

Επίδραση της τροφής ενηλίκων και της στείρωσης στην  
ικανότητα σύζευξης και στην επιβίωση στελέχους μαζικής  
εκτροφής της μύγας της Μεσογείου *Ceratitis capitata*  
*Wiedemann (Diptera: Tephritidae)*



Μεταπτυχιακή διατριβή

**Μαρία Ροδιτάκη**  
Εργαστήριο Εφαρμοσμένης Εντομολογίας  
Επιβλέπων καθηγητής: **Α.Π. Οικονομόπουλος**

*Οκτώβριος 2000*

## Ευχαριστίες

Θερμά ευχαριστώ τον επιβλέποντα καθηγητή κ. Α. Οικονομόπουλο για την συνεργασία, την καθοδήγηση και την πολύτιμη βοήθεια κατά την διεξαγωγή και την συγγραφή της μελέτης. Επίσης επιθυμώ να ευχαριστήσω τον καθηγητή κ. Μ. Δαμανάκη για την συμβολή του στην αξιολόγηση αυτής της διατριβής, ως δεύτερο μέλος της εξεταστικής επιτροπής.

Ιδιαίτερα τέλος αισθάνομαι την ανάγκη να ευχαριστήσω τους φίλους και συνεργάτες μου Χ.Ρεμπουλάκη, Μ. Κονσολάκη, Π. Μαυρικάκη για την πολύτιμη υλική και ηθική συμπαράσταση καθώς και τον Ν. Παπαδάκη για την συνδρομή του στην ηλεκτρονική επεξεργασία της εργασίας μου.

# ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

Σελ.

1. Εισαγωγή .....	1
1.1. Παρουσίαση του εντόμου .....	1
1.2. Τεχνική του στείρου εντόμου .....	3
1.3. Σεξουαλική συμπεριφορά .....	7
1.4. Θρέψη ενηλίκων .....	20
1.5. Σχεδιασμός της παρούσας μελέτης .....	31
2. Υλικά και μέθοδοι .....	32
2.1. Προέλευση των εντόμων .....	32
2.2. Διατήρηση πειραματικών ενηλίκων εντόμων .....	35
2.3. Περιγραφή των πειραμάτων .....	35
2.4. Στατιστική ανάλυση των δεδομένων .....	41
3. Αποτελέσματα .....	42
3.1. Σεξουαλική ωρίμανση .....	42
3.2. Συχνότητα και διάρκεια σύζευξης .....	48
3.3. Έναρξη και ρυθμός συζευκτικής δραστηριότητας στην διάρκεια της φωτόφασης .....	53
3.4. Επιβίωση .....	57
4. Συζήτηση .....	61
4.1. Συμπεριφορά σύζευξης .....	61
4.2. Επιβίωση .....	76
Περίληψη .....	82
Summary .....	84
Βιβλιογραφία .....	86

# 1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

## 1.1. Παρουσίαση του εντόμου

Η μύγα της Μεσογείου, *Ceratitis capitata* (medfly) ανήκει στην οικογένεια Tephritidae, παλαιότερη ονομασία (1924) Trypidae, Muscomorpha:Tephritoidea της τάξης των Διπτέρων. Πρόκειται για μια νεαρή εξελικτικά οικογένεια που εμφανίστηκε στα μέσα του Τριτογενούς, πριν περίπου 50 εκατομμύρια χρόνια (Tsiropoulos, 1992). Σήμερα έχουν περιγραφεί 4.200 είδη καταναμημένα σε όλο τον κόσμο που ανήκουν σε 500 γένη και 4 κύριες υποοικογένειες: Dacinae, Trypetinae, Tephritinae και Oedaspiinae. Τα οικονομικού ενδιαφέροντος είδη ανήκουν στις υποοικογένειες Dacinae και Trypetinae και χρησιμοποιούν την σάρκα των καρπών μιας μεγάλης ποικιλίας ξενιστών για την ανάπτυξη των προνυμφών τους. Η υποοικογένεια Trypetinae περιλαμβάνει 200 γνωστά γένη με 1.800 είδη διαδεδομένα στις εύκρατες, στις υποτροπικές και κατά κύριο λόγο στις τροπικές περιοχές (Bateman, 1976, Tsiropoulos, 1992, Headrick and Goeden, 1998).

Η καταγωγή της μύγας της Μεσογείου εντοπίζεται στις χώρες της Κεντροδυτικής Αφρικής, πολύ πιθανόν στην Νιγηρία (Silvestri, 1914, Sheppard et al., 1992). Στην Κεντρική Αφρική, αντίθετα με άλλες περιοχές, οι πληθυσμοί της μύγας ελέγχονται φυσικά από διάφορα είδη παρασίτων (Silvestri, 1914). Το χαρακτηριστικό αυτό μαζί με αποδείξεις από πρόσφατες ηλεκτροφορητικές μελέτες (Malacrida et al., 1992) υποθέτουν έντονα την καταγωγή της από την Κεντρική Αφρική. Εκτός από την αφρικανική ήπειρο, η αρχική περιοχή εξάπλωσης του εντόμου ήταν η λεκάνη της Μεσογείου και με την πάροδο του χρόνου το έντομο εισέβαλε και εγκαταστάθηκε στην Ευρώπη, στην Κεντρική και Νότια Αμερική, στο Ισραήλ, στην Αυστραλία και στην Χαβάη (Christenson and Foote, 1960, Liquido et al., 1977, Fimiani, 1989, White and Elson-Harris, 1992) με αποτέλεσμα να αντιμετωπίζεται σήμερα ως ένας σοβαρός εντομολογικός εχθρός των γεωργικών καλλιεργειών.

Είναι είδος εξαιρετικά πολυφάγο που μπορεί να προσαρμοστεί εύκολα σε διάφορους τύπους ενδιατημάτων. Τα τελευταία 200 χρόνια, μέσω του εμπορίου, εξαπλώθηκε ραγδαία σε όλες σχεδόν τις γεωγραφικές περιοχές των πέντε ηπείρων σε αντίθεση με τα υπόλοιπα περίπου 65 είδη του ίδιου γένους που συνεχίζουν να περιορίζονται κυρίως στην Αφρική.

Σήμερα η μύγα της Μεσογείου αποτελεί πιθανόν την μεγαλύτερη απειλή παγκοσμίως για 353 είδη που ανήκουν σε περισσότερες από 14 οικογένειες φρούτων και λαχανικών στα οποία μπορεί να αναπτυχθεί η προνύμφη της.

Στην Ελλάδα η μύγα της Μεσογείου αναφέρθηκε για πρώτη φορά το 1915 και περιγράφηκε ως φρουτόμυγα του μανταρινιού (Parageorgiou, 1915, από την μεταπτυχιακή διατριβή της Σεραπεσιδάκη, 1994). Είναι έντομο κοσμοπολίτικο και πολυφάγο, απαντάται από την Κρήτη έως και την Βόρεια Ελλάδα και προκαλεί συχνές και σοβαρές ζημιές κυρίως στα εσπεριδοειδή: πορτοκάλια (*Citrus sinensis*), νεράντζια (*Citrus aurantium*), μανταρίνια (*Citrus reticulata*), κίτρα (*Citrus medica*), αλλά και σε άλλα φρούτα όπως βερίκοκα (*Prunus armeniaca*), μούσμουλα (*Eriobotrya japonica*), αχλάδια (*Pyrus communis*), μήλα (*Malus domestica*), ροδάκινα (*Prunus persica*) και σύκα (*Ficus carica*) (Τζανακάκης και Κατσόγιαννος, 1998).

Οι μέγιστοι πληθυσμοί του εντόμου παρατηρούνται τον Ιούλιο και τον Σεπτέμβριο, ενώ οι ελάχιστοι από τον Δεκέμβριο έως το Μάρτιο. Διαχειμάζει στο έδαφος στο στάδιο της νύμφης ή ως προνύμφη μέσα στους προσβεβλημένους καρπούς που παραμένουν στα δέντρα ή έχουν πέσει στο έδαφος (Papadopoulos et al., 1996). Μόνο σε περιοχές με ήπιες θερμοκρασίες κατά το χειμώνα, όπως στην Κρήτη, θεωρείται δυνατόν ένα μικρό ποσοστό του πληθυσμού να διαχειμάζει και ως ενήλικο (Μαυρικάκης και συνεργάτες, 1997).

Ανάλογα με το έτος και την περιοχή φτάνει μέχρι και έξι γενιές το χρόνο (Tsiropoulos, 1992). Στο προνυμφικό στάδιο τρέφεται και ζει σε ώριμους και ημιώριμους καρπούς, ενώ ως ενήλικο είναι πολυφάγο λαμβάνοντας τους αναγκαίους μεταβολίτες από μια ποικιλία φυσικών τροφικών πηγών πλούσιων σε αζωτούχες και ζαχαρούχες ουσίες όπως γύρη, νέκταρ, αδενικές εκκρίσεις των φυτών, φυτικούς χυμούς από τα φύλλα, τους μίσχους και από πληγές που προκαλούνται στα φρούτα ή από σάπια φρούτα, βακτήρια και σπόρια μυκήτων που βρίσκονται στην επιφάνεια των φύλλων και των φρούτων, μελιτώδη εκκρίματα κοκκοειδών και αφίδων, φρέσκα περιττώματα πουλιών, κ.ά. (Christenson and Foote, 1960).

### 1.2.Τεχνική του στείρου εντόμου

Για την καταπολέμηση της μύγας της Μεσογείου χρησιμοποιούνται διεθνώς όπως και στην χώρα μας δολωματικοί ψεκασμοί εναντίον των ενηλίκων, συνήθως ένα μείγμα υδρολύματος πρωτεΐνης, ζάχαρης και οργανοφωσφορικού εντομοκτόνου. Μέχρι σήμερα το έντομο δεν έχει αναπτύξει σημαντικό εθισμό στα εντομοκτόνα, όμως τόσο η πιθανότητα να αναπτύξει στο μέλλον όσο και η ανάγκη μείωσης των χημικών εφαρμογών στο περιβάλλον οδηγούν στην ανάπτυξη εναλλακτικών μεθόδων καταπολέμησης όπως η εξαπόλυση στειρωμένων εντόμων.

Η μέθοδος αυτή είναι γνωστή ως τεχνική του στείρου εντόμου (Sterile Insect Technique-SIT) και περιλαμβάνει ένα συντονισμένο πρόγραμμα μαζικής εκτροφής, στειρώσης και εξαπόλυσης στον αγρό στειρών αρσενικών εντόμων σε πολλαπλάσιους των αγρίων πληθυσμούς με σκοπό να υπερισχύσουν στον άγριο πληθυσμό-στόχο διατηρώντας την ικανότητα να συζευχθούν και να μεταφέρουν το στείρο σπέρμα τους στα άγρια θηλυκά.

Η ιδέα συνελήφθη το 1930 από τον E.F.Knipling (1955) ως μία πιθανή μέθοδος για την καταπολέμηση του screwworm *Cochliomyia hominivorax* (Coquerel) στο Τέξας των Ηνωμένων Πολιτειών και εφαρμόστηκε για πρώτη φορά το 1950 στο ίδιο έντομο (Bushland and Hopkins, 1951,1953). Έχει δοκιμαστεί με διάφορους βαθμούς επιτυχίας σε διάφορα μέρη του κόσμου για την καταπολέμηση πολλών εντόμων της οικογένειας Tephritidae, όπως τη μύγα του πεπονιού (melon fly) *Dacus cucurbitae* (Coquillett), τη μύγα της Ανατολής (oriental fruit fly) *Dacus dorsalis* (Hendel), το σκουλήκι των μήλων (apple maggot) *Rhagoletis pomonella* (Walsh), το σκουλήκι του κερασιού (cherry fly) *Rhagoletis cerasi* (Linnaeus), τη μύγα του Μεξικού (Mexican fruit fly) *Anastrepha ludens* (Loew), τη μύγα της Καραϊβικής (Caribbean fruit fly) *Anastrepha suspense* (Loew) και τη μύγα της Κουινσλάνδης (Queensland fruit fly) *Dacus tryoni* (Froggatt).

Η τεχνική του στείρου εντόμου αρχικά χρησιμοποιήθηκε για την καταπολέμηση της μύγας της Μεσογείου σε πειραματικές συνθήκες στη Χαβάη και σε άλλα φυσικά απομονωμένα νησιά του Ειρηνικού και στη συνέχεια στο Μεξικό και την Κεντρική Αμερική (1979) (Schwarz et al.,1985). Εφαρμόζεται πλέον ως μέρος της προσπάθειας εξάλειψης του εντόμου στην ενδοχώρα των Η.Π.Α, σε περιοχές όπου η μύγα είναι νεοεισαχθείσα σε μικρούς πληθυσμούς (Φλόριντα 1985,1987, Καλιφόρνια 1982,1987). Η αποτελεσματικότητα της μεθόδου βασίζεται στην επιτυχή μεταφορά σπέρματος με δεσπόζουσα θανατηφόρο μεταλλαγή από τα στείρα αρσενικά έντομα στα άγρια θηλυκά του πληθυσμού-στόχου (Knipling, 1955). Η επιτυχία ή η αποτυχία ενός προγράμματος εξαπολύσεων εξαρτάται από την ποιότητα των στειρών εντόμων, την ικανότητα τους να βρίσκουν τροφή στη φύση και την ικανότητα τους να συζευγνύονται ανταγωνιστικά σε σχέση με τα αντίστοιχα άγρια έντομα του είδους. Η εξαπόλυση γίνεται περισσότερες από μία φορές και συνεχίζεται για χρονική περίοδο που καλύπτει περισσότερες από μία γενιές του εντόμου στη φύση με πληθυσμούς πολλαπλάσιους του άγριου πληθυσμού της περιοχής, συχνά πάνω από δεκαπλάσιους, συνεπώς η τεχνική είναι αποτελεσματική μόνο όταν το έντομο-στόχος βρίσκεται σε χαμηλούς πληθυσμούς. Όταν ο σκοπός είναι η εξάλειψη του άγριου πληθυσμού πρέπει η περιοχή εξαπολύσεων να είναι απομονωμένη ώστε να αποτρέπεται η επανεγκατάσταση του εντόμου από γειτονικές περιοχές. Η αναλογία στειρών/άγριων αρσενικών εξαρτάται κυρίως από την αναπαραγωγική δυνατότητα του εντόμου-στόχου και θα πρέπει να είναι αρκετά μεγάλη για να καλύπτει τον ρυθμό αύξησης του φυσικού πληθυσμού και την όποια μειωμένη ανταγωνιστικότητα των εξαπολυόμενων εντόμων καθώς

αποσκοπεί στη βαθμιαία μείωση του αναπαραγωγικού δυναμικού του φυσικού πληθυσμού στις διαδοχικές γενιές. Στείρο θεωρείται το έντομο που δεν μπορεί να αναπαραχθεί και να δώσει βιώσιμους απογόνους. Στείριότητα προκαλείται με διάφορα είδη ακτινοβολίας όπως οι ακτίνες X, γ, νετρόνια καθώς και με χημικές ουσίες.

Η στειρώση των αρσενικών με την ακτινοβολία γ εξαρτάται από την αποτελεσματικότητα των χειρισμών, τη δόση, το στάδιο και την ηλικία του εντόμου. Η ακτινοβόληση προκαλεί κυρίαρχες θανατηφόρες μεταλλάξεις στα σπερματοζώαρια και σταματάει τη σπερματογένεση, γι' αυτό γίνεται σε στάδιο που τα αρσενικά έχουν επαρκή ποσότητα ώριμων σπερματίδων ώστε να μπορούν να μεταβιβάσουν αρκετό σπέρμα στις συζεύξεις τους με τα άγρια θηλυκά. Τα ανήλικα στάδια και οι αναπαραγωγικοί αδένες είναι περισσότερο ευπαθείς γι' αυτό συνήθως η στειρώση γίνεται στο νεαρό ενήλικο ή στο τελευταίο ανήλικο στάδιο χωρίς να προκαλεί σοβαρή άλλη ζημιά που να επιβαρύνει σε ανεπιθύμητο για τη μέθοδο βαθμό τη συμπεριφορά και την μακροζωία των αρσενικών.

Η δόση των 8-10 krad σε O<sub>2</sub> στο στάδιο της προχωρημένης νύμφης, 1-2 ημέρες πριν την έξοδο των ενηλίκων εξασφαλίζει στειρότητα στα αρσενικά περίπου 98-99%, όμως μειώνει κατά 50% την συζευκτική ανταγωνιστικότητα σε συχνότητα και διάρκεια και την αποτελεσματικότη-τα επανασύζευξης σε σχέση με τα μη στειρωμένα (Holbrook and Fujimoto, 1970, Anwar et al., 1971).

Ένα σύστημα εκτροφής και χειρισμών που αποσκοπεί στην παραγωγή αποτελεσματικών στειρών αρσενικών είναι εντελώς απαραίτητο για την επιτυχία της μεθόδου (Calkins et al., 1982). Πολυάριθμα τεχνολογικά επιτεύγματα στην εργαστηριακή έρευνα σε όλο τον κόσμο συμβάλλουν στην ανάπτυξη μιας ολοένα αυξανόμενης παραγωγής με επίκεντρο τις εφαρμογές αυτής της τεχνολογίας σε προγράμματα εξάλειψης ή καταπολέμησης σε μεγάλη κλίμακα της μύγας της Μεσογείου από το Μεξικό, την Γουατεμάλα και την Καλιφόρνια στην Αμερική και της μύγας του πεπονιού από τα νησιά της Νότιας Ιαπωνίας. Για την υποστήριξη αυτών των προγραμμάτων έχουν συγκροτηθεί και λειτουργούν τέσσερις μεγάλες μονάδες μαζικής παραγωγής στο Μεξικό (Metapa), στη Γουατεμάλα (Villa Nuevo), Χαβάη (Honolulu) και στο νησί Okinawa (Naha) στην Ιαπωνία με βελτιωμένες μεθόδους μαζικής εκτροφής που αυξάνουν την παραγωγή στειρών εντόμων σε υψηλά επίπεδα ποσότητας και ποιότητας, μέχρι και 1 δισεκατομμύριο στείρα έντομα/εβδομάδα (Gilmore, 1989). Σε πολλές περιπτώσεις όμως για να επιτευχθούν μεγάλοι πληθυσμοί στειρών εντόμων όπως απαιτούν τα προγράμματα καταπολέμησης θυσιάζεται η ποιότητα των εντόμων στην αύξηση των πληθυσμών.

Η μύηση των στελεχών μαζικής εκτροφής είναι δύσκολη κυρίως γιατί οι άγριες μύγες συχνά αποτυγχάνουν να συζευχθούν ή να εναποθέσουν αυγά σε συνθήκες εργαστηρίου. Ένα άγριο στέλεχος χρειάζεται περισσότερες από 5 γενιές για να προσαρμοστεί στο εργαστήριο (Rössler 1975, Economidou, 1992a) και αυτή η διαδικασία της προσαρμογής συνεχίζεται, συνεπώς όσο περισσότερο χρόνο διατηρείται ένα εργαστηριακό στέλεχος τόσο περισσότερο αποτελεσματική γίνεται η εκτροφή του. Παράλληλα διατηρεί τις διαφορές του από το άγριο στέλεχος από το οποίο προήλθε από την 8<sup>η</sup> έως και την 144<sup>η</sup> γενιά (Rössler, 1975). Όμως η μακρόχρονη γενετική απομόνωση, οι πολύ διαφορετικές συνθήκες ζωής καθώς και η συχνά διαφορετική γεωγραφική προέλευση από τον τόπο εξαπόλυσης οδηγούν βαθμιαία στην αναπαραγωγική απομόνωση των εργαστηριακών πληθυσμών από τους πληθυσμούς-στόχους με αποτέλεσμα η προσαρμογή τους στο εργαστήριο να επηρεάζει αρνητικά την επιτυχία του SIT.

Πρόσφατα οι McInnis et al. (1996) διαπίστωσαν έντονη την παρουσία συζευκτικής απομόνωσης ανάμεσα στα εκτρεφόμενα στείρα αρσενικά και τα άγρια θηλυκά της μύγας που προέρχονταν από ένα απομονωμένο νησί της Χαβάη όπου είχε προηγηθεί πρόγραμμα εξαπολύσεων για 2-3 χρόνια. Η ποιότητα των στειρών την ίδια περίοδο δεν είχε μειωθεί όπως φάνηκε από πειράματα συζεύξεων που έκαναν με άγρια θηλυκά από άλλα νησιά της Χαβάη. Το φαινόμενο της απόκτησης συμπεριφοράς εθισμού των άγριων θηλυκών προφανώς προέκυψε από μια διαδικασία επιλογής με κληρονομική βάση που ξεκίνησε με

την τυχαία εμφάνιση ενός τύπου αντίστασης και ακολούθησε γρήγορη επιλογή ευνοώντας αυτόν τον τύπο κάτω από την πίεση των συνεχόμενων εξαπολύσεων στειρών εντόμων.

Η πίεση της επιλογής μετά από πολλές γενιές ανέπτυξε στα άγρια θηλυκά την ικανότητα να διακρίνουν και να απορρίπτουν τα στείρα αρσενικά που συναντούσαν για ζευγάρισμα, συμπεριφορά που εξακολούθησε να παρουσιάζεται 3 χρόνια μετά το πέρας των εξαπολύσεων στο νησί και οδήγησε σε επιζήμια αποτελέσματα τις εφαρμογές του SIT προγράμματος. Λαμβάνοντας υπόψη βέβαια και το γεγονός ότι τα στελέχη γενετικού διαχωρισμού προκύπτουν από χειρισμούς που συνοδεύονται από γενετικές διαφοροποιήσεις, η μεγαλύτερη πρόκληση στις προσπάθειες ελέγχου των επιβλαβών πληθυσμών της μύγας με εξαπολύσεις στειρών αρσενικών παραμένει να καθοριστούν ποια θέματα της συμπεριφοράς των αρσενικών οδηγούν στην μεγαλύτερη επιτυχία σύζευξης και γονιμοποίησης (Whittier and Kaneshiro, 1995). Οι χειρισμοί που αφορούν τη βιολογία και τη συμπεριφορά του εντόμου είναι χρήσιμα κριτήρια επίσης για την εκτίμηση των μεθόδων μαζικής εκτροφής και των τεχνητών τροφών που χρησιμοποιούνται σ' αυτές (Lerpla et al. 1983, Vargas et al. 1984, Economopoulos 1992a).

### *1.3. Σεξουαλική συμπεριφορά*

Η μελέτη της σεξουαλικής συμπεριφοράς της μύγας συνδυάζει θέματα ενδιαφέροντος βασικής και εφαρμοσμένης έρευνας. Απόψεις βασικής βιολογίας περιλαμβάνουν το ποσό της γενετικής ποικιλότητας στους χαρακτήρες που επιλέγονται σεξουαλικά, τις μικροεξελίξεις στα μηνύματα της σεξουαλικής συμπεριφοράς και στην διαμόρφωση των κριτηρίων των θηλυκών κάτω από συνθήκες τεχνητής επιλογής καθώς και τη λειτουργία ενός ασυνήθιστου "lek" συστήματος σύζευξης του οποίου τα χαρακτηριστικά είναι ιδιαίτερα σύνθετα. Η κατανόηση των θεμάτων αυτών είναι απαραίτητη για να οδηγήσει την εφαρμοσμένη έρευνα σε τρόπους βελτίωσης της σεξουαλικής συμπεριφοράς των εκτρεφόμενων στελεχών εφόσον πρόσφατες μελέτες (Shelly et al., 1994, Shelly et al., 1996, Liimatainen et al., 1997) επιβεβαιώνουν ότι για την αναποτελεσματικότητα των SIT εφαρμογών ευθύνεται η σχετικά χαμηλή επιτυχία της σεξουαλικής δραστηριότητας των στειρών αρσενικών.

Όροι που σχετίζονται με την συμπεριφορά σύζευξης του εντόμου είναι: η σεξουαλική ανάπτυξη, η ανταπόκριση στη σύζευξη (Wong and Nakahara, 1978) και το αναπαραγωγικό ένστικτο (Feron, 1962). Οι όροι αυτοί παρόλο που χρησιμοποιούνται για να περιγράψουν παρόμοιες λειτουργίες εκφράζουν ο καθένας ξεχωριστές ικανότητες της μύγας κατά την επίδειξη της σεξουαλικής συμπεριφοράς που οδηγεί στην σύζευξη. Ωστόσο σύμφωνα με την Arita (1982) οι παραπάνω όροι μπορούν να αντικατασταθούν από τους: α) αναπαραγωγική ωριμότητα και β) σεξουαλική ωριμότητα.

Η αναπαραγωγική ωριμότητα αναφέρεται στην παρουσία ώριμων αυγών στις ωοθήκες των θηλυκών και ζωογού σπέρματος στους όρχεις των αρσενικών, ενώ η σεξουαλική ωριμότητα στην ικανότητα σεξουαλικής επίδειξης των αρσενικών και αντίστοιχα αποδοχής των θηλυκών της κατάλληλης ερωτοτροπίας που οδηγεί στην σύζευξη.

Η σεξουαλική ωριμότητα των αρσενικών εξαρτάται από την εκδήλωση των κατάλληλων μηνυμάτων που απαιτούνται ώστε ένα θηλυκό να ανταποκριθεί ως ταίρι, ενώ στα θηλυκά εξαρτάται από την ικανότητα του θηλυκού να λάβει μέρος σε μία σεξουαλική επίδειξη ενός αρσενικού, να το αναγνωρίσει και να το αποδεχθεί ως ταίρι.

Στα θηλυκά η ωρίμανση των ωοθηκών κυμαίνεται περισσότερο από ότι στα αρσενικά η ωρίμανση του σπέρματος. Ίσως αυτό να οφείλεται στη διατροφή, το περιβάλλον ή άλλες φυσιολογικές ανάγκες του εντόμου που προάγουν την ανάπτυξη των ωοθηκών. Τα περισσότερα εργαστηριακά αρσενικά (93-96%) είναι αναπαραγωγικά ώριμα αμέσως μετά την έξοδο των ενηλίκων και τα άγρια 100%, ενώ όσο αυξάνεται η ηλικία αυξάνεται η ποσότητα και η ποιότητα του ώριμου σπέρματος. Η περίοδος σεξουαλικής ωριμότητας των εργαστηριακών αρσενικών, είναι τουλάχιστον 48 ώρες (Arita, 1979).

Στα εργαστηριακά θηλυκά η αναπαραγωγική ωριμότητα επιτυγχάνεται τουλάχιστον 4 ημέρες μετά την έξοδο ενώ είναι σεξουαλικά ώριμα σε ηλικία 2 ημερών (Arita, 1979). Τα άγρια στελέχη χρειάζονται 9-15 ημέρες ανάλογα πάντοτε με τις συνθήκες ανάπτυξης τους

(Rössler, 1975, Wong and Nakahara, 1978, Arita, 1982, Wong et al., 1983, Economopoulos et al., 1994).

Οι εκτρεφόμενες μύγες ωριμάζουν σεξουαλικά ενωρίτερα από τις άγριες προφανώς λόγω της επιλογής που ασκείται σε συνθήκες αιχμαλωσίας που ευνοεί την πρωιμότερη αναπαραγωγή. Τεχνητή επιλογή για επιβράδυνση στη σεξουαλική ωρίμανση σε ένα μέτρια νεαρό εκτρεφόμενο στέλεχος (25 γενιές) έδωσε θηλυκά που ανταποκρίνονταν λιγότερο στο ζευγάρισμα (Harris et al., 1988). Είναι δύσκολο να εξαλειφθεί η επίδραση της ηλικίας στις συγκρίσεις εργαστηριακών και άγριων στελεχών με αποτέλεσμα στις περισσότερες μελέτες να επιλέγεται μια ηλικία για κάθε στέλεχος στην οποία τα αρσενικά είναι ξεκάθαρα ώριμα παρόλο που δεν έχει ικανοποιητικά μελετηθεί εάν πράγματι είναι ισοδύναμες οι ηλικίες σε όλα τα σημαντικά συμπεράσματα που έχουν προκύψει.

Η ένδειξη ότι τα θηλυκά είναι σεξουαλικά ώριμα πριν την αναπαραγωγική ωρίμανση και ικανά για αποτελεσματική σύζευξη δείχνει ότι το μεταφερόμενο σπέρμα μπορεί να αποθηκευτεί για χρήση αργότερα. Η ικανότητα των θηλυκών για σύζευξη πριν την αναπαραγωγική ωρίμανση αποκαλύπτει διάφορες πλευρές για την βιολογία της μύγας. Η ανάπτυξη των ωοθηκών δεν διεγείρει άμεσα ή έμμεσα την σεξουαλική ωρίμανση αφού η σύζευξη επιτυγχάνεται πριν την αναπαραγωγική ωρίμανση, ενώ η έγχυση σπέρματος πριν την ωρίμανση των ωοθηκών βεβαιώνει ότι δεν θα χαθούν γαμέτες αφού όλα τα αυγά θα γονιμοποιηθούν. Εάν ένα θηλυκό συζευχθεί μόνο μετά την ωρίμανση των ωοθηκών υπάρχει μια πιθανότητα να ωοτοκήσει μερικά από τα αυγά του πριν τη σύζευξη και γι' αυτό αυτά τα αυγά ίσως να μην είναι γονιμοποιημένα.

Τελικά η σεξουαλική ωρίμανση των θηλυκών πριν την ανάπτυξη των ωοθηκών σε συνδυασμό με την καθυστέρηση των αρσενικών να συζευχθούν ακόμα και μετά την αναπαραγωγική ωρίμανση βεβαιώνουν ότι υπάρχει μία μειωμένη πιθανότητα για αναπαραγωγή. Αυτό το χαρακτηριστικό της φυσιολογίας της μύγας ίσως να είναι μηχανισμός με τον οποίο διατηρείται στον πληθυσμό η γενετική παραλλακτικότητα.

Το σύστημα σύζευξης της *Ceratitis capitata* έχει περιγραφεί ως χαρακτηριστικό "lek" σύστημα σύζευξης (Prokopy and Hendrichs, 1979, Arita and Kaneshiro, 1985, 1989, Hendrichs and Hendrichs, 1990, Whittier et al., 1992). Επίσης έχει αναφερθεί σε διάφορα είδη της *Drosophila* (Spieth 1968, 1974), στα είδη *Anastrepha suspensa*, *Dacus tryoni* και *Rhagoletis pomonella* (Perdomo et al., 1976, Burke, 1983) αλλά και στα Υμενόπτερα (Kimsey, 1980).

"Lek" όπως περιγράφεται από τους Elmen και Oring (1977) είναι μία κοινή περιοχή επίδειξης όπου συναθροίζονται αρσενικά με μόνο σκοπό να προσελκύσουν θηλυκά για να επιδείξουν σεξουαλική συμπεριφορά και όπου επίσης τα θηλυκά πηγαίνουν για να συζευχθούν. Στη φύση τα αρσενικά σχηματίζουν "leks" από το πρωί μέχρι ενωρίς το απόγευμα στην κάτω επιφάνεια των φύλλων στα πιο φωτεινά τμήματα της κόμης των δέντρων-ξενιστών και συνεχώς προσπαθούν να προσελκύσουν τόσα θηλυκά όσα εισέρχονται στο πεδίο της σεξουαλικής τους δραστηριότητας σ' αυτό το διάστημα (Prokopy and Hendrichs, 1979, Arita and Kaneshiro, 1989, Whittier et al., 1992, Warburg and Yuval, 1997α).

Στη φύση η μύγα συζευγνύεται κατά την διάρκεια της ημέρας σε υψηλή ένταση φωτισμού (>200 foot candles), θερμοκρασίες μεταξύ 21.5 και 31°C και σχετική υγρασία 30-60% (Prokopy and Hendrichs, 1979). Οι περισσότερες συζεύξεις παρατηρούνται πριν ή κατά τη διάρκεια της κορύφωσης της θερμοκρασίας εκτός αν πρόκειται για θερμοκρασίες μεγαλύτερες των 25°C. Σε θερμά περιβάλλοντα η σεξουαλική δραστηριότητα κορυφώνεται νωρίτερα το πρωί και παρουσιάζει μία παροδική μείωση το μεσημέρι (Hendrichs and Hendrichs, 1990). Το άμεσο φως του ήλιου επιτρέπει στο αρσενικό να διακρίνει τη σκιά του θηλυκού και να ανταποκριθεί, όταν το θηλυκό ζυγώνει και προσγειώνεται στην πάνω επιφάνεια του φύλλου. Ο αριθμός των αρσενικών που συναθροίζονται είναι 3-6 κατά μέσο όρο σε φυσικές συνθήκες και 8-14 σε εξαπολύσεις αρσενικών μαζικής εκτροφής και κάθε ένα, σε απόσταση τουλάχιστον 15 cm, καταλαμβάνει ένα ξεχωριστό φύλο ως θέση σύζευξης (Baker and Van der Valk, 1992, Shelly et al., 1994, Shelly and Whittier, 1996). Από τη θέση



αυτή παράγουν ένα συνδυασμό διεγέρσεων από χημικά-οσφρητικά, κινητικά και οπτικά μηνύματα για να προσελκύσουν τα θηλυκά (Webb et al., 1983). Η κυρίαρχη στρατηγική του αρσενικού για να προσελκύσει ένα θηλυκό από απόσταση κατά τον σχηματισμό “lek” και λιγότερο συχνά όταν είναι μόνο του είναι η εξαπόλυση σεξουαλικής φερομόνης από θέση σχεδόν ακινησίας, το λεγόμενο «φερομονικό κάλεσμα» (Feron, 1962 από Arita, 1983, Hendrichs and Hendrichs, 1990).

Η φερομόνη είναι μία ουσία σεξουαλικής προσέλκυσης που παράγεται από ένα ζεύγος αδένων που βρίσκονται στο τελευταίο κοιλιακό τμήμα και εκλύεται από μία μεμβρανώδη κύστη επιθηλιακού ιστού η οποία βρίσκεται διογκωμένη στην άκρη της κοιλιάς. Όταν τα αρσενικά βρίσκονται σε «φερομονικό κάλεσμα» ελίσσουν το υπογάστριο προς τα πάνω και εξωθούν την κύστη εκλύοντας ταυτόχρονα την φερομόνη (Arita and Kaneshiro, 1986). Η διόγκωση της κύστης αυξάνει την επιφάνεια εξάτμισης εξυπηρετώντας την διάχυση της φερομόνης. Συχνά παρατηρούνται να χτυπούν ελαφρά την άκρη της κοιλιάς τους στην κάτω επιφάνεια των φύλλων καταθέτοντας με αυτό τον τρόπο φερομόνη για να ενισχύσουν την αποτελεσματική επιφάνεια εξάτμισης (Prokopy and Hendrichs, 1979). Η φερομόνη έχει προσδιοριστεί ως μείγμα μιας αλκοόλης ((E)-6-nonen-1-ol), ενός εστέρα (methyl-(E)-6-nonenolate) και διαφόρων λιπαρών οξέων (Jacobson et al., 1973, Ohinata et al., 1977). Το φερομονικό κάλεσμα προσελκύει εξίσου άλλα αρσενικά από απόσταση που ίσως επίσης να δραστηριοποιούνται σεξουαλικά από άλλες ενώσεις που δημιουργούνται στον αέρα. Το γεγονός ότι “καλούν” για περισσότερο χρόνο όταν ένα άλλο αρσενικό “καλεί” κοντά τους είναι αποτέλεσμα της επιλογής αυτού του είδους ανταγωνισμού (McDonald, 1987).

Η σεξουαλική συμπεριφορά των αρσενικών της μύγας της Μεσογείου περιλαμβάνει τρία σχετικά ευδιάκριτα στάδια (Feron, 1962 από Arita, 1983, Arita and Kaneshiro, 1985, 1986, Briceno et al., 1996).

1°. Περίοδος αναμονής του αρσενικού: Το αρσενικό σε κατάσταση διέγερσης, «σεξουαλικού καλέσματος», εκλύει συνεχώς φερομόνη έχοντας την κοιλιά ανυψωμένη και διογκωμένη πλευρικά ενώ βρίσκεται σε ακινησία. Τα φτερά του είναι επίσης ακίνητα κάθετα προς το σώμα του.

2°. Αφιξη του θηλυκού: Όταν ένα θηλυκό πλησιάσει σε απόσταση μερικών εκατοστών, το αρσενικό αντιδρά προσανατολίζοντας το σώμα του προς αυτήν, κάμπτει την άκρη της κοιλιάς του όπου βρίσκεται η κύστη φερομόνης κατεβάζοντας την χαμηλότερα από το επίπεδο του σώματος του και αρχίζει μια γρήγορη ρυθμική πλάγια κίνηση των φτερών του (wing vibration) προς το θηλυκό ενώ εξακολουθεί να παραμένει ακίνητο (Εικ. 1). Παράγεται ένα διακριτός ήχος από το γρήγορο φτερούγισμα και πιθανόν δημιουργείται ρεύμα φερομόνης προς το θηλυκό.

3°. Επίθεση-Σύζευξη: Εάν το θηλυκό πλησιάσει πολύ κοντά στο αρσενικό έχοντας το σωστό προσανατολισμό δηλαδή τα κεφάλια αντικριστά σε απόσταση 2-3 mm, τότε το αρσενικό ανυψώνει ξανά την κύστη φερομόνης, η διέγερση του μεγαλώνει και συνεχίζοντας το φτερούγισμα αρχίζει να κινεί τα φτερά του μπρος-πίσω (wing buzzing), παράγοντας ένα



**Εικόνα 1:** Ζευγάριμα στο στάδιο της προσέγγισης του θηλυκού πριν την σύζευξη εντόμων της μύγας της Μεσογείου.



**Εικόνα 2:** Σύζευξη εντόμων της μύγας της Μεσογείου.

διαφορετικό ήχο. Παράλληλα επιδεικνύει ένα πολύ γρήγορο και ζωνηρό στριφογύρισμα του κεφαλιού (head rocking) γέροντας το μπρος-πίσω με πολυσύνθετες κινήσεις. Εάν το θηλυκό παραμείνει ακίνητο τότε το αρσενικό επιτίθεται αμέσως πηδώντας πάνω από το κεφάλι της στην πλάτη της εξακολουθώντας να κουνάει τα φτερά του. Η σύζευξη ξεκινάει αμέσως καθώς το αρσενικό συγκρατεί την άκρη του κοιλιακού τμήματος του θηλυκού με τα πίσω πόδια του και με εύστροφη εξαγωγή του γεννητικού καλύμματος προσπαθεί να καταφέρει το θηλυκό να προτείνει το “acelus” της για να εισέλθει ο γεννητικός του σπλισμός. Οι συζεύξεις γίνονται κυρίως στην κάτω επιφάνεια των φύλλων (Εικ. 2) και διαρκούν περίπου 3 ώρες (Whittier et al., 1992).

Μερικά αρσενικά υιοθετούν μία εναλλακτική τακτική σύζευξης που εκδηλώνεται συνήθως αργά το απόγευμα κοντά σε θέσεις εναπόθεσης όπου παρακολουθώντας τα φρούτα ζευγαρώνουν με τα θηλυκά που φτάνουν εκεί για να γεννήσουν τα αυγά τους (Prokopy and Hendrichs, 1979, Hendrichs and Hendrichs, 1990, Whittier et al., 1992, Warburg and Yuval, 1997β). Στα είδη που εμφανίζουν συζευκτικό “lek” σύστημα έχει αποδειχθεί πολύ σημαντική η σχέση ανάμεσα στον “lek” σχηματισμό και την αναπαραγωγική επιτυχία των αρσενικών (Arita and Kaneshiro, 1985, 1989, Whittier et al., 1992). Τα θηλυκά φανερώνουν προτίμηση και επιλέγουν αρσενικά από τις συναθροίσεις επιδεικνυόμενων αρσενικών συνεπώς οι μη τυχαίες συζεύξεις εξαρτώνται ευθέως από την ανταγωνιστικότητα των αρσενικών σε ενδοσεξουαλική επιθετική συμπεριφορά που έχει ως αποτέλεσμα την διαλογή τους από την άποψη χώρου-θέσης και κυρίαρχης ιεραρχίας (Shelly, 1987).

Οι προσπάθειες σύζευξης συχνά αποτυγχάνουν είτε γιατί το θηλυκό δεν προσανατολίζεται κατάλληλα στην κατάλληλη απόσταση από το αρσενικό είτε γιατί το αρσενικό εκτοπίζεται από το θηλυκό αφού έχει ανέβει πάνω της σε περισσότερες από 74% των προσπαθειών στα φύλλα, 23% στους καρπούς (Prokopy and Hendrichs, 1979) και 51% στο εργαστήριο (Whittier et al., 1994). Ακόμα και όταν το αρσενικό δεν έχει απορριφθεί συχνά δυσκολεύεται να καταφέρει το θηλυκό να προτείνει το “acelus” της και η σύζευξη διακόπτεται μετά το πέρας της γενετικής ένωσης (<15 λεπτά) που πιθανώς να μην περιλαμβάνει έγχυση σπέρματος (Saul and McCombs, 1993). Η κάτω επιφάνεια των φύλλων έχει επιλεκτικό προβάδισμα ως κυρίαρχη θέση για τις συναθροίσεις των αρσενικών και την έναρξη των συζεύξεων προσφέροντας προστασία από τους εχθρούς επίσης όμως διευκολύνει το θηλυκό να διακόψει το ζευγάρωμα και να απομακρυνθεί πέφτοντας από το φύλλο. Αρκετές συζεύξεις επίσης διακόπτονται από άλλα αρσενικά (Hendrichs and Hendrichs, 1990).

Σε δεδομένο χρόνο ένα περιορισμένο ποσοστό του πληθυσμού των θηλυκών στον αγρό αναμένεται να είναι σε κατάλληλο στάδιο αναπαραγωγής ώστε να προσελκυσθεί από τα αρσενικά, ενώ αντίθετα τα αρσενικά προσελκύνονται σε “leks” κατά τη διάρκεια του περισσότερου χρόνου της ζωής τους (Burk and Calkins, 1983). Οι Whittier et al. (1994) σε εργαστηριακά πειράματα βρήκαν ότι δεν υπάρχει σημαντική συσχέτιση μεταξύ της διάρκειας του φερομονικού καλέσματος όπως και του αριθμού των σεξουαλικών επιδείξεων των αρσενικών και της συζευκτικής επιτυχίας δηλαδή του αριθμού των επιτυχημένων συζεύξεων, απόδειξη του ότι η σεξουαλική δραστηριότητα των αρσενικών δεν είναι από μόνη της καθοριστικός παράγοντας της συζευκτικής επιτυχίας.

Η συμμετοχή του θηλυκού στη σεξουαλική δραστηριότητα είναι καθοριστική καθώς η σεξουαλική επιλογή στην μύγα της Μεσογείου γίνεται από το θηλυκό. Η σημασία της συζευκτικής επιτυχίας βρίσκεται στο γεγονός ότι δεν είναι όλα τα αρσενικά ισοδύναμα. Με σκοπό να αποφύγει την αναπαραγωγική αποτυχία ένα θηλυκό διαλέγει επιλεκτικά ένα αρσενικό που φαίνεται να έχει καλές προσαρμογές ως αντανάκλαση της γενετικής του ποιότητας. Αν ένα αρσενικό επιδείξει τα κατάλληλα σεξουαλικά μηνύματα στην κατάλληλη συχνότητα θα γίνει αποδεκτό από το θηλυκό, αν όχι θα απορριφθεί. Οι Prokopy και Hendrichs (1979) παρατήρησαν σε πειράματα υπαίθρου ότι στο 88% των αποτυχημένων προσπαθειών σύζευξης το θηλυκό ήταν εκείνο που διέκοψε απομακρυνόμενο την σεξουαλική επίδειξη. Επίσης σε εργαστηριακά πειράματα (Whittier et al., 1994, Whittier and Kaneshiro, 1995) φαίνεται τα θηλυκά να είναι υπεύθυνα για την αποδοχή ή την απόρριψη

των αρσενικών αφού λιγότερες από 10% των σεξουαλικών επιδείξεων των αρσενικών κατέληξαν σε σύζευξη και στις περισσότερες περιπτώσεις τα θηλυκά διέκοψαν την προσυζευκτική δράση με μία απλή μετακίνηση από το αρσενικό.

Από τα θηλυκά που πριν συζευχθούν έχουν δεχτεί σεξουαλική επίδειξη από περισσότερα από ένα αρσενικά, το 75% τελικά επιλέγουν το αρσενικό που είχε την μεγαλύτερη επιτυχία συζεύξεων (Whittier et al., 1994). Παρόλο που η συζευκτική επιτυχία των αρσενικών ίσως να μην είναι πολύ ευαίσθητο κριτήριο ποιότητας φαίνεται ότι τα θηλυκά προτιμούν τα “καλύτερα” αρσενικά. Η επιλογή εξασφαλίζει στα θηλυκά άμεσα αναπαραγωγική επιτυχία και έμμεσα γαμέτες που βελτιώνουν την ποιότητα ή την ελκυστικότητα των απογόνων παρόλο που τα ιδιαίτερα χαρακτηριστικά των αρσενικών που είναι πολύ συνδεδεμένα με την αναπαραγωγική προσαρμογή συχνά έχουν πολύ χαμηλή κληρονομικότητα αλλά διατηρούν την γενετική τους ποικιλότητα στον χρόνο (Lande, 1982, Whittier and Kaneshiro, 1995).

Λαμβάνοντας υπόψη την διαφορετική συζευκτική επιτυχία ανάμεσα στα αρσενικά όπου λίγα άτομα (15%) καταφέρνουν τις περισσότερες επιτυχημένες συζεύξεις (60%) με την πλειοψηφία των θηλυκών (70%) ενός πληθυσμού (Arita and Kaneshiro, 1985), αναγνωρίζεται και στα θηλυκά το ενδεχόμενο να ποικίλλει το επίπεδο έκφρασης της επιλογής με αποτέλεσμα κάποια αρσενικά ποιοτικώς ακατάλληλα να συζευγνύονται με θηλυκά χαμηλής προτίμησης (Arita and Kaneshiro, 1989).

Εάν η μόνη λειτουργία της σύζευξης ήταν η μεταφορά σπέρματος και εάν σημαντική μεταφορά σπέρματος μπορούσε να ολοκληρωθεί σε λίγα μόνο λεπτά τότε η εξέλιξη θα ευνοούσε τις μικρής διάρκειας συζεύξεις που θα επέτρεπαν στα έντομα να καταναλώσουν περισσότερο χρόνο σε άλλες δραστηριότητες χρήσιμες για την επιβίωση και την αναπαραγωγή εκτός και αν κατά τη διάρκεια της σύζευξης τα ζευγάρια ήταν ικανά να ψάξουν για τροφή ή να αποφύγουν αρπακτικά και εχθρούς πράγμα που στην μύγα δεν συμβαίνει. Αντίθετα σε πληθυσμούς με υψηλές πυκνότητες οι “lek” σχηματισμοί είναι εξαιρετικά επικίνδυνοι καθώς οι μύγες εκτίθενται και κινδυνεύουν να παγιδευτούν από αρπακτικά (Hendrichs et al., 1994).

Δεν είναι ακόμα ξεκάθαρο ποιο φύλο είναι υπεύθυνο για τον τερματισμό της σύζευξης παρόλο που είναι μία πολύ σημαντική πληροφορία καθώς η διάρκεια της σύζευξης σχετίζεται με την ποσότητα μεταφερόμενου σπέρματος και ίσως και κάποιων άλλων προϊόντων των βοηθητικών αδένων των αρσενικών (accessory gland fluid, AGF) που μεταβιβάζονται παράλληλα με το σπέρμα και φαίνεται να ενισχύουν την μακροζωία του θηλυκού (Whittier and Kaneshiro, 1991).

Συνήθως οι πρώτες συζεύξεις διαρκούν 90-195 λεπτά (Wong et al., 1984, Seo et al., 1990, Whittier et al., 1992, Whittier and Shelly, 1993). Μερικές συζεύξεις διαρκούν 15 λεπτά ή και λιγότερο όμως οι σύντομες συζεύξεις (<60 λεπτά) κατά 35-87% δεν καταλήγουν σε μεταφορά σπέρματος. Η συχνότητα των αποτυχημένων συζεύξεων μειώνεται από 87% σε συζεύξεις διάρκειας 4 λεπτών σε 14% σε συζεύξεις διάρκειας 2 ωρών με μη στειρωμένα αρσενικά και από 84% σε 6% αντίστοιχα με στειρωμένα, ενώ γενικά η διάρκεια επιτυχημένων συζεύξεων με στείρα αρσενικά ήταν σημαντικά μικρότερη από ότι με μη στείρα εργαστηριακά (Seo et al., 1990). Οι ίδιοι ερευνητές απέδειξαν, αντίθετα με ότι θα περίμενε κανείς, ότι παρόλη την κανονική διάρκεια μια σύζευξη μερικές φορές καταλήγει στην μεταφορά ελάχιστου ή και καθόλου σπέρματος στις σπερματοθήκες. Σε εργαστηριακή μελέτη στη Χαβάη στο 10% των κανονικής διάρκειας συζεύξεων με μη στειρωμένα αρσενικά δεν βρέθηκε καθόλου σπέρμα στις σπερματοθήκες των θηλυκών.

Για να επιτευχθεί επιτυχής σύζευξη με ολοκληρωμένη μεταφορά σπέρματος η διάρκεια της πρέπει να είναι μεγαλύτερη από 90 λεπτά, ενώ για συζεύξεις που διαρκούν τουλάχιστον 90 λεπτά η ποσότητα σπέρματος δεν αυξάνεται ανάλογα με τη διάρκεια σύζευξης (Farias et al., 1972, Seo et al., 1990). Υπάρχουν διαφορές μεταξύ διαφορετικών στελεχών εκτροφής ως προς τη διάρκεια σύζευξης οι οποίες προέρχονται εξίσου από το περιβάλλον και από γενετικές διαφορές. Οι συνθήκες συνωστισμού στις εγκαταστάσεις μαζικής εκτροφής καταλήγουν σε ισχυρές επιλογές ευνοώντας μικρότερης διάρκειας συζεύξεις πιθανόν λόγω του ότι οι διακοπές συζεύξεων από άλλα αρσενικά είναι συχνότερες σε συνθήκες

αιχμαλωσίας. (Briceno and Eberhard, 1998). Διακοπτόμενες συζεύξεις συμβαίνουν επίσης στη φύση, τουλάχιστον περιστασιακά (Hendrichs and Hendrichs, 1990, Whittier et al., 1992). Η διάρκεια σύζευξης των εκτρεφόμενων αρσενικών συγκρινόμενη με αυτή των άγριων στις ίδιες συνθήκες είναι μικρότερη είτε ζευγαρώνουν με άγρια είτε με εκτρεφόμενα θηλυκά (Briceno and Eberhard, 1998).

Μετά τη σύζευξη τα θηλυκά έχουν μειωμένη ευαισθησία στην σεξουαλική φερομόνη των αρσενικών τουλάχιστον για 10 ημέρες, ενώ αντίθετα αυξάνεται η ευαισθησία τους στις οσμές των φρούτων (Jang et al., 1998) λόγω της επίδρασης ορισμένων πολυπεπτιδίων, προϊόντων των βοηθητικών αδένων των αρσενικών που μεταβιβάζονται με το σπερματικό υγρό (Jang, 1995). Ίσως τελικά τα αρσενικά να προστατεύουν την συνεισφορά του σπέρματος τους αποτρέποντας τα θηλυκά να συζευχθούν με ένα δεύτερο αρσενικό όταν οι περιστάσεις ευνοούν κάτι τέτοιο. Αυτή η υπόθεση προϋποθέτει το σπέρμα της δεύτερης σύζευξης να είναι ικανό να εκτοπίσει μερικώς ή εξ' ολοκλήρου το σπέρμα της αρχικής σύζευξης και οδηγεί στην συσχέτιση του αριθμού των συζεύξεων και της ανταγωνιστικότητας του σπέρματος. Ένα θηλυκό που θα συζευχθεί στρέφει την προσοχή του στην εναπόθεση των αυγών και μετακινείται στους καρπούς αναζητώντας θέσεις ωοτοκίας.

Τα θηλυκά πολλών ειδών εντόμων συζευγνύονται περισσότερες από μία φορές στη διάρκεια της ζωής τους και σε ορισμένα είδη απαιτούνται πολλαπλές συζεύξεις για να επιτευχθεί πλήρης γονιμότητα. Τα θηλυκά που επανασυζευγνύονται παρουσιάζουν γενικά υψηλότερη γονιμότητα σε σχέση με αυτά που συζευγνύονται μόνο μία φορά (Ridley, 1988). Η διαπίστωση της σημασίας αυτής της συμπεριφοράς είναι ένα σύνθετο ζήτημα καθώς μερικά θεωρητικά οφέλη που σχετίζονται με τις πολλαπλές συζεύξεις των θηλυκών περιλαμβάνουν την αναπλήρωση του σπέρματος, την αυξημένη γενετική ποικιλότητα των απογόνων στις επόμενες γενιές και την αποφυγή του κόστους απόρριψης των συχνά επίμονων αρσενικών (Thornhill and Alcock, 1983).

Τα αρσενικά της μύγας είναι πολυγαμικά, ενώ στα θηλυκά η συχνότητα επανασύζευξης φαίνεται να εξαρτάται από την ποσότητα σπέρματος που αποθηκεύεται στις σπερματοθήκες τους (Nakagawa et al., 1971, Whittier and Shelly, 1993, Saul and McCombs, 1993, Yuval et al., 1996). Η ανταπόκριση των θηλυκών στην δεύτερη σύζευξη οφείλεται στην μειωμένη πίεση στις σπερματοθήκες που προκαλείται από την μειωμένη ποσότητα σπέρματος που περιέχουν. Μελέτες όπου ευθέως ελέγχθηκε η παρουσία σπέρματος στις σπερματοθήκες θηλυκών μετά από κανονικά ολοκληρωμένες συζεύξεις αναφέρουν αποτυχία μεταφοράς σπέρματος από 2-5% (Wong et al., 1984) μέχρι και 25% (Seo et al., 1990). Στα θηλυκά που επανασυζευγνύονται λόγω εν μέρη ή ολικής αποτυχίας μεταφοράς σπέρματος κατά την πρώτη σύζευξη, η δεύτερη σύζευξη συμβαίνει σχετικά γρήγορα, ενώ σε αυτά που η μείωση της ποσότητας του σπέρματος οφείλεται στην εναπόθεση των αυγών τους μεσολαβεί αρκετός χρόνος μεταξύ των συζεύξεων.

Οι Nakagawa et al. (1971) παρατήρησαν 60% των εργαστηριακών θηλυκών να επανασυζευγνύονται στο εργαστήριο και από αυτά 54% μία φορά, 25% δύο φορές, 12% τρεις, 5% τέσσερις, 3% πέντε και 1% έξι φορές σε χρονικό διάστημα 7 εβδομάδων. Επίσης παρατήρησαν ότι συνέβησαν 27% των επανασυζεύξεων την 2<sup>η</sup> ημέρα μετά την πρώτη σύζευξη και 52% μετά από 5 τουλάχιστον ημέρες αφήνοντας επαρκή χρόνο για εναπόθεση των αυγών.

Αυξημένη τάση επανασύζευξης παρουσιάζουν τα θηλυκά που έχουν κάνει σύντομες πρώτες συζεύξεις. Οι Saul et al. (1988) βρήκαν αρνητική συσχέτιση μεταξύ της διάρκειας της πρώτης σύζευξης και της αναλογίας των θηλυκών που συζεύχθηκαν για 2<sup>η</sup> φορά από 75% γι' αυτά που συζεύχθηκαν 20 λεπτά σε λιγότερο από 30% γι' αυτά που συζεύχθηκαν 120 λεπτά. Σε παρθένα θηλυκά σε ανάμεικτους πληθυσμούς με άγρια και εργαστηριακά στελέχη στο Ισραήλ βρέθηκε ότι 15-20% (3.000-4.000 σπερματοζώαρια) περίπου από την ποσότητα του σπέρματος που μεταφέρθηκε από τα αρσενικά αποθηκεύεται αποτελεσματικά για αναπαραγωγή στις σπερματοθήκες (Yuval et al., 1996). Σύμφωνα με την ίδια μελέτη στα θηλυκά που επανασυζεύχθηκαν βρέθηκε μεγαλύτερη ποσότητα αποθηκευμένου σπέρματος σε σχέση με αυτά που συζεύχθηκαν μόνο μία φορά. Η μετασυζευκτική επιτυχία των

αρσενικών ίσως εξαρτάται από τον τρόπο με τον οποίο κατανέμεται το σπέρμα τους κατά την αποθήκευση. Στα θηλυκά που επανασυζευγνύονται το αρσενικό που συζευγνύεται τελευταίο τείνει να έχει την πλειοψηφία των απογόνων, κατά μέσο όρο 60-70% στα θηλυκά που συζευγνύονται δύο φορές (Saul et al., 1988). Το σπέρμα τείνει να αποθηκεύεται ασύμμετρα στις δύο σπερματοθήκες και διατηρούνται απομονωμένες ποσότητες από διαφορετικά αρσενικά με αποτέλεσμα να ασκείται μετασυζευκτική επιλογή μεταξύ αυτών (Yuval et al., 1996, Taylor and Yuval, 1999). Η ασυμμετρία αυτή βρέθηκε να είναι μικρότερη στα θηλυκά στα οποία είχε μεταφερθεί μεγαλύτερη ποσότητα σπέρματος. Η ποσότητα σπέρματος στις σπερματοθήκες μειώνεται σημαντικά 20-25 ημέρες μετά την πρώτη σύζευξη (Cunningham et al 1971, Nakagawa et al., 1971, Economidou 1992β, Yuval et al., 1996) επομένως μία επιτυχημένη σύζευξη μπορεί να γονιμοποιήσει τα περισσότερα αυγά στο μέσο όρο της ζωής ενός θηλυκού. Αυτή η βαθμιαία μείωση της ποσότητας του αποθηκευμένου σπέρματος οφείλεται εκτός από την ροή του κατά την γονιμοποίηση των αυγών και σε διαρροή, νέκρωση ή αποσύνθεση ενώ βρίσκεται στην σπερματοθήκη λόγω της δράσης χημικών παραγόντων ή κάποιων αισθητήρων πίεσης που βρίσκονται στα τοιχώματα της σπερματοθήκης (Cunningham et al., 1971).

Στον δάκο της ελιάς *Dacus oleae* (Gmelin) τα αρσενικά είναι επίσης πολυγαμικά ενώ τα περισσότερα θηλυκά συζευγνύονται γύρω στις 2 φορές στη ζωή τους με διάστημα μεταξύ των συζεύξεων 28 ημέρες όπου επίσης η παρεμπόδιση της επόμενης σύζευξης οφείλεται σε ουσία που μεταφέρεται με το σπέρμα (Tzanakakis et al., 1968).

Η συχνότητα επανασυζεύξεων των θηλυκών της μύγας σε εργαστηριακές συνθήκες είναι υψηλότερη από ότι σε φυσικές συνθήκες στον αγρό (Yuval et al., 1996) προφανώς λόγω του μικρότερου συζευκτικού κόστους σε περιβάλλον με ελεγχόμενες συνθήκες, οπότε τα αποτελέσματα των εργαστηριακών ερευνών πάνω στην συχνότητα σύζευξης δεν είναι πάντοτε βάσιμα για την διεξαγωγή συμπερασμάτων παρά μονάχα αν συγκριθούν με μελέτες φυσικών πληθυσμών. Όταν ένα θηλυκό έχει συζευχθεί με ένα αρσενικό το οποίο παράγει γαμέτες που οδηγούν σε αναπαραγωγική αποτυχία, όπως τα στείρα, έχει σπαταλήσει την ευκαιρία σύζευξης χωρίς μεταφορά των γόνων της σε μελλοντικές γενιές.

Αρχικά η μονογαμία των θηλυκών εντόμων του είδους-στόχου ήταν πολύ σημαντικό στοιχείο επιτυχίας της μεθόδου (Knippling, 1955). Όμως γρήγορα αποδείχθηκε ότι στο αναπαραγωγικό σύστημα των θηλυκών που επανασυζευγνύονται γίνεται ανάμειξη του σπέρματος της πρώτης σύζευξης και των επανασυζεύξεων και ότι το ακτινοβολημένο σπέρμα γίνεται πλήρως ανταγωνιστικό σε σχέση με το φυσιολογικό όταν διατηρείται μία επαρκώς υψηλή αναλογία των στείρων ως προς τα άγρια έντομα (Zouros 1969, Katiyar and Ramirez, 1970). Συνεπώς η συχνότητα συζεύξεων των θηλυκών καθίσταται πλέον λιγότερο σημαντική.

#### **1.4. Θρέψη ενηλίκων**

Η αναπαραγωγική επιτυχία εξαρτάται από την ικανότητα των εντόμων ως ενήλικα να βρίσκουν επαρκείς τροφικές πηγές που να ικανοποιούν εξίσου τις ανάγκες της σωματικής και αναπαραγωγικής ανάπτυξης και της συντήρησής τους (Waldbauer and Frieman, 1991, Raubenheimer and Simpson, 1995). Η σεξουαλική ωρίμανση και ο υψηλός βαθμός συζευκτικής επιτυχίας στα Tephritidae σχετίζονται άμεσα με την κατανάλωση τροφής των ενηλίκων κατά την περίοδο προωτοκίας (Christenson and Foote, 1960). Η διατροφική συμπεριφορά των ενηλίκων αντανακλά τις φυσιολογικές τους ανάγκες επηρεάζοντας την βιωσιμότητα, την γεννησιμότητα και την γονιμότητα τους όμως οι μεταβολικές τους ικανότητες συχνά αντισταθμίζονται από την έλλειψη αποθεμάτων τροφής στο περιβάλλον.

Οι απαραίτητοι μεταβολίτες για την επιβίωση και την αναπαραγωγή των ενηλίκων της μύγας της Μεσογείου προέρχονται από τρεις πηγές:

- α) τις τροφές που λαμβάνουν άμεσα από το περιβάλλον
- β) την μικροχλωρίδα και την μικροπανίδα που σχετίζονται άμεσα με την μύγα
- γ) τις εφεδρείες σωματικού λίπους της προνύμφης.

Ως ετερότροφοι οργανισμοί τα έντομα χρειάζονται εξωγενείς θρεπτικές ουσίες για την ανάπτυξη των ιστών και την ικανοποίηση των ενεργειακών τους απαιτήσεων.

Τα ενήλικα χρειάζονται αξιόλογες ποσότητες υδατανθράκων που αποκτούν στη φύση τρεφόμενα με χυμούς από ώριμα φρούτα, νέκταρ και μελιτώδεις εκκρίσεις όπως και πρωτεϊνών που εξασφαλίζουν από φρέσκα περιττώματα πουλιών, βακτήρια που βρίσκονται στην επιφάνεια των φύλλων και των φρούτων και φρούτα σε αποσύνθεση (Hendrichs et al., 1991, Cangussu and Zucoloto, 1992). Οι υδατάνθρακες είναι εύκολα διαθέσιμοι στη φύση, ενώ αντίθετα η πρωτεΐνη είναι περιορισμένο απόθεμα. Επίσης έχουν ανάγκη από νερό και έχουν παρατηρηθεί στη φύση να εκμεταλλεύονται δροσοσταλιές και νερό της βροχής. Αναμφίβολα η επιλογή ρευστών και υγρών τροφών συχνά επιβάλλεται από την ανάγκη περισσότερο για νερό από ότι από την παρουσία βασικών πρωτεϊνών (Christenson and Foote, 1960).

Οι πηγές διατροφής στη φύση δεν είναι τόσο πλούσιες όσο οι τροφές που παράγονται στο εργαστήριο και απαιτείται αρκετός χρόνος για την αναζήτηση και την πρόσληψη ικανοποιητικών ποσοτήτων γι' αυτό το λόγο η διατροφή στη φύση γίνεται σε πιο εκτεταμένα χρονικά διαστήματα από ότι στην εκτροφή. Επίσης η διασπορά της τροφής στη φύση επιδρά στην κατανομή της μύγας στα διάφορα ενδιαιτήματα. Όταν τα ενήλικα στερούνται τροφή ή νερό μετακινούνται για να ανακαλύψουν νέες περιοχές πλούσιες σε ουσιαστικούς μεταβολίτες (Economidou et al., 1982).

Η διατροφή στη φύση παρατηρήθηκε να συμβαίνει και στα δύο φύλα κατά τη διάρκεια της ημέρας χωρίς να ακολουθείται ένα πρότυπο ημερήσιου ρυθμού αναζήτησης τροφής. Τα θηλυκά ωστόσο παρατηρήθηκαν να διατρέφονται ενωρίς το πρωί όταν τα αρσενικά ξεκινούν το φερομονικό κάλεσμα αλλά εξίσου και τα δύο φύλα κυρίως αργά το απόγευμα μέχρι να υπάρξει φως (Hendrichs and Hendrichs, 1990, Hendrichs et al., 1991, Warburg and Yuval, 1997 α,β). Τα αρσενικά παρατηρήθηκε σπάνια να τρέφονται όταν συμμετέχουν σε "lek" δραστηριότητα (Yuval et al., 1998).

Πολλά θρεπτικά στοιχεία εξασφαλίζονται από την παρουσία των μικροοργανισμών που διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο στην επιβίωση των εντόμων. Εκτός του ρόλου που έχουν στην χώνευση κάποιων τύπων τροφής προσφέρουν επίσης ως πηγή τροφής μία σειρά συστατικών, ειδικά βιταμίνες και αμινοξέα, λόγω της ικανότητας τους να συνθέτουν μια πολύ μεγαλύτερη ποικιλία οργανικών ουσιών από ότι οι ξενιστές τους. Ενδεχομένως αυτές οι ουσίες να γίνονται διαθέσιμες από τα έντομα και να αποσυνθέτονται δια μέσου της τροφικής τους οδού. Συνεπώς είναι πιθανόν για μια μύγα να συντηρείται κανονικά και να αναπαράγεται με μια δίαιτα που είναι ανεπαρκής σε ορισμένα βασικά στοιχεία.

Η φυσική μικροβιακή χλωρίδα και ο ρόλος της στην οικονομία του εντόμου καθορίζονται δύσκολα λόγω της επίδρασης πολλών παραμέτρων στο σύστημα έντομο-μικρόβια-φυτό ξενιστής όπως τα βιολογικά στάδια του εντόμου σε συνδυασμό με τις οικολογικές και γεωγραφικές περιοχές, τις εποχιακές μεταβολές και τις μικροβιακές μεταλλαγές. Ο Tsiropoulos (1983 από Tsiropoulos, 1992) μελετώντας στελέχη άγριων και εργαστηριακών του δάκου της ελιάς αναφέρει ότι η σύνθεση της μικροβιακής χλωρίδας των εκτρεφόμενων ήταν περισσότερο σταθερή και ότι η μεταβολή στα άγρια οφείλεται σε εποχιακές μεταβολές. Επίσης βρήκε συνολικά 16 διαφορετικά βακτήρια που σχετίζονται με τις άγριες μύγες και μόνο 8 με τις εκτρεφόμενες. Σε άλλη μελέτη επίσης στον δάκο της ελιάς για την βιοσυνθετική δραστηριότητα της μικροβιακής χλωρίδας με χρήση αντιβιοτικών ο ίδιος ερευνητής (Tsiropoulos 1989, από Tsiropoulos, 1992) απέδειξε ότι 4 αμινοξέα, η αλανίνη, η προλίνη, η υδροξυπρολίνη και η τυροσίνη είναι προϊόντα της βιοσυνθετικής δραστηριότητας της μικροβιακής χλωρίδας του εντόμου.

Αποθηκευμένες ποσότητες βασικών θρεπτικών στοιχείων μεταφέρονται στο ενήλικο από το προνυμφικό ή το νυμφικό στάδιο ή ίσως αυτά τα θρεπτικά στοιχεία να συνθέτονται εξ αρχής από τα ενήλικα μετά από κατανάλωση σχετικών πρόδρομων ουσιών (Waldbauer and Frieman, 1991). Ενήλικα του δάκου της ελιάς που στερήθηκαν τροφή επιβίωσαν 1,3 ημέρες δείχνοντας έτσι την περιορισμένη μεταφορά θρεπτικών στοιχείων από τα ανήλικα στάδια (Tsiropoulos, 1980). Οι Keiser και Schneider (1969) μελετώντας τρία διαφορετικά είδη



φρουτομυγών βρήκαν ότι με στέρηση τροφής όπως και με πλήρη στέρηση τροφής και νερού ενήλικα της μύγας της Μεσογείου επιβίωσαν εξίσου 3-4 ημέρες. Η μύγα του πεπονιού, *Dacus cucurbitae* έζησε μία ημέρα περισσότερο με σκέτο νερό και η μύγα της Ανατολής, *Dacus dorsalis* μία μέρα λιγότερο στην στέρηση τροφής και τροφής και νερού μαζί.

Οι προνύμφες της μύγας δεν εκτρέφονται σε χημικά καθορισμένες (ολοειδικές) δίαιτες οπότε ο βαθμός των μεταβολιτών που μεταφέρονται στα ενήλικα στάδια δεν είναι γνωστός. Όμως είναι ικανές να διακρίνουν ανάμεσα σε δίαιτες εκείνες που εξασφαλίζουν καλύτερη ανάπτυξη αφού η διατροφική αξία είναι ο κύριος παράγοντας επιλογής σ' αυτές τις δίαιτες (Zucoloto, 1987). Το βασικό συστατικό στοιχείο μιας προνυμφικής διαίτας εκτροφής στην μύγα είναι η μαγιά ζυθοποιίας της οποίας η χημική σύνθεση διαφέρει ευρύτατα από παρτίδα σε παρτίδα. Πρωτεϊνική ανάλυση σε διάφορες ομάδες μαγιάς ζυθοποιίας έδωσε επίπεδο ποικιλότητας 11-44% δείχνοντας την έκταση του φαινομένου. Αυτό το γεγονός ίσως επηρεάζει τα αποθέματα πρωτεΐνης που φέρουν τα θηλυκά από τα ανήλικα στάδια. Όταν η συγκέντρωση της πρωτεΐνης είναι υψηλή τα νεαρά ενήλικα θηλυκά έχουν μεγαλύτερα αποθέματα πρωτεΐνης και η παραγωγή αυγών μπορεί να είναι παρόμοια σε ομάδες που τρέφονται με διαφορετικές δίαιτες που περιέχουν ή δεν περιέχουν πρωτεΐνη. Γι αυτό το λόγο θα πρέπει να γίνεται μελέτη τουλάχιστον 30 ημερών για να την διαλευκάνση αυτού του θέματος. Η μύγα συχνά συναντάει στη φύση έλλειψη τροφής και φαίνεται να είναι μία οικονομία της φύσης η στρατηγική που χρησιμοποιεί να γίνεται ενήλικο με επαρκή αποθέματα σε μία τυχούσα περίοδο ανεπάρκειας τροφής. Τα ενήλικα έντομα όπως όλοι οι πολυκύτταροι οργανισμοί είναι ικανά να αποθηκεύουν ενέργεια μετατρέποντας τη σε αποθέματα που μπορούν να μεταβολίσουν στη συνέχεια. Σε συνθήκες αρνητικής ενεργειακής ισορροπίας αυτά τα αθροιστικά αποθέματα χρησιμοποιούνται για την σύνθεση νέων ουσιών και την επιβίωση. Η ικανότητα αποθήκευσης αποθεμάτων ενέργειας όταν η τροφή είναι επαρκής και η χρήση αυτών των αποθεμάτων όταν η τροφή σπανίζει έχει υψηλή εξελικτικά αξία επιβίωσης.

Υπάρχουν πολύ λίγα λιπίδια στη διατροφή των εντόμων αλλά είναι ουσιαστικά τόσο για την ωογένεση στα θηλυκά όσο και για την παραγωγή φερομόνης στα αρσενικά (Warburg and Yuval, 1996). Η λιπογένεση κατά κύριο λόγο συντελείται κατά τη διάρκεια των ανήλικων σταδίων και τα λιπίδια ως τριακυλογλυκερόλες (triacylglycerol) είναι μία από τις εφεδρείες στον λιπώδη ιστό του εντόμου κατά τη μετάβαση από τη νύμφη στο ενήλικο. Τα ενήλικα έχουν μειωμένη ικανότητα λιπογένεσης, ενώ τα αποθηκευμένα αποθέματα μειώνονται με την ηλικία και τις αναπαραγωγικές δραστηριότητες ανάλογα με το φύλο όπως φαίνεται από μελέτη ποσοτικής ανάλυσης που έγινε σε εκτρεφόμενα έντομα (Nestel et al., 1985). Τα θηλυκά γεννούν 800 περίπου αυγά στο εργαστήριο και 300 στη φύση (Christenson and Foote, 1960). Εκτιμήσεις της περιεκτικότητας λιπιδίων στα αυγά έδειξαν ότι τα επίπεδα των λιπιδίων που βρέθηκαν ξεπερνούν τα αποθέματα που φέρουν τα θηλυκά από τα ανήλικα στάδια γεγονός που εξηγείται μόνο με τη λιπογενετική ικανότητα των θηλυκών (Warburg and Yuval, 1996).

Για να είναι κατάλληλα για αναπαραγωγή και τα δύο φύλα πρέπει να έχουν την δυνατότητα να αναπληρώσουν τα αποθέματα λιπιδίων με τα οποία εφοδιάστηκαν πριν την έξοδο τους. Οι μύγες μπορούν να επιβιώσουν τρεφόμενες μόνο με υδατάνθρακες όμως χρειάζονται πρωτεΐνη και λιπίδια για την αναπαραγωγή τους και ενώ πρέπει να εξασφαλίσουν αζωτούχες πηγές από το περιβάλλον λιπίδια μπορούν να συνθέσουν εξ αρχής. Η μύγα παράγει αυγά μετά από κατανάλωση υδατανθράκων κατά το στάδιο του ενηλίκου αλλά η παραγωγή αυξάνεται όταν καταναλώνει επίσης μία πρωτεΐνη ή ένα αμινοξύ. Η παρουσία βιταμινών ή μεταλλικών αλάτων δεν έχουν άμεση επίδραση στην αναπαραγωγή.

Γενικά οι μύγες χρειάζονται μια διαίτα που να περιέχει μία πηγή ενέργειας (συχνά υδατάνθρακες), μία πηγή πρωτεΐνης, λιπίδια, μεταλλικά άλατα, βιταμίνες A, C και ιδιαίτερα βιταμίνες του συμπλόκου B (Vanderzant, 1974).

Ως τεχνητή τροφή για τα έντομα ορίζεται κάθε διαίτα που δεν είναι φυσική τροφή γι' αυτά. Τεχνητές τροφές χρησιμοποιούνται για διατροφικές μελέτες, έλεγχο συστατικών για φυσιολογικές επιδράσεις, διατήρηση αποικιών και μαζική εκτροφή εντόμων. Για την



περιγραφή των διαφόρων τεχνητών τροφών χρησιμοποιούνται παρόμοιοι όροι όπως συνθετική τροφή, χημικά καθορισμένη διαίτα ή ολοειδική, μεροειδική, ολιγοειδική διαίτα (Vanderzant, 1974).

Οι πρώτες διατροφικές μελέτες στα έντομα υπήρξαν προϊόν της έρευνας των γενετιστών. Η *Drosophila melanogaster* (Meigen) ήταν ο πρώτος πολυκύτταρος ασπόνδυλος οργανισμός που εκτράφηκε σε τεχνητή, χημικά καθορισμένη, διαίτα στις αρχές του περασμένου αιώνα. Την ίδια εποχή οι Back και Pemberton (1918) δουλεύοντας στη Χαβάη με την μύγα του πεπονιού, *Dacus cucurbitae* ανακάλυψαν ότι η διατροφή των ενηλίκων επηρεάζει τη σεξουαλική δραστηριότητα και την ωρίμανση των αυγών. Μετά τον 2<sup>ο</sup> παγκόσμιο πόλεμο διάφοροι ερευνητές κυρίως στην Αμερική ασχολήθηκαν με την διατροφή των φρουτομυγών με οικονομική σημασία όπως το σκουλήκι των μήλων, *Rhagoletis pomonella*. Οι Fluke και Allen (1931) πρώτοι προσπάθησαν να εκτρέψουν το σκουλήκι των μήλων σε τεχνητή τροφή και ανακάλυψαν ότι προσθέτοντας μαγιά σε ένα διάλυμα από μέλι και νερό παρατείνονταν η διάρκεια ζωής του ενηλίκου και αυξάνονταν η γονιμότητα.

Μεροειδικές δίαιτες έγιναν για τα *Dacus cucurbitae*, *Dacus dorsalis* και την *Ceratitis capitata*. Οι δίαιτες αυτές περιείχαν μια πηγή υδατανθράκων που προμήθευε την απαραίτητη ενέργεια και μια πηγή πρωτεΐνης που εξασφάλιζε τα απαραίτητα αμινοξέα. Οι ενεργειακές πηγές ήταν σουκρόζη και φρουκτόζη, ενώ πηγές πρωτεΐνης ήταν διάφοροι τύποι μαγιάς ζυθοποιίας, καθαρή καζεΐνη ή συνδυασμοί αυτών.

Η πρώτη χημικά καθορισμένη διαίτα ενηλίκων αναπτύχθηκε το 1950 από τους Hagen και Finney, οι οποίοι πρώτοι χρησιμοποίησαν υδρολυμένη μαγιά μαζί με υδατάνθρακες για τα ενήλικα της μύγας της Μεσογείου. Αυτή η ανακάλυψη της σημασίας των υδρολυμένων πρωτεϊνών που εκτός από αμινοξέα και πεπτίδια προμηθεύουν μέταλλα και βιταμίνες επέτρεψε την έρευνα για τη διατροφή και τη βιολογία των φρουτομυγών σε όλο τον κόσμο που εκτός από μαζικές εκτροφές περιλαμβάνει την παρακολούθηση και τον έλεγχο πληθυσμών με τη χρήση τροφικών προσελκυστικών καθώς και τη μελέτη της διατροφικής οικολογίας και συμπεριφοράς για αποτελεσματικούς χειρισμούς καταπολέμησης.

Οι εκτρεφόμενες μύγες προτιμούν υψηλές συγκεντρώσεις υδρολυμένων πρωτεϊνών οι οποίες για να μπορέσουν να χρησιμοποιηθούν πρέπει να είναι παρόντα ανόργανα άλατα. Οι υδρολυμένες μαγιές ποικίλουν ανάλογα με την προέλευση τους, οπότε όταν η μαγιά είναι η μόνη πηγή εφοδιασμού βιταμινών, συχνά είναι απαραίτητη η επιπλέον προσθήκη στην τροφή των απαιτούμενων βιταμινών.

Η αναλογία μεταξύ αζώτου (N) και υδατανθράκων (C) είναι μία σημαντική παράμετρος για την επιτυχία των χημικά καθορισμένων τροφών. Όσο μεγαλύτερη είναι η συμμετοχή αζωτούχων ουσιών τόσο αυξημένη παρουσιάζεται η αναπαραγωγή και μικρότερη η περίοδος προωτοκίας. Η καλύτερη αναλογία για την αναπαραγωγή της μύγας βρέθηκε να είναι N/C=1/3 (Hooper, 1987).

Στην έρευνα του ο Tsiropoulos (1981, από Tsiropoulos, 1992) βρήκε για τον δάκο της ελιάς ως καταλληλότερη την αναλογία N/C=1,6/40. Αύξηση του αζώτου πάνω από 1,6% μέχρι 6,4% μειώνει την παραγωγή αυγών και την μακροζωία μέχρι 50%.

Οι φρουτόμυγες ανταποκρίνονται εξίσου σε οπτικά και χημικά ερεθίσματα αναζητώντας τροφή και νερό. Τα χημικά ερεθίσματα γίνονται αντιληπτά είτε από απόσταση είτε με άμεση επαφή με τους ειδικούς ταρσικούς υποδοχείς της μύγας. Τα εξ' αποστάσεως χημικά ερεθίσματα περιλαμβάνουν οσμές με κύριο αέριο την αμμωνία και δευτερευόντως παράγωγα αέρια από την διάσπαση αμινοξέων (McPhail, 1939). Στην διεργασία της διάσπασης αμινοξέων είναι σημαντικός ο ρόλος των μικροβίων καθώς η συμβολή της χημικής και φωτοχημικής αποσύνθεσης.

Η διατροφή είναι μία δυναμική λειτουργία με πολλές επανατροφοδοτικές (feedback) αλληλεπιδράσεις που επηρεάζουν και επηρεάζονται από μεταβλητές όπως η μετακίνηση, η φαγοδιέγερση, η κατάποση, η αναπαραγωγή και η επιβίωση.

Η ζωή ενός ενηλίκου είναι γεμάτη από “αποφάσεις” που πράγματι παίρνει όταν αντιδρά μετά από “εκτίμηση” διαφόρων περιβαλλοντικών παραγόντων. Οι αντιδράσεις συμπεριλαμβάνουν μεταβολές στην αποδοχή της τροφής που συναντά, στην ποσότητα και το χρόνο διατροφικής

συμπεριφοράς, στην σύνθεση μεταβολικών ενζύμων και διάφορων άλλων διατροφικών και θρεπτικών παραμέτρων.

Το πρώτο βήμα στην προσέγγιση της τροφής είναι η έναρξη της φαγοδιέγερσης, η επαφή με τους ταρσικούς χημειούποδοχείς του εντόμου (Gothilf et al., 1971). Αυτό σχετίζεται με ειδικά συστατικά της τροφής που λέγονται φαγοδιεγέρτες, η παρουσία των οποίων εξασφαλίζει τη συνεχόμενη θετική ανταπόκριση του εντόμου. Αν το ερέθισμα είναι θετικό το έντομο εκτείνει την προβοσκίδα του, ενώ αν είναι αρνητικό απομακρύνεται ψάχνοντας για άλλη πηγή τροφής. Το επόμενο βήμα περιλαμβάνει την επαφή των χημειούποδοχέων της προβοσκίδας με την τροφή. Θετική φαγοδιέγερση προκαλεί έναρξη της αναρρόφησης από την φαρυγγική αντλία, ενώ η ποσότητα ελέγχεται συνεχώς από ειδικούς αισθητήρες. Η λήξη ενός γεύματος ελέγχεται από μία κληρονομική επίδραση, ένα παράγοντα ογκομετρικό που ρυθμίζεται από ειδικούς υποδοχείς τάσης. Για να συνεχίσει η μύγα να τρέφεται πρέπει να είναι συνεχής η παρουσία της τροφής επειδή η προσαρμογή των αισθητήρων που ελέγχουν την λήξη του γεύματος είναι γρήγορη.

Στη μύγα της Μεσογείου όπως και στην *Anastrepha suspense* έχουν βρεθεί ως φαγοδιεγέρτες διάφοροι υδατάνθρακες και άλατα καθώς και ορισμένα αμινοξέα (Gothilf et al., 1971, Galun et al., 1985). Έχουν βρεθεί διαφορές μεταξύ των δύο φύλων για ορισμένα αμινοξέα, ενώ παρουσιάζονται διαφορές και με την ηλικία. Φαγοδιεγερτικά αμινοξέα για τα αρσενικά είναι η φαινυλανίνη, το ασπαρτικό οξύ, το γλουταμινικό οξύ, η αργινίνη, η λυσίνη, η αλανίνη, η θρεονίνη και η μεθειονίνη, ενώ για τα θηλυκά είναι η φαινυλανίνη, το γλουταμινικό οξύ, η αργινίνη, η μεθειονίνη, η γλυκίνη και η σερίνη.

Η διαδικασία της διατροφής επηρεάζεται αρνητικά από στοιχεία που είναι γνωστά ως “διατροφικοί αποτροπείς” (feeding deterrents) και επιδρούν εξίσου στην έναρξη της διατροφής και/ή στην ποσότητα κατανάλωσης. Σ’ αυτή την κατηγορία ανήκουν διάφορα αλκαλοειδή, φαινόλες, γλυκοζίτες, αμίνες και τερπενοειδή.

Ένα σοβαρό πρόβλημα στην παρασκευή τροφών για μυζητικά έντομα είναι η ρευστότητα σε συνδυασμό με την κατάλληλη συγκέντρωση των θρεπτικών συστατικών. Η κατάσταση της τροφής επιδρά στην πρόσληψη και την αφομοίωση της από το έντομο. Οι Tzanakakis et al., (1967) αναφέρουν ότι τα θηλυκά του *Dacus oleae* που προέρχονταν από υγρές γεωγραφικές περιοχές τρεφόμενα με μία υγρή τροφή γεννούσαν περισσότερα αυγά και είχαν μικρότερη περίοδο προωτοκίας από αυτά που τρέφονταν με στερεά τροφή. Γενικά Δίπτερα που προέρχονται από υγρές περιοχές προτιμούν υγρή τροφή και από ξηρές αντίστοιχα στερεά τροφή. Η συνιστώμενη παρουσίαση της τροφής επίσης ποικίλει από είδος σε είδος. Αρκετές δίαιτες παρέχονται υπό μορφή σιροπιού (υδατικά διαλύματα) με αποτέλεσμα η συγκέντρωση μερικών συστατικών να μειώνεται κάτω από τις απαιτούμενες ποσότητες για τη σωστή ανάπτυξη του εντόμου. Η διαφορά μεταξύ στερεάς μορφής και σιροπιού σε μία δίαιτα είναι ότι στα σιρόπια οι συγκεντρώσεις όλων των θρεπτικών στοιχείων είναι χαμηλότερες από τις αρχικές που θα είχαν σε στερεά μορφή. Σε μία δίαιτα η στερεά μορφή περιεκτικότητας μέχρι 15% σε υγρασία εμποδίζει την ανάπτυξη μικροοργανισμών εκτός βέβαια των συμβιωτικών που βρίσκονται στα έντομα.

Η ρύθμιση της κατανάλωσης τροφής έχει μελετηθεί από τον Barton-Browne (1975) σε πολλά έντομα που ως ενήλικα είναι ικανά να μετατρέπουν τα θρεπτικά στοιχεία σε αποθέματα λιπιδίων. Σύμφωνα με τον Barton-Browne, η κατανάλωση της τροφής εξαρτάται είτε από την συγκέντρωση του συστατικού φαγοδιέγερσης, δηλαδή σύμφωνα με την φαγοδιεγερτική αποτελεσματικότητα της τροφής, είτε προκύπτει από ένα διεγερτικό συστατικό της τροφής που το έντομο προσλαμβάνει σε μία ουδό θρεπτικής αξίας ανεξάρτητη του επιπέδου αυτού του συστατικού.

Πειράματα με διαφορετικές συγκεντρώσεις διαλυμάτων ζάχαρης από 0,8-48%, έδειξαν ότι η μύγα ανήκει στην δεύτερη κατηγορία, ότι δηλαδή υπάρχει απουσία εξάρτησης από την ποσότητα της φαγοδιεγερτικής ουσίας (Warburg and Galun, 1992). Σύμφωνα με την ίδια μελέτη η χαμηλή αποτελεσματικότητα της φαγοδιέγερσης σε χαμηλές όσο και σε υψηλές συγκεντρώσεις με αυξημένη ρευστότητα δεν είχαν καμία επίδραση στην ταχύτητα με την οποία μέσω της προβοσκίδας του το έντομο προσλάμβανε την τροφή. Η απουσία επίδρασης

της ρευστότητας στο ποσό κατανάλωσης της τροφής οφείλεται στην αύξηση της πίεσης αναρρόφησης από την φαρυγγική αντλία της μύγας. Ο αντισταθμιστικός μηχανισμός των υποδοχέων της φαρυγγικής αντλίας ρυθμίζει την διατροφή με μία θετική ή αρνητική επανατροφοδότηση προμηθεύοντας έναν “αυτοματισμό” που ταιριάζει το εύρος της αναρροφητικής πίεσης στην ρευστότητα της τροφής. Μία συγκέντρωση διαλύματος ζάχαρης 20-25% θεωρείται η καταλληλότερη για τη μεγιστοποίηση του ενεργειακού κέρδους μιας μύγας που τρέφεται με ρευστή τροφή (Warburg and Galun, 1992). Ένα σιρόπι με αυξημένη ρευστότητα και αυξημένη συγκέντρωση του φαγοδιεγερτικού συστατικού αυξάνει την κατανάλωση ενέργειας του εντόμου λόγω εντατικότερης λειτουργίας της φαρυγγικής αντλίας με αποτέλεσμα να γίνεται λιγότερο ωφέλιμη πηγή τροφής από άλλα με χαμηλότερη συγκέντρωση.

Η διατροφή επηρεάζει ποσοτικά και ποιοτικά την σεξουαλική συμπεριφορά και την επιβίωση και παρατηρείται διαφοροποίηση ανάλογα με το φύλο και την ηλικία λόγω διαφορετικών δραστηριοτήτων και αναγκών. Η συμμετοχή σε “lek” δραστηριότητα δεσμεύει ένα αρσενικό σε μία εξαιρετικά υψηλή ενεργειακή επένδυση (κινήσεις φτερών, έκλυση φερομόνης, έκθεση σε εχθρούς) και η “απόφαση” του να συμμετάσχει αντανακλά το κόστος που υφίσταται.

Εργαστηριακά αρσενικά που τράφηκαν με επαρκή ποσότητα πρωτεΐνης ήταν ικανά να πάρουν μέρος σε “leks” και κατανάλωναν περισσότερη ενέργεια σε σεξουαλικά μηνύματα από εκείνα που στερήθηκαν πρωτεΐνη (Warburg and Yuval, 1996, Yuval et al., 1998, Kaspi and Yuval, Ann. Ent. Soc. Amer., υπό δημοσίευση). Τα αρσενικά της *Anastrepha suspense* που τράφηκαν μόνο με νερό παρήγαγαν σημαντικά λιγότερη φερομόνη από εκείνα που τράφηκαν με ζάχαρη ή με πλήρη τροφή ενηλίκων (Epsky and Heath, 1993).

Εφόσον η διατροφική κατάσταση επηρεάζει την συζευκτική επιτυχία επιδρά δυναμικά και στην αναπαραγωγική τους επιτυχία εμποδίζοντας την επανασύζευξη των θηλυκών. Επίσης εάν η σύνθεση των ουσιών του σπερματικού υγρού μεταβάλλεται ανάλογα με την διαίτα των αρσενικών τότε μπορεί να επηρεάζεται η λειτουργικότητα τους στη μετασυζευκτική δραστηριότητα.

Σε εργαστηριακά και υπαίθρια πειράματα φαίνεται να έχει προβάδισμα στην συζευκτική επιτυχία και την κατανομή του αποθηκευμένου σπέρματος το μεγάλο μέγεθος του σώματος και η διατροφή με πρωτεΐνη των εργαστηριακών αρσενικών (Churchill-Stanland et al., 1986, Blay and Yuval, 1997, Taylor and Yuval, 1999). Τα μεγάλα και τρεφόμενα με πλήρη τροφή ενηλίκων αρσενικά συζεύχθηκαν συχνότερα, είχαν μεγαλύτερη διάρκεια σύζευξης, και ήταν σημαντικά βαρύτερα από τα αντίστοιχα μικρότερου μεγέθους και στερημένα πρωτεΐνης παρόλο που δεδομένα από άγρια στελέχη τόσο στη φύση όσο και σε κλουβιά υπαίθρου έδωσαν αντικρουόμενα αποτελέσματα (Arita and Kaneshiro, 1988, Whittier et al, 1992). Τα θηλυκά που ζευγάρωσαν πρώτη φορά με εργαστηριακά αρσενικά στερημένα πρωτεΐνης έγιναν δεκτικά σε επανασυζεύξεις ενωρίτερα. Περισσότερο από το απόλυτο μέγεθος των αρσενικών, η σχετική διαφορά μεγέθους μεταξύ θηλυκών και αρσενικών ίσως να είναι σημαντική πληροφορία, δηλαδή εάν τα μικρότερα σε μέγεθος θηλυκά ζευγαρώνουν το ίδιο καλά με αρσενικά όλων των μεγεθών.

Η διάρκεια ζωής των εργαστηριακών θηλυκών βρέθηκε να είναι μικρότερη όταν οι μύγες τράφηκαν με δίαιτες που περιείχαν μόνο πρωτεΐνες, πιθανόν όμως η αιτία να είναι η μικρότερη κατανάλωση τροφών με έλλειψη γευστικότητας όπως είναι οι τροφές που περιέχουν μόνο πρωτεΐνη (Nestel et. al., 1985). Εξετάζοντας διαφυλικά δημογραφικά δεδομένα σε μια μεγάλης κλίμακας μελέτη στην μύγα της Μεσογείου οι Carey et. al. (1995), βρήκαν ότι τα αρσενικά είχαν υψηλότερη προσδοκία ζωής αλλά τα θηλυκά ήταν αυτά που συνήθως πέθαιναν τελευταία. Τις πρώτες 3 εβδομάδες τα θηλυκά παρουσίαζαν μεγαλύτερη θνησιμότητα από ότι τα αρσενικά, μεταξύ 3<sup>ης</sup> και 8<sup>ης</sup> εβδομάδας χαμηλότερη και μετά την 8<sup>η</sup> κυμάνθηκαν όμοια και τα δύο φύλα. Αυτό το δημογραφικό παράδοξο συσχέτισης ηλικίας και υπεροχής ενός φύλου στην θνησιμότητα εξηγείται με βάση τις βιολογικές διαφορές των δύο φύλων που σχετίζονται με τη φυσιολογία, το κόστος αναπαραγωγής και την ορμονική δραστηριότητα καθώς και με την χρωμοσωματική υπόθεση σύμφωνα με την οποία τα

θηλυκά έχουν ένα προβάδισμα επιβίωσης ως ομογαμετικό φύλο λόγω αυξημένης έκφρασης γενετικής πληροφορίας.

### ***1.5. Σχεδιασμός της παρούσας μελέτης***

Στη μελέτη αυτή δοκιμάστηκαν διαφορετικές εργαστηριακές δίαιτες ενηλίκων και αναζητήθηκαν ποιοτικές διαφορές στην συζευκτική επιτυχία και την μακροζωία τόσο ανάμεσα στα εργαστηριακά έντομα στελέχους γενετικού διαχωρισμού λευκού νυμφικού περιβλήματος της μύγας της Μεσογείου όσο και μεταξύ του εργαστηριακού και άγριου στελέχους.

Συγκεκριμένα εξετάστηκαν οι εξής υποθέσεις:

- α) Εάν η διατροφή με πρωτεΐνη εξασφαλίζει μεγαλύτερη συζευκτική επιτυχία και μακροζωία σε σχέση με την ζάχαρη.
- β) Εάν η επίδραση της διατροφής διαφοροποιείται με την στείρωση των εργαστηριακών αρσενικών.
- γ) Εάν η διατροφική κατάσταση των ενηλίκων επηρεάζει την ανανέωση της δεκτικότητας του θηλυκού για επανασύζευξη (μετασυζευκτική επιτυχία).

## **2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ**

### **2.1. Προέλευση των εντόμων**

Στους πειραματικούς χειρισμούς που έγιναν, τα εργαστηριακά έντομα που χρησιμοποιήθηκαν προέρχονταν από το σταθεροποιημένο εργαστηριακό στέλεχος γενετικού διαχωρισμού λευκού νυμφικού περιβλήματος του θηλυκού [T(Y;5)1-61] της μύγας της Μεσογείου από την 30<sup>η</sup>, 32<sup>η</sup>, 35<sup>η</sup> και 37<sup>η</sup> γενιά μαζικής εκτροφής. Το στέλεχος αυτό δημιουργήθηκε στα εργαστήρια του Διεθνούς Οργανισμού Ατομικής Ενέργειας ΙΑΕΑ (International Atomic Energy Agency) στο Seibersdorf της Αυστρίας το 1994 (Seibersdorf Genetic Sexing White Pupa Strain-S.G.S.W.P 1-61) (Franz et al., 1994) και στη συνέχεια διατηρήθηκε σε μαζική εκτροφή στο εργαστήριο Εφαρμοσμένης Εντομολογίας του Πανεπιστημίου Κρήτης.

Τα ανήλικα στάδια των εργαστηριακών εντόμων βρίσκονταν σε συνθήκες εκτροφής στην αποικία του εργαστηρίου σε σταθερή θερμοκρασία 25°C, σχετική υγρασία 65%, φωτοπερίοδο 14:10 και ένταση φωτός 1000-1500 lux. Οι προνύμφες εκτράφηκαν σε μείγμα που αποτελούνταν από πίτυρα σιτηρών 24,2%, ζάχαρη εμπορίου 16,2%, μαγιά ζυθοποιίας Schwechat Βιέννης 8,1%, κιτρικό οξύ 0,6%, βενζοϊκό νάτριο 0,5% και νερό 50,5% κατά βάρος (Hooper, 1987).

Ο χρόνος ανάπτυξης κάθε γενιάς στην αποικία είναι 25 ημέρες και συμπληρώνονται περίπου 13 γενιές το χρόνο.

Χρησιμοποιήθηκαν επίσης άγρια έντομα που προήλθαν από προσβεβλημένα ώριμα πρώιμα σύκα που συλλέχθηκαν την καλοκαιρινή περίοδο (αρχές Αυγούστου 1998) από την Μίλατο στα βόρεια παράλια του νομού Λασιθίου και από προσβεβλημένα πορτοκάλια της ποικιλίας Valenzia κατά το φθινόπωρο (τέλη Σεπτεμβρίου-αρχές Οκτωβρίου 1998) που συλλέχθηκαν από την περιοχή της Φορτέτσας Ηρακλείου.



**Εικόνα 3:** Στάδια ανάπτυξης της μύγας της Μεσογείου.



**Εικόνα 4:** Νύμφες της μύγας της Μεσογείου στο έδαφος.





Εικόνα 5: Ενήλικο θηλυκό της μύγας της Μεσογείου.



Εικόνα 6: Ενήλικο αρσενικό της μύγας της Μεσογείου.

## **2.2. Διατήρηση πειραματικών ενήλικων εντόμων**

Όλα τα ενήλικα έντομα εργαστηριακά και άγρια κατά την διεξαγωγή των πειραμάτων διατηρήθηκαν σε σταθερές εργαστηριακές συνθήκες θερμοκρασίας  $25 \pm 2^\circ\text{C}$ , σχετικής υγρασίας 55-65%, φωτοπεριόδου 14:10 (8:00-22:00 φωτόφαση, 22:00-8:00 σκοτόφαση) και έντασης φωτός μέσα στα κλουβιά 2000 lux, αποκλειστικά τεχνητού φωτισμού από λευκές λάμπες φθορισμού (day light).

Η έξοδος των ενήλικων έγινε σε ορθογώνια κλουβιά σκληρού διαφανούς πλαστικού (plexiglass) διαστάσεων 30x30x40 cm στα οποία η μια μικρή πλευρά είχε αντικατασταθεί με λεπτό δίχτυ αερισμού και εναπόθεσης αυγών και στην απέναντι επίσης μικρή πλευρά, είχε αναρτηθεί ένα υφασμάτινο μανίκι μέσω του οποίου επιτρέπονταν οι χειρισμοί μέσα στο κλουβί χωρίς οι μύγες να φεύγουν. Ο διαχωρισμός φύλου έγινε μέσα σε 24 ώρες από την έξοδο. Σε όλα τα πειράματα η παρουσία του αρσενικού ήταν συνεχής σε όλο το χρονικό διάστημα των παρατηρήσεων.

## **2.3. Περιγραφή των πειραμάτων**

Τα πειράματα έγιναν διαδοχικά σε συνολικό χρονικό διάστημα 9 περίπου μηνών (μέσα Μαρτίου 1998 - μέσα Δεκεμβρίου 1998) και ήταν τα εξής:

**1<sup>ο</sup> Πείραμα. Επίδραση της διατροφής ενήλικων στην συζευκτική δραστηριότητα και την μακροζωία: εργαστηριακά στειρωμένα αρσενικά x εργαστηριακά μη στειρωμένα θηλυκά.**

Σε δύο διαδοχικές χρονικά επαναλήψεις χρησιμοποιήθηκαν παρθένα έντομα από την 30<sup>η</sup> και την 32<sup>η</sup> γενιά της εργαστηριακής αποικίας με ημερομηνίες εξόδου των ενήλικων 23/3/1998 και 17/5/1998 αντίστοιχα. Δύο ημέρες πριν την έξοδο ζυγίστηκαν και επιλέχτηκαν νύμφες βάρους 8,5-9,5 mg και για τα δύο φύλα σύμφωνα με το μέσο βάρος των εντόμων των τριών πρόσφατων γενιών της αποικίας και σύμφωνα με την μελέτη των Churchill-Stanland et al. (1986) οι οποίοι λαμβάνοντας το βάρος των νυμφών ως εκτίμηση του μεγέθους του σώματος των ενήλικων αναφέρουν ότι νύμφες εργαστηριακού στελέχους 8-9 mg και για τα δύο φύλα ήταν οι καταλληλότερες για συζευκτική επιτυχία.

Τα εργαστηριακά αρσενικά στειρώθηκαν με γ ακτινοβολία στο στάδιο της νύμφης (νύμφες καφέ νυμφικού περιβλήματος) σε πηγή Κοβαλτίου  $\text{Co}^{60}$  με δόση 9,5 Krad σε αέρα (126 sec με 75,8 rad/sec) μία ημέρα πριν την έξοδο. Η δόση αυτή επιλέχθηκε ως η χαμηλότερη στην οποία επιτυγχάνεται πλήρης στείρωση των αρσενικών χωρίς να προκαλείται σημαντική βλάβη στα ενήλικα. (Katiyar, 1965). Σε κάθε επανάληψη σχηματίστηκαν ζευγάρια εντόμων από ένα στειρωμένο αρσενικό και ένα μη στειρωμένο θηλυκό την 2<sup>η</sup> μέρα της ζωής τους και κάθε ζευγάρι τοποθετήθηκε ξεχωριστά σε ατομικό πλαστικό κυλινδρικό κλουβάκι από μαλακό διαφανές πλαστικό (δοχείο τροφίμων) με διάμετρο 9 cm και ύψος 11 cm (εικ.7). Η μία βάση του κυλίνδρου αντικαταστάθηκε με λεπτό λευκό δίχτυ με διαστάσεις οπών 0,4 x 0,4, κατάλληλο για την εναπόθεση των αυγών (Economidou and Judt, 1989). Κάθε κλουβάκι περιείχε ένα μικρό βαζάκι με νερό με ένα κυλινδρικό βαμβάκι στο στόμιο του και ένα επίσης μικρό τρυβλίο με τροφή ενήλικων. Τα κυλινδρικά κλουβάκια ήταν τοποθετημένα πλαγίως στη σειρά και στηρίζονταν σε παράλληλα τοποθετημένα ξύλινα πηγάκια πάνω σε τραπέζια ώστε οι βάσεις του κυλίνδρου να βρίσκονται στον αέρα για να εξυπηρετούν η μία χειρισμούς αλλαγής τροφής και νερού και η άλλη τον αερισμό και τις εναποθέσεις των αυγών (Εικ. 7). Για τη μεταφορά των εντόμων στα κλουβάκια χρησιμοποιήθηκε κατάλληλος 'aspirator' και για την καλύτερη προσαρμογή τους προηγήθηκε η εγκατάσταση των αρσενικών 1-2 ώρες. Τα ζευγάρια απομονώθηκαν σε ατομικά κλουβάκια για να περιοριστούν οι επιδράσεις ανταγωνισμού μεταξύ των αρσενικών, να μειωθούν οι όποιες επιδράσεις επιλογής του θηλυκού και να αυξηθούν αντίστοιχα οι ευκαιρίες κάθε αρσενικού για να συζευχθεί.

Σε όλες τις διατροφικές μεταχειρίσεις τα έντομα είχαν στη διάθεση τους απεριόριστη ποσότητα τροφής που πάντοτε συνοδεύονταν με νερό.





**Εικόνα 7:** Εργαστηριακός χώρος όπου διεξήχθησαν τα πειράματα και διάταξη των πειραματικών κλουβιών.

Οι διατροφικές μεταχειρίσεις περιελάμβαναν τρεις διαφορετικές τεχνητές τροφές:

1. Πλήρης τροφή εργαστηριακής εκτροφής ενηλίκων σε στερεά μορφή (Hooper, 1987). Πρόκειται για μείγμα πρωτεΐνης και υδατανθράκων που αποτελείται από υδρολυμένη μαγιά και κρυσταλλική ζάχαρη εμπορίου σε αναλογία 1:3 κ.β.. Η υδρολυμένη μαγιά (ICN Biomedicals Inc.) περιέχει 60% πρωτεΐνη εμπλουτισμένη με βιταμίνες, μέταλλα και ίχνη από φυτικά έλαια (0.5%), (Warburg and Yuval, 1996). Η τροφή ανανεώνονταν κάθε 15 ημέρες.

2. Πλήρης τροφή εργαστηριακής εκτροφής ενηλίκων σε ρευστή μορφή σιροπιού, υδατικό διάλυμα της στερεάς με 20% κ.β. περιεκτικότητα νερού. Λόγω της συνεχούς παρουσίας του σιροπιού και συνεπώς του κινδύνου να πνιγούν ή να κολλήσουν τα έντομα, το σιρόπι δόθηκε σε μορφή μικρών σταγόνων πάνω στην επιφάνεια τεμαχίων λαδόχαρτου διαστάσεων 3 x 4 cm περίπου που ανανεώνονταν κάθε εβδομάδα.

3. Κρυσταλλική ζάχαρη εμπορίου σε στερεά μορφή.

Ένας τέταρτος χειρισμός έγινε με στέρηση τροφής σε έντομα που τους δόθηκε μόνο νερό απεσταγμένο.

Σε κάθε επανάληψη σχηματίστηκαν 20 ζευγάρια (♀,♂) ανά διατροφικό χειρισμό, συνολικά 80 ζευγάρια εντόμων. Από την ημέρα που τα ζευγάρια τοποθετήθηκαν στα κλουβάκια γινόταν καθημερινές 10ωρες παρατηρήσεις για 14 συνεχόμενες ημέρες από την έναρξη της φωτόφασης, ανά μισάωρο με σκοπό την καταγραφή της ημέρας, της ώρας της ημέρας και της διάρκειας των πρώτων συζεύξεων και των επανασυζεύξεων. Κάθε σύζευξη που δεν καταγράφηκε επί τόπου η έναρξη ή η λήξη της θεωρήθηκε ότι είχε αρχίσει ή αντίστοιχα τελειώσει στο μεσοδιάστημα του χρόνου παρατήρησης (15 λεπτά). Κανονική θεωρήθηκε η σύζευξη που διήρκησε τουλάχιστον 30 λεπτά.

Η μελέτη της συζευκτικής συμπεριφοράς περιλάμβανε εκτός από την διάρκεια σύζευξης, την ηλικία σύζευξης, τη συχνότητα σύζευξης των αρσενικών ως συζευκτική επιτυχία και την έναρξη των συζεύξεων ανάλογα με την φωτόφαση ως ρυθμό συζευκτικής δραστηριότητας. Στο ίδιο χρονικό διάστημα μελετήθηκε επίσης η θνησιμότητα των εντόμων που πέθαναν (♀, ♂) χωρίς αυτά να αντικατασταθούν. Οι παρατηρήσεις θνησιμότητας συνεχίστηκαν μέχρι και την 7<sup>η</sup> εβδομάδα ζωής των εντόμων, με σταθερή ημέρα και ώρα καταγραφής εβδομαδιαίως. Κάθε νεκρό έντομο που καταγράφηκε στις εβδομαδιαίες παρατηρήσεις θεωρήθηκε ότι έζησε το χρονικό διάστημα από την 1<sup>η</sup> ημέρα ζωής μέχρι την ημέρα της παρατήρησης μείον το μεσοδιάστημα από την τελευταία παρατήρηση που είχε καταγραφεί ζωντανό, δηλαδή 3,5 ημέρες.

**2<sup>ο</sup> Πείραμα. Επίδραση της στέρησης στην συζευκτική δραστηριότητα και την μακροζωία: εργαστηριακά μη στειρωμένα αρσενικά x εργαστηριακά μη στειρωμένα θηλυκά.**

Έγινε στον ίδιο χρόνο, παράλληλα με το προηγούμενο πείραμα επίσης με δύο διαδοχικές χρονικά επαναλήψεις. Χρησιμοποιήθηκαν παρθένα εργαστηριακά έντομα μη στειρωμένα (normal), θηλυκά και αρσενικά με ίδιες ημερομηνίες εξόδων όπως ακριβώς και στο προηγούμενο πείραμα σε 20 ζευγάρια σε κάθε επανάληψη με διατροφική μεταχείριση σιρόπι πλήρους εργαστηριακής τροφής. Οι χειρισμοί και η διαδικασία διεξαγωγής του πειράματος ήταν ακριβώς ίδιες όπως περιγράφηκαν στο 1<sup>ο</sup> πείραμα.

**3<sup>ο</sup> Πείραμα. Επίδραση της διατροφής ενηλίκων και της στέρησης στην συζευκτική δραστηριότητα και την μακροζωία:**

**στειωμένα και μη στειρωμένα εργαστηριακά αρσενικά x άγρια θηλυκά.**

Χρησιμοποιήθηκαν παρθένα εργαστηριακά αρσενικά από την 35<sup>η</sup> γενιά της αποικίας με ημερομηνία εξόδου των ενηλίκων 20/8/1998 και παρθένα άγρια θηλυκά με ημερομηνίες εξόδου 13-14/8/1998 που συλλέχθηκαν από φυσικούς πληθυσμούς στο στάδιο της προνύμφης από προσβεβλημένα ώριμα πρώιμα σύκα. Σ' αυτό το πείραμα όπως και σε όλα τα επόμενα όπου συμμετείχαν άγρια έντομα δεν έγινε επιλογή των εντόμων με κριτήριο την εκτίμηση του βάρους των νυμφών για κανένα από τα δύο στελέχη λόγω αδυναμίας συλλογής ενός αριθμού νυμφών άγριου στελέχους που να μπορεί να ανταποκριθεί σε αυτού του είδους την επιλογή. Λόγω αντικειμενικότητας δεν ζυγίστηκαν και δεν επιλέχτηκαν ούτε τα εργαστηριακά αρσενικά έντομα αλλά έγινε μια οπτική επιλογή και απομάκρυνση των

αφύσικα μικρών νυμφών και από τα δύο στελέχη. Οι νύμφες των εργαστηριακών αρσενικών χωρίστηκαν για να χρησιμοποιηθούν ως ακτινοβολημένες και ως μη ακτινοβολημένες στο πείραμα. Τα ζευγάρια σχηματίστηκαν την 3<sup>η</sup> ημέρα ζωής των εργαστηριακών αρσενικών και την 9<sup>η</sup> -10<sup>η</sup> ημέρα ζωής των άγριων θηλυκών. Συγκρινόμενα τα δύο στελέχη επιτυγχάνουν κατά 90-100% την σεξουαλική τους ωρίμανση σε διαφορετικές αλλά φυσιολογικά ισοδύναμες ηλικίες. Τα εργαστηριακά ωριμάζουν σεξουαλικά ενωρίτερα σε ηλικία 2.4-6 ημερών ενώ τα άγρια στελέχη σε ηλικία 9-15 ημερών ανάλογα με τις συνθήκες ανάπτυξης τους (Wong and Nakahara, 1978, Arita, 1982, Wong et al., 1983, Economopoulos et al., 1994).

Σχηματίστηκαν 60 ζευγάρια, από 20 για κάθε μια από τις δύο διατροφικές μεταχειρίσεις:

α) σιρόπι πλήρους εργαστηριακής τροφής και β) σκέτη κρυσταλλική ζάχαρη με εργαστηριακά στειρωμένα αρσενικά και άγρια θηλυκά και 20 ζευγάρια με τροφή σιρόπι πλήρους τροφής και εργαστηριακά μη στειρωμένα αρσενικά με άγρια θηλυκά. Έγιναν ακριβώς οι ίδιοι χειρισμοί όπως και στα προηγούμενα πειράματα.

**4<sup>ο</sup> Πείραμα. Επίδραση της διατροφής ενηλίκων στην συζευκτική δραστηριότητα και την μακροβιότητα εργαστηριακών στειρωμένων αρσενικών και άγριου τύπου αρσενικών σε συνθήκες ανταγωνιστικής σύζευξης με θηλυκά άγριου τύπου (1:1:1) και συνολική αναλογία φύλου 2:1.**

Σε δύο διαδοχικές χρονικά επαναλήψεις χρησιμοποιήθηκαν παρθένα έντομα από την 35<sup>η</sup> και την 37<sup>η</sup> γενιά της εργαστηριακής αποικίας με ημερομηνίες εξόδου των ενηλίκων 20/8/1998 και 17/10/1998 αντίστοιχα. Επίσης χρησιμοποιήθηκαν παρθένα έντομα άγριου τύπου αρσενικά και θηλυκά με ημερομηνίες εξόδου των ενηλίκων 13-15/8/1998 και 10-12/10/1998 για τις δύο επαναλήψεις αντίστοιχα. Τα έντομα άγριου τύπου συλλέχθηκαν από φυσικούς πληθυσμούς στο στάδιο της προνύμφης από προσβεβλημένα ώριμα σύκα στην πρώτη επανάληψη και από επίσης προσβεβλημένα ώριμα πορτοκάλια στην δεύτερη. Τα εργαστηριακά αρσενικά στειρώθηκαν με τον ίδιο τρόπο όπως παραπάνω. Σε κάθε κλουβάκι τοποθετήθηκαν 3 έντομα: ένα άγριο θηλυκό, ένα άγριο αρσενικό και ένα στειρωμένο εργαστηριακό αρσενικό και σε κάθε επανάληψη σχηματίστηκαν 40 κλουβάκια, από 20 για κάθε μία από τις δύο διατροφικές μεταχειρίσεις: α) σιρόπι πλήρους εργαστηριακής τροφής και β) σκέτη κρυσταλλική ζάχαρη. Για την διάκριση μεταξύ εργαστηριακού και άγριου αρσενικού έγινε ατομικό μαρκάρισμα με μια μικροσκοπική κηλίδα στο νοτιαίο θώρακα των αρσενικών με διαφορετικό χρώμα (Decorlack, σταθερό υδατόχρωμα) πριν τοποθετηθούν στα κλουβάκια. Το μαρκάρισμα δεν έχει βρεθεί να επηρεάζει σημαντικά τη συμπεριφορά των αρσενικών (Holbrook et al., 1970). Τα έντομα και στις δύο επαναλήψεις ενώθηκαν όταν τα εργαστηριακά αρσενικά ήταν ηλικίας 3<sup>ov</sup> ημερών, τα άγρια θηλυκά και αρσενικά 8-10 ημερών. Ακολούθησε η ίδια ακριβώς διαδικασία και έγιναν οι ίδιοι χειρισμοί για τη διεξαγωγή του πειράματος όπως έχει περιγραφεί στα προηγούμενα πειράματα.

#### **2.4. Στατιστική ανάλυση δεδομένων**

Η στατιστική επεξεργασία των αποτελεσμάτων έγινε με την ανάλυση της διακύμανσης (ANOVA) ενώ για τον έλεγχο της πληθυσμιακής παραλλακτικότητας χρησιμοποιήθηκε η ανάλυση παραλλακτικότητας (ANCOVA). Για την σύγκριση των μέσων όρων δύο ομάδων δεδομένων εφαρμόστηκε το Student's t-test ενώ όταν χρειάστηκε να ομαδοποιηθούν περισσότεροι από δύο μέσοι όροι το Tukey's studentized range test (HSD) (Systat, 1992).

Πριν τις όποιες συγκρίσεις ή μετατροπές δεδομένων χρησιμοποιήθηκε για τον έλεγχο των διασπορών των ομάδων το Bartlett's test (Systat, 1992). Για την εξάλειψη της ετεροσκεδαστικότητας έγινε η μετατροπή της τετραγωνικής ρίζας ( $x = \sqrt{x}$ ) (square root) στα δεδομένα που αφορούσαν την διάρκεια σύζευξης και η λογαριθμική μετατροπή ( $x = \ln x$ ) για τα δεδομένα που αφορούσαν την επιβίωση των εντόμων (Δαλιάνης, 1984). Όταν οι επαναλήψεις δεν παρουσίαζαν σημαντική διαφορά συμπεριλήφθηκαν για να αυξήσουν την ισχύ της σύγκρισης. Για την επεξεργασία και τον υπολογισμό των παραπάνω χρησιμοποιήθηκε το υπολογιστικό πρόγραμμα Systat 5.0 και για τον σχεδιασμό των διαγραμμάτων τα σχεδιαστικά προγράμματα Excel 2000 και Power point 2000.





## 3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

### 3.1. Σεξουαλική ωρίμανση

Μελετήθηκε η σεξουαλική ωρίμανση με κριτήριο την ηλικία πρώτης σύζευξης σε διάφορους συνδυασμούς διατροφής εργαστηριακών στείρωμένων και μη στείρωμένων αρσενικών τόσο με εργαστηριακά μη στείρωμένα θηλυκά όσο και με άγρια θηλυκά σε μεμονωμένα ζευγάρια καθώς και σε συνθήκες ανταγωνισμού σύζευξης με άγρια θηλυκά μεταξύ εργαστηριακών στείρων και άγριων αρσενικών. Σκοπός αυτών των πειραμάτων ήταν να διερευνηθεί η επίδραση της διατροφής και της στέρωσης στην ηλικία έναρξης της συζευκτικής δραστηριότητας κυρίως των εργαστηριακών αρσενικών.

Τα ζευγάρια των εργαστηριακών εντόμων σχηματίστηκαν την 2<sup>η</sup> ημέρα ζωής με κοινή ημερομηνία εξόδου ενηλίκων ενώ τα ζευγάρια των εργαστηριακών αρσενικών με άγρια θηλυκά σχηματίστηκαν την 3<sup>η</sup> ημέρα ζωής των εργαστηριακών αρσενικών και την 9<sup>η</sup>-10<sup>η</sup> ημέρα ζωής των άγριων θηλυκών.

Στις δύο διατροφικές μεταχειρίσεις ανταγωνισμού σύζευξης τα έντομα τοποθετήθηκαν στα κλουβάκια ανά τρία (1 εργαστηριακό στείρωμένο ♂ : 1 άγριο ♂ : 1 άγριο ♀) την 3<sup>η</sup> ημέρα ζωής των εργαστηριακών αρσενικών και την 8<sup>η</sup>-10<sup>η</sup> ημέρα ζωής των άγριων. Σε όλους τους χειρισμούς έγιναν 2 χρονικές επαναλήψεις με 20 ζευγάρια ανά χειρισμό σε κάθε επανάληψη εκτός από τα ζευγάρια εργαστηριακών στείρωμένων αρσενικών με άγρια θηλυκά όπου δεν έγινε δεύτερη επανάληψη.

Η μέση ηλικία πρώτης σύζευξης σε ημέρες, ο αριθμός των πρώτων συζεύξεων που πραγματοποιήθηκαν και η στατιστική ομαδοποίηση των μεταχειρίσεων με βάση την επίδραση της διατροφής καθώς και της στέρωσης των εργαστηριακών αρσενικών στην σεξουαλική ωρίμανση βρίσκονται στους πίνακες 1 και 2 για όλους τους συνδυασμούς τύπων εντόμων και διατροφής ενώ στους πίνακες 3 και 4 βρίσκονται τα αντίστοιχα στοιχεία των επανασυζεύξεων.

► Στα ζευγάρια εργαστηριακών στείρωμένων αρσενικών με εργαστηριακά θηλυκά δεν βρέθηκε στατιστικά σημαντική επίδραση της διατροφής στην σεξουαλική ωρίμανση μεταξύ των τριών διατροφικών χειρισμών που περιλάμβαναν πλήρη τροφή εκτροφής σε στερεά μορφή, πλήρη τροφή σε σιρόπι και σκέτη ζάχαρη ( $F=0,24$   $P=0,78$ ). Επίσης όπως φάνηκε από την σύγκριση στείρωμένων και μη στείρωμένων εργαστηριακών αρσενικών στην δίαιτα με σιρόπι πλήρους τροφής ούτε η στέρωση είχε σημαντική επίδραση στην ηλικία των πρώτων συζεύξεων ( $t=0,79$   $\beta=5$   $P=0,46$ ).

Στα ζευγάρια εργαστηριακών εντόμων, όπως φαίνεται από το συγκριτικό διάγραμμα του σχήματος 1α, η μέση ηλικία πρώτης σύζευξης κυμαίνεται στις 3,4-4,1 ημέρες. Η μικρότερη ηλικία παρατηρήθηκε στα ζευγάρια με αρσενικά μη στείρωμένα με δίαιτα σιρόπι πλήρους τροφής και η μεγαλύτερη στα αντίστοιχα στείρωμένα. Ακόμα στα μη στείρωμένα αρσενικά οι συζεύξεις ολοκληρώθηκαν 100% από την 2<sup>η</sup> μέχρι την 5<sup>η</sup> ημέρα ενώ στο ίδιο διάστημα έγινε το 85% των συζεύξεων στα αντίστοιχα στείρωμένα και σχεδόν όλες (97%) στην δίαιτα με στερεά πλήρη τροφή (σχήμα 2α). Ακριβώς ίδια μέση ηλικία πρώτης σύζευξης, 3,8 ημέρες, είχαν από τα στείρωμένα η δίαιτα με στερεά πλήρη τροφή και η δίαιτα ζάχαρης. Στην ζάχαρη οι συζεύξεις καθυστέρησαν σχετικά να ξεκινήσουν κατά μία ημέρα, συνέβησαν από την 3<sup>η</sup> έως την 7<sup>η</sup> ημέρα με 82,5% από την 3<sup>η</sup> έως την 5<sup>η</sup> ημέρα.

► Ανάμεσα στα στείρωμένα εργαστηριακά αρσενικά που συζεύχθηκαν σε ζευγάρια με άγρια θηλυκά στις δίαιτες πλήρη τροφή σε σιρόπι και ζάχαρη φαίνεται να μην επιδρά σημαντικά η διατροφή στην σεξουαλική τους ωρίμανση ( $t=0,87$   $\beta=10$   $P=0,40$ ). Τα τρεφόμενα με ζάχαρη συζεύχθηκαν κατά μέσο όρο ενωρίτερα, στις 4,5 ημέρες σε σχέση με τα τρεφόμενα με σιρόπι που συζεύχθηκαν στις 6,8 ημέρες (σχήμα 1β). Στη δίαιτα με



σιρόπι κατάφεραν το 62% των συζεύξεων τους από την 3<sup>η</sup> έως την 5<sup>η</sup> ημέρα και στη δίαιτα με ζάχαρη στο ίδιο διάστημα αντίστοιχα το 77% (σχήμα 3).

Ανάμεσα στα εργαστηριακά αρσενικά στην δίαιτα με σιρόπι πλήρους τροφής που συζεύχθηκαν με άγρια θηλυκά η στειρώση δεν επηρέασε σημαντικά την σεξουαλική τους ωρίμανση ( $t=0,59$   $\beta=14$   $P=0,56$ ). Τα μη στειρωμένα αρσενικά συζεύχθηκαν κατά μέσο όρο στις 7,2 ημέρες και το 56% των συζεύξεων συνέβησαν από την 3<sup>η</sup> έως και την 5<sup>η</sup> ημέρα (σχήματα 1β, 3). Αντίθετα από ότι συνέβη στις συζεύξεις με εργαστηριακά θηλυκά καθυστέρησαν να συζευχθούν σε σχέση με τα αντίστοιχα στειρωμένα αρσενικά κατά 0,4 ημέρες.

Ανάλογη ήταν η συμπεριφορά των άγριων θηλυκών που συζεύχθηκαν μαζί τους αφού ενώθηκαν σε ζευγάρια με διαφορά 6-7 ημερών. Οι μέσες ηλικίες πρώτης σύζευξης στα άγρια θηλυκά ήταν 10,1 ημέρες στη δίαιτα με ζάχαρη, 12,3 στη δίαιτα με σιρόπι πλήρους τροφής γι' αυτά που συζεύχθηκαν με στειρωμένα αρσενικά και 7,2 ημέρες γι' αυτά που συζεύχθηκαν με μη στειρωμένα (σχήμα 1β).

► Στο πείραμα ανταγωνισμού σύζευξης εργαστηριακών στειρωμένων αρσενικών και άγριων με άγρια θηλυκά η ηλικία πρώτης σύζευξης δεν φάνηκε να επηρεάζεται από την διατροφή στις δίαιτες πλήρους τροφής σε σιρόπι και ζάχαρη σε καμία κατηγορία εντόμων.

Τα στειρωμένα εργαστηριακά αρσενικά που τράφηκαν με ζάχαρη συζεύχθηκαν στην ηλικία των 3,6 ημερών και προηγήθηκαν κατά μία ημέρα από εκείνα που τράφηκαν με σιρόπι (4,6 ημέρες) ενώ στατιστικά δεν παρουσιάζεται σημαντική επίδραση της τροφής ( $t=0,92$   $\beta=8$   $P=0,38$ ) (πίνακας 2, σχήμα 1γ). Από την 3<sup>η</sup> έως και την 5<sup>η</sup> ημέρα έγιναν 84% των συζεύξεων στα τρεφόμενα με σιρόπι και 93% στα τρεφόμενα με ζάχαρη (σχήμα 4).

Αντίθετα τα άγρια αρσενικά στη δίαιτα με ζάχαρη καθυστέρησαν να συζευχθούν κατά μέσο όρο μία ημέρα περίπου (11,2 ημέρες) σε σχέση με αυτά στην δίαιτα με σιρόπι πλήρους τροφής (10,1 ημέρες) χωρίς επίσης να είναι σημαντική αυτή η διαφορά ( $t=0,68$   $\beta=10$   $P=0,51$ ) (πίνακας 2, σχήμα 1γ). Τα άγρια αρσενικά που τράφηκαν με σιρόπι παρατηρήθηκαν να επιτυγχάνουν 86% των συζεύξεων τους από την 8<sup>η</sup> έως και την 11<sup>η</sup> ημέρα και αυτά που τράφηκαν με ζάχαρη επίσης το 77% των συζεύξεων τους στο ίδιο διάστημα (σχήμα 4).

Τα άγρια θηλυκά που συζεύχθηκαν με άγρια αρσενικά παρουσίασαν την ίδια ηλικία σεξουαλικής ωρίμανσης αφού προέρχονταν από κοινές εξόδους ενηλίκων και ανάμεσα σε αυτά που συζεύχθηκαν με εργαστηριακά στειρωμένα αρσενικά κατά μέσο όρο η ηλικία πρώτης σύζευξης ήταν 9,1 ημέρες στη δίαιτα με ζάχαρη και 10,2 ημέρες στο σιρόπι (σχήμα 1γ).

► Στα ζευγάρια εργαστηριακών εντόμων επανασυζεύξεις παρατηρήθηκαν από την 4<sup>η</sup> ημέρα και η μέση ηλικία των πρώτων επανασυζεύξεων κυμάνθηκε από την 7<sup>η</sup> -9<sup>η</sup> ημέρα (πίνακας 3, σχήμα 2β). Στα ζευγάρια με στειρωμένα αρσενικά και δίαιτα ζάχαρης σημειώθηκαν 5 πρώτες επανασυζεύξεις σε μέση ηλικία 8,2 ημέρες και 3 δεύτερες με 11,7 ημέρες αντίστοιχα. Στη δίαιτα με στερεά πλήρη τροφή έγιναν 3 πρώτες επανασυζεύξεις σε μέση ηλικία 9,3 ημέρες και στο σιρόπι 5 πρώτες στις 9 ημέρες, 2 δεύτερες στις 5 ημέρες και 2 τρίτες στις 6 ημέρες κατά μέσο όρο ενώ μία τέταρτη έγινε την 7<sup>η</sup> ημέρα. Τα ζευγάρια με μη στειρωμένα αρσενικά με δίαιτα πλήρους τροφής σε σιρόπι σημείωσαν 6 πρώτες επανασυζεύξεις κατά μέσο όρο στις 7,2 ημέρες.

► Στα ζευγάρια εργαστηριακών αρσενικών με άγρια θηλυκά επανασυζεύξεις συνέβησαν από την 4<sup>η</sup> έως την 7<sup>η</sup> ημέρα ζωής των εργαστηριακών αρσενικών (σχήμα 3). Στα στειρωμένα αρσενικά έγινε μία επανασύζευξη στο σιρόπι την 5<sup>η</sup> ημέρα (11<sup>η</sup> των άγριων θηλυκών) ενώ στη δίαιτα ζάχαρης δεν συνέβησαν επανασυζεύξεις. Στα μη στειρωμένα με δίαιτα σιρόπι έγιναν 2 πρώτες επανασυζεύξεις σε μέση ηλικία 4,5 ημέρες (11<sup>η</sup> των άγριων θηλυκών) και μία δεύτερη την 7<sup>η</sup> ημέρα (13<sup>η</sup> των άγριων θηλυκών).

► Στον ανταγωνισμό σύζευξης έγιναν ελάχιστες επανασυζεύξεις. Τα στειρωμένα αρσενικά σε κάθε μια από τις δύο δίαιτες κατάφεραν από μία επανασύζευξη την 9<sup>η</sup>

ημέρα στο σιρόπι και την 10<sup>η</sup> ημέρα στη ζάχαρη (σχήμα 4), ενώ οι αντίστοιχες ηλικίες των άγριων θηλυκών ήταν η 14<sup>η</sup> και η 15<sup>η</sup> ημέρα. Σημειώθηκαν 4 πρώτες επανασυζεύξεις άγριων αρσενικών στη δίαιτα με ζάχαρη με μέση ηλικία την 15<sup>η</sup> ημέρα και μία δεύτερη την 11<sup>η</sup> ημέρα. Στο σιρόπι ένα μόνο άγριο αρσενικό επανασυζεύχθηκε την 10<sup>η</sup> ημέρα και στη συνέχεια το ίδιο αρσενικό έκανε άλλες τέσσερις επανασυζεύξεις: την δεύτερη την 10<sup>η</sup> ημέρα, την τρίτη την 12<sup>η</sup> ημέρα, την τέταρτη την 13<sup>η</sup> και την πέμπτη την 15<sup>η</sup> ημέρα. Όλες οι επανασυζεύξεις ήταν κανονικής διάρκειας αλλά αντιμετωπίζεται ως ακραία περίπτωση.

► Εκτιμώντας τα παραπάνω αποτελέσματα είναι φανερές οι διαφορές των δύο στελεχών ως προς την έναρξη της συζευκτικής δραστηριότητας. Η διαφοροποίηση της σεξουαλική τους ωρίμανσης δεν φάνηκε να επηρεάζεται σε σημαντικό βαθμό από την διατροφική τους κατάσταση ούτε από την στέρωση στην δίαιτα με σιρόπι.

Στα εργαστηριακά ζευγάρια οι πρώτες συζεύξεις ξεκίνησαν από την 2<sup>η</sup> ημέρα ζωής σε όλες τις περιπτώσεις εκτός από την δίαιτα ζάχαρης με στειρωμένα αρσενικά όπου καθυστέρησαν κατά μία ημέρα. Το μεγαλύτερο ποσοστό συζεύξεων συνέβησαν μεταξύ 3<sup>ης</sup> και 4<sup>ης</sup> ημέρας ενώ η συντομότερη κατανομή συζεύξεων παρουσιάστηκε στα μη στειρωμένα αρσενικά με δίαιτα σιρόπι πλήρους τροφής.

Οι συζεύξεις με άγρια θηλυκά ξεκίνησαν από την ηλικία της 3<sup>ης</sup> ημέρας των εργαστηριακών αρσενικών και της ένατης ημέρας των άγριων θηλυκών και το μεγαλύτερο ποσοστό των συζεύξεων έγινε μέχρι και την 5<sup>η</sup> ημέρα ενώ τα μη στειρωμένα αρσενικά παρουσίασαν ευρύτερη κατανομή πρώτων συζεύξεων στο διάστημα των 2 πρώτων εβδομάδων σε σχέση με τις αντίστοιχες συζεύξεις με εργαστηριακά θηλυκά. Η μικρότερη ηλικία σύζευξης παρατηρήθηκε στα στειρωμένα αρσενικά με δίαιτα ζάχαρης, προβάδισμα που διατηρείται και στις συνθήκες ανταγωνισμού με άγρια αρσενικά σε σχέση με τη δίαιτα σιροπιού. Ακόμα η δίαιτα με ζάχαρη φαίνεται να προσδίδει γρηγορότερη σεξουαλική ωρίμανση τόσο στα ζευγάρια εργαστηριακών στειρωμένων αρσενικών με άγρια θηλυκά όσο και στον ανταγωνισμό σύζευξης ενώ στα άγρια αρσενικά φαίνεται να συμβαίνει το αντίθετο σε σχέση με την δίαιτα σε σιρόπι.

Στα ζευγάρια εργαστηριακών εντόμων οι επανασυζεύξεις ξεκίνησαν από την 4<sup>η</sup> ημέρα σε όλες τις δίαιτες με προβάδισμα στα μη στειρωμένα αρσενικά σε σιρόπι κατά μέσο όρο στις 7 ημέρες και ακολούθησαν ανάμεσα στα στειρωμένα αρσενικά η δίαιτα με ζάχαρη, η δίαιτα με σιρόπι και τέλος με στερεά πλήρη τροφή. Ομοίως στα ζευγάρια με τα άγρια θηλυκά οι επανασυζεύξεις ξεκίνησαν από την 4<sup>η</sup> ημέρα ζωής των εργαστηριακών αρσενικών όμως ήταν φανερά λιγότερες σε σχέση με τις αντίστοιχες με εργαστηριακά θηλυκά. Ελάχιστες ήταν επίσης οι επανασυζεύξεις που συνέβησαν στον ανταγωνισμό σύζευξης όπου διακρίθηκαν τα άγρια αρσενικά στη δίαιτα ζάχαρης.



**Πίνακας 1.** Ηλικία πρώτης σύζευξης αρσενικών και θηλυκών εντόμων εργαστηριακού στελέχους λευκής νύμφης και άγριων θηλυκών της μύγας της Μεσογείου σε ημέρες (μέσος όρος και τυπική απόκλιση).

<b>Αρσενικά x Θηλυκά**</b>						
<b>Τύπος σύζευξης</b>	<b>Πλήρης στερεά</b>		<b>Πλήρης σιρόπι</b>		<b>Ζάχαρη</b>	
<b>EΣ ♂ x E ♀*</b>	$3,8 \pm 0,9^a$ (39)***		$4,1 \pm 0,7^a$ (40)		$3,8 \pm 0,8^a$ (33)	
	<b>Αρσενικά</b>		<b>Θηλυκά</b>			
	<b>Πλήρης σιρόπι</b>		<b>Ζάχαρη</b>		<b>Πλήρης σιρόπι</b>	<b>Ζάχαρη</b>
<b>EΣ ♂ x A ♀</b>	$6,8 \pm 0,7^a$ (16)		$4,5 \pm 0,4^a$ (13)		$12,3 \pm 0,6^b$ (16)	$10,1 \pm 0,5^b$ (13)
<b>Αρσενικά x Θηλυκά**</b>						
<b>Διατροφική Μεταχείριση</b>	<b>E ♂ x E ♀</b>		<b>EΣ ♂ x E ♀</b>			
<b>Πλήρης τροφή Σε σιρόπι</b>	$3,4 \pm 1,0^a$ (38)		$4,1 \pm 0,7^a$ (40)			
	<b>Αρσενικά</b>		<b>Θηλυκά</b>			
	<b>E ♂ x A ♀</b>	<b>EΣ ♂ x A ♀</b>	<b>E ♂ x A ♀</b>	<b>EΣ ♂ x A ♀</b>		
<b>Πλήρης τροφή σε σιρόπι</b>	$7,2 \pm 0,5^a$ (16)	$6,8 \pm 0,7^a$ (16)	$12,7 \pm 0,8^b$ (16)	$12,3 \pm 0,6^b$ (16)		

\* E= Εργαστηριακά μη στειρωμένα , EΣ= Εργαστηριακά στειρωμένα, A= Άγρια έντομα.

\*\* Τα ζευγάρια εργαστηριακών εντόμων σχηματίστηκαν στην ίδια ηλικία θηλυκών και αρσενικών την 2<sup>η</sup> ημέρα της ζωής τους ενώ τα ζευγάρια εργαστηριακών αρσενικών με άγρια θηλυκά σχηματίστηκαν την 3<sup>η</sup> ημέρα ζωής των εργαστηριακών αρσενικών και την 9-10<sup>η</sup> ημέρα ζωής των άγριων θηλυκών.

\*\*\*Αριθμός πρώτων συζεύξεων σε κάθε μεταχείριση όπως προέκυψε από n=20 ζευγάρια εργαστηριακών αρσενικών με άγρια θηλυκά και από n=40 ζευγάρια εργαστηριακών εντόμων από 2 επαναλήψεις, 20 ζευγάρια σε κάθε επανάληψη.

Οι μέσοι όροι που βρίσκονται στην ίδια γραμμή και χαρακτηρίζονται από το ίδιο γράμμα δεν διαφέρουν στατιστικά σημαντικά (P<0,05 ομαδοποίηση κατά Tukey HSD-test για περισσότερους από δύο μέσους και Student's t-test για τη σύγκριση δύο μέσων).

**Πίνακας 2.** Ηλικία πρώτης σύζευξης αρσενικών στειρωμένων εντόμων εργαστηριακού στελέχους λευκής νύμφης και άγριων θηλυκών και αρσενικών της μύγας της Μεσογείου που συζεύχθηκαν σε συνθήκες ανταγωνισμού (1:1:1) σε ημέρες (μέσος όρος και τυπική απόκλιση).

Τύπος σύζευξης	Εργαστηριακά Αρσενικά*		Άγρια Θηλυκά	
	Πλήρης σιρόπι	Ζάχαρη	Πλήρης σιρόπι	Ζάχαρη
EΣ ♂ × A♀*	4,6 ± 0,5 <sup>a</sup> (25)***	3,6 ± 0,6 <sup>a</sup> (14)	10,2 ± 1,3 <sup>b</sup> (25)	9,1 ± 1,4 <sup>b</sup> (14)
A ♂ × A♀	Αρσενικά x Θηλυκά**			
	Πλήρης σιρόπι		Ζάχαρη	
	10,1 ± 1,0 <sup>a</sup> (7)		11,2 ± 0,1 <sup>a</sup> (17)	

\* EΣ= Εργαστηριακά στειρωμένα, A= Άγρια έντομα.

\*\* Τα έντομα τοποθετήθηκαν σε κλουβάκια ανά τρία (1 εργαστηριακό στειρωμένο ♂ : 1 άγριο ♂ : 1 άγριο ♀) την 3<sup>η</sup> ημέρα ζωής των εργαστηριακών αρσενικών και την 9-10<sup>η</sup> ημέρα ζωής των άγριων. Τα άγρια θηλυκά και αρσενικά είχαν ίδια ηλικία όταν ενώθηκαν.

\*\*\*Αριθμός πρώτων συζεύξεων σε κάθε διατροφική μεταχείριση όπως προέκυψε από 2 επαναλήψεις με v=20 σε κάθε επανάληψη.

Οι μέσοι όροι που βρίσκονται στην ίδια γραμμή και χαρακτηρίζονται από το ίδιο γράμμα δεν διαφέρουν στατιστικά σημαντικά (P<0,05 Student's t-test).

**Πίνακας 3.** Ηλικία επανασυζεύξεων αρσενικών και θηλυκών εντόμων εργαστηριακού στελέχους λευκής νύμφης και άγριων θηλυκών της μύγας της Μεσογείου σε ημέρες (μέσος όρος και τυπική απόκλιση).

Τύπος σύζευξης <sup>b</sup>	Αρσενικά x Θηλυκά <sup>a</sup>		
	Πλήρης στερεά	Πλήρης σιρόπι	Ζάχαρη
ΕΣ ♂ x Ε ♀	9,3±4,7* (3)**	9,0±0,5 (5)	8,2±0,8 (5)
		5,0±0,0 (2)	11,7±1,4 (3)
		6,0±0,0 (2)	
		7,0±0,0 (1)	
Ε ♂ x Ε ♀		7,2±0,7 (6)	
	Αρσενικά-Πλήρης σιρόπι	Θηλυκά-Πλήρης σιρόπι	
ΕΣ ♂ x Α ♀	5,0±0,0 (1)		11,0±0,0 (1)
Ε ♂ x Α ♀	4,5±0,4 (2)		11,0±1,4 (2)
	7,0±0,0 (1)		13,0±0,0 (1)

<sup>a</sup> Έντομα ίδιας ηλικίας που προέρχονται από κοινές εξόδους ενηλίκων.

<sup>b</sup> ΕΣ= Εργαστηριακά στειρωμένα, Ε= Εργαστηριακά μη στειρωμένα, Α= Άγρια έντομα.

\* Στην 1<sup>η</sup> σειρά σε κάθε συνδυασμό τύπου σύζευξης και διατροφικής μεταχείρισης βρίσκονται οι πρώτες επανασυζεύξεις, στην 2<sup>η</sup> οι δεύτερες επανασυζεύξεις, κ.ο.κ..

\*\* Αριθμός επανασυζεύξεων σε κάθε μεταχείριση.

**Πίνακας 4.** Ηλικία επανασυζεύξεων αρσενικών στειρωμένων εντόμων εργαστηριακού στελέχους λευκής νύμφης και άγριων θηλυκών και αρσενικών της μύγας της Μεσογείου που συζεύχθηκαν σε συνθήκες ανταγωνισμού (1:1:1) σε ημέρες (μέσος όρος και τυπική απόκλιση).

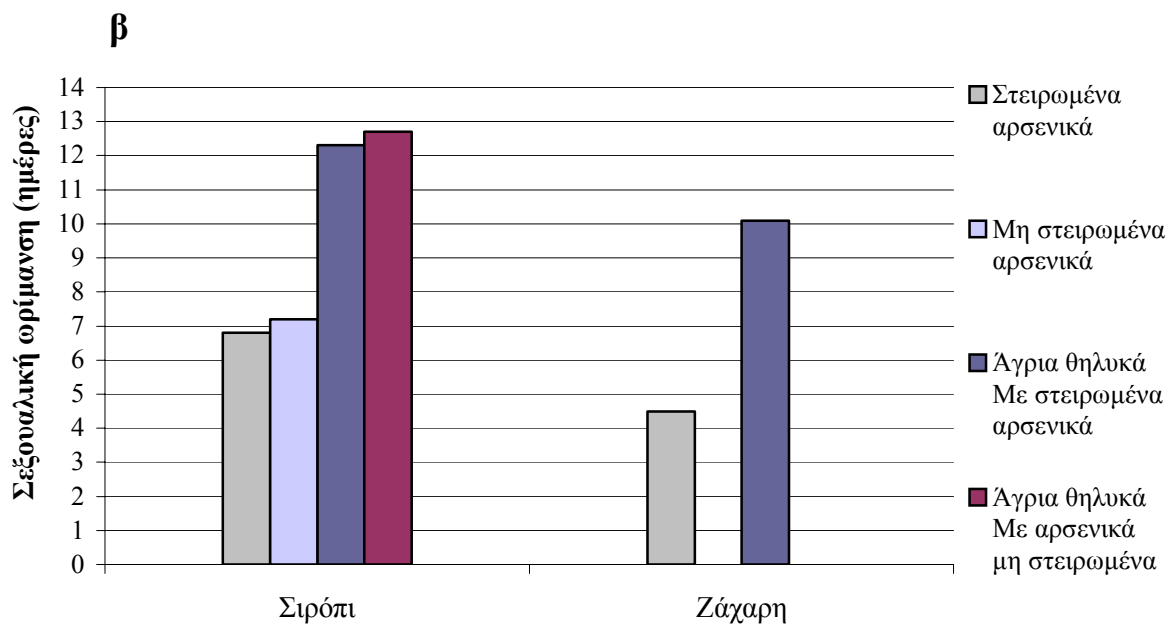
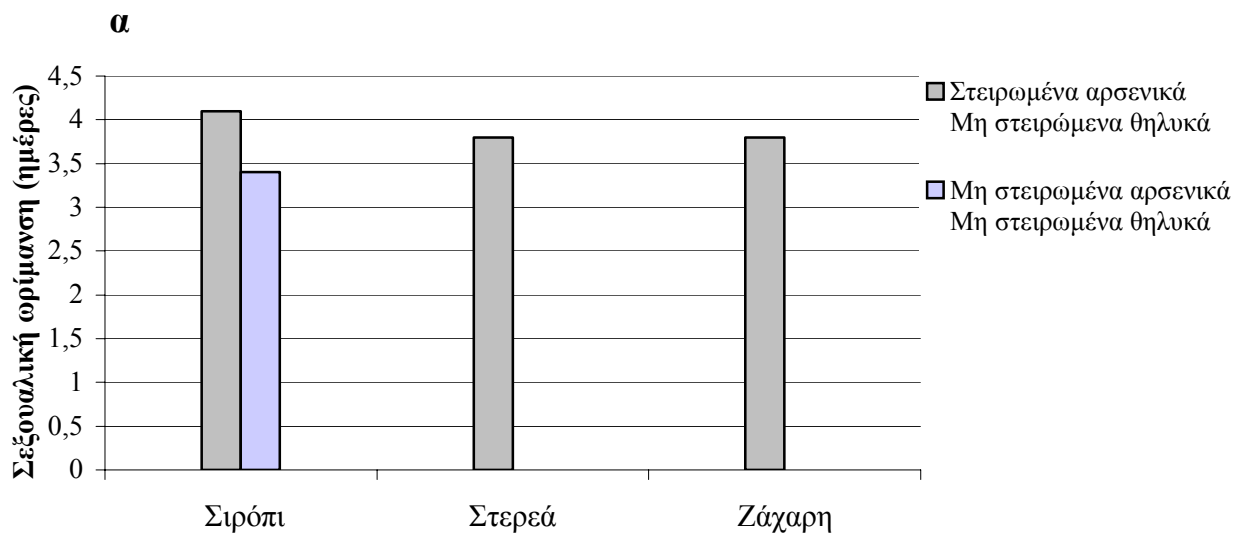
Τύπος σύζευξης <sup>b</sup>	Εργαστηριακά Αρσενικά		Άγρια Θηλυκά	
	Πλήρης σιρόπι	Ζάχαρη	Πλήρης σιρόπι	Ζάχαρη
ΕΣ ♂ x Α ♀	9,0±0,0* (1)**	10,0±0,0(1)	14,0±0,0 (1)	15±0,0 (1)
	Αρσενικά x Θηλυκά <sup>a</sup>			
	Πλήρης σιρόπι		Ζάχαρη	
Α ♂ x Α ♀	10,0±0,0 (1)		15,0±0,9 (4)	
	(10 <sup>η</sup> /12 <sup>η</sup> /13 <sup>η</sup> /15 <sup>η</sup> ) (4)		11,0±0,0 (1)	

<sup>a</sup> Έντομα ίδιας ηλικίας που προέρχονται από κοινές εξόδους ενηλίκων.

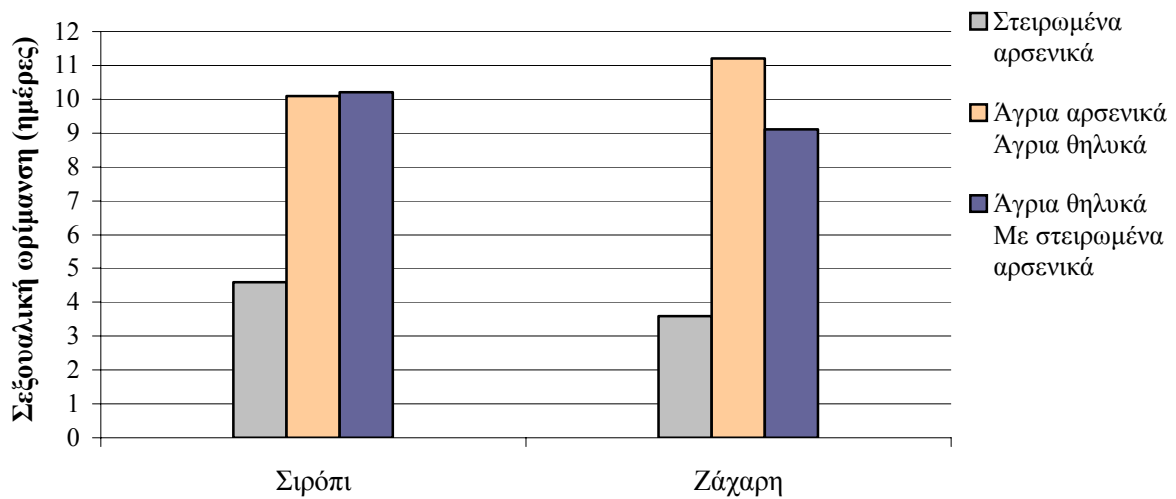
<sup>b</sup> ΕΣ= Εργαστηριακά στειρωμένα, Α= Άγρια.

\* Στην 1<sup>η</sup> σειρά σε κάθε συνδυασμό τύπου σύζευξης και διατροφικής μεταχείρισης βρίσκονται οι πρώτες επανασυζεύξεις και στην 2<sup>η</sup> οι δεύτερες ή πολλαπλές επανασυζεύξεις.

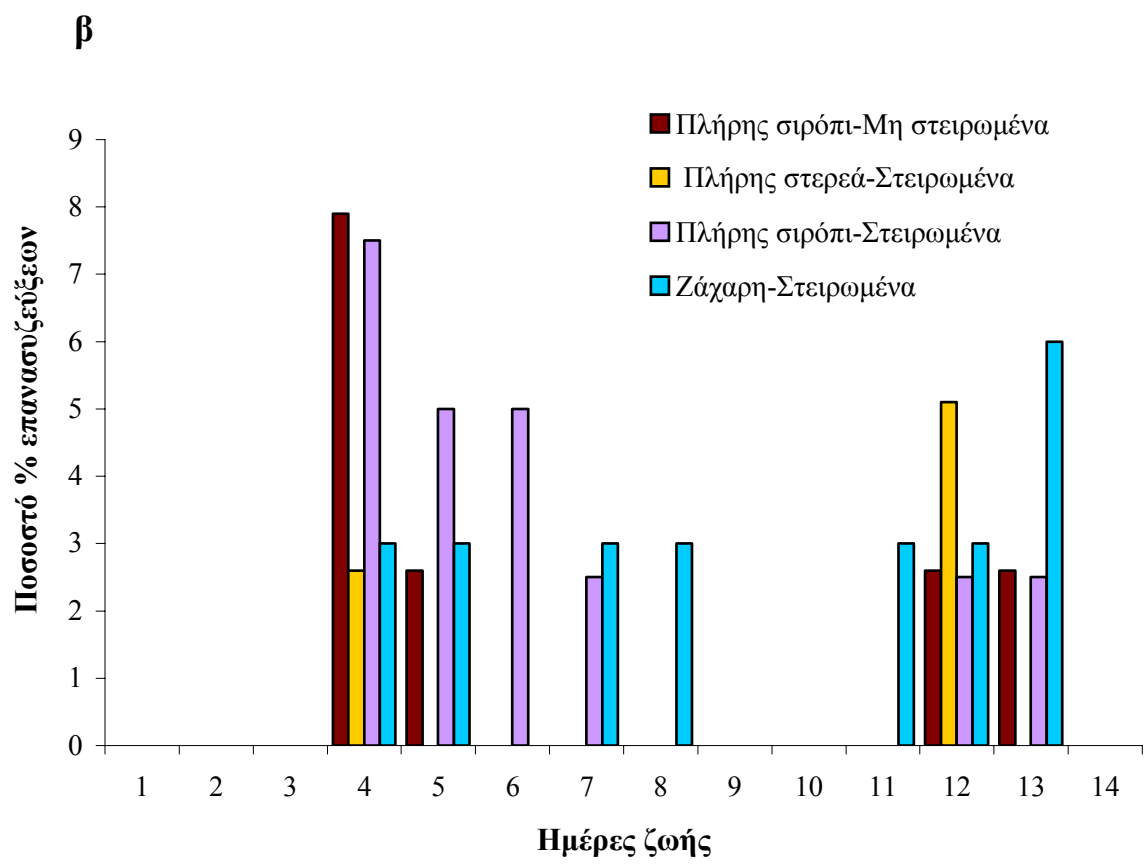
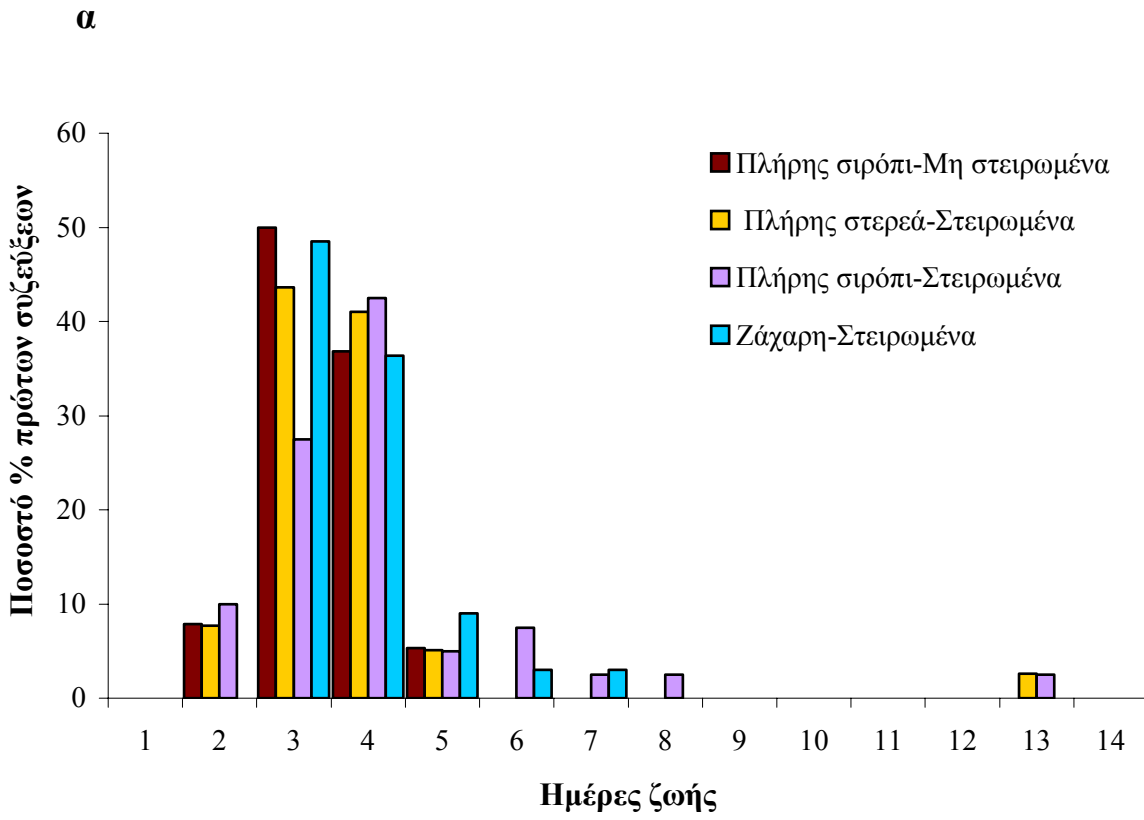
\*\* Αριθμός επανασυζεύξεων σε κάθε μεταχείριση.



**γ**

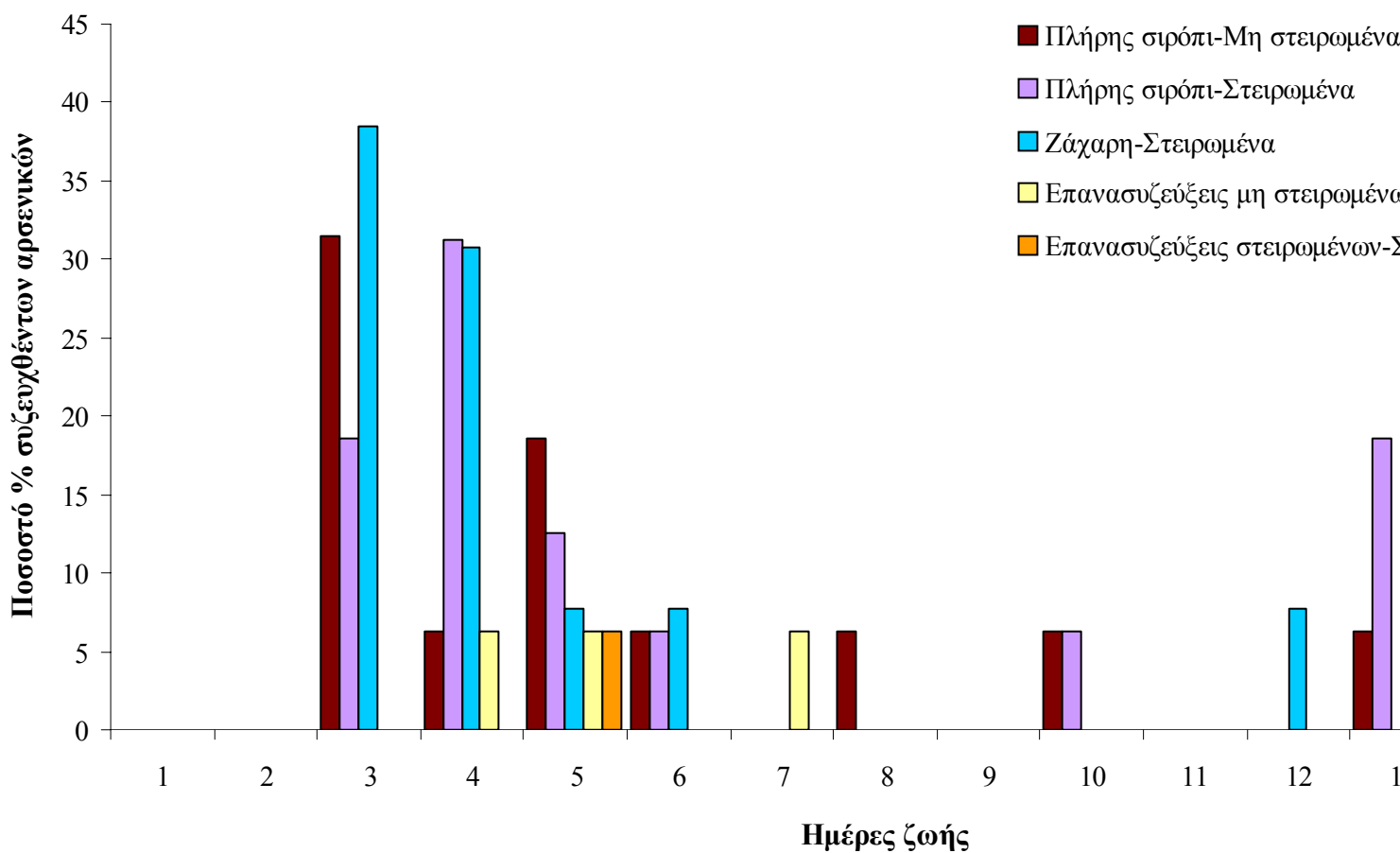


**Σχήμα 1:** Μέσος χρόνος σεξουαλικής ωρίμανσης των δύο φύλων εργαστηριακών και άγριων μυγών: (α) εργαστηριακά αρσενικά στερωμένα και μη στερωμένα που συζεύχθηκαν σε ζευγάρια με εργαστηριακά μη στερωμένα θηλυκά, (β) εργαστηριακά αρσενικά στερωμένα και μη στερωμένα που συζεύχθηκαν σε ζευγάρια με άγρια θηλυκά και (γ) εργαστηριακά αρσενικά στερωμένα και άγρια αρσενικά που συζεύχθηκαν με άγρια θηλυκά σε συνθήκες ανταγωνιστικής σύζευξης. Οι διατροφικοί χειρισμοί περιελάμβαναν ανάλογα σε κάθε περίπτωση μια από τις τροφές: πλήρη τροφή εκτροφής σε στερεά μορφή, πλήρη τροφή σε σιρόπι, ζάχαρη ( $n=40$  α, γ και  $n=20$  β).



**Σχήμα 2:** Κατανομή της συχνότητας (α) των πρώτων συζεύξεων και (β) των επανασυζεύξεων εργαστηριακών στειρωμένων και μη στειρωμένων αρσενικών με

εργαστηριακά μη στειρωμένα θηλυκά σε τρεις διαφορετικούς διατροφικούς χειρισμούς, πλήρη τροφή σε στερεά μορφή, πλήρη τροφή σε σιρόπι και ζάχαρη στο διάστημα των πρώτων 14 ημερών ζωής (2 επαναλήψεις,  $n=40$ ).



**Σχήμα 3:** Κατανομή της συχνότητας των πρώτων συζεύξεων και των επανασυζεύξεων στειρωμένων και μη στειρωμένων εργαστηριακών αρσενικών με άγρια θηλυκά σε δύο διατροφικούς χειρισμούς, πλήρη τροφή εκτροφής σε σιρόπι και ζάχαρη κατά τις πρώτες 15 ημέρες ζωής (n=20).



### 3.2. Συχνότητα και διάρκεια σύζευξης

Η συζευκτική επιτυχία των αρσενικών μετρήθηκε με τον αριθμό των συζεύξεων που κατάφεραν κατά την διάρκεια των παρατηρήσεων (copulatory score). Η συχνότητα και η μέση διάρκεια των πρώτων συζεύξεων καθώς και η στατιστική ομαδοποίηση με βάση την επίδραση της διατροφής και της στειρώσεως στη διάρκεια σύζευξης όλων των συνδυασμών τύπων εντόμων και διατροφής βρίσκονται στον πίνακα 5 ενώ στον πίνακα 6 βρίσκονται τα αντίστοιχα στοιχεία των επανασυζεύξεων. Επίσης στα διαγράμματα 5, 6 και 7 αποδίδεται σχηματικά η συχνότητα των πρώτων συζεύξεων και των επανασυζεύξεων σε κάθε περίπτωση.

► Ανάμεσα στα ζευγάρια εργαστηριακών στειρωμένων αρσενικών με εργαστηριακά θηλυκά τη μεγαλύτερη συχνότητα πρώτων συζεύξεων σημείωσαν αυτά που τράφηκαν με σιρόπι πλήρους τροφής τα οποία συζεύχθηκαν κατά 100% στο διάστημα των 15 πρώτων ημερών ζωής. Ακολουθούν με επίσης υψηλές επιδόσεις εκείνα που τράφηκαν με στερεά πλήρη τροφή, 97,5% ενώ στην δίαιτα ζάχαρης είχαν την χαμηλότερη επίδοση 82,5% (πίνακας 5, σχήμα 5). Τα μη στειρωμένα αρσενικά με δίαιτα σιρόπι συζεύχθηκαν κατά 95% με μικρή διαφορά από τα στειρωμένα.

Η συχνότητα επανασυζεύξεων κυμάνθηκε από 7,7% έως 15,8% (πίνακας 6, σχήμα 5). Τα μη στειρωμένα αρσενικά με δίαιτα σιρόπι σημείωσαν το μεγαλύτερο ποσοστό πρώτων επανασυζεύξεων, 15,8%. Ανάμεσα στα στειρωμένα αρσενικά ακολουθεί η δίαιτα ζάχαρης με 15,2% πρώτες συζεύξεις και 9% δεύτερες, η δίαιτα με σιρόπι πλήρους τροφής με 12,6% πρώτες, 5% δεύτερες, 5% τρίτες και 2,5% τέταρτες, ενώ τη χαμηλότερη συχνότητα επανασυζεύξεων παρουσίασαν εκείνα που τράφηκαν με στερεά πλήρη τροφή, 7,7%.

Η εκτίμηση των Wong et al. (1984) για την διάρκεια σύζευξης στην μύγα της Μεσογείου είναι 90-150 λεπτά ενώ σε πολλές εργασίες γενικά αναφέρονται διάρκειες από 20 λεπτά μέχρι και 6 ώρες. Στις συζεύξεις των εργαστηριακών ζευγαριών παρατηρήθηκαν τα έντομα να παραμένουν σε σύζευξη από 30 λεπτά μέχρι και 285 λεπτά, ενώ το μεγαλύτερο ποσοστό συζεύξεων σε όλους τους διατροφικούς χειρισμούς στειρωμένων και μη αρσενικών διήρκησε 120-180 λεπτά (σχήματα 8α, 11α).

Τη μεγαλύτερη μέση διάρκεια πρώτων συζεύξεων παρουσίασαν τα μη στειρωμένα αρσενικά σε σιρόπι πλήρους τροφής, 162 λεπτά όπου μόνο 2,6% των συζεύξεων ήταν διάρκειας μικρότερης των 90 λεπτών και την μικρότερη τα στειρωμένα με δίαιτα ζάχαρη, 131 λεπτά, με αρκετά μεγάλη αναλογία 12% των συζεύξεων διάρκειας μικρότερης των 90 λεπτών. Συγκρίνοντας την διάρκεια των πρώτων συζεύξεων των στειρωμένων αρσενικών στις δίαιτες πλήρους τροφής σε στερεά, σε σιρόπι και ζάχαρης δεν βρέθηκε να είναι σημαντική η επίδραση της διατροφής στην σχετική διάρκεια των πρώτων συζεύξεων ( $F=0,46$   $P=0,628$ ). Μόνο η περίπτωση της δίαιτας με ζάχαρη φαίνεται να διαφέρει ελαφρώς σε επίπεδο 6,3%. Επίσης στην δίαιτα με σιρόπι η στειρώση βρέθηκε να έχει κάποια επίδραση στην διάρκεια σύζευξης χωρίς αυτή να κρίνεται στατιστικά σημαντική ( $t=1,85$   $\beta e=76$   $P=0,068$ ).

Η μεγαλύτερη μέση διάρκεια επανασυζεύξεων εμφανίζεται στα στειρωμένα αρσενικά στην δίαιτα με στερεά πλήρη τροφή, 153 λεπτά και η μικρότερη στο σιρόπι επίσης στα στειρωμένα αρσενικά ενώ φαίνεται καθαρά να επηρεάζει η επιτυχία της πρώτης σύζευξης την συχνότητα καθώς και την διάρκεια επανασύζευξης (σχήματα 8β, 11β). Η διατροφή επηρεάζει σημαντικά την διάρκεια των επανασυζεύξεων ανάμεσα στα στειρωμένα αρσενικά ( $F=7,25$   $P=0,007$ ). Η μεγαλύτερη διαφορά παρουσιάζεται μεταξύ στερεάς τροφής και σιροπιού (0,6%). Επίσης συγκρινόμενη η ζάχαρη με το σιρόπι διαφέρουν σε επίπεδο 3,1% ενώ μεταξύ ζάχαρης και στερεάς τροφής δεν υπάρχει διαφορά.

Τα στειρωμένα αρσενικά συγκρινόμενα με τα μη στειρωμένα στην δίαιτα με σιρόπι σημείωσαν πολύ μικρότερης διάρκειας επανασυζεύξεις χωρίς να είναι στατιστικά σημαντική η επίδραση της στειρώσεως ( $t=1,77$   $\beta e=13$   $P=0,099$ ).

► Στα ζευγάρια με άγρια θηλυκά συζεύχθηκαν εξίσου, κατά 80%, τα στερωμένα και τα μη στερωμένα αρσενικά στην δίαιτα με σιρόπι πλήρους τροφής, ενώ μόνο το 65% στην δίαιτα με ζάχαρη (σχήμα 6). Στην ζάχαρη δεν συνέβησαν επανασυζεύξεις και στο σιρόπι ήταν ελάχιστες, 2 πρώτες (12,6%) και μία δεύτερη (6,3%) στα μη στερωμένα και μία (6,3%) στα στερωμένα, (πίνακας 6, σχήμα 6).

Η μεγαλύτερη μέση διάρκεια πρώτης σύζευξης παρατηρήθηκε στα μη στερωμένα σε σιρόπι 160 λεπτά καθώς και η μεγαλύτερη διάρκεια 380 λεπτά, ενώ η μικρότερη μέση διάρκεια 127 λεπτά στα αντίστοιχα στερωμένα. Και στις δύο περιπτώσεις το 12% των συζεύξεων ήταν διάρκειας μικρότερης των 90 λεπτών ενώ στα στερωμένα στη ζάχαρη μόνο το 7% με μέση διάρκεια σύζευξης 146 λεπτά (σχήματα 9, 12). Ανάμεσα στα στερωμένα αρσενικά στις δίαιτες σιρόπι και ζάχαρη δεν υπάρχει στατιστική διαφορά όσο αφορά την διάρκεια των πρώτων συζεύξεων ( $t=1,04$   $\beta e=27$   $P=0,306$ ) και ανάμεσα στα στερωμένα και στα μη στερωμένα αρσενικά στη δίαιτα με σιρόπι η στείρωση δεν επέδρασε σημαντικά ( $t=1,44$   $\beta e=30$   $P=0,161$ ). Οι επανασυζεύξεις διήρκησαν από 170 μέχρι 190 λεπτά και δεν διέφεραν μεταξύ στερωμένων και μη στερωμένων αρσενικών ( $t=1,77$   $\beta e=13$   $P=0,099$ ).

► Στο πείραμα ανταγωνισμού σύζευξης με άγρια θηλυκά υπήρξε μεγάλη διαφορά στη συζευκτική επιτυχία ανάμεσα στα στερωμένα αρσενικά που τράφηκαν με σιρόπι πλήρους τροφής και αυτά που τράφηκαν με ζάχαρη. Τα στερωμένα αρσενικά στο σιρόπι συζεύχθηκαν σε διπλάσιο σχεδόν ποσοστό 62,5% σε σχέση με αυτά στην ζάχαρη 35%. Επιπλέον 100% των συζεύξεων στο σιρόπι ήταν διάρκειας μεγαλύτερης των 90 λεπτών και 60% διάρκειας 120-180 λεπτών ενώ στη ζάχαρη 21% των συζεύξεων ήταν διάρκειας μικρότερης των 90 λεπτών και μόνο το 29% μεταξύ 120-180 λεπτών (σχήματα 7, 13). Η μέση διάρκεια 1<sup>ης</sup> σύζευξης ήταν πολύ μεγαλύτερη στα τρεφόμενα με σιρόπι, 144 λεπτά, ενώ στη ζάχαρη ήταν μόνο 99 λεπτά (πίνακας 5, σχήμα 10α). Στατιστικά αυτή η διαφορά βρέθηκε να είναι σημαντική σε επίπεδο 0,1% ( $t=4,01$   $\beta e=37$   $P=0,001$ ).

Επανασυζεύξεις στερωμένων αρσενικών έγιναν από μία σε κάθε περίπτωση, 4% στο σιρόπι και 7,1% στην δίαιτα με ζάχαρη, όπου και πάλι η διάρκεια στο σιρόπι ήταν 180 λεπτά, διπλάσια από ότι στην ζάχαρη (πίνακας 6, σχήμα 10β).

Στα αντίστοιχα άγρια αρσενικά που τράφηκαν με τις ίδιες τροφές, στις ίδιες μεταχειρίσεις η επιτυχία σύζευξης όσο αφορά την διατροφή ήταν αντίστροφη. Τα άγρια αρσενικά στην ζάχαρη συζεύχθηκαν σε ποσοστό 42,5% ενώ αυτά στο σιρόπι μόνο 17,5% παρόλο που η μέση διάρκεια πρώτης σύζευξης ήταν μεγαλύτερη στο σιρόπι 153 λεπτά από ότι στη ζάχαρη 141 λεπτά (πίνακας 5, σχήματα 7, 10α). Η μεγαλύτερη διάρκεια παρατηρήθηκε στη ζάχαρη 240 λεπτά ενώ το μεγαλύτερο ποσοστό συζεύξεων 71% στο σιρόπι και 59% στη ζάχαρη διήρκησαν 120-180 λεπτά (σχήμα 13α). Η επίδραση της διατροφής στη διάρκεια σύζευξης στα άγρια αρσενικά δεν φάνηκε να είναι στατιστικά σημαντική ( $t=0,075$   $\beta e=22$   $P=0,075$ ). Οι επανασυζεύξεις ήταν και εδώ ελάχιστες και σημειώθηκαν κυρίως από τα τρεφόμενα με ζάχαρη, 4 πρώτες (23,5%) και μία δεύτερη (5,9%) με μέση διάρκεια 140 λεπτά (πίνακας 6, σχήματα 7,10β, 13β). Στο σιρόπι έγιναν 5 επανασυζεύξεις από το ίδιο αρσενικό, μέσης διάρκειας 128 λεπτών (155/135/140/120/90 λεπτά) με διάρκεια πρώτης σύζευξης 155 λεπτά που θεωρήθηκε ακραία περίπτωση.

►► Συμπερασματικά στα εργαστηριακά ζευγάρια εντόμων την μεγαλύτερη συχνότητα πρώτων συζεύξεων παρουσίασαν τα στερωμένα αρσενικά με δίαιτα σιρόπι πλήρους τροφής (100%) ενώ την μικρότερη (82,5%) τα αντίστοιχα με δίαιτα ζάχαρη. Ως προς την συχνότητα επανασυζεύξεων διακρίθηκαν τα μη στερωμένα αρσενικά με δίαιτα σιρόπι ενώ τις λιγότερες επανασυζεύξεις σημείωσαν τα στερωμένα αρσενικά με πλήρη στερεά τροφή.

Στα ζευγάρια των εργαστηριακών αρσενικών με άγρια θηλυκά η συχνότητα των πρώτων συζεύξεων ήταν μικρότερη σε σχέση με των αντίστοιχων εργαστηριακών θηλυκών. Τα στερωμένα όπως και τα αντίστοιχα μη στερωμένα αρσενικά σημείωσαν την ίδια επίδοση (80%) ενώ τα στερωμένα αρσενικά στη δίαιτα ζάχαρης είχαν φανερά χαμηλή

επίδοση (65%). Οι επανασυζεύξεις αντίστοιχα ήταν ελάχιστες, συνέβησαν μόνο στις δίαιτες με πρωτεΐνη και ανάμεσα σε στειρωμένα και μη στειρωμένα αρσενικά περισσότερες επανασυζεύξεις παρατηρήθηκαν στα μη στειρωμένα αρσενικά.

Αξιοσημείωτα χαμηλή ήταν η συχνότητα των πρώτων συζεύξεων στον ανταγωνισμό σύζευξης. Στα άγρια αρσενικά παρατηρήθηκε περιορισμένη συζευκτική δραστηριότητα ενώ παρουσίασαν αντίστροφες επιδόσεις από τα εργαστηριακά στειρωμένα αρσενικά ανάλογα με την διατροφική τους κατάσταση, δηλαδή τα εργαστηριακά αρσενικά είχαν σχεδόν διπλάσια επίδοση (62,5%) στη δίαιτα με σιρόπι πλήρους τροφής από ότι στη δίαιτα ζάχαρης (35%), ενώ τα άγρια είχαν 2,5 περίπου φορές μεγαλύτερη επίδοση στην δίαιτα ζάχαρης σε σχέση με την δίαιτα με σιρόπι. Επίσης χαρακτηριστικά επανασυζεύκτηκαν σε υψηλό βαθμό (23,5%) τα άγρια τρεφόμενα με ζάχαρη ενώ στα εργαστηριακά και στις δύο δίαιτες οι επανασυζεύξεις ήταν μηδαμινές.

Ως προς την διάρκεια πρώτων συζεύξεων δεν υπήρξε σημαντική διαφορά ανάμεσα στα ζευγάρια με εργαστηριακά θηλυκά και εκείνα με άγρια θηλυκά. Τη μεγαλύτερη μέση διάρκεια πρώτης σύζευξης παρουσίασαν και στις δύο περιπτώσεις τα μη στειρωμένα αρσενικά στη δίαιτα με σιρόπι, 162 και 159 λεπτά αντίστοιχα, ενώ τη συντομότερη 130 λεπτά τα στειρωμένα αρσενικά στη δίαιτα ζάχαρης στα ζευγάρια με εργαστηριακά θηλυκά και στα ζευγάρια με άγρια θηλυκά τα στειρωμένα αρσενικά με δίαιτα σιρόπι 127 λεπτά.

Στον ανταγωνισμό σύζευξης υπήρξε σημαντική διαφοροποίηση στην διάρκεια των πρώτων συζεύξεων των εργαστηριακών αρσενικών στην δίαιτα με πρωτεΐνη (144 λεπτά) σε σχέση με την δίαιτα ζάχαρης (99 λεπτά), ενώ στα άγρια τα τρεφόμενα με πρωτεΐνη είχαν ελαφρώς μεγαλύτερη διάρκεια (153 λεπτά) σε σχέση με τα αντίστοιχα τρεφόμενα με ζάχαρη (141 λεπτά).

Η απόκριση στην επανασύζευξη τόσο στα εργαστηριακά ζευγάρια όσο και στα ζευγάρια με άγρια θηλυκά ανάμεσα στις διαφορετικές δίαιτες δεν ακολούθησε ένα συγκεκριμένο πρότυπο που να ανταποκρίνεται στην θεωρία της αυξημένης συχνότητας επανασυζεύξεων όταν προηγούνται συντομότερης διάρκειας πρώτες συζεύξεις. Υπήρξε από αυτή την άποψη τυχαία θα λέγαμε ανταπόκριση στην επανασύζευξη, ενώ οι μέσοι χρόνοι επανασύζευξης ήταν αντιστρόφως ανάλογοι των αντίστοιχων συχνοτήτων με τις οποίες συνέβησαν.

**Πίνακας 5.** Διάρκεια πρώτων συζεύξεων εντόμων εργαστηριακού στελέχους λευκής νύμφης και άγριων της μύγας της Μεσογείου σε λεπτά (μέσος όρος και τυπική απόκλιση).

Τύπος σύζευξης	Στειωμένα αρσενικά			Μη στειωμένα αρσενικά***
	Πλήρης στερεά	Πλήρης σιρόπι	Ζάχαρη	Πλήρης σιρόπι
E ♂ × E ♀*	137,6±47,8 <sup>a</sup> (97,5%)* *	142,8±47,2 <sup>a</sup> (100%)	130,6±39,0 <sup>a</sup> (82,5%)	162,2±47,9 (95%)
E ♂ × A ♀		126,9±34,0 <sup>a</sup> (80%)	145,8±47,9 <sup>a</sup> (65%)	159,1±77,7 (80%)
<b>Ανταγωνισμός-Στειωμένα Αρσενικά</b>				
	<b>Πλήρης σιρόπι</b>		<b>Ζάχαρη</b>	
E ♂ × A ♀	143,8±35,5 <sup>a</sup> (62,5%)		98,6±41,5 <sup>b</sup> (35%)	
<b>Ανταγωνισμός - Άγρια Αρσενικά</b>				
	<b>Πλήρης σιρόπι</b>		<b>Ζάχαρη</b>	
E ♂ × A ♀	152,9±21,6 <sup>a</sup> (17,5%)		141,2±45,4 <sup>a</sup> (42,5%)	

\* E= Εργαστηριακά έντομα, A= Άγρια έντομα.

\*\* Μέσα σε παρένθεση βρίσκεται το ποσοστό των πρώτων συζεύξεων σε κάθε μεταχείριση όπως προέκυψε από 2 επαναλήψεις με n=20 ανά χειρισμό σε κάθε επανάληψη εκτός από τα ζευγάρια εργαστηριακών αρσενικών με άγρια θηλυκά όπου n=20.

\*\*\* Στην δίαιτα με σιρόπι πλήρους τροφής όταν συγκρίθηκαν μη στειωμένα αρσενικά με αντίστοιχα στειωμένα η διαφορά ήταν πάντα μη σημαντική (P<0,05, Student's t-test).

Οι μέσοι όροι που βρίσκονται στην ίδια γραμμή και χαρακτηρίζονται από διαφορετικά γράμματα διαφέρουν στατιστικά σημαντικά (P<0,05 ομαδοποίηση κατά Tukey, HSD-test για περισσότερους από δύο μέσους και Student's t-test για τη σύγκριση δύο μέσων).

**Πίνακας 6.** Διάρκεια επανασυζεύξεων εντόμων εργαστηριακού στελέχους λευκής νύμφης και άγριων της μύγας της Μεσογείου σε λεπτά (μέσος όρος και τυπική απόκλιση).

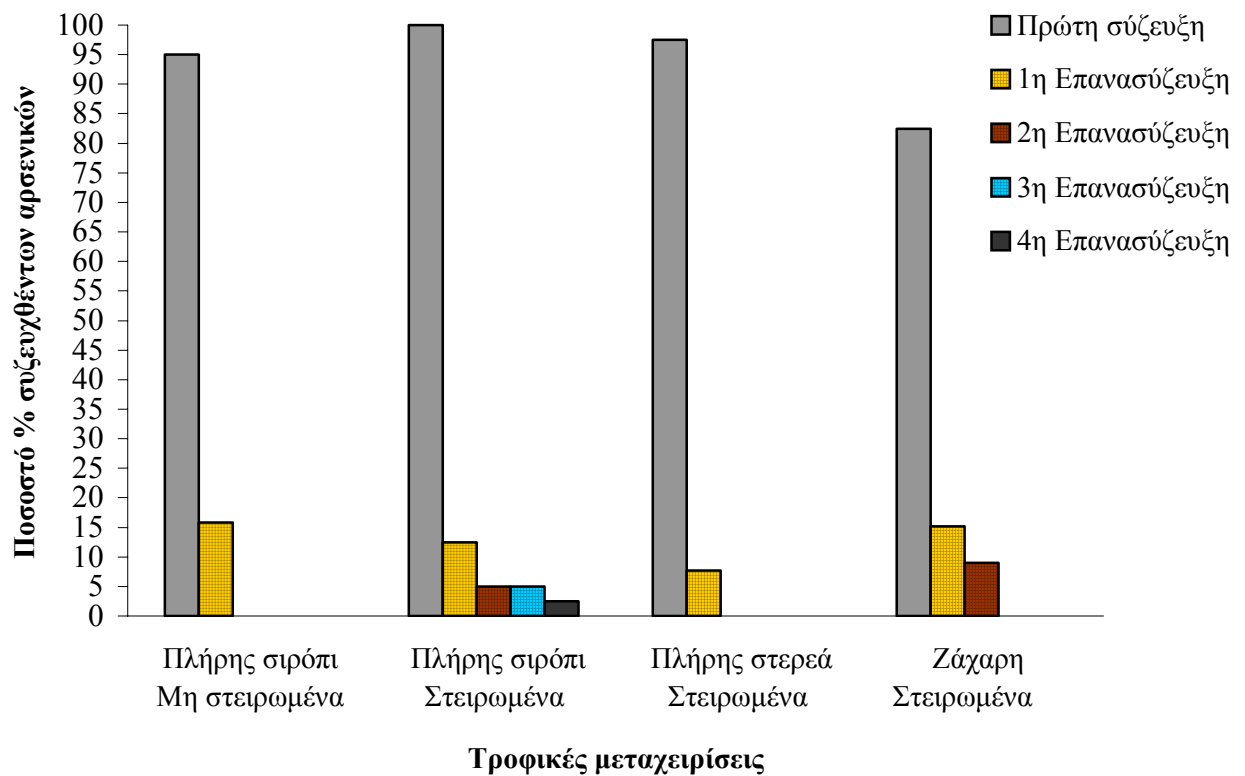
Τύπος σύζευξης	Στειωμένα αρσενικά			Μη στειωμένα αρσενικά ***
	Πλήρης στερεά	Πλήρης σιρόπι	Ζάχαρη	Πλήρης σιρόπι
E ♂ × E ♀*	153,3±46,2 <sup>a</sup> (7,7%)* *	77,8±50,6 <sup>b</sup> (12,5/5/5/2,5%)	120,0±26,7 <sup>a</sup> (15,2/9%)	130,8±76,3 (15,8%)
E ♂ × A ♀		170,0±0,0 (6,3%)		190,0±34,6 (2,5/6,3%)
<b>Ανταγωνισμός-Στειωμένα Αρσενικά</b>				
	<b>Πλήρης σιρόπι</b>		<b>Ζάχαρη</b>	
E ♂ × A ♀	180,0±0,0 (4%)		80,0±0,0 (7,1%)	
<b>Ανταγωνισμός - Άγρια Αρσενικά</b>				
	<b>Πλήρης σιρόπι</b>		<b>Ζάχαρη</b>	
A ♂ × A ♀	128,0±24,6 <sup>a</sup> (14,3/14,3/14,3/14,3%)		140,0±16,8 <sup>a</sup> (23,5/5,9%)	

\* E= Εργαστηριακά έντομα, A= Άγρια έντομα.

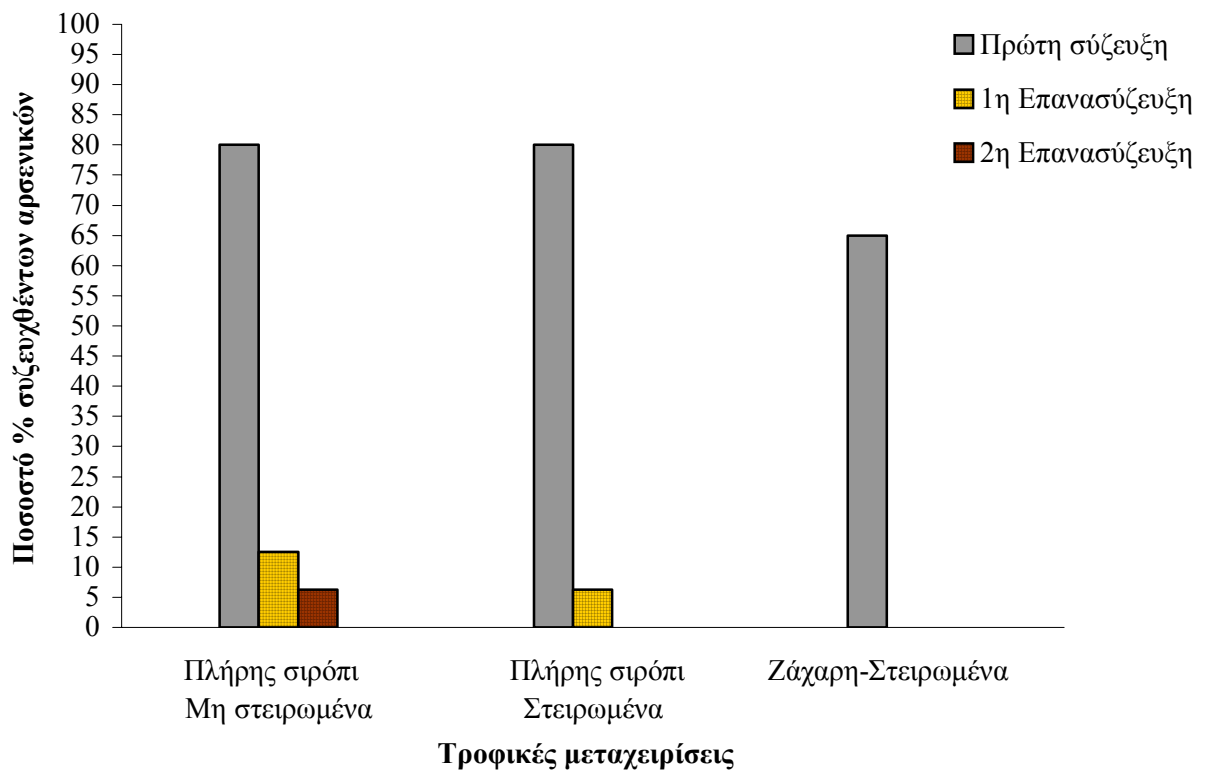
\*\* Μέσα σε παρένθεση βρίσκεται το ποσοστό επανασυζεύξεων σε κάθε μεταχείριση όπως προέκυψε από 2 επαναλήψεις με v=20 ανά χειρισμό σε κάθε επανάληψη εκτός από τα ζευγάρια εργαστηριακών αρσενικών με άγρια θηλυκά όπου v=20. Παρουσιάζονται διαδοχικά οι συχνότητες από των 1<sup>ov</sup>/2<sup>ov</sup>/3<sup>ov</sup>/4<sup>ov</sup> και 5<sup>ov</sup> επανασυζεύξεων.

\*\*\* Στην δίαιτα με σιρόπι πλήρους τροφής όταν συγκρίθηκαν μη στειωμένα αρσενικά με αντίστοιχα στειωμένα η διαφορά ήταν πάντα μη σημαντική (P<0,05, Student's t-test).

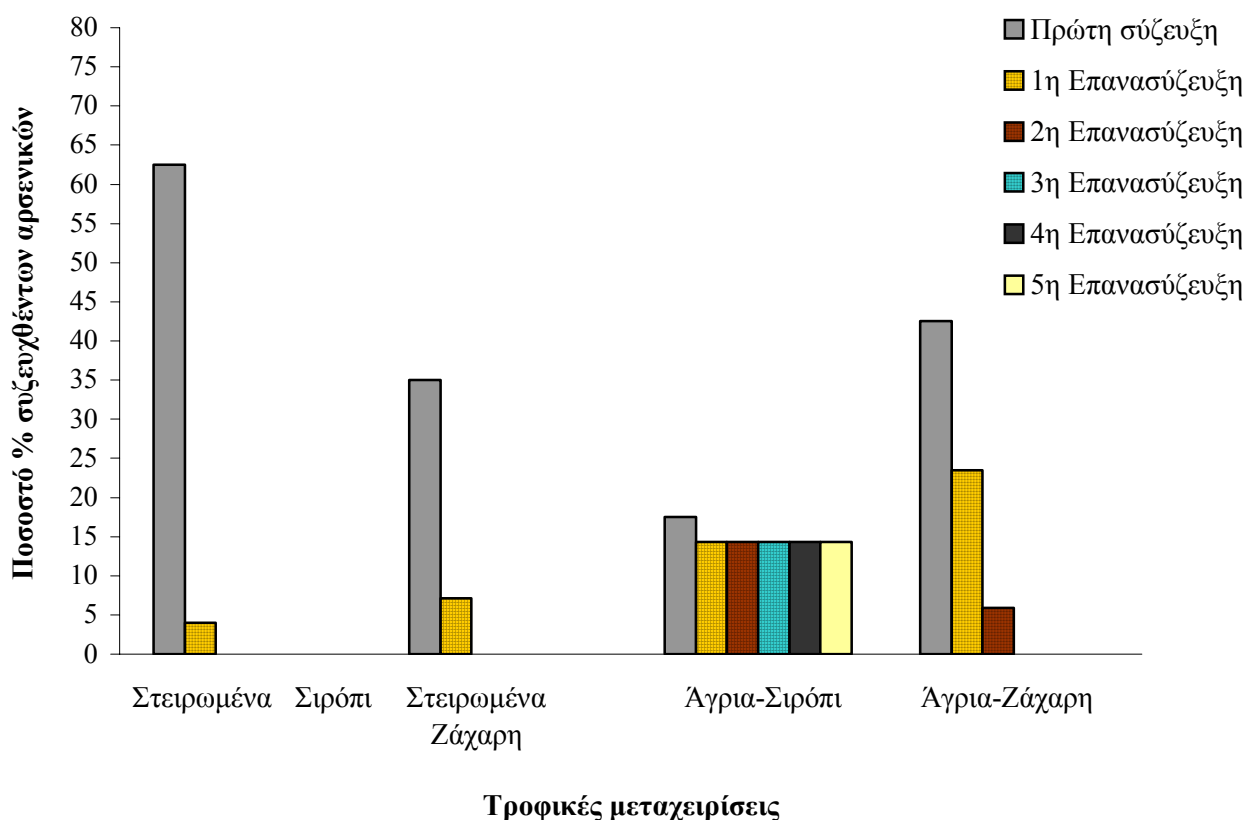
Οι μέσοι όροι που βρίσκονται στην ίδια γραμμή και χαρακτηρίζονται από διαφορετικά γράμματα διαφέρουν στατιστικά σημαντικά (P<0,05 ομαδοποίηση κατά Tukey, HSD-test για περισσότερους από δύο μέσους και Student's t-test για τη σύγκριση δύο μέσων).



**Σχήμα 5:** Ιστόγραμμα συχνοτήτων πρώτων συζεύξεων και επανασυζεύξεων εργαστηριακών αρσενικών στειρωμένων και μη στειρωμένων με εργαστηριακά θηλυκά μη στειρωμένα σε τρεις διαφορετικές τροφικές μεταχειρίσεις, δίαιτα πλήρους τροφής εκτροφής σε στερεά μορφή, δίαιτα πλήρους τροφής σε σιρόπι και ζάχαρη κατά τις δυο πρώτες εβδομάδες ζωής (2 επαναλήψεις,  $n=40$ ).

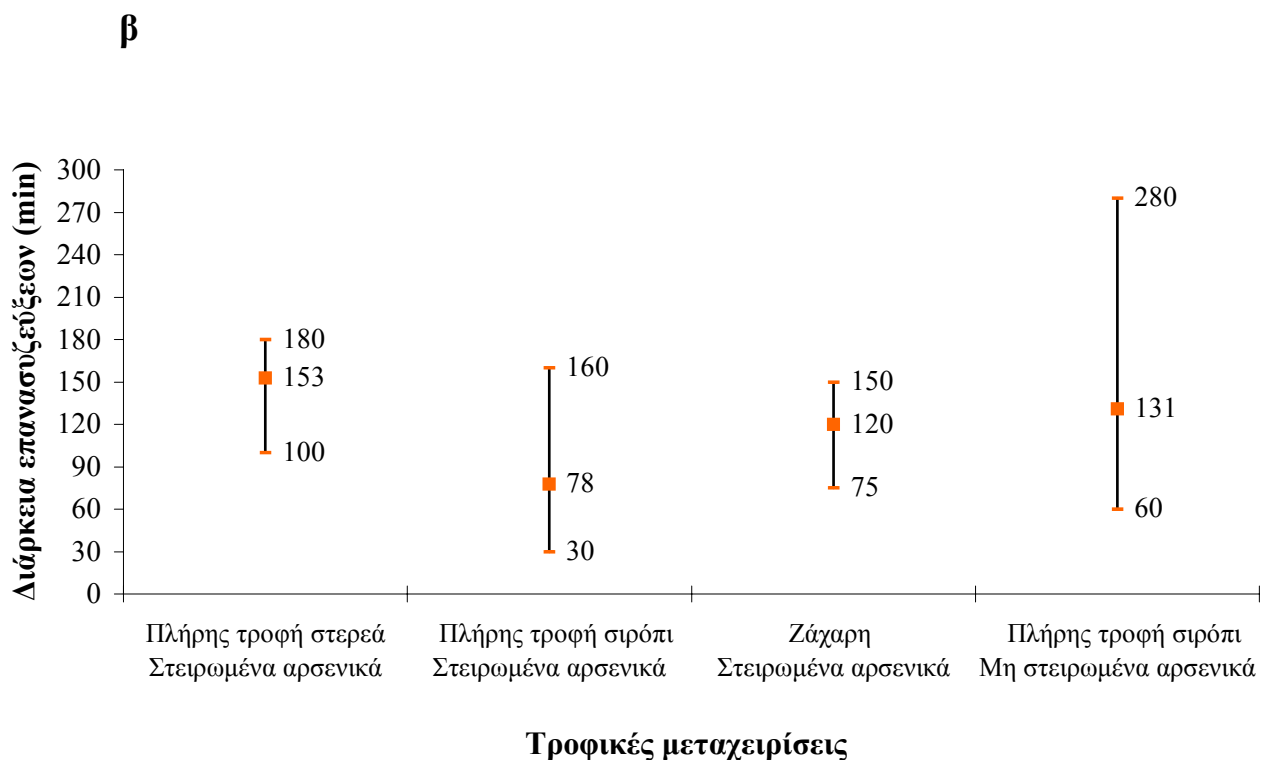
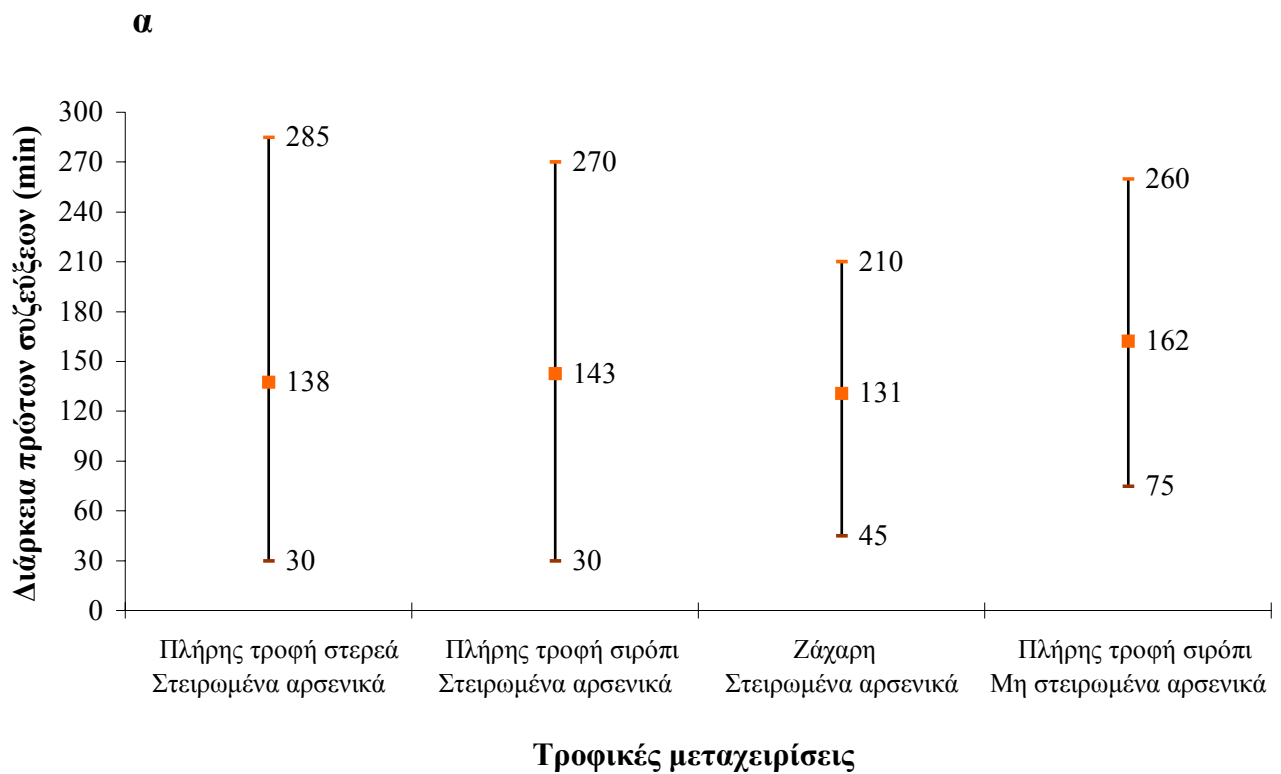


**Σχήμα 6:** Ιστόγραμμα συχνοτήτων πρώτων συζεύξεων και επανασυζεύξεων εργαστηριακών αρσενικών στερωμένων με άγρια θηλυκά σε δύο διαφορετικές τροφικές μεταχειρίσεις, δίαιτα πλήρους τροφής εκτροφής σε σιρόπι και ζάχαρη κατά τις δυο πρώτες εβδομάδες ζωής (n=20).

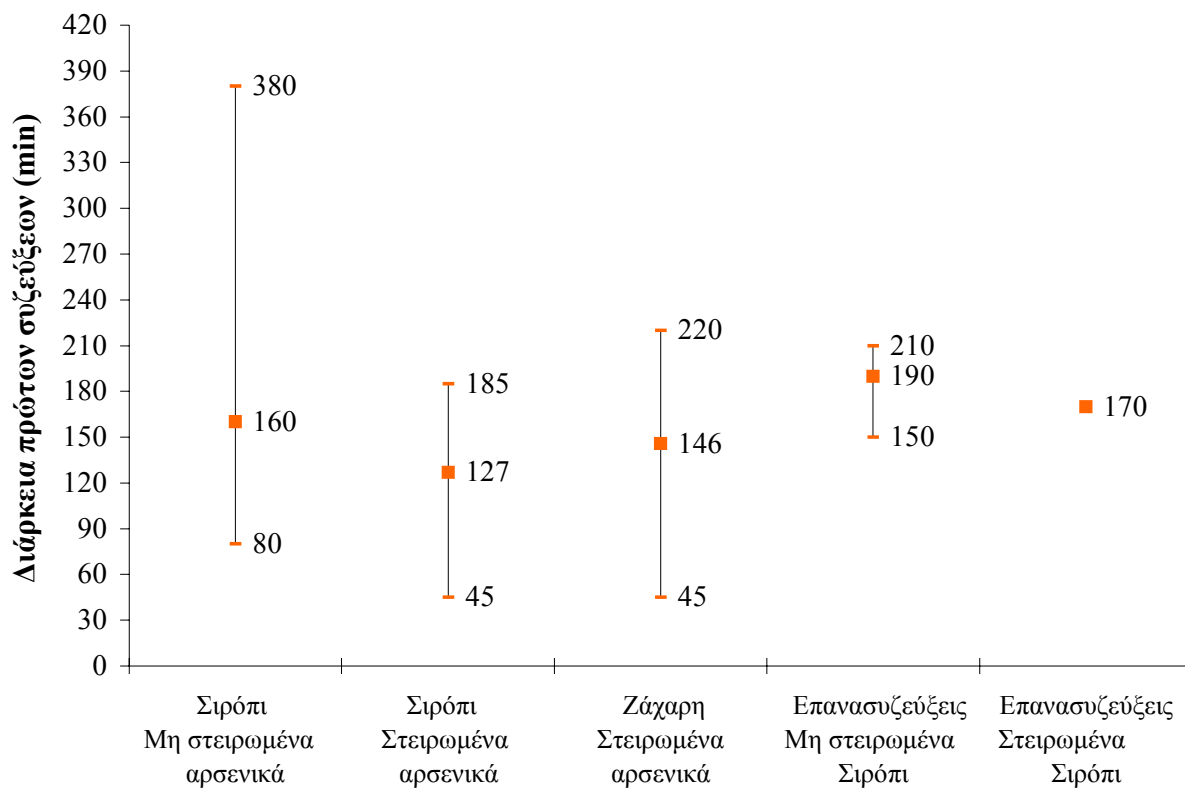


**Σχήμα 7:** Ιστόγραμμα συχνοτήτων πρώτων συζεύξεων και επανασυζεύξεων εργαστηριακών στειωμένων αρσενικών και άγριων αρσενικών με άγρια θηλυκά σε συνθήκες ανταγωνιστικής σύζευξης (1:1:1) σε δύο διαφορετικές τροφικές μεταχειρίσεις, δίαιτα πλήρους τροφής εκτροφής σε σιρόπι και ζάχαρη τις πρώτες 18 ημέρες ζωής των εργαστηριακών αρσενικών και 25 των άγριων (2 επαναλήψεις,  $n=40$ ).



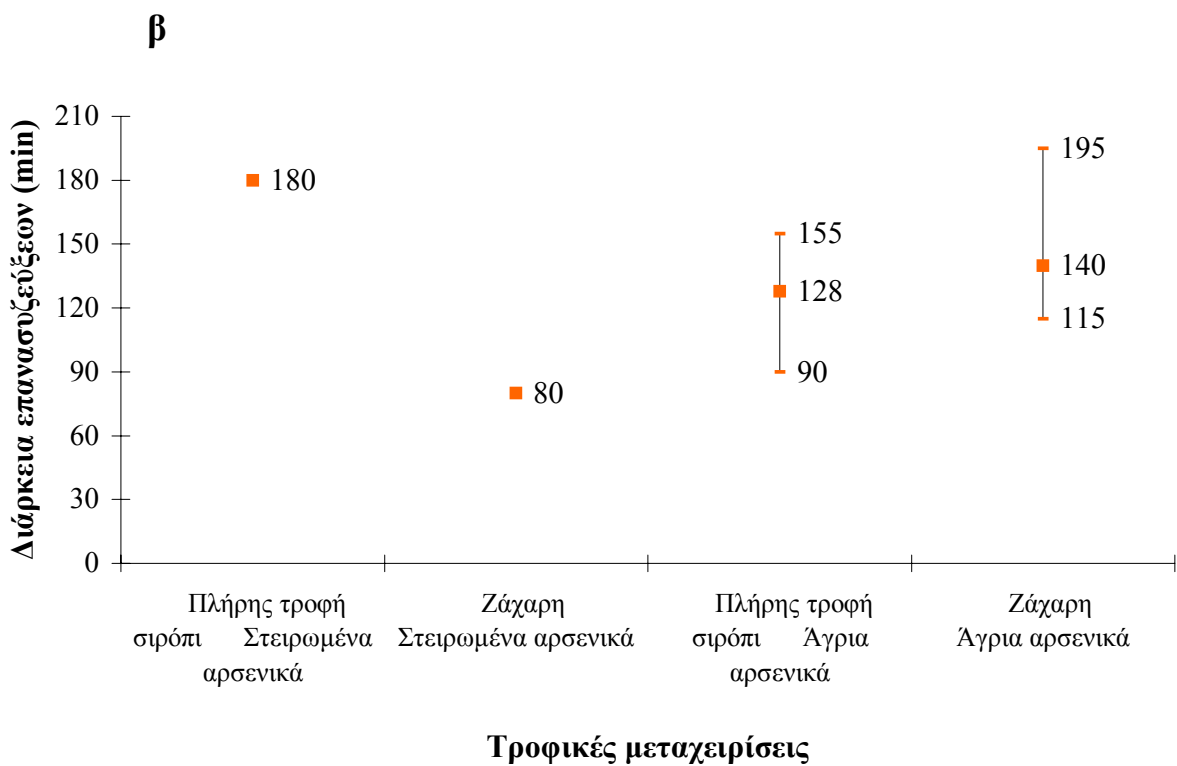
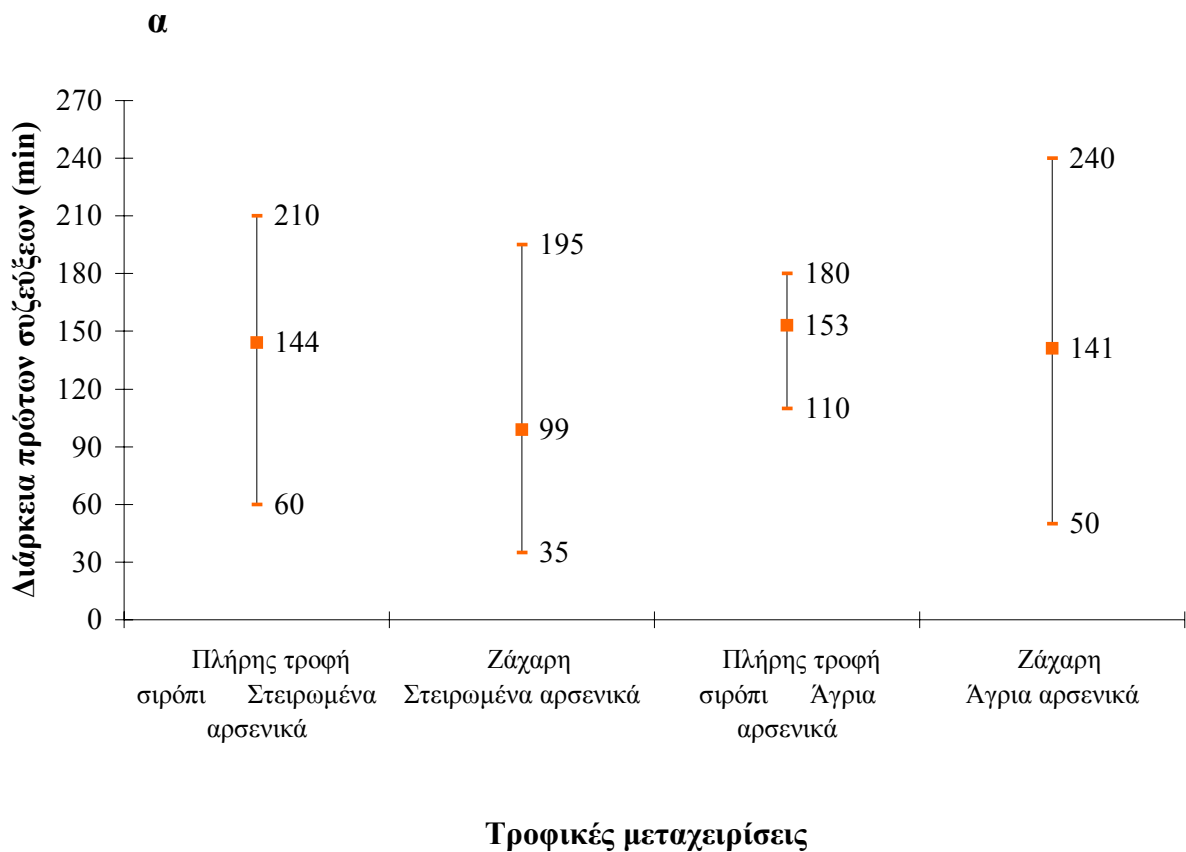


**Σχήμα 8:** Μέσος όρος, μέγιστη και ελάχιστη διάρκεια (α) πρώτων συζεύξεων και (β) επανασυζεύξεων σε λεπτά, στειωμένων και μη στειωμένων εργαστηριακών αρσενικών με εργαστηριακά μη στειωμένα θηλυκά σε τρεις τροφικές μεταχειρίσεις, πλήρη τροφή σε στερεά μορφή, πλήρη τροφή σε σιρόπι και ζάχαρη κατά τις δύο πρώτες εβδομάδες ζωής (2 επαναλήψεις,  $n=40$ ).



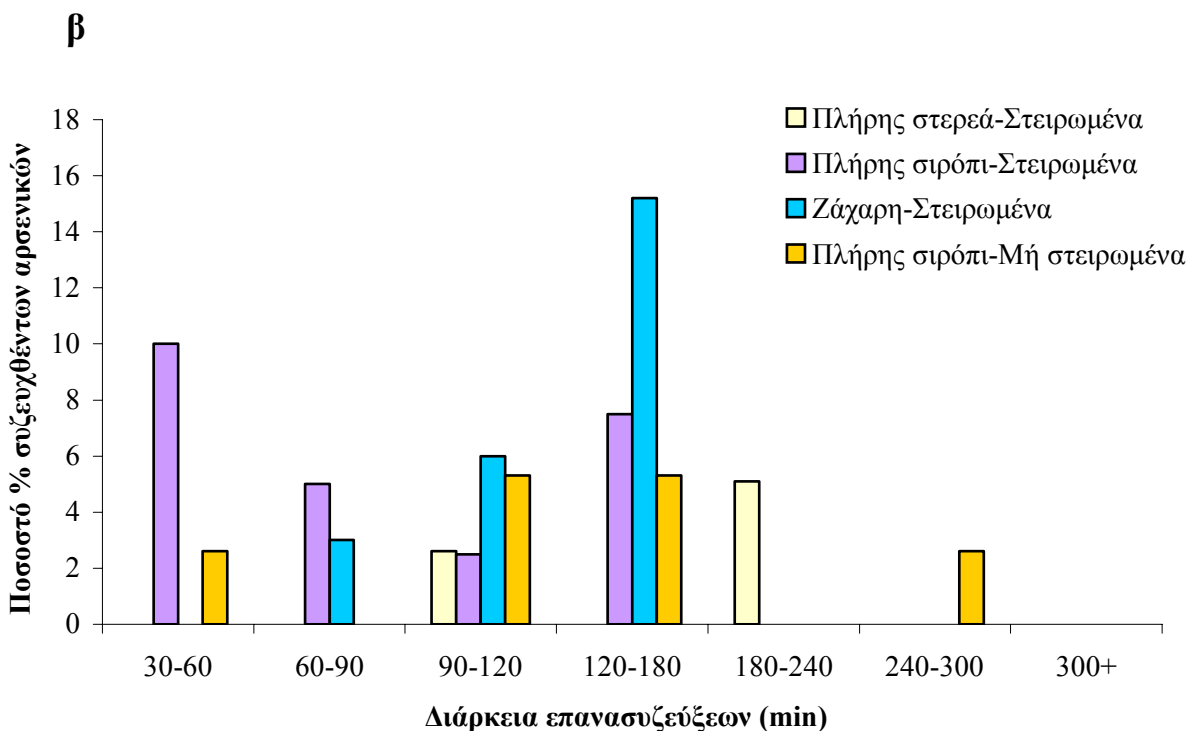
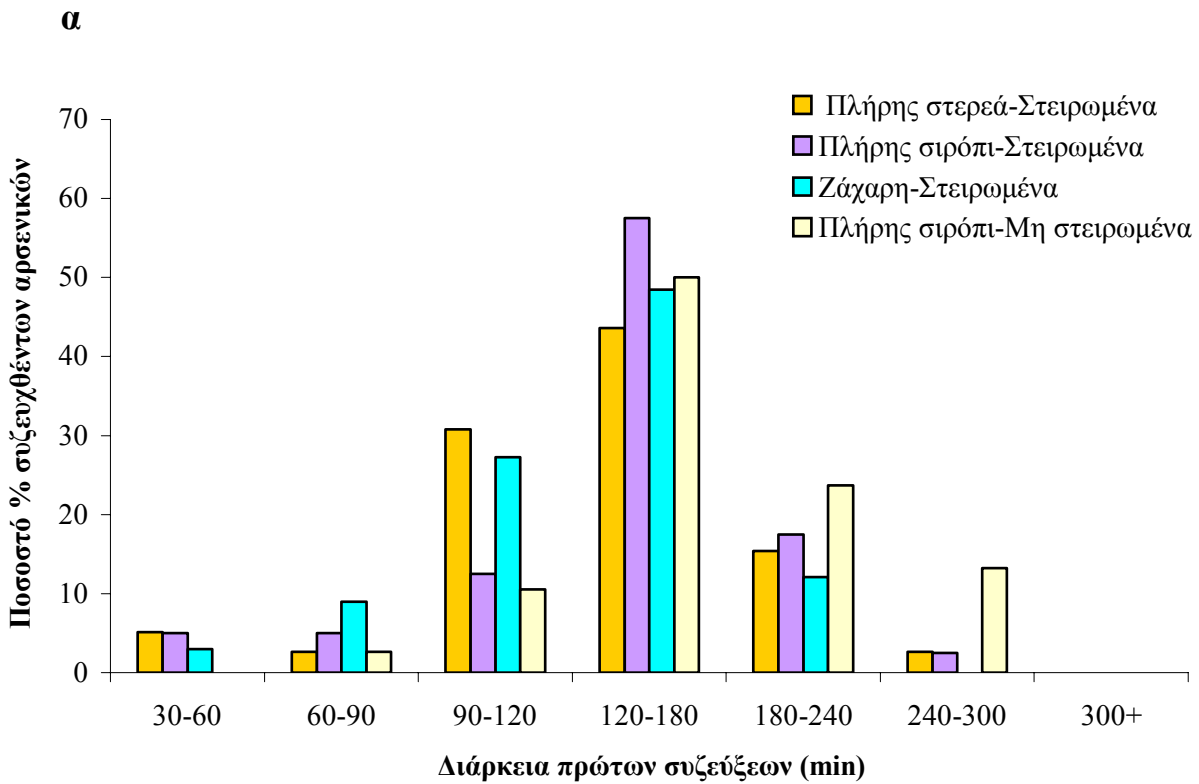
### Τροφικές μεταχειρίσεις

**Σχήμα 9:** Μέσος όρος, μέγιστη και ελάχιστη διάρκεια πρώτων συζεύξεων και επανάσυζεύξεων σε λεπτά, στείρωμένων και μη στείρωμένων εργαστηριακών αρσενικών που συζεύχθηκαν με άγρια θηλυκά σε δυο τροφικές μεταχειρίσεις, πλήρη τροφή σε σιρόπι και σκέτη ζάχαρη κατά τις δυο πρώτες εβδομάδες ζωής ( $n=20$ ).

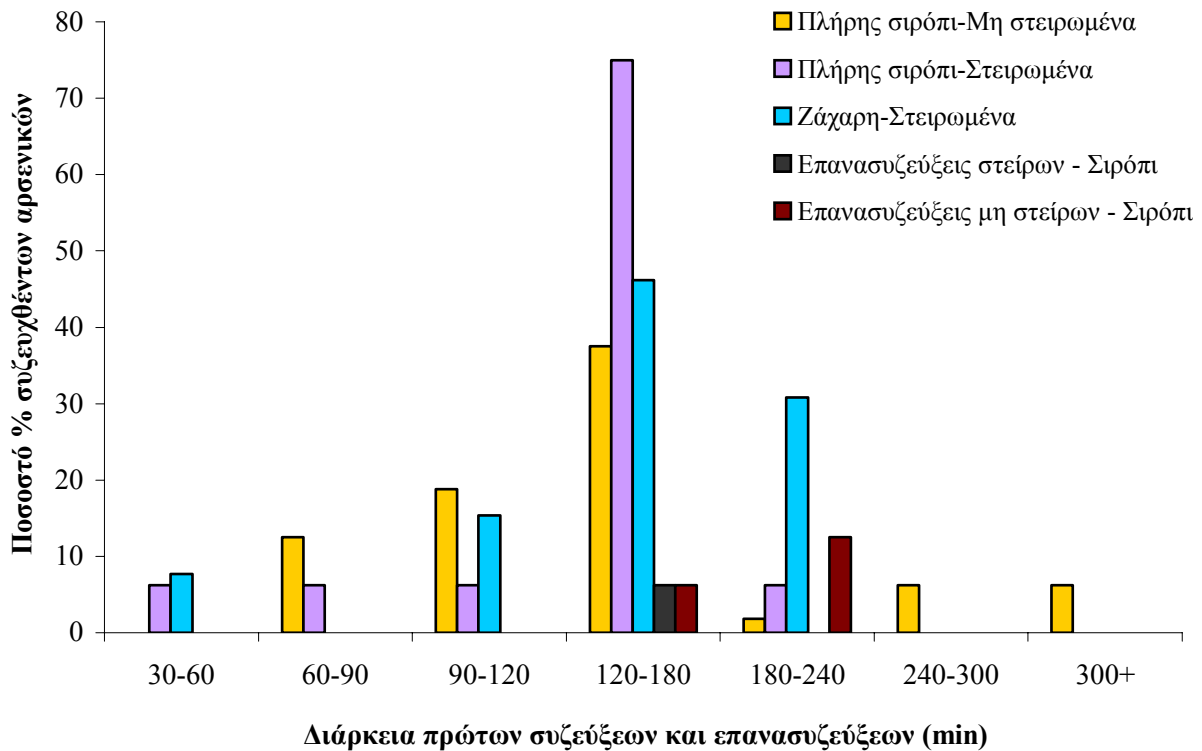


**Σχήμα 10:** Μέσος όρος, μέγιστη και ελάχιστη διάρκεια (α) πρώτων συζεύξεων και (β) επανασυζεύξεων σε λεπτά, εργαστηριακών στειωμένων και άγριων αρσενικών με άγρια θηλυκά σε συνθήκες ανταγωνιστικής σύζευξης σε δύο διαφορετικές διατροφικές

μεταχειρίσεις, πλήρη τροφή σε σιρόπι και ζάχαρη κατά τις 18 πρώτες ημέρες ζωής των εργαστηριακών και 25 των άγριων (2 επαναλήψεις,  $n=40$ ).

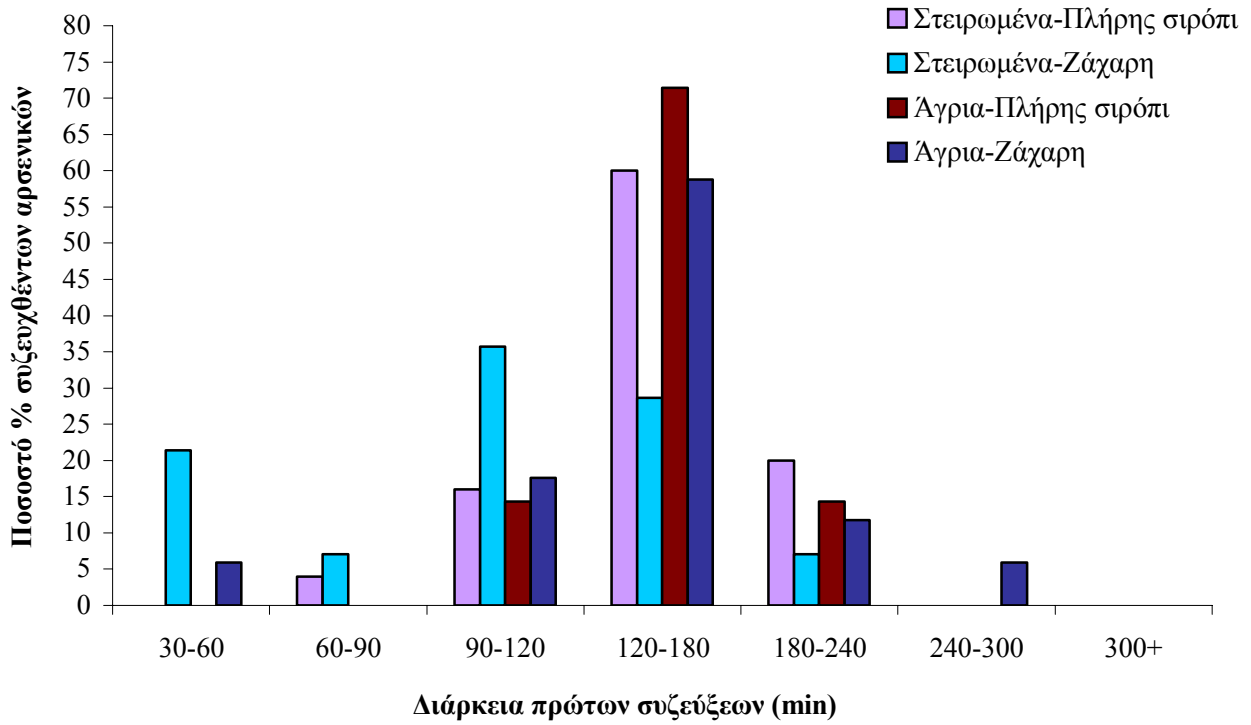


**Σχήμα 11:** Διάγραμμα συχνότητων σύγκρισης των κατανομών της διάρκειας σε λεπτά : (α) των πρώτων συζεύξεων και (β) των επανασυζεύξεων στειωμένων και μη στειωμένων εργαστηριακών αρσενικών με εργαστηριακά μη στειωμένα θηλυκά σε τρεις διατροφικούς χειρισμούς, δίαιτα πλήρους τροφής εκτροφής σε στερεά μορφή, δίαιτα πλήρους τροφής σε σιρόπι και ζάχαρη. Οι συζεύξεις παρατηρήθηκαν στο διάστημα των πρώτων 15 ημερών ζωής (2 επαναλήψεις με 20 ζευγάρια ανά μεταχείριση σε κάθε επανάληψη).

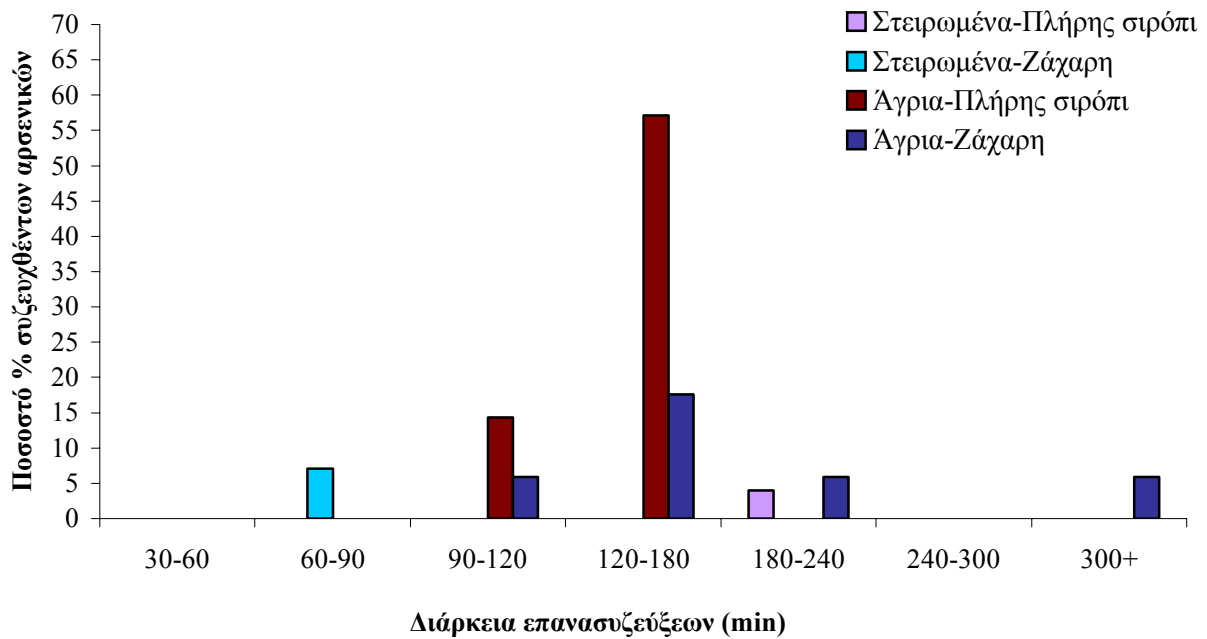


**Σχήμα 12:** Διάγραμμα συχνοτήτων σύγκρισης των κατανομών της διάρκειας σε λεπτά, των πρώτων συζεύξεων και των επανασυζεύξεων στειρωμένων και μη στειρωμένων εργαστηριακών αρσενικών με άγρια θηλυκά σε δύο διατροφικούς χειρισμούς: δίαιτα πλήρους τροφής σε σιρόπι και ζάχαρη. Οι συζεύξεις παρατηρήθηκαν στο διάστημα των πρώτων 18 ημερών ζωής των εργαστηριακών αρσενικών και 25 των άγριων θηλυκών (n=20).

**α**



**β**



**Σχήμα 13:** Διάγραμμα συχνοτήτων σύγκρισης των κατανομών της διάρκειας σε λεπτά, (α) των πρώτων συζεύξεων και (β) των επανασυζεύξεων στειωμένων εργαστηριακών και άγριων αρσενικών σε συνθήκες ανταγωνιστικής σύζευξης με άγρια θηλυκά σε δύο

διατροφικούς χειρισμούς, δίαιτα πλήρους τροφής εκτροφής σε σιρόπι και σκέτη ζάχαρη. Οι συζεύξεις παρατηρήθηκαν στο διάστημα των πρώτων 18 ημερών ζωής των εργαστηριακών και 25 των άγριων (2 επαναλήψεις,  $n=20$  ανά χειρισμό σε κάθε επανάληψη).



### 3.3. Έναρξη και ρυθμός συζευκτικής δραστηριότητας στην διάρκεια της φωτόφασης

Μελετήθηκε ο χρόνος έναρξης των πρώτων συζεύξεων και των επανασυζεύξεων από την έναρξη της φωτόφασης και η κατανομή τους ανά ώρα ως κριτήριο διατήρησης της σεξουαλικής δραστηριότητας κατά την διάρκεια της φωτόφασης. Ο μέσος χρόνος έναρξης των πρώτων συζεύξεων και των επανασυζεύξεων στην διάρκεια της φωτόφασης για όλους τους χειρισμούς και η στατιστική επεξεργασία της επίδρασης της διατροφής και της στέρωσης στα εργαστηριακά έντομα βρίσκονται στον πίνακα 7.

► Στα ζευγάρια των εργαστηριακών εντόμων η συζευκτική δραστηριότητα ξεκινάει κατά μέσο όρο στις 2,40-3,30 ώρες από την έναρξη της φωτόφασης (πίνακας 7, σχήμα 14α). Διατηρείται σε υψηλά επίπεδα τις πρώτες 6 ώρες ενώ μειώνεται αισθητά, κάτω από 10%, σταδιακά από την 7<sup>η</sup> έως την 9<sup>η</sup> ώρα και μηδενίζεται την 10<sup>η</sup> (σχήμα 16α). Προβάδισμα παρατηρήθηκε στα στειρωμένα αρσενικά με δίαιτα στερεά πλήρη τροφή και ακολουθούν τα επίσης στειρωμένα στο σιρόπι, τα μη στειρωμένα στο σιρόπι ενώ η δίαιτα με ζάχαρη δείχνει να καθυστερεί περισσότερο από όλες τις μεταχειρίσεις. Στο διάστημα των 6 πρώτων ωρών της φωτόφασης πραγματοποιήθηκαν στα στειρωμένα αρσενικά 97,5% των συζεύξεων στη δίαιτα με στερεά πλήρη τροφή, 91% στο σιρόπι και 91% στη ζάχαρη ενώ στα μη στειρωμένα με δίαιτα σιρόπι 89,6%. Τα στειρωμένα με στερεά πλήρη τροφή και τα μη στειρωμένα με σιρόπι είχαν περισσότερες συζεύξεις από την 1<sup>η</sup> ώρα 25,6% και 21% αντίστοιχα. Δεν φάνηκε να έχει η διατροφή σημαντική επίδραση στην έναρξη των πρώτων συζεύξεων ανάμεσα στα στειρωμένα αρσενικά ( $F=0,97$   $P=0,37$ ) ούτε η στέρωση στην δίαιτα με σιρόπι πλήρους τροφής ( $t=0,16$   $\beta\epsilon=76$   $P=0,87$ ).

Ο μέσος χρόνος έναρξης των επανασυζεύξεων ήταν 3,20-6 ώρες από την έναρξη της φωτόφασης και κατανέμονται ομαλά σε όλο το διάστημα των παρατηρήσεων από την 1<sup>η</sup> μέχρι και την 10<sup>η</sup> ώρα (σχήματα 14α, 16β). Δεν βρέθηκε να διαφοροποιούνται σημαντικά ούτε με την επίδραση της διατροφής ( $F=0,26$   $P=0,77$ ) ούτε με την επίδραση της στέρωσης στη δίαιτα με σιρόπι ( $t=0,56$   $\beta\epsilon=14$   $P=0,58$ ).

► Στα ζευγάρια στειρωμένων αρσενικών με άγρια θηλυκά η μέση έναρξη των πρώτων συζεύξεων ήταν στις 4,17-4,68 ώρες από την έναρξη της φωτόφασης (σχήμα 14β) και κατανέμονται ομαλά μέχρι και την 9<sup>η</sup> ώρα της φωτόφασης (σχήμα 17). Τα στειρωμένα αρσενικά και στις δύο δίαιτες ξεκινάνε να συζευγνύονται από την 1<sup>η</sup> ώρα της φωτόφασης με την μεγαλύτερη συχνότητα σύζευξης την 4<sup>η</sup> ώρα, 31,3% στη δίαιτα με σιρόπι, την 3<sup>η</sup>-4<sup>η</sup> ώρα, 23% στη ζάχαρη ενώ στα μη στειρωμένα την 3<sup>η</sup> - 4<sup>η</sup> ώρα, 18,8% με μόνο 5% των συζεύξεων την 2<sup>η</sup> ώρα.

Η τροφή ανάμεσα στα στειρωμένα δεν είχε καμία σχεδόν επίδραση στην έναρξη των πρώτων συζεύξεων ( $t=0,12$   $\beta\epsilon=27$   $P=0,90$ ), το ίδιο και η στέρωση στη δίαιτα με σιρόπι ( $t=0,98$   $\beta\epsilon=15$   $P=0,34$ ). Συνέβησαν δύο επανασυζεύξεις στα μη στειρωμένα αρσενικά στο σιρόπι την 5<sup>η</sup> και την 10<sup>η</sup> ώρα αντίστοιχα και μία στα στειρωμένα επίσης στο σιρόπι την 7<sup>η</sup> ώρα της φωτόφασης (σχήμα 17).

► Η συζευκτική δραστηριότητα στα στειρωμένα αρσενικά σε συνθήκες ανταγωνισμού ξεκίνησε κατά μέσο όρο στις 4,7 και 5,4 ώρες στις δύο δίαιτες σιρόπι και ζάχαρη και στα αντίστοιχα άγρια αρσενικά στις 5,10 και 5,40 ώρες από την έναρξη της φωτόφασης (σχήμα 15). Οι συζεύξεις των εργαστηριακών αρσενικών άρχισαν από την πρώτη ώρα και συνεχίστηκαν στο σιρόπι μέχρι την 8<sup>η</sup> με τις μεγαλύτερες συχνότητες μεταξύ 4<sup>η</sup>-8<sup>η</sup> ώρας, 16-20% ενώ στη ζάχαρη μέχρι και την 10<sup>η</sup> ώρα με τη μεγαλύτερη συχνότητα την 5<sup>η</sup> ώρα, 35,7% (σχήμα 18α). Όσο αφορά τις συζεύξεις στα άγρια αρσενικά ξεκίνησαν την 3<sup>η</sup> ώρα και η συχνότητα τους μεγιστοποιήθηκε την 8<sup>η</sup> ώρα στη δίαιτα με σιρόπι και την 2<sup>η</sup> και 6<sup>η</sup> ώρα στη δίαιτα με ζάχαρη αντίστοιχα. Μεταξύ των εργαστηριακών αρσενικών η τροφή επηρέασε την έναρξη της πρώτης σύζευξης σε επίπεδο 5% ( $t=2,11$   $\epsilon=37$   $P=0,048$ ) ενώ στα άγρια δεν είχε σημαντική επίδραση ( $t=0,27$   $\beta\epsilon=22$   $P=0,79$ ). Σύγκριση του χρόνου έναρξης των συζεύξεων ανάμεσα στα τρεφόμενα με την ίδια τροφή εργαστηριακά και άγρια αρσενικά δεν έδειξε σημαντική διαφοροποίηση για το σιρόπι ( $t=0,66$   $\beta\epsilon=30$   $P=0,51$ ) ούτε για τη ζάχαρη ( $t=0,87$   $\beta\epsilon=12$   $P=0,40$ ).

Τα εργαστηριακά αρσενικά κατάφεραν μία επανασύζευξη στο σιρόπι την 1<sup>η</sup> ώρα της φωτόφασης και μία στη ζάχαρη την 7<sup>η</sup> ώρα ενώ τα άγρια με δίαιτα ζάχαρη κατάφεραν 4 πρώτες επανασυζεύξεις και 2 δεύτερες με μέσο χρόνο έναρξης την 6<sup>η</sup> ώρα ενώ στη δίαιτα με σιρόπι ένα αρσενικό έκανε 5 πολλαπλές συζεύξεις με μέσο χρόνο έναρξης καθεμιάς 6,6 ώρες ενώ η 1<sup>η</sup> από αυτές ξεκίνησε την 3<sup>η</sup> ώρα.

►► Ανακεφαλαιώνοντας όσο αφορά την διατήρηση της συζευκτικής δραστηριότητας κατά την διάρκεια της φωτόφασης αυτή αρχίζει στα εργαστηριακά ζευγάρια από την πρώτη ώρα σε όλες τις περιπτώσεις και διατηρείται σε υψηλά επίπεδα μέχρι και την 6<sup>η</sup> ώρα με τον μικρότερο μέσο χρόνο έναρξης στα ζευγάρια με στειρωμένα αρσενικά στην δίαιτα πλήρους τροφής σε στερεά μορφή στις 2,4 ώρες και μέγιστο στα αντίστοιχα στη δίαιτα ζάχαρης 3,30 ώρες. Οι περισσότερες συζεύξεις σε όλες τις περιπτώσεις παρατηρήθηκαν στις 3 πρώτες ώρες της φωτόφασης ενώ στην δίαιτα με ζάχαρη υπήρξε μια ευρύτερη χρονική κατανομή μέχρι και την έβδομη ώρα.

Στα ζευγάρια εργαστηριακών αρσενικών με άγρια θηλυκά η συζευκτική δραστηριότητα ξεκινάει επίσης την 1<sup>η</sup> ώρα της φωτόφασης εκτός από τα μη στειρωμένα αρσενικά στην δίαιτα με σιρόπι πλήρους τροφής που αρχίζουν να συζευγνύονται από την δεύτερη ώρα και μετά. Οι συζεύξεις με τα άγρια θηλυκά ξεκίνησαν επίσης με την έναρξη της φωτόφασης αλλά είχαν κατά περίπτωση χαμηλότερη συχνότητα σε σχέση με τα αντίστοιχα ζευγάρια με εργαστηριακά θηλυκά ενώ τα μεγαλύτερα ποσοστά συζεύξεων παρατηρήθηκαν από την 3<sup>η</sup> μέχρι την 7<sup>η</sup> ώρα και η κατανομή τους ήταν ευρύτερη σε όλες τις περιπτώσεις σχετικά με εκείνη των συζεύξεων με εργαστηριακά θηλυκά. Κατά μέσο όρο η έναρξη των συζεύξεων με άγρια θηλυκά έγινε κατά 1.2-1.7 ώρες αργότερα από τις αντίστοιχες περιπτώσεις συζεύξεων με τα εργαστηριακά θηλυκά στις ίδιες συνθήκες.

Στον ανταγωνισμό σύζευξης παρατηρήθηκε ακόμα μεγαλύτερη κατά μέσο όρο καθυστέρηση στην έναρξη των συζεύξεων τόσο στα εργαστηριακά όσο και στα άγρια αρσενικά στο σιρόπι πλήρους τροφής, περίπου την 5<sup>η</sup> ώρα της φωτόφασης και στα αντίστοιχα αρσενικά στη δίαιτα με ζάχαρη στις 5,30 ώρες. Τα εργαστηριακά άρχισαν να συζευγνύονται από την 1<sup>η</sup> ώρα της φωτόφασης ενώ τα άγρια από την 2<sup>η</sup> ώρα στη ζάχαρη και από την 3<sup>η</sup> στο σιρόπι ενώ σε όλες τις περιπτώσεις ο ρυθμός των συζεύξεων κατά την διάρκεια της φωτόφασης ήταν ομαλός.

Γενικά οι επανασυζεύξεις σε όλες τους συνδυασμούς τύπων εντόμων και διατροφής δεν ακολούθησαν κάποιο πρότυπο κατανομής, συνέβησαν τυχαία σε όλη την διάρκεια της φωτόφασης με μόνη διαφορά ότι τα άγρια θηλυκά επανασυζεύχθηκαν σε σχετικά πιο προχωρημένες ώρες από ότι τα εργαστηριακά θηλυκά.



**Πίνακας 7.** Έναρξη των πρώτων συζεύξεων και των επανασυζεύξεων από την έναρξη της φωτόφασης εντόμων εργαστηριακού στελέχους λευκής νύμφης και άγριων της μύγας της Μεσογείου σε ώρες (μέσος όρος και τυπική απόκλιση).

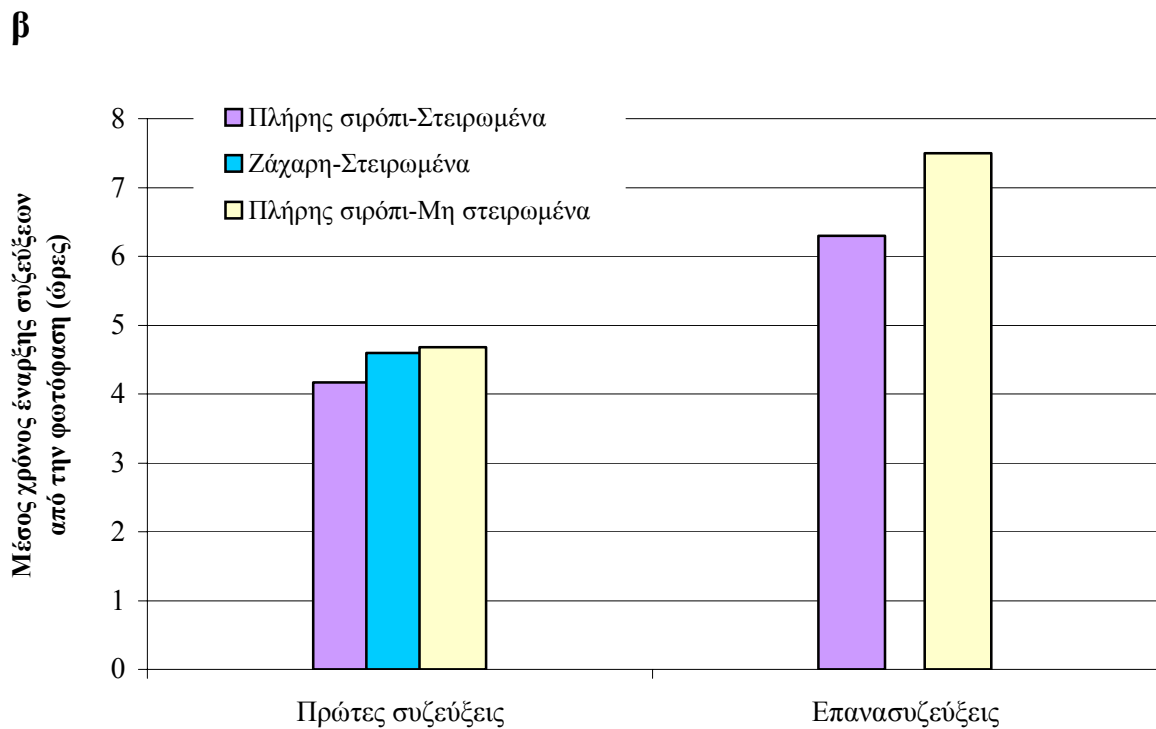
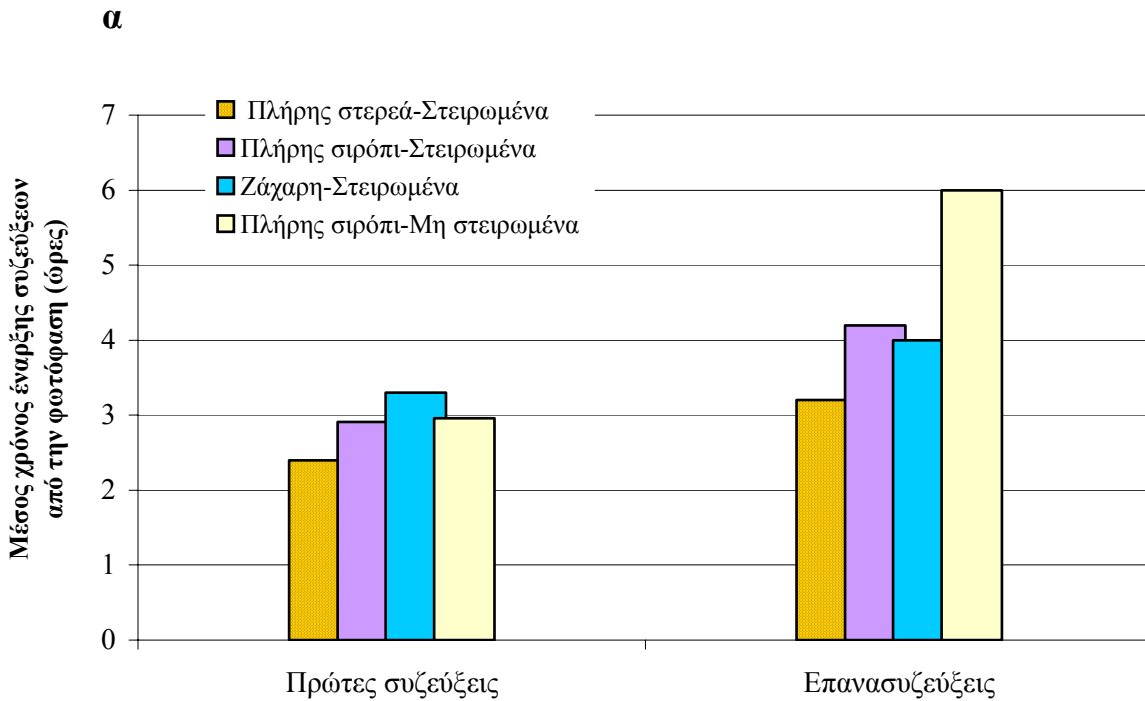
Τύπος σύζευξης	Στειωμένα αρσενικά			Μη στειωμένα αρσενικά ***
	Πλήρης στερεά	Πλήρης σιρόπι	Ζάχαρη	Πλήρης σιρόπι
E ♂ × E ♀ *	2,40±2,08 <sup>a**</sup>	2,91±2,21 <sup>a</sup>	3,30±2,09 <sup>a</sup>	2,96±2,02
	3,20±2,67 <sup>a</sup>	4,20±1,98 <sup>a</sup>	4,00±1,96 <sup>a</sup>	6,00±4,16
E ♂ × A ♀		4,17±2,21 <sup>a</sup>	4,60±2,82 <sup>a</sup>	4,68±2,03
		6,30±0,00		7,50±2,60
<b>Ανταγωνισμός-Στειωμένα Αρσενικά</b>				
	<b>Πλήρης σιρόπι</b>		<b>Ζάχαρη</b>	
E ♂ × A ♀	4,74±2,17 <sup>a</sup>		5,39±2,46 <sup>b</sup>	
	1,00±0,00		7,00±0,00	
<b>Ανταγωνισμός - Άγρια Αρσενικά</b>				
	<b>Πλήρης σιρόπι</b>		<b>Ζάχαρη</b>	
A ♂ × A ♀	5,10±1,92 <sup>a</sup>		5,40±1,57 <sup>a</sup>	
	6,60±2,33 <sup>a</sup>		6,10±2,26 <sup>a</sup>	

\* E= Εργαστηριακά έντομα, A= Άγρια έντομα.

\*\* Στην πρώτη σειρά σε κάθε μεταχείριση βρίσκεται ο μέσος χρόνος έναρξης των 1<sup>ov</sup> συζεύξεων και στην δεύτερη σειρά ο αντίστοιχος μέσος χρόνος έναρξης των επαναανασυζεύξεων.

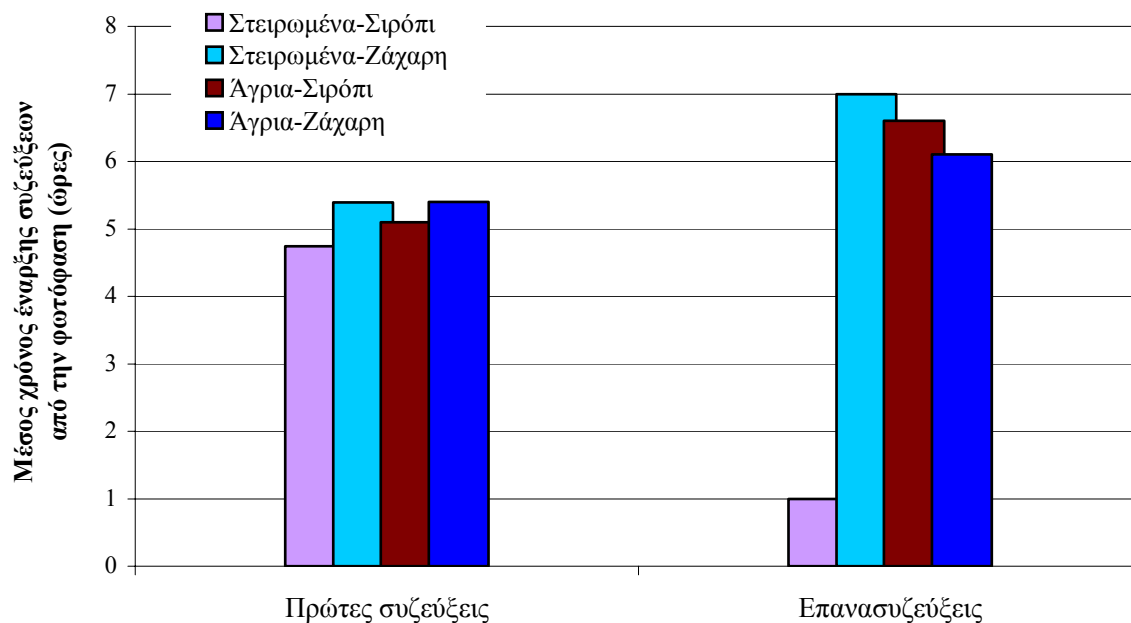
\*\*\* Στην δίαιτα με σιρόπι πλήρους τροφής όταν συγκρίθηκαν μη στειωμένα αρσενικά με αντίστοιχα στειωμένα η διαφορά ήταν πάντα μη σημαντική (P<0,05, Student's t-test).

Οι μέσοι όροι που βρίσκονται στην ίδια σειρά και χαρακτηρίζονται από διαφορετικά γράμματα διαφέρουν στατιστικά σημαντικά (P<0,05 ομαδοποίηση κατά Tukey, HSD-test για περισσότερους από δύο μέσους και Student's t-test για τη σύγκριση δύο μέσων).

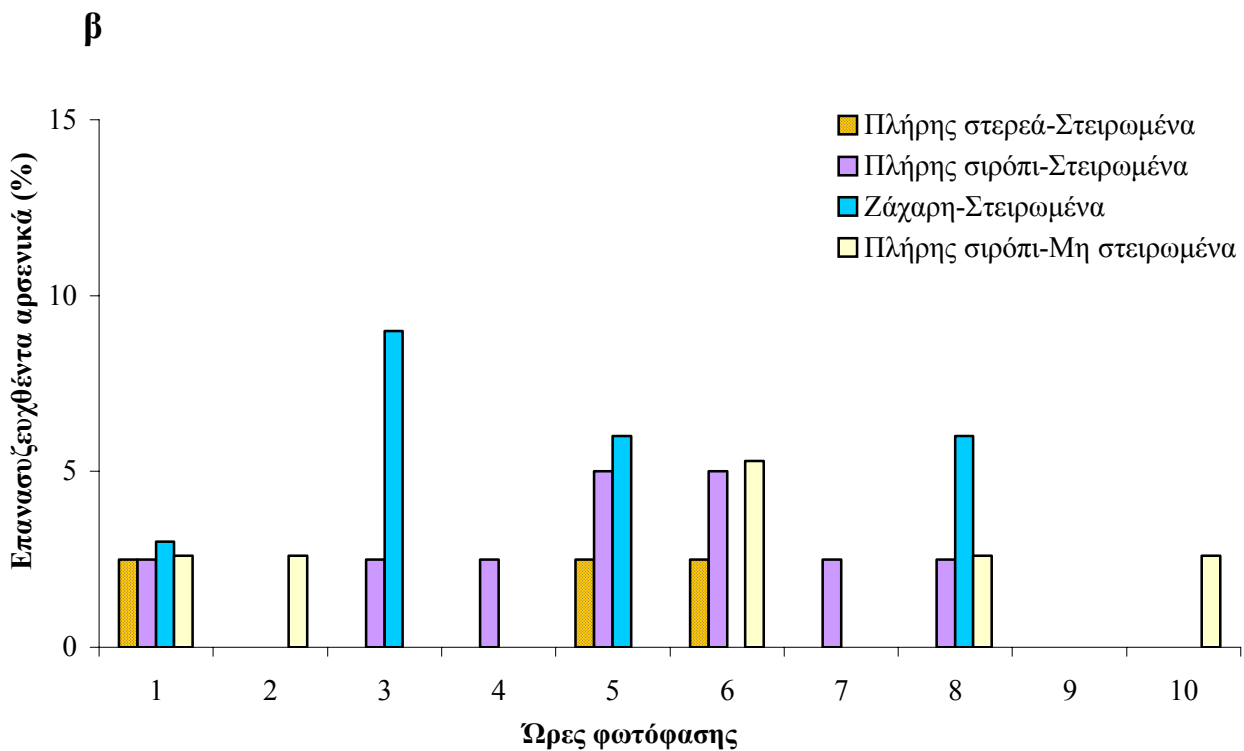
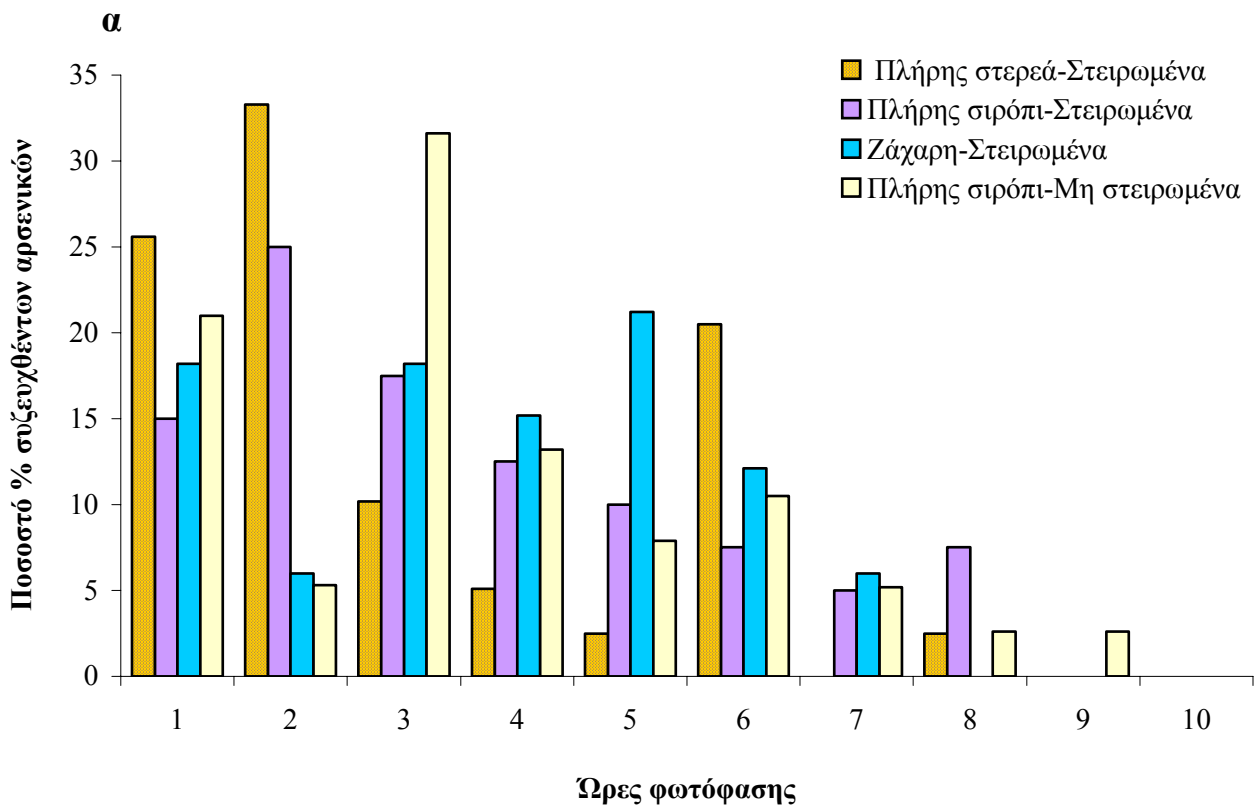


**Σχήμα 14:** Μέσος χρόνος έναρξης των πρώτων συζεύξεων και των επανασυζεύξεων από την έναρξη της φωτόφασης (8:00) κατά την διάρκεια (8:00-18:00) των παρατηρήσεων σύζευξης στερωμένων και μη στερωμένων εργαστηριακών αρσενικών με (α)

εργαστηριακά μη στειρωμένα θηλυκά, (β) με άγρια θηλυκά σε τρεις διατροφικούς χειρισμούς, δίαιτα με πλήρη τροφή εκτροφής σε στερεά μορφή, δίαιτα με πλήρη τροφή σε σιρόπι και ζάχαρη στο διάστημα των πρώτων 15 ημερών ζωής (v=40 α, v=20 β).



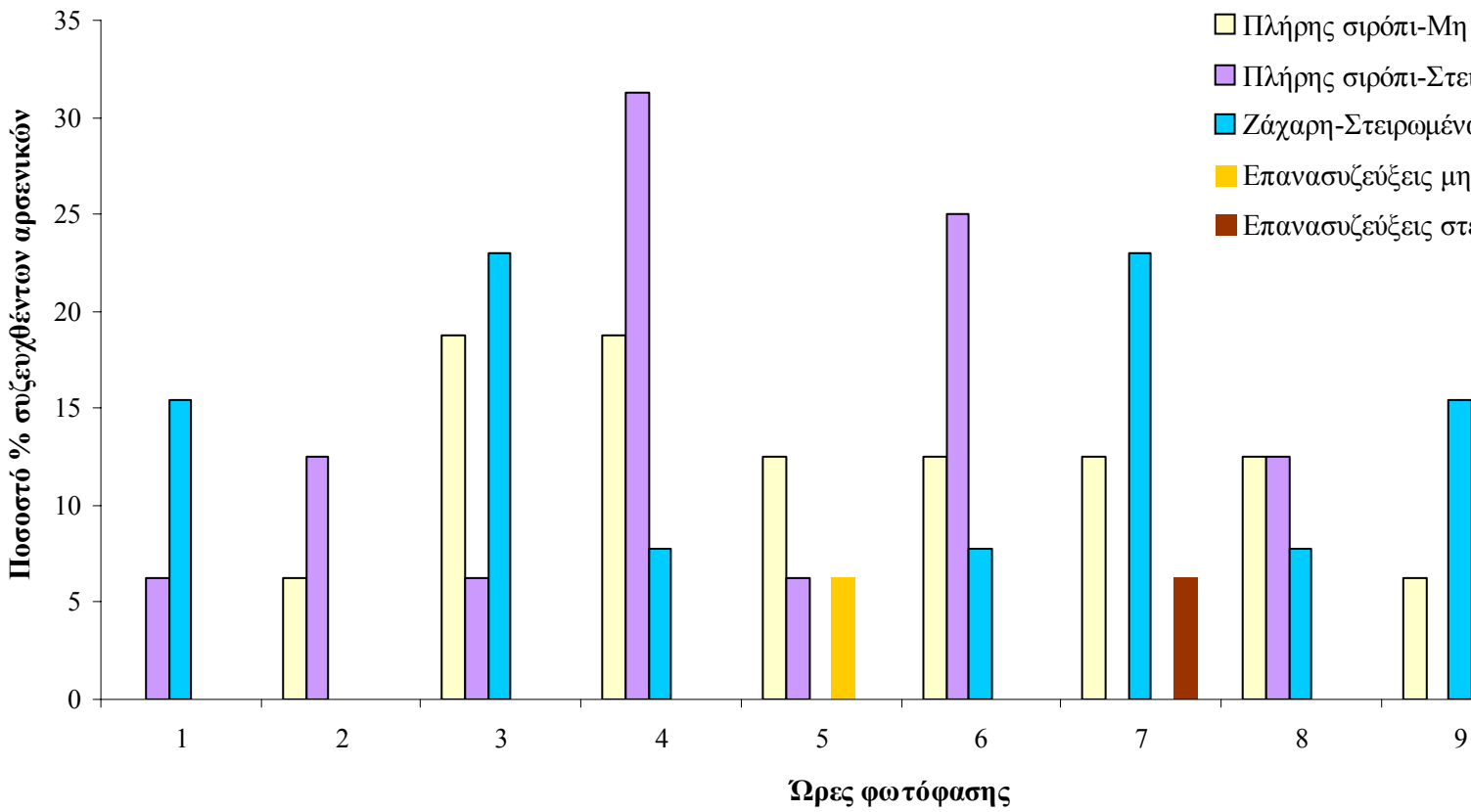
**Σχήμα 15:** Μέσος χρόνος έναρξης των πρώτων συζεύξεων και των επανασυζεύξεων από την έναρξη της φωτόφασης (8:00) κατά την διάρκεια (8:00-18:00) των παρατηρήσεων σύζευξης στειρωμένων εργαστηριακών αρσενικών και άγριων αρσενικών σε συνθήκες ανταγωνιστικής σύζευξης με άγρια θηλυκά σε δύο διατροφικούς χειρισμούς, δίαιτα με πλήρη τροφή εκτροφής σε σιρόπι και δίαιτα με ζάχαρη στο διάστημα των πρώτων 18 ημερών ζωής των εργαστηριακών και 25 ημερών ζωής των άγριων μυγών (v=40).



**Σχήμα 16:** Κατανομή των συχνοτήτων: (α) των πρώτων συζεύξεων και (β) των επανασυζεύξεων από την έναρξη της φωτόφασης (8:00) κατά την διάρκεια παρατηρήσεων σύζευξης (8:00-18:00) στειωμένων και μη στειωμένων εργαστηριακών αρσενικών με εργαστηριακά μη στειωμένα θηλυκά σε τρεις διατροφικούς χειρισμούς, πλήρη τροφή εκτροφής σε στερεά μορφή, πλήρη τροφή

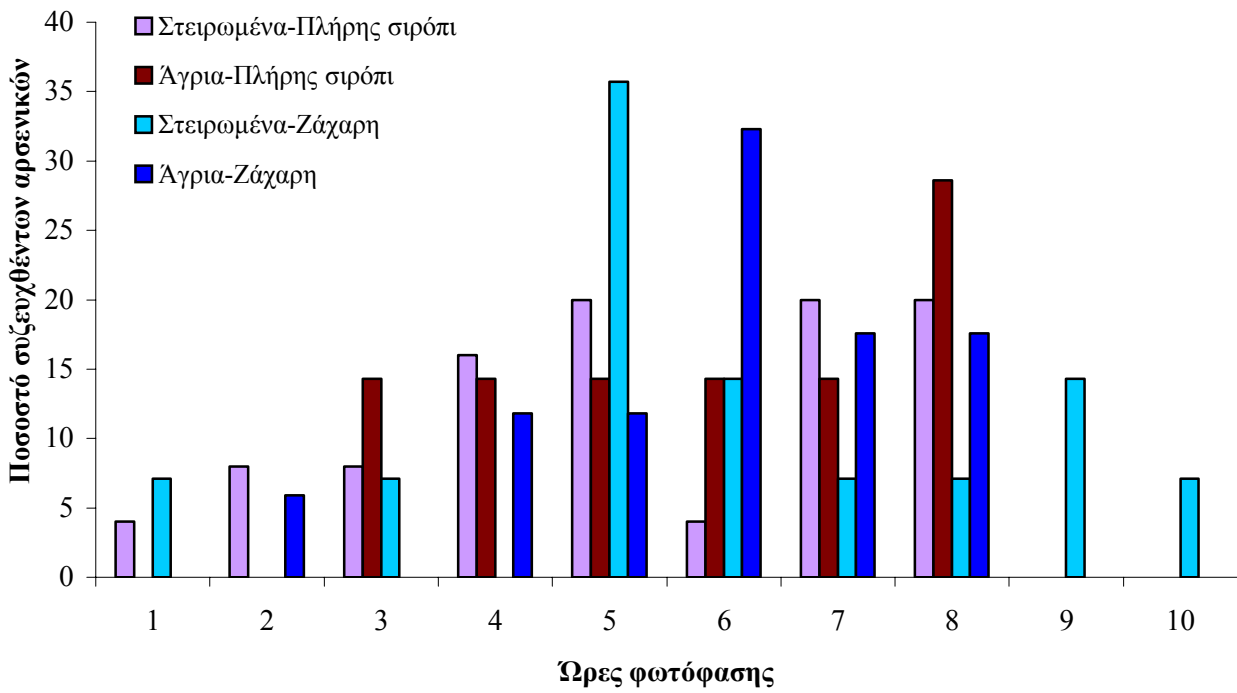
σε σιρόπι και ζάχαρη στο διάστημα των πρώτων 15 ημερών ζωής (2 επαναλήψεις, 20 ζευγάρια ανά χειρισμό σε κάθε επανάληψη).



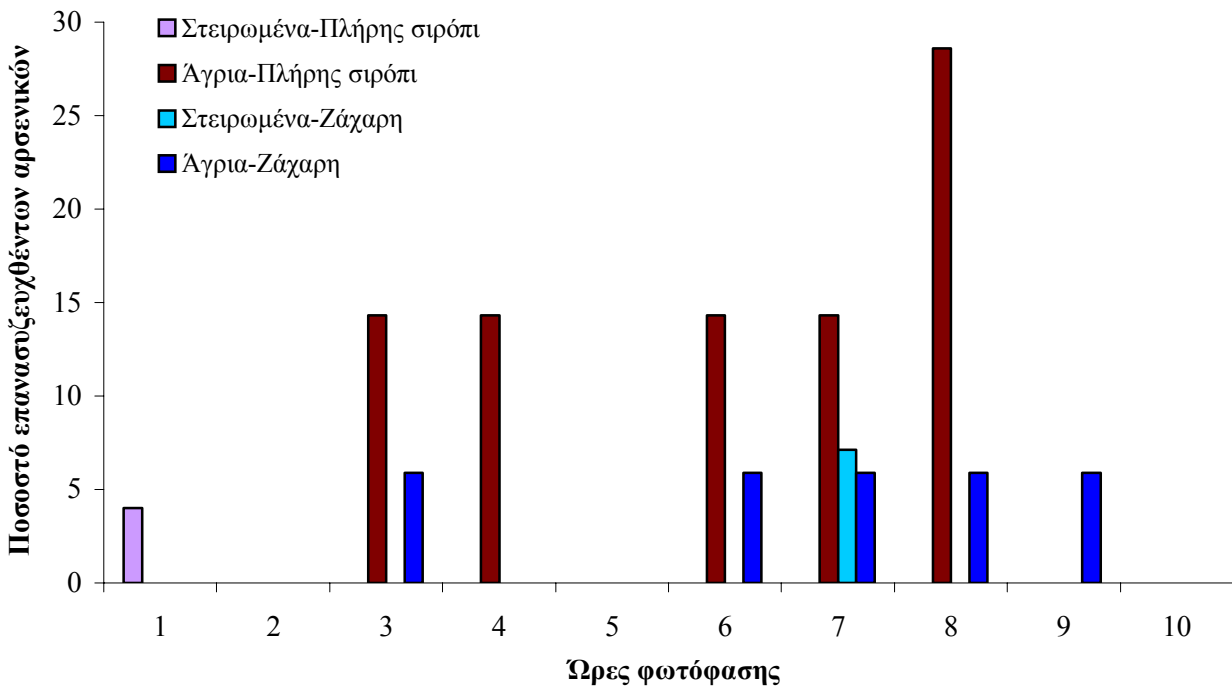


**Σχήμα 17:** Κατανομή των συχνοτήτων των πρώτων συζεύξεων και των επανασυζεύξεων από την έναρξη της φωτόφασης (8:00) κατά την διάρκεια παρατηρήσεων σύζευξης (8:00-18:00) στερωμένων και μη στερωμένων εργαστηριακών αρσενικών με άγρια θηλυκά σε δύο διατροφικούς χειρισμούς, πλήρη τροφή εκτροφής σε σιρόπι και ζάχαρη στο διάστημα των πρώτων 15 ημερών ζωής (20 ζευγάρια ανά διατροφικό χειρισμό).

**α**



**β**



**Σχήμα 18:** Κατανομή των συχνοτήτων (α) των πρώτων συζεύξεων και (β) των επανασυζεύξεων από την έναρξη της φωτόφασης (8:00) κατά την διάρκεια παρατηρήσεων (8:00-18:00) σύζευξης ανταγωνισμού στειωμένων εργαστηριακών και άγριων αρσενικών με άγρια θηλυκά σε δύο διατροφικούς χειρισμούς, σιρόπι πλήρους τροφής και ζάχαρη τις

πρώτες 18 ημέρες ζωής των εργαστηριακών και 25 των άγριων (2 επαναλήψεις,  $n=20$  ανά διατροφικό χειρισμό σε κάθε επανάληψη).

### 3.4. Επιβίωση

Μελετήθηκε η διάρκεια ζωής των αρσενικών και των θηλυκών εντόμων στο χρονικό διάστημα των 7 εβδομάδων ζωής και στα δύο στελέχη. Τα αποτελέσματα όπως η μέση διάρκεια ζωής, το ποσοστό των εντόμων που επιβίωσαν κατά την λήξη του πειράματος καθώς και η στατιστική ομαδοποίηση των χειρισμών με βάση την επίδραση της διατροφής και της στέρωσης βρίσκονται στον πίνακα 8 για τα αρσενικά έντομα και στον πίνακα 9 για τα θηλυκά όλων των συνδυασμών διατροφής και τύπων εντόμων.

► Στα εργαστηριακά στειρωμένα αρσενικά που συζεύχθηκαν με εργαστηριακά θηλυκά η μέση διάρκεια ζωής ήταν 44 μέρες για αυτά που τράφηκαν με πλήρη τροφή σε στερεά μορφή και με σιρόπι και η επιβίωση 60% και 57% αντίστοιχα στις 49 ημέρες ενώ για αυτά που τράφηκαν με ζάχαρη η μέση ζωή ήταν 27 μέρες και πέθαναν όλα μέχρι την 48<sup>η</sup> ημέρα. Τα μη στειρωμένα αρσενικά που τράφηκαν με σιρόπι έζησαν περισσότερο από όλα, κατά μέσο όρο 47 ημέρες και επιβίωσαν σε μεγαλύτερο ποσοστό, 75%. Η θνησιμότητα στα μη στειρωμένα ξεκίνησε αργότερα από ότι σε όλα τα άλλα, στις 25 ημέρες ενώ στα στειρωμένα με στερεά τροφή στις 14 μέρες, με σιρόπι στις 17 και με ζάχαρη από την 12<sup>η</sup> ημέρα (σχήματα 19 και 20 και 23α). Στην περίπτωση της στέρησης τροφής, στειρωμένα αρσενικά που τους δόθηκε σκέτο νερό έζησαν κατά μέσο όρο 2,4 ημέρες, τα αντίστοιχα μη στειρωμένα θηλυκά 2,5 ημέρες ενώ όλα πέθαναν μέχρι την 5<sup>η</sup> ημέρα.

Η διατροφή επηρεάζει έντονα την επιβίωση των στειρωμένων αρσενικών ( $F=38,75$   $P=0,000$ ) με μεγάλη διαφορά στην δίαιτα με ζάχαρη ενώ η στερεά τροφή και το σιρόπι δεν διαφοροποιούνται καθόλου (πίνακας 8). Η στέρωση δεν ήταν σημαντικός παράγοντας μακροζωίας ανάμεσα σε αυτά που τράφηκαν με σιρόπι παρά μόνο σε επίπεδο 13% ( $t=1,53$   $\beta=73$   $P=0,13$ ).

Τα εργαστηριακά θηλυκά που συζεύχθηκαν με στειρωμένα αρσενικά έζησαν κατά μέσο όρο 33 μέρες εξίσου στη στερεά τροφή και στην ζάχαρη και 36 μέρες στο σιρόπι με ποσοστά επιβίωσης 7,5%, 30% και 28% αντίστοιχα ενώ αυτά που συζεύχθηκαν με μη στειρωμένα αρσενικά έζησαν 38 μέρες και επιβίωσαν κατά 30%. Η θνησιμότητα άρχισε ενωρίτερα στα στειρωμένα αρσενικά στην δίαιτα ζάχαρης στις 9 ημέρες, στα αντίστοιχα στο σιρόπι στις 12 ημέρες ενώ στα μη στειρωμένα αρσενικά σε σιρόπι και στην στερεά στις 18 ημέρες (σχήματα 21, 22, 23β). Η διατροφή δεν επηρέασε την επιβίωση των θηλυκών ( $F=0,068$   $P=0,934$ ) και μεταξύ αυτών που συζεύχθηκαν με στειρωμένα και μη στειρωμένα αρσενικά επίσης δεν υπήρξε σημαντική διαφορά στην επιβίωση ( $t=1,99$   $\beta=67$   $P=0,38$ ) (πίνακας 9).

► Στα αρσενικά που συζεύχθηκαν με άγρια θηλυκά η επιβίωση των μη στειρωμένων στο σιρόπι ήταν ανώτερη, 75% και η μέση ζωή 47 ημέρες σχεδόν όμοια με των αντίστοιχων που συζεύχθηκαν με εργαστηριακά θηλυκά. Επίσης η θνησιμότητα άρχισε στις 32,5 ημέρες και ήταν όμοια με των στειρωμένων στο σιρόπι ενώ τα στειρωμένα στη ζάχαρη άρχισαν να πεθαίνουν από την 13<sup>η</sup> ημέρα (σχήματα 24,26). Ανάμεσα στα στειρωμένα αυτά που τράφηκαν με σιρόπι έζησαν κατά μέσο όρο 45 ημέρες με επιβίωση 63,2% και στη ζάχαρη 37 ημέρες και 20% αντίστοιχα. Η τροφή ήταν σημαντικός παράγοντας επιβίωσης σε επίπεδο 0,4% ( $t=3,06$   $\beta=37$   $P=0,004$ ) ανάμεσα στο σιρόπι ενώ την ζάχαρη στα μη στειρωμένα με χαμηλότερη επιβίωση στην ζάχαρη ενώ η στέρωση ανάμεσα σ' αυτά που τράφηκαν με σιρόπι δεν επηρέασε σημαντικά ( $t=0,97$   $\beta=37$   $P=0,337$ ).

Τα άγρια θηλυκά που συζεύχθηκαν με στειρωμένα αρσενικά στο σιρόπι είχαν μέση ζωή 43 ημέρες και 60% επιβίωση, ενώ αυτά που συζεύχθηκαν με μη στειρωμένα αρσενικά στην ίδια δίαιτα έζησαν 42 ημέρες με 39% επιβίωση αντίστοιχα. Αυτά που συζεύχθηκαν με στειρωμένα αρσενικά στην ζάχαρη έζησαν 40 ημέρες, επιβίωσαν κατά 50% και η θνησιμότητα τους άρχισε στις 18 ημέρες σχετικά ενωρίτερα από ότι σ' αυτά που συζεύχθηκαν με στειρωμένα και μη σε σιρόπι που ξεκίνησαν να πεθαίνουν στις 22 ημέρες (σχήματα 25,26). Ανάμεσα σε αυτά που τράφηκαν με σιρόπι και αυτά με ζάχαρη

και συζεύχθηκαν με στερωμένα αρσενικά δεν υπήρξε σημαντική διαφορά στην μακροζωία τους ( $t=0,96$   $\beta e=38$   $P=0,340$ ) ούτε και ανάμεσα σε αυτά που συζεύχθηκαν με στερωμένα και με μη στερωμένα αρσενικά στη δίαιτα με σιρόπι ( $t=0,96$   $\beta e=38$   $P=0,340$ ).

► Στον ανταγωνισμό σύζευξης ανάμεσα στα στερωμένα αρσενικά η δίαιτα με σιρόπι πλήρους τροφής έφερε πολύ μεγάλη διαφορά στην επιβίωση, με μέση ζωή 41 ημέρες, ποσοστό επιβίωσης 46% και έναρξη θνησιμότητας στις 21 ημέρες σε σχέση με την δίαιτα ζάχαρης που παρατηρήθηκε αντίστοιχα μέση ζωή 32 ημέρες, επιβίωση 5% και θνησιμότητα από την 13<sup>η</sup> ημέρα (σχήματα 27 και 30). Η ανάλυση φανερώνει σημαντικό προβάδισμα στη δίαιτα με σιρόπι ( $t=1,96$   $\beta e=73$   $P=0,05$ ).

Στα άγρια αρσενικά η διατροφή δεν φάνηκε να επηρεάζει σημαντικά την επιβίωση ( $t=0,26$   $\beta e=75$   $P=0,68$ ). Μικρότερη κατά μέσο όρο επιβίωση είχαν τα τρεφόμενα με ζάχαρη, 45 μέρες, 45% επιβίωση και έναρξη θνησιμότητας στις 13 ημέρες ενώ στο σιρόπι αντίστοιχα 46 ημέρες, 68% επιβίωση και θνησιμότητα που άρχισε από την 21 ημέρα (σχήματα 28,30).

Όσο αφορά την επιβίωση των άγριων θηλυκών εντόμων διαφοροποιείται έντονα από την διατροφή ( $t=5,3$   $\beta e=75$   $P=0,00$ ) με κατά πολύ κατώτερη επιβίωση στην δίαιτα ζάχαρης, 33 ημέρες, 38% επιβίωση και έναρξη θνησιμότητας από την 12<sup>η</sup> ημέρα συγκριτικά με το σιρόπι όπου η μέση ζωή ήταν 45 ημέρες, η επιβίωση 71% και η θνησιμότητα άρχισε την 21<sup>η</sup> ημέρα (σχήματα 29,30).

►► Ανακεφαλαιώνοντας η διατροφή ενηλίκων βρέθηκε να επιδρά σημαντικά στην μακροζωία των εργαστηριακών αρσενικών και των άγριων θηλυκών ενώ τόσο στα άγρια αρσενικά όσο και τα εργαστηριακά θηλυκά παρόλο που αυτή η τάση ήταν φανερή οι διαφορές δεν ήταν στατιστικά σημαντικές. Αντίθετα η στείρωση των εργαστηριακών αρσενικών δεν φάνηκε να είναι σημαντικός παράγοντας επιβίωσης, αλλά το επίπεδο επιβίωσης των μη στερωμένων αρσενικών ήταν γενικά καλύτερο από εκείνο των στερωμένων. Επίσης δεν διαφοροποιήθηκε σε σημαντικό βαθμό η επιβίωση εργαστηριακών και αντίστοιχα των άγριων θηλυκών που συζεύχθηκαν μαζί τους.

Η δίαιτα με ζάχαρη είχε την χαμηλότερη μέση ζωή και επιβίωση στο διάστημα των 7 εβδομάδων στα εργαστηριακά αρσενικά τόσο στα ζευγάρια με άγρια θηλυκά αλλά περισσότερο στα αντίστοιχα με εργαστηριακά θηλυκά. Στην πρωτεϊνική δίαιτα τα εργαστηριακά αρσενικά είχαν παρόμοιο επίπεδο επιβίωσης τόσο στα ζευγάρια με τα εργαστηριακά όσο και με τα άγρια θηλυκά. Τα εργαστηριακά θηλυκά πέθαναν ενωρίτερα και παρουσίασαν κατώτερη επιβίωση από τα αντίστοιχα αρσενικά στις πρωτεϊνικές δίαιτες ενώ στην δίαιτα με ζάχαρη τα εργαστηριακά και τα άγρια θηλυκά έζησαν περισσότερο και είχαν καλύτερη επιβίωση από τα αρσενικά, ενώ τα άγρια θηλυκά φάνηκε να έχουν μεγαλύτερη αντοχή από τα εργαστηριακά θηλυκά.

Στον ανταγωνισμό σύζευξης τα εργαστηριακά αρσενικά όσο και τα άγρια θηλυκά είχαν σημαντική διαφορά στο επίπεδο επιβίωσης όσο αφορά την διατροφή, με χαμηλότερη μέση ζωή και επιβίωση στη δίαιτα με ζάχαρη ενώ στα άγρια αρσενικά δεν φάνηκε η διατροφή να ασκεί ουσιαστικό ρόλο στην επιβίωση.

**Πίνακας 8.** Επιβίωση αρσενικών εντόμων εργαστηριακού στελέχους λευκής νύμφης και άγριων της μύγας της Μεσογείου σε ημέρες (μέσος όρος και τυπική απόκλιση).

Τύπος σύζευξης	Στειωμένα αρσενικά			Μη στειωμένα αρσενικά ***
	Πλήρης στερεά	Πλήρης σιρόπι	Ζάχαρη	Πλήρης σιρόπι
E ♂ × E ♀*	43,7±7,6 <sup>a</sup> (60%)* *	43,7±8,0 <sup>a</sup> (57%)	27,0±9,3 <sup>b</sup> (0%)	46,5±5,6 (75%)
E ♂ × A ♀		45,3±5,8 <sup>a</sup> (63,2%)	36,8±9,5 <sup>b</sup> (20%)	47,1±5,0 (75%)
<b>Ανταγωνισμός-Στειωμένα Αρσενικά</b>				
	<b>Πλήρης σιρόπι</b>		<b>Ζάχαρη</b>	
E ♂ × A ♀	41,0±10,2 <sup>a</sup> (45,9%)		31,4±9,1 <sup>b</sup> (5%)	
<b>Ανταγωνισμός - Άγρια Αρσενικά</b>				
	<b>Πλήρης σιρόπι</b>		<b>Ζάχαρη</b>	
A ♂ × A ♀	46,2±7,9 <sup>a</sup> (67,6%)		44,9±6,8 <sup>a</sup> (45%)	

\* E= Εργαστηριακά έντομα, A= Άγρια έντομα.

\*\* Μέσα σε παρένθεση βρίσκεται το ποσοστό των αρσενικών κάθε μεταχείρισης που επιβίωσαν 49 ημέρες, μέχρι το τέλος των παρατηρήσεων, όπως προέκυψε από 2 επαναλήψεις με  $n=20$  ανά χειρισμό σε κάθε επανάληψη εκτός από τα ζευγάρια εργαστηριακών αρσενικών με άγρια θηλυκά όπου  $n=20$ .

\*\*\* Στην δίαιτα με σιρόπι πλήρους τροφής όταν συγκρίθηκαν μη στειωμένα αρσενικά με αντίστοιχα στειωμένα η διαφορά ήταν πάντα μη σημαντική ( $P<0,05$ , Student's t-test).

Οι μέσοι όροι που βρίσκονται στην ίδια γραμμή και χαρακτηρίζονται από διαφορετικά γράμματα διαφέρουν στατιστικά σημαντικά ( $P<0,05$  ομαδοποίηση κατά Tukey, HSD-test για περισσότερους από δύο μέσους και Student's t-test για τη σύγκριση δύο μέσων).

**Πίνακας 9.** Επιβίωση θηλυκών εντόμων εργαστηριακού στελέχους λευκής νύμφης και άγριων της μύγας της Μεσογείου σε ημέρες (μέσος όρος και τυπική απόκλιση).

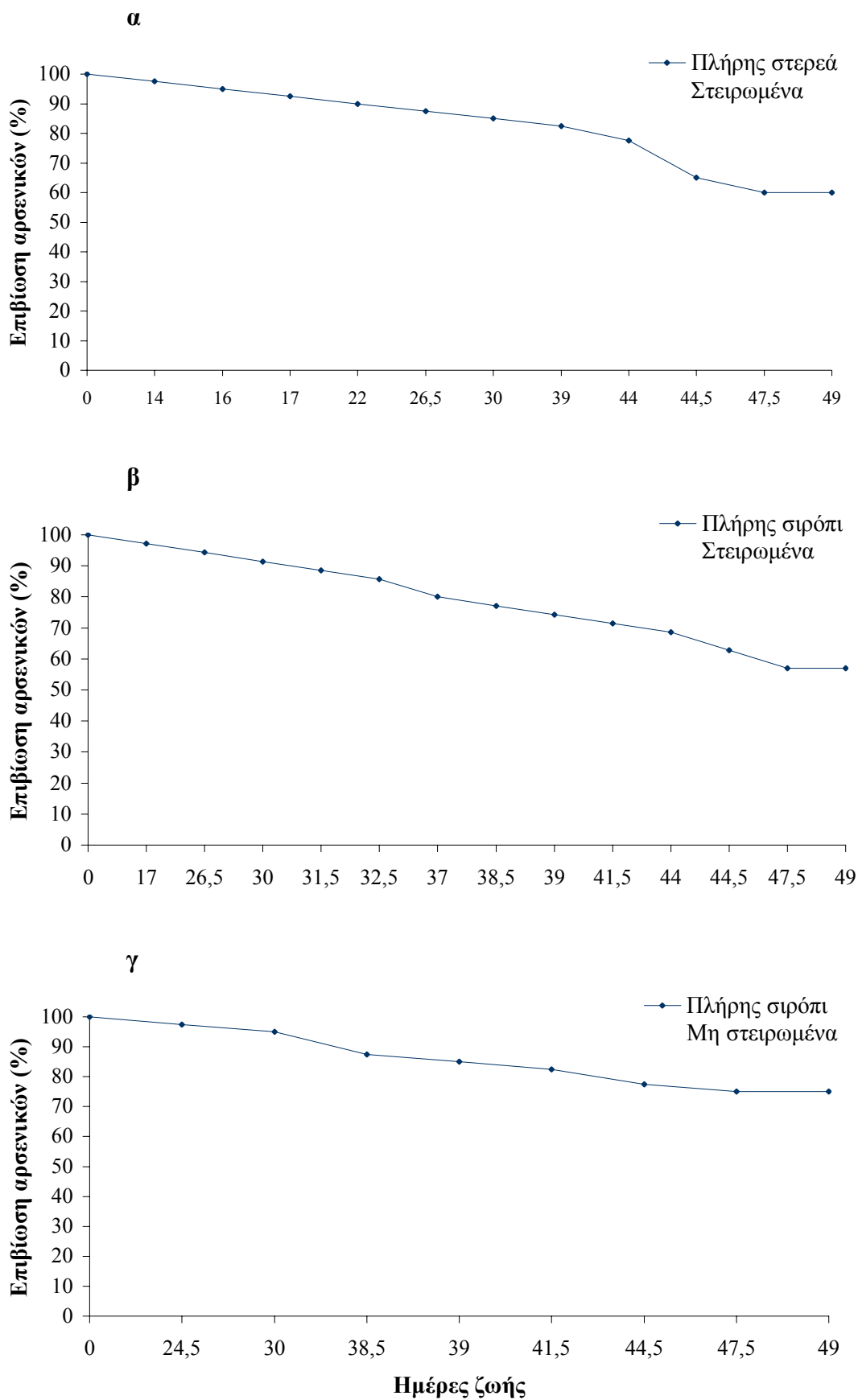
Θηλυκά που συζεύχθηκαν με	στειωμένα	αρσενικά	Με μη στειωμένα αρσενικά***	
Τύπος σύζευξης	Πλήρης στερεά	Πλήρης σιρόπι	Ζάχαρη	
E ♂ × E ♀*	32,6±7,6 <sup>a</sup> (7,5%)* *	35,6±10,2 <sup>a</sup> (28%)	32,8±11,1 <sup>a</sup> (30%)	37,9±10,9 (30%)
E ♂ × A ♀		42,8±9,7 <sup>a</sup> (60%)	39,8±10,6 <sup>a</sup> (50%)	41,5±8,9 (39%)
<b>Ανταγωνισμός</b>				
	Πλήρης σιρόπι		Ζάχαρη	
E ♂ × A ♀ × A ♂	45,1±6,3 <sup>a</sup> (71%)		33,2±12,9 <sup>b</sup> (37,5%)	

\* E= Εργαστηριακά έντομα, A= Άγρια έντομα.

\*\* Μέσα σε παρένθεση βρίσκεται το ποσοστό των θηλυκών κάθε μεταχείρισης που επιβίωσαν 49 ημέρες, μέχρι το τέλος των παρατηρήσεων, όπως προέκυψε από 2 επαναλήψεις με n=20 ανά χειρισμό σε κάθε επανάληψη εκτός από τα ζευγάρια εργαστηριακών αρσενικών με άγρια θηλυκά όπου n=20.

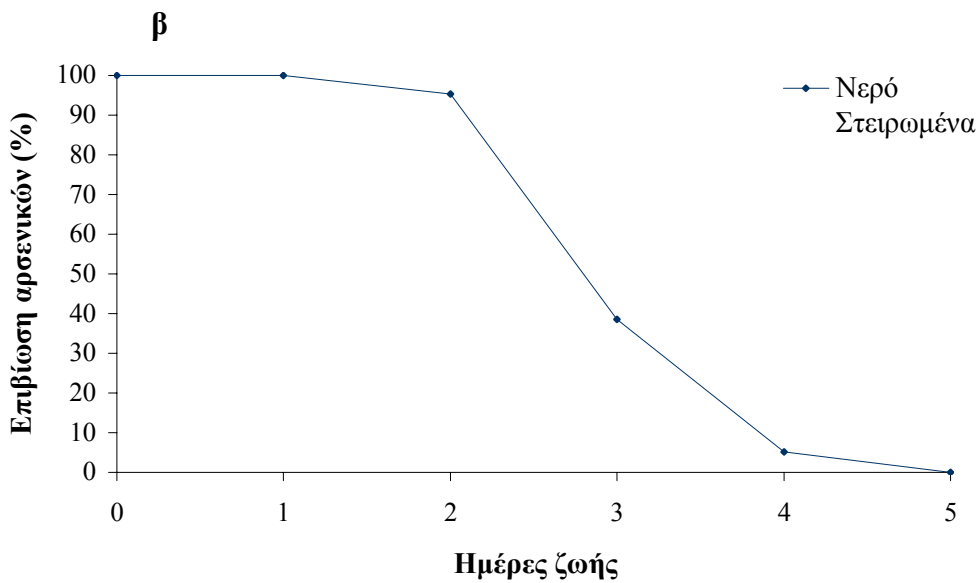
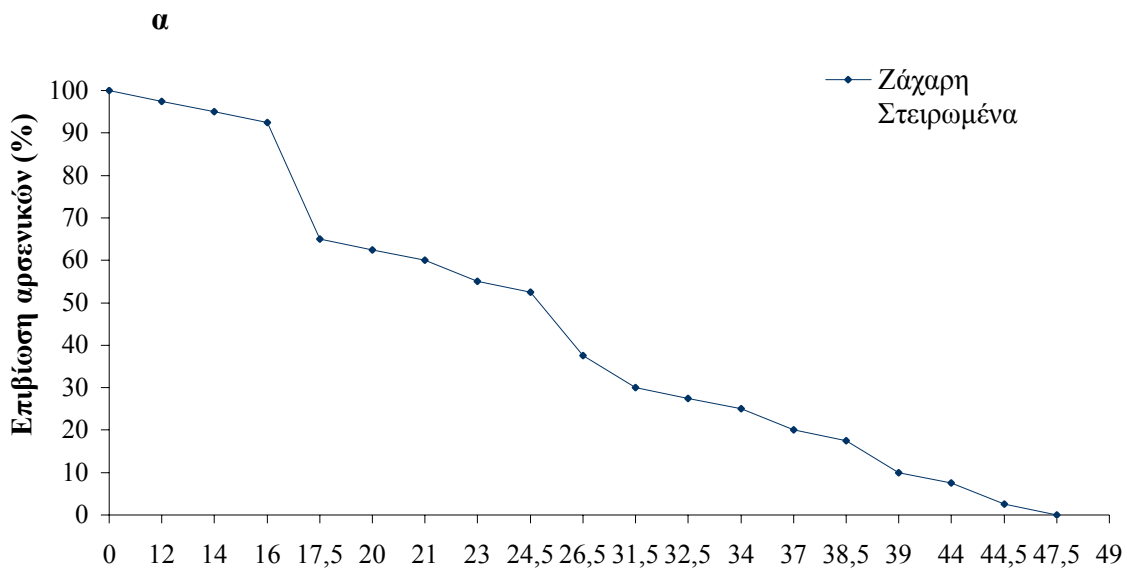
\*\*\* Στην δίαιτα με σιρόπι πλήρους τροφής όταν συγκρίθηκαν μη στειωμένα αρσενικά με αντίστοιχα στειωμένα η διαφορά ήταν πάντα μη σημαντική (P<0,05, Student's t-test).

Οι μέσοι όροι που βρίσκονται στην ίδια γραμμή και χαρακτηρίζονται από διαφορετικά γράμματα διαφέρουν στατιστικά σημαντικά (P<0,05 ομαδοποίηση κατά Tukey, HSD-test για περισσότερους από δύο μέσους και Student's t-test για τη σύγκριση δύο μέσων).

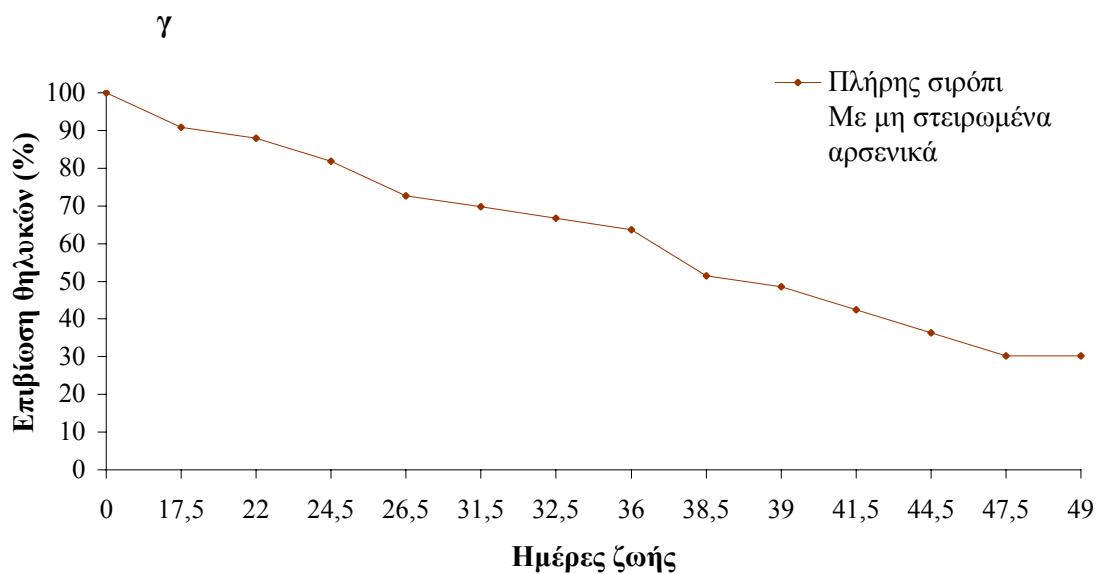
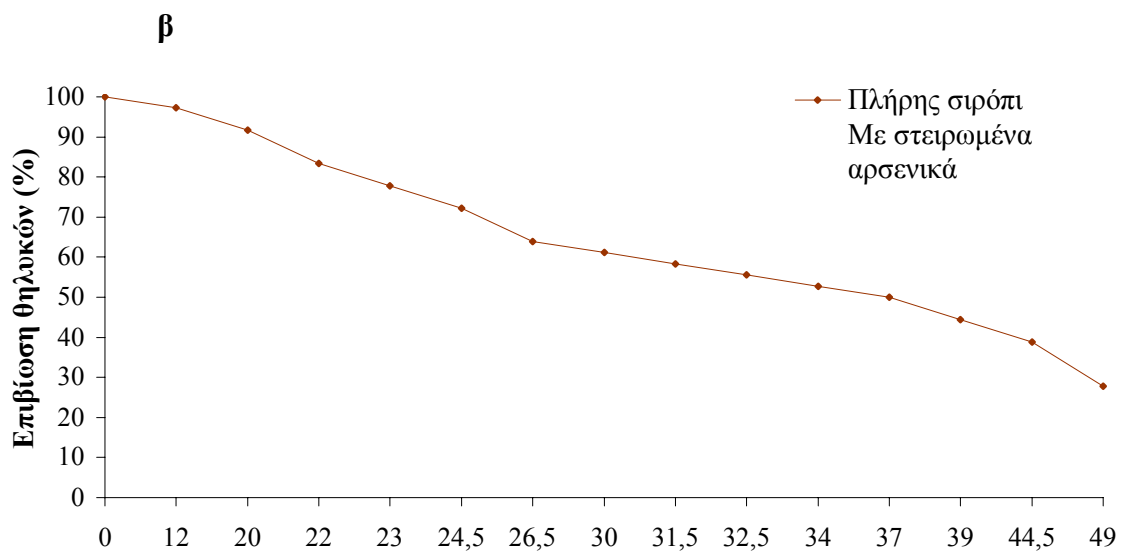
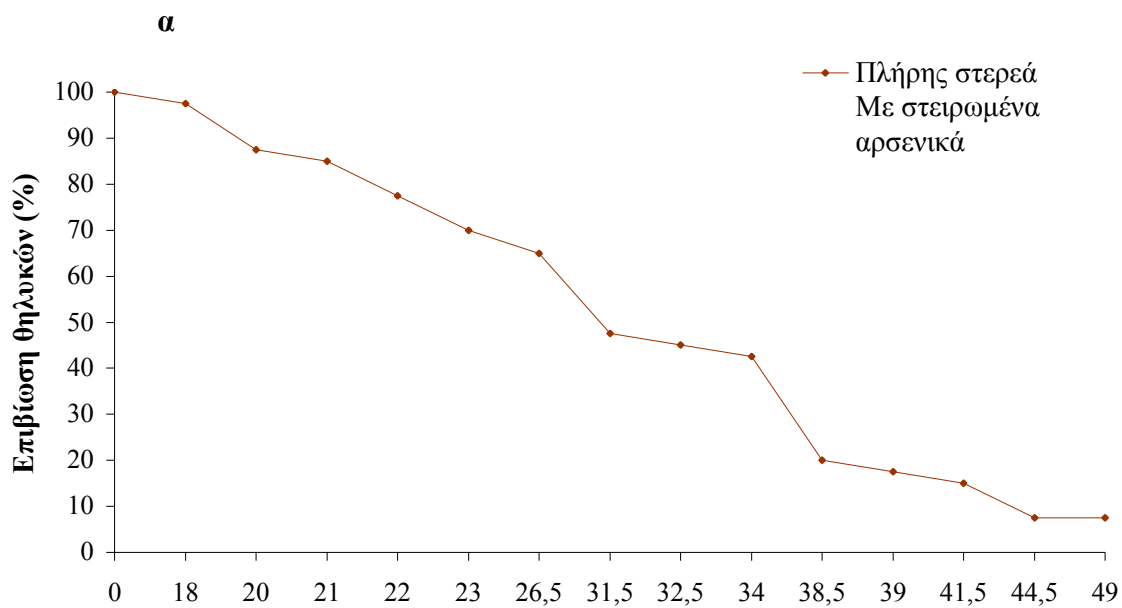


**Σχήμα 19:** Επιβίωση εργαστηριακών στειωμένων αρσενικών που συζεύχθηκαν με εργαστηριακά θηλυκά μη στειωμένα με δίαιτα: (α) πλήρους τροφής σε στερεά μορφή, (β) πλήρους τροφής σε σιρόπι και εργαστηριακών μη στειωμένων αρσενικών (γ) με δίαιτα επίσης σιρόπι στο χρονικό διάστημα των 49 ημερών ζωής (2 επαναλήψεις,  $n_{\alpha}=40$ ,  $n_{\beta}=35$ ,  $n_{\gamma}=40$ ).



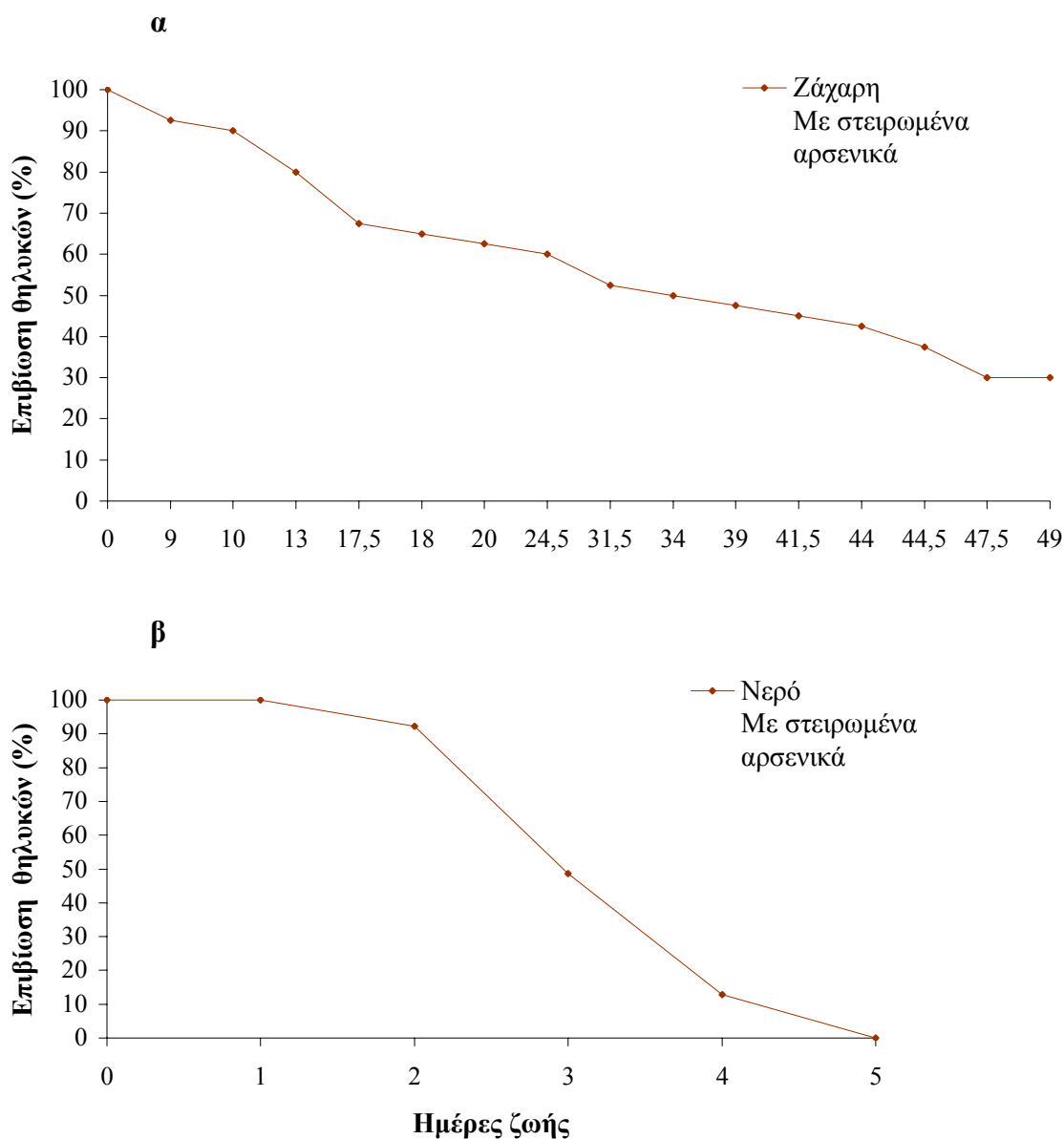


**Σχήμα 20:** Επιβίωση εργαστηριακών στειωμένων αρσενικών που συζεύχθηκαν με εργαστηριακά μη στειωμένα θηλυκά με δίαιτα: (α) κρυσταλλική ζάχαρη, (β) με πλήρη στέρηση τροφής σε σκέτο νερό στο χρονικό διάστημα των 49 ημερών ζωής (2 επαναλήψεις,  $n_{\alpha}=40$ ,  $n_{\beta}=39$ ).



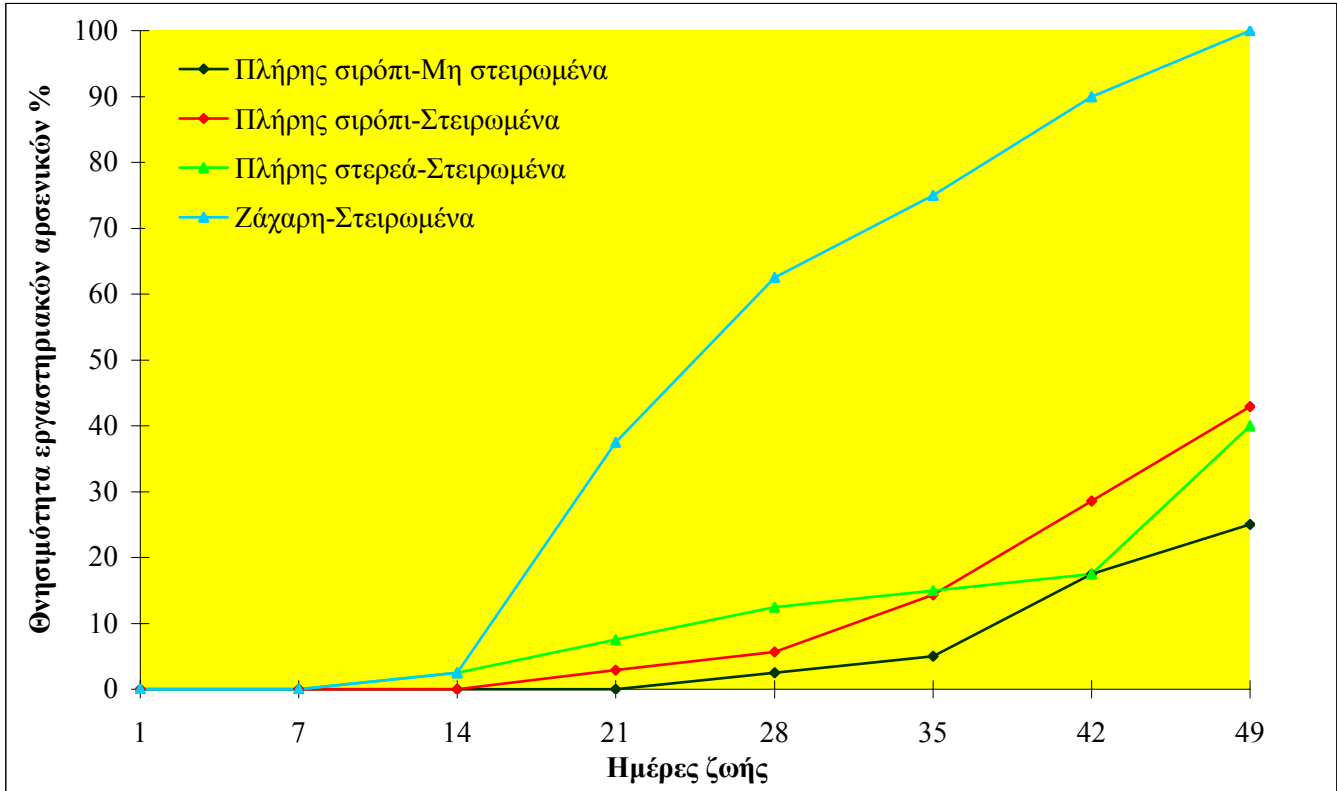
**Σχήμα 21:** Επιβίωση εργαστηριακών μη στειρωμένων θηλυκών που συζεύχθηκαν: (α) με εργαστηριακά στειρωμένα αρσενικά με δίαιτα πλήρους τροφής σε στερεά μορφή (β) με

εργαστηριακά στειρωμένα αρσενικά με δίαιτα σιρόπι πλήρους τροφής και (γ) με εργαστηριακά αρσενικά μη στειρωμένα με δίαιτα σιρόπι πλήρους τροφής στο χρονικό διάστημα των 49 ημερών ζωής (2 επαναλήψεις,  $n_{\alpha}=40$ ,  $n_{\beta}=36$ ,  $n_{\gamma}=33$ ).

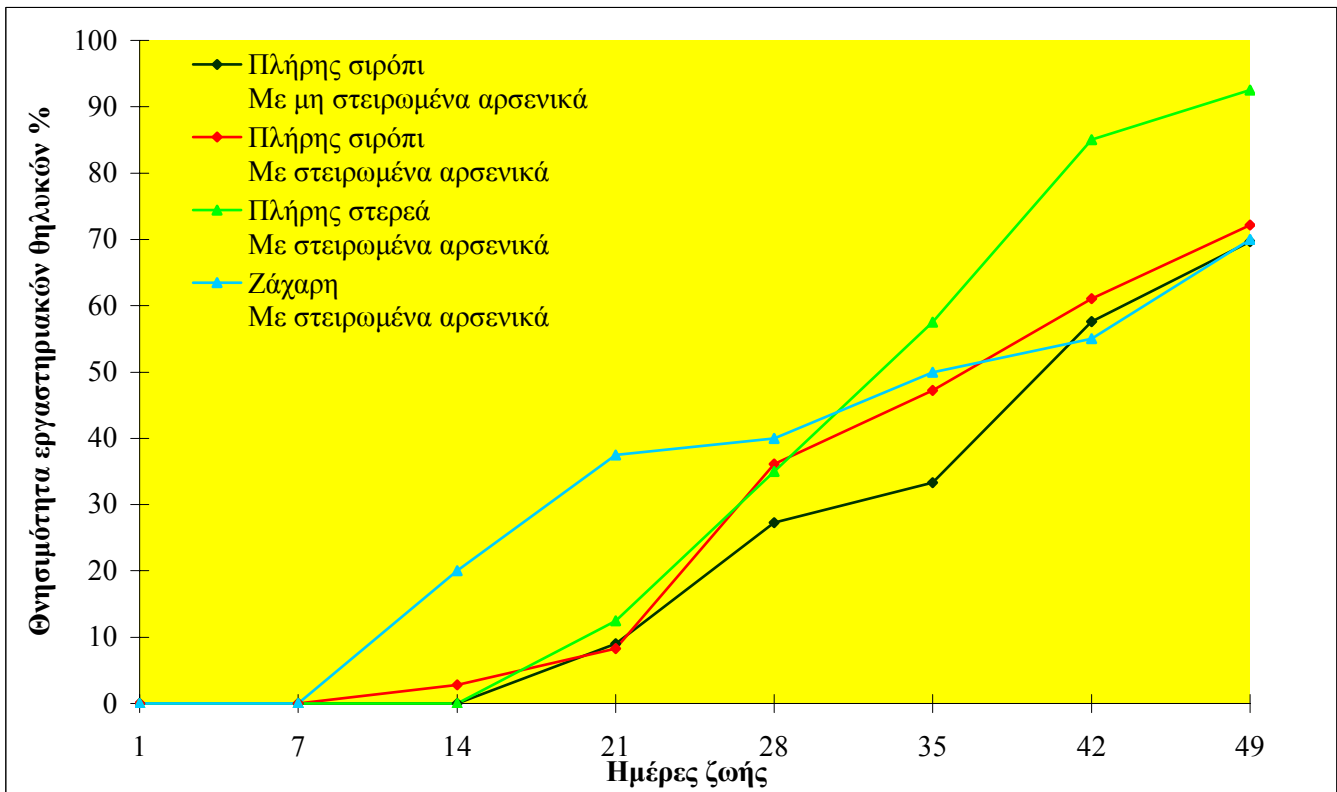


**Σχήμα 22:** Επιβίωση εργαστηριακών μη στειρωμένων θηλυκών που συζεύχθηκαν με εργαστηριακά στειρωμένα αρσενικά με δίαιτα: (α) κρυσταλλική ζάχαρη, (β) στέρηση τροφής με σκέτο νερό στο χρονικό διάστημα των 49 ημερών ζωής (2 επαναλήψεις,  $n_{\alpha}=40$ ,  $n_{\beta}=39$ ).

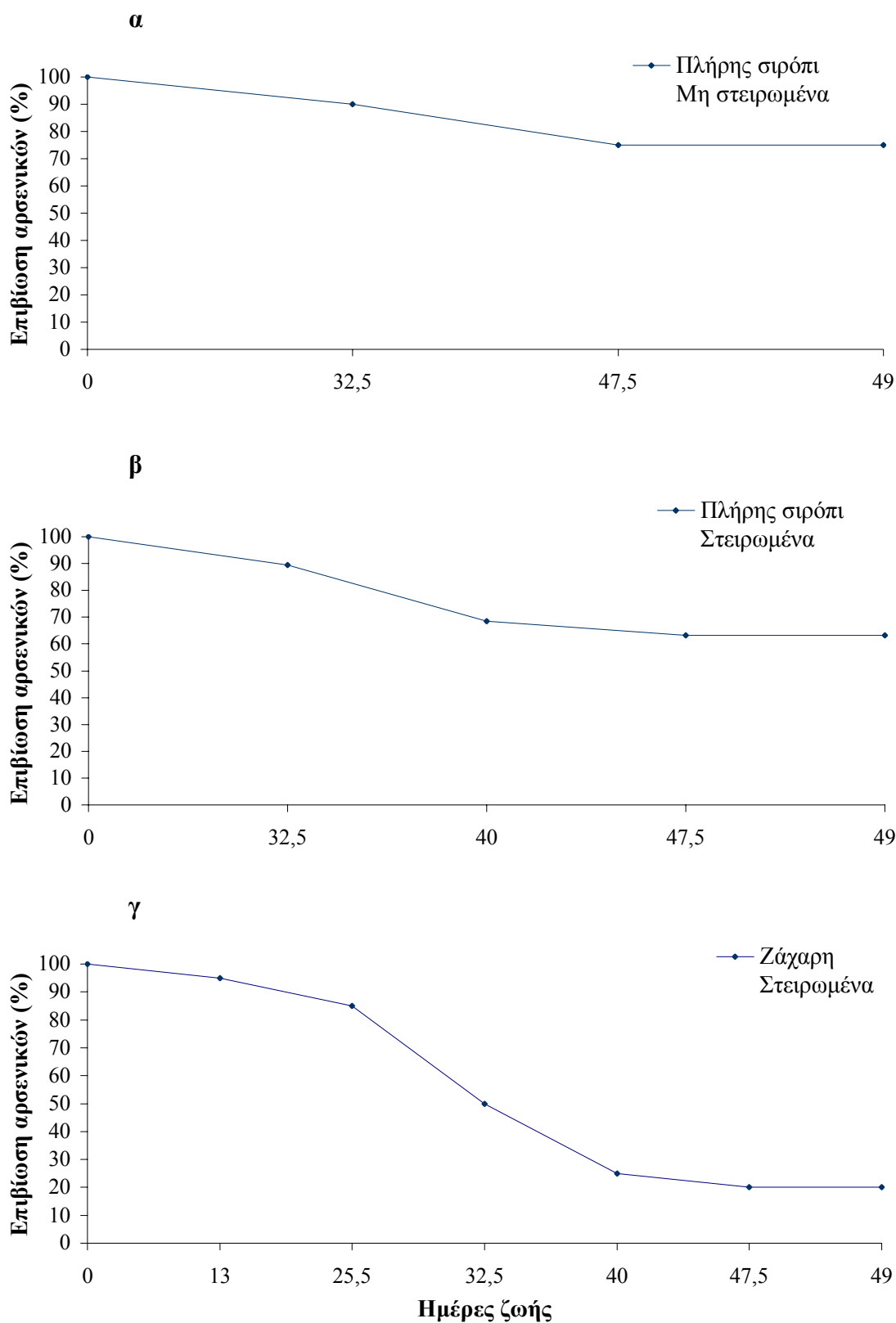
**α**



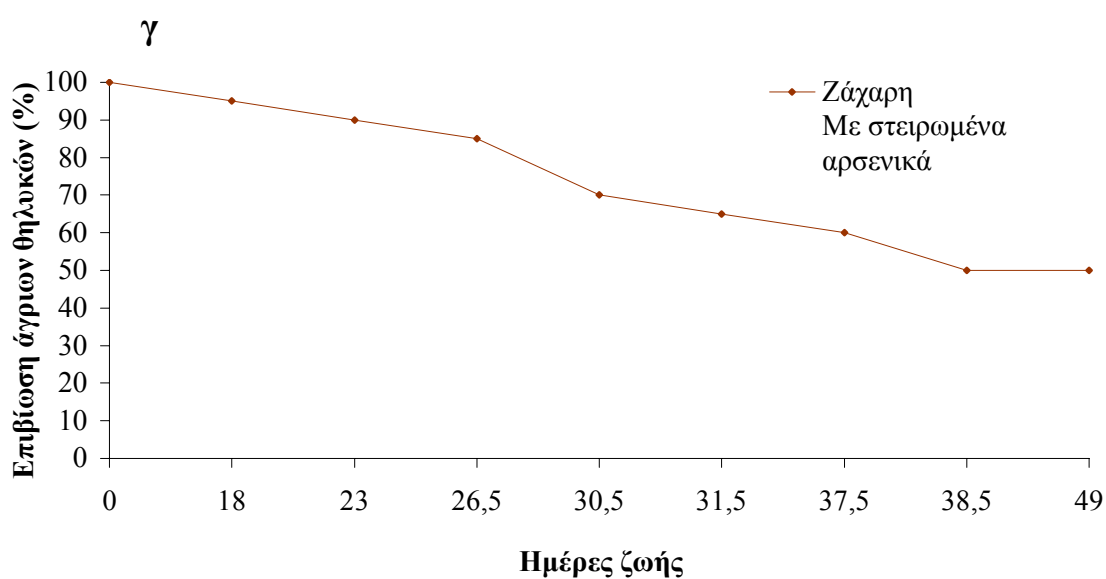
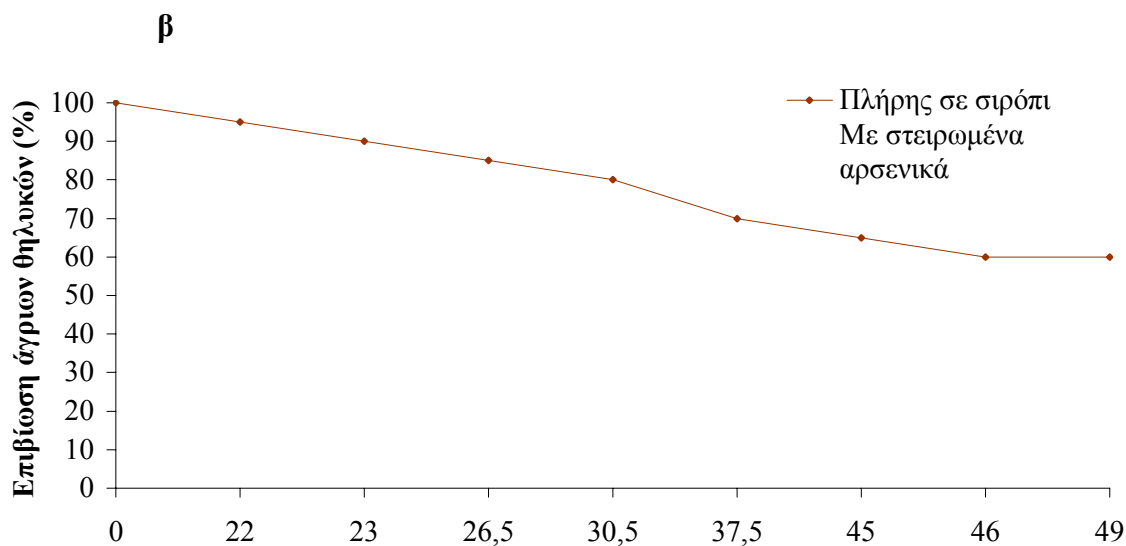
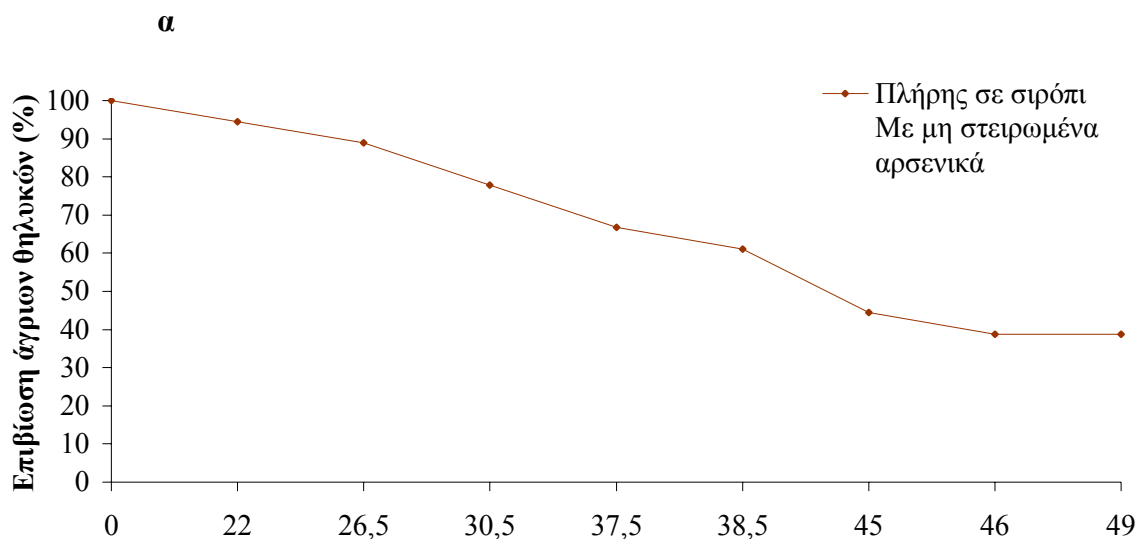
**β**



**Σχήμα 23:** Θνησιμότητα εργαστηριακών εντόμων σε χρονικό διάστημα 49 ημερών: (α) στερωμένων και μη στερωμένων αρσενικών που συζεύχθηκαν σε ζευγάρια με (β) εργαστηριακά μη στερωμένα θηλυκά σε τρεις διαφορετικούς διατροφικούς χειρισμούς, πλήρη τροφή εκτροφής σε στερεά μορφή, πλήρη τροφή σε σιρόπι και ζάχαρη.

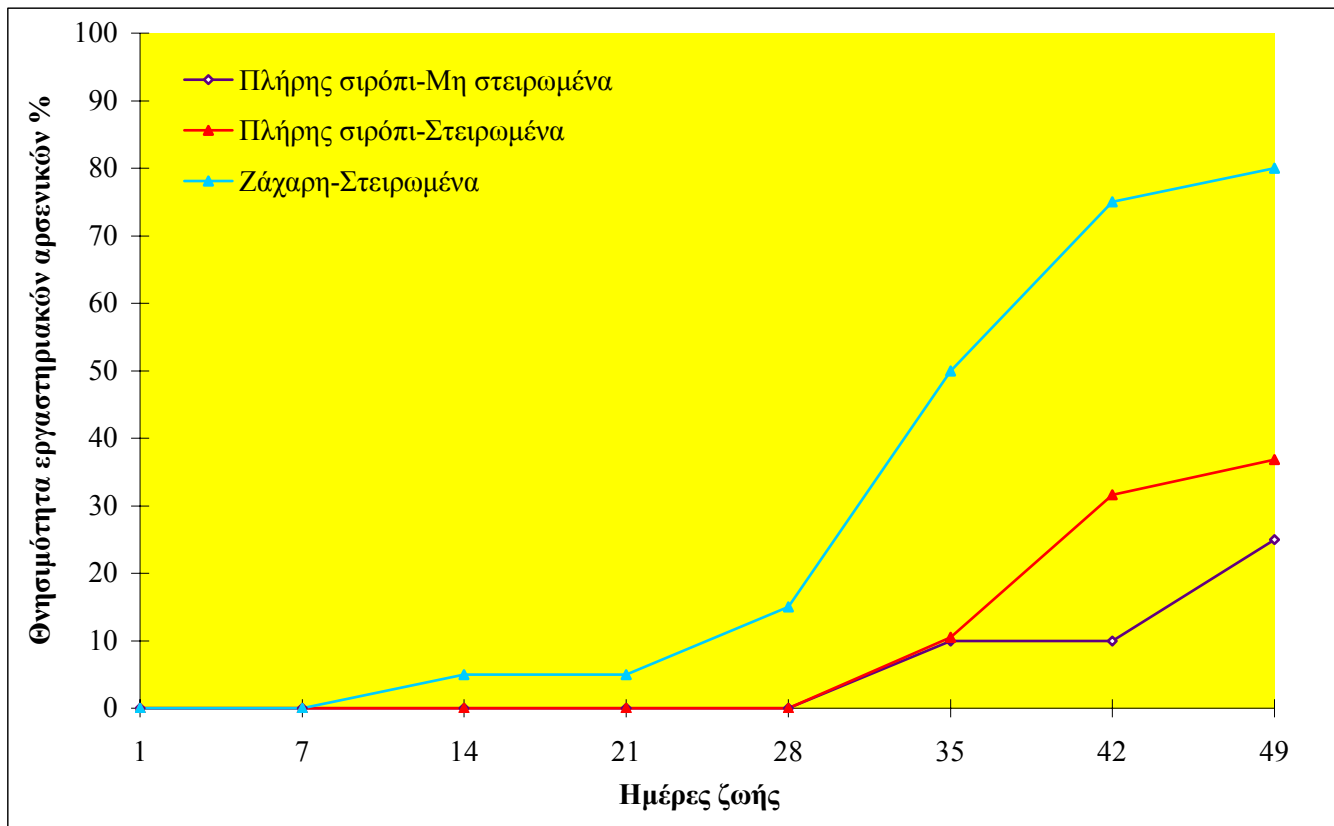


**Σχήμα 24:** Επιβίωση 49 ημερών: (α) εργαστηριακών μη στειρωμένων αρσενικών που συζεύχθηκαν με άγρια θηλυκά με δίαιτα πλήρους τροφής σε σιρόπι και στειρωμένων εργαστηριακών αρσενικών που επίσης συζεύχθηκαν με άγρια θηλυκά (β) με δίαιτα πλήρους τροφής σε σιρόπι και (γ) ζάχαρη ( $n_{\alpha}=20$ ,  $n_{\beta}=19$ ,  $n_{\gamma}=20$ ).



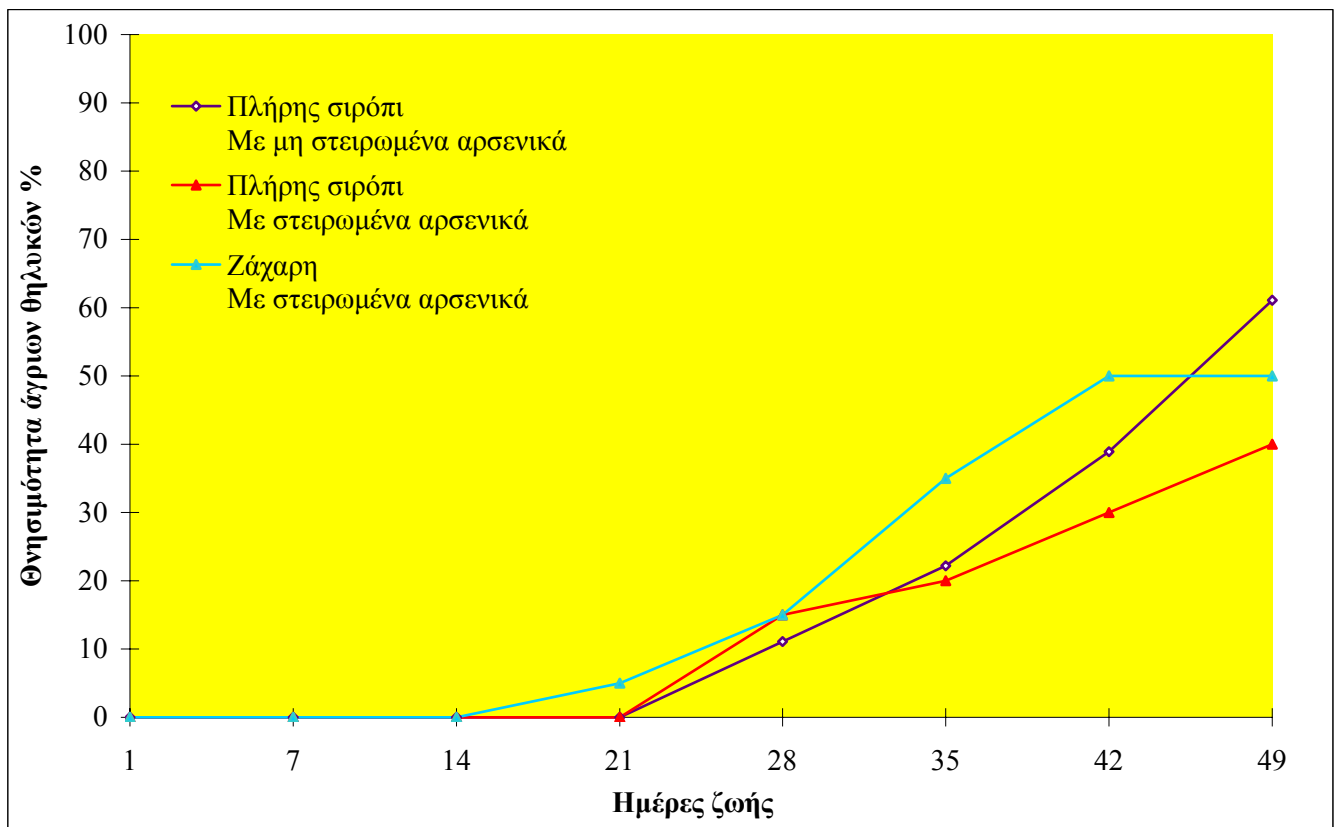
**Σχήμα 25:** Επιβίωση 49 ημερών άγριων θηλυκών που συζεύχθηκαν: (α) με εργαστηριακά μη στειρωμένα αρσενικά με δίαιτα σιρόπι πλήρους τροφής εκτροφής, (β) με εργαστηριακά στειρωμένα αρσενικά με δίαιτα επίσης σιρόπι πλήρους τροφής και (γ) με εργαστηριακά στειρωμένα αρσενικά με δίαιτα κρυσταλλική ζάχαρη ( $n_{\alpha}=18$ ,  $n_{\beta}=20$  και  $n_{\gamma}=20$ ).

**α**

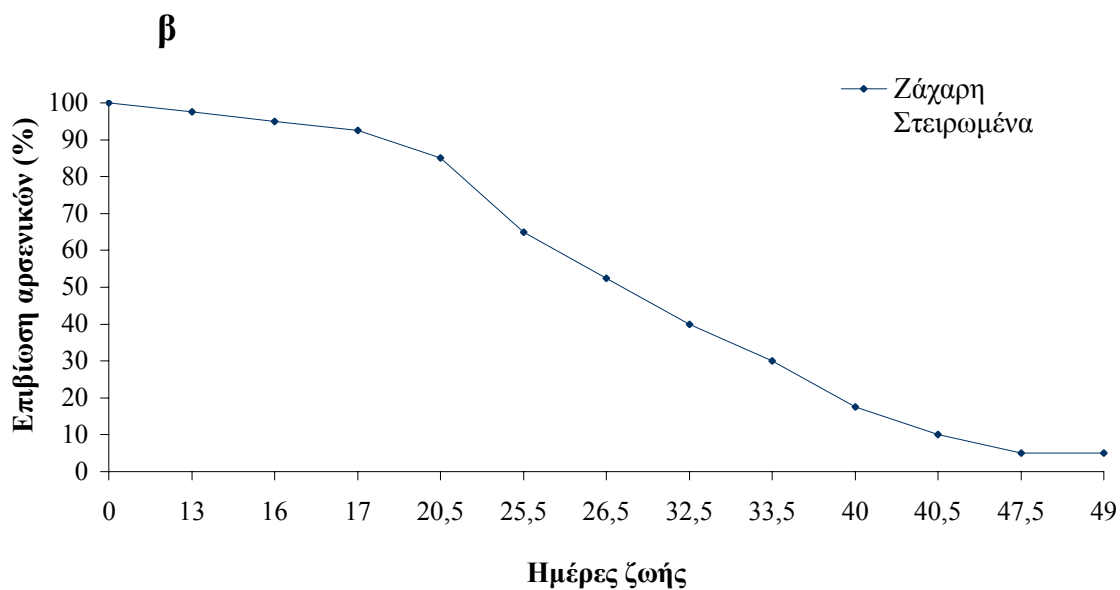
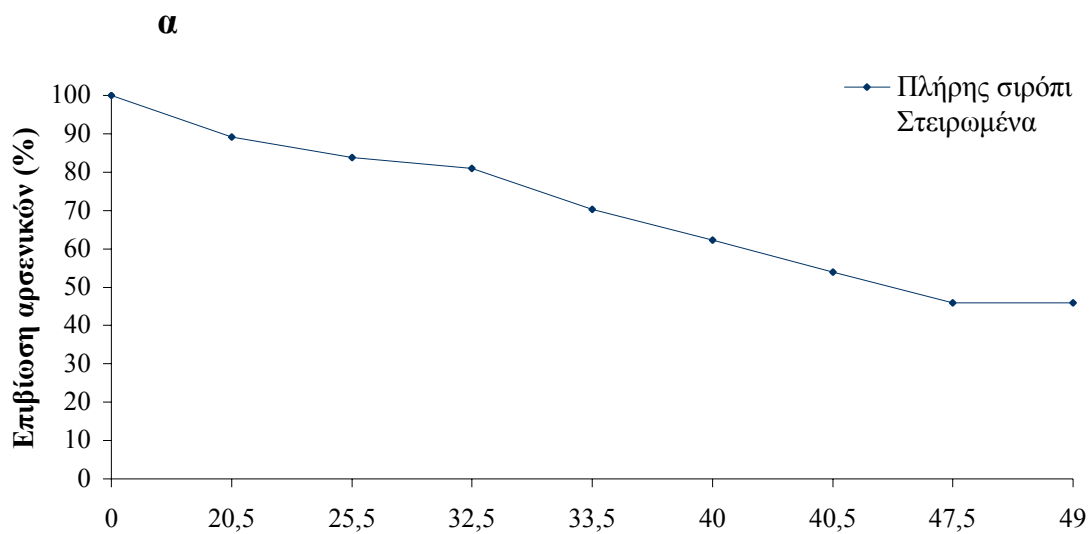


**β**

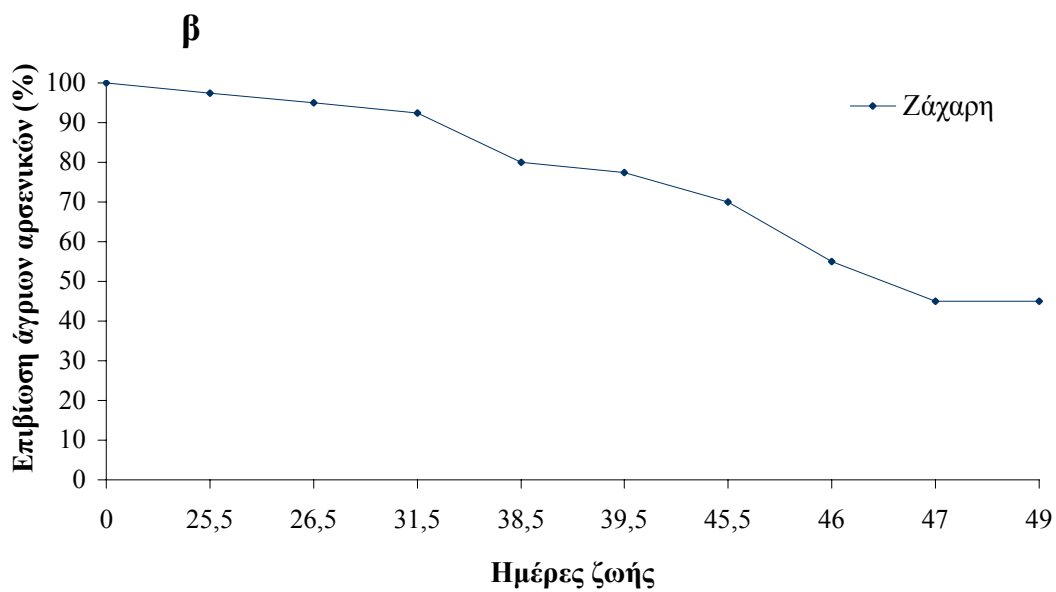
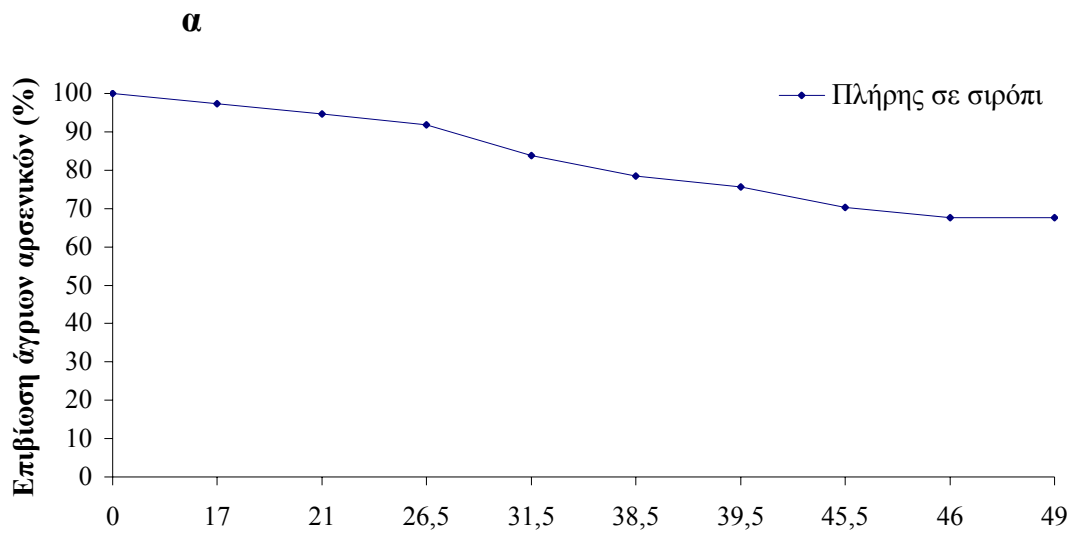




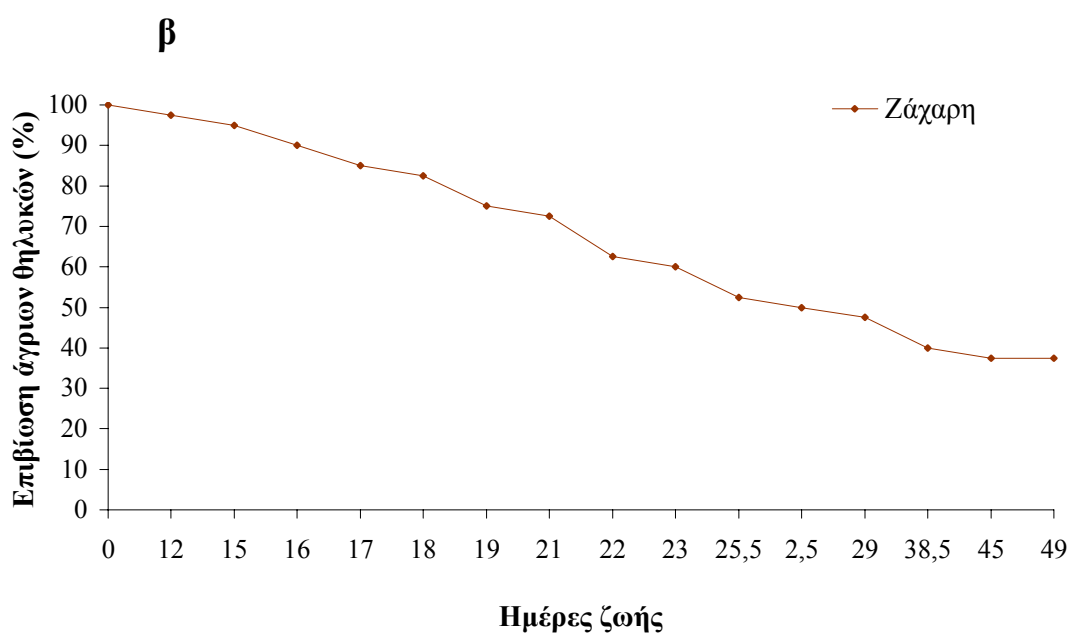
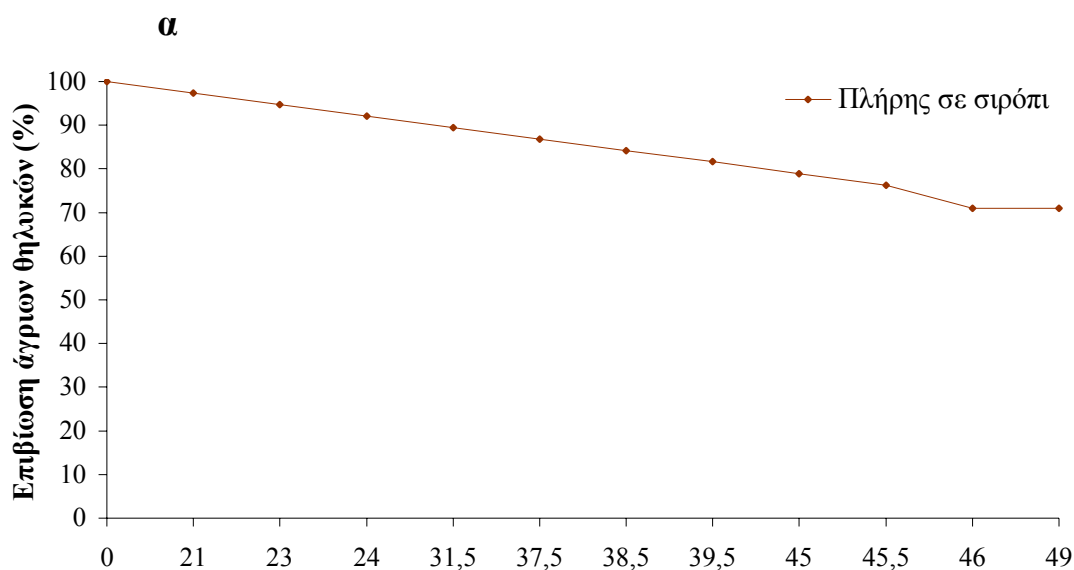
**Σχήμα 26:** Θνησιμότητα σε χρονικό διάστημα 49 ημερών: (α) στερωμένων και μη στερωμένων αρσενικών που συζεύχθηκαν σε ζευγάρια με (β) άγρια θηλυκά σε δύο διαφορετικούς διατροφικούς χειρισμούς, πλήρη τροφή εκτροφής σε σιρόπι και ζάχαρη.



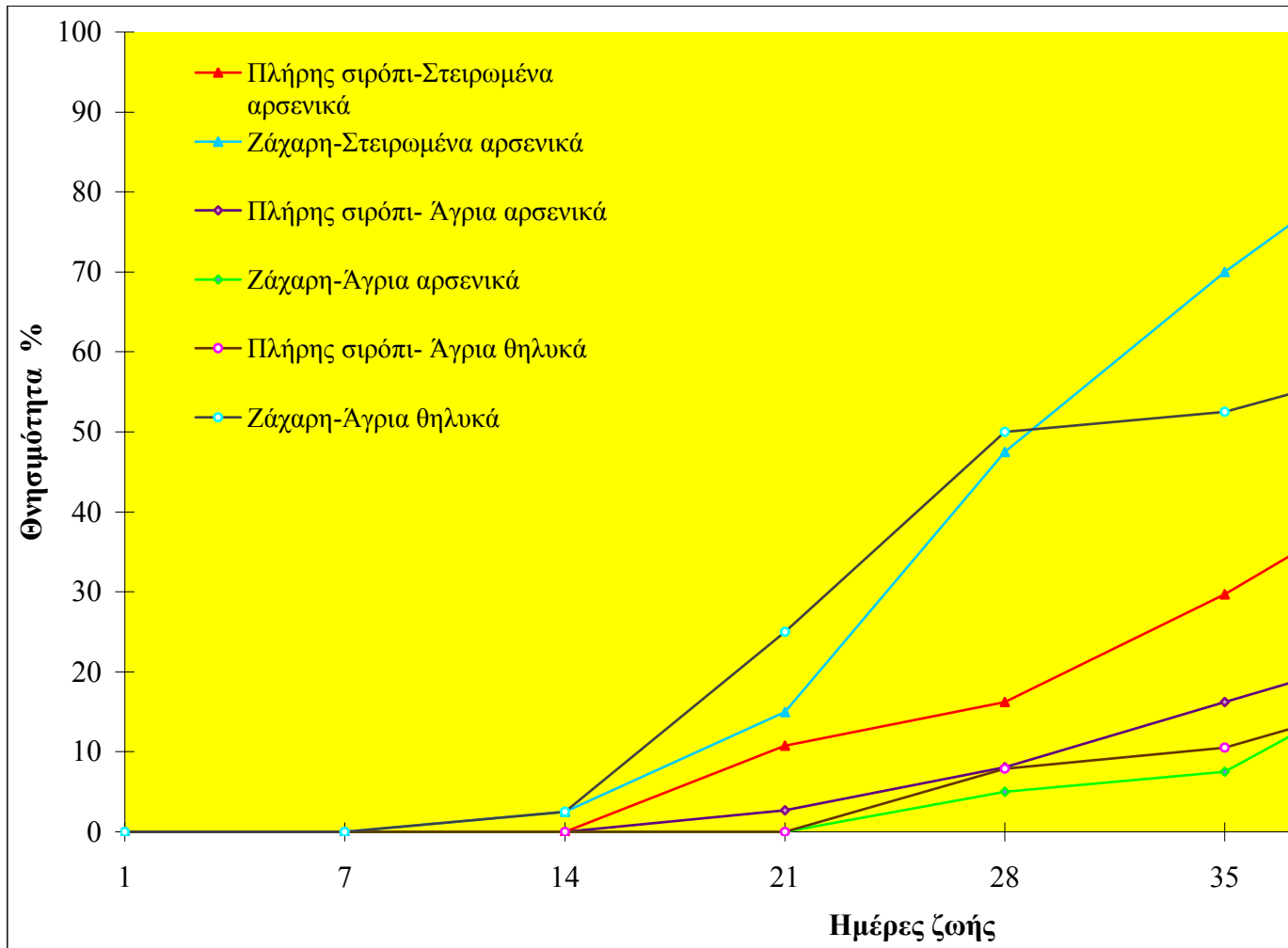
**Σχήμα 27:** Επιβίωση 49 ημερών εργαστηριακών στερωμένων αρσενικών που συζεύχθηκαν με άγρια θηλυκά σε συνθήκες ανταγωνισμού με άγρια αρσενικά (1:1:1) με διαίτα: (α) σιρόπι πλήρους τροφής εκτροφής και (β) κρυσταλλική ζάχαρη (2 επαναλήψεις,  $n_{\alpha}=37$  και  $n_{\beta}=40$ ).



**Σχήμα 28:** Επιβίωση 49 ημερών άγριων αρσενικών που συζεύχθηκαν με άγρια θηλυκά σε συνθήκες ανταγωνισμού με εργαστηριακά στειρωμένα αρσενικά (1:1:1) με δίαιτα: (α) σιρόπι πλήρους τροφής εκτροφής και (β) κρυσταλλική ζάχαρη (2 επαναλήψεις,  $n_{\alpha}=37$  και  $n_{\beta}=40$ ).



**Σχήμα 29:** Επιβίωση 49 ημερών άγριων θηλυκών που συζεύχθηκαν σε συνθήκες ανταγωνισμού (1:1:1) με εργαστηριακά στειρωμένα αρσενικά και άγρια αρσενικά με δίαιτα: (α) σιρόπι πλήρους τροφής εκτροφής και (β) κρυσταλλική ζάχαρη (2 επαναλήψεις,  $n_{\alpha}=38$  και  $n_{\beta}=40$ ).



**Σχήμα 30:** Θνησιμότητα εργαστηριακών στειωμένων και άγριων αρσενικών που συζεύχθηκαν σε συνθήκες ανταγωνισμού με άγρια θηλυκά σε δύο διαφορετικούς διατροφικούς χειρισμούς, πλήρη τροφή εκτροφής σε σιρόπι και σκέτη ζάχαρη στο χρονικό διάστημα των 49 ημερών.

## 4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ-ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

### 4.1. Συμπεριφορά σύζευξης

Σύμφωνα με τα αποτελέσματα αυτής της μελέτης τα δύο στελέχη της μύγας της Μεσογείου, άγριο και εργαστηριακό, ανεξάρτητα από την διατροφική τους κατάσταση βρέθηκε να διαφέρουν ως προς την συζευκτική συμπεριφορά σε συνθήκες μικρού κλουβιού, σε σταθερή θερμοκρασία και φωτοπερίοδο εργαστηρίου. Μεταξύ των δύο στελεχών το εργαστηριακό φάνηκε να συζευγνύεται σαφώς ευκολότερα από ότι το άγριο. Τα θηλυκά των δύο στελεχών διαφέρουν ως προς την ευκολία σύζευξης. Τα άγρια θηλυκά συζευγνύονται με εργαστηριακά αρσενικά με μικρότερη συχνότητα σε σύγκριση με τα εργαστηριακά θηλυκά. Επίσης παρατηρήθηκε πολύ χαμηλή απόδοση των άγριων αρσενικών στις συζεύξεις τους με τα άγρια θηλυκά. Στα άγρια στελέχη ακόμα και σε συνθήκες αγρού αναφέρεται πάντοτε περιορισμένος αριθμός συζεύξεων σε σχέση με τα εργαστηριακά (Whittier et al., 1992, Shelly et al., 1994, Shelly and Whittier, 1996).

Από τα δεδομένα αυτής της μελέτης δεν έχουμε συγκριτικά στοιχεία για την συμπεριφορά των άγριων αρσενικών με εργαστηριακά θηλυκά παρόλο που τα εργαστηριακά θηλυκά είναι επιδεκτικότερα στη σύζευξη σε σχέση με τα άγρια.

Σε εργαστηριακή μελέτη στη Χαβάη (Arita, 1979) όταν ανταγωνίστηκαν εργαστηριακά με άγρια αρσενικά για εργαστηριακά θηλυκά, υπερτερούσαν σημαντικά τα εργαστηριακά αρσενικά πιθανόν λόγω της επιλεκτικής προσαρμογής τους στις συνθήκες του εργαστηρίου που τους εξασφαλίζει το πλεονέκτημα να επιδεικνύουν πιο δραστήρια σεξουαλική συμπεριφορά. Αντίθετα σε φυσικές συνθήκες οι εργαστηριακές μύγες επηρεάζονται από μη ελεγχόμενους παράγοντες που δρουν αρνητικά στην συζευκτική τους ανταγωνιστικότητα. Γενικά έχει αναφερθεί σε συνθήκες αγρού τα αρσενικά των στελεχών μαζικής εκτροφής να μην καταφέρνουν συνήθως να ζευγαρώσουν με επιτυχία με τα άγρια θηλυκά (Rössler, 1975, Wong et al., 1983, McInnis et al., 1996, Shelly and Whittier, 1996).

Η σεξουαλική επιλογή φαίνεται να είναι πολύ σημαντική στη σύζευξη της μύγας της Μεσογείου. Η σημασία της επιλογής που ασκεί το θηλυκό ως μηχανισμού διατήρησης της γενετικής βάσης ενός πληθυσμού είναι αποδεδειγμένη. Τα θηλυκά των άγριων στελεχών θα μπορούσαν να είναι ευαίσθητα σε κάθε αλλαγή της συζευκτικής συμπεριφοράς των αρσενικών που αντανακλά αναπαραγωγικές ατέλειες γι' αυτό κάθε πρόγραμμα ελέγχου άγριων πληθυσμών της μύγας που εξαρτάται από την ικανότητα των εργαστηριακών αρσενικών να ανταγωνιστούν με τα άγρια αρσενικά για άγρια θηλυκά πρέπει να λαμβάνει υπόψη την αναπαραγωγική ανεπάρκεια των εργαστηριακών αρσενικών. Όμως ακόμα δεν μπορεί να δοθεί έμφαση στο ρόλο της σεξουαλικής επιλογής στην εφαρμογή ενός τέτοιου προγράμματος και είναι χρήσιμο να μελετηθούν με περισσότερη λεπτομέρεια οι επιλογές που συμβαίνουν στα κλουβιά μαζικής εκτροφής ώστε να προσδιοριστούν οι διαφορές στη σεξουαλική και συζευκτική συμπεριφορά των αρσενικών στα στελέχη μαζικής εκτροφής εφόσον ευθύνονται οι διαφορές στα σεξουαλικά ερεθίσματα των αρσενικών για την αποδοχή ή την μη αποδοχή τους από τα άγρια θηλυκά.

Η επιλογή που ασκείται στα κλουβιά μαζικής εκτροφής συμβάλλει σημαντικά στην γρήγορη εξελικτική διαφοροποίηση ιδιαίτερων χαρακτήρων μορφολογίας και συμπεριφοράς. Η ηλικία σεξουαλικής ωρίμανσης, η απόσταση μεταξύ των αρσενικών και μεταξύ θηλυκού και αρσενικού κατά την έναρξη του ζευγαρώματος, η απουσία ολοκληρωμένης σεξουαλικής επίδειξης, η δυσκολία απόκρισης του θηλυκού στη σύζευξη χωρίς τις οσμές φρούτων, η επιθετικότητα των αρσενικών, η διάρκεια σύζευξης, είναι μερικά από τα χαρακτηριστικά μεγάλης σημασίας της συζευκτικής δραστηριότητας που βρίσκονται κάτω από ισχυρά κατευθυνόμενη επιλογή και παρουσιάζουν γρήγορη διαφοροποίηση στα στελέχη μαζικής

εκτροφής με αποτέλεσμα την διαφοροποίηση τους από τα άγρια (Wong and Nakahara, 1978, Lance and McInnis, 1993, Briceno and Eberhard, 1998).

Όταν βρέθηκαν άγρια και εργαστηριακά έντομα σε συνθήκες συνωστισμού η συζευκτική συμπεριφορά ήταν συντομότερη και στα δύο στελέχη αλλά περισσότερο στα εργαστηριακά (Briceno and Eberhard, 1998). Η διαδικασία του ζευγαρώματος είναι δύσκολο να ολοκληρωθεί χωρίς διακοπές και ανταγωνιστικές συγκρούσεις με άλλα αρσενικά, ενώ ευνοούνται οι γρήγορες αποφάσεις των θηλυκών και λόγω των βίαιων προσεγγίσεων σύζευξης ευνοείται επίσης η δεκτικότητα των θηλυκών. Είναι φανερό ότι η επιμονή των αρσενικών ίσως κάνει την αντίσταση των θηλυκών να κοστίζει περισσότερο από ότι η αποδοχή τους για σύζευξη. Οι συνθήκες υψηλής πυκνότητας και συνωστισμού στην εκτροφή ευνοούν τις σύντομες συζεύξεις σε διάστημα τουλάχιστον 80 γενιών (Briceno and Eberhard, 1998). Σύμφωνα με τους ίδιους ερευνητές επειδή οι άγριες μύγες είναι δύσκολο να προσαρμοστούν σε συνθήκες αιχμαλωσίας τα εκτρεφόμενα στελέχη διαμορφώνονται από λίγα θηλυκά που προσαρμόζονται να εναποθέτουν αυγά, διατηρούνται για πολλές γενιές και συχνά καταλήγουν να είναι αποτέλεσμα χειρισμών επιλογής στους οποίους προσαρμόζονται και από τους οποίους ευνοούνται και επιλέγονται με συνέπεια να συζευγνύονται σε συνθήκες και κατά τρόπο που διαφέρει δραματικά από τον άγριο πληθυσμό από τον οποίο προήλθαν.

Η μύγα της Μεσογείου κατάγεται από την Αφρική και σύμφωνα με γενετικές αναλύσεις έχει υποστεί διαδοχικές πληθυσμιακές στενωπούς μέχρι να εγκατασταθεί στην περιοχή της Μεσογείου (Huettel et al., 1980). Συνεπώς το συγκεκριμένο εργαστηριακό στέλεχος προερχόμενο από Αιγυπτιακές άγριες μύγες είναι διαφορετικό από τον άγριο ντόπιο πληθυσμό, όμως και πάλι δεν είναι σαφές αν οι διαφορές αυτές οφείλονται κυρίως στη γεωγραφική διαφοροποίηση ή στο ιστορικό της μαζικής εκτροφής. Εξάλλου ο Αιγυπτιακός πληθυσμός απ' όπου προήλθε το εργαστηριακό στέλεχος πιθανόν να έχει μεγαλύτερη γενετική ποικιλότητα από ότι ο ντόπιος άγριος πληθυσμός που να επιτρέπει την γρήγορη ανταπόκριση στην επιλογή κάτω από τις συνθήκες μαζικής εκτροφής.

Στην μελέτη αυτή σε συνθήκες μικρού κλουβιού δεν φάνηκε να υπάρχει ιδιαίτερη σεξουαλική απομόνωση μεταξύ των εργαστηριακών στερωμένων και μη αρσενικών και των άγριων θηλυκών. Μάλιστα σε ζευγάρια συζεύχθηκαν σε πολύ υψηλά ποσοστά 65-80%, ενώ στις συνθήκες ανταγωνισμού με άγρια αρσενικά τα εργαστηριακά στερωμένα αρσενικά ήταν πολύ ανταγωνιστικά ιδιαίτερα στην δίαιτα πρωτεΐνης όπου συζεύχθηκαν 3,5 φορές περισσότερο με τα άγρια θηλυκά από ότι τα αντίστοιχα άγρια αρσενικά. Τα εργαστηριακά αρσενικά λόγω των συνθηκών εκτροφής και της ασκούμενης πίεσης επιλογής που υφίστανται έχουν χάσει κάποια χαρακτηριστικά στην επίδειξη σεξουαλικής συμπεριφοράς που αναγνωρίζουν τα άγρια θηλυκά αλλά ταυτόχρονα αυξάνουν την δυνατότητα σύζευξης με την αυξημένη επιθετικότητα που αναπτύσσουν. Σε αντίθεση με τα άγρια αρσενικά ψάχνουν μόνο περιστασιακά για θέση επίδειξης. Συνήθως κινούνται επιθετικά προς τα θηλυκά μέσα στο κλουβί και όταν πλησιάσουν ένα θηλυκό αμέσως ξεκινούν να κινούν τα φτερά με κατεύθυνση προς αυτό. Εάν το θηλυκό απομακρυνθεί τότε το ακολουθούν, ενώ τα άγρια περιμένουν στην περιοχή τους να τους επισκεφθεί ξανά άλλο θηλυκό. Σε ελεγχόμενες εργαστηριακές συνθήκες, με περιορισμένο χώρο, αυξημένο αριθμό εντόμων και αφθονία τροφής και νερού τα εργαστηριακά αναπτύσσουν καλύτερη προσαρμογή από τα άγρια αρσενικά. Τα άγρια αρσενικά από την άλλη μεριά έχουν το σύστημα σεξουαλικής επίδειξης που αναγνωρίζουν τα άγρια θηλυκά αλλά καθυστερούν περισσότερο κατά την επίδειξη καθώς είναι περισσότερο πολύπλοκη σε σχέση με αυτή των εργαστηριακών. Έτσι τα άγρια θηλυκά, σε συνθήκες ανταγωνισμού στο εργαστήριο, προσπαθώντας να επιλέξουν το κατάλληλο αρσενικό με τα κριτήρια που αναγνωρίζουν, προτιμούν ή υποκύπτουν στην επιθετικότητα των εργαστηριακών αρσενικών από την γνώριμη και πολύπλοκη σεξουαλική επίδειξη των άγριων με αποτέλεσμα τα εργαστηριακά αρσενικά να επιτυγχάνουν υψηλές επιδόσεις επιτυχημένων συζεύξεων στο εργαστήριο.

Παρόλο που η στέρωση προκαλεί επίσημα επίδραση στην σεξουαλική συμπεριφορά των εργαστηριακών αρσενικών, αποτελέσματα πειραμάτων με εργαστηριακό στέλεχος στη Χαβάη (Arita, 1979) έδειξαν ότι τα στερωμένα εργαστηριακά αρσενικά ήταν τουλάχιστον

το ίδιο ανταγωνιστικά με τα άγρια στις συζεύξεις με άγρια θηλυκά και δεν υπήρξε ιδιαίτερη προτίμηση των άγριων θηλυκών για τα στειρωμένα ή τα άγρια αρσενικά. Επίσης σύμφωνα με την ίδια μελέτη τα στειρωμένα αρσενικά δεν ήταν σημαντικά λιγότερο ανταγωνιστικά από τα άγρια αρσενικά στις συζεύξεις με εργαστηριακά θηλυκά, πράγμα που αποδεικνύει ότι η στειρώση δεν επέδρασε στα εργαστηριακά.

Η γρηγορότερη ανάπτυξη του αναπαραγωγικού συστήματος και η μικρότερη ηλικία σύζευξης των εκτρεφόμενων σε σχέση με τα άγρια έντομα είναι χαρακτηριστικά των φρουτομυγών τόσο στην μύγα της Μεσογείου (Wong and Nakahara, 1978), όσο στην μύγα του πεπονιού *Dacus cucurbitae* (Kuba and Koyama, 1982) και στην μύγα της Καραϊβικής *Anasterpha suspensa* (Mazomenos et al., 1977). Επίσης στον δάκο της ελιάς, *Dacus oleae*, έχουν αναφερθεί σημαντικές διαφορές στην σεξουαλική ωρίμανση και στην αναπαραγωγή μεταξύ εργαστηριακών και άγριων στελεχών (Economopoulos, 1980) καθώς και σε χαρακτηριστικά συμπεριφοράς και φυσιολογίας (Tsiropoulos, 1980, 1983).

Μεταξύ εργαστηριακών και άγριων αρσενικών της μύγας της Μεσογείου δεν υπάρχει σημαντική χρονική διαφορά στην αναπαραγωγική ωρίμανση, δηλαδή στην παρουσία ώριμου σπέρματος (Arita, 1982). Εργαστηριακά στειρωμένα αρσενικά (14 Krad, μια ημέρα πριν την έξοδο) βρέθηκαν να είναι 95% αναπαραγωγικά ώριμα 1 ώρα και 96,7% 24 ώρες μετά την έξοδο και άγρια αρσενικά που εκτράφηκαν σε προσβεβλημένα φρούτα βρέθηκαν 100% αναπαραγωγικά ώριμα αμέσως μετά την έξοδο. Επίσης μεταξύ εργαστηριακών στειρωμένων και μη στειρωμένων η στειρώση δεν επηρεάζει την αναπαραγωγική ωριμότητα (Arita, 1982). Στα εργαστηριακά αρσενικά η αναπαραγωγική ωριμότητα επιτυγχάνεται αμέσως μετά την έξοδο και η σεξουαλική τουλάχιστον 2 μέρες αργότερα, ενώ τα θηλυκά είναι σεξουαλικά ώριμα 2 ημέρες μετά την έξοδο αλλά μέχρι την ηλικία των τεσσάρων ημερών δεν είναι αναπαραγωγικά ώριμα. Συγκριτικά η σεξουαλική ωριμότητα και στα δύο φύλα επιτυγχάνεται περίπου στην ίδια ηλικία, ενώ η αναπαραγωγική διαφέρει κατά 4 ημέρες, όμως όταν τοποθετηθούν αμέσως μετά την έξοδο στο ίδιο κλουβί θηλυκά και αρσενικά εργαστηριακά έντομα δεν συμβαίνουν συζεύξεις μέχρι να γίνουν τριών ημερών (Arita, 1979).

Οι Katiyar και Ramirez (1970) αναφέρουν ότι σε στειρωμένα αρσενικά (10 Krad, μια ημέρα πριν την έξοδο) η ηλικία πρώτης σύζευξης ήταν 4<sup>η</sup> – 5<sup>η</sup> ημέρα με το 60-80% των συζεύξεων σ' αυτό το διάστημα, ενώ υψηλή συχνότητα συζεύξεων παρατήρησαν και την 3<sup>η</sup> ημέρα. Επίσης με στειρωμένα αρσενικά (16 Krad, 2 ημέρες πριν την έξοδο) οι Wong και Nakahara (1978) παρατήρησαν στο εργαστήριο ότι 100% των εργαστηριακών θηλυκών συζεύχθηκαν μέχρι την 4<sup>η</sup> ημέρα και μόνο 65% των άγριων θηλυκών μέχρι την 10<sup>η</sup> ημέρα από την έξοδο.

Σε πειράματα ανταγωνιστικής σύζευξης σε κλουβιά υπαίθρου με ανάμεικτους πληθυσμούς εργαστηριακών στειρωμένων, μη στειρωμένων και άγριων αρσενικών με εργαστηριακά και άγρια θηλυκά η ταχύτητα σύζευξης ήταν μεγαλύτερη στα μη στειρωμένα αρσενικά συγκρινόμενη και με αυτή των άγριων αρσενικών, ενώ στα στειρωμένα ήταν μειωμένη (Wong et al., 1983). Στην ίδια μελέτη η προτίμηση των θηλυκών ήταν μεγαλύτερη για αρσενικά ίδιου τύπου, αλλά στα στειρωμένα αρσενικά ήταν τυχαία ίσως λόγω της διαφορετικής ταχύτητας σύζευξης. Η στειρώση με ακτινοβολία (10 Krad, 2 ημέρες πριν την έξοδο) μειώνει την ικανότητα σύζευξης και καθυστερεί την ανταπόκριση στη σύζευξη (Holbrook and Fujimoto, 1970, Chambers, 1977).

Σύμφωνα με τα αποτελέσματα αυτής της μελέτης τα εργαστηριακά αρσενικά στα ζευγάρια με εργαστηριακά θηλυκά ξεκίνησαν να συζευγνύονται από την 2<sup>η</sup> ημέρα της ζωής τους, ενώ στα ζευγάρια με άγρια θηλυκά από την 3<sup>η</sup> ημέρα των αρσενικών και την 9<sup>η</sup> αντίστοιχα των άγριων θηλυκών. Η μέση ηλικία σεξουαλικής ωριμότητας στα εργαστηριακά ζευγάρια εντόμων κυμαίνεται στις 3,4-4 ημέρες με μικρό προβάδισμα στα μη στειρωμένα αρσενικά με δίαιτα σιρόπι πλήρους τροφής τα οποία ήταν και τα μόνα που κατάφεραν να ολοκληρώσουν τις συζεύξεις τους στο διάστημα των 5 ημερών ζωής, ενωρίτερα από τα αντίστοιχα στειρωμένα στην ίδια δίαιτα και στις δίαιτες στερεάς πλήρους τροφής και ζάχαρης. Η ηλικία σεξουαλικής ωρίμανσης των μη στειρωμένων αρσενικών 3,4 ημέρες βρέθηκε παρόμοια με εκείνη που αναφέρεται από την Σερπετσιδάκη (1994) για το ίδιο στέλεχος στις 3,6 ημέρες. Η



στείρωση δεν φάνηκε να διαφοροποιεί σε σημαντικό βαθμό την συζευκτική δραστηριότητα των εργαστηριακών αρσενικών. Στην δίαιτα ζάχαρης παρατηρήθηκε το χαμηλότερο ποσοστό πρώτων συζεύξεων στο αντίστοιχο διάστημα και σχετική καθυστέρηση έναρξης συζεύξεων σε σχέση με όλους τους υπόλοιπους χειρισμούς.

Αντίθετα στα ζευγάρια εργαστηριακών αρσενικών με άγρια θηλυκά προβάδισμα κατά μέσο όρο είχε η δίαιτα με ζάχαρη, ενώ τα μη στειρωμένα αρσενικά στο σιρόπι καθυστέρησαν περισσότερο και από τα αντίστοιχα στειρωμένα. Η ηλικία πρώτης σύζευξης των εργαστηριακών αρσενικών στις συζεύξεις με άγρια θηλυκά ήταν κατά μέσο όρο 4,5-7,2 ημέρες μεγαλύτερη από ότι με τα εργαστηριακά θηλυκά, ενώ στον ανταγωνισμό σύζευξης τα στειρωμένα αρσενικά συζεύχθηκαν ενωρίτερα στις 3,6 ημέρες στη δίαιτα με ζάχαρη και στις 4,6 ημέρες στο σιρόπι. Αντίθετα τα άγρια αρσενικά, που συζεύχθηκαν κατά μέσο όρο στις 10-11 ημέρες καθυστέρησαν κατά μια ημέρα να συζευχθούν στη δίαιτα με ζάχαρη. Η μέση ηλικία πρώτης σύζευξης των άγριων θηλυκών που συζεύχθηκαν σε ζευγάρια με τα εργαστηριακά αρσενικά ήταν 10-13 ημέρες.

Το γενετικό υπόβαθρο ενός στελέχους σε συνδυασμό με την φυσιολογική του κατάσταση όπως αυτή διαμορφώνεται ποιοτικά και ποσοτικά από την διατροφή επηρεάζουν την σεξουαλική ωρίμανση και την σεξουαλική συμπεριφορά και σε άλλα είδη των Tephritidae, όπως στο σκουλήκι των μήλων *Rhagoletis pomonella* (Webster and Stoffolano, 1978) και στην μύγα της Καραϊβικής *Anasterpha suspensa* (Epsky and Heath, 1993, Landolt and Davis-Hernandez, 1993). Τα ενήλικα και στα δύο φύλα χρειάζονται πρωτεΐνη για την σεξουαλική τους ωρίμανση (Galun et al., 1985).

Οι Warburg και Yuval (1996) δοκιμάζοντας τις δίαιτες πλήρη τροφή εκτροφής και ζάχαρη σε ένα εκτρεφόμενο εργαστηριακό στέλεχος της μύγας της Μεσογείου στο Ισραήλ αναφέρουν ως μέση ηλικία πρώτης σύζευξης τις 4 ημέρες και στις δύο δίαιτες όπως προκύπτει και από αυτή τη μελέτη.

Οι Kaspi και Yuval (Ann. Ent. Soc. Amer., υπό δημοσίευση) εξετάζοντας την επίδραση των ίδιων τροφών τις πρώτες 4-8 ημέρες ζωής στην συζευκτική συμπεριφορά σε κλουβιά υπαίθρου βρήκαν ότι εργαστηριακά αρσενικά που τράφηκαν με πρωτεΐνη εξαπέλυαν περισσότερη φερομόνη και συζεύχθηκαν γρηγορότερα με άγρια θηλυκά από ότι τα στερημένα πρωτεΐνης, ενώ ανάλογα αποτελέσματα αναφέρονται και σε πειράματα με άγρια αρσενικά (Yuval et al., 1998).

Ως προς την επιτυχία και την διάρκεια πρώτης σύζευξης η στείρωση δεν φάνηκε να έχει κάποια σημαντική επίδραση στη δίαιτα με σιρόπι τόσο ανάμεσα στα εργαστηριακά ζευγάρια εντόμων όσο και στα ζευγάρια με άγρια θηλυκά. Τα στειρωμένα αρσενικά συγκρινόμενα με τα μη στειρωμένα στην ίδια δίαιτα παρουσίασαν 5% μεγαλύτερη συζευκτική δραστηριότητα στις συζεύξεις με εργαστηριακά και ακριβώς την ίδια (80%) στις συζεύξεις με άγρια θηλυκά. Συγκρίνοντας τις συζεύξεις που κατάφεραν με εργαστηριακά και με άγρια θηλυκά σε ζευγάρια, τα μη στειρωμένα αρσενικά είχαν 15% μεγαλύτερη επιτυχία ενώ τα στειρωμένα 20% με τα εργαστηριακά σε σχέση με τα άγρια θηλυκά. Αντίθετα παρουσιάστηκε διαφοροποίηση στο χρόνο επανασύζευξης στα εργαστηριακά ζευγάρια σε επίπεδο περίπου 10% με περισσότερες και μεγαλύτερης διάρκειας επανασυζεύξεις στα μη στειρωμένα αρσενικά. Η ακτινοβόληση ίσως να μειώνει την αποτελεσματικότητα των αρσενικών για επανασύζευξη (Chambers, 1977).

Τα αποτελέσματα αυτά δεν φαίνεται να συμφωνούν με εκείνα των Wong και Nakahara (1978) που παρατήρησαν μειωμένη συζευκτική ανταγωνιστικότητα στα εργαστηριακά λόγω στείρωσης με ακτινοβολία (16 Krad). Συγκρίνοντας συζεύξεις εργαστηριακών αρσενικών με εργαστηριακά και άγρια θηλυκά βρήκαν 25% μειωμένη συζευκτική δραστηριότητα με τα ίδια θηλυκά μετά από ακτινοβόληση. Επίσης σε πειράματα υπαίθρου τα μη στειρωμένα αρσενικά βρέθηκαν διπλάσια ανταγωνιστικά από τα στειρωμένα σε συζεύξεις με εργαστηριακά μη στειρωμένα θηλυκά (10 Krad, 2 ημέρες πριν την έξοδο) (Holbrook and Fujimoto, 1970, Chambers, 1977). Οι διαφορές αυτές ίσως οφείλονται στο διαφορετικό εργαστηριακό στέλεχος.

Ανάμεσα στα στειρωμένα αρσενικά που συζεύχθηκαν με εργαστηριακά θηλυκά σε διαφορετικές δίαιτες η συζευκτική επιτυχία κυμάνθηκε από 82-100% με την μέγιστη επιτυχία στα τρεφόμενα με σιρόπι πλήρους τροφής όπου συζεύχθηκαν όλα τα ζευγάρια, ενώ ως προς την μέση διάρκεια σύζευξης ξεχώρισαν τα αντίστοιχα μη στειρωμένα αρσενικά με  $162,2 \pm 47,9$  λεπτά. Ανάλογη συζευκτική συμπεριφορά παρουσιάστηκε και στα ζευγάρια με άγρια θηλυκά με μέγιστη μέση διάρκεια σύζευξης  $159,1 \pm 77,7$  λεπτά στα στειρωμένα αρσενικά με δίαιτα σιρόπι με τη διαφορά ότι οι συχνότητες σύζευξης ήταν χαμηλότερες (65-80%). Και στις δύο περιπτώσεις η δίαιτα με ζάχαρη είχε την μικρότερη συχνότητα σύζευξης και ενώ στα εργαστηριακά ζευγάρια παρουσίασε την μικρότερη διάρκεια πρώτης σύζευξης, 130 λεπτά, στα ζευγάρια με άγρια θηλυκά την μικρότερη διάρκεια παρουσίασαν τα στειρωμένα αρσενικά στη δίαιτα με σιρόπι.

Στον ανταγωνισμό σύζευξης τα στειρωμένα αρσενικά στην δίαιτα πρωτεΐνης παρουσίασαν σημαντική διαφορά τόσο στη μέση διάρκεια όσο και στην επιτυχία πρώτης σύζευξης που ήταν σχεδόν διπλάσια από ότι στα αντίστοιχα με δίαιτα ζάχαρη. Στις συζεύξεις των άγριων αρσενικών η μέση διάρκεια σύζευξης δεν διαφοροποιείται σημαντικά ανάμεσα στις δύο δίαιτες όμως η επιτυχία σύζευξης ήταν σχεδόν 2,5 φορές μεγαλύτερη στην δίαιτα με ζάχαρη. Η διατροφή με πρωτεΐνη έχει θετική επίδραση στη συζευκτική ικανότητα των αρσενικών και πρόσθετο προβάδισμα στην ποσότητα και την κατανομή του μεταφερόμενου σπέρματος κατά την σύζευξη σε σχέση με τα στερημένα πρωτεΐνης αρσενικά (Taylor and Yuval, 1999). Συζεύξεις που περιελάμβαναν αποθηκευμένο σπέρμα ήταν μεγάλης διάρκειας εάν το αρσενικό ήταν στερημένο πρωτεΐνης παρόλο που αναφέρουν ότι δεν υπήρξε συσχέτιση διάρκειας και συνολικής ποσότητας αποθηκευμένου σπέρματος. Σύμφωνα με την ίδια μελέτη τα τρεφόμενα με πρωτεΐνη μη στειρωμένα αρσενικά είχαν μέση διάρκεια σύζευξης 194 λεπτά, ενώ τα αντίστοιχα στερημένα πρωτεΐνης 208 λεπτά. Τα αποτελέσματα τους αρχικά φαίνεται να διαφωνούν με των Blay και Yuval (1997) οι οποίοι απέδειξαν ότι τα θηλυκά αποθηκεύουν μεγαλύτερη ποσότητα σπέρματος όταν συζευγνύονται με αρσενικά στερημένα πρωτεΐνης, όμως οι Blay και Yuval δεν έλαβαν υπόψη την επίδραση του μεγέθους των αρσενικών που επίσης μεταβάλλεται ανάμεσα στις διαφορετικές δίαιτες.

Μια πιθανότητα είναι τα θηλυκά να προτιμούν ορισμένα ποιοτικά χαρακτηριστικά που έχουν τα αρσενικά που τρέφονται με πρωτεΐνη και βήμα-βήμα πριν, κατά την διάρκεια και μετά το ζευγάρι ασκείται μια επιλογή των αρσενικών για αυτά τα χαρακτηριστικά ποιότητας. Ίσως ακόμα τα τρεφόμενα με πρωτεΐνη αρσενικά να παρουσιάζουν μεγαλύτερη επιτυχία σύζευξης λόγω μεγαλύτερης δυναμικής καθώς η δίαιτα με πρωτεΐνη εμπλουτίζει τα αποθέματα ενέργειας (Jacome et al., 1995) και λόγω της μεγαλύτερης συχνότητας σεξουαλικής επίδειξης που τους επιτρέπει να ξεπερνούν την αντίσταση των θηλυκών για σύζευξη. Γενικότερα η πρωτεϊνική δίαιτα ενισχύει την ανταγωνιστικότητα των εργαστηριακών αρσενικών ενώ για τα άγρια αρσενικά στον ανταγωνισμό σύζευξης φάνηκε η ζάχαρη να έχει ξεκάθαρο προβάδισμα στην επιτυχία σύζευξης. Ίσως αυτό να οφείλεται στο ότι η μύγα είναι ένα πολυφάγο είδος που τρέφεται από μια μεγάλη ποικιλία πηγών σακχάρων στη φύση (Christenson and Foote, 1960, Bateman, 1976) γεγονός που οδηγεί στην απουσία πίεσης επιλογής για την χρήση πρωτεϊνών και λιπιδίων ως πηγών ενέργειας και πιθανόν να μην είναι ευεργετικό για τις άγριες μύγες να χρησιμοποιούν πρωτεΐνες ως πηγές ενέργειας.

Η ικανοποιητική συζευκτική επιτυχία των εργαστηριακών αρσενικών στο στέλεχος μαζικής εκτροφής τόσο με τα εργαστηριακά όσο και με τα άγρια θηλυκά ενδέχεται να εξηγείται λόγω της σχετικά μικρής ηλικίας του στελέχους που ίσως να μην έχει υποστεί γενετικά σημαντικές διαφοροποιήσεις κάτω από τις πιέσεις της επιλογής στην εκτροφή ή τουλάχιστον οι όποιες διαφορές να μην επιδρούν αρνητικά στην αποτελεσματικότητα σύζευξης και να είναι λιγότερο ευδιάκριτες.

Σε εργαστηριακή μελέτη σύζευξης στειρωμένων αρσενικών (14,5 Krad, 2 ημέρες πριν την έξοδο) με εργαστηριακά και άγρια θηλυκά από τρία διαφορετικά στελέχη της Χαβάη και του Μεξικού, η συζευκτική επιτυχία με άγρια θηλυκά ήταν 85%, η διάρκεια σύζευξης 144 λεπτά με 98% μεταφορά της ποσότητας σπέρματος στις ωοθήκες των θηλυκών ως ένδειξη επιτυχημένων συζεύξεων, ενώ οι συζεύξεις με εργαστηριακά θηλυκά 84%, διάρκεια 139-141

λεπτά με 95-97% μεταφορά σπέρματος (Wong et al., 1984). Τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης συμφωνούν με αυτά όπως και με άλλων ερευνητών που αναφέρουν για εργαστηριακά έντομα με δίαιτα πλήρη τροφή εκτροφής διάρκειες πρώτης σύζευξης 2,5-3 ώρες (Seo et al., 1990, Whittier and Shelly, 1993, Whittier et al., 1994, Ζέρβας και συνεργάτες, 1994, Σερπετσιδάκη, 1994).

Η μεταφορά σπέρματος συνεχίζεται και αυξάνεται ανάλογα με την διάρκεια σύζευξης μετά τα πρώτα 90 λεπτά, αλλά έχει βρεθεί αρκετή ποσότητα σπέρματος στις σπερματοθήκες μετά από 15-30 λεπτά (Farias et al., 1972). Σύζευξεις που διήρκησαν λιγότερο από 100 λεπτά απέτυχαν στη μεταφορά σπέρματος ενώ αντίθετα 98% όσων διήρκησαν περισσότερο από 100 λεπτά είχαν επιτυχημένη μεταφορά σπέρματος (Taylor and Yuval, 1999). Συνεπώς το αρσενικό παραμένοντας στη σύζευξη για περισσότερο χρόνο αυξάνει την πιθανότητα απογόνων με την μεταφορά μεγαλύτερης ποσότητας σπέρματος και αποτρέποντας έτσι άλλα αρσενικά να συζευχθούν με τα θηλυκά τις ώρες της ημέρας που είναι κατάλληλες για σύζευξη. Αυτή η δεύτερη πιθανότητα προέρχεται από την έρευνα των Wong et al. (1983) που βρήκαν ότι οι συζεύξεις της μύγας ουσιαστικά οριοθετούνται ορισμένες ώρες το πρωί. Σύμφωνα επίσης με τους Wong et al. (1983), αρσενικά στειρωμένα 2 ημέρες πριν την έξοδο με 4 διαφορετικές δόσεις 7, 10, 13 και 16 krad ήταν ανταγωνιστικά σε υπαίθρια πειράματα σύζευξης με άγρια θηλυκά σε σχέση με άγρια και μη στειρωμένα αρσενικά και η επιβίωση τους για 2 εβδομάδες δεν διέφερε σημαντικά από τα μη στειρωμένα. Ο ανταγωνισμός ήταν ικανοποιητικός, τα άγρια θηλυκά συζεύχθηκαν το ίδιο καλά με εργαστηριακά μη στειρωμένα αρσενικά και με άγρια αρσενικά όπως το ίδιο καλά συζεύχθηκαν τα εργαστηριακά με άγρια και εργαστηριακά θηλυκά.

Αντίθετα σε πειράματα υπαίθρου συγκρινόμενα με άγρια αρσενικά τα στείρα παρουσίασαν 50% μειωμένη συζευκτική ανταγωνιστικότητα με άγρια θηλυκά λόγω 40-60% μειωμένης κινητικής δραστηριότητας που ίσως να οφείλεται στην στειρώση (Wong and Nakahara, 1978, Arita, 1982). Η μειωμένη αποτελεσματικότητα των εκτρεφόμενων αρσενικών που εκτίθενται στην ακτινοβολία θεωρείται ότι οφείλεται σε αλλαγές στην ποιότητα του σεξουαλικού πρότυπου συμπεριφοράς.

Στον ανταγωνισμό σύζευξης κάποια θηλυκά συζεύχθηκαν και με τα δύο αρσενικά, ενώ μερικά δεν συζεύχθηκαν καθόλου κατά την διάρκεια του πειράματος. Η πιθανότητα αυτά που δεν συζεύχθηκαν να μην αναγνώρισαν ως κατάλληλο κανένα αρσενικό σε συνδυασμό με την ικανότητα ενός αρσενικού να συζευχθεί περισσότερες από μια φορές δείχνουν ότι ορισμένα μόνο αρσενικά φέρουν πολύ ευνοϊκή γενετική βάση για να επιτύχουν συζεύξεις και αυτά είναι που μεταφέρουν τους γόνους τους στις μελλοντικές γενιές. Ο ανταγωνισμός ανάμεσα στα αρσενικά οδηγεί σε μεγαλύτερη ένταση τη συμπεριφορά σεξουαλικής επίδειξης με συνέπεια την εντατικοποίηση του ανταγωνισμού για πιο δυνατά ερεθίσματα και την επικράτηση σε μεγαλύτερο ποσοστό στον πληθυσμό αρσενικών με αυξημένες επιδόσεις που καθιστά εξελικτικά τα άγρια θηλυκά περισσότερο δύσκολα στην επιλογή τους. Όμως με αυτό τον τρόπο περιορίζεται ο αριθμός των αρσενικών με τα οποία μπορούν να συζευχθούν.

Ως προς τις επανασυζεύξεις παρατηρήθηκε να επανασυζευγνύονται ενωρίτερα και σε μεγαλύτερο ποσοστό τα μη στειρωμένα αρσενικά στην δίαιτα με σιρόπι όπως και τα στειρωμένα με δίαιτα ζάχαρης στα ζευγάρια των εργαστηριακών εντόμων, ενώ ανάμεσα στα άγρια θηλυκά με εργαστηριακά αρσενικά τόσο σε ζευγάρια όσο και στον ανταγωνισμό σύζευξης υπήρξαν ελάχιστες επανασυζεύξεις για ασφαλή έκβαση συμπερασμάτων ανάμεσα στις διαφορετικές δίαιτες. Μόνο στις συζεύξεις των άγριων αρσενικών στον ανταγωνισμό σύζευξης παρατηρήθηκαν περισσότερες επανασυζεύξεις στην δίαιτα ζάχαρης, όπου φαίνεται να ισχύει η άποψη των Blay και Yuval (1997) σύμφωνα με την οποία τα θηλυκά όταν έχουν συζευχθεί με αρσενικά στερημένα πρωτεΐνης παρουσιάζουν αυξημένη τάση επανασύζευξης. Σε εργαστηριακό στέλεχος στο Ισραήλ αναφέρουν ότι επανασυζεύχθηκαν 61% των θηλυκών που είχαν συζευχθεί με αρσενικά τρεφόμενα με πρωτεΐνη και 76% αυτών που συζεύχθηκαν με αρσενικά τρεφόμενα με ζάχαρη. Επίσης τα θηλυκά που συζεύχθηκαν με αρσενικά με δίαιτα ζάχαρης επανασυζεύχθηκαν ενωρίτερα.

Οι επανασυζεύξεις στα εργαστηριακά θηλυκά συνέβησαν κατά μέσο όρο 4 μέρες μετά την πρώτη σύζευξη σε ποσοστό που δεν ξεπερνάει το 16% τόσο με στειρωμένα όσο και με μη στειρωμένα αρσενικά στο διάστημα των 2 πρώτων εβδομάδων. Αυτό συμφωνεί με τις αναφορές των Katiyar και Ramirez (1970) και των Nakagawa et al. (1971) όπου μόνο 14-17% των εργαστηριακών θηλυκών επανασυζεύχθηκαν μέσα στις 10 ημέρες από την πρώτη σύζευξη, ενώ μέχρι την 4<sup>η</sup> εβδομάδα το ποσοστό των επανασυζευγμένων μυγών αυξήθηκε έντονα, περίπου 30% μέχρι την 4<sup>η</sup> εβδομάδα και 50% μέχρι την 7<sup>η</sup> εβδομάδα από την αρχική σύζευξη γεγονός που αποδεικνύει την συσχέτιση της ποσότητας σπέρματος στις σπερματοθήκες με την δεκτικότητα των θηλυκών για επανασύζευξη. Η μεταφορά σπέρματος από την δεύτερη σύζευξη ουσιαστικά αναπληρώνει το σπέρμα που έλαβε το θηλυκό από την πρώτη σύζευξη. Επίσης οι Nakagawa et al. (1971) παρατήρησαν 60% των εργαστηριακών θηλυκών να επανασυζευγνούνται στο εργαστήριο σε χρονικό διάστημα 7 εβδομάδων και από αυτά το 54% μια φορά, το 25% δύο φορές και το 21% περισσότερες από δύο φορές. Οι Whittier και Shelly (1993) αναφέρουν επίσης σε εργαστηριακές συνθήκες ότι 55% των εργαστηριακών θηλυκών συζεύχθηκαν μία φορά με μέση διάρκεια σύζευξης 110 λεπτά, 45% επανασυζεύχθηκαν χωρίς σημαντική διαφορά στην διάρκεια επανασύζευξης και ανάμεσα σ' αυτά 75% επανασυζεύχθηκαν δύο φορές και 25% περισσότερες από δύο, ενώ ο χρόνος που μεσολάβησε μεταξύ πρώτης σύζευξης και επανασυζεύξεων ήταν για το 68% των περιπτώσεων λιγότερο από 10 ημέρες.

Όσο αφορά τον ρυθμό συζευκτικής δραστηριότητας κατά την διάρκεια της φωτόφασης, οι συζεύξεις των εργαστηριακών ζευγαριών συνέβησαν κατά μέσο όρο στις 2,4-3 ώρες από την έναρξη της φωτόφασης στις δίαιτες με πρωτεΐνη και 3,30 στη δίαιτα με ζάχαρη και είχαν την συντομότερη κατανομή κατά την διάρκεια της φωτόφασης σε σχέση με τα ζευγάρια των εργαστηριακών αρσενικών με άγρια θηλυκά όπου συνέβησαν κατά μέσο όρο 1-2 περίπου ώρες αργότερα χωρίς ιδιαίτερη διαφοροποίηση λόγω διατροφής και με ευρύτερη κατανομή στην διάρκεια της φωτόφασης. Η στείρωση δεν επέδρασε σημαντικά στην διατήρηση της συζευκτικής συμπεριφοράς κατά την φωτόφαση των εργαστηριακών αρσενικών στη δίαιτα με σιρόπι τόσο στις συζεύξεις τους με τα εργαστηριακά θηλυκά όσο και με τα άγρια. Στον ανταγωνισμό σύζευξης η έναρξη των συζεύξεων καθυστέρησε περισσότερο, 5-5,30 περίπου ώρες μετά την έναρξη της φωτόφασης και για τα δύο στελέχη και ενώ τα εργαστηριακά αρσενικά ξεκίνησαν να συζευγνούνται από την 1<sup>η</sup> ώρα της φωτόφασης και στις δύο δίαιτες τα άγρια αρσενικά ξεκίνησαν από την 2<sup>η</sup> ώρα στη δίαιτα ζάχαρης και από την 3<sup>η</sup> στο σιρόπι.

Ο ρυθμός έναρξης των πρώτων συζεύξεων από την έναρξη της φωτόφασης επηρεάζεται από την διατροφική κατάσταση των εντόμων. Τα τρεφόμενα με πρωτεΐνη είχαν σε όλους τους συνδυασμούς τύπων εντόμων σχετικό προβάδισμα, μέχρι πολύ σημαντικό στην περίπτωση ανταγωνισμού σύζευξης ανάμεσα στα εργαστηριακά. Αυτά τα αποτελέσματα επιβεβαιώνονται από άλλες μελέτες όπου αναφέρεται ισχυρή συσχέτιση μεταξύ διατροφής και ρυθμού συζευκτικής δραστηριότητας (Blay and Yuval, 1997, Kaspi and Yuval, Ann. Ent. Soc. Amer., υπό δημοσίευση).

Οι Ζέρβας και συνεργάτες, (1994) αναφέρουν για την διατήρηση της συζευκτικής δραστηριότητας σε στέλεχος εκτροφής με δίαιτα πλήρη τροφή ότι αυτή αρχίζει με την έναρξη της φωτόφασης και διατηρείται σε υψηλά επίπεδα τις 9 πρώτες ώρες, ενώ τις επόμενες 3 μειώνεται χωρίς όμως να μηδενίζεται.

Οι Wong και Nakahara (1978) παρατήρησαν διαφορά στον χρόνο κορύφωσης της συζευκτικής δραστηριότητας των εργαστηριακών μυγών συγκρίνοντας τις με άγριες κατά τα πειράματα τους τόσο στο εργαστήριο όσο και σε κλουβιά υπαίθρου. Το 50% των εργαστηριακών αρσενικών κατάφεραν επιτυχείς συζεύξεις σχεδόν μία ώρα μετά την φωτόφαση, ενώ αντίστοιχα τα άγρια καθυστέρησαν κατά 30 λεπτά. Όμως μετά από στείρωση των εργαστηριακών ο χρόνος έναρξης της συζευκτικής δραστηριότητας ήταν ο ίδιος και για τα δύο στελέχη. Η κορύφωση της συζευκτικής δραστηριότητας στα μη στειρωμένα αρσενικά παρατηρήθηκε να συμβαίνει 30 λεπτά, ενώ στα στειρωμένα 45 λεπτά μετά την 1<sup>η</sup> σύζευξη (Holbrook and Fujimoto, 1970).

Τα εργαστηριακά αρσενικά στον δάκο της ελιάς συζευγνύονται ενωρίτερα από ότι τα άγρια κατά την διάρκεια της ημέρας (Zervas and Economopoulos, 1982).

Επιπλέον στην παρούσα μελέτη παρατηρήθηκε στον ανταγωνισμό σύζευξης συγχρονισμός στο μέσο χρόνο έναρξης των συζεύξεων των εργαστηριακών και των άγριων αρσενικών στην δίαιτα ζάχαρης και ελαφριά καθυστέρηση 20 λεπτών των άγριων αρσενικών στην πρωτεϊνική δίαιτα. Εάν η κορύφωση της συζευκτικής δραστηριότητας των εργαστηριακών αρσενικών συγκρινόμενη με των άγριων δεν είναι συγχρονισμένη στο εργαστήριο τότε η συζευκτική ανταγωνιστικότητα των εργαστηριακών θα μπορούσε να είναι περισσότερο μειωμένη επειδή στα άγρια θηλυκά η κορύφωση της συζευκτικής δραστηριότητας συμβαίνει την ίδια ώρα όπως στα άγρια αρσενικά. Οι διαφορές στη συμπεριφορά των εργαστηριακών με τα άγρια αρσενικά επιδρούν στην ανταγωνιστικότητα των εξαπολυόμενων αρσενικών στον αγρό ωφελώντας τον άγριο πληθυσμό καθώς οδηγούν στην αύξηση των ομογαμικών συζεύξεων.

Σύμφωνα με τα αποτελέσματα αυτής της μελέτης η διατροφική κατάσταση των αρσενικών κρίνεται ως πολύ σημαντικός παράγοντας για την αναπαραγωγική τους επιτυχία, ενώ δεν φάνηκε να έχει αρνητική επίδραση η στειρώση των εργαστηριακών αρσενικών αφού τα στειρωμένα αρσενικά ήταν ικανοποιητικά ανταγωνιστικά σε σχέση με τα μη στειρωμένα στις συζεύξεις τους με εργαστηριακά και με άγρια θηλυκά.

Η δίαιτα πλήρους τροφής σε ρευστή μορφή βελτιώνει την ικανότητα των στείρων εργαστηριακών αρσενικών να επιτυγχάνουν περισσότερες και μεγαλύτερης διάρκειας συζεύξεις με παρθένα θηλυκά, άγρια και εργαστηριακά. Επίσης σε περιορισμένο χώρο ενισχύει την ανταγωνιστικότητα τους με άγρια αρσενικά για σύζευξη με άγρια θηλυκά. Η πρωτεϊνική δίαιτα συγκρινόμενη με την δίαιτα ζάχαρης στα εργαστηριακά αρσενικά φάνηκε να επιδρά αρνητικά στην δεκτικότητα επανασύζευξης των θηλυκών που συζεύχθηκαν μαζί τους, παράμετρος που επιδιώκεται κατά την εξαπόλυση στείρων αρσενικών ώστε να αποτρέπονται οι επανασυζεύξεις των άγριων θηλυκών με αρσενικά του άγριου πληθυσμού. Ίσως αυτό να σχετίζεται με κάποια επίδραση της τροφής στην σύνθεση των πολυπεπτιδίων των βοηθητικών αδένων που μεταφέρονται με το σπερματικό υγρό κατά την σύζευξη (Jang, 1995). Όμως όπως φάνηκε στον ανταγωνισμό σύζευξης από την ηλικία πρώτης σύζευξης των άγριων θηλυκών τα τρεφόμενα με ζάχαρη στείρα αρσενικά επιτυγχάνουν να συζευχθούν ενωρίτερα μαζί τους από ότι τα άγρια αρσενικά και στις δύο δίαιτες και επίσης στην δίαιτα με ζάχαρη ο ρυθμός σύζευξης των στείρων ως προς την φωτόφαση ήταν περισσότερο συγχρονισμένος με εκείνον που παρατηρήθηκε στα άγρια. Εξετάζοντας την αποτελεσματικότητα της διατροφής των στείρων αρσενικών πριν την εξαπόλυση μπορούμε να υποθέσουμε ότι καταλληλότερη δίαιτα για την βελτίωση της σεξουαλικής τους ανταγωνιστικότητας είναι μια δίαιτα που περιέχει υδατάνθρακες και πρωτεΐνη και στην συνέχεια να θέσουμε ένα ακόμα ερωτηματικό ως προς την άριστη αναλογία σύνθεσης αυτής της δίαιτας σε πρωτεΐνη και ζάχαρη.

#### **4.2. Επιβίωση**

Η επιβίωση των εργαστηριακών αρσενικών που συζεύχθηκαν με εργαστηριακά θηλυκά σε συνθήκες μικρού κλουβιού, σε σταθερή θερμοκρασία και φωτοπερίοδο εργαστηρίου, ήταν στην πρωτεϊνική δίαιτα σχεδόν όμοια ανάμεσα σε εκείνα που τράφηκαν με σιρόπι πλήρους τροφής και εκείνα που τράφηκαν με στερεά πλήρη τροφή, ενώ δεν διέφερε και ανάμεσα στα στειρωμένα και μη στειρωμένα στη δίαιτα με σιρόπι με μέση “σχετική” διάρκεια ζωής 44-47 ημέρες και ποσοστό επιβίωσης 60-75% στο χρονικό διάστημα των 7 εβδομάδων που διήρκεσε το πείραμα. Η δίαιτα με ζάχαρη όμως είχε σημαντική διαφορά καθώς η μέση “σχετική” διάρκεια ζωής ήταν μόνο 27 ημέρες και απεβίωσαν όλα μέχρι τις 48 ημέρες των παρατηρήσεων.

Ανάλογα ήταν τα αποτελέσματα για τα εργαστηριακά αρσενικά που συζεύχθηκαν με τα άγρια θηλυκά με μέση ζωή 45-47 ημέρες και ποσοστό επιβίωσης 63-75% σε εκείνα που τράφηκαν με πρωτεΐνη χωρίς σημαντική διαφορά ανάμεσα στα στειρωμένα και τα μη

στειωμένα, ενώ η δίαιτα ζάχαρης είχε κι εδώ σημαντικά χαμηλότερη επιβίωση με μέση ζωή 37 ημέρες και επιβίωση 20% στις 7 εβδομάδες.

Στον ανταγωνισμό σύζευξης η διαφοροποίηση λόγω διατροφής ήταν πολύ έντονη στα εργαστηριακά αρσενικά με καθαρό προβάδισμα στην δίαιτα πρωτεΐνης, ενώ τα άγρια αρσενικά δεν φάνηκε να έχουν ουσιαστική διαφορά ως προς την διατροφή στο επίπεδο επιβίωσης. Τα εργαστηριακά αρσενικά είχαν χαμηλότερη επιβίωση σε σχέση με τα άγρια τόσο στην πρωτεϊνική δίαιτα και πολύ εντονότερη διαφορά στην δίαιτα ζάχαρης.

Όσο αφορά τα θηλυκά έντομα η διατροφή δεν φάνηκε να επηρεάζει σε σημαντικό βαθμό την επιβίωση τόσο των εργαστηριακών όσο και των άγριων που συζεύχθηκαν σε ζευγάρια με τα εργαστηριακά στειωμένα και μη στειωμένα αρσενικά. Η μέση “σχετική” διάρκεια ζωής των εργαστηριακών θηλυκών κυμάνθηκε από 33 έως 38 ημέρες όμως η επιβίωση στις 7 εβδομάδες κυμάνθηκε σε όλα 28-30% εκτός από εκείνα στην δίαιτα με στερεά πλήρη τροφή όπου επιβίωσε ένα πολύ μικρό ποσοστό, 7,5%. Τα άγρια θηλυκά είχαν σχετικά καλύτερη επιβίωση από τα εργαστηριακά στις ίδιες διατροφικές μεταχειρίσεις με μέση ζωή 40-42 ημέρες και ποσοστό επιβίωσης 40-60%.

Αντίθετα στον ανταγωνισμό σύζευξης υπήρξε σημαντική διαφοροποίηση του επιπέδου επιβίωσης των άγριων θηλυκών λόγω διατροφής. Στα τρεφόμενα με πρωτεϊνική δίαιτα επιβίωσε διπλάσιο σχεδόν ποσοστό, ενώ διέφεραν σημαντικά και ως προς την μέση διάρκεια ζωής: 45 ημέρες στη δίαιτα με σιρόπι και 33 ημέρες στη δίαιτα με ζάχαρη.

Γενικά παρατηρήθηκε σε όλες τις περιπτώσεις εκτός από τον ανταγωνισμό σύζευξης, η μέση ζωή των θηλυκών στην πρωτεϊνική δίαιτα να είναι κατώτερη κατά μέσο όρο 9-11 ημέρες από αυτή των αντίστοιχων αρσενικών με τα οποία συζεύχθηκαν, όμως στις περιπτώσεις στέρησης πρωτεΐνης η διαφορά αυτή αντιστρέφεται και υπερτερούν τα θηλυκά κατά 3-6 ημέρες αντίστοιχα. Στον ανταγωνισμό σύζευξης η διαφορά επιβίωσης ανάμεσα στα άγρια θηλυκά και στα άγρια αρσενικά ήταν πολύ μικρή στη δίαιτα με σιρόπι, ενώ στη δίαιτα ζάχαρης τα θηλυκά έζησαν κατά μέσο όρο 12 ημέρες λιγότερο και επιβίωσαν 7,5% λιγότερο. Τα αποτελέσματα αυτής της μελέτης πάνω στην επιβίωση των δύο στελεχών έδειξαν καθαρή επίδραση της δίαιτας και στα δύο φύλα. Όμως είναι φανερό ότι η αναπαραγωγή είναι ο μεγαλύτερος παράγοντας θνησιμότητας για τα εργαστηριακά κυρίως θηλυκά, ενώ τα άγρια εμφανίζονται με μεγαλύτερες αντοχές ανεξάρτητα από την διατροφή ή τον τύπο αρσενικού, άγριο ή εργαστηριακό με το οποίο συζεύχθηκαν.

Η σύζευξη μειώνει την διάρκεια ζωής των θηλυκών (Charman et al., 1998), ενώ αντίθετα σε άλλη μελέτη βρέθηκε θετική συσχέτιση μεταξύ επανασύζευξης και μακροζωίας των θηλυκών (Whittier and Shelly, 1993). Σε διαφορετικές αναλογίες φύλλου στο εργαστήριο παρατηρήθηκε ότι η μακροζωία των εργαστηριακών αρσενικών ήταν πάντοτε μικρότερη από αυτή των θηλυκών κατά 12,5-18,5% (Economopoulos, 1992β), όπου το χαμηλότερο ποσοστό επιβίωσης των αρσενικών δείχνει ίσως ότι ο ανταγωνισμός ανάμεσα στα πολυγαμικά αρσενικά για να επιτύχουν συζεύξεις μπορεί να είναι ένας παράγοντας μεταξύ άλλων που μειώνει την διάρκεια ζωής των αρσενικών.

Σε πείραμα μεγάλης κλίμακας με 600.000 μύγες από κάθε φύλο εργαστηριακού στελέχους της μύγας της Μεσογείου βρέθηκε ότι τις πρώτες 12 ημέρες επιβιώνουν καλύτερα τα θηλυκά, ενώ αργότερα αντιστρέφεται το φαινόμενο μέχρι τις 30 ημέρες όπου πλέον και στα δύο φύλα μειώνεται η θνησιμότητα. Η μέση ηλικία όπου επιτυγχάνεται αυτό είναι 23 ημέρες για τα θηλυκά και 31 ημέρες για τα αρσενικά (Carey and Liedo, 1995). Σύμφωνα με τους ίδιους ερευνητές σε νεώτερες ηλικίες η θνησιμότητα αυξάνεται 1,4 φορές την ημέρα, ενώ σε μεγαλύτερες ηλικίες (>30 ημέρες) το επίπεδο θνησιμότητας μειώνεται.

Οι Hendrichs et al. (1991) σε πειράματα εργαστηρίου με άγριες μύγες της Μεσογείου που συνέλεξαν από την Χίο αναφέρουν ότι στο διάστημα των 5 εβδομάδων δεν διέφεραν σημαντικά ως προς την επιβίωση αυτές που τρέφονταν με πλήρη τροφή με αυτές που τρέφονταν μόνο με ζάχαρη καθώς και με αυτές που τρέφονταν με φυσικές τροφές από ώριμα σύκα ή σταφύλια ούτε μεταξύ τους τα δύο φύλα, όμως στις 9-10 εβδομάδες τα έντομα που τράφηκαν μόνο με ζάχαρη είχαν χαμηλότερη θνησιμότητα και στα δύο φύλα σε σχέση με αυτά που τράφηκαν με πλήρη τροφή και ανάμεσα στα δύο φύλα επιβίωσαν σημαντικά

περισσότερο τα θηλυκά και στις δύο τροφές. Στην παρούσα μελέτη δεν υπήρξαν παρόμοια συμπεράσματα για τα άγρια έντομα στο τέλος των 7 εβδομάδων καθώς τα δύο φύλα δεν διέφεραν σημαντικά μεταξύ τους σε κάθε μια από τις δύο τροφές όπως επίσης η επιβίωση των θηλυκών υπήρξε σημαντικά ανώτερη στην δίαιτα με πρωτεΐνη σε σχέση με την δίαιτα ζάχαρης. Ίσως η διαφορά να οφείλεται στη ρευστή μορφή της διαίτας με πρωτεΐνη που χρησιμοποιήθηκε εδώ ή και στον διαφορετικής γεωγραφικής προέλευσης άγριο πληθυσμό.

Η στέρηση τροφής αμέσως μετά την έξοδο έδειξε ότι στα νεαρά εργαστηριακά ενήλικα μεταφέρονται περιορισμένες εφεδρείες ενέργειας από τα ανήλικα στάδια. Εργαστηριακά αρσενικά στειρωμένα και θηλυκά μη στειρωμένα έζησαν με σκέτο νερό κατά μέσο όρο 2,5 ημέρες και απεβίωσαν όλα μέχρι την 5<sup>η</sup> ημέρα.

Η επίδραση της διατροφής μελετήθηκε σε εργαστηριακές συνθήκες σε τρία διαφορετικά είδη Tephritidae, *Dacus dorsalis*, *Dacus cucurbitae* και *Ceratitis capitata* στη Χαβάη (Hagen, 1958). Σε στέρηση τροφής και νερού υπέκυψαν σε τρεις ημέρες, ενώ όταν τους δόθηκε νερό έζησαν διπλάσια. Με δίαιτα υδατανθράκων η επιβίωση ήταν 20 ημέρες για το *Dacus dorsalis*, 35 για τα αρσενικά του *Dacus cucurbitae*, 55 ημέρες για τα αρσενικά και 65 ημέρες για τα θηλυκά της *Ceratitis capitata*, ενώ με μια δίαιτα υδρολυμένης πρωτεΐνης, ζάχαρης και νερού η επιβίωση σε όλα τα έντομα αυξήθηκε. Σε παρόμοια εργαστηριακή μελέτη πάνω στα ίδια είδη, επίσης στη Χαβάη, οι Keiser and Schneider (1969) δοκιμάζοντας σε στειρωμένα και μη στειρωμένα εργαστηριακά έντομα ζάχαρη, ξηρή υδρολυμένη πρωτεΐνη και νερό, ξεχωριστά αλλά και σε συνδυασμούς, βρήκαν ότι και στα τρία είδη σε πρώτη προτεραιότητα για την επιβίωση τις πρώτες 3-4 ημέρες της ζωής τους ήταν η ζάχαρη περισσότερο και από το νερό. Στην στέρηση τροφής και νερού τα νεαρά ενήλικα της μύγας της Μεσογείου έζησαν 3-4 ημέρες όπως και στην στέρηση μόνο τροφής, ενώ στην μύγα του πεπονιού έζησαν μια ημέρα περισσότερο με νερό και στην μύγα της Ανατολής μία ημέρα λιγότερο με πλήρη στέρηση νερού και τροφής. Σε όλες τις περιπτώσεις ανάμεσα στα στειρωμένα και τα μη στειρωμένα (10 Krad, 2 ημέρες πριν την έξοδο) και στα δύο φύλα δεν παρατήρησαν διαφορές στην επιβίωση και ανάμεσα στα είδη η μύγα της Μεσογείου και η μύγα του πεπονιού είχαν λιγότερο από 2% θνησιμότητα τις πρώτες 3 ημέρες και λιγότερο από 10% την 4<sup>η</sup> ημέρα στην σκέτη ζάχαρη και μέχρι 2% την 4<sup>η</sup> μέρα στην πλήρη τροφή, ενώ η μύγα της Ανατολής ήταν λιγότερο ανθεκτική.

Οι Kaspi και Yuval (Ann. Ent. Soc. Amer., υπό δημοσίευση) εξετάζοντας την αποτελεσματικότητα της διαίτας με ζάχαρη και της πλήρους τροφής εκτροφής διαπίστωσαν ότι η πρωτεϊνική δίαιτα ενισχύει την ανταγωνιστικότητα των εργαστηριακών αρσενικών στην σύζευξη, όμως αρσενικά 4 ημερών μετά από 24 ωρών στέρηση τροφής παρουσίασαν υψηλότερη θνησιμότητα από εκείνα που τρέφονταν με ζάχαρη. Τα αρσενικά που τρέφονται με πρωτεΐνη πριν την εξαπόλυση και ίσως αποτυγχάνουν να βρουν τροφή στη φύση πεθαίνουν γρήγορα. Αυτό το συμπέρασμα συμφωνεί με τα αποτελέσματα πρόσφατων πειραμάτων στέρησης τροφής σε κλουβιά υπαίθρου σε αρσενικά 3<sup>ov</sup> ημερών εργαστηριακού στελέχους στη Χαβάη (McInnis, προσωπική πληροφόρηση) καθώς επίσης και με την πρόσφατη μελέτη των Carey et al. (1998) που βρήκαν ότι η αναπαραγωγή που προκύπτει από την δίαιτα με πρωτεΐνη επιταχύνει την θνησιμότητα των θηλυκών. Γενικότερα η βιολογία της μύγας χαρακτηρίζεται από δύο πρότυπα φυσιολογίας με διαφορετικά δημογραφικά χαρακτηριστικά αναπαραγωγής και επιβίωσης. Οι μύγες που τρέφονται μόνο με ζάχαρη χαρακτηρίζονται από ένα πρότυπο κατά το οποίο η αναπαραγωγή και η θνησιμότητα βρίσκονται εξίσου σε χαμηλά επίπεδα, ενώ αυτές που τρέφονται και με πρωτεΐνη, μια σπάνια πηγή τροφής για τις άγριες, ακολουθούν ένα πρότυπο κατά το οποίο στα αρσενικά επιταχύνεται η αναπαραγωγή και η θνησιμότητα και στα θηλυκά ενισχύεται η αναπαραγωγή. Η θνησιμότητα των θηλυκών ενώ είναι πολύ χαμηλή μέχρι το στάδιο της εναπόθεσης των αυγών επιταχύνεται αμέσως μετά. Επιπλέον η υπεροχή των τρεφόμενων με πρωτεΐνη στείρων αρσενικών αντισταθμίζεται στη φύση από την πιθανότητα να μην καταφέρουν να βρουν άμεσα τροφή μετά την εξαπόλυση και παρόλο που μερικά καταφέρνουν να επιβιώσουν δεν είναι αποτελεσματικά για τα προγράμματα SIT επειδή δεν θα είναι ικανά να επιτύχουν ανταγωνιστικές συζεύξεις ή να πάρουν μέρος στα "leks". Αυτό

εισάγει ένα νέο προβληματισμό στην αποτελεσματικότητα της εφαρμογής των SIT προγραμμάτων ειδικά σε περιοχές όπου οι πηγές διατροφής είναι σπάνιες ή βρίσκονται σε συγκεκριμένες ή ειδικές θέσεις.

Η συνήθης προ την εξαπόλυση δίαιτα στα προγράμματα SIT είναι ένα διάλυμα ζάχαρης και συνεπώς θα μπορούσε να ενισχυθεί η αποτελεσματικότητα των στείρων αρσενικών προσθέτοντας πρωτεΐνη σ' αυτή την δίαιτα καθώς είναι αποδεδειγμένο ότι προμηθεύοντας μια πηγή πρωτεΐνης στην περίοδο μεταξύ εξόδου και εξαπόλυσης βελτιώνεται η σεξουαλική ανταγωνιστικότητα των στείρων αρσενικών. Όμως χρειάζεται περισσότερη έρευνα για να καθοριστεί πλήρως η καταλληλότερη περιεκτικότητα σε πρωτεΐνη της διαίτας που εφαρμόζεται πριν την εξαπόλυση που θα μπορούσε να διατηρήσει μία ισορροπία ανάμεσα στην επιτάχυνση της θνησιμότητας και την αύξηση της σεξουαλικής ανταγωνιστικότητας των στείρων αρσενικών. Οι εργαστηριακές εκτροφές έδωσαν την δυνατότητα μέχρι τώρα να μελετηθούν όχι μόνο τα θέματα διατροφής και συμπεριφοράς αλλά η βιοχημεία και άλλες βιολογικές δραστηριότητες των εντόμων. Παράλληλα προμηθεύουν υλικό για μελέτες μεθόδων ελέγχου επιβλαβών εντόμων όπως εξαπολύσεις παρασίτων, αρπακτικών, στείρων αρσενικών, ταυτοποιήσεις προσελκυστικών ουσιών, φερομονών και άλλων βιολογικά ενεργών συστατικών. Όσο η γνώση της διατροφής των εντόμων αυξάνεται, η χρησιμότητα και η αποτελεσματικότητα της κατάλληλης διαίτας εκτροφής μπορεί να βελτιωθεί επιπλέον από την επιλογή μιας οικονομικά συμφέρουσας πρωτεϊνικής πηγής.



## ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Η Μεσογειακή μύγα, *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) είναι ένας από τους σημαντικότερους εχθρούς των εσπεριδοειδών και πολλών άλλων καρποφόρων δέντρων, με ευρύτατη εξάπλωση. Ανάμεσα στις μεθόδους καταπολέμησης, η βιολογική μέθοδος του στείρου εντόμου (Sterile Insect Technique) στηρίζεται στην εξαπόλυση στείρων αρσενικών μαζικής εκτροφής στον αγρό με σκοπό την μείωση του αναπαραγωγικού δυναμικού του άγριου πληθυσμού. Η διαδικασία της προσαρμογής στις συνθήκες μαζικής εκτροφής προκαλεί συχνά αλλαγές στην συμπεριφορά και την φυσιολογία του εντόμου με αποτέλεσμα να αναπτύσσεται σεξουαλική απομόνωση με άγριους πληθυσμούς.

Στην εργασία αυτή, σε ζευγάρια εντόμων που διατηρήθηκαν σε μικρά κλουβάκια στο εργαστήριο, μελετήθηκε η συμπεριφορά σύζευξης (ηλικία, συχνότητα, διάρκεια και ρυθμός σύζευξης και επανασύζευξης) στο διάστημα των δύο πρώτων εβδομάδων ζωής και η επιβίωση στο διάστημα των επτά εβδομάδων αντίστοιχα, σε διάφορους συνδυασμούς διατροφής ενηλίκων εντόμων εργαστηριακού και άγριου στελέχους.

Εξετάστηκε η επίδραση στην συμπεριφορά σύζευξης και στην επιβίωση:

**α)** Της στέρωσης των εργαστηριακών αρσενικών με ακτινοβολία γ πηγής Κοβαλτίου στο στάδιο της νύμφης, μια ημέρα πριν την έξοδο, στελέχους γενετικού διαχωρισμού λευκού νυμφικού περιβλήματος του θηλυκού [T(Y;5)1-61].

**β)** Της διατροφής ενηλίκων τόσο σε εργαστηριακά έντομα όσο και σε έντομα άγριου πληθυσμού που συλλέχθηκαν στο στάδιο της νύμφης από φρούτα-ξενιστές και μεταφέρθηκαν στο εργαστήριο. Οι διατροφικοί χειρισμοί περιελάμβαναν πλήρη τροφή τεχνητής εκτροφής ενηλίκων (25% υδρολυμένη πρωτεΐνη, 75% ζάχαρη) σε στερεά και σε ρευστή μορφή (σιρόπι) και σκέτη κρυσταλλική ζάχαρη.

Μελετήθηκε επίσης η ανταγωνιστικότητα σύζευξης μεταξύ εργαστηριακών στείρων αρσενικών και άγριων αρσενικών με άγρια θηλυκά (1:1:1), σε συνολική αναλογία φύλου 2:1, παράλληλα με διατροφικούς χειρισμούς.

Η στέρωση δεν φάνηκε να επηρεάζει σημαντικά την επιτυχία σύζευξης και την μακροζωία των εργαστηριακών αρσενικών, ενώ η δίαιτα με πρωτεΐνη και υδατάνθρακες σε ρευστή μορφή βρέθηκε να ενισχύει σημαντικά την σεξουαλική επίδοση και την ικανότητα επιβίωσης τους. Αντίθετα στα άγρια αρσενικά η στέρηση πρωτεΐνης δεν επηρέασε την ικανότητα σύζευξης και την μακροζωία ενώ αντίθετα είχε αρνητική επίδραση στην μακροζωία των άγριων θηλυκών.

Η στέρηση τροφής αμέσως μετά την έξοδο του ενηλίκου επέτρεψε 2,4 ημέρες ζωής στα νεαρά ενήλικα στείρωμένα αρσενικά.

Τα στείρωμένα αρσενικά βρέθηκαν ανταγωνιστικά σε σχέση με τα άγρια αρσενικά στις συζεύξεις τους με άγρια θηλυκά στον περιορισμένο χώρο του μικρού κλωβού. Η προτίμηση των άγριων θηλυκών ήταν μεγαλύτερη στα εργαστηριακά αρσενικά που τράφηκαν με πρωτεΐνη. Δεν παρατηρήθηκε ιδιαίτερη σεξουαλική απομόνωση ανάμεσα στα δύο στελέχη (άγριο και εργαστηριακό), ενώ η επιλεκτικότητα στη σύζευξη των άγριων θηλυκών ήταν πολύ μεγαλύτερη από ότι των εργαστηριακών θηλυκών.

Συμπεραίνεται ότι η παροχή πλήρους πρωτεϊνούχου τροφής σε μορφή σιροπιού είναι θετικός παράγοντας αποτελεσματικότερης σύζευξης και επιβίωσης των εργαστηριακών αρσενικών.

## Summary

The Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*, (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) is one of the most serious, wide-spread pests of citrus fruits and many other fruits. Among the methods used to control it, the biological Sterile Insect Technique (SIT) is based on the release of sterile mass-reared males into the environment with aim to reduce the reproductive potential of the wild population. The procedure of adaptation to mass-rearing conditions often leads to changes on the insect behavior and physiology that result to sexual isolation in the wild populations.

In the present work, in laboratory conditions couples of insects, which were kept in small cages, were studied in respect with copulation behavior (age, frequency, duration and rhythm of mating and remating) over the first two weeks of adult life. Survival was studied over seven consecutive weeks. Several combinations of adult nutrition and laboratory and wild flies were studied in the above study.

The study included experiments on the effect of:

**a)** Sterilization of the laboratory-reared males with  $\gamma$ -radiation from a  $\text{Co}^{60}$  gamma source on the pupal stage, one day before adult emergence of a white female pupae genetic sexing strain

[T (Y;5)1-61].

**b)** Adult nutrition of laboratory-reared and wild flies (collected on pupal stage from infested fruits). Nutritional treatments included standard mass-rearing adult food (25% hydrolyzed yeast, 75% sugar) in solid or in liquid (syrup) form and dry commercial sugar.

The mating competitiveness between lab (sterilized) and wild males for wild females (1:1:1), total sex ratio 2:1, was also studied.

Sterilization didn't affect substantially the mating success and longevity of the laboratory-reared males, while feeding on protein plus carbohydrate in syrup form was found to enhance their sexual performance and survival. On the contrary, deprivation of protein from wild males didn't affect their mating ability and longevity; nevertheless, it had negative effect on the longevity of wild females.

Food deprivation after emergence allowed young, sterilized laboratory males to live 2,4 days only.

Sterilized lab-males were found to compete adequately with wild males in matings with wild females in the cages. Wild females showed preference for protein fed laboratory-reared males. No particular sexual isolation was detected between the two strains (laboratory and wild). Wild females were more selective in their mating activity than laboratory-reared females.

In conclusion, supply with standard laboratory adult food in syrup form following adult emergence, had a positive effect on mating and survival of laboratory-reared males.

## BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Anwar, M., D.L. Chambers, K. Ohinata and R.M. Kobayashi. 1971.** Radiation-sterilization of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae): Comparison of spermatogenesis in flies treated as pupae or adults. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 64 (3): 627-633.
- Arita, L.H. 1979.** The mating competitiveness and quality control of the laboratory reared Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Wiedemann). Thesis, Univ. Hawaii, Honolulu : 53-69.
- Arita, L.H. 1982.** Reproductive and sexual maturity of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Wiedemann). *Proceedings, Hawaiian Entomological Society* 24 (1): 25-29.
- Arita, L.H. 1983.** The mating behavior of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Wiedemann). Ph D. thesis, Univ. Hawaii, Honolulu : 1-135.
- Arita, L.H. and K.Y. Kaneshiro. 1985.** The dynamics of the lek system and mating success in males of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Wiedemann). *Proc. Haw. Ent. Soc.* 25: 39-48.
- Arita, L.H. and K.Y. Kaneshiro. 1986.** Structure and function of the rectal epithelium and anal glands during mating behavior in the Mediterranean fruit fly. *Proc. Haw. Ent Soc.* 26: 27-30.
- Arita, L.H. and K.Y. Kaneshiro. 1988.** Body size and differential mating success between males of two populations of the Mediterranean fruit fly. *Pacific Science* 42: 173-177.
- Arita, L.H. and K.Y. Kaneshiro. 1989.** Sexual selection and lek behavior in the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Pac. Sci.* 43: 135-143.
- Back, E.A. and C.E. Pemberton. 1918.** The Mediterranean fruit fly in Hawaii. *USDA Bull.* 536: 118.
- Baker, P.S. and H. Van der Valk. 1992.** Distribution and behaviour of sterile Mediterranean fruit flies in a host tree. *J. Appl. Ent.* 114: 67-76.
- Barton-Browne, L. 1975.** Regulatory mechanisms in insect feeding. *Adv. Insect Physiol.* 11: 1-116.
- Bateman, M.A. 1976.** Fruit flies. In: V.L. Delucchi. (ed.), *Studies in Biological Control.* Cambridge, University Press, Cambridge : 11-49.
- Blay, S. and B. Yuval. 1997.** Nutritional correlates of reproductive success of male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Anim. Behav.* 54: 59-66.
- Briceno, R.D. and W.G. Eberhard. 1998.** Medfly courtship duration: a sexually selected reaction norm changed by crowding. *Ethol. Ecol. Evol.* 10: 369-382.
- Briceno, R.D., D. Ramos and W.G. Eberhard. 1996.** Courtship behavior of male medflies

- (*Ceratitis capitata*; Diptera: Tephritidae) in captivity. Fla. Ent. 79: 1-15.
- Burk, T. and C.O. Calkins. 1983.** Medfly mating behavior and control strategies. Fla. Ent. 66:3-18.
- Burke, T. 1983.** Behavioral ecology of mating in the Caribbean fruit fly, *Anasterpha suspense* (Loew) (Diptera: Tephritidae). Fla. Entomol. 66: 330-344.
- Bushland, R.C., D.E. Hopkins. 1951.** Experiments with screwworm flies sterilized by X-rays. J. Econ. Entomol. 44: 725-731.
- Bushland, R.C., D.E. Hopkins. 1953.** Sterilization of screwworm flies with X-rays and Gamma-rays. J. Econ. Entomol. 46: 648-656.
- Calkins, C.O., D.L. Chambers and E.F. Booler. 1982.** Quality control of fruit flies in a sterile insect program. In, Sterile Insect Technique and Radiation in Insect Control. Inter. Atomic Energy Agency, IAEA, STI/PUB/595: 341-355.
- Cangussu, J.A. and F.S. Zucoloto. 1992.** Nutritional value and selection of different diets by adult *Ceratitis capitata* flies (Diptera: Tephritidae). J. Insect Physiol. 38 (7): 485-491.
- Carey, J.R. and P. Liedo. 1995.** Sex-specific life table aging rates in large medfly cohorts. Exp. Gerontol. 30 (3-4): 315-325.
- Carey, J.R., P. Liedo, D.Orozco, M. Tatar and J.W. Vaupel. 1995.** A male-female longevity paradox in medfly cohorts. Journal of Animal Ecology 64: 107-116.
- Carey, J.R., P. Liedo, M. Muller, J. Wang and J.W. Vaupel. 1998.** Dual modes of aging in Mediterranean fruit fly female. Science 281: 996-998.
- Chambers, D.L. 1977.** Quality control in mass rearing. Annu. Rev. Entomol. 22: 289-308.
- Chapman, T., T. Miyatake, H.K. Smith and L.Partridge. 1998.** Interactions of mating, egg production and death rates of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. Proc.Roy. Soc. Lond. B. 265: 1879-1894.
- Christenson, L.D. and R.H. Foote. 1960.** Biology of fruit flies. Annu. Rev. Entomol. 5: 171-192.
- Churchill-Stanland, C., R. Stanland, T.T.Y. Wong, N. Tanaka, D.O. MacInnis, and R.V. Dowell. 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.
- Cunningham, R.T, G.J. Farias, S. Nakagawa and D.L. Chambers. 1971.** Reproduction in the Mediterranean fruit fly: depletion of stored sperm in females. Ann. Entomol. Soc. Am. 64: 312-313.
- Δαλιάνης, Κ. 1992.** Σχεδίαση και ανάλυση πειραμάτων. Αθήνα.
- Economopoulos, A.P. 1980.** SIRM against the olive fruit fly: Differences between wild and laboratory reared (normal or sterilized) insects. Proc. Symp. Fruit Fly Problems, Kyoto and Naha, Japan: 17-26.

- Economopoulos, A.P. 1992 $\alpha$ .** Adaptation of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) to artificial rearing. *J. Econ. Entomol.* 85: 753-758.
- Economopoulos, A.P. 1992 $\beta$ .** Effect of the sex ratio on egg collection and hatch of the Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae). *Proc. Intern. Symp. IAEA/STI/PUB/909:* 473-480.
- Economopoulos, A.P. and S. Judt. 1989.** Artificial rearing of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae): Size of oviposition holes. *J. Econ. Entomol.* 82 (2): 668-674.
- Economopoulos, A.P., B. Papadopoulos, N. Mantzos, D. Kollaros, Ch. Serpetsidaki and H. Dretakis. 1994.** Environmentally Safe, Intergrated Systems for Control of the Mediterranean fruit fly (medfly) Ceratitidis capitata (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). Inst. of Molecular Biology and Biotechnology and Dept. of Biology, Univ. Crete. Techn. Rep.:1-16.
- Economopoulos, A.P., G. Haniotakis, S. Michelakis, G. Tsiropoulos, G. Zervas, I. Tsitsipis, A. Manoukas and A. Kiritsakis. 1982.** Population studies with the olive fruit fly in western Crete. *Z. ang. Entomol.* 93: 463-476.
- Elmen, S.T. and L.W. Oring. 1977.** Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Epsky, D.N. and R.R. Heath. 1993.** Food availability and pheromone production of males of Anastrepha suspensa (Diptera: Tephritidae). *Environ. Entomol.* 22: 924-947.
- Farias, G.J., R.T. Cunningham and S. Nakagawa. 1972.** Reproduction in the Mediterranean fruit fly: Abundance of stored sperm affected by duration of copulation and affecting egg hatch. *J. Econ. Entomol.* 65: 914-915.
- Feron, M. 1962.** The reproductive instinct in the Mediterranean fruit fly, Ceratitidis capitata Wied. (Diptera: Tephritidae). *Revue of Plant Pathology and Argicultural Entomology of France* 41 (1, 2): 1-129.
- Fimiani, P. 1989.** Pest status-Mediterranean region. In. A.S. Robinson and G. Hooper (eds), *Fruit Flies, their Biology, Natural Enemies and Control.* Elsevier Amsterdam. Vol. 3A: 37-53.
- Fluke, C.L. and T.C Allen. 1931.** The role of yeast in life history studies of the apple maggot, Rhagoletis pomonella. *J. Econ. Entomol.* 24: 77-80.
- Franz, G., E. Gencheva and Ph. Kerremans. 1994.** Improved stability of genetic sexing separation strains for the Mediterranean fruit fly Ceratitidis capitata. *Genome* 37: 72-82.
- Galun, R., S. Gothilf, S. Blondheim, J.L. Mazor and A. Lachman. 1985.** Comparison of aggregation and feeding responses by normal and irradiated fruit flies, Ceratitidis capitata and Anastrepha suspense (Diptera: Tephritidae). *Environ. Entomol.* 14: 726-732.
- Gilmore, J.E. 1989.** Sterile Insect Technique (SIT). Overview. In *World Crop Pests, Fruit*

- Flies, Their Biology, Natural Enemies and Control, A.S. Robinson and G. Hooper (eds). Elsevier Science Publishers B.V. Amsterdam. Vol. 3B: 353-363.
- Gothilf, S., R. Galun and M. Bar-Zeev. 1971.** Taste reception in the Mediterranean fruit fly: Electrophysiological and behavioral studies. *J. Insect Physiol.* 17: 1371-1384.
- Hagen, K.S. and G.L. Finney. 1950.** A food supplement for effectively increasing the fecundity of certain tephritid species. *J. Econ. Entomol.* 43: 735.
- Hagen, K.S. 1958.** Honeydew as an adult fruit fly diet affecting reproduction. *Proc. Intern. Congr. Entomol.* 10: 25-30.
- Harris, D.J., R.J. Wood and S.E.R. Bailey. 1988.** Two-way selection for mating activity in the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Entomol. Exp. Appl.* 60: 239-248.
- Headrick, D.H. and R.D. Goeden. 1998.** The biology of nonfrugivorous Tephritid Fruit Flies. *Ann. Rev. Entomol.* 43: 217-241.
- Hendrichs, J. and M. A. Hendrichs. (1990).** Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) in nature: Location and diel pattern of feeding and other activities on fruiting and non-fruiting hosts and non-hosts. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 83: 632-641.
- Hendrichs, J., B.I. Katsoyannos, D.R. Papaj and R.J. Prokopy. 1991.** Sex differences in movement between natural feeding and mating sites and tradeoffs between food consumption, mating success and predatory evasion in Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Oecologia* 86: 223-231.
- Hendrichs, J., B.I. Katsoyannos, V. Wornoayporn and M.A. Hendrichs. 1994.** Odour-mediated foraging by yellowjacket wasps (Hymenoptera: Vespidae): predation on leks of pheromone calling Mediterranean fruit fly males (Diptera: Tephritidae). *Oecologia* 99: 88-94.
- Holbrook, F.R. and M.S. Fujimoto. 1970.** Mating competitiveness of unirradiated and irradiated Mediterranean fruit flies. *J. Econ. Entomol.* 63: 1175-1176.
- Hooper, G.H.S. 1987.** Application of quality control procedures to large scale rearing of the Mediterranean fruit fly. *Entomol. Exp. Appl.* 44: 161-167.
- Huettel, M.P., A.P. Fuerst, T. Maruyama and F. Chakraborty. 1980.** Genetic effects of multiple bottlenecks in the Mediterranean fruit fly. *Genetics* 94: 547-548.
- Jacobson, M., K. Ohinata, D.L. Chambers, W.A. Jones and M.S. Fujimoto. 1973.** Insect sex attractants.13. Isolation, identification and synthesis of sex pheromones of the male Mediterranean fruit fly. *J. Med. Chem.* 16: 248-251.
- Jacome, I., M. Aluja, P. Liedo and D. Nestel. 1995.** The influence of adult diet and age on lipid reserves in the tropical fruit fly *Anastrepha serpentina* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Insect Physiology* 41: 1079-1086.
- Jang, E.B. 1995.** Effects of mating and accessory gland injections on olfactory mediated

- behavior in the female Mediterranean fruit fly, Ceratitis capitata. J. Ins. Physiol. 41: 705-710.
- Jang, E.B., D.M. Light, R.A. Flath, J.T. Nagata and T.R. Mon. 1998.** Electroantennogram responses of the Mediterranean fruit fly, Ceratitis capitata to identified volatile constituents from calling males. Entomol. Exp. Appl. 50: 7-19.
- Kaspi, R. and B. Yuval.** Post-teneral protein feeding improves sexual competitiveness but reduces longevity of mass reared sterile male Mediterranean fruit flies. Ann. Entomol. Soc. Am. (in press).
- Katiyar, K.P. 1965.** Mediterranean fruit flies and related species: Laboratory studies in Costa Rica. In G.S. La Brecque and J.C. Keller (ed.). Advances in Insect Population Control by Sterile-Male Technique. Int. At. Energy Agency. Tech. Rep. Ser. 44: 20-21.
- Katiyar, K.P. and E. Ramirez. 1970.** Mating frequency and fertility of Mediterranean fruit fly females alternately mated with normal and irradiated males. J. Econ. Entomol. 63 (4): 1247-1250.
- Keiser, I. and E.L. Schneider. 1969.** Need for immediate sugar and ability to withstand thirst by newly emerged Oriental fruit flies, Melon flies, and Mediterranean fruit flies untreated or sexually sterilized with Gamma radiation. J. Econ. Entomol. 62 (3): 539-540.
- Kimsey, L.S. 1980.** The behavior of male orchid bees (Apidae, Hymenoptera, Insecta) and the question of leks. Anim. Behav. 28: 996-1004.
- Knipling, E.F. 1955.** Possibilities of insect control or eradication through use of sexually sterile males. Journal of Econom. Entomol. 48: 459-462.
- Kuba, H. and J. Koyama. 1982.** Mating behavior of the melon fly, Dacus cucurbitae Coquillett (Diptera: Tephritidae): Comparative studies of one wild and two laboratory strains. Applied Entomology and Zoology, 17: 559-568.
- Lance, D.R. and D.O. McInnis. 1993.** Misrepresented reality? Am. Ent. 39: 196.
- Lande, R. 1982.** A quantitative genetic theory of life history evolution. Ecology. 63: 607-615.
- Landolt, P.J. and K.M. Davis-Hernandez. 1993.** Temporal patterns of feeding by Caribbean fruit flies (Diptera: Tephritidae) on sucrose and hydrolyzed yeast. Ann. Entomol. Soc. Amer. 86 (6): 749-755.
- Leppla, N.C., M.D. Huettel, D.L. Chambers, T.R. Ashley, D.H. Miyashita, T.T.Y. Wong and E.J. Harris. 1983.** Strategies for colonization and maintenance of the Mediterranean fruit fly. Entomol. Exp. Appl. 33: 89-96.
- Liimatainen, J., A. Hoikkaka and T.E. Shelly. 1997.** Courtship behavior in Ceratitis capitata (Diptera: Tephritidae): comparison of wild and mass-reared males. Ann. Entomol. Soc. Am. 90: 836-843.

- Liquido, N.J., L.A. Shinoda, R.T. Cunningham. 1977.** Host plants of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae): An annotated word review. *MPPEAL* 77: 1-52.
- Malacrida, A., C.R., Guglilmino, G. Gasperi, L. Baruffi, R. Milani. 1992.** Spatial and temporal differentiation in colonizing populations of *Ceratitis capitata*. *Heredity* 69: 101-111.
- Mazomenos, B., J.L. Nation, W.J. Coleman, K.C. Dennis and R. Esponda. 1977.** Reproduction in Caribbean fruit flies: Comparisons between a laboratory strain and a wild strain. *Florida Entomologist* 60: 139-144.
- Μαυρικάκης, Π., Α.Π. Οικονομόπουλος, J. Carey. 1997.** Διαχείριση της μύγας της Μεσογείου στην περιοχή Ηρακλείου Κρήτης. Περίλ. Ανακ. 7<sup>ο</sup> Πανελλ. Εντομ. Συν. Καβάλα, σελ: 5.
- McPhail, M. 1939.** Protein lures for fruit flies. *J. Econ. Entomol.* 32: 758-761.
- McDonald, P.T. 1987.** Intragroup stimulation of pheromone release by male Mediterranean fruit flies. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 80: 17-20.
- McInnis, D.O., D.R. Lance and C.G. Jackson. 1996.** Behavioral resistance to the sterile insect technique by Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) in Hawaii. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 89: 739-744.
- Nakagawa, S., G.L. Farias, D. Suda, R.T. Cunningham and D.L. Chambers. 1971.** Reproduction of the Mediterranean fruit fly: frequency of mating in the laboratory. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 64: 949-950.
- Nestel, D., R. Galun and S. Friedman. 1985.** Long-term regulation of sucrose intake by the adult Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann). *J. Insect Physiol.* 31 (7): 533-536.
- Ohinata, K., M. Jacobson, S. Nakagawa, M. Fujimoto and H. Higa. 1977.** Mediterranean fruit fly: laboratory and field evaluations of synthetic sex pheromones. *J. Environ. Sci. Health.* A12: 67-78.
- Papadopoulos, N.T., J.R. Carey, B.I. Katsoyannos and N.A. Kouloussis. 1996.** Overwintering of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) in northern Greece. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 89: 526-534.
- Papageorgiou, P. 1915.** The mandarin fly. *Agricultural Bulletin of the Royal Agricultural Society* 12: 258-260.
- Perdomo, A.J., J.L. Nation and R.M. Baranowski. 1976.** Attraction of female and male Caribbean fruit flies to food-baited and male-baited traps under field conditions. *Environ. Entomol.* 5: 1208-1210.
- Prokopy, R.J. and J. Hendrichs. 1979.** Mating behavior of *Ceratitis capitata* on a field cage host tree. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 72: 642-648.



- Raubenheimer, D. and S.J. Simson. 1995.** Constructing nutrient budgets. *Entomol. Exp. Appl.* 77: 99-104.
- Ridley, M. 1988.** Mating frequency and fecundity in insects. *Biol. Rev.* 63: 509-549.
- Rössler, Y. 1975.** Reproductive differences between laboratory-reared and field-collected populations of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 68: 987-991.
- Saul, S.H. and S.D. McCombs. 1993.** Increased remating frequency in sex ratio distorted lines of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 86: 631-637.
- Saul, S.H., S.Y.T. Tam and D.O. McInnis. 1988.** Relationship between sperm competition and copulation duration in the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 81: 498-502.
- Schwarz, A.J., A. Zamboda, D.H. Orozco, J.L. Zavala and C.O. Calkins. 1985.** Mass production of the Mediterranean fruit fly at Metapa, Mexico. *Florida Entomol.* 68: 467-477.
- Seo, S.T., R.I. Vargas, J.E. Gilmore, R.S. Kurashima and M.S. Fujimoto. 1990.** Sperm transfer in normal and gamma-irradiated, laboratory-reared Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *J. Econ. Entomol.* 83: 1949-1953.
- Σερπετσιδάκη, Χ. 1994.** Επίδραση σύζευξης: ηλικία φύλων, διάρκεια, συνεχής παρουσία αρσενικού, στην παραγωγή και γονιμοποίηση αυγών και την επιβίωση θηλυκών εντόμων στελέχους γενετικού διαχωρισμού της μύγας της Μεσογείου, *Ceratitis capitata* (Wiedemann). Μεταπτυχιακή διατριβή, Πανεπιστήμιο Κρήτης, Τμήμα Βιολογίας.
- Shelly, T.E. 1987.** Lek behavior of a Hawaiian *Drosophila*: male spacing, aggression and female visitation. *Animal Behavior.* 35: 1394-1404.
- Shelly, T.E. and T.S. Whittier. 1996.** Mating competitiveness of sterile male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) in male-only releases. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 89: 750-758.
- Shelly, T.E., T.S. Whittier and K.Y. Kaneshiro. 1994.** Sterile insect release and the natural mating system of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 87: 470-481.
- Shelly, T.E., T.S. Whittier and E. Vilalobos. 1996.** Trimedlure affects mating success and mate attraction in male Mediterranean fruit flies. *Ent. Exp. Appl.* 78: 181-185.
- Sheppard, W.S., G.J. Steck and B.A. McPherson. 1992.** Geographic populations of the medfly may be differentiated by mitochondrial DNA variation. *Experientia.* 48: 1010-1013.
- Silvestri, F. 1914.** Report of an expedition to Africa in search of the natural enemies of fruit

- flies (Trypanidae) with description, observation and biological notes. Bulletin, Division Entomological Agricultural Forestry Hawaii 3: 176.
- Spieth, H.T. 1968.** Courtship patterns and evolution of the Drosophila adiastrata and planitibia species subgroups. Evolution 32: 435-451.
- Spieth, H.T. 1974.** Courtship behavior in Drosophila. Annu. Rev. Entomol. 19: 384-405.
- Systat, 1992.** Systat for Windows: statistics, version 5 ed. SYSTAT, Evanston, I L.
- Tanaka, N., R. Okamoto and D.L. Chambers. 1970.** Methods of mass rearing the Mediterranean fruit fly currently used by the USDA. In Sterile Male Technique for control of Fruit Flies. Proc. Panel Organized by FAO/IAEA : 19-23.
- Taylor, P.W. and B. Yuval. 1999.** Postcopulatory sexual selection in Mediterranean fruit flies: advantages for large and protein-fed males. Animal Behavior. 58: 247-254.
- Thornhill, R., and J. Alcock. 1983.** The Evolution of Insect Mating Systems. Harvard Univ. Press, Cambridge, M.A.
- Tsiropoulos, G.J. 1980.** Major nutritional requirements of adult Dacus oleae nutrition. Ann. Entomol. Soc. Am. 73: 251-253.
- Tsiropoulos, G.J. 1981.** Effects of varying the dietary nitrogen to carbohydrate ratio upon the biological performance of adult Dacus oleae. Arch. Intern. Physiol. Bioch. 89: 101-105.
- Tsiropoulos, G.J. 1983.** Microflora associated with wild and laboratory reared adult olive fruit flies, Dacus oleae. Z. ang. Entomol. 96: 337-340.
- Tsiropoulos, G.J. 1989.** Biosynthetic activity of the microflora associated with the olive fruit flies, Dacus oleae. Intern. Colloq. Microbiology in Poikilotherms, Paris, July 1989.
- Tsiropoulos, G.J. 1992.** Feeding and dietary requirements of the Tephritid fruit flies. In: Advances in insect rearing for research and pest management. (Eds. T.E. Anderson and N.C. Leppla), Westview Press Inc. Chapter 7: 93-118.
- Τζανακάκης, Μ.Ε. 1995.** Εντομολογία. University Studio Press. Θεσσαλονίκη, σελ: 390-397.
- Τζανακάκης, Μ.Ε. & Β.Ι. Κατσόγιαννος. 1998.** Έντομα Καρποφόρων Δέντρων και Αμπέλου. Αθήνα. Εκδόσεις Αγρότυπος, σελ: 59.
- Tzanakakis, M. E., J.A. Tsitsipis and L.F. Steiner. 1967.** Egg production of the olive fruit fly fed solids or liquids containing protein hydrolyzate. J. Econ. Entomol. 60: 352-354.
- Tzanakakis, M.E., J.A. Tsistipis and A.P. Economopoulos. 1968.** Frequency of mating in females of the olive fruit fly under laboratory conditions. J. Econ. Entomol. 61(5):1309-1312.
- Vanderzant, E.S. 1974.** Development, significance and application of artificial diets for insects. Ann. Rev. of Entomology 19: 139-160.
- Vargas, R.I., D.H. Miyashita and T. Nishida. 1984.** Life history and demographic

- parameters of three laboratory reared tephritids (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77: 651-656.
- Waldbauer, G.P. and S. Friedman. 1991.** Self selection of optimal diets by insects. *Ann. Rev. Entomol.* 36: 43-63.
- Warburg, I. and R. Galun. 1992.** Ingestion of sucrose solutions by the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* (Wiedemann). *J. Insect Physiol.* 38 (12): 969-972.
- Warburg, M.S., and B. Yuval. 1996.** Effects of diet and activity on lipid levels of adult Mediterranean fruit flies. *Physiological Entomology.* 21:151-158.
- Warburg, M.S. and B. Yuval. 1997a.** Circadian patterns of feeding and reproductive activities of Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) on various hosts in Israel. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 90: 487-495.
- Warburg, M.S. and B. Yuval. 1997b.** Effects of energetic reserves on behavioral patterns of Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Oecologia* 112: 314-319.
- Webb, J.C., C.O. Calkins, D.L. Chambers, W. Schwienbacher and K. Russ. 1983.** Acoustical aspects of behavior of Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*: analysis and identification of courtship sounds. *Entomol. Exp. Appl.* 33: 1-8.
- Webster, R.P. and J.G. Stoffolano (1978).** The influence of diet on the maturation of the reproductive system of the apple maggot *Rhagoletis pomonella*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 71: 844-849.
- White, I.M., M.M. Elson-Harris. 1992.** *Fruit Flies of Economic Significance: Their Identification and Bionomics.* C.A.B. International.
- Whittier, T.S. and K.Y. Kaneshiro. 1991.** Male mating success and female fitness in the Mediterranean fruit fly (Diptera:Tephritidae). *Ann. Ent. Soc. Am.* 84: 608-611.
- Whittier, T.S. and T.E. Shelly. 1993.** Productivity of single vs. multiple mated female Mediterranean fruit flies, *Ceratitis capitata* (Diptera:Tephritidae). *J. Kans. Ent. Soc.* 66: 200-209.
- Whittier, T.S. and K.Y. Kaneshiro. 1995.** Intersexual selection in the Mediterranean fruit fly: does female choice enhance fitness? *Evolution* 49: 990-996.
- Whittier, T.S., K.Y. Kaneshiro and L.D. Prescott. 1992.** Mating behavior of Mediterranean fruit flies (Diptera:Tephritidae) in a natural environment. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 85: 214-218.
- Whittier, T.S., Y.N. Frances, T.E. Shelly and K.Y. Kaneshiro. 1994.** Male courtship success and female discrimination in the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Journal of Insect Behavior.* 7 (2): 159-170.
- Wong, T.T.Y. and L.M. Nakahara. 1978.** Sexual development and mating response of laboratory-reared and native Mediterranean fruit flies. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 71: 592-

- Wong, T.T.Y., J.I. Nishimoto and H.M. Couey. 1983.** Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae): further studies on selective mating response of wild and unirradiated and irradiated, laboratory-reared flies in field cages. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 76: 51-55.
- Wong, T.T.Y., R.M. Kobayashi, L.C. Whitehand, D.G. Henry, D.A. Zadig and C.L. Denny. 1984.** Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae): Mating choices of irradiated laboratory-reared and untreated wild flies of California in laboratory cages. *J. Econ. Entomol.* 77: 58-62.
- Yuval, B., S. Blay and R. Kaspi. 1996.** Sperm transfer and storage in the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) *Ann. Entomol. Soc. Am.* 89: 486-492.
- Yuval, B., R. Kaspi, S. Shloush and M.S. Warburg. 1998.** Nutritional reserves regulate male participation in Mediterranean fruit fly leks. *Ecological Entomology* 23: 211-215.
- Zervas, G.A. and A.P. Economopoulos. 1982.** Mating frequency in caged populations of wild and artificially reared (normal or sterilized) olive fruit flies. *Environmental Entomology* 11: 17-20.
- Ζέρβας, Γ.Α., Ε.Ν. Ζωγράφου και Μ.Α. Κωνσταντοπούλου. 1994.** Μερικές πλευρές της σεξουαλικής και αναπαραγωγικής συμπεριφοράς της μύγας της Μεσογείου (*Ceratitis capitata*). Πρακτικά Δ' Εντομολογικού Συνεδρίου. Βόλος. 1994. σελ:127-131.
- Zouros, E.G. 1969.** On the role of female monogamy in the sterile-male technique of insect control. *Ann. Inst. Phytopath. Benaki. N.S.* 9: 20-29.
- Zucoloto, F.S. 1987.** Feeding habits of *Ceratitis capitata*: can larvae recognize a nutritionally effective diet? *J. Insect Physiol.* 33: 349-353.



