

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΣΧΟΛΗ ΓΕΩΠΟΝΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ
ΠΡΟΓΡΑΜΜΑ ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΩΝ ΣΠΟΥΔΩΝ

ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ & ΑΓΡΟΤΙΚΟΥ
ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ

ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΕΝΤΟΜΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΓΕΩΡΓΙΚΗΣ ΖΩΟΛΟΓΙΑΣ



ΒΛΑΧΟΠΟΥΛΟΣ ΔΗΜΗΤΡΗΣ

Μελέτη της βιολογίας πληθυσμών του είδους αφίδας *Aphis fabae* Scopoli
(Hemiptera: Aphididae)

Νέα Ιωνία Μαγνησίας
Σεπτέμβρης 2005

ΤΡΙΜΕΛΗΣ ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗ

Ι.Α.ΤΣΙΤΣΠΗΣ	ΕΠΙΒΛΕΠΩΝ ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ Καθηγητής Τμήματος Γεωπονίας Φυτικής Παραγωγής και Αγροτικού Περιβάλλοντος Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας
Δ.Π.ΛΥΚΟΥΡΕΣΗΣ	Καθηγητής Τμήματος Φυτικής Παραγωγής Γεωπονίας Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών
Δ.Α.ΠΡΟΦΗΤΟΥ- ΑΘΑΝΑΣΙΑΔΗ	Καθηγήτρια Τμήματος Γεωπονίας Α.Π.Θ

Πρόλογος

Στην παρούσα εργασία μελετήθηκε η βιολογία και η μορφολογική παραλλακτικότητα του είδους της αφίδας *Aphis fabae* Scopoli (Hemiptera:Aphididae) σε σχέση με τον ξενιστή και τη γεωγραφική προέλευση.

Η διατριβή αποτελείται από δύο μέρη: i) Στο γενικό μέρος, δίδονται πληροφορίες σχετικά με τις αφίδες, το βιολογικό τους κύκλο, τον πολυμορφισμό τους με τις διάφορες μορφές 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 την αφίδα *A. fabae*. ii) 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.

Ευχαριστίες

Θα ήθελα να ευχαριστήσω θερμά τον επιβλέποντα Καθηγητή μου Ι.Α.Τσιτσιπή για τις γνώσεις που μου μετέδωσε και τη βοήθεια που μου προσέφερε.

Ευχαριστώ επίσης, τον Διδάκτορα Ι.Τ.Μαργαριτόπουλο για το ασταμάτητο ενδιαφέρον και την καθοδήγησή του, σε όλα τα στάδια της διατριβής μου.

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

Πρόλογος-Ευχαριστίες.....	3
Περίληψη.....	5
Σκοπός μελέτης.....	6
Abstract.....	7

ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

Εισαγωγή.....	9
Βιολογικός κύκλος.....	12
Ετεροοικία.....	12
Μη μεταναστευτικά είδη.....	14
Παρθενογενετική αναπαραγωγή.....	14
Πολυμορφισμός αφίδων.....	16
Γενικά.....	16
Θεμελιωτικό.....	16
Παρθενογενετικά θηλυκά.....	17
Ωτόκα.....	20
Αρσενικά.....	20
Διαχειμάζουσες μορφές.....	21
Διαθερίζουσες μορφές.....	23
Ειδικές μεταναστευτικές μορφές.....	23
Εξειδίκευση αφίδων στα φυτά ξενιστές.....	25
Γενικά.....	25
Προσαρμογή αφίδων.....	25
Φυλές προσαρμοσμένες σε έναν ξενιστή.....	26
Αλληλεπίδραση εντόμου- φυτού ξενιστή.....	27
Μηχανισμός διασποράς και εύρεση ξενιστή.....	28
Χρησιμοποίηση του φλοιώματος ως κύρια πηγή τροφής.....	28
Παρθενογέννηση.....	29
Μέθοδοι μελέτης γενετικού πολυμορφισμού σε αφίδες.....	31
Γενικά.....	31
Σωματομετρία.....	31
Μορφολογικοί χαρακτήρες προσδιορισμού αφίδων.....	31
Μοριακές μέθοδοι.....	38
<i>Aphis fabae</i> Scopoli.....	41

ΕΙΔΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

Εισαγωγή.....	45
Υλικά και μέθοδοι.....	50
Αποτελέσματα.....	57
Συζήτηση- Συμπεράσματα.....	63
Βιβλιογραφία.....	66

Περίληψη

Η μαύρη αφίδα των κουκιών, *Aphis fabae* Scopoli (Hemiptera: Aphididae), αποτελεί ένα από τα πολλά είδη αφίδων με ιδιαίτερη οικονομική σημασία. Σε εύκρατα κλίματα, παρουσιάζει διαφορετικούς τύπους βιολογικών κύκλων. Έτσι υπάρχουν ολοκυκλικοί, ανολοκυκλικοί, ανδροκυκλικοί και ενδιάμεσοι πληθυσμοί. Στην παρούσα εργασία μελετήθηκαν: α) η κατηγορία βιολογικού κύκλου και β) η παραλλακτικότητα μορφολογικών χαρακτηριστικών πληθυσμών του είδους. Ο κύριος όγκος των δειγμάτων προήλθε από καλλιέργειες ζαχαρότευτλων όπως επίσης και από είδη αυτοφυών φυτών. Οι κλώνοι συλλέχθηκαν από πέντε διαφορετικές περιοχές του νομού Ημαθίας, ενώ κλώνοι από ζιζάνια συλλέχθηκαν από την ευρύτερη περιοχή του διαμερίσματος της Θεσσαλίας. Η εκτροφή των κλώνων στο εργαστήριο πραγματοποιήθηκε σε φύλλα κουκιών. Τα αποτελέσματα έδειξαν ότι όλοι οι πληθυσμοί παρουσιάζουν τον ανολοκυκλικό τύπο βιολογικού κύκλου. Κατά τη μορφολογική μελέτη μετρήθηκαν σε κάθε αφίδα 16 μορφολογικά χαρακτηριστικά. Τα δεδομένα επεξεργάστηκαν ταυτόχρονα με τη μέθοδο της Ανάλυσης Κανονικών Μεταβλητών (CVA), 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 οι κλώνοι. Η εργασία που ακολουθεί και τα συμπεράσματα που ανάγονται από αυτή παροτρύνουν για περαιτέρω μελέτη του είδους *Aphis fabae* χρησιμοποιώντας μοριακές μεθόδους ανάλυσης.

Σκοπός Μελέτης

Σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η μελέτη της βιολογίας και της μορφολογίας των πληθυσμών του *Aphis fabae*, που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές περιοχών της Ελλάδας. Η μελέτη της βιολογίας των πληθυσμών μας δίνει τη δυνατότητα να διερευνήσουμε τις στρατηγικές διαχείμασης που ακολουθεί το είδος στην Ελλάδα. Τα αποτελέσματα της μορφολογικής μελέτης θα βοηθήσουν στην καλύτερη κατανόηση της επίδρασης του φυτού ξενιστή στη δημιουργία πληθυσμών του είδους *Aphis fabae*, οι οποίοι παρουσιάζουν εξειδίκευση ως προς ένα συγκεκριμένο ξενιστή. 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 την πληθώρα των ξενιστών που αποικίζει, με τη χρήση μοριακών μεθόδων ανάλυσης. Έτσι θα συμβάλει στην καλύτερη γνώση της βιο-οικολογίας του *A. fabae*.

Abstract

Aphis fabae Scopoli (Hemiptera: Aphididae), is a pest of considerable economical importance. It exhibits different types of biological cycles in mild temperate climates. There are holocyclic, anholocyclic, androcyclic and intermediate populations. In the present study the category of the life cycle, and the variation of some morphological characteristics of the species were examined. Most of the samples came from cultivations of sugar beet and others from weeds. The clones established in the laboratory derived from populations collected from sugar beets from five different regions of Imathia, and the those of weeds from Thessaly. The clones in the laboratory were kept on leaves of broad bean.

The results showed that all the populations exhibited the anholocyclic type of biological cycle. During the morphological study 16 morphological characteristics were measured in each aphid individual. The data were analyzed using the method of Canonical Variety Analysis (CVA). The results showed that there was found some morphological variation, which is associated to the host-plant from which the aphids were collected. This results and the conclusions of the study call for further research using molecular techniques.

ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Οι αφίδες είναι έντομα που τα συναντούμε συχνά σε πολλές καλλιέργειες. Πιστεύεται πως υπάρχουν εδώ και 280 εκατομμύρια χρόνια. Τα κοινά ονόματά τους, εξίσου πολλά, όπως μελίγκρα, ψείρα, 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.

Οι παραπάνω ιδιαιτερότητες των αφίδων, σε συνδυασμό με την εξελικτική τους ιστορία, οδήγησαν σε μία στενή σχέση με συγκεκριμένα φυτά-ξενιστές και επηρέασε 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).

Για την συστηματική κατάταξη των αφίδων επικρατέστερη είναι η ταξινόμηση κατά τους Remaudiere & Stroyan, την οποία υιοθετούν και άλλοι συγγραφείς όπως οι Blackman & Eastop (1984). Σύμφωνα λοιπόν με τους παραπάνω, οι αφίδες ταξινομούνται σε μία υπεροικογένεια, την *Aphidoidea*, η οποία περιλαμβάνει τρεις οικογένειες: *Adelgidae*, *Phylloxeridae* και *Aphididae*. Αξίζει να σημειωθεί πως στη σειρά *Sternorrhyncha* της τάξης *Hemiptera* υπάρχουν περί τα 4000 είδη.

Οι αφίδες είναι μικρόσωμα έντομα (1-10mm) με μαλακό σώμα και σχήμα γενικά ωοειδές. 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 σιφώνια ή κεράτια. Ο ρόλος τους είναι η απελευθέρωση φερομονών συναγερού. 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).

Είναι μυζητικά έντομα με κύριο χαρακτηριστικό πως κατά την διάρκεια της νυμφικής και ενήλικης ζωής τους τρέφονται συνεχώς. Αφαιρούν μεγάλη ποσότητα χυμού από τα φυτικά μέρη των φυτών με αποτέλεσμα τη συστροφή των φύλλων, η οποία αποτελεί χαρακτηριστικό σύμπτωμα προσβολής. 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 Υ της πατάτας (PVY), το κίτρινο μωσαϊκό της κοινής κολοκυθιάς (ZYMV) και άλλοι. Αναμφίβολα λοιπόν κατατάσσονται δικαίως στους πιο βλαβερούς εχθρούς των καλλιεργούμενων φυτών.

Αξίζει να σημειωθεί, ότι ένας παράγοντας που παίζει σημαντικό ρόλο στον περιορισμό της αύξησης των πληθυσμών των αφίδων είναι 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*, *Aphidiidae*, *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 γνωστό να 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 εκκόλαση 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 (alatae 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 (alatae alienicolae) τα οποία διασπείρονται και συνεχίζουν 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 (*Anoeciinae*, *Eriosomatinae*, *Hormaphidinae*), στη φθινοπωρινή μετανάστευση στον κύριο ξενιστή εμπλέκεται μόνο μία μορφή: Πρόκειται για παρθενογενετικά πτερωτά θηλυκά (sexuparae). Τα φυλογόνα (sexuparae) γεννούν άπτερα αρσενικά και θηλυκά, από 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 απ' ότι 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 ωό.

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.

Αξίζει να αναφέρουμε και δύο φαινόμενα που παρατηρούνται στις αφίδες που σε συνδυασμό με τον πολύπλοκο βιολογικό τους κύκλο καθορίζουν τη μετέπειτα πορεία τους στο χώρο και στον χρόνο. Αρχικά, το φαινόμενο της ζωοτοκίας, δηλαδή η ανάπτυξη του εμβρύου να αρχίζει πριν γεννηθεί η μητέρα του και με την ενηλικίωσή της το έντομο να είναι έτοιμο να γεννηθεί, επιτρέπει στις αφίδες να αναπτύσσουν σύντομα μεγάλους πληθυσμούς. 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 αποφευχθούν 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 σε καλλιέργειες, μεταδίδουν και σοβαρούς ιούς γι’ 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). Οι διαφορετικές μορφές, κατά κανόνα, ενός είδους διαφέρουν τόσο στην μορφή όσο και στη συμπεριφορά και στη φυσιολογία. Οι διαφορετικές μορφές μπορεί να συνυπάρχουν σε άτομα της ίδιας γενιάς, συχνότερα όμως παρατηρούνται σε άτομα διαφορετικών γενεών. O Vepsalainen (1978) διαχωρίζει τον πολυμορφισμό σε πολυφαινισμό, που αφορά διαφορές στη μορφή λόγω εξωγενών επιδράσεων στον ίδιο γενότυπο και στον γενετικό πολυμορφισμό που είναι ανεξάρτητος περιβαλλοντικών επιδράσεων. 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 τώρα οι αφίδες είναι: τα ιδρυτικά ή θεμελιωτικά άτομα, τα άπτερα και περωτά 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. Εξαιρέση παρατηρείται στα *Drepanosiphidae* όπου το θεμελιωτικό άτομο είναι πτερωτό (Lampel 1968). Τα τελευταία 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 θεμελιωτικά ή ιδρυτικά λοιπόν άτομα, έχουν σχεδόν στρογγυλό σώμα, ογκώδες με συγκριτικά μικρότερο κεφάλι και με λιγότερο αναπτυγμένους οφθαλμούς. Οι κεραίες είναι μικρότερες συγκριτικά με το σώμα, όπως λιγότερα είναι και τα άρθρα των κεραιών. Επίσης τα πόδια, τα σιφώνια και η ουρίτσα είναι κοντότερα.

Τα ιδιαίτερα χαρακτηριστικά των θεμελιωτικών ατόμων είναι πιο ευκρινή στα ετερόοικα είδη παρά στα μονόοικα (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). Επίσης παρατηρούνται σε είδη που ζουν σε συγκεκριμένα φυτά ξενιστές, όπως τα *Halophilus sp.* (Hille Ris Lambers 1955) και σε διάφορες μορφές των *Periphillus spp.* (Essig & Abernathy 1952) και *Rhopalosiphoninus tiliae* (Matsumura) (Miyazaki 1985).

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 άτομα εκείνα που προέρχονται από παρθενογενετικές γενιές που ακολουθούν τη θεμελιωτική μορφή. Εδώ παρατηρούμε την άπτερη και 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 επιμηκυσμένους 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). 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).

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 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 κεραιών, στο σχήμα και μήκος των σιφωνίων όσο και του ρύγχους και της ουράς. Οι παραπάνω διαφορές μεταξύ των *fundatrigeniae* και των *alienicolae*, είναι σε κάποια είδη όχι τόσο εμφανή, ενώ σε άλλα είδη η ευκρίνεια των διαφορών είναι τέτοια ώστε πολλές φορές να περιγράφονται ως διαφορετικά είδη, είδη που ανήκουν σε διαφορετικά γένη ή ακόμα και σε διαφορετικές οικογένειες. Επίσης έχουν βρεθεί διαφορές και μεταξύ των πτερωτών μορφών. Ο Woodford (1977) βρήκε ότι τα *fundatrigeniae* στο είδος *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera:Aphididae) έχουν περισσότερα κοιλιακά φυμάτια από τα *alienicolae*.

Τα πτερωτά *fundatrigeniae*, που αναπτύσσονται στον πρωτεύοντα ξενιστή, πετούν συνήθως ή υποχρεωτικά 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. Στα *Aphididae* είναι αρσενικά και θηλυτόκα (*gynoparae*), ενώ στα *Pemphigidae* φυλογόνα (*sexuparae*). Οι ανοιξιάτικοι μετανάστες και τα άτομα των φθινοπωρινών μεταναστών των *Aphididae*, 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 του *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 εκείνα τα έμφυλα θηλυκά άτομα τα οποία αφού συζευχθούν με τα αρσενικά θα δώσουν τα διαχειμάζοντα χειμερινά ωά. Είναι συνήθως άπτερα. Υπάρχουν βέβαια και εξαιρέσεις που επιβεβαιώνουν τον κανόνα. Τέτοια είναι: άτομα των *Greenideidae* (Takahashi 1918), το *Neophyllaphis* των *Drepanosiphidae* (Takahashi 1920), το *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 σιφώνια 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.

Αρσενικά: Τα αρσενικά των ετερόοικων ειδών των *Aphididae* είναι πτερωτά, αφού πρέπει να μεταναστεύσουν από το δευτερεύοντα στον πρωτεύοντα ξενιστή. Τα αρσενικά των μονόοικων ειδών των *Aphididae* 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). 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 σκληροποιημένη κοιλία. Ακόμη η ουρά είναι πιο μικρή σε μέγεθος και οι κεραίες τους φέρουν περισσότερα σε αριθμό ρινάρια.



Εικόνα 1. Φωτογραφία φωτόκου θηλυκού (ονίραραε) και μόνιμο παρασκεύασμα του τελευταίου ποδιού του φωτόκου θηλυκού, όπου διακρίνονται στην κνήμη οι χαρακτηριστικές πλάκες από 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 σκληρητινοποιημένο τεργίτη. Η φυσιολογία της συγκεκριμένης νύμφης ακόμη ερευνάται (Aoki 1977).

Τέτοιες διαχειμάζουσες μορφές υπάρχουν σε πολλά είδη αφίδων και σε διάφορα 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* είναι ανολοκυκλικό 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* είναι επίσης ανολοκυκλικό στα βρύα, αλλά τα άτομα δεν διαθέτουν το κηρώδες έκκριμα στο σώμα τους. Το *O. calaminthae*, ανολοκυκλικό στο *Calaminthus* και άλλα φυτά, 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. Η μορφή που διαχειμάζει είναι πιο ανθεκτική στο κρύο σε σχέση με τις υπόλοιπες (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, 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).

Οι πληροφορίες για τις φυσιολογικές ιδιότητες των διαχειμάζουσών 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.

Σε κάποιο από τα γένη *Periphyllus*, που 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 ετερόοικο 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: α) τις κανονικές που συνεχίζουν να τρέφονται στον ίδιο ξενιστή, και β) τις μεταναστευτικές που πηγαίνουν σε άλλες κηκίδες άλλων φυτών του ίδιου είδους. Παρατηρούνται μορφολογικές διαφορές μεταξύ των δύο μορφών νυμφών.

Για την παραπάνω ειδική κατηγορία πολυμορφισμού έχουν διατυπωθεί διάφορες απόψεις. Ο Setzer (1980) πρότεινε 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).

ΕΞΕΙΔΙΚΕΥΣΗ ΑΦΙΔΩΝ ΣΤΑ ΦΥΤΑ ΞΕΝΙΣΤΕΣ

Γενικά: Όπως όλα τα 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 (Futuyama & 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 (Margaritoropoulos 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* Kaltentbach (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 (Futuyama & 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). Την αποτελεσματικότητα των μηχανισμών διασποράς και εύρεσης ξενιστή.
- β). Τη χρησιμοποίηση του φλοιώματος ως κύριας πηγής τροφής.
- γ). Την παρθενογέννηση

Μηχανισμός διασποράς και εύρεση 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 αποίκιση 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, έχει συχνά περιορισμένη πιθανότητα να βρει 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).

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 : 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 ποιες είναι εκείνες οι συνθήκες που οδηγούν σε μια τέτοια εξειδίκευση και κατά πόσο αυτές οι συνθήκες επικρατούν στη φύση.

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 πτερωτό 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 πτερωτό 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 πτερωτού 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 πτερωτό. 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.

Σωματομετρία: Πολλές φορές η παρατήρηση της εξωτερικής μορφολογίας (σχήμα, υφή, χρώμα σώματος) των εντόμων δεν είναι εύχρηστη για τα μικρού μεγέθους έντομα, όπως οι αφίδες. Επιπρόσθετα, η μέθοδος αυτή δεν μπορεί 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 μορφομετρίας ή 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 με τα προς εξέταση άτομα, ενώ η μέτρηση των χαρακτηριστικών γίνεται με τη βοήθεια μικροσκοπίου.

Μορφολογικοί χαρακτήρες προσδιορισμού αφίδων

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.

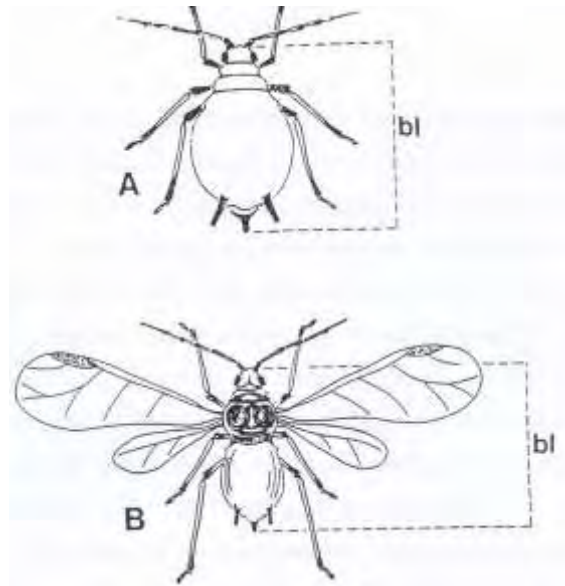
Παραγωγή κηρών: Μερικά είδη αφίδων παράγουν κηρούς και το είδος του κηρού που παράγεται μπορεί να βοηθήσει στον προσδιορισμό των ειδών. Σε κάποια είδη εντόμων ο κηρός εκκρίνεται από ειδικά όργανα που ποικίλουν σε τύπους και σχήματα. Αυτά τα όργανα-ελάσματα είναι κυρίως νωτιαία. Στην οικογένεια των *Adelgidae* 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.

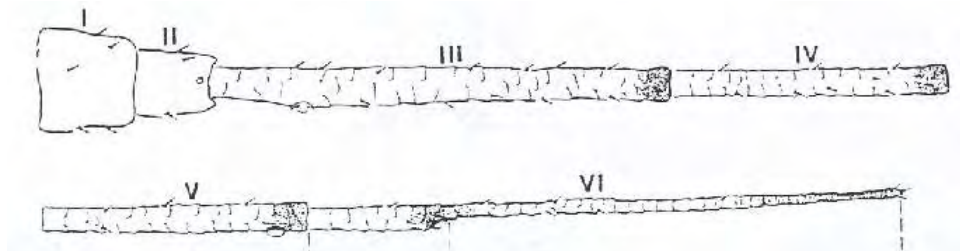
Μήκος και σχήμα σώματος: Στο επίπεδο του είδους το μήκος του σώματος είναι συχνά χρήσιμος χαρακτήρας, ανεξάρτητα από τη μεγάλη διακύμανσή του ακόμα και μέσα σε έναν πληθυσμό. Το μήκος (bl) του σώματος μιας αφίδας μετριέται σε μόνιμο μικροσκοπικό παρασκεύασμα, συνήθως από το μπροστινό μέρος της κεφαλής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



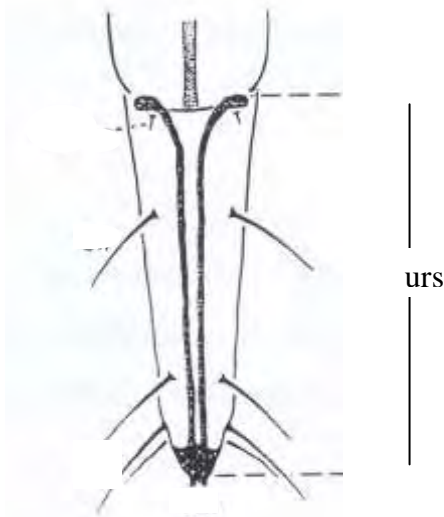
Εικόνα 2. Ο τρόπος μέτρησης του μήκους του σώματος των αφίδων. (A) άπτερη μορφή (B) πτερωτή μορφή. Bl: είναι το μήκος του σώματος της αφίδας.

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 μετρείται από το ακραίο χείλος του πρώτου ριναρίου έως την άκρη του τμήματος, όπου υπάρχουν συνήθως 3-5 λεπτές τρίχες (Εικόνα 3).



Εικόνα 3. Τα διάφορα άρθρα κεραίας (I-VI) άπτερης μορφής του *Metopolophium dirhodum* Walker (Hemiptera:Aphididae).

Στοματικά μέρια: Στο επίπεδο του είδους οι χαρακτήρες του ρύγχους είναι ιδιαίτερα σημαντικές. Τα 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 4).



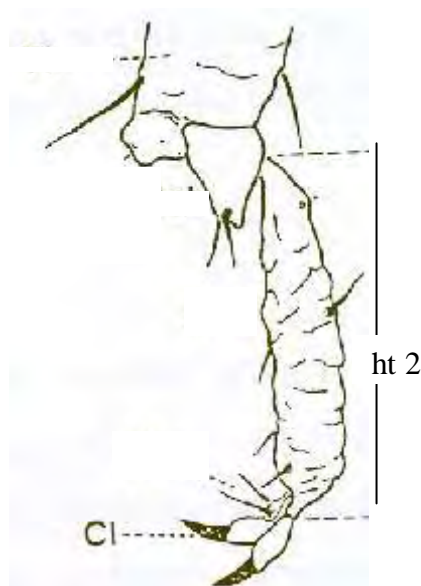
Εικόνα 4. Το ακραίο άκρο του ρύγχους (urs) της *Aphis craccivora* Koch (Hemiptera:Aphididae).

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 *M. dirhodum* και του *Myzus 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 5).



Εικόνα 5. 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 nigroneruesa* Coquerel (Hemiptera:Aphididae), το *Idiopterus nephrolepidis* Davis (Hemiptera:Aphididae) και μερικά είδη του *Paoliella*. Σε έναν αριθμό στενά συγγενικών ειδών μερικά έχουν πτέρυγες με πολύ παχιές νευρώσεις και άλλα με πολύ λεπτές όπως το *Aphis romi* 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.

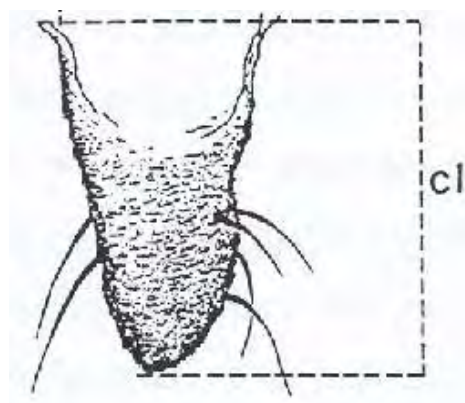
Σιφώνια: Η παρουσία ή απουσία των σιφώνιων δεν είναι τόσο χρήσιμος χαρακτήρας για την αναγνώριση σε οποιοδήποτε επίπεδο. Αν και τα σιφώνια απουσιάζουν στα *Adelgidae* και στα *Phylloxeridae*, εμφανίζονται σε πολλές άλλες οικογένειες, με λίγες εξαιρέσεις. Στα *Aphididae* τα σιφώνια ποικίλουν σε μήκος. 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 6 παρατίθενται μερικοί τύποι σιφώνιων.



Εικόνα 6. Διαφορετικοί τύποι σιφωνίων διαφόρων ειδών αφίδων (Itharco 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 7). Ο αριθμός των τριχών στην ουρά, το μήκος αυτών των τριχών όπως και ο λόγος μεταξύ μακρύτερων και κοντότερων τριχών είναι επίσης σημαντικά στοιχεία για το είδος.



Εικόνα 7. Ορθός τρόπος μέτρησης του μήκους της ουράς (cl) (Itharco 1967).

Εδρικός οπλισμός: Αποτελεί σημαντικό χαρακτήρα στο επίπεδο της οικογένειας και μερικές φορές και του γένους. Εξαιρεση 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.

Συμπερασματικά μπορούμε να πούμε πως 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.

Μοριακές μέθοδοι: 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 και υψηλό κόστος.

Aphis fabae Scopoli

Ταξινομική θέση: Το είδος *Aphis fabae* (Scopoli) ανήκει στο Ζωικό Βασίλειο, στην κλάση: *Insecta* ή *Exaroda* (σύμφωνα με πρόσφατη ταξινόμηση), υποκλάση: Εξωπτερυγωτά, τάξη: *Homoptera*, υπεριοικογένεια: *Aphidoidea*, και στην οικογένεια *Aphididae*. Το κοινό όνομα του *A. fabae* είναι μαύρη αφίδα των κουρκιών και των φασολιών.

Περιγραφή: Το άπτερο ενήλικο παρθενογενετικό θηλυκό του *A. fabae* είναι σχετικά χοντρό, μήκους 1,5-3,1 mm με κεραίες που δεν ξεπερνούν τα 2/3 του μήκους του σώματος. Έχει χρώμα πρασινόμαυρο θαμπό έως σχεδόν μαύρο και μερικές φορές παρατηρούνται κάποια λευκά στίγματα κηρών. Το πτερωτό παρθενογενετικό θηλυκό έχει κεφαλή και θώρακα χρώματος μαύρου, επίμηκες σχήμα, κοιλία μαυροκάστανη και μήκος 1,3-2,6 mm. Τα σιφώνια είναι χρώματος μαύρου, λεπτά, λίγο στενότερα προς την κορυφή τους. Το μήκος τους είναι όσο το 0,09- 0,16 του μήκους του σώματος. Η ουρίτσα είναι μαύρη, σχεδόν κυλινδρική και πιο κοντή σε μήκος απ' ότι τα σιφώνια. Τα ενήλικα ωοτόκα θηλυκά (ονίπαραε), είναι πιο μικρά σε μέγεθος και έχουν έντονα διογκωμένες τις κνήμες των πίσω ποδιών. Οι αποικίες τους παρακολουθούνται συχνά από μυρμήγκια (Blackman & Eastop 1984).



Εικόνα 8. Πτερωτό και άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά του *Aphis fabae*.

Ξενιστές: Είναι εξαιρετικά πολυφάγο είδος και προσβάλλει περισσότερα από 200 είδη φυτών, σε όλες τις ηπείρους. Από τα καλλιεργούμενα είδη προσβάλλει ετήσια ψυχανθή, τεύτλα, σολανώδη, όπως η τομάτα, χρυσάνθεμα, ντάλιες και πολλά άλλα. Παρατηρείται επίσης σε πολυάριθμους δευτερεύοντες

ξενιστές. Τα χειμερινά ωά γεννιούνται κυρίως στο *Euonymus europaeus* L. (Celastraceae) (Blackman & Eastop 1984).

Γεωγραφική εξάπλωση: Είναι διαδεδομένο συνήθως στα εύκρατα κλίματα του βορείου ημισφαιρίου στην Ευρώπη, στη Νότια Αμερική και Αφρική, στη Μέση Ανατολή και άλλες περιοχές της γης.

Βιολογία: Έχει πολλές γενεές το έτος. Πέρα από ένα μεγάλο μέρος της Ευρώπης, το *A. fabae* είναι ετερόοικο ολοκυκλικό είδος. Σε εύκρατα κλίματα διαχειμάζει ως χειμερινό ωό στο φλοιό του κορμού ορισμένων ειδών όπως το *E. europaeus*, *Viburnum opulus* L. (Caprifoliaceae) και σε είδη του γένους *Philadelphus*. Στο τέλος του χειμώνα με αρχές ανοίξεως τα ωά εκκολάπτονται και δίνουν άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, τα λεγόμενα θεμελιωτικά. Ακολουθεί μικρός αριθμός παρθενογενετικών γενεών στον κύριο ξενιστή και έπειτα πτερωτά άτομα μεταναστεύουν σε ποικίλους δευτερεύοντες ξενιστές (κυρίως ποώδη φυτά), όπου η μία παρθενογενετική γενεά διαδέχεται την άλλη. Το φθινόπωρο καθώς η διάρκεια της ημέρας μειώνεται, παράγονται στους δευτερεύοντες ξενιστές θηλυτόκα πτερωτά και αρσενικά που θα μεταναστεύσουν στον κύριο ξενιστή. Εκεί τα θηλυτόκα θα γεννήσουν τα έμφυλα θηλυκά (ονίπαγα), που εναποθέτουν τα χειμερινά ωά, μετά από σύζευξη με τα αρσενικά (Blackman & Eastop 1984).

Σε περιοχές με σχετικά ζεστό χειμώνα το έντομο αναπαράγεται παρθενογενετικά όλες τις εποχές του έτους, σε μια ευρεία ποικιλία καλλιεργουμένων και αυτοφυών φυτών. Υπάρχουν επίσης γενότυποι που χρησιμοποιούν και τις δύο στρατηγικές διαχείμασης. Ο χρωμοσωμικός αριθμός του είδους είναι $2n=8$ (Blackman & Eastop 1984).

Ζημιές: Προσβάλλει κατά προτίμηση τις κορυφές τρυφερών βλαστών και φύλλων, που συστρέφονται από την προσβολή. Επίσης τα μελιτώδη απεκκρίματά του ρυπαίνουν το φύλλωμα και τους καρπούς. Εκτός από την άμεση ζημιά, της μείωσης της ανάπτυξης των φυτών, το *A. fabae* θεωρείται και φορέας πολλών ιώσεων των καλλιεργούμενων φυτών, αφού μπορεί να μεταδώσει πάνω από 30 ιούς φυτών σε διάφορες χώρες. Μερικοί από τους μη έμμοιους ιούς που μπορεί

να μεταδώσει σε πολλά φυτά όπως ψυχανθή, κολοκυνθοειδή, πατάτα, καπνό τουλίπα, είναι ο ιός του κοινού μωσαϊκού της φασολιάς (BCMV), ο ιός του κίτρινου μωσαϊκού της φασολιάς (BYMV), ο ιός του μωσαϊκού της μηδικής (AMV), ο ιός της κίτρινης ράβδωσης του πράσου (LYSV). Επίσης μεταδίδει και αρκετούς ιούς με έμμονο τρόπο μετάδοσης όπως ο ιός του ήπιου ίκτερου των τεύτλων (BYBV) και τον ιό του καρουλιάσματος της φασολιάς (BLRV).

ΕΙΔΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Ανάμεσα στα διάφορα είδη αφίδων, το είδος *Aphis fabae* Scopoli (Hemiptera, Aphididae), αποτελεί μία ενδιαφέρουσα περίπτωση για περαιτέρω έρευνα καθώς αποτελεί ένα κοσμοπολίτικο και εξαιρετικά πολυφάγο είδος.

Σε εύκρατα κλίματα διατηρεί διαφορετικούς τύπους βιολογικών κύκλων. Έτσι υπάρχουν ολοκυκλικοί, ανολοκυκλικοί, ανδροκυκλικοί και ενδιάμεσοι πληθυσμοί. Αυτό το φαινόμενο αποτελεί στρατηγική για καλύτερη αξιοποίηση των πόρων και επιβίωσης του είδους.

Στις διάφορες περιοχές του κόσμου το *A. fabae* εμφανίζεται με έναν απροσδιόριστο αριθμό ανολοκυκλικών σειρών, κάποιες από τις οποίες παρουσιάζουν μια συγκεκριμένη προσαρμογή σε φυτά-ξενιστές.

Κατά τη διάρκεια των προηγούμενων 80 ετών πολλές μελέτες έχουν γραφεί στην προσπάθεια να αποσαφηνίσουν το “σύμπλοκο” (complex) της μαύρης αφίδας των τεύτλων (Börner 1921, Börner & Janisch 1922, Janisch 1926, de Fluiter 1949, Müller 1957, Iglisch 1968).

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

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

Όλες οι προηγούμενες δημοσιευμένες προσπάθειες έχουν πετύχει στο να καθιερωθεί μια σειρά από “εικόνες” μόνο, μεταξύ των κυρίων ξενιστών και των διαφόρων επιλεγμένων πληθυσμών, που ζουν και αναπτύσσονται και σε δευτερεύοντες ξενιστές, όπως τα φασόλια, παπαρούνες, σακχαρότευτλα, είδη του γένους *Rumex*, *Solanum* και άλλα. Ο βαθμός της πολυπλοκότητας και το φαινόμενο της πολυφαγίας καθιστούν αδύνατη μία πλήρη διευκρίνιση των παραπάνω.

Στον παρακάτω πίνακα παρουσιάζονται τα γένη των φυτών τα οποία αποτελούν δευτερεύοντες ξενιστές για το σύμπλοκο της μαύρης αφίδας των κουκιών.

Πίνακας 1: Κατάλογος δευτερευόντων ξενιστών (γένη φυτών) του συμπλόκου *Aphis fabae* s.lat. στην Ευρώπη σύμφωνα με τον Börner (1952).

<i>Achillea</i> L.	<i>Gentianella</i> Moench	<i>Rubia</i> L.
<i>Aethusa</i> L.	<i>Hieracium</i> L.	<i>Saxifraga</i> L.
<i>Aquilegia</i> L.	<i>Impatiens</i> L.	<i>Sorbus</i> L.
<i>Atriplex</i> L.	<i>Ligusticum</i> L.	<i>Spinacia</i> L.
<i>Bidens</i> L.	<i>Lysimachia</i> L.	<i>Stellaria</i> L.
<i>Borago</i> L.	<i>Lythrum</i> L.	<i>Succisa</i> Haller
<i>Buddleja</i> L.	<i>Matricaria</i> L.	<i>Tamarix</i> L.
<i>Calendula</i> L.	<i>Odontites</i> Ludwig	<i>Tanacetum</i> L.
<i>Centranthus</i> DC.	<i>Oenanthe</i> L.	<i>Torilis</i> Adanson
<i>Cucurbita</i> L.	<i>Patinaca</i> L.	<i>Umbilicus</i> DC.
<i>Euphrasia</i> L.	<i>Pentaglottis</i> Tausch	<i>Vicia</i> L.(<i>Sativa</i> L.)
<i>Foeniculum</i> Miller	<i>Picris</i> L.	<i>Wisteria</i> Nutt
<i>Gentiana</i> L.	<i>Ranunculus</i> L.	<i>Zea</i> L.

Φαίνεται πάντως να έχει ξεκαθαρίσει το θέμα ότι ο κύριος ξενιστής των *A. fabae* είναι το *Euonymus europaeus*.

Κατά τον Stroyan (1984), όλες οι μορφές των *fabae* (*A. fabae* s. lat.) έχουν μια πολύ περιορισμένη σειρά κύριων ξενιστών, η οποία περιλαμβάνει το *Euonymus europaeus* ως το μοναδικό ξενιστή που μπορεί να ξεχειμωνιάσουν ολοκυκλικοί πληθυσμοί των *A. f. fabae* και *A. f. solanella* και το *Viburnum opulus* αντίστοιχα, ως κύριος ξενιστής για το *A. f. mordwilkoii* και περιστασιακά για το *A. f. cirsiiacanthoidis*.

Υπάρχει όμως ένας ασυνήθιστα μεγάλος βαθμός προσαρμοστικότητας μεταξύ των νέων ατόμων που παράγονται στον κύριο ξενιστή, που τους επιτρέπει να ολοκληρώσουν την ανάπτυξή τους σε μια ευρεία ποικιλία ζιζανίων και διαφόρων θάμνων (de Fluiter 1949). Δύο από τους πιο σημαντικούς θάμνους είναι τα *V. opulus* και το *Philadelphus coronarius*. Ο Börner το 1921 περιέγραψε το υλικό από το *Philadelphus* ως ένα νέο είδος, το *philadelphi*, όπως επίσης και ο

Börner & Janisch το 1922, το *Mordwilkoj*, ως νέο είδος που προέρχεται από το *V. opulus*.

Ο Iglisch (1972), ωστόσο, εξέθεσε μια εκτενή σειρά πειραμάτων που δείχνουν ότι 3 από τα υποείδη (subspecies) του συμπλόκου των συγγενών ειδών των *fabae* (χωρίς να συμπεριλάβει σ'αυτά το υποείδος *mordwilkoj*), μπορούν να ζήσουν με ποικίλους βαθμούς επιτυχίας και για ποικίλες χρονικές περιόδους κατά τη διάρκεια των μηνών από Μάη έως τον Οκτώβρη, σε όλους τους προαναφερθέντες ξενιστές. Η προϋπόθεση βέβαια είναι να εισαχθούν και να εγκατασταθούν στους δευτερεύοντες ξενιστές, με παρθενογενετικά θηλυκά άτομα από ανολοκυκλικούς κλώνους. Εντούτοις, μόνο στα είδη *Philadelphus* και *Viburnum* παρήχθησαν τα έμφυλα θηλυκά άτομα ονίραρα, όταν εισήχθησαν σ'αυτά πληθυσμοί του υποείδους των *cirsiiacanthoidis*. Αντίθετα τα *fabae s. str.* και *solanella spp.* παρήγαγαν μόνο αρσενικά άτομα. Κατά συνέπεια, τα είδη *Philadelphus* και *Viburnum* μπορεί να θεωρηθούν, εναλλακτικά, ως κύριοι ξενιστές των πληθυσμών του υποείδους *cirsiiacanthoidis*, και ως δευτερεύοντες ξενιστές για τους πληθυσμούς των υποειδών *fabae* και *solanella*.

Ο Iglisch, παρατήρησε επίσης, χωρίς να γίνουν πειράματα, πως ανάλογη συμπεριφορά αναμένεται να παρουσιάσει και το υποείδος *mordwilkoj*, δεδομένου ότι το *Viburnum opulus* εμφανίζεται να χρησιμεύει ως κύριος ξενιστής του στην Ευρώπη.

Οι Kennedy και Booth (1954) έδειξαν σε μελέτες που πραγματοποίησαν ότι οι πληθυσμοί που προέρχονται από τον κύριο ξενιστή, προτιμούν ως ξενιστή το σακχαρότευτλο μέχρι ενός ορισμένου βαθμού, εάν το φύλλωμα διατηρείται σε καλή θρεπτική κατάσταση (νεαρά φύλλα), από όλες τις σύμπλοκες μορφές των *fabae*. Επίσης, το *Euonymus japonicus* μολύνεται συχνά από τις διάφορες μορφές των *fabae* (*fabae s. lat.*), οι οποίες θα ξεχειμωνιάσουν ανολοκυκλικά στο φυτό, και όχι μέσω των φυλογόνων (sexuparae) ατόμων και των χειμερινών ωών.

Επομένως, η έννοια κύριος ξενιστής γίνεται κάπως ασαφής, όταν εξετάζεται κάποιο από τα σύμπλοκα του είδους *fabae* (*A. fabae s. lat.*), τα οποία παρουσιάζουν ποικίλους τύπους ετήσιων βιολογικών κύκλων και συνδυάζουν την ευελιξία και την καιροσκοπία σε ασυνήθιστα μεγάλο βαθμό.

Σύμφωνα με τα μορφολογικά κριτήρια τα οποία αποδόθηκαν από τον Stroyan το 1984, τα υποείδη των συμπλόκων μορφών των *fabae* διαχωρίζονται ως εξής: Το υποείδος *A. f. cirsiiacanthoidis* με ξενιστή το *Cirsium arvense* (L.),

το *A. f. fabae* με ξενιστή το *Vicia faba*, το *A. f. mordwilkoii* με ξενιστή το *Tropaeolum majus* και το *A. f. solanella* με ξενιστή το *Solanum nigrum* (Stroyan 1984, Thieme 1987).

Όσο αφορά τώρα τους συνήθεις δευτερεύοντες ξενιστές που προτιμούν τα σύμπλοκα συγγενικά είδη των διαφόρων πληθυσμών του *A. fabae* φαίνονται στον πίνακα που ακολουθεί:

Πίνακας 2: Δευτερεύοντες ξενιστές των διαφόρων υποειδών (subspecies) του συμπλόκου των συγγενών ειδών του είδους *A. fabae* s. lat. (Iglisch 1968).

Υποείδος συμπλόκου	Δευτερεύοντες ξενιστές
<i>fabae</i> s. str.	<i>Vicia faba</i> <i>Papaver</i> sp. <i>Chenopodium</i> spp. <i>Beta vulgaris</i>
<i>cirsiiacanthoidis</i> <i>mordwilkoii</i>	<i>Cirsium</i> spp. <i>Arctium</i> spp <i>Tropaeolum majus</i>
<i>solanella</i>	<i>Solanum nigrum</i> <i>Bilderdykia convolvulus</i> <i>Cirsium</i> spp.

Από τα παραπάνω λοιπόν φαίνεται πως τα υποείδη *fabae* και *mordwilkoii* δεν θα πάνε στο *Cirsium*, όπως και τα *fabae* δεν θα αποικίσουν το *Solanum nigrum* ή το *Bilderdykia convolvulus*. Το υποείδος *cirsiiacanthoidis* επίσης, δεν θα αποικίσει τα *V. faba* και *S. nigrum*. Ένα άλλο χαρακτηριστικό που θα πρέπει να τονιστεί επίσης είναι η επικάλυψη των δευτερευόντων ξενιστών από κάποια υποείδη του συμπλόκου της μαύρης αφίδας. Έτσι π.χ τα είδη *Rumex* χρησιμοποιούνται από όλα τα υποείδη των *fabae* και των υβριδίων τους (Stroyan 1984, Thieme 1987).

Όλα τα παραπάνω παραδείγματα καταδεικνύουν πως, ίσως είναι απαραίτητο διαφορετικοί πληθυσμοί του *A. fabae* s. str. να θεωρηθούν ως ευδιάκριτες ταξινομικές οντότητες.

Σκοπός λοιπόν της εργασίας είναι να ξεκαθαρίσουμε, μετρώντας μορφολογικούς χαρακτήρες, ποια είναι η κατάσταση και η έκταση της

μορφολογικής παραλλακτικότητας ανάμεσα σε πληθυσμούς του *A. fabae*, που προέρχονται από καλλιέργειες τεύτλων και είδη ζιζανίων, τα οποία συλλέχθηκαν από την ευρύτερη περιοχή του διαμερίσματος της Θεσσαλίας.

ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

Προέλευση αφίδων

Το έτος 2003 συλλέχθηκαν 165 δείγματα του *A. fabae* από περιοχές της Ελλάδας. Τα 136 δείγματα προέρχονται από την ευρύτερη περιοχή του Πλατέως του Ν. Ημαθίας και τα υπόλοιπα 29 από διάφορες περιοχές της Θεσσαλίας των Ν. Λάρισας, Τρικάλων, Καρδίτσας και Μαγνησίας. Ο μεγαλύτερος αριθμός των δειγμάτων προέρχεται από καλλιέργεια ζαχαροτεύτλων, ενώ υπάρχουν και δείγματα που προέρχονται από αυτοφυή φυτά (ζιζάνια). Θα πρέπει να επισημανθεί ότι σε όλες τις περιοχές, στις οποίες πραγματοποιήθηκε συλλογή αφίδων, δεν επισημάνθηκε η ύπαρξη του πρωτεύοντος ξενιστή του *A. fabae*, που είναι το *E. europraeus* και κάποιες φορές το *V. orulus*.

Περισσότερα στοιχεία για τα εξεταζόμενα δείγματα φαίνονται στον παρακάτω πίνακα:

Πίνακας 3: Κλώνοι του *Aphis fabae* που χρησιμοποιήθηκαν στη μελέτη.

Περιοχή	Ξενιστής	Ημερ/νία Συλλογής	Σύνολο κλώνων
Πλατύ Ημαθίας	<i>Beta vulgaris</i>	17/7/2003 έως 28/7/2003	82
Ημαθία	<i>Beta vulgaris</i>	17/7/2003 έως 28/7/2003	54
Μεσάγγαλα Λάρισας	<i>Beta vulgaris</i>	10/7/2003 έως 13/7/2003	3
Βούναινα Λάρισας	<i>Rumex sp.</i>	6/4/2003	1
Ομορφοχώρι Λάρισας	<i>Rumex sp.</i>	7/5/2003	2
Μεσάγγαλα Λάρισας	<i>Solanum nigrum</i>	6/7/2003	2
Λάρισα	<i>Papaver rhoeas</i>	8/5/2003	1
Α. Λεχώνια Μαγνησίας	<i>Polygonum persicaria</i>	13/5/2003	1
Α. Λεχώνια Μαγνησίας	<i>Vicia faba</i>	13/5/2003	1
Βόλος	<i>Rumex sp.</i>	17/5/2003	2
Καρδίτσα	<i>Cirsium sp.</i>	13/6/2003	4
Λάρισα	<i>Cirsium sp.</i>	1/6/2003	4
Τρίκαλα	<i>Rumex sp.</i>	16/5/2003	2
Βόλος	<i>Solanum nigrum</i>	14/6/2003	2
Λάρισα	<i>Solanum nigrum</i>	4/7/2003	4

Η δειγματοληψία των αφίδων έγινε με τυχαίο τρόπο από τους αγρούς της κάθε περιοχής όπου εντοπίζονταν τα δείγματα. Κάθε δείγμα που αποτελούνταν από 2-3 φύλλα προσβεβλημένα από αφίδες συλλεγόταν από ένα φυτό. Το κάθε

φυτό τοποθετούνταν σε πλαστικό σακουλάκι που περιείχε τεμάχιο απορροφητικού χαρτιού. Η μεταφορά τους στο εργαστήριο γινόταν με τη βοήθεια φορητών ψυγείων που περιείχαν παγοκύστες, ώστε να υπάρχει μια σχετικά χαμηλή θερμοκρασία. Από το κάθε δείγμα ένα άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό τοποθετήθηκε σε ειδικό κουτί εκτροφής αφίδων (Blackman 1971) (Εικόνα 1), από το οποίο δημιουργήθηκε η κλωνική αποικία. Τα κουτιά εκτροφής που χρησιμοποιήθηκαν είχαν διαστάσεις 7,7 cm x 4.5 cm x 2 cm στην βάση των οποίων υπήρχε κομμάτι σφουγγαριού που βρέχεται από νερό.



Εικόνα 1: Κουτί εκτροφής αφίδων (Blackman 1971).



Εικόνα 2: Βιοκλιματικός θάλαμος Εκτροφής δειγμάτων αφίδων.

Ανάπτυξη φυτών

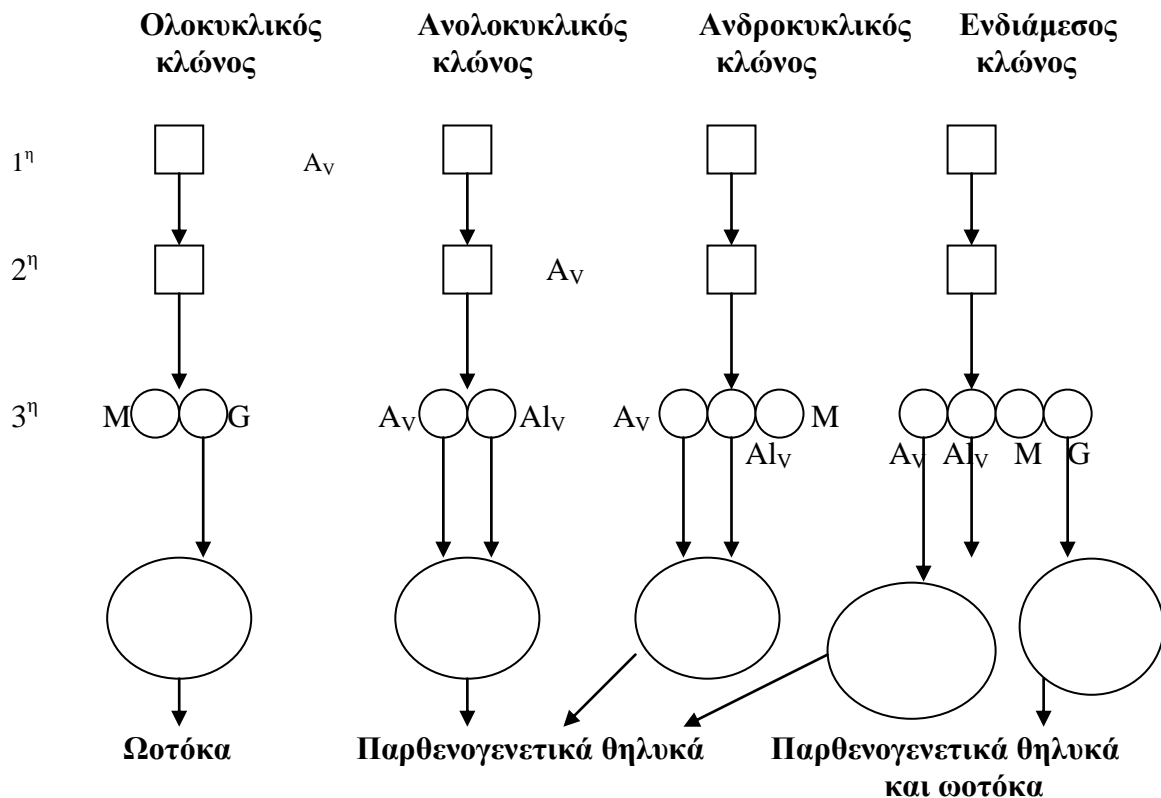
Η σπορά και η ανάπτυξη όλων των φυτών που χρησιμοποιήθηκαν έγινε στο θερμοκήπιο του Εργαστηρίου Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας. Τα φυτά που αναπτύχθηκαν ήταν το *Vicia faba* (κουκί) και το υπόστρωμα στο οποίο αναπτύχθηκαν ήταν τυποποιημένη κομπόστα Γερμανικής προέλευσης (Primosubstat). Ο λόγος που χρησιμοποιήθηκε κουκί για τη διατήρηση των κλώνων και για το πείραμα, ήταν ότι αποτελεί πολύ καλό ξενιστή του είδους *A. fabae* και το φυτό αυτό εύκολα αναπτύσσεται στο θερμοκήπιο, δίνοντας μεγάλη παραγωγή σε φύλλα, τα οποία αντέχουν αρκετά στις συνθήκες του πειράματος.

Οι κλώνοι εκτράφηκαν για αρκετές γενιές, 3-10 σε φύλλα κουκιών, τοποθετημένα στα ειδικά κουτιά εκτροφής σε βιοκλιματικό θάλαμο (Εικόνα 2) με φωτοπερίοδο 16 ωρών φωτός και 8 ωρών σκότους (L16:D8) και σε θερμοκρασία

17°C. Η αντικατάσταση των φύλλων στα κουτιά εκτροφής γινόταν κάθε τέσσερις μέρες. Με τον τρόπο αυτό η θρεπτική κατάσταση των φύλλων διατηρούνταν σε υψηλά επίπεδα, χωρίς να δημιουργείται πρόβλημα στη θρέψη των αφίδων.

Έλεγχος βιολογικού κύκλου κλώνων

Για την μελέτη του βιολογικού κύκλου χρησιμοποιήθηκαν 136 κλωνικές αποικίες, οι οποίες προήλθαν από δείγματα που συλλέχτηκαν από καλλιέργειες τεύτλων. Αφού εκτράφηκαν για 3-10 γενιές σε φύλλα κουκιών, χρησιμοποιήθηκαν άπτερα άτομα από τις αποικίες. Όταν κατά την παραμονή τους σε L16:D8 και 17°C ενηλικιώθηκαν, μεταφέρθηκαν σε συνθήκες μικρής ημέρας (L10:D14) και σε θερμοκρασία 17°C. Μετά από τρεις γενιές σε συνθήκες μικρής ημέρας μπορεί να διαπιστωθεί αν οι κλώνοι ήταν ολοκυκλικοί, ανολοκυκλικοί, ανδροκυκλικοί ή ενδιάμεσοι (Σχήμα 1).



Σχήμα 1: Διαφορετικές μορφές απογόνων των 4 κατηγοριών βιολογικού κύκλου. Μ:Αρσενικά, G:Θηλυτόκα, Av:Άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, Alv:Πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά.

Η διαδικασία που ακολουθήθηκε για τη μελέτη του βιολογικού κύκλου ήταν η εξής: Από κάθε κλώνο λαμβανόταν ένα παρθενογενετικό θηλυκό. Από αυτό διατηρούσαμε τους πέντε πρώτους απογόνους της πρώτης γενιάς σε κάθε κυτίο εκτροφής. Από την επόμενη γενιά, τη δεύτερη, διατηρούσαμε τα πρώτα 60 με 80 άτομα. Μόλις ολοκληρώνανε την ανάπτυξή τους, καταγράφονταν τα άτομα της τρίτης γενιάς. Η καταγραφή αφορούσε τον αριθμό των ατόμων, τον χρόνο γέννησής των όπως επίσης και ποια ήταν η μορφή τους.

Η ίδια επίσης διαδικασία ακολουθήθηκε 15 ημέρες μετά από την έναρξη των γεννήσεων των ατόμων της πρώτης γενιάς. Οι παρατηρήσεις και οι καταγραφές των ατόμων της τρίτης γενιάς ήταν και εδώ οι ίδιες.

Σωματομετρία των κλώνων

Για τη σωματομετρία των κλώνων δημιουργήθηκαν μόνιμα παρασκευάσματα (slides) αφίδων. Περίπου 10-15 ενήλικα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά από κάθε κλώνο διατηρήθηκαν σε πλαστικό φιαλίδιο με διάλυμα 1:3 γαλακτικού οξέος (75% w/w) και αλκοόλης (95%), μέχρι τη δημιουργία των παρασκευασμάτων.

Τα μόνιμα παρασκευάσματα έγιναν με τη μέθοδο των Blackman & Eastop (2000). Οι αφίδες παρέμειναν για μία ώρα σε υδατόλουτρο στους 80°C μέσα σε γυάλινο δοκιμαστικό σωλήνα με το υγρό-υλικό διατήρησης. Στη συνέχεια αφαιρέθηκε από το δοκιμαστικό σωλήνα το υγρό διατήρησης και προστέθηκε διάλυμα αλκοόλης, ενώ ο σωλήνας τοποθετήθηκε για τρία λεπτά σε σκεύος με νερό που έβραζε. Κατόπιν αφαιρέθηκε το διάλυμα αλκοόλης και τοποθετήθηκε διάλυμα καυστικού καλίου (10%) ενώ ο σωλήνας τοποθετήθηκε για τέσσερα λεπτά σε σκεύος με νερό που έβραζε. Έπειτα έγιναν τρία πλυσίματα με απεσταγμένο νερό συνολικής διάρκειας 15 λεπτών. Τέλος, στο δοκιμαστικό σωλήνα τοποθετήθηκε άνυδρο οξικό οξύ (Glacial acetic acid) για οκτώ λεπτά και κατόπιν γαρυφαλέλαιο για τουλάχιστον 24 ώρες. Σε αντικειμενοφόρο πλάκα τοποθετήθηκαν 2-4 αφίδες σε 1-2 σταγόνες Entellan (οίκου MERCK, Γερμανίας). Πριν τη τοποθέτηση της καλυπτρίδας, οι αφίδες με τη βοήθεια λεπτής βελόνας και με προσεκτικό χειρισμό τοποθετήθηκαν στην αντικειμενοφόρο πλάκα, ώστε να είναι δυνατή η μέτρηση των παραμέτρων (Εικόνα 3). Έπειτα τα

παρασκευάσματα παρέμειναν σε κλίβανο με θερμοκρασία 37°C για 3-4 εβδομάδες.

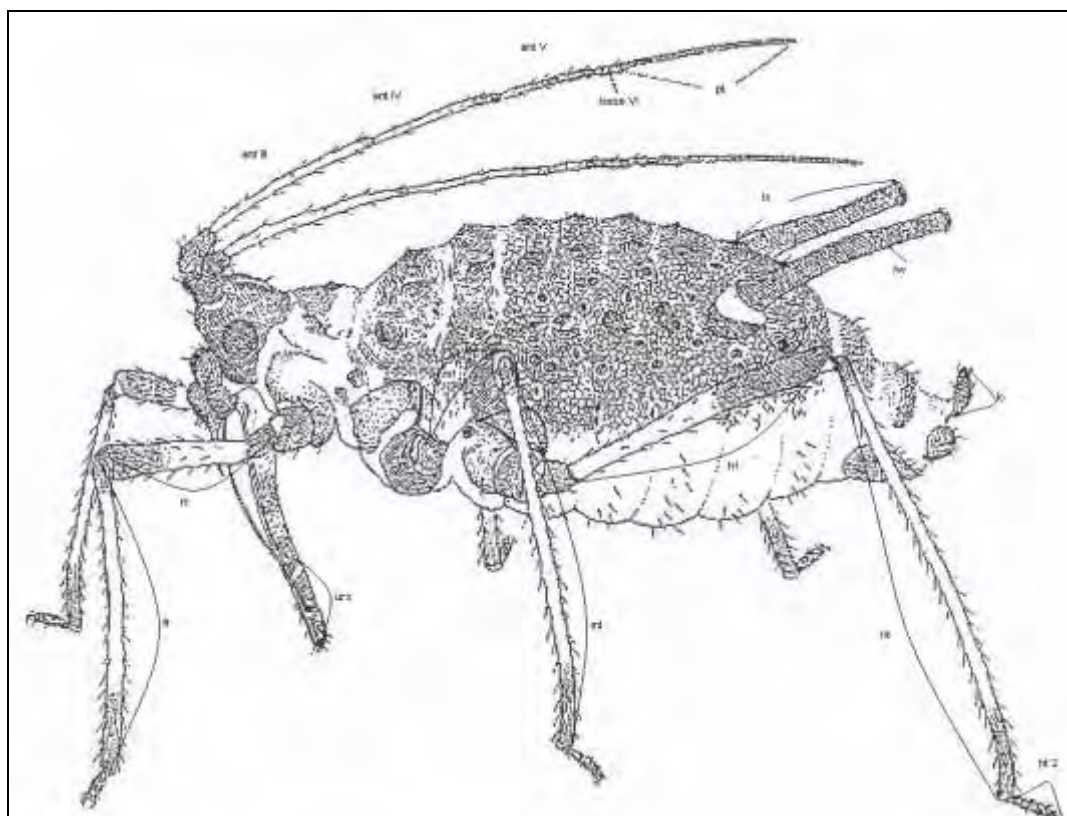


Εικόνα 3: Μόνιμο παρασκεύασμα (slides) αφίδων για μέτρηση μορφολογικών χαρακτηριστικών.

Συνολικά σωματομετρήθηκαν 56 κλώνοι και 10 άτομα από κάθε κλώνο. Σε κάθε άτομο μετρήθηκαν 16 μορφολογικά χαρακτηριστικά σύμφωνα με τη μέθοδο των Parco & van Harten (1987). Το σύνολο των μετρήσεων που έγιναν ήταν περίπου 9500.

Τα μορφολογικά χαρακτηριστικά που μετρήθηκαν ήταν: 1) το μήκος του τελευταίου άρθρου του ρύγχους (urs), 2) το μήκος του βασικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας (base VI), 3) το μήκος του δεύτερου ταρσομερούς του πίσω ποδιού (ht2), 4) το μήκος του πέμπτου άρθρου της κεραίας (ant V), 5) το μήκος του τελικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας (pt), 6) το μήκος της ουράς (lc), 7) το μήκος του σιφωνίου (ls), 8) το μήκος του μηρού του πίσω ποδιού (hf), 9) το μήκος της κνήμης του πίσω ποδιού (ht), 10) το μήκος του μηρού του μεσαίου ποδιού (mf), 11) το μήκος της κνήμης του μεσαίου ποδιού (mt), 12) το μήκος του μηρού του μπροστινού ποδιού (ff), 13) το μήκος της κνήμης του μπροστινού ποδιού (ft), 14) το μήκος του τρίτου άρθρου της κεραίας (ant III), 15) το μήκος του τέταρτου άρθρου της κεραίας (ant IV), 16) το μέγιστο πλάτος των σιφωνίων (lw).

Στο Σχήμα 2 που ακολουθεί διακρίνονται τα μορφολογικά χαρακτηριστικά που χρησιμοποιήθηκαν κατά τις μετρήσεις.



Σχήμα 2. Πλευρική όψη άπτερης αφίδας (τροποποιημένη από Miyazaki 1987) όπου φαίνονται τα 16 μορφολογικά χαρακτηριστικά που μετρήθηκαν: **urs**:μήκος του τελευταίου άρθρου του ρύγχους **base VI**:μήκος του βασικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας **ht 2**:μήκος του δεύτερου ταρσομερούς **ant V**:μήκος του πέμπτου άρθρου της κεραίας **pt**:μήκος του τελικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας **lc**:μήκος της ουράς **ls**:μήκος σιφωνίου **hf**:μήκος μηρού πίσω ποδιού **ht**:μήκος κνήμης πίσω ποδιού **mf**:μήκος μηρού μεσαίου ποδιού **mt**:μήκος κνήμης μεσαίου ποδιού **ff**:μήκος μηρού μπροστινού ποδιού **ft**:μήκος κνήμης μπροστινού ποδιού **ant III**:μήκος τρίτου άρθρου της κεραίας **ant IV**: μήκος τετάρτου άρθρου της κεραίας **lw**:μέγιστο πλάτος σιφωνίων.

Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν με τη βοήθεια μικροσκοπίου με δυνατότητα αντίθετης φάσης (Leica DRMB) σε μεγέθυνση 400, 200, 100 και 50 X (Εικόνα 4), ανάλογα με το μορφολογικό χαρακτηριστικό.

Για να εξεταστεί ο διαχωρισμός των κλώνων, τα δεδομένα επεξεργάστηκαν ταυτόχρονα με την Ανάλυση Κανονικών Μεταβλητών

(Canonical Variates Analysis, CVA) (Chatfield & Collins 1995). Κάθε κλώνος θεωρήθηκε ως παράγοντας ομαδοποίησης (group). Η μέθοδος αυτή θεωρείται ένα ισχυρό εργαλείο στη διάκριση των διαφόρων τάξεων (taxa) στις αφίδες, όταν οι κλώνοι αντιμετωπίζονται στην ανάλυση ως παράγοντας ομαδοποίησης (Krzanowski 1990, Blackman 1992). Η στατιστική επεξεργασία έγινε με τα πακέτα SPSS v.10.0 και Statistica v.4.3.



Εικόνα 4: Μικροσκόπιο αντίθετης φάσης (Leica DRMB), με σύστημα φωτογράφισης, για μέτρηση μορφολογικών χαρακτηριστικών.

ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

Στον Πίνακα 4 φαίνονται τα στοιχεία του βιολογικού κύκλου των κλώνων του *A. fabae*, που συλλέχθηκαν από καλλιέργειες ζαχαρότευτλων από πέντε διαφορετικές περιοχές του νομού Ημαθίας. Όλοι οι κλώνοι ακολούθησαν τον ανολοκυκλικό τύπο βιολογικού κύκλου.

Πίνακας 4: Στοιχεία βιολογικού κύκλου κλώνων του *Aphis fabae*, που συλλέχθηκαν από ζαχαρότευτλα από πέντε διαφορετικές περιοχές του νομού Ημαθίας: Α:Πλατύ Ημαθίας, Β:Αλεξάνδρεια Ημαθίας, Γ:Πλατύ Ημαθίας, Δ:Πλάτανος Ημαθίας, Ε:Κορυφή Ημαθίας.

Περιοχή	Ξενιστής	Ολοκυκλικοί κλώνοι		Ανολοκυκλικοί κλώνοι		Ανδροκυκλικοί κλώνοι		Ενδιάμεσοι κλώνοι		Εξετασθέντες κλώνοι
		Αρ.	%	Αρ.	%	Αρ.	%	Αρ.	%	
Ημαθία Α	<i>Beta vulgaris</i>	0	0	42	100	0	0	0	0	42
Ημαθία Β	<i>Beta vulgaris</i>	0	0	23	100	0	0	0	0	23
Ημαθία Γ	<i>Beta vulgaris</i>	0	0	17	100	0	0	0	0	17
Ημαθία Δ	<i>Beta vulgaris</i>	0	0	21	100	0	0	0	0	21
Ημαθία Ε	<i>Beta vulgaris</i>	0	0	33	100	0	0	0	0	33

Επίσης, μελετήθηκε το ποσοστό των άπτερων παρθενογενετικών θηλυκών (*Arterous virginoparae*, Av) σε σχέση με τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά (*Alatae virginoparae*, Alv). Στον ίδιο πίνακα φαίνεται και ο συνολικός αριθμός των ατόμων που εξετάστηκαν. Τα αποτελέσματα παρουσιάζονται στον Πίνακα 4.

Στον Πίνακα 5 φαίνονται τα ποσοστά όλων των κανονικών μεταβλητών που εξηγούν την συνολική παραλλακτικότητα των δεδομένων των 56 κλώνων που υποβλήθηκαν σε Ανάλυση Κανονικών Μεταβλητών. Οι δύο πρώτες κανονικές μεταβλητές (KM 1 και KM 2) εξηγούν μαζί το 52,8% της συνολικής παραλλακτικότητας.

Πίνακας 4: Στοιχεία συνολικού αριθμού ατόμων και ποσοστών αυτών, διαφόρων μορφών της αφίδας *Aphis fabae*, όπως παρατηρήθηκαν κατά την εξέταση του βιολογικού κύκλου της αφίδας.

Ομάδες Ατόμων 3ης γενιάς	Άπτερα παρθ. θηλυκά		Πτερωτά παρθ. Θηλυκά		Αρσενικά	Θηλυτόκα	Σύνολο ατόμων
	Αρ.	%	Αρ.	%	%	%	
Ομάδα 1	3377	83	703	17	0	0	4080
Ομάδα 2	3517	86	563	14	0	0	4080
Ομάδα 1 (15 ημέρες μετά)	3447	85	633	15	0	0	4080
Ομάδα 2 (15 ημέρες μετά)	3392	83	678	17	0	0	4080

Πίνακας 5: Παραλλακτικότητα των δεδομένων που εξηγούν οι διάφορες κανονικές μεταβλητές στο είδος αφίδας *Aphis fabae*. (KM₁, KM₂,...KM₁₆: Κανονικές μεταβλητές).

Κανονικές Μεταβλητές	Παραλλακτικότητα (%)	Παραλλακτικότητα αθροιστικά (%)	Συσχέτιση KM με τα μορφολογικά χαρακτηριστικά
KM 1	41,5	41,5	0,977
KM 2	11,3	52,8	0,923
KM 3	9,2	62,0	0,907
KM 4	7,5	69,5	0,890
KM 5	6,4	75,9	0,874
KM 6	5,0	80,9	0,847
KM 7	4,6	85,5	0,835
KM 8	3,8	89,3	0,811
KM 9	2,8	92,1	0,764
KM 10	2,3	94,4	0,734
KM 11	1,9	96,2	0,697
KM 12	1,5	97,7	0,658
KM 13	1,1	98,8	0,590
KM 14	0,9	99,7	0,556
KM 15	0,2	99,9	0,304
KM 16	0,1	100,0	0,264

Πίνακας 6: Μέσοι όροι και τυπικό σφάλμα των 16 μορφολογικών χαρακτηριστικών των άπτερων ατόμων του *Aphis fabae*, που σωματομετρήθηκαν (οι αριθμοί στις παρενθέσεις είναι ο αριθμός των άπτερων ατόμων που εξετάστηκαν και η επεξήγηση των μορφολογικών χαρακτηριστικών παρουσιάστηκε στο Σχήμα 2).

Ξενιστές	URS	BASE_VI	HT_2	ANT_V	PT	LC	LS	HT
<i>B. vulgaris</i>	0,13032 (440) SE(±0,00325)	0,10327 (440) SE(±0,000402)	0,12209 (440) SE(±0,000276)	0,18435 (440) SE(±0,001319)	0,33137 (440) SE(±0,001487)	0,21628 (440) SE(±0,000825)	0,25182 (440) SE(±0,001614)	0,56585 (440) SE(±0,002535)
<i>Rumex sp</i>	0,149112 (40) SE(±0,001526)	0,12706 (40) SE(±0,001012)	0,13688 (40) SE(±0,001249)	0,25725 (40) SE(±0,004753)	0,39325 (40) SE(±0,005364)	0,25325 (40) SE(±0,001646)	0,40538 (40) SE(±0,007153)	0,7115 (40) SE(±0,009688)
<i>S. nigrum</i>	0,15108 (30) SE(±0,001575)	0,13117 (30) SE(±0,001084)	0,12825 (30) SE(±0,00089)	0,258 (30) SE(±0,003195)	0,4015 (30) SE(±0,008483)	0,24017 (30) SE(±0,002738)	0,383 (30) SE(±0,011509)	0,682 (30) SE(±0,013611)
<i>P. rhoheas</i>	0,1315 (10) SE(±0,00159)	0,108 (10) SE(±0,001225)	0,1175 (10) SE(±0,001179)	0,1865 (10) SE(±0,002242)	0,332 (10) SE(±0,002809)	0,2155 (10) SE(±0,001572)	0,321 (10) SE(±0,002867)	0,561 (10) SE(±0,004583)
<i>P. persicar.</i>	0,1495 (10) SE(±0,00005)	0,123 (10) SE(±0,000726)	0,13575 (10) SE(±0,000534)	0,2195 (10) SE(±0,004561)	0,3245 (10) SE(±0,00174)	0,248 (10) SE(±0,003333)	0,2975 (10) SE(±0,001118)	0,6285 (10) SE(±0,002115)
<i>V. faba</i>	0,13925 (10) SE(±0,001057)	0,12475 (10) SE(±0,000449)	0,137 (10) SE(±0,000726)	0,2195 (10) SE(±0,002409)	0,3285 (10) SE(±0,006194)	0,24725 (10) SE(±0,001641)	0,301 (10) SE(±0,008654)	0,68 (10) SE(±0,006952)
<i>Cirsium sp.</i>	0,161 (20) SE(±0,002806)	0,1265 (20) SE(±0,001696)	0,12863 (20) SE(±0,001617)	0,241 (20) SE(±0,003004)	0,35525 (20) SE(±0,004595)	0,24725 (20) SE(±0,001641)	0,34925 (20) SE(±0,006502)	0,64675 (20) SE(±0,006379)
ΣΥΝΟΛΟ	0,13439 (560) SE(±0,000475)	0,10811 (560) SE(±0,000529)	0,12413 (560) SE(±0,000319)	0,19682 (560) SE(±0,001562)	0,34024 (560) SE(±0,001614)	0,2222 (560) SE(±0,000856)	0,27622 (560) SE(±0,002609)	0,58844 (560) SE(±0,003012)

Ξενιστές	HF	MT	MF	FT	FF	ANT_III	ANT_IV	LW
<i>B. vulgaris</i>	1,00733 (440) SE(±0,004381)	0,41177 (440) SE(±0,001775)	0,7302 (440) SE(±0,003141)	0,3918 (440) SE(±0,00158)	0,65411 (440) SE(±0,002719)	0,29457 (440) SE(±0,006988)	0,19098 (440) SE(±0,001325)	0,06763 (440) SE(±0,000256)
<i>Rumex sp</i>	1,5345 (40) SE(±0,251136)	0,50962 (40) SE(±0,005134)	0,93287 (40) SE(±0,008591)	0,50037 (40) SE(±0,006754)	0,879 (40) SE(±0,0109)	0,4045 (40) SE(±0,005234)	0,282 (40) SE(±0,003934)	0,07875 (40) SE(±0,000093)
<i>S. nigrum</i>	1,21933 (30) SE(±0,025046)	0,48517 (30) SE(±0,006602)	0,90367 (30) SE(±0,016101)	0,47783 (30) SE(±0,008379)	0,82467 (30) SE(±0,17917)	0,39317 (30) SE(±0,00879)	0,28283 (30) SE(±0,007527)	0,06633 (30) SE(±0,000596)
<i>P. rhoheasr</i>	1,0085 (10) SE(±0,007455)	0,411 (10) SE(±0,002449)	0,726 (10) SE(±0,008021)	0,3955 (10) SE(±0,003532)	0,6495 (10) SE(±0,006685)	0,3075 (10) SE(±0,003891)	0,1865 (10) SE(±0,002478)	0,05725 (10) SE(±0,001557)
<i>P. persicar.</i>	1,124 (10) SE(±0,004069)	0,4605 (10) SE(±0,002734)	0,7895 (10) SE(±0,003686)	0,444 (10) SE(±0,003145)	0,7205 (10) SE(±0,009957)	0,3785 (10) SE(±0,007305)	0,2405 (10) SE(±0,002522)	0,07125 (10) SE(±0,000559)
<i>V. faba</i>	1,2255 (10) SE(±0,009645)	0,495 (10) SE(±0,007188)	0,893 (10) SE(±0,012675)	0,4775 (10) SE(±0,10062)	0,783 (10) SE(±0,013233)	0,4265 (10) SE(±0,008915)	0,2995 (10) SE(±0,00174)	0,074 (10) SE(±0,000408)
<i>Cirsium sp.</i>	1,2015 (20) SE(±0,01266)	0,46025 (20) SE(±0,005362)	0,8595 (20) SE(±0,010143)	0,44325 (20) SE(±0,004476)	0,78175 (20) SE(±0,11767)	0,363 (20) SE(±0,00479)	0,253 (20) SE(±0,005324)	0,07388 (20) SE(±0,001375)
ΣΥΝΟΛΟ	1,06928 (560) SE(±0,19117)	0,42677 (560) SE(±0,002009)	0,76248 (560) SE(±0,003958)	0,40853 (560) SE(±0,002057)	0,68728 (560) SE(±0,003912)	0,31423 (560) SE(±0,005781)	0,20736 (560) SE(±0,001856)	0,6857 (560) SE(±0,000266)

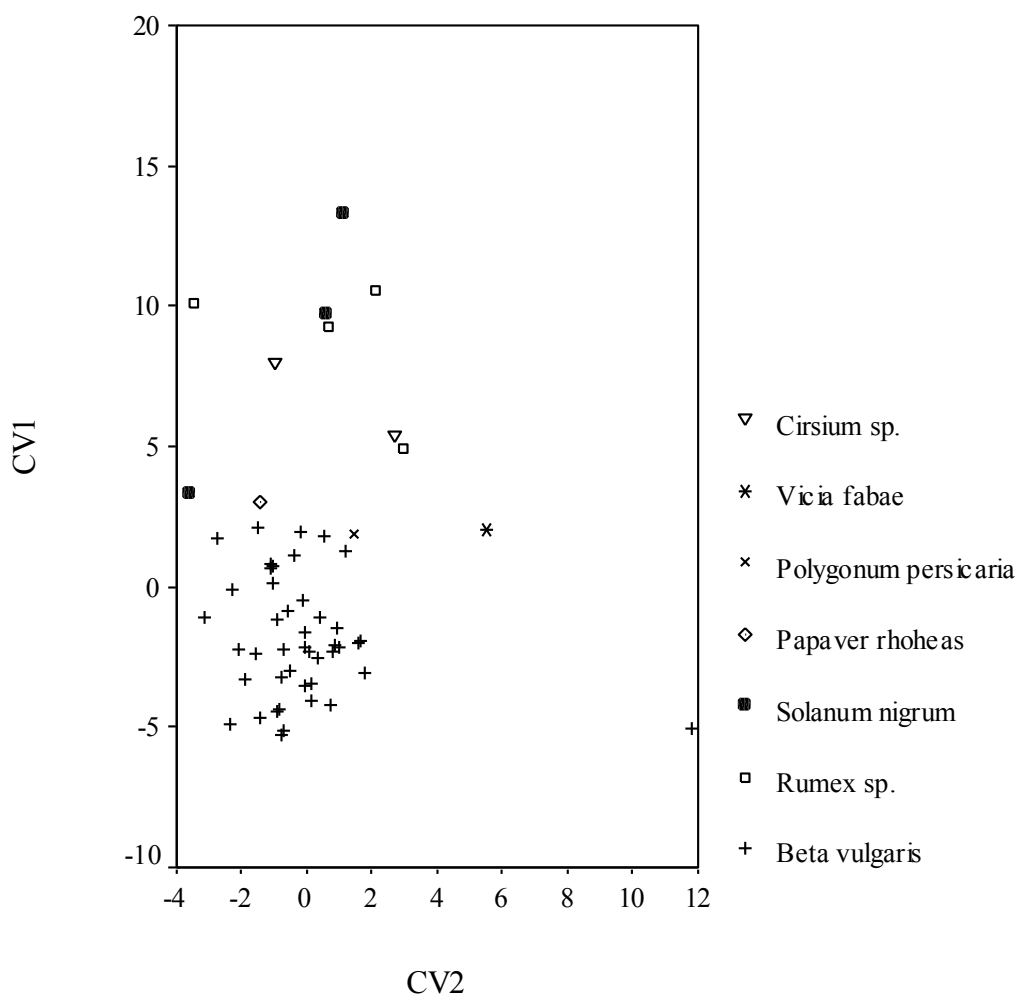
Στον παρακάτω πίνακα 7 παρατηρούνται όλα τα μορφολογικά χαρακτηριστικά (M.X) που μελετήθηκαν σε σχέση με τις συσχετίσεις τους με τις διάφορες κανονικές μεταβλητές. Παρατηρείται λοιπόν πως μεγαλύτερη συσχέτιση για την KM1 αποτελεί το μορφολογικό χαρακτηριστικό ls.

Πίνακας 7: Συσχέτιση μορφολογικών χαρακτηριστικών (M.X) και σταθερών συντελεστών των κανονικών μεταβλητών στην αφίδα *Aphis fabae*.

	KM 1	KM 2	KM 3	KM 4	KM 5	KM 6	KM 7	KM 8
URS	-0,069	0,216	0,656	-0,976	-0,252	-0,325	-0,172	0,093
BASE VI	0,277	0,197	-0,172	0,14	-0,609	-0,131	-0,015	-0,738
HT 2	-0,435	0,029	-0,085	0,35	-0,323	-0,14	0,612	0,458
ANT V	0,225	-1,589	0,633	0,144	-0,049	0,153	0,078	0,211
PT	-0,155	-0,148	-0,464	-0,4	0,616	0,002	0,154	-0,24
LC	0,114	0,202	0,5	0,164	0,811	0,159	0,638	-0,398
LS	0,935	-0,041	-0,062	0,357	0,287	-0,701	-0,327	0,044
HT	-0,054	0,285	-0,152	0,276	-0,116	0,166	-0,227	-0,16
HF	-0,058	-0,018	0,072	-0,028	-0,006	0,201	0,086	0,046
MT	-0,206	-0,247	0,951	0,266	0,425	0,833	-1,466	0,265
MF	-0,073	0,401	-0,41	-0,708	0,235	0,553	-0,465	0,447
FT	-0,218	-0,106	-0,856	0,678	-0,83	-0,86	0,919	-0,473
FF	0,288	0,043	-0,535	-0,455	0,015	-0,132	0,274	0,517
ANT III	0,01	-0,004	0,048	-0,046	-0,071	0,017	0,023	-0,044
ANT IV	0,221	0,887	-0,006	-0,007	-0,212	0,752	0,428	-0,131
LW	-0,062	0,228	0,277	0,301	0,078	-0,155	0	0,54

	KM 9	KM 10	KM 11	KM 12	KM 13	KM 14	KM 15	KM 16
URS	-0,136	0,296	0,086	0,303	0,717	-0,051	-0,001	-0,013
BASE VI	0,689	-0,212	-0,028	-0,142	-0,215	0,094	-0,042	0,071
HT 2	0,088	0,614	0,079	-0,432	-0,557	0,312	0,032	-0,055
ANT V	0,014	-0,163	-0,118	0,222	-0,114	-0,088	-0,012	-0,054
PT	0,529	0,512	-0,02	0,265	0,323	0,449	-0,004	0,003
LC	0,103	-0,059	-0,08	-0,025	0,041	-0,239	-0,022	-0,014
LS	-0,301	0,057	-0,199	-0,327	-0,04	0,359	0,03	-0,027
HT	-0,167	0,015	1,077	1,247	-0,568	0,267	-0,025	0,069
HF	0,01	0,067	-0,057	0,062	-0,046	0,035	-0,008	1,006
MT	0,572	0,505	0,33	-1,215	0,684	-0,163	-0,075	-0,015
MF	-0,018	0,273	-1,346	0,422	-0,906	-0,183	0,151	-0,086
FT	-0,413	0,359	-0,888	0,674	0,725	-1,035	0,067	-0,022
FF	0,195	-0,821	1,156	-0,712	-0,047	-0,479	-0,066	-0,038
ANT III	0,047	0	0,097	-0,018	0,083	0,061	0,992	0,019
ANT IV	-0,78	-0,029	0,131	-0,173	0,437	0,638	-0,171	0,025
LW	0,404	-0,469	-0,143	0,28	0,266	0,262	-0,012	-0,001

Στο Σχήμα 3 που ακολουθεί φαίνονται οι μέσες τιμές (scores) των δύο πρώτων κανονικών μεταβλητών (CV1 και CV2) που μαζί εξηγούν το 52,8% της συνολικής παραλλακτικότητας των δεδομένων.



Σχήμα 3. Διάγραμμα των τιμών των δύο πρώτων κανονικών μεταβλητών από 56 κλώνους του *A. fabae* που συλλέχθηκαν από κάποιες περιοχές του νομού Ημαθίας. Τα δείγματα προήλθαν από ζαχαρότευτλα και κάποια είδη αυτοφυών ζιζανίων.

Παρατηρείται ότι οι κλώνοι από ζαχαρότευτλα αποτελούν μια ομάδα (cluster), σε σχέση με τα υπόλοιπα είδη ζιζανίων, εκτός από τα *Paraver rhoeas* και *V. faba*, τα οποία δείχνουν να παρουσιάζουν μια αλληλοεπικάλυψη χαρακτηριστικών παρόμοια με αυτών των τεύτλων.

Ακόμη είναι φανερό ότι τα χαρακτηριστικά των δειγμάτων που προήλθαν από το *Rumex sp.* καλύπτουν μία ευρεία περιοχή στο παραπάνω Σχήμα 3. Έτσι γίνεται σαφές πως τα χαρακτηριστικά αυτών των δειγμάτων μοιάζουν με όλα τα υπόλοιπα και έτσι μπορούμε να ισχυριστούμε ότι το συγκεκριμένο είδος ζιζανίου αποτελεί ξενιστή για όλα τα υποείδη του συμπλόκου *Aphis fabae complex*.

Απεναντίας τώρα με τα προηγούμενα, παρόλο που δεν υπάρχει τέλειος διαχωρισμός, υπάρχει μία ένδειξη για τα δείγματα *Cirsium sp.* και *Solanum nigrum* ότι αποτελούν δύο ξεχωριστές ομάδες (cluster) σε σχέση με τα υπόλοιπα είδη ζιζανίων και φυτών. Ο συγκεκριμένος διαχωρισμός τους μας οδηγεί στην υπόθεση ότι ενδεχομένως να αποτελούν δύο ξεχωριστά υποείδη του συμπλόκου *A. fabae*.

Συζήτηση- Συμπεράσματα

Στην παρούσα μελέτη βρέθηκε ότι οι κλώνοι του *A. fabae* που συλλέχθηκαν από καλλιέργειες ζαχαρότευτλων σε κάποιες περιοχές του νομού Ημαθίας, παρουσίασαν αποκλειστικά ανολοκυκλικό τύπο βιολογικού κύκλου. Στις περιοχές από τις οποίες συλλέχθηκαν τα δείγματα, απουσίαζε ο κύριος ξενιστής του *A. fabae* που είναι το *E. europaicus*. Η μη ύπαρξη λοιπόν κανενός ολοκυκλικού κλώνου υποστηρίζει την άποψη που διατύπωσε ο Blackman το 1974, ότι περιοριστικός παράγοντας για τους ολοκυκλικούς πληθυσμούς μιας περιοχής μπορεί να είναι η έλλειψη του πρωτεύοντος ξενιστή, ενώ για τους ανολοκυκλικούς και ανδροκυκλικούς η αφθονία του πρωτεύοντος ξενιστή.

Γενετικά λοιπόν οι πληθυσμοί, που συλλέχθηκαν από την Κεντρική Ελλάδα και τη Ν. Μακεδονία και στους οποίους έγινε έλεγχος, διατηρούν τον ανολοκυκλικό τύπο βιολογικού κύκλου. Όμως, το *A. fabae* στην Κεντρική Ευρώπη είναι ολοκυκλικό. Υπάρχει λοιπόν ανάγκη για περαιτέρω μελέτη πληθυσμών που προέρχονται από βόρειες περιοχές (π.χ Ορεστιάδα) ή υψηλά υψόμετρα ή ακόμη και πληθυσμοί προερχόμενοι από Βαλκανικές χώρες.

Παρατηρούμε λοιπόν πως το είδος προσαρμόζεται ανάλογα με τις συνθήκες του περιβάλλοντος. Έτσι έχει περισσότερες πιθανότητες επιβίωσης. Προσαρμόζει κατάλληλα το βιολογικό του κύκλο και τις διάφορες μορφές του ώστε να μπορέσει να ανταποκριθεί στις ελλείψεις και τις δυσκολίες του περιβάλλοντος που θα συναντήσει.

Η στρατηγική διαχείμασης που ακολουθούν οι πληθυσμοί των αφίδων έχει ιδιαίτερη σημασία στην επιδημιολογία των ιών. Στις περιοχές που εμφανίζεται υψηλό ποσοστό κλώνων που διαχειμάζουν ως παρθενογενετικά άτομα ο κίνδυνος μετάδοσης ιώσεων στις καλλιέργειες είναι μεγαλύτερος, αφού τα αυτοφυή αποτελούν επιπλέον πηγές για τους ιούς.

Κατά την μορφολογική μελέτη βρέθηκαν διαφορές στη μορφολογία των πληθυσμών του *A. fabae* που σχετίζονται με το φυτό ξενιστή. Έτσι λοιπόν τα δείγματα που προήλθαν από καλλιέργειες ζαχαρότευτλων από περιοχές του νομού Ημαθίας παρουσίασαν παρόμοια μορφολογικά χαρακτηριστικά τα οποία κατατάσσουν τα συγκεκριμένα δείγματα σε μια ενιαία ομάδα (cluster). Τα δείγματα που προήλθαν από κάποια αυτοφυή είδη ζιζανίων παρουσίασαν

διαφοροποιήσεις στα μορφολογικά χαρακτηριστικά τους, δίνοντας μια εικόνα, πως αποτελούν ορισμένα από αυτά μια διαφορετική ομάδα πληθυσμών σε σχέση με τα υπόλοιπα.

Είναι γνωστό ότι τα μορφολογικά χαρακτηριστικά των αφίδων δεν επηρεάζονται μόνο από το γενότυπο (Wool 1977) αλλά και από βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες του περιβάλλοντος, όπως το είδος (Moran 1986, 1988, Gillham & Claridge 1994) και η φυσιολογική κατάσταση του φυτού ξενιστή (Dixon 1998, Blackman & Spence 1994). Τα μοντέλα των συμπατρικών πληθυσμών ειδών φυτοφάγων εντόμων είναι βασισμένα στην άποψη ότι η οικολογική εξειδίκευση διαφορετικών φυτών-ξενιστών, μπορεί έμμεσα να οδηγήσει σε σημαντικό βαθμό στην αναπαραγωγική απομόνωση των ειδών (Raymond & Searle & Douglas 2001).

Οι Thieme & Dixon το 1996 απέδειξαν ότι τα δύο υποείδη *A. f. fabae* και *A. f. solanella* στον ίδιο κύριο ξενιστή, που ήταν το *E. Europaeus*, κατέδειξαν εκλεκτικό ζευγάρισμα, το οποίο οφείλεται στα διαφορετικά χαρακτηριστικά της φερομόνης φύλου που απελευθερώνεται από τα σεξουαλικά θηλυκά των δύο υποειδών.

Επίσης κατά τη διάρκεια ερευνών (Jorg & Lampel 1996 και Sunnucks 2000) μεταξύ των ετερόοικων υποειδών *A. f. fabae* και *A. f. mordwilkoii*, μελετήθηκε ο βαθμός γενετικής διαφοροποίησής τους. Με τη χρήση λοιπόν μοριακών μεθόδων ανάλυσης, λαμβάνοντας υπόψη το μιτοχονδριακό (mt) DNA και ένα κληρονομικό μητρικό DNA προερχόμενο από το συμβιωτικό βακτήριο *Buchnera*, κατάφεραν να διαγνώσουν την αναπαραγωγική απομόνωση των δύο υποειδών.

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. Στην συγκεκριμένη μελέτη όλοι οι κλώνοι εκτράφηκαν στις ίδιες συνθήκες θερμοκρασίας και φωτοπεριόδου και στον ίδιο ξενιστή, που ήταν το κουκί, για 1 με 3 γενιές πριν σωματομετρηθούν. Έτσι, από τα αποτελέσματα της έρευνας φαίνεται ότι υπάρχει διαφοροποίηση στα μορφολογικά χαρακτηριστικά μεταξύ πληθυσμών από διαφορετικούς ξενιστές.

Πιθανώς λοιπόν, οι φυλές ξενιστών στα φυτοφάγα έντομα να αποτελούν κάποιο τύπο ημειδούς, αν και η παραλλακτικότητα που σχετίζεται με το φυτό

ξενιστή μπορεί να οφείλεται στην παρουσία συγγενικών ειδών (sibling species). Ένα από τα σύμπλοκα συγγενικά είδη (complexes of sibling species), αποτελούν και οι πληθυσμοί του μελετούμενου είδους *A. fabae*.

Συγκεκριμένα, υπάρχουν σοβαρές υπόνοιες από τα αποτελέσματα της εργασίας, ο πληθυσμός που προήλθε από το *B. vulgaris* να αποτελεί ένα ημιείδος (semispecies), το οποίο ενδεχομένως να αποτελέσει ένα υποείδος: *fabae* s.str.

Ανάλογη περίπτωση διαφαίνεται και για τους πληθυσμούς που προήλθαν από τα αυτοφυή ζιζάνια *Cirsium sp* και *S. nigrum*. Οι όποιες αντίστοιχα διαφοροποιήσεις παρουσιάζονται στα μορφολογικά χαρακτηριστικά τους, τα κάνουν να αποτελούν ξεχωριστές ομάδες πληθυσμών. Τα υποείδη *cirsiacanthoides* και *solanella* είναι λοιπόν, άλλες δύο κατηγορίες του συμπλόκου των συγγενικών ειδών των *A. fabae*.

Παρόλα αυτά όμως το πλήθος των δειγμάτων και η γεωγραφική εξάπλωση των δειγμάτων δεν ήταν αρκετά μεγάλη σε αριθμό και εύρος για την εξαγωγή γενικότερων συμπερασμάτων. Τα όποια μορφολογικά χαρακτηριστικά και ο τύπος του βιολογικού κύκλου που μελετήθηκαν είναι σε κάποιο βαθμό ικανοποιητικά, αλλά αν βασιστούμε μόνο σ' αυτά αυξάνει η πιθανότητα σφάλματος.

Το γεγονός όμως ότι η μέθοδος CVA (Canonical Variates Analysis) διαφοροποίησε τις παρθενογενετικές σειρές σε κάποιες ομάδες, αποτελεί ένα κίνητρο για επιπλέον έρευνα εφαρμόζοντας μοριακές μεθόδους ανάλυσης, όπως η ανάλυση των ενζύμων και του DNA, οι χρωμοσωμικές μελέτες (Blackman et al. 1977, Blackman 1980,) . Η μελέτη επίσης της ανθεκτικότητας σε διάφορα εντομοκτόνα, η μελέτη του αναπαραγωγικού δυναμικού σε διάφορους ξενιστές, όπως και η μελέτη της βιολογίας πληθυσμών από άλλες περιοχές, ίσως αποτελέσουν χρήσιμα εργαλεία για τον σχηματισμό μιας καλύτερης εικόνας για τους παραπάνω ισχυρισμούς.

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.
- Bernays, R. and Graham, M.** (1988) On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology*, **69**, 886-892.
- 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 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.
- 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 Schadlingsbekämpfung*, **31**, 274-285, 301-308, 325-334.
- Brooks, D.R. & McLennan, D.A.** (1991) *Phylogeny, Ecology and Behaviour*. University of Chicago Press, Chicago.
- 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.
- Campbell. B.C., Jones, K.C. and Dreyer, D.L.,** 1986 Discriminative behavioural responses by aphids to various plant polysaccharides. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **41**, 17-24.
- Campbell, C.A.M., Dawson, G.W., Griffiths, D.C., Pettersson, J., Pickett, J., Wadhams, L.J. & Woodcock, C.M.** (1990) The sex attractant pheromone of the damson-hop aphid *Phorodon humuli* (Homoptera : Aphididae). *Journal of Applied Ecology*, **16**, 3455-3465.

- Cartier, J.J. & R.H. Painter**, (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. *J. chem. Ecol.*, **7**, 881-888.
- Chatfield, C. & Collins, A.J.** (1995) *Introduction To Multivariate Analysis*. Chapman & Hall, London.
- Collins, M.D. & Dixon, A.F.G.** (1986) The effect of egg depletion on the foraging behaviour of an aphid parasitoid. *Zeitschrift fur Angewandte Entomologie*, **102**, 342-352.
- Dahl, M.L.** (1968) Biologische und morphologische Untersuchungen bei dem Formenkreis der schwarzen Kirchenlaus *Myzus cerasi* (F.) (*Homoptera: Aphididae*) *Deutsche Entomologische Zeitschrift, NF*, **15**, 281-312.
- Danilewski, A. S.** (1961) *Photoperiodism and Seasonal Development of Insects*. Second Japanese edition translated by T. Hidaka and S. Masaki, 1972. University of Tokyo Press, Tokyo, 293 pp.
- Digby, P.G.N. & Kempton, R.A.** (1994) *Multivariate Analysis of Ecological Communities*. Chapman and Hall, London.
- 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. *Ann. Appl. Biol.*, **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. *In: A.K. Minks and P. Harrewijn (Editors), Aphids, their Biology, Natural Enemies and Control. (World Crop Pests, 2A) Elsevier, Amsterdam*, pp. 197-207.
- Dixon, A.F.G.** (1994) Individuals, populations and patterns. Pp. 449-476. *In Leather, S.R., Watt, A.D., Mills, W.J. & Walters, K.F.A. (Eds), Individuals, Populations and Patterns in Ecology. Intercept, Andover.*

- Dixon, A.F.G.** (1998) *Aphid Ecology*. Second Edition, Chapman and Hall, London, U.K.
- Dixon, A.F.G. & Kundu, R.** (1994) Ecology of host alternation in aphids. *European Journal of Entomology*, **91**, 63-70.
- Eastop, V.F.** (1958) A study of the Aphididae of East Africa. *Colonial Research Publication*, HMSO London, 126pp.
- 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.
- 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.
- Furk, C.** (1979) Field collections of *Aphis fabae* s. lat. (Homoptera: Aphididae) studied by starch gel electrophoresis and isoelectric focusing. *Comparative Biochemistry Physiology (Part B)*, **62**, 225-230.
- Fu-Shun, Y. and Visser, J.H.**, (1982). Electroantennagram 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.
- Futuyama, D.J. & S.C. Peterson**, (1985) Genetic variation in the use of resources by insects. *Annual Review of entomology* 30: 217-238.

- Futuyama, D.J. & Phillippi, T.E.** (1987) Genetic variation and covariation in responses to host plants by *Alsophila prometaria* (Lepidoptera: Geometridae). *Evolution*, **41**, 269-279.
- 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.
- Gould, F.** (1979) Rapid host range evolution in a population of the polyphagous mite *Tetranychus urticae*. *Evolution*, **33**, 791-802.
- Gruppe, A.**(1988) Electrophoretische Untersuchungen zur Unterscheidung der Subspecies von *Myzus cerasi* F. (Hom., Aphididae). *Zeitschrift fur Angewandte Entomologie*, **105**, 460-465.
- 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.
- Hardie, J.** (1980) Reproductive, morphological and behavioural affinities between the alate gynopara and virginopara of the aphid, *Aphis fabae*. *Physiological Entomology*, **5**, 385-396.
- Hardie, J.** (1991) Contribution of sex pheromone to mate location and reproductive isolation in aphid species (Homoptera: Aphidinae). *Entomologia Generalis*, **16**, 249-256.

- Hardys, H., Balick, M., and Scierwater, B.** (1992). Applications of random amplified polymorphic DNA (RAPD) in molecular ecology. *Molecular Ecology*, **1**, 55-63.
- 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 Mats.* (Homopt., Aphid.). *Entomol. Berich.*, **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. *Entomol. Exp. Appl.*, **3**, 327-339.
- Ibbotson, A. & Kennedy, J.S.** (1959) Interaction between walking and probing in *Aphis fabae* Scop. *Journal of Experimental Biology*, **36**, 377-390.
- Iglisch, I.** (1968) Über der Entstehung der Rassen der "Schwarzen Blattläuse" (*Aphis fabae* Scop. Und verwandte Arten), über ihren phytopathologische Bedeutung und über die Aussichten für erfolgversprechende Bekämpfungsmassnahmen (Homoptera: Aphididae). *Mitteilung aus der Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft (Berlin-Dahlem)*, **131**, 1-34.
- Ilharco, F.A.** (1966) Afideos das fruteiras de Portugal Continental. *Agronomia Lusitana*, **27**, 5-86.
- Ilharco, F.A.** (1967) Os afideos da batateira em Portugal Continental. *Agronomia Lusitana*, **28**, 5-39.
- Ilharco, F.A.** (1985) Características Morfológicas Usadas na Taxonomia dos Afideos (Homoptera, Aphidoidea). Instituto Nacional de Investigação Agrária e Extensão Rural, Lisboa.
- 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.
- Jörg, E. & Lampel, G.** (1996) Enzyme electrophoretic studies on the *Aphis fabae* group (Hom., Aphididae). *Journal of Applied Entomology*, **120**, 7-18.

- 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.
- Kephalogianni, T.E., Tsitsipis, J.A., Margaritopoulos, J.T., Zintzaras, E., Delon, R., Blanco Martin, I. & Schwaer, W.** (2002) Variation in the life cycle and morphology of the tobacco host-race of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) in relation to its geographical distribution. *Bulletin of Entomological Research*, **92**, 301-307.
- Kennedy, J.S. and Booth, C.O.** (1954) Host alternation in *Aphis fabae* Scop. II. *Changes in the aphids. Ann. Of Appl. Biol.*, **41**, 88-106.
- Kennedy, J.S. & Booth, C.O. & Kershaw, W.J.S.** (1959a) Host finding by aphids in the field. I. Gynoparae of *Myzus persicae* (Sulzer). *Annals of Applied Biology*, **47**, 410-423.
- Kennedy, J.S. & Booth, C.O. & Kershaw, W.J.S.** (1959b) Host finding by aphids in the field. II. *Aphis fabae* Scop. (Gynoparae) and *Brevicornye brassicae* L. with a reappraisal of the role of host finding behaviour in virus spread. *Annals of Applied Biology*, **47**, 424-444.
- 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.
- Kennedy, J.S. & Fosbrooke, I.H.M.** (1972) The plant in the life cycle of an aphid. In van Emden, H.F. (Ed) *Insect/plant relationships, Symposia of the Royal Entomologia Society of London*, **6**, 129-140.
- Kennedy, J.S., Ibbotson, A. & Booth, C.O.** (1950). The distribution of aphid infestation in relation to leaf age. I. *Myzus persicae* (Sulz.) and *Aphis fabae* (Scop.) on spindle trees and sugar-beet plants. *Annals of Applied Biology*, **37**, 651-679.
- Kiser, K.** (1979) Dunnschichtchromatographie als neue Methode zur Artdifferenzierung der 'Schwarzen Blattlaus'. *Aphis fabae*, *A. solanella*, *A. circiiacanthoidis*, *A. sambuci* und *A. hederarum* (Homoptera : Aphididae). *Z. angew. Entomol.*, **88**, 363-377.
- Kring, J.B.** (1959) The life cycle of *Aphis gossypii* Glover, an example of facultative migration. *Annals of Entomological Society of America*, **52**, 284-286.

- Krzanowski, W.J.** (1990) *Principles of Multivariate Analysis*. Clarendon Press, Oxford.
- Lamarck, J.B.** (1809) *Philosophie Zoologique* (1984 Translation, Trans.). Chicago University Press, Chicago.
- 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. *Advanced Insect Physiology*, **3**, 207-277.
- Lowe, H.J.B.** (1967) Interspecific differences in the biology of aphids (Homoptera: Aphididae) on leaves of *Vicia faba*. I. feeding behaviour. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **10**, 347-357.
- Lowe, H.J.B.** (1973) Variation in *Myzus persicae* (Sulz) (Hemiptera: Aphididae) reared on different host-plants. *Bulletin of Entomological Research*, **62**, 549-556.
- 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.** (1992) The evolutionary significance of host-mediated conditioning. *Antenna*, **16**, 141-150.
- 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.Α. & 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.
- 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.
- Moran, A.N.** (1986) *Morphological adaptation to host plants in Uroleucon* (Homoptera, Aphididae). *Evolution* **40**, 1044-1050.
- Moran, A.N.** (1988) *The evolution of host-plant alternation in aphids: evidence for specialization as dead end*. *American Nature*. **132**, 681-706.
- Müller, F.P.** (1971) Isolationmechnismen zwischen sympatrischen bionomischen Rassen am Beispiel der Erbsenblattlaus *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Homoptera: Aphididae). *Zoologisches Jahrbuch Abteilung Systematik und Oecologische Geographie der Tiere*, **98**, 131-152.

- Müller , F.P.** (1976) Host and non-host in subspecies of *Aulacorthum solani* (Kaltenbach) and intraspecific hybridizations (*Homoptera: Aphididae*). *Symposium Biologia Hungarica*, **16**, 187-190.
- Müller, F.P.** (1980) Wirtzpflanzen, Generationsfolge und Reproductive Isolationintraspezifiker Formen von *Acyrtosiphon pisum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **28**, 145-157.
- Müller, F.P.** (1982) Das Problem *Aphis fabae*. *Zeitschrift fur Angewandte Entomologie*, **94**, 432-446.
- Müller, F.P.** (1983) Untersuchungen zur Blattläuse der Gruppe *Acyrtosiphon pelargonii* im Freiland-Insektarium. *Zeitschrift fur Angewandte Zoologie*, **70**, 351-367.
- Owen, R.** (1849) On Parthenogenesis as the successive production of procreating individuals from a single orum. London, John va Voorst.
- Raymond, B. & Searle, J.B. & Douglas, A.E.** (2001) *On the processes shaping reproductive isolation in aphids of the Aphis fabae (Scop.) complex (Aphididae: Homoptera)*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **74**, 205-215.
- 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.
- Stroyan, H. L. G.** (1960). Three new subspecies of aphids from Iceland (*Hem., Hom.*). *Entomologische 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.) Can. Entomol., **52**, 19-20.
- Takahashi, R.** (1959) On the aphid, *Matsumuraja rubifoliae* Takahashi (Homoptera: Aphididae). Transactions of the Shikoku Entomol. Soc., **6** (4), 55-58.
- Takahashi, R.** (1960) *Kurisaka and Aiceona* of Japan (Homoptera: Aphididae).
- Thieme, T.** (1987) Zur biologie von *Aphis fabae* Scop. And their host plants. *Population structure, genetics and taxonomy of aphids*. The Hague: SPB Academic Publishing, 314-323.
- Thieme, T.** (1988) Zur biologie von *Aphis fabae mordwilkoii* Börner und Janisch, 1922 (Homoptera: Aphididae). *Journal of Applied Entomology*, **105**, 510-515.
- Thieme, T. & Dixon, A.F.G.** (1996) Mate recognition in the *Aphis fabae* complex: daily rhythm of release and specificity of sex pheromones. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **79**, 85-89.
- 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.

- van Emden, H. F., & Bashford, M.A.** (1971) The performance of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* in relation to plant age and leaf amino acids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **14**, 349-360.
- van Emden, H. F.** (1978) Insects and secondary plant substances - an alternative viewpoint with special reference to aphids. pp. 309-323 in Harbourne, J. B. (Ed.) *Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution*. London, Academic Press.
- 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.** (1991) 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.
- 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*. *J. Animal Ecol.* **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.
- Zintzaras, E., Margaritopoulos, J.T. & Tsitsipis, J.A.** (1999) Statistical tree classification of aphids based on morphological characteristics. *Computers and Electronics in Agriculture*, **24**, 165-175.

