

אוניברסיטת בר-אילן

השפעת גורמים פיסיולוגיים וסביבתיים על תגובת זבוב הדלועיים

לנדיפי פונדקאי *Dacus ciliatus* (Loew)

אמיר דקל

עבודה זו מוגשת כחלק מהדרישות לשם קבלת תואר מוסמך במסלול בוטניקה

בפקולטה למדעי החיים ע"ש מינה ואבררד גודמן, אוניברסיטת בר-אילן

עבודה זו נעשתה בהדרכתם של :

ד"ר ויקטוריה סורוקר

המחלקה לאנטמולוגיה, המכון להגנת הצומח,
מנהל המחקר החקלאי, מרכז וולקני, בית דגן.

פרופ' רפאל פרל-טרבס

הפקולטה למדעי החיים ע"ש מינה ואבררד גודמן,
אוניברסיטת בר-אילן.

הבעת תודה

עבודה זו לא הייתה נכתבת לולא עזרתם, נדיבותם ותמיכתם של אנשים טובים.

ראשית, תודה לבורא העולם שנטע בי את הכוחות הנפשיים להתגבר על הקשיים הרבים במהלך כתיבת העבודה וביצוע המחקר והביאני לסיימו על הצד הטוב ביותר.

תודה לד"ר **ליאוניד אנשלבניץ** ז"ל היקר, על שתמך וסייע בפתרונות טכניים דגולים ורבים, ועל הדרכתו המקצועית, הסבלנית והחברית בלימוד והבנת שיטת האלקטרואנטנוגרם. בצער רב, נפטר בטרם עת. תהא נשמתו צרורה בצרור החיים.

תודה עמוקה למנחה היקרה והסבלנית שלי, ד"ר **ויקטוריה סורוקר**, על האמון שנתנה בי וקיבלה אותי תחת הדרכתה, על מסירותה הנדירה, על שהנחילה בי מקצועיות בלתי מתפשרת, על שלא חסכה ממני ביקורות והערות וגם לא מעט שבחים בכל שלב ומשימה, כולל בהכנת הכרזות לכנסים החברה האנטומולוגית, על היחס האמהי שחלקה לי, על האיכפתיות והדאגה כלפיי, ומעל הכל, על שבנתה ממני בן אדם לפני שעיצבה אותי כחוקר. אני מודה לה מכל הלב.

תודה מיוחדת למנחה המסור שלי, **פרופ' רפאל פרל-טרבס**, על תמיכתו האדיבה והמקצועית לכל אורך הדרך.

תודה **לאסתר נמני-לביא**, על הדרכתה המקצועית והאישית בגידול וטיפול זבוב הדלועיים, ועל אספקה רציפה של גלמים של הזבוב גם כאשר היה לחץ של מחסור.

תודה לד"ר **דוד נסטל ולד"ר פוליכרוניס רמפולאקיס (Dr. Polychronis Rempoulakis)**, על הסיוע בהבנתם וביצועם של המבחנים הסטטיסטיים וניתוח תוצאות הניסויים, ועל תרומתם של עצות רבות במהלך המחקר.

תודה **לסעדיה רנה**, איש יקר מאוד וחבר טוב, על שחלק מניסיונו העשיר כדי לעזור בכל צרה, ועל פירות הסברס, המנגו, הפפאיה ועוד שתמיד הביא לי בנדיבות רבה.

תודה לכל חברי המעבדה, **נורית אליאש, רעות מדר, אלונה קלייניאן, ד"ר שי ברקן, וד"ר ניטין קומר סינג (Dr. Nitin Kumar Singh)**, כל אחד ואחת בתרומתו האדיבה והתומכת.

תודה לכל חבריי הרבים והטובים על סבלנותם והיותם לצידי תמיד.

ואחרונים חביבים, מוקיר אני תודה חמה ולבבית לאבי, מורי ורבי, **אליהו**, לאמי, מורתני, **אילנה**, ולאחותי, **אורנית**, על שגידלו אותי להיות מי שאני. תמיכתכם הייתה החשובה ביותר.

תוכן עניינים

א	1. תקציר	13
ג	2. רשימת קיצורים	13
13	3. מבוא	13
13	3.1. סקירה על זבוב הדלועיים	13
13	3.1.1. תאור כללי	13
13	3.1.2. תפוצה	13
14	3.1.3. אפיון מורפולוגי של הבוגר	14
14	3.1.4. מערכת המין הנקבית	14
15	3.1.5. מחזור חיים	15
16	3.1.6. חשיבות כלכלית	16
16	3.1.7. דרכי התמודדות עם המזיק	16
17	3.2. היבטים ביולוגיים בממשק זבובי פירות	17
17	3.2.1. נדיפים מושכים כאמצעי לזיהוי פונדקאי עבור זבובי פירות	17
18	3.2.2. איתור וזיהוי נדיפים מושכים	18
19	3.2.3. השפעות פיסיולוגיות וסביבתיות על התנהגות זבובי פירות	19
20	3.3. היפותיזת המחקר	20
23	4. מטרת המחקר וחשיבותו	23
25	5. שיטות וחומרים	25
25	5.1. גידול זבוב הדלועיים וחלוקה לקבוצות ניסוי	25
25	5.2. בדיקת חישת נדיפים	25
28	5.3. מבחן התנהגות בחירה	28
28	5.4. בדיקת בשלות שחלות ונוכחות זרע באיברי אגירה	28
29	5.5. ניתוח סטטיסטי	29
31	6. תוצאות	31
31	6.1. חישת נדיפי פונדקאי	31
31	6.1.1. תלות תגובת המחוש בכמות החומר	31
31	6.1.2. סף חישה של המחוש	31
32	6.1.3. כמות מזערית לקבלת עוצמת תגובת מחוש מירבית	32
32	6.1.4. עוצמת תגובת המחוש ל- $1 \mu\text{g}$ ו- $100 \mu\text{g}$ נדיפי פונדקאי	32
46	6.2. שיעור בחירת נדיף פונדקאי	46
49	6.3. רמת התפתחות השחלות	49
53	7. דיון	53
63	8. רשימת ספרות	63
71	9. נספחים	71
I	10. תקציר באנגלית	I

תקציר

זבוב הדלועיים, *Dacus ciliatus* (Loew) (Diptera: Tephritidae), מהווה מזיק קשה בעיקר לגידולי דלועיים. זבוב זה חדר לישראל ממצרים ב-1992, התפשט מאז לכל הארץ, ונחשב בארצנו כמזיק החקלאי השני בחשיבותו במשפחת זבובי הפירות אחרי זבוב הפירות הים-תיכוני (*Ceratitis capitata*). נקבת הזבוב מטילה את ביציה לתוך הפרי, מהן מתפתחות רימות הגורמות לפגיעה ישירה בפרי ומסבות נזק כבד לגידולים בארץ ובעולם מדי שנה.

במסגרת מגמה עולמית לצימצום השימוש ברעלים כימיים, החל תהליך לפיתוח שיטת ניטור והדברה ספציפית לזבוב על בסיס מערכת משיכה וקטילה. כיוון שפרומונים של הזבוב אינם ידועים בשלב זה, ולא נמצאו חומרים סינטטיים מושכים, הכיוון הנוכחי הינו שימוש בנדיפים המשתחררים מפירות פונדקאים ספציפיים לזבוב, לשם הרכבת תכשיר משיכה ייחודי. מספר נדיפים מאיסוף אווירה של פרי המלון (פונדקאי של הזבוב) זוהו ונמצאו מושכים את זבוב הדלועיים בניסוי מעבדה, אך עדיין יש צורך לחקור לעומק את הגורמים המשפיעים על התנהגות חישת הפונדקאי והמשיכה של זבוב הדלועיים.

התנהגות של חרק הינה תוצאה של תגובה לגירויים – אותות מהסביבה החיצונית, הנקלטים, בין היתר, באמצעות המחוש, ואותות פנימיים פיסיוולוגיים (למשל בשלות מינית). תמורות פיסיוולוגיות עשויות להשפיע ישירות על תפקודו של המחוש, ומתוך כך על יכולת חישת האותות החיצוניים, וכן, גם על המצב הפיסיוולוגי של האורגניזם, והתנהגות החרק תשתנה בהתאם. ככל הידוע, התלות בין התנהגות איתור ומשיכה לפונדקאי למצב הפיסיוולוגי והסביבתי של זבוב הדלועיים טרם נחקרה. השערתנו היא כי נקבת הזבוב תמשכנה אל הפונדקאי במיוחד כשהיא מוכנה להטלת ביצים, כלומר כשהביצים בשלות וטרם הטלה. הדבר יבוא לידי ביטוי הן בעוצמת תגובת מחוש ורגישות מחוש גבוהים יותר, והן ברמת ההתנהגות – שיעור משיכה לנדיפי פונדקאי גבוה יותר. זכרי הזבוב, לעומת זאת, יתכן ואינם משנים את תגובתם לנדיפי פונדקאי לאחר הזדווגות, שכן על פי הסברה הרווחת, זבוב הדלועיים איננו מזדווג בפירות הפונדקאים אלא בצמחייה שמחוץ לשדות הדלועיים.

מטרת העבודה הנוכחית הייתה לחקור את השפעת הגיל, המצב הרבייתי ונוכחות פונדקאי על: (א) עוצמת תגובת מחוש זבוב הדלועיים לנדיפי פונדקאי וסף החישה של המחוש, בשני זוויגי הזבוב; (ב) יכולת הנקבות לזהות לאתר ולבחור נדיף פונדקאי על פני ממש ביקורת; (ג) גודל מטען הביצים הבשלות בשחלות הנקבות. בהתאם לממצאים שהתקבלו מחקר השפעת הגורמים הפיסיוולוגיים והסביבתיים שלעיל על פרמטרים אלו, נבחנה מידת הקשר בין חישת נדיפי פונדקאי (תפקוד המחוש) ומידת בשלות שחלות (המצב הפיסיוולוגי), לבין מידת העדפת הנדיפים ע"י זבוב הדלועיים (התגובה ההתנהגותית).

הזבובים הנבדקים היו משני הזוויגים, בתולים ומזוויגים, בני 3-5, 7-9, 11-13, ו-15-17 ימים (מאז הגיחה מהגולם), שנחשפו לפונדקאי (פרי הקישוא) ושלא נחשפו – סה"כ 32 קבוצות ניסוי. תגובת מחוש של זבובים מכל קבוצות הניסוי (עוצמה וסף רגישות) נבחנה באמצעות מערכת אלקטרואנטנוגרם (EAG) – מערכת הרושמת את התגובה האלקטרופיסיוולוגית של מחוש החרק בתגובה לחשיפה לחומרים ספציפיים אליהם יש קולטנים במחוש החרק. עוצמת תגובת המחוש נמדדה עבור ארבעה נדיפי פונדקאי: (I) octanyl acetate, (II) (Z)-3-octenyl acetate, (III) hexanyl acetate, (IV) (Z)-3-hexenyl acetate. עבור כל נדיף נמדדה העוצמת התגובה עבור ששה מינונים (1 ng, 10 ng, 100 ng, 1 µg, 10 µg, ו-100 µg). יכולת בחירת נדיפי פונדקאי נבחנה באמצעות מבחן התנהגות עם שתי-אפשרויות בחירה (two-choice bioassay). מבחן זה נעשה עם קבוצות הניסוי של הנקבות בלבד, ומדד את שיעור הנקבות שהעדיפו פיתיון של 1 µg של אחד מנדיפי הפונדקאי (octanyl acetate מומס ב-100 µl

n-hexane), ואת שיעורן של אלו שהעדיפו פיתיון ביקורת (ממס בלבד באותו הנפח). במסגרת בדיקת גודל מטען הביצים, המבטא את מצב בשלות השחלות של נקבות הזבוב, הוגדרו שלוש דרגות התפתחות של שחלות: (א) שחלות לא מפותחות, החסרות ביצים בשלות; (ב) שחלות במצב התפתחות ביניים, המכילות פחות מחמש ביצים בשלות; (ג) שחלות בשלות, המכילות לפחות חמש ביצים בשלות והמעידות על בגרות מינית. מכל קבוצת ניסוי נלקח מדגם לבדיקת מטען הביצים, ונקבע השיעור היחסי של שלושת דרגות ההתפתחות בכל קבוצה.

ממצאי עבודה זו מעידים כי הגורמים העיקריים המשפיעים על תגובת זבוב הדלועיים לנדיפי פונדקאי הם הזדווגות והיעדר חשיפה לפונדקאי. ממדידות תגובת המחוש נמצא כי סף החישה של מחושי נקבות צעירות שלא נחשפו לפונדקאי גבוהה בתולות לעומת המזווגות. לעומת זאת, עם החשיפה לפונדקאי משתנה המגמה כך שֶסָף החישה בנקבות הצעירות שהזדווגו גבוה יותר מזה של הבתולות. עוצמת תגובת המחוש, בניגוד לסף החישה, לא משתנה כתוצאה מהזדווגות או מנוכחות הפונדקאי. בניסויי הבחירה ניתן להבחין כי בעקבות הזדווגות והיעדר פונדקאי שיעור משיכתן של נקבות זבוב הדלועיים לנדיפי פונדקאי עולה משמעותית, תוך התאמה לממצאים בנוגע לסף החישה. הנקבות המזווגות בוחרות בבירור בנדיף ואילו הבתולות לא מראות העדפה כלשהי בין הנדיף לבין הביקורת. בדומה לנקבות, מחושי הזכרים הצעירים שלא נחשפו לפונדקאי הראו גם כן סף חישה גבוה כשהיו "בתולים", לעומת כאשר היו הם "מזווגים". אך בשונה מהנקבות, המגמה לא השתנתה בעקבות החשיפה לפונדקאי, כך שסף החישה של מחוש ה"בתולים" נשאר גבוה מזה של ה"מזווגים". עוצמת תגובת מחושי זכרים שאינם נחשפו לפונדקאי לא משתנה בהשפעת הזדווגות אלא בגיל מאוחר, בו לזכרים ה"מזווגים" עוצמת תגובת מחוש גבוהה יותר ביחס ל"בתולים". מנגד, בעקבות החשיפה לפונדקאי, עוצמת התגובה של ה"בתולים" גבוהה יותר מזו של ה"מזווגים" בגילאים צעירים בלבד. בהשוואת עוצמת תגובת המחוש בין הזכרים לנקבות, לזכרי הזבוב עוצמת התגובה גבוהה יותר. מבדיקת מטען הביצים נראה כי פרמטר זה אינו מהווה גורם השפעה מרכזי על התנהגות איתור הפונדקאי.

השינויים ברגישות מחושי הנקבות לנדיפי פונדקאי ובהתנהגות משיכתן אליהם תואמים ביניהם: עליה הן ברגישות המחוש והן בשיעור הבחירה בריח הפונדקאי, בעקבות הזדווגות והיעדר חשיפה מוקדמת לפרי. הקבלה זו תואמת להשערה כי נקבות מזווגות מחפשות להטיל את הביצים המופרות בפונדקאי מתאים שטרם פגשו. הקבלה זו אף מרמזת כי ההצטיינות באיתור הפונדקאי נובעת מהשיפור בתפקוד המחוש. לעומת זאת, כאשר הנקבות "זוכות" בפונדקאי ומטילות את ביציהן, "אובד הצורך" לאתר פונדקאי להטלה, ולכן, רגישות המחוש של נקבות אלו נמוך וכך גם משיכתן אל נדיפי הפונדקאי. הממצא לפיו רגישות המחוש הגבוהה דווקא בזכרים ה"מזווגים" מרמז אולי על התנהגות הגנה על בת הזוג בשעה שמגיעה היא להטיל ביצים.

הממצא לפיו רגישות המחוש עצמו משתנה בין נקבות בתולות למזווגות מרמז כי ההבדל בשיעור המשיכה לנדיפי פונדקאי (התנהגות הבחירה) בין נקבות בתולות שלא נחשפו לפונדקאי לבין אלו המזווגות נובע משינויים בתפקוד תאי החישה במחוש עצמו, בנוסף, אם בכלל, לשינויים באונת החישה במערכת העצבים המרכזית. עבודה זו, לפיכך, מהווה עדות לאפשרות של מודולציה בתפקוד תאי חישה פריפריים בהשפעת תמורות במצב הפיסיולוגי והסביבתי, דבר שלמיטב ידיעתנו טרם נצפה בזבובי פירות.

נקבות מזווגות שטרם הטילו ביצים הן אלו שנמשכות בשיעור הגבוה ביותר לנדיפי פונדקאי. נקבות אלה הן בגדר "מְחֹלְלוֹת הַנִּזְק" בהיבט החקלאי, ולפיכך, חובה על תכשיר הפיתיון של המלכודות להיות מכוון כלפיהן דווקא. נראה, אפוא, כי השימוש בנדיפי פונדקאי מתאים מאוד להרכבת תכשיר משיכה לזבוב הדלועיים בממשק ההדברה. שימוש בהרכב נדיפים נכון יוכל לשמש פיתיון יעיל הניתן ליישום במטרה ללכוד הזבוב מחוץ לשדות דלועיים. דרוש עדיין לחקור את יכולתם של נדיפים אחרים למשוך את הזבוב, את הכמות המיטבית בה הם מושכים, וכן, את יחס המינונים הנכון בין נדיפים אלו, על מנת ליצור בעתיד את הפיתיון הטוב ביותר.

רשימת קיצורים

EAG	–	Electroantennogram
ORNs	–	Olfactory Receptor Neurons
6Ac	–	hexanyl acetate
8Ac	–	octanyl acetate
(Z)-3-6Ac	–	(Z)-3-hexenyl acetate
(Z)-3-8Ac	–	(Z)-3-octenyl acetate
V	–	virgin
M	–	mated
ANOVA	–	Analysis Of Variance
RM ANOVA	–	Repeated Measures Analysis Of Variance

מבוא

סקירה על זבוב הדלועיים

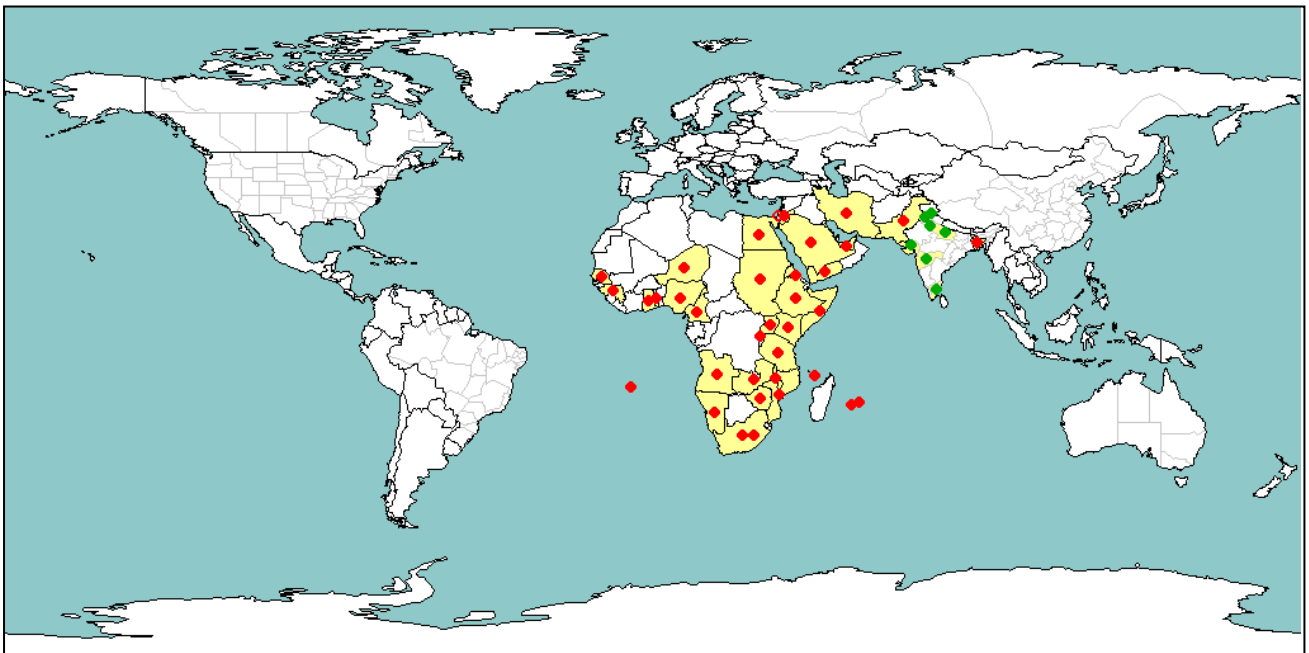
תאור כללי

זבוב הדלועיים *Dacus ciliatus* (Loew) נמנה עם משפחת Tephritidae (זבובי הפירות), תת-משפחה Dacinae (White and Elson-Harris 1992). זבוב זה מהווה מזיק קשה בעיקר לגידולי דלועיים, ומכאן שמו העממי "זבוב הדלועיים". זבוב זה נחשב כמזיק החקלאי השני בחשיבותו במשפחת זבובי הפירות אחרי זבוב הפירות היס-תיכוני, *Ceratitis capitata* (Weidmann), ומהווה איום על שוקי היצוא הישראלי של דלועיים ופירות נוספים (כמו פלפל) ומכאן חשיבותו הכלכלית הרבה.

תפוצה

מוצאו של זבוב הדלועיים הוא אפרוטרופי ותפוצתו כיום כוללת את כלל מדינות אפריקה (למעט אזור מערב Maghreb), מזרח אסיה (בנגלדש, הודו, פקיסטן וסרי לנקה), המזרח התיכון (מאיראן ועד ישראל), והאוקיינוס ההודי (מדגסקר והאי ראוניון (Réunion Island)) (Vayssières *et al.* 2008, Kumar *et al.* 2008, Ryckewaert *et al.* 2010). הזבוב הינו אאוריתרמי (יכול להתפתח במגוון רחב של טמפרטורה וגובה גיאוגרפי; (Ryckewaert *et al.* 2010).

בארץ, זבוב הדלועיים מוגדר כמין פולש. על פי הסברה הרווחת, זבוב הדלועיים חדר לישראל ממצרים ב-1992 תוך התרבות בפרי דלועי לא מוגדר שהועבר ע"י פועלים מתאילנד, הופיע לראשונה בקיבוץ נאות סמדר בנגב הדרומי, ומאז התפשט המזיק צפונה (מליחי 1998). בין הגורמים שסייעו להתפשטותו נמנים עושר בפונדקאים



איור 1: מפת תפוצה של זבוב הדלועיים. נקודות אדומות (•) מציינות תפוצה לאומית ונקודות ירוקות (•) מציינות תפוצה מחוזית. (מקור: EPPO A1 list, 2008)

באיזור הערבה ותנאים אקלימיים המתאימים להתפתחותו. בחמישה מיני דלועיים מסחריים דווח על נגיעות הזבוב – מלפפון (*Cucumis sativus*), אבטיח (*Citrullus lanatus*), מלון (*Cucumis melo*), קישוא (*Cucurbita pepo*) ודלעת (*Cucurbita moschata*) (מליחי 1998).

זבוב הדלועיים מסווג כמין אוליגופאגי (בעל מספר מועט של מינים פונדקאים; מליחי 1998). אף על פי שהוא מתמחה בתקיפת פירות ממשפחת הדלועיים, דיווחים שונים מעידים כי טווח הפונדקאים של זבוב הדלועיים רחב וכולל גם פירות שאינם דלועיים, כגון עגבנייה (*Lycopersicon esculentum*) (Munro 1984), פלפל (*Capsicum anuum*) (Kapoor 1993), שעועית (*Phaseolus vulgaris*) וכותנה (*Gossypium hirsutum*) (White and Elson- 1992). עם זאת, נמצאה העדפה ברורה של הדלועיים על פני עגבנייה או פלפל כמצע הטלה עבור נקבות הזבוב (מליחי 1998).

אפיון מורפולוגי של הבוגר



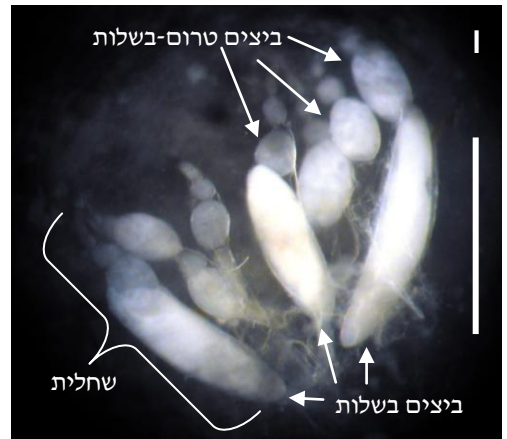
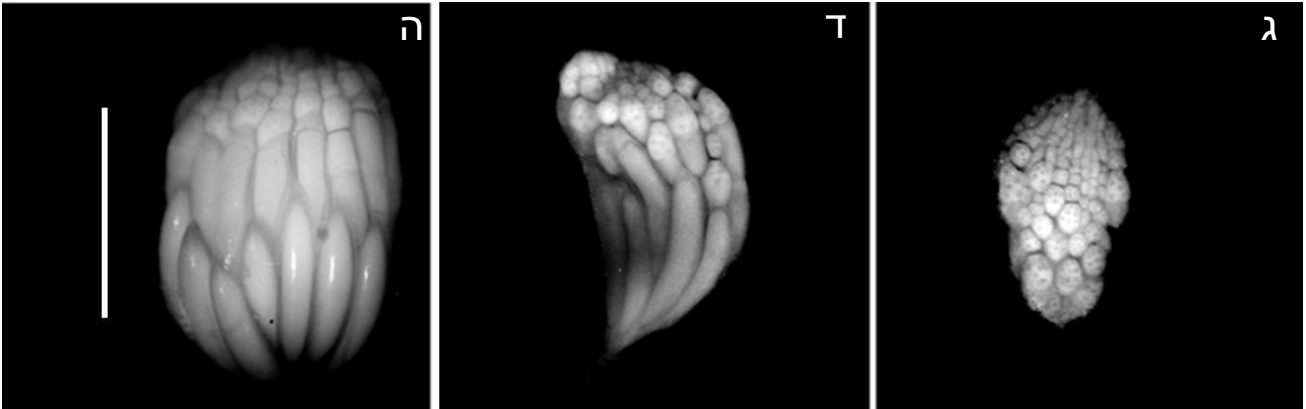
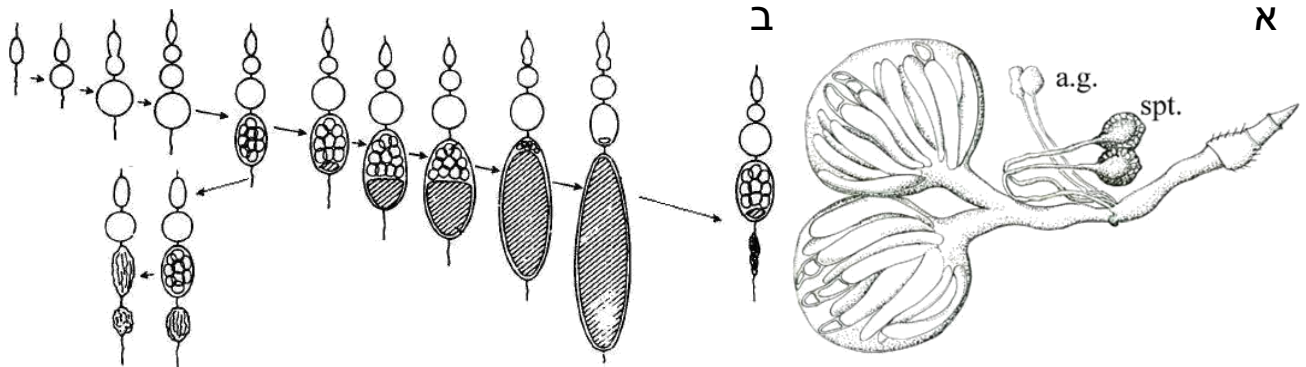
גודל נקבת הזבוב, כולל צינור ההטלה, הוא 6-7 מ"מ. הזכר בד"כ קטן מהנקבה במ"מ בודדים. צבע גוף הזבוב חום בהיר עם כתמים צהובים על פניו, חזהו ובטנו. ירך הרגל האמצעית צהובה-כתומה. לאורך השפה הקדמית של הכנף פס שחור רציף המתרחב בקצה המרוחק ויוצר כתם כהה בקצה הכנף. לזכר יש מסרק (pecten) בעל 11-15 זיפים משני צידי הגבית המאוחרת של הבטן. בשני הזוויגים כל פרקי הבטן מאוחים ונראים כמקשה אחת (סימן זיהוי לסוג *Dacus*; איור 2: זבוב הדלועיים (נקבה). קו קנה המידה: 1 מ"מ. (מקור: James et al. 2001)). מליחי 1998), אם כי הגבולות בין הפרקים ברורים (איור 2).

איור 2: זבוב הדלועיים (נקבה). קו קנה המידה: 1 מ"מ. (מקור: James et al. 2001)

מערכת המין הנקבית

בנקבות זבוב הדלועיים, כמו ברוב זבובי הפירות, מצויה מערכת מין המורכבת מזוג שחלות (ovaries) שמחוברות בזוג צינורות ביצים צידיים (lateral oviducts). צינורות אלו יוצאים מצינור הביצים התיכון (median oviduct) שבהמשכו חלל הנרתיק (vagina) והמסתיים בצינור ההטלה (ovipositor). מהנרתיק יוצאים ארבע צינורות. שניים מהם מובילים לשתי בלוטות עזר (accessory glands), שתפקידן לספק סביבת חיים נאותה לתאי המין, ושניים אחרים מובילים לשני איברי אגירת זרע (או כיסי הזרע) (spermathecae), איברים המשמשים לאחסון הזרע משעת תהליך ההזרעה ועד שעת תהליך ההפריה. איברי אגירה אלו מאפשרים השהיה בין שני התהליכים בשעה שתנאי הסביבה אינם מתאימים להטלת הביצים, כגון מחסור במזון (איור 3א). כל שחלה מכילה 10-20 "מחרוזות" הנקראות שחליות (ovarioles) (איורים 3ב, 3ג). שחליות הזבוב הן פוליטרופיות – מכילות תאי הזנה וגידול (nurse cells או trophocytes) המלווים את תאי הביצים (oocytes) בתהליך הבשלתן (vitellogenesis) (איורים 3ב-3ד) ונעלמים עם השלמת תהליך ההבשלה (איורים 3ב, 3ה). בקצה העליון של כל שחלית מצוי חוט תומך (terminal filament או suspensory filament), משם מתחילים להופיע גרמיונים (germarium) שבהם נוצרים תאי האם של הביציות (oogonia), ומהם נוצרים הן תא הביצה והן תאי ההזנה והגידול. לקראת הקצה התחתון של השחלית ניתן להבחין בביצה הבשלה כשהיא עטופה בקליפה אופיינית הנקראת קרום פוריון (chorion). לאחר הטלת הביצה מופיע גופיף צהוב (corpus luteum). כאשר תנאי הסביבה אינם מתאימים להטלה, מתרחש תהליך של ספיגת ביצים (oosorption) במטרה לקלוט חזרה את חומרי המזון

Flanders 1942, Bell and Bohm 1975, Fletcher 1978, Martínez) (איור 3) שהושקעו בהתפתחות הביצים (and Hernández-Ortiz 1997, Simmons 2013). על פי רוב, ביצים בשלות להטלה מופיעות לראשונה בשחלות זבוב הדלועיים בגיל 6 ימים (מיום ההגחה מהגולם), וכמו כן, ייצור הביצים בהן מתקיים עד למעלה מגיל 40. בטווח שבין גילאים אלה, משך זמן תהליך יצירת הביצים לאחר התרחשות אירוע הטלה הוא כ- 48 שעות (מליחי 1998).



איור 3: מערכת הרבייה הנקבית של זבובי פירות. א: איברי המערכת. שני האיברים דמויי "כדור" משמאל הן השחלות, a.g. – בלוטות עזר, spt. – איברי אגירת זרע (מקור: Twig and Yuval 2005); ב: רצף שלבי היווצרות הביצים בשחליות. בשלב שבקצה הימני מופיע גופיף צהוב המעיד על הטלת הביצה. שני השלבים בשורה השנייה מעידים על ספיגת הביצים (מקור: Fletcher 1978); ג-ה: דרגות התפתחות של שחלת זבוב הפירות הקריבי *Anastrepha suspensa* (Loew) הדומה מאוד לזו של זבוב הדלועיים (מקור: Kendra et al. 2006); ג: שחלה לא מפותחת. הנקודות שעל הביצים מהוות תאי הזנה וגידול; ד: שחלה במצב התפתחות ביניים; ה: שחלה בשלה; ו: ביצים בשלות וטרם-בשלות בשחליות זבוב הדלועיים. קו קנה המידה: 1 מ"מ.

מחזור חיים

אורך מחזור החיים של זבוב הדלועיים תלוי טמפרטורה: ב- 30°C הוא נמשך 14-16 ימים (מהביצה ועד הבוגר), ו-26-28 ימים ב- 22°C . כמו כן, מספר הדורות שמעמיד הזבוב מושפע מטמפרטורה ותנאי לחות. בתנאי האקלים באזורינו עשוי זבוב הדלועיים להעמיד 6-8 דורות בשנה (מליחי 1998). מספר הדורות יורד בטמפרטורות נמוכות ובתנאי יובש. תוחלת החיים של זבוב הדלועיים יכולה להגיע עד כחודשיים במוצע בתנאי מעבדה (מליחי 1998).

כמו בשאר זבובי הפירות מהסוג *Dacus*, גם אצל זבוב הדלועיים מספיקה הזדווגות אחת למספר שבועות

של הטלה, ולעיתים אף לתקופת חיים. רוב ההזדווגויות מתרחשות בגילאי 11-6 ימים (מליחי 1998). מקום ההזדווגות אינו בהכרח על צמח הפונדקאי (Fletcher 1987).

נקבת הזבוב מטילה את ביציה לתוך הפרי, בשל או לא בשל. מהביצים הפוריות מתפתחים זחלים (רימות) הניזונים מהפרי. הזחלים מתנשלים פעמיים, ועם סיום הזנתם נוברים החוצה מהפרי, עוברים התנשלות נוספת ומתגלמים בקרקע. נקבת הזבוב יכולה להטיל כ- 400 ביצים בממוצע, כאשר כ- 80% מהביצים פוריות. כמות הביצים הממוצעת לנקב הטלה היא 18 ביצים. מספר הביצים שמטילה הנקבה בנקב הטלה מושפע מגודל הפרי. ככל שהפרי גדול יותר, תטיל הנקבה יותר הביצים בנקב ההטלה (מליחי 1998). לגבי עונת ההטלה של הזבוב אין הסכמה בין הדיווחים. על פי רוב, הזבוב תוקף בין החודשים מאי עד יוני, אך לפעמים מופיעה נגיעות עד חודש נובמבר (Kapoor 1993, Kumar et al. 2008).

בדומה למיני זבובי פירות טרופיים אחרים התוקפים דלועיים, המצויים רוב הזמן מחוץ לשדות דלועיים (Fletcher 1989), גם בוגרי זבוב הדלועיים שוהים רוב זמנם בצמחייה שמחוץ לשדות דלועיים, ומגיעים לשדה לצורך הטלה בלבד (מליחי 1998). עיקר מזונו של הזבוב הבוגר הוא ממקורות סוכר וחלבון מגוונים, כגון טל דבש (עודפי סוכרים מצינורות השיפה), רקמות ומיץ של פירות פצועים או רקובים, מוהל צמחים, צוף פרחים, לשלת ציפורים (Bateman 1972), ואף מושבות חיידקים (Christenson and Foote 1960). (Drew et al. 1984) סוברים כי ללחות יש השפעה עקיפה על ההשרדות והפריון של זבובי פירות ע"י השפעה ישירה על זמינות המזון. בתנאי יובש קיימת כמות נמוכה של רובד חיידקים על פני שטח העלים המהווה מקור חלבון חשוב בשלב הבשלת הביצים ותהליך הבגרות בזבובים, ולפיכך, תופיע ירידה במספר הדורות. היכולת להתבסס על מקורות סוכר וחלבון שונים ומגוונים, כמו גם פוטנציאל הרבייה הגבוה, הם אלה המעניקים לזבוב הדלועיים יכולת השרדות גבוהה ומאפשרים לו להתאושש ולהיבנות מחדש גם כאשר מתבצעות פעולות חיטוי והכחדה נמרצות או אם תנאי מזג האוויר קשים (Prokopy and Roitberg 1984). מכאן, שמלאכת הכחדת המזיק מתגלה כמשימה מאתגרת מאוד.

חשיבות כלכלית

מינים רבים ממשפחת Tephritidae, וביניהם זבוב הדלועיים מהווים מזיקי מפתח לגידולים שונים (White and Elson-Harris 1992). מידי שנה, נזק כבד נסוב מהם לגידולי פירות וירקות רבים בעולם, הנאמד במאות מיליוני דולרים ולפיכך, הם נחשבים מזיקים בעלי חשיבות כלכלית גדולה. חשיבותו הכלכלית של זבוב הדלועיים נובעת לא רק מפגיעה ישירה של הזבוב ביבולים אלא גם מעצם נוכחותו בארץ, הפוגעת ביצוא התוצרת החקלאית. כמו כן, מניעת חדירת זבוב הדלועיים, וכן, זבובי פירות אחרים, כרוכה בהשקעת משאבים רבים (White and Elson-Harris 1992) ומאמץ רב מתמקד בהיבטים הכלכליים והמסחריים של בקרת זבובי פירות. משקים רבים בישראל ובעולם מתבססים על ענף הדלועיים והייצוא שלהם לשוקי העולם, ולכן חדירת זבוב הדלועיים והתפשטותו מהווים איום כלכלי ממשי וחמור.

דרכי התמודדות עם המזיק

בעבר נעשו ניסיונות להכחדת הזבוב באזורנו ובאיזורים אחרים, ע"י השמדה של שדות דלועיים שלמים וחיטוי הקרקע, אך ללא הצלחה. ברם, רמות אוכלוסיית הזבובים נשלטות ע"י ריסוס מסיבי של חומרי הדברה, יחד עם מבצעי השמדה של פירות ושדות נגועים, ומנוטרות במלכודות דבק צהובות. אולם כחלק ממגמה לצימצום השימוש ברעלים כימיים, מושקעים בשנים האחרונות מאמצים רבים בפיתוח אמצעי ממשק ידידותיים לסביבה כנגד מזיקי חקלאות בכלל וזבובי פירות בפרט. הגישות הנבחנות היום הן: (א) הגברת משיכה של אויביו הטבעיים

של המזיק אל הצמח המותקף ע"י שימוש בנדיפים שמופרשים מן הצמח בזמן עקת צמחוניים (Purcell 1998, Vargas *et al.* 2001); (ב) פיתיונות חלבון עם קוטלי חרקים (Roessler 1989, Prokopy *et al.* 2003). העיקרון בגישה זו הוא העובדה שנקבות הזבוב זקוקות לחלבון להבשלת הביצים בשחלותיהן. התכשיר הנפוץ בשיטה זו הוא הידרוליזט של חלבונים; (ג) פיזור זכרים עקרים (Klassen and Curtis 2005). שיטה זו, הידועה בקיצור SIT (Sterile Insect Technique), סלקטיבית וספציפית למין המזיק. שיטה זו יושמה לראשונה באוסטרליה בשנת 1930 ע"י Knippling (1955), וב-1950 השתמשו בה לראשונה בארצות הברית כנגד זבוב חרר הבקר ממשפחת הבהקנים (screw worm fly) (Bellas 1996). בבסיסה של שיטה זו עומדת ההנחה כי הזדווגות נקבה עם זכר עקר תביא להטלת ביצים לא מופרות, ותוך מספר דורות, להכחדת המין. שיטה זו עשויה להיות יעילה רק במינים בהם מזדווגת הנקבה פעם אחת במהלך חייה; (ד) מערכות משיכה וקטילה (Lure and Kill) (El-Sayed *et al.* 2009) המבוססות על מלכודות ריח. מערכות אלו הוכחו כיעילות לבקרה ושליטה על אוכלוסיות של מספר מיני זבובי פירות (Aluja 1996, Hendrichs 1996, Koyama 2004). גישה זו מציעה להסב סמיוכימיקלים (אותות כימיים המתווכים ומשפיעים על התנהגויות שונות של חרקים כגון חיפוש מזון, בני זוג, או אתר הטלת ביצים; חפץ 1986) כתכשירי משיכה (אטרקטנטים) להרכבת מלכודות ריח. אלה עשויים להיות פרומוני מין (Metcalf 1990, Jang, and Light 1996, Tan 2000, Wakamura *et al.* 2007, Navarro-Llopis *et al.* 2011, Suckling *et al.* 2011, פארה-פרומוניים (חומרי משיכה שהקשר שלהם לביולוגיה הזבובים טרם הוברר, אך אופן פעולתם דומה לזה של פרומוניים; El-Sayed *et al.* 2009), או תרכובות נדיפות המופרשות ע"י הצמח (volatile phytochemicals) (Aluja and Mangan 2008, Poland *et al.* 2011, Chen and Li 2011).

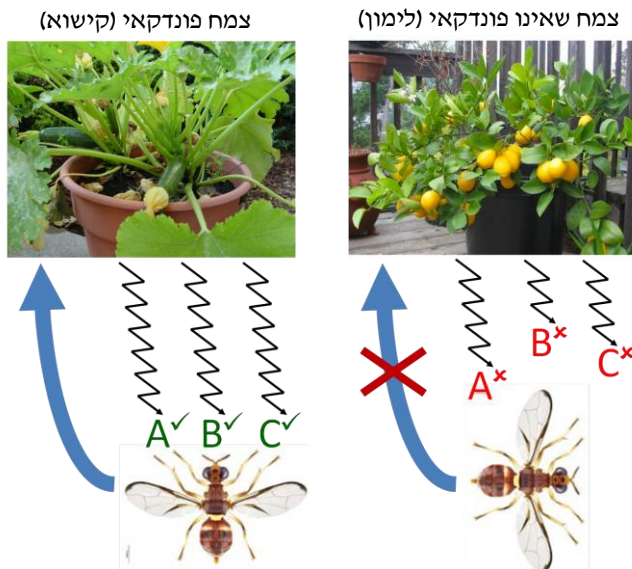
עד כה לא נמצאו פרומוני מין של זבוב הדלועיים. כמו כן, הפארה-פרומוניים הידועים כיום, כגון Trimedlure (שהראה פעילות כאטרקטנט כלפי זבוב הפירות היס-תיכוני), methyl eugenol, קטון הפטל (שני האחרונים מושכים מינים של הסוג *Bactrocera*), cue lure, שמן אשכולית, שמן לימון, שמן ורדים, שמן זרעי מלאכית, ועוד רבים נוספים, לא משכו את זבוב הדלועיים (Quereshi *et al.* 1986; נסטל, תוצאות לא פורסמו). לעומת זאת, נמצאה משיכה קלה אל תרכובות משחררות אמוניה כגון BioLure, NuLure, Buminal ומלחי אמוניה אחרים (סווצ'קוב 1998, נסטל וחוי 2002).

פיתיון עבור מלכודת נדיפים לזבוב הדלועיים צריך להכיל תכשיר משיכה הספציפי למזיק. לפיכך, תרכובות חומרי מזון, כגון סוכרים מותססים או הידרוליזה של חלבון או שמרים, אינן מתאימות למטרה זו כיוון שהן מושכות מגוון חרקים. לכן, האפשרות המקובלת היום היא נדיפי צמחים פונדקאים (Jang and Light 1996). כיוון שתכשיר משיכה יעיל לממשק זבוב הדלועיים טרם נמצא, דרוש לאתר נדיפים המושכים את הזבוב, ולבחון את הגורמים המשפיעים על יכולת משיכתם. איתור נדיפים מושכי זבובי פירות בכלל, ומינים אוליגופאגיים בפרט, נעשה על בסיס הבנת הביולוגיה והאקולוגיה של החרק.

היבטים ביולוגיים בממשק זבובי פירות

נדיפים מושכים כאמצעי לזיהוי פונדקאי עבור זבובי פירות

נדיפי צמחים פונדקאים משחקים תפקיד מכריע בתהליך איתור הפונדקאי ע"י חרקים, ובכללם זבובים. זיהוי הפונדקאי יכול להתרחש ע"י תרכובות נדיפים ייחודיות למין (species-specific) או ע"י יחסי ריכוזים מתאימים של תרכובות נדיפים נפוצות. מרבית העבודות בנושא זה מצדדות בהשערה כי הזיהוי נעשה על בסיס



איור 4: תגובת חרק לנדיפים המשתחררים מן הצמח. הרכב של נדיפים A, B, ו-C ביחסי הריכוזים הנכונים (✓) כפי שעולה מצמח הפונדקאי של החרק (כגון פרי הקישוא עבור זבוב הדלועיים בתמונה משמאל) מזוהה ע"י תאי חישה של החרק, מאפשר לחרק להבחין בהמצאות הפונדקאי, ומעורר תגובת משיכה אצל החרק אל הצמח. לעומת זאת, הרכב של אותם הנדיפים אך ביחסי ריכוזים אחרים (✗) כפי שעולה מצמח שאינו פונדקאי של החרק (כגון לימון עבור זבוב הדלועיים בתמונה מימין) אינו מגיב עם תאי החישה של החרק, ולא מתעוררת תגובת משיכה.

חישה של תרכובות נדיפים נפוצות ביחסי ריכוזים האופייניים לצמח הפונדקאי (Bruce *et al.* 2005) (איור 4). בחרק ישנו מערך מורכב ומתוחכם של חישה כימית המעבד קומפלקס שלם של אותות כימיים ומאפשר לחרק לקבל תמונת מיקום של הפונדקאי במרחב ובקנה מידה מדוייק. מערך זה מעניק לחרק את היכולת לזהות את יחס ריכוזי תערובת הנדיפים הספציפי לפונדקאי שלו, גם כאשר הפונדקאי מצוי בצמחייה המכילה מגוון של צמחים הפולטים נדיפים הזוהים לאלו שנפלטות ע"י הפונדקאי עצמו. במילים אחרות, החרק מסוגל לזהות את הרכב הנדיפים של הפונדקאי שלו, לא "באוויר נקי", אלא בסביבה שבה יש "רעשי רקע" של נדיפי הפונדקאי (Visser 1986, Bruce *et al.* 2005).

חישה נדיפי פונדקאי מתבצעת באמצעות שערות חישה כימית (olfactory sensillae) (Visser 1986, Hallem *et al.* 2006, Leal 2013) הממוקמים

במחוש החרק. תרכובות ריח (נדיפי הפונדקאי) חודרות אל חלל השערה (sensillar lymph) דרך תעלות (pore tubules). בהמשך, חלבונים קושרי תרכובות ריח (OBPs – Odorant Binding Proteins) מניידים את תרכובות הריח אל קולטני ריח (ORs – Odorant Receptors) שעל ממברנת תאי עצב החישה (ORNs – Olfactory Receptor Neurons). אלה מתרגמים את האות הכימי לאות עצבי המועבר אל מערכת העצבים המרכזית, וזו מעבדת את הנתונים וקובעת כי אות זה מעיד על פונדקאי מתאים. הרכיבים המולקולריים של המערכת מזהים בספציפיות גבוהה את נדיפי הפונדקאי. רוצה לומר, ההכרה בין החרק לפונדקאי מתבססת על זיהוי מולקולרי ספציפי גבוה מאוד (Todd and Baker 1999, Bruce *et al.* 2005, Hallem *et al.* 2006).

איתור וזיהוי נדיפים מושכים

כאמור, תערובת הנדיפים שהצמח פולט כוללת מגוון של מאות תרכובות שונות וביחסים ריכוזיים שונים. אחת הגישות המקובלות לבידוד תרכובות שמחוש הזבוב עשוי להגיב להן, וביניהם חומרי משיכה, מתוך תערובת נדיפים המופקת מן הצמח, היא GC-EAD (Gas Chromatography – Electroantennographic Detection). זיהוי התרכובות שהגיבו עם המחוש נעשה לאחר מכן באמצעות GC-MS (Gas Chromatography – Mass Spectrometry) ו-NMR (Nuclear Magnetic Resonance) (Bjostad 2000). בהמשך, נמדדת ספציפיות תגובת המחוש לתרכובות (תלות התגובה במינון התרכובות; dose-response) במערכת EAG (Electroantennogram) – מערכת הרושמת את התגובה האלקטרופיסיולוגית של מחוש החרק בחשיפה לתרכובת מגיבה. עבור התרכובות אשר מניבות את התגובה האלקטרופיסיולוגית הגבוהה ביותר נמדדת השפעתן בניסויי התנהגות, תוך שימוש בשיטות מגוונות כגון אולפקטומטר, מנהרת רוח, ניסויי בחירה בצלחות/כלובים, ועוד (Hare 2000). בעזרת שיטת ה-GC-EAD הצליחו לזהות אטרקטנטים ממקורות צמחיים עבור כמה מינים של זבובי

פירות (Cossé *et al.* 1995, Zhang *et al.* 1999, Nojima *et al.* 2003, Siderhurst and Jang 2006). כמו כן, בעבודתם של Alagarmalai *et al.* (2009) נמצאו בשיטה זו 14 תרכובות נדיפות, שמקורם מאיסוף אווירה (headspace) של פרי מלון בשל (*Cucumis melo var. reticulates*), המעוררות תגובה אלקטרוניסולוגית במחוש זבוב הדלועיים. 13 מהם זהו ע"י שיטת GC-MS:

(Z)-3-hexenyl acetate, hexanyl acetate, benzyl acetate, (Z)-3-octenyl acetate, octanyl acetate, isopentyl hexanoate, (Z)-3-decenyl acetate, (E)-3-decenyl acetate, (E)- β -farnesene, β -caryophyllene, (Z)-3-dodecenyl acetate, germacrene D, cadinene (איזומר לא ידוע).

בדיקת השפעת תשעת החומרים הראשוניים ברשימה שלעיל (שנבחרו בזכות זמינותם המסחרית) על התנהגות זבוב הדלועיים מצאה שלמעט (E)- β -farnesene, שפעל כחומר הדוחה נקבות, כולם מושכים את שני זוויגי זבוב הדלועיים (Alagarmalai *et al.* 2009). אולם, כאשר נבחנו אלו בשדה, שיעור הזבובים הנלכדים היה נמוך מאוד.

כחלק מהמהלך למצוא הרכב יעיל ומוצלח יותר של פתיון למלכודות, יש צורך לחקור לעומק השפעות פיסיוולוגיות ואקולוגיות על יכולת חישת נדיפים ברמת המחוש, וכן, על התנהגות החרקים לאחר חישת נדיפים (Aluja 1994, Aluja and Mangan 2008, Webster *et al.* 2010, Bruce and Pickett 2011).

השפעות פיסיוולוגיות וסביבתיות על התנהגות זבובי פירות

המצב הפיסיוולוגי של חרקים, ובכללם זבובים, משפיע על התנהגויות החרק השונות, כגון הזדווגות, בחירת אתר להטלה, וההטלה. כמו כן, משפיעה פיסיוולוגיית החרק גם על יכולת החישה של מחושי. מספר רב של גורמים פיסיוולוגיים נמצאו מעורבים במהלך תגובות אלו: גיל (לפני או אחרי הגעה לבגרות מינית), מצב רבייתי (לפני או אחרי הזדווגות), מטען הביצים הבשלות בשחלות (egg load) וכיוצא באלה. Kendra *et al.* (2005) הראו, למשל, השפעה של גיל על תגובת המחוש לאמוניה ופחמן דו-חמצני אצל נקבת זבוב הפירות הקריבי *Anastrepha suspensa* (Loew) Stange (1999) הציעה שהזדווגות משפיעה על יכולת נקבת הזבוב *Bactrocera tryoni* (Froggatt) להבחין בתנודות קלות בריכוזי פחמן דו-חמצני. על השפעת ההזדווגות ניתן להתרשם גם מעבודתו של Jang (1995) שהראה כי אצל נקבת זבוב הפירות היס-תיכוני מתקיים שינוי סדרי עדיפויות בתגובת חישת הריח – נקבות בוגרות מינית בתולות העדיפו ריח של פרומון זכרי, בעוד שנקבות מזווגות באותו הגיל העדיפו את הריח המתקבל מאיסוף אווירה של פרי הגויאבה (אחד מפונדקאי הזבוב). עבודות רבות הצביעו על כך שמטען ביצים גדול, על פי רוב, מעודד חיפוש נמרץ יותר למצע הטלה, ירידה בבררנות בבחירת צמח הפונדקאי, הגדלת כמות הביצים לנקב הטלה, והשקעה מוגברת של משאבים אנרגטיים בשעת תחרות עם זבובים שכנים על מקורות פונדקאים. לעומת זאת, כאשר מטען הביצים מוגבל, או שישנו סיכון לאובדן ביצים, קיימת נטייה בררנית לטובת פונדקאי באיכות מיטבית, גם אם הדבר יבוא על חשבון שיעור ההטלה (Papaj 2000). ומנגד, נקבות במצב סיכון לתמותה מהירה, או לחילופין, חל בהן דיכוי של מערכת הרבייה, ועדיין לא הטילו את מלוא מאגר ביציהן, נוטות להעדיף להגביר את שיעור ההטלה גם כאשר איכות הפונדקאי לא אידיאלית עבור ביציהן (Minkenberg *et al.* 1992, Bernays and Chapman 1994, Papaj 2000). יוצא, אפוא, שלמטען הביצים השפעה חשובה על שקלול התמורות (trade offs) בין הדרישה לחיפוש פונדקאי איכותי יותר לבין השאיפה לשיעור הטלה מירבי.

גורמים סביבתיים כגון נוכחות הצמח הפונדקאי ואיכותו (לצורך הטלת ביצים), הרכב המזון, תנאי טמפי

ולחות, פוטופריודה, צפיפות שכנים, וכדומה משפיעים אף הם על האופן בו חרק מגיב. Jaenike (1983) מצא שחשיפה מוקדמת של נקבות זבוב הדרוזופילה, (*Drosophila melanogaster* (Meigen) (Diptera: Drosophilidae), לפירות העגבניה או התפוח מגבירה את העדפת הנקבות להטיל דווקא בפירות אלה, או לחילופין, מורידה את דחייתן מהן. Crombie (1942) הראה כי מספר ההטלות וכמות הביצים שמטילה החיפושית *Rhyzopertha dominica* (Fabricius) (Coleoptera: Bostrichidae) יורדות משמעותית ככל שצפיפות הנקבות לכל זרע דגן עולה. החוקר סבר כי אחת מהסיבות לירידה זו היא תחרות בין הנקבות על אתר ההטלה. Vandekerkhove *et al.* (2006) מצאו השפעה מובהקת של הרכב המזון על כמות הביצים המוטלות ע"י הפשפש הטורף *Macrolophus caliginosus* (Wagner) (Heteroptera: Miridae) כאשר נקבות שניזונו מביצי טרף כמצע מזון הטילו בכמות גדולה יותר מאלו שניזונו ממזון מלאכותי. Teulon and Penman (1991) הראו שקצב הטלת הביצים של תריפס הפרח הניו-זילנדי, *Thrips obscuratus* (Crawford) (Thysanoptera: Thripidae), עולה במגמה ישרה עם העלאת הטמפרטורה.

לגורמים סביבתיים השפעה על המצב הפיסיולוגי של הזבוב, ובכלל זה מטען הביצים. לדוגמא, Lachmann and Papaj (2001) גילו שנוכחות פונדקאי (או אפילו חיקוי שלו) מעלה את מספר השחליות בשחלת הזבוב *Rhagoletis juglandis* (Cresson), וכן גם את מטען הביצים. כמו כן, Aluja *et al.* (2001) הוכיחו כי מטען הביצים בזבובים *Anastrepha obliqua* (Loew) ו-*Anastrepha ludens* (Loew) קטן דרסטית בנקבות שניזונו מסוכר בלבד לעומת אלו שניזונו גם מסוכר וגם מחלבון. Vandekerkhove *et al.* (2006) הראו כי הסיבה להבדל בכמות הביצים המוטלות בין נקבות *Macrolophus caliginosus* שניזונו ממצעי מזון שונים נבע מהשפעה על תהליך הבשלת הביצים בשחלות. מטען הביצים הוא גורם בעל חשיבות בהקשר להתנהגויות הטלת הביצים ואיתור פונדקאי כפי שהוסבר קודם לכן. הפיסיולוגיה והסביבה הינם פרמטרים דינמיים. התחקות אחר הדינמיקה של המצב הפיסיולוגי והסביבתי של חרקים בכלל, וזבוב הדלועיים בפרט, עשויה לשפוך אור על הבנת תגובת הזבוב לסמיוכימיקלים ועל התנהגויות איתור פונדקאי והטלת ביצים המתרחשות בעקבות חישה. צבירת הידע מאותם המחקרים יאפשר בעתיד תכנון יעיל של הרכב מלכודות נדיפים משופר, המותאם לפיסיולוגיה והאקולוגיה של זבובים אוליגופאגיים (כמו זבוב הדלועיים) באופן הספציפי למין, ויתרום להתייעלות ממשק הזבובים באופן שימצאם את השימוש בחומרי הדברה רעילים.

היפותיזת המחקר

בהמשך לאמור לעיל, אנו משערים כי:

א) עבור כל זווית נצפה לקבל עוצמת תגובת מחוש שונה וסף חישה שונה בין גילאים שונים, מצב רבייתי שונה, ובין נוכחות פונדקאי בסביבת הזבוב לבין היעדרו. זבובים בגיל צעיר צפויים להראות עוצמת תגובת מחוש נמוכה יותר מאשר בגיל מתקדם כיוון שבגיל צעיר רכיבי שערות החישה במחוש עדיין בשלבי התפתחות מוקדמים. עם הגיל, רכיבי החישה מבשילים, ורואים זאת ע"י עליה בתגובה האלקטרופיסיולוגית עם העליה בגיל (Seabrook *et al.* 2009, Martel *et al.* 2005, Kendra *et al.* 1999, Todd and Baker 1999, Ayer and Carlson 1992, *al.* 1979). סף החישה, לעומת זאת, יהיה גבוה יותר אצל זבובים צעירים. בנוסף, היות וזבובים צעירים הינם בעלי מערכת רבייה שאינה מפותחת הם אינם בשלים להזדווגות, ולפיכך, תפקוד מחושיהם עשוי להיות נמוך יותר. הזדווגות עשויה

להוביל לעליה בעוצמת תגובת המחוש ולירידה בסף החישה בעיקר אצל נקבות מאחר ונקבות מזווגות פועלות לאיתור מצע הטלה. לעומת זאת, זכרים "בתולים" (לא שהו עם נקבות) עשויים להראות עוצמת תגובה גבוהה יותר וסף נמוך יותר מ"מזווגים" (שהו עם נקבות) על מנת להגיע אל הפונדקאי למען מציאת בת זוג להזדווגות. בעניין השפעת הפונדקאי, אנו משערים שנוכחות פרי פונדקאי תוביל לירידה בעוצמת התגובה ועליה בסף אצל נקבות וזכרים יחדיו, משום ירידה בצורך הזבובים לאתר פונדקאי עבור הטלה או מציאת בן/בת זוג. בין הזווגים השונים ייתכן ונראה הבדל בעוצמת תגובת המחוש ובסף החישה, אם כי הדבר איננו הכרחי.

ב בעניין התנהגות הבחירה של הזבובים, אנו משערים ששיעור הבחירה הגבוה ביותר בנדיף פונדקאי יהיה בקרב נקבות מזווגות ששהו בהיעדר פונדקאי מכיוון שבמצב פיסיוולוגי וסביבתי זה הצורך בחיפוש אחר מצע הטלה הוא הגבוה ביותר.

ג בין עוצמת תגובת המחוש לנדיפי פונדקאי, סף החישה של המחוש, ורמת ההתפתחות של מערכת הרבייה, לבין התנהגות העדפת נדיף פונדקאי צפויה להתקבל התאמה. התנהגות של בחירת נדיף פונדקאי (או תערובת נדיפים) ע"י הזבוב תתרחש רק כאשר מתקיים אוסף של אותות פיסיוולוגיים המורים לו לבצע זאת – רגישות גבוהה של המחוש כלפי נדיפים, תגובת מחוש אלקטרופיסיוולוגית גבוהה, והצטברות גבוהה של מטען ביצים הבשלות להטלה.

מטרות המחקר וחשיבותו

חשיבות המחקר

למרות שנושא חישת נדיפי פונדקאי ע"י מחושי חרקים נחקר רבות, מעט מאוד מחקרים נעשו על הבנת המנגנונים בבסיס תהליך איתור ובחירת פונדקאים של חרקים בכלל (Aluja and Mangan 2008) וזבוב הדלועיים בפרט. כמו כן, השפעת גורמים פיסיוולוגיים וסביבתיים על תגובה לנדיפי פונדקאי נחקרה באופן מועט, ובעיקר במיני זבובי פירות בודדים, רובם בעלי טווח פונדקאים רחב (פוליפאגיים), כגון זבוב הפירות היס-תיכוני. מחקר זה בא לענות על שאלת השפעת המצב הפיסיוולוגי והסביבתי על חישת נדיפי פונדקאי ועל התנהגות בחירת נדיפים בזבוב הדלועיים, שהינו זבוב המתמחה בטווח פונדקאים מצומצם (אוליגופאגי). ממצאי מחקר זה עשויים להשליך על לימוד הקשר בין הפיסיוולוגיה והאקולוגיה לחישת נדיפי פונדקאי, במינים אוליגופאגיים אחרים.

מטרות המחקר

- א) לבחון את השפעת הגיל, המצב הרבייתי ונוכחות פונדקאי על עוצמת תגובת מחוש זבוב הדלועיים לנדיפי פונדקאי ועל סף החישה של המחוש, בשני זוויות הזבוב.
 - ב) לבחון את השפעת הגיל, המצב הרבייתי ונוכחות פונדקאי על יכולת הנקבות לזהות, לאתר ולבחור נדיף פונדקאי על פני ממס ביקורת.
 - ג) לבחון את השפעת הגיל, המצב הרבייתי ונוכחות פונדקאי על הבשלות המינית של הנקבות ומידת המוכנות שלהן להטלת ביצים.
 - ד) לעמוד על הקשר בין עוצמת תגובת חישת נדיפי פונדקאי של זבוב הדלועיים, רמת סף החישה, ומידת בשלות השחלות לבין מידת העדפת הנדיפים.
- ניתוח היחסים בין פיסיוולוגית נקבת זבוב הדלועיים, סביבתו, תפקוד המחוש, והתנהגות איתור הפונדקאי תסייע בעתיד להגיע למטרה העיקרית של המחקר רב-השנים בזבוב הדלועיים שהיא פיתוח ואופטימיזציה של מלכודת נדיפים יעילה כחלק ממערכת משיכה וקטילה. התחקות אחר התנהגות הזבובים ביחד עם פיתוח יעיל של מלכודת ריח יאפשרו שליטה ובקרה טובים יותר על אוכלוסיית זבוב הדלועיים באזורנו ובאיזורים אחרים בהם הוא תוקף.

שיטות וחומרים

גידול זבוב הדלועיים וחלוקה לקבוצות ניסוי

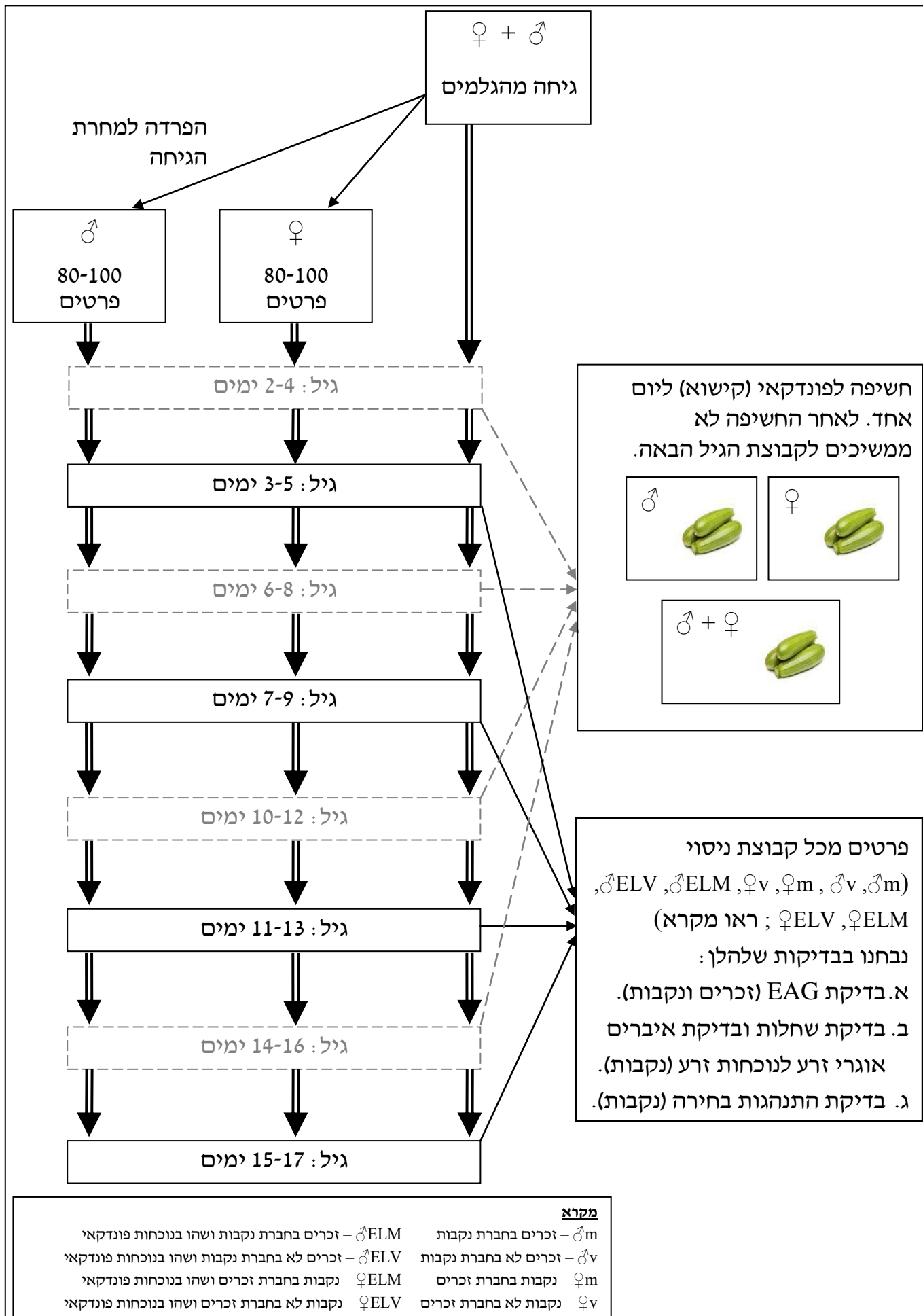
גידול הזבובים בוצע בחדר גידול במעבדתה של ד"ר ויקטוריה סורוקר (המחלקה לאנטומולוגיה, מנהל המחקר החקלאי, מרכז וולקני, בית דגן) בתנאים מבוקרים: טמפרטורה 24°C , לחות יחסית 48%-55%, פוטופריודה 12L:12D, בכלובי פרספקס שקופים גדולים (30 X 30 X 30 ס"מ) וקטנים (20 X 20 X 20 ס"מ) מרופדים בנייר סופג. ב-3 מדפנות הכלובים פתח מרושת בנירוסטה 50 מש בקוטר 10 ס"מ. הכלובים הגדולים שימשו לגידול זבובים בזוויגים מעורבים, המצויים בו מיד עם הגחתם מהגלמים, בעוד שהקטנים שימשו עבור הזוויגים המופרדים, אשר מועברים מכלוב האם לכלובי בת קטנים (איור 5), זאת על מנת לצמצם את בעיית הבדלי צפיפות הזבובים בין אלה המעורבים לאלה המופרדים. בשלב הראשון הוכנסו לכלוב גדול כ-1000-1500 גלמים. מספירה ישירה נמצא כי ב-1 מ"ל מצויים כ-50 גלמים, לפיכך, כדי להגיע לכמות הגלמים הרצויה דרושים 20-30 מ"ל של גלמים. הגלמים סופקו ממעבדתו של ד"ר דוד נסטל (המחלקה לאנטומולוגיה, מנהל המחקר החקלאי, מרכז וולקני, בית דגן). במטרה להבטיח גיל אחיד של זבובים, הורחקו כל הגלמים שלא בקעו. היחס בין הזכרים לנקבות בכלובים מעורבים היה אקראי. הזבובים המגיחים מוינו לפי זווית בגיל 1 יום, כאשר לכלוב קטן הוכנסו 80-100 נקבות או זכרים. דיאטת הזבובים הורכבה מתערובת סוכר והידרוליזט שמרים ביחס משקלי של 3:1 שסופקה בצלחת פטרי וממים, ללא הגבלה.

במהלך המחקר נבחנו זבובים משני הזוויגים, בתולים ומזוויגים, בני 3-5, 7-9, 11-13, ו-15-17 ימים, שנחשפו לפונדקאי ושלא נחשפו – סה"כ 32 קבוצות ניסוי (איור 5). חלוקת הגילאים לעיל נעשתה לפי שלבי הבגרות המינית של נקבות הזבוב (מליחי 1998). בכדי לקבל את קבוצות הניסוי של זבובים שנחשפו לפונדקאי, הוכנסו אל הכלובים פרי הקישוא בגילאים 2-4 ימים, 6-8 ימים, 10-12 ימים ו-14-16 ימים למשך יממה (איור 5), ולאחר מכן הוצא ונשמר כ-20 יום עבור מעקב אחר התפתחות הביצים. מעקב זה שימש כבקרה אחר המצב הרבייתי של הנקבות שאכן לא הוכנסו בטעות זכר לכלוב נקבות מופרדות ולהפך. בפרי שהיה בנוכחות נקבות מופרדות הייתה הטלת ביצים, אך לא התפתחו זחלים, מה שמעיד כי הביצים לא הופרו ומוכיח כי אכן נקבות אלו היו מופרדות. בפרי שהיה בנוכחות זוויגים מעורבים הופיעו כל שלבי התפתחות הזבוב. פרי הקישוא כפונדקאי נבחר מפאת היותו מצוי בכל ימות השנה, לעומת דלועיים אחרים כגון מלון או אבטיח, ונוח יותר לעבודה מאשר דלעת.

בדיקת חישת נדיפים

זבובים מקבוצות הניסוי שתוארו לעיל נלקחו לבדיקת עוצמת תגובת מחוש לתרכובות שלהן: octanyl acetate (Sigma-Aldrich), (Z)-3-octenyl acetate (Sigma-Aldrich), hexanyl acetate (Sigma-Aldrich), (Z)-3-hexenyl acetate (SAFC).

תרכובות אלו נמצאו כחומרי משיכה אפשריים לזבוב הדלועיים ועוררו את התגובה האלקטרופיסיולוגית במחוש זבוב הדלועיים הגבוהה ביותר מבין שאר התרכובות שנבדקו (Alagarmalai *et al.* 2009). כל ארבעת התרכובות מומסות ב-*n*-hexane (HPLC grade, Bio-Lab, Jerusalem).

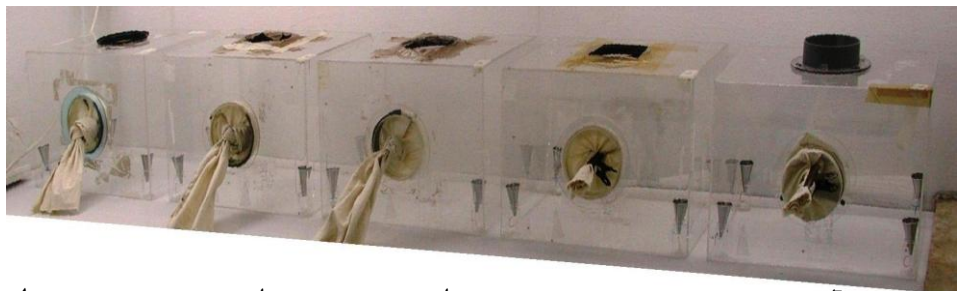
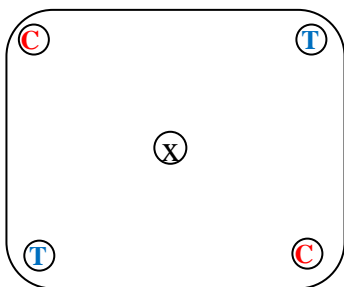


איור 5: סכימת העבודה

מבחן התנהגות בחירה

הערכת השפעת המאפיינים הפיסיולוגיים והסביבתיים הנזכרים לעיל על שיעור העדפת נדיפי פונדקאי ע"י הזבובים נעשתה ע"י מבחן התנהגות מסוג שתי-אפשרויות בחירה (two-choice bioassay) בו נמדד שיעור העדפת נדיף פונדקאי ביחס לתמיסת ביקורת (*n*-hexane). התרכובות שנבחרה לניסויי ההתנהגות היא octanyl acetate. תרכובת זו הוכחה ע"י Alagarmalai *et al.* (2009) כאטרקטנט הטוב ביותר מבין התרכובות שבדקו. מפאת קוצר הזמן, נבחנו נקבות בלבד.

מבחן ההתנהגות התבסס על עבודתם של Alagarmalai *et al.* (2009) ונערך בכלובי פרספקס שקופים X 40 X 40 ס"מ עם רשת נירוסטה 50 מש בקוטר 10 ס"מ על דופן גג הכלוב. בתוך כל כלוב הונחו ארבעה פיתיונות, אחד בכל פינה. כל פיתיון היה מצוי בבקבוקון זכוכית בנפח 20 מ"ל המצוייד במשפך נירוסטה. בבקבוקון כזה שימש כמלכודות לזבובים הנמשכים. שתי מלכודות בפניות נגדיות הכילו את תכשיר הטיפול (1 µg 8Ac מומס ב- 100 µl *n*-hexane) הספוג בפד כותנה דנטלי (1.5 ס"מ אורך X 1 ס"מ קוטר), וכביקורת, שתי מלכודות בפניות הנגדיות האחרות הכילו נפח זהה של *n*-hexane הספוג באותו הפד (איור 7). מספר הזבובים שנלכדו בכל מלכודת (חיים או מתים), וכן גם אלו שלא נלכדו, נבדק לאחר 20 שעות. שעת תחילת הניסוי הייתה 12:00. עבור כל קבוצת ניסוי נערכו 8-10 חזרות (3-5 חזרות במקביל), בכל חזרה נבדקה התנהגותם של 10 זבובים. הניסוי נעשה בתנאים מבוקרים: טמפרטורה $27 \pm 3^{\circ}\text{C}$, לחות היחסית 48%-55%, ופוטופריודה 12L:12D.



איור 7: ניסוי בחירה. בתמונה מימין: סדרת כלובי פרספקס עם מלכודות; בתרשים משמאל: מערך המלכודות בתוך הכלוב. x – מיקום שחרור הזבובים, C – מלכודת עם פד ביקורת, T – מלכודת עם פד טיפול.

בדיקת בשלות שחלות ונוכחות זרע באיברי אגירה

זיהוי רמת בשלות השחלות התבסס על מאפיינים מורפולוגיים שתוארו עבור *Bactrocera cacuminata* (Héring) ע"י Raghu *et al.* (2003) עם שינוי מסויים. בעבודה הנוכחית הוגדרו שלושה דרגות התפתחות לשחלות: (1) שחלות לא מפותחות, המצויות בשלבים מוקדמים של יצירת הביצים, נראות כחומר חלבוני לבן חסר צורה מוגדרת, ולעיתים לא ניתן להבחין בהן (איור 3ג); (2) שחלות במצב התפתחות ביניים, המצויות בשלבים מתקדמים של יצירת הביצים, בעלות מבנה של שחליות, ומכילות לא יותר מחמש ביצים בשלות בעלות קרום כוריון (איור 3ד); (3) שחלות בשלות, המעידות על בגרות מינית, מכילות מעל חמש ביצים, צורת הביצים היא כשל "אורז" וצבען לבן, וניתן להבחין בביציהן כאשר הן משתחררות מהשחלות (איור 3ה). על פי רוב, בדרגה (2) בשלות הנקבות דיו להזדווגות, ובדרגה (3) בשלות הן להטלת ביציהן. נקבות הזבוב נותחו תחת בינוקולר (Olympus SZX12) בהגדלה של X40. הניסיון המיני של הנקבות נקבע על פי תכולת הזרע באיברי אגרי הזרע. שני איברי אגרי הזרע מועברים לזכוכית נושאת, נכתשים, ותוכנם נצפה במיקרוסקופ אור סטריאוסקופי (Benop) בהגדלה של X400. הזרע נראה כפקעת חוטים דקיקים (spermatophore).

ניתוח סטטיסטי

התלות בין כמות תרכובת הנדיף לתגובת המוחש (dose-response) נבדקה במבחן Linear Regression (SigmaPlot 12.3, Systat Software Inc., 2011). לבדיקה זו נלקחו הערכים הממוצעים של תגובת המוחש היחסית (ראו פירוט לעיל בסעיף "בדיקת חישת נדיפים") מ-7 מדידות לפחות מכל קבוצת ניסוי. עוצמת תגובת המוחש המירבית, וכן, סף החישה של המוחש לתרכובות הנבדקות עבור כל קבוצות הניסוי נקבעו בעזרת one-way Repeated Measures ANOVA (SigmaPlot 12.3) מלווה במבחן Fisher's Least Significant Difference. רמת הסף נקבעה ככמות התרכובת הנמוכה ביותר אשר הניבה תגובה אלקטרופיסיולוגית השונה באופן מובהק מזו שהניב ממס ביקורת (*n*-hexane). עוצמת תגובת המוחש המירבית נקבעה כאשר לא נמצא הבדל מובהק בין שתי מדידות ה-EAG עבור שתי הכמויות הגבוהות ביותר ($100 \mu\text{g}$ ו- $10 \mu\text{g}$) בסדרת המדידות של כל קבוצת ניסוי. השפעות מצב רבייתי, קבוצת גיל, ונוכחות או היעדר פונדקאי על תגובת המוחש, עבור כל זווית בנפרד, ובנוסף, ההבדל בתגובת המוחש בין שני זוויות הזבוב, נבדקו בעזרת one-way ANOVA (SigmaPlot 12.3) מלווה במבחן Tukey's Honestly Significant Difference. לבדיקה זו נלקחו רק מדידות ה-EAG שהתקבלו מ- $1 \mu\text{g}$ תרכובת (הכמות שנמצאה כסף החישה במרבית קבוצות הניסוי) ומ- $100 \mu\text{g}$ תרכובת (הכמות הגבוהה ביותר שנבחרה לשימוש במסגרת המחקר). האינטראקציות בין הגורמים לעיל נבדקו בעזרת ANOVA במודל היררכי (nested ANOVA; JMP 7.0.1, SAS Institute Inc., 2007). בהתאם למודל זה, מצב רבייתי מקוון בתוך קבוצת גיל (מצב רבייתי [קבוצת גיל]). מפאת השונות הגבוהה, כל מבחן ANOVA נעשה על הטרנספורמציה \sqrt{X} עבור תגובת המוחש היחסית. מובהקות קשרי התלות בין הגורמים הנבדקים השונים לבין שיעורי הבחירה של הזבובים בניסויי ההתנהגות, ובינם לבין רמת התפתחות השחלות, וכן, אינטראקציות בין הגורמים במודל ההיררכי שלעיל, נבדקו בעזרת מבחן χ^2 לאי-תלות (JMP 7.0.1). מובהקות ההתפלגות בין בחירות הזבובים בניסויי ההתנהגות של כל קבוצת ניסוי נבדקה בעזרת מבחן χ^2 להתאמה (JMP 7.0.1). כל מבחן χ^2 נערך במתכונת "עם חזרות" (replicated) (Sokal and Rohlf 1981).

תוצאות

חישת נדיפי פונדקאי

מחוי הזבובים נבדקו במערכת EAG לצורך מדידת תגובת המחוש בחשיפה ל- 4 נדיפי הפונדקאי (6Ac); (Z)-3-6Ac; 8Ac; (Z)-3-8Ac; (כל נדיף בנפרד) ב- 6 כמויות (1 ng, 10 ng, 100 ng, 1 µg, 10 µg, 100 µg). הזבובים הנבדקים היו משני הזוויגים, בגילאי 3-5, 7-9, 11-13, ו-15-17 ימים מאז הגיחה מהגולם, מחציתם נחשפו לפונדקאי למשך יממה לפני הבדיקה והשאר לא נחשפו לפונדקאי כלל. עקב מחסור בנדיף (Z)-3-8Ac במהלך העבודה ואי זמינותו מסחרית, אין נתונים לגבי תרכובת זאת עבור 10 קבוצות מתוך סה"כ 128 קבוצות. בכל קבוצה נבדקו 7 זבובים לפחות.

על מנת לבודד את עוצמת תגובת המחוש לנדיפי הפונדקאי כמשתנה התלוי ולאפס את התגובה ל- *n*-hexane, נורמלו מדידות ה-EAG שהתקבלו מחשיפת נדיפי הפונדקאי יחסית ל- *n*-hexane. נירמול זה נעשה משום שבתגובה ל- *n*-hexane כבר נמצאו הבדלים בין קבוצות הבדיקה השונות, ואף בין זבובים של אותה קבוצת בדיקה. כל מבחני ההשוואה שלהלן בוצעו על הערכים המנורמלים של עוצמת תגובת המחוש לנדיפי הפונדקאי.

תלות תגובת המחוש בכמות החומר

עבור 111 מקבוצות הבדיקה נמצאה תלות לינארית מובהקת בין עוצמת תגובת המחוש לבין (כמות חומר) log בטווח הכמויות שבין 100 ng ל- 100 µg (Linear Regression; $R^2=0.96\pm 0.022$ (mean±SD); $P<0.05$) (**טבלה 1**; ראו גם **נספח 2**). עבור 7 מהקבוצות נמצאה תלות לינארית גם כן, אך ברמת מובהקות פחות גבוהה (Linear Regression; $R^2=0.87\pm 0.029$ (mean±SD); $P\leq 0.101$) (**טבלה 1**; ראו גם **נספח 2**). בין קבוצות אלו לא נמצא גורם משותף כלשהו. המצאותה של תלות זו בכל קבוצות הניסוי מעידה על תגובה ספציפית בין הנדיפים הנבדקים לקולטנים במחוש זבוב הדלועיים בכל המצבים הפיסיולוגיים והסביבתיים שתוארו במסגרת המחקר. בהמשך, הושוו הקבוצות מבחינת סף החישה של המחוש לנדיפים, הכמות המזערית לקבלת עוצמת תגובת מחוש מירבית, ועוצמת התגובה למנות של 1 µg ו- 100 µg תרכובת. פרמטרים אלו הושוו לפי קבוצת גיל, מצב רבייתי ונוכחות או היעדר פונדקאי עבור כל זווית בנפרד.

סף החישה של המחוש

סף החישה נקבע ככמות הנדיף הנמוכה ביותר שתגובת המחוש אליה שונה באופן מובהק מזו שֶׁאֵל ממש הביקורת (*n*-hexane) (RM ANOVA; $P<0.05$). כפי שמוצג ב**טבלה 1**, נמצא כי סף החישה של מחוש זבוב הדלועיים לחומרים שנבדקו הוא 1 µg במרבית קבוצות הבדיקה (72 קבוצות מתוך 118 קבוצות סה"כ). ב- 29 קבוצות נמצא סף של 100 ng, ב- 10 קבוצות נמצא 10 µg, וב- 7 קבוצות נמצא 10 ng בלבד.

מטבלה 1 עולה כי סף החישה במחוי הנקבות הבתולות שלא נחשפו לפונדקאי נמצא גבוה יותר ביחס למזווגות שלא נחשפו, ברוב קבוצות הבדיקה. סף החישה בבתולות לרוב עמד על 1 µg (13 מתוך 16 קבוצות), בעוד שבמזווגות נמצא סף זה רק בכחצית מהקבוצות (7 מתוך 16) ובכחצית השנייה מקבוצות אלה נמצא סף של 100

ng. סף החישה הנמוך של הנקבות המזווגות שלא נחשפו לפונדקאי בא לידי ביטוי בייחוד אצל הנקבות הצעירות (3-9 ימים). בנקבות שנחשפו לפונדקאי, לא נמצא הבדל בסף החישה בין כלל קבוצות הבתולות לכלל קבוצות המזווגות. אולם, בהשוואה לפי קבוצות גיל, בקבוצות של הנקבות הצעירות (3-9 ימים) המזווגות שנחשפו לפונדקאי סף החישה נמצא גבוה יותר מאשר בקבוצות הבתולות שנחשפו אף הן. בנקבות בוגרות (11-17 ימים) המגמה שונה – סף החישה של המזווגות נמצא נמוך יותר ביחס לבתולות.

בזכרים, סף החישה של המחוש של אלו שלא שהו עם נקבות ("בתולים") ושלא נחשפו לפונדקאי נמצא לרוב גבוה יותר ביחס לאלו ששהו עם נקבות ("מזווגים") וגם לא נחשפו לפונדקאי. סף החישה של ה"בתולים" עמד לרוב על $1 \mu\text{g}$ (12 מתוך 16 קבוצות – 75%) בעוד שב"מזווגים" נמצא אמנם ספים של $10 \mu\text{g}$ ו- $1 \mu\text{g}$, אך ב- 9 קבוצות בלבד מתוך 15 – 60% ($10 \mu\text{g}$ – 2 קבוצות, $1 \mu\text{g}$ – 7 קבוצות). כמו בנקבות, גם בזכרים ההבדל בסף החישה בין ה"בתולים" ל"מזווגים" הוא בייחוד אצל הזכרים הצעירים. לעומת זאת, בזכרים בוגרים, נמצא סף חישה גבוה יותר בקבוצות ה"מזווגים" שלא נחשפו לפונדקאי ביחס ל"בתולים" שלא נחשפו. בזכרים שנחשפו לפונדקאי, כמו בנקבות, לא נמצא הבדל בין כלל קבוצות ה"בתולים" לכלל קבוצות ה"מזווגים". אך בשונה מהנקבות, בהשוואה בין הזכרים הצעירים בלבד, נמצא כי ל"בתולים" סף חישה גבוה יותר מזה של ה"מזווגים". לעומת זאת, בהשוואה בין הזכרים הבוגרים לא נמצא הבדל בין "בתולים" ל"מזווגים". בהשוואה בין הזכרים ה"בתולים" שנחשפו לפונדקאי לפי קבוצת גיל, נמצא סף חישה גבוה בצעירים, שעמד על $10 \mu\text{g}$ במחצית מן הקבוצות (3 מתוך 6) ועל $1 \mu\text{g}$ בשליש מהן (2 מתוך 6), בעוד שבבוגרים הסף עמד ברובו על $1 \mu\text{g}$ (6 מתוך 7). בין הזכרים ה"מזווגים" שנחשפו לפונדקאי, לא נמצא הבדל בסף החישה לפי קבוצת גיל.

בהשוואה בין הזוויגים, ניתן להצביע על ההבדל הבא: מבין הזבובים הצעירים, בתולים, ושנחשפו לפונדקאי, סף החישה של הזכרים גבוה ביחס לנקבות. סף החישה של הזכרים הינו $10 \mu\text{g}$ במחצית מהקבוצות (3 מתוך 6 קבוצות) ו- $1 \mu\text{g}$ בשליש מהן, בעוד שבנקבות הסף הוא $1 \mu\text{g}$ בכמחצית מהקבוצות (3 מתוך 7) ו- 100 ng בכמחצית שניה.

כמות מזערית לקבלת עוצמת תגובת מחוש מירבית

עוצמת תגובת המחוש ב- 32 מקבוצות הניסוי לא נבדלת משמעותית בין $10 \mu\text{g}$ ל- $100 \mu\text{g}$ כמות נדיף (RM ANOVA; $P < 0.05$), ועל כן, נמצא כי עבורן עוצמת תגובת המחוש המירבית מופיעה כבר ב- $10 \mu\text{g}$ (טבלה 1). הקבוצות נחלקות באופן לא שווה לפי הנדיפים הנבדקים: 14 קבוצות מתוכן הן של זבובים אשר הגיבו ל- 6Ac, 11 ל- (Z)-3-6Ac, 5 ל- (Z)-3-8Ac, ו- 2 בלבד ל- 8Ac. מעבר לכך, לא נמצא דפוס פיסיוולוגי או אקולוגי ברור המאפיין קבוצות אלו. בשאר 86 הקבוצות, עוצמת התגובה עבור $100 \mu\text{g}$ כמות נדיף שונה משמעותית מזו שעבור $10 \mu\text{g}$, ולפיכך, העוצמה המירבית בקבוצות ניסוי אלה עשויה להופיע רק החל מכמות נדיף של $100 \mu\text{g}$ ואף יותר.

עוצמת תגובת המחוש ל- $1 \mu\text{g}$ ו- $100 \mu\text{g}$ נדיפי פונדקאי

השפעות הגורמים הפיסיוולוגיים והסביבתיים שתוארו לעיל על עוצמת תגובת מחושי שני הזוויגים (כל זויג בנפרד) שהתקבלה בחשיפה ל- $1 \mu\text{g}$ (הכמות שנמצאה כסף החישה של מחוש זבוב הדלועיים במרבית קבוצות הניסוי) ו- $100 \mu\text{g}$ (הכמות הגבוהה ביותר שנבחרה לשימוש במסגרת המחקר) נדיפי פונדקאי שונים (כל נדיף בנפרד) מוצגות באיורים 8-10 עבור הנקבות, ובאיורים 11-13 עבור הזכרים.

בהקשר לנקבות, איור 8 מציג את השפעת הגיל. בנקבות שלא נחשפו לפונדקאי עוצמת תגובת המחוש ל- 1

μg ול- $100 \mu\text{g}$ כל הנדיפים אינה משתנה באופן מובהק בין קבוצות הגיל השונות בכל מצבי הרבייה, אך במזווגות ניתן לצפות במגמות מסויימות. במזווגות נצפית עליה בעוצמת התגובה עד לגילאי 11-13 ימים ולאחר מכן ירידה בגילאי 15-17 ימים, בתגובה ל- $100 \mu\text{g}$ 8Ac ו- (Z)-3-8Ac. בתגובה ל- $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac מגמת העליה נצפית לכל אורך גילאי הזבוב, ובתגובה ל- $100 \mu\text{g}$ 6Ac עוצמת התגובה עולה עד לגילאי 11-13 ימים ולא משתנה בגילאי 15-17 ימים. לעומת זאת, בבתולות עוצמת התגובה נשארת כמעט קבועה לכל אורך גילאי הזבוב. מבין הנקבות שנחשפו לפונדקאי, בבתולות שהגיבו ל- $1 \mu\text{g}$ (Z)-3-8Ac, 8Ac ו- 6Ac , ול- $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-8Ac ו- 8Ac , וכן, במזווגות שהגיבו ל- $1 \mu\text{g}$ 8Ac ו- 6Ac , ול- $100 \mu\text{g}$ 8Ac, (Z)-3-6Ac ו- 6Ac , תגובת המחוש לנדיפים משתנה באופן מובהק בין קבוצות הגיל השונות (ANOVA; $P < 0.05$). מגמת השינוי בעוצמת התגובה בין קבוצות הגיל נבדלת בין קבוצות הניסוי: עוצמת התגובה נמצאה עולה עם הגיל עד לגילאי 11-13 ימים בבתולות ובמזווגות שהגיבו ל- $1 \mu\text{g}$ כל הנדיפים, וכן גם בבתולות שהגיבו ל- $100 \mu\text{g}$ כל הנדיפים, למעט (Z)-3-8Ac ששם נצפית עליה קלה בעוצמת התגובה בגילאי 15-17 ימים. לעומת זאת, במזווגות שהגיבו ל- $100 \mu\text{g}$ כל הנדיפים, נצפית מגמה מחזורית – עליה בגילאי 7-9 ימים, ירידה לאחר מכן בגילאי 11-13 ימים, ושוב עליה בגילאי 15-17 ימים.

איור 9 מציג את השפעת מצב רבייתי. בנקבות שלא נחשפו לפונדקאי, בגילאי 3-5 ימים, עוצמת תגובת המחוש ל- $1 \mu\text{g}$ ול- $100 \mu\text{g}$ כל הנדיפים (למעט $1 \mu\text{g}$ 8Ac) נמצאה גבוהה יותר בבתולות מאשר במזווגות, עם הבדל מובהק בתגובה ל- $1 \mu\text{g}$ ו- $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac ול- $100 \mu\text{g}$ 6Ac (ANOVA; $P < 0.05$). בשאר קבוצות הגיל לא נמצא הבדל מובהק בעוצמת התגובה בין מצבי הרבייה של הנקבות, למעט בגילאי 7-9 ימים, בתגובה ל- $1 \mu\text{g}$ (Z)-3-8Ac, שם עוצמת התגובה של המזווגות הייתה גבוהה יותר מזו של הבתולות. בנקבות שנחשפו לפונדקאי, בגילאי 7-9 ימים נמצאה עוצמת תגובה גבוהה יותר באופן מובהק במזווגות מאשר לבתולות בתגובה ל- $100 \mu\text{g}$ כל הנדיפים (ANOVA; $P < 0.05$). בשאר קבוצות הגיל אין הבדלים מובהקים בעוצמת התגובה בין מצבי הרבייה.

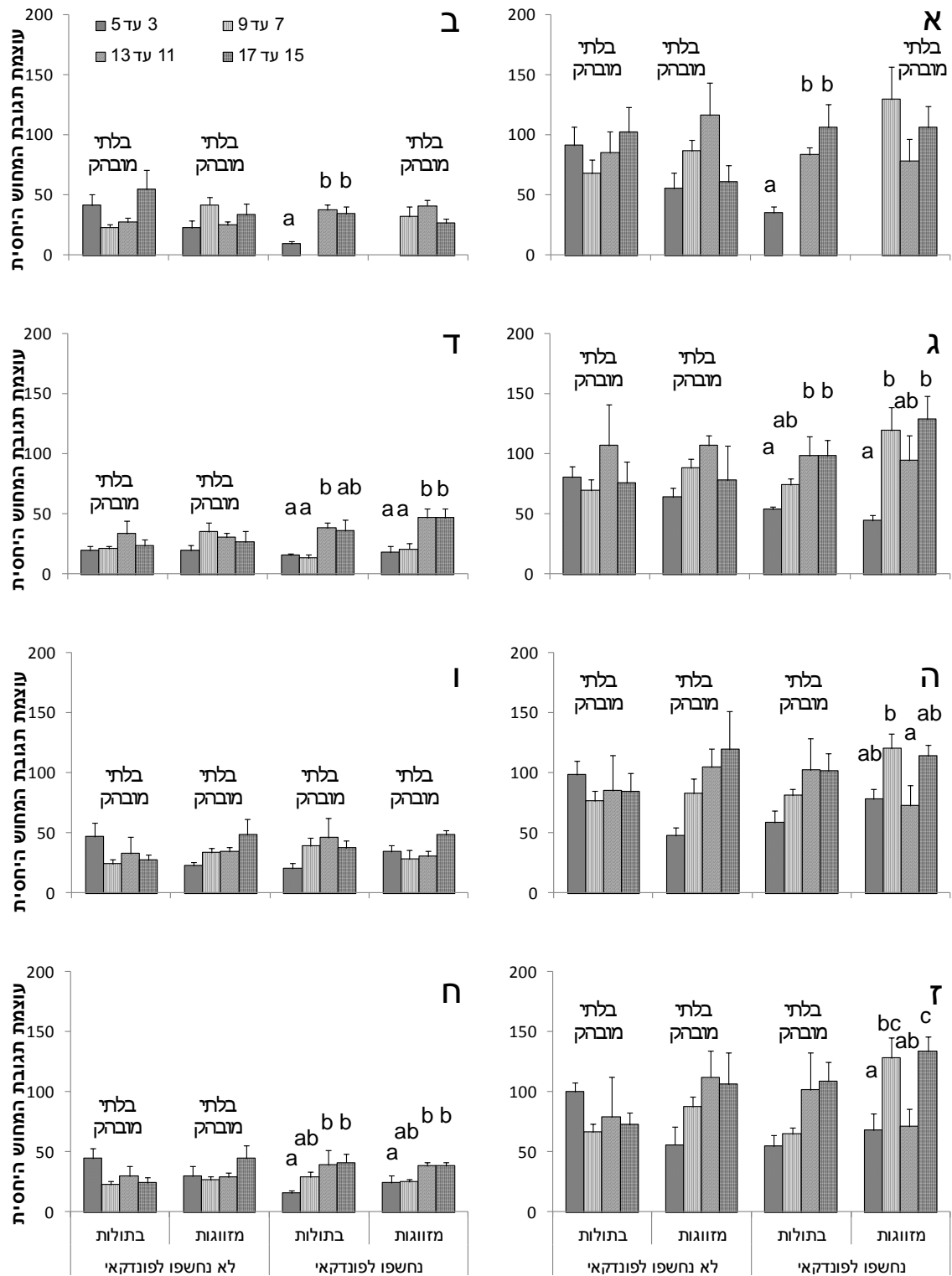
איור 10 מציג את השפעת נוכחות או היעדר פונדקאי. נקבות בתולות שלא נחשפו לפונדקאי הראו עוצמת תגובת מחוש גבוהה יותר באופן מובהק מאשר נקבות בתולות שנחשפו, רק בגילאי 3-5 ימים, ובתגובה לכל הנדיפים (למעט $1 \mu\text{g}$ ו- $100 \mu\text{g}$ 8Ac) (ANOVA; $P < 0.05$). בשאר קבוצות הניסוי, ההבדלים בעוצמת התגובה בהשפעת נוכחות או היעדר פונדקאי אינן נבדלות באופן מובהק. למרות זאת, ניתן להצביע על תופעה של שינוי מגמה ביחס להשפעת החשיפה המוקדמת לפונדקאי בנקבות מזווגות, בקבוצות הגיל שונות, בתגובה ל- $100 \mu\text{g}$ כל הנדיפים: בגילאי 7-9 ימים עוצמת התגובה בנקבות שנחשפו לפונדקאי נמצאה גבוהה יותר מאשר באלו שלא נחשפו. לאחר מכן, בגילאי 11-13 המגמה מתהפכת – עוצמת התגובה גבוהה יותר בנקבות שלא נחשפו, ובגילאי 15-17 שוב עוצמת התגובה בנקבות שנחשפו גבוהה יותר.

N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	>10 µg	0.1	#	0.887	8	(Z)-3-8Ac	3-5	V	+
>10 µg	10	#	0.866	8	>10 µg	1	*	0.904	15	8Ac			
>10 µg	10	*	0.949	8	>10 µg	0.1	*	0.966	15	(Z)-3-6Ac			
>10 µg	1	*	0.931	8	>10 µg	1	*	0.956	14	6Ac			
N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	(Z)-3-8Ac	7-9		
>10 µg	10	*	0.917	8	>10 µg	10	*	0.906	7	8Ac			
>10 µg	0.1	*	0.967	8	>10 µg	0.1	**	0.989	8	(Z)-3-6Ac			
>10 µg	1	*	0.971	8	10 µg	1	*	0.937	8	6Ac			
10 µg	1	*	0.965	7	>10 µg	0.01	**	0.986	7	(Z)-3-8Ac	11-13		
>10 µg	1	*	0.918	8	>10 µg	0.1	*	0.944	9	8Ac			
>10 µg	0.01	*	0.973	8	>10 µg	1	***	0.998	8	(Z)-3-6Ac			
>10 µg	1	*	0.957	8	10 µg	1	*	0.938	9	6Ac			
N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	>10 µg	1	*	0.958	7	(Z)-3-8Ac	15-17		
>10 µg	1	*	0.956	8	>10 µg	1	#	0.863	8	8Ac			
10 µg	1	*	0.954	8	>10 µg	1	*	0.958	8	(Z)-3-6Ac			
>10 µg	1	*	0.975	8	>10 µg	1	**	0.993	8	6Ac			
N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	(Z)-3-8Ac	3-5	M	
>10 µg	10	#	0.809	8	>10 µg	1	*	0.919	8	8Ac			
10 µg	1	*	0.951	8	>10 µg	0.1	**	0.990	8	(Z)-3-6Ac			
>10 µg	1	*	0.974	8	10 µg	1	**	0.978	8	6Ac			
N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	>10 µg	1	*	0.957	7	(Z)-3-8Ac	7-9		
>10 µg	1	*	0.944	9	>10 µg	1	*	0.907	8	8Ac			
>10 µg	0.1	*	0.959	9	>10 µg	1	*	0.936	8	(Z)-3-6Ac			
>10 µg	1	*	0.942	9	>10 µg	1	*	0.958	8	6Ac			
N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	10 µg	0.1	**	0.993	8	(Z)-3-8Ac	11-13		
>10 µg	10	*	0.943	7	10 µg	1	**	0.997	8	8Ac			
10 µg	1	*	0.956	7	10 µg	0.1	*	0.945	8	(Z)-3-6Ac			
10 µg	0.1	*	0.952	7	10 µg	1	#	0.897	8	6Ac			
N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	>10 µg	1	*	0.923	7	(Z)-3-8Ac	15-17		
>10 µg	1	*	0.960	7	>10 µg	0.1	*	0.944	8	8Ac			
>10 µg	0.1	*	0.956	8	10 µg	0.1	*	0.975	8	(Z)-3-6Ac			
>10 µg	1	*	0.956	8	>10 µg	0.1	*	0.971	7	6Ac			

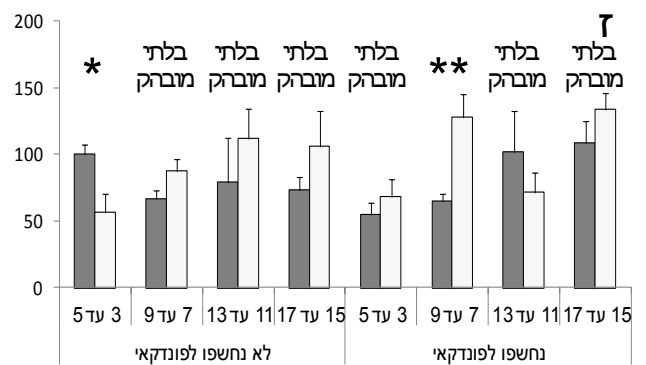
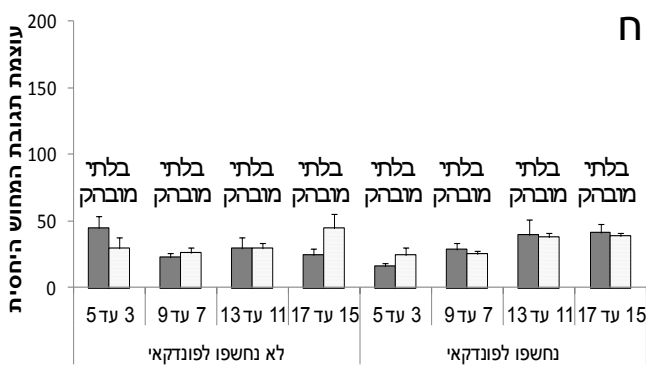
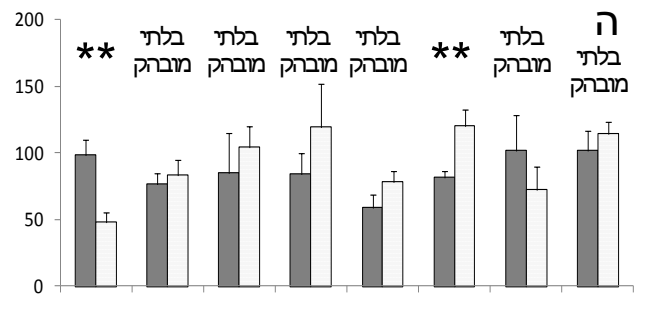
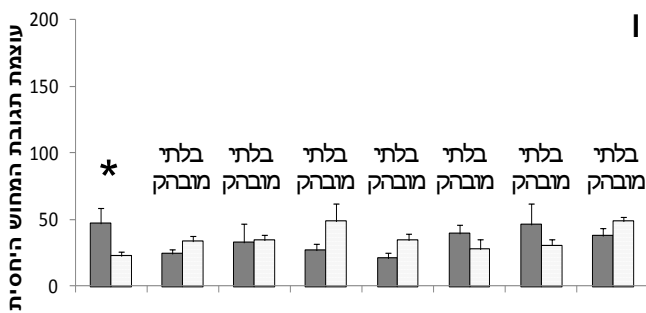
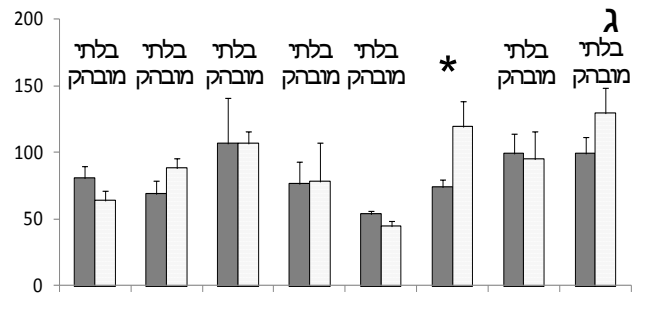
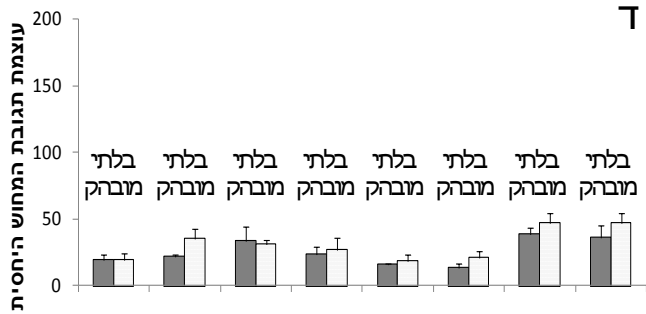
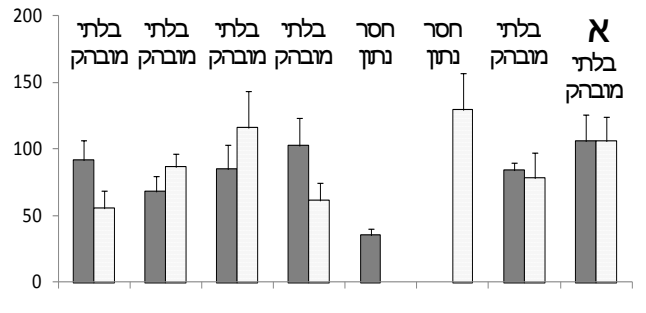
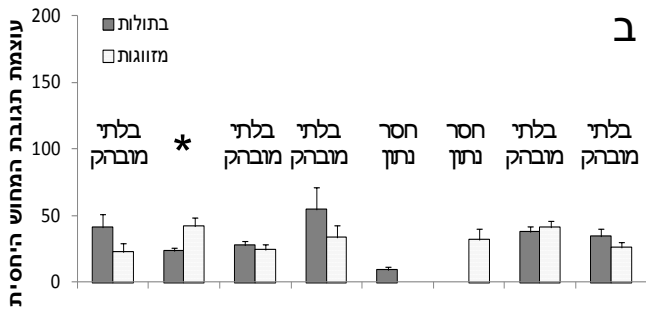
(Linear Regression; #: $P < 0.1$; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$); חסר נתון – N/A; M – מזווגות/מזווגים; V – בתולות/בתולים

טבלה 1: מובהקות תלות תגובת המחוש בכמות החומר, סף החישה, וכמות נדיף מזערית לקבלת עוצמת תגובה מירבית עבור כל קבוצות הניסוי

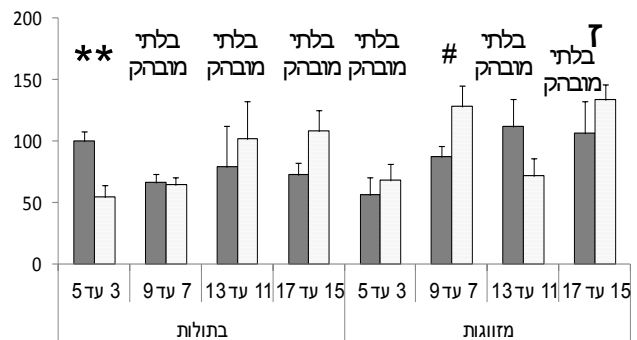
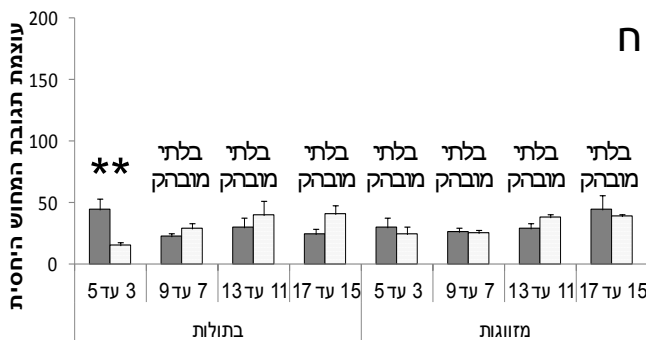
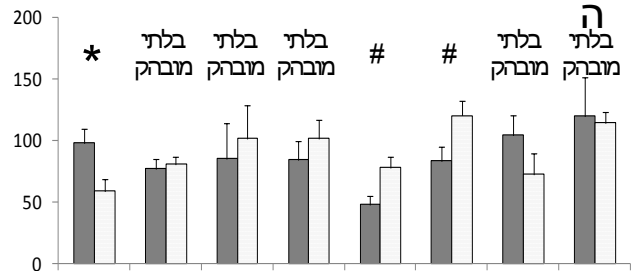
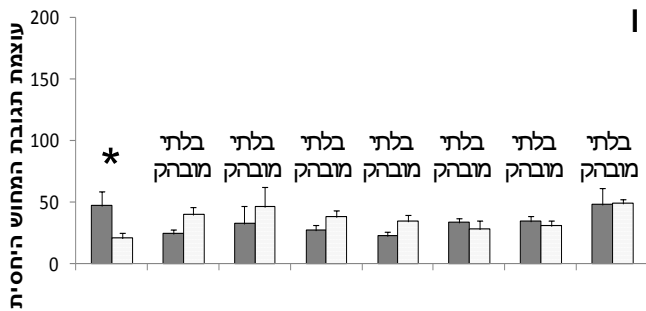
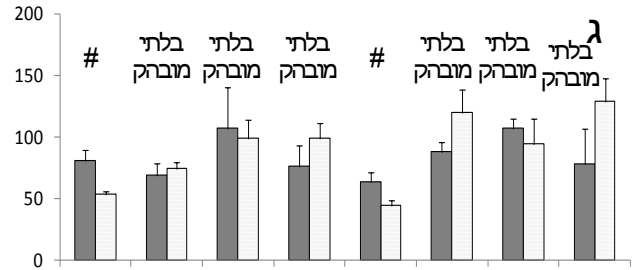
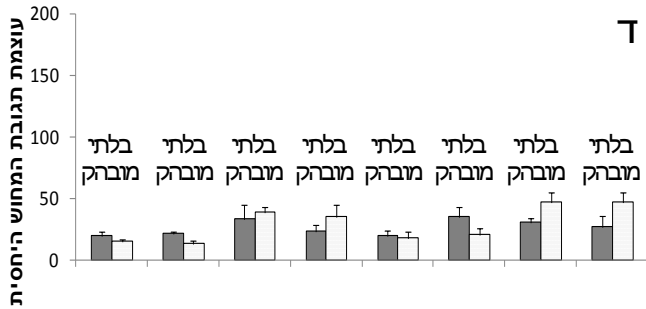
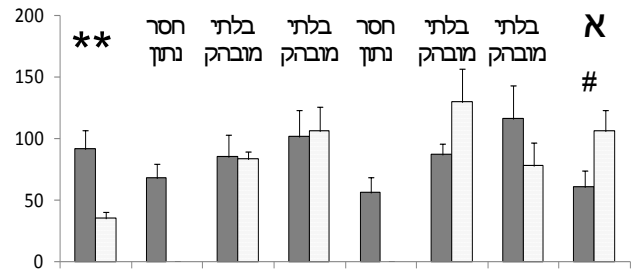
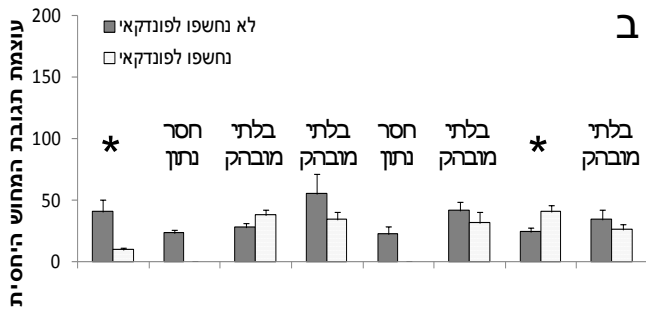
זכרים					נקבות					נדיף	טיפול		
כמות נדיף מזערית לקבלת עוצמת תגובה מירבית (>10 µg / 10 µg)	סף החישה [µg]	תלות תגובה-כמות		N	כמות נדיף מזערית לקבלת עוצמת תגובה מירבית (>10 µg / 10 µg)	סף החישה [µg]	תלות תגובה-כמות		N		גיל [ימים]	מצב רבייתי (V / M)	נוכחות פונדקאי (- / +)
		P	R ²				P	R ²					
>10 µg	1	**	0.978	8	>10 µg	1	**	0.982	8	(Z)-3-8Ac	V	-	
>10 µg	1	*	0.969	8	>10 µg	10	#	0.869	8	8Ac			
10 µg	1	**	0.985	8	10 µg	0.01	**	0.979	8	(Z)-3-6Ac			
10 µg	1	*	0.947	8	10 µg	1	*	0.952	8	6Ac			
>10 µg	1	**	0.994	8	>10 µg	1	*	0.974	8	(Z)-3-8Ac			
10 µg	1	*	0.950	8	>10 µg	1	*	0.961	8	8Ac			
10 µg	0.1	*	0.958	8	>10 µg	1	*	0.940	8	(Z)-3-6Ac			
10 µg	0.1	*	0.925	8	10 µg	1	*	0.942	8	6Ac			
>10 µg	1	**	0.987	8	>10 µg	1	*	0.971	8	(Z)-3-8Ac			
>10 µg	1	*	0.975	8	>10 µg	1	*	0.945	8	8Ac			
>10 µg	0.01	**	0.985	8	10 µg	1	*	0.969	8	(Z)-3-6Ac			
10 µg	1	*	0.923	8	10 µg	1	*	0.941	8	6Ac			
10 µg	1	**	0.993	7	10 µg	1	**	0.993	7	(Z)-3-8Ac			
>10 µg	1	*	0.928	11	>10 µg	1	*	0.952	8	8Ac			
>10 µg	0.1	*	0.971	11	>10 µg	0.1	*	0.963	8	(Z)-3-6Ac			
>10 µg	1	*	0.977	11	>10 µg	1	*	0.964	7	6Ac			
>10 µg	0.1	**	0.983	7	>10 µg	0.1	**	0.977	7	(Z)-3-8Ac			
>10 µg	1	*	0.969	8	>10 µg	0.1	*	0.931	8	8Ac			
>10 µg	0.01	**	0.982	8	10 µg	1	**	0.980	8	(Z)-3-6Ac			
10 µg	0.1	*	0.941	8	10 µg	0.1	#	0.883	8	6Ac			
>10 µg	1	*	0.969	7	>10 µg	0.1	*	0.972	12	(Z)-3-8Ac			
>10 µg	1	*	0.976	8	>10 µg	0.01	*	0.977	12	8Ac			
10 µg	0.01	*	0.971	8	>10 µg	0.1	**	0.980	12	(Z)-3-6Ac			
>10 µg	0.1	*	0.968	8	10 µg	1	*	0.969	10	6Ac			
10 µg	10	**	0.989	7	>10 µg	1	*	0.919	10	(Z)-3-8Ac			
>10 µg	1	*	0.955	7	>10 µg	1	*	0.964	10	8Ac			
>10 µg	0.1	***	1.000	7	>10 µg	0.1	*	0.916	10	(Z)-3-6Ac			
>10 µg	1	*	0.972	7	>10 µg	1	*	0.967	10	6Ac			
N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	>10 µg	1	**	0.985	7	(Z)-3-8Ac			
>10 µg	10	*	0.942	8	>10 µg	10	*	0.945	8	8Ac			
>10 µg	1	**	0.981	8	>10 µg	1	**	0.981	8	(Z)-3-6Ac			
>10 µg	1	*	0.971	8	>10 µg	0.1	**	0.990	8	6Ac			



איור 8: השתנות עוצמת תגובת המוחש לנדיפי פונדקאי של נקבות הזבוב בהתאם לגיל הזבובים. ערכי עוצמת התגובה בכל גרף הינם ערכים יחסיים ומייצגים את אחוז השינוי בין תגובת המוחש לנדיף לבין תגובתו לממס *n*-hexane. הגילאים הרשומים במקרא הינם בימים לאחר הגיחה מהגולם. הערכים בכל גרף מייצגים ממוצע \pm שגיאת תקן של 7 חזרות לפחות. **א:** $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-8Ac; **ב:** $1 \mu\text{g}$ (Z)-3-8Ac; **ג:** $100 \mu\text{g}$ 8Ac; **ד:** $1 \mu\text{g}$ 8Ac; **ה:** $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac; **ו:** $1 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac; **ז:** $100 \mu\text{g}$ 6Ac; **ח:** $1 \mu\text{g}$ 6Ac. (ANOVA; $P < 0.05$). מובהק באותה אות שונות באופן מובהק ($P < 0.05$).



איור 9: השתנות עוצמת תגובת המחוש לנדיפי פונדקאי של נקבות הזבוב בהתאם למצב הרבייתי של הזבובים. ערכי עוצמת התגובה בכל גרף הינם ערכים יחסיים ומייצגים את אחוז השינוי בין תגובת המחוש לנדיף לבין תגובתו לממס *n*-hexane. הגילאים בציר הקטגוריות הינם בימים לאחר הגיחה מהגולם. הערכים בכל גרף מייצגים ממוצע \pm שגיאת תקן של 7 חזרות לפחות. א: $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-8Ac; ב: $1 \mu\text{g}$ (Z)-3-8Ac; ג: $100 \mu\text{g}$ 8Ac; ד: $1 \mu\text{g}$ 8Ac; ה: $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac; ו: $1 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac; ז: $100 \mu\text{g}$ 6Ac; ח: $1 \mu\text{g}$ 6Ac. ANOVA; *: $P < 0.05$; (**: $P < 0.01$).

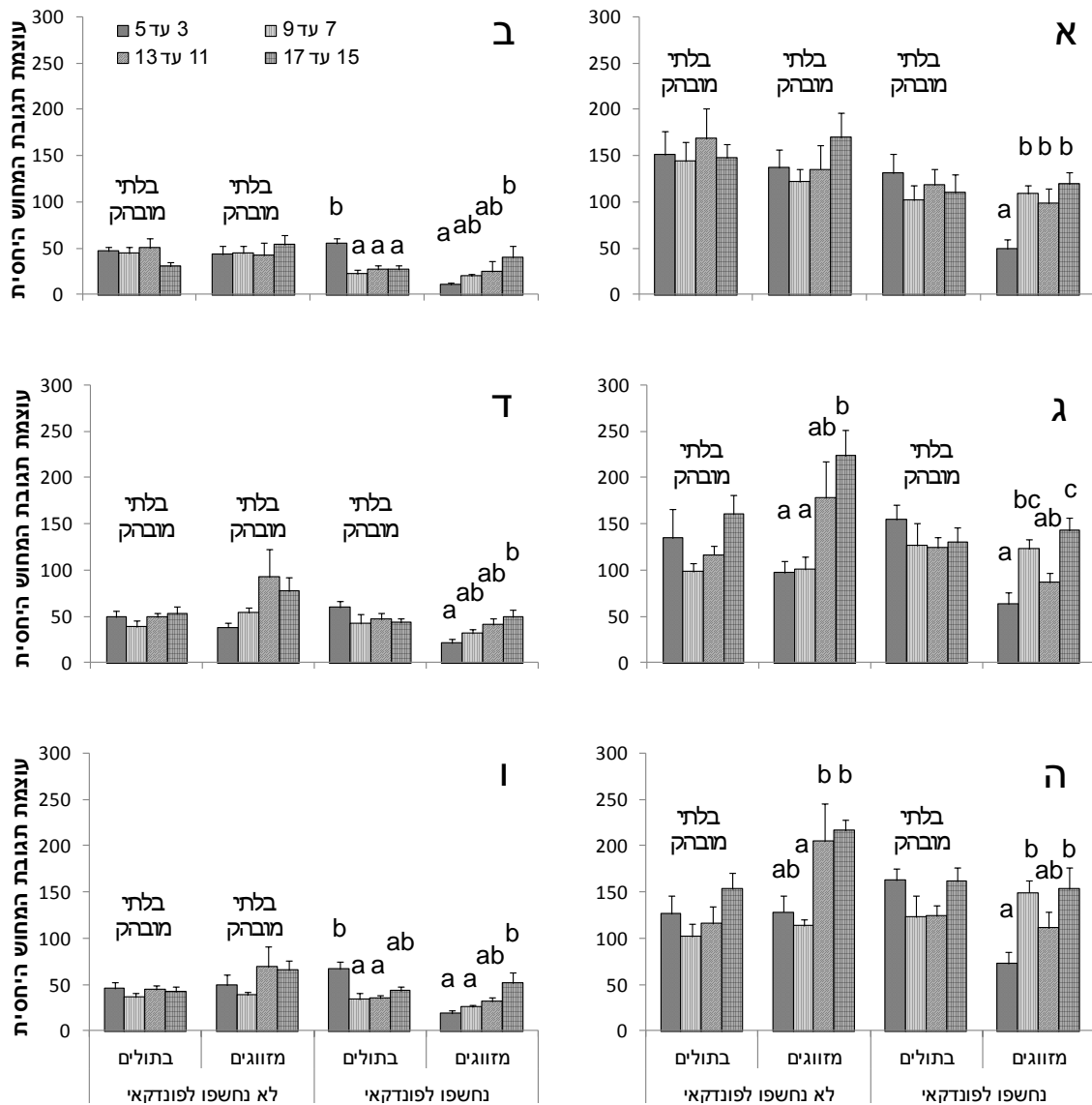


איור 10: השתנות עוצמת תגובת המחוש לנדיפי פונדקאי של נקבות הזבוב בהתאם לחשיפת הזבובים לפונדקאי. ערכי עוצמת התגובה בכל גרף הינם ערכים יחסיים ומייצגים את אחוז השינוי בין תגובת המחוש לנדיף לבין תגובתו למסמס *n*-hexane. הגילאים בציר הקטגוריות הינם בימים לאחר הגיחה מהגולם. הערכים בכל גרף מייצגים ממוצע \pm שגיאת תקן של 7 חזרות לפחות. א: $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-8Ac ; ב: $1 \mu\text{g}$ (Z)-3-8Ac ; ג: $100 \mu\text{g}$ 8Ac ; ד: $1 \mu\text{g}$ 8Ac ; ה: $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac ; ו: $1 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac ; ז: $100 \mu\text{g}$ 6Ac ; ח: $1 \mu\text{g}$ 6Ac. סימנים מעל העמודות מציינים הבדל מובהק בין קבוצות הניסוי (ANOVA; #: $P < 0.1$; *): $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

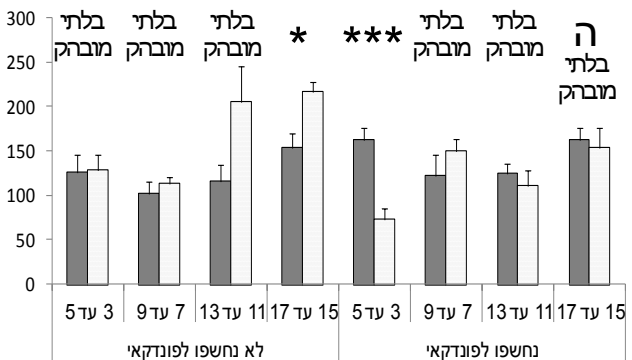
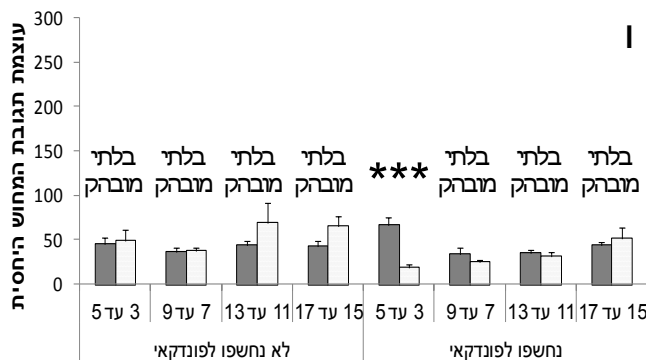
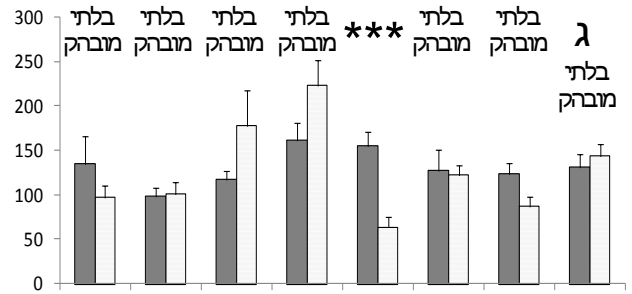
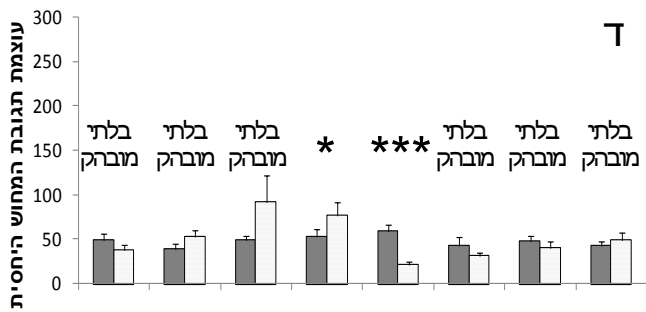
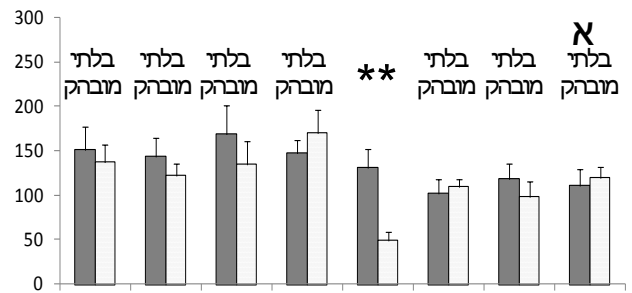
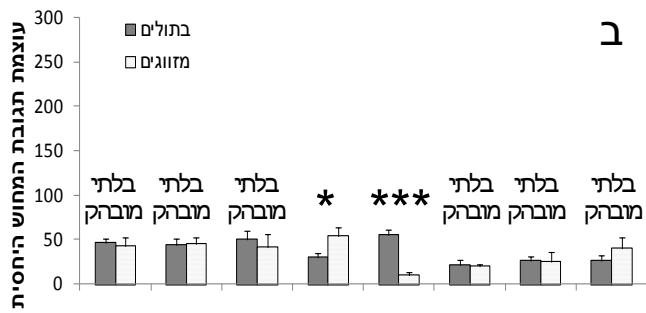
בהקשר לזכרים, **איור 11** מציג את השפעת הגיל. בזכרים "מזווגים" שלא נחשפו לפונדקאי, עוצמת תגובת המחוש ל- $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac ו- 6Ac משתנה בין קבוצות הגיל באופן מובהק (ANOVA; $P < 0.05$). עוצמת התגובה ל- $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac עולה בגילאי 11-13 ימים וממשיכה לעלות גם בגילאי 15-17 ימים, ואילו ל- 100 μg 6Ac העוצמה עולה בגילאי 11-13 ימים ואינה משתנה בגילאי 15-17 ימים. בתגובה ל- $1 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac ו- 6Ac, נצפית גם כן עליה בעוצמת התגובה בגילאי 11-13 ימים ואי שיווי בגילאי 15-17 ימים, אך ההבדל אינו מובהק. כמו כן, נצפית עליה בעוצמת התגובה בגילאי 15-17 ימים בתגובה ל- $100 \mu\text{g}$ 8Ac אך היא אינה מובהקת. בזכרים "בתולים" שלא נחשפו לפונדקאי נצפות מגמות שונות, אם כי הן אינן מובהקות: עוצמת התגובה ל- $1 \mu\text{g}$ 8Ac נשארה קבועה לאורך הגיל, אך בגילאי 15-17 ימים הראתה ירידה. בתגובה ל- $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac ו- 6Ac נמצאה ירידה בעוצמת התגובה בגילאי 7-13 ימים, ולאחר מכן עליה בגילאי 15-17 ימים. בזכרים אשר נחשפו לפונדקאי, תגובת ה"מזווגים" ל- $1 \mu\text{g}$ כל הנדיפים עולה לאורך הגיל באופן מובהק, ולעומתם, תגובת ה"בתולים" ל- $1 \mu\text{g}$ 8Ac גבוהה בגילאי 3-5 ימים, אך נמוכה באופן מובהק בגילאי 7-17 ימים. גם בתגובה ל- $1 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac ול- $100 \mu\text{g}$ 8Ac ו- (Z)-3-6Ac של ה"בתולים" נצפית העוצמה הגבוהה בגילאי 3-5 ימים והנמוכה בגילאי 7-17 ימים, אך באופן לא מובהק. אותה מגמה אף נצפית בתגובה ל- $100 \mu\text{g}$ 6Ac, ואף באופן מובהק, אך שם נצפית עליה קלה בעוצמת התגובה בגילאי 15-17 ימים. תגובת ה"מזווגים" ל- $100 \mu\text{g}$ כל הנדיפים נמצאת שונה באופן מובהק בין קבוצות הגיל: בתגובה ל- 8Ac נמצאה עוצמה נמוכה בגילאי 3-5 ימים וגבוהה בגילאי 7-17 ימים. בתגובה ל- (Z)-3-6Ac ו- 6Ac נצפית מגמה מחזורית – עליה בגילאי 7-9 ימים, ירידה בגילאי 11-13 ימים, ושוב עליה בגילאי 15-17 ימים.

איור 12 מציג את השפעת מצב רבייתי. נראה כי בזכרים שלא נחשפו לפונדקאי, השפעת המצב הרבייתי על עוצמת תגובת המחוש ניכרת בעיקר בגילאי 11-17 ימים. בזכרים "מזווגים" נמצאה עוצמת תגובה גבוהה יותר מזו של "בתולים", בגילאי 15-17 ימים, בתגובה ל- $1 \mu\text{g}$ 8Ac ו- (Z)-3-6Ac ול- $100 \mu\text{g}$ 6Ac באופן מובהק, ול- $1 \mu\text{g}$ 6Ac ו- $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac באופן לא מובהק. כמו כן, בגילאי 11-13 ימים עוצמת התגובה נמצאה גבוהה יותר בזכרים "מזווגים" בתגובה ל- $1 \mu\text{g}$ ו- $100 \mu\text{g}$ של 6Ac ו- (Z)-3-6Ac, אך ההבדל לא נמצא מובהק. בזכרים שנחשפו לפונדקאי נצפית באופן בולט, בגילאי 3-5 ימים, מגמה הפוכה מזו שנראתה בזכרים שלא נחשפו – עוצמת התגובה בזכרים ה"בתולים" גבוהה יותר באופן מובהק מזו של הזכרים ה"מזווגים" בתגובה ל- $1 \mu\text{g}$ ו- $100 \mu\text{g}$ כל הנדיפים. בשאר קבוצות הגיל לא נצפה הבדל כלשהו בעוצמה בין מצבי הרבייה.

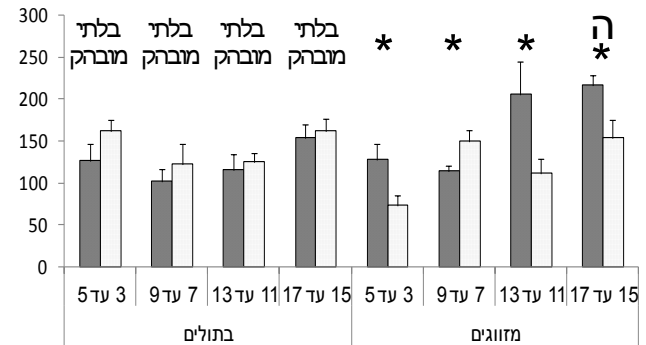
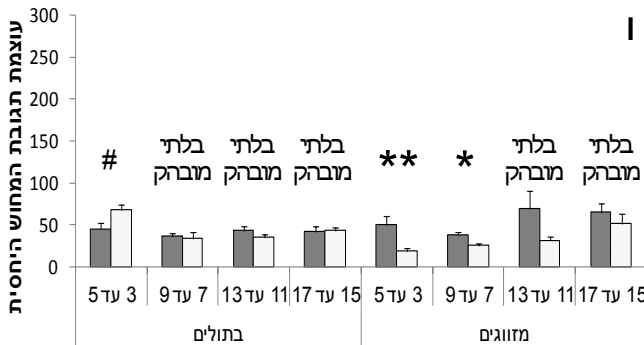
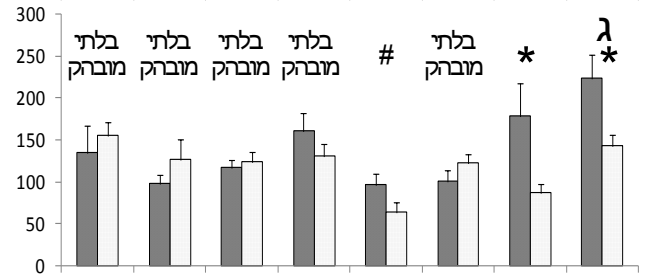
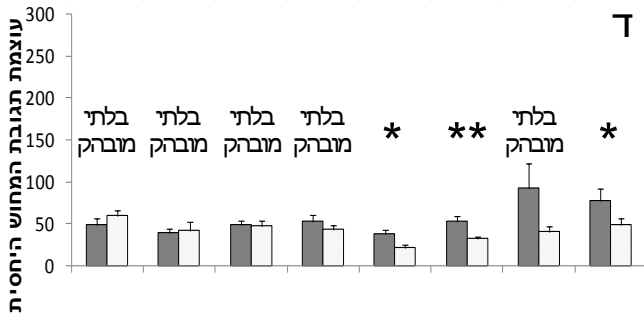
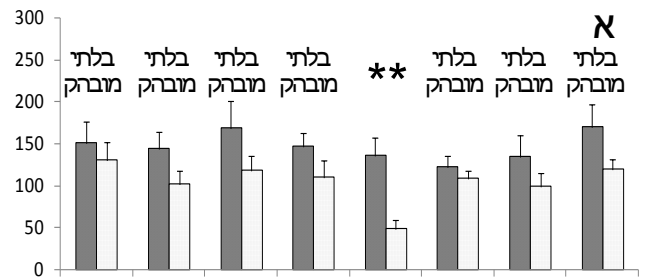
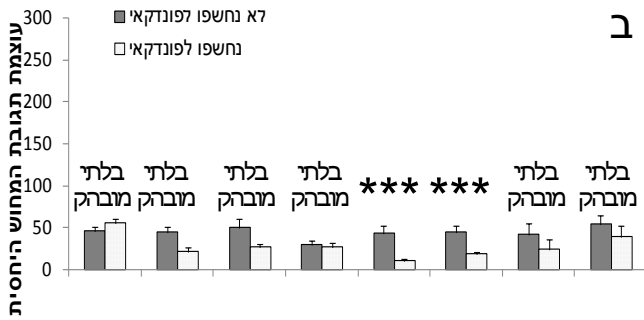
איור 13 מציג את השפעת נוכחות או היעדר פונדקאי. בזכרים "בתולים" לא נמצאה השפעה מובהקת לנוכחות או היעדר פונדקאי על עוצמת תגובת המחוש בכל קבוצות הגיל, אך נצפית עוצמת תגובה גבוהה יותר בזכרים שלא נחשפו לפונדקאי בתגובה ל- $100 \mu\text{g}$ 8Ac בכל קבוצות הגיל. בתגובה ל- $1 \mu\text{g}$ 8Ac נצפית מגמה זהה רק בגילאי 7-13 ימים. בנוסף, בגילאי 3-5 ימים, בתגובה ל- $1 \mu\text{g}$ 6Ac נצפית עוצמת תגובה גבוהה יותר בזכרים שנחשפו לפונדקאי. בזכרים ה"מזווגים" עוצמת התגובה בזכרים שלא נחשפו לפונדקאי גבוהה באופן מובהק מזו שבזכרים שנחשפו, בכל הנדיפים ובכל קבוצות הגיל, למעט גילאי 11-13 ימים בתגובה ל- $1 \mu\text{g}$ כל הנדיפים, גילאי 15-17 ימים בתגובה ל- $1 \mu\text{g}$ 8Ac ו- 6Ac, גילאי 7-17 ימים בתגובה ל- $100 \mu\text{g}$ 8Ac, וכן, בגילאי 7-9 ימים בתגובה ל- $100 \mu\text{g}$ 6Ac ו- (Z)-3-6Ac שבהם נצפית עוצמת תגובה גבוהה יותר לזכרים שנחשפו לפונדקאי, ואף באופן מובהק בתגובה ל- $100 \mu\text{g}$ 6Ac.



איור 11 : השתנות עוצמת תגובת המחוש לנדיפי פונדקאי של זכרי הזבוב בהתאם לגיל הזבובים. ערכי עוצמת התגובה בכל גרף הינם ערכים יחסיים ומייצגים את אחוז השינוי בין תגובת המחוש לנדיף לבין תגובתו לממס *n*-hexane. הגילאים הרשומים במקרא הינם בימים לאחר הגיחה מהגולם. הערכים בכל גרף מייצגים ממוצע \pm שגיאת תקן של 7 חזרות לפחות. **א**: $100 \mu\text{g}$ 8Ac ; **ב**: $1 \mu\text{g}$ 8Ac ; **ג**: $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac ; **ד**: $1 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac ; **ה**: $100 \mu\text{g}$ 6Ac ; **ו**: $1 \mu\text{g}$ 6Ac. עמודות שאינן קשורות באותה אות שונות באופן מובהק ($P < 0.05$). (ANOVA).

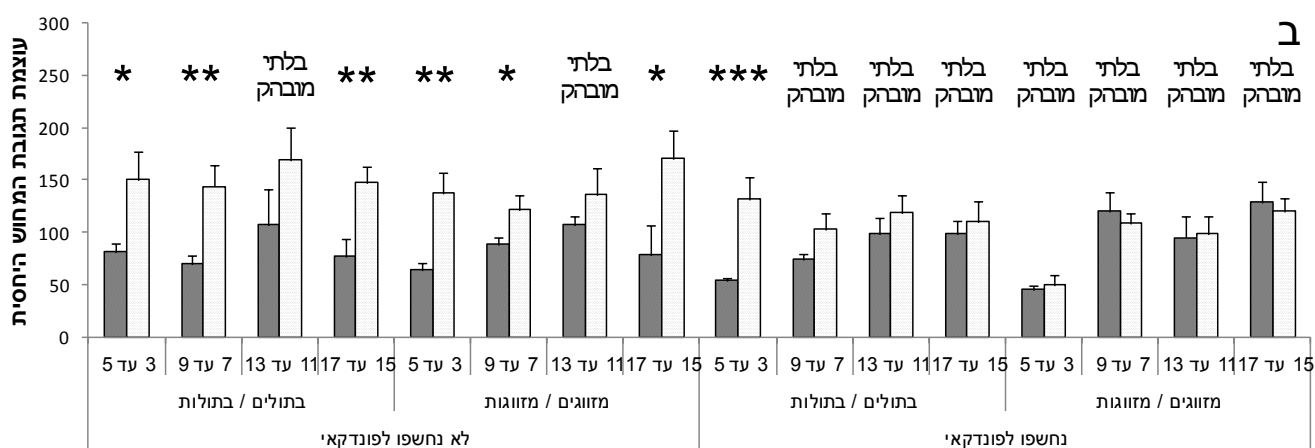
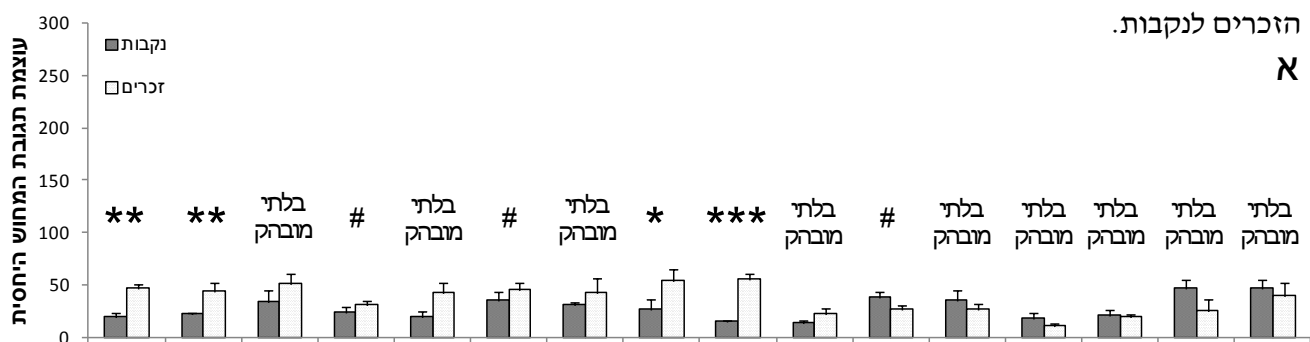


איור 12: השתנות עוצמת תגובת המחוש לנדיפי פונדקאי של זכרי הזבוב בהתאם למצב הרבייתי של הזבובים. ערכי עוצמת התגובה בכל גרף הינם ערכים יחסיים ומייצגים את אחוז השינוי בין תגובת המחוש לנדיף לבין תגובתו לממס *m*-hexane. הגילאים בציר הקטגוריות הינם בימים לאחר הגיחה מהגולם. הערכים בכל גרף מייצגים ממוצע \pm שגיאת תקן של 7 חזרות לפחות. א: $100 \mu\text{g}$ 8Ac; ב: $1 \mu\text{g}$ 8Ac; ג: $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac; ד: $1 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac; ה: $100 \mu\text{g}$ 6Ac; ו: $1 \mu\text{g}$ 6Ac. סימנים מעל העמודות מציינים הבדל מובהק בין קבוצות הניסוי (ANOVA; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$).

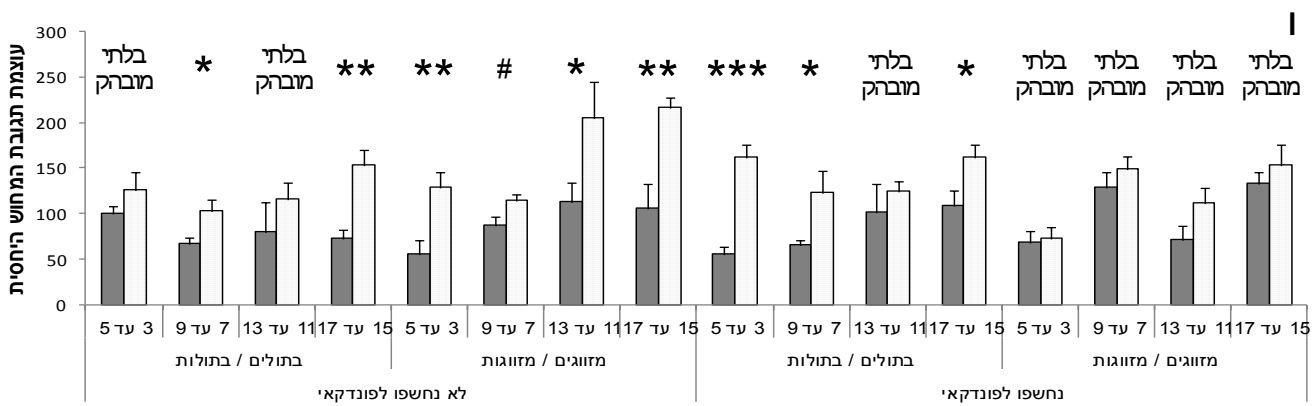
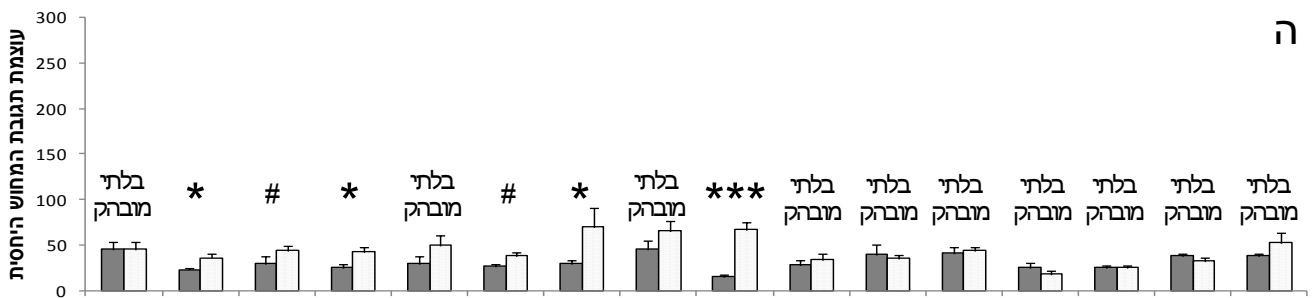
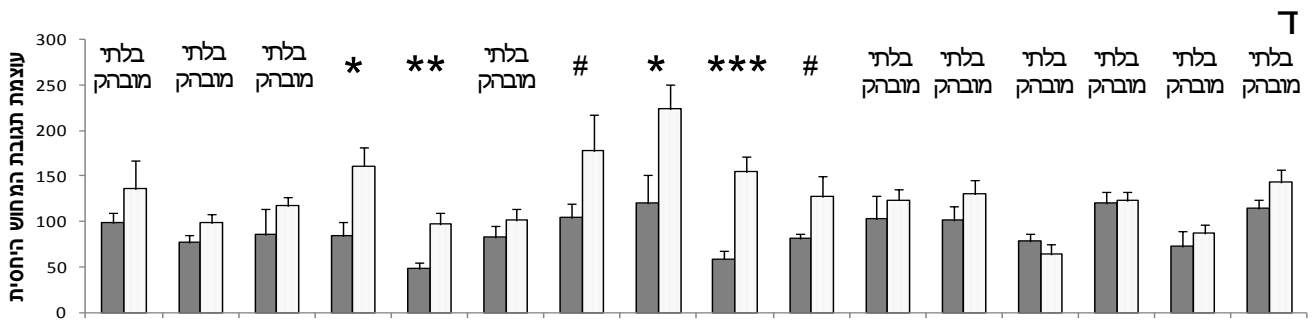
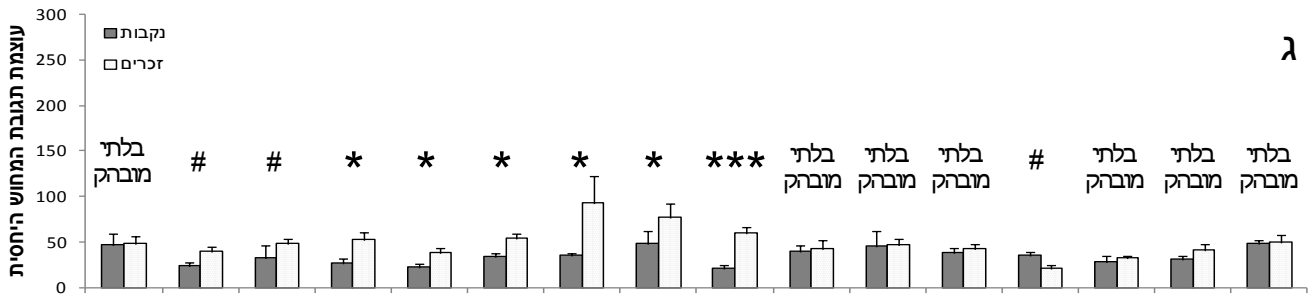


איור 13: השתנות עוצמת תגובת המחוש לנדיפי פונדקאי של זכרי הזבוב בהתאם לחשיפת הזבובים לפונדקאי. ערכי עוצמת התגובה בכל גרף הינם ערכים יחסיים ומייצגים את אחוז השינוי בין תגובת המחוש לנדיף לבין תגובתו לממס *m*-hexane. הגילאים בציר הקטגוריות הינם בימים לאחר הגיחה מהגולם. הערכים בכל גרף מייצגים ממוצע \pm שגיאת תקן של 7 חזרות לפחות. א: $100 \mu\text{g}$ 8Ac; ב: $1 \mu\text{g}$ 8Ac; ג: $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac; ד: $1 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac; ה: $100 \mu\text{g}$ 6Ac; ו: $1 \mu\text{g}$ 6Ac. סימונים מעל העמודות מציינים הבדל מובהק בין קבוצות הניסוי (ANOVA; #: $P < 0.1$; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$).

בהשוואה בין זווילי הזבוב (איור 14), עוצמת תגובת מחושי הזכרים נמצאה לרוב גבוהה יותר מזו של הנקבות. ההבדלים ניכרים בעיקר בהיעדר החשיפה לפונדקאי, הן בזבובים בתולים והן במזווגים, ברוב קבוצות הגיל, בתגובה ל-1 μg ו-100 μg כל הנדיפים. יחד עם זאת, בזבובים בתולים, בתגובה ל-100 μg 6Ac, נצפה הבדל מובהק רק בשתי קבוצות גיל, ובתגובה ל-100 μg (Z)-3-6Ac, ההבדל שנצפה מובהק הינו בגילאי 15-17 ימים בלבד. בנוסף, בזבובים מזווגים, בתגובה ל-1 μg 6Ac ו-8Ac, נצפה הבדל מובהק רק בשתי קבוצות גיל. לעומת זאת, ברוב קבוצות הבדיקה של הזבובים שנחשפו לפונדקאי לא נמצא הבדל מובהק בעוצמת תגובת המחוש בין זכרי הזבוב לנקבות, למעט בקבוצות הבדיקה הבאות: בזבובים בתולים, בגילאי 3-5 ימים, נמצא כי עוצמת התגובה של הזכרים גבוהה יותר מזו של הנקבות באופן מובהק ביותר בתגובה ל-1 μg ו-100 μg כל הנדיפים (ANOVA; $P < 0.001$). כמו כן, ב-3 קבוצות בדיקה נוספות בבתולים (גילאי 7-9 ימים, בתגובה ל-100 μg (Z)-3-6Ac ו-6Ac ו-15-17 ימים, בתגובה ל-100 μg 6Ac), עוצמת התגובה של הזכרים נמצאה גבוהה יותר מזו של הנקבות באופן מובהק (ANOVA; $P < 0.05$). בנוסף, בשונה מהמגמה הרווחת, בשתי קבוצות בדיקה נמצא כי עוצמת התגובה של הנקבות גבוהה מזו של הזכרים: האחת – בבתולים בגילאי 11-13 ימים, בתגובה ל-1 μg 8Ac, והשנייה – במזווגים בגילאי 3-5 ימים, בתגובה ל-1 μg (Z)-3-6Ac, אולם מובהקות ההבדלים גבולית (ANOVA; $P < 0.1$). בכל שאר קבוצות הבדיקה של הזבובים המזווגים לא נמצא הבדל מובהק בעוצמת תגובת המחוש בין



איור 14: השתנות עוצמת תגובת המחוש לנדיפי פונדקאי בין זווילי הזבוב. ערכי עוצמת התגובה בכל גרף הינם ערכים יחסיים ומייצגים את אחוז השינוי בין תגובת המחוש לנדיף לבין תגובתו לממס n-hexane. הגילאים בציר הקטגוריות הינם בימים לאחר הגיחה מהגולם. הערכים בכל גרף מייצגים ממוצע \pm שגיאת תקן של 7 חזרות לפחות. **א:** 1 μg 8Ac; **ב:** 100 μg 8Ac. סימונים מעל העמודות מציינים הבדל מובהק בין קבוצות הניסוי (ANOVA; #: $P < 0.1$; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$).



איור 14 (המשך): השתנות עוצמת תגובת המחוש לנדיפי פונדקאי בין זוויגי הזבוב. ערכי עוצמת התגובה בכל גרף הינם ערכים יחסיים ומייצגים את אחוז השינוי בין תגובת המחוש לנדיף לבין תגובתו למס *n*-hexane. הגילאים בציר הקטגוריות הינם בימים לאחר הגיחה מהגולם. הערכים בכל גרף מייצגים ממוצע \pm שגיאת תקן של 7 חזרות לפחות. ג: $1 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac; ד: $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac; ה: $1 \mu\text{g}$ 6Ac; ו: $100 \mu\text{g}$ 6Ac. סימונים מעל העמודות מציינים הבדל מובהק בין קבוצות הניסוי (ANOVA; #: $P < 0.1$; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$).

האינטראקציות בין גיל הזבובים, מצב רבייתי, ונוכחות או היעדר פונדקאי, נבדקו במודל היררכי, כך שהמצב הרבייתי מְקוּנָן בתוך גיל הזבובים. רמת המובהקות של האינטראקציות השונות מובאת ב**טבלה 2**. ניתן לראות כי בנקבות, גיל הזבובים ומצבם הרבייתי לא נמצאו באינטראקציה מובהקת בהשפעתם על עוצמת תגובת המחוש ל- $1 \mu\text{g}$ ו- $100 \mu\text{g}$ כל הנדיפים, למעט $100 \mu\text{g}$ 6Ac. בין השפעת הגיל ונוכחות או היעדר פונדקאי על עוצמת התגובה נמצאה אינטראקציה מובהקת בכל הנדיפים למעט $1 \mu\text{g}$ ו- $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac ו- $100 \mu\text{g}$ 6Ac. לעומת זאת, בין השפעת מצב רבייתי ונוכחות או היעדר פונדקאי על עוצמת התגובה, המגמה הפוכה לחלוטין – בתגובה ל- $1 \mu\text{g}$ ו- $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac ול- $100 \mu\text{g}$ 6Ac נמצאה אינטראקציה מובהקת, ובתגובה לכל השאר לא נמצאה כזו. מבדיקת השפעת כל שלושת הגורמים, נמצאה אינטראקציה מובהקת בהשפעתם על עוצמת התגובה ל- $1 \mu\text{g}$ ו- $100 \mu\text{g}$ (Z)-3-6Ac ו- $100 \mu\text{g}$ 6Ac.

בדיקת האינטראקציות בין הגורמים לעיל בהשפעתם על עוצמת תגובת מחושי הזכרים מעידה על המצאותה של אינטראקציה מובהקת בין גיל ומצב רבייתי בתגובה ל- $1 \mu\text{g}$ ו- $100 \mu\text{g}$ כל הנדיפים. כמו כן, גם בין מצב רבייתי ונוכחות או היעדר פונדקאי, בתגובה ל- $1 \mu\text{g}$ ו- $100 \mu\text{g}$ כל הנדיפים, למעט $100 \mu\text{g}$ 6Ac, נצפית אינטראקציה מובהקת בהשפעתם על עוצמת התגובה. לעומת זאת, בין השפעתם של גיל ונוכחות או היעדר פונדקאי לא נמצאה אינטראקציה מובהקת, למעט בתגובה ל- $100 \mu\text{g}$ 6Ac ו- (Z)-3-6Ac. בנוסף, בין שלושת הגורמים נמצאה אינטראקציה מובהקת בהשפעתם על עוצמת התגובה ל- $1 \mu\text{g}$ ו- $100 \mu\text{g}$ 6Ac בלבד.

טבלה 2: בדיקת אינטראקציות בין גורמים פיסיולוגיים וסביבתיים בהשפעתם על חישת נדיפים

P		כמות	נדיף	גורמי השפעה	
זכרים	נקבות				
N/A	בלתי מובהק	$1 \mu\text{g}$	(Z)-3-8Ac	גיל X מצב רבייתי	
N/A	בלתי מובהק	$100 \mu\text{g}$			
***	בלתי מובהק	$1 \mu\text{g}$	8Ac		
#	בלתי מובהק	$100 \mu\text{g}$			
**	בלתי מובהק	$1 \mu\text{g}$	(Z)-3-6Ac		
***	בלתי מובהק	$100 \mu\text{g}$			
**	בלתי מובהק	$1 \mu\text{g}$	6Ac		
**	#	$100 \mu\text{g}$			
N/A	**	$1 \mu\text{g}$	(Z)-3-8Ac		גיל X נוכחות פונדקאי
N/A	#	$100 \mu\text{g}$			
בלתי מובהק	**	$1 \mu\text{g}$	8Ac		
בלתי מובהק	**	$100 \mu\text{g}$			
בלתי מובהק	בלתי מובהק	$1 \mu\text{g}$	(Z)-3-6Ac		
*	בלתי מובהק	$100 \mu\text{g}$			
בלתי מובהק	**	$1 \mu\text{g}$	6Ac		
#	בלתי מובהק	$100 \mu\text{g}$			

N/A – חסר נתון; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$; #: $P < 0.1$; (nested ANOVA); ***: $P < 0.001$

טבלה 2 (המשך): בדיקת אינטראקציות בין גורמים פיסיוולוגיים וסביבתיים בהשפעתם על חישת נדיפים

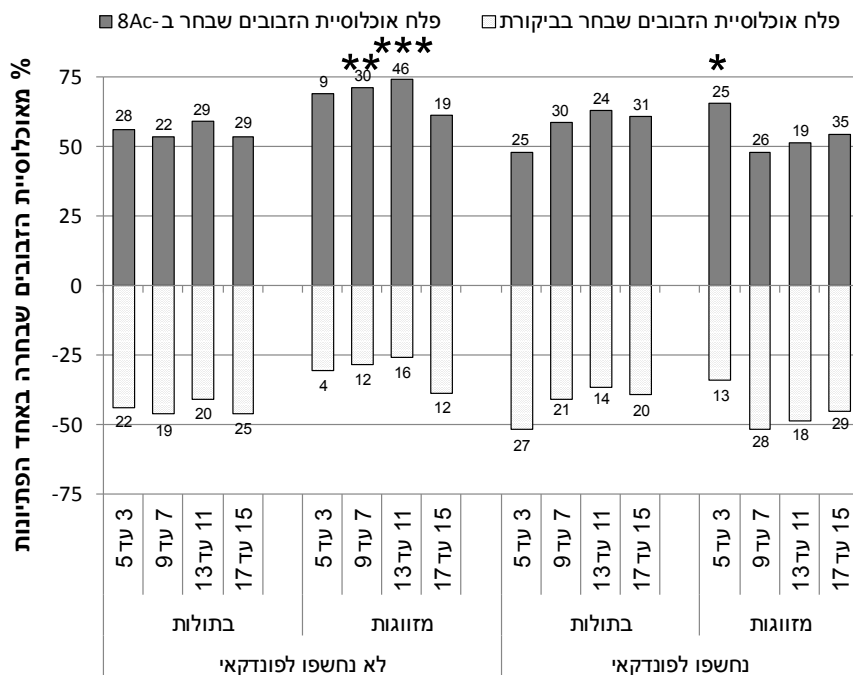
P		כמות	נדיף	גורמי השפעה	
זכרים	נקבות				
N/A	בלתי מובהק	1 µg	(Z)-3-8Ac	מצב רבייתי (מקונן בתוך גיל) X נוכחות פונדקאי	
N/A	בלתי מובהק	100 µg			
#	בלתי מובהק	1 µg	8Ac		
בלתי מובהק	בלתי מובהק	100 µg			
*	*	1 µg	(Z)-3-6Ac		
*	*	100 µg			
**	בלתי מובהק	1 µg	6Ac		
**	*	100 µg			
N/A	בלתי מובהק	1 µg	(Z)-3-8Ac		גיל X מצב רבייתי X נוכחות פונדקאי
N/A	#	100 µg			
בלתי מובהק	בלתי מובהק	1 µg	8Ac		
בלתי מובהק	בלתי מובהק	100 µg			
בלתי מובהק	*	1 µg	(Z)-3-6Ac		
בלתי מובהק	*	100 µg			
#	#	1 µg	6Ac		
#	*	100 µg			

(nested ANOVA; #: $P < 0.1$; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$); N/A – חסר נתון;

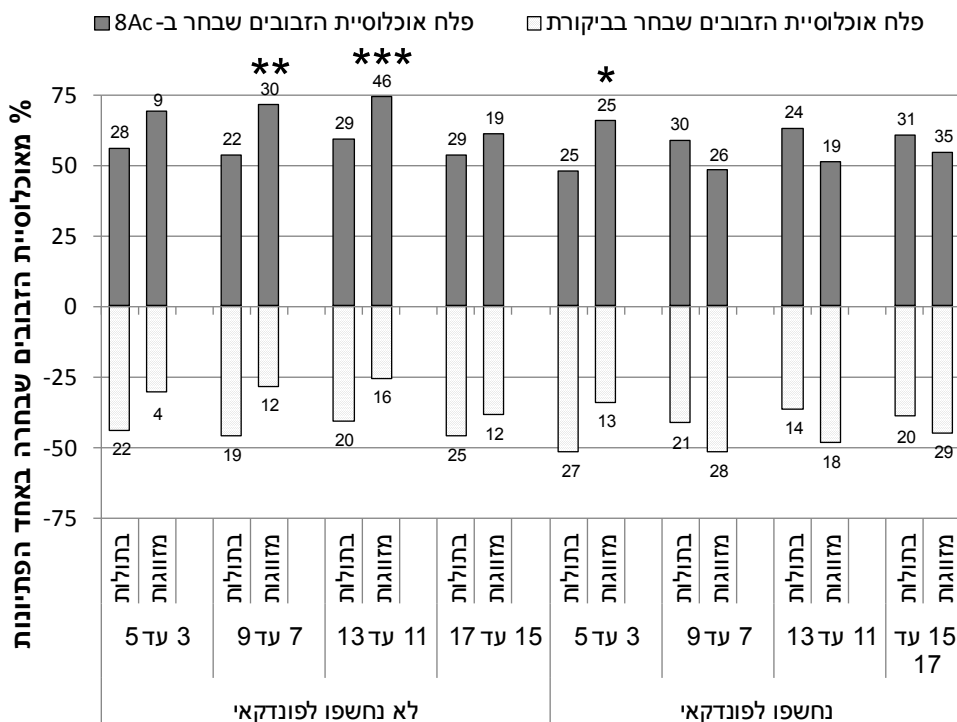
שיעור בחירת נדיף פונדקאי

התנהגות הבחירה של הזבובים (נקבות בלבד) נבדקה באמצעות מבחן שתי-אפשרויות בחירה (two-choice bioassay), בו נבחנו שני סוגי פיתיונות: הנדיף 8Ac, שמהווה מודל לנדיפי פונדקאי (טיפול) לממס n-hexane (ביקורת). ממצאי תת-הפרק הקודם הראו כי סף החישה של מחוש הזבוב ל-8Ac ב-9 מתוך 16 קבוצות הבדיקה של הנקבות הינו 1 µg, ו-10 µg ב-3 קבוצות (טבלה 1). לפיכך, הניסויים הראשוניים נערכו עם כמות 8Ac של 100 µg. התוצאות שנצפו מניסויים אלה הראו כי פעילות הזבובים הייתה כמעט אפסית, כאשר רק 1-2 זבובים מתוך ה-10 בכל כלוב נלכדו, ככל הנראה כתוצאה מרוויה של הכלוב בנדיף. בהתאם לזאת, הוחלט להשתמש בכמות של 1 µg, שנמצאת בטווח הרגישות מחד, ואינה מרווה את הכלוב מאידך. נקבות הזבוב היו בתולות או מזווגות, בגילאי 3-5, 7-9, 11-13, ו-15-17 ימים, שנחשפו לפונדקאי ושלא נחשפו – 16 קבוצות בדיקה. עבור כל קבוצה נעשו 8-10 חזרות, 3-5 חזרות במקביל, ובכל כלוב נבדקו בחירתן של 10 נקבות. בכל חזרה נספרו מספר הנקבות שנלכדו בכל מלכודת (חיות ומתות) לאחר 20 שעות. תוצאות שיעורי הבחירה בכל פיתיון הושוו לפי גיל, מצב רבייתי, ונוכחות או היעדר פונדקאי. ניתן לראות מאיורים 15-17 כי מבין 16 קבוצות הבדיקה נמצאה בחירה מובהקת (χ^2 ; $P < 0.05$) רק ב-3 קבוצות: לא נחשפו לפונדקאי, מזווגות, גילאי 7-9; לא נחשפו לפונדקאי, מזווגות, גילאי 11-13; נחשפו לפונדקאי, מזווגות, גילאי 3-5. ההבדל המובהק ביותר נצפה במזווגות, בגילאי 11-13 ימים, שלא נחשפו

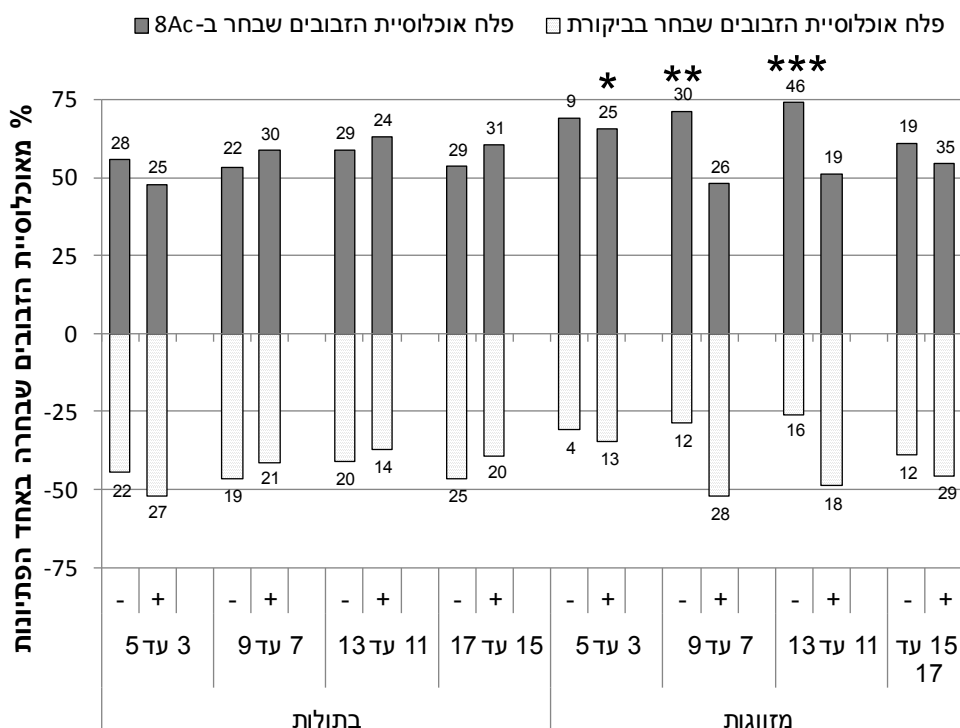
לפונדקאי, עם שיעור בחירה של 75% בנדיף הפונדקאי 8Ac לבדו. במזווגות, בגילאי 3-5 ימים, שלא נחשפו לפונדקאי, נמצאה עדיפות ל- 8Ac, אך כיוון שהפעילות הייתה נמוכה מאוד (13 זבובים בלבד מתוך 100 סה"כ; מתוך כל 10 החזרות נצפתה פעילות סבירה בחזרה אחת בלבד), לא נמצא יחס זה מובהק במבחן χ^2 להתאמה הנעשה במתכונת "עם חזרות" (replicated). הסיבה לרמת פעילות כה נמוכה זו לא ברורה. בנוגע לרמות הפעילות בשאר קבוצות הבדיקה, נצפו הבדלים בין הקבוצות השונות, כאשר טווח הרמות נע בין 31% ל- 64% (למעט מזווגות, בגילאי 3-5 ימים, שלא נחשפו לפונדקאי, שם כאמור הרמה הייתה 13%). לא נמצא קשר כלשהו בין רמת הפעילות של אוכלוסיית הנקבות בניסויי התנהגות הבחירה לבין אחד מהגורמים הפיסיולוגיים והסביבתיים שנבדקו. בהשוואה לפי גיל (איור 15), לא נמצאה תלות מובהקת בין התנהגות הבחירה לבין גיל הזבובים (χ^2 ; n.s.). בהשוואה לפי מצב רבייתי (איור 16), שיעור הבחירה ב- 8Ac גבוה במזווגות לעומת הבתולות, בגילאי 7-13 ימים שלא נחשפו לפונדקאי ובגילאי 3-5 ימים שנחשפו, במובהקות גבולית (χ^2 ; $P < 0.1$). בנקבות שלא נחשפו לפונדקאי, בגילאי 3-5 ו- 15-17 ימים, נמצא גם כי שיעור הבחירה ב- 8Ac גבוה במזווגות לעומת הבתולות, אך הבדל זה לא נמצא מובהק. לעומת זאת, בנקבות שנחשפו לפונדקאי, בגילאי 7-17 ימים נמצא כי דווקא לבתולות שיעור בחירה ב- 8Ac גבוה יותר, אך גם כאן ההבדל נמצא לא מובהק. בהשוואה לפי נוכחות או היעדר פונדקאי (איור 17), השפעת הפונדקאי בולטת במזווגות בגילאי 7-13 ימים, כאשר בהיעדרו שיעור הבחירה ב- 8Ac גבוה באופן מובהק מאשר בנוכחותו (χ^2 ; $P < 0.05$). בכל שאר קבוצות הגיל, הן הבתולות והן המזווגות, לא נמצא כל הבדל מובהק או מגמה כלשהי. מבדיקת אינטראקציות בין הגורמים השונים במודל ההיררכי שתואר לעיל לא נמצאו אינטראקציות מובהקות בהשפעתם על התנהגות הבחירה של הנקבות, למעט בין מצב רבייתי לנוכחות או היעדר פונדקאי, אולם אף אינטראקציה זו הינה גבולית (χ^2 ; $P < 0.1$) (טבלה 3).



איור 15: יחס השיעורים בין בחירת נדיף פונדקאי לבין בחירת תמיסת ביקורת, בהשפעת גיל הזבובים. הגילאים בציר הקטגוריות הינם בימים לאחר הגיחה מהגולם. רק הזבובים שנלכדו בפיתיון כלשהו (חיים או מתים) נלקחו בחשבון. הערכים הרשומים בקצות העמודות מייצגים את גודל פלחי האוכלוסייה המהווה סכום של המדידות שהתקבלו מ- 8-10 חזרות. סימנים מעל העמודות מציינים הבדל מובהק בין שני פלחי האוכלוסייה (χ^2 ; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$).



איור 16: יחס השיעורים בין בחירת נדיף פונדקאי לבין בחירת תמיסת ביקורת, בהשפעת המצב הרבייתי של הזבובים. הגילאים בציר הקטגוריות הינם בימים לאחר הגיחה מהגולם. רק הזבובים שנלכדו בפיתיון כלשהו (חיים או מתים) נלקחו בחשבון. הערכים הרשומים בקצות העמודות מייצגים את גודל פלחי האוכלוסייה המהווה סכום של המדידות שהתקבלו מ-8-10 חזרות. סימנים מעל העמודות מציינים הבדל מובהק בין שני פלחי האוכלוסייה (χ^2 ; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$).



איור 17: יחס השיעורים בין בחירת נדיף פונדקאי לבין בחירת תמיסת ביקורת, בהשפעת חשיפת הזבובים לפונדקאי. הגילאים בציר הקטגוריות הינם בימים לאחר הגיחה מהגולם. הסימן (-) מציינן לא נחשפו לפונדקאי, הסימן (+) מציינן נחשפו לפונדקאי. רק הזבובים שנלכדו בפיתיון כלשהו (חיים או מתים) נלקחו בחשבון. הערכים הרשומים בקצות העמודות מייצגים את גודל האוכלוסייה המהווה סכום של המדידות שהתקבלו מ-8-10 חזרות. סימנים מעל העמודות מציינים הבדל מובהק בין שני פלחי האוכלוסייה (χ^2 ; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$).

טבלה 3 : בדיקת אינטראקציות בין גורמים פיסיוולוגיים וסביבתיים בהשפעתם על התנהגות הבחירה של הנקבות

P	גורמי השפעה
בלתי מובהק	גיל X מצב רבייתי
בלתי מובהק	גיל X נוכחות פונדקאי
#	מצב רבייתי (מקוּן בתוך גיל) X נוכחות פונדקאי
בלתי מובהק	גיל X מצב רבייתי X נוכחות פונדקאי

(nested χ^2 ; #: $P < 0.1$)

רמת התפתחות השחלות

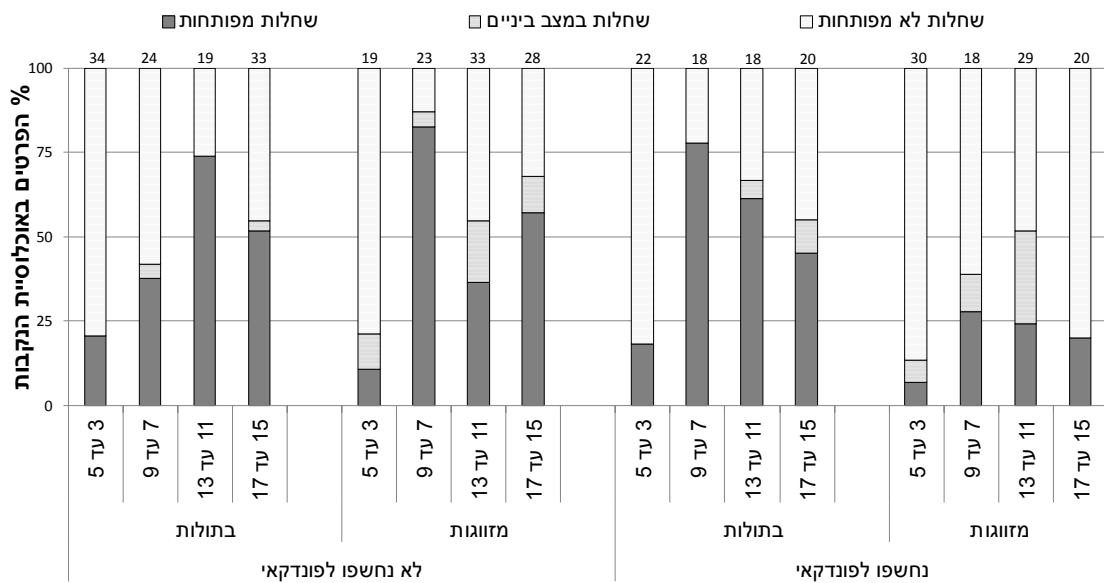
נקבות הזבוב נאספו להערכת רמת התפתחות שחלותיהן בהתאם למצבים הפיסיוולוגיים והסביבתיים שתוארו במסגרת המחקר. הערכת רמת התפתחות השחלות נעשתה ע"י הוצאת השחלות ומדידת מטען הביצים. שחלה מפותחת הוגדרה במחקר זה כשחלה המכילה לפחות 5 ביצים בשלות להטלה, שחלה במצב ביניים הוגדרה כשחלה במכילה עד 5 ביצים, ושחלה לא מפותחת לא מכילה ביצים בשלות כלל. הנקבות שנאספו היו מ-16 קבוצות הבדיקה שתוארו לעיל, כאשר כל קבוצה הכילה 18 זבובים לפחות. אוכלוסיית הנקבות של כל קבוצה התפלגה ל-3 מצבי התפתחות שחלות: בעלות שחלות לא מפותחות, בעלות שחלות במצב ביניים, ובעלות שחלות מפותחות. התפלגויות אלה הושוו לפי גיל, מצב רבייתי ונוכחות או היעדר פונדקאי (**איורים 18-20**).

בהשוואה לפי גיל (**איור 18**), מגמת שינוי ההתפלגות עם הגיל נבדלת לפי המצב הפיסיוולוגי והסביבתי. בנקבות בתולות שלא נחשפו לפונדקאי, שיעור השכיחות היחסית של נקבות בעלות שחלות מפותחות עולה עם הגיל עד לגילאי 11-13 ימים, ואז יורד בגילאי 15-17 ימים. במזווגות שלא נחשפו לפונדקאי ישנה מגמה מחזורית – עליה בשיעור השכיחות היחסית של בעלות שחלות מפותחות בגילאי 7-9 ימים, לאחר מכן ירידה בגילאי 11-13 ימים, ושוב עליה בגילאי 15-17 ימים. בבתולות שנחשפו לפונדקאי נצפית עליה בשיעור השכיחות היחסית של בעלות שחלות מפותחות בגילאי 7-9 ימים ולאחר מכן ירידה מתמדת עם הגיל. במזווגות שנחשפו לפונדקאי נצפית עליה בגילאי 7-9 ימים בשיעור השכיחות היחסית של בעלות שחלות מפותחות, ולאחר מכן ישנה עליה בשיעור השכיחות היחסית של בעלות שחלות במצב ביניים בגילאי 11-13 ימים. בגילאי 15-17 ימים אין כמעט שינוי בשיעור השכיחות היחסית של בעלות שחלות מפותחות, אך שיעורם של הנקבות בעלות שחלות במצב ביניים יורד לאפס. בין רמת התפתחות השחלות לבין גיל הזבובים נמצאה תלות מובהקת מאוד בבתולות ובמזווגות שלא נחשפו לפונדקאי, ובבתולות שנחשפו לפונדקאי (χ^2 ; $P < 0.001$). במזווגות שנחשפו לפונדקאי נמצאה תלות מובהקת ברמה נמוכה יותר (χ^2 ; $P < 0.01$).

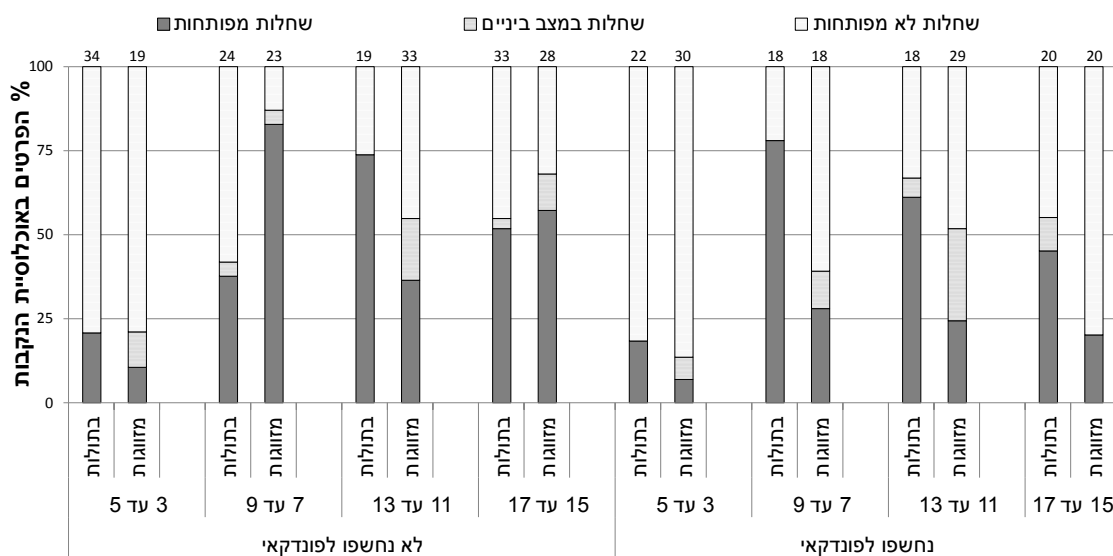
בהשוואה לפי מצב רבייתי (**איור 19**), בנקבות שלא נחשפו לפונדקאי נמצאו הבדלים מובהקים בהתפלגות אוכלוסיית הנקבות בין הבתולות למזווגות, בשתי קבוצות גיל: בגילאי 7-9 ימים (χ^2 ; $P < 0.001$) ובגילאי 11-13 ימים (χ^2 ; $P < 0.01$), אם כי במגמות הפוכות – בגילאי 7-9 ימים שיעור השכיחות היחסית של בעלות שחלות מפותחות גבוה יותר במזווגות מאשר בבתולות, וההיפך בגילאי 11-13 ימים. בנקבות שנחשפו לפונדקאי, שיעור השכיחות היחסית של בעלות שחלות מפותחות נמצא גבוה באופן מובהק בבתולות מאשר במזווגות, בכל קבוצות הגיל, למעט בגילאי 3-5 ימים. בגילאי 7-9 ימים ההבדל נמצא מובהק ביותר (χ^2 ; $P < 0.001$), בגילאי 11-13 מובהקות ההבדל סבירה (χ^2 ; $P < 0.05$), ובגילאי 15-17 ימים רמת המובהקות גבוהה יותר מהקודם (χ^2 ; $P < 0.01$).

בהשוואה לפי נוכחות או היעדר פונדקאי (**איור 20**), נמצא הבדל מובהק בהתפלגות אוכלוסיית הנקבות בין אלו שנחשפו לפונדקאי לבין אלו שלא נחשפו, ב-3 קבוצות בדיקה בלבד: בבתולות בגילאי 7-9 ימים, שם שיעור

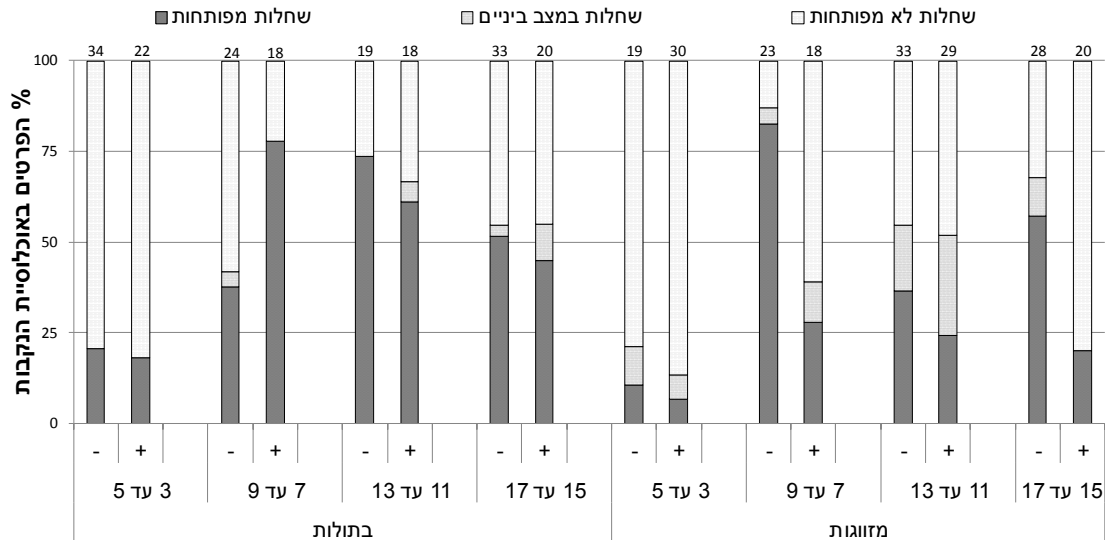
השכיחות היחסית של בעלות שחלות מפותחות היה גבוה יותר באלו שנחשפו לפונדקאי מאשר באלו שלא נחשפו (χ^2 ; $P < 0.001$); במזווגות בגילאי 7-9 ימים, שם באלו שלא נחשפו לפונדקאי, שיעור השכיחות היחסית של בעלות שחלות מפותחות היה גבוה יותר מאשר באלו שנחשפו (χ^2 ; $P < 0.001$); ובמזווגות בגילאי 15-17 ימים, שם גם כן, שיעור השכיחות היחסית של בעלות שחלות מפותחות היה גבוה יותר מאשר באלו שנחשפו לפונדקאי (χ^2 ; $P < 0.001$). בדיקת אינטראקציות בין הגורמים במודל ההיררכי שתואר לפני, העלתה כי בין מצב רבייתי לנוכחות או היעדר פונדקאי, וכן בין כל שלושת הגורמים, מתקיימת אינטראקציה מובהקת ביותר בהשפעתם על רמת התפתחות השחלות (nested χ^2 ; $P < 0.001$). בנוסף, גם בין גיל למצב רבייתי נמצאה אינטראקציה מובהקת, אך ברמה נמוכה (nested χ^2 ; $P > 0.1$). האינטראקציה בין גיל לנוכחות או היעדר פונדקאי נמצאה לא מובהקת (nested χ^2 ; $P > 0.1$). (טבלה 4).



איור 18: התפלגות באחוזים של אוכלוסיות הנקבות ע"פ מצב התפתחות השחלות בהתאם לגיל הזבובים. הגילאים בציר הקטגוריות הינם בימים לאחר הגיחה מהגולם. הערכים הרשומים בקצות העמודות מייצגים את גודל האוכלוסייה.



איור 19: התפלגות באחוזים של אוכלוסיות הנקבות ע"פ מצב התפתחות השחלות בהתאם למצב הרבייתי של הזבובים. הגילאים בציר הקטגוריות הינם בימים לאחר הגיחה מהגולם. הערכים הרשומים בקצות העמודות מייצגים את גודל האוכלוסייה.



איור 20 : התפלגות באחוזים של אוכלוסיות הנקבות ע"פ מצב התפתחות השחלות בהתאם לחשיפת הזבובים לפונדקאי. הגילאים בציר הקטגוריית הינם בימים לאחר הגיחה מהגולם. הסימן (-) מציין לא נחשפו לפונדקאי, הסימן (+) מציין נחשפו לפונדקאי. הערכים הרשומים בקצות העמודות מייצגים את גודל האוכלוסייה.

טבלה 4 : בדיקת אינטראקציות בין גורמים פיסיוולוגיים וסביבתיים בהשפעתם על רמת התפתחות השחלות

P	גורמי השפעה
#	גיל X מצב רבייתי
בלתי מובהק	גיל X נוכחות פונדקאי
***	מצב רבייתי (מקונן בתוך גיל) X נוכחות פונדקאי
***	גיל X מצב רבייתי X נוכחות פונדקאי

(nested χ^2 ; #: $P < 0.1$; ***: $P < 0.001$)

יש לציין כי שיעור השכיחות היחסית הנמוך של הנקבות בעלות שחלות מפותחות, שנצפה באוכלוסיית המזווגות שנחשפו לפונדקאי, נבע מנטייה של נקבות אלה להטיל את ביציהן בפרי הפונדקאי, כפי שהתוודע ממעקב אחר התפתחות הביצים בקישואים ששמשו את הזבובים, וכתוצאה מכך, שיעור הביצים הבשלות שהופיע בניחוח שחלות של אותן הנקבות נמצא מועט מאוד.

דיון

הדעה המקובלת בקרב החוקרים היא כי זבובי פירות, בהם זבוב הדלועיים, מאתרים את הפונדקאים המתאימים באמצעות חישת נדיפים המופרשים מפירות הפונדקאים. שימוש בנדיפים אלו כפיתיון למשיכת מזיקים מהווה בסיס לשיטת משיכה וקטילה – אחת מהשיטות הידידותית לסביבה לניטור ולכידת מזיקים תוך צמצום השימוש בחומרי הדברה (El-Sayed *et al.* 2009). בעוד שזבובים פוליפאגיים, כמו זבוב הפירות הים-תיכוני, נמשכים באופן טוב יותר אל אחד או מספר נדיפים בודדים ממקור פונדקאי, או אף אל פארה-פרומון בודד, מאשר אל תערובת מרובת נדיפים (Niogret *et al.* 2011), זבובים אוליגופאגיים, לעומת זאת, מגיבים ספציפית בעיקר אל הרכב נדיפים האופייני והייחודי לפירות הפונדקאים. בנוסף על כך, תגובת החישה של זבוב אוליגופאג מושפעת מהמצב הפיסיולוגי והסביבתי שלו, והשפעה זו באה לידי ביטוי הן בפעילות האלקטרופיסיולוגית של המחוש והן בהתנהגות איתור הפונדקאי, כפי שמוצג על זבוב הדלועיים בעבודה זו. הדבר מלמד כי במצבים פיסיולוגיים וסביבתיים שונים הרכב הנדיפים המועדף על הזבוב שונה. לאור כל זאת, הרכבת תערובת נדיפים יעילה כפיתיון למשיכה ולכידת זבובים אוליגופאגיים הינה מלאכה מסובכת מאוד.

תגובת זבוב הדלועיים לנדיפי פונדקאי, בהתאם למצב הפיסיולוגי והסביבתי, נבחנה בעבודה זו בשני מישורים: (א) התגובה ברמת המחוש – חישת נדיפי פונדקאי; (ב) התגובה ברמת הזבוב השלם – בחירה בין נדיף פונדקאי לבין ממס ביקורת. בנוסף, עבודה זו בחנה גם את מצב שחלות הנקבה מבחינת מטען ביצים, במצב פיסיולוגי וסביבתי נתון, כביטוי לגירוי פנימי המשפיע על ההתנהגות. תגובה התנהגותית של הזבוב (רמת הזבוב השלם) מְנוֹטֶת ע"י מערכת העצבים המרכזית, אשר זו מקבלת ומעבדת גירויים הן מהסביבה החיצונית, הנקלטים, בין היתר, באמצעות המחוש, והן מהתכונות הפנימיות כמו מטען הביצים (Browne 1993). מממצאי עבודה זו נראה כי המצב הפיסיולוגי והסביבתי, שהתבטא כאן בגורמים של גיל, מצב רבייתי, וחשיפה מוקדמת לפונדקאי, משפיע במקביל על תגובת המחוש, גודל מטען הביצים, וכן, גם על התנהגות הבחירה. ההקבלה בהשפעה זו מחזקת את השערת העבודה כי ישנה קורלציה בין תגובת מחוש הזבוב, מצב שחלות הנקבה, והתנהגות הזבוב בהקשר לאיתור פונדקאי, לבין המצב הפיסיולוגי והסביבתי שלו. נוסף על כך, הקבלה זו גם מעלה את ההשערה כי השפעת המצב הפיסיולוגי והסביבתי פועלת על תאי החישה הפריפריים במחוש עצמו, כפי שכבר הוצע בעבר על חרקים אחרים (Shu *et al.* 1997, Pearson and Schal 1999, Todd and Baker 1999, Takken *et al.* 2001, Biessmann *et al.* 2005, Martel *et al.* 2009). יחד עם זאת, סביר כי גם מערכת העצבים המרכזית מושפעת מהמצב הפיסיולוגי והסביבתי של הזבוב, כפי שנמצא בעבודה על עש הפרוד'ג'יה, (*Spodoptera littoralis* (Boisduval) (Lepidoptera: Noctuidae), כאשר חשיפה מוקדמת של זכרי העש לפרומון המין מגבירה את הרגישות של תאי העצב באונת ההרחה, כך שהתנהגות המשיכה של העש אל הפרומון הופיעה ברמת סף נמוכה יותר (Anderson *et al.* 2007). כדאי לאשש במחקר עתידי את השינויים במערכת העצבים המרכזית של זבוב הדלועיים בתנאים פיסיולוגיים וסביבתיים שונים. באותו עניין, Jang (1995) הראה גמישות (plasticity) בהתנהגות הבחירה תלוית-הריח מצד נקבות זבוב הפירות הים-תיכוני בעקבות הזדווגות והיעדר פונדקאי, כאשר בתולות, יותר מאשר מזווגות, עפות אל עבר ריח הפרומון הזכרי, והמזווגות מעדיפות את הריח של הפונדקאי, יותר מאשר התולות. גם כאן, מעניין יהיה לברר האם מקורה של גמישות זו היא ברמת מערכת העצבים המרכזית או ברמת תאי החישה הפריפריים במחוש הזבוב.

גיל, הזדווגות וחשיפה או היעדר חשיפה לפונדקאי נצפו משפיעים על תגובת זבוב הדלועיים לנדיפי פונדקאי

בשני המישורים. בעבודה זו נמצא כי בנקבות צעירות (גילאי 3-9 ימים) שלא נחשפו לפונדקאי, סף החישה שלהן גבוה בעודן בתולות, ונמוך כאשר הן מזווגות. ירידה זו של סף החישה בעקבות הזדווגות, המעידה על רגישות מוגברת של המחוש, מתאימה להשערה כי נקבות מזווגות שלא נחשפו לפונדקאי שואפות להטיל את ביציהן המופרות בפונדקאי המתאים עבורן, ולפיכך, באות לאתרו ביתר שאת. בנוכחות פונדקאי משתנה המגמה, כך שסף החישה של נקבות מזווגות שנחשפו לפונדקאי גבוה מזה של הבתולות. רגישות המחוש הגבוהה בנקבות בתולות שנחשפו לפונדקאי, ביחס לאלו המזווגות, יכולה אולי לרמז על כך שנקבות אלו מחפשות בן זוג בקרבת צמח הפונדקאי. לעומת סף החישה, עוצמת תגובת המחוש של נקבות שנמנע מהן פונדקאי איננה משתנה בעקבות הזדווגות, בניגוד למצופה כי הצורך באיתור הפונדקאי בעקבות ההזדווגות יביא, בנוסף לעלייה ברגישות, גם לעלייה בעוצמת תגובת המחוש בנקבות אלה. עלייה בעוצמת התגובה בעקבות הזדווגות נצפתה דווקא בנקבות בנות 7-9 ימים שנחשפו לפונדקאי, כך שהיה באפשרותן להטיל את ביציהן. אפשר שממצא זה מרמז על כך כי נקבת הזבוב "זוכרת" את פרי הפונדקאי בו הטילה, וכתוצאה מכך, חישת הנקבה לפונדקאי זה מוגברת. בדומה לנקבות, מחוש זכרים צעירים שלא נחשפו לפונדקאי הראה סף חישה גבוה כשהזכרים היו "בתולים", לעומת זכרים "מזווגים". אך בשונה מהנקבות, המגמה לא השתנתה בעקבות החשיפה לפונדקאי, כך שסף החישה של מחוש ה"בתולים" עדיין היה גבוה מזה של ה"מזווגים". ממצא זה, המעיד כי דווקא לזכרים ה"מזווגים" רגישות המחוש לנדיפי פונדקאי גבוהה יותר, ייתכן שמלמד על התנהגות הגנה על בת הזוג, בשעה שהיא באה להטיל את הביצים המופרות, ועל אתר ההטלה (Papaj 1996, Opp *et al.* 1994). ייתכן גם כי הדבר מרמז על סיוע מצדו של הזכר לאיתור מקום ההטלה לאחר הזדווגות, אמנם אין תיעוד על סוג זה של פעילות. בנוסף, ידוע על זבובים רבים, ביניהם זבוב היס-תיכוני, בהם הזכרים קוראים לבנות זוגן לצורך הזדווגות באמצעות התכנסות של מספר זכרים יחדיו על צמח פונדקאי ורפרוף כנפיים קבוצתי (פעולה הנקראת lekking; Burk 1983). ולאחר מכן "מכוונים" את הנקבות אל מצע הטלה לא רחוק ממקום ההזדווגות (Burk 1983, Fletcher 1987, Whittier 1993, Opp *et al.* 1996). מתצפיות שנעשו לא נראה כי התנהגות זו אופיינית לזבוב הדלועיים. נזכיר כי מקום ההזדווגות של זבוב הדלועיים אינו בהכרח על צמח הפונדקאי (Fletcher 1987), כך שאין חיוב כי על הזכר להגיע דווקא לצמחי דלועיים או פונדקאים אחרים בשביל הזדווגות, אך אתר ההטלה חייב להמצא על פרי פונדקאי. השפעת המצב הרבייתי על עוצמת תגובת המחוש של הזכרים בולטת מאוד בזכרים צעירים (גילאי 3-5 ימים) שנחשפו לפונדקאי, כאשר עוצמת התגובה של ה"בתולים" גבוהה מזו של ה"מזווגים". לעומת זאת, בגילאים האחרים אין הבדל בין מצבי הרבייה. ממצא זה ייתכן שמרמז כי זכרים "בתולים" שמצאו אתר הטלה עבור בת זוג ו"השתלטו" עליו, מגוננים עליו ביתר שאת על מנת ליכות בזיווג, אך לא ברור מדוע הדבר מתרחש בזכרים הצעירים בלבד. בהיעדר חשיפה לפונדקאי, אין הבדל בעוצמת תגובת המחוש בהשפעת הזדווגות אלא בגיל מאוחר (גילאי 15-17 ימים), בו לזכרים ה"מזווגים" עוצמת תגובת מחוש גבוהה יותר ביחס ל"בתולים", בהתאם לסברה כי זכרים "מזווגים" באים לסייע לבנות זוגם לאתר מקום להטלה כפי שנרמז לעיל. כמו כן, הירידה בעוצמת תגובת המחוש עם החשיפה לפונדקאי הנצפית בזכרים "מזווגים" מחזקת את זו הסברה.

עדויות להשפעת הזדווגות והיעדר או נוכחות פונדקאי על תגובת המחוש לנדיפים בזבובים אחרים הינן מועטות. בעבודה שנעשתה על זבוב הבצל, *Delia antiqua* (Meigen) (Diptera: Anthomyiidae), זבוב אוליגופאגי כמו זבוב הדלועיים, המתמחה בתקיפת מינים של בצל (*Allium cepa*) ושל הסוג *Allium*, תירצו Romeis *et al.* (2003) את השונות הגבוהה במספר לכידות הזבוב ע"י מלכודות ריח בשונות במצב הפיסיולוגי והסביבתי בין הזבובים. אולם מבדיקות תגובת מחוש שערכו, לא נצפתה השפעה של הזדווגות על עוצמת תגובת המחוש לריח הנבדק (*n*-dipropyl disulfide). לגבי חרקים אחרים, בהם גם קיימות עבודות מעטות מאוד בנושא זה, הדיווחים

בנושא מעורבים. כך לדוגמה, בדיקת השפעת הזדווגות על תגובת מחוש העש הנובר *Synanthedon scitula* (Lepidoptera: Sesiidae) (Harris) הראתה כי עוצמת תגובת המחוש כלפי ריח פונדקאי העש לא שונה משמעותית בין נקבות בתולות לאלו המזווגות (Frank *et al.* 2011). בעבודה אחרת נמצא כי עוצמת תגובת המחוש של עש הפרודינג'יה, עבור נדיפי צמח הכותנה (פונדקאי העש), בריא או שניזוק מחרקים צמחוניים, גבוהה יותר דווקא בנקבות הבתולות מאשר במזווגות, בדומה לתגובה לפרומון המין (Martel *et al.* 2009). החוקרים, שציפו גם הם כי נקבות מזווגות, אשר צריכות הן לאתר מצע הטלה, יראו עוצמת תגובת מחוש גבוהה יותר מהבתולות, הסבירו את ממצאיהם תוך הסתמכות על חקר ההתנהגות המינית של העש, ממנו עולה כי נקבות העש מאתרות את הפונדקאי קודם ההזדווגות ורק אחרי כן קוראות לזכרים, ומבצעות את ההזדווגות במקום הפונדקאי. התנהגות זו, כאמור, אינה תואמת לזו הידועה על זבוב הדלועיים וזבובי פירות טרופיים אחרים, אשר נמצא כי נקבות זבובים אלו מגיעים לצמח הפונדקאי לצורך הטלה לאחר ההזדווגות (Fletcher 1989). מחקר על העש *Dioryctria abietivorella* (Groté) (Lepidoptera: Pyralidae) הראה כי לנקבות מזווגות עוצמת תגובת מחוש גבוהה יותר לנדיפי פונדקאי מזו של נקבות בתולות, בוגרות מינית ושאינן בוגרות מינית (Shu *et al.* 1997), בהתאם למצופה ע"פ ההשערה כי נקבות מזווגות תשאפנה לְאָתֵר פונדקאי לצורך הטלה. חשוב לציין כי העבודות שלעיל חקרו את השינויים בעוצמת תגובת המחוש ולא בסף החישה. כפי הנראה, לא מצויות עבודות שבדקו הבדלים בסף החישה של המחוש בהשפעת הזדווגות ונוכחות או היעדר פונדקאי, כמו עבודה זו על זבוב הדלועיים, ומכאן שעבודה זו הינה ייחודית בהיבט זה.

אי-השפעת הזדווגות ונוכחות או היעדר פונדקאי על עוצמת תגובת המחוש בנקבות זבוב הדלועיים שנמצאה בעבודה זו, למעט במספר קבוצות ניסוי בודדות, ניתן לנמק בכך כי עוצמת האות העצבי של חישת נדיף פונדקאי בודד איננה משמעותית בנוגע למשימת איתור הפונדקאי. אך סביר להניח שבבדיקת תערובת נדיפים מתאימה כן ייראה שינוי משמעותי בעוצמת תגובת המחוש בהשפעת הזדווגות וחשיפה או היעדר חשיפה לפונדקאי. כדאי יהיה בהמשך לבדוק האם עוצמת החישה עבור הרכב של מספר נדיפים, משתנה כתוצאה מהזדווגות וחשיפה או היעדר חשיפה לפונדקאי, ולאשש את ההשערה. נימוק אחר נעוץ בנתון לפיו במרבית מדידות ה-EAG לא התקבלה עוצמת תגובת מחוש מירבית ב- $10 \mu\text{g}$ חומר, מה שמרמז על האפשרות שלא כל שערות החישה במחוש הזבוב מגיבים אפילו בבדיקת כמות החומר הגבוהה ביותר ששימשה בעבודה זו ($100 \mu\text{g}$). על סמך נתון זה, ניתן להסביר כי חוסר השונות בעוצמת תגובת המחוש נבע מכך שאפילו אם הייתה הבשלה או הזדקנות של תאי חישה, או לחילופין, שפעול או דיכוי של רכיבים במנגנון החישה, הבדל זה לא ניתן היה לזיהוי בטווח כמויות החומר שלעיל. אף על פי כן, נראה לא סביר לבדוק תגובת מחוש לכמויות גבוהות מדי של נדיפי פונדקאי אשר עשויות להיות רחוקות מאוד מהכמות המשתחררת מהפרי בשדה. ככל הידוע, לא נבדקו אמפירית כמויות הנדיפים הנפלטות מן פירות הדלועיים בשדה. רצוי יהיה לבדוק נתון זה ולהשוות בינו לבין טווח הכמויות שמחוש החרק מסוגל לחוש. ההערכה היא כי הכמות המצוייה בשדה תהיה יותר קרובה לאיזור סף החישה מאשר לאיזור עוצמת החישה המירבית, שכן, רווייה של נדיפים סביר שתגרום לחרק לאבד כיוון. הסבר נוסף לחוסר המובהקות בהבדל בעוצמת תגובת המחוש בהשפעת הזדווגות ונוכחות או היעדר פונדקאי נעוץ בכך שעל אף מאמצים רבים, לא תמיד הזבובים ששימשו לניסויים היו מאותו מקבץ (batch). לפיכך, אפשר שהייתה שונות גבוהה מאוד בין הזבובים שנעמדו באותה שעת מבחן, וכתוצאה מכך, התקבלה שונות גבוהה בתוצאות תגובת המחוש. ייתכן ובהגדלת מספר החזרות, השונות תהייה מזערית והתוצאות תהיינה יותר מובהקות. כמו כן, ישנה גם האפשרות שעל אף שלא נצפה הבדל מובהק בעוצמת תגובת החישה במחוש נקבות בבדיקת התרכובות ששימשו בעבודה זו, תרכובות אחרות מאיסוף אוויר של פירות דלועיים עשויים להראות תמונה מובהקת יותר.

חוסר ההתאמה בין שני הפרמטרים של תגובת המחוש (סף החישה ועוצמת התגובה) לנדיפי פונדקאי מעלה השערה לפיה, מדדים אלה בלתי תלויים. ייתכן ששני המדדים הללו מושפעים כל אחד ממאפיינים אנטומיים שונים של המחוש ומגורמים אחרים המעורבים בתהליכי קישור הגירוי הכימי, תרגומו לאות חשמלי והעברת האות. עוצמת התגובה מושפעת, למשל, מצפיפות שערות החישה במחוש (Ross 1992), גודל הדנדריט של תאי החישה המעיד על ריבוי של תעלות יוניות על שטח ממברנת הדנדריט (Hansson *et al.* 1994), או מספר תאי עצב בכל שערת חישה (Vermeulen and Rospars 2004) ועוד. לעומת זאת, רמת סף החישה מושפעת מהמנגנון המולקולרי של קליטת הגירוי (Todd and Baker 1999).

שני זווגי הזבוב הראו עוצמת תגובת מחוש שונה, כאשר לזכרים עוצמת תגובה גבוהה יותר בהשוואת מרבית המצבים הפיסיולוגיים והסביבתיים השונים. על אף כי לשני זווגי הזבוב חשוב לאתר פונדקאי, העובדה כי לזכרים עוצמת תגובת המחוש גבוהה יותר עשויה להעיד על תחרות תוך-מינית אדירה בין הזכרים (Whittier 1993), ולכן, חישת נדיפי פונדקאי בעוצמה גבוהה תסייע לזכר הזבוב למצוא זיווג. תחרות זו כנראה כה אגרסיבית, ודורשת מהזכרים יכולת חישת נדיפים גבוהה יותר מזו של הנקבות. לעומת זאת, Romeis *et al.* (2003) מצאו כי דווקא בנקבות זבוב הבצל עוצמת תגובת המחוש גבוהה יותר. החוקרים תלו את ממצאיהם באפשרות כי לנקבות ישנה צפיפות שערות חישה גבוהה יותר במחוש, ובסברה כי תאי החישה במחוש זכרי זבוב הבצל הסתגלו לכמויות נדיפים נמוכות.

בהתאם לעליית רגישות מחוש זבוב הדלועיים לנדיפי פונדקאי, שנצפתה בקרב הנקבות המזווגות הצעירות שלא נחשפו לפונדקאי, נמצא גם, באמצעות ניסויי התנהגות, כי נקבות אלו נמשכות אל נדיף פונדקאי בשיעור גבוה יותר מאשר אלו הבתולות, אשר לא הראו העדפה כלשהי. כמו כן, בניסויי ההתנהגות של Romeis *et al.* (2003) על זבוב הבצל, שנערכו במתכונת ללא בחירה בניגוד למתכונת הניסויים שבוצעו בעבודה זו, נצפתה משיכה גבוהה יותר באופן מובהק לנדיף מושך בנקבות מזווגות שנמנעה מהן חשיפה לפונדקאי מאשר לבתולות שנמנעה חשיפה לפונדקאי אף מהן, ולפיכך, קבעו החוקרים כי הזדווגות מעודדת את תגובת המשיכה לנדיף. בדומה לממצאים בעבודה זו על זבוב הדלועיים, גם עבור זבוב הבצל נצפה הבדל בין מזווגות לבתולות בתגובת המשיכה בניסויי ההתנהגות למרות שעוצמת תגובת המחוש לא שונה בין מצבי הרבייה. החוקרים טענו כי חוסר ההתאמה בין ממצאי תגובת המחוש לאלו של ניסויי ההתנהגות מעיד על כך שהתנהגות הזבובים תלויה בשקלול גירויים במערכת העצבים המרכזית בנוסף לתגובת תאי החישה הפריפריים במחוש.

בקרב הנקבות אשר נחשפו לפונדקאי, ומתוך כך, ניתנה להן האפשרות להטיל את ביציהן, לא נצפתה העדפה מצד זבוב הדלועיים לנדיף פונדקאי, הן בבתולות והן במזווגות. ממצא זה מרמז כי החשיפה לפונדקאי, והטלת ביצים בעקבותיה, מביאה לירידה במטען הביצים, וכן, לירידה במשיכת זבוב הדלועיים לנדיפי פונדקאי. ממצא דומה התקבל גם עם זבוב הבצל בניסוייהם של Romeis *et al.* (2003) שהציעו אותו ההסבר.

יש לציין כי Romeis *et al.* העירו בעצמם כי הם בדקו, הן במדידות אלקטרופיסיולוגיות והן בניסויי התנהגות, את תגובת הזבוב ל- *n*-dipropyl disulfide, תרכובת שאיננה מצוייה באיסוף אווירה של מינים מהסוג *Allium*, אלא נפלטת כתוצאה ממטבוליזם חיידקי של שורשי צמח, פצעי צמח ומצמח שנקרב, אשר הללו נמצאו אטרקטיביים במיוחד עבור הזבוב. לפיכך, לא מדובר כאן בנדיף פונדקאי *per se*, אלא באות המורה לזבוב על מצב צמח הפונדקאי לצורך ההטלה, ולא על המצאות הצמח. מדובר, אפוא, באטרקטנט שאינו ספציפי המוביל אל אתר הטלה, וממילא נדיף מסוג זה אינו מתאים לשימוש במלכודות המיועדות לניטור זבוב כלשהו באופן ספציפי (Jang and Light 1996). בדומה לעניין זה, תרכובות משחררות אמוניה אינן מוגדרות כנדיפי פונדקאי אך מושכות נקבות זבובי

פירות צעירות (סווצ'קוב 1998, נסטל וחוי 2002, Kendra et al. 2005). אמוניה היא תוצר פירוק של חלבונים, ולפיכך, נקבות בעלות שחלות לא מפותחות כנראה מפרשות תרכובות אלה כאות להמצאות מזון עשיר בחלבון הדרוש להבשלת הביצים (Landolt and Davis-Hernández 1993, Kendra et al. 2005). כמו כן, עבור נקבות זבובי פירות מזווגות, המחפשות אתר להטלת ביציהן, פחמן דו-חמצני משמש, ככל הנראה, כאות להמצאות אתר הטלה בטווח מרחק קצר, ומהווה עבורן חומר משיכה (Stange 1999, Kendra et al. 2005).

מחקרים רבים נוספים על התנהגות משיכת חרקים אל נדיפי פונדקאי בהשפעת הזדווגות ונוכחות או היעדר פונדקאי הראו ברובם כי נקבות לאחר הזדווגות (או שהוזרקו במיצויים בלוטות עזר זכריים; Jang 1995) שלא נחשפו לפונדקאי נמשכות לריח של פונדקיהן בשיעור גבוה יותר לעומת נקבות בלתי מזווגות (Jang 1995, Mechaber et al. 2002, Arab et al. 2007, Xue et al. 2012, Fouad et al. 2013), כפי שמצוי גם בזבוב הדלועיים על סמך עבודה זו, או לריח של אותות המעידים על אתר הטלה בקרבת מקום, כגון פחמן דו-חמצני (Stange 1999, Kendra et al. 2005) או תוצרי ריקבון (Romeis et al. 2003). ישנן, אמנם, עבודות כגון זו שנעשתה על העש *Cadra cautella* (Walker) (Lepidoptera: Pyralidae), שלא הראתה שוני בין נקבות מזווגות לבתולות במשיכתן אל מלכודות שהכילו גרעיני תירס כתושים (פונדקאי העש) (Gothilf et al. 1993), אך עבודות אלו מעטות. החידוש בעבודה זו ביחס לכל המחקרים שלעיל, הוא מציאת התאמה בין עליית רגישות המחוש לבין תגובה התנהגותית של העדפת נדיפי פונדקאי, כתוצאה מהזדווגות והיעדר פונדקאי, בהתאם להשערת העבודה. בחשיפה לפונדקאי הראו נקבות הזבוב, כאמור, סף רגישות מחוש גבוה לנדיפי פונדקאי, בעודן בתולות. בהתאם לזאת, בהשוואה בין הבתולות שנחשפו לפונדקאי לאלו המזווגות, הראו, לרוב, הבתולות העדפה לנדיף פונדקאי גבוהה במעט ביחס למזווגות, בניסויי ההתנהגות. ממצאים אלה ייתכן שמרמזים כי נקבות בתולות של זבוב הדלועיים שאיתרו פונדקאי להטלה מחפשות עתה זכר להפריית ביציהן בקרבת הפונדקאי. Shelly et al. (2007) הציעו כי מגע בין השלד החיצוני (exoskeleton) של זכר זבוב היס-תיכוני עם נדיפי צמח הפונדקאי יוצר אות המושך נקבות. החוקרים גילו כי זכרי הזבוב, חיים או מתים, אשר טופלו בריח של הפונדקאי, משכו את הנקבות בשיעור גבוה יותר מאלו שלא טופלו. טענת החוקרים מממצאים אלה היא שהנקבה מעדיפה זכרים שבאו במגע עם אתר הטלה, שכן, אלה נתפסים עבורה כזיווג מוצלח. בנוסף, ממצאים אלה יכולים להעיד על קיומו של אות משיכה נוסף בין זוויגי זבובים, המורכב מנדיפי פונדקאי ורכיבים קוטיקולריים של הזכר. מכאן, בהקשר לחיפוש אחר תכשיר משיכה לזבוב הדלועיים, אפשר שבמקום פרומון מין, אשר עדיין לא נמצא עבור זבוב הדלועיים, כדאי לחפש אות משיכה מהסוג שלעיל. יתר על כן, תופעה זו הינה עוד דוגמה להשפעת הפונדקאי על התנהגות זבובים, בהיבט של בחירת בן זוג ע"י הנקבה. אף על פי כן, כפי שהוזכר מקודם, התנהגות מסוג זה לא נצפתה בזבוב הדלועיים.

בהשפעת גיל הזבובים, הבדל בעוצמת תגובת המחוש לנדיפי פונדקאי נצפה בחלק מקבוצות הניסוי של שני הזוויגים. מגמת ההבדל בעוצמת תגובת המחוש בין קבוצות הגיל השונות אינה עקבית אלא נמצאה מושפעת מנוכחות או היעדר פונדקאי בסביבת הזבוב, מהמצב הרבייתי, מכמות החומר שהגיבה עם המחוש, ואף מסוג החומר. בזבובים משני הזוויגים שלא נחשפו לפונדקאי, ומחושיהם הגיבו עם $1 \mu\text{g}$ חומר, עוצמת תגובת המחוש לא השתנתה בהשפעת הגיל באף מצב רבייה. לעומת זאת, בנקבות שמחושיהן הגיבו ל- $100 \mu\text{g}$ חומר, ושהיו מזווגות, נמצא כי עוצמת תגובת המחוש בתגובה ל- octanyl acetate ול- (Z)-3-octenyl acetate עולה עד לגילאי 11-13 ימים ויורדת לאחר מכן, בתגובה ל- hexanyl acetate עוצמת התגובה עולה עד לגילאי 11-13 ימים ולא משתנה בהמשך, ובתגובה ל- (Z)-3-hexenyl acetate היא עולה לכל אורך הגיל, אם כי השינויים לא מובהקים. כמו כן,

בזכרים "מזווגים", ושמחשיהם הגיבו ל- $100 \mu\text{g}$ חומר, עוצמת התגובה עלתה בגילאי 11-13 ימים, ולאחר מכן גם בגילאי 15-17 ימים בתגובה ל- (Z)-3-hexenyl acetate, ובתגובה ל- hexanyl acetate עוצמת התגובה עלתה בגילאי 11-13 ימים ולא השתנתה לאחר מכן. עוצמת התגובה ל- octanyl acetate עלתה רק בגילאי 15-17 ימים, אך השינוי אינו מובהק. העובדה שהשינוי עם הגיל בעוצמת תגובת המחוש בשני הזוויגים נראה בתגובה ל- $100 \mu\text{g}$ חומר ולא ב- $1 \mu\text{g}$ מלמדת כי הכמות האחרונה, המהווה, לרוב, סף החישה של מחוש זבוב הדלועיים, אינה מספיקה כדי להראות את התמורות המתרחשות במחוש הזבוב עם הגיל. ההבדל בדפוס השינוי שנמצא בין סוגי הנדיפים השונים אפשר שמעיד על העדפה שונה בין הנדיפים בקרב זבוב הדלועיים. הבדל כגון זה תועד בעבר בעבודות רבות ובחוקים שונים כגון עשים (Seabrook *et al.* 1979) וזבובים (Ayer and Jang and Light 1991, Carlson 1992, Kendra *et al.* 2005). Kendra *et al.* (2005) הראו בבירור את העליה בעוצמת תגובת המחוש של נקבת זבוב הפירות הקריבי לאמוניה עד לגילאי 4-6 ימים, ולאחר מכן ירידה בעוצמת התגובה בגילאים המתקדמים, לעומת עליה בעוצמת התגובה לפחמן דו-חמצני בגילאי 4-11 ימים, ואז ירידה בעוצמת התגובה. החוקרים הסבירו את הממצאים ברמת התפתחות שונה של שחלות הזבוב המביאה לשוני בהעדפה בין שני הגירויים בגילאים שונים. את העליה בעוצמת תגובת המחוש של זבוב הדלועיים עם הגיל ניתן להסביר ב"הבשלה" של שערות חישה במחוש במהלך התבגרות החרק, ורבים אלו האוחזים בדעה זו (Seabrook *et al.* 1979, Ayer and Carlson 1992, Todd and Baker 1999, Kendra *et al.* 2005, Martel *et al.* 2009). אצל יתושים, למשל, נמצא כי התפתחות שערות החישה והבשלת תאי החישה מתרחשים בהשראת הורמון הנעורים (juvenile hormone), ומתוך כך, עוצמת תגובת המחוש עולה עם הגיל, וכן, הדבר גם משפיע על הגיל שבו מסוגלת נקבת היתוש לחפש אחר פונדקאי (Bowen 1991). ההסבר לירידה בעוצמת תגובת המחוש נעוצה בהזדקנות (senescence) של תאי החישה הפריפריים (Seabrook *et al.* 1979, Ayer and Carlson 1992, Romeis *et al.* 2003). בזבובים מזווגים משני הזוויגים שנחשפו לפונדקאי ומחשיהם הגיבו ל- $100 \mu\text{g}$ חומר, עוצמת תגובת המחוש השתנתה עם הגיל במגמה מחזורית – עליה בגילאי 7-9 ימים, ירידה בגילאי 11-13 ימים, ושוב עליה בעוצמת התגובה בגילאי 15-17 ימים. בהסתמך על עדויות שונות כי הבשלת הביצים מואצת בנוכחות פונדקאי (Aluja *et al.* 2001, Harwood *et al.* 2013) או זכרים (Papaj 2000, Aluja *et al.* 2001), ניתן להסביר מחזוריות זו בהאצה מוגברת של הבשלת הביצים בנקבות אלו, עד כדי הופעת שני מחזורי הטלה בטווח הגילאים שנחקר בעבודה זו. לגבי הזכרים, ייתכן שהדבר מרמז על סינכרון של זכרי הזבוב עם מחזורי ההטלה של בנות זוגם.

על אף השינויים שנמצאו בעוצמת תגובת המחוש לנדיפי פונדקאי בהשפעת גיל הזבובים, ממצאי ניסויי ההתנהגות בעבודה זו הראו כי לגיל הזבובים לא הייתה השפעה על משיכת הנקבות אל הפונדקאי. ניתן ללמוד מכאן כי התגובה ההתנהגותית של המשיכה אל הפונדקאי שמראה הזבוב נובעת ממכלול של גורמים, ולא רק מהשינויים הפריפריים במחוש הזבוב. בניגוד לממצאי עבודה זו, Romeis *et al.* (2003) הראו קורלציה ברורה בין גיל זבוב הבצל לבין שיעור המשיכה אל נדיף מושך בשני הזוויגים, על סמך ניסויי התנהגות במתכונת ללא בחירה. בנוסף, החוקרים אף הצביעו על העובדה כי הגיל שבו הזבובים נמשכים לנדיף תואם לגיל שבו הזבובים פעילים מינית, מה שלטענתם מוביל להנחה כי נדיפי בצל מעודדים הזדווגות על או בקרבת צמח הפונדקאי. ניסויי ההתנהגות בעבודה זו אף לא הראו את אותה מגמת מחזוריות שנמצאה בעוצמת תגובת המחוש בהשפעת גיל הזבובים, אך בעבודתם של Jang and Light (1991) תועדה תופעה זו על נקבות הזבוב (*Bactrocera dorsalis* (Hendel) בניסויי התנהגות שנעשו במנהרת רוח, בשונה ממערכת ניסויי ההתנהגות שבעבודה זו. Kouloussis *et al.* (2009) בדקו את

התלות בין גילאי זבוב היס-תיכוני לבין שיעור הזבובים שנתפסו במלכודות, ומצאו השפעה מובהקת של גיל הזבוב, הן בנקבות והן בזכרים, על משיכתם אל מלכודות שהכילו תרכיב סוכר או חלבון, או את התכשיר Trimedlure עבור הזכרים בלבד. יש להעיר כאן, כי כאשר מתייחסים לגילו של חרק, צריך לזכור שהגיל הפיסיולוגי אינו בהכרח מקביל לגיל הכרונולוגי, וכי קצב התפתחות החרק משתנה בתנאי סביבה שונים. לפיכך, לא ניתן תמיד להשוות היבטים פיסיולוגיים בחרקים על סמך הגיל הכרונולוגי בלבד.

מניסויי ההתנהגות נמצא כי נקבות מזווגות שנחשפו לפונדקאי נמשכות באופן מובהק לנדיפי פונדקאי בגילאי 3-5 ימים בלבד. ממצא זה אפשר שמרמז גם הוא על האפשרות שנוכחות פרי פונדקאי וזכרים מביאה להאצת התפתחות השחלות ומשרה בנקבות כבר בשלב מוקדם נטייה מוגברת לְאָתֵר פונדקאי. לטענת Minkenberg *et al.* (1992) ו-Papaj (2000) בנושא אסטרטגיית ההטלה של חרקים, נטייה זו עשויה לנבוע מחוסר הוודאות בזמינות פונדקאי בעתיד, המניע את נקבות הזבובים האוליגופאגיים למהר ולהטיל את ביציהן ולא לצבור אותן. האפשרות שנקבות אלו נמשכות אל הפונדקאי מאחר והן רואות בפונדקאי כמקור מזון אינה סבירה, הן מכיוון שלזבובים סופק חלבון וסוכר ללא הגבלה והן משום שלאור הידוע על זבוב הדלועיים, אין תיעוד כי הזבובים הבוגרים ניזונים מצמחי פונדקאי. מנגד, ישנה עדות כי בוגרי זבוב הזית, *Bactrocera oleae* (Gmelin), זבוב המתמחה בפרי הזית כפונדקאי בלעדי, ניזונים מהמוהל של הזית (Papaj 2000).

בגילאים מאוחרים (15-17 ימים), סף החישה אינו שונה בין הבתולות לבין המזווגות שלא נחשפו לפונדקאי, וכמו כן, אין העדפה לנדיף פונדקאי בשתי האוכלוסיות, הן בבתולות והן במזווגות. הסבר אפשרי להיעדר השפעת ההזדווגות בגיל מאוחר, שאף הוצע ע"י Fitt (1986), הוא שהנקבות "מרוקנות" ומצמצמות את מטען הביצים שלהן בעקבות מחסור בפונדקאי, ע"י ספיגת הניוטריינטים שלהן (oosorption), ולכן מוותרות בשלב זה לְאָתֵר מצע הטלה. החוקר טען, בהתאם לממצאיו על ההשוואה בין הביולוגיה של הזבוב הגינרליסט *Bactrocera tryoni* (Froggatt) לבין זו של הספציאליסטים *Bactrocera cacuminata* (Hering), *Bactrocera cucumis* (French), ו-*Bactrocera jarvisi* (Tryon), כי מינים ספציאליסטים (מתמחים בהדבקת מיני צמחים ייחודיים; specialists) מאוד בררנים בנוגע לבחירת מצע הטלה, ומחסור בפונדקאי מתאים גורם להן להפסיק את ייצור הביצים וצבירתן. לעומתם, מינים גינרליסטים (מדביקים טווח רחב של צמחים; generalists) אוגרים ביצים בשעה של היעדר פונדקאי על מנת להיות מוכנים לרגע שבו יימצא פונדקאי ויהיה אפשרי להטיל. מטען הביצים הגבוה הוא הגורם להיותם של זבובים גינרליסטים "חופשיים" יותר בבחירת הפונדקאי. לטענת Minkenberg *et al.* (1992) ו-Papaj (2000), אסטרטגיית ההטלה השונה בין גינרליסטים לספציאליסטים היא פועל יוצא של דרכי התמודדות שונות עם חוסר הוודאות במציאת פונדקאי להטלה, המביא לשקלול תמורות בין גודל מטען הביצים שנקבת הזבוב תטיל לבין איתור פונדקאי מועדף, על מנת להבטיח המשכיות בדור הבא.

מטען הביצים בשחלות מושפע מהמצב הפיסיולוגי והסביבתי של זבוב הדלועיים בהיבטים נוספים. בנקבות בנות 3-5 ימים מטען הביצים היה ברובו נמוך, ללא הבדל בין מצבי הרבייה, או בין נוכחות פונדקאי לבין היעדרו. נתון זה מראה כי בטווח גילאים זה מערכת הרבייה של נקבות זבוב הדלועיים לא מפותחת והנקבות אינן בשלות מינית. באוכלוסיית הנקבות הבתולות שלא נחשפו לפונדקאי היה שיעור השיא של בעלות שחלות מפותחות בגילאי 11-13 ימים. לעומת זאת, בנוכחות פונדקאי או זכרי הזבוב שיעור השיא מופיע כבר בגילאי 7-9 ימים. ממצא זה גם כן מחזק את הטענה כי נוכחותם של הפונדקאי או של הזכרים מאיצה את הבשלת השחלות בנקבות חרקים. מטען הביצים הנמוך שנצפה בגילאי 7-17 ימים בנקבות מזווגות שנחשפו לפונדקאי נבע כתוצאה מהטלת ביצים. נתון זה מראה כי הנקבות מטילות את ביציהן כאשר הן מופרות ע"י הזכרים מצד אחד, ומאידך, ניתן להן מצע הטלה מתאים. הירידה במטען הביצים בגילאי 11-13 ימים במזווגות ובגילאי 15-17 ימים בבתולות שלא נחשפו לפונדקאי,

ע"י, כאמור, פירוק הביצים וספיגתן, מהווה חיזוק להסבר שטען Fitt בעניין הקשר בין ירידת מטען הביצים לאי-זמינות פונדקאי, ומעידה על התנהגות הפחתת ביצים בהשפעת היעדר הפונדקאי. Aluja et al. (2001) הראו אף הם, בחקירתם על השינויים במטען הביצים בזבובים הפוליפאגיים *Anastrepha obliqua* (Loew) ו-*Anastrepha ludens* (Loew), את הנטייה של זבובים אלה, בשונה מזבובים אוליגופאגיים כמו זבוב הדלועיים, לצבור ביצים בתנאים של חוסר בפונדקאי ו"להתכונן" לקראת מציאת פונדקאי על מנת שיוכלו להגיב במהירות ולהטיל את ביציהן, ובכך, תמכו גם הם בהשערתו של Fitt. החוקרים אף הוסיפו כי ניתן לפרש את טענתו בקורלציה שלילית בין מטען ביצים לבין בררנות עבור פונדקאי מועדף. יחד עם זאת, הם ציינו והעירו כי ישנה עדות נגד תפיסה זו בעבודה שבוצעה על זבובים מהסוג *Delia*, כאשר גם הזבוב הגירליסט *Delia platura* (Meigen) וגם הזבוב הספציאליסט *Delia antiqua* (Meigen) מגלים ירידה במטען הביצים בעקבות מחסור בפונדקאי (Weston et al. 1992). נציין שעל אף שזבוב הדלועיים נחשב מין אוליגופאגי, לאור הדיווחים השונים לפיהם נגיעות של הזבוב הופיעו במינים נוספים (נסטל וחוי' 2002, Kapoor 1993, White and Elson-Harris 1992, Munro 1984), אפשר לומר כי הזבוב אינו לגמרי ספציאליסט, ומסוגל להטיל גם בפונדקאים אחרים שלא ממשפחת הדלועיים. על סמך ממצאי עבודה זו, נראה כי מידת הקשר בין מטען הביצים בשחלות לבין משיכת נקבות זבוב הדלועיים לנדיפי פונדקאי נמוכה. גם כאשר בנקבות הבתולות, שנחשפו לפונדקאי או שלא נחשפו, מטען הביצים היה גבוה, לא הייתה העדפה ברורה לנדיפי פונדקאי מצדן. כמו כן, כשמטען הביצים במזווגות שלא נחשפו לפונדקאי ירד, עדיין העדיפו נקבות אלו את הנדיף על פני הביקורת. ממצא זה מראה, לפיכך, כי מטען הביצים איננו מדד מרכזי הקובע את נטיית הנקבות לפעול לאיתור פונדקאי, אלא ההזדווגות הווה את הגורם הדומיננטי. מנגד, Romeis et al. (2003) טוענים לגבי זבוב הבצל דווקא סברה שונה. הם סוברים, על סמך ממצאים של ניסויי שדה בעבודה שקדמה לזו שלהם, כי השפעת ההזדווגות על התנהגות הזבובים אינה ישירה, אלא פועלת בעקיפין ע"י האצת קצב הבשלת הביצים. כמו כן, הם קבעו, ע"פ ממצאיהם וממצאי עבודה שקדמה להם, כי גודל מטען הביצים של זבוב הבצל הינו גורם המגביר את תגובת המשיכה לפונדקאי. בין מטען הביצים לבין עוצמת תגובת המחוש לנדיפים או לסף החישה גם כן לא נחשף קשר ברור בעבודה זו על זבוב הדלועיים, בשונה מהממצאים של Kendra et al. (2005 ו-2006) שהראו כי קיימת קורלציה כזו בזבוב הפירות הקריבי. החוקרים הראו שנקבות שאינן בוגרות מינית, או שהכילו מטען ביצים נמוך, הראו את עוצמת תגובת המחוש הגבוהה ביותר בתגובה לאמוניה, ולעומת זאת, עוצמת תגובת המחוש הגבוהה ביותר בתגובה לפחמן דו-חמצני נצפתה בנקבות בוגרות מינית בעלות מטען ביצים גבוה ושמוכנות להטלה. מערכת ניסויי ההתנהגות בעבודה זו נבנתה כך ששני סוגי הפיתיונות היו באותה סביבה, בניגוד למערכות אחרות בהן כל פיתיון ממוקם בתא-מלכודת אחר והזבוב צריך לבחור ע"פ הריח לאיזה מבין התאים הוא יעוף (Posey et al. 1998, Tibbles et al. 2005). השיטה האחרונה מנטרלת את החשש כי פיתיון מסויים יזוהם בריח של הפיתיון האחר ובכך מבטיחה את אמינות ההעדפה, אך בניגוד לשיטה בעבודה זו, היא רחוקה מהמצב הקיים בטבע שבו צמח הפונדקאי מצוי בצמחייה מגוונות, ולמרות זאת, הוא מאתר את הפונדקאי המתאים (Bruce et al. 2005). לפיכך, השיטה ששימשה בעבודה זו מועדפת יותר. באותו עניין, כמות הנדיף בניסויי ההתנהגות הייתה כזו שאינה מועטת מדי, כך שאינה נמוכה מסף החישה של מחוש הזבוב, ולא גבוהה מדי, על מנת לא ליצור רווייה של הכלוב, כך שהחרק עלול להתבלבל בכיוון מקור הריח המועדף. יש אף הטוענים כי כמות גבוהה מדי גורמת לדחיה של חרקים (Romeis et al. 2003). הכמות נבחרה על סמך עבודה קודמת בנושא שהראתה כי זו המיטבית עבור זבובי דלועיים מזווגים, בני 10 ימים לפחות, ולא נחשפו לפונדקאי (Alagarmalai et al. 2009). יחד עם זאת,

הכמות המיטבית למשיכת הזבוב יכולה להשתנות בהתאם למצב הפיסיולוגי והסביבתי של הזבוב, ומעניין יהיה, ואף משמעותי חקלאית, לחקור את הכמות המיטבית המתאימה לכל מצב פיסיולוגי וסביבתי (Martel *et al.* 2009). כמו כן, רצוי אף למדוד את כמות הנדיפים בסביבת גידולי דלועיים ואת קצב פליטתם מהפירות ובכך לסייע למציאת הרכב הנדיפים המתאים עבור מלכודות לזבוב.

מהו המנגנון מאחורי השפעת המצב הפיסיולוגי והסביבתי על תגובת החרק לסמיוכימיקלים? מחקרים רבים הראו כי octopamine, מוליך עצבי המופרש, בין היתר, בליבת מחוש החרק, ו-tachykinin, פפטיד עצבי המופרש הן במחוש החרק והן באונות ההרחה (antennal lobes) ובגופי הפטרייה (mushroom body) שבמערכת העצבים המרכזית (Jung *et al.* 2013, Ignell *et al.* 2009), משפיעים על רגישות המחוש לריחות שונים ועל הכיוון של תגובת תאי החישה לתרכובות ריח, ומכאן, אפשר כי התנהגות חיפוש מזון או פונדקאי להטלה תהיה מושפעת מהשראת תרכובות אלו (Jung *et al.* 2013). בנוסף, דווח על זבובי דרוזופילה כי הקולטנים ל-tachykinin מושפעים כתוצאה מתנאי רעב ושינויים ברמות אינסולין (Birse *et al.* 2011, Root *et al.* 2011). ייתכן ובדומה לדיווחים אלה, גורמים שונים כגון הזדווגות, חשיפה לריח הפונדקאי, הטלת ביצים וגודל מטען הביצים בשחלות משפיעים על תגובת המחוש באמצעות שינויים כלשהם בתפקוד octopamine ו-tachykinin המבקרים את פעילות תאי החישה במחוש, וכתוצאה מכך, התנהגות הזבוב תשתנה בהתאם. בנוסף, ישנן טענות כי גם הורמון הנעורים ותרכובות המועברות מהזכר בשעת ההזדווגות גורמים לשינויים בתגובת החרקים לנדיפים או לפרומונים (Martel *et al.* 2009). הקשר שבין תרכובות אלו למצב הפיסיולוגי והסביבתי של זבובי פירות וחרקים אחרים יכול להוות שאלה למחקר עתידי.

בעבודה זו נבחנו ארבעה נדיפי פונדקאי שונים בבדיקות אלקטרופיסיולוגיות, ולא נמצאו הבדלים מהותיים בין הנדיפים השונים בעוצמת תגובת מחוש זבוב הדלועיים אליהן או בסף החישה עבורן. ארבעת תרכובות אלו נבחרו על סמך מחקרים של Alagarmalai *et al.* (2009) שהראו כי עוצמת תגובת מחוש זבוב הדלועיים אליהן היא הגבוהה ביותר עבור שני זוויגי הזבוב. כמו כן, החוקרים הראו כי כל אחד מנדיפים אלה נמצאו מושכים את זבוב הדלועיים, ולפיכך, עשויים כל ארבעת התרכובות הללו לקחת חלק בהרכב תכשיר המשיכה לזבוב. עם זאת, דרוש עדיין לחקור את יכולתם של נדיפים אלה, ואף אחרים, למשוך את נקבות הזבוב במצבים פיסיולוגיים וסביבתיים שונים, ואת הכמות המיטבית בה הם מושכים, בניסויי התנהגות בחירה, כפי שבוצע עם octanyl acetate בעבודה זו. כמו כן, דרוש גם לחקור את יחס הריכוזים הנכון בין נדיפים אלו, על מנת ליצור את הפיתיון הטוב ביותר, שכן, נדיפים אלו אינם ייחודיים לצמחי דלועיים, אלא רק ביחס הריכוזים. צפוי שבבדיקת התנהגות בחירה בין תערובת הנדיפים לבין ממס ביקורת, שיעור העדפת הנדיפים ע"י נקבות מזווגות שלא נחשפו לפונדקאי יהיה גבוה בהרבה מזה שנראה בעבודה זו עבור נדיף בודד, אם כי כבר עבור נדיף אחד בלבד (octanyl acetate) שיעור הבחירה עמד על כ-75%, שיעור גבוה יחסית שמשמעותו שיפור של הלכידה ב-50% לעומת הממס בלבד, בקרב נקבות מזווגות טרום הטלת ביצים. חשוב לציין כי הממצאים בעבודה זו מיוחסים לזבובי דלועיים שגודלו במעבדה בתנאים מבוקרים ולא ניתן להשליך מהם מסקנות על אופי ההתנהגות של זבובים בשדה באופן ישיר. יש לשם כך לבדוק בעתיד את התנהגות זבוב הדלועיים בשדה ולאשש לגביהן את מסקנות עבודה זו. Romeis *et al.* (2003) הצביעו על כך שממצאיהם שונים מאוד מאלו של ניסויי שדה שקדמו לעבודתם, והסבירו זאת בעובדה שבניסויי מעבדה, להבדיל מניסויים בשדה, קיימת הסתברות גבוהה יותר ללכידות אקראיות, ומכאן, שאמינות התוצאות יכולה להשתבש. יש להעיר כי ניסויי ההתנהגות של Romeis *et al.* נעשו במתכונת ללא בחירה, בשונה מאלו שבוצעו בעבודה זו, ולפיכך, הבעיה עליה הם הצביעו הינה מזערית בזו העבודה.

בהתאם לממצאי עבודה זו, נקבות מזווגות טרום הטלת ביצים הן אלו שנמשכות בשיעור הגבוה ביותר לנדיפי פונדקאי. כיוון שנקבות אלה הן בגדר "מחוללות הנזק" בהיבט החקלאי, חובה על תכשיר הפיתיון של המלכודות להיות מכוון כלפיהן דווקא. נראה, אפוא, כי השימוש בנדיפי פונדקאי מתאים מאוד להרכבת תכשיר משיכה לזבוב הדלועיים בממשק ההדברה.

רשימת ספרות

- חפץ א., תשמ"ו (1986), תקשורת כימית בין בעלי חיים, בית ההוצאה לאור של האוניברסיטה הפתוחה, תל אביב, עמ' 8-15.
- מליחי י., תשנ"ח (1998), הבטים בביולוגיה של פריזבוב הדלועיים (*Dacus (Didacus) ciliatus* Loew (Diptera: Tephritidae)), תיזה לתואר מוסמך אוניברסיטה, המחלקה לזואולוגיה, אוניברסיטת תל אביב, עמ' 1-62.
- נסטל ד., אוקו א., גזית י., לוינסון א., וייס מ., תשס"ג (2002), דו"ח מדען ראשי 131-1076-02, פיתוח תוכנית פעולה להדברת פריזבוב הדלועיים *Dacus ciliatus* בערבה, עמ' 1-7.
- סווצ'קוב א., תשנ"ח (1998), טוקסיקולוגיה של פריזבוב הדלועיים (*Dacus (Didacus) ciliatus* Loew (Diptera: Tephritidae)), תיזה לתואר מוסמך אוניברסיטה, המחלקה לזואולוגיה, אוניברסיטת תל אביב, עמ' 52-60.
- Alagarmalai J., Nestel D., Dragushich D., Nemny-Lavy E., Anshelevich L., Zada A., and Soroker V., 2009, Identification of host attraction for the Ethiopian fruit fly *Dacus ciliatus* Loew, *J. Chem. Ecol.*, 35: 542-551.
- Aluja M., 1994, Bionomics and management of *Anastrepha*, *Annu. Rev. Entomol.*, 39: 155-178.
- Aluja M., 1996, Future trends in fruit fly management, in: McPheron B. A. and Steck G. J. (eds.), *Fruit Fly Pest: A World Assessment of their Biology and Management*, St. Lucie Press, Port St. Lucie, Florida, USA, pp. 309-320.
- Aluja M., Díaz-Fleischer F., Papaj D. R., Lagunes G., and Sivinski J., 2001, Effects of age, diet, female density, and the host resource on egg load in *Anastrepha ludens* and *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae), *J. Insect Physiol.*, 47: 975-988.
- Aluja M. and Mangan R. L., 2008, Fruit fly (Diptera: Tephritidae) host status determination: Critical conceptual and methodological considerations, *Annu. Rev. Entomol.*, 53: 449-472.
- Arab A., Trigo J. R., Lourenção A. L., Peixoto A. M., Ramos F., and Bento J. M. S., 2007, Differential attractiveness of potato tuber volatiles to *Phthorimaea operculella* (Gelechiidae) and the predator *Orius insidiosus* (Anthocoridae), *J. Chem. Ecol.*, 3: 1845-1855.
- Anderson P., Hansson B. S., Nilsson U., Han Q., Sjöholm M., Skals N., and Anton S., 2007, Increased behavioral and neuronal sensitivity to sex pheromone after brief odor experience in a moth, *Chemical Senses*, 32: 483-491.
- Ayer R. K. Jr., and Carlson J., 1992, Olfactory physiology in the *Drosophila* antenna and maxillary palp: *acj6* distinguishes two classes of odorant pathways, *J. Neurobiol.*, 23: 965-982.
- Bateman M. A., 1972, The ecology of fruit flies, *Annu. Rev. Entomol.*, 17: 493-518.
- Bell W. G. and Bohm M. K., 1975, Oosorption in insects, *Biol. Rev.*, 50: 373-396.
- Bellas T., 1996, The papaya fruit fly – A failure of quarantine, Research Paper No. 29 1995-96, Parliamentary Research Service, Department of the Parliamentary Library, Canberra, Australia, p. 26.
- Bernays E. A. and Chapman R. F., 1994, Host plant selection by phytophagous insects, Chapman and Hall, New York, USA, pp. 95-205.
- Biessmann H., Nguyen Q. K., Le D., and Walter M. F., 2005, Microarray-based survey of a subset of putative olfactory genes in the mosquito *Anopheles gambiae*, *Insect Mol. Biol.*, 14: 575-589.
- Birse R. T., Söderberg J. A. E., Luo J., Winther A. M. E., and Nässel D. R., 2011, Regulation of insulin-producing cells in the adult *Drosophila* brain via the tachykinin peptide receptor DTKR, *J. Exp. Biol.*, 214: 4201-4208.

- Bjostad L. B., 2000, Electrophysiological methods, in: Millar J. G. and Haynes K. F. (eds.), *Methods in chemical ecology vol. 1: Chemical methods*, Kluwer academic publishers, Norwell, Massachusetts, USA, pp. 339-375.
- Bowen M. F., 1991, The sensory physiology of host-seeking behavior in mosquitoes, *Annu. Rev. Entomol.*, 36: 139-158.
- Browne L. B., 1993, Physiologically induced changes in resource-oriented behavior, *Annu. Rev. Entomol.*, 38: 1-25.
- Bruce T. J. A., Wadhams L. J., and Woodcock C. M., 2005, Insect host location: a volatile situation, *Trends in Plant Sci.*, 10: 269-274.
- Bruce T. J. A. and Pickett J. A., 2011, Perception of plant volatile blends by herbivorous insects – Finding the right mix, *Phytochem.*, 72: 1605-1611.
- Burk T., 1983, Behavioral ecology of mating in the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa* (Loew) (Diptera: Tephritidae), *Florida Entomologist*, 66: 330-344.
- Chen R. and Li Y., 2011, A novel plant volatile attractant scheme to protect corn in China from the white-spotted flower chafer (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae), *J. Pest Sci.*, 84: 327-335.
- Christenson L. D. and Foote R. H., 1960, Biology of fruit flies, *Annu. Rev. Entomol.*, 15: 171-192.
- Cossé A. A., Todd J. L., Millar J. G., Martinez L. A., and Baker T. C., 1995, Electroantennographic and coupled gas chromatographic-electroantennographic responses of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*, to male-produced volatiles and mango odor, *J. Chem. Ecol.*, 21: 1823-1836.
- Crombie A. C., 1942, The effect of crowding upon the oviposition of grain-infesting insects, *J. exptl. biol.*, 19: 311-340.
- Drew R. A. I., Zalucki M. P., and Hooper G. H. S., 1984, Ecological studies of eastern Australian fruit flies (Diptera: Tephritidae) in their endemic habitat. I. Temporal variation in abundance, *Oecologia*, 64: 267-272.
- El-Sayed A. M., Suckling D. M., Byers J. A., Jang E. B., and Wearing C. H., 2009, Potential of “Lure and Kill” in long-term pest management and eradication of invasive species, *J. Econ. Entomol.*, 102: 815-835.
- European and Mediterranean Plant Protection Organization (OEPP/EPPO), 2008, Data Sheets on Quarantine Pests, CABI and EPPO for EU under Contract-90/399003 <http://www.eppo.org/QUARANTINE/insects/Dacus_ciliatus/DACUCI_ds.pdf>.
- Fitt G. P., 1986, The influence of a shortage of host of the specificity of oviposition behavior in species of *Dacus* (Diptera: Tephritidae), *Physiol. Entomol.*, 11: 133-143.
- Flanders S. E., 1942, Oosorption and ovulation in relation to oviposition in the parasitic Hymenoptera, *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 35: 251-266.
- Fletcher B. S., Pappas S., and Kapatos E., 1978, Changes in the ovaries of olive flies (*Dacus oleae* (Gmelin)) during the summer, and their relationship to temperature, humidity and fruit availability, *Ecol. Entomol.*, 3: 99-107.
- Fletcher B. S., 1987, The biology of the dacine fruit flies, *Annu. Rev. Entomol.*, 32: 115-144.
- Fletcher B. S., 1989, Ecology; movements of tephritid fruit flies, in: Robinson A. S. and Hooper G. (eds.), *Fruit flies; their biology, natural enemies and control*, World crop pests, Vol. 3(B), Elsevier, Amsterdam, Netherlands, pp. 209-219.

- Fouad H. A., Faroni L. R. D'A., Vilela E. F., and de Lima E. R., 2013, Flight responses of *Sitotroga cerealella* (Lepidoptera: Gelechiidae) to corn kernel volatiles in a wind tunnel, *Arthropod-Plant Interactions*, 7: 651-658.
- Frank D. L., Zhang A. J., Leskey T. C., and Bergh J. C., 2011, Electrophysiological response of female dogwood borer (Lepidoptera: Sesiidae) to volatile compounds from apple trees, *J. Entomol. Sci.*, 46: 204-215.
- Gothilf S., Shaaya E., and Levski S., 1993, Effect of sex, age and mating on attraction of *Cadra cautella* (walker) (Lep., Phycitidae) to stored food, *J. Appl. Entomol.*, 116: 139-144.
- Hallem E. A., Dahanukar A., and Carlson J. R., 2006, Insects odor and taste receptors, *Annu. Rev. Entomol.*, 51: 113-135.
- Hansson B. S., Hallberg E., Löfstedt C., and Steinbrechts R. A., Correlation between dendrite diameter and action potential amplitude in sex pheromone specific receptor neurons in male *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae), *Tissue and Cell*, 26: 503-512.
- Harwood J. F., Chen K., Müller H. G., Wang J. L., Vargas R. I., and Carey J. R., 2013, Effects of diet and host access on fecundity and lifespan in two fruit fly species with different life-history patterns, *Physiol. Entomol.*, 38: 81-88.
- Hare J. D., 2000, Bioassay methods with terrestrial invertebrates, in: Millar J. G. and Haynes K. F. (eds.), *Methods in chemical ecology vol. 2: Bioassay methods*, Kluwer academic publishers, Norwell, Massachusetts, USA, pp. 212-270.
- Hendrichs J., 1996, Action programs against fruit flies of economic importance, in: B. A. McPherson and G. J. Steck (eds.), *Fruit Fly Pest: A World Assessment of their Biology and Management*, St. Lucie Press, Port St. Lucie, Florida, USA, pp. 513-519.
- Ignell R., Root C. M., Birse R. T., Wang J. W., Nässel D. R., and Winther A. M. E., 2009, Presynaptic peptidergic modulation of olfactory receptor neurons in *Drosophila*, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106: 13070-13075.
- Jaenike J., 1983, Induction of host preference in *Drosophila melanogaster*, *Oecologia (Berlin)*, 58: 320-325.
- James B., Atcha-Ahowé C., Godonou I., Baimey H., Goergen H., Sikirou R., and Toko M., 2001, *Integrated pest management in vegetable production: A guide for extension workers in West Africa*, International Institute of Tropical Agriculture (IITA), Ibadan, Nigeria, p. 71.
- Jang E. B., 1995, Effects of mating and accessory gland injections on olfactory-mediated behavior in the female Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata*, *J. Insect Physiol.*, 41: 705-710.
- Jang E. B. and Light D. M., 1991, Behavioral responses of female oriental fruit flies to the odor of papayas at three ripeness stages in a laboratory flight tunnel (Diptera: Tephritidae), *J. Insect Behavior*, 4: 751-762.
- Jang E. B. and Light D. M., 1996, Olfactory semiochemicals of Tephritids, in: McPherson B. A. and Steck G. J. (eds.), *Fruit Fly Pests: A World Assessment of Their Biology and Management*, St. Lucie Press, Port St. Lucie, Florida, USA, pp. 73-90.
- Jung J. W., Kim J. H., Pfeiffer R., Ahn Y. J., Page T. L., and Kwon H. K., 2013, Neuromodulation of olfactory sensitivity in the peripheral olfactory organs of the American cockroach, *Periplaneta americana*, *PLoS ONE*, 8: e81361.
- Kapoor V. C., 1993, *Indian fruit flies*, International science publisher, New York, USA, p. 228.

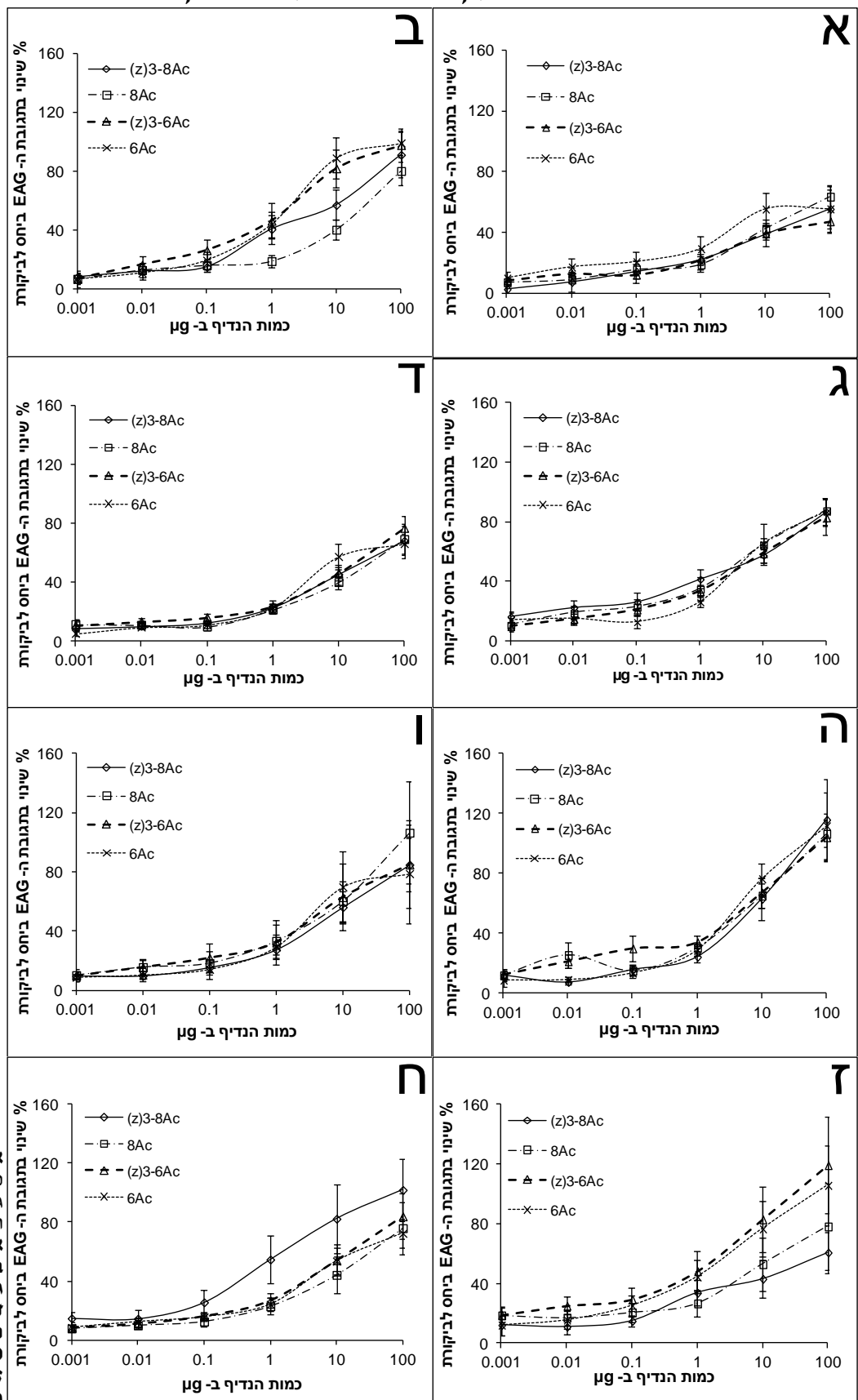
- Kendra P. E., Montgomery W. S., Mateo D. M., Puche H., Epsky N. D., and Heath R. R., 2005, Effect of age on EAG response and attraction of female *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae) to ammonia and carbon dioxide, *Environ. Entomol.*, 34: 584-590.
- Kendra P. E., Montgomery W. S., Epsky N. D., and Heath R. R., 2006, Assessment of female reproductive status in *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae), *Florida Entomologist*, 89: 144-151.
- Klassen W. and Curtis C. F., 2005, History of the sterile insect technique, in: Dyck V. A., Hendrichs J., and Robinson A. S. (eds.), *Sterile insect technique: Principles and practice in areawide integrated pest management*, Springer, Dordrecht, Netherlands, pp. 3-36.
- Knipling E.F., 1955, Possibilities of insect control or eradication through the use of sexually sterile males, *J. Econ. Entomol.*, 48: 902-904.
- Kouloussis N. A., Papadopoulos N. T., Müller H. G., Wang J. L., Mao M., Katsoyannos B. I., Duyck P. F., and Carey J. R., 2009, Life table assay of field-caught Mediterranean fruit flies, *Ceratitis capitata*, reveals age bias, *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 132: 172-181.
- Koyama J., Kakinohana H., and Miyatake T., 2004, Eradication of the melon fly, *Bactrocera cucurbitae*, in Japan: importance of behavior, ecology, genetics, and evolution, *Annu. Rev. Entomol.*, 49: 331-349.
- Kumar N. K. K., Verghese A., Shivakumara B., Krishnamoorthy P. N., and Ranganath H. R., 2008, Relative incidence of *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) and *Dacus ciliatus* (Loew) on cucurbitaceous vegetables, in: Sugayama R. L., Zucchi R. A., Ovruski S. M., and Sivinski J. (eds.), *Fruit Flies of Economic Importance: From Basic to Applied Knowledge. Proceedings of the 7th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance, 10-15 Sept 2006, SBPC, Salvador, Brazil*, pp. 249-253.
- Lachmann A. D. and Papaj D. R., 2001, Effect of host stimuli on ovariole development in the walnut fly, *Rhagoletis juglandis* (Diptera, Tephritidae), *Physiol. Entomol.*, 26: 38-48.
- Landolt P. J. and Davis-Hernández K. M., 1993, Temporal patterns of feeding by Caribbean fruit flies (Diptera, Tephritidae) on sucrose and hydrolyzed yeast, *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 86: 749-755.
- Leal W. S., 2013, Odorant Reception in Insects: Roles of Receptors, Binding Proteins, and Degrading Enzymes, *Ann. Rev. Entomol.*, 58: 373-391
- Metcalf R. L., 1990, Chemical ecology of Dacinae fruit flies (Diptera: Tephritidae), *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 83: 1017-1030.
- Martel V., Anderson P., Hansson B. S., and Schlyter F., 2009, Peripheral modulation of olfaction by physiological state in the Egyptian leaf worm, *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae), *J. Insect Physiol.*, 55: 793-797.
- Martínez M. I. and Hernández-Ortiz V., 1997, Anatomy of the reproductive system in six *Anastrepha* species and comments regarding their terminology in tephritidae (Diptera), *Proc. Entomol. Soc. Washington*, 99: 727-743.
- Mechaber W. L., Capaldo C. T., and Hildebrand J.G., 2002, Behavioral responses of adult female tobacco hornworms, *Manduca sexta*, to hostplant volatiles change with age and mating status, *J. Insect Sci.*, 2: 1-8.
- Minkenbergh O. P. J. M., Tatar M., and Rosenheim J. A., 1992, Egg load as a major source of variability in insect foraging and oviposition behavior, *Oikos*, 65: 134-142.

- Munro K. H., 1984, A taxonomic treatise on the Dacidae (Tephritoidea, Diptera) of Africa, *Republic of South Africa: Department of agriculture and water supply: Entomological memoirs*, 61: 1-313.
- Navarro-Llopis V., Alfaro C., Primo J., and Vacas S., 2011, Response of two tephritid species, *Bactrocera oleae* and *Ceratitis capitata*, to different emission levels of pheromone and parapheromone, *Crop Protection*, 30: 913-918.
- Niogret J., Montgomery W. S., Kendra P. E., Heath R. R., and Epsky N. D., 2011, Attraction and electroantennogram responses of male Mediterranean fruit fly to volatile chemicals from *Persea*, *Litchi* and *Ficus* wood, *J. Chem. Ecol.*, 37: 483-491.
- Nojima S., Linn J. R. C., and Roelofs W., 2003, Identification of host fruit volatiles from flowering dogwood (*Cornus florida*) attractive to dogwood-origin *Rhagoletis pomonella* flies, *J. Chem. Ecol.*, 29 :2347-2357.
- Opp S. B., Spisak S. A., Telang A., and Hammond S. S., 1996, Comparative mating systems of two *Rhagoletis* species: the adaptive significance of mate guarding, in: McPheron B. A. and Steck G. J. (eds.), *Fruit fly pests: a world assessment of their biology and management*, St. Lucie Press, Delray Beach, FL, USA, pp. 43-49.
- Papaj D. R., 1994, Oviposition site guarding by male walnut flies and its possible consequences for mating success, *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 34: 187-195.
- Papaj D. R., 2000, Ovarian dynamics and host use, *Annu. Rev. Entomol.*, 45: 423-448.
- Pearson G. A. and Schal C., 1999, Electroantennogram responses of both sexes of grape root borer (Lepidoptera: Sesiidae) to synthetic female sex pheromone, *Environ. Entomol.*, 28: 943-946.
- Poland T. M., McCullough D. G., and Anulewicz A. C., 2011, Evaluation of Double-Decker Traps for Emerald Ash Borer (Coleoptera: Buprestidae), *J. Econ. Entomol.*, 104: 517-531.
- Posey K. H., Barnard D. R., and Schreck C. E., 1998, Triple cage olfactometer for evaluating mosquito (Diptera: Culicidae) attraction responses, *J. Med. Entomol.*, 35: 330-334.
- Prokopy R. J. and Roitberg B. D., 1984, Foraging behavior of true fruit flies, *Am. Sci.*, 72: 41-49.
- Prokopy R. J., Miller N. W., Piñero J. C., Barry J. D., Tran L. C., Oride L., and Vargas R. I., 2003, Effectiveness of GF-120 fruit fly bait spray applied to border area plants for control of melon flies (Diptera: Tephritidae), *J. Chem. Ecol.*, 96: 1485-1493.
- Purcell M. F., 1998, Contribution of biological control to integrated pest management of tephritid fruit flies in the tropics and subtropics, *Integrated pest management rev.*, 3: 63-83.
- Quereshi Z. A., Siddiqui Q.H., and Hussain T., 1986, Screening of lures for Ethiopian melon fly, *Elsevier science publishers*, pp. 463-467.
- Raghu S., Halcoop P., and Drew R. A. I., 2003, Apodeme and ovarian development as predictors of physiological status in *Bactrocera cacuminata* (Héring) (Diptera: Tephritidae), *Australian J. Entomol.*, 42: 281-286.
- Roessler Y., 1989, Control; insecticides; insecticidal bait and cover sprays, in: Robinson A. S. and Hooper G. (eds.), *World crop pests 3(B): Fruit flies; their biology, natural enemies and control*, Elsevier, Amsterdam, Netherlands, pp. 329-336.
- Romeis J., Ebbinghaus D., and Scherkenbeck J., 2003, Factors accounting for the variability in the behavioral response of the onion fly (*Delia antiqua*) to *n*-dipropyl disulfide, *J. Chem. Ecol.*, 29: 2131-2142.
- Root C. M., Ko K. I., Jafari A., and Wang J. W., 2011, Presynaptic facilitation by neuropeptide signaling mediates odor-driven food search, *Cell*, 145: 133-144.

- Ross K. T. A., 1992, Comparative study of the antennal sensilla of five species of root maggots: *Delia radicum* L., *D. floralis* F., *D. antiqua* Mg., *D. platura* Mg. (Diptera: Anthomyiidae) and *Psila rosae* F. (Diptera: Psilidae), *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 21: 175-197.
- Ryckewaert P., Deguine J. P., Brévault T., and Vayssières J. F., 2010, Fruit flies (Diptera: Tephritidae) on vegetable crops in Reunion Island (Indian Ocean): state of knowledge, control methods and prospects for management, *Fruits*, 65: 113-130.
- Seabrook W. D., Hirai K., Shorey H. H., and Gaston L. K., 1979, Maturation and senescence of an insect chemosensory response, *J. Chem. Ecol.*, 5: 587-594.
- Shelly T. E., Edu J., Pahio E., and Nishimoto J., 2007, Scented males and choosy females: does male odor influence female mate choice in the Mediterranean fruit fly?, *J. Chem. Ecol.*, 33: 2308-2324.
- Shu S., Grant G. G., Langevin D., Lombardo D. A., and MacDonald L., 1997, Oviposition and electroantennogram responses of *Dioryctria abietivorella* (Lepidoptera: Pyralidae) elicited by monoterpenes and enantiomers from eastern white pine, *J. Chem. Ecol.*, 23: 35-50.
- Siderhurst M. S. and Jang E. B., 2006, Female-biased attraction of Oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) to a blend of host fruit volatiles from *Terminalia catappa* L., *J. Chem. Ecol.*, 32: 2513-2524.
- Simmons L. W., 2013, Reproductive system: female, in: Chapman R. F., Simpson S. J. and Douglas A. E. (eds.), *The insects: structure and function*, Cambridge University Press, New York, USA, pp. 313-346.
- Sokal R. R. and Rohlf F. J., 1981, *Biometry*, 2nd edition, W. H. Freeman and Company, New York, USA, pp. 179-320, 421-422, 454-560, 691-778.
- Stange G., 1999, Carbon dioxide is a close-range oviposition attractant in the Queensland fruit fly *Bactrocera tryoni*, *Naturwissenschaften*, 86: 190-192.
- Suckling D. M., Woods B., Mitchell V. J., Twidle A., Lacey I., Jang E. B., and Wallace A. R., 2011, Mobile mating disruption of light-brown apple moths using pheromone-treated sterile Mediterranean fruit flies, *Pest Manag. Sci.*, 67: 1004-1014.
- Takken W., van Loon J. J. A., and Adam W., 2001, Inhibition of host-seeking response and olfactory responsiveness in *Anopheles gambiae* following blood feeding. *J. Insect Physiol.*, 47: 303-310.
- Tan K. H., 2000, Sex pheromone components in defense of melon fly, *Bactrocera cucurbitae*, against Asian house Gecko, *Hemidactylus frenatus*. *J. Chem. Ecol.*, 26: 697-704.
- Teulon D. A. J. and Penman D. R., 1991, Effects of temperature and diet on oviposition rate and development time of the New Zealand flower thrips, *Thrips obscuratus*, *Entomol. exp. appl.*, 60: 143-155.
- Tibbles L. L., Chandler D., Mead A., Jervis M., and Boddy L., 2005, Evaluation of the behavioural response of the flies *Megaselia halterata* and *Lycoriella castanescens* to different mushroom cultivation materials, *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 116: 73-81.
- Todd J. L. and Baker T. C., 1999, Function of peripheral olfactory organs, In: Hansson B. S. (Ed.), *Insect Olfaction*, Springer, Berlin, Germany, pp. 67-96.
- Twig E. and Yuval B., 2005, Function of multiple sperm storage organs in female Mediterranean fruit flies *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae), *J. Insect Physiol.*, 51: 67-74.
- Vandekerkhove B., Van Baal E., Bolckmans K., and De Clercq P., 2006, Effect of diet and mating status on ovarian development and oviposition in the polyphagous predator *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera: Miridae), *Biological Control*, 39: 532-538.

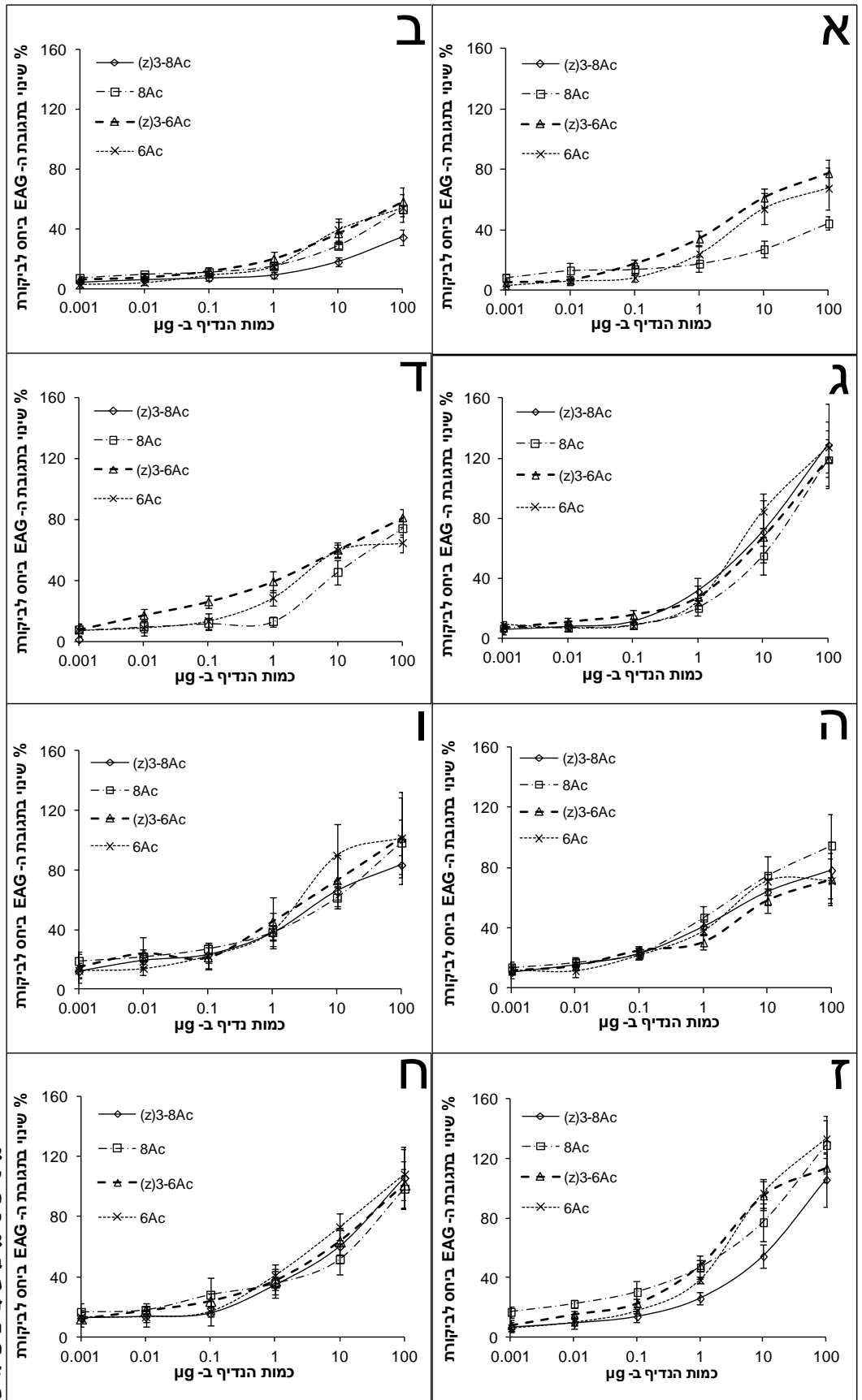
- Vargas R. I., Peck S. L., McQuate G. T., Jackson C. G., Stark J. D., and Armstrong J. W., 2001, Potential for areawide integrated management of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) with a braconid parasitoid and a novel bait spray, *J. Econ. Entomol.*, 94: 817-825.
- Vargas R. I., Souder S. K., Mackey B., Cook P., Morse J. G., and Stark J. D., 2012, Field trials of solid triple lure (trimedlure, methyl eugenol, raspberry ketone, and DDVP) dispensers for detection and male annihilation of *Ceratitidis capitata*, *Bactrocera dorsalis*, and *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae) in Hawaii, *J. Econ. Entomol.*, 105: 1557-1565.
- Vayssières J. F., Carel Y., and Coubes M., 2004, Demographic parameters and biotic factors of two dacine species, *Bactrocera cucurbitae* and *Dacus ciliatus* on Reunion Island, in: Barnes N. B. (ed.), Proceedings of 6th International Fruitfly Symposium, 6-10 May 2002, Isteg Scientific Publications, Stellenbosch, South Africa, pp. 91-95.
- Vayssières J. F., Carel Y., Coubes M., and Duyck P. F., 2008, Development of immature stages and comparative demography of two cucurbit-attacking fruit flies in Reunion Island: *Bactrocera cucurbitae* and *Dacus ciliatus* (Diptera: Tephritidae), *Environ. Entomol.*, 37: 307-314.
- Vermeulen A. and Rospars J. P., 2004, Why are insect olfactory receptor neurons grouped into sensilla? The teachings of a model investigating the effects of the electrical interaction between neurons on the transepithelial potential and the neuronal transmembrane potential, *Eur. Biophys. J.*, 33: 633-643.
- Visser J. H., 1986, Host odor perception in phytophagous insects, *Ann. Rev. Entomol.*, 31 :121-144.
- Wakamura S., Tanaka H., Masumoto Y., Sawada H., and Toyohara N., 2007, Sex pheromone of the blue-striped nettle grub moth *Parasa lepida* (Cramer) (Lepidoptera: Limacodidae): Identification and field attraction, *Appl. Entomol. Zool.*, 42: 347-352.
- Webster B., Bruce T.J.A., Pickett J.A., and Hardie J., 2010, Volatiles functioning as host cues in a blend become nonhost cues when presented alone to the black bean aphid, *Anim Behav* 79: 451-457.
- Weston P. A., Keller J. E., and Miller J. R., 1992, Ovipositional stimulus deprivation and its effects on lifetime fecundity of *Delia antiqua* (Meigen) (Diptera: Anthomyiidae), *Environ. Entomol.*, 21: 560-565.
- White I. M. and Elson-Harris M. M., 1992, Fruit flies of economic importance: their identifications and bionomics, CAB. international, London, UK, p. 601.
- Whittier T. S., 1993, Behavioral ecology of the Mediterranean fruit fly: Leks, courtship, nuptial gifts, and average offspring, Ph. D. thesis submitted to the university of Hawaii, Honolulu, HI, USA, pp. 1-114.
- Xue R. D., Ali A., and Barnard D. R., 2012, Mating status and body size in *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) affect host finding and DEET repellency, *Florida Entomologist*, 95: 268-272.
- Zhang A., Linn C. Jr., Wright S., Prokopy R. J., Reissig W., and Roelofs W., 1999, Identification of a new blend of apple volatile attractive to the apple maggot *Rhagoletis pomonella*, *J. Chem. Ecol.*, 25: 1221-1232.

נספח 1: עקומות EAG עבור כל קבוצות הניסוי



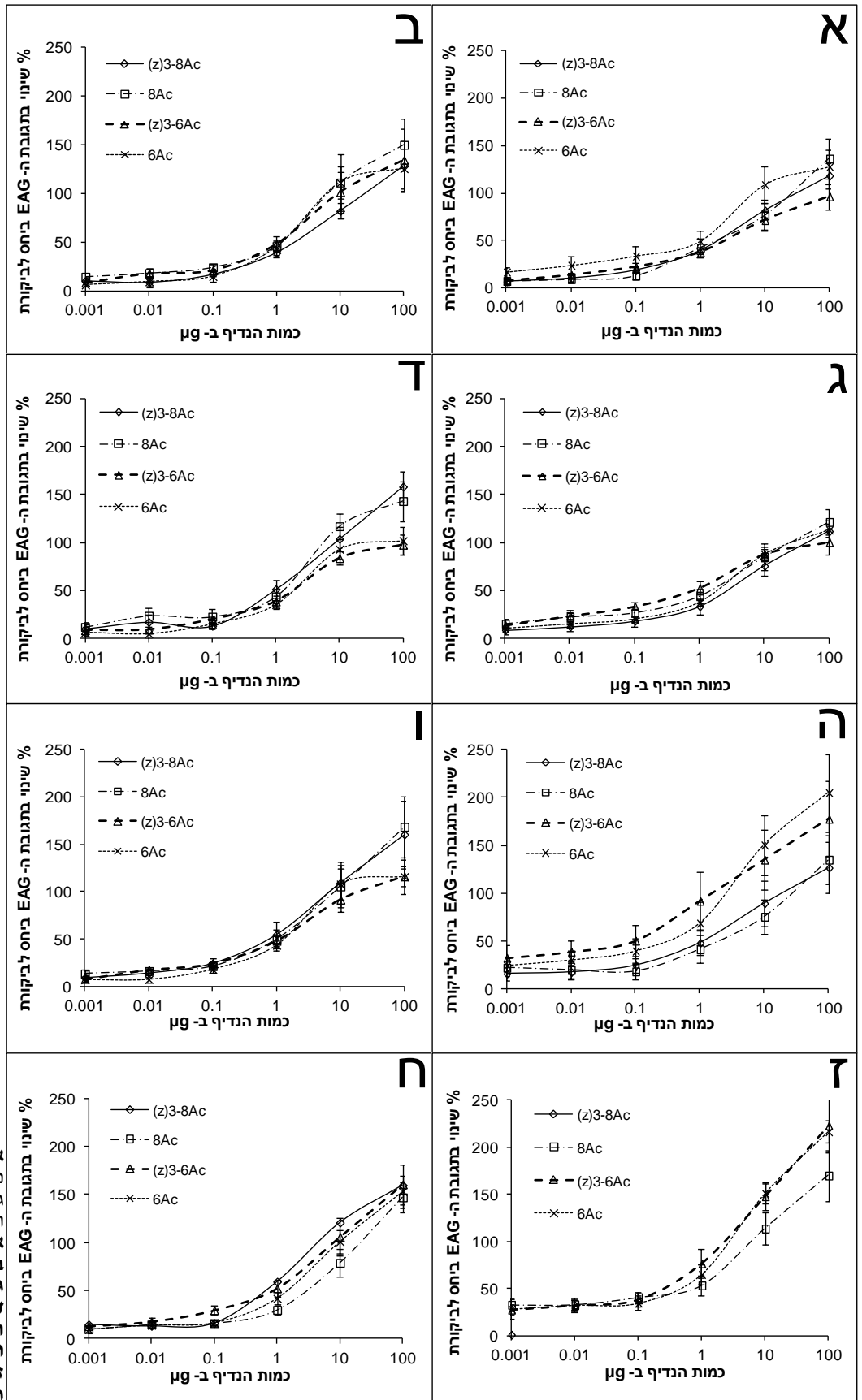
איור נספח 1א: נקבות שלא נחשפו לפונדקאי. הערכים בכל גרף מייצגים ממוצע ± שגיאת תקן של 7 חזרות לפחות.

א: מזווגות בנות 3-5 ימים;
ב: בתולות בנות 3-5 ימים;
ג: מזווגות בנות 7-9 ימים;
ד: בתולות בנות 7-9 ימים;
ה: מזווגות בנות 11-13 ימים;
ו: בתולות בנות 11-13 ימים;
ז: מזווגות בנות 15-17 ימים;
ח: בתולות בנות 15-17 ימים.



איור נספח 1ב : נקבות שנחשפו לפונדקאי. הערכים בכל גרף מייצגים ממוצע \pm שגיאת תקן של 7 חזרות לפחות.

א : מזווגות בנות 3-5 ימים ;
ב : בתולות בנות 3-5 ימים ;
ג : מזווגות בנות 7-9 ימים ;
ד : בתולות בנות 7-9 ימים ;
ה : מזווגות בנות 11-13 ימים ;
ו : בתולות בנות 11-13 ימים ;
ז : מזווגות בנות 15-17 ימים ;
ח : בתולות בנות 15-17 ימים .



**נספח 2: בדיקת Linear Regression עבור התלות בין תגובת ה- EAG היחסית
לכמות תרכובת הנדיף בכל קבוצות הניסוי**

טבלת נספח 2: נקבות

P	F	R ²	log Slope	Slope (בציר X לוגריתמי)	נדיף	טיפול		
						גיל [ימים]	מצב רבייתי [v m]	נוכחות פונדקאי [-\+]
0.009	110.439	0.982	1.388918	24.486	(Z)-3-8Ac	3-5	V	-
0.068	13.226	0.869	1.329052	21.333	8Ac			
0.011	93.551	0.979	1.397888	24.997	(Z)-3-6Ac			
0.024	39.609	0.952	1.453089	28.385	6Ac			
0.013	75.486	0.974	1.273094	18.754	(Z)-3-8Ac	7-9		
0.020	49.333	0.961	1.292876	19.628	8Ac			
0.030	31.381	0.940	1.308266	20.336	(Z)-3-6Ac			
0.029	32.520	0.942	1.298678	19.892	6Ac			
0.015	66.513	0.971	1.374437	23.683	(Z)-3-8Ac	11-13		
0.028	34.520	0.945	1.46352	29.075	8Ac			
0.015	63.242	0.969	1.341237	21.940	(Z)-3-6Ac			
0.030	31.946	0.941	1.369439	23.412	6Ac			
0.004	265.330	0.993	1.408647	25.624	(Z)-3-8Ac	15-17		
0.024	39.367	0.952	1.324817	21.126	8Ac			
0.019	51.346	0.963	1.361161	22.970	(Z)-3-6Ac			
0.018	52.977	0.964	1.300595	19.980	6Ac			
0.011	85.920	0.977	1.146903	14.025	(Z)-3-8Ac	3-5	M	-
0.035	27.129	0.931	1.22295	16.709	8Ac			
0.010	97.597	0.980	1.088242	12.253	(Z)-3-6Ac			
0.060	15.143	0.883	1.115144	13.036	6Ac			
0.014	70.053	0.972	1.294157	19.686	(Z)-3-8Ac	7-9		
0.012	84.842	0.977	1.3517	22.475	8Ac			
0.010	97.692	0.980	1.325105	21.140	(Z)-3-6Ac			
0.016	62.613	0.969	1.417156	26.131	6Ac			
0.041	22.782	0.919	1.529841	33.872	(Z)-3-8Ac	11-13		
0.018	53.792	0.964	1.489719	30.883	8Ac			
0.043	21.796	0.916	1.407544	25.559	(Z)-3-6Ac			
0.017	58.221	0.967	1.534128	34.208	6Ac			
0.007	132.399	0.985	1.166815	14.683	(Z)-3-8Ac	15-17		
0.028	34.452	0.945	1.298678	19.892	8Ac			
0.009	105.959	0.981	1.483059	30.413	(Z)-3-6Ac			
0.005	199.926	0.990	1.437164	27.363	6Ac			

טבלת נספח א2 : נקבות (המשך)

P	F	R ²	log Slope	Slope (בציר X לוגריתמי)	נדיף	טיפול		
						גיל [ימים]	מצב רבייתי [v m]	נוכחות פונדקאי [-\+]
0.058	15.747	0.887	0.95885	9.096	(Z)-3-8Ac	3-5	V	+
0.049	18.865	0.904	1.145911	13.993	8Ac			
0.017	56.949	0.966	1.193459	15.612	(Z)-3-6Ac			
0.022	43.184	0.956	1.201561	15.906	6Ac			
n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	(Z)-3-8Ac	7-9		
0.048	19.252	0.906	1.339312	21.843	8Ac			
0.005	187.487	0.989	1.267946	18.533	(Z)-3-6Ac			
0.032	29.982	0.937	1.266161	18.457	6Ac			
0.007	136.628	0.986	1.320831	20.933	(Z)-3-8Ac	11-13		
0.029	33.426	0.944	1.374162	23.668	8Ac			
<0.001	1304.167	0.998	1.428896	26.847	(Z)-3-6Ac			
0.032	30.108	0.938	1.458502	28.741	6Ac	15-17		
0.021	46.113	0.958	1.470499	29.546	(Z)-3-8Ac			
0.071	12.553	0.863	1.356676	22.734	8Ac			
0.021	45.280	0.958	1.410828	25.753	(Z)-3-6Ac			
0.003	286.294	0.993	1.485068	30.554	6Ac	3-5		
n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	(Z)-3-8Ac			
0.042	22.561	0.919	1.001907	10.044	8Ac			
0.005	189.227	0.990	1.31492	20.650	(Z)-3-6Ac			
0.011	88.242	0.978	1.315404	20.673	6Ac	7-9		
0.022	44.310	0.957	1.595254	39.378	(Z)-3-8Ac			
0.048	19.435	0.907	1.563434	36.596	8Ac			
0.033	29.217	0.936	1.546678	35.211	(Z)-3-6Ac			
0.021	46.188	0.958	1.619865	41.674	6Ac	11-13		
0.004	268.498	0.993	1.275058	18.839	(Z)-3-8Ac			
0.002	580.785	0.997	1.381981	24.098	8Ac			
0.028	34.564	0.945	1.229656	16.969	(Z)-3-6Ac			
0.053	17.425	0.897	1.256982	18.071	6Ac	15-17		
0.039	23.861	0.923	1.482559	30.378	(Z)-3-8Ac			
0.028	33.761	0.944	1.51363	32.631	8Ac			
0.013	77.028	0.975	1.504457	31.949	(Z)-3-6Ac			
0.014	67.955	0.971	1.606123	40.376	6Ac			

טבלת נספח 2: זכרים

P	F	R ²	log Slope	Slope (בציר X לוגריתמי)	נדיף	טיפול		
						גיל [ימים]	מצב רבייתי [v m]	נוכחות פונדקאי [-\+]
0.011	89.098	0.978	1.575788	37.652	(Z)-3-8Ac	3-5	V	-
0.016	61.945	0.969	1.64607	44.266	8Ac			
0.008	130.987	0.985	1.594647	39.323	(Z)-3-6Ac			
0.027	35.409	0.947	1.600788	39.883	6Ac			
0.003	324.521	0.994	1.68752	48.699	(Z)-3-8Ac	7-9		
0.025	38.196	0.950	1.63749	43.400	8Ac			
0.021	45.288	0.958	1.444404	27.823	(Z)-3-6Ac			
0.038	24.829	0.925	1.50188	31.760	6Ac			
0.007	148.835	0.987	1.664961	46.234	(Z)-3-8Ac	11-13		
0.013	78.381	0.975	1.69542	49.593	8Ac			
0.007	135.607	0.985	1.502714	31.821	(Z)-3-6Ac			
0.039	23.831	0.923	1.553155	35.740	6Ac			
0.004	276.113	0.993	1.691877	49.190	(Z)-3-8Ac	15-17		
0.036	25.923	0.928	1.645088	44.166	8Ac			
0.015	66.880	0.971	1.649607	44.628	(Z)-3-6Ac			
0.012	84.696	0.977	1.671968	46.986	6Ac			
0.009	114.386	0.983	1.533034	34.122	(Z)-3-8Ac	3-5		
0.015	63.190	0.969	1.605951	40.360	8Ac			
0.009	106.933	0.982	1.408443	25.612	(Z)-3-6Ac			
0.030	32.166	0.941	1.534166	34.211	6Ac			
0.016	62.438	0.969	1.508368	32.238	(Z)-3-8Ac	7-9		
0.012	80.139	0.976	1.5108	32.419	8Ac			
0.015	66.747	0.971	1.372544	23.580	(Z)-3-6Ac			
0.016	61.412	0.968	1.516919	32.879	6Ac			
0.006	172.409	0.989	1.54078	34.736	(Z)-3-8Ac	11-13		
0.023	42.768	0.955	1.584195	38.388	8Ac			
<0.001	42925.681	1.000	1.628062	42.468	(Z)-3-6Ac			
0.014	69.778	0.972	1.761514	57.745	6Ac			
n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	(Z)-3-8Ac	15-17		
0.029	32.744	0.942	1.65088	44.759	8Ac			
0.010	102.612	0.981	1.795852	62.496	(Z)-3-6Ac			
0.015	66.581	0.971	1.799961	63.090	6Ac			

טבלת נספח 22 : זכרים (המשך)

P	F	R ²	log Slope	Slope (בציר X לוגריתמי)	נדיף	טיפול		
						גיל [ימים]	מצב רבייתי [v m]	נוכחות פונדקאי [-\+]
n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	(Z)-3-8Ac	3-5	V	+
0.069	12.915	0.866	1.44248	27.700	8Ac			
0.026	37.193	0.949	1.574575	37.547	(Z)-3-6Ac			
0.035	26.929	0.931	1.562293	36.500	6Ac			
n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	(Z)-3-8Ac	7-9		
0.042	22.171	0.917	1.477353	30.016	8Ac			
0.017	58.840	0.967	1.537214	34.452	(Z)-3-6Ac			
0.015	66.489	0.971	1.564216	36.662	6Ac			
0.018	54.761	0.965	1.449093	28.125	(Z)-3-8Ac	11-13		
0.042	22.268	0.918	1.541067	34.759	8Ac			
0.014	71.703	0.973	1.517077	32.891	(Z)-3-6Ac			
0.022	44.372	0.957	1.577928	37.838	6Ac			
n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	(Z)-3-8Ac	15-17		
0.022	43.211	0.956	1.523512	33.382	8Ac			
0.023	41.205	0.954	1.573324	37.439	(Z)-3-6Ac			
0.013	76.661	0.975	1.698753	49.975	6Ac			
n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	(Z)-3-8Ac	3-5	M	
0.101	8.444	0.809	1.111867	12.938	8Ac			
0.025	39.237	0.951	1.274504	18.815	(Z)-3-6Ac			
0.013	73.600	0.974	1.364025	23.122	6Ac			
n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	(Z)-3-8Ac	7-9		
0.028	33.968	0.944	1.540405	34.706	8Ac			
0.021	46.454	0.959	1.578089	37.852	(Z)-3-6Ac			
0.029	32.585	0.942	1.698301	49.923	6Ac			
n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	(Z)-3-8Ac	11-13		
0.029	32.809	0.943	1.463415	29.068	8Ac			
0.022	43.777	0.956	1.370347	23.461	(Z)-3-6Ac			
0.024	39.389	0.952	1.546641	35.208	6Ac			
n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	(Z)-3-8Ac	15-17		
0.020	48.587	0.960	1.509095	32.292	8Ac			
0.022	43.696	0.956	1.589983	38.903	(Z)-3-6Ac			
0.022	43.484	0.956	1.6546	45.144	6Ac			

Abstract

The current work is focused on the Ethiopian fruit fly, *Dacus ciliatus* (Loew) (Diptera: Tephritidae) response to host volatiles affected by both environmental and physiological factors. *D. ciliatus* is a severe agricultural pest mainly for cucurbit crops. It was first detected in Israel in 1992 and it is suspected to have arrived from Egypt. Since that time it has spread throughout Israel and it is considered the second most important pest in the country among the fruit flies, after the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann). This is a pest of economic value in Israel, threatening cucurbits and other fruits export markets. The females oviposit directly into the fruit and larvae develop within the fruit, causing it to be inedible. Costs due to crop damage in Israel and worldwide are estimated to be hundreds of millions of dollars annually. The climatic conditions of Israel allowed this pest to produce 6-8 generations per year. Moreover, the adult has high survival skills by adopting a variety of protein and sugar feeding sources, and that gives it the ability to recover and re-establish its populations even from disinfection and eradication procedures or unfavorable weather conditions. For these reasons, eradication of this fly is a very challenging task. Trials to eradicate this pest in Israel were unsuccessful and monitoring tools are unavailable. However, the fly population levels can be controlled by massive insecticides spraying in addition to the destruction of infected fruit and fields. As part of an international trend to minimize the use of toxic agents, a species-specific control method, based on a 'lure and kill' system, has recently been explored by pest management research organizations. Since pheromones of this fly have not been found yet and the known attractive synthetic agents failed to attract the fly, the current focus is on the use of specific host plant volatiles for assembling an attractive formula as the bait of specific fly traps. Numerous volatiles from melon fruit (an Ethiopian fruit fly host) were identified and found attractive to the Ethiopian fruit fly in laboratory experiments. In order to promote new insights regarding the Ethiopian fruit fly host seeking behavior, physiological and environmental effects on the fly olfactory sensory response and odor preference need to be investigated.

Insect behavior is an outcome of both external cues, such as volatiles perceived with the antennae, and internal cues derived from insect physiological state. The insect physiological state is known to modify its behavior, such as mating, oviposition site selection and oviposition act. Antennal response may also be affected by the physiology. Important physiological factors can be age (before or after sexual maturation), reproductive state (before or after mating), or ovarian egg load. In addition, environment factors, such as host presence and host quality (for oviposition) are also known to affect insect behavior. Alteration in the physiological and environmental status would possibly induce modulations in both antennal response (*e.g.* through modifications in olfactory

components) and physiological properties (*e.g.* changes in the measure of egg load), resulting alteration in the insect host seeking behavior accordingly.

The main purpose of the current study was to investigate the effects of fly age and mating status, and host presence (or absence), on fly's: **(a)** the antennal response to host volatiles (intensity and threshold of sensitivity) of both sexes; **(b)** the ability of the females to recognize, locate, and choose a host volatile lure rather than control solvent; **(c)** ovarian development and egg load. We investigated that whether there is any relationship between host volatiles perception (antennal functionality), egg maturation level (physiological state), and preference rate for host volatiles (behavioral response).

The examined flies were from both sexes, either virgin or mated, aged 3-5, 7-9, 11-13, and 15-17 days after emergence and were either exposed and not-exposed to host fruit – a total of 32 experiment groups. The Ethiopian fruit fly antennal response was examined using electroantennogram (EAG) system. Antennal response intensity and threshold was evaluated in dose response set up with four host volatiles: **(I)** octanyl acetate, **(II)** (*Z*)-3-octenyl acetate, **(III)** hexanyl acetate, and **(IV)** (*Z*)-3-hexenyl acetate. Six doses (1 ng, 10 ng, 100 ng, 1 µg, 10 µg, and 100 µg) for each volatile were tested. The ability of selecting host volatiles was examined using a behavioral two-choice bioassay with females only. The rate of females' preference to a bait consisting of 1µg of a host volatile (octanyl acetate dissolved in 100 µl *n*-hexane), vs a control bait (solvent only at the same volume) was tested. Female ovarian development and egg load was assessed by dissection of 20 to 30 individuals per each experimental group. Three development stages were defined: **(I)** underdeveloped ovaries, represents early phases of vitellogenesis (oocytes maturation); **(II)** intermediate developed ovaries, represents late phases of vitellogenesis; **(III)** developed ovaries, represents sexual maturation.

The present study revealed that the main factors affecting the Ethiopian fruit fly response to host volatiles are mating and host deprivation. EAG recordings showed high threshold of antennae sensitivity to host volatiles for virgin, young, host deprived females compared to the same females that were mated. By host exposure, the threshold of sensitivity of mated young females' antennae is higher than that of the virgin. While the antennal sensitivity varied according to mating experience, the intensity of the antennal response to host volatiles did not significantly differed. Results from the choice assays pointed out that the rate of females' attraction to host volatiles is elevated as a result of mating and host deprivation together, which therefore adequate to the EAG recording results. Mated females clearly choose host volatile over the control, while the virgins do not show any preference to certain bait. Similarly to the females, the threshold of antennae sensitivity of virgin, young, host deprived males was also found high, comparing to that shown by those mated. However, unlike the

females, host exposure did not alter the difference between virgin and mated male flies. Mating does not affect host deprived males' antennal response intensity, except at later age when mated males showed higher intensity of antennal response than virgin. By host exposure, the antennal response intensity of the virgin seemed to be higher, in young males only. Antennal response intensity varied between genders. Males showed higher intensity at most of the physiological and environmental states tested. No clear correlation was found between egg load and female attraction to host volatiles, unlike previous studies conducted on other tephritid species.

The increase of both antennal sensitivity and female preference for host volatiles after mating suggests a correspondence between the two subjects. This correspondence supports the hypothesis claiming mated females which were prevented from laying their eggs would need to look for oviposition sites. Moreover, it suggests that mated females' improved ability to locate oviposition sites is due to enhanced antennal functionality, resulted by modifications in the peripheral olfactory neurons in the antenna as an outcome of mating experience. This study, therefore, confirms that the sensitivity of peripheral olfactory neurons located in the pest antennae is modulated by physiological and environmental properties, such as mating and host exposure, and that modulation is induced through peripheral modifications, as well as of antennal lobe of the central nervous system. To our knowledge, this phenomenon has not yet been observed on fruit flies.

Pre-ovipositing females are the major "trouble makers" for agriculture concerns. Hence, the bait formula must be tuned particularly against such females. It appears that using host volatiles may serve a practical approach for the Ethiopian fruit fly pest management, trapping the flies at locations outside cucurbits fields. Further investigation about the attraction ability of other host volatiles to be altered by physiological and environmental status is required. The optimal dose for attraction of the rest of the volatiles and the right quantities proportion between the volatiles are needed as well for creating the most optimal trap bait.

This work was carried out under the supervision of:

Dr. Victoria Soroker

Department of Entomology, Agricultural Research Organization,
The Volcani Center, Bet Dagan, Israel.

Prof. Rafael Perl-Treves

Mina and Everard Goodman Faculty of Life Sciences,
Bar-Ilan University, Ramat-Gan, Israel.

BAR-ILAN UNIVERSITY

The Ethiopian Fruit Fly *Dacus ciliatus* (Loew) Response to Host Volatiles: Effects of Physiological and Environmental Factors

AMIR DEKEL

Submitted in partial fulfillment of the requirements for the Master's Degree in the Department of Botany, Mina and Everard Goodman Faculty of Life Sciences, Bar-Ilan University

Ramat Gan, Israel

March 2014

