πολύπλοκη σειρά συμπεριφορών, η οποία περιλαμβάνει: (α) Γρήγορες κινήσεις των πτερυγών του αρσενικού που συμβάλλουν στην παροχή οπτικών, ακουστικών και οσμηρών ερεθισμάτων στο θηλυκό και (β) γρήγορες περιστροφές της κεφαλής του αρσενικού (head rocking) (Arita & Kaneshiro, 1989; Briceno et al., 1996; Webb et al., 1983). Η παραπάνω αλληλουχία συγκεκριμένων συμπεριφορών, γνωστή και ως «ερωτοτροπία» (courtship), οδηγεί σε απόπειρες σύζευξης (mounting) από το αρσενικό και τελικά, μετά την αποδοχή του από το θηλυκό στη σύζευξη ανάμεσα στα δύο άτομα. Η αναπαραγωγική συμπεριφορά των αρσενικών της μύγας της Μεσογείου έχει αποτελέσει αντικείμενο εκτεταμένης μελέτης κατά τις τελευταίες δεκαετίες (Eberhard, 1999; Yuval & Hendrichs, 1999). Η σεξουαλική συμβατότητα, μεταξύ φυλών του εντόμου που προέρχονται από γεωγραφικά απομονωμένες περιοχές με διαφορετική γεωγραφική προέλευση και από διαφορετικές μονάδες μαζικής παραγωγής στειρωμένων εντόμων, μελετήθηκε σχετικά πρόσφατα (Cayol et al., 2002). Επιπλέον, καθορίστηκαν διαφορές στην ερωτοτροπία των αρσενικών και συγκεκριμένα στους ήχους που παράγονται κατά την εκδήλωση της συμπεριφοράς αυτής σε διαφορετικές φυλές του εντόμου (Briceno et al., 2002) Ωστόσο, μέχρι σήμερα δεν υπάρχουν συγκριτικά στοιχεία για το σεξουαλικό κάλεσμα γεωγραφικά απομονωμένων πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου.

Το *C. capitata* παρουσιάζει ευρεία γεωγραφική κατανομή, εντός της οποίας παρατηρείται μεγάλη ποικιλία περιβαλλοντικών συνθηκών. Διαφορές ανάμεσα σε αυτά τα οικοσυστήματα σε αβιοτικούς (θερμοκρασία, σχετική υγρασία, ένταση φωτός) ή βιοτικούς παράγοντες (χωρική και χρονική κατανομή ξενιστών, πίεση επιλογής από αρπακτικά είδη εντόμων), μπορεί να επηρεάσουν σημαντικά την εξέλιξη του αναπαραγωγικού συστήματος ενός είδους (Thornhill & Alcock, 1983). Συνεπώς βασικά βιολογικά και ηθολογικά χαρακτηριστικά, όπως το σεξουαλικό κάλεσμα, είναι δυνατόν να υποστούν διαφορετικές προσαρμογές εντός των γεωγραφικών ορίων εξάπλωσης ενός είδους. Αναλύοντας τη συμπεριφορά ερωτοτροπίας αρσενικών της μύγας της

Μεσογείου με διαφορετική γεωγραφική προέλευση οι Briceño et al. (2002) βρήκαν διαφορές μεταξύ των πληθυσμών που μελετήθηκαν.

Σε είδη εντόμων με μεγάλη διάρκεια ζωής, όπως είναι η μύγα της Μεσογείου, τα ενεργειακά αποθέματα των ανηλικών σταδίων δεν επαρκούν προκειμένου να καλύψουν τις ανάγκες των ενηλίκων. Συνεπώς τα ενήλικα και των δύο φύλων, σε αυτά τα είδη, επενδύουν ένα σημαντικό ποσοστό του χρόνου τους σε καθημερινή βάση, αναζητώντας τους κατάλληλους θρεπτικούς πόρους που διασφαλίζουν την επιβίωση και αναπαραγωγή τους. Προκειμένου να εκδηλώσουν σεξουαλικό κάλεσμα, τα αρσενικά του *C. capitata* πρέπει προηγουμένως να διέλθουν μια περίοδο σεξουαλικής ωρίμανσης, κατά την οποία είναι απαραίτητη η διατροφή με υδατάνθρακες και πρωτεΐνη (Christenson & Foote, 1960; Webster & Stoffolano, 1978). Τα ενήλικα των δίπτερων των φρούτων (Tephritidae) τρέφονται στη φύση με χυμούς που εξέρχονται από ώριμους καρπούς φρούτων, το νέκταρ και τη γύρη διαφόρων ειδών φυτών, μελιτώματα εντόμων και αποχωρήματα πουλιών (Hendrichs et al., 1991; Tsiropoulos, 1977). Στοιχεία αρκετών μελετών δείχνουν ότι η παραγωγή και έκλυση φερομόνης από τα αρσενικά της μύγας της Μεσογείου, είναι μια διεργασία που απαιτεί υψηλά ποσά ενέργειας και μόνο αρσενικά με επαρκή θρεπτικά αποθέματα μπορούν να επιτύχουν τελικά συζεύξεις με θηλυκά (Kaspi et al., 2000; Warburg & Yuval, 1997b; Yuval et al., 1998). Η επίδραση της τροφής των ενηλίκων στο σεξουαλικό κάλεσμα άγριων και μαζικά εκτρεφόμενων αρσενικών του είδους έχει μελετηθεί εκτενώς κατά το παρελθόν (Papadopoulos et al., 1998; Shelly & Kennelly, 2002; Shelly et al., 2002; Shelly & McInnis, 2003). Παρά το γεγονός ότι η διαθεσιμότητα σε πρωτεΐνη αυξάνει το σεξουαλικό κάλεσμα σε άγρια αρσενικά, δεν είναι γνωστό εάν έχει παρόμοιες ποσοτικές επιδράσεις στο σεξουαλικό κάλεσμα διαφορετικών άγριων πληθυσμών του εντόμου.

Πρόσφατα, η χρήση της μεθόδου εξαπόλυσης στείρων εντόμων, ως μέσο ελέγχου των πληθυσμών του *C. capitata* επεκτάθηκε σε πολλές περιοχές παγκοσμίως, κυρίως λόγω του φιλικού της, προς το περιβάλλον, χαρακτήρα (Hendrichs et al., 1995; Hendrichs et al., 2002). Η επιτυχής εφαρμογή της μεθόδου εξαρτάται από την ικανότητα των μαζικά εκτρεφόμενων στείρων αρσενικών να διασπείρονται αποτελεσματικά και να ανταγωνίζονται τα άγρια αρσενικά για συζεύξεις με τα άγρια θηλυκά του

πληθυσμού-στόχου. Τα προγράμματα μαζικής εξαπόλυσης στείρωμένων αρσενικών της μύγας της Μεσογείου χρησιμοποιούν σήμερα φυλές στις οποίες ο σεξουαλικός διαχωρισμός των δύο φύλων γίνεται με γενετικές μεθόδους (genetic sexing strains, GSS). Το γενετικό υλικό που χρησιμοποιείται για την δημιουργία μιας τέτοιας φυλής προέρχεται συνήθως από έναν άγριο πληθυσμό του εντόμου. Επειδή μια GSS φυλή αποτελείται γενετικά από συγκεκριμένα στοιχεία, δεν είναι δυνατή η ανάπτυξη τέτοιων φυλών με βάση τον άγριο πληθυσμό καθεμιάς από τις χώρες που επιθυμούν να εφαρμόσουν τη μέθοδο εξαπόλυσης στείρωμένων εντόμων εναντίον της μύγας της Μεσογείου (Cayol et al., 2002). Αντ' αυτού, στείρωμένα αρσενικά μιας συγκεκριμένης GSS φυλής αποστέλλονται ως νύμφες από τα εργοστάσια μαζικής παραγωγής στείρωμένων εντόμων σε διαφορετικές περιοχές ανά την υφήλιο. Ωστόσο, κατά καιρούς διατυπώνονται επιφυλάξεις σε σχέση με την εφαρμογή της παραπάνω στρατηγικής σε παγκόσμιο επίπεδο, κυρίως λόγω ενδεχόμενης ηθολογικής και σεξουαλικής ασυμβατότητας μεταξύ άγριων πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου (Cayol et al., 2002). Κατά συνέπεια, συγκριτικές μελέτες μεταξύ πληθυσμών από διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές, με αντικείμενο σημαντικές παραμέτρους της αναπαραγωγικής συμπεριφοράς του εντόμου, όπως το σεξουαλικό κάλεσμα, έχουν μεγάλη πρακτική σημασία.

Το σεξουαλικό κάλεσμα αποτελεί κύριο χαρακτηριστικό της αρμοστικότητας για τα αρσενικά της μύγας της Μεσογείου, καθώς παρουσιάζει θετική συσχέτιση με την διάρκεια ζωής (Papadopoulos et al., 2004) και την επιτυχία σύζευξης (Shelly, 2000; Whittier et al., 1994). Διαφορετική πίεση επιλογής ανάμεσα σε διαφορετικά οικοσυστήματα μπορεί να προκαλέσει αλλαγές σε βασικά χαρακτηριστικά του σεξουαλικού καλέσματος, με συνέπεια γεωγραφική παραλλακτικότητα μεταξύ απομονωμένων πληθυσμών του εντόμου. Στο κεφάλαιο αυτό πραγματοποιήθηκε σύγκριση μεταξύ πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου από διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές σε ποιοτικά (ημερήσιος ρυθμός) και ποσοτικά χαρακτηριστικά του σεξουαλικού καλέσματος. Επιπλέον, μελετήθηκε η επίδραση της τροφής των ενηλίκων στην πορεία ωρίμανσης, καθώς επίσης και σε ποσοτικά και ποιοτικά χαρακτηριστικά του σεξουαλικού καλέσματος αρσενικών των διαφορετικών πληθυσμών του εντόμου.

5.3 Υλικά και μέθοδοι

5.3.1 Γενικά

Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν στους χώρους του Εργαστηρίου Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Π.Θ. από το φθινόπωρο του 2005 μέχρι την άνοιξη του 2006. Οι συνθήκες που επικρατούσαν κατά τη διάρκεια των πειραμάτων περιγράφονται στην Ενότητα 2.1. Η παροχή φωτός στο χώρο που πραγματοποιήθηκαν τα πειράματα γινόταν με λαμπτήρες φθορίου (day light type). Η ένταση του φωτός στο επίπεδο όπου διατηρούνταν τα κλουβιά με τα έντομα κυμαίνονταν από 1500 έως 2000 lux.

Στα πειράματα χρησιμοποιήθηκαν τέσσερις πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από τις παρακάτω περιοχές: Βραζιλία, Πορτογαλία, Κένυα και Ελλάδα (βλέπε Ενότητα 2.2). Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν στην F₁ γενεά υπό ταυτόσημες εργαστηριακές συνθήκες και για τους τέσσερις πληθυσμούς. Η εκτροφή των ενηλίκων της άγριας γενεάς των τεσσάρων πληθυσμών, καθώς και των ανηλίκων της F₁ γενεάς, πραγματοποιήθηκε όπως περιγράφεται στην Ενότητα 2.2.

5.3.2 Επίδραση της ηλικίας και της τροφής των ενηλίκων στο σεξουαλικό κάλεσμα των διαφορετικών πληθυσμών

Αμέσως μετά την έξοδο τους από τις νύμφες, αρσενικά άτομα από κάθε πληθυσμό τοποθετούνταν σε διαφανή κλουβιά Plexiglas διαστάσεων 20 x 20 x 20 cm, των οποίων οι δύο πλευρές ήταν καλυμμένες με ύφασμα από λεπτή οργανίνα έτσι ώστε να επιτυγχάνεται επαρκής αερισμός στο εσωτερικό τους. Σε κάθε κλουβί τοποθετούνταν νερό και τροφή ενηλίκων, αποτελούμενη είτε από (α) μείγμα υδρολυμένης πρωτεΐνης (βλέπε Κεφάλαιο 2), ζάχαρης και νερού σε αναλογία 1:4:5 αντίστοιχα (YS), είτε από (β) σκέτη ζάχαρη (S). Σε κάθε κλουβί (επανάληψη) τοποθετούνταν 10 αρσενικά. Η επίδραση της ηλικίας και της τροφής των ενηλίκων στο σεξουαλικό κάλεσμα των διαφορετικών πληθυσμών προσδιορίστηκε καταμετρώντας τον αριθμό των αρσενικών που εκδήλωναν σεξουαλικό κάλεσμα [όπως περιγράφεται από τους Arita & Kaneshiro (1986), (1989)]. Το σεξουαλικό κάλεσμα καταγράφονταν καθημερινά με ωριαίες παρατηρήσεις από τις 07:00 έως και

τις 20:00 h, από την έξοδο των ενηλίκων (ηλικία 0) μέχρι και την ηλικία των 20 ημερών. Κάθε ωριαία παρατήρηση περιλάμβανε τρεις καταγραφές του αριθμού των αρσενικών που εκδήλωναν σεξουαλικό κάλεσμα σε κάθε επανάληψη, με το χρονικό διάστημα που μεσολαβούσε μεταξύ των τριών καταγραφών να κυμαίνεται γύρω στα τέσσερα λεπτά. Ο μέσος όρος των τριών μετρήσεων κάθε ώρας (από τις 07:00 έως και τις 20:00 h) χρησιμοποιήθηκε στην ανάλυση των αποτελεσμάτων. Το ποσοστό θνησιμότητας των αρσενικών καθ' όλη τη διάρκεια των πειραμάτων ήταν χαμηλότερο του 5%. Κάθε φορά που διαπιστώνονταν ο θάνατος ενός αρσενικού, τότε αυτό αντικαθίστατο από ένα άλλο της ίδιας ηλικίας και μεταχείρισης. Χρησιμοποιήθηκαν 10 επαναλήψεις για κάθε πληθυσμό και είδος τροφής.

5.3.3 Ημερήσιος ρυθμός σεξουαλικού καλέσματος

Ο ημερήσιος ρυθμός του σεξουαλικού καλέσματος για κάθε πληθυσμό και τροφή ενηλίκων προσδιορίστηκε αναλύοντας τα στοιχεία των ωριαίων παρατηρήσεων (από τις 07:00 έως και τις 20:00 h) από την ημέρα 13 έως και την ημέρα 16. Κατά το παραπάνω χρονικό διάστημα το σεξουαλικό κάλεσμα παρουσίασε τη μέγιστη τιμή του σε όλους τους πληθυσμούς και στις δύο διαφορετικές τροφές και παρέμεινε σε σταθερά υψηλά επίπεδα μέχρι και την ημέρα 20. Τα σταθερά υψηλά επίπεδα σεξουαλικού καλέσματος αποτελούν σαφή ένδειξη της σεξουαλικής ωρίμανσης των αρσενικών (Paradourou et al., 2004).

5.3.4 Στατιστική ανάλυση

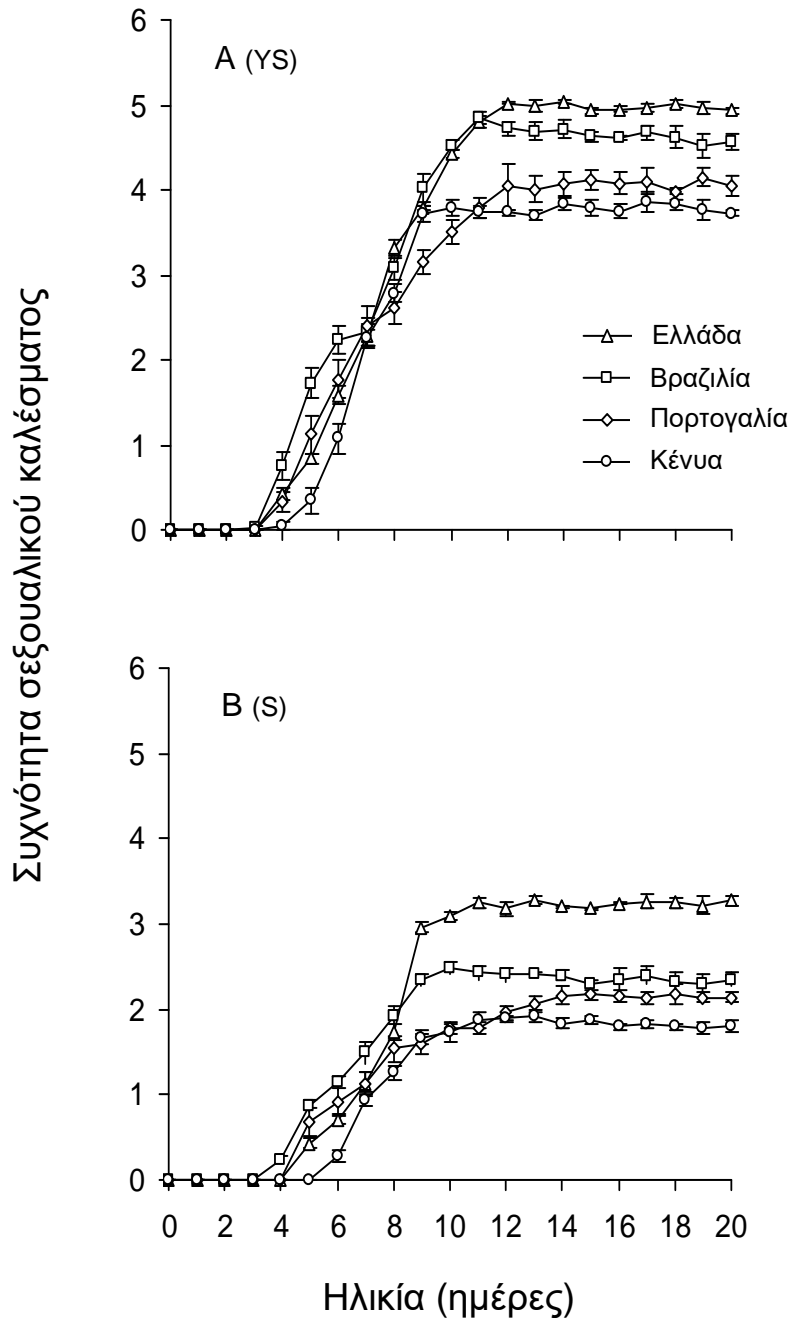
Η επίδραση του πληθυσμού (πρώτος παράγοντας), της τροφής των ενηλίκων (δεύτερος παράγοντας) και της ηλικίας (επαναλαμβανόμενος παράγοντας) στο σεξουαλικό κάλεσμα των αρσενικών προσδιορίστηκε με ανάλυση παραλλακτικότητας επαναλαμβανόμενων μετρήσεων (ANOVA) (Sokal & Rohlf, 1995). Στην ανάλυση συμπεριλήφθηκαν μόνο τα στοιχεία από τις ημέρες 3 έως και 20, καθώς κανένας από τους τέσσερις πληθυσμούς δεν εκδήλωσε σεξουαλικό κάλεσμα μέχρι και την ημέρα 2. Η επίδραση του πληθυσμού (πρώτος παράγοντας), της τροφής των ενηλίκων (δεύτερος

παράγοντας) και της ώρας της ημέρας (επαναλαμβανόμενος παράγοντας) στον ημερήσιο ρυθμό του σεξουαλικού καλέσματος προσδιορίστηκε επίσης με ανάλυση παραλλακτικότητας επαναλαμβανόμενων μετρήσεων, η οποία πραγματοποιήθηκε ξεχωριστά για καθεμιά από τις ημέρες 13 έως και 16 (μέγιστη τιμή σεξουαλικού καλέσματος για όλους τους πληθυσμούς). Επειδή τα στοιχεία που προέκυψαν από τις παραπάνω αναλύσεις ήταν παρόμοια για τις τέσσερις διαφορετικές ημέρες, παρουσιάζονται μόνο στοιχεία που αφορούν στην ημέρα 15. Για να ποσοτικοποιηθεί η θετική επίδραση της πρωτεΐνης στο σεξουαλικό κάλεσμα των διαφορετικών πληθυσμών, υπολογίστηκε η μέση ημερήσια αναλογία της συχνότητας του σεξουαλικού καλέσματος των αρσενικών που τρέφονταν σε ζάχαρη και πρωτεΐνη προς αυτά που τρέφονταν σε σκέτη ζάχαρη (YS/S) σε σχέση με την ηλικία. Τα στοιχεία αυτά αναλύθηκαν με πολλαπλή γραμμική παλινδρόμηση (ANCOVA) με την αναλογία YS/S ως εξαρτημένη μεταβλητή και τον πληθυσμό καθώς και την ηλικία μετά τη σεξουαλική ωρίμανση των αρσενικών (ημέρα 12 έως και 20) ως ανεξάρτητες μεταβλητές.

5.4 Αποτελέσματα

5.4.1 Επίδραση του πληθυσμού, της ηλικίας και της τροφής των ενηλίκων στο σεξουαλικό κάλεσμα

Τα επίπεδα του σεξουαλικού καλέσματος διέφεραν σημαντικά μεταξύ των τεσσάρων πληθυσμών και στις δύο τροφές που χρησιμοποιήθηκαν (Διάγραμμα 10A, B, Πίνακας 14). Η πρόοδος της σεξουαλικής ωρίμανσης (όπως φαίνεται από το μέσο αριθμό των ατόμων που εκδηλώνουν σεξουαλικό κάλεσμα) διέφερε επίσης σημαντικά μεταξύ των πληθυσμών (σημαντική αλληλεπίδραση ανάμεσα στον πληθυσμό και την ηλικία). Τα αποτελέσματα για την πρόοδο της σεξουαλικής ωρίμανσης ήταν παρόμοια όταν στην ανάλυση συμπεριλήφθηκαν οι ημέρες 4 έως και 11 (πληθυσμός x ηλικία: $F = 14.1$, $df = 18$, 420 , $P < 0.01$). Η τροφή των ενηλίκων ($F = 237.1$, $df = 1$, 70 , $P < 0.01$), ο πληθυσμός ($F = 18.8$, $df = 3$, 70 , $P < 0.01$) και η ηλικία ($F = 1099.3$, $df = 6$, 420 , $P < 0.01$) είχαν επίσης σημαντική επίδραση στο σεξουαλικό κάλεσμα κατά την ίδια χρονική περίοδο (ημέρες 4 έως και 11). Ωστόσο, σημαντική αλληλεπίδραση ανάμεσα στον πληθυσμό και την ηλικία δε



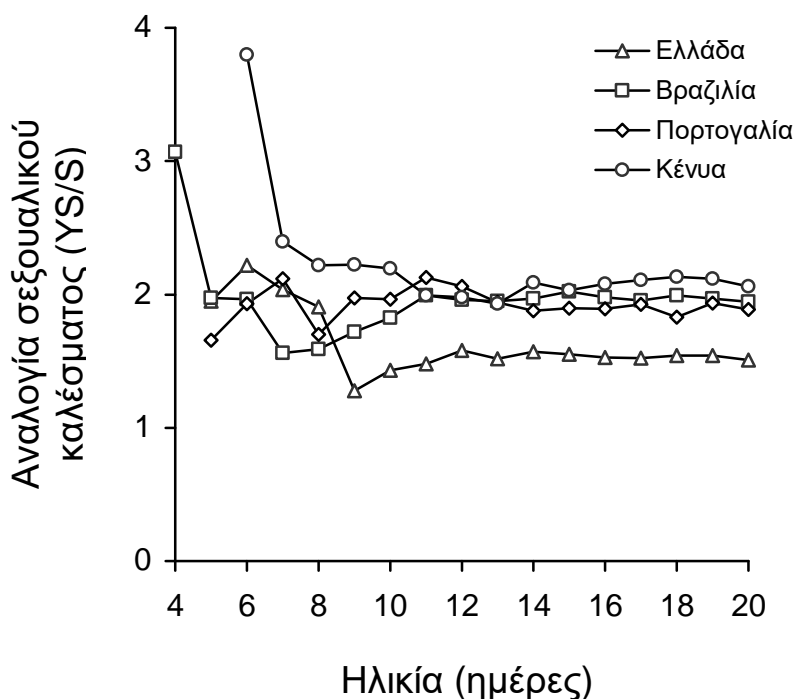
Διάγραμμα 10. Συχνότητα σεξουαλικού καλέσματος αρσενικών των τεσσάρων πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που τρέφονταν είτε σε (Α) ζάχαρη + πρωτεΐνη (YS), είτε σε (Β) σκέτη ζάχαρη (S) σε σχέση με την ηλικία. Καθημερινά, οι παρατηρήσεις διεξάγονταν ωριαία από τις 07:00 έως και τις 20:00 h σε 10 κλουβιά (επαναλήψεις) που περιείχαν 10 αρσενικά το καθένα. Οι τιμές στον άξονα ψ αντιπροσωπεύουν το μέσο αριθμό των αρσενικών (\pm SE) που εκδηλώνουν σεξουαλικό κάλεσμα ανά κλουβί και ωριαία παρατήρηση.

Πίνακας 14. Ανάλυση της παραλλακτικότητας επαναλαμβανόμενων μετρήσεων για την επίδραση του πληθυσμού (πρώτος παράγοντας), της τροφής (δεύτερος παράγοντας) και της ηλικίας (επαναλαμβανόμενος παράγοντας) στο σεξουαλικό κάλεσμα αρσενικών της μύγας της Μεσογείου. Στην ανάλυση συμπεριλήφθηκαν δεδομένα από την ημέρα 3 (έναρξη του σεξουαλικού καλέσματος) έως και την ημέρα 20.

Πηγή παραλλακτικότητας	df	Μέσα τετράγωνα	<i>F</i>	<i>P</i>
Πληθυσμός	3	60.0	183.5	<0.001
Τροφή	1	807.9	2469.9	<0.001
Πληθυσμός x Τροφή	3	2.4	7.4	<0.001
Σφάλμα	70	0.3		
Ηλικία	17	113.7	1423.34	<0.001
Ηλικία x Πληθυσμός	51	1.4	18.3	<0.001
Ηλικία x Τροφή	17	8.5	106.6	<0.001
Ηλικία x Πληθυσμός x Τροφή	51	0.2	2.6	<0.001
Σφάλμα (ηλικία)	1190	0.08		

βρέθηκε όταν η ανάλυση πραγματοποιήθηκε για τις ημέρες 12 έως και 20 (σεξουαλικά ώριμα αρσενικά) ($F = 1.5$, $df = 24$, 560 , $P = 0.20$). Στην παραπάνω ανάλυση τόσο ο πληθυσμός ($F = 393.3$, $df = 3$, 70 , $P < 0.01$), όσο και η τροφή των ενηλίκων ($F = 4738.4$, $df = 1$, 70 , $P < 0.01$) είχαν σημαντική επίδραση στο σεξουαλικό κάλεσμα. Ωστόσο, επειδή τα αρσενικά ήταν σεξουαλικά ώριμα κατά το χρονικό διάστημα από την ημέρα 12 έως την ημέρα 20, η ηλικία δεν είχε σημαντική επίδραση σε αυτή την ανάλυση ($F = 0.8$, $df = 8$, 560 , $P = 0.55$). Τα αρσενικά από την Βραζιλία παρουσίασαν σημαντικά υψηλότερο σεξουαλικό κάλεσμα σε νεαρές ηλικίες (ημέρες 4 έως και 8) και στις δύο τροφές σε σχέση με εκείνα από την Ελλάδα και την Πορτογαλία (μη σημαντική διαφορά μεταξύ τους), ενώ εκείνα από την Κένυα παρουσίασαν σημαντικά χαμηλότερα επίπεδα συγκρινόμενα με τους υπόλοιπους τρεις πληθυσμούς (Tukey's HSD test: $P < 0.05$). Αντίθετα, μετά την επίτευξη της σεξουαλικής ωρίμανσης (ημέρα 12 έως και 20) τα αρσενικά από την Ελλάδα παρουσίασαν σημαντικά υψηλότερα επίπεδα σεξουαλικού καλέσματος και στις δύο τροφές, ακολουθούμενα από εκείνα με προέλευση την Βραζιλία και την Πορτογαλία, ενώ και πάλι τα αρσενικά από την Κένυα παρουσίασαν τα χαμηλότερα επίπεδα σε σχέση με τους υπόλοιπους τρεις πληθυσμούς (Tukey's HSD test: $P < 0.05$).

Η διαθεσιμότητα πρωτεΐνης στην τροφή των ενηλίκων αύξησε σημαντικά το σεξουαλικό κάλεσμα και στους τέσσερις πληθυσμούς (Πίνακας 14, Διάγραμμα 10). Η σημαντική αλληλεπίδραση ανάμεσα στην ηλικία και την τροφή των ενηλίκων, δείχνει ότι η τροφή επηρέασε σημαντικά και την πορεία της σεξουαλικής ωρίμανσης των αρσενικών. Με εξαίρεση τον πληθυσμό από την Βραζιλία, τα αρσενικά που τρέφονταν σε μείγμα ζάχαρης και πρωτεΐνης ξεκίνησαν το σεξουαλικό κάλεσμα μία (Ελλάδα, Πορτογαλία), ή ακόμα και δύο ημέρες νωρίτερα (Κένυα) σε σχέση με τα αντίστοιχα που τρέφονταν μόνο με ζάχαρη (Διάγραμμα 10). Για τα αρσενικά από τη Βραζιλία το σεξουαλικό κάλεσμα ξεκίνησε την ίδια ημέρα (4) και στις δύο τροφές που χρησιμοποιήθηκαν. Η σημαντική αλληλεπίδραση ανάμεσα στην τροφή και τον πληθυσμό (Πίνακας 14) φανερώνει διαφορετική επίδραση της τροφής στη συχνότητα του σεξουαλικού καλέσματος των διαφορετικών πληθυσμών. Η θετική επίδραση της πρωτεΐνης στη συχνότητα του σεξουαλικού καλέσματος για κάθε πληθυσμό δίνεται στο Διάγραμμα 11. Μετά τη σεξουαλική ωρίμανση



Διάγραμμα 11. Επίδραση της διαθεσιμότητας πρωτεΐνης στην τροφή των ενηλίκων στο σεξουαλικό κάλεσμα των αρσενικών των τεσσάρων πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου σε σχέση με την ηλικία. Τα δεδομένα που χρησιμοποιήθηκαν για τον υπολογισμό των αναλογιών προέρχονται από το Διάγραμμα 10. Η αναλογία προκύπτει από τη διαίρεση του μέσου όρου της συχνότητας σεξουαλικού καλέσματος των αρσενικών που τρέφονταν με ζάχαρη + πρωτεΐνη (YS) προς το μέσο όρο της συχνότητας του σεξουαλικού καλέσματος αρσενικών που τρέφονταν με σκέτη ζάχαρη (S).

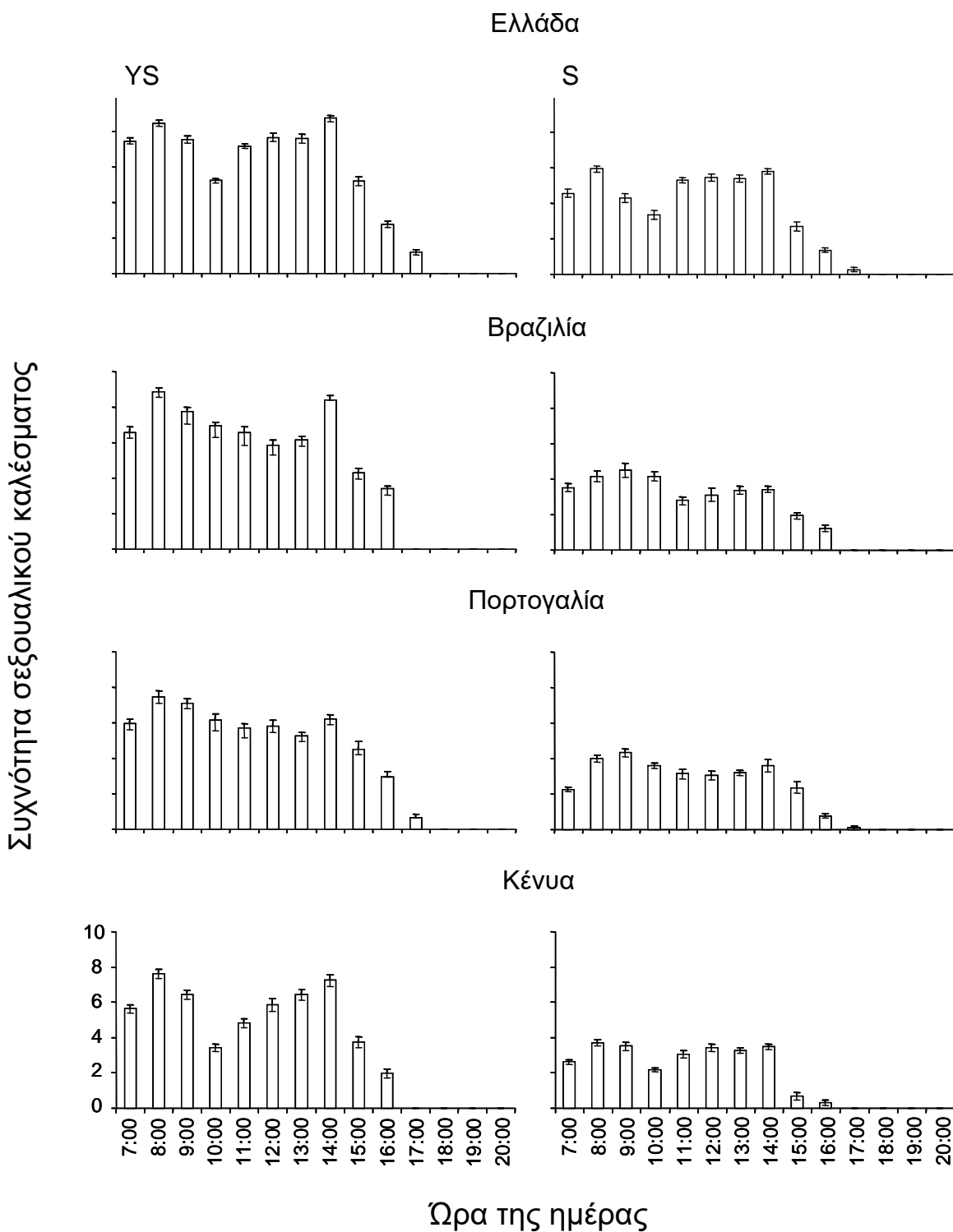
των αρσενικών (ημέρα 12 έως και 20), η διαθεσιμότητα πρωτεΐνης σχεδόν διπλασίασε το σεξουαλικό κάλεσμα στους πληθυσμούς από την Κένυα, τη Βραζιλία και την Πορτογαλία, ενώ η αύξηση ήταν μικρότερη (περίπου 1.5 φορές) για τον ελληνικό πληθυσμό. Ανάλυση πολλαπλής γραμμικής παλινδρόμησης έδειξε ότι ο πληθυσμός αποτελεί σημαντικό ανεξάρτητο παράγοντα που επηρεάζει την αναλογία YS/S του σεξουαλικού καλέσματος ($F = 186.9$, $df = 3, 31$, $P < 0.0001$), ενώ η ηλικία όχι ($F = 0.006$, $df = 1, 31$, $P = 0.938$). Η θετική επίδραση της πρωτεΐνης ήταν σημαντικά μεγαλύτερη για τον πληθυσμό από την Κένυα, σε σχέση με τους πληθυσμούς από τη Βραζιλία και την Πορτογαλία (μη σημαντική διαφορά μεταξύ τους), ενώ η θετική της επίδραση ήταν σημαντικά μικρότερη για τα αρσενικά που προέρχονταν από την Ελλάδα σε σχέση με τους υπόλοιπους 3 πληθυσμούς (Tukey's HSD test: $P < 0.05$).

5.4.2 Επίδραση του πληθυσμού, της τροφής των ενηλίκων και της ώρας της ημέρας στο σεξουαλικό κάλεσμα

Τόσο ο πληθυσμός, όσο και η τροφή των ενηλίκων είχαν σημαντική επίδραση στο σεξουαλικό κάλεσμα (Πίνακας 15), όταν η ανάλυση πραγματοποιήθηκε μόνο με στοιχεία από την ημέρα 15 (βλέπε Ενότητα 6.3.3). Η αλληλεπίδραση πληθυσμός x τροφή ενηλίκων ήταν επίσης σημαντική. Ανεξάρτητα από τους παράγοντες του πληθυσμού και της τροφής των ενηλίκων, η ώρα της ημέρας επηρέασε σημαντικά το σεξουαλικό κάλεσμα (Πίνακας 15). Ο ημερήσιος ρυθμός του σεξουαλικού καλέσματος διέφερε ανάμεσα στους 4 πληθυσμούς, όπως φαίνεται από την σημαντική αλληλεπίδραση ανάμεσα στην ώρα της ημέρας και τον πληθυσμό. Η τροφή των ενηλίκων επηρέασε τον ημερήσιο ρυθμό του σεξουαλικού καλέσματος (σημαντική αλληλεπίδραση ανάμεσα στην ώρα της ημέρας και την τροφή των ενηλίκων) (Πίνακας 15). Σε όλους τους πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν, τα αρσενικά που τρέφονταν σε μείγμα ζάχαρης και πρωτεΐνης παρουσίασαν υψηλότερα επίπεδα σεξουαλικού καλέσματος σε σχέση με εκείνα που τρέφονταν με σκέτη ζάχαρη σε ολόκληρη την περίοδο της ημέρας κατά την οποία εκδηλώθηκε το σεξουαλικό κάλεσμα (07:00 – 17:00 h) (Διάγραμμα 12). Το σεξουαλικό κάλεσμα ξεκίνησε στις 07:00 h (έναρξη της φωτόφασης) για

Πίνακας 15. Ανάλυση παραλλακτικότητας επαναλαμβανόμενων μετρήσεων για την επίδραση του πληθυσμού (πρώτος παράγοντας), της τροφής (δεύτερος παράγοντας) και της ώρας της ημέρας (επαναλαμβανόμενος παράγοντας) στον ημερήσιο ρυθμό του σεξουαλικού καλέσματος αρσενικών της μύγας της Μεσογείου. Στην ανάλυση συμπεριλήφθηκαν στοιχεία από τις 07:00 έως και τις 17:00 h (σεξουαλικά «ενεργή» περίοδος της ημέρας) της ημέρας 15.

Πηγή παραλλακτικότητας	df	Μέσα τετράγωνα	<i>F</i>	<i>P</i>
Πληθυσμός	3	96.3	124.1	<0.001
Τροφή	1	1375.2	1771.6	<0.001
Πληθυσμός x Τροφή	3	5.0	6.5	0.001
Σφάλμα	70	0.7		
Ωρα της ημέρας	10	260.0	529.1	<0.001
Ωρα της ημέρας x Πληθυσμός	30	6.1	12.5	<0.001
Ωρα της ημέρας x Τροφή	10	16.1	32.9	<0.001
Ωρα της ημέρας x Πληθυσμός x Τροφή	30	1.5	3.3	<0.001
Σφάλμα (Ωρα της ημέρας)	700	0.4		



Διάγραμμα 12. Ημερήσιος ρυθμός του σεξουαλικού καλέσματος αρσενικών της μύγας της Μεσογείου, τεσσάρων διαφορετικών πληθυσμών που τρέφονταν είτε σε ζάχαρη + πρωτεΐνη (YS, αριστερή στήλη) είτε σε σκέτη ζάχαρη (S, δεξιά στήλη). Τα δεδομένα προέρχονται από την ημέρα 15. Οι τιμές στον άξονα y αντιπροσωπεύουν το μέσο αριθμό των αρσενικών (\pm SE) που εκδηλώνουν σεξουαλικό κάλεσμα ανά κλουβί.

όλους τους πληθυσμούς και τις δύο τροφές που χρησιμοποιήθηκαν, και σταμάτησε είτε στις 16:00 h (Κένυα, Βραζιλία), είτε στις 17:00 h (Ελλάδα, Πορτογαλία). Το σεξουαλικό κάλεσμα παρουσίασε δύο μέγιστα σε όλους τους πληθυσμούς και στις δύο τροφές που χρησιμοποιήθηκαν, με την τάση αυτή να είναι λιγότερο εμφανής για τον πληθυσμό από την Πορτογαλία. Το πρώτο μέγιστο σημειώθηκε μεταξύ 08:00 – 09:00 h και το δεύτερο μεταξύ 13:00 - 14:00 h. Ωστόσο, ποσοτικές διαφορές μεταξύ των πληθυσμών οδήγησαν και σε σημαντικές διαφορές στον ημερήσιο ρυθμό του σεξουαλικού καλέσματος (σημαντική αλληλεπίδραση ανάμεσα στην ώρα της ημέρας και τον πληθυσμό). Για παράδειγμα στα αρσενικά που τρέφονταν σε μείγμα ζάχαρης και πρωτεΐνης (Διάγραμμα 3), τα χαμηλότερα ποσοστά σεξουαλικού καλέσματος ανάμεσα στα δύο μέγιστα παρατηρήθηκαν στις 10:00 h για τους πληθυσμούς από την Κένυα και την Ελλάδα, ενώ για εκείνους από την Βραζιλία και την Πορτογαλία στις 12:00 και 13:00 h αντίστοιχα.

5.5 Συζήτηση

Τα αποτελέσματα μας δείχνουν σημαντικές διαφορές μεταξύ των τεσσάρων πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου, τόσο στην πρόοδο της σεξουαλικής ωρίμανσης, όσο και στη συχνότητα του σεξουαλικού καλέσματος μετά την ωρίμανση. Οι διαφορές αυτές ήταν εμφανείς και στις δύο τροφές που χρησιμοποιήθηκαν. Τα αποτελέσματα αυτά σε συνδυασμό με το πειραματικό σχέδιο που χρησιμοποιήθηκε (ταυτόσημες εργαστηριακές συνθήκες στην F₁ γενεά για όλους τους πληθυσμούς), δείχνουν ότι γεωγραφικά απομονωμένοι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου έχουν διαφοροποιηθεί γενετικά ως προς τα ποσοτικά και ποιοτικά χαρακτηριστικά του σεξουαλικού καλέσματος των αρσενικών. Διαφορές στο γενότυπο μπορεί να επηρεάσουν την εκδήλωση χαρακτηριστικών συμπεριφοράς, όπως το σεξουαλικό κάλεσμα (Alcock, 1997). Επιπλέον ιδιαιτερότητες του περιβάλλοντος που συνδέονται με βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες μπορούν να προκαλέσουν γεωγραφική παραλλακτικότητα ανάμεσα σε πληθυσμούς ως αποτέλεσμα φυσικής επιλογής (Mousseau & Olvido, 2001). Συνεπώς φαίνεται ότι οι μηχανισμοί προσαρμογής που λειτουργούν στη φύση οδήγησαν στις διαφορές σε ποσοτικά και ποιοτικά χαρακτηριστικά του σεξουαλικού καλέσματος μεταξύ

των τεσσάρων πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου.

Κάτω από σταθερές συνθήκες στο εργαστήριο οι διαφορετικοί πληθυσμοί του εντόμου παρουσίασαν διαφορές στον ημερήσιο ρυθμό του σεξουαλικού καλέσματος (Πίνακας 15). Ωστόσο, τα αποτελέσματα μας δείχνουν ότι ο ημερήσιος ρυθμός του σεξουαλικού καλέσματος με τα δύο μέγιστα, όπως παρατηρήθηκε σε όλους τους πληθυσμούς και στις δύο τροφές που χρησιμοποιήθηκαν, αποτελεί κοινό χαρακτηριστικό των αρσενικών της μύγας της Μεσογείου. Δύο μέγιστα στον ημερήσιο ρυθμό του σεξουαλικού καλέσματος αναφέρονται και από τους Paradoroulos et al. (1998) σε μελέτη με έναν άγριο ελληνικό πληθυσμό του εντόμου και σε παρόμοιες με τις δικές μας εργαστηριακές συνθήκες. Ωστόσο, άγρια αρσενικά προερχόμενα από την Γουατεμάλα και κάτω από διαφορετική φωτοπερίοδο (12:12 Φ:Σ αντί για 14:10 Φ:Σ) δεν εμφάνισαν δύο μέγιστα στον ημερήσιο ρυθμό του σεξουαλικού καλέσματος (Landolt et al., 1992). Είναι προφανές ότι η φωτοπερίοδος μπορεί να επηρεάσει την έκφραση ενός χαρακτηριστικού που ρυθμίζεται ενδογενώς, όπως ο ημερήσιος ρυθμός του σεξουαλικού καλέσματος.

Οι συνθήκες που επικρατούν στη φύση, κυρίως η θερμοκρασία και η φωτοπερίοδος, είναι δυνατόν να προκαλέσουν αλλαγές στον ημερήσιο ρυθμό του σεξουαλικού καλέσματος. Οι Prokopy & Hendrichs (1979) σε μελέτη που πραγματοποιήθηκε με κλουβιά υπαίθρου στη Γουατεμάλα κατέγραψαν μία ομοιόμορφη κατανομή του σεξουαλικού καλέσματος των αρσενικών σε όλη τη διάρκεια της σεξουαλικά «ενεργής» περιόδου της ημέρας. Σε παρόμοια αποτελέσματα κατέληξαν οι Hendrichs et al. (1991) και Warburg & Yuval (1997a) σε παρατηρήσεις υπαίθρου που διεξήχθησαν στη Χίο και μία παράκτια περιοχή του Ισραήλ αντίστοιχα. Ωστόσο, σε παρατηρήσεις υπαίθρου στην Αίγυπτο το σεξουαλικό κάλεσμα άγριων αρσενικών παρουσίασε δύο μέγιστα, ένα πριν τη θερμότερη περίοδο της ημέρας και ένα μικρότερο κατά τις απογευματινές ώρες (Hendrichs & Hendrichs, 1990). Οι προηγούμενοι συγγραφείς αποδίδουν το παραπάνω γεγονός στις υψηλές μεσημεριανές θερμοκρασίες (>36° C), οι οποίες ανέστειλαν τις δραστηριότητες του εντόμου, με αποτέλεσμα ο ημερήσιος ρυθμός του σεξουαλικού καλέσματος να εμφανίσει δύο μέγιστα. Συνεπώς, φαίνεται ότι στη φύση η θερμοκρασία και η φωτοπερίοδος αποτελούν τους δύο κύριους εξωγενείς

παράγοντες που επηρεάζουν τον ημερήσιο ρυθμό του σεξουαλικού καλέσματος των αρσενικών της μύγας της Μεσογείου.

Ο ημερήσιος ρυθμός που παρατηρήθηκε στη μελέτη μας μπορεί πιθανότατα να συνδέεται με το κόστος που έχει το σεξουαλικό κάλεσμα για τα αρσενικά του εντόμου τόσο σε χρόνο, όσο και σε ενέργεια (Warburg & Yuval, 1997b). Η έκλυση της βέλτιστης ποσότητας και ποιότητας φερομόνης μπορεί να μην είναι εφικτή σε συνεχή βάση, με αποτέλεσμα τα αρσενικά να αναστέλλουν προσωρινά το σεξουαλικό κάλεσμα και να επιδίδονται σε άλλες δραστηριότητες (διατροφή, ξεκούραση), που θα τους επιτρέψουν να αυξήσουν τα ενεργειακά τους αποθέματα στα επίπεδα που απαιτούνται για να εκδηλώσουν ξανά σεξουαλικό κάλεσμα. Προκειμένου να επιβεβαιωθεί η παραπάνω υπόθεση, θα πρέπει να προσδιοριστεί για μεγάλο αριθμό αρσενικών και σε διαφορετικούς πληθυσμούς του εντόμου, η χρονική διάρκεια του σεξουαλικού καλέσματος για καθένα αρσενικό άτομο ξεχωριστά.

Τα αποτελέσματα του παρόντος κεφαλαίου δείχνουν ότι η πρωτεΐνη είχε διαφορετική επίδραση στα επίπεδα του σεξουαλικού καλέσματος των τεσσάρων πληθυσμών του εντόμου. Διαφορές ανάμεσα στα οικοσυστήματα στη χωρική και χρονική κατανομή πολύτιμων τροφικών πόρων, όπως η πρωτεΐνη, μπορεί να προκαλέσουν αλλαγές στο χρόνο που επενδύουν τα αρσενικά σε διάφορες δραστηριότητες, όπως το σεξουαλικό κάλεσμα (Aluja et al., 2001). Συνεπώς, φαίνεται ότι σε οικοσυστήματα με περιορισμένη διαθεσιμότητα πρωτεΐνης, τα αρσενικά που εντοπίζουν και εκμεταλλεύονται αποτελεσματικά τέτοιους τροφικούς πόρους, αποκτούν ένα σημαντικό προσαρμοστικό πλεονέκτημα που πιθανότατα ευνοείται μέσω φυσικής επιλογής. Άρα αναμένεται ότι τα αρσενικά στα οικοσυστήματα αυτά έχουν πιθανότατα προσαρμοστεί έτσι ώστε να χρησιμοποιούν πιο αποτελεσματικά την πρωτεΐνη, επενδύοντας μεγαλύτερα ποσοστά αυτής σε αναπαραγωγικές δραστηριότητες, όπως το σεξουαλικό κάλεσμα. Ωστόσο, δεν γνωρίζουμε αρκετά σε σχέση με τη διαθεσιμότητα και την κατανομή της πρωτεΐνης στα οικοσυστήματα από τα οποία προήλθαν οι τέσσερις πληθυσμοί που χρησιμοποιήθηκαν [(περισσότερη συζήτηση σχετικά με την κατανομή θρεπτικών πόρων σε διαφορετικά οικοσυστήματα δίνεται από τον Prokopy (1980))].

Τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης δείχνουν ότι η διαθεσιμότητα

πρωτεΐνης επιτάχυνε τη σεξουαλική ωρίμανση των αρσενικών και αύξησε τη συχνότητα του σεξουαλικού καλέσματος σε όλους τους πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν. Επιπλέον, με εξαίρεση τον πληθυσμό από τη Βραζιλία, τα αρσενικά που τρέφονταν σε μείγμα ζάχαρης και πρωτεΐνης εκδήλωσαν σεξουαλικό κάλεσμα νωρίτερα από εκείνα που τρέφονταν με σκέτη ζάχαρη. Τα ευρήματα αυτά είναι σε συμφωνία με εκείνα εργαστηριακής μελέτης από τους Paradoroulos et al. (1998), οι οποίοι κατέγραψαν επίσης θετική επίδραση της πρωτεΐνης στην τροφή των ενηλίκων, τόσο στη συχνότητα του σεξουαλικού καλέσματος, όσο και στην πρόοδο της σεξουαλικής ωρίμανσης αρσενικών ενός άγριου ελληνικού πληθυσμού. Αρκετές μελέτες συνδέουν τη θρέψη με την αναπαραγωγική επιτυχία στα αρσενικά της μύγας της Μεσογείου. Για παράδειγμα, οι Warburg & Yuval (1996) βρήκαν υψηλότερα επίπεδα λιπιδίων σε αρσενικά που τρέφονταν μόνο με υδατάνθρακες σε σχέση με άλλα που τρέφονταν σε μείγμα ζάχαρης και πρωτεΐνης. Οι συγγραφείς αυτοί απέδωσαν τη μείωση των ενεργειακών αποθεμάτων στα αρσενικά που τρέφονταν με ζάχαρη και πρωτεΐνη στην αυξημένη σεξουαλική τους δραστηριότητα. Τελικά κατέληξαν στο συμπέρασμα ότι η διατροφή σε τροφή με υψηλή θρεπτική αξία (ζάχαρη + πρωτεΐνη) επιτρέπει στα αρσενικά να χρησιμοποιούν τα λιπίδια τους σε μεγαλύτερο βαθμό σε σχέση με άλλα που τρέφονται με σκέτη ζάχαρη. Κατά τους Yuval et al. (1998) η επαρκής θρέψη αποτελεί απαραίτητη προϋπόθεση για την έναρξη της αναπαραγωγικής συμπεριφοράς των αρσενικών του εντόμου και εκείνα που τρέφονται με πρωτεΐνη έχουν μεγαλύτερη πιθανότητα σύζευξης σε σχέση με αρσενικά που τρέφονται με σκέτη ζάχαρη (Blay & Yuval, 1997).

Η σχέση ανάμεσα στην ποιότητα της τροφής των ενηλίκων και την έκλυση φερομόνης έχει μελετηθεί και σε άλλα είδη της οικογένειας Terphritidae. Τροφές με διαφορετική θρεπτική αξία βρέθηκε ότι επηρεάζουν αρκετές παραμέτρους της σεξουαλικής συμπεριφοράς στα είδη *Anastrepha obliqua* (Macquart), *Anastrepha serpentina* (Wiedemann) και *Anastrepha striata* (Schiner), αλλά όχι και στο είδος *Anastrepha ludens* (Loew) (Aluja et al., 2001). Σε αντίθεση με τα ευρήματα της δικής μας μελέτης για τη μύγα της Μεσογείου, αρσενικά του είδους *Anastrepha suspensa* (Loew) που τρέφονταν είτε σε μείγμα ζάχαρης και πρωτεΐνης είτε σε σκέτη ζάχαρη παρουσίασαν παρόμοια επίπεδα σεξουαλικού καλέσματος και ποσότητες εκλυόμενης

φερομόνης (Epsky & Heath, 1993; Landolt & Sivinski, 1992). Και στις δύο παραπάνω μελέτες αρσενικά τα οποία είχαν στη διάθεσή τους μόνο νερό και καθόλου τροφή, παρουσίασαν μειωμένα επίπεδα σεξουαλικού καλέσματος σε σχέση με εκείνα που τρέφονταν είτε σε μείγμα ζάχαρης και πρωτεΐνης, είτε με σκέτη ζάχαρη.

Η αναπαραγωγική συμβατότητα, καθώς και η ομοιογένεια στη συμπεριφοράς σύζευξης μεταξύ πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου από διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές αποτελούν αντικείμενο εκτεταμένης μελέτης, εξαιτίας της μεγάλης σημασίας τους για την καταπολέμηση του εντόμου με τη μέθοδο εξαπόλυσης στείρων εντόμων. Σε σχετική μελέτη, οι Briceño και συνεργάτες (2002) βρήκαν σημαντικές διαφορές στους ήχους που παράγονται από τα αρσενικά κατά την ερωτοτροπία, ανάμεσα σε άγριους πληθυσμούς από την Κόστα Ρίκα, την Αργεντινή και τη Χαβάη. Ωστόσο, οι Lux και συνεργάτες (2002) δεν βρήκαν σημαντικές διαφορές σε διάφορες παραμέτρους της ερωτοτροπίας ανάμεσα σε αρσενικά που προέρχονταν από ένα μεγάλο αριθμό περιοχών. Επιπλέον, μελέτη της αναπαραγωγικής συμβατότητας ανάμεσα σε άγριες φυλές του εντόμου από εννιά χώρες έδειξε ότι οι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου που προέρχονται από γεωγραφικά απομονωμένες περιοχές δεν έχουν αναπτύξει ακόμα συγκεκριμένες μορφές σεξουαλικής συμπεριφοράς ικανές να οδηγήσουν σε αναπαραγωγική απομόνωση (Cayol et al., 2002). Βασιζόμενοι στα παραπάνω ευρήματα οι Robinson και συνεργάτες (2002) καταλήγουν στο συμπέρασμα ότι μια συγκεκριμένη φυλή στείρων εντόμων μπορεί να χρησιμοποιηθεί σε οποιαδήποτε περιοχή γίνεται καταπολέμηση του εντόμου με εξαπόλυση στείρων αρσενικών. Τα αποτελέσματα της μελέτης μας δείχνουν ποσοτικές διαφορές ανάμεσα στους τέσσερις πληθυσμούς της μύγας της Μεσογείου στα επίπεδα και τον ημερήσιο ρυθμό του σεξουαλικού καλέσματος. Ωστόσο, τα αρσενικά όλων των πληθυσμών εκδήλωσαν σεξουαλικό κάλεσμα μέσα στην ίδια περίοδο της φωτόφασης. Συνεπώς, μια συγκεκριμένη φυλή στείρων εντόμων που εμφανίζει επικάλυψη στον ημερήσιο ρυθμό του σεξουαλικού καλέσματος με τα αρσενικά του άγριου πληθυσμού-στόχου μπορεί να χρησιμοποιηθεί σε διαφορετικές περιοχές για την καταπολέμηση της μύγας της Μεσογείου με τη μέθοδο εξαπόλυσης στείρων εντόμων.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 6

6 ΠΡΟΣΑΡΜΟΓΗ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ ΤΗΣ ΜΥΓΑΣ ΤΗΣ ΜΕΣΟΓΕΙΟΥ ΣΤΟ ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ

6.1 Περίληψη

Μελετήθηκαν στο εργαστήριο στους 25 °C η επιβίωση και η διάρκεια ανάπτυξης των ανηλίκων, η διάρκεια ζωής των ενηλίκων και η ωοπαραγωγή των θηλυκών κατά την προσαρμογή στις εργαστηριακές συνθήκες εκτροφής (έως την F₁₀ γενεά) πέντε διαφορετικών πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από τις Κένυα, Πορτογαλία, Ελλάδα, Χαβάη και Γουατεμάλα. Πειράματα που αφορούσαν στα βιολογικά χαρακτηριστικά των ανηλίκων πραγματοποιήθηκαν στην F₁ και F₁₀ γενεά εργαστηρίου για όλους τους πληθυσμούς, ενώ εκείνα που αφορούσαν στις βιολογικές παραμέτρους των ενηλίκων πραγματοποιήθηκαν στην F₂, F₅, F₇ και F₉ γενεά εργαστηρίου. Με μοναδική εξαίρεση τον πληθυσμό από τη Χαβάη, η προσαρμογή στο εργαστήριο είχε ως αποτέλεσμα αύξηση της επιβίωσης των ανηλίκων (αυγό έως ενήλικο). Επιπλέον, βρέθηκε ότι η εκτροφή για 10 γενεές στο εργαστήριο μείωσε τη συνολική διάρκεια ανάπτυξης των ανηλίκων (αυγό έως ενήλικο) σε όλους τους πληθυσμούς, εκτός από εκείνον της Κένυας. Η προσαρμογή στο εργαστήριο επηρέασε με διαφορετικό τρόπο τη διάρκεια ζωής των ενηλίκων των διαφορετικών πληθυσμών. Συγκεκριμένα, βρέθηκε ότι η προσαρμογή στο εργαστήριο μείωσε τη διάρκεια ζωής των θηλυκών και αρσενικών σε όλους τους πληθυσμούς, εκτός από τα θηλυκά της Κένυας και τα αρσενικά της Γουατεμάλας. Βρέθηκε επίσης ότι η προσαρμογή στο εργαστήριο μείωσε την περίοδο προωτοκίας των θηλυκών σε όλους τους πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν. Ο πληθυσμός από την Κένυα παρουσίασε τη μεγαλύτερη σταθερότητα, ως προς τη διάρκεια ζωής των ενηλίκων και την ωοπαραγωγή των θηλυκών, κατά την προσαρμογή του στο εργαστήριο σε σχέση με τους υπόλοιπους τέσσερις πληθυσμούς. Σχολιάζεται η σημασία των παραπάνω ευρημάτων για την κατανόηση των μηχανισμών που επηρεάζουν την

προσαρμογή και την εξέλιξη των χαρακτηριστικών της ζωής της μύγας της Μεσογείου στο εργαστήριο.

6.2 Εισαγωγή

Η χρησιμοποίηση εργαστηριακών φυλών εντόμων σε γενετικές, εξελικτικές, φυσιολογικές, ηθολογικές και δημογραφικές μελέτες εμπεριέχει πολλά πλεονεκτήματα, κυρίως διότι εξασφαλίζει μια συνεχή τροφοδοσία εντόμων με το ίδιο γενετικό και περιβαλλοντικό υπόβαθρο (Meats et al., 2004). Ωστόσο, η χρήση φυλών εντόμων ύστερα από μακροχρόνια προσαρμογή τους στο εργαστήριο συνδέεται σε αρκετές περιπτώσεις με προβλήματα που καθιστούν μη ασφαλή την εξαγωγή συμπερασμάτων σε σχέση με πρότυπα εξέλιξης που παρατηρούνται στη φύση (Harshman & Hoffmann, 2000). Συγκεκριμένα, οι εργαστηριακοί πληθυσμοί των εντόμων υφίστανται σημαντική μείωση της γενετικής τους παραλλακτικότητας σε σχέση με τους αρχικούς πληθυσμούς (Hoffmann et al., 2001). Επιπλέον, η επιλογή κάτω από σταθερές συνθήκες στο εργαστήριο μπορεί να προκαλέσει αλλαγές στο γενετικό «προφίλ» των πληθυσμών, με αποτέλεσμα τη δημιουργία γενετικών συσχετίσεων μεταξύ διαφόρων χαρακτηριστικών, οι οποίες είναι ασυνήθιστες σε σχέση με εκείνες που παρατηρούνται σε φυσικούς πληθυσμούς (Hoffmann et al., 2001). Συνεπώς, η σωστή βιολογική ερμηνεία των αποτελεσμάτων που προέρχονται από μελέτες που χρησιμοποιούν εργαστηριακούς πληθυσμούς εντόμων, προϋποθέτει την κατανόηση της προσαρμογής τους στο εργαστήριο, καθώς και των μεταβολών που αυτή επιφέρει σε βασικές βιολογικές παραμέτρους των πληθυσμών αυτών (Sgro & Partridge, 2000; 2001).

Οι εργαστηριακοί πληθυσμοί των εντόμων χρησιμοποιούνται και σε πρακτικές εφαρμογές, όπως για παράδειγμα πειράματα αποτελεσματικότητας εντομοκτόνων ουσιών και καταπολέμηση ειδών-εχθρών μέσω μαζικής εξαπόλυσης είτε στερωμένων εντόμων (Hendrichs et al., 1995), είτε φυσικών εχθρών τους. Στην περίπτωση αντιμετώπισης ειδών της οικογένειας *Terphritidae* με οικονομική σημασία, όπως η μύγα της Μεσογείου, μέσω μαζικής εξαπόλυσης στερωμένων αρσενικών, απαιτείται ισορροπία ανάμεσα στην προσαρμογή του εντόμου στις συνθήκες μαζικής εκτροφής στο

εργαστήριο και τη διατήρηση χαρακτήρων που επηρεάζουν την επιβίωση, τη διασπορά και τη σύζευξη των αρσενικών με τα θηλυκά του πληθυσμού-στόχου στο ύπαιθρο (McInnis et al., 2002). Συνεπώς, μελέτες με αντικείμενο τη μεταβολή βασικών βιολογικών παραμέτρων, όπως η διάρκεια ανάπτυξης των ανηλίκων, καθώς και η επιβίωση των ενηλίκων και ωοπαραγωγή των θηλυκών, κατά την προσαρμογή διαφορετικών πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στο εργαστήριο, έχουν μεγάλη πρακτική σημασία.

Μία από τις βασικές προβλέψεις της θεωρίας της εξέλιξης είναι ότι οι πληθυσμοί που εκτίθενται σε ένα νέο περιβάλλον, όπως το εργαστήριο, αναμένεται να υποστούν διεργασίες προσαρμογής σε αυτό, με την προσαρμογή να ορίζεται ως αυξανόμενη αρμοστικότητα (fitness) στο νέο περιβάλλον εξαιτίας γενετικής αλλαγής (Matos et al., 2000). Ωστόσο, είναι δυνατόν διαφορετικοί πληθυσμοί κατά την προσαρμογή τους στο εργαστήριο να ακολουθούν και διαφορετικά εξελικτικά πρότυπα, ανάλογα με το γενετικό υπόβαθρο του κάθε πληθυσμού (Matos et al., 2002).

Η προσαρμογή της μύγας της Μεσογείου στο εργαστήριο και η μαζική παραγωγή εντόμων σε τεχνητή τροφή μπορεί να απαιτεί αρκετές γενεές (Econoμopoulos, 1992; Souza et al., 1988), ενώ σε ορισμένες περιπτώσεις οι προσπάθειες δημιουργίας μιας εργαστηριακής αποικίας του *C. capitata* από άγριους πληθυσμούς του εντόμου, απέτυχαν (Rossler, 1975). Συνήθως, η επιτυχημένη εγκατάσταση μιας εργαστηριακής αποικίας της μύγας της Μεσογείου και η εκτροφή σε σταθερές συνθήκες στο εργαστήριο για μεγάλο αριθμό γενεών, συνοδεύεται από μια αύξηση της αρμοστικότητας (Econoμopoulos, 1992; Souza et al., 1988; Vargas & Carey, 1989). Η βιολογία εργαστηριακών πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου έχει αποτελέσει αντικείμενο εκτεταμένης έρευνας (Econoμopoulos, 1992; Krainacker et al., 1987; Vargas & Carey, 1989; Vargas et al., 1996; 1997b). Ωστόσο, μέχρι σήμερα δεν υπάρχει για κανένα πληθυσμό της μύγας της Μεσογείου λεπτομερής δημογραφική ανάλυση της προσαρμογής του στο εργαστήριο.

Στο παρόν κεφάλαιο εξετάστηκε η υπόθεση ότι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου με διαφορετικό γενετικό υπόβαθρο, ανταποκρίνονται διαφορετικά κατά την προσαρμογή τους σε σταθερές συνθήκες εκτροφής στο εργαστήριο. Για το σκοπό αυτό, μελετήθηκε η προσαρμογή στο εργαστήριο

πέντε γεωγραφικά απομονωμένων πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από τις Ελλάδα, Γουατεμάλα, Κένυα, Χαβάη και Πορτογαλία.

6.3 Υλικά και μέθοδοι

6.3.1 Γενικά

Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν στους χώρους του Εργαστηρίου Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Π.Θ. από το φθινόπωρο του 2005 μέχρι την άνοιξη του 2008. Οι συνθήκες που επικρατούσαν κατά τη διάρκεια των πειραμάτων (θερμοκρασία, σχετική υγρασία, φωτισμός) περιγράφονται στο Κεφάλαιο 2 (Ενότητα 2.1).

Χρησιμοποιήθηκαν πέντε πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από τις παρακάτω περιοχές: Ελλάδα, Πορτογαλία, Γουατεμάλα, Κένυα και Χαβάη (βλέπε Ενότητα 2.2). Η εκτροφή των ενηλίκων της άγριας γενεάς των πέντε πληθυσμών πραγματοποιήθηκε όπως περιγράφεται στην Ενότητα 2.2. Μελετήθηκε η επίδραση της προσαρμογής στο εργαστήριο στα βιολογικά χαρακτηριστικά, τόσο των ανηλικών σταδίων, όσο και των ενηλίκων. Στα ανήλικα προσδιορίστηκαν η επιβίωση και η διάρκεια ανάπτυξης των αυγών, προνυμφών και νυμφών στην F_1 (στοιχεία Κεφαλαίου 4) και F_{10} γενεά εργαστηρίου και συγκρίθηκαν μεταξύ τους. Τα βιολογικά χαρακτηριστικά των ενηλίκων μελετήθηκαν στην F_2 , F_5 , F_7 και F_9 γενεά εργαστηρίου. Τόσο στα ανήλικα όσο και στα ενήλικα τα πειράματα αφορούσαν και στους πέντε πληθυσμούς και πραγματοποιήθηκαν στις ίδιες εργαστηριακές συνθήκες για όλους τους πληθυσμούς και όλες τις γενεές.

Η λήψη αυγών από θηλυκά συγκεκριμένης ηλικίας κατά την εκτροφή για πολλές γενεές στο εργαστήριο συνδέεται σε αρκετές περιπτώσεις με «ακούσια» τεχνητή επιλογή, γεγονός που μπορεί να επηρεάσει σημαντικές βιολογικές παραμέτρους των ενηλίκων στις επόμενες γενεές (Meats et al., 2004). Για να ελαχιστοποιήσουμε την επίδραση μιας τέτοιας τεχνητής επιλογής στην αρμοστικότητα των ενηλίκων των επόμενων γενεών, ακολουθήσαμε, και για τους πέντε πληθυσμούς που χρησιμοποιήσαμε, κατά την εκτροφή τους για 10 γενεές στο εργαστήριο το ακόλουθο πειραματικό σχέδιο: Η συλλογή των αυγών από γενεά σε γενεά πραγματοποιούνταν όταν τα θηλυκά στα κλουβιά εκτροφής (βλέπε Κεφάλαιο 2) ήταν ηλικίας 15 – 20, 25

– 30 και 35 – 40 ημερών. Τα ενήλικα που προέκυπταν από τις τρεις παραπάνω συλλογές αυγών αναμειγνύονταν για να δώσουν τα αυγά της επόμενης γενεάς. Η εκτροφή των ανηλίκων της F₂, F₅, F₇ και F₉ γενεάς για όλους τους πληθυσμούς πραγματοποιήθηκε ομαδικά σε θρεπτικό υπόστρωμα κατάλληλο για την ανάπτυξη των προνυμφών όπως περιγράφεται στην Ενότητα 2.2.

6.3.2 Βιολογικά χαρακτηριστικά ανηλίκων σταδίων

Όπως αναφέρθηκε παραπάνω για την F₁ γενεά χρησιμοποιήθηκαν τα στοιχεία της ανάπτυξης και επιβίωσης των ανηλίκων σταδίων που δίνονται στο Κεφάλαιο 4. Για τον προσδιορισμό των βιολογικών παραμέτρων των ανηλίκων σταδίων της F₁₀ γενεάς των πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου ακολουθήθηκε η πειραματική διαδικασία ατομικής εκτροφής τους που περιγράφεται στην Ενότητα 3.3.2. Από κάθε πληθυσμό χρησιμοποιήθηκαν 150 αυγά. Οι παράμετροι που προσδιορίστηκαν για τους πέντε πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν ήταν: (1) επιβίωση (%) για όλα τα ανήλικα στάδια, (2) διάρκεια εμβρυϊκής ανάπτυξης (αυγό), (3) διάρκεια προνυμφικής ανάπτυξης, (4) διάρκεια ανάπτυξης νυμφικού σταδίου και (5) συνολική διάρκεια ανάπτυξης ανηλίκων σταδίων (αυγό-ενήλικο).

6.3.3 Βιολογικά χαρακτηριστικά ενηλίκων

Αμέσως μετά την έξοδο τους από τις νύμφες, ένα ζεύγος ενηλίκων αποτελούμενο από ένα θηλυκό και ένα αρσενικό, τοποθετούνταν στα διαφανή πλαστικά κλουβιά που περιγράφονται στην Ενότητα 3.3.3. Καθημερινά καταγράφονταν η επιβίωση των ενηλίκων και η ωοπαραγωγή των θηλυκών (βλέπε Ενότητα 3.3.3). Χρησιμοποιήθηκαν 50 ζεύγη ενηλίκων (επαναλήψεις) σε καθεμιά από τις γενεές που αναφέρονται παραπάνω και για τους πέντε πληθυσμούς, με εξαίρεση την F₂ γενεά από τη Γουατεμάλα στην οποία χρησιμοποιήθηκαν 100 επαναλήψεις.

6.3.4 Στατιστική ανάλυση

Οι επιδράσεις του πληθυσμού, του φύλου και της εκτροφής για 10 γενεές στο εργαστήριο (προσαρμογή στο εργαστήριο) στη διάρκεια ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων προσδιορίστηκαν με το μοντέλο ανάλογων κινδύνων του Cox της μορφής $\lambda(t) = \lambda_0(t) e^{\eta_i(X_i)}$ (3) (Collett, 2003). Αρχικά, το μοντέλο εφαρμόστηκε διαδοχικά τρεις φορές μελετώντας ξεχωριστά την επίδραση του πληθυσμού, του φύλου και της προσαρμογής στο εργαστήριο στη διάρκεια της ανάπτυξης των αυγών, προνυμφών και νυμφών. Στην περίπτωση της διάρκειας ανάπτυξης των αυγών και προνυμφών, ως συμμεταβλητές στο μοντέλο (3) συμπεριλήφθηκαν τελικά οι παράγοντες του πληθυσμού και της προσαρμογής στο εργαστήριο με το γραμμικό κομμάτι του μοντέλου να ισούται με $\eta_i(X_i) = \beta_1\text{πληθυσμός}(1)_i + \beta_2\text{πληθυσμός}(2)_i + \beta_3\text{πληθυσμός}(3)_i + \beta_4\text{πληθυσμός}(4)_i + \beta_5\text{προσαρμογή}_i + \beta_6\text{προσαρμογή:πληθυσμός}(1)_i + \beta_7\text{προσαρμογή:πληθυσμός}(2)_i + \beta_8\text{προσαρμογή:πληθυσμός}(3)_i + \beta_9\text{προσαρμογή:πληθυσμός}(4)_i$ (3α). Όλες οι συμμεταβλητές είναι δείκτριες συναρτήσεις με τους παράγοντες $\text{πληθυσμός}(1)_i$, $\text{πληθυσμός}(2)_i$, $\text{πληθυσμός}(3)_i$ και $\text{πληθυσμός}(4)_i$ να λαμβάνουν την τιμή 1 όταν το άτομο_i (αυγό, προνύμφη) προέρχεται από την Ελλάδα, την Πορτογαλία, τη Γουατεμάλα, και τη Χαβάη αντίστοιχα (διαφορετικά 0), με την Κένυα να αποτελεί την κατηγορία αναφοράς. Στην περίπτωση της διάρκειας ανάπτυξης των νυμφών, στο μοντέλο (3) συμπεριλήφθηκε ως συμμεταβλητή μόνο ο παράγοντας του πληθυσμού, με το γραμμικό κομμάτι του μοντέλου να ισούται με $\eta_i(X_i) = \beta_1\text{πληθυσμός}(1)_i + \beta_2\text{πληθυσμός}(2)_i + \beta_3\text{πληθυσμός}(3)_i + \beta_4\text{πληθυσμός}(4)_i$ (4α). Η κωδικοποίηση των πληθυσμών ήταν παρόμοια με το μοντέλο (3α). Τα ποσοστά επιβίωσης των ανηλικών σταδίων αναλύθηκαν με το κριτήριο χ^2 .

Οι επιδράσεις του πληθυσμού, του φύλου και της προσαρμογής στο εργαστήριο (συμμεταβλητές) στη διάρκεια ζωής των ενηλικών προσδιορίστηκαν επίσης με το μοντέλο Cox. Το γραμμικό κομμάτι του μοντέλου ισούται με $\eta_i(X_i) = \beta_1\text{πληθ.}(1)_i + \beta_2\text{πληθ.}(2)_i + \beta_3\text{πληθ.}(3)_i + \beta_4\text{πληθ.}(4)_i + \beta_5\text{προσαρμ.}_i + \beta_6\text{προσαρμ.:πληθ.}(1)_i + \beta_7\text{προσαρμ.:πληθ.}(2)_i + \beta_8\text{προσαρμ.:πληθ.}(3)_i + \beta_9\text{προσαρμ.:πληθ.}(4)_i$ (3α) + $\beta_{10}\text{φύλο}_i + \beta_{11}\text{πληθ.}(1)_i\text{φυλ.}_i + \beta_{12}\text{πληθ.}(2)_i\text{φυλ.}_i + \beta_{13}\text{πληθ.}(3)_i\text{φυλ.}_i + \beta_{14}\text{πληθ.}(4)_i\text{φυλ.}_i +$

β_{15} προσαρμ.ιφυλ.ι + β_{16} προσαρμ.ιπληθ.(1)ιφυλ.ι + β_{17} προσαρμ.ιπληθ.(2)ιφυλ.ι + β_{18} προσαρμ.ιπληθ.(3)ιφυλ.ι + β_{19} προσαρμ.ιπληθ.(4)ιφυλ.ι (5α). Όλες οι συμμεταβλητές είναι δείκτριες συναρτήσεις με τον παράγοντα φύλοι να λαμβάνει την τιμή 1 για αρσενικό άτομο (διαφορετικά λαμβάνει τιμή 0), τους παράγοντες πληθυσμός_{1i}, πληθυσμός_{2i}, πληθυσμός_{3i} και πληθυσμός_{4i} να λαμβάνουν την τιμή 1 όταν το άτομο προέρχεται από την Ελλάδα, την Πορτογαλία, τη Γουατεμάλα, και τη Χαβάη αντίστοιχα (διαφορετικά 0), ενώ τα θηλυκά από την Κένυα αποτελούν την κατηγορία αναφοράς (baseline). Ο Kaplan-Meier (KM) εκτιμητής της συνάρτησης επιβίωσης χρησιμοποιήθηκε για την μοντελοποίηση των περιόδων προωτοκίας, ωτοκίας και μετά την ωτοκία. Σύγκριση μεταξύ KM εκτιμητών έγινε με τη χρήση του ελέγχου log-rank (Mantel-Cox). Στα δεδομένα που αφορούσαν στην ωτοπαραγωγή των θηλυκών έγινε ανάλυση της παραλλακτικότητας και σύγκριση των μέσων όρων με το κριτήριο Tukey's HSD (Sokal & Rohlf, 1995).

6.4 Αποτελέσματα

6.4.1 Βιολογικά χαρακτηριστικά ανηλίκων

Η εκτροφή για 10 γενεές στο εργαστήριο είχε ως αποτέλεσμα μια μικρή αύξηση στην επιβίωση από αυγό έως ενήλικο για όλους τους πληθυσμούς, με μοναδική εξαίρεση τον πληθυσμό από τη Χαβάη όπου παρατηρήθηκε μια αξιοσημείωτη μείωση (Πίνακας 16). Επιπλέον, η επιβίωση στο στάδιο της νύμφης στην F₁₀ γενεά κυμάνθηκε σε πολύ υψηλά (> 92%) και παρόμοια με την F₁ γενεά επίπεδα για όλους τους πληθυσμούς. Η επιβίωση των προνυμφών στην F₁₀ γενεά ήταν αρκετά υψηλή και κυμάνθηκε από 71,8 % (Χαβάη) έως 95,9 % (Ελλάδα). Η επιβίωση των προνυμφών στην F₁₀ γενεά, παρουσίασε μικρή αύξηση για τους πληθυσμούς από την Πορτογαλία, την Ελλάδα και τη Γουατεμάλα, ενώ μειώθηκε για εκείνους από την Κένυα και τη Χαβάη (Πίνακας 16). Η εκκόλαψη των προνυμφών από την F₁ στην F₁₀ γενεά εργαστηρίου σημείωσε μικρή αύξηση για τους πληθυσμούς από την Κένυα και την Πορτογαλία, ενώ μειώθηκε για εκείνους από την Ελλάδα, τη Χαβάη και τη Γουατεμάλα. Για τον πληθυσμό από τη Χαβάη η μείωση αυτή ήταν ιδιαίτερα μεγάλη (≈ 21 %).

Ο υπολογισμός των συντελεστών β (Πίνακες 17 και 18) του μοντέλου

Πίνακας 16. Επιβίωση ανηλικών σταδίων των πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στην F₁ και F₁₀ γενεά που αναπτύχθηκαν σε τεχνητή τροφή στο εργαστήριο (25 °C). Τα δεδομένα που αφορούν στην F₁ γενεά προέρχονται από το Κεφάλαιο 4 (Πίνακας 6).

Πληθυσμός	Επιβίωση (%)							
	Αυγό		Προνύμφη		Νύμφη		Αυγό-Ενήλικο	
	F ₁	F ₁₀	F ₁	F ₁₀	F ₁	F ₁₀	F ₁	F ₁₀
Κένυα	82.3 α (n=210)	91.4 β (n=151)	87.8 α (n=173)	81.8 α (n=138)	96.0 α (n=152)	99.1 α (n=113)	69.5 α	74.1 α
Πορτογαλία	84.0 α (n=219)	85.4 α (n=151)	84.7 α (n=184)	94.5 β (n=129)	94.8 α (n=156)	92.6 α (n=122)	67.5 α	74.8 α
Ελλάδα	96.5 α (n=200)	91.9 α (n=162)	90.6 α (n=193)	95.9 α (n=149)	94.2 α (n=175)	96.5 α (n=143)	82.5 α	85.2 α
Χαβάη	89.0 α (n=200)	68.2 β (n=150)	86.5 α (n=178)	71.8 β (n=103)	99.3 α (n=154)	95.9 α (n=74)	76.5 α	47.0 β
Γουατεμάλα	95.0 α (n=202)	90.6 α (n=160)	86.5 α (n=192)	92.4 α (n=145)	98.8 α (n=166)	97.7 α (n=134)	81.2 α	81.8 α

Ποσοστά στην ίδια γραμμή για το ίδιο στάδιο που ακολουθούνται από το ίδιο γράμμα δε διαφέρουν σημαντικά σύμφωνα με το κριτήριο χ^2 ($P > 0.05$).

Πίνακας 17. Μεταβλητές του μοντέλου ανάλογων κινδύνων του Cox για την «επίδραση» του πληθυσμού και της προσαρμογής στο εργαστήριο στη διάρκεια της εμβρυϊκής ανάπτυξης (αυγό) των πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου. Τα αυγά από την Κένυα αποτέλεσαν τον πληθυσμό αναφοράς (baseline).

Πηγή παραλλακτικότητας	β	Τυπικό σφάλμα	Exp(β)	<i>P</i>
Πληθυσμός				< 0.001
Ελλάδα	-0.450	0.129	0.638	< 0.001
Πορτογαλία	0.073	0.132	1.076	0.580
Γουατεμάλα	-2.726	0.152	0.065	< 0.001
Χαβάη	-0.416	0.133	0.660	0.002
Προσαρμογή	0.066	0.015	1.068	< 0.001
Προσαρμογή x Πληθυσμός				< 0.001
Προσαρμογή x Ελλάδα	-0.010	0.020	0.990	0.605
Προσαρμογή x Πορτογαλία	-0.134	0.021	0.874	< 0.001
Προσαρμογή x Γουατεμάλα	0.176	0.021	1.192	< 0.001
Προσαρμογή x Χαβάη	-0.186	0.022	0.830	< 0.001

Πίνακας 18. Μεταβλητές του μοντέλου ανάλογων κινδύνων του Cox για την «επίδραση» του πληθυσμού και της προσαρμογής στο εργαστήριο στη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών των πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου. Οι προνύμφες από την Κένυα αποτέλεσαν τον πληθυσμό αναφοράς (baseline).

Πηγή παραλλακτικότητας	β	Τυπικό σφάλμα	Exp(β)	<i>P</i>
Πληθυσμός				< 0.001
Ελλάδα	-1.841	0.141	0.159	< 0.001
Πορτογαλία	-1.287	0.137	0.276	< 0.001
Γουατεμάλα	-2.403	0.143	0.090	< 0.001
Χαβάη	-0.362	0.131	0.697	0.006
Προσαρμογή	-0.056	0.014	0.946	< 0.001
Προσαρμογή x Πληθυσμός				< 0.001
Προσαρμογή x Ελλάδα	0.188	0.020	1.207	< 0.001
Προσαρμογή x Πορτογαλία	0.141	0.020	1.151	< 0.001
Προσαρμογή x Γουατεμάλα	0.340	0.021	1.406	< 0.001
Προσαρμογή x Χαβάη	0.042	0.021	1.043	0.051

Cox (3α) έδειξε σημαντική επίδραση του πληθυσμού στη διάρκεια ανάπτυξης των αυγών ($\chi^2 = 368.2$, $df = 4$, $P < 0.001$) και των προνυμφών ($\chi^2 = 150.0$, $df = 4$, $P < 0.001$). Στην ίδια ανάλυση, η προσαρμογή στο εργαστήριο είχε σημαντική επίδραση στη διάρκεια ανάπτυξης αυγών και προνυμφών ($\chi^2_{\text{αυγό}} = 36.6$, $\chi^2_{\text{προν.}} = 169.1$, $df=1$, $P < 0.001$). Η αλληλεπίδραση πληθυσμός x προσαρμογή στο εργαστήριο ήταν σημαντική, τόσο στη διάρκεια ανάπτυξης του αυγού ($\chi^2 = 304.8$, $df = 4$, $P < 0.001$), όσο και σε εκείνη των προνυμφών ($\chi^2 = 323.8$, $df = 4$, $P < 0.001$). Το γεγονός αυτό σημαίνει ότι η προσαρμογή στο εργαστήριο επηρέασε με διαφορετικό τρόπο τη διάρκεια της εμβρυϊκής και προνυμφικής ανάπτυξης στους πέντε πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν. Επιπλέον, ο υπολογισμός των συντελεστών β (Πίνακας 19) του μοντέλου (4α) έδειξε σημαντική επίδραση του πληθυσμού στη διάρκεια ανάπτυξης των νυμφών ($\chi^2 = 83.3$, $df = 4$, $P < 0.001$). Στην ίδια ανάλυση η προσαρμογή στο εργαστήριο βρέθηκε να έχει μη σημαντική επίδραση στη διάρκεια ανάπτυξης των νυμφών ($\chi^2 = 1.6$, $df = 1$, $P = 0.20$). Τέλος, η εφαρμογή του μοντέλου (3) έδειξε ότι η επίδραση του φύλου στη διάρκεια ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων δεν ήταν σημαντική ($\chi^2_{\text{αυγό}} = 1.0$, $\chi^2_{\text{προν.}} = 0.03$, $\chi^2_{\text{νυμφ.}} = 2.3$, $df = 1$, $P > 0.1$).

Στους Πίνακες 20, 21 και 22 δίνεται η μέση διάρκεια ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων των πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στην F_{10} γενεά για αρσενικά, θηλυκά και αρσενικά και θηλυκά μαζί αντίστοιχα. Επειδή η εφαρμογή του μοντέλου 3 έδειξε ότι το φύλο δεν επηρέασε σημαντικά τη διάρκεια ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων (βλέπε παραπάνω), οι συγκρίσεις μεταξύ των γενεών F_1 και F_{10} για κάθε πληθυσμό και στάδιο πραγματοποιήθηκαν συμπεριλαμβάνοντας αρσενικά και θηλυκά μαζί. Από τα στοιχεία του Πίνακα 22 προκύπτει ότι: (1) με μοναδική εξαίρεση τον πληθυσμό από την Κένυα, η προσαρμογή στο εργαστήριο μείωσε τη συνολική διάρκεια ανάπτυξης των ανηλικών (αυγό έως ενήλικο), (2) η μεγαλύτερη μείωση στη συνολική διάρκεια ανάπτυξης των ανηλικών (≈ 2 ημέρες) παρατηρήθηκε για τον πληθυσμό από τη Γουατεμάλα και αποδίδεται κυρίως στη μείωση της διάρκειας ανάπτυξης των προνυμφών και (3) οι διαφορές στη συνολική διάρκεια ανάπτυξης των ανηλικών μεταξύ των πληθυσμών στην F_{10} γενεά είναι πολύ μικρότερες σε σχέση με την F_1 γενεά.

Πίνακας 19. Μεταβλητές του μοντέλου ανάλογων κινδύνων του Cox για την «επίδραση» του πληθυσμού στη διάρκεια ανάπτυξης των νυμφών των πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου. Οι νύμφες από την Κένυα αποτέλεσαν τον πληθυσμό αναφοράς (baseline).

Πηγή παραλλακτικότητας	β	Τυπικό σφάλμα	Exp(β)	<i>P</i>
Πληθυσμός				< 0.001
Ελλάδα	-0.348	0.085	0.706	< 0.001
Πορτογαλία	-0.520	0.088	0.595	< 0.001
Γουατεμάλα	-0.562	0.086	0.570	< 0.001
Χαβάη	-0.811	0.095	0.445	< 0.001

Πίνακας 20. Μέση διάρκεια ανάπτυξης (ημέρες) ανηλικών σταδίων αρσενικών των πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στην F₁₀ γενεά που αναπτύχθηκαν σε τεχνητή τροφή στο εργαστήριο (25 °C). Χρησιμοποιήθηκαν από 38 (Χαβάη) έως 72 (Γουατεμάλα) άτομα για κάθε πληθυσμό.

Πληθυσμός	Μέση διάρκεια ανάπτυξης (ημέρες ± SE)			
	Αυγό	Προνύμφη	Νύμφη	Αυγό-Ενήλικο
Κένυα	1.97 ± 0.01	5.8 ± 0.06	9.7 ± 0.06	17.5 ± 0.09
Πορτογαλία	2.02 ± 0.01	5.9 ± 0.07	9.8 ± 0.06	17.8 ± 0.06
Ελλάδα	1.97 ± 0.01	5.8 ± 0.06	9.6 ± 0.05	17.4 ± 0.08
Χαβάη	2.10 ± 0.01	6.2 ± 0.08	9.8 ± 0.07	18.0 ± 0.08
Γουατεμάλα	1.99 ± 0.01	5.7 ± 0.04	9.9 ± 0.04	17.6 ± 0.06

Πίνακας 21. Μέση διάρκεια ανάπτυξης (ημέρες) ανηλικών σταδίων θηλυκών των πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στην F₁₀ γενεά που αναπτύχθηκαν σε τεχνητή τροφή στο εργαστήριο (25 °C). Χρησιμοποιήθηκαν από 33 (Χαβάη) έως 72 (Ελλάδα) άτομα για κάθε πληθυσμό.

Πληθυσμός	Μέση διάρκεια ανάπτυξης (ημέρες ± SE)			
	Αυγό	Προνύμφη	Νύμφη	Αυγό-Ενήλικο
Κένυα	1.97 ± 0.01	6.0 ± 0.06	9.8 ± 0.06	17.8 ± 0.10
Πορτογαλία	2.02 ± 0.01	5.8 ± 0.08	9.9 ± 0.05	17.7 ± 0.08
Ελλάδα	1.98 ± 0.01	5.9 ± 0.04	9.7 ± 0.05	17.6 ± 0.07
Χαβάη	2.10 ± 0.01	6.1 ± 0.09	9.9 ± 0.07	18.1 ± 0.08
Γουατεμάλα	1.99 ± 0.01	5.7 ± 0.05	9.8 ± 0.06	17.5 ± 0.07

Πίνακας 22. Μέση διάρκεια ανάπτυξης (ημέρες) ανηλικών σταδίων (αρσενικά και θηλυκά) των πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στην F₁ και F₁₀ γενεά που αναπτύχθηκαν σε τεχνητή τροφή στο εργαστήριο (25 °C). Τα δεδομένα που αφορούν στην F₁ γενεά προέρχονται από το Κεφάλαιο 4 (Πίνακας 12). Χρησιμοποιήθηκαν από 71 (Χαβάη) έως 138 (Ελλάδα) άτομα για κάθε πληθυσμό.

Περιοχή προέλευσης	Μέση διάρκεια ανάπτυξης (ημέρες ± SE)							
	Αυγό		Προνύμφη		Νύμφη*		Αυγό-Ενήλικο	
	F ₁	F ₁₀	F ₁	F ₁₀	F ₁	F ₁₀	F ₁	F ₁₀
Κένυα	1.96 ± 0.01α	1.96 ± 0.01α	5.71 ± 0.02α	5.96 ± 0.04β	9.20 ± 0.03	9.75 ± 0.13	16.87 ± 0.04α	17.68 ± 0.07β
Πορτογαλία	1.97 ± 0.01α	2.01 ± 0.01β	6.26 ± 0.06α	5.86 ± 0.05β	9.92 ± 0.03	9.85 ± 0.04	18.16 ± 0.06α	17.74 ± 0.05β
Ελλάδα	2.01 ± 0.01α	1.97 ± 0.01β	6.98 ± 0.08α	5.83 ± 0.03β	9.76 ± 0.03	9.68 ± 0.03	18.76 ± 0.08α	17.49 ± 0.05β
Χαβάη	2.01 ± 0.01α	2.10 ± 0.01β	5.92 ± 0.04α	6.15 ± 0.05α	10.4 ± 0.04	9.83 ± 0.05	18.32 ± 0.04α	18.09 ± 0.06β
Γουατεμάλα	2.25 ± 0.01α	1.99 ± 0.01β	7.43 ± 0.03α	5.69 ± 0.03β	10.0 ± 0.03	9.87 ± 0.03	19.68 ± 0.04α	17.55 ± 0.05β

Μέσοι όροι στην ίδια γραμμή για το ίδιο στάδιο που ακολουθούνται από το ίδιο γράμμα δε διαφέρουν σημαντικά σύμφωνα με το κριτήριο log-rank ($P > 0.05$). *Στα στάδια στα οποία η προσαρμογή στο εργαστήριο δεν ήταν σημαντική (μοντέλο Cox) δεν πραγματοποιήθηκαν ανά δύο συγκρίσεις μεταξύ F₁ και F₁₀ γενεάς.

6.4.2 Προσαρμογή στο εργαστήριο και βιολογικά χαρακτηριστικά ενηλίκων

Στους Πίνακες 23 και 24 δίνεται η μέση και μέγιστη διάρκεια ζωής θηλυκών και αρσενικών αντίστοιχα των πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στην F₂, F₅, F₇ και F₉ γενεά εργαστηρίου. Με μοναδική εξαίρεση τον πληθυσμό από την Κένυα, η μέση διάρκεια ζωής των θηλυκών παρουσίασε μείωση από την F₂ στην F₉ γενεά εργαστηρίου για όλους τους πληθυσμούς (Πίνακας 23). Ωστόσο, η μείωση αυτή ήταν σημαντική μόνο για τον πληθυσμό από την Πορτογαλία. Επιπλέον, η προσαρμογή στο εργαστήριο μείωσε τη μέση διάρκεια ζωής των αρσενικών σε όλους τους πληθυσμούς, εκτός από εκείνον από τη Γουατεμάλα (Πίνακας 24). Η μείωση αυτή ήταν ιδιαίτερα αισθητή (\approx 45 ημέρες) για τον πληθυσμό από την Πορτογαλία (Πίνακας 24). Τα αρσενικά ήταν μακροβιότερα των θηλυκών σε όλες τις γενεές και όλους τους πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν (Πίνακες 23 & 24).

Ο υπολογισμός των συντελεστών β (Πίνακας 25) του μοντέλου (5α) έδειξε σημαντική επίδραση του πληθυσμού ($\chi^2 = 48.1$, $df = 4$, $P < 0.001$), του φύλου ($\chi^2 = 31.3$, $df = 1$, $P < 0.001$) και της προσαρμογής στο εργαστήριο ($\chi^2 = 13.8$, $df = 1$, $P < 0.001$) στη διάρκεια ζωής των ενηλίκων. Στη ίδια ανάλυση η αλληλεπίδραση πληθυσμός \times προσαρμογή στο εργαστήριο ήταν σημαντική ($\chi^2 = 12.3$, $df = 4$, $P < 0.05$). Το γεγονός αυτό σημαίνει ότι η προσαρμογή στο εργαστήριο επηρέασε με διαφορετικό τρόπο τη διάρκεια ζωής των ενηλίκων στους πέντε πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν.

Στο Διάγραμμα 13 δίνονται οι καμπύλες επιβίωσης θηλυκών και αρσενικών των πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στην F₂, F₅, F₇ και F₉ γενεά εργαστηρίου. Τα θηλυκά παρουσίασαν υψηλή επιβίωση (> 80 %) μέχρι την ημέρα 20 σε όλες τις γενεές και στους πέντε πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν (Διάγραμμα 13). Μετά την ηλικία αυτή, παρατηρήθηκε μια απότομη μείωση της επιβίωσης των θηλυκών σε όλες τις γενεές για τους πληθυσμούς από την Κένυα, τη Χαβάη και τη Γουατεμάλα. Η μείωση της επιβίωσης των θηλυκών στην F₅, F₇ και F₉ γενεά εργαστηρίου μετά την ημέρα 20, ήταν βαθμιαία για τους πληθυσμούς από την Πορτογαλία και την Ελλάδα,

Πίνακας 23. Μέση διάρκεια ζωής (ημέρες) θηλυκών των πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στην F₂, F₅, F₇ και F₉ γενεά εργαστηρίου. Χρησιμοποιήθηκαν 50 ζεύγη ενηλίκων (επαναλήψεις) για κάθε πληθυσμό και γενεά, εκτός από την F₂ γενεά στη Γουατεμάλα όπου χρησιμοποιήθηκαν 100 επαναλήψεις.

Πληθυσμός	Μέση διάρκεια ζωής (ημέρες ± SE)							
	F ₂		F ₅		F ₇		F ₉	
	Μέση	Μέγιστη	Μέση	Μέγιστη	Μέση	Μέγιστη	Μέση	Μέγιστη
Κένυα	39.2 ± 2.2 α	81	36.9 ± 2.2 α	82	42.6 ± 1.9 α	71	41.4 ± 2.0 α	74
Πορτογαλία	60.2 ± 3.4 α	130	52.3 ± 4.7 α	150	46.6 ± 4.2 αβ	140	38.1 ± 2.6 β	94
Ελλάδα	59.8 ± 3.3 α	108	51.4 ± 2.7 α	99	54.5 ± 1.9 α	78	52.0 ± 3.0 α	87
Χαβάη	31.9 ± 1.8 α	69	28.5 ± 1.3 α	56	31.5 ± 1.5 α	72	27.5 ± 1.5 α	61
Γουατεμάλα	33.9 ± 1.7 α	73	33.9 ± 2.7 α	89	37.0 ± 2.4 α	88	33.1 ± 2.4 α	85

Μέσοι όροι στην ίδια γραμμή που ακολουθούνται από το ίδιο γράμμα δε διαφέρουν σημαντικά σύμφωνα με το κριτήριο log-rank ($P > 0.05$)

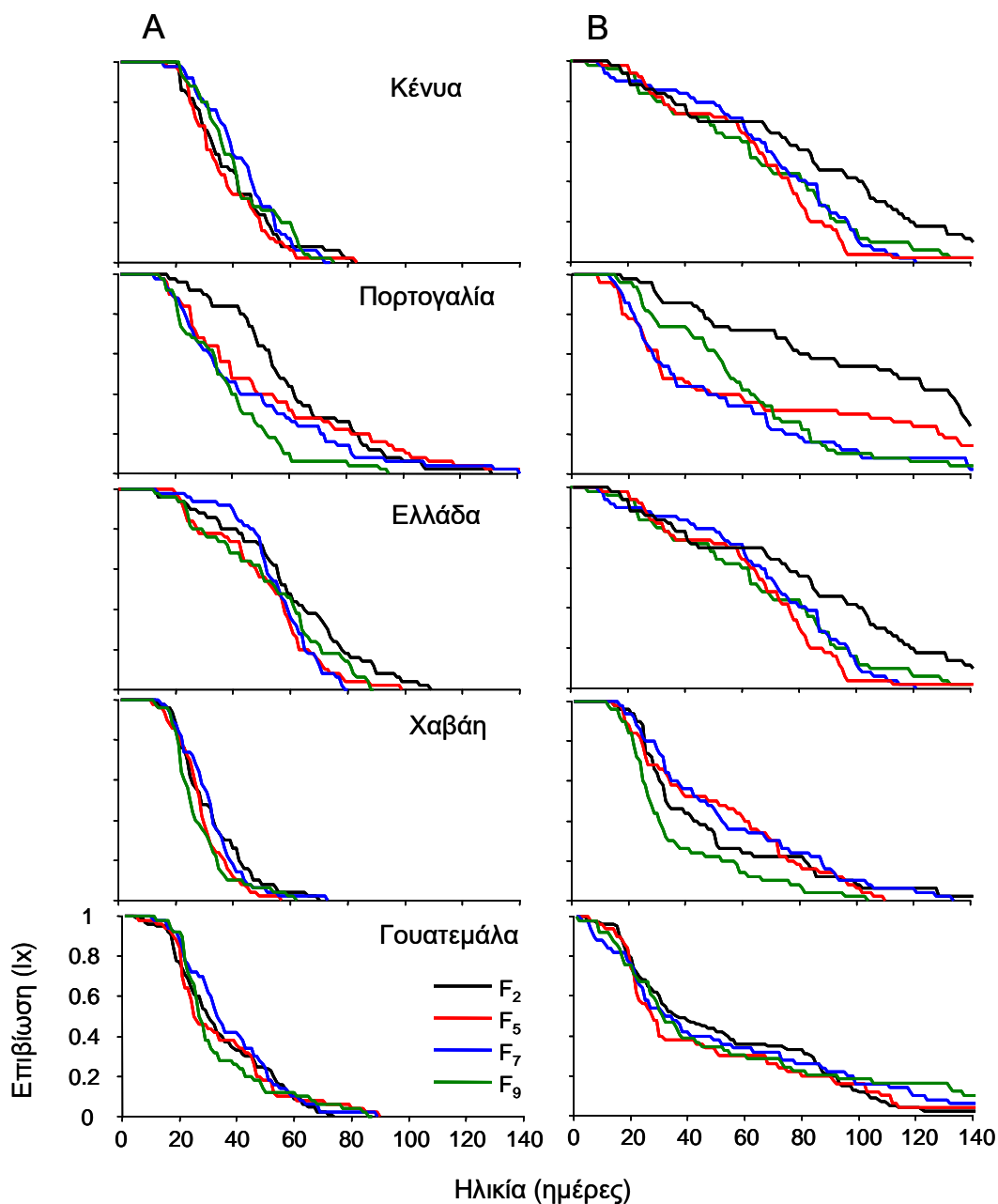
Πίνακας 24. Μέση διάρκεια ζωής (ημέρες) αρσενικών των πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στην F₂, F₅, F₇ και F₉ γενεά εργαστηρίου. Χρησιμοποιήθηκαν 50 ζεύγη ενηλίκων (επαναλήψεις) για κάθε πληθυσμό και γενεά, εκτός από την F₂ γενεά στη Γουατεμαλά όπου χρησιμοποιήθηκαν 100 επαναλήψεις.

Πληθυσμός	Μέση διάρκεια ζωής (ημέρες ± SE)							
	F ₂		F ₅		F ₇		F ₉	
	Μέση	Μέγιστη	Μέση	Μέγιστη	Μέση	Μέγιστη	Μέση	Μέγιστη
Κένυα	77.4 ± 6.7 α	245	71.2 ± 4.0 α	140	73.1 ± 6.7 α	213	70.6 ± 6.1 α	172
Πορτογαλία	105.6 ± 7.6 α	192	64.9 ± 7.9 β	192	50.7 ± 5.4 β	169	60.9 ± 5.1 β	194
Ελλάδα	83.1 ± 6.0 α	169	64.6 ± 4.0 β	148	69.1 ± 4.2 β	120	68.0 ± 4.9 β	155
Χαβάη	48.6 ± 4.7 α	163	51.5 ± 4.0 α	109	54.2 ± 4.4 α	133	35.6 ± 3.1 β	103
Γουατεμάλα	52.1 ± 3.7 α	167	46.2 ± 5.5 α	154	52.4 ± 6.6 α	176	52.4 ± 6.8 α	161

Μέσοι όροι στην ίδια γραμμή που ακολουθούνται από το ίδιο γράμμα δε διαφέρουν σημαντικά σύμφωνα με το κριτήριο log-rank ($P > 0.05$)

Πίνακας 25. Μεταβλητές του μοντέλου ανάλογων κινδύνων του Cox για την «επίδραση» του πληθυσμού, του φύλου και της προσαρμογής στο εργαστήριο στη διάρκεια ζωής των ενηλίκων των πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου. Τα θηλυκά από την Κένυα αποτέλεσαν τον πληθυσμό αναφοράς (baseline).

Πηγή παραλλακτικότητας	β	Τυπικό σφάλμα	Exp(β)	<i>P</i>
Πληθυσμός				< 0.001
Ελλάδα	-0.640	0.242	0.527	0.008
Πορτογαλία	-1.137	0.249	0.321	< 0.001
Γουατεμάλα	0.137	0.216	1.147	0.526
Χαβάη	0.262	0.243	1.299	0.282
Προσαρμογή	-0.019	0.027	0.981	< 0.001
Προσαρμογή x Πληθυσμός				< 0.05
Προσαρμογή x Ελλάδα	0.026	0.038	1.027	0.493
Προσαρμογή x Πορτογαλία	0.124	0.039	1.132	0.002
Προσαρμογή x Γουατεμάλα	0.015	0.036	1.015	0.677
Προσαρμογή x Χαβάη	0.049	0.039	1.050	0.208
Φύλο	-1.366	0.244	0.255	< 0.001
Πληθυσμός x Φύλο				0.364
Ελλάδα x Φύλο	0.571	0.340	1.770	0.093
Πορτογαλία x Φύλο	0.452	0.344	1.572	0.188
Γουατεμάλα x Φύλο	0.545	0.305	1.725	0.074
Χαβάη x Φύλο	0.230	0.351	1.258	0.513
Προσαρμογή x Φύλο	0.035	0.038	1.035	0.365
Προσαρμογή x Πληθυσμός x Φύλο				0.763



Διάγραμμα 13. Καμπύλες επιβίωσης θηλυκών (Α) και αρσενικών (Β) πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στην F₂, F₅, F₇ και F₉ γενεά εργαστηρίου. Πενήντα έως 100 ζεύγη ενηλίκων χρησιμοποιήθηκαν για κάθε πληθυσμό.

οι οποίοι παρουσίασαν στην F₂ γενεά υψηλή επιβίωση μέχρι την ημέρα 40 (Διάγραμμα 13). Η επιβίωση των αρσενικών από την Κένυα και την Ελλάδα παρουσίασε παρόμοια εικόνα κατά την προσαρμογή τους στο εργαστήριο, δηλαδή υψηλή επιβίωση (> 80 %) μέχρι την ημέρα 20 η οποία συνοδεύτηκε στη συνέχεια από βαθμιαία μείωση μέχρι το τέλος της ζωής τους. Παρόμοια εικόνα εμφάνισαν και τα αρσενικά από τη Χαβάη και τη Γουατεμάλα, με εντονότερη μείωση της επιβίωσης μετά την 20^η ημέρα σε σχέση με τους πληθυσμούς από την Κένυα και την Ελλάδα (Διάγραμμα 13). Τα αρσενικά της F₂ και F₉ γενεάς εργαστηρίου από την Πορτογαλία παρουσίασαν υψηλότερα ποσοστά επιβίωσης (\approx 80 %) μέχρι την ημέρα 40 σε σχέση με εκείνα της F₅ και F₇ γενεάς (40 %). Μετά την ηλικία αυτή, παρατηρήθηκε βαθμιαία μείωση της επιβίωσης των αρσενικών στην F₂ γενεά και εντονότερη μείωση σε εκείνα της F₉ γενεάς.

Στον Πίνακα 26 δίνονται οι περίοδοι αναπαραγωγής των θηλυκών των πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στην F₂, F₅, F₇ και F₉ γενεά εργαστηρίου. Η περίοδος πρωτοτοκίας μειώθηκε για όλους τους πληθυσμούς από την F₂ στην F₉ γενεά εργαστηρίου. Η περίοδος ωοτοκίας δεν παρουσίασε ενιαία τάση μεταξύ των πληθυσμών, καθώς αυξήθηκε για τους πληθυσμούς από την Ελλάδα, τη Γουατεμάλα και την Κένυα, ενώ μειώθηκε για εκείνους από την Πορτογαλία και τη Χαβάη (Πίνακας 26). Παρόμοια τάση μεταξύ των πληθυσμών παρατηρήθηκε και για την περίοδο μετά την ωοτοκία, η οποία παρουσίασε αύξηση από την F₂ στην F₉ γενεά εργαστηρίου για τους πληθυσμούς από τη Γουατεμάλα και τη Χαβάη, ενώ μειώθηκε για εκείνους από την Ελλάδα, την Πορτογαλία και την Κένυα. (Πίνακας 26).

Η μέση και μέγιστη ωοπαραγωγή των θηλυκών των πέντε πληθυσμών στην F₂, F₅, F₇ και F₉ γενεά εργαστηρίου δίνεται στον Πίνακα 27. Η προσαρμογή στο εργαστήριο επηρέασε με διαφορετικό τρόπο τη μέση ωοπαραγωγή των θηλυκών στους διαφορετικούς πληθυσμούς, με τα θηλυκά από την Κένυα να παρουσιάζουν τις μικρότερες αυξομειώσεις (Πίνακας 27). Η ανάλυση παραλλακτικότητας έδειξε σημαντική επίδραση του πληθυσμού ($F = 28.2$, $df = 4$, $P < 0.01$) και μη σημαντική επίδραση της προσαρμογής στο εργαστήριο ($F = 2.2$, $df = 3$, $P = 0.08$) στην ωοπαραγωγή των θηλυκών. Στην ίδια ανάλυση, η αλληλεπίδραση πληθυσμός x προσαρμογή στο εργαστήριο ήταν σημαντική ($F = 4.1$, $df = 12$, $P < 0.01$), δείχνοντας ότι η προσαρμογή στο

Πίνακας 26. Διάρκεια περιόδων αναπαραγωγής θηλυκών των πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στην F₂, F₅, F₇ και F₉ γενεά εργαστηρίου. Τα θηλυκά ωτοκούσαν σε κοίλα πλαστικά ημισφαίρια.

Περίοδοι αναπαραγωγής- Προέλευση	Γενεά – Μέση διάρκεια (ημέρες ± SE)			
	F ₂	F ₅	F ₇	F ₉
Πρωτοκία				
Κενυα	9.6 ± 0.6 αβ	7.6 ± 0.3 γ	10.8 ± 0.7 α	8.7 ± 0.4 βγ
Πορτογαλία	19.3 ± 2.3 α	20.4 ± 2.8 α	17.3 ± 1.9 α	11.1 ± 0.6 β
Ελλάδα	18.7 ± 1.2 α	17.8 ± 1.1 αβ	17.2 ± 1.4 αβ	15.7 ± 0.7 β
Χαβάη	13.0 ± 0.8 α	11.6 ± 0.8 αβ	9.9 ± 0.5 β	9.8 ± 1.1 β
Γουατεμάλα	17.8 ± 0.9 α	15.0 ± 1.3 αβ	13.6 ± 1.1 βγ	10.9 ± 0.7 γ
Ωτοκία				
Κενυα	21.7 ± 1.5 α	24.6 ± 1.6 α	25.9 ± 1.6 α	26.8 ± 1.4 α
Πορτογαλία	36.7 ± 2.7 α	31.3 ± 3.5 αβ	28.8 ± 3.6 αβ	25.3 ± 2.3 β
Ελλάδα	35.2 ± 2.3 α	31.8 ± 2.4 α	32.2 ± 1.7 α	36.4 ± 2.6 α
Χαβάη	15.9 ± 1.6 αβ	13.8 ± 0.9 β	18.5 ± 1.4 α	12.8 ± 1.3 β
Γουατεμάλα	19.8 ± 1.6 α	16.8 ± 2.1 α	21.8 ± 1.8 α	20.2 ± 2.2 α
Μετά την ωτοκία				
Κενυα	7.8 ± 1.0 α	4.6 ± 0.6 β	6.4 ± 1.2 αβ	6.0 ± 0.9 αβ
Πορτογαλία	4.9 ± 1.1 α	4.8 ± 0.8 α	6.3 ± 1.4 α	3.1 ± 0.4 β
Ελλάδα	4.2 ± 0.8 β	3.4 ± 0.5 β	6.2 ± 0.7 α	3.5 ± 0.6 β
Χαβάη	4.2 ± 0.6 β	4.8 ± 0.8 αβ	3.2 ± 0.5 β	6.6 ± 0.7 α
Γουατεμάλα	2.5 ± 0.3 α	4.6 ± 1.1 α	3.7 ± 1.3 α	3.0 ± 0.5 α

Μέσοι όροι στην ίδια γραμμή που ακολουθούνται από το ίδιο γράμμα δε διαφέρουν σημαντικά σύμφωνα με το κριτήριο log-rank (P > 0.05)

Πίνακας 27. Ωοπαραγωγή θηλυκών των πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στην F₂, F₅, F₇ και F₉ γενεά εργαστηρίου. Τα θηλυκά ωτοκούσαν σε κοίλα πλαστικά ημισφαίρια.

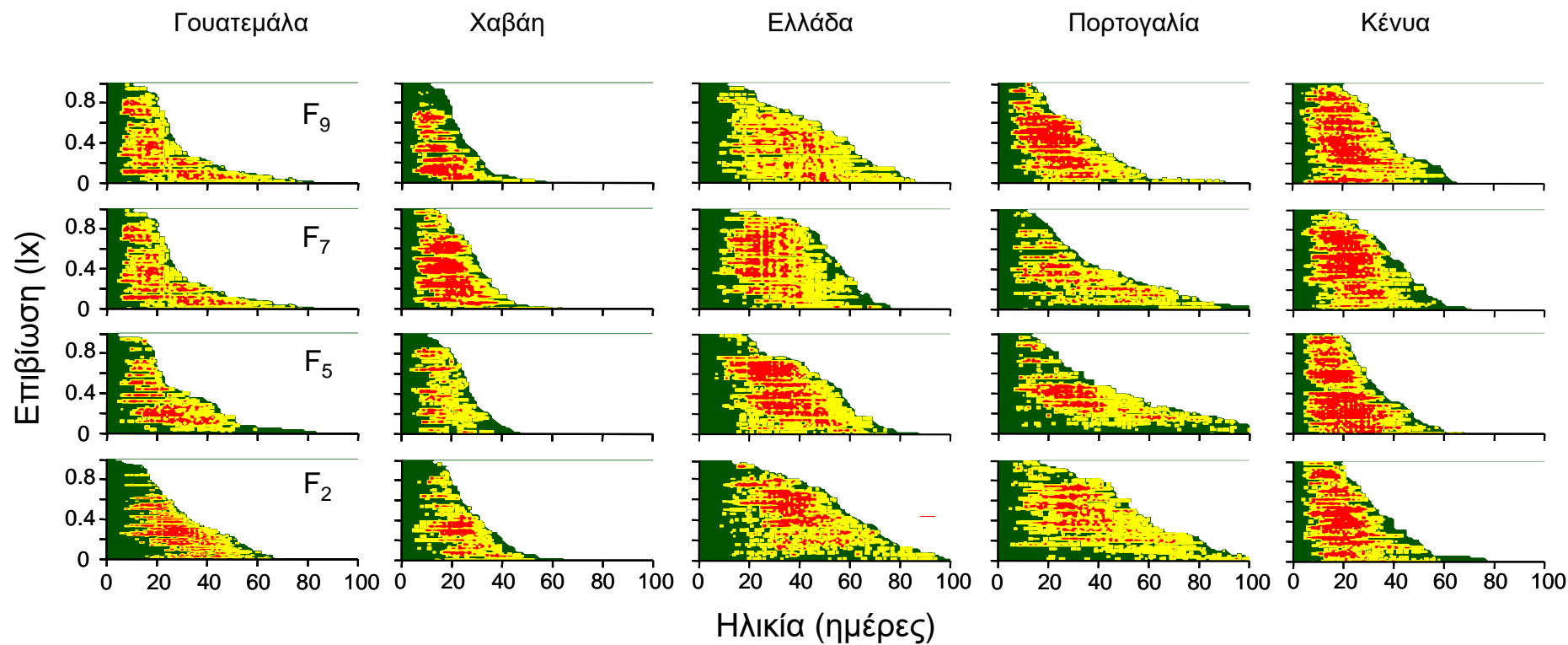
Προέλευση	Γενεά-Ωοπαραγωγή							
	F ₂		F ₅		F ₇		F ₉	
	Μέση	Μέγιστη	Μέση	Μέγιστη	Μέση	Μέγιστη	Μέση	Μέγιστη
Κενυα	433.6	534.1	525.3	746.8	472.7	545.1	486.1	597.8
Πορτογαλία	371.4	585.0	272.8	615.3	240.7	507.4	440.4	728.0
Ελλάδα	382.2	555.4	495.6	700.3	426.4	488.9	377.4	627.1
Χαβάη	180.8	338.3	131.7	162.3	404.8	608.0	221.6	318.3
Γουατεμάλα	230.3	487.6	210.7	385.0	318.1	551.5	269.3	638.7

Μέση ωοπαραγωγή = $\sum_{x=\alpha}^{\beta} I_x M_x$, Μέγιστη ωοπαραγωγή = $(\sum_{x=\alpha}^{\beta} M_x)$, I_x : Ποσοστό επιβίωσης στην αρχή της ηλικίας x, M_x : Μέσος αριθμός αυγών θηλυκών ηλικίας x

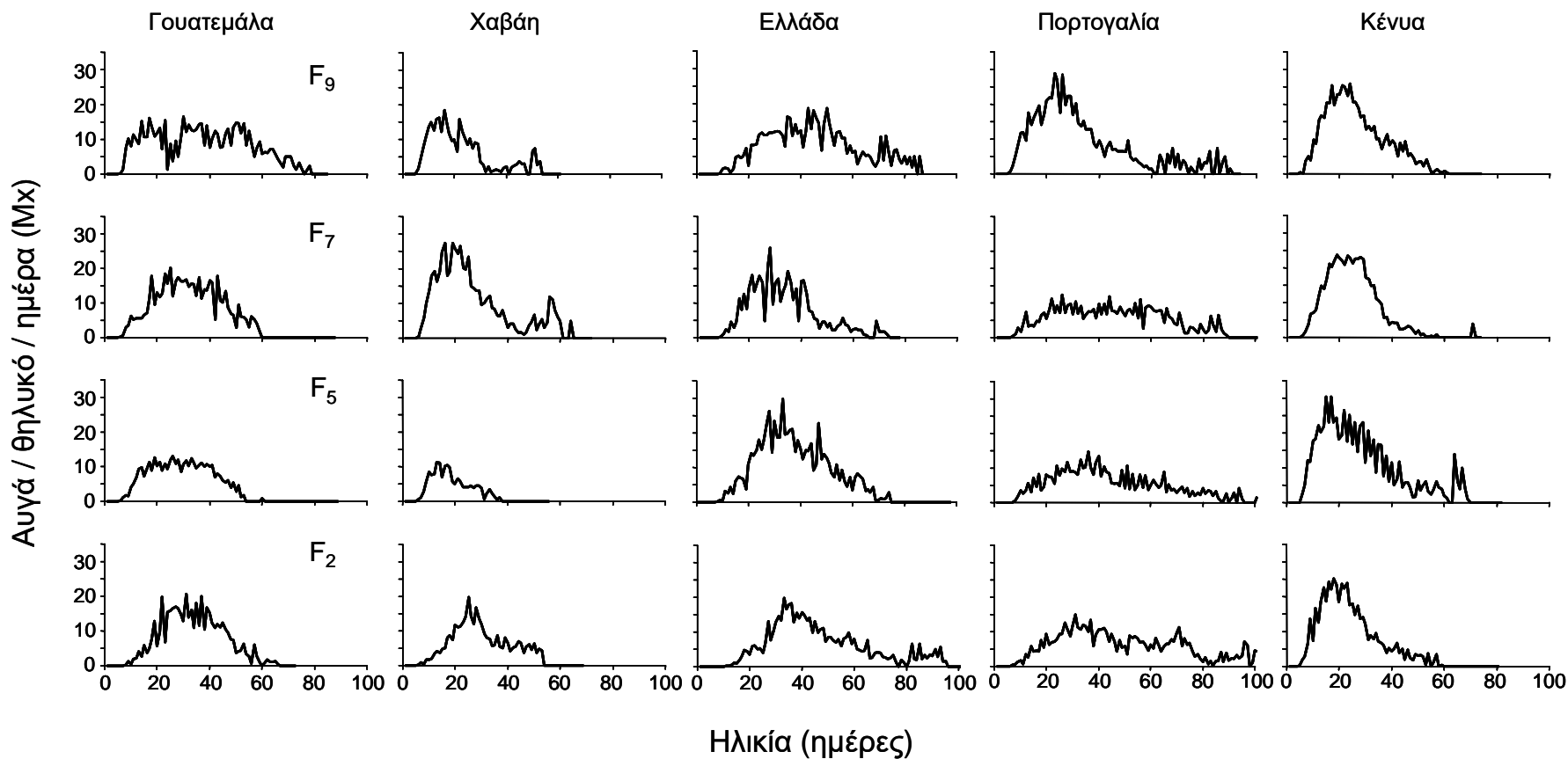
εργαστήριο επηρέασε με διαφορετικό τρόπο την ωοπαραγωγή των διαφορετικών πληθυσμών.

Η λεπτομερής αποτύπωση της ωοτοκίας των θηλυκών των πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στην F₂, F₅, F₇ και F₉ γενεά εργαστηρίου σε σχέση με την ηλικία, δίνεται στο Διάγραμμα 14. Όπως προκύπτει από τα στοιχεία του Διαγράμματος 14, η προσαρμογή στο εργαστήριο επηρέασε με διαφορετικό τρόπο την κατανομή της ωοτοκίας των θηλυκών σε σχέση με την ηλικία, στους διαφορετικούς πληθυσμούς. Οι μεγαλύτερες διαφοροποιήσεις κατά την προσαρμογή των πέντε πληθυσμών στο εργαστήριο, στην κατανομή της ωοτοκίας σε σχέση με την ηλικία, παρατηρήθηκαν για τον πληθυσμό από τη Χαβάη (F₇ και F₉ γενεά εργαστηρίου) και την Πορτογαλία (F₉ γενεά εργαστηρίου), όπου παρατηρήθηκε συγκέντρωση υψηλής ωοπαραγωγής (> 20 αυγά) σε μια σχετικά περιορισμένη χρονική περίοδο σε σχέση με την F₂ γενεά. Επιπλέον, ένα μεγάλο ποσοστό των θηλυκών από τη Χαβάη στην F₅ και F₉ γενεά, πέθαναν χωρίς να αποθέσουν αυγά, φαινόμενο που παρατηρήθηκε και για τα θηλυκά της Γουατεμάλας στην F₂ γενεά. Ο πληθυσμός από την Κένυα παρουσίασε την πιο σταθερή εικόνα σε σχέση με τους υπόλοιπους τέσσερις, καθώς η κατανομή της ωοτοκίας των θηλυκών σε σχέση με την ηλικία παρουσίασε παρόμοια εικόνα κατά την προσαρμογή τους στο εργαστήριο.

Η πορεία της ωοπαραγωγής των θηλυκών των πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στην F₂, F₅, F₇ και F₉ γενεά εργαστηρίου σε σχέση με την ηλικία δίνεται στο Διάγραμμα 15. Όπως προκύπτει από τα στοιχεία του Διαγράμματος 15, οι πέντε πληθυσμοί παρουσίασαν διαφορετική εικόνα κατά την προσαρμογή τους στο εργαστήριο. Τα πιο χαρακτηριστικά παραδείγματα παρατηρήθηκαν στην F₅ γενεά της Χαβάης, όπου η ωοτοκία των θηλυκών μειώθηκε κατά πολύ σε σχέση με τις υπόλοιπες τρεις γενεές, καθώς και στην F₉ γενεά της Πορτογαλίας, όπου παρατηρήθηκε αύξηση της ωοτοκίας σε σχέση με την F₂, F₅ και F₉ γενεά εργαστηρίου. Επιπλέον, η ωοτοκία των θηλυκών από την Κένυα παρουσίασε την ίδια δυναμική κατά την προσαρμογή στο εργαστήριο (Διάγραμμα 15).



Διάγραμμα 14. Λεπτομερής αποτύπωση της ωοτοκίας των θηλυκών στην F₂, F₅, F₇ και F₉ γενεά εργαστηρίου πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου. Κάθε οριζόντια γραμμή απεικονίζει τη διάρκεια ζωής ενός θηλυκού και τα διαφορετικά χρώματα δείχνουν τα επίπεδα της ωοπαραγωγής σε κάθε ηλικία. Πράσινο: 0 αυγά, κίτρινο: 1-20 αυγά, κόκκινο: > 20 αυγά. Χρησιμοποιήθηκαν 50 με 100 θηλυκά για κάθε πληθυσμό.



Διάγραμμα 15. Ωοπαράγωγη στο εργαστήριο (25 °C) στην F₂, F₅, F₇ και F₉ γενεά εργαστηρίου πέντε πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου σε σχέση με την ηλικία των εντόμων. Τα θηλυκά (50 έως 100) ωτοκούσαν σε κοίλα πλαστικά ημισφαίρια.

6.5 Συζήτηση

Τα αποτελέσματα του κεφαλαίου αυτού δείχνουν ότι η προσαρμογή στο εργαστήριο επηρέασε με διαφορετικό τρόπο σημαντικά βιολογικά χαρακτηριστικά των ανηλίκων και ενηλίκων των διαφορετικών πληθυσμών. Συγκεκριμένα, με μοναδική εξαίρεση τον πληθυσμό από την Κένυα, η προσαρμογή στο εργαστήριο είχε ως αποτέλεσμα μείωση της συνολικής διάρκειας ανάπτυξης των ανηλίκων. Η επιβίωση από αυγό έως ενήλικο παρουσίασε αύξηση κατά την προσαρμογή στο εργαστήριο σε όλους τους πληθυσμούς εκτός από εκείνον με προέλευση την Χαβάη. Η προσαρμογή στο εργαστήριο μείωσε τη διάρκεια ζωής των ενηλίκων σε όλους τους πληθυσμούς, εκτός από τα θηλυκά της Κένυας και τα αρσενικά της Γουατεμάλας. Επιπλέον, η περίοδος προωτοκίας των θηλυκών μειώθηκε και στους πέντε πληθυσμούς της μύγας της Μεσογείου κατά την προσαρμογή τους σε σταθερές συνθήκες εκτροφής στο εργαστήριο. Ο πληθυσμός από την Κένυα παρουσίασε τη μεγαλύτερη σταθερότητα σε σημαντικές παραμέτρους της αρμοστικότητας των ενηλίκων (διάρκεια ζωής ενηλίκων, ωοπαραγωγή θηλυκών), κατά την προσαρμογή του στο εργαστήριο σε σχέση με τους υπόλοιπους τέσσερεις πληθυσμούς.

Η διαφορετική προσαρμογή σημαντικών βιολογικών χαρακτηριστικών των ανηλίκων και ενηλίκων των πέντε πληθυσμών που χρησιμοποιήθηκαν κατά την προσαρμογή τους σε συνθήκες σταθερής εκτροφής, οφείλεται πιθανότατα στη διαφορετική γενετική σύσταση των πληθυσμών. Γεωγραφικοί, οικολογικοί και ηθολογικοί φραγμοί είναι δυνατόν να οδηγήσουν στο διαχωρισμό των πληθυσμών και τη δημιουργία μικρότερων πληθυσμιακών μονάδων, οι οποίες μπορεί να διαφέρουν στη γενετική τους σύσταση (Λουκάς, 1992). Η γενετική διαφοροποίηση πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου από γεωγραφικά απομονωμένες περιοχές έχει τεκμηριωθεί με αρκετές γενετικές μελέτες (Gasperi et al., 1991; Malacrida et al., 1992; Malacrida et al., 1998).

Η μείωση της συνολικής διάρκειας ανάπτυξης των ανηλίκων, κατά την προσαρμογή των διαφορετικών πληθυσμών σε σταθερές συνθήκες στο εργαστήριο, επιβεβαιώνεται και από προηγούμενα ερευνητικά δεδομένα σύμφωνα με τα οποία εργαστηριακοί πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου παρουσιάζουν μικρότερη διάρκεια ανάπτυξης προνυμφών σε σχέση με

άγριους πληθυσμούς (Vargas & Carey, 1989). Στη μελέτη αυτή οι Vargas & Carey χρησιμοποίησαν εργαστηριακό πληθυσμό της μύγας της Μεσογείου, ο οποίος είχε εκτραφεί στο εργαστήριο για μεγάλο αριθμό γενεών (350). Τα αποτελέσματα της δικής μας μελέτης δείχνουν ότι η μείωση στη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών όπως παρατηρήθηκε σε τρεις από τους πέντε πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν (Πορτογαλία, Ελλάδα, Γουατεμάλα), είναι δυνατόν να επιτευχθεί και μετά την εκτροφή για έναν σχετικά περιορισμένο αριθμό γενεών (10) στο εργαστήριο.

Μειωμένη διάρκεια ανάπτυξης ανηλίκων κατά την προσαρμογή άγριων πληθυσμών σε σταθερές συνθήκες στο εργαστήριο, έχει αναφερθεί και για άλλα είδη της οικογένειας Tephritidae, όπως το *Bactrocera invadens* (Ekesi et al., 2007), και το *B. cucurbitae* (Miyatake & Yamagishi, 1999). Το γεγονός αυτό είναι πιθανόν να συνδέεται με την θρεπτική αξία της τεχνητής τροφής που χρησιμοποιήθηκε για την εκτροφή των ανηλίκων των διαφορετικών πληθυσμών του εντόμου. Χαρακτηριστικά, όπως η διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών, αποτελούν σημαντικά κριτήρια στην επιλογή της κατάλληλης διαίτας και διαδικασίας μαζικής εκτροφής της μύγας της Μεσογείου, καθώς η θρεπτική αξία μιας διαίτας μπορεί να επηρεάσει σημαντικά τη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών και την επιβίωση των ανηλίκων του εντόμου (Krainacker et al., 1987; Vargas et al., 1994). Υψηλά ποσοστά πρωτεΐνης στη διαίτα των προνυμφών της μύγας της Μεσογείου, συνδέονται με μειωμένη διάρκεια ανάπτυξης ανηλίκων και μεγαλύτερο μέγεθος ενηλίκων (Kaspi et al., 2002). Τα επίπεδα της πρωτεΐνης στην τεχνητή τροφή που χρησιμοποιήθηκε στη μελέτη μας είναι υψηλότερα από εκείνα που περιέχονται στους καρπούς των άγριων ξενιστών του εντόμου (Kaspi et al., 2002), γεγονός που μπορεί να οδήγησε στην αύξηση της επιβίωσης και τη μείωση της διάρκειας ανάπτυξης των ανηλίκων κατά την προσαρμογή των διαφορετικών πληθυσμών του εντόμου στο εργαστήριο. Η διαφορετική ανταπόκριση κάποιων από τους πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν, ως προς την επιβίωση από αυγό έως ενήλικο (Χαβάη) και τη διάρκεια ανάπτυξης των ανηλίκων σταδίων (Κένυα) κατά την προσαρμογή τους στο εργαστήριο σε σχέση με τους υπόλοιπους, οφείλεται πιθανότατα σε διαφορές στη γενετική σύσταση μεταξύ των πληθυσμών. Το γεγονός αυτό μπορεί να επηρέασε την ικανότητα προσαρμογής των ανηλίκων των πληθυσμών αυτών σε συνθήκες σταθερής

εκτροφής στο εργαστήριο.

Με εξαίρεση τα θηλυκά από την Κένυα και τα αρσενικά από τη Γουατεμάλα, η προσαρμογή των διαφορετικών πληθυσμών σε σταθερές συνθήκες στο εργαστήριο είχε ως αποτέλεσμα μείωση στη διάρκεια ζωής των ενηλίκων (Πίνακες 23 & 24). Παράλληλα, τα αποτελέσματα του κεφαλαίου αυτού δείχνουν ότι η προσαρμογή στο εργαστήριο μειώνει την περίοδο προωτοκίας όλων των πληθυσμών (Πίνακας 26). Σε ανάλογα αποτελέσματα κατέληξαν οι Vargas & Carey (1989) σε μελέτη με αντικείμενο τις δημογραφικές παραμέτρους ενός εργαστηριακού και τεσσάρων άγριων πληθυσμών του *C. capitata*. Στην ίδια μελέτη οι Vargas & Carey κατέληξαν στο συμπέρασμα ότι κάτω από σταθερές και ευνοϊκές συνθήκες στο εργαστήριο, όπου η τροφή δεν αποτελεί περιοριστικό παράγοντα και η πιθανότητα θανάτου από εξωτερικούς παράγοντες (π.χ. αρπακτικότητα) πρακτικά μηδενίζεται, η γενετική επιλογή ευνοεί τα άτομα με συγκεκριμένα δημογραφικά χαρακτηριστικά (υψηλή ωοπαραγωγή, μειωμένη περίοδος προωτοκίας). Ωστόσο, οι υψηλοί ρυθμοί ανάπτυξης των εργαστηριακών πληθυσμών έχουν και κόστος, το οποίο μεταφράζεται σε μειωμένη διάρκεια ζωής των ενηλίκων (Vargas & Carey, 1989). Η μείωση της περιόδου προωτοκίας οδηγεί σε μείωση της διάρκειας ζωής των θηλυκών, εξαιτίας αρνητικής γενετικής συσχέτισης μεταξύ της ωοπαραγωγής σε νεαρή ηλικία και της επιβίωσης (Miyatake, 1997; Partridge et al., 1999).

Η μείωση της περιόδου προωτοκίας των θηλυκών κατά την προσαρμογή των διαφορετικών πληθυσμών στο εργαστήριο, είναι δυνατόν να οφείλεται και σε ακούσια επιλογή κατά τη συλλογή των αυγών για κάθε νέα γενεά (Meats et al., 2004). Κατά την εκτροφή των διαφορετικών πληθυσμών στο εργαστήριο παρέχονταν επαρκής χρόνος στα θηλυκά προκειμένου αυτά να ωριμάσουν αναπαραγωγικά, πριν την τοποθέτηση των υποστρωμάτων ωοτοκίας στα κλουβιά της εκτροφής. Επιπλέον, η μεθοδολογία που ακολουθήθηκε στη μελέτη μας (συλλογή αυγών από τα θηλυκά σε διαφορετικές ηλικίες) μειώνει την πιθανότητα μιας τέτοιας τεχνητής επιλογής. Ωστόσο, είναι πιθανόν θηλυκά με μικρότερη περίοδο προωτοκίας σε σύγκριση με κάποια άλλα στο εσωτερικό των κλουβιών να συνεισφέρανε μεγαλύτερο αριθμό αυγών κατά τη χρονική στιγμή που στα κλουβιά τοποθετούνταν τα υποστρώματα ωοτοκίας. Το γεγονός αυτό είναι πιθανό να

είχε ως συνέπεια τη συμμετοχή των γονιδίων των θηλυκών με μικρότερη περίοδο προωτοκίας στις επόμενες γενεές σε μεγαλύτερο βαθμό σε σχέση με εκείνα των θηλυκών που ωρίμαζαν αναπαραγωγικά σε μεγαλύτερη ηλικία.

Η μειωμένη επιβίωση των ενηλίκων των περισσότερων πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου κατά την προσαρμογή τους σε συνθήκες εργαστηρίου, όπως αποτυπώθηκε στα αποτελέσματα του κεφαλαίου αυτού είναι δυνατόν να οφείλεται και σε άλλους γενετικούς παράγοντες. Κατά το αρχικό στάδιο προσαρμογής ενός άγριου πληθυσμού σε συνθήκες εργαστηρίου, γίνεται επιλογή των ατόμων τα οποία προσαρμόζονται καλύτερα στις συνθήκες τεχνητής εκτροφής (θερμοκρασία, σχετική υγρασία, τεχνητή τροφή, περιορισμένος χώρος στα κλουβιά εκτροφής) (Miyatake, 1998). Σε περίπτωση που το μέγεθος του αρχικού πληθυσμού μειωθεί δραστικά λόγω μη-προσαρμογής στο αρχικό αυτό στάδιο, ο πληθυσμός είναι δυνατόν να αντιμετωπίσει το φαινόμενο της «γενετικής στενωπού» (genetic bottleneck) (Futuyma, 2005), το οποίο μειώνει σε σημαντικό βαθμό την γενετική παραλλακτικότητα του πληθυσμού. Το γεγονός αυτό μπορεί να σημαίνει απώλεια αλληλόμορφων που σχετίζονται με σημαντικές παραμέτρους της αρμοστικότητας των ενηλίκων, όπως για παράδειγμα τη διάρκεια ζωής των ενηλίκων, οδηγώντας σε μείωση του συγκεκριμένου χαρακτηριστικού κατά την προσαρμογή του πληθυσμού στο εργαστήριο.

Τα αποτελέσματα του κεφαλαίου αυτού δείχνουν ότι ο πληθυσμός από την Κένυα παρουσίασε την πιο σταθερή εικόνα κατά την προσαρμογή του στο εργαστήριο, ως προς σημαντικές παραμέτρους της αρμοστικότητας των ενηλίκων, όπως η διάρκεια ζωής των ενηλίκων και η ωοπαραγωγή των θηλυκών. Όπως αναφέρεται και παραπάνω η προσαρμογή ενός πληθυσμού σε σταθερές συνθήκες εκτροφής στο εργαστήριο μπορεί να θεωρηθεί ως μια μορφή γενετικής καταπόνησης (stress), καθώς συνδέεται σε αρκετές περιπτώσεις με μεγάλη μείωση της γενετικής παραλλακτικότητας (Chapman et al., 1998). Πληθυσμοί με μεγάλη γενετική παραλλακτικότητα αναμένεται ότι θα παρουσιάσουν μεγαλύτερη ικανότητα προσαρμογής σε ένα νέο περιβάλλον, όπως το εργαστήριο (Futuyma, 2005). Γενετικές μελέτες δείχνουν ότι η Κένυα αποτελεί πιθανότατα την περιοχή προέλευσης της μύγας της Μεσογείου, καθώς πληθυσμοί από την Κένυα παρουσιάζουν μεγαλύτερη γενετική παραλλακτικότητα σε σχέση με άλλους, γεωγραφικά απομονωμένους

πληθυσμούς του εντόμου (Gasperi et al., 2002; Malacrida et al., 1992; Malacrida et al., 1998). Συνεπώς, η μεγαλύτερη σταθερότητα του πληθυσμού από την Κένυα σε σχέση με τους υπόλοιπους τέσσερις κατά την προσαρμογή στο εργαστήριο, είναι δυνατόν να οφείλεται στο γεγονός ότι ο πληθυσμός αυτός διαθέτει, ως προγονικός, μεγαλύτερη ποικιλία αλληλόμορφων η οποία του προσδίδει μεγαλύτερη ικανότητα προσαρμογής σε σταθερές συνθήκες εκτροφής στο εργαστήριο.

Η καταπολέμηση της μύγας της Μεσογείου με τη μέθοδο εξαπόλυσης στειρωμένων εντόμων (SIT) βασίζεται σε φυλές στις οποίες τα δύο φύλα διαχωρίζονται με γενετικές μεθόδους (GSS) (Dyck et al., 2005). Τα αποτελέσματα της μελέτης μας δείχνουν ότι οι άγριοι πληθυσμοί, οι οποίοι αποτελούν τη βάση για την ανάπτυξη τέτοιων φυλών, θα πρέπει να προέρχονται από την περιοχή προέλευσης του είδους (Κένυα), καθώς αυτοί παρουσιάζουν σταθερή διάρκεια ζωής ενηλίκων και ωοπαραγωγή θηλυκών κατά την προσαρμογή στο εργαστήριο. Η σταθερότητα στα παραπάνω βιολογικά χαρακτηριστικά των ενηλίκων είναι απαραίτητη κατά τη μαζική εκτροφή φυλών της μύγας της Μεσογείου που χρησιμοποιούνται σε προγράμματα μαζικής εξαπόλυσης στειρωμένων αρσενικών.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 7

7 ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ ΣΥΝΩΣΤΙΣΜΟΥ ΚΑΤΑ ΤΗΝ ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΤΩΝ ΠΡΟΝΥΜΦΩΝ ΣΤΗ ΒΙΟΛΟΓΙΑ ΕΝΟΣ ΜΑΚΡΟΒΙΟΥ ΚΑΙ ΕΝΟΣ ΒΡΑΧΥΒΙΟΥ ΠΛΗΘΥΣΜΟΥ ΤΗΣ ΜΥΓΑΣ ΤΗΣ ΜΕΣΟΓΕΙΟΥ

7.1 Περίληψη

Μελετήθηκε στο εργαστήριο στους 25 °C η επίδραση της πυκνότητας των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους: (1) στην επιβίωση και διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών και νυμφών, (2) στο μήκος και στο βάρος των νυμφών και (3) στη διάρκεια ζωής των ενηλίκων και την ωοπαραγωγή των θηλυκών ενός μακρόβιου και ενός βραχύβιου πληθυσμού της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από την Ελλάδα και τη Γουατεμάλα αντίστοιχα. Οι δύο πληθυσμοί ανταποκρίθηκαν με διαφορετικό τρόπο στις συνθήκες καταπόνησης που προέρχονται από το συνωστισμό των προνυμφών. Συγκεκριμένα, η αύξηση της πυκνότητας των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους: (1) μείωσε την επιβίωση των προνυμφών και νυμφών μόνο στην περίπτωση του βραχύβιου και όχι του μακρόβιου πληθυσμού, (2) αύξησε τη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών μόνο στην περίπτωση του μακρόβιου πληθυσμού, (3) μείωσε το μέγεθος (μήκος και βάρος) των νυμφών και των δύο πληθυσμών και (4) μείωσε τη διάρκεια ζωής των ενηλίκων και την ωοπαραγωγή των θηλυκών και των δύο πληθυσμών. Σχολιάζεται η σημασία των παραπάνω ευρημάτων για την κατανόηση της επίδρασης του ανταγωνισμού των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους στις βιολογικές παραμέτρους των ανηλίκων και ενηλίκων της μύγας της Μεσογείου. Επίσης, σχολιάζεται η διαφορετική ανταπόκριση των δύο πληθυσμών κάτω από συνθήκες αυξημένης πυκνότητας προνυμφών, σε σχέση με την προέλευσή τους.

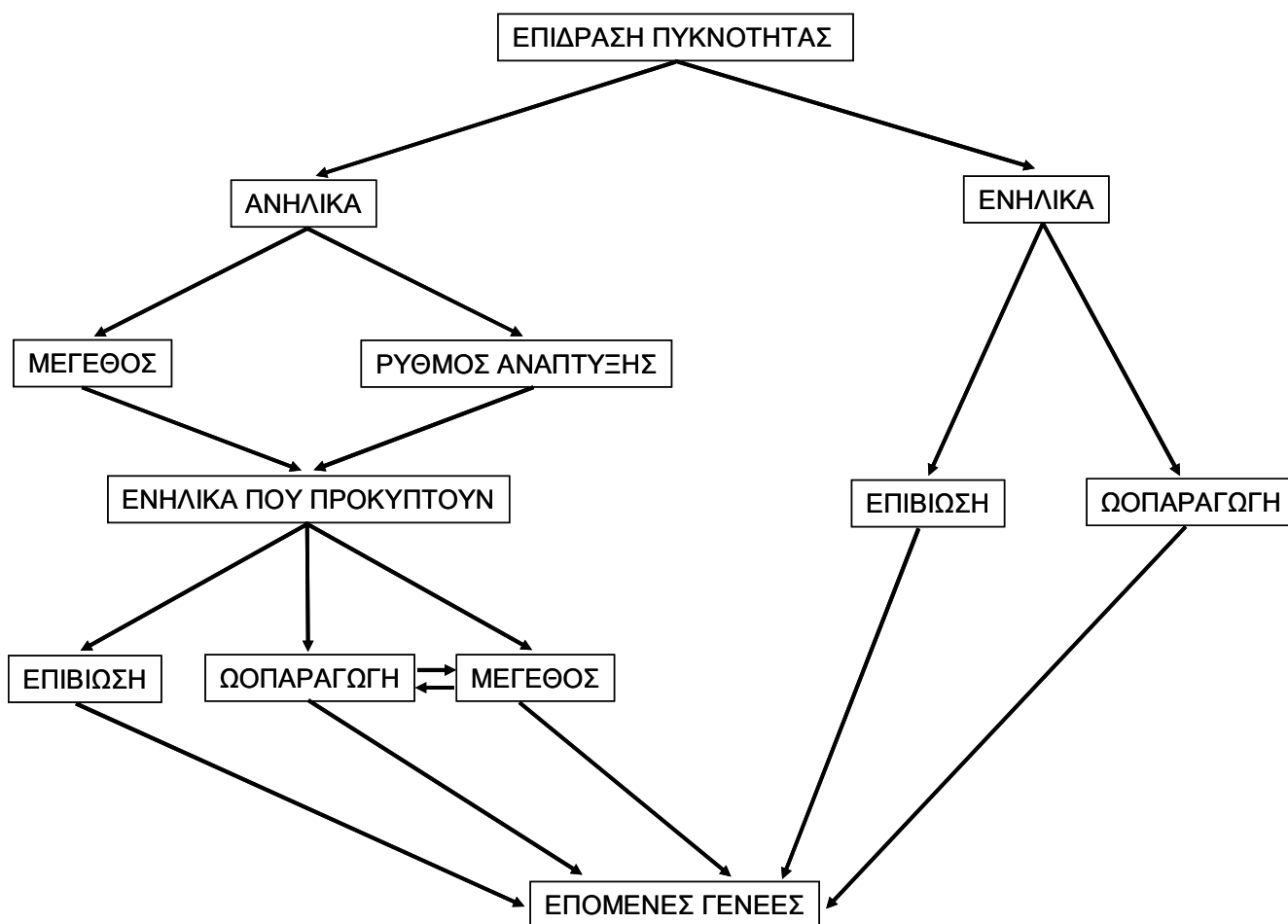
7.2 Εισαγωγή

Η δυναμική πληθυσμών ειδών εντόμων επηρεάζεται από παράγοντες που επιδρούν, τόσο κατά τη διάρκεια ανάπτυξης των ανηλίκων, όσο και κατά το στάδιο του ενήλικου (Wilbur, 1980). Ειδικότερα, στα έντομα ο ενδοειδικός ανταγωνισμός που προκαλείται από την αυξημένη πυκνότητα των προνυμφών επηρεάζει την ανάπτυξή τους (Applebaum & Heifetz, 1999), κυρίως μέσω των επιδράσεων του στην ποσότητα της διαθέσιμης τροφής (Gibbs et al., 2004). Διακρίνονται δύο είδη ενδοειδικού ανταγωνισμού: (α) ο ανταγωνισμός τύπου «scramble» και (β) ο ανταγωνισμός τύπου «contest». Στον ανταγωνισμό τύπου «scramble» οι πόροι που αποτελούν περιοριστικό παράγοντα κατανέμονται ισομερώς μεταξύ των ατόμων του πληθυσμού. Στην περίπτωση αυτή όλα τα άτομα του πληθυσμού υφίστανται τις δυσμενείς επιδράσεις, εξαιτίας εξάντλησης των διαθέσιμων πόρων (Speight et al., 2008). Αντίθετα στον ανταγωνισμό τύπου «contest», κάποια από τα άτομα εξασφαλίζουν μεγαλύτερο ποσοστό των διαθέσιμων πόρων περιορίζοντας την πρόσβαση άλλων ατόμων του πληθυσμού σε αυτούς (Speight et al., 2008). Ο ανταγωνισμός τύπου «contest» οδηγεί σε πιο σταθερή δυναμική πληθυσμών σε σχέση με εκείνον τύπου «scramble», καθώς παρά τη συνεχή μείωση των διαθέσιμων πόρων κάποια από τα άτομα του πληθυσμού εξακολουθούν να εξασφαλίζουν τους πόρους που απαιτούνται για ανάπτυξη, επιβίωση και αναπαραγωγή. Αντίθετα ο ανταγωνισμός τύπου «scramble» μπορεί να οδηγήσει σε «υπερεκμετάλλευση» των ενδαιτημάτων, με συνέπεια ελάχιστα ή και κανένα από τα άτομα του πληθυσμού να εξασφαλίζουν τους απαιτούμενους πόρους για επιβίωση και αναπαραγωγή (Speight et al., 2008). Υπό αυτές τις συνθήκες η αναπαραγωγή μειώνεται και το μέγεθος του πληθυσμού μπορεί να μειωθεί δραστικά.

Διάφορα είδη καταπόνησης (στρες), όπως ο συνωστισμός κατά τη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών, έχουν ένα μεταβολικό κόστος για τις προνύμφες των εντόμων, το οποίο εκφράζεται με αυξημένη δαπάνη ενέργειας σε διεργασίες που σε αρκετές περιπτώσεις λειτουργούν σε βάρος της ανάπτυξης, όπως π.χ. η διατήρηση του σώματος (Buchanan, 2000). Ωστόσο, ο βαθμός στον οποίο η ανάπτυξη των εντόμων επηρεάζεται από το συνωστισμό των προνυμφών, καθορίζεται από τη φύση των

αλληλεπιδράσεων ανάμεσα στις προνύμφες και την ποιότητα της διαθέσιμης τροφής (Fielding, 2004). Ο τρόπος με τον οποίο η πυκνότητα των ενηλίκων και ανηλίκων μπορεί να επηρεάσει τη δυναμική πληθυσμών των εντόμων δίνεται στο Σχήμα 5 (Peters & Barbosa, 1977). Ο συνωστισμός στο στάδιο του ενηλίκου επηρεάζει την επιβίωση και την αναπαραγωγή τους. Επιπλέον, ο συνωστισμός των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους επηρεάζει το μέγεθος και το ρυθμό ανάπτυξής τους. Το γεγονός αυτό μπορεί να επηρεάσει σημαντικές παραμέτρους της αρμοστικότητας των ενηλίκων που προκύπτουν, όπως η επιβίωση και η αναπαραγωγή και να έχει σημαντικές συνέπειες στις επόμενες γενεές (Σχήμα 5).

Σε φυτοφάγα είδη εντόμων τα οποία αποθέτουν τα αυγά τους στο εσωτερικό καρπών, η επιλογή των κατάλληλων υποστρωμάτων ωτοκίας έτσι ώστε να διασφαλίζεται η ανάπτυξη των προνυμφών, θεωρείται ως μία μορφή «μητρικής φροντίδας» προς τους απογόνους τους (Diaz-Fleischer & Aluja, 2003). Για παράδειγμα, τα θηλυκά σε πολλά είδη εντόμων αποφεύγουν να αποθέτουν τα αυγά τους σε ήδη προσβεβλημένους καρπούς, συμπεριφορά που συνήθως στοχεύει στην ελαχιστοποίηση των επιπέδων του ενδοειδικού ανταγωνισμού μεταξύ των προνυμφών, λόγω μείωσης της διαθέσιμης τροφής στο εσωτερικό των καρπών (Godfray & Parker, 1992). Στα δίπτερα της οικογένειας Tephritidae και ειδικότερα στο είδος *C. capitata*, σημαντικό ρόλο στην απόρριψη προσβεβλημένων καρπών ως υποστρώματα ωτοκίας, διαδραματίζει η σήμανσή τους από τα θηλυκά με φερομόνη αποτροπής ωτοκίας (Paraj et al., 1992; 1989b; Prokopy et al., 1978). Επειδή οι προνύμφες της μύγας της Μεσογείου ολοκληρώνουν την ανάπτυξή τους αποκλειστικά στο εσωτερικό των καρπών στους οποίους έχουν αποτεθεί τα αυγά, η σήμανση των καρπών με φερομόνη αποτροπής ωτοκίας λειτουργεί πιθανότατα ως ένα μέσο μείωσης του ενδοειδικού ανταγωνισμού μεταξύ των απογόνων των θηλυκών (Paraj & Messing, 1996). Μάλιστα, ο Debouzie (1989) αναφερόμενος στους βιοτικούς παράγοντες που προκαλούν θνησιμότητα σε πληθυσμούς ειδών της οικογένειας Tephritidae, αναφέρει χαρακτηριστικά: «...σε είδη στα οποία τα θηλυκά ωτοκοούν σε καρπούς μεγάλου μεγέθους, όπως το *C. capitata*, ο μέσος αριθμός των προνυμφών στο εσωτερικό των καρπών είναι πάντοτε μικρότερος από μια οριακή τιμή πάνω από την οποία εμφανίζονται οι δυσμενείς συνέπειες του ανταγωνισμού



Σχήμα 5. Επίδραση της πυκνότητας των προνυμφών στη βιολογία ανηλικών και ενηλίκων και τη δυναμική πληθυσμών εντόμων [από Peters & Barbosa (1977) τροποποιημένο].

μεταξύ των προνυμφών». Στην ίδια μελέτη αναφέρεται ότι ο συνολικός αριθμός των προνυμφών της μύγας της Μεσογείου σε ροδάκινα και νεράντζια δεν ξεπερνούσε ποτέ το 100, ενώ ο μέσος αριθμός τους ήταν συνήθως μικρότερος από 20, με αποτέλεσμα η τροφή να είναι διαθέσιμη σε πλεονάζουσες ποσότητες και να εξαντλείται σε σπάνιες περιπτώσεις (Cirio et al. 1972 από Debouzie, 1989). Ωστόσο, τα αποτελέσματα άλλων μελετών δείχνουν ότι παρά την λειτουργική σημασία της φερομόνης αποτροπής ωοτοκίας, τα θηλυκά του *C. capitata* προτιμούν κατά κανόνα να ωοτοκούν σε ήδη προσβεβλημένους καρπούς αποθέτοντας μάλιστα τα αυγά τους σε νύγματα ωοτοκίας που έχουν γίνει από άλλα θηλυκά, γεγονός που μπορεί να οδηγήσει σε αυξημένη πυκνότητα προνυμφών εντός των προσβεβλημένων καρπών (Paraj et al., 1992; 1989a). Μία πιθανή εξήγηση για την εκδήλωση αυτής της συμπεριφοράς, είναι ότι τα θηλυκά αποκομίζουν σημαντικά οφέλη καθώς μειώνεται κατά πολύ ο χρόνος ωοτοκίας, γεγονός που κάτω από συνθήκες πίεσης χρόνου για τα θηλυκά οδηγεί σε αύξηση του ρυθμού απόθεσης των αυγών τους (Paraj & Messing, 1996).

Θεωρητικά πάντως αναμένεται ότι τα θηλυκά ωοτοκούν σε προσβεβλημένους καρπούς, όταν τα οφέλη που αποκομίζουν από την συμπεριφορά αυτή υπερβαίνουν το κόστος που προκύπτει λόγω αύξησης του ανταγωνισμού για τροφή μεταξύ των προνυμφών στο εσωτερικό των καρπών (Paraj & Messing, 1996). Από τα παραπάνω προκύπτει ότι μελέτες με αντικείμενο την επίδραση της πυκνότητας των προνυμφών στη βιολογία της μύγας της Μεσογείου έχουν μεγάλη οικολογική σημασία. Ωστόσο, μέχρι σήμερα στη βιβλιογραφία ο αριθμός των μελετών αυτών είναι ιδιαίτερα περιορισμένος και με μικρό μέγεθος δείγματος στις περισσότερες περιπτώσεις (Dukas et al., 2001; Paraj et al., 1989b; Prokopy & Duan, 1998). Επιπλέον, δεν υπάρχουν μελέτες οι οποίες να εξετάζουν ταυτόχρονα την επίδραση της πυκνότητας των προνυμφών τόσο στην βιολογία των ανηλίκων, όσο και των ενηλίκων που προκύπτουν από αυτά.

Τα άτομα σε φυσικούς πληθυσμούς αντιμετωπίζουν συχνά συνθήκες καταπόνησης (στρες), όπως στέρση τροφής, χαμηλές ή υψηλές θερμοκρασίες κ.α. Η διάρκεια ζωής σε φυσικές συνθήκες εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από τη συχνότητα με την οποία απαντώνται τέτοιες συνθήκες καταπόνησης, την έντασή τους και την ικανότητα των οργανισμών να τις

αντιμετωπίζουν (Vermeulen & Loeschcke, 2007). Η θετική σχέση ανάμεσα στην μακροβιότητα και την ικανότητα των οργανισμών να αντιμετωπίζουν συνθήκες καταπόνησης, έχει αποτελέσει αντικείμενο εκτεταμένης έρευνας τα τελευταία χρόνια. Επιπλέον, ένας μεγάλος αριθμός μελετών με οργανισμούς-μοντέλα, όπως είδη *Drosophila*, ασχολείται με τον εντοπισμό των γονιδίων που εμπλέκονται στην αντιμετώπιση τέτοιων συνθηκών καταπόνησης και τελικά στον καθορισμό της διάρκειας ζωής (Vermeulen & Loeschcke, 2007 και αναφορές που δίνουν). Στη μύγα της Μεσογείου σημαντικός αριθμός μελετών ασχολείται με την επίδραση συνθηκών καταπόνησης κατά το στάδιο του ενηλικού όπως, αυξημένη πυκνότητα, ακτινοβολία και μείωση της θρεπτικής αξίας της τροφής στη διάρκεια ζωής τους και την ωοπαραγωγή των θηλυκών (Carey et al., 2002; 2001; 1995b). Ωστόσο, μέχρι σήμερα δεν υπάρχουν στοιχεία σχετικά με την ανταπόκριση πληθυσμών του εντόμου με μικρότερη ή μεγαλύτερη διάρκεια ζωής ενηλικών σε συνθήκες καταπόνησης που δρουν στα ανήλικα στάδια, όπως ο συνωστισμός των προνυμφών.

Στο παρόν κεφάλαιο εξετάστηκε η υπόθεση ότι δύο διαφορετικοί πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου με μικρότερη και μεγαλύτερη διάρκεια ζωής ενηλικών ανταποκρίνονται με τον ίδιο τρόπο στο συνωστισμό των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους. Για το σκοπό αυτό μελετήθηκε υπό ταυτόσημες εργαστηριακές συνθήκες η επίδραση της πυκνότητας των προνυμφών (1) στην επιβίωση και διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών και νυμφών, (2) στο μέγεθος (μήκος και βάρος) των νυμφών και (3) στη διάρκεια ζωής των ενηλικών και την ωοπαραγωγή των θηλυκών ενός μακρόβιου και ενός βραχύβιου πληθυσμού της μύγας της Μεσογείου.

7.3 Υλικά και μέθοδοι

7.3.1 Γενικά

Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν στους χώρους του Εργαστηρίου Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Π.Θ. από το φθινόπωρο του 2006 μέχρι το φθινόπωρο του 2007. Οι συνθήκες που επικρατούσαν κατά τη διάρκεια των πειραμάτων (θερμοκρασία, σχετική υγρασία, φωτισμός) ήταν παρόμοιες με εκείνες που περιγράφονται στο Κεφάλαιο 2 (Ενότητα 2.1).

Στα πειράματα χρησιμοποιήθηκαν δύο πληθυσμοί της μύγας της

Μεσογείου, ένας με μεγάλη (μακρόβιος) και ένας με μικρή (βραχύβιος) διάρκεια ζωής ενηλίκων. Συγκεκριμένα τα έντομα του μακρόβιου πληθυσμού ήταν F₁ γενεάς και προέρχονταν από προσβεβλημένους καρπούς μανταρινιών από την περιοχή Μαλάκι του νομού Μαγνησίας (βλέπε Κεφάλαιο 2), οι οποίοι συλλέχθηκαν τον Νοέμβριο του 2006. Οι δημογραφικές παράμετροι του πληθυσμού αυτού είχαν προσδιοριστεί με προηγούμενα πειράματα στα οποία διαπιστώθηκε ότι παρουσιάζει παρόμοια δημογραφικά χαρακτηριστικά με τον πληθυσμό από τη Χίο ο οποίος χρησιμοποιήθηκε στα πειράματα του Κεφαλαίου 3 (Ν.Θ. Παπαδόπουλος και συνεργάτες δημοσίευτα στοιχεία, προσωπική επικοινωνία με Ν.Θ. Παπαδόπουλο). Η συλλογή των νυμφών από τους προσβεβλημένους καρπούς και η εκτροφή των ενηλίκων της άγριας γενεάς πραγματοποιήθηκε όπως περιγράφεται στο Κεφάλαιο 2 (Ενότητα 2.2). Τα έντομα του βραχύβιου πληθυσμού προέρχονταν από τη Γουατεμάλα και είχαν εκτραφεί για 25 γενεές στο εργαστήριο (βλέπε Κεφάλαιο 2). Η επιλογή του συγκεκριμένου πληθυσμού ως βραχύβιου στηρίχτηκε στα αποτελέσματα των Κεφαλαίων 3 και 6. Η προσαρμογή του πληθυσμού από τη Γουατεμάλα σε σταθερές συνθήκες εκτροφής στο εργαστήριο δεν επηρέασε τη διάρκεια ζωής των ενηλίκων (βλέπε Κεφάλαιο 6).

Τα αυγά των δύο πληθυσμών μεταφέρονταν με μαλακό πινέλο από τα τεχνητά υποστρώματα ωτοκίας όπου είχαν αποθεθεί (βλέπε Κεφάλαιο 2) σε υγρό διηθητικό χαρτί μαύρου χρώματος. Τα διηθητικό χαρτί είχε κοπεί κατάλληλα, έτσι ώστε να προσαρμόζεται στο εσωτερικό πλαστικού τρυβλίου Petri διαμέτρου 9 cm. Σε κάθε Petri μεταφέρονταν 450 – 500 αυγά. Τα τρυβλία παρέμεναν στους 25 °C για 48 ώρες μέχρι την εκκόλαψη των αυγών.

7.3.2 Επίδραση της πυκνότητας των προνυμφών στη βιολογία των ανηλίκων

Αμέσως μετά την εκκόλαψη τους, προνύμφες των δύο πληθυσμών μεταφέρονταν με μαλακό πινέλο, κάτω από στερεοσκόπιο, σε θρεπτικό υπόστρωμα κατάλληλο για την ανάπτυξή τους. Το θρεπτικό υπόστρωμα των προνυμφών αποτελούνταν από δίσκους βάμβακος διαμέτρου 3 cm εμποτισμένους με 3 ml τεχνητής τροφής (βλέπε Ενότητα 2.2). Οι δίσκοι

βάμβακος ήταν τοποθετημένοι στο εσωτερικών μικρών πλαστικών κυπέλλων χωρητικότητας ml παρόμοιων με αυτά που περιγράφονται στο Κεφάλαιο 3 (Ενότητα 3.3.2). Οι νεοεκκολαφθείσες προνύμφες μοιράζονταν με τυχαίο τρόπο σε έξι μεταχειρίσεις (διαφορετικές πυκνότητες). Η ποσότητα της τροφής παρέμενε σταθερή (3 ml) σε όλες τις μεταχειρίσεις. Οι μεταχειρίσεις που χρησιμοποιήθηκαν, ο αριθμός των επαναλήψεων σε κάθε μεταχείριση και ο συνολικός αριθμός των προνυμφών που χρησιμοποιήθηκαν για κάθε πληθυσμό δίνονται στον Πίνακα 28.

Οι προνύμφες παρέμεναν στους 25 °C μέχρι να ολοκληρωθεί η ανάπτυξή τους. Τρεις ημέρες μετά την τοποθέτηση των προνυμφών στην τεχνητή τροφή, τα κύπελλα με το θρεπτικό υπόστρωμα μεταφέρονταν στο εσωτερικό μεγαλύτερων πλαστικών κυπέλλων διαμέτρου 6 cm που έφεραν λεπτό στρώμα άμμου ως υπόστρωμα νύμφωσης (βλέπε Κεφάλαιο 3). Καθημερινά κατά το τελευταίο δίωρο της φωτόφασης (19:00 – 21:00 h), ελέγχονταν και καταγράφονταν η νύμφωση των προνυμφών σε όλες τις πυκνότητες και για τους δύο πληθυσμούς. Αμέσως μετά τη νύμφωση όλες οι νύμφες τοποθετούνταν ατομικά σε φιαλίδια erpendorf χωρητικότητας 1,5 ml. Όλες οι νύμφες ζυγίζονταν μια ημέρα μετά τη νύμφωσή τους με τη βοήθεια ηλεκτρονικού ζυγού ακριβείας (Precisa 40SM-200A), ενώ παράλληλα μετρούνταν και το μήκος τους με στερεοσκόπιο το οποίο έφερε μεγεθυντικούς φακούς με βαθμολογημένη κλίμακα. Οι νύμφες διατηρούνταν στους 25 °C μέχρι την έξοδο των ενηλίκων η οποία καταγράφονταν καθημερινά.

7.3.3 Επίδραση της πυκνότητας των προνυμφών στη βιολογία των ενηλίκων

Ενήλικα που προέρχονταν από την ανάπτυξη των προνυμφών στις διαφορετικές μεταχειρίσεις τοποθετούνταν σε διαφανές, πλαστικό κλουβί με διάμετρο 9 και ύψος 12 cm (βλέπε Κεφάλαιο 3). Σε κάθε κλουβί τοποθετούνταν ένα ζεύγος ενηλίκων αποτελούμενο από ένα θηλυκό και ένα αρσενικό. Καθημερινά καταγράφονταν η επιβίωση των ενηλίκων και η ωοπαραγωγή των θηλυκών. Η μέτρηση των αυγών πραγματοποιούνταν όπως περιγράφεται στο Κεφάλαιο 3 (Ενότητα 3.3.3). Τα ενήλικα που χρησιμοποιήθηκαν στα πειράματα προέρχονταν και για τους δύο πληθυσμούς

Πίνακας 28. Πυκνότητα των προνυμφών, αριθμός επαναλήψεων και συνολικός αριθμός προνυμφών σε κάθε μεταχείριση για καθένα από τους δύο πληθυσμούς της μύγας της Μεσογείου που χρησιμοποιήθηκαν στα πειράματα.

	Προνύμφες ανά 3 ml τροφής (μεταχειρίσεις)					
	1	5	15	30	60	120
Αριθμός επαναλήψεων	150	20	12	5	4	3
Αριθμός προνυμφών	150	100	180	150	240	360

από τέσσερις μεταχειρίσεις: 1, 15, 60 και 120 προνύμφες / 3 ml τροφής. Χρησιμοποιήθηκαν 40 ζεύγη ενηλίκων (επαναλήψεις) για καθεμιά από τις τέσσερις παραπάνω μεταχειρίσεις και καθένα από τους δύο πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν. Χρησιμοποιήθηκαν 320 ενήλικα για κάθε πληθυσμό.

7.3.4 Στατιστική ανάλυση

Για τον προσδιορισμό της σχέσης ανάμεσα στην πυκνότητα των προνυμφών και (α) την επιβίωση προνυμφών και νυμφών, (β) το μήκος και βάρος νυμφών και (γ) τη διάρκεια ανάπτυξης προνυμφών και νυμφών, χρησιμοποιήθηκε γραμμική συμμεταβολή (Sokal & Rohlf, 1995). Η επίδραση του πληθυσμού, της πυκνότητας των προνυμφών και του φύλου στο μήκος και το βάρος των νυμφών μελετήθηκε με ανάλυση παραλλακτικότητας (ANOVA). Οι επιδράσεις των παραπάνω παραγόντων στη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών και νυμφών προσδιορίστηκαν με το μοντέλο ανάλογων κινδύνων του Cox της μορφής $\lambda(t) = \lambda_0(t) e^{\eta_i(X_i)}$ (6) (Collett, 2003). Αρχικά, το μοντέλο εφαρμόστηκε διαδοχικά τρεις φορές μελετώντας ξεχωριστά την επίδραση του πληθυσμού, της πυκνότητας των προνυμφών και του φύλου στη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών και νυμφών. Στην περίπτωση της διάρκειας ανάπτυξης των προνυμφών ο πληθυσμός και η πυκνότητα των προνυμφών αποτελούσαν τις συμμεταβλητές στο μοντέλο (6), όπου το $\eta_i(X_i) = \beta_0\text{πληθυσμός}_i + \beta_1\text{πυκνότητα}_i + \beta_2\text{πυκνότητα}_i \text{πληθυσμός}_i$ (6α) αποτελούσε το γραμμικό κομμάτι του μοντέλου. Ο παράγοντας πληθυσμός_i είχε την τιμή 1 για προνύμφες του μακρόβιου πληθυσμού, ενώ οι προνύμφες του βραχύβιου πληθυσμού αποτελούσαν την κατηγορία αναφοράς. Ο Kaplan-Meier (KM) εκτιμητής της συνάρτησης επιβίωσης χρησιμοποιήθηκε για την μοντελοποίηση των περιόδων προνυμφικής και νυμφικής ανάπτυξης. Σύγκριση μεταξύ KM εκτιμητών έγινε με τη χρήση του ελέγχου log-rank (Mantel-Cox).

Οι επιδράσεις του πληθυσμού, της πυκνότητας των προνυμφών και του φύλου στη διάρκεια ζωής των ενηλίκων προσδιορίστηκαν επίσης με το μοντέλο Cox. Οι παραπάνω τρεις παράγοντες αποτελούσαν τις συμμεταβλητές στο μοντέλο όπου το $\eta_i(X_i) = \beta_0\text{πληθυσμός}_i + \beta_1\text{φύλο}_i + \beta_2\text{πυκνότητα}_i + \beta_3\text{πληθυσμός}_i \text{φύλο}_i + \beta_4\text{πληθυσμός}_i\text{πυκνότητα}_i +$

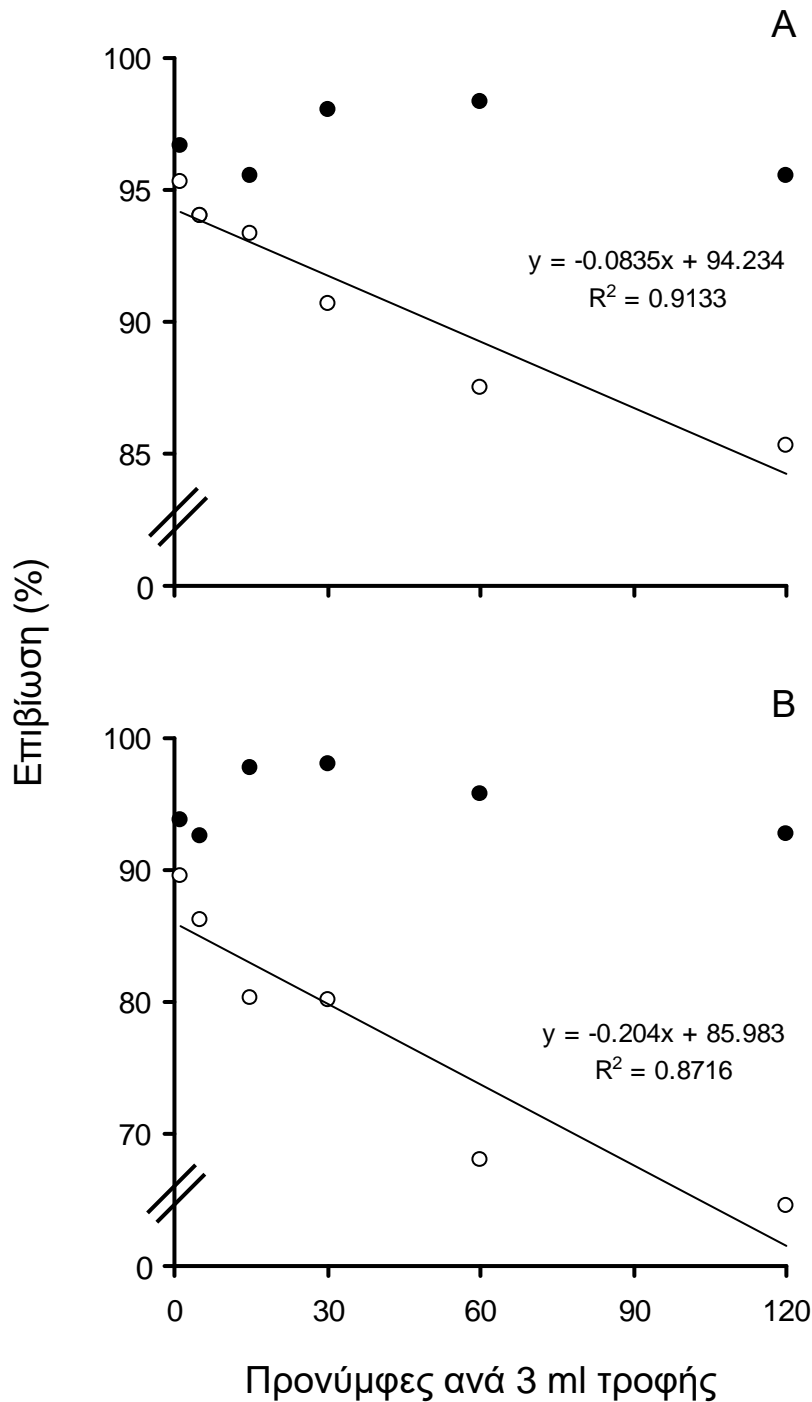
β₅πυκνότητα:φύλοι + β₆πληθυσμός:φύλοι πυκνότητα (7α) αποτελούσε το γραμμικό κομμάτι του μοντέλου. Όλες οι συμμεταβλητές είναι δείκτριες συναρτήσεις με τον παράγοντα φύλοι να λαμβάνει την τιμή 1 για θηλυκό άτομο, τον παράγοντα πληθυσμός να λαμβάνει την τιμή 1 για άτομο του μακρόβιου πληθυσμού, ενώ τα αρσενικά του βραχύβιου πληθυσμού αποτελούσαν την κατηγορία αναφοράς. Ο Kaplan-Meier (KM) εκτιμητής της συνάρτησης επιβίωσης χρησιμοποιήθηκε για την μοντελοποίηση των περιόδων πρωτοκίας, ωοτοκίας και μετα την ωοτοκία. Στα δεδομένα της ωοπαραγωγής των θηλυκών έγινε ανάλυση της παραλλακτικότητας και σύγκριση των μέσων όρων με το κριτήριο Tukey's HSD.

7.4 Αποτελέσματα

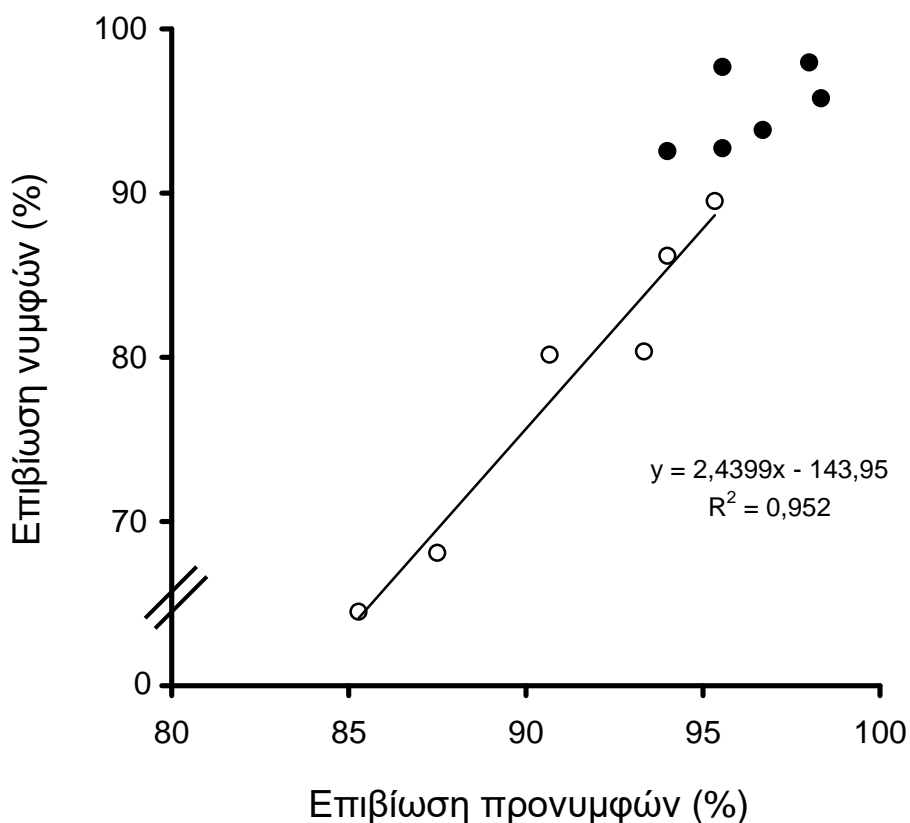
7.4.1 Επίδραση της πυκνότητας των προνυμφών στη βιολογία των ανηλίκων

7.4.1.1 Επιβίωση ανηλίκων σταδίων

Η γραμμική σχέση μεταξύ της πυκνότητας των προνυμφών και της επιβίωσης των προνυμφών ήταν σημαντική ($F = 42.4$, $df = 1$, $P < 0.01$) μόνο στην περίπτωση του βραχύβιου, αλλά όχι του μακρόβιου πληθυσμού ($F = 0.07$, $df = 1$, $P = 0.8$) (Διάγραμμα 16A). Παρόμοια ήταν και τα αποτελέσματα που αφορούσαν και στις νύμφες των δύο πληθυσμών (Διάγραμμα 16B), με τη σχέση ανάμεσα στην επιβίωση των νυμφών και την πυκνότητα των προνυμφών να είναι σημαντική μόνο για τον βραχύβιο ($F = 27.1$, $df = 1$, $P < 0.01$) και όχι για τον μακρόβιο πληθυσμό ($F = 0.2$, $df = 1$, $P = 0.64$). Επιπλέον, η σχέση μεταξύ της επιβίωσης των προνυμφών και των νυμφών βρέθηκε ότι ήταν σημαντική μόνο για τον βραχύβιο ($F = 81.4$, $df = 1$, $P < 0.01$), αλλά όχι για τον μακρόβιο πληθυσμό ($F = 2.0$, $df = 1$, $P = 0.23$) (Διάγραμμα 17). Συνεπώς μπορούμε να προβλέψουμε την επιβίωση των νυμφών στηριζόμενοι σε εκείνη των προνυμφών μόνο στην περίπτωση του βραχύβιου πληθυσμού.



Διάγραμμα 16. Σχέση μεταξύ της πυκνότητας των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους και της επιβίωσης των προνυμφών (A) και των νυμφών (B) για τον μακρόβιο (μαύρος κύκλος) και τον βραχύβιο (λευκός κύκλος) πληθυσμό της μύγας της Μεσογείου. Η εξίσωση γραμμικής συμμεταβολής δίνεται μόνο για τον βραχύβιο πληθυσμό όπου η σχέση ανάμεσα στις παραπάνω παραμέτρους ήταν σημαντική ($P < 0.05$).

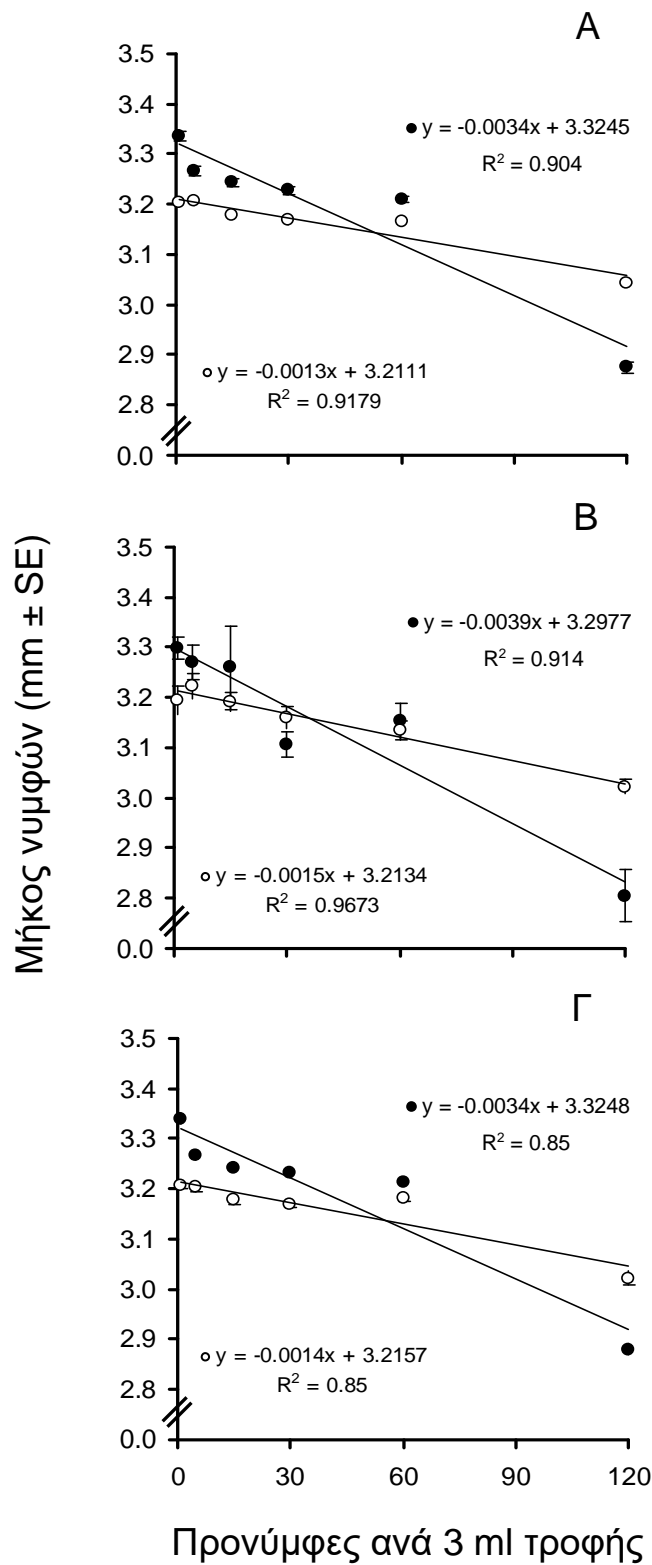


Διάγραμμα 17. Σχέση μεταξύ της επιβίωσης των προνυμφών και της επιβίωσης των νυμφών για τον μακρόβιο (μαύρος κύκλος) και τον βραχύβιο (λευκός κύκλος) πληθυσμό της μύγας της Μεσογείου. Η εξίσωση γραμμικής συμμεταβολής δίνεται μόνο για τον βραχύβιο πληθυσμό όπου η σχέση ανάμεσα στις παραπάνω παραμέτρους ήταν σημαντική ($P < 0.05$).

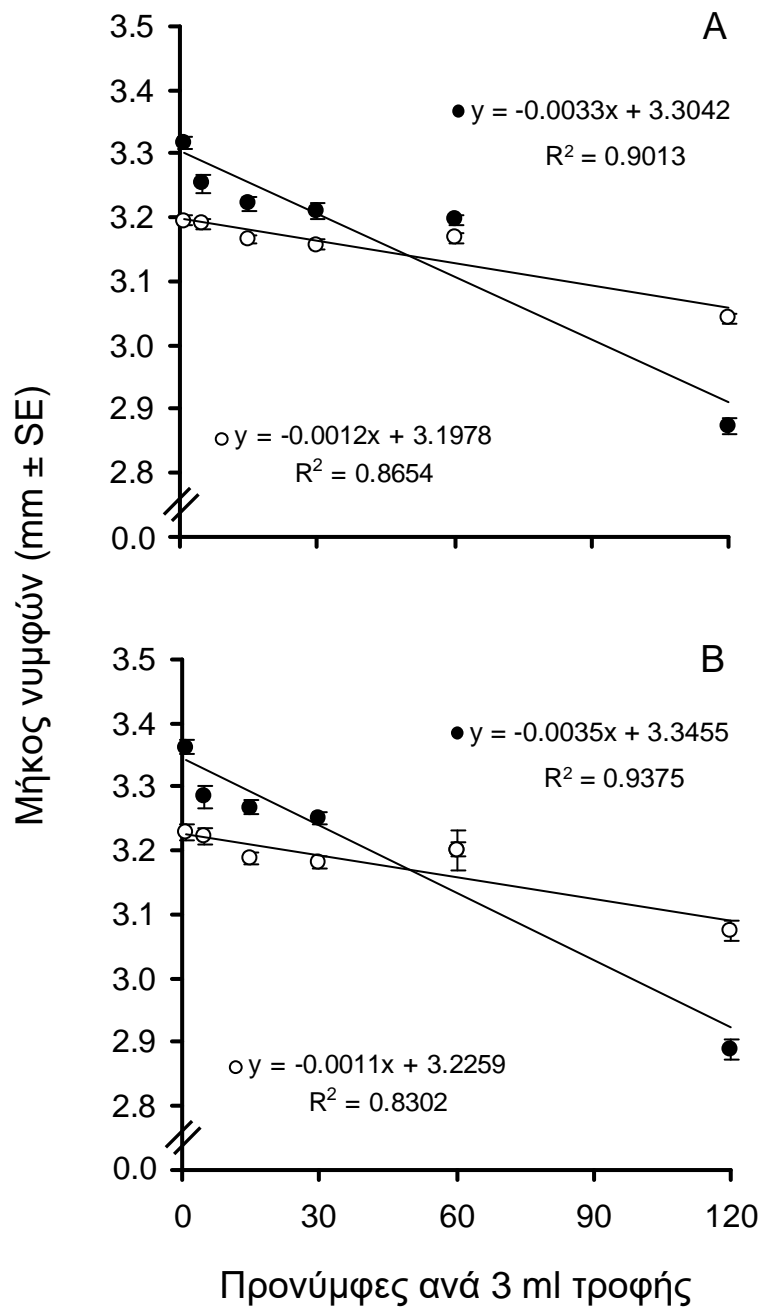
7.4.1.2 Μήκος και βάρος νυμφών

Στο Διάγραμμα 18 δίνεται η σχέση ανάμεσα στο μήκος των νυμφών και την πυκνότητα των προνυμφών για τους δύο πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν. Η γραμμική σχέση ανάμεσα σε αυτές τις μεταβλητές ήταν σημαντική και για τους δύο πληθυσμούς για: (α) ζωντανές και νεκρές ($F_{μακρ.} = 38.1$, $F_{βραχ.} = 42.4$, $df = 1$, $P < 0.01$) (Διάγραμμα 18Α), (β) νεκρές ($F_{μακρ.} = 45.9$, $F_{βραχ.} = 115.5$, $df = 1$, $P < 0.01$) (Διάγραμμα 18Β) και (γ) ζωντανές νύμφες ($F_{μακρ.} = 38.1$, $F_{βραχ.} = 25.02$, $df = 1$, $P < 0.01$) (Διάγραμμα 18Γ). Η ανάλυση της παραλλακτικότητας του μήκους των ζωντανών νυμφών έδειξε σημαντική επίδραση της πυκνότητας των προνυμφών ($F = 2643.2$, $df = 5$, $P < 0.01$), ενώ οι επιδράσεις του πληθυσμού ($F = 74.3$, $df = 1$, $P = 0.07$) και του φύλου ($F = 240.2$, $df = 1$, $P = 0.54$) δεν ήταν σημαντικές. Στην ίδια ανάλυση η αλληλεπίδραση πληθυσμός x πυκνότητα προνυμφών βρέθηκε να είναι σημαντική ($F = 245.7$, $df = 5$, $P < 0.01$), γεγονός που σημαίνει ότι η πυκνότητα των προνυμφών επηρέασε με διαφορετικό τρόπο το μήκος των ζωντανών νυμφών στους δύο πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν. Οι αλληλεπιδράσεις πληθυσμός x φύλο ($F = 0.82$, $df = 1$, $P = 0.39$) και πυκνότητα προνυμφών x φύλο ($F = 0.38$, $df = 5$, $P = 0.84$) δεν ήταν σημαντικές. Παρόμοια αποτελέσματα παρατηρήθηκαν όταν η ανάλυση της παραλλακτικότητας του μήκους των νυμφών πραγματοποιήθηκε μόνο για τις νεκρές νύμφες. Σε αυτήν την ανάλυση η πυκνότητα των προνυμφών επηρέασε σημαντικά ($F = 34.07$, $df = 5$, $P < 0.01$) το μήκος των νεκρών νυμφών, ενώ ο πληθυσμός δεν είχε σημαντική επίδραση ($F = 0.16$, $df = 1$, $P = 0.68$). Η αλληλεπίδραση πληθυσμός x πυκνότητα προνυμφών ήταν σημαντική ($F = 8.1$, $df = 5$, $P < 0.01$). Παράλληλα, προσδιορίστηκε η γραμμική σχέση ανάμεσα στην πυκνότητα των προνυμφών και το μήκος των νυμφών που έδωσαν αρσενικά (Διάγραμμα 19Α) και θηλυκά άτομα (Διάγραμμα 19Β) και για τους δύο πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν. Η παραπάνω σχέση ήταν σημαντική και για τους δύο πληθυσμούς τόσο για τις αρσενικές ($F_{μακρ.} = 33.2$, $F_{βραχ.} = 26.9$, $df = 1$, $P < 0.01$) (Διάγραμμα 19Α), όσο και για τις θηλυκές νύμφες ($F_{μακρ.} = 66.1$, $F_{βραχ.} = 20.5$, $df = 1$, $P < 0.01$) (Διάγραμμα 19Β).

Η γραμμική σχέση ανάμεσα στο βάρος των νυμφών και την πυκνότητα των προνυμφών για τους δύο πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν δίνεται

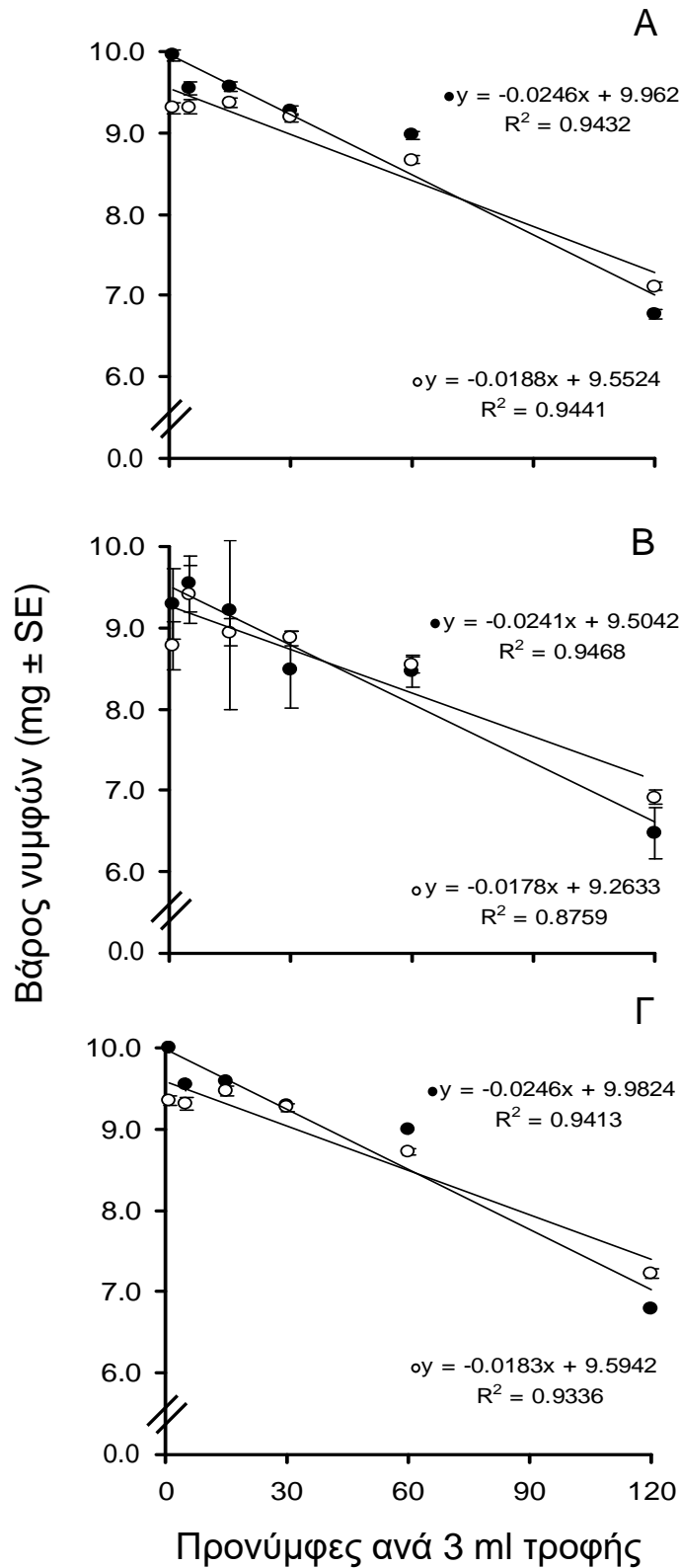


Διάγραμμα 18. Σχέση μεταξύ του μήκους των νυμφών και της πυκνότητας των προνυμφών για ζωντανές + νεκρές (Α), νεκρές (Β) και ζωντανές νύμφες (Γ) για τον μακρόβιο (μαύρος κύκλος) και τον βραχύβιο (λευκός κύκλος) πληθυσμό της μύγας της Μεσογείου.

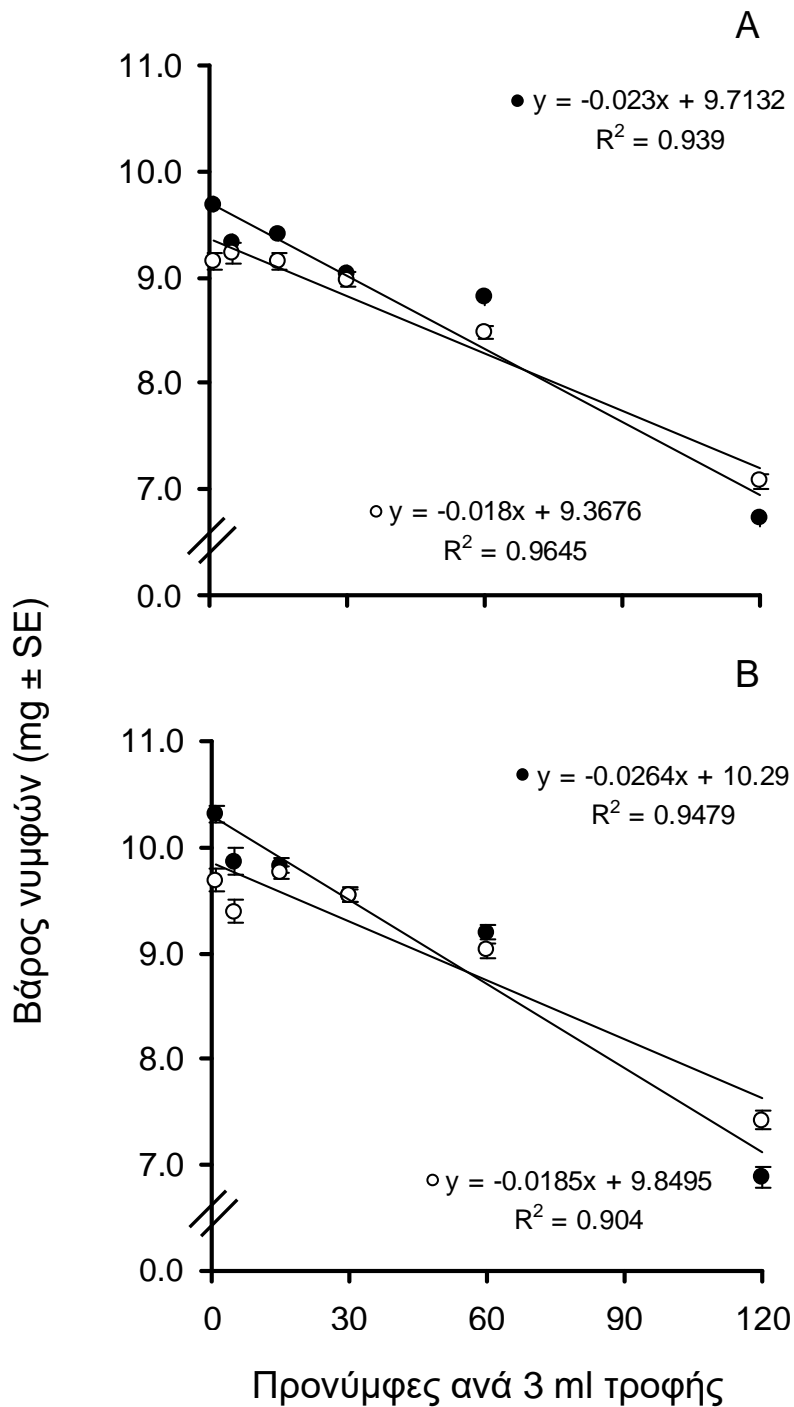


Διάγραμμα 19. Σχέση μεταξύ του μήκους των νυμφών και της πυκνότητας των προνυμφών για αρσενικές (A) και θηλυκές (B) νύμφες για τον μακρόβιο (μαύρος κύκλος) και τον βραχύβιο (λευκός κύκλος) πληθυσμό της μύγας της Μεσογείου.

στο Διάγραμμα 20. Όπως και στην περίπτωση του μήκους των νυμφών, η σχέση ανάμεσα στο βάρος των νυμφών και την πυκνότητα των προνυμφών ήταν σημαντική και για τους δύο πληθυσμούς για: (α) ζωντανές και νεκρές ($F_{μακρ.} = 65.4$, $F_{βραχ.} = 66.5$, $df = 1$, $P < 0.01$) (Διάγραμμα 20A), (β) νεκρές ($F_{μακρ.} = 70.6$, $F_{βραχ.} = 27.8$, $df = 1$, $P < 0.01$) (Διάγραμμα 20B) και (γ) ζωντανές νύμφες ($F_{μακρ.} = 63.2$, $F_{βραχ.} = 57.6$, $df = 1$, $P < 0.01$) (Διάγραμμα 20Γ). Η ανάλυση παραλλακτικότητας έδειξε ότι η πυκνότητα των προνυμφών είχε σημαντική επίδραση στο βάρος των ζωντανών νυμφών ($F = 288.2$, $df = 5$, $P < 0.01$). Οριακά σημαντικές ήταν και οι επιδράσεις τόσο του πληθυσμού ($F = 292.4$, $df = 1$, $P = 0.04$), όσο και του φύλου ($F = 121.4$, $df = 1$, $P = 0.04$). Στην ίδια ανάλυση η αλληλεπίδραση πληθυσμός x πυκνότητα προνυμφών βρέθηκε να είναι σημαντική ($F = 16.2$, $df = 5$, $P < 0.01$), γεγονός που σημαίνει ότι η πυκνότητα των προνυμφών επηρέασε με διαφορετικό τρόπο το βάρος των ζωντανών νυμφών στους δύο πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν. Οι αλληλεπιδράσεις πληθυσμός x φύλο ($F = 0.04$, $df = 1$, $P = 0.84$) και πυκνότητα προνυμφών x φύλο ($F = 2.06$, $df = 5$, $P = 0.22$) δεν ήταν σημαντικές. Όταν η ανάλυση παραλλακτικότητας του βάρους των νυμφών πραγματοποιήθηκε μόνο για τις νεκρές νύμφες βρέθηκε ότι η πυκνότητα των προνυμφών είχε σημαντική επίδραση ($F = 46.4$, $df = 5$, $P < 0.01$), ενώ ο πληθυσμός δεν είχε ($F = 0.001$, $df = 1$, $P = 0.97$). Στην ίδια ανάλυση η αλληλεπίδραση πληθυσμός x πυκνότητα προνυμφών δεν ήταν σημαντική ($F = 1.1$, $df = 5$, $P = 0.34$). Παράλληλα, προσδιορίστηκε η γραμμική σχέση ανάμεσα στην πυκνότητα των προνυμφών και το βάρος των νυμφών που έδωσαν αρσενικά (Διάγραμμα 21A) και θηλυκά άτομα (Διάγραμμα 21B) και για τους δύο πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν. Η παραπάνω σχέση ήταν σημαντική και για τους δύο πληθυσμούς τόσο για τις αρσενικές ($F_{μακρ.} = 60.3$, $F_{βραχ.} = 108.3$, $df = 1$, $P < 0.01$) (Διάγραμμα 21A), όσο και για τις θηλυκές νύμφες ($F_{μακρ.} = 72.5$, $F_{βραχ.} = 38.5$, $df = 1$, $P < 0.01$) (Διάγραμμα 21B).



Διάγραμμα 20. Σχέση μεταξύ του βάρους των νυμφών και της πυκνότητας των προνυμφών για ζωντανές + νεκρές (Α), νεκρές (Β) και ζωντανές νύμφες (Γ) για τον μακρόβιο (μαύρος κύκλος) και τον βραχύβιο (λευκός κύκλος) πληθυσμό της μύγας της Μεσογείου.



Διάγραμμα 21. Σχέση μεταξύ του βάρους των νυμφών και της πυκνότητας των προνυμφών για αρσενικές (A) και θηλυκές (B) νύμφες για τον μακρόβιο (μαύρος κύκλος) και τον βραχύβιο (λευκός κύκλος) πληθυσμό της μύγας της Μεσογείου.

7.4.1.3 Διάρκεια ανάπτυξης ανηλίκων σταδίων

Η μέση διάρκεια ανάπτυξης των ανηλίκων σταδίων σε σχέση με την πυκνότητα κατά την ανάπτυξη των προνυμφών των δύο πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου δίνεται για τα θηλυκά (Πίνακας 29), τα αρσενικά (Πίνακας 30) και τα αρσενικά και θηλυκά μαζί (Πίνακας 31). Η πολυωνυμική σχέση 2^{ου} βαθμού ανάμεσα στη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών και την πυκνότητά τους ήταν σημαντική ($R^2 = 0.90$, $F = 14.2$, $df = 2$, $P < 0.05$) για το μακρόβιο πληθυσμό. Αντίθετα, τόσο η γραμμική ($R^2 = 0.47$, $F = 3.6$, $df = 1$, $P = 0.12$) όσο και η πολυωνυμική σχέση 2^{ου} βαθμού ($R^2 = 0.62$, $F = 2.5$, $df = 2$, $P = 0.22$) ανάμεσα στη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών και την πυκνότητά δεν ήταν σημαντικές στην περίπτωση του βραχύβιου πληθυσμού. Συνεπώς φαίνεται ότι η αύξηση της πυκνότητας των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους έχει ως αποτέλεσμα την αύξηση της διάρκειας ανάπτυξής τους μόνο στην περίπτωση του μακρόβιου πληθυσμού. Η αύξηση αυτή ήταν περισσότερο αισθητή στην πυκνότητα των 120 προνυμφών / 3 ml τροφής (Πίνακας 29). Επιπλέον, η γραμμική σχέση μεταξύ της διάρκειας ανάπτυξης των νυμφών και της πυκνότητας των προνυμφών δεν ήταν σημαντική για κανένα από τους δύο πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν ($F_{μακρ.} = 1.02$, $F_{βραχ.} = 0.6$, $df = 1$, $P > 0.05$).

Ο υπολογισμός των συντελεστών β (Πίνακας 32) του μοντέλου (6α) έδειξε σημαντικές επιδράσεις του πληθυσμού ($\chi^2 = 70.2$, $df = 1$, $P < 0.01$) και της πυκνότητας των προνυμφών ($\chi^2 = 61.1$, $df = 1$, $P < 0.01$), ενώ ο παράγοντας φύλο δεν είχε σημαντική επίδραση ($\chi^2 = 1.4$, $df = 1$, $P = 0.23$) στη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών. Στην ίδια ανάλυση η αλληλεπίδραση πληθυσμός x πυκνότητα προνυμφών ήταν σημαντική ($\chi^2 = 26.5$, $df = 1$, $P < 0.01$), γεγονός που σημαίνει ότι η πυκνότητα των προνυμφών επηρέασε με διαφορετικό τρόπο τη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών σε καθένα από τους δύο πληθυσμούς. Η εφαρμογή του μοντέλου (6) για τη διάρκεια ανάπτυξης των νυμφών έδειξε ότι οι επιδράσεις του πληθυσμού ($\chi^2 = 0.2$, $df = 1$, $P = 0.62$), της πυκνότητας των προνυμφών ($\chi^2 = 1.9$, $df = 1$, $P = 0.16$) και του φύλου ($\chi^2 = 1.4$, $df = 1$, $P = 0.22$) δεν ήταν σημαντικές.

Πίνακας 29. Διάρκεια ανάπτυξης προνυμφικού και νυμφικού σταδίου θηλυκών του μακρόβιου (Ελλάδα) και του βραχύβιου (Γουατεμάλα) πληθυσμού σε σχέση με την πυκνότητα των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους.

Προνύμφες ανά 3 ml τροφής	Μέση διάρκεια (ημέρες ± SE)			
	Προνύμφη		Νύμφη	
	Μακρόβιος	Βραχύβιος	Μακρόβιος	Βραχύβιος
1	5.68 ± 0.04 (n=67)	5.74 ± 0.05 (n=51)	9.80 ± 0.04 (n=67)	9.67 ± 0.07 (n=51)
5	5.67 ± 0.05 (n=37)	5.67 ± 0.05 (n=38)	9.92 ± 0.04 (n=37)	9.84 ± 0.06 (n=38)
15	5.73 ± 0.05 (n=72)	5.65 ± 0.04 (n=71)	9.97 ± 0.02 (n=72)	9.97 ± 0.03 (n=71)
30	5.80 ± 0.06 (n=74)	5.72 ± 0.05 (n=55)	9.97 ± 0.01 (n=74)	9.98 ± 0.01 (n=55)
60	5.59 ± 0.03 (n=106)	5.63 ± 0.03 (n=64)	10.0 ± 0.0 (n=106)	9.95 ± 0.04 (n=64)
120	6.06 ± 0.06 (n=145)	5.75 ± 0.04 (n=86)	9.74 ± 0.03 (n=145)	9.93 ± 0.02 (n=86)

Πίνακας 30. Διάρκεια ανάπτυξης προνυμφικού και νυμφικού σταδίου αρσενικών του μακρόβιου (Ελλάδα) και του βραχύβιου (Γουατεμάλα) πληθυσμού σε σχέση με την πυκνότητα των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους.

Προνύμφες ανά 3 ml τροφής	Μέση διάρκεια (ημέρες ± SE)			
	Προνύμφη		Νύμφη	
	Μακρόβιος	Βραχύβιος	Μακρόβιος	Βραχύβιος
1	5.62 ± 0.03 (n=70)	5.65 ± 0.03 (n=77)	9.71 ± 0.03 (n=70)	9.56 ± 0.05 (n=77)
5	5.78 ± 0.06 (n=50)	5.55 ± 0.00 (n=43)	9.90 ± 0.04 (n=50)	9.88 ± 0.04 (n=43)
15	5.65 ± 0.04 (n=95)	5.60 ± 0.04 (n=64)	9.95 ± 0.02 (n=95)	9.96 ± 0.03 (n=64)
30	5.59 ± 0.04 (n=70)	5.63 ± 0.03 (n=54)	9.96 ± 0.02 (n=70)	9.93 ± 0.04 (n=54)
60	5.59 ± 0.03 (n=120)	5.64 ± 0.03 (n=79)	10.0 ± 0.00 (n=120)	9.94 ± 0.02 (n=79)
120	6.06 ± 0.06 (n=172)	5.75 ± 0.03 (n=112)	9.61 ± 0.03 (n=172)	9.88 ± 0.03 (n=112)

Πίνακας 31. Διάρκεια ανάπτυξης προνυμφικού και νυμφικού σταδίου (αρσενικά και θηλυκά) του μακρόβιου (Ελλάδα) και του βραχύβιου (Γουατεμάλα) πληθυσμού σε σχέση με την πυκνότητα των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους.

Προνύμφες ανά 3 ml τροφής	Μέση διάρκεια (ημέρες ± SE)			
	Προνύμφη		Νύμφη*	
	Μακρόβιος	Βραχύβιος	Μακρόβιος	Βραχύβιος
1	5.65 ± 0.03 γ (n=137)	5.68 ± 0.02 β (n=128)	9.76 ± 0.03 (n=137)	9.60 ± 0.04 (n=128)
5	5.68 ± 0.04 β (n=87)	5.60 ± 0.02 β (n=81)	9.91 ± 0.03 (n=87)	9.86 ± 0.03 (n=81)
15	5.68 ± 0.03 β (n=167)	5.63 ± 0.02 β (n=136)	9.95 ± 0.01 (n=167)	9.97 ± 0.02 (n=136)
30	5.70 ± 0.04 β (n=144)	5.67 ± 0.03 β (n=109)	9.97 ± 0.01 (n=144)	9.95 ± 0.02 (n=109)
60	5.59 ± 0.02 δ (n=226)	5.63 ± 0.02 β (n=143)	10.0 ± 0.0 (n=226)	9.94 ± 0.02 (n=143)
120	6.06 ± 0.05 α (n=317)	5.74 ± 0.02 α (n=198)	9.67 ± 0.02 (n=317)	9.90 ± 0.02 (n=198)

Μέσοι όροι στην ίδια στήλη που ακολουθούνται από το ίδιο γράμμα δε διαφέρουν σημαντικά σύμφωνα με το κριτήριο log-rank ($P > 0.05$). * Σε στάδια στα οποία η πυκνότητα των προνυμφών δεν ήταν σημαντική δεν έγιναν συγκρίσεις μεταξύ των διαφορετικών πυκνοτήτων

Πίνακας 32. Μεταβλητές του μοντέλου ανάλογων κινδύνων του Cox για την επίδραση του πληθυσμού και της πυκνότητας των προνυμφών στη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών.

Πηγή παραλλακτικότητας	β	Τυπικό σφάλμα	Exp(β)	<i>P</i>
Πληθυσμός	0.733	0.070	2.081	< 0.001
Πυκνότητα προνυμφών	-0.002	0.001	0.998	< 0.001
Πληθυσμός x Πυκνότητα προνυμφών	-0.005	0.001	0.995	< 0.001

7.4.2 Επίδραση της πυκνότητας των προνυμφών στη βιολογία των ενηλίκων

7.4.2.1 Επιβίωση

Στον Πίνακα 33 δίνεται η μέση και μέγιστη διάρκεια ζωής των ενηλίκων του μακρόβιου και βραχύβιου πληθυσμού μετά την ανάπτυξή τους σε τέσσερις διαφορετικές πυκνότητες προνυμφών. Η αύξηση της πυκνότητας των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους, οδήγησε σε μείωση της διάρκειας ζωής των ενηλίκων θηλυκών και των δύο πληθυσμών (Πίνακας 33). Παρόμοια τάση παρατηρήθηκε και στα αρσενικά των δύο πληθυσμών, εκτός από τα ενήλικα που προέκυψαν από την πυκνότητα των 60 προνυμφών / 3 ml τροφής στα οποία η διάρκεια ζωής των ενηλίκων παρουσίασε μια πολύ μικρή αύξηση σε σχέση με εκείνα που προέρχονταν από την πυκνότητα των 15 προνυμφών / 3 ml τροφής. Ο υπολογισμός των συντελεστών β (Πίνακας 34) του μοντέλου (7α), έδειξε όπως αναμένονταν σημαντική επίδραση του πληθυσμού ($\chi^2 = 205.9$, $df = 1$, $P < 0.01$) και του φύλου ($\chi^2 = 184.4$, $df = 1$, $P < 0.01$) στη διάρκεια ζωής των ενηλίκων. Η πυκνότητα των προνυμφών βρέθηκε επίσης να έχει σημαντική επίδραση ($\chi^2 = 8.1$, $df = 1$, $P < 0.01$). Στην ίδια ανάλυση, οι αλληλεπιδράσεις πληθυσμός x πυκνότητα προνυμφών ($\chi^2 = 0.1$, $df = 1$, $P = 0.74$), πληθυσμός x φύλο ($\chi^2 = 1.6$, $df = 1$, $P = 0.19$) και φύλο x πυκνότητα προνυμφών ($\chi^2 = 0.4$, $df = 1$, $P = 0.51$) δεν ήταν σημαντικές.

Οι καμπύλες επιβίωσης και θνησιμότητας για τα αρσενικά και θηλυκά του μακρόβιου και του βραχύβιου πληθυσμού που προέρχονταν από τέσσερις διαφορετικές πυκνότητες προνυμφών δίνονται στα Διαγράμματα 22 και 23. Η επιβίωση των θηλυκών του μακρόβιου πληθυσμού ήταν υψηλή μέχρι την ημέρα 40. Μετά την ηλικία αυτή η επιβίωση για τα θηλυκά που προέρχονταν από την πυκνότητα των 120 προνυμφών / 3 ml τροφής μειώθηκε με ταχύτερο ρυθμό σε σχέση με εκείνη των θηλυκών των υπολοίπων τριών μεταχειρίσεων (Διάγραμμα 22). Το γεγονός αυτό φαίνεται και από τις καμπύλες θνησιμότητας για τα θηλυκά του μακρόβιου πληθυσμού, όπου η θνησιμότητα ήταν ιδιαίτερα χαμηλή μέχρι την ημέρα 40 για τα θηλυκά όλων των μεταχειρίσεων, ενώ αυξήθηκε μετά την ηλικία αυτή με μεγαλύτερο ρυθμό για τα θηλυκά που προέρχονταν από την πυκνότητα των 120 προνυμφών / 3 ml τροφής

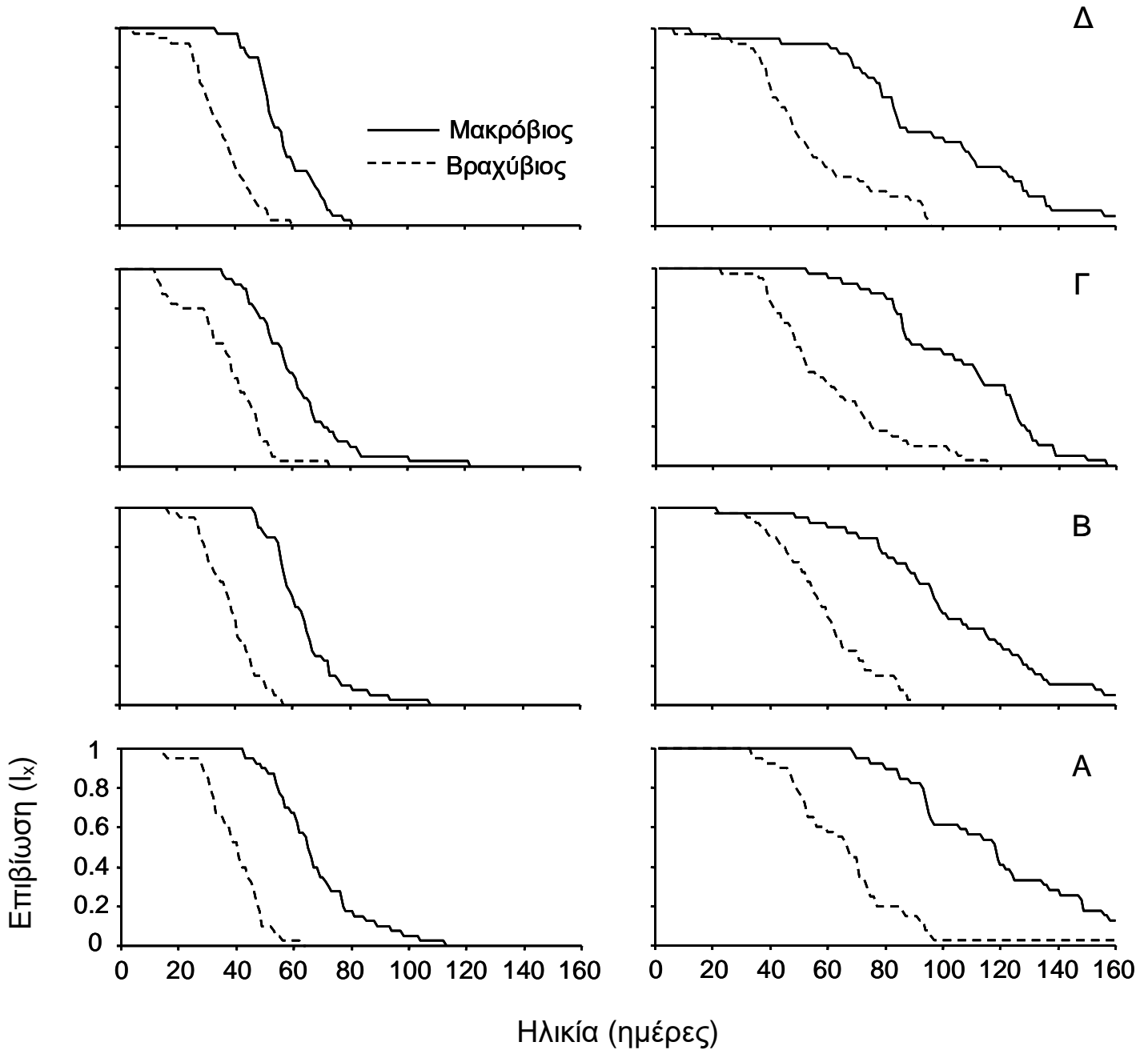
Πίνακας 33. Μέση και μέγιστη διάρκεια ζωής θηλυκών και αρσενικών του μακρόβιου και του βραχύβιου πληθυσμού σε σχέση με την πυκνότητα των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους.

Προνύμφες ανά 3 ml τροφής	Μέση διάρκεια ζωής (ημέρες ± SE)				Μέγιστη διάρκεια ζωής (ημέρες)			
	Μακρόβιος		Βραχύβιος		Μακρόβιος		Βραχύβιος	
	Θηλυκά	Αρσενικά	Θηλυκά	Αρσενικά	Θηλυκά	Αρσενικά	Θηλυκά	Αρσενικά
1	67.8 ± 2.5 α	119.0 ± 5.3 α	39.8 ± 1.6 α	65.2 ± 3.8 α	113	195	63	170
15	64.2 ± 2.0 α	102.1 ± 5.2 β	38.7 ± 1.5 α	58.3 ± 2.6 β	108	172	57	89
60	61.3 ± 2.7 αβ	105.0 ± 4.2 β	37.5 ± 2.2 α	59.5 ± 3.4 αβ	121	156	72	115
120	57.0 ± 1.7 β	95.8 ± 5.6 β	35.3 ± 1.7 α	53.1 ± 3.5 β	81	174	60	95

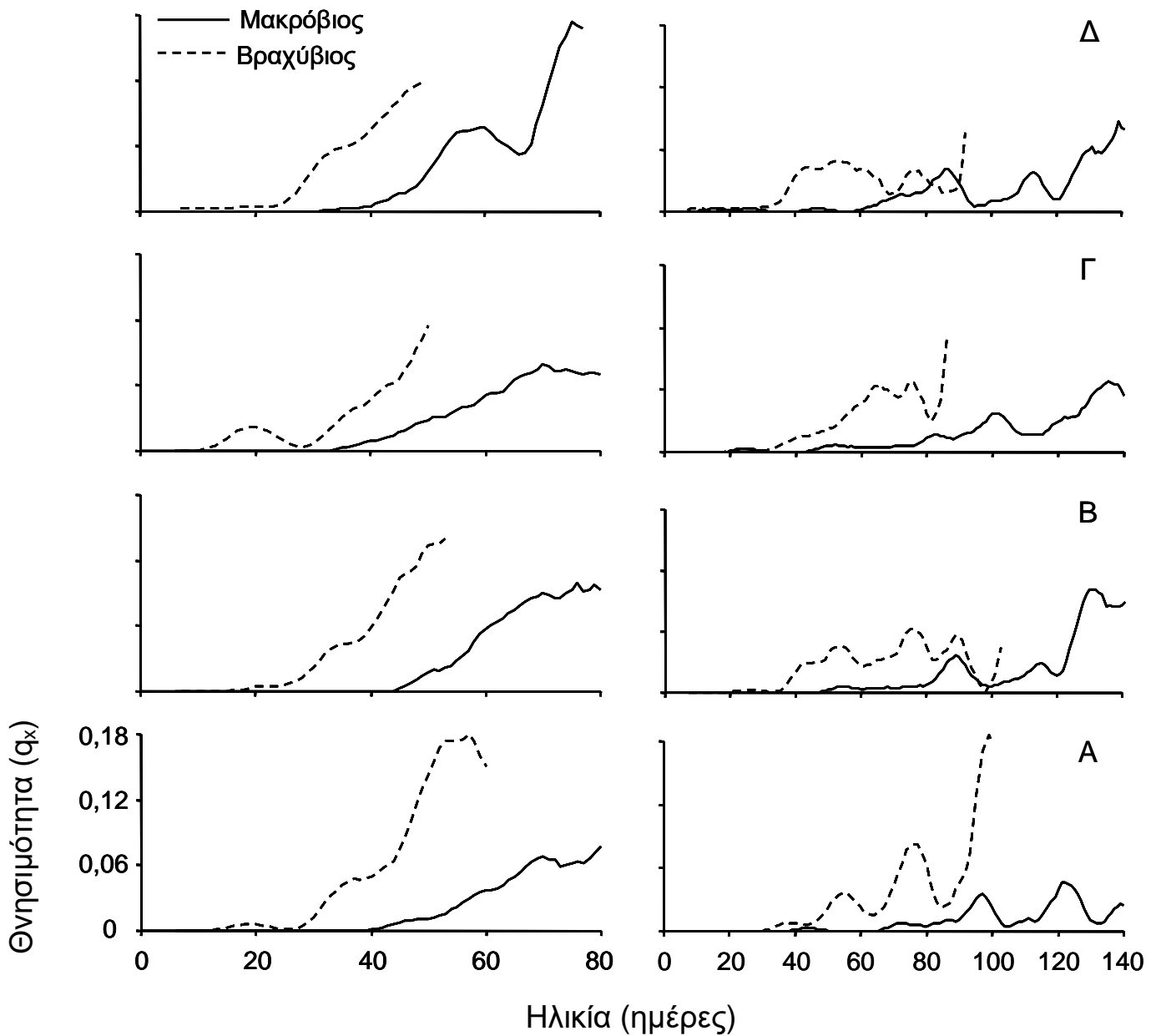
Μέσοι όροι στην ίδια στήλη που ακολουθούνται από το ίδιο γράμμα δε διαφέρουν σημαντικά σύμφωνα με το κριτήριο log-rank ($P > 0.05$)

Πίνακας 34. Μεταβλητές του μοντέλου ανάλογων κινδύνων του Cox για την επίδραση του πληθυσμού, του φύλου και της πυκνότητας των προνουμφών στη διάρκεια ζωής των ενηλίκων.

Πηγή παραλλακτικότητας	β	Τυπικό σφάλμα	Exp(β)	P
Πληθυσμός	-1.599	0.173	0.202	< 0.001
Φύλο	1.918	0,179	6.806	< 0.001
Πυκνότητα προνουμφών	0.004	0.002	1.004	0.02
Πληθυσμός x Φύλο	-0.311	0.243	0.732	0.199
Πληθυσμός x Πυκνότητα προνουμφών	-0.001	0.002	0.999	0.746
Φύλο x Πυκνότητα προνουμφών	-0.002	0.002	0.998	0.511



Διάγραμμα 22. Καμπύλες επιβίωσης θηλυκών (αριστερή στήλη) και αρσενικών (δεξιά στήλη) των δύο πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από τέσσερις διαφορετικές πυκνότητες προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους [(A) 1, (B) 15, (Γ) 60 και (Δ) 120 προνύμφες / 3 ml τροφής].



Διάγραμμα 23. Καμπύλες θνησιμότητας θηλικών (αριστερή στήλη) και αρσενικών (δεξιά στήλη) των δύο πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από τέσσερις διαφορετικές πυκνότητες προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους [(A) 1, (B) 15, (Γ) 60 και (Δ) 120 προνύμφες / 3 ml τροφής].

(Διάγραμμα 23). Η επιβίωση και η θνησιμότητα για τα θηλυκά του βραχύβιου πληθυσμού παρουσίασαν παρόμοιες τάσεις μεταξύ των διαφορετικών μεταχειρίσεων της πυκνότητας των προνυμφών, δηλαδή υψηλή επιβίωση (χαμηλή θνησιμότητα) μέχρι την ημέρα 20 και βαθμιαία πτώση της επιβίωσης (βαθμιαία αυξανόμενη θνησιμότητα) μετά την ηλικία αυτή (Διαγράμματα 22 & 23). Τα αρσενικά του μακρόβιου πληθυσμού παρουσίασαν υψηλή επιβίωση μέχρι την ημέρα 60 και στις τέσσερις μεταχειρίσεις σε σχέση με την πυκνότητα των προνυμφών, η οποία συνδυάστηκε και με χαμηλή θνησιμότητα κατά το διάστημα αυτό (Διαγράμματα 22 & 23). Μετά την ηλικία αυτή παρατηρήθηκε βαθμιαία πτώση της επιβίωσης και αύξηση της θνησιμότητας για τα αρσενικά όλων των μεταχειρίσεων του μακρόβιου πληθυσμού (Διαγράμματα 22 & 23). Παρόμοιες τάσεις στην επιβίωση και την θνησιμότητα παρατηρήθηκαν μεταξύ των αρσενικών του βραχύβιου πληθυσμού που προέρχονταν από τις τέσσερις πυκνότητες προνυμφών, δηλαδή υψηλή επιβίωση (χαμηλή θνησιμότητα) μέχρι την ημέρα 40 και βαθμιαία πτώση της επιβίωσης (βαθμιαία αυξανόμενη θνησιμότητα) μετά την ηλικία αυτή (Διαγράμματα 22 & 23).

7.4.2.2 Ωοπαραγωγή

Στον Πίνακα 35 δίνεται η ωοπαραγωγή των θηλυκών του μακρόβιου και του βραχύβιου πληθυσμού που προέρχονταν από τέσσερις διαφορετικές πυκνότητες προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους. Η ανάλυση της παραλλακτικότητας της ωοπαραγωγής των θηλυκών έδειξε ότι η πυκνότητα των προνυμφών είχε σημαντική επίδραση ($F = 7.2$, $df = 3$, $P < 0.01$), ενώ ο πληθυσμός όχι ($F = 0.08$, $df = 1$, $P = 0.77$). Στην ίδια ανάλυση η αλληλεπίδραση πυκνότητα προνυμφών x πληθυσμός δεν ήταν σημαντική ($F = 1.3$, $df = 3$, $P = 0.24$), γεγονός που σημαίνει ότι η αύξηση της πυκνότητας των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους επηρεάζει κατά τον ίδιο τρόπο την ωοπαραγωγή των δύο πληθυσμών.

Η αύξηση της πυκνότητας των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους οδήγησε σε μικρή μείωση της περιόδου ωοτοκίας των θηλυκών τόσο στο μακρόβιο, όσο και στο βραχύβιο πληθυσμό (Πίνακας 36). Η περίοδος προωοτοκίας σημείωσε μικρή αύξηση μεταξύ των μεταχειρίσεων στην περίπτωση του βραχύβιου πληθυσμού, ενώ αντίθετα μειώθηκε στα θηλυκά

Πίνακας 35. Ωοπαραγωγή σε σταθερές συνθήκες στο εργαστήριο (25 °C) θηλυκών του μακρόβιου και του βραχύβιου πληθυσμού της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από τέσσερις διαφορετικές πυκνότητες προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους.

Προνύμφες ανά 3 ml τροφής	Ωοπαραγωγή (αυγά ανά θηλυκό)			
	Μέγιστη ($\sum_{x=\alpha}^{\beta} M_x$)		Μέση (\pm SE)	
	Μακρόβιος	Βραχύβιος	Μακρόβιος	Βραχύβιος
1	990.6	877.6	821.2 \pm 43.0 α	810.3 \pm 55.0 α
15	765.1	856.3	710.8 \pm 42.8 α	745.3 \pm 45.8 α
60	1041.6	892.6	760.0 \pm 39.6 α	677.5 \pm 56.9 α
120	644.2	822.4	558.5 \pm 33.0 β	654.5 \pm 45.3 α

Μέσοι όροι στην ίδια στήλη που ακολουθούνται από το ίδιο γράμμα δε διαφέρουν σημαντικά σύμφωνα με το κριτήριο Tukey's HSD ($P > 0.05$). M_x : Μέσος αριθμός αυγών θηλυκών ηλικίας x

Πίνακας 36. Βιολογικές παράμετροι σε σταθερές συνθήκες στο εργαστήριο (25 °C) θηλυκών του μακρόβιου και του βραχύβιου πληθυσμού της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από τέσσερις διαφορετικές πυκνότητες προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους.

Προνύμφες ανά 3 ml τροφής	Μέση διάρκεια περιόδου (ημέρες ± SE)					
	Πρωτοκία		Ωτοκία		Μετά την ωτοκία	
	Μακρόβιος	Βραχύβιος	Μακρόβιος	Βραχύβιος	Μακρόβιος	Βραχύβιος
1	17.1 ± 1.1 α	7.6 ± 0.7 α	42.6 ± 2.1 α	27.7 ± 1.3 α	8.1 ± 1.3 α	4.5 ± 0.7 α
15	14.3 ± 0.9 αβ	8.4 ± 0.7 α	43.2 ± 1.4 α	27.3 ± 1.3 α	6.7 ± 1.2 α	3.0 ± 0.5 αβ
60	15.9 ± 1.2 α	8.6 ± 0.8 α	39.6 ± 1.9 α	27.0 ± 2.0 α	5.8 ± 1.2 α	2.0 ± 0.4 β
120	12.5 ± 0.6 β	8.4 ± 0.6 α	39.2 ± 1.4 α	26.6 ± 1.4 α	5.3 ± 0.7 α	1.8 ± 0.4 β

Μέσοι όροι στην ίδια στήλη που ακολουθούνται από το ίδιο γράμμα δε διαφέρουν σημαντικά σύμφωνα με το κριτήριο log-rank ($P > 0.05$)

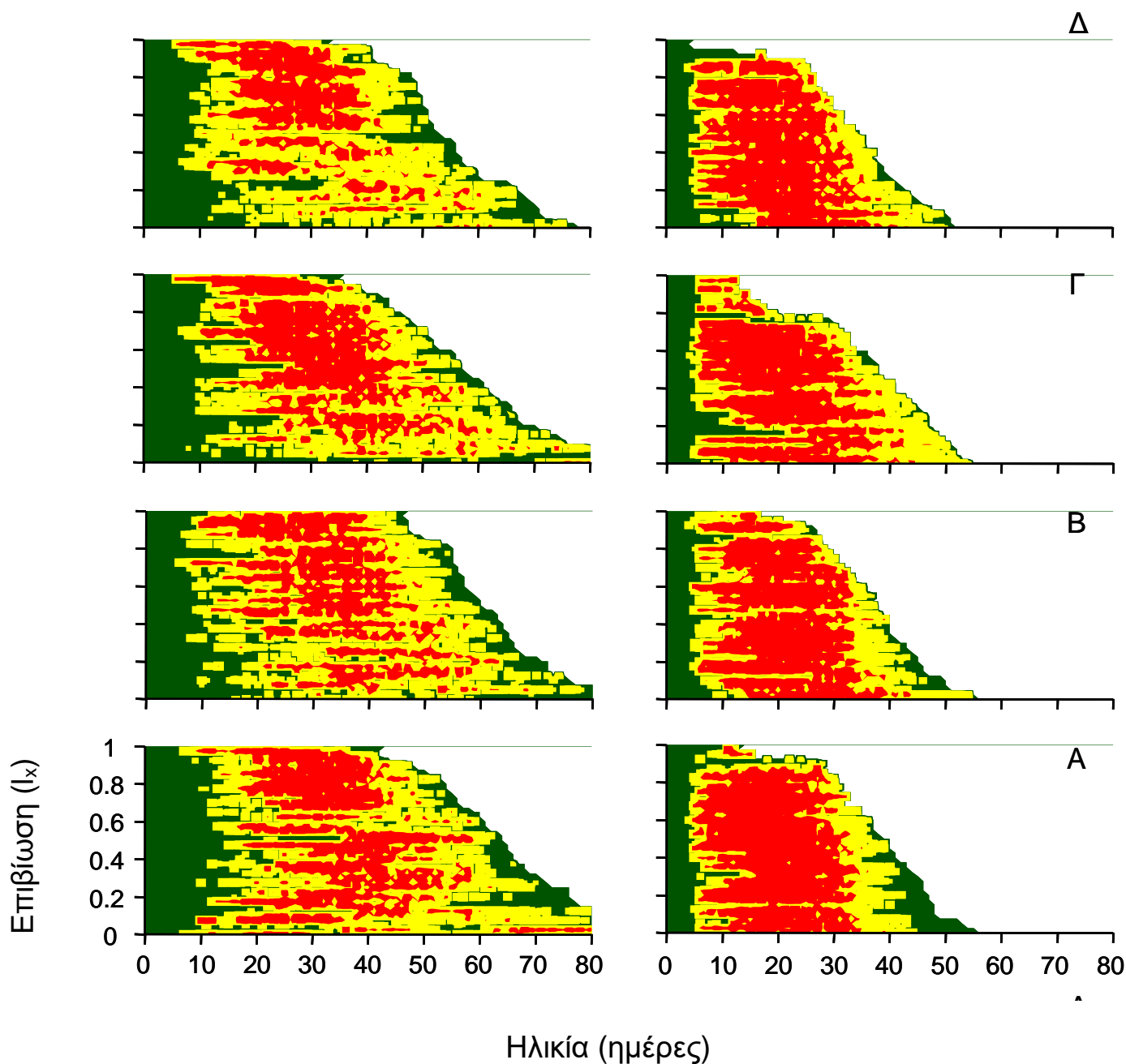
του μακρόβιου πληθυσμού (Πίνακας 36). Η περίοδος μετά την ωοτοκία μειώθηκε μεταξύ των μεταχειρίσεων και στους δύο πληθυσμούς (Πίνακας 36).

Η λεπτομερής αποτύπωση των δημογραφικών παραμέτρων (Carey et al., 1998a) των θηλυκών που προέρχονταν από τέσσερις διαφορετικές πυκνότητες προνυμφών για το μακρόβιο και βραχύβιο πληθυσμό του εντόμου δίνεται στο Διάγραμμα 24. Από τα στοιχεία του διαγράμματος αυτού προκύπτει ότι η υψηλή ωοπαραγωγή (>20 αυγά) για τα θηλυκά του βραχύβιου πληθυσμού παρατηρήθηκε μεταξύ των ημερών 10 και 30 και στις τέσσερις μεταχειρίσεις σε σχέση με την πυκνότητα των προνυμφών. Στην περίπτωση του μακρόβιου πληθυσμού η υψηλή ωοπαραγωγή και στις τέσσερις μεταχειρίσεις ήταν κατανομημένη με πιο ομοιόμορφο τρόπο καθ' όλη την περίοδο ωοτοκίας των θηλυκών.

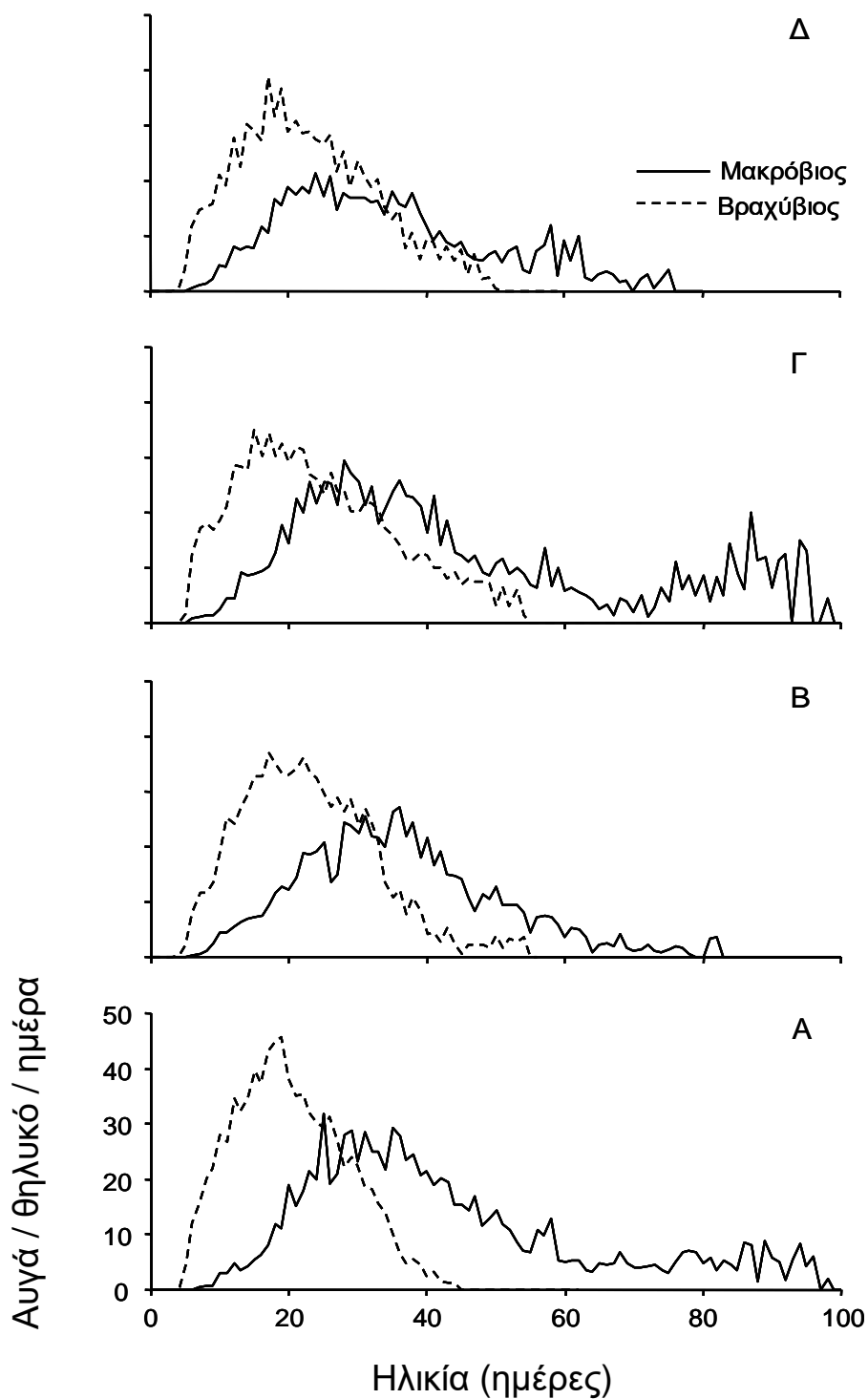
Η πορεία της ωοπαραγωγής σε σχέση με την ηλικία δίνεται στο Διάγραμμα 25. Το μέγιστο της ωοπαραγωγής (20 – 30 αυγά/θηλυκό/ημέρα) για τα θηλυκά του μακρόβιου πληθυσμού παρατηρήθηκε σε όλες τις μεταχειρίσεις περίπου την ημέρα 30 (Διάγραμμα 25). Το αντίστοιχο μέγιστο (35 – 50 αυγά/θηλυκό/ημέρα) για τα θηλυκά του βραχύβιου πληθυσμού παρατηρήθηκε σε όλες τις μεταχειρίσεις της πυκνότητας των προνυμφών περίπου την ημέρα 20 (Διάγραμμα 25). Συνεπώς φαίνεται ότι η κατανομή της ωοτοκίας των θηλυκών σε σχέση με την ηλικία δεν επηρεάζεται από την πυκνότητα των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους (Διαγράμματα 24 & 25).

7.5 Συζήτηση

Τα αποτελέσματα του κεφαλαίου αυτού δείχνουν ότι οι δύο πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου ανταποκρίνονται με διαφορετικό τρόπο στις συνθήκες καταπόνησης που προέρχονται από την αυξημένη πυκνότητα των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους. Συγκεκριμένα βρέθηκε ότι η αύξηση της πυκνότητας των προνυμφών: (1) μειώνει την επιβίωση των ανηλίκων (προνύμφες, νύμφες) μόνο στην περίπτωση του βραχύβιου και όχι του μακρόβιου πληθυσμού, (2) αυξάνει τη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών μόνο στην περίπτωση του μακρόβιου πληθυσμού, (3) μειώνει το μήκος και το βάρος των νυμφών και των δύο πληθυσμών και (4) μειώνει τη διάρκεια ζωής των ενηλίκων και την ωοπαραγωγή των θηλυκών και των δύο πληθυσμών.



Διάγραμμα 24. Λεπτομερής αποτύπωση της ωτοκίας των θηλυκών που προέρχονταν από τέσσερις διαφορετικές πυκνότητες προνυμφών [(A) 1, (B) 15, (Γ) 60 και (Δ) 120 προνύμφες / 3 ml τροφής], για το μακρόβιο (αριστερή στήλη) και το βραχύβιο (δεξιά στήλη) πληθυσμό της μύγας της Μεσογείου. Κάθε οριζόντια γραμμή απεικονίζει τη διάρκεια ζωής ενός θηλυκού και τα διαφορετικά χρώματα δείχνουν τα επίπεδα της ωτοπαραγωγής σε κάθε ηλικία. Πράσινο: 0 αυγά, κίτρινο: 1-20 αυγά, κόκκινο: > 20 αυγά. Χρησιμοποιήθηκαν 40 θηλυκά από κάθε πυκνότητα προνυμφών και για τους δύο πληθυσμούς.



Διάγραμμα 25. Ωοπαραγωγή σε σχέση με την ηλικία για το μακρόβιο και το βραχύβιο πληθυσμό της μύγας της Μεσογείου σε θηλυκά που προέρχονταν από τέσσερις διαφορετικές πυκνότητες προνυμφών [(A) 1, (B) 15, (Γ) 60 και (Δ) 120 προνύμφες / 3 ml τροφής]. Χρησιμοποιήθηκαν 40 θηλυκά από κάθε πυκνότητα προνυμφών και για τους δύο πληθυσμούς.

Οι μελέτες που αφορούν στην επίδραση της πυκνότητας των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους, στη βιολογία των ανηλίκων της μύγας της Μεσογείου δείχνουν ότι αυξημένη πυκνότητα προνυμφών οδηγεί σε μείωση της επιβίωσης των ανηλίκων. Συγκεκριμένα, οι Paraj & συνεργάτες (1989b) παρατήρησαν πτώση στην επιβίωση των προνυμφών όταν η πυκνότητα των αυγών του *C. capitata* σε καρπούς κουμκουάτ [*Fortunella japonica* (Rutaceae)] αυξήθηκε από 1 σε 32. Οι Dukas & συνεργάτες (2001), συγκρίνοντας την επιβίωση προνυμφών της μύγας της Μεσογείου σε καρπούς κουμκουάτ στους οποίους είχαν αποτεθεί μία, δύο και τρεις ομάδες αυγών (clutches), παρατήρησαν σημαντική μείωση της επιβίωσης των προνυμφών στους καρπούς στους οποίους είχαν αποτεθεί περισσότερες από μία ομάδες αυγών. Επιπλέον, στην ίδια μελέτη παρατηρήθηκε ότι αύξηση της πυκνότητας των αυγών στο εσωτερικό των καρπών οδηγεί σε: (1) αύξηση της διάρκειας ανάπτυξης των προνυμφών και (2) μείωση του ρυθμού ανάπτυξης (growth rate) των ανηλίκων. Οι Dukas & συνεργάτες (2001) επισημαίνουν ότι οι παραπάνω διαφορές, αν και δεν είναι στατιστικά σημαντικές, μπορεί ωστόσο να έχουν μεγάλη επίδραση στην αρμοστικότητα (fitness) τόσο των ανηλίκων, όσο και των ενηλίκων.

Η αύξηση της πυκνότητας των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους μειώνει την επιβίωση των προνυμφών και νυμφών μόνο στην περίπτωση του βραχύβιου πληθυσμού, ενώ αυξάνει τη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών του μακρόβιου πληθυσμού. Οι φαινοτυπικές αυτές διαφορές μεταξύ των δύο πληθυσμών μπορούν να εξηγηθούν με βάση τη θεωρία της πυκνοεξαρτώμενης φυσικής επιλογής (density-dependent natural selection), σύμφωνα με την οποία η εξέλιξη αρκετών από τα βιολογικά χαρακτηριστικά των οργανισμών οφείλεται στην πυκνότητα του πληθυσμού που «βιώνουν» οι πρόγονοι του (Mueller 1997). Αρκετές από τις προβλέψεις της θεωρίας αυτής επιβεβαιώνονται από εργαστηριακές μελέτες, κυρίως με είδη *Drosophila*, σύμφωνα με τις οποίες η επιλογή που στηρίζεται στην πυκνότητα μεταξύ των ατόμων ενός πληθυσμού, μπορεί να οδηγήσει σε γενετική διαφοροποίηση μεταξύ πληθυσμών για ποικίλα βιολογικά χαρακτηριστικά τους (Mueller et al. 1991, Mueller 1991, Roper et al. 1996, Sokolowski et al. 1997, Borash & Ho, 2001). Για παράδειγμα πληθυσμοί του *Drosophilla melanogaster*, οι οποίοι εκτράφηκαν για αρκετές γενεές στο εργαστήριο κάτω από συνθήκες

αυξημένης πυκνότητας προνυμφών, παρουσιάζουν υψηλότερη επιβίωση και παρατεταμένη διάρκεια ανάπτυξης προνυμφών σε σχέση με άλλους που εκτράφηκαν σε χαμηλές πυκνότητες προνυμφών (Mueller 1991). Στη μελέτη αυτή η υψηλότερη επιβίωση των προνυμφών σε πληθυσμούς που εκτράφηκαν κάτω από συνθήκες αυξημένης πυκνότητας προνυμφών, αποδίδεται στην αποφυγή νύμφωσής τους στην επιφάνεια του θρεπτικού υποστρώματος, περιοχή στην οποία η θνησιμότητα είναι υψηλή. Η πυκνότητα ανάπτυξης των προνυμφών του μακρόβιου και του βραχύβιου πληθυσμού, στα φυσικά περιβάλλοντα από τα οποία προέρχονταν είναι άγνωστες. Συνεπώς, είναι πιθανόν οι διαφορές μεταξύ τους, ως προς την επιβίωση και την διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών κάτω από συνθήκες υψηλής πυκνότητας προνυμφών, να οφείλεται σε διαφορές στις συνθήκες ανάπτυξης των προνυμφών των δύο πληθυσμών ως προς την πυκνότητά τους.

Η παράταση της προνυμφικής ανάπτυξης που παρατηρήθηκε για το μακρόβιο πληθυσμό κάτω από συνθήκες υψηλής πυκνότητας προνυμφών, είναι πιθανόν να συνδέεται με την υψηλή επιβίωση των προνυμφών του πληθυσμού αυτού στις συνθήκες αυτές. Συγκεκριμένα, η αύξηση της διάρκειας ανάπτυξης των προνυμφών του μακρόβιου πληθυσμού, αν και μικρή, πιθανότατα επιτρέπει την παράταση της διατροφικής δραστηριότητας και συνεπώς τη λήψη της απαιτούμενης για τη νύμφωση ποσότητας θρεπτικών πόρων.

Μία παράμετρος η οποία πιθανότατα διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στη μείωση της επιβίωσης των προνυμφών, καθώς και στην επιμήκυνση της διάρκειας ανάπτυξής τους, κάτω από συνθήκες αυξημένης πυκνότητας, είναι η παρουσία ουρίας και ουρικού οξέος στο θρεπτικό υπόστρωμα των προνυμφών (Botella et al., 1985). Η επίδραση των ουσιών αυτών, οι οποίες αποτελούν «άχρηστα» προϊόντα του μεταβολισμού του αζώτου από τις προνύμφες, στην επιβίωση και τη διάρκεια ανάπτυξής τους κάτω από συνθήκες αυξημένης πυκνότητας, έχει μελετηθεί στη *Drosophilla melanogaster* (Botella et al., 1985). Οι προνύμφες της *D. melanogaster*, σε συνθήκες υψηλής πυκνότητας κατά την ανάπτυξή τους, απορροφούν αναπόφευκτα μαζί με την τροφή και μεγάλες ποσότητες ουρίας και ουρικού οξέος. Μάλιστα σε περιπτώσεις ιδιαίτερα αυξημένης πυκνότητας προνυμφών, η απορρόφηση των ουσιών αυτών μέσω της τροφής υπερβαίνει το ρυθμό

απέκκρισης τους μέσω του μεταβολισμού (Botella et al., 1985). Το γεγονός αυτό μπορεί να οδηγήσει είτε (α) σε μείωση της επιβίωσης των προνυμφών εξαιτίας τοξικής επίδρασης της ουρίας και του ουρικού οξέος, είτε σε (β) δαπάνη σημαντικών ποσών ενέργειας από τις προνύμφες για τη χημική αποικοδόμηση της περίσσειας των ουσιών αυτών. Ο αυξημένος ρυθμός χημικής αποικοδόμησης των ουσιών αυτών, ευθύνεται πιθανότατα για την αύξηση της διάρκειας ανάπτυξης των προνυμφών όταν αυτές αναπτύσσονται σε συνθήκες αυξημένης πυκνότητας (Botella et al., 1985). Επιπλέον, πληθυσμοί του *D. melanogaster* που εκτράφηκαν για αρκετές γενεές στο εργαστήριο σε συνθήκες υψηλής πυκνότητας προνυμφών, φαίνεται ότι ανέχονται υψηλά επίπεδα ουρίας καλύτερα σε σχέση με άλλους που εκτράφηκαν σε χαμηλή πυκνότητα προνυμφών (Mueller, 1991). Συνεπώς, η αυξημένη επιβίωση και διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών του μακρόβιου πληθυσμού που παρατηρήθηκε στη μελέτη μας σε συνθήκες υψηλής πυκνότητας τους, είναι δυνατόν να οφείλεται σε αποτελεσματικότερη διαχείριση των αζωτούχων προϊόντων του μεταβολισμού σε σχέση με τις προνύμφες του βραχύβιου πληθυσμού.

Τα αποτελέσματα του κεφαλαίου αυτού δείχνουν ότι η αύξηση της πυκνότητας των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους, έχει ως αποτέλεσμα τη μείωση του μήκους και του βάρους των νυμφών και στους δύο πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν. Η ολοκλήρωση της ανάπτυξης των προνυμφών της μύγας της Μεσογείου προϋποθέτει τη συσσώρευση μιας ελάχιστης ποσότητας θρεπτικών συστατικών (Nestel et al., 2004). Από την άλλη, η ολοκλήρωση της προνυμφικής ανάπτυξης λαμβάνει χώρα μέσα σε συγκεκριμένα χρονικά περιθώρια τα οποία είναι ενδογενώς καθορισμένα στα διάφορα είδη εντόμων. Η ανάπτυξη των προνυμφών ειδών της οικογένειας Tephritidae σε συνθήκες υψηλής πυκνότητας, συνοδεύεται σε αρκετές περιπτώσεις από ποιοτική υποβάθμιση της τεχνητής τροφής που χρησιμοποιείται για την εκτροφή τους (Manoukas & Tsiropoulos 1977 από Debouzie, 1989). Επιπλέον, είναι γνωστό ότι οι προνύμφες της μύγας της Μεσογείου είναι ιδιαίτερα ευαίσθητες σε μεταβολές της θρεπτικής ποιότητας της τροφής, με αποτέλεσμα να επιλέγουν την «καλύτερη», από θρεπτικής άποψη, περιοχή του υποστρώματος στο οποίο αναπτύσσονται (Zucoloto, 1987). Συνεπώς, προνύμφες που αναπτύσσονται σε συνθήκες αυξημένης πυκνότητας λαμβάνουν πιθανότατα

μικρότερες ποσότητες θρεπτικών συστατικών στη μονάδα του χρόνου σε σχέση με εκείνες που αναπτύσσονται σε χαμηλή πυκνότητα, καθώς «καταναλώνουν» περισσότερο χρόνο αναζητώντας τις περιοχές εκείνες του θρεπτικού υποστρώματος με υψηλή περιεκτικότητα και ποιότητα θρεπτικών συστατικών. Το γεγονός αυτό έχει ως συνέπεια οι προνύμφες που αναπτύσσονται σε συνθήκες συνωστισμού να χρειάζονται περισσότερο χρόνο προκειμένου να συγκεντρώσουν την ελάχιστη ποσότητα θρεπτικών συστατικών που απαιτείται για τη νύμφωσή τους. Επιπλέον, οι προνύμφες που αναπτύσσονται σε αυξημένη πυκνότητα αυξάνουν σε μέγεθος και βάρος με μειωμένο ρυθμό σε σύγκριση με προνύμφες που αναπτύσσονται σε χαμηλή πυκνότητα, καθώς καταναλώνουν μικρότερες ποσότητες θρεπτικών συστατικών στη μονάδα του χρόνου. Έτσι, όταν πλέον τα χρονικά περιθώρια εντός των οποίων θα πρέπει να ολοκληρωθεί η ανάπτυξη των προνυμφών τείνουν να εξαντληθούν, εκείνες που αναπτύσσονται σε συνθήκες υψηλής πυκνότητας προνυμφών μπορεί μάλιστα να έχουν λάβει την ελάχιστη ποσότητα θρεπτικών συστατικών που απαιτείται για τη νύμφωσή τους, εντούτοις όμως διαθέτουν μικρότερο μέγεθος και βάρος σε σχέση με εκείνες που αναπτύσσονται σε συνθήκες χαμηλής πυκνότητας.

Ενήλικα τα οποία προέρχονταν από προνύμφες που αναπτύχθηκαν σε συνθήκες υψηλής πυκνότητας παρουσίασαν μικρότερη μέση διάρκεια ζωής και χαμηλότερη ωοπαραγωγή θηλυκών σε σχέση εκείνα που προέρχονταν από προνύμφες που αναπτύχθηκαν κάτω από συνθήκες χαμηλής πυκνότητας και στους δύο πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν. Το γεγονός αυτό πιθανότατα συνδέεται με το μικρότερο μέγεθος και βάρος των νυμφών που παρατηρήθηκε σε συνθήκες υψηλής πυκνότητας προνυμφών. Σε μελέτη των δημογραφικών χαρακτηριστικών ενηλίκων του *C. capitata* που προέρχονταν από διαφορετικά μεγέθη νυμφών, οι Krainacker & συνεργάτες (1989), παρατήρησαν ότι η ωοπαραγωγή των θηλυκών αυξανόταν με το μέγεθος τους. Στην ίδια μελέτη, η επιβίωση των ενηλίκων δεν επηρεάστηκε από το μέγεθος των νυμφών. Ωστόσο, θα πρέπει να σημειωθεί ότι οι Krainacker & συνεργάτες κατέγραφαν την επιβίωση των ενηλίκων μέχρι την ημέρα 14, ηλικία κατά την οποία τα ενήλικα που εκτρέφονται σε εργοστάσια μαζικής παραγωγής στειρωμένων εντόμων, θανατώνονται (discard age). Ενήλικα που προέρχονταν από νύμφες μεγαλύτερου μεγέθους παρουσίασαν μεγαλύτερη

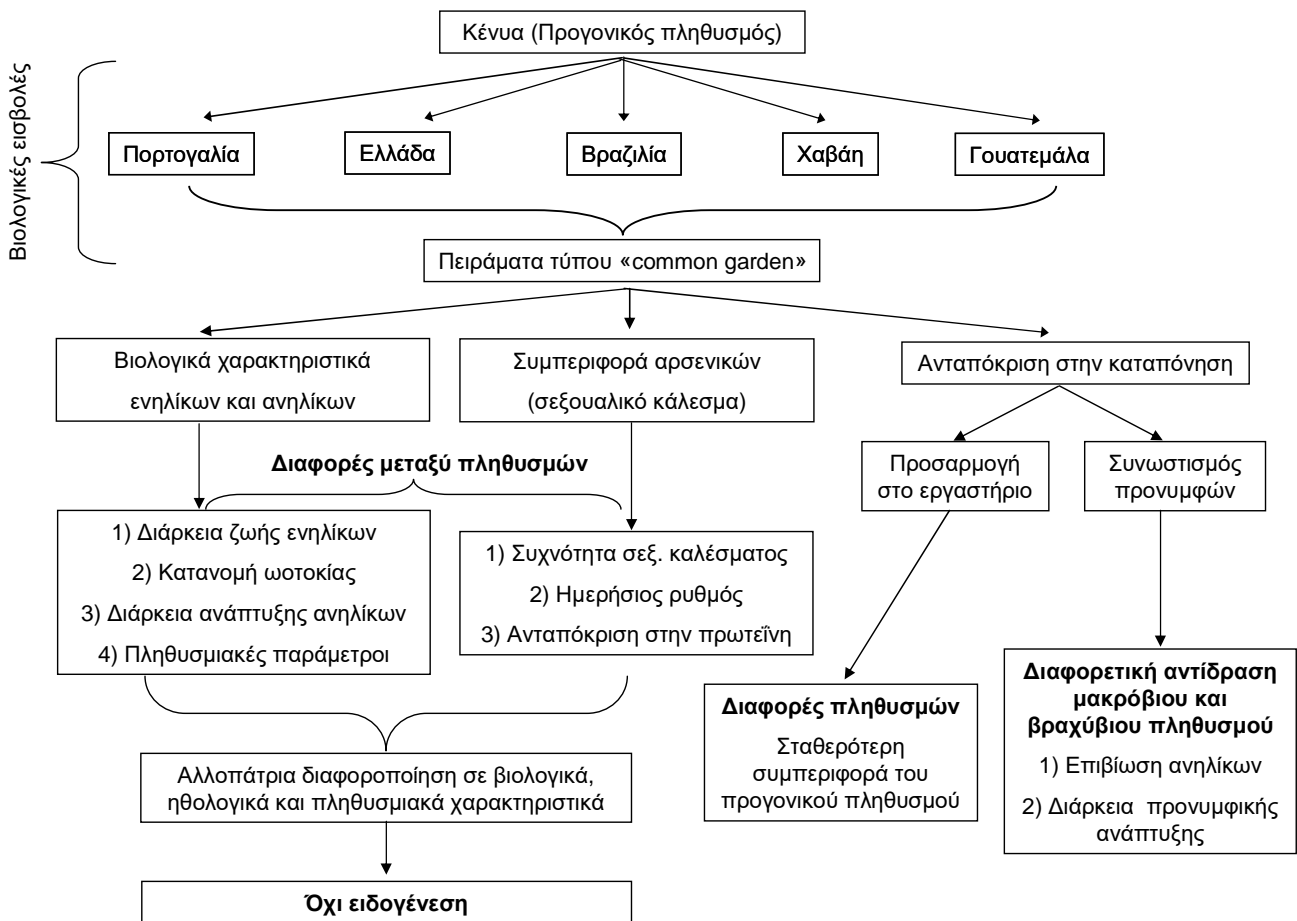
μέση αναμενόμενη διάρκεια ζωής ενηλίκων και ωοπαραγωγή θηλυκών σε σχέση με άλλα που προέρχονταν από νύμφες μικρότερου μεγέθους, σε τρία είδη του γένους *Anastrepha* της οικογένειας Tephritidae και συγκεκριμένα στα *A. obliqua*, *A. ludens* και *A. serpentina* (Liedo et al., 1992). Το γεγονός ότι ενήλικα μεγαλύτερου μεγέθους παρουσίασαν στη μελέτη μας μεγαλύτερη διάρκεια ζωής και υψηλότερη ωοπαραγωγή θηλυκών, οφείλεται πιθανότατα στην ικανότητά τους να αποθηκεύουν μεγαλύτερες ποσότητες αποθησαυριστικών ουσιών σε σχέση με ενήλικα μικρότερου μεγέθους. Τέτοιες ουσίες διαδραματίζουν πιθανότατα σημαντικό ρόλο, τόσο στην επιβίωση των ενηλίκων, πιθανόν μέσω διατήρησης των σωματικών ιστών σε καλή κατάσταση, όσο και στην ωοπαραγωγή των θηλυκών. Η μεγαλύτερη μείωση της διάρκειας ζωής των ενηλίκων και της ωοπαραγωγής των θηλυκών του μακρόβιου πληθυσμού σε σχέση με εκείνη που παρατηρήθηκε για τα ενήλικα του βραχύβιου πληθυσμού κάτω από συνθήκες αυξημένης πυκνότητας προνυμφών (Πίνακες 33 και 35), πιθανότατα οφείλεται στη διαφορετική για κάθε πληθυσμό αλληλεπίδραση ανάμεσα στη γενετική τους σύσταση και το μέγεθος των ενηλίκων.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 8

8 ΑΝΑΚΕΦΑΛΑΙΩΣΗ, ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ, ΕΦΑΡΜΟΓΕΣ ΤΩΝ ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΩΝ, ΠΡΟΟΠΤΙΚΕΣ

Στο Σχήμα 5 δίνονται συνοπτικά τα συμπεράσματα που προέκυψαν από την παρούσα διατριβή. Στα πειράματα χρησιμοποιήθηκαν πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από έξι περιοχές με διαφορετικά κλιματικά και οικολογικά χαρακτηριστικά και συγκεκριμένα τις: Κένυα (προγονικός πληθυσμός), Πορτογαλία, Ελλάδα, Βραζιλία, Χαβάη και Γουατεμάλα. Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν υπό ταυτόσημες εργαστηριακές συνθήκες για όλους τους πληθυσμούς και μπορούν να χωριστούν σε τρεις ευρείες ενότητες: σε εκείνα που αφορούσαν (α) στις διαφορές μεταξύ των πληθυσμών σε βιολογικά χαρακτηριστικά των ενηλίκων και ανηλίκων (Κεφάλαια 3 & 4), (β) στις διαφορές στη σεξουαλική συμπεριφορά των ενηλίκων των διαφορετικών πληθυσμών και συγκεκριμένα το σεξουαλικό κάλεσμα των αρσενικών (Κεφάλαιο 5) και (γ) στην ανταπόκριση των πληθυσμών σε διαφορετικά είδη καταπόνησης (στρες), όπως η προσαρμογή στο εργαστήριο και ο συνωστισμός των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους (Κεφάλαια 6 & 7).

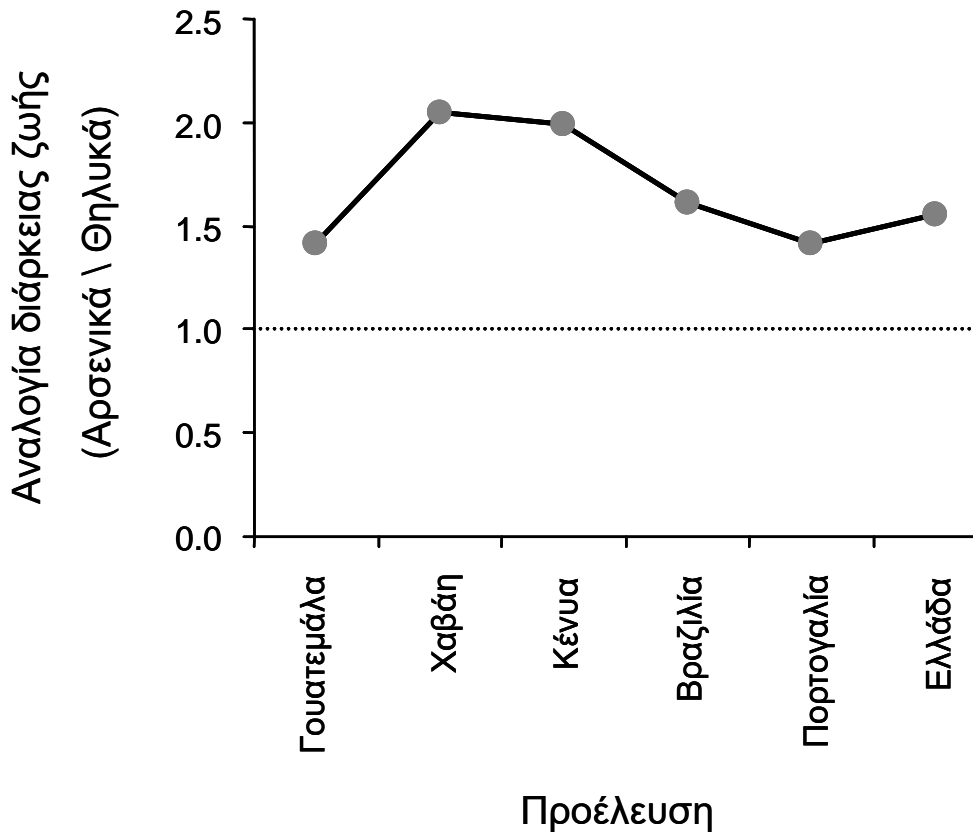
Από την πρώτη ενότητα των πειραμάτων (βλέπε Σχήμα 6) προέκυψε ότι οι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου διαφέρουν σε σημαντικές παραμέτρους της αρμοστικότητας των ενηλίκων, όπως η διάρκεια ζωής και η κατανομή της ωτοκίας των θηλυκών σε σχέση με την ηλικία (Κεφάλαιο 3). Οι διαφορές αυτές οφείλονται πιθανότατα σε διαφορετικές πιέσεις επιλογής που δέχονται οι πληθυσμοί του εντόμου σε περιβάλλοντα με διαφορετικά οικολογικά χαρακτηριστικά. Περιβαλλοντικοί παράγοντες όπως για παράδειγμα, η θνησιμότητα που οφείλεται σε φυσικούς εχθρούς και η χωρική και χρονική κατανομή κατάλληλων υποστρωμάτων ωτοκίας είναι δυνατόν να επηρεάσουν την εξέλιξη των βιολογικών χαρακτηριστικών της μύγας της Μεσογείου σε διαφορετικά περιβάλλοντα. Επιπλέον, τα αρσενικά ήταν μακροβιότερα των θηλυκών σε όλους τους πληθυσμούς, με τη διαφορά στη διάρκεια ζωής μεταξύ των δύο φύλων να παρουσιάζει μεγάλη



Σχήμα 6. Πειραματικός σχεδιασμός και συμπεράσματα που προέκυψαν από την παρούσα μελέτη.

παραλλακτικότητα μεταξύ των πληθυσμών (Διάγραμμα 26). Φαίνεται ότι οι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου που προέρχονται από διαφορετικά ενδιαιτήματα, υπόκεινται σε διαφορετικές για κάθε φύλο πιέσεις επιλογής. Το γεγονός αυτό σε συνδυασμό με τις ηλικιακές διαφορές μεταξύ αρσενικών-θηλυκών ως προς την αναπαραγωγή, οδηγεί πιθανότατα στη μεγάλη παραλλακτικότητα της διαφοράς της διάρκειας ζωής ανάμεσα στα δύο φύλα μεταξύ των πληθυσμών. Οι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου παρουσίασαν διαφορές σε σημαντικά βιολογικά χαρακτηριστικά των ανηλίκων, όπως η επιβίωση και η διάρκεια ανάπτυξης, με τον πληθυσμό από την Κένυα (προγονικός) να παρουσιάζει τη μικρότερη διάρκεια ανάπτυξης ανηλίκων σταδίων σε σχέση με τους υπόλοιπους πληθυσμούς (Κεφάλαιο 4). Η χρονικά μεγαλύτερη παρουσία του κενυάτικου πληθυσμού στο συγκεκριμένο ενδιαίτημα, είναι δυνατόν να οδήγησε σε καλύτερη προσαρμογή και «εκμετάλλευση» των διαθέσιμων θρεπτικών πόρων κατά το προνυμφικό στάδιο, με αποτέλεσμα τη μικρότερη διάρκεια ανάπτυξης ανηλίκων που παρατηρήθηκε στη μελέτη μας. Επιπλέον, μεγάλες διαφορές παρατηρήθηκαν μεταξύ των πληθυσμών και στις παραμέτρους αύξησης [ενδογενής ταχύτητα αύξησης (r), πεπερασμένη ταχύτητα αύξησης (λ) κ.α.] (Κεφάλαιο 4).

Από τη δεύτερη πειραματική ενότητα (βλέπε Σχήμα 6) προκύπτει ότι οι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου διαφέρουν σε ποσοτικές και ποιοτικές παραμέτρους του σεξουαλικού καλέσματος των αρσενικών, όπως η πορεία του σεξουαλικού καλέσματος, η συχνότητα του σεξουαλικού καλέσματος μετά τη σεξουαλική ωρίμανση και ο ημερήσιος ρυθμός του σεξουαλικού καλέσματος (Κεφάλαιο 5). Επίσης, φαίνεται ότι η διαθεσιμότητα της πρωτεΐνης στην τροφή των ενηλίκων επηρέασε με διαφορετικό τρόπο το σεξουαλικό κάλεσμα των αρσενικών των διαφορετικών πληθυσμών. Το γεγονός αυτό είναι δυνατόν να οφείλεται στη διαφορετική χωρική και χρονική κατανομή της πρωτεΐνης στα οικοσυστήματα από τα οποία προήλθαν οι πληθυσμοί που χρησιμοποιήθηκαν στη μελέτη μας. Θεωρητικά πάντως, αναμένεται ότι πληθυσμοί που προέρχονται από περιβάλλοντα με περιορισμένη διαθεσιμότητα πρωτεΐνης να έχουν προσαρμοστεί έτσι ώστε να επενδύουν μεγαλύτερα ποσοστά αυτής σε αναπαραγωγικές δραστηριότητες, όπως το σεξουαλικό κάλεσμα.



Διάγραμμα 26. Διαφορές στη διάρκεια ζωής μεταξύ αρσενικών και θηλυκών έξι διαφορετικών πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου. Τα δεδομένα προέρχονται από το Κεφάλαιο 3.

Τα πειράματα της τρίτης πειραματικής ενότητας (βλέπε Σχήμα 6) δείχνουν ότι οι πληθυσμοί του *C. capitata* ανταποκρίνονται διαφορετικά σε διάφορες συνθήκες καταπόνησης (στρες), όπως η προσαρμογή σε σταθερές συνθήκες εκτροφής στο εργαστήριο (Κεφάλαιο 6) και ο συνωστισμός των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους (Κεφάλαιο 7). Συγκεκριμένα, η προσαρμογή στο εργαστήριο επηρέασε με διαφορετικό τρόπο τη διάρκεια ανάπτυξης των ανηλίκων, τη διάρκεια ζωής των ενηλίκων και την ωοπαραγωγή των θηλυκών στους διαφορετικούς πληθυσμούς που χρησιμοποιήθηκαν. Οι διαφορές αυτές μεταξύ των πληθυσμών οφείλονται πιθανότατα στη διαφορετική γενετική τους σύσταση. Ο πληθυσμός από την Κένυα παρουσίασε τη μεγαλύτερη σταθερότητα σε σημαντικές παραμέτρους της αρμοστικότητας των ενηλίκων (διάρκεια ζωής, ωοπαραγωγή θηλυκών), κατά την προσαρμογή του στο εργαστήριο σε σχέση με τους υπόλοιπους πληθυσμούς (Κεφάλαιο 6). Επίσης, πληθυσμοί του εντόμου που εκδηλώνουν μεγάλη (μακρόβιος) και μικρή (βραχύβιος) διάρκεια ζωής ενηλίκων ανταποκρίθηκαν διαφορετικά στις συνθήκες καταπόνησης που προέρχονται από το συνωστισμό των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους (Κεφάλαιο 7). Συγκεκριμένα, η αύξηση του συνωστισμού των προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους είχε ως συνέπεια: (1) μείωση της επιβίωσης των προνυμφών και νυμφών μόνο στην περίπτωση του βραχύβιου και όχι του μακρόβιου πληθυσμού και (2) αύξηση της διάρκειας ανάπτυξης των προνυμφών μόνο στην περίπτωση του μακρόβιου πληθυσμού. Αντίθετα, αυξημένη πυκνότητα προνυμφών κατά την ανάπτυξή τους, οδήγησε σε μείωση της διάρκειας ζωής των ενηλίκων και της ωοπαραγωγής των θηλυκών, τόσο στο μακρόβιο, όσο και στο βραχύβιο πληθυσμό (Κεφάλαιο 7).

Τα αποτελέσματα της παρούσας διατριβής δείχνουν ότι γεωγραφικά απομονωμένοι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου διαφέρουν σε βασικές βιολογικές παραμέτρους των ανηλίκων και ενηλίκων. Ωστόσο, μελέτη της αναπαραγωγικής συμβατότητας ανάμεσα σε άγριους πληθυσμούς του εντόμου από εννιά χώρες, έδειξε ότι οι παραπάνω πληθυσμοί είναι αναπαραγωγικά συμβατοί (Cayol et al., 2002). Συνεπώς φαίνεται ότι η διαφοροποίηση βιολογικών χαρακτηριστικών μεταξύ γεωγραφικά απομονωμένων πληθυσμών του εντόμου, μετά την εισαγωγή του σε περιοχές με διαφορετικά οικολογικά χαρακτηριστικά, οδήγησε στη διαμόρφωση

διαφορετικών δημογραφικών και ηθολογικών «ομάδων» (demographic and behavioral clines), όμως όχι σε γεγονότα ειδογένεσης (βλέπε μοντέλο Σχήματος 3, Κεφάλαιο 1).

8.1 Πρακτικές εφαρμογές των αποτελεσμάτων

Η επιτυχής εφαρμογή ενός προγράμματος αντιμετώπισης της μύγας της Μεσογείου απαιτεί μεταξύ άλλων την επί σειρά ετών μελέτη της φαινολογίας και της δυναμικής πληθυσμών του εντόμου. Τα αποτελέσματα των Κεφαλαίων 3 και 4 δείχνουν ότι γεωγραφικά απομονωμένοι πληθυσμοί του *C. capitata* διαφέρουν σε βασικά στοιχεία της βιολογίας των ανηλίκων και ενηλίκων. Επιπλέον, οι πληθυσμοί διαφέρουν και ως προς τις παραμέτρους αύξησης, οι οποίες επηρεάζουν άμεσα τη δυναμική των πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου στις διαφορετικές περιοχές (Vargas & Carey, 1989). Το γεγονός αυτό σημαίνει ότι για την αποτελεσματική αντιμετώπιση του εντόμου στις περιοχές αυτές απαιτείται η ανάπτυξη διαφορετικών πληθυσμιακών προτύπων. Τα αποτελέσματα της βιολογίας των ανηλίκων (Κεφάλαιο 4) και της δημογραφίας των ενηλίκων (Κεφάλαιο 3) μπορούν να χρησιμοποιηθούν στην ανάπτυξη διαφορετικών πληθυσμιακών προτύπων για τον κάθε πληθυσμό και συνεπώς στο σωστό σχεδιασμό της αντιμετώπισης του εντόμου στις περιοχές αυτές.

Όπως προκύπτει από τα αποτελέσματα του Κεφαλαίου 5, γεωγραφικά απομονωμένοι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου παρουσιάζουν ποσοτικές διαφορές στα επίπεδα και τον ημερήσιο ρυθμό του σεξουαλικού καλέσματος. Ωστόσο, τα αρσενικά όλων των πληθυσμών εκδήλωσαν σεξουαλικό κάλεσμα μέσα στην ίδια περίοδο της φωτόφασης. Επιπλέον, όπως αναφέρεται παραπάνω, γεωγραφικά απομονωμένοι πληθυσμοί της μύγας της Μεσογείου παρουσιάζουν αναπαραγωγική συμβατότητα (Cayol et al., 2002). Συνεπώς, μια συγκεκριμένη φυλή στερωμένων εντόμων που εμφανίζει επικάλυψη στον ημερήσιο ρυθμό του σεξουαλικού καλέσματος με τα αρσενικά του άγριου πληθυσμού-στόχου μπορεί να χρησιμοποιηθεί σε διαφορετικές περιοχές για την καταπολέμηση της μύγας της Μεσογείου με τη μέθοδο εξαπόλυσης στερωμένων εντόμων.

Η επιτυχής προσαρμογή ενός άγριου πληθυσμού της μύγας της Μεσογείου σε σταθερές συνθήκες εκτροφής στο εργαστήριο αποτελεί

απαραίτητη προϋπόθεση για τη μαζική εκτροφή και τη χρησιμοποίηση του σε προγράμματα εξαπόλυσης στερημένων αρσενικών. Τα αποτελέσματα του Κεφαλαίου 6 δείχνουν ότι γεωγραφικά απομονωμένοι πληθυσμοί του εντόμου ανταποκρίνονται διαφορετικά στην προσαρμογή στο εργαστήριο. Ο πληθυσμός από την Κένυα παρουσίασε τη μεγαλύτερη σταθερότητα ως προς τη διάρκεια ζωής των ενηλίκων και την ωοπαραγωγή θηλυκών κατά την προσαρμογή του στο εργαστήριο. Τα αποτελέσματα αυτά δείχνουν ότι η επιλογή των άγριων πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου, οι οποίοι αποτελούν τη βάση για την ανάπτυξη μαζικά εκτρεφόμενων φυλών στο εργαστήριο, θα πρέπει να βασίζεται σε πληθυσμούς που προέρχονται από την περιοχή προέλευσης του εντόμου (Κένυα). Οι πληθυσμοί αυτοί, πιθανότατα λόγω μεγαλύτερης γενετικής παραλλακτικότητας σε σχέση με τους υπόλοιπους (Gasperi et al., 1991; Malacrida et al., 1998), διαθέτουν μεγαλύτερη ικανότητα προσαρμογής σε σταθερές συνθήκες εκτροφής στο εργαστήριο.

8.2 Προοπτικές περαιτέρω έρευνας

Παρά το γεγονός ότι σημαντική πρόοδος έχει επιτευχθεί στην έρευνα γύρω από τις βιολογικές εισβολές και τη γενετική πληθυσμών, αρκετά ερωτήματα σχετικά με την εξέλιξη των βιολογικών χαρακτηριστικών ειδών της οικογένειας *Terphritidae* παραμένουν αναπάντητα. Συγκριτικές μελέτες με αντικείμενο τις δημογραφικές παραμέτρους περισσότερων πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου, καθώς και άλλων ειδών *Terphritidae* που έχουν εισαχθεί σε νέες περιοχές, θα δώσουν πολύτιμες πληροφορίες σχετικά με την εξέλιξη των βιολογικών χαρακτηριστικών σε περιβάλλοντα με διαφορετικά οικολογικά χαρακτηριστικά. Επιπλέον, η πλαστικότητα των χαρακτηριστικών αυτών αντιπροσωπεύει ένα ακόμα ενδιαφέρον πεδίο για μελλοντική έρευνα. Η διαφορετική επίδραση της πρωτεΐνης στο σεξουαλικό κάλεσμα των αρσενικών, γεωγραφικά απομονωμένων πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου, όπως αποτυπώθηκε στη μελέτη μας χρήζει περαιτέρω έρευνας. Επίσης, οι περιβαλλοντικοί παράγοντες που ασκούν πιέσεις επιλογής στα βιολογικά χαρακτηριστικά πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που έχουν εισβάλλει σε διαφορετικά περιβάλλοντα, παραμένουν άγνωστες. Μελλοντικές

έρευνες θα πρέπει να επικεντρωθούν στη μελέτη των βιοτικών και αβιοτικών περιβαλλοντικών παραγόντων, όπως οι διακυμάνσεις της θερμοκρασίας, η διαθεσιμότητα τροφής και θέσεων ωτοκίας, καθώς και του ρόλου των αρπακτικών στη διαμόρφωση των βιολογικών χαρακτηριστικών πληθυσμών-εισβολέων ειδών της οικογένειας Tephritidae.

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Alcock, J. (1997)** *Animal Behavior*, sixth edn. Simauers, Sunderland Massachusetts.
- Aluja, M., Jacome, I., & Ordóñez, R.M. (2001)** Effect of adult nutrition on male sexual performance in four neotropical fruit fly species of the genus *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Insect Behavior*, 14, 759-775.
- Aluja, M. & Norrbom, A.L. (2000)** *Fruit flies (Tephritidae): phylogeny and evolution of behavior*. CRC Press, Boca Ranton, Florida, USA.
- Applebaum, S.W. & Heifetz, Y. (1999)** Density-dependent physiological phase in insects. *Annual Review of Entomology*, 44, 317-341.
- Arendt, J. & Reznick, D. (2005)** Evolution of juvenile growth rates in female guppies (*Poecilia reticulata*): predator regime or resource level? *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 272, 333-337.
- Arita, L.H. & Kaneshiro, K.Y. (1985)** The dynamics of the lek system and mating success in males of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Wiedemann). *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, 25, 39-48.
- Arita, L.H. & Kaneshiro, K.Y. (1986)** Structure and function of the rectal epithelium and anal glands during mating behavior in the Mediterranean fruit fly male. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, 26, 27-30.
- Arita, L.H. & Kaneshiro, K.Y. (1989)** Sexual selection and lek behavior in Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Pacific Science*, 43, 135-143.
- Birch, L., Dobzhansky, T., Elliot, P., & Lewontin, R. (1962)** Relative fitness of geographic races of *Drosophila serrata*. *Evolution*, 17, 72-83.
- Blay, S. & Yuval, B. (1997)** Nutritional correlates of reproductive success of male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Animal Behaviour*, 54, 59-66.
- Boller, E.F. (1985).** *Rhagoletis cerasi* and *Ceratitidis capitata*. In *Handbook of Insect Rearing* (eds P. Sing & R.F. Moore), Vol. 2, pp. 135-144. Elsevier, Amsterdam, the Netherlands.

- Bonizzoni, M., Guglielmino, C.R., Smallridge, C.J., Gomulski, M., Malacrida, A.R., & Gasperi, G. (2004)** On the origins of medfly invasion and expansion in Australia. *Molecular Ecology*, 13, 3845-3855.
- Bonizzoni, M., Katsoyannos, B.I., Marguerie, R., Guglielmino, C.R., Gasperi, G., Malacrida, A., & Chapman, T. (2002)** Microsatellite analysis reveals remating by wild Mediterranean fruit fly females, *Ceratitidis capitata*. *Molecular Ecology*, 11, 1915-1921.
- Bonizzoni, M., Zheng, L., Guglielmino, C.R., Haymer, D.S., Gasperi, G., Gomulski, L.M., & Malacrida, A.R. (2001)** Microsatellite analysis of medfly bioinfestations in California. *Molecular Ecology*, 10, 2515-2524.
- Botella, L.M., Moya, A., Gonzalez, M.C., & Mensua, J.L. (1985)** Larval Stop, Delayed Development and Survival in Overcrowded Cultures of *Drosophila-Melanogaster* - Effect of Urea and Uric-Acid. *Journal of Insect Physiology*, 31, 179-185.
- Briceno, R.D. & Eberhard, W.G. (2000)** Male wing positions during courtship by mediterranean fruit flies (*Ceratitidis capitata*) (Diptera : tephritidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 73, 143-147.
- Briceno, R.D., Eberhard, W.G., Vilardi, J.C., Liedo, P., & Shelly, T.E. (2002)** Variation in the intermittent buzzing songs of male medflies (Diptera : Tephritidae) associated with geography, mass-rearing, and courtship success. *Florida Entomologist*, 85, 32-40.
- Briceno, R.D., Ramos, D., & Eberhard, W.G. (1996)** Courtship behavior of male *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae) in captivity. *Florida Entomologist*, 79, 130-143.
- Buchanan, K.L. (2000)** Stress and the evolution of condition-dependent signals. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 156-160.
- Carey, J.R. (1982)** Demography and Population-Dynamics of the Mediterranean Fruit- Fly. *Ecological Modelling*, 16, 125-150.
- Carey, J.R. (1984)** Host specific demographic studies of the Mediterranean fruit fly *Ceratitidis capitata*. *Ecological Entomology*, 9, 261-270.
- Carey, J.R. (1989).** Demographic analysis of fruit flies. In *Fruit flies: their biology, natural enemies and control*. (eds A.S. Robinson & G. Hooper), Vol. 3B, pp. 253-265. Elsevier, Amsterdam.

- Carey, J.R. (1991)** Establishment of the Mediterranean fruit fly in California. *Science*, 253, 1369-1373.
- Carey, J.R. (1993)** Applied demography for biologists with special Emphasis on Insects Oxford, Ney York.
- Carey, J.R. (1996)** The future of the Mediterranean fruit fly *Ceratitidis capitata* invasion of California: A predictive framework. *Biological Conservation*, 78, 35-50.
- Carey, J.R. (2001)** Insect biodemography. *Annual Review of Entomology*, 46, 79-110.
- Carey, J.R. (2003)** Longevity : the biology and demography of life span Princeton University Press, New Jersey.
- Carey, J.R. & Liedo, P. (1995)** Sex mortality differentials and selective survival in large medfly cohorts - implications for human sex mortality differentials. *Gerontologist*, 35, 588-596.
- Carey, J.R., Liedo, P., Harshman, L.G., Zhang, Y., Muller, H.G., Partridge, L., & Wang, J.L. (2002)** Life history response of Mediterranean fruit flies to dietary restriction. *Aging cell*, 1, 140-148.
- Carey, J.R., Liedo, P., Mueller, H.G., Wang, J.L., & Vaupel, J.W. (1998a)** A simple graphical technique for displaying individual fertility data and cohort survival: case study of 1000 Mediterranean fruit fly females. *Functional Ecology*, 12, 359-363.
- Carey, J.R., Liedo, P., Müller, H.G., Wang, J.L., Love, B., Harshman, L., & Partridge, L. (2001)** Female sensitivity to diet and irradiation treatments underlies sex-mortality differentials in the Mediterranean fruit fly. *Journals of Gerontology Series a-Biological Sciences and Medical Sciences*, 56, B89-B93.
- Carey, J.R., Liedo, P., Müller, H.G., Wang, J.L., & Vaupel, J.W. (1998b)** Dual modes of aging in Mediterranean fruit fly females. *Science*, 281, 996-998.
- Carey, J.R., Liedo, P., Orozco, D., Tatar, M., & Vaupel, J.W. (1995a)** A Male-Female Longevity Paradox in Medfly Cohorts. *Journal of Animal Ecology*, 64, 107-116.
- Carey, J.R., Liedo, P., & Vaupel, J.W. (1995b)** Mortality dynamics of density in the Mediterranean fruit fly. *Experimental Gerontology*, 30, 605-629.

- Casana-Giner, V., Gandia-Balaguer, A., Mengod-Puerta, C., Primo-Millo, J., & Primo-Yufera, E. (1999)** Insect growth regulators as chemosterilants for *Ceratitis capitata* (Diptera : Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 92, 303-308.
- Cayol, J.P., Coronado, P., & Taher, M. (2002)** Sexual compatibility in medfly (Diptera : Tephritidae) from different origins. *Florida Entomologist*, 85, 51-57.
- Chapman, T., Miyatake, T., Smith, H.K., & Partridge, L. (1998)** Interactions of mating, egg production and death rates in females of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 265, 1879-1894.
- Christenson, L.D. & Foote, R.H. (1960)** Biology of fruit flies. *Annual Review of Entomology*, 5, 171-192.
- Collett, D. (2003)** Modeling survival data in medical research, 2nd edn. CRC.
- Cordts, R. & Partridge, L. (1996)** Courtship reduces longevity of male *Drosophila melanogaster*. *Animal Behaviour*, 52, 269-278.
- Davies, N., Villablanca, F.X., & Roderick, G.K. (1999)** Bioinvasions of the medfly *Ceratitis capitata*: Source estimation using DNA sequences at multiple intron loci. *Genetics*, 153, 351-360.
- De Meyer, M. (2000)**. Phylogeny of the genus *Ceratitis* (Dacinae: Ceratitidini). In *Fruit flies (Tephritidae): Phylogeny and evolution of behavior* (eds M. Aluja & A.L. Norrbom), pp. 409-428. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Debouzie, D. (1989)**. Biotic mortality factors in tephritid populations. In *Fruit flies: their biology, natural enemies and control* (eds A.S. Robinson & G. Hooper), Vol. 3B, pp. 221-227. Elsevier, Amsterdam.
- Diaz-Fleischer, F. & Aluja, M. (2003)** Clutch size in frugivorous insects as a function of host firmness: the case of the tephritid fly *Anastrepha ludens*. *Ecological Entomology*, 28, 268-277.
- Dukas, R., Prokopy, R.J., & Duan, J.J. (2001)** Effects of larval competition on survival and growth in Mediterranean fruit flies. *Ecological Entomology*, 26, 587-593.
- Duyck, P.F., David, P., Junod, G., Brunel, C., Dupont, R., & Quilici, S. (2006)** Importance of competition mechanisms in successive invasions by polyphagous tephritids in La Reunion. *Ecology*, 87, 1770-1780.

- Duyck, P.F., David, P., & Quilici, S. (2004)** A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecological Entomology*, 29, 511 - 520.
- Duyck, P.F., David, P., & Quilici, S. (2007)** Can more K-selected species be better invaders? A case study of fruit flies in La Reunion. *Diversity and Distributions*, 13, 535-543.
- Duyck, P.F. & Quilicy, S. (2002)** Survival and development of different life stages of three *Ceratitis* spp. (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Bulletin of Entomological Research*, 92, 461-469.
- Dyck, V.A., Hendrichs, J., & Robinson, A.S. (2005)** *Sterile Insect Technique Principles and Practice in Area-Wide Integrated Pest Management* Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Eberhard, W. (1999).** Sexual behavior and sexual selection in the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Dacinae: Ceratitidini). In *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior* (eds M. Aluja & A. Norrbom), pp. 459-489. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Economopoulos, A.P. (1992)** Adaptation of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) to artificial rearing. *J Econ Entomol*, 85, 753-758.
- Ekesi, S., Nderitu, P.W., & Chang, C.L. (2007)** Adaptation to and small-scale rearing of invasive fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera : Tephritidae) on artificial diet. *Annals of the Entomological Society of America*, 100, 562-567.
- Enkerlin, D., Garcia, L.R., & Fidel Lopez, M. (1989).** Mexico, Central and South America. In *Fruit flies: their biology, natural enemies and control* (eds A.S. Robinson & G. Hooper), Vol. 3A, pp. 83-90. Elsevier Science, Amsterdam.
- Epsky, N.D. & Heath, R.R. (1993)** Food availability and pheromone production by males of *Anastrepha suspensa* (Diptera, Tephritidae). *Environmental Entomology*, 22, 942-947.
- Epsky, N.D., Heath, R.R., Guzman, A., & Meyer, W.L. (1995)** Visual cue and chemical cue interactions in a dry trap with food-based synthetic attractant for *Ceratitis capitata* and *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae). *Environmental Entomology*, 24, 1387-1395.
- Epsky, N.D., Hendrichs, J., Katsoyannos, B.I., Vasquez, L.A., Ros, J.P., Zumreoglu, A., Pereira, R., Bakri, A., Seewooruthun, S.I., & Heath, R.R.**

- (1999)** Field evaluation of female-targeted trapping systems for *Ceratitidis capitata* (Diptera : Tephritidae) in seven countries. *Journal of Economic Entomology*, 92, 156-164.
- Fielding, D.J. (2004)** Intraspecific competition and spatial heterogeneity alter life history traits in an individual-based model of grasshoppers. *Ecological Modelling*, 175, 169-187.
- Fimiani, P. (1989).** Mediterranean region. In *Fruit flies: their biology, natural enemies and control* (eds A.S. Robinson & G. Hooper), Vol. 3A, pp. 39-50. Elsevier, Amsterdam.
- Fletcher, B.S. (1989).** Life history strategies of Tephritidae fruit flies. In *Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies and Control* (eds A.S. Robinson & G. Hooper), Vol. A, pp. 195-208. Elsevier, Amsterdam.
- Futuyma, D.J. (2005)** *Evolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, U.S.A.
- Gasperi, G., Bonizzoni, M., Gomulski, L.M., Murelli, V., Torti, C., Malacrida, A.R., & Guglielmino, C.R. (2002)** Genetic differentiation, gene flow and the origin of infestations of the medfly, *Ceratitidis capitata*. *Genetica*, 116, 125-135.
- Gasperi, G., Guglielmino, C.R., Malacrida, A.R., & Milani, R. (1991)** Genetic-Variability and Gene Flow in Geographical Populations of *Ceratitidis Capitata* (Wied) (Medfly). *Heredity*, 67, 347-356.
- Gazit, Y., Rossler, Y., & Glazer, I. (2000)** Evaluation of entomopathogenic nematodes for the control of Mediterranean fruit fly (Diptera : Tephritidae). *Biocontrol Science and Technology*, 10, 157-164.
- Gibbs, M., Lacey, L., Jones, M., & Moore, A. (2004)** Intraspecific competition in the speckled wood butterfly *Papargae aegeria*: Effect of rearing density and gender on larval life history. *Journal of Insect Science*, 4, 1-6.
- Godfray, H.C.J. & Parker, G.A. (1992)** Sibling Competition, Parent Offspring Conflict and Clutch Size. *Animal Behaviour*, 43, 473-490.
- Gonzalez, J. & Troncoso, P. (2007).** The fruit fly exclusion programme in Chile. In *Area-Wide Control of Insect Pests. From research to field implementation* (eds M.J.B. Vreysen, A.S. Robinson & J. Hendrichs), pp. 641-651. Springer, Dordrecht, The Netherlands.

- Gotthard, K., Nylin, S., & Wiklund, C. (1994)** Adaptive variation in growth rate: life history costs and consequences in the speckled wood butterfly, *Papargae aegeria*. *Oecologia*, 99, 281-289.
- Gotthard, K., Nylin, S., & Wiklund, C. (2000)** Mating opportunity and the evolution of sex-specific mortality rates in a butterfly. *Oecologia*, 122, 36-43.
- Guillen, D. & Sanchez, R. (2007)**. Expansion of the national fruit fly control programme in Argentina. In *Area-Wide Control of Insect Pests. From research to field implementation* (eds M.J.B. Vreysen, A.S. Robinson & J. Hendrichs), pp. 653-660. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Hagen, K.S., Allen, W.W., & Tassan, R.L. (1981)** Mediterranean fruit fly - the worst may be yet to come. *California Agriculture*, 35, 5-7.
- Harris, E.J. (1989)**. Hawaiian Islands and North America. In *Fruit flies: their biology, natural enemies and control* (eds A.S. Robinson & G. Hooper), Vol. 3A, pp. 73-81. Elsevier Science, Amsterdam.
- Harris, E.J. & Carey, J.R. (1989)** Laboratory Studies of the Mediterranean Fruit-Fly (Diptera, Tephritidae) in Coffee. *Environmental Entomology*, 18, 103-110.
- Harris, E.J., Carey, J.R., Krainacker, D.A., & Lee, C.Y.L. (1991)** Life-History of *Ceratitidis capitata* (Diptera, Tephritidae) Reared From Mock Orange in Hawaii. *Environmental Entomology*, 20, 1048-1052.
- Harshman, L.G. & Hoffmann, A.A. (2000)** Laboratory selection experiments using *Drosophila*: what do they really tell us? *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 32-36.
- Haymer, D.S., He, M., & McInnis, D.O. (1997)** Genetic marker analysis of spatial and temporal relationships among existing populations and new infestations of the Mediterranean fruit fly (*Ceratitidis capitata*). *Heredity*, 79, 302-309.
- Heath, R.R., Epsky, N.D., Dueben, B.D., Rizzo, J., & Jeronimo, F. (1997)** Adding methyl-substituted ammonia derivatives to a food-based synthetic attractant on capture of the Mediterranean and Mexican fruit flies (Diptera : Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 90, 1584-1589.
- Hendrichs, J., Franz, G., & Rendon, P. (1995)** Increased effectiveness and applicability of the Sterile Insect Technique through male-only releases for

control of Mediterranean fruit flies during fruiting seasons. *Journal of Applied Entomology*, 119, 371-377.

Hendrichs, J. & Hendrichs, M.A. (1990) Mediterranean fruit fly (Diptera, Tephritidae) in nature: Location and diel pattern of feeding and other activities on fruiting and nonfruiting hosts and nonhosts. *Annals of the Entomological Society of America*, 83, 632-641.

Hendrichs, J., Katsoyannos, B.I., Papaj, D.R., & Prokopy, R.J. (1991) Sex differences in movement between natural feeding and mating sites and tradeoffs between food consumption, mating success and predator evasion in Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Oecologia*, 86, 223-231.

Hendrichs, J., Katsoyannos, B.I., Wornoayporn, V., & Hendrichs, M.A. (1994) Odor mediated foraging by yellowjacket wasps (Hymenoptera, Vespidae): Predation on leks of pheromone calling Mediterranean fruit fly males (Diptera, Tephritidae). *Oecologia*, 99, 88-94.

Hendrichs, J., Robinson, A.S., Cayol, J.P., & Enkerlin, W. (2002) Medfly area wide sterile insect technique programmes for prevention, suppression or eradication: The importance of mating behavior studies. *Florida Entomologist*, 85, 1-13.

Hoffmann, A.A., Hallas, R., Sinclair, C., & Partridge, L. (2001) Rapid loss of stress resistance in *Drosophila melanogaster* under adaptation to laboratory culture. *Evolution*, 55, 436-438.

Ioannou, C. (2005) Effect of orange fruit volatile substances on oviposition and other biological parameters of the Mediterranean fruit fly *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae). MS, Aristotle university, Thessaloniki.

Jessup, A.J., Dominiak, B., Woods, B., De Lima, C.P.F., Tomkins, A., & Smallridge, C.J. (2007). Area-wide management of fruit flies in Australia. In *Area-Wide Control of Insect Pests. From research to field implementation* (eds M.J.B. Vreysen, A.S. Robinson & J. Hendrichs), pp. 685-697. Springer, Dordrecht, The Netherlands.

Kaspi, R., Mossinson, S., Drezner, T., Kamensky, B., & Yuval, B. (2002) Effects of larval diet on developmental rates and reproductive maturation of male and female Mediterranean fruit flies. *Physiological Entomology*, 27, 29-38.

- Kaspi, R., Taylor, P.W., & Yuval, B. (2000)** Diet and size influence sexual advertisement and copulatory success of males in Mediterranean fruit fly leks. *Ecological Entomology*, 25, 279-284.
- Katsoyannos, B.I. (1994)** Evaluation of Mediterranean fruit-fly traps for use in sterile-insect-technique programmes. *Journal of Applied Entomology*, 118, 442-452.
- Katsoyannos, B.I., Heath, R.R., Papadopoulos, N.T., Epsky, N.D., & Hendrichs, J. (1999a)** Field evaluation of Mediterranean fruit fly (Diptera : Tephritidae) female selective attractants for use in monitoring programs. *Journal of Economic Entomology*, 92, 583-589.
- Katsoyannos, B.I., Papadopoulos, N.T., Heath, R.R., Hendrichs, J., & Kouloussis, N.A. (1999b)** Evaluation of synthetic food-based attractants for female Mediterranean fruit flies (Dipt., Tephritidae) in McPhail type traps. *Journal of Applied Entomology*, 123, 607-612.
- Kirkwood, T.B.L. & Rose, M.R. (1991)** Evolution of Senescence - Late Survival Sacrificed for Reproduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 332, 15-24.
- Kolar, C.S. & Lodge, D.M. (2001)** Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 199-204.
- Kourti, A. (2002)** Estimates of heterozygosity and patterns of geographic differentiation in natural populations of the medfly (*Ceratitis capitata*). *Hereditas*, 137, 173-179.
- Kourti, A., Loukas, M., & Sourdis, J. (1992)** Dispersion pattern of the medfly from its geographical centre of origin and genetic relationships of the medfly with two close relatives. *Entomologia Experimentalis and Applicata*, 63, 63-69.
- Krainacker, D.A., Carey, J.R., & Vargas, R.I. (1987)** Effect of larval host on life history traits of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Oecologia*, 73, 583-590.
- Krainacker, D.A., Carey, J.R., & Vargas, R.I. (1989)** Size-specific survival and fecundity for laboratory strains of two Tephritid (Diptera, Tephritidae) species: Implications for mass rearing. *Journal of Economic Entomology*, 82, 104-108.
- Landolt, P.J., Heath, R.R., & Chambers, D.L. (1992)** Oriented flight responses of female Mediterranean fruit flies to calling males odor of calling

males and a synthetic pheromone blend. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 65, 259-266.

Landolt, P.J. & Sivinski, J. (1992) Effects of time of day, adult food, and host fruit on incidence of calling by male Caribbean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Environmental Entomology*, 21, 382-387.

Lee, C.E. (2002) Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 386-391.

Liedo, P., Carey, J.R., Celedonio, H., & Guillen, J. (1992) Size Specific Demography of 3 Species of *Anastrepha* Fruit-Flies. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 63, 135-142.

Liquido, N.J., Shinoda, L.A., & Cunningham, R.T. (1991) Host plants of the Mediterranean fruit fly (Diptera, Tephritidae) an annotated world review. In *Miscellaneous Publications 77. Entomological Society of America*, Vol. 83, pp. 1863-1878, Lanham, MD.

Lux, S.A., Munyiri, F.N., Vilardi, J.C., Liedo, P., Economopoulos, A., Hasson, O., Quilici, S., Gaggi, K., Cayol, J.P., & Rendon, P. (2002) Consistency in courtship pattern among populations of medfly (Diptera : Tephritidae): Comparisons among wild strains and strains mass reared for sit operations. *Florida Entomologist*, 85, 113-125.

Malacrida, A.R., Gomulski, L.M., Bonizzoni, M., Bertin, S., Gasperi, G., & Guglielmino, C.R. (2007) Globalization and fruitfly invasion and expansion: the medfly paradigm. *Genetica*, 131, 1-9.

Malacrida, A.R., Guglielmino, C.R., Gasperi, G., Baruffi, L., & Milani, R. (1992) Spatial and Temporal Differentiation in Colonizing Populations of *Ceratitis capitata*. *Heredity*, 69, 101-111.

Malacrida, A.R., Marinoni, F., Torti, C., Gomulski, L.M., Sebastiani, F., Bonvicini, C., Gasperi, G., & Guglielmino, C.R. (1998) Genetic aspects of the worldwide colonization process of *Ceratitis capitata*. *Journal of Heredity*, 89, 501-507.

Matos, M., Avelar, T., & Rose, M.R. (2002) Variation in the rate of convergent evolution: adaptation to a laboratory environment in *Drosophila subobscura*. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 673-682.

- Matos, M., Rose, M.R., Pite, M.T.R., Rego, C., & Avelar, T. (2000)** Adaptation to the laboratory environment in *Drosophila subobscura*. *Journal of Evolutionary Biology*, 13, 9-19.
- Mau, R.F.L., Jang, E.B., & Vargas, R.I. (2007).** The Hawaii area-wide fruit fly pest management programme: Influence of partnerships and a good education programme. In *Area-Wide Control of Insect Pests. From research to field implementation* (eds M.J.B. Vreysen, A.S. Robinson & J. Hendrichs), pp. 671-683. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Mavrikakis, P.G., Economopoulos, A.P., & Carey, J.R. (2000)** Continuous winter reproduction and growth of the Mediterranean fruit fly (Diptera : Tephritidae) in Heraklion, Crete, southern Greece. *Environmental Entomology*, 29, 1180-1187.
- Mazor, M. & Erez, A. (2004)** Processed kaolin protects fruits from Mediterranean fruit fly infestations. *Crop Protection*, 23, 47-51.
- McInnis, D.O., Shelly, T.E., & Komatsu, J. (2002)** Improving male mating competitiveness and survival in the field for medfly, *Ceratitis capitata* (Diptera : Tephritidae) SIT programs. *Genetica*, 116, 117-124.
- Meats, A., Holmes, H.M., & Kelly, G.L. (2004)** Laboratory adaptation of *Bactrocera tryoni* (Diptera : Tephritidae) decreases mating age and increases protein consumption and number of eggs produced per milligram of protein. *Bulletin of Entomological Research*, 94, 517-524.
- Meixner, M.D., McPheron, B.A., Silva, J.G., Gasparich, G.E., & Sheppard, W.S. (2002)** The Mediterranean fruit fly in California: Evidence for multiple introductions and persistent populations based on microsatellite and mitochondrial DNA variability. *Molecular Ecology*, 11, 891-899.
- Mitchell, W.C. & Saul, S.H. (1990)** Current control methods for the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*, and their application in the USA. *Review of Agricultural Entomology*, 78, 923-940.
- Miyatake, T. (1997)** Genetic trade-off between early fecundity and longevity in *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae). *Heredity*, 78, 93-100.
- Miyatake, T. (1998)** Genetic changes of life history and behavioral traits during mass-rearing in the Melon fly, *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae). *Researches on Population Ecology*, 40, 301-310.

- Miyatake, T. & Yamagishi, M. (1999)** Rapid evolution of larval development time during mass-rearing in the melon fly, *Bactrocera cucurbitae*. *Researches on Population Ecology*, 41, 291-297.
- Mousseau, T.A. & Olvido, A.E. (2001)** Geographical variation In *Encyclopedia of Life Sciences* (eds W.J. Bailey & J. Ridsdill-Smith), Vol. Nature Publishing Group, pp. 1 - 8. Chapman and Hall, London.
- Mueller, L.D. (1991)** Ecological Determinants of Life-History Evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 332, 25-30.
- Müller, H.G., Carey, J.R., Wu, D.Q., Liedo, P., & Vaupel, J.W. (2001)** Reproductive potential predicts longevity of female Mediterranean fruitflies. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 268, 445-450.
- Müller, H.G., Wang, J.L., & Capra, W.B. (1997)** From lifetables to hazard rates: The transformation approach. *Biometrika*, 84, 881-892.
- Navarro-Llopis, V., Alfaro, F., Dominguez, J., Sanchis, J., & Primo, M. (2008)** Evaluation of traps and lures for mass trapping of Mediterranean fruit fly in citrus groves. *Journal of Economic Entomology*, 101, 126-131.
- Navarro-Llopis, V., Sanchis-Cabanes, J., Ayala, L., Casana-Giner, V., & Primo-Yufer, E. (2004)** Efficacy of lufenuron as chemosterilant against *Ceratitidis capitata* in field trials. *Pest management science*, 60, 914-920.
- Navarro-Llopis, V., Sanchis, J., Primo-Millo, J., & Primo-Yufer, E. (2007)** Chemosterilants as control agents of *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae) in field trials. *Bulletin of Entomological Research*, 97, 359-368.
- Nestel, D., Nemny-Lavy, E., & Chang, C.L. (2004)** Lipid and protein loads in pupating larvae and emerging adults as affected by the composition of Mediterranean fruit fly (*Ceratitidis capitata*) meridic larval diets. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 56, 97-109.
- Nishida, T., Harris, E.J., Vargas, R.I., & Wong, T.T.Y. (1985)** Distributional loci and host fruit utilization patterns of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Diptera, Tephritidae), in Hawaii. *Environmental Entomology*, 14, 602-606.
- Novoseltsev, V.N., Carey, J.R., Novoseltseva, J.A., Papadopoulos, N.T., Blay, S., & Yashin, A.I. (2004)** Systemic mechanisms of individual

reproductive life history in female medflies. *Mechanisms of Ageing and Development*, 125, 77-87.

Papachristos, D.P. & Papadopoulos, N.T. (2009) Are citrus species favorable hosts for the Mediterranean fruit fly? a demographic perspective. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, In Press.

Papachristos, D.P., Papadopoulos, N.T., & Nanos, G.D. (2008) Survival and development of immature stages of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) in citrus fruit. *Journal of Economic Entomology*, 101, 866-872.

Papadopoulos, N. (1998) Study on the biology and ecology of the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) in Northern Greece, Aristotle University, Thessaloniki.

Papadopoulos, N.T. (2004). Mediterranean fruit fly *Ceratitis capatata* (Diptera: Tephritidae). In *Encyclopedia of Entomology* (ed J. Caminera), Vol. 2, pp. 1367-1370. Kluwer Academic Press.

Papadopoulos, N.T., Carey, J.R., Katsoyannos, B.I., & Kouloussis, N.A. (1996) Overwintering of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) in northern Greece. *Annals of the Entomological Society of America*, 89, 526-534.

Papadopoulos, N.T. & Katsoyannos, B.I. (2003) Field parasitism of *Ceratitis capitata* larvae by *Aganaspis daci* in Chios, Greece. *BioControl*, 48, 191-195.

Papadopoulos, N.T., Katsoyannos, B.I., & Carey, J.R. (2002) Demographic parameters of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) reared in apples. *Annals of the Entomological Society of America*, 95: 564-569.

Papadopoulos, N.T., Katsoyannos, B.I., Carey, J.R., & Kouloussis, N.A. (2001) Seasonal and annual occurrence of the Mediterranean fruit fly (Diptera : Tephritidae) in northern Greece. *Annals of the Entomological Society of America*, 94, 41-50.

Papadopoulos, N.T., Katsoyannos, B.I., Kouloussis, N.A., Carey, J.R., Muller, H.G., & Zhang, Y. (2004) High sexual signalling rates of young individuals predict extended life span in male Mediterranean fruit flies. *Oecologia*, 138, 127-134.

Papadopoulos, N.T., Katsoyannos, B.I., Kouloussis, N.A., Economopoulos, A.P., & Carrey, J.R. (1998) Effect of adult age, food, and

time of day on sexual calling incidence of wild and mass-reared *Ceratitis capitata* males. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 89, 175-182.

Papaj, D.R., Averill, A.L., Prokopy, R.J., & Wong, T.T.Y. (1992) Host-Marking Pheromone and Use of Previously Established Oviposition Sites by the Mediterranean Fruit-Fly (Diptera, Tephritidae). *Journal of Insect Behavior*, 5, 583-598.

Papaj, D.R., Katsoyannos, B.I., & Hendrichs, J. (1989a) Use of fruit wounds in oviposition by Mediterranean fruit flies. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 53, 203-209.

Papaj, D.R. & Messing, R.H. (1996) Functional shifts in the use of parasitized hosts by a tephritid fly: The role of host quality. *Behavioral Ecology*, 7, 235-242.

Papaj, D.R., Roitberg, B.D., & Opp, S.B. (1989b) Serial effects of host infestation on egg allocation by the Mediterranean fruit fly - a rule of thumb and its functional significance. *Journal of Animal Ecology*, 58, 955-970.

Paranhos, B.J.A., Walder, J.M.M., & Papadopoulos, N.T. (2002) A simple method to study parasitism and field biology of the parasitoid *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) on *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Biocontrol science and Technology*, 13, 631-639.

Partridge, L. & Barton, N.H. (1996) On measuring the rate of ageing. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 263, 1365-1371.

Partridge, L., Prowse, N., & Pignatelli, P. (1999) Another set of responses and correlated responses to selection on age at reproduction in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 266, 255-261.

Perrings, C., Dehnen-Schmutz, K., Touza, J., & Williamson, M. (2005) How to manage biological invasions under globalization. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 212-215.

Peters, T.M. & Barbosa, P. (1977) Influence of Population-Density on Size, Fecundity, and Developmental Rate of Insects in Culture. *Annual Review of Entomology*, 22, 431-450.

- Petersen, J.F., Bohn, T., & Sandlund, O.T. (2006)** On the numerous concepts in invasion biology. *Biological Invasions*, 8, 1409-1424.
- Price, P.W. (1997)** *Insect Ecology* Willey, New York.
- Prokopy, R.J. (1980)** Mating behavior of frugivorous Tephritidae in nature. In *Fruit Fly Problems*, pp. 37-46. National Institute of Agricultural Sciences, Kyoto and Naha, Japan.
- Prokopy, R.J. & Duan, J.J. (1998)** Socially facilitated egg-laying behavior in Mediterranean fruit flies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42, 117-122.
- Prokopy, R.J. & Hendrichs, J. (1979)** Mating behavior of *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae) on a field caged host tree. *Annals of the Entomological Society of America*, 72, 642-648.
- Prokopy, R.J., Ziegler, J.R., & Wong, T.T.Y. (1978)** Deterrence of repeated oviposition by fruit marking pheromone in *Ceratitis capitata* (Diptera-Tephritidae). *Journal of Chemical Ecology*, 4, 55-63.
- Quesada-Moraga, E., Martin-Carballo, I., Garrido-Jurado, I., & Santiago-Alvarez, C. (2008)** Horizontal transmission of *Metarhizium anisopliae* among laboratory populations of *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). *Biological Control*, 47, 115-124.
- Quesada-Moraga, E., Ruiz-Garcia, A., & Santiago-Alvarez, C. (2006)** Laboratory evaluation of Entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* against puparia and adults of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 99, 1955-1966.
- Reyes, J., Carro, X., Hernandez, J., Mendez, W., Campo, C., Esquivel, H., Salgado, E., & Enkerlin, W. (2007).** A multi-institutional approach to create fruit fly-low Prevalence and fly-free areas in Central America. In *Area-Wide Control of Insect Pests. From research to field implementation* (eds M.J.B. Vreysen, A.S. Robinson & J. Hendrichs), pp. 627-640. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Reznick, D., Bryant, M., & Holmes, D. (2006)** The evolution of senescence and post-reproductive lifespan in guppies (*Poecilia reticulata*). *Plos Biology*, 4, 136-143.
- Robinson, A.S., Cayol, J.P., & Hendrichs, J. (2002)** Recent findings on medfly sexual behavior: Implications for sit. *Florida Entomologist*, 85, 171-181.

- Robinson, A.S. & Hooper, G. (1989)** Fruit Flies their Biology, Natural Enemies and Control Elsevier, Amsterdam.
- Roff, D.A. (2002)** Life History Evolution Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Rossler, Y. (1975)** Reproductive Differences Between Laboratory-Reared and Field- Collected Populations of Mediterranean Fruitfly, *Ceratitidis capitata*. Annals of the Entomological Society of America, 68, 987-991.
- Sgro, C.M. & Partridge, L. (2000)** Evolutionary responses of the life history of wild-caught *Drosophila melanogaster* to two standard methods of laboratory culture. American Naturalist, 156, 341-353.
- Sgro, C.M. & Partridge, L. (2001)** Laboratory adaptation of life history in *Drosophila*. American Naturalist, 158, 657-658.
- Shelly, T.E. (2000)** Male signalling and lek attractiveness in the Mediterranean fruit fly. Animal Behaviour, 60, 245-251.
- Shelly, T.E. & Kennelly, S. (2002)** Influence of male diet on male mating success and longevity and female remating in the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) under laboratory conditions. Florida Entomologist, 85, 572-579.
- Shelly, T.E., Kennelly, S.S., & McInnis, D.O. (2002)** Effect of adult diet on signaling activity, mate attraction, and mating success in male mediterranean fruit flies (Diptera : Tephritidae). Florida Entomologist, 85, 150-155.
- Shelly, T.E. & McInnis, D.O. (2003)** Influence of adult diet on the mating success and survival of male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) from two mass -rearing strains on field-caged host trees. Florida Entomologist, 86, 340-344.
- Shoukry, A. & Hafez, M. (1979)** Studies On the Biology of the Mediterranean Fruit-Fly *Ceratitidis capitata*. Entomologia Experimentalis Et Applicata, 26, 33-39.
- Sokal, R.R. & Rohlf, E.J. (1995)** Biometry, 3rd edn. Freedman, New York.
- Souza, H.M.L.D., Matioli, S.R., & Souza, W.N.D. (1988)** The adaptation process of *Ceratitidis capitata* to the laboratory analysis of life-history traits. Entomologia Experimentalis et Applicata, 49, 195-201.
- Speight, M.R., Hunter, M.D., & Watt, A.D. (2008)** Ecology of insects. Concepts and applications., Second edn. Wiley-Blackwell, Singapore.

- Stearns, S.C. (1992)** The Evolution of Life Histories Oxford University Press, New York.
- Stearns, S.C. (2000)** Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften*, 87, 476-486.
- Stearns, S.C., Ackermann, M., Doebeli, M., & Kaiser, M. (2000)** Experimental evolution of aging, growth, and reproduction in fruit flies. *Proceedings of the National Academy of Science*, 97, 3309-3313.
- Tatar, M., Gray, D.W., & Carey, J.R. (1997)** Altitudinal variation for senescence in *Melanopus* grasshoppers. *Oecologia*, 111, 357-364.
- Thornhill, R. & Alcock, J. (1983)** The Evolution of Insect Mating Systems Harvard University Press, Cambridge, MA, USA.
- Tsiropoulos, G.J. (1977)** Reproduction and survival of the adult *Dacus oleae* feeding on pollen and insect honeydews. *Environmental Entomology*, 6, 390-392.
- Uziel, A., Levy, K., & Yuval, B. (2003)** Infection of *Ceratitis capitata* by two species of the *Entomophthora muscae* species complex (Zygomycetes : Entomophthorales) in the field. *Phytoparasitica*, 31, 204-206.
- Vargas, R.I. & Carey, J.R. (1989)** Comparison of demographic parameters for wild and laboratory-adapted Mediterranean fruit fly (Diptera, Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 82, 55-59.
- Vargas, R.I. & Carey, J.R. (1990)** Comparative Survival and Demographic-Statistics For Wild Oriental Fruit-Fly, Mediterranean Fruit-Fly, and Melon Fly (Diptera, Tephritidae) On Papaya. *Journal of Economic Entomology*, 83, 1344-1349.
- Vargas, R.I., Harris, E.J., & Nishida, T. (1983)** Distribution and seasonal occurrence of *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera, Tephritidae) on the island of Kauai in the Hawaiian islands. *Environmental Entomology*, 12, 303-310.
- Vargas, R.I., Mitchell, S., Hsu, C.L., & Walsh, W.A. (1994)** Laboratory Evaluation of Diets of Processed Corncob, Torula Yeast, and Wheat-Germ On 4 Developmental Stages of Mediterranean Fruit-Fly (Diptera, Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 87, 91-95.
- Vargas, R.I., Peck, S.L., McQuate, G.T., Jackson, C.G., Stark, J.D., & Armstrong, J.W. (2001)** Potential for areawide integrated management of

Mediterranean fruit fly (Diptera : Tephritidae) with a braconid parasitoid and a novel bait spray. *Journal of Economic Entomology*, 94, 817-825.

Vargas, R.I., Prokopy, R.J., Duan, J.J., Albrecht, C., & Li, Q.X. (1997a) Captures of wild Mediterranean and oriental fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Jackson and McPhail traps baited with coffee juice. *Journal of Economic Entomology*, 90, 165-169.

Vargas, R.I., Walsh, W.A., Jang, E.B., Armstrong, J.W., & Kanehisa, D.T. (1996) Survival and development of immature stages of four Hawaiian fruit flies (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Annals of the Entomological Society of America*, 89, 64-69.

Vargas, R.I., Walsh, W.A., Kanehisa, D., Jang, E.B., & Armstrong, J.W. (1997b) Demography of four Hawaiian fruit flies (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Annals of the Entomological Society of America*, 90, 162-168.

Vargas, R.I., Walsh, W.A., Kanehisa, D., Stark, J.D., & Nishida, T. (2000) Comparative demography of three Hawaiian fruit flies (Diptera : Tephritidae) at alternating temperatures. *Annals of the Entomological Society of America*, 93, 75-81.

Vermeij, G.J. (1996) An agenda for invasion biology. *Biological conservation*, 78, 3-9.

Vermeulen, C.J. & Loeschcke, V. (2007) Longevity and the stress response in *Drosophila*. *Experimental Gerontology*, 42, 153-159.

Vreysen, M.J.B., Robinson, A.S., & Hendrichs, J. (2007) *Area-Wide Control of Insect Pests* Springer, Doedrecht, The Netherlands.

Wang, J.L., Müller, H.G., & Capra, W.B. (1998) Analysis of oldest-old mortality: Lifetables revisited. *Ann. Statist.*, 26, 126-163.

Warburg, M.S. & Yuval, B. (1996) Effects of diet and activity on lipid levels of adult Mediterranean fruit flies. *Physiological Entomology*, 21, 151-158.

Warburg, M.S. & Yuval, B. (1997a) Circadian patterns of feeding and reproductive activities of Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) on various hosts in Israel. *Annals of the Entomological Society of America*, 90, 487-495.

- Warburg, M.S. & Yuval, B. (1997b)** Effects of energetic reserves on behavioral patterns of Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Oecologia*, 112, 314-319.
- Webb, J.C., Calkins, C.O., Chambers, D.L., Schwienbacher, W., & Russ, K. (1983)** Acoustical aspects of behavior of Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* - Analysis and Identification of Courtship Sounds. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 33, 1-8.
- Webster, R.P. & Stoffolano, J.G. (1978)** Influence of Diet on Maturation of Reproductive-System of Apple Maggot, *Rhagoletis pomonella* (Diptera-Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 71, 844-849.
- White, I.M. & Elson-Harris, M.M. (1992)** Fruit Flies of Economic Significance Their Identification and Bionomics C.A.B. INTERNATIONAL:, WALLINGFORD, ENGLAND, UK.
- Whittier, T.S., Kaneshiro, K.Y., & Prescott, L.D. (1992)** Mating behavior of Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) in a natural environment. *Annals of the Entomological Society of America*, 85, 214-218.
- Whittier, T.S., Nam, F.Y., Shelly, T.E., & Kaneshiro, K.Y. (1994)** Male courtship success and female discrimination in the Mediterranean fruit fly (Diptera, Tephritidae). *Journal of Insect Behavior*, 7, 159-170.
- Whittier, T.S. & Shelly, T.E. (1993)** Productivity of singly vs multiply mated female Mediterranean fruit flies, *Ceratitidis capitata* (Diptera, Tephritidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 66, 200-209.
- Wilbur, H.M. (1980)** Complex Life-Cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 67-93.
- Williams, G.C. (1957)** Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution*, 11, 398-411.
- Wilson, E.O. & Bossert, W.H. (2000)** Εισαγωγή στην Πληθυσμιακή Βιολογία Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης, Ηράκλειο.
- Yuval, B. & Hendrichs, J. (1999).** Behavior of flies in the genus *Ceratitidis* (Dacinae: Ceratitidini). In *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior* (eds M. Aluja & A. Norrbom), pp. 429-457. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Yuval, B. & Hendrichs, J. (2000).** Behavior of flies in the genus *Ceratitidis* (Dacinae: Ceratitidini). In *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of*

Behavior (eds M. Aluja & A. Norrbom), pp. 429-457. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.

Yuval, B., Kaspi, R., Shloush, S., & Warburg, M.S. (1998) Nutritional reserves regulate male participation in Mediterranean fruit fly leks. *Ecological Entomology*, 23, 211-215.

Zucoloto, F.S. (1987) Feeding habits of *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae) - can larvae recognize a nutritionally effective diet? *Journal of Insect Physiology*, 33, 349-353.

Λουκάς, Μ. (1992) Γενετική των πληθυσμών, Τόμος Ι: Στατική και δυναμική μελέτη των πληθυσμών, Αθήνα.

Τζανακάκης, Μ.Ε. & Κατσόγιαννος, Β.Ι. (1998) Έντομα Καρποφόρων Δέντρων και Αμπέλου Εκδόσεις ΑγροΤύπος, Αθήνα.

ΒΙΟΓΡΑΦΙΚΟ ΣΗΜΕΙΩΜΑ

ΤΟΥ

Αλεξάνδρου Δ. Διαμαντίδη

1. ΒΙΟΓΡΑΦΙΚΑ ΣΤΟΙΧΕΙΑ

Επώνυμο:	Διαμαντίδης
Όνομα:	Αλέξανδρος
Όνομα Πατρός:	Δημήτριος
Ημερομηνία Γεννήσεως:	26 Ιουλίου 1978
Τόπος Γεννήσεως:	Θεσσαλονίκη
Οικογενειακή	Άγαμος
Κατάσταση:	
Διεύθυνση (Εργασίας):	Εργαστήριο Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας Τμήμα Γεωπονίας, Φυτικής Παραγωγής και Αγροτικού Περιβάλλοντος, Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας, Οδός Φυτόκου 384 46 Ν. Ιωνία (Βόλος)
(Οικίας):	Τυπάλδου 7 Ν. Ιωνία (Βόλος)
Τηλέφωνα:	6944591186
FAX:	
e-mail:	alexdiamandidis@yahoo.gr

2. ΣΠΟΥΔΕΣ

Από το 1990 έως το 1996 φοίτησα στο 1^ο Γυμνάσιο και Λύκειο Μαλακοπής, Θεσσαλονίκης από όπου αποφοίτησα με βαθμό 18.3 (λίαν καλώς).

Το 1997 εισήλθα στο Τμήμα Γεωπονίας της Σχολής Γεωτεχνικών Επιστημών του Αριστοτελείου Πανεπιστημίου Θεσσαλονίκης (Α.Π.Θ.) απ' όπου αποφοίτησα τον Ιούλιο του 2002 με βαθμό "Λίαν Καλώς" (7.93).

Η πτυχιακή μου διατριβή με τίτλο «Θερμοκρασίες περάτωσης διάπαυσης της Ευδεμίδας της αμπέλου (*Lobesia botrana*) (*Lepidoptera*: *Tortricidae*) και η επίδραση της υγρασίας σε αυτή» εκπονήθηκε στο Εργαστήριο Εφαρμοσμένης Ζωολογίας και Παρασιτολογίας του Α.Π.Θ. και βαθμολογήθηκε με άριστα (10).

Τον Σεπτέμβριο του 2002 εισήλθα ύστερα από εξετάσεις στο Πρόγραμμα Μεταπτυχιακών Σπουδών του Τμήματος Γεωπονίας του

Αριστοτελείου Πανεπιστημίου Θεσσαλονίκης (Α.Π.Θ.) στην ειδίκευση ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ ΦΥΤΟΠΡΟΣΤΑΣΙΑΣ.

Στα πλαίσια των μεταπτυχιακών μου σπουδών παρακολούθησα και εξετάσθηκα στα παρακάτω μαθήματα:

1. Οικολογία Εντόμων, βαθμός 8.5
2. Προχωρημένα Μαθήματα Επιδημιολογίας, Παθογένεσης & Καταπολέμησης, βαθμός 9.0
3. Ηθολογία (Συμπεριφορά) Εντόμων, βαθμός 8.0
4. Μηχανισμοί Αντοχής των Φυτών στα Έντομα, βαθμός 9.0
5. Οικολογία και Επιπτώσεις Φυτοπροστατευτικών Ουσιών στο Περιβάλλον, βαθμός 9.0
6. Εντομα ως Φορείς Ασθενειών, βαθμός 9.5
7. Προχωρημένα Μαθήματα Ακαρολογίας, βαθμός 9.0
8. Μέθοδοι και Μέσα Καταπολέμησης Βλαβερών Εντόμων & άλλων Ζώων, βαθμός 8.0

Η μεταπτυχιακή μου διατριβή με θέμα «Κατανομή της προσβολής από προνύμφες του *Adoxorhyses orana* (Lepidoptera: Tortricidae) σε ροδακινίες και αποτελεσματικότητα διαφόρων εντομοκτόνων σκευασμάτων για καταπολέμησή του» εκπονήθηκε από το 2002 έως το 2004 στο Εργαστήριο Εφαρμοσμένης Ζωολογίας και Παρασιτολογίας του Α.Π.Θ. με επιβλέπουσα καθηγήτρια την κ. Μ. Σαββοπούλου-Σουλτάνη και βαθμολογήθηκε με άριστα (10).

Έλαβα το Δίπλωμα Μεταπτυχιακών Σπουδών του Τμήματος Γεωπονίας του Αριστοτελείου Πανεπιστημίου Θεσσαλονίκης (Α.Π.Θ.) στην ειδίκευση ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ ΦΥΤΟΠΡΟΣΤΑΣΙΑΣ με άριστα (9.17) τον Μάιο του 2005.

Από το Σεπτέμβριο του 2005 εκπονώ διδακτορική διατριβή με θέμα «Μελέτη της βιοοικολογίας και της συμπεριφοράς διαφορετικών πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου» στο Εργαστήριο Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Τμήματος Γεωπονίας Φυτικής Παραγωγής και Αγροτικού Περιβάλλοντος του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας υπό την επίβλεψη του Επικ. Καθηγητή κ. Ν. Παπαδόπουλου.

3. ΞΕΝΕΣ ΓΛΩΣΣΕΣ

Γνωρίζω πολύ καλά την αγγλική γλώσσα (πτυχίο Cambridge First Certificate και Cambridge Certificate of Proficiency in English)

Παρακολούθηση μαθημάτων Ισπανικών επί ένα χρόνο στο ινστιτούτο ελευθέρων σπουδών Colombo (Θεσσαλονίκη).

4. ΕΠΑΓΓΕΛΜΑΤΙΚΗ ΑΠΑΣΧΟΛΗΣΗ

Κατά το χρονικό διάστημα 01/07/2001 έως 31/07/2001, στην ιδιωτική εταιρεία AGRIS A.E. στα πλαίσια της πρακτικής μου εξάσκησης όπου συμμετείχα σε διαδικασίες καθαρισμού σιτηρών, πραγματοποίησα καθημερινές επισκέψεις σε αγρούς καλαμποκιού, ρυζιού, βαμβακιού και τριφυλλιού μαζί με τους γεωπόνους της εταιρίας, ενώ συμμετείχα και στις διαδικασίες παραγωγής σποροφύτων στην θυγατρική εταιρεία AGRIPANT ΣΠΟΡΟΦΥΤΑ ΑΕΒΕ στον Πλάτανο Ημαθίας.

Κατά το χρονικό διάστημα 01/01/2003 έως 31/12/2003 εργάστηκα με σύμβαση έργου στο ερευνητικό πρόγραμμα με τίτλο «Προστασία των ωφελειών από τις τοξίνες του *Bacillus thuringiensis* εμποδίζοντας τη δημιουργία ανθεκτικότητας από τα έντομα, με παρατηρήσεις και σωστή διαχείριση» με επιστημονικό υπεύθυνο την κ. Μ. Σαββοπούλου Σουλτάνη, καθηγήτρια του Τμήματος Γεωπονίας του Α.Π.Θ.

Κατά το χρονικό διάστημα 01/07/2005 έως 31/05/2007 εργάστηκα με σύμβαση έργου στο ερευνητικό πρόγραμμα με τίτλο «Δημογραφία, γενετική και ρύθμιση των ενεργειακών αποθεμάτων σε ορεινούς και πεδινούς πληθυσμούς της μύγας των κερασιών, *Rhagoletis cerasi* (Diptera: Tephritidae)» με επιστημονικό υπεύθυνο τον Επικ. Καθηγητή κ. Ν, Παπαδόπουλο.

Από την 01/09/2007 απασχολούμαι με σύμβαση έργου στο ερευνητικό πρόγραμμα με τίτλο «Εξελικτική δημογραφία της μύγας της Μεσογείου» με επιστημονικό υπεύθυνο τον Επικ. Καθηγητή κ. Ν, Παπαδόπουλο.

5. ΣΥΜΜΕΤΟΧΗ ΣΕ ΕΠΙΣΤΗΜΟΝΙΚΑ ΣΥΝΕΔΡΙΑ ΣΕΜΙΝΑΡΙΑ

Έχω λάβει μέρος στα παρακάτω συνέδρια:

1) 11^ο Πανελλήνιο Εντομολογικό Συνέδριο, Καρδίτσα 11 – 15 Οκτωβρίου 2005 με τις εξής εργασίες:

1) Διαμαντίδης Α. Δ., R. Del Rio Lopez, M. A. Miranda και Ν. Θ. Παπαδόπουλος. Επίδραση της ηλικίας στην σεξουαλική ανταγωνιστικότητα αρσενικών της μύγας της Μεσογείου, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae).

2) Υφούλης Α. Α., Α. Διαμαντίδης, Μ. Σαββοπούλου-Σουλτάνη και Α. Ροδίου. Κατανομή της προσβολής και βλάβης των *Adoxophyes orana* (Lepidoptera: Tortricidae) και *Anarsia lineatella* (Lepidoptera: Gelechiidae) σε ροδακινιές.

3) Επιλογή εντομοκτόνου δραστικής ουσίας για καταπολέμηση των εχθρών της ροδακινιάς *Adoxophyes orana* (Lepidoptera: Tortricidae) και *Anarsia lineatella* (Lepidoptera: Gelechiidae) με βάση την αποτελεσματικότητα και το κόστος.

2) International symposium on fruit flies of economic importance, Salvador Bahia Βραζιλία, 9 – 15 Σεπτεμβρίου 2006 με τις εξής εργασίες:

1) Diamantidis A. D., R. Del Rio Lopez, M. A. Miranda, and Nikos T. Papadopoulos. 2006 Aging reduces sexual competitiveness of male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae)

2) Papadopoulos N.T., S. Andreou, A. Diamantidis and S. Papanastassiou 2006. Population dynamics of the European cherry fruit fly (Diptera: Tephritidae) in a highland and a coastal area of Greece.

3) 12^ο Πανελλήνιο Εντομολογικό Συνέδριο, Λάρνακα, Κύπρος 13 – 16 Νοεμβρίου 2007 με τις εξής εργασίες:

1) Α. Διαμαντίδης και Ν. Παπαδόπουλος. Διαφορές στο σεξουαλικό κάλεσμα βιοτύπων της μύγας της Μεσογείου (Diptera: Tephritidae)

- 2) Σ. Παπαναστασίου, Α. Διαμαντίδης, Σ. Ανδρέου, και Ν. Θ. Παπαδόπουλος. Περάτωση της διάπαυσης και ρύθμιση των ενεργειακών αποθεμάτων σε νύμφες ορεινών και πεδινών πληθυσμών του *Rhagoletis cerasi* (Diptera: Tephritidae).
- 4) First Meeting of Tephritid Workers of Europe, Africa and the Middle East, 7-8 April, Majorca, Spain με τις εξής εργασίες:
- 1) Diamantidis, A. D., J. R. Carey, and N. T. Papadopoulos. Life-history evolution of an invasive tephritid.
- 5) 4^ο Πανελλήνιο Συνέδριο Οικολογίας, Βόλος, 9 – 12 Οκτωβρίου 2008 με τις εξής εργασίες:
- 1) Κ. Μωραΐτη, Σ. Παπαναστασίου, Α. Διαμαντίδης, Η. Κουνατίδης, Π. Μαυραγάνη-Τσιπίδου, Κ. Μπούρτζης και Ν. Θ. Παπαδόπουλος. Γεωγραφική κατανομή και δυναμική πληθυσμών του *Rhagoletis cerasi* (Diptera: Tephritidae) στην Ελλάδα.
- 6) VII International conference on Integrated Fruit. Avignon, France 27-30 Οκτωβρίου 2008 με τις εξής εργασίες:
- Diamantidis A. D., R. Del Rio Lopez, M. A. Miranda, and Nikos T. Papadopoulos. 2006 Aging reduces sexual competitiveness of male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae).

6. ΔΗΜΟΣΙΕΥΣΕΙΣ

1. **Papadopoulos N.T., S. Papanastassiou, S. Andreou and A. Diamantidis (2006).** Population dynamics of the European cherry fruit fly (Diptera: Tephritidae) in a highland and a coastal area of Greece. Proceedings of the International Fruit Fly Meeting Brazil, September 2006 (In press).

2. **Diamantidis, A. D., N. T. Papadopoulos, and J. R. Carey (2008)**. Medfly populations differ in diel age patterns of sexual signalling. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 128: 389-397 (**Impact Factor 1.483**).

3. **Diamantidis, A. D., J. R. Carey and N. T. Papadopoulos (2008)**. Life-history evolution of an invasive tephritid. *Journal of Applied Entomology* 132: 695-705 (**Impact Factor 1.030**).

4. **Diamantidis, A. D., N. T. Papadopoulos, C. T. Nakas , S. Wu, H-G. Müller, and J. R. Carey (2008)**. Life-history evolution in a globally-invading tephritid: Patterns of survival and reproduction in medflies from six world regions. *Biological Journal of the Linnean Society* (in Press) (**Impact Factor 2.368**).

7. ΣΥΜΜΕΤΟΧΗ ΣΕ ΕΠΙΣΤΗΜΟΝΙΚΕΣ ΕΤΑΙΡΕΙΕΣ

Είμαι μέλος:

1. του Γεωτεχνικού Επιμελητηρίου Ελλάδος από το 2002 .
2. της Εντομολογικής Εταιρείας Ελλάδος από το 2005.

8. ΔΙΔΑΚΤΙΚΗ ΕΜΠΕΙΡΙΑ

A. Συμμετείχα στις εκπαιδευτικές δραστηριότητες του Τμήματος Γεωπονίας του Αριστοτελείου Πανεπιστημίου Θεσσαλονίκης από το 2002 έως και το 2004. Συγκεκριμένα:

1. Κατά τα ακαδημαϊκά έτη, 2002-2003 και 2003-2004 συμμετείχα στην διεξαγωγή των εργαστηριακών ασκήσεων του μαθήματος «Εχθροί Καλλωπιστικών Φυτών» που διδάσκεται στους φοιτητές του 4^{ου} έτους από την καθηγήτρια κ. Μ. Σαββοπούλου-Σουλτάνη.
2. Κατά τα ακαδημαϊκά έτη, 2002-2003 και 2003-2004 συμμετείχα στην διεξαγωγή των εργαστηριακών ασκήσεων του μαθήματος «Εχθροί Υγειονομικής Σημασίας», που διδάσκεται ως μάθημα επιλογής στους φοιτητές της κατεύθυνσης Φυτοπροστασίας από την καθηγήτρια κ. Μ. Σαββοπούλου-Σουλτάνη.

3. Συμμετείχα στην καθοδήγηση 4 πτυχιακών διατριβών, οι οποίες εκπονήθηκαν υπό την επίβλεψη της καθηγήτριας κ. Μ. Σαββοπούλου-Σουλτάνη.

β. Συμμετέχω στις εκπαιδευτικές δραστηριότητες του Τμήματος Γεωπονίας Φυτικής Παραγωγής και Αγροτικού Περιβάλλοντος του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας από το 2005 έως και το 2008. Συγκεκριμένα:

1. Κατά τα ακαδημαϊκά έτη, 2005-2006, 2006-2007, 2007-2008 και 2008-2009 συμμετείχα στην διεξαγωγή των εργαστηριακών ασκήσεων του μαθήματος «Γεωργική Ζωολογία» που διδάσκεται στους φοιτητές του 2^{ου} έτους από τον Επικ. Καθηγητή κ. Ν. Παπαδόπουλο.
2. Κατά τα ακαδημαϊκά έτη, 2005-2006, 2006-2007, 2007-2008 συμμετείχα στην διεξαγωγή των εργαστηριακών ασκήσεων του μαθήματος «Εχθροί Αποθηκευμένων Προϊόντων».που διδάσκεται στους φοιτητές του 5^{ου} έτους από τον Επικ. Καθηγητή κ. Ν. Παπαδόπουλο.
3. Συμμετείχα στην καθοδήγηση 2 πτυχιακών διατριβών, οι οποίες εκπονήθηκαν υπό την επίβλεψη του Επικ. Καθηγητή κ. Ν. Παπαδόπουλου.