

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΔΙΑΤΜΗΜΑΤΙΚΟ ΠΡΟΓΡΑΜΜΑ
ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΩΝ ΣΠΟΥΔΩΝ
ΜΕΤΑΞΥ ΤΩΝ ΤΜΗΜΑΤΩΝ :
ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ ΚΑΙ
ΑΓΡΟΤΙΚΟΥ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ
ΚΑΙ
ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ ΖΩΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ ΚΑΙ
ΥΔΑΤΙΝΟΥ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ

Κων/νος Δ. Πούλιος

**« Μελέτη του συμπλόκου είδους αφίδας
Hyalopterus pruni (Hemiptera: Aphididae) »**



Νέα Ιωνία, Μαγνησίας, 2006

**« Μελέτη του συμπλόκου είδους αφίδας
Hyalopterus pruni (Hemiptera: Aphididae) »**

ΤΡΙΜΕΛΗΣ ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗ

ΙΩΑΝΝΗΣ ΤΣΙΤΣΙΠΗΣ	ΕΠΙΒΛΕΠΩΝ ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ Καθηγητής Τμήματος Γεωπονίας Φυτικής Παραγωγής και Αγροτικού Περιβάλλοντος Πανεπιστήμιου Θεσσαλίας
ΔΗΜΗΤΡΙΟΣ ΣΤΑΜΟΠΟΥΛΟΣ	ΜΕΛΟΣ Καθηγητής Εφαρμοσμένης Εντομολογίας και ιδιαίτερα των μεγάλων καλλιεργειών και των αποθηκευμένων προϊόντων, Π.Θ. Τμ. Γεωπονίας ΖΠ
ΝΙΚΟΛΑΟΣ ΠΑΠΑΔΟΠΟΥΛΟΣ	ΜΕΛΟΣ Επίκουρος καθηγητής Γεωργικής Εντομολογίας Π.Θ.

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

Ευχαριστίες.....	5
Πρόλογος.....	6
Περίληψη.....	7
Σκοπός μελέτης.....	8
Abstract.....	9
ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ	10
Εισαγωγή.....	10
Βιολογικός κύκλος.....	13
Ετεροοικία.....	13
Μη μεταναστευτικά είδη.....	15
Παρθενογενετική αναπαραγωγή.....	15
Πολυμορφισμός αφίδων.....	17
Γενικά.....	17
Θεμελιωτικό.....	17
Παρθενογενετικά θηλυκά.....	18
Ωτόκα.....	21
Αρσενικά.....	22
Διαχειμάζουσες μορφές.....	22
Διαθερίζουσες μορφές.....	24
Ειδικές μεταναστευτικές μορφές.....	24
Μορφές διαφορετικού χρώματος.....	25
Στρατιώτες.....	26
Παράγοντες που επιδρούν στη δημιουργία διαφορετικών μορφών στις αφίδες	28
Η έννοια του είδους. Προβλήματα στη συστηματική των εντόμων.....	29
Εξειδίκευση αφίδων στα φυτά ξενιστές.....	33
Γενικά.....	33
Προσαρμογή αφίδων.....	33
Φυλές προσαρμοσμένες σε έναν ξενιστή.....	33
Αλληλεπίδραση εντόμου - φυτού ξενιστή.....	35
α) Μηχανισμός διασποράς και εύρεσης ξενιστή.....	35
β) Χρησιμοποίηση του φλοιώματος ως κύρια πηγή τροφής.....	36
γ) Παρθενογένεση.....	37
Μέθοδοι μελέτης γενετικού πολυμορφισμού σε αφίδες.....	38
Γενικά.....	38
Σωματομετρία.....	38
Μορφολογικοί χαρακτήρες προσδιορισμού αφίδων.....	42
Μοριακές μέθοδοι.....	49
Το σύμπλοκο είδος <i>Hyalopterus pruni</i> (Geoffroy)	51
ΕΙΔΙΚΟ ΜΕΡΟΣ	55
Εισαγωγή.....	56
Υλικά και μέθοδοι.....	58
Αποτελέσματα.....	64
Συζήτηση- Συμπεράσματα.....	79
Βιβλιογραφία.....	84

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Η παρούσα εργασία πραγματοποιήθηκε χάρη στη συμβολή και τη συμπαράσταση ορισμένων ανθρώπων, που με τις γνώσεις και την υπομονή τους, συμμετείχαν ενεργά στην ολοκλήρωσή της, τους οποίους και θα ήθελα να ευχαριστήσω ιδιαίτερα και ονομαστικά.

Ευχαριστώ τον επιβλέποντα Καθηγητή μου Ι. Α. Τσιτσιπή για την υπόδειξη του θέματος της πτυχιακής διατριβής μου, τις γνώσεις και τη βοήθεια που μου προσέφερε κατά τη διάρκειά της.

Ευχαριστώ το Διδάκτορα Ι. Μαργαριτόπουλο για το ενδιαφέρον του, την καθοδήγηση και τη συνεργασία του.

Ευχαριστώ τη φίλη γεωπόνο Κυβέλη Τσαμαντάνη καθώς και όλα τα μέλη του εργαστηρίου για τις υποδείξεις, τη συμπαράσταση και τη βοήθεια κατά τη διάρκεια της εργασίας μου.

Επίσης ευχαριστώ τον Διδάκτορα Κ. Ζάρπα, τον Υποψήφιο Διδάκτορα Π. Σκούρα και τον μεταπτυχιακό φοιτητή Κ. Βουδούρη για την πολύτιμη βοήθεια και συνεργασία τους.

Τέλος, θα ήθελα να ευχαριστήσω την οικογένειά μου, και τα συγγενικά μου πρόσωπα, χωρίς την συμπαράσταση των οποίων, δε θα ήταν δυνατή η ολοκλήρωση της παρούσας διατριβής μου.

ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Στην παρούσα εργασία μελετήθηκε η μορφολογική παραλλακτικότητα του συμπλόκου είδους της αφίδας *Hyalopterus pruni* Geoffroy (Hemiptera : Aphididae) σε σχέση με τον ξενιστή.

Η διατριβή αποτελείται από δύο μέρη: α) Στο γενικό μέρος, δίδονται πληροφορίες σχετικά με τις αφίδες, το βιολογικό τους κύκλο, τον πολυμορφισμό τους, καθώς και τα διάφορα μορφολογικά χαρακτηριστικά τους που χρησιμοποιούνται για τον προσδιορισμό τους. Τέλος, παρουσιάζονται οι μέθοδοι μελέτης του γενετικού πολυμορφισμού στις αφίδες και δίδονται πληροφορίες σχετικά με το σύμπλοκο είδος της αφίδας *H. pruni* Geoffroy. β) Στο ειδικό μέρος, περιγράφονται τα υλικά και οι μέθοδοι της πειραματικής διαδικασίας έτσι όπως ακολουθήθηκαν, αναλύονται τα αποτελέσματα των μετρήσεων και τέλος ακολουθεί η συζήτηση των αποτελεσμάτων που οδηγεί στην εξαγωγή συμπερασμάτων.

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Μελετήθηκε η παραλλακτικότητα των μορφολογικών χαρακτηριστικών δειγμάτων του συμπλόκου είδους της αφίδας *H. pruni* Geoffroy (Hemiptera : Aphididae) σε σχέση με τον ξενιστή.

Ο κύριος όγκος των δειγμάτων προήλθε από οπωρώνες Βερικοκιάς, Αμυγδαλιάς, Ροδακινιάς, Κορομηλιάς, Δαμασκηνιάς αλλά και θάμνους Τσαπουρνιάς. Τα δείγματα συλλέχθηκαν από την ευρύτερη περιοχή της Θεσσαλίας αλλά και από άλλες περιοχές της Ελλάδας όπως τους νομούς Ημαθίας, Ηρακλείου και Χανίων. Η εκτροφή κλώνων της αφίδας στο εργαστήριο δεν ήταν εφικτή. Κατά τη μορφολογική μελέτη μετρήθηκαν σε κάθε αφίδα 13 μορφολογικά χαρακτηριστικά. Τα δεδομένα επεξεργάστηκαν ταυτόχρονα με τη μέθοδο της Ανάλυσης Κανονικών Μεταβλητών (CVA) αλλά και με τη μέθοδο Ανάλυσης Ομαδοποίησης (Cluster analysis), βάσει των αποστάσεων Mahalanobis, προκειμένου να εξετασθεί ο τυχόν διαχωρισμός τους.

Από τα στοιχεία των αποτελεσμάτων βρέθηκε μορφολογική παραλλακτικότητα που σχετίζεται με το φυτό ξενιστή από το οποίο συλλέχθηκαν τα δείγματα. Η εργασία που ακολουθεί και τα συμπεράσματα που προκύπτουν από αυτή, παροτρύνουν για περαιτέρω μελέτη του είδους *H. pruni* χρησιμοποιώντας μοριακές μεθόδους ανάλυσης.

ΣΚΟΠΟΣ ΜΕΛΕΤΗΣ

Σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η μελέτη της μορφολογικής παραλλακτικότητας δειγμάτων του συμπλόκου είδους *H. pruni*, που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές διαφόρων περιοχών της Ελλάδας. Τα αποτελέσματα της μορφολογικής μελέτης θα βοηθήσουν στην καλύτερη κατανόηση της επίδρασης του φυτού ξενιστή στη δημιουργία πληθυσμών του είδους *H. pruni*, οι οποίοι παρουσιάζουν εξειδίκευση ως προς ένα συγκεκριμένο ξενιστή ή ομάδα ξενιστών. Οι πληροφορίες που θα προκύψουν αναμένεται να συμβάλουν θετικά στην ανάπτυξη κατάλληλων μεθόδων αντιμετώπισης της συγκεκριμένης αφίδας, στα πλαίσια ενός ολοκληρωμένου συστήματος διαχείρισης των εχθρών.

Η παρούσα εργασία λοιπόν δίνει το έναυσμα για περαιτέρω διερεύνηση, των σχέσεων του είδους με τους ξενιστές που αποικίζει, με τη χρήση μοριακών μεθόδων ανάλυσης. Έτσι θα συμβάλλει στην καλύτερη γνώση της βιοοικολογίας του *H. pruni*.

ABSTRACT

The variation of some morphological characteristics of the complex species *Hyalopterus pruni* Geoffroy (Hemiptera: Aphididae), were examined, in relation to its host association.

Most of the samples came from cultivations of apricot, almond, peach, cherry plum, plum and bushes of blackthorn. The clones were collected from the wide area of Thessaly and other regions of Greece such as Imathia, Iraklio and Chania. No clones established in the laboratory.

During the morphological study, 13 morphological characteristics were measured in each aphid individual. The data were analyzed using the method of Canonical Variety Analysis (CVA) and the Cluster Analysis based on Mahalanobis distances in order to examine any separation of them.

The results showed that there was found some morphological variation, which is associated to the host-plant from which the aphids were collected. These results and the conclusions of the study call for further research using molecular techniques.

ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Οι αφίδες είναι έντομα που εμφανίζονται συχνά σε πολλές καλλιέργειες. Πιστεύεται πως υπάρχουν εδώ και 280 εκατομμύρια χρόνια και είναι γνωστά με τα κοινά ονόματα μελίγκρα, ψύλλοι, ψείρες, μελιτούρα και φυτόφθειρα. Ξεχωρίζουν από τα άλλα φυτοφάγα έντομα λόγω ορισμένων χαρακτηριστικών τους όπως: α) αποτελεσματικοί μηχανισμοί διασποράς και εύρεσης ξενιστή, β) χρησιμοποίηση του χυμού, ως πηγή τροφής, γ) παρθενογένεση.

Τα παραπάνω χαρακτηριστικά των αφίδων, σε συνδυασμό με την εξελικτική τους πορεία, οδήγησαν σε μία στενή σχέση με συγκεκριμένα φυτά-ξενιστές και επηρέασαν το μέγεθος και τη δομή των πληθυσμών τους. Έτσι λοιπόν καθορίστηκαν η συμπεριφορά διασποράς, η δυναμική των πληθυσμών, η παραλλακτικότητα και η γεωγραφική κατανομή των ειδών στον κόσμο (Dixon 1998).

Επικρατέστερη συστηματική κατάταξη των αφίδων είναι η ταξινόμηση κατά τους Remaudiere & Stroyan (1984), την οποία υιοθετούν και άλλοι συγγραφείς όπως οι Blackman & Eastop (1984). Σύμφωνα λοιπόν με τους παραπάνω, οι αφίδες ταξινομούνται σε μία υπεροικογένεια, την Aphidoidea, στη σειρά Sternorrhyncha της τάξης Hemiptera και έχουν περιγραφεί περίπου 4000 είδη. Η υπεροικογένεια Aphidoidea, περιλαμβάνει τρεις οικογένειες: Adelgidae, Phylloxeridae και Aphididae.

Στην οικογένεια Aphididae εντάσσονται 20 υποοικογένειες: Aphidinae, Pemphiginae, Mindarinae, Hormaphidinae, Tamaliinae, Neophyllaphidinae, Phloeomyzinae, Lizeriinae, Greenideinae, Anoecilinae, Thelaxinae, Phyllaphidinae, Saltusaphidinae, Macropodaphidinae, Drepanosiphinae, Israelaphidinae, Chaitophorinae, Lachninae, Pterocommatinae και Parachaitophorinae.

Ο Heie (1980) κατατάσσει τις αφίδες σε δυο υπεροικογένειες:

Phylloxeroidea και Aphidoidea. Στην πρώτη τοποθετεί τις οικογένειες Adelgidae, Phylloxeridae και στη δεύτερη τις: Aphididae, Mindaridae,

Hormaphididae, Phloeomyzidae, Thelaxidae, Anoecilidae, Pemphigidae, Drepanosiphidae, Greenideidae και Lachnidae.

Οι αφίδες είναι μικρόσωμα έντομα (1-10mm) με μαλακό σώμα και σχήμα γενικά ωοειδές. Έχουν μακρύ ρύγχος και κεραίες από 3-6 άρθρα. Οι πτερωτές μορφές έχουν δύο ζεύγη μεμβρανωδών πτερύγων που η κάθε μία έχει μία κύρια νεύρωση. Εκτός από τα μορφολογικά χαρακτηριστικά της υπεροικογένειας στην οποία ανήκουν, οι πιο πολλές αφίδες έχουν στο νωτιαίο τεργίτη του πέμπτου κοιλιακού δακτυλίου ένα ζεύγος σωληνόμορφων αποφύσεων, που ονομάζονται σιφόνια ή κεράτια. Ο ρόλος τους είναι η απελευθέρωση κηρώδους φύσεως φερομονών συναγερμού. Στην άκρη της κοιλίας υπάρχει μια απόφυση που λέγεται ουρίτσα ή ουρά (cauda).

Ο αριθμός των ειδών των αφίδων που αναφέρονται ως εχθροί καλλιεργειών ανέρχεται περίπου σε 250. Αυτά βρίσκονται συνήθως σε εύκρατες περιοχές όπου το 25% των φυτικών ειδών αναφέρεται ότι προσβάλλονται από αφίδες. Υπάρχουν πάνω από 500 είδη φυτών στην Αγγλία και 1350 περίπου στη Βόρεια Αμερική, που προσβάλλονται από αφίδες. Βιολογικές μελέτες σχετικά με αφίδες από Αφρική, Ινδία και Ν. Αμερική, δυστυχώς δεν υπάρχουν. Τέτοιες μελέτες είναι ανάγκη να πραγματοποιηθούν, ώστε να συμπληρωθεί η υπάρχουσα γνώση από έρευνες στις εύκρατες περιοχές και γενικότερα σε αυτές με σχετικά σταθερές κλιματολογικές συνθήκες (Dixon 1998).

Οι αφίδες ζουν κυρίως σε τρυφερούς βλαστούς και τρυφερά φύλλα διαφόρων φυτών, καθώς η θρεπτική τους κατάσταση ευνοεί την ανάπτυξή τους. Υπάρχουν όμως και είδη που είναι ριζόβια ή φυλλόβια και ριζόβια ή ακόμη και κάποια κηκιδόβια (ζουν μέσα σε κηκίδες που δημιουργούνται σε φύλλα ή σε λεπτά κλαδιά των φυτών-ξενιστών, π.χ *Pemphigus sp.*). Βρίσκονται συνήθως σε ομάδες και όταν τρέφονται έχουν την κεφαλή προς τη βάση του βλαστού ή φύλλου. Ακολουθούν την “Γ” στρατηγική αναπαραγωγής, γι’ αυτό οι πυκνές αποικίες που δημιουργούνται την Άνοιξη είναι σε θέση να καλύψουν όλο το κορυφαίο μέρος των νέων βλαστών. Αφθονούν την Άνοιξη και το Φθινόπωρο, όπου ο καιρός είναι μέτρια θερμός και υγρός. Στην Ελλάδα, στους θερμούς και ξηρούς μήνες του καλοκαιριού οι πληθυσμοί τους περιορίζονται σημαντικά αφού δεν ευνοείται η συνεχής αναπαραγωγή. Μελέτες έχουν καταδείξει πως στη χώρα μας ο μέγιστος αριθμός ειδών αφίδων όπως και των πληθυσμών τους παρατηρείται κατά τον μήνα Μάιο (Tsitsipis *et al.* 1998).

Οι αφίδες είναι μυζητικά έντομα. Αφαιρούν-μυζούν μεγάλη ποσότητα χυμού από τα φυτικά μέρη των φυτών με αποτέλεσμα τη συστροφή των φύλλων, η οποία αποτελεί χαρακτηριστικό σύμπτωμα προσβολής. Κύριο χαρακτηριστικό είναι πως κατά την διάρκεια της νυμφικής και ενήλικης ζωής τους τρέφονται συνεχώς. Ορισμένα είδη ρυπαίνουν το φύλλωμα και τους καρπούς με τα άφθονα μελιτώδη τους απεκκρίματα. Έτσι ευνοούν την ανάπτυξη της καπνιάς, που δημιουργείται από ανάπτυξη σαπροφυτικών μυκήτων. Πολλά είδη έχουν αναπτύξει σχέσεις κοινής ωφελείας με είδη μυρμηγκιών. Τα μυρμήγκια συλλέγουν τα μελιτώδη αποχωρήματα (honeydew) και τα χρησιμοποιούν ως τροφή, ενώ ταυτόχρονα παρέχουν προστασία στις αφίδες από διάφορους εχθρούς (Dixon 1973). Παρατηρείται συνήθως όταν οι πληθυσμοί των αφίδων είναι σχετικά μικροί (Addicott 1978, 1979).

Εκτός από την άμεση ζημιά που προκαλούν με την απομύζηση χυμών, αποτελούν ίσως την κυριότερη κατηγορία εντόμων που μεταδίδει παθογόνους ιούς στα φυτά. Κάποια είδη αφίδων είναι φορείς ιών που προκαλούν σοβαρότατες ζημιές στα φυτά. Τέτοιοι είναι το μωσαϊκό της αγγουριάς (CMV), ο ιός Y της πατάτας (PVY), το κίτρινο μωσαϊκό της κοινής κολοκυθιάς (ZYMV) και άλλοι. Αναμφίβολα λοιπόν κατατάσσονται δικαίως στους πιο βλαβερούς εχθρούς των καλλιεργούμενων φυτών.

Στον περιορισμό της αύξησης των πληθυσμών των αφίδων σημαντικό ρόλο παίζουν οι φυσικοί εχθροί, οι οποίοι μπορούν σε αρκετές περιπτώσεις να τους ελέγχουν ικανοποιητικά. Ανάμεσα σ' αυτούς συμπεριλαμβάνονται α) αρπακτικά, όπως είδη Διπτέρων που ανήκουν στις οικογένειες Syrphidae και Cecidomyiidae, είδη Νευροπτέρων (Chrysopidae, Hemerobiidae), είδη Κολεοπτέρων (Coccinellidae, Carabidae, Staphyllinidae), β) παρασιτοειδή Υμενόπτερα των οικογενειών Braconidae, Chalcididae, Aphididae, Proctotrupidae. Υπάρχουν επίσης και ορισμένα είδη μυκήτων που ανήκουν στα γένη *Empusa*, *Entomophthora* και *Verticillium*, καθώς επίσης και είδη αραχνοειδών.

ΒΙΟΛΟΓΙΚΟΣ ΚΥΚΛΟΣ ΤΩΝ ΑΦΙΔΩΝ

Ένα γνώρισμα της υπεροικογένειας των Aphidoidea είναι η εναλλαγή σεξουαλικής και παρθενογενετικής αναπαραγωγής κατά τη διάρκεια του έτους. Η εναλλαγή αυτή ονομάζεται κυκλική παρθενογένεση. Από το γνώρισμα αυτό όμως ορισμένα είδη διαφοροποιήθηκαν. Ωστόσο, λίγα είναι τα είδη σήμερα στον κόσμο που είναι γνωστά ότι έχουν χάσει την παρθενογενετική φάση αναπαραγωγής, παρόλο που σε κάποια απαντάται μόλις για 2-3 γενιές το έτος. Απεναντίας, η απώλεια της εγγενούς αναπαραγωγής είναι αρκετά σύνηθες φαινόμενο. Αξίζει να σημειωθεί όμως, κάτι τέτοιο δεν χαρακτηρίζει απαραίτητα το είδος, αλλά κάποιους πληθυσμούς μέσα στο είδος ή συγκεκριμένους γενότυπους μέσα στους πληθυσμούς. Ο αριθμός των ειδών που παρουσιάζονται αμιγώς παρθενογενετικά είναι σχετικά μικρός και μειώνεται όλο και περισσότερο αφού οι σεξουαλικές μορφές των ειδών, που πιστευόταν ότι δεν υπήρχαν, ανακαλύπτονται μέσα στη ζώνη διασποράς τους.

Ένα άλλο επίσης γνώρισμα των Aphidoidea, που αποτελεί γνώρισμα της εξέλιξης του βιολογικού τους κύκλου, είναι η εναλλαγή ξενιστή (ετεροοικία). Η εγγενής αναπαραγωγή παρατηρείται στον πρωτεύοντα ξενιστή, ακολουθεί μία εποχική μετανάστευση στο δευτερεύοντα, όπου βρίσκονται παρθενογενετικές μορφές και ακολουθεί μία μετανάστευση πάλι στον πρωτεύοντα ξενιστή. Τα παραπάνω να σημειωθεί ότι δεν χαρακτηρίζουν όλες, αλλά ορισμένες οικογένειες και υποοικογένειες των Aphidoidea. Συγκεκριμένα, είδη της υποοικογένειας Calaphidinae δεν παρουσίασαν ποτέ εναλλαγή ξενιστή, ενώ σε είδη ή πληθυσμούς μέσα στο είδος, της υποοικογένειας Aphidinae, παρατηρήθηκε ότι έχασαν την επαφή με τον πρωτεύοντα ξενιστή και ζουν αποκλειστικά καθ' όλη τη διάρκεια του έτους στο δευτερεύοντα (Blackman 2000).

Ετεροοικία: Στα είδη των αφίδων που παρατηρείται η εναλλαγή αυτή (μετανάστευση), τα χειμερινά ωά γεννιούνται το Φθινόπωρο στο φλοιό του κορμού του κύριου ξενιστή. Ακολουθεί η εκκόλαψη αυτών την περίοδο της Άνοιξης και δίνουν άπτερα θηλυκά με υψηλή αναπαραγωγική ικανότητα. Έτσι προκύπτει η πρώτη αποικία. Τα άτομα ονομάζονται θεμελιωτικά ή ιδρυτικά άτομα (fundatrix). Ακολουθεί ένας αριθμός παρθενογενετικών γενιών με άπτερα (apterous fundatrigeniae), τα οποία παρουσιάζουν προοδευτικές μορφολογικές

διαφορές (Lees 1966). Μετά από ένα ορισμένο αριθμό γενεών προκύπτουν τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά (alate fundatrigeniae), τα οποία μεταναστεύουν σε φυτά που ανήκουν στο ίδιο είδος με τον κύριο ξενιστή ή σε δευτερεύοντες ποώδεις ξενιστές. Εκεί, κατά τη διάρκεια του θέρους θα ιδρύσουν καινούριες παρθενογενετικές αποικίες με άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, αλλά και πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά (alienicolae) τα οποία θα διασπαρούν και θα συνεχίσουν την παρθενογενετική αναπαραγωγή σε άλλα φυτά. Στις αρχές του Φθινοπώρου σε κάποια ετερόοικα είδη, π.χ *Aphis fabae* Scopoli (Hemiptera: Aphididae), οι μετανάστες που επιστρέφουν στον κύριο ξενιστή είναι πτερωτά αρσενικά (males) και θηλυτόκα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά (gynoparae). Τα gynoparae γεννούν παρθενογενετικά στον κύριο ξενιστή πλέον, τα άπτερα έμφυλα θηλυκά (ονίparae). Η σύζευξη πραγματοποιείται μόνο στον πρωτεύοντα ξενιστή, μεταξύ των πτερωτών αρσενικών και των έμφυλων θηλυκών. Τα ονίparae λοιπόν, θα εναποθέσουν τα διαχειμάζοντα ωά σε οφθαλμούς ή άλλα προστατευόμενα μέρη. Σε κάποια ετερόοικα είδη άλλων οικογενειών, π.χ στο είδος *Pemphigus bursarius* (L.) ή σε μέλη κάποιων υποοικογενειών (Apoeciinae, Eriosomatinae, Hormaphidinae), στη φθινοπωρινή μετανάστευση στον κύριο ξενιστή εμπλέκεται μόνο μία μορφή. Πρόκειται για παρθενογενετικά πτερωτά θηλυκά (sexuparae) που ονομάζονται και φυλογόνα. Τα φυλογόνα (sexuparae) γεννούν άπτερα αρσενικά και ωοτόκα θηλυκά, (στον κύριο ξενιστή), τα οποία όταν συζευχθούν γεννούν τα διαχειμάζοντα ωά. Τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά, που επιστρέφουν στον πρωτεύοντα ξενιστή το φθινόπωρο, είτε αυτά είναι gynoparae είτε sexuparae, είναι συχνά διαφορετικά σε μορφή και σε συμπεριφορά από τα πτερωτά θηλυκά που μεταναστεύουν την Άνοιξη στο δευτερεύοντα ξενιστή (Blackman & Eastop 2000).

Η εναλλαγή ξενιστή φαίνεται πως συνέβαλε στην διασπορά των αφίδων παγκοσμίως. Τα περισσότερα είδη που ζουν σήμερα σε ποώδη φυτά φαίνεται πως εξελίχθηκαν μέσω της φάσης της εναλλαγής ξενιστή. Πολλά μη μεταναστευτικά είδη (μονόοικα), συνδέονται στενά γενετικώς με ετερόοικα είδη τα οποία χρησιμοποιούν τον ίδιο ξενιστή ως δευτερεύοντα (Dixon 1998). Η ένδειξη λοιπόν αυτή της απώλειας εναλλαγής ξενιστή είναι ένα συχνό και συνεχιζόμενο φαινόμενο που καθορίζει την εξελικτική πορεία των αφίδων (Blackman & Eastop 2000).

Μη μεταναστευτικά είδη: Στα μονόικα είδη αφίδων ο ετήσιος βιολογικός κύκλος συμπληρώνεται στον ίδιο ξενιστή, στο ίδιο φυτό ή σε φυτά του ίδιου είδους. Στο είδος *Aphis rumicis* L. της οικογένειας Aphididae, το φθινόπωρο τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά (φυλογόνα) θα γεννήσουν τα άπτερα συνήθως ωοτόκα θηλυκά και αρσενικά από τα οποία θα προκύψει το διαχειμάζον ωό. Είναι άπτερα αφού δεν χρειάζεται να μεταναστεύσουν για να συμπληρωθεί ο βιολογικός τους κύκλος. Οι μορφές που συναντάμε εδώ είναι θεμελιωτικά άτομα, άπτερα και πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά, φυλογόνα, ωοτόκα, αρσενικά και διαχειμάζοντα ωά.

Παρθενογενετική αναπαραγωγή: Σύμφωνα με τα λεγόμενα του Owen (1849), ορίζεται ως η επιτυχής αναπαραγωγή προσχηματισμένων ατόμων από ένα θηλυκό γαμέτη. Είναι συχνό γεγονός κατά τη διάρκεια του βιολογικού κύκλου των αφίδων, το φαινόμενο της ανολοκυκλικότητας. Παρατηρείται έλλειψη της ικανότητας για σεξουαλική αναπαραγωγή (απουσία σεξουαλικών μορφών), καθ' όλη τη διάρκεια του έτους σε συνδυασμό με την παρουσία αποκλειστικά παρθενογενετικών μορφών. Επίσης τόσο μονόικα όσο και ετερόικα είδη έχουν γίνει μερικώς ανολοκυκλικά, καθώς βρίσκονται ανολοκυκλικοί γενότυποι είτε στην ίδια περιοχή μαζί με ολοκυκλικούς είτε σε άλλες περιοχές του εύρους εξάπλωσης του είδους (Blackman & Eastop 1984). Η παρουσία σεξουαλικών μορφών ρυθμίζεται από εποχικές αλλαγές στο περιβάλλον και καθορίζεται κυρίως από τη θερμοκρασία και τη φωτοπερίοδο. Στην περίπτωση όμως που το περιβάλλον δεν παρέχει την κατάλληλη θερμοκρασία ή φωτοπερίοδο (π.χ τροπικά κλίματα), η παρθενογενετική αναπαραγωγή συνεχίζεται ασταμάτητα, καθορίζοντας την δομή του πληθυσμού.

Δύο φαινόμενα που παρατηρούνται στις αφίδες, σε συνδυασμό με τον πολύπλοκο βιολογικό τους κύκλο, καθορίζουν τη μετέπειτα πορεία τους στο χώρο και στον χρόνο. Το φαινόμενο της ζωοτοκίας, σε συνδυασμό με την τηλεπισκόπιση των γενεών (δηλαδή, την ανάπτυξη του εμβρύου πριν ακόμη γεννηθεί η μητέρα του, ενώ με την ενηλικίωσή της το έντομο είναι έτοιμο να γεννηθεί). Τα δύο αυτά φαινόμενα επιτρέπουν την ανάπτυξη μεγάλων πληθυσμών. Παράλληλα, μειώνεται η μέση διάρκεια γενιάς των αφίδων, με αποτέλεσμα τη γρήγορη αύξηση των πληθυσμών τους. Ακόμη η τηλεσκοπική ανάπτυξη των γενεών των αφίδων, και με δεδομένο ότι όσο μεγαλύτερος είναι

ένας οργανισμός τόσο αυξάνει ο χρόνος ανάπτυξής του (Bonner 1988), δίνει τη δυνατότητα στις αφίδες να συμπληρώνουν την ανάπτυξή τους σε χρόνο τρεις φορές μικρότερο από άλλα ισομεγέθη έντομα και έτσι οι πληθυσμοί τους να έχουν ρυθμούς αύξησης όμοιους με αυτούς μικρότερων ζώων όπως π.χ. τα ακάρεα (Dixon 1998).

Η εγγενής αναπαραγωγή όπως και η αγενής είναι “όπλα”, που διαθέτουν, κατά περίπτωση τα διάφορα είδη των αφίδων, ώστε να έχουν μεγαλύτερη ικανότητα επιβίωσης, καθώς μπορούν και προσαρμόζονται σε διάφορα περιβάλλοντα. Συγκεκριμένα, η σεξουαλική αναπαραγωγή προσδίδει σημαντικές δυνατότητες προσαρμογής και επιβίωσης στις αφίδες. Η συσσώρευση θανατηφόρων και μη λειτουργικών αλληλόμορφων γονιδίων από παρθενογενετικές σειρές είναι δυνατόν να αποφευχθεί με την υιοθέτηση της εγγενούς αναπαραγωγής. Από την άλλη πλευρά, ανολοκυκλικοί γενότυποι είναι ανθεκτικοί στα εντομοκτόνα, πολλαπλασιάζονται γρήγορα και παρουσιάζουν υψηλότερο ρυθμό ανάπτυξης σε ανθεκτικές ποικιλίες. Παρόλα αυτά βέβαια, μόνο το 3% των ειδών είναι αποκλειστικά ανολοκυκλικά (Blackman 1980).

Η οικολογική διάσταση λοιπόν του φαινομένου φαίνεται να αποτελεί στρατηγική επιβίωσης και ευδοκίμησης του είδους, αφού προσαρμόζεται σε ποικίλες κλιματολογικές συνθήκες και εκμεταλλεύεται υπάρχοντες πόρους. Στην αντίπερα βέβαια όχθη της γεωργίας, ο πολυμορφισμός των αφίδων αποτελεί μείζον πρόβλημα καθώς οι πτερωτές μορφές, πέραν της εξάπλωσης του είδους στις καλλιέργειες, μεταδίδουν και σοβαρούς ιούς σ’ αυτές.

ΠΟΛΥΜΟΡΦΙΣΜΟΣ ΤΩΝ ΑΦΙΔΩΝ

Γενικά: Ο πολυμορφισμός είναι ένα σύνηθες φαινόμενο που παρατηρείται μεταξύ των εντόμων. Είναι η περίπτωση όπου σε ορισμένο στάδιο του βιολογικού κύκλου ενός είδους, παρατηρούνται, στο ίδιο φύλο, δύο ή περισσότερες διαφορετικές μορφές (morphs). Διαφορές συνήθως εκτός από την μορφή έχουμε και στη συμπεριφορά και στη φυσιολογία. Οι διαφορετικές μορφές μπορεί να συνυπάρχουν σε άτομα της ίδιας γενιάς, συχνότερα όμως παρατηρούνται σε άτομα διαφορετικών γενεών.

Ο πολυμορφισμός διαχωρίζεται σε πολυφαινισμό, που αφορά διαφορές στη μορφή λόγω εξωγενών επιδράσεων στον ίδιο γενότυπο και σε γενετικό πολυμορφισμό που είναι ανεξάρτητος περιβαλλοντικών επιδράσεων (Vepsalainen 1978). Ειδικά στις αφίδες χαρακτηρίζεται για την πολυπλοκότητά του (Richards 1961). Το φαινόμενο σχετίζεται με δύο χαρακτηριστικά του βιολογικού τους κύκλου. Αφορά την εναλλαγή μεταξύ της εγγενούς και αγενούς αναπαραγωγής και την εποχική εναλλαγή μεταξύ διαφόρων φυτών ξενιστών. Αξίζει να αναφερθεί ότι έχουν προταθεί πολλά συστήματα ονοματολογίας και έχει παρατηρηθεί να χρησιμοποιούνται δύο ή περισσότερες ονομασίες για την ίδια μορφή (Miyazaki 1987). Οι ονομασίες που χρησιμοποιούνται όμως γενικά βασίζονται σε αυτές που αναφέρονται από τους Lees (1966) και Hille Ris Lambers (1966). Οι μορφές που εμφανίζουν οι αφίδες είναι: τα ιδρυτικά ή θεμελιωτικά άτομα, τα άπτερα και πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά, τα θηλυτόκα, τα ωοτόκα και τα αρσενικά.

Θεμελιωτικό ή ιδρυτικό (Fundatrix): Είναι συνήθως άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό το οποίο εκκολάφθηκε από το χειμερινό γονιμοποιημένο ωό. Κάθε θεμελιωτικό άτομο παράγει μία σειρά ή κλώνο, που μετά από αρκετές γεννήσεις παρθενογενετικών γενεών, καταλήγει σε εμφάνιση των σεξουαλικών μορφών. Παρατηρούνται χαρακτηριστικές μορφολογικές διαφορές με τα άπτερα παρθενογενετικά άτομα των επόμενων γενεών. Εξαίρεση παρατηρείται στα Drepanosiphidae και μερικές άλλες αφίδες όπου το θεμελιωτικό άτομο είναι πτερωτό (Lampel 1968, Heie 1980). Τα πτερωτά θεμελιωτικά άτομα είναι σχεδόν όμοια με τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά,

αλλά αναγνωρίζονται από το ότι έχουν μικρότερη τελική απόληξη του τελευταίου άρθρου της κεραίας τους και λιγότερα ρινάρια.

Τα άπτερα θεμελιωτικά ή ιδρυτικά λοιπόν άτομα, έχουν σχεδόν στρογγυλό σώμα, ογκώδες με συγκριτικά μικρότερο κεφάλι και με λιγότερο αναπτυγμένους οφθαλμούς σε σχέση με τα άπτερα παρθενογενετικά άτομα των επόμενων γενεών. Οι κεραίες είναι μικρότερες συγκριτικά με το σώμα, όπως λιγότερα είναι και τα άρθρα των κεραιών. Επίσης τα πόδια, τα σιφόνια και η ουρίτσα είναι κοντότερα. Τα ιδιαίτερα χαρακτηριστικά των θεμελιωτικών ατόμων είναι πιο ευκρινή στα ετερόουκα είδη παρά στα μονόουκα (Hille Ris Lambers 1966).

Παρόμοια μορφολογικά χαρακτηριστικά με του θεμελιωτικού εμφανίζονται σε άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά που ζουν σε χαμηλές θερμοκρασίες (Hille Ris Lambers 1955, Stroyan 1960, Lees 1961), σε είδη που ζουν πάνω σε φυτά *Halophilus sp.* (Hille Ris Lambers 1955), σε διάφορες μορφές των *Periphillus spp.* (Essig & Abernathy 1952) και *Rhopalosiphoninus tiliae* (Matsumura) (Miyazaki 1985), και σε τριπλοειδή άτομα του *M. persicae* (Takada *et al.* 1978).

Υπάρχουν βέβαια και θεμελιωτικά άτομα κάποιων ειδών που διαφέρουν σημαντικά μορφολογικά από τα γενικά χαρακτηριστικά των θεμελιωτικών ατόμων. Τέτοια είδη είναι τα *Matsumuraja rubifoliae* (Matsumura) (Takahashi 1959) και *Macromyzus woodwardiae* (Takahashi) (Miyazaki 1972).

Παρθενογενετικά θηλυκά: Είναι τα θηλυκά άτομα που προέρχονται από παρθενογενετικές γενιές που ακολουθούν τη θεμελιωτική μορφή. Παρατηρείται η άπτερη και η πτερωτή μορφή. Στα ανολοκυκλικά είδη, όπως τα *Myzus ascalonicus* (Doncaster) και *Myzus dianthicola* (Hille Ris Lambers 1966, Blackman 1980), αλλά και σε πολλά είδη, που είναι ανολοκυκλικά σε τροπικές και υποτροπικές περιοχές, ο βιολογικός τους κύκλος αποτελείται από αυτές τις δύο μορφές, αν και είναι δυνατό να εμφανιστούν περιστασιακά και σεξουαλικά άτομα (Blackman 1974).

Οι άπτερες μορφές θεωρείται ότι έχουν προκύψει από τις πτερωτές μέσα στην εξελικτική ιστορία των αφίδων (Johnson & Birks 1960). Στα άπτερα, οι σκληρητινοποιημένες κατασκευές του θώρακα έχουν κατά πολύ μειωθεί λόγω ατροφίας των μυών που κινούν τις πτέρυγες. Επίσης η κεφαλή των άπτερων

μορφών είναι λιγότερο σκληρητινοποιημένη από τις πτερωτές μορφές, έτσι ώστε η περιοχή μεταξύ της κεφαλής και του προθώρακα να γίνεται λιγότερο ευκρινής. Οι απλοί οφθαλμοί δεν υπάρχουν, ενώ οι σύνθετοι, οι οποίοι είναι πάντα πολύ καλά αναπτυγμένοι στις πτερωτές μορφές, εδώ είναι μικρότεροι ή δεν υπάρχουν καθόλου σε ορισμένα τάξα. Τα σιφώνια και η ουρίτσα είναι συχνά μεγαλύτερα στους επιμηκυμένους τύπους, εκτός από τα Greenideidae, όπου τα σιφώνια είναι μεγαλύτερα και πιο λεπτά στα πτερωτά από ότι στα άπτερα. Οι τεργίτες σε μερικά τάξα είναι εντελώς σκληρητινοποιημένοι, ενώ στα πτερωτά η κοιλία ποτέ δεν είναι εντελώς σκληρητινοποιημένη (Miyazaki 1987).

Πέρα από διαφορές στη μορφολογία μεταξύ πτερωτών και άπτερων παρθενογενετικών ατόμων, συναντάμε διαφορές και σε διάφορα χαρακτηριστικά της βιο-οικολογίας τους. Τα πτερωτά θηλυκά έχουν μεγαλύτερο χρόνο ανάπτυξης και παράγουν συνολικά λιγότερους απογόνους από τα άπτερα (Noda 1960, Wratten 1977). Σε διάφορα είδη αφίδων, όπως π.χ στο *A. fabae* και *Metopolophium dirhodum* (Walker)(Hemiptera:Aphididae) (Dixon & Wratten 1971, Taylor 1975, Thornback 1983), τα πτερωτά έχουν μεγαλύτερο αρχικό αναπαραγωγικό ρυθμό από τα άπτερα και παράγουν μικρότερου μεγέθους απογόνους. Το παραπάνω φαινόμενο αποτελεί πλεονέκτημα για τη δημιουργία νέων αποικιών, με σπουδαία σημασία για την επιβίωση της νέας αποικίας, καθώς είναι προτιμότερο να γεννηθούν γρήγορα πολλά έστω και μικρότερα σε μέγεθος άτομα, αντί για λίγα και μεγάλα, που θα έχουν βέβαια μικρότερο χρόνο ανάπτυξης (Dixon 1987).

Στα μονόοικα ολοκυκλικά είδη τα πτερωτά κάθε γενεάς μετά την εκκόλαψη του διαχειμάζοντος ωού, είναι όμοια μορφολογικά, ενώ επίσης έχει παρατηρηθεί ότι η δεύτερη γενεά απτέρων είναι μορφολογικά μεταβατική μεταξύ των απτέρων της τρίτης γενεάς και του θεμελιωτικού ατόμου. Αυτή η κατάσταση μπορεί να επαναληφθεί σε πολλές γενεές και είναι γνωστή ως εξελικτικός ή προοδευτικός πολυμορφισμός (Lees 1966).

Στα ετερόοικα είδη η ακολουθία των παρθενογενετικών γενεών χωρίζεται σε δύο φάσεις με βάση τον ξενιστή: Μία φάση στον πρωτεύοντα και μία στο δευτερεύοντα ξενιστή. Στον πρωτεύοντα ξενιστή, τα άπτερα και πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά ονομάζονται fundatrigeniae, ενώ στους δευτερεύοντες ξενιστές alienicolae. Μορφολογικές διαφορές στις προαναφερθείσες μορφές παρατηρούνται τόσο στο σχήμα της κεφαλής όσο και σε ολόκληρο το σώμα.

Διαφορές εντοπίζονται στη σκληρητινοποίηση και στον χρωματισμό του τεργίτη, στο μήκος και στη λειτουργία των αισθητηρίων των κεραίων, στο σχήμα και μήκος των σιφωνίων, του ρύγχους και της ουράς. Οι παραπάνω διαφορές μεταξύ των fundatrigeniae και των alienicolae, είναι σε κάποια είδη όχι τόσο εμφανείς, ενώ σε άλλα είδη τόσο έντονες, ώστε πολλές φορές να περιγράφονται ως διαφορετικά είδη, γένη, ακόμα και ως διαφορετικές οικογένειες (Miyazaki 1987).

Επίσης έχουν βρεθεί διαφορές και μεταξύ των πτερωτών μορφών fundatrigeniae και alienicolae. Ο Woodford (1977) βρήκε ότι τα fundatrigeniae στο είδος *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera:Aphididae) έχουν περισσότερα κοιλιακά φυμάτια από τα alienicolae.

Τα πτερωτά fundatrigeniae, στα ετερόοικα είδη αφίδων, που αναπτύσσονται στον πρωτεύοντα ξενιστή, συνήθως ή υποχρεωτικά πετούν προς το δευτερεύοντα ξενιστή κατά το τέλος της Άνοιξης. Για το λόγο αυτό ονομάζονται και μεταναστευτικά Άνοιξης ή μεταναστευτικά. Τα πτερωτά άτομα που επιστρέφουν το Φθινόπωρο πίσω στον πρωτεύοντα ξενιστή καλούνται μεταναστευτικά Φθινοπώρου και στα Aphididae είναι αρσενικά και θηλυτόκα (gynoparae), ενώ στα Pemphigidae φυλογόνα (sexuparae).

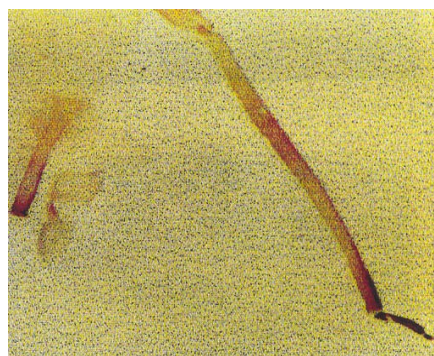
Στα Aphididae, οι ανοιξιάτικοι μετανάστες και τα άτομα των φθινοπωρινών μεταναστών, δεν διαφέρουν μορφολογικά πολύ, εκτός του ότι τα θηλυτόκα έχουν περισσότερα ρινάρια στις κεραίες. Σημαντικές διαφορές όμως μεταξύ των, υπάρχουν στη συμπεριφορά και στις φυσιολογικές ιδιότητες, όπως στην εύρεση και επιλογή του φυτού ξενιστή (Kennedy & Booth 1954, Dixon 1971).

Στα Pemphigidae απεναντίας, οι μορφολογικές διαφορές μεταξύ των ανοιξιάτικων πτερωτών μεταναστών και των φυλογόνων που επιστρέφουν στον πρωτεύοντα ξενιστή είναι έκδηλες. Διαφέρουν στο σχήμα, στον αριθμό των άρθρων του ταρσού, στον τύπο της νεύρωσης των πτερύγων. Ακόμη έχει διαπιστωθεί ότι ο αριθμός των ριναρίων στις κεραίες των φυλογόνων (sexuparae) είναι μικρότερος. Στο είδος *Kaltenbachiella japonica* (Matsumura)(Hemiptera: Pemphigidae) παρατηρείται κάποια διαφοροποίηση στο βιολογικό κύκλο. Στο συγκεκριμένο μονόοικο ολοκυκλικό είδος, που απαντάται σε είδη τουφυτού του γένους *Ulmus*, παρατηρούνται αποκλίσεις: Το θεμελιωτικό άτομο γεννά τις νύμφες σε μια στρογγυλή κηκίδα πάνω στο φύλλο, οι οποίες έπειτα γίνονται όλες φυλογόνες μορφές. Παραμένουν στο φυτό *Ulmus* και γεννούν σεξουαλικά άτομα.

Μορφολογικά τώρα τα συγκεκριμένα φυλογόνα μοιάζουν με τα ανοιξιάτικα μεταναστευτικά, παρά με συγγενή φυλογόνα ετερόοικων τάξεων (Akimoto 1985).

Μια άλλη μορφή παρθενογενετικών θηλυκών είναι τα αρρενοτόκα θηλυκά (androparae). Αυτά, παρατηρούνται σε ορισμένα είδη όπως το *M. dirhodum*, όπου τα συγκεκριμένα θηλυκά παράγουν αποκλειστικά αρσενικούς απογόνους (Hille Ris Lambers 1947).

Ωοτόκα (Oviparae): Είναι τα έμφυλα θηλυκά άτομα που συχνά ονομάζονται ωοτόκα (oviparae), τα οποία αφού συζευχθούν με τα αρσενικά θα δώσουν τα διαχειμάζοντα χειμερινά ωά. Είναι συνήθως άπτερα, με εξαιρέσεις στα Greenideidae (Takahashi 1918), στο *Neophyllaphis* των Drepanosiphidae (Takahashi 1920), στο *Aiceona* των Thelaxidae (Takahashi 1960) και μερικά άλλα είδη (Lampel 1968). Στην οικογένεια των Aphididae τα ωοτόκα διακρίνονται μορφολογικά από τα άπτερα παρθενογενετικά άτομα από την κνήμη των πίσω ποδιών, η οποία είναι ελαφρά διογκωμένη και φέρει πλάκες από ρινάρια που εκκρίνουν φερομόνη με την οποία προσελκύουν τα αρσενικά. Επίσης στα ωοτόκα, οι κεραίες, τα πόδια, τα σιφόνια και η ουρά είναι μικρότερα των παρθενογενετικών θηλυκών. Ο Sorin πάντως το 1970 παρατήρησε ότι υπάρχουν ορισμένα είδη, όπως το *Melanaphis* sp. Takahashi (Aphidinae), τα παρθενογενετικά θηλυκά των οποίων έχουν στην κνήμη του πίσω ποδιού τα ρινάρια που έχουν και τα ωοτόκα. Στην οικογένεια τώρα των Pemphigidae, τα ωοτόκα είναι μικρά σε μέγεθος και δεν τρέφονται κατά τη διάρκεια της ανάπτυξής τους, μειώνεται το μέγεθός τους με την ενηλικίωση και γενούν ένα μόνο ωό.



Εικόνα 1. Ωοτόκο θηλυκο (oviparae) και μόνιμο παρασκεύασμα του πίσω ποδιού του, όπου διακρίνονται στην κνήμη οι χαρακτηριστικές πλάκες από ρινάρια.

Αρσενικά: Τα αρσενικά των ετερόοικων ειδών των Aphididae είναι πτερωτά, αφού πρέπει να μεταναστεύσουν από το δευτερεύοντα στον πρωτεύοντα ξενιστή. Στα μονόοικα είδη των Aphididae, τα αρσενικά μπορεί να είναι πτερωτά, αλλά συχνά εξελίσσονται σε άπτερα αφού η ανάγκη της μετανάστευσης δεν υπάρχει. Σε ένα είδος μπορεί να συνυπάρχουν άπτερα και πτερωτά αρσενικά μαζί, όπως στο *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Hemiptera:Aphididae). Σε ορισμένες περιπτώσεις παρατηρείται και η ενδιάμεση μορφή μεταξύ άπτερου και πτερωτού. Μορφολογικά τα αρσενικά αναγνωρίζονται από τη σκληρητηνοποιημένη γενετική κατασκευή που διαθέτουν. Στην οικογένεια των Aphididae άλλες διακριτές διαφορές των αρσενικών σε σχέση με τα πτερωτά θηλυκά είναι: το τριγωνικό σχεδόν μικρότερο και πιο λεπτό σώμα τους καθώς επίσης και η πιο σκληρητηνοποιημένη κοιλία. Ακόμη η ουρά είναι πιο μικρή σε μέγεθος και οι κεραίες τους φέρουν περισσότερα σε αριθμό ρινάρια.

Διαχειμάζουσες μορφές: Οι αφίδες διαχειμάζουν συνήθως στο στάδιο του αυγού (Weed 1896). Η διαχείμαση με παρθενογενετικά θηλυκά είναι επίσης κοινή και παρατηρείται στους ανολοκυκλικούς, ανδροκυκλικούς και ενδιάμεσους πληθυσμούς. Υπάρχουν είδη που επιβιώνουν το χειμώνα χωρίς να παράγουν ειδικές μορφές για διαχείμαση και μπορούν να συνεχίσουν να αναπαράγονται, αλλά σε μειωμένο βαθμό, ειδικά όταν ο χειμώνας δεν είναι τόσο δριμύς.

Μερικά όμως είδη παράγουν ειδικές μορφές για διαχείμαση. Ένα τέτοιο παράδειγμα αποτελεί ο βιολογικός κύκλος του ετερόοικου είδους *Colophina arma* Aoki (Hemiptera:Aphididae). Η μετανάστευση ατόμων παρατηρείται μεταξύ του πρωτεύοντος ξενιστή, που είναι το *Zelkova serrata* (Ulmaceae) και του δευτερεύοντος, που είναι το *Clematis strans* (Ranunculaceae). Το φθινόπωρο, αφού τα φυλογόνα άτομα μεταναστεύουν στο *Z. serrata* για να ολοκληρωθεί η διαδοχή, τα alienicolae στο *C. strans* σταματούν να γενούν τις κανονικές νύμφες και παράγουν νύμφες νάνες (midget) πρώτου σταδίου (Aoki 1977). Αυτή η νύμφη αφήνει τους μίσχους του ξενιστή, όπου έχει αναπτυχθεί η μητρική σειρά, και οδεύει προς τις εσοχές του φλοιού, διαχειμάζοντας εκεί, χωρίς ταυτόχρονα να υποστεί έκδυση μέχρι την επόμενη άνοιξη. Η νάνα νύμφη, διαφέρει μορφολογικά από την κανονική νύμφη πρώτου σταδίου, στο ότι έχει μικρότερο σώμα και

ρύγχος και μερικώς σκληρητινοποιημένους τεργίτες. Η φυσιολογία της συγκεκριμένης νύμφης ακόμη ερευνάται (Aoki 1977).

Άλλα είδη αφίδων διαχειμάζουν σε άλλα στάδια ανάπτυξης: Το *Pseudacaudella rubida* (Börner) διαχειμάζει ως νύμφη δευτέρου σταδίου, το *Aspidaphium cuspidati* (Stroyan) με την τετάρτου σταδίου νύμφη και το *Ouatomyzus calaminthae* (Macchiati) ως ενήλικο (Müller 1971). Το είδος *P. rubida* διαχειμάζει στα βρύα και κατά τη διάρκεια του χειμώνα οι πληθυσμοί του αποτελούνται μόνο από νύμφες δευτέρου σταδίου. Αυτές, μορφολογικά διαθέτουν διακριτό κηρώδες έκκριμα και οι κοιλιακοί τους τεργίτες είναι σκληρητινοποιημένοι και χρωματισμένοι. Το είδος *A. cuspidati* διαχειμάζει επίσης στα βρύα, αλλά τα άτομα δεν διαθέτουν το κηρώδες έκκριμα στο σώμα τους. Το *O. calaminthae*, διαχειμάζει σεφυτά του γένους *Calaminthus* και άλλα φυτά, και παράγει το φθινόπωρο ωχρά άπτερα ενήλικα σε αντίθεση με τα λευκού χρώματος κανονικά άτομα.

Με βάση τα παραπάνω παραδείγματα συμπεραίνεται ότι η διαχειμάζουσα μορφή των ειδών ανήκει σε συγκεκριμένο στάδιο ανάπτυξης, που ποικίλει από είδος σε είδος και είναι λίγο ή πολύ μορφολογικά διακριτή από την κανονική μορφή. Δεν λείπουν και οι περιπτώσεις όπου διαχειμάζουσα και κανονική μορφή δεν διαφέρουν. Πάντως, το διαχειμάζων στάδιο είναι πιο ανθεκτικό στο κρύο σε σχέση με τα προηγούμενα στάδια (Danilevski 1961).

Αξίζει να σημειωθεί ότι το χρώμα του σώματος στις διαχειμάζουσες μορφές είναι πιο βαθύ και σκουρόχρωμο. Αυτό οφείλεται είτε σε αλλαγή των συστατικών του σώματος είτε στον επιπλέον χρωματισμό του εξωσκελετού. Ο χρωματισμός του εξωσκελετού της κεφαλής, των κεραιών, των ποδιών και της ουρίτσας παρατηρείται επίσης και στους διαχειμάζοντες πληθυσμούς των ειδών των Aphididae τα οποία δεν έχουν καλά εξελιγμένες διαχειμάζουσες μορφές. Στα σκούρα αυτά άτομα το σώμα είναι μικρότερο, οι κεραιές μικρότερες με κοντές τελικές απολήξεις και τα πόδια, και τα σιφώνια επίσης πιο μικρά σε σχέση με τα άτομα που αναπτύσσονται σε πιο ήπιες συνθήκες. Παρόμοιες μορφολογικές τάσεις μπορούν γενικά να αναγνωριστούν σε διάφορα είδη, όταν συγκριθούν με τα πολύ συγγενή τους σε διάφορα θερμοκρασιακά εύρη (Stroyan 1960).

Αν και τα διαχειμάζοντα άτομα των παραπάνω πληθυσμών παρουσιάζουν διαφορετική μορφολογία δεν θα έπρεπε να θεωρηθούν ως εξειδικευμένες διαχειμάζουσες μορφές, καθώς οι πληθυσμοί τους αποτελούνται από άτομα σε

διάφορα στάδια ανάπτυξης και τόσο η μορφολογία τους όσο και οι φυσιολογικές τους δραστηριότητες δείχνουν παραλλακτικότητα ανάλογη με τις συνθήκες του περιβάλλοντος Miyazaki (1987a). Οι πληροφορίες για τις φυσιολογικές ιδιότητες των διαχειμαζουσών αφίδων είναι περιορισμένες. Έτσι λοιπόν η βιολογική σημασία του όρου “διαχειμάζουσα μορφή” παραμένει μάλλον ασαφής.

Διαθερίζουσες μορφές: Σε πολλά έντομα, έτσι και στις αφίδες, η καλοκαιρινή διάπαυση γίνεται σε συγκεκριμένο στάδιο ανάπτυξης το οποίο είναι γενετικά προκαθορισμένο για κάθε είδος (Masaki 1980). Το καλοκαίρι λοιπόν κάποια μονόικα είδη αφίδων, μειώνουν ή σταματούν την αναπαραγωγή τους. Υπάρχουν όμως και περιπτώσεις που παράγονται εξειδικευμένες αδρανείς μορφές που διαθερίζουν.

Στο γένος *Periphyllus*, που είναι μονόικο και αναπτύσσεται σε φυτά του γένους *Acer*, οι διαθερίζουσες νύμφες παράγονται στην τρίτη γενιά μετά το θεμελιωτικό άτομο (Hille Ris Lambers 1947, Essig and Abernathy 1952). Μορφολογικά οι διαθερίζουσες νύμφες διαφέρουν από τις κανονικές στην τριχοφυΐα (setae), στο πεπλατυσμένο σώμα τους και τους σκληρητινοποιημένους τεργίτες, που καλύπτονται από ένα στρώμα κηρωδών ουσιών. Στο συγκεκριμένο γένος ο κύριος παράγοντας για την παραγωγή διαθερίζουσών νυμφών είναι η θρεπτική κατάσταση του φυτού, αφού σε κλάδους που αναπτύσσονται, η παραγωγή των νυμφών σταματά ή μειώνεται (Hille Ris Lambers 1947). Μελέτες όμως σε άλλα είδη όπως το ετερόικο είδος *Ramularia tiliae* Lobik (Hemiptera:Aphididae), έδειξαν ότι η παραγωγή διαθερίζουσών νυμφών δεν εξαρτάται από την θρεπτική κατάσταση του φυτού ξενιστή, αλλά είναι προκαθορισμένο πριν ακόμη φύγουν οι μεταναστευτικές μορφές από τον πρωτεύοντα ξενιστή (Miyazaki 1985).

Όπως στις διαχειμάζουσες μορφές έτσι και στις διαθερίζουσες δεν μπορούμε να ισχυριστούμε απόλυτα ότι αποτελούν “βιολογικά” διαφορετική μορφή.

Ειδικές μεταναστευτικές μορφές: Σε κάποια είδη αφίδων παρατηρείται μία συμπεριφορά κατά την οποία λαμβάνει χώρα η διασπορά ατόμων από τη μητρική αποικία σε μια άλλη, βοηθώντας έτσι τον κλώνο να εκμεταλλευτεί καλύτερα τους διαθέσιμους πόρους. Έτσι λοιπόν στο υποείδος *Pachyrappa*

marsupialis lambersi Aoki (Hemiptera:Pemphigidae) παρατηρείται ένας διμορφισμός στις νύμφες που σχετίζεται με τη μεταναστευτική συμπεριφορά (Aoki 1979, Setzer 1980). Το θεμελιωτικό άτομο γεννά δύο τύπους νυμφών πρώτου σταδίου: α) τις κανονικές που συνεχίζουν να τρέφονται στην μητρική κηκίδα, πάνω στον ίδιο ξενιστή, και β) τις μεταναστευτικές που πηγαίνουν σε άλλες του ίδιου είδους. Παρατηρούνται μορφολογικές διαφορές μεταξύ των δύο μορφών νυμφών.

Για την παραπάνω ειδική κατηγορία πολυμορφισμού έχουν διατυπωθεί διάφορες απόψεις. Ο Setzer (1980) πρότείνει ότι η παραγωγή αυτών των μορφών είναι θέμα ασταθών συνθηκών του περιβάλλοντος, ενώ ο Aoki (1982) θεωρεί την ύπαρξη των διαφορετικών μορφών με βάση τη θεωρία της επιλογής συγγένειας (Kin-selection).

Μορφές διαφορετικού χρώματος: Οι παράγοντες που καθορίζουν το χρώμα των αφίδων είναι ο γενότυπος και οι συνθήκες του περιβάλλοντος (θερμοκρασία, θρέψη, διάρκεια ημέρας). Η ενδοκλωνική παραλλακτικότητα στο χρώμα των ατόμων της ίδιας μορφής οφείλεται κυρίως στην επίδραση του περιβάλλοντος σε αντίθεση με την διακλωνική, που οφείλεται στο διαφορετικό γενότυπο των κλώνων. Σε αρκετά είδη η θερμοκρασία αλλάζει το χρώμα των αφίδων και η μεταβολή είναι συνήθως αντιστρεπτή. Στο *A. gossypii*, ένα πολυμορφικό είδος σε σχέση με το χρώμα, άτομα ανοικτού χρώματος παράγονται το καλοκαίρι και σκουρόχρωμα το χειμώνα.

Σε μερικά είδη το χρώμα επηρεάζεται από το συνωστισμό και τις πτωχές συνθήκες διατροφής. Στο είδος *M. persicae* τα άτομα σε καχεκτικούς ξενιστές και συνθήκες συνωστισμού αποκτούν πιο ανοικτό χρωματισμό. Το τυπικό τους χρώμα επανέρχεται όταν βελτιωθούν οι συνθήκες διατροφής (Ueda & Takada 1977).

Συνηθισμένο είναι το φαινόμενο της διακλωνικής παραλλακτικότητας στο χρώμα των αφίδων. Πράσινες και κόκκινες μορφές έχουν βρεθεί σε πολλά είδη όπως τα *M. persicae*, *A. pisum*, είδη του *Macrosiphum* κ.α. Τα διάφορα πειράματα υβριδισμού έδειξαν ότι το χρώμα υπόκειται σε γενετικό έλεγχο. Στο *M. persicae* το κόκκινο και το πράσινο χρώμα ελέγχεται από ένα ζεύγος αλληλομόρφων με το κόκκινο να κυριαρχεί (Takada 1981).

Η βιολογική ή οικολογική σημασία του χρώματος στις αφίδες παραμένει άγνωστη. Σε μερικές περιπτώσεις έχει διευκρινισθεί το πλεονέκτημα που έχουν οι αφίδες διαφόρου χρώματος. Παράδειγμα στη Β. Αμερική βρέθηκε ότι η κόκκινη μορφή της *M. persicae* είναι πιο ανθεκτική στα εντομοκτόνα από την πράσινη (Harlow 1991). Στο γένος *Uroleucon* οι σκουρόχρωμες αφίδες δεν προτιμούνται ως τροφή από τα πουλιά, καθώς το χρώμα έχει αποσεματική δράση (Stroyan 1949).

Στρατιώτες: Στις αφίδες που ανήκουν στις οικογένειες Hormaphididae και Pemphigidae παρατηρείται στο πρώτο και δεύτερο προνυμφικό στάδιο ένας ασυνήθιστος διμορφισμός στις νύμφες καθώς εμφανίζονται μορφές που μοιάζουν με ψευδοσκορπιούς ή με άλλους τύπους νυμφών, που συχνά «τσιμπούν» τον οργανισμό που θα τις ενοχλήσει (Aoki 1977b, 1982a, Aoki & Miyazaki 1978). Εξαιρεση απολτελεί το *Eriosoma moriokense* Akimoto, όπου εμφανίζεται στο δεύτερο και στο τρίτο στάδιο (Akimoto 1983). Παρουσιάζουν αλτρουιστική συμπεριφορά, όπως αυτή που παρατηρείται σε κοινωνικά έντομα, καθώς θυσιάζονται για να προστατεύσουν την αποικία των συγγενικών τους ατόμων.

Το προνυμφικό στάδιο που παρουσιάζει επιθετική συμπεριφορά μπορεί να είναι διμορφικό ή μονομορφικό, οπότε όλα τα άτομα του συγκεκριμένου σταδίου παρουσιάζουν την ίδια επιθετική συμπεριφορά.

Στα είδη με διμορφικό νυμφικό στάδιο τα άτομα που παρουσιάζουν επιθετική δραστηριότητα ονομάζονται «στρατιώτες» και έχουν ιδιαίτερα χαρακτηριστικά. Επιτίθενται σε αρπακτικά έντομα που απειλούν την αποικία, είναι στείρα, δεν τρέφονται και παραμένουν στο ίδιο στάδιο ανάπτυξης. Διαφέρουν σε διάφορα μορφολογικά χαρακτηριστικά από την κανονική μορφή, έχουν σκληρητινοποιημένους τεργίτες, λιγότερες κηρώδεις πλάκες, τα μπροστινά πόδια ή και τα μεσαία είναι πιο μεγάλα, πιο σκληρητινοποιημένα και έχουν πιο σκληρές τρίχες, το ρύγχος είναι κοντότερο και οι δυο κερατοειδείς αποφύσεις, που έχουν στην κεφαλή ορισμένα είδη, είναι πολύ πιο ανεπτυγμένες στους στρατιώτες (Aoki 1982b). Οι στρατιώτες χρησιμοποιούν ως μέσο άμυνας το ρύγχος ή τις κερατοειδείς αποφύσεις (στα είδη που υπάρχουν). Στους στρατιώτες με τις κερατοειδείς αποφύσεις τα μπροστινά πόδια είναι πιο μεγάλα και πιο σκληρητινοποιημένα, ενώ και τα μεσαία πόδια έχουν αυτή τη μορφολογία στους στρατιώτες που χρησιμοποιούν ως όπλο το ρύγχος. Οι στρατιώτες με τις κερατοειδείς αποφύσεις παρατηρούνται στα alienicolae των Hormaphididae, ενώ

ο άλλος τύπος παρατηρείται στα Pemphigidae και στα fundatrigeniae των Hormaphididae.

Στα είδη που οι νύμφες δεν έχουν διαφορετική μορφολογία, όλα τα άτομα παρουσιάζουν επιθετική δραστηριότητα σε ένα ή δύο συγκεκριμένα στάδια και χρησιμοποιούν ως όπλο το ρύγχος. Σε ορισμένες περιπτώσεις η μορφολογία τους μοιάζει με αυτή των στρατιωτών (Miyazaki 1987a).

ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ ΠΟΥ ΕΠΙΔΡΟΥΝ ΣΤΗ ΔΗΜΙΟΥΡΓΙΑ ΔΙΑΦΟΡΕΤΙΚΩΝ ΜΟΡΦΩΝ ΣΤΙΣ ΑΦΙΔΕΣ

Οι αφίδες αναπαράγονται παρθενογενετικά την άνοιξη και το καλοκαίρι. Παράγουν δύο διαφορετικές παρθενογενετικές μορφές, τα άπτερα και τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά. Τα δεύτερα, έχοντας την ικανότητα να πετούν, μεταναστεύουν από φυτό σε φυτό και δημιουργούν νέες αποικίες. Η παραγωγή των πτερωτών μορφών επηρεάζεται από διάφορους παράγοντες όπως η θερμοκρασία, η φωτοπερίοδος, οι συνθήκες συνωστισμού (crowding) και η παρουσία των μυρμηγκιών. Ο κύριος παράγοντας που επηρεάζει την παραγωγή των πτερωτών μορφών φαίνεται ότι είναι το ερέθισμα επαφής που προκαλείται σε συνθήκες συνωστισμού. Ο Lees (1961) ανέφερε ότι το νευροεκκριτικό σύστημα των αφίδων, μέσω δραστηριότητας των *corpora alata*, εμπλέκεται στο σχηματισμό των πτερύγων.

Οι σεξουαλικές μορφές στα περισσότερα είδη αφίδων εμφανίζονται συνήθως το φθινόπωρο, καθώς μειώνεται σταδιακά η διάρκεια ημέρας και η θερμοκρασία. Ο όρος «σεξουαλικές μορφές» υποδηλώνει τα αρσενικά και τα θηλυκά άτομα που συζεύονται και με αυτή την έννοια θα χρησιμοποιηθεί. Ο Marcovitch το 1924 απέδειξε ότι η παραγωγή των σεξουαλικών μορφών στο είδος *Aphis forbesi* (Weed) σχετίζεται με τη φωτοπερίοδο. Ήταν η πρώτη αναφορά για την επίδραση της φωτοπερίοδου στα ζώα λίγο μετά την αναφορά για την αντίστοιχη επίδραση στην άνθηση των φυτών. Έδειξε ότι η παραγωγή των σεξουαλικών μορφών επιταχύνεται ή καθυστερεί σε διάφορες φυσικές φωτοπερίόδους. Η διάρκεια ημέρας αποδείχθηκε ότι είναι ο σημαντικότερος παράγοντας στην εμφάνιση σεξουαλικών μορφών σε πολλά είδη αφίδων, όπως στο *A. pisum* (Kenten 1955, Lamb & Pointing, 1972, Sharma *et al.* 1975), *A. fabae* (Tsitsipis & Mittler 1977a, 1977b), *Brevicoryne brassicae* (L.) (Bonnemaison 1951, Kawada 1976), *M. persicae* (Blackman 1975b, Matsuka & Mittler 1979). Εκτός από τη διάρκεια ημέρας, η θερμοκρασία, η θρέψη και ενδογενείς παράγοντες επηρεάζουν την παραγωγή των σεξουαλικών μορφών.

Η ΕΝΝΟΙΑ ΤΟΥ ΕΙΔΟΥΣ, ΠΡΟΒΛΗΜΑΤΑ ΣΤΗ ΣΥΣΤΗΜΑΤΙΚΗ ΤΩΝ ΕΝΤΟΜΩΝ

Επειδή τα είδη είναι η μονάδα εξέλιξης και καθώς αποτελούν τη βασική μονάδα της συστηματικής βιολογίας, η σωστή αντίληψη του είδους είναι κρίσιμη για την εξελικτική βιολογία και τη συστηματική (Ereshefsky 1992). Αυτού του είδους οι απόψεις είναι κοινές μεταξύ των βιολόγων, ωστόσο δεν υπάρχει γενική συμφωνία σχετικά με τον ορισμό του είδους (Ereshefsky 1992, Grant 1994).

Η έννοια του βιολογικού είδους (επίσης γενετική ή αναπαραγωγική έννοια) είναι η πιο ευρεία διαδομένη έννοια του είδους τα τελευταία χρόνια. Ο ορισμός αυτός καθορίζει το είδος ως μια αναπαραγωγική κοινότητα, απομονωμένη αναπαραγωγικά από άλλες, που καταλαμβάνει μια συγκεκριμένη οικοθέση (niche) στη φύση (Mayr 1982). Η έννοια του βιολογικού είδους έχει δεχθεί αρκετή κριτική τα τελευταία χρόνια καθώς παρουσιάζει αρκετούς περιορισμούς. Μερικοί από αυτούς αναφέρονται παρακάτω (Ereshefsky 1992, Rakaouskas 1998). Θεωρείται ότι δεν είναι η αναπαραγωγική απομόνωση σημαντική για την απομόνωση των σεξουαλικά αναπαραγόμενων ειδών αλλά η ύπαρξη ενός εξειδικευμένου συστήματος αναγνώρισης ατόμων του αντίθετου φύλου, ώστε να πραγματοποιείται η αναπαραγωγή (Paterson 1993). Ο κύριος σκοπός του συστήματος αναγνώρισης ατόμων του ίδιου είδους, αλλά αντίθετου φύλου, δεν είναι η αναπαραγωγική απομόνωση των ειδών, αλλά ο συγχρονισμός των δύο φύλων και η αναπαραγωγή. Τα είδη για να επιβιώσουν σε μια συγκεκριμένη οικοθέση πρέπει τα άτομά τους να έχουν προσαρμοστεί σε αυτή. Συνεπώς, στα σεξουαλικά αναπαραγόμενα είδη είναι αναγκαία η ύπαρξη ενός συστήματος αναγνώρισης ατόμων του αντίθετου φύλου που έχουν προσαρμοστεί στη συγκεκριμένη οικοθέση (Rakaouskas 1998). Θεωρείται επίσης, ότι η αιτία της ύπαρξης των ειδών δεν είναι τα διάφορα αναπαραγωγικά εμπόδια αλλά η κεντρομόλος επιλογή ενός συνδυασμού γονιδίων για μια βέλτιστη προσαρμογή ή για κάποιο εξελικτικό ρόλο (Blackman 1995).

Ο ορισμός διαφόρων ενδοειδικών κατηγοριών (π.χ. υποείδος, φυλή-ξενιστού) με βάση το βαθμό της πραγματικής ή δυνητικής ανταλλαγής γονιδίων, δεν αποτελεί πάντα τη σωστή κατεύθυνση για τους παρακάτω λόγους (Blackman 1995). Η εκτίμηση του βαθμού ανταλλαγής γονιδίων μεταξύ διαφόρων πληθυσμών είναι δύσκολη και οι έως τώρα τεχνικές έχουν αποδειχθεί ανεπαρκείς,

αν και τελευταία φαίνεται ότι οι μοριακές τεχνικές μπορούν να βοηθήσουν. Ο βαθμός αναπαραγωγής μεταξύ αλλοπατρικών πληθυσμών φαίνεται ότι είναι δύσκολο έως αδύνατο να εκτιμηθεί. Επίσης, τα αποτελέσματα διαφόρων εργασιών, όπου μελετήθηκαν σύμπλοκα ειδών συμπεριλαμβανομένων και εντόμων, δείχνουν ότι η έκταση της ανταλλαγής γονιδίων δεν αποτελεί ικανοποιητικό κριτήριο για τον καθορισμό των φυλογενετικών σχέσεων μεταξύ συγγενών ειδών (Whittemore 1993, Besansky *et al.* 1994).

Ένα άλλο πρόβλημα που παρουσιάζει η έννοια του βιολογικού είδους είναι, ότι ο ορισμός που δόθηκε αναφέρεται σε οργανισμούς που αναπαράγονται σεξουαλικά. Δεν μπορεί να χρησιμοποιηθεί σε μη σεξουαλικά ή παρθενογενετικά αναπαραγόμενους οργανισμούς, όπως είναι πολλά έντομα και ιδιαίτερα οι αφίδες. Ένα άλλο μειονέκτημα είναι ότι η έννοια του βιολογικού είδους δεν αποτελεί ικανοποιητικό κριτήριο στην αναγνώριση ενός είδους. Στην πράξη, η ταξινόμηση των ειδών βασίζεται σε μορφολογικά χαρακτηριστικά και το κριτήριο της αναπαραγωγής έχει περιορισμένη αξία. Ένα καλό παράδειγμα αποτελεί η περιγραφή των διαφόρων ειδών αφίδων (Rakauskas 1998). Επίσης, θεωρείται ότι ο ορισμός του είδους ως μια ασυνεχής αναπαραγωγική μονάδα και όχι ως μια φυλογενετική μονάδα αποτρέπει την επαρκή εκτίμηση του σχεδίου και της διαδικασίας δημιουργίας ενός νέου είδους (Cracraft 1992).

Με βάση τους περιορισμούς και τα μειονεκτήματα που παρουσιάζει η έννοια του βιολογικού είδους έχουν διατυπωθεί τελευταία διάφορες απόψεις και σκέψεις τόσο για την έννοια του είδους όσο και για τα κριτήρια που πρέπει να χρησιμοποιούνται στην αναγνώριση των νέων ειδών και των διαφόρων ενδοειδικών κατηγοριών. Κατανοώντας τη βιολογική εξέλιξη, συμπεριλαμβανομένης της δημιουργίας νέων ειδών, ως μια διαδικασία προσαρμογής των ζωντανών οργανισμών (Dobzhansky 1970, Ridley 1993), μπορεί να θεωρηθεί ότι τα κύρια χαρακτηριστικά του είδους είναι ο ρόλος του στη φύση και η οικοθέση που καταλαμβάνει (Rakauskas 1998). Μερικοί ορισμοί του είδους που προκύπτουν από τέτοιου είδους προβληματισμούς αναφέρονται παρακάτω.

Το είδος θεωρείται ως ένα σύστημα συγγενών πληθυσμών που παρουσιάζουν όμοια προσαρμογή (Shaposhnikov 1981). Οι πληθυσμοί του είδους παρουσιάζουν μια συγκεκριμένη προσαρμογή ώστε να επιβιώσουν στην οικοθέση που καταλαμβάνει το είδος. Συνεπώς το είδος μπορεί να θεωρηθεί ως μια

οικολογική μονάδα (ecological unit). Η εξειδίκευση που παρουσιάζουν τα είδη πρέπει να είναι σταθερή και να κληρονομείται γενετικά. Η οικολογική εξειδίκευση προέρχεται από την αντίστοιχη γενετική. Οι παράγοντες που είναι υπεύθυνοι για την εξειδίκευση και τη μοναδικότητα του γενώματος των ειδών είναι η γονιδιακή ροή μεταξύ των πληθυσμών και η ύπαρξη εξειδικευμένου συστήματος αναγνώρισης ατόμων του αντίθετου φύλου. Το είδος λοιπόν, μπορεί να θεωρηθεί και ως γενετική μονάδα (genetic unit) (Rakauskas 1998). Πολλοί βιολόγοι συμφωνούν με την ιδέα του είδους ως ένα σύνολο γονιδίων που παρουσιάζουν συγκεκριμένη προσαρμογή ώστε να καταλαμβάνει μια συγκεκριμένη θέση στη φύση (Blackman 1995). Το είδος μπορεί να θεωρηθεί και ως μια μορφολογική μονάδα, καθώς τα εξειδικευμένα μορφολογικά, ανατομικά, φυσιολογικά, βιοχημικά, κ.α. χαρακτηριστικά που έχει είναι υπεύθυνα για την εξειδικευμένη προσαρμογή που παρουσιάζει. Φυσικά, η εξειδίκευση στα παραπάνω χαρακτηριστικά προκύπτει από την αντίστοιχη γενετική εξειδίκευση. Συνεπώς τα πραγματικά είδη μπορούν να διακριθούν από τα μορφολογικά χαρακτηριστικά τους.

Επίσης, είναι χρήσιμο τα είδη να χρησιμοποιούνται ως ένα σύστημα πληθυσμών για την κατανόηση της εξελικτικής διαδικασίας. Η ιδέα της σύνθετης φύσης των ειδών, που αποτελούνται από μονάδες με τάση να ακολουθούν τη δική τους εξελικτική πορεία πρωτοπαρουσιάστηκε από το Δαρβίνο και παραμένει αποδεκτή από τις σύγχρονες θεωρίες. Συνεπώς, ο πληθυσμός και όχι το είδος είναι η στοιχειώδης εξελικτική μονάδα, δηλαδή η μικρότερη ομάδα ατόμων που έχει την τάση να ακολουθεί αυτόνομη εξελικτική πορεία (Rakauskas 1998).

Μια κατάσταση που παρουσιάζει ενδιαφέρον και συναντάται σε ζωικούς οργανισμούς είναι η περίοδος που η δημιουργία ενός είδους βρίσκεται σε εξέλιξη. Ο όρος ημείδος (semispecies) έχει προταθεί για αυτές τις περιπτώσεις και υποδηλώνει ένα είδος που δημιουργείται, χωρίς να υποδηλώνει οτιδήποτε για τη φύση της διαδικασίας δημιουργίας του νέου είδους ή το βαθμό της αναπαραγωγικής απομόνωσης (Blackman 1995). Έχει χρησιμοποιηθεί αρκετά στο παρελθόν από αρκετούς συστηματικούς φυτών και ζώων με εμπειρία στα προβλήματα που παρουσιάζει η περιγραφή σύμπλοκων ειδών. Ωστόσο, δεν έχει χρησιμοποιηθεί ευρέως στη συστηματική των εντόμων. Πιθανώς οι φυλές ξενιστών στα φυτοφάγα έντομα να αποτελούν κάποιο τύπο ημείδους, αν και η παρατηρούμενη παραλλακτικότητα που σχετίζεται με το φυτό ξενιστή μπορεί να

οφείλεται στην παρουσία συγγενικών ειδών (sibling species). Πιστεύεται, ότι πολλά από τα έντομα γεωργικού ενδιαφέροντος ανήκουν σε σύμπλοκα συγγενικών ειδών (complexes of sibling species) ή σε υπερείδη, που αποτελούνται από πολλά ημείδη όταν η διαδικασία δημιουργίας νέου είδους βρίσκεται σε εξέλιξη (Blackman 1995). Η διάκριση των σύμπλοκων συγγενικών ειδών ή των υπερειδών παρουσιάζει αντικειμενικές δυσκολίες, αφού συχνά υπάρχουν λίγα στοιχεία που να προσδιορίζουν το βαθμό της γενετικής απομόνωσης, ή δεν υπάρχουν σημαντικές και συνεπείς μορφολογικές διαφορές. Στις παραπάνω περιπτώσεις ή και γενικότερα στη διάκριση κάποιου νέου είδους είναι σκόπιμο να χρησιμοποιούνται πολλά κριτήρια. Τα μορφολογικά χαρακτηριστικά σε αρκετές περιπτώσεις είναι ικανοποιητικά, αλλά αν βασιστούμε μόνο σε αυτά συχνά αυξάνει η πιθανότητα σφάλματος. Είναι χρήσιμο να συμπληρώνονται και από άλλες πληροφορίες όπως π.χ. ο βιολογικός κύκλος και η εξειδίκευση του εντόμου ως προς τον ξενιστή. Επιπλέον χρήσιμες πληροφορίες μπορούν να προσφέρουν οι μοριακές τεχνικές, όπως είναι η ανάλυση των ενζύμων και του DNA, οι χρωμοσωμικές μελέτες (Blackman *et al.* 1977, Blackman 1980b, Steiner *et al.* 1985, Blackman & Eastop 1987, Black *et al.* 1992, Cenis 1993, Simon *et al.* 1996) καθώς και τα πειράματα υβριδισμού. Όσον αφορά τη μορφολογική διαφοροποίηση, η ανάλυση των πολλαπλών μεταβλητών (multivariate analysis) δίνει ικανοποιητικά αποτελέσματα ιδίως στις περιπτώσεις όπου υπάρχει επικάλυψη χαρακτήρων και είναι δυνατό να διακρίνει όχι μόνο συγγενή είδη αλλά και διάφορες ενδοειδικές κατηγορίες (Blackman & Paterson 1986, Hand 1986, Stekolshchikov & Lobanov 1990, Simon *et al.* 1991b, Brown & Blackman 1994).

ΕΞΕΙΔΙΚΕΥΣΗ ΑΦΙΔΩΝ ΣΤΑ ΦΥΤΑ ΞΕΝΙΣΤΕΣ

Γενικά: Όπως πολλά φυτοφάγα είδη έτσι και οι αφίδες παρουσιάζουν μεγάλη εξειδίκευση ως προς ένα φυτό- ξενιστή. Έχουν γίνει αρκετές μελέτες για την σημασία αυτής της εξειδίκευσης, η οποία μπορεί να αποτυπωθεί στους παρακάτω παράγοντες:

α) Τα χαρακτηριστικά του φυτού-ξενιστή όπως η μορφολογία του, η χημική του σύσταση κλπ.

β) Ο ανταγωνισμός με άλλα φυτοφάγα είδη που προσβάλλουν το ίδιο φυτό-ξενιστή.

γ) Η ύπαρξη φυσικών εχθρών που ψάχνουν για τροφή σε συγκεκριμένους ξενιστές κατά προτίμηση.

δ) Οι ενδοειδικές αλληλεπιδράσεις όπως η πυκνότητα του πληθυσμού.

Προσαρμογή των αφίδων: Όταν οι αφίδες αλλάζουν ξενιστή προσαρμόζονται σε νέες θρεπτικές και αβιοτικές συνθήκες. Συνεπώς έχουν την ικανότητα να προσαρμόζονται (Shaposhnikov 1987). Οι αλλαγές αφορούν μορφολογικά χαρακτηριστικά, όπως το μήκος ή το σχήμα του rostrum, ώστε να μπορέσουν να ξεπεράσουν κάποια δυσμενή μορφολογικά χαρακτηριστικά του φυτού, που δυσκολεύουν τις αφίδες (π.χ τρίχες), ή ακόμη και εσωτερικές διαφοροποιήσεις, όπως ο μεταβολισμός. Κατά τον Dixon (1998), το είδος *Myzus persicae*, όταν προέρχεται από καλής ποιότητας ξενιστή είναι μεγάλο σε μέγεθος και είναι δύσκολο να προσαρμοστεί σε έναν χαμηλής ποιότητας ξενιστή, πιθανώς λόγω φυσιολογικών αλλαγών που συμβαίνουν στην αφίδα προκειμένου να αντιμετωπίσει τα διαφορετικά θρεπτικά συστατικά και τους δευτερογενείς μεταβολίτες. Όταν όμως προσαρμοστεί σταδιακά σε νέο θρεπτικό περιβάλλον μετά από μερικές γενιές έχει καλύτερη απόδοση (Schweissig & Wilde 1979, McKenzie 1990). Για το *M. persicae* βρέθηκε πως οι αφίδες, που εκτράφηκαν σε φύλλα πατάτας, προσαρμόστηκαν με την αύξηση του αριθμού των γενεών (Margaritopoulos *et al.* 1999).

Φυλές προσαρμοσμένες σε έναν ξενιστή: Οι παράγοντες που συμβάλλουν στην ενδοειδική ποικιλότητα, όσον αφορά την προτίμηση ξενιστών φυτοφάγων εντόμων, διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο στο να διευκρινίσουμε

πως τα έντομα αυτά εξελίσσονται σε σχέση με αλλαγές στους ξενιστές τους (Futuyma & Peterson 1985). Η προτίμηση των εντόμων σε φυτά ξενιστές είναι δυνατόν να καθορίζεται από την ικανότητα της μάθησης μέσω προηγούμενων εμπειριών (Bernays 1995), αλλά ορισμένες διαφορές στην προτίμηση ξενιστή οφείλονται σε γενετικές διαφοροποιήσεις μεταξύ των ατόμων (Via 1990).

Οι προσαρμοσμένες φυλές αφίδων σε ξενιστές είναι γνωστές για πάνω από 150 χρόνια (Walker 1850), ενώ από τα 36 είδη εντόμων που έχουν φυλές, τα μισά είναι αφίδες (Tomíuk 1990). Η δημιουργία των φυλών γίνεται μέσα από τη διαδικασία της φυσικής επιλογής καθώς νέοι πληθυσμοί αφίδων ξεπερνούν γρήγορα τους μηχανισμούς άμυνας των φυτών και προσαρμόζονται σε νέα φυτά ξενιστές. Υπάρχει μεγάλος αριθμός ειδών αφίδων που είναι εξειδικευμένοι σε ένα φυτό ξενιστή και μερικά από αυτά τα είδη είναι εξαιρετικά πολυφάγα.

Ένα παράδειγμα αποτελεί η αφίδα του μπιζελιού *Acyrtosiphon pisum* Harris (Hemiptera:Aphididae), που έχει δύο φυλές, εκ των οποίων η μία απαντάται σε τριφύλλι (*Trifolium pratense* L.) (Fabaceae) και η άλλη σε μηδική (*Medicago sativa* L.) (Fabaceae). Η εξειδίκευση προάγεται από τη συμπεριφορά κατά την επιλογή ξενιστή και συγκεκριμένα από την αναγνώριση του ενός μόνο είδους φυτού ως δευτερεύοντα ξενιστή από τις πτερωτές μορφές. Ο ρόλος των αλληλοχημικών ουσιών φαίνεται πως είναι πολύ σημαντικός μιας και βρέθηκε θετική συσχέτιση με αλληλοχημικές ουσίες κάθε ξενιστή, που διεγείρουν τη διατροφή και την εναπόθεση νυμφών (Caillaud 1999).

Επίσης, η αφίδα *Aphis gossypii* Glover, που είναι ένα πολυφάγο είδος, έχει γενότυπους που διαφέρουν ως προς την ικανότητά τους να αναπαράγονται σεξουαλικά και την προτίμηση ξενιστή. Ο Guldemon (1994) έδειξε με μελέτες που έγιναν, πως γενότυποι που προέρχονταν από το χρυσάνθεμο (*Dendranthema grandiflora* Tzvelev.) και το αγγούρι (*Cucumis sativus* L.) της οικογένειας Cucurbitaceae αποτελούν διαφορετικές φυλές, αφού παρατηρήθηκε πολύ χαμηλό ποσοστό αναπαραγωγής όταν κλώνοι από χρυσάνθεμο αναπτύσσονται σε αγγούρι και το αντίστροφο.

Για την αφίδα *A. gossypii* έχει βρεθεί επίσης πως υπάρχουν μορφολογικές διαφορές σε πληθυσμούς από διαφορετικούς ξενιστές (Margaritopoulos *et al.* 1999).

Διαφορετικές φυλές, επίσης, προσαρμοσμένες σε είδη ξενιστών, έχουν παρατηρηθεί και στο είδος της αφίδας *Therioaphis trifolii* Monel. Οι δύο φυλές

παρουσιάζουν εξειδίκευση στη μηδική και στο τριφύλλι (*Trifolium subterraneum* L.) (Fabaceae) αντίστοιχα (Sunnucks *et al.* 1997). Φυλές προσαρμοσμένες σε έναν ξενιστή έχουν βρεθεί επίσης στα είδη *Schizaphis graminum* Rondani (Kindler & Spomer 1986), *Amphorophora rubi* Kaltenbach (Blackman *et al.* 1977) και *Cryptomyzus galeopsidis* (Guldemond 1990b).

Σύμφωνα με τον Blackman (1990), είναι αναγκαίο να πραγματοποιηθούν πειραματικές δοκιμές επιλογής ξενιστή πτερωτών μορφών (alatae) αφίδων μιας και με τη μορφή αυτή έχουν γίνει λίγες μόνο μελέτες. Η μία από τους Cartier & Painter το 1956, και η άλλη από τον Guldemond το 1990. Είναι παραδεκτό, πως η απόφαση αποικισμού από πτερωτές μορφές βρίσκεται κάτω από συνεχή πίεση επιλογής (Loxdale *et al.* 1993), αφού από τη στιγμή που το φυτό- ξενιστής επιλέγεται, οι επόμενες γενιές που θα ακολουθήσουν θα είναι άπτερες (Sutherland 1970). Η σημασία λοιπόν της απόφασης του πτερωτού αν θα επιλέξει ή απορρίψει ένα φυτό είναι τεράστια αφού θα καθορίσει το μέλλον των απογόνων του και τυχόν λάθος ίσως αποβεί μοιραίο για το μέλλον του πληθυσμού της αποικίας.

Αξίζει επίσης να αναφερθεί ότι, συμπατρικοί γενότυποι πληθυσμών εντόμων συνδεδεμένων με τον ξενιστή τους εμφανίζονται να είναι στενά συνδεδεμένοι γενετικά μεταξύ τους, ιδιαίτερα σε περιπτώσεις παρθενογενετικών φυτοφάγων, όπου ο γενετικός ανασυνδυασμός είναι ελλιπής εξ' αιτίας σπάνιων σεξουαλικών μορφών (Futuyma & Peterson 1985, Via 1994).

Αλληλεπίδραση εντόμου – φυτού ξενιστή: Σύμφωνα με τον Blackman (1990) η φύση της αλληλεπίδρασης αφίδας-ξενιστή εξαρτάται άμεσα από τους τρεις παρακάτω παράγοντες της βιολογίας τους:

α) Μηχανισμός διασποράς και εύρεσης ξενιστή: Σχεδόν όλα τα φυτά δέχονται αρκετές επισκέψεις από πτερωτές αφίδες. Τα ποώδη φυτά και πολύ περισσότερο τα δέντρα δεν είναι σε θέση να κρυφτούν και έτσι είναι αναπόφευκτες οι επισκέψεις των αφίδων σ' αυτά. Ο μόνος τρόπος να αποφύγουν την αποίκηση είναι με την ανάπτυξη τέτοιων φυσικών και χημικών ιδιοτήτων ώστε να αντέξουν στην επίθεση.

Οι πτερωτές μορφές κάποιας αφίδας που χαρακτηρίζεται μονοφάγο είδος και αποικίζει ένα σπάνιο ξενιστή, έχουν συχνά περιορισμένη πιθανότητα να βρουν τον ξενιστή αυτό. Ο Dixon (1987) έδειξε πως ο μέσος αριθμός αφίδων που

αποικίζουν κάθε φυτικό είδος μειώνεται δραστικά καθώς η βιοποικιλότητα των φυτικών ειδών αυξάνει και η παρουσία ενός φυτού είναι πράγματι περιοριστικός παράγοντας για ένα μονοφάγο είδος αφίδας. Ο Blackman (1990) επίσης αναφέρει πως η μονοφαγία είναι μία από τις στρατηγικές που χρησιμοποιούν οι αφίδες. Τα πλεονεκτήματα αυτής της εξειδίκευσης μπορούν να διατηρήσουν το είδος της αφίδας στο “παιχνίδι” της επιβίωσης, όταν οι πόροι (ξενιστές) του δεν υπάρχουν σε αφθονία. Σε συνθήκες μεγάλης βιοποικιλότητας ειδών, όπως στις τροπικές περιοχές, τα είδη που υπερισχύουν συνήθως είναι πολυφάγα, όπως το *Toxoptera odinae* και το *Sinomegoura citricola*, τα οποία προσγειώνονται και δοκιμάζουν τους αμυντικούς μηχανισμούς πολλών ειδών.

Οι αμυντικοί μηχανισμοί των φυτών βρίσκονται κάτω από εντατική πίεση δοκιμής από γενότυπους αφίδων. Η σημερινή σχέση αφίδων-φυτού αποδεικνύει πως οι αφίδες αποικίζουν ολοένα και περισσότερους ξενιστές, όχι μόνο συνδεδεμένους με τους παλιούς αλλά και εντελώς διαφορετικούς (Eastop 1973).

β) Χρησιμοποίηση του φλοιώματος ως κύρια πηγή τροφής: Τα πιο πολλά είδη αφίδων τρέφονται με το φλοιώμα των ξενιστών τους πράγμα που δείχνει τη στενή σχέση τους με τον ξενιστή. Από τη στιγμή που μία πτερωτή αφίδα προσγειωθεί σε ένα φυτό η οριστική απόφαση για αποδοχή ή όχι εξαρτάται από ένα ολοκληρωμένο σχέδιο δοκιμών κατά το οποίο ελέγχονται το ένα μετά το άλλο τα εξής : τα αιθέρια έλαια του φυτού (Chapman *et al.* 1981, Bromley & Anderson 1982, Fu-Shun & Visser 1982), η κηρώδης επιφάνεια (Woodhead & Chapman 1986), οι ενδοκυτταρικοί πολυσακχαρίτες (Cambell *et al.* 1986) και τέλος τα συστατικά του φλοιώματος (Mentink *et al.* 1984). Υπάρχει βέβαια και η πιθανότητα μία πτερωτή αφίδα να απορρίψει έναν κατάλληλο ξενιστή όσο είναι ικανή για πτήσεις (Kennedy & Booth 1963).

Όμως, ακόμη και αν φτάσει το στίλετο της αφίδας στο φλοιώμα δεν είναι σίγουρο πως η αφίδα θα αποδεχτεί και θα εγκατασταθεί στον ξενιστή. Όταν το είδος της αφίδας *Amphorophora agathonica* Hottes (Hemiptera:Aphididae) τρεφόταν με την ανθεκτική ποικιλία βατόμουρων (*Candy*) της Β. Αμερικής παρήγαγε μεγάλη ποσότητα αραιών μελιτωδών αποχωρημάτων αλλά πτωχών σε σάκχαρα και άζωτο. Στην περίπτωση αυτή οι αφίδες διέκοψαν τελικά τη διατροφή, απέσυραν το στίλετο και έφυγαν από το φυτό. Η συμπεριφορά αυτή δείχνει μια ιδιαίτερα στενή σχέση μεταξύ φυτού και γενοτύπων της αφίδας και φανερώνει μία μορφή άρνησης αποδοχής, που ονομάζεται αντιξένωση.

Συμπερασματικά λοιπόν μπορούμε να πούμε πως η ιδιαίτερη συνήθεια της αφίδας να τρέφεται από το φλοιώμα οδηγεί το είδος σε στενή εξειδικευμένη σχέση με τον ξενιστή του. Αναπάντητο όμως παραμένει το ερώτημα για το ποιές είναι εκείνες οι συνθήκες που οδηγούν σε μια τέτοια εξειδίκευση και κατά πόσο αυτές οι συνθήκες επικρατούν στη φύση.

γ) Παρθενογένεση: Κατά τη διάρκεια του βιολογικού κύκλου των αφίδων παρατηρείται η παρθενογενετική φάση, που είναι στενά συνδεδεμένη με την εκμετάλλευση ως πηγή τροφής αποκλειστικά του ξενιστή πάνω στον οποίο γεννιούνται οι αφίδες. Είναι σημαντικής σημασίας το περωτό θηλυτόκο (*alata fundatrigenia*) που θα μεταναστεύσει στις αρχές καλοκαιριού από τον πρωτεύοντα ξενιστή να κάνει την καλύτερη δυνατή επιλογή όσον αφορά το δευτερεύοντα. Το είδος του ξενιστή όσο και η θρεπτική του κατάσταση παίζουν σημαντικό ρόλο στις αποικίες που θα δημιουργηθούν. Οι απόγονοι και οι γενιές που θα ακολουθήσουν από το περωτό θηλυτόκο (*alata fundatrigenia*) θα είναι άπτερες παρθενογενετικές μορφές που δεν θα έχουν τη δυνατότητα να αλλάξουν ξενιστή και συνεπώς δεν θα γνωρίσουν άλλο φυτό κατά τη διάρκεια της ζωής τους. Μία λανθασμένη επιλογή του περωτού θα έχει τις συνέπειές της στην αποικία που θα δημιουργηθεί αφού θα είναι «καταδικασμένη» να περάσει κάποιες γενιές πάνω σε λάθος ξενιστή. Έτσι λοιπόν μπορεί να υπάρξει μειωμένος ρυθμός αύξησης πληθυσμού (r) όπως και μειωμένος ρυθμός αναπαραγωγής αφίδων. Οι αφίδες μιας αποικίας δεν λειτουργούν ως ανεξάρτητα άτομα, αλλά ως μέλη του κλώνου που αναπτύσσονται ασταμάτητα. Έτσι η αποικία αναπτύσσεται ως μοναδική αλληλοσυνδεδεμένη οντότητα της οποίας κάθε μέλος έχει με το φυτό ξενιστή την ίδια γενετική αλληλεπίδραση, όπως το αρχικό περωτό. Ο κλώνος (απόγονοι της ίδιας μητέρας) έχει την ικανότητα ως μία οντότητα να ανταποκριθεί στις συνθήκες του φυτού ή σε τυχόν περιβαλλοντικές αλλαγές (Blackman 1990).

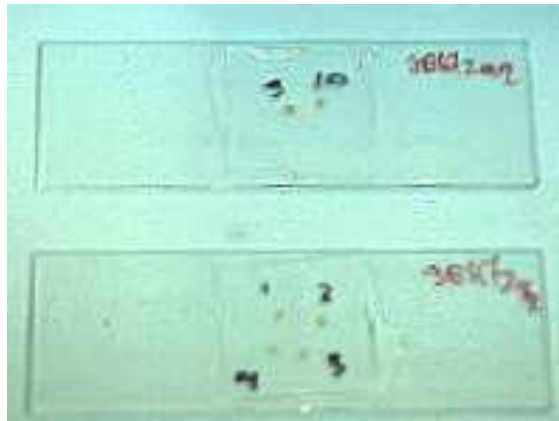
ΜΕΘΟΔΟΙ ΜΕΛΕΤΗΣ ΓΕΝΕΤΙΚΟΥ ΠΟΛΥΜΟΡΦΙΣΜΟΥ ΣΕ ΑΦΙΔΕΣ

Γενικά: Είναι αποδεκτό, πως η σωστή διάκριση ειδών αφίδων που αποτελούν σημαντικούς εχθρούς για κάποιες καλλιέργειες συμβάλλει στον αποτελεσματικό έλεγχό τους. Η περιγραφή, η ονομασία και η εξέταση της ταξινομικής θέσης ενός είδους εντόμου, το οποίο έχει ήδη περιγραφεί, είναι σχετικά εύκολη υπόθεση αν ταυτοποιήσουμε τον ξενιστή και το μέρος του φυτού στο οποίο το έντομο τρέφεται. Συχνά όμως, το φυτό ξενιστής δεν μπορεί να προσδιορισθεί ή η προέλευση των εντόμων είναι άγνωστη. Σε αυτές τις περιπτώσεις ο προσδιορισμός τους είναι περισσότερο δύσκολος και έτσι εφαρμόζονται κάποιες μέθοδοι που στηρίζονται στην παρατήρηση και μέτρηση των μορφολογικών χαρακτηριστικών τους.

ΣΩΜΑΤΟΜΕΤΡΙΑ :

Η σωστή διάκριση ειδών που αποτελούν σημαντικούς εχθρούς για τις καλλιέργειες συμβάλλει στον αποτελεσματικό έλεγχό τους. Στις μέρες μας, έχουν επινοηθεί πολυάριθμες τεχνικές για τον ακριβή χαρακτηρισμό και τον ουσιώδη προσδιορισμό διάφορων σημαντικών εχθρών των καλλιεργειών. Όμως, οι περισσότερες από αυτές απαιτούν τη χρήση ειδικών μεθόδων για τη διατήρηση και το χειρισμό των δειγμάτων, πράγμα που πολλές φορές είναι δύσκολο να πραγματοποιηθεί. Η εξωτερική μορφολογία είναι, ίσως, το βασικότερο κριτήριο προκειμένου να αποφανθεί κανείς αν υπάρχουν επαρκείς διαφορές μεταξύ των ειδών. Όμως, η μέθοδος παρατήρησης της εξωτερικής μορφολογίας (σχήμα, υφή, χρώμα του σώματος, σχέδια που πιθανόν να υπάρχουν κ.α.) του εντόμου δεν είναι εύχρηστη για τα μικρού μεγέθους έντομα όπως π.χ. οι αφίδες. Επιπλέον, η μέθοδος αυτή δεν δύναται να εντοπίσει τις διαφορές ανάμεσα σε είδη που μοιάζουν αρκετά μεταξύ τους ή σε άτομα του ίδιου είδους. Για τους παραπάνω λόγους, χρησιμοποιείται ευρέως η τεχνική της σωματομετρίας.

Η σωματομετρία, ως τεχνική, περιλαμβάνει τη μέτρηση ορισμένων μορφολογικών χαρακτηριστικών του εντόμου και κατόπιν τη στατιστική ανάλυση των τιμών που προκύπτουν μετά τη μέτρηση. Αυτό προϋποθέτει τη δημιουργία μόνιμων παρασκευασμάτων (slides) (εικόνα 2) με το προς εξέταση έντομο, ενώ η μέτρηση των χαρακτηριστικών γίνεται σε μικροσκόπιο αντίθεσης φάσης στο



Εικόνα 2. Μόνιμα παρασκευάσματα (slides) αφίδων για μέτρηση μορφολογικών χαρακτηριστικών.

οποίο υπάρχει μικρομετρική κλίμακα. Όσον αφορά τις αφίδες, ορισμένα από τα μορφολογικά χαρακτηριστικά που εξετάζονται συνήθως είναι: το μήκος κάποιου άρθρου της κεραίας π.χ. του 3^{ου} (ant III), το μήκος του βασικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας (base VI), το μήκος του τελικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας (pt), το μήκος του τελευταίου άρθρου του ρύγχους (urs), το μήκος του μηρού (hf), το μήκος της κνήμης (ht), το μήκος του δεύτερου ταρσομερούς (ht₂), το μήκος των σιφωνίων (ls), το μέγιστο πλάτος των σιφωνίων (mws), το μήκος της ουράς (lc) (Pharco, 1987).

Βασικός στόχος της σωματομετρίας είναι να εντοπίσει την παραλλακτικότητα στα μορφολογικά χαρακτηριστικά ανάμεσα στα άτομα ενός δείγματος. Η ύπαρξη παραλλακτικότητας συμβάλλει στο διαχωρισμό και προσδιορισμό των διαφορετικών ειδών που πιθανόν να υπάρχουν στο συγκεκριμένο δείγμα ή την τοποθέτηση των ατόμων του δείγματος σε ομάδες με διαφορετικά χαρακτηριστικά.

Οι μέθοδοι στατιστικής ανάλυσης που χρησιμοποιούνται σήμερα είναι πολύπλοκες ή σχετικά απλές. Η πιο απλή περιλαμβάνει τον προσδιορισμό απλών στατιστικών παραμέτρων, όπως μέσοι όροι και τυπικά σφάλματα. Οι πιο σύγχρονες μέθοδοι που χρησιμοποιούνται σε μορφομετρικές μελέτες είναι: α) Η μέθοδος της Ανάλυσης Κανονικών Μεταβλητών (Canonical Variates Analysis,

CVA) (Blackman 1987, Lazzari & Voegtlin 1993, Blackman & Spence 1994). β) Η μέθοδος της Ανάλυσης Κύριων Συνιστωσών (Principal Component Analysis, PCA). γ) Η μέθοδος της Διαφοροποιούσας Ανάλυσης (Discriminant Analysis). δ) Η μέθοδος "μη παραμετρικά δέντρα ταξινόμησης". (Zintzaras *et al.* 1994).

Η μέθοδος Διαφοροποιούσας Ανάλυσης (Discriminal Analysis) με τη χρήση των γραμμικών εξισώσεων του Fisher τοποθετεί μια ατομική αφίδα σε μια ομάδα με βάση τις μεταβλητές που μετρήθηκαν στη συγκεκριμένη ατομική αφίδα, έτσι ώστε η συνάρτηση πυκνότητας να μεγιστοποιηθεί (Krzpanowski 1990). Η ανάλυση κανονικών μεταβλητών (CVA) παρέχει απεικόνιση σε δυο ή τρεις διαστάσεις των παρθενογενετικών σειρών των αφίδων με βάση τα μορφολογικά χαρακτηριστικά τους (μεταβλητές). Η συγκεκριμένη μέθοδος εξετάζει διαχωρισμό ανάμεσα σε ένα σύνολο από ομάδες π.χ. αφίδων (Digby & Kempton 1994), που σχετίζεται με την παραλλακτικότητα εντός των ομάδων. Τελευταία προτάθηκε η εφαρμογή μιας καινούριας μεθόδου κατάταξης (Zintzaras *et al.* 1994) για την κατάταξη των αφίδων, η οποία ονομάζεται "μη παραμετρικά δέντρα ταξινόμησης". Έχει τη μορφή ενός δέντρου που διακλαδίζεται σε ενδιάμεσους και τελικούς κλάδους. Χρησιμοποιώντας τις μετρούμενες μεταβλητές για κάθε ατομική αφίδα, κάθε διαίρεση ενός κλάδου δημιουργεί υποκλάδους, που είναι καθαρότεροι από το μητρικό κλάδο. Αυτό σημαίνει ότι χρησιμοποιεί ως κριτήριο διαχωρισμού (splitting criterion) την αύξηση της καθαρότητας (purity), όταν ένας κλάδος διαχωρίζεται σε επιμέρους κλάδους και το μέγεθος του δέντρου ελέγχεται από μια οριακή, προκαθορισμένη τιμή του ποσοστού μη ταξινομημένων ατόμων (apparent misclassification rate, AMR) μετά από κάθε διαίρεση ενός κλάδου. Αυτή η προσέγγιση καθιστά την κατασκευή του δέντρου απλή και επομένως γρηγορότερη από την ελάττωση του μεγέθους της πολυπλοκότητας της συγκεκριμένης λειτουργίας (Breiman *et al.* 1984). Η μέθοδος έχει το πλεονέκτημα ότι επιτρέπει την οπτική έρευνα της κατασκευής των δεδομένων σε οποιοδήποτε στάδιο αύξησης του δέντρου.

Το 1987 ο Blackman πραγματοποίησε μορφομετρικές μελέτες σε ένα μεγάλο αριθμό δειγμάτων της αφίδας *M. persicae* που συλλέχθηκαν από διαφορετικούς ξενιστές από τέσσερις ηπείρους. Έδειξε ότι οι αφίδες του είδους *M. persicae* που τρέφονται στον καπνό, *Nicotiana tabacum* L. (Solanaceae), μπορούν να διαχωριστούν με τη χρήση της ανάλυσης πολλαπλών μεταβλητών και ότι αποτελούν διαφορετικό είδος. Οι αφίδες του καπνού παρουσιάζουν

μορφολογική διαφοροποίηση και διαχωρίζονται από εκείνες που προέρχονται από άλλα φυτά-ξενιστές, γιατί αντιπροσώπευουν μια διαφορετική ομάδα γενοτύπων προσαρμοσμένη σε συγκεκριμένο φυτό-ξενιστή (Field *et al.* 1994, Margaritopoulos *et al.* 1998). Οι Margaritopoulos *et al.* (2000), προκειμένου να καταλήξουν στο παραπάνω συμπέρασμα, χρησιμοποίησαν, εκτός από τη μέθοδο Ανάλυσης Κανονικών Μεταβλητών και τη μέθοδο "μη παραμετρικά δέντρα ταξινόμησης".

Πολλές φορές, προκειμένου να εξετασθούν οι σχέσεις ανάμεσα σε μια ομάδα συσχετιζόμενων μεταβλητών, είναι χρήσιμο να μετασχηματισθεί η αρχική ομάδα των μεταβλητών σε μια νέα ομάδα από μη συσχετιζόμενες μεταβλητές που ονομάζονται κύριες συνιστώσες. Αυτές οι νέες μεταβλητές είναι γραμμικοί συνδυασμοί των αρχικών μεταβλητών και κατατάσσονται με φθίνουσα σειρά σημαντικότητας έτσι ώστε, για παράδειγμα, η πρώτη κύρια συνιστώσα να υπολογίζει όσο το δυνατόν περισσότερη από την παραλλακτικότητα των αρχικών δεδομένων. Η τεχνική που εφαρμόζει την παραπάνω διαδικασία ονομάζεται Ανάλυση Κύριων Συνιστωσών (Principal Component Analysis, PCA). Ο αντικειμενικός σκοπός της είναι να δει αν ένας συγκεκριμένος αριθμός από τις πρώτες συνιστώσες υπολογίζει το μεγαλύτερο μέρος της παραλλακτικότητας των αρχικών δεδομένων.

Αναμφισβήτητα, οι προαναφερθείσες στατιστικές τεχνικές συμβάλλουν σημαντικά στη στατιστική επεξεργασία των αποτελεσμάτων της σωματομετρίας για την ανίχνευση μορφολογικής παραλλακτικότητας. Παραπάνω, έγινε μια σύντομη περιγραφή των χρησιμοποιούμενων στατιστικών μεθόδων για την ανάλυση των δεδομένων της σωματομετρίας. Άλλωστε, σκοπός της παρούσας εργασίας δεν είναι η εκτεταμένη περιγραφή των χρησιμοποιούμενων σε πειράματα σωματομετρίας στατιστικών τεχνικών, αλλά η έμφαση της χρησιμότητας και της αξίας τους σε πειράματα και μελέτες ενδοειδικής μορφολογικής παραλλακτικότητας.

Η τεχνική που περιγράφηκε μπορεί να χρησιμοποιηθεί για τη σύγκριση δειγμάτων αφίδων σε επίπεδο είδους ή σε ενδοειδικό επίπεδο. Είναι αξιόπιστη κι ανιχνεύει σε ικανοποιητικό χρονικό διάστημα την ύπαρξη γενετικού πολυμορφισμού. Είναι τεχνική υψηλής ευαισθησίας, απαιτεί καλά εξοπλισμένα εργαστήρια, ειδικευμένο προσωπικό και προσεκτικούς, λεπτούς χειρισμούς.

Η σωματομετρία, ως μέθοδος, μπορεί να βοηθήσει στο διαχωρισμό συγγενών ειδών και φυλών αφίδων και στην επίλυση ταξινομικών προβλημάτων. Η εφαρμογή της όμως παρουσιάζει περιορισμούς σχετικά με το διαχωρισμό σε επίπεδο ατόμου. Είναι λοιπόν σκόπιμο η σωματομετρία σε πληθυσμιακές μελέτες και μελέτες συστηματικής να συνοδεύεται από άλλες μεθόδους όπως π.χ. ανάλυση του DNA, ενζυμικές μελέτες, κατηγορία βιολογικού κύκλου κι επιλογή φυτού-ξενιστή. Αξίζει να σημειωθεί ότι δε χρησιμοποιείται αποκλειστικά και μόνο στις αφίδες αλλά και σε διάφορα άλλα έντομα και οργανισμούς.

ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΟΙ ΧΑΡΑΚΤΗΡΕΣ ΠΡΟΣΔΙΟΡΙΣΜΟΥ ΑΦΙΔΩΝ :

Σκληρητινοποίηση: Το σώμα ενός είδους μιας αφίδας μπορεί να είναι λιγότερο ή περισσότερο σκληρητινοποιημένο και οι σκληρίτες περισσότερο ή λιγότερο χρωματισμένοι. Ο βαθμός της σκληρητινοποίησης είναι μερικές φορές χαρακτήρας προσδιορισμού των ειδών, αλλά συνήθως είναι χαρακτήρας του γένους. Οι πτερωτές μορφές των ειδών των *Dysaphis* έχουν ένα κεντρικό κοιλιακό τμήμα στη ράχη, το οποίο απουσιάζει από τα πτερωτά των *Macrosiphum*. Αντίθετα, στο γένος *Aphis*, η σκληρητινοποίηση ποικίλει ανάμεσα στα είδη και δεν είναι σταθερή. Έτσι μπορεί να βρεθούν άτομα ενός πληθυσμού που ο αριθμός από τους σκληρίτες που διαθέτουν να ποικίλει.

Επιφάνεια της επιδερμίδας: Η επιφάνεια του σώματος ή τα εξαρτήματα που διαθέτουν μπορεί να είναι λεία, φολιδωτά, τραχεία, ακανθώδη, δικτυοειδή, κυψελοειδή κ.λ.π. Σε ένα άτομο υπάρχουν συνήθως πολλοί τύποι επιδερμικών επιφανειών. Πολλά από αυτά τα χαρακτηριστικά καθορίζουν συχνά τα είδη.

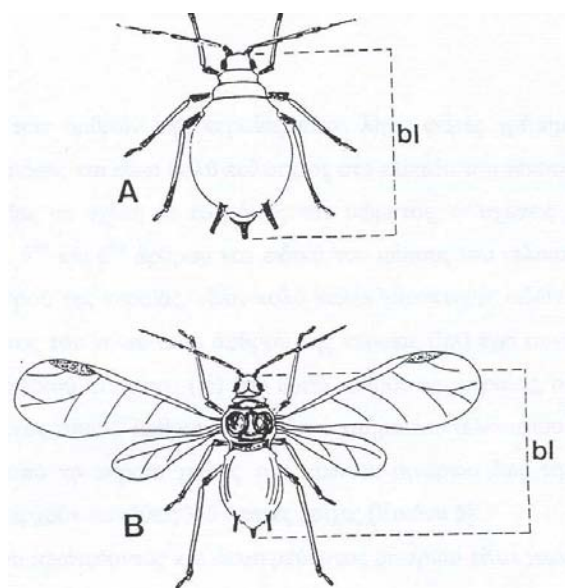
Παραγωγή κηρών: Μερικά είδη αφίδων παράγουν κηρούς και το είδος του κηρού που παράγεται μπορεί να βοηθήσει στον προσδιορισμό των ειδών. Σε κάποια είδη εντόμων ο κηρός εκκρίνεται από ειδικά όργανα που ποικίλουν σε τύπους και σχήματα. Αυτά τα όργανα-ελάσματα είναι κυρίως νωτιαία. Στην οικογένεια των Adelgidae τα τμήματα αυτά είναι κοιλιακά. Η κατανομή, ο αριθμός, ο τύπος και το σχήμα αυτών των οργάνων παραγωγής κηρών αποτελούν ταξινομικούς χαρακτήρες στο επίπεδο του είδους.

Τρίχες: Για τον προσδιορισμό των ειδών τα απόλυτα και σχετικά μήκη των τριχών, το σχήμα τους, ο τύπος της κορυφής, ο αριθμός και η θέση τους σε συγκεκριμένο όργανο ή σε τμήμα είναι σημαντικά χαρακτηριστικά.

Χρώμα ζωντανών αφίδων: Το χρώμα της αφίδας σε συνδυασμό με τη γνώση του φυτού ξενιστή, αποτελεί χρήσιμο υλικό για τον προκαταρκτικό προσδιορισμό του είδους. Το χρώμα της ζωντανής αφίδας είναι διαφορετικό με το της αφίδας που έχει πεθάνει.

Μήκος και σχήμα σώματος: Στο επίπεδο του είδους το μήκος του σώματος είναι συχνά χρήσιμος χαρακτήρας, ανεξάρτητα από τη μεγάλη διακύμανσή του ακόμα και μέσα σε έναν πληθυσμό. Το μήκος (bl) του σώματος μιας αφίδας μετριέται σε μόνιμο μικροσκοπικό παρασκεύασμα, συνήθως από το μπροστινό μέρος της κεφαλής ως το άκρο της ουράς (Εικόνα 2).

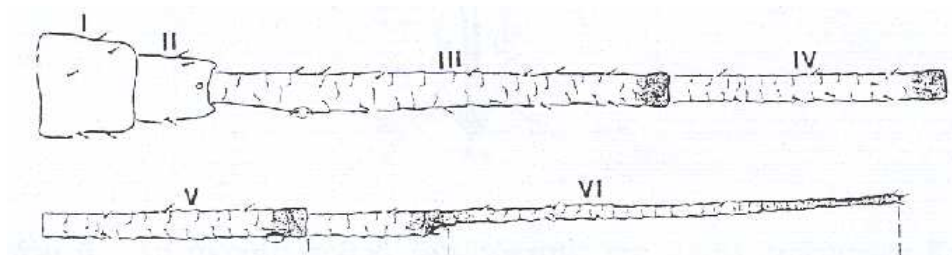
Το σχήμα του σώματος της αφίδας μπορεί ελάχιστες φορές να βοηθήσει στον προσδιορισμό. Χρησιμοποιείται συνήθως σε συνδυασμό με άλλα χαρακτηριστικά, όπως το χρώμα και το μήκος του σώματος.



Εικόνα 3. Ο τρόπος μέτρησης του μήκους του σώματος των αφίδων. (A) άπτερη μορφή (B) πτερωτή μορφή, bl: είναι το μήκος του σώματος της αφίδας.

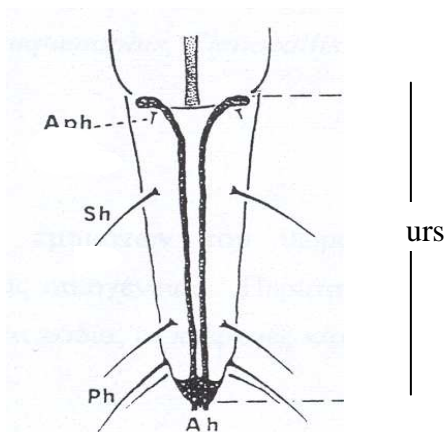
Κεραίες: Ο αριθμός των άρθρων της κεραίας είναι λίγες φορές χρήσιμος για τον προσδιορισμό των ειδών, απεναντίας είναι πολύτιμος στο επίπεδο του γένους. Το μήκος της κεραίας σε σχέση με το μήκος του σώματος, οι σχέσεις μεταξύ των μηκών του 3^{ου}, 4^{ου}, 5^{ου} και 6^{ου} άρθρου και ειδικά του μήκους του τελικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας, αποτελούν σημαντικούς

χαρακτήρες σε επίπεδο ειδών. Το τελικό τμήμα του τελευταίου άρθρου της κεραίας μετριέται από το ακραίο χείλος του πρώτου ριναρίου έως την άκρη του τμήματος, όπου υπάρχουν συνήθως 3-5 λεπτές τρίχες (Εικόνα 4).



Εικόνα 4. Τα διάφορα άρθρα κεραίας (I-VI) άπτερης μορφής του *Metopolophium dirhodum* Walker (Hemiptera:Aphididae).

Στοματικά μέρη: Στο επίπεδο του είδους οι χαρακτήρες του ρύγχους είναι ιδιαίτερα σημαντικές. Το μήκος, το μέρος του σώματος που εκτείνεται από την κορυφή του ρύγχους και οι χαρακτήρες του ακραίου τμήματος του ρύγχους είναι στοιχεία των στοματικών μορίων που συνήθως χρησιμοποιούνται για τον προσδιορισμό του είδους. Το μήκος του ακραίου τμήματος του ρύγχους (urs) θα πρέπει να μετριέται σε μικροσκοπικό παρασκεύασμα, ώστε να είναι βέβαιο ότι το ρύγχος έχει εκταθεί (Εικόνα 5).



Εικόνα 5. Το ακραίο άκρο του ρύγχους (urs) της *Aphis craccivora* Koch (Hemiptera:Aphididae).

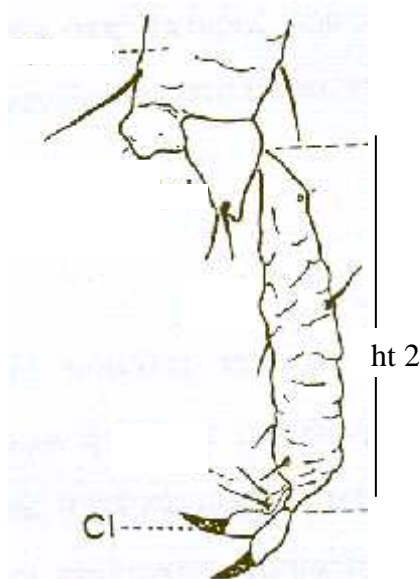
Φυμάτια κεφαλής: Η κεφαλή των αφίδων μπορεί να φέρει προεξοχές του εξωσκελετού, οι οποίες έχουν συνήθως σχήμα φυματίων. Τα δύο νωτιαία φυμάτια βρίσκονται κοντά στο πρόνωτο. Είναι μικρές θηλές, παρόμοιες με τα πλάγια μάτια των περωτών μορφών και βρίσκονται σε όλα τα είδη των γενών

Dysaphis και *Anuraphis* και σε κάποιους πληθυσμούς άλλων ειδών όπως του *Myzus dirhodum* και του *M. cerasi* Fabricius (Hemiptera:Aphididae).

Άλλα νωτιαία φυμάτια μπορεί να υπάρχουν στην κεφαλή της αφίδας και είναι συνήθως κωνικά ή πολυσχιδή, σε ένα ή τρία ζεύγη. Όταν η κεφαλή φέρει αυτού του τύπου τα φυμάτια, ο θώρακας και η κοιλία επίσης έχουν φυμάτια. Ο αριθμός των νωτιαίων φυματίων, είναι συνήθως χαρακτηριστικά του είδους και αποτελούν συχνά καλό χαρακτήρα για τον προσδιορισμό.

Θώρακας: Οι χαρακτήρες των τμημάτων του θώρακα είναι χρήσιμοι για τον προσδιορισμό στο επίπεδο της οικογένειας και όχι στο επίπεδο του είδους.

Πόδια: Τα πόδια μπορεί να ποικίλουν από πολύ χρωματισμένα έως ωχρά. Το μήκος και το πλάτος της κνήμης, ειδικά στο τρίτο ζεύγος έχουν συχνά ταξινομικό ενδιαφέρον. Οι ταρσοί είναι συχνά χρήσιμοι στον προσδιορισμό του είδους, ειδικά του πίσω ζεύγους ποδιών. Επίσης σημαντικός είναι και ο αριθμός των τριχών του 1^{ου} ταρσομερούς. Πάντως στις περισσότερες περιπτώσεις οι τρίχες και οι όνυχες του ταρσού έχουν ενδιαφέρον πάνω από το επίπεδο του είδους (Εικόνα 6).



Εικόνα 6. Η άκρη της κνήμης και ο ταρσός του πίσω ποδιού αφίδας. Διακρίνονται τα ht 2: μήκος του δεύτερου ταρσομερούς και Cl: όνυχας.

Πτέρυγες: Οι πτέρυγες περιλαμβάνουν χρήσιμους ταξινομικούς χαρακτήρες στον προσδιορισμό, αλλά όχι τόσο στο επίπεδο του είδους. Μερικά είδη μπορούν να αναγνωριστούν από τον χαρακτηριστικό χρωματισμό των πτερύγων τους, όπως το *Pentalonia nigronervosa* Coquerel

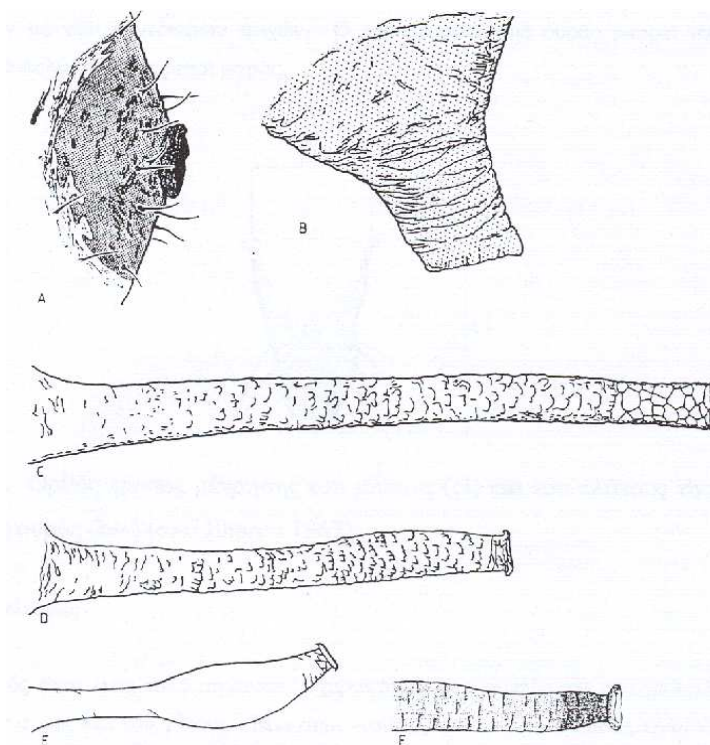
(Hemiptera:Aphididae), το *Idiopterus nephrolepidis* Davis (Hemiptera:Aphididae) και μερικά είδη του γένους *Paoliella*. Σε έναν αριθμό στενά συγγενικών ειδών μερικά έχουν πτέρυγες με πολύ παχιές νευρώσεις και άλλα με πολύ λεπτές όπως το *Aphis pomi* de Geer (Hemiptera:Aphididae) σε σύγκριση με το *Aphis spiraecola* Patch (Hemiptera:Aphididae) Το σχήμα και ο χρωματισμός του πτεροστίγματος είναι χαρακτηριστικά που θα πρέπει να ληφθούν υπόψη, συνήθως για τάξη πάνω από το είδος. Οι νευρώσεις μπορεί να είναι λιγότερο ή περισσότερο περιφερειακά μαυρισμένες και σε μερικά γένη αυτό το χαρακτηριστικό ποικίλει μεταξύ των ειδών.

Φυμάτια θώρακα και κοιλιάς: Τα φυμάτια ποικίλουν σε σχήμα και μήκος. Τα νωτιαία φυμάτια είναι μακρύτερα στις άπτερες μορφές. Τα κοιλιακά φυμάτια είναι σπάνια, αλλά περιστασιακά εμφανίζονται στις άπτερες μορφές.

Κοιλία: Το σχήμα της κοιλιάς ποικίλει και τα τμήματά της μπορεί να είναι πολύ ή λίγο διακριτά ή ακόμα και ενωμένα. Οι χαρακτήρες συγκεκριμένων κοιλιακών τμημάτων και εξαρτημάτων είναι πολύ σημαντικοί για την αναγνώριση των ειδών.

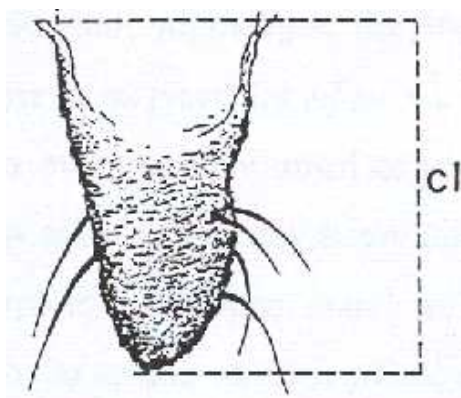
Σιφώνια: Η παρουσία ή απουσία των σιφώνιων δεν είναι τόσο χρήσιμος χαρακτήρας για την αναγνώριση σε οποιοδήποτε επίπεδο. Αν και τα σιφώνια απουσιάζουν στα Adelgidae και στα Phylloxeridae, εμφανίζονται σε πολλές άλλες οικογένειες, με λίγες εξαιρέσεις. Στα Aphididae τα σιφώνια ποικίλουν σε μήκος. Άλλα έχουν τη μορφή πόρου και άλλα είναι πολύ μακριά. Στα Lachnidae τα σιφώνια είναι υπό μορφή πόρου και σε μερικά Traminae δεν φαίνονται καθόλου. Στα Pemphigidae υπάρχουν πολλά είδη με σιφώνια σε μερικές γενιές και χωρίς αυτά σε άλλες γενιές.

Χρήσιμοι χαρακτήρες των σιφώνιων για την αναγνώριση του είδους μπορεί να αποδειχθούν το σχήμα, το μήκος, η παρουσία τριχών, το είδος του άκρου, ο διάκοσμος και η θέση πάνω στους κοιλιακούς τεργίτες. Στην εικόνα 7 παρατίθενται μερικοί τύποι σιφώνιων.



Εικόνα 7. Διαφορετικοί τύποι σιφωνίων διαφόρων ειδών αφίδων (Pharco 1966, 1967, 1985).

Ουρά: Οι χαρακτήρες της ουράς χρησιμοποιούνται για τον προσδιορισμό του επιπέδου της οικογένειας έως το επίπεδο του είδους. Συνήθως χρησιμοποιείται το μήκος (cl) της ουράς (Εικόνα 8). Ο αριθμός των τριχών στην ουρά, το μήκος αυτών των τριχών όπως και ο λόγος μεταξύ μακρύτερων και κοντύτερων τριχών είναι επίσης σημαντικά στοιχεία για το είδος.



Εικόνα 8. Ορθός τρόπος μέτρησης του μήκους της ουράς (cl) (Pharco 1967).

Εδρικός οπλισμός: Αποτελεί σημαντικό χαρακτήρα στο επίπεδο της οικογένειας και μερικές φορές και του γένους. Εξαίρεση αποτελεί το γένος

Geoica, όπου τα είδη μπορεί να διακριθούν από τις τρίχες του νωτιαίου εδρικού οπλισμού.

Γεννητικός οπλισμός: Δεν έχει μεγάλη διαγνωστική σημασία. Μπορεί να είναι χρωματισμένος ή ωχρός και διατηρεί ένα αριθμό τριχών.

Όπως προαναφέραμε, η μέθοδος της σωματομετρίας δίνει ικανοποιητικά αποτελέσματα στο διαχωρισμό συγγενών ειδών και φυλών αφίδων. Όμως δεν πρέπει να βασιζόμαστε μόνο σ' αυτή, διότι αφενός θέλει πολύ προσοχή για την αποφυγή λανθασμένων μετρήσεων, αφετέρου η εφαρμογή της για το διαχωρισμό σε επίπεδο ατόμου παρουσιάζει περιορισμούς.

Είναι σκόπιμο λοιπόν η σωματομετρία, σε πληθυσμιακές μελέτες, να συνοδεύεται και από άλλες πληροφορίες, όπως ο βιολογικός κύκλος του εντόμου και η εξειδίκευση του εντόμου ως προς τον ξενιστή. Επιπλέον, χρήσιμες πληροφορίες μπορούν να προσφέρουν μοριακές τεχνικές, όπως η ανάλυση των ενζύμων και του DNA, οι χρωμοσωμικές μελέτες (Blackman *et al.* 1977, Blackman 1980, Blackman & Eastop 1987, Blackman *et al.* 1992,) καθώς και τα πειράματα υβριδισμού. Παρακάτω παρουσιάζονται συνοπτικά κάποιες από τις χρησιμοποιούμενες μοριακές μεθόδους.

ΜΟΡΙΑΚΕΣ ΜΕΘΟΔΟΙ:

Τα τελευταία χρόνια χρησιμοποιούνται μοριακές τεχνικές που στηρίζονται στην ανάλυση του DNA προκειμένου να γίνει συστηματική κατάταξη των αφίδων. Με την ανάλυση του μιτοχονδριακού DNA μπορούν να διαφοροποιηθούν συγγενικά είδη (Footit & Bonen 1990), βιότυποι (Powers *et al.* 1989) και παρθενογενετικές σειρές του ίδιου είδους (Martinez *et al.* 1992), όπως επίσης και με το μικροδορυφορικό DNA (micro satellite DNA analysis) (Llewellyn *et al.* 1997).

Μία από τις χρησιμοποιούμενες μεθόδους είναι η μέθοδος RAPD-PCR (τυχαία πολλαπλασιαζόμενο πολυμορφικό DNA - Αλυσιδωτή Αντίδραση Πολυμεράσης). Ο αριθμός και το μέγεθος των πολλαπλασιαζόμενων τμημάτων DNA εξαρτάται από το μήκος και την αλληλουχία των βάσεων της απλής αλυσίδας συνθετικών ολιγονουκλεοτιδίων που χρησιμοποιούνται ως εκκινητές (RAPD-primers). Οι εκκινητές προσκολλώνται σε τυχαίες θέσεις στο γονιδίωμα κι ο πολυμορφισμός σ' αυτές τις θέσεις ανιχνεύεται στα παραγόμενα προϊόντα με την παρουσία ή απουσία ενός ή περισσότερων τμημάτων. Με τη μέθοδο RAPD-PCR μελετάται η παραλλακτικότητα του γενώματος χωρίς να είναι γνωστή η αλληλουχία του DNA (Hardys *et al.* 1992).

Μια άλλη εφαρμοζόμενη τεχνική είναι η μέθοδος RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism). Η ανάλυση RFLP παρέχει τη δυνατότητα διάκρισης δειγμάτων σε επίπεδο είδους ή σε επίπεδο κλώνου. Το εξαγόμενο από την αφίδα πυρηνικό DNA ή μιτοχονδριακό DNA (mtDNA) τεμαχίζεται χρησιμοποιώντας ένζυμα περιορισμού. Τα τμήματα περιορισμού που προκύπτουν διαχωρίζονται σύμφωνα με το μέγεθός τους με ηλεκτροφόρηση. Σε κάποιες περιπτώσεις αποκαλύπτονται διαγνωστικοί πολυμορφισμοί, καθώς υπάρχουν ορατά ευδιάκριτα τεμάχια DNA. Στις περισσότερες περιπτώσεις, τα προϊόντα της πέψης φαίνονται σαν μια ζώνη που αποτελείται από τεμάχια DNA κάποιου μεγέθους. Το μιτοχονδριακό DNA (mt DNA) και το ριβοσωμικό DNA (r DNA), περιέχουν διατηρημένες περιοχές, αλλά είναι πολύ μεγαλύτερο (περίπου 20-170 kb) σε σχέση με τις ζώνες του πυρηνικού DNA και παρουσιάζουν εκτεταμένες περιοχές μεταβλητής διαδοχής – αλληλουχίας. Η πέψη του mt DNA με ενδονουκλεάσες συνήθως έχει ως αποτέλεσμα τη δημιουργία σχετικά μεγάλου αριθμού τεμαχίων (10-25). Το μέγεθος του μιτοχονδριακού γενώματος και ο

συνδυασμός διατηρημένων και μεταβλητών περιοχών συχνά το καθιστά χρήσιμο για την εκτίμηση της παραλλακτικότητας ανάμεσα σε δύο είδη. Αναλύοντας τα αποτελέσματα της RFLP, είναι απαραίτητο να γίνουν οπτικές συγκρίσεις των παραγόμενων τμημάτων για να επιβεβαιωθεί η ταυτότητα των ειδών. Όπου γίνονται πολλαπλές συγκρίσεις είναι απαραίτητο να χρησιμοποιηθούν υπολογιστικά προγράμματα.

Τέλος, γίνεται σε αρκετές περιπτώσεις και ανάλυση της αλληλουχίας του DNA. Το ριβοσωμικό DNA (r DNA) κατευθύνει τη σύνθεση του ριβοσωμικού RNA (r RNA) και βρίσκεται σε ένα ή περισσότερα χρωμοσώματα σαν μακριές συνήθως στο άκρο των χρωμοσωμάτων, η μία πίσω από την άλλη, επαναλαμβανόμενες γονιδιακές μονάδες. Οι τρεις μεγαλύτερες r RNA γονιδιακές μονάδες διαχωρίζονται από αντιγραφόμενες ή μη αντιγραφόμενες περιοχές [internal transcribed spacer (ITS 1 και 2) και intergenic spacer (IGS)]. Τα ριβοσωμικά RNA διατηρούνται λειτουργικά και εξελικτικά. Τα συναντάμε παγκοσμίως στους ζώντες οργανισμούς σε πολλαπλά αντίγραφα και γι' αυτό αποτελούν ένα δυναμικό ταξινομικό δείκτη. Τα πολλαπλά αντίγραφα της επαναλαμβανόμενης μονάδας φαίνονται να εξελίσσονται στον ίδιο βαθμό οπότε συμπεριφέρονται ως απλό γονιδιακό αντίγραφο. Τα καλώς διατηρημένα rRNA γονίδια εξελίσσονται αργά και μπορούν να χρησιμοποιηθούν για φυλογενετικές μελέτες σε επίπεδο κλάσης (Forster *et al.* 1990). Η απόκλιση στην αλληλουχία είναι υψηλή εντός των ITS και μπορεί να χρησιμοποιηθεί για το διαχωρισμό ειδών.

Όλες οι προαναφερθείσες τεχνικές είναι γρήγορες, αξιόπιστες και ανιχνεύουν την ύπαρξη γενετικού πολυμορφισμού. Σε πολλές περιπτώσεις οι μοριακές τεχνικές που στηρίζονται στην ανάλυση του DNA μπορούν να διαφοροποιήσουν είδη τα οποία δεν μπορούν να διαχωριστούν με άλλο τρόπο. Παρόλα αυτά, οι συγκεκριμένες τεχνικές είναι υψηλής ευαισθησίας, απαιτούν καλά εξοπλισμένα εργαστήρια, εξειδικευμένο προσωπικό αλλά και υψηλό κόστος.

Το σύμπλοκο είδος *Hyalopterus pruni* (Geoffroy)

Ταξινόμική θέση: Το σύμπλοκο είδος *Hyalopterus pruni* (Geoffroy), ανήκει στο Ζωικό Βασίλειο, στην κλάση: Insecta ή Exaropa (σύμφωνα με πρόσφατη ταξινόμηση), υποκλάση: Εξωπτερυγωτά, τάξη: Homoptera, υπερικογένεια: Aphidoidea, και στην οικογένεια Aphididae. Το γένος *Hyalopterus* (Koch), αποτελείται από απροσδιόριστο αριθμό ειδών. Το *Hyalopterus pruni* (Geoffroy), και το *Hyalopterus amygdali* (Blanchard) είναι τα πιο σημαντικά με το δεύτερο να αποτελείται, μάλλον, από δύο συγγενικά είδη (Spampinato *et al.* 1988).

Περιγραφή: Το άπτερο ενήλικο παρθενογενετικό θηλυκό του συμπλόκου είδους *H. pruni*, έχει μήκος 1,5-2,6 mm, (Blackman & Eastop 2000), σχήμα ωσειδές, χρώμα θαμπό πράσινο και σώμα καλυμμένο με μια αλευρώδους όψης, κηρώδης ουσία. Κατά μήκος του σώματός του, στη ραχιαία πλευρά της κοιλιάς, υπάρχουν τρεις λωρίδες από βαθύ πράσινο χρώμα. Οι οφθαλμοί είναι χρώματος καφέ κόκκινου. Η κεραία αποτελείται από 6 τμήματα, έχει μήκος 0,5-0,75 φορές το μήκος του σώματός του. Το τελικό τμήμα του τελευταίου άρθρου της κεραίας (pt), έχει τριπλάσιο μήκος από το βασικό τμήμα του (base VI). Η ουρίτσα έχει κωνικό σχήμα και μήκος 1,5-3 φορές από αυτό των σιφώνιων. Τα σιφώνια έχουν μήκος περίπου διπλάσιο απ' το πλάτος τους. Τα πτερωτά ενήλικα έχουν σκοτεινού χρώματος θώρακα και εγκάρσια κύματα στη κοιλιά. Τα πτερωτά άτομα έχουν περίπου το ίδιο μήκος, χρώμα και σημεία με αλευρώδης κηρώδεις ουσίες στο πάνω μέρος της κοιλιάς, με τα άπτερα.



Εικόνα 9. Αποικίες του σύμπλοκου είδους *H. pruni*. Αριστερά διακρίνονται άπτερα ενήλικα και νύμφες ενώ δεξιά φαίνεται η πτερωτή μορφή.

Ξενιστές: Το σύμπλοκο είδος *H. pruni* (Geoffroy) είναι ολιγοοφάγο, ετερόοικο και έχει ως πρωτεύοντες ξενιστές : την βερικοκιά (*Prunus armeniaca*), τη δαμασκηνιά (*P. domestica*), την κορομηλιά (*P. cerasifera*), την καλλωπιστική δαμασκηνιά (*P. pissardi*), την τσαπουρνιά (*P. spinosa*), (όσον αφορά το *H. pruni sensu stricto*), την αμυγδαλιά (*P. dulcis*) και την ροδακινιά (*P. persica*), (όσον αφορά το *H. amygdali sensu lato*). Οι δευτερεύοντες ξενιστές είναι κοινοί για το σύμπλοκο είδος και είναι κυρίως τα νεροκάλαμα (*Phragmites spp.*) και άλλα είδη των γενών *Arundo* και *Typha*.

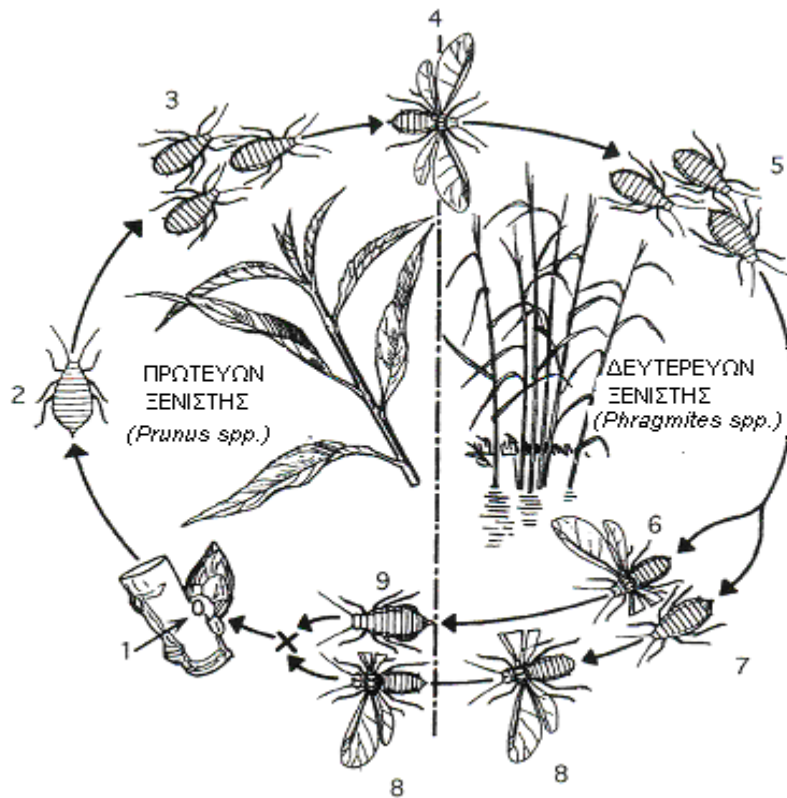


Εικόνα 10. Αποικία του σύμπλοκου είδους *H. pruni* στην κάτω επιφάνεια φύλλου ροδακινιάς

Γεωγραφική εξάπλωση: Το σύμπλοκο είδος *H. pruni* (Geoffroy) είναι κοσμοπολίτικο, αλλά μπορεί να έχει γεωγραφικές φυλές ή υποείδη π.χ. Ν.Α.Ασία (Eastop 1966). Το *H. amygdali sensu lato* βρέθηκε στην Ευρώπη, στη Μεσόγειο, στη Μέση Ανατολή, Κεντρική Ασία, Πακιστάν και στην Κίνα.

Βιολογία: Το σύμπλοκο είδος *H. pruni* (Geoffroy) έχει πολλές γενεές το έτος. Είναι ετερόοικο ολοκυκλικό. Διαχειμάζει ως λίγα χειμερινά αβγά στο κορμό και στους βραχίονες των πρωτευόντων ξενιστών και εκκολάπτονται περί τα μέσα Απριλίου. Προκύπτουν άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, τα λεγόμενα θεμελιωτικά. Ακολουθούν 2-3 παρθενογενετικές γενεές στον κύριο ξενιστή (στο κάτω μέρος του φύλλων) και από την 3^η γενιά και μετά, πτερωτά άτομα μεταναστεύουν στους δευτερεύοντες ξενιστές, τα καλάμια (κυρίως *Phragmites spp.*, όπου βρίσκονται κυρίως στο πάνω μέρος των φύλλων). Οι πληθυσμοί του εντόμου αυξάνουν στον πρωτεύοντα ξενιστή ως τον Ιούλιο και έχουμε το μέγιστο

της μετανάστευσης μεταξύ αρχές Ιουλίου και αρχές Αυγούστου. Το φθινόπωρο καθώς η διάρκεια της ημέρας μειώνεται, παράγονται στους δευτερεύοντες ξενιστές θηλυτόκα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά (gynoparae) και πτερωτά αρσενικά που θα μεταναστεύσουν στον κύριο ξενιστή, σε μικρότερη όμως κλίμακα σε σχέση με το καλοκαίρι. Εκεί τα θηλυτόκα θα γεννήσουν τα έμφυλα θηλυκά (ονίparae), που εναποθέτουν τα χειμερινά ωά, μετά από σύζευξη με τα αρσενικά. Ο χρωμοσωμικός αριθμός του είδους είναι $2n=10$ και για τα δυο είδη (Blackman & Eastop 2000).

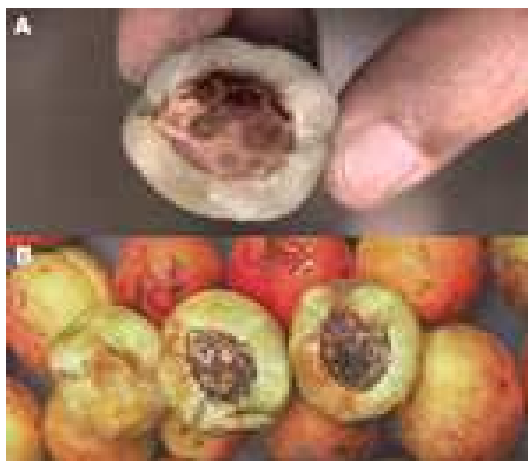


Εικόνα 11. Βιολογικός κύκλος του συμπλόκου είδους *H. pruni*.

1 : διαχειμάζων γονομοποιημένο αβγό, **2 :** θεμελιωτικό: παρθενογενετικό άπτερο ζωοτόκο θηλυκό, **3 :** παρθενογενετικό άπτερο ζωοτόκο θηλυκό, **4 :** παρθενογενετικό μεταναστευτικό ζωοτόκο θηλυκό, **5 :** παρθενογενετικό άπτερο ζωοτόκο θηλυκό, **6:** gynopara: θηλυτόκο πτερωτό παρθενογενετικό θηλυκό, **7 :** παρθενογενετικό άπτερο θηλυκό, **8 :** πτερωτό αρσενικό, **9 :** άπτερο ζωοτόκο θηλυκό (από Zangheri & Masutti 1983).

Ζημιές: Προσβάλλει κατά προτίμηση τις κορυφές τρυφερών βλαστών και φύλλων, χωρίς να προκαλεί συστροφή των φύλλων. Επίσης τα μελιτώδη απεκκρίματά του ρυπαίνουν τα υποκείμενα φύλλα δημιουργώντας πάνω τους ένα

στρώμα από καπνιά που μπορεί να μειώσει την φωτοσυνθετική τους ικανότητα. Εκτός από την άμεση ζημιά, της μείωσης της ανάπτυξης των φυτών, θεωρείται και φορέας του μη έμμονου ιού PPV, δηλαδή της σάρκας των πυρηνοκάρπων, (Minoiu 1973, Elibuyuk 2003). Είναι επίσης ικανό να μεταφέρει τον έμμοιο ιό MRLV. Οι Chan *et al.* (1991) αναφέρουν ότι το είδος *H. pruni* (Geoffroy) μετέδωσε 7 ιούς (μαζί με τον PPV) ενώ το *H. amygdali* κανένα.



Εικόνα 12. Χαρακτηριστικό σύμπτωμα του PPV στο κουκούτσι των πυρηνοκάρπων.

ΕΙΔΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Πιστεύεται, ότι πολλά έντομα ανήκουν σε σύμπλοκα συγγενικών ειδών (complexes of sibling species) ή σε υπερείδη, που αποτελούνται από πολλά ημείδη (semispecies) όταν η διαδικασία δημιουργίας νέου είδους βρίσκεται σε εξέλιξη (Blackman 1995).

Λόγω της μεγάλης επικάλυψης, γενικά, των μορφολογικών χαρακτηριστικών των διαφόρων ατόμων των “συμπλόκων” των συγγενικών ειδών, υπάρχει μια δυσκολία στην προσπάθεια να γίνουν κάποιοι σημαντικοί συσχετισμοί μεταξύ της μορφολογίας των ατόμων και των φυτών-ξενιστών.

Μεταξύ των αφίδων υπάρχουν πολλές οικολογικές φυλές, που σχετίζονται με τις διαφορές με τα φυτά ξενιστές τους (Blackman & Eastop 1984). Οι φυλές αυτές θεωρούνται οι καλύτεροι υποψήφιοι για συμπατρική δημιουργία ειδών (π.χ. Bush 1969, 1975, 1994 και Tauber & Tauber 1989). Οι αφίδες του γένους *Hyalopterus* Koch αποτελούν μια τέτοια περίπτωση με τους διάφορους πρωτεύοντες και δευτερεύοντες ξενιστές τους.

Δύο είδη έχουν περιγραφεί στο γένος *Hyalopterus*: το *H. pruni* (Geoffroy), και το *H. amygdali* (Blanchard). Το πρώτο έχει ως πρωτεύοντες ξενιστές τη βερικοκιά (*Prunus armeniaca*), τη δαμασκηλιά (*P. domestica*), την κορομηλιά (*P. cerasifera*), την καλλωπιστική δαμασκηλιά (*P. pissardi*), την τσαπουρνιά (*P. spinosa*), και το δεύτερο την αμυγδαλιά (*P. amygdalus*) και τη ροδακινιά (*P. persica*). Οι δευτερεύοντες ξενιστές είναι κοινοί για το σύμπλοκο είδος και είναι κυρίως τα νεροκάλαμα (*Phragmites spp.*) και άλλα είδη των γενών *Arundo* και *Typha*.

Τα δύο είδη δεν διαφέρουν πολύ μορφολογικά (Basky & Szalay-Marszo 1987) και ο διαχωρισμός τους είναι αμφιλεγόμενος (Stroyan 1984). Αρχικά αποτελέσματα που αφορούν την παραλλακτικότητα αλλοζύμων σε πληθυσμούς του γένους *Hyalopterus* από την Ιταλία, έδειξαν ότι το *H. pruni* είναι γενετικά ευδιάκριτο ενώ το *H. amygdali* αρκετά ετερογενές (Spampinato *et al.* 1988). Η ετερογένεια αυτή του *H. amygdali*, η αναπαραγωγική απομόνωση των πληθυσμών του που έχουν ως πρωτεύον ξενιστή την αμυγδαλιά, απ’ αυτούς που έχουν τη ροδακινιά, και η σπάνια ύπαρξη F₁ υβριδίων μεταξύ τους, οδήγησαν στο συμπέρασμα ότι υπάρχουν δυο ευδιάκριτα τάξα (*H. amygdali* A και

H. amygdali B) μέσα στο *Hyalopterus amygdali sensu lato* (Mosco *et al.* 1997).
Συνολικά 3 τάξα δηλαδή για το σύμπλοκο είδος της αφίδας *H. pruni*.

Σκοπός λοιπόν της εργασίας είναι να διερευνήσουμε, μετρώντας μορφολογικούς χαρακτήρες, ποιά είναι η έκταση της μορφολογικής παραλλακτικότητας ανάμεσα σε δείγματα του συμπλόκου είδους *H. pruni*, που προέρχονται από τους προαναφερθέντες ξενιστές και τα οποία συλλέχθηκαν από την ευρύτερη περιοχή της περιφέρειας Θεσσαλίας αλλά και λίγα από την Κρήτη και τη Μακεδονία.

ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

Τα δείγματα των αφίδων συλλέχθηκαν από Απρίλιο ως Ιούλιο του 2005, από διάφορες περιοχές της Ελλάδας (Σταγιάδες, Καλαμπάκα, Άγιοι Απόστολοι, Ζάρκο του νομού Τρικάλων, Πλατανίδια, Λεχώνια, Άγιος Λαυρέντιος, Άγιος Βλάσιος, Βόλος του νομού Μαγνησίας, Χανιά, Ηράκλειο αλλά και Μελίκη του νομού Ημαθίας). Οι ξενιστές από τους οποίους συλλέχθηκαν τα δείγματα είναι η βερικοκιά, η κορομηλιά, η δαμασκηλιά, η τσαπουρνιά, η αμυδαλιά και η ροδακινιά. Μελετήθηκαν κατά τη χρονική περίοδο Απρίλιος 2005 - Δεκέμβριος 2005 στο εργαστήριο Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας στο Βόλο.

Τα δείγματα συλλέχθηκαν από οπωρώνες των 10 έως και 200 δένδρων ή και από μεμονωμένα δένδρα και θάμνους κάθε περιοχής. Κάθε δείγμα, που αποτελούνταν από ένα κλαδάκι με 3-4 συνεχόμενα φύλλα προσβεβλημένα από αφίδες, συλλεγόταν από ένα δένδρο ή θάμνο, αναλόγως του προς εξέταση ξενιστή. Το καθένα από όλα τα παραπάνω δείγματα, τοποθετούνταν σε πλαστικό σακουλάκι που περιείχε τεμάχιο απορροφητικού χαρτιού. Η μεταφορά τους στο εργαστήριο έγινε σε σχετικά χαμηλή θερμοκρασία με φορητά αδιαφανή ψυγεία που περιείχαν παγοκύστες.

Έγιναν προσπάθειες για εκτροφή κλώνων του εντόμου σε ελεγχόμενες σταθερές συνθήκες θερμοκρασίας, φωτοπεριόδου, σε διάφορους ξενιστές του, (αμυδαλιά, ροδακινιά, βερικοκιά, κορομηλιά, δαμασκηλιά και τσαπουρνιά) αλλά απέτυχαν. Έτσι το πείραμα περιορίστηκε στις μορφολογικές μελέτες των δειγμάτων που συλλέχθηκαν από το ύπαιθρο.

Η σωματομετρία πραγματοποιήθηκε σε περίπου 10 ενήλικα, άπτερα, παρθενογενετικά θηλυκά από κάθε δείγμα τα οποία διατηρήθηκαν σε πλαστικούς σωλήνες φυγοκέντρισης με διάλυμα 1:3 γαλακτικού οξέος (75% w/w) και αιθυλικής αλκοόλης (95%) έως ότου γίνουν μόνιμα παρασκευάσματα. Τα μόνιμα παρασκευάσματα έγιναν με τη μέθοδο των Blackman & Eastop (2000).

Η μέθοδος έχει ως εξής : οι αφίδες παραμένουν για 45 λεπτά σε υδατόλουτρο στους 80°C μέσα σε γυάλινο δοκιμαστικό σωλήνα με το υγρό διατήρησης. Στη συνέχεια, αφαιρείται το υγρό διατήρησης από το δοκιμαστικό σωλήνα και προστίθεται διάλυμα αιθυλικής αλκοόλης (95%), ενώ ο σωλήνας

τοποθετείται για τρία λεπτά σε σκεύος με νερό που βράζει. Κατόπιν αφαιρείται το διάλυμα αλκοόλης και τοποθετείται διάλυμα καυστικού καλίου (10%) και ο σωλήνας επανατοποθετείται στο νερό που βράζει για τρία λεπτά. Έπειτα γίνονται τρία πλυσίματα με απεσταγμένο νερό συνολικής διάρκειας 15 λεπτών. Τέλος, στο δοκιμαστικό σωλήνα τοποθετείται άνυδρο οξικό οξύ για οκτώ λεπτά και κατόπιν γαρυφαλέλαιο για τουλάχιστον μισή ώρα. Για το παρασκεύασμα, τοποθετούνται περίπου τέσσερις αφίδες πάνω σε αντικειμενοφόρο πλάκα σε 1-2 σταγόνες Entellan (οίκου MERCK, Γερμανίας) και σκεπάζονται προσεχτικά με καλυπτρίδα. Τα παρασκευάσματα παραμένουν για 3-4 εβδομάδες σε θερμαινόμενο κλίβανο στους 37°C.

Συνολικά σωματομετρήθηκαν 74 δείγματα που ισοδυναμούν συνολικά με 760 άτομα. Η γεωγραφική κατανομή των δειγμάτων σε σχέση με το είδος του ξενιστή απ' όπου συλλέχθηκαν φαίνεται στον Πίνακα 1. Η συλλογή των δειγμάτων των αφίδων από τους ξενιστές που ανήκουν στο γένος *Prunus* έγινε από μέσα Απρίλη έως αρχές Ιουλίου.

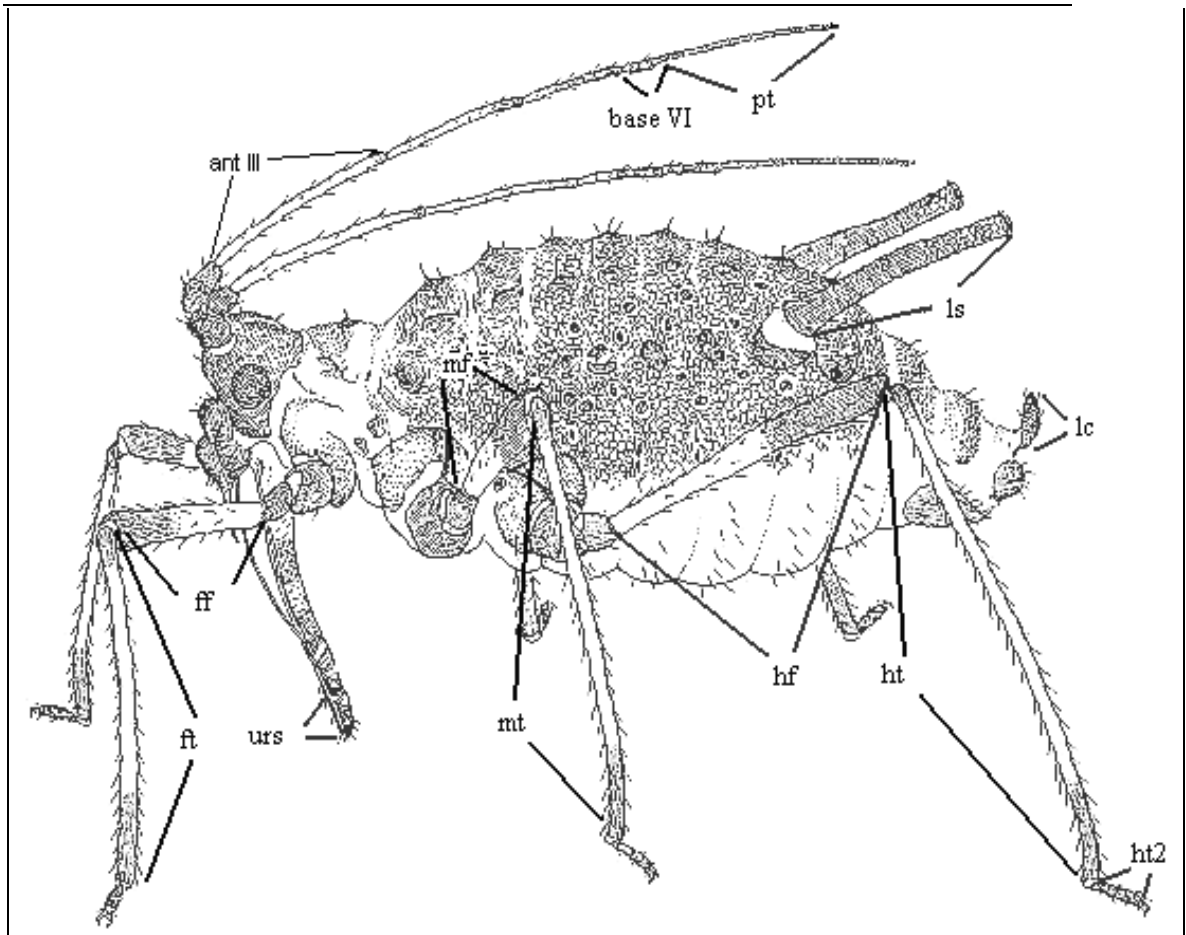
Χαρακτηριστική ήταν η αδυναμία εύρεσης δειγμάτων αφίδων από τη δαμασκηλιά (*P. domestica*), καθώς το μοναδικό δείγμα που συλλέχθηκε ανήκε σε προσβεβλημένο κλαδί της δαμασκηλιάς, το οποίο ήταν σε στενή επαφή με πολύ προσβεβλημένα κλαδιά γειτονικής κορομηλιάς (*P. cerasifera*). Με βάση αυτό και με τα δεδομένα που προέκυψαν από την ανάλυση παρακάτω, όπου δεν διαφοροποίησαν το δείγμα της δαμασκηλιάς απ' αυτούς της κορομηλιάς, θεωρήθηκε πολλές φορές, κατά τις αναλύσεις, ότι το δείγμα αυτό ανήκε στα δείγματα που συλλέχθηκαν από την κορομηλιά.

Δε βρέθηκαν δείγματα του εντόμου από την καλλωπιστική δαμασκηλιά και τους δευτερεύοντες ξενιστές του.

Πίνακας 1. Γεωγραφική κατανομή των δειγμάτων σε σχέση με το είδος ξενιστή τους. Όπου N είναι ο αριθμός των δειγμάτων που συλλέχθηκαν από την αντίστοιχη περιοχή στην οποία αναφέρονται και n είναι ο αριθμός των ατομικών αφίδων που σωματομετρήθηκαν.

ΞΕΝΙΣΤΗΣ	ΠΕΡΙΟΧΗ	N	n	Ημερομηνία συλλογής	Τάξο κατά Mosco et al. (1997)
<i>P. armeniaca</i>	ΒΟΛΟΣ	4	42	15/5/2005	<i>H. pruni</i>
<i>P. armeniaca</i>	Άγιοι Απόστολοι (Ν. Τρικάλων)	3	28	11,12,16/5/2005	<i>H. pruni</i>
<i>P. armeniaca</i>	Μελίκη (Ν. Ημαθίας)	4	41	13/5/2005	<i>H. pruni</i>
<i>P. armeniaca</i>	Πλατανίδια (Ν. Μαγνησίας)	4	41	31/5/2005	<i>H. pruni</i>
<i>P. dulcis</i>	Ζάρκο (Ν. Τρικάλων)	8	79	21/4/2005	<i>H. amygdali A</i>
<i>P. dulcis</i>	Άγιος Βλάσιος (Ν. Μαγνησίας)	1	11	9/5/2005	<i>H. amygdali A</i>
<i>P. dulcis</i>	ΒΟΛΟΣ	6	63	10/5/2005	<i>H. amygdali A</i>
<i>P. dulcis</i>	Άγιοι Απόστολοι (Ν. Τρικάλων)	1	11	3/6/2005	<i>H. amygdali A</i>
<i>P. dulcis</i>	Μελίκη (Ν. Ημαθίας)	1	12	15/5/2005	<i>H. amygdali A</i>
<i>P. dulcis</i>	Καλαμπάκα (Ν. Τρικάλων)	1	11	6/6/2005	<i>H. amygdali A</i>
<i>P. persica</i>	ΒΟΛΟΣ	2	18	10/5/2005	<i>H. amygdali B</i>
<i>P. persica</i>	Λεχώνια (Ν. Μαγνησίας)	12	134	12,13/2005	<i>H. amygdali B</i>
<i>P. persica</i>	Άγιος Βλάσιος (Ν. Μαγνησίας)	1	11	12/5/2005	<i>H. amygdali B</i>
<i>P. persica</i>	ΗΡΑΚΛΕΙΟ	3	21	10/5/2005	<i>H. amygdali B</i>
<i>P. persica</i>	ΧΑΝΙΑ	1	11	10/5/2005	<i>H. amygdali B</i>
<i>P. cerasifera</i>	Άγιοι Απόστολοι (Ν. Τρικάλων)	11	111	25/4/2005 και 4,11,15/5 /2005 και 3/6/2005	<i>H. pruni</i>
<i>P. cerasifera</i>	ΒΟΛΟΣ	2	17	15/5/2005	<i>H. pruni</i>
<i>P. cerasifera</i>	Καλαμπάκα (Ν. Τρικάλων)	1	12	16/6/005	<i>H. pruni</i>
<i>P. domestica</i>	Άγιοι Απόστολοι (Ν. Τρικάλων)	1	11	3/6/2005	<i>H. pruni</i>
<i>P. spinosa</i>	Σταγιάδες (Ν. Τρικάλων)	7	75	30/6/2005	<i>H. pruni</i>

Στην εικόνα 13, διακρίνονται τα μορφολογικά χαρακτηριστικά που χρησιμοποιήθηκαν κατά τις μετρήσεις.



Εικόνα 13. Πλευρική όψη άπτερης αφίδας (τροποποιημένο από Miyazaki 1987) όπου φαίνονται τα 13 μορφολογικά χαρακτηριστικά που μετρήθηκαν: **ht**: μήκος της κνήμης του πίσω ποδιού (ή tibia3), **hf**: μήκος του μηρού του πίσω ποδιού (femur 3), **mt**: μήκος της κνήμης του μεσαίου ποδιού (tibia 2), **mf**: μήκος του μηρού του μεσαίου ποδιού (femur 2), **ft**: μήκος κνήμης του μπροστινού ποδιού (tibia 1), **ff**: μήκος μηρού του μπροστινού ποδιού (femur 1), **ant III**: μήκος του 3ου άρθρου της κεραίας, **lc**: μήκος της ουράς (cauda), **pt**: μήκος του τελικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας, **base VI**: μήκος του βασικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας, **ls**: μήκος σιφωνίου (lsi), **ht2**: μήκος δεύτερου ταρσομερούς πίσω ποδιού (tarsus 3), **urs**: μήκος του τελευταίου άρθρου του ρύγχους (rostrum).

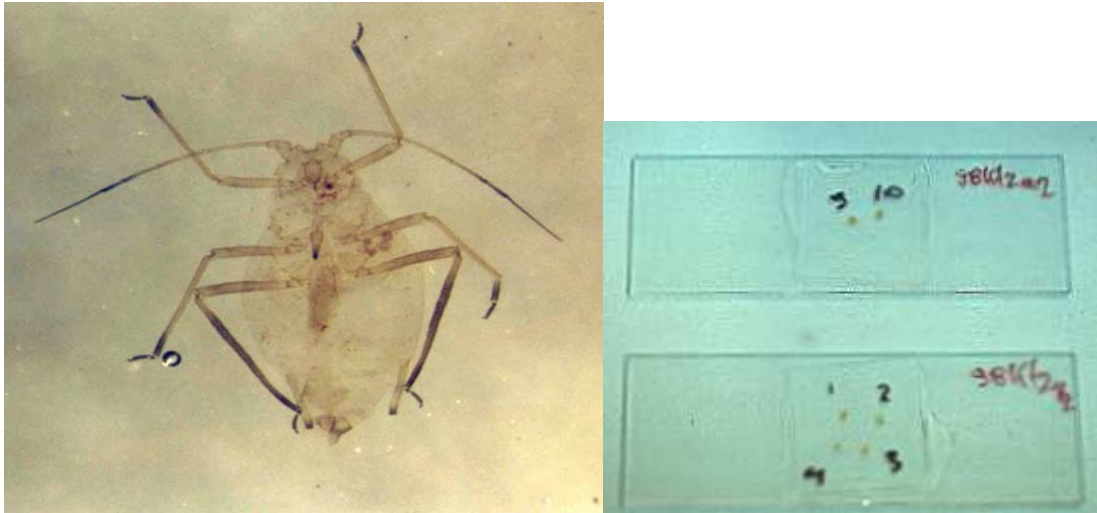
Συνολικά σωματομετρήθηκαν 760 άτομα, (13 χαρακτηριστικά από το καθένα), και ελήφθησαν 9880 μετρήσεις. Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν με τη βοήθεια μικροσκοπίου με δυνατότητα αντίθετης φάσης (Leica DRMB) σε μεγέθυνση 400, 200 και 100X (Εικόνα 14), ανάλογα με το προς μέτρηση χαρακτηριστικό.

Για να εξεταστεί ο διαχωρισμός των δειγμάτων, τα δεδομένα επεξεργάστηκαν ταυτόχρονα με την Ανάλυση Κανονικών Μεταβλητών (Canonical Variates Analysis, CVA) (Krzanowski 1990). Κάθε δείγμα θεωρήθηκε ως παράγοντας ομαδοποίησης (group). Η μέθοδος αυτή θεωρείται ένα ισχυρό εργαλείο στη διάκριση των διαφόρων τάξεων (taxa) στις αφίδες, όταν τα δείγματα αντιμετωπίζονται στην ανάλυση ως παράγοντας ομαδοποίησης (Krzanowski 1990, Blackman 1992). Η στατιστική επεξεργασία έγινε με τα πακέτα SPSS v.13.0 και Statistica v.4.5.

Με τη μέθοδο της ανάλυσης ομαδοποίησης (Cluster analysis), βασισμένη στις αποστάσεις Mahalanobis, εξετάστηκε η παραλλακτικότητα στα μορφολογικά χαρακτηριστικά μεταξύ των ομάδων δειγμάτων που συλλέχθηκαν από τα διάφορα φυτά-ξενιστές. Όλα τα δείγματα από ένα είδος ξενιστή αποτελούσαν μια ομάδα. Οι μέθοδοι ομαδοποίησης που ακολουθήθηκαν ήταν η “Single Linkage” και η “Unweighted Pair Group Average”.



Εικόνα 14. Μικροσκόπιο αντίθετης φάσης (Leica DRMB), με σύστημα φωτογράφισης, για μέτρηση μορφολογικών χαρακτηριστικών.



Εικόνα 15. Αριστερά: Όψη αφίδας όπως φαίνεται σε μεγέθυνση απ' το slide, στο μικροσκόπιο αντίθετης φάσης. Δεξιά: Μόνιμα παρασκευάσματα άπτερων παρθενογενετικών θηλυκών.

ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

Στα δεδομένα που προέκυψαν από τις μετρήσεις των μορφολογικών χαρακτηριστικών (ht, hf, mt,...κτλ) με τη μέθοδο της σωματομετρίας, έγινε έλεγχος κανονικότητας με χρήση του Shapiro-Wilk's test. Με χρήση του Brown and Forsythe's test (Brown and Forsythe 1974), έγινε έλεγχος της ομοιογένειας της παραλλακτικότητας μεταξύ των δειγμάτων και βρέθηκε ομοιογενής για όλα τα χαρακτηριστικά, που χρησιμοποιήθηκαν στη σωματομετρία των αφίδων.

Στον Πίνακα 2 φαίνονται οι μέσοι όροι (mean) και τα τυπικά σφάλματα αυτών (Std.error of mean), σε mm, 13 μορφολογικών χαρακτηριστικών των άπτερων ατόμων του συμπλόκου είδους *H. pruni* που σωματομετρήθηκαν, ανά ξενιστή. Οι αριθμοί στις παρενθέσεις είναι ο αριθμός των ατόμων που εξετάστηκαν και η επεξήγηση των μορφολογικών χαρακτηριστικών έγινε στην Εικόνα 13.

Πίνακας 2. Μέσοι όροι (mean) και τυπικά σφάλματα αυτών (Std.error of mean), των 13 μορφολογικών χαρακτηριστικών (M.X.), ανά ξενιστή.

M.X.	ΞΕΝΙΣΤΗΣ									
	<i>P. armeniaca</i>		<i>P. dulcis</i>		<i>P. persica</i>		<i>P. cerasifera +</i>		<i>P. spinosa</i>	
	Mean (152)	Std. Error of mean	Mean (187)	Std. Error of mean	Mean (195)	Std. Error of mean	Mean (151)	Std. Error of mean	Mean (75)	Std. Error of mean
ht	1,1163	0,0056	1,1664	0,0052	1,0939	0,0040	1,1408	0,0071	1,1408	0,0081
hf	0,6526	0,0032	0,6707	0,0032	0,6559	0,0025	0,6576	0,0037	0,6667	0,0050
mt	0,7908	0,0035	0,8211	0,0038	0,7589	0,0029	0,7987	0,0048	0,7962	0,0057
mf	0,4665	0,0022	0,4863	0,0023	0,4772	0,0024	0,4701	0,0027	0,4753	0,0034
ft	0,7124	0,0032	0,7378	0,0034	0,6977	0,0026	0,7191	0,0042	0,7163	0,0049
ff	0,4328	0,0021	0,4522	0,0021	0,4452	0,0016	0,4379	0,0023	0,4395	0,0030
ant III	0,4379	0,0033	0,4738	0,0025	0,4239	0,0027	0,4383	0,0033	0,4301	0,0044
lc	0,2150	0,0013	0,2309	0,0010	0,2394	0,0010	0,2078	0,0010	0,2086	0,0013
pt	0,4094	0,0021	0,3958	0,0020	0,3934	0,0016	0,4219	0,0028	0,4329	0,0035
base VI	0,1258	0,0007	0,1354	0,0008	0,1280	0,0007	0,1246	0,0006	0,1286	0,0009
ls	0,1291	0,0010	0,1331	0,0008	0,1255	0,0007	0,1354	0,0009	0,1316	0,0012
ht2	0,1710	0,0006	0,1779	0,0005	0,1749	0,0004	0,1679	0,0007	0,1640	0,0010
urs	0,0888	0,0003	0,0911	0,0003	0,0853	0,0002	0,0877	0,0003	0,0865	0,0003

Παρακάτω ακολουθούν πίνακες και διαγράμματα που χρησιμοποιήθηκαν ή προέκυψαν κατά την Ανάλυση Κανονικών Μεταβλητών (Canonical Variates Analysis, CVA) (Krzanowski 1990). Ακόμα παρατίθενται οι αποστάσεις Mahalanobis μεταξύ δειγμάτων του συμπλόκου είδους της αφίδας *H. pruni* που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές καθώς και τα δενδρογράμματα που προκύπτουν βάσει των αποστάσεων αυτών από την Ανάλυση Ομαδοποίησης (Cluster Analysis).

Εξετάσθηκε η συσχέτιση μεταξύ κανονικών μεταβλητών και ενός δείκτη μεγέθους που προέκυψε από το άθροισμα και των 13 σωματομετρούμενων χαρακτηριστικών. Χρησιμοποιήθηκε ο συντελεστής συσχέτισης του Pearson. Η συσχέτιση μεταξύ των δύο πρώτων κανονικών μεταβλητών KM 1 και KM 2, και του δείκτη μεγέθους, ήταν αντίστοιχα -0,056 και 0,612 (συσχέτιση σημαντική στο επίπεδο 0,01 για την τιμή 0,612). Τα στοιχεία αφορούν και τα 74 δείγματα, δηλαδή όλους τους ξενιστές.

Οι δύο πρώτες κανονικές μεταβλητές KM 1 και KM 2 εξηγούν το 40,6% και το 22% αντίστοιχα της παραλλακτικότητας των δεδομένων, (δηλαδή 62,6% της συνολικής).

Η πρώτη κανονική μεταβλητή (KM 1), εκφράζεται με την εξίσωση $KM 1 = -0,345 \times ht + (-0,235) \times hf + (-0,699) \times mt + 0,137 \times mf + (-0,118) \times ft + 0,715 \times ff + 0,184 \times ant III + 0,705 \times lc + (-0,505) \times pt + 0,166 \times base VI + (-0,226) \times ls + 0,648 \times ht2 + (-0,094) \times urs$, ενώ η δεύτερη (KM 2) με την εξίσωση $KM 2 = 0,132 \times ht + (-0,802) \times hf + 0,877 \times mt + (-0,119) \times mf + 0,154 \times ft + (-0,530) \times ff + 0,755 \times ant III + (-0,108) \times lc + (-0,525) \times pt + 0,214 \times base VI + (-0,073) \times ls + 0,170 \times ht2 + 0,368 \times urs$.

Στον Πίνακα 3 φαίνονται όλα τα μορφολογικά χαρακτηριστικά (M.X.) που μελετήθηκαν και οι συσχετίσεις τους με τις διάφορες κανονικές μεταβλητές. Παρατηρείται λοιπόν πως μεγαλύτερη συσχέτιση για την KM 1 (που προέκυψε από την ανάλυση όλων των δειγμάτων, δηλαδή και των 74), αποτελεί το μορφολογικό χαρακτηριστικό lc (cauda ή ουρίτσα).

Πίνακας 3. Συσχέτιση μορφολογικών χαρακτηριστικών (M.X.) των 74 δειγμάτων και σταθερών συντελεστών των κανονικών μεταβλητών στο σύμπλοκο είδος της αφίδας *H. pruni*.

M.X.	KM												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
lc	0,552(*)	0,042	0,033	0,481	0,189	0,337	0,001	0,280	-0,480	0,029	0,048	0,009	0,016
pt	-0,309	-0,157	0,261	0,715(*)	0,250	0,129	0,298	-0,222	0,116	0,076	0,240	0,037	0,069
ht	-0,094	0,385	-0,462	0,674(*)	0,122	0,135	0,122	0,095	-0,063	0,129	-0,031	0,195	0,243
hf	0,011	0,206	-0,524	0,617(*)	0,301	-0,063	0,342	0,068	-0,155	-0,137	0,113	-0,057	0,163
ff	0,106	0,193	-0,478	0,605(*)	0,283	-0,064	0,291	-0,182	-0,131	0,275	0,206	-0,113	0,084
mt	-0,121	0,456	-0,429	0,604(*)	0,175	0,190	0,227	-0,115	-0,220	-0,015	0,198	-0,096	0,008
ant III	0,043	0,553	-0,100	0,588(*)	0,360	-0,363	0,049	-0,148	-0,169	-0,006	0,126	0,034	0,076
ft	-0,056	0,349	-0,371	0,532(*)	0,173	0,080	0,248	-0,139	-0,235	0,120	0,319	-0,084	0,400
ls	-0,116	0,154	-0,0317	0,009	0,83(*)	0,273	-0,087	-0,099	-0,175	0,075	0,045	0,123	0,115
urs	-0,042	0,529	0,023	0,070	0,226	0,129	0,70(*)	0,261	-0,040	0,236	0,054	0,149	-0,015
ht2	0,296	0,317	-0,230	0,348	0,189	0,275	0,42(*)	-0,385	0,246	-0,200	-0,001	0,232	0,218
base VI	0,107	0,257	-0,063	0,345	0,223	0,086	-0,073	0,280	0,58(*)	0,055	0,307	-0,456	0,109
mf	0,076	0,207	-0,486	0,498	0,224	-0,034	0,217	0,037	-0,129	-0,012	0,54(*)	0,228	-0,074

* Μεγαλύτερη απόλυτη συσχέτιση μεταξύ M.X. και KM

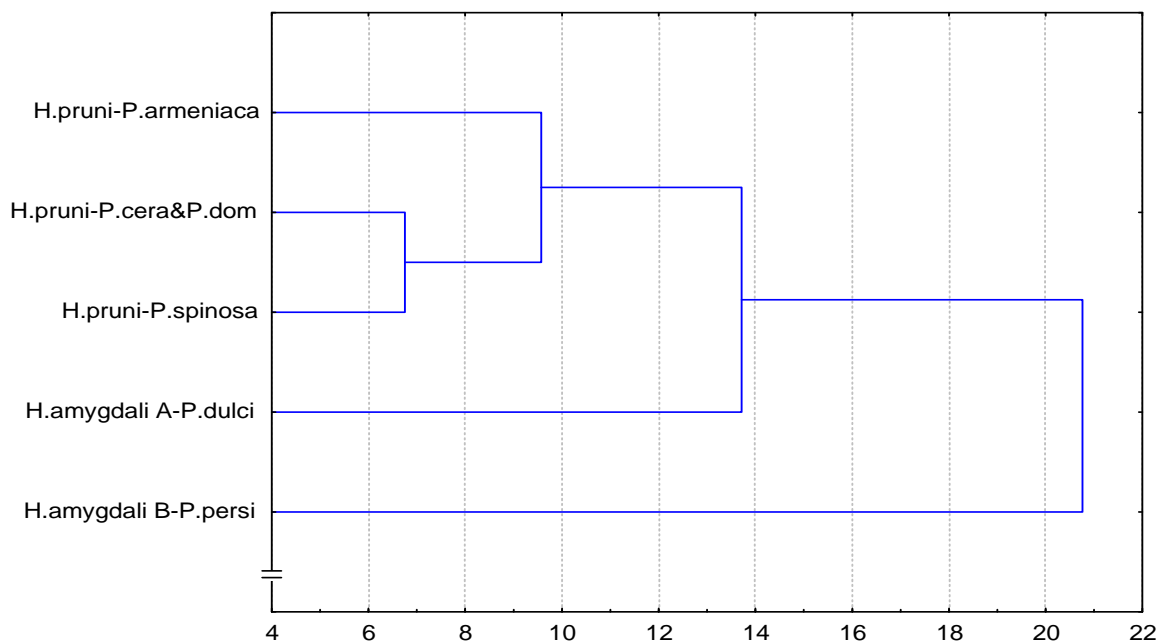
Ακολουθούν οι αποστάσεις Mahalanobis μεταξύ δειγμάτων του συμπλόκου είδους της αφίδας *H. pruni* που συλλέχθηκαν από όλους ξενιστές, (Πίνακας 4). Σε παρένθεση αναφέρεται το τάξο (κατά Mosco *et al.*1997), στο οποίο θεωρείται ότι ανήκουν τα δείγματα που συλλέχθηκαν από τον εν λόγω ξενιστή. Εδώ θεωρήθηκε ότι τα δείγματα της αφίδας που συλλέχθηκαν από τη δαμασκηνιά ανήκουν στην ομάδα των δειγμάτων από την κορομηλιά, για λόγους που προαναφέρθηκαν.

Πίνακας 4. Αποστάσεις Mahalanobis μεταξύ δειγμάτων του συμπλόκου είδους της αφίδας *H. pruni* που συλλέχθηκαν απ' όλους τους ξενιστές.

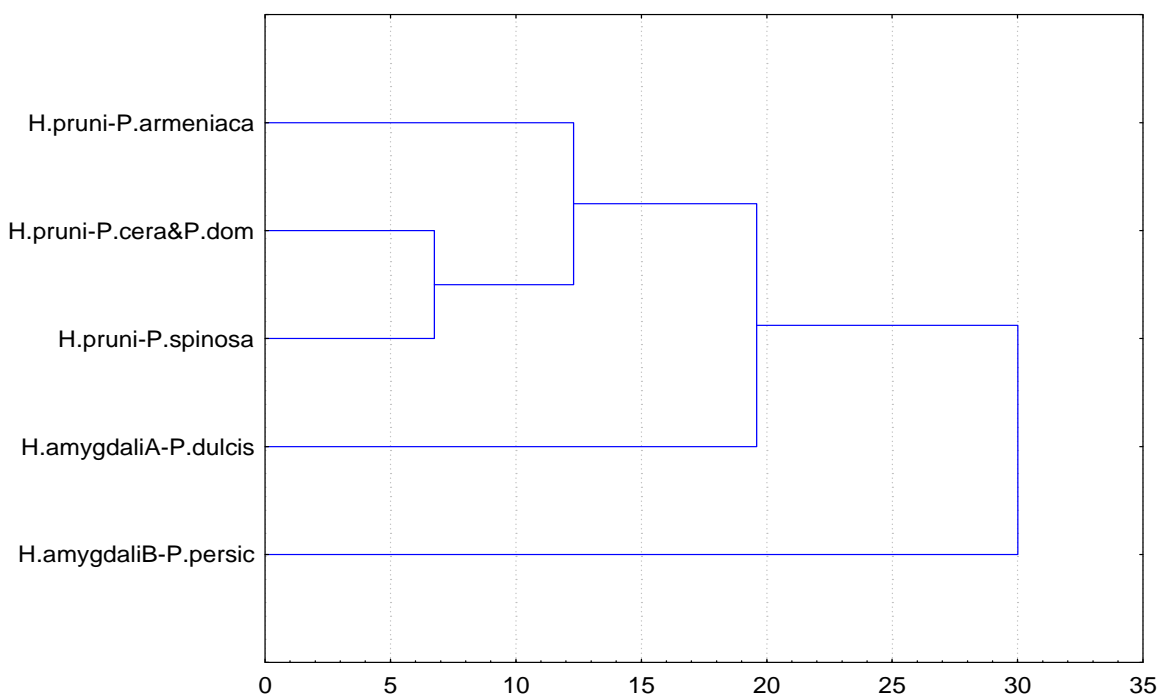
ΞΕΝΙΣΤΕΣ (τάξο κατά Mosco <i>et al.</i> 1997)	<i>P. armeniaca</i> (<i>H. pruni</i>)	<i>P. dulcis</i> (<i>H. amygdali A</i>)	<i>P. persica</i> (<i>H. amygdali B</i>)	<i>P. cerasifera</i> και <i>P. domestica</i> (<i>H. pruni</i>)	<i>P. spinosa</i> (<i>H. pruni</i>)
<i>P. armeniaca</i> (<i>H. pruni</i>)	0				
<i>P. dulcis</i> (<i>H. amygdali A</i>)	4,499588	0			
<i>P. persica</i> (<i>H. amygdali B</i>)	12,75632	10,90013	0		
<i>P. cerasifera</i> και <i>P. domestica</i> (<i>H. pruni</i>)	2,388986	9,646474	19,27566	0	
<i>P. spinosa</i> (<i>H. pruni</i>)	5,320686	14,88518	20,5966	1,977408	0

Πιο κάτω φαίνονται τα δενδρογράμματα που προκύπτουν βάσει των παραπάνω αποστάσεων Mahalanobis από την Ανάλυση Ομαδοποίησης (Cluster Analysis), με τη μέθοδο “Single Linkage”(Σχήμα 1), και “Unweighted Pair-Group Average” (Σχήμα 2), αντίστοιχα.

Στον κατακόρυφο άξονα των δενδρογραμμάτων αναγράφονται τα τάξα του συμπλόκου είδους της αφίδας *H. pruni* και οι ξενιστές απ' όπου συλλέχθηκαν τα δείγματα του. Έτσι : όπου *H. amygdali B*-*P. persi*, αναφέρεται στα δείγματα του τάξου *H. amygdali B* που συλλέχθηκαν από τη *P. persica* (ροδακινιά), όπου *H.pruni*-*P.cera* & *P.dom* αναφέρεται στα δείγματα του τάξου *H. pruni* που συλλέχθηκαν από τη *P. cerasifera* και *P. domestica* μαζί (κορομηλιά και δαμασκηλιά), κ.ο.κ.



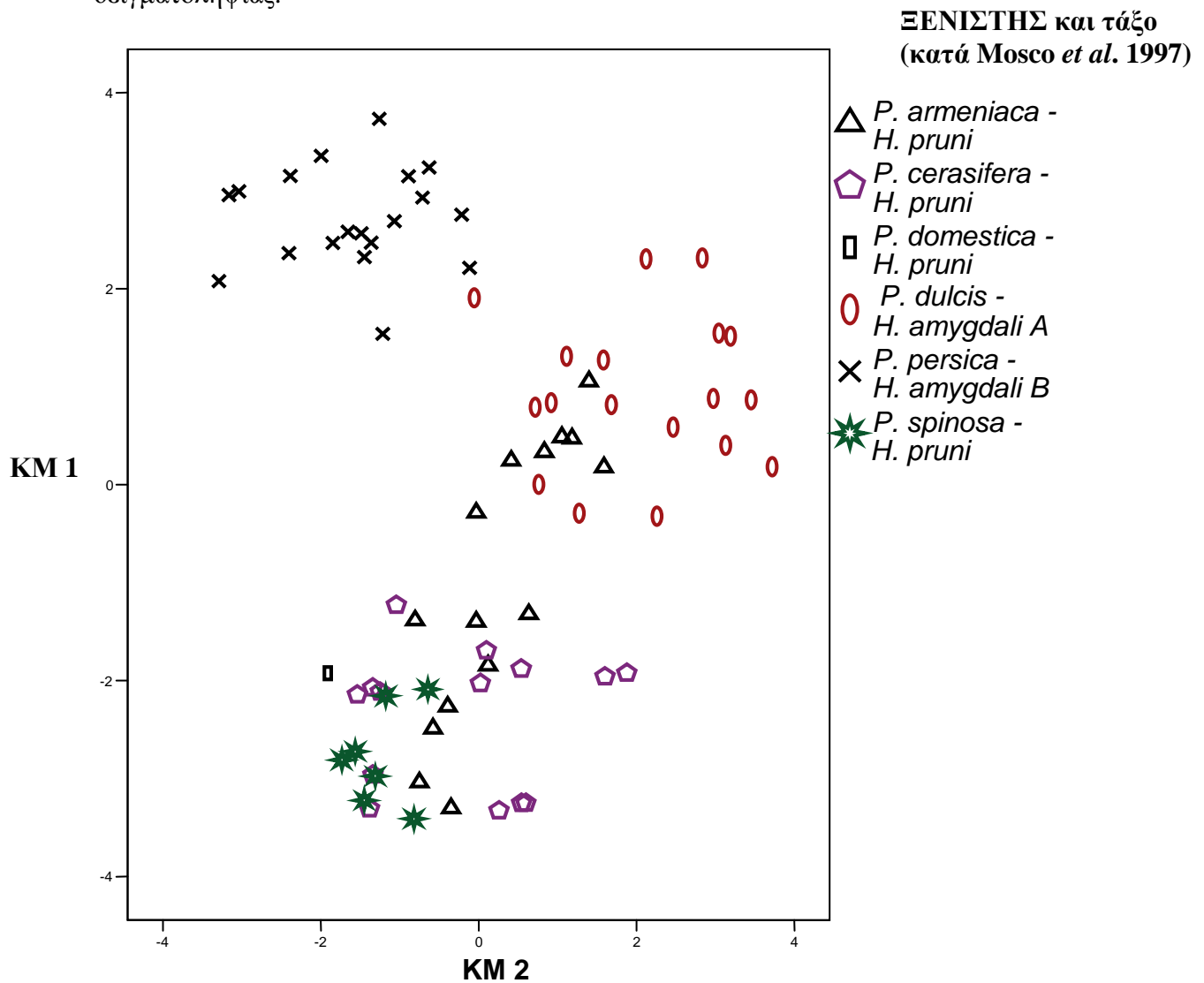
Σχήμα 1. Δενδρόγραμμα των αποστάσεων Mahalanobis. Η μέθοδος ομαδοποίησης που ακολουθήθηκε ήταν η “Single Linkage”.



Σχήμα 2. Δενδρόγραμμα των αποστάσεων Mahalanobis. Η μέθοδος ομαδοποίησης που ακολουθήθηκε ήταν η “Unweighted Pair Group Average”.

Στο Σχήμα 3 φαίνονται οι μέσες τιμές (scores) των δύο πρώτων κανονικών μεταβλητών (KM 1 και KM 2) που μαζί εξηγούν το 62,6% της

συνολικής παραλλακτικότητας των δεδομένων. Οι τιμές αυτές αφορούν και τα 74 δείγματα, συνολικά δηλαδή όλους τους ξενιστές από όλες τις περιοχές δειγματοληψίας.



Σχήμα 3. Διάγραμμα των μέσων τιμών των δύο πρώτων κανονικών μεταβλητών KM 1 και KM 2, από όλα τα δείγματα του συμπλόκου είδους *H. pruni*.

Στο Σχήμα 3 παρατηρούμε ότι τα δείγματα του συμπλόκου είδους της αφίδας *H. pruni*, που συλλέχθηκαν από την κορομηλιά (*P. cerasifera*), τη δαμασκηλιά (*P. domestica*) και την τσαπουρνιά (*P. spinosa*), ανήκουν όλα σε μια ομάδα διακριτή σε σχέση με τις δύο άλλες ομάδες που φαίνεται ότι σχηματίζονται η μια από δείγματα της αμυγδαλιάς (*P. dulcis*) και η άλλη από της ροδακινιάς (*P. persica*). Επίσης τα δείγματα που συλλέχθηκαν από τη βερικοκιά (*P. armeniaca*), διαχωρίζονται σε δύο υποομάδες, που η μια ανήκει

στην ομάδα της κορομηλιάς, δαμασκηλιάς και τσαπουρνιάς και η άλλη μεγαλύτερη υποομάδα στην ομάδα της αμυγδαλιάς. Επειδή κατά Mosco *et al.* (1997) τα δείγματα του συμπλόκου είδους *H. pruni* που συλλέγονται από τη βερικοκιά ανήκουν στην ομάδα της κορομηλιάς, δαμασκηλιάς και τσαπουρνιάς στις αναλύσεις μας παρακάτω θεωρείται ότι ανήκουν εκεί.

Ο συγκεκριμένος διαχωρισμός των τριών ομάδων μας οδηγεί στην επιβεβαίωση των αποτελεσμάτων των Mosco *et al.* (1997) σύμφωνα με τα οποία υπάρχουν τρία ξεχωριστά τάξα του συμπλόκου *H. pruni*. Ένα που έχει ως ξενιστή την αμυγδαλιά, ένα τη ροδακινιά και ένα τη βερικοκιά, ή την κορομηλιά ή τη δαμασκηλιά ή και τη τσαπουρνιά. Υπάρχει μόνο μια αλληλοεπικάλυψη κάποιων δειγμάτων που πάνε στη βερικοκιά με την ομάδα των δειγμάτων που πάνε στην αμυγδαλιά.

Ο συγκεκριμένος διαχωρισμός των τριών ομάδων προκύπτει και από τα δύο δένδρογράμματα (Σχήματα 1 και 2) των αποστάσεων Mahalanobis από την Ανάλυση Ομαδοποίησης (Cluster Analysis).

Πέρα όμως από τη μελέτη όλων μαζί των δειγμάτων, όπως δείχνει το διάγραμμα στο Σχήμα 3, απαιτείται και η μελέτη των τριών ομάδων ανά δύο χωριστά αλλά και η διερεύνηση όλων των ζευγών των ΚΜ μεταξύ τους (Blackman R.L. 1992).

Πρέπει να σημειωθεί ότι έχουν μελετηθεί σε όλα τα ζεύγη των ομάδων όλοι οι δυνατοί συνδυασμοί ανά δύο των ΚΜ μεταξύ τους. Πάντα οι ΚΜ 1 και ΚΜ 2 ήταν αυτές που έδωσαν τον καλύτερο διαχωρισμό γι' αυτό και παρατίθενται μόνο αυτές.

Εξετάστηκε η συσχέτιση μεταξύ κανονικών μεταβλητών και ενός δείκτη μεγέθους που προέκυψε από το άθροισμα των 13 σωματομετρούμενων χαρακτηριστικών, για στοιχεία που αφορούσαν τα δείγματα της αφίδας που συλλέχθηκαν από δύο ξενιστές, την αμυγδαλιά και τη ροδακινιά (που από το Σχήμα 3 φάνηκε ότι ανήκουν σε δύο ξεχωριστές ομάδες). Χρησιμοποιήθηκε ο συντελεστής συσχέτισεως του Pearson. Η συσχέτιση μεταξύ των δύο πρώτων κανονικών μεταβλητών ΚΜ 1 και ΚΜ 2, και του δείκτη μεγέθους, ήταν αντίστοιχα 0,743 (συσχέτιση σημαντική στο επίπεδο 0,01) και -0,103.

Κατά την Ανάλυση Κανονικών Μεταβλητών που υποβλήθηκαν τα δείγματα του συμπλόκου είδους *H. pruni* από αμυγδαλιά και ροδακινιά, οι δύο πρώτες κανονικές μεταβλητές (ΚΜ 1 και ΚΜ 2) εξηγούν το 37,3% και 16,7%

αντίστοιχα της παραλλακτικότητας των δεδομένων (54% της συνολικής).

Η πρώτη κανονική μεταβλητή (KM 1), εκφράζεται με την εξίσωση $KM 1 = (-0,606) \times ht + 0,281 \times hf + (-0,110) \times mt + (-0,297) \times mf + (-0,069) \times ft + 0,242 \times mf + (-0,416) \times ant III + 0,112 \times lc + 1,109 \times pt + (-0,106) \times base VI + 0,249 \times ls + (-0,027) \times ht2 + (-0,097) \times urs$, ενώ η δεύτερη (KM 2) με την εξίσωση $KM 2 = (-0,265) \times ht + 0,294 \times hf + 0,058 \times mt + 0,449 \times mf + (-0,539) \times ft + 0,571 \times ff + (-0,469) \times ant III + 0,256 \times lc + 0,119 \times pt + 0,126 \times base VI + 0,257 \times ls + 0,334 \times ht2 + 0,038 \times urs$.

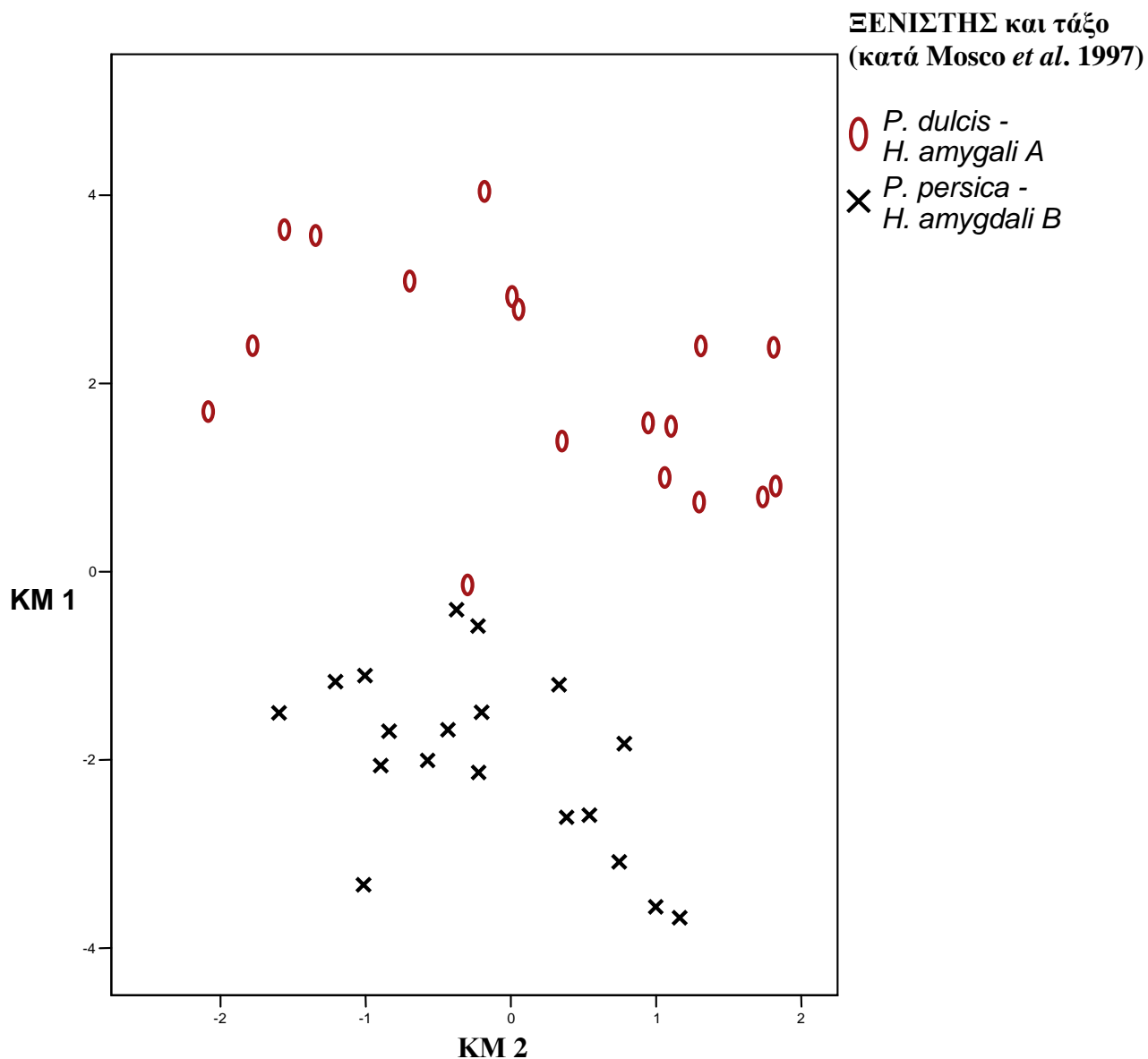
Στον Πίνακα 5 φαίνονται όλα τα μορφολογικά χαρακτηριστικά (M.X.) που μελετήθηκαν και οι συσχετίσεις τους με τις διάφορες κανονικές μεταβλητές. Παρατηρείται λοιπόν πως μεγαλύτερη συσχέτιση με την KM 1 (που προέκυψε από την ανάλυση των δειγμάτων του συμπλόκου είδους *H. pruni* που συλλέχθηκαν από αμυγδαλιά και ροδακινιά), έχει το μορφολογικό χαρακτηριστικό lc (cauda ή ουρίτσα).

Πίνακας 5. Συσχέτιση μορφολογικών χαρακτηριστικών (M.X.) των δειγμάτων του συμπλόκου είδους *H. pruni* που συλλέχθηκαν από αμυγδαλιά και ροδακινιά και σταθερών συντελεστών των κανονικών μεταβλητών.

M.X.	KM												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
lc	0,624(*)	0,286	0,493	-0,091	0,210	0,004	0,002	0,084	0,188	0,290	-0,144	0,229	0,185
pt	-0,237	0,770(*)	0,216	-0,278	-0,001	-0,071	-0,086	0,090	0,153	0,280	-0,154	0,240	0,153
ht	-0,162	0,760(*)	0,257	-0,182	,0071	-0,186	-0,156	-0,023	0,346	0,257	-0,164	-0,075	0,120
hf	-0,212	0,736(*)	0,233	-0,216	0,028	0,042	-0,124	-0,036	0,365	-0,082	-0,175	0,191	0,292
ff	-0,062	0,628(*)	-0,262	0,108	0,266	0,300	-0,440	0,132	0,062	0,236	0,130	0,057	0,265
mt	-0,121	0,624(*)	0,381	0,171	0,230	-0,074	0,314	0,412	-0,111	-0,175	-0,109	-0,135	0,151
ant III	-0,257	0,606(*)	0,480	-0,118	0,028	0,122	-0,314	0,136	0,172	0,216	-0,284	0,145	0,106
ft	-0,312	0,606(*)	0,454	-0,171	,0188	0,188	-0,069	-0,028	0,188	0,222	-0,194	-0,038	0,316
ls	-0,204	0,574(*)	0,464	-0,242	-0,014	0,030	-0,222	0,204	0,350	0,236	-0,050	-0,094	0,271
urs	-0,056	0,546(*)	0,010	,0146	-0,528	0,390	0,164	0,100	0,149	0,214	-0,207	-0,296	0,113
ht2	-0,219	0,322	0,322	,0021	0,106	-0,028	0,034	0,222	0,495(*)	0,391	-0,352	0,305	0,260
base VI	-0,123	0,260	0,348	0,051	0,141	0,192	0,231	-0,165	0,401	0,087	0,421	0,191	-0,52(*)
mf	-0,190	0,353	0,434	0,415	-0,248	-0,133	-0,093	-0,081	-0,095	0,165	0,185	0,218	0,516(*)

* Μεγαλύτερη απόλυτη συσχέτιση μεταξύ M.X. και KM

Στο Σχήμα 4 φαίνονται οι μέσες τιμές (scores) των δύο πρώτων κανονικών μεταβλητών (KM 1 και KM 2) που μαζί εξηγούν το 54% της συνολικής παραλλακτικότητας των δεδομένων. Τα στοιχεία αφορούν τα δείγματα του συμπλόκου είδους αφίδας *H. pruni* που συλλέχθηκαν από αμυγδαλιά και ροδακινιά.



Σχήμα 4. Διάγραμμα των μέσων τιμών των δύο πρώτων κανονικών μεταβλητών KM 1 και KM 2 από τα δείγματα του συμπλόκου είδους αφίδας *H. pruni* που συλλέχθηκαν από αμυγδαλιά και ροδακινιά.

Βλέπουμε ότι εκτός ενός δείγματος από τη ροδακινιά τα δείγματα του συμπλόκου είδους *H. pruni* που συλλέχθηκαν από τη ροδακινιά αποτελούν

ξεχωριστή ομάδα από αυτά της αμυγδαλιάς.

Εξετάσθηκε μετά η συσχέτιση μεταξύ κανονικών μεταβλητών και ενός δείκτη μεγέθους που προέκυψε από το άθροισμα των 13 σωματομετρούμενων χαρακτηριστικών, για στοιχεία που αφορούν δείγματα της αφίδας που συλλέχθηκαν από την αμυγδαλιά (μια ομάδα δειγμάτων βάσει Σχήματος 3) και από τη βερικοκιά, την κορομηλιά, τη δαμασκηλιά και την τσαπουρνιά μαζί (άλλη ομάδα δειγμάτων βάσει Σχήματος 3). Χρησιμοποιήθηκε ο συντελεστής συσχέτισης του Pearson. Η συσχέτιση μεταξύ των δύο πρώτων κανονικών μεταβλητών KM 1 και KM 2, και του δείκτη μεγέθους, ήταν αντίστοιχα 0,379 (συσχέτιση σημαντική στο επίπεδο 0,01) και -0,627 (συσχέτιση σημαντική στο επίπεδο 0,01).

Κατά την Ανάλυση Κανονικών Μεταβλητών που υποβλήθηκαν δείγματα του συμπλόκου είδους *H. pruni* από αμυγδαλιά, βερικοκιά, κορομηλιά, δαμασκηλιά και τσαπουρνιά, οι δύο πρώτες κανονικές μεταβλητές (KM 1 και KM 2) εξηγούν το 43,6% και 13% αντίστοιχα της παραλλακτικότητας των δεδομένων, (56,6% της συνολικής).

Η πρώτη κανονική μεταβλητή (KM 1), εκφράζεται με την εξίσωση $KM 1 = (-0,199) \times ht + (-0,717) \times hf + (-0,028) \times mt + 0,087 \times mf + (-0,099) \times ft + 0,188 \times ff + 0,634 \times ant III + 0,504 \times lc + (-0,692) \times pt + 0,310 \times base VI + (-0,201) \times ls + 0,652 \times ht2 + 0,172 \times urs$, ενώ η δεύτερη (KM 2) με την εξίσωση $KM 2 = 0,652 \times ht + 0,376 \times hf + 0,557 \times mt + 0,300 \times mf + (-0,413) \times ft + 0,150 \times ff + (-0,410) \times ant III + (-0,314) \times lc + (-0,306) \times pt + 0,008 \times base VI + 0,073 \times ls + (-0,102) \times ht2 + (-0,080) \times urs$.

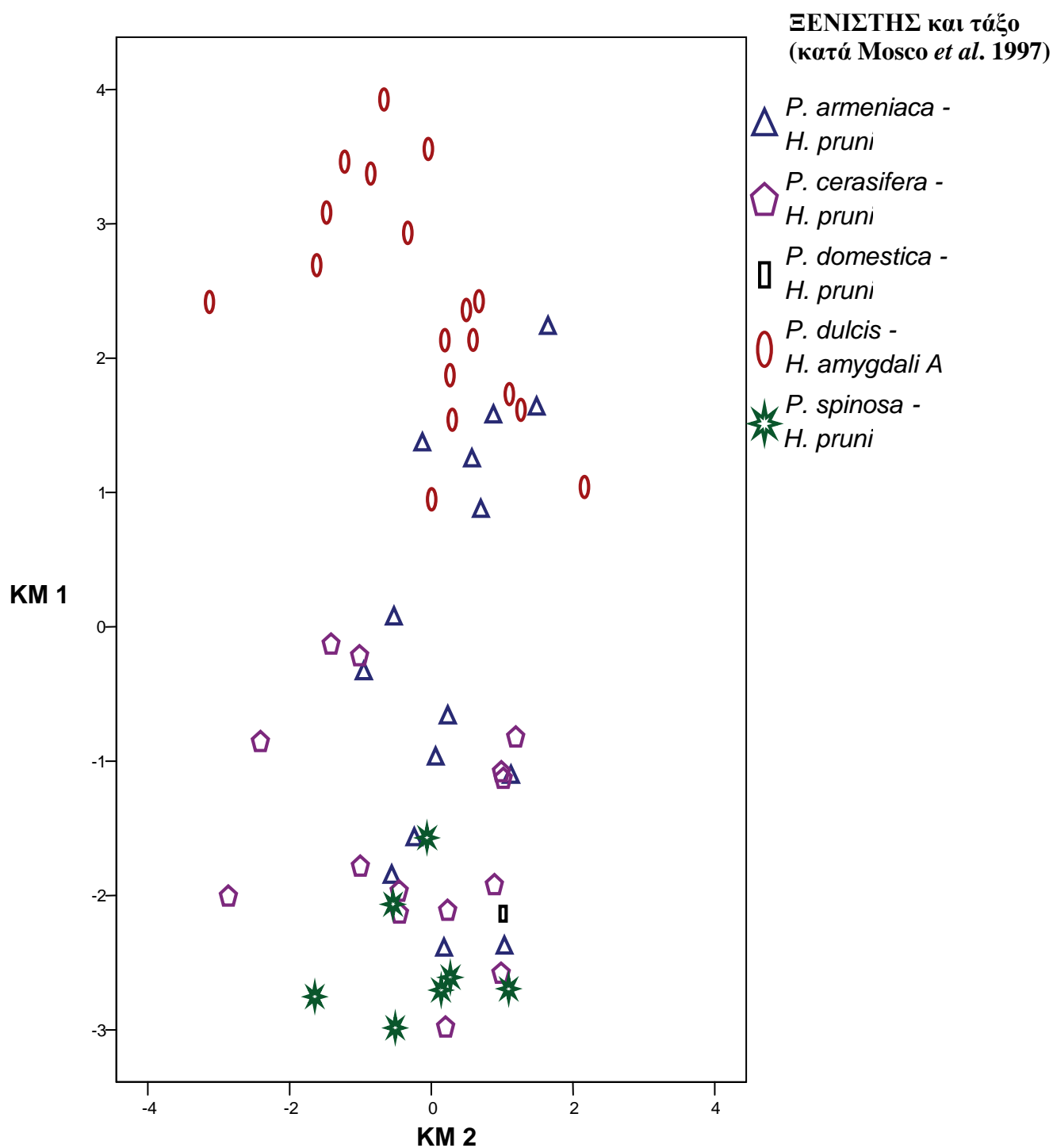
Στον Πίνακα 6 φαίνονται όλα τα μορφολογικά χαρακτηριστικά (M.X.) που μελετήθηκαν και οι συσχετίσεις τους με τις διάφορες κανονικές μεταβλητές. Παρατηρείται λοιπόν πως μεγαλύτερη συσχέτιση με την KM 1 (που προέκυψε από την ανάλυση των δειγμάτων του συμπλόκου είδους *H. pruni* που συλλέχθηκαν από αμυγδαλιά, βερικοκιά, κορομηλιά, δαμασκηλιά και τσαπουρνιά), έχει το μορφολογικό χαρακτηριστικό lc (cauda ή ουρίτσα).

Πίνακας 6. Συσχέτιση μορφολογικών χαρακτηριστικών (M.X.) των δειγμάτων του συμπλόκου είδους *H. pruni* που συλλέχθηκαν από αμυγδαλιά, βερικοκιά, κορομηλιά, δαμασκηλιά και τσαπουρνιά και σταθερών συντελεστών των κανονικών μεταβλητών.

M.X.	KM												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
lc	0,463(*)	0,169	0,461	0,180	0,275	-0,394	0,033	-0,149	0,221	0,411	-0,108	0,146	0,084
pt	0,148	0,825(*)	0,138	0,389	-0,023	-0,016	0,110	0,017	0,088	0,062	-0,175	-0,057	0,263
ht	0,122	0,803(*)	0,387	0,225	0,000	0,085	-0,079	-0,241	-0,015	-0,011	0,141	0,125	0,179
hf	0,176	0,797(*)	0,129	0,340	0,085	0,044	0,255	-0,208	0,144	-0,054	0,093	0,226	0,028
ff	0,188	0,764(*)	0,328	0,179	-0,026	-0,004	-0,006	-0,235	0,359	-0,153	0,172	0,029	0,053
mt	0,187	0,703(*)	0,370	0,212	-0,007	0,042	-0,037	-0,235	0,182	-0,308	-0,167	0,258	0,086
ant III	0,155	0,674(*)	0,152	0,284	0,055	0,080	0,165	-0,266	0,228	-0,156	-0,010	0,279	0,396
ft	0,361	0,473(*)	0,280	0,408	-0,453	0,164	0,160	-0,322	0,102	-0,071	0,041	0,103	0,110
ls	0,417	0,448(*)	0,245	0,241	0,342	0,181	0,234	-0,048	-0,180	-0,381	0,109	-0,264	0,205
urs	-0,317	0,160	0,471	0,66(*)	0,113	0,058	0,180	0,000	0,206	-0,309	0,084	0,052	0,119
ht2	0,317	0,357	0,115	0,254	0,301	0,68(*)	-0,043	-0,009	0,327	0,188	-0,061	0,003	0,006
base VI	0,021	0,386	0,512	-0,345	-0,068	0,220	0,60(*)	0,027	0,116	0,086	-0,124	0,071	0,105
mf	0,264	0,262	0,211	0,200	-0,175	0,011	-0,069	0,58(*)	0,060	-0,271	0,274	0,466	0,184

* Μεγαλύτερη απόλυτη συσχέτιση μεταξύ M.X. και KM.

Στο Σχήμα 5 φαίνονται οι μέσες τιμές (scores) των δύο πρώτων κανονικών μεταβλητών (KM 1 και KM 2) που μαζί εξηγούν το 56,6% της συνολικής παραλλακτικότητας των δεδομένων. Τα στοιχεία αφορούν τα δείγματα του συμπλόκου είδους αφίδας *H. pruni* που συλλέχθηκαν από αμυγδαλιά, βερικοκιά, κορομηλιά, δαμασκηλιά και τσαπουρνιά.



Σχήμα 5. Διάγραμμα των μέσων τιμών των δύο πρώτων κανονικών μεταβλητών ΚΜ 1 και ΚΜ 2 από τα δείγματα του συμπλόκου είδους *H. pruni* που συλλέχθηκαν από αμυγδαλιά, βερικοκιά, κορομηλιά, δαμασκηλιά και τσαπουρνιά.

Παρατηρούμε ότι, όπως και στο Σχήμα 3, έχουμε δύο ομάδες δειγμάτων του συμπλόκου είδους αφίδας *H. pruni*. Μία ομάδα από δείγματα του που έχουν ως ξενιστή την αμυγδαλιά μόνη της και μία άλλη ομάδα που έχει ως ξενιστή τη βερικοκιά, την κορομηλιά, τη δαμασκηλιά και την τσαπουρνιά. Έχουμε όμως και δυο υποομάδες της βερικοκιάς που ένας αριθμός δειγμάτων – μία υποομάδα – «εισέρχεται» στον χώρο της ομάδας της αμυγδαλιάς.

Εξετάσθηκε μετά η συσχέτιση μεταξύ κανονικών μεταβλητών και ενός δείκτη μεγέθους που προέκυψε από το άθροισμα των 13 σωματομετρούμενων χαρακτηριστικών, για στοιχεία που αφορούν δείγματα της αφίδας που συλλέχθηκαν από τη ροδακινιά, (μια ομάδα δειγμάτων βάσει Σχήματος 3), και από τη βερικοκιά, την κορομηλιά, τη δαμασκηλιά και την τσαπουρνιά μαζί (άλλη ομάδα δειγμάτων βάσει Σχήματος 3). Χρησιμοποιήθηκε ο συντελεστής συσχέτισης του Pearson. Η συσχέτιση μεταξύ των δύο πρώτων κανονικών μεταβλητών KM 1 και KM 2, και του δείκτη μεγέθους, ήταν αντίστοιχα -0,293 (συσχέτιση σημαντική στο επίπεδο 0,05) και 0,450 (συσχέτιση σημαντική στο επίπεδο 0,01).

Κατά την Ανάλυση Κανονικών Μεταβλητών που υποβλήθηκαν δείγματα του συμπλόκου είδους *H. pruni* από ροδακινιά, βερικοκιά, κορομηλιά, δαμασκηλιά και τσαπουρνιά οι δύο πρώτες κανονικές μεταβλητές (KM 1 και KM 2) εξηγούν το 50,2% και 11,2% αντίστοιχα της παραλλακτικότητας των δεδομένων, (61,4% της συνολικής).

Η πρώτη κανονική μεταβλητή (KM 1), εκφράζεται με την εξίσωση $KM 1 = (-0,288) \times ht + 0,033 \times hf + (-0,963) \times mt + 0,149 \times mf + (-0,161) \times ft + 0,930 \times ff + (-0,143) \times ant III + 0,650 \times lc + (-0,418) \times pt + 0,131 \times base VI + (-0,171) \times ls + 0,609 \times ht2 + (-0,183) \times urs$, ενώ η δεύτερη (KM 2) με την εξίσωση $KM 2 = (-0,142) \times ht + (-0,631) \times hf + 0,687 \times mt + (-0,020) \times mf + 0,160 \times ft + (-0,617) \times ff + 1,070 \times ant III + 0,123 \times lc + (-0,361) \times pt + 0,013 \times base VI + (-0,352) \times ls + 0,314 \times ht2 + 0,259 \times urs$.

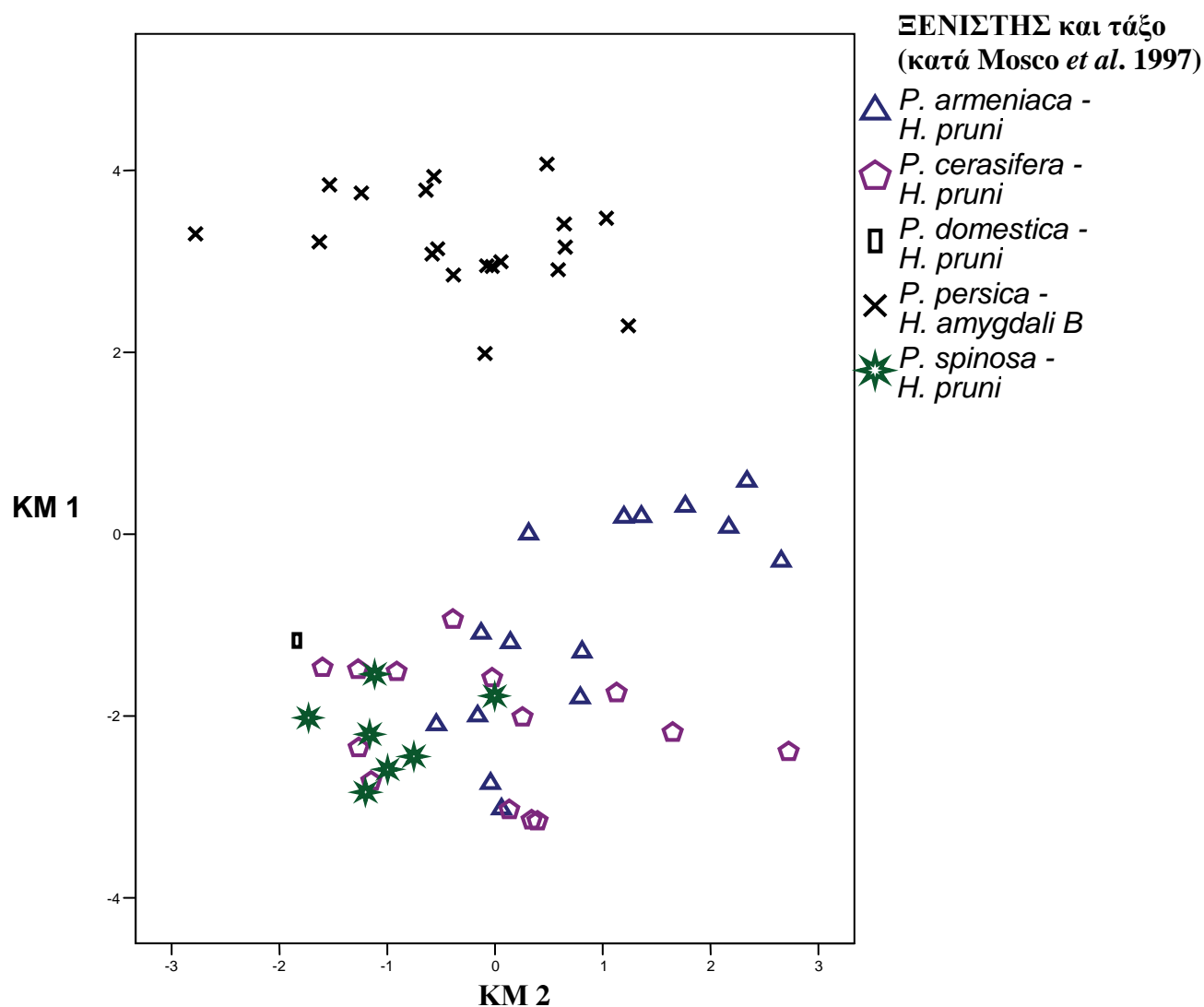
Στον Πίνακα 7 φαίνονται όλα τα μορφολογικά χαρακτηριστικά (M.X.) που μελετήθηκαν και οι συσχετίσεις τους με τις διάφορες κανονικές μεταβλητές. Παρατηρείται λοιπόν πως μεγαλύτερη συσχέτιση με την KM 1, (που προέκυψε από την ανάλυση των δειγμάτων του συμπλόκου είδους *H. pruni* που συλλέχθηκαν από ροδακινιά, βερικοκιά, κορομηλιά, δαμασκηλιά και τσαπουρνιά), έχει και εδώ το μορφολογικό χαρακτηριστικό lc (cauda ή ουρίτσα).

Πίνακας 7. Συσχέτιση μορφολογικών χαρακτηριστικών (M.X.) των δειγμάτων του συμπλόκου είδους *H. pruni* που συλλέχθηκαν από ροδακινιά, βερικοκιά, κορομηλιά, δαμασκηλιά και τσαπουρνιά και σταθερών συντελεστών των ΚΜ.

M.X.	ΚΜ												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
lc	0,521(*)	0,232	0,396	0,051	0,212	0,346	0,390	-0,133	0,406	-0,07	0,043	0,088	-0,034
pt	-0,078	0,668(*)	0,252	0,427	0,500	-0,097	-0,018	-0,159	-0,014	0,034	0,130	0,015	0,105
ht	-0,265	-0,097	0,62(*)	0,037	0,330	0,089	0,288	-0,103	-0,364	0,263	0,334	-0,010	0,128
hf	-0,039	0,256	0,250	0,71(*)	0,294	-0,124	0,441	-0,002	0,028	-0,01	0,184	0,096	0,176
ff	0,059	0,229	0,248	0,68(*)	0,267	-0,074	0,220	-0,299	-0,067	0,234	0,303	0,228	0,078
mt	-0,175	0,308	0,321	0,67(*)	0,104	0,103	0,336	-0,053	0,166	0,320	-0,089	-0,039	0,214
ant III	-0,223	0,408	0,218	0,65(*)	0,116	0,175	0,380	-0,101	-0,007	0,071	0,278	0,191	0,038
ft	0,026	0,244	0,161	0,60(*)	0,189	-0,040	0,247	0,012	0,193	0,158	0,592	-0,205	0,009
ls	-0,130	0,335	0,193	0,54(*)	0,144	0,067	0,304	-0,234	0,045	0,146	0,341	0,214	0,429
urs	-0,158	-0,038	-0,331	0,369	0,69(*)	0,408	0,227	-0,174	0,093	0,083	0,071	-0,026	0,045
ht2	-0,155	0,436	-0,136	-0,015	0,126	-0,230	0,65(*)	-0,075	0,093	0,485	0,102	0,102	-0,113
base VI	0,057	0,139	0,201	0,194	0,290	0,047	-0,033	0,57(*)	-0,012	0,400	0,200	0,513	0,139
mf	0,219	0,387	-0,004	0,390	0,083	0,176	0,461	0,047	-0,50(*)	0,250	0,092	-0,148	0,241

* Μεγαλύτερη απόλυτη συσχέτιση μεταξύ M.X. και ΚΜ.

Στο Σχήμα 6 που ακολουθεί φαίνονται οι μέσες τιμές (scores) των δύο πρώτων κανονικών μεταβλητών (ΚΜ 1 και ΚΜ 2) που μαζί εξηγούν το 61,4% της συνολικής παραλλακτικότητας των δεδομένων. Τα στοιχεία αφορούν τα δείγματα του συμπλόκου είδους αφίδα *H. pruni* που συλλέχθηκαν από ροδακινιά, βερικοκιά, κορομηλιά, δαμασκηλιά και τσαπουρνιά.



Σχήμα 6. Διάγραμμα των μέσων τιμών των δύο πρώτων κανονικών μεταβλητών KM 1 και KM 2 από δείγματα του συμπλόκου είδους *H. pruni* που συλλέχθηκαν από ροδακινιά, βερικοκιά, κορομηλιά, δαμασκηνιά και τσαπουρνιά.

Παρατηρούμε ότι, όπως και στο Σχήμα 3, έχουμε δύο ομάδες δειγμάτων του συμπλόκου είδους αφίδας *H. pruni*. Μία ομάδα από δείγματα του που έχουν ως ξενιστή την ροδακινιά μόνο και μία άλλη ομάδα που έχει ως ξενιστή τη βερικοκιά, την κορομηλιά, τη δαμασκηνιά και την τσαπουρνιά. Έχουμε όμως και εδώ εμφανείς τις δυο υποομάδες της βερικοκιάς που ένας αριθμός δειγμάτων – μία υποομάδα – είναι αυτή που «εισέρχεται» στον χώρο της ομάδας της αμυγδαλιάς στα Σχήματα 3 και 5.

ΣΥΖΗΤΗΣΗ-ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Στην παρούσα μελέτη, με τη χρήση της Ανάλυσης Κανονικών Μεταβλητών (CVA), βρέθηκαν διαφορές στη μορφολογία δειγμάτων του συμπλόκου είδους *H. pruni* που σχετίζονται με το φυτό ξενιστή από όπου συλλέχθηκαν. Έτσι λοιπόν τα δείγματα που προήλθαν από κορομηλιά, δαμασκηλιά και τσαπουρνιά κατατάχθηκαν σε μια ενιαία ομάδα. Το ίδιο παρατηρήθηκε και για τα δείγματα που προήλθαν από τη ροδακινιά και την αμυγδαλιά όπου αποτελούσαν δύο ξεχωριστές ομάδες (Σχήμα 3).

Υπάρχει μόνο μια αλληλοεπικάλυψη των δειγμάτων της αφίδας που συλλέχθηκαν από τη βερικοκιά (που ανήκει στην ομάδα με την κορομηλιά, τη δαμασκηλιά και την τσαπουρνιά, σύμφωνα και με τους Mosco *et al.* 1997), με την ομάδα των δειγμάτων που συλλέχθηκαν από την αμυγδαλιά (Σχήματα 3 και 5). Ακόμα έχουμε μια μικρή «γειτνίαση» θα λέγαμε, παρά επικάλυψη, ενός δείγματος που συλλέχθηκε από την αμυγδαλιά με τα δείγματα που συλλέχθηκαν από τη ροδακινιά (βλέπε Σχήματα 3 και 4).

Ξεκάθαρος διαχωρισμός των τριών ομάδων προκύπτει κυρίως από τα δύο δενδρογράμματα (Σχήματα 1 και 2) των αποστάσεων Mahalanobis από την Ανάλυση Ομαδοποίησης (Cluster Analysis). Στα δενδρογράμματα αυτά έχουμε πιο εμφανή τα τρία τάξα, χωρίς επικαλύψεις και πλήρη ταύτιση με αυτά που αναφέρουν οι Mosco *et al.*(1997).

Τα δεδομένα, συμφωνούν γενικά, με τα αποτελέσματα των Mosco *et al.* (1997), αλλά και με των Spampinato *et al.*(1988), σύμφωνα με τα οποία υπάρχουν τρία ξεχωριστά τάξα μέσα στο σύμπλοκο είδος *H. pruni*. Ένα που έχει ως πρωτεύοντα ξενιστή την αμυγδαλιά (το *H. amygdali A*), ένα τη ροδακινιά (το *H. amygdali B*) και ένα τη βερικοκιά, την κορομηλιά, τη δαμασκηλιά, την καλλωπιστική δαμασκηλιά ή και την τσαπουρνιά (και είναι το *H. pruni*).

Η ενδοειδική παραλλακτικότητα που σχετίζεται με την εκμετάλλευση των πόρων του περιβάλλοντος (π.χ. του ξενιστή), είναι ένα κοινό φαινόμενο στα φυτοφάγα έντομα και έχει μελετηθεί πολλές φορές η οικολογική εξειδίκευση τους, συμπατρικά, μετά από εναλλαγή ξενιστών (Mopper & Strauss 1997). Παραδείγματα έχουμε από διάφορες τάξεις εντόμων όπως Δίπτερα (π.χ.

οικογένειας Tephritidae : Feder *et al.* 1997, Itami *et al.* 1997), Κολεόπτερα (π.χ. οικογένειας Chrysomelidae : Futuyma 1990), κ.α.

Οι αφίδες θεωρούνται καλοί υποψήφιοι για μια τέτοια συμπατρική διαφοροποίηση ειδών σε σχέση με το φυτό ξενιστή τους (Dixon 1998). Οι αφίδες παρουσιάζουν μεγάλη εξειδίκευση καθώς το 99% των ειδών τους περιορίζεται σε ένα ή σε λίγα συγγενικά είδη ξενιστών (Eastop 1973). Πολλά πολυφάγα ή oligοφάγα είδη αφίδων της οικογένειας Aphididae, π.χ. *Aphis fabae* (Scopoli) (Mackenzie 1996), *Myzus persicae* (Sulzer) (Blackman 1987; Margaritopoulos *et al.* 2000; Nikolakakis *et al.* 2003), αποτελούνται από δυο ή περισσότερα υποείδη, ή φυλές ξενιστών ή βιοτύπους, που συχνά εμφανίζονται συμπατρικά και έχουν ιδιαίτερες προτιμήσεις φυτού – ξενιστή. Αυτές οι προτιμήσεις, συχνά, καθορίζονται γενετικά (Stroyan 1984; Guldmond 1990; Via 1991a,b; Mackenzie 1996).

Η μέθοδος της Ανάλυσης Κανονικών Μεταβλητών (Canonical Variates Analysis, CVA) που ακολουθήθηκε, έχει αποδειχθεί σε πρόσφατες μελέτες ότι μπορεί να διαχωρίσει στενά συνδεδεμένα τάξα αφίδων, με βάση τη σχέση μεταξύ μορφολογίας αυτών και του φυτού ξενιστή, ακόμα και εφαρμοζόμενη σε δείγματα αγρού -όπως στην περίπτωση μας. Τέτοια παραδείγματα αποτελούν ο διαχωρισμός του συμπλόκου είδους αφίδας *Amphorophora rubi*, του *Myzus persicae*, του *Rhopalosiphum maidis* (Blackman 1992), και του γένους της αφίδας *Euceraphis* (Blackman & DeBoise 2002).

Είναι γνωστό ότι τα μορφολογικά χαρακτηριστικά των αφίδων δεν επηρεάζονται μόνο από το γενότυπο (Wool 1977) αλλά και από αβιοτικούς (όπως η θερμοκρασία κ.α) και βιοτικούς παράγοντες του περιβάλλοντος, όπως το είδος (Moran 1986, 1988, Gillham & Claridge 1994) και η φυσιολογική κατάσταση του φυτού ξενιστή (Dixon 1998, Blackman & Spence 1994). Το ερώτημα που προκύπτει συνήθως στις μορφομετρικές μελέτες των αφίδων είναι κατά πόσο οι διαφορές που ανιχνεύονται αντικατοπτρίζουν γενετικές διαφορές ή οφείλονται κυρίως στην επίδραση του περιβάλλοντος και ειδικότερα του φυτού ξενιστή.

Αναφέρθηκε ότι δεν κατέστη δυνατή η εκτροφή του εντόμου στο εργαστήριο για να μπορέσουμε να ελέγξουμε την όποια επίδραση του περιβάλλοντος (ξενιστή, θερμοκρασίας, φωτοπεριόδου κ.α.) στη μορφολογία του εντόμου. Για να ελέγξουμε την επίδραση του περιβάλλοντος στα προς σωματομέτρηση δείγματα που συλλέχθηκαν από τον αγρό, χρησιμοποιήσαμε το

συντελεστή συσχέτισεως των KM με ένα δείκτη μεγέθους που προήλθε από το άθροισμα και των 13 σωματομετρούμενων χαρακτηριστικών κάθε ατομικής αφίδας και ο οποίος έχει αποδειχθεί ότι επηρεάζεται πολύ από το περιβάλλον (Blackman & Spence 1994). Στο Σχήμα 3, η KM1 (που ήταν και η κύρια KM που διαχώρισε τα δείγματα σε ομάδες), δεν είχε συσχέτιση με το δείκτη μεγέθους (συντελεστής συσχέτισεως -0,056). Ούτε και η KM 2 παρουσίασε πολύ υψηλή συσχέτιση (συντελεστής συσχέτισεως -0,612). Το γεγονός αυτό ενισχύει την άποψη ότι οι διαφορές και οι ομαδοποιήσεις που παρατηρούνται στο Σχήμα 3 (αλλά και στα Σχήματα 1, 2, 4, 5 και 6), οφείλονται σε διαφορετικούς γενότυπους των εξεταζομένων τριών τάξεων.

Όμοιοι έλεγχοι των KM με το δείκτη μεγέθους έγιναν και κατά την Ανάλυση Κανονικών Μεταβλητών ανά ζεύγη των τριών τάξεων. Ο συντελεστής ποτέ δεν ήταν πολύ υψηλός (έως 0,743 στην ανάλυση των δειγμάτων της αφίδας από αμυγδαλιά και ροδακινιά). Αυτό πάλι σημαίνει ότι και οι διαφορές και οι ομαδοποιήσεις που παρατηρούνται στα άλλα Σχήματα 4, 5 και 6, οφείλονται και αυτές σε διαφορετικούς γενότυπους των τριών τάξεων.

Στα Σχήματα 3 και 5, παρατηρούμε μια αλληλοεπικάλυψη της ομάδας των δειγμάτων της αφίδας που συλλέχθηκαν από τη βερικοκιά (και ανήκουν στο τάξο του *H. pruni*), με την ομάδα των δειγμάτων που συλλέχθηκαν από την αμυγδαλιά (τάξο του *H. amygdali A*). Από τα πειράματα των Mosco *et al.* (1997), αλλά και των Spampinato *et al.* (1988), σε δείγματα από την Κ.Ιταλία και τη Σικελία, δεν παρατηρήθηκε υβριδισμός ούτε μια τέτοια λανθασμένη επιλογή ξενιστή μεταξύ των εν λόγω δυο τάξεων. Οι Mosco *et al.* (1997), με τη χρήση αλλοζύμων βρήκαν ότι το *H. pruni* είναι πιο συγγενές με το *H. amygdali A*, ($D_{Nei}=0,10$), απ' ότι με το *H. amygdali B*, ($D_{Nei}=0,33$ - ενώ τα δυο τελευταία απέχουν $D_{Nei}=0,32$), αλλά και πιο πιθανοί υποψήφιοι για συμπατρική δημιουργία ειδών. Οι ίδιοι ερευνητές θεωρούν το τρία τάξα ως τρία ξεχωριστά βιολογικά είδη. Οι Spampinato *et al.* (1988), αναφερόμενοι στα τρία τάξα που εξετάζονται και βασιζόμενοι κι αυτοί στη χρήση αλλοζύμων, θεώρησαν ότι υπάρχουν τουλάχιστον τρία ευδιάκριτα συγγενικά είδη (sibling species) στο γένος *Hyalopterus*, συμφωνώντας με την υπόθεση του Eastop (1966).

Σχετικά με την απλή «γειτνίαση» ενός δείγματος από αυτά που συλλέχθηκαν από την αμυγδαλιά (τάξο του *H. amygdali A*), με τα δείγματα που συλλέχθηκαν από την ροδακινιά (τάξο του *H. amygdali B*) (βλέπε Σχήματα 3 και

4), οι Mosco *et al.* (1997) αναφέρουν την ύπαρξη υβριδίων μεταξύ των δύο αυτών, χωρίς όμως ανταλλαγή γονιδίων. Όμως και οι Spampinato *et al.* (1988) αναφέρουν ότι το *H. amygdali* A και το *H. amygdali* B μπορεί να βρεθούν περιστασιακά σε ροδακινιά και αμυγδαλιά αντίστοιχα.

Αρκετοί είναι οι μηχανισμοί που επιτρέπουν τη συμπατρική εξειδίκευση των πληθυσμών των εντόμων –πιθανώς και του συμπλόκου είδους *H. pruni* στην περίπτωση μας-, παρά τη συνήθη ύπαρξη αμοιβαίας ανταλλαγής γονιδίων (gene flow), (Berlocher & Feder 2002). Παράδειγμα στην αφίδα *Acyrtosiphon pisum* (Harris), η αποδοχή του ξενιστή βάσει εξειδικευμένων διεγερτικών ουσιών του φυτού, γεγονός που αποτελεί το κύριο εμπόδιο στη ροή γονιδίων μεταξύ των φυλών-ξενιστών της μηδικής (*Medicago sativa* L.) και του τριφυλλιού (*Trifolium pretense* L.) (Via, 1999; Caillaud & Via 2000; Del Campo *et al.* 2003). Υπάρχουν κι άλλοι μηχανισμοί (φυσιολογικοί, μορφολογικοί, συμπεριφοράς), που οδηγούν στη συμπατρική εξειδίκευση, όπως εμπλοκή διαφόρων γονιδίων (π.χ. στην αφίδα *A. pisum*, Hawthorne and Via 2001) ή και διαφορετική συμπεριφορά των εντόμων για καλύτερη απόδοση στον ένα ξενιστή σε σχέση με κάποιον άλλο (π.χ. στην αφίδα *Myzus persicae*, Nikolakakis *et al.* 2003). Η παρούσα μελέτη αποτελεί και ένα κίνητρο διερεύνησης του μηχανισμού που οδηγεί τα εν λόγω τάξα στην συμπατρική εξειδίκευση ως προς τον ξενιστή.

Μπορεί η μέθοδος Ανάλυσης Κανονικών Μεταβλητών αλλά και η Ανάλυση Ομαδοποίησης, να διαφοροποίησαν τα δείγματα σε κάποιες ομάδες, απαιτείται, όμως, για επιβεβαίωση των αποτελεσμάτων αυτών, η εφαρμογή μοριακών μεθόδων ανάλυσης, όπως η ανάλυση των ενζύμων, του DNA, και οι χρωμοσωμικές μελέτες (Blackman *et al.* 1977, Blackman 1980).

Τέλος, η πρακτική σημασία αυτών των αποτελεσμάτων, έγγειται στην εξήγηση φαινομένων όπως η ανάπτυξη ανθεκτικότητας σε εντομοκτόνα της αφίδας που έχει ένα φυτό ως ξενιστή χωρίς να συνοδεύεται με αντίστοιχη αύξηση ανθεκτικότητας σε κάποιο άλλο, λόγω της ύπαρξης διαφορετικών τάξων (γενοτύπων του εντόμου) στον κάθε ένα ξενιστή. Ακόμη, θα μπορούμε να κάνουμε καλύτερη επιλογή φυσικών εχθρών προς βιολογική αντιμετώπιση των τάξων του εντόμου. Επίσης θα μπορούμε να κατανοήσουμε καλύτερα τον τρόπο που μετακινούνται οι πληθυσμοί του εντόμου και να εκτιμήσουμε ποιά θα είναι τα είδη φυτών που θα αποικήσει μετέπειτα κάποιος πληθυσμός του εντόμου που

καταλαμβάνει τώρα κάποιους ξενιστές σε μια περιοχή, αποκλείοντας τους μη ξενιστές του.

Βιβλιογραφία

- Akimoto, S.** (1985) Taxonomic study on gall aphids, *Colopha*, *Paracolopha* and *Kaltenbachiella* in East Asia, with special reference to their origins and distributional patterns. *Insecta Matsumurana, New Series*, **31**, 1-79.
- Aoki, S.** (1977) A new species of *Colophina* (Homoptera: Aphidoidea) with soldiers. *Kontyu*, **45**, 333-337.
- Aoki, S.** (1980) Life cycles of two *Colophina* aphids (Homoptera: Pemphigidae) producing soldiers. *Kontyu*, **48**, 464-476.
- Basky Z, Szalay-Marszò L.** (1987) Study of isolation mechanisms in the *Hyalopterus pruni* and *Hyalopterus amygdali* complex. In : *Population Structure, Genetics and Taxonomy of Aphids and Thysanoptera*, Proceedings Internatinal Symposium, Smolenice, Chechoslovakia, 1985, pp.370-376.SPB Publishing, the Hague, the Netherlands.
- Berlocher, S.A. & Feder, J.L.** (2002) Sympatric speciation in phytophagous insects: moving beyond controversy? *Annual Review of Entomology*, **47**, 773-815.
- Bernays, R. and Graham, M.** (1988) On the evolution of host specificity in phytophagus arthropods. *Ecology*, **69**, 886-892.
- Black, IV W. C., DuTeau, N. M., Puterka, G. J., Nechols, J. R and Pettorini, J. M.** (1992) Use of the random amplified polymorphic DNA polymerase chain reaction (RAPD-PCR) to detect DNA polymorphisms in aphids. *Bulletin of Entomological Research*, **82**, 151-159.
- Blackman, R.L.**(1971) Variation in the photoperiodic response within natural populations of *Myzus persicae* (Sulzer). *Bulletin of Entomological Research*, **60**, 533-546.
- Blackman, R.L.**(1974) Aphids. In *Behaviour*. p.43.
- Blackman, R.L., Eastop, V.F & Hills M.** (1977) Morphological and cytological separation of *Amphorophora-Buckton* (Homoptera: Aphididae). Feeding on European raspberry and blackberry (*Rubus spp*). *Bulletin of Entomological Research*, **67**, 285-296.
- Blackman, R.L.** (1980) Chromosomes and parthenogenesis in aphids. pp. 133-148. In Blackman, R.L., Hewitt, G.M. & Ashburner, M. (Eds), *Insect Cytogenetics*. Blackwell, Oxford.

- Blackman, R.L., Eastop, V.F.** (1984) Aphids of the World's Crops: An Identification and Information Guide. *John Wiley Sons Publications. London.*
- Blackman, R.L.** (1988) Rearing and Handling Aphids. in Minks, A.K. & Harrewijn, P. (Eds.). *World Crop Pests, Aphids, Their Biology, Natural Enemies and Control.* Volume B, Elsevier, Amsterdam.
- Blackman, R.L.**(1990) Specificity in aphid/plant genetic interactions, with particular attention to the role of the alatae colonizer. pp.251-274. in Campbell, R.K. & Eikenbary, R.D. (Eds), *Aphid-plant genotype interactions.* New York, Elsevier.
- Blackman, R.L.** (1992) The use of ordination techniques to discriminate within pest aphid species complexes. pp. 261-275. in Sorensen, J.T. & Footit R. (Eds). *Ordination in the Study of Morphology, Evolution and Systematic of Insects.* Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Blackman, R.L. & Spence, J.M.** (1994) The effects of temperature on aphid morphology, using a multivariate approach. *European Journal of Entomology*, **91**, 7-22.
- Blackman, R.L. & Eastop V.F.** (2000) Aphids on the World's Crops. An Identification And Formation Guide. Second Edition. John Wiley & Sons, London.
- Blackman, R.L. & De Boise, E.** (2002) Morphometric correlates of karyotype and host plant in genus *Euceraphis* (Hemiptera: Aphididae). *Systematic Entomology*, **27**, 323–335.
- Börner, C.** (1938) Neuer Beitrag zur Systematik und Stammesgeschichte der Blattläuse. *Abhandlungen vom Naturwissenschaftlichen Verein Bremen*, **30**, 167-179.
- Börner, C.** (1939) Anfälligkeit, Resistenz und Immunität der Reben gegen Reblaus. Allgemeine Gesichtspunkte zur Frage der Spezialisierung von Parasiten, die harmonische Beschränkung des Lebensraums. *Zeitschrift für Hygiene Zoologie Schädlingsbekämpfung*, **31**, 274-285, 301-308, 325-334.
- Bush, G.L.** (1969) Sympatric host race formation and speciation in frugiferous flies of the genus *Rhagoletis* (Diptera, Tephritidae). *Evolution*, **23**, 237-251.
- Bush, G.L.** (1994) Sympatric speciation in animals : new wine in old bottles. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**, 285-288.

- Bush, G.L.** (1975) Sympatric speciation in phytophagous parasite insects. pp. 187-206. In Price, P.W. (Eds), *Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites*. Plenum, New York.
- Caillaud, M.C.** (1999) Behavioural correlates of genetic divergence due to host specialization in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **91**, 227-232.
- Caillaud, M.C. & Via, S.** (2000) Specialized feeding behaviour influences both ecological specialization and assortative mating in sympatric host races of pea aphids. *American Naturalist*. **156**, 606-621.
- Cartier, J.J. & Painter, R.H.** (1956) Differential reactions of two biotypes of the corn leaf aphid to resistant and susceptible varieties, hybrids and selection of sorghums. *Journal of Economic Entomology*, **49**, 498-508.
- Cenis, J.L., Perez, P. & Fereres, A.** (1993) Identification of aphid (Homoptera: Aphididae) species and clones by Random Amplified Polymorphic DNA. *Annals of the Entomological Society of America*, **86**, 554-550.
- Chapman, R.F., Bernays, E.A. and Simpson J.J.** (1981) Attraction and repulsion of the aphid *Cavariella aegopodii* by plant odours. *Journal of Chemical Ecology*, **7**, 881-888.
- Del Campo, M.L., Via, S. & Caillaud, M.C.** (2003) Recognition of host-specific chemical stimulants in two sympatric host races of pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Ecological Entomology*, **28**, 405-412
- Dixon, A.F.G.** (1971) The life-cycle and host preferences of the bird cheery-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L., and their bearing on the theories of host alternation in aphids. *Annals of Applied Biology*, **68**, 135-147.
- Dixon, A.F.G.** (1973) Metabolic acclimatization to seasonal changes in temperature in sycamore aphid *Drepanosiphum platanoides* (SCHR) and lime aphid *Eucallipterus tiliae* L. *Oecologia*, **13**, 205-210.
- Dixon, A.F.G.** (1987) The way of life of aphids: host specificity, speciation and distribution, pp. 197-207. In: A.K. Minks and P. Harrewijn (Editors), *Aphids, their Biology, Natural Enemies and Control*. (World Crop Pests, 2A) Elsevier, Amsterdam,.
- Dixon, A.F.G.** (1998) *Aphid Ecology*. Second Edition, Chapman and Hall, London, U.K.

- Drès, M. & Mallet, J.** (2002) Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 357, 471–492.
- Eastop, V.F.** (1973) Deductions from the present day host plants of aphids and related insects. In *Insect/Plant Relationships. Symposium of the Royal Entomological Society*. London. Vol. 6, pp. 157-178.
- Essig, E.O. and Abernathy, F.** (1952) *The Aphid Genus Periphyllus*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, CA, vii + 166 pp.
- Feder, J.L., Berlocher, S.H. & Opp, S.B.** (1997) Sympatric host-race formation and speciation in *Rhagoletis* (Diptera: Tephritidae): a tale of two species for Charles D. pp. 408–441 in Mopper, S. & Strauss, S.Y. (Eds) *Genetic structure and local adaptation in natural insect populations: Effects of ecology, Life history and Behaviour*. New York, Chapman & Hall.
- Field, L.M., Javed, N., Stribley, M.F. & Devonshire, A.L.** (1994) The peach-potato aphid *Myzus persicae* and the potato aphid *Myzus nicotianae* have the same esterase-based mechanisms of insecticide resistance. *Insect molecular Biology*, **3**, 143-148.
- Footit, R.C. & Bonen, L.** (1990) Analysis of aphid species using mitochondrial DNA techniques. In Peters, D.C., Webster, J.A. & Chlouber, C.S. (Eds.), *Proceedings, aphid-plan interactions: populations to molecules*. Oklahoma State University, Stillwater.
- Footit, R.C., Mackauer, J.** (1990) Morphometric variation within and between populations of the pine aphid, *Cinara nigra* (Wilson) (Homoptera: Aphidoidea, Lachnidae). *Western North America Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie*, **68**, 1410-1419.
- Fu-Shun, Y. and Visser, J.H.** (1982) Electroantennogram responses of the cereal aphid *Sitibion avenae* to plant volatile components. In J.H. Visser and A.K. Minks (eds), *Proc. 5th int. symp. Insect-Plant Relationships*, Wageningen 1982. Pudoc, Wageningen, pp. 387-388.
- Futuyma, D.J. & Peterson, S.C.** (1985) Genetic variation in the use of resources by insects. *Annual Review of Entomology* 30: 217-238.
- Futuyma, D.J. & Phillippi, T.E.** (1987) Genetic variation and covariation in responses to host plants by *Alsophila promataria* (Lepidoptera: Geometridae). *Evolution*, **41**, 269-279.

- Futuyma, D.J.** (1990) Observations on the taxonomy and natural history of *Ophraella wilcox* (Coleoptera: Chrysomelidae), with a description of a new species. *Journal of the New York Entomological Society*, **98**, 163–186.
- Gillham, M.C., and Caltrige, M.F.** (1994) A multivariate approach to host plant associated morphological variation in the polyphagous leafhopper *Alnetoidia alneti* (Danholm). *Biology Journal of Linnaean Society*, **54**, 127-151.
- Guldemond, J.A.** (1990a) *On aphids, their host plants and speciations*. PhD Thesis, Wageningen University, The Netherlands.
- Guldemond, J.A.** (1990b) Choice of host plant as a factor in reproductive isolation of the aphid genus *Cryptomyzus* (Homoptera: Aphididae). *Ecological Entomology*, **15**, 43-51.
- Guldemond, J.A.** (1990c) Evolutionary genetics of the aphid *Cryptomyzus* with a preliminary analysis of the inheritance of host preference, reproductive performance and host alternation. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **57**, 65-76.
- Guldemond, J.A.** (1991) Biosystematic and morphometric study of the *Cryptomyzus galeopsidis alboapicalis* complex (Homoptera: Aphididae), with a key to and notes on the *Cryptomyzus* species of Europe. *Netherlands Journal of Zoology*, **41**, 1-31.
- Guldemond, J.A. & Dixon, A.F.G.** (1994) Specificity and daily cycle of release of sex pheromones in aphids: a case of reinforcement? *Biological Journal of the Linnean Society*, **52**, 287-303.
- Hardys, H., Balick, M., and Scierwater, B.** (1992). Applications of random amplified polymorphic DNA (RAPD) in molecular ecology. *Molecular Ecology*, **1**, 55-63.
- Hawthorne, D.J. & Via, S.** (2001) Genetic linkage of ecological specialization and reproductive isolation in pea aphids. *Nature*, **412**, 904-907.
- Heie, O. E.** (1980) The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark. II. The Family Drepanosiphidae. *Scandinavian Science Press*, Klampenborg, 176pp.
- Hille Ris Lambers, D.** (1950) Host plants and aphid classification. *In Proceedings of the 8th International Congress in Entomology*, 1948, Stockholm. pp. 141-148.
- Hille Ris Lambers, D.** (1955a) Hemiptera 2. Aphididae. *Zoology of Iceland*, **3** (52a), 1-29.

- Hille Ris Lambers, D.** (1955b) Two new species of *Sappaphis* Matsumura. (Homoptera, Aphididae.). *Entomologische Berichten*, **15**, 304-309.
- Hille Ris Lambers, D.** (1966) Polymorphism in Aphididae. *Annual Review of Entomology*, **11**, 47-48.
- Johnson, B. and Birks, P.R.** (1960) Studies on wing polymorphism in aphids.1. The developmental process involved in the production of the different forms. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **3**, 327-339.
- Ilharco, F.A. and A. van Harten.** (1987) Systematics. pp. 51-77. in Minks, A.K. & Harrewijn, P. (Eds). *Aphids. Their Biology, Natural Enemies and Control. Volume A*. Amsterdam, Elsevier.
- Itami, J.K., Craig, T.P. & Horner, J.D.** (1997) Factors affecting gene flow between the host races of *Eurosta solidaginis*. pp. 375–407 in Mopper, S. & Straus, S.Y. (Eds) *Genetic structure and local adaptations in insect populations: effects of ecology, life history, and behaviour*. New York, Chapman & Hall.
- Kawada, K.** (1987) Polymorphism and morph determination. In Minks, A.K. & Harrewijn, P. (Eds). *Aphids. Their Biology, Natural Enemies and Control, Volume 2A*, Elsevier, Amsterdam.
- Kennedy, J.S. and Booth, C.O.** (1954) Host alternation in *Aphis fabae* Scop. II. *Changes in the aphids. Annals of Applied Biology*, **41**, 88-106.
- Kennedy, J.S. & Booth, C.O.** (1963) Coordination of successive activities in an aphid. The effect of flight on settling responses. *Journal of Experimental Biology*, **40**, 351-369.
- Krzanowski, W.J.** (1990) *Principles of Multivariate Analysis*. Clarendon Press, Oxford.
- Lampel, G.** (1968) *Die Biologie des Blattlaus-Generationswechsels, mit Besonderer Berücksichtigung Terminologischer Aspekte*. Gustav Fisher Verlag, Jena, 264 pp., 33 pls.
- Lees, A.D.** (1961) Clonal polymorphism in aphids. In: J.S.Kennedy (Editor), *Insect Polymorphism. Symposia of the Royal Entomological Society of London*, **1**: 68-79.
- Lees, A.D.** (1966) The control of polymorphism in aphids. *Advances in Insect Physiology*, **3**, 207-277.

- Loxdale, H.D., Hardie, S. Halbert, R. Footitt, N.A. Kidd & C.I. Carter, (1993)**
The relative importance of short and long range movement of flying aphids.
Biological Reviews, **68**, 291-311.
- Mackenzie, A. (1996)** A trade-off for host plant utilization in the black bean aphid,
Aphis fabae. *Evolution*, **50**, 155-162.
- Μαργαριτόπουλος, Ι.Τ., Ζάρπας, Κ.Δ. & Τσιτσιπής, Ι.Α. (1999)** Μελέτη του
αναπαραγωγικού δυναμικού των *Myzus persicae* και *Aphis gossypii* σε ποικιλίες
πατάτας και βάμβακος. *Περίληψεις Ανακοινώσεων 8^ο Πανελληνίου*
Εντομολογικού Συνεδρίου, 2-5 Νοεμβρίου 1999 Χαλκίδα, σελ.75.
- Margaritopoulos, J.T., Mamuris, Z. & Tsitsipis, J.A. (1998)** Attempted
Discrimination of *Myzus persicae* (Sulzer) and *Myzus nicotianae* Blackman
(Homoptera: Aphididae) by Random Amplified Polymorphic DNA Polymerase
Chain Reaction Technique. *Annals of the Entomological Society of America*, **91**,
602-607.
- Margaritopoulos, J.T., Tsitsipis, J.A., Zintzaras, E. & Blackman, R.L. (2000)**
Host-correlated morphological variation of *Myzus persicae* (Hemiptera:
Aphididae) population in Greece. *Bulletin of Entomological Research* (2000),
90, 233-244.
- Margaritopoulos, J.T., Tsitsipis, J.A., Goundoudaki, S. & Blackman, R.L. (2002)**
Life cycle variation of *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) in
Greece. *Bulletin of Entomological Research*, **92**, 309-320.
- Margaritopoulos, J.T., Blackman, R.L., Tsitsipis, J.A. & Sannino, L. (2003)**
Coexistence of different host-adapted forms of the *Myzus persicae* group
(Hemiptera: Aphididae) in southern Italy. *Bulletin of Entomological Research*,
93, 131-135.
- Margaritopoulos, J.T., Tsourapas, C., Tzortzi, M., Kanavaki, O.M. & Tsitsipis,
J.A. (2005)** Host selection by winged colonisers within the *Myzus persicae*
group. A contribution toward understanding host specialisation. *Ecological
Entomology*, **30**, 406–418.
- Margaritopoulos, J.T., Tzortzi, M., Zarpas, K.D., Tsitsipis, J.A. & Blackman,
R.L. (2006)** Morphological discrimination of *Aphis gossypii* (Hemiptera:
Aphididae) populations feeding on Compositae. *Bulletin of Entomological
Research*, **96**, 153-165.

- Martinez-Torres, D. & Moya, A. & Latorre, A. & Ferreres, A.** (1992) Mitochondrial DNA variation in *Rhopalosiphum padi* (Homoptera : Aphididae). Populations from four Spanish localities. *Annals of the Entomological Society of America*, **85**, 241-246.
- Miyazaki, M.** (1972) Discovery of the fundatrix of *Macromyzus woodwardiae* (Takahashi) (Homoptera:Aphididae), with biological notes. *Kontyu*, **40**, 36-39.
- Miyazaki, M.** (1985) The life-cycle of *Rhopalosiphoninus tiliae* (Matsumura), with notes on its bearing on evolutionary theories of aphids' life-cycles. *Proceedings of the International Aphidological Symposium at Jablonna*, 1981, Zaklad Narodowy, Wroclaw, pp. 489-492.
- Miyazaki, M.** (1987) Forms and Morphs of Aphids. In Minks, A.K & Harrewijn. P. (Eds). *Aphids. Their Biology, Natural Enemies and Control*. Volume 2A, Elsevier, Amsterdam.
- Mopper, S. & Strauss S.V.** (1997) Genetic structure and local adaptation in natural insect populations. *Effects of ecology, life history and behaviour*. New York, Chapman & Hall.
- Mosco, M.C. & Arduino, P. & Bullini, L. & Barbagallo, S.** (1997) Genetic heterogeneity, reproductive isolation and host preferences in mealy aphids of the *Hyalopterus pruni* complex (Homoptera, Aphidoidea). *Molecular Ecology*, **6**, 667-670.
- Müller, F.P.** (1971) Isolationmechnismen zwischen sympatrischen bionomischen Rassen am Beispiel der Erbsenblattlaus *Acyrthosiphon pisum* (Harris) (Homoptera: Aphididae). *Zoologisches Jahrbuch Abteilung Systematik und Oecologische Geographie der Tiere*, **98**, 131-152.
- Nikolakakis, N.N., Margaritopoulos, J.T. & Tsitsipis, J.A.** (2003) Performance of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) clones on different host-plants and their host preference. *Bulletin of Entomological Research*, **93**, 235–242.
- Owen, R.** (1849) On Parthenogenesis as the Successive Production of Procreating Individuals from a Single Ovum. London, John van Voorst.
- Richards, O.W.** (1961) An introduction to the study of polymorphism in insects. In Kennedy, J.S. (Ed.). *Insect Polymorphism. Symposia of the Royal Entomological Society of London*.
- Schweissig, F.C. & Wilde, G.** (1979) Predisposition and non preference of greenbug for certain host cultivars. *Environmental Entomology*, **8**, 1070-1072.

- Shaposhnikov, G. Ch.** (1987) Evolution of Aphids in relation to evolution of Plants. pp.409-413 in Minks, A.K. & Harrewijn, P. (Eds) *Aphids Their Biology, natural Enemies and Control Volume 3A*. Amsterdam, Elsevier.
- Smith, K.M.** (1926) A comparative study of the feeding methods of certain Hemiptera and of the resulting effects upon the plant issue, with special reference to potato plant. *Annals of Applied Biology*, **13**, 109-139.
- Smith, B.D.** (1966) Effects of the plant alkaloid sparteine on the distribution of the aphid *Acyrtosiphon spartii* (Koch). *Nature*, **212**, 213-214.
- Sorin, M.** (1970) Longiunguis of Japan. *Insecta Matsumurana, Supplement*, **8**, 5-17.
- Spampinato R, Arduino P, Barbagallo S, Bullini L.** (1988) Analisi genetica di *Hyalopterus pruni* e *H. amygdali* e dimostrazione dell'esistenza di una nuova specie (Homoptera, Aphidoidea). *Atti XV Congresso nazionale italiano di Entomologia*, L'Aquila:261-265.
- Stroyan, H. L. G.** (1960) Three new subspecies of aphids from Iceland (Hem., Hom.). *Entomologiske Meddelelser*, **29**, 250-265.
- Stroyan, H. L. G.** (1984) Aphids-Pterrocommatinae and Aphidinae, Homoptera, Aphididae. Handbook for identification of British insects. Volume 2, part 6. London: *Royal Entomological Society for London*.
- Sunnucks, P., Driver, F., Brown, W.V., Carver, M., Hales, D.F., & Milne, W.M.** (1997) Biological and genetic characterization of morphologically similar *Therioaphis trifolii* (Hemiptera:Aphididae) with different host utilization. *Bulletin of Entomological Research*, **87**, 425-436.
- Sunnucks, P.** (2000) Efficient genetic markers for population biology. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 199-203.
- Sutherland, O. R. W.** (1970) An intrinsic factor influencing alatae production by two strains of pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Journal of Insect Physiology* **16**, 1349-1354.
- Takahashi, R.** (1918) Description of the new aphid producing the alate oviparous female in summer. *Zoological Magazine*, **30**, 458-461.
- Takahashi, R.** (1920) A new genus and species of aphid from Japan (Hem.) *Canadian Entomologist*, **52**, 19-20.
- Takahashi, R.** (1959) On the aphid, *Matsumuraja rubifoliae* Takahashi (Homoptera: Aphididae). *Transactions of the Shikoku Entomological Society*, **6** (4), 55-58.

- Tauber CA, Tauber M.J.** (1989) Sympatric speciation in insects: perception and perspective. In: *Speciation and its Consequences* (eds Otte D, Endler JA), pp. 307-344. Sinauer Associated Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Tomiuk, J.** (1990) Genetic stability in aphid clones and its implication for host plants interactions. pp. 273-288 in Campbell, R.K. & Eikenbary, R.K. (Ed.) *Aphid-plant Genotype Interactions*. Amsterdam, Elsevier Press.
- Τζανακάκης, Μ. Ε.** (1980) Μαθήματα Εφαρμοσμένης Εντομολογίας 2^ο ειδικό μέρος. Έκδοση: *Υπηρεσία Δημοσιευμάτων, Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο. Θεσσαλονίκη*.
- Via, S.** (1990) Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects. The experimental study of evolution in natural and agricultural systems. *Annual Review of Entomology* **35**: 421-446.
- Via, S.** (1991a) The genetic structure of host plant adaptation in a spatial patchwork: demographic variability among reciprocally transplanted pea aphid clones. *Evolution*, **45**, 827–852.
- Via, S.** (1991b) Specialized host plant performance of pea aphid clones is not altered by experience. *Ecology*, **72**, 1420-1427.
- Via, S.** (1994) Population structure and local adaptation in a clonal herbivore. In: L.A. Real (ed), *Ecological Genetics*. Princeton University Press, pp. 58-85.
- Via, S.** (1999) Reproductive isolation between sympatric races of pea aphids. I. Gene flow restriction and habitat choice. *Evolution*, **53**, 1446-1457.
- Via, S., Bouck, A.C. & Skillman, S.** (2000) Reproductive isolation between divergent races of pea aphids on two hosts. II. Selection against migrants and hybrids in the parental environment. *Evolution*, **54**, 1626-1637.
- Via, S.** (2001) Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 381-390.
- Via, S.** (2002) The ecological genetics of speciation *American Naturalist* **159** (supplement), 1-7.
- Via, S. & Hawthorne, D.J.** (2002) The genetic architecture of ecological specialization: correlated gene effects on host use and habitat choice in pea aphids. *American Naturalist* **159** (supplement), 76–88.
- Walker, F.** (1850) Description of aphids. *Annals of the Magazine of Natural History*, **2**, 14-28.
- Weed, C. L.** (1896) The hibernation of aphids. *Psyche*, **7**, 351-362.

- Wool, D.** (1977) Genetic and environmental components of morphological variation in gall-forming aphids (Homoptera, Aphididae, Fordinae) in relation to climate. *Journal of Animal Ecology*, **46**, 875-889.
- Zintzaras, E., Brown, N.P. & Kowald, A.** (1994) Growing a classification tree using the apparent misclassification rate. *Computer Applications in the Biosciences*, **10**, 263-271.