

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΣΧΟΛΗ ΓΕΩΠΟΝΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ & ΑΓΡΟΤΙΚΟΥ
ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ



Πρόγραμμα Μεταπτυχιακών Σπουδών
Φυτιατρική και Περιβάλλον

Μεταπτυχιακή Διατριβή Ειδίκευσης

Διερεύνηση των σχέσεων της παραλλακτικότητας στην ανάπτυξη των
ανηλικών σταδίων της μύγας της Μεσογείου, *Ceratitis capitata* (Diptera:
Tephritidae) με τα δημογραφικά χαρακτηριστικά των ενηλικών

Παπαδόπουλος Αντώνιος

Επιβλέπων Καθηγητής
Παπαδόπουλος Νικόλαος

Βόλος, 2019

Διερεύνηση των σχέσεων της παραλλακτικότητας στην ανάπτυξη των
ανηλικών σταδίων της μύγας της Μεσογείου, *Ceratitis capitata* (Diptera:
Tephritidae) με τα δημογραφικά χαρακτηριστικά των ενηλικών

Παπαδόπουλος Αντώνιος

Τριμελής Συμβουλευτική Επιτροπή

Επιβλέπων:

Ν. Παπαδόπουλος, Καθηγητής Εφαρμοσμένης Εντομολογίας,
Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας (ΠΘ), Βόλος

Μέλη:

Χ. Αθανασίου, Καθηγητής Εντομολογίας, Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας
(ΠΘ), Βόλος

Χ. Νάκας, Καθηγητής Βιομετρίας, Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας (ΠΘ),
Βόλος

Copyright © Παπαδόπουλος Αντώνιος, 2019.

Με επιφύλαξη παντός δικαιώματος. All rights reserved.

Απαγορεύεται η αντιγραφή, αποθήκευση και διανομή της παρούσας διατριβής, εξ ολοκλήρου ή τμήματος αυτής, για εμπορικό σκοπό. Επιτρέπεται η ανατύπωση, αποθήκευση και διανομή για σκοπό μη κερδοσκοπικό, εκπαιδευτικής ή ερευνητικής φύσης, υπό την προϋπόθεση να αναφέρεται η πηγή προέλευσης.

Η έγκριση της Μεταπτυχιακής Διατριβής Ειδίκευσης από το Τμήμα Γεωπονίας Φυτικής Παραγωγής και Αγροτικού Περιβάλλοντος του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας δε δηλώνει αποδοχή των γνώμων του συγγραφέα.

Πρόλογος - Ευχαριστίες

Η παρούσα διατριβή εκπονήθηκε κατά το έτος 2019 στο Εργαστήριο Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Τμήματος Γεωπονίας Φυτικής Παραγωγής και Αγροτικού Περιβάλλοντος του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας. Το κείμενο που ακολουθεί περιλαμβάνει γενικές πληροφορίες για τη μύγα της Μεσογείου και ειδικές που αφορούν στην επίδραση διαφόρων παραγόντων στα ανήλικα στάδια της, καθώς και πως αυτοί επηρεάζουν τα μετέπειτα δημογραφικά χαρακτηριστικά των ενηλίκων ατόμων. Επιπλέον, περιέχονται τα υλικά και οι μέθοδοι που χρησιμοποιήθηκαν, τα αποτελέσματα που προέκυψαν καθώς και κάποια συμπεράσματα που εξήχθησαν.

Ευχαριστώ θερμά τον Καθηγητή κ. Νικόλαο Θ. Παπαδόπουλο, επιβλέποντα της μεταπτυχιακής μου διατριβής, για την ανάθεση του θέματος, τη συνεχή καθοδήγηση, τις συμβουλές του καθ' όλη τη διάρκεια του πειράματος, την εμπιστοσύνη που μου έδειξε, την αμέριστη βοήθειά του σε κάθε επίπεδο και τις διορθώσεις του στο κείμενο της διατριβής.

Επίσης, ευχαριστώ ιδιαίτερω την Δρα. Στέλλα Παπαναστασίου, την κα. Νικολέτα Διονυσοπούλου και τον Δρ. Χαράλαμπο Ιωάννου για την ακατάπαυστη στήριξη και βοήθειά τους τόσο στην ανάλυση των αποτελεσμάτων και διόρθωση του κειμένου όσο και για τεχνικά ζητήματα και χρήσιμες πληροφορίες που μου παρείχαν κατά την διεξαγωγή του πειράματος.

Ευχαριστίες επίσης προς όλους τους Καθηγητές του Μεταπτυχιακού Προγράμματος για τις γνώσεις που μου μεταλαμπάδευσαν και τους συναδέλφους μου στο Μεταπτυχιακό Πρόγραμμα για το εξαιρετικό κλίμα συνεργασίας και τη συμπαράστασή τους.

Τέλος, θα ήθελα να ευχαριστήσω τους γονείς μου, τον αδερφό μου, τις γιαγιάδες και τους παππούδες μου για τη διαρκή συμπαράστασή τους καθ' όλη τη διάρκεια εκπόνησης της μεταπτυχιακής μου διατριβής.

Περίληψη

Μελετήθηκε σε σταθερές συνθήκες στο εργαστήριο (25 ± 1 °C, $65 \pm 5\%$ Σ.Υ.) η βιολογία ενός άγριου πληθυσμού της μύγας της Μεσογείου, *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) που προήλθε από προσβεβλημένα μήλα τα οποία συλλέχθηκαν στην περιοχή της Θεσσαλονίκης, στη βόρεια Ελλάδα, και εκτράφηκε για δύο γενιές στο εργαστήριο (F2). Οι προνύμφες αναπτύχθηκαν σε μήλα ποικιλίας Golden Delicious και διατηρήθηκαν στους 18 ± 1 °C και $65 \pm 5\%$ Σ.Υ. Τα ποσοστά επιβίωσης από αυγό σε ενήλικο (67,75%) και από αυγό σε νύμφη (74,25%) ήταν υψηλότερα για τους απογόνους των θηλυκών ηλικίας 10 ημερών σε σύγκριση με τους απογόνους θηλυκών ηλικίας 40 ημερών. Όμως, η επιβίωση από νύμφη σε ενήλικο (95,56%) ήταν υψηλότερη για τα άτομα που προήλθαν από θηλυκά ηλικίας 40 ημερών. Η διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών ήταν σημαντικά μεγαλύτερη για τους απογόνους των θηλυκών ηλικίας 10 ημερών. Η συνολική διάρκεια ανάπτυξης από αυγό σε ενήλικο, η διάρκεια ανάπτυξης από αυγό σε νύμφη και η διάρκεια ανάπτυξης από νύμφη σε ενήλικο, των ατόμων σύντομης και μακράς προνυμφικής διάρκειας ανάπτυξης, δεν επηρεάστηκε από την ηλικία της μητέρας, το μήκος και το πλάτος της νύμφης και το φύλο του ενήλικου που προέκυψε. Η ηλικία της μητέρας είχε σημαντική επίδραση στο μήκος των νυμφών των απογόνων, ανεξάρτητα από το φύλο και από τη διάρκεια της προνυμφικής ανάπτυξης. Το πλάτος των απογόνων – νυμφών επηρεάστηκε σημαντικά από την ηλικία της μητέρας, τη διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου και την αλληλεπίδραση των δύο αυτών παραγόντων. Το φύλο δεν επηρέασε το πλάτος των νυμφών. Νύμφες που προήλθαν από θηλυκά ηλικίας 40 ημερών είχαν μεγαλύτερο μέγεθος (μήκος και πλάτος) σε σύγκριση με αυτές που ωοτοκήθηκαν από θηλυκά ηλικίας 10 ημερών. Νύμφες με μακρά διάρκεια προνυμφικού σταδίου είχαν μικρότερο πλάτος συγκριτικά με αυτές σύντομης διάρκειας ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου και η διαφορά αυτή ήταν περισσότερο αισθητή στις νύμφες που προήλθαν από θηλυκά ηλικίας 10 ημερών. Η ηλικία της μητέρας δεν επηρέασε σημαντικά τη διάρκεια ζωής των ενηλίκων, ενώ η διάρκεια της προνυμφικής ανάπτυξης καθώς και το φύλο ήταν σημαντικοί εκτιμητές της επιβίωσης των ενηλίκων. Ενήλικα που προήλθαν από σύντομης ανάπτυξης προνύμφες ήταν μακροβιότερα σε σχέση με αυτά που προήλθαν από μακράς διάρκειας ανάπτυξης. Τα αρσενικά ήταν μακροβιότερα από τα θηλυκά. Το αρσενικό όσο και το θηλυκό με την μεγαλύτερη διάρκεια ζωής (191 και 142 ημέρες αντίστοιχα)

προήλθαν από μητέρα 40 ημερών και ήταν σύντομης διάρκειας ανάπτυξης. Παράγοντες όπως η συνολική διάρκεια ανάπτυξης των ανήλικων σταδίων (από αυγό σε ενήλικό) καθώς και η διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου επηρέασαν σημαντικά την περίοδο προωτοκίας, ενώ η ηλικία της μητέρας και το μέγεθος της νύμφης (μήκος, πλάτος) δεν είχαν σημαντική επίδραση. Η διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου επηρέασε σημαντικά την περίοδο ωοτοκίας ενώ οι υπόλοιποι παράγοντες όχι. Η περίοδος μεταωοτοκίας επηρεάστηκε σημαντικά μόνο από το πλάτος των νυμφών. Η ηλικία της μητέρας, η διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου, καθώς και η αλληλεπίδραση των δυο αυτών παραγόντων δεν επηρέασαν σημαντικά την ωοπαραγωγή των θηλυκών. Τα παραπάνω αποτελέσματα συμβάλλουν στην καλύτερη κατανόηση της βιολογίας της μύγας της Μεσογείου, ενός από τους πιο σημαντικούς οργανισμούς-μοντέλα στη μελέτη της γήρανσης. Επίσης, μελετήθηκε εκτενώς ο τρόπος επίδρασης της παραλλακτικότητας της διάρκειας ανάπτυξης των ανήλικων σταδίων στα δημογραφικά χαρακτηριστικά των ενηλίκων που προέκυψαν.

Summary

We studied under constant laboratory conditions (25 ± 1 °C; $65 \pm 5\%$ R.H.) the biology of a wild population of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann), originating from field infested apples collected near Thessaloniki, northern Greece, and reared in the laboratory for two generations (F2). Larval development occurred in apples of the variety Golden Delicious and maintained at 18 ± 1 °C and $65 \pm 5\%$ R.H. The survival rates of the total immature development (from egg to adult, 67,75%) and the larval stage (from egg to pupa, 74,25%) were higher for the progeny of 10-days old than of 40-days old mothers. However, survival rates of the pupal stage (from pupa to adult, 95,56%) were higher for the individuals laid by 40-days old females than by 10-days old ones. The developmental duration of larval stage was significantly longer for the offspring of 10 days old females than for those laid by 40 days old female medflies. Mother's age, pupal size (length and width) and sex did not influence total immature, larval and pupal developmental periods of short-developed and long-developed larval stage individuals. Mother's age had a significant effect on pupal length, independently of the sex and the developmental duration of larval stage. Pupal width was significantly influenced by mother's age, the developmental duration of larval stage and the interaction between the two factors. Sex did not influence pupal width. Pupae of 40-days old females were bigger (length, width) than those of 10-days old ones. Width of pupae of long-developed larval stage was smaller than the short-developed ones. Such a difference is more appreciable to pupae of 10-days old females. Mother's age did not significantly influence adult longevity, while developmental duration of larval stage and sex were significant indicators of adult survivorship. Adult flies that had short larval developmental duration lived longer than long-developed larval stage individuals. Males lived significantly longer than females. The longest lived individual died at day 191 and 142 for males and females, respectively. Both of them were the progeny of 40-days old females and had short larval developmental duration. Preoviposition period was significantly influenced by total immature developmental period (from egg to adult) and the larval developmental time, while mother's age and pupal size did not had any significant effect. Oviposition period was significantly influenced only by larval developmental time, while post-oviposition period was significantly influenced only by pupal width. Mother's age, developmental duration of larval stage and the

interaction between the two factors did not significantly influence female fecundity. These results contribute to a better understanding of the biology of *Ceratitis capitata*, one of the most important model organisms for aging research. The effect of variability in developmental duration of immature stages of the Mediterranean fruit fly on adult demographic traits was also explored extensively.

Εγώ, ο Παπαδόπουλος Αντώνιος, είμαι ο συγγραφέας αυτής της Μ.Δ.Ε. Αυτή η Μ.Δ.Ε. αντικατοπτρίζει την έρευνα που έγινε από εμένα και δεν έχει υποβληθεί (εξ ολοκλήρου ή μέρος της) σαν προπτυχιακή διατριβή ή Μ.Δ.Ε. ή ως μέρος Διδακτορικής Διατριβής σε αυτό ή άλλο Προπτυχιακό ή Μεταπτυχιακό Πρόγραμμα Σπουδών Ιδρυμάτων Τριτοβάθμιας Εκπαίδευσης του εσωτερικού ή εξωτερικού. Όποια συνεργασία καθώς και το μέγεθος αυτής δηλώνονται επακριβώς στο αντίστοιχο πεδίο αυτής της διατριβής. Επίσης, έχω διαβάσει όλες τις βιβλιογραφικές αναφορές που παρατίθενται στο τέλος.

Ως επιβλέπων της έρευνας που περιγράφεται σε αυτή τη διατριβή, δηλώνω ότι όλοι οι όροι του Εσωτερικού Κανονισμού του Μεταπτυχιακού Προγράμματος Σπουδών του Τμήματος Γεωπονίας Φυτικής Παραγωγής και Αγροτικού Περιβάλλοντος έχουν τηρηθεί από τον κ. Παπαδόπουλο Αντώνιο.

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

Πίνακας περιεχομένων

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ	11
1.1 Γενικά χαρακτηριστικά του <i>Ceratitis capitata</i>	11
1.2 Μορφολογικά χαρακτηριστικά	13
1.3 Γεωγραφική εξάπλωση, ιστορική αναδρομή και προέλευση	16
1.4 Βιολογία του <i>Ceratitis capitata</i>	18
1.5 Ξενιστές και οικονομική σημασία	20
1.6 Καταπολέμηση	22
1.7 Επίδραση πρώιμων εμπειριών των ανηλίκων σταδίων στην ενήλικη ζωή (Early life experience and late life success)	33
1.8 Επίδραση της θερμοκρασίας, του ξενιστή και της φυλής στην επιβίωση και ανάπτυξη των ανηλίκων σταδίων της μύγας της Μεσογείου	38
1.9 Δημογραφικά χαρακτηριστικά της μύγας της Μεσογείου	50
1.10 Σκοπός	58
2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ	59
2.1 Συνθήκες εργαστηρίου	59
2.2 Έντομα που χρησιμοποιήθηκαν και μέθοδος εκτροφής της μύγας της Μεσογείου ..	60
2.3 Διατήρηση μητρικών εντόμων	61
2.4 Εμφύτευση αυγών στους καρπούς	62
2.5 Παρακολούθηση νύμφωσης	63
2.6 Δημογραφία ενηλίκων	65
2.7 Στατιστική ανάλυση.....	69
3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ	70
3.1 Ποσοστά επιβίωσης και διάρκεια ανάπτυξης ανηλίκων σταδίων για το σύνολο των αυγών που εμφυτεύτηκαν σε μήλα.....	70
3.2 Διάρκεια ανάπτυξης ανηλίκων σταδίων και διαστάσεις νυμφών σύντομης και μακράς διάρκειας προνυμφικής ανάπτυξης, που προήλθαν από θηλυκά ηλικίας 10 και 40 ημερών.....	72
3.3 Μήκος και πλάτος νυμφών σύντομης και μακράς διάρκειας ανάπτυξης.	74
3.4 Δημογραφικά χαρακτηριστικά ενηλίκων	75
4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ	81
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	89

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

1.1 Γενικά χαρακτηριστικά του *Ceratitis capitata*

Η μύγα της Μεσογείου, *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) είναι μέλος της οικογένειας Tephritidae της τάξης των Διπτέρων και του αθροίσματος Ceratidini. Παλαιότερα, το έντομο προσδιοριζόταν και με άλλα ονόματα όπως *Trypeta capitata* (Wiedemann, 1824), *Tephritis capitata* (Wiedemann, 1824), *Ceratitis citriperda* (Macleay, 1829), *Ceratitis hispanica* (Breme, 1842), *Pardalaspis asparagi* (Bezzi, 1924) και *Ceratitis citripeda* (Efflatoun, 1924). Όντας ένα εξαιρετικά πολυφάγο είδος με αναφορές προσβολής σε πάνω από 300 είδη ξενιστών θεωρείται ως ένας από τους πιο σημαντικούς εχθρούς των καρποφόρων δέντρων με δυσμενείς συνέπειες στην παγκόσμια παραγωγή φρούτων (Liquidó et al., 1991; Mitchell & Saul 1990; Papadopoulos et al., 2001). Η πλειοψηφία των ειδών της οικογένειας αυτής αποτελείται από φυτοφάγα έντομα, ενώ λίγα είναι παρασιτοειδή (π.χ. είδη της υποοικογένειας Tachiniscinae όπως το *Bibundia sp.*) και μερικά σαπροφάγα (π.χ. είδη της υποοικογένειας Phytalmiinae όπως τα *Clusiosoma*, *Clusiosomina*, *Rabaulia* κ.α.) (Díaz-Fleischer et al., 2000). Η γεωγραφική περιοχή, οι κλιματικές συνθήκες και η διαθεσιμότητα των ξενιστών αποτελούν καθοριστικούς παράγοντες σχετικά με αριθμό των γενεών που συμπληρώνει ανά έτος μιας και πρόκειται για πολυκυκλικό είδος το οποίο συνήθως παρουσιάζει αρκετές γενεές (Fletcher, 1989). Το είδος αυτό είναι κοσμοπολίτικο και ξεκινώντας από την υποσαχάρια κεντρική-ανατολική Αφρική εξαπλώθηκε και κατάφερε να εγκατασταθεί σε περισσότερες περιοχές της εύκρατης και τροπικής ζώνης (π.χ. Ευρώπη, Κεντρική, Νότια και Βόρεια Αμερική, Μέση Ανατολή, Αυστραλία, Νησιά Ατλαντικού και Ινδικού Ωκεανού, Ανατολική Ασία) (Malacrida et al., 2007; Papadopoulos et al., 2013; White & Elson-Harris, 1992).

Στην Ελλάδα, το έντομο παρατηρήθηκε και αναφέρθηκε για πρώτη φορά το 1915 σε οπωρώνες εσπεριδοειδών της Αττικής και της Αίγινας και αργότερα (1937, 1965) στην ηπειρωτική Ελλάδα και σε άλλα νησιά (Fimiani, 1989 και πηγές που αναφέρει). Η εξάπλωση του πλέον καλύπτει τη χώρα από τη βόρεια Ελλάδα ως και την Κρήτη, ενώ προκαλεί ζημιές σε καλλιέργειες εσπεριδοειδών, μηλοειδών πυρηνόκαρπων, σύκων καθώς και άλλων φρούτων (Papadopoulos et al., 1998; Τζανακάκης & Κατσόγιαννος, 2003; Διαμαντίδης, 2009).

Παγκοσμίως, επικρατεί ανησυχία συσχετιζόμενη με την ανάπτυξη του εμπορίου και τις συνέπειες που θα έχουν στην οικονομία η εξάπλωση, η εγκατάσταση και οι προσβολές των εξαγόμενων προϊόντων από τη μύγα της Μεσογείου καθώς και γενικότερα από τα είδη της οικογένειας Tephritidae. Συνεπώς, έχουν συνταχθεί νομοθετικές διατάξεις φυτοϋγείας οι οποίες επιβάλλουν την απαγόρευση εξαγωγής καρπών που έχουν προσβληθεί από της προνύμφες της μύγας της Μεσογείου.

Ταξινομική θέση

Superkingdom	Eukaryota
Kingdom	Metazoa
Phylum	Arthropoda
Subphylum	Hexapoda
Class	Insecta
Subclass	Pterygota
Infraclass	Neoptera
Cohort	Holometabola
Order	Diptera
Suborder	Brachycera
Infraorder	Muscomorpha
Superfamily	Tephritoidea
Family	Tephritidae
Subfamily	Dacinae
Tribe	Ceratidini
Genus	Ceratitis
Species	capitata

1.2 Μορφολογικά χαρακτηριστικά

Ενήλικο

Στο στάδιο του ενήλικου, το μήκος του εντόμου κυμαίνεται μεταξύ 4-6 mm και το πλάτος του περίπου στα 1,2-2 mm. Ο χρωματισμός του είναι χαρακτηριστικός καθώς αποτελείται από κηλίδες μαύρου, κίτρινου και καστανού χρώματος στο θωρακικό τμήμα, στις πτέρυγες και στην κοιλιακή περιοχή (Τζανακάκης & Κατσόγιαννος, 2003). Η κεφαλή είναι κίτρινου χρώματος, με μια πιο σκοτεινή απόχρωση ανάμεσα στις βάσεις των κεραιών και με μαύρες τρίχες μεταξύ των σύνθετων οφθαλμών (Τζανακάκης & Κατσόγιαννος, 2003). Η χαρακτηριστική διαφορά με την οποία γίνεται η διάκριση μεταξύ αρσενικού και θηλυκού ενήλικου είναι πως τα πρώτα φέρουν δύο έμμισχες-κερατοειδείς αποφύσεις (White & Elson-Harris, 1992) εμπρός του τμήματος της κεφαλής, ενώ τα δεύτερα διαθέτουν τον κιτρινέρυθρο και στην άκρη καστανό ωοθήτη μήκους 0,9-1,3 mm, ο οποίος προεξέχει από το τελευταίο κοιλιακό τμήμα τους (Τζανακάκης & Κατσόγιαννος, 2003). Το ίδιο ισχύει και για άλλα είδη της οικογένειας Tephritidae.

Το μήκος της κάθε πτέρυγας αγγίζει τα 4,5 mm ενώ εγκάρσιες μαύρες, καστανές και κίτρινες ζώνες και κηλίδες εκτείνονται σχεδόν σε όλη την επιφάνεια των πτερύγων. Όταν τα ενήλικα στέκονται ή βαδίζουν οι πτέρυγες του παραμένουν μισάνοιχτες (ώστε οι πρόσθιες πλευρές τους να σχηματίζουν περίπου ορθή γωνία) και με κάποια κλίση της οπίσθιας παρυφής τους προς το υπόστρωμα (Τζανακάκης & Κατσόγιαννος, 2003). Το χρώμα των ποδιών τους είναι κιτρινέρυθρο και επιπλέον οι οπίσθιες κνήμες διαθέτουν κίτρινες σκληρές τρίχες. Το νωτιαίο θωρακικό τμήμα είναι μαύρο με ανοιχτόχρωμες κηλίδες λευκής απόχρωσης και κίτρινο προς την κοιλιακή επιφάνεια (Τζανακάκης & Κατσόγιαννος, 2003). Η κοιλιακή περιοχή είναι ωοειδούς σχήματος, πορτοκαλοκίτρινη με δυο καστανέρυθρες εγκάρσιες ζώνες και πολλά λεπτά στίγματα. Συνήθως, το μήκος της κοιλιάς είναι πιο μεγάλο από το πλάτος (Τζανακάκης & Κατσόγιαννος, 2003) και γενικότερα αν παρατηρήσει κανείς τα δυο φύλα, θα διακρίνει πως εκτός από τον ωοθήτη που αποτελεί το κύριο χαρακτηριστικό διαφοροποίησής τους, το μέγεθος των θηλυκών είναι λίγο μεγαλύτερο συγκριτικά με εκείνο των αρσενικών (Εικόνα 1).



Εικόνα 1: Θηλυκό ενήλικο της μύγας της Μεσογείου με ευδιάκριτο τον ωothήτη (επάνω, Α,Β) και αρσενικό ενήλικο της μύγας της Μεσογείου που εκδηλώνει σεξουαλικό κάλεσμα (διακρίνεται το ανεστραμμένο και διογκωμένο επιθήλιο του ορθού) (κάτω, Γ,Δ).

Αυγό

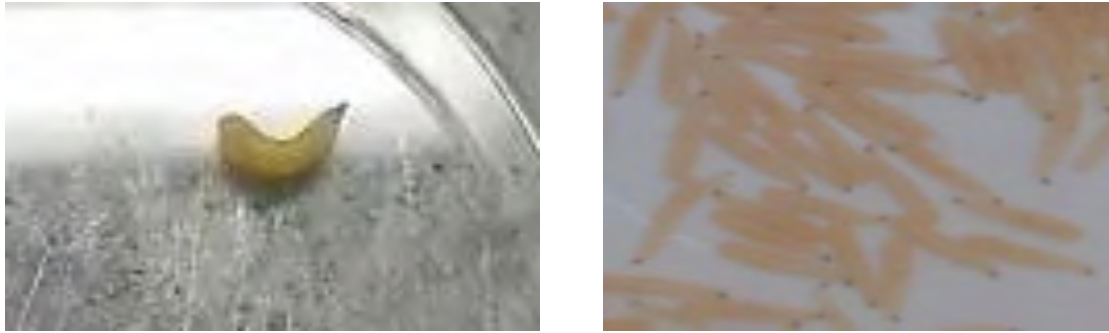
Το αυγό της μύγας της Μεσογείου θα μπορούσε να χαρακτηριστεί ως λείο, λευκού χρώματος, ελλειπτικού σχήματος (το σχήμα του θυμίζει αρκετά αυτό της μπανάνας). Οι διαστάσεις του είναι περίπου 0,9-1,1 x 0,2 mm. Η τοποθέτηση του στους ιστούς του ξενιστή γίνεται μέσω του ωothήτη του θηλυκού (Εικόνα 2).



Εικόνα 2: Αυγά της μύγας της Μεσογείου σε πραγματικό μέγεθος (εκτός στερεοσκοπίου).

Προνύμφη

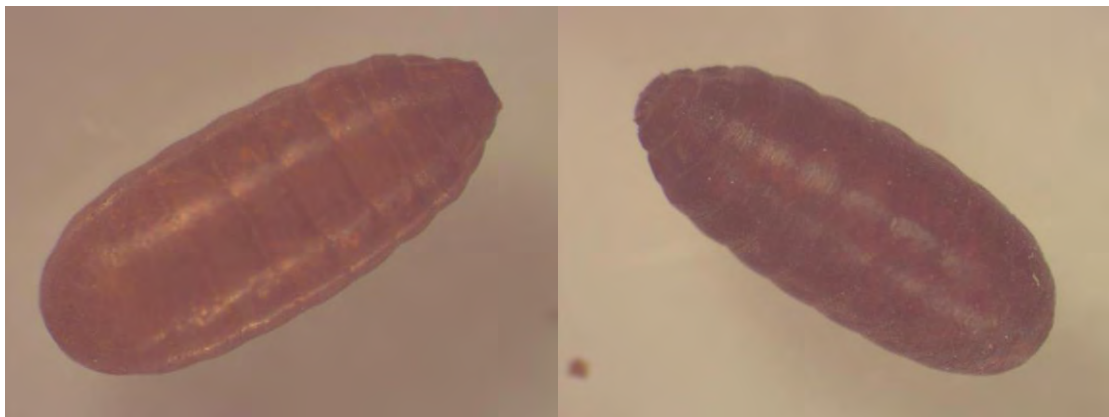
Είναι ακέφαλη, άποδη, στενή στο πρόσθιο τμήμα όπου βρίσκονται τα στοματικά μόρια και πιο παχιά και κυλινδρική στο οπίσθιο. Τα δυο οπίσθια αναπνευστικά στίγματα, στην άκρη της κοιλιάς, αποτελούνται από 3 στενόμακρα σε σχήμα σχισμής ανοίγματα το καθένα (Τζανακάκης & Κατσόγιαννος, 2003). Το χρώμα της είναι λευκοκίτρινο ή υπόλευκο. Στο στάδιο αυτό το έντομο περνάει από 3 προνυμφικές ηλικίες και η διάκριση τους γίνεται κυρίως με βάση το μήκος και τη μορφολογία του λεγόμενου κεφαλοφαρυγγικού σκελετού, ο οποίος στο 3^ο προνυμφικό στάδιο διακρίνεται ως μια σκούρα κατά μήκος γραμμή στο ύψος της κεφαλής. Ανάλογα με την ηλικία της προνύμφης διαφέρουν και οι διαστάσεις της. Πιο συγκεκριμένα, το μήκος της προνύμφης 1^{ης} ηλικίας κυμαίνεται περί τα 0,17-2,2 mm, της προνύμφης 2^{ης} ηλικίας 2,3-5 mm και της 3^{ης} και τελευταίας ηλικίας περίπου 6-10 mm (Papadopoulos et al., 2004). Αποκλειστικός σκοπός της προνύμφης είναι η πρόσληψη τροφής κατά τη διάρκεια της οποίας πραγματοποιείται αποθήκευση θρεπτικών συστατικών που θα χρειαστούν για τη μετάβαση της στο στάδιο της νύμφης. Για να φτάσει σε αυτό το στάδιο από την αρχή του βιολογικού της κύκλου, η μύγα της Μεσογείου περνάει από τις εξής φάσεις: αρχικά γίνεται η εκκόλαψη της σκωληκόμορφης προνύμφης, ακολουθεί μια σειρά εκδύσεων και έπειτα όταν πρόκειται να νυμφωθεί, λαμβάνει χώρα ο σχηματισμός ενός περιβλήματος γύρω από τον εαυτό της μετά από έντονες συσπάσεις. Στη συνέχεια, μετά από την σκλήρυνση (στάδιο λευκής νύμφης) ακολουθεί η διαδικασία του χρωματισμού του περιβλήματος. Το νυμφικό στάδιο παρουσιάζεται αδρανές. Το άτομο παύει να τρέφεται, όμως εσωτερικά πραγματοποιούνται όλες οι διαδικασίες δημιουργίας δομών που θα αποτελέσουν τους ιστούς του ενήλικου ατόμου το οποίο ύστερα από ένα διάστημα ημερών εξέρχεται από το νυμφικό περίβλημα (Φερτάκης, 2006). Οι προνύμφες βρίσκονται πολλές μαζί εντός της σάρκας του καρπού και μετακινούνται με συσπείρωση και προώθηση. Οι προνύμφες 3^{ου} σταδίου αφού τραφούν επαρκώς εντός των προσβεβλημένων ξενιστών, εξέρχονται και «εκτινάσσονται» στο έδαφος όπου και νυμφώνονται σε σχετικά μικρό βάθος (James et al., 2018) (Εικόνα 3).



Εικόνα 3: Προνύμφες της μύγας της Μεσογείου.

Νύμφη

Το σχήμα των νυμφών είναι ελλειψοειδές, βαρελόμορφο ενώ οι διαστάσεις τους κυμαίνονται από περίπου 4-4,5 mm μήκος και 2-2,5 mm διάμετρο (Τζανακάκης & Κατσόγιαννος, 2003). Το χρώμα τους καθορίζεται σε μεγάλο βαθμό από τον ξενιστή εντός του οποίου αναπτύχθηκαν οι προνύμφες και μπορεί να είναι από υπόλευκο μέχρι και σκούρο καστανό (Papadopoulos et al., 2004)(Εικόνα 4).



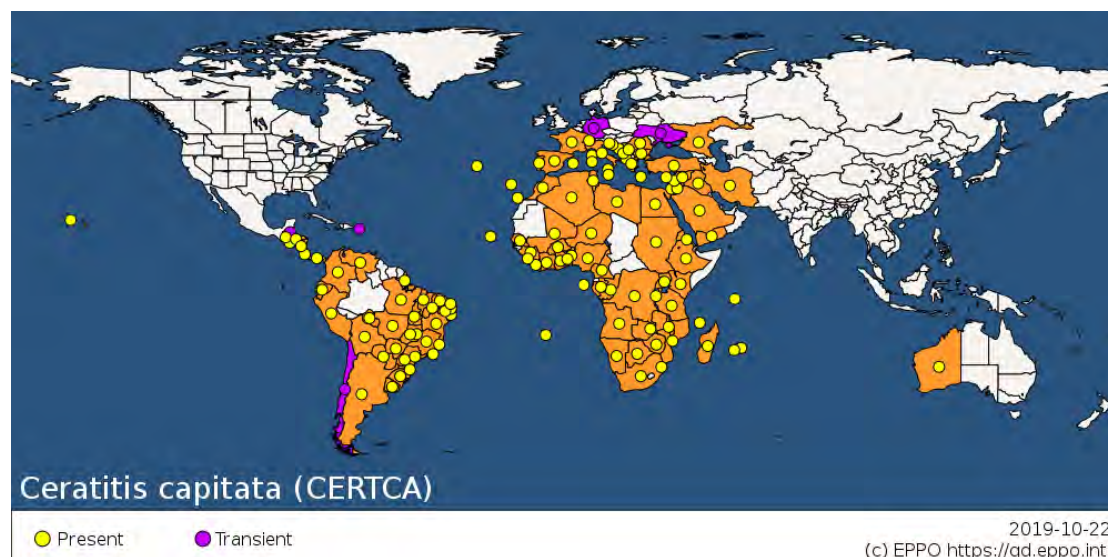
Εικόνα 4: Νύμφες της μύγας της Μεσογείου στο στερεοσκόπιο σε μεγέθυνση 20,5x.

1.3 Γεωγραφική εξάπλωση, ιστορική αναδρομή και προέλευση

Οι απόψεις που επικρατούν βάσει γενετικών ερευνών σε πληθυσμούς από διαφορετικές ηπείρους σχετικά με την καταγωγή του *C. capitata* συγκλίνουν στο γεγονός ότι προέρχεται από την ήπειρο της Αφρικής και ειδικότερα από τις νότιες περιοχές της ερήμου Σαχάρα (Kourti et al., 1992; Malacrida et al., 1998; Kourti, 2002). Παρόλο που δεν υπάρχει καμία αμφιβολία πως κατάγεται από την αφοροτροπική περιοχή, ωστόσο η ακριβής προέλευση του είναι άγνωστη και αποτελεί

θέμα προς συζήτηση και αναζήτηση (Balachowsky, 1950; Maddison & Bartlett, 1989; Gasparich et al., 1997). Οι περιοχές στις οποίες απαντάται είναι η Αφρική, η κεντρική και νότια Αμερική, η Ωκεανία, η Ευρώπη (παράλια Μεσογείου) και κάποια μέρη της Ασίας. Η πρώτη καταγραφή της παρουσίας του εντόμου έγινε στην Ισπανία το 1842 και ακολούθως στην Πορτογαλία το 1898 (Fimiani, 1989). Στον ελλαδικό χώρο, η μύγα της Μεσογείου εντοπίζεται σχεδόν σε όλη την έκταση του και ιδιαίτερα σε κεντρικές και νότιες περιοχές όπου καλλιεργούνται εσπεριδοειδή. Ωστόσο, εμφανίζεται και σε νησιά αλλά και στη βόρεια Ελλάδα (Παπαδόπουλος κ.α., 1999). Η πιο πιθανή διαδρομή που ακολούθησε προκειμένου να εποικίσει την λεκάνη της Μεσογείου ήταν ή μέσω της κοιλάδας του Νείλου ή μέσω της Ισπανίας από τις αφρικανικές βορειοδυτικές ακτές και του Γιβραλτάρ (Papadopoulos, 2004). Πιθανολογείται πως η εξάπλωση της μύγας της Μεσογείου στο Νέο Κόσμο (Λατινική Αμερική) έγινε μέσω του εμπορίου νωπών φρούτων που ήταν προσβεβλημένα. Στην Αμερική, ενδημεί σε όλες τις χώρες κεντρικά και νότια της ηπείρου εκτός του Μεξικού, και αυτό λόγω των επιτυχημένων προγραμμάτων και συντονισμένων προσπαθειών που πραγματοποιήθηκαν για την εξάλειψη του (White & Elson-Harris, 1992). Παρόλα αυτά, και στην βόρεια Αμερική έχουν γίνει αναφορές προσβολών εξαιτίας του εντόμου αυτού. Πιο συγκεκριμένα, η πρώτη αναφορά προσβολής καταγράφηκε στην κεντρική Φλόριντα το 1926 (Hagen et al., 1981). Αντίθετα αποτελέσματα συγκριτικά με αυτά της περίπτωσης του Μεξικού είχαν οι προσπάθειες εξάλειψης του εντόμου στην πολιτεία της Καλιφόρνιας. Οι προσπάθειες όχι μόνο δεν ευοδώθηκαν αλλά η εγκατάσταση τόσο του *C. capitata* όσο και άλλων ειδών της οικογένειας Tephritidae θεωρείται γεγονός (Papadopoulos et al., 2013). Ακόμη, το *C. capitata* ενδημεί στη δυτική Αυστραλία, αλλά και σε διάφορα νησιά του Ειρηνικού του Ατλαντικού και του Ινδικού ωκεανού (White & Elson-Harris, 1992). Βέβαια, οι αναφορές που έχουν γίνει για την ύπαρξη του εντόμου σε χώρες όπως η Γερμανία, η Ουγγαρία, η Ολλανδία, η Γαλλία και η βόρεια Ιταλία αποδίδονται κυρίως στη μεταφορά και εισαγωγή προσβεβλημένων καρπών από άλλες χώρες μιας και η μύγα της Μεσογείου δεν ενδημεί σε τόσο μεγάλα γεωγραφικά πλάτη (Papadopoulos, 2004). Παρόλα αυτά, υπάρχει πλέον εγκατεστημένος πληθυσμός του εντόμου και στην Αυστρία, πράγμα που δηλώνει την εξάπλωση του στις περιοχές αυτές σύμφωνα με στοιχεία του EPPO. Περιοχές της Βόρειας Ελλάδας όπως και μερικές παραθαλάσσιες περιοχές της Κροατίας και του Μαυροβουνίου στις οποίες υπάρχουν εκτενείς καλλιέργειες εσπεριδοειδών φαίνεται πως αποτελούσαν τη βορειότερη ζώνη

εξάπλωσης της μύγας της Μεσογείου σύμφωνα με παλαιότερα στοιχεία (Παπαδόπουλος, 1999; Randonjic *et al.*, 2013) (Εικόνα 5).



Εικόνα 5: Γεωγραφική εξάπλωση της μύγας της Μεσογείου για το έτος 2019 (Ηλεκτρονική πηγή 1).

1.4 Βιολογία του *Ceratitidis capitata*

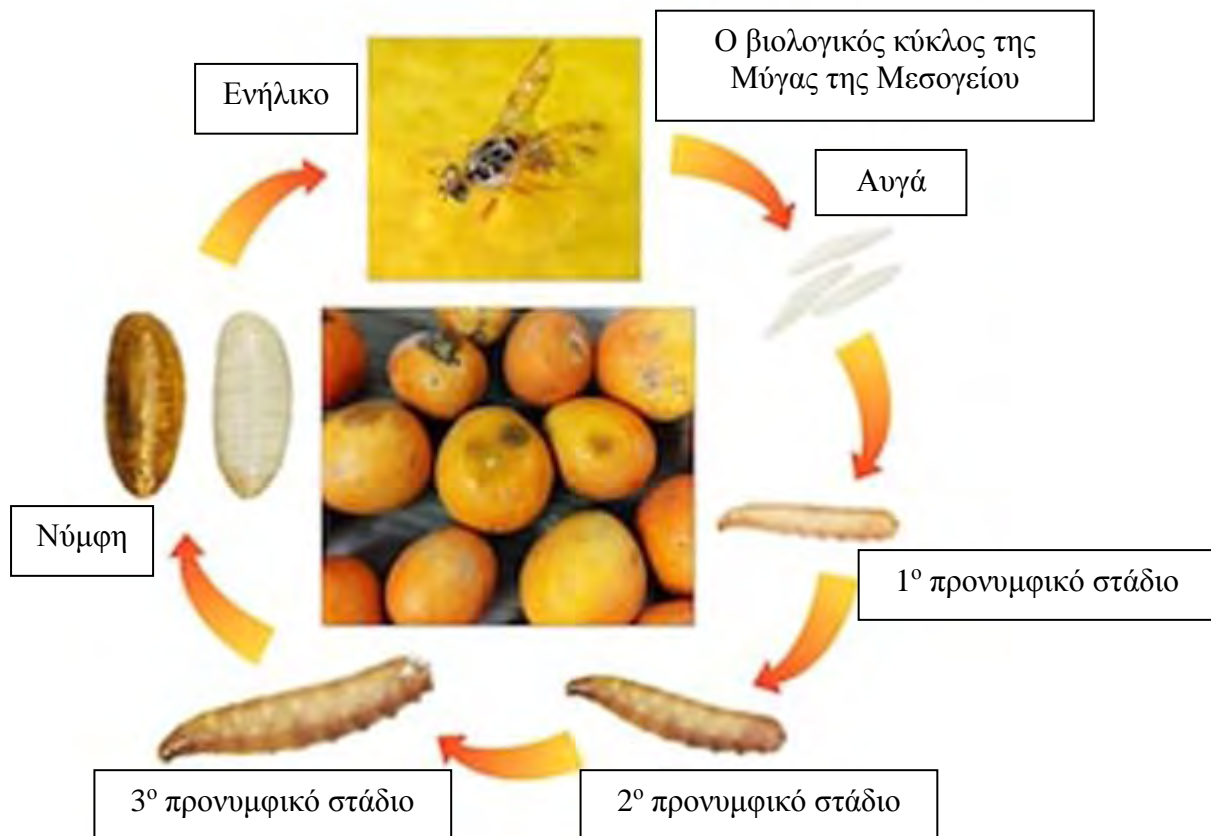
Η μύγα της Μεσογείου έχει πολλές αλληλοεπικαλυπτόμενες γενεές ανά έτος και χαρακτηρίζεται ως είδος πολυκυκλικό και ομοδυναμικό. Βέβαια, ο αριθμός των γενεών που συμπληρώνει κάθε έτος είναι άμεσα εξαρτώμενος από κάποιες βασικές παραμέτρους όπως: (α) η γεωγραφική περιοχή, (β) οι κλιματικές συνθήκες που επικρατούν στην εκάστοτε περιοχή και (γ) η διαθεσιμότητα των ξενιστών (Fletcher, 1989). Με βάση τα ελληνικά δεδομένα, ο αριθμός των αλληλοεπικαλυπτόμενων γενεών που πετυχαίνει το έντομο κυμαίνεται από 3 έως 7 γενεές το έτος (Τζανακάκης και Κατσόγιαννος, 2003). Είναι γεγονός όμως ότι σε περιοχές με πιο θερμό κλίμα ενδεχομένως να παρουσιάσει και περισσότερες γενεές. Το *C. capitata* διαχειμάζει είτε ως νύμφη στο έδαφος είτε ως προνύμφη εντός των προσβεβλημένων καρπών οι οποίοι παραμένουν πάνω στο δέντρο ή έχουν πέσει στο έδαφος (Papadopoulos *et al.*, 1996); Papadopoulos *et al.*, 2001). Στην Κρήτη καταγράφονται περιπτώσεις όπου κατά ένα μικρό ποσοστό το έντομο διαχειμάσε ως ενήλικο (Mavrikakis *et al.*, 2000).

Η εμφάνιση των ενηλίκων πραγματοποιείται κατά την εαρινή περίοδο και η εξασφάλιση τροφής γίνεται μέσω της κατανάλωσης σακχαρούχων και αζωτούχων ουσιών (π.χ. νέκταρ, μελιτώδη απεκκρίματα κοκκοειδών). Η ολοκλήρωση του

βιολογικού κύκλου επιτυγχάνεται εντός 25 ημερών σε θερμοκρασία ίση με 24-25 °C και σχετική 60-70%. Ο αριθμός των αυγών που εναποτίθενται από το θηλυκό στους καρπούς είναι συνήθως 6 αυγά ανά καρπό. Σε ορισμένες περιπτώσεις μπορεί να ωοτοκήσει και 10 αυγά ανά καρπό όταν η θερμοκρασία δεν είναι χαμηλότερη των 16 °C. Πιο συγκεκριμένα, γίνεται η εισαγωγή του ωοθήτη εντός του περικαρπίου ή του μεσοκαρπίου των ώριμων ή ημιώριμων καρπών και στο σημείο εκείνο δημιουργείται ένα νύγμα διαμέτρου 1 mm όπου και γίνεται η απόθεση των αυγών (Papadopoulos et al., 2001).

Έπειτα, οι προνύμφες που εκκολάπτονται αναπτύσσονται εις βάρος του καρπού. Συνήθως βρίσκονται πολλές μαζί σε κοινό τμήμα της σάρκας του προσβεβλημένου καρπού και τρέφονται εκεί μέχρι την ολοκλήρωση της ανάπτυξης τους. Στις περισσότερες περιπτώσεις προσβολής από τη μύγα της Μεσογείου ακολουθεί δευτερογενής προσβολή του καρπού από μύκητες ή βακτήρια με συνέπεια την ποιοτική υποβάθμιση του. Μόλις ολοκληρωθεί η ανάπτυξη των προνυμφών, εγκαταλείπεται ο καρπός κι εν συνεχεία νυμφώνονται σε μικρό βάθος στο έδαφος περίπου στα 5 cm. Στο σημείο εξόδου τους στην επιδερμίδα του καρπού διακρίνεται μια ορατή οπή. Στις πρώιμες ποικιλίες της πορτοκαλιάς και της νεραντζιάς, οι πρώτες αναφορές προσβολής καταγράφονται στο διάστημα μεταξύ τέλους Ιουνίου με Ιούλιο. Στις ποικιλίες που ωριμάζουν αργότερα, στο διάστημα Αυγούστου-Οκτωβρίου οι πληθυσμοί είναι υψηλότεροι και άρα οι προσβολές είναι πιο σημαντικές. Λόγω των χαμηλών θερμοκρασιών του Νοεμβρίου αλλά και του χειμώνα επέρχεται μείωση στην πυκνότητα του πληθυσμού του εντόμου. Ειδικότερα για τη βόρεια Ελλάδα, σε περιοχές όπως η Θεσσαλονίκη, η Χαλκιδική, η Πιερία και η Δράμα καταγράφονται πτήσεις της μύγας της Μεσογείου από τέλη καλοκαιριού έως και το φθινόπωρο (Papadopoulos et al., 1998).

Σε καλλιέργειες όπως τα εσπεριδοειδή, η οπή ωοτοκίας είναι χαρακτηριστική και διακρίνεται εύκολα. Είναι σκούρα με διάμετρο 1 mm και στις περιπτώσεις όπου οι καρποί είναι ακόμα πράσινοι παρατηρούνται χλωρωτικές κηλίδες περιμετρικά των οπών. Ως συνέπεια της προσβολής των καρπών από τις προνύμφες επέρχεται πρόωρη ωρίμανση, κιτρίνισμα, κατάρρευση, σήψη και τελικά πτώση των προσβεβλημένων καρπών (Εικόνα 6).



Εικόνα 6: Ο βιολογικός κύκλος της μύγας της Μεσογείου (Ηλεκτρονική πηγή 2, τροποποιημένο).

1.5 Ξενιστές και οικονομική σημασία

Στο σύνολο των ειδών της οικογένειας Tephritidae, η μύγα της Μεσογείου θεωρείται ως το πιο πολυφάγο κι αυτό εξηγείται από το γεγονός ότι αποτελεί εχθρό για ξενιστές που ανήκουν σε 67 οικογένειες φυτών. Ο αριθμός των ξενιστών ανέρχεται περί τα 353 είδη φυτών εκ των οποίων το 40% ανήκει σε 5 διαφορετικές οικογένειες. Πιο αναλυτικά, στα Myrtaceae (6%), Rosaceae (10%), Rutaceae (9%), Sapotaceae (9%) και Solanaceae (6%) (Liquidio et al., 1991). Στα δυτικά της Αυστραλίας και σε άλλες εύκρατες περιοχές, ιδίως στη Μεσόγειο παρατηρούνται προσβολές σε εσπεριδοειδή, γιγαρτόκαρπα, πυρηνόκαρπα, στο λωτό και στη μουσμουλιά. Παρόλα αυτά, το εύρος των παρατηρήσεων προσβολής εκτείνεται και σε καρπούς τροπικών και υποτροπικών περιοχών όπως η παπάγια, το αβοκάντο κ.α. Στην Ελλάδα, σοβαρές ζημιές εξαιτίας του εντόμου προκαλούνται σε καλλιέργειες με

μανταρίνια, πορτοκάλια, ροδάκινα, μήλα, αχλάδια, κυδώνια και άλλα φρούτα. Επίσης, προσβάλλει και τα σύκα (Papadopoulos et al., 2004).

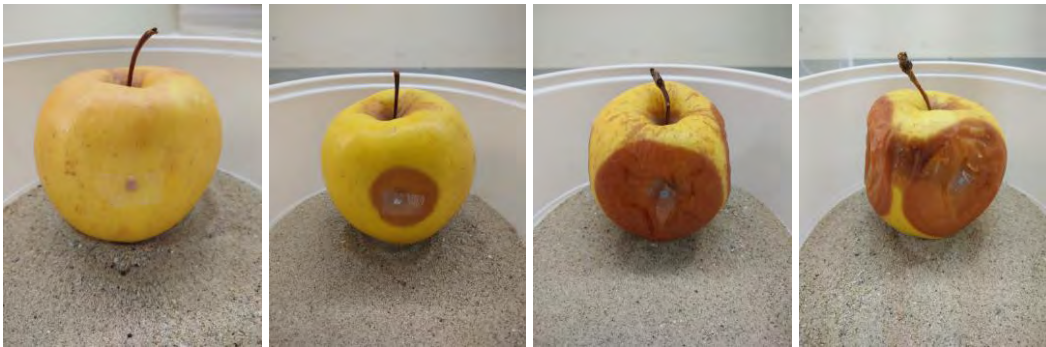
Όταν η μύγα της Μεσογείου εγκατασταθεί σε μια περιοχή οι οικονομικές απώλειες που προκαλούνται συνήθως είναι υψίστης σημασίας. Αυτό δεν οφείλεται μόνο στην άμεση ζημιά που προκαλεί αλλά και στη δαπανηρή διαδικασία της παρακολούθησης, του ελέγχου καθώς και της διατήρησης του πληθυσμού σε ανεκτά επίπεδα κάτω του ορίου οικονομικής ζημιάς. Φαινόμενα όπως οικονομική ύφεση, μικρή διαθεσιμότητα φρούτων και δαπάνες λόγω του υψηλού κόστους ελέγχου παρατηρούνται στις χώρες όπου εμφανίζεται και εγκαθίσταται η μύγα της Μεσογείου. Πιο συγκεκριμένα, με βάση αναφορές που έχουν γίνει σε σχετικά πρόσφατες μελέτες, γίνεται αντιληπτό πως το έντομο ευθύνεται για άμεσες και έμμεσες απώλειες ύψους 192 εκατομμυρίων δολαρίων ετησίως σε χώρες όπως η Ιρλανδία, το Ισραήλ και η Παλαιστίνη (Τζανακάκης και Κατσόγιαννος, 2003).

Οι ζημιές που προκαλούνται από το *C. capitata* περιορίζονται μόνο στους καρπούς των πολυάριθμων ξενιστών που προσβάλλει και δεν επεκτείνονται σε άλλα μέρη του φυτού. Ακόμα και στους καρπούς η προσβολή επιτυγχάνεται μόνον όταν αυτοί είναι σε ημιώριμο ή ώριμο στάδιο (επιδεκτικοί προσβολής) και όχι νωρίτερα. Η τελική ζημιά που προκαλείται είναι σύνθετη, απόρροια τριών παραγόντων που αλληλοσυνδέονται. Πιο αναλυτικά:

1) Νύγμα ωοτοκίας, εναπόθεση αυγών, οπή εξόδου της προνύμφης. Ιδιαίτερα στα εσπεριδοειδή η οπή ωοτοκίας είναι ευδιάκριτη. Στο στάδιο όπου οι καρποί είναι ακόμα πράσινοι η οπή χαρακτηρίζεται από ένα μαύρο στίγμα το οποίο περιβάλλεται από μια χλωρωτική κηλίδα.

2) Διατροφή των προνυμφών. Η εκκόλαψη των προνυμφών γίνεται εντός του καρπού και από τη στιγμή εκείνη ξεκινάει η διαδικασία κατανάλωσης της σάρκας του. Η ανάπτυξη των προνυμφών είναι εις βάρος του καρπού και η ζημιά συνεχίζεται και μετασυσπλεκτικά. Συγκεκριμένα, το εσωτερικό των καρπών γεμίζει από στοές και έπειτα επέρχεται κατάρρευση και νέκρωση της σάρκας. Όσοι καρποί έχουν προσβληθεί από τις προνύμφες του εντόμου τις περισσότερες φορές πέφτουν στο έδαφος. Άμεση συνέπεια εκτός του ότι χάνεται η εμπορική τους αξία είναι ότι σαπίζουν εντός ολίγων ημερών κι έτσι καθίστανται τελείως άχρηστοι. Όταν οι προσβολή είναι έντονη, ενδεχομένως να υπάρξει και ολική απώλεια της παραγωγής σε καλλιέργειες εσπεριδοειδών, βερίκοκων και ροδάκινων.

3) Αποσύνθεση, σήψη, προσβολή από ασθένειες. Οι προσβεβλημένοι καρποί δέχονται δευτερογενείς προσβολές εξαιτίας της εισόδου παθογόνων μικροοργανισμών από την οπή εισόδου. Στη συνέχεια λαμβάνει χώρα η ανάπτυξη κυρίως μυκήτων και βακτηρίων αλλά και άλλων μικροοργανισμών οι οποίοι είναι υπεύθυνοι για την ταχύτερη σήψη των καρπών. Κατά την έναρξη σήψης του καρπού πραγματοποιείται ωτοκία και από άλλα είδη εντόμων όπως αυτά του γένους *Drosophila* και *Carpophilus*. Με αυτόν τον τρόπο η ζημιά εντείνεται εξαιτίας της δραστηριότητας των προνυμφών των ειδών αυτών (Εικόνα 7).



Εικόνα 7: Σταδιακή κατάρρευση καρπού μήλου εξαιτίας της ζημιάς που προκαλούν οι προνύμφες της μύγας της Μεσογείου.

1.6 Καταπολέμηση

Οι μέθοδοι που δύναται να τεθούν σε εφαρμογή με σκοπό την αντιμετώπιση της μύγας της Μεσογείου ποικίλλουν και κάποιες από αυτές είναι οι εξής:

- 1) Φυτοϋγειονομικός έλεγχος
- 2) Καλλιεργητικά μέτρα – μέτρα υγιεινής και άλλες φυσικές μέθοδοι
- 3) Βιολογική καταπολέμηση
- 4) Μαζική παγίδευση
- 5) Χρήση εντομοκτόνων
- 6) Συγκρότηση περιφερειακών προγραμμάτων για την αντιμετώπιση του *C. capitata* (Area-wide operational programs)
- 7) Εξαπόλυση στερωμένων εντόμων
- 8) Τεχνική κυτταροπλασματικής ασυμβατότητας των εντόμων

9) Γενετικός διακόπτης του παράγοντα αρρενοποίησης (Maleness-on-the-Y, MoY) για τον έλεγχο του φυλοκαθορισμού στα Terphritidae

Η παρακολούθηση του πληθυσμού των ενηλίκων αποτελεί πρόδρομο στοιχείο της αντιμετώπισης του *C. capitata*. Δηλαδή, πριν την εφαρμογή των διαφόρων μέτρων καταπολέμησης, προηγείται η παρακολούθηση του πληθυσμού των ενηλίκων του *C. capitata* η οποία επιτυγχάνεται κυρίως με τη χρήση διαφορετικών τύπων παγίδων, εφαρμογή δολωματικών ψεκασμών αλλά και εφαρμογή εγκεκριμένων εντομοκτόνων.

Φυτοϋγειονομικός έλεγχος: Η τάση παγκοσμιοποίησης του εμπορίου συνοδεύεται από πολλαπλούς κινδύνους σε ότι αφορά στην εισαγωγή νέων εχθρών ή παθογόνων σε μια χώρα. Όταν ένα παθογόνο ή εχθρός εισέρχεται και εγκαθίσταται σε μια νέα περιοχή όπου η ανάπτυξη των φυτών πραγματοποιούνταν ομαλά λόγω της απουσίας του, τότε είναι μεγάλο το ενδεχόμενο να προκληθούν καταστροφικές επιδημίες. Κύριο αίτιο της καταστροφής αυτής είναι πως πριν την εμφάνιση του ζημιογόνου οργανισμού είναι πως δεν ασκήθηκε στα φυτά πίεση ανάπτυξης μηχανισμών ανοχής προκειμένου να μπορούν να ανταπεξέλθουν στην προσβολή. Επιπλέον, η πιθανή έλλειψη άλλων οργανισμών ή φυσικών εχθρών που θα μπορούσαν να ανταγωνιστούν τον ζημιογόνο οργανισμό διευκολύνει ακόμα περισσότερο την επέκταση του σε περιοχές με ευαίσθητες καλλιέργειες. Εδώ έρχεται να συμβάλει στη μείωση του κινδύνου εισαγωγής και διάδοσης ο φυτοϋγειονομικός έλεγχος κατά τον οποίο διενεργείται μια σειρά ελέγχων στα εισαγόμενα, παραγόμενα και διακινούμενα φυτά, καθώς και σε φυτικά προϊόντα για την διαπίστωση της ύπαρξης ή ανυπαρξίας ενός παθογόνου ή εχθρού. Αρμόδιοι φορείς για την εκτέλεση του ελέγχου είναι οι διάφορες κρατικές υπηρεσίες ελέγχου-φυτοκαραντίνας όπου πρωταρχικός σκοπός τους εκτός από τον έλεγχο είναι και η υγειονομική κάθαρση του φυτικού υλικού ή προϊόντος που εισήχθη και διακινείται σε έναν τόπο. Ο έλεγχος λαμβάνει χώρα στα σημεία εισόδου και εξόδου του εκάστοτε προϊόντος το οποίο πρόκειται να εισαχθεί και να διακινηθεί από μια χώρα σε μια άλλη. Ωστόσο, δεν είναι πάντα εφικτός ο απόλυτος έλεγχος και η παρεμπόδιση των ζημιογόνων παθογόνων-εχθρών λόγω των δυσκολιών που ανακύπτουν τόσο εξαιτίας της λανθάνουσας μορφής στην οποία μπορεί να βρίσκονται μερικοί οργανισμοί, όσο και στο γεγονός ότι το στάδιο στο οποίο βρίσκονται οι επιβλαβείς οργανισμοί μπορεί να καθιστά αδύνατη την ανίχνευση της παρουσίας τους.

Σχετικά με την μύγα της Μεσογείου, στη διαδικασία του φυτοϋγειονομικού ελέγχου περιλαμβάνονται:

- Ο έλεγχος για πιθανή παρουσία του εντόμου στην χώρα παραγωγής ή προέλευσης των εισαγόμενων καρπών
- Ο έλεγχος στα σύνορα, αεροδρόμια και λιμάνια για τη διαπίστωση παρουσίας ή μη του εντόμου
- Η απαγόρευση προσέλευσης προϊόντων τα οποία δεν έχουν απεντομωθεί καταλλήλως
- Η απεντόμωση των υλικών συσκευασίας των εισαγόμενων καρπών
- Η πιστοποίηση της υγιεινής κατάστασης των προϊόντων που διακινούνται καθώς και η έκδοση πιστοποιητικών φυτοϋγείας που συνοδεύουν τα προϊόντα εξαγωγής (Τζανακάκης και Κατσόγιαννος, 2003).

Καλλιεργητικά μέτρα – μέτρα υγιεινής και άλλες φυσικές μέθοδοι: Ως καλλιεργητικά μέτρα εννοούνται οι φυσικές ενέργειες που γίνονται προληπτικά με σκοπό τη διαφύλαξη της παραγωγής από εχθρούς και ασθένειες. Κάποιες από τις ενέργειες που συμπεριλαμβάνονται στο πλαίσιο των καλλιεργητικών μέτρων στοχεύουν στην ισορροπημένη ανάπτυξη των φυτών, στη χρήση ανθεκτικών ή ανεκτικών ποικιλιών και στην επιδίωξη φυσιολογικού φορτίου, καθώς το υπερβολικό φορτίο μπορεί να καταστήσει τα φυτά πιο ευάλωτα στους εχθρούς. Τα μέτρα υγιεινής που λαμβάνονται αποσκοπούν στην εξάλειψη τόσο των πηγών όσο και των φορέων εχθρών και ασθενειών. Άρα, η εφαρμογή αυτών των μέτρων συντελεί σημαντικά στη μείωση της παρουσίας επιβλαβών οργανισμών στα φυτά επιφέροντας ταυτόχρονα και μείωση στην χρήση χημικών φυτοπροστατευτικών ουσιών. Επίσης, οι καλλιεργητικές τεχνικές σχετίζονται και με πιο απλές διαδικασίες όπως η καλλιέργεια του εδάφους (φρεζάρισμα) για την αντιμετώπιση ανταγωνιστικών ζιζανίων και σε εντομολογικό επίπεδο η καταστροφή των νυμφών οι οποίες βρίσκονται σε μικρό βάθος υπό την επιφάνεια του εδάφους. Ακόμη, κάποια πρακτικά μέτρα μπορούν να είναι η απομάκρυνση και καταστροφή των προσβεβλημένων καρπών που είτε μένουν πάνω στο δέντρο είτε πέφτουν στο έδαφος, καθώς και η πρόωμη συγκομιδή.

Ορισμένες πιο φυσικές μέθοδοι με τις οποίες δύναται να αντιμετωπιστεί η μύγα της Μεσογείου αφορούν στην εμβάπτιση των συγκομισθέντων καρπών σε κρύο ή ζεστό νερό (Sharp et al., 1989), η έκθεση σε θερμό αέρα υπό υψηλή πίεση (Armstrong, 1994), η χρήση ιονίζουσας ακτινοβολίας σε προσβεβλημένους καρπούς

(Hallman, 1994), καθώς επίσης και η απολύμανση με τη βοήθεια καπνιστικών εντομοκτόνων. Τέτοιου είδους μέθοδοι έχουν εφαρμοστεί στο πλαίσιο μέτρων καραντίνας με σκοπό την αποτροπή της εξάπλωσης του *C. capitata* μέσω του παγκοσμίου εμπορίου οπωρολαχανικών.

Βιολογική καταπολέμηση: Στο φυσικό περιβάλλον υπάρχει πληθώρα ειδών ωφέλιμων εντόμων αλλά και ακάρεων τα οποία δρουν ως παρασιτοειδή ή αρπακτικά ελέγχοντας και επιφέροντας ισορροπία στους πληθυσμούς των επιβλαβών οργανισμών. Για αρκετά χρόνια συνηθίζεται να γίνεται πολλαπλασιασμός τέτοιων ωφέλιμων οργανισμών σε ειδικά διαμορφωμένες μονάδες τεχνητής εκτροφής κι εν συνεχεία, εφόσον συσκευαστούν με τον κατάλληλο τρόπο γίνεται η μεταφορά τους στα σημεία στόχους και εξαπολύονται με σκοπό τη μείωση του πληθυσμού του επιζήμιου οργανισμού. Η τεχνική αυτή συνήθως έχει καλύτερα αποτελέσματα όταν εφαρμόζεται στις θερμοκηπιακές καλλιέργειες μόνη της ή σε συνδυασμό με άλλα μέτρα όπως είναι η χρήση ανθεκτικών ποικιλιών και η χρήση εντομοπαγίδων συμβάλλοντας στην επιτυχία προγραμμάτων βιολογικής και ολοκληρωμένης διαχείρισης. Οι τρεις βασικές ομάδες όπου μπορεί να γίνει η ταξινόμηση των φυσικών εχθρών των επιβλαβών εντόμων είναι οι εξής: αρπακτικά, παρασιτοειδή και διάφοροι εντομοπαθογόνοι οργανισμοί.

Αρπακτικά έντομα: Το κύριο γνώρισμα των εντόμων αυτών είναι ότι το μέγεθος τους είναι πιο μεγάλο από αυτό των εντόμων που καταναλώνουν και πως καθ' όλη τη διάρκεια της ζωής τους καταναλώνουν μεγάλο αριθμό ατόμων του εχθρού.

Παρασιτοειδή έντομα: Η λειτουργία των εντόμων αυτών στηρίζεται κατά κύριο λόγο στη χρήση κάποιων εξαρτημάτων που έχουν στη διάθεση τους. Για την ακρίβεια με αυτά τα ειδικά εξαρτήματα γίνεται τοποθέτηση των ωών εσωτερικά του σώματος των επιζήμιων εντόμων. Εν συνεχεία, τα αυγά μεγαλώνουν και οι εκκολαφθείσες προνύμφες αναπτύσσονται τρεφόμενες από το ίδιο το έντομο. Η επιτυχία της ιδέας αυτής βασίζεται στο ότι το επιζήμιο έντομο πεθαίνει και το νέο παρασιτοειδές που βγαίνει τοποθετεί με τη σειρά του αυγά στο σώμα άλλου βλαβερού εντόμου. Το μέγεθος τους είναι αρκετά μικρό και συνεπώς πολλές φορές δεν γίνονται εύκολα αντιληπτά από το ανθρώπινο μάτι.

Εντομοπαθογόνοι μικροοργανισμοί: Η εισαγωγή τους στο σώμα των επιζήμιων για τα φυτά εντόμων γίνεται με ποικίλους τρόπους και έχει ως αποτέλεσμα των θάνατο αυτών. Οι πιο σημαντικοί μικροοργανισμοί αυτού του τύπου είναι ιοί, βακτήρια, μύκητες αλλά και νηματώδεις σκώληκες. Έχουν μεγάλη αποτελεσματικότητα ενάντια στο στόχο τους και η δράση τους καλύπτει ευρύ φάσμα. Σημαντική παράμετρος είναι και το γεγονός ότι δεν είναι επικίνδυνοι για τα άλλα αβλαβή έντομα αλλά και για το περιβάλλον (Molina et al., 2009; Cloyd, 2016).

Παρόλο που η βιολογική καταπολέμηση δίνει πολύ ενθαρρυντικά αποτελέσματα εναντίων πολλών εντόμων, δε βρίσκει την ίδια απήχηση και στη μύγα της Μεσογείου με τη χρήση φυσικών εχθρών όπου προκύπτουν χαμηλότερα ποσοστά αποτελεσματικότητας. Ως εκ τούτου, θα πρέπει να αποφεύγεται η χρήση αυτής της μεθόδου για την αντιμετώπιση του *C. capitata* (Vargas et al., 2001).

Η μείωση του πληθυσμού της μύγας της Μεσογείου σχετίζεται με την εκτροφή και εξαπόλυση ιθαγενών και εξωτικών ειδών παρασιτοειδών. Αναφορικά, κάποια από τα πιο μελετημένα παρασιτοειδή είναι το *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) το οποίο παρουσιάζει τη μεγαλύτερη αποτελεσματικότητα κατά της μύγας της Μεσογείου και άλλων ειδών της οικογένειας Tephritidae (Zenil et al., 2004, Rousse et al., 2006). Για τα ελληνικά δεδομένα, έχει γίνει μόνο μια προσπάθεια προκειμένου να αντιμετωπιστεί με βιολογικό τρόπο η μύγα της Μεσογείου και αφορά στην περίπτωση του παρασιτοειδούς *Dirhinus giffardi* (Hymenoptera: Clachididae) του οποίου η εισαγωγή έγινε από το Ισραήλ το 1962 και η εξαπόλυση του πραγματοποιήθηκε στην Ηπειρωτική Ελλάδα (Papadopoulos & Katsoyannos, 2003). Πριν από κάποια χρόνια στη Χίο, σε σύκα που είχαν υποστεί προσβολή, καταγράφηκε η παρουσία του *Aganaspis daci* (Hymenoptera: Eucolidae) σε παρασιτισμένες νύμφες του *C. capitata*. (Papadopoulos & Katsoyannos, 2003). Μερικοί άλλοι παράγοντες βιολογικής καταπολέμησης που έχουν εφαρμοστεί είναι οι εντομοπαθογόνοι μύκητες *Beauveria bassiana* και *Metarhizium anisopliae* (Quesada-Moraga et al., 2004). Σχετικά με βιολογικά σκευάσματα, το spinosad παρουσίασε καλά αποτελέσματα σε επίπεδο υπαίθρου (McQuate et al., 2005).

Μαζική παγίδευση: Είθισται τα τελευταία χρόνια να εφαρμόζεται όλο και περισσότερο η μέθοδος της μαζικής παγίδευσης για τα δίπτερα έντομα. Αναμφισβήτητα, πρόκειται για μια οικολογική μέθοδο φιλική προς τον άνθρωπο και

το περιβάλλον που χρησιμοποιείται αποτελεσματικά και για προληπτικούς λόγους για την προστασία των καλλιεργειών από τις ζημιές που προκαλούνται εξαιτίας των εντόμων αυτών. Στην ουσία είναι μια τεχνολογία που μιμείται τη φύση. Για την παγίδευση των εντόμων είναι απαραίτητο να επηρεαστεί η φυσική συμπεριφορά τους και ο φυσιολογικός τρόπος με τον οποίο αυτή λειτουργεί ώστε να «παρασυρθούν» στην παγίδα. Η μελέτη και γνώση του νευροενδοκρινικού τους συστήματος είναι αναγκαία λόγω της πολυσύνθετης συμπεριφοράς που παρουσιάζει το κάθε είδος επιβλαβών εντόμων αλλά και γενικότερα τα έντομα. Είναι γνωστό σε όλους ότι η ανταπόκριση των εντόμων στα διάφορα ερεθίσματα που δέχονται γίνεται αυτόματα κι εκεί ακριβώς βασίζεται η μέθοδος της μαζικής παγίδευσης. Παρόλα αυτά για την εφαρμογή της μεθόδου πρέπει να πληρούνται κάποιες προϋποθέσεις όπως:

- Το εντομοελκυστικό σκεύασμα πρέπει μεν να είναι ισχυρό με μακρά διάρκεια δράσης αλλά την ίδια στιγμή πρέπει να είναι ακίνδυνο και φιλικό προς το περιβάλλον
- Το εντομοελκυστικό σκεύασμα να διατηρείται καθαρό ακόμα και κάτω από τις ασηπτικές συνθήκες που επικρατούν μέσα στην παγίδα
- Η αποτελεσματικότητα μιας παγίδας κρίνεται από κάποια κύρια γνωρίσματα όπως π.χ. το χρώμα, το σχήμα, το μέγεθος αλλά και οι ουσίες που χρησιμοποιούνται για την προσέλκυση των εντόμων.

Όπως υποδηλώνει και το όνομα της μαζικής παγίδευσης στόχος είναι η όσο το δυνατόν μεγαλύτερη σύλληψη ενήλικων ατόμων ώστε να προκληθεί μείωση του πληθυσμού του εχθρού σε επίπεδα που δεν προκαλείται οικονομική ζημιά εις βάρος της καλλιέργειας. Για τη σύλληψη του εχθρού εφαρμόζονται μεμονωμένα ή σε συνδυασμό ορισμένα ελκυστικά του. Ανάλογα με τον τύπο της παγίδας ο θάνατος που επέρχεται προκαλείται με διαφορετικό τρόπο, π.χ. με πνιγμό στο ελκυστικό υγρό της παγίδας, με προσκόλληση σε κολλητική επιφάνεια ή με εντομοκτόνο μέσω της επαφής.

Όταν η μέθοδος αυτή χρησιμοποιείται κατά του *C. capitata* δίνει ικανοποιητικά αποτελέσματα ιδίως όταν τα επίπεδα πληθυσμών του εντόμου είναι χαμηλά (Τζανακάκης & Κατσογιάννος, 2003). Πιο ειδικά, στις παγίδες που χρησιμοποιούνται για την καταπολέμηση της μύγας της Μεσογείου εμπεριέχεται ελκυστικό υγρό το οποίο εκλύει αμμωνιακές ενώσεις. Μερικές από τις τοξικές ουσίες που χρησιμοποιούνται μπορεί να είναι οι πυρεθρίνες ή το μαλαθείο. Ορισμένες από τις

παγίδες που χρησιμοποιούνται πιο συχνά κατά της μύγας της Μεσογείου είναι οι εξής:

- Παγίδες τύπου McPhail, οι οποίες προσελκύουν τα θηλυκά άτομα. Σε αυτές εμπεριέχονται τροφοελκυστικά και η τοποθέτηση τους γίνεται στο κάτω μέρος της παγίδας. Τα πιο κοινά τροφοελκυστικά είναι το οξικό αμμώνιο, η πουτρεσκίνη και η τριμεθυλαμίνη που προσελκύουν κυρίως τα θηλυκά άτομα του *C. capitata*, ενώ αντίστοιχα το NuLure, ένα πρωτεϊνικό υγρό πλούσιο σε πολυπεπτίδια και αμινοξέα χρησιμοποιείται για να προσελκύει τα θηλυκά άτομα. Ακόμη, για την προσέλκυση των θηλυκών ατόμων γίνεται χρήση διαλυμάτων υδρολυμένης πρωτεΐνης καθώς και ουσίες που εκλύουν αμμωνία, οξικό οξύ και υγρά διαλύματα φυτικής προέλευσης. Τα ελκυστικά που αναφέρθηκαν χρησιμοποιούνται ιδιαίτερα σε προγράμματα εξαπόλυσης στειρωμένων εντόμων (Τζανακάκης και Κατσόγιαννος, 2003). Τέλος, συχνά γίνεται και χρήση του προσελκυστικού BioLure.

- Φερομονικές παγίδες τύπου Jackson, οι οποίες προσελκύουν μόνο αρσενικά άτομα. Σε αυτού του τύπου τις παγίδες γίνεται χρήση του ισχυρού για το *C. capitata* προσελκυστικού trimedlure [t-Butyl-2-methyl-4-chlorocyclohexanecarboxylate].

Χρήση εντομοκτόνων: Οι ψεκασμοί που γίνονται είναι είτε δολωματικοί είτε κάλυψης και διενεργούνται συνήθως με τη χρήση οργανοφωσφορικών εντομοκτόνων.

- Δολωματικοί ψεκασμοί

Σκοπός της χρήσης τους είναι η μείωση του πληθυσμού των ενηλίκων ατόμων του εντομολογικού εχθρού πριν προλάβει να γίνει η εναπόθεση των αυγών στο μεσοκάρπιο και η εφαρμογή είναι συνήθως προληπτική. Παρόλα αυτά η δράση τους μπορεί να είναι και κατασταλτική. Είναι προτιμότερο και πιο αποτελεσματικό η εφαρμογή να γίνεται καθολικά σε όλη την περιοχή παρά μεμονωμένα στους οπωρώνες κατά την ίδια χρονική περίοδο. Με την αλλαγή του χρώματος των καρπών σηματοδοτείται και η έναρξη της ωρίμανσης τους. Οι δολωματικοί ψεκασμοί γίνονται περίπου ένα 15ήμερο πριν από την ωρίμανση. Σε ότι αφορά στη μύγα της Μεσογείου, ο λόγος για τον οποίο η εφαρμογή πραγματοποιείται ακριβώς μετά τη χρωματική αλλαγή του καρπού και όχι αργότερα είναι το γεγονός πως το έντομο προσελκύεται πιο πολύ από τους καρπούς παρά από την πρωτεΐνη που χρησιμοποιείται δολωματικά. Έπειτα, οι ψεκασμοί επαναλαμβάνονται μετά από 1 εβδομάδα. Η δραστική ουσία των οργανοφωσφορικών που χρησιμοποιείται κατά κύριο λόγο στους δολωματικούς

ψεκασμούς είναι το phosmet ενώ στα πυρεθροειδή το deltamethrin. Η αναλογία τους είναι 0,3% συνδυαστικά με κάποια ελκυστική ουσία σε αναλογία 2%. Το ελκυστικό που χρησιμοποιείται αποτελεί υδρόλυμα πρωτεϊνών ή είναι φυσικό συνθετικό προϊόν αποσύνθεσης πρωτεϊνούχων ουσιών. Βασικός παράγοντας που καθορίζει και την ελκυστικότητα της ουσίας είναι η έκλυση αμμωνίας. Η εφαρμογή του δολώματος γίνεται εσωτερικά της κόμης των δέντρων ή στα κλαδιά που δε φέρουν καρπούς. Αυτό αποσκοπεί στη μείωση του κινδύνου υποτίμησης της εμπορικής αξίας του προϊόντος λόγω των κηλίδων που ενδεχομένως να εμφανιστούν στο περικάρπιο εξαιτίας της πρωτεΐνης. Επιπλέον, τα δολώματα δύναται να εφαρμοστούν και με άλλους τρόπους είτε σε φράχτες είτε σε τεχνητές επιφάνειες (π.χ. λινάτσες και άλλες πλαστικές επιφάνειες οι οποίες κρέμονται στα δέντρα). Βασικό θετικό γνώρισμα των δολωματικών ψεκασμών είναι το ότι δε προκαλείται επιβάρυνση και ζημιά στους πληθυσμούς των ωφέλιμων αρπακτικών και παρασίτων (Τζανακάκης και Κατσόγιαννος, 2003).

- Ψεκασμοί κάλυψης

Η πρώτη εφαρμογή πραγματοποιείται κατά την έναρξη ωρίμανσης των καρπών και οι επαναληπτικές επεμβάσεις γίνονται ανά 20 μέρες περίπου και αν κριθεί απαραίτητο συνεχίζεται μέχρι και τη συγκομιδή. Το εγκεκριμένο σκεύασμα χρησιμοποιείται για την κάλυψη ολόκληρης της κόμης του δέντρου. Ένα σημαντικό μειονέκτημα αυτής της μεθόδου είναι η μείωση του πληθυσμού των φυσικών εχθρών των κοκκοειδών και ιδιαίτερα του λεκανίου. Συνεπώς, σε τέτοιες περιπτώσεις παρατηρείται έξαρση του πληθυσμού του λεκανίου καθώς και ανάπτυξη καπνιάς. Γι' αυτό συνιστάται να αποφεύγονται οι ψεκασμοί κάλυψης όπου είναι δυνατόν (Τζανακάκης και Κατσόγιαννος, 2003).

Με βάση τα ελληνικά δεδομένα, ελάχιστες είναι οι δραστικές ουσίες που έχουν έγκριση για την αντιμετώπιση του *C. capitata*. Όπως αναφέρθηκε και παραπάνω αυτές είναι το deltamethrin στην ομάδα των πυρεθροειδών και το phosmet στην ομάδα των οργανοφωσφορικών τα οποία έχουν έγκριση εφαρμογής σε καλλιέργειες εσπεριδοειδών αλλά και ροδάκινων καθώς και νεκταρινιών (Υπουργείο Αγροτικής Ανάπτυξης και Τροφίμων, Ιανουάριος 2017).

Συγκρότηση περιφερειακών προγραμμάτων για την αντιμετώπιση του *C. capitata* (Area-wide operational programs): Τα τελευταία χρόνια έχουν συγκροτηθεί αρκετά Περιφερειακά Προγράμματα που αποσκοπούν στην

αντιμετώπιση της μύγας της Μεσογείου. Η ιδέα γύρω από τη λειτουργία αυτών των προγραμμάτων στηρίζεται στην εφαρμογή μέτρων σε περιφερειακό επίπεδο. Κάποια από αυτά τα μέτρα περιλαμβάνουν και την εξαπόλυση στειρωμένων εντόμων για την οποία θα γίνει λόγος παρακάτω, καθώς και άλλες τακτικές που έχουν ως στόχο την διαταραχή ή παρεμπόδιση της σύζευξης.

Ενδεικτικά, κάποιες χώρες που ανέπτυξαν τέτοιου είδους προγράμματα για τον έλεγχο και αντιμετώπιση του *C. capitata* είναι το Μεξικό, η Γουατεμάλα, η Αργεντινή, η Καλιφόρνια των Η.Π.Α., η Ισπανία και το Ισραήλ. Άλλες χώρες στις οποίες γίνονται προσπάθειες για την ανάπτυξη περιφερειακών προγραμμάτων τα τελευταία χρόνια είναι η Χιλή, το Πακιστάν και το Μαρόκο (Gonzalez & Troncoso, 2007).

Εξαπόλυση στειρωμένων εντόμων (Sterile Insect Technique): Πρόκειται για μια μέθοδο φιλική προς το περιβάλλον η οποία εφαρμόστηκε για πρώτη φορά με σκοπό την αντιμετώπιση της οικιακής μύγας το 1951. Μετά την πρώτη εφαρμογή η μέθοδος χρησιμοποιήθηκε επανειλημμένα για την καταπολέμηση πολλών επιβλαβών εντόμων. Κάποια από τα πιο σοβαρά είδη που θα μπορούσαν να αναφερθούν είναι η μύγα της Μεσογείου (*C. capitata*), η ευδεμίδα της αμπέλου (*Lobesia botrana*), τα κουνούπια (*Anopheles arabiensis*) καθώς μύγες υγειονομικής σημασίας όπως η μύγα τσε τσε (*Glossina morsitans*) και η μύγα των βοοειδών (*Cochliomya hominivorax*). Πολύ συνοπτικά, η διαδικασία της εξαπόλυσης στηρίζεται στη μαζική εκτροφή του κάθε είδους, στη στείρωση των ατόμων με εφαρμογή ακτινοβολίας γ και τελικά στην περιοδική εξαπόλυση των στειρωμένων εντόμων στο φυσικό περιβάλλον. Έπειτα, η σύζευξη των θηλυκών ατόμων που βρίσκονται ήδη στη φύση με τα στείρα αρσενικά δε θα δώσει απογόνους (στείρα ωοτοκία). Με αυτόν τον τρόπο επέρχεται και σταδιακή μείωση του πληθυσμού του επιζήμιου εχθρού που είναι και η κεντρική ιδέα της μεθόδου. Ακόμα και αν υπάρξουν μερικές εξαιρέσεις όπου θα γεννηθούν απόγονοι, το αποτέλεσμα θα είναι ο πρόωρος θάνατος τους πριν καν προλάβουν να ολοκληρώσουν την ανάπτυξη τους. Αυτό οφείλεται στις αλλαγές που πραγματοποιούνται στα χρωμοσώματα των γαμετών κατά τη διάρκεια της έκθεσης τους στην ακτινοβολία (Robinson et al., 1999).

Ένα από τα κύρια μειονεκτήματα της μεθόδου το οποίο επιφέρει και μείωση της αποτελεσματικότητας είναι το γεγονός ότι υπάρχει τάση σύζευξης των στείρων αρσενικών με τα στείρα θηλυκά κατά την απελευθέρωση τους στο περιβάλλον αντί

αυτό να γίνεται με τα γόνιμα άτομα των άγριων πληθυσμών (μείωση ποσοστού διασταυρώσεων στειρών-γόνιμων ατόμων). Για τον περιορισμό προβλημάτων τέτοιου τύπου δημιουργήθηκαν στελέχη γενετικού διαχωρισμού του φύλου και συνεπώς η εξαπόλυση μόνο στειρών αρσενικών δίνει σημαντικό προβάδισμα έναντι της αποτελεσματικότητας της ταυτόχρονης απελευθέρωσης αρσενικών και θηλυκών στειρών ατόμων (Rendon et al., 2000).

Παράγοντες που καθορίζουν τα ποσοστά επιτυχίας της εξαπόλυσης στειρωμένων εντόμων είναι οι εξής:

- Το είδος του εντόμου που πρόκειται να καταπολεμηθεί
- Η μέθοδος στειρώσεως που χρησιμοποιείται
- Η αναλογία στειρών εντόμων που απελευθερώνονται προς τα άγρια έντομα που υπάρχουν στη φύση
- Αν η εφαρμογή γίνεται σε απομονωμένη ή μη απομονωμένη καλλιέργεια σε σχέση με τις άλλες καλλιέργειες
- Η ικανότητα των στειρωμένων εντόμων να πετύχουν το στόχο για τον οποίο δημιουργήθηκαν

Παρόλα αυτά, επειδή η εκτροφή των εντόμων αυτών λαμβάνει χώρα σε τεχνητό περιβάλλον συγκριτικά με αυτό που απελευθερώνονται αντιμετωπίζουν κάποιες δυσκολίες εξαιτίας των διαταραχών που προκαλούνται στις φυσιολογικές και βιολογικές τους συνήθειες. Γι' αυτό το λόγο παρατηρούνται συμπεριφορικές διαφοροποιήσεις στα έντομα, κάτι που επιφέρει αρνητικά αποτελέσματα στη χρήση της μεθόδου. Ωστόσο, οι μελέτες γύρω από την τεχνική των στειρωμένων εντόμων συνεχίζονται με την προοπτική ότι οποιαδήποτε βελτίωση στις υφιστάμενες παραμέτρους θα μπορεί στο μέλλον να δώσει τα επιθυμητά θετικά αποτελέσματα στην καταπολέμηση της μύγας της Μεσογείου με μείωση των φυσικών πληθυσμών της (Estes et al., 2011, Rempoulakis and Nestel, 2011).

Τελευταία, καταβάλλονται προσπάθειες προκειμένου να βρεθούν κατάλληλες πτητικές ουσίες οι οποίες δύναται να επηρεάσουν την ανταγωνιστικότητα των αρσενικών του *C. capitata* καθώς και μελέτη της αλληλεπίδρασης του στα προγράμματα όπου πραγματοποιείται εξαπόλυση στειρωμένων εντόμων.

Μερικές χώρες στις οποίες η εφαρμογή της μεθόδου στέφθηκε με επιτυχία είναι το Μεξικό, το Περού, και η Ισπανία καθώς κ.α. Στη χώρα μας η μέθοδος έδωσε αρκετά ικανοποιητικά αποτελέσματα κατά την περίοδο 1994-1996 (Mavrikakis et al., 2000).

Γενική κυτταροπλασματικής ασυμβατότητας των εντόμων - Incompatible

Insect Technique: Αποτελεί ίσως το πιο σημαντικό γνώρισμα που το βακτήριο *Wolbachia* επάγει στον ξενιστή της. Αποτέλεσμα της κυτταροπλασματικής ασυμβατότητας είναι η εμβρυική θνησιμότητα η οποία μπορεί να είναι μονόδρομη ή αμφίδρομη. Ως μονόδρομη κυτταροπλασματική ασυμβατότητα ορίζεται η ασυμβατότητα που αναπτύσσεται όταν ένα μολυσμένο αρσενικό συζευχθεί με ένα μη μολυσμένο θηλυκό. Αντιστοίχως, ως αμφίδρομη κυτταροπλασματική ασυμβατότητα ορίζεται η ασυμβατότητα που αναπτύσσεται σε άτομα μολυσμένα με διαφορετικά στελέχη *Wolbachia* που συζευγνύονται. Παρόλο που ο μηχανισμός δράσης της κυτταροπλασματικής ασυμβατότητας δεν έχει διευκρινιστεί ακόμη σε μοριακό επίπεδο, δεν είναι λίγα τα στοιχεία που αποδεικνύουν πως η *Wolbachia* προκαλεί τροποποιήσεις στα πατρικά χρωμοσώματα κατά τη διάρκεια της σπερμογένεσης και αυτό έχει ως αποτέλεσμα να επηρεάζεται η συμπεριφορά των πρώτων μιτωτικών διαιρέσεων οδηγώντας σε απώλεια μιτωτικού συγχρονισμού (Zabalou et al., 2009).

Οι προσπάθειες αξιοποίησης της μεθόδου αυτής σε πρώτη φάση αφορούσαν στη μαζική παραγωγή και μετέπειτα εξαπόλυση ασυμβίβαστων αρσενικών με σκοπό τον έλεγχο και μείωση των άγριων πληθυσμών εντομολογικών εχθρών οι οποίοι ήταν είτε φορείς ιώσεων (π.χ. το κουνούπι *Culex pipiens*) είτε απειλούσαν τις γεωργικές καλλιέργειες (π.χ. η ραγολέτιδα της κερασιάς *Rhagoletis cerasi*) (Zabalou et al., 2009).

Γενετικός διακόπτης του παράγοντα αρρενοποίησης (Maleness-on-the-Y, MoY)

για τον έλεγχο του φυλοκαθορισμού στα Tephritidae: Πρόκειται για μια πρόσφατη ανακάλυψη η οποία αναμένεται να ρίξει φως σε νέα μονοπάτια που σχετίζονται με την αντιμετώπιση της μύγας της Μεσογείου καθώς και κάποιων άλλων επιβλαβών για τις καλλιέργειες ειδών της οικογένειας Tephritidae. Πιο συγκεκριμένα, επιτεύχθηκε απομόνωση του παράγοντα που προκαλεί την αρρενοποίηση των ατόμων του *C. capitata*, δηλαδή εννοείται η ανάπτυξη των αρσενικών ατόμων. Ο παράγοντας αρρενοποίησης (Maleness-on-the-Y, MoY) αποτελεί ένα μικρό γονίδιο το οποίο συναντάται στο Y χρωμόσωμα των μυγών της οικογένειας Tephritidae και

ευθύνεται για τον έλεγχο στο μονοπάτι του φυλοκαθορισμού στα είδη αυτά. Επόμενο βήμα για την ολοκλήρωση του στόχου είναι η χρησιμοποίηση του MoY ως έναν εύχρηστο διακόπτη που θα επιτρέπει την ηθελημένη μετατροπή των εντόμων σε αρσενικά. Άρα θα πρέπει να βρεθεί ένας τρόπος που θα ελέγχει την αποσιώπηση ή την υπερέκφραση του γονιδίου αυτού, κάτι που θα καθορίζει και το φύλο των εντόμων. Για την ακρίβεια, με την αποσιώπηση του γονιδίου αυτού επιτυγχάνεται η μετατροπή των XY εμβρύων σε θηλυκά άτομα, ενώ με την υπερέκφραση του επιτυγχάνεται η μετατροπή των XX εμβρύων σε γόνιμα αρσενικά. Όλη αυτή η διαδικασία προϋποθέτει καλό συνδυασμό με την μέθοδο εξαπόλυσης στειρωμένων εντόμων (SIT). Δηλαδή, ξεκινώντας με μαζική παραγωγή αρσενικών ατόμων της μύγας της Μεσογείου, θα ακολουθεί η στειρώση τους και η μετέπειτα εξαπόλυση τους στο φυσικό περιβάλλον. Εκεί θα πραγματοποιείται σύζευξη τους με τα θηλυκά των άγριων πληθυσμών. Όμως τα ωά που θα παράγονται θα είναι στείρα. Συνεπώς, θα ελεγχθεί και θα μειωθεί σημαντικά ο πληθυσμός του εκάστοτε ζημιογόνου είδους και θα περιοριστούν οι προσβολές στις καλλιέργειες (Meccariello et al., 2019).

Αξίζει να αναφερθεί πως η συγκεκριμένη μέθοδος αντιμετώπισης είναι απολύτως φιλική προς το περιβάλλον καθώς δεν απαιτείται η χρήση χημικών σκευασμάτων. Ωστόσο, η εφαρμογή της μεθόδου στην Ευρώπη δεν είναι εφικτή διότι η ευρωπαϊκή νομοθεσία δεν το επιτρέπει εξαιτίας του γεγονότος ότι πρόκειται για γενετικά τροποποιημένους οργανισμούς.

1.7 Επίδραση πρώιμων εμπειριών των ανηλίκων σταδίων στην ενήλικη ζωή (Early life experience and late life success)

Η απόκριση στο στρες καθ' όλη τη διάρκεια της ζωής ενός οργανισμού αποτελεί ένα σημαντικό δομικό στοιχείο της αρμοστικότητάς του. Επιπλέον, συμβάλλει στη διαμόρφωση του προσδόκιμου επιβίωσης του οργανισμού (Bowler and Terblanche, 2008; Grotewiel et al., 2005; Colinet et al., 2016).

Οι διάφορες μορφές του στρες, όπως είναι για παράδειγμα ο συνωστισμός κατά τη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών επιφέρει ένα μεταβολικό κόστος στα ανήλικα στάδια των εντόμων, που εκφράζεται ως αυξημένη ενεργειακή δαπάνη στις δραστηριότητές τους και τις περισσότερες φορές λειτουργεί ενάντια στην ανάπτυξη, και τη διατήρηση των φυσιολογικών λειτουργιών του οργανισμού (Buchanan, 2000). Παρόλα αυτά, ο βαθμός επίδρασης του προνυμφικού συνωστισμού στην ανάπτυξη

των εντόμων καθορίζεται από τον τύπο των αλληλεπιδράσεων μεταξύ των προνυμφών και της ποιότητας της διαθέσιμης τροφής (Fielding, 2004). Ο συνωστισμός των ενηλίκων ατόμων μπορεί να επηρεάσει τόσο την επιβίωση όσο και την αναπαραγωγή, ενώ ο συνωστισμός των προνυμφών μπορεί να επηρεάσει το μέγεθος, την επιβίωση και τους ρυθμούς ανάπτυξης. Ο συνωστισμός κατά το προνυμφικό στάδιο ενδεχομένως να μεταβάλλει σημαντικά στοιχεία αρμοστικότητας στα ενήλικα άτομα που προκύπτουν, όπως π.χ. η επιβίωση και η αναπαραγωγική ικανότητα έχοντας σημαντικό αντίκτυπο στις μελλοντικές γενεές (Peters & Barbosa, 1977).

Σε έρευνα από τους Diamantidis και συνεργάτες, (2019), εξετάστηκε κάτω από σταθερές συνθήκες εργαστηρίου, η ανταπόκριση ενός βραχύβιου και ενός μακρόβιου βιοτύπου της μύγας της Μεσογείου στην πίεση που ασκήθηκε από τον προνυμφικό συνωστισμό. Καταγράφηκε η επιβίωση και ανάπτυξη των προνυμφών και των νυμφών καθώς και το μέγεθος των νυμφών. Επίσης, καταγράφηκαν τα βιοδημογραφικά χαρακτηριστικά (επιβίωση, ωοπαραγωγή) των ενηλίκων που προέκυψαν. Τα ευρήματα έδειξαν πως η αυξημένη πυκνότητα ανάπτυξης των προνυμφών μείωσε την επιβίωση των ανηλίκων σταδίων (προνύμφη, νύμφη) στον βραχύβιο βιότυπο αλλά είχε ουδέτερη επίδραση στον μακρόβιο. Μόνο οι προνύμφες του μακρόβιου βιοτύπου είχαν την ικανότητα να παρατείνουν τη διάρκεια ανάπτυξής τους κάτω από τις υψηλότερες συνθήκες συνωστισμού ώστε να μπορέσουν να νυμφωθούν και να ενηλικιωθούν επιτυχώς. Η ανταπόκριση των ενηλίκων που εξήλθαν στις συνθήκες προνυμφικού συνωστισμού ήταν παρόμοιες και για τους δυο βιότυπους της μύγας της Μεσογείου. Τα ενήλικα που προέρχονταν από προνύμφες που αναπτύχθηκαν σε συνθήκες συνωστισμού παρουσίασαν μειωμένη μακροβιότητα και ωοπαραγωγή. Συγκριτικά, τα ενήλικα του μακρόβιου βιοτύπου φαίνεται πως επιβαρύνθηκαν με υψηλότερο κόστος στη μακροβιότητα από ότι τα άτομα του βραχύβιου βιοτύπου. Επίσης, το γεγονός πως τα μεγαλύτερα σε μέγεθος ενήλικα είχαν και μεγαλύτερο προσδόκιμο επιβίωσης καθώς και υψηλότερο αναπαραγωγικό δυναμικό πιθανόν να οφείλεται στην ικανότητα τους να αποθηκεύουν μεγαλύτερες ποσότητες ενεργειακών αποθεμάτων στο στάδιο του ανήλικου σταδίου σε σχέση με τα μικρότερου μεγέθους ενήλικα. Το περιεχόμενο αυτών των ενεργειακών αποθεμάτων ενδεχομένως παίζει σημαντικό ρόλο στην επιβίωση και ωοπαραγωγή των θηλυκών, μάλλον λόγω του ότι διατηρεί τους ιστούς του σώματος σε καλή κατάσταση. Τέλος, η μεγαλύτερη μείωση που παρατηρήθηκε στο προσδόκιμο

επιβίωσης και στην ωοπαραγωγή στον μακρόβιο βιότυπο κάτω από συνθήκες υψηλής προνυμφικής πυκνότητας, πιθανότατα να οφείλεται σε μια διαφορετική αλληλεπίδραση μεταξύ του γενετικού τους υπόβαθρου και του μεγέθους του ενηλικού με βάση το βιότυπο (Diamantidis et al., 2019).

Πολλές φορές, το είδος και η ποικιλία του ξενιστή μπορεί να επηρεάσουν σημαντικά διάφορες πτυχές της βιολογίας τόσο των ανηλικών όσο και των ενηλικών σταδίων της μύγας της Μεσογείου. Για παράδειγμα, διαφορετικές ποικιλίες μήλων επιδρούν διαφορετικά σε κάποια βιολογικά γνωρίσματα όπως η επιβίωση και η διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών, καθώς και η ωοπαραγωγή των ενηλικών.

Οι Papadopoulos και Katsoyannos, (2002), μελέτησαν στο εργαστήριο την ανάπτυξη της μύγας της Μεσογείου σε καρπούς μήλων ποικιλίας Golden Delicious, Granny Smith και Red Delicious. Η διάρκεια του προνυμφικού σταδίου ήταν μεγαλύτερη και η θνησιμότητα υψηλότερη στις ποικιλίες Granny Smith και Red Delicious απ' ό τι στην Golden Delicious. Η περίοδος ανάπτυξης των νυμφών ήταν παρόμοια και για τις τρεις ποικιλίες, αλλά η θνησιμότητα τους ήταν υψηλότερη στην ποικιλία Granny Smith και Red Delicious απ' ό τι στην Golden Delicious. Η συνολική διάρκεια ανάπτυξης των ανηλικών ατόμων (από την εκκόλαψη των προνυμφών μέχρι την έξοδο των ενηλικών) ήταν κατά προσέγγιση 23, 35 και 33 ημέρες για την Golden Delicious, την Granny Smith και την Red Delicious αντίστοιχα, και επίσης το ποσοστό εκκόλαψης των νεαρών προνυμφών που έφτασε στο στάδιο του ενηλικού ήταν 47%, 25% και 23% αντίστοιχα. Μελέτες που αφορούν στη βιολογία των ενηλικών τα οποία αναπτύχθηκαν ως ανήλικα στις τρεις αυτές ποικιλίες έδειξαν ότι η ποικιλία των μήλων στην οποία αναπτύχθηκαν οι προνύμφες δεν επηρέασε τη μακροβιότητα των ενηλικών. Παρόλα αυτά, η ωοπαραγωγή ήταν πολύ υψηλότερη στα θηλυκά που ως ανήλικα αναπτύχθηκαν στην ποικιλία Golden Delicious (385 αυγά/θηλυκό) συγκριτικά με αυτά που αναπτύχθηκαν σε μήλα των ποικιλιών Granny Smith και Red Delicious (περίπου 165 αυγά/θηλυκό και για τις δυο ποικιλίες). Και στις τρεις περιπτώσεις, τα θηλυκά εναπόθεσαν τα αυγά τους μόνο στους καρπούς της ίδιας ποικιλίας στην οποία είχαν αναπτυχθεί ως ανήλικα. Επίσης, τα αποτελέσματα έδειξαν ότι η Golden Delicious είναι η πιο προτιμητέα ποικιλία τόσο για την προνυμφική ανάπτυξη όσο και για ωοπαραγωγή των ενηλικών. Η συνεκτικότητα του ενδοκαρπίου, η οποία ήταν υψηλότερη στις ποικιλίες Granny Smith και Red Delicious σε σύγκριση με τους καρπούς της Golden Delicious, φαίνεται πως αποτέλεσε τον πιο σημαντικό παράγοντα που εξηγεί τις διαφορές στην ανάπτυξη της

μύγας της Μεσογείου ανάμεσα στις τρεις ποικιλίες (Papadopoulos and Katsoyannos, 2002).

Ακόμη, η μύγα της Μεσογείου προσφέρει μια μοναδική ευκαιρία στη μελέτη του υποσιτισμού. Για την ακρίβεια, αυτό το είδος είναι ένα σημαντικό χωροκατακτητικό είδος παγκοσμίως και έχει χρησιμοποιηθεί εκτενώς στις μελέτες του γήρατος (Papadopoulos et al., 2013; Carey et al., 1992; Vaupel et al., 1998). Επομένως, μια διεξοδική έρευνα στην αντοχή της μύγας της Μεσογείου στον υποσιτισμό θα μπορούσε να παρέχει νέες γνώσεις στην οικολογία αυτού του είδους (π.χ. η ικανότητα χωροκατακτητικότητας), ενώ η πιθανή εξαγωγή συμπερασμάτων θα μπορούσε να συμβάλλει στην καλύτερη κατανόηση του γήρατος. Τα επίπεδα και ο ρυθμός του μεταβολισμού μεταβάλλονται με το γήρας (Roberts and Rosenberg, 2006; Terblanche et al., 2004). Γενικά, ο μεταβολισμός θεωρείται πως μειώνεται με την ενηλικίωση, εξαιτίας του λειτουργικού γήρατος και της επιδείνωσης της φυσικής κατάστασης (Grotewiel et al., 2005).

Υπάρχει διαφοροποίηση μεταξύ των ειδών αλλά ακόμα και των ατόμων του ίδιου είδους εντόμων στην ικανότητα τους να ανέχονται το τροφικό στρες. Πιο συγκεκριμένα, εντός του ίδιου είδους, οι διαφορές στην αντοχή στον υποσιτισμό μεταξύ των ατόμων/πληθυσμών ενδεχομένως να ανακύπτουν από κληρονομική γενετική παραλλακτικότητα και/ή ως αποτέλεσμα μιας φαινοτυπικής πλαστικότητας που προκαλείται από περιβαλλοντικές μεταβολές. Τέτοιου είδους παράγοντες (γενετικοί και περιβαλλοντικοί) λειτουργούν ταυτοχρόνως προκειμένου να διαμορφωθεί η αντοχή στον υποσιτισμό ενός έμβιου όντος. Γενικά, θεωρείται πως τα θηλυκά αντιστέκονται περισσότερο στον περιορισμό της τροφής απ' ό,τι τα αρσενικά και αυτό συνήθως σχετίζεται με το μεγαλύτερο μέγεθος του σώματος τους, καθώς και με τις διαφορετικές απαιτήσεις σε ενέργεια, στην απόκτηση και αξιοποίηση των θρεπτικών πηγών μεταξύ των δυο φύλων. Παρόλα αυτά, αυτό το μοτίβο δεν είναι πάντα το ίδιο και οι ερευνητές κατέληξαν στο ότι οι διαφορές στην αντοχή στον υποσιτισμό μεταξύ αρσενικού και θηλυκού ποικίλουν αρκετά σε σχέση με παράγοντες όπως η διατροφή (Lee and Jang, 2014), οι κοινωνικές αλληλεπιδράσεις (π.χ. η σύζευξη) (Jang and Lee, 2015), η φυλή (Hoffmann et al., 2001) και η ηλικία (Shahrestani et al., 2012; Vermeulen et al., 2006)(Gerofotis et al., 2019).

Μια πιθανή εκδοχή που σχετίζεται με την αντοχή στον υποσιτισμό είναι ότι τα νεαρά άτομα της μύγας της Μεσογείου παρουσιάζουν μεγαλύτερη αντοχή σε σχέση με τα γηραιότερα, διότι στα πρώιμα στάδια της ζωής τους, διαθέτουν μεγαλύτερα

ενεργειακά αποθέματα (κυρίως λιπίδια), στοχεύοντας στην καλύτερη συντήρηση του σώματος. Τα ενήλικα της μύγας της Μεσογείου έχουν τη δυνατότητα να συνθέτουν λιπίδια, ενώ το επίπεδο λιπιδίων μειώνεται με την πάροδο του χρόνου (Warburg and Yuval, 1996; Nestel et al., 1985) και ταλαντεύεται αρμονικά με συγκεκριμένη περιοδικότητα (Nestel et al., 2005). Αυτές οι μελέτες έδειξαν πως τα λιπίδια του σώματος μειώθηκαν στα ενήλικα τα οποία βίωσαν σύντομη περίοδο υποσιτισμού, παρέχοντας αποδείξεις πως ο μηχανισμός των λιπιδίων εμπλέκεται στην αντοχή στον υποσιτισμό στη μύγα της Μεσογείου (Warburg and Yuval, 1996; Nestel et al., 1985). Επιπροσθέτως, ο Weldon εξετάζοντας την αντοχή διαφόρων πληθυσμών του *C.capitata* στον υποσιτισμό καθώς και την αντοχή σε άλλες μορφές πίεσης (στρες) εντόπισε σημαντική συσχέτιση μεταξύ υψηλής αντοχής στον υποσιτισμό και υψηλού επιπέδου σωματικών λιπιδίων, ενισχύοντας την γενική πεποίθηση πως τα αποθέματα λιπιδίων θα μπορούσαν να αποτελούν μια ισχυρή πηγή παραλλακτικότητας για την αντοχή στον υποσιτισμό της μύγας της Μεσογείου (Weldon et al., 2016, 2018)(Gerofotis et al., 2019).

Επίσης, η διατροφή των προνυμφών επιδρά στην επιβίωση των ενηλίκων καθώς και στην αντοχή τους στον υποσιτισμό. Σε πείραμα, όπου ενήλικα *C. capitata* με περιορισμένη διατροφή αναπτύχθηκαν σε καρπούς εσπεριδοειδών κατά τα ανήλικα στάδια της ζωής τους, παρουσίασαν μεγαλύτερη αντοχή στον υποσιτισμό συγκριτικά με άτομα που εκτράφηκαν σε τεχνητό υπόστρωμα. Η μεγαλύτερη αντοχή στον υποσιτισμό στα άτομα που διατράφηκαν στους καρπούς των εσπεριδοειδών θα μπορούσε να οφείλεται σε οντογενετικές επιδράσεις μεταφερόμενες από το προνυμφικό στάδιο. Τα θρεπτικά συστατικά που αποκτήθηκαν κατά τη διάρκεια των προνυμφικών σταδίων μπορούν να αποθηκευτούν στα λιποκύτταρα και πιθανόν να διαμορφώνουν την αντοχή στους παράγοντες πίεσης στα ενήλικα άτομα, όπως παρουσιάζεται σε άλλα είδη των εντόμων (Andersen et al., 2010, Aguila et al., 2007). Παρόμοιες οντογενετικές επιδράσεις των πιέσεων/στρες κατά τα αρχικά στάδια της ενήλικης ζωής προτάθηκαν σε είδη *Drosophila* (Colinet et al., 2016). Αντίστοιχα, τα ενήλικα της μύγας της Μεσογείου, τα οποία αναπτύχθηκαν στους καρπούς εσπεριδοειδών, πιθανό να φέρουν μεγαλύτερα αποθέματα λιπιδίων, εξαιτίας της θρεπτικής σύστασης των καρπών. Η σύνθεση της προνυμφικής διατροφής (αναλογία πρωτεϊνών/υδατανθράκων) επηρεάζει το βάρος και τα αποθέματα λιπιδίων στις προνύμφες του *C. capitata* που ξεκινούν τη νύμφωση (Nestel and Nemny-Lavy, 2008; Nestel et al., 2004), ενώ ταυτοχρόνως οι προνύμφες που διατράφηκαν σε

εσπεριδοειδή πιθανό να έχουν πρόσβαση σε θρεπτικά συστατικά που απαντώνται αποκλειστικά στους συγκεκριμένους καρπούς (π.χ. αμινοξέα ως προϊόν συμβιωτικών βακτηρίων των προνυμφών). Αυτό ενδεχομένως ευνοεί τη δημιουργία υψηλότερων επιπέδων λιπιδίων και οδηγεί σε μεγαλύτερη αντοχή στον υποσιτισμό. Μια άλλη πιθανή εξήγηση είναι πως η μεγαλύτερη αντοχή που παρουσιάζεται στα άτομα που αναπτύχθηκαν στους καρπούς προκύπτει από τη μεγαλύτερη διάρκεια της προνυμφικής ανάπτυξης. Οι προνύμφες της μύγας της Μεσογείου που αναπτύσσονται σε φυσικούς ξενιστές απαιτούν μια πιο μακρά περίοδο ως τη νύμφωση (13 ημέρες) απ' ό,τι αυτές που αναπτύσσονται σε τεχνητό υπόστρωμα διατροφής (8 ημέρες) (Papachristos et al., 2008). Η παράταση της περιόδου της διατροφικής δραστηριότητας των προνυμφών ενδεχομένως εξασφαλίζει τη συγκέντρωση επιπλέον θρεπτικών αποθεμάτων τα οποία θα μπορούσαν να αξιοποιηθούν για την ενίσχυση της αντοχής στον υποσιτισμό, στο στάδιο του ενηλικού, κάτω από απρόβλεπτες συνθήκες διατροφής (Gerofotis et al., 2019).

1.8 Επίδραση της θερμοκρασίας, του ξενιστή και της φυλής στην επιβίωση και ανάπτυξη των ανηλικών σταδίων της μύγας της Μεσογείου

Η θερμοκρασία και η υγρασία αποτελούν καθοριστικούς παράγοντες που επηρεάζουν το ρυθμό ανάπτυξης και τη φυσική θνησιμότητα των εντόμων, ιδίως σε περιπτώσεις που κάποιο στάδιο του βιολογικού κύκλου ολοκληρώνεται στο έδαφος (Johnson et al., 2007), καθώς και στα ανήλικα στάδια των Tephritidae (Fletcher and Karatos, 1983; Milward-de-Azevedo and Parra, 1989; Bento et al., 2010).

Για παράδειγμα, εργαστηριακή έρευνα, στην οποία μελετήθηκε η επίδραση της θερμοκρασίας (15, 20, 25, 30 και 35 °C) και της υγρασίας (1, 5, 9, 13 και 17%) στην ανάπτυξη των ανηλικών σταδίων της μύγας της Μεσογείου, έδειξε ότι η διάρκεια ανάπτυξης που απαιτούνταν ώστε το 50% του ανήλικου πληθυσμού να μεταβεί στο στάδιο του ενηλικού (DT₅₀) κυμάνθηκε από 12,8 έως 32,4 ημέρες. Τα υψηλότερα ποσοστά εξόδου ενηλικών σε 30 ημέρες παρατηρήθηκαν στη θερμοκρασία των 24,8°C και σε εδαφική υγρασία μεταξύ 5 και 13% wt:wt. Η μέση διάρκεια ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων ήταν αντιστρόφως ανάλογη με τη θερμοκρασία και κυμαινόταν από 7,4 έως 26,1 ημέρες (Quesada-Moraga et al., 2012). Επίσης, η διάρκεια του σταδίου του αυγού επηρεάζεται σημαντικά από τη θερμοκρασία. Παλιότερη έρευνα έδειξε ότι το θερμοκρασιακό όριο για την ανάπτυξη του αυγού

είναι 11°C (Shoukry and Hafez, 1979). Διατήρηση των αυγών στους 8-9 °C για 2 ημέρες μειώνει την εκκολασιμότητα από 98% σε 48% ενώ μετά από 6 μέρες η εκκολασιμότητα μηδενίζεται. Αφυδάτωση των αυγών σε σχετική υγρασία 30% για 6 ώρες μειώνει την εκκολασιμότητα από 98% σε 12% και μετά από 12 ώρες παρατηρείται μηδενική εκκολασιμότητα (Shoukry and Hafez, 1979). Οι προνύμφες σταμάτησαν να αναπτύσσονται σε θερμοκρασία 5°C. Το υψηλότερο ποσοστό νύμφωσης σημειώθηκε στους 27°C, ενώ στους 35°C το μεγαλύτερο ποσοστό των προνυμφών αδυνατούσε να αναπηδήσει από το διατροφικό μέσο (Shoukry and Hafez, 1979).

Το μοντέλο πρόβλεψης επιβίωσης και ανάπτυξης των ανήλικων σταδίων που αναπτύχθηκε από τους Quesada-Moraga et al., 2012, θα μπορούσε να επιτρέψει την παρακολούθηση της φυσικής θνησιμότητας των ανηλικών της μύγας της Μεσογείου στο έδαφος, την πρόβλεψη της εξόδου των ενηλίκων σε συνθήκες αγρού και να συμβάλλει στον καθορισμό των κατάλληλων χρόνων επέμβασης προκειμένου να επιτευχθεί ο μέγιστος βαθμός της καταπολέμησης τόσο των ενηλίκων όσο και των ανηλικών σταδίων του εντόμου (Quesada-Moraga et al., 2012).

Η υγρασία δεν είχε κάποια επίδραση στη διάρκεια του νυμφικού σταδίου κάτω από τις ίδιες συνθήκες θερμοκρασίας. Παρόλα αυτά, η διάρκεια της νύμφωσης επηρεάστηκε από τις θερμοκρασίες μεταξύ 22-30 °C, ενώ η θερμοκρασία των 35 °C αποδείχθηκε θανατηφόρα. Για σχετική υγρασία 60% το όριο ανάπτυξης των νυμφών ήταν οι 13 °C. Το μεγαλύτερο ποσοστό εξόδου των ενηλίκων παρατηρήθηκε στους 25 °C και σχετική υγρασία 60%. Τα αρσενικά άτομα έζησαν κατά μέσο όρο για 36 και 25 ημέρες στους 25 °C και 30 °C αντίστοιχα, ενώ η μακροβιότητα των θηλυκών ήταν 31 και 25,5 ημέρες για τις ίδιες θερμοκρασίες αντίστοιχα. Η ωτοκία των θηλυκών ήταν μεγαλύτερη στους 25 °C (826 αυγά/θηλυκό) απ' ότι στους 30 °C (459 αυγά/θηλυκό). Θηλυκά τα οποία είχαν εκτραφεί χωρίς την παρουσία αρσενικών έζησαν περισσότερο (67 ημέρες) και έδωσαν λιγότερα αυγά (248 αυγά/θηλυκό) (Shoukry and Hafez, 1979).

Με βάση κάποια αποτελέσματα που προέκυψαν σε έρευνα του Hooper (1978), η θερμοκρασία δεν είχε ιδιαίτερη επίδραση στη συνολική εκκόλαψη των αυγών. Παρόλα αυτά η μέγιστη εκκόλαψη πραγματοποιήθηκε έπειτα από 2, 3 και 4 ημέρες επώασης σε θερμοκρασίες 30 °C, 25 °C και 20 °C αντίστοιχα.

Το ποσοστό των ατόμων που κατάφεραν να φτάσουν στο στάδιο της νύμφωσης αυξήθηκε από 14,6% σε 24,6% και σε 30,2% καθώς η θερμοκρασία μειώθηκε από 30 °C, σε 25 °C και σε 20 °C αντίστοιχα (Hooper, 1978).

Ωστόσο, το μέσο βάρος της νύμφης μειώθηκε καθώς μειώθηκε και η θερμοκρασία όπου διατηρούνταν η εκτροφή. Για το κάθε θερμοκρασιακό καθεστώς υπήρχε μια ξεκάθαρη μείωση του μέσου βάρους των νυμφών που παράγονταν σε διαδοχικές ημέρες. Υπήρχε επίσης μια διακύμανση στην περιεκτικότητα σε λιπίδια των νυμφών που παράγονταν σε διαδοχικές ημέρες. Οι νύμφες σύντομης διάρκειας ανάπτυξης είχαν χαμηλότερα επίπεδα λιπιδίων σε σχέση με αυτές που είχαν πιο μακρά διάρκεια ανάπτυξης. Νύμφες που αναπτύχθηκαν σε θερμοκρασίες 25 °C και 20 °C εμφάνισαν διαφορά στα επίπεδα λιπιδίων τους. Συγκεκριμένα, τα επίπεδα λιπιδίων των νυμφών που νυμφώθηκαν μία ημέρα αργότερα ήταν κατά 50% υψηλότερα σε σχέση με αυτές που νυμφώθηκαν μία ημέρα πριν. Στους 30 °C δεν παρατηρήθηκαν σημαντικές διαφορές στα επίπεδα των λιπιδίων των νυμφών. Το συνολικό μέσο ποσοστό εξόδου των ενηλίκων που προέρχονταν από νύμφες που διατηρήθηκαν στους 30 °C (90,0%) ήταν υψηλότερο από αυτό των νυμφών που διατηρήθηκαν στους 25 °C και 20 °C (84,6 % και 83,2% αντίστοιχα). Ωστόσο, δεν υπήρχαν σημαντικές διαφορές μεταξύ των ποσοστών εξόδου σε οποιαδήποτε θερμοκρασία εκτροφής. Η θερμοκρασία στην οποία αναπτύχθηκαν οι προνύμφες δεν είχε κάποια επίδραση στη διάρκεια ανάπτυξης των νυμφών όταν αυτές διατηρούνταν στους 25 °C (η πρώτη έξοδος πραγματοποιήθηκε μετά από 10 ημέρες) (Hooper, 1978).

Ενώ το ποσοστό των αυγών που έδωσαν νύμφες αυξήθηκε από 14,6% σε 30,2% καθώς μειωνόταν η θερμοκρασία της εκτροφής, ο απαιτούμενος χρόνος για την είσοδο στο στάδιο της νύμφης αυξήθηκε αρκετά. Στους 30 °C, 88% του συνολικού αριθμού των νυμφών αποκτήθηκε μετά από 9 ημέρες, στους 25%, το 97% του συνολικού αριθμού των νυμφών αποκτήθηκε μετά από 10 ημέρες και τέλος στο 20 °C, χρειάστηκαν 16 ημέρες προκειμένου να αποκτηθεί το 93% του συνολικού αριθμού των νυμφών. Εδώ, αξίζει να αναφερθεί πως αυτή η αύξηση στη διάρκεια της προνυμφικής ανάπτυξης θα μπορούσε να είναι σημαντική σε κάθε πρόγραμμα μαζικής εκτροφής (Hooper, 1978).

Ο Langley et al., (1972) ανέφεραν πως τα λιπίδια απαρτίζουν την πιο σημαντική δεξαμενή ενέργειας για της νύμφες της μύγας της Μεσογείου. Έτσι, νύμφες με περιεκτικότητα σε λιπίδια 18-22% ακριβώς πριν από την έξοδο του ενηλίκου, καθώς και με περιεκτικότητα 28% στο στάδιο του ενηλίκου οδήγησε σε θνησιμότητα 98%

των ατόμων μέσα σε 4 ημέρες κάτω από συνθήκες απουσίας τροφής. Οποιοσδήποτε παράγοντας μειώνει τα επίπεδα λιπιδίων στις νύμφες και συνεπώς και στα ενήλικα θα μπορούσε να θεωρηθεί σημαντικός από τη στιγμή που επηρεάζει την επιβίωση των ενηλίκων, ιδίως στις περιπτώσεις όπου η διαθεσιμότητα τροφής στο περιβάλλον είναι ελάχιστη (Langley et al., 1972; Hooper, 1978).

Οι θερμοκρασίες στις οποίες εκτρέφονται οι προνύμφες της μύγας της Μεσογείου επηρεάζουν τη διάρκεια ανάπτυξής τους, το ποσοστό νύμφωσης, το βάρος της νύμφης και πιθανότατα την περιεκτικότητα σε λιπαρές ουσίες καθώς και την έξοδο των ενηλίκων. Άρα, παρόλο που η ταχύτητα της διάρκειας ανάπτυξης των προνυμφών καθώς και ο έλεγχος της μεταβολικής θερμότητας είναι από τους κυριότερους παράγοντες που καθορίζουν την επιλογή της θερμοκρασίας εκτροφής, η επίδραση της θερμοκρασίας και σε άλλους παράγοντες δευτερεύουσας σημασίας δε θα πρέπει να αγνοείται (Hooper, 1978).

Το μέγεθος του σώματος στους εξώθερμους οργανισμούς επηρεάζεται από τη θερμοκρασία, τη διατροφική ποιότητα και τον γενότυπο (Nijhout et al., 2006; Edgar, 2006). Επίσης, αποτελεί δομικό στοιχείο της αρμοστικότητας για τη μύγα της Μεσογείου. Τα μεγαλύτερα άτομα είναι πιο ανταγωνιστικά κατά τη σύζευξη και έχουν καλύτερη διασπορά και γονιμότητα (Sharp et al., 1983; Krainacker et al., 1989). Ειδικά για τα αρσενικά, το μεγαλύτερο μέγεθος του σώματος σχετίζεται με μεγαλύτερη επιτυχία σύζευξης. Επίσης, τα μεγαλύτερα σε μέγεθος άτομα έχουν και πιο μεγάλο εμβαδόν πτερύγων, κάτι που τους δίνει τη δυνατότητα για καλύτερη πτήση καθώς και το γεγονός ότι τους επιτρέπει να παράγουν πιο δυνατό και πιο ελκυστικό ήχο για τα θηλυκά (Churchill-Stanland et al., 1986).

Οι πιο συνήθεις παράγοντες που σχετίζονται με την παραλλακτικότητα στο μέγεθος του σώματος των εντόμων είναι η θερμοκρασία και οι διατροφικοί πόροι. Η θερμοκρασία του περιβάλλοντος κατά τη διάρκεια της προνυμφικής ανάπτυξης επηρεάζει το τελικό μέγεθος του σώματος του ενηλίκου (Sankarperumal and Pandian, 1991; Atkinson and Sibly, 1997; Angilletta and Dunham, 2003). Επιπροσθέτως, όταν τα έντομα αναπτύσσονται σε μέσα χαμηλής διατροφικής αξίας παρουσιάζουν και μικρότερο μέγεθος (Danthanarayana, 1976; Chapman, 1998). Στη μύγα της Μεσογείου γεύματα εμπλουτισμένα με πρωτεΐνη αύξησαν το μέγεθος των ατόμων ενώ ταυτόχρονα μειώθηκε και η διάρκεια ανάπτυξης τους (Kaspi et al., 2002). Επίσης, ακόμα και οι διαφορετικοί τύποι καρπών που χρησιμοποιούνται ως ξενιστές από τη μύγα της Μεσογείου επηρεάζουν την ανάπτυξη της προνύμφης και το μέγεθος

του ενήλικου ατόμου. Για παράδειγμα, ο Inglesfield (1982), απέδειξε πως οι μύγες της Μεσογείου που προήλθαν από καρπούς πορτοκαλιών (*Citrus x sinensis* (L.) Osbeck) ήταν σημαντικά μεγαλύτερες από αυτές που αποκτήθηκαν από καρπούς οπουντίας (φραγκόσυκο) (*Opuntia ficus-indica* L.) κάτω από τις ίδιες συνθήκες. Ακόμη, το μέγεθος του ενήλικου ατόμου μπορεί να επηρεαστεί από τον ενδοειδικό ανταγωνισμό των προνυμφών ή από τα διαφορετικά στάδια ωρίμανσης του καρπού (Bodenheimer, 1951; Debouzie, 1977; Inglesfield, 1982; Sigurjonsdottir, 1984; Fletcher, 1989a). Άξιο αναφοράς είναι το γεγονός πως με τον ελεγχόμενο καθορισμό του μεγέθους των ενήλικων πιθανότατα θα μπορούσε να επωφεληθεί και η μέθοδος εξαπόλυσης στερημένων εντόμων δεδομένου ότι οι στερημένες μύγες που απελευθερώνονται στη φύση πρέπει να είναι τουλάχιστον ίδιου μεγέθους αν όχι μεγαλύτερες από τα αρσενικά του άγριου πληθυσμού (Calkins, 1984).

Σε έρευνα που έγινε στην Ισπανία σε εργαστηριακούς και άγριους πληθυσμούς της μύγας της Μεσογείου διαπιστώθηκε πως το μέγεθος των ατόμων επηρεάζεται και από τη θερμοκρασία και από τον ξενιστή. Συγκεκριμένα, για τον εργαστηριακό πληθυσμό, το μέγεθος-εμβαδόν των πτερύγων φάνηκε πως μειώνεται με τη σταδιακή αύξηση της θερμοκρασίας στην οποία αναπτύσσονταν οι προνύμφες. Ενήλικα άτομα και των δυο φύλων ήταν μεγαλύτερα στη χαμηλότερη θερμοκρασία που εξετάστηκε, δηλαδή στους 14 °C, φτάνοντας στο χαμηλότερο επίπεδο μεγέθους στους 26 °C. Οι υπόλοιπες θερμοκρασίες που εξετάστηκαν ήταν οι 18 °C, 22 °C, 30 °C, όπου στην τελευταία παρατηρήθηκε μια πολύ μικρή αύξηση στο μέγεθος των θηλυκών και των αρσενικών (Navarro-Campos, 2011).

Το μέγεθος των ενήλικων διέφερε σημαντικά και εξαρτώνταν άμεσα από τον ξενιστή στον οποίο αναπτύσσονταν οι προνύμφες. Τα μεγαλύτερα σε μέγεθος θηλυκά δόθηκαν από τους καρπούς του βερίκοκου και στη συνέχεια ακολούθησαν τα θηλυκά τα οποία ανέπτυχθηκαν σε καρπούς ροδακίνου, δαμάσκηγου και τέλος του πορτοκαλιού. Το ίδιο συνέβη και με τα αρσενικά άτομα, με τα μεγαλύτερα να δίνονται από τα βερίκοκα και τα ροδάκινα σε σύγκριση με τα δαμάσκηνα και τα πορτοκάλια. Βέβαια, η διάρκεια ανάπτυξης από αυγό σε ενήλικο για διαφορετικούς ξενιστές έδειξε μια αντίθετη τάση σε σχέση με το μέγεθος των ατόμων και των δυο φύλων. Με άλλα λόγια, η ελάχιστη διάρκεια ανάπτυξης παρατηρήθηκε στα βερίκοκα και η μέγιστη στα πορτοκάλια (Navarro-Campos, 2011).

Αντίστοιχα, στους άγριους πληθυσμούς που αποτελούνταν από ενήλικα τα οποία πιάστηκαν σε παγίδες αγρού φάνηκε πως το μέγεθος των ατόμων μεταβάλλονταν

εποχιακά. Για παράδειγμα, τα μεγαλύτερα σε μέγεθος άτομα αποκτήθηκαν κατά τη διάρκεια του χειμώνα προς αρχές άνοιξης (από Ιανουάριο προς Μάιο). Το μέγεθος των ενηλίκων μειώθηκε αρχές του καλοκαιριού (Ιούνιο και Ιούλιο), φτάνοντας στη μικρότερη τιμή στα τέλη του καλοκαιριού (Αύγουστο και Σεπτέμβριο) (Navarro-Campos, 2011).

Απ' ότι φαίνεται, οι δυο παράγοντες που προσδίδουν μεγαλύτερα σωματικά μεγέθη στα ενήλικα άτομα, δηλαδή η χαμηλή θερμοκρασία και η υψηλή διατροφική ποιότητα ασκούν διαφορετική επίδραση στη διάρκεια ανάπτυξης των εντόμων. Ενώ η χαμηλή θερμοκρασία αυξάνει τη διάρκεια ανάπτυξης, η υψηλή διατροφική ποιότητα την μειώνει. Αυτό συμβαίνει διότι υπάρχουν δομικά στοιχεία του φυσικού μηχανισμού που ελέγχουν το μέγεθος του σώματος. Το τελικό μέγεθος που αποκτά ένα έντομο θεωρείται πως είναι αποτέλεσμα του ρυθμού ανάπτυξης των προνυμφικών σταδίων καθώς και της διάρκειας της περιόδου ανάπτυξης (Davidowitz et al., 2004; Davidowitz and Nijhout, 2004; Edgar, 2006). Η διάρκεια της περιόδου ανάπτυξης ελέγχεται από το συγχρονισμό της διακοπής έκκρισης της νεανικής ορμόνης, το χρόνο που απαιτείται προκειμένου να φτάσει η προνύμφη στο κρίσιμο βάρος (CW) καθώς και την έναρξη έκκρισης της εκδυσόνης που οδηγεί στη νύμφωση (το μεσοδιάστημα μέχρι τη διακοπή ανάπτυξης (ICG) μετά από την απόκτηση του κρίσιμου βάρους). Ενδιαφέρον παρουσιάζει το γεγονός ότι το κρίσιμο βάρος (CW) αλλάζει μόνο ανάλογα με την διατροφική ποιότητα ενώ το (ICG) εξαρτάται μόνο από τη θερμοκρασία (Davidowitz et al., 2004). Το τελικό μέγεθος των προνυμφών είναι ένα αποτέλεσμα της ισορροπίας μεταξύ αυτών των ευαισθησιών και της ανταπόκρισης τους σε αυτές. Το μέγεθος του σώματος είναι μεγαλύτερο στις πιο χαμηλές θερμοκρασίες επειδή ο χαμηλότερος ρυθμός ανάπτυξης αυξάνει το ICG, αυξάνοντας με αυτόν τον τρόπο το σύνολο της μάζας που μπορούν να συγκεντρώσουν οι προνύμφες. Η διάρκεια ανάπτυξης ήταν πιο μακρά στις χαμηλότερες θερμοκρασίες διότι ο χαμηλότερος ρυθμός ανάπτυξης αυξάνει το χρονικό διάστημα που απαιτείται ώστε να αποκτηθεί το κρίσιμο βάρος, και ανεξάρτητα, αυξάνει τη διάρκεια του μεσοδιαστήματος μέχρι τη διακοπή της ανάπτυξης (ICG) (Davidowitz and Nijhout 2004). Τέλος, το σωματικό μέγεθος είναι μεγαλύτερο στις περιπτώσεις υψηλής διατροφικής ποιότητας και αυτό γιατί η υψηλή διατροφική ποιότητα αυξάνει το κρίσιμο βάρος. Η διάρκεια ανάπτυξης είναι πιο σύντομη όταν η διατροφική ποιότητα είναι υψηλή διότι ο υψηλότερος ρυθμός ανάπτυξης μειώνει το χρονικό διάστημα που απαιτείται για την απόκτηση του

κρίσιμου βάρους χωρίς να επηρεάζει το μεσοδιάστημα μέχρι τη διακοπή της ανάπτυξης (ICG) (Navarro-Campos, 2011).

Τα περισσότερα ποικιλόθερμα ακολουθούν τον κανόνα του Bergmann (Ray, 1960) και μια παρόμοια τάση επιβεβαιώθηκε και για τη μύγα της Μεσογείου (Navarro-Campos et al., 2011) καθώς και για τη *Drosophila melanogaster* (French et al., 1998; Robinson and Partridge, 2001). Και στα δυο είδη, το μέγεθος του σώματος και όλων των μελών του σώματος που μετρήθηκαν μειώθηκε αυξάνοντας την θερμοκρασία της εκτροφής. Ενώ αυτή η τάση ήταν σημαντική για όλες τις φυλές της μύγας της Μεσογείου, στη *Drosophila melanogaster* οι αλλαγές στο μήκος του θώρακα και της κνήμης δεν ήταν σημαντικές, αλλά παρόλα αυτά οι πτέρυγες παρέμειναν ευαίσθητες στη θερμοκρασία και ακολούθησαν τον κανόνα του Bergmann. Η θερμοκρασία της εκτροφής έχει μια σωρευτική επίδραση στο μέγεθος του θώρακα κατά της διάρκεια της ζωής του εντόμου στο προνυμφικό στάδιο, ενώ το μέγεθος των πτερύγων επηρεάζεται μόνο κατά τη διάρκεια του 3^{ου} προνυμφικού σταδίου και ακόμα περισσότερο στο στάδιο της νύμφης (Pantalouris, 1957; French et al., 1998).

Από τη στιγμή που η προσαρμοστικότητα του κανόνα του Bergmann φαίνεται να καθορίζεται περισσότερο από την επιλογή παρά από του φυσιολογικούς ή θερμοδυναμικούς περιορισμούς, η φαινοτυπική πλαστικότητα του μεγέθους του σώματος σε συνάρτηση με τη θερμοκρασία είναι κληρονομήσιμη και μπορεί να επιλεγθεί τεχνητά (Scheiner and Lyman, 1989; deMoed et al., 1997). Αυτό σημαίνει ότι εκτρέφοντας τις μύγες σε σταθερές εργαστηριακές συνθήκες για μεγάλη χρονική περίοδο (π.χ. στους 18 °C για 20 χρόνια) πιθανό να επιτρέπει την συσσώρευση μεταλλαγών που οδηγούν στην εξάλειψη της ευαισθησίας στην θερμοκρασία για τη φυλή αυτή.

Επίσης, βρέθηκε μια εμφανής επιρροή της πυκνότητας της εκτροφής στο τελικό μέγεθος του σώματος καθώς και ατομικά στο κάθε μέλος του σώματος των εντόμων. Για τη *Drosophila melanogaster*, επιβεβαιώθηκε πως τα άτομα του εντόμου ήταν μικρότερα όταν εκτρέφονταν σε μεγαλύτερη πυκνότητα πληθυσμού (Santos et al., 1994). Το ίδιο αποδείχθηκε και για τη μύγα της Μεσογείου. Καθώς το μέγεθος του σώματος και των οργάνων στο *C. capitata* παρέμεινε αρκετά σταθερό μεταξύ συνθηκών μικρής και μέσης πυκνότητας πληθυσμού της εκτροφής, το μέγεθος των ατόμων όλων των φυλών που εξετάστηκαν μειώθηκε εμφανώς όταν έγινε σύγκριση μεταξύ συνθηκών μέσης και μεγάλης πυκνότητας, υποδηλώνοντας μια μη γραμμική σχέση μεταξύ πυκνότητας και μεγέθους.

Το μέγεθος του σώματος φαίνεται πως συσχετίζεται με τα θεμελιώδη χαρακτηριστικά της ζωής, με τη συμπεριφορά κατά τη σύζευξη καθώς και με την επιτυχία της σύζευξης (Burk and Webb, 1983). Επομένως, είναι γενικού ενδιαφέροντος η εκτίμηση του σωματικού μεγέθους των ατόμων τα οποία προέρχονται από διαφορετικούς άγριους πληθυσμούς προκειμένου να εξαχθούν συμπεράσματα σχετικά με τις διάφορες περιβαλλοντικές και οικολογικές συνθήκες. Αυτό είναι ακόμα πιο σημαντικό για τα έντομα τα οποία αποτελούν σοβαρούς εχθρούς, άρα και για τη μύγα της Μεσογείου.

Το τελικό μέγεθος του σώματος του ενήλικου ατόμου της μύγας της Μεσογείου είναι επακόλουθο της ανάπτυξης του κατά τη διάρκεια των σταδίων της τρεφόμενης προνύμφης, ενώ η περιφερόμενη προνύμφη καθώς και η ακίνητη νύμφη σταματούν να αυξάνουν τον όγκο και τη μάζα τους. Συνεπώς, αυτά τα δυο στάδια του εντόμου αποτελούν καλούς εκτιμητές του σωματικού μεγέθους (Churchill-Stanland et al., 1986; Shingleton et al., 2008; Stillwell et al., 2011). Παρόλα αυτά, στους άγριους πληθυσμούς, η πρόσβαση στα διαφορετικά στάδια του βιολογικού κύκλου του εντόμου είναι πολύ περιορισμένη. Η παράμετρος αυτή δεν εφαρμόζεται για όλα τα έντομα με την ίδια επιτυχία. Για παράδειγμα, το μήκος της κνήμης, το οποίο χρησιμοποιείται ευρέως ως εκτιμητής σωματικού μεγέθους στις μελέτες που αφορούν στη *Drosophila melanogaster*, παρουσιάζει χαμηλή συσχέτιση με άλλες μετρήσεις του σωματικού βάρους στη μύγα της Μεσογείου (Siomava et al., 2016).

Ο ξενιστής, σύμφωνα με έρευνα του Carey (1984), επηρεάζει την επιβίωση και την ανάπτυξη κατά τη διάρκεια των ανηλικών σταδίων της μύγας της Μεσογείου. Πιο συγκεκριμένα, από τους 19 ξενιστές που προσβλήθηκαν από το έντομο, οι 7 δεν απέδωσαν νύμφες. Αρκετές ανατομικές αναλύσεις των οπών ωοτοκίας στους καρπούς αυτούς έδειξαν πως τα αίτια για τον θάνατο των προνυμφών συνήθως εμπίπτουν σε μια από τις τρεις κατηγορίες: (1) Αδυναμία της νεοεκκολαφθείσας προνύμφης να διαπεράσει το φλοιό (π.χ. εσπεριδοειδή), (2) Ο ιστός του ξενιστή είναι πολύ σκληρός ώστε να μπορέσει να προσληφθεί ως τροφή από την νεοεκκολαφθείσα προνύμφη (π.χ. μήλο, κυδώνι), (3) Ο ιστός του ξενιστή είναι υπερβολικά υδαρής για τον σχηματισμό θαλάμων κατάλληλων για τα αυγά (π.χ. ντομάτα, σταφύλι) (Carey, 1984). Σε πείραμα του Krainacker (1987), από τις κοόρτες που απέδωσαν νύμφες, η επιβίωση των προνυμφών κυμαίνονταν από 1% για τα άτομα που εκτράφησαν σε βερίκοκα και παπάγια έως 68% για τα άτομα που αναπτύχθηκαν σε καρπούς του *Rubus rubrisetus*. Οι τιμές αυτές είναι γενικά χαμηλότερες από αυτές που

αναφέρθηκαν από τον Carey (1984). Η επιβίωση των προνυμφών ήταν κάτω από 20% για τα άτομα που αναπτύχθηκαν σε καρπούς βερίκοκου, ροδάκινου, αχλαδόμηλου, γκρέιπφρουτ, παπάγια, *Mammea americana*, σύκο και σταφύλι ενώ πάνω από 50% για προνύμφες που αναπτύχθηκαν σε καρπούς δαμάσκηνου, κερασιού, σμέουρου, βατόμουρου, μάνγκο και μύρτιλου. Οι τρεις ξενιστές που παρουσίασαν υψηλή προνυμφική επιβίωση (βατόμουρο, σμέουρο, μύρτιλο) δεν είχαν ταξινομηθεί προηγουμένως ως ξενιστές της μύγας της Μεσογείου στον αγρό (Christenson and Foote, 1960).

Επιπλέον, η διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών κυμαίνονταν από 6,9 ημέρες για προνύμφες που αναπτύχθηκαν σε ντομάτα έως 11,7 ημέρες γι' αυτές που αναπτύχθηκαν στα σταφύλια. Με άλλα λόγια, η μέση διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών για τα τρία τέταρτα των ξενιστών που εξετάστηκαν ήταν κάτω από 10 ημέρες. Παρόμοια αποτελέσματα προέκυψαν και σε έρευνες των Rivnay (1950) και Carey (1984). Όσον αφορά στην επιβίωση και ανάπτυξη των νυμφών η επιβίωση ανέρχονταν από 59-96% αλλά γενικά ήταν πάνω από 75% γι' αυτές που αναπτύχθηκαν στα τρία τέταρτα των ξενιστών. Η διάρκεια ανάπτυξης των νυμφών ήταν μεταξύ 8,5 και 11 ημερών. Κι εδώ τα αποτελέσματα της επιβίωσης και ανάπτυξης των νυμφών βρίσκονταν σε συμφωνία με αυτά του Carey (1984).

Σχετικά με το μέγεθος της νύμφης, η μέση διάμετρος κυμαίνονταν από 1,71 (π.χ. ντομάτα) έως 1,97 mm (π.χ. λίτσι). Η νύμφες με τη μεγαλύτερη μέση διάμετρο προέκυψαν από άτομα τα οποία τράφηκαν σε καρπούς της οικογένειας Rutaceae. Ακόμη, ατομικά η μεγαλύτερη νύμφη που προέκυψε σε σύγκριση με τη μικρότερη ήταν κατά δυο φορές μεγαλύτερη. Τέλος, δεν παρατηρήθηκε σημαντική συσχέτιση μεταξύ του μέσου μεγέθους της νύμφης με τη διάρκεια ανάπτυξης της προνύμφης. Έτσι εξάγεται το συμπέρασμα ότι οι μεγαλύτερες σε μέγεθος νύμφες δεν έχουν απαραίτητα και μεγαλύτερη διάρκεια προνυμφικής ανάπτυξης (Krainacker, 1987).

Οι καρποί των εσπεριδοειδών παρουσιάζουν ένα πλήθος μηχανισμών ανθεκτικότητας μειώνοντας την επιβίωση, την ωοπαραγωγή και την μακροβιότητα των επιτιθέμενων Tephritidae. Τα φυσικοχημικά χαρακτηριστικά του φλοιού των εσπεριδοειδών φαίνεται πως αποτελούν ένα ισχυρό εμπόδιο για την προσβολή των καρπών από τη μύγα της Μεσογείου. Τα αυγά και οι προνύμφες υποφέρουν από έντονη θνησιμότητα στον φλοιό εξαιτίας των χημικών ουσιών του εξωκαρπίου (κυρίως αιθέρια έλαια) (Back and Pemberton, 1915; Greany et al., 1983), της έκκρισης κόμμεος και του σχηματισμού κάλων γύρω από τα αυγά τα οποία πνίγουν

τα αυγά και τις προνύμφες (Bodenheimer, 1951; Spitler et al., 1984), της ελαστικότητας του φλοιού και της μηχανικής αντίστασης που αποτρέπει τις προνύμφες από το να εισχωρήσουν βαθύτερα στο ενδοκάρπιο. Επιπλέον, τα χαρακτηριστικά του φλοιού, και ιδιαίτερα το πάχος του, παρεμποδίζει τα θηλυκά να αποθέσουν τα αυγά στο κατάλληλο σημείο του καρπού με αποτέλεσμα να τα αποθέτουν στο εξωτερικό σημείο με τις τοξικές ιδιότητες. Παρόλα αυτά, σε κάποιες ποικιλίες εσπεριδοειδών, είδη της ίδιας οικογένειας όπως η *Anastrepha ludens* καταφέρνουν να αποθέσουν τα αυγά τους στην περιοχή του μεσοκαρπίου χάρις στο μακρύτερο ωοθέτη τους (Leyva et al., 1991; Birke et al., 2006). Το μήκος του ωοθέτη αποτελεί το μοναδικό περιορισμό για τα θηλυκά στην προσπάθειά τους να αποφύγουν τον τοξικό φλοιό των εσπεριδοειδών.

Ακόμη, τα φυσικοχημικά χαρακτηριστικά του εκάστοτε ξενιστή (όπως το pH και τα διαλυτά στερεά συστατικά) πιθανό να επηρεάζουν την απόδοση των ανήλικων σταδίων της μύγας της Μεσογείου (Fernandes-Da-Silva and Zucoloto 1993; Papadopoulos and Katsoyannos, 2002). Επίσης, έχει βρεθεί πως διαφορετικές ποικιλίες των εσπεριδοειδών έχουν διάφορες επιδράσεις σε αρκετές παραμέτρους του ιστορικού ζωής των ανήλικων σταδίων (Carey, 1984; Krainacker et al., 1987), συμπεριλαμβανομένου του δείκτη επιβίωσης καθώς και της διάρκειας ανάπτυξης τους. Παρ' όλα αυτά, υπάρχουν πολύ λίγες μελέτες όπου συγκρίνονται οι επιδράσεις των διαφορετικών φυσικοχημικών ιδιοτήτων και ποικιλιών των εσπεριδοειδών στις βιολογικές παραμέτρους των ανήλικων σταδίων του *C. capitata* ή και οποιουδήποτε άλλου είδους της οικογένειας Tephritidae.

Πιο συγκεκριμένα, σε έρευνα του Papachristos et al., (2008) έγινε εξέταση σχετικά με την επιβίωση και ανάπτυξη των ανήλικων σταδίων της μύγας της Μεσογείου σε διάφορους καρπούς εσπεριδοειδών (πορτοκάλια τριών ποικιλιών, λεμόνια και νεράντζια). Τόσο ο τύπος του καρπού όσο και το τμήμα του (εξωκάρπιο, μεσοκάρπιο και ενδοκάρπιο) είχαν ισχυρές επιδράσεις στην απόδοση των προνυμφών, λιγότερες επιδράσεις στις νύμφες και καθόλου στα αυγά. Ο φλοιός του καρπού ήταν η πιο κρίσιμη παράμετρος για την επιβίωση και ανάπτυξη των προνυμφών, επηρεάζοντας δραστικά την επιβίωση (παρατηρήθηκαν υψηλά ποσοστά θνησιμότητας). Μεταξύ των τμημάτων του καρπού η επιβίωση των προνυμφών που τοποθετήθηκαν στο εξωκάρπιο ήταν μηδενική για όλους τους καρπούς με εξαίρεση τα νεράντζια όπου ανέρχονταν στο 22,5%, ενώ η επιβίωση στο μεσοκάρπιο ήταν πολύ χαμηλή (9,8-17,4%) για όλους τους καρπούς με εξαίρεση και πάλι στα νεράντζια όπου άγγιζε το

76%. Η επιβίωση των νυμφών που προέκυψαν από όλους τους παραπάνω καρπούς που αναφέρθηκαν ήταν υψηλή (81,1-90,7%). Το ενδοκάρπιο όλων των καρπών που εξετάστηκαν ήταν κατάλληλο για την ανάπτυξη των προνυμφών. Η υψηλότερη επιβίωση παρατηρήθηκε στα νεράντζια, αλλά η μικρότερη διάρκεια ανάπτυξης καθώς και οι μεγαλύτερες σε βάρος νύμφες προέκυψαν από τα πορτοκάλια. Οι χημικές ιδιότητες του ενδοκαρπίου, όπως τα διαλυτά στερεά συστατικά, η οξύτητα και το pH επέδρασαν πολύ λίγο στην επιβίωση και στη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών και των νυμφών (με εξαίρεση το pH του χυμού στη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών), όμως επηρέασαν σημαντικά το βάρος των νυμφών (Papachristos et al., 2008).

Η φυλή του εκάστοτε εντόμου αποτελεί μια σημαντική παράμετρο που επιδρά στην επιβίωση και στην ανάπτυξη των ανήλικων σταδίων. Πιο συγκεκριμένα, για τη μύγα της Μεσογείου υπάρχουν αρκετές διαφορές ποιοτικών και ποσοτικών χαρακτηριστικών μεταξύ των φυλών που προέρχονται από άγριους πληθυσμούς και πληθυσμών που εκτρέφονται για χρόνια στο εργαστήριο. Η επιτυχία εκτροφής του κάθε είδους στο εργαστήριο εξαρτάται από τη δυνατότητα προσαρμογής του άγριου πληθυσμού στις τεχνητές συνθήκες που εκτίθεται. Για παράδειγμα, τα θηλυκά άτομα της μύγας της Μεσογείου που εκτρέφονται στο εργαστήριο δεν αποθέτουν τα αυγά τους σε καρπούς φρούτων αλλά τα τοποθετούν στις οπές που υπάρχουν στο δίχτυ που καλύπτει τους κλωβούς τους. Το ζευγάρι πραγματοποιείται κι αυτό εντός των κλωβών και όχι επάνω ή κοντά στους φυσικούς ξενιστές. Η διατροφή των προνυμφών περιλαμβάνει γεύματα μαγιάς και σουκρόζης αντί φρούτων. Με την πάροδο του χρόνου οι εργαστηριακοί πληθυσμοί ενδέχεται να μην έχουν πια την ικανότητα να προσαρμοστούν στις φυσικές συνθήκες κι εκτός αυτού μπορεί να γίνουν τόσο διαφοροποιημένοι ώστε να ανακύψουν αναπαραγωγικοί φραγμοί μεταξύ αυτών και των άγριων πληθυσμών (Rössler, 1975). Ακόμη, από δεδομένα της βιβλιογραφίας αποδεικνύεται πως η χρόνια εκτροφή για πολλές γενεές με τεχνητά μέσα μπορεί να προκαλέσει επιβλαβείς μεταβολές στη συμπεριφορά σε σύγκριση με τους άγριους πληθυσμούς. Γενικά, οι πληθυσμοί που εκτρέφονται στο εργαστήριο ωριμάζουν γρηγορότερα, με αυξημένο ρυθμό αναπαραγωγής και μειωμένη ικανότητα πτήσης, ενώ από την άλλη, από τη στιγμή που ξεπεράσουν το φαινόμενο bottleneck μπορούν να διατηρηθούν εύκολα παρά το γεγονός πως υπήρξε σημαντική απώλεια των άγριων χαρακτηριστικών (Lerpla et al., 1983). Τα αίτια γι' αυτές τις διαφορές έχουν αποδοθεί στις αλλαγές που πραγματοποιούνται στις βιοτικές και αβιοτικές

συνθήκες από το φυσικό διατροφικό μέσο στο τεχνητό μέσο, τουλάχιστον σε ότι αφορά στο *C. capitata* (Souza et al., 1988; Economopoulos, 1992).

Στη Βραζιλία ερευνήθηκαν και συγκρίθηκαν κάποιες πτυχές της απόδοσης και της τροφικής συμπεριφοράς μεταξύ ατόμων εργαστηριακού πληθυσμού που είχε εκτραφεί τεχνητά για 16 χρόνια (περίπου 160 γενεές χωρίς εισαγωγή άγριου υλικού) και άγριου πληθυσμού προερχόμενου από προσβεβλημένους κόκκους καφεόδεντρου (*Coffea arabica*) από τη μύγα της Μεσογείου. Μερικά από τα πιο σημαντικά ευρήματα της έρευνας αυτής αφορούν στην καλύτερη απόδοση του άγριου πληθυσμού όταν οι προνύμφες του εντόμου τράφηκαν σε παπάγια σε σύγκριση με το τεχνητό μέσο, με εξαίρεση την ωοπαραγωγή. Ο άγριος πληθυσμός έδειξε προτίμηση στην παπάγια έναντι του τεχνητού μέσου ακόμα και όταν η διατροφή τους πραγματοποιήθηκε αρχικά στο τεχνητό μέσο πριν τη δοκιμή επιλογής (choice test). Η απόδοση του εργαστηριακού πληθυσμού ήταν παρόμοια τόσο για της μύγες που αναπτύχθηκαν στο φυσικό μέσο όσο και στο τεχνητό. Παρόλα αυτά όμως υπήρχε διαφορά στο μέγεθος τους με τα άτομα που αναπτύχθηκαν στο τεχνητό μέσο να είναι μεγαλύτερα. Ο εργαστηριακός πληθυσμός δεν έδειξε προτίμηση για κάποιο συγκεκριμένο διατροφικό μέσο στο πείραμα προτίμησης της τροφής. Τα θηλυκά του άγριου πληθυσμού εναπόθεσαν τα ωά τους μόνο στην παπάγια όπου δεν είχε απομακρυνθεί ο φλοιός και όχι στην αποφλοιωμένη παπάγια ή στο τεχνητό μέσο. Αντιθέτως, τα θηλυκά του εργαστηριακού πληθυσμού εναπόθεσαν τα αυγά τους αδιακρίτως σε όλα τα διατροφικά μέσα που χρησιμοποιήθηκαν (Bravo and Zucoloto, 1998). Επιπροσθέτως, η διάρκεια μέχρι την έξοδο των ανηλίκων ήταν κατά 25% μεγαλύτερη στον άγριο πληθυσμό. Ο εργαστηριακός πληθυσμός μπορεί να έχει προσαρμοστεί λόγω της κατευθυνόμενης επιλογής κι έτσι αποδίδει καλύτερα από τον άγριο κάτω από τις ίδιες συνθήκες διατροφής. Αυτό διαπιστώθηκε και νωρίτερα για τη μύγα της Μεσογείου (Economopoulos & Judt, 1989; Canato & Zucoloto, 1993; Zucoloto, 1993b). Ωστόσο, ανεξάρτητα από τα στοιχεία της έρευνας δεν μπορεί να είναι απόλυτα κατανοητός ο τρόπος με τον οποίο λειτουργεί ο οργανισμός στο φυσικό περιβάλλον, όπου πολλοί άλλοι παράγοντες θα μπορούσαν να επηρεάσουν τη συμπεριφορά ωοθεσίας των θηλυκών. Τέλος, ως παράδειγμα θα μπορούσε να αναφερθεί και η διαφορά που ενδεχομένως υπάρχει στην απόδοση των προνυμφών οι οποίες τρέφονται σε καρπούς που βρίσκονται επί του δέντρου σε σύγκριση με αυτές που τρέφονται σε καρπούς που έχουν απομακρυνθεί από το δέντρο και χρησιμοποιούνται σε εργαστηριακά πειράματα (Bravo and Zucoloto, 1998).

1.9 Δημογραφικά χαρακτηριστικά της μύγας της Μεσογείου

Τις τελευταίες δεκαετίες, η μελέτη των δημογραφικών χαρακτηριστικών της μύγας της Μεσογείου έχει αποτελέσει αντικείμενο εκτεταμένης έρευνας που βασίζεται αφενός στην προσπάθεια κατανόησης της βιολογίας του εντόμου και αφετέρου στη χρήση του συγκεκριμένου εντόμου ως οργανισμό μοντέλο για δημογραφικές έρευνες.

Είναι ευρέως γνωστή αρχή στη δημογραφία το γεγονός ότι τα πρώτα αυγά που γεννούν τα θηλυκά επηρεάζουν το ρυθμό ανάπτυξης του πληθυσμού πολύ περισσότερο από τα αυγά που γεννώνται αργότερα (Lewontin, 1965), δηλαδή υπάρχει υψηλός καθαρός συντελεστής αναπαραγωγής. Ο Carey (1984) διαπίστωσε πως περισσότερα από τα μισά γόνιμα αυγά προέκυψαν κατά τη διάρκεια του πρώτου από τα τρία σκέλη της δυνητικής ζωής της μύγας της Μεσογείου, συμπεριλαμβανομένων και των 4-6 ημερών της περιόδου προωτοκίας. Ένα ακόμα χαρακτηριστικό της μύγας της Μεσογείου που συσχετίζεται με τη δημογραφία είναι το γεγονός πως το έντομο αυτό δε διαπαύει όπως και τα περισσότερα από τα τροπικά και υποτροπικά είδη της οικογένειας των Tephritidae (Christenson & Foote, 1960). Η δημογραφική συνέπεια αυτού του γεγονότος είναι πως ανά πάσα στιγμή δεν είναι απαραίτητο μέσα σε έναν πληθυσμό όλα τα άτομα να βρίσκονται σε μια συγκεκριμένη ηλικιακή κλάση ή αναπτυξιακό στάδιο. Ο πληθυσμός ενδεχομένως να διαμοιράζεται με τη μορφή όλων των σταδίων του εντόμου, τα περισσότερα από τα οποία καταλαμβάνουν διαφορετικά περιβάλλοντα (π.χ. τα αυγά και οι προνύμφες στον καρπό, οι νύμφες στο έδαφος και τα ενήλικα στο δέντρο). Αξίζει να αναφερθεί ότι αυτός είναι και ένας από τους λόγους για τους οποίους είναι δύσκολη η καταπολέμηση της μύγας της Μεσογείου (Carey, 1984).

Ο ρυθμός ανάπτυξης του πληθυσμού αποτελεί μια παράμετρο που συχνά συνδέεται με την αρμοστικότητα (Lewontin, 1965). Ένα μείζονος σημασίας θέμα, είναι το γεγονός πως η τιμή ενός χαρακτηριστικού γνωρίσματος του ιστορικού ζωής της μύγας της Μεσογείου το οποίο τείνει να μειώσει το ρυθμό ανάπτυξης συχνά αντισταθμίζεται από την τιμή ενός άλλου γνωρίσματος το οποίο τείνει να τον αυξήσει. Αν και η μύγα της Μεσογείου πιθανό να μη διαθέτει τη γενετική χωρητικότητα ώστε να εξελίξει τη μέγιστη ανταπόκριση για κάθε συστατικό του ιστορικού ζωής σε ένα ευρύ φάσμα ξενιστών, ωστόσο η συλλογική της ανταπόκριση σε έναν συγκεκριμένο ξενιστή είναι ομοιόμορφα υψηλή όπως αυτό εκφράζεται από το ρυθμό ανάπτυξης του πληθυσμού. Για παράδειγμα, σε πείραμα του Krainacker

(1987) η χαμηλή επιβίωση των ενηλίκων ατόμων τα οποία εκτράφησαν σε καρπούς του *Mammea americana* αντισταθμίστηκε από την υψηλή ωοπαραγωγή. Επιπλέον, η μακρά διάρκεια ανάπτυξης στα άτομα της μύγας που αναπτύχθηκαν σε βατόμουρο αντισταθμίστηκε από υψηλή προνυμφική επιβίωση (Krainacker, 1987). Αντίστοιχα, και σε άλλα εργαστηριακά πειράματα έχει βρεθεί πως τα βραχύβια άτομα της μύγας της Μεσογείου παρουσιάζουν εξαιρετικά μεταβλητά ποσοστά ωοπαραγωγής (180-770 αυγά/θηλυκό) αλλά και υψηλό ρυθμό αύξησης του πληθυσμού τους. Εξαίρεση αποτελεί μια έρευνα που πραγματοποιήθηκε από τον Vargas et al., (1997) όπου σε ένα εργαστηριακό στέλεχος προερχόμενο από τη Χαβάη, το οποίο εκτρέφονταν σε πέντε σταθερές θερμοκρασίες, παρατηρήθηκε στα αρσενικά παρατεταμένη μακροζωία (103 ημέρες) στους 24 °C, ενώ τα θηλυκά έζησαν μόνο λίγες ημέρες (35 ημέρες) κάτω από τις ίδιες συνθήκες θερμοκρασίας. Επίσης, σε αυτή την έρευνα η θερμοκρασία φαίνεται πως έπαιξε σημαντικό ρόλο στη μακροζωία τόσο στα θηλυκά όσο και στα αρσενικά. Λόγω θερμοκρασίας επηρεάστηκαν έντονα και άλλες παράμετροι της αναπαραγωγής της μύγας της Μεσογείου με την ωοπαραγωγή να κυμαίνεται από 14 αυγά/θηλυκό έως 767 αυγά/θηλυκό στους 32 και 24 °C αντίστοιχα. Η τεχνητή επιλογή υπό ευνοϊκές εργαστηριακές συνθήκες, π.χ. με απεριόριστους διατροφικούς πόρους χαμηλής εξωγενούς θνησιμότητας, πραγματοποιεί αλλαγές στο γενετικό προφίλ του εκάστοτε πληθυσμού επηρεάζοντας σημαντικούς παράγοντες του ιστορικού ζωής, όπως τη διάρκεια ζωής και τη γονιμότητα του εντόμου (Vargas et al., 1997). Επίσης, σε μελέτες όπου εξετάζονταν ο κύκλος ζωής και τα χαρακτηριστικά εντόμων από άγριους πληθυσμούς της μύγας της Μεσογείου προερχόμενα από τη Χαβάη και την Ελλάδα προέκυψε πως θηλυκά άτομα από διαφορετικά μέρη της Χαβάης έζησαν κατά μέσο όρο 54 ημέρες, ενώ τα αρσενικά άτομα παρουσίασαν μεγαλύτερη μέση διάρκεια ζωής που ανέρχονταν σε 67-95 ημέρες. Παραλλακτικότητα υπήρχε και στα ποσοστά αναπαραγωγής των θηλυκών από τη Χαβάη με διακύμανση της καθαρής γονιμότητας από 92 έως 929 αυγά/θηλυκό. Σε σύγκριση με τα στοιχεία που έχουν προκύψει για τους άγριους ελληνικούς πληθυσμούς σε ότι αφορά στο ιστορικό ζωής και στην αναπαραγωγική περίοδο φαίνεται πως τα θηλυκά είναι μακροβιότερα σε σχέση με αυτά της Χαβάης με μέση διάρκεια ζωής 65-75 ημέρες. Παρόλα αυτά τα αρσενικά τόσο της Χαβάης όσο και της Ελλάδας παρουσιάζουν παρόμοια μέση διάρκεια ζωής, 67-86 ημέρες (Diamantidis et al., 2008). Παραλλακτικότητα στα ποσοστά αναπαραγωγής έχει διαπιστωθεί και στα θηλυκά άτομα που προέρχονται από ελληνικούς πληθυσμούς με

ωοπαραγωγή από 272 έως 1073 αυγά/θηλυκό. Ο Rivnay (1950) μελέτησε έναν άγριο πληθυσμό από το Ισραήλ και κατέγραψε μια μέση διάρκεια ζωής των θηλυκών στις 30 ημέρες περίπου (24 °C – 30,5 °C) και τη μέση ωοπαραγωγή να ανέρχεται περί τα 135 αυγά/θηλυκό. Σε ότι αφορά όμως στα θηλυκά του εργαστηριακού πληθυσμού της μύγας της Μεσογείου από το Ισραήλ τα οποία εκτρέφονταν τεχνητά για 12 γενεές η μέση διάρκεια ζωής ήταν 18 ημέρες με τα θηλυκά να δίνουν κατά μέσο όρο 339 αυγά κατά τη διάρκεια της ζωής τους (Rivnay, 1950). Ακόμη, ο Diamantidis et al., (2008) παρατήρησε σημαντικές αποκλίσεις σε χαρακτηριστικά όπως η διάρκεια ζωής και η γονιμότητα για γεωγραφικά απομονωμένους πληθυσμούς του *C. capitata* οι οποίοι εξετάστηκαν υπό τις ίδιες σταθερές συνθήκες.

Σε έρευνα του Carey et al., (1998) προέκυψε μια θετική συσχέτιση μεταξύ του προσδόκιμου επιβίωσης και της αναπαραγωγής καθ' όλη τη διάρκεια της ζωής αλλά μόνο μέχρι την 51^η μέρα της ζωής των θηλυκών της μύγας της Μεσογείου. Με άλλα λόγια η αναπαραγωγή καθ' όλη τη διάρκεια της ζωής αυξάνονταν με κάθε αύξηση του προσδόκιμου επιβίωσης. Ωστόσο, δεν υπήρχε κανένα αναπαραγωγικό κέρδος εξαιτίας της μακροβιότητας για τα 150 θηλυκά τα οποία έζησαν παραπάνω από 51 ημέρες. Πέραν αυτού, τα θηλυκά στο πρώτο τεταρτημόριο του προσδόκιμου επιβίωσης (μέση διάρκεια ζωής = 56,1 ημέρες) παρήγαγαν κατά μέσο όρο περίπου 1100 αυγά/θηλυκό, ενώ στο τελευταίο τεταρτημόριο του προσδόκιμου ζωής η παραγωγή αυγών ανέρχονταν μόλις σε 300 αυγά/θηλυκό (Carey et al., 1998). Παραδόξως, στην ίδια έρευνα βρέθηκε πως υπήρχε απόλυτη απουσία κάθε συσχέτισης μεταξύ πρώιμης αναπαραγωγής (early reproduction) και της μεταγενέστερης αναπαραγωγής ή του μελλοντικού προσδόκιμου ζωής. Το γεγονός αυτό προκαλεί έκπληξη διότι σύμφωνα με τον Roff (1992), η κλασική θεωρία για το ιστορικό ζωής υποστηρίζει πως επειδή η διαδικασία παραγωγής αυγών είναι έντονη και απαιτεί μεγάλη δαπάνη ενέργειας, τα θηλυκά τα οποία είναι αναπαραγωγικά ενεργά σε νεαρές ηλικίες θα έπρεπε να είναι πιο ευπαθή και λιγότερο παραγωγικά σε μεγαλύτερες ηλικίες σε σύγκριση με τα θηλυκά τα οποία ήταν αναπαραγωγικά λιγότερο ενεργά στις νεαρές ηλικίες (Roff, 1992). Με βάση το συλλογισμό αυτόν, το φαινόμενο της εξασθένησης που παρατηρείται θα έπρεπε να εκδηλώνεται είτε ως μειωμένη ωοπαραγωγή σε μεγαλύτερες ηλικίες είτε ως αυξημένη θνησιμότητα (π.χ. δημογραφικό κόστος αναπαραγωγής (Bell and Koufopanou, 1986; Calow, 1970; Roitberg, 1989) (Carey et al., 1998).

Η αναπαραγωγή είναι ένα θεμελιώδες και καθολικό χαρακτηριστικό του ιστορικού ζωής πρακτικά όλων των ζώων. Συνεπώς, αναπτύσσοντας μια βαθύτερη αντίληψη της σχέσης της με τη θνησιμότητα και τη μακροβιότητα σε οργανισμούς-μοντέλα (όπως η μύγα της Μεσογείου) γίνεται ευκολότερα κατανοητή η έννοια του γήρατος που αποτελεί δημογραφικό χαρακτηριστικό (Carey et al., 1998). Σε ότι αφορά στο κόστος αναπαραγωγής, την ίδια χρονιά, το ιστορικό ζωής της μύγας της Μεσογείου χαρακτηρίστηκε από δυο φυσιολογικές λειτουργίες με διαφορετικά δημογραφικά χρονοδιαγράμματα της γονιμότητας και της επιβίωσης: μια λειτουργία αναμονής στην οποία και η θνησιμότητα και η αναπαραγωγή είναι χαμηλές καθώς και μια λειτουργία αναπαραγωγής στην οποία η θνησιμότητα είναι πολύ χαμηλή κατά την έναρξη της ωοτοκίας αλλά επιταχύνεται καθώς αυξάνεται η παραγωγή αυγών. Τα άτομα της μύγας της Μεσογείου παραμένουν σε λειτουργία αναμονής όταν η διατροφή τους περιλαμβάνει μόνο ζάχαρη. Όταν η τροφή τους περιέχει και πρωτεΐνη τότε αλλάζουν τη λειτουργία τους σε αναπαραγωγική. Οι μύγες οι οποίες αλλάζουν τη λειτουργία τους από την αναμονή στην αναπαραγωγή επιβιώνουν περισσότερο συγκριτικά με αυτές οι οποίες εκτρέφονται αποκλειστικά στη μια από τις δυο λειτουργίες. Η γνώση που αφορά στη φυσιολογική αλλαγή που πραγματοποιείται μεταξύ λειτουργίας αναμονής και αναπαραγωγής πιθανό να μπορεί να παρέχει πληροφορίες σχετικά με θεμελιώδεις διαδικασίες που καθορίζουν τη μακροβιότητα (Carey, 1998).

Ένα παρακλάδι της κλασικής δημογραφίας αποτελεί η βιοδημογραφία, η οποία έρχεται να δώσει απαντήσεις σε ερωτήματα σχετικά με θεμελιώδεις καθοριστικούς παράγοντες της θνησιμότητας, της μακροβιότητας, της ενηλικίωσης και του προσδόκιμου επιβίωσης (Adams, 1990; Keyfitz, 1984; Olshansky and Carnes, 1997; Vaupel et al., 1998; Wachter and Finch, 1997). Είναι σημαντική στην εντομολογία για τουλάχιστον τρεις λόγους. Πρώτον, λόγω του ότι στηρίζεται πολύ στην κλασική δημογραφία, παρέχει πιο ασφαλή θεμέλια τόσο στη γενική όσο και στην εφαρμοσμένη οικολογία των εντόμων. Δεύτερον, προσδίδει νέες δυνατότητες στη χρήση συστημάτων εντόμων-μοντέλων για τη μελέτη εννοιών που αφορούν στο προσδόκιμο επιβίωσης καθώς και στους θεμελιώδεις καθοριστικούς παράγοντες της ενηλικίωσης και της θνησιμότητας (Vaupel et al., 1998). Τρίτον, εκθέτει την εντομολογία σε μια εντελώς νέα πτυχή της βιβλιογραφίας, σε αναλογιστικές τεχνικές και έννοιες (Bowers et al., 1986; Lee, 1992; Manton and Stallard, 1984).

Πολλοί βιολόγοι, καθώς επίσης και οικολόγοι, γεροντολόγοι και βιοδημογράφοι πιστεύουν πως το πλεονέκτημα των θηλυκών στο προσδόκιμο ζωής είναι ένας

καθολικός νόμος της φύσης (Hazzard, 1986, 1990; Trivers, 1972). Ο Carey et al. (1995), εξέτασε αν το πλεονέκτημα αυτό ισχύει για τη μύγα της Μεσογείου και ανακάλυψε πως η απάντηση δεν ήταν ξεκάθαρη. Τα αρσενικά παρουσίασαν υψηλότερο προσδόκιμο ζωής αλλά τα θηλυκά είχαν 4 φορές περισσότερες πιθανότητες να είναι τα τελευταία που θα πεθάνουν (Carey et al., 1995). Συμπέραναν πως υπήρχαν τουλάχιστον τρεις λόγοι για τους οποίους είναι αδύνατο να δηλωθεί δίχως αμφιβολία αν τα αρσενικά ή τα θηλυκά ζουν περισσότερο (Carey and Liedo, 1995; Carey et al., 1995): (α) αν και η μακροβιότητα μπορεί να χαρακτηριστεί με διαφορετικούς τρόπους (π.χ. προσδόκιμο ζωής στην εκκόλαψη, προσδόκιμο ζωής στην 30^η μέρα, η ηλικία όταν το 90% της αρχικής κοόρτης έχει πεθάνει (αντοχή στο χρόνο (life endurancy) και το μέγιστο προσδόκιμο επιβίωσης), ωστόσο κάποιο μέτρο εκτίμησης της μακροβιότητας συχνά ωφελεί το ένα φύλο ενώ κάποιο άλλο μέτρο ωφελεί το άλλο φύλο, (β) υπάρχει σημαντική μεταβλητότητα μεταξύ των κοορτών σε κάποιο μέτρο εκτίμησης της μακροβιότητας που δινόταν (π.χ. ούτε η μακροβιότητα των αρσενικών ούτε των θηλυκών ήταν μεγαλύτερη σε όλα τα κλουβιά ανεξάρτητα από το μέτρο εκτίμησης που χρησιμοποιήθηκε, (γ) η σχετική μακροβιότητα για τα δυο φύλα εξαρτάται από το περιβάλλον στο οποίο διατηρήθηκαν ή από τη μεταχείριση την οποία δέχθηκαν (π.χ. το αναμενόμενο προσδόκιμο επιβίωσης για τα αρσενικά και τα θηλυκά ήταν παρόμοιο αν τα άτομα της μύγας της Μεσογείου διατηρούνταν σε ατομικά κλουβιά ενώ τα αρσενικά ωφελήθηκαν όταν διατηρήθηκαν σε ομαδικά κλουβιά). Εν ολίγοις, η απόκριση στο θάνατο του κάθε φύλου ξεχωριστά κι επιπλέον οι διαφορές στο προσδόκιμο ζωής αρσενικού-θηλυκού δεν μπορούν να προβλεφθούν εκ των προτέρων. Συνεπώς, το πλεονέκτημα των θηλυκών στο προσδόκιμο ζωής δεν είναι καθολικό στη φύση (Carey, 2001).

Καθώς οι πληθυσμοί ενηλικιώνονται, γίνονται πιο επιλεγμένοι λόγω του ότι οι ομάδες που παρουσιάζουν υψηλότερο ρυθμό θανάτου εξαφανίζονται πιο μαζικά σε σχέση με αυτές που παρουσιάζουν χαμηλότερο ρυθμό θανάτου, μετατρέποντας τον πληθυσμό έτσι ώστε να αποτελείται κυρίως από άτομα με χαμηλό ρυθμό θανάτου (Carey and Liedo, 1995; Vaupel et al., 1979). Η έννοια των υποομάδων που είναι προικισμένες με διαφορετικά επίπεδα ευπάθειας είναι γνωστή ως δημογραφική ετερογένεια. Η αναλογιστική συνέπεια των κοορτών που αποτελούνται από υποκοόρτες, από τις οποίες η καθεμιά κατέχει διαφορετικά επίπεδα ευπάθειας, είναι πως η πορεία της θνησιμότητας του συνόλου παρεκκλίνει σημαντικά από τους ρυθμούς βάσει του μοντέλου Gompertz παρόλο που καθεμιά από τις υποκοόρτες

εξαρτάται από τους ρυθμούς θνησιμότητας του Gompertz. Οι Vaupel & Carey (1993) εφάρμοσαν ένα μοτίβο θνησιμότητας της μύγας της Μεσογείου σε συνδυασμό με ανοδικές καμπύλες του Gompertz και απέδειξαν πως 12 υποομάδες ήταν αρκετές ώστε να συλλάβουν το παρατηρηθέν μοτίβο θνησιμότητας της μύγας της Μεσογείου χρησιμοποιώντας ένα εύρος τιμών ευπάθειας και αρχικών αναλογιών των υποκοορτών. Το θέμα είναι πως η δημογραφική επιλογή διαχωρίζει την ευπάθεια από την ευρωστία κι έτσι σχηματίζει την πορεία της θνησιμότητας καθώς ενηλικιώνεται η κούρτη. (Vaupel and Carey, 1993; Carey, 2001).

Επίσης, μια από τις πιο ενδιαφέρουσες έννοιες στην οικολογία και τη δημογραφία είναι η μέγιστη διάρκεια ζωής. Η εγκυρότητα της έννοιας αυτής κρίνεται από πολλούς ως αυταπόδεικτη διότι διαφορετικά είδη παρουσιάζουν διαφορετικό προσδόκιμο ζωής. Όλα τα άτομα πεθαίνουν στο τέλος πριν την ηλικία του απείρου, συνεπώς κάθε ένα από τα είδη ξεχωριστά πρέπει να κατέχει μια και μοναδική και πεπερασμένη ηλικία. Ο Kannisto (1988, 1991) παρατήρησε ότι το πρόβλημα στην κατανόηση της έννοιας αυτής βρίσκεται στο γεγονός πως η γνώση μας σχετικά με τη φύση της θνησιμότητας δυσχεραίνει την αποδοχή της αντίληψης πως υπάρχει μια συγκεκριμένη ηλικία στην οποία μπορούν να φτάσουν κάποια άτομα ενός είδους, όμως για κανένα από αυτά δεν υπάρχει πιθανότητα επιβίωσης. Οι Manton & Stallard (1996) σημείωσαν πως μειώσεις στο ρυθμό αύξησης της θνησιμότητας με την ηλικία για αρσενικές και θηλυκές κούρτες στις Η.Π.Α είναι σε ασυμφωνία με ένα σταθερό όριο προσδόκιμου επιβίωσης. Γενικά, οι μελέτες που έχουν γίνει για τη μύγα της Μεσογείου υποδηλώνουν πως το συγκεκριμένο είδος και πιθανότατα και άλλα είδη δε φαίνεται να έχουν ένα χαρακτηριστικό προσδόκιμο επιβίωσης. Η απροσδιοριστία είναι μια έννοια θεμελιωδώς διαφορετική από την απειρότητα, συνεπώς το προσδόκιμο ζωής των εντόμων θα έπρεπε να εκλαμβάνεται ως ένα εύρος ηλικιών παρά ως μια μεμονωμένη ηλικία (Kannisto, 1988, 1991; Manton and Stallard, 1996; Carey, 2001).

Σύμφωνα με τον Carey (2001), η έρευνα που επικεντρώνεται στην ενηλικίωση, τη μακροβιότητα και την προσαρμογή των άγριων πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου δίνει την ευκαιρία ανάπτυξης νέων εργαλείων και την παραγωγή πρωτότυπων ανακαλύψεων που σχετίζονται με την επιστήμη της γεροντολογίας, παρά τις δυσκολίες που υπάρχουν σε ότι αφορά στη μελέτη της ενηλικίωσης της μύγας της Μεσογείου στην ύπαιθρο. Μερικές από τις ανακαλύψεις αυτές αναφέρονται ακολούθως. Ταυτοσημία του πίνακα ζωής: Ισοδυναμία μεταξύ ηλικιακής δομής του

πληθυσμού και κατανομής θανάτου τυχαία επιλεγμένων ατόμων ενός σταθερού πληθυσμού (Müller et al., 2004). Αυτό είναι σημαντικό επειδή καθορίζει τόσο τη θεωρητική έννοια όσο και το αναλυτικό επίπεδο αναφοράς συσχετίζοντας την ηλικιακή δομή του πληθυσμού με τον εναπομείναντα χρόνο μέχρι το θάνατο των ατόμων σε έναν εξιδανικευμένο και υποθετικό πληθυσμό. Μέθοδος της «αιχμάλωτης» κοόρτης: Η ηλικιακή δομή των άγριων πληθυσμών μπορεί να εκτιμηθεί χρησιμοποιώντας την κατανομή θανάτου των άγριων-συλληφθέντων ατόμων αγνώστου ηλικίας, των αναλογιστικών δεδομένων των κοορτών αναφοράς καθώς και την αποσυνέλιξη μοντέλων (Carey et al., 2008; Müller et al., 2004; Müller et al., 2007). Τα μοντέλα αυτά έχουν μεγάλη σημασία διότι σε αντίθεση με αυτά που περιγράφουν έναν εξιδανικευμένο πληθυσμό, μπορούν να εφαρμοστούν σε πραγματικούς και όχι απλά σε υποθετικούς πληθυσμούς της μύγας της Μεσογείου (Carey, 2011). Μεγάλες αλλαγές στην ηλικιακή δομή των πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου: Έχει καταγραφεί μετατόπιση ως και 30 ημέρες στη μέση ηλικία των άγριων πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου χρησιμοποιώντας την μέθοδο της «αιχμάλωτης» κοόρτης για την εκτίμηση της ηλικιακής δομής (Carey et al., 2008). Η σημασία του ευρήματος αυτού έγκειται στο γεγονός ότι (α) η μετατόπιση στη μέση ηλικία ενός πληθυσμού της μύγας της Μεσογείου υποδηλώνει πως πολλά άτομα βρίσκονται στη μέση ηλικία καθώς επίσης και σε σχετικά προχωρημένες ηλικίες, (β) οι μετατοπίσεις στην ηλικιακή δομή καθ' όλη τη διάρκεια της εποχής τεκμηριώνει την ύπαρξη του γήρατος στους άγριους πληθυσμούς της μύγας της Μεσογείου, καθώς επίσης και την εποχικότητα, περιοδικότητα αλλά και τις κλιμακωτές αλλαγές στην ηλικιακή δομή.

Τα αρσενικά άτομα της μύγας της Μεσογείου είναι αναμφίβολα μακροβιότερα από τα θηλυκά κι αυτό αποδεικνύεται τόσο από μελέτες αγρού όσο και εργαστηρίου (Carey, 2003; Carey et al., 2008; Diamantidis et al., 2009; Kouloussis et al., 2009). Η παρατήρηση αυτή συμπληρώνεται και από αυτήν του Duyck et al., (2010), όπου βρέθηκε πως το προσδόκιμο επιβίωσης των αρσενικών σε αδελφά είδη της μύγας της Μεσογείου, όπως το *Ceratitis rosa*, είναι επίσης μεγαλύτερο από των θηλυκών. Αυτό είναι πολύ σημαντικό επειδή η επικρατούσα άποψη στο μεγαλύτερο μέρος της βιβλιογραφίας της γεροντολογίας είναι πως τα θηλυκά στα περισσότερα είδη ζουν περισσότερο από τα αρσενικά (Austad, 2006). Δεν ισχύει το ίδιο και για τη μύγα της Μεσογείου, συνεπώς η γενίκευση που αφορά στο πλεονέκτημα μακροβιότητας των θηλυκών ίσως θα έπρεπε να επανεξεταστεί (Duyck et al., 2010; Carey, 2011). Το

προσδόκιμο επιβίωσης καθορίζει και καθορίζεται από την αναπαραγωγή: Η μοντελοποίηση που χρησιμοποιεί τα δεδομένα επιβίωσης και αναπαραγωγής διαφόρων βιότυπων της μύγας της Μεσογείου υποστηρίζει την υπόθεση πως η μέγιστη αναπαραγωγή πραγματοποιείται πριν από την αύξηση των υψηλών επιπέδων θνησιμότητας (Müller et al., 2009). Η παρατήρηση αυτή είναι επίσης σημαντική γιατί έρχεται σε συμφωνία και υποστηρίζει τα θεμέλια της εξελικτικής θεωρίας του γερωντισμού που ασχολείται με την εξέλιξη της παρατεταμένης μακροβιότητας (Hamilton, 1966; Kirkwood, 2008; Rose and Charlesworth, 1980).

Ακόμα μια εργαστηριακή έρευνα που αφορά στη καταγραφή δημογραφικών παραμέτρων και τη βιολογία ατόμων της μύγας της Μεσογείου που εκτράφησαν σε μήλα που συλλέχθηκαν κοντά στη Θεσσαλονίκη (Βόρεια Ελλάδα) πραγματοποιήθηκε από τον Papadopoulos et al., (2002). Βρέθηκε πως η ανάπτυξη των ανηλικών σταδίων στα μήλα ποικιλίας 'Golden Delicious' διήρκεσε σχεδόν 1 μήνα. Κατά προσέγγιση, το 33% των αυγών κατάφερε να φτάσει στο στάδιο του ενηλικού. Πάνω από 80% των θηλυκών ήταν αναπαραγωγικά ώριμα στην ηλικία των 10 ημερών και επίσης πάνω από 80% αυτών είχαν συζευχθεί μέχρι τη 15^η μέρα. Το προσδόκιμο επιβίωσης στην έξοδο των ενηλικών από το νυμφικό περίβλημα ήταν περίπου 10 μέρες υψηλότερο στα αρσενικά απ' ό τι στα θηλυκά άτομα (59,9 έναντι 51,5 ημέρες). Η μέση καθαρή ωοπαραγωγή ήταν 562,4 αυγά και ο μέσος ρυθμός της ημερήσιας ωοτοκίας ήταν περίπου 11 αυγά. Η ημερήσια αύξηση του πληθυσμού ήταν 8% και η μέση διάρκεια έως την επόμενη γενιά ήταν 53 ημέρες. Η ανάπτυξη του πληθυσμού στα μήλα απαρτίζονταν από 96% ως ανήλικα (αυγά, προνύμφες, νύμφες) και μόνο 4% ως ενήλικα (Papadopoulos et al, 2002). Η διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών που παρατηρήθηκε σε αυτήν την έρευνα ήταν πιο παρατεταμένη από αυτήν που κατέγραψε ο Carey, (1984) για διάφορους άλλους ξενιστές όπως το σύκο, το βερίκοκο, το ροδάκινο, το πορτοκάλι, αλλά πιο σύντομη απ' ό τι στο κυδώνι. Γενικά, υπάρχει σημαντική παραλλακτικότητα στο χρόνο ανάπτυξης και την επιβίωση των προνυμφών σε διαφορετικούς ξενιστές (Krainacker et al., 1987). Η διαφορετική περιεκτικότητα θρεπτικών συστατικών του κάθε ξενιστή μπορεί να επηρεάσει σημαντικά τη διάρκεια της προνυμφικής ανάπτυξης. Για παράδειγμα, σε έρευνα του Kaspi et al., (2002) αναφέρθηκε ότι όσο πιο υψηλά είναι τα ποσοστά των πρωτεϊνών στη διατροφή των προνυμφών τόσο πιο σύντομη θα είναι η διάρκεια ανάπτυξης τους και τόσο πιο μεγάλο το μέγεθος των ατόμων που προκύπτουν. Το επίπεδο πρωτεΐνης στους ώριμους καρπούς είναι υψηλότερο σε ξενιστές που ευνοούν τη σύντομη

διάρκεια ανάπτυξης όπως π.χ. το σύκο, το ροδάκινο και το πορτοκάλι απ' ότι το μήλο (Carey, 1984; Krainacker et al., 1987; Kaspi et al., 2002; Papadopoulos, 2002;). Γενικότερα, οι ρυθμοί ανάπτυξης του πληθυσμού και της μέσης διάρκειας μέχρι την επόμενη γενιά είναι συντομότεροι για τους πληθυσμούς που έχουν προσαρμοστεί στις εργαστηριακές συνθήκες συγκριτικά με τους άγριους πληθυσμούς (Vargas and Carey, 1989). Οι διαφορές μεταξύ των αποτελεσμάτων της συγκεκριμένης έρευνας και άλλων παρόμοιων ερευνών οφείλονται κυρίως στη διαφορετική προέλευση των πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου (φυλή, ξενιστής, γεωγραφική περιοχή) καθώς και στις διαφορετικές συνθήκες που διεξήχθησαν τα πειράματα (Papadopoulos et al., 2002).

Σχετικά με τα εσπεριδοειδή έχει αναφερθεί ότι ο φλοιός του καρπού τους είναι το πρώτο εμπόδιο που πρέπει να αντιμετωπίσουν τα αυγά και οι προνύμφες των *Terphritidae*. Προκειμένου να μπορούν να επιβιώνουν και να αναπτύσσονται, οι νεοεκκολαφθείσες προνύμφες πρέπει να καταφέρουν να ορύσσουν στοά από το φλοιό στο ενδοκάρπιο, που είναι και το πιο θρεπτικό γι' αυτές τμήμα του καρπού. Η είσοδος στο φλοιό των εσπεριδοειδών σχετίζεται με υψηλά επίπεδα θνησιμότητας των προνυμφών τα οποία αποδίδονται στις τοξικές επιδράσεις των αιθέριων ελαίων του φλοιού (Back and Pemberton, 1915; Greany et al., 1983; Calkins and Webb, 1988). Αν και η επιβίωση των προνυμφών στο φλοιό των εσπεριδοειδών αποτελεί τον πιο σημαντικό παράγοντα για την επιτυχή ανάπτυξη και εξέλιξη τους, ωστόσο υπάρχει έλλειψη σε ποσοτικές πληροφορίες που αφορούν στις επιδράσεις των διαφορετικών τύπων ιστού στην απόδοση των αυγών και των προνυμφών. Εκτός από τη θνησιμότητα, δεν υπάρχουν πληροφορίες σχετικά με την επίδραση των διαφορετικών τμημάτων του καρπού σε άλλα δημογραφικά χαρακτηριστικά των ανήλικων σταδίων, όπως π.χ. η διάρκεια ανάπτυξης τους (Papachristos, 2008).

1.10 Σκοπός

Η μύγα της Μεσογείου έχει χρησιμοποιηθεί εκτεταμένα τις τελευταίες δεκαετίες ως ένας οργανισμός μοντέλο για δημογραφικές έρευνες. Για την πραγματοποίηση των δημογραφικών ερευνών βασική προϋπόθεση αποτελεί η πολύ καλή γνώση της βιολογίας του εντόμου καθώς και πως αυτή επηρεάζεται από τις διαφορετικές συνθήκες υπό τις οποίες αναπτύσσονται όλα τα στάδια του εντόμου από το αυγό μέχρι και το ενήλικο. Παράγοντες γνωστοί για την επίδρασή τους τόσο στα ποσοτικά

όσο και στα ποιοτικά χαρακτηριστικά των ανηλικών και ενηλικών ατόμων της μύγας της Μεσογείου είναι η θερμοκρασία υπό την οποία αναπτύσσεται το κάθε στάδιο του εντόμου, ο ξενιστής στον οποίο τρέφονται οι προνύμφες και η φυλή από την οποία προέρχεται ο πληθυσμός που μελετάται. Οποιαδήποτε διαφοροποίηση σε αυτές τις παραμέτρους μπορεί να επιφέρει διαφορετικά αποτελέσματα στην κάθε δημογραφική έρευνα. Εξάλλου, οι συνθήκες ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων καθορίζουν σε μεγάλο βαθμό την επιτυχή ενηλικίωση των ατόμων επιδρώντας σε χαρακτηριστικά όπως η επιβίωση και η ωοπαραγωγή. Το κατά πόσο επηρεάζονται οι απόγονοι ενός άγριου πληθυσμού της μύγας της Μεσογείου από την ηλικία των μητρικών θηλυκών καθώς και από την παραλλακτικότητα της διάρκειας ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων εντός φυσικού ξενιστή δεν έχει μελετηθεί εκτενώς και απαιτούνται περαιτέρω έρευνες.

Στην παρούσα διατριβή έγινε διερεύνηση των σχέσεων μεταξύ (α) της ηλικίας των μητρικών θηλυκών από τα οποία προήλθαν οι προνύμφες, (β) της παραλλακτικότητας που παρουσίασε η διάρκεια ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων εντός των καρπών και (γ) των δημογραφικών χαρακτηριστικών των ενηλικών που προέκυψαν. Εξετάστηκε δηλαδή ο τρόπος με τον οποίο επέδρασε η παραλλακτικότητα της διάρκειας ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων στα δημογραφικά χαρακτηριστικά των ενηλικών που προέκυψαν.

2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

2.1 Συνθήκες εργαστηρίου

Τα πειράματα της παρούσας διατριβής πραγματοποιήθηκαν στο Εργαστήριο Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας από το Φεβρουάριο έως τον Οκτώβριο του 2019. Η πειραματική διαδικασία ολοκληρώθηκε σε δύο εντομοδομάτια στα οποία επικρατούσαν διαφορετικές συνθήκες θερμοκρασίας. Οι συνθήκες θερμοκρασίας και σχετικής υγρασίας ρυθμίζονταν με κλιματικές μονάδες STULZCompTrol 1001 (DiamarLtd.). Συγκεκριμένα, τα μητρικά έντομα και οι ενήλικοι απόγονοι αυτών διατηρούνταν σε θερμοκρασία 25 ± 1 °C, σχετική υγρασία $65 \pm 5\%$ και φωτοπερίοδο L14: D10 όπου η φωτόφαση διαρκούσε από τις 07:00 το πρωί έως και 20:00 το απόγευμα. Οι καρποί των μήλων στους οποίους αναπτύχθηκαν οι προνύμφες της μύγας της Μεσογείου διατηρούνταν σε

θερμοκρασία 18 ± 1 °C, σχετική υγρασία $65 \pm 5\%$ και φωτοπερίοδο L14:D10. Το φως εντός των εντομοδοματίων παρεχόταν κυρίως από λαμπτήρες φθορίου και δευτερευόντως από φυσικό φως που διερχόταν από τα τέσσερα παράθυρα της οροφής. Η ρύθμιση της φωτοπεριόδου πραγματοποιούνταν με συσκευές-χρονόμετρα προσαρμοσμένες στην παροχή ηλεκτρικού ρεύματος των λαμπτήρων.

2.2 Έντομα που χρησιμοποιήθηκαν και μέθοδος εκτροφής της μύγας της Μεσογείου

Ο πληθυσμός της μύγας της Μεσογείου που χρησιμοποιήθηκε για τη διεξαγωγή των πειραμάτων προήλθε από προσβεβλημένα μήλα τα οποία συλλέχθηκαν στην περιοχή της Θεσσαλονίκης (αγρόκτημα Α.Π.Θ.) και εκτράφηκε για δύο γενιές στο εργαστήριο (F2).

Στις 13/1/2019 τοποθετήθηκε τεχνητό υπόστρωμα ωοτοκίας (dome) με προσθήκη νερού και φυσικού χυμού πορτοκαλιού για ένα 24ωρο σε ξύλινο κλουβί εκτροφής (30x30x30 cm) που περιείχε περίπου 200 ενήλικα (100 θηλυκά και 100 αρσενικά). Το τεχνητό υπόστρωμα ωοτοκίας (dome), αποτελούταν από ένα πλαστικό ημισφαίριο κόκκινου χρώματος με διάμετρο 5 cm και πάχος 1,5 cm το οποίο έφερε περίπου 40-50 ομοιογενώς κατανεμημένες σπές με διάμετρο 1 mm. Η βάση στήριξης αποτελούταν από ένα πλαστικό τρυβλίο (διαμέτρου 3 cm) όπου τοποθετούνταν ένα μικρό, κυλινδρικό, πλαστικό δοχείο (με διάμετρο 1,5cm και ύψος 1cm) που περιείχε χυμό πορτοκαλιού για την προσέλκυση των θηλυκών για ωοτοκία. Την επόμενη ημέρα (14/1) τα αυγά που είχαν ωοτοκηθεί από τα θηλυκά της εκτροφής συλλέχθηκαν με τη βοήθεια ενός μαλακού πινέλου από την κοιλότητα του dome και απλώθηκαν σε ομάδες των 100-150 στην επιφάνεια 6 δίσκων βαμβακιού οι οποίοι είχαν εμποτιστεί με τεχνητή τροφή. Η σύσταση της τεχνητής τροφής ήταν η εξής: 100 gr κρυσταλλικής ζάχαρης (σακχαρόζη), 100 gr μαγιά μύρας, 50 gr σογιάλεου, 8 gr κιτρικού οξέος, 8 gr ασκορβικού οξέος, 2 gr μίγματος αλάτων, 1.5 gr προπιονικού νατρίου και 500 ml νερού (Boller, 1985). Στη συνέχεια, οι δίσκοι βάμβακος τοποθετήθηκαν ατομικά σε αποστειρωμένα γυάλινα τρυβλία διαμέτρου 5 cm. Τα τρυβλία εισήχθησαν σε πλαστική λεκάνη πάνω σε στρώμα στεγνής και αποστειρωμένης, λεπτόκοκκης άμμου, η οποία θα βοηθούσε αργότερα στη νύμφωση των εντόμων. Η αποστείρωση της άμμου πραγματοποιούνταν σε ειδικό κλίβανο, στους 150 °C, για περίπου 8 ώρες με σκοπό την εξάλειψη παθογόνων μικροοργανισμών που

αναπτύσσονται κατά την ανάπτυξη και το μεταβολισμό των προνυμφών. Μετά από 4 μέρες, στις 18/1, προστέθηκε δεύτερος δίσκος βαμβακιού με τεχνητή τροφή επάνω στον ήδη υπάρχοντα με σκοπό την αύξηση του θρεπτικού υποστρώματος των προνυμφών. Επίσης, την ίδια ημέρα το κάλυμμα του τρυβλίου απομακρύνθηκε, για τη διευκόλυνση της μετακίνησης των προνυμφών στην άμμο και τη νύμφωση. Στις 22/1, παρατηρήθηκαν οι πρώτες νύμφες η διαδικασία της νύμφωσης διήρκεσε συνολικά 4 μέρες, μέχρι τις 25/1, όταν νυμφώθηκε το σύνολο των προνυμφών. Έπειτα από κοσκίνισμα της άμμου συλλέχθηκαν συνολικά 638 νύμφες, οι οποίες μοιράστηκαν σε 4 τρυβλία και τοποθετήθηκαν σε 4 κλουβιά από Plexiglass 20x20x20 cm εφοδιασμένα με νερό (πλαστικά φιαλίδια με νερό και σπογγώδες φιτίλι) και τροφή ενηλίκων σε στερεά μορφή (κρυσταλλική ζάχαρη και υδρολυμένη μαγιά σε αναλογία 4:1) (Εικόνα 8). Η έξοδος των ενηλίκων πραγματοποιήθηκε στις 4/2/2019. Η παραπάνω διαδικασία επαναλήφθηκε τρεις φορές ακόμα για λόγους ασφαλείας, σε περίπτωση που ο αριθμός των νυμφών, ο αριθμός των ενηλίκων που θα προέκυπταν καθώς και η αναλογία φύλου μεταξύ αυτών δεν επαρκούσε για τη διεξαγωγή του πειράματος.



Εικόνα 8: Κλουβί Plexiglass 20x20x20 cm για τη διατήρηση των μητρικών εντόμων.

2.3 Διατήρηση μητρικών εντόμων

Μετά την έξοδό τους από το νυμφικό περίβλημα, τα ενήλικα μεταφέρθηκαν με τη βοήθεια ενός αναρροφητήρα στα τελικά τους κλουβιά (Plexiglass 20x20x20 cm) σε ομάδες των 10 θηλυκών και 10 αρσενικών σε κάθε κλουβί. Συνολικά, χρησιμοποιήθηκαν 10 κλουβιά από τα οποία τα 5 αποτελούσαν τα πειραματικά κλουβιά με τα μητρικά έντομα και τα άλλα 5 χρησιμοποιήθηκαν σαν back-up (200 μητρικά έντομα). Καθημερινά, πραγματοποιούταν παρακολούθηση και καταγραφή

της θνησιμότητας σε κάθε κλουβί. Κατά την 9^η και 39^η ημέρα (δηλαδή τη μέρα τοποθέτησης του dome για συλλογή των αυγών που προορίζονταν για εμφύτευση την 10^η και 40^η μέρα) γινόταν αντικατάσταση των νεκρών ατόμων στα 5 πειραματικά κλουβιά από τα διαθέσιμα έντομα των back-ups. Αυτό αποσκοπούσε στο να είναι πλήρη τα πειραματικά κλουβιά κατά την τοποθέτηση του dome προκειμένου να επιτευχθεί η μέγιστη δυνατή ωοπαραγωγή ώστε να μη δημιουργηθεί κάποιο πρόβλημα κατά την εμφύτευση (π.χ. μη επαρκής αριθμός αυγών). Οι 3 πλευρές των κλουβιών καλύπτονταν από μια λεπτή οργαντίνα που βοηθούσε στον αερισμό, ενώ στη μια πλευρά υπήρχε μια οπή-είσοδος η οποία σφραγιζόταν από πλαστικό γιαουρτόκουτο με αντίστοιχη διάμετρο. Στο κάθε κλουβί υπήρχε ένα τρυβλίο που περιείχε την τροφή των ενηλίκων καθώς και ένα πλαστικό φιαλίδιο με νερό και φιτίλι (Εικόνα 8). Την 9^η μέρα μετά από την έξοδο των μητρικών ατόμων, τοποθετήθηκε στα κλουβιά Plexiglass τεχνητό υπόστρωμα ωοτοκίας (dome) με σκοπό τη συλλογή των αυγών και την εμφύτευση τους στους καρπούς την επόμενη μέρα.

2.4 Εμφύτευση αυγών στους καρπούς

Προκειμένου να προκληθεί παραλλακτικότητα στη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών της μύγας της Μεσογείου, εμφυτεύθηκαν αυγά σε φυσικό ξενιστή. Για το σκοπό αυτό χρησιμοποιήθηκαν μήλα ποικιλίας Golden Delicious. Πριν από την εμφύτευση, οι καρποί πλένονταν επαρκώς και αφήνονταν να στεγνώσουν σε σκοτεινό και δροσερό μέρος για μια ώρα. Στη συνέχεια, οι καρποί μεταφέρονταν στο χώρο του στερεοσκοπίου όπου με τη βοήθεια μεταλλικής αποστειρωμένης βελόνας δημιουργούνταν 4 οπές αντιδιαμετρικά σε κάθε καρπό. Τα αυγά που προέρχονταν από τα μητρικά έντομα μεταφέρονταν από το dome στην επιφάνεια μαύρου στυπόχαρτου και με τη βοήθεια του στερεοσκοπίου και ενός μαλακού πινέλου συλλέγονταν και εμφυτεύονταν 5 αυγά σε κάθε οπή (20 συνολικά σε κάθε καρπό). Μετά την εμφύτευση, οι οπές καλύπτονταν με μικρά πλακίδια κολλητικής ταινίας και με την καρφίτσα ανοιγόταν μια μικρή οπή στην ταινία με στόχο την προσομοίωση με το νύγμα ωοτοκίας. Συνολικά εμφυτεύθηκαν 40 καρποί με αυγά που προέρχονταν από μητρικά θηλυκά ηλικίας 10 ημερών (800 αυγά) και 40 καρποί με αυγά που προέρχονταν από μητρικά θηλυκά ηλικίας 40 ημερών (800 αυγά). Η διαδικασία της εμφύτευσης ήταν αρκετά χρονοβόρος και ολοκληρωνόταν σε 2 ημέρες (20+20 καρποί) ακολουθώντας τα ίδια ακριβώς βήματα (Εικόνα 9).



Εικόνα 9: Υλικά που χρησιμοποιήθηκαν κατά τη διάρκεια της εμφύτευσης.

2.5 Παρακολούθηση νύμφωσης

Μετά την ολοκλήρωση της εμφύτευσης, ο κάθε καρπός τοποθετούταν ατομικά σε γιαουρτόκουτο, πάνω σε λεπτό στρώμα αποστειρωμένης άμμου, όπου θα πραγματοποιούνταν η νύμφωση και καλυπτόταν από λεπτή οργαντίνη, ώστε να αποφεύγονται δευτερογενείς προσβολές από άλλα έντομα (π.χ. *Drosophilidae*). Σε κάθε γιαουρτόκουτο καταγραφόταν η ημερομηνία εμφύτευσης και η ηλικία των μητρικών θηλυκών από τα οποία προέρχονταν τα αυγά. Οι καρποί διατηρούνταν σε εντομοδωμάτιο με θερμοκρασία 18 °C (Εικόνα 10).



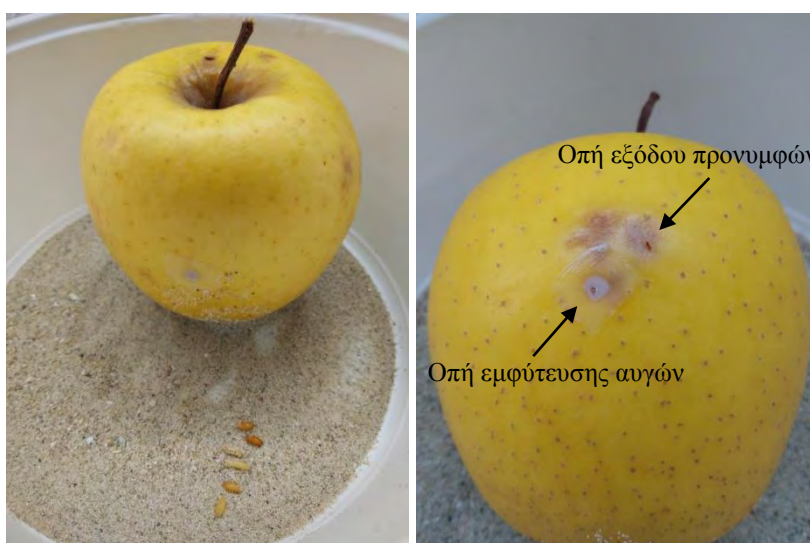
Εικόνα 10: Εντομοδωμάτιο ανάπτυξης των προνυμφών στους 18 °C. Διακρίνονται οι προσβεβλημένοι καρποί.

Καθημερινά, ελεγχόταν η νύμφωση σε κάθε καρπό και καταγραφόταν ο αριθμός των νυμφών και η ημερομηνία νύμφωσης της κάθε μίας από αυτές. Πιο αναλυτικά, απομακρυνόταν η οργαντίνη από κάθε γιαουρτόκουτο και με μεγάλη προσοχή

μετακινούνταν ο καρπός προκειμένου να διαπιστωθεί αν κάποια προνύμφη είχε εξέλθει για νύμφωση στην άμμο. Για μεγαλύτερη διευκόλυνση, η άμμος κοσκινίζονταν σε ένα καθαρό γιαουρτόκουτο και όσες νύμφες συλλέγονταν τοποθετούνταν ατομικά με τη βοήθεια μιας μαλακής ανατομικής λαβίδας σε μικρά τρυβλία που έφεραν την κατάλληλη σήμανση με πληροφορίες σχετικά με την ημερομηνία εμφύτευσης των αυγών και την ημερομηνία νύμφωσης. Οι νύμφες διατηρούνταν σε θερμοκρασία 25 °C και φωτοπερίοδο 14:10 Φ:Σ. Επίσης, να σημειωθεί ότι κατά την παρακολούθηση των νυμφών μεγάλη προσοχή έπρεπε να δοθεί και στον καρπό καθώς πολλές από τις προνύμφες είχαν την τάση να νυμφώνονται προσκολλημένες στο κάτω μέρος του καρπού (Εικόνες 10,11,12). Συνολικά συλλέχθηκαν 594 νύμφες που προέρχονταν από μητρικά θηλυκά ηλικίας 10 ημερών και 473 νύμφες από μητρικά θηλυκά ηλικίας 40 ημερών.



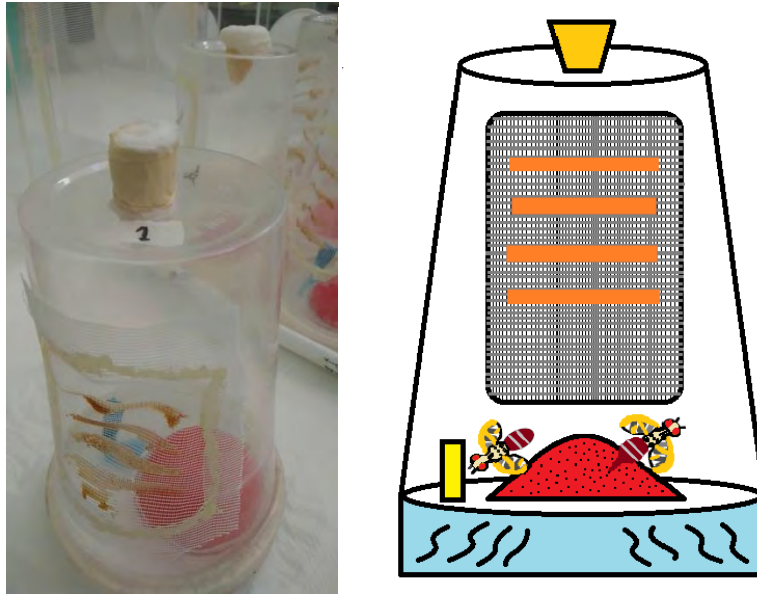
Εικόνα 11: Προνύμφη της μύγας της Μεσογείου κατά την έξοδο της από τον καρπό.



Εικόνα 12: Νύμφες και προνύμφες που εξήλθαν από τον καρπό για να νυμφωθούν στο έδαφος (αριστερά). Οπή εμφύτευσης των αυγών και η οπή εξόδου των προνυμφών (δεξιά).

2.6 Δημογραφία ενηλίκων

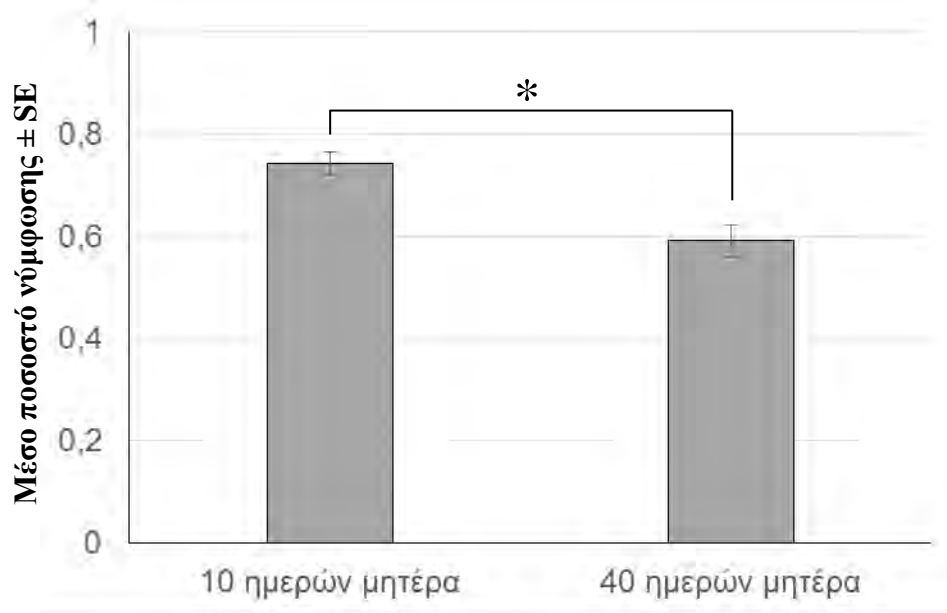
Κατά την παραμονή των νυμφών στο εντομοδωμάτιο με τους 25 °C και φωτοπερίοδο 14:10 Φ:Σ πραγματοποιούταν καθημερινή παρακολούθηση της εξόδου των ενηλίκων. Πιο συγκεκριμένα, όταν κάποιο ενήλικο εξερχόταν από το νυμφικό περίβλημα, το τρυβλίο τοποθετούταν σε ένα κενό κλουβί Plexiglass όπου και ανοιγόταν. Η χρήση του κλουβιού αποσκοπούσε στη μείωση του κινδύνου διαφυγής του ενηλίκου. Στη συνέχεια με τη βοήθεια ενός αναρροφητήρα το ενήλικο τοποθετούταν σε ατομικό κλουβί. Για την κατασκευή των ατομικών κλουβιών, χρησιμοποιήθηκαν διαφανή, πλαστικά ποτήρια χωρητικότητας 400 ml, στα οποία προσαρμόζονταν πλαστικά τρυβλία Petri με διάμετρο 9 mm. Στο πλευρικό τοίχωμα των ποτηριών σχηματιζόταν μια οπή 5 x 5 cm που καλύπτονταν με οργαντίνα προκειμένου να μην δημιουργούνται ασφυκτικές συνθήκες για τα έντομα. Στα τρυβλία που προσομοίαζαν τη βάση των κλουβιών είχε ενσωματωθεί τεχνητό υπόστρωμα ωτοκίας (dome). Στα τοιχώματα των ποτηριών και συγκεκριμένα πάνω στην οργαντίνα τοποθετούταν με τη βοήθεια μιας πιπέτας η τροφή των ενηλίκων (ζάχαρη, υδρολυμένη μαγιά και νερό σε αναλογία 4:1:5) σε διάταξη 4-5 παράλληλων ευθειών γραμμών. Για την εξασφάλιση του νερού στα ενήλικα άτομα, η βάση έφερε μια μικρή οπή στην οποία τοποθετούταν το φιλί και επικοινωνούσε με το νερό που βρισκόταν στο πλαστικό τρυβλίο στήριξης του ατομικού κλουβιού. Σε κάθε ατομικό κλουβί τοποθετούταν ένα αρσενικό και ένα θηλυκό της μύγας της Μεσογείου, παραπλήσιας ηλικίας. Στην κορυφή του κλουβιού υπήρχε μια μικρή οπή που αποτελούσε την είσοδο των εντόμων η οποία και καλύπτονταν με μικρό φελλό ή βαμβάκι. Η ανανέωση της τροφής και του νερού γινόταν σε εβδομαδιαία βάση (Εικόνα 13).



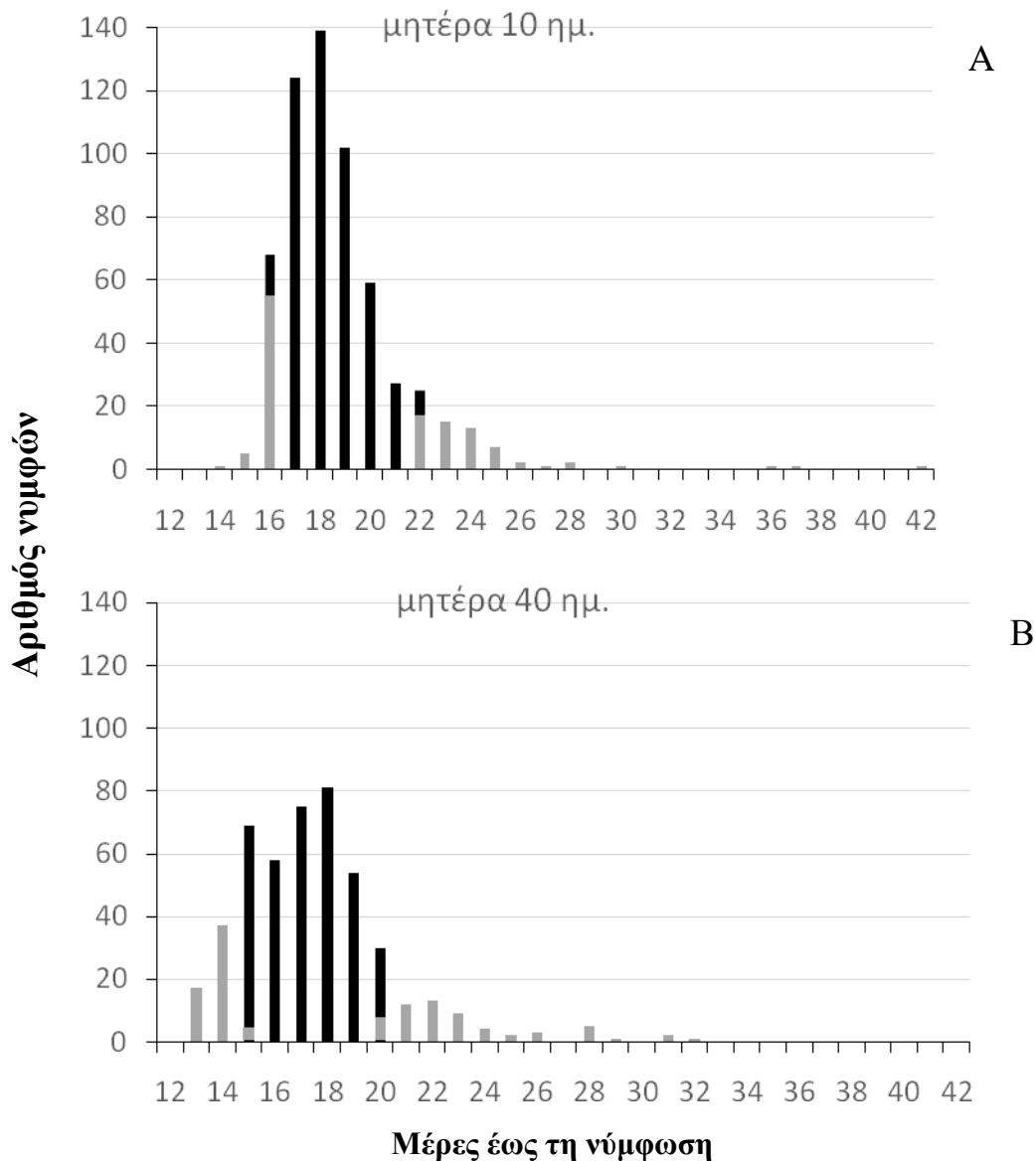
Εικόνα 13: Ατομικό κλουβί διατήρησης για τα ζεύγη ενηλίκων.

Τα ενήλικα άτομα που προέκυψαν από την εμφύτευση των αυγών στους καρπούς τοποθετήθηκαν ανά ζεύγη σε ατομικά κλουβιά, όπως αυτά που περιγράφονται παραπάνω. Η επιλογή των ενηλίκων έγινε με βάση τη διάρκεια ανάπτυξης των ανήλικων σταδίων τους (αυγό έως έξοδος ενήλικου). Με τον τρόπο αυτό συμπληρώθηκαν 30 ζευγάρια σύντομης διάρκειας ανάπτυξης και 30 ζευγάρια μακράς διάρκειας ανάπτυξης που προήλθαν από μητέρες ηλικίας 10 ημερών. Επιπλέον, συλλέχθηκαν και τοποθετήθηκαν σε ατομικά κλουβιά για μελέτη των δημογραφικών τους χαρακτηριστικών 30 ζευγάρια σύντομης διάρκειας ανάπτυξης και 30 ζευγάρια μακράς διάρκειας ανάπτυξης που προήλθαν από μητέρες ηλικίας 40 ημερών. Ο διαχωρισμός και η επιλογή των ενηλίκων που θα αποτελούσαν τα ζευγάρια μακράς διάρκειας ανάπτυξης ήταν αρκετά κρίσιμος καθότι ήταν άγνωστο το ακριβές ποσοστό των νυμφών που θα έδιναν ενήλικα (Διάγραμμα 1) καθώς και η αναλογία φύλου. Συνεπώς, κάθε ενήλικο που εξερχόταν από το νυμφικό περίβλημα διατηρούταν ατομικά σε κλουβί με κατάλληλη σήμανση μέχρι την ολοκλήρωση της εξόδου των ενηλίκων από το σύνολο των νυμφών. Στη συνέχεια, υπολογίστηκε ο αριθμός των νυμφών που κατατάσσονταν σε μακράς διάρκειας ανάπτυξης και επιλέχθηκαν τα 30 ζευγάρια των ενηλίκων που προέκυψαν από αυτές (Διάγραμμα 2). Κάθε ατομικό κλουβί έφερε κατάλληλη σήμανση με πληροφορίες σχετικά με τη διάρκεια ανάπτυξης των ανήλικων σταδίων των ατόμων που αποτελούσαν το ζευγάρι. Πιο συνοπτικά, για τον έλεγχο της επίδρασης της ηλικίας των μητρικών εντόμων και της διάρκειας

ανάπτυξης των προνυμφών στα χαρακτηριστικά αρμοστικότητας των ενηλίκων ατόμων δημιουργήθηκαν 4 ομάδες ζευγαριών της μύγας της Μεσογείου που έφεραν το εξής υπόβαθρο: 1) ενήλικα που προήλθαν από μητέρες 10 ημερών και είχαν σύντομη διάρκεια προνυμφικής ανάπτυξης, 2) ενήλικα που προήλθαν από μητέρες 10 ημερών και είχαν μακρά διάρκεια προνυμφικής ανάπτυξης, 3) ενήλικα που προήλθαν από μητέρες 40 ημερών και είχαν σύντομη διάρκεια προνυμφικής ανάπτυξης και 4) ενήλικα που προήλθαν από μητέρες 40 ημερών και είχαν μακρά διάρκεια προνυμφικής ανάπτυξης.



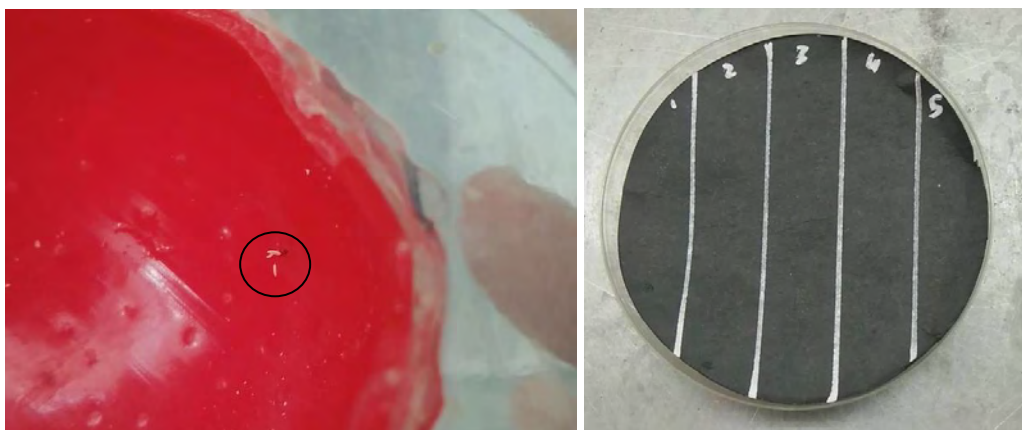
Διάγραμμα 1: Μέσο ποσοστό νύμφωσης του συνολικού αριθμού αυγών που εμφυτεύθηκαν σε μήλα ποικιλίας Golden Delicious από μητέρες ηλικίας 10 και 40 ημερών.



Διάγραμμα 2: Κατανομή της διάρκειας ανάπτυξης των προνυμφών σε μήλα. Τα αυγά προήλθαν από θηλυκά ηλικίας 10 ημερών (A) και 40 ημερών (B). Τα ενήλικα που χρησιμοποιήθηκαν στα πειράματα μελέτης της δημογραφίας προήλθαν από προνύμφες σύντομης και μακράς διάρκειας ανάπτυξης που απεικονίζονται με γκρι χρώμα.

Καθημερινά από την ημέρα της εξόδου του ενηλίκου έως και το θάνατο του καταγράφονταν η επιβίωση και η ωοπαραγωγή. Για την ακρίβεια, σε καθημερινή βάση το ατομικό κλουβί απομακρυνόταν με προσοχή από τη βάση στήριξης του και το τεχνητό υπόστρωμα ωοτοκίας ελεγχόταν για την ύπαρξη αυγών. Όπου εντοπίζονταν αυγά απομακρύνονταν από το dome με τη βοήθεια ενός υγρού πινέλου

και γινόταν εναπόθεση τους στην επιφάνεια στυπόχαρτου μαύρου χρώματος όπου και καταμετρούνταν. Επίσης, έπρεπε να δίνεται μεγάλη προσοχή και στο τριβλίο που περιείχε το νερό των ενηλίκων λόγω της πτώσης μερικών αυγών σε αυτό. Η θνησιμότητα διαπιστώνονταν εύκολα και καταγραφόταν η ημερομηνία θανάτου για το κάθε άτομο (Εικόνα 14).



Εικόνα 14: Διακρίνεται ο ωοθέτης του θηλυκού κατά την εναπόθεση των αυγών στο τεχνητό υπόστρωμα ωστοκίας (dome) (αριστερά). Στυπόχαρτο μαύρου χρώματος για την καθημερινή καταμέτρηση αυγών στο πείραμα δημογραφίας (δεξιά).

2.7 Στατιστική ανάλυση

Οι επιδράσεις της ηλικίας της μητέρας, της διάρκειας ανάπτυξης της προνύμφης και του μεγέθους της νύμφης (μήκος, πλάτος) στην επιβίωση κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης των ανηλίκων σταδίων ελέγχθηκε με το μοντέλο της διωνυμικής λογιστικής παλινδρόμησης (binary logistic regression). Το μοντέλο αναλόγων κινδύνων Cox (Cox proportional hazards model) χρησιμοποιήθηκε για την αξιολόγηση των επιδράσεων των παραπάνω παραγόντων καθώς και του φύλου στη διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών, των νυμφών αλλά και στο συνολικό φάσμα της ανήλικης ζωής των εντόμων. Επίσης, το μοντέλο αναλόγων κινδύνων Cox εφαρμόστηκε προκειμένου να ελεγχθούν και οι επιδράσεις της ηλικίας της μητέρας, της διάρκειας ανάπτυξης της προνύμφης και του φύλου στο προσδόκιμο επιβίωσης των ενήλικων ατόμων της μύγας της Μεσογείου. Οι διαφορές στην ωοπαραγωγή ανάμεσα στα θηλυκά που είχαν σύντομη ή μακρά διάρκεια προνυμφικής ανάπτυξης από μητέρες 10 ή 40 ημερών εκτιμήθηκαν με τη μονομεταβλητή ανάλυση παραλλακτικότητας (Univariate Analysis of Variance). Τέλος, οι επιδράσεις της

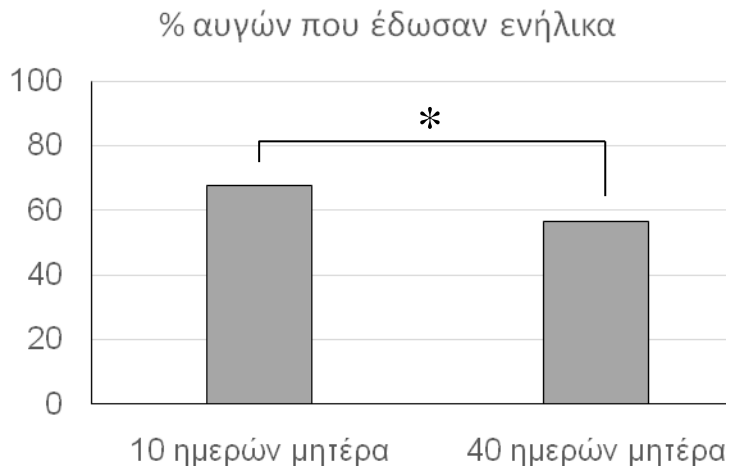
ηλικίας της μητέρας, της διάρκειας ανάπτυξης της προνύμφης και του μεγέθους της νύμφης (μήκος, πλάτος) στις περιόδους προωτοκίας, ωτοκίας και μεταωτοκίας ελέγχθηκαν και πάλι με το μοντέλο αναλόγων κινδύνων Cox. Όλες οι αναλύσεις των δεδομένων πραγματοποιήθηκαν χρησιμοποιώντας το λογιστικό πακέτο SPSS 25.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, U.S.A.).

3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

3.1 Ποσοστά επιβίωσης και διάρκεια ανάπτυξης ανηλικών σταδίων για το σύνολο των αυγών που εμφυτεύτηκαν σε μήλα.

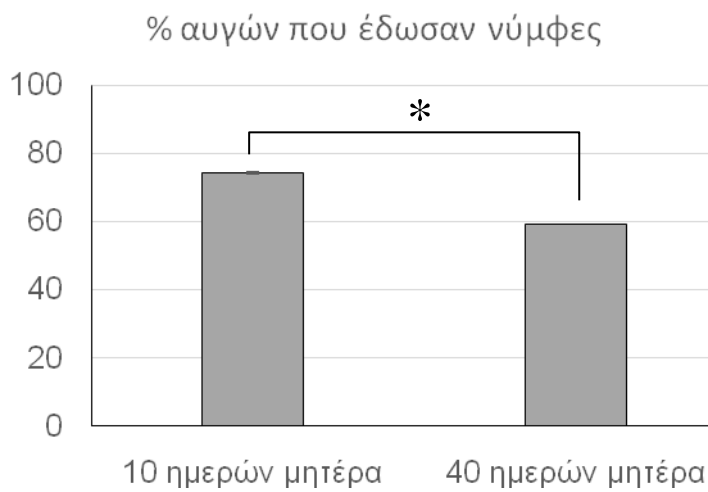
Τα ποσοστά επιβίωσης της συνολικής ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων (από αυγό σε ενήλικο), καθώς επίσης του προνυμφικού σταδίου (από αυγό σε νύμφη) και του νυμφικού σταδίου (από νύμφη σε ενήλικο) για το σύνολο των αυγών που ωοτοκήθηκαν από θηλυκά ηλικίας 10 και 40 ημερών και εμφυτεύτηκαν σε μήλα δίνονται στο Διάγραμμα 1. Τα ποσοστά επιβίωσης από αυγό σε ενήλικο και από αυγό σε νύμφη ήταν υψηλότερα για τους απογόνους των θηλυκών ηλικίας 10 ημερών σε σύγκριση με τους απογόνους θηλυκών ηλικίας 40 ημερών (Wald test $t_{\text{αυγό-ενήλικο}} = 21.67$, $t_{\text{αυγό-νύμφη}} = 41.74$, $df = 1$, $P < 0.001$). Συγκεκριμένα, το 67,75% των αυγών που προήλθαν από μητέρες 10 ημερών έφτασαν στο στάδιο του ενηλικού, ενώ μόλις το 56,5% των αυγών που προήλθαν από μητέρες 40 ημερών έδωσαν ενήλικα. Αντίστοιχα, το 74,25% των αυγών που ωοτοκήθηκαν από μητέρες 10 ημερών έδωσαν νύμφες, ενώ τα αυγά που ωοτοκήθηκαν από μητέρες ηλικίας 40 ημερών νυμφώθηκαν σε ποσοστό 59,12% (Διάγραμμα 1 A, B). Αντιθέτως, η επιβίωση από νύμφη σε ενήλικο ήταν υψηλότερη για τα άτομα που προήλθαν από θηλυκά ηλικίας 40 ημερών σε σχέση με αυτά που προήλθαν από θηλυκά ηλικίας 10 ημερών (Wald test $t = 7.42$, $df = 1$, $P < 0.05$). Αναλυτικότερα, οι νύμφες που ωοτοκήθηκαν από θηλυκά 40 ημερών έδωσαν ενήλικα σε ποσοστό 95,56%, ενώ το 91,24% των νυμφών που προήλθαν από θηλυκά 10 ημερών κατάφερε να ενηλικιωθεί (Διάγραμμα 1 Γ).

Ποσοστό αυγών που έδωσαν ενήλικα



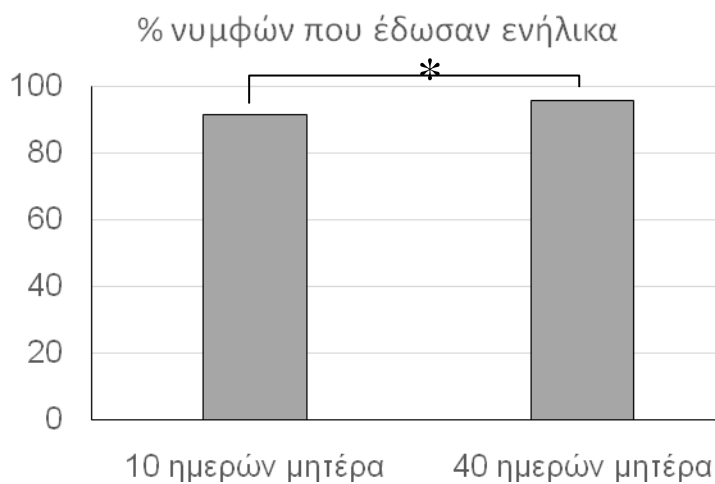
A

Ποσοστό αυγών που έδωσαν νύμφες



B

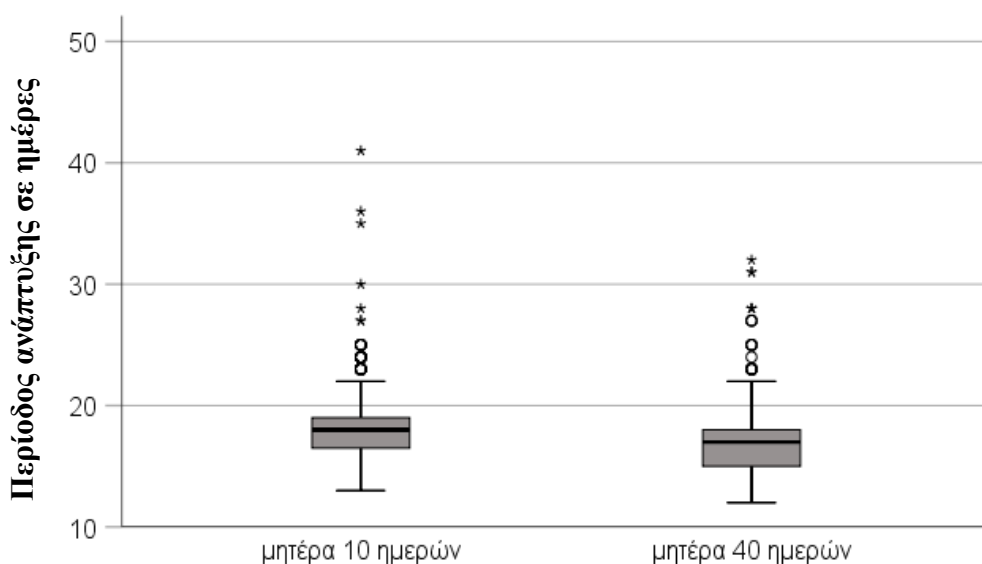
Ποσοστό νυμφών που έδωσαν ενήλικα



Γ

Διάγραμμα 1: Ποσοστά επιβίωσης από αυγό σε ενήλικο (A), από αυγό σε νύμφη (B), και από νύμφη σε ενήλικο (Γ) ατόμων που προήλθαν από θηλυκά ηλικίας 10 και 40 ημερών. Συνολικά εμφυτεύτηκαν 800 αυγά που παρήγαγαν θηλυκά κάθε ηλικιακής κλάσης. Τα αυγά εμφυτεύτηκαν τεχνητά σε μήλα ποικιλίας Golden Delicious.

Στο Διάγραμμα 2 δίνεται η διάρκεια ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων (από αυγό σε νύμφη) του συνόλου των ατόμων που προήλθαν από μητέρες ηλικίας 10 και 40 ημερών. Η διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών ήταν σημαντικά μεγαλύτερη για τους απογόνους των θηλυκών ηλικίας 10 ημερών σε σχέση με τους απογόνους των θηλυκών ηλικίας 40 ημερών (Wald test $t=32.85$, $df=1$, $P < 0,001$).

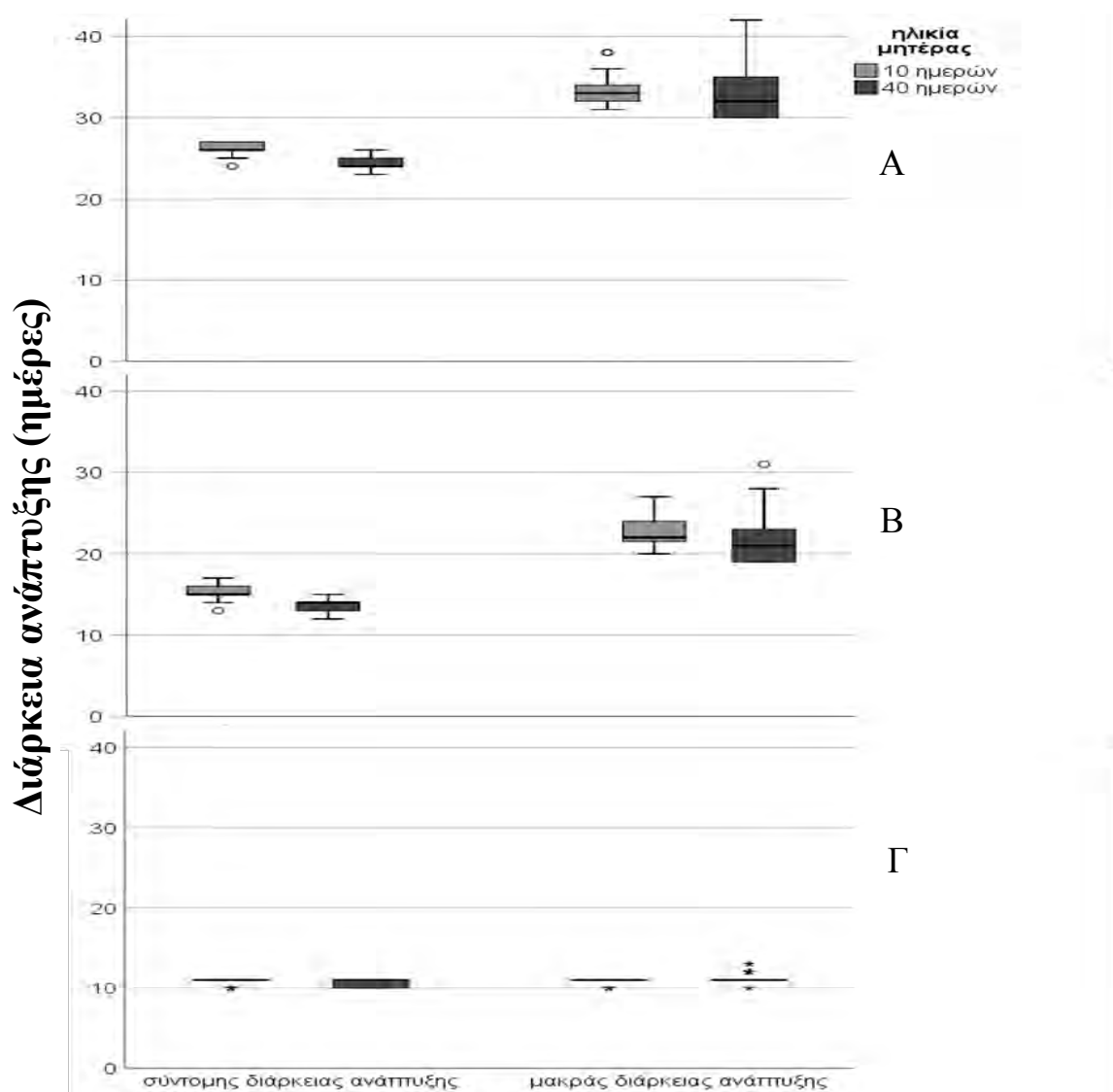


Διάγραμμα 2: Διάρκεια ανάπτυξης ανηλικών σταδίων(από αυγό σε νύμφη) ατόμων που προήλθαν από μητέρες ηλικίας 10 και 40 ημερών. Τα αυγά εμφυτεύτηκαν τεχνητά σε μήλα ποικιλίας Golden Delicious.

3.2 Διάρκεια ανάπτυξης ανηλικών σταδίων και διαστάσεις νυμφών σύντομης και μακράς διάρκειας προνυμφικής ανάπτυξης, που προήλθαν από θηλυκά ηλικίας 10 και 40 ημερών.

Στο Διάγραμμα 3 δίνεται η διάρκεια ανάπτυξης των τριών διαφορετικών ανηλικών σταδίων (από αυγό σε ενήλικο, από αυγό σε νύμφη και από νύμφη σε ενήλικο), ατόμων που επιλέχθηκαν βάσει της σύντομης και της μακράς διάρκειας του προνυμφικού τους σταδίου και που προήλθαν από θηλυκά ηλικίας 10 και 40 ημερών. Η συνολική διάρκεια ανάπτυξης από αυγό σε ενήλικο καθώς και η διάρκεια ανάπτυξης από αυγό σε νύμφη ήταν μεγαλύτερη στα άτομα που προήλθαν από νεαρές μητέρες (10 ημερών) σε σχέση με τα άτομα που προήλθαν από μεγαλύτερης ηλικίας μητέρες (40 ημερών). Η συγκεκριμένη τάση παρατηρήθηκε τόσο στις νύμφες με σύντομη όσο και με μακρά διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου. Ωστόσο,

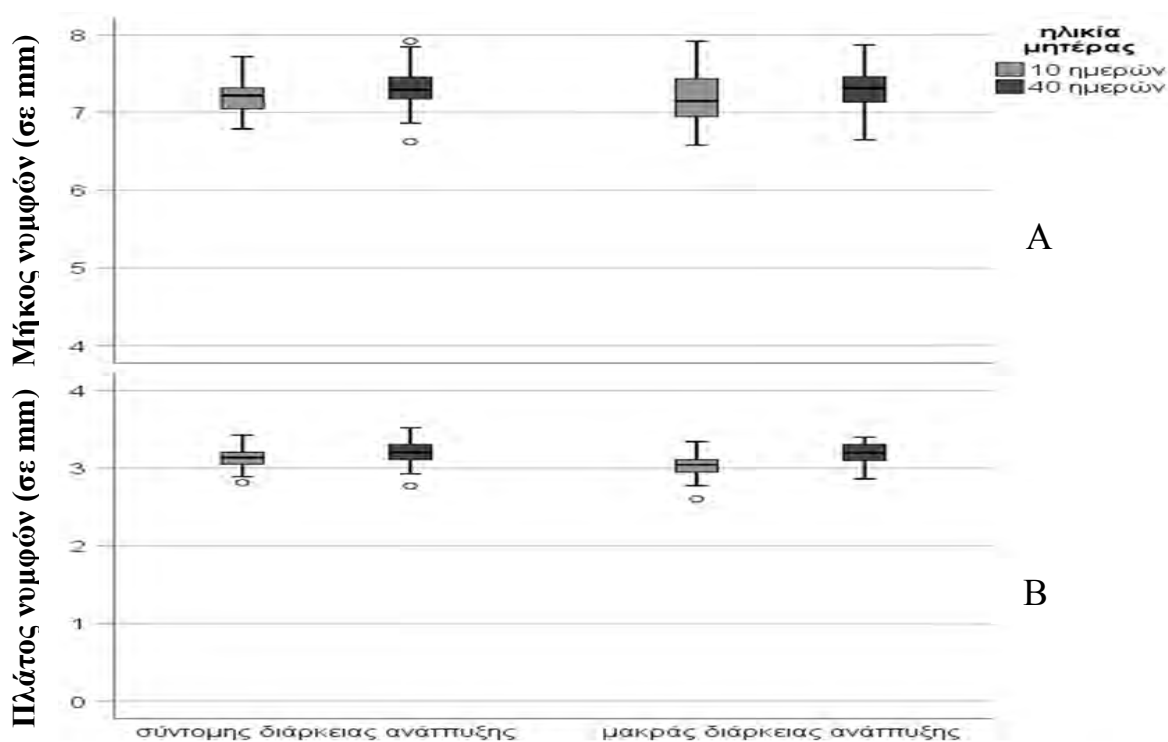
το μοντέλο των αναλόγων κινδύνων του Cox δεν κατέδειξε σημαντική επίδραση κανενός από τους παράγοντες που εξετάστηκαν στη διάρκεια ανάπτυξης των τριών ανήλικων σταδίων που εξετάστηκαν ($P > 0,05$). Συγκεκριμένα, η συνολική διάρκεια ανάπτυξης από αυγό σε ενήλικο, η διάρκεια ανάπτυξης από αυγό σε νύμφη και η διάρκεια ανάπτυξης από νύμφη σε ενήλικο, των ατόμων σύντομης και μακράς προνυμφικής διάρκειας ανάπτυξης, δεν επηρεάστηκε από την ηλικία της μητέρας, το μήκος και το πλάτος της νύμφης και το φύλο του ενήλικου που προέκυψε (Διάγραμμα 3).



Διάγραμμα 3: Συνολική διάρκεια ανάπτυξης ανήλικων σταδίων (από αυγό σε ενήλικο – A), διάρκεια ανάπτυξης προνυμφικού σταδίου (από αυγό σε νύμφη – B) και διάρκεια ανάπτυξης νυμφικού σταδίου (από νύμφη σε ενήλικο – Γ), ατόμων που επιλέχθηκαν με βάση τη σύντομη ή τη μακρά διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού τους σταδίου (από αυγό σε νύμφη) και που προήλθαν από μητέρες ηλικίας 10 και 40 ημερών.

3.3 Μήκος και πλάτος νυμφών σύντομης και μακράς διάρκειας ανάπτυξης.

Το μήκος και το πλάτος νυμφών με σύντομη και μακρά διάρκεια προνυμφικής ανάπτυξης που προήλθαν από μητέρες ηλικίας 10 και 40 ημερών δίνεται στο Διάγραμμα 4. Η πολυπαραγοντική ανάλυση παραλλακτικότητας (Univariate ANOVA) έδειξε ότι η ηλικία της μητέρας είχε σημαντική επίδραση στο μήκος των απογόνων – νυμφών, ανεξάρτητα από το φύλο και από τη διάρκεια της προνυμφικής ανάπτυξης ($F = 9,54$, $df = 1$, 232 , $P < 0,05$). Επιπλέον, το πλάτος των απογόνων – νυμφών επηρεάστηκε σημαντικά από την ηλικία της μητέρας, τη διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου και την αλληλεπίδραση των δύο αυτών παραγόντων ($F_{\text{ηλικία μητέρας}} = 40,18$, $F_{\text{διάρκεια ανάπτυξης}} = 10,01$, $F_{\text{ηλικία*ανάπτυξη}} = 4,94$, $df = 1$, 232 , $P < 0,05$). Το φύλο δεν επηρέασε το πλάτος των νυμφών. Συγκεκριμένα, νύμφες που προήλθαν από θηλυκά ηλικίας 40 ημερών είχαν μεγαλύτερο μέγεθος (μήκος και πλάτος) σε σύγκριση με αυτές που ωτοκήθηκαν από θηλυκά ηλικίας 10 ημερών (Διάγραμμα 4). Επίσης, οι νύμφες με μακρά διάρκεια προνυμφικού σταδίου είχαν μικρότερο πλάτος συγκριτικά με αυτές σύντομης διάρκειας ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου και η διαφορά αυτή ήταν περισσότερο αισθητή στις νύμφες που προήλθαν από θηλυκά ηλικίας 10 ημερών.

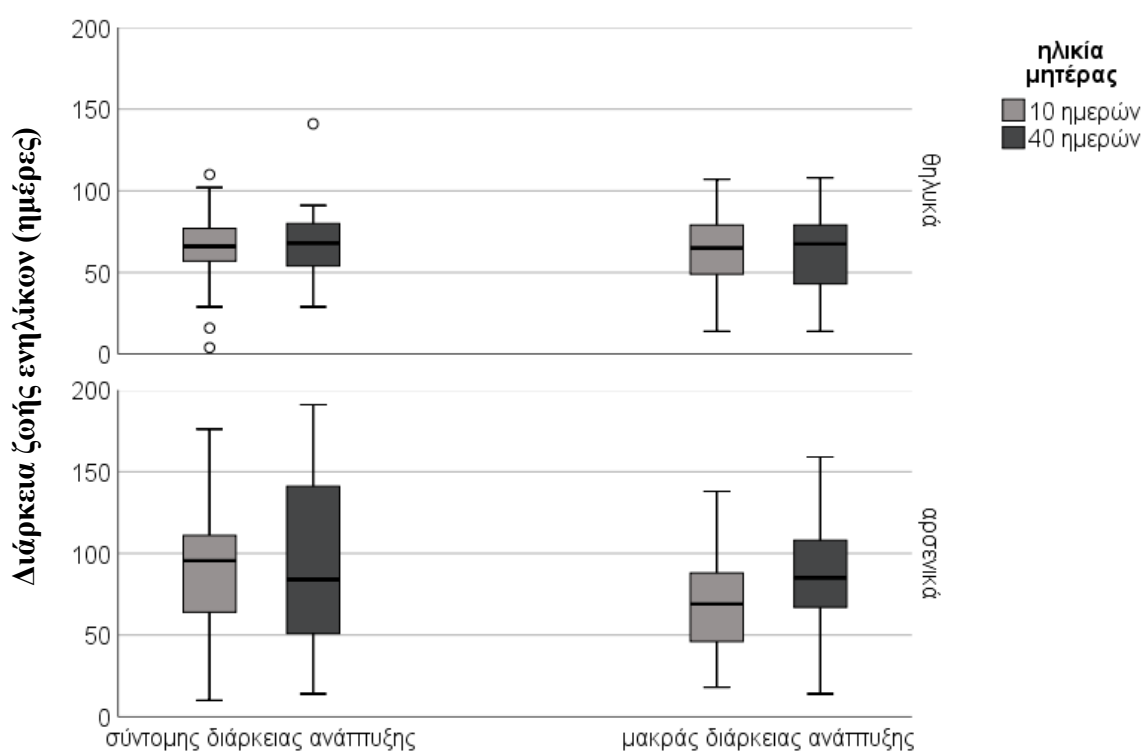


Διάγραμμα 4: Μήκος (A) και πλάτος (B) σε χιλιοστά (mm) των νυμφών σύντομης και μακράς διάρκειας προνυμφικού σταδίου που προήλθαν από μητέρες ηλικίας 10 και 40 ημερών.

3.4 Δημογραφικά χαρακτηριστικά ενηλίκων

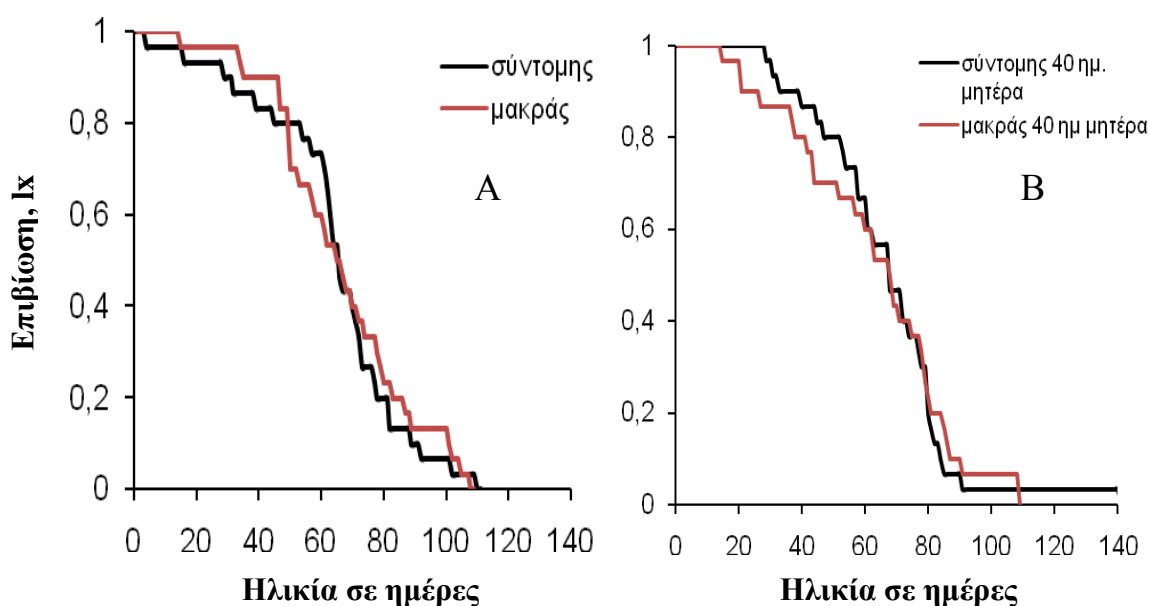
Επιβίωση

Στο Διάγραμμα 5 δίνεται η διάρκεια ζωής αρσενικών και θηλυκών με σύντομη και μακρά διάρκεια προνυμφικής ανάπτυξης που προήλθαν από μητέρες 10 και 40 ημερών. Η στατιστική ανάλυση έδειξε πως η ηλικία της μητέρας δεν επηρέασε σημαντικά τη διάρκεια ζωής των ενηλίκων (Wald test $t = 1,42$, $df = 1$, $P > 0,05$), ενώ η διάρκεια της προνυμφικής ανάπτυξης καθώς και το φύλο ήταν σημαντικοί εκτιμητές της επιβίωσης των ενηλίκων (Wald test $t_{\text{διάρκεια ανάπτυξης}} = 4,56$, $t_{\text{φύλο}} = 32,20$, $df = 1$, $P < 0,05$). Αναλυτικότερα, τα ενήλικα που προήλθαν από σύντομης ανάπτυξης προνύμφες ήταν μακροβιότερα σε σχέση με αυτά που προήλθαν από μακράς διάρκειας ανάπτυξης προνύμφες και τα αρσενικά έζησαν σημαντικά περισσότερο συγκριτικά με τα θηλυκά.



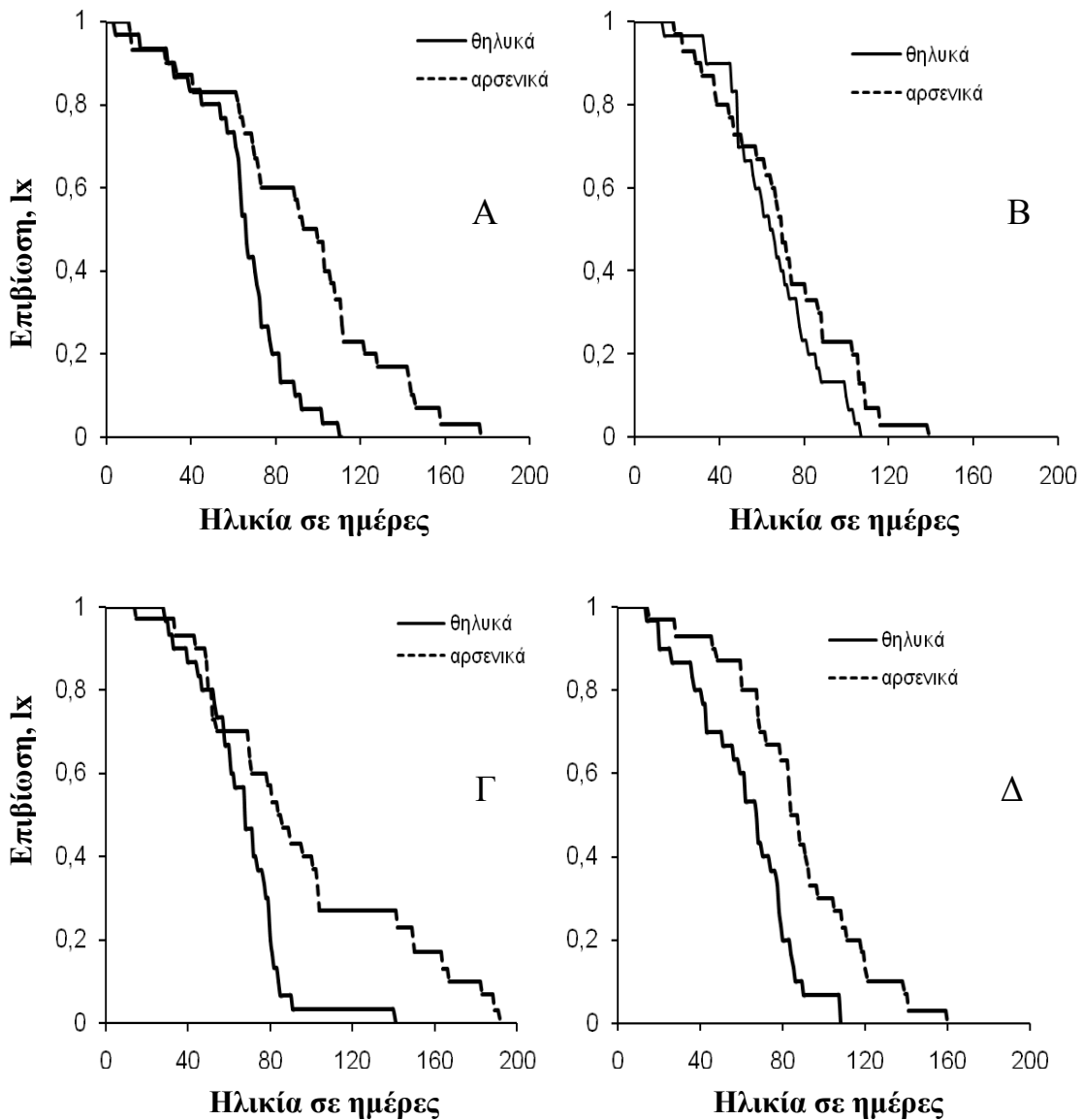
Διάγραμμα 5: Κυτιογράμματα που αποτυπώνουν τη διάρκεια ζωής θηλυκών (επάνω) και αρσενικών (κάτω) σύντομης και μακράς διάρκειας προνυμφικής ανάπτυξης που προήλθαν από μητέρες 10 και 40 ημερών.

Στο Διάγραμμα 6 δίνονται οι καμπύλες επιβίωσης θηλυκών που επιλέχθηκαν βάσει της σύντομης και της μακράς διάρκειας του προνυμφικού τους σταδίου και που προήλθαν από θηλυκά ηλικίας 10 και 40 ημερών. Η επιβίωση αυτών που προήλθαν από μητέρες 10 ημερών δε διέφερε ιδιαίτερα τόσο για τα θηλυκά της σύντομης όσο και της μακράς διάρκειας προνυμφικού σταδίου. Η διάρκεια ζωής του μακροβιότερου και για τις δυο περιπτώσεις ήταν περίπου 108 ημέρες (Διάγραμμα 6 A). Αντίστοιχα, το ίδιο ισχύει και για τα θηλυκά που προήλθαν από μητέρες 40 ημερών. Ωστόσο, η διάρκεια ζωής του μακροβιότερου διέφερε μεταξύ των θηλυκών σύντομης και μακράς διάρκειας ανάπτυξης (142 και 109 ημέρες αντίστοιχα)(Διάγραμμα 6 B).



Διάγραμμα 6: Καμπύλες επιβίωσης για θηλυκά σύντομης και μακράς διάρκειας ανάπτυξης από μητέρες 10 ημερών (A) και από μητέρες 40 ημερών (B).

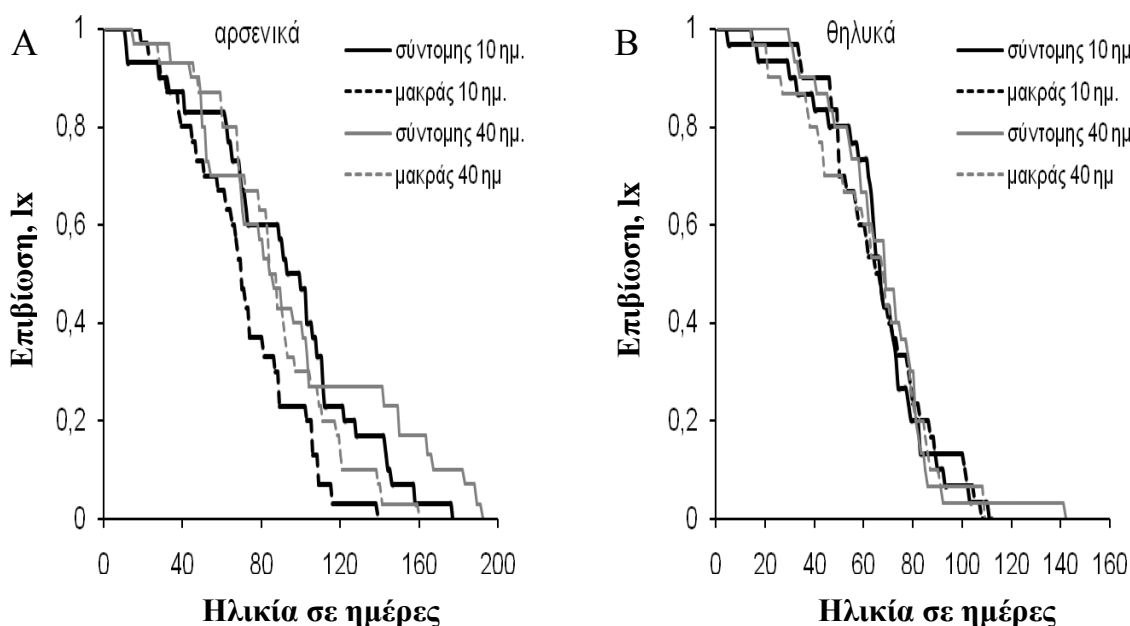
Η διαφορά ανάμεσα στις καμπύλες επιβίωσης μεταξύ αρσενικών και θηλυκών δίνεται στο Διάγραμμα 7. Τόσο στα άτομα σύντομης και μακράς διάρκειας ανάπτυξης που προήλθαν από μητέρες 10 ημερών (Διάγραμμα 7 A, B), όσο και σε αυτά που προήλθαν από μητέρες 40 ημερών (Διάγραμμα 7 Γ, Δ) είναι ολοφάνερο πως τα αρσενικά έζησαν αρκετές ημέρες παραπάνω απ' ό,τι τα θηλυκά. Η διαφορά ημερών μεταξύ του μακροβιότερου αρσενικού και θηλυκού για κάθε μια από τις τέσσερις περιπτώσεις ήταν 66, 31, 51 και 52 ημέρες αντίστοιχα.



Διάγραμμα 7: Σύγκριση καμπυλών επιβίωσης μεταξύ αρσενικών και θηλυκών ατόμων (Α) σύντομης προνουμφικής ανάπτυξης από μητέρες 10 ημερών, (Β) μακράς προνουμφικής ανάπτυξης από μητέρες 10 ημερών, (Γ) σύντομης προνουμφικής ανάπτυξης από μητέρες 40 ημερών και (Δ) μακράς προνουμφικής ανάπτυξης από μητέρες 40 ημερών.

Στο Διάγραμμα 8 γίνεται σύγκριση των καμπυλών επιβίωσης ξεχωριστά για τα αρσενικά και ξεχωριστά για τα θηλυκά όλων των σταδίων προνουμφικής ανάπτυξης που προήλθαν τόσο από μητέρες 10 ημερών όσο και από 40 ημερών. Πιο συγκεκριμένα, μεταξύ των μακροβιότερων αρσενικών διαφορετικής διάρκειας ανάπτυξης και από μητέρα διαφορετικής ηλικίας, τη μεγαλύτερη διάρκεια ζωής είχε ένα άτομο που ήταν σύντομης διάρκειας ανάπτυξης και προήλθε από μητέρα 40

ημερών (191 ημέρες), ενώ τη μικρότερη διάρκεια ζωής είχε ένα άλλο που ήταν μακράς διάρκειας ανάπτυξης και προήλθε από μητέρα 10 ημερών (139 ημέρες)(Διάγραμμα 8 A). Παρομοίως και για τα μακροβιότερα θηλυκά, τη μεγαλύτερη διάρκεια ζωής είχε ένα άτομο που ήταν σύντομης διάρκειας ανάπτυξης και προήλθε από μητέρα 40 ημερών (142 ημέρες), ενώ τη μικρότερη διάρκεια ζωής είχε ένα άλλο που ήταν μακράς ανάπτυξης και προήλθε από μητέρα 10 ημερών (107 ημέρες)(Διάγραμμα 8 B).

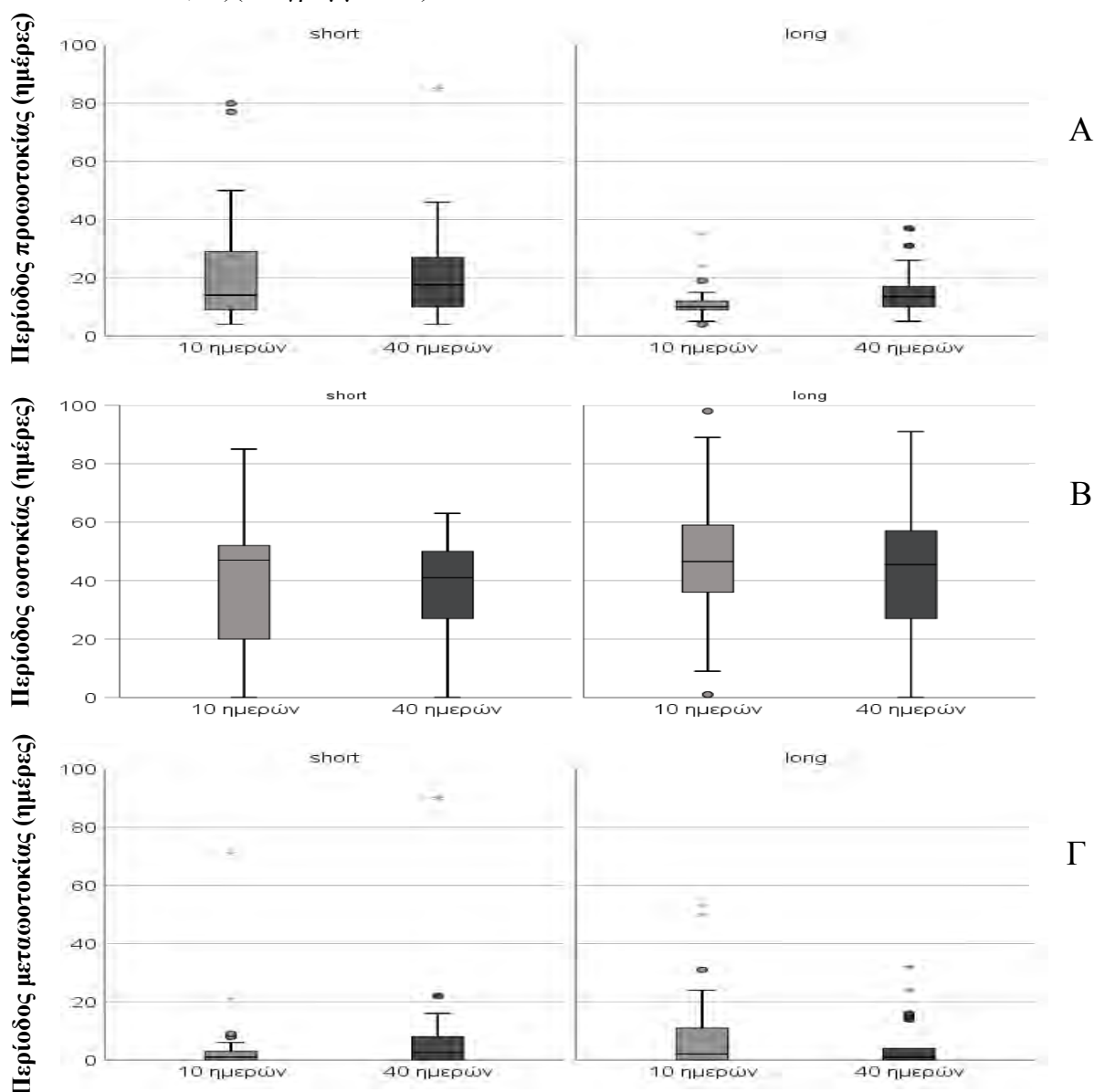


Διάγραμμα 8: Σύγκριση καμπυλών επιβίωσης (A) των μακροβιότερων αρσενικών και (B) των μακροβιότερων θηλυκών, για κάθε διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου από μητέρες 10 και 40 ημερών.

Περίοδος προωτοκίας, ωτοκίας και μεταωτοκίας

Η διάρκεια περιόδου προωτοκίας, ωτοκίας και μεταωτοκίας των θηλυκών σύντομης και μακράς διάρκειας ανάπτυξης που προήλθαν από μητέρες 10 και 40 ημερών δίνεται στο Διάγραμμα 9. Πιο συγκεκριμένα, το μοντέλο των αναλόγων κινδύνων του Cox κατέδειξε πως παράγοντες όπως η συνολική διάρκεια ανάπτυξης των ανήλικων σταδίων (από αυγό σε ενήλικό) καθώς και η διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου επηρέασαν σημαντικά την περίοδο προωτοκίας (Wald test $t_{\text{αυγό σε ενήλικο}} = 14,51$, $df = 1$, $P < 0,05$, Wald test $t_{\text{διάρκεια ανάπτυξης}} = 12,42$, $df = 1$, $P < 0,05$), ενώ η ηλικία της μητέρας και το μέγεθος της νύμφης (μήκος, πλάτος) δεν είχαν

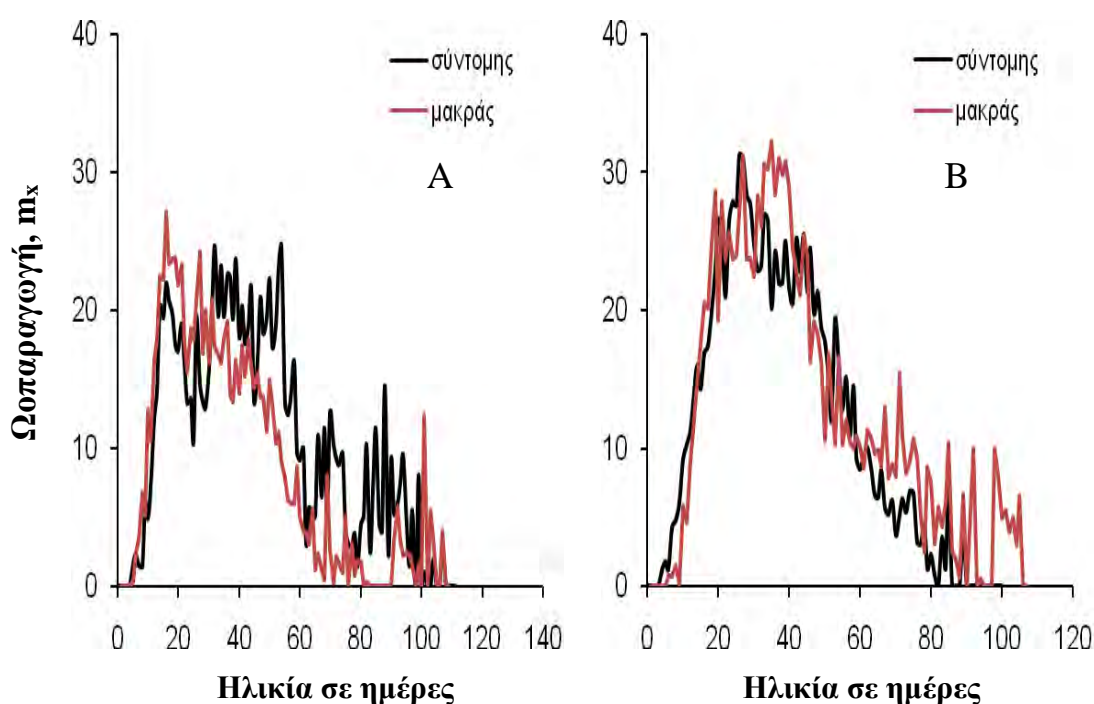
σημαντική επίδραση (Wald test $t_{\text{ηλικία μητέρας}} = 1,07$, $t_{\text{μήκος}} = 0,06$, $t_{\text{πλάτος}} = 0,91$, $df = 1$, $P > 0,05$)(Διάγραμμα 9 Α). Ομοίως, η διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου επηρέασε σημαντικά την περίοδο ωοτοκίας (Wald test $t_{\text{διάρκεια ανάπτυξης}} = 3,91$, $df = 1$, $P < 0,05$), ενώ οι υπόλοιποι παράγοντες όχι (Wald test $t_{\text{ηλικία μητέρας}} = 0,37$, $t_{\text{αυγό σε ενήλικο}} = 2,99$, $t_{\text{μήκος}} = 0,62$, $t_{\text{πλάτος}} = 0,03$, $df = 1$, $P > 0,05$) (Διάγραμμα 9 Β). Ωστόσο, η περίοδος μεταωοτοκίας επηρεάστηκε σημαντικά μόνο από το πλάτος των νυμφών (Wald test $t_{\text{πλάτος}} = 5,24$, $df = 1$, $P < 0,05$) και όχι από τους υπόλοιπους παράγοντες (Wald test $t_{\text{ηλικία μητέρας}} = 0,01$, $t_{\text{αυγό σε ενήλικο}} = 0,49$, $t_{\text{διάρκεια ανάπτυξης}} = 0,05$, $t_{\text{μήκος}} = 3,52$, $df = 1$, $P > 0,05$)(Διάγραμμα 9 Γ).

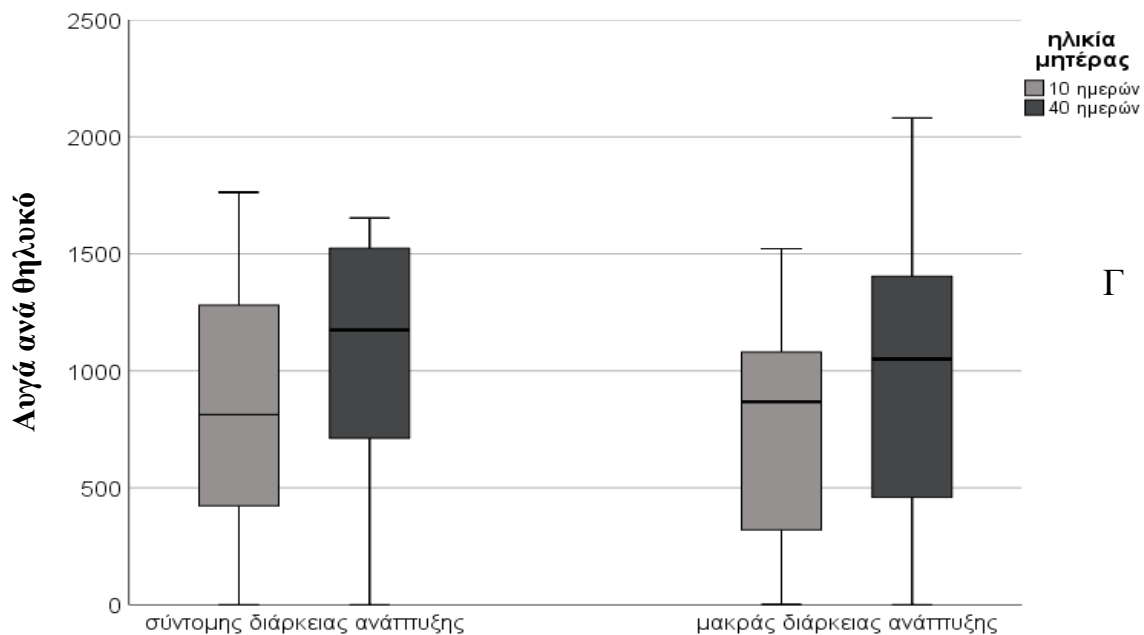


Διάγραμμα 9: Κυτιογράμματα που αποτυπώνουν την περίοδο προωοτοκίας (Α), ωοτοκίας (Β) και μεταωοτοκίας (Γ) για θηλυκά σύντομης και μακράς διάρκειας του προνυμφικού σταδίου που προήλθαν από μητέρες 10 και 40 ημερών.

Ωοπαραγωγή θηλυκών

Στο Διάγραμμα 10 δίνεται η ωοπαραγωγή των θηλυκών. Πιο συγκεκριμένα, στις καμπύλες της μέσης ημερήσιας ωοπαραγωγής των θηλυκών σύντομης και μακράς διάρκειας ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου από μητέρες 10 ημερών δεν υπάρχουν σημαντικές διαφορές στην ωοπαραγωγή με την πάροδο των ημερών. Εξαιρέση αποτελεί ένα διάστημα 7 ημερών (ημέρα 83 έως 90) όπου διακόπηκε η ωοπαραγωγή για τα θηλυκά μακράς ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου. Τόσο η ωοπαραγωγή των θηλυκών σύντομης διάρκειας ανάπτυξης όσο και αυτών με μακρά διάρκεια στάματησε περίπου στην ίδια χρονική περίοδο (Διάγραμμα 10 Α). Παρομοίως, για τα θηλυκά σύντομης και μακράς διάρκειας του προνυμφικού σταδίου που προήλθαν από μητέρες 40 ημερών δεν υπήρχαν σημαντικές διαφορές στην ωοπαραγωγή με τη διαφορά ότι η ωοπαραγωγή των θηλυκών με μακρά διάρκεια ανάπτυξης διήρκεσε περισσότερο για περίπου 17 ημέρες (Διάγραμμα 10 Β). Τέλος, η πολυπαραγοντική ανάλυση παραλλακτικότητας (Univariate ANOVA) έδειξε ότι η ηλικία της μητέρας, η διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου, καθώς και η αλληλεπίδραση των δυο αυτών παραγόντων δεν επηρέασαν σημαντικά την ωοπαραγωγή των θηλυκών ($F_{\text{ηλικία μητέρας}} = 3,42, df = 1, P > 0,05, F_{\text{διάρκεια ανάπτυξης}} = 0,32, df = 1, P > 0,05$ και $F_{\text{ηλικία μητέρας} * \text{διάρκεια ανάπτυξης}} = 0,002, df = 1, P > 0,05$) (Διάγραμμα 10 Γ).





Διάγραμμα 10: Ωοπαραγωγή θηλυκών σύντομης και μακράς διάρκειας του προνυμφικού σταδίου (A) από μητέρες 10 ημερών, (B) από μητέρες 40 ημερών και (Γ) κυτιογράμματα που αποτυπώνουν την επίδραση της ηλικίας της μητέρας και της διάρκειας ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου στην ωοπαραγωγή.

4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Τα αποτελέσματα της παρούσας διατριβής έδειξαν πως α) οι απόγονοι των θηλυκών 10 ημερών παρουσίασαν μεγαλύτερα ποσοστά επιβίωσης από αυτούς των 40 ημερών κατά τα ανήλικα στάδια (από αυγό σε ενήλικο) και κατά το προνυμφικό στάδιο (από αυγό σε νύμφη) ενώ αντιθέτως, β) οι απόγονοι των θηλυκών 40 ημερών παρουσίασαν μεγαλύτερα ποσοστά επιβίωσης κατά το νυμφικό στάδιο (από νύμφη σε ενήλικο) για το σύνολο των αυγών που εμφυτεύτηκαν σε μήλα. Η διάρκεια ανάπτυξης των προνυμφών ήταν σημαντικά μεγαλύτερη για τους απογόνους των θηλυκών 10 ημερών. Σχετικά με τους απογόνους των θηλυκών 10 και 40 ημερών που επιλέχθηκαν βάσει της σύντομης και μακράς διάρκειας ανάπτυξης τους, η ηλικία της μητέρας, το μήκος και το πλάτος της νύμφης καθώς και το φύλο του ενήλικου που προέκυψε δεν επηρέασαν σημαντικά τη συνολική διάρκεια ανάπτυξης για τα τρία ανήλικα στάδια που εξετάστηκαν. α) Το μήκος των απογόνων-νυμφών ανεξάρτητα από το φύλο και τη διάρκεια της προνυμφικής ανάπτυξης επηρεάστηκε σημαντικά από την ηλικία της μητέρας. Οι νύμφες που προήλθαν από θηλυκά 40 ημερών είχαν μεγαλύτερο μήκος και πλάτος. β) Το πλάτος των νυμφών επηρεάστηκε σημαντικά

από την ηλικία της μητέρας, τη διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου καθώς και από την αλληλεπίδραση των δυο αυτών παραγόντων. Το φύλο δεν επηρέασε το πλάτος των νυμφών. Νύμφες με μακρά διάρκεια προνυμφικού σταδίου είχαν μικρότερο πλάτος. Η διαφορά αυτή ήταν περισσότερο αισθητή στις νύμφες που προήλθαν από θηλυκά ηλικίας 10 ημερών. Η επιβίωση των αρσενικών και θηλυκών ενηλίκων α) δεν επηρεάστηκε σημαντικά από την ηλικία της μητέρας ενώ αντίθετα β) η διάρκεια της προνυμφικής ανάπτυξης και το φύλο αποτέλεσαν σημαντικούς εκτιμητές της επιβίωσης. Ενήλικα προερχόμενα από προνύμφες σύντομης διάρκειας ανάπτυξης ήταν μακροβιότερα σε σχέση με αυτά που προήλθαν από προνύμφες μακράς διάρκειας ανάπτυξης και τα αρσενικά παρουσίασαν σημαντικά μεγαλύτερη διάρκεια ζωής σε σύγκριση με τα θηλυκά. Η επιβίωση των θηλυκών ενηλίκων από μητέρες 10 και 40 ημερών δε διέφερε ιδιαίτερα μεταξύ των ατόμων σύντομης και μακράς διάρκειας ανάπτυξης. Το αρσενικό με την μεγαλύτερη διάρκεια ζωής (191 ημέρες) προήλθε από μητέρα 40 ημερών και ήταν σύντομης διάρκειας ανάπτυξης ενώ αυτό με τη μικρότερη διάρκεια ζωής (139 ημέρες) προήλθε από μητέρα 10 ημερών και ήταν μακράς διάρκειας ανάπτυξης. Αντιστοίχως, το θηλυκό με τη μεγαλύτερη διάρκεια ζωής (142 ημέρες) προήλθε από μητέρα 40 ημερών και ήταν σύντομης διάρκειας ανάπτυξης (παρόμοια με το αρσενικό) ενώ αυτό με τη μικρότερη διάρκεια ζωής (107 ημέρες) προήλθε από μητέρα 10 ημερών και ήταν μακράς διάρκειας ανάπτυξης (κι εδώ παρόμοια με το αρσενικό). Η περίοδος προωοτοκίας των θηλυκών επηρεάστηκε σημαντικά από τη συνολική διάρκεια ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων (από αυγό σε ενήλικο) και τη διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου με την περίοδο προωοτοκίας να είναι πιο παρατεταμένη για τα θηλυκά με σύντομη διάρκεια του προνυμφικού σταδίου. Η ηλικία της μητέρας και το μέγεθος της νύμφης (μήκος, πλάτος) δεν επέδρασαν σημαντικά. Επίσης, και η περίοδος ωοτοκίας επηρεάστηκε από τη διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου με την ωοπαραγωγή των θηλυκών να διαρκεί περισσότερο στα θηλυκά μακράς διάρκειας του προνυμφικού σταδίου. Οι υπόλοιποι παράγοντες δεν επέδρασαν σημαντικά. Ακόμη, η περίοδος μεταωοτοκίας επηρεάστηκε σημαντικά μόνο από το πλάτος των νυμφών και όχι από τους υπόλοιπους παράγοντες. Τέλος, η ωοπαραγωγή των θηλυκών δεν επηρεάστηκε σημαντικά από την ηλικία της μητέρας, τη διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου καθώς και από την αλληλεπίδραση των δυο αυτών παραγόντων.

Συνδυάζοντας και συγκρίνοντας τα αποτελέσματα της παρούσας διατριβής με εκείνα παλαιότερων ερευνών (Vargas et al., 1996) προκύπτει ότι η θερμοκρασία και ο

έλεγχος της είναι ο κατ' εξοχήν σημαντικός περιβαλλοντικός παράγοντας που καθορίζει τους ρυθμούς ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων για την πλειοψηφία των Tephritidae τόσο σε συνθήκες εργαστηρίου όσο και στον αγρό (Fletcher, 1989). Οι επιδράσεις της θερμοκρασίας στην ανάπτυξη αλλά και στην επιβίωση του κάθε σταδίου των εντόμων επηρεάζουν την ποσότητα αλλά και την ποιότητα των εντόμων που παράγονται (Vargas et al., 1996). Πιο συγκεκριμένα, τα ποσοστά επιβίωσης των αυγών που ωτοκλήθηκαν από μητέρες 10 ημερών κι έδωσαν νύμφες στη συγκεκριμένη έρευνα ήταν παρεμφερή και λίγο υψηλότερα από τα αντίστοιχα μέσα ποσοστά επιβίωσης στην έρευνα του Vargas et al., (1996). Βέβαια δεν ισχύει το ίδιο και για τα αυγά που ωτοκλήθηκαν από μητέρες 40 ημερών όπου το ποσοστό επιβίωσης ήταν πολύ μικρότερο (59,12% έναντι 72,8%) στη θερμοκρασία των 18 °C. Σχετικά με την επιβίωση των νυμφών που έδωσαν ενήλικα στην ίδια θερμοκρασία, τα ποσοστά επιβίωσης της παρούσας έρευνας ήταν λίγο χαμηλότερα τόσο για τους απογόνους που προήλθαν από μητέρες 10 ημερών (91,24%) όσο και για τους απογόνους που προήλθαν από μητέρες 40 ημερών (95,56%) έναντι 96,6% του Vargas et al., (1996). Οι διαφορές ανάμεσα στα ποσοστά πιθανό να οφείλονται σε δυο παράγοντες: πρώτον, στο διαφορετικό μέσο διατροφής των προνυμφών των πληθυσμών που χρησιμοποιήθηκαν στις δυο έρευνες (μήλα στην παρούσα διατριβή, τεχνητή στην άλλη) και δεύτερον στους διαφορετικούς πληθυσμούς εντόμων που χρησιμοποιήθηκαν, οι οποίοι διαφέρουν σε κάποιες πτυχές της οικολογίας τους (άγρια στην παρούσα διατριβή, εργαστηριακός πληθυσμός στην άλλη). Γενικότερα, φαίνεται πως η αύξηση της θερμοκρασίας μειώνει κατά πολύ την επιβίωση των νυμφών (έως και 31,4% στους 32 °C για τη μύγα της Μεσογείου σύμφωνα με τον Vargas et al., (1996). Παρόλα αυτά, η μύγα της Μεσογείου καθώς και άλλα είδη της οικογένειας Tephritidae (π.χ. *Bactrocera dorsalis* και *B. cucurbitae*) έχουν παρουσιάσει υψηλά ποσοστά επιβίωσης σε όλα τα ανήλικα στάδια ακόμα και σε θερμοκρασίες χαμηλότερες των 18 °C (π.χ. 16 °C). Συνεπώς, δε προκαλεί έκπληξη το γεγονός της εξάπλωσης της μύγας της Μεσογείου σχεδόν σε όλες τις τροπικές χώρες καθώς και σε πολλές εύκρατες περιοχές (White and Elson-Harris, 1992).

Όσον αφορά στη διάρκεια ανάπτυξης των ανηλικών σταδίων, οι προνύμφες σύντομης διάρκειας ανάπτυξης της έρευνας αυτής δεν παρουσίασαν ιδιαίτερη διαφορά συγκριτικά με αυτές της εργασίας των Vargas et al., (1996) (περίπου 15 ημέρες έναντι περίπου 10 ημέρες), ενώ αντιθέτως η διαφορά με τις προνύμφες μακράς διάρκειας ανάπτυξης ήταν μεγάλη (περίπου 22 ημέρες έναντι περίπου 10

ημέρες) στους 18 °C. Τα όρια ανάπτυξης για τις προνύμφες ενδεχομένως να επηρεάζονται από κάποιο χαρακτηριστικό της συμπεριφοράς των κοορτών. Έχει παρατηρηθεί ότι στις ψυχρές θερμοκρασίες οι προνύμφες συναθροίζονται στη βάση του σκεύους του διατροφικού μέσου, πιθανό για να παραμείνουν πιο ζεστές. Ενδεχομένως κάτι παρόμοιο να συνέβη και στους καρπούς των μήλων. Οι τροποποιήσεις στο διατροφικό περιβάλλον είναι καλά τεκμηριωμένες για τις προνύμφες των μυγών των φρούτων σε μαζική εκτροφή μέσω της οποίας οι υψηλές πυκνότητες των προνυμφών στο διατροφικό μέσο παράγουν υψηλά επίπεδα μεταβολικής θερμότητας (Tanaka et al. 1972; Hooper, 1978). Επιπλέον, οι προνύμφες σύντομης και μακράς διάρκειας ανάπτυξης της παρούσας διατριβής χρειάστηκαν περισσότερο χρόνο μέχρι τη νύμφωση στους 18 °C σε σχέση με τις προνύμφες πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου που προέρχονταν από τρεις διαφορετικές περιοχές της Βραζιλίας με εύκρατο, τροπικό και υποτροπικό κλίμα όταν αυτές αναπτύχθηκαν σε θερμοκρασία 20 °C (Ricalde et al., 2012) (περίπου 15 και 22 ημέρες έναντι περίπου 11 ημέρες). Βέβαια, οι προνύμφες σύντομης διάρκειας ανάπτυξης ήταν πιο κοντά στα αποτελέσματα του Ricalde et al., (2012) παρά τη διαφορά θερμοκρασίας στις δυο περιπτώσεις. Ωστόσο, οι προνύμφες μακράς διάρκειας ανάπτυξης φαίνεται πως βρίσκονταν πιο κοντά στα αποτελέσματα του Ricalde et al., (2012) όχι όμως για τους 20 °C, αλλά για τους 15 °C (περίπου 22 ημέρες έναντι περίπου 27 ημέρες). Οι διαφορές αυτές πιθανότατα να οφείλονται στο γεγονός ότι η θερμοκρασία ανάπτυξης των προνυμφών στην παρούσα διατριβή βρίσκονταν ενδιάμεσα σε αυτές του Ricalde et al., (2012). Τα αποτελέσματα της διάρκειας ανάπτυξης του νυμφικού σταδίου τόσο για τα άτομα σύντομης όσο και μακράς διάρκειας ανάπτυξης στους 25 °C συμφωνούν απόλυτα με τα αντίστοιχα του Vargas et al., (1996) στους 24 °C (περίπου 11 ημέρες και στις δυο περιπτώσεις) καθώς και με αυτά του Ricalde et al., (2012) με τα αποτελέσματα του τελευταίου να παρουσιάζουν μια πιο σύντομη ολοκλήρωση της νύμφωσης για τους πληθυσμούς της μύγας της Μεσογείου ανεξάρτητα από το αν προήλθαν από περιοχή εύκρατου, τροπικού ή υποτροπικού κλίματος (περίπου 11 ημέρες έναντι περίπου 9 ημέρες). Παρόμοια αποτελέσματα έχουν προκύψει και σε αντίστοιχες έρευνες των Carey (1984) και Krainacker et al., (1987). Η συνολική διάρκεια ανάπτυξης από αυγό σε ενήλικο φάνηκε να είναι λίγο μικρότερη για τα άτομα σύντομης διάρκειας ανάπτυξης (περίπου 25-27 ημέρες) συγκριτικά με τα αποτελέσματα του Papadopoulos et al., (2002) όπου η μέση διάρκεια ανάπτυξης ήταν περίπου 30 ημέρες. Αντιθέτως, για τα

άτομα μακράς διάρκειας ανάπτυξης η συνολική διάρκεια ήταν λίγο μεγαλύτερη (περίπου 32 ημέρες). Το πιο πιθανό αίτιο στο οποίο οφείλονται οι σχετικές διαφορές μεταξύ των δυο ερευνών ίσως να είναι η διαφορετική θερμοκρασία στην οποία αναπτύχθηκαν οι προνύμφες της μύγας της Μεσογείου (18 °C έναντι 25 °C). Η μακρά διάρκεια και η μεγάλη παραλλακτικότητα στη διάρκεια του προνυμφικού σταδίου αποτελούν πολύ σημαντικούς παράγοντες για την επιτυχή διαχείμαση της μύγας της Μεσογείου σε περιοχές όπως η Βόρεια Ελλάδα καθώς και άλλες περιοχές με παρόμοιες περιβαλλοντικές συνθήκες (όπου διαχειμιάζουν ως προνύμφες στους καρπούς) (Paradopoulos et al., 2002). Ακόμη, στην έρευνα του Ricalde et al. (2012), η διάρκεια ανάπτυξης από αυγό ως ενήλικο στους 25 °C ήταν μικρότερη από αυτή της συγκεκριμένης έρευνας στην ίδια θερμοκρασία (περίπου 20 ημέρες). Ενδεχομένως, αυτό να οφείλεται στο διαφορετικό διατροφικό μέσο που χρησιμοποιήθηκε στις δυο περιπτώσεις (μήλα έναντι τεχνητό μέσο).

Σε αντίθεση με κάποια αποτελέσματα έρευνας του Krainacker et al., (1987) όπου βρέθηκε πως δεν υπήρχε σημαντική συσχέτιση μεταξύ του μέσου μεγέθους της νύμφης και της διάρκειας ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου, στην παρούσα διατριβή φάνηκε πως το πλάτος των νυμφών επηρεάστηκε σημαντικά από τη διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου, την ηλικία της μητέρας, καθώς και από την αλληλεπίδραση των δυο αυτών παραγόντων. Παρόλα αυτά, σε ότι αφορά στο μήκος των νυμφών ο μόνος παράγοντας που επέδρασε σημαντικά ήταν η ηλικία της μητέρας. Επίσης, συγκριτικά με τη μέση διάμετρο (πλάτος) των νυμφών στην έρευνα του Krainacker et al., (1987), όπου κυμαίνονταν μεταξύ 1,71 και 1,97 mm (ανάλογα με τον ξενιστή), οι νύμφες αυτής της διατριβής είχαν σχεδόν το διπλάσιο πλάτος (περίπου 3,2 mm). Η διαφορά πιθανό να οφείλεται στη διαφορετική θερμοκρασία καθώς και στον ξενιστή στον οποίον αναπτύχθηκαν οι προνύμφες. Ωστόσο, οι μεγαλύτερες νύμφες δε σημαίνει πως έχουν και πιο μακρά διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου (Krainacker et al., 1987), κάτι που επαληθεύεται και από τα αποτελέσματα αυτής της διατριβής. Πιο συγκεκριμένα, νύμφες με μακρά διάρκεια προνυμφικού σταδίου που προήλθαν από μητέρες 10 ημερών είχαν μικρότερο πλάτος. Η επιβίωση των ενηλίκων φαίνεται πως δεν επηρεάστηκε από το μέγεθος της νύμφης, κάτι που έρχεται σε συμφωνία με έρευνα του Krainacker et al., (1989). Το ίδιο ισχύει και για την ηλικία της μητέρας η οποία δεν έπαιξε σημαντικό ρόλο στην επιβίωση, σε αντίθεση με τη διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου και του φύλου που αποτέλεσαν σημαντικούς εκτιμητές της επιβίωσης των ενηλίκων στη

διατριβή αυτή. Ακόμη, ασυμφωνία αποτελεσμάτων μεταξύ των δυο ερευνών προκύπτει και σε ότι αφορά στη μακροβιότητα των δυο φύλων. Είναι ευρέως γνωστό ότι τα αρσενικά άτομα της μύγας της Μεσογείου ζουν περισσότερο από τα θηλυκά, κάτι που επιβεβαιώθηκε στη συγκεκριμένη διατριβή όπου το μακροβιότερο αρσενικό έζησε 191 ημέρες και το μακροβιότερο θηλυκό 142 ημέρες.

Το διάστημα της περιόδου προωτοκίας στο συγκεκριμένο πείραμα είναι παρόμοιο με εκείνο άλλων ερευνών (Papadopoulos et al., 2002; Papachristos and Papadopoulos, 2009; Dias, 2017). Πιο συγκεκριμένα, η μέση περίοδος προωτοκίας της διατριβής αυτής κυμαίνονταν από 10 έως 18 ημέρες ανάλογα με την ηλικία της μητέρας από την οποία προήλθαν τα ενήλικα θηλυκά καθώς και από τη διάρκεια ανάπτυξης του προνουμφικού τους σταδίου. Στις υπόλοιπες εργασίες η μέση περίοδος προωτοκίας ήταν περίπου 12, 14 και 16 για θηλυκά που επρόκειτο να εναποθέσουν τα αυγά τους σε φυσικό ξενιστή, ενώ παραδόξως στην έρευνα των Papachristos and Papadopoulos, (2009) η περίοδος προωτοκίας ήταν πιο παρατεταμένη από αυτή της παρούσας διατριβής παρόλο που και στις δυο περιπτώσεις τα θηλυκά εναπόθεσαν τα αυγά τους σε τεχνητό υπόστρωμα ωοτοκίας (περίπου 23 ημέρες). Σύμφωνα με τους Kasana and AliNiazee, (1994) ισχύει πως όσο υψηλότερη είναι η θερμοκρασία τόσο πιο σύντομη είναι και η περίοδος προωτοκίας. Οι ίδιοι επίσης αναφέρουν ότι σε έρευνα τους σχετικά με την επίδραση της θερμοκρασίας στην περίοδο προωτοκίας του εντόμου *Rhagoletis completa* Cresson (Diptera: Tephritidae) προέκυψε ότι υπήρχαν πολυάριθμα θηλυκά τα οποία δεν ωοτοκήσαν ποτέ παρά την ύπαρξη ώριμων αυγών στις ωοθήκες τους (Kasana and AliNiazee, 1994). Αντίστοιχα, στη μέση περίοδο ωοτοκίας υπήρχαν σημαντικές διαφορές ανάμεσα στα αποτελέσματα της διατριβής αυτής και των τριών ερευνών που αναφέρθηκαν παραπάνω (Papadopoulos et al., 2002; Papachristos and Papadopoulos, 2009; Dias, 2017). Αναλυτικότερα, η ωοπαραγωγή στις άλλες εργασίες κράτησε περίπου 18, 22 και 32 ημέρες για θηλυκά που εναπόθεταν τα αυγά τους σε φυσικό ξενιστή σε αντίθεση με τη συγκεκριμένη όπου ήταν περίπου 44 ημέρες, με τη διαφορά ότι τα αυγά ωοτοκούνταν σε dome. Ακόμα και στην περίπτωση των Papachristos and Papadopoulos (2009) όπου κάποια από τα θηλυκά εναπόθεσαν τα αυγά τους σε dome η διαφορά στη μέση περίοδο ωοπαραγωγής ήταν αισθητή (περίπου 25 ημέρες). Τέλος, η βιβλιογραφία σχετικά με την περίοδο μεταωοτοκίας της μύγας της Μεσογείου είναι περιορισμένη. Ωστόσο, τα αποτελέσματα αυτής της διατριβής συμβαδίζουν απόλυτα με εκείνα της Correa et al., (2018) ανεξάρτητα από το γεγονός ότι τα θηλυκά εκείνης της περίπτωσης ωοτοκήσαν

σε καρπούς σταφυλιού και όχι σε τεχνητό υπόστρωμα ωοτοκίας. Από την άλλη, υπήρξε σημαντική διαφορά μεταξύ των αποτελεσμάτων της εν λόγω διατριβής με αυτά των Papachristos and Papadopoulos, (2009) όπου η μέση περίοδος μεταωοτοκίας κυμαίνονταν από 3,6 έως 7,9 ημέρες για ενήλικα θηλυκά που ωοτοκήσαν σε καρπούς εσπεριδοειδών. Όμως, στην περίπτωση που τα θηλυκά ωοτοκήσαν σε τεχνητό υπόστρωμα ωοτοκίας (dome) τα αποτελέσματα ήταν παρόμοια. Οι διαφορές που εντοπίζονται πιθανό να οφείλονται στα διαφορετικά χαρακτηριστικά του κάθε καρπού καθώς και στο γεγονός ότι το τεχνητό υπόστρωμα ωοτοκίας ενδεχομένως να επηρεάζει με κάποιο τρόπο. Αξίζει να αναφερθεί πως στην παρούσα διατριβή, ο μοναδικός παράγοντας που επηρέασε σημαντικά την περίοδο μεταωοτοκίας ήταν το πλάτος των νυμφών, το οποίο πιθανότατα να έπαιξε κάποιο ρόλο στην παράταση της διάρκειας ζωής από την ημέρα που διακόπηκε η ωοπαραγωγή μέχρι τη μέρα του θανάτου του κάθε θηλυκού. Περαιτέρω έρευνα είναι απαραίτητη προκειμένου να δοθούν περισσότερες πληροφορίες σχετικά με το ζήτημα αυτό και τα αίτια που το προκαλούν. Συγκρίνοντας την ωοτοκία σε καρπούς εσπεριδοειδών και σε τεχνητά υποστρώματα ωοτοκίας (domes), οι Papachristos and Papadopoulos, (2009) βρήκαν πως ενώ οι ιδιότητες του φλοιού των εσπεριδοειδών επηρέασαν αρνητικά την ωοπαραγωγή των θηλυκών, μείωσαν την περίοδο προωοτοκίας, υποδηλώνοντας την επίδραση ερεθισμάτων (stimulatory effects) στην ωοτοκία των θηλυκών. Το παράδοξο αυτό θα μπορούσε να εξηγηθεί λαμβάνοντας υπόψη δυο αντικρουόμενους μηχανισμούς που λειτουργούν είτε ταυτοχρόνως είτε διαδοχικά, ο ένας να ενθαρρύνει και ο άλλος να αποτρέπει την ωοτοκία. Διαφορετικές ιδιότητες των καρπών καθώς και διαφορετική χημική σύσταση και συγκέντρωση των αιθέριων ελαίων των εσπεριδοειδών πιθανό να διεγείρουν ή να περιορίζουν τα θηλυκά στη προσπάθειά τους να ωοτοκήσουν (Papachristos and Papadopoulos, 2009). Τα σήματα που «εκπέμπονται» από τους καρπούς-ξενιστές πιθανό να επηρεάζουν την ωοθηκική ανάπτυξη στα Tephritidae (Koneos and Tzanakakis, 1990; Alonso-Pimentel et al., 1998).

Η επίδραση των χημικών χαρακτηριστικών του ξενιστή ή του υποστρώματος ανάπτυξης των προνυμφικών σταδίων στη συμπεριφορά ωοτοκίας ολομετάβολων εντόμων έχει επισημανθεί σε διάφορες τάξεις εντόμων, συμπεριλαμβανομένων και των διπτέρων (McCall and Eaton, 2001). Η ωοπαραγωγή των ενηλίκων θηλυκών της μύγας της Μεσογείου έχει μελετηθεί κάτω από σταθερές συνθήκες στο εργαστήριο, κυρίως για εργαστηριακούς πληθυσμούς του εντόμου (Shoukry and Hafez, 1979;

Vargas et al. 1984, 1996, 1997; Krainacker et al., 1987, 1989). Επίσης, υπάρχουν μελέτες που αφορούν σε άγριους πληθυσμούς που προέρχονται κυρίως από τροπικές περιοχές (Harris and Carey, 1989; Vargas and Carey, 1989, Harris et al., 1991) αλλά και από εύκρατες περιοχές (Papadopoulos et al., 2002). Στην παρούσα διατριβή η μέση ωοπαραγωγή των θηλυκών κυμαίνονταν περίπου από 800 έως 1200 αυγά για τα άτομα με σύντομη διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου ενώ για τα άτομα με μακρά διάρκεια ανάπτυξης οι τιμές της ωοπαραγωγής ήταν εντός των ορίων που αναφέρθηκαν. Ωστόσο, η ωοπαραγωγή δεν επηρεάστηκε σημαντικά από τη διάρκεια ανάπτυξης του προνυμφικού σταδίου, την ηλικία της μητέρας και από την αλληλεπίδραση των δυο αυτών παραγόντων. Παρόλα αυτά ήταν υψηλότερη από αντίστοιχα πειράματα όπως π.χ. του Papadopoulos et al., 2002 όπου η μέση ωοπαραγωγή κατά τη διάρκεια της ζωής των θηλυκών ήταν 562,4 αυγά. Πιθανότατα οι διαφορές να οφείλονται στις διαφορετικές συνθήκες θερμοκρασίας που αναπτύχθηκαν οι προνύμφες της μύγας της Μεσογείου, στο γεγονός ότι στη συγκεκριμένη περίπτωση τα θηλυκά ωοτοκούσαν σε τεχνητό υπόστρωμα ενώ στην άλλη περίπτωση σε καρπούς μήλου, καθώς επίσης και λόγω της μεγαλύτερης διάρκειας ζωής που παρουσιάστηκε στα άτομα της παρούσας διατριβής. Πιο συγκεκριμένα, το μακροβιότερο αρσενικό στην έρευνα του Papadopoulos et al., (2002) έζησε 142 και το θηλυκό 91 ημέρες, ενώ εδώ η διάρκεια ζωής του μακροβιότερου αρσενικού ήταν 191 και του θηλυκού 142 ημέρες.

Συνοψίζοντας, παρά το γεγονός ότι είναι πολύ μεγάλος ο όγκος των ερευνών που έχουν πραγματοποιηθεί για τη μύγα της Μεσογείου, τόσο σε θέματα της βιολογίας και των δημογραφικών χαρακτηριστικών όσο και γενικότερα για το έντομο, πάντα προκύπτουν νέα ερωτήματα τα οποία χρήζουν περαιτέρω έρευνας προκειμένου να δοθούν πληροφορίες και εξηγήσεις σχετικά με εξειδικευμένους και περίπλοκους μηχανισμούς που πιθανό να διαθέτει και που καθορίζουν διάφορες πτυχές του βιολογικού κύκλου του.

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

Adams, J. (1990). *Convergent Issues in Genetics and Demography*. New York: Oxford Univ. Press In: *Population*, 47^e année, n°5, 1992. pp. 1319-1320.

Aguila, J.R., Suszko, J., Gibbs, A.G. & Hoshizaki, D.K. (2007). The role of larval fat cells in adult *Drosophila melanogaster*. *J Exp Biol* 210, 956–963, <https://doi.org/10.1242/jeb.001586>.

Alonso-Pimentel, H., Korner, J.B., Nufio, C. & Papaj, D.R. (1998). Role of colour and shape stimuli in host-enhanced oogenesis in the walnut fly, *Rhagoletis juglandis*. *Physiological Entomology* 23: 97–104.

Andersen, L.H., Kristensen, T.N., Loeschcke, V., Toft, S. & Mayntz, D. (2010). Protein and carbohydrate composition of larval food affects tolerance to thermal stress and desiccation in adult *Drosophila melanogaster*. *Journal of insect physiology* 56, 336–340, <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2009.11.006>

Angilletta, M.J., and Dunham, A.E. (2003). The temperature size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *Am. Nat.* 162: 332-342.

Armstrong, J.W. (1994). Commodity resistance to infestation by quarantine pests in: Sharp, J.L and Hallman, G.J., (eds) *Quarantine Treatments for Pests of food plants*. Westview Press, Boulder pp: 119-211.

Atkinson, D., and Sibly, R.M. (1997). Why are organisms usually bigger in colder environments? making sense of a life history puzzle. *Trends Ecol. Evol.* 12: 235-239.

Austad, S.N., (2006). Why women live longer than men: sex differences in longevity. *Gend. Med.* 3, 79–92.

Back, E.A., and Pemberton, C.E. (1915). Susceptibility of citrus fruits to the attack of the Mediterranean fruit fly. *J. Agric. Res.* 3: 311-330.

Balachowsky, A., (1950). La Mouche des Fruits (*Ceratitis capitata* Wied.) est-elle originaire de l'Afrique tropicale? *Fruits d'Outre-Mer* 5: 319-324.

Bell, G., Koufopanou, V. (1986). The cost of reproduction. In: Dawkins R, Ridley M, eds. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. Oxford, U.K.: Oxford University Press; 1986:83-131.

Bento, F.M.M., Marques, R.N., Costa, M.L.Z., Walder, J.M.M., Silva, A.P. & Parra, J.R.P. (2010). Pupal development of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) and *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) at different moisture values in four soil types. *Physiol. Ecol.* 39: 1315-1322.

Birke, A., Aluja, M., Greany, P., Bigurra, E., Perez-Staples, D., & McDonald, R. (2006). Long aculeus and behavior of *Anastrepha ludens* render gibberellic acid ineffective as an agent to reduce 'Ruby Red' grapefruit susceptibility to the attack of pestiferous fruit fly in commercial groves. *J. Econ. Entomol.* 99: 1184-1193.

Bodenheimer, F.S. (1951). *Citrus entomology in the Middle East*. W. Junk. The Hague, Netherlands. 1-663.

Boller, E.F. (1985). *Rhagoletis cerasi* and *Ceratitis capitata*. Vol. 2: *Handbook of Insect Rearing* (ed. by P. Sing & R.F. Moore) Elsevier, Amsterdam, the Netherlands, pp. 135-144.

Bowers, N.L., Gerber, H.U., Hickman, J.C., Jones, D.A., Nesbitt, C.J. (1986). *Actuarial Mathematics*. Ithaca, NY: The Society of Actuaries.

Bowler, K. & Terblanche, J.S. (2008). Insect thermal tolerance: what is the role of ontogeny, ageing and senescence? *Biol Rev Camb Philos Soc* **83**, 339–355.

Bravo, I.S.J. & Zucoloto F.S. (1998). Performance and feeding behavior of *Ceratitis capitata*: comparison of a wild population and a laboratory population. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 87: 67–72, 1998.

- Buchanan, K.L. (2000). Stress and the evolution of condition-dependent signals. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(4), 156-160. doi: 10.1016/s0169-5347(99)01812-1
- Burk, T., Webb, J.C. (1983). Effect of male size on calling propensity, song parameters and mating success in Caribbean fruit flies, *Anastrepha suspensa* (Loew) (Diptera: Tephritidae). *Ann Entomol Soc Am* 76: 678–682.
- Calkins, C.O. (1984). The importance of understanding fruit fly mating behavior in sterile male release programs (Diptera: Tephritidae). *Folia Entomol. Mexicana* 61: 205-213.
- Calkins, C.O., Webb, J.C. (1988). Temporal and seasonal differences in movement of the Caribbean fruit fly larvae in grapefruit and the relationship to detection by acoustics. *Fla. Entomol.* 71: 409-416.
- Calow, P. (1970). The cost of reproduction: a physiological approach. *Biol Rev.* 54:23-40.
- Canato, C.M. & Zucoloto, F.S. (1993). Diet selection by *Ceratitidis capitata* larvae: Influence of the rearing diet and genetic factors. *Journal of Insect Physiology* 39: 981–985.
- Carey, J.R. (1984). Host-specific demographic studies of the Mediterranean fruit fly *Ceratitidis capitata*. *Ecological Entomology.* 9, 261 -270.
- Carey, J.R. (2001). Insect biodemography. *Annu. Rev. Entomol.* 46: 79-110.
- Carey, J.R., (2003). Longevity. Princeton University Press, Princeton, *The Biology and Demography of Life Span.*
- Carey, J.R. (2011). Biodemography of the Mediterranean fruit fly: Aging, longevity and adaptation in the wild. *Experimental Gerontology* 46: 404–411.

Carey, J.R., Liedo, P., Orozco, D. & Vaupel, J.W. (1992). Slowing of mortality rates at older ages in large medfly cohorts. *Science* **258**, 457–461.

Carey, J.R., Liedo, P. (1995). Sex mortality differentials and selective survival in medfly cohorts: implications for human sex mortality differentials. *Gerontologist* **35**:588–96

Carey, J.R., Liedo P. (1995). Sex-specific life table aging rates in large medfly cohorts. *Exp. Gerontol.* **30**:315–25.

Carey, J.R., Liedo, P., Orozco, D., Tatar, M., Vaupel, J.W. (1995). A male-female longevity paradox in medfly cohorts. *J. Anim. Ecol.* **64**:107–16.

Carey, J.R., Liedo, P., Müller, H., Wang, J., Chiou, J. (1998). Relationship of Age Patterns of Fecundity to Mortality, Longevity, and Lifetime Reproduction in a Large Cohort of Mediterranean Fruit Fly Females. *Journal of Gerontology: BIOLOGICAL SCIENCES*. Vol. 53A, No. 4, B245-B251

Carey, J.R., Liedo, P., Muller, H.G., Wang, J.L., Vaupel, J.W. (1998). Dual modes of aging in Mediterranean fruit fly females. *Science*. **281**:996–98.

Carey, J.R., Papadopoulos, N., Müller, H.G., Katsoyannos, B., Kouloussis, N., Wang, J.L., Wachter, K., Yu, W., Liedo, P., (2008). Age structure changes and extraordinary life span in wild medfly populations. *Aging Cell* **7**, 426–437.

Chapman, R.F. (1998). *The insects: structure and function*. 4th ed. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

Christenson, L.D., Foote R.H. (1960). Biology of fruit flies. *Annu Rev Entomol* **5**: 171-192.

Churchill-Stanland, C., Stanland, R., Wong, T.T.Y., Tanaka, N., McInnis, D.O. & Dowell, R.V. (1986). Size as a factor in the mating propensity of Mediterranean fruit

flies, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae), in the laboratory. J. Econ. Entomol. 79: 614-619.

Cloyd, R.A. (2016). Greenhouse Pest Management. CRC Press Taylor & Francis Group, Florida, USA. pp. 141-180.

Colinet, H., Chertemps, T., Boulogne, I. & Siaussat, D. (2016). Age-related Decline of Abiotic Stress Tolerance in Young *Drosophila melanogaster* Adults. J Gerontol A Biol Sci Med Sci 71, 1574–1580, <https://doi.org/10.1093/gerona/glv193>.

Correa, S.C., Wille, C.L., Hoffer, H., Boff, M.I.C., & Franco, C.R. (2018). Oviposition preference and biology of fruit flies (Diptera: Tephritidae) on grape vine genotypes. Revista Caatinga, 31(4), 850–859. doi:10.1590/1983-21252018v31n407rc.

Danthanarayana, W. (1976). Environmentally cued size variation in the light-brown apple moth, *Epiphyas postvittana* (Walk.) (Tortricidae), and its adaptive value in dispersal. Oecologia 26: 121-132.

Davidowitz, G. L., D'Amico, J., and Nijhout, H.F. (2004). The effects of environmental variation on a mechanism that controls insect body size. Evol. Ecol. Res. 6: 49-62.

Davidowitz, G., and Nijhout, H.F. (2004). The physiological basis of reaction norms: the interaction among growth rate, the duration of growth and body size. Integr. Comp. Biol. 144: 443-449.

Debouzie, D. (1977). Etude de la compétition larvaire chez *Ceratitis capitata* (Diptère, Trypetidae). Arch. Zool. Exp. Gen. 118: 315-334.

deMoed, G.H., de Jong, G., Schatloo, W. (1997). The phenotypic plasticity of wing size in *Drosophila melanogaster*: the cellular basis of its genetic variation. Heredity 79:260-267.

Diamantidis, A.D., Carey, J.R., & Papadopoulos, N.T. (2008). Life- history evolution of an invasive tephritid, *J. Appl. Entomol.* 132: 698-699.

Diamantidis, A.D., Papadopoulos, N.T., Nakas, C.T., Wu, S., Müller, H.-G., Carey, J.R., (2009). Life history evolution in a globally-invading tephritid: patterns of survival and reproduction in medflies from six world regions. *Biol. J. Linn. Soc.* 97, 106–117.

Diamantidis, A.D., Ioannou, C.S., Nakas, C.T., Carey, J.R. & Papadopoulos N.T. (2019). Differential response to larval crowding of a long and a short lived medfly biotype. *Journal of Evolutionary Biology.* doi: 10.1111/JEB.13569

Διαμαντίδης, Α.Δ., (2009). Μελέτη της βιοοικολογίας και της συμπεριφοράς διαφορετικών πληθυσμών της μύγας της Μεσογείου *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae), Vol. 10: Σχολή Γεωπονικών Επιστημών – Τμήμα Γεωπονίας Φυτικής Παραγωγής και Αγροτικού Περιβάλλοντος (Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας, Νέα Ιωνία Μαγνησίας) p. 214.

Dias, N.P., Ongaratto, S., Garcia, M.S., Nava D.E. (2017). Oviposition of *Anastrepha fraterculus* and *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) in citrus fruits, and development in relation to maturity of orange fruits. *Florida Entomologist*, 100(2):468-473.

Díaz-Fleischer, F., Papaj, D.R., Prokopy, R.J. *et al.* (2000). Evolution of fruit fly oviposition behavior. *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior* (ed. by M. Aluja and A.L. Norrbom), pp. 811-841. CRC Press, Boca Raton, Florida.

Duyck, P.F., Kouloussis, N., Papadopoulos, N.T., Quilici, S., Carey, J.R. submitted (2010), published (2012). Exceptional Longevity in the Tephritid, *Ceratitis rosa*, a close relative of the Mediterranean Fruit Fly. *J. Econ. Entomol.* 105(2): 371-373. doi:10.1603/ec11055.

Economopoulos, A.P., (1992). Adaptation of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) to artificial rearing. *Journal of Economical Entomology* 85: 753–758.

Economopoulos, A.P. & Judt, S. (1989). Artificial rearing of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae): size of oviposition holes. *Journal of Economical Entomology* 82: 668–674.

Edgar, B.A. (2006). How flies get their size: genetics meets physiology. *Nature Rev. Genet.* 7: 907-916.

Estes, A.M., Nestel, D., Balcari, A., Jessup, A., Rempoulakis, P. And Economopoulos, A.P. (2011). A basis for the renewal of sterile insect technique for the olive fly, *Bactocera olea* (Rossi). *Journal of Applied Entomology* 22: 112-122. doi: 10.1111/j.1439-0418.2011.01620x.

Fernandes-Da Silva, P.G., and Zucoloto S.F. (1993). The influence of host nutritive value on the performance and food selection in *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae). *J. Insect Physiol.* 39: 883-887.

Fielding, D. J. (2004). Intraspecific competition and spatial heterogeneity alter life history traits in an individual-based model of grasshoppers. *Ecological Modelling*, 175(2), 169-187. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2003.10.014

Fimiani, P. (1989). Mediterranean region. *Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies and Control* (ed. by A. S. Robinson and G. Hooper), Vol 3A, pp. 39-50. Elsevier, The Netherlands.

Fletcher, B.S., and Kapatos E.T. (1983). An evaluation of different temperature development rate models for predicting the phenology of the olive fly *Dacus oleae*, pp. 321-329. In R. Cavalloro (ed.), Working Group on Fruit Flies of Economic Importance; CEC/IOBC Symposium (Athens, Greece). A.A. Balkema, Rotterdam, The Netherlands.

Fletcher, B.S., (1989). Life history strategies of Tephritidae fruit flies, Vol. A: Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies and Control (ed. by AS Robinson & G Hooper) Elsevier, Amsterdam, pp. 195-208.

Fletcher, B.S. (1989). Temperature-development rate relationships of immature stages and adult of tephritid fruit flies, pp. 273-289. In A. S. Robinson and G. Hooper [eds.], *Fruit flies: their biology, natural enemies, and control*. Elsevier, Amsterdam.

Fletcher, B.S. (1989a). Movements of tephritid fruit flies, pp. 209-219. In A. S. Robinson and G. Hooper (eds.), *World crop pests*, vol. 3B. *Fruit flies, their biology, natural enemies and control*. Elsevier, Amsterdam.

French, V., Feast, M., Partridge, L. (1998). Body size and cell size in *Drosophila*: the developmental response to temperature. *J Insect Physiol* 44:1081–1089.

Gasparich, G.E., Silva, J.S., Han, H.Y., McPheron, B.A., Steck, G.J. & Sheppard, W.S. (1997). Population genetic structure of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) and implications for worldwide colonization patterns. *Annals of the Entomological Society of America* 90: 790-797.

Gerofotis, C.D., Kouloussis, N.A, Koukougianidou, C., Papadopoulos, N.T., Damos P., Koveos, D.S. & Carey, J.R. (2019). Age, sex, adult and larval diet shape starvation resistance in the Mediterranean fruit fly: an ecological and gerontological perspective. *Scientific Reports* | 9:10704 | <https://doi.org/10.1038/s41598-019-47010-0>.

Gonzalez, J. & Troncoso, P. (2007). The fruit fly exclusion programme in Chile. *Area-Wide Control of Insect Pests. From Research to Field Implementation* (ed. by M.J.B. Vreysen, A.S. Robinson and J. Hendrichs), pp 641-651. Springer, The Netherlands.

Greany, P.D., Styer, S.C., Davis, P.L., Shaw, P.E., & Chambers, D.L. (1983). Biochemical resistance of citrus to fruit flies. Demonstration and elucidation of resistance to the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa*. *Entomol. Exp. Appl.* 34: 40-50.

Grotewiel, M.S., Martin, I., Bhandari, P. & Cook-Wiens, E. (2005). Functional senescence in *Drosophila melanogaster*. *Ageing Res Rev* 4, 372–397, <https://doi.org/10.1016/j.arr.2005.04.001>.

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.

Hallman, G.J. (1994). Controlled atmospheres in: Paul, R.E. and Armstrong J.W. (eds) *Insect Pests and Horticultural Products: Treatments and Responses*. (AB. Internatioanl Wallingford. UK), pp. 121-136.

Hamilton, W.D. (1966). The moulding of senescence by natural selection. *J. Theor. Biol.* 12, 12–45.

Harris, E.J. & Carey, J.R. (1989). Laboratory studies of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) in coffee. *Environ. Entomol.*, 18, 103-10.

Harris, E.J., Carey, J.R., Krainacker, D.A. & Lee, C.Y.L. (1991). Life history of *Ceratitits capitata* (Diptera: Tephritidae) reared from Mock Orange in Hawaii. *Environmental Entomology*, 20: 1048-1052.

Hazzard, W.R. (1986). Biological basis of the sex differential in longevity. *J. Am. Geriatr. Soc.* 34:455–71.

Hazzard, W.R. (1990). The sex differential in longevity. In *Principles of Geriatric Medicine and Gerontology*, ed. WR Hazzard, R Andres, WL Bierman, JP Blass, pp. 37–47. New York: McGraw-Hill.

Hoffmann, A.A., Hallas, R., Sinclair, C. & Mitrovski, P. (2001). Levels of variation in stress resistance in *Drosophila* among strains, local populations, and geographic regions: patterns for desiccation, starvation, cold resistance, and associated traits. *Evolution* 55, 1621–1630, <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00681.x>.

Hooper, G.H.S. (1978). Effects of larval rearing temperature on the development of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitits capitata*. *Ent. exp. & appl.* 23:222-226.

Inglesfield, C. (1982). Larval hosts, adult body size and population quality in *Ceratitis capitata* Wied.: a laboratory study. *Annali della Facolta` di Agraria dell'Universita` di Sassari*. 28: 25-39.

James, M., Malan, A.P., & Addison, P. (2018). Surveying and screening South African entomopathogenic nematodes for the control of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann). *Crop Protection*, 105, 41–48.

Jang, T. & Lee, K.P. (2015). The genetic basis for mating-induced sex differences in starvation resistance in *Drosophila melanogaster*. *Journal of insect physiology* 82, 56–65, <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2015.09.002>.

Johnson, S.N., Zhang, X.X., Crawford, J.W., Gregory, P.J. & Young, M.I. (2007). Egg hatching and survival time of soil-dwelling insect larvae: a partial differential equation model and experimental validation. *Ecol. Modell.* 202: 493-502.

Kannisto, V. (1988). On the survival of centenarians and the span of life. *Popul. Stud.* 42:389–406.

Kannisto, V. (1991). Frailty and survival. *Genus*. 47:101–18.

Kasana, A., & AliNiazee, M.T. (1994). Effect of constant temperatures on development of the walnut husk fly, *Rhagoletis completa*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 73(3), 247–254. doi:10.1111/j.1570-7458.1994.tb01862.x

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.

Keyfitz, N. (1984). Population and Biology. In International Union for the Scientific Study of Populations. Liege, Belgium: Ordina

Kirkwood, T.B.L., (2008). A systematic look at an old problem. *Nature* 451, 644–647.

Kouloussis, N.A., Papadopoulos, N.T., Müller, H.-G., Wang, J.-L., Mao, M., Katsoyannos, B.I., Duyck, P.-F., Carey, J.R., (2009). Life table assay for assessing relative age bias in medfly capture methods. *Entomol. Exp. Appl.* 132, 172–181.

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 geographic centre of origin and genetic relationships of the medfly with two close relatives. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 63: 63-69.

Koveos, D.S & Tzanakakis, M.E. (1990). Effects of the presence of olive fruits on ovarian maturation in the olive fruit fly, *Dacus oleae*, under laboratory conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 55: 161–168.

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(1), 104–108. doi:10.1093/jee/82.1.104.

Langley, P.A., Maly, H. & Ruhm, F. (1972). Application of the sterility principle for the control of the Mediterranean fruit fly (*Ceratitis capitata*): pupal metabolism in relation to mass-rearing techniques. *Ent. exp. & appl.* 15 : 23 34.

Lee, E.T. (1992). *Statistical Methods for Survival Data Analysis*. New York: Wiley & Sons. 2nd ed.

Lee, K. P. & Jang, T. (2014). Exploring the nutritional basis of starvation resistance in *Drosophila melanogaster*. *Functional Ecology* 28, 1144–1155, <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12247>.

Leppla, N.C., Huettel, M.D., Chambers, D.L., Ashley, T.R., Miyashita, D.H., Wong, T.T.W., & Harris, E.J. (1983). Strategies for colonization and maintenance of the Mediterranean Fruit Fly. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 33: 89–96.

Lewontin, R.C. (1965). Selection for colonizing species. *The Genetics of Colonizing Species* (ed. by H. G. Baker and G. L. Stebbins), pp, 77-91. Academic Press. New York.

Leyva, J.L., Browning, H.W., & Gilstrap, F.E. (1991). Development of *Anastrepha lundens* (Diptera: Tephritidae) in several host fruit. *Environ. Entomol.* 20: 1160-1165.

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

Maddison, P.A. & Bartlett, B.J. (1989). A contribution towards the zoogeography of the Tephritidae. In: Robinson, A.S. & Hooper, G. (Eds) *Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies and Control*. 27-36. Elsevier, Amsterdam.

Malacrida, A.R., Marinoni, F., Torti, C., et al. (1998). Genetic aspects of the worldwide colonization process of *Ceratitis Capitata*. *Journal of Heredity*. 89: 501-507.

Malacrida, A.R., Gomulski, L.M., Bonizzoni, M., Bertin, S., Gasperi, G. & Guglielmino, C.R., (2007). Globalization and fruit fly invasion and expansion: the medfly paradigm. *Genetica*. 131: 1-9. doi: 10.1007/s10709-006-9117-2.

Manton, K.G., Stallard, E. (1984). *Recent Trends in Mortality Analysis*. Orlando, FL: Academic.

Manton, K.G., Stallard, E. (1996). Longevity in the United States: age and sex-specific evidence on life span limits from mortality patterns 1960–1990. *J. Gerontol. Biol. Sci.* 51A:B362–B375.

Mavrikakis, P.G., Economopoulos, A.P., & Carey, J.R. (2000). Continuous winter reproduction of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) in Heraklion, Crete, Southern Greece. *Environ. Entomol.* 29 (6): 1180-1187.

McCall, P.J., & Eaton, G. (2001). Olfactory memory in the mosquito *Culex quinquefasciatus*. *Medical and Veterinary Entomology*, 15(2), 197–203. doi:10.1046/j.0269-283x.2001.00304.x.

McQuate, G.T., Sylva, C.D., & Jang, E.B. (2005). Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) suppression in persimmon through bait sprays in adjacent coffee plantings. *Journal of Applied Entomology*, 129: 110-117.

Meccariello, A., Salvemini, M., Primo, P., Hall, B., Koskinioti, P., Dalíková, M., Gravina, A., Gucciardino, M.A., Forlenza, F., Gregoriou, M.E., Ippolito, D., Monti, S.M., Petrella, V., Perrotta, M.M., Schmeing, S., Ruggiero, A., Scolari, F., Giordano, E., Tsoumani, K.T., Marec, F., Windbichler, N., Arunkumar, K.P., Bourtzis, K., Mathiopoulos, K.D., Ragoussis, J., Vitagliano, L., Tu, Z., Papathanos, P.A., Robinson, M.D., Saccone, G. (2019). Maleness-on-the-Y (MoY) orchestrates male sex determination in major agricultural fruit fly pests. *Science*. Vol. 365, Issue 6460, pp. 1457-1460.

Milward-de-Azevedo, E.M.V., and Parra, J.R.P. (1989). Influence of humidity on the emergence of *Ceratitis capitata* in two types of soil. *Pesqu. Agropecu. Bras.* 24: 321-327.

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.

Molina, C. A., Cana-Roca, J. F., Osuna, A., & Vilchez, S. (2009). Selection of a *Bacillus pumilus* Strain Highly Active against *Ceratitis capitata* (Wiedemann) Larvae. *Applied and Environmental Microbiology*, 76(5),1320–1327. doi:10.1128/aem.01624-09

Müller, H.G., Wang, J.-L., Carey, J.R., Caswell-Chen, E.P., Chen, C., Papadopoulos, N., Yao, F. (2004). Demographic window to aging in the wild: Constructing life tables and estimating survival functions from marked individuals of unknown age. *Aging Cell* 3, 125–131.

Müller, H.G., Wang, J.-L., Yu, W., Delaigle, A., Carey, J.R., (2007). Survival in the wild via residual demography. *Theor. Popul. Biol.* 72, 513–522.

Müller, H.G., Wu, S., Diamantidis, A.D., Papadopoulos, N.T., Carey, J.R., (2009). Reproduction is adapted to survival characteristics across geographically isolated medfly populations. *Proc. R. Soc. London* 276, 4409–4416.

Navarro-Campos, C., Martinez-Ferrer, M.T., Campos, J.M., Fibla, J.M., Alcaide, J., Bargues, L., Marzal, C., Garcia-Mari, F. (2011). The Influence of Host Fruit and Temperature on the Body Size of Adult *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) Under Laboratory and Field Conditions. *Environ. Entomol.* 40(4): 931-938.

Nestel, D., Galun, R. & Friedman, S. (1985). Long-term regulation of sucrose intake by the adult Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann). *Journal of insect physiology* 31, 533–536, [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(85\)90109-X](https://doi.org/10.1016/0022-1910(85)90109-X).

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 (*Ceratitis capitata*) meridic larval diets. *Arch Insect Biochem Physiol* 56, 97–109, <https://doi.org/10.1002/arch.20000>

Nestel, D., Papadopoulos, N.T., Liedo, P., Gonzales-Ceron, L. & Carey, J.R. (2005). Trends in lipid and protein contents during medfly aging: An harmonic path to death.

Archives of Insect Biochemistry and Physiology 60, 130–139, <https://doi.org/10.1002/arch.20091>.

Nestel, D. & Nemny-Lavy, E. (2008). Nutrient balance in medfly, *Ceratitis capitata*, larval diets affects the ability of the developing insect to incorporate lipid and protein reserves. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 126, 53–60, <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2007.00639.x>

Nijhout, H.F., Davidowitz, G. & Roff, D.A. (2006). A quantitative analysis of the mechanism that controls body size in *Manduca sexta*. *J. Biol.* 5: 1-15.

Olshansky, S.J., Carnes, B.A. (1997). Ever since Gompertz. *Demography* 34:1–15.

Pantalouris, E.M. (1957). Size response of developing *Drosophila* to temperature change. *J Genet* 55:507–510.

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.

Papachristos, D.P. & Papadopoulos, N.T. (2009). Are citrus species favorable hosts for the Mediterranean fruit fly? A demographic perspective. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 132: 1–12.

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., 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.

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. and Katsoyannos, B.I. (2002). Development of *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae) in three apple varieties in the laboratory. Proceedings of 6th International Fruit Fly Symposium 6-10 May 2002, Stellenbosch, South Africa. pp. 19-22.

Papadopoulos, N.T., Katsoyannos, B.I., & Carey J.R. (2002). Demographic Parameters of the Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) Reared in Apples. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 95(5): 564-569.

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

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., Plant, R.E. & Carey, J.R. (2013). From trickle to flood: the large-scale, cryptic invasion of California by tropical fruit flies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280. doi:10.1098/rspb.2013.1466.

Παπαδόπουλος, Ν.Θ. (1999). Μελέτη της Βιολογίας και Οικολογίας της Μύγας της Μεσογείου *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae) στη Βόρεια Ελλάδα. *Διδακτορική Διατριβή*, Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο Θεσσαλονίκης. Θεσσαλονίκη.

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. doi: 10.1146/annurev.en.22.010177.002243

Quesada- Moraga, E., Ruiz-Garcia, A. and Santiago- Alvarez, C. (2004). Horizontal Transmission and reproductive effects of *Metarhizium anisopliae* on the German cockroach (Blattodea: Blattellidae), *Journal of Invertebrate Pathology*, 87:51-58.

Quesada-Moraga, I., Valverde-Garcia, P., Garrido-Jurado, I. (2012). The Effect of Temperature and Soil Moisture on the Development of the Preimaginal Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae). *PHYSIOLOGICAL ECOLOGY*. 41(4): 966-970.

Radonjić, S., Čizmović, M. & Pereira, R. (2013). Population Dynamics of the Mediterranean Fruit Fly in Montenegro. *International Journal of Insect Science*, **5**, 35-40.

Ray, C. (1960). The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms. *J Morphol* 106:85–108.

Rempoulakis, P. and Nestel D. (2011). Dispersal ability of marked, irradiated olive fruit flies [*Bactocera olea* (Rossi) (Diptera: Tephritidae)] in arid regions, *Journal of Applied Entomology* 131: 1-9. doi:10.1111/j.1439-0418.2011.06623.x.

Rendon, P., Melnnis, D., Lance, D., & Stewart, J. (2000). Comparison of medfly male only and bisexual fruit flies and other insect pests. International conference on Area – wide Control of insect Pests, 28 May- 5 June 1998, Penang, Malaysia.

Ricalde, M.P., Nava, D.E., Loeck, A.E., Donatti, M.G. (2012). Temperature-Dependent Development and Survival of Brazilian Populations of the Mediterranean Fruit Fly, *Ceratitidis capitata*, from Tropical, Subtropical and Temperate Regions. *Journal of Insect Science*, 12(33):1-11.

Rivnay, E. (1950). The Mediterranean fruit fly in Israel. *Bull Entomol Res*. 31: 321-341.

Roberts, S.B. & Rosenberg, I. (2006). Nutrition and aging: changes in the regulation of energy metabolism with aging. *Physiol Rev* 86, 651–667, <https://doi.org/10.1152/physrev.00019.2005>.

Robinson, A.S., Innis, Mc., & Lance, D. (1999). Genetic sexing strains in the medfly, *Ceratitidis capitata*, development, mass rearing and field application. *Trend in Entomology*, 2:21-104.

- Robinson, S.J.W., Partridge, L. (2001). Temperature and clinal variation in larval growth efficiency in *Drosophila melanogaster*. *J Evol Biol.* 14:14–21.
- Roff, D.A. (1992). *The Evolution of Life Histories*. New York, NY: Chapman & Hall.
- Roitberg, B.D. (1989). The cost of reproduction in rosehip flies, *Rhagoletis basiola*: eggs are time. *Evol Ecol.* 1989;3:183-188.
- Rose, M., Charlesworth, B., (1980). A test of evolutionary theories of senescence. *Nature* 287, 141–142.
- Rössler, Y., (1975). Reproductive differences between laboratory reared and field collected populations of the Mediterranean fruit fly *Ceratitidis capitata*. *Annals of the Entomological Society of America* 68: 987–991.
- Rousse, P., Gourdon, F. & Quilici, S. (2006). Host specificity of the egg pupal parasitoid *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) in La Reunion. *Biological Control*, 37: 284-290.
- Sankarperumal, G., and Pandian, T.J. (1991). Effects of temperature and Chlorella density on growth and metamorphosis of *Chironomus circumdatus* (Kieffer) (Diptera). *Aquat. Insects* 13: 167-177.
- Santos, M., Fowler, K., Partridge, L. (1994). Gene-environment interaction for body size and larval density in *Drosophila melanogaster*: an investigation of effects on development time, thorax length and adult sex ratio. *Heredity* 72:515–521.
- Scheiner, S.M., Lyman, R.F. (1989). The genetics of phenotypic plasticity. *Heritability. J Evol Biol* 2:95–107.
- Shahrestani, P., Quach, J., Mueller, L.D. & Rose, M.R. (2012). Paradoxical physiological transitions from aging to late life in *Drosophila*. *Rejuvenation Res* **15**, 49–58, <https://doi.org/10.1089/rej.2011.1201>.

- Sharp, J.L., Boller, E.F. & Chambers, D.L. (1983). Selection for flight propensity of laboratory and wild strains of *Anastrepha suspensa* and *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *J. Econ. Entomol.* 76: 302-305.
- Sharp, J.L., Oyue, M.J., Hart, W., Ingle, S., Hallman, G., Gould, W. & Chew, V. (1989). Immersion of Florida mangoes in hot water as a quarantine treatment for Caribbean fruit fly. *Journal of Economic Entomology* 82: 186-188.
- Shingleton, A.W., Mirth, C.K., Bates, P.W. (2008). Developmental model of static allometry in holometabolous insects. *Proc R Soc B* 275:1875–1885.
- Shoukry, A., Hafez, M. (1979). Studies on the biology of the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata*. *Ent. exp. & appl.* 26: 33-39.
- Sigurjonsdottir, H. (1984). Food competition among *Scatophaga stercoraria* larvae with emphasis on its effects on reproductive success. *Ecol. Entomol.* 9: 81-90.
- Siomava, N., Wimmer, E.A., Posnien, N. (2016). Size relationships of different body parts in three dipteran species *Drosophila melanogaster*, *Ceratitis capitata*, *Musca domestica*. *Dev. Genes Evol.* 226 (3), 245-256.
- Souza, H.M.L., Matioli, S.R., & Souza, W.N. (1988). The adaptation process of *Ceratitis capitata* to the laboratory: analysis of life history traits. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 49: 195–201.
- Spitler, G.H., Armstrong, J.W., & Couey, H.M. (1984). Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) host status of commercial lemon. *J. Econ. Entomol.* 77: 1441-1444.
- Stillwell, R.C., Dworkin, I., Shingleton, A.W., Frankino, W.A. (2011). Experimental manipulation of body size to estimate morphological scaling relationships in *Drosophila*. *J Vis Exp* 56:3162. doi:10.3791/ 3162.

Tanaka, N., Hart, R.A., Okamoto, R.Y., and Steiner, L.F. (1972). Control of excessive metabolic heat produced in diet by a high density of larvae of the Mediterranean fruit fly. *J. Econ. Entomol.* 65: 866-867.

Terblanche, J.S., Klok, C.J. & Chown, S.L. (2004). Metabolic rate variation in *Glossina pallidipes* (Diptera: Glossinidae): gender, ageing and repeatability. *Journal of insect physiology* 50, 419–428, <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2004.02.009>.

Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. In *Sexual Selection and the Descent of Man 1871–1971*, ed. B Campbell, pp. 136–79. Chicago, IL: Aldine.

Τζανακάκης, Μ.Ε. & Κατσόγιαννος, Β.Ι., (2003). Έντομα καρποφόρων δέντρων και αμπέλου. *ΑγροΤύπος*, Αθήνα.

Φερτάκης, Ε.Β., (2006). Μεταπτυχιακή διατριβή. Σηματοδοτικά πολυπρωτεϊνικά σύμπλοκα ρυθμίζουν τη μεταγωγή μηνυμάτων κατά την κυτταροφαγία των αιμοκυττάρων της μύγας της μεσογείου. Ο ρυθμιστικός ρόλος της FAK και η συμμετοχή των ιντεγκρινών, των MAPKs και άλλων σηματοδοτικών μορίων, Τμήμα Βιολογίας, Πανεπιστήμιο Πατρών.

Vargas, R.I., Miyashi, D. and Nishida, T. (1984). Life history and demographic parameters of three laboratory-reared tephritids (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77: 651-656.

Vargas, R.I., and Carey, J.R. (1989). Comparison of demographic parameters for wild and laboratory-reared Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 82: 55-59.

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. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 89(1): pp. 64-60.

Vargas, R. I., Prokopy, R.J., Duan, J.J., Albrecht, C., & Li, Q.X. (1997). 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., Kanehisa, D.T., Jang, E.B. and Armstrong, J.W. (1997). Demography of four Hawaiian fruit flies (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 90: 162-168.

Vargas, R.I., Prokopy, R.J., Duan, J.J. et al. (2001). 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.

Vaupel, J.W., Manton, K.G., Stallard, E. (1979). The impact of heterogeneity in individual frailty on the dynamics of mortality. *Demography* 16:439–54.

Vaupel, J.W., Carey, J.R. (1993). Compositional interpretations of medfly mortality. *Science* 260:1666.

Vaupel, J.W., Carey, J.R., Christensen, K., Johnson, T.E., Yashin, A.I., Holm, N.V., Iachine, I.A., Kannisto, V., Khazaeli, A.A., Liedo, P., Longo, V.D., Zeng, Y., Manton, K.G., Curtsinger, J.W. (1998). Biodemographic trajectories of longevity. *Science* **280**, 855–860.

Vermeulen, C.J., Van De Zande, L. & Bijlsma, R. (2006). Developmental and age-specific effects of selection on divergent virgin life span on fat content and starvation resistance in *Drosophila melanogaster*. *Journal of insect physiology* 52, 910–919, <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2006.05.014>.

Wachter, K.W., Finch, C.E. (1997). *Between Zeus and the Salmon: The Biodemography of Longevity*. Washington, DC: Natl. Acad. Press.

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

Weldon, C.W., Boardman, L., Marlin, D. & Terblanche, J.S. (2016). Physiological mechanisms of dehydration tolerance contribute to the invasion potential of *Ceratitidis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) relative to its less widely distributed congeners. *Front Zool* 13, 15, <https://doi.org/10.1186/s12983-016-0147-z>.

Weldon, C.W., Nyamukondiwa, C., Karsten, M., Chown, S.L. & Terblanche, J.S. (2018). Geographic variation and plasticity in climate stress resistance among southern African populations of *Ceratitidis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). *Scientific Reports* 8, 9849, <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28259-3>.

White, I.M., and Elson-Harris, M.M. (1992). *Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics*. CAB, Oxon, UK.

Zabalou, S., Apostolaki, A., Livadaras, I., Franz, G., Robinson, A.S., Savakis, C. & Bourtzis, K. (2009). Incompatible insect technique: incompatible males from a *Ceratitidis capitata* genetic sexing strain. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 132: 232-240. doi: 10.1111/j.15707458.2009.00886.x.

Zenil, M., Liedo, P., Williams, T. et al. (2004). Reproductive biology of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) on *Ceratitidis capitata* and *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae). *Biological Control*, 29: 169-178.

Zucoloto, F.S., (1993b). Adaptation of a *Ceratitidis capitata* population to an animal protein based diet. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 67: 119–127.

ΗΛΕΚΤΡΟΝΙΚΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

Ηλεκτρονική πηγή 1: <https://gd.eppo.int/taxon/CERTCA/distribution>

Ηλεκτρονική πηγή 2: <https://www.shutterstock.com/search/life+cycle+fly>

(https://www.kathimerini.gr/1042256/gallery/epikairothta/ellada/genetikos-diakopths-gia-meiwsh-entomwn?fbclid=IwAR2yp3YMjex7jnT13yn7KPmo_pnLBGSGHBphARKE8XoehH5876IR6-dpus).