



Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem

A dohánytripsz fajkomplexet alkotó változatok szaporodásbiológiája és viselkedése

Király Kristóf Domonkos

Budapest

2024

A doktori iskola

megnevezése: Kertészettudományi Doktori Iskola

tudományága: növénytermesztési és kertészeti tudományok

vezetője: Zámboriné Dr. Németh Éva
egyetemi tanár
Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem
Kertészettudományi Intézet, Gyógy- és Aromanövények Tanszék

Témavezető: Dr. Fail József
intézetigazgató, egyetemi docens
Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem
Növényvédelmi Intézet, Rovartani Tanszék

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezető jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

1. Bevezetés.....	1
2. Célkitűzések	3
3. Irodalmi áttekintés.....	4
3.1. A tripszek általános bemutatása.....	4
3.1.1. Rendszertan, morfológia.....	4
3.1.2. A tripszek mint kártevők.....	7
3.2. A tripszek szaporodása	8
3.2.1. A párosodni kívánó egyedek egymásra találása nagyobb távolságokból	9
3.2.2. Párosodási viselkedés a <i>Terebrantia</i> alrenden belül.....	10
3.2.3. Párosodási stratégiák	12
3.3. A dohánytripsz fajkomplex.....	13
3.4. Tripsz–ortospovírus kapcsolatok.....	16
3.4.1. Az <i>Orthospovirus</i> fajok általános bemutatása.....	16
3.4.2. A TSWV tripszek általi terjesztése	17
3.4.3. Az <i>Orthospovirus</i> fajok hatása tripsz vektoraikra	18
3.4.4. A TSWV hatása a tripszek gazdanövény preferenciájára	20
4. Anyag és módszer.....	21
4.1. A vizsgálatokhoz szükséges növényanyag előállítása	21
4.2. A dohánytripsz változatok tenyészetek fenntartása	23
4.3. Tripszek izolált nevelése	24
4.4. A használt dohánytripsz vonalak molekuláris azonosítása.....	25
4.5. Párosodási viselkedés és reprodukciós elszigeteltség vizsgálata	26
4.5.1. A különböző változatokba tartozó dohánytripszek párosítása	26
4.5.2. A párosodási viselkedés elemzése	27
4.5.3. A párosodást követő interakciók elemzése	28
4.5.4. Reprodukciós elszigeteltség vizsgálata, különbségek a változatok között.....	28
4.5.5. A nem párosodó kereszt párosítások tagjai viselkedésének elemzése.....	29
4.6. A vírusfertőzöttség hatása a dohánytripsz tojásrakási preferenciájára	30
4.6.1. Preferencia vizsgálatok levélkorongokkal, választásos kialakításban.....	30
4.6.2. Fekunditási vizsgálatok levélkorongokkal, nem-választásos kialakításban	32
4.6.3. A vírusfertőzöttség hatása az utódnemzedék ivararányára	32
4.6.4. Preferencia vizsgálatok egész növényekkel, választásos kialakításban	33
4.6.5. A tojásrakási preferencia vizsgálatok eredményeinek statisztikai elemzése	34
5. Eredmények és megvitatásuk.....	37
5.1. A dohánytripsz vonalak azonosításának eredményei.....	37

5.2. Párosodási viselkedés és reprodukciós elszigeteltség a dohánytripsz fajkomplexen belül	37
5.2.1. A dohánytripsz változatainak párosodási viselkedése	37
5.2.2. A dohánytripsz változatok párosodást követő viselkedése	43
5.2.3. Reprodukciós elszigeteltség	45
5.2.4. A telitok dohánytripsz nőstények párosodási viselkedése	49
5.3. A dohánytripsz változatok tojásrakási preferenciája.....	51
5.3.1. A vírusfertőzöttség hatása a tojásrakási preferenciára választásos kialakítású, levélkorongokkal végzett vizsgálatokban.....	51
5.3.2. A vírusfertőzöttség hatása a fekunditásra paprikán, nem-választásos kialakításban	54
5.3.3. A párosodás hosszának hatása a fekunditásra.....	56
5.3.4. A vírusfertőzöttség hatása az utódnemzedék ivararányára	57
5.3.5. A vírusfertőzöttség hatása a tojásrakási preferenciára választásos kialakítású, egész növényekkel végzett vizsgálatokban	59
5.4. A dohánytripsz változatok aktivitása	60
6. Következtetések és javaslatok	69
7. Új tudományos eredmények	73
8. Összefoglalás	74
9. Summary.....	76
10. Mellékletek	78
1. Melléklet: Irodalomjegyzék.....	78
2. Melléklet.....	94
3. Melléklet.....	95
11. Köszönetnyilvánítás.....	96

1. BEVEZETÉS

A tripszek (Thysanoptera HALIDAY 1836) a legkisebb rovarok közé tartoznak, és a legtöbb ember számára észrevétlenek is maradnak mindaddig, míg nem jelennek meg hirtelen nagy tömegben (Lewis 1973, Lewis 1997a). Kártevőkként régóta ismertek, ma viszont már azt is tudjuk, hogy biológiájuk valójában rendkívül változatos, és az egyes fajok egymástól egészen eltérő életmódot folytathatnak (Lewis 1973, Mound 1997). Érthető módon a tripszekkel foglalkozó kutatások túlnyomó többsége ma is a kártevő fajokra koncentrálnak, nem szabad azonban abba a hibába esnünk, hogy ezek a vizsgálatok nélkülözzék a fajok részletes biológiájának megismerésére irányuló törekvéseket, ehelyett pusztán és szorosan csak azok elpusztításának lehetőségeire fókuszálnak (Mound 2005). A növényvédelem elmúlt évtizedeinek és jelenének tapasztalatai – inszekticid rezisztencia kialakulása, inváziós kártevők megjelenése, szerkivonások felgyorsulása stb. – ugyanis arra hívják fel a figyelmünket, hogy az előbbi nélkül hosszú távon az utóbbi sem lehet sikeres. A tripszek, és az általuk terjesztett ortotospovírusok okozta károk pedig napjainkban is egyértelműen újabb növényvédelmi technológiák fejlesztését sürgetik (Kirk és mtsai 2021, Maurastoni és mtsai 2023). Az egyik ígéretesnek tűnő, és már számos kártevő esetében használt, környezetkímélő növényvédelmi megközelítés a károsító rovarok párosodásának megzavarása, illetve a párosodáshoz kapcsolódó feromonok használata csapdázásra, előrejelzésre (Foster és Harris 1997), a tripszek párosodásáról azonban még keveset tudunk.

A dohánytripsz (*Thrips tabaci* LINDEMAN) az egyik legismertebb, és a legrégebb óta kutatott tripszfaj, mely számos kultúra meghatározó kártevője (Jenser és Szénási 2004, Diaz-Montano és mtsai 2011). Úgy tűnik, hogy a faj jelentőségének utóbbi évtizedekben megfigyelt csökkenését azonban nem kizárólag az ellene való védekezés sikeressége okozta, sokkal inkább egy másik, hasonló életmódú, inváziós kártevő tripszfaj, a nyugati virágotripsz [*Frankliniella occidentalis* (PERGANDE)] megjelenése (Lewis 1997a, Wu és mtsai 2021). Mindkét faj polifág, a gazdasági növényeink széles körén képes károsítani, és az *Orthospovirus tomatomaculae* (korábbi, ismertebb nevén *Tomato spotted wilt virus*, vagyis TSWV) vektora (Riley és mtsai 2011). Úgy véljük tehát, hogy a dohánytripsz vizsgálata nem csak egy ma is jelentős kártevő megismerése miatt, hanem amiatt is fontos, hogy jobban megérthessük az egyes kártevő fajok jelentőségében bekövetkező változások okait is.

Az elmúlt évek molekuláris vizsgálatai (Brunner és mtsai 2004, Farkas és mtsai 2020) megerősítették és egyértelművé tették, hogy a dohánytripsz név valójában több, eltérő genetikai és ökológiai tulajdonságokkal bíró változatot takar, nem állt rendelkezésre azonban elég ismeret ahhoz, hogy ezen változatokról eldönthessük, hogy ezek valóban csak változatok (vagy más megnevezések szerint típusok, biotípusok, rasszok, alfajok etc.), vagy esetleg külön fajok. Hasonló

jelenség – morfológiailag egymástól nem megkülönböztethető, de egymástól valójában elkülönült fajok létezése – mára már igen sok esetben (köztük számos kártevő esetében) vált ismertté (Bickford és mtsai 2007, Cook és mtsai 2011, König és mtsai 2019, Wongnikong és mtsai 2020). Ezeket az angol nyelvű szakirodalom általában „kriptikus” fajoknak nevezi, míg magyar nyelvben talán a „fajkomplex” kifejezés az elterjedtebb.

Az elmúlt évek–évtizedek során egyre növekvő számban jelennek meg közlemények, melyek a rovarok közvetítésével terjedő növénypatogén vírusok vektoraikra kifejtett hatásait vizsgálják, több esetben arra a következtetésre jutva, hogy ezek a kórokozók a rovarokat oly módon befolyásolják, hogy ezáltal azok a kórokozók terjedését segítsék elő, ez pedig epidemiológiai szempontból meghatározó kérdés lehet (Mauck és mtsai 2012, Eigenbrode és mtsai 2018).

A dohánytripsz a TSWV ismert vektora, a vírus terjesztésében betöltött szerepére vonatkozó tudományos eredmények azonban az elmúlt évtizedekben rendkívül ellentmondásosak (Chatzivassiliou 2002, Jenser és mtsai 2002). Ez részben magyarázható csak a változatok eltérő vektorhatékonyságával (Chatzivassiliou és mtsai 2002, Jacobson és Kennedy 2013), azonban a vírus dohánytripsz változatokra gyakorolt hatásának kielégítő vizsgálata még nem történt meg.

2. CÉLKITŰZÉSEK

A bevezetésben ismertetetteknek megfelelően kutatásaink két olyan nagyobb témakörre fókuszáltak, melyek mindegyike a dohánytripsz szaporodásbiológiájához kapcsolódik, így meghatározóak lehetnek egyrészt a dohánytripsz fajkomplex változatai közötti, másrészt a változatok és az általuk terjesztett *O. tomatomaculæ* (TSWV) közötti ökológiai kapcsolatok feltárásában.

Konkrét célkitűzéseink az alábbiak voltak:

1. A dohánytripsz fajkomplex változatai közötti reprodukív elszigeteltség vizsgálata párosodási vizsgálatok segítségével;
2. Az egyes változatok párosodási viselkedésének részletes megfigyelése és összehasonlítása, az egyedek közti kommunikációban potenciálisan résztvevő ingerek azonosításával;
3. A TSWV dohánytripsz változatok tojásrakási preferenciájára gyakorolt hatásainak elemzése;
4. A TSWV fertőzés hatásának vizsgálata a dohánytripsz T változatának ivararányára.

3. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

3.1. A tripszek általános bemutatása

3.1.1. Rendszertan, morfológia

A tripszek (Thysanoptera HALIDAY 1836) apró, általában 1–2 mm-es rovarok, fajaik világszerte elterjedtek, biológiájuk és ökológiájuk pedig igen változatos (Lewis 1973, Moritz 1997, Mound 1997, Mound 2004). Habár a tripszekről mint kártevőkről szóló beszámolók egészen a XVIII. századra nyúlnak vissza (Marsham 1797) a csoport sokáig nem igazán keltette föl az entomológusok érdeklődését (Lewis 1973, Lewis 1997a), és bár az ide tartozó fajok és biológiájuk ismereteinek tekintetében jelentős előrelépések történtek, a tudásunk továbbra is rendkívül hiányos (Mound 2005).

A tripszek legközelebbi rokonaikkal, a szipókás rovarokkal (Hemiptera) és a tetűalakúakkal (Psocodea) együtt az úgynevezett Hemipteroid, vagy Paraneoptera csoportba tartoznak (Hogenhout és mtsai 2008, Mound 2013, Johnson és mtsai 2018). A jelenleg élő, és leírt tripszfajok száma körülbelül 6000 (Mound 2013), melyeket hagyományosan is két alrendbe, a Terebrantia és a Tubulifera alrendekbe sorolnak (Lewis 1973), ezt a felosztást pedig újabb molekuláris eredmények is megerősítik (Johnson és mtsai 2018). A Tubulifera alrendet egyetlen család alkotja (Phlaeothripidae), mely a rend legnépesebb családja, és bár néhány ismert kártevő faj is előfordul köztük, a családba tartozó fajok túlnyomó többsége növényvédelmi szempontból nem releváns, általában csak gombákkal, lehullott levelekkel, növényi maradványokkal, törmelékkel táplálkoznak, feltételezhetően hasonlóan a legősibb tripszekhez (Lewis 1973, Mound 1997, Mound 2013, Mound és mtsai 2022). A Terebrantia alrend 8 családot foglal magába, melyek közül a legnépesebb – körülbelül 2000 leírt fajjal – a Thripidae család (Mound 2013), mely családba tartozik a legtöbb jelentős kártevő tripszfaj is (Lewis 1997a, Riley és mtsai 2011, Mound és mtsai 2022); a családon belül is elsősorban a *Frankliniella* és a *Thrips* genuszokba, melyek közül az előbbibe tartozó fajok általában az Újvilágból, utóbbiak pedig az Óvilágból származnak (Mound 1997, Mound és mtsai 2022). Mindkét említett genusz képviselői gyakran táplálkoznak leveleken és virágokon is, így bár az egyes fajokat időnként „levéltripszekként” vagy „virágtripszekként” azonosítják, ezek sok esetben némileg túlzó leegyszerűsítések (Mound 1997).

A Thysanoptera rend tudományos neve ógörög eredetű, és „rojtosszárnyúak”-at jelent, utalva a kifejlett egyedek szárnyainak különleges morfológiájára (Lewis 1973), az elnevezés azonban némileg félrevezető lehet, tekintve hogy számos csökevényes szárnyú, vagy szárnyatlan faj is ismert (Mound 2005). A két pár keskeny, hártvás, a szélein pilleszőrökkel ellátott szárny azonban általában valóban a rendbe tartozó kifejlett egyedek jellegzetes vonásai közé tartozik, ahogy egyéb morfológiai tulajdonságok is, úgymint: a karesú, enyhén lapított test, a jól elkülönülő

fej (a leggyakrabban 7–8 ízű, előreálló csáppal, az összetett szemekkel és az általában megfigyelhető 3 pontszemmel), az összenőtt közép- és utótör, a lábfejek végén megfigyelhető tapadólapocskák, valamint a 11 szelvényből álló potroh (melyből csak 10 szelvény látható), melynek hasi oldalán a Terebrantia alrend nőtényei jellegzetes, görbült tojócsövet hordoznak (Lewis 1973, Jenser 1982, Moritz 1997). A Terebrantia alrendbe tartozó hímek mindig kisebbek, és általában világosabbak is a nőtényeknél, potrohuk szélei egymással párhuzamosak és a végük lekerekített (Lewis 1973). A hím és nőtény egyedek méretbeli különbségei jól láthatók az **1. ábrán**.



1. ábra Egy 2 ml űrtartalmú mikrocentrifuga cső levágott kupakjába egymás mellé helyezett nőtény (fent) és hím (lent) dohánytripsz imágó. (Fotó: Király Kristóf Domonkos, 2020)

A tripszek növényvédelmi szempontból legfontosabb morfológiai jellegzetessége azonban az aszimmetrikus szűrő–szívó szájszervük, mellyel a növényeken közvetlen kártételüket okozzák (Moritz 1997). A szájszervek és a táplálkozás ismerete azért is elengedhetetlen, hogy a tripszek általi vírusterjesztés folyamatát is megértsük. A szájszerv kúpszerűen megnyúlt (szájkúp), és egészen hátracsúszva, az előtör közelében helyezkedik el (Lewis 1973, Jenser 1982). A rágókból kialakult rágótörök közül a jobboldali elcsökevényesedett, és csak a baloldali maradt meg, így a szájszerv egy rágótörből, két állkapcsi szűrősertévből, az ezek előtt elhelyezkedő felső ajakból, valamint az ezek mögött elhelyezkedő alsó ajakból áll (Moritz 1997). Táplálkozás során a fejben lévő izmok segítségével a szájkúp visszahúzódik, így a rágótör kiöltődik belőle, és így a tripsz fejének mozgása segítségével meg tudja sérteni a növényi szöveteket (Kirk 1997, Mound 2005).

A rágótör táplálék felszívására nem alkalmas, és hossza – az állkapcsi szűrősertékhez hasonlóan – maximum csak néhány 10 μm (Kirk 1997). A keresztmetszetükben „U” alakú állkapcsi szűrőserték a szájúp belsejében egymástól elkülönülten helyezkednek el, kiöltött állapotukban azonban csövet alkotnak, így lehetővé teszik a táplálék felszívását (Kirk 1997). A tripszek táplálkozás során először az erős rágótörük segítségével ejtenek egy sebet a növényi szöveten, majd általában közvetlenül e mögé szúrják be szűrősertéiket, az általuk okozott két lyuk így gyakran 8-as alakra emlékeztet (Moritz 1997, Kirk 1997, Mound 2005). A leírtak alapján a tripszek szájszerve szűrőszívó helyett inkább sebző–szívóként (punch and suck) jellemezhető (Moritz 1997, Zsembergy és Pataki 2000).

A lárvák és az imágók szájszervének felépítése és táplálkozásuk módja megegyezik (Moritz 1997, Mound 2005). A rágótör és a szűrőserték rövidségének (melyek nem is ölthetők ki teljes hosszukban a szájúp felépítése miatt) eredményeképp a tripszek a mélyebb sejtrétegekből vagy a floémből nem képesek táplálkozni, elsősorban csak az epidermisz, valamint a szivacsos és oszlopos parenchima sejtjeiből, melyeket teljesen kiüregesítenek (Kirk 1997).

A Terebrantia alrendbe tartozó fajok posztembrionális fejlődése általában néhány hét alatt végbemegy, és tojás, két lárvá, valamint két nyugalmi alakból áll (Lewis 1973, Jenser 1982, Lewis 1997a, Moritz 1997). A tojásokból kikelt lárvák a kifejlett egyedekhez hasonlítanak kinézetükben és életmódjukban is, nincsenek azonban szárnyaik, és a rovarok közt némileg szokatlan módon az adott lárvastádiumon belül is növekszenek (Ghabn 1948, Lewis 1973, Moritz 1997). A már szárnykezdeményekkel rendelkező nyugalmi stádiumok általában védett helyeken találhatóak, nem táplálkoznak, és elsősorban csak zavarásra mozognak (Lewis 1973, Kirk 1996). Ezek az alakok leggyakrabban a gazdanövény közelében (alatt), a talajban, természetközegben találhatóak, de sok esetben a növényen, pl. virágokban maradhatnak, ha ott is megfelelő rejtekhelyet találnak (Ghabn 1948, Helyer és mtsai 1995, Kirk 1996, Broadbent és mtsai 2003, Buitenhuis és Shipp 2008). Megjegyzendő, hogy molekuláris biológiai vizsgálatok alapján a tripszek fejlődésmenete a hemimetabóliára és a holometabóliára is jellemző jegyeket mutat (Minakuchi és mtsai 2011). Ez a fajta kettőség némileg az egyes fejlődési alakok elnevezésében is tetten érhető, amennyiben a tripszeket a hazai magyar nyelvű szakirodalom is holometaboliával fejlődő rovaroknak nevezi, a nyugalmi alakjaikat viszont hagyományosan mégis az előnimfa és nimfa nevekkkel illeti (lásd pl. Jenser 1982). A nemzetközi szakirodalom azonban általánosan elterjedten az „előbáb” és „báb” (propupa és pupa) kifejezéseket használja, utalva arra, hogy ezekben a nyugvó alakokban végbemenő változások jelentősebbek, mint a hemimetabóliával fejlődő rovarok esetében (Lewis 1973, Moritz 1997).

3.1.2. A tripszek mint kártevők

Bár annak megállapítása sem minden esetben egyértelmű, hogy mely tripszfajokat soroljuk a kártevők közé (Mound és mtsai 2022), a világon számos olyan tripszfaj ismert, melyek kétségtelenül jelentős károk okozására képesek; ilyenek például a chillitripsz (*Scirtothrips dorsalis* HOOD), a közönséges bimbótripsz [„common blossom thrips”; *Frankliniella schultzei* (TRYBOM)], a dinnyetripsz (*Thrips palmi* KARNY), vagy éppen a dohánytripsz (*T. tabaci*) (Vierbergen és Mantel 1991, Murai 2002, Riley és mtsai 2011, Reitz és mtsai 2011, Diaz-Montano és mtsai 2011, Kumar és mtsai 2013, Wu és mtsai 2021). Jelenleg azonban a világon – így az Európai Unióban is – legjelentősebbnek tartott kártevő tripszfaj a nyugati virágotripsz (*F. occidentalis*), mely közvetlen és közvetett károsításával is súlyos károk okozására képes (Cloyd 2009, Reitz 2009, de Kogel és mtsai 2015, Reitz és mtsai 2020). A faj eredeti elterjedési területe Észak-Amerika nyugati része, ahonnan az 1970-es évek végétől indult meg robbanásszerű terjedése (Kirk és Terry 2003). A tudományos szakirodalmi publikációk száma is jól tükrözi a változást a legjelentősebb tripszfajok körében, az 1980-as évekig ugyanis a kutatások leggyakrabban a dohánytripsszel foglalkoztak (Lewis 1997a), az ezt követő nagyjából 30 éves periódusban viszont már az összes tripszre koncentráló kutatás harmada a nyugati virágotripszre fókuszált (Reitz 2009), 2009 és 2020 között pedig további 1000, e fajjal foglalkozó kutatást publikáltak (Reitz és mtsai 2020). Ma már a nyugati virágotripsz teljes genomszekvenciája is ismert (Rotenberg és mtsai 2020). Mivel az összes kártevő tripsz közül a nyugati virágotripsz a legintenzívebben kutatott, ezért a faj biológiájára és az azzal kapcsolatos kutatási eredményekre sok esetben egyfajta modellként tekinthetünk.

A tripsz lárvák és imágók általi közvetlen károsítás változatos tüneteket okozhat a megtámadott növényeken. A konkrét szimptomák egyrészt a kártevőtől, másrészt a megtámadott növényfajtól is függenek, de a tripszek táplálkozása nyomán fellépő talán legjellegzetesebb kárkép a károsított felületek ezüstös elszíneződése (Childers 1997). A nőtények tojásrakásukkal is közvetlen kárt okozhatnak a növényeken, a Terebrantia alrendbe tartozó nőtények ugyanis görbült tojócsövük segítségével egyesével süllyesztik ovális, vagy vese alakú tojásaikat a különböző növényi szövetekbe (Terry 1997, Childers 1997). A tripszek vírusok terjesztésében megnyilvánuló, közvetett kártételének ismertetését részletesebben lásd a 3.4. fejezetben.

Biológiájukból fakadó tulajdonságaik miatt a tripszek elleni védekezés rendkívül nehéz, és az általuk az agráriumban okozott károk ma is folyamatos kihívások elé állítják a termesztőket, az ismert védekezési módszerek fejlesztését, valamint újabb védekezési lehetőségek kutatását téve szükségessé (Reitz és mtsai 2020, Wu és mtsai 2021, Kirk és mtsai 2021, Maurastoni és mtsai 2023). A világszerte elterjedt kártevő tripszek ugyanis apró méretük és szűk, zárt helyekre történő behúzódsra való hajlamuk miatt nehezen észrevehetőek, obligát (telitokia) vagy fakultatív (arrenotokia) szűznemzéssel képesek szaporodni, opportunisták, polifágok, egy éven belül is több,

átfedő generációjuk alakulhat ki, a nőtények fekunditása nagy, tojásaikat a növények szöveteibe süllyeszti, az élelciklusuk bizonyos része során nem táplálkoznak és védett helyekre húzódnak, és könnyen alakul ki bennük a növényvédő szerekkel szembeni rezisztencia, mely vélhetően összefüggésben van haplodiploid szaporodásbiológiájukkal is (Lewis 1997a,b, Mound 2005, Morse és Hoddle 2006, Reitz és mtsai 2011, Gao és mtsai 2012, de Kogel és mtsai 2015, Wu és mtsai 2021).

Meg kell jegyeznünk, hogy az utóbbi évek kutatási eredményei alapján több ismert kártevő tripszfaj esetében is valószínűsíthető, hogy nem egy-egy fajjal, hanem fajkomplexekkel van dolgunk, így például a *T. tabaci* (Brunner és mtsai 2004), a *F. occidentalis* (Rugman-Jones és mtsai 2010), a *Scirtothrips aurantii* (FAURE) (Rafter és mtsai 2013), a *S. dorsalis* (Dickey és mtsai 2015), a *F. schultzei* (Hereward és mtsai 2017), és a *T. palmi* (Ghosh és mtsai 2020) esetében is. Ez minden esetben felveti annak a kérdését, hogy a korábban ezen fajok biológiájára, illetve károsítására vonatkozó megállapítások melyik vizsgált változatra igazak, és mennyire tekinthetők univerzálisnak adott fajkomplexen belül.

3.2. A tripszek szaporodása

Mivel a Thysanoptera rend két alrendje közül az általunk részletesen vizsgált faj, a dohánytripsz, és a többi kártevő faj túlnyomó többsége is a Terebrantia alrendbe tartozik, és a Tubulifera alrend tagjainak szaporodással összefüggő viselkedése, stratégiái a Terebrantia fajokétól sok esetben jelentősen eltérnek (Terry 1997), és ismert ortospovírus vektor egy sincs közöttük (Mound és mtsai 2022), így az irodalmi áttekintés további részeiben csak a Terebrantia alrendbe tartozó fajok egyes jellemzőit ismertetem, és ezekre fogok „tripszek”-ként hivatkozni.

A tripszekre alapvetően a haplodiploid szaporodásmód jellemző, és leggyakrabban arrenotokiával szaporodnak (Kumm és Moritz 2008). Az arrenotok nőtények párosodás nélkül is képesek utódok létrehozására, ezek a haploid utódok azonban – mint minden megtermékenyítetlen tojásukból kikelő utódjuk – kizárólag hímek lesznek; nőtény utódokat (melyek diploidok) csak a megtermékenyített tojásokból képesek létrehozni, vagyis ehhez szükségük van párosodásra (Moritz 1997, Vershinina és Kuznetsova 2016). A tripszek rendjén belül elterjedt másik szaporodásmód a telitokia, mely esetében a diploid nőtények megtermékenyítés nélkül is kizárólag diploid nőtény utódokat hoznak létre (Kumm és Moritz 2008, Vershinina és Kuznetsova 2016). Megjegyzendő, hogy – a tripszfajok közül ismereteink szerint egyedül – a dohánytripsz esetében már diploid hímeket, és tetraploid nőtényeket is azonosítottak, sőt az eredmények alapján ezek igen gyakoriak is lehetnek (Jacobson és mtsai 2013, 2016), ez a téma pedig feltétlenül további vizsgálatokat igényel.

Meglepő módon az arrenotok szaporodásmód is lehetővé teszi pl. egy új élőhelyre kerülve egy új populáció felépülését akár egyetlen (szűz) nőtény egyedből kiindulva is, mivel ezek a nőtények képesek a fiaikkal párosodni, így életük második felében már nőtény utódokat is létrehozni (Adamson és Ludwig 1993, Ding és mtsai 2018). A genetikai változékonyság fenntartása szempontjából természetesen hosszú távon előnytelen, ha kizárólag egymással igen szoros rokonságban álló egyedek párosodnak.

3.2.1. A párosodni kívánó egyedek egymásra találása nagyobb távolságokból

A párosodáshoz a rovarok esetében (is) a hím és nőtény egyedeknek először egymáshoz fizikai közelségbe kell kerülniük, ehhez pedig általában valamilyen nagyobb távolságból hatni képes ingerre támaszkodnak, a közelebről ható ingerek ezután segítik csak őket a potenciális párosodási partner azonosításában (Alexander és mtsai 1997, Fernando és Walter 1997, Nojima és mtsai 2005).

A tripszek esetében ennek mikéntjéről összességében még keveset tudunk. Több faj [*F. occidentalis*, *F. schultzei*, *Parabliothrips newmani* GILLESPIE, MOUND & WANG; , *Pezothrips kellyanus* (BAGNALL), *Thrips major* UZEL, *Thrips fuscipennis* HALIDAY] esetében is megfigyeltek viszont olyan hímek által alkotott aggregátumokat – elsősorban virágokban –, melyekbe leszállva a nőtények párosodnak (Kirk 1985, Terry és Gardner 1990, Milne és mtsai 2002, Gillespie és mtsai 2002, Webster és mtsai 2006). Hasonló csoportosulásokat – kevésbé specifikusan –, valamint tripszek aggregálódott eloszlását adott területen belül ezen túl egyéb fajoknál is megfigyelték (Morrison 1957, Edelson és mtsai 1986, Cho és mtsai 2000, Larral és mtsai 2018, Panthi és mtsai 2021), és ez is valamilyen feromon szerepére utalhat (Panthi és mtsai 2021). A *Megalurothrips sjostedti* TRYBOM esetében úgy tűnik, a nőtények és a hímek külön aggregátumokat alkotnak (Niassy és mtsai 2016).

Az ilyen aggregátumokért „felelőssé” tehető aggregációs feromonokat – melyeket a hímek termelnek, de mindkét nem egyedeire vonzó hatással bírnak – eddig azonban csak öt faj esetében azonosították, melyek a következők: *Frankliniella intonsa* (TRYBOM) (Zhang és mtsai 2011), *F. occidentalis* (Hamilton és mtsai 2005), *M. sjostedti* (Niassy és mtsai 2019), *Megalurothrips usitatus* (BAGNALL) (Liu és mtsai 2020) és a *T. palmi* (Akella és mtsai 2014). A nyugati virágtripsz esetében azt is megfigyelték, hogy a hímek – elsősorban a potrohuk egymás felé csapkodásával – harcolnak is egymással ezeken az aggregátumokon belül, és bár ezeknek a harcoknak az eredménye, győztese és értelme sem minden esetben egyértelmű, feltételezhető, hogy a hímek olyan területeket igyekeznek védeni, ahová a nőtények leszállását várják, és esetleg amit már a kontakt feromonjukkal megjelöltek (Terry és Gardner 1990, Terry és Dyreson 1996, Olaniran és mtsai 2013). Elképzelhető továbbá, hogy a harc szükséges az aggregációs feromon termelésének

kiváltásához is (Kirk és Hamilton 2004, Zhang és mtsai 2011). A dohánytripsz esetében sem kifejezett aggregátumok, sem semmilyen feromon nem ismert.

3.2.2. Párosodási viselkedés a *Terebrantia alrend*ben belül

Az egymáshoz már fizikai közelségbe került *Terebrantia alrend*be tartozó egyedek párosodási viselkedéséről korábban csak néhány rövid feljegyzés, ismertetés volt elérhető (Pelikán 1951, Morison 1957, Franssen és Mantel 1964, Beavers és Ewart 1971, Lewis 1973). Az első részletesebb leírás a nyugati virágtripszre vonatkozott (Terry és Schneider 1993), és gyakran az ezt követő tanulmányok is ezt vették alapul. A nyugati virágtripsz párosodási viselkedését Akinyemi és Kirk (2019) újból részletesen vizsgálták, de egyébiránt 1993-tól kezdődően mindössze 4 további *Terebrantia* faj esetében publikáltak azok részletes párosodási viselkedéséről, melyek a következők: *F. schultzei* (Milne és mtsai 2007), *S. aurantii* (Rafter és Walter 2013), *Echinothrips americanus* MORGAN (Krueger és mtsai 2017), *M. sjostedti* (Akinyemi és mtsai 2021). A dohánytripsz párosodási viselkedése részleteiben nem ismert.

Úgy tűnik, hogy azon tripszfajok párosodási viselkedése, melyekről rendelkezünk leírással egy nagyjából egységes mintázatot követ, melyet a következőkben igyekszem ismertetni.

A hím és nőstény egyedek nagyobb távolságból történő egymásra találását követően a párosodási folyamat következő lépése a rovarok esetében általában alapvetően az „udvarlás” (courtship) lenne (Alexander és mtsai 1997). Fontos azonban, hogy a rovaroknál az inszemináció és a megtermékenyítés egymástól elkülönült lépések, hiszen a nőstények spermatékájukban képesek a hímek spermáját tárolni, ezért elképzelhető, hogy a párosodás közben, vagy azután megfigyelt viselkedések szolgálják csak a pár tagjai alkalmasságának felmérését, és vezetnek úgynevezett kriptikus párválasztáshoz (cryptic male/female choice), ami jelentheti például a hímek részéről nőstények számára a párosodás során a spermiumokon túl biztosított energiát, „ajándékot” (nuptial gift), a spermiumok mennyiségét, a párosodott nőstények őrzését, illetve a nőstények részéről, hogy használják-e a hím spermáját (Alexander és mtsai 1997, Bonduriansky 2001).

Az udvarlási viselkedés, illetve a párosodási partner alkalmassága felmérésének hiányára utal, hogy a nyugati virágtripsz hím aggregátumaiba leszálló nőstények általában az első hímmel párosodnak. A *F. schultzei* esetében megfigyeltek viszont valóban az udvarlás lépései lehetnek. Milne és munkatársai (2007) ugyanis megállapították, hogy az összezárt párok közül eleinte a nőstények viselkedése változik meg, izgatottabbá válnak, rezegetik a szárnyaikat, majd általában megközelítik a hímeket. Ettől a hímek is izgatottabbá válnak, szintén rezegetik a szárnyaikat, mozgatják a potrohukat stb., majd 2–3 mm-es közelségbe érve a nőstényhez gyors csápmozgatásba kezdenek (Milne és mtsai 2007). A *S. aurantii* hímek általában több alkalommal is megközelítik és megérintik a nőstényt, valamint szintén intenzíven mozgatják csápjaikat a párosodás

megkezdése előtt. A nyugati virágtripsz esetében a hímek közelítik meg a nőtényeket (Terry és Schneider 1993).

Abban, hogy a már egymáshoz fizikai közelségbe került egyedek egymást azonosítsák, vélhetően a tripszek esetében is az ún. kutikuláris-hidrokarbonok (CHC-k) játszhatnak szerepet, melyek az ízeltlábúak körében általánosan elterjedtek de egyéb, eddig nem azonosított tényezők is fontosak lehetnek (Howard és Blomquist 2005, Olaniran és mtsai 2013, Buellesbach és mtsai 2018, Chen és mtsai 2020, Jungwirth és mtsai 2021).

Úgy tűnik, hogy a hímek bármilyen oldalról megközelíthetik a nőtényeket és mászhatnak föl azok hátára, azonban elképzelhető, hogy nem rögtön járnak sikerrel (Terry és Schneider 1993, Krueger és mtsai 2017, Rafter és Walter 2013). Amennyiben a nőtények fogadják a hímek közeledését, úgy egész testüket kicsit lejjebb eresztik, hogy a hímek felmászását megkönnyítsék, valamint a potrohvegüket megemelik, elutasítás esetén viszont igyekeznek lerázni magukról a hímet (Terry és Schneider 1993, Krueger és mtsai 2017, Akinyemi és Kirk 2019). Ez utóbbi, elutasító viselkedés azonban szűz párok esetén általában ritkán történik meg, a *M. sjostedti* esetében viszont szinte kivétel nélkül megfigyelhető (Akinyemi és mtsai 2021). A felmászást követően a hímek a nőtények potroha alá hajlítják saját potrohukat, majd a behatolással megkezdődik a párosodás. Ezek a lépések általában gyors egymásutánban követik egymást, és gyakran jellemzi a folyamatot a hímek eközben folytatott intenzív csápmozgatása, illetve a nőtények hátának lábaikkal való érintése (Terry és Schneider 1993, Milne és mtsai 2007, Krueger és mtsai 2017, Rafter és Walter 2013, Akinyemi és Kirk 2019, Akinyemi és mtsai 2021). A nőtények általában nyugodtak ezalatt a lépések alatt, és a párosodás megkezdését követően már ritkán szakítják meg a párosodás folyamatát.

Párosodás közben a hímek részéről a lábak és a csápok mozgatása folytatódhat, de gyakran figyelhetők meg nyugodtabb periódusok. Több fajnál előfordul, hogy a hím a nőtény hátáról lemászva (vagy leesve) a pár egy úgynevezett V-alakot vesz föl a párosodás hosszabb-rövidebb szakasza alatt (Milne és mtsai 2007, Akinyemi és Kirk 2019, Akinyemi és mtsai 2021).

A párosodás időtartama fajonként változó; a *Pa. newmani* esetében csak 5 másodperc (Gillespie és mtsai 2002). Ennél lényegesen hosszabb a *M. sjostedti* esetében (átlagosan 2,5 perc; Akinyemi és mtsai 2021), az egyes *Frankliniella* fajoknál pedig már átlagosan 3–4 perc (Terry és Schneider 1993, Milne és mtsai 2007, Akinyemi és Kirk 2019). A dohánytripsz L [leek, Brunner és mtsai (2004) nyomán, részletesen lásd 3.3. fejezetben] változataiba tartozó egyedek párosodása szintén nagyjából 3–4 percig tart (Li és mtsai 2015b). A párosodás hossza az *E. americanus* esetében már 6–10 perc, a *Scirtothrips* fajoknál pedig a 8–15 percet is meghaladhatja (Beavers és Ewart 1971, Rafter és Walter 2013). A nyugati virágtripsz esetében a 69,9 másodpercnél rövidebb párosodások sikertelenek voltak, mivel a nőtények csak hím utódokat voltak képesek produkálni.

Ezt erősítik meg Krueger és munkatársainak (2017) adatai is, melyek alapján a spermiumok átjutása a nőtények testébe inkább csak a párosodás második-harmadik harmadában történik meg.

A párosodás végéhez közeledve a nőtények elkezdhetnek aktívabbá válni, és esetleg a hímet cipelni a hátukon, vagy húzni maguk után, míg a pár tagjai el nem válnak egymástól (Terry és Schneider 1993, Milne és mtsai 2007, Krueger és mtsai 2017)

3.2.3. Párosodási stratégiák

Az arrenotokiával szaporodó tripszfajok esetében a párosodott nőtények utódai között a nőtények száma általában 3–4-szerese a hímekének (Beavers és Ewart 1971, Ding és mtsai 2018, Farkas 2020), és a két nem a párosodások számát tekintve eltérő stratégiát folytat. A hímek – bár az imágóvá vedlést követően már nem képződnek spermiumaik (prospermatogenezis) – akár 10 nőtény megtermékenyítésére is képesek (Beavers és Ewart 1971, Terry és Schneider 1993, Krueger és mtsai 2017), és gyakran próbálnak újból párosodni annak ellenére is, ha a nőtények elutasítják őket (Terry és Schneider 1993, Li és mtsai 2014a, Li és mtsai 2015a).

A nőtények ezzel szemben általában vagy egész életükben csak egyszer, vagy legalábbis az első párosodást követően nagyon hosszú ideig nem párosodnak (Terry és Schneider 1993, Li és mtsai 2014a, Krueger és mtsai 2017, Akinyemi és Kirk 2019). Kivételt jelent azonban például a *M. sjostedti* faj, ahol a nőtények kísérleti körülmények között egymást közvetlenül követően is párosodtak három hímmel is, anélkül hogy bármelyik fél részéről a másik elutasítása lett volna megfigyelhető (Akinyemi és mtsai 2021). A dohánytripsz L1-es változatába tartozó nőtények viselkedése egyfajta átmenetet mutat e két véglet között, e nőtények ugyanis egy kísérlet szerint átlagosan 2,3 alkalommal is párosodtak a vizsgált 30 nap alatt, a párosodások számának növelése azonban nem eredményezte a nőtény utódok arányának növekedését (Li és mtsai 2015a).

Vizsgálatok szerint az *E. americanus* és a *F. occidentalis* fajok esetében a hímek meg sem kísérelnek a már párosodott nőtényekkel újra párosodni (Krueger és mtsai 2016, Akinyemi és Kirk 2019). Az előbbi faj esetében ezt egy úgynevezett anti-afrodiziákum feromon azonosítása is bizonyítja, melyet vélhetően a hímek juttatnak párosodás közben a nőtények hátára (Krueger és mtsai 2016). A nyugati virágotripsz esetében a bizonyíték azonban csak közvetett, és az egyedek viselkedésének megfigyelésén alapul (Akinyemi és Kirk 2019), ez viszont meglepő módon ellentmond Terry és Schneider (1993) korábban, ugyanezen fajjal végzett vizsgálatainak, utóbbi kutatók szerint ugyanis a hímek próbálkoznak újabb párosodásokkal, amik azonban a nőtények elutasító viselkedése miatt hiúsulnak meg. Akinyemi és Kirk (2019) véleményét támaszthatja alá viszont Terry és Gardner (1990) korábbi megfigyelése, mely szerint egyes, a hímek aggregátumaiba leszálló nőtényeket a hímek figyelmen kívül hagytak, és nem kíséreltek meg velük párosodást. Az anti-afrodiziákum feromon tripszek körében való elterjedtségének

lehetőségét erősíti az a hipotézis is, miszerint mivel a párosodás időtartamának nagy részét a *M. sjostedti* nőtények a már említett V-alakban töltik, ezzel előzik meg, hogy a hímek az anti-afrodiziákum feromont a hátukra juttassák, ezért többször is párosodhatnak (Akinyemi és mtsai 2021).

3.3. A dohánytripsz fajkomplex

A dohánytripszet, mint tudományra új fajt, Karl Eduard Lindeman írta le a XIX. század végén, Besszarábiából, súlyosan károsított dohány állományokból gyűjtött mintákból, melyek közt nőtények és hímek is voltak (Lindeman 1889). A neki küldött minták alapján Theodore Pergande, amerikai entomológus állapította meg, hogy ez a faj egyezik az Amerikában már korábban gyűjtött, és több alkalommal – elsősorban hagymán – jelentős károkat okozott, általában „hagymatripsz” (onion thrips) néven említett, bár addig nem pontosan leírt és azonosított faj egyedeivel (Pergande 1895). Mai tudásunk alapján azonban úgy véljük, hogy a két neves entomológus minden bizonnyal a dohánytripsz két eltérő változatával találkozott két különböző földrészen.

A XIX. század végétől a dohánytripszet egyetlen, kozmopolita fajnak tartották, melynek csupán feltűnően változó az ivararánya, és egyes esetekben a hímek egyáltalán nem ismertek (Lewis 1973). A faj ekkor már rendszeres kártevőnek számított a ma is leggyakoribbnak tartott gazdanövényein, dohányon (Lindeman 1889), hagymán (Sakimura 1932, 1937, Harris és mtsai 1935) és fejes káposztán is (Sirrinc és Lowe 1894, Quaintance 1898, Wolfenbarger és Hibbs 1958), de általánosságban polifág fajként hivatkoztak rá, melynek már Sakimura (1932) is 66, Ghabn (1948) pedig 129 gazdanövényét sorolta fel.

Közel 50 évvel ezelőtt azonban Zawirska (1976) megállapította két egymástól jól elkülöníthető tulajdonságokkal rendelkező dohánytripsz „biotípus” létezését, a „tabaci”-ét, mely arrenotokiával szaporodik, szinte kizárólag dohányon vagy a dohánytáblák környéki gyomokon fordul elő, és a TSWV (mai nevén *Orthotospovirus tomatomaculae*) terjesztésével összefüggésbe hozható, illetve a „communis”-ét, mely telitokiával szaporodik, polifág, a TSWV járványokkal viszont nincs kapcsolatban.

A következő jelentősebb mérföldkövek megismeréséig újabb évtizedek teltek el, mígnem az első molekuláris genetikai módszerekkel végzett vizsgálatok meg nem jelentek, melyek úgy tűnt, alátámasztják azokat a megállapításokat, hogy a dohánytripsz nem egy tökéletesen egységes faj (Kraus et al 1999, Jenser és mtsai 2001). Ezzel nagyjából egyidőben egy rendkívül alapos és részletes kísérletsorozat megállapította, hogy a különböző növényről gyűjtött, és különböző szaporodásbiológiájú dohánytripszek gazdanövényköre, és vektorhatékonyága is eltér (Chatzivassiliou és mtsai 2002). Ezt tekinthetjük az első tanulmánynak, mely már egyértelműen

három dohánytripsz változatot különít el, bár ezt a felosztást csak a néhány évvel később, Brunner és munkatársai (2004) által közölt eredmények erősítették meg molekuláris genetikai alapon is. Nevezett kutatók a mitokondriális DNS citokróm c-oxidáz I. alegységét kódoló génszakasz (COX1, COI vagy mtCOI) vizsgálatával különítették el a három változatot, melyek közül egyet, a T változatot (tobacco-associated) dohányról gyűjtöttek, míg az L1 és L2 (leek-associated) változatokat pórégymárról (Brunner és mtsai 2004).

Mivel az azóta végzett kutatások és közölt eredmények alapvetően alátámasztják ezeket a 2004-ben publikált adatokat, a mai napig is ezt a felosztást használjuk, és ez alapján különítjük el a dohánytripsz fajkomplex változatait. Ismert morfológiai különbség a változatba tartozó egyedek közt nincs (Pergande 1895, Jenser 2007) bár Zawirska (1976) az általa leírt két biotípus lárvái között egy morfológiai különbséget is leírt, úgy tűnik azonban, hogy ez a bélyeg az elkülönítésre mégsem használható. Nemrégiben viszont Musa és munkatársai (2023) megállapították, hogy morfometriai mérések alapján a T és L változat imágói egymástól különböznek és elkülöníthetők.

Az elmúlt évek tanulmányai rámutattak, hogy a T és L1 változatok is arrenotokiával szaporodnak, a telitok szaporodásbiológiájú változat pedig az L2-es változat (Toda és Murai 2007, Farkas és mtsai 2020). A változatok genetikai különbözőségét ma már az ITS2 régióban megfigyelt (Almási és mtsai 2016) különbségek is alátámasztják. Farkas és munkatársai (2020) molekuláris vizsgálataik során a T változatnak is két külön csoportját különítették el, melyeket T1 és T2 csoportnak neveztek. Megjegyzendő azonban, hogy vizsgálatukban a COI génszakasznak nem tökéletesen arra a részére fókuszáltak, amely a legáltalánosabban „DNS vonalkódként” (DNA barcode) elfogadott szakasz – ami a gén 5' végén helyezkedik el (Hebert és mtsai 2003, Hajibabaei és mtsai 2007) –, a COI génen belüli különböző szakaszok pedig eltérő mértékben konzerváltak, így nem ugyanolyan hatékonysággal alkalmazhatók egyes csoportok egymástól való elkülönítésére (Zhang és Hewitt 1996), ezért annak megerősítéséhez, hogy a T1 és T2 csoportok valóban biológiai tulajdonságaikban is elkülönültek-e, még további vizsgálatok szükségesek.

Loredo Varela és Fail (2022) már 391 gazdanövényről említik a dohánytripsz előfordulását. Összefoglaló munkájuk alapján a leginkább polifág, legelterjedtebb, világszerte előforduló változat az L2-es, ami számos közös gazdanövényrel rendelkezik az L1-es változattal, ez utóbbinak azonban a gazdanövényköre és elterjedtsége is korlátozottabb (Loredo Varela és Fail 2022). Ez a két változat gyakran fordul elő hagymaféléken szimpatrikus populációkat is alkotva (Brunner és mtsai 2004, Li és mtsai 2014b, Sogo és mtsai 2015). A legszűkebb elterjedéssel és gazdanövénykörrel a T változat rendelkezik, mely szinte kizárólag dohányon és gyomnövényeken fordul elő Európában és a Közel-Keleten (Loredo Varela és Fail 2022). Az L változatok azonban dohányon nem képesek életben maradni (Chatzivassiliou és mtsai 2002, Farkas 2020). Li és munkatársainak (2014b) munkája alapján az L1-es változat hagymán, míg az L2-es változat fejes

káposztán képes nagyobb populáció-növekedést elérni, és ily módon a másik változatot akár ki is szorítani, bár mindkét változat számára mind a hagyma, mind a káposzta kiváló gazdanövény. Az L2-es változatot azonban – már csak az egyszerűbb megkülönböztetés okán is –, akár C (cabbage-associated) változatnak is lehetne nevezni (Fail 2016). Európában, és hazánkban mindhárom dohánytripsz változat megtalálható (Brunner és mtsai 2004, Farkas és mtsai 2020), Amerikából azonban a T változat minden bizonnyal hiányzik (Jenser és mtsai 2011). Számukra megfelelő gazdanövényen és hőmérsékleti körülmények között az egyes változatok posztembrionális fejlődési ideje (tojástól imágóig) általában 2–3 hét, a kifejlett egyedek élettartama viszont még ilyen esetekben is 3–5 hét is lehet, a teljes élettartam alatt rakott tojások száma pedig meghaladhatja a 100 darabot (Farkas 2020).

Növényvédelmi szempontból az eltelt évtizedek ellenére a korábban felsorolt három növény (dohány, hagyma, fejes káposzta) a mai napig a dohánytripsz által komolyan fenyegettek közé tartozik (Shelton és mtsai 1998, 2008, Diaz-Montano és mtsai 2011, Jenser és mtsai 2009, 2012), vírusvektor szerepe miatt pedig a kártevő egyéb kultúrákban is komoly fenyegetést jelenthet (Gent és mtsai 2006, Pappu és mtsai 2009, Riley és mtsai 2011, Westmore és mtsai 2013). Bár a korábbi vélekedés a TSWV vektorhatékonyságban megfigyelt különbségeket egyértelműen a változatok tulajdonságaiban rejlő eltéréseknek tulajdonította, jelentős részben Chatzivassiliou és munkatársainak (2002) munkájára alapozva, ma már kissé árnyaltabban látva a képet úgy véljük, hogy bár a legtöbb esetben valóban a T változat lehet a leghatékonyabb TSWV vektor, a TSWV terjesztésében telitok populációknak is lehet – esetenként fontos, jelentős – szerepe, mert a vektorhatékonyság inkább az adott tripsz populáció és vírustörzs kompatibilitásának függvénye (Jacobson és Kennedy 2013, Westmore és mtsai 2013). A dohánytripsz által terjesztett másik ortotospovírus, az IYSV (*Orthotospovirus iridimaculaflavi*) esetén kevesebb információ áll rendelkezésünkre, annyit azonban biztosan tudunk, hogy a telitok populációk hatékony vektorok lehetnek (Inoue és mtsai 2010, Leach és mtsai 2019).

A megfigyelt genetikai különbségek ellenére a változatok egymástól való reprodukív izolációjának kérdése nem tisztázott. Pusztán a COI régióban megfigyelhető változékonyság ugyanis nem minden esetben jelent genetikai elszigeteltséget (Giska és mtsai 2015, Toon és mtsai 2016). Korábban az egyes változatokat egymástól ténylegesen izoláltak tekintették (Kobayashi és mtsai 2013), egy későbbi vizsgálat azonban rámutatott, hogy az L1-es változatba tartozó arrenotok hímek párosodnak az L2-es változatba tartozó telitok nőstényekkel is, sőt ezek a párosodások az esetek kis százalékában génátmenettel is járnak, mivel a párosodást követően az utódok megközelítőleg 2%-ában apai géneket is kimutattak (Li és mtsai 2015b). Nem tisztázott azonban, hogy egy alapvetően telitokiával szaporodó nőstény – melynek lerakott tojásaiban párosodás nélkül is helyreáll a nőstényekre jellemző kromoszómaszerelvényszám – hogyan képes

a hímek spermáját használni. Szintén nem áll rendelkezésünkre információ a T és L változatok reprodukív elszigeteltségével kapcsolatban sem.

3.4. Tripsz–ortotospovírus kapcsolatok

3.4.1. Az *Orthotospovirus* fajok általános bemutatása

A vektorok útján terjedni képes növénypatogén vírusokat a vektorral való kapcsolatuk szempontjából általában négy nagyobb csoportba soroljuk: nem perzisztens, szemiperzisztens, perzisztens-cirkulatív és perzisztens-propagatív csoportokra (Hogenhout és mtsai 2008). A perzisztens vírusokra általában jellemző, hogy a terjesztésükre képes állatoknak mind a növényből való felvételhez, mind a növénybe történő leadáshoz hosszabb időre van szükségük, a felvétel és a leadás között egy hosszabb lappangási periódus figyelhető meg, valamint hogy a vektorok fertőzőképességüket hosszú ideig megőrzik. A két perzisztens csoport közötti elsődleges különbség, hogy a vírus szaporodik-e a vektorban, vagy sem; a perzisztens-cirkulatív vírusok esetében nem, a perzisztens-propagatív vírusok esetében viszont igen. A vektorban való szaporodás gyakran eredményezi, hogy a fertőzött vektor az utódaiba is továbbörökíti a vírust, de ez nem minden perzisztens-propagatív vírusra igaz (Hogenhout és mtsai 2008).

A tripszek több növénypatogén vírus terjesztésére is képesek, de a legkomplexebb és legtöbbet tanulmányozott biológiai kapcsolatuk az ortotospovírusokkal [*Orthotospovirus* spp. (*Bunyavirales: Tospoviridae*)] van (Ullman és mtsai 1997, Cabanas és mtsai 2013). Ezeknek a vírusoknak a kizárólagos ismert vektorai a tripszek, pontosabban összesen csupán 15, a Thripidae családba tartozó tripszfaj, melyek azonban meglepő módon nem egy monofiletikus csoportot alkotnak, vagyis nem minden esetben közeli rokonai egymásnak (Mound 2002, Riley és mtsai 2011, Rotenberg és mtsai 2015, Mound és mtsai 2022). Az ortotospovírusok szövetnedvvel mechanikailag is átvihetők, természetes körülmények között elsődleges jelentősége azonban a tripszek általi terjesztésnek van, amik perzisztens-propagatív módon terjesztik e patogéneket (Whitfield és mtsai 2005, Rotenberg és mtsai 2015).

Jelenleg összesen 26 fajt sorolnak az *Orthotospovirus* genuszba (ICTV 2022), melyek egymástól jól elkülönülő filogenetikai kládokat alkotnak (Oliver és Whitfield 2016). Az ortotospovírusok növénypatogén tulajdonsága különlegesség, mivel a többi *Bunyavirales* rendbe tartozó vírus kizárólag állatokat fertőz (Whitfield és mtsai 2005, Hogenhout és mtsai 2008, Pappu és mtsai 2009). A genusz névadó és típus faja az *O. tomatomaculae* (Whitfield és mtsai 2005, Pappu és mtsai 2009), korábbi nevén *Tomato spotted wilt orthotospovirus* vagy TSWV (ICTV 2022), a paradicsom bronzfoltosság (vagy paradicsom foltos hervadás) betegség okozója. A TSWV rendkívül széles gazdanövénykörrel rendelkezik (több mint 900 gazdanövény fertőzésére képes), és a legjelentősebb növénypatogén vírusok egyike (Pappu és mtsai 2009, Scholthof és

mtsai 2011). A leggyakrabban és legsúlyosabban károsított kultúrák között szerepel a paradicsom, a paprika, a dohány, a földimogyoró, a saláta, a krizantém és egyéb dísznövények, melyeken változatos tüneteket okoz, főként klorotikus-nekrotikus foltokat a növények föld feletti részein, de törpülést, deformációt, súlyos esetben – különösen fiatal növények fertőződéskor – a növények pusztulását is (Kazinczi és mtsai 2007, Pappu és mtsai 2009, Scholthof és mtsai 2011), a vírus által okozott károk pedig elérhetik az évi 1 milliárd dollárt (Goldbach és Peters 1994). Az ellene való védekezés ígéretes és hatékony elemének tűnt a vírusrezisztens fajták termesztése, azonban az elmúlt években már világszerte és hazánkban is mind paradicsom, mind paprika állományokban megjelentek a rezisztenciát áttörni képes (RB) vírustörzsek is (Aramburu és Martí 2003, Margaria és mtsai 2004, Almási és mtsai 2015, 2023).

3.4.2. A TSWV tripszek általi terjesztése

Mivel inváziós kártevővé válásától kezdődően a TSWV legjelentősebbnek tartott vektorává a nyugati virágotripsz vált (Ullman és mtsai 1997, Reitz és mtsai 2020), melyet ma már a „szupervektor” elnevezéssel is illetnek (Maurastoni és mtsai 2023), és a faj megjelenése az adott térségben a világ több pontján köthető a TSWV járványok megjelenéséhez, súlyosbodásához (Allen és Broadbent 1986, Broadbent és mtsai 1987, Marchoux és mtsai 1991, Gáborjányi és mtsai 1995, Jenser 1995, Aramburu és mtsai 1997), ennek megfelelően a TSWV terjesztésével kapcsolatos vizsgálatok túlnyomó többsége is a nyugati virágotripszre fókuszált.

A TSWV terjesztéséhez a tripsznek minél fiatalabb lárvaként kell felvennie a vírust; a lárva idősödésével a sikeres felvétel esélye csökken (van de Wetering és mtsai 1996, Chatzivassiliou és mtsai 2002). A felvételt követően a vírus a vektorban szaporodik (Wijkamp és mtsai 1993), ám annak ellenére, hogy perzisztens-propagatív víusról van szó, a sikeres felvételhez csupán 5 perc, sőt vélhetően ennél rövidebb idő, akár egy próbaszívás is elegendő lehet (Kindt 2004), bár a felvétel sikerességét növeli a hosszabb táplálkozási lehetőség a fertőzött növényanyagon (Wijkamp és mtsai 1996b, Chatzivassiliou és mtsai 2002). A fertőzött növényen folytatott táplálkozás után a tripsz belső szervei közül elsőként a középbél sejtjei fertőződnek, majd az azt körülvevő izomsejtek, illetve a nyálmirigyek is, melyek fertőződésének még a lárvastádiumok során meg kell történnie (Nagata és mtsai 1999, 2002). A vírus szaporodása olyan egyedekből/fajokból is kimutatható, melyek később nem válnak terjesztővé (Nagata és mtsai 2002, 2004). Amennyiben azonban a vírus a nyálmirigyeket nem képes fertőzni, az egyed – a középbél fertőzöttségétől függetlenül – nem lesz képes a vírus leadására (Nagata és mtsai 1999), így a vírus eljutása a középbélből a nyálmirigyekhez kulcsfontosságú a terjedés szempontjából, ennek mikéntje azonban nem tökéletesen tisztázott (Whitfield és mtsai 2005, Rotenberg és mtsai 2015). A legvalószínűbbnek vélt elmélet szerint a nyálmirigyek közvetlenül fertőződnek, kontaktus útján,

mikor a középbel, a zsigeri izmok és a nyálmirigyek még olyan fizikai közelségben helyezkednek el egymáshoz képest, hogy ezt lehetővé tegyék, ez az állapot viszont csak a fiatal lárvákra jellemző, a belső szervek átrendeződése később már ellehetetleníti a nyálmirigyek fertőződését, ezért a vírust csak idős lárvaként, vagy kifejlett egyedként felvevő tripszek már nem válnak vektorrá (Moritz és mtsai 2004).

A kórokozó terjesztésére már a második stádiumú lárvák is képesek lehetnek (Wijkamp és Peters 1993, Chatzivassiliou és mtsai 2002), és bár egyes speciális helyzetekben (pl. dísznövény szaporítás) ezek szerepe is jelentős lehet a vírus terjedésében, de a leggyakoribb vektorok az imágók, lévén jóval mozgékonyabbak, mint a lárvák (Ullman és mtsai 1997, Rotenberg és mtsai 2015). A kifejlett hímek hatékonyabb vektorok, mint a nőstények (van de Wetering és mtsai 1999), ennek oka pedig az eltérő táplálkozási viselkedésük lehet, mivel a nőstények táplálkozásukkal nagyobb területet károsítanak, mint a hímek, akik viszont mozgékonyabbak, kevesebbet táplálkoznak, így az általuk károsított sejtek nem roncsolódnak olyan mértékben, hogy a vírus leadását és szaporodását már ne tegyék lehetővé (van de Wetering és mtsai 1998). A fertőzött egyedek életük végéig megőrzik fertőzőképességüket, tojásaikba azonban a vírust nem képesek átörökíteni (Wijkamp és mtsai 1996a). A vírus leadásához – annak felvételéhez hasonlóan – általában kedvez a hosszabb táplálkozási idő (Wijkamp és mtsai 1996b, Chatzivassiliou és mtsai 2002), azonban Kindt (2004) eredményei rámutattak, hogy ahhoz valójában egy-egy (próba)szívás is elegendő lehet. Vélhetően ezzel magyarázható, hogy a TSWV elsődleges terjedése miért okozhat jelentős problémákat olyan kultúrában is, mint a paradicsom, mely a tripszek számára alapvetően nem jó gazdanövény (Brodbeck és mtsai 2001), de próbaszívásokat végezhetnek a növényeken, utána viszont hamarabb tovább repülhetnek (Reitz 2009).

3.4.3. Az *Orthotospovirus* fajok hatása tripsz vektoraikra

Számos, rovarok által terjesztett vírus esetében ismert, hogy azok – közvetve vagy közvetlenül – hatást gyakorolnak a vektoraikra, általában olyan módon, hogy az a kórokozók terjedését segítse elő (Mauck és mtsai 2012, Eigenbrode és mtsai 2018). Ezek a hatások lehetnek direkttek – vagyis közvetlenül a vektorra hatók – és indirektek, melyek a gazdanövényeken keresztül nyilvánulnak meg (Eigenbrode és mtsai 2018). Érdekes megemlíteni, hogy az ortotospovírusok esetében a direkt és indirekt hatások elkülönítése nehézségekbe ütközik, mivel ezek a vírusok kizárólag élő növényi szövetből vehetők fel a lárvák által (Almási, személyes közlés), a biztos felvételhez pedig a legfiatalabb lárváknak is órákon át kell táplálkozniuk a fertőzött növényanyagon (hivatkozás), vagyis az indirekt hatás nehezen kikerülhető.

Gazdasági jelentőségük folytán az ortotospovírus–tripsz kölcsönhatásokat vizsgáló tanulmányok többsége a TSWV és a nyugati virágotripsz kapcsolatát vizsgálta, melyek egyfajta

modellként szolgálnak (Maurastoni és mtsai 2023). A kutatások összessége azonban arra mutat rá, hogy a hatások számos tényező függvényei lehetnek, nem szabad tehát egy modell kapcsolatra alapoznunk minden következtetést.

A nyugati virágtripsz–TSWV kombinációt használó vizsgálatok általánosságban a vírus vektorra gyakorolt pozitív hatásáról számoltak be, annak fejlődési és túlélési paramétereit tekintve pl. paprika növényeken (Maris és mtsai 2004, Belliure és mtsai 2005, 2008). Robb (1989) azonban ugyanezzel a vírus–vektor kombinációval krizantém növényeken inkább negatív hatást tapasztalt, a vírusnak kitett csoportban ugyanis nagyobb volt a juvenilis mortalitás. A hatást tehát úgy tűnik befolyásolja a gazdanövény is. A különböző ortotospovírusok is vélhetően máshogy hatnak ugyanarra a vektorra. DeAngelis és munkatársai (1993) az INSV (*Orthotospovirus impatiensnecromaculae*) negatív hatását figyelték meg a nyugati virágtripsz fejlődésére, a TZSV (*Orthotospovirus tomatosonae*) azonban pozitívan hatott ugyanerre a vektorra (Zheng és mtsai 2014). Sőt, ugyanaz a vírus (TSWV) is befolyásolhatja pozitívan az egyik vektort (*F. occidentalis*; Stumpf és Kennedy 2007), és negatívan a másikat [*Frankliniella fusca* (HINDS); Stumpf és Kennedy 2005].

A dohánytripsz esetében igen kevés hasonló vizsgálati eredmény áll rendelkezésünkre. Sakimura (1963) nem figyelt meg semmilyen a TSWV által kiváltott hatást, Inoue és Sakurai (2006) viszont úgy találták, hogy a lárvaként ugyanennek a vírusnak kitett csoportban az imágók mortalitása szignifikánsa nagyobb volt, mint a kontroll csoportban. Egyes vizsgálatok az IYSV esetén sem mutattak semmilyen szignifikáns hatást (Inoue és mtsai 2010, Birihtia és mtsai 2013).

A megfigyelt esetlegesen pozitív hatások a vektorokra általában főként indirektek. Belliure és munkatársai (2005) azt állapították meg, hogy a tripszekkel előzetesen fertőzött növények kedvezőtlenül befolyásolják a tripszek fejlődését – vélhetően azért, mert a vizsgált egyedekre már hatottak a növény által védekezés gyanánt kibocsátott speciális anyagcseretermékek –, a TSWV fertőzés azonban képes kompenzálni ezt a hatást. Ebben a pozitív hatásban egyrészt szerepe lehet a jázmonát és a szalicilsavas anyagcsere utak antagonizmusának (lásd később), másrészt a szabad aminosavak megnövekedett arányának, ami a vírusfertőzés következménye (Nachappa és mtsai 2020).

Néhány esetben azonban direkt hatásokat is sikerült kimutatni. Talán a legérdekesebb megfigyelések egyike, hogy a TSWV-vel fertőződött nyugati virágtripsz hímek táplálkozási viselkedése megváltozott (a nőstényeké azonban nem); a vírus hatása nyomán ugyanis a kontroll csoporttal összevetve a hím imágók több olyan típusú próbaszívást végeztek, mely éppen a vírus leadására lehet alkalmas (Stafford és mtsai 2011). Egy másik esetben, az IYSV telitok dohánytripszekre kifejtett hatását vizsgálták oly módon, hogy lárvaként minden egyed vírusfertőzött növényeken fejlődött, azonban a kifejlett egyedek halála után ellenőrizték, hogy a

vírus kimutatható-e belőlük, így utólag két csoportra oszthatták a megfigyelt tripszeket, és az eredmények azt mutatták, hogy a vírust ténylegesen felvett tripsz imágók élettartama hosszabb volt, vagyis a vírus direkt pozitív hatást gyakorolt rájuk (Leach és mtsai 2019).

3.4.4. A TSWV hatása a tripszek gazdanövény preferenciájára

Az eddig publikált tanulmányok, melyek a vírusfertőzés gazdanövény preferenciára gyakorolt hatását vizsgálták a nyugati virágtripsz és a TSWV esetében, azt találták, hogy a vektor előnyben részesíti a TSWV fertőzött növényeket, legyen szó akár paprika (Maris és mtsai 2004, Ogada és mtsai 2013, Wu és mtsai 2019), dohány (Wu és mtsai 2019), paradicsom (Nachappa és mtsai 2020, Strzyzewski és mtsai 2023), saláta (Bautista és mtsai 1995), csattanó maszlag (Bautista és mtsai 1995, Maris és mtsai 2004), közönséges bojtorján (Bautista és mtsai 1995) vagy lúdfű (Abe és mtsai 2012, Tomitaka és mtsai 2015) növényekről. A dohánytripsz esetében semmilyen ortotospovírus által a gazdanövény preferenciára gyakorolt hatásról szóló kutatási eredmény nem ismert.

Abe és munkatársai (2012) szerint a preferencia a TSWV fertőzött lúdfű növények irányába annak a következménye, hogy a vírusfertőzés megnöveli a növények szalicilsav tartalmát és felerősíti azok szalicilsavas anyagcsere úton keresztül szabályozott védekezését, mely antagonistája a jázmonát úton keresztül szabályozott védekezésnek; ez utóbbi pedig ily módon gyengül, holott a növény a tripszek ellen elsősorban erre támaszkodna. Wu és munkatársai (2019), paprika és lúdfű növényekkel végzett kiterjedt vizsgálataik alapján úgy vélik, hogy a TSWV fertőzött növényekben a jázmonát út gátlása terpének szintéziséért felelős gének gátlását is eredményezi, mely terpének (pl. linalool) repellens hatásúak a tripszekre.

Egy újabb, a növényekre gyakorolt hatást részletesebben tanulmányozó kutatás (Nachappa és mtsai 2020) viszont Abe és munkatársainak (2012) eredményeit csak részben erősítette meg, mert bár a TSWV fertőzés nyomán paradicsom növényekben e vizsgálat során is megnövekedett a szalicilsav mennyisége és a szalicilsavas úthoz kapcsolódó gének expressziója, de a kutatók megállapítása szerint a szalicilsav által kiváltott, a jázmonát útra ható szuppresszió kisebb mértékű volt a vártnál, ezért a szalicilsav–jázmonát antagonizmust inkább csak átmenetként értékelték. Emellett viszont egyéb hormonok által szabályozott gének expressziójában is változásokat figyeltek meg (Nachappa és mtsai 2020). Egy másik ortotospovírussal (TZSV) végzett vizsgálat viszont egyenesen a szalicilsav mennyiségének csökkenését, és a kapcsolódó utak gátlását találta a vírusfertőzés nyomán paprika növényekben (Zheng és mtsai 2019). A gazdanövény preferenciára kifejtett hatás tehát minden bizonnyal több tényező függvénye, melyek gazdanövénytől és kórokozótól is függenek.

4. ANYAG ÉS MÓDSZER

4.1. A vizsgálatokhoz szükséges növényanyag előállítása

A felhasznált fejes káposzta (*Brassica oleracea* L. convar. *capitata* var. *alba*) növények elsősorban a MATE Soroksári Tangazdaság és Kísérleti Üzeméből származtak; termesztésüket az ott dolgozó kollégák végezték. A termesztett 'Quisor' vagy 'Hurricane' fajtájú káposzták betakarítását minden év őszének második felében, a fagyok beállta előtt végeztük. A betakarított káposztafejeket sérült, külső leveleiktől megtisztítottuk, majd a MATE Élelmiszertudományi és Technológiai Intézet Állatitermék és Élelmiszertartósítási Technológia Tanszék hűtőtárolóiba helyeztük. A betárolt káposzta elfogyása, vagy súlyos minőségromlása esetén a következő évi termés betakarításáig a hiányt kiskereskedelmi forgalomban (általában szupermarketekben) megvásárolt káposztafejekkel pótoltuk. Sajnos ez esetekben a használt fajta azonosítása nem volt lehetséges, sosem tapasztaltuk azonban, hogy egy adott tételt a tripszek elutasítanának, vagy az a szaporodásukat nem segítené elő kellő mértékben. Póréghagymát (*Allium porrum* L.) kizárólag az L1-es típusú dohánytripsz tenyészet fenntartásához használtunk; ezt minden esetben kiskereskedelmi forgalomban szereztük be.

Magunk neveltük azonban a felhasznált dohány, paprika és bab növényeket (**2. ábra**). Ezek előállítása a Rovartani Tanszék növénynevelő helyiségeiben történt, melyek a MATE Budai Campus A épületének 100-as szobájában, illetve az E épület alagsori pincéjében található. A helyiségekben a szellőzők megfelelő zárásával és a szükséges higiéniai- és óvintézkedések betartásával (különös tekintettel a napi munkafolyamatok szervezésére, hogy megelőzzük a tenyészetekből „elszabaduló” tripszek bejutását a növénynevelőkbe) sikeresen akadályoztuk meg tripszek megjelenését. Ezt erősítette meg, hogy a kísérletekben a neveléshez használt növényanyag ellenőrzése, átvilágítása során sosem találtunk semmilyen tripsz fejlődési alakot (tojást sem). Egyéb kártevők (pl. poloskák, lombrágó hernyók) ritka megjelenése esetén azok mechanikai eltávolításával a kártétel hamar megállítható volt, így az évek során növényvédő szeres kezelésre egyetlen alkalommal sem volt szükség.

Dohány (*Nicotiana tabacum* L.) növények esetében alapvetően a Virginiai-fajtacsoportba tartozó 'Hevesi 9' fajtát használtunk és neveltünk. Mivel a tenyészetek fenntartásához a kísérletek időpontjától függetlenül mindig szükség volt dohány levelekre, (csávázatlan) dohány magokat egész évben, szakaszosan vetettünk sejtálcákba, ahonnan később nagyobb méretű műanyag cserepekbe ültettük át a fiatal növényeket, az előregedetteket pedig felszámoltuk. A preferencia vizsgálatainkhoz ugyanezen növényfaj 'Samsun' fajtáját használtuk, melyeket a Magyar Kutatási Hálózat dolgozói neveltek részünkre, majd hozzánk kerülve a többi növényünkkel együtt kezelve fejlődtek tovább.



2. ábra Balra: a MATE Rovartani Tanszékének növénynevelő helyisége a Budai Campus E épületének pincéjében. Jobbra: Szisztemizálódott, illetve kialakuló tüneteket mutató TSWV fertőzött paprika növények. (Fotók: Király Kristóf Domonkos, 2020)

Paprika (*Capsicum annuum* L.) növényeket tripszneveléshez nem, csak a tojásrakási preferencia vizsgálatához használtunk. Kísérleteinkhez a TSWV rezisztenciával rendelkező 'Brody' fajtát választottuk. A tirámmal csávázott vetőmagokat általában már egyesével vetettük el 8 cm átmérőjű műanyag cserepekbe, kelés után pedig a növényeket két csoportra osztottuk. A kezelt csoportba sorolt növényeket mechanikailag fertőztük a TSWV HUP2-2012-RB izolátumával, mely 2012-ben Szegváron került gyűjtésre (Almási és mtsai 2015). A fertőzés a növények vetése után 3–4 héttel történt, mikorra a fiatal növények már legalább 2–4 lomblevéllel rendelkeztek. A mechanikai inokulálás során a fertőzni kívánt növények szikleveleit (illetve esetenként az első lomblevélpárjukat) cellit vagy karborundum por, inokuláló puffer és fertőzött növényekről származó levelek szövetnedvének keverékével óvatosan bekentük. A kezelt növények mellett a másik csoportot a kontroll, mock-inokulált növények képezték, amely növények leveleit a kezelt növények inokulálásánál leírtakkal egyező módon mechanikailag szintén megsértettük cellit vagy karborundum por és inokuláló puffer keverékével, azonban növényi szövetnedv nélkül, így azok vírusmentesek maradtak. A rezisztenciát áttörni képes vírusizolátum által okozott szisztemikus tünetek nagyjából 10 nappal a fertőzés után már jól láthatóvá váltak a kezelt növényeken (**2. ábra**), melyek leveleit legkorábban ezután használtuk a kísérleteink során. A kísérletek során használt kontroll növények mindig ugyanolyan korúak voltak, mint a velük együtt használt fertőzött növények, ezért a dohány növényekhez hasonlóan a paprika növényeket is szakaszosan vetettük, hogy a fertőzöttek közül mindig már szisztemizálódott tüneteket mutató, de a kontrollok közül még nem túlfejllett növények leveleit használhassuk. A tojásrakási preferencia vizsgálatainkhoz használt *Nicotiana tabacum* 'Samsun' növények fertőzése a fent leírtakkal

megegyezően történt, azzal az eltéréssel, hogy minden esetben lomblevelek mechanikai inokulálása történt. A preferencia kísérletek során használt paprika és dohánynövények fertőzöttségét DAS-ELISA (Bioreba AG) vizsgálatokkal ellenőriztük a Magyar Kutatási Hálózat laboratóriumaiban, meggyőződve a fertőzés sikerességéről, valamint a kontroll növények vírusmentességéről.

A nyugati virágtripsz, valamint alkalmanként kísérleti vagy eseti jelleggel egyes dohánytripsz tenyészetek fenntartásához, illetve újabb kísérleti módszerek kipróbálásához bab (*Phaseolus vulgaris* L. 'Lingua Di Fuoco') növényeket is használtunk. E növények dohányénál való lényegesen gyorsabb fejlődése lehetővé tette pl. azon időszakok áthidalását a tenyészetek fenntartásában, mikor elegendő mennyiségű és minőségű dohánylevél aktuálisan még nem állt rendelkezésünkre. A csávázatlan bab vetőmagokat a csírázás érdekében nedves háztartási vattával kibélelt műanyag tálcákba helyeztük. A kicsírázott, fiatal, maximum néhány lomblevelűes bab növényeket folyamatosan és egész növényként gyűjtöttük be és használtuk fel, ezért a növények átültetése másik termesztőközegbe sem volt szükséges.

4.2. A dohánytripsz változatok tenyészetének fenntartása

Saját PhD kutatásaim megkezdésekor a Rovartani Tanszék mindhárom ismert dohánytripsz változathoz (L1, L2, T) rendelkeztünk előzetesen szelektált tenyészetekkel, melyek létrehozása 2013–2014-ben történt, a tanszék akkori PhD hallgatói és dolgozói által. A tenyészetek létrehozásának részleteit lásd Farkas és munkatársainak (2020) munkájában.

Ezen tenyészetek fenntartása és rendszeres ellenőrzése a vizsgálatainkhoz folyamatosan szükséges volt. A tenyészeteket minden dohánytripsz változathoz több (változó számú, de általában 2–4), műanyag- vagy üvegedényben tartottuk fenn, melyeket megfelelő szellőzést biztosító módon zártunk le, az edények aljára pedig konyhai papírtörölő rétegeket helyeztünk, melyek segítették a nedvesség felszívását, valamint rejtekhelyet biztosítottak a tripszek nyugalmi alakjai számára. Minden edényben egyszerre több száz, különböző fejlődési stádiumú tripsz élt. Az esetleges kontamináció elkerülése érdekében a különböző változatok tenyészeit egyrészt a tanszékünk különböző helyiségeiben helyeztük el, másrészt ellenőrzéseikre is egymástól eltérő időpontokban került sor. Tárolásuk alapvetően szobahőmérsékleten, természetes megvilágítás mellett történt, kivételt ez alól a T változat képezett, mert korábbi megfigyeléseink alapján rövidnappalos körülmények között ezek a tripszek nem szaporodtak megfelelő egyedszámban, ezért ezt a tenyészetet klímazsákban tartottuk, ahol egész évben hosszúnappalos megvilágítást biztosítottunk a tripszek számára.

Minden edénybe az adott dohánytripsz változat által preferált gazdanövény levelei kerültek táplálék gyanánt, így az L2-es változat esetében káposzta, az L1-es változat esetében póréhagyma,

a T változat esetében dohány. Minden tenyészetet heti két alkalommal ellenőriztünk, és az elöregedett, nem megfelelő állapotú leveleket újakra cseréltük. A dohánylevelek levélnyelét előre elkészített, 2 %-os agart tartalmazó fiolákba helyeztük, hogy turgorukat és frissességüket tovább megőrizzék. A káposzta és póréhagyma levelek, levéldarabok nem igényeltek hasonló kezelést, enélkül is elégséges ideig voltak képesek a tripszek számára táplálékként szolgálni.

Vizsgálataink szükség szerinti kiegészítése, bizonyos tulajdonságok összehasonlíthatóságának, ellenőrzésének céljából a dohánytripsz változatok mellett hasonló módon kezelt tenyészetet tartottunk fenn nyugati virágtripszekből is. Ezekbe az edényekbe általában egész bab növények kerültek, a dohánylevelekhez hasonlóan 2 %-os agarba helyezve. (Káposzta levelek és bab növények szükség szerint valamennyi dohánytripsz tenyészetünkbe is kerülhettek, mivel ezek minden esetben könnyen elérhetők, illetve könnyen és gyorsan előállíthatók voltak. A bab növények mindegyik dohánytripsz változat szaporodásához megfelelő tápláléknak bizonyultak, a T dohánytripsz változat és a nyugati virágtripsz esetében azonban a káposztalevelek csak átmeneti megoldásként voltak használhatók.)

4.3. Tripszek izolált nevelése

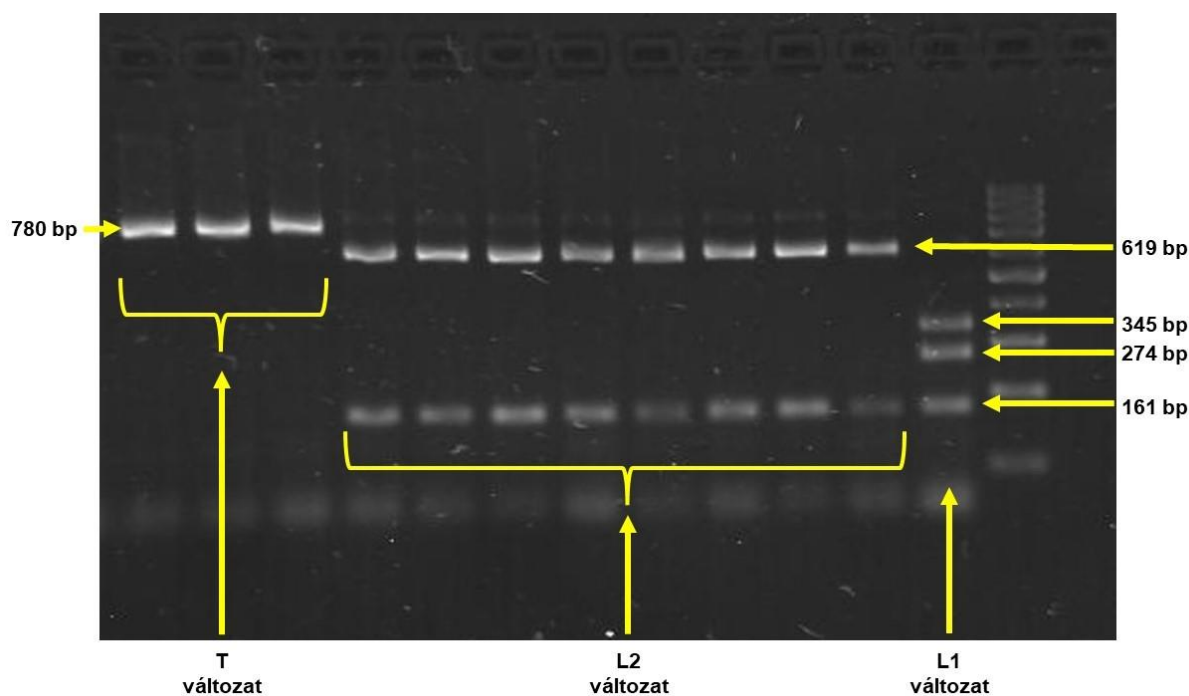
Bár a dohánytripsz tenyészetek létrehozása csak igazoltan az adott változatba tartozó egyedek használatával történt (Farkas és mtsai 2020), az évek során való folyamatos tenyészetfenntartás során egy esetleges kontamináció lehetősége 100 %-ban sajnos így sem volt kizárható. Így annak érdekében, hogy a kísérleteinket tökéletes biztonsággal, azonosítható módon a kívánt változatba tartozó dohánytripszekkel végezzük, egy-egy nőténnytől származó vonalak nevelésére volt szükségünk (isofemale lines).

Ennek általános módszere a következőképpen történt. Tenyészeinkből véletlenszerűen kiválasztott egyedeket helyeztünk egyesével 2 ml ürtartalmú mikrocentrifuga csövekbe, melyekbe táplálékként és tojásrakási közegként levélkorongokat raktunk. Ezek az egyedek („anyák”) általában már imágó stádiumban kerültek izolálásra a tenyészetekből, bizonyos esetekben azonban juvenilis egyedeket is elkülönítettünk, annak érdekében, hogy kifejlődve szűz nőtényekké váljanak. Ennek különös jelentősége az arrenotok tenyészetek esetében volt, mivel tapasztalataink szerint az ezekből a tenyészetekből kiemelt kifejlett nőtény egyedek általában már megtermékenyítettek voltak, ezért általában jóval kevesebb hím, mint nőtény utódot produkáltak. Megjegyzendő, hogy a tojásrakási preferenciára irányuló vizsgálataink T változattal végzett kísérletei során az anyák nem a 2013–2014-ben létrehozott tenyészetünkéből származtak, hanem egyenesen szabadföldről, Tordasról begyűjtött dohánylevelekről, vagy az ugyanezen populációba tartozó egyedekből létrehozott új T változatú kolóniánkból.

Az elkülönített anyák számára nevelésükhöz káposzta (L1 és L2 változatok) vagy dohány (T változat) levélkorongokat biztosítottunk, melyeket használatuk előtt sztereomikroszkóp segítségével át is világítottunk, hogy meggyőződjünk róla, hogy szövetbe süllyesztett idegen tripsztojások se okozhassanak kontaminációt. A levélkorongokat rendszeresen cseréltük, az anyák által lerakott tojások kelését követően pedig a juvenilis alakokat egyesével különítettük el új levélkoronggal (káposzta az L1 és L2, dohány a T változat esetében) ellátott új mikrocentrifuga csövekbe. Kísérleteinkben alapvetően az így elkülönített utódnemzedékét használtuk (F₁ generáció). Ezen egyedek fejlődését rendszeresen, nimfa stádiumuktól kezdődően naponta ellenőriztük, így ismert korú, szűz imágókat használhattunk a vizsgálatainkhoz. A kifejlődött tripszek nemét az ismert morfológiai különbségek alapján határoztuk meg (Lewis 1973). A tripszeket tartalmazó mikrocentrifuga csöveket klímaszekrényekben (Memmert IPP260plus) tároltuk, $23 \pm 1,5^{\circ}\text{C}$ hőmérsékleten, 16 órás fény- és 8 órás sötétszakasz mellett.

4.4. A használt dohánytripsz vonalak molekuláris azonosítása

Az egy anyától származó vonalak használata a kísérletek során lehetőséget biztosított arra, hogy a vonalba tartozó bármelyik egyed genetikai vizsgálatával ellenőrizzük, hogy a vonal melyik dohánytripsz változatba tartozott. E célból vagy az anyákat, vagy az utódaikat használtuk; akár a kísérletben részt vett egyedeket, akár testvéreiket, akik végül a kísérleti kialakításokba nem kerültek. A molekuláris azonosítás Farkas és munkatársainak (2020) munkája alapján, az anyai úton öröklődő, a mitokondriumokban található citokróm c-oxidáz I. alegységét kódoló génszakasz (COI) vizsgálatával történt. Ehhez első lépésként a tripszekből DNS kivonást végeztünk, majd dohánytripszekre kifejlesztett specifikus primerpár (forward primer: 5'-ATTAATTATAGGRCTTTAYAAAGAAGG-3'; reverse primer: 5'-GTAGTGAAAGTGAGCTACAACATAATAAGT-3') segítségével a COI régió egy 780 bázispár (bp) hosszúságú szakaszát felszaporítottuk. Következő lépésként az amplifikált szakaszt két restrikciós enzim (PvuI és PstI) segítségével hasítottuk, majd gélelektroforézis segítségével ellenőriztük az így kapott fragmentumok hosszát. A T változat esetében egyik enzim sem hasítja a felszaporított DNS szakaszt, így egyben maradt a 780 bp hosszúságú fragmentum. Az L2 változat esetében az egyik enzim rendelkezik hasítóhellyel, így egy 619 és egy 161 bp hosszúságú, az L1-es változat esetében pedig mindkét enzim hasítása miatt egy 345, egy 274 és egy 161 bp hosszúságú fragmentum vált láthatóvá a gélelektroforézis végén (**3. ábra**).



3. ábra. A különböző dohánytripsz változatokra jellemző hasítási mintázatok láthatósága gélelektroforézist követően. (Fotó: Király Kristóf Domonkos, 2019)

4.5. Párosodási viselkedés és reprodukciós elszigeteltség vizsgálata

4.5.1. A különböző változatokba tartozó dohánytripszek párosítása

A vizsgálat során mindhárom ismert dohánytripsz változat hímjeit és nőtényeit párosítva egymással vizsgáltuk meg az egyedek párosodási viselkedését, és a változatok közötti különbségeket, esetleges reprodukciós elszigeteltséget. Minden alkalommal egy kifejlett szűz hím és egy kifejlett szűz nőtény dohánytripsz egyedet – melyeket a 4.3. (Tripszek izolált nevelése) fejezetben leírtaknak megfelelően neveltünk – helyeztünk egy arénába 2–7 nappal az imágóvá vedlésük után, és egy mikroszkópra (Zeiss Stemi 2000-C) szerelt kamera (Sony XCD-SX90CR) segítségével figyeltük meg és rögzítettük a viselkedésüket. A két arrenotok és egy telitok változat hím és nőtény egyedeinek mind a hat lehetséges párosítási kombinációját megvizsgáltuk. Az azonos arrenotok változatba tartozó egyedek, valamint az L1-es változatú hímek L2-es változatba tartozó nőtényekkel való párosítása szolgált kontrollként, a fennmaradó három kombinációt pedig kereszt párosításoknak neveztük. Amennyiben egy kereszt párosításban az egyedek egymással nem párosodtak, úgy ezek a tripszek egy későbbi kontroll párosításban újra felhasználásra kerülhettek, hogy ellenőrizhessük, hogy a viselkedésük mindkét típusú párosításban ugyanolyan-e. Statisztikai vizsgálattal (2. melléklet) meggyőződünk róla, hogy a kontroll párok tagjainak viselkedését nem befolyásolta, hogy előzőleg egy kereszt párosításban is használtuk-e őket, ezért a továbbiakban az így kialakított kontroll párosításokat is önálló ismétléseként kezeltük. Így a hatféle lehetséges párosítás összesen 234 pár viselkedésének megfigyelését jelentette (32–45 ismétlést a különböző kombinációkból).

A viselkedés vizsgálatára szolgáló arénák egy 2 ml űrtartalmú mikrocentrifuga cső levágott kupakjából álltak, melyet a tripszek behelyezése után egy üveg fedőlemezzel zártunk le (**1. ábra**). Minden pár vizsgálatához új arénát használtunk. A vizsgálatok szobahőmérsékleten zajlottak a Rovartani Tanszék laborjában, a mikroszkóp alá helyezett aréna megvilágítását pedig egy fehér fényt kibocsátó Schott KL 200 LED (Schott AG) fényforrás látta el. A megfigyelések azonnal indultak, amint a tripszek az arénába kerültek, és 10 percig tartottak. Ettől akkor tértünk el, ha a 10 perc lejártakor az egyedek épp egymással valamilyen interakcióban voltak, ebben az esetben ennek a végét megvártuk.

4.5.2. A párosodási viselkedés elemzése

A párosodási- és prekopulációs magatartás vizsgálata és leírása összesen 67 kontroll pár viselkedésének részletes elemzése alapján történt. A párosodás lépéseinek és a megfigyelt egyéb magatartási elemeknek pontos definícióit a 3. mellékletben adjuk meg. A hím és nőstény tripszek részletes párosodási magatartása mellett feljegyeztük a prekopuláció és a párosodás hosszát is. Mivel tapasztalataink szerint a korábbi szakirodalmi leírások a prekopuláció hosszának megadásakor nem pontosan határozzák meg, hogy ezt pontosan milyen kezdőponttól mérik, így mi három különböző kezdőponttól mérve is meghatároztuk a prekopuláció időtartamát azon találkozásokon belül, mely végül párosodáshoz vezetett; a találkozás elejétől, a kontaktustól, valamint a nőstény hátára mászástól számítva. Szintén rögzítettük, hogy a pár az első találkozásukra párosodott-e, hogy melyik tripsz közelítette meg a másikat a prekopulációhoz vezető találkozás során, hogy milyen pozícióban történt az első kontaktus, valamint hogy a hímek azonosító viselkedése és a nőstények elutasító viselkedése megfigyelhető volt-e.

Minden, a párosodási vizsgálatokhoz tartozó statisztikai elemzést az IBM SPSS 25.0, valamint a Microsoft Excel programok segítségével végeztünk. A statisztikai elemzés során McNemar tesztet használtunk annak vizsgálatára, hogy melyik tripsz közelítette meg a másikat a prekopulációhoz vezető találkozás során, valamint az első kontaktus pozíciójának elemzéséhez. Egymintás z-tesztekkel ellenőriztük, hogy a hímek azonosító viselkedése konzisztensen, vagy csak véletlenszerűen fordul-e elő. Ezen túl Fisher-féle egzakt próbát is használtunk egy 3×2-es kontingencia-tábla elemzésével annak összehasonlítására, hogy e viselkedés előfordulási gyakorisága a különböző kombinációkban eltérő-e. Ugyanilyen Fisher-féle egzakt próbával vizsgáltuk, hogy a pár az első találkozásukra párosodott-e, és hogy a nőstények elutasító viselkedése megfigyelhető volt-e. Szignifikáns különbség esetén kiszámoltuk a módosított sztenderdizált hibatagok értékeit is. (Ezek négyzetei khi-négyzet eloszlást követnek 1 szabadsági fokkal, így ha abszolútértékük meghaladja az 1,96-ot, akkor felül-, vagy alulreprezentált celláról van szó az előjeltől függően: tehát ha egy cellában a módosított sztenderdizált hibatag nagyobb,

mint 1,96, akkor ebben a cellában felülreprezentált az előfordulás, ha kisebb, mint -1,96, akkor alulreprezentált.) Egyes olyan, nem egyértelmű eseteket, amikor pl. a tripszek már a videofelvétel elindulásakor egymás közvetlen közelében voltak, bizonyos viselkedési elemek vizsgálatára vonatkozóan ki kellett zárunk az elemzésből.

A különböző kezdőpontoktól számított prekopulációs idők, valamint a párosodás hosszának összehasonlítására csak az első párosodásokat vettük figyelembe, az újrापárosodásokat nem, és az összehasonlítást egyutas MANOVA teszttel végeztük, ln transzformációt követően. Négy esetet kizártunk az elemzésből a többi értékhez viszonyítva kiugróan hosszú prekopulációs- vagy párosodási időtartam miatt. Amennyiben a MANOVA teszt szignifikáns volt, egyváltozós ANOVA tesztekkel végeztünk Bonferroni-féle (elsőfajú hiba) korrekcióval. A reziduumok normalitását Tabachnik és Fidell (2007) alapján a ferdeség és csúcsosság ellenőrzésével végeztük, a homogenitás ellenőrzésére pedig Levene-féle tesztet használtunk. Ez utóbbit elfogadtuk a prekopulációs idők esetében ($F_{(2,60)} = 0,008$; $p = 0,992$; $F_{(2,60)} = 0,403$; $p = 0,670$; $F_{(2,60)} = 0,401$; $p = 0,671$), sérült azonban a párosodás hosszának esetén ($F_{(2,60)} = 4,596$; $p = 0,014$), így post hoc tesztnek Games-Howell tesztet használtunk.

4.5.3. A párosodást követő interakciók elemzése

A tízperces megfigyelési időtartamon belül párosodó kontroll párok párosodást követő találkozásait is vizsgáltuk, hogy az azok során tanúsított viselkedésük eltér-e a korábban látottaktól. Ehhez maximum hat párosodást követő találkozást elemeztünk. Feljegyeztük, hogy ezeken a találkozásokon belül előfordult-e nőstény hátára mászás, és amennyiben igen, úgy a hím, a nőstény vagy mindkét egyed elutasító viselkedése is megfigyelhető volt-e, ezen események előfordulásának gyakoriságát pedig összehasonlítottuk a párosodást megelőző (vagy ahhoz vezető), és a párosodást követő találkozásokban. Az adatok eloszlása miatt ennek statisztikai vizsgálatához Wilcoxon-féle páros előjel-próbát használtunk. Megfigyeltük továbbá, hogy a pár első párosodása után történt-e újrापárosodás is.

4.5.4. Reprodukciós elszigeteltség vizsgálata, különbségek a változatok között

Az elkészült videofelvételek alapján elsődlegesen azt ellenőriztük, hogy a pár tagjai meddig jutnak el a párosodási folyamat lépéseiben, mely lépéseket egyrészt Akinyemi és Kirk (2019) munkája alapján, másrészt a saját megfigyeléseink alapján a következőkben határoztuk meg: 1.: „érzékelés”, 2.: „kontaktus”, 3.: „nőstény hátára mászás”, 4.: „potroh aláhajlítás” (4. ábra), 5.: „párosodás”. Minden pár esetén megmértük az első találkozásig tartó időt, hogy ennek során melyik fél közelítette meg a másikat, valamint rögzítettük az első kontaktustól az első olyan alkalomig eltelt időt is, mikor a hím a nőstény hátára is felmászott.



4. ábra Párosodásra készülő dohánytripsz imágók. A jobb oldali képen jól látható a „potroh aláhajlítása” a hím részéről, ami a párosodási folyamat 4. lépése. (Fotók: Király Kristóf Domonkos, 2020)

Annak vizsgálatára, hogy a párok meddig jutnak el a párosodási folyamat lépéseiben, Fisher-féle egzakt próbákat használtunk 6×2 -es kontingencia-táblák elemzésével, ahol az egyik faktor a hat különféle kombináció volt, a másik pedig az adott lépést teljesítők vagy nem teljesítők száma (azok közül, akik a folyamatban megelőző lépést teljesítették). Az ismétlésszámok lecsökkenése miatt a párosodás lépésének elemzésére már csak a kontroll párokra vonatkoztatott, 3×2 -es kontingencia-táblát használtuk. Szignifikáns különbség esetén Marascuilo eljárással hasonlítottuk össze az adott lépést sikeresen teljesítők arányát a hat különböző kombinációban.

Az első találkozásig eltelt, valamint az első kontaktus és első nőstény háttára mászás között eltelt időt egytényezős ANOVA tesztekkel vizsgáltuk, $\ln(x+1)$ transzformációt követően. A teszt előtt a reziduumok normalitását Tabachnik és Fidell (2007) alapján a ferdeség és csúcsosság ellenőrzésével végeztük. A homogenitás ellenőrzésére Levene-féle tesztet használtunk, amit elfogadtunk az első találkozásig eltelt idő esetében ($F_{(5,167)} = 0,642$; $p = 0,668$), sérült azonban a másik vizsgált esetben ($F_{(5,89)} = 2,923$; $p = 0,017$), ezért post hoc tesztnek Games-Howell tesztet használtunk. Annak elemzését, hogy melyik tripsz közelítette meg a másikat az első találkozásban, McNemar teszttel végeztük.

4.5.5. A nem párosodó kereszt párosítások tagjai viselkedésének elemzése

Az egymással nem párosodó kereszt párosítások tagjainak viselkedését egyrészt a tízperces megfigyelési időtartamon belüli találkozások számával jellemeztük, legfeljebb tíz találkozást véve számításba. Másrészt vizsgáltuk azt is, hogy a találkozás végén a pár tagjai hogyan válnak szét, pontosabban hogy menekülnek-e vagy sem. Ehhez viszont az ismétlésszámok csökkenése miatt csak az első hat találkozást vizsgáltuk.

A megfigyelt összes találkozás számának elemzéséhez a párok magatartását öt kategóriába soroltuk: 1.: az egyedek nem találkoztak egymással tíz perc alatt, 2.: egy találkozás történt, 3.: kettő–hat találkozás történt (a hat találkozás szám határként való használatát az indokolta, hogy a párosodó kontroll párok legkésőbb a hatodik találkozásukra párosodtak), 4.: hét–kilenc találkozás történt, 5.: tíz vagy több találkozás történt. A kialakított 5 kategória alapján egy 5×3-as kontingencia-tábla és Fisher-féle egzakt próba segítségével vizsgáltuk, hogy a párok viselkedése mutat-e szignifikáns különbséget a három kereszt párosításos kombinációban. A módosított sztenderdizált hibatagok értékeit szintén kiszámítottuk.

A menekülés gyakoriságának vizsgálata során külön vizsgáltuk a nőstények és a hímek reakcióját. Először meggyőződünk róla, hogy adott párosítási kombináción belül változik-e ez a viselkedés a hat találkozás során, így összesen hat Fisher-féle egzakt próbát futtattunk 6×2-es kontingencia-táblákra, ahol az egyik faktor a találkozás sorszám volt, a másik faktor pedig, hogy az egyed menekült-e vagy sem. Mivel egyik teszt sem mutatott szignifikáns eredményt ($T_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$: $p = 0,627$ és $p = 0,962$; $L1_{\text{♀}} + T_{\text{♂}}$: $p = 0,701$ és $p = 0,699$; $L2_{\text{♀}} + T_{\text{♂}}$: $p = 0,863$ és $p = 0,124$), ezért a találkozások eredményeit összevontuk, és így 3×2-es kontingencia-táblák segítségével, Fisher-féle egzakt próbákkal vizsgáltuk a három kereszt párosításos kombináció között megfigyelhető különbségeket, külön a nőstényekre és külön a hímekre vonatkoztatva. A módosított sztenderdizált hibatagok értékeit ebben az esetben is kiszámítottuk.

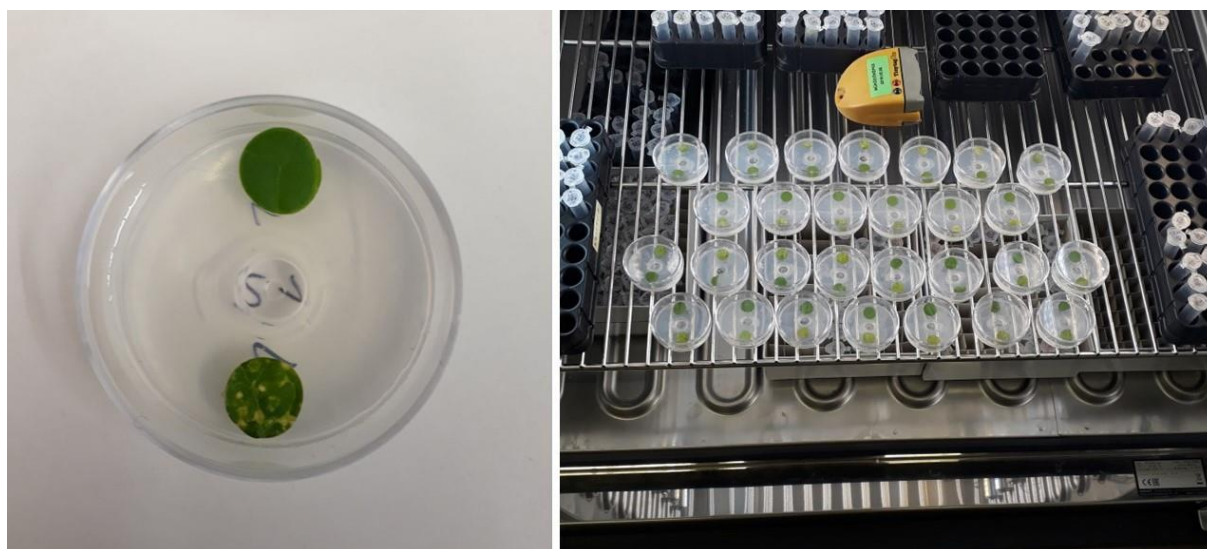
4.6. A vírusfertőzöttség hatása a dohánytripsz tojásrakási preferenciájára

4.6.1. Preferencia vizsgálatok levélkorongokkal, választásos kialakításban

Kísérleteink során a 4.3. (Tripszek izolált nevelése) fejezetben leírt módon nevelt, F_1 generációba tartozó kifejlett dohánytripsz nőstényeket vizsgáltunk a T és az L2 változattól. Az L2-es változat esetében szűz, míg a T változat esetén mindig megtermékenyített nőstényeket használtunk, mert egy arrenotok szaporodású faj/változat esetén ez jobban tükrözi a természetes viszonyokat. Ehhez minden kifejlődött szűz nőstényt egy szűz hímmel zártunk össze egy ugyanolyan arénába, mint amelyeket a párosodási vizsgálataink során is használtunk, és figyeltük meg a párosodásukat. Mivel a párosodási vizsgálataink azt mutatták, hogy az egyedek egy ilyen kis arénában sem minden esetben, és nem azonnal találkoznak egymással, ezért a tripszeket a behelyezésükhöz használt ecsetek segítségével gyakran még az arénán belül is megzavartuk, hogy mozogjanak, közelebb kerüljenek egymáshoz, és ezáltal a párosodás mihamarabb megtörténjen.

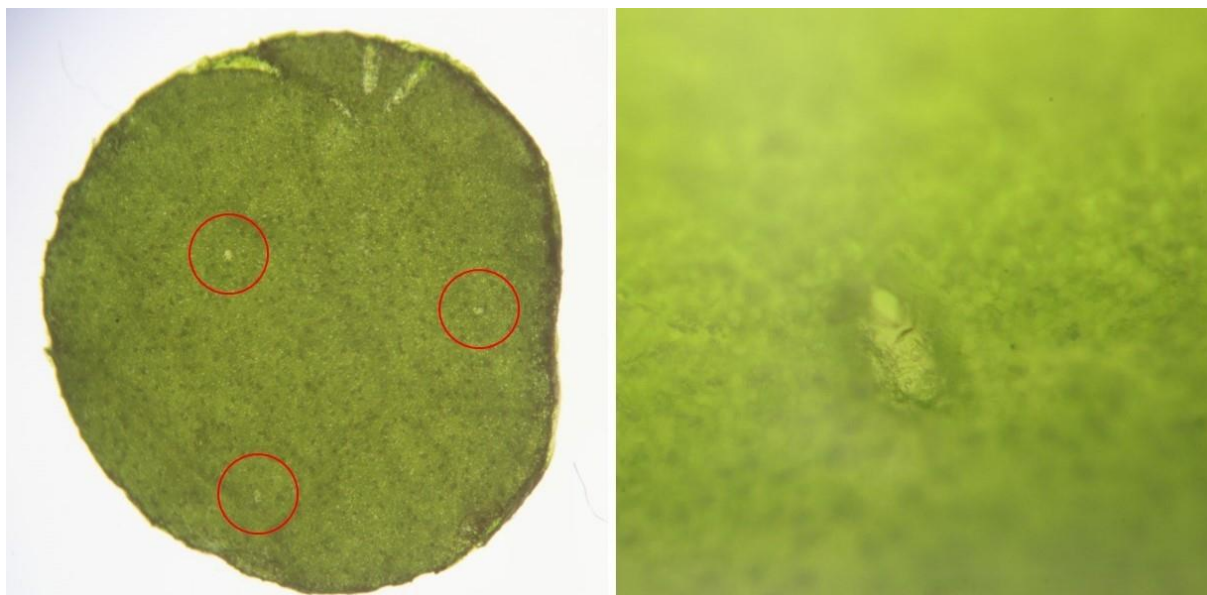
A kísérlethez egy-egy nőstényt – az imágóvá vedlést követően 5–7 nappal az L2, és 7–8 nappal a T változat esetében – engedtünk szabadon 48 órára egy 4 cm átmérőjű, kör alakú, zárható tetővel rendelkező, átlátszó műanyag csészében, melybe két, nagyjából 11 mm átmérőjű

levélkorongot helyeztünk a csésze közepétől egyenlő távolságra (**5. ábra**). A csésze közepére előzetesen egy mikrocentrifuga cső levágott kupakját tettük, e köré pedig 2 %-os agart öntöttünk, és ennek kihűlését és megszilárdulását követően erre helyeztük a levélkorongokat, azok kiszáradását megelőzendő. Az egyik levélkorong mindig egy TSWV fertőzött növény leveléből, a másik egy ugyanabba a fajba tartozó, ugyanolyan korú kontroll (mock-inokulált, vírusmentes) növény leveléből származott. A kísérletet paprika és dohány növényekből származó korongokkal végeztük el, összesen 30, illetve 28 nőtény preferenciáját (T és L2 változatok) vizsgálva paprika, valamint 21, illetve 15 (T és L2 változatok) nőtényét dohány levélkorongokon. Minden egyed vizsgálatának kezdetekor a nőtényt a csésze közepére helyezett levágott kupakba helyeztük, ahonnan szabadon mászhatott ki bármilyen irányba, majd a csészéket bezártuk, és klímaszekrényekben tároltuk (Memmert IPP260plus), $23 \pm 1^\circ\text{C}$ hőmérsékleten, 16 órás fény- és 8 órás sötétszakasz mellett (**5. ábra**).



5. ábra Balra: a dohánytripsz változatok tojásrakási preferenciájának vizsgálatához előkészített 4 cm átmérőjű csésze, benne 2 %-os megszilárdult agaron egy fertőzött és egy kontroll levélkoronggal. Jobbra: már a tripszeket is tartalmazó csészék a klímaszekrényben a kísérlet folyamán. (Fotók: Király Kristóf Domonkos, 2018)

A kísérlet indításától számított 24 és 48 óra múlva feljegyeztük a tripszek tartózkodási helyét is (kontroll korong, fertőzött korong vagy egyik sem), hogy megnézzük, a tojásrakási preferencia mutat-e összefüggést a „letelepedési” viselkedéssel (settling behaviour). 48 óra elteltével a nőtényeket a csészékből kivettük, majd néhány nap elteltével a levélkorongokba süllyesztett tojásokat – a szövetet sztereomikroszkóp alsó fényével átvilágítva – megszámoltuk (**6. ábra**).



6. ábra Levélkorong szövetébe süllyesztett tripsztojások. (Fotók: Varga Ákos, 2014)

4.6.2. Fekunditási vizsgálatok levélkorongokkal, nem-választásos kialakításban

Kísérleteinket elvégeztük a 4.6.1. fejezetben ismertettekkel mindenben megegyező, de nem-választásos kialakításban is. Ebben a kialakításban minden esetben csak paprika levélkorongokat használtunk, az egy-egy csészébe kerülő korongok közül pedig vagy mindkettő egy TSWV fertőzött, vagy mindkettő egy vírusmentes (kontroll) paprika növényről származott. Annak érdekében, hogy az eredményeink statisztikai értékelését a választásos kialakításhoz hasonlóan végezhesük, a csészébe került két korongot ebben az esetben is megkülönböztettük egymástól („A” és „B” korongok), és az egyes korongokon megfigyelt tojásszámokat is külön rögzítettük. A két vizsgált dohánytripsz változat (T és L2) és a kétféle kezelés miatt összesen négyféle kísérleti kialakítást használtunk, melyekben összesen 111 nőstény fekunditását vizsgáltuk meg. A vizsgálatokhoz használt nőstények párosodásának hosszát is rögzítettük, hogy megvizsgálhassuk, van-e összefüggés a párosodás hossza és a fekunditás között.

4.6.3. A vírusfertőzöttség hatása az utódnemzedék ivararányára

Mivel a korábbi (4.6.1. és 4.6.2.) fejezetekben említetteknek megfelelően a T dohánytripsz változat esetében kizárólag megtermékenyített nőstényeket használtunk, így lehetőségünk nyílt rá, hogy ennél az arrenotok szaporodású változatnál a különböző kísérleti kialakításokban táplálékként és tojásrakási közegként használt levélkorongok hatását is vizsgáljuk az utódnemzedék (F_2) ivararányára. Mivel az arrenotok tripsz nőstények tojásrakásának kezdetén az utódok általában hímek, ezért a kísérletben használt nőstények korát (7–8 nappal az imágóvá vedlést követően) szándékosan úgy választottuk meg, hogy az utódaik ivararánya már biztosan elérje azt a stabilizálódott állapotot, ami a nőstények élettartamának nagyobb részére jellemző, és az utódok között egy nagyjából állandósult hím:nőstény ivararány jellemzi (Farkas 2020). Az

utódnemzedék ivararányának meghatározásához megvártuk, hogy a 4.6.1. és 4.6.2. fejezetben a tojásrakási preferencia és a fekunditás vizsgálatához használt levélkorongok szövetébe süllyesztett tojásokból a lárvák kikeljenek, majd azokat etil-alkoholban előltük, és Berlese beágyazó oldat segítségével tárgylemezre preparáltuk őket. A preparátumok megszáradását követően fénymikroszkóp segítségével meghatároztuk és feljegyeztük a kikelt lárvák nemét. A nem meghatározásához a lárvák IX. potrohszelvényének hátsó szélén eredő szőrök megszámlálása szükséges; míg első stádiumú nőtényi lárvákon itt 3 pár, hímeken pedig 4 pár szőr található, addig a második lárvastádiumban a nőtényeken 4, a hímeken pedig 5 pár szőr figyelhető meg (Vierbergen és mtsai 2010).

4.6.4. Preferencia vizsgálatok egész növényekkel, választásos kialakításban

Levélkorongokkal végzett vizsgálataink kiegészítése céljából megfigyeltük a dohánytripsz nőtények tojásrakási preferenciáját egész paprika növényeken is, hogy ellenőrizhessük megfigyeléseinket egy ilyen, a természetes körülményeket jobban reprezentáló kialakításban is (7. ábra).



7. ábra A dohánytripsz változatok tojásrakási preferenciájának vizsgálatához használt izolátorba helyezett paprika növények. Bal oldalon a TSWV fertőzött, jobb oldalon a vírusmentes (kontroll) növény. (Fotó: Király Kristóf Domonkos, 2018)

Ebben az esetben is a 4.3. fejezetben leírt módon, izoláltan nevelt, F₁ generációba tartozó kifejlett dohánytripsz nőtények preferenciáját vizsgáltuk az L2 és T változatokból, az L2-es

változat esetében szűz, míg a T változat esetén megtermékenyített nőtényeket használva. Ehhez a T változat esetében minden kifejlődött szűz nőtényt egy (szűz, vagy már korábban egyszer párosodott) hímmel zártunk össze egy mikrocentrifuga csőbe 2–3 napra, minimum 2, maximum 7 nappal a nőtények imágóvá vedlését követően.

A kísérlethez nagyjából 4–7 héttel a vetésük után, egy TSWV fertőzött és egy ugyanolyan korú kontroll (vírusmentes) paprika növényt helyeztünk egymás mellé egy tripszbiztos ketrecbe (izolátor), majd az izolátorban 18–20 dohánytripsz nőtényt engedtünk szabadon, olyan módon, hogy a nőtényeket előzetesen egyenlő arányban elosztva mikrocentrifuga csövekbe helyeztük, ezeket pedig a növények szára mellé, azok természetközegébe szűrtük, majd a csöveket kinyitottuk, az izolátort pedig bezártuk. A vizsgálat során az izolátorokat klímaszekrényekben tároltuk (Mammert IPP260plus), $23 \pm 1^\circ\text{C}$ hőmérsékleten, 16 órás fény- és 8 órás sötétszakasz mellett.

A T változat esetében az izolátorokba beengedett nőtények kora az imágóvá vedléstől számítva 6–10 nap, az L2 változat esetében 4–7 nap volt. A nőtényeket 72 óráig hagytuk tojást rakni, ezután a növényeket az izolátorokból kivettük, majd mindkét növény összes levelét egyesével, a szövetet sztereomikroszkóp alsó fényének segítségével átvilágítva megvizsgáltuk, és megszámláltuk a szövetbe sülyesztett tojásokat. Mindkét változat nőtényeinek preferenciáját 3 ismétlésben (vagyis 3 izolátorban) vizsgáltuk.

4.6.5. A tojásrakási preferencia vizsgálatok eredményeinek statisztikai elemzése

A levélkorongokkal végzett vizsgálataink eredményeit a lerakott összes tojásszámra, az adott csészén belül az egyes levélkorongokra rakott tojások arányára és az utódnemzedék (F_2) ivararányára ható különböző tényezők feltételezett hatását általánosított kevert-hatású lineáris modellek (GLMM) segítségével értékeltük. A modellfuttatásokat R statisztikai környezetben (<https://www.R-project.org/>), lme4 csomag (<https://CRAN.R-project.org/package=lme4>) segítségével hajtottuk végre. Az alkalmazott változókat és modelleket az **1. táblázatban** foglaltuk össze. A statisztikai elemzések során az egyes csészékben elhelyezett levélkorongokra következetesen mindig „A” és „B” levélkorongokként tekintettünk, a választásos és a nem-választásos vizsgálatban egyaránt. A választásos kialakítás során mindig a fertőzött levélkorongot tekintettük „B”-nek, a nem-választásos kialakításban pedig értelemszerűen a „B”-t (ami a nem-választásos kialakításokban tulajdonságaiban egyébként az „A” koronggal nyilvánvalóan megegyezett). Ez a megközelítés lehetővé tette, hogy függő változóként a TSWV fertőzött (illetve a „B”) levélkorongra rakott tojások arányát építsük a statisztikai modelljeinkbe. Kizárólag csak a lerakott tojásszámok elemzése esetén hipotéziseink teszteléséhez több interakciót kellett volna a modellekbe építenünk, mely így jóval bonyolultabb és nehezebben kezelhető modellstruktúrárt

eredményezett volna. Ezért az arányok függő változóként történő alkalmazása jelentősen megkönnyítette az adatok elemzését.

Azokban a modellekben, ahol a függő változónk az összes tojásszám volt (darabszámok), Poisson hibatag eloszlást alkalmaztunk (**1. táblázat**). Ahol a függő változó két szám aránya volt, ott binomiális hibatagú modelleket futtattunk. Azokból a statisztikai elemzésekből ahol a függő változónk a „B” (vagyis a választásos kialakításban a TSWV fertőzött) levélkorongra rakott tojások aránya volt (3–4. modellek), azon nőstényeket az elemzésből kizártuk, melyek egyetlen tojást sem raktak egyik korongra sem. Binomiális modelljeinket Pekár és Brabec (2016) útmutatója szerint kalibráltuk. A Poisson és binomiális modellek túlszóródását elkerülendő, randomtagként ún. „observation level random effect” került beépítésre a modellekbe (Pekár és Brabec 2016; **1. táblázat**), mely tulajdonképpen jelen esetben az egyes egyedek egyedi azonosítóinak is megfeleltethető a nem ismétléses modellstruktúrák esetén. Mivel az 5. modell esetén (**1. táblázat**) a választásos vizsgálat természetéből adódóan nem alkalmazhattunk szimpla modellstruktúrát (mivel itt a faktorunk két szintje az egy csészében elhelyezett kontroll és vírusfertőzött levélkorongok voltak), szükségszerű volt a tripszek egyedi azonosítóinak beépítése az összetartozó levélkorongok összekapcsolására. Ebben az esetben végezetül nem volt szükség „observation level random effect” alkalmazására.

A modelldiagnosztika során a reziduumok megfelelő szóródását több szempont szerint is ellenőriztük a DHARMA csomag (<https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>) funkciói segítségével, végig ügyelve rá, hogy statisztikai modelljeink alkalmazhatósági követelményei, illetve feltételei ne sérüljenek. Modellkontrasztok számításához (azaz egyes csoportok páronkénti összehasonlításához) az emmeans csomagot (<https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>) használtuk. Azokban az esetekben, ahol a függő változónk két szám aránya volt, mindig a modell által prediktált arányszámok kerültek ábrázolásra. Az összes tojásszám esetén, mivel ez nem származtatott, hanem pontosan meghatározható változónk volt, a valós tojásszámok kerültek ábrázolásra. Az ábrák elkészítéséhez a ggplot2 csomag (<https://CRAN.R-project.org/package=ggplot2>) funkcióit alkalmaztuk.

A vizsgált dohánytripsz változat (T és L2) és a 24, valamint 48 órás ellenőrzések során megfigyelt tartózkodási hely közötti feltételezett összefüggés értékelésére a 24 és 48 órás megfigyeléseket összevontuk, megfigyeléseinket pedig kontingencia-táblákba rendeztük. A változat és a tartózkodási hely közötti kapcsolatot a választásos és nem-választásos kísérleti elrendezésekben is értékeltük; a választásos vizsgálatban külön paprika és dohány növényeken, míg a nem-választásos vizsgálatban külön a kontroll és TSWV fertőzött kezeléseken. A függetlenség-vizsgálatokhoz Pearson-féle χ^2 próbát alkalmaztunk. A kontingencia-táblák interpretációjához az ábrákat a vcd csomag (<https://CRAN.R-project.org/package=vcd>)

segítségével készítettük el, melyeken a várt gyakoriságtól való eltérés irányának és nagyságának jelöléséhez a Pearson-féle reziduumok értékeit vettük alapul.

1. táblázat A tojásrakási preferencia vizsgálataink eredményeinek statisztikai elemzéséhez használt modellek és az alkalmazott változók

Modell száma	Függő változó	Magyarázó változó(k)				Random faktor	Hibatag eloszlás	Adatkészlet
1	Összes tojásszám ^a	Változat ^b	x	Növényfaj ^c		obs	Poisson	választásos kialakítás
2	Összes tojásszám ^a	Változat ^b	x	Kezelés ^d		obs	Poisson	választásos és nem-választásos kialakítás
3	Fertőzött levélkorongra rakott tojások aránya ^e	Változat ^b	x	Növényfaj ^c	Pozíció ^f	obs	binomiális	választásos kialakítás
4	„B” levélkorongra rakott tojások aránya ^e	Változat ^b	x	Kezelés ^g	Pozíció ^f	obs	binomiális	nem-választásos kialakítás
5	Nőstények aránya az F ₂ utódnemzedékben ^h	Kezelés ⁱ	x	Növényfaj ^c		ID	binomiális	választásos kialakítás, T változat
6	Nőstények aránya az F ₂ utódnemzedékben ^h	Kezelés ^g				obs	binomiális	nem-választásos kialakítás, T változat

A magyarázó változók közötti „x” jelöli a két változó közötti interakció jelenlétét a modellben.

Random faktor: obs=observation level random effect; ID=a tripszek egyedi azonosítói.

^a Az egy egyed által a csésze mindkét korongjára összesen lerakott tojásszám.

^b A vizsgált dohánytripsz változat, faktor két szinttel: T; L2.

^c A vizsgált növény, faktor két szinttel: paprika; dohány.

^d Faktor három szinttel: választásos; nem-választásos, kontroll; nem-választásos, fertőzött.

^e A „B” (vagyis a választásos kialakításban a TSWV fertőzött) levélkorongra rakott tojások száma osztva az adott egyed által lerakott összes tojásszámmal.

^f Faktor három szinttel: a két megfigyelési időpontunk közül (24 és 48 órás megfigyelések) az adott egyedet hány alkalommal figyeltük meg a „B” levélkorongon (vagyis a választásos kialakításban a TSWV fertőzött): egyszer sem (0); egyszer (1); kétszer (2).

^g Faktor két szinttel: kontroll; TSWV fertőzött.

^h A vizsgálatban résztvevő arrenotok dohánytripsz nőstények nőstény utódainak száma osztva az adott nőstény összes szexált utódjának számával.

ⁱ Faktor két szinttel: „A” (vagyis kontroll) levélkorong; „B” (vagyis TSWV fertőzött) levélkorong

A nem-választásos kialakítású vizsgálatunkban fertőzött és kontroll paprika levélkorongokra lerakott tojásszám és a párosodási idő közötti feltételezett összefüggést Spearman-féle rangkorrelációval teszteltük.

Az alacsony ismétlésszám, és az adatok jelentős szórása miatt az egész paprika növényekkel végzett tojásrakási preferencia vizsgálataink eredményeit statisztikai elemzésnek nem tudtuk alávetni, így ezen kísérletek eredményeinek megadásakor kizárólag a nyers adatok közlésére szorítkozzunk.

5. EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK

5.1. A dohánytripsz vonalak azonosításának eredményei

Összesen 188 dohánytripsz vonalat azonosítottunk molekulárisan a kísérleteink során. Ebből 46 az L1-es, 58 az L2-es, 43 a T változat tenyészetéből, 18 közvetlenül a tordasi dohánylevelekről, 23 pedig az ezen levelekről begyűjtött tripszek utódaitól származott. Egy kivétellel minden vonal azonosítása a várt eredményt adta, vagyis megerősítette, hogy a Rovartani Tanszéken fenntartott tenyészetekben kontamináció nem volt jellemző, valamint hogy szabadföldi dohánynövények levelein a T változatú dohánytripszszel találkozhatunk. A kivételt képező vonal az L1-es változatú tenyészetünkből származott, és az anya összes imágó stádiumot megelő utódja hím volt, vagyis a vonal arrenotok szaporodást mutatott. Ennek ellenére a gélelektroforézis során kapott eredmény – melyet két, ugyanabba a vonalba tartozó egyed vizsgálatával is elvégeztünk – a vonalat annak mtCOI régiója alapján a telitok, L2-es változatba sorolta. Ennek folyományaként a statisztikai elemzésből kizártuk azokat az ismétléseket, melyekben a kísérleteink során ebből a vonalból származó egyedeket használtunk.

Hasonló jellemzőkkel bíró – arrenotok szaporodású, de a telitok kládra jellemző mitokondriális DNS-sel rendelkező – egyedeket Japánban már korábban is leírtak (Sogo és mtsai 2015, Aizawa és mtsai 2016), Európából azonban tudomásunk szerint elsőként tettünk ilyen felfedezést. Úgy véljük, hogy ezek az egyedek/vonalak egyfajta hibridizáció eredményeként jöhettek létre az L1 és L2 változatok között, bár ennek bizonyítása még számos további vizsgálatot igényel.

5.2. Párosodási viselkedés és reprodukciós elszigeteltség a dohánytripsz fajkomplexen belül

5.2.1. A dohánytripsz változatainak párosodási viselkedése

Videofelvételeink segítségével elsőként írtuk le részletesen mindhárom dohánytripsz változat párosodási viselkedését a fajkomplexen belül. Megállapítottuk, hogy a különböző változatokba tartozó kontroll párok párosodási viselkedése ugyanazt az alapvető mintázatot követte, egymástól lényegi elemekben nem különbözött, és kisebb különbségektől eltekintve a már korábban leírt Thripidae családba tartozó tripszfajok párosodási viselkedésével is nagyfokú hasonlóságot mutatott (Terry és Schneider 1993, Milne és mtsai 2007, Rafter és Walter 2013, Krueger és mtsai 2017, Akinyemi és Kirk 2019, Akinyemi és mtsai 2021).

A megfigyelt 67 párosodó kontroll pár közül 20 T♀ + T♂ pár ($n = 22$), 15 L1♀ + L1♂ pár ($n = 23$) és 15 L2♀ + L1♂ pár ($n = 22$) párosodott az első találkozásukra, és ez az eloszlás nem mutatott szignifikáns különbséget a változatok között (Fisher-féle egzakt próba; $p = 0,097$). A

fennmaradó párok közül 9 a második, 1 a harmadik, 4 a negyedik és 3 csak a hatodik találkozásukra párosodott.

A prekopulációhoz vezető találkozások során a hímek gyakrabban közelítettek a nőstények felé, mint fordítva, ez azonban csak a $T_{\text{♀}} + T_{\text{♂}}$ és a $L2_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$ párosítások esetén bizonyult szignifikánsnak (**2. táblázat**; McNemar teszt; $p < 0,05$). A mi eredményeinkkel ellentétben Milne és munkatársai (2007) úgy találták, hogy a *F. schultzei* faj esetében a nőstények közelítik meg a hímeket a párosodás előtt, ez azonban a dohánytripsz fajkomplex változatainak egyikéről sem mondható el.

2. táblázat Az esetek relatív gyakorisága az egyes dohánytripsz változatok nőstény és hím egyedeinek kontroll párosításainál annak függvényében, hogy a prekopulációhoz vezető találkozás során a hím vagy a nőstény dohánytripsz közelítette meg a másik egyedet, vagy mindkettő közelített a másik felé

	Melyik fél közelített			p értékek		
	Hím	Nőstény	Mindkettő	Hím vs. nőstény	Hím vs. mindkettő	Nőstény vs. mindkettő
$T_{\text{♀}} + T_{\text{♂}}$ ($n = 15$)	80,0 % <i>b</i>	13,3 % <i>a</i>	6,7 % <i>a</i>	< 0,050	< 0,010	> 0,999
$L1_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$ ($n = 20$)	50,0 % <i>b</i>	45,0 % <i>b</i>	5,0 % <i>a</i>	> 0,999	< 0,050	< 0,050
$L2_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$ ($n = 19$)	68,4 % <i>b</i>	21,1 % <i>a</i>	10,5 % <i>a</i>	< 0,050	< 0,010	= 0,687

A p értékek kiszámításához McNemar tesztet használtunk. A sorokban különböző dőlt betűk szignifikáns különbségeket jelölnek ($p < 0,05$).

Az **2. táblázat** eredményei alapján – bár a létezését ki nem zárhatjuk – egyértelműen nem következtethettünk egy esetleges feromon szerepére a párok egymásra találásában. Amennyiben létezik ilyen illatanyag, az vélhetően egy, a nőstények által termelt feromon. Hasonló feromon létezésére azonban a tripszek között egyelőre csak az *E. americanus* faj esetében van utalás (Krueger és mtsai 2019), elterjedtnek tűnnek viszont az aggregációs feromonok (Kirk és mtsai 2021). Ez utóbbiakat viszont a hímek termelik, és a nőstényekre (is) vonzó hatásúak, ilyen feromon szerepére viszont a mi megfigyeléseink nem utalnak. Az aggregációs feromonok létezését a dohánytripsz fajkomplexen belül azonban nem zárhatjuk ki, mivel elképzelhető, hogy ezek kibocsátásához több hím együttes jelenlétére, és egymás közötti harcára van szükség (Kirk és Hamilton 2004, Zhang és mtsai 2011).

A prekopuláció kezdetekor megfigyeltünk és leírtunk egy úgynevezett azonosító viselkedést a dohánytripsz hímek részéről. Ez általában még az első kontaktus előtt volt megfigyelhető, és a hímek részéről egy hirtelen megállás, és a csápok mozgatásának megállítása jellemezte. A viselkedés általában néhány másodpercig, néha azonban nagyon rövid ideig,

kevesebb, mint 1 másodpercig tartott. A hímek általában ezt követően léptek csak közelebb a nőstényhez, kerültek vele kontaktusba, és haladtak tovább a párosodás folyamatában. E viselkedési elem előfordulási gyakoriságában a statisztikai elemzés nem mutatott szignifikáns különbséget a változatok között (Fisher-féle egzakt próba; $p = 0,322$), az egymintás z-tesztek pedig rávilágítottak, hogy ez egy konzisztens eleme a hímek magatartásának (**3. táblázat**). Bár e viselkedést „azonosítás”-nak neveztük el, szükséges elmondanunk, hogy sajnos nem ismerjük a viselkedés célját, vagy hogy milyen típusú információk feldolgozása zajlik ezalatt.

3. táblázat A dohánytripsz hímek azonosító viselkedése előfordulásának relatív gyakoriságai az egyes dohánytripsz változatok nőstény és hím egyedeinek kontroll párosításainak esetén

$T♀ + T♂$ ($n = 21$)		$L1♀ + L1♂$ ($n = 20$)		$L2♀ + L1♂$ ($n = 19$)	
Gyakoriság	p érték	Gyakoriság	p érték	Gyakoriság	p érték
95,2 %	< 0,001	80 %	< 0,050	89,5 %	< 0,010

A p értékek kiszámításához egymintás z-tesztet használtunk.

Hasonló viselkedést Akinyemi (2018) is leírt a nyugati virágtripsz esetében. A *F. schultzei*, illetve a *S. aurantii* esetében azonban épp az ellenkező volt megfigyelhető; a hímek intenzív csápmozgatást végeztek a kontaktus előtt (Milne és mtsai 2007), vagy a nőstény háttára mászás előtt (Rafter és Walter 2013). Kísérleteink során semmilyen olyan egyéb kiemelhető magatartási elemet nem figyeltünk meg a párosodás előtt, aminek a sikeres párosodáshoz köze lehetne, ellentétben Milne és munkatársainak (2007) munkájával, akik a *F. schultzei* esetében a szárnyak megnövekedett vibrációját is megfigyelték.

A prekopuláció során általában az általunk megfigyelt dohánytripsz egyedek csápjai értek össze az első fizikai kontaktus során, vagy a hímek érintették csápjajkkal a nőstények torát vagy potrohát, míg ez utóbbinak a fordítottja – vagyis hogy a nőstények érintették csápjajkkal a hímek torát vagy potrohát – ritkábban fordult elő (**4. táblázat**).

Vizsgálatainkban a fizikai kontaktust követően a dohánytripsz hímek általában rögtön a nőstények háttára másztak; amennyiben ezt több egymáshoz érés (kontaktus) is előzte meg, úgy azok általában gyors egymásutánban követték egymást, és a tripszek egymástól ritkán távolodtak el. A hímek bármilyen irányból sikeresen másztak fel a nőstények háttára, majd szükség esetén a megfelelő, a nősténnyel megegyező irányba fordultak. Következő lépésként a potrohukat a nőstények potroha alá hajlították, és a genitáliák összekapcsolódásával kezdetét vette a párosodás. Ezek a lépések általában gyorsan és gördülékenyen követték egymást, egyes esetekben azonban a hímeknek valamelyik lépést meg kellett ismételnük a párosodás sikeres megkezdéséhez.

4. táblázat: Az első kontaktus pozícióinak relatív gyakoriságai az egyes dohánytripsz változatok nőstény és hím egyedeinek kontroll párosításai során

	Kontaktus pozíció			p értékek		
	Csápok érnek össze	Hím érinti a nőstényt	Nőstény érinti a hímet	Hím érinti a nőstényt vs. a nőstény érinti a hímet	Hím érinti a nőstényt vs. csápok érnek össze	Nőstény érinti a hímet vs. csápok érnek össze
T♀ + T♂ (n = 22)	45,5 % b	54,5 % b	0,0 % a	< 0,001	= 0,832	< 0,001
L1♀ + L1♂ (n = 23)	47,8 % a	39,1 % a	13,0 % a	= 0,146	= 0,824	= 0,057
L2♀ + L1♂ (n = 22)	40,9 % a	40,9 % a	18,2 % a	= 0,267	> 0,999	= 0,267

A p értékek kiszámításához McNemar tesztet használtunk. A sorokban különböző dőlt betűk szignifikáns különbségeket jelölnek ($p < 0,05$).

A prekopuláció során a nőstények általában nyugodtak voltak, bár gyakran tettek néhány lépést, vagy mozgatták a csápjaikat. Menekülés vagy agresszív elutasítási viselkedés csak ritkán fordult elő, bár a potroh emelgetésével történő elutasítás – mint viselkedési elem – meglepően gyakran fordult elő. Bár ennek előfordulási gyakoriságában összességében nem volt különbség az egyes kombinációk között (Fisher-féle egzakt próba; $p = 0,090$), leggyakrabban mégis az L2♀ + L1♂ párosításokban volt megfigyelhető, ahol a módosított sztenderdizált hibatagok értéke enyhén szignifikáns különbségre utal az L1♀ + L1♂ párokhoz viszonyítva (**5. táblázat**).

5. táblázat A dohánytripsz változatok nőstényeinek a prekopuláció során mutatott elutasító viselkedése előfordulásának relatív gyakoriságai az egyes dohánytripsz változatok nőstény és hím egyedeinek kontroll párosításaiban, a módosított sztenderdizált hibatagokkal

	Nőstény elutasító viselkedése	
	Gyakoriság	
T♀ + T♂ (n = 22)	Gyakoriság	40,9 %
	Mód. sztend. hiba.	- 0,10
L1♀ + L1♂ (n = 23)	Gyakoriság	26,1 %
	Mód. sztend. hiba.	- 1,88
L2♀ + L1♂ (n = 22)	Gyakoriság	59,1 %
	Mód. sztend. hiba.	2,01*

A Fisher-féle egzakt próba közel szignifikáns eredményt adott ($p = 0,090$), ezért a módosított sztenderdizált hibatagok értékeit is kiszámítottuk.

*Szignifikáns $p < 0,05$ szignifikanciaszinten.

A nőstények a párosodás kezdetekor általában potrohvégüket enyhén megemelték, majd ezután a párosodás alatt is nyugodtak maradtak, esetleg néhány lépést tettek csak, vagy

mozgatták a csápjaikat. A potrohvég enyhe emelése a nyugati virágtripsz esetében is megfigyelhető magatartási elem (Akinyemi és Kirk 2019), és elképzelhető, hogy a hímek könnyebb behatolását szolgálja.

A tripszek párosodási viselkedésének karakteres eleme az intenzív csáp- és lábmozgatás a hímek részéről. Megfigyeléseink ezzel kapcsolatban azt mutatták, hogy ez a viselkedés a dohánytripsz hímek részéről igen izgatottan, nagy intenzitással és amplitúdával kezdődött még a prekopuláció során, a nőtény hátra mászástól kezdődően, ez a fázis azonban – esetenként hirtelen, máskor fokozatosan lassulva – véget ért közvetlenül a behatoláskor, vagy néhány másodperccel utána. A lábak mozgása elsősorban a hímnek a nőtény hátán lévő középtori lábának egyfajta előlről-hátrafelé irányuló, a nőtény hátán történő – nem túl kifinomult – „simogatásra” emlékeztetett, de időnként más lábak mozgása is megfigyelhető volt. Véleményünk szerint ennek szerepe a hím pozíciójának megtartásában, biztosításában lehet. A csápok alapvetően felfelé mozogtak. Ezek a mozgások a párosodás további részében is megfigyelhetők voltak, de az intenzitásuk általában folyamatosan csökkent, a mozdulatok közti szünetek időtartama nőtt, azonban a láb- és a csápok mozgatásának szünetei nem feltétlenül estek egybe. A hímek mozgásai – elsősorban a lábaké – a párosodás végéhez közeledve ismét valamelyest felerősödtek, és egyes esetekben a nőtények kisebb-nagyobb mozdulatai is gyakoribbá váltak. A párosodás végén általában a hím leászott a nőtény hátáról, és a tripszek potrohvégeiket egymásról szét húzták. Mivel a párosodás végén a megváltozott viselkedés elsősorban a hímekre volt jellemző, és a legtöbb esetben ők maguktól másztak le a nőtényekről, úgy véljük, hogy a párosodás hosszát elsősorban a hímek kontrollálták.

Ezek a megfigyeléseink többnyire egybevágnak a nyugati virágtripsznél megfigyelttel, a Terry és Schneider (1993) által leírtakhoz képest azonban néhány eltérés megfigyelhető. Nevezett kutatók elkülönítettek egy úgynevezett nyugalmi periódust (a párosodás időtartamának kb. 35 %-át) amikor a láb- és csápmozgatás szünetel, vagy nagyon gyenge. A mi eredményeink ilyen éles határvonal meghúzását nem tették lehetővé, inkább egy általános intenzitáscsökkenésről számolhattunk csak be. Bár egyértelműen a felvételeink alapján nehezen tudtuk megállapítani, hogy a hímek csápmozgatásuk során csak a nőtények torát érintik, vagy azok csápjait is, de nem figyeltük meg, hogy a hímeknek csápjaikkal feltétlenül el kellene érniük a nőtények csápjait; a nyugati virágtripsz esetében ennek elmaradása viszont a hím nőtény általi elutasításával jár (Terry és Schneider 1993). Bár erre vonatkozóan mi egyértelmű megfigyelést nem tudtunk tenni, de a Terry és Schneider (1993) által felvetett lehetőséget, miszerint a csápok mozgatása a nőtény egyfajta megnyugtató szolgálja, elképzelhetőnek tartjuk. Fontos azonban, hogy a rovarok párosodása során megfigyelhető hasonló magatartási elemekről nem könnyű eldönteni, hogy azok

az udvarlást szolgálják, a párosodási partner „minőségének” felmérését vagy esetleg mindkettőt (Bonduriansky 2001).

Kísérleteink során a párosodás alatt a hímek szinte kivétel nélkül végig a nőstények hátán maradtak, a más fajoknál (Milne és mtsai 2007, Akinyemi és Kirk 2019, Akinyemi és mtsai 2021) leírt V-alakot a pár tagjai mindössze 4 alkalommal vették fel, melyek közül két esetben a hím vissza is mászott a nőstény hátára még a párosodás befejezése előtt. Megfigyelésünk szerint a V-alak felvétele inkább csak esetleg egy, a hímnek a pozíciója megváltoztatására irányuló mozdulatából fakadó „hiba”, lecsúszás eredménye. Érdekes, hogy Akinyemi és munkatársainak (2021) véleménye alapján azonban a fentebb említett „simogató” lábmozgatás a hímek részéről az anti-afrodiziákum feromon a nőstények hátára juttatásában játszhat szerepet, amire viszont a V-alakban nincs lehetőségük. Eszerint viszont a V-alak felvétele vélhetően inkább a nőstények számára lehetne előnyös (amennyiben a több párosodás számukra előnnyel jár, bár ez sem feltétlenül egyértelmű).

Vizsgálatainkban a prekopuláció és párosodás hosszára vonatkozó MANOVA teszt szignifikáns eredményt adott (Wilks' $\lambda = 0,534$; $F_{(8,114)} = 5,246$; $p < 0,001$). Az egyváltozós ANOVA vizsgálatok nem mutattak szignifikáns különbséget a prekopuláció hosszára vonatkozóan, szignifikánsan különbözött azonban a párosodás hossza a különböző kontroll párosításokban; az $L1_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$ párok párosodása volt a legrövidebb, a $T_{\text{♀}} + T_{\text{♂}}$ pároké pedig a leghosszabb (6. táblázat).

Ismert, hogy a reprodukcióval összefüggő viselkedés a predáció megnövekedett kockázatát hordozhatja magában (Magnhagen 1991), még ha ez nem is feltétlenül egyértelműen a kopuláció eredménye (Gwynne 1989). A fizikailag összekapcsolódott rovarok azonban a természetes ellenségek támadásainak jobban kitettek lehetnek, vélhetően elsősorban a könnyebb észrevehetőség és a lecsökkent mozgékonyosság, menekülési képesség miatt (Fairbairn 1993, Almbro és Kullberg 2009, Kemp 2012), vagyis a rövidebb párosodási időnek lehetnek egyértelmű evolúciós előnyei. Ismert például, hogy a *Bemisia tabaci* (GENNADIUS) fajkomplexen belül a sikeresebb, invazív változat rövidebb prekopulációs és párosodási idővel rendelkezik, mint az őshonos változat (Luan és mtsai 2013). Bár nem gondoljuk, hogy egy ilyen tulajdonság önmagában magyarázhatná egy adott faj/változat sikerességét, de érdemesnek tartjuk megemlíteni, hogy a dohánytripsz változatok közül az L1-es változat egyértelműen elterjedtebb, mint a T változat.

A kiugróan hosszú ideig tartó, ezért a vizsgálataink statisztikai elemzéséből kizárt párosodások 465 és 324 másodpercig tartottak két $L1_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$ pár esetén, és 395 másodpercig egy $T_{\text{♀}} + T_{\text{♂}}$ pár esetén, e kiugró értékektől eltekintve azonban a tripszek viselkedése nem tért el a többi párosodó tripszre általánosan jellemzőktől. Egy $L2_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$ párt a kiugróan hosszú

prekopulációs idő (251 másodperc a találkozás kezdetétől számítva) miatt kellett kizárnunk. Ezalatt a hím folyamatosan próbálkozott párosodni a nőténnyel – a nőtény háttára mászási próbálkozások és potroh aláhajlítási próbálkozások száma több mint 20 volt –, aki viszont folyamatosan elutasította, végül azonban 128 másodpercig sikeresen párosodtak.

6. táblázat A prekopuláció és a párosodás időtartama az egyes dohánytripsz változatok nőtény és hím egyedeinek kontroll párosításaiban (másodperc \pm SD)

	$T_{\text{♀}} + T_{\text{♂}}$ (n = 21)	$L1_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$ (n = 21)	$L2_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$ (n = 21)	df	F	p érték
Prekopuláció időtartama a találkozás kezdetétől számítva	15,67 \pm 13,15	13,05 \pm 7,22	16,29 \pm 9,42	2;60	0,637	= 0,532
Prekopuláció időtartama a fizikai kontaktustól számítva	11,10 \pm 9,91	10,19 \pm 4,95	14,86 \pm 9,66	2;60	1,510	= 0,229
Prekopuláció időtartama a nőtény háttára mászástól számítva	7,71 \pm 10,00	5,67 \pm 3,62	9,57 \pm 8,63	2;60	1,650	= 0,201
Párosodás időtartama	176,10 \pm 26,02 c	140,43 \pm 16,64 a	155,57 \pm 13,90 b	2;60	18,194	< 0,001

A p értékek kiszámítása egytényezős ANOVA tesztekkel történt, Bonferroni-féle korrekcióval. A dőlt betűtípussal jelölt különböző betűk szignifikáns különbségeket jelölnek (Games-Howell teszt: $p < 0,01$).

5.2.2. A dohánytripsz változatok párosodást követő viselkedése

A párosodási vizsgálataink során a párosodást követő viselkedés vizsgálata a tízperces megfigyelési intervallumon belül azt a célt szolgálta, hogy megvizsgáljuk, vajon a pár tagjai ismét párosodásra alkalmas partnerként azonosítják-e egymást. A legtöbb párosodás után alapvetően a tripszek nem távolodtak el messzire egymástól, hanem hamarosan újabb találkozást figyeltünk meg közöttük. Ez esetekben eleinte – a párosodáshoz vezető folyamat első lépései során – viselkedésük megegyezett a szűz pároknál megfigyelhetőkkel.

A párosodást követően azonban a találkozások aránya nőtény háttára mászással egyértelműen lecsökkent, bár ez az $L2_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$ párok esetében nem volt szignifikáns. Még látványosabb volt azonban a hímek elutasító viselkedésének megnövekedett aránya, amely mindhárom kontroll párosítás esetén szignifikáns eredményt adott. E viselkedés során a hím elkezd a nőtény háttára mászni, azonban nem folytatja a párosodási folyamat lépéseit, hanem vagy azonnal, vagy néhány másodperc elteltével visszafordul – mely alatt akár a potroh aláhajlítását is

megkezdheti –, illetve le is mászik a nőstény hátáról. Párosodást megelőzően ilyen viselkedést csak egy T♀ + T♂ és egy L2♀ + L1♂ pár esetében figyeltünk meg, a párosodást követően viszont azon találkozások közül, melyekben nőstény hátára mászás előfordult, már a találkozások 76–88 %-ában. A hímek elutasító viselkedése mellett – akár egyszerre is – a nőstények elutasító viselkedése is előfordulhatott; nem számítottuk azonban a hím elutasító viselkedésének, ha a hím kizárólag a nőstény elutasítása miatt esett le annak hátáról. A nőstény elutasító viselkedésével járó találkozások aránya szintén növekedést mutatott, ez azonban csak a T♀ + T♂ párosítások esetében volt szignifikáns (7. táblázat).

7. táblázat A párosodást megelőző és a párosodást követő találkozások összehasonlítása aszerint, hogy az egyes magatartási elemek milyen relatív gyakorisággal fordultak elő az egyes dohánytripsz változatok nőstény és hím egyedeinek kontroll párosításainál

A találko- zások átlagos aránya...	T♀ + T♂			L1♀ + L1♂			L2♀ + L1♂		
	Párosodás előtt	Párosodás után	p érték	Párosodás előtt	Párosodás után	p érték	Párosodás előtt	Párosodás után	p érték
nőstény hátára mászással ^a	94 % (n = 22)	65 % (n = 20)	< 0,001	81 % (n = 23)	47 % (n = 15)	< 0,001	89 % (n = 22)	75 % (n = 22)	= 0,169
hím elutasítással ^b	5 % (n = 22)	76 % (n = 20)	< 0,001	0 % (n = 23)	81 % (n = 13)	< 0,001	5 % (n = 22)	88 % (n = 22)	< 0,001
nőstény elutasítással ^b	41 % (n = 22)	87 % (n = 20)	< 0,001	28 % (n = 23)	29 % (n = 13)	= 0,844	45 % (n = 22)	69 % (n = 22)	= 0,107

A p értékeket Wilcoxon-féle páros előjel-próbával számítottuk ki.

^aAz összes találkozás számához viszonyítva.

^bAzon találkozások számához viszonyítva, amelyekben nőstény hátára mászás előfordult.

Ezek a megfigyeléseink összegezve azt mutatták, hogy a hím dohánytripszek gyakran megpróbáltak újból párosodni azzal a nősténnyel, akivel korábban, de a nőstény hátán érzékelték valamit, ami a párosodási folyamat abbahagyására készítette őket. Véleményünk szerint ez a viselkedésbeli változás egyértelműen anti-afrodiziákum feromon jelenlétére utal, mely elsősorban kontaktus során válik csak érzékelhetővé a hímek számára, és vélhetően a hímek termelik, és a párosodás során juttatják a nőstényekre. Ilyen feromont már azonosítottak az *E. americanus* esetében (Krueger és mtsai 2016), és a viselkedési vizsgálatok eredményei a *F. occidentalis* esetében is e feromon jelenlétére utalnak (Akinyemi és Kirk 2019), e faj hím egyedei ugyanis párosodnak a szűz nőstényekkel, elutasítják viszont a párosodott nőstényeket.

A T♀ + T♂ dohánytripsz párosításaink esetén a párosodások után a nőstények elutasító viselkedése is szignifikánsan gyakoribbá vált. Érdekes módon a nyugati virágtripszre vonatkozó korábbi eredmények (Terry és Schneider 1993) azt mutatták, hogy a párosodott nőstények utasítják

el a párosodni kívánó hímeket, míg az újabb vizsgálatok (Akinyemi és Kirk 2019) szerint a hímek nem is kísérelnek meg párosodni már párosodott nőstényekkel, és ezzel nem is váltanak ki a nőstényekből elutasító magatartást. A mi eredményeink arra mutatnak rá, hogy a T dohánytripsz változaton belül a hímek és a nőstények egyaránt törekszenek az újrapárosodások elkerülésére.

Az esetleges anti-afrodiziákum feromon jelenlétére utaló eredményeink ellenére összesen 5 esetben újrapárosodást is megfigyeltünk a kontroll párosításainkban. Ezek során az egyedek viselkedése nem tért el az első párosodások során általánosan megfigyelt mintázattól, általában rövidebb ideig tartottak azonban; 59, 71 és 82 másodpercig három $T_{\text{♀}} + T_{\text{♂}}$ pár, valamint 105 és 156 másodpercig két $L1_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$ pár esetén. Az első négy esetben ezen újrapárosodások hossza rövidebb volt, mint a pár első párosodása, az utolsó pár esetében viszont az első párosodás csak 109, az újrapárosodás viszont 156 másodpercig tartott. Ennek elképzelhető magyarázata az lehet, hogy az első párosodás valamiért sikertelen volt, ezért azt a tripszek igyekeztek megismételni. Hasonló esetről Terry és Schneider (1993) is beszámoltak a nyugati virágotripsz esetében.

5.2.3. Reprodukciós elszigeteltség

A párosodási vizsgálataink során összesen elemzett, 234 elkészült videofelvételünkből 173-ban figyeltünk meg legalább találkozást az egyedek között. A tízperces megfigyelési időszakon belül azonban egyszer sem figyeltünk meg párosodást $L1_{\text{♀}} + T_{\text{♂}}$, illetve $T_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$ kombinációjú kereszt párosításokban, $L2_{\text{♀}} + T_{\text{♂}}$ párosításokban pedig összesen két alkalommal (**8. táblázat**). Az egyedek viselkedése ebben a két esetben is követte az általános párosodási folyamatot, a párosodás azonban rövidebb ideig, csupán 70, illetve 71 másodpercig tartott. Sem újrapárosodást, sem a párosodást követően arra irányuló újabb próbálkozást a hímek részéről nem figyeltünk meg, hogy a nőstények hátára másszanak.

A párosodás hossza összefügghet az átjuttatott spermiumok mennyiségével (Engqvist és Sauer 2003), tehát a hímek kriptikus párválasztásának (cryptic male choice) egy formája lehet, amely során a hím a nőstény kvalitásai, „minősége” alapján dönti el, hogy mennyi energiát, erőforrást fordít a vele való párosodásra (Bonduriansky 2001). Vagyis a vizsgálataink során a két kereszt párosításban megfigyelt párosodás esetén a hímek párosodásra „méltó” kvalitásúnak ítélték a nőstényeket, azonban a párosodás hosszát – és így a rájuk fordított erőforrások mennyiségét – ők is jelentősen lecsökkentették. Ez alátámasztja Mendelson és Show (2012) hipotézisét, mely szerint a potenciális párosodási partnerek nem fajszínten azonosítják egymást először, majd ezután, ettől függetlenül értékelik a partner minőségét, hanem a fajok közötti kompatibilitás (vagyis az egy fajba tartozás) valójában szintén a „minőség” egy formája.

8. táblázat A párosodási folyamat adott lépését teljesítők relatív gyakorisága az egyes dohánytripsz változatok nőtény és hím egyedek párosításainál, viszonyítva az előző lépést sikeresen teljesítők számához (n)

A párosodási folyamat lépése	T♀ + T♂	T♀ + L1♂	L1♀ + L1♂	L1♀ + T♂	L2♀ + L1♂	L2♀ + T♂	p érték
Érzékelés	57 % (n = 42) <i>a</i>	67 % (n = 45) <i>ab</i>	76 % (n = 33) <i>ab</i>	94 % (n = 32) <i>b</i>	78 % (n = 41) <i>ab</i>	78 % (n = 41) <i>ab</i>	< 0,010
Kontaktus	96 % (n = 24)	97 % (n = 30)	92 % (n = 25)	93 % (n = 30)	88 % (n = 32)	97 % (n = 32)	= 0,720
Nőtény háttára mászás	96 % (n = 23) <i>b</i>	17 % (n = 29) <i>a</i>	100 % (n = 23) <i>b</i>	36 % (n = 28) <i>a</i>	93 % (n = 28) <i>b</i>	29 % (n = 31) <i>a</i>	< 0,001
Potroh aláhajlítás	100 % (n = 22) <i>b</i>	20 % (n = 5) <i>a</i>	100 % (n = 23) <i>b</i>	20 % (n = 10) <i>a</i>	96 % (n = 26) <i>b</i>	22 % (n = 9) <i>a</i>	< 0,001
Párosodás	100 % (n = 22)	0 % (n = 1)	100 % (n = 23)	0 % (n = 2)	88 % (n = 25)	100 % (n = 2)	= 0,103

A p értékek Fisher-féle egzakt próbával kerültek kiszámításra, 6×2-es kontingencia-táblák elemzésével. Kivétel a „párosodás”, ahol csak a kontroll párosításokat (T♀ + T♂, L1♀ + L1♂, L2♀ + L1♂) elemeztük, 3×2-es kontingencia-táblákkal. Amennyiben a Fisher-féle egzakt próba szignifikáns eredményt adott, úgy a páronkénti összehasonlításhoz Marascuilo eljárást használtunk. A sorokban különböző dőlt betűk szignifikáns különbségeket jelölnek (Marascuilo eljárás; p < 0,05).

Hasonló kriptikus párválasztási formának tűnik a kontroll párosításokban megfigyelt újrapárosodások négy esete, amikor ezen második párosodások időtartama jóval rövidebb volt az elsőknél (5.2.2. fejezet). Az *E. americanus* esetében ismert, hogy bár a hímek által a párosodás során átjuttatott, a járulékos mirigyek által kiválasztott anyag mennyisége csökken az egymást követő párosodások során, az átjuttatott spermiumok mennyisége nem (Krueger és mtsai 2017). Ennek megfelelően a különböző nőtényekkel való párosodások hosszának változása nem várható, ahogy ez a nyugati virágotripsz esetében látható is (Terry és Schneider 1993). E kriptikus párválasztási forma bizonyított például a nyírbodobács [*Kleidocerys resedae* (PANZER)] poloskafajnál, ahol a hímek újrapárosodtak ugyanazokkal a nőtényekkel, amelyekkel korábban, de ezek a párosodások jóval rövidebbek voltak, mintha egy szintén nemrégiben párosodott, de számukra új, idegen nőténnyel párosodtak volna (Reinhold és mtsai 2015).

Ellentétben a kereszt párosításokkal, a kontroll párosításainkban az összes ismétlést figyelembe véve az esetek 52 % (T♀ + T♂), 54 % (L2♀ + L1♂) és 70 %-ában (L1♀ + L1♂) a pár tagjai sikeresen párosodtak egymással. Vagyis a kontroll párosításokban azok a dohánytripsz

párok, amelyek találkoztak egymással, kevés kivételtől eltekintve mind párosodtak is, míg a kereszt párosításokban 92, egymással találkozó pár közül is mindössze csak 2 párosodott. A kereszt párosításokban annak ellenére figyeltünk meg ilyen alacsony párosodási arányt, hogy a párok egymásra találásához szükséges, nagyobb távolságról ható jeleket is felülírtuk azzal, hogy az egyedeket eleve egy arénába helyeztük, ez pedig még a heterospecifikus (más fajokba tartozó egyedek közötti) párosodások valószínűségét is növeli (Fernando és Walter 1997). Rafter és Walter (2013) például úgy találták, hogy az általuk vizsgált, különböző populációkból származó *S. aurantii* párok 9,1–15 %-a párosodott laboratóriumi körülmények között, holott a genetikai vizsgálatok azt mutatták, hogy ezek között a populációk között nincs génátmenet, vagyis azok külön fajoknak tekinthetők (Rafter és mtsai 2013).

Két további tényező miatt is azt feltételezhetjük, hogy nagyobb párosodási arány lesz megfigyelhető a kereszt párosításokban, elsősorban amiatt, hogy a hímek kevésbé lesznek „válogatósak”. Egyrészt, kizárólag szűz egyedeket használtunk, a szűz hímek pedig a nyugati virágtripsz esetében látottak alapján (Akinyemi és Kirk 2019) könnyebben fogadnak el egy nőtényt párosodási partnernek, mint a már tapasztalt (párosodott) társaik. Továbbá – bár adat egyelőre csak az egyik arrenotok változat esetén áll rendelkezésünkre –, az eddigi szakirodalmi információk alapján úgy véljük, hogy a dohánytripsz nőtényeknek a maximális fitnessük eléréséhez kevés párosodásra van szükségük, az L1-es változat nőtényei ugyanis 30 nap alatt is (mely megközelítőleg a teljes átlagos élettartamuk) csupán 2,3 alkalommal párosodnak, a nőtények 20–30 %-a pedig csupán egyszer (Li és mtsai 2015a). Az ilyen rendszerekben pedig a hímek kevésbé engedhetik meg maguknak a válogatást a nőtények közül (Bonduriansky 2001).

Vizsgálatainkban a kontroll és kereszt párosítások közti különbség a kontaktus után vált érzékelhetővé; a T változat hímjei is szignifikánsan ritkábban próbáltak az L változatokba tartozó nőtények hátára mászni, és az L1 változatba tartozó hímek is hasonlóan viselkedtek a T változatba tartozó nőtényekkel (Fisher-féle egzakt próba; $p < 0,001$ és Marascuilo eljárás; $p < 0,05$). A két csoport szétválása tovább folytatódott a következő lépésben; a kereszt párosításokban még a nőtények hátára mászó hímek is csak elvétve kísérelték meg a párosodási folyamatot folytatni, és a potrohukat is a nőtények potroha alá hajlítani (Fisher-féle egzakt próba; $p < 0,001$ és Marascuilo eljárás; $p < 0,05$).

Az első találkozásig eltelt idő esetében nem volt szignifikáns eltérés a hat különböző párosítás között ($F_{(5,167)} = 0,630$; $p = 0,677$), ellentétben azzal, hogy az egyedeknek mennyi időre volt szükségük ahhoz, hogy az első fizikai kontaktustól eljussanak a párosodási folyamat következő lépéséig, a nőtény hátára mászásig ($F_{(5,89)} = 12,014$; $p < 0,001$). Az e két esemény közt eltelt idő minden esetben rövidebb volt a kontroll, mint a kereszt párosításokban, de a Games-

Howell post hoc tesztek alapján a különbség nem minden összehasonlításban mutatkozott szignifikánsnak (**9. táblázat**).

9. táblázat Az első találkozásig eltelt, valamint az első kontaktus és az első nőstény hátára mászás között eltelt idő az egyes dohánytripsz változatok nőstény és hím egyedeinek párosításai esetén (másodperc \pm SD)

	T♀ + T♂	T♀ + L1♂	L1♀ + L1♂	L1♀ + T♂	L2♀ + L1♂	L2♀ + T♂	p érték
Az első találkozásig eltelt idő	110,75 \pm 131,88 (n = 24)	149,43 \pm 157,57 (n = 30)	90,20 \pm 107,85 (n = 25)	98,43 \pm 127,62 (n = 30)	97,59 \pm 130,37 (n = 32)	80,09 \pm 91,61 (n = 32)	= 0,677
Az első kontaktus és az első nőstény hátára mászás között eltelt idő	4,95 \pm 12,42 (n = 22) a	157,60 \pm 88,63 (n = 5) c	52,70 \pm 144,01 (n = 23) ab	168,50 \pm 183,70 (n = 10) bc	14,62 \pm 29,73 (n = 26) ab	113,78 \pm 175,82 (n = 9) bc	< 0,001

A p értékek egyváltozós ANOVA tesztekkel kerültek kiszámításra. Az egyes sorokban különböző dőlt betűk szignifikáns különbséget jelentenek a páronkénti összehasonlításban (Games-Howell post hoc teszt, $p < 0,05$).

Hasonló mintázatok ismertek más rovarcsoportoknál is, például papírdarazsaknál, ahol a hímek ugyanolyan valószínűséggel vizsgálták meg a konspecifikus (saját fajukba tartozó, fajtárs), és heterospecifikus nőstényeket, azonban ez utóbbiak vizsgálatához több időre volt szükségük, és a hímek a párosodási folyamat következő lépését is már szignifikánsan gyakrabban tették meg a konspecifikus nőstényeknél (Miller és mtsai 2019). Puniamoorthy (2014) hasonlóan azt állapította meg, hogy hím *Archiseopsis diversiformis* (OZEROV) legyek ritkábban kíséreltek meg párosodni más populációkba tartozó nőstényekkel, mint a saját populációjukba tartozókkal.

Mivel a kontroll és kereszt párosítások közti különbségek vizsgálatainkban a kontaktus után kezdtek élesen megmutatkozni, okkal feltételezhető, hogy a kiváltott hatásban kutikuláris-hidrokarbonok (CHC-k) játszanak szerepet, melyek az ízeltlábúak körében általánosan elterjedtek (Howard és Blomquist 2005, Jungwirth és mtsai 2021), és a fajok közti különbségek már a tripszek esetében is ismertek (Chen és mtsai 2020). Nem jelenthető ki azonban egyértelműen, hogy a párválasztáshoz a rovarok kizárólag a kutikuláris-hidrokarbonokra támaszkodnának (Buellesbach és mtsai 2018); szintén fontosak lehetnek az élő egyedek viselkedési mintázatai is (Puniamoorthy 2014, Buellesbach és mtsai 2018), illetve például a vibrációs kommunikáció is (Fattoruso és mtsai 2021). Bár sajnos ez utóbbi tényezőnek a vizsgálata a tripszek körében még várat magára, a saját vizsgálataink során olyan magatartási elemet nem fedeztünk fel a dohánytripsz változatok között, melyet a kereszt párosításokban a párosodás elmaradásának okaként jelölhetnénk meg. Ezért a

kutikuláris-hidrokarbon profilokban fellelhető esetleges különbségeket érvényes magyarázatként fogadhatnánk el e jelenség okaként, különösen ha figyelembe vesszük, hogy egy ilyen vegyületnek a hímek és nőtények közti kommunikációjában betöltött szerepe már bizonyított is a nyugati virágtripsz esetében (Olaniran és mtsai 2013).

Miután bizonyítottuk, hogy az azonos dohánytripsz változatba tartozó hímek és nőtények könnyen párosodnak a laboratóriumi körülményeink között, összefoglalva eredményeinket, úgy véljük, hogy a dohánytripsz fajkomplexen belül a T és L változatok külön fajba tartozónak tekinthetők, mivel közöttük a reprodukciós elszigeteltség még laboratóriumi körülmények között is rendkívül nagyfokú, ez pedig természetes körülmények között – a korábban vázoltak okán – vélhetően a gyakorlatilag teljes izolációt jelentené, a párosodáson kívüli egyéb prezigotikus, és a posztzigotikus korlátok érvényesülése pedig minden bizonnyal teljesen elszigeteli egymástól a két csoportot. Meg kell jegyeznünk, hogy a legelterjedtebben használt fajkoncepció, a biológiai faj (Butlin és mtsai 2012) a szűznemzéssel szaporodó fajok esetében – mint amilyen a telitok dohánytripsz is – nem, vagy csak nehezen alkalmazható, de az általunk megfigyelt reprodukzív izoláció egyéb faj fogalmak esetében is, mint amilyen az evolúciós fajkoncepció (Wiley 1978) vagy az egyesített fajkoncepció (De Queiroz 2007), is külön fajok létezésére utalna. Szintén érdemes megemlítenünk, hogy bár a változatok között ma megfigyelhető elszigeteltségben vélhetően szerepe van annak, hogy valamelyik változat a törzsfajlás során új gazdanövényre váltott (Forbes és mtsai 2017), mivel a fajképződéskori korlátok nem feltétlenül azonosak a ma látottakkal (Sobel és mtsai 2010), ezért a dohánytripsz fajkomplexen belüli fajképződés okát ma sem tudjuk pontosan.

5.2.4. A telitok dohánytripsz nőtények párosodási viselkedése

Bár korábban már bemutattuk, hogy a telitok (L2-es dohánytripsz változat) nőtények párosodási viselkedése fő elemeiben nem tér el az arrenotok (L1-es és T változatok) nőtényekétől, ez a téma további megvitatást érdemel, e jelenség ugyanis nem teljesen magától értetődő. A tripszek rendjén belül találunk példát egy telitok változat normális párosodási viselkedésére is [*Franklinothrips vespiformis* (CRAWFORD); Arakaki és mtsai 2001], és az ellenkezőjére is, amikor telitok nőtények az arrenotok hímek próbálkozása ellenére sem párosodtak (*Thrips nigripilosus* UZEL; Nakao és Yabu 1998). Szintén ismert jelenség a nőtények spermatékájának eltűnése (Del Bene és mtsai 1998), vagy legalábbis méretének csökkenése is (Kumm 2002).

Az aszexuális fajok/változatok esetében összességében általában megfigyelhető valamilyen mértékű romlás, funkcióvesztés a szexuális szaporodással kapcsolatos tulajdonságok tekintetében, ezek azonban gyakran nem magával a párosodással kapcsolatosak, hanem például a

párok egymásra találásával (Lehmann és mtsai 2011, van der Kooi és Schwander 2014). Úgy véljük, saját vizsgálati eredményeink is hasonlóra utalnak. Bár megerősítettük Li és munkatársainak (2015b) eredményeit az L2-es telitok dohánytripsz változat nőstényei és az L1-es arrenotok változat hímjei közötti párosodás tényére vonatkozóan, apró különbségeket megfigyeltünk az $L1♀ + L1♂$ és $L2♀ + L1♂$ párok viselkedése között.

Egyrészt az arrenotok változat hímjei némileg ritkábban párosodtak a telitok nőstényekkel, mint az arrenotok nőstényekkel, bár ez a különbség nem volt szignifikáns (**8. táblázat**). Továbbá, a prekopulációs idő, és a párosodás időtartama is hosszabb volt az $L2♀ + L1♂$ pároknál; ez utóbbi esetben pedig már a különbség is szignifikánsnak bizonyult (**6. táblázat**). Szintén különbség mutatkozott a tekintetben, hogy a prekopulációhoz vezető találkozás során melyik fél közelített a másikhoz (**2. táblázat**); az $L2♀ + L1♂$ párok esetében a hímek szignifikánsan gyakrabban közelítették meg a nőstényeket, mint a nőstények a hímeket, míg az $L1♀ + L1♂$ pároknál ez a különbség nem volt szignifikáns. Mindezek lehetséges magyarázata, hogy egyrészt az L1 változat szűz nőstényeinek nagyobb az explorációs aktivitása, hiszen számukra fontosabb párosodási partner találása, mint a telitok nőstényeknek – akik párosodás nélkül is képesek nőstény utódokat világra hozni –, valamint hogy az $L2♀ + L1♂$ párok esetén az egyedeknek hosszabb időre van szükségük egymás megfelelő párosodási partnerként való azonosításához, mint az $L1♀ + L1♂$ pároknak.

Talán a legfontosabb megfigyelt különbség azonban a nőstények párosodást megelőző elutasítási viselkedésében rejlik, az $L2♀ + L1♂$ párok esetében ugyanis ez a viselkedés bár gyengén, de szignifikánsan gyakrabban jelentkezett, mint az $L1♀ + L1♂$ párok esetében (**5. táblázat**). Akinyemi és munkatársai (2021) úgy vélik, hogy a nőstények elutasító viselkedése, egyfajta szűrése, tesztelése lehet a megfelelő hímeknek. A mi eredményeink azonban ezt egyértelműen nem támasztják alá, mivel valószínűtlen, hogy az arrenotok nőstények helyett a telitok nőstények végezzenek erősebb szűrést, akik számára a párosodás nem létszükséglet, sőt még a sikeres párosodás is csak csekély arányban jár génátmenettel (Li és mtsai 2015b). Ezért inkább úgy véljük, hogy ebben az esetben bizonyos szexuális szaporodással összefüggő tulajdonságok részleges elvesztésének vagyunk tanúi, amennyiben a telitok nőstények már nehezebben ismerik fel potenciális párosodási partnerként az L1-es változat hímjeit, bár egyébként képesek párosodni velük.

Míg a T és L dohánytripsz változatok esetében egyértelműen megállapíthattuk, hogy nem tartoznak egy fajba, ugyanez a kérdés az L2-es és L1-es változatok esetében bonyolultabb. Egyik oldalról szükséges figyelembe vennünk a jelentős mértékben átfedő ökológiai niche-eket, illetve a sikeres párosodásokat, valamint a kismértékű génátmenet tényét is (Li és mtsai 2015b). Másik oldalról viszont a változatok között jól látható genetikai különbségek azonosíthatók (Brunner és

mtsai 2004, Farkas és mtsai 2020), valamint a fent bemutatottak alapján a szexuális szaporodásra való képesség is csökkent a telitok nőstényeknél. Mindezek alapján úgy véljük, hogy a két változat a fajképződés egy olyan „szürkezónájában” (De Queiroz 2007) van, ahol bár távolodnak egymástól, az alkalmazott fajkonceptió függvénye, hogy külön fajnak tekintjük-e őket. Brunner és munkatársainak (2004) becslése szerint a két L dohánytripsz változat megközelítőleg 21 millió évvel ezelőtt vált szét egymástól, ez pedig egy telitok változat esetében szokatlanul hosszú időnek tekinthető (Normark 2003). A jelenség magyarázata azonban minden bizonnyal az, hogy a két változat közötti genetikai izoláció nem teljes.

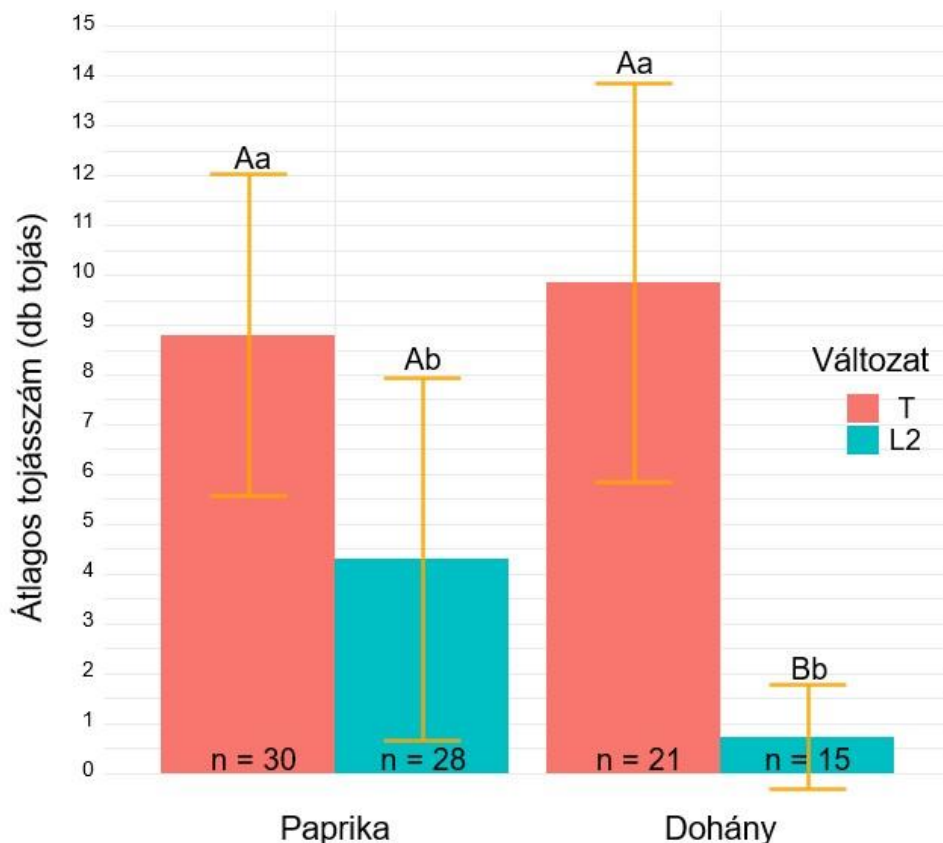
5.3. A dohánytripsz változatok tojásrakási preferenciája

5.3.1. A vírusfertőzöttség hatása a tojásrakási preferenciára választásos kialakítású, levélkorongokkal végzett vizsgálatokban

A paprika és dohány levélkorongokkal végzett, választásos kialakítású vizsgálataink összes (az adott csészén belül a kontroll és a TSWV fertőzött korongra együttesen) tojászámra vonatkozó eredményeit általánosított kevert-hatású lineáris modell segítségével értékeltük (**1. táblázat**: 1. modell). Az eredmények rámutattak, hogy a két vizsgált dohánytripsz változat ($\chi^2_1 = 86,434$; $p < 0,001$), és a két vizsgált növényfaj ($\chi^2_1 = 20,654$; $p < 0,001$) is szignifikánsan különbözött egymástól, sőt e két tényező interakciója is szignifikánsan hatott ($\chi^2_1 = 26,565$; $p < 0,001$), vagyis a változatok gazdanövényekre adott reakciója is eltért (**8. ábra**).

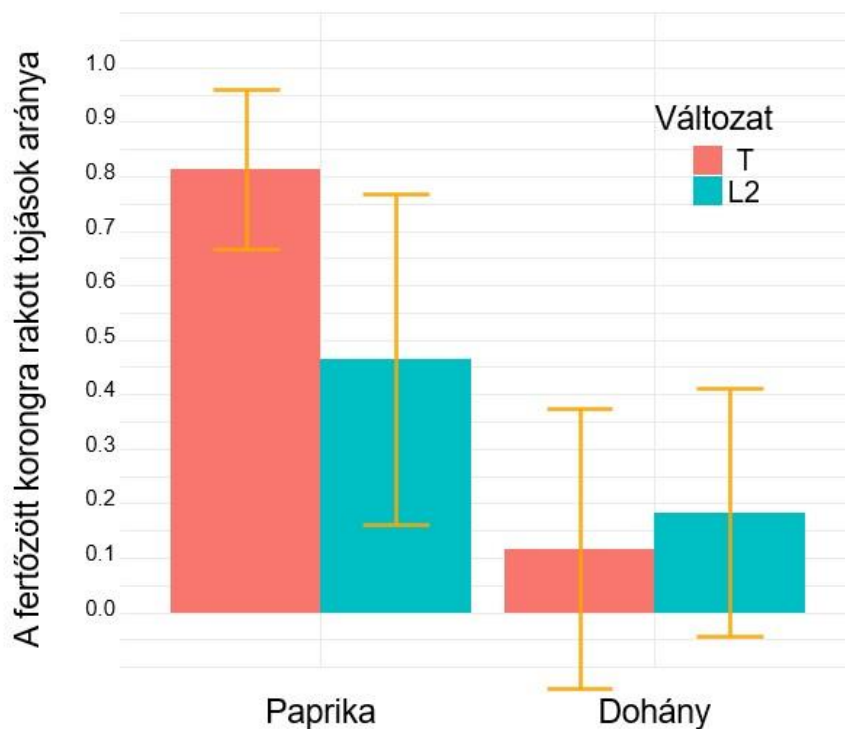
A T változat nőstényei hasonló számú tojást raktak a két növény levélkorongjaira; átlagosan összesen 8,80 tojást paprika, és 9,86 tojást dohány korongokra, ez a különbség pedig a páronkénti összehasonlítás szerint sem bizonyult szignifikánsnak ($p = 0,416$). Az L2 változat esetében viszont már szignifikáns ($p < 0,001$) különbséget tapasztaltunk; míg a nőstények átlagos fekunditása paprika korongokon átlagosan 4,29, addig dohány korongokon csak 0,73 tojás volt. A páronkénti összehasonlítások alapján a két változat által rakott tojások száma mind paprikán, mind dohányon szignifikánsan különbözött ($p < 0,001$; **8. ábra**).

Megfigyelésünk szerint az L2-es változatnál dohány levélkorongokon nem csak az átlagos tojászám volt rendkívül alacsony, hanem sem a nőstények, sem a tojásokból kikelt lárvák nem voltak képesek táplálkozásra, így ez utóbbiak dohány levélkorongokon néhány nap múlva fejlődés nélkül elpusztultak. Ez alapján összességében kijelenthető, hogy sem az egészséges, sem a TSWV fertőzött dohány nem szolgál a telitok dohánytripsz változat számára megfelelő gazdanövényként. Ez megerősíti azon korábbi eredményeket, melyek azt mutatták, hogy a telitok dohánytripsz populációk nem képesek életben maradni *N. tabacum* (Chatzivassiliou és mtsai 2002, Farkas 2020), illetve csupán igen jelentős mortalitással képesek fejlődni *Nicotiana benthamiana* növényeken (Inoue és mtsai 2010).



8. ábra Az egyes dohánytripsz változatokba tartozó nőstények által 48 óra alatt lerakott tojások számának (az adott csészén belül a TSWV fertőzött és a vírusmentes (kontroll) korongra együttesen) átlaga választásos kialakításban (db tojás \pm SD). Az eltérő nagybetűk szignifikáns különbséget jelentenek adott változaton belül a vizsgált növényfajok között, az eltérő kisbetűk pedig azonos növényfajon a változatok között ($p < 0,05$).

Következő lépésként megvizsgáltuk, hogy a választásos kísérleti kialakításainkban a dohánytripsz nőstények tojásaikat milyen arányban rakták a TSWV fertőzött levélkorongokra (**1. táblázat**: 3. modell). A vizsgált T és L2 változatok nem különböztek szignifikánsan egymástól ($\chi^2_1 = 1,607$; $p = 0,205$), vagyis mindkét változat megközelítőleg ugyanolyan valószínűséggel választotta tojásrakásra a fertőzött korongokat. A változat és a növényfaj közötti interakció sem mutatott szignifikáns eredményt ($\chi^2_1 = 2,991$; $p = 0,084$), ellentétben azonban a vizsgált növényfajjal önmagában ($\chi^2_1 = 8,168$; $p < 0,01$; **9. ábra**). Szintén szignifikáns hatása volt annak is, hogy hány alkalommal figyeltük meg a nőstényt a fertőzött korongon ($\chi^2_2 = 18,705$; $p < 0,001$), azonban mivel ez a megfigyelés inkább az egyes dohánytripsz változatok aktivitásához kapcsolódik, így a nőstények tartózkodási helyére vonatkozó eredményeket és megvitatásukat részletesebben az 5.5. fejezetben tárgyaljuk.



9. ábra: Választásos kialakításban a különböző változatokba tartozó dohánytripsz nőtények által a fertőzött korongra rakott tojások aránya paprikán és dohányon (az általánosított kevert-hatású lineáris modell által prediktált értékek \pm SD; a vizsgált nőtények száma = 83).

Míg paprika levélkorongok közül választva a T változat nőtényei átlagosan 81,4 %-ban a fertőzött korongra rakták a tojásaikat, addig az L2-es változat nőtényei tojásaiknak átlagosan kevesebb, mint a felét (46,6 %). Dohány levélkorongokon viszont mindkét változat a vírusmentes (kontroll) korongokat részesítette előnyben tojásrakásra; átlagosan csupán tojásaik 11,7 %-a (T), illetve 18,3 %-a (L2) került a fertőzött korongokra. Tehát a TSWV fertőzöttség egyértelmű indirekt hatással bírt a dohánytripsz nőtények tojásrakási preferenciájára, a hatás iránya viszont a két vizsgált növényfaj esetében különbözött. Ez azonban nem meglepő, figyelembe véve, hogy a vírusfertőzés nyomán a tripszek preferenciáját indirekt módon befolyásoló hatás minden bizonnyal több tényező függvénye – speciális anyagcseretermékek expressziója és szintézis útjaiknak antagonizmusa, beltartalmi értékek megváltozása stb. (Abe és mtsai 2012, Zheng és mtsai 2019, Wu és mtsai 2019, Nachappa és mtsai 2020, Strzyzewski és mtsai 2023) –, melyek a gazdanövénytől és a kórokozótól is függhetnek.

Valószínűsíthető, hogy a vírusfertőzés miatt kialakuló, a vektorra pozitívan ható indirekt hatás csak az alapvetően gyenge gazdanövényeken érvényesülhet (Belluire és mtsai 2005). Saját vizsgálatunk ezt a T dohánytripsz változat esetében csak részben támasztja alá. Mivel e változatnak a dohány az elsődleges gazdanövénye, azon vírusfertőzés nélkül is nagy populáció-növekedésre

képes (Chatzivassiliou és mtsai 2002, Farkas 2020), a vírusfertőzés pedig vélhetően nem tudja „még jobb” gazdanövényé tenni, érthető, hogy preferenciát ez esetben miért nem figyeltünk meg a fertőzött növények felé. Adachi-Fukunaga és munkatársai (2020) szintén nem figyelték meg a vektor (*T. palmi*) esetében sem annak szignifikáns preferenciáját az *Orthospovirus meloiflavi* (MYSV) fertőzött uborka növények irányába, sem a vírus szignifikáns hatását a tripszek élettábla paramétereire, vélhetően azért, mert az uborka beltartalmi értékei vírusfertőzés nélkül is megfelelően támogatják a tripszek fejlődését. Az általunk vizsgált T változatú dohánytripsz nőstények viszont kifejezetten inkább a kontroll levélkorongokat preferálták, ennek magyarázata pedig nem ismert.

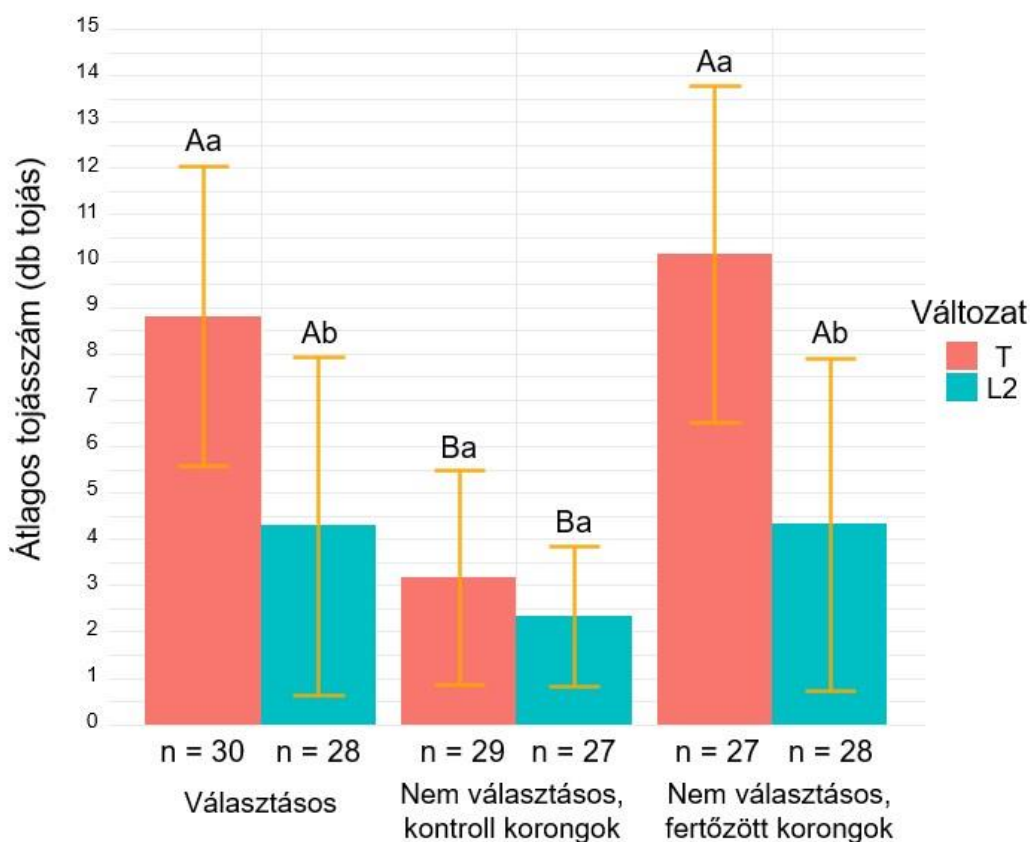
Mivel saját vizsgálatainkban az L2-es dohánytripsz változat nőstényei csupán elvétve, és nagyon kevés tojást raktak, a dohányt, mint gazdanövényt, gyakorlatilag elutasítva, így e változat esetében sajnos a különböző növényeken a vírusfertőzés által kiváltott hatásokkal kapcsolatban komolyabb következtetéseket nem tudunk levonni.

5.3.2. A vírusfertőzöttség hatása a fekunditásra paprikán, nem-választásos kialakításban

A paprika levélkorongokkal végzett, nem-választásos kialakítású vizsgálataink összes (mindkét korongra együttesen) tojásszámra vonatkozó eredményeit az ugyanezen a növényfajon, választásos kialakításban összesen lerakott tojások számával együtt elemeztük, szintén egy általánosított kevert-hatású lineáris modell segítségével (**1. táblázat**: 2. modell) Megállapítottuk, hogy a két vizsgált dohánytripsz változat ezúttal is szignifikánsan különbözött egymástól ($\chi^2_1 = 45,327$; $p < 0,001$), valamint hogy a különböző kezelések hatása is szignifikáns volt ($\chi^2_2 = 59,122$; $p < 0,001$), sőt e két tényező interakciója is, bár gyengén ($\chi^2_2 = 6,009$; $p < 0,05$; **10. ábra**).

Ezek az eredmények azt mutatták, hogy mindkét vizsgált dohánytripsz változat számára kedvezőbb gazdanövény a TSWV fertőzött, mint a vírusmentes (kontroll) paprika. A nem-választásos kialakításban a T változat esetében a fertőzött korongokra rakott tojások száma átlagosan 10,1 volt, ami nem különbözött szignifikánsan a választásos kialakításban megfigyelt 8,8 db tojástól ($p = 0,285$), viszont mind a két kialakításban a tojások száma szignifikánsan ($p < 0,001$) nagyobb volt a kontroll korongokon megfigyelt, mindössze átlagosan csak 3,17 db tojásnál. Ugyanez a mintázat volt megfigyelhető az L2-es változat esetében is; a nem-választásos kialakításban, csak fertőzött korongra rakott tojások száma volt a legnagyobb (4,32 db), ami nem különbözött szignifikánsan a választásos kialakításban átlagosan rakott 4,29 db tojástól ($p = 0,949$), a legkisebb átlagos tojásszám pedig a nem-választásos kialakításban, csak kontroll korongokon volt megfigyelhető (2,33 db), mely mindkét előbb említett kialakításnál szignifikánsan kisebb érték volt ($p < 0,01$). A változatok által rakott tojások száma az azonos

kísérleti kialakításokban szignifikánsan különbözött a választásos, és a csak fertőzött korongokkal végzett nem-választásos kialakításban ($p < 0,001$), a csak kontroll korongokkal végzett nem-választásos kialakításban azonban nem ($p = 0,123$; **10. ábra**).



10. ábra Az egyes dohánytripsz változatokba tartozó nőstények által 48 óra alatt lerakott tojások számának (az adott csészén belül mindkét korongra együttesen) átlaga paprika levélkorongokon különböző kísérleti kialakításokban (db tojás \pm SD). Az eltérő nagybetűk szignifikáns különbséget jelentenek adott változaton belül a kezelések között, az eltérő kisbetűk pedig azonos kezelésben a változatok között ($p < 0,05$).

Az eredményekből egyértelműen levonható következtetés, hogy a választásos kialakításban, paprikán megfigyelt magas összes tojásszám a T változat esetén – mely a dohányéhoz hasonlóan magas volt – is a TSWV fertőzés pozitív indirekt hatásának tudható be, mivel nem-választásos kialakításban a nőstények által rakott tojások száma jóval a választásos kialakításé alatt maradt. Hasonló mintázat mutatkozott az L2 változat esetében is; már egy TSWV fertőzött korong elérhetősége (választásos kialakítás) is olyan szintre emelte a nőstények fekunditását, mintha két ilyen korong is elérhető lett volna számukra (nem-választásos kialakítás, csak fertőzött korongok). Gautam és munkatársai (2020) hasonló megállapítást tettek a *F. fusca* tripszfaj esetén; az egészséges paprika növények annyira nem bizonyultak alkalmas gazdanövénynek, hogy a vizsgált faj populációját is kénytelenek voltak más növényen nevelni, kísérleteikben azonban a TSWV fertőzött paprika már a nőstények fekunditása is szignifikánsan

nagyobb volt. A két változat által rakott összes tojásszámok azonban azt mutatták, hogy az L2-es változat számára a vírusfertőzött paprika sem igazán jó gazdanövény.

A TSWV fertőzés nyugati virágtripszre gyakorolt hatásának vizsgálata során Maris és munkatársai (2004) úgy találták, hogy a fertőzött növényekről visszagyűjthető nőtények száma összefüggést mutatott a fertőzött növényeken később kikelt lárvák mennyiségével. Saját eredményeink alapján azonban fontos leszögeznünk azt is, hogy vírusfertőzött növényeken a tripszek populációja nem csak azért növekedhet, mert több nőtény választja azokat tojásrakási célból, hanem azért is, mert ezeknek a nőtényeknek a tojásprodukciója egyenként is megnő.

Vizsgálatainkban mindkét változat gyengén teljesített kizárólag vírusmentes (kontroll) paprika korongokon, e gazdanövény minőségét viszont a vírusfertőzés a T változat számára nagyobb mértékben emelte. Ez a képesség ökológiai szempontból igen fontos lehet, hiszen amint arra a *B. tabaci* különböző változataival végzett vizsgálat rámutatott, az a változat, melyre az általa terjeszteni képes növénypatogén vírus kedvezőbb hatással van, képes lehet a kevésbé jól reagáló változat kiszorítására (Jiu és mtsai 2007).

5.3.3. A párosodás hosszának hatása a fekunditásra

A levélkorongokon a T változattal végzett kísérleteink esetében minden alkalommal meg is figyeltük a nőtények párosodását a vizsgálatokat megelőzően. Eredményeink alapján a legalább 110 másodpercig tartó párosodások sikeresek voltak, mivel ennyi ideig párosodó nőtények képesek voltak nőtény utódok létrehozására. Egy olyan esetet regisztráltunk, ahol a pár párosodása csak megközelítőleg 90 másodpercig tartott, és bár az egyedek viselkedésében nem figyeltünk meg olyan eltérést, ami a párosodás sikertelenségére utalt volna, a nőtény később kizárólag hím utódokat produkált, vagyis a párosodás valószínűleg sikertelen volt.

Mivel az adataink egyértelműen azt mutatták, hogy a különböző kezeléseknél jelentős hatása van a T változatba tartozó dohánytripszek fekunditására, így a párosodás hosszának hatását a fekunditás alakulására a nem-választásos kialakítású kísérleteinkben a TSWV fertőzött és a vírusmentes (kontroll) levélkorongokon külön vizsgáltuk, hogy az eredmény a különböző kezeléseknél független lehessen. A fertőzött levélkorongokra került T változatba tartozó dohánytripsz nőtények párosodásai 110–270 másodpercig (átlag 144,1; n = 27), míg a kontroll kezelésbe kerülő nőtények párosodásai 115–230 (átlag 140,9; n = 28) másodpercig tartottak. A Spearman-féle rangkorreláció eredménye alapján azonban szignifikáns összefüggést a párosodás hossza és a lerakott tojások száma között egyik esetben sem tudtunk kimutatni (fertőzött csoport: $p = 0,761$; kontroll csoport: $p = 0,506$).

Úgy tapasztaltuk tehát, hogy ebben a vizsgálatunkban a T változatba tartozó dohánytripszek párosodása rövidebb ideig tartott, mint a változatok párosodási viselkedésére

fókuszáló vizsgálataink során (5.2.1.-es fejezet). Fontos azonban, egyrészt hogy a két vizsgálat során két eltérő helyről, különböző körülmények közül származó populációt vizsgáltunk, másrészt pedig – és ennek hatása még jelentősebb lehetett –, hogy ez utóbbi vizsgálatunk során a párosodáshoz összezárt egyedek komolyabb zavarásnak lehettek kitéve, mellyel kifejezetten a párosodás folyamatát kívántuk gyorsítani. Úgy véljük viszont, hogy megfigyelésünk egy olyan „határra” vonatkozóan, mely a sikeres és sikertelen párosodásokat egymástól elválasztja, érvényes és alkalmazható. Ez alapján pedig megerősíthető, hogy az 5.2. fejezetben bemutatott első párosodások sikeresek voltak, a kereszt párosításokban megfigyelt két, 70, illetve 71 másodpercig tartó párosodás kivételével, melyek minden bizonnyal azonos változatba tartozó dohánytripszek között sem eredményezték volna a nőtények sikeres megtermékenyítését.

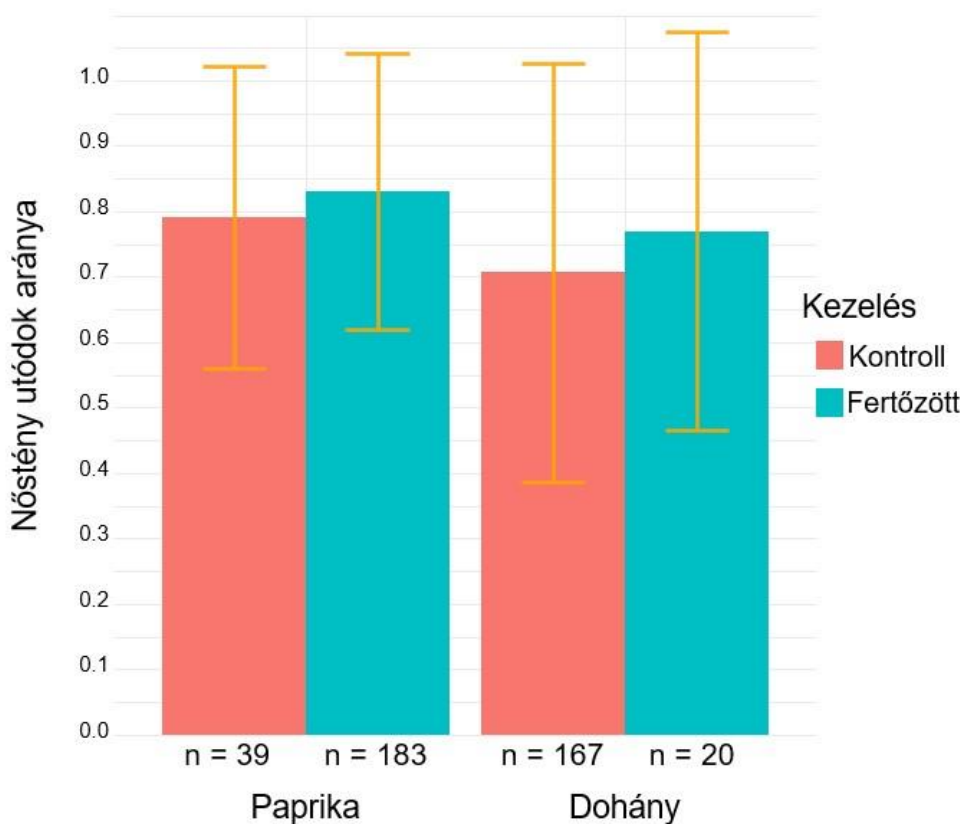
5.3.4. A vírusfertőzöttség hatása az utódnemzedék ivararányára

Mivel az arrenotok szaporodásbiológiájú T változat esetében kizárólag megtermékenyített nőtényeket használtunk, így lehetőségünk nyílt az utódnemzedék ivararányának vizsgálatára is (**1. táblázat**: 5-6. modell). A fertőzött levélkorongokra rakott tojásokból kelt lárvák között a nőtények aránya magasabb volt a választásos kialakítású vizsgálatokban paprikán – 83,1 % (fertőzött) és 79,0 % (kontroll) – és dohányon is – 77,0 % (fertőzött) és 70,6 % (kontroll) –, a különbség azonban nem volt szignifikáns ($\chi^2_1 = 0,502$; $p = 0,479$). Szignifikáns hatása a különböző növényfajoknak sem ($\chi^2_1 = 0,3826$; $p = 0,536$), és a változat–növényfaj interakciójának sem volt ($\chi^2_1 = 0,032$; $p = 0,859$; **11. ábra**).

Az utódnemzedék ivararányát a nem-választásos kialakítású vizsgálatokban is vizsgáltuk a fertőzött és a kontroll paprika korongokat összehasonlítva, és bár a nőtények aránya ebben a kialakításban is nagyobb volt a fertőzött levélkorongokon (85,5 %; $n = 238$), mint a kontroll korongokon (77,0 %; $n = 73$), a különbség ez esetben sem volt szignifikáns ($\chi^2_1 = 2,078$; $p = 0,150$).

A gazdanövény minősége nemcsak önmagában a fekunditást, hanem az utódnemzedék ivararányát is befolyásolhatja (Awmack és Leather 2002). A szintén arrenotokiával szaporodó kétfoltos takácsatka (*Tetranychus urticae* KOCH) esetében ismert, hogy a nagyobb tojások – melyek produkálására az anya vélhetően több energiát fordított – életképesebbek, mint a kisebbek, valamint az is, hogy a nőtények nagyobb tojásokból fejlődnek, mint a hímek (Macke és mtsai 2011). A tripszek rendjén belül hasonló mechanizmus figyelhető meg a *Pe. kellyanus* esetében (Katlav és mtsai 2021), Musa és munkatársainak (2022) megfigyelései alapján azonban a dohánytripsz esetében nem a tojás mérete határozza meg az utód nemét. Mivel azonban az arrenotok tripszek esetében a populáció növekedése szempontjából egyértelműen a nőtények

nagyobb aránya a kívánatos, ezért úgy véljük, a nagyobb nőstény arány ennek ellenére is jobb gazdanövényt jelez.



11. ábra A nőstény utódok aránya a T változatba tartozó megtermékenyített dohánytripsz nőstények utócai között paprika és dohány levélkorongokon, választásos (TSWV fertőzött vagy vírusmentes (kontroll) korong) kialakítású vizsgálatokban (az általánosított kevert-hatású lineáris modell által prediktált értékek \pm SD).

A dohánytripsz T változatának ivararányára vonatkozóan azonban kevés adat áll rendelkezésünkre. Az általunk az F₂ utódnemzedékében megfigyelt ivararány azonban mindkét növény fajon, mind TSWV fertőzött, mind vírusmentes (kontroll) levélkorongokon nagyjából megfelel az L1-es dohánytripsz változat esetében korábban közölteknek, mely megfigyelések szerint a megtermékenyített nőstények utócai között a nőstények átlagos aránya 69 % és 80 % között változik (Murai 1990, Li és mtsai 2015a, Farkas 2020).

Farkas (2020) eredményei szerint a T változatba tartozó megtermékenyített dohánytripsz nőstényekre nagyjából az imágóvá vedlésüket követő 5. naptól az utódok között 75 %-on (dohány), illetve 89 %-on (bab) stabilizálódó nőstény arány jellemző az egyes gazdanövényeken, mely alapján – meglepő módon – a bab jobb gazdanövénynek tekinthető a változat számára, mint a dohány. Úgy véljük, hogy saját, az ivararányra vonatkozó megfigyeléseink, vagyis hogy vizsgálatunkban a TSWV fertőzött levélkorongokon minden választási kialakításban nagyobb volt a nőstények aránya, mint a kontroll korongokon (bár egyik esetben sem szignifikánsan), valamint

a nem-választásos kialakításban fertőzött korongokon „elért” 85,5 %-os nőstény arány, együttesen újfent megerősítik, hogy a TSWV fertőzött növények jobb gazdanövénynek számítanak a T változat számára.

5.3.5. A vírusfertőzöttség hatása a tojásrakási preferenciára választásos kialakítású, egész növényekkel végzett vizsgálatokban

A T és L2-es változatba tartozó dohánytripsz nőstények tojásrakási preferenciáját egész paprika növényeken is megvizsgáltuk, és bár az alacsony ismétlésszám miatt ezeket az adatokat statisztikai elemzésnek nem tudtuk alávetni, a nyers adatokat alkalmasnak véljük bemutatásra.

A 72 órás tojásrakási periódust követően minden esetben meggyőződünk róla, hogy a nőstények izolátorokon belüli szabadon engedéséhez használt mikrocentrifuga csövekben tripsz nem maradt, vagyis minden bejuttatott tripsz élt, elhagyta a csövet, így lehetősége volt választani a két növény közül. Ennek ellenére viszont nagyon kevés, izolátoronként mindössze 1–5 egyedet találtunk a növények levelein, mikor azokat a kísérletek lezárásakor egyesével átvizsgáltuk. Ezek az egyedek szinte kivétel nélkül a vírusfertőzött növényeken voltak, kontroll növényekről összesen 1 nőstényt tudunk visszagyűjteni. A jelenség, hogy egy hasonló izolátorból kevesebb tripszet sikerül visszagyűjteni, mint amennyit szabadon engedtünk, nem egyedi (Maris és mtsai 2004), de nem ismert, hogy a tripszek megtelepedése miért nem figyelhető meg egyik növényen sem.

Az összesen vizsgált 6 izolátor közül 5 esetben a nőstények egyértelmű preferenciát mutattak a vírusfertőzött paprika felé. Az L2 változat esetében a fertőzött növényekre rakott tojások száma mindhárom izolátorban – legalább – a kétszerese volt a kontroll növényekre kerültek számának. A T változat tojásrakási adatai azonban nagyobb szórást mutattak, mivel az egyik izolátorban a kontroll növényre egyetlen tojást sem raktak – míg a TSWV fertőzöttre 43 darabot –, egy másik izolátorban viszont a két növényre rakott tojások száma közel egyenlő volt, sőt néhány tojással kevesebb került a TSWV fertőzött növény leveleire (**10. táblázat**).

10. táblázat Az egyes izolátorokban a különböző dohánytripsz változatok nőstényei által a TSWV fertőzött és a kontroll növények leveleibe rakott tojások száma

	T változat			L2 változat		
	1. izolátor	2. izolátor	3. izolátor	1. izolátor	2. izolátor	3. izolátor
Fertőzött	40	32	43	71	40	14
Kontroll	17	36	0	19	17	7
Beengedett nőstények száma	n = 20	n = 20	n = 18	n = 19	n = 20	n = 20

Bár ezek az adatok a T változat esetén a levélkorongokkal végzett vizsgálatainkhoz képest kevésbé egyértelmű tojásrakási preferenciát mutatnak a TSWV fertőzött növények felé, nem is

cáfolják azokat; az indirekt hatás irányának megállapításához ilyen kialakítású kísérlet esetén is szükséges lenne a vizsgálat nagyobb ismétlésszámmal való elvégzése. Az L2 változat azonban egész növényeken egyértelmű preferenciát mutatott a TSWV fertőzött növények felé, ami viszont nem volt tapasztalható a levélkorongokkal végzett vizsgálatunkban. Ez némileg meglepő, különösen ha figyelembe vesszük, hogy a telitok dohánytripsz imágók élettartama csökken a TSWV fertőzött növényeken (Inoue és Sakurai 2006), ennek ellenére ebben a vizsgálatunkban ezeket preferálták a vírusmentes (kontroll) növényekkel szemben. Mivel a levélkorongokkal végzett, nem-választásos kialakítású kísérletünk viszont arra mutatott rá, hogy a fertőzött paprika növények valóban jobb gazdanövények e változat számára, mint a vírusmentesek, ezért azt feltételezzük, hogy a megfigyelt preferencia mégsem véletlen, nem tudjuk azonban, hogy a levélkorongos kialakításban miért nem érvényesült ez a hatás.

5.4. A dohánytripsz változatok aktivitása

Bár kísérleteink alapvetően nem arra irányultak, hogy a dohánytripsz fajkomplexen belül a változatok aktivitásában rejlő különbségeket vizsgáljuk, mégis több megfigyelésünk is lehetővé teszi ezirányú következtetések levonását is. Sajnos a tripszek aktivitására vonatkozó vizsgálatok rendkívül ritkák (de lásd pl. Reitz és mtsai 2006, Riefler és Koschier 2009 munkáit), annak ellenére, hogy az aktivitásban, merészségben, explorációs magatartásban fellelhető különbségek összefügghetnek az ízeltlábúak olyan, növényvédelmi szempontból is meghatározó tulajdonságaival, mint az adaptációs vagy inváziós képesség, vagy a növényvédő szerekre való érzékenység (Monceau és mtsai 2015, Rodrigues és mtsai 2016, Kralj-Fišer és mtsai 2017).

Párosodási vizsgálataink során háromféle olyan megfigyelést végeztünk, melyekből az egyes változatok és nemek általános aktivitására vonatkozóan következtetéseket vonhatunk le. Egyrészt vizsgáltuk, hogy a hat különböző kombinációban az első találkozás során a hím vagy a nőtény dohántripsz közelítette-e meg a másik egyedet. Másrészt vizsgáltuk a nem párosodó kereszt párosítások tagjainak viselkedését a találkozások száma szerint, illetve aszerint hogy a találkozások végén a pár tagjai menekülnek-e vagy sem.

Az első találkozás során egymás megközelítése tekintetében jelentős különbségeket figyeltünk meg a különböző kombinációk között. Három párosítás esetén leggyakrabban a hímek közelítettek a nőtények felé; a két olyan kombináció esetén, melyeket T változatú nőtényekkel ($T_{\text{♀}} + T_{\text{♂}}$, $T_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$), és az egyik olyan kombináció esetén, amelyet telitok nőtényekkel ($L2_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$) végeztünk. Ezzel ellentétben, a fennmaradó három párosítás esetén – beleértve azt a két kombinációt, amelyekben L1 változatú nőtényeket használtunk – leggyakrabban a nőtények közelítettek a hímek felé. A kereszt párosításokban nemtől függetlenül a T változat

egyedei mindig szignifikánsan kisebb aktivitást mutattak a másik egyed felé való közelítés tekintetében (**11. táblázat**).

11. táblázat Az esetek relatív gyakorisága az egyes dohánytripsz változatok nőstény és hím egyedeinek párosításainál annak függvényében, hogy az első találkozás során a hím vagy a nőstény közelítette meg a másik egyedet, vagy mindkettő közelített a másik felé

	Melyik fél közelített			p értékek		
	Hím	Nőstény	Mindkettő	Hím vs. nőstény	Hím vs. mindkettő	Nőstény vs. mindkettő
T♀ + T♂ (n = 17)	76,5 % <i>b</i>	23,5 % <i>a</i>	0,0 % <i>a</i>	< 0,050	< 0,001	= 0,125
T♀ + L1♂ (n = 28)	71,4 % <i>b</i>	17,9 % <i>a</i>	10,7 % <i>a</i>	< 0,010	< 0,001	= 0,727
L1♀ + L1♂ (n = 21)	42,9 % <i>b</i>	52,4 % <i>b</i>	4,8 % <i>a</i>	= 0,824	< 0,050	< 0,010
L1♀ + T♂ (n = 28)	14,3 % <i>a</i>	75,0 % <i>b</i>	10,7 % <i>a</i>	< 0,010	> 0,999	< 0,001
L2♀ + L1♂ (n = 26)	73,1 % <i>b</i>	19,2 % <i>a</i>	7,7 % <i>a</i>	< 0,010	< 0,001	= 0,453
L2♀ + T♂ (n = 30)	23,3 % <i>a</i>	66,7 % <i>b</i>	10,0 % <i>a</i>	< 0,050	= 0,344	< 0,001

A p értékek kiszámításához McNemar tesztet használtunk. A sorokban különböző dőlt betűk szignifikáns különbségeket jelölnek ($p < 0,05$).

Megfigyeléseink azt mutatták, hogy a tripszeknek nagyjából 1–2 mm távolságra kellett kerülniük egymáshoz képest ahhoz, hogy a magatartásukban változást észlelhessünk. Vizsgálatai során Kirk (1984, 1985) is nagyjából ilyen távolságból észlelt magatartásváltozást tripszeknél, akár az egyedek egymást, vagy pl. táplálékul szolgáló pollenszemcséket érzékelték. Természetesen nem állítjuk, hogy a tripszek kommunikációjában hosszabb távolságra ható ingerek nem vehetnének részt, de vizsgálataink során úgy tapasztaltuk, hogy a megközelítőleg 8,5 mm átmérőjű arénákban a tripszek nem azonnal érzékelték egymást, hanem ahhoz ennél jóval közelebb kellett kerülniük egymáshoz, emiatt pedig az eredményeink egy része csak a változatok aktivitásában rejlő különbségekkel magyarázható.

A hat lehetséges kombinációban az első találkozásig eltelt idő tekintetében nem mutatkozott szignifikáns különbség (**9. táblázat**), abban viszont már igen, hogy melyik egyed közelítette meg a másikat (**11. táblázat**). A megfigyeléseink alapján nem következtettünk olyan kémiai inger jelenlétére és szerepére, amire a tripszek akár a másik egyed keresésével, vagy akár annak elkerülésével igyekeztek volna reagálni, inkább az explorációs magatartás mértékében figyelhettünk csak meg különbségeket. A legszembetűnőbb különbség, hogy a T változat nőstényei sokkal kisebb aktivitással rendelkeznek, mint az L1 változat nőstényei.

Kísérleteinkben a kereszt párosítások szignifikánsan különböztek egymástól a tízperces megfigyelési intervallumon belüli találkozások számát illetően, és a módosított sztenderdizált hibatagok vizsgálata rámutatott, hogy a legjelentősebb különbségek a $T_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$ és az $L1_{\text{♀}} + T_{\text{♂}}$ kombinációk között találhatók. A $T_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$ kombinációkban az első kategória (nincs találkozás) szignifikánsan felül-, az ötödik kategória (10 vagy több találkozás) pedig szignifikánsan alulreprezentált volt, míg a $L1_{\text{♀}} + T_{\text{♂}}$ pároknál épp ellenkezőleg; az első kategória volt szignifikánsan alul-, az ötödik kategória pedig szignifikánsan felülreprezentált. Ezek az eredmények tovább erősítik a korábbiakban megfigyeltet, hogy az L1-es változat nőtényeinek aktivitása eltér a T változat nőtényeitől (**12. táblázat**).

Meglepően gyakran figyeltük meg, hogy a tripszek meneküléssel reagáltak a kereszt párosításokban a másik egyeddel való találkozásra. A Fisher-féle egzakt próba a nőtények és a hímek esetén is szignifikáns eredményt adott ($p < 0,001$), és a módosított sztenderdizált hibatagok vizsgálata ez esetben is arra mutatott rá, hogy a $T_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$ és az $L1_{\text{♀}} + T_{\text{♂}}$ kombinációk között vannak a legjelentősebb különbségek. A T változat egyedei szignifikánsan gyakrabban menekültek, mint az L1 változat egyedei, akár a nőtényeket, akár a hímeket vizsgáltuk (**13. táblázat**).

12. táblázat A vizsgált párok relatív gyakorisága az egyes dohánytripsz változatok nőtény és hím egyedeinek kereszt párosításainál öt kategória között aszerint, hogy a pár tagjai között hány találkozás volt, az 5×3 -as kontingencia-tábla módosított sztenderdizált hibatag értékeivel

		Első kategória: nincs találkozás	Második kategória: 1 találkozás	Harmadik kategória: 2–6 találkozás	Negyedik kategória: 7–9 találkozás	Ötödik kategória: 10 vagy több találkozás
$T_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$ (n = 45)	Gyakoriság	33,3 %	20,0 %	31,1 %	8,9 %	6,7 %
	Mód. sztend. hiba.	2,2*	1,1	- 0,8	0,1	- 2,5*
$L1_{\text{♀}} + T_{\text{♂}}$ (n = 32)	Gyakoriság	6,3 %	9,4 %	46,9 %	3,1 %	34,4 %
	Mód. sztend. hiba.	- 2,6**	- 1,1	1,6	- 1,3	2,8**
$L2_{\text{♀}} + T_{\text{♂}}$ (n = 39)	Gyakoriság	23,1 %	15,4 %	30,8 %	12,8 %	17,9 %
	Mód. sztend. hiba.	0,1	< 0,1	- 0,7	1,1	< 0,1

A Fisher-féle egzakt próba szignifikáns eredményt adott ($p < 0,05$), ezért kiszámoltuk a módosított sztenderdizált hibatagok értékeit is.

*Szignifikáns $p < 0,05$ szignifikanciaszinten, **Szignifikáns $p < 0,01$ szignifikanciaszinten.

13. táblázat Az egyes dohánytripsz változatok közötti kereszt párosításokban a találkozások relatív gyakorisága annak függvényében, hogy a találkozások végén a hím vagy a nőtény menekülve hagyja-e el a helyszínt, a 3×2-es kontingencia-tábla módosított sztenderdizált hibatag értékeivel

		$T_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$		$L1_{\text{♀}} + T_{\text{♂}}$		$L2_{\text{♀}} + T_{\text{♂}}$		p érték
		Menekül	Nem menekül	Menekül	Nem menekül	Menekül	Nem menekül	
Nőtények	Gyakoriság	36,8 % (n = 35)	63,2 % (n = 60)	8,4 % (n = 12)	91,6 % (n = 131)	18,3 % (n = 22)	81,6 % (n = 98)	< 0,001
	Mód. sztend. hiba.	5,1***	- 5,1***	- 4,3***	4,3***	- 0,3	0,3	
Hímek	Gyakoriság	28,7 % (n = 27)	71,3 % (n = 67)	55,9 % (n = 80)	44,1 % (n = 63)	37,5 % (n = 45)	62,5 % (n = 75)	< 0,001
	Mód. sztend. hiba.	- 3,2**	3,2**	4,2***	- 4,2***	- 1,4	1,4	

Az ismétlésszám („n”) ez esetben az egyes kategóriákba eső esetek számát jelöli. A p értékek Fisher-féle egzakt próbával kerültek kiszámításra, 3 × 2-es kontingencia-táblák elemzésével. Szignifikáns különbség esetén kiszámoltuk a módosított sztenderdizált hibatagok értékeit is.

Szignifikáns $p < 0,01$ szignifikanciaszinten, *Szignifikáns $p < 0,001$ szignifikanciaszinten.

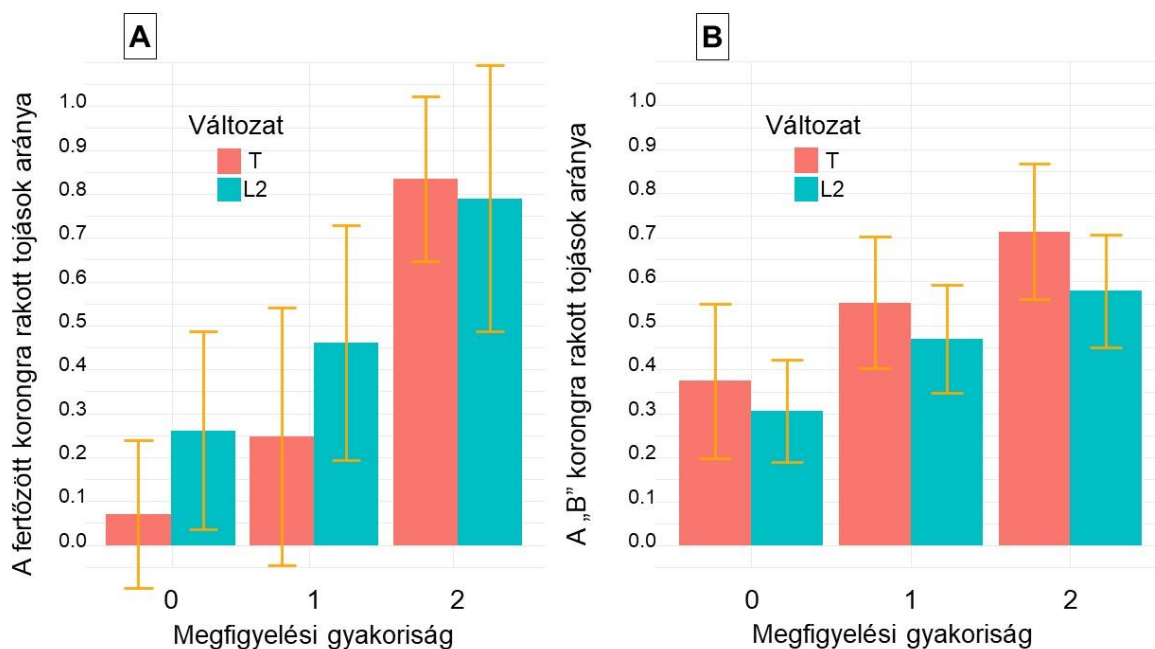
Ismert, hogy a ragadozók elöl a tripszek gyakran egyszerűen elfutva igyekeznek elmenekülni (Isenhour és Yeorgan 1981) – vagyis ahhoz hasonlóan, amit mi e vizsgálatunkban menekülésként definiáltunk –, az meglepő azonban, hogy saját kísérleteinkben két fitofág tripsz találkozásakor miért reagáltak ilyen gyakran ehhez hasonlóan az egyedek, még akkor is, ha nem azonosították egymást potenciális párosodási partnerként. Érdekes, hogy az eddigi aktivitásra vonatkozatható megfigyeléseinkkel ellentétben, ezt a menekülési viselkedést a T változat egyedei produkálták szignifikánsan gyakrabban, mint az L1 változat egyedei. Mindhárom kereszt párosítást összevetve a hímek gyakrabban reagáltak meneküléssel, mint a nőtények, ami a hímek kisebb testméretével csak részben magyarázható, hiszen a $T_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$ kombinációban a nőtények menekültek gyakrabban.

Nem csak a párosodásra, hanem a tojásrakási preferenciára fókuszáló vizsgálataink is szolgáltak olyan eredményekkel, melyek lehetővé tették a különböző dohánytripsz változatok aktivitására vonatkozathatóan bizonyos következtetések levonását.

A levélkorongokkal végzett vizsgálataink során feljegyeztük, hogy a nőtény csészébe helyezésétől számítva 24, illetve 48 óra elteltével a nőtények hol tartózkodtak, és ezt magyarázó változóként a statisztikai elemzésünkben használt modellben is felhasználtuk annak vizsgálatához, hogy a nőtények milyen arányban rakták tojásaikat az adott csészén belül az egyes korongokra.

Ahogy az 5.3.1. fejezetben már említettük, a választásos kísérleti kialakításban ennek hatása szignifikáns is volt (**1. táblázat**: 3. modell; $\chi^2_2 = 18,705$; $p < 0,001$). Az eredmények

részletesebb vizsgálata azt mutatta, hogy a nőstények által a fertőzött korongokra rakott tojások aránya mind a két vizsgált dohánytripsz változat (T és L2) esetében annál több volt, minél több alkalommal figyeltük meg a nőstényt az adott korongon tartózkodni. A két változat között azonban megfigyelhetők voltak különbségek; az L2-es változat tojásainak 26,1 %-át akkor is a TSWV fertőzött korongokon találtuk meg, ha a nőstény tartózkodását egy alkalommal sem rögzítettük azon a korongon, a T változat esetében viszont amennyiben a megfigyelési gyakoriság 0 volt, akkor a fertőzött korongra is csak a tojások 7,0 %-a került. 1 alkalommal történt megfigyelés esetén a két változat közötti különbség hasonlóan alakult; a tojások 46,2 %-a (L2), illetve 24,8 %-a volt a fertőzött korongokon. Ha mind a két megfigyelési időpont alkalmával a fertőzött korongon tartózkodott a tripsz, akkor a fertőzött korongra rakott tojások aránya már kiegyenlítettebben alakult a két változat között; 79,0 % (L2) és 83,4 % (T) (**12/A ábra**).



12.ábra A: A választásos kialakításban az egyes változatokba tartozó dohánytripsz nőstények által a fertőzött korongra rakott tojások aránya a fertőzött korongon való tartózkodásuk megfigyelési gyakoriságának (0, 1 vagy két alkalom) függvényében (a modell által prediktált értékek \pm SD; a vizsgált nőstények száma = 83).

B: A nem-választásos kialakításban az egyes változatokba tartozó dohánytripsz nőstények által a „B” korongra rakott tojások aránya a „B” korongon való tartózkodásuk megfigyelési gyakoriságának (0, 1 vagy két alkalom) függvényében (a modell által prediktált értékek \pm SD; a vizsgált nőstények száma = 105).

A nem-választásos kísérleti kialakítás eredményeinek elemzéséhez hasonló modellt használtunk (**1. táblázat:** 4. modell). Ebben az esetben azonban szignifikáns hatása sem a vizsgált változatnak ($\chi^2_1 = 1,562$; $p = 0,211$), sem a kezelésnek ($\chi^2_1 = 0,366$; $p = 0,545$) nem volt, ami azt bizonyította, hogy ezekben a kialakításokban a nőstények tojásrakás céljából valóban véletlenszerűen választottak a két, ugyanolyan tulajdonságokkal bíró korong közül. A „B” korongra került tojások arányát azonban ez esetben is szignifikánsan befolyásolta, hogy az adott nőstényt hány alkalommal figyeltük meg ezen a levélkorongon ($\chi^2_2 = 13,187$; $p < 0,01$). A

megfigyelési gyakoriság ez esetben is hasonló – bár a konkrét értékekben eltérő – összefüggési mintázatot mutatott a lerakott tojások arányával, mint a választásos kialakításban, a két változat azonban némileg újfent különbözött. Az L2-es változat nőtényei tojásaiknak 30,6 %-át, 46,9 %-át és 57,8 %-át tették a „B” korongra, amennyiben azokon 0, 1 vagy 2 alkalommal figyeltük meg a tartózkodásukat, míg a T változat nőtényei ugyanezekben az esetekben tojásaik 37,4 %-át, 55,2 %-át és 71,3 %-át (**12/B ábra**).

A **12. ábra** alapján megállapítottuk, hogy a dohánytripsz nőtények tartózkodási helye valóban összefüggött a lerakott tojások számával, az összefüggés „erőssége” azonban eltért a különböző kísérleti kialakításokban, és a változatok között is.

Amennyiben a lerakott tojások aránya teljesen független lenne a tartózkodási helyre vonatkozó megfigyeléseinktől, úgy 0, 1 és 2 megfigyelés esetén is a tojások 50 %-a kerülne az egyik korongra, 50 %-a pedig a másikra. E forgatókönyvhöz a **12. ábra** alapján a nem-választásos kialakítás közelebb áll, mint a választásos kialakítás, ami pedig arra mutat rá, hogy a tripszek táplálkozási- és tojásrakási hely választása erősebb lehet, amennyiben két különböző tulajdonságokkal bíró levélkorong közül választhatnak, mint ha két ugyanolyan korong közül.

Választásos kialakításban 0 megfigyelés esetén a tojások aránya a fertőzött korongon T változat esetén alacsonyabb, 2 megfigyelés esetén pedig magasabb volt, mint az L2 változat esetén, ez alapján pedig a T változat „ragaszkodóbb”, kevésbé aktív, és kisebb valószínűséggel keres új táplálkozási- és tojásrakási helyet, mint az L2 változat. Az egyes kísérleti kialakításainkban paprika levélkorongokra lerakott összes tojásszámok (**10. ábra**) azt mutatták, hogy a TSWV fertőzött paprika az L2-es változat számára is kedvezőbb gazdanövény, mint a vírusmentes, bár a választásos kialakításban e változat nőtényei tojásaiknak kevesebb, mint felét rakták csak a fertőzött korongokra (**9. ábra**). Ezek együttesen arra utalnak, hogy az L2-es változatba tartozó dohánytripsz nőtények nagyobb valószínűséggel folytathatnak táplálkozást egy bizonyos – adott esetben jobb tápértékkel bíró – növényen, majd érvényesíthetik az ebből nyert, tojásrakásra fordítható energiát már egy másik, adott esetben számukra gyengébb minőségű növényen, mint a T változat nőtényei.

A tripszek vírusfertőzött növények irányába mutatott preferenciája vizsgálatának egyik lehetséges módszere a tripszek adott környezetben történő szabadon engedése, majd visszagyűjtése, vagyis a tartózkodási hely, a letelepedési magatartás (settling behaviour) ellenőrzése (pl. Ogada és mtsai 2013, Tomitaka és mtsai 2015, Keough és mtsai 2016). Más esetekben pl. a tripszek által a táplálkozásukkal okozott kár felmérése történik, vagy az általuk produkált utódok számának ellenőrzése. Saját eredményeink azt mutatják, hogy bár a tartózkodási hely valóban összefüggést mutat a produkált utódok számával, ez a kapcsolat a vizsgált tripsz változat/faj, és kísérleti kialakítás függvényében változhat, vagyis nem lehetünk biztosak benne,

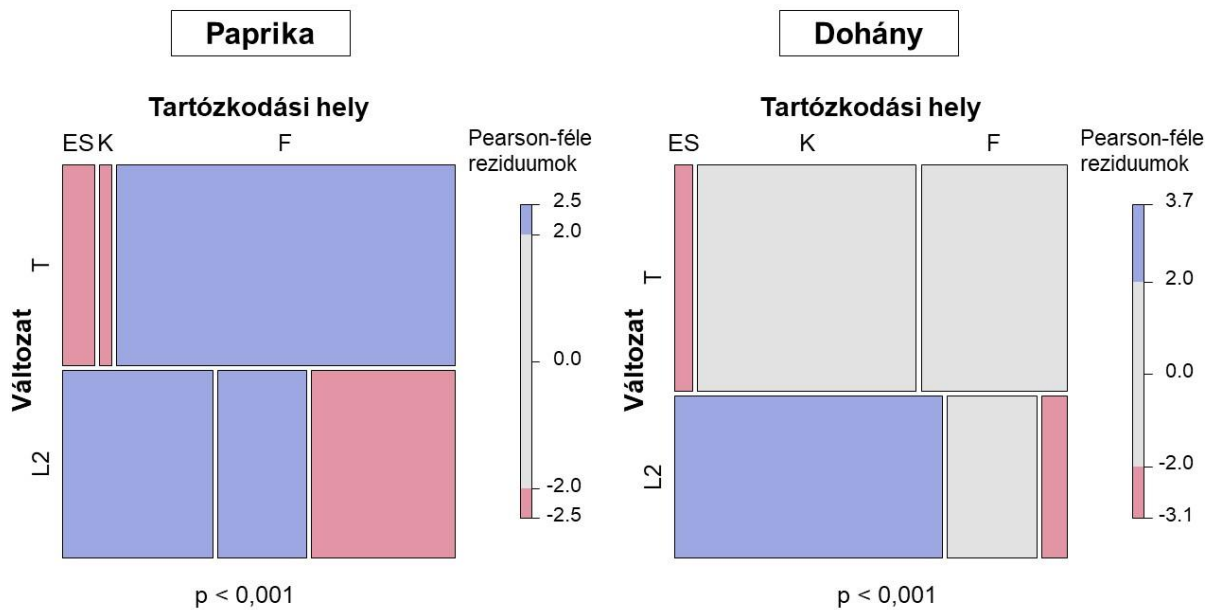
hogy e két tényező vizsgálata mindig ugyanarra a következtetésre engedne-e jutni. Sőt, korábbi, a nyugati virágtripszsel végzett vizsgálatok azt mutatták, hogy a tripszek preferenciáját és táplálkozásának mértékét is eltérő tényezők befolyásolhatják (Tomitaka és mtsai 2015). Mivel az azonban bizonyos, hogy az ortotospovírusok terjedésében a kifejlett egyedek letelepedési és táplálkozási preferenciájának egész más a jelentősége, mint a tojásrakási preferenciának, hiszen míg előbbi kizárólag a vírus leadásával járhat, addig utóbbi a vírus felvételével a következő nemzedék által, így a preferencia vizsgálatának mikéntje epidemiológiai szempontból meghatározó kérdés, amelynek feltérképezéséhez további vizsgálatok szükségesek.

Mivel a fentebb leírtaknak megfelelően a T és L2 változat aktivitásában különbségeket tapasztaltunk, ennek megerősítését a tartózkodási helyre vonatkozó adataink kontingencia-táblákba rendezésével, függetlenség-vizsgálatokkal is elvégeztük. A tartózkodási helyre vonatkozó nyers adatainkat a **14. táblázat**, a kontingencia-táblák elemzéseinek eredményeit a **13–14. ábrák** tartalmazzák, illetve mutatják be.

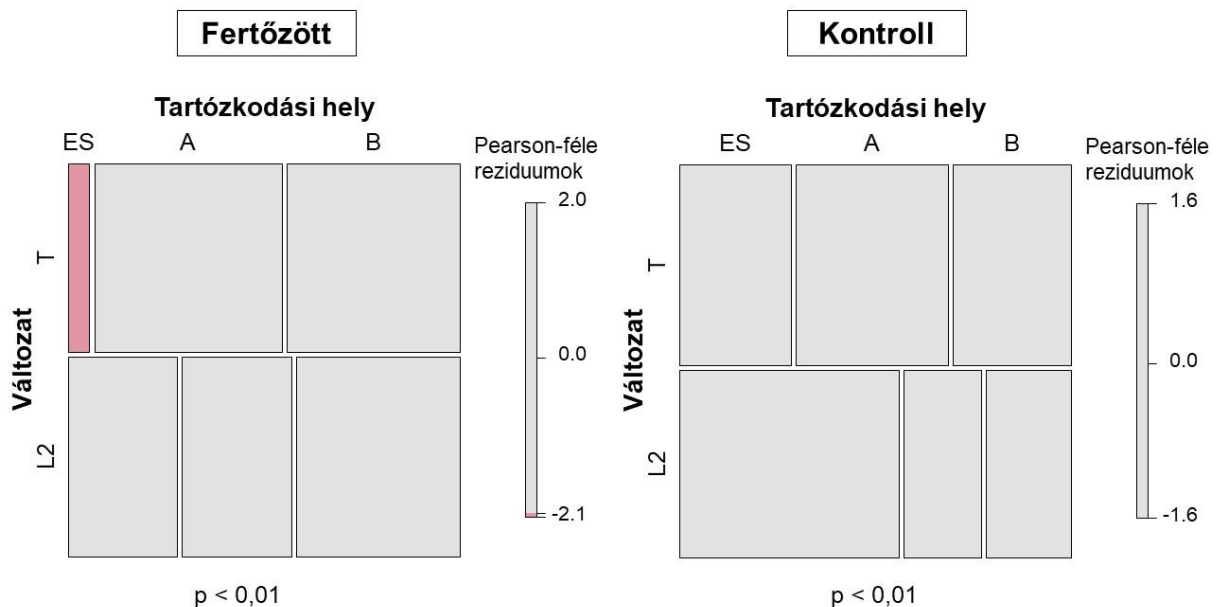
Az elemzések két leginkább kiugró értékének egyike a T változat nőstényeinek rendkívül gyakori megfigyelése a TSWV fertőzött paprika korongokon a választásos kialakításban. Ez egybevághat a tojásrakási preferenciára vonatkozó megfigyeléseinkkel, és alátámasztja, hogy a TSWV fertőzés a paprikát a T változatú dohánytripsz számára igen jó tápnövényé teszi. A másik kiugró érték az L2 változat esetében figyelhető meg, a választásos kialakítású, dohány levélkorongokkal végzett vizsgálatainkban. Az L2-es változat nőstényei a megfigyelések 70 %-ában egyik korongon sem tartózkodtak, ami jól mutatja a dohányynak mint gazdanövénynek való elutasíthatóságát.

14. táblázat A T és L2 dohánytripsz változat nőstényeinek egyes tartózkodási helyeken való megfigyelt gyakoriságai a levélkorongokkal végzett választásos és nem-választásos kísérleti kialakításainkban; a két megfigyelési időpont (24 és 48 óra) adatainak összevonása után. Mindkét megfigyelési időpontban az adott nőstény tartózkodhatott valamelyik levélkorongon, vagy lehetett a csészében bárhol máshol (ES).

Kialakítás	Dohánytripsz változat	Megfigyelések száma			
		Egyik sem (ES)	"A" vagy kontroll (K) korong	"B" vagy fertőzött (F) korong	
Választásos	Paprika korongok	T	5	2	53
		L2	22	13	21
	Dohány korongok	T	2	24	16
		L2	21	7	2
Nem-választásos	TSWV fertőzött korongok	T	3	26	24
		L2	16	16	24
	Kontroll korongok	T	17	23	18
		L2	31	11	12



13. ábra A T és L2 dohánytripsz változat nőstényeinek a választásos kialakításban paprikán és dohányon megfigyelt tartózkodási helyeire vonatkozó kontingencia-táblák elemzésére szolgáló függetlenségvizsgálatok eredményei. A különböző méretű négyzetek mérete arányos a megfigyelt gyakorisággal. A kék szín a várt gyakorisághoz képest felül-, a piros szín pedig a várt gyakorisághoz képest alulreprezentáltságot jelent. A p értékeket Pearson-féle χ^2 próbák segítségével számoltuk ki. ES=a megfigyelés időpontjában a tripsz egyik korongon sem tartózkodott; K=a megfigyelés időpontjában a tripsz a kontroll korongon tartózkodott; F=a megfigyelés időpontjában a tripsz a fertőzött korongon tartózkodott.



14. ábra A T és L2 dohánytripsz változat nőstényeinek a nem-választásos kialakításokban TSWV fertőzött és kontroll levélkorongokkal végzett vizsgálatokban a megfigyelt tartózkodási helyekre vonatkozó kontingencia-táblák elemzésére szolgáló függetlenségvizsgálatok eredményei. A különböző méretű négyzetek mérete arányos a megfigyelt gyakorisággal. A kék szín a várt gyakorisághoz képest felül-, a piros szín pedig a várt gyakorisághoz képest alulreprezentáltságot jelent. A p értékeket Pearson-féle χ^2 próbák segítségével számoltuk ki. ES=a megfigyelés időpontjában a tripsz egyik korongon sem tartózkodott; A=a megfigyelés időpontjában a tripsz az „A” korongon tartózkodott; B=a megfigyelés időpontjában a tripsz a „B” korongon tartózkodott.

Az eredmények megerősítették az aktivitásra vonatkozó korábbi megfigyeléseinket. A telitok L2-es változat nőstényeit minden kísérleti kialakításban – így azokban is, melyekben választhatott, illetve azokban is melyekben kizárólag számára jobb vagy gyengébb gazdanövény állt rendelkezésére – gyakrabban figyeltük meg olyan pillanatban, amikor épp egyik korongot sem választották, hanem valamely egyéb helyen tartózkodtak a csészében, ez pedig arra utal, hogy gyakrabban mozogtak, változtatták a helyüket. A T változat nőstényeit három esetben is a vártnál jelentősen ritkábban figyeltük csak meg úgy, hogy épp egyik korongon sem tartózkodtak (**13–14. ábra**); az erre vonatkozó megfigyelési gyakoriság egyedül a nem-választásos, kontroll korongok esetében nem tért el a várttól, ennek oka pedig az lehet, hogy mivel ezeket a levélkorongokat nem találták megfelelő gazdanövénynek, gyakrabban próbáltak jobb táplálékforrást keresni.

Egyértelmű, hogy az aktivitásban, magatartásban rejlő különbségek növényvédelmi szempontból is jelentőséggel bírhatnak, pl. a mozgékonyság befolyásolhatja predátorok hatékonyságát (Reitz és mtsai 2006), illetve a táplálkozás mértékét, a károsított sejtek mennyiségét, ezáltal pedig a kórokozók terjesztését (van de Wetering és mtsai 1998). Vizsgálataink eredményei összefoglalva azt mutatták, hogy a dohánytripsz fajkomplex változatai aktivitásukban is különböznek egymástól, mely befolyásolhatja a párosodási, a tojásrakási és a táplálkozási viselkedésüket is, ily módon pedig a növényvédelmi jelentőségüket, tulajdonságaikat is.

6. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

Vizsgálataink során Európában elsőként azonosítottunk arrenotok szaporodású, de a telitok dohánytripsz kládra jellemző mitokondriális DNS-sel rendelkező egyedeket, melyek előfordulása azonban rendkívül ritka volt. Feltételezhető, hogy az ilyen tulajdonságokkal rendelkező dohánytripszek egyfajta hibridizáció következményeként jöhetnek létre, mivel előfordulásuk világszerte igen ritkának tűnik, erre vonatkozóan egyértelmű megállapítást nem tudunk tenni, ennek érdekében javasoljuk azonban ezeknek a tripszeknek a részletesebb genetikai vizsgálatát, nem csak azok mitokondriális, hanem a sejtmagi DNS-ére is fókuszálva.

Megállapítottuk, hogy a dohánytripsz fajkomplexen belül az egyes változatok párosodási viselkedése hasonló mintázatot követ, egymástól fő elemeiben nem tér el, és az egyéb Thripidae családba tartozó tripszfajokéval is nagyfokú hasonlóságot mutat. A párosodás időtartama a vizsgált dohánytripsz változatok között azonban különbözik, hosszukat tekintve viszont mindegyik esetben a nyugati virágtripszével összevethetők, vagyis az eddig leírt fajokéhoz e tekintetben is hasonlít. A jövőben javasoljuk a párosodás hosszának kiterjedtebb tanulmányozását a fekunditásra gyakorolt hatásának vonatkozásában is, mellyel kapcsolatban a tripszek rendjén belül jelenleg nem rendelkezünk elég információval.

Vizsgálataink alapján a dohánytripsz fajkomplexen belül a párosodási folyamatra vonatkozóan sem aggregációs-, sem szexferomon szerepére vonatkozóan nem tudunk következtetést levonni. Mivel azonban az aggregációs feromonok elterjednek tűnnek a tripszek rendjén belül, ennek további kutatását más kísérleti kialakításokkal feltétlenül javasoljuk.

Megfigyeltük, hogy a dohánytripsz hímek egy általunk „azonosító viselkedés”-nek nevezett magatartást követően kezdik csak meg a párosodást. Egyéb olyan viselkedési elemet viszont a hímek részéről nem figyeltünk meg, ami udvarlási viselkedésként lenne értelmezhető, mivel azonban a pár tagjai vélhetően valamilyen módon felméri egymás párosodásra való alkalmasságát, a prekopulációs magatartás további részletesebb vizsgálatát javasoljuk. Ennek részeként a prekopuláció során gyakran megfigyelt nőstények általi elutasító magatartást is érdemes lenne alaposabban megvizsgálni.

Eredményeink alapján azt a következtetést vontuk le, hogy a dohánytripszek párosodást követő viselkedésében is minden bizonnyal szerepe van egy anti-afrodiziákum feromonnak, mivel a már párosodott nőstényeket a hímek csak megvizsgálják, de nem kísérelnek meg velük újból párosodni. Nem tudjuk azonban biztosan sem magának az anyagnak az összetételét, sem azt, hogy ezt az anyagot a hímek hol termelik, és hogyan juttatják a nőstények hátára. Mivel azonban ez az anyag egyértelműen és nagyon határozottan befolyásolja a tripszek párosodási viselkedését, ennek alaposabb kutatása a növényvédelmi gyakorlat számára is hasznos eredményekkel szolgálhatna.

Megállapítottuk, hogy a dohánytripsz T és L változatai egymástól reprodukciósan elszigeteltek, mivel az ilyen kereszt párosításokban párosodás vagy egyáltalán nem volt a felek között, vagy ha volt is (2 esetben igen), az már a rövidege okán sem lehetett sikeres. A kereszt párosítások tagjai a viselkedésük megváltozása alapján csak a kontaktust követően érzékelték, hogy egy számukra párosodási partnerként nem megfelelő egyeddel állnak szemben. Ez alapján a dohánytripsz fajkomplexen belül a kutikuláris-hidrokarbonok részletes vizsgálatát javasoljuk, hogy megerősíthessük vagy megcáfolhassuk, hogy valóban ezek játszanak-e ebben szerepet.

A megfigyelt reprodukciós izoláció alapján azt állapítottuk meg, hogy a dohánytripsz T és L változatai valójában külön fajokba tartozónak tekinthetők. Nem tudjuk azonban pontosan, hogy a fajképződés hogyan zajlott, pedig ennek megismerése és megértése a változatok (fajok) biológiájának pontosabb megértéséhez is hozzásegíthetne, ezért javasoljuk a jövőben ennek a vizsgálatát is, első lépésként különböző helyekről, különböző növényekről származó populációk részletesebb genetikai vizsgálatával, hogy megállapíthassuk, hogy a T vagy az L változatok közül melyik váltott új gazdanövényre a törzsfajlás folyamán.

A kutikuláris-hidrokarbonok leoldásával és újra alkalmazásával meggyőződhetnénk ezen vegyületek jelentőségéről, illetve lehetőségünk lehetne a T és L változatokat nagyobb számban is párosodásra bírni, így pedig már vizsgálhatnánk további pre- és posztzigotikus korlátokat is, vagyis azt, hogy párosodás esetén a különböző változatokba tartozó nőtények képesek-e a hímek spermáját fölhasználni a tojásaik megtermékenyítéséhez, és ezek az utódok életképesek lesznek-e.

Megerősítettük, hogy az L1 változatba tartozó arrenotok hímek az L2 változatba tartozó telitok nőtényekkel is képesek párosodni. Több eredményünk is arra utalt azonban, hogy apró különbségek vannak az $L1_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$ és $L2_{\text{♀}} + L1_{\text{♂}}$ párok viselkedése között, vagyis a telitok nőtények részéről elképzelhető a szexuális szaporodással kapcsolatos tulajdonságok tekintetében egy bizonyos mértékű funkcióvesztés. Ezeknek a tényezőknek az alaposabb vizsgálata segíthetne rávilágítani, hogy ez a két változat egymáshoz képest a fajképződés folyamatában hol helyezkedik el.

Megállapítottuk, hogy a dohányt, mint gazdanövényt, a dohánytripsz L2-es változata sem TSWV fertőzést követően, sem anélkül nem fogadja el. Ez megerősíti, hogy a T és L változatok valójában külön fajokat alkotnak, hiszen a gazdanövény-specializációjuk is elválasztja őket egymástól, mivel a T változatnak a dohány az elsődleges gazdanövénye.

Eredményeink alapján levontuk azt a következtetést, hogy a dohánytripsz T és L2 változata is nagyobb fekunditásra képes a TSWV fertőzött paprika növényeken, mint a vírusmenteseken, vagyis a vírus mindkét változatra pozitív indirekt hatást gyakorol. Meglepő módon a választásos kialakítású, levélkorongokkal végzett vizsgálatunkban az L2 változat szignifikáns tojásrakási

preferenciát mégsem mutatott a vírusfertőzött növények felé, egész növényekkel végzett vizsgálatunkban azonban igen. Ennek oka további vizsgálatokat igényel; elképzelhető hogy a változatok aktivitásában rejlő – már megfigyelt – különbségek célzott vizsgálata magyarázattal szolgálhatna.

Egyértelművé vált, hogy a dohánytripsz T változata számára a vírusmentes paprika kifejezetten gyenge, míg a TSWV fertőzött igen jó – a dohánnyal összevethető – gazdanövény, amely felé szignifikáns preferenciát is mutatnak, ez pedig a vírus növényállományokon belüli terjedésének kockázatát jelentősen növeli, mivel a T változat bizonyosan hatékony TSWV vektor. Mivel vizsgálatainkat a TSWV egy újabb, a paprika növények rezisztenciáját is áttörni képes törzsével végeztük, ez arra hívja fel a figyelmet, hogy – a nyugati virágtripsz mellett – a T változatú dohánytripsz monitorozása és az ellene történő védekezésre fordított fokozott figyelem feltétlenül ajánlott a paprikatermesztők számára.

Meglepő módon a T változatú nőtények tojásrakási preferenciája dohány növényeken épp ellentétesen alakult, amennyiben nem a TSWV fertőzött, hanem a vírusmentes levélkorongokat preferálták, és bár ennek magyarázatát egyelőre nem sajnós ismerjük, ennek megértéséhez javasoljuk a preferencia kísérleteink kiterjesztését egyéb növényekre is, valamint a növények beltartalmi értékeink vizsgálatát is.

Megállapítottuk, hogy a T dohánytripsz változat nőtényei minden vizsgált kísérleti kialakításban nagyobb arányban produkáltak nőtény utódokat a TSWV fertőzött levélkorongokon, mint a vírusmenteseken, a különbség azonban egyik esetben sem volt szignifikáns. Javasoljuk ennek részletesebb vizsgálatát, elsősorban hosszabb tojásrakási periódust vizsgálva, és nem-választásos kialakítást használva nagyobb mintaelemszámmal, ugyanis a választásos kialakításban a tojászámok szembeötlő különbsége a TSWV fertőzött és a vírusmentes korongokon a statisztikai összehasonlítást is nehezíti.

Kísérleteink „járulékos” megfigyelései segítségével megállapítottuk, hogy a dohánytripsz változatok aktivitásában is különbségek figyelhetők meg. Ez látszódott abból, hogy az egyedek a párosodási vizsgálatokban milyen valószínűséggel közelítik meg egymást, hogy a párok hányszor találkoznak egymással, illetve hogy hogyan válnak szét a találkozások végén. Ezek közül kiemelendő ez utóbbi, mivel szokatlanul gyakran figyeltük meg, hogy egy kereszt párosításban a találkozás végén az egyik fél – gyakrabban a T változatba tartozó egyed – igen gyors magatartásváltozással menekül. A tripszek kutikuláris-hidrokarbonjainak, kontakt feromonjainak már korábban is javasolt vizsgálata elképzelhető, hogy egy új, a tripszekre repellens anyag felfedezését is eredményezhetné.

Az aktivitásban rejlő különbséget a T és L változatok között támasztotta alá az is, hogy a tojásrakási preferencia vizsgálata során az L2-es változat nőtényei esetében gyakrabban figyeltük

meg, hogy éppen egyik korongot sem választják, míg a T változat „ragaszkodóbbnak”, kevésbé aktívnak tűnt. Érdeemesnek tartjuk további kísérletek végzését – természetesen szigorúan kontrollált körülmények között – az eredményeket abból a szempontból is vizsgálva, hogy ez az aktivitásban felmerülő különbség a vírus terjedését is befolyásolja-e egy adott növényállományon belül. Ennek az összevetésnek a szempontjából különösen érdekes lenne a vizsgálatokat a nyugati virágtripszre is kiterjeszteni, mivel nem tudjuk annak pontos okát, hogy a különböző tripszfajok tulajdonságai közül mi az, ami a nyugati virágtripsz esetében lehetővé tette, hogy őshonos fajok jelentőségét világszerte háttérbe szorítsa.

7. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

1. Európában elsőként azonosítottam arrenotok szaporodású, de a telitok filogenetikai kládra jellemző mitokondriális DNS-sel rendelkező dohánytripsz egyedeket.
2. Elsőként írtam le a dohánytripsz fajkomplex valamennyi változatának párosodási viselkedését.
3. Elsőként figyeltem meg, hogy a dohánytripsz hímek viselkedése különbözik annak függvényében, hogy még szűz, vagy már párosodott nősténnyel találkoznak, elutasítják ugyanis az utóbbit, és viselkedésük egy anti-afrodiziákum feromon jelenlétére utal.
4. Bizonyítottam, hogy a dohánytripsz T és L változatai egymástól reprodukcióban elszigeteltek, vagyis a változatok tagjai valójában külön fajhoz tartozónak tekinthetők.
5. Megfigyeltem, hogy az $L1♀ + L1♂$ és $L2♀ + L1♂$ párok prekopulációs viselkedése során az utóbbi párosításban a nőstények elutasító viselkedése gyakrabban fordul elő, mint az előbbiben, vagyis bár a telitok dohánytripsz nőstények párosodnak arrenotok hímekkel, a két változat nőstényeinek viselkedése eltér.
6. Elsőként vizsgáltam a TSWV hatását a dohánytripsz tojásrakási preferenciájára, és megállapítottam, hogy paprika növények esetén a T változat nőstényei a vírusfertőzött növényeket preferálják a vírusmentesekkel szemben, ezzel ellentétben viszont a vírusmentes dohány növényeket preferálják a TSWV fertőzöttekkel szemben.
7. Megfigyeltem, hogy a TSWV fertőzött paprika a dohánytripsz T és L2 változata számára is kedvezőbb gazdanövény, mint a vírusmentes, mivel az előbbin nagyobb fekunditásra képesek.
8. Megállapítottam, hogy az L2-es változatba tartozó dohánytripsz számára a TSWV fertőzött dohány sem elfogadható gazdanövény.
9. Elsőként állapítottam meg eltéréseket a dohánytripsz változatok aktivitásában.

8. ÖSSZEFOGLALÁS

A tripszek számos faja világszerte elterjedt kártevő, melyek a növénytermesztésben jelentős károk okozására képesek. Károsításuk megnyilvánulhat közvetlenül, különleges felépítésű sebző–szívó szájszervükkel folytatott táplálkozásuk által, valamint közvetve, ortotospovírusok terjesztésével is. Összességében azonban a tripszekkel kapcsolatos tudásunk számos vonatkozásban igen hiányos, ideértve például a szaporodásbiológiával, párosodással kapcsolatos tulajdonságaikat is, holott ezek a növényvédelem gyakorlata számára is hasznos információkat jelenthetnének.

A dohánytripsz (*Thrips tabaci* LINDEMAN) az egyik legfontosabb kártevő tripszfaj, a legjelentősebb ortotospovírus, az *Orthotospovirus tomatomaculae* (ismertebb nevén TSWV) egyik vektora. Az elmúlt évek vizsgálatai azonban rámutattak, hogy az egységes, polifág, kozmopolita faj valójában úgynevezett fajkomplexet alkot, melyen belül az egyes változatok számos tulajdonságukban különböznek. A változatok egymástól való genetikai elszigeteltségéről azonban keveset tudunk, mivel ezt teljeskörűen vizsgáló kísérleteket eddig nem végeztek.

Fontos vírusvektor tulajdonsága ellenére a faj TSWV-vel való kapcsolatának kutatása is sokkal kevesebb figyelmet kapott, mint a ma legjelentősebbnek vélt vektor, a nyugati virágr tripsz [*Frankliniella occidentalis* (PERGANDE)], pedig a TSWV jelentősége az utóbbi években a rezisztenciatoró vírusizolátumok megjelenésével megnőtt, ezért a vektorok elleni védekezés – és ennek érdekében a biológiájuk megismerése – még fokozottabb figyelmet igényel. Mivel a vírus felvételére csak a fiatal lárvák képesek, ezért epidemiológiai szempontból fontos kérdés, hogy a nőtények reprodukciós viselkedését befolyásolja-e a vírus.

Mindezek alapján vizsgálataink célja az volt, hogy megvizsgáljuk mindhárom dohánytripsz változat párosodási viselkedését, ellenőrizzük az esetleges reproduktív elszigeteltség lehetőségét, valamint megfigyeljük, hogy a TSWV fertőzés hat-e a dohánytripsz nőtények tojásrakási preferenciájára.

Megállapítottuk, hogy a dohánytripsz változatok párosodási viselkedése között szignifikáns különbség csak azok hosszában van, egyébiránt azonban jelentős eltérést a magatartásuk sem egymáshoz, sem a nyugati virágr tripszhez viszonyítva nem mutat. A hímek érdeklődése a már párosodott nőtények iránt általában megszűnik, és viselkedésük alapján egy anti-afrodiziákum feromon jelenlétére és szerepére következtettünk. Megerősítettük, hogy a telitok L2-es változatba tartozó nőtények is képesek az L1-es arrenotok változat hímjeivel párosodni, azonban a kizárólag szűznemzéssel szaporodó változat esetében a szexuális szaporodással kapcsolatos tulajdonságokban kismértékű leromlásra következtettünk.

Legfontosabb eredményünk, hogy megállapítottuk, hogy a dohánytripsz T és L változatai egymástól reproduktív szempontból elszigeteltek, mivel egymással sikeresen nem képesek párosodni, vagyis valójában külön fajba tartozónak kell őket tekintetünk. A különböző dohánytripsz változatokba tartozó egyedek egymást potenciális párosodási partnerként csak kontaktus után képesek azonosítani, vagyis a kommunikációjukban vélhetően valamilyen kontakt feromonoknak, kutikuláris-hidrokarbonoknak van szerepe.

A változatok tojásrakási preferenciájára irányuló vizsgálataink egyértelműen rámutattak, hogy a TSWV fertőzött paprika növények mind a T, mind az L2 változat számára jobb gazdanövénynek tekinthetők, mint a vírusmentesek. Választásos kialakítású, levélkorongokkal végzett vizsgálataink szignifikáns preferenciát azonban a TSWV fertőzött levélkorongok felé csak a T változat esetében mutattak. A tény, hogy a hatékony TSWV vektor T változatú dohánytripsz a nagyobb fekunditás mellett tojásrakási preferenciát is mutat a vírusfertőzött növények irányába, jelentősen növeli a TSWV paprika állományokon belüli terjedésének veszélyét. Dohány növényeken vizsgálva viszont a paprikán megfigyelteknek épp az ellenkezőjét tapasztaltuk; a T változat nőstényei egyértelműen a vírusmentes levélkorongokat preferálták tojásrakásra. Az L2 változat esetében a dohány semmilyen formában nem bizonyult elfogadható gazdanövénynek. Az arrenotok T változat utódnemzedékében az egyes kezelésekben a vírusfertőzött levélkorongokon mindig nagyobb volt a nőstények aránya, mint a vírusmenteseken, a különbség azonban nem bizonyult szignifikánsnak.

Kísérleteink során azt is megállapítottuk, hogy a dohánytripsz változatok aktivitásában is különbségek figyelhetők meg; a T változat többféle megfigyelés szerint is általában inaktívabbnak bizonyult, mint az L változatok.

9. SUMMARY

Numerous species of thrips are significant pests in agriculture worldwide. They damage the crops either directly by feeding with their „punch and suck” mouthparts or indirectly by transmitting orthospoviruses. However, many aspects of the biology of thrips is unknown, including their reproductive biology and mating behaviour, despite the fact that these could have an importance from a plant protection view as well.

The onion thrips (*Thrips tabaci* LINDEMAN) is among the most important pest species in the order Thysanoptera, and the vector of *Orthospovirus tomatomaculae* (better known as TSWV). The species was known as a single, polyphagous pest, however, studies from recent years showed, that it is rather a cryptic species complex with distinct lineages differing from each other in their nature. Not much is known about the genetic isolation between these lineages, though, since no experiments were conducted testing this with all the three lineages.

Despite its clear importance as a vector of TSWV, most of the research regarding the thrips–TSWV interactions were focused on another species, the western flower thrips [*Frankliniella occidentalis* (PERGANDE)], which is considered as the most important vector nowadays. However, the importance of TSWV is growing, since resistance-breaking strains emerged in recent years. Therefore, knowledge about the biology and the management of the vector species became even more important. Since only the young larval stages are able to acquire the virus, it is crucial to know whether the reproductive behaviour of adult females is influenced by the virus.

Considering all these together, the aim of our studies were: to investigate the mating behaviour of the three known onion thrips lineages; to check if the lineages are reproductively isolated from one another, and to investigate the effect of TSWV infection on the oviposition preference of onion thrips.

We concluded that the mating behaviour of the lineages only differ in the duration of copulation, otherwise they are quite similar, and they also resemble to the mating behaviour of the western flower thrips. We observed that the males do not try to copulate with already mated females and their behaviour points toward the presence and role of an anti-aphrodisiac pheromone. We confirmed that the thelytokous (L2 lineage) females were able to mate with the arrhenotokous (L1 lineage) males. However, based on our observations we assume some form of loss of function in the sexual traits of parthenogenetically reproducing females.

Our most important result is that we proved that the T and L lineages of onion thrips are reproductively isolated from each other, since no successful mating occurred between them. Therefore, they should be viewed as distinct species. Thrips from different lineages were only able

to identify each other as potential mating partners upon contact, which points toward the role of possible contact pheromones, such as cuticular-hydrocarbons.

Our investigations showed that the TSWV infected pepper plants serve as better hosts than the uninfected ones for both the T and the L2 lineage. However, in choice assays only the T lineage showed significant preference towards the infected leaf disks. Therefore, we concluded that for the T lineage of onion thrips, which is an efficient vector of TSWV, the infected pepper plants are not only good hosts, but the females also show preference towards them, hence increasing the risk of secondary spread of TSWV among pepper plants. On the contrary, the T lineage onion thrips preferred to oviposit on uninfected leaf disks of tobacco. For the L2 lineage, tobacco proved to be an unsuitable host irrespectively of the status of infection. The proportion of females among the progeny of T lineage females were higher in all the treatments on infected leaf disks than on uninfected ones, but the difference was not significant.

Finally, we also concluded, that there are marked differences in the activity of the lineages. The T lineage proved to be more inactive, than the L lineages in every occasion.

10. MELLÉKLETEK

1. Melléklet: Irodalomjegyzék

- Abe, H., Tomitaka, Y., Shimoda, T., Seo, S., Sakurai, T., Kugimiya, S., Tsuda, S., & Kobayashi, M. (2012). Antagonistic Plant Defense System Regulated by Phytohormones Assists Interactions Among Vector Insect, Thrips and a Tospovirus. *Plant and Cell Physiology*, 53(1), 204–212. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcr173>
- Adachi-Fukunaga, S., Tomitaka, Y., & Sakurai, T. (2020). Effects of melon yellow spot orthotospovirus infection on the preference and developmental traits of melon thrips, *Thrips palmi*, in cucumber. *PLoS ONE*, 15(6), e0233722. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233722>
- Adamson, M., & Ludwig, D. (1993). Oedipal mating as a factor in sex allocation in haplodiploids. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 341(1296), 195–202. <https://doi.org/10.1098/rstb.1993.0103>
- Aizawa, M., Watanabe, T., Kumano, A., Miyatake, T., & Sonoda, S. (2016). Cypermethrin resistance and reproductive types in onion thrips, *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Pesticide Science*, 41(4), 167–170. <https://doi.org/10.1584/jpestics.D16-049>
- Akella, S. V. S., Kirk, W. D. J., Lu, Y., Murai, T., Walters, K. F. A., & Hamilton, J. G. C. (2014). Identification of the Aggregation Pheromone of the Melon Thrips, *Thrips palmi*. *PLoS ONE*, 9(8), e103315. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103315>
- Akinyemi, A. O. (2018). *The copulation behaviour of the western flower thrips* [PhD thesis]. Keele University.
- Akinyemi, A. O., & Kirk, W. D. J. (2019). Experienced males recognise and avoid mating with non-virgin females in the western flower thrips. *PLoS ONE*, 14(10), e0224115. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224115>
- Akinyemi, A. O., Subramanian, S., Mfuti, D. K., Pope, T. W., Tamiru, A., & Kirk, W. D. J. (2021). Mating behaviour, mate choice and female resistance in the bean flower thrips (*Megalurothrips sjostedti*). *Scientific Reports*, 11(1), 14504. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-93891-5>
- Alexander, R. D., Marshall, D. C., & Cooley, J. R. (1997). Evolutionary perspectives on insect mating. In J. C. Choe & B. J. Crespi (Szerk.), *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids* (o. 4–31). Cambridge University Press; Cambridge Core. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511721946.002>
- Allen, W. R., & Broadbent, A. B. (1986). Transmission of Tomato Spotted Wilt Virus in Ontario Greenhouses.. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 8(1), 33–38.
- Almási, A., Csilléry, G., Csömör, Z., Nemes, K., Palkovics, L., Salánki, K., & Tóbiás, I. (2015). Phylogenetic analysis of Tomato spotted wilt virus (TSWV) NSs protein demonstrates the isolated emergence of resistance-breaking strains in pepper. *Virus Genes*, 50(1), 71–78. <https://doi.org/10.1007/s11262-014-1131-3>
- Almási, A., Pinczés, D., Timár, Z., Sáray, R., Palotás, G., & Salánki, K. (2023). Identification of a new type of resistance breaking strain of tomato spotted wilt virus on tomato bearing the Sw-5b resistance gene. *European Journal of Plant Pathology*, 166(2), 219–225. <https://doi.org/10.1007/s10658-023-02656-5>
- Almási, A., Tóbiás, I., Bujdos, L., & Jenser, G. (2016). Molecular characterisation of *Thrips tabaci* Lindeman, 1889 (Thysanoptera: Thripidae) populations in Hungary based on the ITS2 sequences. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 62(2), 157–164. <https://doi.org/10.17109/AZH.62.2.157.2016>

- Almbro, M., & Kullberg, C. (2009). The downfall of mating: The effect of mate-carrying and flight muscle ratio on the escape ability of a pierid butterfly. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(3), 413–420. <https://doi.org/10.1007/s00265-008-0675-4>
- Arakaki, N., Miyoshi, T., & Noda, H. (2001). *Wolbachia*-mediated parthenogenesis in the predatory thrips *Franklinothrips vespiformis* (Thysanoptera: Insecta). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1471), 1011–1016. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1628>
- Aramburu, J., & Martí, M. (2003). The occurrence in north-east Spain of a variant of *Tomato spotted wilt virus* (TSWV) that breaks resistance in tomato (*Lycopersicon esculentum*) containing the *Sw-5* gene. *Plant Pathology*, 52(3), 407. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3059.2003.00829.x>
- Aramburu, J., Riudavets, J., Arnó, J., Laviña, A., & Moriones, E. (1997). The proportion of viruliferous individuals in field populations of *Frankliniella occidentalis*: Implications for tomato spotted wilt virus epidemics in tomato. *European Journal of Plant Pathology*, 103(7), 623–629. <https://doi.org/10.1023/A:1008657925546>
- Awmack, C. S., & Leather, S. R. (2002). Host Plant Quality and Fecundity in Herbivorous Insects. *Annual Review of Entomology*, 47(1), 817–844. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145300>
- Bautista, R. C., Mau, R. F. L., Cho, J. J., & Custer, D. M. (1995). Potential of Tomato Spotted Wilt Tospovirus Plant Hosts in Hawaii as Virus Reservoirs for Transmission by *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Phytopathology*, 85(9), 953–958. <https://doi.org/10.1094/Phyto-85-953>
- Beavers, J. B., & Ewart, W. H. (1971). Observations on Citrus Thrips Biology and an Improved Method of Rearing Them in the Laboratory. *Journal of Economic Entomology*, 64(5), 1124–1127. <https://doi.org/10.1093/jee/64.5.1124>
- Belliure, B., Janssen, A., Maris, P. C., Peters, D., & Sabelis, M. W. (2005). Herbivore arthropods benefit from vectoring plant viruses. *Ecology Letters*, 8(1), 70–79. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00699.x>
- Belliure, B., Janssen, A., & Sabelis, M. W. (2008). Herbivore benefits from vectoring plant virus through reduction of period of vulnerability to predation. *Oecologia*, 156(4), 797–806. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1027-9>
- Bickford, D., Lohman, D. J., Sodhi, N. S., Ng, P. K. L., Meier, R., Winker, K., Ingram, K. K., & Das, I. (2007). Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(3), 148–155. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.004>
- Birithia, R., Subramanian, S., Pappu, H. R., Muthomi, J., & Narla, R. D. (2013). Analysis of Iris yellow spot virus replication in vector and non-vector thrips species. *Plant Pathology*, 62(6), 1407–1414. <https://doi.org/10.1111/ppa.12057>
- Bonduriansky, R. (2001). The evolution of male mate choice in insects: A synthesis of ideas and evidence. *Biological Reviews*, 76(3), 305–339. <https://doi.org/10.1017/S1464793101005693>
- Broadbent, A. B., Allen, W. R., & Footitt, R. G. (1987). The association of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) with greenhouse crops and the tomato spotted wilt virus in Ontario. *The Canadian Entomologist*, 119, 501–503.
- Broadbent, A. B., Rhainds, M., Shipp, L., Murphy, G., & Wainman, L. (2003). Pupation behaviour of western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) on potted chrysanthemum. *The Canadian Entomologist*, 135(5), 741–744. <https://doi.org/10.4039/n03-007>
- Brodbeck, B. V., Stavisky, J., Funderburk, J. E., Andersen, P. C., & Olson, S. M. (2001). Flower nitrogen status and populations of *Frankliniella occidentalis* feeding on *Lycopersicon*

- esculentum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 99(2), 165–172.
<https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2001.00814.x>
- Brunner, P. C., Chatzivassiliou, E. K., Katis, N. I., & Frey, J. E. (2004). Host-associated genetic differentiation in *Thrips tabaci* (Insecta; Thysanoptera), as determined from mtDNA sequence data. *Heredity*, 93(4), 364–370. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800512>
- Buellesbach, J., Vetter, S. G., & Schmitt, T. (2018). Differences in the reliance on cuticular hydrocarbons as sexual signaling and species discrimination cues in parasitoid wasps. *Frontiers in Zoology*, 15(1), 22. <https://doi.org/10.1186/s12983-018-0263-z>
- Buitenhuis, R., & Shipp, J. L. (2008). Influence of plant species and plant growth stage on *Frankliniella occidentalis* pupation behaviour in greenhouse ornamentals. *Journal of Applied Entomology*, 132(1), 86–88. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2007.01250.x>
- Butlin, R., Debelle, A., Kerth, C., Snook, R.R., Beukeboom, L.W., Castillo Cajas, R.F., Diao, W., Maan, M.E., Paolucci, S., Weissing, F.J. & mtsai (2012). What do we need to know about speciation? *Trends in Ecology & Evolution*, 27(1), 27–39.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.09.002>
- Cabanas, D., Watanabe, S., Higashi, C. H. V., & Bressan, A. (2013). Dissecting the Mode of Maize Chlorotic Mottle Virus Transmission (Tomoviridae: Machlomovirus) by *Frankliniella williamsi* (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Economic Entomology*, 106(1), 16–24.
<https://doi.org/10.1603/EC12056>
- Chatzivassiliou, E. (2002). *Thrips tabaci*: An ambiguous vector of TSWV in perspective. In *Thrips and Tosspoviruses: Proceedings of the 7th International Symposium on Thysanoptera, [Reggio Calabria, Italy, 2-7 July 2001]* (o. 69–75).
- Chatzivassiliou, E. K., Peters, D., & Katis, N. I. (2002). The Efficiency by Which *Thrips tabaci* Populations Transmit *Tomato spotted wilt virus* Depends on Their Host Preference and Reproductive Strategy. *Phytopathology*, 92(6), 603–609.
<https://doi.org/10.1094/PHYTO.2002.92.6.603>
- Chen, T., Li, Q., Qi, G., Gao, Y., Zhao, C., & Lu, L. (2020). Cuticular hydrocarbon pattern as a chemotaxonomy marker to assess six species of thrips. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 23(4), 1255–1263. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2020.10.005>
- Childers, C. C. (1997). Feeding and Oviposition Injuries to Plants. In T. Lewis (Szerk.), *Thrips as Crop Pests* (o. 505–537). CAB International.
- Cho, K., Kang, S.-H., & Lee, G.-S. (2000). Spatial Distribution and Sampling Plans for *Thrips palmi* (Thysanoptera: Thripidae) Infesting Fall Potato in Korea. *Journal of Economic Entomology*, 93(2), 503–510. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-93.2.503>
- Cloyd, R. A. (2009). Western flower thrips (*Frankliniella occidentalis*) management on ornamental crops grown in greenhouses: Have we reached an impasse? *Pest Technology*, 3(1), 1–9.
- Cook, M. A., Ozeroff, S. N., Fitzpatrick, S. M., & Roitberg, B. D. (2011). Host-associated differentiation in reproductive behaviour of cecidomyiid midges on cranberry and blueberry: Host-associated differentiation of midges. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 141(1), 8–14. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2011.01166.x>
- de Kogel, W. J., Koschier, E. H., Broughton, S., Castañé, C., Davidson, M. M., Hamilton, J. G. C., Kirk, W. D. J., Nielsen, M. C., Riudavets, J., van Tol, R. W. H. M., & Teulon, D. A. J. (2015). Semiochemicals for sustainable thrips management. *Die Bodenkultur*, 66(3–4), 17–25.
- De Queiroz, K. (2007). Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology*, 56(6), 879–886. <https://doi.org/10.1080/10635150701701083>

- DeAngelis, J. D., Sether, D. M., & Rossignol, P. A. (1993). Survival, Development, and Reproduction in Western Flower Thrips (Thysanoptera: Thripidae) Exposed to Impatiens Necrotic Spot Virus. *Environmental Entomology*, 22(6), 1308–1312. <https://doi.org/10.1093/ee/22.6.1308>
- Del Bene, G., Cavallo, V., Lupetti, P., & Dallai, R. (1998). Ultrastructure of the accessory gland in the parthenogenetic thrips *Heliethrips haemorrhoidalis* (Bouché) (Thysanoptera: Thripidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 27(3), 255–261. [https://doi.org/10.1016/S0020-7322\(98\)00018-X](https://doi.org/10.1016/S0020-7322(98)00018-X)
- Diaz-Montano, J., Fuchs, M., Nault, B. A., Fail, J., & Shelton, A. M. (2011). Onion Thrips (Thysanoptera: Thripidae): A Global Pest of Increasing Concern in Onion. *Journal of Economic Entomology*, 104(1), 1–13. <https://doi.org/10.1603/EC10269>
- Dickey, A. M., Kumar, V., Hoddle, M. S., Funderburk, J. E., Morgan, J. K., Jara-Cavieres, A., Shatters, R. G. Jr., Osborne, L. S., & McKenzie, C. L. (2015). The Scirtothrips dorsalis Species Complex: Endemism and Invasion in a Global Pest. *PLoS ONE*, 10(4), e0123747. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123747>
- Ding, T., Chi, H., Gökçe, A., Gao, Y., & Zhang, B. (2018). Demographic analysis of arrhenotokous parthenogenesis and bisexual reproduction of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *Scientific Reports*, 8(1), 3346. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21689-z>
- Edelson, J. V., Cartwright, B., & Royer, T. A. (1986). Distribution and Impact of Thrips tabaci (Thysanoptera: Thripidae) on Onion. *Journal of Economic Entomology*, 79(2), 502–505. <https://doi.org/10.1093/jee/79.2.502>
- Eigenbrode, S. D., Bosque-Pérez, N. A., & Davis, T. S. (2018). Insect-Borne Plant Pathogens and Their Vectors: Ecology, Evolution, and Complex Interactions. *Annual Review of Entomology*, 63(1), 169–191. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043119>
- Engqvist, L., & Sauer, K. P. (2003). Determinants of sperm transfer in the scorpionfly *Panorpa cognata*: Male variation, female condition and copulation duration. *Journal of Evolutionary Biology*, 16(6), 1196–1204. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00613.x>
- Fail, J. (2016). Speciation in Thrips tabaci Lindeman, 1889 (Thysanoptera): The current state of knowledge and its consequences. *Polish Journal of Entomology*, 85(1), 93–104. <https://doi.org/10.1515/pjen-2016-0004>
- Fairbairn, D. J. (1993). Costs of loading associated with mate-carrying in the waterstrider, *Aquarius remigis*. *Behavioral Ecology*, 4(3), 224–231. <https://doi.org/10.1093/beheco/4.3.224>
- Farkas P. (2020). *A dohánytripsz (Thrips tabaci Lindeman, 1889) molekuláris azonosság és ökológiai paramétereinek vizsgálata* [PhD disszertáció]. Szent István Egyetem.
- Farkas, P., György, Zs., Tóth, A., Sojnóczki, A., & Fail, J. (2020). A simple molecular identification method of the Thrips tabaci (Thysanoptera: Thripidae) cryptic species complex. *Bulletin of Entomological Research*, 110(3), 397–405. <https://doi.org/10.1017/S0007485319000762>
- Fattoruso, V., Anfora, G., & Mazzoni, V. (2021). Vibrational communication and mating behavior of the greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Hemiptera: Aleyrodidae). *Scientific Reports*, 11(1), 6543. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-85904-0>
- Fernando, L. C. P., & Walter, G. H. (1997). Species status of two host-associated populations of *Aphytis lingnanensis* (Hymenoptera: Aphelinidae) in citrus. *Bulletin of Entomological Research*, 87(2), 137–144. <https://doi.org/10.1017/S0007485300027279>
- Forbes, A. A., Devine, S. N., Hippee, A. C., Tvedte, E. S., Ward, A. K. G., Widmayer, H. A., & Wilson, C. J. (2017). Revisiting the particular role of host shifts in initiating insect speciation. *Evolution*, 71(5), 1126–1137. <https://doi.org/10.1111/evo.13164>

- Foster, S. P., & Harris, M. O. (1997). Behavioral manipulation methods for insect pest-management. *Annual Review of Entomology*, 42(1), 123–146. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.42.1.123>
- Franssen, C. H. J., & Mantel, W. R. (1964). Notes on copulation of thrips. *Tijdschrift voor Entomologie*, 107(6), 341–347.
- Gáborjányi R., Vasdinnyei R., Almási A., Csilléry G., & Ekés M. (1995). A paradicsomot, a paprikát és a dohányt fertőző paradicsom bronzfoltosság vírus hazai izolátumainak tünettani és szerológiai jellemzése. *Növényvédelem*, 31(11), 533–540.
- Gao, Y., Lei, Z., & Reitz, S. R. (2012). Western flower thrips resistance to insecticides: Detection, mechanisms and management strategies. *Pest Management Science*, 68(8), 1111–1121. <https://doi.org/10.1002/ps.3305>
- Gautam, S., Mugerwa, H., Sundaraj, S., Gadhave, K. R., Murphy, J. F., Dutta, B., & Srinivasan, R. (2020). Specific and Spillover Effects on Vectors Following Infection of Two RNA Viruses in Pepper Plants. *Insects*, 11(9), 602. <https://doi.org/10.3390/insects11090602>
- Gent, D. H., Du Toit, L. J., Fichtner, S. F., Mohan, S. K., Pappu, H. R., & Schwartz, H. F. (2006). *Iris yellow spot virus*: An Emerging Threat to Onion Bulb and Seed Production. *Plant Disease*, 90(12), 1468–1480. <https://doi.org/10.1094/PD-90-1468>
- Ghabn, A. A. A. E.-S. (1948). Contribution to the knowledge of the biology of Thrips tabaci Lind. In Egypt. *Bulletin de la Societe Fouad Ier d'entomologie*, 32, 123–174.
- Ghosh, A., Jagdale, S. S., Basavaraj, Dietzgen, R. G., & Jain, R. K. (2020). Genetics of Thrips palmi (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Pest Science*, 93(1), 27–39. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01160-2>
- Gillespie, P. S., Mound, L. A., & Wang, C.-L. (2002). Austro-oriental genus Parabaliothrips Priesner (Thysanoptera: Thripidae), with a new Australian species forming male aggregations. *Australian Journal of Entomology*, 41(2), 111–117. <https://doi.org/10.1046/j.1440-6055.2002.00276.x>
- Giska, I., Sechi, P., & Babik, W. (2015). Deeply divergent sympatric mitochondrial lineages of the earthworm *Lumbricus rubellus* are not reproductively isolated. *BMC Evolutionary Biology*, 15(1), 217. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0488-9>
- Goldbach, R., & Peters, D. (1994). Possible causes of the emergence of tospovirus diseases. *Seminars in Virology*, 5(2), 113–120. <https://doi.org/10.1006/smv.1994.1012>
- Gwynne, D. T. (1989). Does copulation increase the risk of predation? *Trends in Ecology & Evolution*, 4(2), 54–56. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(89\)90144-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90144-4)
- Hajibabaei, M., Singer, G. A. C., Hebert, P. D. N., & Hickey, D. A. (2007). DNA barcoding: How it complements taxonomy, molecular phylogenetics and population genetics. *Trends in Genetics*, 23(4), 167–172. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2007.02.001>
- Hamilton, J. G. C., Hall, D. R., & Kirk, W. D. J. (2005). Identification of a Male-produced Aggregation Pheromone in the Western Flower Thrips *Frankliniella occidentalis*. *Journal of Chemical Ecology*, 31(6), 1369–1379. <https://doi.org/10.1007/s10886-005-1351-z>
- Harris, H. M., Drake, C. J., & Tate, H. D. (1935). Observations on the onion thrips (Thrips tabaci Lind.). *Iowa State College Journal of Science*, 10, 155–171.
- Hebert, P. D. N., Cywinska, A., Ball, S. L., & deWaard, J. R. (2003). Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1512), 313–321. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2218>
- Helyer, N. L., Brobyn, P. J., Richardson, P. N., & Edmondson, R. N. (1995). Control of Western flower thrips (*Frankliniella occidentalis* Pergande) pupae in compost. *Annals of Applied Biology*, 127(3), 405–412. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1995.tb07600.x>

- Hereward, J., Hutchinson, J. A., McCulloch, G. A., Silva, R., & Walter, G. H. (2017). Divergence among generalist herbivores: The *Frankliniella schultzei* species complex in Australia (Thysanoptera: Thripidae). *Arthropod-Plant Interactions*, *11*(6), 875–887. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9543-3>
- Hogenhout, S. A., Ammar, E.-D., Whitfield, A. E., & Redinbaugh, M. G. (2008). Insect Vector Interactions with Persistently Transmitted Viruses. *Annual Review of Phytopathology*, *46*(1), 327–359. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.022508.092135>
- Howard, R. W., & Blomquist, G. J. (2005). Ecological, Behavioral, and Biochemical Aspects of Insect Hydrocarbons. *Annual Review of Entomology*, *50*(1), 371–393. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.50.071803.130359>
- ICTV. (2022). *Virus Taxonomy: 2022 Release*. International Committee on Taxonomy of Viruses. <https://ictv.global/taxonomy>
- Inoue, T., Murai, T., & Natsuaki, T. (2010). An effective system for detecting *Iris yellow spot virus* transmission by *Thrips tabaci*. *Plant Pathology*, *59*(3), 422–428. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2009.02224.x>
- Inoue, T., & Sakurai, T. (2006). Infection of Tomato spotted wilt virus (TSWV) shortens the life span of thelytokous *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae). *Applied Entomology and Zoology*, *41*(2), 239–246. <https://doi.org/10.1303/aez.2006.239>
- Isenhour, D. J., & Yeagan, K. V. (1981). Interactive behavior of *Orius insidiosus* [Hem.: Anthocoridae] and *Sericothrips variabilis* [Thys.: Thripidae]: Predator searching strategies and prey escape tactics. *Entomophaga*, *26*(2), 213–220. <https://doi.org/10.1007/BF02375034>
- Jacobson, A. L., Johnston, J. S., Rotenberg, D., Whitfield, A. E., Booth, W., Vargo, E. L., & Kennedy, G. G. (2013). Genome size and ploidy of Thysanoptera. *Insect Molecular Biology*, *22*(1), 12–17. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2583.2012.01165.x>
- Jacobson, A. L., & Kennedy, G. G. (2013). Specific Insect-Virus Interactions Are Responsible for Variation in Competency of Different *Thrips tabaci* Isolines to Transmit Different Tomato Spotted Wilt Virus Isolates. *PLoS ONE*, *8*(1), e54567. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054567>
- Jacobson, A. L., Nault, B. A., Vargo, E. L., & Kennedy, G. G. (2016). Restricted Gene Flow among Lineages of *Thrips tabaci* Supports Genetic Divergence Among Cryptic Species Groups. *PLoS ONE*, *11*(9), e0163882. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163882>
- Jenser G. (1982). *Tripszek–Thysanoptera* (V. 13). Akadémiai Kiadó.
- Jenser G. (1995). A tripszek szerepe a paradicsom bronzfoltosság vírus terjedésében. *Növényvédelem*, *31*(11), 541–545.
- Jenser, G. (2007). *Thrips tabaci* Lindeman, 1889 (Thysanoptera: Thripidae), a cryptic Thysanoptera species. *Entomofauna carpathica*, *19*, 2–5.
- Jenser, G., Almási, A., Fail, J., & Tóbiás, I. (2011). Differences in the vector efficiency of *Thrips tabaci* in Europe and North America. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, *46*(2), 311–317. <https://doi.org/10.1556/APhyt.46.2011.2.15>
- Jenser, G., Almási, A., Kazinczi, G., Takács, A., Szénási, Á., & Gáborjányi, R. (2009). Ecological background of the epidemics of *Tomato spotted wilt virus* in Central Europe. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, *44*(2), 213–223. <https://doi.org/10.1556/APhyt.44.2009.2.1>
- Jenser, G., Bujdos, L., Gáborjányi, R., Almási, A., Szénási, Á., & Fekete, T. (2012). Biological studies and new agronomical developments to reduce the epidemics of *Tomato spotted wilt virus*

- (TSWV) in tobacco plantations in Hungary. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 47(1), 103–111. <https://doi.org/10.1556/APhyt.47.2012.1.13>
- Jenser, G., & Szénási, Á. (2004). Review of the biology and vector capability of *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae). *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 39(1–3), 137–155. <https://doi.org/10.1556/APhyt.39.2004.1-3.14>
- Jenser, G., Szénási, Á., Almási, A., & Gáborjányi, R. (2002). The vector capability of *Thrips tabaci*. In *Thrips and Tospoviruses: Proceedings of the 7th International Symposium on Thysanoptera, [Reggio Calabria, Italy, 2-7 July 2001]* (o. 77–80).
- Jenser, G., Szénási, Á., Törjék, O., Gyulai, G., Kiss, E., Heszky, L., & Fail, J. (2001). Molecular polymorphism between populations of *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) propagating on tobacco and onion. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 36(3–4), 365–368.
- Jiu, M., Zhou, X.-P., Tong, L., Xu, J., Yang, X., Wan, F.-H., & Liu, S.-S. (2007). Vector-Virus Mutualism Accelerates Population Increase of an Invasive Whitefly. *PLoS ONE*, 2(1), e182. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000182>
- Johnson, K. P., Dietrich, C. H., Friedrich, F., Beutel, R. G., Wipfler, B., Peters, R. S., Allen, J. M., Petersen, M., Donath, A., Walden, K. K. O. és mtsai (2018). Phylogenomics and the evolution of hemipteroid insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(50), 12775–12780. <https://doi.org/10.1073/pnas.1815820115>
- Jungwirth, S., Ruther, J., & Pokorný, T. (2021). Similar Is Not the Same – Mate Recognition in a Parasitoid Wasp. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 646667. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.646667>
- Katlav, A., Cook, J. M., & Riegler, M. (2021). Egg size-mediated sex allocation and mating-regulated reproductive investment in a haplodiploid thrips species. *Functional Ecology*, 35(2), 485–498. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13724>
- Kazinczi, G., Horváth, J., & Takács, A. (2007). Tospoviruses on Ornamentals. *Plant Viruses*, 1(2), 142–162.
- Kemp, D. J. (2012). Costly copulation in the wild: Mating increases the risk of parasitoid-mediated death in swarming locusts. *Behavioral Ecology*, 23(1), 191–194. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr173>
- Keough, S., Han, J., Shuman, T., Wise, K., & Nachappa, P. (2016). Effects of Soybean Vein Necrosis Virus on Life History and Host Preference of Its Vector, *Neohydatothrips variabilis*, and Evaluation of Vector Status of *Frankliniella tritici* and *Frankliniella fusca*. *Journal of Economic Entomology*, 109(5), 1979–1987. <https://doi.org/10.1093/jee/tow145>
- Kindt, F. (2004). *Probing behaviour of thrips. Behavioural study on the feeding of Western flower thrips related to Tomato spotted wilt virus transmission and host plant susceptibility* [PhD thesis]. Wageningen University.
- Kirk, W. D. J. (1984). Pollen-feeding in thrips (Insecta: Thysanoptera). *Journal of Zoology*, 204(1), 107–117. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1984.tb02364.x>
- Kirk, W. D. J. (1985). Aggregation and mating of thrips in flowers of *Calystegia sepium*. *Ecological Entomology*, 10(4), 433–440. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1985.tb00741.x>
- Kirk, W. D. J. (1996). *Thrips*. The Richmond Publishing Co. Ltd.
- Kirk, W. D. J. (1997). Feeding. In T. Lewis (Szerk.), *Thrips as Crop Pests* (o. 115–174). CAB International.

- Kirk, W. D. J., de Kogel, W. J., Koschier, E. H., & Teulon, D. A. J. (2021). Semiochemicals for Thrips and Their Use in Pest Management. *Annual Review of Entomology*, 66(1), 101–119. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-022020-081531>
- Kirk, W. D. J., & Hamilton, J. G. C. (2004). Evidence for a Male-Produced Sex Pheromone in the Western Flower Thrips *Frankliniella occidentalis*. *Journal of Chemical Ecology*, 30(1), 167–174. <https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000013189.89576.8f>
- Kirk, W. D. J., & Terry, L. I. (2003). The spread of the western flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Pergande). *Agricultural and Forest Entomology*, 5(4), 301–310. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2003.00192.x>
- Kobayashi, K., Yoshimura, J., & Hasegawa, E. (2013). Coexistence of sexual individuals and genetically isolated asexual counterparts in a thrips. *Scientific Reports*, 3(1), 3286. <https://doi.org/10.1038/srep03286>
- König, K., Zundel, P., Krimmer, E., König, C., Pollmann, M., Gottlieb, Y., & Steidle, J. L. M. (2019). Reproductive isolation due to prezygotic isolation and postzygotic cytoplasmic incompatibility in parasitoid wasps. *Ecology and Evolution*, 9, 10694–10706.
- Kralj-Fišer, S., Hebets, E. A., & Kuntner, M. (2017). Different patterns of behavioral variation across and within species of spiders with differing degrees of urbanization. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71(8), 125. <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2353-x>
- Kraus, M., Schreiter, G., & Moritz, G. (1999). Molecular genetic studies of thrips species. In G. Vierbergen & I. Tunc (Szerk.), *Proceedings of the 6th International Symposium on Thysanoptera, 27 April–1 May 1998, Akdeniz University, Antalya, Turkey* (o. 77–80).
- Krueger, S., Jilge, M., Mound, L., & Moritz, G. B. (2017). Reproductive Behavior of *Echinothrips americanus* (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Insect Science*, 17(2). <https://doi.org/10.1093/jisesa/iex043>
- Krueger, S., Moritz, G., Lindemann, P., Radisch, D., & Tschuch, G. (2016). Male Pheromones Influence the Mating Behavior of *Echinothrips americanus*. *Journal of Chemical Ecology*, 42(4), 294–299. <https://doi.org/10.1007/s10886-016-0685-z>
- Krueger, S., Wilfer, A., Tschuch, G., Lindemann, P., & Moritz, G. (2019, September 21). *First detection of a female-specific volatile substance in thrips*. XIth International Symposium on Thysanoptera and Tospoviruses, Kunming, China.
- Kumar, V., Kakkar, G., McKenzie, C. L., Seal, D. R., & Osborne, L. S. (2013). An Overview of Chili Thrips, *Scirtothrips dorsalis* (Thysanoptera: Thripidae) Biology, Distribution and Management. In S. Soloneski (Szerk.), *Weed and Pest Control—Conventional and New Challenges* (o. 53–77). InTech. <https://doi.org/10.5772/55045>
- Kumm, S. (2002). *Reproduction, progenesis, and embryogenesis of thrips (Thysanoptera, Insecta)* [PhD thesis]. Martin Luther Universität.
- Kumm, S., & Moritz, G. (2008). First Detection of *Wolbachia* in Arrhenotokous Populations of Thrips Species (Thysanoptera: Thripidae and Phlaeothripidae) and Its Role in Reproduction. *Environmental Entomology*, 37(6), 1422–1428. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-37.6.1422>
- Larral, P., Ripa, R., Funderburk, J., & Lopez, E. (2018). Population abundance, phenology, spatial distribution and a binominal sampling plan for *Heliothrips haemorrhoidalis* (Thysanoptera: Thripidae) in avocado. *Florida Entomologist*, 101(2), 166–171. <https://doi.org/10.1653/024.101.0203>
- Leach, A., Fuchs, M., Harding, R., & Nault, B. A. (2019). Iris Yellow Spot Virus Prolongs the Adult Lifespan of Its Primary Vector, Onion Thrips (*Thrips tabaci*) (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Insect Science*, 19(3), 8. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iez041>

- Lehmann, G. U. C., Siozios, S., Bourtzis, K., Reinhold, K., & Lehmann, A. W. (2011). Thelytokous parthenogenesis and the heterogeneous decay of mating behaviours in a bushcricket (Orthoptera): Parthenogenesis in a bushcricket. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 49(2), 102–109. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2010.00588.x>
- Lewis, T. (1973). *Thrips, Their Biology, Ecology and Economic Importance*. Academic Press.
- Lewis, T. (1997a). Pest Thrips in Perspective. In T. Lewis (Szerk.), *Thrips as Crop Pests* (o. 1–13). CAB International.
- Lewis, T. (1997b). Chemical Control. In T. Lewis (Szerk.), *Thrips as Crop Pests* (o. 567–593). CAB International.
- Li, X.-W., Fail, J., & Shelton, A. M. (2015a). Female multiple matings and male harassment and their effects on fitness of arrhenotokous Thrips tabaci (Thysanoptera: Thripidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(10), 1585–1595. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1970-5>
- Li, X.-W., Fail, J., Wang, P., Feng, J.-N., & Shelton, A. M. (2014b). Performance of Arrhenotokous and Thelytokous *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) on Onion and Cabbage and Its Implications on Evolution and Pest Management. *Journal of Economic Entomology*, 107(4), 1526–1534. <https://doi.org/10.1603/EC14070>
- Li, X.-W., Jiang, H.-X., Zhang, X.-C., Shelton, A. M., & Feng, J.-N. (2014a). Post-Mating Interactions and Their Effects on Fitness of Female and Male Echinothrips americanus (Thysanoptera: Thripidae), a New Insect Pest in China. *PLoS ONE*, 9(1), e87725. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087725>
- Li, X.-W., Wang, P., Fail, J., & Shelton, A. M. (2015b). Detection of Gene Flow from Sexual to Asexual Lineages in Thrips tabaci (Thysanoptera: Thripidae). *PLoS ONE*, 10(9), e0138353. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138353>
- Lindeman, K. (1889). Die schadlichsten Insekten des Tabak in Bessarabien. *Bulletin de la Societe imperiale des naturalistes de Moscou*, 2, 10–77.
- Liu, P., Qin, Z., Feng, M., Zhang, L., Huang, X., & Shi, W. (2020). The male-produced aggregation pheromone of the bean flower thrips Megalurothrips usitatus in China: Identification and attraction of conspecifics in the laboratory and field. *Pest Management Science*, 76(9), 2986–2993. <https://doi.org/10.1002/ps.5844>
- Loredo Varela, R. C., & Fail, J. (2022). Host Plant Association and Distribution of the Onion Thrips, Thrips tabaci Cryptic Species Complex. *Insects*, 13(3), 298. <https://doi.org/10.3390/insects13030298>
- Luan, J., De Barro, P. J., Ruan, Y., & Liu, S. (2013). Distinct behavioural strategies underlying asymmetric mating interactions between invasive and indigenous whiteflies. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 146(1), 186–194. <https://doi.org/10.1111/eea.12016>
- Macke, E., Magalhães, S., Khan, H. D.-T., Luciano, A., Frantz, A., Facon, B., & Olivieri, I. (2011). Sex allocation in haplodiploids is mediated by egg size: Evidence in the spider mite Tetranychus urticae Koch. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1708), 1054–1063. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1706>
- Magnhagen, C. (1991). Predation risk as a cost of reproduction. *Trends in Ecology & Evolution*, 6(6), 183–186. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90210-O](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90210-O)
- Marchoux, G., Gébré-Selassie, K., & Villeveille, M. (1991). Detection of tomato spotted wilt virus and transmission by Frankliniella occidentalis in France. *Plant Pathology*, 40(3), 347–351. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.1991.tb02389.x>

- Margaria, P., Ciuffo, M., & Turina, M. (2004). Resistance breaking strain of *Tomato spotted wilt virus* (*Tospovirus; Bunyaviridae*) on resistant pepper cultivars in Almería, Spain. *Plant Pathology*, 53(6), 795. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2004.01082.x>
- Maris, P. C., Joosten, N. N., Goldbach, R. W., & Peters, D. (2004). *Tomato spotted wilt virus* Infection Improves Host Suitability for Its Vector *Frankliniella occidentalis*. *Phytopathology*, 94(7), 706–711. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2004.94.7.706>
- Marsham, T. (1797). Observations on the Insects that infested the Corn in the Year 1795. In a Letter to the Rev. Samuel Goodenough, LL. D., F.R.S., Tr.L.S. *Transactions of the Linnean Society of London*, 3(1), 242–251.
- Mauck, K., Bosque-Pérez, N. A., Eigenbrode, S. D., De Moraes, C. M., & Mescher, M. C. (2012). Transmission mechanisms shape pathogen effects on host–vector interactions: Evidence from plant viruses. *Functional Ecology*, 26(5), 1162–1175. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02026.x>
- Maurastoni, M., Han, J., Whitfield, A. E., & Rotenberg, D. (2023). A call to arms: Novel strategies for thrips and tospovirus control. *Current Opinion in Insect Science*, 57, 101033. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2023.101033>
- Mendelson, T. C., & Shaw, K. L. (2012). The (mis)concept of species recognition. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(8), 421–427. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.04.001>
- Miller, S. E., Legan, A. W., Flores, Z. A., Ng, H. Y., & Sheehan, M. J. (2019). Strong, but incomplete, mate choice discrimination between two closely related species of paper wasp. *Biological Journal of the Linnean Society*, 126(3), 614–622. <https://doi.org/10.1093/biolinnea/bly191>
- Milne, M., Walter, G. H., & Milne, J. R. (2002). Mating Aggregations and Mating Success in the Flower Thrips, *Frankliniella schultzei* (Thysanoptera: Thripidae), and a Possible Role for Pheromones. *Journal of Insect Behavior*, 15(3), 351–368. <https://doi.org/10.1023/A:1016265109231>
- Milne, M., Walter, G. H., & Milne, J. R. (2007). Mating Behavior and Species Status of Host-Associated Populations of the Polyphagous Thrips, *Frankliniella schultzei*. *Journal of Insect Behavior*, 20(3), 331–346. <https://doi.org/10.1007/s10905-007-9081-4>
- Minakuchi, C., Tanaka, M., Miura, K., & Tanaka, T. (2011). Developmental profile and hormonal regulation of the transcription factors broad and Krüppel homolog 1 in hemimetabolous thrips. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 41(2), 125–134. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2010.11.004>
- Monceau, K., Moreau, J., Poidatz, J., Bonnard, O., & Thiéry, D. (2015). Behavioral syndrome in a native and an invasive hymenoptera species. *Insect Science*, 22(4), 541–548. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12140>
- Morison, G. D. (1957). A Review of British Glasshouse Thysanoptera. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 109, 467–520.
- Moritz, G. (1997). Structure, Growth and Development. In T. Lewis (Szerk.), *Thrips as Crop Pests* (o. 15–63). CAB International.
- Moritz, G., Kumm, S., & Mound, L. (2004). Tospovirus transmission depends on thrips ontogeny. *Virus Research*, 100(1), 143–149. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2003.12.022>
- Morse, J. G., & Hoddle, M. S. (2006). Invasion Biology of Thrips. *Annual Review of Entomology*, 51(1), 67–89. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151044>
- Mound, L. A. (1997). Biological Diversity. In *Thrips as Crop Pests* (o. 197–215). CAB International.

- Mound, L. A. (2002). So many thrips – so few tospoviruses? In R. Marullo & L. Mound (Szerk.), *Thrips and Tospoviruses: Proceedings of the 7th International Symposium on Thysanoptera, [Reggio Calabria, Italy, 2-7 July 2001]* (o. 15–18).
- Mound, L. A. (2004). Australian Thysanoptera—Biological diversity and a diversity of studies. *Australian Journal of Entomology*, 43(3), 248–257. <https://doi.org/10.1111/j.1326-6756.2004.00431.x>
- Mound, L. A. (2005). Thysanoptera: Diversity and Interactions. *Annual Review of Entomology*, 50(1), 247–269. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.49.061802.123318>
- Mound, L. A. (2013). Order Thysanoptera Haliday, 1836. In Z.-Q. Zhang (Szerk.), *Animal Biodiversity: An Outline of Higher-Level Classification and Survey of Taxonomic Richness (Addenda 2013)* (Köt. 3703, o. 49–50). Magnolia Press. <http://biotaxa.org/Zootaxa/article/view/zootaxa.3703.1.11>
- Mound, L. A., Wang, Z., Lima, É. F. B., & Marullo, R. (2022). Problems with the Concept of “Pest” among the Diversity of Pestiferous Thrips. *Insects*, 13(1), 61. <https://doi.org/10.3390/insects13010061>
- Murai, T. (1990). Parthenogenetic reproduction in Thrips tabaci and Frankliniella intonsa (Insecta: Thysanoptera). *Advances in Invertebrate Reproduction*, 5, 357–362.
- Murai, T. (2002). The pest and vector from the East: Thrips palmi. In *Thrips and Tospoviruses: Proceedings of the 7th International Symposium on Thysanoptera, [Reggio Calabria, Italy, 2-7 July 2001]* (o. 19–32).
- Musa, S., Ladányi, M., & Fail, J. (2022). There Is No Influence of Egg Size on Sex Allocation in Arrhenotokous Lineages of Thrips tabaci Lindeman. *Insects*, 13(5), 408. <https://doi.org/10.3390/insects13050408>
- Musa, S., Ladányi, M., Loredó Varela, R. C., & Fail, J. (2023). A morphometric analysis of Thrips tabaci Lindeman species complex (Thysanoptera: Thripidae). *Arthropod Structure & Development*, 72, 101228. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2022.101228>
- Nachappa, P., Challacombe, J., Margolies, D. C., Nechols, J. R., Whitfield, A. E., & Rotenberg, D. (2020). Tomato Spotted Wilt Virus Benefits Its Thrips Vector by Modulating Metabolic and Plant Defense Pathways in Tomato. *Frontiers in Plant Science*, 11, 575564. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.575564>
- Nagata, T., Almeida, A. C. L., Resende, R. O., & DeÁvila, A. C. (2004). The competence of four thrips species to transmit and replicate four tospoviruses. *Plant Pathology*, 53(2), 136–140. <https://doi.org/10.1111/j.0032-0862.2004.00984.x>
- Nagata, T., Inoue-Nagata, A. K., Smid, H. M., Goldbach, R., & Peters, D. (1999). Tissue tropism related to vector competence of Frankliniella occidentalis for tomato spotted wilt tospovirus. *Journal of General Virology*, 80(2), 507–515. <https://doi.org/10.1099/0022-1317-80-2-507>
- Nagata, T., Inoue-Nagata, A. K., Van Lent, J., Goldbach, R., & Peters, D. (2002). Factors determining vector competence and specificity for transmission of Tomato spotted wilt virus. *Journal of General Virology*, 83(3), 663–671. <https://doi.org/10.1099/0022-1317-83-3-663>
- Nakao, S., & Yabu, S. (1998). Ethological and chemical discrimination between thelytokous and arrhenotokous Thrips nigropilosus Uzel, with discussion of taxonomy. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 42, 77–83.
- Niassy, S., Ekesi, S., Maniania, N. K., Orindi, B., Moritz, G. B., Kogel, W. J., & Subramanian, S. (2016). Active aggregation among sexes in bean flower thrips (Megalurothrips sjostedti) on cowpea (Vigna unguiculata). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 158(1), 17–24. <https://doi.org/10.1111/eea.12383>

- Niassy, S., Tamiru, A., Hamilton, J. G. C., Kirk, W. D. J., Mumm, R., Sims, C., de Kogel, W. J., Ekési, S., Maniania, N. K., Bandi, K., Mitchell, F., & Subramanian, S. (2019). Characterization of Male-Produced Aggregation Pheromone of the Bean Flower Thrips *Megalurothrips sjostedti* (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Chemical Ecology*, 45(4), 348–355. <https://doi.org/10.1007/s10886-019-01054-8>
- Nojima, S., Schal, C., Webster, F. X., Santangelo, R. G., & Roelofs, W. L. (2005). Identification of the Sex Pheromone of the German Cockroach, *Blattella germanica*. *Science*, 307(5712), 1104–1106. <https://doi.org/10.1126/science.1107163>
- Normark, B. B. (2003). The Evolution of Alternative Genetic Systems in Insects. *Annual Review of Entomology*, 48(1), 397–423. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.48.091801.112703>
- Ogada, P. A., Maiss, E., & Poehling, H. -M. (2013). Influence of tomato spotted wilt virus on performance and behaviour of western flower thrips (*Frankliniella occidentalis*). *Journal of Applied Entomology*, 137(7), 488–498. <https://doi.org/10.1111/jen.12023>
- Olaniran, O. A., Sudhakar, A. V. S., Drijfhout, F. P., Dublon, I. A. N., Hall, D. R., Hamilton, J. G. C., & Kirk, W. D. J. (2013). A Male-Predominant Cuticular Hydrocarbon, 7-Methyltricosane, is used as a Contact Pheromone in the Western Flower Thrips *Frankliniella occidentalis*. *Journal of Chemical Ecology*, 39(4), 559–568. <https://doi.org/10.1007/s10886-013-0272-5>
- Oliver, J. E., & Whitfield, A. E. (2016). The Genus *Tospovirus*: Emerging Bunyaviruses that Threaten Food Security. *Annual Review of Virology*, 3(1), 101–124. <https://doi.org/10.1146/annurev-virology-100114-055036>
- Panthi, B. R., Renkema, J. M., Lahiri, S., & Liburd, O. E. (2021). Spatio-Temporal Distribution and Fixed-Precision Sampling Plan of Scirtothrips dorsalis (Thysanoptera: Thripidae) in Florida Blueberry. *Insects*, 12(3), 256. <https://doi.org/10.3390/insects12030256>
- Pappu, H. R., Jones, R. A. C., & Jain, R. K. (2009). Global status of tospovirus epidemics in diverse cropping systems: Successes achieved and challenges ahead. *Virus Research*, 141(2), 219–236. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2009.01.009>
- Pekár, S., & Brabec, M. (2016). *Modern analysis of biological data: Generalized linear models in R*. Masaryk University Press.
- Pelikán, J. (1951). On carnation thrips *Taeniothrips dianthi* Pr. *Entomologické listy*, 14, 5–38.
- Pergande, T. (1895). The onion thrips. (*Thrips tabaci* Lindeman). *Insect Life*, 7(5), 392–395.
- Puniamoorthy, N. (2014). Behavioural barriers to reproduction may evolve faster than sexual morphology among populations of a dung fly (Sepsidae). *Animal Behaviour*, 98, 139–148. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.10.005>
- Quaintance, A. L. (1898). The strawberry thrips and the onion thrips. *Florida Agricultural Experiment Station Bulletin*, 46, 77–111.
- Rafter, M. A., Hereward, J. P., & Walter, G. H. (2013). Species limits, quarantine risk and the intrigue of a polyphagous invasive pest with highly restricted host relationships in its area of invasion. *Evolutionary Applications*, 6(8), 1195–1207. <https://doi.org/10.1111/eva.12096>
- Rafter, M. A., & Walter, G. H. (2013). Mate Recognition in the South African Citrus Thrips *Scirtothrips aurantii* (Faure) and Cross-Mating Tests with Populations from Australia and South Africa. *Journal of Insect Behavior*, 26(6), 780–795. <https://doi.org/10.1007/s10905-013-9391-7>
- Reinhold, K., Engqvist, L., Consul, A., & Ramm, S. A. (2015). Male birch catkin bugs vary copula duration to invest more in matings with novel females. *Animal Behaviour*, 109, 161–166. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.08.020>

- Reitz, S. R. (2009). Biology and Ecology of the Western Flower Thrips (Thysanoptera: Thripidae): The Making of a Pest. *Florida Entomologist*, 92(1), 7–13. <https://doi.org/10.1653/024.092.0102>
- Reitz, S. R., Funderburk, J. E., & Waring, S. M. (2006). Differential predation by the generalist predator *Orius insidiosus* on congeneric species of thrips that vary in size and behavior. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 119(3), 179–188. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2006.00408.x>
- Reitz, S. R., Gao, Y., Kirk, W. D. J., Hoddle, M. S., Leiss, K. A., & Funderburk, J. E. (2020). Invasion Biology, Ecology, and Management of Western Flower Thrips. *Annual Review of Entomology*, 65(1), 17–37. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-024947>
- Reitz, S. R., Gao, Y., & Lei, Z. (2011). Thrips: Pests of Concern to China and the United States. *Agricultural Sciences in China*, 10(6), 867–892. [https://doi.org/10.1016/S1671-2927\(11\)60073-4](https://doi.org/10.1016/S1671-2927(11)60073-4)
- Riefler, J., & Koschier, E. H. (2009). Comparing Behavioural Patterns of Thrips *tabaci* Lindeman on Leek and Cucumber. *Journal of Insect Behavior*, 22(2), 111–120. <https://doi.org/10.1007/s10905-008-9158-8>
- Riley, D. G., Joseph, S. V., Srinivasan, R., & Diffie, S. (2011). Thrips Vectors of Tospoviruses. *Journal of Integrated Pest Management*, 2(1), I1–I10. <https://doi.org/10.1603/IPM10020>
- Robb, K. L. (1989). *Analysis of Frankliniella occidentalis (Pergande) as a pest of floricultural crops in California greenhouses* [PhD thesis]. University of California.
- Rodrigues, A. S., Botina, L., Nascimento, C. P., Gontijo, L. M., Torres, J. B., & Guedes, R. N. C. (2016). Ontogenic behavioral consistency, individual variation and fitness consequences among lady beetles. *Behavioural Processes*, 131, 32–39. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.08.003>
- Rotenberg, D., Baumann, A. A., Ben-Mahmoud, S., Christiaens, O., Dermauw, W., Ioannidis, P., Jacobs, C. G. C., Vargas Jentsch, I. M., Oliver, J. E., Poelchau, M. F. & mtsai (2020). Genome-enabled insights into the biology of thrips as crop pests. *BMC Biology*, 18(1), 142. <https://doi.org/10.1186/s12915-020-00862-9>
- Rotenberg, D., Jacobson, A. L., Schneeweis, D. J., & Whitfield, A. E. (2015). Thrips transmission of tospoviruses. *Current Opinion in Virology*, 15, 80–89. <https://doi.org/10.1016/j.coviro.2015.08.003>
- Rugman-Jones, P. F., Hoddle, M. S., & Stouthamer, R. (2010). Nuclear-Mitochondrial Barcoding Exposes the Global Pest Western Flower Thrips (Thysanoptera: Thripidae) as Two Sympatric Cryptic Species in Its Native California. *Journal of Economic Entomology*, 103(3), 877–886. <https://doi.org/10.1603/EC09300>
- Sakimura, K. (1932). Life History of Thrips *Tabaci* L. on *Emilia Sagittata* and Its Host Plant Range in Hawaii. *Journal of Economic Entomology*, 25(4), 884–891. <https://doi.org/10.1093/jee/25.4.884>
- Sakimura, K. (1937). The Life and Seasonal Histories of Thrips *tabaci* Lind. in the Vicinity of Tokyo, Japan. *Oyodobutu Zasshi*, 9(1), 1–24.
- Sakimura, K. (1963). *Frankliniella fusca*, an additional vector for the tomato spotted wilt virus, with notes on Thrips *tabaci*, another vector. *Phytopathology*, 53, 412–415.
- Scholthof, K. G., Adkins, S., Czosnek, H., Palukaitis, P., Jacquot, E., Hohn, T., Hohn, B., Saunders, K., Candresse, T., Ahlquist, P. & mtsai (2011). Top 10 plant viruses in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, 12(9), 938–954. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2011.00752.x>
- Shelton, A. M., Plate, J., & Chen, M. (2008). Advances in Control of Onion Thrips (Thysanoptera: Thripidae) in Cabbage. *Journal of Economic Entomology*, 101(2), 438–443. <https://doi.org/10.1093/jee/101.2.438>

- Shelton, A. M., Wilsey, W. T., & Schmaedick, M. A. (1998). Management of Onion Thrips (Thysanoptera: Thripidae) on Cabbage by Using Plant Resistance and Insecticides. *Journal of Economic Entomology*, 91(1), 329–333. <https://doi.org/10.1093/jee/91.1.329>
- Sirrine, F. A., & Lowe, V. H. (1894). Insects affecting late cabbage. *New York Agricultural Experiment Station Bulletin*, 83(1), 657–684.
- Sobel, J. M., Chen, G. F., Watt, L. R., & Schemske, D. W. (2010). The biology of speciation. *Evolution*, 64(2), 295–315. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00877.x>
- Sogo, K., Miura, K., Aizawa, M., Watanabe, T., & Stouthamer, R. (2015). Genetic structure in relation to reproduction mode in Thrips tabaci (Insecta: Thysanoptera). *Applied Entomology and Zoology*, 50(1), 73–77. <https://doi.org/10.1007/s13355-014-0306-7>
- Stafford, C. A., Walker, G. P., & Ullman, D. E. (2011). Infection with a plant virus modifies vector feeding behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(23), 9350–9355. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100773108>
- Strzyzewski, I., Funderburk, J., & Martini, X. (2023). Specificity of vectoring and non-vectoring flower thrips species to pathogen-induced plant volatiles. *Journal of Pest Science*, 96(2), 441–449. <https://doi.org/10.1007/s10340-022-01588-z>
- Stumpf, C. F., & Kennedy, G. G. (2005). Effects of tomato spotted wilt virus (TSWV) isolates, host plants, and temperature on survival, size, and development time of *Frankliniella fusca*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 114(3), 215–225. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2005.00251.x>
- Stumpf, C. F., & Kennedy, G. G. (2007). Effects of tomato spotted wilt virus isolates, host plants, and temperature on survival, size, and development time of *Frankliniella occidentalis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 123(2), 139–147. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2007.00541.x>
- Tabachnik, B. G., & Fidell, L. S. (2007). *Using Multivariate Statistics* (5. kiad.). Pearson Education/Allyn and Bacon.
- Terry, I. (1997). Host Selection, Communication and Reproductive Behaviour. In T. Lewis (Szerk.), *Thrips as Crop Pests* (o. 65–118). CAB International.
- Terry, I., & Schneider, M. (1993). Copulatory behavior and mating frequency of the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Insecta: Thysanoptera). (Advances in Thysanopterology). *Journal of Pure and Applied Zoology*, 4, 339–354.
- Terry, L. I., & Dyreson, E. (1996). Behavior of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) within Aggregations, and Morphometric Correlates of Fighting. *Annals of the Entomological Society of America*, 89(4), 589–602. <https://doi.org/10.1093/aesa/89.4.589>
- Terry, L. I., & Gardner, D. (1990). Male mating swarms in *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Insect Behavior*, 3(1), 133–141. <https://doi.org/10.1007/BF01049200>
- Toda, S., & Murai, T. (2007). Phylogenetic analysis based on mitochondrial COI gene sequences in Thrips tabaci Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) in relation to reproductive forms and geographic distribution. *Applied Entomology and Zoology*, 42(2), 309–316. <https://doi.org/10.1303/aez.2007.309>
- Tomitaka, Y., Abe, H., Sakurai, T., & Tsuda, S. (2015). Preference of the vector thrips *Frankliniella occidentalis* for plants infected with thrips-non-transmissible Tomato spotted wilt virus. *Journal of Applied Entomology*, 139(4), 250–259. <https://doi.org/10.1111/jen.12165>
- Toon, A., Daghli, G. J., Ridley, A. W., Emery, R. N., Holloway, J. C., & Walter, G. H. (2016). Random Mating Between Two Widely Divergent Mitochondrial Lineages of *Cryptolestes*

- ferrugineus* (Coleoptera: Laemophloeidae): A Test of Species Limits in a Phosphine-Resistant Stored Product Pest. *Journal of Economic Entomology*, 109(5), 2221–2228.
<https://doi.org/10.1093/jee/tow178>
- Ullman, D. E., Sherwood, J. L., & German, T. L. (1997). Thrips as Vectors of Plant Pathogens. In *Thrips as Crop Pests* (o. 539–565). CAB International.
- van de Wetering, F., Goldbach, R., & Peters, D. (1996). Tomato spotted wilt tospovirus ingestion by first instar larvae of *Frankliniella occidentalis* is a prerequisite for transmission. *Phytopathology*, 86, 900–905.
- van de Wetering, F., Hulshof, J., Posthuma, K., Harrewijn, P., Goldbach, R., & Peters, D. (1998). Distinct feeding behavior between sexes of *Frankliniella occidentalis* results in higher scar production and lower tospovirus transmission by females. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 88(1), 9–15. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1998.00340.x>
- van de Wetering, F., van der Hoek, M., Goldbach, R., & Peters, D. (1999). Differences in tomato spotted wilt virus vector competency between males and females of *Frankliniella occidentalis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 93(1), 105–112. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1999.00567.x>
- van der Kooij, C. J., & Schwander, T. (2014). On the fate of sexual traits under asexuality. *Biological Reviews*, 89(4), 805–819. <https://doi.org/10.1111/brv.12078>
- Vershinina, A. O., & Kuznetsova, V. G. (2016). Parthenogenesis in Hexapoda: Entognatha and non-holometabolous insects. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 54(4), 257–268. <https://doi.org/10.1111/jzs.12141>
- Vierbergen, G., Kucharczyk, H., & Kirk, W. D. J. (2010). A key to the second instar larvae of the Thripidae of the Western Palaearctic region (Thysanoptera). *Tijdschrift voor Entomologie*, 153(1), 99–160.
- Vierbergen, G., & Mantel, W. R. (1991). Contribution to the knowledge of *Frankliniella schultzei* (Thysanoptera: Thripidae). *Entomologische berichten*, 51(1), 7–12.
- Webster, K. W., Cooper, P., & Mound, L. A. (2006). Studies on Kelly's citrus thrips, *Pezothrips kellyanus* (Bagnall) (Thysanoptera: Thripidae): sex attractants, host associations and country of origin. *Australian Journal of Entomology*, 45(1), 67–74. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.2006.00508.x>
- Westmore, G. C., Poke, F. S., Allen, G. R., & Wilson, C. R. (2013). Genetic and host-associated differentiation within *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) and its links to Tomato spotted wilt virus-vector competence. *Heredity*, 111(3), 210–215. <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.39>
- Whitfield, A. E., Ullman, D. E., & German, T. L. (2005). Tospovirus-Thrips Interactions. *Annual Review of Phytopathology*, 43(1), 459–489. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.43.040204.140017>
- Wijkamp, I., Goldbach, R., & Peters, D. (1996a). Propagation of tomato spotted wilt virus in *Frankliniella occidentalis* does neither result in pathological effects nor in transovarial passage of the virus. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 81(3), 285–292. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1996.00098.x>
- Wijkamp, I., & Peters, D. (1993). Determination of the Median Latent Period of Two Tospoviruses in *Frankliniella occidentalis*, Using a Novel Leaf Disk Assay. *Phytopathology*, 83, 986–991.
- Wijkamp, I., van de Wetering, F., Goldbach, R., & Peters, D. (1996b). Transmission of tomato spotted wilt virus by *Frankliniella occidentalis* median acquisition and inoculation access period. *Annals of Applied Biology*, 129(2), 303–313. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1996.tb05753.x>

- Wijkamp, I., van Lent, J., Kormelink, R., Goldbach, R., & Peters, D. (1993). Multiplication of tomato spotted wilt virus in its insect vector, *Frankliniella occidentalis*. *Journal of General Virology*, 74(3), 341–349. <https://doi.org/10.1099/0022-1317-74-3-341>
- Wiley, E. O. (1978). The Evolutionary Species Concept Reconsidered. *Systematic Zoology*, 27(1), 17–26. <https://doi.org/10.2307/2412809>
- Wolfenbarger, D., & Hibbs, E. T. (1958). Onion Thrips (*Thrips tabaci* Lind.) Infesting Cabbage. *Journal of Economic Entomology*, 51(3), 394–396. <https://doi.org/10.1093/jee/51.3.394>
- Wongnikong, W., Van Brunschot, S. L., Hereward, J. P., De Barro, P. J., & Walter, G. H. (2020). Testing mate recognition through reciprocal crosses of two native populations of the whitefly *Bemisia tabaci* (Gennadius) in Australia. *Bulletin of Entomological Research*, 110(3), 328–339. <https://doi.org/10.1017/S0007485319000683>
- Wu, S., Xing, Z., Ma, T., Xu, D., Li, Y., Lei, Z., & Gao, Y. (2021). Competitive interaction between *Frankliniella occidentalis* and locally present thrips species: A global review. *Journal of Pest Science*, 94(1), 5–16. <https://doi.org/10.1007/s10340-020-01212-y>
- Wu, X., Xu, S., Zhao, P., Zhang, X., Yao, X., Sun, Y., Fang, R., & Ye, J. (2019). The Orthospovirus nonstructural protein NSs suppresses plant MYC-regulated jasmonate signaling leading to enhanced vector attraction and performance. *PLOS Pathogens*, 15(6), e1007897. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1007897>
- Zawirska, I. (1976). Untersuchungen über zwei biologische Typen von *Thrips tabaci* Lind. (Thysanoptera: Thripidae) in der VR Polen. *Archiv für Phytopathologie und Pflanzenschutz*, 12(6), 411–422.
- Zhang, D.-X., & Hewitt, G. M. (1996). Assessment of the universality and utility of a set of conserved mitochondrial COI primers in insects. *Insect Molecular Biology*, 6(2), 143–150. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2583.1997.tb00082.x>
- Zhang, P.-J., Zhu, X.-Y., & Lu, Y.-B. (2011). Behavioural and chemical evidence of a male-produced aggregation pheromone in the flower thrips *Frankliniella intonsa*. *Physiological Entomology*, 36(4), 317–320. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2011.00796.x>
- Zheng, X., Chen, Y., Zhao, L., Chen, Y., Zheng, L., Zheng, K., Mu, Y., Zhao, X., Gao, Y., & Zhang, J. (2019). Tripartite interactions between jasmonic/salicylic acid pathways, western flower thrips, and thrips-transmitted tomato zonate spot virus infection in *Capsicum annuum*. *Arthropod-Plant Interactions*, 13(2), 289–297. <https://doi.org/10.1007/s11829-019-09683-2>
- Zheng, X., Zhang, J., Chen, Y., Dong, J., & Zhang, Z. (2014). Effects of *Tomato zonate spot virus* Infection on the Development and Reproduction of Its Vector *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Florida Entomologist*, 97(2), 549–554. <https://doi.org/10.1653/024.097.0228>
- Zsembery S., Pataki E. (2000). *A cukorrépa kártevői*. In: 4231 Kiadó, Budapest.

2. Melléklet

A párosodási vizsgálatainkhoz tartozó előzetes statisztikai vizsgálat eredményei

A párosodási folyamat adott lépését teljesítő párok relatív gyakorisága a kontroll tripsz párosításokban annak függvényében, hogy mindkét egyed először volt-e használva a vizsgálatban, vagy sem (vagyis vagy az egyik vagy mindkét egyedet egy korábbi kereszt párosításban is használtuk). A p értékek Fisher-féle egzakt próbával kerültek kiszámításra 2×2-es kontingencia-táblák segítségével.

Párosodási folyamat lépése	T♀ + T♂			L1♀ + L1♂			L2♀ + L1♂		
	Mindkét egyed először volt használva	Az egyik vagy mindkét egyedet egy korábbi kereszt párosításban is használtuk	p érték	Mindkét egyed először volt használva	Az egyik vagy mindkét egyedet egy korábbi kereszt párosításban is használtuk	p érték	Mindkét egyed először volt használva	Az egyik vagy mindkét egyedet egy korábbi kereszt párosításban is használtuk	p érték
Találkozás	75 % (n = 12)	50 % (n = 30)	= 0,128	90 % (n = 10)	70 % (n = 23)	= 0,212	80 % (n = 15)	77 % (n = 26)	= 0,572
Párosodás (az összes párosítást figyelembe véve)	67 % (n = 12)	47 % (n = 30)	= 0,204	80 % (n = 10)	65 % (n = 23)	= 0,339	53 % (n = 15)	54 % (n = 26)	= 0,614
Párosodás (csak azokat a párosításokat figyelembe véve, ahol találkozás történt)	89 % (n = 9)	93 % (n = 15)	= 0,620	89 % (n = 9)	94 % (n = 16)	= 0,600	67 % (n = 12)	70 % (n = 20)	= 0,573

3. Melléklet

A párosodási viselkedéshez kapcsolódó, tripszek által mutatott magatartásformák definíciója

Érzékelés: A párosodási folyamat első lépése; az egyedek elég közel vannak egymáshoz (nagyjából 1 mm-re egymástól), hogy érzékeljék egymást, és legalább egyikük magatartásában egyértelmű változás figyelhető meg.

Kontaktus: A párosodási folyamat második lépése; az egyedek fizikai kontaktusba kerülnek egymással, függetlenül attól, hogy melyik egyed érinti meg a másikat.

Nőstény hátára mászás: A párosodási folyamat harmadik lépése; a hím tripsz elkezd a nőstény hátára mászni.

Potroh aláhajlítás: A párosodási folyamat negyedik lépése; a hím tripsz már a nőstény hátára mászást követően elkezd a potrohát a nőstény potroha alá hajlítani.

Párosodás: A párosodási folyamat ötödik lépése; a hím és nőstény tripszek potrohvégeinek huzamosabb ideig tartó összekapcsolódása, ami egyértelműen a genitáliák összekapcsolódására utal.

Újrapárosodás: A tízperces megfigyelési időszakon belül ugyanazon pár tagjai között létrejött újabb párosodás, mely során az egyedek a párosodási folyamat lépéseit ismét teljesítik.

Találkozás: Minden olyan interakció a pár tagjai között, amiben legalább a párosodási folyamat első lépése (érezékelés) megfigyelhető. Bár nem szükséges feltétel, de a találkozás gyakran rögtön kontaktussal kezdődik. Az adott találkozás véget ér, ha a tripszek vagy legalább 2 mm-re eltávolodnak egymástól anélkül, hogy egyértelmű jelét mutatnák annak, hogy keresik egymást, vagy esetleg ennél közelebb maradhatnak, ebben az esetben azonban egymás érzékelésének jele nem látható. A találkozás – mint esemény(sor) – a tízperces megfigyelési időszakon belül több, egymástól független alkalommal is előfordulhat.

Melyik fél közelíti meg a másikat: A másik tripsz felé közelítő egyed neme. Az erre vonatkozó megfigyeléseink adatait három kategóriába csoportosítottuk: a hím közelítette meg a nőstényt, a nőstény a hímét, vagy mindketten közelítettek egymás felé.

Kontaktus pozíció: A hím és a nőstény tripsz helyzete a kontaktus során. Az erre vonatkozó megfigyeléseink adatait három kategóriába csoportosítottuk: a csápok érnek össze, a nőstény érinti csápjával a hím testét (torát vagy potrohát), a hím érinti csápjával a nőstény testét (torát vagy potrohát).

Nőstény elutasító viselkedése: A nőstény a potrohát felfelé és lefelé hajlítja, emeli, akár egymás után több alkalommal, mikor a hím hozzáér vagy próbál a hátára mászni.

Hím elutasító viselkedése: A hím elkezd a nőstény hátára mászni, azonban nem folytatja a párosodási folyamat lépéseit, hanem vagy azonnal, vagy néhány másodperc elteltével visszafordul, illetve le is mászik a nőstény hátáról.

Hím azonosító viselkedése: A hím a nőstény közelében rövid időre mozdulatlaná válik, abbamarad a sétálás/futás, valamint a csápjainak mozgatása, melyeket általában viszonylag magasan tart.

Menekülés: Az adott találkozás végén az egyed elszaladva, izgatottan távozik, mely általában egy hirtelen magatartásváltozás eredménye. A menekülésnek – mint viselkedési kategóriának – ellentéte, ha a találkozás végén a tripsz nyugodtnak tűnve távozik, pl. csak elsétál, kereső magatartást mutat, vagy akár csak egyhelyben marad.

11. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Köszönöm mindazoknak a kollégáknak, akiknek szakmai segítsége nélkül ez a dolgozat nem jöhetett volna létre. Külön köszönöm: Dr. Almási Asztériának, Dr. Borbély Csabának, Dr. Fail Józsefnek, Dr. Farkas Péternek, Dr. Hári Katalinnak, Dr. Karacs-Végh Anitának, Koczor Ádámnak, Dr. Korányi Dávidnak, Dr. Ladányi Mártának, Roberto Carlos Loreda Varela-nak, Dr. Markó Viktornak, Dr. Mezőfi Lászlónak, Dr. Péntes Bélának, Dr. Petróczy Mariettának, Reiter Dánielnek, Dr. Salánki Katalinnak, Saliga Rebekának, Dr. Sáray Rékának, Schmidtka Zsuzsának, Sojnóczki Annamáriának, Dr. Szabó Árpádnak, Dr. Szabó Krisztinának, Szántó Fruzsina Veronikának, Dr. Szénási Ágnesnek, Dr. Tóth Annamáriának, Dr. Tóth Ferencnek, Dr. Varga Ákosnak és Dr. Vének Gábornak (†). Köszönöm!

.