

SZENT ISTVÁN EGYETEM

A dohánytripsz (*Thrips tabaci* Lindeman, 1889)  
molekuláris azonosítása és ökológiai paramétereinek  
vizsgálata

Doktori (PhD) értekezés

FARKAS PÉTER

Budapest

2020

**A doktori iskola**

**Megnevezése:** Kertészettudományi Doktori Iskola

**Tudományága:** Agrártudományok, Növénytermesztési és kertészeti tudományok

**Vezetője:** Zámboriné Dr. Németh Éva  
tanszékvezető, egyetemi tanár, DSc  
SZIE, Kertészettudományi Kar  
Gyógy- és Aromanövények Tanszék

**Témavezetők:** Dr. Fail József  
egyetemi docens, PhD  
SZIE, Kertészettudományi Kar  
Rovartani Tanszék

Dr. Péntes Béla  
egyetemi tanár, CSc  
SZIE, Kertészettudományi Kar  
Rovartani Tanszék

A jelölt a Szent István Egyetem Doktori Szabályzatában előírt valamennyi feltételnek eleget tett, az értekezés műhelyvitájában elhangzott észrevételeket és javaslatokat az értekezés átdolgozásakor figyelembe vette, azért az értekezés védési eljárásra bocsátható.

.....

Az iskolavezető jóváhagyása

.....

.....

A témavezetők jóváhagyása

## TARTALOMJEGYZÉK

Rövidítések jegyzéke .....	6
<b>1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS</b> .....	<b>7</b>
<b>2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS</b> .....	<b>10</b>
2.1. Kriptikus taxon jelentősége a növényvédelemben .....	10
2.1.1. Kriptikus taxon meghatározása .....	10
2.2. A <i>Thrips tabaci</i> kriptikus fajkomplex bemutatása .....	14
2.2.1. A fajkomplex kialakulásának elmélete evolúciós nézőpontból.....	15
2.2.2. A <i>Thrips tabaci</i> fajkomplex azonosítása .....	16
2.2.2.1. Biotípusok azonosítása a fajkomplexben morfológiai bélyegek alapján.....	18
2.2.2.2. Biotípusok azonosítása a fajkomplexben molekuláris biológiai módszerekkel ....	18
2.2.3. A <i>Thrips tabaci</i> fajkomplex intraspecifikus genetikai jellemzői.....	21
2.2.3.1. Génáramlás, mint genetikai diverzitás egyik formája a fajkomplexben .....	21
2.2.3.2. A fajkomplex genetikai variabilitása .....	24
2.2.4. A <i>Thrips tabaci</i> fajkomplexre jellemző reprodukciós stratégiák és fejlődésmenet .....	25
2.2.4.1. A <i>Thrips tabaci</i> szaporodásbiológiája .....	25
2.2.4.2. A <i>Thrips tabaci</i> posztembrionális fejlődésmenete .....	27
2.2.5. Elterjedés és gazdanövénykör .....	29
2.2.6. Vírus kompatibilitás jellemzése.....	32
2.2.7. Peszticid rezisztencia azonosítása és sajátosságai .....	35
2.3. A <i>Thrips tabaci</i> fejlődését és ivararányát befolyásoló tényezők .....	37
2.3.1. Hőmérséklet és gazdanövény hatása az ökológiai paraméterekre .....	37
2.3.2. Endoszimbionta baktériumok hatása az ivari eloszlásra .....	43
2.3.3. A párzás hatása az ivari eloszlásra .....	44
<b>3. ANYAG ÉS MÓDSZER</b> .....	<b>46</b>
3.1. <i>Thrips tabaci</i> fajkomplex laboratóriumi tenyészetek létrehozása és fenntartása .....	46
3.1.1. Tripszek gyűjtése .....	46
3.1.2. Azonosítás és reprodukciós mód meghatározása .....	47
3.1.3. Laboratóriumi tömegtenyészetek kialakítása és fenntartása .....	47
3.1.4. Növényanyag előállítása a tenyészetek fenntartásához és az ökológiai paraméterek vizsgálatához .....	48
3.2. A vizsgálatok elvégzésének időpontjai.....	50
3.3. A <i>Thrips tabaci</i> fajkomplex azonosítása molekuláris biológiai módszerrel .....	51
3.3.1. DNS izolálás menete .....	51
3.3.2. Polimeráz lánreakció specifikus indítószekvenciákkal.....	52
3.3.3. Szekvencia meghatározás .....	54

3.3.4.	CAPS marker analízis.....	54
3.3.5.	DNS szekvencia elemzés, genetikai analízis .....	56
3.4.	Ökológiai paraméterek vizsgálatának módszere .....	58
3.4.1.	Ökológiai paraméterek vizsgálata juvenilis fejlődési stádiumokra vonatkozóan..	58
3.4.2.	Ökológiai paraméterek vizsgálata a kifejlett egyedeknél .....	59
3.4.3.	Ivararány dinamikájának és a tojások mortalitásának vizsgálati módszere .....	60
3.4.4.	Az ökológiai paraméter vizsgálatok abiotikus körülményei .....	61
3.5.	Vizsgálatok során alkalmazott statisztikai módszerek .....	62
4.	<b>EREDMÉNYEK</b> .....	63
4.1.	A <i>Thrips tabaci</i> fajkomplex azonosítása molekuláris módszerrel.....	63
4.1.1.	A <i>Thrips tabaci</i> fajkomplex azonosítása CAPS módszerrel .....	63
4.1.2.	A <i>Thrips tabaci</i> fajkomplex szekvencia alapú azonosítása és genetikai diverzitása .....	64
4.2.	A <i>Thrips tabaci</i> fajkomplex ökológiai paramétereinek vizsgálata.....	72
4.2.1.	Az vizsgálatokhoz felhasznált tripszek molekuláris azonosítása .....	72
4.2.2.	Túlélési paraméterek összehasonlítása .....	72
4.2.2.1.	Tojások túlélése .....	72
4.2.2.2.	Juvenilis fejlődési stádiumok túlélése .....	73
4.2.3.	Ökológiai paraméterek vizsgálata juvenilis fejlődési stádiumokban .....	77
4.2.3.1.	Tojások fejlődésének időtartama .....	77
4.2.3.2.	Első stádiumú lárvák fejlődési időtartama.....	79
4.2.3.3.	Második stádiumú lárvák fejlődési időtartama.....	79
4.2.3.4.	Előnimfa stádium fejlődési időtartama .....	80
4.2.3.5.	Nimfa stádium fejlődési időtartama .....	81
4.2.3.6.	Teljes fejlődési időtartam .....	82
4.2.4.	Ökológiai paraméterek vizsgálata a kifejlett egyedeknél .....	84
4.2.4.1.	Érés táplálkozás ideje .....	84
4.2.4.2.	Tojásrakás időtartama .....	85
4.2.4.3.	Napi fekunditás.....	85
4.2.4.4.	Teljes fekunditás.....	86
4.2.4.5.	Teljes élettartam .....	87
4.3.	A <i>Thrips tabaci</i> ivararányának dinamikája .....	88
4.3.1.	L1-biotípus ivararány dinamikája vöröshagymán, káposztán és babon .....	88
4.3.2.	T-biotípus ivararány dinamikája dohányon és babon.....	92
5.	<b>EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA ÉS KÖVETKEZTETÉSEK</b> .....	94
5.1.	A <i>Thrips tabaci</i> fajkomplex azonosítása CAPS módszerrel .....	94
5.2.	A <i>Thrips tabaci</i> ökológiai paramétereinek vizsgálata a fajkomplex gazdanövényein .....	97

5.3.	A <i>Thrips tabaci</i> ivararányának dinamikája .....	103
6.	<b>ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK</b> .....	105
7.	<b>ÖSSZEFOGLALÁS</b> .....	107
8.	<b>SUMMARY</b> .....	109
9.	<b>MELLÉKLETEK</b> .....	111
9.1.	Irodalomjegyzék .....	111
9.2.	A <i>Thrips tabaci</i> fajkomplex genetikai vizsgálatához használt minták adatai .....	137
9.2.1.	Az L1-biotípus szekvencia adatai .....	137
9.2.2.	Az L2-biotípus szekvencia adatai .....	142
9.2.3.	A T-biotípus szekvencia adatai .....	147
9.3.	A <i>Thrips tabaci</i> fajkomplex genetikai elemzése során különböző statisztikai modellekkel készített törzsfák. ....	154
9.3.1.	Maximum Parsimony statisztikai becslés alapján készített törzsfák. ....	154
9.3.2.	Neighbor-Joining statisztikai becslés alapján készített törzsfák. ....	155
9.3.3.	Bayesian statisztikai becslés alapján készített törzsfák. ....	156
10.	<b>KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS</b> .....	157

## RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

AFLP	Amplified Fragment Length Polymorphism, Amplifikált fragmentumhossz-polimorfizmus
BEAST	Bayesian Evolutionary Analysis Sampling Trees
BLAST	Basic Local Alignment Search Tool
bp	bázispár
CAPS	Cleaved Amplified Polymorphic Sequences
COI	Cytochrome Oxidase c subunit I, citokró-m-c oxidáz I
COII	Cytochrome Oxidase c subunit II, citokró-m-c oxidáz II
DNS	dezo-iribonukleinsav
GRSV	Groundnut ringspot virus, Földimogyoró gyűrűsfoltosság vírus
HKY+G model	Hasegawa-Kishino-Yano modell + diszkrét gamma eloszlás
INSV	Impatiens necrotic spot virus, Írisz nekrotikus foltosság vírus
ITS	Internal Transcribed Spacer, Köztes átíró-dó elválasztó régió
IYSV	<i>Iris yellow spot virus</i> , Íris sárga foltosság vírus
kdr	Knowckdown-resistance
L1	Leek-associated arrhentokous <i>Thrips tabaci</i> , Póréhagyma-specialista arrhenotok <i>T. tabaci</i> , L1-biotípus
L2	Leek-associated thelitokous <i>T. tabaci</i> , Póréhagyma-specialista telitok <i>T. tabaci</i> , L2-biotípus
MCMC	Markov Chain Monte Carlo, Markov-lánc Monte Carlo
MSN	Minimum Spanning Network, Minimális feszítő hálózat, Haplotípus hálózat
mtCOI	mitochondrial COI, mitokondriális citokró-m-c oxidáz I gén
mtDNS	mitochondrial DNA, mitokondriális DNS
NCBI	National Center for Biotechnology Information
PAUP	Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Parszimónia becsléssel végzett genetikai elemzés
PCR	Polymerase Chain Reaction, Polimeráz-lánreakció
PoPART primer	Population Analysis with Reticulate Trees indítószekvencia; a felszaporítandó DNS 5' illetve 3' végével homológ 15–30 bázisbár hosszúságú oligonukleotid
RAPD	Random Amplified Polymorphic DNA, Véletlenszerűen sokszorosított polimorf DNS
rDNS	riboszomális RNS-t kódoló sejt-magi dezo-iribonukleinsav
RFLP	Restriction Fragment Length Polymorphism, Restrikciós fragmenthossz polimorfizmus
SNPs	Single nucleotide polimorphisms, Egy-pontos nukleotid-polimorfizmus
T	Tobacco-associated arrhentokous <i>T. tabaci</i> , Dohány-specialista arrhenotok <i>T. tabaci</i> , T-biotípus
TCSV	Tomato chlorotic spot virus, Paradicsom klorotikus foltosság vírus
TSWV	Tomato spotted wilt Virus, Paradicsom bronzfoltosság vírus

## 1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS

A dohánytripsz (*Thrips tabaci* Lindeman, 1889) világszerte számos kultúrnövény termesztését befolyásoló kártevő, azonban a hagymafélék, káposztafélék és a dohány gazdaságos előállítását alapjaiban meghatározza. Jelentősége széles tápnövénykörén kívül olyan diverz ökológiai tulajdonságokban rejlik, mint a nagy reprodukciós képesség, tigmotaktikus viselkedés, vírus-terjesztési képesség és a rovarölő hatóanyagokkal szemben kialakuló rezisztencia. Mindezen tulajdonságok megnehezítik a dohánytripsz elleni sikeres védekezést, ezért gyakran kétféleképpen, közvetlen és közvetett módon is képes jelentős gazdasági kárt okozni. Az Amerikai Egyesült Államokban már a XIX. századtól kezdődően jelentek meg publikációk, amelyek a hagymaféléken és fejes káposztán tapasztalt súlyos károkról számolnak be és azóta is a *T. tabaci* Észak-Amerikában elsősorban hagymán és káposztán okoz jelentősebb károkat, dohányon nem fordul elő (Bailey, 1938; Shelton és mtsai., 2008; Jenser és mtsai., 2011). A közvetlen kártétel révén kialakuló termésveszteséget világszerte 1 milliárd dollárra becsülik évente (Balan és mtsai., 2018). A dohánytripsz a tospovírusok névadó vírusának (TSWV) első ismert vektora (Smith, 1931) és egy másik gazdaságilag jelentős károkat okozó vírus terjesztéséért is felelős, mivel összefüggésbe hozták az IYSV terjedésével vöröshagyma állományokban. Későbbi kutatások során fény derült arra, hogy Kelet-Európa dohány ültetvényeiben kialakult paradicsom bronzfoltosság vírus (*Tomato spotted wilt virus*, TSWV) (*Tospovirus: Bunyaviridae*) járványos terjedését is a *T. tabaci* okozza (Chatzivassiliou és mtsai., 1999). A TSWV terjesztésével pedig világszerte több mint 1 milliárd dollár értékű kárt okoz évente (Goldbach és Peters, 1994). Mindemellett kutatások igazolták, hogy az Írisz sárga foltosság vírusnak (*Iris yellow spot virus*, IYSV) (*Tospovirus: Bunyaviridae*) valóban vektora a dohánytripsz (Poizzer és mtsai., 1999; Kritzman és mtsai., 2001; Gent és mtsai., 2006; Mandal és mtsai., 2012). Kizárólag az Amerikai Egyesült Államokban 90 millió dollár értékű veszteséget okoz a hagymatermesztésben az YVSV minden évben (Gent és mtsai., 2006).

Az utóbbi évtizedek nemzetközi és hazai kutatásai rámutattak arra, hogy különféle növényekről gyűjtött dohánytripsz populációk között eltérések mutatkoznak a szaporodásbiológiát, gazdanövénykört, vírus kompatibilitást, vírus-terjesztési képességet és a rezisztenciát illetően (Zawirska, 1976; Chatzivassiliou és mtsai., 2002; Wu és mtsai., 2014). A fajkomplex kifejlett egyedeit morfológiai bélyegeik alapján megkülönböztethetetlennek tartják (Jenser és mtsai., 2001; Jenser és Szénási, 2004; Kobayashi és Hasegawa, 2012). A dohánytripsz taxonómiai helyzetével kapcsolatosan felmerült kérdések tisztázását akadályozta a populációgenetikai tanulmányok hiánya. Brunner és mtsai. (2004) kutatása nyomán azonban

világossá vált, hogy a szaporodásbiológiája mentén kettéváló faj, populációgenetikai vizsgálatok alapján még tovább osztható. Így derült fény arra, hogy a fajt kettő arrhenotok szaporodású típusra vagy alfajra, nevezetesen L1-biotípusra (azaz póréhgyma-specialista) és T-biotípusra (dohány-specialista) valamint a telitok szaporodású L2-biotípusra (szintén póréhgyma-specialista) különíthető el, amely így egy fajkomplexet alkot. A különféle kultúrnövényeken előforduló populációk vizsgálatával kiderült az is, hogy az eltérő szaporodásmódú biotípusok egyazon növényen egyidőben előfordulva is okoznak kárt (Nault és mtsai., 2006; Kobayashi és Hasegawa, 2012; Kobayashi és mtsai., 2013). A fajkomplexet alkotó biotípusok ökológiai tulajdonságainak eltérései viszont kihatnak az ellenük használt növényvédelmi technológiák hatékonyságára. A gazdanövény és a *T. tabaci* populáció szerkezetének ismeretében lehetőség lenne a kártevő várható populációs dinamikájának és kártételének megbecsülésére. A szaporodásmódban, gazdanövénykörben, a növényvédőszerrel szemben mutatott rezisztenciában és vírusterjesztési képességben mutatkozó eltérések alapvetően meghatározzák a károsítás mértékét és a gazdasági kártétel kockázatát, valamint a károk enyhítésére használt növényvédelmi eljárásokat.

A gazdasági jelentősége miatt egyébként több szempontból jól ismert fajról szóló szakirodalom alapján elmondható, hogy a fajkompleyre vonatkozó ismeretek hiányosak, kiváltéppen igaz ez a T-biotípusra. A kutatások szinte kizárólag az L1- és L2-biotípusokra összpontosítanak a tudomány különféle szakterületei felől közelítve. Ez részben annak tulajdonítható, hogy a póréhgyma-specialista típusok nagyobb gazdanövénykörrel és ezáltal szélesebb földrajzi elterjedtséggel jellemezhetők.

A fenntartható, hosszabb távon használható hatékony növényvédelmi stratégiák kidolgozásához fontos a fajkomplex ökológiai paramétereinek pontos meghatározása, ami kibővíti ismereteinket arra vonatkozóan, hogy melyik termesztett növénykultúrában a fajkomplex melyik biotípusa vagy biotípusai jelenhetnek meg számottevő kártevőként.

Ezért a kutatásaink során az alábbi célkitűzéseket fogalmaztuk meg:

- A *T. tabaci* fajkomplex biotípusainak gyors genetikai elkülönítését lehetővé tevő molekuláris marker azonosítása és a marker alapján egy egyszerű laboratóriumi azonosítási eljárás kidolgozása.
- A *T. tabaci* fajkomplex genetikai variabilitásának elemzése a mitokondriális citokró-m-c oxidáz I gén alapján, Magyarországon szabadföldről gyűjtött majd laboratóriumban szelektált utódok kevert tenyészeiteiből származó egyedek felhasználásával.



- A *T. tabaci* fajkomplex egyes ökológiai paramétereinek meghatározása és összehasonlítása különféle gazdaságilag jelentős gazdanövényeken laboratóriumi vizsgálatok során (elsősorban a biotípusok gazdanövény preferenciája alapján).
- A *T. tabaci* fajkomplex ivararány dinamikájának vizsgálata az arrhenotok szaporodásbiológiájú biotípusoknál a preferált és gazdaságilag is jelentős termesztett növényeken.

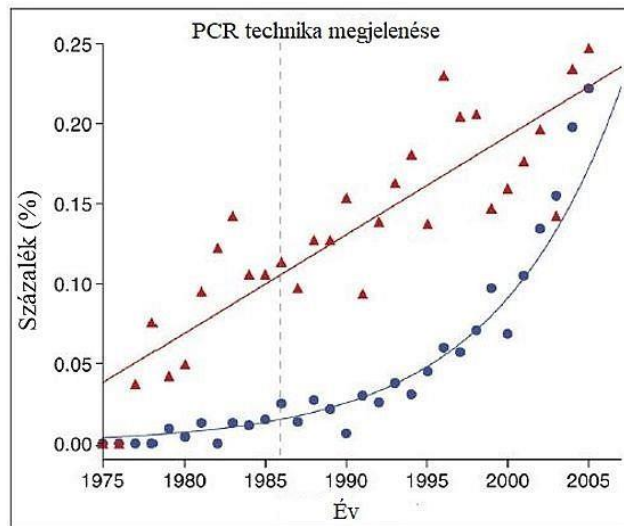
## 2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

### 2.1. Kriptikus taxon jelentősége a növényvédelemben

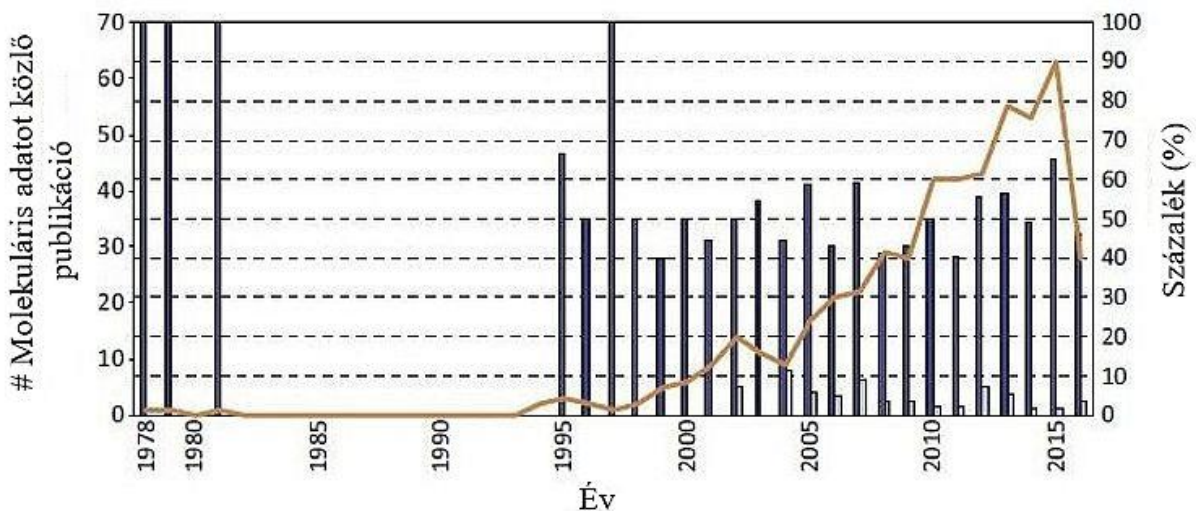
A kriptikus faj fogalma egyre gyakrabban használt kifejezés, mivel a molekuláris technikák használatával felgyorsult a kriptikus diverzitás azonosítása. A kriptikus taxon megnevezést abban az esetben használjuk, amikor egy taxon nem mutat morfológiai különbséget, de egyéb tulajdonságaiban változatosságot jelez (Marchán és mtsai., 2008; Struck és mtsai., 2018). A molekuláris módszerek rutinszerű használata óriási számban tárja fel a kriptikus taxonokat és egyéb ellentmondásokat a morfológiai szisztematikával és a filogenetikával kapcsolatosan (Bickford és mtsai., 2006; Blaxter, 2003; Hebert és mtsai., 2004). A károsítók szabályozásában nagy szerepet játszik a fajok pontos elkülönítésének képessége azáltal, hogy az ismert károsító faj okozta negatív hatás csökkentésére irányuló védekezési stratégiát célzottan tudjuk megválasztani (Dinsdale és mtsai., 2010).

#### 2.1.1. Kriptikus taxon meghatározása

A kriptikus fajok jelentette taxonómiai kihívást már közel 300 éve felismerték (Bickford és mtsai., 2006), mivel először William Derham számolt be kriptikus fajokról a Verébalkatúak (Passeriformes) rendjéből és a *Phylloscopus* nemzetségből már 1718-ban (Winker, 2005). A viszonylag olcsó és gyors DNS szekvenálás egy új eszközt biztosít a kutatók számára, hogy felismerjék és elkülöníthessék a morfológiailag azonos fajokat. A kriptikus fajokra irányuló kutatások száma az elmúlt két évtized alatt exponenciális növekedésnek indult, köszönhetően nagyrészt a DNS szekvenálás térhódításának. Annak ellenére, hogy a kriptikus fajok koncepciója már évszázadokkal ezelőtt létezett, az ilyen témájú publikációk száma csak 1985-től kezdődően indult növekedésnek. A publikációk címeiben és összefoglalóiban jelentősen megnövekedett a kriptikus fajok és a testvér fajok kifejezések használata a PCR technika megjelenése óta (Bickford és mtsai., 2006) (1.a és 1.b ábra). A tudományos szakirodalomban sokféleképpen határozták meg a kriptikus faj vagy rejtett faj fogalmát. A legtöbb szerző a kriptikus faj fogalmát a testvér fajok szinonimájaként értelmezi (Sáez és Lozano, 2005), amíg mások úgy határozzák meg a „testvér” egy közelmúltbeli közös származást jelent, utalva a testvér-faj kapcsolatra szemben a „kriptikus” kifejezéssel (Knowlton, 1986).



**1.a ábra** A kriptikus fajok felismerésének tendenciája. A kék körök reprezentálják a kriptikus fajokat, a piros háromszög a testvér fajokat jelöli (Bickford és mtsai., 2006)



**1.b ábra** Tudományos publikációk megjelenése a kriptikus fajok témakörében. Barna vonal – molekuláris adatok a tanulmányokban; sötétkék oszlop – azon cikkek százalékos aránya, amelyek több, mint egy genetikai markert vizsgáltak; világoskék oszlopok – genomi információn alapuló tanulmányok (Struck és mtsai., 2017)

Bickford és mtsai. (2006) valamint Pfenninger és Schwenk (2007) szerint kettő vagy több faj akkor kriptikus, ha névlegesen egy fajként vannak osztályozva, mert morfológiailag megkülönböztethetetlenek. Egyes szerzők azonban úgy gondolják, hogy akkor jelölhető egy faj kriptikusnak, ha nem olyan régen váltak szét, az elkülönítés csak molekuláris adat alapján lehetséges és szimpatrikusan fordulnak elő vagy reprodukív izolációval jellemezhetők (Stebbins, 1950 cit Bickford és mtsai., 2006). Bickford és mtsai. (2006) ezeket a jellemzőket nem tekintik a

kriptikus fajok alapvető tulajdonságainak. Jörger és Schrödl (2013) szerint akkor tekinthető egy taxon kriptikus fajnak, ha genetikailag jelentős mértékben eltérő eredettel és hagyományos taxonómiai karakterisztikák változatlanságával is jellemezhető egy taxon feltételezve, hogy néhány molekuláris marker egyedi szekvenciája szolgál meghatározó jellegzetességként. Konzervatívabb értelemben, abban az esetben használják a kriptikus faj megnevezést, ha a genetikai izolációt nem vizsgálták sejtmagból származó szekvenciák alapján vagy túl korai elhatárolni a fajokat (Marchán és mtsai., 2017).

A kriptikus fajok koncepciójának használatában kétértelműség tapasztalható a szakirodalomban (Kurshonova és mtsai., 2017). A kriptikus diverzitásnak számos fokozata létezik, a majdnem teljesen morfológiailag elkülöníthetetlen testvérpároktól egészen a fajkomplexekig, amelyek kisebb, de még morfológiailag mindig észlelhető eltéréseket mutatnak. Ilyen okoknál fogva lehet szemi-kriptikus, pszeudo-kriptikus, testvér vagy hiper-kriptikus megnevezést használni, jelezve a „kriptikusság” eltérő fokát, bonyolítva a kriptikus fajok biológiai fontosságának vitáját (Amato és mtsai., 2007; Knowlton, 1993; Saéz és Lozano, 2005; Kurshonova és mtsai., 2017). A kriptikus és pszeudo-kriptikus fajok közötti elkülönítés nem minden esetben megbízható és talán csak a különböző megfigyelők által tapasztalt enyhe morfológiai különbségekből adódik (Karanovic és mtsai., 2016). Vannak olyan esetek is, amikor az ellenkező helyzet áll fenn és a „morfológiailag kriptikus fajok” – érvényes és egyetemesen elfogadott fajpárok – mutatnak morfológiai különbségeket, de genetikailag mégis nagyon hasonlóak (Bickford és mtsai., 2006; Wiemers és Fiedler, 2007). Ezért egyes fajok kettő vagy több észrevétlen kriptikus genetikai fajt tartalmazhatnak (Paterson, 1991). Fontos a közönséges vagy gazdaságilag jelentős fajoknál, hogy határozott morfológiai különbségeket és molekulárisan megalapozott elkülönülő csoportokat (kládokat) alkossanak. Ezért javasolt a kriptikus vagy pszeudo-kriptikus fajok megnevezés mellőzése, mert elfedi a többszintű morfológiai jellegzetességeken alapuló diverzitást egy összetett taxonómia-függő rendszerben. Helyette javasolt a kriptikus fajok, olyan értelemben való használata, amikor a fajok képződése ugyanazon földrajzi régióból származó fajok között megy végbe és ezek a fajok jelentős molekuláris (filo)genetikai eltéréseket mutatnak, de morfológiailag, etológiailag vagy egyéb ökológiai tulajdonságaikban alig különböznek egymástól (Kurshonova és mtsai., 2017). A korábban jelentéktelennek tekintett fenotípusos különbségek létezése lehetővé teszi az integratív szisztematika kialakulását (Dayrat, 2005; Padial és mtsai., 2010; Heethoff és mtsai., 2011; Schlick-Steiner és mtsai., 2010), amikor a molekuláris jellemzőket összevetik a morfológiai, biogeográfiai, ökológia vagy egyéb bizonyítékokkal (Dayrat, 2005; Padial és mtsai., 2010; Liebeke és mtsai., 2014).

Felmerül a kérdés, hogy a kriptikus fajok miért kriptikusak? Az emberi agy által feldolgozott legtöbb szenzorikus információ vizuális, tehát optikai érzékeléssel azonosítanak a taxonómusok fajokat. Feltehetőleg ez magyarázza, hogy miért a morfológiai karakterisztika a feltűnő szemben a kémiai és akusztikai jelzésekkel (Paterson, 1991; Bickford és mtsai., 2006). A morfológiai bélyegek sokszor nem hasznosak a fajok elkülönítésére, mivel a fajok képesek rejtve maradni az emberi szem előtt olyan felderítetlen eltérő tulajdonságok révén, mint a biokémiai és viselkedési jellemzők, amelyek alátámasztják a molekuláris markerek által jelzett különbségeket. Élettábla adatokból vagy laboratóriumi keresztezéses kísérletekből adódó eltérések is jelezhetnek ilyen jellegű különbségeket (Walker, 1964; Bickford és mtsai., 2006, Marchán és mtsai., 2017). Mayr (1963) megfogalmazása szerint a testvér-fajok különösen gyakoriak azon élőlények körében, amelyeknél a kémiai érzékelés (például az olfaktórikus érzékelés) magasabb szintre fejlődött, mint az emberi látás. Habár, ami elkülöníthetetlen az emberi szem számára az a testvér fajok közötti érzékeléskor többnyire eltérő lehet.

A kriptikus fajok vagy taxonok előfordulása gyakori jelenség az ivaros szaporodó állatok (Animalia) minden főbb csoportjában és megtalálhatóak mindenféle élőhelyen valamint biogeográfiai zónában (Walker, 1964; Bickford és mtsai., 2006; Pfenninger és Scwenk, 2007; Trontelj és Fischer, 2009). Az ízeltlábúak törzsét (Arthropoda) vizsgálva is elmondható, hogy számos gazdaságilag meghatározó kártevő fajról bizonyították már, hogy fajkomplexet alkot. A fajkomplex felismerése alapvetően meghatározhatja a kártevő ellen felhasználható hatékony védekezési eljárásokat, mert a fajkomplex tagjai eltérő ökológiai tulajdonságokkal rendelkezhetnek (például eltérő mértékű rezisztencia vagy vírus-vektor kompatibilitás). Gazdasági jelentőséggel bíró kriptikus kártevő fajok a következők is: *Bemisia tabaci* (Gennadius, 1889) (Hemiptera: Aleyrodidae) (Xu és mtsai., 2010), *Frankliniella occidentalis* (Pergande, 1895) (Thysanoptera: Thripidae) (Rugman-Jones és mtsai., 2010), *Thrips palmi* Karny, 1925 (Thysanoptera: Thripidae) (Iftikhar és mtsai., 2016), *Liriomyza huidobrensis* (Blanchard, 1926) (Diptera: Agromyzidae) (Scheffer, 2000), *Liriomyza trifolii* (Burgess, 1880) (Diptera: Agromyzidae) (Scheffer és Lewis, 2006), *Grapholita funebrana* (Treitschke, 1853) (Lepidoptera: Tortricidae) (Zheng és mtsai., 2016), *Brevicoryne brassicae* Linnaeus, 1758 (Hemiptera: Aphididae) (Rebijith és mtsai., 2013), *Scirtothrips dorsalis* Hood, 1919 (Thysanoptera: Thripidae) (Dickey és mtsai., 2015), *Thrips tabaci* Lindeman, 1889 (Thysanoptera: Thripidae) (Brunner és mtsai., 2004).

## 2.2. A *Thrips tabaci* kriptikus fajkomplex bemutatása

A dohánytripsz (*Thrips tabaci* Lindeman, 1889) a Thysanoptera (Rojtoszárnyúak vagy Tripszek) rendjébe, Terebrantia (Tojócsövesek) alrendbe és a Thripidae (Tripszfélék) családba tartozik (Jenser, 1988) (2. ábra). A kártevőt először Karl Eduard Lindeman orosz rovarász írta le dohányról, amelyen már súlyos károkat okozott (Lindeman, 1889). A dohánytripsz egyetlen kozmopolita polifág fajként volt ismert mindaddig, amíg Zawirska (1976) közzé nem tette tanulmányát, amelyben két határozottan elkülönülő alfaj vagy biotípus előfordulásáról írt Lengyelországban. Az egyik biotípust *T. tabaci communis*-nak, a másikat pedig *T. tabaci tabaci*-nak nevezte el.



2. ábra *Thrips tabaci* (Lindeman) nőstény imágó (Fotó: Egri Á. 2019)

Megfigyelését a faj eltérő ökológiai tulajdonságaira alapozta, mint az eltérő szaporodásmód, a különböző gazdanövénykör, vírus-terjesztési képesség (TSWV-ra vontkozóan) és a lárvákon tapasztalt morfológiai különbség. A *T. tabaci* taxonon belüli genetikai komplexitás nyilvánvalóvá vált miután számos tanulmány különböző ökológiai szempontokból igazolta a gazdanövény preferenciában és a vírus-terjesztési képességekben fellelhető eltéréseket populációk között (Murai, 1990; Wijkamp és mtsai., 1995; Chatzivassiliou és mtsai., 1999; Jenser és mtsai., 2001; Chatzivassiliou és mtsai., 2002, Brunner és mtsai., 2004). Ez vezetett ahhoz a koncepcióhoz, hogy a *T. tabaci* egy heterogén taxon, amely legalább kettő elkülönülő biotípussal vagy alfajjal jellemezhető. Kutatások alapján a *T. tabaci* fajkomplex taxonómiai helyzete napjainkig sem tisztázott teljes mértékben, ezért a szakirodalomban számos rendszertani fogalommal találkozhatunk a változatok említésekor attól függően, hogy éppen milyen ökológiai tulajdonsága szerint vizsgálják a fajkomplex tagjait. Így olvashatjuk az alfaj, biotípus, rassz, törzs, változat, ökotípus megnevezéseket, azonban a munkám követhetőségének érdekében egységesen a biotípus megnevezést használom a továbbiakban a *T. tabaci* eltérő változatainak megjelöléseként. A ‘biotípus’, ‘biológiai faj’ vagy ‘gazda faj’ (host races) kifejezéseket gyakran használják ugyanannak a fajnak a genetikailag különböző formáira, amelyek legalább kis mértékben kereszteződnek, ha a természetben szimpatrikusan fordulnak elő (Douglas és mtsai., 1985; Drès és Mallet, 2013). Az előbbi információkra tekintettel a biotípus megnevezést nem egy taxonómiailag pontosan meghatározott egységként értelmezem, hanem olyan populációkra, amelyek valamilyen ökológiai, fenotípusos vagy genetikai különbséggel rendelkeznek egy másik

populációhoz képest. Ezért egyúttal a fajon belüli polimorfizmustól egészen a fajok szintjéig kategorizálható taxonómiai szempontokat is figyelembe véve.

### 2.2.1. A fajkomplex kialakulásának elmélete evolúciós nézőpontból

A dohánytripsz a Kelet-Mediterrán térségből származik, ahol egyik preferált gazdanövénye a vöröshagyma (*Allium cepa* Linnaeus) is őshonos (Mound, 1997). Mound (1997) elmélete szerint a *T. tabaci* L1-es biotípusa az, amelyik leginkább hasonlít az ősi típushoz. A *T. tabaci* taxon kezdeti szétválását az oligocén és miocén földtörténeti korok határára datálják  $28 \pm 0,3$  millió évvel ezelőttre a mitokondriális citokró-m-c oxidáz I gén (mtCOI) mutációi alapján. Ekkor alakulhatott ki a póréhagymához (L1- és L2-biotípus) és a dohányhoz alkalmazkodott biotípus (T-biotípus) (Brunner és mtsai., 2004). Feltételezhetően a T-biotípus azonban nem a dohányhoz alkalmazkodott elsősorban, hanem egyéb a Burgonyafélék (Solanaceae) családjába tartozó növényhez, mivel a dohány géncentruma Dél-Amerikában (mai Peru és Ecuador területén) van és körülbelül 500 évvel ezelőtt került Európába. Így egy a palearktikumi régióban honos közbülső gazdanövényhez adaptálódott (Jenser, 2007; Almási és mtsai., 2016). Almási és mtsai. (2016) genetikai elemzésük alapján úgy vélik, hogy a szétválás a két biotípus között a ma ismert dohányhoz közeli rokon fajon, egy köztes gazdanövényen lezajlott adaptációs folyamat során mehetett végbe. Lehetséges, hogy ez a köztes gazdanövény a *Solanum nigrum* L., mivel a hagyma- és a dohány-specialista biotípus előfordulását is igazolták erről a növényről. A vizsgált minták nukleotid távolságának mértéke alapján továbbá arra a következtetésre jutottak, hogy a genetikai szétválás a biotípusok között még nem fejeződött be jelenleg is folyamatban van. A fajkomplex ma ismert három változata 21 millió évvel ezelőtt a miocén időszak alatt bekövetkezett újabb szétválás eredményeként jött létre, amikor a póréhagymához adaptálódott változat kettévált L1- és L2-biotípusra (Brunner és mtsai., 2004). Az L2-biotípus polifág tulajdonsága révén többek között a káposztához is adaptálódhatott a Kelet-Mediterrán térségben honos Káposztafélék (Brassicaceae) közül (Fail, 2016). Az arrhenotok szaporodású egyedek előnye a párosodásból fakadó genetikai rekombináció és a genetikai variabilitás megőrzése a partenogenetikus szaporodással szemben. Ezért úgy véli, hogy az arrhenotok szaporodás az ősből és ebből a változathoz alakulhatott ki a telitok változat. Mound (1997) a hagyma-specialista változatot tartja az ősbőlnek, ezzel szemben Jenser Gábor szerint a dohány-specialista változat lehet az ősből (Jenser, szóbeli közlése).

A fajkomplex szaporodásbiológiáját vizsgálva evolúciós léptékben annyi már bizonyosan mondható, hogy úgy tűnik a legtöbb aszexuális vonal nemrégiben a szexuális szaporodású őstől származott el, mivel csak kevés taxonómiai csoport van a faji szint felett kizárólag aszexuális leszármazással (Bell, 1982). Az eukarióták között a szaporodásmódok eloszlása azt mutatja, hogy a szexuális reprodukció az uralkodó. Az aszexuális leszármazás elágazó filogenetikai elterjedtsége

is azt sugallja továbbá a szexuális őshöz viszonyítva, hogy az aszexuális vonalaknak egy nagyobb kihalási kockázattal kell szembesülniük és kevésbé valószínű, hogy visszatérnek a szexuális szaporodásra (Bell, 1982; Vrijenhoek, 1998; Schwander és Crespi, 2009).

Az újabb aszexuális szaporodásmód kialakulását a szexuális ősből különféle mechanizmusok eltérő mértékben befolyásolják, amelyek erős hatást gyakorolnak az aszexuális populáció genetikai diverzitására és egyben a kialakulási folyamatra is (Neiman és Linksvayer, 2006 cit. van der Kooi és Scwander, 2014). Az állatoknál a partenogenezist legalább három mechanizmus indukálhatja (Innes és Hebert, 1988; Stouthamer és Werren, 1993; Vrijenhoek, 1998; Simon és mtsai., 2002; Simon és mtsai., 2003). Az első, amikor egy szexuális populáció egy spontán átmenet révén válik aszexuálissá például olyan gének mutációjának következményeként, amelyek az ivaros alakokért és a meiózisért felelősek. Ez a fajta mutáció olyan ivaros taxonoknál fordul elő, amelyeket a fakultatív aszexualitás jellemez, ahol az egyedek generációkon keresztül képesek szexuális vagy aszexuális módon is utódokat létrehozni (Nault és mtsai., 2006; Stelzer és mtsai., 2010; Kobayashi és Hasegawa, 2012; Kobayashi és Hasegawa, 2013; Dedryver és mtsai., 2013). A második lehetőség, ami a partenogenezist előidézheti az a hibridizáció (Moritz és mtsai., 1989; Neaves és Baumann, 2011) és a harmadik, amikor az ivartalan szaporodásért egy endoszimbionta jelenléte a felelős. Ilyen endoszimbionta baktériumok a *Wolbachia* és *Cardinium* nemzetség tagjai (Stouthamer és Werren, 1993; Zchori-Fein és mtsai., 2001; Weeks és mtsai., 2003; Huigens és Miller, 2003; Zchori-Fein és Perlman, 2004; Werren és mtsai., 2008; Kumm és Moritz, 2008).

### **2.2.2. A *Thrips tabaci* fajkomplex azonosítása**

A mezőgazdaságilag jelentős kártevő rovarok taxonómiájának megértése és tisztázása alapvető szerepet játszik az ellenük való hatékony védekezési módszerek és stratégiák kifejlesztésében. A fajok azonosítása azonban csupán morfológiai alapon sokszor bonyolult és akadályokba ütközik. Ilyen nehézség lehet az egymáshoz közeli rokon fajok azonosítása vagy fajon belüli törzsek felismerése, amelyek csak némely tulajdonságaikban különböznek, viszont az ellenük való védekezés szempontjából meghatározóak. A rokon fajok elkülönítése is nehézkes kizárólag morfológiai bélyegeket felhasználva, ezzel szemben a törzsek felismerése fajon belül kizárólag morfológiailag rendkívül bonyolult vagy inkább lehetetlen. Az ilyen esetekben lehet kiváltképpen hasznos a molekuláris megközelítés, amely a DNS alapján lehetővé teszi a fajok pontosabb azonosítását (Parella és Keil, 1984; Rossmann és Miller, 1996; Miura és mtsai, 2004; Scheffer, 2000; Scheffer és Lewis, 2001, Hebert és Gregory, 2005). A nukleinsav alapú megkülönböztetés egyik módszere a DNS-vonalkód (DNA-barcoding) kifejlesztése volt,



amelynek során akár egyetlen gén vagy annak egy részének vizsgálatával lehetővé válik a fajszintű azonosítás (Hebert és Gregory, 2005).

Az utóbbi évtizedekben tapasztalható molekuláris módszerek fejlesztése révén jelentős előrelépés történt a fajok inter- és intraspecifikus genetikai diverzitásának megértésében. Annak érdekében, hogy taxonómiai alacsonyabb szinteken is vizsgálni lehessen az eltéréseket szükséges olyan molekuláris markert használni, amely gyorsan változó gén régiókat céloz meg (Hwang és Kim, 1999). A sejtmagi genomban csak minden ezredik bázis, a mitokondriális genomban minden századik bázis jelez eltérést. A mtDNS mutációs rátája nagyobb, mint a sejtmagi DNS mutációs rátája. A mtDNS mutációs rátája egymillió évenként 2 % (0,02 szubsztitúció / bázis / millió év). A mtDNS szekvenciák szabályosabban változnak a morfológiai és a fiziológiai jellemzőkhöz képest (Brown és mtsai., 1979; Omland és mtsai., 1997). Ennek következtében a mitokondriális fehérje kódoló géneket már széles körben használják törzsfajlódási, molekuláris evolúciós vizsgálatokhoz, de populációk szerkezetének és dinamikájának tanulmányozásához is. Lehetőséget ad a genetikai eltérések vizsgálatára alacsonyabb rendszertani szinteken is, mint a családok, nemzetségek, fajok és populációk szintje (Avise, 1994; Frey és Frey, 2004; Mound és Morris 2004; Asokan és mtsai., 2007). A kis méretű mitokondriális genom (37 gént hordoz) a leggyakrabban tanulmányozott genomi rendszer a rovarok körében. A leggyakrabban szekvenált régiók a mtDNS mellett a sejtmagi riboszómális DNS (rDNS). A mtDNS-t tekintve a COI és COII a legtöbbet szekvenált gének (Caterino és mtsai., 2000; Cameron, 2014). Számos tanulmány bizonyítja már, hogy a Thysanoptera renden belül is széleskörűen használnak különféle markereket interspecifikus variabilitás vizsgálatára. Ilyen marker lehet többek között a sejtmagi rDNS ITS (Internal Transcribed Spacer) régiója (Moritz és mtsai., 2002; Toda és Komazaki, 2002; Rugman-Jones és mtsai., 2006; Farris és mtsai., 2010, Yeh és mtsai., 2014; Yeh és mtsai., 2015) vagy a mtCOI (Brunner és mtsai., 2002; Hebert és mtsai., 2003; Frey és Frey, 2004; Asokan és mtsai., 2007; Glover és mtsai., 2010; Sabahi és mtsai., 2017). A rDNS ITS1 és ITS2 régiói – nagy variabilitásuk révén – szintén hasznosak a genetikai eltérések vizsgálatára alacsonyabb rendszertani szinteken is. Az ITS és a COI régió egyaránt nagy interspecifikus és különösen kicsi intraspecifikus variabilitással jellemezhető markerek (Brunner és mtsai., 2002; Moritz és mtsai., 2002; Toda és Komazaki, 2002; Rugman-Jones és mtsai., 2006, Yeh és mtsai., 2014).

Számos PCR-alapú technikát fejlesztettek ki tripsz-fajok elkülönítéséhez beleértve olyan fajokat is, amelyeket nehéz morfológiai bélyegek alapján meghatározni. A molekuláris diagnosztikai módszerek számos előnye ellenére mégsem szabad a klasszikus morfológiai módszereket elhanyagolni. A molekuláris módszerek tripsz-fajok azonosítására nagyon hasznos

alternatívát kínálnak olyan helyzetekben, amikor a klasszikus morfológia eszköztárát felhasználva nagyon bonyolult vagy nem egyértelmű az azonosítás és különféle szoftverek használatával sem lehetséges. A tripszek eltérő fejlődési stádiumában a két különböző módszer kombinálásán (klasszikus morfológiai és modern molekuláris) alapuló azonosítási eljárás biztosíthatja a megbízható eredményt (Moritz és mtsai., 2000; Moritz és mtsai., 2007; Mehle és Trdan, 2012).

### 2.2.2.1. Biotípusok azonosítása a fajkomplexben morfológiai bélyegek alapján

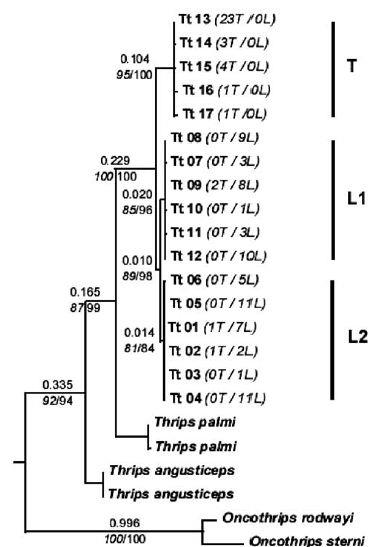
Az ökológia tulajdonságaik alapján elkülönülő biotípusok morfológiájára vonatkozó információkat először Zawirska (1976) publikált. Megfigyelése szerint kettő morfológiai eltérés létezik, ami alapján a *T. tabaci communis* és *tabaci* biotípus elkülöníthető. Az egyik a második stádiumú lárvák kilencedik potrohi hátlemeznél keresendő a poszteromarginálisan elhelyezkedő fésű vagy annak hiánya. A *communis* biotípus lárváinál a fésű megtalálható szemben a *tabaci* biotípussal, ahol ez a határozóbélyeg hiányzik. A másik eltérést az előtor hátulsó szegleteinél elhelyezkedő szőrök méretében figyelte meg, mivel a *communis* biotípusnál hosszabbak, mint a dohány-specialista változatnál. Zawirska (1976) morfológiai megfigyeléseit az elmúlt 40 évben semmilyen tudományos tanulmány nem cáfolta és nem is erősítette meg. A fajkomplex kifejlett egyedeinek morfológiai bélyegeit állandónak találják világszerte, így nem lehet megkülönböztetni egymástól a nőstény imágókat (Jenser és mtsai., 2001; Jenser és Szénási, 2004; Kobayashi és Hasegawa, 2012). Fekrat és mtsai. (2014) Iránban hagyma és dohány földekről származó populációkat vizsgáltak meg morfometriai módszerekkel. Eredményeik alapján a dohányról származó egyedek többnyire különböznek a hagymáról származó egyedektől méretüket tekintve, de nem tudtak olyan morfológiai jellegzetességet azonosítani, amely alapján az egyértelmű elkülönítés lehetséges volna.

### 2.2.2.2. Biotípusok azonosítása a fajkomplexben molekuláris biológiai módszerekkel

Zawirska (1976) megfigyeléseinek nem tulajdonítottak nagy jelentőséget a kutatók mindaddig, amíg az évtizedek során kifejlesztett molekuláris módszerek lehetővé nem tették a rovarok genetikai vizsgálatát (Brunner és mtsai., 2004). Így a molekuláris módszerek révén napjainkig leggyakrabban a mtDNS COI régiójának amplifikálásával vizsgálták a dohánytripsz populációk genetikai jellemzőit.

Murai (1990) izoenzim vizsgálata során el tudta különíteni minden egyes fejlődési stádiumát az arrhenotok és telitok szaporodású dohánytripsznek. Klein és Gafni (1996) RAPD technikára alapozva intraspecifikus molekuláris variabilitásról számolt be vöröshagymáról gyűjtött populációk között. Szintén genetikai eltéréseket tapasztaltak a dohánytripsz három populációja között, habár klaszter-analízissel nem tudták elkülöníteni a különböző populációkat

(Kraus és mtsai., 1999). Jenser és mtsai. (2001) szintén RAPD-PCR módszerrel detektáltak genetikai variabilitást dohányról és hagymáról gyűjtött populációk között. Véleményük szerint ezek a molekuláris variabilitást bizonyító eredmények megerősítik Zawirska (1976) megállapítását a biotípusokról. A faj genetikájával kapcsolatos tisztázatlan kérdéseket végül Brunner és mtsai.-nak (2004) elemzése tisztázta a mtCOI vizsgálatával. Vizsgálataik alapján egyértelműen kirajzolódott a három genetikailag elkülönülő leszármazási vonal, amelyet gazdanövény specializációjuk alapján neveztek el (3. ábra). A törzsfá alapján kettő nagy monofiletikus csoport bontakozott ki: az egyik a T-csoport (tobacco – dohány-specialista), amelyben minden egyed dohány növényről származott; az L-csoport (leek – póréhagyma-specialista), amelynek egyedei pár kivétellel póréhagymáról származtak.



**3. ábra** A *T. tabaci* fajkomplex első genetikai elemzéssel igazolt azonosításának törzsfája mtCOI régió alapján (Brunner és mtsai., 2004)

A póréhagymáról származó egyedek további két alcsoportra váltak szét L1- és L2-re. A törzsfá szerkezetét a haplotípus-hálózat is megerősíti, amely a 17 haplotípust szintén három csoportra bontja. Az eredmények alapján már a póréhagymáról gyűjtött T-biotípusú egyedeket (a nem tökéletes gazdanövény preferenciát) véletlen migrációval vagy tripszek gyenge repülési tulajdonságaival magyarázzák a mintavételi helyszínek közelsége miatt (Brunner és mtsai., 2004). Toda és Murai (2007) Japánban gyűjtött mintáik alapján a fajkomplex kétféle szaporodás módú egyedeit hasonlították össze Brunner és mtsai. (2004) szekvenciáival. Eredményeik arra világítottak rá, hogy az L1-biotípus szaporodás módja az arrhenotokia az L2-biotípusé telitokia. A hatékonyabb azonosíthatóság érdekében Takeuchi és Toda (2011) mtCOI gén egy szakaszának felszaporításával és restrikciós enzimmel (*EcoO109I*) történő hasításával egy szaporodás mód-specifikus hasítási mintázatot hoztak létre, amely lehetővé tette az arrhenotok és telitok egyedek

elkülönítését. Kobayashi és Hasegawa (2012) valamint Kobayashi és mtsai. (2013) egyszerűbbnek látták, ha szekvenálás helyett egy univerzális és egy „szaporodásmód-specifikus” primer együttes használatával (PCR-SSP - PCR-strain specific primer) különítik el a vöröshagymáról gyűjtött arrhenotok és telitok változatokat szintén mtCOI alapján. Módszerük Toda és Murai (2007) korábbi eredményeit erősítették meg. Kobayashi és mtsai. (2013) több póréahagymáról származó *T. tabaci* populációban genetikailag izolált ivaroson és ivartalanul szaporodó biotípusokat találtak. A genetikai izoláció tényét megerősíti, hogy a mikroszatellit módszerrel elvégzett elemzés szerint, az allél frekvencia mindegyik lókuszt esetében szignifikáns eltérést mutatott az ivaroson és ivartalanul szaporodó biotípusok között a mintavétel helyszínétől függetlenül. Továbbá biotípus specifikus allélt is találtak a póréahagyma-specialista változatok között. Sogo és mtsai.-nak (2015) tanulmánya is a három genetikailag elkülönülő kládot igazolja mtCOI alapján. Ausztráliából és Szerbiából is megerősítették a dohánytripsz biotípusainak genetikai elkülönülését a mtCOI régió vizsgálatával. Szerbiában az L1- és L2-es biotípusú egyedek, míg Ausztráliában csak telitok egyedek fordultak elő különféle növényekről származó mintavételeikben (Cvrković és mtsai., 2012; Westmore és mtsai., 2013). Jacobson és mtsai. (2013) Amerikából elsőként publikálták a genetikailag diverz L1- és L2-es csoport előfordulását mtCOI régió és mikroszatellit markerek használatával, ami a ploiditás fokában talált különbségekre is felhívta a figyelmet. Vöröshagyma és káposzta termesztő körzetekben végzett felvételezéseivel Nault és mtsai. (2014) is bizonyították a genetikai variabilitást annak ellenére, hogy kizárólag telitok egyedeket találtak mintáikban. Két éven át végzett felvételezéseikkel kimutatták a haplotípus szerkezet időbeli változékonyságát, ami a káposzta területeket jellemezte inkább szemben a vöröshagyma termőterületeken előforduló stabilabb haplotípus szerkezettel. Iránban hagymáról és dohányról gyűjtött dohánytripsz populációk mtCOI régiója alapján tapasztaltak genetikai heterogenitást és erősítették meg a három elkülönülő változatot (Fekrat és mtsai., 2014). A korábbi molekuláris módszerekhez képest változást jelent, hogy Li és mtsai. (2015b) a mtCOI régió kívül sejtmagi DNS hiszton 3-as (H3) allélja alapján univerzális és specifikus primerekkel tudta elkülöníteni a póréahagyma-specialista változatok két biotípusát génáramlási vizsgálatok során. A fajkomplex gazdanövényhez kapcsolódó genetikai diverzitását nem csak egy újabb gazdanövény forrás feltárásával, hanem egy újabb markerrel is igazolták Almási és mtsai. (2016) Magyarországon. A sejtmagi ITS2 régiók összevetésével is ugyanazt a következtetést tudták levonni a fajkomplex genetikai diverzitásáról, mint amelyet korábban feltérképeztek Brunner és mtsai. (2004). Gawande és mtsai. (2017) Indiában előforduló L2-biotípusú populációkat azonosítottak vöröshagymáról gyűjtött mintáikban Kobayashi és Hasegawa (2012) által tervezett primerek használatával.

Az előbb leírtak alapján látható, hogy a dohánytripsz fajkomplex tagjainak molekuláris azonosítására már vannak elérhető módszerek. Ezek a módszerek rovarok széles körében használható univerzális primerek (Simon és mtsai., 1994; Folmer és mtsai., 2004), univerzális és specifikus (fajspecifikus) primerek kombinálásán (Toda és Murai, 2007; Zhang és Hewitt, 1996; Kobayashi és Hasegawa, 2012) vagy univerzális primerek által amplifikált fragmentumok restriktív endonukleáz hasításán alapul (Takechu és Toda, 2011). Az univerzális primerek nagyon hasznosak mivel élőlények széles körében (több vizsgált faj esetében is) használhatóak konzervatív DNS régiók felszaporítására. Így lehetőség van arra, hogy egy vizsgálatban fajokat vagy fajok csoportjait is tanulmányozzák, kihasználva a módszer univerzális jellegét. Az így amplifikált fragmentumok nukleotid sorrendjének meghatározásához szekvenálásra van szükség. Az univerzális és specifikus primerek kombinált használatán alapuló eljárások (mint a multiplex PCR módszer) nehézsége, hogy az eltérő primerek megfelelően tapadjanak a DNS-hez és ne gátolják a PCR sikerességét. Takechu és Toda (2011) restriktív enzim használatán alapuló azonosítási eljárása már lehetővé tette a szekvenálás kihagyását. Munkájukban a póréhagyma-specialista L1- és L2-es biotípusok elkülönítését oldották meg a biotípusok lokális előfordulásának tanulmányozása érdekében. Az általuk használt *EcoO109I* restriktív enzim hasítása nem teszi lehetővé a hazánkban előforduló arrhenotok szaporodású L1- és T-biotípus megkülönböztetését.

### **2.2.3. A *Thrips tabaci* fajkomplex intraspecifikus genetikai jellemzői**

#### **2.2.3.1. Génáramlás, mint genetikai diverzitás egyik formája a fajkomplexben**

A mtCOI gén szekvenciája alapján a póréhagyma-specialista csoport (L1- és L2-alcsoporttal) elkülönülő monofiletikus kládot képez a dohány-specialista (T csoport) kláddal viszonyítva (Brunner és mtsai., 2004; Toda és Murai, 2007; Kobayashi és Hasegawa, 2012; Jacobson és mtsai., 2013; Nault és mtsai., 2014; Fekrat és mtsai., 2014; Sogo és mtsai., 2015; Gawande és mtsai., 2017), így nem kizárt, hogy a póréhagyma-specialista biotípusok egy külön kriptikus fajt alkotnak a *T. tabaci* taxonon belül (Brunner és mtsai., 2004). Sőt, a mtCOI génszakasz nukleotid változékonysága alapján három genetikailag elkülönülő monofiletikus klád azt sugallja, hogy az elkülönülő biotípusok mindegyike egy külön fajt képezhet (Jacobson és mtsai., 2016). Ezt igazolják azok a tények is, hogy eltérés van a biotípusok reprodukciós stratégiájában, a gazdanövény választásukban és a vírus-terjesztési képességeikben is (Chatzivassiliou és mtsai., 2002). A *T. tabaci* mindemellett egy olyan taxon, amelynél a szexuális

és aszexuális szaporodás szimpatrikusan<sup>1</sup> is előfordul egy időben (Nault és mtsai., 2006; Kobayashi és Hasegawa, 2012; Kobayashi és mtsai., 2013). Ezért felmerül a kérdés, hogy a fajkomplexen belül beszélhetünk-e genetikai elszigeteltségről vagy a biotípusok eltérő szaporodásmódjából adódóan van-e reprodukív izoláció a populációk között? Brunner és mtsai. (2004) megfigyelései azt sugallják, hogy aktív gazdanövény választás figyelhető meg az egyes biotípusoknál és ha a gazdahűség tökéletes, akkor a reprodukív izoláció is tökéletes.

Fang és mtsai. (2005) három izraeli dohánytripsz populáció között viszonylag kicsi polimorfizmust detektáltak genomi DNS alapján AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism, Amplifikált fragmentumhossz-polimorfizmus) módszerrel. Ezért feltételezik, hogy a populációk egyedei könnyen tudnak egymással kereszteződni, következésképpen a géntranszfer előfordulhat a populációk között. Az elemzés alapján a kevés számú egyedi AFLP motívum pedig azt sugallja, hogy a populációk közötti génáramlás felelős a kis polimorfizmusért. Fontos megjegyezni, hogy Fang és mtsai.-nak (2005) tanulmánya nem vette figyelembe Brunner és mtsai.-nak (2004) eredményeit. Fang és mtsai. (2005) nem azonosították pontosan sem fenotípusosan sem genetikailag, hogy a vizsgált populációkat melyik biotípus vagy biotípusok alkotják és a növényt sem említik, amelyről gyűjtötték mintáikat. Annyit említenek csupán, hogy Izraelben a dohánytripsz hím és nőtény egyedei fordultak elő. Pontatlan vizsgálatuk alapján az is elképzelhető, hogy mindegyik populáció kizárólag L1-biotípusú egyedekből állt, vagy szimpatrikus L1- és L2-biotípusok alkották. Mivel semmilyen markerrel nem azonosították a biotípusokat, így az is előfordulhat, hogy kizárólag az L1-biotípus különböző populációi között természetesen előforduló géntranszfert mutatták ki, ezért következtetések a dohánytripszre vonatkozóan pontatlannak vagy triviálisnak tekinthetők.

Toda és Morishita (2009) cikkükben Murai nem publikált megfigyelése alapján azt írták, hogy az L1-biotípus hím egyedei nem párosodnak az L2-biotípus nőtényeivel, azonban ezt tudományos vizsgálat nem támasztja alá. Japánban elvégzett kísérletek igazolták is sejtmagi DNS elemzésével, hogy az L1- és L2-biotípusú populációk között genetikai izoláció tapasztalható (Kobayashi és mtsai., 2013). Ennek ellenére genetikai variabilitásról számolnak be telitok populációk között, mivel diploid és tetraploid egyedeket is azonosítottak Amerikában. A tetraploid egyedek pedig egyaránt tartalmaztak allopoliploid és autopoliploid egyedeket is (Jacobson és mtsai., 2013), holott egy partenogenetikusan szaporodó populációban a genetikai rekombinációra nincs lehetőség (Murai, 1990). További bizonyíték került napvilágra Japánban, amikor vöröshagymáról gyűjtött szimpatrikus populációban arrhenotok egyedek telitok mtCOI

---

<sup>1</sup> Fogalom meghatározása: Szimpatrikusan nevezik az azonos vagy átfedő földrajzi egységekben előforduló populációkat vagy fajokat (Bickford és mtsai., 2006).

haplotípust hordoztak, tehát a telitok monofiletikus klád mintái közé kerültek. Véleményük szerint ez az arrhenotok egyed egy telitok egyedtől származik és a mtCOI alapján történő azonosítás már nem elegendő a fajkomplex pontos tanulmányozásához (Sogo és mtsai., 2015). Ugyanezt a jelenséget tapasztalták Aizawa és mtsai (2016) is szintén Japánból, amikor a fenotípusosan arrhenotok egyed a mtCOI marker alapján telitoknak bizonyult. A legfontosabb kérdést Sogo és mtsai. (2015) azonban nem tették fel: vajon az arrhenotok egyed telitok genotípussal a lokális génáramlás (vertikális géntranszfer vagy hibridizáció) eredménye volna, vagy ezek az egyedek az ősi L2-biotípus utódai volnának, amelyek még arrhenotokiával szaporodtak és ennek az őznek az utódai azok, akik telitok szaporodásra váltottak? Részben ennek a kérdésnek a megválaszolását tűzték ki célul Li és mtsai. (2015b), akik a szimpatrikusan előforduló pórégagyma-specialista biotípusok közötti reprodukciós izolációt tanulmányozták az arrhenotok (L1) és telitok (L2) egyedek közötti párzási viselkedés és génáramlás vizsgálatával. Kutatásaik bizonyították, hogy az arrhenotok hímek párosodnak a telitok nőstényekkel és a megtermékenyített nőstények utódainak 5,3 %-a hordozta a H3 allélt, amellyel a génáramlást követték nyomon. A tojások sikeres megtermékenyítésének aránya arrhenotok hím ivarsejtekkel pedig megközelítőleg 1,9 %. Laboratóriumi eredmények alapján úgy gondolják, hogy ez a mértékű génáramlás is elegendő lehet az L2-biotípus genetikai variabilitásának fenntartásához, ami elősegítheti a *T. tabaci* telitok populáció adaptációját és késleltetheti az aszexuális szaporodásmód hosszú távú hátrányait. Ugyanakkor arra is bizonyítékként szolgál, hogy a pórégagyma-specialista biotípusok közötti párzási és reprodukciós izoláció nem teljes. Sogo és mtsai. (2015) által tapasztaltak pedig a szexuális és aszexuális populációk között előforduló introgresszió<sup>2</sup> tulajdonítható, amit alátámasztanak laboratóriumi eredményeik (Li és mtsai., 2015b). Mindezek ellenére Jacobson és mtsai. (2016) megválaszolatlanul találták azt a kérdést, hogy előfordul-e kereszteződés a biotípusok között szabadföldi körülmények között, van-e reprodukciós izoláció az L1- és L2-biotípus között Amerikában és előfordulnak-e deuterotok egyedek szabadföldi populációkban is? Az utóbbi kérdés létjogosultságát az igazolja, hogy Jacobson és mtsai. (2016) úgy gondolják, hogy a *T. tabaci* utódainak ivari eloszlása nem egy stabil fenotípusos tulajdonság (Nault és mtsai., 2006; Jacobson és Kennedy, 2013). Mikroszatellit markerek és mtCOI szekvenciák felhasználásával

---

<sup>2</sup> Fogalom meghatározása:

Az introgresszió (vagy introgresszív hibridizáció) allélok beépülését jelenti (általában hibridizáció vagy visszakereszteződés révén) egy entitásból (fajok) egy második divergens entitás (fajok) génkészletébe (Harrison és Larson, 2014).

vizsgálták 10 hagymatermesztő területről származó populáció genetikai szerkezetét részben egy korábbi tanulmányukból származó deuterotok egyedek (Nault és mtsai., 2006) bevonásával. A különböző területekről származó egyedek között nem találtak földrajzi izolációra utaló genetikai mintázatot, azonban a következőket tapasztalták a molekuláris vizsgálatok során: kereszteződést biotípusok között, biotípuson belül diploid hímeket (amelyek származhatnak tetraploid nőstényektől az anyai kromoszóma szám redukciójával), arrhenotok és telitok fenotípusos deuterotokiát, mikroszatellit lókuszek nagyobb átlagos allélszámát mtCOI haplotípusoknál a telitok szaporodású (átlag 6,6 allél / lókuszt) biotípus egyedek között az arrhenotok szaporodásúakhoz (átlag 5 allél / lókuszt) képest. Mindezek alapján a folyamatos génáramlást, a korlátozott kereszteződést és az arrhenotok és telitok szaporodást, mint nem stabil fenotípusos bélyeget bizonyítottak tartják. Ezzel megerősítik Li és mtsai. (2015b) laboratóriumi eredményeit a génáramlással kapcsolatosan szabadföldi körülmények között és hozzáteszik, hogy az eltérő reprodukciós tulajdonságú taxonok közötti génáramlás biztosítja a hibridizáció lehetőségét, ami hozzájárul egy új partenogenetikus típus kialakulásához, a hibridek ökológiai sikerességéhez, valamint a genom duplikációs eseményhez (Jacobson és mtsai., 2016). Indiából a génáramlást egy újabb genetikai jelenség a heteroplazmia felismerésével bizonyították. A megvizsgált L2-biotípusú lárvákban heteroplazmiát azonosítottak, amely a biotípusok közötti hibridizálódás során juthatott át az úgynevezett apai szivárgás<sup>3</sup> révén, nem pedig mutáció vagy rekombináció által (Gawande és mtsai., 2017).

### 2.2.3.2. A fajkomplex genetikai variabilitása

A világ számos részéről számoltak már be a dohánytripsz genetikai variabilitásáról beleértve a Csendes-óceáni térséget (Tseng és mtsai., 2010), Kelet-Amerikát (Észak-Karolina, Georgia, New York) (Srinivasan és mtsai., 2011; Jacobson és mtsai., 2013; Nault és mtsai., 2014), Dél-Amerikát (Peru) (Srinivasan és mtsai., 2011), Ausztráliát (Westmore és mtsai., 2013), Iránt (Fekrat és mtsai., 2014), Japánt (Takeuchi és Toda 2011; Kobayashi és Hasegawa 2012; Kobayashi és mtsai., 2013; Sogo és mtsai., 2015), Európát (Lengyelország, Svájc, Bulgária, Görögország,

<sup>3</sup> Fogalom meghatározása:

Az apai szivárgást gyakran a genetikailag különböző származású *mtDNS* együttes előfordulásának magyarázatként hivatkozzák. A nagy kópiaszám, a molekulán belüli rekombinációk és a korlátozott DNS javító tulajdonságok miatt a mitokondriális gének érzékenyek a gyors evolúcióra, ami ugyanannak a génnek a különböző mutánsainak előfordulásához vezet egy sejtben. Az ilyen mitokondriális variánsok előfordulását egy sejtben heteroplazmiának nevezik. Ezek a mutációk előfordulhatnak a gaméták keletkezésekor, az embrionális fejlődés vagy olyan folyamat meghibásodása révén, amely gátolja a hím gaméták mitokondriumának bejutását az oocita citoplazmájába. Ezt a jelenséget nevezik az apai *mtDNS* szivárgásának. Fontos megjegyezni, hogy a mitokondriumból hiányzik az excíziós (bázis kivágáson alapuló) javító rendszer, mely a kialakult mutációkat javítaná (Lansman és mtsai., 1983; Li, 1997; Chinnery és mtsai., 2000; Sutovsky és mtsai., 2000; Burger és mtsai., 2003; Barr és mtsai., 2005).



Szerbia, Magyarország) (Zawirska, 1976; Jenser és mtsai., 2001; Brunner és mtsai., 2004; Cvrković és mtsai., 2012; Almási és mtsai., 2016) és Kínát (Li és mtsai., 2020).

A telitok dohánytripsz kis genetikai változékonyságáról (mtCOI marker alapján) számos országból rendelkezésre állnak információk. Ausztráliában tizenöt telitok populációban öt haplotípust azonosítottak, amelyek csupán hat variábilis nukleotid pozícióban különböztek (Westmore és mtsai., 2013). Indiában a kilenc helyről gyűjtött 500 mintában mindössze öt haplotípust találtak a telitok populációkban (Gawande és mtsai., 2017). Szerbiában négy helyről gyűjtött minták között öt esetben tapasztaltak 18 nukleotid pozícióban előforduló polimorfizmust, amely 2 db L2-es és 1 db L1-es biotípusba tartozó haplotípust eredményezett (Cvrković és mtsai., 2012). Brunner és mtsai. (2004) Európa három országának huszonkettő pontjáról gyűjtött 107 mintájában 6 db telitok, 6 db L1- és 5 db T-biotípusú haplotípust azonosítottak, amelyek között összesen 56 bázis volt polimorf, ami 12,9 %-os variabilitást jelent. Toda és Murai (2007) 18 japán és 8 másik területről (köztük 6 országból: Hollandia, Franciaország, Izrael, Korea, Kenya és Peru) származó mintái között (118 db) 17 haplotípust tudtak azonosítani, melyekből nyolc telitok és kilenc poréahagyma-specialista arrhenotok volt. Az L2-es biotípusok között 4 db SNP-t és az L1-biotípusok között 16–20 db SNP-t detektáltak. Szintén Japánból a korábbi Toda és Murai (2007) kutatásából származó adatokat három új haplotípussal egészítették ki öt vöröshagyma termesztő területről gyűjtött 196 egyed elemzésekor és tizenegy SNP különbség volt a telitok és arrhenotok poréahagyma-specialista minták között (Kobayashi és Hasegawa, 2012). Kína tizenkettő egymástól távoli helyszínéről gyűjtött 247 telitok mintában 6 db haplotípust találtak (Li és mtsai., 2020). New York állam (USA) nyugati részén öt hagyma és káposzta termesztő területről gyűjtött 565 egyed között nyolc telitok haplotípus fordult elő, amelyknél tíz SNP okozta a variabilitást (Nault és mtsai., 2014), és nem sokkal később ugyanezekről a területekről kettő újabb L1-biotípusú haplotípus került elő (Jacobson és mtsai., 2016). Ha összehasonlítjuk az adatokat, az a kép látszik kirajzolódni, hogy nagyobb genetikai variabilitás jellemző a populációkra Japán, New York és Észak-Karolinában, ahol mind az arrhenotok mind pedig a telitok populációk előfordulnak szemben azokkal a területekkel ahol kizárólag telitok populációk találhatóak (Toda és Murai, 2007; Jacobson és mtsai., 2013; Nault és mtsai., 2014; Jacobson és mtsai., 2016).

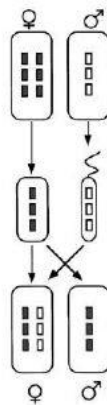
#### **2.2.4. A *Thrips tabaci* fajkomplexe jellemző reprodukciós stratégiák és fejlődésmenet**

##### **2.2.4.1. A *Thrips tabaci* szaporodásbiológiája**

A *T. tabaci* világszerte elterjedt populációiban ez idáig három szaporodásmódot figyeltek meg: a telitokiát, az arrhenotokiát (Lewis, 1973; Zawirska, 1976; Murai, 1990; Kendall és Capinera, 1990; Jenser és Szénási, 2004; Kobayashi és Hasegawa, 2012) és a deuterotokiát (Nault és mtsai.,

2006). A XX. század elején már megfigyelték, hogy a dohánytripsz populációira a partenogenetikus szaporodás a jellemző (Eddy és Clarke, 1930; Sakimura, 1932; Harris és mtsai., 1936; Sakimura, 1937), azonban például az USA-ban találtak vöröshagymán arhentokoiával szaporodó populációt (Shull, 1914). Később Európából Zawirska (1976) jelentette, hogy a *T. tabaci* fajra kétféle szaporodásmód is jellemző és ez alapján két változatot különített el. Később Murai (1990) is kétféle, arrhenotok és telitok szaporodásmódú dohánytripsz populációt azonosított. Chatzivassiliou és mtsai. (2002) tanulmányukban szintén kétféle szaporodásmódról írtak, azonban már három *T. tabaci* biotípusra vonatkozóan, amelyek két eltérő növényről származnak. Brunner és mtsai. (2004) genetikai elemzésekkel bizonyították, hogy a fajt gazdanövény preferenciája szerint L1- L2- és T-biotípusra lehet felosztani. Toda és Murai (2007) molekuláris vizsgálataikat már szaporodásmód alapján elkülönített egyedekkel végezték és eredményeiket Brunner és mtsai. (2004) munkájával összevetve, arra jöttek rá, hogy az L1-biotípus szaporodásmódja az arrhenotokia az L2-es biotípusé pedig telitokia. A fajkomplex eltérő ökológiai tulajdonságait vizsgáló tanulmányok alapján egyértelművé vált, hogy a Zawirska (1976) által *communis*-nak nevezett változat az L2-es, a *tabaci* változat pedig a Brunner és mtsai. (2004) által leírt T-biotípusnak felel meg. Ezeknek az információknak a tudatában már azonosítható, hogy az L1- és T-biotípus arrhenotokiával, míg az L2-biotípus telitokiával szaporodik.

A Thysanoptera renden belül a leggyakoribb szaporodásmód a haplodiploid ivar-meghatározási rendszer (Moritz, 1997). A haplodiploidia legismertebb formája az arrhenotok haplodiploidia, ahol a hímek haploidok (egyszeres kromoszóma készlettel rendelkeznek,  $n$ ) és megtermékenyítetlen tojásokból, azaz arrhenotok partenogenezisen keresztül fejlődnek (4. ábra). Ezt a fejlődési rendszert úgy is szokták hívni, hogy egyszerű arrhenotokia. Ebben a rendszerben a nőstény utódok megtermékenyített tojásokból kelnek mindkét szülőtől származó genetikai készlettel (kétszeres kromoszómakészlettel,  $2n$ ).

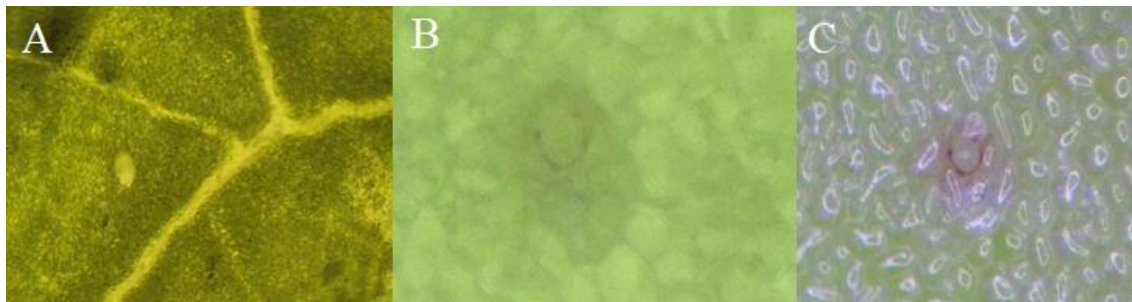


4. ábra Arrhenotok partenogenezis sematikus ábrázolása (Sabelis és mtsai., 2002)

A telitok (jelentése thelys: nőstény és tokos: utód) populációk úgy jellemezhetők, hogy kizárólag nőstényeket hoznak létre partenogenetikusán, megtermékenyítetlen tojásokból. Továbbá a deuteroktokia is ismert, ahol a hím és nőstény egyedek egyaránt partenogenetikusán szaporodó nősténytől származnak (Lewis, 1973; Moritz, 1997; Nomark, 2003).

#### 2.2.4.2. A *Thrips tabaci* posztembrionális fejlődésmenete

A dohánytripsz fejlődési ciklusát hat különböző stádiumra lehet osztani: tojás, egyes stádiumú lárva, kettes stádiumú lárva, előnimfa, nimfa és imágó (7. ábra) (Ghabn, 1948; Lewis, 1973; Nakahara, 1991). Posztembrionális fejlődésére az epimorfózis egyik változata, a neometabólia jellemző (Pénzes, 1994). A kifejlett nőstény tojását fűrészkes tojócsövével, egyesével helyezi el a növényi szövetbe, az epidermisz réteg alá, oly módon, hogy a vese alakú tojásnak csak az egyik vége van a szövet felszínének közelébe, lehetővé téve a lárva kikelését. A tojásokat elszórtan helyezi el különféle növényi szövetrészekbe, mint a sziklelevél, valódi lomblevél, csészelevél, szíromlevél. A tojások mikroszkópikus méretűek (0,26 mm hosszúak és 0,12 mm szélesek), opálos fehérek vagy sárgásak. Felületük sima és a felszínhez közeli végen egy fedő található, amit a lárva kikeléskor távolít el. A tojásban lévő embrió pirosas szemei láthatóvá válnak a keléshez közeledve. Vékony levélbe helyezett tojás, áteső fényben áttetsző duzzanatként válik láthatóvá (5. ábra A képe) (Harris és mtsai, 1936; Lewis, 1973; Jenser, 1988; Moritz, 1997; Mound és Kibby, 1998; Patel és mtsai., 2013).



**5. ábra** *T. tabaci* tojások levélszövetben. A kép: bab levélbe süllyesztett tojás; B és C kép: káposzta levélkorongba süllyesztett tojás (Fotó: Farkas P. 2016)

A tojásból kikelő első stádiumú lárvát egy vékony burok határolja, amit átszakítva táplálkozni kezd. Az apró lárva (0,37–0,52 mm) ekkor még áttetsző, fejlődése során azonban sárgává válik. Az első stádiumú lárva testmérete gyorsan növekszik, majd vedléssel alakul át második stádiumú lárvává. Mindkét lárvastádium képes hosszban és szélességben egyaránt növekedni, így egy fejlett vedléshez közeledő első stádiumú lárva hasonló méretű, mint egy frissen vedlett második stádiumú lárva. A lárvák nagyon hasonlítanak az imágókhoz, azonban kisebbek, ugrani nem képesek, nincsenek szárnyaik és pontszemeik is hiányoznak. A második stádiumú

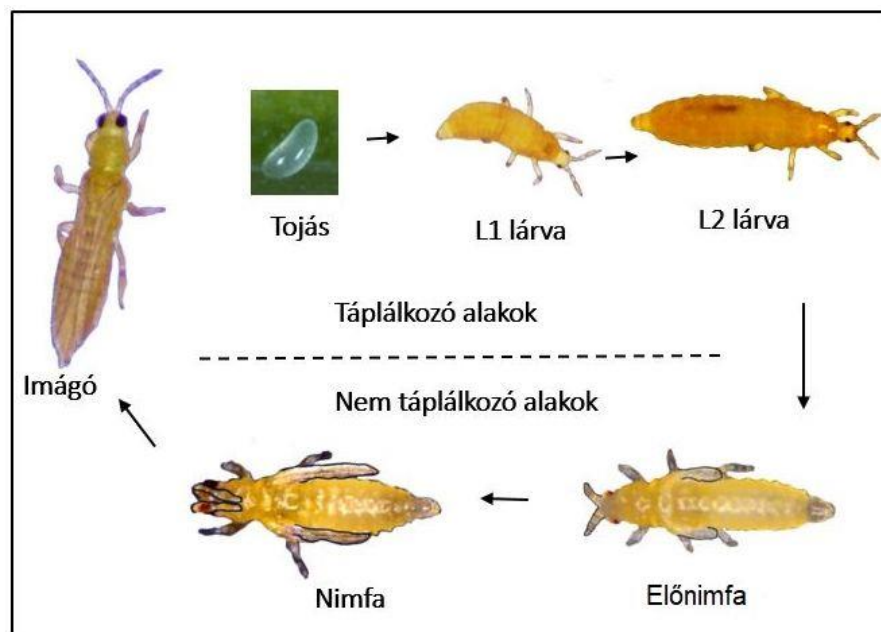
lárva testmérete 0,7–0,9 mm. A lárva portoha tíz szegmensre oszlik és kúp alakban végződik. A lárvastádiumokban a tarsuson kicsi tapadóhólyag és apró karmok is megfigyelhetők, melyek az imágóstádium kialakulására már eltűnnek. A második stádiumú lárva tovább táplálkozik, majd a megfelelő fejlettséget elérve a talajba húzódik, ahol előnimfává vedlik (Harris és mtsai., 1936; Ghabn, 1948; Lewis, 1973; Zawirska, 1976; Péntes, 1994; Pourian és mtsai., 2009).

Az előnimfa és nimfa stádiumok alapvetően nyugalomban vannak. Ezek a fejlődési alakok többnyire a talajban vagy védett helyen rejtőzködnek. Ekkor a rovar nem mozog, nem is táplálkozik, ezért is nevezik inaktív vagy nyugvó alakoknak. A két nimfa állapot között morfológiai változások mennek végbe: az előnimfa előre álló csápjai hátra simulnak a fejre nimfa állapotban valamint a szárnykezdemény hossza megnő (6. ábra). Fűrészkes tojócsövíük még nimfa korukban kialakul, mielőtt imágóvá vedlenének. Az előnimfa és nimfa mérete 1–1,2 mm között alakul, színük fehéres-sárgás, a nimfa azonban sárgává válik az utolsó vedlés előtt (6. ábra)



**6. ábra** A *T. tabaci* hím (bal oldali egyed) és nőstény (jobb oldali egyed) nimfája (Fotó: Farkas P. 2016).

(Harris és mtsai., 1936; Ghabn, 1948, van Rijn és mtsai., 1995; Péntes, 1994; Moritz, 1997, Jenser és mtsai, 2003, Patel és mtsai, 2013).



**7. ábra** A *Thrips tabaci* életciklusa és fejlődési stádiumai (Fotó: Farkas P. 2016)

Az utolsó vedlést követően a frissen vedlett imágó kültakarója világossárga és a tripsz mozdulatlan marad annak megszilárdulásáig. Teste hosszúkas, színe a fejlődéskori hőmérséklettől

függően sárga vagy sötét barna. Első és hátulsó pár szárnya is rojtos és hétizű csápja van. A csáp első íze, a harmadik és negyedik íz alapi része világosabb, mint a többi csápíz. A szárnyal rendelkező kifejlett egyedek gyenge röpképességűek, de kisebb távolságot növényről növényre képesek megtenni repülve, vagy a szél által reptetve tesznek meg nagyobb távolságot. A téli alakok mindig sötétek. A nőtény 0,8–1,2 mm hosszú. A hímek mindig kisebbek, potrohuk keskenyebb és annak oldalai nagyjából párhuzamosan futnak (6. ábra) (Sakimura, 1937; Ghabn, 1948; Stannard, 1968; Lewis, 1973; Mound és Walker, 1982; Bournier, 1983; Nakahara, 1991; Triplehorn és Johnson, 2005; Morison 1957 cit. Diaz-Montano és mtsai., 2011).

A dohánytripsz kifejlett egyedei különféle növényi részek között védett helyen telelnek. Üvegházban télen is folyamatosan szaporodhat. Telelőre vonulását a fotoperiódus nem befolyásolja, ezért nincs diapauza. A faj hőmérséklettől függő reproduktív kvieszenciával jellemezhető, ezért a hideg időjárás hatására a tojásrakás befejeződik (Sakimura, 1937; Murai, 1990; Sites és Chambers, 1990; Jenser és mtsai., 2003). Murai (1990) telitok és arrhenotok populációban reproduktív diapauzáról számol be, azonban ezt azóta senki sem erősítette meg.

### 2.2.5. Elterjedés és gazdanövénykör

A *T. tabaci* elterjedéséről elmondható általánosságban, hogy megtalálható a mérsékelt égövől egészen a trópusokig, bár a nedves trópusi területeken előfordulása igen ritka (Ghabn, 1948; Mound és Marullo, 1996). A világon mindenütt elterjedt egészen tengerszint feletti 2000 m magasságig (Priesner, 1928; Bailey, 1938; Lewis, 1973; Mound és Marullo, 1996). A faj Afrikában, Észak- és Dél-Amerikában, Ázsiában, Ausztráliában és Európában is megtalálható (Ghabn, 1948; Stannard, 1968).

Nem elhanyagolható, hogy a szakirodalom nem használja egységesen a gazdanövény (host plant) és tápnövény (food plant) fogalmakat, ami félreértésekre adhat okot. Ezért a dolgozatom keretein belül Burckhardt és mtsai. (2014) által meghatározott értelemben használom az említett fogalmakat. Gazdanövénynek tekinthető az a növény, amelyen az adott rovar fejletlen, juvenilis alakjai táplálkozva kifejlődnek imágóvá, teljes fejlődési ciklusukat befejezve és az imágók is táplálkoznak, így a növényen minden fejlődési stádium megtalálható. Ezzel szemben a tápnövényen az imágók táplálkoznak, de nem tartózkodnak rajta tartósan és nem hoznak létre utódokat.

Az elmúlt 40 év kutatásait figyelembe véve a *T. tabaci* fajkomplexre tekintettel a három biotípus valódi földrajzi eloszlása egyelőre nem állapítható meg teljes pontossággal. Hiába tették lehetővé az utóbbi évtizedek során a molekuláris módszerek a biotípusok azonosítását földrajzi eloszlás szerint, a szakirodalom túlnyomó többsége az említett időszakot megelőzően keletkezett

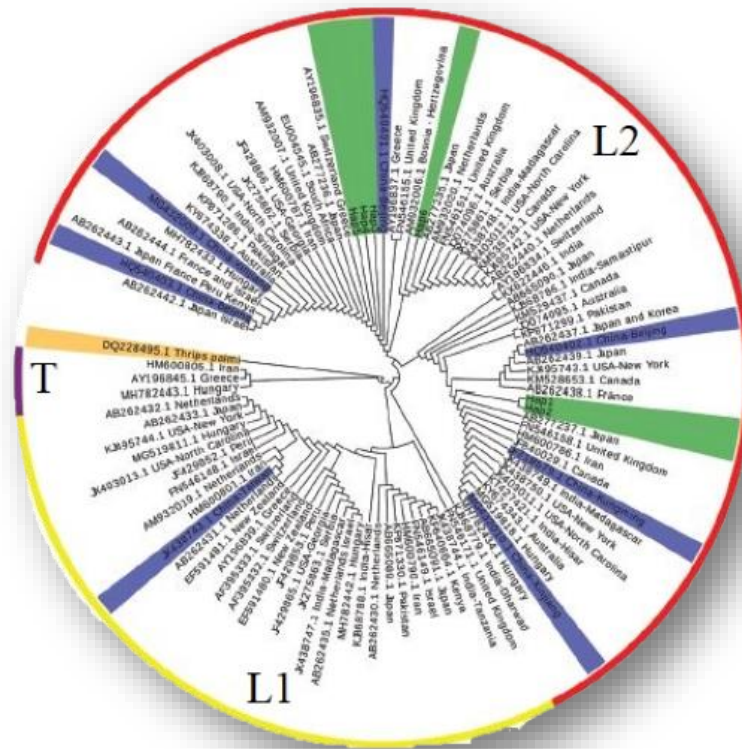
és nem mindig azonosítható, hogy a *T. tabaci* melyik biotípusáról illetve melyik szaporodási változatról van szó. Zawirska (1976) számolt be az általa *communis* típus és *tabaci* típus lárváinak morfológiai különbségéről (amely megfelel a T- és L2-es biotípusoknak). Azonban a hagyma specializációjú L1- és L2-biotípusok nem különböztethetők meg ilyen módon (Fail, 2015). Mindezen nehézségeken túl problematikus egy növényfaj gazdanövényként való azonosítása, ha csupán az imágó előfordulása alapján történik, mivel a tripszek számos olyan növényfajon tartózkodhatnak akár alkalmilag is, amelyen egyébként kifejlődni nem képesek (Mound, 2013). A *T. tabaci* három biotípusának a valós elterjedési- és gazdanövénykörét meghatározni nehézkes, mivel az elérhető publikációk számát tekintve rendkívül kevés esetben azonosították pontosan, milyen szaporodású vagy melyik biotípusba sorolható egyedet vizsgáltak. A pontosan azonosított biotípusokról szóló tanulmányok köre szűkös, így ez szintén nem mutatná a taxon valós földrajzi elterjedését. Számos esetben előfordul, hogy egy beszámolóban a hím *T. tabaci* egyedek jelenlétéből arra következtetnek, hogy az arrhenotok *T. tabaci* előfordul az adott növényen. Ugyanakkor azt már nem veszik figyelembe, hogy az arrhenotok szaporodású típusok tápnövénykörében is van átfedés és ezért nem tudható, hogy az L1- vagy a T-biotípus hím egyedéről van szó. Közös gazdanövény például a póréhagyma, amelyen mindkét arrhenotok típus képes kifejlődni (Chatzivassiliou és mtsai., 2002), sőt póréhagymára mindegyik biotípus képes tojást rakni, a tojás kikelni és imágóvá fejlődni minimális mortalitással (nem publikált adat, személyes laboratóriumi megfigyelés, 2016). Továbbá az, hogy egy mintában hím egyed is előfordul, az nem bizonyítja, hogy kizárólag arrhenotok egyedek vannak az adott mintában, ugyanis ez esetben a telitok nőstények észrevétlenül maradnak az arrhenotok egyedek között, mivel nem lehet morfológiailag elkülöníteni a biotípusokat (Jenser és Szénási, 2004; Kobayashi és Hasegawa, 2012). A *T. tabaci* fajkomplex tagjainak legalább két biotípusánál (L1 és L2) már számoltak be szimpatrikus populációk előfordulásáról (Chatzivassiliou és mtsai., 2002; Brunner és mtsai., 2004; Nault és mtsai., 2006; Kobayashi és mtsai., 2012; Kobayashi és mtsai., 2013; Li és mtsai., 2014a). Szintén félreértésre adhat okot, ha telitoknak minősítünk egy adott növényen előforduló *T. tabaci* populációt, amennyiben nem találunk hímeket, hiszen a *Terebrantia* hímek kisebb méretűek és világosabbak, mint a nőstények, ezáltal nehezebben észrevehetőek és élettartamuk is rövidebb lehet (Lewis, 1973). Hiányuk az említett okoknál fogva nem bizonyítja egy adott mintában, hogy arrhenotok egyedek nincsenek jelen. Ráadásul a hímek aránya a növényen élő kifejlett egyedek között egy vegetáción belül is változhat (Jenser és mtsai., 2006). Tekintettel az előbb említett nehézségekre a publikációk töredéke bizonyítja egyértelműen, hogy egy adott földrajzi egységen belül melyik biotípus fordult elő. A nukleinsav alapú vizsgálatok során keletkező bioinformatikai adatok, szekvenciák nemzetközi adatbázisokba történő rögzítése

révén (például az NCBI) egy újabb lehetőség adódik a fajkomplex biotípusainak azonosítására. A génbanki adatbázisban elérhető 399 *T. tabaci* mtCOI szekvencia (NCBI, 2018.06.08-i letöltés alapján) adatokat lehetne használni az elterjedés és a gazdanövénykör felderítéséhez, azonban önmagában ezzel a módszerrel sem lehet elérni a teljes lefedettséget (Fail, 2016). A korábban említett cikkek és a genetikai adatok együttes elemzésével viszont már elérhető a legteljesebb kép a fajkomplex elterjedéséről és gazdanövényköréről.

A telitok póréhgagyma-specialista biotípus (L2) polifág, az arrhenotok póréhgagyma-specialista (L1) biotípus szintén egy relatív szélesebb gazdanövénykörrel jellemezhető, amíg az arrhenotok dohány-specialista (T) biotípus egy szűkebb gazdanövénykörrel jellemezhető (Zawirska, 1976). A gazdanövénykör nagyfokú gazdanövény adaptációt mutat a T-biotípusnál és kisebbet az L1- és L2-biotípusoknál (Li és mtsai., 2014a). Ugyanakkor ez nem jelenti azt, hogy nincsen ökológiai paraméterekben különbség az L1- és L2-biotípus között a különböző gazdanövényeken, ahogy ezt már egy publikáció bizonyította (Li és mtsai., 2014a). A dohánytripsz fajkomplex gazdanövénykörében vannak átfedések is a biotípusok között, de ezeken a növényeken a biotípusok populációjának fitnessét az adott biotípus erős gazdanövény specializációjával és a gazdanövény függő teljesítménnyel magyarázták (Li és mtsai., 2014a). Ennek vizsgálatára végeztek kísérleteket Li és mtsai. (2014a), amikor vöröshagymán és káposztán izoláltak a póréhgagyma-specialista L1- és L2-biotípusok együttes populáció növekedésének dinamikáját és a biotípusok dominanciáját követték nyomon. Vöröshagymán a két biotípus közül az L1-biotípus vált dominánssá, míg káposztán az L2-biotípus populációja.

Egy a biotípusok gazdanövénykörét genetikailag vizsgáló tanulmányban arról számolnak be, hogy a T-biotípus szekvencia adatai kizárólag a Burgonyafélékről (Solanaceae) gyűjtött növényekről származnak. Ezzel szemben a póréhgagyma-specialista klád magas fokú gazdanövény diverzitással és széles földrajzi elterjedéssel párosul, mivel hét növénycsaládból és öt kontinensről származnak a mintáik. Érdekes, hogy az L1-biotípust reprezentáló törzsfá kládban egyetlen egy szekvencia hozható összefüggésbe három növénycsaláddal is (Amarilliszfélék (Amaryllidaceae), Burgonyafélék (Solanaceae) és a Szegfűfélék (Caryophyllaceae)), míg a többi minta kizárólag csak az Amarilliszfélék közé sorolható hagymafélékről származnak. A telitok L2-biotípus egyedeit azonban gyűjtötték, Amarilliszfélék, Fészkesvirágzatúak (Asteraceae), Káposztafélék (Brassicaceae), Tárnicsfélék (Gentianaceae), Burgonyafélék és a Csalánfélék (Urticaceae) körébe tartozó növényfajokról is (Nault és mtsai., 2014). Hasonlóan szélesebb gazdanövénykörrel voltak jellemezhetőek az Ausztráliában gyűjtött telitok *T. tabaci* populációk, amelyeknél a genetikai elemzés megerősíti az L2-biotípus polifág tulajdonságát (Westmore és mtsai., 2013). Li és mtsai.-nak (2020) kutatása is jól szemlélteti, hogy a *T. tabaci* világszerte fellelhető populációból

származó mtCOI szekvenciák szerint az L2-biotípus jellemezhető a legszélesebb elterjedéssel, míg a T-biotípus egyedeit napjainkig kizárólag három országban (Görögország, Irán és Magyarország) találták meg (8. ábra).



**8. ábra** A *Thrips tabaci* fajkomplex biotípusainak elterjedését is szemléltető törzsfaja 23 ország populációiból származó mtCOI referencia szekvenciákkal. Jelölés: L1 – sárga színnel jelölve az L1-biotípus; L2 – piros színnel jelölve az L2-biotípus; T – lila színnel jelölve a T-biotípus. (Li és mtsai., 2020).

### 2.2.6. Vírus kompatibilitás jellemzése

Az egyik ökológiai aspektus, amelyre különös figyelmet fordítottak a kutatók a *T. tabaci* fajjal kapcsolatban a 20. század eleje óta, az a fajkomplex Tospovirus terjesztési hatékonysága. Ez annak tulajdonítható, hogy a Tospovirus nemzetség (*Bunyaviridae*) olyan vírusokat foglal magába, amelyek világszerte súlyos károk okozói gazdasági jelentőséggel bíró természetesen növénykultúrák körében (German és mtsai., 1992). A tripszek által terjesztett Tospovírusok a növénypatogén vírusok egy jelentős csoportját képezik, amelyek széles gazdanövénykörrel rendelkeznek. Csak a TSWV 1050 gazdanövényfajt képes fertőzni, 15 egyszikű és 92 kétszikű növény családból világszerte, köztük a dohánytermesztő táblák és növényházak környezetében is megtalálható rezervoár gyomfajokat (Peters, 1998; Chatzivassiliou és mtsai., 2001; Parella és mtsai., 2003). Napjainkig húsz Tospovirus fajt azonosítottak, amelyeket 15 tripszfaj képes



terjeszteni a Thripidae (Thysanoptera) családból világszerte (Jones, 2005; Pappu és mtsai, 2009; Rotenberg és mtsai., 2015). A TSWV első ismert vektora a *T. tabaci* faj (Pittman, 1927; Sakimura, 1961), amely egyben a TSWV legjelentősebb vektora kiváltképp Kelet-Európa dohányültetvényeiben, ahol egyedüli okozója a TSWV járványos megjelenésének (Zawirska, 1976; Chatzivassiliou és mtsai., 1999). Annak ellenére, hogy számos tanulmány bizonyította a *T. tabaci* jelentőségét, mint vírusvektor (Pittman, 1927; Lindorf, 1931; Sakimura, 1961, 1962, 1963; Lemmetty és Lindquist, 1993) a TSWV néhány izolátumának sikertelen továbbítása felvetette a kérdést a vektor hatékonyságával kapcsolatban (Jones, 1959; Paliwal, 1974, 1976), ami a vektor szerep pontosabb megismerésének kutatását ösztönözte (Ullman, 1996). A Tospovírusokat a tripszek perzisztens vagy propagatív módon terjesztik, ami azt jelenti, hogy a vírus replikálódik a rovarban, cirkulál a testükben és jelen marad a vedlések után is a különböző fejlődési stádiumokban. A vírus felvétele stádiumhoz kötődik, mivel csak az az egyed tudja közvetíteni, amelyik lárva korban vette fel a vírust. Az első stádiumú lárva a leghatékonyabb a vírus felvételét tekintve és a fejlődés előrehaladtával arányosan csökken ez a képesség, míg a kifejlett egyed az elsődleges terjesztő (Moritz és mtsai., 2004; Whitfield és mtsai., 2005; Montero-Astúa és mtsai., 2014).

A világ különböző részeiről származó tanulmányok bizonyították, hogy a Tospovírusok terjesztésében markáns intraspecifikus változékonyság tapasztalható a *T. tabaci* fajkomplex tagjai és a különféle TSWV izolátumok között. Japánban és Hollandiában előforduló L2-biotípusú *T. tabaci* populációk egyáltalán nem terjesztették a TSWV izolátumokat (BR-01 és BR-03) (Wijkamp és mtsai., 1995), azonban az olaszországi L2-es populáció a lokálisan előforduló P105-ös izolátumot 4,4 %–16,7 %-os hatékonysággal, amíg a brazil BR-01-es izolátumot a vizsgált egyedek 2 %-a volt képes terjeszteni (Tedeschi és mtsai., 2001). Japán L2-biotípusú populáció 10 %-os arányban tudta közvetíteni a vírust (Ihoue és mtsai., 2001). Holland és Japán póréhagymáról származó L2-biotípusú populációknál azt tapasztalták, hogy a görögországi TSWV izolátumot nem képesek az egyedek továbbítani (Chatzivassiliou és mtsai., 2002). Japán egyik legnagyobb szigetéről származó L2-biotípusú populáció vöröshagymáról és póréhagymáról gyűjtött egyedei TSWV-lw2 izolátumot 31,6 % és 10,8 %-os a hatékonysággal tudta átadni (Inoue és Sakurai, 2006). Tizenhat L2-biotípusú ausztráliai *T. tabaci* populáció és egy TSWV izolátum összehasonlítása során arra figyeltek fel, hogy a burgonyáról, vöröshagymáról és krizantémról származó tripsz populációk közül csak a burgonyán előforduló populáció egyedei terjesztették az izolátumot laboratóriumi vizsgálatok során (Westmore és mtsai., 2013). Amerikai L2-biotípusú populációk összehasonlításának eredményei is változatosságot jeleznek a vírusterjesztésben, ugyanis 0–45 % közötti variabilitást tapasztaltak (Jacobson és Kennedy, 2013).

Az L1-biotípusú populációk vizsgálatokor a Japánból származó egyedek a brazíliai izolátumokat 9,8 %-os eredményességgel terjesztették (Wijkamp és mtsai., 1995). A póréhagymáról gyűjtött hat görög L1-biotípusú populáció vektor hatékonyságának tesztjei szerint a dohányról származó TSWV izolátumokat (GR-04 és GR-04) a különböző területekről gyűjtött populációk 0,7–11,7 %-os hatékonysággal továbbították és a populációk hím egyedei sokkal hatékonyabb vektornak bizonyultak (10,8 %), mint a nőstény egyedek (1 %) (Chatzivassiliou és mtsai., 1999). A burgonyáról és vöröshagymáról gyűjtött öt arrhenotok (feltételezhetően a burgonyáról T- míg vöröshagymáról L1-biotípusú) *T. tabaci* populáció az amerikai TSWV-Parker izolátumot szignifikánsan eltérő mértékben terjesztették. Vöröshagymáról származó tripsz egyedek hatékony vektornak bizonyultak az indikátor növények alapján (28–57 %), azonban a burgonyáról származó tripszek egyik populációja hatékonyak, míg a másik populáció csak gyenge (5 %) terjesztőnek bizonyult. Így véleményük szerint a vírusterjesztési képességnek nincs köze az eredeti gazdanövényhez, amelyről a tripszeket gyűjtötték és a szaporodásmódhoz sem (Cabrera-La Rosa és Kennedy, 2007). Görögországban végzett széleskörű kutatás eredményeként elmondható, hogy a TSWV fertőzött dohánytáblákról származó kifejlett egyedek (T-biotípus) hatékony vektornak bizonyultak dohányon (48,5 %) és több generációváltást követően is képesek voltak hatékonyan leadni a vírust tápnövénytől függően (50–67 %). A dohányról származó populációval szemben a póréhagymáról gyűjtött egyedek (L1-biotípusú) kevésbé bizonyultak hatékony vírusterjesztőknek (3,1 %). Továbbá, a dohányról származó populációból az első és második stádiumú lárvák is képesek voltak a vírust felvenni, de az imágók vírus továbbítási kompetenciája csökkenő tendenciát mutatott a tripszek életkorának előrehaladtával. A vírus leghatékonyabb terjesztőinek az imágók bizonyultak (hímek 61 %-a, a nőstények 51 %-a), amelyek lárvái a keléstől számított huszonnégy órán belül felvették a vírust (Chatzivassiliou és mtsai., 2002). Magyarországi dohánytermesztő területekről (T-biotípusú) és azok környezetében előforduló rezervoár gyomfajokról gyűjtött *T. tabaci* egyedeknél (valószínűsíthetően T-biotípusúak) igazolták, hogy a TSWV BR-01-es izolátumát képesek terjesztetni és az áttelelő tripsz imágók és gyomnövények egyaránt forrásai lehetnek a dohánytermesztő területeken kialakuló TSWV járványos fertőzésének. Az áttelelő, majd májustól betelepülő imágók a fiatal dohányültetvény fertőzéséért felelősek, amelyet az újonnan kikelő fiatal lárvák felvesznek a már fertőzött növényről és a tenyészidőszak további részében továbbterjesztik az ültetvényekben (Jenser és mtsai., 2003).

A vírusterjesztési hatékonyságot számos tényező határozza meg, többek között a *T. tabaci* populációik genetikai sajátosságai (Westmore és mtsai., 2013; Jacobson és mtsai., 2013; Jacobson és Kennedy, 2013), mint az ivararány (Chatzivassiliou és mtsai., 2002), a vírus izolátum (Tedeschi

és mtsai., 2001) az izolátum genetikai jellemzői (Jacobson és mtsai., 2013; Jacobson és Kennedy, 2013), a gazdanövényfaj, amelyről a tripsz felvette vagy amelyre éppen leadta a vírust (Chatzivassiliou és mtsai., 2002), a felvett vírus mennyisége, a gazdanövény morfológiai tulajdonságai (Wijkamp és mtsai., 1995) és a hőmérséklet (Chatzivassiliou és mtsai., 2002; Stumpf és Kennedy; 2005, 2007). Laboratóriumi vizsgálatok során bizonyítást nyert az is, hogy a vírus hatékony terjesztésének képessége recesszív tulajdonságként örökölheto két póréhagymáról származó arrhenotok populáció között végrehajtott keresztezéses kísérletek alapján. Ezáltal a keresztezést követő F1 generáció vírusterjesztési képessége változik, ami a vírusterjesztési hatékonyság genetikai szabályozottságát igazolja (Cabrera-La Rosa és Kennedy, 2007). A tripsz populációk és TSWV izolátumok közötti kapcsolat elemzése alapján a szimpatrikus vírus-vektor párosítás hatékonyabb vírusterjesztéssel párosul, mint az allopatrikus<sup>4</sup> átvitel esetén, ami a TSWV és az adott *T. tabaci* biotípus közötti lokális adaptációra enged következtetni (Jacobson és Kennedy, 2013). Mikroszatellit markerekkel végzett vizsgálatokkal azt is bizonyították, hogy a különböző területekről származó *T. tabaci* populációk között például ploidia szintben is vannak eltérések. A genetikailag eltérő tripsz populációk és a vírus izolátumok közötti interakciók jelentős mértékben befolyásolják a vektor vírusterjesztési hatékonyságát. Ez lehet az oka annak, hogy egy tripsz populáció kompatibilis vagy éppen inkompatibilis egy adott izolátummal (Jacobson és mtsai., 2013).

Az utóbbi évtizedekben lettek figyelmesek a kutatók arra, hogy a *T. tabaci* a hagymaféléken súlyos károkat okozó Írisz sárga foltosság vírus (IYSV, *Bunyaviridae*) terjesztéséért is felelős. A vöröshagymáról származó arrhenotok és telitok populáció egyaránt terjeszti a vírust (Inoue és mtsai., 2010; Kritzman és mtsai., 2001), bár az IYSV terjesztésében hatékony *T. tabaci* populáció nem tudta a TSWV-t továbbítani (Nagata és mtsai., 2004). Egyéb vírusok terjesztését is vizsgálták a fajjal kapcsolatosan, amelyek szerint a Paradicsom klorotikus foltosság vírus (TCSV, *Tomato chlorotic spot virus, Bunyaviridea*), a Földimogyoró gyűrűsfoltosság vírus, (GRSV, *Groundnut ringspot virus, Tombusviridea*) és az Írisz nekrotikus foltosság vírus (INSV, *Impatiens necrotic spot virus, Tospoviridae*) terjesztésére sem a telitok sem pedig az arrhenotok populáció nem képes (Wijkamp és mtsai., 1995; Jenser és mtsai., 2003).

### 2.2.7. Peszticid rezisztencia azonosítása és sajátosságai

A dohánytripsz fajkomplex ökológiai tulajdonságai, mint a haplo-diploid szaporodásmód, gyors generációváltással együttjáró átfedő nemzedékek, széles gazdanövénykör, rejtőzködő

<sup>4</sup> Fogalom meghatározása:

Az elkülönülő földrajzi egységekben előforduló fajok vagy populációk nevezhetők allopatrikusnak (Bickford és mtsai., 2006).

(tigmotaktikus) életmód, fejlődésbiológiai sajátosságok mind nehezítik az ellene való hatékony védekezést. A kártevők ellen az egyik védekezési lehetőséget az inszekticidek használata jelenti. A fentebb említett ökológiai sajátosságok hatására a tripszek eredményes szabályozását kizárólag a gyakran ismételt növényvédőszeres kezelések jelentik, amelyek az adott populációban a rezisztencia kialakulását segítik elő. Különbőféle hatóanyagokkal szemben rezisztens *T. tabaci* populációkról már számos országból származnak beszámolók, mint az Amerikai Egyesült Államok (Shelton és mtsai., 2003; Shelton és mtsai., 2006), Kanada (McIntyre Allen és mtsai., 2005), Ausztrália (Herron és mtsai., 2008; Herron és mtsai., 2011.), Új-Zéland (Martin és mtsai., 2003), Japán (Morishita, 2008; Toda és Morishita, 2009; Aizawa és mtsai., 2016; Jouraku és mtsai., 2019), Egyesült Királyság (Foster és mtsai., 2010), Nikaragua (Rueda és Shelton, 2003), Irán (Nazemi és mtsai., 2015) és Izrael (Lebedev és mtsai., 2012). A felsorolt publikációk egy része szabadföldi parcellás vizsgálatokból származik, amelyek ugyan alkalmasak az adott hatóanyaggal szembeni (jellemzően organofoszfát és piretroid inszekticidek csoportjából származó) rezisztencia megállapítására vagy felismerésére, azonban a rezisztencia mechanizmusának megértésére nem. A fenntartható, hosszabb távon használható védekezési stratégiák kidolgozásához ezért alapvető fontosságú a rezisztencia mechanizmusok molekuláris szintű megértése is és annak tisztázása, hogy melyik gén felelős a rezisztencia kialakulásáért. Ennek a folyamatnak a megismerésével lehetővé válik egy molekuláris diagnosztikai módszer kifejlesztése, ami lehetővé teszi a gyors azonosítást és fontos eszköze lenne az integrált növényvédelemnek (Toda és Morishita, 2009).

A piretroid rezisztencia egyik széles körben megfigyelt domináns mechanizmusa a csökkent idegi érzékenység, amelyet először a kdr-rezisztens *Musca domestica* L. törzsénél figyeltek meg (Soderlund és Knipple, 2003; Soderlund, 2012). A piretroidoknak az elsődleges hatáshelye a feszültség-függő  $\text{Na}^+$ -csatorna (Soderlund és Knipple, 2003). Williamson és mtsai. (1996) rájöttek, hogy a kdr-rezisztenciát pontmutációk (SNPs) okozzák az idegsejt  $\text{Na}^+$ -csatorna  $\alpha$  alegységét kódoló génben. A Thysanoptera rendben Forcioli és mtsai. (2002) találtak aminosav változást a para-ortológ  $\text{Na}^+$ -csatornához kapcsolódóan, ami a piretroid rezisztenciát kódolja a *F. occidentalis* (Pergande, 1895) fajnál. Toda és Morishita (2009) voltak az elsők, akik a *T. tabaci* fajkomplex telitok szaporodású populációjában pontmutációt találtak a para-ortológ  $\text{Na}^+$ -csatorna génben, ami aminosav változást okozott az M918T (ahol metionin változik  $\rightarrow$  treoninra), T929I (treonin  $\rightarrow$  izoleucin) és L1014F (leucin  $\rightarrow$  fenilalaninra) mutációs helyeken, amelyek már ismertek a kdr-rezisztenciáért felelősek rovarokban. Az M918T és L1014F pontmutációt hordozók kifejezetten rezisztensek (szuper-kdr-rezisztencia), míg a T929I pontmutációt hordozók közepesen rezisztensek (kdr-rezisztencia), amelyre telitok egyedek vizsgálatokor jöttek rá. Mivel a M918T

és L1014F mutációt kombináltan találták, ezért feltételezésük szerint az L1014F egy másodlagos mutációs helyként szolgálhat, tovább erősítve a rezisztens tulajdonságot. Wu és mtsai. (2014) vöröshagymáról származó populációkban vizsgálták a rezisztenciáért felelős génszakaszt lambda-cihalotrin hatóanyaggal szemben és újabb mutációkat detektáltak a M918L (metionin →alanin) és a V1010A (valin →alaninra) aminosav változást előidéző mutációk formájában. Azonban nem közöltek adatokat a fajkomplex pontosabb azonosításához az Amerikai Egyesült Államokban gyűjtött mintáikról, így nagy valószínűséggel L1- vagy L2-biotípusra vonatkoznak eredményeik. Nazemi és mtsai. (2015) az iráni populációknál már a fokozott metabolikus detoxifikációt is vizsgálták. Az egyik fő metabolikus detoxifikációs enzim (P450/CYP450 citokróm monooxigenáz) gátlásával tapasztalataik szerint rezisztencia jelent meg klórpírifosz és profenofosz organofoszfát hatóanyagokkal szemben a dohánytripsz populációkban. Mindemellett deltametrin rezisztenciát is találtak a T929I mutációnál, ami a piretroid rezisztenciát kódolja. Japánban végzett kutatásokban a reprodukciós módhoz kapcsolódóan vizsgálták a piretroid (cipermetrin) rezisztenciát. Kiderült, hogy a M918T és L1014F mutációs párokat és a T929I mutációt csak telitok populációk hordozzák (Takezawa, 2012; Yokoyama és Kashima, 2013; Aizawa és mtsai., 2016; Aizawa és mtsai., 2018, Aizawa és mtsai., 2018). Kutatásaikból arra a következtetésre jutottak, hogy a cipermetrin rezisztencia különböző mértékben van jelen a populációkban a hatáshely és a metabolikus (citokróm P451 szabályozott detoxifikáció) rezisztencia esetében is (Aizawa és mtsai., 2016). Jouraku és mtsai. (2019) szintén páros pontmutációt találtak (T929I és K1774N) japán *T. tabaci* populációkban. Mivel az általuk vizsgált rezisztens populációk többsége hordozza ezt a páros mutációt ezért úgy gondolják ez összefügg a Japánban található piretroid rezisztenciával. A másik rezisztenciához kapcsolódó mutációt (M918L) szintén azonosították a rezisztens populációk egy részénél. A legtöbb egyed, amely a mutációs párt (T929I és K1774N) hordozta arrhenotok volt, amíg a M918L mutációt hordozó egyedek telitoknak bizonyultak. Eredményeik azt mutatják, hogy a *T. tabaci* vizsgált biotípusainál a mutációs pár a rezisztenciáért felelős génben a legfontosabb célhely a piretroid rezisztencia monitorozásához, és a piretroid rezisztens arrhenotok egyedek valószínűleg széles körben elterjedtek Japánban (Jouraku és mtsai., 2019).

### **2.3. A *Thrips tabaci* fejlődését és ivararányát befolyásoló tényezők**

#### **2.3.1. Hőmérséklet és gazdanövény hatása az ökológiai paraméterekre**

A rovarok, mint poikilotherm élőlények fejlődését több környezeti faktor is befolyásolja, de a legalapvetőbb tényező a hőmérséklet (Sharpe és Demichele, 1977; Trudgill és mtsai., 2005; Briere és mtsai, 1990). A hőmérséklet alapvetően meghatározza a növekedést és annak hátterében

lezajló fejlődési folyamatokat; így a növekvő hőmérséklet hatására a biokémiai és fiziológiai folyamatok is gyorsulnak egy bizonyos tartományon belül (Sharpe és Demichele, 1977; Woods és mtsai., 2003).

A fejlődés és a hőmérséklet közötti kapcsolatot egy nem lineáris összefüggéssel lehet jellemezni a rovaroknál. Az alsó fejlődési küszöbhőmérséklet alatt a fejlődés megáll, fölötte a fejlődés gyorsul a hőmérséklet növekedésével egy optimum értékig és az optimális feletti tartományban a fejlődés rohamosan csökken, amíg eléri a rovarok pusztulását okozó felső határértéket. Az alsó fejlődési határértéktől gyorsuló tendenciát mutat a fejlődés, míg a középső lineáris szakaszon egyenletes a fejlődés és az optimumhoz közeledve már lassul (Briere és mtsai., 1990). A rovarok számára kedvező hőmérsékleti tartományban a fejlődési ráta és a hőmérséklet kapcsolata egy lineáris regresszió használatával megbecsülhető (Honěk, 1996).

A különböző hőmérsékletek fejlődésre és reprodukcióra kifejtett hatásának megértése alapvető fontosságú az ökológiai paraméterek és populációdinamikai folyamatok megértéséhez (Murai, 2000). A dohánytripsz különböző populációit vizsgálva az alsó fejlődési küszöbhőmérséklet zöldbabon 4,2–6,9°C között változik (Stacey és Fellow, 2002), pollen és méz oldaton 10,8°C (Murai, 2000), vöröshagyma levélen 11,5°C (Edelson és Magaro, 1988) és uborka levélen 11,5°C (van Rijn és mtsai., 1995). Az eltérő eredmények származhatnak a földrajzi elterjedés, a biotípusok variációja, továbbá a lokális adaptációból adódó különbözőségekből vagy ezek együttes hatásából egyaránt. A *T. tabaci* ökológiai paramétereit már számos táplálékforráson és hőmérsékleten vizsgálták. A legtöbb adat az L2-biotípusról érhető el a szakirodalomban (Sakimura 1932; Harris és mtsai., 1936; Sakimura, 1937; Lall és Singh, 1968; Abdel-Gawaad és Shazli, 1969, 1970; Lu és Lee, 1987; Edelson és Magaro, 1988; Shevchenko és Popov 1989; Salas, 1994; van Rijn és mtsai., 1995; Guzmán és mtsai., 1996; Jiménez Jiménez és Roscandido Alfonso, 1996; Murai 2000; Arrieche és mtsai. 2006; Deligeorgidis és mtsai. 2006a; Deligeorgidis és mtsai., 2006b; Madadi és mtsai., 2006; Fekrat és mtsai., 2009; Pourian és mtsai., 2009; Fathi és mtsai., 2011; Wang és mtsai., 2011a; Wang és mtsai., 2011b; Patel és mtsai., 2013; Li és mtsai., 2014a). A publikációk közül azonban csak kettő olyan van, amely az L1- és L2-biotípus ökológiai paramétereit legalább részben összehasonlítja (Murai, 2000; Li és mtsai., 2014a). Kizárólag Li és mtsai. (2014a) munkájában van szaporodásmód és mtCOI alapján is egyértelműen azonosítva és összehasonlítva a két biotípus. A többi tanulmányban a korábbi fejezetekben leírt okok illetve a hiányos adatközlés miatt nem azonosítható pontosan melyik biotípust vizsgálták. Tovább nehezíti az adatok értékelhetőségét, hogy több tanulmányban a táplálkozó lárva stádiumok adatait összevonva közölték, nem különítették el a hímek és nőstények adatait, vagy csak a fejlődési ciklus egy adott szakaszát vizsgálták. Olyan tanulmányt sem közöltek napjainkig, amelyben a fajkomplex

mindhárom biotípusának ökológiai paramétereit póréhgagyma (vagy vöröshagyma), dohány és fejes káposzta gazdanövényen összehasonlították volna, mindezt taxonómiai és nukleinsav alapú azonosítással megerősítve. Ezért az alábbi összefoglaló táblázatban olyan publikációk adatait tüntetjük fel összefoglalva, amelyeknél ismert, hogy a vizsgálatokat melyik biotípussal végezték el és nem csak részadatokat közölnek (1–2. táblázat). Li és mtsai. (2014a) eredményei alapján látható, hogy az L1-biotípus minden fejlődési stádiumában gyorsabban fejlődött ki, mint az L2-biotípus és az imágót jellemző paraméterek is arról tanúskodnak, hogy a vöröshagyma kedvezőbb gazdanövény számára, mint az L2-biotípusnak. Az ellenkezője igaz a káposztán mért adatokat tekintve, ugyanis ezen a táplálékon az L2-biotípus paraméterei gyorsabb felszaporodást jeleznek. Sakimura (1937), Lall és Singh (1968), Lu és Lee (1987), Deligeorgidis és mtsai. (2006) és Shevchenko és Popov (1989) adatai alapján elmondható, hogy a hőmérséklet növekedésével a kifejlődéshez szükséges idő csökken egészen 30°C-ig. A fekunditási adatokra is jellemző, hogy a hőmérséklet növekedésével növekszik a lerakott tojások száma 23°C-ig, felette már ismét csökken az érték. Igaz ez az imágó élettartamára is, mivel a 23°C feletti hőmérséklet már kedvezőtlen a dohánytripsznek. Magas hőmérsékleten a tojások mortalitása is kiugróan magas lesz (Murai, 2000). Az eltérő hőmérsékleti értékek hatással vannak a dohánytripsz kifejlődésére, fekunditására és mortalitására, továbbá az ökológiai paraméterek a vizsgált tápnövények függvényében is változhatnak (Shevchenko és Popov, 1989).

A táplálékforrásként szolgáló növények minősége meghatározza a fitofág rovarok teljesítményét. A táplálék minősége azokat a növényi összetevőket jelenti, amelyek pozitív vagy negatív hatással vannak a rovarok életfolyamataira. Ilyenek a növényekben lévő nitrogén, szén, foszfor és egyéb nyomelemek, a másodlagos anyagcseretermékek valamint a fehérjék és szénhidrátok többek között. Ezeknek az összetevőknek azonban az egymáshoz viszonyított aránya is meghatározó a kártevők szempontjából (Schoonhoven és mtsai., 1998; Awmack és Leather, 2002). A rovarok számára a szénhidrátok fontos tápanyagok a szövetek szintetizálásához és energiaforrásként is szolgálnak (Schoonhoven és mtsai., 1998). A cukrok elősegítik a tojásrakást (Derridj és mtsai., 1996), az elérhető fehérjék növekvő mennyisége elősegíti a túlélést, növekedést és a tojásrakást (Mattson, 1980). A gyenge minőségű tápnövény módosíthatja a nőtény reprodukív sikerességét azáltal, hogy csökken a lerakott tojások száma, vagy változik a tojások mérete és tápanyagtartalma. Ezáltal a tápnövény minősége jelentős hatást gyakorol az utódok fitnessére is (Fox és Czesak, 2000). Bizonyos esetekben az elérhető tápanyagok mennyisége módosítja a lerakott tojások ivari eloszlását és a tojásrakási hely kiválasztását (Awmack és Leather, 2002; Leather és Burnand, 1987). Szélsőséges esetben, ha a tápnövény minősége már a nőtény túlélését is negatívan befolyásolja, akkor a nőtények képesek felhasználni a tojást vagy az

embriót, hogy tápanyagtartalmuk révén növelhessék túlélésüket és kereshessenek egy jobb minőségű táplálékforrást, ezzel biztosítva a populáció fennmaradását (Brough és Dixon, 1990). A megfelelő tápnövény kiválasztására azonban nem csak a növényi összetevők vannak hatással, hanem a növény egyéb tulajdonságai, mint a morfológiai bélyegek, a környezet, a tápnövény színe és kontrasztja, tehát a vizuális ingerek. A vizuális ingerek mellett a tápnövény kiválasztást meghatározzák a növényi illatanyagok, az olfaktórikus ingerek is. Vizsgálatok igazolják, hogy a virág illatának összetevői továbbá a zöld növényi részek illata is segíti a táplálékforrás azonosítását a tripszeknél is (Terry, 1997; Koschier és mtsai., 2000).



**1. táblázat** A *T. tabaci* biotípusok fejlődési stádiumainak kialakulásához szükséges időtartam hőmérséklet és táplálék szerint. Táplálékok: VH–vöröshagyma, FK–fejes káposzta; K–krizantém; M–mustár; D–dohány; U–uborka ; P–paprika ; VK–vöröskáposzta ; VP+M–virágpör és méz; ES–*Emili sagittata* (Vahl). A \*-gal jelölt hőmérsékleti értékek számított átlagok.

Biotípus	Tápnövény	Hőmérséklet (°C)	Az egyes stádiumok kifejlődéséhez szükséges átlagos időtartam (nap)						Forrás	
			Tojás	Lárva 1	Lárva 2	Előnimfa	Nimfa	Teljes fejlődés		
L2	VH	25±1	4,12±0,18	2,50±0,11	2,76±0,16	1,41±0,10	1,54±0,10	12,38±0,33	Moraiet és mtsai. (2017)	
L2	VH	25±1	5,06±0,17	1,89±0,10	3,00±0,16	1,21±0,06	1,69±0,08	12,75±0,30		
L2	VH	25±1	2,16±0,11	1,86±0,09	2,42±0,11	1,70±0,10	1,45±0,12	9,82±0,24		
L2	VH	25±1	3,68±0,10	1,83±0,09	1,79±0,11	1,71±0,11	1,61±0,08	10,74±0,24		
L1	VH	20±1	6,6±0,03	2,9±0,04	4,4±0,09	1,6±0,03	3,6±0,03	18,9±0,12	Li és mtsai. (2014a)	
L1	FK	20±1	6,5±0,47	2,9±0,45	3,7±0,10	1,6±0,02	3,4±0,03	18,0±0,13		
L2	VH	20±1	6,7±0,4	3,2±0,05	5,5±0,15	1,9±0,05	3,8±0,06	20,7±0,23		
L2	FK	20±1	6,5±0,53	2,8±0,40	3,6±0,06	1,5±0,02	3,5±0,02	17,8±0,10		
L2	VH	25±1	4,52±0,51	2,52±0,51	3,41±0,50	1,96±0,76	3,56±0,50	17,29±1,55	Patel és mtsai. (2013)	
L2	M	25±1	3,73±0,12	4,06±0,32		4,46±0,21		12,25±0,26	Fathi és mtsai. (2011)	
L2	M	25±1	4,26±0,12	4,86±0,32		4,66±0,24		13,78±0,34		
L2	M	25±1	4,73±0,15	6,87±0,29		5,27±0,25		16,87±0,36		
L2	M	25±1	4,4±0,13	6,33±0,38		5,13±0,25		15,86±0,31		
L2	M	25±1	3,80±0,20	5,13±0,32		4,66±0,32		13,59±0,39		
L2	M	25±1	3,92±0,20	6,53±0,32		5,13±0,26		15,58±0,32		
L2	VK	25	4,83±0,66	2,25±0,17	3,16±0,51	1,04±0,31	3,27±0,71	13,43±0,61	Wang és mtsai. (2011a)	
L2	VK	25	4,75±0,66	2,12±0,17	3,12±0,51	0,97±0,31	3,21±0,71	19,91±0,61	Wang és mtsai. (2011b)	
T	D	25±2	5,11±0,07	2,71±0,08	3,88±0,07	2,61±0,05	3,68±0,09	17,82±0,17	Fekrat és mtsai. (2009)	
L2	U	25±1	2,82±1,33	1,95±1,42	4,12±0,92	1,03±1,44	1,97±0,91	14,40±3,13	Pourian és mtsai. (2009)	
L2	VH	23±2	3,2±0,52	2,7±0,21	2,90±0,18	1,9±0,33	3,5±0,45	14,2±1,7	Arrieche és mtsai. (2006)	
L2	U	15	9,68±0,02	5,47±0,02	9,31±0,02	2,85±0,01	5,45±0,02	32,76±0,04	Deligeorgidis és mtsai. (2006)	
L2	U	20	5,93±0,01	2,95±0,01	5,03±0,01	1,94±0,01	3,38±0,03	19,23±0,03		
L2	U	25	5,12±0,01	1,91±0,01	4,02±0,01	1,59±0,02	3,01±0,01	15,65±0,02		
L2	U	30	3,99±0,01	1,07±0,01	3,92±0,01	1,04±0,01	1,76±0,02	11,78±0,02		
L2	VP+M	15	11,4±0,91	7,15±1,46	9,56±1,89	3,53±0,69	7,89±0,56	39,50	Murai (2000)	
L2	VP+M	20	6,53±0,59	3,26±0,55	3,92±0,54	1,89±0,39	3,95±0,27	19,55		
L2	VP+M	23	5,03±0,51	2,80±0,41	3,26±0,45	1,17±0,37	3,22±0,55	15,48		
L2	VP+M	25	4,99±0,41	2,38±0,54	2,87±0,57	1,11±0,31	2,63±0,56	13,98		
L2	VP+M	30	3,76±0,44	1,85±0,17	1,89±0,46	0,80±0,25	2,33±0,48	10,63		
L2	VH	23,5	4,6	2,06	4,03	1,2	2,3	14,1	Guzmán és mtsai. (1996)	
L2	U	25±1	3,92±0,32	2,13±0,45	3,17±4,5	1,09±0,23	2,43±0,23	12,9 ±0,89	van Rijn és mtsai. (1995)	
L2	U	15	15,9±0,4	9,1±0,4	8,2±0,4	3,8±0,3	7,8±0,3	44,4±0,4	Shevchenko és Popov (1989)	
L2	U	20	7,9±0,4	4,9±0,2	3,9±0,3	1,2±0,3	3,2±0,3	20,8±0,4		
L2	U	25	4,6±0,4	3,1±0,4	2,4±0,3	1,2±0,2	2,0±0,4	13,7±0,6		
L2	U	30	3,2±0,3	1,9±0,2	2,7±0,4	1,1±0,1	1,9±0,1	9,6±0,3		
L2	P	15	20,2±0,4	11,1±1,2	9,6±0,6	4,4±0,5	6,9±0,7	53,2±0,7		
L2	P	20	9,8±0,4	3,8±0,3	5,4±0,3	2,6±0,4	3,9±0,2	25,4±0,5		
L2	P	25	4,8±0,3	2,9±0,2	3,3±0,2	1,9±0,2	2,1±0,2	15,9±0,2		
L2	P	30	4,0±0,2	2,1±0,2	2,2±0,3	1,1±0,2	1,9±0,2	11,2±0,2		
L2	K	15	19,2±0,3	7,8±0,3	21,3±0,8	3,8±0,3	6,7±0,3	57,4±0,8		
L2	K	20	12,3±0,4	5,5±0,4	7,3±0,5	3,3±0,4	3,9±0,1	31,4±0,4		
L2	K	25	5,7±0,4	3,8±0,3	4,1±0,6	2,6±0,4	1,8±0,3	19,8±0,7		
L2	K	30	4,3±0,3	2,1±0,3	2,7±0,3	1,5±0,2	1,9±0,3	15,2±0,5		
L2	VH	16	9,50±2,44	8,93±1,79		8,80±2,94		10,79±6,68		Lu és Lee (1987)
L2	VH	20	7,50±1,77	6,77±2,78		7,3±1,81		10,77±7,74		
L2	VH	24	5,40±0,95	5,03±1,08		4,40±1,2		10,40±6,22		
L2	VH	19,5±2,7	4,90±1,26	6,20±1,68		5,80±2,01		13,57±6,72		
L2	VH	15,8 *	8,5	6,5		2	4	21	Lall és Singh (1968)	
L2	VH	18 *	7,9	6,2		2	3,5	19		
L2	VH	23,4 *	6	5,5		1,7	2,8	19		
L2	VH	30,8*	4,8	5,3		1,4	2,4	13,9		
L2	VH	23,5*	3,6	6,4		1,2	3,2	10,8		
L2	VH	21	5,6	8,6		20	4,2	14,8	Sakimura (1937)	
L2	VH	19,5	6,5	13,5		2,8	6,3	22,7		
L2	VH	20	6,2	7,6		1,8	4,1	13,6		
L2	VH	23,5*	3,6	6,4		1,2	3,2	10,8		
L2	VH	20	6,3	14		3,3	7	24,4	Sakimura (1932)	
L2	ES	24,75	4,19	7,66		1,50	2,8	16,15		
L2	ES	23,47	4,55	9,08		1,66	2,87	18,16		
L2	ES	22,38	4,85	9,26		1,55	3,52	19,18		
L2	ES	22,44	4,82	9,54		1,42	3,53	19,31		

**2. táblázat** A *T. tabaci* kifejlett egyedeinek átlagos ökológiai paramétereinek hőmérséklet, táplálék és biotípusok szerint. Táplálékok: VH–vöröshagyma, FK–fejes káposzta; M–mustár; D–dohány; U–uborka; P–paprika; VK–vöröskáposzta; VP+M–virágpor és méz; ES–*Emilia sagittata* (Vahl). A \*-gal jelölt hőmérsékleti értékek számított átlagok.

Biotípus	Tápnővény	Hőmérséklet (°C)	Érés táplálkozás (nap)	Napi fekunditás (db)	Teljes fekunditás (db)	Imágó élettartam (nap)	Forrás
L2	VH	25±1	1,54±0,10	3,89±0,18	67,22±3,74	19,22±0,86	Moraiet és mtsai. (2017)
L2	VH	25±1	1,69±0,13	3,93±0,20	83,81±4,54	22,39±0,92	
L2	VH	25±1	1,29±0,11	3,76±0,24	33,94±3,38	5,97±0,92	
L2	VH	25±1	2,00±0,15	3,49±0,24	27,12±3,30	5,29±0,84	
L1	VH	20±1	-	3,4±0,2	118,7±11,0	29,8±1,9	Li és mtsai. (2014a)
L1	FK	20±1	-	2,3±0,1	84,9±6,1	38,3±3,0	
L2	VH	20±1	-	2,4±0,2	84,9±10,0	28,7±2,4	
L2	FK	20±1	-	3,2±0,2	113,6±8,4	35,7±2,2	
L2	VH	25±1	3,43±1,10	-	56,63±11,7	27,97±6,01	Patel és mtsai. (2013)
L2	M	25±1	-	-	44,0±2,00	25,3±1,23	Fathi és mtsai. (2011)
L2	M	25±1	-	-	41,9±0,58	22,2±1,23	
L2	M	25±1	-	-	15,5±1,09	15,1±0,36	
L2	M	25±1	-	-	25,8±1,09	16,5±0,52	
L2	M	25±1	-	-	33,0±1,09	18,4±0,54	
L2	M	25±1	-	-	18,9±0,96	16,4±0,61	
L2	VK	25	-	7,62±1,29	212,76±62,09	24±94	
L2	VK	25	1,56±0,32	7,42±1,13	180,06±29,6	23,44±1,51	Wang és mtsai (2011)
T	D	25±2	2,5±0,25	1,41±0,11	26,35±1,93	19,07±1,51	Fekrat és mtsai (2009)
L2	VH	23±2	2	-	39,0±10,5	11,5±1,8	Arrieche és mtsai. (2006)
L2	U	15	8,06±0,20	0,66±0,02	24,73±0,66	54,12±0,30	Deligeorgidis és mtsai. (2006)
L2	U	20	2,6±0,12	1,72±0,04	53,33±1,40	38,26±0,26	
L2	U	25	2,26±0,11	1,74±0,04	39,93±1,32	27,25±0,24	
L2	U	30	2,13±0,09	1,61±0,03	28,46±1,72	20,99±0,19	
L2	VP+M	15	8,64±0,56	-	169,6±94,2	86,6±36,6	Murai (2000)
L2	VP+M	20	4,37±0,56	-	210,0±148,9	46,8±21,4	
L2	VP+M	23	3,41±0,71	-	270,4±111,6	41,7±14,5	
L2	VP+M	25	2,35±0,56	-	165,0±84,8	25,0±10,2	
L2	VP+M	30	1,96±0,64	-	62,6±35,9	12,8±4,6	
L2	VH	23,5	5,5	-	40,65±5,16	21,5	Guzmán és mtsai. (1996)
L2	U	25±1	1,9±0,26	5,5	-	11,9	van Rijn és mtsai. (1995)
L2	VH	16	-	-	11,18	-	Lu és Lee (1987)
L2	VH	20	-	-	11,83	-	
L2	VH	24	-	-	13,1	-	
L2	VH	19,5±2,7	-	-	9,97	-	
L2	VH	15,8*	-	-	-	18,8	Lall és Singh (1968)
L2	VH	18*	-	-	-	19,6	
L2	VH	23,4*	-	-	-	20,1	
L2	VH	30,8*	-	-	-	20,2	
L2	VH	23,5*	2,8	-	80	58,2	
L2	VH	21	3,9	-	53,9	51,7	Sakimura (1937)
L2	VH	20	2,5	-	44,8	44	
L2	ES	24,75	4,8	2,5	34,4	34,4	
L2	ES	23,47	7	1,6	42	42	Sakimura (1932)
L2	ES	22,38	6	1,6	37,5	37,5	

### 2.3.2. Endoszimbionta baktériumok hatása az ivari eloszlásra

A rovarok között különféle ivar-meghatározási mechanizmusokat figyeltek meg a kutatók (Bull, 1983; Werren és Buekeboom, 1998). Általánosságban, az ivari különbségek az ivari kromoszómák által genetikailag meghatározottak. A környezeti tényezőkön kívül, azonban az ivar-meghatározási rendszert befolyásolhatják endoszimbionta baktériumok, mint a *Wolbachia* sp. (Proteobacteria), *Arsenophonus* és *Rickettsia* (Proteobacteria), *Cardinium* (Bacteroidetes), *Spiroplasma* (Firmicutes) nemzetség képviselői (Zchori-Fein és Perlman, 2004; Perlman és mtsai., 2006; Hagimori és mtsai., 2006; Werren és mtsai., 2008; Cordaux és mtsai., 2011; Duron és Hurst, 2013). Egy nemrégiben elvégzett meta-analízis szerint a rovarfajok több mint 65 %-ában megtalálható a *Wolbachia* baktérium. Továbbá a leggyakoribb baktérium nemzetség a *Wolbachia*, mivel legalább  $10^6$  számú rovarfajt fertőz (Hilgenboecker és mtsai., 2008). A baktérium gazdaszervezetének ivar-meghatározási módjainak manipulálása kedvező az endoszimbionta számára, mivel a nőtény tojások citoplazmájával öröklődnek és nem a hímek ivarsejtjeivel. Ezért a hímek, mintegy zsákutcát képviselnek ezeknek a mikroorganizmusoknak. Következésképpen minden hatás, amit a baktérium kivált és torzítja a gazdaszervezet ivar-meghatározási rendszerét a nőtények irányába az szelektíven kedvező az endoszimbiontának (Cordeaux és mtsai., 2011). A *Wolbachia* járványos elterjedésével együtt, a másik érdekes tulajdonsága, hogy az egyetlen endoszimbionta baktérium, amely képes mind a négy reprodukív manipulációval befolyásolni a gazdaszervezetet: citoplazmatikus-inkompatibilitás (a hímek ivarsejtjeinek inkompatibilitása a tojásokkal); a genetikailag hím utódok elnőiesedése; partenogenezis indukálása és a hím utódok előlése révén egyaránt (Hurst és mtsai., 1999; Werren és mtsai., 2008; Cordaux és mtsai., 2011). A *Wolbachia* indukálta citoplazmatikus inkompatibilitás és a hímek előlése valószínűleg a leggyakoribb manipulálási stratégia. A *Wolbachia* indukálta partenogenezist már több rendben is leírták az ízeltlábúak törzséből, mint az Acarina, Hymenoptera és a Thysanoptera rendek képviselői között (Arakaki és mtsai., 2001; Stouthamer és mtsai., 1993; Weeks és Breeuwer, 2001). Tripszek között, a *Wolbachia* fertőzést Pintureau és mtsai. (1999) említik először *Hercinothrips haemorrhoidalis* (Bouche 1883) és *Hercinothrips femoralis* (O.M. Reuter 1891) fajokban, majd Arakaki és mtsai. (2001) a *Frankliniothrips vespiformis* (Crawford 1909) fajban. *Wolbachia* fertőzés okozza a telitokiát a *Frankliniothrips vespiformis* (Crawford 1909), *Taeniothrips inconsequens* (Uzel 1895) és *H. femoralis* fajoknál, amelyeknél a baktérium hiányában arrhenotok szaporodás jellemző (Moritz, 1997; Arakaki és mtsai., 2001; Kumm és Moritz, 2008). Kezdetben azt gondolták a *T. tabaci* hagymán előforduló biotípusairól, hogy a hagymafélék antimikrobiális tulajdonságai révén a *Wolbachia* kipusztul a tripszek szervezetéből, így nem tudja manipulálni a szaporodási rendszerüket. Ezért valószínűnek tartották, hogy a telitok

populációkban jelen van a *Wolbachia* baktérium, amíg a hímeket létrehozó populációk nem fertőzöttek (Gangloff, 1999; Hughes és Lawson, 1991). A hőmérséklet szintén hatással lehet a hímek megjelenésére, ha a nőtény magas hőmérsékleten fejlődött ki (Moritz, 1997). Ezért a magas hőmérsékletnek kitett egyedek ivar-eloszlási arányát a hőmérséklet közvetlen módon befolyásolhatja, vagy közvetett módon, ha a *Wolbachia* baktériummal szembeni fogékonyságot csökkenti. A magas hőmérséklet pozitív hatását már bizonyították *Wolbachia* fertőzéssel szemben, ugyanis csökkenti a baktérium egyedsűrűségét vagy megszünteti a *Wolbachia* fertőzést (van Opijen és Breeuwer, 1999; Hurst és mtsai., 2000; Arakaki és mtsai., 2001; Reynolds és mtsai., 2003). A *T. tabaci* *Wolbachia* fertőzöttségét Nault és mtsai. (2006) is vizsgálták és vöröshagymáról gyűjtött egyik arrhenotok és telitok populációnál sem azonosították a baktérium jelenlétét. Ugyanerre az eredményre jutott Kumm és Moritz (2008) is vizsgálatuk során. Nault és mtsai. (2006) valamint Kumm és Moritz (2008) vizsgálatában is *A. cepa* és egyéb *Allium* fajokról gyűjtötték a *T. tabaci* populációk arrhenotok és telitok egyedeit. Mindez azt mutatja, hogy kizárólag a fajkomplex L1- és L2-biotípusára vonatkoztathatók kutatási eredményeik.

### 2.3.3. A párzás hatása az ivari eloszlásra

A *T. tabaci* fajkomplex L1- és T-biotípusai a haplodiploid szaporodásbiológia révén, nőtény utódokat csak párzást követően képesek létrehozni. Ismert jelenség, hogy a haplodiploid élőlények képesek utódaik ivararányát befolyásolni, azáltal, hogy szabályozzák a hímivarsejtek hozzáférését a tojásokhoz. Ezáltal egy adaptív, a környezeti tényezőkhöz alkalmazkodó ivar eloszlási stratégiával rendelkeznek. Azonban a *T. tabaci* taxonnál nem ismert pontosan a mechanizmus, hogyan szabályozza utódainak nemét és a tojások megtermékenyítését (Moritz, 1997; Kumm, 2002; Krueger és mtsai., 2015). A nőtények arra törekednek, hogy reprodukív potenciáljukat egy vagy kevés párzással maximalizálják, amely elegendő hímivarsejtet biztosít a populáció fennmaradásához szükséges nőtény utódok létrehozásához egész életük során (Walker, 1980; Arnqvist és Nilsson, 2000). Ugyanakkor, a nőtények arra is törekednek, hogy elég hím utódot biztosítsanak az összes nőtény utód megtermékenyítéséhez (Hamilton, 1967; Crespi, 1993). A hímek aránya növekedhet a kedvezőtlen környezeti tényezők hatására is, mint például a kedvezőtlen táplálékforrás eredményeként (Awmack és Leather, 2002.). A Thysanoptera renden belül azonban nem ismert az ivar-meghatározási folyamat és annak időbeli lefutása, dinamikája sem (Crespi, 1993). Li és mtsai. (2014b) *Echinothrips amercinanus* (Morgan 1913) fajjal végzett kísérletei szerint, amennyiben a párosodást követően a megtermékenyített nőtény élete végéig hím nélkül volt izolálva, az utódok nőtény aránya  $67,9 \pm 3,9$  %. Ha a megtermékenyített nőtény egy vagy két hímmel volt összezárva élete végéig, akkor ez az arány  $69,9 \pm 3,8$  % és  $76,3 \pm 2,9$  %, azonban ezek az értékek nem különböznek szignifikánsan egymástól. Ez azt is jelenti, hogy a

hímeknek hiába van korlátlan hozzáférése a nőtények megtermékenyítéséhez, az utódnemzedék ivararányára ez nincs hatással. Krueger és mtsai. (2015) szintén *E. americanus* fajjal végzett kísérleteikben az a nőtény egyed, amelyik folyamatosan egy hímmel volt összezárva az szignifikánsan több nőtény utódot hozott létre, ami ellentmond Li és mtsai. (2014b) korábbi eredményeinek. Az a nőtény tripsz, amelyik korlátozott ideig volt összezárva egy hímmel (24 órán át), annak utódai között szignifikánsan több hím volt (Krueger és mtsai., 2015). Az *E. americanus* fajjal végzett kísérletek szerint a nőtény 24 órán át tartó összezárása hímmel elegendő örökítőanyag elraktározását teszi lehetővé ahhoz, hogy az utódnemzedékben kialakulhasson a 70:30 %-os nőtény:hím arány (Krueger és mtsai., 2015), azonban ezt több tényező is befolyásolhatja. Li és mtsai. (2015a) egyedülként a *T. tabaci* faj párosodási viselkedését is vizsgálták. Kísérletüket káposztáról gyűjtött arrhenotok populáció egyedeivel végezték, amelyet L1-biotípusként azonosítottak. A kísérletet megelőzően felmérték, hogy az izolált egyedek második nemzedékének nőtény hím aránya 77:23, ami az arrhenotok tripszeknél elvárható 4:1 eloszlásnak felel meg (Lewis, 1973 cit. Li és mtsai., 2015a). Murai (1990) vizsgálatai is megerősítik ezt, mivel vizsgálatai során párosodást követően 72,6 %-ban nőtény utódok születtek. A megtermékenyített L1-biotípusú nőtények hímek nélkül 75 %-ban hoztak létre nőtény utódokat, hím jelenlétében pedig 69 %-ban. Eredményeik szerint, a többszöri párosodás nem teszi lehetővé, hogy a nőtények nagyobb arányban termékenyítsék meg a tojásokat, ezzel növelve az utódok nőtény arányát. A hímek párzási magatartása azonban sok ráfordítással jár a nőtények részéről, mivel a többszöri párzás csökkenti a nőtények élettartamát, késlelteti a tojásrakás kezdetét, csökkenti a fekunditást, ugyanakkor nincs hatással a hímek túlélésére és élettartamára sem (Li és mtsai., 2015a).

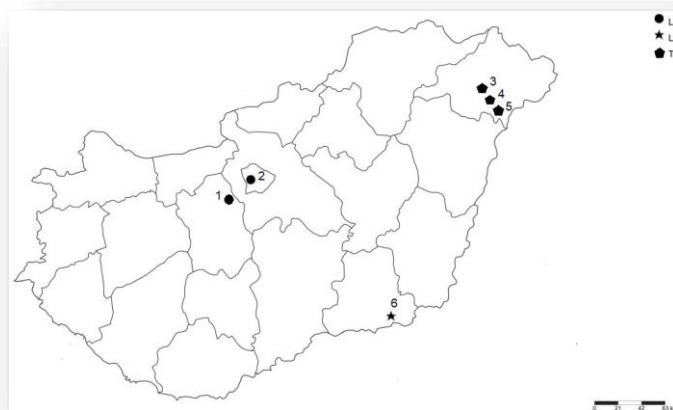
### 3. ANYAG ÉS MÓDSZER

#### 3.1. *Thrips tabaci* fajkomplex laboratóriumi tenyészetének létrehozása és fenntartása

##### 3.1.1. Tripszek gyűjtése

A tenyészetek létrehozásához szükséges L2-biotípusú tripszek gyűjtését 2013. júliusában és az L1- és T-biotípusú egyedek gyűjtését 2014. tavaszán és nyarán végeztük el. A telitok kolóniák létrehozásához a Szent István Egyetem Budai Arborétumában (GPS koordináták: 47°28' É, 19°02' K, 115 m tengerszint feletti magasság) a következő növényekről gyűjtöttünk tripsz imágókat: *Filipendula vulgaris* Moench, *Santolina chamaecyparissus* Linnaeus, *Lonicera caprifolium* Linnaeus, *Disaphora Fruticosa* (Linnaeus) Rydberg., *Coriandrum sativum* Linnaeus, *Stenactis annua* (Linnaeus) Persoon, *Sorbaria sorbifolia* (Linnaeus) A. Braun). 2014-ben Tordason (GPS koordináták: 47°20' É, 18°44' K, 177 m tengerszint feletti magasság) természetett fejes káposztáról (*Brassica oleracea* L. convar. *capitata* [L.] Alef. var. *alba* [DC.]) gyűjtött mintákkal is kiegészítettük a telitok tenyészeteket (6. ábra).

Az L1-biotípusú tenyészetek létrehozásához Makóról (GPS koordináták: 46°14'É, 20°28'K, 76 m tengerszint feletti magasság) származó vöröshagyma (*Allium cepa* L 'Makó') dughagymákról gyűjtöttünk egyedeket. A T-biotípust tartalmazó tenyészetek létrehozásához Apagy (47°57' É, 21°55' K, 118 m tengerszint feletti magasság), Pócspetri (47°52' É, 21°59' K, 133 m tengerszint feletti magasság) és Encsencs (47°44' É, 22°06' K, 153 m tengerszint feletti magasság) községek dohány tábláiról gyűjtött levélmintákat bocsátott rendelkezésünkre dr. Jenser Gábor (9. ábra).



**9. ábra** A dohánytripsz fajkomplex biotípusainak gyűjtési helyszínei Magyarországon. Kör jelöli az L2-biotípus gyűjtési helyszíneit: Tordas és Budapest; csillag jelölő az L1-biotípus gyűjtési helyszínét: Makó; trapéz jelöli a T-biotípus gyűjtési helyszíneit: Apagy, Encsencs és Pócspetri (Illusztráció: Farkas P. 2019).

### 3.1.2. Azonosítás és reprodukciós mód meghatározása

A szabadföldről begyűjtött nőtények nagy valószínűséggel párosodott egyedek, ezért szaporodás módjuk teljes biztonsággal csak a lerakott tojásaikból kinevelt szűz egyedek utódainak vizsgálatával állapítható meg. Ezért a begyűjtött nőstény tripszeket egyesével 1,5 ml-es ürtartalmú műanyag mikrocentrifuga-csővekbe izoláltuk. A feltételezhetően „L”-csoportba tartozó egyedeknek fejes káposzta levélkorongot, míg a dohányról gyűjtött egyedeknek dohány levélkorongot helyeztünk a mikrocentrifuga-cső kupakjába táplálékforrásként és tojásrakási helyként.

A nőstényeket két naponta új levélkorongra helyeztük át, a tojások számát ellenőriztük a levélkorongokban, majd a kelő lárvákat hármával izoláltuk, mert ennél több lárva egy mikrocentrifuga-csőben már akadályozza a kifejlődésüket. A fejlődő lárvákat legkésőbb nimfa stádiumban egyesével izoláltuk, hogy kizárhassuk a párosodás kockázatát. Az imágóvá alakult szűz nőstényeket továbbra is izoláltan neveltük tovább, hogy az utódaik ivararánya alapján meghatározhassuk az adott nőstény szaporodás módját. A kifejlett egyedek nemének elkülönítése sztereomikroszkóp segítségével is lehetséges az imágókat jellemző ivari dimorfizmus alapján. A hímek kisebb testmérete, a rojtos szárnyak hosszánál rövidebb keskeny potroh és kiszélesedő tori rész könnyen elkülöníthetővé teszi a nagyobb méretű és nagyobb potrohkal rendelkező nőstényektől. Amennyiben egy szűz nőstény utódai között kizárólag nőstényeket találtunk, úgy a vonalat telitoknak minősítettük. Ha a szűz nőstények utódaiból kizárólag hímek fejlődtek ki, akkor arrhenotok szaporodásúnak azonosítottuk a nőstényeket. Abban az esetben, ha szűz nőstények utódai között mindkét nem képviselőit megtaláltuk, akkor deuterotoknak nyilvánítottuk volna a nőstény egyedeket. Ilyen azonban nem fordult elő az általunk vizsgált nőstények utódai között. Az alkoholban megőrzött szabadföldről begyűjtött nőstényeket Berlese-oldattal preparáltuk és a morfológiai bélyegek alapján faji szinten azonosítottuk Mound és Kibby (1998) valamint Moritz és mtsai. (2001) határozókulcsai alapján Leica DMLB binokuláris fénymikroszkóppal (Leica Microsystem GmbH, Wetzlar, Németország). A morfológiai vizsgálat és szaporodás mód meghatározása mellett az egyedek azonosítását nukleinsav alapú eljárással is megerősítettük (a 3.3. fejezetben ismertetett módszerrel) az egyes vonalokból származó alkoholban izolált egyedek vizsgálatával.

### 3.1.3. Laboratóriumi tömegtenyészetek kialakítása és fenntartása

A *T. tabaci* fajkomplex biotípusainak laboratóriumi vizsgálatai megkövetelik a különböző biotípusokból kialakított, szelektált és izolált tenyészetek révén biztosított folyamatos tripsz utánpótlását. Ezért a 3.1.2-es pontban leírt módon azonosított L1- L2- és T-biotípusokból

tenyészeteket hoztunk létre 2013. őszén és 2014. nyarán. Az azonosított *T. tabaci* nőtényékek adott biotípusainak kevert utódaiból Steiner és Goodwin (1998) módosított módszere alapján alakítottuk ki a tenyészeteket. Ehhez 1,7 l-es űrtartalmú légmentesen záródó fényáteresztő műanyag dobozok (Emsa Clip and Close®) szolgáltak alapul, amelyeknek a tetején szellőzést biztosító nyílást vágunk, amit olyan sűrűségű fémhálósával fedtünk be, amely lehetővé teszi a tenyészet szellőzését, ugyanakkor megakadályozza a különböző méretű tripszek szökését. A tenyészedeények aljára duplarétegű szalvéta került, amely a tripszek inaktív, nem táplálkozó alakjainak rejtekhelyként szolgált és egyben a felesleges párákat is képes megkötni, ezzel biztosítva az imágók kifejlődését. A szalvéta rétegre pedig az adott biotípusnak megfelelő táplálékot helyeztük, így az L2-es biotípusnál a káposzta-fejet alkotó levéldarabokat, az L1-es biotípusnál póréhagymalevéldarabokat, míg a T-biotípusnál dohányleveleket. A T-biotípusú dohánytripsz tenyészetet előnevelt dohányleveleken tartottuk fent, oly módon, hogy a levélnyeleket fiolákba előkészített 2 %-os agarba (Agar powder for microbiology, Merck KGaA, Darmstadt, Németország) tettük, amelyet parafilmmel lezártunk. Mindegyik kolóniát heti két alkalommal ellenőriztük, frissítettük, szükség esetén a már nem megfelelő állapotú levelek cseréjével. A különböző biotípusú tenyészeteket egymástól elszigetelten tároltuk, hogy az eltérő időben végzett frissítések során se fordulhasson elő azok fertőződése másik biotípusú kolóniák egyedei által. A tenyészeteket 23°C-os állandó hőmérsékleten, hosszúnappalos fényviszonyok (16F:8S) és 70 %-os relatív páratartalom biztosítása mellett tartottuk fent Sanyo MLR-352H (Panasonic Corporation, Osaka, Japán) fitotronban.

#### **3.1.4. Növényanyag előállítása a tenyészetek fenntartásához és az ökológiai paraméterek vizsgálatához**

Az L2-biotípusú tenyészetek folyamatos fenntartásához és az életparaméterre vonatkozó kísérletekhez szükséges fejes káposzta termesztését a Szent István Egyetem Kertészettudományi Kar Kísérleti Üzem és Tangazdaságának munkatársai végezték Soroksáron. A kísérlethez a fejes káposzta (*Brassica oleracea* L. convar. *capitata* var. *alba*) 'Hurricane' F1 fajtájának magjait vetették el, amely egy tripsz kártételre fogékony fajta (Fail, 2005). A káposzta betakarítására minden év október végén került sor a fagyok beálltát megelőzően. A megtisztított káposzta-fejeket hűtött tárolóhelyiségekbe raktuk, hogy több hónapig is felhasználható maradjon a vizsgálati célokhoz.

Az L1-biotípusú tenyészetek fenntartásához piacon és szupermarketekben vásárolt póréhagyma növényeket használtunk, amelyeknek külső levélrétegeit eltávolítottuk és a tenyészetbe helyezésük előtt alaposan átvizsgáltuk a levéldarabokat sztereomikroszkóppal is, a



tenyészetek kontaminációjának elkerülése érdekében. A póré hagyma morfológiai tulajdonságainak köszönhetően kiválóan alkalmas az L1-es biotípusú tenyészetek hosszú távú fenntartásához, mivel nagy tripsz tömeg esetén sem száradnak el gyorsan a levelek, vastagabb, erőteljesebb szöveti felépítésűeknek és nedvtartalmuknak köszönhetően.

A vöröshagymán elvégzett életparaméteres vizsgálatokhoz az *A. cepa* L. 'Senshyu Yellow' fajtákat használtunk. A dughagymákat műanyag cserepekbe duggattuk (5 dughagyma / cserép) Klasmann® TS3 finom típusú tőzeg és Substral Osmocote (Osmocote®) zöldségek igényeihez igazított hosszú hatástartamú műtrágya összekeverésével. A kísérlethez szükséges folyamatos növényanyag utánpótlását a dughagymák szakaszos ültetésével biztosítottuk. A növényeket a Szent István Egyetem budai kampuszának A-épülete előtt található üvegházban neveltük pótmegevilágítás mellett 400 W és 600 W teljesítményű Philips Son-T HPS lámpákkal. A növényeket heti két alkalommal öntöztük, amelynek során egy alkalommal Volldünger® Linz Classic (Kwizda Agro) vízdoldható műtrágyát is használtunk. A vöröshagyma növények a növényvédelmi higiénias szabályok szigorú betartása mellett neveltük, mivel a kísérlethez kártevőktől mentes (és egyúttal tripszektől mentes) növényekre volt szükségünk. Ezért sárga ragacs lapokat helyeztünk a növények fölé a kártevők megjelenésének megfigyelésére.

A T-biotípusú kolóniák fenntartásához és a dohányon elvégzett kísérletekhez *Nicotinia tabacum* L. 'Hevesi 9' F1 fajtájú Virginiai-fajtacsoportba tartozó dohánynövényeket neveltünk. A dohánynövények vetését a vöröshagymával megegyező módon végeztük, azzal a kivétellel, hogy a csíranövényeket szaporító tálcából átültettük nagyobb méretű műanyag cserepekbe. A dohánynövények lassú fejlődése miatt a tenyészetekhez és a kísérletekhez legalább 3-4 hónapos (minimum 4-6 jól fejlett lombleveles) koruktól lehetett felhasználni a növényeket, ezért a vizsgálatok ideje alatt folyamatosan vetettük és gondoztuk a növényeket. Vizsgálatainkban az általunk nevelt dohány növények úgynevezett anyaleveleit használtuk mindig (a növény középső szintjén helyezkednek el), mivel a szabadföldi tapasztalatok szerint (Jenser Gábor szóbeli közlése alapján), a dohánytripsz kártétel mindig erre a szintre korlátozódott. Ennek oka lehet részben az, hogy a dohánylevelek gyantát és illóolajat termelő mirigyszőrökkel sűrűn borítottak és emiatt a fiatal fejlődő hegylevelek és az idősebb homoklevelek (a növény alsó részén) rendkívül ragadósak. A növények nevelését a Szent István Egyetem budai kampusza A-épületének 100-as szobájából nyíló növénynevelési célokra átalakított helyiségben végeztük. A növények fejlődését elősegítő fényviszonyok érdekében a szoba falát Mylar – poliészter anyagú, 90 % feletti fényvisszaverő képességű – tükörfóliával borítottuk be és a megfelelő megvilágítottságot 2 db Osram Lumilux T5 HO 54W/840 (hideg fehér), 2 db Osram Lumilux T5 HO 54W/827 (meleg fehér) és 2 db Osram

Lumilux T8 36W/840 (hideg fehér) fénycső-armatúra szettel biztosítottuk. A helyiség ablakait vektorhálóval takartuk, hogy a növények kártevőmentessége fenntartható legyen a nevelés során.

A babon elvégzett vizsgálatokhoz *Phaseolus vulgaris* L. ‘Lingua Di Fuoco’ Borlotto típusú vetőmagról nevelt növényeket használtunk, amelyeket kétféle módon állítottunk elő. Az egyik módszer során 9x9 cm-es tözeget tartalmazó műanyag cserepekbe vetettük a magokat, míg a másik módszernél műanyag cserépalátétben vagy műanyag tálcákon végeztük a vetőmagok csíráztatását. A műanyag edények belsejét háztartási vattával béleltük ki, amelyet langyos vízzel felitattunk és a vatta felszínére helyeztük a vetőmagokat. A megfelelő nedvesség és páratartalom biztosítása érdekében a vetőmagokat konyhai törőlappapírral és celofánnal fedtük le. A vetőmagok csírázásával összhangban a takarórétegeket eltávolítottuk és a csíranövényeket a továbbiakban a környezeti viszonyok figyelembe vétele szerint öntöztünk és tápoldatoztuk. Az így előállított bab növények primer és valódi lombleveleit használtuk fel a vizsgálatok során. Minden egyes levelet a vizsgálatban való felhasználása előtt közvetlenül sztereomikroszkóppal átvizsgáltuk, hogy biztosítsuk a levelek tripsz valamint tripsz-tojás mentességét.

### 3.2. A vizsgálatok elvégzésének időpontjai

2015. július 13-án kezdtük az ökológiai paraméterek vizsgálatát gazdanövényenként vizsgálva a *T. tabaci* fajkomplex biotípusait (3. táblázat). A vizsgálatok során az egyes részfeladatok folyamatos kivitelezhetőségét a kezelések kezdési időpontjának elcsúsztatásával optimalizáltuk. Kettő biotípus kezelését indítottuk egyidőben és amint összegyűjtöttük a kezelésekhez biotípusonként szükséges lárvamennyiséget, azután kezdtük el a harmadik biotípus vizsgálatát is. A statiasztikiai elemzések megbízhatósága miatt, a mintaelemszámoknál arra törekedtünk, hogy minden fejlődési stádiumban – mindkét nem esetében – és a kifejlődött imágóknál is minimum 50 értékelhető ismétlésünk illetve mintánk legyen. Ezért fordult elő, hogy egyes kezeléseket ismételni kellett a mintaelemszám növelése érdekében (3. táblázat). Ezért a kezelések indító lépéseként törekedtünk arra, hogy szükségesnél nagyobb mennyiségben neveljünk tojásokat és kikelt lárvákat.

Az ökológiai életparaméterre vonatkozó laboratóriumi vizsgálatokat folyamatosan végeztük 2015. július 13-tól 2017. január 1-ig az év minden napján 12 óránkénti ellenőrzéssel. Ez idő alatt a különböző kezelésekhöz a szelektált tenyészetekből véletlenszerűen kiválasztott nőtények molekuláris azonosítását is elvégeztük, hogy megerősíthessük a megfelelő biotípusú egyedeket használtuk a kezelések során. A nukleinsav alapú azonosítási eljárást 2014-ben dolgoztuk ki. 2017–2018-ban folytattuk az életparaméteres vizsgálatok során összegyűjtött L1-L2- és T-biotípusok utódnemzedékeinél a tojások mortalitásának értékelését, az ivararány

vizsgálathoz összegyűjtött lárvák preparálását és szexálását valamint folytattuk a kezeléseket során felhasznált nőtények molekuláris azonosítását is.

**3. táblázat** A rovarügyi laboratóriumban elvégzett ökológiai paraméterek vizsgálatának időpontjai kezelésként.

Tápnövény	<i>T. tabaci</i> biotípus	Év	Kezelésben résztvevő lárvák előkészítése	Juvenilis fejlődési stádiumok vizsgálata	Kifejlett egyedek és utódaik vizsgálata
<i>P. vulgaris</i>	L1	2015.	07.13. – 07.30.	07.19. – 08.10.	07.28. – 09.01.
	L1 <sub>ismétlés1</sub>	2016.	02.29. – 03.12.	03.05. – 03.23.	03.14. – 04.26.
	L2	2015.	07.13. – 07.28.	07.18. – 08.04.	07.29. – 08.18.
	L2 <sub>ismétlés1</sub>	2015.	10.05. – 10.30.	10.10. – 11.08.	10.20. – 11.17.
	T	2015.	07.13. – 08.01.	07.18. – 08.06.	07.28. – 09.01.
	T <sub>ismétlés1</sub>	2016.	02.29. – 03.29.	03.05. – 03.22.	03.14. – 04.17.
<i>N. tabacum</i>	L1	2016.	01.25. – 02.01.	02.01. – 02.03.	-
	L2	2016.	01.25. – 01.31.	01.30. – 02.03.	-
	T	2016.	01.25. – 02.22.	01.30. – 02.17.	02.09. – 03.25.
	T <sub>ismétlés1</sub>	2016.	-	-	10.11. – 11.20.
<i>A. cepa</i>	L1	2016.	05.03. – 05.13.	05.02. – 05.26.	05.13. – 06.30.
	L1 <sub>ismétlés1</sub>	2016.	05.17. – 05.27.	05.22. – 06.09.	06.04. – 06.30.
	L1 <sub>ismétlés2</sub>	2016.	05.18. – 06.06.	05.24. – 06.17.	06.03. – 08.04.
	L2	2016.	04.26. – 05.12.	05.02. – 05.26.	05.15. – 06.17.
	L2 <sub>ismétlés1</sub>	2016.	05.15. – 06.02.	05.18. – 06.17.	05.29. – 07.05.
	T	2016.	04.26. – 05.13.	05.02. – 05.28.	05.14. – 07.11.
	T <sub>ismétlés1</sub>	2016.	05.16. – 06.18.	05.19. – 06.19.	05.30. – 07.16.
	T <sub>ismétlés2</sub>	2016.	10.10. – 11.27.	10.16. – 12.09.	10.30. – 12.08.
<i>B. oleracea</i>	L1	2016.	03.29. – 04.17.	04.04. – 04.23.	04.14. – 05.20.
	L1 <sub>ismétlés1</sub>	2016.	09.21. – 09.29.	09.27. – 10.11.	10.06. – 12.08.
	L2	2016.	03.29. – 04.17.	04.03. – 04.19.	04.15. – 05.08.
	L2 <sub>ismétlés1</sub>	2016./2017.	-	-	10.27. – 01.01.
	T	2016.	03.29. – 04.17.	04.03. 04.20.	04.13. – 05.29.

### 3.3. A *Thrips tabaci* fajkomplex azonosítása molekuláris biológiai módszerrel

#### 3.3.1. DNS izolálás menete

A vizsgálatok során felhasznált tripsz egyedeket az össznukleinsav kivonásig a molekuláris céloknak megfelelő tisztaságú (96 % etanolt tartalmazó) abszolút alkoholban tároltuk izolálva. A molekuláris vizsgálatokhoz a különböző fejlődési stádiumú egyedekből egyesével végeztük a DNS kivonást De Barro és Driver (1997) módszere alapján.

A 2 ml-es etanolt tartalmazó mikrocentrifuga-csőben tárolt tripsz egyedet óvatosan ecset vagy mikropipetta használatával eltávolítottuk az alkoholból. Ezt követően nedvszívó szűrőpapírra helyeztük, hogy a DNS kivonását gátló etanol elpárologhasson a rovar felületéről. A száraz tripsz

egyedet ezután steril 1,5 ml-es mikrocentrifuga-csőbe tettük, ahol a hozzáadott 7 µl Lysis-pufferban (50 mM KCL, 10 mM Tris, pH 8,4, 0,45 % Tween 20, 0,2 % zselatin, 0,45 % NonidetP40) fertőtlenített lándzsatűvel a tripsz testét több darabra szakítottuk. A homogenizált mintát 3 µl proteináz K (60 µg/ml proteináz K) hozzáadását követően 65°C-on 30 percig és 95°C-on 15 percig inkubáltuk Grant BDT 100 (Grant Instruments LTD., Cambridge, Egyesült Királyság) típusú digitális termoblokkban a ptoeináz K inaktiválásához. A folyamat lezárásaként a DNS-t 20 µl TE-puffer hozzáadásával visszaoldottuk. A mintákat ezt követően -20°C-on tároltuk a további feldolgozásig.

### 3.3.2. Polimeráz láncreakció specifikus indítószekvenciákkal

A molekuláris vizsgálatokhoz PCR módszer használata szükséges, amihez elengedhetetlen a megfelelő primerek használata. A szakirodalomban fellelhetőek ugyan a *T. tabaci* fajkomplex biotípusainak azonosításához használható szaporodásmód és törzs-specifikus (strain specific-PCR, SSP-PCR) primerek, azonban ezek nem teszik lehetővé a fajkomplex mindhárom biotípusának egyértelmű elkülönítését. Ezért mtDNS COI régiójának felszaporításához az NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) adatbázisban fellelhető *T. tabaci* szekvenciák szolgálták támpontként. Kizárólag olyan szekvencia adatokat használtunk fel, amelyeknél bizonyított volt a szaporodásmód. A szekvenciák összevetésével és az OLIGO 7 szoftver (Rychlik, 2007) használatával megtervezett primerpár a fajkomplex mindegyik biotípusánál egy 780 bp hosszúságú szakaszt szaporít fel (4. táblázat). A felhasznált oligonukleotidok szintézisét a Biocenter Kft.végezte.

#### 4. táblázat A mitokondriális genom COI régiójához tervezett primerek.

Primer neve	Szekvencia (5'- 3')	Oladási hőmérséklet (T <sub>m</sub> )
TTL-UNIF1	ATTAATTATAGGRCTTTAYAAAGAAGG	47,55°C
TTL-UNIR1	GTAGTGAAAGTGAGCTACAACATAATA	53,86°C

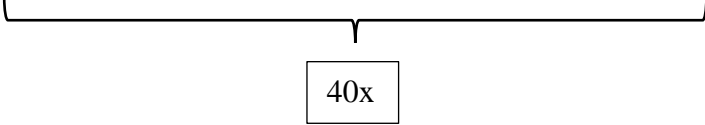
A PCR reakcióelegy a következő összetevőkből áll 20 µl végtérfogatra számítva:

- 2x DreamTaq Green PCR Master Mix (10 µl)
- 20-80 ng DNS (1 µl)
- 0,5 mM 'TTL-UNIF1' forward primer (1 µl)
- 0,5 mM 'TTL-UNIR1' reverse primer (1 µl)
- steril víz (7 µl)

A 780 bp méretű mtDNS COI szakaszok amplifikálását a következő paraméterek mellett végeztük (5. táblázat). A PCR reakcióhoz az Applied Biosystems GeneAmp PCR System 9700 (Thermo Fisher Scientific, Waltham MA, Amerikai Egyesült Államok) és Eppendorf™ Mastercycler™ Nexus Gradient Thermal Cycler (Eppendorf AG, Hamburg, Németország) készülékeket használtuk.

**5. táblázat** A mitokondriális genom COI régiójához használt PCR paraméterei.

Elődenaturáció		Denaturáció		Anelláció		Elongáció		Utóelongáció	
Hőmérséklet	Idő	Hőmérséklet	Idő	Hőmérséklet	Idő	Hőmérséklet	Idő	Hőmérséklet	Idő
95°C	1 p	95°C	1 p	53°C	1 p	72°C	1 p	72°C	10 p



40x

Az úgynevezett „problémás mintáknál”, ahol 2x DreamTaq Green PCR Master Mix használatával nem sikerült a kívánt PCR termék amplifikációja, a Phire Hot Star II DNA Polymerase (Thermo Fisher Scientific, Litvánia) használatával sikerült amplifikálni a 780 bp méretű szakaszokat a következő módon.

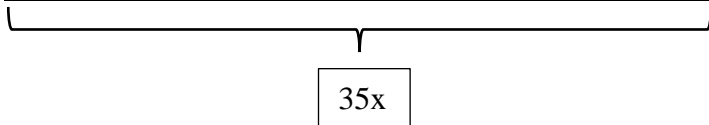
A PCR reakcióelegy a következő összetevőkből áll 20 µl végtérfogatra számítva:

- 5x Phire reakció puffer (4 µl)
- 10 mM dNTPs (0,4 µl)
- 0.5 mM ‘TTL-UNIF1’ forward primer (1 µl)
- 0.5 mM ‘TTL-UNIR1’ reverse primer (1 µl)
- 20-80 ng DNS (1 µl)
- Phire Hot Star II polimeráz enzim (0,4 µl)
- steril víz (12,2 µl)

A 780 bp mtDNS szakaszok a gyártói protokoll alapján a következő paraméterek mellett amplifikálódtak (6. táblázat).

**6. táblázat** A mitokondriális genom COI régiójához használt PCR paraméterei Phire Hot Star II DNS polimeráz használatával.

Elődenaturáció		Denaturáció		Anelláció		Elongáció		Utóelongáció	
Hőmérséklet	Idő	Hőmérséklet	Idő	Hőmérséklet	Idő	Hőmérséklet	Idő	Hőmérséklet	Idő
98°C	30 mp	98°C	5 mp	60°C	5 mp	72°C	10 mp	72°C	1 p



### 3.3.3. Szekvencia meghatározás

A PCR termékeket a PCR High Purification Kit (Merck KGaA, Darmstadt, Németország) gyártói utasítását követve tisztítottuk ki. A tisztítás utáni végső össznukleinsav koncentrációt a Thermo Fisher Scientific NanoDrop 1000 (Thermo Fisher Scientific, Waltham MA, Amerikai Egyesült Államok) spektrofotométerrel mértük meg. A minták nukleotid sorrendjének meghatározását a BaseClear B.V. (Leiden, Hollandia) cég végezte mindkét irányból történő direkt szekvenálással.

### 3.3.4. CAPS marker analízis

A PCR reakció után pozitív eredményt mutató minták restrikciós endonukleázok használatával váltak elkülöníthetővé egymástól a CAPS módszer (Konieczny és Ausubel, 1993) használatával. Ahhoz, hogy egyértelműen elkülöníthetőek legyenek egymástól a különféle biotípusok szekvenciái, először a korábbiakban említett ellenőrzött szaporodásmódú GeneBank-ból letöltött mintákra történt szűrés a BLASTn kereső szoftverrel (Altschul és mtsai., 1990). Az adatbázisból letöltött és a szelektált laboratóriumi tenyészetekből származó tripszek szekvenciáira a CLC Sequence Viewer V.7.8.1. program (<https://www.qiagenbioinformatics.com/>) segítségével egy restrikciós térképet készítettünk, amely megmutatta az összes lehetséges hasítási helyet a felszaporított szakaszokra. Végül olyan hasítóhelyek keresése volt a célunk a SnapGene® Software (<http://www.snapgene.com/>, Free Trial version, GSL Biotech LLC) használatával (in silico), amelyek lehetővé tették a biotípusok elkülönítését. A PstI és PstI restrikciós endonukleázokat találtuk megfelelőnek a biotípusok elkülönítéséhez (PstI: 5' R↓GATCY 3', 3' YCTAG↑R 5' és PstI 5' GACN↓NNGTC 3', 3' CTGNN↑NCAG 5') (Thermo Fisher Scientific, Litvánia). Az L1-biotípusba tartozó tripszek 780 bp hosszúságú szekvenciái két hasítási hellyel rendelkeznek, mivel mindkét enzim hasítja egyszer, így három különböző méretű amplicon keletkezik (345 bp / 274 bp

/ 161 bp). Az L2-biotípus felszaporított DNS szakaszait a *PsuI* enzim hasítja ketté, mivel a *PsyI* enzimnek nincs hasítási helye, így az amplikon 619 bp és 161 bp hosszúságú. A T-biotípusba tartozó egyedek DNS szakaszait egyik enzim sem hasítja, így marad egy 780 bp nagyságú amplikon. A felszaporított PCR termékek emésztését a gyártó javaslata szerint 10 percig 37°C-on végeztük.

A reakcióelegy a következőket tartalmazza 10 µl végtérfogatra számítva:

- 10x FastDigest Green Buffer (0,6 µl)
- 2 U *PsuI* restrikciós endonukleáz (0,2 µl)
- 2 U *PsyI* restrikciós endonukleáz (0,2 µl)
- PCR termék (3,3 µl)
- steril víz (5,7 µl)

Azoknál a mintáknál, ahol a Phire Hot Star II polimeráz enzimmel lehetett PCR terméket előállítani, az emésztés folyamatán is finomítani kellett a megfelelő hasítási profil elérése érdekében. Az emésztés időtartamát ezért 37°C-on 30 percre növeltük.

A reakcióelegy a következőket tartalmazza PHSII polimerázzal előállított PCR termék esetén 20 µl végtérfogatra számítva:

- 2 U *PsuI* restrikciós endonukleáz (0,2 µl)
- 2 U *PsyI* restrikciós endonukleáz (0,3 µl)
- 10x FastDigest Green Buffer (1,4 µl)
- PCR termék (7 µl)
- steril víz (11,1 µl)

Az emésztést követően a mintákat 2,5 %-os agaróz gélen (Lonza SeaKem® LE Agarose, Amerikai Egyesült Államok) választottuk szét, hogy a kisebb méretű DNS szakaszok is jól láthatóvá váljanak. Felhasználás előtt az agaróz minden 100 ml-hez 5 µl EcoSafe festéket (Pacific Image Electronics Co., Ltd.) adtunk. DNS molekuláris markerként a Generuler 100 bp DNS Ladder (Thermo Fisher Scientific, Litvánia) termék szolgált. A gélelektroforézist 140V-on 30 percig végeztük és az elválasztott fragmentumok képét UVP BioDoc-It™ 20E típusú gëldokumentációs rendszer (UVP BioDoc-It™ Imaging Systems LMS-20E, Upland, Amerikai Egyesült Államok) használatát követően értékeltük.

### 3.3.5. DNS szekvencia elemzés, genetikai analízis

A szekvenciák szerkesztését, bázispozíciók ellenőrzését, a PCR termék szekvenálásából származó „forward” és „reverse” szekvenciák illetve a kromatogramok vizuális ellenőrzésével végeztük a teljes nukleotid sorrenden keresztül Chromas V2.6.5. (<https://technelysium.com.au/>) és a CLC Sequence Viewer 7 (QIAGEN, Aarhus, Dánia) szoftverek használatával. A szekvenciák homológia vizsgálatát a BLASTn (Altschul és mtsai., 1990) (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) algoritmus futtatásával végeztük, hogy megerősítést nyerjen a szekvenciák valóban a *T. tabaci* fajhoz tartoznak.

A különböző *T. tabaci* biotípusokhoz tartozó szekvenciákból haplotípus-hálózati térképet készítettünk a DnaSP V.5.10 (DNA Sequence Polymorphism Software) (Librado és Rozas, 2009) DNS elemző programmal. A program lehetővé teszi a genetikai polimorfizmus vizsgálatát természetes populációkban a nukleotid szekvenciák vizsgálatával, DNS szekvencia variációkon alapuló számításokkal populációk között és populációkon belül egyaránt (Librado és Rozas, 2009). Az illesztett szekvenciák importálását követően a program létrehoz egy haplotípus-adat-fájlt (Nexus fájl formában), amelynek a vizualizálást a PoPART (<http://popart.otago.ac.nz>) (Bandelt és mtsai., 1999) program teszi lehetővé. A PoPART programban az MSN módszer kiválasztásával készült a DnaSP V.5. program által számított haplotípus-hálózat modellje, amely a *T. tabaci* faj biotípusai közötti hálózati kapcsolatokat mutatja a nukleotid eltérések (vagy mutációk) illetve átfedések alapján. A haplotípus-hálózat alapján számított haplotípus-csoportok közötti nukleotid eltéréseket konszenzus táblázatban jelenítettük meg a Mega 6 (Molecular Evolutionary Genetics Analysis, Version 6) (Tamura és mtsai., 2013) program segítségével.

Azért, hogy nagyobb betekintést nyerjünk a *T. tabaci* fajkomplex genetikai szerkezetébe meghatároztuk a páronkénti genetikai távolságot a különböző haplotípusok között a p-distance nukleotid szubsztitúciós modell (Nei és Kumar, 2000) bállításával 150 ismétléses bootstrap statisztika támogatottság mellett a Mega 6 program (Tamura és mtsai., 2013) használatával. A genetikai variabilitás paramétereit beleértve a polimorf pozíciók számát ( $S$ ), az összes mutáció számát ( $\eta$ ), a haplotípusok számát ( $H$ ), a haplotípus diverzitást ( $Hd$ ), a nukleotid diverzitást ( $Pi$ ), a nukleotid különbségek átlagos számát ( $K$ ) a DnaSP V.5.10 (Librado és Rozas, 2009) és az ARLEQUIN 3.5 szoftverrel számítottuk (Excoffer és Lischer, 2010). A populációkban lezajlott eseményekre következtetni lehet a haplotípus diverzitás ( $Hd$ ) és a nukleotid diverzitás értékei ( $Pi$ ) alapján (Grant és Bowen, 1998). A  $Hd$  és  $Pi$  kis értékei ( $Hd < 0.5$  és  $Pi < 0.005$ ) azt mutatják, hogy



egy vagy kevés mtDNS vonal által nemrég palacknyak-hatás<sup>5</sup> vagy alapítói-hatás<sup>6</sup> zajlott le a populációban; nagy  $Hd$  és kis  $Pi$  érték ( $Hd > 0.5$  és  $Pi < 0.005$ ) jelzi, hogy a populációban a palacknyak-hatást egy gyors populáció növekedés és mutációk felhalmozódása követte; kis  $Hd$  és nagy  $Pi$  érték ( $Hd < 0.5$  és  $Pi > 0.005$ ) elágazást jelent a földrajzilag felosztott populációk között; nagy  $Hd$  és  $Pi$  érték ( $Hd > 0.5$  and  $Pi > 0.005$ ) nagy és stabil populációt jelez hosszú evolúciós történettel vagy másodlagos kapcsolatot eltérő leszármazású egyedekkel (Grant és Bowen, 1998).

A törzsfák készítéséhez a szekvenciák illesztésénél a ClustalW algoritmust (Thompson és mtsai., 1994) használtuk, amely a MEGA 6 (Tamura és mtsai., 2013) programcsomagba van integrálva. A törzsfákat a Maximum Likelihood (ML), Maximum Parsimony (MP) és Neighbor-Joining (NJ) statisztikai becslésekkel készítettük a Mega 6 (Tamura és mtsai., 2013) programcsomag felhasználásával. A NJ (Saitou és Nei, 1987) törzsfá a p-distance módszer (Nei és Kumar, 2000) beállításával készítettük, míg a MP becslés az SPR (Subtree-Pruning-Regrafting) algoritmus (Nei és Kumar, 2000) alapján a NJ genetikai becslés heurisztikus beállításával. A ML elemzéshez a legjobban illeszkedő szubsztitúciós modell a HKY+G modell (Hasegawa és mtsai., 1985), amelynek megállapítására a JModelTest 2 V2.1.10. (Darriba és mtsai., 2012) programcsomagot használtuk. A törzsfaelágazások statisztikai támogatottságát az 1000 ismétléses „rapid bootstrap” analízis (Felsenstein, 1985) beállításával biztosítottuk mindegyik elemzésnél. Az előbb említett becslések mellett Bayes-alapú analízist is készítettünk, szintén a JModelTest 2 program által számított HKY+G (Hasegawa és mtsai., 1985) szubsztitúciós modell beállításával a BEAST V.2.4.8. Software (Bouckaert és mtsai., 2014) programcsomaggal. A program bayesi parszimónia statisztikán alapszik és MCMC módszert (Gelfand és Smith, 1990) használ, amely több lehetséges modellből választja ki a megfelelőt PAUP módszer segítségével (Posada és Crandall, 1998).

---

<sup>5</sup> Fogalom meghatározása:

A genetikai sodródás (a populáció genetikai összetételének, allélgyakoriságának véletlen hatására bekövetkező változása) három eltérő körülmény között történhet meg. Az egyik ilyen a palacknyak-hatás, amikor a megfelelő genetikai változatossággal rendelkező populáció létszáma valamilyen külső hatásra átmenetileg erősen lecsökken (=palacknyak), ezáltal a gényakoriság megváltozik és egyes allélok eltűnhetnek (Mátyás, 2002)

<sup>6</sup> Fogalom meghatározása:

A genetikai sodródás (ld.5. lábjegyzet) három eltérő körülmény között történhet meg. Az egyik ilyen az alapítói-hatás, amikor a hangsúly az új populáción van, amit egy új élőhelyen kisszámú egyed hoz létre, ezek pedig nagy valószínűséggel nem fogják hordozni az eredeti populáció minden allélváltozatát. Gyakran vezethet fajképződéshez (Mátyás, 2002).

### 3.4. Ökológiai paraméterek vizsgálatának módszere

#### 3.4.1. Ökológiai paraméterek vizsgálata juvenilis fejlődési stádiumokra vonatkozóan

A kezelések indító lépéseként az izolált és biotípusonként (L1, L2, T) szelektált *T. tabaci* kolóniákból véletlenszerűen kiválasztott nőtény egyedeket izoláltunk egyesével 2 ml-es ürtartalmú átlátszó mikrocentrifuga-csővekbe (VWR Collection, SuperClear termékcsalád). A vizsgálatokat Li és mtsai. (2014a) módszere alapján végeztük. Közvetlenül a nőtény imágók izolálását megelőzően az adott kezelésnek megfelelő friss növényi levélkorongokat (bab, káposzta, dohány) lyukasztottunk a mikrocentrifuga-cső kupakjába (a kupak belső felületén lévő perem segítségével), amely egyszerre táplálékként és tojásrakó közegként is szolgált. Azoknál a kezeléseknél, ahol vöröshagyma volt a növényi táplálék, nem levélkorongokat, hanem 5x5 mm-es zöld kettévágott levéldarabokat helyeztünk a mikrocentrifuga-csővekbe. Az izolált nőtényeket ezt követően 12 óránként új csőbe raktuk át óvatosan nedves ecsettel, hogy a kezeléshez a tojásokat és a lárvákat összegyűjthessük. Minden levélkorongot a nőtény tripszek átrakását követő 3 napon belül átvizsgáltunk alsó megvilágítással is rendelkező Alpha NSZ-606 (Ningbo Yongxin Optics Co., Ltd., Ningbo, Kína) valamint Zeiss Stemi 2000 (Carl Zeiss AG, Oberkochen, Németország) típusú sztereomikroszkópokkal és hozzá rögzített Alpha LED Vario 80 kör-led (Ningbo Yongxin Optics Co., Ltd., Ningbo, Kína) fényforrással, hogy a lerakott tojások számát pontosan ismerjük. A nőtények 12 óránkénti átrakása, szükség esetén pótlása a tenyészetekből addig zajlott, amíg a kezeléshez tervezett számú ismétlés (legalább 50 olyan statisztikailag értékelhető ismétlés növényenként és biotípusonként, amelyknél a teljes posztembrionális fejlődés és az imágó teljes élettartama végigkövethető és természetes mortalitással zárult) vagyis lárva rendelkezésünkre nem állt. Amint a kezeléseket indító nőtény tripszek révén elegendő számú tojás összegyűlt, az egyedeket a molekuláris ellenőrzésig alkoholban elöltük és tároltuk. A levélkorongokba rakott tojások kelését és egyúttal a lárvák kikelését, a fejlődési adatok lehető legpontosabb megismerése végett 12 óránként ellenőriztük, reggel 6 és este 18 órai kezdettel. A 12 óránkénti ellenőrzések alkalmával a tojásokból kelő friss (még áttetsző testű) lárvákat egyesével új mikrocentrifuga-csővekbe helyeztük ecsettel a fiatal lárvák megsértése nélkül, hogy a továbbiakban a fejlődésük nyomon követhető legyen. Ha a kezelések során emberi hibából vagy balesetből származó sérülés érte a lárvát, azonnal ki lett zárva a kezelésből, hogy a természetes mortalitásra semmilyen külső tényező ne gyakorolhasson hatást. A lárvák fejlődését továbbra is 12 óránkénti ellenőrzésekkel végeztük, hogy a különböző fejlődési stádiumok nyomon követhetőek legyenek. A fejlődési szakasz megállapítását a lárváknál a levedlett lárwabőr (8. ábra) megkeresésével végeztük, az előnimfa, nimfa és imágó stádiumoknál pedig a jellegzetes morfológiai bélyegek alapján. Amennyiben szükséges volt a levélkorongokat cseréltük, hogy a tripsz egyedek mindig friss

táplálékhoz juthassanak. Minden egyes mikrocentrifuga-cső, azaz tripsz lárva egyedi azonosító kódot kapott, ami által utólagosan a lárva származása, az egymást követő napok és korongok száma és egy lárva teljes élethossza követhetővé vált. A tojás lerakásának, kelésének és a lárvák vedlésének, mortalitásának és imágóvá alakulásának időpontjait pontosan feljegyeztük (perc pontossággal) a napi kétszeri ellenőrzések során.

Nem elhanyagolandó része a különböző kezeléseknél, hogy a felhasznált levélkorongok minden kezelésnél (a vöröshagyma kivételével) a nagyobb erek által határolt levélrészekből származtak, amelyek tulajdonságai nem gátolják a kísérlet megvalósíthatóságát. A túlságosan vékony levelek, amelyek közvetlen a levelek széléből származnak, nem feltétlen alkalmasak



**8. ábra** A *T. tabaci* táplálkozó lárájának levedlett lárvaőrre. (Fotó: Varga Á. 2016)

a tojások kifejlődése szempontjából, mivel a filloszféra mikroklímátikus hatása nem tud eléggé érvényesülni, ami az embrió életben maradását kedvezőtlenül befolyásolhatja. A túlságosan vastag levélkorongok, pedig a mikrocentrifuga-cső falán áteső fény által túlságosan sok nedvességet párologtatnak el, aminek hatására párakicsapódás, páracsepp jelenhet meg a mikrocentrifuga-cső belső felületén. A fejlődő tripszek azonban megfulladhatnak az összegyűlő páracseppek miatt, ami hamis mortalitási eredményt okozhat. Ezért a megfelelő méretű (8 mm átmérőjű és legfeljebb 2 mm vastagságú) levélkorongok használata alapvetően befolyásolta a kísérletek eredményességét.

### 3.4.2. Ökológiai paraméterek vizsgálata a kifejlett egyedeknél

A kifejlett imágó stádiumot elérő egyedeket a fajra jellemző nemi dimorfizmus alapján elkülönítetten kezeltük a következők szerint. Mind a hím, mind a nőstény egyedeket új levélkorongra helyeztük. A hímeket életük végéig már 24 óránként ellenőriztük és szükség esetén új levélkorongot biztosítottunk a számukra. A nőstény egyedeket ezzel szemben (az L1- és T-biotípusnál) a kifejlődésüket követő 12 órára összezárva pároztattuk új mikrocentrifuga-csőben. A megtermékenyítésre kiválasztott hím egyedeknél külön figyeltünk arra, hogy az egy mikrocentrifugacsőbe kerülő hím és nőstény egyed eltréző nőstény utóda legyen.

#### Érés táplálkozás vizsgálata:

A továbbiakban a nőstény egyedeket az első tojás lerakásáig 12 óránként raktuk át új mikrocentrifuga-csőbe a pontos érési táplálkozás időtartamának megállapításához. Az első tojások megtalálását követően életük végéig a továbbiakban 24 óránként helyeztük új levélkorongot tartalmazó mikrocentrifuga-csőbe a kifejlett nőstényeket.

### Tojásrakási időtartam és a fekunditás vizsgálata:

Az érési táplálkozást követően kezdetét vette a tojásrakási időszak, ami így az első lerakott tojástól számolható az utolsó lerakott tojás időpontjáig. Az egyes egyedek teljes élettartama során, minden levélkorongot ellenőriztünk, mennyi tojás található a szövetbe süllyesztve, így megállapítható a teljes élethossz során lerakott tojások száma, a fekunditás. A kifejlett nőtény természetes mortalitási időpontját szintén feljegyeztük, így megállapítható az egyedek teljes élettartama az imágóvá vedlés és a mortalitás idejének különbsége alapján.

### **3.4.3. Ivararány dinamikájának és a tojások mortalitásának vizsgálati módszere**

A nőtények által lerakott tojások számának vizsgálatát követően a tojások mortalitásának megállapításához és az adott tápnövényen kialakult ivararány megfigyeléséhez továbbra is napi rendszerességgel ellenőriztük a levélkorongokba helyezett tojások kelését az előző pontokban ismertetett paraméterek vizsgálata mellett. A folyamatosan kelő tojásokból az első vagy legfeljebb második stádiumú lárvákat 70 %-os alkoholban előltük, hogy az ivararány azonosítást (szexálást) a nőtény imágók egész élettartama során elvégezhessük. A ki nem kelt tojások, pedig a mortalitási vizsgálathoz szolgáltatották az adatot.

Az alkoholban eltárolt lárvák előkészítését a morfológiai bélyegeken alapuló azonosításhoz a következőképpen végeztük. A preparálandó lárvákat Gilson™ Pipetman™ mikropipetta (Thermo Fisher Scientific, Litvánia) segítségével egy előkészített tárgylemezre (standard 76x26 mm-es üveg tárgylemez) helyeztük, ahonnan Berlese-oldatba mártott bonctű segítségével a lárvákat egy másik tárgylemezre cseppentett Berlese-oldatba ágyasztuk hát-hasi pozícióban. Utolsó lépésként pedig fedőlemezt (18x18 mm-es üveg) raktunk az oldatba helyezett lárvákra. A preparálás során fénymikroszkópot használtunk a preparálandó lárvák számának ellenőrzéséhez. Egy tárgylemezre három fedőlemezt helyeztünk és minden fedőlemez alá egy mikrocentrifuga-csőben tárolt lárva mennyiséget (azaz egy korongról kikelt összes lárvát) preparáltuk, kivéve, ha egy korongról több mint 10 tojás kelt ki. A preparált lárvákat tartalmazó tárgylemezek jelölése megegyezett a kezelésből származó levélkorongokat tartalmazó mikrocentrifuga-csövek jelölésével, amelyek a feljegyzések alapján pontosan visszakövethetőek voltak. A preparátumokat a határozhatóság érdekében legalább két hétig 56°C-on Ecocell MMM 55 (Medcenter Einrichtungen GmbH, Németország) szárítószekrényben szárítottuk.

A szexálás Vierbergen és mtsai. (2010) által publikált lárvahatározó kulcs alapján végeztük. Mivel az előnimfa és nimfa stádium ivari elkülönítésére nem áll rendelkezésre határozó kulcs, ezért a táplálkozó fejlődési alakok alkoholban történő megőrzése volt a vizsgálat előfeltétele. A preparátumokat Leica DM LB (Leica Microsystem, Németország) típusú

fénymikroszkóppal identifikáltuk. A szexálás első lépése a lárva fejlődési stádiumának meghatározása. Ez történhet az előtoron (pronotumon) található szőrök (szeták) számának megállapításával. Ha az előtor háti (dorzális) oldalán 6 pár található (melyek a D1-D2-D3-D4-D5-D7-es szőrök, de a D6-os hiányzik), L1-es stádiumú a lárva. Abban az esetben, ha az előtor háti oldalán 7 pár található (melyek a D1-D2-D3-D4-D5-D6-D7-es szőrök), L2-es stádiumú a lárva. Az L2-es lárva D6-os pozícióban elhelyezkedő szőre enyhén oldalvást (laterálisan) helyezkedik el a többihez képest, így könnyen elkülöníthető az L1-es lárva 6. szőr párjától. A lárva fejlődési stádium megállapításának másik módja a potroh hasi oldalán (ventrálisan) található szőrök száma alapján lehetséges. A lárva hasi oldalán vizsgálandó szőrök a potroh ventrális oldalán, az első potrohszelvénytől a nyolcadikig helyezkednek el. L1-es a lárva, ha a hasi oldalon egy pár szőr (V1) található szelvényenként, fej-potrohvég irányú lefutással. L2-es a lárva, ha a hasi oldalon 3 pár szőr (V1-V2-V3) található szelvényenként.

A lárvastádium ismeretében a 9. potrohszelvényen található szőrök számának megállapításával meghatározható a lárva neme. Ha az L1-es lárva 9. potrohszelvényén dorzálsan és poszteromarginálisan 2 pár szőr (D1-D2), továbbá ventrálisan poszteromarginálisan 1 pár szőr (V3) található (együttesen 3 pár szőr a lárva kültakaróján), akkor az egyes stádiumú lárva nőtény. Ha az L1-es lárva 9. potrohszelvényén dorzálsan és poszteromarginálisan 2 pár szőr (D1-D2) valamint ventrálisan is 2 pár szőr (V1-V3) található (összesen 4 pár), akkor az első stádiumú lárva hím. Ha az L2-es lárva 9. potrohszelvényének háti oldalán poszteromarginálisan 2 pár szőr (D1-D2) és hasi oldalán poszteromarginálisan 2 pár szőr (V1-V3) helyezkedik el (összesen 4 pár), a második stádiumú lárva nőtény. Ha az L2-es lárva 9. potrohszelvényén dorzálsan és poszteromarginálisan 2 pár szőr (D1-D2) valamint ventrálisan és poszteromarginálisan 3 pár szőr (V1-V2-V3) található (összesen 5 pár), a második stádiumú lárva hím.

#### **3.4.4. Az ökológiai paraméter vizsgálatok abiotikus körülményei**

Az ökológiai paraméterekre vonatkozó kísérleteket  $23\pm 1^\circ\text{C}$ -on, 70 %-os relatív páratartalom és hosszú nappalos fényviszonyok, 16 órás megvilágítás és 8 órás sötét periódus biztosítása mellett végeztük Sanyo MLR-352H (Panasonic Corporation, Osaka, Japán) típusú növénynevelő klímakamrában.

### 3.5. Vizsgálatok során alkalmazott statisztikai módszerek

Statisztikai kiértékelést az ökológiai-paraméterekre vonatkozó összehasonlító vizsgálatoknál és az ivararány dinamikájának vizsgálatára végeztünk.

Az élettábla paramétereknél a különböző stádiumok kifejlődéséhez szükséges időtartamok és a kifejlett egyedekre jellemző paraméterek összehasonlítására háromtényezős blokkos elrendezésű ANOVA tesztet használtunk: ahol az egyik tényező a biotípus (L1, L2, T); a másik az ivar (hím, nőstény, hímnőstény, nem ismert); a harmadik a tápnövény (bab, káposzta, hagyma, dohány); míg a blokkokat a különféle kezelések indításakor a megfelelő tenyészetekből véletlenszerűen kiválasztott és izolált nőstények alkották, akiknek az utódait vizsgáltuk a különféle kezelések során. Az ivar tényezők között szereplő „nem ismert” kategória alatt, azon egyedeket értjük, amelyek a juvenilis fejlődés során elpusztultak, ezért nem tudjuk, hogy nőstények vagy hímek voltak az arrhenotok szaporodás miatt. Az összehasonlításokat IBM SPSS 25 programcsomagok segítségével 95 %-os szignifikancia szinten végeztük.

A statisztikai vizsgálatokat megelőzően a reziduumok eloszlását Kolmogorov-Smirnov és Shapiro-Wilk teszttel ellenőriztük ( $p > 0,05$ ), továbbá ahol szükséges volt a változók normalizálásának céljából ln-transzformációt végeztünk (tojások kelése, lárva 1, lárva 2, előnimfa, nimfa, teljes fejlődés, érési táplálkozás, tojásrakás időtartama esetében). Amennyiben a Kolmogorov-Smirnov és Shapiro-Wilk teszt szignifikáns volt, úgy a normalitást a ferdeség és csúcsosság vizsgálatával fogadtuk el mivel ezek abszolútértéke 1 alatt volt. A szórás-homogenitást Levene-teszttel ellenőriztük ( $p > 0,05$ ) és ahol sérült a feltétel, ott Games-Howell post hoc tesztet, ahol teljesült Tukey post hoc tesztet végeztük a páronkénti összehasonlításokat. A becült átlagok (fejlődési időtartamok, érési táplálkozás- és tojásrakás időtartama) kiszámítása minden esetben az eredeti, nem transzformált adatok alapján történt.

Az ökológiai paraméterek vizsgálata során a túlélésre végzett statisztikai elemzéseknél Marascuillo-tesztet használtunk. A Marascuillo-teszt valamely jellemző több alapsokaságbeli arányainak (páronkénti) összehasonlítására szolgál. Próbastatisztikája a mintából becült arányok különbségének abszolútértéke:  $p_i - p_j$ , a kritikus érték pedig a  $\chi^2$ -eloszlás és az arányok felhasználásával  $\chi^2_{1-\alpha, k-1} \cdot [(p_i \cdot (1-p_i)/n_i + p_j \cdot (1-p_j)/n_j)]^{1/2}$ . Amennyiben a próbastatisztika értéke ennél nagyobb, szignifikáns eltérést állapíthatunk meg a kérdéses alapsokaságbeli arányok között (Marascuillo és Serlin, 1988). Az ivararány vizsgálatára egymintás Z-tesztet használtunk.

A *T. tabaci* fajkomplex szekvencia adatainak főkomponens analízisét (PCoA) az Rstudio v.0.99.903 (RStudio) szoftverben írható parancssorok (szkriptek) alapján végeztük.

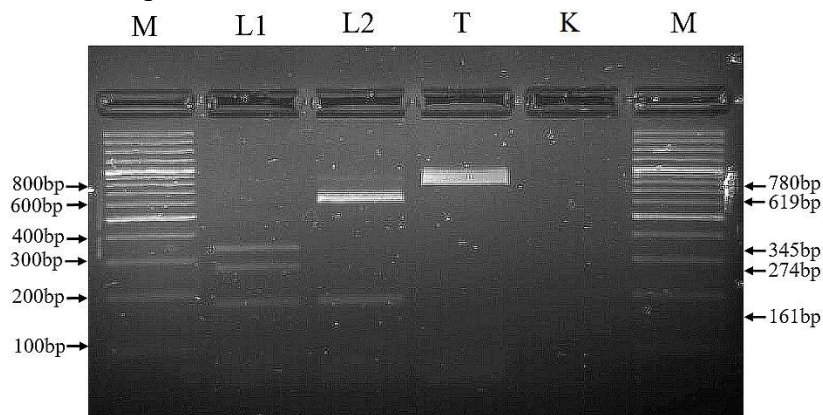
## 4. EREDMÉNYEK

### 4.1. A *Thrips tabaci* fajkomplex azonosítása molekuláris módszerrel

#### 4.1.1. A *Thrips tabaci* fajkomplex azonosítása CAPS módszerrel

A PCR reakció során keletkezett 780 bp hosszúságú termékeket kétféle restrikciós endonukleázzal (PsuI és PsyI) hasítottuk. Ha mindkét enzim elhasítja a PCR terméket, akkor a minta L1-biotípusú, amennyiben csak az egyik (PsyI) enzim hasít, akkor a minta L2-biotípusú és ha egyik enzim sem hasít, akkor a minta T-biotípusú (10. ábra).

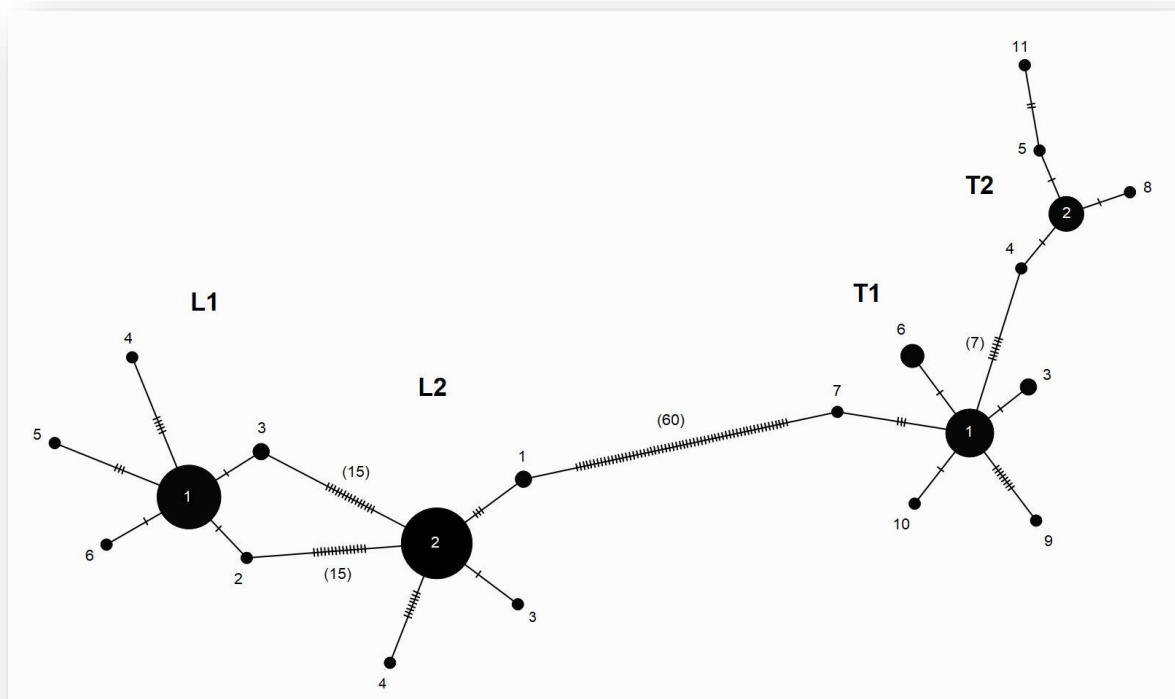
**10. ábra** A *T. tabaci* fajkomplex biotípusainak hasítási mintázata 2,5 %-os agaróz gélben futtatva. A képen látható jelölések magyarázata: M – 100 bp méterű DNS létra (marker); L1 – L1-biotípus; L2 – L2-biotípus; T – T-biotípus; K – kontroll, steril vízzel töltött zseb.



A CAPS markerral azonosított minták egy jól elkülönülő hasítási mintázatot mutatnak a *T. tabaci* eddig ismert biotípusainál. A CAPS marker használata által a 116 db tripsz egyedből 41 db sorolható a póréghagyma-specialista telitok csoportba (L2), 36 db a póréghagyma-specialista arrhenotok csoportba (L1) és 39 db a dohány-specialista arrhenotok csoportba (T) (10. táblázat). A minták azonosítását nem csak a CAPS markerral végeztük el, hanem a CAPS marker eredményének validálásaként az összes mintát elküldtük szekvenálásra is. A szekvenciák genetikai elemzésének eredményei megerősítették a szakirodalomból ismert három monofiletikus klád létezését (11. és 12. ábra). A CAPS markerrel és a szekvenciák alapján elvégzett azonosítás mind a 116 minta esetében megegyező eredményt adott (10. táblázat). A marker validálását követően az ökológiai paraméterek vizsgálatához izolált 1166 db tripsz nőtény egyed azonosítását a CAPS markerral végeztük a továbbiakban.

#### 4.1.2. A *Thrips tabaci* fajkomplex szekvencia alapú azonosítása és genetikai diverzitása

A 116 db *T. tabaci* egyed molekuláris azonosítását a 740 bp hosszúságú szekvenciák elemzésével végeztük (9.2. melléklet), hogy a szekvencia elején és végén található direkt szekvenálásból eredő pontatlanságokat kiszűrjük. A haplotípus-hálózati térkép alapján két fő csoportra oszthatóak a szekvenciák. Az egyik fő csoport a pórégyma-specialista csoport (L-betűvel jelölve), amely két kisebb alcsoportra ágazik, mint az arrhenotok (L1) és telitok (L2) alcsoport. A másik fő csoport a térképen a dohány-specialista csoport (T-biotípus), amely arrhenotok és az eddigi kutatási eredményekhez képes szintén kétfélele ágazik, létrehozva az arrhenotok T1- és T2 csoportot, amelyet a Brunner és mtsai. (2004) munkáját követve a gazdanövény alapján neveztünk el (11. ábra).



**11. ábra** A *T. tabaci* fajkomplex 116 egyedének szekvenciája alapján készített haplotípus-hálózati térkép. A haplotípusokat jelző körök mérete a szekvenciák számával arányos. A fekete körökben illetve a körök mellett feltüntetett számok a biotípusonként előforduló haplotípusok számát jelölik. A haplotípusokat összekötő vonalakon feltüntetett merőleges vonalak a nukleotid szubsztitúciót (mutációt) mutatják.

A genetikai elemzés és a haplotípus-hálózati térkép alapján 21 különböző haplotípust azonosítottunk a szekvenciák között. Az L- és T-csoport közötti különbséget 60 db SNP okozza, míg az L-csoporton belül ez a szám 15 és a T-csoporton belül 7 SNP mindösszesen. A nukleotid eltérések révén 6 haplotípus található az arrhenotok pórégyma alcsoportban (L1), 4 haplotípus a telitok pórégyma alcsoportban (L2), 6 a dohány-specialista arrhenotok (T1) és 5 a szintén



dohány-specialista arrhenotok alcsoportban (T2). A haplotípusokat reprezentáló szekvenciákat feltöltöttük az NCBI adatbázisába *MH782433-MH782453* azonosító kódokkal.

A szekvenciákban összesen 106 nukleotid pozícióban találtunk SNP-eket (14,32 %) (9. táblázat), amelyek 21 esetben eredményeznek aminosav változást. A 21 mtCOI haplotípus közötti variábilis nukleotidok elhelyezkedését a konszenzus táblázatban foglaltuk össze (9. táblázat). Főleg három haplotípusnál fordult elő aminosav változás: az L2-haplotípus-4, L1-haplotípus-4 és T-haplotípus-9 szekvenciájában. Az L2-biotípusú alcsoporton belül az L2-haplotípus-2 volt a leggyakoribb haplotípus (32 szekvencia tartozik ebbe a haplotípusba), az L1-biotípusú alcsoporton belül az L1-haplotípus-1 a leggyakoribb (30 db szekvencia került a haplotípusba), a T-biotípuson belül a T-haplotípus-1 (17 szekvencia tartozik a haplotípushoz) és T2-biotípuson belül a T-haplotípus-2 (9 szekvencia tartozik a haplotípusba) (11. ábra).

A *T. tabaci* fajkomplex genetikai variabilitását tekintve úgy tűnik, hogy az L1-biotípust palacknyak-hatás vagy alapítói-hatás befolyásolhatta, ahogy az L2-biotípust is, míg a T-biotípus esetében az értékek egy nagy és stabil populációt jeleznek vagy másodlagos kapcsolatot eltérő származásúakkal. A teljes fajkomplex adataira vonatkozóan ugyanazt az eredményt látjuk, mint a T-biotípus esetében (7. táblázat). A biotípusok szekvenciái közötti nukleotid eltérések (8. táblázat) is azt a genetikai szerkezetet mutatják, amelyet a haplotípus-hálózati térkép (11. ábra) és a törzsfák (11. ábra), mivel az L1 és L2-biotípus szekvenciái között kisebb nukleotid eltérés van, mint a T-biotípus és az L-csoport biotípusai között.

**7. táblázat** A *T. tabaci* fajkomplex genetikai diverzitása mtCOI alapján.

Biotípusok	N	S	$\eta$	H	Haplotípusok (egyedik száma)	Hd	Pi	K
L1	36	11	11	6	H1(30), H2(2), H3(1), H4(1), H5(1), H6(1)	0,308	0,00090	0,663
L2	41	12	12	4	H1(2), H2(37), H3(1), H4(1)	0,187	0,00098	0,724
T	39	24	24	11	H1(17), H2(9), H3(2), H4(1), H5(1), H6(4), H7(1), H8(1), H9(1), H10(1), H11(1)	0,758	0,00639	4,731
L1+L2+T	116	106	109	21	-	0,8078	0,04587	33,947

Magyarázat: N – szekvenciák száma; S – polimorf pozíciók száma;  $\eta$  – összes mutáció száma; H – haplotípusok száma; Hd – haplotípus diverzitás; Pi – nukleotid diverzitás, K – nukleotid különbségek átlagos száma

Az ML (12. ábra), MP (9.3.1. melléklet), NJ (9.3.2. melléklet) és Bayesian (9.3.3. melléklet) statisztikai becsléssel készített törzsfák nagymértékű topológiai hasonlóságot mutatnak, amelynek eredményeit a főkomponens analízis is alátámasztja (13. ábra). A törzsfák készítésekor az NCBI adatbázisában fellelhető referencia mintákkal átfedő régiókat használtuk fel, amely a

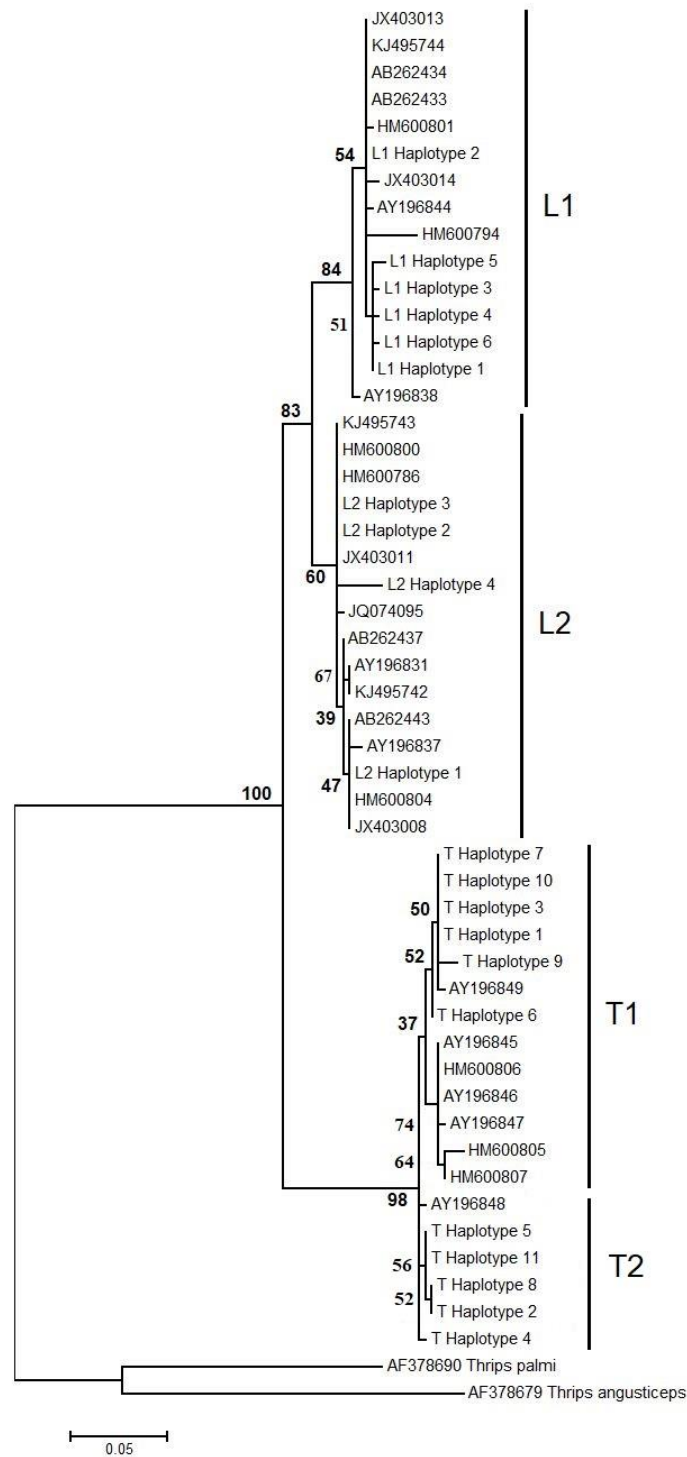
saját 780 bp méretű szakaszok helyett 328 bp méretű szakaszok elemzését tették lehetővé. A törzsfá topológiája hasonlít a haplotípus-hálózati térkép felépítéséhez és a szekvenciák négy monofiletikus kládot alkotnak, melyeket L1-, L2-, T1- és T2-kládnak neveztünk el a gazdanövény preferenciát alapul véve, amelyet Brunner és mtsai. (2004) javasoltak. Az L-klád és a T-klád is kettéágazik két kisebb alcsoportra. A hazai vöröshagymáról származó arrhenotok minták az amerikai, európai, iráni és japán referencia mintákkal mutatnak nagy hasonlóságot és alkotnak egy kládot, amelyet L1-ként jelöltünk (12. ábra).

**8. táblázat** A haplotípusok nukleotid szekvenciáinak páronkénti összehasonlítása. Kék színnel a számított nukleotid távolságok szórásai vannak feltüntetve.

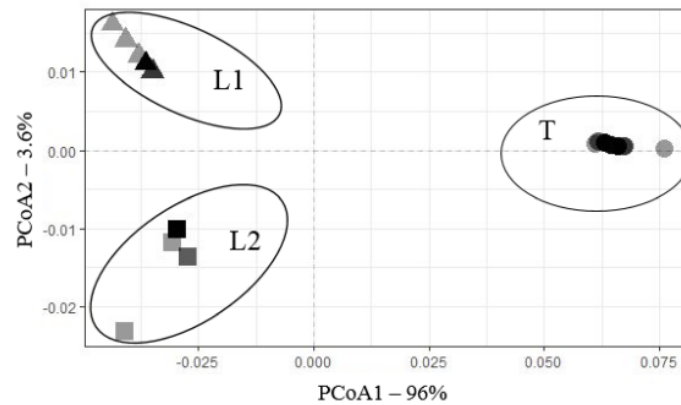
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
1	L1-Haplotype_1		0,001	0,001	0,003	0,002	0,001	0,006	0,005	0,005	0,006	0,011	0,010	0,011	0,010	0,010	0,011	0,010	0,010	0,011	0,011	0,011
2	L1-Haplotype_2	0,001		0,002	0,003	0,003	0,002	0,006	0,005	0,005	0,006	0,011	0,010	0,011	0,010	0,010	0,011	0,010	0,010	0,011	0,011	0,011
3	L1-Haplotype_3	0,001	0,003		0,003	0,003	0,002	0,006	0,005	0,005	0,006	0,011	0,010	0,011	0,010	0,010	0,011	0,010	0,010	0,011	0,011	0,011
4	L1-Haplotype_4	0,007	0,008	0,008		0,003	0,003	0,007	0,006	0,006	0,007	0,012	0,011	0,012	0,011	0,011	0,011	0,011	0,011	0,012	0,012	0,011
5	L1-Haplotype_5	0,004	0,005	0,005	0,011		0,003	0,006	0,006	0,006	0,006	0,011	0,010	0,011	0,010	0,010	0,011	0,011	0,011	0,012	0,011	0,011
6	L1-Haplotype_6	0,001	0,003	0,003	0,008	0,005		0,006	0,005	0,005	0,006	0,011	0,010	0,011	0,010	0,010	0,011	0,011	0,011	0,012	0,011	0,011
7	L2-Haplotype_1	0,026	0,024	0,024	0,032	0,030	0,027		0,002	0,003	0,004	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010
8	L2-Haplotype_2	0,022	0,020	0,020	0,028	0,026	0,023	0,004		0,001	0,003	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010
9	L2-Haplotype_3	0,023	0,022	0,022	0,030	0,027	0,024	0,005	0,001		0,004	0,010	0,010	0,011	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010	0,011	0,011
10	L2-Haplotype_4	0,031	0,030	0,031	0,038	0,035	0,032	0,015	0,011	0,012		0,010	0,010	0,011	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010	0,011	0,011
11	T-Haplotype_1	0,092	0,091	0,091	0,099	0,096	0,093	0,085	0,086	0,088	0,097		0,004	0,001	0,003	0,004	0,001	0,002	0,004	0,004	0,001	0,005
12	T-Haplotype_2	0,091	0,089	0,089	0,097	0,095	0,092	0,084	0,085	0,086	0,096	0,011		0,004	0,001	0,001	0,004	0,004	0,001	0,005	0,004	0,002
13	T-Haplotype_3	0,093	0,092	0,092	0,100	0,097	0,095	0,086	0,088	0,089	0,099	0,001	0,012		0,004	0,004	0,002	0,002	0,004	0,004	0,002	0,005
14	T-Haplotype_4	0,089	0,088	0,088	0,096	0,093	0,091	0,082	0,084	0,085	0,095	0,009	0,001	0,011		0,002	0,004	0,003	0,002	0,005	0,004	0,003
15	T-Haplotype_5	0,089	0,088	0,088	0,096	0,093	0,091	0,082	0,084	0,085	0,095	0,012	0,001	0,014	0,003		0,004	0,004	0,002	0,005	0,004	0,002
16	T-Haplotype_6	0,091	0,089	0,089	0,097	0,095	0,092	0,084	0,085	0,086	0,096	0,001	0,012	0,003	0,011	0,011		0,002	0,004	0,004	0,002	0,004
17	T-Haplotype_7	0,088	0,086	0,086	0,095	0,092	0,089	0,081	0,082	0,084	0,093	0,004	0,012	0,005	0,011	0,014	0,005		0,004	0,004	0,002	0,005
18	T-Haplotype_8	0,092	0,091	0,091	0,099	0,096	0,093	0,085	0,086	0,085	0,097	0,012	0,001	0,014	0,003	0,003	0,014	0,014		0,005	0,004	0,003
19	T-Haplotype_9	0,101	0,100	0,100	0,108	0,105	0,103	0,095	0,096	0,097	0,107	0,011	0,022	0,012	0,020	0,023	0,012	0,015	0,023		0,004	0,006
20	T-Haplotype_10	0,093	0,092	0,092	0,100	0,097	0,095	0,086	0,088	0,089	0,099	0,001	0,012	0,003	0,011	0,014	0,003	0,005	0,014	0,012		0,005
21	T-Haplotype_11	0,092	0,091	0,091	0,099	0,096	0,093	0,085	0,086	0,088	0,097	0,015	0,004	0,016	0,005	0,003	0,014	0,016	0,005	0,026	0,016	

Az L1- haplotípusok (1,3,4,5,6) földrajzi eloszlása alapján viszont nem fednek át a többi országból származó mintákkal az L1-haplotípus 2-es minta kivételével, mintegy különálló földrajzi alcsoportot alkotnak a referencia mintákhoz képest. Az hazai káposztáról és dísznövényekről gyűjtött telitok minták a hasonlóan telitok szaporodású amerikai, görögországi, iráni, kínai és japán mintákkal mutatnak átfedést. Ezt a csoportot L2-ként jeleztük (12. ábra). A nemzetközi adatbázisban nem található sok T-biotípusú referencia szekvencia, mivel kizárólag Brunner és mtsai. (2004) gyűjtöttek európa néhány országából mintákat valamint Fekrat és mtsai. (2010) találtak Iránban T-biotípusú egyedeket. Ezért a fajkomplexen belül ennek a biotípusnak ismert a legkevésbé a genetikai szerkezete. A magyarországi és a nemzetközi minták egy csoportba kerültek, mégis a szekvenciák átfedése alapján olyan mértékű különbségek mutatkoznak csoporton belül, amelyek alapján a T-biotípus két új alcsoportra különült el, melyeket T1 és T2-nek nevezünk el. A T1-es alcsoportban a hazai minták közül a T1-haplotípus 1,3,6,7,9,10-es szekvenciái mutatnak nagyobb átfedést egy görögországi mintával, azonban a többi iráni, svájci és görögországi minta földrajzi elkülönülést jelez. A T2-es alcsoport szinte kizárólag hazai szekvenciákat tartalmaz. Kizárólag egyetlen görögországi mintával mutat nagyobb átfedést, ami azt jelzi, hogy hazánkban több új haplotípust is találtunk a nemzetközi adatokhoz képest, amelyek eltérést jeleznek a T1-es alcsoportban lévő referencia mintákhoz képest (12. ábra).





**12. ábra** A *T. tabaci* fajkomplex törzsfája 328 bp méretű mtCOI szakaszok alapján. A törzsfá Maximum Likelihood statisztikai becslés alapján HKY+G szubsztitúciós modellel készült 1000 ismétléses „rapid bootstrap” statisztikai támogatottság mellett, MEGA 6 (Tamura és mtsai., 2013) programmal. A statisztikai támogatottság értékei az elágazások mellett láthatóak. *Thrips palmi* (AF378690) és *Thrips angusticeps* (AF378679) csoporton kívüli fajokként szolgálnak. A nemzetközi adatbázisból származó összehasonlító szekvenciák a hivatkozási számuk feltüntetésével szerepelnek. A mérce 100 karakterre eső 5 szubsztitúciónak megfelelő ághosszat jelöl.



**13. ábra** A főkomponens analízis eredménye a 740 bp hosszúságú szekvenciák alapján. „Pairwise distance matrix” számítások Tamura és Nei (1993) modell alapján készültek. Az Y- és X-tengelyek 96 % és 3,6 % variabilitást mutatnak. A különböző biotípusú szekvenciákat eltérő alakzatok jelölik: a körök jelzik a T-biotípusba sorolható szekvenciákat, négyzet alakú jelölés az L2-biotípust, háromszögek az L1-biotípust jelölik. A jelöléseknél látható sötétebb tónus több hasonló szekvencia csoportosulását jelzi.

A szelektált laboratóriumi tenyésztéseinkből izolált 116 db *T. tabaci* egyed szekvencia adataiból (9.2. melléklet) generált haplotípusok genetikai elemzése és törzsfa topológiája megerősíti a CAPS marker használata során kapott hasítási mintázat eredményeit (10. táblázat). A 116 tripsz egyed szekvencia alapú vizsgálatával erősítettük meg a CAPS marker megbízhatóságát, ezért a további vizsgálatokban már nem volt szükség külön a mtCOI szekvencia alapú ellenőrzésére a biotípusok azonosításához.

**10. táblázat** A CAPS marker hasítási mintázatának összevetése a genetikai elemzések eredményével a 116 db *T. tabaci* mintánál.

Vizsgált <i>T. tabaci</i> egyedek száma	PCR termékek emésztési eredménye (fragmentumok száma)	Haplotípus szám	Genetikai elemzés eredménye (biotípus)
1-2	2	1	L2
3-39	2	2	L2
40	2	3	L2
41	2	4	L2
42-72	3	5	L1
73-74	3	6	L1
75	3	7	L1
76	3	8	L1
77	3	9	L1
78	3	10	L1
79-80	1	11	T
81-106	1	12	T
107-108	1	13	T
109	1	14	T
110	1	15	T
111	1	16	T
112	1	17	T
113	1	18	T
114	1	19	T
115	1	20	T
116	1	21	T

## 4.2. A *Thrips tabaci* fajkomplex ökológiai paramétereinek vizsgálata

### 4.2.1. Az vizsgálatokhoz felhasznált tripszek molekuláris azonosítása

Az ökológiai paraméterek vizsgálataiban során a szelektált *T. tabaci* laboratóriumi tenyészetekből összesen 1166 db tripsz egyedet izoláltunk a vizsgálatokhoz, amelyekből 767 db nőtény utódait használtuk fel. Ezért ezeknek a nőtény tripszeknek a molekuláris azonosítását végeztük el egyesével a 4.1.-es pontban ismertetett módszerrel. A CAPS marker lehetővé tette a tripszek biotípusonkénti azonosítását és kizárólag az egyértelműen azonosított biotípusú egyedek utódait használtuk fel a statisztikai elemzések során.

### 4.2.2. Túlélési paraméterek összehasonlítása

#### 4.2.2.1. Tojások túlélése

A *T. tabaci* fajkomplex biotípusai közül a T-biotípus nőtényei által lerakott tojások keltek ki a legnagyobb számban babon, míg az L1- és L2-biotípus között nem tapasztaltunk szignifikáns eltérést (11. táblázat). Káposztán mindegyik biotípus között szignifikáns különbséget figyeltünk meg és az L1-biotípus lerakott tojásaiból fejlődött ki a legtöbb első stádiumú lárva, amelytől nem sokkal maradt el az L2-biotípusú tojások túlélése. Vöröshagymán az L1- és L2-biotípusú nőtények által a levélkorongokba helyezett tojások statisztikailag azonos számban fejlődtek első stádiumú lárvává. A póréhagyma-specialista biotípusok tojásaihoz hasonlítva a T-biotípus nőtényeinek tojásaiban az embriók szignifikánsan kisebb számban voltak képesek kikelni és lárvává fejlődni (11. táblázat). Az L1- és L2-biotípusú tenyészetekből izolált egyedek dohány levélkorongokra helyezve maximum 5 napon belül elpusztultak a vizsgált 50-50 nőtény esetében. Az L1-es biotípus dohányon mindösszesen kilenc tojást rakott le, melyek nem voltak képesek kikelni, azonban az L2-biotípus harmincegy lerakott tojásából huszonkettő kikelt (70,9 %-os túlélés). A kikelt első stádiumú lárvák viszont legfeljebb két napon belül elpusztultak a dohány levélkorongokon, ezért nem volt lehetséges az L1- és L2-biotípusok további vizsgálata.

**11. táblázat** A *T. tabaci* fajkomplex biotípusainak nőtényei által lerakott tojások túlélési adatai [átlagérték (%) mintaelemszám (n)] háromféle növényen 23±1°C-on.

<i>T. tabaci</i> fajkomplex biotípusai	Táplálék			
	Bab	Káposzta	Hagyma	Dohány
L1	89 (1647) a	98 (3838) c	90 (1430) b	
L2	85 (379) a	95 (6037) b	93 (933) b	
T	95 (2031) b	84 (307) a	47 (898) a	97 (1809)

Magyarázat: Az L1- és T-biotípusok esetében a nemeket összevontan kezelve elemeztük és jelenítettük meg a táblázatban. A betűkódok a különböző gazdanövényeken belül a biotípusok összehasonlítását jelölik. A táblázatban feltüntetett eltérő betűkódokkal jelölt értékek szignifikáns különbséget mutatnak (Marascuillo  $p < 0,05$ ).



Az L1-biotípus legtöbb tojása káposztán kelt ki, bab és hagyma között viszont nem tapasztaltunk szignifikáns különbséget. Az L2-biotípusnál a vizsgált növények között szignifikáns eltérést figyeltünk meg a tojások kelésénél, káposztán fejlődött ki a legtöbb embrió, amelyet a vöröshagyma és a bab követ csökkenő sorrendben, de 15 %-nál nagyobb mortalitás így sem fordult elő (12. táblázat). Kiemelkedően nagy mortalitást tapasztaltunk a hagyma leveleken a T-biotípus tojásainak laboratóriumi vizsgálatakor, amelyet az első stádiumú lárvák összegyűjtéséhez szükséges időtartam jelentős hosszabbodása is alátámaszt (5. táblázat). A dohány és a bab levélkorongok bizonyultak szignifikánsan a legjobbnak a tojások túléléséhez, amelyekhez képest szignifikánsan kevesebb számú tojás kelését figyeltük meg káposztán és hagymán is.

**12. táblázat** A *T. tabaci* fajkomplex biotípusainak nőstényei által lerakott tojások túlélési adatai [átlagérték (%) mintaelemszám (n)] négyféle növényen 23±1°C-on.

Táplálék	<i>T. tabaci</i> fajkomplex biotípusai		
	L1	L2	T
Bab	89 (1647) a	85 (379) a	95 (2031) c
Káposzta	98 (3838) b	95 (6037) c	84 (307) b
Hagyma	90 (1430) a	93 (933) b	47 (898) a
Dohány	0 (9)	71 (31)	97 (1809) c

Magyarázat: Az L1- és T-biotípusok esetében a nemeket összevontan kezelve elemeztük és jelenítettük meg a táblázatban. A betűkódok a különböző biotípusokon belül a vizsgált növények összehasonlítását jelölik. Az L1- és L2-biotípus dohányról származó adatai a kis mintaelemszám miatt nem tettük be a statisztikai elemzésbe. A táblázatban feltüntetett eltérő betűkódokkal jelölt értékek szignifikáns különbséget mutatnak (Marascuillo  $p < 0,05$ ).

#### 4.2.2.2. Juvenilis fejlődési stádiumok túlélése

A *T. tabaci* biotípusok túlélési arányai mindegyik fejlődési stádiumban hasonlóan alakultak káposztán, 10 %-ot meghaladó mortalitást csak a második lárvastádiumban tapasztaltunk az L2-biotípus egyedeinél. A T- és az L2-biotípus egyedeire jellemző volt a jelentősen kisebb túlélés az első és második fejlődési stádiumban különösen a vöröshagymán, azonban az előnimfa és nimfa fejlődési szakaszban a mortalitás csökkent és hasonlóan alakult, mint a másik két biotípusnál. A *T. tabaci* biotípusok túlélésében az előnimfa és nimfa stádiumban csak hagymán tapasztaltunk statisztikailag jelentős eltérést és az inaktív stádiumokra jellemzőbb a nagyobb túlélés, az intenzíven táplálkozó fejlődési stádiumokhoz viszonyítva. Az L1- és T-biotípus lárváinak döntő többsége minden fejlődési fázisban kis mortalitás mellett fejlődött bab levélkorongon. Ezzel szemben az L2-biotípusnál szignifikánsan kevesebb egyed tudott előnimfává vedleni (13. táblázat).

**13. táblázat** A *T. tabaci* fajkomplex posztembrionális fejlődési stádiumainak túlélési adatai fejlődési stádiumonként [átlagérték (%), mintaelemszám (n)] háromféle növényen 23±1°C-on.

Fejlődési stádium	<i>T. tabaci</i> fajkomplex biotípusai	Táplálék		
		Bab	Káposzta	Hagyma
Lárva 1	L1	80 (308) b	96 (239) a	84 (192) c
	L2	57 (261) a	92 (186) a	63 (234) b
	T	90 (287) c	97 (148) a	37 (346) a
Lárva 2	L1	83 (245) b	93 (230) ab	86 (162) c
	L2	59 (148) a	87 (171) a	54 (147) b
	T	91 (248) c	98 (144) b	33 (127) a
Előnimfa	L1	96 (204) a	96 (214) a	96 (139) b
	L2	89 (88) a	90 (149) a	75 (79) a
	T	95 (236) a	96 (141) a	83 (42) ab
Nimfa	L1	94 (195) a	96 (205) a	88 (133) a
	L2	92 (78) a	91 (134) a	78 (59) a
	T	92 (224) a	97 (136) a	74 (35) a

Magyarázat: Az L1- és T-biotípusok esetében a nemeket összevontan kezelve elemeztük és jelenítettük meg a táblázatban. A betűkódok a különböző fejlődési stádiumokon és gazdanövényeken belül a biotípusok összehasonlítását jelölik. A dohány növényt nem tüntettük fel a táblázatban, mivel kizárólag a T-biotípus egyedei tudtak fejlődni rajta, ezért nincs összehasonlításként szolgáló adat az L1- és L2-biotípus egyedeitől. A táblázatban feltüntetett eltérő betűkódokkal jelölt értékek szignifikáns különbséget mutatnak (Marascuillo  $p < 0,05$ ).

Az L2- és T-biotípusoknál a káposzta bizonyult a táplálkozó fejlődési alakok számára a legkedvezőbbnek, míg az L1-biotípusnál nem tapasztaltunk szignifikáns különbséget a táplálékok között. A T-biotípus egyedeinek a dohány és a káposzta bizonyult szignifikánsan jobb tápláléforrásnak a hagymához képest. A prenimfák túlélésében nem tapasztaltunk eltérést az L1- és a T-biotípusnál. Az L2-es biotípusnál szignifikánsan több prenimfa túlélte káposztán a hagymához hasonlítva (14. táblázat).

**14. táblázat** A *T. tabaci* fajkomplex posztembrionális fejlődési stádiumainak túlélési adatai négyféle növényen [átlagérték (%) mintaelemszám (n)] a különböző fejlődési stádiumokban  $23\pm 1^\circ\text{C}$ -on.

Fejlődési stádium	Táplálék	<i>T. tabaci</i> fajkomplex biotípusai		
		L1	L2	T
Lárva 1	Bab	80 (308) a	57 (261) a	90 (287) b
	Káposzta	96 (239) a	92 (186) b	97 (148) c
	Hagyma	84 (192) a	63 (234) a	37 (346) a
	Dohány	-	-	91 (217) bc
Lárva 2	Bab	83 (245) a	59 (148) a	91 (258) b
	Káposzta	93 (230) a	87 (171) b	98 (144) c
	Hagyma	86 (162) ab	54 (147) a	33 (127) a
	Dohány	-	-	91 (197) bc
Előnimfa	Bab	96 (204) a	89 (88) ab	95 (236) a
	Káposzta	96 (214) a	90 (149) b	96 (141) a
	Hagyma	96 (139) a	75 (79) a	83 (42) a
	Dohány	-	-	97(180) a
Nimfa	Bab	94 (195) ab	92 (78) a	92 (224) ab
	Káposzta	96 (205) b	91 (134) a	97 (136) b
	Hagyma	88 (133) a	78 (59) a	74 (35) a
	Dohány	-	-	96 (175) b

Magyarázat: Az L1- és T-biotípusok esetében a nemeket összevontan kezelve elemeztük és jelenítettük meg a táblázatban. A betűkódok a különböző fejlődési stádiumokon és biotípusokon belül a gazdanövények összehasonlítását jelölik. A táblázatban feltüntetett eltérő betűkódokkal jelölt értékek szignifikáns különbséget mutatnak (Marascuillo  $p < 0,05$ ).

A T-biotípus lárvánál bab, hagyma és káposzta növények között szignifikáns különbséget tapasztaltunk, ugyanakkor dohányon a babhoz hasonlóan kismértékű mortalitás mellett fejlődhetnek a lárvák és a nimfák. A nimfa fejlődési stádiumban a növények között az L1- és L2-biotípus egyedei között nem tapasztaltunk statisztikai eltéréseket (14. táblázat).

Babon a táplálkozó és nem táplálkozó fejlődési alakok túlélése között szignifikáns különbséget tapasztaltunk az L1- és L2-biotípusok esetén, mivel a táplálkozó alakok túlélése kisebb volt, mint a nem táplálkozóké. A T-biotípusnál nem figyeltünk meg eltérést, mivel hasonlóan jó a fejlődési alakok túlélése a stádiumok között. Káposztán statisztikai különbség nélkül mindegyik biotípus juvenilis alakjai kis mortalitás mellett tudtak fejlődni, és az aktív és inaktív alakok között sem figyeltünk meg eltérést, mint a babon fejlődők esetében (15. táblázat). A dohány levélkorongokon kizárólag a T-biotípus lárvái tudtak életben maradni és fejlődni kis mortalitással, mivel az L1- és L2-biotípusok számára a dohány nem alkalmas táplálékforrásnak.

**15. táblázat** A *T. tabaci* fajkomplex posztembrionális fejlődési stádiumainak túlélési adatai a vizsgált [átlagérték (%), mintaelemszám (n)] négyféle növényen 23±1°C-on.

Táplálék	Fejlődési stádium	<i>T. tabaci</i> fajkomplex biotípusai		
		L1	L2	T
Bab	Lárva 1	80 (308) a	57 (261) a	90 (287) a
	Lárva 2	83 (245) a	59 (148) a	91 (258) a
	Előnimfa	96 (204) b	89 (88) b	95 (236) a
	Nimfa	94 (195) b	92 (78) b	92 (224) a
Káposzta	Lárva 1	96 (239) a	92 (186) a	97 (148) a
	Lárva 2	93 (230) a	87 (171) a	98 (144) a
	Előnimfa	96 (214) a	90 (149) a	96 (141) a
	Nimfa	96 (205) a	91 (134) a	97 (136) a
Hagyma	Lárva 1	84 (192) a	63 (234) a	37 (346) a
	Lárva 2	86 (162) a	54 (147) ab	33 (127) a
	Előnimfa	96 (139) ab	75 (79) b	83 (42) b
	Nimfa	88 (133) b	78 (59) b	74 (35) b
Dohány	Lárva 1	-	-	91 (217) a
	Lárva 2	-	-	91 (197) a
	Előnimfa	-	-	97 (180) a
	Nimfa	-	-	96 (175) a

Magyarázat: Az L1- és T-biotípusok esetében a nemeket összevontan kezelve elemeztük és jelenítettük meg a táblázatban. A betűkódok a különböző gazdanövényeken és biotípusokon belül a fejlődési stádiumok összehasonlítását jelölik. A táblázatban feltüntetett eltérő betűkódokkal jelölt értékek szignifikáns különbséget mutatnak (Marascuillo  $p < 0,05$ ).

Vöröshagymán táplálkozó T-biotípusú első és második stádiumú lárvák túlélése szignifikánsan kisebb, mint a nem táplálkozó nimfáké és egyben ezen a növényen tapasztaltuk a T-biotípus legnagyobb mortalitását. A póréhagyma-specilaista biotípusok közül az L1-biotípusnál figyeltük meg a nagyobb túlélését a fejlődő lárváknak, és az L2-biotípus táplálkozó lárváinak túlélése kisebb, mint a nem táplálkozó nimfáké (15. táblázat).

A *T. tabaci* levélkorongokra helyezett frissen kelt lárváinak juvenilis túlélését összegezve elmondható, hogy mindegyik biotípus között szignifikáns különbséget babon és hagymán tapasztaltunk. Babon táplálkozva a legtöbb T-biotípus egyed fejlődött ki, míg hagymán ez az L1-biotípus egyedeire érvényes. Vöröshagymán szignifikánsan kevesebb L2- és T-biotípus tudott kifejlődni. Érdekes eredmény, hogy babon és káposztán is a telitok szaporodású L2-biotípus egyedei túlélési értékei a legkisebbek (16. táblázat). A póráhagyma-specialista biotípusok (L1- és L2) között mindegyik növényen szignifikáns különbséget figyeltünk meg és mindhárom esetben az L2-biotípusnál tapasztaltunk nagyobb mortalitást.

**16. táblázat** A *T. tabaci* fajkomplex posztembrionális fejlődési stádiumainak összesített túlélési adatai [átlagérték (%) mintaelemszám (n)] háromféle növényen  $23\pm 1^\circ\text{C}$ -on.

<i>T. tabaci</i> fajkomplex biotípusai	Táplálék		
	Bab	Káposzta	Hagyma
L1	59 (308) b	82 (239) b	61 (192) c
L2	28 (261) a	66 (186) a	20 (234) b
T	72 (287) c	89 (148) b	8 (346) a

Magyarázat: Az L1- és T-biotípusok esetében a nemeket összevontan kezelve elemeztük és jelenítettük meg a táblázatban. A betűkódok a különböző gazdanövényeken belül a biotípusok összehasonlítását jelölik. A dohány növényt nem tüntettük fel a táblázatban, mivel kizárólag a T-biotípus egyedei fejlődtek rajta, ezért nincs L1- és L2-biotípusra vonatkozó összehasonlításként szolgáló adat. A táblázatban feltüntetett eltérő betűkódokkal jelölt értékek szignifikáns különbséget mutatnak (Marascuillo  $p < 0,05$ ).

Az L1-biotípusú dohánytripsz lárváinak a kifejlődéséhez szignifikánsan a káposzta biztosította a kedvezőbb feltételeket, míg a bab és hagyma hasonló túlélést biztosított. Az L2-biotípus túlélése káposztán kétszer-háromszor nagyobb volt, mint babon és káposztán, ami szintén szignifikáns eltérést mutatott. A T-biotípus számára a bab és a dohány hasonlóan kedvező volt a kifejlődéshez, mivel szignifikánsan több egyed fejlődött ki, mint a hagymán táplálkozó lárvák közül. A legtöbb lárva túlélését és kifejlődését mégis a káposztán tapasztaltuk, ami szignifikánsan több egyed túlélését biztosította még a dohánynál és a babnál is (17. táblázat).

**17. táblázat** A *T. tabaci* fajkomplex posztembrionális fejlődési stádiumainak összesített túlélési adatai [átlagérték (%) mintaelemszám (n)] négyféle növényen  $23\pm 1^\circ\text{C}$ -on.

Táplálék	<i>T. tabaci</i> fajkomplex biotípusai		
	L1	L2	T
Bab	59 (308) a	28 (261) a	72 (287) b
Káposzta	82 (239) b	66 (186) b	89 (148) c
Hagyma	61 (192) a	20 (234) a	8 (346) a
Dohány	-	-	77 (217) b

Magyarázat: Az L1- és T-biotípusok esetében a nemeket összevontan kezelve elemeztük és jelenítettük meg a táblázatban. A betűkódok a különböző biotípusokon belül a vizsgált gazdanövények összehasonlítását jelölik. A táblázatban feltüntetett eltérő betűkódokkal jelölt értékek szignifikáns különbséget mutatnak (Marascuillo  $p < 0,05$ ).

### 4.2.3. Ökológiai paraméterek vizsgálata juvenilis fejlődési stádiumokban

#### 4.2.3.1. Tojások fejlődésének időtartama

A kelésidők összehasonlításakor szignifikáns biotípus (BT:  $F(2;2218)=36,57$ ;  $p<0,001$ ), táplálék (T:  $F(3;2218)=50,10$ ;  $p<0,001$ ), ivar hatást (I:  $F(2;2218)=16,42$ ;  $p<0,001$ ) és blokkhatást (BH:  $F(196;2218)=3,30$ ;  $p<0,001$ ) mutattunk ki. A biotípus  $\times$  gazdanövény interakció is szignifikánsnak bizonyult ( $F(4;2218)=23,96$ ;  $p<0,001$ ). Az L1-biotípus tojásainak kelése vöröshagymán tartott a leghosszabb ideig szemben babon tapasztaltaknál, ahol a legrövidebb időn

belül keltek ki. A különböző növényeken, azonban a hímek és a nőtények embrionális fejlődése között csak a vöröshagymán nem tapasztaltunk különbséget az L1-biotípusnál, habár a hímek kelése a vöröshagymán volt a leglassabb. A T-biotípus hím és nőtény egyedeinek kelésideje között babon és dohányon tapasztaltunk szignifikáns különbséget (18. táblázat). Az L2-biotípus tojásai szintén hagymán keltek ki a leglassabban. Az L1- és L2 biotípusok nőtényeinek összehasonlításából az is látszik, hogy L2-biotípusú tojások kelése szignifikánsan több időbe telt az L1-es nőtényekéhez képest, ami megegyezik a T-biotípus nőtényeinek kelési időtartamával. A T-biotípus tojásai dohányon és babon egyformán a legrövidebb időn belül keltek ki és a fajkomplex többi tagjához hasonlóan hagymán tartott a legtovább a kelés a nőtények esetében. A T-biotípus hím egyedeinek kelésidejében nem mutatkozott különbség. Az L1-biotípus nőtény egyedeinek tojásai minden gazdanövényen gyorsabban keltek ki, mint a fajkomplex másik két biotípusának nőtény tojásai. Az L1-biotípusú nőtények által dohányra lerakott kilenc tojás egyike sem tudott kikelni, ezért nem tudtuk a kelési időtartamra vonatkozó elemzést végezni.

**18. táblázat** A *T. tabaci* fajkomplex tojásainak átlagos kelésideje [átlagérték  $\pm$  szórás (SD) (nap) (mintaelemszám (n))] négyféle növényen 23 $\pm$ 1 °C-on.

Táplálék	Ivar	<i>Thrips tabaci</i> biotípusok		
		L1	L2	T
Bab	Nőtény	4,92 $\pm$ 0,42 (96) a a A	5,14 $\pm$ 0,60 (260) b b	5,09 $\pm$ 0,39 (95) a b A
	Hím	5,32 $\pm$ 0,41 (87) a a B	-	5,29 $\pm$ 0,37 (114) a a B
	Nőtény+Hím	5,14 $\pm$ 0,58 (308) a a	-	5,20 $\pm$ 0,38 (287) a a
Káposzta	Nőtény	5,21 $\pm$ 0,48 (113) b a A	5,50 $\pm$ 0,54 (186) c b	5,59 $\pm$ 0,43 (77) b b A
	Hím	5,53 $\pm$ 0,41 (84) a a B	-	5,64 $\pm$ 0,48 (54) a a A
	Nőtény+Hím	5,36 $\pm$ 0,49 (239) b a	-	5,63 $\pm$ 0,45 (147) b b
Hagyma	Nőtény	5,90 $\pm$ 0,96 (72) c a A	6,67 $\pm$ 0,79 (234) d b	7,11 $\pm$ 1,22 (23) c b A
	Hím	6,25 $\pm$ 1,06 (45) b a A	-	5,67 $\pm$ 0,30 (3) a a A
	Nőtény+Hím	6,19 $\pm$ 1,03 (192) c a	-	6,22 $\pm$ 0,96 (336) c a
Dohány	Nőtény	-	4,57 $\pm$ 0,14 (22) a a	5,08 $\pm$ 0,42 (118) a b A
	Hím	-	-	5,29 $\pm$ 0,46 (50) a B
	Nőtény+Hím	-	-	5,14 $\pm$ 0,43 (217) a

Magyarázat: A táblázatban szereplő eltérő típusú betűkódok különböző statisztikai elemzések eredményét mutatják: „a” – a különböző gazdanövények összehasonlítása egy biotípuson és nemen belül; „a” - a különböző biotípusok összehasonlítása egy táplálékon és nemen belül; „A” – a nemek összehasonlítás táplálékon és biotípuson belül. A statisztikai elemzéseket 95 %-os konfidencia intervallum mellett végeztük és az azonos betűtípuson belüli betűkód eltérések szignifikáns különbséget jeleznek (Tukey post hoc teszt,  $p < 0,05$ ).

#### 4.2.3.2. Első stádiumú lárvák fejlődési időtartama

Az első stádiumú lárvák összehasonlításakor szignifikáns biotípus (BT:  $F(2;1591)=14,37$ ;  $p<0,001$ ), táplálék (T:  $F(3;1591)=2,86$ ;  $p<0,05$ ) és ivar hatást (I:  $F(2;1591)=6,00$ ;  $p<0,05$ ) tapasztaltunk. A blokkhatás (BH:  $F(134;1591)=1,87$ ;  $p<0,01$ ) és a biotípus  $\times$  gazdanövény interakció is szignifikáns volt ( $F(3;1591)=10,78$ ;  $p<0,001$ ). L1-biotípus hím és nőtény egyedek fejlődési ideje statisztikailag nem különbözik babon, és a hímek és nőtények adatát együttesen értékelve is babon tapasztaltuk a leggyorsabb fejlődést. Az L2-biotípus káposztán szignifikánsan gyorsabban fejlődik, mint hagymán, de babon fejlődik ki a legrövidebb időn belül. A dohányon kikelt fiatal L2-biotípusú lárvák táplálkozási nyomokat nem hagyva, rövid időn belül mind éhen pusztultak. A T-biotípus hím és nőtény egyedek között különbséget kizárólag babon mértünk, és az L1-es lárvák fejlődése hagymán lassab, mint a többi növényen (19. táblázat).

**19. táblázat** A *T. tabaci* fajkomplex első stádiumú lárváinak átlagos fejlődési időtartama [átlagérték  $\pm$  szórás (SD) (nap) (mintaelemszám (n))] négyféle növényen  $23\pm 1$  °C-on.

Táplálék	Ivar	<i>Thrips tabaci</i> biotípusok		
		L1	L2	T
Bab	Nőtény	2,27 $\pm$ 0,52 (96) a a A	2,28 $\pm$ 0,61 (148) a a	2,51 $\pm$ 0,77 (95) ab b B
	Hím	2,21 $\pm$ 0,49 (87) a a A	-	2,24 $\pm$ 0,48 (114) a a A
	Nőtény+Hím	2,25 $\pm$ 0,50 (245) a a	-	2,38 $\pm$ 0,64 (258) a b
Káposzta	Nőtény	2,82 $\pm$ 0,54 (113) b b B	2,55 $\pm$ 0,60 (170) b a	2,38 $\pm$ 0,67 (77) a a A
	Hím	2,57 $\pm$ 0,71 (84) b a A	-	2,53 $\pm$ 0,49 (54) b a A
	Nőtény+Hím	2,71 $\pm$ 0,61 (230) b b	-	2,44 $\pm$ 0,59 (141) ab a
Hagyma	Nőtény	3,20 $\pm$ 1,29 (72) b a B	3,06 $\pm$ 1,12 (147) c a	2,82 $\pm$ 1,00 (23) b a A
	Hím	2,71 $\pm$ 0,98 (44) b a A	-	4,16 $\pm$ 1,82 (3) ab a A
	Nőtény+Hím	2,99 $\pm$ 1,19 (161) b a	-	3,20 $\pm$ 1,43 (42) c a
Dohány	Nőtény	-	-	2,70 $\pm$ 0,69 (118) ab A
	Hím	-	-	2,53 $\pm$ 0,85 (50) ab A
	Nőtény+Hím	-	-	2,62 $\pm$ 0,76 (197) bc

Magyarázat: A táblázatban szereplő eltérő típusú betűkódok különböző statisztikai elemzések eredményét mutatják: „a” – a különböző gazdanövények összehasonlítása egy biotípuson és nemen belül; „a” – a különböző biotípusok összehasonlítása egy táplálékon és nemen belül; „A” – a nemek összehasonlítása táplálékon és biotípuson belül. A statisztikai elemzéseket 95 %-os konfidencia intervallum mellett végeztük és az azonos betűtípuson belüli betűkód eltérések szignifikáns különbséget jeleznek (Tukey vagy Games-Howell post hoc teszt,  $p < 0,05$ ).

#### 4.2.3.3. Második stádiumú lárvák fejlődési időtartama

A második stádiumú lárvák statisztikai összehasonlításakor szignifikáns biotípus (BT:  $F(2;1320)=71,24$ ;  $p<0,001$ ), táplálék (T:  $F(3;1320)=18,25$ ;  $p<0,01$ ) és ivar hatást (I:  $F(2;1320)=20,76$ ;  $p<0,01$ ) tapasztaltunk. A blokkhatás (BH:  $F(131;1320)=1,91$ ;  $p<0,01$ ) és a

biotípus  $x$  gazdanövény interakció is szignifikáns különbséget adott ( $F(3;1320)=11,39$ ;  $p<0,001$ ). A T-biotípus nőstény lárvái babon és káposztán egyaránt gyorsabban fejlődnek, mint dohányon és hagymán. Az L2-biotípus második stádiumú lárváinak fejlődési idejében nincs különbség káposztán és hagymán, azonban lassabban fejlődik káposztán, a fajkomplex másik két biotípusához viszonyítva. Az L1-biotípus hím egyedek között nincs különbség a táplálékokat összehasonlítva. Hagymán az L1-biotípus nőstényei fejlődnek a leggyorsabban, a másik két biotípus között nem tapasztaltunk különbséget. Az L1-biotípus hím egyedek fejlődése káposztán és hagymán szignifikánsan gyorsabb, mint a T-biotípus hím egyedek fejlődése, de babon fejlődésük azonos idő alatt ment végbe (20. táblázat).

**20. táblázat** A *T. tabaci* fajkomplex második stádiumú lárváinak átlagos fejlődési időtartama [átlagérték  $\pm$  szórás (SD) (nap) (mintaelemszám (n))] négyféle növényen  $23\pm 1$  °C-on.

Táplálék	Ivar	<i>Thrips tabaci</i> biotípusok		
		L1	L2	T
Bab	Nőstény	2,86 $\pm$ 0,71 (96) a a A	3,64 $\pm$ 0,91 (88) a b	3,03 $\pm$ 0,79 (94) a a B
	Hím	2,80 $\pm$ 0,77 (87) a a A	-	2,81 $\pm$ 0,75 (114) a a A
	Nőstény+Hím	2,86 $\pm$ 0,74 (204) a a	-	2,93 $\pm$ 0,77 (235) a a
Káposzta	Nőstény	3,12 $\pm$ 0,91 (113) a a B	4,35 $\pm$ 0,84 (148) b c	3,28 $\pm$ 0,49 (77) b b B
	Hím	2,71 $\pm$ 0,60 (84) a a A	-	3,08 $\pm$ 0,41 (54) b b A
	Nőstény+Hím	3,01 $\pm$ 0,89 (214) a a	-	3,20 $\pm$ 0,47 (136) b b
Hagyma	Nőstény	3,44 $\pm$ 0,74 (72) b a B	4,47 $\pm$ 0,83 (79) b b	4,70 $\pm$ 1,50 (23) c b A
	Hím	2,96 $\pm$ 0,96 (45) a a A	-	5,84 $\pm$ 2,80 (3) abc b A
	Nőstény+Hím	3,42 $\pm$ 1,08 (139) b a	-	5,04 $\pm$ 1,98 (42) d b
Dohány	Nőstény	-	-	3,76 $\pm$ 0,82 (118) c A
	Hím	-	-	3,81 $\pm$ 0,93 (50) c A
	Nőstény+Hím	-	-	3,91 $\pm$ 1,12 (180) c

Magyarázat: A táblázatban szereplő eltérő típusú betűkódok különböző statisztikai elemzések eredményét mutatják: „a” – a különböző gazdanövények összehasonlítása egy biotípuson és nemen belül; „a” - a különböző biotípusok összehasonlítása egy táplálékon és nemen belül; „A” – a nemek összehasonlítás táplálékon és biotípuson belül. A statisztikai elemzéseket 95 %-os konfidencia intervallum mellett végeztük és az azonos betűtípuson belüli betűkód eltérések szignifikáns különbséget jeleznek (Tukey vagy Games-Howell post hoc teszt,  $p < 0,05$ ).

#### 4.2.3.4. Előnimfa stádium fejlődési időtartama

Az előnimfa fejlődési stádiumok összehasonlításakor szignifikáns biotípus (BT:  $F(2;1225)=7,23$ ;  $p<0,001$ ) és ivar hatást (I:  $F(2;1225)=7,21$ ;  $p<0,001$ ) mutattunk ki. Az előnimfa fejlődési stádium inaktív, nem táplálkozó alak így a táplálék (T:  $F(3;1225)=1,08$ ;  $p=0,356$ ) hatása nem is bizonyult szignifikánsnak, ahogy a blokkhatás sem (BH:  $F(124;1225)=1,09$ ;  $p=0,243$ ). A biotípus  $x$  gazdanövény interakció sem mutat szignifikáns különbséget ( $F(3;1225)=2,07$ ;



$p=0,102$ ). Az biotípusok fejlődési időtartama az előnimfa stádiumban statisztikailag is azonosnak bizonyultak. A nőstény és az összevont elemzéseik azt mutatták, hogy a vizsgált három táplálékon a vöröshagyma kivételével nincs különbség a prenimfák kifejlődése között statisztikailag (21. táblázat). A biotípusok növényenkénti összehasonlító elemzése alapján elmondható, csak a nőstények és hímek fejlődése között tudunk statisztikai eltérést kimitatni az L1-biotípusnál babon, káposztán és a T-biotípusnál káposztán. Mindegyik esetben a nőstények gyorsabban fejlődtek, mint a hímek. Az L1-es biotípus nőstényei szignifikánsan gyorsabban fejlődtek ki babon a másik két biotípushoz hasonlítva és ugyanez elmondható a hagymánál is.

**21. táblázat** A *T. tabaci* fajkomplex előnimfáinak átlagos fejlődési időtartama [átlagérték  $\pm$  szórás (SD) (nap) (mintaelemszám (n))] négyféle növényen  $23 \pm 1$  °C-on.

Táplálék	Ivar	<i>Thrips tabaci</i> biotípusok		
		L1	L2	T
Bab	Nőstény	1,21 $\pm$ 0,35 (96) a a A	1,46 $\pm$ 0,48 (78) a b	1,39 $\pm$ 0,48 (95) a b A
	Hím	1,36 $\pm$ 0,45 (87) a a B	-	1,36 $\pm$ 0,33 (114) a a A
	Nőstény+Hím	1,29 $\pm$ 0,43 (195) a a	-	1,38 $\pm$ 0,44 (224) a b
Káposzta	Nőstény	1,26 $\pm$ 0,32 (113) a a A	1,46 $\pm$ 0,36 (133) a b	1,30 $\pm$ 0,38 (77) a a A
	Hím	1,38 $\pm$ 0,30 (84) a a B	-	1,42 $\pm$ 0,31 (54) a a B
	Nőstény+Hím	1,31 $\pm$ 0,32 (205) a a	-	1,35 $\pm$ 0,36 (136) a a
Hagyma	Nőstény	1,26 $\pm$ 0,29 (72) a a A	1,65 $\pm$ 0,38 (59) a b	1,56 $\pm$ 0,46 (23) a b A
	Hím	1,37 $\pm$ 0,37 (45) a a A	-	1,35 $\pm$ 0,27 (3) a a A
	Nőstény+Hím	1,34 $\pm$ 0,34 (133) a a	-	1,53 $\pm$ 0,44 (26) a b
Dohány	Nőstény	-	-	1,34 $\pm$ 0,33 (118) a A
	Hím	-	-	1,39 $\pm$ 0,37 (49) a A
	Nőstény+Hím	-	-	1,36 $\pm$ 0,34 (174) a

Magyarázat: A táblázatban szereplő eltérő típusú betűkódok különböző statisztikai elemzések eredményét mutatják: „a” – a különböző gazdanövények összehasonlítása egy biotípuson és nemen belül; „a” – a különböző biotípusok összehasonlítása egy táplálékon és nemen belül; „A” – a nemek összehasonlítás táplálékon és biotípuson belül. A statisztikai elemzéseket 95 %-os konfidencia intervallum mellett végeztük és az azonos betűtípuson belüli betűkód eltérések szignifikáns különbséget jeleznek (Tukey vagy Games-Howell post hoc teszt,  $p < 0,05$ ).

#### 4.2.3.5. Nimfa stádium fejlődési időtartama

A nimfa fejlődési stádiumnál a biotípus hatás nem bizonyult szignifikánsnak (BT:  $F(2;1133)=2,45$ ;  $p=0,087$ ). Az ivar (I:  $F(1;1133)=10,95$ ;  $p<0,01$ ), a táplálék (T:  $F(3;1133)=21,63$ ;  $p<0,001$ ) és a blokkhatás (BH:  $F(122;1133)=1,36$ ;  $p<0,01$ ) azonban szignifikáns hatást jelezett. A biotípus  $\times$  gazdanövény interakció szintén szignifikáns különbséget jelez ( $F(3;1133)=4,46$ ;  $p<0,05$ ). A káposzta és hagyma táplálékon kifejlődött L1- és L2-biotípusok nimfa fejlődési időtartamában nincs statisztikai eltérés, ellentétben a T-biotípussal, amely hagymán átlagosan

hosszabb ideig fejlődött. Mindegyik biotípusra egyformán jellemző, hogy babon fejlődött szignifikánsan a legrövidebb idő alatt. A biotípusonkénti hím és nőstény egyedek összehasonlító elemzése szerint csak a T-biotípus hím és nősténye között van statisztikailag igazolható eltérés babon és dohányon. A biotípusok összehasonlítását tekintve, babon a fajkomplex tagjai hasonlóan gyorsan fejlődnek. A hímek fejlődésében az L1-biotípusnál hagyományként mértünk lassabb fejlődést a többi növényhez képest, míg a T-biotípusnál babon fejlődtek a leggyorsabban a hímek (22. táblázat).

**22. táblázat** A *T. tabaci* fajkomplex nimfáinak átlagos fejlődési időtartama [átlagérték ± szórás (SD) (nap) (mintaelemszám (n))] négyféle növényen 23±1 °C-on.

Táplálék	Ivar	<i>Thrips tabaci</i> biotípusok		
		L1	L2	T
Bab	Nőstény	2,85 ± 0,28 (96) a b A	2,77 ± 0,35 (72) a ab	2,71 ± 0,40 (93) a a A
	Hím	2,89 ± 0,29 (85) a a A	-	2,91 ± 0,31 (114) a a B
	Nőstény+Hím	2,87 ± 0,28 (181) a a	-	2,82 ± 0,37 (207) a a
Káposzta	Nőstény	3,08 ± 0,34 (113) b ab A	3,18 ± 0,38 (122) b b	3,03 ± 0,33 (77) bc a A
	Hím	3,04 ± 0,33 (84) b a A	-	3,06 ± 0,28 (54) b a A
	Nőstény+Hím	3,06 ± 0,34 (197) b a	-	3,04 ± 0,31 (132) bc a
Hagyma	Nőstény	2,99 ± 0,33 (72) b a A	3,11 ± 0,29 (46) b ab	3,21 ± 0,41 (23) c b A
	Hím	3,08 ± 0,34 (45) b b A	-	2,65 ± 0,58 (3) ab a A
	Nőstény+Hím	3,03 ± 0,34 (117) b a	-	3,15 ± 0,46 (26) c a
Dohány	Nőstény	-	-	2,92 ± 0,30 (118) b A
	Hím	-	-	3,07 ± 0,43 (50) ab B
	Nőstény+Hím	-	-	2,97 ± 0,35 (168) ab

Magyarázat: A táblázatban szereplő eltérő típusú betűkódok különböző statisztikai elemzések eredményét mutatják: „a” – a különböző gazdanövények összehasonlítása egy biotípuson és nemen belül; „a” - a különböző biotípusok összehasonlítása egy táplálékon és nemen belül; „A” – a nemek összehasonlítás táplálékon és biotípuson belül. A statisztikai elemzéseket 95 %-os konfidencia intervallum mellett végeztük és az azonos betűtípuson belüli betűkód eltérések szignifikáns különbséget jeleznek (Tukey vagy Games-Howell post hoc teszt,  $p < 0,05$ ).

#### 4.2.3.6. Teljes fejlődési időtartam

A teljes posztembrionális fejlődésnél a biotípus hatás (BT:  $F(2;1133)=48,63$ ;  $p<0,001$ ), a táplálék (T:  $F(3;1133)=37,19$ ;  $p<0,001$ ) és a blokkhatás (BH:  $F(122;1133)=2,25$ ;  $p<0,001$ ) volt szignifikáns. Az ivar hatására nem kaptunk szignifikáns összefüggést (I:  $F(1;1133)=0,016$ ;  $p=0,898$ ) a teljes juvenilis fejlődés időtartamában. A biotípus  $\times$  gazdanövény interakció szintén szignifikáns különbséget jelez ( $F(3;1133)=3,13$ ;  $p<0,05$ ). A *T. tabaci* fajkomplex biotípusainak teljes juvenilis fejlődése az átlagadatok alapján, a biotípusok szakirodalomban leírt gazdanövénykörét illetően 15–20 nap között változik 23°C-on, és ennél gyorsabb fejlődést

kizárólag babon mértünk. Mindegyik biotípusra jellemző, hogy vöröshagymán kellett a legtöbb idő az imágó stádium eléréséhez és a T-biotípus fejlődési ideje dohányon és káposztán megegyezik statisztikailag (23. táblázat).

**23. táblázat** A *T. tabaci* fajkomplex biotípusainak átlagos teljes posztembrionális fejlődési időtartama [átlagérték  $\pm$  szórás (SD) (nap) (mintaelemszám (n))] négyféle növényen 23 $\pm$ 1 °C-on.

Táplálék	Ivar	<i>Thrips tabaci</i> biotípusok		
		L1	L2	T
Bab	Nőstény	14,11 $\pm$ 0,91 (96) a a A	15,08 $\pm$ 1,15 (71) a b	14,70 $\pm$ 1,08 (95) a b A
	Hím	14,49 $\pm$ 1,10 (86) a b B	-	14,55 $\pm$ 0,86 (113) a b A
	Nőstény+Hím	14,29 $\pm$ 1,02 (182) a a	-	14,62 $\pm$ 0,97 (208) a b
Káposzta	Nőstény	15,48 $\pm$ 1,24 (113) b a A	16,84 $\pm$ 1,04 (122) b b	15,58 $\pm$ 0,77 (77) b a A
	Hím	15,23 $\pm$ 0,89 (84) b a A	-	15,73 $\pm$ 0,81 (54) b b A
	Nőstény+Hím	15,37 $\pm$ 1,11 (197) b a	-	15,64 $\pm$ 0,79 (132) b b
Hagyma	Nőstény	16,67 $\pm$ 1,51 (71) c a A	18,81 $\pm$ 1,72 (46) c b	19,40 $\pm$ 2,02 (23) c b A
	Hím	16,37 $\pm$ 1,49 (45) c a A	-	19,67 $\pm$ 2,26 (3) abc b A
	Nőstény+Hím	16,55 $\pm$ 1,51 (116) c a	-	19,43 $\pm$ 2,00 (26) c b
Dohány	Nőstény	-	-	15,79 $\pm$ 1,48 (118) b A
	Hím	-	-	16,16 $\pm$ 1,35 (50) bc A
	Nőstény+Hím	-	-	15,90 $\pm$ 1,45 (168) b

Magyarázat: A táblázatban szereplő eltérő típusú betűkódok különböző statisztikai elemzések eredményét mutatják: „a” – a különböző gazdanövények összehasonlítása egy biotípuson és nemen belül; „a” – a különböző biotípusok összehasonlítása egy táplálékon és nemen belül; „A” – nemek összehasonlítás táplálékon és biotípuson belül. A statisztikai elemzéseket 95 %-os konfidencia intervallum mellett végeztük és az azonos betűtípuson belüli betűkód eltérések szignifikáns különbséget jeleznek (Tukey vagy Games-Howell post hoc teszt,  $p < 0,05$ ).

A hímek és nőstények kifejlődéséről összességében elmondható, hogy hasonló időtartam alatt képesek kifejlődni táplálék típusonként és biotípusonként összevetve is. Káposztán az L1- és T-biotípus nőstényei méréseink szerint statisztikailag azonos időtartam alatt, de rövidebb idő alatt fejlődtek ki, mint az L2-biotípus nőstényei. A nőstények, hímek és a teljes populáció fejlődését tekintve az L1-biotípus egyedei a babon fejlődtek ki a leggyorsabban és a gazdanövényének számító hagymán a leghosszabb idő alatt és ez igaz az L2-biotípusra is. A T-biotípus hasonló módon babon fejlődött ki a legrövidebb idő alatt és hagymán szignifikánsan a leghosszabb időtartam alatt. A T-biotípus egyedeknek közel 3 nappal több időre volt szüksége az imágó stádium eléréséhez, mint az L1-biotípusnak (23. táblázat).

#### 4.2.4. Ökológiai paraméterek vizsgálata a kifejlett egyedeknél

##### 4.2.4.1. Érésí táplálkozás ideje

Az érési táplálkozásnál a biotípus (BT:  $F(2;496)=1,73$ ;  $p<0,178$ ) és a táplálék (T:  $F(3;496)=2,42$ ;  $p<0,065$ ) hatását nem találtunk szignifikánsnak. A blokkhatás (BH:  $F(161;496)=1,48$ ;  $p<0,001$ ) viszont szignifikáns különbséget jelzett. A biotípus  $\times$  gazdanövény interakció nem mutatott szignifikáns különbséget ( $F(3;496)=1,15$ ;  $p=0,328$ ). Az L1-biotípus érési táplálkozásának idejét vizsgálva nem találtunk szignifikáns eltérést a táplálékok között, de az L2-biotípusnak hagymán közel 6 napra volt szüksége az első tojások lerakásához átlagosan, a T-biotípusnak már majdnem 9 napra (24. táblázat). A T-biotípus nőstényeinek egyformán rövid időre volt szüksége az első tojásokhoz szükséges energia összegyűjtésére dohányon valamint babon a másik két táplálékforráshoz<sup>7</sup> képest. Megfigyeléseink alapján káposztán hasonlóan három nap szükséges a póréhagyma-specialista biotípusok érési táplálkozásához, viszont a T-biotípusnak ehhez majdnem kétszer annyi időre volt szüksége. Hagymán az L2- és T-biotípusnak több nap kellett, míg az L1-biotípusnak ezen a táplálékon is három nap elegendőnek bizonyult az első tojás lerakásához. Az előző táplálékokkal ellentétben babon a T-biotípus nőstényei kezdtek a leghamarabb a levél szövetébe helyezni tojásaikat, de ezek statisztikailag nem különböznek egymástól (24. áblázat).

**24. táblázat** A *T. tabaci* fajkomplex érési táplálkozásának időtartama [átlagérték  $\pm$  szórás (SD) (nap) (mintaelemszám (n))] négyféle növényen 23 $\pm$ 1 °C-on.

Táplálék	<i>Thrips tabaci</i> biotípusok		
	L1	L2	T
Bab	3,27 $\pm$ 1,92 (24)	3,30 $\pm$ 1,98 (56)	2,53 $\pm$ 0,81 (27)
Káposzta	2,88 $\pm$ 0,77 (37)	3,09 $\pm$ 1,06 (62)	6,51 $\pm$ 4,75 (60)
Hagyma	2,89 $\pm$ 0,80 (24)	5,90 $\pm$ 3,28 (38)	8,70 $\pm$ 5,12 (13)
Dohány	-	-	3,21 $\pm$ 0,84 (25)

Magyarázat: A táblázatban szereplő értékek statisztikailag azonosnak tekinthetők a különböző gazdanövények összehasonlításánál biotípuson belül és a különböző biotípusok összehasonlításakor is táplálékon belül, ezért nem tüntettük fel a statisztikai elemzés eredményeit jelző azonos betűkódokat. A statisztikai elemzéseket 95 %-os konfidencia intervallum mellett végeztük (Tukey vagy Games-Howell post hoc teszt,  $p < 0,05$ ).

<sup>7</sup> Megjegyzés:

Fontos megemlíteni, hogy a T-biotípus fejes káposztán tapasztalt imágóra vonatkozó paramétereit (érésí táplálkozás, fekunditás, élettartam) befolyásolhatta, hogy a vizsgálatot hűtőtárolóban tartott káposzta levelein végeztük el és úgy véljük, hogy a T-biotípus kezelésének időpontjára a káposzta minőségének romlása negatívan befolyásolhatta a T-biotípus teljesítményét. Ezért érdemes volna a T-biotípus kifejlett egyedeinek paramétereire vonatkozó kezelés megismérlése a végeleges következtetések levonásához.

#### 4.2.4.2. Tojásrakás időtartama

A biotípus (BT:  $F(2;202)=0,952$ ;  $p<0,388$ ) és a táplálék (T:  $F(3;202)=2,05$ ;  $p<0,107$ ) hatásánál sem tudtunk szignifikáns eltérések igazolni. A blokkhatás (BH:  $F(141;202)=1,82$ ;  $p<0,01$ ) azonban szignifikáns eltérést jelzett. A biotípus  $\times$  gazdanövény interakció szintén nem mutatott szignifikáns különbséget ( $F(3;202)=1,89$ ;  $p<0,132$ ). Az elvégzett mérések alapján a biotípusok és a tápnövények között sincs statisztikai eltérés a paraméterekben. (25. táblázat).

**25. táblázat** A *T. tabaci* fajkomplex biotípusainak tojásrakási időtartama [átlagérték  $\pm$  szórás (SD) (nap) (mintaelemszám (n))] négyféle növényen  $23\pm 1$  °C-on.

Táplálék	<i>Thrips tabaci</i> biotípusok		
	L1	L2	T
Bab	11,92 $\pm$ 4,79 (24)	8,96 $\pm$ 3,80 (54)	12,96 $\pm$ 5,69 (27)
Káposzta	21,69 $\pm$ 12,53 (36)	19,47 $\pm$ 12,15 (57)	7,79 $\pm$ 6,85 (56)
Hagyma	15,17 $\pm$ 10,59 (24)	9,13 $\pm$ 6,50 (37)	7,00 $\pm$ 4,62 (13)
Dohány	-	-	18,40 $\pm$ 6,47 (25)

Magyarázat: A táblázatban szereplő értékek statisztikailag azonosnak tekinthetők a különböző gazdanövények összehasonlításánál biotípuson belül és a különböző biotípusok összehasonlításakor is táplálékon belül, ezért nem tüntettük fel a statisztikai elemzés eredményeit jelző azonos betűkódokat. A statisztikai elemzéseket 95 %-os konfidencia intervallum mellett végeztük (Tukey vagy Games-Howell post hoc teszt,  $p < 0,05$ ).

#### 4.2.4.3. Napi fekunditás

A napi tojásrakás értékelésekor a biotípus (BT:  $F(2;198)=8,42$ ;  $p<0,001$ ), táplálék (T:  $F(3;198)=7,82$ ;  $p<0,001$ ) és a blokkhatás (BH:  $F(141;198)=1,29$ ;  $p<0,05$ ) hatása szignifikánsnak bizonyult. A biotípus  $\times$  gazdanövény interakció is szignifikáns különbséget mutatott ( $F(3;198)=13,62$ ;  $p<0,001$ ). Az L1-biotípus nőtényeinek átlagos napi tojásrakása hasdonlóan alakult káposztán és hagymán, míg babon megközelítőleg egy tojással többet tudott lerakni naponta. Az L2-biotípus napi tojásrakási értékei káposztán szignifikánsan nagyobb a babon és hagymán mért adatokhoz képest. A T-biotípus számára a bab minősült a legjobb táplálékforrásnak a naponta levélkorongba helyezett tojások számát vizsgálva, melyet a dohány követ. A káposzta és a hagymán tapasztalt átlagértékek szignifikánsan kevesebb lerakott tojásszámot mutatnak a másik két táplálékhoz képest. Dohányon közel négyszerese, babon megközelítőleg ötszöröse a lerakott tojások száma a hagymán és káposztán tapasztaltakhoz képest. (26. táblázat).

**26. táblázat** A *T. tabaci* fajkomplex biotípusainak napi fekunditási adatai [átlagérték  $\pm$  szórás (SD) (nap) (minta elemszám (n))] négyféle növényen 23 $\pm$ 1 °C-on.

Táplálék	<i>Thrips tabaci</i> biotípusok		
	L1	L2	T
Bab	5,66 $\pm$ 1,65 (24) b b	4,25 $\pm$ 1,83 (52) a a	5,65 $\pm$ 1,07 (26) c b
Káposzta	4,56 $\pm$ 1,09 (36) a b	4,73 $\pm$ 1,57 (59) b b	1,36 $\pm$ 0,73 (54) a a
Hagyma	4,96 $\pm$ 1,02 (24) ab b	3,83 $\pm$ 1,44 (38) a b	1,04 $\pm$ 0,60 (13) a a
Dohány	-	-	3,79 $\pm$ 1,01 (25) b

Magyarázat: A táblázatban szereplő eltérő típusú betűkódok különböző statisztikai elemzések eredményét mutatják: „a” – a különböző gazdanövények összehasonlítása egy biotípuson belül; „a” - a különböző biotípusok összehasonlítása egy táplálékon belül A statisztikai elemzéseket 95 %-os konfidencia intervallum mellett végeztük és az azonos típusú, de eltérő betűkódok szignifikáns eltérést mutatnak (Tukey vagy Games-Howell post hoc teszt,  $p < 0,05$ ).

Az L1- és T-biotípus azonos számú tojást tudott létrehozni bab növényen, míg a telitok szaporodású L2-biotípus szignifikánsan kevesebbet (26. táblázat). Az L1- és L2-biotípusok káposztán szignifikánsan több tojást hoztak létre, mint a T-biotípus. Vöröshagyma levélen táplálkozva az L1- és L2-biotípusok statisztikailag azonos mennyiségű tojást hoztak létre, azonban a T-biotípus szignifikánsan kevesebb tojást tudott lerakni vöröshagyma levélen táplálkozva (26. táblázat).

#### 4.2.4.4. Teljes fekunditás

A teljes fekunditás statisztikai elemzésénél a biotípus hatása szignifikáns (BT:  $F(2;198)=5,05$ ;  $p<0,05$ ), ahogy a táplálék (T:  $F(3;198)=4,75$ ;  $p<0,05$ ) és a blokkhatás is (BH:  $F(141;198)=1,78$ ;  $p<0,001$ ). A biotípus  $\times$  gazdanövény interakció a többi faktorhoz hasonlóan szignifikáns különbséget mutat ( $F(3;198)=8,79$ ;  $p<0,001$ ). Az L1-biotípus által lerakott tojások mennyiségére nem volt hatással az elérhető növényi táplálék, mivel nincs különbség a három növényen mért értékek között. Az L2-biotípus szignifikánsan több tojást tudott rakni a káposztán táplálkozva babhoz és hagymához hasonlítva, viszont az utóbb említett két növényen nem tapasztaltunk különbséget. A T-biotípus babon és dohányon rakott szignifikánsan több tojást a káposzta és hagyma növényhez képest, amelyeken nagyon kevés tojást tudtak létrehozni (27. táblázat). Babon az L2-biotípus kevesebb utódodot hozott létre, míg ez a káposztán a T-biotípus esetében mondható el. Hagymán különbséget tapasztaltunk mindegyik biotípus nőstényei által lerakott utódszámban és közel kétszer annyi tojást rakott az póráhagyma-specialista (L1) biotípus, mint az L2-biotípus.

**27. táblázat** A *T. tabaci* fajkomplex biotípusainak a teljes fekunditási adatai [átlagérték  $\pm$  szórás (SD) (nap) (mintaelemszám (n))] négyféle növényen  $23 \pm 1$  °C-on.

Táplálék	<i>Thrips tabaci</i> biotípusok		
	L1	L2	T
Bab	68,38 $\pm$ 34,79 (24) a b	39,42 $\pm$ 25,53 (53) a a	75,63 $\pm$ 31,96 (27) b b
Káposzta	106,61 $\pm$ 76,93 (36) a b	96,54 $\pm$ 65,02 (59) b b	10,80 $\pm$ 10,99 (56) a a
Hagyma	74,71 $\pm$ 50,83 (24) a c	41,83 $\pm$ 31,65 (35) a b	6,62 $\pm$ 6,56 (13) a a
Dohány	-	-	70,36 $\pm$ 32,93 (25) b

Magyarázat: A táblázatban szereplő eltérő típusú betűkódok különböző statisztikai elemzések eredményét mutatják: „a” – a különböző gazdanövények összehasonlítása egy biotípuson belül; „a” – a különböző biotípusok összehasonlítása egy táplálékon belül A statisztikai elemzéseket 95 %-os konfidencia intervallum mellett végeztük és az azonos típusú, de eltérő betűkódok szignifikáns eltérést mutatnak (Tukey vagy Games-Howell post hoc teszt,  $p < 0,05$ ).

#### 4.2.4.5. Teljes élettartam

Az élettartam kiértékelése során a biotípus (BT:  $F(3;628)=10,88$ ;  $p<0,001$ ), a táplálék hatása (T:  $F(3;628)=10,24$ ;  $p<0,001$ ) és a blokkhatás (BT:  $F(162;628)=1,37$ ;  $p<0,05$ ) szignifikáns, addig az ivar hatás nem jelzett szignifikáns eltérést (I:  $F(2;628)=2,036$ ;  $p=0,154$ ). A biotípus  $\times$  gazdanövény interakció szintén szignifikáns különbséget mutatott ( $F(3;849)=20,48$ ;  $p<0,001$ ) (28. táblázat). Az L1-biotípusnál káposztán tapasztaltuk a szignifikánsan leghosszabb (közel 25 napos) átlag élettartamot, míg hagymán és babon ennél szignifikánsan rövidebb ideig éltek a kifejlett tripsz egyedek. Az L2-biotípusnál mindegyik növény eltérő ideig éltek a tripszek, de káposztán tapasztaltuk szignifikánsan a leghosszabb átlagos élettartamot. A T-biotípus egyedei dohányon éltek szignifikánsan a leghosszabb ideig, míg a többi növényenél nem tapasztaltunk különbséget. Egyik biotípusnál sem tapasztaltunk különbséget a nőstények és a hímek élethosszának összehasonlításakor. Bab levélkorongokon a T-biotípusba tartozó egyedek éltek bizonyítottan hosszabb ideig. Káposztán az L1- és L2-biotípusok egyedei egyformán hosszú ideig éltek, de a pórághagyma-specialista típusokhoz képest szignifikánsan rövidebb ideig tudtak életben maradni a T-biotípus nőstény és hím egyedei is. A dohányon nem voltak életképesek az L1- és L2-biotípusok egyedei, mivel az L1-biotípus tojásai és az L2-es biotípus első stádiumú lárvái elpusztultak a dohány levélkorongokon. Vöröshagymán a biotípusok között nem tapasztaltunk statisztikailag igazolható különbségeket az egyedek élettartamára vonatkozóan (28. táblázat).

**28. táblázat** A *T. tabaci* fajkomplex tagjainak élettartama [átlagérték  $\pm$  szórás (SD) (nap) (mintaelemszám (n))] négyféle növényen 23 $\pm$ 1 °C-on.

Táplálék	Ivar	<i>Thrips tabaci</i> biotípusok		
		L1	L2	T
Bab	Nőstény	15,93 $\pm$ 6,21 (24) a ab A	10,84 $\pm$ 5,07 (70) a a	16,37 $\pm$ 5,52 (27) a b A
	Hím	13,53 $\pm$ 7,21 (84) a a A	-	20,89 $\pm$ 10,46 (109) ab b A
	Nőstény+Hím	13,94 $\pm$ 7,12 (108) a a	-	20,04 $\pm$ 9,84 (136) a b
Káposzta	Nőstény	25,18 $\pm$ 12,75 (37) b b A	22,26 $\pm$ 12,61 (60) c ab	17,59 $\pm$ 10,40 (68) a a A
	Hím	24,24 $\pm$ 10,85 (63) b b A	-	17,00 $\pm$ 8,45 (52) ab a A
	Nőstény+Hím	25,84 $\pm$ 11,55 (100) b b	-	16,84 $\pm$ 7,94 (120) a a
Hagyma	Nőstény	18,77 $\pm$ 11,17 (24) a a A	14,66 $\pm$ 6,78 (44) b a	16,23 $\pm$ 6,62 (23) a a A
	Hím	12,30 $\pm$ 7,47 (37) a a A	-	14,15 $\pm$ 9,91 (3) a a A
	Nőstény+Hím	14,65 $\pm$ 9,67 (61) a a	-	15,98 $\pm$ 6,84 (26) a a
Dohány	Nőstény	-	-	22,78 $\pm$ 6,67 (25) b A
	Hím	-	-	25,41 $\pm$ 9,71 (45) b A
	Nőstény+Hím	-	-	24,47 $\pm$ 8,78 (70) b

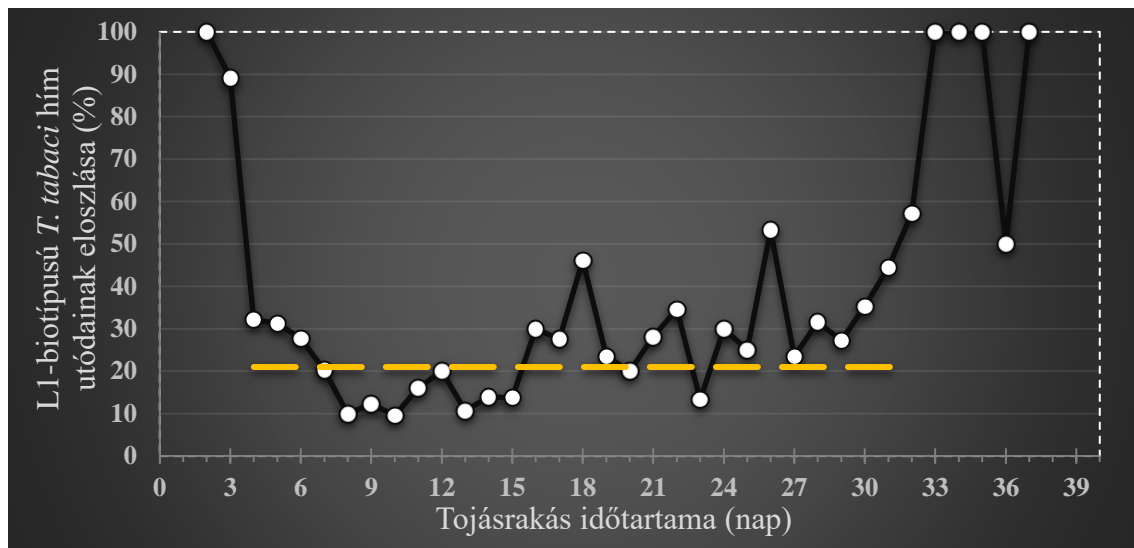
Magyarázat: A táblázatban szereplő eltérő típusú betűkódok különböző statisztikai elemzések eredményét mutatják: „a” – a különböző gazdanövények összehasonlítása egy biotípuson és nemen belül; „a” – a különböző biotípusok összehasonlítása egy táplálékon és nemen belül; „A” – a nemek összehasonlítás táplálékon és biotípuson belül. A statisztikai elemzéseket 95 %-os konfidencia intervallum mellett végeztük és az azonos betűtípuson belüli betűkód eltérések szignifikáns különbséget jeleznek (Tukey vagy Games-Howell post hoc teszt,  $p < 0,05$ ).

### 4.3. A *Thrips tabaci* ivararányának dinamikája

#### 4.3.1. L1-biotípus ivararány dinamikája vöröshagymán, káposztán és babon

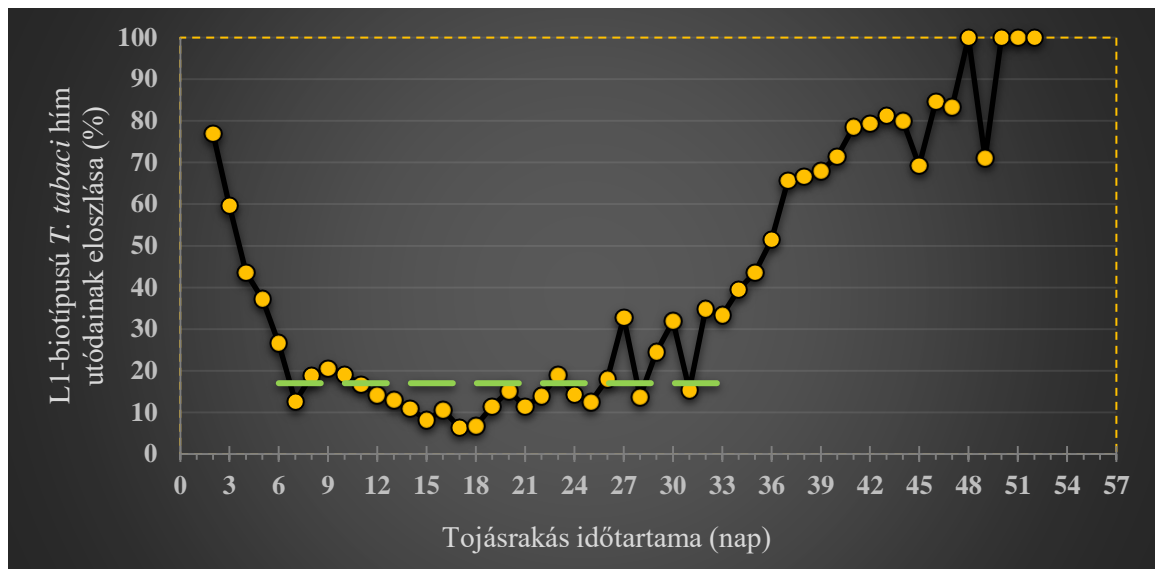
Az L1-biotípusú nőstények utódainak ivararány vizsgálatához 64 db frissen vedlett nőstény imágót egyenként zártunk össze 12 órára egy hímmel megtermékenyítés céljából *Allium cepa* L. levél darabkát tartalmazó mikrocentrifuga-csőbe. A 64 db nőstény tripsz 4107 db tojást helyezett a levélkorongokba életük során. Az összes kikelt lárva preparálását elvégeztük. A szexálást követően a 23 db nőstény 1430 db tojásából a mortalitási veszteséget követően 1288 db lárva maradt, amelyekből 1210 db lárva (17. ábra) adatát tudtuk a végső statisztikai elemzéshez felhasználni. A vizsgált nőstények 2,89  $\pm$  0,80 nap (24. táblázat) érési táplálkozást követően kezdtek el tojást rakni és az első napon kizárólag megtermékenyítetlen tojásokat raktak, tehát csak hím utódokat hoztak létre. A nőstények életkorának előrehaladtával a hímek aránya csökkenő tendenciát mutatott, amíg beállt egy 21 %-os értékre, amely a nőstények életének 6–33. napjáig volt jellemző. Ezt követően a nőstények életének végső szakaszához közeledve ismét elkezdett a hímek száma növekedni (14. ábra). A 23 nőstény 1210 utódja között 26,36 %-ban hím és 73,63 %-ban nőstény utódokat találtunk.





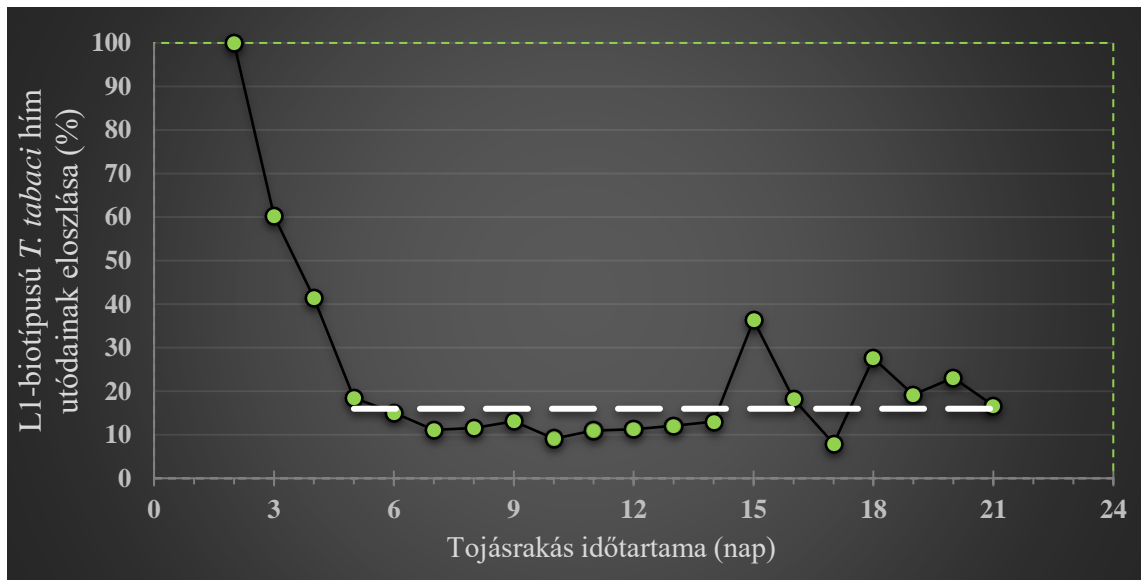
**14. ábra** A *T. tabaci* fajkomplex L1-biotípusának ivararány dinamikája *Allium cepa* L. növényen. A fehér pontok az egyforma életkorú nőstények (N=23 db) hím utódainak napi arányát (%) mutatják. A sárga szaggatott vonal a 21 %-os hím ivararányt jelölő intervallum (egymintás Z-teszt,  $p > 0,05$ ).

A *T. tabaci* L1-biotípusú nőstényei által létrehozott utódok ivararány vizsgálatához káposztán 83 db frissen vedlett nőstény imágót egyenként izoláltunk egy hímmel 12 órára mikrocentrifuga-csőbe. A 83 db nőstény 10357 db tojást sülyesztett fűrészcsőbe a levélkorongokba. Az összes kikelt lárvát alkoholban előltük majd preparálásukat elvégeztük. A szexálást követően a nőstények sikertelen megtermékenyítése végett 37 db nőstény utódainak ivararányát tudtuk vizsgálni. A 3838 db létrehozott tojásából a mortalitási veszteséget követően 3770 db lárva maradt, amelyekből 3650 db lárva adatát tudtuk a végső statisztikai elemzés során értékelni (17. ábra). A vizsgált nőstények átlagosan  $3,09 \pm 1,06$  nap (24. táblázat) érési táplálkozást követően kezdtek el tojást rakni. Káposztán már a második napon elkezdtek megtermékenyített tojásokat is rakni a párosodott nőstények. A nőstény tojások megjelenésétől kezdődően a hím tojások száma csökkenni kezdett, amíg beállt egy 17 %-os értékre, amely a nőstények életének 5. napjától a 32. napjáig tartott. A 33. naptól kezdődően már a nőstények élete végéig a hímek növekvő számát tapasztaltuk. A napok előrehaladtával, azonban a tojásrakó nőstények száma és ezáltal a lerakott tojások száma is csökkenni kezdett (15. ábra). A vizsgált 3770 db lárva között 23,15 %-ban hím és 76,84 %-ban nőstény utódokat figyeltünk meg.

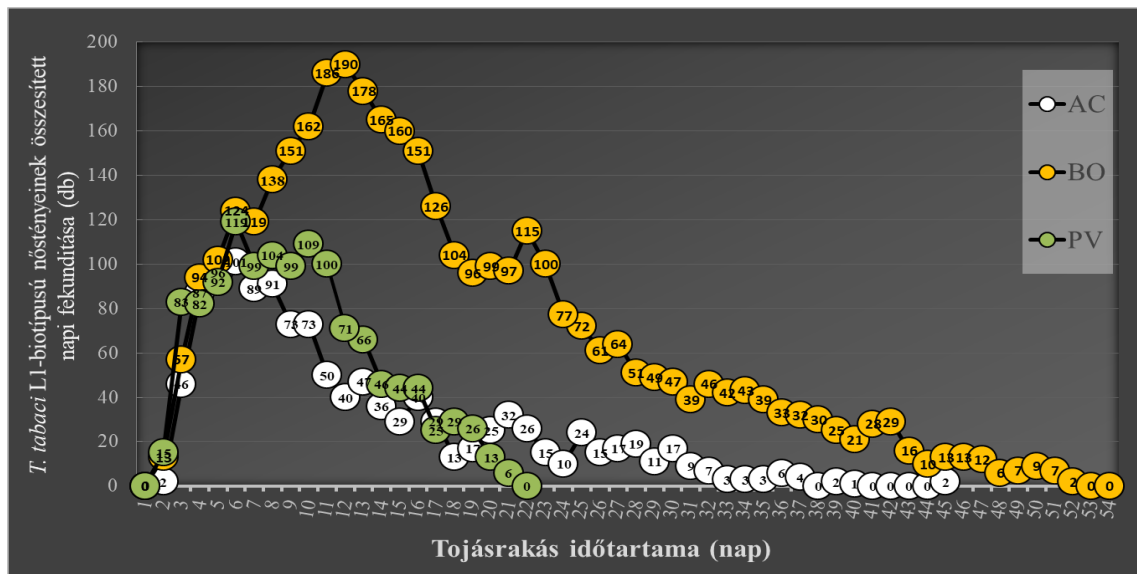


**15. ábra** A *T. tabaci* fajkomplex L1-biotípusának ivararány dinamikája *Brassica oleracea* L. növényen. A sárga pontok az egyforma életkorú nőtények (N=36 db) hím utódainak napi arányát mutatják (%). A zöld szaggatott vonal a 17 %-os hím ivararányt jelölő intervallum (egymintás Z-teszt,  $p > 0,05$ ).

A babon elvégzett vizsgálat során 63 db frissen vedlett nőtény hímekkel történő izolálását követően a nőtények 3541 db tojást helyeztek a levélszövetbe. A 3541 db tojásból kikelt lárva preparálását követően 24 db nőtény (1647 db tojásából 1471 db kikelt lárva) 1272 db utódjának szexálási adatait elemeztük statisztikailag (17. ábra). A nőtények átlagosan  $3,27 \pm 1,92$  nap (24. táblázat) érési táplálkozást követően kezdték el lerakni első tojásaikat és az első nőtény utódokat tartalmazó tojásokat már a harmadik napon megtaláltuk. Az első és második napon hímek voltak jelen nagyobb számban, majd hirtelen a számuk a negyedik napig csökkenést mutatott. A 4–21. napig a hím nőtény arány ezen a növényen is stabilizálódott 16 %-on. A vöröshagyma és káposzta növényekhez hasonlóan azonban nem tapasztaltuk a nőtények élete vége felé ismételt megjelenő hím egyedszám növekedését (16. ábra). A lárvák szexálása során az 1272 db utód között 20,12 %-ban hím és 79,87 %-ban nőtényeket azonosítottunk.



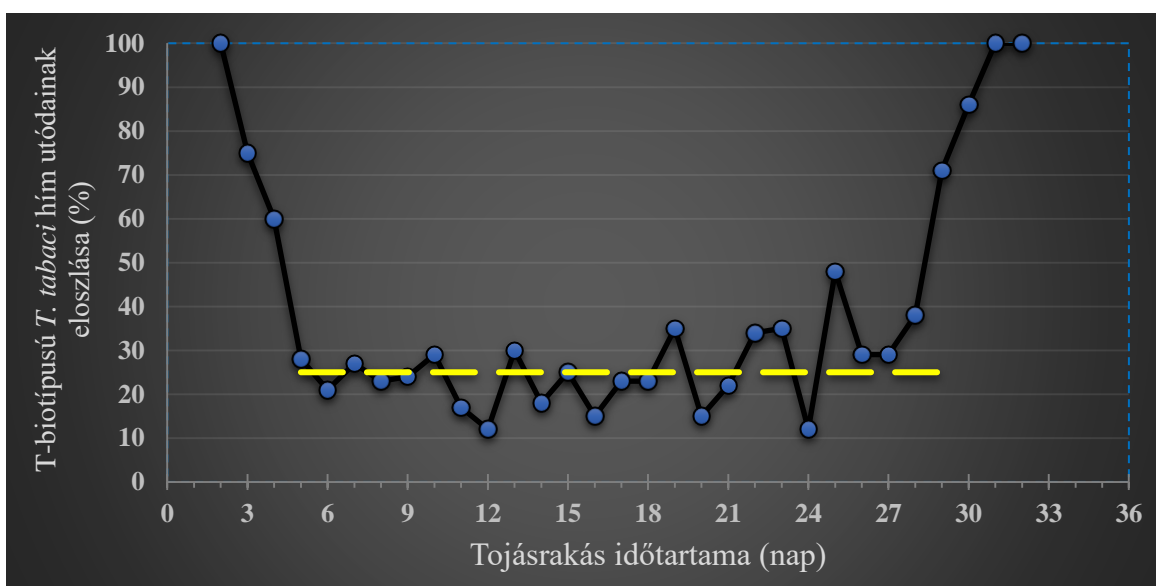
**16. ábra** A *T. tabaci* fajkomplex L1-biotípusának ivararány dinamikája *Phaseolus vulgaris* L. növényen. A zöld pontok az egyforma életkorú nőstények (N=24 db) hím utódainak napi arányát (%) mutatják. A fehér szaggatott vonal a 16 %-os hím ivararányt jelölő intervallum (egymintás Z-teszt,  $p > 0,05$ ).



**17. ábra** A *T. tabaci* fajkomplex L1-biotípusú nőstényeinek összesített napi fekunditása a teljes élettartamuk során a vizsgált növényeken. Magyarázat: AC – *Allium cepa*; BO – *Brassica oleracea*; PV – *Phaseolus vulgaris*.

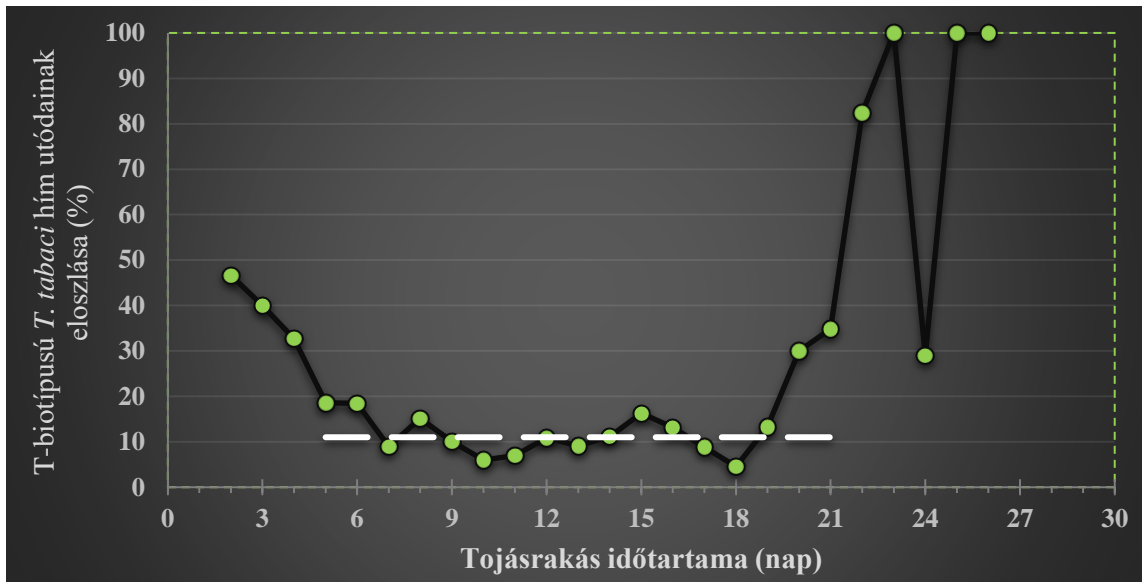
#### 4.3.2. T-biotípus ivararány dinamikája dohányon és babon

A T-biotípusú nőtények utódainak ivararány vizsgálatához 56 db imágót izoláltunk 12 órára egy-egy hímmel. Az 56 db nőtény 3328 db kikelt és preparált utódjának ivararány azonosítását követően 21 db nőtény 1429 db utódjának adatait használhattuk fel elemzésre (20. ábra). A vizsgált nőtények átlagosan  $3,21 \pm 0,83$  nap (24. táblázat) érési táplálkozás után kezdtek tojást rakni. A tojásrakás kezdetekor a nőtények hím utódokat hoztak létre nagyobb számban, ami az ötödik naptól egészen a 29. napig 25 %-os értéken stabilizálódott. Ezután a nőtények élettartamának végéhez közeledve ismét a hím utódok számának növekedését tapasztaltuk (18. ábra). Az 1429 db utód között 29,60 %-ban hím és 70,40 %-ban nőtényeket találtunk.

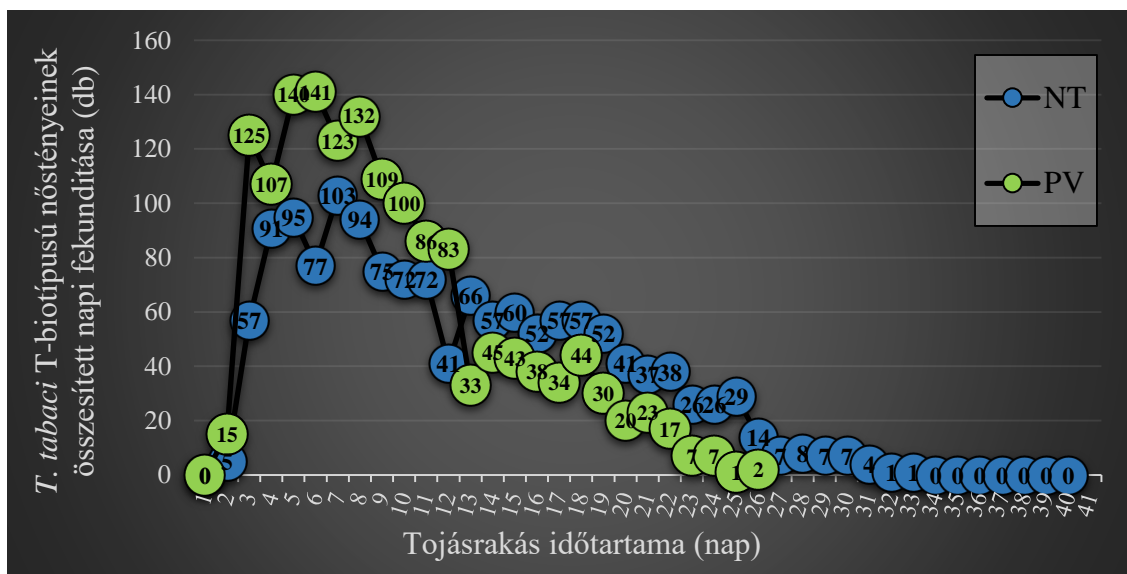


**18. ábra** A *T. tabaci* fajkomplex T-biotípusának ivararány dinamikája *Nicotinia tabacum* L. növényen a nőtények teljes élettartama során. Kék pontok az egyforma életkorú nőtények (N=21) hím utódainak arányát mutatják (%). Sárga szaggatott vonal a 25 %-os hím ivararányt jelölő inetrvallum (egymintás Z-teszt,  $p > 0,05$ ).

A T-biotípusú nőtények utódainak ivararány vizsgálatához bab levélkorongokon 79 db imágót izoláltunk 12 órára egy-egy hímmel. A 79 db nőtény 4914 db kikelt és preparált utódjának azonosítását követően 21 db nőtény 1505 db utódjának (20. ábra) adatait használhattuk fel elemzésre. A vizsgált nőtények átlagosan  $3,21 \pm 0,83$  nap (24. táblázat) érési táplálkozás után kezdtek tojást rakni. A tojásrakási időszak kezdeti szakaszában már hím és nőtény egyedeket is találtunk, de a hímek csökkenő tendenciáját tapasztaltuk a hetedik napig. Az ötödik naptól a huszonegyedik napig a hímek egyedszáma 11 %-on stabilizálódott. A huszadik naptól kezdődően ismét a hímek számának hirtelen növekedését tapasztaltuk a nőtények pusztulásáig (19. ábra). A megvizsgált 1505 db lárva között 18,07 %-ban hím és 81,92 %-ban nőtény utódokat figyeltünk meg.



**19. ábra** A *T. tabaci* fajkomplex T-biotípusának ivararány dinamikája *Phaseolus vulgaris* L. növényen a nőstények teljes élettartama során. A zöld pontok az azonos életkorú nőstények hím utódainak napi átlagos arányát mutatják (%). A szaggatott fehér vonal a 11 %-os hím ivararányt jelölő inetrvallum (egymintás Z-teszt,  $p > 0,05$ ).



**20. ábra** A *T. tabaci* fajkomplex T-biotípusú nőstényeinek összesített napi fekunditása a teljes élettartamuk során a vizsgált növényeken. Magyarázat: NT – *Nicotiana tabacum*; PV – *Phaseolus vulgaris*.

## 5. EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA ÉS KÖVETKEZTETÉSEK

### 5.1. A *Thrips tabaci* fajkomplex azonosítása CAPS módszerrel

A dohánytripsz genetikai diverzitásáról számos tanulmány beszámolt a világ különböző részeiről. Már általánosan elfogadott, hogy a dohánytripsz genetikai diverzitása szoros összefüggést mutat a gazdanövény preferenciával és a biotípusok szaporodásmódjával (Brunner és mtsai., 2004; Toda és Murai, 2007; Li és mtsai., 2014a). A vizsgálataink alapját képező tenyészetek lérteljesítésakor a begyűjtött összes tripsz egyedét azonosítottuk szaporodásmód, morfológiai határozóbélyegek illetve nukleinsav alapú módszerrel egyaránt. Az említett három karakterisztika alapján hoztuk létre a három különböző biotípusú egyedek tömegtenyészetét az azonosított egyedek utódainak kevert izolálásával. A CAPS marker validálásához felhasznált egyedek (116 db) mtCOI szekvenciája (9.2. melléklet) között genetikai változékonyságot figyeltünk meg. A tenyészetekből izolált egyedek nukleotid szekvenciájának összehasonlítása során 106 polimorf pozíciót azonosítottunk (14,32 %), amelyek 21 haplotípust eredményeztek. 4 haplotípus az L2-es, 6 haplotípus az L1-es és 11 a T-biotípushoz tartozik a biotípusonként közel azonos számú minta között. Ez azt mutatja, hogy az L2-biotípus genetikai variabilitása (haplotípus diverzitása, Hd:0,187) a legkisebb a biotípusok között. Kis genetikai variabilitásról számoltak be teitok populációknál, amit a telitok szaporodással magyaráznak (Westmore és mtsai., 2013; Gawande és mtsai., 2017; Li és mtsai., 2020), habár relatív nagy variabilitás fordult elő japán és amerikai populációkban ott, ahol a telitok és arrhenotok populációk is megtalálhatóak voltak (Toda és Murai, 2007; Jacobson és mtsai., 2013; Nault és mtsai., 2014; Jacobson és mtsai., 2016). Az egyes haplotípusok elterjedésére és a gazdanövénykörére vonatkozó következtetéseket nem lehetséges levonni, mivel a begyűjtött egyedek utódaiból biotípusonként kevert tenyészeteket hoztunk létre. A haplotípus-hálózat szerkezete megerősítette a Brunner és mtsai. (2004) által azonosított három jól elkülönülő genetikai csoport meglétét (L1, L2, T). A T-biotípuson belül a szekvenciák nagy nukleotid variabilitása kettő alcsoport vagy biotípus előfordulását igazolták hazánkban, melyeket T1- és T2-nek neveztünk el. A haplotípus-hálózat és a rokonsági kapcsolatokat ábrázoló törzsfák (ML, MP, NJ, Bayesian) felépítése ugyanazt a genetikai szerkezetet mutatják, ami megerősíti a fajkomplex genetikai szerkezetét az elkülönülő monofiletikus kládokra (L1, L2, T) vonatkozóan (Brunner és mtsai., 2004; Toda és Murai, 2007; Kobayashi és Hasegawa, 2012; Kobayashi és mtsai., 2013; Jacobson és mtsai., 2013; Nault és mtsai., 2014; Fekrat és mtsai., 2014; Sogo és mtsai., 2015). A törzsfák azt mutatják, hogy az L1-klád az arrhenotok póréahagyma-specialista haplotípusokat foglalja magukba a nemzetközi és a magyar haplotípusokkal közösen. A magyar vöröshagymáról gyűjtött L1-es haplotípusok tehát

közeli rokonságot mutatnak az L1-biotípusú referencia mintákkal. A magyar L1-haplotípus 2-es szekvencia áll a legközelebb az amerikai (JX403013–14 és KJ495744), japán (AB262433–34), görög (AY196838, AY196844) és iráni (HM600801) szekvenciákhoz, viszont a többi magyar haplotípus között a rokonsági kapcsolat nagyobb a nemzetközi szekvenciákhoz viszonyítva, ami a hazai L1-biotípusú szekvenciák nagyobb diverzitását jelzi. A magyar szekvenciák csoportosulása az L1-kládon belül akár földrajzi elkülönülést is jelezhet. A magyar L2-biotípusú szekvenciák a nemzetközi L2-es szekvenciákkal közeli rokonsági kapcsolatot mutatnak, mivel egy kládba kerültek az amerikai, görögországi, iráni, kínai és japán mintákkal is. A T-klád rokonsági viszonyait vizsgálva a magyarországi és a nemzetközi minták egy monofiletikus kládba kerültek, habár, a magyar haplotípusok közül öt külön alcsoportot alkot egyetlen görögországi mintával (AY196848) 56 %-os támogatottsággal. A T1-es alcsoportban a hazai minták közül a T-haplotípus 1,3,6,7,9,10-es szekvenciák tartoznak, amelyek nagyobb rokonsági kapcsolatot mutatnak a nemzetközi haplotípusokkal. A T2-es alcsoport szinte kizárólag hazai haplotípusokat foglal magába, egyetlen görögországi mintával (AY196848) mutat közelebbi rokonsági kapcsolatot. Ez azt jelzi, hogy hazánkban több új haplotípust is találtunk a nemzetközi adatokhoz képest, amelyek nagyobb nukleotid eltérést jeleznek a T1-es alcsoportban lévő referencia mintákhoz képest. Ez részben azért lehetséges, mert a T-biotípusú egyedekből kevés szekvencia van a nemzetközi adatbázisban (NCBI) és így ennek a biotípusnak a genetikai tulajdonságairól keveset tudunk, másrészt ebben a csoportban tapasztaltuk a legnagyobb nukleotid változékonyságot is.

Az eredményeink továbbá azt jelzik, hogy az L1-biotípusként azonosított csoportot palacknyak-hatás vagy alapítói-hatás érthette, ahogy az L2-biotípust is. A T-biotípus esetében a szekvenciák egy nagy és stabil populációt jeleznek vagy másodlagos kapcsolatot eltérő származású egyedekkel. Az L1- és L2- biotípusoknál a haplotípusok száma és a haplotípus diverzitás kicsi volt, melyhez viszonylag kis ( $< 0,005$ ) nukleotid diverzitás értékek párosultak, ami a kis populációméretből (alapító hatás után) induló gyors demográfiai bővülésre utal. A demográfiai bővülést támogatja a haplotípusok kapcsolatait ábrázoló haplotípus-hálózat is, melyen az L1- és L2-biotípusoknál egy nagyobb, központi haplotípushoz sugárirányban kapcsolódnak a haplotípusok. A T-biotípusnál két nagyobb központi haplotípushoz kapcsolódik a többi haplotípus. A haplotípus-hálózati térkép szerint, az L- és T-csoport között a nukleotid eltérések száma nagyobb, mint az L csoportot alkotó L1- és L2-biotípus között. A T-biotípus nagyobb diverzitásának oka lehet az, hogy három településről, vagyis dohánytábláról származnak a tömegtenyészetek „ősanyái”. Az L1-biotípusnál csak Makóról származó egyedek szolgáltatták a kiindulási alapot a tenyészethez. Az L2-es biotípusnál két helyről származó egyedek utódaiból alapítottuk a tenyészetet, de ebből szinte kizárólag az egyik (budapesti) helyről gyűjtött egyedek utódai alkották a tenyészetet. Amennyiben a dohánytripszet, mint invazív fajt vizsgáljuk meg,

feltételezik, hogy a genetikai diverzitás csökken a faj terjedése és új területek meghódítása során a palacknyak-hatáson vagy az alapítói-hatáson keresztül (Sohini és mtsai., 2005; Herborg és mtsai., 2007; Dlugosch és Parker, 2010; Li és mtsai., 2020). Egyéb lehetőség még az inszekticidek okozta szelekciós nyomás, amely szintén előidézheti a palacknyak-hatás kialakulását, amelyet a *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) telitok szaporodású populációinál már megfigyeltek (Zamoum és mtsai., 2005). A T-biotípusú egyedekre jellemző nagy diverzitás ( $Hd:0,758$ ;  $Pi:0,00639$ ;  $K:4,731$ ) indokolható részben Brunner és mtsai.-nak (2004) eredményeivel, miszerint a T és az L csoport 7 millió évvel korábban vált szét, mint az L-biotípusok, ami lehetővé tette a T-biotípus nagyobb genetikai differenciálódását – a mtDNS gyorsabb változákonysága révén – és reproduktív izolációját is. Li és mtsai.-nak (2015b) vizsgálata laboratóriumi körülmények között már bizonyította, hogy a reproduktív izoláció nem tökéletes az L1- és L2-biotípusok között, amelyet Sogo és mtsai. (2015), Jacobson és mtsai. (2016) és Aizawa és mtsai. (2016) is megerősítettek szabadföldi körülmények között szimpatrikus populációknál a hibridizáció azonosításával. A T-biotípust napjainkig azonban nem vizsgálták e tekintetben. A hibridizáció még bonyolultabbá teszi a biotípusok azonosítását a nem tökéletes reproduktív izoláció révén különösen a biotípusok populációinak szimpatrikus előfordulásakor. Ezért, ahogy Sogo és mtsai. (2015) is megjegyzi, csak a mtCOI régió alapján történő azonosítás már nem elegendő a biotípusok precíz azonosításához. A dohánytripsz fajkomplex genetikai azonosítására további lehetőséget biztosítanak a sejtmagi DNS különböző régiói (például ITS1 és ITS2), amelyeknek vizsgálatával feltehetőleg lehetővé válna a hibrid egyedek azonosítása is. Az általunk vizsgált szekvenciák eredményei alapján mindenképpen érdemes továbbfejleszteni a fajkomplex azonosítását. Ezt szabadföldről gyűjtött populációk egyedein javasolt elvégezni, ezáltal többek között lehetőség volna egyrészt a T-klád teljesebb genetikai variabilitásának feltérképezésére, a T1- és T2-biotípus elkülönítésére (akár egy továbbfejlesztet CAPS marker által), a haplotípus diverzitás összehasonlítására földrajzi elterjedés és gazdanövénykör figyelembevételével, a biotípusok közti génáramlás megállapítására és a dohánytripsz fajkomplex részletesebb genetikai elemzésére akár más molekuláris genetikai módszerek (például mikroszatellitek) használatával.

A genetikai elemzések eredményei azt mutatják, hogy a primer pár által felszaporított fragmentumok párosítása a restriktív enzimek használatával (CAPS marker rendszer) alkalmas a biotípusok (L1, L2, T) egyszerű azonosítására. A szekvencia alapú elemzések megerősítik a restriktív endonukleázos hasítás mintázatát, mivel az L1-kládba tartozó haplotípusokat mindkét enzim hasítja, az L2-kládba tartozó egyedeket csak az egyik enzim hasítja és a T-kládba tartozó egyedeket nem hasítja egyik enzim sem. Tapasztalataim alapján a dohánytripsz egyedek azonosítása az ismert protokoll alapján mintaelemszámtól függően akár egy nap alatt is elvégezhető. Ha nagyobb mennyiségű egyed azonosításra használjuk, akkor a folyamat



szétbontható lépésekre, mivel a kivont DNS és az amplifikált pcr termék egyaránt tárolható -20°C-on a további feldolgozásig. Az új CAPS marker azonosítása lehetővé teszi a fajkomplex ökológiai tulajdonságainak pontosabb vizsgálatát a biotípusok gyors és viszonylag egyszerű azonosításának köszönhetően.

## 5.2. A *Thrips tabaci* ökológiai paramétereinek vizsgálata a fajkomplex gazdanövényein

A dohánytripsz rendkívül széles gazdanövénykörrel rendelkezik egyéb tripszfajokhoz képest (Ananthakrishnan, 1973), ami rendkívül kitágítja azon növények körét, amelyeken jelentős gazdasági károkat okozhat. A *T. tabaci* fajkomplex biotípusainak megvizsgáltuk az ökológiai paramétereit négy gazdaságilag is jelentős termesztett növényen. Az eredmények alapján különbségeket tapasztaltunk az ökológiai paraméterekben a vizsgált növények között.

A dohánytripsz fajkomplex tagjai közül a T-biotípusra vonatkozó ökológiai paraméter adatokat egyedül Fekrat és mtsai. (2014) publikáltak. Eredményeik alapján a T-biotípusú egyedek teljes juvenilis mortalitása 25 °C-on dohányon 58,33 %, ami több mint kétszerese az általunk tapasztalt 23 %-os mortalitási értéknek 23°C-on, ami jelentős eltérést mutat. A napi ( $1,41 \pm 0,11$  tojás) és teljes fekunditási értékeket ( $26,35 \pm 1,93$  tojás) tekintve is markáns különbségeket találtunk Fekrat és mtsai.-nak (2014) eredményei és a saját eredményeink között (általunk tapasztalt napi fekunditás:  $3,79 \pm 1,01$ ; teljes fekunditás:  $70,63 \pm 32,93$ ). Fekrat és mtsai.-nak (2014) a 2 °C-kal magasabb hőmérsékleten elvégzett vizsgálatuk két nappal hosszab átlagos teljes fejlődési időtartamot eredményezett az általunk tapasztalt átlagos 15,8 napos kifejlődési időtartamhoz képest. Ennek oka lehet az eltérő növényfajta hatása vagy az a tény, hogy a 23 °C feletti hőmérséklet már negítvan hat a dohánytripsz fejlődésére. Fontos megemlíteni, hogy Fekrat és mtsai.-nak (2014) munkájából nem derül ki, hogy T-biotípusú egyedek adatait kizárólag a nőstények alapján állapították meg vagy, ahogy a saját vizsgálatainkban nemenként is meghatároztuk pontosan közölve az eredményeket, a mortalitástól eltekintve. Az L1- és L2-biotípus adataira tekintettel megbízható eredmények már nagyobb számban fellelhetőek különféle táplálékokon és gazdanövényeken az irodalomban, azonban az 1. és 2. táblázatban szereplő összes cikk részeredményeinek hosszas értékelését mellőzve csak az általunk elvégzett vizsgálatokkal módszertanilag azonosan tanulmányok közül az utóbbi évek meghatározó eredményeit közlő cikkek eredményeit értékelem. Li és mtsai.-nak (2014a) vizsgálatai alapján a tojás és a fejlődési stádiumok túlélési adatai az L1-biotípusnál vöröshagymán (tojás:94,4%; L1:96,2 %; L2:83,6 %; EN:91,4 %; N: 86,0 %) nagy hasonlóságot mutatnak, kizárólag az első stádiumú lárvánál tapasztaltunk kisebb túlélést (tojás 90 %; L1:84 %; L2:86 %; EN:96 %; N: 88 %). Ugyanez mondható el az L1-es biotípus túlélési adatairól fejes káposztán összehasonlítva Li és mtsai.-nak

(2014a) eredményeit (tojás: 88,8%; L1:97,1 %; L2:97,6 %; EN:96,8 %; N: 99,6 %) az általunk tapasztaltakkal (tojás: 98 %; L1:96 %; L2:93 %; EN:96 %; N: 96 %). Az L2-biotípus egyedeinél káposztán szintén nagyon hasonló értékeket tapasztaltunk (tojás: 95 %; L1: 92 %; L2:87 %; EN: 90 %; N: 91 %) Li és mtsai. (2014a) munkájához hasonlítva (tojás: 76,0 %; L1:92,9 %; L2: 96,0 %; EN: 96,0 %; N: 96,0 %), kivéve a tojások mortalitását, ahol a vizsgálataink során nagyobb túlélést tapasztaltunk, mint Li és mtsai. (2014a). Az előző eredmények ismeretében viszont meglepő, hogy az L2-biotípus túlélési adataiban Li és mtsai.-nak (2014a) eredményeihez hasonlítva (tojás: 90,7 %; L1: 84,0 %; L2: 61,6 %; EN: 57,8 %; N: 75,7 %) nagyobb különbségeket találtunk vöröshagymán főleg a táplálkozó fejlődési stádiumokban (tojás: 93 %; L1: 63 %; L2:54 %; EN: 75 %; N: 78 %). A 20°C-on tapasztalt L1-biotípusú nőstények fekunditási értékei között is megfigyelhetők különbségek Li és mtsai. (2014a) eredményeivel (átlagos teljes fekunditás hagymán:  $118,7 \pm 11,0$ , átlagos napi fekunditás:  $3,4 \pm 0,2$ ; átlagos teljes fekunditás fejes káposztán:  $84,9 \pm 6,1$ , napi átlagos fekunditás:  $2,3 \pm 0,1$ ) összehasonlítva saját eredményeinket 23°C-on (átlagos teljes fekunditás hagymán:  $74,71 \pm 50,83$ , átlagos napi fekunditás:  $4,96 \pm 1,02$ ; átlagos teljes fekunditás fejes káposztán:  $106,61 \pm 76,93$ , átlagos napi fekunditás:  $4,56 \pm 1,09$ ). Az L2-biotípus fekunditási eredményeinél már nagyobb eltéréseket tapasztaltunk Li és mtsai. (2014a) eredményeihez (átlagos teljes fekunditás vöröshagymán:  $84,9 \pm 10,0$ ; napi átlagos fekunditás:  $2,4 \pm 0,2$ ; átlagos teljes fekunditás fejes káposztán:  $113,6 \pm 8,4$ , napi fekunditás:  $3,2 \pm 0,2$ ) hasonlítva, ami nagyobb napi fekunditási adatokban viszont kisebb teljes fekunditási értékekben mutatkozott meg (átlagos teljes fekunditás vöröshagymán:  $41,83 \pm 31,65$ ; napi átlagos fekunditás:  $3,83 \pm 1,44$ ; átlagos teljes fekunditás fejes káposztán:  $96,54 \pm 65,02$ , napi fekunditás:  $4,73 \pm 1,57$ ).

Az eredmények alapján a különböző gazdanövények eltérő felszaporodást tesznek lehetővé fajkomplex biotípusai számára. A paraméterekben tapasztalható különbözőségek az eltérő gazdanövény adaptációra utalnak. Korábbi tanulmányok szintén erős gazdanövény-specifikus (fiziológiai) adaptációról számoltak be laboratóriumi vizsgálatok során dohány, póréhagyma és káposzta esetén (Zawirska, 1976; Chatzivassiliou és mtsai, 2002; Chatzivassiliou, 2002; Li és mtsai., 2014a). A fajkomplex gazdanövény-függő teljesítményében mutatkozó különbségek azt sugallják, hogy biotípusok más-más evolúciós utat járhattak be. Ezt a hipotézist bizonyították is, amikor a fajkomplex tagjainak mtDNS alapú vizsgálatakor egymástól szét tartó monofiletikus leszármazást mutattak ki, ami valószínűleg a különböző gazdanövény adaptáció hatására következett be (Brunner és mtsai., 2004). Adott gazdanövényeknek a fitofág kártevőkre gyakorolt változatos szelektív nyomására kialakulhat egy sajátos gazdanövénykörhöz való specializálódás (Ehrlich és Raven, 1964). Az ilyen ökológiai specializálódás akkor várható, amikor a lokális adaptáció különféle gazdanövényekhez a divergens szelekción keresztül megy végbe, vagyis amikor a fenotípusok kedveznek a kiválasztott gazdanövények egy bizonyos körének a többivel

szemben (Kassen, 2002; Ravigné és mtsai., 2009). Ráadásul azok az organizmusok, amelyek egyes gazdanövényeket előnyben részesítenek, azokra jobban hatnak a növények elősegítve a specializáció kialakulását. Ez kompromisszummal és fitness ráfordítással jár, mivel a táplálkozásnak és a szaporodásnak a képessége egy bizonyos gazdanövényen ahhoz vezet, hogy egy másik gazdanövényen a táplálkozás gyengébb teljesítményt eredményez (Kassen, 2002). A fajkomplex T-biotípusának paraméterei is ezt jelzik a gazdanövények között. Ezért véleményünk szerint a gazdanövény kifejezés árnyaltabb használata tenné lehetővé a gazdanövény minőségének megítélését a kártevő szempontjából. Ez alapján a T-biotípus számára jó gazdanövénynek tekinthető a dohány és a bab a káposztához és a vöröshagymához képest. Annak ellenére, hogy a vöröshagyma és a káposzta is lehetővé teszi a juvenilis alakok kifejlődését – igaz hosszabb idő alatt – a kisebb fekunditási és nagyobb mortalitási értékek azt jelzik, hogy populáció felszaporodása ezeken a növényeken sokkal vontatottabban megy végbe. Ezért a gazdanövény kifejezés használható az említett két növény esetében is, de nem tekinthetőek jó gazdanövénynek a populáció felszaporodásunk szempontjából. A póréhagyma-specialista L1- és L2-biotípus számára még gazdanövénynek sem tekinthető a dohány, mivel az imágók pár napon belül elpusztulnak dohányon táplálkozva, ami nem teszi lehetővé a tojások létrehozását. Az L2-biotípus nőstényei ugyan képesek voltak kevés tojást lerakni, de feltehetően, mint rossz minőségű táplálékforrás már nem tette lehetővé, hogy a tojásokban lévő embriók kifejlődjenek. Ennek okai abban keresendők, hogy a 28 millió évvel ezelőtti divergencia óta a biotípusok adaptációja eltérő gazdanövényeken történhetett meg (Chatzivassiliou és mtsai., 2000; Brunner és mtsai., 2004; Li és mtsai., 2014a). A specializáció számos környezeti és ökológiai tényezőtől is függ, amelyek befolyásolják a demográfiai és metapopulációs dinamikát (Sousa, 2019). Köztük szerepel a gazdanövény minősége is, ami azt fejezi ki, hogy a gazdanövény milyen összetevőket tartalmaz, ami előnyösen vagy hátrányosan hat a fitofág rovarok teljesítményére. Ezek az összetevők lehetnek egy növényben a nitrogén, szén, nyomelemek és akár faj-specifikus toxikus másodlagos anyagcsere termékek: alkaloidok, triterpén-glikozidok, közepes szénláncú (C<sub>8</sub>–C<sub>18</sub>) zsírsavak és szterinek (Seigler és Price, 1976; Kircher és Heed, 1970; Kircher, 1982; Fogleman és mtsai., 1986; Fogleman és mtsai., 1998; Soto és mtsai., 2014, Awmack és Leather, 2014). Ha egy fitofág kártevő a gazdanövényeinek egy bizonyos csoportjához specializálódik, akkor létrejön egy hosszú távú kölcsönhatás fiziológiai szinten is, melynek során a rovarban különböző transzkriptomi válaszok alakulnak ki a gazdanövény vegyületeinek hatására. Ezt tanulmányozták már a xenobiotikus detoxifikáló citokróm P450 géncsaládnál és egyéb detoxifikációért felelős enzimek, köztük a hidroxilázok és transzferázok esetében, hogy a detoxifikációs génexpresszió szabályozása milyen választ ad egy adott növényi összetevőre. *Drosophila* fajokkal kimutatták, hogy a gazdanövények különböző összetevőire eltérő génexpresszió valósul meg a P450 gének révén, ami specializálódást

tesz lehetővé, ami további hatást gyakorolt az utódnemzedék kifejlődésének időtartamára. Ezek a folyamatok pedig mutációt eredményeztek, ami a divergens populációkon keresztül elvezet az adaptációhoz, reproduktív izolációhoz és az ökológiai speciációhoz. Ezért lehetséges populáció szinten is specializálódni gazdanövényekhez, mert ezek a transzkriptomi változások a génexpresszióbeli különbségek által hatással vannak gazdanövénynek kitett utódnemzedék fitnessére (Feder és mtsai., 1988; Hawthorne és Via, 2001; Dres és Mallett, 2002; Funk és mtsai., 2006; Tilmon, 2008; Pavey és mtsai., 2010; Nosil, 2012; Lang és mtsai., 2012; Etges és mtsai., 2016; Gloss és mtsai., 2016; Etges, 2019). Hasonló folyamaton mehetett keresztül évmilliók alatt a dohánytripsz is, amely a ma ismert biotípusok kialakulásához vezethetett. A vizsgált növényekben található összetevők azok, amelyek nagy valószínűséggel befolyásolhatták a biotípusok fekunditási paramétereit és a tojások valamint juvenilis fejlődési stádiumok mortalitását is. Ez kétféle szempontból is hatással lehetett a biotípusok paramétereire. Egyrészt az imágók táplálkozása során az eltérő gazdanövény preferenciából adódóan a póréhgyma-specialista biotípusok számára olyan komponenseket tartalmaz a dohány, amely toxikus hatással bír, mert nem rendelkeznek a dohányban előforduló komponensek detoxifikálásához szükséges fiziológiai válaszreakcióval, így rövid idő alatt egy kritikus értéket ér el az adott összetevő a szervezetükben, ami gyors mortalitást okoz. Ezt a tényt az is alátámasztja, hogy a T-biotípus a tápnövény specializációja révén az adott komponensre képesé vált detoxifikálni – hiszen életben marad a növényen és gyors felszaporodásra is képes – tehát nem a dohány tápanyagtartalma miatt nem képes a másik két biotípus életben maradni dohányon. Másfelől, egy adott gazdanövény nem csak közvetlen táplálkozáson keresztül, hanem közvetetten, mint tojásrakási közeg is hatással lehet például a tojások mortalitására. Egy adott növényt jellemezhetünk minőségi szempontok alapján – mennyire megfelelő a rovarok táplálkozása szempontjából – és a morfológiai illetve sajátos fizikai és kémiai tulajdonságai alapján is. A tojások mortalitását közvetett módon is befolyásolhatja a gazdanövény (morfológiai és sajátos fizikai és kémiai tulajdonságai által) is úgy, hogy a növény szövetébe süllyesztett tojás egy olyan közegbe kerül, ami az egyik biotípus számára toxikus anyagokat tartalmaz és ez a „mikro-filoszféra” például nedvtartalma révén szerepet játszik a tojások életben maradásában. A növény szövetébe helyezett tojásban és a körülötte lévő szövetben lehetséges a folyadékok - elsősorban víz - közötti koncentráció illetve nyomáskülönbség, ami diffúzióhoz vagy ozmózishoz vezet. Mivel nem ismert a tripsztojások falának áteresztőképessége, így előfordulhat, hogy az említett fizikai különbségek miatt a tojásba a vízzel olyan anyag jut be, ami kedvzötlen vagy toxikus a fejlődő embrió számára. Ezért előfordulhat, hogy az embrió lassabban fejlődik ki, vagy egyáltalán nem képes kifejlődni egy bizonyos növényen. Ebből az is következik, hogy a gazdanövény összetevői és kémiai tulajdonságai nagyobb hatással vannak a biotípusok tojásainak életképességére, mint a fizikai vagy

szöveti jellemzői. Ezt mutatja az a tény is, hogy az L2-biotípus képes volt tojásokat rakni a dohány levélkorongokba, tehát elsősorban nem a szöveti sajátosságok gátolták a tojások kifejlődését, mint inkább annak összetevői a növényi nedvekben. A dohány azonban jó példa arra is, hogy egy növény morfológiai tulajdonságai, hogyan befolyásolják a rajtuk táplálkozó rovarok életképességét. A laboratóriumi vizsgálataink során megfigyeltük, hogy T-biotípusú egyedek sokkal könnyebben vagy „ügyesebben” mozognak a dohány leveleit sűrűn borító ragadós mirigyszőrök között. Könnyen észrevehető különbséget figyeltünk meg az L1-es L2-es biotípusok tapasztalatlanak tűnő botladozó és mirigyszőrökbe gyakran beleragadó, akadozó mozgása és a T-biotípusú egyedek gyors könnyed mozgása között a mirigyszőrökkel sűrűn borított levélkorongokon. Ez is a T-biotípus specializációját jelzi a másik biotípusokhoz képest dohányon. A könnyedebb mozgását elősegítheti az is, hogy megfigyeléseink alapján a T-biotípus egyedei kisebb testmérettel rendelkeznek, mint a póréhagyma-specialista biotípusok.

A közönséges takácsatka (*Tetranychus urticae* Koch 1836) fajnál már tanulmányok igazolták az új gazdanövényhez (például paradicsomhoz) való gyors alkalmazkodást kevés ráfordítással (az ősbab növényhez hasonlítva). A gyors evolúció csak akkor mehet végbe, ha a kezdeti populáció rendelkezik genetikai variabilitással (Sousa és mtsai., 2019). A genetikai variabilitás elsősorban pedig a szexuális módon szaporodó populációkra jellemző. A szaporodás evolúcióbiológiai kutatásai szerint a szexuális szaporodás az ősbab (Bell, 1982; Vrijenhoek, 1998; Schwander és Crespi, 2009), így a dohánytripsz taxon esetében is ezt a reprodukciót tekinthetjük az ősi típusra jellemzőnek. Az általunk mért ökológia paraméterek a vizsgált növények alapján arra engednek következtetni, hogy a jelenleg természetben használt vöröshagyma és bab őse is lehetett a dohánytripsz taxon közös gazdanövénye, mivel mindegyik biotípus képes hagymán és babon is kifejlődni és felszaporodni. Ezért az Alliaceae (Hagymafélék) és Fabaceae (Pillangósvirágúak) közé tartozó növények is lehettek az ősi gazdanövények. A specializáció egy jelenleg nem ismert köztes gazdanövényen vagy gazdanövények egy bizonyos körén kezdődhetett el, mert a dohány növényvel csak pár száz évvel ezelőtt kerülhetett kapcsolatba a taxon és ennyi idő alatt a mutációs ráta (2 % / évmillió) figyelembe vételével nem alakulhatott ki ilyen mértékű specializáció. Ez a növény lehetett Almási és mtsai. (2016) által feltételezett *Solanum nigrum* is akár, de a Burgonyafélék családjába tartozó egyéb növényfaj is. Elképzelhető, hogy egy teljesen más rendszertani egységbe tartozó növényfajon kezdődött a specializáció és az adott növényfajok relatív szélesebb körében megtalálható növényi komponens (másodlagos anyagcsere termék stb.) és egy tripsz populáció között kialakuló hosszú távú kölcsönhatás vezetett el a Burgonyafélék családjába tartozó dohány növényhez történt specializációhoz, a dohány Európába való behurcolását követően. A dohánytripsz taxon közös ősi gazdanövénye a Káposztafélék (Brassicaceae) közé tartozó fejes káposzta egy ősi változata is lehetett (a juvenilis fejlődési

stádiumok legkisebb mortalitási értékei erre utalnak), amely habitusát tekintve nem képez olyan zárt szerkezetet, mint a ma ismert fejes káposzta. Ez azért lehetséges, mert mindegyik biotípus felszaporodását biztosítja az általunk vizsgált fejes káposzta. Mindezek tudatában mégsem zárható ki annak a lehetősége, hogy az L1- és T-biotípus előfordul a fejes káposztán. Habár, hazánkban egyelőre kizárólag L2-biotípusú egyedeket, míg az USA-ban L1-es biotípusú egyedeket is találtak fejes káposztán (Fail, 2005; Li és mtsai., 2014a). Ennek egyik okát abban látjuk, hogy az arrhenotok szaporodású egyedek számára a fejes káposzta levélszerkezete nem teszi lehetővé a populáció felszaporodását a káposzta fejedését követően. Az L2-biotípus számára viszont kedvező a fejes káposzta táplálkozási és szaporodási stratégiát tekintve is, mert nincs szükség párosodásra a partenogenetikus szaporodó populáció fenntartásához. A fejes káposzta egymásra szorosan simuló levelei nem kedveznek egy szexuálisan szaporodó biotípusnak, mivel a hímek számára egy szűk és zárt tér gátolja a nőstények megtalálását (például aggregációs feromonok gátolt terjedése által) és a párosodást. A populáció fenntartását ezért a fejes káposzta habitusa rendkívül megnehezítheti. Habár, pont ez a tulajdonsága az, ami kedvez a partenogenetikus szaporodó L2-biotípus specializációjának a fejes káposztához. Talán pont ez lehetett az egyik ok, amiért az L-csoport további specializációjára sor kerülhetett 21 millió évvel ezelőtt. A természet mindig az egyszerűségegre törekszik, tehát logikus lenne, hogy a gazdanövény és annak komponenseihez már adaptálódott biotípusok között a következő evolúciós léptékű szétválásnak az okai már a szaporodásbiológiában rejlenének. Felmerül a kérdés, hogy egy szexuálisan szaporodó biotípusnál vajon a gazdanövény zárt habitusa előidézhetheti-e a partenogenetikus szaporodás kialakulását egyéb tényezők együttes hatásának eredményeként?

Li és mtsai.-nak (2014a) kutatása szerint az L1-biotípusnak a vöröshagyma a kedvezőbb gazdanövény, az L2-biotípus számára pedig a fejes káposzta biztosítja a populáció nagyobb felszaporodását. Szerintük ez a biotípusok gazdanövény adaptációjával magyarázható, amit igazol az, hogy a vizsgálatukban felhasznált egyedeket vöröshagymáról és káposztáról gyűjtötték. Az eredményeink megerősítik azt, hogy az L1-biotípusnak valóban a vöröshagyma biztosítja a populáció gyorsabb felszaporodását és túlélését, viszont káposztán ezt nem tudjuk elmondani az L2-biotípus estében. Az L1-biotípus paramétereiben vagy nem találtunk szignifikáns különbséget fejes káposztán az L2-biotípushoz hasonlítva, vagy az L1-biotípusnak szignifikánsan kedvezőbbnek bizonyult a káposzta. Az L2-biotípusról eredményeink alapján nem mondhatjuk, hogy a fejes káposztához jobban adaptálódott volna, mint az L1-biotípus. Ez valószínűleg azzal magyarázható, hogy amíg Li és mtsai. (2014a) hagymáról és káposztáról gyűjtötték mintáikat, addig a mi vizsgálatunkhoz az L2-biotípusok egyedeket dísznövényekről gyűjtöttük. Az eredmények közötti eltérés adódhat a vizsgálatban használt vöröshagyma fajta tulajdonságokból is, ugyanis ismert, hogy a fajták között van tripsz ellenállóságban különbség (Hudák, 2006), ami

hatással lehet a tripszek fejlődésére. A vizsgált fejes káposztánál ugyanez már nem lehet az eredmények hátterében, mivel ugyanazt a fajtát használtuk vizsgálataink során, mint Li és mtsai. (2014a). Lehetséges továbbá, hogy az L2-biotípus teljesítményét a genetikai elemzések során kimutatott alapítói-hatás befolyásolhatta olyan mértékben, ami a begyűjtött egyedek utódnemzedékénél már hatást gyakorolt a fitnessre.

### 5.3. A *Thrips tabaci* ivararányának dinamikája

A dohánytripsz fajkomplex arrhenotok szaporodású biotípusaira – mint haplodiploid ivar-meghatározási rendszerrel rendelkező biotípusok – jellemző, hogy az utódok nemét a tojások szelektív megtermékenyítése határozza meg (Flanders, 1946; Cook, 1993). A gazdanövény minősége hatással van a rovarok reprodukív stratégiájára a tojás méretén és minőségén, a tojások tápanyagtartalmán vagy akár a gyenge minőségű gazdanövény révén a tojások felszívódása által (Leather és Burnand, 1987; Craig és mtsai., 1992; Fox és Czesak, 2000; Awmack és Leather, 2002). Amennyiben a gazdanövény specializáció lehetővé teszi a biotípusok számára a tojások létrehozását és túlélését, akkor eredményeink alapján részben az adott gazdanövény minősége határozza meg a pontos ivararányt és annak dinamikáját. Az L1- és T-biotípusnál is azt tapasztaltuk, hogy az utódok ivararánya a nőstények életkorának függvényében egy „U”-alakú mintázatot eredményez a vizsgált gazdanövényeken. Az „U”-alakú mintázat két függőleges szárát a nemek arányának gyors változása eredményezi, míg a két függőleges szárát összekötő szakaszt egy hím nőstény ivararány stabilizálódás alakítja ki. A kirajzolódó „U”-alakú mintázat annak függvényében változik, hogy milyen minőségű az adott gazdanövény, ami egyben a populáció felszaporodásának ütemét és a gazdanövény hatását is jelzi. A mi vizsgálatainkban az „U”-alakú minta részben annak tulajdonítható, hogy a nőstény tripszek kifejlődésüket követően csak egy 12 órás időtartam alatt párosodhattak és az életük során nem volt lehetőségük újbóli párosodásra. Ez okozhatta a nőstények spermathécájának kiürülését, ami a megtermékenyítetlen hím egyedek ismételt nagyobb arányú megjelenéséhez vezetett, kialakítva az „U”-alakú mintázat felfelé emelkedő szárát. Az L1-biotípus ökológia paraméterei azt jelezték, hogy a vöröshagyma, káposzta és a bab is jó gazdanövénynek számít, amit az ivararány értékek is megerősítettek. Vöröshagymán 21 %-on (30 napig), káposztán 17 %-on (27 napig), babon 16 %-on (16 napig) állandósult az ivararány. Ez azt mutatja, hogy a bab jó gazdanövény és összetevői illetve tápanyagai lehetővé tették a legkisebb hím ivararány kialakulását a legrövidebb idő alatt. A babon tapasztalt rövidebb élettartam szintén azt jelzi, hogy könnyen elérhető jó táplálékforrás biztosította a nőstények számának gyorsabb növekedését, ami a populáció gyorsabb felszaporodását eredményezi. A rövidebb élettartam oka feltételezhetően az, hogy a gyorsabban végbemenő nagyobb energiát

igénylő nőtény utódok létrehozása a nőtény imágok gyorsabb kimerülésével, öregedésével párosulhatott. A T-biotípusú dohánytripszeknél dohányon 25 %-on (25 napig) és babon 11 %-on (16 napig) állandósult a hímek ivararánya. Az L1-biotípusú tripszeknek hasonlóan a bab kedvezőbb feltételeket biztosított és így kisebb hím arány alakulhatott ki, rövidebb idő alatt. A dohánytripsz biotípusok teljes élettartamára számított hím nőtény ivararány eloszlás (L1-biotípusnál: hagymán 26,3% és 73,7 %, káposztán: 23,2 % és 76,8 %, babon: 20,1 % és 79,9 %-os; T-biotípusnál: dohányon: 29,6 % és 70,4 %, babon: 18,1 % és 81,9 %) megerősíti a tripszeknél megfigyelt 30 % : 70 %-os (Krueger és mtsai., 2015) és 77 % : 23 %-os (Li és mtsai., 2015a) hím:nőtény ivararányt. Az az eredmény, hogy mindegyik vizsgált gazdanövényen kialakult a sikeres megtermékenyítést követően az „U”-alakú mintázat, az ivararány genetikai szabályozottságára is utalhat. Az ivararány dinamika alakulását az elérhető táplálék minősége, a párosodás sikeressége és száma illetve az eltárolt hímivarsejtek mennyisége határozza meg. Az utódok ivararányának genetikai szabályozottságára vonatkozó feltevésünk kizárólag abban az esetben helytálló, ha további kezelések során megvizsgálánk, hogyan alakul az arrhenotok nőtény dohánytripszek utódainak ivararánya, amennyiben az első párosodást követően újra párosodhatnak, ezzel megakadályozva a hímivarsejtek korlátozott hozzáférést a tojások szelektív megtermékenyítésekor. Ha a többszöri párosodás és az elérhető hímivarsejtek ellenére is növekedne a hímek aránya a nőtények életének végső szakaszában, megerősítést nyerne, hogy az utódok ivararányára genetikai tényezők is hatást gyakorolnak.



## 6. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

1. Azonosítottunk egy CAPS markert, amely lehetővé teszi a *Thrips tabaci* kriptikus fajkomplex három biotípusba sorolható egyedeinek egyszerű nukleinsav alapú azonosítását mtCOI gén alapján. A TTL-UNIF1 és TTL-UNIR1 primer pár által felszaporított 780 bp méretű amplikonjain a PstI és PstII restrikciós endonukleázok egyedi hasítási mintázatot eredményeznek. Az L1-biotípusba tartozó egyedek amplikonját mindkettő enzim hasítja egyszer, ezért három eltérő hosszúságú fragmentum (345 bp / 274 bp / 161 bp) keletkezik. Az L2-biotípusú egyedek amplikonját csak a PstI restrikciós enzim hasítja, így kettő eltérő hosszúságú (619 bp és 161 bp) fragmentumot kapunk. A T-biotípusú egyedek amplikonját egyik enzim sem hasítja, így marad a 780 bp hosszú DNS fragmentum.
2. A *Thrips tabaci* fajkomplex genetikai elemzése során hazai gyűjtésekből származó 116 db mtCOI szekvencia alapján elsőként igazoltuk a *Thrips tabaci* fajkomplex genetikai diverzitását, ezzel megerősítve a szakirodalmi adatokat a fajkomplex genetikai szerkezetéről. Új haplotípusokat azonosítottunk hazánkban, amelyek a T-biotípusú monofiletikus kládban egy újabb biotípus előfordulását igazolják, ezért a rokonsági kapcsolatok alapján a T-biotípust T1- és T2-biotípusra különítettük el.
3. Genetikai elemzéseink során megállapítottuk, hogy a fajkomplex biotípusai közül a T-biotípusba sorolható egyedekre nagyobb genetikai variabilitás jellemző, mint a póréhgyma-specialista L1- és L2-biotípus egyedeire. Elemzéseink során megállapítottuk, hogy az L1- és L2-biotípusok populációit a nukleotid variabilitás alapján palacknyak-hatás vagy alapítói hatás érthette, a T-biotípus egyedei stabilabb populációval jellemezhetők nagy evolúciós történettel.
4. A *Thrips tabaci* fajkomplex molekulárisan azonosított biotípusainak ökológiai paramétereit elsőként hasonlítottuk össze a fajkomplex három gazdaságilag jelentős termesztett gazdanövényén a hím egyedek vizsgálatával együtt, amelynek alapján megállapítottuk, hogy az ökológiai paraméterekben eltérések vannak a biotípusok egyedei között. A T-biotípus számára a vizsgált növények köréből a dohány és a bab tekinthető jó gazdanövénynek, a fejes káposzta és a vöröshagyma csak gazdanövénynek tekinthető. Az L1- és L2-biotípusok számára a vöröshagyma, káposzta, bab tekinthető jó gazdanövénynek, a dohány viszont még tápnövénynek sem tekinthető. Megállapítottuk, hogy a biotípusok eltérő ökológiai paramétereit erős gazdanövény-hatást, adaptációt mutatnak.

5. Vizsgálataink részben támasztják alá Li és mtsai. (2014a) korábbi eredményeit az L1- és L2-biotípus gazdanövény-függő teljesítményével kapcsolatban. Eredményeink alapján az L1-biotípus jobban adaptálódott a vöröshagymához, de az L2-biotípus nem adaptálódott jobban a fejes káposztához. Mindez arra utal, hogy az L2-biotípus diverzebb a gazdanövény adaptációját tekintve, mint azt korábban gondoltuk.
6. Elsőként vizsgáltuk meg a *Thrips tabaci* fajkomplex mtCOI alapján molekulárisan azonosított arrhenotok szaporodású L1- és T-biotípusainak teljes élettartamára során létrehozott utódainak ivararányát. Az L1-biotípusnál vöröshagymán, babon és káposztán, míg a T-biotípus esetében dohányon és babon. Megállapítottuk, hogy az L1-biotípusnál vöröshagymán 26,3 % és 73,7 %, káposztán: 23,2 % és 76,8 %, babon: 20,1 % és 79,9 %-os; a T-biotípusnál dohányon: 29,6 % és 70,4 %, babon: 18,1 % és 81,9 % a hím nőstény ivararány. Megerősíthetjük továbbá, hogy a nőstények élettartama során az ivararány a gazdanövény minőségétől függően 30 % és 70 % körüli hím nőstény arányon állandósul.
7. Megállapítottuk a Thysanoptera renden belül elsőként, hogy a megtermékenyített nőstény imágók utódainak ivararánya egy „U”-alakú mintázatot vesz fel gazdanövénytől függetlenül, amely az ivararány genetikai szabályozottságára utalhat. Eredményeink alapján az L1-biotípusú dohánytripszeknél vöröshagymán 21 %, fejes káposztán 17 %, babon 16 %; T-biotípusúaknál dohányon 25 %, babon 11 %-os értéken állandósult a hímek aránya. Az ivararány értékek a gazdanövény egyértelmű hatását mutatják a fajkomplex biotípusainak teljesítményére és ökológiai paramétereire.

## 7. ÖSSZEFOGLALÁS

A 2010-es évek eleje óta már genetikai elemzésekkel is bizonyították, hogy a hagymafélék, káposztafélék és a dohány termesztése során világszerte súlyos károk okozásáért felelős dohánytripsz (*T. tabaci* Lindeman 1889) nem csupán egy faj, hanem biotípusok (L1, L2, T) alkotta fajkomplex. A biotípusok egyes ökológia tulajdonságaikban markáns eltéréseket mutatnak, amelyek meghatározzák az ellenük használható növényvédelmi eljárások hatékonyságát. A szakirodalom alapján elmondható, hogy napjainkig sem tisztázott teljes mértékben a fajkomplex mindhárom biotípusának gazdanövényköre, genetikai szerkezete és ivararány dinamikája. Sőt, a rendelkezésre álló molekuláris módszerek ellenére még mindig nincs olyan eljárás, ami lehetővé tenné a fajkomplex mindegyik biotípusának gyors és viszonylag egyszerű azonosítását, annak tükrében, hogy az imágók morfológiailag megkülönböztethetetlenek. Ezért kutatásunk során a szakirodalomban fellelhető ismeretek alapján célul tűztük ki a *T. tabaci* fajkomplex mindhárom biotípusában egyes ökológiai paramtereinek pontos vizsgálatát három gazdaságilag jelentős termesztett növényen egy a biotípusok azonosítását lehetővé tevő marker azonosítását a genetikai elemzések során és az arrhenotok szaporodású biotípusok ivararány dinamikájának vizsgálatát.

Vizsgálatainkhoz biotípusonként tiszta laboratóriumi tenyészeteket hoztunk létre. A tenyészetekből származó 116 db tripsz egyed genetikai vizsgálatával kimutattuk hazai mtCOI szekvenciák alapján a fajkomplex nukleotid diverzitását, amely igazolja az L1- L2- és T-biotípus létezését, megerősítve a szakirodalmi adatokat a biotípusok genetikai elkülönülésére vonatkozóan. A genetikai elemzéseink során új haplotípusok előfordulását igazoltuk hazánkban a T-biotípusú minták között. Ezért a haplotípus-hálózati térkép valamint a rokonsági kapcsolatok eredményei által megerősítve a T monofiletikus klád alsoportjait T1- és T2-biotípusoknak neveztük el, ezzel egy új biotípus létezését igazoltuk. Megállapítottuk továbbá, hogy a fajkomplex biotípusai közül a T-biotípus egyedei rendelkeznek a legnagyobb genetikai variabilitással, míg az L2-biotípus a legkisebb változékonysággal. A genetikai elemzések eredményei azt is megerősítették, hogy a biotípusok azonosításához detektált CAPS marker alkalmas a biotípusok (L1, L2, T) megbízható és egyszerű laboratóriumi azonosítására.

A *T. tabaci* fajkomplex molekulárisan azonosított biotípusainak egyes ökológiai paramétereit elsőként hasonlítottuk össze a fajkomplex három gazdaságilag jelentős termesztett gazdanövényén. Az ökológiai paraméterek vizsgálatainak eredményei a fajkomplex biotípusainak eltérő gazdanövény adaptációját jelzik. A laboratóriumi eredmények szerint a T-biotípus számára jó gazdanövénynek tekinthetjük a dohányt és a babot, gazdanövénynek a fejes káposztát és a vöröshagymát. Az L1- és L2-biotípusok számára jó gazdanövénynek tekinthető a vöröshagyma,

fejes káposzta és a bab, a dohányt azonban még tápnövényüknek sem nevezhetjük. Megállapítottuk, hogy a biotípusok eltérő ökológiai paraméterei erős gazdanövény-hatást és adaptációt mutatnak. Az eredményeink azt jelzik továbbá, hogy a dohánytripsz fajkomplex ősi közös gazdanövényei lehettek az Alliaceae (Hagymafélék), Fabaceae (Pillangósvirágúak) és Brassicaceae (Káposztafélék) közé tartozó jelenleg termesztésbe vont vöröshagyma, fejes káposzta és bab növények ősei is.

Elsőként vizsgáltuk meg kontrollált laboratóriumi körülmények között a *T. tabaci* fajkomplex mtCOI gén régió alapján azonosított arrhenotok szaporodású L1- és T-biotípusú nőstényeinek teljes élettartama során létrehozott utódainak ivararány dinamikáját. Megállapítottuk, hogy a sikeres párosodást követően az L1-biotípusnál vöröshagymán: 26,3 % és 73,7 %, káposztán: 23,2 % és 76,8 %, babon: 20,1 % és 79,9 %-os; a T-biotípusnál dohányon: 29,6 % és 70,4 %, babon: 18,1 % és 81,9 % a hím nőstény ivararány. Megerősíthetjük továbbá, hogy a nőstények élettartama során az ivararány a gazdanövény minőségétől függően 30 % és 70 % körüli hím nőstény arányon állandósul. Azt tapasztaltuk, hogy a megtermékenyített nőstény imágók utódainak ivararánya egy „U”-alakú mintázatot vesz fel gazdanövénytől függetlenül, amely az ivararány genetikai szabályozottságára utalhat. Kimutattuk, hogy az L1-biotípusnál vöröshagymán 21 %, fejes káposztán 17 %, babon 16 %; T-biotípus esetén dohányon 25 %, babon 11 %-os értéken állandósult a hímek aránya, ami a gazdanövény minőségének hatását mutatja.

## 8. SUMMARY

The onion thrips (*Thrips tabaci* Lindeman, 1889) is known as a cosmopolitan, polyphagous insect of economic importance due to causing significant damage on cultivated crops globally, mainly on alliaceous crops, cabbage and tobacco. Since in the beginning of 2010s, *T. tabaci* has already been divided into three lineages based on the DNA sequences of the mitochondrial COI gene: two leek-associated (L1, L2) biotypes and one tobacco-associated (T) biotype. Since then, this genetic divergence was confirmed worldwide by series of studies in many other onion thrips populations. The different biotypes show pronounced differences in their ecological traits, which can affect the pest management strategy used to mitigate crop damage. Up to now, the host plant range, the genetic structure and sex ratio dynamics of arrhenotokous biotypes in this cryptic species complex have not been clarified fully. Moreover, despite all the easily available new molecular techniques the adults of the cryptic species complex still remain indistinguishable. Therefore, we established onion thrips colonies using individuals of identified biotypes and then measured complete life table parameters of the three *T. tabaci* biotypes on four economically important cultivated plants and determined the sex ratio pattern of the arrhenotokous biotypes under controlled environmental conditions. We developed a genetic marker for identifying the biotypes based on mitochondrial cytochrome oxidase c subunit I gene region.

Mitochondrial COI (mtCOI) region was sequenced from morphologically identified individuals. After sequence analysis SNPs were identified and used for CAPS marker development, which were suitable for distinguishing the three *T. tabaci* biotypes. Genetic analysis of the *T. tabaci* species complex based on mtCOI gene confirmed the existence of the three well-known biotypes (L1, L2, T) and a new biotype within the T-biotype as well. Based on the nucleotide variability, we identified the occurrence of new haplotypes of T-biotype in Hungarian samples. The haplotype network and genetic trees indicated largely congruent topologies suggesting that *T. tabaci* forms two distinct (sub)clades (T1 and T2). This genetic finding indicates that the genetic variability of *T. tabaci* populations is still not fully mapped. We have proven that T-biotype is the most genetically diverse among the members of the cryptic species complex, however the lowest genetic variability was observed in the L2-biotypes. We validated our developed marker on 116 thrips individuals from our thrips colonies. The results demonstrated that the new CAPS marker effectively identifies the different *T. tabaci* biotypes.

Some ecological parameters of the molecularly identified biotypes of *T. tabaci* were compared on four economically important cultivated host plant of the species complex for the first time. Based on the results, differences in ecological parameters may indicate the different host

plant adaptation. Our laboratory result indicated that the tobacco and bean can be regarded as good host plant however the cabbage and onion as only sufficient host plant for T-biotype. Onion, cabbage and bean can be regarded as good host plant but tobacco clearly a non-host for both L1- and L2-biotypes. Our results also indicate that the common ancestor host plant of the species complex could be the member of either Alliaceae or Fabaceae or Brassicaceae.

Last but not least, we have assessed the sex ratio pattern in the progeny of molecularly identified arrhenotokous individuals during the complete lifespan of the mated females. We have found that mated L1 females produced a sex ratio (male:female) of 26,3 % and 73,7 % on onion, 23,2 % and 76,8 % on cabbage, 20,1 % and 79,9 % on bean; and mated T females produced a sex ratio of 29,6 % and 70,4 % on tobacco and 18,1 % and 81,9 % on bean. We can confirm that the offspring sex ratio is around 30:70 = male:female (Krueger et al., 2015; Li et al., 2015a) and varies around this value depending on the host plant quality. We have additionally found that the progeny sex ratio of the fertilized females showed an „U’-shaped pattern by female age independent of the host plant, suggesting the genetic regulation of age dependent sex ratio. We have found that the offspring sex ratio at the bottom of the “U”-pattern was constant 21 % on onion, 17 % on cabbage, 16 % on bean for the L1-biotype females; and 25 % on tobacco, 11 % on bean for the T-biotype females, indicating an influence of the host plant quality. In conclusion, the performance of the biotypes of the cryptic species complex regarding the studied ecological parameters and the sex ratio patterns were both host-plant dependent.

## 9. MELLÉKLETEK

### 9.1. Irodalomjegyzék

1. Abdel-Gawaad, A.A., El-Shazli, A.Y. (1970): Studies on *Thrips tabaci* Lindeman. VII. Effect of food on the life cycle. Zeitschrift für Angewandte Entomologie, 67(1): 27–30. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1971.tb02091.x>
2. Abdel-Gawaad, A.A., Shazli, A.Y. (1969): A new method for rearing *Thrips tabaci* Lind. and bionomics of its egg and adult stages (Thysanoptera). Bulletin de la Société Entomologique d'Égypte, 53: 443–447.
3. Aizawa, M., Nakai, K., Watanabe, T., Kumano, A., Tamagaki, K., Sonoda, S. (2018): A simple method of monitoring for cypermethrin resistance in *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) using agar-coated glass pipettes. Applied Entomology and Zoology, 53:165–170. <https://doi.org/10.1007/s13355-017-0541-9>
4. Aizawa, M., Watanabe, T., Kumano, A., Miyatake, T., Sonoda, S. (2016): Cypermethrin resistance and reproductive types in onion thrips, *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae). Journal of Pesticide Science, 41(4): 167–170. <https://doi.org/10.1584/jpestics.D16-049>
5. Aizawa, M., Watanabe, T., Kumano, A., Tamagaki, K., Sonoda, S. (2018): Biotic performances of thelytokous and arrhenotokous strains of *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) showing resistance to cypermethrin. Applied Entomology and Zoology, 53(1): 11–17. <https://doi.org/10.1007/s13355-017-0522-z>
6. Almási, A., Tobiás, I., Bujdos, L., Jenser, G. (2016): Molecular characterisation of *Thrips tabaci* Lindeman, 1889 (Thysanoptera: Thripidae) populations in Hungary based on the ITS2 sequences. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae, 62(2): 157–164. <http://dx.doi.org/10.17109/AZH.62.2.157.2016>
7. Altschul, S. F., Gish, W., Miller, W., Myers, E.W., Lipman, D.J. (1990): Basic local alignment search tool. Journal of Molecular Biology, 215: 403–410. <https://doi.org/10.1006/jmbi.1990.9999>
8. Amato, A., Kooistra, W.H.C.F., Ghirona, J. H. L., Mann, D.G., Proschold, T., Montresor, M. (2007): Reproductive isolation among sympatric cryptic species in marine diatoms. Protist, 158(2): 193–207. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2006.10.001>
9. Ananthakrishnan, T.N. (1973): Thrips: Biology and control. MacMillan, NewDelhi, India.
10. Arakaki, N., Miyoshi, T., Noda, H., (2001): *Wolbachia*-mediated parthenogenesis in the predatory thrips *Franklinothrips vespiformis* (Thysanoptera: Insecta). The Royal Society Proceedings. Biological Sciences 268(1471): 1011–1016. doi:10.1098/rspb.2001.1628
11. Arnqvist, G., Nilsson, T. (2000): The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. Animal Behaviour 60: 145–164.

12. Arrieche, N., Paz, R., Montagne, A., Morales, J. (2006): Estudios biológicos de *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) en cebolla, en el Estado Lara, Venezuela (Biological studies of *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) from onion fields, Lara State, Venezuela). *Bioagro*, 18(3): 149–154.
13. Asokan, R., Kumar K.N., Kumar, V., Ranganath, H. (2007): Molecular differences in the mitochondrial cytochrome oxidase I (mtCOI) gene and development of a species-specific marker for onion thrips, *Thrips tabaci* Lindeman, and melon thrips, *T. palmi* Karny (Thysanoptera: Thripidae), vectors of tospoviruses (Bunyaviridae). *Bulletin of Entomological Research*, 97(5): 461–470. <https://doi.org/10.1017/S0007485307005147>
14. Avise, J.C. (1994): *Molecular markers, natural history and evolution*. Springer Science + Business Media, Dordrecht, Hollandia.
15. Awmack, C.S., Leather, S.R. (2002): Host Plant Quality and Fecundity in Herbivorous Insects. In: *Annual Review of Entomology*, 47: 817–844. doi:10.1146/annurev.ento.47.091201.145300
16. Bailey, S. F. (1938): *Thrips of economic importance in California*. University of California, Agricultural Experiment Station Circular. No. 3465.
17. Balan, R.K., Ramasamy, A., Hande, R.H., Gawande, S.J., Krishna Kumar, N.K. (2018): Genome-wide identification, expression profiling, and target gene analysis of microRNAs in the Onion thrips, *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae), vectors of tospoviruses (Bunyaviridae). *Ecology and Evolution*, 8(13): 6399–6419. doi:10.1002/ece3.3762. eCollection 2018 Jul.
18. Bandelt, H., Forster, P., Röhl, A. (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 16(1): 37–48. [https://doi:10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036](https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036)
19. Barr, C.M., Neiman, M., Taylor, D.R. (2005): Inheritance and recombination of mitochondrial genomes in plants, fungi and animals. *The New Phytologist*, 168(1): 39–50. doi:10.1111/j.1469-8137.2005.01492.x
20. Barro, P.J., Driver, F. (1997) Use of RAPD PCR to distinguish the B biotype from other biotypes of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae). *Australian Journal of Entomology*, 36(2): 149–52. [https://doi: 10.1111/j.1440-6055.1997.tb01447.x](https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.1997.tb01447.x).
21. Bell, G. (1982): *The masterpiece of nature. The evolution and genetics of sexuality*. University of California Press, Berkeley, CA.
22. Bickford, D., Lohman, D.J., Sodhi, N.S., Peter, .K.L.NG., Meier, R., Winker, K., Ingram, K.K., Das, I. (2006): Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(3): 148–155. doi:10.1016/j.tree.2006.11.004
23. Blaxter, M.L. (2004): The promise of a DNA taxonomy. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 359(1444): 669–679. doi:10.1098/rstb.2003.1447



24. Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, C-H., Xie, D., Suchard, M.A., Rambaut, A., Drummond, A. J. (2014): BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. *PLoS Computational Biology*, 10(4): e1003537. doi:10.1371/journal.pcbi.1003537
25. Bournier, A. (1983): Les thrips. Biologie Importance Agronomique. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris. pp. 1–28.
26. Briere, J.F., Pracros, P., Le Roux, A.Y., Pierre, J.S. (1999): A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. *Environmental Entomology*, 28(1): 22–29. <https://doi.org/10.1093/ee/28.1.22>
27. Brough, C.N., Dixon, A.F.G. (1990): The effects of starvation on development and reproductive potential of apterous virginoparae of vetch aphid *Megoura viciae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 55(1): 41–45. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1990.tb01346.x>
28. Brown, W.M., George, M.J.; Wilson, A.C. (1979): Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 76(4): 1967–1971. doi:10.1073/pnas.76.4.1967
29. Brunner, P.C., Chatzivassiliou, E.K., Katis, N.I., Frey, J.E. (2004): Host-associated genetic differentiation in *Thrips tabaci* (Insecta; Thysanoptera), as determined from mtDNA sequence data. *Heredity*, 93(4): 36–370. doi: 10.1038/sj.hdy.6800512
30. Brunner, P.C., Fleming, C., Frey, J.E. (2002): A molecular identification key for economically important thrips species (Thysanoptera: Thripidae) using direct sequencing and a PCR-RFLP-based approach. *Agricultural and Forest Entomology*, 4(2): 127–136. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2002.00132.x>
31. Bull, J.J. (1983): *The Evolution of Sex Determining Mechanisms*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. Menlo Park, California, USA.
32. Burckhardt, D., Ouvrard, D., Queiroz, D., Percy, D. (2014): Psyllid host-plants (Hemiptera: Psylloidea): resolving a semantic problem. *The Florida Entomologist*, 97(1): 242–246. doi: 10.1653/024.097.0132
33. Burger, G., Gray, M.W., Lang, B.F. (2003): Mitochondrial genomes: anything goes. *Trends in Genetics*, 19(12): 709–716. doi:10.1016/j.tig.2003.10.012
34. Cabrera-La Rosa, J.C., Kennedy, G.G. (2007): *Thrips tabaci* and tomato spotted wilt virus: inheritance of vector competence. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 124(2): 161–166. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2007.00564.x>
35. Cameron, S.L. (2014): Insect mitochondrial genomics: implications for evolution and phylogeny. *Annual Review of Entomology*, 59: 95–117. doi: 10.1146/annurev-ento-011613-162007
36. Caterino, M.S., Cho, S., Sperling, F.A.H. (2000): The current state of insect. *Molecular Systematics: A thriving tower of Babel*. *Annual Review of Entomology*, 45(1): 1–54. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.1>

37. Chatzivassiliou, E.K. (2002): *Thrips tabaci*: an ambiguous vector of TSWV in perspective. In: Marullo, R., Mound, L. (eds) *Thrips and Tospoviruses: 7th International Symposium on Thysanoptera*. Australian National Insect Collection: Canberra, Australia, pp. 69–75.
38. Chatzivassiliou, E.K., Nagata, T., Katis, N.I., Peters, D. (1999): Transmission of tomato spotted wilt tospovirus by *Thrips tabaci* populations originating from leek. *Plant Pathology*, 48(6): 700–706. doi :10.1046/j.1365-3059.1999.00414.x
39. Chatzivassiliou, E.K., Peters, D., Katis, N.I. (2002): The efficiency by which *Thrips tabaci* populations transmit Tomato spotted wilt virus depends on their host preference and reproductive strategy. *Phytopathology*, 92(6): 603–609. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2002.92.6.603>
40. Chinnery, P.F., Thorburn, D.R., Samuels, D.C., White, S.L., Dahl, H.M., Turnbull, D.M., Lightowlers, R.N., Howell, N. (2000): The inheritance of mitochondrial DNA heteroplasmy: random drift, selection or both? *Trends in Genetics*, 16(11): 500–505. doi:10.1016/s0168-9525(00)02120-x
41. Cook, J.M. (1993): Sex determination in the Hymenoptera: a review of models and evidence. *Heredity*, 71: 421–435. <https://doi.org/10.1038/hdy.1993.157>
42. Cordaux, R., Bouchon, D., Grève, P. (2011): The impact of endosymbionts on the evolution of host sex-determination mechanisms. *Trends in Genetics*, 27(8): 332–341. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2011.05.002>
43. Crespi, B.J. (1993): Sex allocation ratio selection in Thysanoptera. In: *Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites*. Wensch, D.L., Ebbert, M.A. (ed.) Chapman & Hall, New York, NY. pp. 214–234.
44. Cvrković, T., Jović, J., Mitrović, M., Krstić, O., Toševski, I. (2012): Genetic variability in *Thrips tabaci* (Insecta: Thysanoptera) living on vegetables in Serbia. *Proceedings of the international symposium on current trends in plant protection*. Belgrade, Serbia, 25-28th September, pp. 477–482.
45. Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R., Posada, D. (2012): JModelTest2: more models, new heuristics and high-performance computing. *Nature Methods*, 9(8): 772. doi:10.1038/nmeth.2109
46. Dayrat, B. (2005): Toward integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(3): 407–417. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x>
47. Dedryver, C. A., Le Gallic, J.F., Maheo, F., Simon, J. C., Dedryver, F.(2013): The genetics of obligate parthenogenesis in an aphid species and its consequences for the maintenance of alternative reproductive modes. *Heredity*, 110(1): 39–45. doi:10.1038/hdy.2012.57
48. Deligeorgidis, P.N., Giakalis, L., Sidiropoulos, G., Vaiopoulou, M., Kaltsoudas, G., Ipsilandis, C.G. (2006a): Longevity and reproduction of *Frankliniella occidentalis* and *Thrips tabaci* on cucumber under controlled conditions. *Journal of Entomology*, 3(1): 61–69.

49. Deligeorgidis, P.N., Ipsilandis, C.G., Vaiopoulou, M., Deligeorgidis, N.P., Stavridis, D.G., Sidiropoulos, G. (2006b): The competitive relation between *Frankliniella occidentalis* and *Thrips tabaci*: the impact on life-cycle and longevity. *Journal of Entomology*, 3(2): 143–148.
50. Derridj, S., Wu, B.R., Stammitti, L., Garrec, J.P., Derrien, A. (1996): Chemicals on the leaf surface, information about the plant available to insects. In: Städler, E., Rowell-Rahier, M., Bauer, R. (eds.) *Proceedings of the 9th International Symposium on Insect-Plant Relationships. Series Entomologica*, 53: 197–201. Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-94-009-1720-0\\_45](https://doi.org/10.1007/978-94-009-1720-0_45)
51. Diaz-Montano, J., Fuchs, M., Nault, B.A., Fail, J., Shelton, A.M. (2011): Onion Thrips (Thysanoptera: Thripidae): A global pest of increasing concern in onion. *Journal of Economic Entomology*, 104(1): 1–13. <https://doi.org/10.1603/EC10269>
52. Dickey, A.M., Kumar, V., Hoddle, M.S., Funderburk, J.E., Morgan, J.K., Jara-Vacieres, A., Jr. Shatters, R.G., Osborne, L.S., McKenzie, C.L. (2015): The Scirtothrips dorsalis species complex: Endemism and invasion in a global pest. *PLoS One*, 10(4): e0123747. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123747>
53. Dinsdale, A., Cook L., Riginos, C., Buckley, Y.M., De Barro, P. (2010): Refined global analysis of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Sternorrhynca: Aleyrodoidea: Aleyrodidea) mitochondrial cytochrome oxidase 1 to identify species level genetic boundaries. *Annals of the Entomological Society of America*, 103(2): 196–208. <https://doi.org/10.1603/AN09061>
54. Dlugosch, K.M., Parker, I.M. (2010): Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology*, 17(1): 431–449. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03538.x>
55. Drès, M., Mallett, J. (2002): Host races in plant–feeding insects and their importance in sympatric speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 357(1420): 471–492. <https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1059>
56. Duron, O., Hurst, G.D. (2013): Arthropods and inherited bacteria: from counting the symbionts to understanding how symbionts count. *BMC Biology*, 11: 45. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-11-45>
57. Eddy, C.O., Clarke, W.H. (1930): The onion thrips on seedling cotton, with a season's record of parthenogenetic development. *Journal of Economic Entomology*, 23(4): 704–708. <https://doi.org/10.1093/jee/23.4.704>
58. Edelson, J.V., Magaro, J.J. (1988): Development of onion thrips, *Thrips tabaci* Lindeman, as a function of temperature. *Southwestern Entomologist*, 13(3): 171–176. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.30.010185.001245>
59. Ehrlich, P.R., Raven, P.H. (1964): Butterflies and plants - a study in coevolution. *Evolution*, 18(4): 586–608. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1964.tb01674.x>
60. Etges, W.J. (2019): Evolutionary genomics of host plant adaptation: insights from *Drosophila*. *Current Opinion in Insect Science*, 36: 96–102. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.08.011>

61. Etges, W.J., de Oliveira, C., Rajpurohit, S., Gibbs, A.G. (2016): Preadult life history variation determines adult transcriptome expression. *Molecular Ecology*, 25(3): 741–763. <https://doi.org/10.1111/mec.13505>
62. Excoffier, L., Lischer Heidi, E.L. (2010): Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 10(3): 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
63. Fail, J. (2005): A dohánytripsz kártétele fejes káposztán. Doktori (PhD) Értekezés. Budapest. Budapesti Corvinus Egyetem, Kertészettudományi Kar, Rovartani Tanszék.
64. Fail, J. (2016): Speciation in *Thrips tabaci* Lindeman, 1889 (Thysanoptera): the current state of knowledge and its consequences. *Polish Journal of Entomology*, 85: 93–104. doi: 10.1515/pjen-2016-0004
65. Fang, J., Kritzman, A., Yonash, N., Gera, A., Pollak, N., Lavi, U. (2005): Genetic variation of Thrips populations assessed by amplified fragment length polymorphism (Thysanoptera: Thripidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 98(1): 351–358. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2005\)098\[0351:GVOTPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2005)098[0351:GVOTPA]2.0.CO;2)
66. Farris, R.E., Ruiz-Arce, R., Ciomperlik, M., Vasquez, J.D., DeLeon, R. (2010): Development of a ribosomal DNA ITS2 marker for the identification of the thrips, *Scirtothrips dorsalis*. *Journal of Insect Science*, 10(1): 1–15. <https://doi.org/10.1673/031.010.2601>
67. Fathi, S.A.A., Gholami, F., Nouri-Ganbalani, G., Mohiseni, A. (2011): Life history parameters of *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) on six commercial cultivars of canola. *Applied Entomology and Zoology*, 46(4): 505–510. <https://doi.org/10.1007/s13355-011-0069-3>
68. Feder, J.L., Chilcote, C.A., Bush, G.L. (1988): Genetic differentiation between sympatric host races of the apple maggot fly *Rhagoletis pomonella*. *Nature*, 336(6194): 61–64. <https://doi.org/10.1038/336061a0>
69. Fekrat, L., Manzari, S., Shishehbor, P. (2014): Morphometric and molecular variation in *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) populations on onion and tobacco in Iran. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 16(7): 1505–1516.
70. Fekrat, L., Shishehbor, P., Manzari, S., Soleiman Nejadian, E. (2009): Comparative development, reproduction and life table parameters of three populations of *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) on onion and tobacco. *Journal of Entomological Society of Iran*, 29(1): 11–23.
71. Felsenstein, J. (1985): Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution*, 39: 783–791. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00420.x>
72. Flanders, S.E. (1946): Control of fertilization and sex in Hymenoptera. *Journal of Economic Entomology*, 39: 379–380.
73. Fogleman, J.C., Duperret, S.M., Kircher, H.W. (1986): The role of phytosterols in host plant utilization by cactophilic *Drosophila*. *Lipids*, 21: 92–96. <https://doi.org/10.1007/BF02534309>

74. Fogleman, J.C., Heed, W.B. (1989): Columnar cacti and desert *Drosophila*: the chemistry of host plant specificity. In *Special Biotic Relationships of the Southwest*. Edited by Schmidt, J.O.. University of New Mexico Press, pp. 1–24.
75. Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., Vrijenhoek, R (2004): DNA primers for amplifications of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3(5): 294–299.
76. Forcioli, D., Frey, B., Frey, J.E. (2002): High nucleotide diversity in the para-like voltage-sensitive sodium channel gene sequence in the western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Economic Entomology*, 95(4): 838–848. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-95.4.838>
77. Foster, S.P., Gorman, K., Denholm, I. (2010): English field samples of *Thrips tabaci* show strong and ubiquitous resistance to deltamethrin. *Pest Management. Science*, 66(8): 861–864. <https://doi.org/10.1002/ps.1953>
78. Fox, C.W., Czesak, M.E. (2000): Evolutionary ecology of progeny size in arthropods. *Annual Review of Entomology*, 45: 341–369. doi:10.1146/annurev.ento.45.1.341)
79. Frey, J.E., Frey, B. (2004): Origin of intra-individual variation in PCR amplified mitochondrial cytochrome oxidase I of *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae): mitochondrial heteroplasmy or nuclear integration. *Hereditas*, 140(2): 92–98. doi:10.1111/j.1601-5223.2004.01748.x
80. Funk, D.J., Nosil, P., Etges, W.J. (2006): Ecological divergence exhibits consistently positive associations with reproductive isolation across disparate taxa. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(9): 3209–3213. <https://doi.org/10.1073/pnas.0508653103>
81. Futuyama, D.J., Peterson, S. C. (1985): Genetic Variation in the Use of Resources by Insects. *Annual Review of Entomology*, 30(1): 217–238. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.30.010185.001245>
82. Gangloff, J. L. (1999): Population dynamics and insecticide resistance of onion thrips, *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) in onions. PhD dissertation, Cornell University, Ithaca, NY.
83. Gawande, S.J., Anandhan, S., Ingle, A. A., Jacobson, A. (2017): Heteroplasmy due to coexistence of mtCOI haplotypes from different lineages of the *Thrips tabaci* cryptic species group. *Bulletin of Entomological Research*, 107(4): 534–542 <https://doi.org/10.1017/S0007485317000025>
84. Gelfand, A.E., Smith, A.F.M. (1990): Sampling-based approaches to calculating marginal densities. *Journal of the American Statistical Association*, 85: 398–409. doi: 10.1080/01621459.1990.10476213
85. Gent, D.H., du Toit, L.J., Fichtner, S.F., Mohan, S.K., Pappu, H.R., Schwartz, H.F. (2006): Iris yellow spot virus: An emerging threat to onion bulb and seed production. *Plant Disease*, 90(12): 1468–1480. doi: 10.1094/PD-90-1468

86. German, T. L., Ullman, D. E., Moyer, J. W. (1992): Tospoviruses: Diagnosis, molecular biology, phylogeny and vector relationships. *Annual Review of Phytopathology*, 30: 315–348. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.30.090192.001531>
87. Ghabn, A. A. A. E-S. (1948): Contribution to the knowledge of *Thrips tabaci* Lind. in Egypt (Thysanoptera). In: *Bulletin de la Société Fouad 1er d'entomologie*. 32: 123–174.
88. Gloss, A.D., Groen, S.C., Whiteman, N.K. (2016): A genomic perspective on the generation and maintenance of genetic diversity in herbivorous insects. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 47(1): 165–187. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-121415-032220>
89. Glover, R.H., Collins, D.W., Walsh, K., Boonham, N. (2010): Assessment of loci for DNA barcoding in the genus *Thrips* (Thysanoptera: Thripidae). *Molecular Ecology Resources*, 10(1): 51–59. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02723x>.
90. Goldbach, R., Peters, D. (1994): Possible causes of the emergence of tospovirus diseases. *Seminars in virology*, (5): 113–120. <https://doi.org/10.1006/smvy.1994.1012>
91. Grant, W., Bowen, B. (1998): Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity*, 89(5): 415–426. <https://doi.org/10.1093/jhered/89.5.415>
92. Guzmán, S.P., Salazar, P., Trochez, P.A., de la Cruz, J. (1996): Life cycle, habits and behaviour of *Thrips tabaci* Lindeman in onions (*Allium cepa*). *Revista Colombiana de Entomologia*, 22(1): 9398.
93. Hagimori, T., Abe, Y., Date, S., Miura, K. (2006): The first finding of a *Rickettsia* bacterium associated with parthenogenesis induction among insects. *Current Microbiology*; 52(2): 97–101. <https://doi.org/10.1007/s00284-005-0092-0>
94. Hamilton, W.D. (1967): Extraordinary sex ratios. A sex-ratio theory for sex linkage and inbreeding has new implications in cytogenetics and entomology. *Science*, 156(3774): 477–488.
95. Harris, H.M., Drake, C.J., Tate, H.D. (1936): Observations on the onion thrips. *Iowa State College Journal of Science*, 10: 155–172.
96. Harrison, R.G., Larson, E.L. (2014): Hybridization, introgression and the nature of species boundaries. *Journal of Heredity*, 105(Special Issue): 795–809. doi:10.1093/jhered/esu033
97. Hasegawa, M., Kishino, H., Yano, T. (1985): Dating the human-ape split by a molecular clock of mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution* 22: 160–174.
98. Hawthorne, D.J., Via, S. (2001): Genetic linkage of ecological specialization and reproductive isolation in pea aphids. *Nature*, 412(6850): 904–907. <https://doi.org/10.1038/35091062>
99. Hebert, P.D.N., Cywinska, A., Ball, S.L., Dewaard, J.R. (2003): Biological identifications through DNA barcodes. *The Royal Society Publishing, Proceedings B*, 270(1512): 313–321. doi:0.1098/rspb.2002.2218

100. Hebert, P.D.N., Gregory, T.R. (2005): The promise of DNA barcoding for taxonomy. *Systematic Biology*, 54 (5): 852–859. <https://doi.org/10.1080/10635150500354886><https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-121>
101. Hebert, P.D.N., Penton, E.H., Burns, J.M., Janzen, D.H., Hallwachs, W. (2004): Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *The National Academy of Science of the USA*, 101(41): 14812–14817.
102. Hebert, P.D.N., Ryan, T.G. (2005): The promise of DNA barcoding for taxonomy. *Systematic Biology*, 54(5): 852–859. doi:10.1080/10635150500354886
103. Heethoff, M., Laumann, M., Weigmann, G., Raspotnig, G. (2011): Integrative taxonomy: combining morphological, molecular and chemical data for species delineation in the parthenogenetic *Trhypochthonius tectorum* complex (Acari, Oribatida, Trhypochthoniidae). *Frontiers in Zoology*, 8(1): 2. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syv088>
104. Herborg, L. M., Weetman, D., van Oosterhout, C., Hänfling, B. (2007): Genetic population structure and contemporary dispersal patterns of arecent European invader, the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*. *Molecular Ecology*, 16(2): 231–242. doi:10.1111/j.1365-294X.2006.03133.x
105. Herron, G.A., James, T.M., Rophail, J., Mo, J. (2008): Australian populations of onion thrips, *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae), are resistant to some insecticides used for their control. *Australian Journal of Entomology*, 47(4): 361–364. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.2008.00669.x>
106. Herron, G.A., Langfield, B.J., Tomlinson, T.M., Mo, J. (2011): Dose-response testing of Australian populations of onion thrips, *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) further refines baseline data and detects methidathion and likely imidacloprid resistance. *Australian Journal of Entomology*, 50(4): 418–423. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.2011.00817.x>
107. Hilgenboecker, K., Hammerstein, P., Schlattmann, P., Telschow, A., Werren, J.H. (2008): How many species are infected with *Wolbachia*? – a statistical analysis of current data. *FEMS Microbiology Letter*, 281(2): 215–220. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2008.01110.x>
108. Honěk, A. (1996): Geographical variation in thermal requirements for insect development. *European Journal of Entomology*, 93(3): 303–312.
109. Hudák, K. (2006): Hagymaféléken károsító tripsz populációk környezetkímélő szabályozása. Doktori (Ph.D) értekezés. Budapest. Budapesti Corvinus Egyetem, Kertészettudományi Kar, Rovartani Tanszék.
110. Hughes, B. G., Lawson, L.D. (1991): Antimicrobial effects of *Allium sativum* L. (garlic), *Allium ampeloprasum* L. (elephant garlic), and *Allium cepa* L. (onion), garlic compounds and commercial garlic supplement products. *Phytotherapy Research*, 5(4): 154–158. <https://doi.org/10.1002/ptr.2650050403>
111. Huigens, E.M., Stouthamer, R. (2003): Parthenogenesis associated with *Wolbachia*. pp. 247–262. In: Bourtzis, K., Miller, T.A. (ed.) *Insect symbiosis*. CRC Press, Boca Raton. <https://doi.org/10.1201/9780203009918>

112. Hurst, G., Jiggins, M.F., Graf von der Schulenburg, J.H., Bertrand, D., Werren, J.H., West, S., Boriacheva, I.I., Zakharov, I.A., Stouthamer, R., Majerus, M.E.N. (1999): Male killing *Wolbachia* in two species of insects. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 266(1420): 735–740. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0698>
113. Hurst, G.D., Johnson, A.P., Schulenburg, J.H., Fuyama, Y. (2000): Male-killing *Wolbachia* in *Drosophila*: a temperature-sensitive trait with a threshold bacterial density. *Genetics*, 156(2): 699–709.
114. Hwang, U.W., Kim, W. (1999): General properties and phylogenetic utilities of nuclear ribosomal DNA and mitochondrial DNA commonly used in molecular systematics. *The Korean Journal of Parasitology*, 37(4): 215–228. doi:10.3347/kjp.1999.37.4.215
115. Ifthikhar, R., Ashfaq, M., Rasool, A., Hebert, P.D.N. (2016): DNA barcode analysis of Thrips (Thysanoptera) diversity in Pakistan reveals cryptic species complexes. *PLoS One*, 11(1): e0146014. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146014>
116. Ihoue, T., Sakurai, T., Murai, T., Maeda, T. (2001): Intraspecific variation in transmission of TSWV by thrips have relations to virus multiplication during developmental stage: distinct pattern between two Thripinae genera, *Frankliniella* and *Thrips*. *Thrips and Tospoviruses. Proceedings of the 7th International Symposium on Thysanoptera. Reggio Calabria*.
117. Innes, D. J., Hebert, P.N.D. (1988): The origin and genetic basis of obligate parthenogenesis in *Daphnia pulex*. *Evolution*, 42(5): 1024–1035. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1988.tb02521.x>
118. Inoue, T., Murai, T., Natsuaki, T. (2010): An effective system for detecting Iris yellow spot virus transmission by *Thrips tabaci*. *Plant Pathology*, 59(3): 422–428. doi: 10.1111/j.1365-3059.2009.02224.x
119. Jacobson, A.L., Booth, W., Vargo, E.L., Kennedy, G.G. (2013): *Thrips tabaci* population genetic structure and polyploidy in relation to competency as a vector of Tomato spotted wilt virus. *PLoS One*, 8(1): e54484. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054484>
120. Jacobson, A.L., Kennedy, G.G. (2013): Specific insect-virus interactions are responsible for variation in competency of different *Thrips tabaci* isolines to transmit different Tomato spotted wilt virus isolates. *PLoS One*, 8(1): e54567. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054567>
121. Jacobson, A.L., Nault, B.A., Vargo, E.L., Kennedy, G.G. (2016): Restricted gene flow among lineages of *Thrips tabaci* supports genetic divergence among cryptic species groups. *PLoS One*, 11(9): e0163882. doi: 10.1371/journal.pone.0163882.
122. Jenser, G. (1988): Tripszek-Thysanoptera. In: Jermy, T., Balázs, K. (szerk.). *A növényvédelmi állattan kézikönyve. 1. kötet. Budapest. Akadémiai Kiadó. pp. 283–305.*
123. Jenser, G. (2007): *Thrips tabaci* Lindeman, 1889 (Thysanoptera: Thripidae), a cryptic Thysanoptera species. *Entomofauna Carpathica*, 19(1–2): 2–5.



124. Jenser, G., Almási, A., Fail, J., Tóbiás, I. (2011): Miért nem terjeszti a paradicsom bronzfoltosság vírusát (Tomato spotted wilt virus, TSWV) a dohánytripsz (*Thrips tabaci* LINDEMAN) Észak-Amerikában? In: Növényvédelmi Tudományos Napok, Budapest. RePRINT Kiadó Kft., p. 5. ISBN 963 8131 071
125. Jenser, G., Gáborjányi, R., Szénási, Á., Almási, A., Grasselli, M. (2003): Significance of hibernated *Thrips tabaci* Lindeman (*Thysan.*, *Thripidae*) adults in the epidemic of Tomato Spotted Wilt Virus. *Journal of Applied Entomology*, 127(1): 7–11. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2003.00704.x>
126. Jenser, G., Lipcsei, S., Szénási, Á., Hudák, K. (2006): Host Range of the arrhenotokous populations of *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae). *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 41(3-4): 297–303.
127. Jenser, G., Szénási, Á. (2004): Review of the biology and vector capability of *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 39: 137–155.
128. Jenser, G., Szénási, A., Törjek, O., Gyulai, G., Kiss, E., Heszky, L., Fail, J. (2001): Molecular polymorphism between population of *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) propagating on tobacco and onion. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 36: 365–368.
129. Jiménez Jiménez, S.F., Roscandido Alfonso, J. (1996): Biological and reproductive cycle of *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) on onion and garlic. *Manejo Integrado de Plagas*, 39: 25–29.
130. Jones, J.P. (1959): Failure of thrips to transmit an isolate of tomato spotted wilt virus. *Phytopathology*, 49: 452–453.
131. Jouraku, A., Kuwazaki, S., Ida, H., Ohta, I., Kusano, H., Takagi, M., Yokoyama, T., Kubota, N., Shibao, M., Shiotsuka K., Iwasaki, A., Takezawa, Y., Takeda, M. (2019): T929I and K1774N mutation pair and M918L single mutation identified in the voltage-gated sodium channel gene of pyrethroid-resistant *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) in Japan. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, In Press. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2019.04.012>
132. Jörger, K.M, Schrödl, M. (2013): How to describe a cryptic species? Practical challenges for molecular taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 10(59): 1–27. doi: 10.1186/1742-9994-10-59.
133. Karanovic, T., Djuracic, M., Eberhard, S. M. (2016): Cryptic species or inadequate taxonomy? Implementation of 2D geometric morphometrics based on integumental organs as landmarks for delimitation and description of copepod taxa. *Systematic Biology*, 65(2): 304–327. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syv088>
134. Kassen, R. (2002): The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(2): 173–190.
135. Kendall, D. M., Capinera, J. L. (1990): Geographic and temporal variation in the sex ratio of onion thrips. *Southwestern Entomologist*, 15(1): 80–88.

136. Kircher, H.W. (1982): Chemical composition of cacti and its relationship to Sonoran Desert *Drosophila*. In *Ecological Genetics and Evolution. The Cactus-yeast-Drosophila Model System*. Edited by Barker, J.S.F., Starmer, W.T.. Academic Press; pp. 143–158.
137. Kircher, H.W., Heed, W.B. (1970): Phytochemistry and host plant specificity in *Drosophila*. In *Recent advances in phytochemistry, volume 3*. Edited by Steelink, C., Runeckles, V.C.. Appleton-Century-Crofts, pp. 191–209.
138. Klein, M., Gafni, R. (1996): Morphological and molecular variations in thrips populations collected on onion plants in Israel. *Folia Entomologica Hungarica*, 57: 57–59.
139. Knowlton, N. (1986): Cryptic and sibling species among the decapod Crustacea. *Journal of Crustacean Biology*. 6(3): 356–363. <https://doi.org/10.1163/193724086X00208>
140. Knowlton, N. (1993): Sibling species in the sea. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 189–216. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.001201>
141. Kobayashi, K., Hasegawa, E. (2012): Discrimination of reproductive forms of *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) by PCR with sequence specific primers. *Journal of Economic Entomology*, 105(2): 555–559. <https://doi.org/10.1603/EC11320>
142. Kobayashi, K., Yoshimura, J., Hasegawa, E. (2013): Coexistence of sexual individuals and genetically isolated asexual counter parts in a thrips. *Scientific Reports*, 3, 3286. doi: 10.1038/srep03286.
143. Konieczny, A., Ausubel, F.M. (1993): A procedure for mapping *Arabidopsis* mutations using co-dominant ecotype-specific PCR-based markers. *The Plant Journal*, 4(2): 403–10. doi:10.1046/j.1365-313x.1993.04020403.x
144. Korshunova, T., Martynov, A., Bakken, T., Picton, B. (2017): External diversity is restrained by internal conservatism: New nudibranch mollusc contributes to the cryptic species problem. *Zoological Scripta*, 46: 683–692. <https://doi.org/10.1111/zsc.12253>
145. Koschier, E.H., de Kogel W.J., Visser, J.H. (2000): Assessing the attractiveness of volatile plant compounds to western flower thrips *Frankliniella occidentalis*. *Journal of Ecology*, 26(12): 2643–2655. doi:10.1023/A:1026470122171
146. Kraus, M., Schreiter, G., Moritz, G. (1999): Molecular genetic studies of thrips species. In: Vierbergen, G., Tunç, I. (eds). *Proceedings of the 6th International Symposium on Thysanoptera, 27 April–1 May 1998, Akdeniz University, Antalya, Turkey*. pp. 77–80.
147. Kritzman, A., Lampel, M., Racciah, B., Gera, A. (2001): Distribution and transmission of Iris yellow spot virus. *Plant Disease*, 85(8): 838-842. doi: 10.1094/PDIS.2001.85.8.838.
148. Krueger, S., Mound, L.A., Moritz, G.B. (2015): Offspring sex ratio and development are determined by copulation activity in *Echinothrips americanus* MORGAN 1913 (Thysanoptera). *Journal of Applied Entomology*, 140(6): 462–473. <https://doi.org/10.1111/jen.12280>
149. Kumm, S. (2002): Reproduction, progenesis and embryogenesis of thrips (Thysanoptera, Insecta). PhD thesis. Martin-Luther-University Halle-Wittenberg, Halle, Germany.

150. Kumm, S., Moritz, G. (2008): First detection of *Wolbachia* in arrhenotokous populations of thrips species (Thysanoptera: Thripidae and Phlaeothripidae) and its role in reproduction. *Environmental Entomology*, 37(6): 1422–1428. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-37.6.1422>
151. Lall, B.S., Singh, L.M. (1968): Biology and control of the onion thrips in India. *Journal of Economic Entomology*, 61(3): 676–679. <https://doi.org/10.1093/jee/61.3.676>
152. Lang, M., Murat, S., Clark, A.G., Gouppil, G., Blais, C., Matzkin, L.M., Guittard, É., Yoshiyama-Yanagawa, T., Kataoka, H., Niwa, R., Lafont, R., Dauphin-Villemant, C., Orgogozo, V. (2012): Mutations in the neverland gene turned *Drosophila patcha* into an obligate specialist species. *Science*, 337: 1658–1661. doi: 10.1126/science.1224829
153. Lansman, R.A., Avise, J.C., Huettel, M.D. (1983): Critical experimental test of the possibility of "paternal leakage" of mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 80(7): 1969–1971. doi:10.1073/pnas.80.7.1969
154. Leather, S., Burnand, A. (1987): Factors affecting life-history parameters of the pine beauty moth, *Panolis flammea* (D&S): The hidden costs of reproduction. *Functional Ecology*, 1(4): 331–338. doi:10.2307/2389789
155. Lebedev, G., Abo-Moch, F., Gafni, G., Ben-Yakir, D., Ghanim, M. (2012): High-level of resistance to spinosad, emamectin benzoate and carbosulfan in populations of *Thrips tabaci* collected in Israel. *Pest Management Science*, 69(2): 274–277. <https://doi.org/10.1002/ps.3385>
156. Lemmetty, A., Lindqvist, I. (1993): *Thrips tabaci* (Lind.) (Thysanoptera: Thripidae), another vector for tomato spotted wilt virus in Finland. *Agricultural and Food Science*, 2(2):189–194. doi:<https://doi.org/10.23986/afsci.72648>
157. Lewis, T. (1997): Chemical control, pp. 567–593. In T. Lewis (ed.), *Thrips as crop pests*. CAB International, New York, NY.
158. Lewis, T. (ed.) (1973): *Thrips: their biology, ecology, economic importance*. Academic Press, London, UK.
159. LI, W. H. (1997): *Molecular Evolution*. Sinauer Associates Incorporated, Sunderland, USA.
160. Li, X.-W., Fail, J., Shelton, A.M. (2015a): Female multiple matings and male harassment and their effects on fitness of arrhenotokous *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(10): 1585–1595. doi:10.1007/s00265-015-1970-5
161. Li, X.-W., Fail, J., Wang, P., Feng, J.-N., Shelton, A.M. (2014a): Performance of arrhenotokous and thelytokous *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) on onion and cabbage and its implications on evolution and pest management. *Journal of Economic Entomology*, 107(4): 1526–1534. <https://doi.org/10.1603/EC14070>
162. Li, X.-W., Jiang, H.X., Zhang, X.C., Shelton, A.M., Feng, J.N., Wicker-Thomas, C. (2014b): Post-mating interactions and their effects on fitness of female and male *Echinothrips americanus* (Thysanoptera: Thripidae), a new insect pest in China. *PLoS ONE*, 9, e87725.

163. Li, X.-W., Wang, P., Fail, J., Shelton, A.M. (2015b): Detection of gene flow from sexual to asexual lineages in *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae). PLoS One, 10(9): e0138353. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138353>
164. Li, X.-W., Zhang, Z., Zhang, J., Huang, J., Wang, L., Li, Y., Hafeez, M., Yaobin, L. (2020): Population genetic diversity and structure of *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) on *Allium* hosts in China, inferred from mitochondrial COI gene sequences. Journal of Economic Entomology, 113(3): 1426–1435. <https://doi.org/10.1093/jee/toaa001>
165. Librado, P., Rozas, J. (2009) DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. Bioinformatics, 25: 1451–1452. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
166. Liebeke, M., Bruford, M.W., Donnelly, R.K., Ebbels, T.M., Hao, J., Kille, P., Bundy, J.G. (2014): Identifying biochemical phenotypic differences between cryptic species. Biology Letters, 10(9). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0615>
167. Lindeman, K. (1889): Die schadlichsten Insekten des Tabak in Bessarabien. Bulletin de la Societe imperiale des naturalistes de Moscou, 2: 10–77.
168. Lindorf, M.B. (1931): Further studies of the transmission of the pineapple yellow spot virus by *Thrips tabaci*. Phytopathology 21: 999.
169. Lu, F.M., Lee, H.S. (1987): Life history and seasonal occurrence of onion thrips (*Thrips tabaci* Lindeman). Journal of Agricultural Research of China, 36(1): 118–124.
170. MacIntyre Allen, J.K., Scott-Dupree, C.D., Tolman, J.H., Ron Harris, C. (2005): Resistance of *Thrips tabaci* to pyrethroid and organophosphorus insecticides in Ontario, Canada. Pest Management Science, 61(8): 809–815. <https://doi.org/10.1002/ps.1068>
171. Madadi, H., Kharazi-Pakdel, A., Ashouri, A., Mohaghegh Neyshabouri, J. (2006): Life history parameters of *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) on cucumber, sweet pepper and eggplant under laboratory conditions. Journal of Entomological Society of Iran, 25(2): 45–62.
172. Mandal, B., Jain, R.K., Krishnareddy, M., Krishna Kumar, N.K., Ravi, K.S., Pappu, H.R. (2012): Emerging problems of tospoviruses (*Bunyaviridae*) and their management in the Indian subcontinent. Plant Disease, 96: 468–79. doi: 10.1094/PDIS-06-11-0520
173. Marascillo, L.A., Serlin, R.C. (1988). Statistical methods for the social and behavioral sciences. New York., NY, US: Freeman, W.H., Henry Holt and Co.
174. Marchán, D.F, Fernández, R., de Sosa, I., Díaz Cosín, D.J., Novo, M. (2017): Pinpointing cryptic borders: Fine-scale phylogeography and genetic landscape analysis of the *Hormogaster elisae* complex (Oligochaeta, Hormogastridae). Molecular phylogenetics and Evolution 112: 185–193. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.05.005>
175. Marchán, D.F., Díaz Cosín J.D., Novo, M. (2018): Why are we blind to cryptic species? Lessons fom the eyeless. European Journal of Soil Biology, 86: 49–51. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2018.03.004>

176. Martin, N.A., Workman, P.J., Butler, R.C (2003): Insecticide resistance in onion thrips (*Thrips tabaci*) (Thysanoptera: Thripidae). *New Zealand Journal of Crop and Horticulture Science*, 31(2): 99–106. <https://doi.org/10.1080/01140671.2003.9514242>
177. Mattson, W.J. (1980): Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 11:119–161. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.001003>
178. Mátyás Cs. (2002): Erdészeti – természetvédelmi genetika. Mezőgazda Kiadó, Budapest.
179. Mayr, E. (1963): *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press.
180. Mehle, N., Trdan, S. (2012): Traditional and modern methods for the identification of thrips (Thysanoptera) species. *Journal of Pest Science*, 85(2): 179–190. doi: 10.1007/s10340-012-0423-4
181. Miura, K., Tagamai, Y., Ohtaishi, M., Iwasaki, A. (2004): Application of molecular techniques to distinguish *Liriomyza trifolii* from *L. sativae* (Diptera: Agromyzidae) on tomato cultivation in Japan. *Journal of Economic Entomology*, 97(3):964–969. <https://doi.org/10.1093/jee/97.3.964>
182. Montero-Astúa, M., Rotenberg, D., Leach-Kieffaber, A., Schneweis, B.A., Park, S., Park, J.K., German, T.L., Whitfield, A.E. (2014): Disruption of vector transmission by a plant-expressed viral glycoprotein. *International Society for Molecular Plant-Microbe Interactions*, 27(3): 296–304. <https://doi.org/10.1094/MPMI-09-13-0287-FI>
183. Morishita, M. (2008): Pyrethroid-resistant onion thrips, *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae), infesting persimmon fruit. *Applied Entomology and Zoology*, 43(1) 25–31. <https://doi.org/10.1303/aez.2008.25>
184. Moritz, C., Brown, W.M., Densmore, L., Wright, J., Vyas, D., Donnellan, S., Adams, M., Baverstock, P. (1989): Genetic diversity and the dynamics of hybrid-parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia* (Gekkonidae). pp. 87–112. In: Dawley, R. and Bogart, J. (eds.) *Biology of unisexual vertebrates*. Museum Press, Albany, New York.
185. Moritz, G. (1997): Structure, growth and development. pp. 15–64. In: Lewis, T. (ed.), *Thrips as crop pests*. CAB International, Cambridge, UK.
186. Moritz, G., Delker, C., Paulsen, M., Mound, L.A., Burgermeister, W. (2000): Modern methods for identification of Thysanoptera. *EPPO Bulletin*, 30(3-4): 591–593. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2338.2000.tb00953.x>
187. Moritz, G., Kumm, S., Mound, L. (2004): Tospovirus transmission depends on thrips ontogeny. *Virus research*, 100(1): 143–149. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2003.12.022>
188. Moritz, G., Morris, D., Mound, L.A. (2001): ThripsID – Pest thrips of the world. An interactive identification and information system. Cd-rom published by ACIAR, Australia.
189. Moritz, G., Mound, L.A., Kumm, S. (2007): Thrips identification: classical, digital or molecular? In: Ullman, D., Moyer, J., Goldbach, R., Moritz, G. (eds) VIII international symposium on Thysanoptera and tospoviruses. September 11–15, 2005, Asilomar, Pacific Grove. *Journal of Insect Science*, 7(1): 24. <https://doi.org/10.1673/031.007.2801>

190. Moritz, G., Paulsen, M., Delker, C., Picl, S., Kumm, S. (2002): Identification of thrips using ITS-RFLP analysis. In: Marullo R, Mound LA (eds) Thrips and tospoviruses: proceedings of the 7th international symposium on Thysanoptera. Australian national insect collection CSIRO, Canberra, pp. 365–367.
191. Mound, L.A., Walker, A.K (1982): Terebrantia (Insect: Thysanoptera). Fauna of New Zealand No. 1. DSIR, Wellington, New Zealand.
192. Mound, L.A. (1997): Biological diversity. In: Lewis, T. (ed.). Thrips as crop pests. Oxon, UK. CAB International. pp. 197–215.
193. Mound, L.A. (2013): Homologies and host-plant specificity: Recurrent problems in the study of thrips. Florida Entomologist, 96(2): 318–322.
194. Mound, L.A., Kibby, G. (1998): Thysanoptera. An identification guide. 2nd Edition. CAB International, Wallingford, UK.
195. Mound, L.A., Marullo, R. (1996): The thrips of Central and South America: An introduction (Insecta: Thysanoptera). Memoirs on Entomology, 6: 1–488.
196. Mound, L.A., Morris, D.C. (2004): Thysanoptera phylogeny - the morphological background. Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica, 39(1-3): 101–113. <https://doi.org/10.1556/APhyt.39.2004.1-3.10>
197. Mound, L.A., Walker, A.K. (1982): Terebrantia (Insecta: Thysanoptera). Fauna of New Zealand, 1: 113.
198. Murai, T. (1990): Parthenogenetic reproduction in *Thrips tabaci* and *Frankliniella intonsa* (Insecta: Thysanoptera). Advances in Invertebrate Reproduction, 5: 357–362.
199. Nagata, T., Almeida, A.C.L., Resende, R.O., DeÁvila, A.C. (2004): The competence of four thrips species to transmit and replicate four tospoviruses. Plant Pathology 53(2):136–140. <https://doi.org/10.1111/j.0032-0862.2004.00984.x>
200. Nakahara, S. (1991): Systematics of Thysanoptera, pear thrips and other economic species. In: Parker, B. L., Skinner, M. and Lewis, T. (eds.), Towards understanding Thysanoptera. U.S. Dep. Agric., General Tech. Rep. NE- 147. USDA Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station, Radnor, PA. pp. 41–59.
201. Nault, B.A., Kain, W.C., Wang, P. (2014): Seasonal changes in *Thrips tabaci* population structure in two cultivated hosts. PLoS One, 2014; 9(7): e101791. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101791>
202. Nault, B.A., Shelton, A.M., Gangloff-Kaufmann, J., Clark, M.E., Werren, J.L., Cabrera-La Rosa, J.C., Kennedy, G. (2006): Reproductive modes in onion thrips (Thysanoptera: Thripidae) populations from New York onion fields. Environmentally Entomology, 35(5): 1264–1271. <https://doi.org/10.1093/ee/35.5.1264>
203. Nazemi, A., Khajehali, J., Van Leeuwen, T. (2016): Incidence and characterization of resistance to pyrethroid and organophosphorus insecticides in *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) in onion fields in Isfahan, Iran. Pesticide. Biochemistry and Physiology, 129: 28–35. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2015.10.013>

204. Neaves, W. B., Baumann, P. (2011): Unisexual reproduction among vertebrates. *Trends Genet.* 27(3): 81–88. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2010.12.002>
205. Nei, M., Kumar, S., (2000): *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford University Press, New York.
206. Neiman, M., Linksvayer, T.A. ( 2006): The conversion of variance and the evolutionary potential of restricted recombination. *Heredity*, 96(2): 111–121. doi:10.1038/sj.hdy.6800772
207. Nomark, B.B (2003): The evolution of alternative genetic systems in insects. *Annual review of Entomology*, 48: 397-423. doi: 0.1146/annurev.ento.48.091801.112703
208. Nosil, P. (2012): *Ecological Speciation*. Oxford. Oxford University Press.
209. Omland, K.E. (1997): Correlated rates of molecular and morphological evolution. *Evolution*. 51(5): 1381-1393. doi: 10.1111/j.1558-5646.1997.tb01461.x.
210. Padiál, J.M., Miralles, A., De La Riva, I., Vences, M. (2010): The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7:16. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>
211. Paliwal, Y.C. (1974): Some properties and thrips transmission of Tomato spotted wilt virus in Canada. *Canadian Journal of Botany*, 52(6): 1177–1182. <https://doi.org/10.1139/b74-151>
212. Paliwal, Y.C. (1976): Some characteristics of the thrips vector relationship of Tomato spotted wilt virus in Canada. *Canadian Journal of Botany*, 54(5-6): 402–405. <https://doi.org/10.1139/b76-038>
213. Pappu, H.R., Jones, R.A., Jain, R.K., (2009): Global status of tospovirus epidemics in diverse cropping systems: successes achieved and challenges ahead. *Virus Research*, 141(2): 219–336. doi: 10.1016/j.virusres.2009.01.009
214. Pappu, H.R., Jones, R.A.C., Jain, R.K. (2009): Global status of tospovirus epidemics in diverse cropping systems: Successes achieved and challenges ahead. *Virus Research*, 141(2): 219–236. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2009.01.009>
215. Parrella, G., Gognalons, P., Gebre-Selassie, K., Vovlas, C., Marchoux, G. (2003): An update of the host range of Tomato spotted wilt virus. *Journal of Plant Pathology* 85(4): 227–264.
216. Parrella, M.P., Keil, C.B. (1984): Insect pest management: the lesson of *Liriomyza*. *Bulletin of the Entomol Society of America*, 30(2): 22–25. <https://doi.org/10.1093/besa/30.2.22>
217. Patel, N.V., Pathak, D.M., Joshi, N.S., Siddhapara, M.R. (2013): Biology of Onion Thrips, *Thrips Tabaci* (Lind.) (Thysanoptera: Thripidae) On Onion *Allium cepa* (Linnaeus). *Journal of Chemical, Biological and Physical Sciences*, 3(1): 370–377.
218. Paterson, H.E.H. (1991): The recognition of cryptic species among economically important insects In: Zalucki M.P. (ed.), *Heliopsis: Research Methods and Prospects*. Springer Series in Experimental Entomology. Springer, New York, NY.
219. Pavey, S.A., Collin, H., Nosil, P., Rogers, S.M. (2010): The role of gene expression in ecological speciation. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1206(1): 110–129. doi: 10.1111/j.1749-6632.2010.05765.x

220. Péntes, B. (1994): A dohánytripsz (*Thrips tabaci* Lind.) kártétele és biológiája a szántóföldi zöldségféléken. Kandidátusi értekezés. Budapest. Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem.
221. Perlman, S.J., Hunter, M.S., Zchori-Fein, E. (2006): The emerging diversity of *Rickettsia*. The Royal Society Publishing Proceedings B, 273(1598): 2097–2106. doi:10.1098/rspb.2006.3541
222. Peters, D. (1998): An updated list of plant species susceptible to tospoviruses. In: 4th International Symposium on Tospoviruses and Thrips in Floral and Vegetable Crops. Wageningen, the Netherlands. pp. 107–110.
223. Pfenninger, M., Schwenk, K. (2007): Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. BMC Evolutionary Biology, 7: 121.
224. Pfenninger, M., Schwenk, K. (2007): Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. BMC Evolutionary Biology, 7(121): 1–6. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-121>
225. Pintureau, B., Lassabliere, F., Khatchadourian, C., Daumal, J. (1999): Parasitoïdes oophages et symbiotes de deux thrips européens (Eggs parasitoids and symbionts of the two European thrips). Annual Society of Entomology, 35: 416–420. (French with English abstract)
226. Pittman, H.A. (1927): Spotted wilt of tomatoes. Journal of the Australian Council on Scientific and Industrial Research, 1: 74–77.
227. Posada, D., Crandall, K.A. (1998): MODELTEST: testing the model of DNA substitution. Bioinformatics, 14(9): 817–818. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/14.9.817>
228. Pourian, H.R., Mirab-Balou, M., Alizadeh, M., Orosz, Sz. (2009): Study on biology of onion thrips, *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) on cucumber (var. Sultan) in laboratory condition. Journal of Plant Protection Research, 49(4): 390–394. doi: <https://doi.org/10.2478/v10045-009-0061-x>
229. Pozzer, L., Bezerra, I.C., Kormelink, R., Prins, M., Peters, D., de O. Resende, R., de Ávila, A.C. (1999): Characterization of a Tospovirus isolate of Iris yellow spot virus associated with a disease in onion fields in Brazil. Plant Disease, 83: 345–450. <https://doi.org/10.1094/PDIS.1999.83.4.345>
230. Priesner, H. (1928): Die Thysanopteren Europas. Verlag von Fritz Wagner. Wien, Austria.
231. Ravigné, V., Dieckmann, U., Olivieri, I. (2009): Live where you thrive: joint evolution of habitat choice and local adaptation facilitates specialization and promotes diversity. The American Naturalist 174(4): E141-E169. <https://doi.org/10.1086/605369>
232. Rebijith, K.B., Asokan, R., Krishna Kumar, N.K., Krishna, V., Chaitanya, B.N., Ramamurthy, V.V. (2013): DNA barcoding and elucidation of cryptic aphid species (Hemiptera: Aphididae) in India. Journal of Bulletin of Entomology, 103(5): 601–610.



233. Reynolds, K.T., Thomson, L.J., Hoffmann, A.A. (2003): The effects of host age, host nuclear background and temperature on phenotypic effects of the virulent *Wolbachia* strain popcorn in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 164(3): 1027–1034.
234. Rossmann, A.Y., Miller, D.R. (1996): Systematics solves problems in agriculture and forestry. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 83(1):17–28. doi: 10.2307/2399964
235. Rotenberg, D., Jacobson, A.L., Schneeweis, D.J., Whitfield, A.E. (2015): Thrips transmission of tospoviruses. *Current Opinion in Virology*, 15: 80–89. <http://dx.doi.org/10.1016/j.coviro.2015.08.003>
236. Rueda, A., Shelton, A.M. (2003): Development of a bioassay system for monitoring susceptibility in *Thrips tabaci*. *Pest Management Science*, 59(5): 553–558. <https://doi.org/10.1002/ps.680>
237. Rugman-Jones, P.F., Hoddle, M.S., Stouthamer, S. (2010): Nuclear-mitochondrial barcoding exposes the global pest western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) as two sympatric cryptic species in its native California. *Journal of Economic Entomology*, 103(3): 877–886. <https://doi.org/10.1603/EC09300>
238. Rugman-Jones, P.F., Hoddle, M.S., Mound, L.A., Stouthamer, R. (2006): Molecular identification key for pest species of *Scirtothrips* (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Economic Entomology*, 99(5):1813–1819. <https://doi.org/10.1093/jee/99.5.1813>
239. Rychlik, W. (2007): OLIGO 7 Primer Analysis Software. In: Yuryev A. (eds) *PCR Primer Design. Methods in Molecular Biology™*, vol 402. Humana Press. <https://doi.org/10.1007>
240. Sabahi, S., Fekrat, L., Zakiaghl, M. (2017): A simple and rapid molecular method for simultaneous identification of four economically important thrips species. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 19(6): 1279–1290.
241. Sabelis, M.V., Nagelkerke, C.J., Breeuwer, J.A.J. (2002): Sex ratio control in arrhenotokous and pseudo-arrhenotokous mites In: Hardy, I.C.W. (ed.) *Sex ratios concepts and research methods*. pp. 235–253.
242. Sáez, A.G., Lozano, E. (2005): Cryptic species: as we discover more examples of species that are morphologically indistinguishable, we need to ask why and how they exist. *Body doubles. Nature*, 433, 111. <https://doi.org/10.1038/433111a>
243. Saitou, N., Nei, M. (1987): The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4: 406–425.
244. Sakimura, K. (1932): Life history of *Thrips tabaci* L. on *Emilia sagittata* and its host plant range in Hawaii. *Journal of Economic Entomology*, 25(4): 884–891. <https://doi.org/10.1093/jee/25.4.884>
245. Sakimura, K. (1937): The life and seasonal histories of *Thrips tabaci* Lind. in the vicinity of Tokyo, Japan. *Ōyō Dōbutsugaku Zasshi*, 9(1): 1–24.
246. Sakimura, K. (1961): Field observations on the thrips vector species of the tomato spotted wilt virus in the San Pablo area California. *Plant Disease Reporter*, 45: 772–776.

247. Sakimura, K. (1962): The present status of thrips-borne viruses. In: Maramorosch, K. (ed.) *Biological Transmission of Disease Agents*. New York, Academic Press, pp. 33–40.
248. Sakimura, K. (1963): *Frankliniella fusca*, an additional vector for the tomato spotted wilt virus, with notes on *Thrips tabaci*, another vector. *Phytopathology*, 53: 412–415.
249. Salas, J. (1994): Biology and life habits of the onion thrips (*Thrips tabaci* Lindeman). *Acta Horticulturae*, 358: 383–387. 10.17660/ActaHortic.1994.358.63
250. Scheffer, S.J. (2000): Molecular evidence of cryptic species within the *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: agromyzidae). *Journal of Economic Entomology*, 93(4): 1146–1151. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-93.4.1146>
251. Scheffer, S.J., Lewis, M.L. (2001): Two nuclear genes confirm mitochondrial evidence of cryptic species within *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 94(5): 648–653. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2001\)094\[0648:TNGCME\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2001)094[0648:TNGCME]2.0.CO;2)
252. Scheffer, S.J., Lewis, M.L. (2006): Mitochondrial phylogeography of the vegetable pest *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae): Diverged clades and invasive populations. *Annals of the Entomological Society of America*, 99(6): 991–998. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2006\)99\[991:MPOTVP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2006)99[991:MPOTVP]2.0.CO;2)
253. Schlick-Steiner, B. C., Steiner, F. M., Seifert, B., Stauffer, C., Christian, E., Crozier, R. J. (2010): Integrative taxonomy: A multisource approach to exploring biodiversity. *Annual Review of Entomology*, 55: 421–438. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085432>
254. Schoonhoven, L.M., Jermy, T., van Loon, J.J.A. (1998): *Insect-Plant Biology*. London: Chapman and Hall. pp. 409.
255. Schwander, T., Crespi, B.J. (2009): Twigs on the tree of life? Neutral and selective models for integrating macroevolutionary patterns with microevolutionary processes in the analysis of asexuality. *Molecular Ecology*, 18(1): 28–42. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03992.x>
256. Sharpe, P.J.H. D., Michele, D.W. (1977): Reaction kinetics of poikilotherm development. *Journal of Theoretical Biology*, 64(4): 649–670. doi: 10.1016/0022-5193(77)90265-X
257. Shelton, A. M., Plate, J., Chen, M. (2008): Advances in Control of Onion Thrips (Thysanoptera: Thripidae) in Cabbage. *Journal of Economic Entomology*, 101( 2): 438–443. <https://doi.org/10.1093/jee/101.2.438>
258. Shelton, A.M., Nault, B.A., Plate, J., Zhao, J.Z. (2003): Regional and temporal variation in susceptibility to  $\lambda$ - cyhalothrin in onion thrips, *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae), in onion fields in New York. *Journal of Economic Entomology*, 96(6): 1843–1848. <https://doi.org/10.1093/jee/96.6.1843>
259. Shelton, A.M., Zhao, J.Z., Nault, B.A., Plate, J., Musser, F.R., Larentzaki, E. (2006): Patterns of insecticide resistance in onion thrips (Thysanoptera: Thripidae) in onion fields in New York. *Journal of Economic Entomology*, 99(5): 1798–1804. <https://doi.org/10.1093/jee/99.5.1798>

260. Shevchenko, V.B., Popov, N.A. (1989): Biology of *Thrips tabaci* (Thysanoptera, Thripidae) on greenhouse crops. *Acta Entomologica Fennica*, 53: 47–52.
261. Shull, A.F. (1914): Biology of Thysanoptera, II. Sex and the life cycle. *American Naturalist*, 48: 236–247.
262. Siegler, D., Price, W.P. (1976): Secondary compounds in plants: primary functions. *The American Naturalist*, 110(971): 101–105. <https://doi.org/10.1086/283050>
263. Simon, C., Francesco, F., Andrew, B., Crespi, B., Liu, H., Flook, P. (1994): Evolution, weighting and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America*, 87(6): 651–701. <https://doi.org/10.1093/aesa/87.6.651>
264. Simon, J.C., Delmotte, F., Risper, C., Crease, T. (2003): Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: the possible routes to parthenogenesis in animals. *Biological Journal of the Linnean Society*, 79(1): 151–163. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00175.x>
265. Simon, J.-C., Risper, C., Sunnucks, P. (2002): Ecology and evolution of sex in aphids. *Trends in Ecology and Evolution*, 17(1): 34–39. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02331-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02331-X)
266. Sites, R. W., Chambers, W. S. (1990): Initiation of vernal activity of *Frankliniella occidentalis* and *Thrips tabaci* on the Texas South Plains. *Southwestern Entomologist*, 15(3): 339–343.
267. Sites, R.W., Chambers, W.S. (1990): Initiation of vernal activity of *Frankliniella occidentalis* and *Thrips tabaci* on the Texas South Plains. *Southwestern Entomologist*, 15(3): 339–343.
268. Smith, K. M. (1931): *Thrips tabaci* Lind. as a vector of plant virus disease. *Nature*, 127: 852–853.
269. Soderlund, D. M., Knipple, D.C. (2003): The molecular biology of knockdown resistance to pyrethroid insecticides. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 33(6): 563–577. [https://doi.org/10.1016/S0965-1748\(03\)00023-7](https://doi.org/10.1016/S0965-1748(03)00023-7)
270. Soderlund, D.M. (2012): Molecular mechanisms of pyrethroid insecticide neurotoxicity: recent advances. *Archives of Toxicology*, 86(2): 165–181. <https://doi.org/10.1007/s00204-011-0726-x>
271. Sogo, K., Miura, K., Aizawa, M., Watanabe, T., Stouthamer, R. (2015): Genetic structure in relation to reproduction mode in *Thrips tabaci* (Insecta: Thysanoptera). *Applied Entomology and Zoology*, 50(1): 73–77. doi: 10.1007/s13355-014-0306-7
272. Sohini, R., Omkar, D., Roseman, C.C., Rosenberg, N.A., Feldman, M.W., Luca, C.S.L. (2005): Support from the relationship of genetic and geographic distance in human populations for a serial founder effect originating in Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(44): 15942–15947. <https://doi.org/10.1073/pnas.0507611102>

273. Soto, I.M., Carreira, V.P., Corio, C., Padro, J., Soto, E.M., Hasson, E. (2014): Differences in tolerance to host cactus alkaloids in *Drosophila koepferae* and *D. buzzatii*. PLoS One, 9(2): e88370. doi:10.1371/journal.pone.0088370
274. Sousa, V.C., Zélé, F., Rodrigues, L.R., Godinho, D.P., Magalhães, S. (2019): Rapid host-plant adaptation in the herbivorous spider mite *Tetranychus urticae* occurs at low cost. Current Opinion in Insect Science, 36: 82–89. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.08.006>
275. Stacey, D.A., Fellowes, M.D.E. (2002): Temperature and the development rates of thrips: evidence for a constraint on local adaptation? European Journal of Entomology, 99(3): 399–404.
276. Stannard, L. J. (1968): The *Thrips*, or Thysanoptera of Illinois. Illinois Natural History Survey Bulletin. 29(4): 215–552.
277. Steiner, M. Y., Goodwin, S. (1998). Methods for collecting and rearing thrips (Thysanoptera) and their natural enemies. Australian Journal of Entomology, 37: 101–106.
278. Stelzer, C.P., Schmidt, J., Wiedlroither, A., Riss, S. (2010): Loss of sexual reproduction and dwarfing in a small metazoan. Plos One 5(9): e12854. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012854>
279. Stouthamer, R., Breeuwer, J.A., Luck, R.F., Werren, J.H. (1993): Molecular identification of microorganisms associated with parthenogenesis. Nature, 361(6407): 66–68. doi: 10.1038/361066a0
280. Stouthamer, R., Werren, J.H. (1993): Microbes associated with parthenogenesis in wasps of the genus *Trichogramma*. Journal of Invertebrate Pathology, 61(1): 6–9. <https://doi.org/10.1006/jipa.1993.1002>
281. Struck, T.H., Feder, J.L., Bendiksby, M., Birkeland, S., Cerca, J., Gusarov, V.I., Kistenich, S., Larsson, K-H., Kiow, L.H., Nowak, M.D., Stedja, B., Bachmann, L., Dimitrov, D. (2018): Finding evolutionary processes hidden in cryptic species. Trends in Ecology and Evolution, 33(3): 153–163. doi:10.1016/j.tree.2017.11.007
282. Stumpf, C.F., Kennedy, G.G. (2005): Effects of Tomato spotted wilt virus (TSWV) isolates, host plants, and temperature on survival, size, and development time of *Frankliniella fusca*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 114(3): 215–225. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2005.00251.x>
283. Stumpf, C.F., Kennedy, G.G. (2007): Effects of Tomato spotted wilt virus isolates, host plants, and temperature on survival, size, and development time of *Frankliniella occidentalis*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 123(2): 139–147. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2007.00541.x>
284. Sutovsky, P., Moreno, R.D., Ramalho-Santos, J., Dominko, T., Simerly, C., Schatten, G. (2000): Ubiquitinated sperm mitochondria, selective proteolysis, and the regulation of mitochondrial inheritance in mammalian embryos. Biology of Reproduction, 63(2):582–590. doi:10.1095/biolreprod63.2.582
285. Takeuchi, R., Toda, S. (2011): Discrimination of two reproductive forms of *Thrips tabaci* by PCR-RFLP, and distribution of arrhenotokous *T. tabaci* in Tottori Prefecture. Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology, 55 (4): 254–257. doi: 10.1303/jjaez.2011.254

286. Takezawa, Y. (2012): Monitoring synthetic-pyrethroid insecticide resistant *Thrips tabaci* using genetic diagnosis in Sorachi and Kamikawa districts of Hokkaido. Annual Report of Plant Protection North Japan, 63: 184–188. (Japán nyelven angol nyelvű összefoglalóval)
287. Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A., Kumar, S. (2013): MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. Molecular Biology and Evolution, 30: 2725–2729. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst197>
288. Tedeschi, R., Ciuffo, M., Mason, G., Roggero, P., Tavella, L. (2001): Transmissibility of four tospoviruses by a thelytokous population of *Thrips tabaci* from Liguria, Northwestern Italy. Phytoparasitica, 29(1): 37. <https://doi.org/10.1007/BF02981812>
289. Terry, L.I. (1997): Host selection, communication and reproductive behaviour. pp. 65–118. In: Lewis, T. (ed.): Thrips as crop pests. CAB International, Oxon, pp. 740.
290. Thompson, J. D., Higgins, D.G., Gibson, T.J. (1994): CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. Nucleic Acid Research, 22(22): 4673–4680.
291. Tilmon, K.J. (Ed) (2008): Specialization, Speciation and Radiation: The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects. University of California Press, Berkeley.
292. Toda, S., Komazaki, S. (2002): Identification of thrips species (Thysanoptera: Thripidae) on Japanese fruit trees by polymerase chain reaction and restriction fragment length polymorphism of the ribosomal ITS2 region. Bulletin of Entomological Research, 92(4): 359–363. <https://doi.org/10.1079/BER2002177>
293. Toda, S., Morishita, M. (2009): Identification of three point mutations on the sodium channel gene in pyrethroid-resistant *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae). Journal of Economic Entomology, 102(6): 2296–2300. <https://doi.org/10.1603/029.102.0635>
294. Toda, S., Morishita, M. (2009): Identification of three point mutations on the sodium channel gene in pyrethroid-resistant *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae). Journal of Economic Entomology, 102(6): 2296–2300. <https://doi.org/10.1603/029.102.0635>
295. Toda, S., Murai, T. (2007): Phylogenetic analysis based on mitochondrial COI gene sequences in *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) in relation to reproductive forms and geographic distribution. Applied Entomology and Zoology, 42(2): 309–316. <https://doi.org/10.1303/aez.2007.309>
296. Triplehorn, C.A., Johnson, N.F. (2005): Borror and Delong's introduction to the study of the insects, 7th ed. Thomson Brooks/Cole, Belmont, CA.
297. Trontelj, P., Fiser, C. (2009): Cryptic species diversity should not be trivialised. Systematics and Biodiversity, 7(1): 1–3. <https://doi.org/10.1017/S1477200008002909>
298. Trudgill, D.L., Honek, A., Li, D., van Straalen, N.M. (2005): Thermal time – concepts and utility. Annals of Applied Biology, 146(1): 1–14. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2005.04088.x>

299. Tseng, L.-Y., N.-T., Chang, M.-J., Tseng, W.-B., Yeh (2010): Genetic variation of *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) in the Pacific Rim. *Formosan Entomology*, 30: 219–234. (Kínai nyelven angol nyelvű összefoglalóval)
300. Ullman, D.E. (1996): Thrips and Tospoviruses: advances and future directions. *Acta Horticulturae*, 431: 310–324. doi: 10.17660/ActaHortic.1996.431.27
301. van der Kooi, C.J., Schwander, T. (2014): Evolution of asexuality via different mechanisms in grass thrips (Thysanoptera: *Aptinothrips*). *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 68(7): 1883–1893. <https://doi.org/10.1111/evo.12402>
302. van Opijnen, T., Breeuwer, J.A. (1999): High temperatures eliminate *Wolbachia*, a cytoplasmic incompatibility inducing endosymbiont, from the two-spotted spider mite. *Experimental and Applied Acarology*, 23(11): 871–881. doi: 10.1023/A:1006363604916
303. Vierbergen, G., Kucharczyk, H., Kirk, W.D.J., (2010): A key the second instar larvae of the Thripidae of the Western Palaearctic region (Thysanoptera). *Tijdschrift voor Entomologie* 153: 99–160, Figs 1–285. [ISSN 0040–7496].
304. Vrijenhoek, R.C. (1998): Animal clones and diversity. *Bioscience*, 48(8): 617–628. doi: 10.2307/1313421
305. Walker, T.J. (1964): Cryptic species among sound-producing ensiferan Orthoptera (Gryllidae and Tettigoniidae). *The Quarterly Review of Biology*, 39(4): 345–355. <https://doi.org/10.1086/404325>
306. Walker, W. (1980): Sperm Utilization Strategies in Nonsocial Insects. *The American Naturalist*, 115(6): 780–799.
307. Wang, J.L., Wang, J.P., Zheng, C.Y. (2011a): Comparative study on some biological characteristics of *Frankliniella occidentalis* and *Thrips tabaci*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(3): 513–517.
308. Wang, J.L., Wang, J.P., Zheng, C.Y. (2011b): The life tables of laboratory population of *Frankliniella occidentalis* and *Thrips tabaci* on purple cabbage. *Acta Phytophylacica Sinica*, 38(5): 390–394.
309. Weeks, A. R., Velten, R., Stouthamer, R. (2003): Incidence of a new sexratio-distorting endosymbiotic bacterium among arthropods. *Proceedings of the Royal Society B*, 270(1526):1857–1865. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2425>
310. Weeks, A.R., Breeuwer, J.A. (2001): *Wolbachia*-induced parthenogenesis in a genus of phytophagous mites. *The Royal Society Publishing Proceedings B - Biological Sciences*, 268(1482): 2245–2251. doi:10.1098/rspb.2001.1797
311. Werren, J.H., Baldo, L., Clark, M.E. (2008): *Wolbachia*: master manipulators of invertebrate biology. *Nature Reviews, Microbiology*, 6(10): 741–751. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1969>
312. Werren, J.H., Beukeboom, L.W. (1998): Sex determination, sex ratios, and genetic conflict. *Annual Review Ecology and Systematics*, 29: 233–261. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.29.1.233

313. Westmore, G.C., Poke, F.S., Allen, G.R., Wilson, C.R. (2013): Genetic and host-associated differentiation within *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) and its links to Tomato spotted wilt virus-vector competence. *Heredity*, 111(3): 210–215. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054567>
314. Whitfield, A.E., Ullman, D.E., German, T.L. (2005): Tospovirus–thrips interactions. *Annual Review of Phytopathology*, 43: 459–489. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.43.040204.140017>
315. Wiemers, M., Fiedler, K. (2007): Does the DNA barcoding gap exist? – a case study in blue butterflies. *Frontiers in Zoology*, 4:8. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-4-8>
316. Wijkamp, I., Almarza, N., Goldbach, R., Peters, D. (1995): Distinct levels of specificity in thrips transmission of Tospoviruses. *Phytopathology*, 85: 1069–1074.
317. Williamson, M.S., Martinez-Torres, D., Hick, C.A., Devonshire, A. L. (1996): Identification of mutations in the housefly para-type sodium channel gene associated with knockdown resistance (kdr) to pyrethroid insecticides. *Molecular and General Genetics*, 255(1-2): 51–60. <https://doi.org/10.1007/BF02173204>
318. Winker, K. (2005): Sibling species were first recognized by William Derham (1718). *The Auk: Ornithological Advances*, 122(1): 706707. [https://doi.org/10.1642/00048038\(2005\)122\[0706:SSWFRB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/00048038(2005)122[0706:SSWFRB]2.0.CO;2)
319. Woods, H.A., Makino, W., Cotner, J.B., Hobbie, S.E., Harrison J.F., Acharya, K., Elser, J.J. (2003): Temperature and the chemical composition of poikilothermic organisms. *Functional Ecology*, 17(2): 237–245. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00724.x>
320. Wu, M., Gotoh, M., Waters, T., Walsh, D.B., Lavine, L.C. (2014): Identification of an alternative knockdown resistance (kdr)-like mutation, M918L, and a novel mutation, V1010A, in the *Thrips tabaci* voltage-gated sodium channel gene. *Pest Management Science*, 70(6): 977–981. <https://doi.org/10.1002/ps.3638>
321. Xu, J., De Barro, J.P., Liu, S.S. (2010): Reproductive incompatibility among genetic groups of *Bemisia tabaci* supports the proposition that the whitefly is a cryptic species complex. *Bulletin of Entomological Research*, 100(3): 359–366. <https://doi.org/10.1017/S0007485310000015>
322. Yeh, W.B, Tseng, M.J., Chang, N.T., Wu, S.Y., Tsai, Y.S. (2014): Development of species-specific primers for agronomical thrips and multiplex assay for quarantine identification of western flower thrips. *Journal of Economic Entomology*, 107(5): 1728–1735. <https://doi.org/10.1603/EC14027>
323. Yeh, W.B, Tseng, M.J., Chang, N.T., Wu, S.Y., Tsai, Y.S. (2015): Agronomically important thrips: development of species-specific primer sin multiplex PCR and microarray assay using internal transcribed spacer 1 (ITS1) sequences for identification. *Bulletin of Entomological Research*, 105(1): 52–59. doi: 10.1017/S000748531400073x
324. Yokoyama T., Kashima T. (2013): Frequency of the pyrethroid-resistance gene in *Thrips tabaci* Lindeman occurring in Ibaraki Prefecture. *Annual Report of the Kanto-Tosan Plant Protection Society*, 60: 125–127. (Japán nyelven)

325. Zamoum, T., Simon, J.-C., Crochard, D., Ballanger, Y., Lapchin, L., Vanlerberghe-Masutti, F., Guillemaud, T. (2005): Does insecticide resistance alone account for the low genetic variability of asexually reproducing populations of the peach-potato aphid *Myzus persicae*? *Heredity*, 94: 630–639. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800673>
326. Zawirska, I. (1976): Untersuchungen über zwei biologische Typen von *Thrips tabaci* Lind. (Thysanoptera: Thripidae) in der VR Polen. *Archiv für Phytopathologie und Pflanzenschutz*, 12(6): 411–422. <https://doi.org/10.1080/03235407609431780>
327. Zchori-Fein, E., Gottlieb, Y., Kelly, S. E., Brown, J. K., Wilson, J.M., Karr, T.L., Hunter, M.S. (2001): A newly discovered bacterium associated with parthenogenesis and a change in host selection behavior in parasitoid wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*, 98(22): 12555–12560. <https://doi.org/10.1073/pnas.221467498>
328. Zchori-Fein, E., Perlman, S.J. (2004): Distribution of the bacterial symbiont *Cardinium* in arthropods. *Molecular Ecology*, 13(7): 2009–2016. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02203.x>
329. Zhang, D.-X.; Hewitt, G.M. (1996): Assessment of the universality and utility of a set of conserved mitochondrial COI primers in insects. *Insect Molecular Biology*, 6(2): 143–150. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2583.1997.tb00082.x>
330. Zheng, Y., Wu, R., Dorn, S., Chen, M. (2017): Diversity of tortricid moths in apple orchards: Evidence for a cryptic species of *Grapholita* (Lepidoptera: Tortricidae) from China. *Bulletin of Entomological Research*, 107(2): 268–280. <https://doi.org/10.1017/S0007485316000973>



## 9.2. A *Thrips tabaci* fajkomplex genetikai vizsgálatához használt minták adatai

### 9.2.1. Az L1-biotípus szekvencia adatai

#### 1. >MG519810\_tabaci\_LeekArh1

atgaacagtgtatccacctttatcagacatttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTTTTtacaccttcagggatttctcaattttgggtgccttaa  
 ttttattactacaattataatcttaaagcaaaaaccttcagcagaaaaaattagactatttctctgatcagttatttaacagctattctccttttatctctgcca  
 gtgtagcaggagctatcacaatactttaaactgaccgaatTTAAATAACTCTTTTTGACCCTAGGGGGGAGGAGACCCTGTCTATATCAACACCTTTTTGA  
 TTTTTGGTCACCAGAGGTTACATTTAATTTACCAGGATTTGGACTAATTTCTCATATTACTCAAGAAAGTAACAAGAAAGAAGCTTTGGACTTTAGGAAT  
 AATTTACGCAATAATAGCGATTGGATTTGGGATTTATGTTGAGCTCATCATATTTACAATTTGAATAGACGTTGATACACGAGCATACTTACATCAGCCACT  
 ATAATTTGCTGTACTACAGGTATCAAGATCTTTAGATGACTAGCGACCTTTGTGGAGCAAAAACAACCTAAAAATCTCTACCCTTTGAAGAATTTGGATTTGT  
 TTTTATTACTAGGAGGATTAACAGGAGTTATACTTTCTAECTTCAATTTGATTTGTTTACATGACACTTATTATG

#### 2. >MG519811\_tabaci\_LeekArh2

atgaacagtgtatccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTTTTtacaccttcagggatttctcaattttgggtgccttaa  
 ttttattactacaattataatcttaaagcaaaaaccttcagcagaaaaaattagactatttctctgatcagttatttaacagctattctccttttatctctgcca  
 gtgtagcaggagctatcacaatactttaaactgaccgaatTTAAATAACTCTTTTTGACCCTAGGGGGGAGGAGACCCTGTCTATATCAACACCTTTTTGA  
 TTTTTGGTCACCAGAGGTTACATTTAATTTACCAGGATTTGGACTAATTTCTCATATTACTCAAGAAAGTAACAAGAAAGAAGCTTTGGACTTTAGGAAT  
 AATTTACGCAATAATAGCGATTGGATTTGGGATTTATGTTGAGCTCATCATATTTACAATTTGAATAGACGTTGATACACGAGCATACTTACATCAGCCACT  
 ATAATTTGCTGTACTACAGGTATCAAGATCTTTAGATGACTAGCGACCTTTGTGGAGCAAAAACAACCTAAAAATCTCTACCCTTTGAAGAATTTGGATTTGT  
 TTTTATTACTAGGAGGATTAACAGGAGTTATACTTTCTAECTTCAATTTGATTTGTTTACATGACACTTATTATG

#### 3. >MG519812\_tabaci\_LeekArh3

atgaacagtgtatccacctttatcagacatttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTTTTtacaccttcagggatttctcaattttgggtgccttaa  
 ttttattactacaattataatcttaaagcaaaaaccttcagcagaaaaaattagactatttctctgatcagttatttaacagctattctccttttatctctgcca  
 gtgtagcaggagctatcacaatactttaaactgaccgaatTTAAATAACTCTTTTTGACCCTAGGGGGGAGGAGACCCTGTCTATATCAACACCTTTTTGA  
 TTTTTGGTCACCAGAGGTTACATTTAATTTACCAGGATTTGGACTAATTTCTCATATTACTCAAGAAAGTAACAAGAAAGAAGCTTTGGACTTTAGGAAT  
 AATTTACGCAATAATAGCGATTGGATTTGGGATTTATGTTGAGCTCATCATATTTACAATTTGAATAGACGTTGATACACGAGCATACTTACATCAGCCACT  
 ATAATTTGCTGTACTACAGGTATCAAGATCTTTAGATGACTAGCGACCTTTGTGGAGCAAAAACAACCTAAAAATCTCTACCCTTTGAAGAATTTGGATTTGT  
 TTTTATTACTAGGAGGATTAACAGGAGTTATACTTTCTAECTTCAATTTGATTTGTTTACATGACACTTATTATG

#### 4. >MG519813\_tabaci\_LeekArh4

atgaacagtgtatccacctttatcagacatttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTTTTtacaccttcagggatttctcaattttgggtgccttaa  
 ttttattactacaattataatcttaaagcaaaaaccttcagcagaaaaaattagactatttctctgatcagttatttaacagctattctccttttatctctgcca  
 gtgtagcaggagctatcacaatactttaaactgaccgaatTTAAATAACTCTTTTTGACCCTAGGGGGGAGGAGACCCTGTCTATATCAACACCTTTTTGA  
 TTTTTGGTCACCAGAGGTTACATTTAATTTACCAGGATTTGGACTAATTTCTCATATTACTCAAGAAAGTAACAAGAAAGAAGCTTTGGACTTTAGGAAT  
 AATTTACGCAATAATAGCGATTGGATTTGGGATTTATGTTGAGCTCATCATATTTACAATTTGAATAGACGTTGATACACGAGCATACTTACATCAGCCACT  
 ATAATTTGCTGTACTACAGGTATCAAGATCTTTAGATGACTAGCGACCTTTGTGGAGCAAAAACAACCTAAAAATCTCTACCCTTTGAAGAATTTGGATTTGT  
 TTTTATTACTAGGAGGATTAACAGGAGTTATACTTTCTAECTTCAATTTGATTTGTTTACATGACACTTATTATG

#### 5. >MG519814\_tabaci\_LeekArh5

atgaacagtgtatccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTTTTtacaccttcagggatttctcaattttgggtgccttaa  
 ttttattactacaattataatcttaaagcaaaaaccttcagcagaaaaaattagactatttctctgatcagttatttaacagctattctccttttatctctgcca  
 gtgtagcaggagctatcacaatactttaaactgaccgaatTTAAATAACTCTTTTTGACCCTAGGGGGGAGGAGACCCTGTCTATATCAACACCTTTTTGA  
 TTTTTGGTCACCAGAGGTTACATTTAATTTACCAGGATTTGGACTAATTTCTCATATTACTCAAGAAAGTAACAAGAAAGAAGCTTTGGACTTTAGGAAT  
 AATTTACGCAATAATAGCGATTGGATTTGGGATTTATGTTGAGCTCATCATATTTACAATTTGAATAGACGTTGATACACGAGCATACTTACATCAGCCACT  
 ATAATTTGCTGTACTACAGGTATCAAGATCTTTAGATGACTAGCGACCTTTGTGGAGCAAAAACAACCTAAAAATCTCTACCCTTTGAAGAATTTGGATTTGT  
 TTTTATTACTAGGAGGATTAACAGGAGTTATACTTTCTAECTTCAATTTGATTTGTTTACATGACACTTATTATG

#### 6. >MG519815\_tabaci\_LeekArh6

atgaacagtgtatccacctttatcagacatttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTTTTtacaccttcagggatttctcaattttgggtgccttaa  
 ttttattactacaattataatcttaaagcaaaaaccttcagcagaaaaaattagactatttctctgatcagttatttaacagctattctccttttatctctgcca  
 gtgtagcaggagctatcacaatactttaaactgaccgaatTTAAATAACTCTTTTTGACCCTAGGGGGGAGGAGACCCTGTCTATATCAACACCTTTTTGA  
 TTTTTGGTCACCAGAGGTTACATTTAATTTACCAGGATTTGGACTAATTTCTCATATTACTCAAGAAAGTAACAAGAAAGAAGCTTTGGACTTTAGGAAT  
 AATTTACGCAATAATAGCGATTGGATTTGGGATTTATGTTGAGCTCATCATATTTACAATTTGAATAGACGTTGATACACGAGCATACTTACATCAGCCACT  
 ATAATTTGCTGTACTACAGGTATCAAGATCTTTAGATGACTAGCGACCTTTGTGGAGCAAAAACAACCTAAAAATCTCTACCCTTTGAAGAATTTGGATTTGT  
 TTTTATTACTAGGAGGATTAACAGGAGTTATACTTTCTAECTTCAATTTGATTTGTTTACATGACACTTATTATG









## 35. &gt;L1\_157\_FV

atgaacagtgatccacctttatcagacatttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTtTtacacctgcagggatttctcaatttgggtgccttaa  
 ttttattactacaattattaatcttaaagcaaaaaaccttcagcagaaaaaattagactattgtctgatcagttatttaacagctattctctctttatctgcc  
 gtgtagcaggagctatcacaatactttaactgaccgaaatTTAaatactctTTTTgacctaggggggaggagacctgtctatacaacacctTTTTga  
 tttttggcaccagagggttacatttaattttaccaggattggactaatttctcatattactcaagaaagtaacaagaagaactttggacttttaggaat  
 aatttacgaataatagcgattggattttggattattgttgagctatcacatattacaaatggaaatagacgttgatacacgagcatactttacatcagccact  
 ataattattgctgtacctacaggtatcaagatctttagatgactagcgacctttgtggagcaaaaacaacctaaaaatctctaccctttgaagaattggattgtt  
 tttttattactagggagattaacaggagtatacttttaactctcaattgatattgtttacatgacacttattatg

## 36. &gt;L1\_188\_FV

atgaacagtgatccacctttatcagacatttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTtTtacacctgcagggatttctcaatttgggtgccttaa  
 ttttattactacaattattaatcttaaagcaaaaaaccttcagcagaaaaaattagactattgtctgatcagttatttaacagctattctctctttatctgcc  
 gtgtagcaggagctatcacaatactttaactgaccgaaatTTAaatactctTTTTgacctaggggggaggagacctgtctatacaacacctTTTTga  
 tttttggcaccagagggttacatttaattttaccaggattggactaatttctcatattactcaagaaagtaacaagaagaactttggacttttaggaat  
 aatttacgaataatagcgattggattttggattattgttgagctatcacatattacaaatggaaatagacgttgatacacgagcatactttacatcagccact  
 ataattattgctgtacctacaggtatcaagatctttagatgactagcgacctttgtggagcaaaaacaacctaaaaatctctaccctttgaagaattggattgtt  
 tttttattactagggagattaacaggagtatacttttaactctcaattgatattgtttacatgacacttattatg

## 9.2.2. Az L2-biotípus szekvencia adatai

## 1. &gt;MG519816\_tabaci\_CabTh1

atgaacagtatatccacctttatcaacgTTTTatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTtTtacacctgcagggatttctcaattttaggtgccttaa  
 ttttattactacaattattaatcttaaagcaaaaaaccttcagcagaaaaaattagactattgtctgatcagttatttaacagccattctctctttatcttaccag  
 gtttagcgggagctatcacaatactttaactgaccgaaactTAAaatactctTTTTgacctagaggaggaggggacctgtttatatacaacacctTTTTgatt  
 ttggtcaccagaagtttacattttaattttaccaggattggactaatttctcatattactcaagaaagaacaagaagaactttggacttttaggaata  
 ttacgcaataatagcgattggattttggattattgttgagctatcacatattacaattggaatagacgttgatacacgagcatactttacatcagccactat  
 aattattgccgtacctacaggtatcaagatctttagatgactagcgacctttgtggagcaaaaacaacctaaaaatctctaccctttgaagaattggattgtt  
 tttttactactaggggattaacaggagtatacttttaactctcaattgatattgtttacatgacacttattatg

## 2. &gt;MG519817\_tabaci\_CabTh2

atgaacagtatatccacctttatcaacgTTTTatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTtTtacacctgcagggatttctcaattttaggtgccttaa  
 ttttattactacaattattaatcttaaagcaaaaaaccttcagcagaaaaaattagactattgtctgatcagttatttaacagccattctctctttatcttaccag  
 ttttagcgggagctatcacaatactttaactgaccgaaactTAAaatactctTTTTgacctagaggaggaggggacctgtttatatacaacacctTTTTgat  
 tttttggcaccagaagtttacattttaattttaccaggattggactaatttctcatattactcaagaaagaacaagaagaactttggacttttaggaata  
 atttacgaataatagcgattggattttggattattgttgagctatcacatattacaattggaatagacgttgatacacgagcatactttacatcagccacta  
 taattattgccgtacctacaggtatcaagatctttagatgactagcgacctttgtggagcaaaaacaacctaaaaatctctaccctttgaagaattggattgtt  
 tttttattactaggggattaacaggagtatacttttaactctcaattgatattgtttacatgacacttattatg

## 3. &gt;MG519818\_tabaci\_CabTh3

atgaacagtatatccacctttatcaacgTTTTatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTtTtacacctgcagggatttctcaattttaggtgccttaa  
 ttttattactacaattattaatcttaaagcaaaaaaccttcagcagaaaaaattagactattgtctgatcagttatttaacagccattctctctttatcttaccag  
 ttttagcgggagctatcacaatactttaactgaccgaaactTAAaatactctTTTTgacctagaggggaggaggacctgtttatatacaacacctTTTTgat  
 tttttggcaccagaagtttacattttaattttaccaggattggactaatttctcatattactcaagaaagtaacaagaagaactttggacttttaggaata  
 atttacgaataatagcgattggattttggattattgttgagctatcacatattacaattggaatagacgttgatacacgagcatactttacatcagccacta  
 taattattgccgtacctacaggtatcaagatctttagatgactagcgacctttgtggagcaaaaacaacctaaaaatctctaccctttgaagaattggattgtt  
 tttttattactaggggattaacaggagtatacttttaactctcaattgatattgtttacatgacacttattatg

## 4. &gt;MG519819\_tabaci\_CabTh4

atgaacagtatatccacctttatcaacgTTTTatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTtTtacacctgcagggatttctcaattttaggtgccttaa  
 ttttattactacaattattaatcttaaagcaaaaaaccttcagcagaaaaaattagactattgtctgatcagttatttaacagccattctctctttatcttaccag  
 ttttagcgggagctatcacaatactttaactgaccgaaactTAAaatactctTTTTgacctagaggggaggaggacctgtttatatacaacacctTTTTgat  
 tttttggcaccagaagtttacattttaattttaccaggattggactaatttctcatattactcaagaaagtaacaagaagaactttggacttttaggaata  
 atttacgaataatagcgattggattttggattattgttgagctatcacatattacaattggaatagacgttgatacacgagcatactttacatcagccacta  
 taattattgccgtacctacaggtatcaagatctttagatgactagcgacctttgtggagcaaaaacaacctaaaaatctctaccctttgaagaattggattgtt  
 tttttattactaggggattaacaggagtatacttttaactctcaattgatattgtttacatgacacttattatg

## 5. &gt;MG519820\_tabaci\_CabTh5

atgaacagttcttcagctttatcaccgtttatcattcaggaccttcagtagccttaacaatTTTTtTtacacctgcagggatttctcaattttaggtgccttaa  
 ttttattactacaattattaatcttaaagcaaaaaaccttcagcagaaaaaattagactattgtctgatcagttatttaacagccattctctctttatcttaccag  
 gtttagcgggagctatcacaatactttaactgaccgaaactTAAaatactctTTTTgacctagaggggaggaggacctgtttatatacaacacctTTTTgatt  
 ttttagtaccagaagtttacattttaattttaccaggattggactaatttctcatattactcaagaaagtaacaagaagaactttggacttttaggaata  
 ttacgcaataatagcgattggattttggattattgttgagctatcacatattacaattggaatagacgttgatacacgagcatactttacatcagccactat  
 aattattgccgtacctacaggtatcaagatctttagatgactagcgacctttgtggagcaaaaacaacctaaaaatctctaccctttgaagaattggattgtt  
 tttttattactaggggattaacaggagtatacttttaactctcaattgatattgtttacatgacacttattatg











34. **L2\_155\_FV**  
 atgaacagtatatccacctttatcaacggtttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTctttacacctgcagggatttctcaatttttaggtgccttaa  
 ttttattactacaattattaacttaagcaaaaaacctttcagcagaaaaaattagactattgtctgatcagttattttaacagccattcttctttatctttgccag  
 tgttagcgggagctatcacaatactttaactgaccgaaacttaataacctTTTTgacctagagggggaggggacctgtttatatcaacacctTTTTgat  
 ttttggcaccagaagttacattttaattttaccaggatttggactaatttctcatattactcaagaagtaacaagaagaacttttggacttttaggaata  
 atttacgcaataatagcgattggatttttgggatttattgtttgagctcatcatatttacaattggaatagacgttgatacagcagcactttacatcagccacta  
 taattattgccgtactacaggtatcaagatcttagatgactagcgaccttttgggagcaaaaacaacctaaaaatctctacctttgaagaattggattgttt  
 ttttattacactagggggattaacaggagttatacttttaactctcaattgatattgtttacatgacacttattatg
35. **>L2\_158\_FV**  
 atgaacagtatatccacctttatcaacggtttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTctttacacctgcagggatttctcaatttttaggtgccttaa  
 ttttattactacaattattaacttaagcaaaaaacctttcagcagaaaaaattagactattgtctgatcagttattttaacagccattcttctttatctttgccag  
 tgttagcgggagctatcacaatactttaactgaccgaaacttaataacctTTTTgacctagagggggaggggacctgtttatatcaacacctTTTTgat  
 ttttggcaccagaagttacattttaattttaccaggatttggactaatttctcatattactcaagaagtaacaagaagaacttttggacttttaggaata  
 atttacgcaataatagcgattggatttttgggatttattgtttgagctcatcatatttacaattggaatagacgttgatacagcagcactttacatcagccacta  
 taattattgccgtactacaggtatcaagatcttagatgactagcgaccttttgggagcaaaaacaacctaaaaatctctacctttgaagaattggattgttt  
 ttttattacactagggggattaacaggagttatacttttaactctcaattgatattgtttacatgacacttattatg
36. **>L2\_159\_FV**  
 atgaacagtatatccacctttatcaacggtttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTctttacacctgcagggatttctcaatttttaggtgccttaa  
 ttttattactacaattattaacttaagcaaaaaacctttcagcagaaaaaattagactattgtctgatcagttattttaacagccattcttctttatctttgccag  
 tgttagcgggagctatcacaatactttaactgaccgaaacttaataacctTTTTgacctagagggggaggggacctgtttatatcaacacctTTTTgat  
 ttttggcaccagaagttacattttaattttaccaggatttggactaatttctcatattactcaagaagtaacaagaagaacttttggacttttaggaata  
 atttacgcaataatagcgattggatttttgggatttattgtttgagctcatcatatttacaattggaatagacgttgatacagcagcactttacatcagccacta  
 taattattgccgtactacaggtatcaagatcttagatgactagcgaccttttgggagcaaaaacaacctaaaaatctctacctttgaagaattggattgttt  
 ttttattacactagggggattaacaggagttatacttttaactctcaattgatattgtttacatgacacttattatg
37. **>L2\_172\_FV**  
 atgaacagtatatccacctttatcaacggtttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTctttacacctgcagggatttctcaatttttaggtgccttaa  
 ttttattactacaattattaacttaagcaaaaaacctttcagcagaaaaaattagactattgtctgatcagttattttaacagccattcttctttatctttgccag  
 tgttagcgggagctatcacaatactttaactgaccgaaacttaataacctTTTTgacctagagggggaggggacctgtttatatcaacacctTTTTgat  
 ttttggcaccagaagttacattttaattttaccaggatttggactaatttctcatattactcaagaagtaacaagaagaacttttggacttttaggaata  
 atttacgcaataatagcgattggatttttgggatttattgtttgagctcatcatatttacaattggaatagacgttgatacagcagcactttacatcagccacta  
 taattattgccgtactacaggtatcaagatcttagatgactagcgaccttttgggagcaaaaacaacctaaaaatctctacctttgaagaattggattgttt  
 ttttattacactagggggattaacaggagttatacttttaactctcaattgatattgtttacatgacacttattatg

### 9.2.3. A T-biotípus szekvencia adatai

1. **>MG519823\_tabaci\_TobArh3**  
 atgaacagtatatccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTctttgcacctgcaggaatttctcaatcttaggtgccttaa  
 attcattaccacaattattaacttaagcaaaaaacctttcagcagaaaaaattagactattgtttgatcagttattttaacggccattctttactctgtctttacc  
 agttttagcaggagctattacaatactcctaactgatcgaatttaataacctatTTTTgatccttagaggaggagagacctgtttataccaacaccttttctg  
 atttttgtcatcctgaagtttattttaactttaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaagtaacaagaagaacttttggactctgggtat  
 aatttacgcaataatagcgattggattccttagatttattgtttgagctcatcatatttacaattggaatagatgttgacacacgagcattttacatcagctaca  
 ataattattgctgtaccacaggtatcaaaacttttagatgactagcaacattttgtggagcaaaaacaacctaaaaatctctacctttgaagaattggattgttt  
 ttttattacactagggggattaacaggagtaacttttaactctcaatctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg
2. **>MG519824\_tabaci\_TobArh4**  
 atgaacagtatatccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTctttgcacctgcaggaatttctcaatcttaggtgccttaa  
 attcattaccacaattattaacttaagcaaaaaacctttcagcagaaaaaattagactattgtttgatcagttattttaacggccattctttactctgtctttacc  
 agttttagcaggagctattacaatactcctaactgatcgaatttaataacctatTTTTgatccttagaggaggagagacctgtttataccaacaccttttctg  
 atttttgtcatcctgaagtttattttaactttaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaagtaacaagaagaacttttggactctgggtat  
 aatttacgcaataatagcgattggattccttagatttattgtttgagctcatcatatttacaattggaatagatgttgacacacgagcattttacatcagctaca  
 ataattattgctgtaccacaggtatcaaaacttttagatgactagcaacattttgtggagcaaaaacaacctaaaaatctctacctttgaagaattggattgttt  
 ttttattacactagggggattaacaggagtaacttttaactctcaatctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg
3. **>MG519825\_tabaci\_tobArh5**  
 atgaacagtatatccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagactcacaatTTTTctttgcacctgcaggaatttctcaatcttaggtgccttaa  
 attttattaccacaattattaacttaagcaaaaaacctttcagcagaaaaaattagactattgtttgatcagttattttaacggccattctttactctgtctttacca  
 gttttagcaggagctattacaatactcctaactgatcgaatttaataacctatTTTTgatccttagaggaggagagacctgtttatatcaacaccttttctgat  
 ttttggcaccagaagtttattttaattttaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaagtaacaagaagaacttttggactattgggtataa  
 ttacgcaataatagcaattggattccttagatttattgtttgagctcatcatatttacaattggaatagatgttgacacacgagcattttacatcagctacaat  
 aattattgctgtaccacaggtatcaaaacttttagatgactggcaacattttgtggagcaaaaacaacctaaaaatctctacctttgaagaattggattgttt  
 ttttattacactagggggattaacaggagtaacttttaactctcaatctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg

4. **>MG519822\_tabaci\_TobArh2**  
 gtgaacagtataccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTTcttgcacctgcaggaatttctcaatcttagtgccctaa  
 atttcattaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactatttggtgatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacc  
 agttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatttaaatccctatttttgatcctagaggaggaggagaccctgtttataccaacacctttctg  
 atttttggtcatcctgaagtttataftttatcttaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaagtaacaagaagaactttggactctgggtat  
 aatttacgcaataatagc gattggattcctaggtatttattggttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacacagctaca  
 ataattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactagcaacattttgtggagcaaaaacaacttaaaaatttctactcttgaagaattggattgttt  
 ttttattacactaggagggttaacaggagtaatactttctaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg
5. **>MG519821\_tabaci\_TobArh1**  
 gtgaacagtataccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTTcttgcacctgcaggaatttctcaatcttagtgccctaa  
 atttcattaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactatttggtgatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacc  
 agttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatttaaatccctatttttgatcctagaggaggaggagaccctgtttataccaacacctttctg  
 atttttggtcatcctgaagtttataftttatcttaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaagtaacaagaagaactttggactctgggtat  
 aatttacgcaataatagc gattggattcctaggtatttattggttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacacagctaca  
 ataattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactagcaacattttgtggagcaaaaacaacttaaaaatttctactcttgaagaattggattgttt  
 ttttattacactaggagggttaacaggagtaatactttctaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg
6. **>T1\_1\_FV**  
 gtgaacagtataccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttcaacaatTTTTTcttgcacctgcaggaatttctcaatcttagtgccctaa  
 attttattaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactatttggtgatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacca  
 gttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatttaaatccctatttttgatcctagaggaggaggagaccctgtttataccaacacctttctg  
 tttttggtcatcctgaagtttataftttatcttaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaagtaacaagaagaactttggactattgggtataa  
 ttacgcaataatagcaattggattcctaggtatttattggttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacacagctacaat  
 aattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactggcaacattttgtggagcaaaaacaacttaaaaatttctactcttgaagaattggattgttttt  
 tatttactagagggttaacaggagtaatactttctaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg
7. **>T1\_2\_FV**  
 gtgaacagtataccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTTcttgcacctgcaggaatttctcaatcttagtgccctaa  
 atttcattaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactatttggtgatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacc  
 agttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatttaaatccctatttttgatcctagaggaggaggagaccctgtttataccaacacctttctg  
 atttttggtcatcctgaagtttataftttatcttaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaagtaacaagaagaactttggactctgggtat  
 aatttacgcaataatagc gattggattcctaggtatttattggttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacacagctaca  
 ataattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactggcaacattttgtggagcaaaaacaacttaaaaatttctactcttgaagaattggattgttt  
 ttttattacactaggagggttaacaggagtaatactttctaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg
8. **>T1\_3\_FV**  
 gtgaacagtataccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTTcttgcacctgcaggaatttctcaatcttagtgccctaa  
 atttcattaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactatttggtgatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacc  
 agttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatttaaatccctatttttgatcctagaggaggaggagaccctgtttataccaacacctttctg  
 atttttggtcatcctgaagtttataftttatcttaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaagtaacaagaagaactttggactctgggtat  
 aatttacgcaataatagc gattggattcctaggtatttattggttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacacagctaca  
 ataattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactagcaacattttgtggagcaaaaacaacttaaaaatttctactcttgaagaattggattgttt  
 ttttattacactaggagggttaacaggagtaatactttctaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg
9. **>T1\_4\_FV**  
 gtgaacagtataccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttcaacaatTTTTTcttgcacctgcaggaatttctcaatcttagtgccctaa  
 attttattaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactatttggtgatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacca  
 gttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatttaaatccctatttttgatcctagaggaggaggagaccctgtttataccaacacctttctg  
 tttttggtcatcctgaagtttataftttatcttaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaagtaacaagaagaactttggactattgggtataa  
 ttacgcaataatagcaattggattcctaggtatttattggttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacacagctacaat  
 aattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactggcaacattttgtggagcaaaaacaacttaaaaatttctactcttgaagaattggattgttttt  
 tatttactagagggttaacaggagtaatactttctaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg
10. **>T1\_5\_FV**  
 gtgaacagtataccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTTcttgcacctgcaggaatttctcaatcttagtgccctaa  
 atttcattaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactatttggtgatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacc  
 agttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatttaaatccctatttttgatcctagaggaggaggagaccctgtttataccaacacctttctg  
 atttttggtcatcctgaagtttataftttatcttaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaagtaacaagaagaactttggactctgggtat  
 aatttacgcaataatagc gattggattcctaggtatttattggttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacacagctaca  
 ataattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactagcaacattttgtggagcaaaaacaacttaaaaatttctactcttgaagaattggattgttt  
 ttttattacactaggagggttaacaggagtaatactttctaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg



18. **>T3\_2\_FV**  
 atgaacagtatatccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttcacaatTTTTCTTgcaccttgcaggaatttctcaatcttaggtgccttaa  
 attttaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactattgtttgatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacca  
 gttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatftaaatacctcatttttgatcctagaggaggagaccctgtttatatacaacacctttctgat  
 tttttggtcatcctgaagtttataftttaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaaagtaacaaagaagaactttggactattgggtataa  
 ttacgcaataatagcaattggattcctaggtattgtttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacatcagctacaat  
 aattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactggcaacattttgtggagcaaaaacaaacttaaaatttctactctttgaagaattggattgttttt  
 tatttactagaggattaacaggagtaatacttttaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg
19. **>T3\_3\_FV**  
 atgaacagtatatccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTCTTgcaccttgcaggaatttctcaatcttaggtgccttaa  
 atttcattaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactattgtttgatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacc  
 agttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatftaaatacctcatttttgatcctagaggaggaggagaccctgtttataccaacacctttctg  
 atttttggtcatcctgaagtttataftttaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaaagtaacaaagaagaactttggactctgggtat  
 aatttacgcaataatagcattggattcctaggtattgtttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacatcagctaca  
 ataattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactagcaacattttgtggagcaaaaacaaacttaaaatttctactctttgaagaattggattgttt  
 ttttattactagagggttaacaggagtaatacttttaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg
20. **>T3\_4\_FV**  
 gtgaacagtatatccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTCTTgcaccttgcaggaatttctcaatcttaggtgccttaa  
 atttcattaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactattgtttgatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacc  
 agttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatftaaatacctcatttttgatcctagaggaggaggagaccctgtttataccaacacctttctg  
 atttttggtcatcctgaagtttataftttaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaaagtaacaaagaagaactttggactctgggtat  
 aatttacgcaataatagcattggattcctaggtattgtttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacatcagctaca  
 ataattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactagcaacattttgtggagcaaaaacaaacttaaaatttctactctttgaagaattggattgttt  
 ttttattactagagggttaacaggagtaatacttttaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg
21. **>T3\_5\_FV**  
 gtgaacagtatatccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTCTTgcaccttgcaggaatttctcaatcttaggtgccttaa  
 atttcattaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactattgtttgatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacc  
 agttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatftaaatacctcatttttgatcctagaggaggaggagaccctgtttataccaacacctttctg  
 atttttggtcatcctgaagtttataftttaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaaagtaacaaagaagaactttggactctgggtat  
 aatttacgcaataatagcattggattcctaggtattgtttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacatcagctaca  
 ataattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactagcaacattttgtggagcaaaaacaaacttaaaatttctactctttgaagaattggattgttt  
 ttttattactagagggttaacaggagtaatacttttaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg
22. **>T3\_6\_FV**  
 gtgaacagtatatccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTCTTgcaccttgcaggaatttctcaatcttaggtgccttaa  
 atttcattaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactattgtttgatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacc  
 agttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatftaaatacctcatttttgatcctagaggaggaggagaccctgtttataccaacacctttctg  
 atttttggtcatcctgaagtttataftttaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaaagtaacaaagaagaactttggactctgggtat  
 aatttacgcaataatagcattggattcctaggtattgtttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacatcagctaca  
 ataattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactagcaacattttgtggagcaaaaacaaacttaaaatttctactctttgaagaattggattgttt  
 ttttattactagagggttaacaggagtaatacttttaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg
23. **>T4\_1\_FV**  
 gtgaacagtatatccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatTTTTCTTgcaccttgcaggaatttctcaatcttaggtgccttaa  
 atttcattaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactattgtttgatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacc  
 agttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatftaaatacctcatttttgatcctagaggaggaggagaccctgtttataccaacacctttctg  
 atttttggtcatcctgaagtttataftttaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaaagtaacaaagaagaactttggactctgggtat  
 aatttacgcaataatagcattggattcctaggtattgtttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacatcagctaca  
 ataattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactagcaacattttgtggagcaaaaacaaacttaaaatttctactctttgaagaattggattgttt  
 ttttattactagagggttaacaggagtaatacttttaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg
24. **>T4\_2\_FV**  
 gtgaacagtatatccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttcacaatTTTTCTTgcaccttgcaggaatttctcaatcttaggtgccttaa  
 attttaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactattgtttgatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacca  
 gttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatftaaatacctcatttttgatcctagaggaggaggagaccctgtttatatacaacacctttctgat  
 tttttggtcatcctgaagtttataftttaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaaagtaacaaagaagaactttggactattgggtataa  
 ttacgcaataatagcaattggattcctaggtattgtttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacatcagctacaat  
 aattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactggcaacattttgtggagcaaaaacaaacttaaaatttctactctttgaagaattggattgttttt  
 tatttactagagggttaacaggagtaatacttttaattctcaatcgacattgtttacatgatactttttatg



## 32. &gt;T5\_4\_FV

gtgaacagtataccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttcacaatTTTTCTTgcacctgcaggaatttctcaatcttaggtgccttaa  
 attttaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactatttggatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacca  
 gttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatftaaatacctcatttttgatcctagaggaggaggagacctgtttatatacaacacctttctgat  
 ttttggatcctgaagtttataftttatctaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaaagtaacaaagaaagaactttggactattgggtataa  
 ttacgcaataatagcaattggattcctaggattattgttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacatcagctacaat  
 aattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactggcaacatttgggagcaaaaaaacttaaaatttctactctttgaagaattggattgttttt  
 tatttactagaggattaacaggagtaatacttttaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg

## 33. &gt;T5\_5\_FV

gtgaacagtataccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttcacaatTTTTCTTgcacctgcaggaatttctcaatcttaggtgccttaa  
 attttaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactatttggatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacca  
 gttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatftaaatacctcatttttgatcctagaggaggaggagacctgtttatatacaacacctttctgat  
 ttttggatcctgaagtttataftttatctaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaaagtaacaaagaaagaactttggactattgggtataa  
 ttacgcaataatagcaattggattcctaggattattgttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacatcagctacaat  
 aattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactggcaacatttgggagcaaaaaaacttaaaatttctactctttgaagaattggattgttttt  
 tatttactagaggattaacaggagtaatacttttaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg

## 34. &gt;T5\_6\_FV

gtgaacagtataccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttcacaatTTTTCTTgcacctgcaggaatttctcaatcttaggtgccttaa  
 atttaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactatttggatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacc  
 agttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatftaaatacctcatttttgatcctagaggaggaggagacctgtttatatacaacacctttctg  
 attttggatcctgaagtttataftttatctaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaaagtaacaaagaaagaactttggactctgggtat  
 aatttacgcaataatagcattggattcctaggattattgttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacatcagctaca  
 ataattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactagcaacatttgggagcaaaaaaacttaaaatttctactctttgaagaattggattgttt  
 tttatttactagagggttaacaggagtaatacttttaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg

## 35. &gt;T\_165\_FV

atgaacagtataccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttcacaatTTTTCTTgcacctgcaggaatttctcaatcttaggtgccttaa  
 atttaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactatttggatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacc  
 agttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatftaaatacctcatttttgatcctagaggaggaggagacctgtttatatacaacacctttctg  
 attttggatcctgaagtttataftttatctaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaaagtaacaaagaaagaactttggactctgggtat  
 aatttacgcaataatagcattggattcctaggattattgttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacatcagctaca  
 ataattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactagcaacatttgggagcaaaaaaacttaaaatttctactctttgaagaattggattgttt  
 tttatttactagagggttaacaggagtaatacttttaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg

## 36. &gt;T\_168\_FV

gtgaacagtataccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttcacaatTTTTCTTgcacctgcaggaatttctcaatcttaggtgccttaa  
 atttaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactatttggatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacc  
 agttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatftaaatacctcatttttgatcctagaggaggaggagacctgtttatatacaacacctttctg  
 attttggatcctgaagtttataftttatctaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaaagtaacaaagaaagaactttggactctgggtat  
 aatttacgcaataatagcattggattcctaggattattgttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacatcagctaca  
 ataattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactagcaacatttgggagcaaaaaaacttaaaatttctactctttgaagaattggattgttt  
 tttatttactagagggttaacaggagtaatacttttaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg

## 37. &gt;T\_169\_FV

gtgaacagtataccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttcacaatTTTTCTTgcacctgcaggaatttctcaatcttaggtgccttaa  
 atttaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactatttggatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacca  
 gttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatftaaatacctcatttttgatcctagaggaggaggagacctgtttatatacaacacctttctga  
 ttttggatcctgaagtttataftttatctaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaaagtaacaaagaaagaactttggactctgggtata  
 atttacgcaataatagcattggattcctaggattattgttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacatcagctaca  
 taattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttaaatgactagcatatttgggagcaaaaaaacttaaaatttctactctttgaagaattggattgttttt  
 tatttactagagggttaacaggagtaatacttttaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg

## 38. &gt;T\_170\_FV

gtgaacagtataccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttcacaatTTTTCTTgcacctgcaggaatttctcaatcttaggtgccttaa  
 atttaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactatttggatcagttatttaacggccattctttactctgtctttacc  
 agttttagcaggagctattacaatactcctaactgatc gaaatftaaatacctcatttttgatcctagaggaggaggagacctgtttatatacaacacctttctg  
 attttggatcctgaagtttataftttatctaccagggttcggattaatttctcatattattaccaagaaagtaacaaagaaagaactttggactctgggtata  
 atttacgcaataatagcattggattcctaggattattgttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatattttacatcagctaca  
 ataattattgctgtaccacaggtatcaaaatcttaaatgactagcaacatttgggagcaaaaaaacttaaaatttctactctttgaagaattggattgttt  
 tttatttactagagggttaacaggagtaatacttttaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg

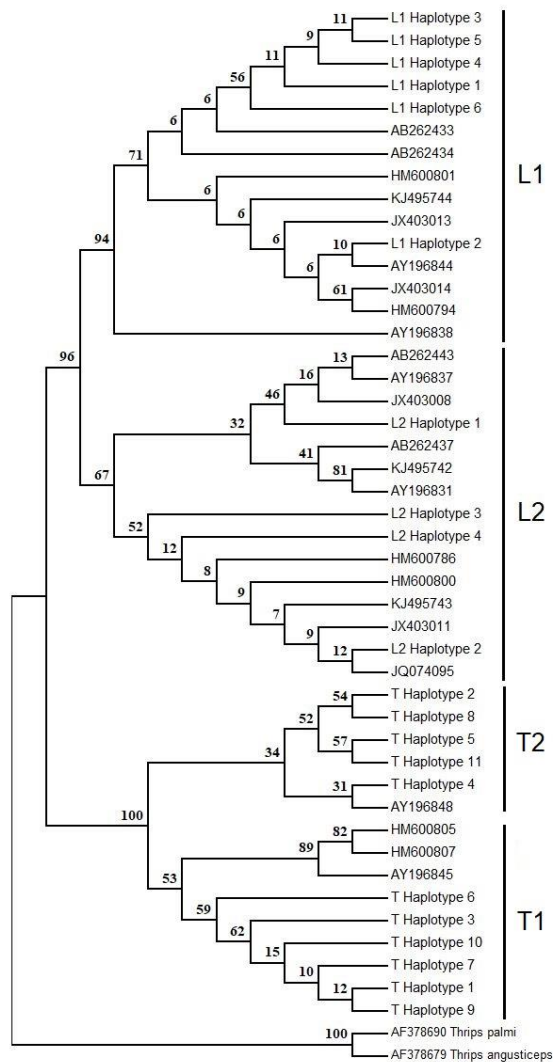


## 39. &gt;T\_DM313\_FV

gtgaacagtatatccacctttatcaacattttatcattcaggaccttcagtagacttaacaatttttcttgcacctgcaggaatttctcaatcttagtgccctaa  
attcattaccacaattattaatcttaagcaaaaaatcttcagcagaaaaaattagactattggttgatcagttatttaacggccattctttactctgtcttacc  
agtttagcaggagctattacaatactcctaactgatcgaatttaaacctcatttttgatcctagaggaggaggagaccctgtttataccaacacctttctg  
atTTTTgtcactctgaagttatattttaacttaccagggtcggattaatttctcatattaccagaagtaacaagaagaactttggactcttgggtat  
aattacgaataatagcgattggattcctaggattattggttgagctcatatattacaattggaatagatgttgacacacgagcatatttacatcagctaca  
ataattatgctgtaccacaggtatcaaaatcttagatgactagcaacatttgggagcaaaaacttaaaatttctactcttgaagaattggattggtt  
tttattacactaggagggttaacaggagtaatacttctaattctcaatcgacattgtttacatgatacttattatg

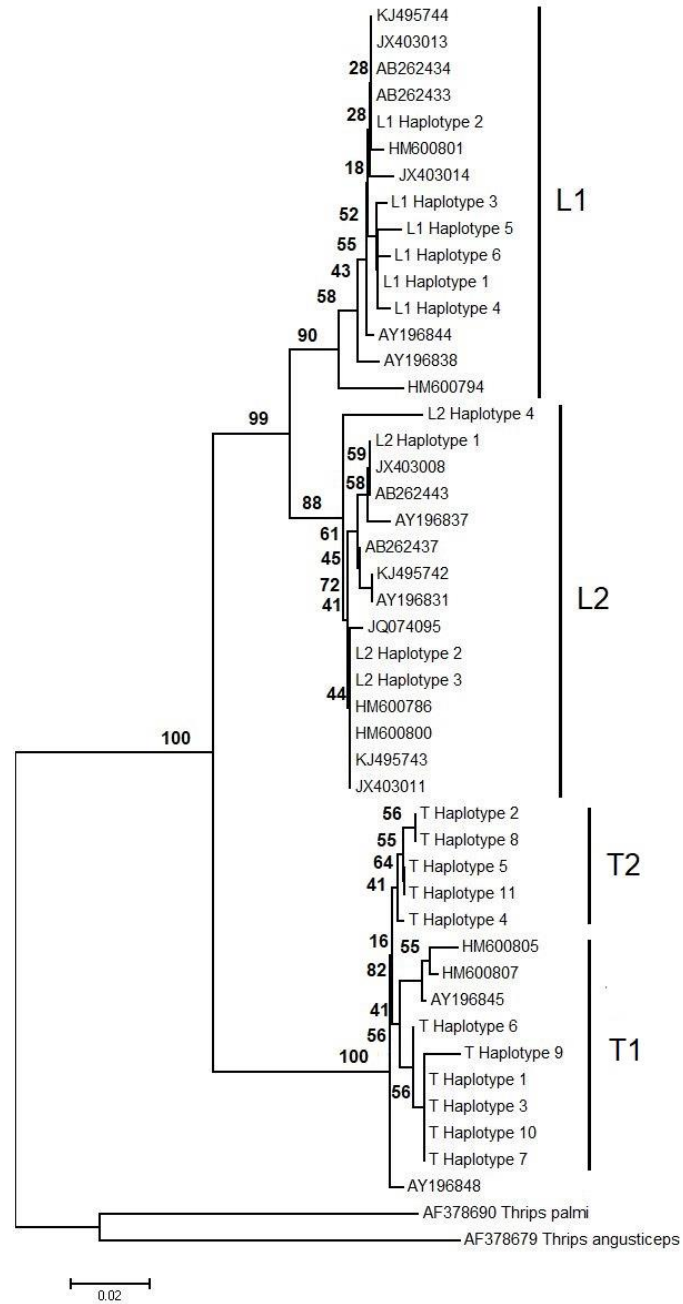
### 9.3. A *Thrips tabaci* fajkomplex genetikai elemzése során különböző statisztikai modellekkel készített törzsfák.

#### 9.3.1. Maximum Parsimony statisztikai becslés alapján készített törzsfá.



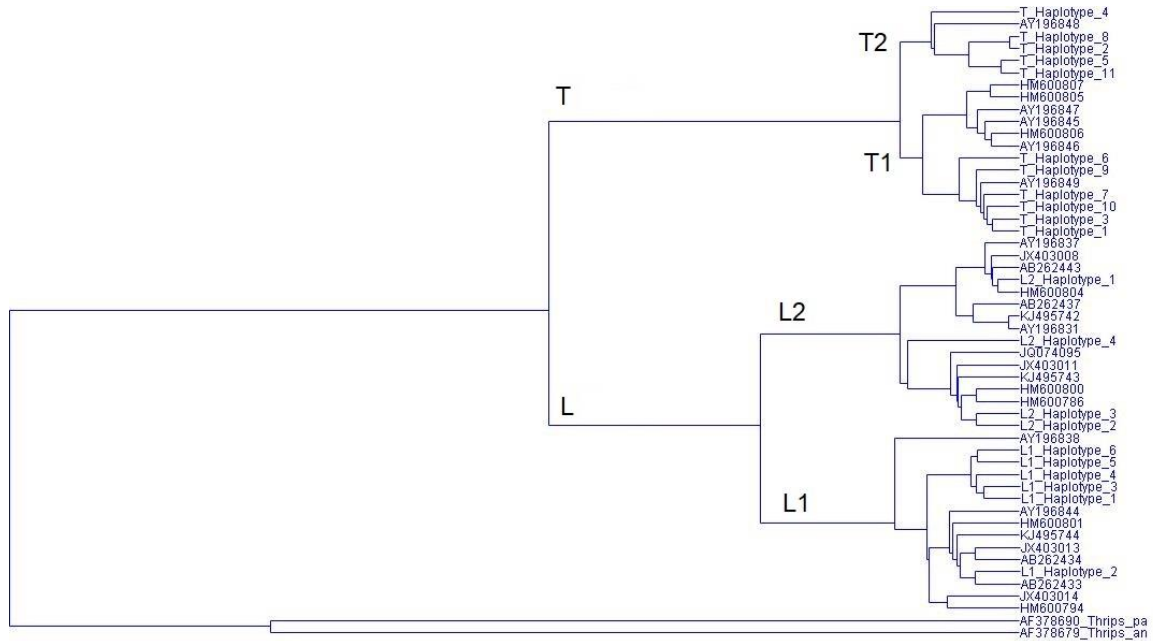
1. **ábra** A *T. tabaci* fajkomplex törzsfája 328 bp méretű mtCOI szakaszok alapján. A törzsfá Maximum Parsimony statisztikai becslés alapján Subtree-Pruning-Regrafting (SPR) algoritmussal készítettük 1000 ismétléses „rapid bootstrap” támogatottság mellett MEGA 6 (Tamura és mtsai., 2013) programmal. A statisztikai támogatottság értékeit az elágazások mellett láthatóak. *Thrips palmi* (AF378690) és *Thrips angusticeps* (AF378679) csoporton kívüli fajokként szolgálnak. A nemzetközi adatbázisból származó összehasonlító szekvenciák a hivatkozási számuk feltüntetésével szerepelnek.

### 9.3.2. Neighbor-Joining statisztikai becslés alapján készített törzsfá.



**2. ábra** A *T. tabaci* fajkomplex törzsfája 328 bp méretű mtCOI szakaszok alapján. A törzsfát Neighbor-Joining statisztikai becslés alapján p-distance módszerrel készítettük 1000 ismétléses „rapid bootstrap” támogatottság mellett MEGA 6 (Tamura és mtsai., 2013) programmal. A statisztikai támogatottság értékei a főbb elágazások mellett láthatóak. *Thrips palmi* (AF378690) és *Thrips angusticeps* (AF378679) csoporton kívüli fajokként szolgálnak. A nemzetközi adatbázisból származó összehasonlító szekvenciák a hivatkozási számuk feltüntetésével szerepelnek. A mérce 100 karakterre eső 2 szubsztitúciónak megfelelő ághosszat jelöl.

### 9.3.3. Bayesian statisztikai becslés alapján készített törzsfá.



**3. ábra** A *T. tabaci* fajkomplex törzsfája 328 bp méretű mtCOI szakaszok alapján. A törzsfát JModelTest 2.1.10. program (Hasegawa és mtsai., 1985) elemzése által számított HKY+G modellel készítettük Bayesian statisztikai becsléssel a BEAST 2.4.8. programmal (Bouckaert és mtsai., 2014). *Thrips palmi* (AF378690) és *Thrips angusticeps* (AF378679) csoporton kívüli fajokként szolgálnak. A nemzetközi adatbázisból származó összehasonlító szekvenciák a hivatkozási számuk feltüntetésével szerepelnek.

## 10. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Elsősorban szeretném kifejezni köszönetemet témavezetőimnek dr. Fail Józsefnek és dr. Péntes Bélának. Dr. Fail Józsefnek köszönettel tartozom, amiért kutatói elhivatottságával példát mutatott, továbbá szakmai felkészültségével mindvégig segítette a munkámat. Külön köszönettel tartozom, hogy aktív pályázati tevékenységével lehetőséget és időt biztosított a vizsgálatok lezárásához, feldolgozásához és dolgozatom megírásához a tanszék berkein belül. Meg kell köszönnöm dr. Péntes Bélának, hogy lehetőséget látott bennem a növényorvosi képzést követően és támogatott, hogy tanulmányaimat folytathassam a doktori képzés során is. Köszönettel tartozom továbbá, amiért megteremtette a feltételeket a kutatáshoz és megfelelő irányba terelt az évek során, hogy eljuthassak erre a pontra. Nem hagyhatom szó nélkül, hogy nagy szakmai és élettapasztalatával, jó meglátásaival segített megoldani minden felmerülő kérdést az évek során.

Köszöneti illeti dr. Palkovics László professzort, hogy a Növénykórtani Tanszék molekuláris laboratóriumát rendelkezésünkre bocsátotta a kutatásunkhoz elengedhetetlen molekuláris feladatok elvégzéséhez. Köszönöm továbbá a Növénykórtani Tanszék minden munkatársának, hogy türelemmel volt felénk a mintáink időigényes feldolgozása során a laboratóriumban.

Köszönettel tartozom mindazon Növényorvos MSc hallgatóknak, akik diplomadolgozatuk készítése során kitartásukkal, erőfeszítéseikkel hozzájárultak az elvégzett kutatás valamely részének feldolgozásához. Ezért köszönöm Gilbert Balázs és Gerstenbrand Regina erőfeszítéseit az ivararány dinamikai vizsgálatok során felhalmozott minták preparálásában és feldolgozásában.

Köszönetemet kell kifejeznem a Rovartani Tanszék mindenkorai PhD hallgatóinak, akik munkájukkal hozzájárultak a tenyészetek kialakításához és fenntartásához valamint részt vettek a nagy energia- és időráfordítással járó laboratóriumi feladatok elvégzésében.

Schmidtka Zsuzsának köszönöm, hogy segített eligazodni az adminisztratív ügyek kibogozhatatlan dzsungelében és külön köszönöm a vizsgálatokhoz elengedhetetlen laborszerek beszerzésében nyújtott segítségét.

Köszönöm Wondimagegn Woldemalek Attila PhD hallgató munkáját az ivararány vizsgálatokból származó minták preparálásában.

Köszönettel tartozom azoknak, akik a molekuláris genetikai felkészültségükkel és segítőkészségükkel hozzájárultak a molekuláris biológia területén elvégzett munkámhoz. A

molekuláris laboratóriumi vizsgálatok során felmerült kérdések megoldásában nyújtott segítségéért köszönettel tartozom dr. György Zsuzsának és dr. Deák Tamásnak.

Dr. György Zsuzsannának köszönöm továbbá, hogy a dolgozatom műhelyvitájához készített kritikus és építő jellegű bírálatával, genetikusi látásmódjával jelentős mértékben hozzájárult a dolgozat fejlesztéséhez és a kézirat publikálásához. Itt jegyezni meg, hogy dr. Markó Viktor a dolgozatom műhelyvitájához készített rendszer szemléletű szakmai bírálatával, jobbitó javaslataival és látásmódjával szintén jelentős mértékben hozzájárult, hogy a dolgozat elnyerhesse a végleges formáját.

A szekvencia elemzéssel kapcsolatos hasznos tanácsait külön köszönöm dr. Papp Viktornak és dr. Tóth Annamáriának. A szekvenciák R Studióban való elemzésében nyújtott segítségét köszönöm dr. Papp Dávidnak.

A dolgozatban bemutatott eredmények nélkülözhetetlen alappillére a statisztikai elemzés. A vizsgálatok során létrehozott adattömeg statisztikai elemzéséhez nyújtott hasznos tanácsait, segítőkészségét és befektetett energiáját köszönöm dr. Ladányi Mártának. Meg kell köszönnöm, hogy türelemmel viselte és mindig válaszolt a felmerült kérdéseimre a dolgozat készítésének időtartama alatt.

Nem feledkezhetek meg arról a személyről, aki a doktori képzéshez vezető egyetemi úton segítette munkámat és konzulensi minőségben támogatta munkámat, aki bátorságot adott ahhoz, hogy elindulhassak a PhD fokozathoz vezető úton. Ez a személy nem mást, mint dr. Erdélyi Éva, akinek hálával tartozom, hogy idáig eljuthattam.

Külön köszönöm Tóth Annamáriának és Varga Ákosnak a baráti támogatását és biztató szavakat a munkám során.

Hálával tartozom nővéremnek Kovács Nikolettnek és férjének Kovács Attilának, amiért lehetőségem volt három csodálatos gyermekükkel (Rebeka, Bence és Levente) a fáradtsággal járó munka után egy kis időt eltölteni. A velük eltöltött idő segítette a kutatás fáradalmainak kipihenését és szeretetük nélkülözhetetlen erőt adott a munkám befejezéséhez.

Végül, de nem utolsósorban hálával tartozom szüleimnek, akik PhD képzéshez vezető egyetemi tanulmányaim, majd PhD képzésem hosszú útján is mindvégig mindenben támogattak és türelemmel viselték a munkából fakadó megpróbáltatásaimat.

A kutatást és a dolgozat elkészítését a következő pályázatok támogatták:

- „*A dohánytripsz szaporodásbiológiája*” megnevezésű NKFI (OTKA) K-H 109594 pályázat.
- „*Invazív kártevő rovarok elleni biológiai védekezés Vietnamban és Magyarországon*” című 2017-2.3.3.-TÉT-VN-2017-00006 pályázat.
- A Felsőoktatási Intézmény Kiválósági Program elnevezésű és 20430-3/2018/FEKUST azonosító számú projekt.