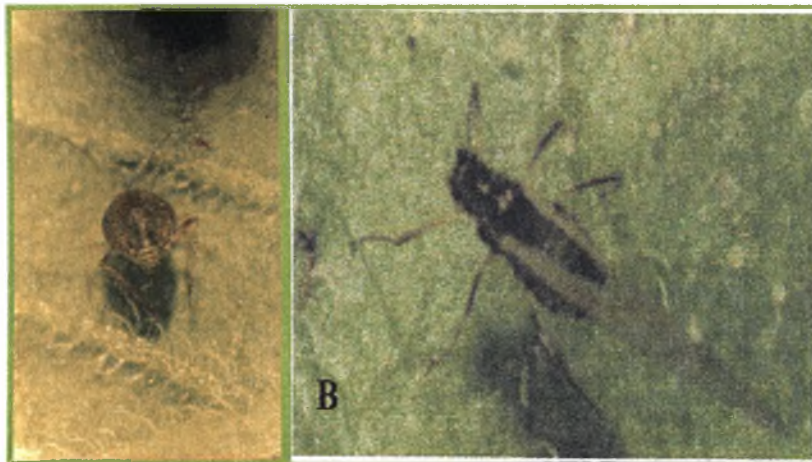


ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΣΧΟΛΗ ΓΕΩΠΟΝΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ ΚΑΙ ΑΓΡΟΤΙΚΟΥ
ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ

ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΕΝΤΟΜΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΓΕΩΡΓΙΚΗΣ ΖΩΟΛΟΓΙΑΣ

ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ

Φοιτητής : Σωτηρίου Σωτήρης



Σεξουαλική δραστηριότητα των δύο φύλων της αφίδας *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae).

Επιβλέπων Καθηγητής : Ι. Α. Τσιτσιπής

Νέα Ιωνία Μαγνησίας, Σεπτέμβριος 2006



**ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΒΙΒΛΙΟΘΗΚΗ & ΚΕΝΤΡΟ ΠΛΗΡΟΦΟΡΗΣΗΣ
ΕΙΔΙΚΗ ΣΥΛΛΟΓΗ «ΓΚΡΙΖΑ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ»**

Αριθ. Εισ.: 5719/1
Ημερ. Εισ.: 23-08-2007
Δωρεά: Συγγραφέα
Ταξιθετικός Κωδικός: ΠΤ – ΦΠΑΠ
2006
ΣΩΤ

ΤΡΙΜΕΛΗΣ ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗ

**Ι. Α. Τσιτσιπής:Επιβλέπων Καθηγητής:Καθηγητής Τμήματος
Γεωπονίας Φυτικής Παραγωγής και Αγροτικού Περιβάλλοντος Π. Θ.**

**Ν. Παπαδόπουλος:Επίκουρος Καθηγητής Τμήματος Γεωπονίας
Φυτικής Παραγωγής και Αγροτικού Περιβάλλοντος Π. Θ.**

**Γ. Νανος:Καθηγητής Τμήματος Γεωπονίας Φυτικής Παραγωγής και
Αγροτικού Περιβάλλοντος Π. Θ.**

Στο Θείο μου Αντώνη

ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Στην παρούσα διατριβή μελετάται η έκλυση φερομόνης φύλου και η δραστηριότητα αρσενικών στα υποείδη *Myzus persicae nicotianae* και *Myzus persicae* s. Str, η δραστηριότητα των αρσενικών επικεντρώνεται στα τέστ επιλογής μεταξύ των επιλεγμένων ειδών, επίσης γίνεται και μία προσθετική μελέτη ενός Ιταλικού κλώνου αφίδας, για σύγκριση του μηχανισμού αναπαραγωγικής απομόνωσης με τους Ελληνικούς κλώνους.

Η διατριβή αποτελείται από δυο τμήματα. Στο γενικό μέρος δίνονται πληροφορίες γενικά για τις αφίδες, για το βιολογικό τους κύκλο, την εξειδίκευση αφίδων και πως αυτή επηρεάζει τη δημιουργία ειδών. Επίσης δίνονται στοιχεία για τα είδη φερομονών που παρατηρούνται στις αφίδες και ειδικότερα για τη σεξουαλική φερομόνη, ενώ τέλος γίνεται αναφορά στο είδος *M. persicae*. Στο ειδικό μέρος περιγράφεται η διαδικασία του πειράματος (υλικά και μέθοδοι) που διεξήχθη στο Εργαστήριο Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας, παρουσιάζονται και αναλύονται τα αποτελέσματα, καθώς επίσης συζητούνται και εξάγονται συμπεράσματα μετά από ανασκόπηση της αντίστοιχης βιβλιογραφίας για το συγκεκριμένο θέμα.

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Θα ήθελα να ευχαριστήσω τον επιβλέποντα Καθηγητή μου Ι. Α. Τσιτσιπή για την υπόδειξη του θέματος της πτυχιακής διατριβής μου και τη βοήθεια που μου προσέφερε κατά τη διάρκειά της.

Θερμές ευχαριστίες αποδίδονται στον διδάκτορα κ. Ι. Τ. Μαργαριτόπουλο για το ενδιαφέρον, την καθοδήγηση, τη συνεργασία του και ειδικότερα για τις πολύτιμες γνώσεις που έλαβα σε θέματα σχετικά με την εξέλιξη των αφίδων.

Ιδιαίτερες ευχαριστίες εκφράζονται στον υποψήφιο διδάκτορα κ. Κ. Ζάρπα για τις υποδείξεις, την πολύτιμη συνεργασία και συμπαράστασή του.

Τέλος ευχαριστώ όλα τα μέλη του εργαστηρίου, και ιδιαίτερα την μεταπτυχιακή φοιτήτρια Ζαγάκου Δήμητρα , για τη συμπαράσταση και τη βοήθεια τους κατά τη διάρκεια της εργασίας μου.

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

Πρόλογος.....	4
Ευχαριστίες.....	5
Περίληψη.....	7
Σκοπός μελέτης.....	8

A. ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

1. Εισαγωγή.....	10-12
2. Βιολογικός κύκλος.....	13-14
3. Εξειδίκευση αφίδων	
Α) Γενικά.....	15-17
Β) Εξέλιξη της εξειδίκευσης σε ένα ξενιστή.....	17-22
Γ) Ειδογένεση.....	23-28
Δ) Αναπαραγωγική απομόνωση και συμπατρία.....	28-32
4. Φερομόνες	
Α) Γενικά.....	32-35
Β) Σεξουαλική φερομόνη αφίδων.....	36-37
5. <i>Myzus persicae</i> (Sulzer).....	38-44

B. ΕΙΔΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

1. Εισαγωγή.....	46-49
2. Υλικά και μέθοδοι.....	50-56
3. Αποτελέσματα.....	59-65
4. Συζήτηση – Συμπεράσματα.....	66-68
5. Βιβλιογραφία.....	69-80
Abstract.....	81-82

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Με βάση προηγούμενη πειραματική διαδικασία που έλαβε χώρα στο εργαστήριο κατά την οποία μελετήθηκε ο χρόνος που εκδηλώθηκε η χαρακτηριστική συμπεριφορά έκλυσης φερομόνης φύλου ωτόκων και η δραστηριότητα αρσενικών τεσσάρων συνολικά κλώνων στα taxa *Myzus persicae nicotianae* και *Myzus persicae* s.str. (βλ.Πτυχιακή διατριβή Ζακακου Δημητρα.) μελετήθηκε η επιλογή μεταξύ των κλώνων (choise test), επίσης η παρα πάνω πειραματική διαδικασία εφαρμόστηκε και για ένα Ιταλικό κλώνο για σύγκριση του μηχανισμού αναπαραγωγικής απομόνωσης μεταξύ των 5 κλώνων .

Οι κλώνοι του *M. persicae* s. str. συλλέχθηκαν από οπωρώνες ροδακινιάς στα Λεχώνια Μαγνησίας όπου δεν καλλιεργείται καπνός και του *M. persicae nicotianae* από καλλιέργειες καπνού στη Μελίκη Ημαθίας, όπου καλλιεργείται καπνός. Στο εργαστήριο δημιουργήθηκαν τέσσερις κλωνικές αποικίες σε βιοκλιματικό θάλαμο με συνθήκες μεγάλης ημέρας (L16:D8) στους 17°C από τις οποίες παρήχθησαν σε συνθήκες μικρής ημέρας (L10:D14) τα προς μελέτη ωτόκα και αρσενικά άτομα.

Η μελέτη της διαπίστωσης της συμπεριφοράς κατά την έκλυση φερομόνης φύλου-σεξουαλικής φερομόνης από τα ενήλικα ωτόκα, τα οποία εκτρέφονταν σε φύλλα πατάτας, έγινε με χρήση στερεοσκοπίου για την παρατήρηση της ανύψωσης του πίσω μέρους της κοιλιάς και του τρίτου ζεύγους ποδιών (αφορά τον Ιταλικό κλώνο). Η παρακολούθηση της δραστηριότητας των αρσενικών πτερωτών έγινε σε κλωβούς με μοσχεύματα πατάτας (αφορά τον Ιταλικό κλώνο). Σύμφωνα με τις παρατηρήσεις (πτυχιακή διατριβή Ζακάκου Δημητρα 2005) βρέθηκε πως περισσότερο από το 50% των ωτόκων εκλύουν φερομόνη για πρώτη φορά κατά την 9^η, 10^η και 11^η ημέρα ενηλικίωσης. Έτσι το αποτέλεσμα αυτό έγινε η βάση για την πραγμάτωση του Choise Test μεταξύ των ατόμων των 4^{ων} κλώνων. Να σημειωθεί πως ο όρος Choise Test μπορεί να ειπωθεί και ως η επιλογή ενός ατόμου διαφορετικού Φύλου (στην περιπτώσή μας αρσενικού) προς ένα άτομο του αντιθέτου φύλου.

Τα αποτελέσματα της ανάλυσης των δεδομένων έδειξαν πως δέν υπάρχει στατιστικώς σημαντική διαφορά ως προς την επιλογή των αρσενικών ατόμων προς τα αντίστοιχα θυληκά (αφορά τους συνδυασμούς μεταξύ των δυο υποειδών) και κατ' επέκταση δεν φαίνεται διαφορά στη χημική σύσταση των φερομονών των δυο ειδών.

ΣΚΟΠΟΣ ΜΕΛΕΤΗΣ

Σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η επιλογή μεταξύ των ειδών σε τάξη της αφίδας *Myzus persicae* και η σύγκριση του μηχανισμού αναπαραγωγικής απομόνωσης μεταξύ Ιταλικών και Ελληνικών κλώνων αφίδας . Θα εξεταστούν κλώνοι που αποικίζουν κύρια τον καπνό και οι οποίοι συλλέχθηκαν από την Μελίκη Ημαθίας, περιοχή όπου καλλιεργείται εκτεταμένα ο καπνός, και κλώνοι οι οποίοι συλλέχθηκαν από τα Λεχώνια Μαγνησίας, περιοχή όπου καλλιεργούνται εκτεταμένα ροδακινιές και όχι καπνός καθώς και κλώνως Ιταλίας.

Τα αποτελέσματα αποσκοπούν στην καλύτερη κατανόηση του ρυθμού σεξουαλικής συμπεριφοράς καθώς και της επίδρασής του στο μηχανισμό αναπαραγωγικής απομόνωσης, βάση της μελέτης έκλυσης σεξουαλικής φερομόνης, στη δημιουργία φυλών του είδους *Myzus persicae*, οι οποίες παρουσιάζουν εξειδίκευση ως προς ένα συγκεκριμένο ξενιστή. Τα συμπεράσματα που θα εξάχθούν θα βοηθήσουν στην ενδεχόμενη ανάπτυξη των κατάλληλων στρατηγικών καταπολέμησης στα πλαίσια της ολοκληρωμένης διαχείρισης των εντομολογικών εχθρών.

Το συγκεκριμένο θέμα μελετάται για δεύτερη φορά στην Ελλάδα και συμβάλει στην καλύτερη γνώση της βιοοικολογίας και της γενετικής παραλλακτικότητας που παρουσιάζει η πράσινη αφίδα της ροδακινιάς *M. persicae* σχετικά με την προσαρμογή της σε συγκεκριμένους ξενιστές.

Α΄ ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Οι αφίδες είναι έντομα γνωστά με τα κοινά ονόματα μελίγκρα, ψείρα, μέλουρα και φυτόψειρα. Ξεχωρίζουν από τα άλλα φυτοφάγα έντομα λόγω: α) των αποτελεσματικών μηχανισμών διασποράς και εύρεσης ξενιστή, β) της χρησιμοποίησης, από τα περισσότερα είδη, του χυμού φύλλων ως πηγή τροφής και γ) της παρθενογένεσης. Ανήκουν στην υπεροικογένεια Aphidoidea στη σειρά Sternorrhyncha της τάξης Hemiptera, στην οποία έχουν περιγραφεί περίπου 4000 είδη. Ο μεγαλύτερος αριθμός ειδών αφίδων απαντάται στις εύκρατες περιοχές και εκεί το 25% των φυτικών ειδών προσβάλλονται από αφίδες. Υπάρχουν για σχεδόν 280 εκατομμύρια χρόνια και από πολύ νωρίς είχαν μικρό μέγεθος και αναπαράγονταν παρθενογενετικά (Dixon 1998).

Είναι μικρόσωμα έντομα μήκους συνήθως 1-7 mm. Έχουν συνήθως μακριά πόδια με διάρθρους ταρσούς, μακρύ ρύγχος και κεραίες που αποτελούνται από ένα έως έξι άρθρα. Το σώμα τους είναι συνήθως μαλακό. Οι πτερωτές μορφές έχουν δύο ζεύγη διαφανών πτερύγων. Τα περισσότερα είδη είναι πολυμορφικά. Εκτός από τα μορφολογικά χαρακτηριστικά της υπεροικογένειας στην οποία ανήκουν, οι πιο πολλές αφίδες έχουν στο νωτιαίο τεργίτη του πέμπτου κοιλιακού δακτυλίου ένα ζεύγος σωληνώμορφων αποφύσεων, που ονομάζονται σιφώνια ή κεράτια και στην άκρη της κοιλιάς μια απόφυση που λέγεται ουρίτσα ή ουρά (cauda). Ρόλος των σιφώνιων είναι η απελευθέρωση φερομόνης συναγερμού όταν προσβληθεί ή εκτεθεί σε κίνδυνο η αφίδα από κάποιο εχθρό, προκαλώντας τη διασπορά των υπολοίπων αφίδων που βρίσκονται πλησίον της (Dixon 1998).

Ζουν κυρίως σε τρυφερούς βλαστούς και τρυφερά φύλλα διαφόρων φυτών. Μερικά είδη είναι ριζόβια (προσβάλλουν τις ρίζες) ή φυλλόβια και ριζόβια (προσβάλλουν φύλλα και ρίζες) και αρκετά είναι κηκιδόβια (ζουν μέσα σε κηκίδες που δημιουργούνται στο φύλλωμα των φυτών ξενιστών τους, όπου τρέφονται) π.χ. *Pemphigus betae* Doane (Hemiptera: Aphididae). Ζουν συνήθως σε ομάδες το ένα κοντά στο άλλο με την κεφαλή συνήθως προς τη βάση του βλαστού ή του φύλλου. Πολλά είδη δημιουργούν πυκνές αποικίες και την άνοιξη μπορεί να σκεπάσουν ολόκληρο το κορυφαίο μέρος των νέων βλαστών ορισμένων φυτών. Είναι έντομα

στρατηγικής "r" γι' αυτό αποικίζουν γρήγορα και αποτελεσματικά τους ξενιστές τους. Τα θηλυκά των παρθενογενετικών γενεών είναι στις περισσότερες αφίδες ζωοτόκα, ενώ της γενιάς που αναπαράγεται εγγενώς είναι ωοτόκα.

Οι αφίδες είναι μυζητικά έντομα και τρέφονται σχεδόν συνεχώς καθ' όλη τη διάρκεια ζωής τους. Αφαιρούν μεγάλη ποσότητα χυμού από τα φυτά και πολλά είδη προκαλούν συστρόφη των φύλλων. Τα άφθονα μελιτώδη απεκκρίματα ορισμένων ειδών ρυπαίνουν το φύλλωμα και τους καρπούς και ευνοούν την ανάπτυξη καπνιάς, που δημιουργείται από ανάπτυξη σαπροφυτικών μυκήτων. Σε πολλά είδη έχουν αναπτυχθεί σχέσεις συμβίωσης με μυρμήγκια, τα οποία συλλέγουν τα μελιτώδη απεκκρίματα προστατεύοντας τις αφίδες από διάφορους εχθρούς (Dixon 1973).

Οι αφίδες είναι από τις κυριότερες κατηγορίες εντόμων που μεταδίδουν στα φυτά παθογόνους ιούς. Ορισμένα είδη είναι φορείς πολλών ιών και προκαλούν σοβαρές ζημιές στα καλλιεργούμενα φυτά. Οι πυκνοί συνήθως πληθυσμοί τους, ο μεγάλος αριθμός γενεών το έτος, που συχνά ξεπερνά τις 10 και η μετάδοση ιών στα φυτά κατατάσσουν τις αφίδες ανάμεσα στους πιο βλαβερούς εχθρούς των καλλιεργούμενων φυτών.

Οι αφίδες είναι άφθονες κυρίως την άνοιξη και το φθινόπωρο και γενικά σε μετρίως θερμό και υγρό καιρό. Την άνοιξη τα παρθενογενετικά θηλυκά αναπαράγονται ταχύτατα γιατί οι συγκεκριμένες καιρικές συνθήκες και τα άφθονα τρυφερά φύλλα και βλαστοί ευνοούν την ανάπτυξή τους. Σε κλίματα όπως της Ελλάδας, οι θερμοί και ξηροί μήνες του καλοκαιριού δεν ευνοούν τη συνεχή αναπαραγωγή των αφίδων και οι πληθυσμοί τους τότε περιορίζονται σημαντικά. Στην Ελλάδα το μέγιστο του αριθμού των ειδών αφίδων όπως και των πληθυσμών τους παρατηρείται κατά το μήνα Μάιο (Tsitsipis *et al.* 1998). Οι αφίδες έχουν ένα μεγάλο αριθμό φυσικών εχθρών που συμβάλλουν στον έλεγχο των πληθυσμών τους. Μεταξύ των φυσικών εχθρών τους οι σπουδαιότεροι είναι έντομα. Μεταξύ αυτών υπάρχουν είδη Διπτέρων (Syrphidae, Cecidomyiidae), Νευροπτέρων (Chrysopidae, Hemerobiidae), Κολεοπτέρων (Coccinellidae, Carabidae, Staphyllinidae), Υμενοπτέρων (Proctotrupidae, Chalcididae, Braconidae, Aphidiidae) (Εικ.1). Επιπλέον υπάρχουν είδη που ανήκουν στα αραχνοειδή καθώς και σε κατηγορίες μυκήτων, όπως είδη των γενών *Empusa*, *Entomophthora* και *Verticillium*.



Εικόνα 1. Φυσικοί εχθροί αφίδων.

2. ΒΙΟΛΟΓΙΚΟΣ ΚΥΚΛΟΣ ΤΩΝ ΑΦΙΔΩΝ

Στα ετερόοικα (μεταναστευτικά) είδη αφίδων τα χειμερινά ωά γεννιούνται στο φλοιό του κορμού του κύριου ξενιστή το φθινόπωρο. Η εκκόλαψη των ωών γίνεται την άνοιξη και προκύπτουν άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, που λέγονται θεμελιωτικά ή ιδρυτικά άτομα (*fundatrix*). Τα άπτερα αναπαράγονται παρθενογενετικά και τα άτομα των μετέπειτα παρθενογενετικών γενεών παρουσιάζουν προοδευτικές μορφολογικές μεταβολές (Lees 1966). Μετά από ένα αριθμό γενεών γεννιούνται πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά (*alatae fundatrigeniae*), που διασκορπίζονται σε φυτά που ανήκουν στο ίδιο είδος με τον κύριο ξενιστή ή μεταναστεύουν σε δευτερεύοντες ποώδεις ξενιστές. Εκεί την άνοιξη και το καλοκαίρι η μια παρθενογενετική γενιά διαδέχεται την άλλη. Εκτός από άπτερες μορφές παράγονται και πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά (*alatae alienicolae*) που μεταναστεύουν σε άλλα φυτά όπου συνεχίζουν την παρθενογενετική αναπαραγωγή. Στα Aphididae παράγονται στο δευτερεύοντα ξενιστή πτερωτά θηλυτόκα (*gynoparae*) και αρσενικά κατά τη διάρκεια του φθινοπώρου. Αυτά θα μεταναστεύσουν στον κύριο ξενιστή όπου τα θηλυτόκα θα γεννήσουν τα έμφυλα ωοτόκα θηλυκά (*oviparae*), τα οποία συζευγνύονται με τα αρσενικά και εναποθέτουν τα χειμερινά ωά. Στα ετερόοικα είδη των Pemphigidae παράγεται στους δευτερεύοντες ξενιστές μόνο μια μεταναστευτική μορφή, τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά, που λέγονται φυλογόνα (*sexuparae*). Αυτά γεννούν στον πρωτεύοντα ξενιστή άπτερα αρσενικά και έμφυλα ωοτόκα θηλυκά. Τα θηλυκά που επιστρέφουν στον πρωτεύοντα ξενιστή πολλές φορές παρουσιάζουν μορφολογικές διαφορές από αυτά που μεταναστεύουν την άνοιξη στους δευτερεύοντες ξενιστές (Blackman & Eastop 2000).

Στα μονόοικα (μη μεταναστευτικές αφίδες) είδη, π.χ. *Aphis rumicis* L. (Hemiptera: Aphididae) ο ετήσιος κύκλος πραγματοποιείται στο ίδιο φυτό ή σε φυτά του ίδιου είδους. Το φθινόπωρο άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά (φυλογόνα) θα γεννήσουν ωοτόκα και αρσενικά που είναι συνήθως άπτερα αφού δε χρειάζεται να μεταναστεύσουν για να συμπληρωθεί ο βιολογικός τους κύκλος. Τα περισσότερα μονόοικα είδη σε ποώδη φυτά πιστεύεται ότι εξελίχθηκαν μέσα από την ετεροοικία ενώ αρκετά από αυτά παρουσιάζουν μεγάλη συγγένεια με ετερόοικα είδη που χρησιμοποιούν το συγκεκριμένο ποώδες φυτό ως δευτερεύοντα ξενιστή (Dixon 1998).

Ένα σημαντικό χαρακτηριστικό των αφίδων είναι η τηλεσκοπική δημιουργία γεννών, συνδυασμένη με την ζωοτοκία, δηλαδή η ανάπτυξη του εμβρύου αρχίζει πριν ακόμη γεννηθεί η μητέρα του, ενώ με την ενηλικίωσή της το έμβρυο είναι έτοιμο να γεννηθεί. Η τηλεσκοπική δημιουργία γεννεών σε συνδυασμό με τη ζωοτοκία επιτρέπει την ανάπτυξη μεγάλων πληθυσμών, ενώ παράλληλα οδηγεί στη μείωση της μέσης διάρκειας γενιάς των αφίδων, με αποτέλεσμα τη γρήγορη αύξηση των πληθυσμών τους. Επίσης, το χαρακτηριστικό της τηλεσκοπικής δημιουργίας γεννεών έχει ως αποτέλεσμα οι αφίδες να συμπληρώνουν την ανάπτυξή τους σε χρόνο τρεις φορές μικρότερο από άλλα ισομεγέθη έντομα και οι πληθυσμοί τους να επιτυγχάνουν ρυθμούς αύξησης όμοιους με αυτούς μικρότερων ζώων, όπως π.χ. τα ακάρεα (Dixon 1998).

Συχνά, κατά τη διάρκεια του βιολογικού κύκλου των αφίδων εμφανίζεται το φαινόμενο της ανολοκυκλικότητας, δηλαδή έλλειψη της ικανότητας για σεξουαλική αναπαραγωγή. Έχουν βρεθεί είδη αφίδων, που είναι αποκλειστικά ανολοκυκλικά και αναπαράγονται όλο το χρόνο παρθενογενετικά. Επιπλέον, υπάρχουν είδη μερικώς ανολοκυκλικά. Στα μερικώς ανολοκυκλικά είδη οι ανολοκυκλικοί γενότυποι είτε βρίσκονται στην ίδια περιοχή μαζί με ολοκυκλικούς είτε σε άλλες περιοχές του εύρους εξάπλωσης του είδους (Blackman & Eastop 2000). Αν και οι ανολοκυκλικοί γενότυποι έχουν την ικανότητα να αποκτήσουν ανθεκτικότητα στα εντομοκτόνα, να αποικίσουν ανθεκτικές ποικιλίες και να παρουσιάσουν υψηλότερο ρυθμό αύξησης από ότι οι αντίστοιχοι ολοκυκλικοί, μόνο το 3% των ειδών είναι αποκλειστικά ανολοκυκλικά (Blackman 1980). Από την άλλη πλευρά, φαίνεται, ότι η σεξουαλική αναπαραγωγή προσδίδει σημαντικές δυνατότητες προσαρμογής και επιβίωσης στις αφίδες. Ανεξάρτητα από τα πλεονεκτήματα και τα μειονεκτήματα του ενός ή του άλλου τρόπου αναπαραγωγής, φαίνεται ότι ο πολυμορφισμός που παρουσιάζουν διάφορα είδη αφίδων προσδίδει σε αυτές μεγάλη ικανότητα επιβίωσης, καθώς μπορούν και προσαρμόζονται σε διάφορα περιβάλλοντα.

3. ΕΞΕΙΔΙΚΕΥΣΗ ΑΦΙΔΩΝ

A) Γενικά

Ένας μεγάλος αριθμός ειδών αφίδων είναι εξειδικευμένος σε ένα φυτό ξενιστή. Ορισμένα είδη όμως είναι εξαιρετικά πολυφάγα και οικονομικώς σημαντικά. Η ανάπτυξη φυλών προσαρμοσμένων σε ένα ξενιστή είναι μια διαδικασία φυσικής επιλογής όπου, νέοι πληθυσμοί αφίδων ξεπερνούν τους μηχανισμούς αντίστασης των φυτών και προσαρμόζονται σε συγκεκριμένα φυτά ξενιστές.

Οι προσαρμοσμένες φυλές σε ξενιστή στις αφίδες είναι γνωστές για πάνω από 148 χρόνια (Walker 1850) και σχεδόν τα μισά είδη εντόμων από τα 36 που έχουν φυλές-ξενιστή, είναι αφίδες (Tomciuk 1990).

Για παράδειγμα, η αφίδα του μπιζελιού *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Hemiptera: Aphididae) έχει δύο φυλές. Οι πληθυσμοί της παρουσιάζουν απομόνωση καθώς κάποιοι εξειδικεύονται στο τριφύλλι (*Trifolium pratense* L. (Fabaceae)) και άλλοι στη μηδική (*Medicago sativa* L. (Fabaceae)). Η προσαρμογή σε κάθε ξενιστή φαίνεται ότι είναι αποτέλεσμα της συμπεριφοράς κατά την επιλογή ξενιστή. Βρέθηκε συσχέτιση με αλληλοχημικές ουσίες κάθε ξενιστή που διεγείρουν τη διατροφή και την εναπόθεση την νυμφών (Caillaud 1999).

Η αφίδα *Aphis gossypii* γενικά είναι πολυφάγο είδος με γενότυπους που διαφέρουν ως προς την ικανότητά τους να αναπαράγονται σεξουαλικά και την προτίμηση ξενιστή. Μελέτη που έγινε από τους Guldmond *et al.* (1994) έδειξε ότι γενότυποι που συλλέχθηκαν στο χρυσάνθεμο *Dendranthema grandiflora* (Asteraceae) και αγγούρι *Cucumis sativus* L. (Cucurbitaceae) αποτελούν διαφορετικές φυλές. Παρατηρήθηκε πολύ μικρή αναπαραγωγή όταν παρθενογενετικές σειρές από χρυσάνθεμο αναπτύσσονταν σε αγγούρι και το αντίστροφο.

Η αφίδα *Therioaphis trifolii* (Monell) (Hemiptera: Aphididae) έχει φυλές προσαρμοσμένες στη μηδική και στο τριφύλλι *Trifolium subterraneum* L. (Fabaceae). Οι Sunnucks *et al.* (1997), σύγκριναν δείγματα του *T. trifolii* από τριφύλλι και μηδική. Χρησιμοποιώντας διάφορες τεχνικές μελέτησαν την επιβίωση και αναπαραγωγή σε διαφορετικούς ξενιστές, τη μορφολογία, το προφίλ υδρογονανθράκων της επιδερμίδας των αφίδων, τον καρύοτυπο, ενώ παράλληλα χρησιμοποίησαν και μοριακές μεθόδους (RAPD-PCR, ανάλυση μιτοχονδριακού

DNA). Μορφολογικές και γενετικές διαφορές βρέθηκαν, ως προς τον ξενιστή που συλλέχθηκαν οι αφίδες. Η ύπαρξη των γενετικών διαφορών έδειξε ότι οι πληθυσμοί από τους διαφορετικούς ξενιστές αποτελούν διαφορετικές φυλές.

Επίσης φυλές προσαρμοσμένες σε ένα ξενιστή έχουν βρεθεί στα είδη αφίδων της οικογένειας Aphididae: *Schizaphis graminum* Rondani (Kindler & Spomer 1986), *Amphorophora rubi* (Kaltenbach.) (Blackman *et al.* 1977) και *Cryptomyzus galeopsidis* (Kalt) (Guldemon 1990a).

Χαρακτηριστικό του *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae) είναι η προσαρμογή σε συγκεκριμένα φυτά ξενιστές. Οι πληθυσμοί που τρέφονται για παράδειγμα στον καπνό μπορούν να διαχωριστούν από αυτούς που προέρχονται από άλλους ξενιστές. Αυτό μπορεί να γίνει με τη μέθοδο της σωματομετρίας ή με τεχνικές ηλεκτροφόρησης (Blackman 1987, Blackman & Spence 1992, Margaritoroulos *et al.* 2000). Ο Blackman το 1987 περιέγραψε τη μορφή που τρέφεται στον καπνό ως καινούριο είδος, το *Myzus nicotianae* Blackman (Hemiptera: Aphididae). Θεωρήθηκε ότι οι συγκεκριμένοι πληθυσμοί ήταν κυρίως παρθενογενετικοί και συνεπώς δεν μπορούσαν να υβριδισθούν με το *M. persicae*. Όμως, ο βιολογικός κύκλος του *M. nicotianae* παρουσιάζει πολυμορφισμό. Σε πολλές περιοχές που καλλιεργείται ο καπνός δεν έχει αναφερθεί σεξουαλική αναπαραγωγή. Αντίθετα, στην Ιαπωνία, στην Κεντρική Ασία και το Καζακστάν βρέθηκαν ανδροκυκλικοί πληθυσμοί του συμπλόκου *M. persicae* που τρέφονται σε καπνό. Στη Βόρεια Ελλάδα, στις κύριες περιοχές που καλλιεργείται η ροδακινιά, ένα υψηλό ποσοστό παρθενογενετικών σειρών που τρέφεται στον καπνό και άλλους ξενιστές έχουν την ικανότητα σεξουαλικής αναπαραγωγής (Margaritoroulos *et al.* 2002).

Οι Blackman και Spence (1992) βρήκαν πως πληθυσμοί του *M. persicae* στον καπνό παρουσιάζουν πολυμορφισμό στο ένζυμο GOT (glutamate oxoacetate transaminase). Το *M. persicae* είναι μονομορφικό ενώ το *M. persicae nicotianae* πολυμορφικό. Παρόλα αυτά, τμήματα του DNA των γονιδίων E4 και FE4, που εμπλέκονται σε μηχανισμούς ανθεκτικότητας σε εντομοκτόνα βασισμένους σε εστεράσες, έχουν βρεθεί να είναι πανομοιότυπα μεταξύ των δύο υποειδών (Field *et al.* 1994 και Clements *et al.* 2000). Τα στοιχεία αυτά υποδηλώνουν πως τα δύο υποείδη έχουν διαχωριστεί μεταξύ τους στο πρόσφατο παρελθόν και διασταυρώνονται σε κάποιο βαθμό. Σε μελέτη που έγινε, με τη μέθοδο της RAPD-PCR, χρησιμοποιήθηκαν 63 τυχαίοι primers, για να διαχωρίσουν παρθενογενετικές σειρές *M. persicae*, που προέρχονταν από τον καπνό και άλλα φυτά ξενιστές. Και οι 63

primers που χρησιμοποιήθηκαν απέτυχαν να ανιχνεύσουν κάποια σταθερή διαφορά στο πρότυπο ζωνών μεταξύ των ομάδων. Μόνο ένας primer (OPA-18) έδωσε ένα σημαντικό πολυμορφισμό σε σχέση με το φυτό ξενιστή. Τα αποτελέσματα αυτά έδειξαν, ότι το *M. nicotianae* δεν πρέπει να θεωρείται διαφορετικό είδος από το *M. persicae*. Ωστόσο, οι αφίδες που αποικίζουν τον καπνό αποτελούν ξεχωριστή φυλή προσαρμοσμένη στο συγκεκριμένο ξενιστή (Margaritoroulos *et al.* 1998).

B) Η εξέλιξη της εξειδίκευσης σε ένα ξενιστή

Τα περισσότερα φυτοφάγα είδη παρουσιάζουν μεγάλη εξειδίκευση ως προς ένα φυτό-ξενιστή. Έρευνες σχετικές με τη σημασία της εξειδίκευσης έχουν επικεντρωθεί στους παράγοντες που καθορίζουν την πραγματοποίηση του αποικισμού των φυτών ή την εναπόθεση ωών σε προτιμώμενους ή μη ξενιστές. Έχουν διακριθεί τέσσερις παράγοντες:

1. Τα χαρακτηριστικά του φυτού-ξενιστή, η χημική του σύσταση, η μορφολογία του κτλ.
2. Ο ανταγωνισμός με άλλα φυτοφάγα είδη που προσβάλλουν το ίδιο φυτό-ξενιστή.
3. Οι φυσικοί εχθροί που ψάχνουν για τροφή σε συγκεκριμένους ξενιστές κατά προτίμηση.
4. Οι ενδοειδικές αλληλεπιδράσεις: άμεση εξάρτηση από την πυκνότητα του πληθυσμού, η οποία προέρχεται από τον ενδοειδικό ανταγωνισμό ή εξάρτηση από την πυκνότητα του πληθυσμού στην περίπτωση που οι αφίδες βρίσκονται σε «λάθος» ξενιστή κι αποτυγχάνουν να συζευχθούν.

Πριν 30 χρόνια οι Ehrlich & Raven (1964) ισχυρίστηκαν ότι η εξέλιξη δευτερευουσών ουσιών στο φυτό και η εξελικτική ανταπόκριση των φυτοφάγων εντόμων σε αυτές αποτέλεσαν τους κύριους παράγοντες που συνέβαλλαν στην εξέλιξη των πεταλούδων κι άλλων φυτοφάγων ειδών. Παρόλο που η συγκεκριμένη άποψη (προσαρμογή σε φυτό-ξενιστή) δεν ήταν καινούρια (Börner 1939) έγινε ευρέως αποδεκτή. Σήμερα όμως ο ισχυρισμός, ότι τα εξειδικευμένα είδη γενικά υπερισχύουν των μη εξειδικευμένων, αμφισβητείται γιατί οι περισσότερες μελέτες δεν αποδεικνύουν ισχυρή αρνητική συσχέτιση όσον αφορά την απόδοση μεταξύ διαφορετικών φυτών-ξενιστών: η προσαρμογή σε έναν ξενιστή ή σε μια ομάδα ξενιστών δεν έχει ως αποτέλεσμα τη μικρή δραστηριότητα για αποικισμό σε άλλους

ξενιστές (Gould 1979, Rausher 1984, Via 1984, Hare & Kennedy 1986, Futuyma & Phillippi 1987, James *et al.* 1988). Είναι πιθανό ότι πολλές άλλες μη επιτυχείς προσπάθειες δε δημοσιεύτηκαν.

Επίσης πολλοί συγγραφείς έχουν ισχυριστεί ότι η αρπακτικότητα έχει παίζει σημαντικό ρόλο στην εξέλιξη του εύρους των ξενιστών έτσι ώστε τα φυτοφάγα είδη να προτιμούν χώρο απαλλαγμένο από εχθρούς (Lawton 1978, Bernays & Graham 1988). Όσον αφορά την εξειδίκευση των αφίδων έχουν διατυπωθεί τρεις θεωρίες-υποθέσεις:

- 1) Η υπόθεση της βέλτιστης χρήσης του φυτού-ξενιστή
- 2) Η υπόθεση που σχετίζεται με την επιφάνεια του εδάφους που καλύπτει ένας ξενιστής
- 3) Η υπόθεση που θεωρεί το φυτό-ξενιστή σαν τόπο ανεύρεσης των δυο φύλων των αφίδων

B1) Η υπόθεση της βέλτιστης χρήσης του φυτού-ξενιστή

Μελέτες έχουν δείξει αρνητική γενετική συσχέτιση στη δραστηριότητα για αποικισμό της αφίδας *A. pisum* στη μηδική και το τριφύλλι (Via 1991). Επίσης ο MacKenzie (1996) παρέθεσε αποδείξεις της ύπαρξης ισχυρής αρνητικής συσχέτισης μεταξύ πληθυσμών της *Aphis fabae* Scopoli (Hemiptera: Aphididae) όσον αφορά τη δραστηριότητά της για αποικισμό σε κουκιά *Vicia faba* L. (Fabaceae) και στο *Tropaeolum majus* L. (Tropaeolaceae). Επιπλέον έχει αναφερθεί ότι συμπατρικές φυλές ξενιστών σε πολλά είδη αφίδων αποδίδουν καλύτερα στον προτιμώμενο ξενιστή τους (Blackley 1982, Guldemon 1991). Παρόλα αυτά, μελέτες που έγιναν για την *Aphis pisum* πάνω σε διαφορετικούς ξενιστές έδειξαν ότι κάποιες φυλές ξενιστών συμπεριφέρονται χειρότερα στον προτιμώμενο ξενιστή τους απ' ότι στους άλλους (Dixon 1998). Επιπλέον υπάρχουν πολλά μη εξειδικευμένα είδη, όπως το *Metopolophium dirhodum* (Walker) (Hemiptera: Aphididae), τα οποία μπορούν να επικρατούν έναντι εξειδικευμένων ειδών όπως το *Hyalopteroides humilis* (Walker) και το *Metopolophium albidum* Hille Ris Lambers (Hemiptera: Aphididae) που βρίσκονται πάνω στο αντίστοιχο φυτό-ξενιστή.

Είναι γεγονός ότι τα φυτικά είδη διαφέρουν σημαντικά ως προς την καταλληλότητά τους σαν ξενιστές για κάποια είδη αφίδων (e.g. Weber 1985a-c). Το γεγονός αυτό σε συνδυασμό με το ότι οι παρθενογενετικές σειρές μπορούν να παραμείνουν για πολλές γενιές πάνω σε έναν ξενιστή σημαίνει ότι μικρές διαφορές

στη θρεπτική αξία μπορεί να έχουν μεγάλες επιδράσεις μακροπρόθεσμα στην προσαρμογή των αποικιστών (Kindlmann & Dixon 1994). Όμως, υπάρχει αμφιβολία για το αν η αρνητική συσχέτιση, όσον αφορά την απόδοση των αφίδων σε ξενιστές διαφορετικής θρεπτικής αξίας, είναι επαρκής για τον προσδιορισμό της εξειδίκευσης σ' ένα ξενιστή. Περίπου το 10% των ετερόοικων ειδών των αφίδων μεταναστεύουν από κύριους σε δευτερεύοντες ξενιστές, οι οποίοι ανήκουν σε διαφορετικές οικογένειες π.χ. Salicaceae-Umbelliferae, Rosaceae-Graminae, Grossulariaceae-Labiatae. Στα μεταναστευτικά είδη, τα άτομα πρέπει να μπορούν να τρέφονται και στους δυο ξενιστές. Είναι γνωστό επίσης ότι κάποιες από αυτές τις αφίδες μπορούν να συμπληρώσουν το βιολογικό τους κύκλο αποκλειστικά στον πρωτεύοντα ή δευτερεύοντα ξενιστή, πράγμα που έρχεται σε αντίθεση με την εξειδίκευση σε ένα ξενιστή σαν συνέπεια της προσαρμογής στη χημεία και τη μορφολογία ενός συγκεκριμένου φυτού-ξενιστή.

B2) Η υπόθεση που σχετίζεται με την επιφάνεια που καλύπτει ένας ξενιστής

Η διασπορά θεωρείται ιδιαίτερα επικίνδυνη για τις αφίδες και ο κίνδυνος που αντιμετωπίζουν είναι σημαντικός. Η διασπορά στις αφίδες μπορεί να θεωρηθεί σαν μια σειρά από "δοκιμασίες" κατά τις οποίες οι αφίδες προσγειώνονται τυχαία πάνω στο φυτό-ξενιστή και μετά από δοκιμή διατροφής αποδέχονται ή όχι τον ξενιστή. Εξαιτίας της μικρής διάρκειας ζωής τους και/ή των περιορισμένων αποθεμάτων τους σε "ενέργεια" ο αριθμός των δοκιμών είναι μικρός και καθορισμένος.

Το συγκεκριμένο μοντέλο υποθέτει ότι ο πληθυσμός των αφίδων μεγαλώνει εκθετικά, πράγμα που φαίνεται να παραλλάσσει με ό,τι συμβαίνει στην πραγματικότητα. Στη φύση, κατά τη διάρκεια μιας εποχής οι πληθυσμοί τείνουν να αυξηθούν και κατόπιν να μειωθεί ο αριθμός των ατόμων σε κάθε πληθυσμό. Η φάση της αύξησης είναι καθαρά εκθετική. Υπάρχουν αποδείξεις ότι οι αφίδες αγωνίζονται για την απόκτηση των διαθέσιμων πόρων (Dixon 1994) ενώ οι πληθυσμοί τους καταρρέουν όταν αυτοί δεν υπάρχουν. Ο ανταγωνισμός για τους διαθέσιμους πόρους έχει ως αποτέλεσμα τη διασπορά τους προκειμένου να ψάξουν γι' αυτούς παντού. Οι πληθυσμοί που παραμένουν στο φυτό συνεχίζουν να αυξάνουν εκθετικά παρά τη δραστηριότητα των φυσικών εχθρών και την υποβαθμισμένη ποιότητα του ξενιστή.

Το παραπάνω μοντέλο δείχνει ότι πολύ μικρές διαφορές στο ρυθμό αύξησης του πληθυσμού που επιτυγχάνεται σε δυο φυτά-ξενιστές ενισχύεται από την κλωνική παρθενογένεση που πραγματοποιείται για πολλές γενιές. Αυτές οι μικρές διαφορές

στην αύξηση του πληθυσμού αποτελούν πλεονέκτημα για τις αφίδες στην ανεύρεση κατάλληλου φυτικού είδους όπου θα μπορέσουν να αναπτυχθούν όσο το δυνατόν καλύτερα παρά τις μεγάλες απώλειες που έχουν καθώς ερευνούν για το φυτό-ξενιστή. Αυτό θα είχε ως αποτέλεσμα οι περισσότερες αφίδες να βρίσκονται στον προτιμώμενο ξενιστή, όπου θα συνέβαιναν οι περισσότερες γενετικές αλλαγές, πάνω στις οποίες θα μπορούσε να δράσει η επιλογή με αποτέλεσμα τη μεγαλύτερη εξειδίκευση, όπως αλλαγές στη μορφολογία, φυσιολογία, που καθιστούν το έντομο λιγότερο ικανό να εκμεταλλεύεται άλλους ξενιστές.

Σύμφωνα με τον Dixon (1998), όταν μια αφίδα προσγειώνεται σε έναν μη κατάλληλο ξενιστή η απόφασή της να παραμείνει ή να πετάξει και να εγκατασταθεί σε έναν καλύτερο ξενιστή εξαρτάται από την πιθανότητα να βρει έναν καλύτερο ξενιστή, το χρόνο που οι δύο ξενιστές διατηρούνται κατάλληλοι για την ανάπτυξη του εντόμου και από το ρυθμό αύξησης του πληθυσμού στους ξενιστές.

Ο ρυθμός αύξησης του πληθυσμού των αφίδων, r_m , μπορεί να είναι μεγάλος και ίσος με 0,5, εάν ο χρόνος μετريέται σε ημέρες (Kindlmann *et al.* 1992). Η διαφορά που απαιτείται στο ρυθμό αύξησης του πληθυσμού των αφίδων πάνω σε δύο φυτά ξενιστές, για να τον καταστήσει επωφελή στην επιλογή του καλύτερου ξενιστή από τους δύο, είναι μικρή (στις περισσότερες περιπτώσεις λιγότερο του 0,1) και συχνά παρατηρείται σε φυτά διαφορετικών ειδών.

Είναι εμφανές ότι ο υψηλός ρυθμός αύξησης του πληθυσμού των αφίδων είναι ένας παράγοντας που τις καθιστά ικανές να αποκτήσουν μεγαλύτερη εξειδίκευση. Παρόλα αυτά, ίσως δεν είναι ο μοναδικός παράγοντας για την αύξηση της εξειδίκευσης, γιατί κάποιες ομάδες εντόμων, οι οποίες δεν παρουσιάζουν υψηλό ρυθμό αύξησης, παρουσιάζουν εξειδίκευση.

B3) Η υπόθεση που θεωρεί το φυτό-ξενιστή ως τόπο συνάντησης των δυο φύλων των αφίδων

Ο Ward (1987, 1991a) θεωρεί ότι η επιλογή ξενιστή ευνοεί την εξειδίκευση γιατί τα φυτά-ξενιστές δεν αποτελούν απλά το φυσικό περιβάλλον των αφίδων και μια πηγή θρεπτικών στοιχείων, αλλά επίσης αποτελούν έναν τόπο συνάντησης των σεξουαλικών ατόμων. Αν γίνεται σύζευξη πάνω στο φυτό-ξενιστή και τα σεξουαλικά άτομα συναντηθούν μόλις βρουν το φυτό-ξενιστή, τα άτομα που θα πάνε σε μη μολυσμένα φυτά-ξενιστές έχουν μικρή πιθανότητα να συζευχθούν. Αυτό σημαίνει ότι η επιλογή ευνοεί τα γονίδια που είναι υπεύθυνα για την εξειδίκευση για οποιοδήποτε

ξενιστή που είναι πιο δημοφιλής για αποικισμό, ακόμη κι αν άλλοι ξενιστές είναι πιο κατάλληλοι από άλλες απόψεις.

Ο Ward (1991a) δίνει τρία παραδείγματα από τη βιολογία των αφίδων προκειμένου να υποστηρίξει αυτή την υπόθεση:

1. Από τις αφίδες που έχουν πτερωτά αρσενικά και ζουν στα αγρωστώδη της Κεντρικής Ευρώπης τα μονόοικα είδη έχουν σημαντικά περιορισμένο εύρος ξενιστή την περίοδο του καλοκαιριού σε σχέση με τα ετερόοικα είδη.
2. Κάποια από τα πολυφάγα μονόοικα είδη (π.χ. *Aulacorthum solani* Kaltentbach, *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) (Hemiptera: Aphididae) δεν παράγουν πτερωτά αρσενικά κι αυτό γιατί η ικανότητά τους για σύζευξη στον ίδιο ξενιστή διαχωρίζει την επιλογή ξενιστή για λήψη θρεπτικών στοιχείων από την επιλογή για ανεύρεση αρσενικού.
3. Οι μη σεξουαλικές παρθενογενετικές σειρές είναι συνήθως πιο πολυφάγες από τις συγγενείς σεξουαλικές σειρές τους π.χ. η απώλεια της σεξουαλικής γενιάς διαχωρίζει το εύρος ξενιστή από την επιτυχία σύζευξης.

Βασικό στοιχείο της συγκεκριμένης υπόθεσης είναι ότι η ύπαρξη μεγάλου αριθμού περιοχών-θέσεων που μπορεί να γίνει η σύζευξη εξαρτάται από την προσγγείωση των αφίδων σε ένα συγκεκριμένο ξενιστή. Παρόλα αυτά οι van Emden *et al.* (1969) πρότειναν ότι οι φερομόνες φύλου ίσως αποδειχτεί ότι προσελκύουν περισσότερο τις αρσενικές αφίδες από ό,τι το φυτό ξενιστής. Αυτή η ιδέα υποστηρίχτηκε χάρις την παγίδευση αρσενικών ατόμων σε παγίδες που είχαν ως προσελκυστικό φερομόνη φύλου (Campbell *et al.* 1990, Hardie 1991, Pickett *et al.* 1992). Τα άτομα που παγιδεύτηκαν ήταν πολύ περισσότερα όταν στην παγίδα τοποθετήθηκε φερομόνη φύλου κι ένα κομμάτι από το φυτό (Campbell *et al.* 1990, Hardie *et al.* 1994). Παρόλα αυτά, τουλάχιστον ένα είδος το *Sitobion fragariae* Walker (Hemiptera: Aphididae) φαίνεται να παράγει και κυρίως να ανταποκρίνεται στη νεπελακτόνη, η οποία είναι συστατικό της φερομόνης φύλου τουλάχιστον πέντε ειδών αφίδων από δυο φυλές. Έτσι, η φερομόνη φύλου σ' αυτή την περίπτωση δε φαίνεται να παίζει ρόλο στην εξειδίκευση (Hardie 1991). Ομοίως, ο Steffan (1983, 1987, 1990) παρουσιάζει αποδείξεις ότι η φερομόνη φύλου δεν είναι πολύ χαρακτηριστική του είδους. Σύμφωνα με τον Steffan αυτή γίνεται αντιληπτή σε μια μικρή απόσταση των 2-10 cm και στα ετερόοικα είδη ο πρωτεύοντας ξενιστής λειτουργεί σαν τόπος συνάντησης των αφίδων, όπου γίνεται σεξουαλική αναπαραγωγή. Επιπλέον δεν είναι ξεκάθαρο αν τα αρσενικά προσελκύονται ή απλά

εγκαθίστανται και παγιδεύονται από δολωματικές παγίδες. Εργαστηριακές έρευνες σε αρσενικά χρησιμοποιώντας ηλεκτροαντενογράμματα αποκάλυψαν ότι αυτά ανταποκρίνονται στην οσμή των θηλυκών του ίδιου είδους αλλά δεν ανταποκρίνονται στην οσμή του φυτού-ξενιστή ή στην οσμή του φυτού-ξενιστή σε συνδυασμό με φερομόνη φύλου, πράγμα που έρχεται σε αντίθεση με τα πειράματα αγρού. Όμως, τα αρσενικά που τοποθετούνται σε κλωβούς θα αποικίσουν το σωστό φυτό-ξενιστή ακόμη κι αν απουσιάσουν τα θηλυκά με τα οποία θα συζευχθούν (Guldemon 1990, Pickett *et al.* 1992, Guldemon *et al.* 1993). Επιπλέον σε κάποια είδη των ετερόοικων αφίδων, στα οποία τα μεταναστευτικά άτομα που επιστρέφουν στον πρωτεύοντα ξενιστή είναι μονομορφικά, τα μεταναστευτικά μονομορφικά άτομα (δηλαδή περωτά θηλυκά που θα γεννήσουν άπτερα έμφυλα θηλυκά και αρσενικά) είναι εκείνα που καθορίζουν τον πρωτεύοντα ξενιστή όπου γεννιούνται τα έμφυλα άτομα και συνεπώς ζευγαρώνουν.

Έτσι οι εργαστηριακές έρευνες, όχι όμως τα πειράματα αγρού, δείχνουν ότι για την αναγνώριση του ξενιστή από το αρσενικό υπεύθυνη είναι η φερομόνη φύλου που παράγεται από τα θηλυκά που πρόκειται να συζευχθούν. Όμως, δεν είναι γνωστό ποιος είναι ο ρόλος της στην εγκατάσταση στο φυτό-ξενιστή των αρσενικών. Στα ετερόοικα είδη αφίδων τα άτομα που γεννούν τα θηλυκά, που πρόκειται να συζευχθούν, φτάνουν πρώτα στον κύριο ξενιστή το φθινόπωρο. Τα αρσενικά φθάνουν αργότερα και μπορούν να χρησιμοποιήσουν τη φερομόνη που παράγεται από τα θηλυκά για να προσανατολιστούν. Αν αυτό αποδειχθεί πειραματικά, τότε η συγκεκριμένη υπόθεση ίσως να μην είναι ικανή να ερμηνεύσει ικανοποιητικά την εξειδίκευση ξενιστή στις αφίδες.

Γ) Ειδογένεση

Εκτός από την αλλοπατρική δημιουργία ειδών στην οποία πληθυσμοί από ένα προγονικό είδος απομακρύνθηκαν κι απομονώθηκαν γεωγραφικά ζώντας στο ίδιο φυτό-ξενιστή, η δημιουργία ενός είδους στα φυτοφάγα έντομα μπορεί να ξεκινήσει όταν ανεξάρτητα άτομα διαφορετικών πληθυσμών μετακινηθούν σε ένα νέο φυτό-ξενιστή. Αν αυτό συμβεί σε μια περιοχή όπου υπάρχει προγονικός πληθυσμός τότε μπορεί να έχουμε συμπατρική δημιουργία είδους (Bush 1975, Brooks & McLennan 1991). Το γεγονός ότι υπάρχουν μορφολογικά παρόμοια υποείδη, φυλές και βιότυποι αφίδων που διαφέρουν μόνο στη χρήση φυτών-ξενιστών έχει οδηγήσει στο συμπέρασμα ότι η συμπατρική ειδογένεση είναι εφικτή στις αφίδες (Müller 1971a, 1985, Guldemond 1990a, 1990b, Ward 1991b, Guldemond & MacKenzie 1994, MacKenzie & Guldemond 1994). Πράγματι, αυτή η πληροφορία είναι η μεγαλύτερη απόδειξη που υπάρχει για τη δημιουργία ειδών διαμέσου της εναλλαγής ξενιστών (Brooks & McLennan 1991).

Υπάρχουν δυο περιπτώσεις δημιουργίας ειδών χάρη στη μετακίνηση των αφίδων σε φυτά-ξενιστές. Στην πρώτη περίπτωση η σεξουαλική αναπαραγωγή γίνεται σε άλλο φυτό-ξενιστή. Αυτό συμβαίνει όταν ένα μονόοικο είδος μετακινηθεί σε ένα άλλο φυτό-ξενιστή ή όταν ένας νέος πρωτεύοντας ξενιστής, όπου γίνεται σεξουαλική αναπαραγωγή, αποικίζεται από ένα ετερόοικο είδος. Χαρακτηριστικά παραδείγματα είναι οι μονόοικες φυλές ξενιστών του *Acyrtosiphon pelargonii* (Kaltenbach) (Müller 1983), *A. solani* Kaltenbach (Müller 1976), *A. pisum* (Müller 1971a, 1980) και *Uroleucon jaceae* (L.) και *U. cichorii* (Koch) (Hemiptera: Aphididae) (Mosbacher 1963). Φυλές ξενιστών στις οποίες έχει πραγματοποιηθεί μετακίνηση σε ένα καινούριο ξενιστή είναι οι *Cryptomyzus galeopsidis* (Kaltenbach) (Guldemond, 1990a,b, 1991) και *Myzus cerasi* (F.) (Hemiptera: Aphididae) (Dahl 1968, Gruppe 1988). Η δεύτερη περίπτωση περιλαμβάνει μετακίνηση σε ένα καινούριο δευτερεύοντα ξενιστή ενώ διατηρείται ο πρωτεύοντας ξενιστής στον οποίο γίνεται η σεξουαλική αναπαραγωγή τόσο των προγονικών όσο και των νέων πληθυσμών. Στη συγκεκριμένη περίπτωση η πιθανότητα ροής γονιδίων ανάμεσα στους δυο πληθυσμούς είναι πολύ μεγαλύτερη σε σχέση με την πρώτη. Παραδείγματα βρέθηκαν στην αφίδα *Dysaphis crataegi* (Kaltenbach) (Stroyan 1958), *A. fabae* (Müller 1982) και *Aphis frangulae* Kaltenbach (Hemiptera: Aphididae) (Thomas 1968).

Μπορούν να διακριθούν δυο διαδικασίες απόκλισης από τον κανόνα: μια ξαφνική μετακίνηση σε ένα καινούριο φυτό-ξενιστή λόγω μιας μετάλλαξης στην αναγνώριση ξενιστή και/ή στην αναπαραγωγική δραστηριότητα, πράγμα που καθιστά το προγονικό φυτό-ξενιστή λιγότερο αναγνωρίσιμο/κατάλληλο ή μια προοδευτική, σταδιακή διαδικασία επιλογής που οδηγεί σε προσαρμογή σε ένα νέο ξενιστή. Ο εγκλιματισμός στο νέο φυτό-ξενιστή και η παρουσία της ισχυρής αρνητικής συσχέτισης όσον αφορά την απόδοση, είναι οι δυνάμεις που συμβάλλουν στην απομόνωση. Το μοντέλο της ξαφνικής μετακίνησης σε ένα νέο φυτό-ξενιστή είναι απαραίτητα το μοντέλο διαμόρφωσης της συμπατρικής φυλής ξενιστή του Bush (1975). Δεν υπάρχει αυστηρός διαχωρισμός ανάμεσα στις δυο διαδικασίες ενώ και οι δυο μπορούν να γίνουν ταυτόχρονα.

Οι αφίδες θεωρούνται ιδανικά έντομα για συμπατρική δημιουργία ειδών γιατί παρουσιάζουν: 1) εξειδίκευση ξενιστή, 2) το μηχανισμό της κυκλικής παρθενογένεσης, 3) επαγωγή, 4) εναλλαγή ξενιστή 5) παραγωγή σεξουαλικών θηλυκών και 6) παραγωγή άπτερων αρσενικών

1. Εξειδίκευση ξενιστή

Οι αφίδες παρουσιάζουν εξειδίκευση ξενιστή σε μεγάλο βαθμό ώστε το 99% όλων των ειδών να περιορίζονται σε ένα ή περισσότερα στενά συνδεδεμένα είδη φυτών (Eastop 1973), γεγονός που σχετίζεται με μια γενετικά καθορισμένη προτίμηση για ένα φυτό-ξενιστή καθώς και με υψηλή αναπαραγωγική δραστηριότητα (Guldemond 1990a, 1990b, MacKenzie 1996). Το γεγονός ότι κάθε παρθενογενετική σειρά συνήθως αποτελείται από πολλά μέλη καθένα από τα οποία έχει έναν υψηλό ενδογενή ρυθμό αύξησης προάγει την προσπάθεια για ανεύρεση ενός καλύτερου ξενιστή. Για παράδειγμα, αν σε ένα μη κατάλληλο ξενιστή παρατηρείται το ένα δέκατο της γονιμότητας σε σχέση με ένα προτιμώμενο, ο μη κατάλληλος ξενιστής πρέπει να είναι δέκα φορές πιο άφθονος για να μπορέσει να αντισταθμίσει τη διαφορά. Γι' αυτό το λόγο, παρά τις τεράστιες απώλειες που υπάρχουν κατά την ανεύρεση φυτών-ξενιστών, η εξειδίκευση δεν αποτελεί έλλειψη ικανότητας για προσαρμογή αλλά αποτελεί βέλτιστη στρατηγική για τις αφίδες (Kindlmann & Dixon 1994, Mackenzie & Guldemond 1994, Dixon 1994).

2. Κυκλική παρθενογένεση

Εξαιτίας αυτού του μηχανισμού μια μεταλλαγμένη αφίδα που έχει αποικίσει ένα καινούριο φυτό-ξενιστή μπορεί να δημιουργήσει γρήγορα ένα πληθυσμό με γενετικά πανομοιότυπα θηλυκά. Αργότερα, την ίδια εποχή, παράγονται γενετικά πανομοιότυπα αρσενικά με ένα X χρωμόσωμα λιγότερο. Στα μονόουκα είδη είναι πιθανόν να γίνει σύζευξη ανάμεσα σε συγγενικά άτομα από τον ίδιο πληθυσμό. Οι απόγονοι που είναι ομόζυγοι ως προς τη μεταλλαγμένη μητέρα είναι πιθανόν να παρουσιάζουν μεγαλύτερη καταλληλότητα στο νέο ξενιστή, ενώ το μικρό μέγεθος του νεοσχηματισμένου πληθυσμού είναι πιθανόν να εμποδίσει την ύπαρξη γενετικών αλλαγών με αποτέλεσμα να σταθεροποιείται το ποσοστό των καλά προσαρμοσμένων γενοτύπων.

3. Προσαρμογή

Ο Lamarck (1809) πρότεινε πρώτος ότι μια αλλαγή στο φυσικό περιβάλλον μπορεί να δώσει έναυσμα για μια βαθιά εξελικτική αλλαγή. Αργότερα, η πρόταση αυτή αναπτύχθηκε σαν θεωρία με συγκεκριμένη αναφορά σε παρασιτικά έντομα από τον Walsh (1864). Μελέτες που έγιναν πάνω σε χορτοφάγα έντομα (Singer 1983) και παρασιτοειδή (Collins & Dixon 1986) έδειξαν ότι η φυσιολογική κατάσταση του θηλυκού είναι σημαντική για την αποδοχή του ξενιστή. Στις αφίδες, για παράδειγμα, μια μεγάλη αφίδα *M. persicae* η οποία εκτράφηκε σε ένα υψηλής ποιότητας φυτό, αποδέχεται έναν χαμηλής ποιότητας ξενιστή δυσκολότερα από ό,τι ένα μικρό άτομο (Dixon 1998). Η αρχικά μικρότερη απόδοση μετά τη μεταφορά σε διαφορετικό ξενιστή μπορεί να οφείλεται σε φυσιολογικές αλλαγές που συμβαίνουν στην αφίδα προκειμένου να αντιμετωπίσει τα διαφορετικά θρεπτικά στοιχεία και τους διαφορετικούς δευτερογενείς μεταβολίτες. Η αφίδα πρέπει να προσαρμοστεί σταδιακά στο νέο θρεπτικό περιβάλλον, ώστε μετά από μερικές γενιές να έχει καλύτερη απόδοση (Schweissig και Wilde 1979, MacKenzie 1990). Σε μελέτη του δυναμικού παραγωγής της *M. persicae* σε ποικιλίες πατάτας, οι αφίδες προσαρμόστηκαν καθώς αυξήθηκε ο αριθμός των γενεών που εκτράφηκαν (Margaritopoulos *et al.* 1999). Αυτό θα μπορούσε να συμβάλλει στη διατήρηση του πολυμορφισμού που βασίζεται στην επιλογή ξενιστή.

Έχει αναφερθεί ότι στις αφίδες πραγματοποιούνται αλλαγές προκαλούμενες από κληρονομικούς παράγοντες οι οποίες δίνουν "ιθαγενείς" φαινοτύπους με καλή ανταγωνιστική ικανότητα. Μορφολογικά χαρακτηριστικά του ξενιστή που δυσκολεύουν την ανάπτυξη των αφίδων μπορούν να ξεπεραστούν με προσαρμογή κάποιων μορφολογικών χαρακτηριστικών, όπως αλλαγές στο σχήμα ή μήκος του

rostrum. Η εξελικτική βελτίωση προσαρμογής των αφίδων σε μη αποδεκτούς ξενιστές διαμέσου πολλαπλών παρθενογενετικών γενεών έχει αναφερθεί στην αφίδα *Dysaphis anthrisci* (Börner) (Hemiptera: Aphididae), η οποία μετά από μια περίοδο οκτώ γενεών σε ένα φυτό μη ξενιστή, *Chaerophyllum bulbosum* L. (Apiaceae), μπόρεσε να μεταφερθεί με επιτυχία στο *C. maculatum* Wild. (Apiaceae), το οποίο πριν ήταν μη αποδεκτό. Η αλλαγή στην αφίδα συμπεριλάμβανε επίσης αλλαγές στη μορφολογία (Shaposhnikov 1985). Ομοίως, εκτρέφοντας τις αφίδες *A. pisum* και *M. persicae* σε φυτά μη ξενιστές για επτά γενεές είχε ως αποτέλεσμα να αναπτύσσονται καλύτερα στο μη-ξενιστή (Markkula & Roukka 1970, Lowe 1973). Τόσο στην αφίδα *M. persicae* όσο και στην *A. fabae*, που εκτράφηκαν σε υποβαθμισμένης ποιότητας ξενιστές, αυξήθηκε η γονιμότητα μετά από τρεις γενιές (Mackenzie 1992). Εν αντιθέσει, η Via (1991b) δεν παρατήρησε καμία αλλαγή σε ότι αφορά την προσαρμογή της *A. pisum* στη μηδική *Medicago sativa* L. (Fabaceae) και στο τριφύλλι *Trifolium pratense* L. (Fabaceae) και η Douglas (1997) επισήμανε πως είναι δύσκολο να εκτιμήσει κανείς κατά πόσο υπάρχουν κοινά χαρακτηριστικά στα διάφορα είδη αφίδων σε ότι αφορά τις αλλαγές που επηρεάζουν την προσαρμογή των τους μέσα από ένα μεγάλο αριθμό παρθενογενετικών γενεών.

Σε κάποιες περιπτώσεις η προσαρμογή έχει ως αποτέλεσμα τη δημιουργία φαινοτυπικών φυλών αλλάζοντας την προτίμηση του εντόμου για ένα ξενιστή ή αλλάζοντας την προτίμηση του εντόμου για ένα ξενιστή και συγχρόνως τοποθετώντας "ξένους" φαινοτύπους σε μειονεκτική θέση όσον αφορά την ανταγωνιστική ικανότητά τους. Ως αποτέλεσμα δημιουργείται ισχυρή αρνητική συσχέτιση όσον αφορά την απόδοση εξαιτίας των προκαλούμενων φυσιολογικών και / ή μορφολογικών αλλαγών. Στην περίπτωση λοιπόν αυτή, η δημιουργία γενετικά διαφοροποιημένων φυλών θα συμβεί καθώς το φυτό-ξενιστής αποκτά ευεργετικά γονίδια, δηλαδή η επαγωγή μπορεί να είναι ένα "κρίσιμο συστατικό" των αρχικών σταδίων σχηματισμού μιας φυλής ξενιστή.

4. Εναλλαγή ξενιστή

Περίπου το 10% των ειδών παρουσιάζουν εποχική μετακίνηση από τον αρχικό ξενιστή στον εναλλακτικό ξενιστή. Η απώλεια αυτού του τρόπου ζωής θεωρήθηκε ένας σημαντικός τρόπος δημιουργίας ειδών (Hille Ris Lambers 1950). Στην αφίδα *C. galeopsidis* η τάση της εναλλαγής ξενιστή καθορίζεται από ένα γονίδιο. Αν αυτό αποτελούσε γενική αρχή τότε με μία απλή μετάλλαξη θα διευκολυνόταν η αλλαγή σε

μονόοικη μορφή με διαχωρισμό κατά τη διάρκεια της σύζευξης μεταξύ συγγενικών ατόμων σε ένα νέο δευτερεύοντα ξενιστή (Guldmond 1990 a, 1990b), το οποίο πιθανόν να οδηγούσε στην ακαριαία δημιουργία είδους.

5. Σεξουαλικά θηλυκά

Γεννιούνται στο φυτό-ξενιστή και είναι συνήθως άπτερα. Επομένως είναι πολύ πιθανό η σύζευξη να γίνει πάνω στο ίδιο φυτό-ξενιστή στο οποίο αυτά γεννήθηκαν.

6. Αρσενικά

Πολλά είδη αφίδων έχουν άπτερα αρσενικά. Όταν συμβεί αλλαγή ξενιστή σε είδη με άπτερα αρσενικά, η πιθανότητα ροής γονιδίων με τη μετανάστευση των αρσενικών είναι εξαιρετικά περιορισμένη. Το γεγονός ότι περίπου τα μισά από τα μονόοικα είδη έχουν άπτερα αρσενικά δείχνει ότι αυτό μπορεί να είναι ένα σημαντικό χαρακτηριστικό που διευκολύνει το σχηματισμό φυλών-ξενιστή και κατεπέκταση την ειδογένεση.

Δ) Αναπαραγωγική απομόνωση και συμπατρία

Το σενάριο που έχει επικρατήσει για τη συμπατρική δημιουργία ειδών είναι εκείνο σύμφωνα με το οποίο ο νέος πληθυσμός δεν καταλαμβάνει ένα φυσικό περιβάλλον (σε φυτό-ξενιστή), το οποίο αμέσως απομονώνει από τη ροή γονιδίων του γονικού πληθυσμού. Αυτό περιλαμβάνει δυο βήματα: 1) Ύπαρξη πολυμορφισμού στους δυο πληθυσμούς, που αναπτύσσονται σε διαφορετικά φυτά-ξενιστές σε συνδυασμό με το γεγονός ότι τα άτομα των πληθυσμών δεν μπορούν να επιβιώσουν σε λάθος ξενιστές. 2) Η επιλογή κατά των ενδιάμεσων, ετεροζυγωτών απογόνων που προκύπτει μετά τη σύζευξη δυο ομοζυγωτών γενοτύπων πρέπει να έχει ως αποτέλεσμα την αποφυγή των αρνητικών συνεπειών του υβριδισμού. Αυστηρή επιλογή κατά των υβριδίων θεωρείται απαραίτητη, όμως παρεμποδίζεται από δυο διαδικασίες: τον ανασυνδυασμό και τη ροή γονιδίων.

Ο Dobzhansky (1940, 1951) εισηγήθηκε το μηχανισμό εξέλιξης της αναπαραγωγικής απομόνωσης και ο Blair (1955) τον ονόμασε "ενίσχυση"

(reinforcement). Η πιθανότητα παραγωγής μη προσαρμοσμένων υβριδίων μεταξύ του αρχικού και του νεοδημιουργηθέντος είδους ελαττώνεται από τη δράση γονιδίων που προάγουν τη σύζευξη μεταξύ ατόμων του ίδιου είδους. Αυτά τα γονίδια διαδίδονται στον πληθυσμό των ειδών μέχρι να ελαχιστοποιηθεί ή να μην υπάρχει πιθανότητα ανταλλαγής γονιδίων μεταξύ του αρχικού και του νεοδημιουργηθέντος είδους (Dobzhansky 1951).

Οι Cain *et al.* (1999) δήλωσαν πως η ενίσχυση του μηχανισμού αναπαραγωγικής απομόνωσης παρατηρείται πιο εύκολα σε μια περιοχή 'mosaic hybrid zone', στην οποία η ευρωστία ποικίλει στο χώρο μέσα σε ένα ανομοιογενές περιβάλλον, παρά σε μια περιοχή 'tension zone' όπου δύο ίδιας ευρωστίας γενότυποι συναντώνται και παράγουν λιγότερο ικανά υβρίδια. Αυτός ο ισχυρισμός στηρίζεται στη σύγκριση των πολυάριθμων αποτελεσμάτων τους με το μοντέλο του Sanderson (1989). Ωστόσο, το μοντέλο των Cain *et al.* ανατρέπει το ρόλο της δομής του πληθυσμού (απομονωμένη ζώνη επαφής κατά πολλών ζωνών) με εκείνο του είδους επιλογής (δυσλειτουργία υβριδίων κατά της γονικής επιλογής στο χώρο). Επιπλέον, η αλληλεπίδραση μεταξύ άμεσης επιλογής και της όχι τυχαίας επιλογής σύζευξης (assortative mating) στο μοντέλο του Cain *et al.* παρέχει μια έμμεση δύναμη που ευνοεί την εξέλιξη του ανομοιογενούς συνόλου (assortment), ακόμη και αν δεν υπάρχει καμία δυσλειτουργία των υβριδίων (Serviedo 2000).

Παρόλο που ο μηχανισμός της ενίσχυσης της αναπαραγωγικής απομόνωσης (reinforcement) αμφισβητείται ακόμη, παραμένει πολύ σημαντική εξελικτική διαδικασία και γίνεται ακόμη πιο πιθανός α) αν προηγουμένως έχει λάβει χώρα προζυγωτική και/ή μεταζυγωτική απόκλιση και β) όταν ο μηχανισμός αναπαραγωγικής απομόνωσης εμποδίζει την ολοκληρωμένη επαφή των δύο πληθυσμών (Turelli *et al.* 2001). Ωστόσο είναι δύσκολο να ξεχωρίσει κανείς τις επιδράσεις στο 'reinforcement' των εναλλακτικών δομών του πληθυσμού, τα είδη της επιλογής κατά των υβριδίων και τους μηχανισμούς σύζευξης. Οι παράγοντες που εμποδίζουν την 'ενίσχυση' είναι: 1) η έλλειψη φαινοτυπικής διαφοροποίησης σύμφωνα με την οποία μπορεί να δράσει η σεξουαλική επιλογή (Kirkpatrick *et al.* 1999), 2) οι δυνάμεις που ανταγωνίζονται την εξάπλωση των 'ενισχυμένων' πτερωτών, όπως η μετανάστευση από πληθυσμούς που παρουσιάζουν έλλειψη σε πτερωτά άτομα (Serviedo και Kirkpatrick 1997) ή η φυσική επιλογή η οποία δρα κατά της εξάπλωσής τους (Kelly και Noor 1996), 3) ο περιορισμός των υβριδίων σε μια στενή περιοχή των ορίων των ειδών (Liou και Price 1994, Sanderson 1989) και 4)

η έλλειψη επαρκούς οικολογικής και/ή σεξουαλικής διαφοροποίησης ώστε να επιτρέψει στα είδη να συνυπάρξουν για αρκετό καιρό ώστε να ευνοηθεί το 'reinforcement' (Liou και Price 1994).

Τα προαναφερθέντα σημεία (3) και (4) κάνουν σαφή τη δυσκολία να προκύψουν ξεκάθαρα συμπεράσματα σχετικά με το ποίοι παράγοντες προάγουν ή εμποδίζουν την ενίσχυση του μηχανισμού αναπαραγωγικής απομόνωσης. Σε περίπτωση που αποκλίνοντες πληθυσμοί ανταγωνίζονται και συζεύγγονται σε μια ευρέα περιοχή, το μέγεθος του σπανιότερα εμφανιζόμενου πληθυσμού ίσως να μειωθεί. Αν συναντώνται σε μια στενή ζώνη υβριδίων, η ροή γονιδίων και η έλλειψη γενετικής παραλλακτικότητας μπορούν να περιορίσουν το 'reinforcement' ακόμη και αν κάθε είδος έχει έναν προστατευτικό μηχανισμό (refuge) που εμποδίζει την αδρανοποίησή του στην περιοχή της συμπατρίας (Liou και Price 1994).

Οι Stam (1983) και Butlin (1990) πρότειναν ένα εναλλακτικό μοντέλο, το οποίο περιλαμβάνει ανταλλαγή γονιδίων (gene swapping). Άτομα που συζεύγγονται νωρίς σε ένα πληθυσμό που παράγει έμφυλα άτομα αργά, είναι πιο πιθανό να συζευχθούν με μέλη ενός πληθυσμού που παράγουν έμφυλα άτομα νωρίς και αντίστροφα.

Μια συνέπεια του μηχανισμού της εξέλιξης της αναπαραγωγικής απομόνωσης (reinforcement) και / ή της ανταλλαγής γονιδίων θα μπορούσε να είναι η αλλοχρονική απομόνωση. Αυτή έχει παρατηρηθεί στις αφίδες. Τα έμφυλα άτομα του είδους *Acyrtosiphon pisum destructor* (Johnson) παράγονται το Νοέμβριο κι αργότερα από αυτά του *A. pisum* s.s. στον ίδιο πρωτεύοντα ξενιστή (Müller 1980).

Δυνατότητες για εφαρμογή του μηχανισμού εξέλιξης της αναπαραγωγικής απομόνωσης (reinforcement) υπάρχουν σε πολλά ετερόοικα, συμπατρικά συγγενή είδη, τα οποία μοιράζονται τον ίδιο πρωτεύοντα ξενιστή, π.χ. σύζευξη πραγματοποιείται πάνω στο ίδιο φυτικό είδος παρόλο που η επιλογή μπορεί να παρέμβει και να τη διακόψει για αξιοποίηση δευτερευόντων ξενιστών. Αυτά τα είδη διαφέρουν τόσο στη σύνθεση της φερομόνης φύλου όσο και στο χρόνο απελευθέρωσής της (Pettersson 1971, Guldmond & Dixon 1994, Thieme & Dixon 1996). Για παράδειγμα, στα συγγενή είδη *C. galeopsidis* και *C. mandamanti*, τα οποία μοιράζονται τον ίδιο πρωτεύοντα ξενιστή και είναι εφικτή η ροή γονιδίων ανάμεσά τους (Guldmond 1990c), διαφέρουν ως προς τον τρόπο απελευθέρωσης φερομόνης σε καθημερινή βάση και στη δραστηριότητα των αρσενικών. Το χαρακτηριστικό αυτό δεν αποδεικνύει την ύπαρξη αναπαραγωγικής απομόνωσης, αφού μπορεί να

αντιπροσωπεύει εκτόπισμα χαρακτήρων μετά την αλλοπατρική δημιουργία των ειδών και τη μετέπειτα συνύπαρξή τους στην ίδια περιοχή. Παρόλα αυτά η κατανομή του δευτερεύοντος φυτού-ξενιστή του *C. mandamanti* (*Lamium galeobdolon* L. (Lamiaceae)) συμπίπτει πλήρως με εκείνη του *Galeopsis*, που αποτελεί το δευτερεύοντα ξενιστή του *C. galeopsidis*. Επιπλέον, η κατανομή του *C. maudamanti* πέφτει εντός της κατανομής του *C. galeopsidis* (Guldmond 1991b), η οποία τείνει να αποκλείσει την αλλοπατρική δημιουργία ειδών. Αν και δεν είναι δυνατόν να είναι κανείς σίγουρος για την κατανομή του φυτού-ξενιστή του *Cryptomyzus* στο παρελθόν, ωστόσο οτιδήποτε είναι γνωστό μέχρι σήμερα δεν ευνοεί την αλλοπατρική δημιουργία ειδών. Έτσι, είναι πιθανόν η διαφορά στην αναγνώριση της σύζευξης (mate recognition) ανάμεσα στα παραπάνω συγγενή είδη να οφείλεται στο μηχανισμό εξέλιξης της αναπαραγωγικής απομόνωσης.

Στις αφίδες είναι πολύ πιθανή η συμπατρική δημιουργία ειδών γιατί : (1) επιδεικνύουν την ισχυρή αρνητική συσχέτιση όσον αφορά την απόδοση με τη χρησιμοποίηση του κατάλληλου φυτού-ξενιστή, (2) έχουν πολύ υψηλό ρυθμό αύξησης, ο οποίος μπορεί να προκαλέσει έντονη πίεση επιλογής, (3) είναι ικανές να εκμεταλλεύονται άδειες οικοθέσεις και να εμποδίζουν την επίτευξη πολυμορφισμού, που βασίζεται στο φυσικό περιβάλλον, (4) είναι ικανές να προσαρμόζονται φαινοτυπικά στα φυτά-ξενιστές και να μεταδίδουν αυτές τις προσαρμογές, ενσωματώνοντάς τις στη διαμόρφωση της φυλής ξενιστή και (5) μπορούν να ξεπεράσουν τους περιορισμούς στην εξέλιξη του μηχανισμού της αναπαραγωγικής απομόνωσης (reinforcement) ή να τους παρακάμψουν μέσω συνδυασμού της παρθενογένεσης με τον μηχανισμό του 'linkage disequilibrium' και του 'epistatic mechanism' (Mackenzie & Guldmond 1994).

Γενικά, η διασπορά είναι επικίνδυνη για τις αφίδες. Γι' αυτό η εξειδίκευση σ' έναν ξενιστή θα μπορούσε να φανεί ως έλλειψη προσαρμοστικότητας. Παρόλο που είναι πιθανό η οσμή του φυτού να επηρεάσει το ρυθμό εγκατάστασης, ο προσδιορισμός του συγκεκριμένου φυτού-ξενιστή πιθανότατα συμβαίνει μετά την εγκατάσταση χάρη στην αντίδραση του εντόμου στα χημικά και / ή μορφολογικά χαρακτηριστικά του φυτού-ξενιστή. Παρόλα αυτά, όπως οι μορφολογικές, φυσιολογικές και φαινολογικές προσαρμογές που έχουν σχέση με την εγκατάσταση των αφίδων σε συγκεκριμένα φυτά, η ανταπόκριση των αφίδων σε εξειδικευμένα ερεθίσματα (flags) κατά την επιλογή ξενιστή ίσως δεν είναι η αιτία, αλλά η συνέπεια της εξειδίκευσης σ' ένα ξενιστή (Dixon 1998).

Το μεγάλο ρίσκο που παίρνουν οι αφίδες με τη διασπορά τους τονίζεται από δυο από τις υποθέσεις που προτάθηκαν για την εξήγηση της εξέλιξης της εξειδίκευσης στις αφίδες. Το γεγονός ότι κάθε παρθενογενετική σειρά αποτελείται από πολλά μέλη που το καθένα έχει έναν υψηλό ρυθμό αύξησης είναι βασικό στοιχείο της υπόθεσης της θεωρίας της βέλτιστης χρήσης του φυτού-ξενιστή (optimal host range hypothesis). Σε αυτή την περίπτωση θεωρείται πλεονέκτημα η προσπάθεια για ανεύρεση ενός καλύτερου ξενιστή, π.χ. η εξειδίκευση δεν υποδηλώνει έλλειψη προσαρμογής αλλά βέλτιστη στρατηγική. Παρόλα αυτά η συγκεκριμένη υπόθεση είναι εξειδικευμένη για τις αφίδες, ενώ η εξειδίκευση ξενιστή είναι ευρέως διαδεδομένη στα φυτοφάγα έντομα. Καθώς οι αφίδες ζευγαρώνουν πάνω στο φυτό-ξενιστή τους και είναι πιθανόν τα δυο φύλα να βρουν το ένα το άλλο αφού πρώτα βρουν ένα ξενιστή, που θα αποτελεί τον τόπο συνάντησης των δυο φύλων, τα μέλη που εγκαθίστανται σε μη προσβεβλημένο από αφίδες ξενιστή έχουν μικρή πιθανότητα ζευγαρώματος. Η επιλογή που θα ευνοήσει την υπερβολική εξειδίκευση σε οποιοδήποτε ξενιστή αποικίζεται περισσότερο (Dixon 1998).

Σε κάποια είδη αφίδων υπάρχουν υποείδη που προκύπτουν συμπατρικά, τα οποία διαφέρουν ως προς τον τρόπο που χρησιμοποιούν τα φυτά-ξενιστές. Πολλά χαρακτηριστικά της βιολογίας των αφίδων έχουν ως αποτέλεσμα στις αφίδες να υφίστανται τη συμπατρική δημιουργία ειδών. Επιπλέον, κάποια από τα υποείδη παράγουν τα έμφυλα άτομά τους σε διαφορετικό χρόνο ή ζευγαρώνουν σε διαφορετικές ώρες της ημέρας, πράγμα που υποστηρίζει την αναπαραγωγική απομόνωση.

4. ΦΕΡΟΜΟΝΕΣ

A) Γενικά

Φερομόνες είναι ουσίες που παράγονται από έντομα, ελευθερώνονται στην επιφάνεια του σώματός τους ή στο περιβάλλον και προκαλούν χαρακτηριστικές αντιδράσεις συμπεριφοράς ή φυσιολογίας σε άλλα άτομα του ίδιου κατά κανόνα είδους. Τις ουσίες αυτές ο Bethe ονόμασε (1932) εκτοορμόνες. Αργότερα το 1959, οι Karlson και Lüscher καθώς και οι Karlson και Butenandt πρότειναν για τις ουσίες αυτές τον όρο «φερομόνες» που υιοθετήθηκε έκτοτε από τους πιο πολλούς συγγραφείς. Οι φερομόνες λοιπόν, είναι χημικοί αγγελιοφόροι (χημικά μέσα επικοινωνίας) ανάμεσα σε δύο ή περισσότερα άτομα του ίδιου κατά κανόνα είδους. Μπορεί να δρουν σε άτομα του ίδιου φύλου, ή και των δύο φύλων, της ίδιας κάστας (κοινωνικής τάξης, μορφής) ή άλλης κάστας. Κατ' εξαίρεση, ορισμένες επιδρούν σε ορισμένο βαθμό και σε άτομα άλλων ειδών, συνήθως συγγενών προς το είδος που τις παράγει, ή ειδών που ζουν στο ίδιο περιβάλλον.

Γενικά, η συμπεριφορά και η δραστηριότητα των εντόμων είναι ενστικτώδης. Δηλαδή κατευθύνονται και καθορίζονται από ερεθίσματα τα οποία διεγείρουν τα αισθητήρια όργανα και τελικά προκαλούν τις τυπικές για κάθε περίπτωση αντιδράσεις και εκδηλώσεις. Μεταξύ των ποικίλων ερεθισμάτων, τα χημικά παίζουν σπουδαίο ρόλο στην ανεύρεση ή την επιλογή της τροφής, τη σύζευξη, την ωοτοκία, την άμυνα, τη συνάθροιση. Συνεπώς, η χημική διέγερση του εντόμου δεσπόζει των εκδηλώσεων αυτών. Η προσέλκυση και αναγνώριση του άλλου φύλου, των τέκνων ή των γονέων, η διατήρηση του σμήνους, ο συναγεμμός, η κοινωνική συμπεριφορά, η σήμανση της «ιδιόκτητης» περιοχής, η σήμανση της κατοικίας ή του χώρου διέλευσης ή ανάπαυσης, η ερωτική συμπεριφορά, η επιθετική διάθεση, η ηρεμία, η υποταγή, η κυριαρχία, η συγκράτηση της οικογένειας, η αναγνώριση της φυσιολογικής κατάστασης ενός ατόμου, είναι εκδηλώσεις της ζωής των εντόμων στις οποίες οι φερομόνες παίζουν σπουδαίο ρόλο. Συνεπώς, ο ρόλος των φερμονών είναι πολύ σημαντικός στην επικοινωνία μεταξύ ατόμων του ίδιου είδους.

Τα έντομα, όπως τα λοιπά ζώα, αντιδρούν στο χημικό τους περιβάλλον ή αμέσως ή με καθυστέρηση. Στις άμεσες αντιδράσεις, οι οποίες και αφορούν κυρίως τη συμπεριφορά του εντόμου, περιλαμβάνονται εκδηλώσεις λόγω διέγερσης των εξωτερικών αισθητηρίων οργάνων του. Εμφανείς εκδηλώσεις τέτοιας διέγερσης είναι

η έναρξη και λήξη της μετακίνησης, βρώσης, ερωτικής εκδήλωσης, σύζευξης, ωοτοκίας και περιποίησης, η προστασία της περιοχής, επιθετικές και αμυντικές ενέργειες, η κατασκευή της φωλιάς και ποικίλες φροντίδες των γονέων προς τα τέκνα. Στις καθυστερημένες αντιδράσεις, οι οποίες και αφορούν κυρίως αλλαγές των φυσιολογικών λειτουργιών του εντόμου, περιλαμβάνονται συμπτώματα τοξικότητας, η ανάπτυξη, αλλαγές ορμονικής φύσης και η φυλετική ή αναπαραγωγική διαφοροποίηση (Dethier 1970). Υπό την επίδραση των φερομονών οι αντιδράσεις μπορεί να είναι άμεσες ή καθυστερημένες. Το άτομο-δέκτης του φερομονικού ερεθίσματος ή παρουσιάζει άμεση εκδήλωση συμπεριφοράς, ή υφίσταται μακροχρόνια αλλαγή της φυσιολογίας του. Αντίστοιχα, οι φερομόνες διακρίνονται σε άμεσης δράσης (releaser pheromones) και σε φυσιολογικής δράσης (primer pheromones). Ενώ όμως ορισμένες φαίνεται να επηρεάζουν την ανάπτυξη ορισμένων εντόμων κατά τρόπο όμοιο με των ορμονών, φαίνεται ότι κατά κανόνα δρουν στα αισθητήρια όργανα των εντόμων (Wigglessworth 1970).

Τις φερομόνες των εντόμων μπορούμε να τις κατατάξουμε σε λίγες ή πολλές κατηγορίες. Οι μέχρι σήμερα δημοσιευθείσες κατατάξεις ποικίλουν και ως προς τον αριθμό των κατηγοριών και ως προς τη βάση κατάταξής τους. Ο Shorey (1973) τις κατέταξε με βάση τον τύπο της εκδήλωσης που προκαλούν στο έντομο – δέκτη, ως εξής:

Συνάθροιση (προσέλκυση ή και λήξη μετακίνησης)

- ο Ιχνηθέτηση οδού ή διαδρομής (επίγειας ή εναέριας) προς ανευρεθείσα τροφή.
- ο Ιχνηθέτηση εξερευνητικής διαδρομής.
- ο Ιχνηθέτηση διαδρομής προς σημείο όπου η ανάγκη το καλεί.
- ο Ιχνηθέτηση καταφυγίου ή φωλιάς.

Διασπορά (τάξη και κίνηση μακριά από την πηγή)

- ο Αποτροπή ωοτοκίας (καταλήγει σε ομοιόμορφη κατανομή αυγών).
- ο Αποτροπή της $1^{η}$ ή $2^{η}$ σύζευξης (στην $1^{η}$ περίπτωση την εκλύει το θηλυκό, στη $2^{η}$ το αρσενικό).
- ο Διάλυση συγκεντρώσεων (μετά από ενόχληση) και εκδίωξη αρπακτικών.
- ο Προστασία νεογέννητων αυγών.

Σεξουαλική (γενετήσια) συμπεριφορά

- ο Προσέλκυση του άλλου φύλου και, αναλόγως συγκέντρωσης, διέγερση προς σύζευξη.

ο Επιβράδυνση μετακίνησης (ηρέμηση) του θηλυκού.

Ωοτοκία

ο Προσέλκυση άλλων θηλυκών σε θέση κατάλληλη για ωοτοκία.

ο Παρότρυνση άλλων θηλυκών να ωοτοκήσουν.

Συναγερμός (επαγρύπνηση)

ο Προσέλκυση προς την πηγή.

ο Διασπορά.

ο Επιθετική διάθεση (ή επίθεση κατά εχθρού).

ο Ιχνηθέτηση του εχθρού (π.χ. στις μέλισσες).

ο Εκδίωξη εχθρού ή ακινητοποίησή του (ταυτόχρονα με ένα των ανωτέρω).

ο Έντονη σκαφή (π.χ. σε μυρμήγκια).

Κοινωνική συμπεριφορά

ο Προσέλκυση προς την βασίλισσα, διατροφή από αυτή και περιποίησή της.

ο Αναγνώριση ατόμων της ίδιας αποικίας (κοινωνίας).

ο Αναγνώριση ατόμων της ίδιας μορφής (τάξης, κάστας).

ο Παρότρυνση σε προφύλαξη.

Αισθητήρια φερομονών. Τα έντομα αντιλαμβάνονται τις φερομόνες με τα αισθητήρια όργανα της όσφρησης ή της γεύσης. Τα αισθητήρια όργανα (sensilla) της όσφρησης βρίσκονται στις κεραίες και τις προσακτρίδες. Τα αισθητήρια που δέχονται τις σεξουαλικές ελκυστικές φερομόνες βρίσκονται στις κεραίες. Αφού οι φερομόνες παίζουν τόσο σπουδαίο ρόλο στη ζωή των εντόμων, είναι φυσικό τα έντομα να έχουν ισχυρή όσφρηση για τις ουσίες αυτές, που εκλύονται στον αέρα σε μικρές συνήθως ποσότητες.

Φερομονογόνοι αδένες και έκκριμα. Στα έντομα οι φερομόνες παράγονται ή από ειδικούς αδένες ή από μεμονωμένα εκκριτικά κύτταρα. Είναι διαφόρων τύπων και βρίσκονται σε διάφορα μέρη του σώματος. Συνήθως είναι αδενικώς αλλοιωμένα υποδερμικά κύτταρα του εξωσκελετού και σπανιότερα άλλων ιστών. Στα πιο πολλά θηλυκά Λεπιδόπτερα ο αδένας που παράγει και εκλύει σεξουαλική ελκυστική φερομόνη βρίσκεται στην επιφάνεια της κοιλίας και μάλιστα στη μεσοδακτύλια μεμβράνη μεταξύ του 8^{ου} και 9^{ου} κοιλιακού δακτυλίου. Στα ωοτόκα θηλυκά των αφίδων πολυάριθμες οσμηρές πλάκες που παράγουν μια σεξουαλική φερομόνη

βρίσκονται στις οπίσθιες κνήμες. Η έκλυση φερομόνης στην περίπτωση των αφίδων (calling behaviour) συνοδεύεται από το σήκωμα του πίσω μέρους της κοιλιάς και τις κνήμες των πίσω ποδιών. Οι φερομόνες παράγονται από τους αδένες υπό υγρή μορφή και ελευθερώνονται (εκλύονται) υπό μορφή ρύσεων, σταγονιδίων, λεπτών μεμβρανών, αερολυμάτων (aerosols) ή αερίων. Πολλά είδη εντόμων έχουν καταλλήλως ρυθμιζόμενα οργανίδια που εκλύουν τις φερομόνες σε ελεγχόμενες ποσότητες.

Σε ορισμένα είδη εντόμων, μία μόνο ουσία είναι αναγκαία για την εκδήλωση της συγκεκριμένης χαρακτηριστικής αντίδρασης του εντόμου – δέκτη. Σε άλλα είδη, απαιτείται μίγμα ουσιών. Η εξειδίκευση, λοιπόν, του συστήματος φερομονικής επικοινωνίας των εντόμων επιτυγχάνεται ή με μια πολύ ειδική χημική δομή, ή με ένα χαρακτηριστικό συνδυασμό δύο ή περισσότερων ουσιών. Σε είδη που ανταποκρίνονται σε μίγμα ουσιών, όλα τα συστατικά του μίγματος παράγονται από το έντομο. Σε άλλα είδη, ορισμένα μόνο συστατικά του αναγκαίου για τη χαρακτηριστική ανταπόκριση μίγματος παράγονται από το έντομο και ορισμένα από τον ξενιστή ή από το θήραμα του εντόμου, είτε ζώο είναι αυτό, είτε φυτό. Έχουμε δηλαδή συνδυασμό ελκυστικών φερομονών με συνεργιστικές ή ενεργοποιητικές ουσίες που παράγονται από τον ξενιστή, το θήραμα, ή την τροφή εν γένει.

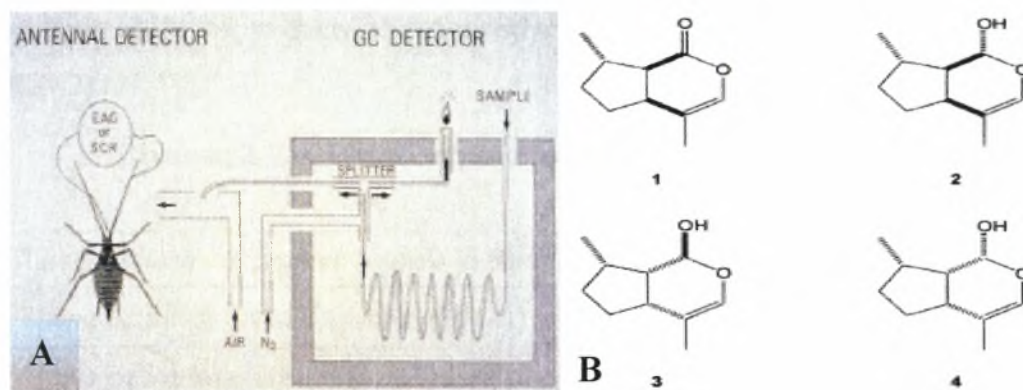
Οι πιο πολλές ελκυστικές σεξουαλικές φερομόνες εντόμων που προσδιορίστηκαν χημικά μέχρι σήμερα είναι ολεφινικές αλκοόλες, οξέα, εστέρες, αλδεύδες, κετόνες, τερπένια και τερπενικές ενώσεις, υδρογονάνθρακες και πυρολιζόνες. Στις αφίδες, αν όχι όλες, οι περισσότερες από τις μέχρι σήμερα μελέτες είναι τερπένια. Στα Λεπιδόπτερα οι πιο πολλές είναι ακόρεστες αλκοόλες, αλδεύδες και συχνότερα οξικοί εστέρες που έχουν συνήθως 10 – 18 άτομα άνθρακα. Σε φυτοφάγα Υμενόπτερα παρατηρούνται και προπιονικοί ή και ανώτεροι εστέρες. Στο εμπόριο διατίθενται ήδη ορισμένα ελκυστικά φύλου, που άλλα είναι συνθετικές φερομόνες και άλλα συγγενείς τους ουσίες.

Πρέπει να σημειωθεί ότι είναι δυνατό η φερομόνη να παράγεται και να αποθηκεύεται στο έντομο υπό διαφορετική μορφή από εκείνη με την οποία εκλύεται. Έχει, επί παραδείγματι, διαπιστωθεί σε ορισμένα θηλυκά Υμενόπτερα, ότι η ελκυστική φερομόνη αποθηκεύεται στο έντομο ως αλκοόλη, εστεροποιείται δε στο τελευταίο στάδιο πριν από την έκλυσή της (Tzanakakis 1995).

B) Σεξουαλική Φερομόνη Αφίδων

Κατά τα τέλη του εικοστού αιώνα, υπήρχε ένας αριθμός εισηγήσεων πως πιθανόν τα σεξουαλικά θηλυκά (ωοτόκα) των αφίδων εκλύουν ουσίες σεξουαλικής έλξης, π.χ. φερομόνες. Ο ρόλος της σεξουαλικής φερομόνης των αφίδων θεωρήθηκε αρχικά τίποτα περισσότερο από ένα ‘αφροδισιακό δράσης περιορισμένης απόστασης’ (close range aphrodisiac) από αρκετούς εντομολόγους, μέχρι που το 1970 ο Pettersson δημοσίευσε το πρώτα αποδεικτικά στοιχεία δείχνοντας σε μία μελέτη συμπεριφοράς πως τα αρσενικά άτομα των αφίδων ανταποκρίνονται στις πτητικές ουσίες που παράγονται από τα ωοτόκα. Βάση αυτής της έρευνας, σήμερα έχουν προσδιοριστεί σεξουαλικές φερομόνες σε διάφορα είδη αφίδων της υποοικογένειας Aphidinae (Hardie *et al.* 1999). Η πρώτη χημική ταυτοποίηση σεξουαλικής φερομόνης σε αφίδα αφορούσε την αφίδα του εδώδιμου βίκου, *Megoura viciae* Buckton (Dawson *et al.* 1987). Νέες τεχνικές ηλεκτροφυσιολογικής καταγραφής με χρήση μικροηλεκτροδίων βολφραμίου (Boeckh 1962) στα δευτερεύοντα ρινάρια των αρσενικών εντόμων και σε συνδυασμό με αέρια χρωματογραφία (GC) επισήμαναν δύο συστατικά που εκλύουν τα ωοτόκα από τις κνήμες των πίσω ποδιών τους. Τα βιολογικής δράσης συστατικά τοποθετήθηκαν σε τριχοειδή στήλη αέριας χρωματογραφίας σε συνδυασμό με ανιχνευτή ιονίζουσας φλόγας (FID) (Εικ.2Α). Προκαταρκτικές δοκιμές με χρήση αέριας χρωματογραφίας – φασματοσκοπίας μάζας (GC-MS) σε συνδυασμό με φασματοσκοπία πυρηνικού μαγνητισμού (NMR) και κρυσταλλογραφία ακτίνων X (X-ray crystallography) προσδιορίστηκαν δύο μονοτερπενοειδή, η νεπεταλακτόνη (4aS, 7S, 7aR) (1) και η νεπεταλακτόλη (1R, 4aS, 7S, 7aR) (2) αντίστοιχα (Εικ.2B & Πίν.1). Τα δύο μονοτερπενοειδή έχουν προσδιοριστεί και στις φερομόνες φύλου άλλων ειδών αφίδων της υποοικογένειας Aphidinae. Ωστόσο, έρευνα στην αφίδα του λυκίσκου *Phorodon humuli* (Schrank) (Hemiptera:Aphididae) έδειξε πως στη σύνθεση της φερομόνης φύλου δεν περιλαμβάνεται κανένα από τα δύο προαναφερθέντα μονοτερπενοειδή, αλλά απαντάται μίγμα των δύο διαστερεοϊσομερών (1S) και (1R, 4aR, 7S, 7aS)-νεπεταλακτολών (3) και (4) (Campbell *et al.* 1990). Η διαθεσιμότητα γνήσιων δειγμάτων από φερομόνες φύλου αφίδων επιτρέπουν να συνεχιστούν περαιτέρω οι μελέτες. Πειράματα βασισμένα στην συμπεριφορά των εντόμων σε συνθήκες εργαστηρίου και αγρού αποδεικνύουν την προσέλκυση των αρσενικών ατόμων σε

μεγάλη απόσταση (Hardie *et al.* 1992, Gabrys *et al.* 1997). Παράλληλα πρέπει να επισημανθεί πως η νεπεταλακτόνη (4aS, 7S, 7aR) δεν προσελκύει μόνο τα αρσενικά άτομα των συγκεκριμένων ειδών αφίδων, αλλά συνάμα συμβάλλει στον εντοπισμό των αφίδων από φυσικούς εχθρούς (Glinwood *et al.*, 1998).



Εικόνα 2. (Α) Αέρια χρωματογραφία - Σύστημα ηλεκτροφυσιολογίας για τον προσδιορισμό των συστατικών της φερομόνης φύλου στις αφίδες. (Β) Συστατικά της φερομόνης φύλου: (4aS, 7S, 7aR) – νεπεταλακτόνη (1), (1R, 4aS, 7S, 7aR) – νεπεταλακτόλη (2), (1S, 4aR, 7S, 7aS)- νεπεταλακτόλη (3), (1R, 4aR, 7S, 7aS)- νεπεταλακτόλη (4) (Michael A. Birkett *et al.* 2003).

Πίνακας 1. Σύνθεση της φερομόνης φύλου στις αφίδες (Hardie *et al.* 1999).

Μίγμα φερομόνης φύλου	Είδη αφίδων	Αναφορές
Υψηλή 1: Χαμηλή 2	<i>Aphis fabae</i> <i>Megoura viciae</i>	Dawson <i>et al.</i> , 1990 Isaacs, 1994 Dawson <i>et al.</i> , 1987 Hardie <i>et al.</i> , 1990
Χαμηλή 1: Υψηλή 2	<i>Schizaphis graminum</i> <i>Cryptomyzus spp.</i> (x2) <i>Dysaphis plantaginea</i>	Dawson <i>et al.</i> , 1988 Guldemon <i>et al.</i> , 1993 Wadhams, αδημοσίευτα δεδομένα
1 & 2 ίσα	<i>Acyrtosiphon pisum</i> <i>Myzus persicae</i>	Dawson <i>et al.</i> , 1990 Dawson <i>et al.</i> , 1990
1 μόνο	<i>Sitobion avenae</i> <i>Sitobion fragariae</i> <i>Brevicoryne brassicae</i>	Lilley <i>et al.</i> , 1994/95 Hardie <i>et al.</i> , 1992 Garbys <i>et al.</i> , 1997
2 μόνο	<i>Rhopalosiphum padi</i>	Wadhams, αδημοσίευτα δεδομένα
3 & 4	<i>Phorodon humili</i>	Campbell <i>et al.</i> , 1990

5. *Myzus persicae* (Sulzer)

Ταξινομική θέση: Το είδος *Myzus persicae* (Sulzer) ανήκει στο Ζωικό Βασίλειο, στην κλάση: Hexapoda, υπόκλαση: Εξωπτερυγωτά, τάξη: Hemiptera, υπεροικογένεια Aphidoidea, και οικογένεια Aphididae. Το κοινό όνομα του *M. persicae* είναι πράσινη αφίδα της ροδακινιάς ενώ το συγκεκριμένο είδος περιλαμβάνει 35 συνώνυμα (Πίν.2).

Πίνακας 2. Συνώνυμα ονόματα του είδους *Myzus persicae* (Sulzer).

<i>Siphonophora achyrantes</i> Monell in Riley & Monell (1879)
<i>Rhopalosiphum betae</i> Theobald (1913)
<i>Myzus callae</i> Koch (1854)
<i>Siphonophora calendulella</i> Monell in Riley & Monell (1879)
<i>Aphis consors</i> Walker (1848)
<i>Aphis cymbalariae</i> Schouteden (1900)
<i>Aphis cynoglossi</i> Williams (1911)
<i>Aphis deposita</i> Walker (1848)
<i>Aphis derelicta</i> Walker (1849)
<i>Aphis dianthi</i> Schrank (1801)
<i>Aphis dubia</i> Curtis (1842)
<i>Aphis egressa</i> Walker (1849)
<i>Rhopalosiphum galeactitis</i> Macchiati (1883)
<i>Rhopalosiphum lactucellum</i> Theobald (1914)
<i>Macrosiphum lophospermum</i> Theobald (1914)
<i>Macrosiphum lycopersicella</i> Theobald (1914)
<i>Myzus malvae</i> Oestlund (1886)
<i>Siphonophora nasturtii</i> Koch (1855)
<i>Myzus nicotianae</i> Blackman (1987)
<i>Aphis particeps</i> Walker (1845)
<i>Myzus pergandii</i> Sanderson (1901)
<i>Aphis persicae</i> Morren (1836)
<i>Myzus persicae</i> subsp. <i>dyslycialis</i> F.P. Møller (1955)
<i>Myzus persicae</i> var. <i>portulacella</i> Theobald (1926)

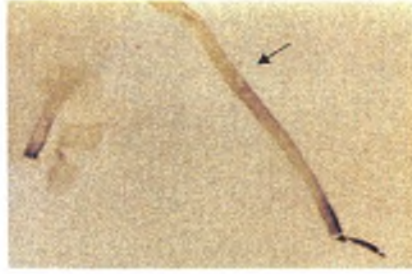
<i>Myzus persicae</i> var. <i>Sanguisorbiella</i> Theobald (1926)
<i>Myzus persicae</i> var. <i>tuberoscellae</i> Theobald (1922)
<i>Aphis persicophila</i> Rondani (1860)
<i>Aphis persola</i> Walker (1848)
<i>Aphis rapae</i> Curtis (1842)
<i>Aphis redundans</i> Walker (1849)
<i>Myzodes tabaci</i> Mordvilko (1914)
<i>Rhopalosiphum trilineatum</i> Guercio (1920)
<i>Rhopalosiphum tulipae</i> Thomas (1879)
<i>Aphis vastator</i> Smee (1846)
<i>Aphis vulgaris</i> Kyber (1815)

(Georges & Marc Remaudiere 1997)

Περιγραφή: Το άπτερο ενήλικο παρθενογενετικό θηλυκό (Εικ.4Α) του *M. persicae* έχει σώμα σχετικά λεπτό με μικρό ως μέτριο μέγεθος. Το μέγεθος στα άπτερα και περωτά θηλυκά κυμαίνεται από 1,2 έως 2,3 mm. Το άπτερο έχει ομοιόμορφο χρωματισμό με διάφορες αποχρώσεις του πράσινου και του κόκκινου (πράσινο, ανοικτό κιτρινοπράσινο, πρασινοκίτρινο, κίτρινο, κόκκινο ή ρόδινο).

Τα περωτά θηλυκά (Εικ.4Β) είναι πράσινου χρώματος και φέρουν μια μαύρη περιοχή επί του νωτιαίου μέρους της κοιλιάς. Στα θηλυτόκα των πράσινων κλώνων, τα ανήλικα στάδια έχουν πράσινη απόχρωση, που συνήθως προοδευτικά γίνεται ρόδινη. Στους κόκκινους ή ρόδινους κλώνους το χρώμα παραμένει το ίδιο. Τα θηλυτόκα είναι τα άτομα που μεταναστεύουν στον πρωτεύοντα ξενιστή όπου εναποθέτουν τα σεξουαλικά θηλυκά.

Τα ενήλικα ωοτόκα θηλυκά (Εικ.4Δ) αποτελούν τα σεξουαλικά θηλυκά και είναι αυτά που θα συζευχθούν με τα αρσενικά και θα εναποθέσουν το χειμερινό ωό. Είναι κυρίως άπτερα και μορφολογικά διακρίνονται από τα άπτερα θηλυκά από την εξογκωμένη κνήμη των πίσω ποδιών, η οποία φέρει πλάκες από ρινάρια που εκκρίνουν τη φερομόνη φύλου για την προσέλκυση των αρσενικών. Επίσης οι κεραίες, τα πόδια και η ουρίτσα είναι συχνά κοντότερα. Έχουν συνήθως πορφυρό κόκκινο χρώμα (πιο σκούρα απόχρωση στους κόκκινους κλώνους) και διακρίνεται ένα σκούρο τμήμα στη ραχιαία περιοχή της κοιλιάς.

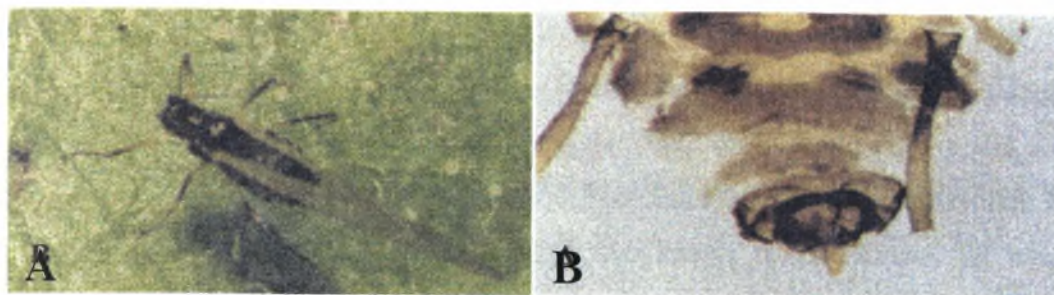


Εικόνα 3. Μόνιμο παρασκεύασμα του τελευταίου ποδιού του φωτόκου θηλυκού του *Myzus persicae*, όπου διακρίνονται στην κνήμη οι χαρακτηριστικές πλάκες από ρινάρια.



Εικόνα 4. Φωτογραφία άπτερου ενήλικου παρθενογενετικού θηλυκού (Α), πτερωτού θηλυτόκου (gynopara) (Β), μόνιμο παρασκεύασμα των γεννητικών οπλισμών του θηλυτόκου (Γ) (Margaritoropoulos 2001) και ενήλικου φωτόκου θηλυκού (ονίpara) (Δ) του *M persicae*.

Τα αρσενικά (Εικ.5) των ετερόοικων *Aphididae* είναι πτερωτά, αφού πρέπει να μεταναστεύσουν από το δευτερεύοντα στον πρωτεύοντα ξενιστή. Τα αρσενικά των μονόοικων αφίδων μπορεί να είναι και πτερωτά αλλά έχουν εξελιχθεί σε άπτερα, διότι δεν υπάρχει η ανάγκη της μετανάστευσης. Τα αρσενικά διακρίνονται από τον σκληρωτισμένο γενετικό οπλισμό. Στα *Aphididae* διακρίνονται επίσης από το σώμα, κυρίως στην περιοχή της κοιλιάς, το οποίο είναι μικρότερο και λεπτότερο και πιο έντονα σκληρωτισμένο ή διαφορετικού προτύπου (Εικόνα 3Δ). Οι κεραίες έχουν περισσότερα ρινάρια και η διάταξή τους στα τμήματα του μαστιγίου μπορεί να είναι διαφορετική. Η ουρίτσα είναι μικρότερη σε μέγεθος.



Εικόνα 5. Φωτογραφία αρσενικού (Α) και μόνιμο παρασκεύασμα των γεννητικών οπλισμών αρσενικού (Β) του *M. persicae* (Margaritopoulos 2001).

Ξενιστές: Είναι εξαιρετικά πολυφάγο είδος και προσβάλλει περισσότερα από 400 είδη φυτών, σε όλες τις ηπείρους. Από τα καλλιεργούμενα προσβάλλει είδη των οικογενειών Rosaceae, Solanaceae, Malvaceae, Compositae, Chenopodiaceae, Umbelliferae, Papilionaceae, Cruciferae. Μερικές από τις καλλιέργειες που προσβάλλει είναι: καπνός, πατάτα, τομάτα, μαρούλι, καρότο, κουκιά, τεύτλα, σπανάκι, λάχανο κ.α. Τα χειμερινά ωά γεννιούνται κυρίως στη ροδακινιά *Prunus persica* L. και μερικές φορές σε άλλα πυρηνόκαρπα (*P. nigra*, *P. tanella*, *P. serotina* και υβρίδια ροδακινιάς και αμυγδαλιάς).

Γεωγραφική εξάπλωση: Πιθανώς προέρχεται από την Ασία, όπως και ο πρωτεύων ξενιστής του η ροδακινιά. Σήμερα έχει εξαπλωθεί σε όλες τις ηπείρους.

Βιολογία: Το είδος είναι ανθεκτικό στο κρύο και μπορεί να αναπτύσσεται σε θερμοκρασίες μεταξύ 5°C και 30°C. Στους 25°C τα θηλυκά ζουν κατά μέσο όρο 25 ημέρες και γεννούν 60 νύμφες (Rivnay 1962).

Έχει περισσότερες από πέντε γενεές το έτος. Σε περιοχές με σχετικά ψυχρό χειμώνα το είδος διαχειμάζει ως χειμερινό ωό στο φλοιό των κύριων ξενιστών (ροδακινιάς ή άλλων πυρηνόκάρπων). Τα χειμερινά ωά, συνήθως 4-6 ανά θηλυκό, βρίσκονται στους οφθαλμούς ή σε εσοχές αδρών μερών του φλοιού. Στο τέλος του χειμώνα με αρχές ανοίξεως τα ωά εκκολάπτονται και δίνουν άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, τα θεμελιωτικά. Ακολουθεί μικρός αριθμός παρθενογενετικών γενεών στη ροδακινιά και έπειτα πτερωτά άτομα μεταναστεύουν σε ποώδη φυτά (δευτερεύοντες ξενιστές), όπου η μία παρθενογενετική γενιά διαδέχεται την άλλη. Το φθινόπωρο παράγονται στα ποώδη φυτά πτερωτά θηλυτόκα και αρσενικά τα οποία μεταναστεύουν στον πρωτεύοντα ξενιστή. Εκεί τα θηλυτόκα γεννούν τα ωοτόκα, τα οποία εναποθέτουν τα χειμερινά ωά, μετά από σύζευξη με τα αρσενικά. Σε περιοχές με σχετικά ζεστό χειμώνα, πληθυσμοί του εντόμου αναπαράγονται παρθενογενετικά

όλες τις εποχές του έτους. Το φθινόπωρο οι ανδροκυκλικοί κλώνοι παράγουν παρθενογενετικές μορφές, που θα διαχειμάσουν σε αυτοφυή φυτά ή χειμερινές καλλιέργειες και αρσενικά που συμμετέχουν στη σεξουαλική φάση του είδους (Müller 1954, 1958, Waldhauer 1953, 1957, van Emden *et al.* 1969, Blackman 1971, 1974). Οι ενδιάμεσοι κλώνοι γεννούν την ίδια εποχή πολλά άπτερα και πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά και λίγα αρσενικά και «ενδιάμεσα» πτερωτά. Τα «ενδιάμεσα» πτερωτά παράγουν κυρίως παρθενογενετικές μορφές και αριθμό ωοτόκων θηλυκών (Blackman 1971, 1972).

Στην Ελλάδα το είδος παρουσιάζει και τις τέσσερις κατηγορίες βιολογικού κύκλου που έχουν περιγραφεί. Βρέθηκε μεγάλη γεωγραφική παραλλακτικότητα που σχετίζεται με την αφθονία του πρωτεύοντος ξενιστή, τη ροδακινιά. Στις περιοχές της Μακεδονίας (Αριδέα, Νάουσα, Αλεξάνδρια, Μελίκη, Πτολεμαΐδα, Νέα Έφεσσος και Άγιος Ιωάννης), όπου καλλιεργείται εκτεταμένα η ροδακινιά, το ποσοστό των ολοκυκλικών γενοτύπων κυμάνθηκε κυρίως πάνω από το 50% και σε ορισμένες περιόδους έφτασε το 100%. Αντίθετα, στις άλλες περιοχές κυμάνθηκε από 0% έως 31%. Το φθινόπωρο το ποσοστό των ολοκυκλικών κλώνων μειώθηκε καθώς αρχίζει η μετανάστευση των θηλυτόκων προς τη ροδακινιά. Οι ανδροκυκλικοί κλώνοι βρέθηκαν σε σχετικά υψηλό ποσοστό (57% των εξεταζόμενων ανολοκυκλικών κλώνων) και αποτελούν ένα σημαντικό παράγοντα δημιουργίας νέων γενοτύπων. Αντίθετα, οι ενδιάμεσοι κλώνοι βρέθηκαν σε πολύ μικρό ποσοστό (3,6% του συνόλου των εξεταζόμενων κλώνων ή 6,9% των μη ολοκυκλικών κλώνων) (Margaritoroulos *et al.* 2002).

Εδώ και αρκετά χρόνια πληθυσμοί που τρέφονται σε καπνό έχουν διαχωριστεί από πληθυσμούς σε άλλους δευτερεύοντες ξενιστές (de Jong 1929, Brain 1942, Muller 1958, Takada 1986). Η φυλή του *M. persicae* στον καπνό είναι ένα κοσμοπολίτικο είδος και σημαντικός εχθρός του καπνού, *Nicotiana tabacum* L. (Solanaceae), προκαλώντας άμεσες και έμμεσες ζημιές (Blackman 1987) στις περισσότερες περιοχές του κόσμου όπου καλλιεργείται. Η οικονομική σημασία που έχει ως εχθρός και η ανάπτυξη ανθεκτικότητας σε εντομοκτόνα (Kozioł και Semtner 1984, Harlow *et al.* 1991) καθιστούν αναγκαία την ανάπτυξη οικολογικά συμβατών στρατηγικών που μειώνουν τη χρήση χημικών για τη αντιμετώπιση και διαχείριση του, π.χ. ανθεκτικές ποικιλίες καπνού. Γι' αυτό τις τελευταίες δεκαετίες έχουν γίνει αρκετές μελέτες σχετικά με την προσαρμογή του *M. persicae* σε διαφορετικές

ποικιλίες καπνού (Goundoudaki *et al.* 2003, Sedlacek και Townsend 1990, Lampert και Dennis 1987).

Θεωρείται πως η ανάπτυξη των αφίδων αλλά και άλλων εντόμων σε διάφορες ποικιλίες φυτών επηρεάζεται από παράγοντες όπως θρεπτική αξία, χημική σύνθεση, βιοχημικές αλλαγές, μορφολογικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά των ξενιστών. Η υψηλή πυκνότητα των αδενικών και μη αδενικών τριχωμάτων στα φύλλα του καπνού προσδίδουν ανθεκτικότητα και ανοχή στις προσβολές από τις αφίδες (Greer και Nielsen 1988, Severson *et al.* 1992). Επίσης έχει αναφερθεί πως οι αδενικές τρίχες στα φύλλα του καπνού παράγουν αλκαλοειδείς ουσίες (Thurston *et al.* 1966, Thurston 1970), διτερπένια (diterpens) και εστέρες σακχάρων (sugar esters) (Severson *et al.* 1985, 1992) που επιδρούν στην ανάπτυξη των αφίδων.

Σύμφωνα με τους Goundoudaki *et al.* (2003) βρέθηκε πως: 1) η πυκνότητα του τριχώματος στα φύλλα δύο ειδών εμπορικών ποικιλιών του καπνού (Oriental και Virginia) συνδέεται θετικά με το χρόνο ανάπτυξης και τη θνησιμότητα στο στάδιο της νύμφης και αρνητικά με τον ενδογενή ρυθμό αύξησης του πληθυσμού, 2) τα μειωμένα επίπεδα σακχάρων έδειξαν αρνητική συσχέτιση με το χρόνο ανάπτυξης και τη θνησιμότητα των νυμφών και θετική με τον ενδογενή ρυθμό αύξησης (είναι γνωστό πως τα σάκχαρα έχουν φαγοδιεγερτική δράση και υψηλά επίπεδα αυξάνουν το ποσοστό διατροφής οδηγώντας σε καλύτερη ανάπτυξη των αφίδων).

Ο Takada (1986) ανέφερε πως οι διαφορετικού χρώματος μορφές που παρατηρούνται στην Ιαπωνία συνδέονται με συγκεκριμένα φυτικά είδη ή οικογένειες ξενιστών. Στην Ελλάδα, πληθυσμοί του *M. persicae* στον καπνό αποτελούνται από μορφές διαφόρων χρωμάτων και σε αυτές τις μορφές έχει παρατηρηθεί γεωγραφική παραλλακτικότητα. Η κόκκινη μορφή επικρατεί στην Κεντρική (Τσαριτσάνη, Ανάβρα, Μητρόπολη, Καρδίτσα), Βόρεια (Θράκη) και Βορειοανατολική Ελλάδα (Δράμα, Κιλκίς) όπου η ροδακινιά, *Prunus persica* L. (Rosaceae), δεν είναι κοινή, αν και σε περιοχές της Βόρειας Ελλάδας, όπου καλλιεργούνται κυρίως ροδακινιές βρέθηκε σε μεγαλύτερα ποσοστά σε καλλιέργειες καπνού η πράσινη μορφή (Margaritopoulos *et al.* 2002).

Ζημιές: Προσβάλλει κατά προτίμηση τις κορυφές τρυφερών βλαστών και τρυφερά φύλλα, που συστρέφονται από την προσβολή. Επίσης τα μελιτώδη απεκκρίματα ρυπαίνουν το φύλλωμα και τους καρπούς. Εκτός από την αξιόλογη άμεση ζημιά που προκαλεί στα φυτά, θεωρείται ο πιο σοβαρός φορέας ιών, αφού μπορεί να μεταδώσει αποτελεσματικά περισσότερους από 100 ιούς φυτών (Kennedy *et al.* 1962). Μερικοί

από τους έμμονους ιούς που μεταδίδει είναι ο ιός του ήπιου κιτρινίσματος των τεύτλων (BMV), της παραμόρφωσης των νεύρων του καπνού (TVN), του καρουλιάσματος των φύλλων του μπιζελιού (PLR) και του καρουλιάσματος των φύλλων της πατάτας (PLRV) (Blackman & Eastop 1984). Επίσης το είδος μεταδίδει αποτελεσματικά και πολλούς μη έμμονους ιούς. Μερικοί από τους οποίους είναι: ο ιός του κίτρινου μωσαϊκού της κοινόχολοκυθιάς (ZYMV), ο ιός του μωσαϊκού της αγγουριάς (CMV), ο ιός της κίτρινης στιγματώσεως της κολοκυθιάς (ZYMV), ο ιός του Y της πατάτας (PVY), ο ιός του A της πατάτας (PVA), ο ιός του μωσαϊκού της μηδικής (AMV) (Brunt *et al.* 1996).

Β'. ΕΙΔΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

ΕΙΔΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Το 1987 ο Blackman ανέφερε ότι πληθυσμοί του συμπλόκου *M. persicae*, που τρέφονται στο καπνό, διαφέρουν μορφολογικά από πληθυσμούς που τρέφονται σε άλλους δευτερεύοντες ξενιστές και αποτελούν ξεχωριστό είδος, το *M. nicotianae* Blackman, γενετικά απομονωμένο από το *M. persicae* από το οποίο προήλθε. Η γενετική ανάλυση με την μέθοδο της RAPD-PCR κλώνων, που συλλέχθηκαν από καπνό και άλλους ξενιστές, έδειξε ότι τα *M. persicae* και *M. nicotianae* δεν αποτελούν διαφορετικά είδη, αλλά οι αφίδες του καπνού αποτελούν ξεχωριστή φυλή προσαρμοσμένη στο συγκεκριμένο φυτό-ξενιστή (Margaritoroulos *et al* 1998). Το παραπάνω υποστηρίζει επίσης η μελέτη ανάλυσης της μορφολογικής παραλλακτικότητας πληθυσμών της Ελλάδας, που σχετίζεται με τον ξενιστή πάνω στον οποίο συλλέχθηκαν οι αφίδες (Margaritoroulos *et al.* 2000).

Κλώνοι δημιουργήθηκαν από αφίδες που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές και περιοχές της Ελλάδας, τόσο Βόρεια, όπου μεγάλο μέρος του πληθυσμού αναπαράγεται σεξουαλικά το φθινόπωρο στη ροδακινιά (*P. persica* L.) σε περιοχές όπου καλλιεργείται, όσο και Νότια, όπου το είδος αναπαράγεται όλο το έτος σχεδόν παρθενογενετικά και όπου η ροδακινιά δεν καλλιεργείται. Μετά από πειράματα που έγιναν βρέθηκε μορφολογική παραλλακτικότητα που συνδέεται με τον ξενιστή, από όπου συλλέχθηκαν οι κλώνοι. Διαχωρίστηκαν οι κλώνοι που αποικίζουν τον καπνό από αυτούς που συλλέχθηκαν από άλλους δευτερεύοντες ξενιστές. Σε περιοχές όπου καλλιεργείται ο καπνός, στους ανοιξιάτικους πληθυσμούς στη ροδακινιά κυριαρχεί η μορφή του καπνού και μερικές φορές βρίσκεται και σε άλλους εκτός του καπνού δευτερεύοντες ξενιστές. Οι πληθυσμοί του καπνού, που συλλέχθηκαν σε περσοσώτερο νότιες περιοχές (Αμφίκλεια, Ναύπλιο) έδειξαν σχετικά μεγάλη μορφολογική διαφοροποίηση από αυτούς που συλλέχθηκαν από βορειότερες (Θράκη) και δυτικότερες περιοχές (Αγρίνιο, Φιλιπιάδα). Ανεξάρτητα από τους προηγούμενους παράγοντες, η μορφή που αποικίζει τον καπνό διαχωρίστηκε σε όλες τις περιπτώσεις, δείχνοντας ότι οι μορφολογικές διαφορές πρέπει να οφείλονται σε διαφορετικό γενότυπο (Margaritoroulos *et al.* 2002). Η διατήρηση της ακεραιότητας

του γενώματος της προσαρμοσμένης φυλής στον καπνό, σε περιοχές όπου παρατηρείται σεξουαλική αναπαραγωγή, υποδεικνύει τον πιθανό προζυγωτικό μηχανισμό αναπαραγωγικής απομόνωσης από το *M. persicae* s. str.

Η αναπαραγωγική απομόνωση μεταξύ συγγενών ειδών μειώνει την παραγωγή των λιγότερο βιώσιμων υβριδίων, και καταλήγει στην ειδογένεση, όπως υποστηρίχθηκε από τον Dobzhansky (1970). Ωστόσο ο μηχανισμός της αναπαραγωγικής απομόνωσης υποδεικνύει πως η αναγνώριση του αντίθετου φύλου για σύζευξη συμβάλει περισσότερο στην παρεμπόδιση του ζευγαρώματος μεταξύ των ειδών παρά στην προώθησή του σε άτομα του ίδιου είδους (Paterson 1985). Άξιο απορίας είναι γιατί δύο αλλοπατρικοί αποκλίνοντες πληθυσμοί με το μειονέκτημα του υβριδισμού πρέπει να διαφέρουν στην αναγνώριση σύζευξης, όταν ένας τέτοιος μηχανισμός αποτελεί μόνο πλεονέκτημα στη στενή ζώνη της δευτερεύουσας επικάλυψης, όπου μπορεί να παρατηρηθεί επιλογή ενάντια στα υβρίδια (Paterson 1985). Τα περισσότερα παραδείγματα του μηχανισμού αναπαραγωγικής απομόνωσης περιγράφονται σε τέτοιου είδους ζώνες, αποκαλούμενες ζώνες έντασης (Butlin 1987, 1989). Η σεξουαλική αναπαραγωγή (ανασυνδυασμός γονιδίων) μπορεί να εξασθενήσει τη σύνδεση μεταξύ επιλογής σύζευξης και γονιδίων υπεύθυνων για τη μειωμένη ευρωστία των υβριδίων. Παρόλα αυτά, μηχανισμοί όπως ανισοροπία σύνδεσης (linkage disequilibrium) και πλειτροπισμός (pleiotropic effects) οι οποίοι έχουν επίσης αποδειχθεί στην συμπατρική ειδογένεση υπό την επίδραση της ροής των γονιδίων κάνουν εφικτή την ύπαρξη του μηχανισμού ενίσχυσης (reinforcement) αναπαραγωγικής απομόνωσης.

Το 1987 ο Butlin διαχώρησε τις έννοιες αναπαραγωγική απομόνωση και εκτόπισμα αναπαραγωγικών γνωρισμάτων. Με τον όρο αναπαραγωγική απομόνωση αναφέρθηκε στη δράση της επιλογής για μείωση της ροής των γονιδίων μεταξύ πληθυσμών που μπορούν να παράγουν υβρίδια μέσω της ενίσχυσης των μη τυχαίων συζεύξεων. Κατά συνέπεια, η αναπαραγωγική απομόνωση αποτελεί μέρος της διαδικασίας της ειδογένεσης και παρατηρείται στα συμπατρικά είδη. Το εκτόπισμα των αναπαραγωγικών γνωρισμάτων συμβαίνει σε είδη που έχουν αποκλείσει αλλοπατρικά και όταν έρχονται σε επαφή διατηρούν την ικανότητα σύζευξης χωρίς ωστόσο να παράγουν υβρίδια. Έπειτα οι διαφοροποιήσεις των μηχανισμών αναγνώριση του αντίθετου φύλου για σύζευξη ενισχύονται περαιτέρω μέσω της φυσικής επιλογής.

Τα ανωτέρω οδηγούν στο συμπέρασμα πως ο προζυγωτικός μηχανισμός αναπαραγωγικής απομόνωσης λαμβάνει χώρα κατά τη συμπατρική ειδογένεση και παρουσιάζει ιδιαίτερο ενδιαφέρον στα φυτοφάγα έντομα (Menken 1981, Tauber & Tauber 1989, Feder *et al.* 1994, Carroll *et al.* 1998, Groman & Pellmyr 2000). Τα πολυάριθμα υποείδη, βιότυποι φυτοφάγων εντόμων που υπάρχουν ή οι διάφορες φυλές ξενιστών με παρόμοια γεωγραφική κατανομή αλλά διαφορετικής ταξινομικής προέλευσης (Morper & Strauss 1997) έχουν τη δυνατότητα αναπαραγωγικής απομόνωσης όχι λόγω γεωγραφικής απομόνωσης αλλά μέσω της εξειδίκευσης ξενιστή, των διαφορών στη συμπεριφορά σύζευξης και της μειωμένης απόδοσης των ενδιάμεσων γενοτύπων (low fitness of intermediate phenotypes) (Bush 1975, Rice 1987, Diehl and Bush 1994, Johnson *et al.* 1996). Μεταξύ των φυτοφάγων εντόμων οι αφίδες εμφανίζουν έντονη προδιάθεση στη συμπατρική δημιουργία ειδών (Dixon 1998).

Οι μηχανισμοί αναγνώριση σύζευξης στα έντομα ευνοούν την επαφή μεταξύ αρσενικών και θηλυκών ατόμων και κατά συνέπεια τη μεταγενέστερη γονιμοποίηση. Η συγκεκριμένη διαδικασία προϋποθέτει αρκετά ερεθίσματα μεταξύ των έμφυλων ατόμων, όπως φερομονική προσέλκυση, αντίδραση / συμπεριφορά κατά τη διάρκεια της σύζευξης και άλλα οπτικά ή ακουστικά 'σήματα' (Paterson 1985). Διαφορές στην ιδιαιτερότητα και στον ημερήσιο ρυθμό έκλυσης φερομόνης έχουν επισημανθεί σε συμπατρικούς πληθυσμούς συγγενών ειδών των οποίων οι έμφυλοι απόγονοι καταλαμβάνουν τον ίδιο φυσικό χώρο: π.χ. σε είδη *Drosophila melanogaster*, σε συγγενή είδη εντόμων καρποφόρων δέντρων *Dacus tryoni* και *D. neihumeralis* (Thornhill & Alcock 1983) και στις αφίδες (Pettersson 1971, Guldmond & Dixon 1994). Στις ετερόοικες αφίδες, υπάρχουν συγγενικά είδη που μοιράζονται τον ίδιο πρωτεύοντα ξενιστή στον οποίο αναπαράγονται κατά φύλο (σεξουαλικά), αλλά έχουν διαφορετικό δευτερεύοντα ξενιστή, στον οποίο αναπαράγονται παρθενογενετικά (Muller 1985, Dixon 1987). Σε αυτή την περίπτωση μπορεί να παρατηρηθεί ο μηχανισμός αναπαραγωγικής απομόνωσης και η φυσική επιλογή θα ευνοήσει τη διαφοροποίηση στην διαδικασία αναγνώρισης σύζευξης. Οι προϋποθέσεις είναι οι εξής: 1) αρχικά αλλοπατρική απόκλιση των πληθυσμών (allopatric divergence) και στη συνέχεια συμπατρική (sympatric divergence), 2) εξολοκλήρου συμπατρική απόκλιση των πληθυσμών και 3) μειωμένη ικανότητα των υβριδίων, η οποία έχει αναφερθεί στις αφίδες (Muller 1982, 1985, Thieme 1988, Guldmond 1990).

Οι φερομόνες φύλου συγκεκριμένων ειδών πιθανόν συμβάλλουν στο μηχανισμό αναπαραγωγικής απομόνωσης σε συγγενή συμπατρικά είδη εντόμων (Lofsted & Van Der Pers 1985, McLellan et al. 1991). Ωστόσο, από τις μέχρι σήμερα μελέτες, η φερομόνη φύλου στις αφίδες αποτελείται από δύο ίδια μονοτερπενοειδή, τη νεπεταλακτόλη (4aS, 7S, 7aR) και την νεπεταλακτόνη (4aS, 7S, 7aR, διαφοροποιούμενη στην αναλογία του μείγματος (Dawson et al., 1990; Pickett et al., 1997). Τα αρσενικά προσελκύονται από τη φερομόνη φύλου και αποκρίνονται σε μία συγκεκριμένη αναλογία του μείγματος (Hardie et al. 1990, S. H. Goldansaz & J. N. McNeil, αδημοσίευτα στοιχεία). Η σημασία της φερομόνης φύλου στην επιλογή για σύζευξη ποικίλει μεταξύ των ταξινομικών κατηγοριών των αφίδων. Π. χ. αρσενικά άτομα της *S. avenae* αποκρίνονται τόσο στην έκλυση φερομόνης φύλου από ωτόκα του ίδιου είδους όσο και του *S. fragariae* (Lilley & Hardie 1996). Ωστόσο ο μηχανισμός αναπαραγωγικής απομόνωσης μεταξύ συγγενών ειδών *Cryptomyzus galeopsidis* και *Cryptomyzus maudamanti* προωθείται από τις διαφορές στην ώρα έκλυσης φερομόνης (Guldmond & Dixon 1994). Οι Thieme & Dixon το 1996 έδειξαν πως τα αρσενικά από τα *A. f. fabae* και *A. f. solanella* προσελκύονται από τα αντίστοιχα ωτόκα τα οποία παρουσίασαν διαφορές ως προς την ώρα έκλυσης σεξουαλικής φερομόνης. Από την άλλη, οι Raymond, Searle & Douglas (2001) έδειξαν πως τα αρσενικά των *A. f. fabae* και *A. f. mordwilkoii* ελκύονται από τα ωτόκα και των δύο υποειδών, και μόνο στο πείραμα επιλογής (choice test) παρουσιάζουν μεγαλύτερη προτίμηση στα αντίστοιχα ωτόκα τους.

Στην παρούσα διατριβή μελετάται η επίδραση του χρόνου έκλυσης φερομόνης φύλου στην ενίσχυση ενδεχόμενου προζυγωτικού μηχανισμού αναπαραγωγικής απομόνωσης στο είδος *M. persicae* s. str. και στο υποείδος *M. persicae nicotianae*. Τα δύο τάξα διαφέρουν στο δευτερεύοντα ξενιστή αλλά το φθινόπωρο αποικίζουν στον ίδιο πρωτεύοντα ξενιστή, τη ροδακινιά. Παρουσιάζονται, αναλύονται και ερμηνεύονται τα αποτελέσματα: 1) συμπεριφορά έκλυσης φερομόνης ανάλογα με την ημέρα ενηλικίωσης των ωτόκων 2) του ημερήσιου ρυθμού εκδήλωσης έκλυσης φερομόνης και 3) της ημερήσιας δραστηριότητας των αρσενικών πτερωτών.

2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

A. Πειραματικό υλικό

Το πείραμα διεξήχθη στο Εργαστήριο Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας. Για την πραγματοποίησή του χρησιμοποιήθηκαν 4 ολοκυκλικοί κλώνοι του *Myzus persicae* (δύο παρθενογενετικές σειρές από κάθε τάξο), που συλλέχθηκαν από δύο διαφορετικές περιοχές της Ελλάδας. Οι δύο από αυτούς συλλέχθηκαν από οπωρώνες ροδακινιάς στα Λεχώνια Μαγνησίας, όπου επικρατεί το *M. persicae s. str.*, και οι άλλοι δύο από καλλιέργειες καπνού στην Μελίκη Ημαθίας, όπου επικρατεί το υποείδος *M. persicae nicotianae*, κατά τα μέσα με τέλη της άνοιξης του 2003 (Margaritopoulos *et al.* 2003, Blackman *et al.* 2001) καθώς και ένας Ιταλικός κλώνος για σύγκριση μηχανισμών. Ως κλώνος ορίζεται το σύνολο των απογόνων που προέρχεται από ένα άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό.

Περισσότερα στοιχεία για τους εξεταζόμενους κλώνους φαίνονται στον Πίν. 3.

Πίνακας 3. Στοιχεία των εξεταζόμενων κλώνων του *M. persicae*.

Κλώνοι	Περιοχή Συλλογής	Γ.Πλάτος Περιοχής	Φυτό - Ξενιστής
1. <i>M. persicae s.str.</i>	Λεχώνια Μαγνησίας	39 ⁰ 22'	Ροδακινιά
2. <i>M.persicae nicotianae</i>	Μελίκη Ημαθίας	40 ⁰ 30'	Καπνός
3. <i>M.persicae</i>	Italy 2004	-	Άγνωστο

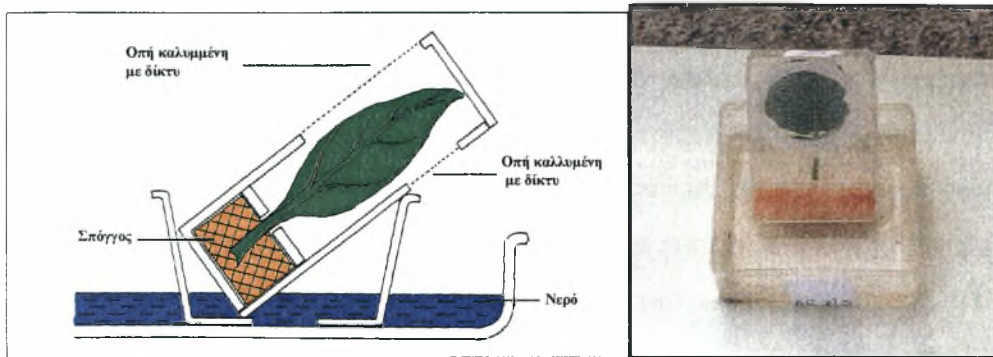
B. Μέθοδος δειγματοληψίας

Οι δειγματοληψίες έγιναν σε οπωρώνες ροδακινιάς και σε αγρούς καπνοκαλλιέργειας. Κάθε δείγμα αποτελούταν από 2-3 φύλλα και συλλέχθηκε από ένα δέντρο ή φυτό καπνού. Στους οπωρώνες ροδακινιάς τα δείγματα συλλέχθηκαν

κάθε 2-3 γραμμές και κάθε 2-3 δέντρα επί της γραμμής. Τα δείγματα από τον καπνό συλλέχθηκαν κάθε 3-4 φυτά ανά γραμμή σε αποστάσεις 3-4 γραμμών. Το συλλεχθέν δείγμα τοποθετούταν σε ειδικό αεροστεγές σακουλάκι δειγματοληψίας διογκωμένο με αέρα μαζί με απορροφητικό χαρτί για την απορρόφηση του ύδατος συμπύκνωσης. Η μεταφορά τους στο εργαστήριο γινόταν σε σχετικά χαμηλή θερμοκρασία με φορητά ψυγεία μικρού μεγέθους που περιείχαν παγοκύστες για την καλύτερη διατήρηση των δειγμάτων. Στο εργαστήριο δημιουργήθηκαν οι 4 κλωνικές αποικίες με την τοποθέτηση ενός άπτερου παρθενογενετικού θηλυκού από κάθε δείγμα σε ειδικό κουτί εκτροφής αφίδων τύπου Blackman (1971).

Γ. Διατήρηση κλώνων και έλεγχος βιολογικού κύκλου

Οι πειραματικοί κλώνοι πριν την έναρξη της μελέτης διατηρήθηκαν σε συνθήκες μεγάλης ημέρας LD σε βιοκλιματικό θάλαμο με φωτοπερίοδο L16:D8 (ώρες φωτός:ώρες σκότους, L=light – D=dark), θερμοκρασία 17°C και σχετική υγρασία 55 ± 5 %. Τόσο για τη διατήρηση των κλώνων όσο και για τις ανάγκες του πειράματος χρησιμοποιήθηκαν ειδικά κουτιά εκτροφής αφίδων (Blackman 1971) διαστάσεων 7,7 cm x 4,5 cm x 2 cm, στη βάση των οποίων υπήρχε τεμάχιο από σφουγγάρι. Σε αυτό τοποθετήθηκε φύλλο πατάτας *Solanum tuberosum* (Solanaceae) ποικιλίας Sprunta πάνω στο οποίο τρέφονταν οι αφίδες. Τα κουτιά εκτροφής ήταν τοποθετημένα σε δίσκο με μικρή ποσότητα νερού για τη διαβροχή του σπόγγου και σε μικρή κλίση έτσι ώστε το φύλλο να βρίσκεται σε φυσική θέση (Εικ.6). Το νερό συγχρόνως λειτουργεί ως φραγμός για την απομόνωση των κουτιών και την αποφυγή τυχόν μόλυνσης από περιπλανώμενες αφίδες. Η αντικατάσταση των φύλλων γινόταν κάθε 3 ημέρες με ταυτόχρονη μεταφορά 15-20 περίπου ατόμων για τη διατήρηση δυναμικής αποικίας. Με αυτό τον τρόπο η θρεπτική κατάσταση των φύλλων διατηρούταν σε υψηλά επίπεδα, χωρίς να δημιουργείται πρόβλημα στη θρέψη και τον πολλαπλασιασμό των αφίδων.



Εικόνα 6. Κουτί εκτροφής αφίδων τύπου Blackman.

Ο προσδιορισμός του βιολογικού κύκλου των πειραματικών κλώνων έγινε με μεταφορά ενήλικων άπτερων παρθενογενετικών θηλυκών (G0 γενιά) από την κλωνική αποικία σε συνθήκες μεγάλης ημέρας σε βιοκλιματικό θάλαμο με συνθήκες μικρής ημέρας SD (L10:D14) στους 17°C και σχετική υγρασία $55 \pm 5 \%$. Οι μητέρες απομακρύνθηκαν μετά από μία ημέρα και κρατήθηκαν περίπου πέντε απόγονοί τους (G1 γενιά). Έπειτα εξετάστηκε η μορφή των 60 πρώτων απογόνων των G1 θηλυκών, από τους οποίους χαρακτηρίστηκε ο βιολογικός κύκλος των κλώνων (Margaritoroulos *et al.* 2003). Επιλέχθηκαν 4 ολοκυκλικοί κλώνοι για τις ανάγκες του πειράματος.

Δ. Ανάπτυξη φυτών

Η ανάπτυξη των φυτών πατάτας έγινε στο θερμοκήπιο του Εργαστηρίου Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας. Ο λόγος που χρησιμοποιήθηκε πατάτα για τη διατήρηση των αποικιών και για το πείραμα είναι ότι αποτελεί πολύ καλό ξενιστή του *M.persicae* και ότι το συγκεκριμένο φυτό αναπτύσσεται εύκολα σε συνθήκες θερμοκηπίου, δίνοντας μεγάλη παραγωγή σε φύλλα με υψηλή αντοχή για τις συνθήκες του πειράματος.

Οι προμηθευμένοι κόνδυλοι πατάτας, από την τοπική αγορά της περιοχής του Βόλου, διατηρούνταν σε κατάλληλες συνθήκες θερμοκρασίας και υγρασίας σε ειδικό θάλαμο ψυγείου απαλλαγμένοι από εντομολογικές προσβολές και ασθένειες. Μία φορά την εβδομάδα χρησιμοποιούταν η απαραίτητη ποσότητα κονδύλων για φύτευση ώστε να καλύπτονται πλήρως οι ανάγκες της έρευνας. Η φύτευση γινόταν σε καθαρές γλάστρες διαμέτρου 15 cm, οι οποίες τοποθετούνταν με σειρά σε πάγκους ώστε να

εξασφαλίζεται καλός αερισμός και να τηρούνται εύκολα οι καλλιεργητικές φροντίδες (άρδευση, έλεγχος εχθρών, τυχόν λίπανση) των φυτών κατά την ανάπτυξή τους. Μετά από 3-4 εβδομάδες τα φυτά είχαν αναπτύξει κατάλληλο φύλλωμα (υγιές, εύρωστο, με δυνατό μίσχο) το οποίο χρησιμοποιούνταν για την εκτροφή των εντόμων κατά την εξέλιξη του πειράματος. Το υπόστρωμα για την ανάπτυξη των φυτών ήταν τυποποιημένη κομπόστα (Primsubstrat, Γερμανικής προέλευσης, Εισαγωγή: Agrosystem).



Εικόνα 7. Διαφορετικά στάδια ανάπτυξης φυτών πατάτας στις εγκαταστάσεις του θερμοκηπίου.

Κατά την ανάπτυξη των φυτών τηρήθηκαν όλες οι απαραίτητες συνθήκες υγιεινής (κολλητικές παγίδες, πλύσιμο-καθάρισμα πάγκων) στο χώρο του θερμοκηπίου για αποφυγή μόλυνσης των φυτών με ανεπιθύμητους εχθρούς που θα επηρέαζαν αρνητικά τη διεξαγωγή του πειράματος.

Ε. Πειραματική διαδικασία

Τρία ενήλικα παρθενογενετικά άπτερα (G0 γενιά) από κάθε μία ολοκυκλική κλωνική αποικία που διατηρούνταν σε LD (L16:D8) μεταφέρονταν στις πειραματικές συνθήκες SD (L10:D14) μέσα σε κουτιά τύπου Blackman.

Ι) Παραγωγή σεξουαλικών μορφών. Με το πέρας 3 ημερών απομακρύνονταν τα ενήλικα άπτερα από τα κουτιά εκτροφής κρατώντας μόνο τους απογόνους τους (G1 γενιά) οι οποίοι μεταφέρονταν ανά 3 άτομα σε νέα κουτιά εκτροφής σε 3

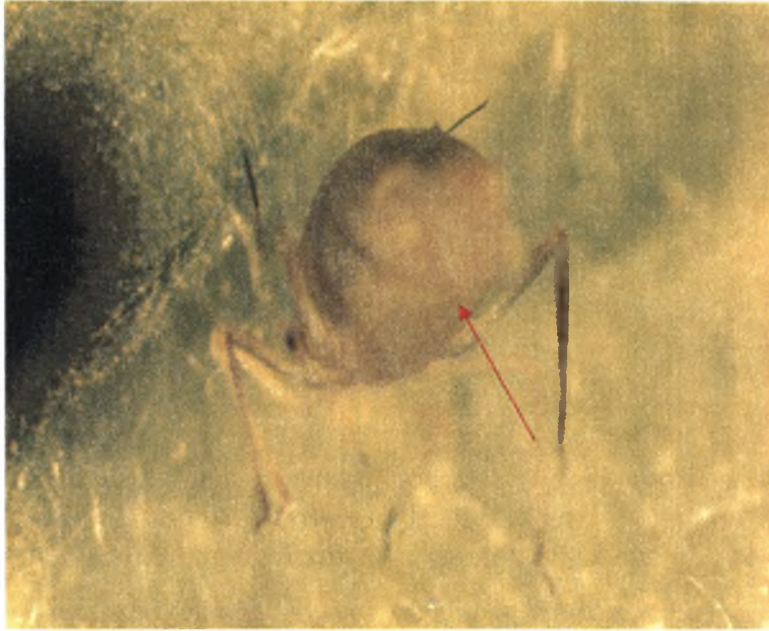
επαναλήψεις για κάθε πειραματικό κλώνο. Κάθε 4 ημέρες τα G1 άπτερα μεταφέρονταν σε καινούρια κουτιά Blackman μέχρι να πεθάνουν. Η μεταφορά των απογόνων της G1 γενιάς κάθε τετραήμερο γινόταν για διάστημα περίπου 25 ημερών. Κατά την ενηλικίωση της G2 γενιάς (10-12 ημέρες περίπου) γινόταν διαχωρισμός των πτερωτών θηλυκών (gynoparae) και αρσενικών πτερωτών σε νέα κουτιά Blackman. Τα ενήλικα πτερωτά θηλυκά μετά από 2-3 ημέρες γεννούσαν ωτόκα (ονίparae).



Εικόνα 8. Παραγωγή σεξουαλικών μορφών σε βιοκλιματικό θάλαμο με ελεγχόμενες συνθήκες SD (L10:D14) στους 17 °C και σχετική υγρασία $55 \pm 5 \%$.

II) Παρατήρηση έκλυσης σεξουαλικής φερομόνης

Η έκλυση φερομόνης φύλου από ενήλικα ωτόκα υποδηλώνεται με την ανύψωση της κοιλιάς και του τρίτου ζεύγους ποδιών. Η φερομόνη απελευθερώνεται από αδένες που υπάρχουν στις κνήμες των πίσω ποδιών.



Εικόνα 9. Ενήλικο ωτόκο του συμπλόκου *M. persicae* κατά τη διάρκεια έκλυσης φερομόνης.

1) Σύμφωνα με την ηλικία των ενηλίκων.

Τα ανήλικα ωτόκα διαχωρίζονταν από τα θηλυτόκα επί καθημερινής βάσης στις 9 πμ. με σκοπό να προσδιοριστεί η ηλικία των ωτόκων που εκλύουν φερομόνη φύλου για πρώτη φορά. Ένα σύνολο ατόμων από το *M.persicae s.str.* και το *M.persicae nicotiana* παρατηρούνταν καθημερινά στο στερεοσκόπιο στις 9 πμ., 13 και 17 μμ. από την 1^η ημέρα ενηλικίωσης τους μέχρι και την 14^η. Οι παρατηρήσεις γίνονταν σε συνθήκες 22 με 24 °C. Κριτήριο έκλυσης φερομόνης αποτελούσε η συμπεριφορά ανύψωσης της κοιλίας και του τρίτου ζεύγους ποδιών.



Εικόνα 10. Παρατήρηση ενήλικου ωοτόκου του συμπλόκου *M. persicae* σε στερεοσκόπιο για έκλυση φερομόνης φύλου.

2) Ημερήσιος ρυθμός έκλυσης.

Έχοντας υπόψη τα αποτελέσματα των παρατηρήσεων έκλυσης φερομόνης ως προς την ημέρα ενηλικίωσης μελετήθηκε ο ημερήσιος ρυθμός έκλυσης σε ενήλικα ωοτόκα 9^{ης} - 11^{ης} ημέρας. Σκοπός της συγκεκριμένης μελέτης ήταν οι τυχόν διαφορές στην ώρα έκλυσης ανάμεσα στους δύο κλώνους.

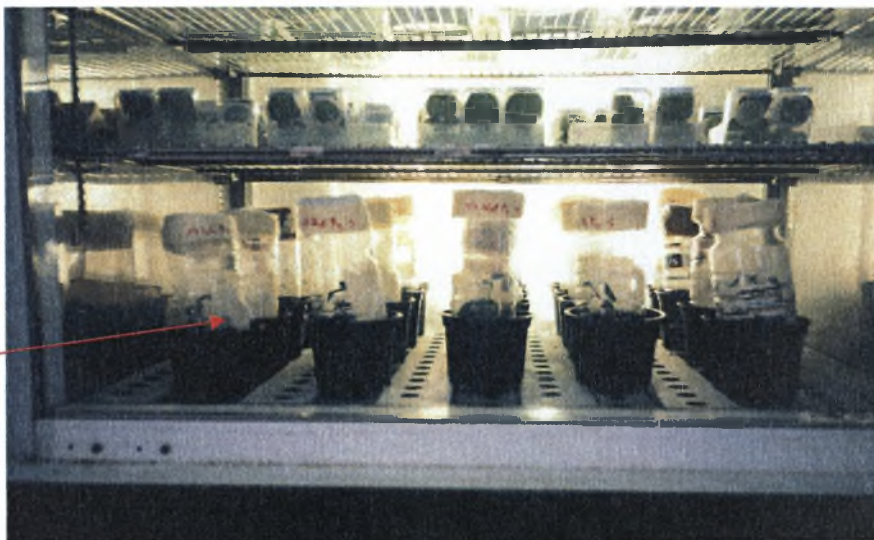
Όπως και στην προαναφερόμενη φάση του πειράματος, τα ανήλικα ωοτόκα διαχωρίζονταν από τα θηλυτόκα και επί καθημερινής βάσης στις 9 πμ. απομονώνονταν τα ενήλικα πρώτης ημέρας. Διατηρούνταν στις πειραματικές συνθήκες SD (L10:D14) μεμονωμένα σε κουτιά εκτροφής μέχρι τη συμπλήρωση της 9^{ης} ημέρας ενηλικίωσης τους οπότε και ξεκινούσαν οι παρατηρήσεις για τον προσδιορισμό του ημερήσιου ρυθμού έκλυσης φερομόνης. Οι παρατηρήσεις ξεκινούσαν με την έναρξη της φωτόφασης στο βιοκλιματικό θάλαμο στις 9 πμ. και κάθε δύο ώρες επαναλαμβάνονταν έως το πέρας της φωτοπεριόδου στις 19 μμ.

Γ) Δραστηριότητα αρσενικών πτερωτών.

Η συμπεριφορά των αρσενικών καταγραφόταν είτε ως ‘αναζήτηση’ (περπάτημα) είτε ως ‘στασιμότητα’.

Κάθε ενήλικο (2^{ης} έως 10^{ης} ημέρας) αρσενικό πτερωτό από τον Ιταλικό κλώνο παρατηρούταν για μία ημέρα από τις 9πμ. μέχρι τις 19 μμ. κάθε δύο ώρες και

καταγράφονταν για το αν ήταν ή όχι δραστήριο. Κατά τη διάρκεια των παρατηρήσεων τα ενήλικα αρσενικά ήταν τοποθετημένα σε ειδικά κλουβιά με μοσχεύματα πατάτας (βλέπε εικόνα 11) σε συνθήκες μικρής ημέρας. Σε κάθε κλουβί τοποθετούταν ένα ενήλικο αρσενικό. Τα κλουβιά αποτελούταν από γλαστράκι στο οποίο είχε φυτευτεί μόσχευμα πατάτας. Για την αποφυγή μόλυνσης του κάθε μοσχεύματος από περιπλανώμενες αφίδες, άλλα έντομα ή παράσιτα, υπήρχε περιμετρικά πλαστικό υλικό στην κορυφή του οποίου είχε τοποθετηθεί τούλι για την εξασφάλιση αερόβιων συνθηκών στο εσωτερικό των κλουβιών. Οι παρατηρήσεις λάμβαναν χώρα σε απουσία θηλυκών ατόμων.



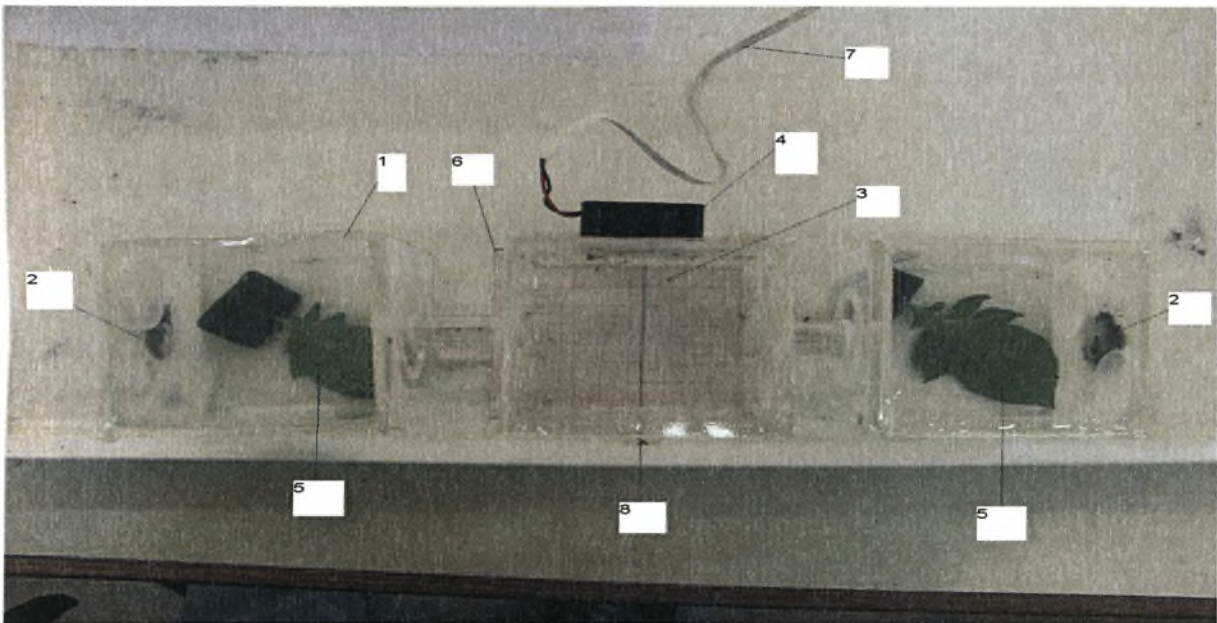
Εικόνα 11. Κλωβοί με μοσχεύματα πατάτας που χρησιμοποιήθηκαν στη μελέτη της δραστηριότητας των αρσενικών πτερωτών του συμπλόκου *M. persicae*.

Δ) Εφαρμογή choise test (τέστ επιλογής ανάμεσα στους κλώνους)

Η δραστηριότητα των αρσενικών των δύο ταξών καταγραφόταν ως αναζήτηση (περπάτημα) είτε ως στασιμότητα, αλλά αυτή τη φορά με την παρουσία θηλυκών ατόμων 9-10-11^{ης} ημέρας. Η όλη πειραματική διαδικασία έλαβε χώρα σε ειδική συσκευή αναζήτησης (πατέντα εργαστηρίου εντομολογίας Παν. Θεσσαλίας βλέπε εικόνα 12) η οποία βασιζόταν σε τρεις τομείς (χώρους) απομονωμένους μεταξύ τους (όχι όμως χημικά ουτός ώστε να επιτρέπετε η κυκλοφορία της φερομόνης). Συγκεκριμένα ο μέσος χώρος ήταν διαχωρισμένος σε ζώνες για μέτρηση της κίνησης και φιλοξενούσε τα αρσενικά άτομα, οι άλλοι δυο χώροι φιλοξενούσαν θηλυκά ίδιου τάξου το ένα και διαφορετικού τάξου το άλλο.

Σαράντα αρσενικά άτομα τοποθετούνταν στην μεσαία ζώνη, σαράντα θυληκά ίδιου τάξου στην αριστερή και σαράντα θυληκά διαφορετικού τάξου στη δεξιά ζώνη. Τα θυληκά άτομα έπρεπε να ήταν 9,10 ή 11^{ης} ημέρας (κατά αυτές τις ημέρες τα ενήλικα θυληκά είναι πιο ενεργά σεξουαλικά. Πτ.διατριβή Ζακάκου Δήμητρα 2005').

Καταμετρήθηκε η δραστηριότητα των αρσενικών με βάση τις ζώνες για κάθε μία ώρα της ημέρας για συνολικά τέσσερις συνδυασμούς (βλέπε εικόνα 13). Οι μετρήσεις έλαβαν χώρα μεταξύ 09:00 και 19:00, συμπεριλήφθησαν και μετρήσεις για κάθε τάξο ξεχωριστά για καλύτερη εξαγωγή συμπερασμάτων control test (μετρήσεις δηλαδή με μόνο θυληκά του ενός τάξου στη μία ζώνη και αρσενικά προς μέτρηση στη μεσαία).

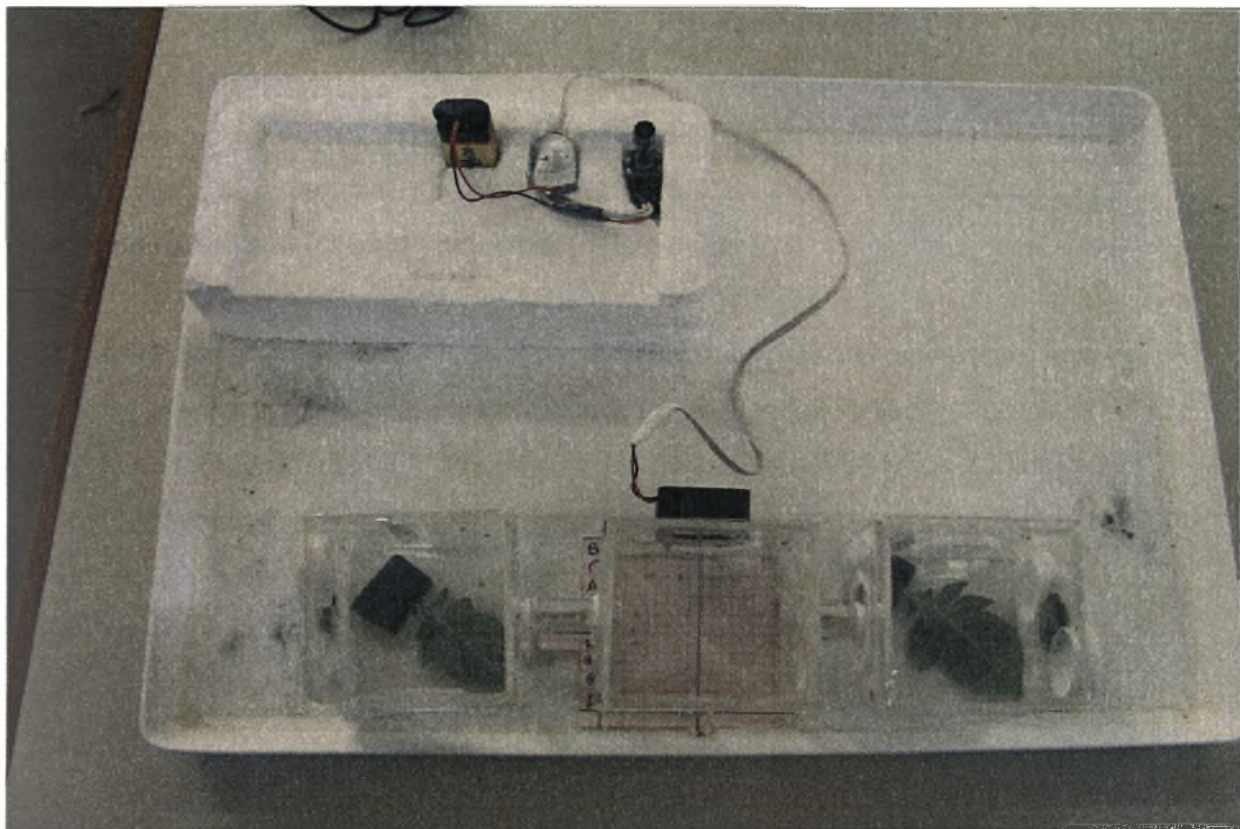


Εικόνα 13. Συσσκευή χημειοτακτισμού αρσενικών ατόμων *M. pesricae*.

Υπόμνημα:

1. Πλαίσιο απομόνωσης θηλυκών ατόμων α υποείδους.
2. Φίλτρα ενεργού άνθρακα για αποφυγή εισόδου οσμών.
3. Πλαίσιο απομόνωσης αρσενικών ατόμων α ή β υποείδους.
4. Ανεμιστήρας εξόδου αέρα.
5. Φύλλα πατάτας με ωτόκα άτομα α και β υποείδους αντίστοιχα.
6. Κλίμακα μελέτης χημειοτακτισμού.

Υπόμνημα συσκευής χημειοτακτισμού.



Εικόνα 13. Πείραμα εν εξέλιξη.

3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

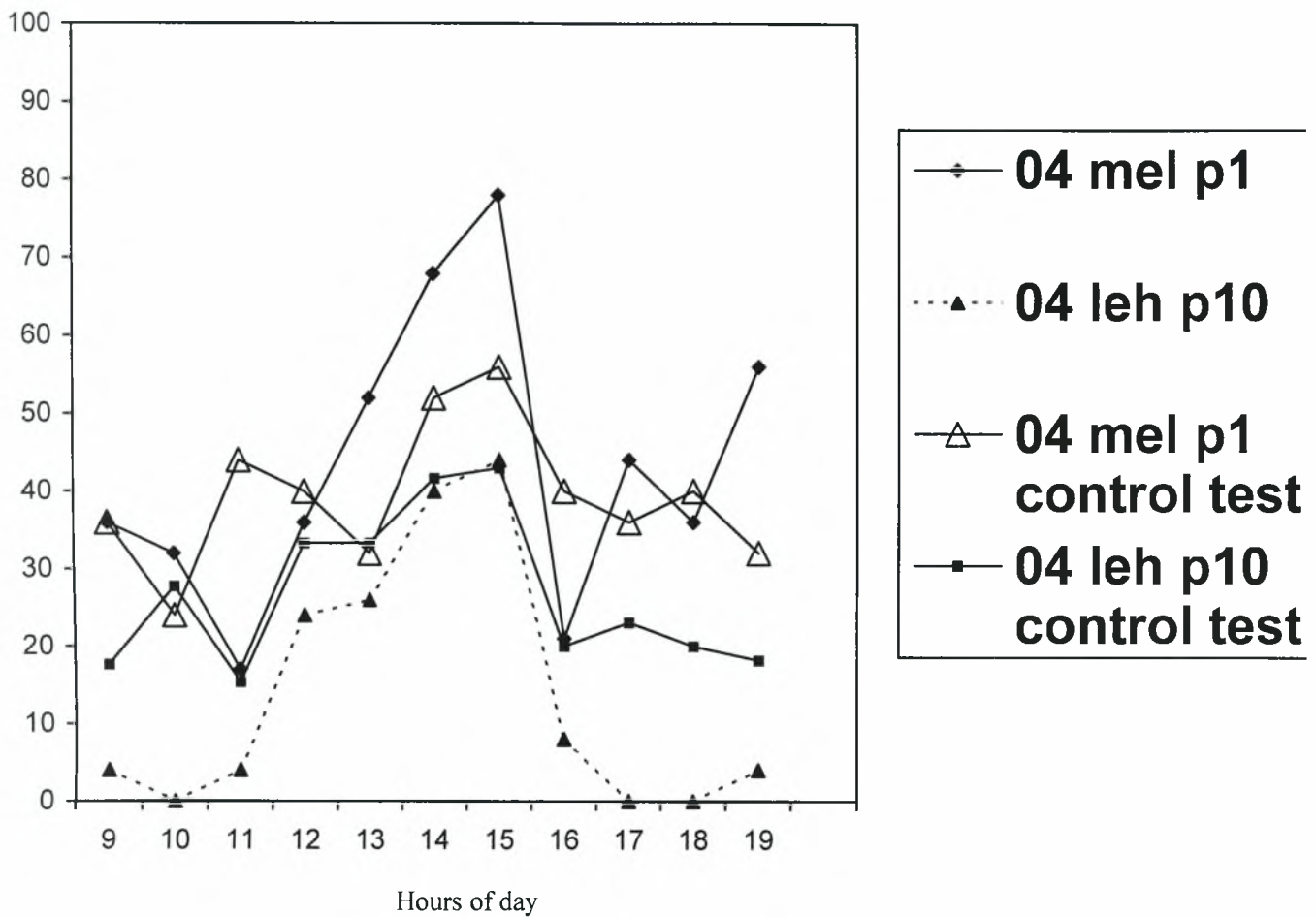
A) Choise test. Άτομα του ενός υποείδους εμφανίζουν μια μικρή επιλεκτικότητα προς τα άτομα του ίδιου υποείδους, εκτός από τις ώρες κορύφωσης της έκλυσης φερομόνης από τα άτομα του διαφορετικού υποείδους (Σχήματα 1,2,3,4). Οι ώρες κορύφωσης των δυο υποειδών ορίζονται ως η 11:00 για το υποείδος *M. persicae* s.str και η 1500 για το υποείδος *M. persicae nicotianae*, αποτελέσματα που συμπίπτουν με

προηγούμενες πειραματικές μελέτες του εργαστηρίου (πτ. Διατριβή Ζακάκου Δημητρά 2005).

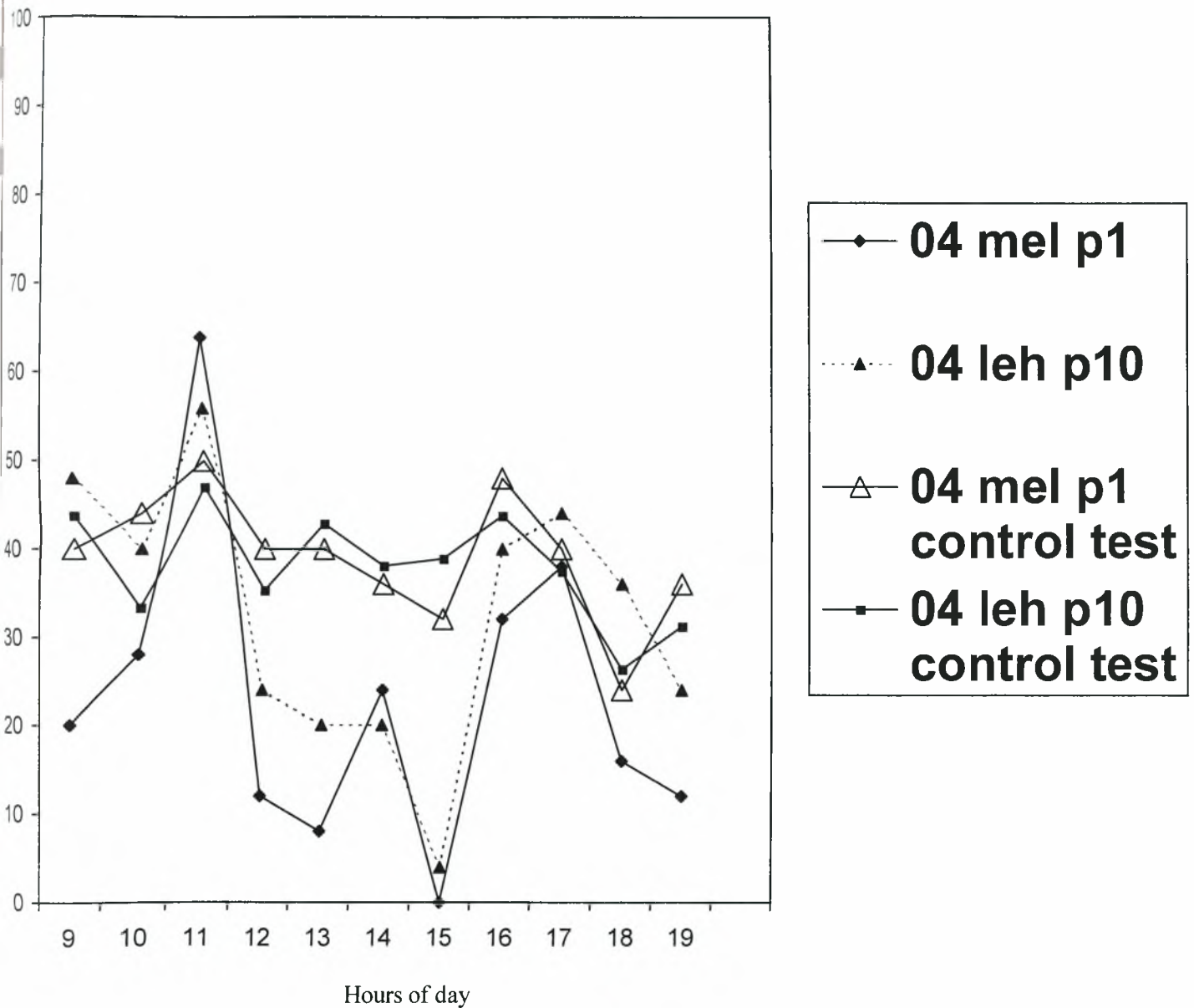
A) Έκλυση φερομόνης φύλου από ενήλικα ωτόκα Ιταλικού κλώνου .

Στη μελέτη για τον προσδιορισμό του ημερήσιου ρυθμού έκλυσης φερομόνης ο Ιταλικός κλώνος , εκδήλωσε μειωμένη δραστηριότητα νωρίς το πρωί (με την έναρξη του φωτισμού στο θάλαμο), στις 11 π.μ παρουσίασε την πιο έντονη συμπεριφορά (κορύφωση) με ποσοστό 50-55% ενώ στη συνέχεια σημείωσε βαθμιαία μείωση έκλυσης φερομόνης (σχήμα 5). Ο ημερήσιος ρυθμός έκλυσης του Ιταλικού κλώνου εμφανίζει ομοιότητες με τον αντίστοιχο του υποείδους *M. persicae* s.str (βλ.Πτυχιακή Διατριβή Ζακάκου Δήμητρα).(σχήμα 6-7.)

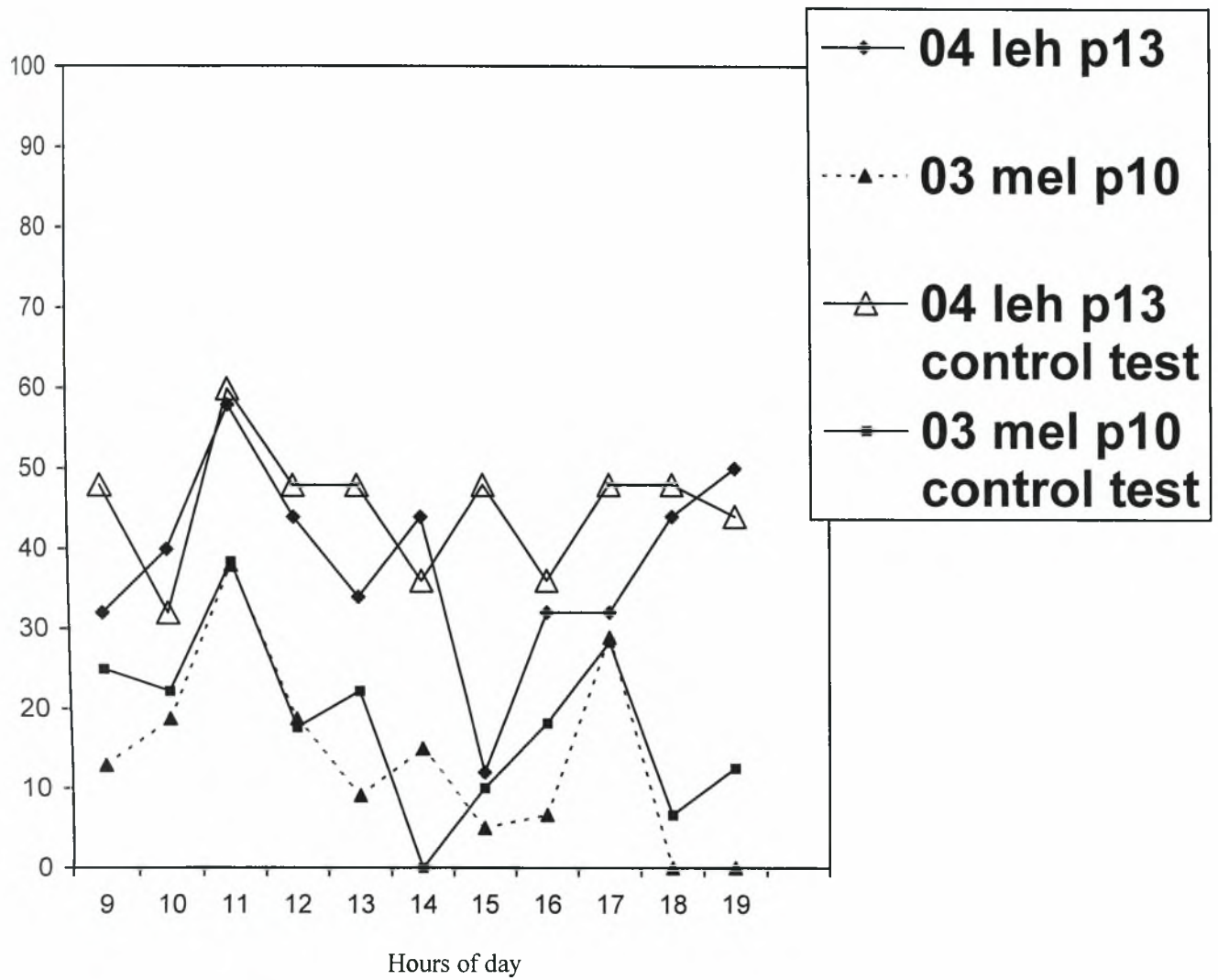
B) Δραστηριότητα αρσενικών πτερωτών: Η δραστηριότητα των αρσενικών ήταν παρόμοια με εκείνη των ωτόκων κατά τον ημερήσιο ρυθμό έκλυσης φερομόνης φύλου με ποσοστό κορύφωσης 70% κατά την 11^η ώρα της ημέρας.(σχήμα 5.) Όπως ο ρυθμός έκλυσης φερομόνης έτσι και η δραστηριότητα των αρσενικών του Ιταλικού κλώνου έφερε ομοιότητες με τη δραστηριότητα των αρσενικών του υποείδους *M. persicae* s.str (βλ.Πτυχιακή Διατριβή Ζακάκου Δήμητρα).(σχήμα 6-7.)



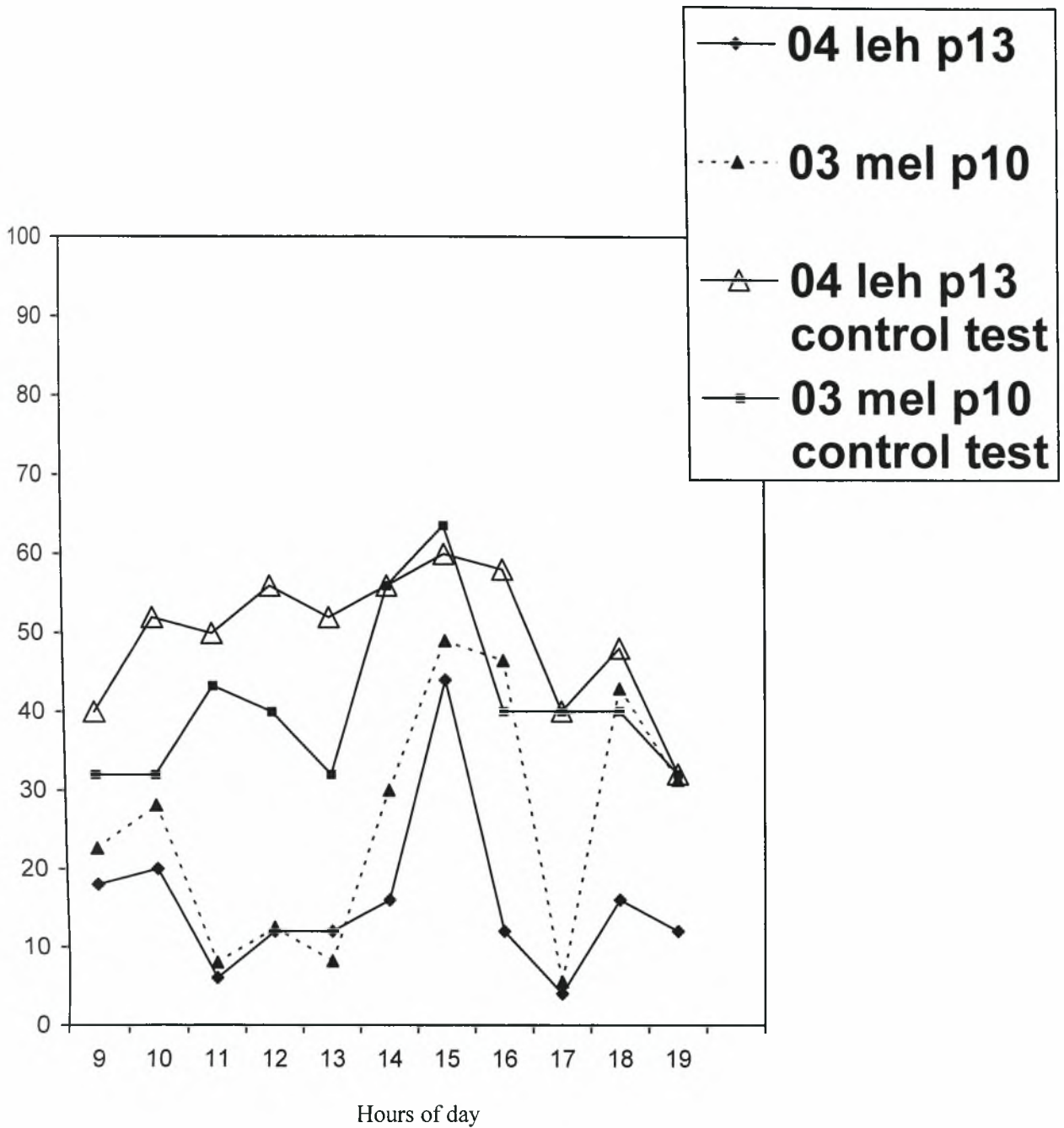
Σχήμα 1. Τέστ επιλογής μεταξύ αρσενικών ατόμων των δυο υποειδών και των θυληκών του κλώνου 04 mel p1. Αθροιστικό ποσοστό (%)αρσενικών ατόμων των υποειδών που αντιδρούν στην έκλυση φερομόνης των θυληκών ατόμων του κλώνου 04 mel p1(συμπεριλαμβάνονται και τα δυο τέστ επαλήθευσης).



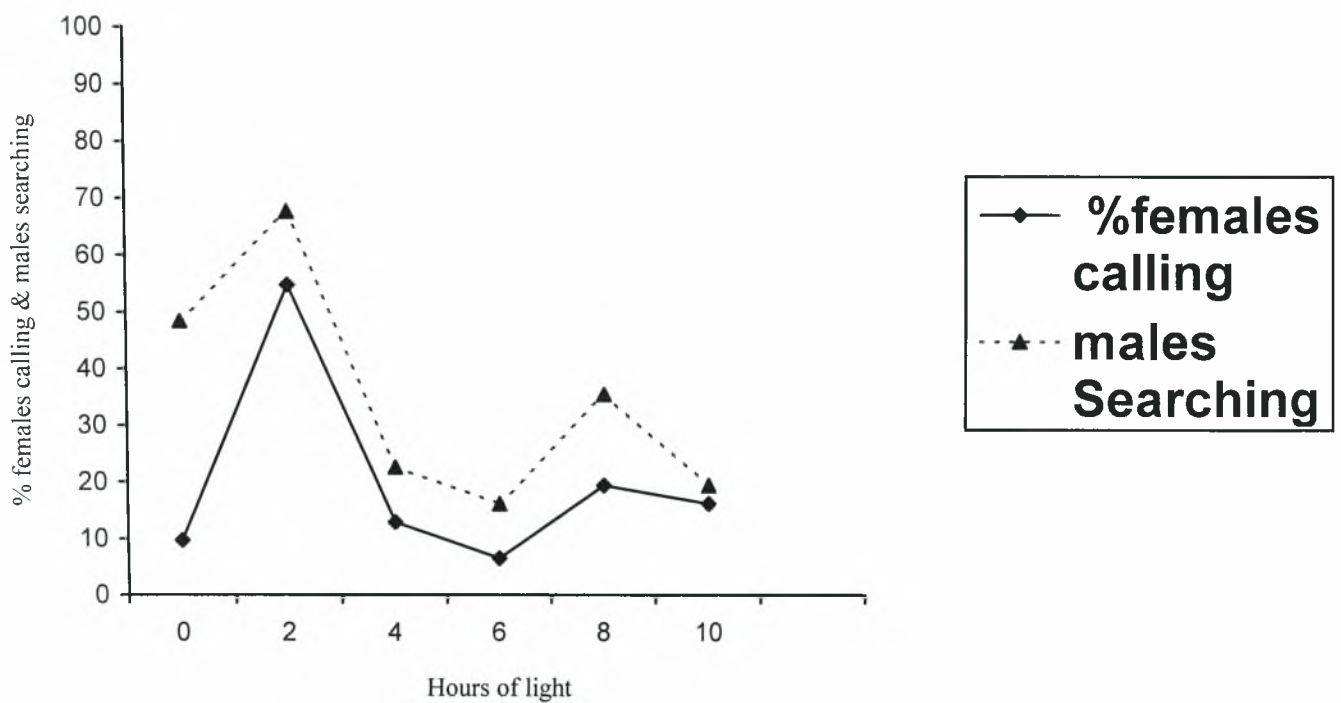
Σχήμα 2. Τέστ επιλογής μεταξύ αρσενικών ατόμων των δυο υποειδών και των θυληκών του κλώνου 04 Leh p10. Αθροιστικό ποσοστό (%)αρσενικών ατόμων των υποειδών που αντιδρούν στην έκλυση φερομόνης των θυληκών ατόμων του κλώνου 04 Leh p10(συμπεριλαμβάνονται και τα δυο τέστ επαλήθευσης).



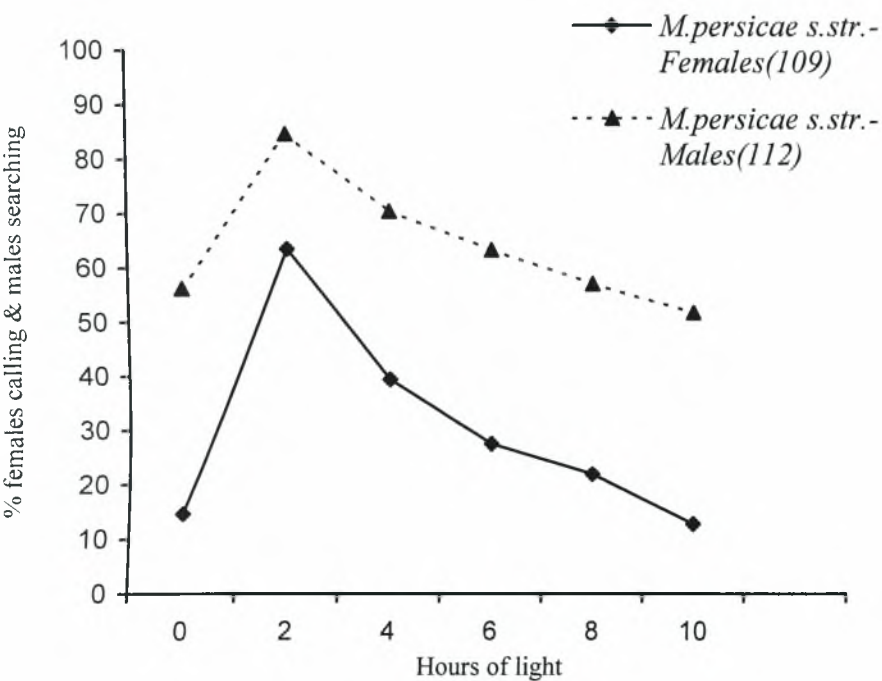
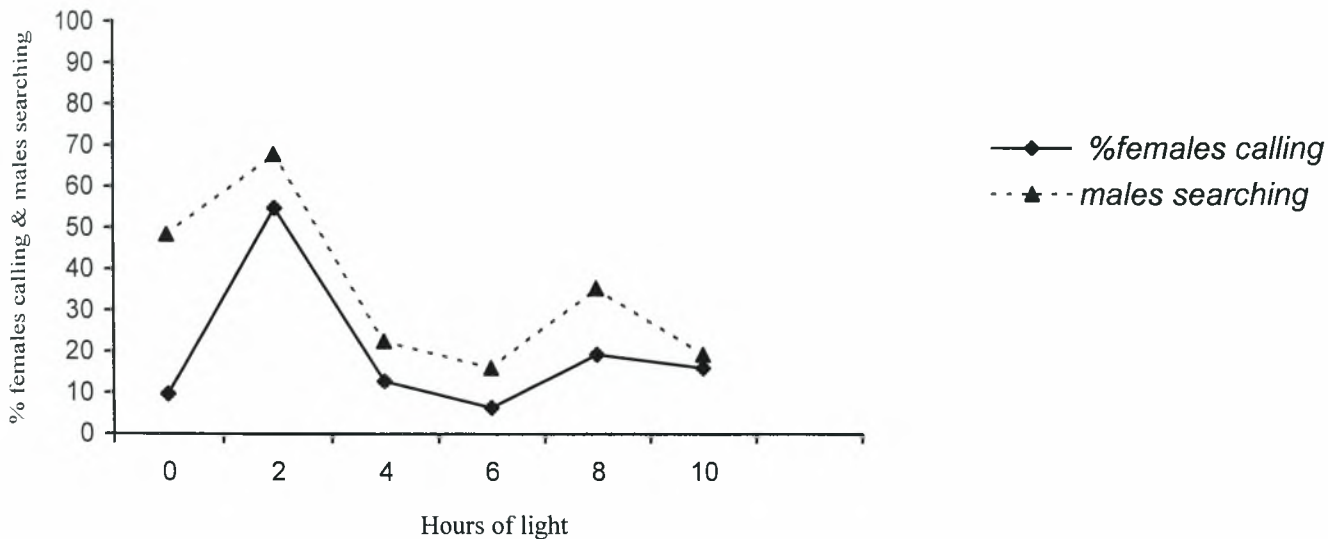
Σχήμα 3. Τέστ επιλογής μεταξύ αρσενικών ατόμων των δυο υποειδών και των θυληκών του κλώνου 04 Leh p13. Αθροιστικό ποσοστό (%)αρσενικών ατόμων των υποειδών που αντιδρούν στην έκλυση φερομόνης των θυληκών ατόμων του κλώνου 04 Leh p13(συμπεριλαμβάνονται και τα δυο τέστ επαλήθευσης).



Σχήμα 4. Τέστ επιλογής μεταξύ αρσενικών ατόμων των δυο υποειδών και των θυληκών του κλώνου 04 Mel p10. Αθροιστικό ποσοστό (%)αρσενικών ατόμων των υποειδών που αντιδρούν στην έκλυση φερομόνης των θυληκών ατόμων του κλώνου 04 Mel p10 (συμπεριλαμβάνονται και τα δυο τέστ επαλήθευσης).



Σχήμα 5. Ποσοστό (%) ωτόκων με συμπεριφορά έκλυσης φερομόνης φύλου και δραστηριότητας αρσενικών στον Ιταλικό κλώνο κατά τη διάρκεια της φωτόφασης σε συνθήκες L10:D14.



Σχήματα 6-7. Σύγκριση του ρυθμού έκλυσης φερομόνης μεταξύ του Ιταλικού κλώνου και του κλώνου του υποείδους *M. persicae s.str (leh)* στο πάνω σχήμα (6) παρουσιάζετε ο ρυθμός ημερήσιας έκλυσης φερομόνης 31 ατόμων Ιταλικού κλώνου καθώς και η δραστηριότητα των αρσενικών ατόμων, στο κάτω σχήμα (7) παρουσιάζετε ο ρυθμός έκλυσης του Ελληνικού κλώνου *M. persicae s.str (Leh)* όπως προέκυψε από προηγούμενη πειραματική έρευνα, στο εργαστήριο εντομολογίας Παν.Θεσσαλίας.

4. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ – ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Μελέτες βασισμένες στην εξέλιξη των αφίδων έχουν δείξει πως πληθυσμοί του *M. persicae* που τρέφονται στον καπνό έχουν προσαρμοστεί στον συγκεκριμένο ξενιστή και διακρίνονται μορφολογικά (Blackman 1987, Margaritopoulos *et al.* 2000, 2003) και γενετικά από πληθυσμούς που τρέφονται σε άλλους ξενιστές (Margaritopoulos *et al.* 1998, Blackman *et al.* 2001, Blackman αδημοσίευτα στοιχεία). Η πανομοιότυπη αλληλουχία του DNA στα γονίδια E4 και EF4 υποδεικνύει πως τα δύο τάξα έχουν διαχωριστεί στο πρόσφατο παρελθόν και σε κάποιο βαθμό διασταυρώνονται (Field *et al.* 1994, Clements *et al.* 2000). Παρά την απουσία πλήρους αναπαραγωγικής απομόνωσης ανάμεσα στα δύο τάξα, ο βαθμός της απομόνωσης επαρκεί για να διατηρηθεί η ακεραιότητα του γενώματος της προσαρμοσμένης φυλής στον καπνό.

Τα αποτελέσματα αυτής της έρευνας μεταξύ των δύο τάξων, βασισμένη στην έκλυση φερομόνης φύλου από τα ενήλικα ωτόκα και στη δραστηριότητα των αρσενικών, έδειξαν πως τα αρσενικά κάθε τάξου προσελκύνονται από τα ωτόκα και των δύο τάξεων έχοντας ωστόσο τη δυνατότητα σε έλεγχο επιλογής (choice test) να διακρίνουν την οσμή της φερομόνης φύλου των αντίστοιχων ωτόκων τους ιδιαίτερα κατά τις ώρες ‘κορύφωσης’.

Πολυάριθμα παραδείγματα υπογραμμίζουν τον ιδιαίτερο ρόλο που διαδραματίζει η φερομόνη φύλου στους μηχανισμούς σύζευξης κατά την εξέλιξη των αφίδων. Στενά συγγενικά είδη του *Schizaphis* (Pettersson 1971) παρουσίασαν διαφορές στην ώρα ελευθέρωσης της φερομόνης και τα αρσενικά είχαν τη δυνατότητα να διακρίνουν τα αντίστοιχα θηλυκά σε έλεγχο επιλογής. Οι Guldmond & Dixon (1994) ήταν οι πρώτοι που επικέντρωσαν το ενδιαφέρον τους στην πιθανή επίδραση της έκλυσης φερομόνης φύλου στη σύζευξη και στο μηχανισμό αναπαραγωγικής απομόνωσης στις αφίδες. Κάνοντας λόγο για συμπατρική ειδογένεση ανάμεσα σε συγγενή είδη *Cryptomyzus* και μειωμένη ευρωστία των υβριδίων, υποστηρίζουν πως ο βασικός παράγοντας για την ανάπτυξη ενός συγκεκριμένου μηχανισμού σύζευξης, που χαρακτηρίζεται από παρατηρούμενες διαφορές στην ώρα ελευθέρωσης φερομόνης ακολουθούμενες από ένα αντίστοιχο μοτίβο προσέλκυσης από τα αρσενικά, είναι η ενίσχυση (reinforcement). Από την άλλη οι Thieme & Dixon (1996) υποστηρίζουν πως σε υποείδη του *A. fabae*, που

ενδεχομένως έχουν αποκλείσει αλλοπατρικά και διαφέρουν στον ημερήσιο ρυθμό έκλυσης σεξουαλικής φερομόνης με παρόμοια συμπεριφορά των αρσενικών, στα αρχικά στάδια της απόκλισής τους δεν εμπλέκεται ο μηχανισμός της ‘ένισχυσης’.

Η οικολογική εξειδίκευση οδηγείται από την αποκλίνουσα φυσική επιλογή που ενεργεί σε γνωρίσματα μεταξύ πληθυσμών, που βρίσκονται σε διαφορετικά περιβάλλοντα, τα οποία άμεσα ή έμμεσα οφείλονται στην αναπαραγωγική απομόνωση (Schluter 1996, 1998). Μπορεί να παρατηρηθεί στα αλλοπατρικά είδη αλλά είναι περισσότερο πιθανή σε πληθυσμούς οι οποίοι αποκλίνουν συμπατρικά. Γνωρίζοντας λοιπόν (Field *et al.* 1994, Clements *et al.* 2000) πως το *M. persicae* s. str. και το *M. persicae nicotiana* έχουν αποκλείσει πρόσφατα και διασταυρώνονται σε κάποιο βαθμό και πως η φυλή του καπνού προσαρμόζεται καλύτερα στο συγκεκριμένο ξενιστή ενώ η ευρωστία του μειώνεται σε άλλους ξενιστές (Nikolakakis *et al.* 2003), θα μπορούσε να ισχυριστεί κανείς πως τα δύο τάξα έχουν αναπτύξει έναν προζυγωτικό μηχανισμό αναπαραγωγικής απομόνωσης, ο οποίος συμπληρώνει την αποκλίνουσα οικολογική επιλογή. Ωστόσο, στην παρούσα μελέτη μπορεί να γίνει λόγος για μία περίπτωση ‘ένισχυσης’ ;

Σύμφωνα με τους Turelli *et al.* (2001), αν πληθυσμοί έρθουν σε επαφή πριν ολοκληρωθεί η εξέλιξη της αναπαραγωγικής απομόνωσης τότε η φυσική επιλογή πιθανόν να εμπλακεί στο τελικό στάδιο και των τεσσάρων τύπων ειδογένεσης (οικολογική, σεξουαλική, αλλοπατρική και συμπατρική) κατά τη διάρκεια ‘ένισχυσης’ του προζυγωτικού μηχανισμού αναπαραγωγικής απομόνωσης. Η έννοια της ‘ένισχυσης’ έχει τελευταία αποκτήσει ιδιαίτερη βαρύτητα ξεπερνώντας τους θεωρητικούς φραγμούς (Turelli *et al.* 2001, Schluter *et al.* 2001, Tregenza & Roger K. Butlin 1999). Η έλλειψη ευρωστίας των υβριδίων που απαιτείται για την ύπαρξη της ‘ένισχυσης’ δεν έχει μέχρι σήμερα αποδειχθεί για το *M. persicae* αλλά η επιλογή κατά των διασταυρούμενων μεταναστευτικών φυλών (selection against cross-host migrants) την ενισχύει.

Κλείνοντας τη συγκεκριμένη μελέτη σχετικά με την εξέλιξη του είδους του *M. persicae* θα μπορούσε να υποθέσει κανείς πως όταν ολοκυκλικοί πληθυσμοί έρχονται σε επαφή σε περιοχές της Ελλάδας αναπτύσσουν έναν μηχανισμό ‘ένισχυσης’ προζυγωτικής αναπαραγωγικής απομόνωσης ο οποίος μειώνει τη ροή των γονιδίων οδηγώντας έτσι στη δημιουργία νέων φυλών, τύπων, βιότυπων. Δίνοντας την πολυπλοκότητα των κατηγοριών του βιολογικού κύκλου (ολοκυκλικός, ανολοκυκλικός και εναλλαγή ξενιστών δια μέσου διασταύρωσης) του *M. persicae*

nicotianae και εξετάζοντας τις σειρές του σε περιοχές της Ευρώπης θα μπορούσαν να προκύψουν χρήσιμες πληροφορίες και πιθανές απαντήσεις σχετικά με το αν η επιλογή αποκλίνει από το πρότυπο και των δύο υποειδών ή από εκείνο του νεοεισαχθέντος είδους.

Περαιτέρω έρευνα των ανωτέρω σημείων ενδεχομένως να οδηγήσει σε χρήσιμα αποτελέσματα και συμπεράσματα τα οποία θα συμβάλουν στη χρησιμοποίηση της φερομόνης φύλου του *M. persicae* για ανάπτυξη αποτελεσματικότερων στρατηγικών αντιμετώπισης στα πλαίσια της ολοκληρωμένης διαχείρισης του επιβλαβούς εντόμου μέσω: 1) παρακολούθησης πληθυσμών (monitoring), 2) μαζικής παγίδευσης (mass trapping), 3) σεξουαλικής σύγχυσης ή διατάραξης (confusion ή mating disruption) και 4) συνδυασμού με άλλες μεθόδους (π.χ. τροφικά ελκυστικά, οπτικά και χημική καταπολέμηση).

BIBΛIOΓΡΑΦΙΑ

- Bernays, R. and Graham, M.** (1988). On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology*, **69**, 886-892.
- Berlocher S.H. and Feder J.L.** (2002). Sympatric speciation in phytophagous insects: Moving beyond controversy. *Annu. Rev. Entomol.*, **47**: 773-815.
- Birkett M.A. and Pickett J.A.** (2003). Aphid sex pheromones: from discovery to commercial production. *Phytochemistry* **62**: 651-656.
- Blackley,** (1982). Biotic unpredictability and sexual reproduction: Do aphid genotypic-host genotype interactions favour aphid sexuality? *Oecologia*, **52**, 396-399.
- 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.** (1980). Chromosomes and parthenogenesis in aphids. pp. 133-148. In Blackman, R.L., Hewitt, G.M. & Ashburner, M. (Eds), *Insect Cytogenetics*.
- Blackman, R.L.** (1987). Morphological discrimination of a tobacco-feeding form from *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae) and a key to New World *Myzus* (Nectarosiphon) species. *Bulletin of Entomological Research*, **77**, 713-730.
- 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.** (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.** (1992). Electrophoretic distinction between the peach-potato aphid *Myzus persicae* and the tobacco aphid *Myzus nicotianae* (Homoptera: Aphididae). *B. Entomol. Res*, **82**, 161-165.
- Blackman, R.L. Spence, J.M.** (1994). The effects of temperature on aphid morphology, using a multivariate approach. *European Journal of Entomology*, **91**, 7-22.

- Blackman R.L & Eastop V.F** (2000). Aphids on the World's Crops. An Identification and Formation Guide. Second Edition. John Wiley & Sons, London.
- Blair W.F.** (1955). Mating call and stage of speciation in the *Microhyla olivacea*-*M. carolinensis* complex. *Evolution*, **9**, 469-480.
- Boeckh, J.Z., 1962.** Electrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Geruchs-Rezeptoren auf den Antennen des Totengrabers (*Necrophorus*: Coleoptera). *Z. Vergleichende Phys.* **46**, 212.
- Börner C.** (1939) Anfälligkeit, Resistenz und Immunität der Reben gegen Reblaus. Allgemeine Gesichtspunkte zur Frage der Spezialisierung von Parasiten; die harmonische Beschränkung des Lebensraums. *Zeitschrift für Hygiene Zoologie Schädlingsbekämpfung*, **31**, 274-285, 301-308, 325-334.
- Breiman, L., Friedman, J.H., Olson, R.A., & Stone, C.J.** (1984). Classification and Regression Trees. Wadsworth, Belmont, CA.
- Brooks, D.R. & McLennan, D.A.** (1991). *Phylogeny, Ecology and Behaviour*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brunt A.A., K. Crabtree, M. J. Dallwitz, A. J. Gibbs and L. Watson.** 1996. Viruses of plants. Descriptions and Lists from the VIDE Database. Cab International.
- 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.
- Butlin, R.K.** (1990). Divergence in emergence time of host races due to differential gene flow. *Heredity*, **65**, 47-50.
- 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.
- Cain, M.L. et al.** (1999) Reinforcing selection is effective under a relatively broad set of conditions in a mosaic hybrid zone. *Evolution* **53**, 1343–1353.
- 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.

- 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.
- Chatfield C. & Collins A.J.** (1995). *Introduction To Multivariate Analysis*. Chapman & Hall, London.
- 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.
- Dawson, G.W., Gri.ths, D.C., Janes, N.F., Mudd, A., Pickett, J.A., Wadhams, L.J., Woodcock, C.M.**, 1987. Identification of an aphid sex pheromone. *Nature* **325**, 614–616.
- Dethier, V. G.** 1970. In D. L. Wood, R. M. Silverstein and M. Nakajima, Control of Insect by Natural Products. Academic Press, New York and London, pp.21-28.
- Digby, P.G.N. & Kempton, R.A.** (1994) *Multivariate Analysis of Ecological Communities*. Chapman and Hall, London.
- 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.** (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.
- Dobzhansky, T.** (1940). Speciation as a stage in evolutionary divergence. *American Naturalist*, **74**, 312-321.
- Dobzhansky, T.** (1951). *Genetics and the Origin of Species*. Third Edition, Columbia University Press.
- Douglas A.E.** (1997). Provenance, experience and plant utilization by the polyphagous aphid, *Aphis fabae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **83**: 161-170.
- 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.

- Ehrlich, P.R. & Raven, P.H.** (1964). Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, **18**, 586-608.
- 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.
- Futuyma, D.J. & Phillippi, T.E.** (1987). Genetic variation and covariation in responses to host plants by *Alsophila pometaria* (Lepidoptera: Geometridae). *Evolution*, **41**, 269-279.
- Gabrys, B.J., Gadomski, H.J., Klukowski, Z., Pickett, J.A., Sobota, G.T., Wadhams, L.J., Woodcock, C.M.,** (1997). Sex pheromone of cabbage aphid *Brevicoryne brassicae*: identification and field trapping of male aphids and parasitoids. *Journal of Chemical Ecology* **23**, 1881–1890.
- Goldansaz S.H. and McNeil J.N.** (2003). Calling behaviour of the potato aphid *Macrosiphum euphorbiae* oviparae under laboratory and field conditions. *Ecological Entomology* **28**: 291-298.
- Gould, F.** (1979). Rapid host range evolution in a population of the polyphagous mite *Tetranychus urticae*. *Evolution*, **33**, 791-802.
- Goundoudaki S., Tsitsipis J.A., Margaritopoulos J.T, Zarpas K.D. & Divanidis S.** (2003). Performance of the tobacco aphid *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) on Oriental and Virginia tobacco varieties. *Agricultural and Forest Entomology*, **5**, 285-291.
- Gruppe, A.** (1988). Electrophoretische Untersuchungen zur Unterscheidung der Subspecies von *Myzus cerasi* F. (Hom., Aphididae). *Zeitschrift für 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.** (1991a). 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.** (1991b). Host plant relationships and life cycles in the aphid genus *Cryptomyzus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **58**, 21-30.
- 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.
- Guldemond J.A., Dixon, A.F.G., Pickett, J.A. Wadhams, L.J., & Woodcock, C.M.** (1993) Specificity of sex pheromones and the role of host plant odour in the olfactory attraction of males and mate recognition in the aphid *Cryptomyzus*. *Physiological Entomology*, **18**, 137-143.
- Guldemond J.A., Wouter T. T. & De Vrijer P.W.F.** (1994). Host Races of *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae) on Cucumber and Chrysanthemum. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **23**, 1235-1240.
- Guldemond J.A., Wouter T. T. & De Vrijer P.W.F.** (1994). Circadian rhythm of sex pheromone production and male activity of coexisting sibling species of *Cryptomyzus* aphids (Homoptera: Aphididae). *European Journal of Entomology* **91**: 85-89.
- 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.
- Hardie, J., Storer, J.R., Nottingham, S.F., Peace, K., Harrington, R., Merritt, L.A., Wadhams, L.J. and Wood, D.K.** (1994). The interaction of sex pheromone and plant volatiles for field attraction of male bird-cherry aphid, *Rhopalosiphum padi*. *Brighton Crop Protection Conference*, pp. 1223-1230.
- Hare, J.D. and Kennedy, G.G.** (1986). Genetic variation in plant-insect associations: survival of *Leptinotarsa decemlineata* populations on *Solanum carolinense*. *Evolution*, **40**, 1031-1043.
- 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.** (1966) Polymorphism in Aphididae. *Annual Review of Entomology*, **11**, 47-48.
- Ilarco, 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.
- James, A.C., Jakubchak, J., Riley, M.P. & Jaenike, J.** (1988). On the causes of monophagy in *Drosophila quinaria*. *Evolution*, **42**, 626-630.
- Karlson, P. and Luscher, M.** (1959). *Nature* (London) 183: 55-56.
- Kelly, J.K. and Noor, M.A.F.** (1996). Speciation by reinforcement: a model derived from studies of *Drosophila*. *Genetics* 143, 1485–1497.
- Kennedy, J.S., M.F. Day, and V.F. Eastop** (1962). A Conspectus of Aphids as Vectors of Plant Viruses. Commonwealth Institute of Entomology, London, 114pp.
- 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.
- Kindlman, P. & Dixon, A.F.G.** (1994). Evolution of host range in aphids. *European Journal of Entomology*, **91**, 91-96.
- Kirkpatrick, M. and Servedio, M.R.** (1999). The reinforcement of mating preferences on an island. *Genetics* 151, 865–884.
- Kindler S.D, Spomer S.M** (1986). Biotypic status of *M. persicae* (Homoptera: Aphididae) isolates. *Environ Entomol*, **15**, 567-572.
- Lamarck, J.B.** (1809). *Philosophie Zoologique* (1984 Translation, Trans.). Chicago University Press, Chicago.
- Lees, A.D.** (1966). The control of polymorphism in aphids. *Advances in Insect Physiology*, **3**, 207-277.
- Liou, L.W. and Price, T.D.** (1994). Speciation by reinforcement of premating isolation. *Evolution* 48, 1451–1459.
- Lowe, H.B.J.** (1973). Variation in *Myzus persicae* (Sulz) (Hemiptera, Aphididae) reared on different host-plants. *Bulletin of Entomological Research*, **62**, 549-556.

- Lawton, J.H.** (1978). Host-plant influences on insect diversity: the effects of time and space. *Symposium of the Royal Entomological Society of London*, **9**, 105-125.
- Mackenzie, A.** (1992). The evolutionary significance of host-mediated conditioning. *Antenna*, **16**, 141-150.
- Mackenzie, A. & Guldmond, J.A.** (1994). Sympatric speciation in aphids. II. Host race formation in the face of gene flow. pp. 379-396. *In* Leather, S.R., Watt, A.D., Mills, N.J. & Walters, K.F.A. (Eds). *Individuals, Populations and Patterns in Ecology*. Intercept, Andover.
- Mackenzie, A.** (1996). A trade-off for host plant utilization in the black bean aphid, *Aphis fabae*. *Evolution*, **50**, 155-162.
- 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). Co-existence of different host-adapted forms of the *Myzus persicae* group (Hemiptera: Aphididae) in southern Italy. *Bulletin of Entomological Research*, **93**, 131-135.
- Margaritopoulos J.T., Tsourapas C., Tzortzi M., Kanavaki Q. M. & Tsitsipis J.A.** (2005). Host selection by winged colonisers within the *Myzus persicae* group: a contribution towards understanding host specialisation. *Ecological Entomology*, **30**, 1-13.
- Markkula, M. & Roukka, K.** (1970). Resistance of plants to the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* Harris (Hom.m Aphididae). *Annales Agriculture Fenniae*, **9**, 127-132.
- Martinez D, Moya A, Latorre A, et al.** (1992). Mitochondrial DNA variation in

- Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) populations from 4 spanish localities. *Ann Entomol Soc Am*, **85**, 241-246
- 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.
- 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 Reproduktive Isolationintraspecifiker Formen von *Acyrtosiphon pisum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **28**, 145-157.
- Müller, F.P.** (1982). Das Problem *Aphis fabae*. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, **94**, 432-446.
- Müller, F.P.** (1983). Untersuchungen zur Blattläuse der Gruppe *Acyrtosiphon pelargonii* im Freiland-Insektarium. *Zeitschrift für Angewandte Zoologie*, **70**, 351-367.
- Nikolakakis N.N., Mararitopoulos J.T. & Tsitsipis J.A.** (2003). Performance of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) clones on different host-plants and their host preference. *Bulletin of Entomological Research*, **93**, 235-242.
- Petterson, J.** (1971). An aphid sex attractant II. Histological, ethological and camparative studies. *Entomologica Scandinavica*, **2**, 81-93.
- Pickett, J.A., Wadhams, L.J., Woodcock, C.M. & Hardie, J.** (1992). The chemical ecology of aphids. *Annual Review of Entomology*, **37**, 67-90.
- Powers, T.O., Jensen S.G, Kindler S.D, Strycker C.J. & Sandall, L.J.** (1989). Mitochondrial-DNA Divergence among Greenbug (Homoptera: Aphididae) biotypes. *Annals of Entomological Society of America*, **82**, 298-302
- Rausher, M.D.** (1984). Trade-offs in performance on different hosts: evidence from within- and between-site variation in the beetle *Deloyala guttata*. *Evolution*, **38**, 582-595.
- Raymond B., Searle J.B. and Douglas A.E.** (2001). On the processes shaping

- isolation in aphids of the *Aphis fabae* (Scop.) complex (Aphididae: Hemiptera). *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.*
- Schulter D.** (2001). Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology and Evolution*, vol.16 No.7.
- Sanderson, N.** (1989). Can gene flow prevent reinforcement? *Evolution* 43, 1123–1235.
- Servedio, M.R. and Kirkpatrick, M.** (1997). The effects of gene flow on reinforcement. *Evolution* 51, 1764–1772
- Shaposhnikov, G.K.H.** (1985). The main features of the evolution of aphids. In *Proceedings of the International Aphidological Symposium at Jablonna*, pp. 19-99. Warsaw: Polska Akademia Nauk, Instytut Zoologii.
- Shorey, H. H.** (1973). *Annual Review of Entomology* 18: 349-380.
- Singer, M.C.** (1983). Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. *Evolution*, 37, 389-403.
- Stam, P.** (1983). The evolution of reproductive isolation in closely adjacent plant populations through different flowering time. *Heredity*, 50, 105-118.
- Steffan, A.W.** (1983). Zur pheromonalem Kommunikation bei der Geschlechterfindung von Blattläusen (Homoptera: Aphidinea). *Verhandlungen der Deutschen Zoologisch Gesellschaft*, 168.
- Steffan, A.W.** (1987). Fern und Nahorientierung geflügelter Gynoparae und Sexualis Männchen bei Blattläusen (Homoptera: Aphidinea: Aphididae). *Entomologia Generalis*, 12, 235-258.
- Steffan, A.W.** (1990). Courtship behaviour and possible pheromone spread by hind leg raising in sexual females of aphids (Homoptera: Aphidinae). *Entomologia Generalis*, 15, 33-49.
- Stroyan, H.L.G.** (1958). Contribution to the taxonomy of some British species of *Sappaphis* Matsumura 1918 (Homoptera, Aphidoidea). *Journal of the Linnean Society*, 43, 644-713.
- Sunnucks P, Driver F, Brown WV, Carver M, Hales DF & Milne WM** (1997). Biological and genetic characterization of morphologically similar *Therioaphis trifolii* (Hemiptera: Aphididae) with different host utilization. *Bulletin of*

Entomological Research, **87**, 425-436.

- Tauber CA, Tauber MJ**, (1989). Sympatric speciation in insects: perception and perspective. In: Otte D, Endler JA. Speciation and its consequences. Massachusetts: Sinauer, 307-344.
- Tomiuk, J.** (1990). Genetic stability in aphid clones and its implication for host-plant interactions. pp. 273-288. In Campbell, R.K. & Eikenbary, R. D. (Eds). *Aphid-Plant Genotype Interactions*. Amsterdam: Elsevier Press.
- 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.
- Thomas, K.H.** (1968). Die Blattläuse aus der engere Verwandtschaft von *Aphis gossypii* Glover und *A. frangulae* Kaltenbach unter besonderer Berücksichtigung ihres Vorkommens an Kartoffel. *Entomologische Abhandlungen staatliches Museum für Tierkunde in Dresden*, **35**, 337-389.
- Thornhill R., Alcock J.** (1983). The evolution of insect mating systems. Cambridge MA: Harvard University Press.
- Tzanakakis M.E** (1980). *Μαθήματα Εφαρμοσμένης Εντομολογίας. Ειδικό μέρος*. Έκδοση: Υπηρεσία Δημοσιευμάτων, Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο, Θεσσαλονίκη.
- Tsitsipis, J.A.,** (1996). *Εφαρμοσμένη Εντομολογία*. Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας, Βόλος.
- Tsitsipis, J.A., Lykouressis, D., Katis, N., Avgelis, A.D., Gargalianou, J., Papapanayotou, A. & Kokinis, G.M.** (1998). Aphid species diversity demonstrated by suction trap captures in different areas in Greece. In *Proceedings of Sixth International Symposium of Aphids, "Aphids in natural and managed ecosystems"*, 5 September 1997, Leon, Spain.
- Turelli M., Barton N. and Coyne J.A.** (2001). Theory and speciation. *Trends in ecology and evolution* Vol.16 No.7.
- Vanemden, H.F., Eastop, V.F., Hughes, R.D. & Way, M.J.** (1969). The ecology of *Myzus persicae*. *Annual Review of Entomology*, **14**, 197-270.
- Via, S.** (1984). The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. II. Genetic correlations in larval performance within and among hosts. *Evolution*, **38**, 896-905.
- Via, S.** (1991). The genetic structure of host plant adaptation in a spatial patchwork:

- Demographic variability among reciprocally transplanted pea aphid clones. *Evolution*, **45**, 827-852.
- Via S.** (1999). Reproductive isolation between sympatric races of pea aphids. I. Gene flow restriction nad habitat choice. *The society for the study of evolution*, **53** (5) 1446-1457.
- Via S.** (2000). Reproductive isolation between sympatric races of pea aphids. I. Gene flow restriction nad habitat choice. II. Selection against migrants and Hybrids in the parental environments. *The society for the study of evolution*, **54** (5) 1626-1637.
- Via S** and Cailaud M.C. (2000). Specialized Feeding Behavior Influences Both Ecological Specialization and Assortative Mating in Sympatric Host Races of Pea Aphids. *The American Naturalist*.
- Via S.** (2001). Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. *Trends in Ecology and Evolution* Vol.16 No.7.
- Via S.** (2002). The Ecological Genetics of Speciation. *The American Naturalist*.
- Waldhauer, W.** (1957). Untersuchungen an Klonen der Grünen Pflirsichblattlaus *Myzodes persicae* (Sulzer) zur Frage ihrer virginogenen Überwinterung. (Inaug. Diss.) 115 pp. Bonn, Pflirsichblattlaus (*Myzodes persicae* Sulzer) Rheinische Friedrich Wilhelms-Universität.
- Walker, F.** (1850). Description of aphids. *Annals of the Magazine of Natural History*, **2**, 14-28.
- Walsh, B.D.** (1864). On phytophagic varieties and polyphagous species. *Proceedings of the Entomological Society of Philadelphia*, **3**, 403-430.
- Ward, S.A.** (1987). Cyclical parthenogenesis and the evolution of host range in aphids. pp. 39-44. In Holman, J., Pelikan, J, Dixon, A.F.G. & Weisman, L. (Eds), *Population Structure, Genetics and Taxonomy of Aphids and Thysanoptera*. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Ward, S.A.** (1991a). Reproduction and host selection by aphids: the importance of 'rendevous' hosts. pp. 202-226. In Bailey, W. & Ridsdill-Smith, J. (Eds), *Reproductive Behaviour in Insects*. Chapman & Hall, London.
- Ward, S.A.** (1991b). Theoretical perspectives on sympatric sspeciation in aphids (Homoptera: Aphidinea: Aphididae). *Entomologia Generalis*, **16**, 177-192.
- Weber, G.** (1985c). Genetic variability in host plant adaptation of the green peach aphid, *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **38**, 49-56.

- Wigglesworth, V.B.** (1970). *Insect Hormones*. Oliver and Boyd, Edinburg, 159 pp.
- Williams, J.G.K, Hanafey M.K, Rafalski J.A. & Tingey S.V.** (1993). Genetic analysis using Random Amplified Polymorphic DNA markers. *Methods of Enzymology*, **218**, 704-740.
- 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.
- Zitoudi K., Margaritopoulos J.T., Mamuris Z. and Tsitsipis J.A.** (2001). Genetic variation in *Myzus persicae* populations associated with host-plant and life cycle category. *Entomological Experimental et Applicata* 99: 303-311.

Abstract

In this study we examined the choice test between 4 clones of *Myzus persicae nicotianae* kai *Myzus persicae* s. str. (we examined 2 clones from each subspecies).

Also in this study we examined the time of release of sexual pheromone by oviparae and the activity by males of one Italic clone of *Myzus persicae*.

The parthenogenetic lineages of *M. persicae* s. str. were collected in Lexonia Magnisia, where tobacco is not cultivated, from peach trees and these of *M. persicae nicotianae* in Meliki Imathia, where tobacco is cultivated to a great extent, from tobacco crops. In the laboratory the 4 stock cultures of *Myzus persicae nicotianae* kai *Myzus persicae* s. str. were reared parthenogenetically in bioclimatic chamber under long day conditions (L16:D8) at 17 °C from which oviparae and males were produced in bioclimatic chamber under short day conditions (L10:D14).

a) In order to determine the choice test between the 4 clones we used adult oviparae of 9th, 10th and 11th day of being adult (because previous results showed that in these days the oviparae had the most sexual behavior), and males from each subspecies. The results of the choice test were extracted by the activity of males, the activity of males it was measured from a scale that it was drawn at the bottom of the choice test patent. The results of the choice test showed that it doesn't show to be different between the feromonic constitution of the two subspecies as the both of subspecies (females) are attract the males of the others subspecies.

b) In order to determine the release of sexual pheromone by adult oviparae, which were bred on potatoes leaves, we observed the lift of the abdomen and the third pair of legs by using stereoscope. The observation of the activity by winged males took place in cages with slips of potatoes. At the first stage of the experiment we wrote down the age of the adult oviparae in which there was sexual behaviour (release of pheromone) for first time. According to the observations it was found that most of 50 % of oviparae release pheromone for first time during the 9th, 10th and 11th day of being adult. At the next stage of the experimental study it was examined the daily rhythm of release of sexual pheromone by 9th, 10th and 11th day oviparae. The results of the second stage showed that the Italic clone had almost the same daily rhythm with the Greek clone of *M. persicae* s. str that it was collected from Lehonía Magnisia (according with previous results of experiments). Finally, it was studied the

daily rhythm of males activity, which revealed behaviour similar to the daily rhythm of release of pheromone by mating females.

According to the results of this study, it could be said that it is obvious the pre-zygotic reproductive isolation mechanism of *M. persicae nicotianae* from populations of *M. persicae* s. str.enabling them to maintain their distinct morphological and genetical characteristics.



ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ
ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ



004000085701