

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΣΧΟΛΗ ΓΕΩΠΟΝΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ
ΠΡΟΓΡΑΜΜΑ ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΩΝ ΣΠΟΥΔΩΝ

ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ
& ΑΓΡΟΤΙΚΟΥ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ

ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΕΝΤΟΜΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΓΕΩΡΓΙΚΗΣ
ΖΩΟΛΟΓΙΑΣ

ΚΩΝΣΤΑΝΤΙΝΟΣ ΤΣΟΥΡΑΠΑΣ

**Μελέτη του μηχανισμού επιλογής ξενιστή από πτερωτές μορφές της
αφίδας *Myzus persicae* (Sulzer).**

Νέα Ιωνία,
Φεβρουάριος 2004

<<Μελέτη του μηχανισμού επιλογής ξενιστή από πτερωτές μορφές της αφίδας *Myzus persicae* (Sulzer).>>



**ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΒΙΒΛΙΟΘΗΚΗΣ & ΠΛΗΡΟΦΟΡΗΣΗΣ
ΕΙΔΙΚΗ ΣΥΛΛΟΓΗ «ΓΚΡΙΖΑ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ»**

Αριθ. Εισ.: 4184/1
Ημερ. Εισ.: 14-12-2004
Δωρεά: Συγγραφέα
Ταξιθετικός Κωδικός: Δ
632.752
ΤΣΟ

ΤΡΙΜΕΛΗΣ ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗ**Ι.Α. ΤΣΙΤΣΙΠΗΣ:****ΕΠΙΒΛΕΠΩΝ ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ**
Καθηγητής Τμήματος Γεωπονίας
Φυτικής Παραγωγής και Αγροτικού
Περιβάλλοντος
Πανεπιστημίου Θεσσαλίας**Δ.Π. ΛΥΚΟΥΡΕΣΗΣ:**Καθηγητής Γεωπονικού
Πανεπιστημίου Αθήνας**Δ.Α. ΠΡΟΦΗΤΟΥ ΑΘΑΝΑΣΙΑΔΗ:**Καθηγήτρια Τμήματος Γεωπονίας
Α.Π.Θ.

Πρόλογος

Στην παρούσα διατριβή μελετάται ο μηχανισμός επιλογής ξενιστή πτερωτών μορφών της αφίδας *Myzus persicae* (Sulzer) σε συνθήκες αγρού, καθώς και η διατροφική συμπεριφορά πτερωτών αφίδων με τη μέθοδο της ηλεκτρικής καταγραφής της συμπεριφοράς διατροφής (Electrical Penetration Graph, EPG).

Η διατριβή αποτελείται από δύο μέρη: i) Στο γενικό μέρος, δίδονται πληροφορίες σχετικά με: τις αφίδες, το βιολογικό τους κύκλο, με τις ιδιαιτερότητες που παρουσιάζει, την εξειδίκευση και την αλληλεπίδραση αφίδων με τα φυτά ξενιστές και τη θρέψη των αφίδων. Επίσης, ιδιαίτερη έμφαση δίνεται στο μηχανισμό επιλογής ξενιστή από πτερωτές αφίδες. Τέλος, δίδονται πληροφορίες σχετικά με την αφίδα *Myzus persicae* (Sulzer). ii) Στο ειδικό μέρος, περιγράφονται τα υλικά και οι μέθοδοι της πειραματικής διαδικασίας έτσι όπως ακολουθήθηκαν, αναλύονται τα αποτελέσματα των μετρήσεων και τέλος ακολουθεί η συζήτηση των αποτελεσμάτων που οδηγεί στην εξαγωγή συμπερασμάτων.

Ευχαριστίες

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

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

Περιεχόμενα

Περίληψη	7
Σκοπός Μελέτης	10
Abstract	11
A'. ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ	13
Αφίδες	13
Βιολογικός κύκλος αφίδων	15
Εξειδίκευση εντόμου - φυτού ξενιστή	17
Προσαρμογή αφίδων:.....	17
Φυλές προσαρμοσμένες σε έναν ξενιστή:.....	17
Αλληλεπίδραση εντόμου - φυτού ξενιστή	19
Μηχανισμός διασποράς και εύρεση ξενιστή:.....	19
Χρησιμοποίηση του φλοιώματος ως κύρια πηγή τροφής:.....	20
Παρθενογέννηση :	20
Θρέψη αφίδων	21
Εύρεση φυτού-ξενιστή - Στάδια αποδοχής του	22
Πρώτη δοκιμή μετά την προσγείωση.....	24
Εισαγωγή στιλέτων στο φλοιώμα.....	26
Μορφολογικά χαρακτηριστικά:.....	29
Γεωγραφική κατανομή-Ξενιστές:.....	29
Βιολογία:	30
Ζημιές :	31
Εισαγωγή.....	33
Υλικά και μέθοδοι	34
Α. Προέλευση αφίδων.....	34
Β. Ανάπτυξη φυτών	35
Γ. Δοκιμές προτίμησης ξενιστή σε συνθήκες αγρού.	35
Δ. Μελέτη της συμπεριφοράς ελεύθερα κινούμενων ιδρυτικών πτερωτών.	37
Ε. Μελέτη της διατροφικής συμπεριφοράς με ηλεκτρική καταγραφή. Μέθοδος EPG.....	38
ΣΤ. Μελέτη αναπαραγωγικού δυναμικού από πτερωτές μορφές.....	40
Στατιστική ανάλυση.....	41
Αποτελέσματα	42

A. Δοκιμές προτίμησης ξενιστή σε συνθήκες αγρού.....	42
B. Μελέτη της συμπεριφοράς ελεύθερα κινούμενων ιδρυτικών πτερωτών.....	42
Γ. Μελέτη της διατροφικής συμπεριφοράς με ηλεκτρική καταγραφή. Μέθοδος EPG.....	43
Δ. Μελέτη αναπαραγωγικού δυναμικού από πτερωτές μορφές.....	45
Συζήτηση - Συμπεράσματα.....	46
<i>Πίνακας 1.</i>	54
<i>Πίνακας 2.</i>	55
<i>Πίνακας 3.</i>	56
<i>Πίνακας 4.</i>	57
<i>Πίνακας 5.</i>	58
<i>Πίνακας 6.</i>	59
<i>Πίνακας 7.</i>	60
<i>Πίνακας 8.</i>	61
<i>Σχήμα 1.</i>	62
<i>Σχήμα 2.</i>	63
Βιβλιογραφία.....	64

Περίληψη

Λαμβάνοντας υπόψη το σημαντικό ρόλο που διαδραματίζουν οι πτερωτές μορφές αφίδων στον καθορισμό της εξειδίκευσης με τα φυτά ξενιστές, αυτή η μελέτη εξετάζει: α) Την επιλογή ξενιστή ανοιζιάτικων μεταναστευτικών πτερωτών μορφών (*alatae fundatrigeniae*) των δύο μορφών *Myzus persicae nicotianae* και *Myzus persicae* s.str σε συνθήκες αγρού την εποχή των μεταναστευτικών πτήσεων. Νεαροί βλαστοί Ροδακινιάς προσβεβλημένοι με πτερωτές αφίδες συλλέχθηκαν από την περιοχή της Μελίκης, όπου καλλιεργείται ο καπνός και από τα Λεχώνια όπου δεν καλλιεργείται ο καπνός. Τα κλαδιά Ροδακινιάς μεταφέρθηκαν στο εργαστήριο, όπου τοποθετήθηκαν σε ειδικούς κλωβούς σε εξωτερικό χώρο. Εκεί, τα ενήλικα πτερωτά είχαν τη δυνατότητα να επιλέξουν μεταξύ φυτών πιπεριάς και καπνού. Σε τακτά χρονικά διαστήματα ο αριθμός των πτερωτών που εγκαθίσταντο στον κάθε ξενιστή καταγράφοταν. β) Τη συμπεριφορά ελεύθερα κινούμενων ανοιζιάτικων μεταναστευτικών πτερωτών σε συνθήκες αγρού κατά την πρώτη φάση της επιλογής ξενιστή, δηλ. για σύντομο χρόνο μετά την προσγείωση είτε στον καπνό είτε στην πιπεριά. γ) Τη διατροφική συμπεριφορά ανοιζιάτικων και φθινοπωρινών πτερωτών (*alatae alienicolae*) με την τεχνική της Ηλεκτρικής Καταγραφής της Διατροφικής Συμπεριφοράς (Electrical Penetration Graph, EPG). Οι καταγραφές διήρκεσαν 15 λεπτά και πραγματοποιήθηκαν σε ελεγχόμενες εργαστηριακές συνθήκες, σε κλωβό Faraday, σε θερμοκρασία $23\pm 1^{\circ}\text{C}$ και φωτοπερίοδο Φ16:Σ8. Κατά τη διάρκεια των καταγραφών διαπιστώθηκαν τρία διαφορετικά πρότυπα διατροφικής συμπεριφοράς. δ) Τη γονιμότητα ανοιζιάτικων και φθινοπωρινών μεταναστευτικών πτερωτών και τη διάρκεια ζωής τους σε διαφορετικούς ξενιστές. Ως ξενιστές επιλέχθηκαν φυτά πιπεριάς και καπνού στο στάδιο των 2-4 πραγματικών φύλλων. Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν σε θαλάμους ανάπτυξης στους $20\pm 1^{\circ}\text{C}$ με Φ16:Σ8.

Τα αποτελέσματα της ανάλυσης ANOVA έδειξαν πως το συνολικό ποσοστό των αποίκων στον καπνό ή στην πιπεριά ήταν στατιστικώς σημαντικό μεταξύ πτερωτών που προήλθαν από τη Μελίκη και τα Λεχώνια. Το 77% των αφίδων που προήλθαν από τη Μελίκη αποίκισαν τον καπνό ενώ απεναντίας περίπου ίσα ποσοστά πτερωτών προερχόμενα από τα Λεχώνια επέλεξαν καπνό ή πιπεριά.

Μετά την προσγείωσή τους στον καπνό, πτερωτά από την Μελίκη εγκαταστάθηκαν γρηγορότερα απ' ό,τι αυτά των Λεχωνίων. Το αντίθετο

παρατηρήθηκε στην πιπεριά. Το ποσοστό των περωτών από Λεχώνια και Μελίκη που απογειώθηκε, μετά από μία σύντομη αναζήτηση, από φυτά πιπεριάς δεν διέφερε σημαντικά. Αντίθετα, περωτά από την Μελίκη αποδέχτηκαν τον καπνό ως ξενιστή, ενώ το ίδιο δεν παρατηρήθηκε για περωτά που προήλθαν από τα Λεχώνια

Με τη χρήση της μεθόδου Ηλεκτρικής Καταγραφής της Διατροφικής Συμπεριφοράς (EPG), μόνο ορισμένα περωτά από τα Λεχώνια εκδήλωσαν συμπεριφορά μη διατροφής (nr), στον καπνό. Σχεδόν όλα τα περωτά και των δύο περιοχών ήρθαν σε επαφή με τα κύτταρα της επιδερμίδας του ξενιστή τους (C) σχεδόν αμέσως με την έναρξη της καταγραφής. Σημαντικά στατιστικές διαφορές παρατηρήθηκαν στον καπνό μεταξύ των περιοχών προέλευσης των αφίδων όσον αφορά το χρόνο μέχρι την πρώτη διάτρηση κυττάρου (pd). Κατά τη διάρκεια των πρώτων δύο λεπτών της καταγραφής στον καπνό, υψηλότερο ποσοστό ανοιζιάτικων περωτών από τη Μελίκη (70%) πραγματοποίησε τουλάχιστον μία διάτρηση κυττάρου (pd), σε σχέση με το ποσοστό των περωτών από τα Λεχώνια (40%). Παρόμοια ποσοστά καταγράφηκαν και στα φθινοπωρινά περωτά στον καπνό ενώ το αντίθετο καταγράφηκε στην πιπεριά και για τις δύο μορφές περωτών. Η μέση διάρκεια διάτρησης κυττάρου στην πιπεριά ήταν μεγαλύτερη και στις δύο μορφές περωτών, όταν αυτά προέρχονταν από τα Λεχώνια σε σχέση με αυτά της Μελίκης. Το αντίθετο παρατηρήθηκε μόνο για τα φθινοπωρινά περωτά της Μελίκης ενώ όχι για τα ανοιζιάτικα περωτά της ίδιας περιοχής.

Τα αποτελέσματα της ανάλυσης ANOVA έδειξαν σημαντική αλληλεπίδραση μεταξύ των παραγόντων περιοχή και φυτό στην απόδοση σε απογόνους και στις δύο μορφές περωτών. Στις περισσότερες περιπτώσεις η διάρκεια ζωής των περωτών δεν διέφερε σημαντικά μεταξύ των περωτών των δύο περιοχών. Στον καπνό, τα περωτά της Μελίκης παράγαγαν σημαντικά περισσότερους απογόνους κατά την διάρκεια της ζωής τους απ' ότι τα περωτά των Λεχωνίων, ενώ το αντίθετο παρατηρήθηκε στα φυτά πιπεριάς.

Οι παρατηρούμενες διαφορές στα πειράματα επιλογής και απόδοσης καθώς επίσης η διαφορετική διατροφική συμπεριφορά οφείλονται στο γεγονός ότι οι περωτές αφίδες που εξετάστηκαν ανήκουν σε διαφορετικά υποείδη του συμπλόκου *M. persicae*. Τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης υποστηρίζουν προηγούμενες γενετικές και μορφομετρικές μελέτες καθώς και με τα αποτελέσματα πρόσφατης μελέτης επιλογής καπνού ή πιπεριάς από ενήλικα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά

της αφίδας. Τα αποτελέσματα συζητιούνται σε σχέση με τους μηχανισμούς που πιθανόν επηρεάζουν τη σχέση φυτό αφίδα.

Σκοπός Μελέτης

Σκοπός της παρούσας διατριβής είναι η μελέτη του μηχανισμού επιλογής φυτού ξενιστή πτερωτών μορφών της αφίδας *Myzus persicae*. Θα εξεταστεί η συμπεριφορά πτερωτών αφίδων σε διάφορα στάδια, μέχρι την τελική αποδοχή και εγκατάσταση σε φυτά ξενιστές. Επίσης, θα μελετηθεί η επίδραση που θα έχει η επιλογή αυτή στους άπτερους απογόνους. Ως φυτά ξενιστές θα χρησιμοποιηθούν καπνός και πιπεριά. Οι πτερωτές αφίδες που συλλέχθηκαν, προέρχονται τόσο από περιοχές όπου η καλλιέργεια του καπνού γίνεται σε μεγάλη έκταση, όσο και από περιοχές όπου δεν καλλιεργείται ο καπνός.

Σκοπός επίσης είναι η υποστήριξη της άποψης των χωριστών υποειδών *Myzus persicae nicotianaе* και *Myzus persicae s.str* σύμφωνα με τα προηγούμενα δεδομένα διάκρισής τους με μορφολογικά και μοριακά κριτήρια. Συνάμα, η διαπίστωση σχέσεων αλληλεπίδρασης αφίδας-φυτού ξενιστή και η τυχόν εξειδίκευση φυλών της αφίδας με συγκεκριμένους ξενιστές αποτελούν σκοπούς της μελέτης. Τα όποια αποτελέσματα, αναμένεται να συμβάλλουν θετικά στην ανάπτυξη κατάλληλων μεθόδων αντιμετώπισης της συγκεκριμένης αφίδας, στα πλαίσια ενός ολοκληρωμένου συστήματος διαχείρισης των εχθρών.

Η γνώση του μηχανισμού επιλογής ξενιστών από πτερωτές αφίδες, βοηθάει στην καλύτερη κατανόηση της εξελικτικής πορείας και στον προσδιορισμό της γεωγραφικής εξάπλωσης των αφίδων. Μία τέτοια μελέτη πραγματοποιείται για πρώτη φορά στη Ελλάδα ενώ συγχρόνως είναι μία από τις λιγιστές στον κόσμο. Η παρούσα διατριβή συμβάλει στην καλύτερη γνώση της οικολογίας του *M.persicae*.

Abstract

Given the important role that the winged colonizers of aphids play in host specialization, this study examines: a) The host selection of spring migrants (alatae fundatrigeniae) of *M. persicae nicotianae* and *M. persicae* s.str at open air conditions. Young shoots of peach infested by winged aphids were collected from Meliki, north Greece (tobacco-growing region) and Lehonía, central eastern Greece (non tobacco-growing region). The peach shoots were transferred to laboratory where they were put into special cages. There the alatae were offered a choice of pepper and tobacco plants. The number of alatae that settled on tobacco or pepper plants was recorded. b) The behaviour of freely moving spring migrants, at open air conditions, during the early phase of host selection, i.e. a short period after alighting either on pepper or on tobacco plant. The behaviour of alatae after landing, walking, probing, settling or taking off was observed for 15 minutes. c) The feeding behaviour of spring and summer migrants (alatae alienicolae) using the Electrical Penetration Graph technique. Recordings were carried out in a Faraday cage under controlled conditions, $23\pm 1^\circ\text{C}$ and 16 hrs light per day, and lasted for 15 minutes. During the 15min recording three waveform patterns were identified (C, np, pd). d) The performance of alatae fundatrigeniae and alienicolae. Both fundatrigeniae and alienicolae were confined in a tobacco or pepper plant at the stage of 2-4 true leaves using special cages and were transferred to a growth chamber at $20\pm 1^\circ\text{C}$ and 16 hrs light per day. Fecundity and mortality was recorded.

The results of ANOVA showed that the overall proportion of colonizers on tobacco or pepper was significantly different between alatae from Meliki and Lehonía. Seventy seven per cent of aphids originated from the tobacco growing region colonized tobacco. On the other hand, an equal portion of alatae from non growing regions selected either tobacco or pepper plants.

After landing, the alatae from Meliki settled significantly more quickly on tobacco leaves than those from Lehonía. The opposite was observed on pepper. The proportion of alatae from Lehonía and Meliki that took off, after wondering about for a while on pepper did not differ significantly. On the other hand, tobacco was accepted as a host by Meliki's alatae. The same was not observed for alatae originated from Lehonía.

Using the EPG method non penetration activity was only recorded by alatae originated from Lehonia on tobacco. Almost all alatae from both regions penetrated the leaf cuticle almost immediately (within 1-2sec). On tobacco, there were found significant differences between alatae from the two regions in the time until the first cell puncture.

During the first two minutes of recording on tobacco a higher proportion of alatae fundatrigeniae from Meliki (70%) performed at least one cell puncture than those from Lehonia (42%). The same pattern was observed with alatae alienicolae while the opposite was recorded on pepper in both forms.

The mean duration of cell punctures on pepper was longer in alatae of both forms originated from Lehonia than those from Meliki. The opposite was observed with alatae alienicolae on tobacco while not with alatae fundatrigeniae.

ANOVA's results revealed a significant interaction between region * host in the fecundity of both alatae forms. On the other hand, in most cases, longevity did not differ significantly between the alatae from the two regions. On tobacco, the alatae from Meliki produced significantly a higher total number of progeny than those from Lehonia, while the opposite was observed on pepper plants.

The observed differences in preference and performance tests as well as the different kind of behaviour were due to the fact that the winged aphids used in the experiment probably belong to different races of *Myzus persicae* complex. It is under discussion whether aphids originated from tobacco growing regions belong to a different race or belong to subspecies *Myzus persicae nicotianae* in comparison with aphids originated from non tobacco regions. The observations here are in agreement with previous genetic, morphometric studies as well as previous host selection studies of adult apterous parthenogenetic females of *Myzus persicae* between tobacco and pepper. The results are discussed in relation to the mechanisms that probably affect the plant-aphid interaction.

Α΄. ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

Αφίδες

Οι αφίδες έχουν συναρπάσει τον άνθρωπο εδώ και πολύ καιρό. Πιστεύεται πως υπάρχουν εδώ και 280 εκατομμύρια χρόνια παρόλο που το πρώτο απολίθωμα αφίδας, το πτερωτό της *Triassoaphis cubitus*, χρονολογείται ακόμα παλιότερα. Η γοητεία τους οφείλεται κυρίως στον πολύπλοκο βιολογικό τους κύκλο σε συνδυασμό με την ιδιαίτερη σχέση που αναπτύσσουν με τα φυτά ξενιστές τους, στον πολυφαινισμό τους καθώς και στην ιδιαίτερη ικανότητα να αναπαράγονται τόσο εγγενώς όσο και αγενώς. Οι τρόποι με τους οποίους οι αφίδες τρέφονται και αναπαράγονται, έτσι όπως διαμορφώθηκαν κατά τη διάρκεια της εξελικτικής τους ιστορίας, οδήγησαν σε μία στενή σχέση με συγκεκριμένα φυτά-ξενιστές και επηρέασε το μέγεθος και τη δομή των πληθυσμών τους. Έτσι κατά συνέπεια καθορίστηκαν η συμπεριφορά διασποράς, η δυναμική των πληθυσμών, η παραλλακτικότητα και η γεωγραφική κατανομή των ειδών στον κόσμο (Dixon 1998).

Τα κοινά ονόματα με τα οποία είναι οι αφίδες γνωστά στην Ελλάδα είναι τα: μελίγκρα, ψείρες, μελιτούρα, και φυτόφθειρα. Υπολογίζεται πως υπάρχουν περί τα 4000 είδη αφίδων και ανήκουν στη σειρά Sternorrhyncha της τάξης Homoptera. Η ονομασία Sternorrhyncha προκύπτει από την θέση που βρίσκεται το ρύγχος (rostrum), όταν η αφίδα δεν τρέφεται αλλά ξεκουράζεται. Το ρύγχος τότε βρίσκεται κατά μήκος της κοιλιακής χώρας (στέρνο) της αφίδας. Χαρακτηριστικά της σειράς είναι οι καλώς ανεπτυγμένες κεραίες, που αποτελούνται από 1 έως 6 άρθρα και τα μακριά πόδια με μόνο- ή διάρθρους ταρσούς. Γενικώς είναι μικρόσωμα έντομα (1-10mm) με μαλακό σώμα και οι πτερωτές μορφές έχουν δύο ζεύγη μεμβρανωδών πτερύγων που η κάθε μία έχει μία κύρια νεύρωση. Στο νωτιαίο τεργίτη του πέμπτου κοιλιακού δακτυλίου υπάρχει το ζεύγος των σιφωνίων. Είναι σωληνόμορφες αποφύσεις και ο ρόλος τους είναι η ελευθέρωση φερομονών ώστε να επικοινωνούν μεταξύ τους άτομα του ίδιου είδους. Στην άκρη της κοιλιάς υπάρχει μια απόφυση που λέγεται ουρά (cauda).

Συγκριτικά με τα 10000 είδη Κολεοπτέρων και τα 12000 είδη Λεπιδοπτέρων τα 4000 είδη των αφίδων που απαντώνται παγκοσμίως είναι σχετικά λίγα. Από αυτά γύρω στα 250 αναφέρονται ως εχθροί των καλλιεργούμενων φυτών. Συνήθως αυτά βρίσκονται σε εύκρατες περιοχές όπου το 25% των φυτικών ειδών αναφέρεται ότι προσβάλλονται από αφίδες. Υπάρχουν περισσότερα από 500 είδη στην Αγγλία ενώ

υπάρχουν περίπου 1350 είδη στη Βόρεια Αμερική. Δυστυχώς, υπάρχουν πολύ λίγες βιολογικές μελέτες σχετικά με αφίδες προερχόμενες από Αφρική, Ν. Αμερική και Ινδία. Τέτοιες μελέτες πρέπει αργά ή γρήγορα να πραγματοποιηθούν ώστε να συμπληρωθεί η ήδη υπάρχουσα γνώση από έρευνες στις εύκρατες περιοχές και γενικότερα σε αυτές με σχετικά σταθερές κλιματολογικές συνθήκες (Dixon, 1998).

Οι αφίδες είναι μυζητικά έντομα και είναι χαρακτηριστικό πως κατά τη διάρκεια της νυμφικής και ενήλικης ζωής τους τρέφονται σχεδόν ασταμάτητα. Μεγάλη ποσότητα του χυμού αφαιρείται από τα φυτικά μέρη με αποτέλεσμα τη συστροφή των φύλλων, που αποτελεί χαρακτηριστικό σύμπτωμα προσβολής. Κυρίως είναι μονοφάγες, ωστόσο ορισμένα είδη απαντώνται σε πολλούς ξενιστές. Ορισμένα είδη ρυπαίνουν το φύλλωμα και τους καρπούς με μελιτώδη απεκκρίματα, που ευνοούν την ανάπτυξη καπνιάς, ενώ κάποια άλλα έχουν αναπτύξει σχέσεις κοινής ωφελείας με είδη μυρμηγκιών. Τα μυρμηγκία συλλέγουν τα μελιτώδη αποχωρρίματα (honeydew) και τα χρησιμοποιούν ως τροφή ενώ παράλληλα παρέχουν προστασία στις αφίδες από διάφορους εχθρούς (Dixon 1970).

Τρυφερά φύλλα και βλαστοί κυρίως προτιμούνται από αφίδες καθώς η θρεπτική τους κατάσταση ευνοεί την ανάπτυξή των αφίδων. Ωστόσο, υπάρχουν και είδη που είναι ριζόβια, φυλλόβια και κάποια είναι κηκιδόμορφα (ζουν μέσα σε κηκίδες που δημιουργούνται σε φύλλα ή σε λεπτά κλαδιά των φυτών-ξενιστών, πχ *Pemphigus* sp.). Ζουν κυρίως ομαδικά και όταν τρέφονται έχουν την κεφαλή προς τη βάση του βλαστού ή φύλλου. Ακολουθούν την “Γ” στρατηγική αναπαραγωγής και οι πυκνές αποικίες της άνοιξης δύναται να καλύψουν όλο το κορυφαίο μέρος των νέων βλαστών. Είναι άφθονες κυρίως την άνοιξη και το φθινόπωρο και γενικά με μετρίως θερμό και υγρό καιρό. Σε κλίματα όπως της Ελλάδας, στους θερμούς και ξηρούς μήνες του καλοκαιριού περιορίζονται σημαντικά οι πληθυσμοί αφού δεν ευνοείται η συνεχής αναπαραγωγή ενώ αντίθετα την άνοιξη τα παρθενογενετικά θηλυκά αναπαράγονται ταχύτατα.

Εκτός από την άμεση ζημιά που προκαλούν με την απομύζηση χυμών, αποτελούν ίσως την κυριότερη κατηγορία εντόμων που μεταδίδει στα φυτά παθογόνους ιούς. Κάποια είδη είναι φορείς πολλών ιών, τους οποίους μεταδίδουν στα φυτά προκαλώντας σοβαρότατες ζημιές. Εύλογα λοιπόν κατατάσσονται ανάμεσα στους πιο σοβαρούς εχθρούς των καλλιεργούμενων φυτών.

Πολλοί είναι οι φυσικοί εχθροί των αφίδων όπως είδη Διπτέρων που ανήκουν στις οικογένειες Syrphidae και Cecidomyiidae, είδη Κολεοπτέρων των γενών

Coccinellidae, Carabidae, Staphylinidae, είδη Υμενοπτέρων των οικογενειών Proctotrupidae, Chalcididae, Braconidae και είδη Νευροπτέρων των οικογενειών Chrysopidae και Hemerobiidae. Υπάρχουν επίσης ορισμένα είδη μυκήτων που ανήκουν στα γένη *Empusa*, *Entomophthora* και *Verticillium* καθώς και είδη αραχνοειδών που περιορίζουν σημαντικά τους πληθυσμούς των αφίδων.

Βιολογικός κύκλος αφίδων

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

Η εναλλαγή ξενιστή (ετεροοικία) αποτελεί επίσης ένα ιδιαίτερο γνώρισμα της εξέλιξης του βιολογικού κύκλου των Aphidoidea. Στον πρωτεύοντα γίνεται η εγγενής αναπαραγωγή ακολουθεί μία εποχιακή μετανάστευση στον δευτερεύοντα, όπου βρίσκονται παρθενογενετικές μορφές και μία μετανάστευση πάλι στον πρωτεύοντα. Δεν χαρακτηρίζει όλες αλλά ορισμένες οικογένειες και υποοικογένειες των Aphidoidea. Είδη της υποοικογένειας Calaphidinae δεν παρουσίασαν ποτέ εναλλαγή ξενιστή, ενώ αξιοσημείωτο παράδειγμα αποτελεί η μεγάλη υποοικογένεια Aphidinae, όπου είδη ή πληθυσμοί μέσα στο είδος έχασαν την επαφή με τον πρωτεύοντα και ζουν αποκλειστικά στο δευτερεύοντα καθ' όλη τη διάρκεια του έτους (Blackman 2000).

Ετεροοικία: Σε είδη που παρατηρείται η εναλλαγή αυτή, το άτομο που προκύπτει από την εκκόλαψη του χειμερινού ωού ωριμάζει σε άπτερο θηλυκό με υψηλή αναπαραγωγική ικανότητα από το οποίο προκύπτει η πρώτη αποικία (το ιδρυτικό ή fundatrix). Ένας αριθμός παρθενογενετικών γενεών ακολουθεί στον πρωτεύοντα ξενιστή μέχρι την εμφάνιση των πρώτων πτερωτών θηλυκών (alatae),

των οποίων ο στόχος είναι η μετανάστευση σε δευτερεύοντες ξενιστές. Εκεί, κατά τη διάρκεια του θέρους θα ιδρύσουν καινούριες παρθενογενετικές αποικίες. Στα ετερόοικα μέλη της υποοικογένειας Arhidinae οι μετανάστες που επιστρέφουν στον πρωτεύοντα ξενιστή είναι πτερωτά αρσενικά (males) και πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά. Τα τελευταία ονομάζονται θηλυτόκα (gynoparae) και γεννούν παρθενογενετικά, μία νέα μορφή άπτερων θηλυκών, τα έμφυλα θηλυκά (oviparae). Η σύζευξη πραγματοποιείται μόνο στον πρωτεύοντα ξενιστή μεταξύ των πτερωτών αρσενικών και των έμφυλων θηλυκών. Τα oviparae εναποθέτουν τα διαχειμάζοντα αυγά κυρίως σε οφθαλμούς ή σε άλλα προστατευμένα μέρη. Από την εκκόλαψη των ωών προκύπτουν την άνοιξη τα πρώτα άπτερα θηλυκά (ιδρυτικά).

Σε ετερόοικα μέλη άλλων υποοικογενειών (Apoeciinae, Eriosomatinae, Homarphidinae) μόνο μια μορφή εμπλέκεται στη φθινοπωρινή μετανάστευση προς τον πρωτεύοντα ξενιστή. Πρόκειται για παρθενογενετικά πτερωτά θηλυκά (sexuparae) τα οποία γεννούν άπτερα αρσενικά και θηλυκά, από τα οποία όταν συζευχθούν προκύπτουν τα διαχειμάζοντα ωά. Τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά, που επιστρέφουν στον πρωτεύοντα ξενιστή το φθινόπωρο, είτε sexuparae είτε gynoparae, είναι συχνά διαφορετικά στη μορφή και στη συμπεριφορά απ' ότι τα πτερωτά θηλυκά που μεταναστεύουν την άνοιξη προς το δευτερεύοντα ξενιστή (Blackman 2000).

Η εναλλαγή ξενιστή φαίνεται πως συνέβαλε σημαντικά στη διασπορά των αφίδων παγκοσμίως. Τα περισσότερα είδη που ζουν σήμερα σε ποώδη φυτά φαίνεται πως εξελίχθηκαν μέσω της φάσης της εναλλαγής ξενιστή. Σε αρκετές περιπτώσεις μονόοικα είδη αφίδων, που σε όλη τους τη ζωή γνωρίζουν μόνο έναν ξενιστή, συνδέονται στενά γενετικώς με ετερόοικα είδη που χρησιμοποιούν τον ίδιο ξενιστή ως δευτερεύοντα. Το γεγονός αυτό αποτελεί ένδειξη πως η απώλεια εναλλαγής ξενιστή είναι συχνό και συνεχιζόμενο φαινόμενο που καθορίζει την εξελικτική πορεία των αφίδων.

Παρθενογενετική αναπαραγωγή: Πιστεύεται πως αναπτύχθηκε πριν από 200 εκατομμύρια χρόνια και σύμφωνα με τον Owen (1849) ορίζεται ως η επιτυχής αναπαραγωγή προσχηματισμένων ατόμων από ένα θηλυκό γαμέτη. Η απουσία σεξουαλικών μορφών (ανολοκυκλικότητα) καθ' όλη τη διάρκεια του έτους σε συνδυασμό με την παρουσία αποκλειστικά παρθενογενετικών είναι ένα ακόμη εξελικτικό γνώρισμα της κατηγορίας αυτών των εντόμων. Η παρουσία σεξουαλικών

μορφών ρυθμίζεται από εποχιακές αλλαγές στο περιβάλλον και καθορίζεται κυρίως από τη θερμοκρασία και τη φωτοπερίοδο. Στην περίπτωση όμως που το περιβάλλον δεν παρέχει την κατάλληλη θερμοκρασία ή φωτοπερίοδο (όπως σε τροπικά κλίματα και σε περιβάλλοντα θερμοκηπίου) η παρθενογενετική αναπαραγωγή συνεχίζεται ασταμάτητα, καθορίζοντας τη δομή του πληθυσμού και οδηγώντας στην εξέλιξη του κλωνικού πολυμορφισμού και την τηλεπισκόπηση των γενεών. Η παρθενογενετική αναπαραγωγή παρατηρείται είτε καθ' όλη τη διάρκεια του έτους είτε για ορισμένες γενιές.

Εξειδίκευση εντόμου - φυτού ξενιστή

Προσαρμογή αφίδων: Όταν οι αφίδες αλλάζουν ξενιστή προσαρμόζονται σε νέες θρεπτικές και αβιοτικές συνθήκες. Ως συνέπεια τούτου οι αφίδες προσαρμόζονται (Shaposhnikov 1987). Οι αλλαγές αφορούν είτε μορφολογικά χαρακτηριστικά (μήκος ή σχήμα rostrum), ώστε να ξεπεράσουν μορφολογικά χαρακτηριστικά του φυτού, που δυσκολεύουν τις αφίδες (π.χ. τρίχες), είτε εσωτερικές διαφοροποιήσεις π.χ. μεταβολισμός. Ο Dixon (1998) αναφέρει πως το *Myzus persicae*, όταν προέρχεται από καλής ποιότητας ξενιστή έχει μεγάλο μέγεθος και δυσκολεύεται να προσαρμοστεί σε έναν χαμηλής ποιότητας ξενιστή, πιθανώς λόγω φυσιολογικών αλλαγών που συμβαίνουν στην αφίδα προκειμένου ν' αντιμετωπίσει τα διαφορετικά θρεπτικά συστατικά και τους δευτερογενείς μεταβολίτες. Όταν όμως προσαρμοστεί σταδιακά σε νέο θρεπτικό περιβάλλον μετά από μερικές γενιές έχει καλύτερη απόδοση (Schweissig & Wilde 1979, McKenzie 1990). Για το *M. persicae* επίσης βρέθηκε πως σε φύλλα ποικιλιών πατάτας, οι αφίδες προσαρμόστηκαν με την αύξηση του αριθμού των γενεών που εκτράφηκαν (Μαργαριτόπουλος και συνεργάτες 1999).

Φυλές προσαρμοσμένες σε έναν ξενιστή: Η κατανόηση των παραγόντων που συμβάλλουν στην ενδοειδική ποικιλότητα όσον αφορά την προτίμηση ξενιστών φυτοφάγων εντόμων, είναι σημαντική ώστε να διευκρινίσουμε πως τα έντομα αυτά εξελίσσονται σε σχέση με αλλαγές στους ξενιστές τους (Futuyama & Peterson, 1985). Η προτίμηση των εντόμων σε φυτά ξενιστές είναι δυνατόν να καθορίζεται από προηγούμενη εμπειρία (Bernays, 1995), αλλά ορισμένες διαφορές στην προτίμηση ξενιστή οφείλονται σε γενετικές διαφοροποιήσεις μεταξύ των ατόμων (Via, 1990).

Για πάνω από 150 χρόνια (Walker 1850) είναι γνωστές οι προσαρμοσμένες φυλές αφίδων σε διαφορετικούς ξενιστές, ενώ ο Tomiuk (1990) αναφέρει πως από τα 36 είδη εντόμων που έχουν φυλές, τα μισά είναι αφίδες. Η δημιουργία των φυλών γίνεται μέσα από τη διαδικασία της φυσικής επιλογής καθώς νέοι πληθυσμοί αφίδων ξεπερνούν γρήγορα τους μηχανισμούς άμυνας των φυτών και προσαρμόζονται σε νέα φυτά ξενιστές. Ένας αρκετά μεγάλος αριθμός ειδών αφίδων είναι εξειδικευμένος σε ένα φυτό ξενιστή και μερικά είδη είναι εξαιρετικά πολυφάγα.

Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί η αφίδα του μπιζελιού *Acyrtosiphon pisum* (Harris) που έχει δύο φυλές και απαντάται η μία σε τριφύλλι (*Trifolium pratense* L.) και η άλλη σε μηδική (*Medicago sativa* L.). Η εξειδίκευση προάγεται από τη συμπεριφορά κατά την επιλογή ξενιστή και συγκεκριμένα από την αναγνώριση του ενός μόνο είδους φυτού ως δευτερεύοντα ξενιστή από τις πτερωτές μορφές. Ο ρόλος των αλληλοχημικών ουσιών φαίνεται πως είναι πολύ σημαντικός μιας και βρέθηκε θετική συσχέτιση με αλληλοχημικές ουσίες κάθε ξενιστή που διεγείρουν τη διατροφή και την εναπόθεση νυμφών (Caillaud 1999). Ο Guldemon (1994) έδειξε πως στο πολυφάγο είδος *Aphis gossypii* Glover υπάρχουν δύο φυλές που αποικίζουν το αγγούρι (*Cucumis sativus* L.) ή το χρυσάνθεμο (*Dendranthema grandiflora* Tzvelev.) με πολύ χαμηλό ποσοστό αναπαραγωγής όταν κλώνοι από χρυσάνθεμο αναπτύσσονται σε αγγούρι και το αντίστροφο. Διαφορετικές φυλές, επίσης, προσαρμοσμένες σε είδη ξενιστών, έχουν παρατηρηθεί και στην αφίδα *Therioaphis trifolii* Monel. Οι δύο φυλές παρουσιάζουν εξειδίκευση στη μηδική και στο τριφύλλι (*Trifolium subterraneum* L.), αντίστοιχα (Sunnucks et al. 1997).

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

Επίσης, συμπατριικοί γενότυποι πληθυσμών εντόμων συνδεδεμένων με τον ξενιστή τους εμφανίζονται να είναι στενά συνδεδεμένοι γενετικά μεταξύ τους

ιδιαίτερα σε περιπτώσεις παρθενογενετικών φυτοφάγων, όπως αφίδες, όπου ο γενετικός επανασυνδυασμός είναι ελλιπής εξ' αιτίας σπάνιων σεξουαλικών μορφών (Futuyama & Peterson, 1985; Via 1994).

Αλληλεπίδραση εντόμου - φυτού ξενιστή

Η φύση της αλληλεπίδρασης αφίδας-ξενιστή, σύμφωνα με τον Blackman (1990), εξαρτάται άμεσα από τρεις παράγοντες της βιολογίας τους: (α) την αποτελεσματικότητα των μηχανισμών διασποράς και εύρεσης ξενιστή, (β) τη χρησιμοποίηση του φλοιώματος ως κύριας πηγής τροφής και (γ) την παρθενογέννηση.

Μηχανισμός διασποράς και εύρεση ξενιστή: Τουλάχιστον στις βόρειες περιοχές του πλανήτη σχεδόν όλα τα φυτά δέχονται αρκετές “επισκέψεις” από πτερωτές αφίδες. Τα ποώδη φυτά και πολύ περισσότερο τα δέντρα δεν είναι σε θέση να κρυφτούν από τις αφίδες και είναι σίγουρο πως οι αφίδες θα τα βρουν. Ο μόνος τρόπος να αποφύγουν την αποίκιση είναι με την ανάπτυξη τέτοιων φυσικών και χημικών ιδιοτήτων ώστε να αντέξουν στην επίθεση.

Αποτελεί κοινή παραδοχή πως η πτερωτή μορφή κάποιας αφίδας, που χαρακτηρίζεται μονοφάγο είδος και αποικίζει έναν σπάνιο ξενιστή, έχει συχνά περιορισμένη πιθανότητα να βρει τον ξενιστή αυτό. Ο Dixon 1987 έδειξε πως ο μέσος αριθμός αφίδων που αποικίζουν κάθε φυτικό είδος μειώνεται δραστικά καθώς η βιοποικιλότητα των φυτικών ειδών αυξάνει και κατέληξε πως η παρουσία ενός φυτού είναι πράγματι περιοριστικός παράγοντας για ένα μονοφάγο είδος αφίδας. Ωστόσο το ερώτημα που προκύπτει είναι το εξής: αν ο ξενιστής είναι όντως σπάνιος, τότε γιατί το είδος της αφίδας συνεχίζει να είναι μονοφάγο; Σύμφωνα με τον Blackman (1990) η απάντηση είναι πως η μοναφαγία είναι μία μόνο από τις στρατηγικές που χρησιμοποιούν οι αφίδες και τα πλεονεκτήματα αυτής της εξειδίκευσης μπορούν να κρατήσουν μέχρι τη στιγμή που η αφίδα μπορεί να βρίσκει τον ιδανικό ξενιστή. Σε συνθήκες μεγάλης βιοποικιλότητας των φυτικών ειδών, όπως π.χ. στους τροπικούς, τα είδη που υπερισχύουν είναι συνήθως πολυφάγα, όπως το *Toxoptera odinae* και το *Sinomegoura citricola*, τα οποία προσγειώνονται και δοκιμάζουν τους αμυντικούς μηχανισμούς πολλών ειδών.

Με την ευρύτερη έννοια της σχέσης αφίδας-φυτού, οι αμυντικοί μηχανισμοί των φυτών βρίσκονται κάτω από εντατική πίεση δοκιμής από γενοτύπους αφίδων. Η

σημερινή σχέση αφίδων-φυτού αποδεικνύει πως οι αφίδες αποικίζουν ολοένα και περισσότερους ξενιστές όχι μόνο συνδεδεμένους με τους παλιούς αλλά και εντελώς ασύνδετους (Eastop 1973).

Χρησιμοποίηση του φλοιώματος ως κύρια πηγή τροφής: Οι περισσότερες αφίδες τρέφονται από τα φλοιώμα και αυτό συνεπάγεται μία πολύ στενή σχέση με το φυτό ξενιστή. Από τη στιγμή που μία πτερωτή αφίδα προσγειωθεί σε ένα φυτό η οριστική απόφαση για αποδοχή ή όχι εξαρτάται από ένα ολοκληρωμένο σχέδιο δοκιμών κατά το οποίο ελέγχονται το ένα μετά το άλλο τα αιθέρια έλαια του φυτού (Chapman et al. 1981, Bromley and Anderson 1982, Fu-San and Visser 1982), η κηρώδης επιφάνεια (Woodhead & Chapman 1986), οι ενδοκυτταρικοί πολυσακχαρίτες (Campbell et al. 1986) και τέλος τα συστατικά του φλοιώματος (Mentink et al. 1984). Βέβαια, πάντα υπάρχει η ισχυρή πιθανότητα πως μία πτερωτή αφίδα μπορεί ν' απορρίψει ακόμα και κάποιον κατάλληλο ξενιστή όσο είναι ικανή για πτήσεις (Kennedy & Booth 1963).

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

Η ιδιαίτερη συνήθεια της αφίδας να τρέφεται από το φλοιώμα οδηγεί το είδος σε στενή εξειδικευμένη σχέση με τον ξενιστή του. Το ερώτημα βέβαια που περιμένει απάντηση είναι ο καθορισμός των συνθηκών που οδηγούν σε μία τέτοια εξειδίκευση καθώς και το κατά πόσο τέτοιες συνθήκες επικρατούν στη φύση.

Παρθενογέννηση : Η παρθενογενετική φάση κατά τη διάρκεια του βιολογικού κύκλου είναι στενά συνδεδεμένη με την εκμετάλλευση ως πηγής τροφής αποκλειστικά του ξενιστή πάνω στον οποίο γεννιούνται οι αφίδες. Είναι σημαντικής σημασίας το πτερωτό θηλυτόκο (*alatae fundatrigeniae*) που θα μεταναστεύσει στις αρχές καλοκαιριού από τον πρωτεύοντα ξενιστή να κάνει την καλύτερη δυνατή επιλογή όσον αφορά το δευτερεύοντα. Τόσο το είδος του ξενιστή όσο και η θρεπτική κατάστασή του παίζουν σημαντικό ρόλο στις αποικίες που θα δημιουργηθούν. Οι

απόγονοι και οι γενιές που θα ακολουθήσουν του πτερωτού θηλυτόκου (*alatae*) θα είναι άπτερες παρθενογενετικές μορφές που δεν θα έχουν τη δυνατότητα να αλλάξουν ξενιστή και συνεπώς δεν θα γνωρίσουν κατά τη διάρκεια της ζωής τους άλλον φυτό.

Η όποια λανθασμένη επιλογή του πτερωτού θα έχει τις συνέπειές της στην αποικία που θα δημιουργηθεί αφού θα είναι «καταδικασμένη» να περάσει κάποιες γενιές πάνω σε λάθος ξενιστή. Το τίμημα είναι μειωμένος ρυθμός αύξησης πληθυσμού (r) και μειωμένος ρυθμός αναπαραγωγής αφίδων. Οι αφίδες μιας αποικίας δεν λειτουργούν ως ανεξάρτητα άτομα, αλλά ως μέλη του κλώνου που αναπτύσσονται ασταμάτητα. Έτσι η αποικία αναπτύσσεται ως μοναδική αλληλοσυνδεδεμένη οντότητα της οποίας το κάθε μέλος έχει με το φυτό ξενιστή την ίδια γενετική αλληλεπίδραση, όπως το αρχικό πτερωτό. Ο κλώνος (απόγονοι της ίδιας μητέρας) έχει την ικανότητα ως μία οντότητα να αποκριθεί στις συνθήκες του φυτού ή σε τυχόν περιβαλλοντικές αλλαγές (Blackman 1990).

Θρέψη αφίδων

Απαραίτητα συστατικά διατροφής των Aphidoidea είναι τα σάκχαρα και τα αμινοξέα. Ο φυτικός χυμός περιέχει κυρίως σάκχαρα και λιγότερο αμινοξέα, γι' αυτό οι αφίδες πρέπει να προσλαμβάνουν μεγάλες ποσότητες χυμού. Οι συμβιωτικοί μικροοργανισμοί των αφίδων συμπληρώνουν τη διατροφή τους προμηθεύοντας μερικά κύρια θρεπτικά συστατικά τα οποία λείπουν ή είναι σε μικρή περιεκτικότητα στον κατεργασμένο χυμό (Dixon 1985). Απαραίτητα αμινοξέα για την ανάπτυξη του *M. persicae* είναι η ιστιδίνη, η ισολευκίνη, και η μεθειονίνη (Dadd & Krieger 1968).

Η ανάπτυξη και η αναπαραγωγή των αφίδων εξαρτάται από την κατάσταση ή το επίπεδο του διαλυτού αζώτου στα φυτά ξενιστές τους (Kennedy et al. 1950, Mittler 1958, Dixon 1970). Η επίδραση του σταδίου και της θρεπτικής κατάστασης του ξενιστή στη διατροφή και τη θρέψη των αφίδων ποικίλει από είδος σε είδος. Περισσότερο άζωτο υπάρχει στο φυτικό χυμό φυτών που ανθίζουν ή γηράσκουν, γιατί τότε τα θρεπτικά μετακινούνται στα φυτά. Ο φυτικός χυμός δεν είναι τόσο θρεπτικός όταν τα φυτά σταματάνε την αύξηση και τα φύλλα είναι ώριμα. Το *M. persicae* αναπαράγεται και επιβιώνει καλύτερα σε ώριμα φύλλα λαχάνου, καθώς η συγκέντρωση των αμινοξέων και των υδρογονανθράκων αυξάνεται. Αντίθετα, το *Brevicoryne brassicae* (Linnaeus) προτιμάει τα νέα φύλλα (van Emden et al. 1971).

Εύρεση φυτού-ξενιστή - Στάδια αποδοχής του.

Η διαδικασία επιλογής ξενιστή είναι αποτέλεσμα της αλληλεπίδρασης εσωτερικών παραγόντων του έντομου και φυσικοχημικών παραγόντων του ξενιστή. Το αν θα επιλεγεί ή όχι ο ξενιστής εξαρτάται από μία ακολουθία σταδίων συμπεριφοράς κατά τη διάρκεια των οποίων το έντομο αποφασίζει αν θα αποδεχθεί ή αν θα απορρίψει το φυτό (Panda & Khush 1995). Η διαδικασία της επιλογής στα έντομα γενικά περιλαμβάνει τα ακόλουθα στάδια: 1) εύρεση του γενικότερου περιβάλλοντος μέσα στο οποίο βρίσκεται ο ξενιστής, 2) εύρεση του συγκεκριμένου ξενιστή 3) αναγνώριση ξενιστή, 4) αποδοχή ή απόρριψη ξενιστή σε συνδυασμό βέβαια με την καταλληλότητα του ξενιστή.

Τα έντομα γενικά αναζητούν τον ξενιστή τους. Κάτι τέτοιο βέβαια συμβαίνει σε ορισμένα στάδια του βιολογικού κύκλου. Οι μεγαλύτερες νύμφες και άπτερα ενήλικα τείνουν να αφήσουν τα παλιά φυτά ξενιστές ειδικά κάτω από συνθήκες καταπόνησης (stress), υψηλής πληθυσμιακής πυκνότητας ή λόγω μειωμένης καταλληλότητας του ξενιστή (Klingauf 1976). Οι περωτές αφίδες, μετά την τελευταία έκδυση γίνονται λιγότερο ευαίσθητες σε φυτικά ερεθίσματα (Kennedy & Fosbrooke 1972) και ξεκινούν την πτήση για επιλογή νέων θέσεων διατροφής. Τα ετερόοικα είδη θα μεταναστεύσουν σε νέα περιοχή όπου θα επιλέξουν το νέο ξενιστή, όπου θα αναπαραχθούν και θα πεθάνουν. Η *M. persicae* αναφέρεται ότι μεταναστεύει μέχρι και σε απόσταση 150 χιλιομέτρων, ώστε να βρει τον κατάλληλο ξενιστή (Margaritoroulos et al. 2002). Αλλά και περωτά μονόοικων ειδών πραγματοποιούν μικρές έως μεγάλες πτήσεις (Kring 1972).

Η ακολουθία των σταδίων επιλογής που καθορίζουν την απόφαση μιας περωτής αφίδας για αποδοχή ή απόρριψη ενός φυτού ξενιστή επηρεάζεται από ποικίλα ερεθίσματα. Μετά την έλξη λοιπόν η αφίδα προσγειώνεται και δοκιμάζονται αρχικά η φυτική επιφάνεια και οι εξωτερικοί φυτικοί ιστοί, στη συνέχεια διεισδύουν τα στίλετα και δοκιμάζεται το φλοιώμα. Σύμφωνα με τον Klingauf (1987) παράγοντες που συντελούν στην επιλογή ξενιστή είναι η θερμοκρασία, η σχετική υγρασία, το φως, η βαρομετρική πίεση, ο άνεμος, η ποσότητα τροφής, η απόσταση μεταξύ γειτονικών φυτών καθώς και το είδος των φυτών αυτών, το σχήμα και το χρώμα του ξενιστή, το άρωμα και η δομή της επιφάνειάς του καθώς επίσης η χημική σύσταση της επιφάνειας, η σύσταση των ιστών και του χυμού του φλοιώματος.

Χαρακτηριστική είναι η συμπεριφορά κατά την αναζήτηση ξενιστή πτερωτών αφίδων. Σύμφωνα με τον Kring (1972) τα πτερωτά αυτά είναι ικανά να φέρουν τα είδη σε νέες θέσεις διατροφής. Μετά την τελευταία έκδυση, οι πτερωτές γίνονται λιγότερο ευαίσθητες στα ερεθίσματα του φυτού πάνω στο οποίο γεννήθηκαν, αντιθέτως όμως ευαισθητοποιούνται από περιβαλλοντικά ερεθίσματα.

Η περίοδος μετά την τελευταία έκδυση μέχρι την απογείωση ονομάζεται **νεαρή περίοδος** και χαρακτηρίζεται από μία περίοδο ηρεμίας. Σύμφωνα με τον Müller (1955) το πτερωτό της *A. fabae* ηρεμεί στην πάνω επιφάνεια του χειμερινού ξενιστή και απογειώνεται προς αναζήτηση του νέου ξενιστή όταν επικρατούν ειδικές συνθήκες φωτισμού, θερμοκρασία άνω των 17°C και ταχύτητα ανέμου λιγότερο από 2-3m/sec. Μετά την απογείωση, τα πτερωτά δεν πετούν παράλληλα προς το έδαφος και στην αρχή της πτητικής τους δραστηριότητας δεν έχουν την τάση για εντοπισμό νέων ξενιστών. Υπάρχει θετική αντίδραση (φωτόταξη) των πτερωτών στο μικρού μήκους κύματος φως του ουρανού και γι' αυτό μετά την απογείωσή τους κατευθύνονται προς τα πάνω. Η άνοδος αυτή εξαρτάται από τις ατμοσφαιρικές συνθήκες και μπορεί να διαρκεί αρκετά λεπτά. Η φάση αυτή είναι η **μεταναστευτική περίοδος** και τα αέρια ρεύματα τις μεταφέρουν σε μακρινές αποστάσεις (έως 800 μίλια). Ακόμα και αν προσγειωθεί σε κάποιο φυτό το πιθανότερο είναι πως θα απογειωθεί (Klingauf 1987).

Διάφορα οπτικά ερεθίσματα στην αρχή και χημικά αργότερα δύναται να επηρεάσουν την εύρεση του φυτού. Η μέγιστη αντίδραση των αφίδων είναι κυρίως στο κίτρινο αφού η αφίδα έλκεται προς την επιφάνεια της γης από μήκη κύματος που αντανακλούν στα 500 έως 580 nm (Prokop & Owens 1983) ακόμα και αν οι επιφάνειες αυτές δεν είναι φυτά. Οι ίδιοι ερευνητές (1983) αναφέρουν πως εξ' αποστάσεως το φυτό ανιχνεύεται από χαρακτηριστικά του σχήματος, ενώ για κοντινές αποστάσεις το χρώμα είναι ο σημαντικός παράγοντας ανίχνευσης.

Αποχρώσεις του κίτρινου καθώς και πράσινο έλκει τα πτερωτά προς τους ξενιστές τους ειδικά σε ιωμένα-χλωρωτικά φυτά (Müller 1964). Παράλληλα με το χρώμα, η ένταση της φωτεινότητας και το σχήμα φαίνεται να παίζουν σπουδαίο ρόλο ως ερέθισμα καθορισμού της προσγείωσης. Το μέγεθος του φύλλου, σύμφωνα με τον Whitham, (1981) καθορίζει τη συμπεριφορά και αναπαραγωγή αφίδων του γένους *Pemphigus*.

Στη συνέχεια ακολουθεί η **φάση της προσβολής**, κατά την οποία οι αφίδες πλησιάζουν τη βλάστηση και πρέπει να επιλέξουν πλέον τον ξενιστή, όπου θα

προσγειωθούν αρχικά και στη συνέχεια θα πάρουν την απόφαση για εγκατάσταση ή εκτατάλειψη και συνέχιση της πτήσης για επιλογή καταλληλότερου ξενιστή. Ύστερα από την πολύωρη πτήση έχουν τελειώσει τα ενεργειακά αποθέματα και οι περωτές αφίδες πρέπει να βρουν τροφή. Είναι ευρέως αποδεκτό, ότι γενικά οι αφίδες δεν χρησιμοποιούν τα χημικά ερεθίσματα στην επιλογή των φυτών μετά από την πτήση. Οι αφίδες αντιλαμβάνονται μεν φυτικές ουσίες (Nottingham et al. 1991, Picket et al. 1992, Hardie et al 1995) ωστόσο δεν έχει αποδειχθεί ότι εντοπίζουν τα φυτά από απόσταση χρησιμοποιώντας την οσμή του φυτού. Η επιλογή των ξενιστών γίνεται μετά από μια οπτικά κατευθυνόμενη αλλά μη συγκεκριμένη προσγείωση (Kennedy et al. 1959a). Η φάση αυτή χαρακτηρίζεται από τη διάθεση επίθεσης (attack mood) και κατά τη διάρκειά της τα περωτά επισκέπτονται διαφορετικά φυτά ακόμα και μη ξενιστές μετά τη δοκιμή των οποίων είτε απογειώνονται και συνεχίζουν την αναζήτηση είτε εγκαθίστανται (Kennedy et al. 1959 a,b).

Ο Petterson (1970) βέβαια έδειξε πως σεξουαλικά άτομα του *Rhopalosiphum padi* (L.) αντιδρούν θετικά στο άρωμα του χειμερινού ξενιστή τους. Το θηλυκό του *M. persicae* ελκύεται από κομμάτια μήλου όταν αυτά προηγουμένως έχουν εμβαπτιστεί σε απόσταγμα από οφθαλμούς ροδακινιάς ενώ το αρσενικό του ίδιου είδους ελκύεται από φερομόνη θηλυκών (Tamaki et al. 1970). Τα παραδείγματα αυτά δείχνουν πως χημικά ερεθίσματα επηρεάζουν τη συμπεριφορά αφίδων αλλά και τα δύο αναφέρονται στην επιστροφή τους στον πρωτεύοντα ξενιστή.

Μία αφίδα δεν είναι απαραίτητο να είναι εξαντλημένη για να προσγειωθεί σε κάποιο φυτό (Blackman 1974). Κάτι τέτοιο βέβαια δεν σημαίνει και ότι θα επιλέξει γρήγορα. Σύμφωνα με τον Klingauf (1987) οι πεινασμένες αφίδες παρουσιάζουν μία τυπική συμπεριφορά συνεχιζόμενων νυγμάτων δοκιμής. Το γεγονός αυτό τις καθιστά αποτελεσματικούς φορείς μη-έμμωνων ιών. Σε αντίθεση μη-πεινασμένες είναι απρόθυμες για δοκιμή.

Πρώτη δοκιμή μετά την προσγείωση.

Από τη στιγμή που η ανακλώμενη ακτινοβολία της φυλλικής επιφάνειας του φυτού έλξει τις αφίδες αυτές προσγειώνονται στον ξενιστή τους, όπου αμέσως αρχίζουν να περπατούν ανιχνεύοντας την επιφάνεια και παίρνουν την απόφαση για το αν θα δοκιμάσουν ή θα φύγουν. Σπουδαίο ρόλο στην εξερεύνηση παίζουν οι κεραίες οι οποίες έχουν πολλά αισθητήρια, σε αντίθεση με τα στιλέτα που παρόλο ότι έχουν

νεύρα (Forbes 1996, Parrish 1967), δεν έχουν χημικοδεκτικά αισθητήρια σε κάποιο σημείο τους. Ένα όργανο πάντως με δομή χημιοαισθητήρα (Wesler & Filshie 1969, McLean & Kinsey 1984), που πιθανότατα ανιχνεύει χημικές ουσίες στο σάλιο βρίσκεται στο νωτιαίο τοίχωμα στην αντλία του cibarium. Η πρώτη δοκιμή γίνεται στην κάτω ή στην πάνω επιφάνεια του φύλλου. Το πτερωτό βρίσκεται στο στάδιο της αναγνώρισης και με το στυλέτο πραγματοποιεί μικρού βάθους και σύντομες διεισδύσεις, που περιγράφονται με τον όρο «νύγματα δοκιμής» (test probes). Τα στυλέτα και το κάτω χείλος ελέγχουν συνήθως την εφυμενίδα ή φτάνουν μέχρι την επιδερμίδα. Τα νύγματα δοκιμής είναι ανεπαρκή για διατροφή αλλά με τον τρόπο αυτό, αναγνωρίζει το έντομο τον ξενιστή και ελέγχει τη θρεπτική κατάσταση του φυτικού ιστού (Pollard 1973).

Η προσγείωση γίνεται κυρίως στην άνω επιφάνεια, ωστόσο κυρίως η κάτω επιφάνεια είναι αυτή που προτιμάται για δοκιμές. Άπτερα της *Acyrtosiphon pisum* (Harris), όταν αφέθηκαν σε ξενιστή βιάδιζαν προς την κάτω επιφάνεια είτε έχοντας δοκιμάσει είτε όχι. Η ύπαρξη ισχυρότερων ερεθισμάτων δοκιμής στην κάτω επιφάνεια φαίνεται να καθορίζει τη συμπεριφορά αυτή. Οι Ibbotson & Kennedy (1959) αναφέρουν πως πριν τα νύγματα δοκιμής οι αφίδες τρυπούν ελαφρά τις φυλλικές επιφάνειες ίσως για να βρουν καλύτερες θέσεις δοκιμής. Ακολουθούν τα νύγματα δοκιμής που μπορεί να διαρκέσουν από μερικά δευτερόλεπτα ή ακόμα και λεπτά. Φαίνεται πως προτιμούνται επιδερμικά κύτταρα των οποίων τα γειτονικά είναι ήδη διάτρητα (Lopez-Abella & Bradley 1969). Σε αντίθεση με τους ξενιστές τους, σε φυτά μη ξενιστές, οι αφίδες μετά από μία σύντομη δοκιμή της άνω επιφάνειας φεύγουν (Klingauf 1970).

Όταν το φυτό είναι κατάλληλος ξενιστής μπορεί κάποια χημική ουσία να προωθεί τη συμπεριφορά για νύγματα δοκιμής ακόμα και πριν η αφίδα έρθει σε επαφή. Τέτοια ουσία είναι το γλυκοσίδιο σινιγκρίνη που λειτουργεί ελκυστικά για την *Brevicoryne brassicae* (Wensler 1962) και αντιθέτως αποτρεπτικά για τη *Myzus persicae*. Παρόμοια δράση έχει και το αλκαλοειδές σπαρτεΐνη που ελκύει το *Acyrtosiphum spartii* Koch είτε σε ξενιστές είτε σε φυτά μη ξενιστές (Smith 1966). Σε περίπτωση όμως που η αφίδα προσγειωθεί σε ένα φυτό μη ξενιστή ακόμα και ένα μόνο νύγμα δοκιμής είναι αρκετό για να λειτουργήσει αποτρεπτικά και να οδηγήσει την αφίδα σε απογείωση και καινούρια ανίχνευση (Klingauf 1970). Έτσι ο χρόνος που η αφίδα θα μείνει πάνω στο φυτό μη ξενιστή της θα είναι λίγων δευτερολέπτων.

Κατά τη διάρκεια των νυγμάτων αυτών τα ιδιαίτερα χαρακτηριστικά της επιδερμίδας, όπως η φύση των κηρών (Klingauf 1972, Birch et al .1990) η χημική δομή των επιφανειακών λιπιδίων (Dillwith & Bederet 1990), η φύση των τριχών του υποψήφιου ξενιστή (El-Sayed 1971), η υφή της επιφάνειας του φύλλου (Ibbotson & Kennedy, 1959) και οι τυχόν μεταχειρίσεις με ζιζανιοκτόνα (El-Sayed 1971), συμβάλλουν ουσιαστικά στην αποδοχή ή όχι του ξενιστή καθορίζοντας σημαντικά τη συμπεριφορά κίνησης και δοκιμής της φυτικής επιφάνειας.

Όσον αφορά τη φύση των τριχών, αρκετές είναι οι υπάρχουσες αναφορές. Τα φύλλα της αγριοπατάτας (*Solanum berthaultii* L.) καλύπτονται από δύο τύπους αδενωδών τριχών. Ο ένας από τους δύο (Α) έχει στην άκρη του κοντού μίσχου ένα τετράλοβο κεφάλι που όταν οι αφίδες το ακουμπάνε σχίζεται, ελευθερώνει ένα υγρό που στερεοποιείται γρήγορα και τις εγκλωβίζει. Ο δεύτερος τύπος (Β) έχει μακρύτερο μίσχο και ελευθερώνει μόνο μια κολλώδη σταγόνα στην άκρη του, που όμως δεν τις εγκλωβίζει. Οι αφίδες στην προσπάθεια να φύγουν δεν ξεχωρίζουν τους δύο τύπους τριχών με αποτέλεσμα να παγιδεύονται (Tingey & Laubengayer 1981, Gibson & Pickett 1983). Η ανθεκτικότητα στις αφίδες οφείλεται σύμφωνα με τους Tingey & Sinden (1982) στην πυκνότητα των τριχών αυτών, ενώ σύμφωνα με τους Gibson & Pickett (1983) ο δεύτερος τύπος εκκρίνει αρκετή ποσότητα φερομόνης συναγερμού που απομακρύνει τις αφίδες.

Οι αδενώδεις τρίχες κάποιων φυτών δεν παρέχουν μόνο φυσική άμυνα αλλά εκκρίνουν ουσίες με εντομοκτόνο δράση. Οι εκκρίσεις που παράγουν επίσης αυτές οι πολυκύτταρες τρίχες, καθορίζουν την επιλογή του καπνού από αφίδες και άλλα έντομα (Greer & Nielsen 1988). Η τοξικότητα, η αποτρεπτικότητα και η φυσική παγίδευση είναι ο τρόπος δράσης των εκκρίσεων του τριχώματος απέναντι στα έντομα. Οι τρίχες του καπνού παράγουν νικοτίνη, νορνικοτίνη και αναβασίνη (Thurston et al. 1966, Thurston 1970) και της αγριοντοματιάς (*Lycopersicum hirsutum* F. *glabratum*) την ουσία 2-trideconone (Williams et al. 1980), που είναι τοξικές για τις αφίδες.

Εισαγωγή στιλέτων στο φλοιώμα.

Από τη στιγμή που τα ερεθίσματα δεν οδηγήσουν την αφίδα σε απογείωση, τότε αυτή προσπαθεί να εισάγει τα στιλέτα της στο φυτικό ιστό. Η αφίδα ηρεμεί και τρυπά βαθιά στο φυτό μέχρι την περιοχή του φλοιώματος, που είναι ο τελικός στόχος των στιλέτων και μέχρι να επιτευχθεί απαιτούνται από μερικά λεπτά έως ακόμα και

ώρες (Blackman 1974). Για την *M. persicae* αναφέρεται πως διατρυπά ένα επιδερμικό κύτταρο σε ένα λεπτό (Brandley 1952) ενώ για να φτάσει στο φλοιώμα χρειάζεται τουλάχιστον 15 λεπτά (Auclair 1963). Πριν φτάσει όμως στο φλοιώμα, το στίλετο έχει να διασχίσει το μεσόφυλλο. Η διατροφική συμπεριφορά της αφίδας επηρεάζεται από δευτερογενείς μεταβολίτες του μεσοφύλλου, από το αν οι ιστοί είναι μαλακοί ή σκληροί (Hennig 1962) και από το pH κοντά στο φλοιώμα (Klingauf 1982). Η ύπαρξη δευτερογενών μεταβολιτών στα κύτταρα της επιδερμίδας ή του μεσοφύλλου δύναται να επηρεάσει τη διατροφική συμπεριφορά των αφίδων.

Οι αφίδες στο ενζυμικό τους οπλοστάσιο έχουν κυρίως πεκτινάσες και άλλα υδρολυτικά ένζυμα που τα χρησιμοποιούν για την αποικοδόμηση των μεμβρανών μεταξύ των κυττάρων όταν τρυπουν μεσοκυτταρικά. Κάποια είδη όμως κυρίως μέλη της οικογένειας Lachidae, δε διαθέτουν πεκτινάσες με αποτέλεσμα τα στίλετά τους να ασκούν μηχανική πίεση και για να διατρήσουν ακολουθούν ενδοκυτταρική διαδρομή. Μία άλλη κατηγορία αφίδων με χαρακτηριστικό παραδείγματα τα *Schizolachmus orientalis* (Takahashi) στο πεύκο και το *Ceratovacuna lanigera* στον Μίσχανθο, διατρυπουν μέσα από τα στόματα (Klingauf 1987).

Σε μελέτη διατροφικής συμπεριφοράς (με τη μέθοδο EPG) της *M. persicae* σε φύλλα πατάτας αποδείχθηκε πως οι αφίδες διατρυπούσαν μέχρι το ξύλωμα για να πιουν νερό. Τα στίλετα παρέμεναν στο ξύλωμα από 25,5 λεπτά (άπτερα παρθενογενετικά) μέχρι 108 λεπτά (περωτά παρθενογενετικά) (Σουρρή και συνεργάτες 2001). Οι Powell και Hardie (2002) χρησιμοποιώντας την ίδια μέθοδο μελέτης διατροφικής συμπεριφοράς για την *Aphis fabae* (Scop.) υποθέτουν πως περωτές αφίδες κατά τη διάρκεια μεταναστευτικών πτήσεων χρησιμοποιούν το ξύλωμα ακόμα και φυτών μη κατάλληλων ξενιστών για να ξεδιψάσουν. Αντίθετα ο Brandes (1923) και ο Smith (1926) αναφέρουν πως τα στίλετα σπάνια σταματούν σε κύτταρα του ξυλώματος ή του παρεγχύματος χωρίς όμως να αποδείξουν κάτι τέτοιο με μέθοδο παρόμοια με τους προηγούμενους ερευνητές. Οι αφίδες της καρυδιάς βρίσκονται σχεδόν αποκλειστικά στην κάτω επιφάνεια του φύλλου και κατά μήκος των κύριων νευρώσεων, προφανώς για να φτάνουν πιο εύκολα στο φλοιώμα ενώ η *Myzus ornatus* Laing, τρέφεται από το μεσόφυλλο κοντά στην άκρη του ελάσματος του φύλλου μάλλον επειδή τα παρεγχυματικά κύτταρα είναι πλουσιότερα σε θρεπτικά συστατικά από αυτά του φλοιώματος (Lowe 1967).

Η περιοχή του φλοιώματος είναι το τελικό στάδιο από το οποίο κρίνεται η αποδοχή ή όχι του ξενιστή. Η απόφαση που θα πάρει η αφίδα στην περιοχή του

φλοιώματος θα είναι οριστική, οδηγώντας την έτσι σε εγκατάσταση στον ξενιστή και εξαρτάται από τις ποιοτικές και ποσοτικές ιδιότητες του φυτικού χυμού (Baker & Honeyborne 1971). Στον επιφάρυγγα υπάρχουν γευστικοί υποδοχείς που ελέγχουν τις περισσότερες χημικές ουσίες των τροφών. Το πιο ισχυρό φαγοδιεγερτικό θεωρείται η σακχαρόζη σε αντίθεση με τη μαννόζη και τη ριβόζη που έχουν φαγοαποτρεπτική δράση. Το *M. persicae* προτιμάει μίγμα σακχαρόζης και αμινοξέων μικρής περιεκτικότητας σε σακχαρόζη. Πιθανόν η συμπεριφορά επηρεάζεται περισσότερο από τον τρόπο κατανομής όλων των συστατικών του φυτικού χυμού παρά από ένα συστατικό μόνο του (Mittler et al. 1970).

Σημαντικός παράγοντας στην τελική αποδοχή είναι η παρουσία δευτερευόντων φυτικών μεταβολιτών. Οι ουσίες αυτές ελέγχουν και καταλύουν τους πρωτεύοντες μεταβολίτες (λιπίδια, νουκλεοτίδια, απλά οργανικά οξέα κτλ.). Σύμφωνα με τον van Emden (1978) η ύπαρξή τους είναι άκρως καθοριστική για την αναγνώριση των ξενιστών από τις αφίδες, που παρουσιάζουν εξειδίκευση με τον ξενιστή τους καθώς λειτουργούν είτε φαγοδιεγερτικά είτε φαγοαποτρεπτικά.

Είδη αφίδων όταν φτάσουν στο φλοιώμα ανθεκτικών ποικιλιών σταματούν να τρέφονται μετά τη διάτρηση του φλοιώματος (Nielsen & Don 1974, Harrewijn 1990). Επίσης, είδη αφίδων που τρέφονται σε μη-ξενιστές απορροφούν χυμό από το φλοιώμα μέχρι ενός σημείου και μετά σταματούν, αποσύρουν τα στυλέτα και απογειώνονται από τον ξενιστή τους (Kloft 1977), προφανώς καταλαβαίνοντας πως ο φυτικός χυμός είναι θρεπτικά ακατάλληλος.

Απεναντίας, η παρουσία τέτοιων ουσιών κάνει ορισμένους ξενιστές πιο ελκυστικούς. Σύμφωνα με τον Klingauf (1971) το γλυκοσίδιο φλοριζίνη, που συναντάται σε φύλλα μηλιάς, προάγει τον αποικισμό από τις αφίδες *Aphis pomi* de Geer και *Rhopalosiphum insertum* (Walker). Την ίδια επίδραση έχουν η ρουτίνη και η κερκιδίνη που βρίσκεται σε φυτά Cruciferae και επηρεάζουν την *Aphis cumicis* L. (Herger 1975). Η συγκέντρωση σπαρτεΐνης επηρεάζει την *Aphis spartii* (Koch), που επιλέγει θέσεις διατροφής, όπου η σπαρτεΐνη βρίσκεται σε μεγαλύτερη συγκέντρωση (Smith 1966). Έτσι, φτάνοντας οι αφίδες σε θρεπτικά κατάλληλο φλοιώμα, εγκαθίστανται, τρέφονται σχεδόν ασταμάτητα και γεννούν τους απογόνους τους.

Η παρουσία των δευτερογενών φυτικών μεταβολιτών είναι δεδομένη εκτός από το χυμό του φλοιώματος και σε άλλους φυτικούς ιστούς όπου παρουσιάζονται επίσης και τα γλυκοσίδιά τους. Το μη-πρωτεϊνικό αμινικό οξύ καναβανίνη και διάφορες φαινόλες έχουν παρατηρηθεί σε χυμό φλοιώματος (Ziegler 1975, Dixon

1975). Διάφορες αφίδες, όπως η *Aphis nerii* Boyer, η *Macrosiphum albifrons* Essig και η *Acyrtosiphon nippnicus* απομονώνουν και χρησιμοποιούν για την άμυνά τους γλυκοσίδια και αλκαλοειδή, που αποκτούν από τους ξενιστές τους (Rothschild et al. 1970, Wink & Romer 1986). Τυχόν απουσία τέτοιων ουσιών σε διάφορες ποικιλίες αυτών των ξενιστών πιθανώς να οδηγήσει τα έντομα σε απόρριψη του ξενιστή.

***Myzus persicae* (Sulzer)**

Το κοινό όνομα της αφίδας είναι πράσινη αφίδα της Ροδακινιάς (Green peach aphid), ενώ παράλληλα συναντάται με πολλά συνώνυμα ονόματα (Rémaudière & Rémaudière 1997). Ταξινομείται στην υποοικογένεια Aphidinae, της οικογένειας Aphididae, που ανήκει στην υπεροικογένεια Aphidoidea της τάξης των Homoptera.

Μορφολογικά χαρακτηριστικά: Σύμφωνα με την περιγραφή των Blackman και Eastop (2000) το άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό έχει σώμα σχετικά λεπτό και μαλακό μήκους 1,2-2,3 mm, ενώ παρουσιάζει χαρακτηριστικό χρωματικό πολυμορφισμό καθώς απαντάται με χρώμα κίτρινο, πράσινο, πρασινοκίτρινο, ρόδινο-κόκκινο και σκούρο πράσινο. Το είδος του χρώματος ελέγχεται κυρίως γενετικά. Στα νότια ορισμένων ατόμων υπάρχουν καστανές ζώνες και τα σιφώνια είναι λεπτά και έχουν μήκος 0,4 mm. Η ουρά (cauda) είναι στενόμακρη, έχει τρία ζεύγη τριχών και μήκος 0,2 mm.

Γεωγραφική κατανομή-Ξενιστές: Απαντάται σε όλες τις ηπείρους και έχει αναγνωριστεί στις περισσότερες χώρες γι' αυτό δικαίως χαρακτηρίζεται ως κοσμοπολίτικο είδος. Είναι εξαιρετικά πολυφάγο είδος και σε όλες τις ηπείρους έχει αναφερθεί σε περισσότερους από 400 ξενιστές που ανήκουν σε περισσότερες από 40 οικογένειες, στις οποίες συμπεριλαμβάνονται και καλλιεργούμενα φυτά (Blackman & Eastop 2000). Από τα καλλιεργούμενα είδη συναντάται σε είδη των οικογενειών Rosaceae, Solanaceae, Malvaceae, Compositae, Chenopodiaceae, Umbeliferae, Cruciferae, Papilionaceae. Ο πρωτεύων ξενιστής, στον οποίο εναποτίθενται τα χειμερινά αυγά είναι κυρίως η Ροδακινιά (*Prunus persicae*) και δευτερευόντως η βερικοκιά, η δαμασκηλιά, η κερασιά και η αμυγδαλιά. Η καλοκαιρινή της μετανάστευση την καθιστά σοβαρότατο εχθρό στους δευτερεύοντες καλλιεργούμενους ξενιστές όπως: καπνό, πατάτα, πιπεριά, τομάτα, λάχανο, μαρούλι, καρότο, κουκιά, σπανάκι, τεύτλα και διάφορα άλλα.

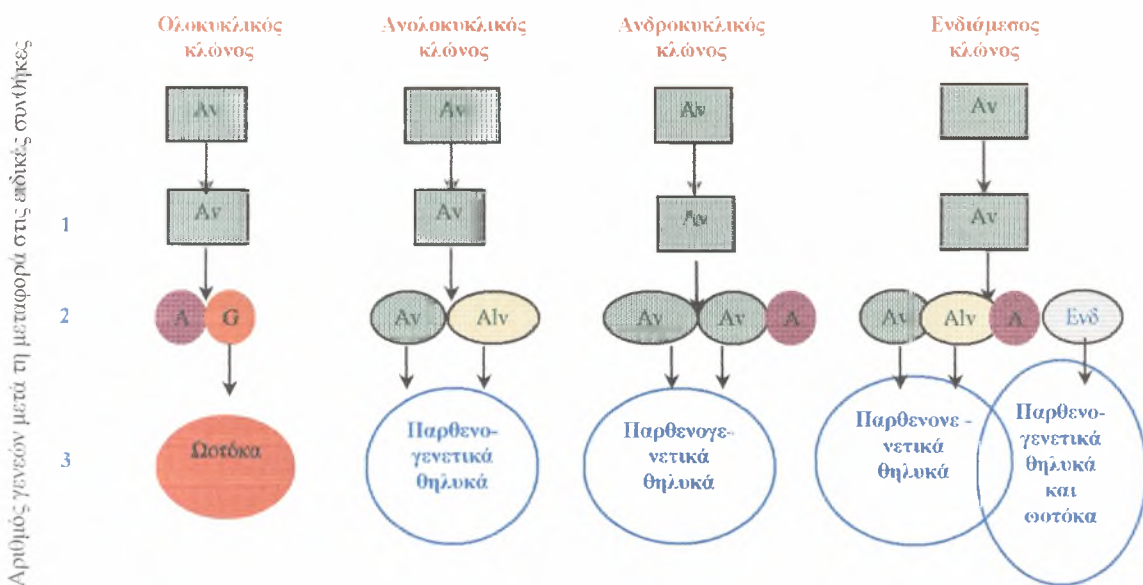
Βιολογία: Ο βιολογικός κύκλος του εντόμου παρουσιάζει ιδιαίτερο ενδιαφέρον και στην Ελλάδα το είδος παρουσιάζει παραλλακτικότητα όσον αφορά την κατηγορία βιολογικού κύκλου. Είναι ετερόοικο είδος και παρουσιάζει εποχικό πολυμορφισμό ή αλλιώς πολυφαινισμό, αφού διαφορετικές μορφές ίδιας ηλικίας βρίσκονται κατά τη διάρκεια το έτους. Ο πολυφαινισμός είναι κυρίως περιβαλλοντικά ελεγχόμενος και αποτελεί γνώρισμα όλων των ειδών των αφίδων. Η στρατηγική διαχείμανσης του *M. persicae* στην Ελλάδα ποικίλει καθώς πληθυσμοί του είδους διαχειμάζουν με διαφορετικούς τρόπους. Μεγάλο μέρος του πληθυσμού διαχειμάζει ως χειμερινό αυγό στη Ροδακινιά, ενώ επίσης μεγάλο μέρος διαχειμάζει με παρθενογενετική μορφή σε ετήσιο χειμερινό ποώδη ξενιστή. Το βέβαιο είναι πως υπάρχει γεωγραφική κατανομή γενοτύπων (Margaritoroulos et al. 2002).

Μετά την εκκόλαψη του χειμερινού ωού, προκύπτει το πρώτο άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό, το θεμελιωτικό ή ιδρυτικό (*fundatrix*), που δημιουργεί την πρώτη αποικία. Κατά τη διάρκεια του Μαΐου-Ιουνίου ακολουθούν στον πρωτεύοντα ξενιστή παρθενογενετικές γενιές με παραγωγή άπτερων (*apterous virginoparae*) και πτερωτών θηλυκών (*alatae virginoparae*), που μεταναστεύουν σε διάφορες καλοκαιρινές καλλιέργειες. Εκεί θα δημιουργηθούν πολλές παρθενογενετικές γενιές με άπτερα και πτερωτά θηλυκά (*alienicolae*), τα οποία πετώντας σε γειτονικές καλλιέργειες ή σε ακόμα μεγαλύτερες αποστάσεις θα δημιουργήσουν νέες αποικίες. Οι παρθενογενετικές αυτές γενιές συνεχίζονται καθ' όλη τη διάρκεια του καλοκαιριού. Το φθινόπωρο, καθώς το μήκος της ημέρας μειώνεται κάτω από ένα κρίσιμο επίπεδο, πτερωτά θηλυτόκα (*gynoparae*) και πτερωτά αρσενικά παράγονται στα ποώδη φυτά, τα οποία μεταναστεύουν στον πρωτεύοντα ξενιστή. Εκεί τα θηλυτόκα γεννούν τα άπτερα ωτόκα (*oviparae*). Η σύζευξη γίνεται μεταξύ των αρσενικών και των ωτόκων τα οποία εναποθέτουν 4-6 χειμερινά αυγά κυρίως κοντά στους οφθαλμούς ή σε καλά προφυλαγμένες θέσεις του φλοιού.

Πληθυσμοί εντόμων που παρουσιάζουν τον παραπάνω ετήσιο κύκλο εναλλαγών μεταξύ αγενών και εγγενών φάσεων αναπαραγωγής ονομάζονται ολοκυκλικοί (*holocyclic*). Ωστόσο, σε περιοχές με ήπιο χειμώνα κάποιοι πληθυσμοί έχουν χάσει είτε εν μέρει είτε ολοκληρωτικά την εγγενή αναπαραγωγή κατά τη διάρκεια του ετήσιου κύκλου. Έτσι τρεις ακόμη τύποι βιολογικού κύκλου έχουν περιγραφεί: ο ανολοκυκλικός, ο ανδροκυκλικός και ο ενδιάμεσος.



Ο πιο συνήθης είναι ο ανολοκυκλικός (*anholocyclic*), που περιγράφει κλώνους που δεν είναι ικανοί να παράγουν κάποια σεξουαλική μορφή και διαχειμάζουν σε παρθενογενετική μορφή σε ζιζάνια ή σε χειμερινές καλλιέργειες. Ο ανδροκυκλικός (*androcyctic*) αναφέρεται σε γενοτύπους, που το φθινόπωρο ναι μεν συνεχίζουν την παρθενογενετική αναπαραγωγή, αλλά συγχρόνως παράγουν έναν αριθμό αρσενικών, που μπορούν να συζευχθούν με άπτερα ωοτόκα (ονίπαραι), που παράγονται από ολοκυκλικούς πληθυσμούς. Τέλος, ένα μικρό σχετικά ποσοστό γενοτύπων χαρακτηρίζονται ως ενδιάμεσοι (*intermediate*). Αυτοί παράγουν κυρίως άπτερα και πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά. Παράγουν επίσης μικρό αριθμό αρσενικών και πτερωτών θηλυκών (*intermediate*), που στη συνέχεια γεννούν άπτερα



Διαφορετικές μορφές απογόνων, διαφορετικών κλώνων της αφίδας *M. persicae* σε συνθήκες L10:D14 και 17°C. Av= Άπτερα παρθενογενετικά, Alv= Πτερωτά παρθενογενετικά, A= Αρσενικά, End= Ενδιάμεσα πτερωτά. Από Margaritopoulos et al. 2001.

παρθενογενετικά (*virginoparae*) και άπτερα ωοτόκα (*oviparae*). (Margaritopoulos et al. 2002).

Ζημιές : Όπως όλες οι αφίδες, η άμεση ζημιά που προκαλεί το *M. persicae* είναι η αναρρόφηση χυμών του φυτού από την περιοχή του φλοιώματος. Προτιμάει κυρίως τρυφερά φύλλα και τρυφερούς βλαστούς που λόγω της προσβολής συστρέφονται. Επίσης, το *M. persicae* λόγω του ότι μπορεί να μεταδώσει αποτελεσματικά πάνω από 100 ιούς φυτών (Kennedy et al. 1962) θεωρείται ο πιο σοβαρός φορέας ιώσεων. Μεταδίδει σύμφωνα με τον Brunt (1996) τους μη-έμμονους ιούς του μωσαϊκού της αγγουριάς (CMV), του Y της πατάτας (PVY), του A της πατάτας (PVA), του κίτρινου μωσαϊκού της κοινής κολοκυθιάς (ZYMV) και της κίτρινης στιγμάτωσης της

κολοκυθιάς (ZYFV). Επίσης, μεταδίδει και έμμοτους ιούς όπως: της παραμόρφωσης των νεύρων του καπνού (TVDV), του καρουλιάσματος των φύλλων της πατάτας (PLRV), του καρουλιάσματος των φύλλων μιζελιού και του ήπιου κιτρινίσματος των τεύτλων (BMYV) (Blackman & Eastop 2000).

B' ΕΙΔΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

Εισαγωγή

Η επιλογή ξενιστή στη φύση γίνεται από τις πτερωτές μορφές των αφίδων κατά τη διάρκεια των πρώτων μεταναστευτικών πτήσεων, που στην Ελλάδα πραγματοποιούνται κυρίως από τα μέσα Μαΐου έως και τα τέλη Ιουνίου. Η σημασία πειραμάτων για τη μελέτη της επιλογής ξενιστή με τη χρησιμοποίηση πτερωτών μορφών είναι πολύ μεγάλη (Blackman 1990), καθώς οι μέχρι σήμερα μελέτες είναι λιγιστές λόγω της δυσκολίας προσομοίωσης της διαδικασίας επιλογής από πτερωτές μορφές. Μελέτες επιλογής ξενιστή έχουν πραγματοποιηθεί με άπτερες *M. persicae*, χωρίς όμως ξεκάθαρα αποτελέσματα (Weber 1985, Clements et al. 2000). Ο Weber (1985) χρησιμοποιώντας περισσότερους από 1000 παρθενογεννητικούς κλώνους *M. persicae*, προερχόμενους από πατάτα και ζαχαρότευτλα, παρατήρησε καλύτερη απόδοση των κλώνων στον ξενιστή προέλευσή τους.

Σε νεότερη μελέτη (Nikolakakis et al. 2003) βρέθηκε πως υπάρχει διαφορά στον ξενιστή που επιλέγουν τα άπτερα θηλυκά του *M. persicae* ανάλογα με την περιοχή προέλευσής τους. Μάλιστα, οι ίδιοι ερευνητές έδειξαν πως τα άπτερα θηλυκά της *M. persicae* έχουν την ικανότητα να διαλέγουν το σωστό ξενιστή.

Σε σχέση με όλα τα υπόλοιπα φυτοφάγα έντομα, οι αφίδες, σύμφωνα με τον Dixon (1998), είναι ίσως τα πλέον κατάλληλα έντομα για συμπατρική ειδογέννηση. Κάτι τέτοιο οφείλεται κυρίως στο γεγονός ότι εκδηλώνουν υψηλό επίπεδο εξειδίκευσης ως προς τον ξενιστή τους. Σύμφωνα με τον Eastop (1973), το 99% των ειδών ή των πληθυσμών τους είναι στενά συνδεδεμένο με έναν ή με λίγους, συγγενικούς μεταξύ τους, ξενιστές.

Αρχικά ο Blackman (1987), χαρακτήρισε τη μορφή που τρέφεται στον καπνό ως νέο είδος, το *Myzus nicotianae* Blackman. Ωστόσο κάτι τέτοιο δεν τεκμηριώθηκε ικανοποιητικά αφού πρόσφατες μελέτες έδειξαν πως δεν είναι καινούριο είδος αλλά φυλή του εντόμου προσαρμοσμένη στο συγκεκριμένο ξενιστή. (Field et al. 1994, Margaritopoulos et al. 1998). Πρόσφατες γενετικές και μορφολογικές μελέτες απέδειξαν πως οι πληθυσμοί του *M. persicae* στον καπνό είναι προσαρμοσμένοι και διαφέρουν μορφολογικά και γενετικά από αυτούς που αποικίζουν άλλους ξενιστές (Blackman & Spence 1992, Margaritopoulos et al., 2000, Blackman et al. 2001). Ωστόσο, η παρουσία ίδιας ταυτότητας DNA σε ορισμένα γονίδια (loci) (Field et al., 1994, Clements et al. 2000) μας οδηγεί στο συμπέρασμα πως τα δύο taxa

αναπαράγονται μεταξύ τους. Πρόσφατα η ξεχωριστή μορφή που απαντάται στον καπνό προτάθηκε ως ξεχωριστό υποείδος (*M.persicae* ssp. *nicotianae* Blackman) της αφίδας *M. persicae* (Margaritoroulos et al. 2003, Blackman & Eastop. in press). Ενδιαφέρον παρουσιάζει το γεγονός πως τα δύο υποείδη είναι ικανά να συνυπάρχουν στην ίδια περιοχή. Κάτι τέτοιο επιτυγχάνεται ακολουθώντας διαφορετικές στρατηγικές αναπαραγωγής. Στην νότια Ιταλία, όπως προσφάτως μελετήθηκε (Margaritoroulos et al. 2003), οι πληθυσμοί που βρίσκονται στον καπνό δεν είναι ολοκυκλικοί, ενώ πληθυσμοί από τις παρακείμενες Ροδακινίες μεταναστεύουν σε δευτερεύοντες ξενιστές.

Λαμβάνοντας υπ' όψιν το σημαντικό ρόλο που παίζουν οι πτερωτές μορφές αφίδων στην εξειδίκευση με το φυτό ξενιστή, η συγκεκριμένη μελέτη εξετάζει: α) την επιλογή ξενιστή ανοιξιάτικων μεταναστευτικών πτερωτών αφίδων (*alatae fundatrigeniae*) *M. persicae nicotianae* και *M. persicae* s.str. την εποχή που πραγματοποιούνται οι μεταναστευτικές πτήσεις, β) τη συμπεριφορά ελεύθερα κινούμενων μεταναστευτικών πτερωτών αφίδων στην πρώτη φάση της επιλογής ξενιστή, δηλαδή αμέσως μετά την προσγείωση, γ) τη συμπεριφορά διατροφής ανοιξιάτικων μεταναστευτικών πτερωτών αφίδων (*alatae fundatrigeniae*) και καλοκαιρινών μεταναστευτικών πτερωτών αφίδων (*alatae alienicolae*) με τη μέθοδο ηλεκτρικής καταγραφής της διατροφής (EPG) και δ) την παραγωγή απογόνων των παραπάνω δύο κατηγοριών πτερωτών αφίδων, σε διαφορετικούς ξενιστές.

Υλικά και μέθοδοι

A. Προέλευση αφίδων

Οι πτερωτές αφίδες προέρχονται από δύο διαφορετικές περιοχές της Ελλάδας και συγκεκριμένα από την ευρύτερη περιοχή της Μελίκης του Ν. Ημαθίας όπου καλλιεργείται ο καπνός σε γειτονικά χωράφια με τους σπορώνες Ροδακινιάς και από την περιοχή των Λεχωνίων του Ν. Μαγνησίας, όπου δεν έχει καλλιεργηθεί ποτέ ο καπνός, ούτε καν σε μεγάλη απόσταση. Σε αντίθεση με τον καπνό, η καλλιέργεια της πιπεριάς συναντάται ευρέως στην περιοχή των Λεχωνίων ενώ στην περιοχή της Μελίκης συναντάται μόνο σε μικρές εκτάσεις μέσα στις κατοικήσιμες περιοχές.

Το πρώτο δεκαπενθήμερο του Μαΐου του 2002 συλλέχθηκαν 20 δείγματα αφίδων από τα Λεχώνια Μαγνησίας και 20 δείγματα από την ευρύτερη περιοχή της Μελίκης Ημαθίας. Και τα 40 δείγματα προέρχονταν από σπορώνες Ροδακινιάς και συλλέγονταν κάθε 2-3 γραμμές και κάθε 2-3 δέντρα επί της γραμμής. Το κάθε δείγμα

αποτελούνταν από 5-6 φύλλα προσβεβλημένα από αφίδες και συλλέγονταν από ένα δέντρο. Το δείγμα τοποθετείτο αρχικά σε αεροστεγή πλαστική σακούλα ελαφρά διογκωμένη, που περιείχε απορροφητικό χαρτί και στη συνέχεια μέσα σε φορητό ψυγείο που περιείχε παγοκύστες, ώστε η θερμοκρασία να παραμένει σχετικά χαμηλή και έτσι μεταφέρονταν στο εργαστήριο. Εκεί επιλεγόταν από κάθε δείγμα μία ενήλικη άπτερη παρθενογενετική αφίδα για τη δημιουργία παρθενογενετικών σειρών. Ως παρθενογενετική σειρά ορίζονται όλοι οι απόγονοι ενός θηλυκού.

Η διατήρηση των παρθενογενετικών σειρών έγινε σε φύλλο πατάτας (ποικιλία Sprunta) σε κουτιά εκτροφής τύπου Blackman (Blackman 1971), διαστάσεων 7,5X4,5X2 εκ. τα οποία παρέμεναν σε βιοκλιματικούς θαλάμους με σταθερή θερμοκρασία $17\pm 1^{\circ}\text{C}$, σχετική υγρασία $50\pm 10\%$ και φωτοπερίοδο Φ16:Σ8.

B. Ανάπτυξη φυτών

Η σπορά και η ανάπτυξη όλων των φυτών που χρησιμοποιήθηκαν στις διαφορετικές πειραματικές μετρήσεις έγιναν στο θερμοκήπιο του Εργαστηρίου Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας. Μετά τη σπορά ακολουθούσε η μεταφύτευση στο κατάλληλο στάδιο σε γλάστρες διαμέτρου 12 εκ. τόσο για τον καπνό (ποικιλίας ΚΕ 81) όσο και για την πιπεριά (Π14). Σε κάθε γλάστρα μεταφτευόταν μόνο ένα φυτό. Το χώμα που χρησιμοποιήθηκε ήταν τυποποιημένη κομπόστα Γερμανικής προέλευσης (Primosubstat).

Γ. Δοκιμές προτίμησης ξενιστή σε συνθήκες αγρού.

Το πείραμα επιλογής ξενιστή με ανοιζιάτικα μεταναστευτικά περωτά (*alatae fundatrigeniae*) της αφίδας *M. persicae nicotianae* και *M. persicae* s.str. πραγματοποιήθηκε σε συνθήκες αγρού κατά το διάστημα από 16 Μαΐου μέχρι 7 Ιουνίου 2002. Νεαροί βλαστοί Ροδακινιάς (*Prunus persicae* L.) μήκους περίπου 30εκ., πάνω στους οποίους υπήρχαν περωτές μορφές της αφίδας καθώς και νύμφες με εμφανείς τις καταβολές των περυγών, συλλέγονταν τις πρωινές ώρες από οπωρώνες Ροδακινιάς της περιοχής της Μελίκης και από την περιοχή των Λεχωνίων και μεταφέρονταν στο εργαστήριο.

Προηγούμενες μορφομετρικές (Margaritopoulos et al. 2000) και μοριακές μελέτες (Blackman et al. 2001; Blackman et al. unpublished data) σε πληθυσμούς της αφίδας *M. persicae* από τις περιοχές αυτές αποκάλυψαν πως σε ροδακινίες της Μελίκης συναντάται το υποείδος *M. persicae nicotianae*, ενώ στα Λεχώνια έχει

βρεθεί μόνο η αφίδα *M. persicae* s. str. Οι βλαστοί ροδακινιάς μετά την κοπή τους από το δέντρο τοποθετούνταν σε πλαστικές σακούλες μαζί με ένα κομμάτι απορροφητικού χαρτιού για να μειωθεί η υγρασία και στη συνέχεια μέσα σε φορητό ψυγείο που περιείχε παγοκύστες ώστε η θερμοκρασία να παραμένει σχετικά χαμηλή και έτσι μεταφέρονταν στον τόπο διεξαγωγής των πειραματικών μετρήσεων. Το απόγευμα της ίδιας ημέρας δύο βλαστοί τοποθετούνταν μέσα σε ένα πλαστικό μπουκάλι ύψους 15εκ γεμάτο με νερό ως τη μέση ώστε ο βλαστός να διατηρεί την σπαργή του για όσο διάστημα διαρκούσαν οι μετρήσεις και στη συνέχεια τοποθετούνταν στο κέντρο της βάσης ενός κουτιού-κλωβού ακμής ενός μέτρου.

Οι κλωβοί που χρησιμοποιήθηκαν είχαν ξύλινο σκελετό, σκληρό χαρτόνι για βάση, τζάμι πάχους 10 χιλιοστών στην πάνω τους επιφάνεια, ενώ οι πλαϊνές επιφάνειες ήταν καλυμμένες με τούλι ώστε να επιτρέπεται ο αερισμός. Στην μπροστινή πλευρά του κουτιού υπήρχε ένα άνοιγμα καλυμμένο επίσης με τούλι που χρησίμευε ως πόρτα από την οποία υπήρχε καθημερινή επαφή με τα φυτά ώστε να γίνονται οι μετρήσεις των πτερωτών που βρίσκονταν πάνω στα φύλλα τους. Τα φυτά ποτίζονταν σε καθημερινή βάση. Με τις παραπάνω προφυλάξεις το μικροπεριβάλλον του κλωβού ήταν απομονωμένο από εξωτερικούς βιοτικούς παράγοντες και αποκλείονταν τόσο η έξοδος των πτερωτών από το κουτί, όσο και η είσοδος μέσα στο χώρο του κλωβού άλλων εντόμων, που τυχόν θα επηρέαζαν την επιλογή των αφίδων.

Στα τέσσερα από τα οκτώ κουτιά υπήρχαν κλαδιά μόνο από ροδακινιές της Μελίκης ενώ στα υπόλοιπα τέσσερα κλαδιά μόνο από Ροδακινιές των Λεχωνίων. Τα κουτιά βρίσκονταν εγκατεστημένα σε χώρο μπροστά από το θερμοκήπιο του εργαστηρίου, μακριά από σκιά.

Περιμετρικά των δυο κλαδιών Ροδακινιάς και σε σχήμα κύκλου τοποθετούνταν τέσσερα φυτά καπνού (στάδιο 4-6 φύλλων, 14-16εκ. ύψους) και τέσσερα πιπεριάς (στάδιο 6-8 φύλλων, 14-16εκ.), έτσι ώστε να μη γειτνιάζουν δύο ίδιοι ξενιστές μεταξύ τους. Η απόσταση μεταξύ των κλαδιών Ροδακινιάς και όλων των φυτών ξενιστών ήταν ίδια (περίπου 30 εκ.) (σχήμα 2).

Στη συνέχεια η πλαστική σακούλα που προστάτευε τα κλαδιά αφαιρούταν. Από το κλαδί ροδακινιάς οι πτερωτές αφίδες έφευγαν και ήταν ελεύθερες αφού πετάξουν μέσα στον χώρο του κουτιού να επιλέξουν ελεύθερα τον επιθυμητό ξενιστή. Οι μετρήσεις διαρκούσαν πέντε με έξι μέρες και οι καταγραφές γινόντουσαν σε καθημερινή βάση κατά τις πρώτες απογευματινές ώρες (15:00-17:00). Καταγραφόταν ο αριθμός πτερωτών που βρίσκονταν πάνω σε κάθε έναν από τους οκτώ ξενιστές του

κάθε κλωβού. Συνολικά υπήρχαν οκτώ κλωβοί δοκιμών ενώ πραγματοποιήθηκαν τέσσερα σει επαναλήψεων κατά το προαναφερθέν χρονικό διάστημα. Τα κλαδιά ροδακινιάς που χρησιμοποιήθηκαν προέρχονταν κάθε φορά από διαφορετικούς οπωρώνες ροδακινιάς.

Τα φυτά που χρησιμοποιήθηκαν για τις ανάγκες των μετρήσεων αναπτύχθηκαν στο θερμοκήπιο του εργαστηρίου και από τη σπορά ακόμα ήταν καλυμμένα με τούλι ώστε να αποφευχθούν τυχόν μολύνσεις από αφίδες.

Δ. Μελέτη της συμπεριφοράς ελεύθερα κινούμενων ιδρυτικών πτερωτών.

Σε ειδικούς κλωβούς (διαστάσεων 40εκ μήκος x 50εκ πλάτος x 47cm ύψος), τοποθετούνταν από τρία μέχρι πέντε κλαδιά Ροδακινιάς έντονα προσβεβλημένα από αφίδες *M. persicae* σε ειδικό πλαστικό μπουκάλι ύψους 15 εκ. γεμάτο μέχρι τη μέση με νερό. Από τα κλαδιά αφαιρούνταν με τη βοήθεια λεπτού πινέλου μόνο οι πτερωτές μορφές αφίδων με σκοπό να χρησιμοποιηθούν τα καινούρια πτερωτά, που θα προέκυπταν από τις νύμφες, οι οποίες υπήρχαν στους βλαστούς. Τα κλαδιά συλλέχθηκαν με διαδικασία ανάλογη με αυτή που χρησιμοποιήθηκε στις δοκιμές προτίμησης ξενιστή στις συνθήκες αγρού, επομένως οι πτερωτές αφίδες που χρησιμοποιήθηκαν προέρχονταν είτε από την Μελίκη είτε από τα Λεχώνια. Σε κάθε κλωβό υπήρχαν κλαδιά μόνο της ίδιας περιοχής.

Οι κλωβοί μέσα στους οποίους διατηρούνταν οι πληθυσμοί των εντόμων ήταν με ξύλινο σκελετό και ξύλινη βάση, οι δύο πλαϊνές πλευρές και η κορυφή καλυμμένη με τζάμι ενώ οι άλλες δύο πλαϊνές καλυμμένες με τούλι. Οι κλωβοί αυτοί βρίσκονταν σε ειδικό εργαστηριακό θάλαμο (25°C, και L16:D8). Κάθε πρωί (07:00-08:00) τα κλαδιά μεταφέρονταν σε άλλους άδειους, ακριβώς ίδιων διαστάσεων κλωβούς, που βρίσκονταν στον ίδιο θάλαμο ενώ τα πτερωτά που είχαν προκύψει κατά τη διάρκεια των τελευταίων 24 ωρών παρέμεναν μέσα στα άδεια κουτιά μέχρι το απόγευμα της ίδιας ημέρας. Τότε συλλέγονταν και χρησιμοποιούνταν στις δοκιμές απογείωσης (take off trials). Η συγκεκριμένη διαδικασία διήρκησε για 5-6 ημέρες, για όσο δηλαδή διάστημα υπήρχαν πληθυσμοί πτερωτών, που μπορούσαν να χρησιμοποιηθούν στις δοκιμές. Στη συνέχεια ακολουθούσαν νέες δειγματοληψίες μέχρι που συμπληρώθηκε ένας ικανοποιητικός αριθμός μετρήσεων.

Οι δοκιμές απογείωσης πραγματοποιήθηκαν σε συνθήκες αγρού και μακριά από σκιά. Σε ένα κουτί ακριβώς ίδιο με αυτά που περιγράφηκαν παραπάνω

τοποθετούνταν είτε ένα φυτό καπνού είτε ένα φυτό πιπεριάς. Τα κουτιά ήταν έτσι κατασκευασμένα ώστε εξωτερικοί βιοτικοί παράγοντες δεν επηρέαζαν τις μετρήσεις μας. Στη συνέχεια μεταφέρονταν κάθε φορά πέντε πτερωτές αφίδες όλες από την ίδια περιοχή οι οποίες ήταν ελεύθερες να επιλέξουν ανάμεσα είτε στο συγκεκριμένο ξενιστή ή σε κανέναν ξενιστή. Δεν υπήρχε δηλαδή η δυνατότητα επιλογής για τις πτερωτές αφίδες ανάμεσα σε καπνό ή πιπεριά.

Η παρατήρηση αφορούσε τη συμπεριφορά των πτερωτών από τη στιγμή προσγείωσης στον ξενιστή και διαρκούσε 15 λεπτά, για κάθε σει των πέντε αφίδων που χρησιμοποιήθηκε. Συγκεκριμένα, καταγράφονταν το περπάτημα πάνω στο φυτό, ο χρόνος μέχρι την εγκατάσταση (settling) και ο χρόνος μέχρι τη στιγμή απογείωσης, για όσες πτερωτές παρουσίασαν τέτοια συμπεριφορά. Πτερωτά, που κατά την διάρκεια του δεκαπεντάλεπτου δεν προσγειώθηκαν, αλλά πετούσαν αδιάκοπα προς την κορυφή του κουτιού δεν υπολογίστηκαν σε καμία μέτρηση. Στη συνέχεια άλλαζε ο ξενιστής και καταγράφονταν με διαφορετικές πτερωτές οι ίδιες παράμετροι. Ποτέ δεν χρησιμοποιήθηκε το ίδιο φυτό ούτε οι ίδιες αφίδες σε δεύτερη μέτρηση. Συνολικά και στους δύο ξενιστές μαζί μελετήθηκαν 105 πτερωτά από τα Λεχώνια και 112 πτερωτά από την Μελίκη.

Ε. Μελέτη της διατροφικής συμπεριφοράς με ηλεκτρική καταγραφή. Μέθοδος EPG.

Η διατροφική συμπεριφορά τόσο ανοιξιάτικων πτερωτών μεταναστευτικών (*fundartigeniae*) όσο και καλοκαιρινών πτερωτών (*alienicolae*) από την περιοχή της Μελίκης και των Λεχωνίων σε φυτά καπνού και πιπεριάς εξετάστηκε με τη χρήση του ηλεκτρικού καταγραφέα της διατροφικής συμπεριφοράς (DC EPG – DC Electrical Penetration Graph). Οι δύο μορφές αφίδων συλλέχθηκαν και μεταφέρθηκαν στο εργαστήριο με διαδικασία όπως περιγράφηκε παραπάνω και πριν από την καταγραφή παρέμειναν για 8 ώρες ελεύθερες να πετάξουν σε ένα άδειο ξύλινο αεριζόμενο κουτί.

Οι πτερωτές αφίδες ακινητοποιούνταν στο άκρο σωλήνα όπου υπήρχε υποπίεση η οποία δημιουργούταν από αντλία νερού. Στη ραχιαία πλευρά της κάθε αφίδας τοποθετούνταν υδατοδιαλυτή ασημόκολλα και πάνω της προσαρμόστηκε καλώδιο χρυσού μήκους 3-4 εκ. (διαμέτρου 20 μm). Η άλλη άκρη του καλωδίου καθώς και ένα ηλεκτρόδιο που τοποθετούνταν στο χώμα της γλάστρας του φυτού, συνδέονταν με έναν ενισχυτή 109 Ω που αποτελούσε μέρος του συστήματος. Στη

συνέχεια οι αφίδες με προσαρμοσμένο το καλώδιο χρυσού στη ραχιαία τους επιφάνεια, τοποθετούνταν στην κάτω επιφάνεια ενός φύλλου από τα φυτά που χρησιμοποιήθηκαν. Τα φυτά στα οποία ελέγχθηκε η συμπεριφορά των πτερωτών ήταν: i) καπνός σταδίου 2-4 φύλλων και ii) πιπεριά σταδίου 2-4 φύλλων ενώ το ύψος και των δύο ξενιστών ήταν περίπου 10εκ. Κανένα φυτό ούτε πτερωτή αφίδα χρησιμοποιήθηκε για δεύτερη φορά.

Όταν το στίλετο απλά ακουμπούσε ή διείσδυε στην επιδερμίδα του φυτού δημιουργούταν ηλεκτρικό κύκλωμα, τα ηλεκτρικά κύματα του οποίου καταγράφονταν και στη συνέχεια μετατρέπονταν σε γραφική παράσταση από το ειδικό λογισμικό πρόγραμμα μετατροπής για H/Y STYLET 2.2 (Tjallingii & Hogen Esch, 1993). Τα ποικίλα ηλεκτρικά κύματα που καταγράφονται είναι διαγνωστικά για κάθε είδους διατροφική συμπεριφορά στον φυτικό ιστό και από αυτά εξάγονται συμπεράσματα για το είδος της τυχόν ενδοκυτταρικής δοκιμής (Tjallingii, 1988). Οι καταγραφές πραγματοποιήθηκαν σε ειδικό κλωβό Faraday κάτω από απόλυτα ελεγχόμενες εργαστηριακές συνθήκες, $23\pm 1^{\circ}\text{C}$, η σχετική υγρασία ήταν $50\pm 10\%$ και φωτοπερίοδο L16:D8 και διήρκεσαν δεκαπέντε λεπτά.

Συνολικά εξετάστηκε η διατροφική συμπεριφορά 50 ιδρυτικών πτερωτών και 128 *alienicolae* που προήλθαν και από τις δύο περιοχές σε φυτά καπνού και πιπεριάς. Τριών ειδών ήταν οι τύποι των ηλεκτρικών σημάτων που καταγράφηκαν:

1. **C.** (Συμπεριλαμβάνονται οι τύποι A και B), δηλ επαφή του στίλετου με την επιδερμίδα.
2. **np** (non penetration), μη διάτρηση.
3. **pd** (potential drop): σύντομη διάτρηση επιδερμικών κυττάρου ή του μεσόφυλλου.

Για κάθε πτερωτή αφίδα υπολογίσθηκε:

- ο χρόνος μέχρι την πρώτη διάτρηση επιδερμικού κυττάρου (pd),
- ο αριθμός των διατρήσεων επιδερμικών κυττάρων για τα πρώτα 2, 5, 10, 15 λεπτά της καταγραφής,
- η διάρκεια των παραπάνω διατρήσεων για τα αντίστοιχα χρονικά διαστήματα και
- ο χρόνος που τα πτερωτά δεν εκδήλωσαν κάποια διατροφική συμπεριφορά (non penetration, np) για όσα από αυτά δεν εκδήλωσαν.

ΣΤ. Μελέτη αναπαραγωγικού δυναμικού από πτερωτές μορφές.

Πτερωτές νύμφες τελευταίου σταδίου και από τις δύο περιοχές, από τα ίδια ακριβώς κλαδιά ροδακινιάς, που χρησιμοποιήθηκαν για τις ανάγκες της δοκιμής προτίμησης σε συνθήκες αγρού, καθώς και συμπληρωματικές νύμφες προερχόμενες από άλλα κλαδιά ροδακινιάς που συλλέχθηκαν ακριβώς την ίδια χρονική περίοδο παρέμειναν σε κλαδιά ροδακινιάς μέχρι την ενηλικίωσή τους σε $23\pm 1^{\circ}\text{C}$ και L16:D8. Τα πτερωτά που προέκυψαν τοποθετήθηκαν ανά ένα είτε σε φυτό καπνού είτε σε φυτό πιπεριάς μεγέθους 2-4 πραγματικών φύλλων με τη βοήθεια λεπτού πινέλου. Αμέσως τοποθετήθηκε πάνω από το κάθε φυτό ειδικό πλαστικό κάλυμμα κυλινδρικού σχήματος (20εκ ύψος, 9εκ διάμετρος) με άνοιγμα στην κορυφή καλυμμένο με τούλι ώστε να επιτυγχάνεται αερισμός. Τα φυτά μαζί με τα πτερωτά τοποθετήθηκαν σε βιοκλιματικούς θαλάμους σε θερμοκρασία $23\pm 1^{\circ}\text{C}$, σχετική υγρασία $50\pm 10\%$, φωτοπερίοδο L16:D8, 4-5 Klux. Κάθε 24 ώρες γινόταν έλεγχος για το αν το πτερωτό ζούσε ή όχι και καταμετρούταν ο αριθμός απογόνων κατά τη διάρκεια της ζωής του. Οι απόγονοι μετά την καταμέτρησή τους απομακρύνονταν. Οι παρατηρήσεις διήρκεσαν μέχρι να πεθάνουν όλα τα πτερωτά.

Οι ίδιες παρατηρήσεις έγιναν και σε πτερωτά *alienicolae* που προέκυψαν από συνωστισμό δύο παρθενογενετικών σειρών. Η μία σειρά είχε ως προέλευση οπωρώνα ροδακινιάς της Μελίκης ενώ η άλλη των Λεχωνίων. Το χρώμα και των δύο σειρών ήταν πράσινο. Οι σειρές προέκυψαν από πτερωτό ιδρυτικό που είχε συλλεχθεί την περίοδο των μεταναστευτικών πτήσεων από τις αντίστοιχες περιοχές και είχε διατηρηθεί για περίπου 4 μήνες σε φύλλα πατάτας (ποικιλία Spunta) σε κουτιά Blackman (Blackman, 1971) σε $17\pm 1^{\circ}\text{C}$ και L16:D8. Για να προκύψουν πτερωτές μορφές, 5-6 ενήλικες μητέρες από κάθε κλώνο συνωστίζονταν σε ξεχωριστό κλωβό Blackman και μέσα σε ειδικό clip cage σε 23°C και L16:D8. Οι ενήλικες μητέρες παρέμεναν για πέντε ημέρες μέσα σε clip cage και μετά απομακρύνονταν ενώ το clip cage παρέμενε για ακόμα τρεις ημέρες. Μετά την απομάκρυνσή τους οι απόγονοι έμεναν ελεύθεροι μέσα στο κουτί Blackman μέχρι την ενηλικίωσή τους. Τα πτερωτά που προέκυψαν τοποθετήθηκαν με ανάλογο τρόπο όπως περιγράφηκε παραπάνω σε φυτά καπνού ή πιπεριάς και παρατηρήθηκε η γονιμότητα και η επιβίωσή τους.

Στατιστική ανάλυση

Τα ποσοστά των ιδρυτικών περωτών στις δοκιμές προτίμησης ξενιστή σε συνθήκες αγρού συγκρίθηκαν με ANOVA δύο παραγόντων, «περιοχή» (Μελίκη ή Λεχώνια) και «μεταχείριση». Τα ποσοστά τροποποιήθηκαν σύμφωνα με την μετατροπή τόξου ημιτόνου (arcsine transformation) πριν χρησιμοποιηθούν για την ανάλυση. Ο μέσος όρος και η διάρκεια των διαφορετικών ηλεκτρικών σημάτων που αναλύθηκαν κατά τις μετρήσεις του EPG, ο μέσος όρος της γονιμότητας των περωτών στην αντίστοιχη μελέτη, όπως και η μέση χρονική διάρκεια της συμπεριφοράς κατά τις δοκιμές take off σε συνθήκες αγρού, συγκρίθηκε με ANOVA δύο παραγόντων (φυτό και περιοχή ή παρθενογενετική σειρά). Τα δεδομένα τροποποιήθηκαν σύμφωνα με την εξίσωση $y = \sqrt{(x+1)}$. Στην αρχή η μέθοδος ANOVA εφαρμόστηκε χρησιμοποιώντας ένα ολοκληρωμένο μοντέλο με τους παράγοντες «περιοχή» και «φυτό» και εν συνεχεία τα δεδομένα από κάθε φυτό αναλύθηκαν ξεχωριστά δηλ. η μέθοδος one-way ANOVA εφαρμόστηκε μόνο με τον παράγοντα «περιοχή». Στους πίνακες που ακολουθούν, οι μέσοι όροι και τα τυπικά σφάλματα υπολογίστηκαν χρησιμοποιώντας μη τροποποιημένα δεδομένα. Η στατιστική ανάλυση έγινε με τη χρήση στατιστικού πακέτου SPSS.

Αποτελέσματα

A. Δοκιμές προτίμησης ξενιστή σε συνθήκες αγρού.

Τα ποσοστά των ανοιξιάτικων πτερωτών από Μελίκη και από Λεχώνια που επέλεξαν καπνό ή πιπεριά φαίνονται στον Πίνακα 1. Τα αποτελέσματα της ANOVA έδειξαν πως τα ποσοστά των πτερωτών που επέλεξαν είτε τον καπνό είτε την πιπεριά διαφέρουν σημαντικά ($F=276.9$, $d.f.=1,24$, $P<0.001$) μεταξύ των πτερωτών που προέρχονται από τη Μελίκη και των πτερωτών που προέρχονται από τα Λεχώνια. Συνολικά, 76,9% από τα 5773 πτερωτά της Μελίκης επέλεξαν τον καπνό ενώ περίπου ίσα ποσοστά από τα 3484 πτερωτά των Λεχωνίων επέλεξαν τον καπνό (54,2%) και την πιπεριά (45,8%). Τα ίδια περίπου ποσοστά παρατηρήθηκαν σε κάθε μία από τις τέσσερις διαφορετικές παρατηρήσεις. Δεν παρατηρήθηκε δηλαδή σημαντική αλληλεπίδραση μεταξύ περιοχής και διαφορετικής πειραματικής μεταχείρισης. ($F=0.25$, $d.f.=1,24$, $P<0.863$). Για τον λόγο αυτό αποκλείεται να συνέβαλαν οι συνθήκες του περιβάλλοντος στη διαφορετική επιλογή ξενιστή από τα πτερωτά των δύο διαφορετικών περιοχών.

B. Μελέτη της συμπεριφοράς ελεύθερα κινούμενων ιδρυτικών πτερωτών.

Τα αποτελέσματα της ανάλυσης της παραλλακτικότητας αποκάλυψαν στατιστικώς σημαντική διαφορά στο χρόνο μεταξύ της στιγμής προσγείωσης και της εγκατάστασης (settling) των ιδρυτικών πτερωτών ανάλογα με την περιοχή προέλευσής τους, όπως φαίνεται στον Πίνακα 3 (σημαντική αλληλεπίδραση μεταξύ περιοχής * φυτό στο ολοκληρωμένο μοντέλο, $F=139.2$, $d.f.=1,213$, $P<0.001$). Μετά την προσγείωση σε φυτά πιπεριάς τα πτερωτά των Λεχωνίων δοκίμασαν να τραφούν από τα φύλλα πολύ πιο γρήγορα απ' ό,τι τα πτερωτά από τη Μελίκη στον ίδιο ξενιστή (17 και 59 sec αντίστοιχα; $F=301.4$, $d.f.=1,103$, $P<0.001$). Αντιθέτως πτερωτά προερχόμενα από τα Λεχώνια ξόδεψαν περισσότερο χρόνο περπατώντας πάνω στον καπνό απ' ό,τι τα πτερωτά της Μελίκης (46 και 8 sec αντίστοιχα; $F=363.1$, $d.f.=1,110$, $P<0.001$) (Πίνακας 2). Αξίζει να σημειωθεί πως σύμφωνα με τις πειραματικές συνθήκες παρατήρησης δεν ήταν δυνατό να μετρηθούν οι δοκιμές (probes) των αφίδων πριν την εγκατάσταση (settling).

Κατά την διάρκεια των δεκαπεντάλεπτων παρατηρήσεων το ποσοστό των πτερωτών από τα Λεχώνια και τη Μελίκη, που απογειώθηκαν από την πιπεριά ύστερα

από μία σύντομη αναζήτηση (16.6-58.6 sec) ήταν 16.1% και 28.4% αντίστοιχα. Τα ποσοστά αυτά δεν διέφεραν σημαντικά ($X^2=2.9$, d.f.=1, $P<0.08$). Ωστόσο, μόνο ένα πτερωτό προερχόμενο από τη Μελίκη, από τα συνολικά 61 (1.6%) που προσγειώθηκαν σε φυτά καπνού απογειώθηκε από τον καπνό, ενώ το αντίστοιχο ποσοστό των πτερωτών των Λεχωνίων που απογειώθηκε από τον καπνό ήταν 26.8% ύστερα από μία αναζήτηση στη φυλλική επιφάνεια κατά μέσο όρο 46.4 δευτερολέπτων ($X^2=16.1$, d.f.=1, $P<0.001$) (Πίνακας 2).

Γ. Μελέτη της διατροφικής συμπεριφοράς με ηλεκτρική καταγραφή. Μέθοδος EPG.

Σχεδόν όλα τα ανοιξιάτικα μεταναστευτικά πτερωτά (*fundatrigeniae*) αλλά και τα καλοκαιρινά μεταναστευτικά (*alienicolae*) και των δύο περιοχών ακούμπησαν τα στυλέτα τους στην επιδερμίδα του φυτού πάνω στο οποίο τοποθετήθηκαν αμέσως με την έναρξη της καταγραφής. Μόνο ένα *alienicolae* προερχόμενο από τα Λεχώνια ακούμπησε το στυλέτο του στην επιφάνεια του καπνού μετά από 65 δευτερόλεπτα πλήρους αδράνειας (nr φάση) από την έναρξη της καταγραφής. Σχεδόν όλα τα πτερωτά κατά τη διάρκεια των δεκαπεντάλεπτων μετρήσεων δοκίμασαν έστω μία φορά τον ξενιστή τους. Τρία πτερωτά *fundatrigeniae* και επτά *alienicolae* από τα Λεχώνια απέσυραν το στυλέτο τους 2-5 φορές κατά τη διάρκεια της καταγραφής σε φυτά καπνού (συνολικός μέσος χρόνος μη διατροφής nr, 334 και 139 sec αντίστοιχα).

Στατιστικώς σημαντική διαφορά βρέθηκε μεταξύ των πτερωτών των δύο περιοχών που τοποθετήθηκαν πάνω σε καπνό, όσον αφορά το χρόνο από τη στιγμή τοποθέτησής τους μέχρι τη στιγμή που πραγματοποίησαν την πρώτη διάτρηση κυττάρου (χρόνος μέχρι το 1^ο pd). Η αλληλεπίδραση περιοχής * φυτό (ολοκληρωμένο μοντέλο), όπως επίσης η επίδραση του παράγοντα «περιοχή» βρέθηκε σημαντική και στις δύο μορφές πτερωτών (Πίνακας 4). Τα πτερωτά *fundatrigeniae* και τα *alienicolae* από την Μελίκη πραγματοποίησαν την πρώτη διάτρηση κυττάρου σε καπνό μετά από κατά μέσο όρο 120 και 71 sec αντίστοιχα. Για τον ίδιο ξενιστή ο χρόνος μέχρι την πρώτη διάτρηση κυττάρου και για τις δύο μορφές πτερωτών από τα Λεχώνια ήταν σημαντικά μεγαλύτερος (265 και 159 sec αντίστοιχα). Ακριβώς η αντίθετη τάση παρατηρήθηκε στα φυτά της πιπεριάς, όπου τα πτερωτά των Λεχωνίων πραγματοποιούσαν πιο γρήγορα την πρώτη διάτρηση κυττάρου απ' ό,τι τα πτερωτά της Μελίκης (Πίνακες 5&6). Η αλληλεπίδραση περιοχή*φυτό (ολοκληρωμένο μοντέλο) ήταν σημαντική και στις δύο μορφές πτερωτών παρά το γεγονός ότι η

επίδραση του παράγοντα «περιοχή» ήταν σημαντική μόνο στα πτερωτά *alienicolae* (πίνακας 4).

Κατά τη διάρκεια των δύο πρώτων λεπτών της καταγραφής το ποσοστό των πτερωτών fundatrigeniae της Μελίκης (70%), που πραγματοποίησε τουλάχιστον μία διάτρηση κυττάρου σε φυτό καπνού, ήταν κατά πολύ μεγαλύτερο από το ανάλογο ποσοστό των ιδρυτικών πτερωτών των Λεχωνίων πάνω στον ίδιο ξενιστή (42%). Το ακριβές αντίθετο παρατηρήθηκε όταν ως ξενιστής χρησιμοποιήθηκε η πιπεριά με τα αντίστοιχα ποσοστά να είναι 58 και 77%. Ωστόσο, και στα δύο φυτά οι διαφορές δεν ήταν σημαντικές ($X^2=2.04$, d.f.=1, $P<0.15$ και $X^2=0.99$, d.f.=1, $P<0.032$, αντίστοιχα). Τα ποσοστά των πτερωτών που πραγματοποίησαν διάτρηση κυττάρου αυξήθηκαν μετά τα δύο λεπτά και στα δύο φυτά (πίνακας 5).

Η ίδια τάση παρατηρήθηκε και στα πτερωτά *alienicolae*. Ογδόντα έξι και 48% των πτερωτών από Μελίκη και Λεχώνια αντίστοιχα πραγματοποίησαν τουλάχιστον μία κυτταρική διάτρηση σε φυτά καπνού κατά τα δύο πρώτα λεπτά της καταγραφής ενώ σε φυτά πιπεριάς τα ποσοστά ήταν 48% για τα πτερωτά της Μελίκης και 85% για τα πτερωτά των Λεχωνίων. Οι διαφορές ήταν σημαντικές μεταξύ των δύο φυτών για τα πρώτα δύο λεπτά ($X^2=40.4$, d.f.=1, $P<0.05$ και $X^2=9.2$, d.f.=1, $P<0.05$, αντίστοιχα) ενώ κάτι τέτοιο δεν ίσχυσε για τα επόμενα λεπτά (Πίνακας 6). Τα ιδρυτικά πτερωτά της Μελίκης πραγματοποίησαν περισσότερες κυτταρικές διατρήσεις στον καπνό τα πρώτα 10 λεπτά της καταγραφής απ' ότι αυτά των Λεχωνίων (Πίνακας 5), παρ' όλο που τόσο η αλληλεπίδραση περιοχής * φυτό όσο και η επίδραση του παράγοντα «περιοχή» δεν ήταν σημαντικές (Πίνακας 4). Όσον αφορά την πιπεριά κατά τη διάρκεια του δεκαπενταλέπτου ο αριθμός των κυτταρικών διατρήσεων ήταν ίδιος για τα πτερωτά και των δύο περιοχών (Πίνακας 4 & 5). Μελετώντας τη συμπεριφορά των *alienicolae* φαίνεται πως οι αφίδες προερχόμενες από τη Μελίκη τρύπησαν με τα στίλετά τους κύτταρα του καπνού περισσότερες φορές απ' ότι αυτές των Λεχωνίων, ενώ το αντίθετο παρατηρήθηκε στην πιπεριά. Οι διαφορές ήταν σημαντικές μόνο για τα πρώτα δύο λεπτά της καταγραφής (Πίνακες 4 & 6).

Η μέση διάρκεια της κυτταρικής διάτρησης σε φύλλα πιπεριάς ήταν μεγαλύτερη τόσο στα πτερωτά fundatrigeniae όσο στα *alienicolae* από τα Λεχώνια ($F=4.92$, d.f.=1,24, $P<0.05$ και $F=14.69$, d.f.=1,55, $P<0.001$, αντίστοιχα) συγκρινόμενα με αυτά της Μελίκης. Το αντίθετο παρατηρήθηκε στα πτερωτά *alienicolae* σε φύλλα καπνού ($F=5.52$, d.f.=1,68, $P<0.001$), ενώ η μέση διάρκεια διατρήσεως σε φύλλα καπνού ήταν μεγαλύτερη σε ιδρυτικά πτερωτά των Λεχωνίων

($F=1.94$, $d.f.=1,27$, $P<0.17$) απ' ότι σε αυτά της Μελίκης (Πίνακες 4 & 5). Η επίδραση του παράγοντα «περιοχή» στο ολοκληρωμένο μοντέλο (two-way ANOVA) και στις δύο μορφές πτερωτών ήταν σημαντική. Ωστόσο η επίδραση περιοχής * φυτό δεν βρέθηκε σημαντική ούτε για τα ιδρυτικά πτερωτά ούτε για τα alienicolae (Πίνακας 4). Κάτι τέτοιο μας κάνει να υποθέσουμε πως η διάρκεια της κυτταρικής διάτρησης σε οποιονδήποτε από τους δύο ξενιστές δεν σχετίζεται με σαφή τρόπο με την περιοχή προέλευσης των πτερωτών.

Δ. Μελέτη αναπαραγωγικού δυναμικού από πτερωτές μορφές.

Τα αποτελέσματα της ANOVA (Πίνακας 7) έδειξαν μία σημαντική αλληλεπίδραση μεταξύ περιοχής * ξενιστή όσον αφορά τη γονιμότητα και των δύο μορφών πτερωτών ($F=39$, $d.f.=1, 92$, $P<0.001$ και $F=12.8$, $d.f.=1, 56$, $P<0.001$, αντίστοιχα). Στον καπνό, τα πτερωτά από την Μελίκη παρήγαγαν σημαντικά μεγαλύτερο αριθμό απογόνων απ' ότι αυτά των Λεχωνίων ($F=37.8$, $d.f.=1, 46$, $P<0.001$ και $F=11.8$, $d.f.=1, 28$, $P<0.001$ για fundatrigeniae και alienicolae αντίστοιχα). Το ακριβώς αντίθετο παρατηρήθηκε στην πιπεριά, όπου τα πτερωτά των Λεχωνίων ήταν πιο παραγωγικά σε σχέση με αυτά της Μελίκης ($F=10.2$, $d.f.=1, 46$, $P<0.003$ και $F=4.5$, $d.f.=1, 28$, $P<0.05$ για fundatrigeniae και alienicolae αντίστοιχα) (Πίνακας 7). Στις περισσότερες περιπτώσεις η διάρκεια ζωής των διαφορετικών μορφών πτερωτών, δεν διέφερε σημαντικά μεταξύ των δύο περιοχών εκτός από τα fundatrigeniae στον καπνό (Πίνακας 8)

Πιθανή συσχέτιση μεταξύ της επιλογής ξενιστή και της απόδοσης ίσως είναι σημαντική. Για το λόγο αυτό, το ποσοστό των αφίδων που προτίμησαν τον καπνό και η σχετική απόδοση στον καπνό των ίδιων πτερωτών που χρησιμοποιήθηκαν στις δοκιμές επιλογής ξενιστή, αναλύθηκε σύμφωνα με τη συσχέτιση Pearson. Η σχετική απόδοση υπολογίστηκε ως ο συνολικός αριθμός των απογόνων που γεννήθηκαν από ένα πτερωτό στον καπνό διαιρούμενο με τον αριθμό των απογόνων που παρήχθησαν στην πιπεριά. Η συσχέτιση μεταξύ επιλογής και σχετικής απόδοσης βρέθηκε σημαντική (Pearson correlation 0.809, $P<0.05$) (Σχήμα 1)

Συζήτηση - Συμπεράσματα

Τις προηγούμενες δύο δεκαετίες υπήρξε επαρκής πρόοδος στις μελέτες σχετικά με την αφίδα *M. persicae*. Οι μελέτες αυτές έδειξαν πως οι πληθυσμοί που προέρχονται από τον καπνό έχουν προσαρμοστεί σ' αυτόν τον ξενιστή και παρουσιάζουν μορφολογικές (Blackman 1987, Margaritoroulos *et al.*, 2000, 2003) διαφορές που διατηρούνταν στον χρόνο καθώς επίσης και γενετική απόκλιση (Margaritoroulos *et al.* 1998, Blackman *et al.* 2003, Blackman *et al.* μη δημοσιευμένα δεδομένα) σε σχέση με άλλους πληθυσμούς που τρέφονται σε άλλους ξενιστές. Ως συνέχεια της ερευνητικής προσπάθειας, η συγκεκριμένη μελέτη έχει ως σκοπό να διευκρινίσει τους μηχανισμούς εκείνους που είναι υπεύθυνοι για τη δημιουργία και τη διατήρηση αυτής της εξειδίκευσης μεταξύ ξενιστή και εντόμου.

Η εξειδίκευση αφίδας-φυτού ξενιστή είναι ένα σύνηθες φαινόμενο και έχουν αναφερθεί πολλές φυλές αφίδων που έχουν προσαρμοστεί σε συγκεκριμένους ξενιστές (Guldmond, *et al.* 1994, Via 1999). Ο Blackman (1992) στο άρθρο του σχετικά με την εξειδίκευση φυτού και αφίδας αναφέρει πως το 56% των περιπτώσεων που εξετάστηκαν, παρουσιάζουν ειδικές αλληλεπιδράσεις μεταξύ γενοτύπων αφίδων από τη μία και είδη ή ποικιλίες φυτών από την άλλη. Ωστόσο, η εξειδίκευση σε συγκεκριμένους ξενιστές δεν μπορεί να εκδηλωθεί παρά μόνο αν υπάρξει μία παράλληλη ανάπτυξη του μηχανισμού αναγνώρισης του φυτού από την αφίδα. Ο Blackman (1992) επισήμανε τον σημαντικότερο ρόλο των πτερωτών μεταναστευτικών αφίδων στην επιλογή και στην ανάπτυξη ειδικών σχέσεων με τα φυτά ξενιστές. Τα αποτελέσματα του μοντέλου που εξετάζεται στην παρούσα μελέτη, *M. persicae nicotianae* - καπνός και *M. persicae* s.str.- πιπεριά επιβεβαιώνουν τους ισχυρισμούς του Blackman (1992).

Τα πτερωτά *M. persicae nicotianae* (δηλαδή αυτά που συλλέχθηκαν από την Μελίκη) εκδήλωσαν ισχυρή προτίμηση προς τον καπνό μιας και το 77% των πτερωτών αυτών προτίμησαν να εγκατασταθούν στον καπνό αντί στην πιπεριά, στις δοκιμές προτίμησης ξενιστή σε συνθήκες αγρού. Πτερωτά προερχόμενα από τα Λεχώνια (*M. persicae* s.str.) δεν εκδήλωσαν φανερή προτίμηση προς κάποιον ξενιστή αφού τα ποσοστά προτίμησης στις αντίστοιχες δοκιμές, ήταν παρόμοια και προς τους δύο ξενιστές. Τα αποτελέσματα είναι σύμφωνα με αυτά προηγούμενης έρευνας άπτερων μορφών (Nikolakakis *et al.* 2003), όπου ο καπνός επιλέχθηκε ως ο καταλληλότερος ξενιστής από περισσότερες αφίδες προερχόμενες από περιοχές όπου

καλλιεργείται ο καπνός σε σχέση με αφίδες από τα Λεχώνια. Φαίνεται πως τα πτερωτά του *M. persicae nicotianae* εκδηλώνουν μεγαλύτερη εξειδίκευση και έχουν καλύτερη ικανότητα διάκρισης του καπνού απ' ό τι τα πτερωτά *M. persicae s.str.*

Αντίστοιχες ενδείξεις υπήρξαν κατά την μελέτη της συμπεριφοράς ελεύθερα κινούμενων ιδρυτικών πτερωτών, όπου μόνο ένα από τα 61 πτερωτά από τη Μελίκη απογειώθηκε από τον καπνό ύστερα από σύντομη περιήγηση στην επιφάνεια του φύλλου. Τα ποσοστά των πτερωτών *M. persicae nicotianae* που έφυγαν από την πιπεριά και των πτερωτών *M. persicae s.str.* που έφυγαν από τον καπνό και την πιπεριά ήταν κατά πολύ πιο υψηλά και κυμάνθηκαν από 16 έως 28%.

Η εκδήλωση συμπεριφοράς απογείωσης (take off) των πτερωτών μεταναστευτικών αφίδων ακόμα και από τους κατάλληλους ξενιστές είναι συνηθισμένη συμπεριφορά για τις αφίδες. Ο Kennedy et al. (1959b) και οι Powell & Hardie (2000) ανέφεραν ότι ποσοστό 11-35% των *gynoparae* και 10% των παρθενογενετικών πτερωτών (*alatae virginoparae*) της αφίδας *Aphis fabae* (Scopoli) απογειώθηκε από το Ευώνυμο (*Euonymus europaeus* L.) και το Κουκί (*Vicia faba* L.), αντίστοιχα. Η τελική επιλογή ξενιστή από τις αφίδες, εξαρτάται από το ποσοστό των απογείωσεων από κατάλληλους και μη κατάλληλους ξενιστές, συνήθως ύστερα από μία μικρής διάρκειας δοκιμή (probe) των επιφανειακών ιστών του φυτού (Kennedy et al. 1959a). Ωστόσο, τα πτερωτά επιλέγουν ορισμένες φορές ν' απογειωθούν ακόμα και από τους πλέον κατάλληλους ξενιστές όταν η διάθεση για πτήση δεν έχει ανασταλεί επαρκώς (Kennedy & Booth, 1963).

Το γεγονός πως όλα σχεδόν τα πτερωτά *M. persicae nicotianae* εγκαταστάθηκαν πάνω στον καπνό μετά την προσγείωσή τους μας οδηγεί στην υπόθεση πως ο γενότυπος του φυτού αναστέλλει πλήρως τη διάθεση των αφίδων για πτήση. Σύμφωνα με τους Kennedy & Booth (1963) οι συνεχιζόμενες προσγειώσεις και απογείωσεις των αφίδων στους πιθανούς ξενιστές τους, που απαιτούνται για να επιλέξει το πτερωτό τον κατάλληλο ξενιστή, προϋποθέτει πως τα πτερωτά δεν είναι εξαντλημένα από πολύωρες πτήσεις. Τα πτερωτά της Μελίκης που χρησιμοποιήθηκαν για τις δικές μας δοκιμές πάνω στον καπνό σίγουρα δεν ήταν εξαντλημένα, αφού πτερωτά της ίδιας περιοχής με ακριβώς την ίδια μεταχείριση που χρησιμοποιήθηκαν σε δοκιμές πάνω στην πιπεριά εκδήλωσαν εκεί συμπεριφορά απογείωσης (take off).

Θα περίμενε κάποιος πως πτερωτά προερχόμενα από τα Λεχώνια δεν θα διάλεγαν τον καπνό αφού ανήκουν σε υποείδη του *M. persicae* που δεν είναι

προσαρμοσμένα στον καπνό. Ωστόσο τα ποσοστά των πτερωτών που επέλεξαν τον καπνό ήταν παρόμοια με αυτά που επέλεξαν την πιπεριά. Αυτό μπορεί να εξηγηθεί από το γεγονός ότι το συγκεκριμένο υποείδος είναι εξαιρετικά πολυφάγο και είναι πιθανό η πιπεριά να μην είναι ο ξενιστής εκείνος που θα ταιριάζει στον γενότυπο της αφίδας, όπως δηλαδή συμβαίνει με τα πτερωτά *M. persicae nicotianae* που παρουσιάζουν εξειδίκευση με τα φυτά του καπνού. Πολυφάγα είδη αφίδων όταν οι κατάλληλοι ξενιστές δεν είναι διαθέσιμοι έχουν τη δυνατότητα ν' αποδεχτούν ως εναλλακτικούς ξενιστές πολλούς γενότυπους φυτού μειώνοντας τις απαιτήσεις τους σε συγκεκριμένα ερεθίσματα που εμπλέκονται στο μηχανισμό επιλογής (Blackman 1990). Ένα πιθανό σενάριο είναι πως κάποιες αφίδες των Λεχωνίων μετά την προσγειώσή τους σε φυτά πιπεριάς, απογειώθηκαν αμέσως για να επιλέξουν στην συνέχεια τον καπνό, μειώνοντας βέβαια τις απαιτήσεις τους. Κάτι τέτοιο βέβαια δεν γινόταν να παρατηρηθεί μιας και θα έπρεπε να παρακολουθούνται τα κουτιά με τα πτερωτά όλο το εικοσιτετράωρο. Παρόμοιες μελέτες δοκιμής σε συνθήκες αγρού με περισσότερους των δύο ειδών ξενιστή, ακόμα και από διαφορετικές οικογένειες ίσως να διαλεύκαναν τη συγκεκριμένη υπόθεση.

Η επιλογή ξενιστή από μεταναστευτικά πτερωτά *M. persicae s. str.*, όπως παρατηρήθηκε στη μελέτη αυτή, ίσως φανερώνει μία μεγάλη ευελιξία στο μηχανισμό επιλογής ξενιστή αντιδρώντας διαφορετικά σε συγκεκριμένα ερεθίσματα από το φυτό στο οποίο προσγειώνονται. Αυτή η υπόθεση ταιριάζει με τις παρατηρήσεις σε θηλυτόκα *M. persicae* (ειδικό γενότυπο προορισμένο να αποικίσει στην Ροδακινιά) σε άλλες εργασίες. Τα πτερωτά αυτά κατά τη διάρκεια των φθινοπωρινών μεταναστευτικών πτήσεων επέλεξαν και γέννησαν απογόνους σε φυτά διαφορετικά από τους πρωτεύοντες ξενιστές τους, τόσο σε συνθήκες εργαστηρίου όσο και κάτω από συγκεκριμένες συνθήκες σε αγρό (Kennedy *et al.* 1959a, Blackman 1992). Ωστόσο, υπάρχουν τεκμηριωμένα παραδείγματα στη φύση σύμφωνα με τα οποία πτερωτά *M. persicae s. str.* δεν αποικίζουν φυτά καπνού. Στην Caserta για παράδειγμα της Ν. Ιταλίας, όπου οπωρώνες Ροδακινιάς γειτνιάζουν με καλλιέργειες καπνού, όπως ακριβώς συμβαίνει και στη Μελίκη, δεν έχει βρεθεί ολοκυκλικός πληθυσμός στον καπνό. Τα πτερωτά *M. persicae s. str.* απλά δεν αποικίζουν τον καπνό αλλά προτιμάνε άλλους ξενιστές (Margaritopoulos *et al.*, 2003).

Τα αποτελέσματα της συγκεκριμένης μελέτης δείχνουν πως τα πτερωτά του *M. persicae nicotianae* παρουσιάζουν υψηλή εξειδίκευση στην επιλογή ξενιστή, σε σχέση με τα πτερωτά που ανήκουν στο υποείδος *M. persicae s. str.* Ακριβώς κάτι

παρόμοιο συμβαίνει και στην αφίδα *A. pisum*. Κλώνοι της αφίδας αυτής που συνδέονται με τη μηδική αποδέχονταν το τριφύλλι περισσότερο απ' ό τι οι κλώνοι που προέρχονταν από το τριφύλλι αποδέχονταν την μηδική (Via 1999).

Δεδομένης της ικανότητας των πτερωτών μεταναστευτικών αφίδων να ξεχωρίζουν τον ιδανικό για αυτές ξενιστή, το ερώτημα που τίθεται είναι σε ποιό σημείο του ξενιστή βρίσκονται οι παράγοντες εκείνοι που καθορίζουν την αποδοχή ή όχι από την αφίδα. Η διάκριση του κατάλληλου ξενιστή από τις αφίδες επηρεάζεται τόσο από την επιφάνεια του φύλλου του ξενιστή όσο και από τα ενδοκυτταρικά χαρακτηριστικά του. Μελετώντας τη συμπεριφορά ελεύθερα κινούμενων αφίδων βρέθηκε πως τα πτερωτά της Μελίκης εγκαθίστανται γρηγορότερα στον καπνό μετά την προσγείωσή τους απ' ό τι τα πτερωτά των Λεχωνίων. Το αντίθετο παρατηρήθηκε με τα πτερωτά από τις ίδιες περιοχές στην πιπεριά. Οι παρατηρήσεις αυτές μας οδηγούν στο συμπέρασμα πως κάποιο χαρακτηριστικό γνώρισμα της επιφάνειας του φύλλου του φυτού επηρεάζει άμεσα την συμπεριφορά της πτερωτής αφίδας. Η μη αποδοχή κάποιων ξενιστών από τις αφίδες μπορεί να οφείλεται είτε στη δυσκολία να εντοπίσουν αυτά τα χαρακτηριστικά γνωρίσματα του φύλλου είτε στην παρουσία κάποιων απωθητικών ουσιών που τις απομακρύνουν. Περαιτέρω μελέτη προς τη συγκεκριμένη κατεύθυνση είναι απαραίτητη ώστε να εξακριβώσουμε τι ακριβώς συμβαίνει. Πάντως, στα φύλλα καπνού υπάρχουν τρίχες που όχι μόνο είναι κολλώδεις αλλά περιέχουν απωθητικές και τοξικές ουσίες (Georgieva 1998, Wang et al. 2001).

Η μελέτη της διατροφικής συμπεριφοράς με την μέθοδο EPG φανέρωσε σημαντικές διαφορές στη συμπεριφορά των πτερωτών αφίδων ανάλογα με την περιοχή από την οποία προέρχονται. Η πιο χαρακτηριστική διαφορά ήταν ο χρόνος μέχρι την πρώτη διάτρηση κυττάρου. Όταν χρησιμοποιήθηκε ο καπνός ως ξενιστής, τόσο τα πτερωτά *fundatrigeniae* όσο και τα *alienicolae* από την Μελίκη διάτρησαν τα κύτταρα του ξενιστή τους πολύ πιο γρήγορα απ' ό τι τα πτερωτά των Λεχωνίων, ενώ το αντίθετο παρατηρήθηκε στην πιπεριά. Κάτι τέτοιο δείχνει πως μηχανισμοί που καθορίζουν την αποδοχή ή όχι του ξενιστή υπάρχουν και ενδοκυτταρικά και προηγούνται της δοκιμής του φλοιώματος. Παρόμοιες διαφορές βρέθηκαν και σε άλλες εργασίες με την μέθοδο EPG, όπως στην αφίδα *Phemphigus bursarius* (L.) (Hemiptera: Aphididae) (Cole et al. 1993) σε ποικιλίες μαρουλιού καθώς επίσης και στη μελέτη εξειδίκευσης του *Uroleucon ambrosiae* (Bernays & Funk, 2000).

Επίσης, υψηλότερο ποσοστό τόσο πτερωτών *fundatrigeniae* όσο και *alienicolae* της Μελίκης διάτρησαν τα επιδερμικά κύτταρα του καπνού τα πρώτα δύο

λεπτά της καταγραφής σε σχέση με τα πτερωτά των Λεχωνίων, ενώ το αντίθετο παρατηρήθηκε στην πιπεριά. Οι διαφορές βέβαια ήταν σημαντικές μόνο στις μετρήσεις των *alienicolae*. Η δυσκολία των πτερωτών μορφών της αφίδας *M. persicae* να πραγματοποιήσουν την πρώτη διάτρηση κυττάρου σε μη αποδεκτούς ξενιστές είναι κάτι που αξίζει να μελετηθεί. Πιθανώς να οφείλεται σε χημικούς παράγοντες ή ακόμα σε ενδοκυτταρικούς. Παρόλο που οι ενδοκυτταρικοί παράγοντες δεν μπορούν ν' αποκλειστούν, αφού βρέθηκαν διαφορές στη διάρκεια της κυτταρικής διάτρησης ανάλογα με το είδος φυτού και την προέλευσή του, η αλληλεπίδραση περιοχής * φυτό δεν βρέθηκε σημαντική οδηγώντας στο συμπέρασμα πως δεν παίζουν σημαντικό ρόλο στην αποδοχή ξενιστή.

Αξίζει βέβαια να σημειωθεί, πως αντιφατικά αποτελέσματα προήλθαν από την μελέτη ελεύθερα κινούμενων πτερωτών και τη μελέτη διατροφικής συμπεριφοράς πτερωτών με την μέθοδο EPG. Στην πρώτη μελέτη παρατηρήθηκε πως 16 και 27% των πτερωτών των Λεχωνίων απογειώθηκε από πιπεριά και καπνό αντίστοιχα, ενώ το 28% των πτερωτών της Μελίκης απογειώθηκε από την πιπεριά. Στη δεύτερη μελέτη, σχεδόν όλα τα χρησιμοποιούμενα πτερωτά δοκίμασαν από την πρώτη στιγμή που ήρθαν σε επαφή είτε τον καπνό είτε την πιπεριά. Μόνο ένα πτερωτό *alienicolae* από τα Λεχώνια παρέμεινε πάνω στην επιφάνεια του καπνού για 65 δευτερόλεπτα χωρίς να δοκιμάσει (nr φάση). Φαίνεται δηλαδή πως οι συνθήκες μεταχείρισης των αφίδων κατά τη μέθοδο EPG μπορούν να επηρεάσουν άμεσα τη διατροφική συμπεριφορά κατά τα πρώτα στάδια καταγραφής, έτσι όπως καταγράφεται με τη συγκεκριμένη μέθοδο. Σύμφωνα με κάποιους ερευνητές η μέθοδος EPG είναι ανεπαρκής όσον αφορά συμπεράσματα που αφορούν στην αλληλεπίδραση αφίδας-ξενιστή στα πρώτα στάδια της καταγραφής, κυρίως λόγω του περιορισμού ελεύθερης κίνησης της αφίδας (Wilkinson & Douglas 1998, Caillaud 1999). Αντιθέτως, κάποιοι άλλοι ερευνητές υποστηρίζουν πως οι αφίδες περιορίζονται ελάχιστα με την πρόσδεσή τους (Prado & Tjallingii 1999).

Η διαφορετική γονιμότητα ανάλογα με την περιοχή προέλευσής τους, πρέπει επίσης να συζητηθεί. Τόσο τα πτερωτά *fundatrigeniae* όσο και τα *alienicolae* από τη Μελίκη γέννησαν περισσότερους απογόνους πάνω στον καπνό απ' ότι αυτά των Λεχωνίων, ενώ το αντίθετο παρατηρήθηκε στην πιπεριά. Τα αποτελέσματα αυτά είναι σε απόλυτη συμφωνία με αποτελέσματα προηγούμενης μελέτης με άπτερες μορφές της αφίδας *M. persicae* (Nikolakakis et al. 2003). Υπάρχει δηλαδή, όπως αποδεικνύεται, ένας ισχυρός μηχανισμός επιλογής ενάντια στα πτερωτά που

εγκαθίστανται σε μη κατάλληλο ξενιστή. Κάτι παρόμοιο παρατηρήθηκε και στο μονόοικο είδος αφίδας *A. pisum* (Via et al. 2000).

Η οικολογία των πτερωτών θηλυκών, δηλαδή το ότι τρέφονται και εγκαθίστανται πάνω στο φυτό ξενιστή που αυτοί θα επιλέξουν και εκεί θα αποθέσουν τους απογόνους τους καθορίζει σε πολύ μεγάλο βαθμό το μέλλον των απογόνων αυτών. Έτσι, η λάθος επιλογή ενδιαιτήματος δεν επηρεάζει μόνο τα πτερωτά που επιλέγουν αλλά και τις επόμενες γενιές, οι οποίες μοιάζουν γενετικά με τις μητέρες τους.

Σύμφωνα με τον Blackman (1987) πληθυσμοί του *M. persicae* που έχουν προσαρμοστεί στον καπνό αποτελούν ξεχωριστό υποείδος, ενώ αργότερα αποδείχτηκε (Margaritoroulos et al. 2000) πως ολοκυκλικοί πληθυσμοί του *M. persicae*, που προέρχονται από καπνό μπορούν να διαχωριστούν τόσο από πληθυσμούς που προέρχονται από άλλους ξενιστές όσο και από Ροδακινιές, μακριά από περιοχές όπου υπάρχει καπνός. Προφανώς, συγχρόνως με την ανάπτυξη ειδικών γενοτύπων αφίδας πάνω στον καπνό, εξελίχθηκε και ο μηχανισμός αναγνώρισης ξενιστών. Η Via (2000), η οποία στη μελέτη της ασχολήθηκε με την αναπαραγωγική απομόνωση διαφορετικών φυλών του *A. pisum*, προσαρμοσμένες σε διαφορετικούς ξενιστές, συμπεραίνει πως η επιλογή των μεταναστευτικών πτερωτών συμβάλλει θετικά στην εξέλιξη ενός αποτελεσματικού μηχανισμού επιλογής. Το συμπέρασμα αυτό έχει ισχύ και για την περίπτωση των υποειδών του *M. persicae* που χρησιμοποιήθηκαν και στην παρούσα μελέτη.

Αξίζει επίσης να σημειωθεί πως η επιλογή ξενιστή στις αφίδες επηρεάζει την απόδοση σε απογόνους και των άλλων γενεών, μιας και αυτές αποτελούνται από άπτερα τα οποία δεν μπορούν να διορθώσουν την τυχόν μη σωστή επιλογή των προγόνων τους. Κάτι ανάλογο έχει παρατηρηθεί και για άλλα φυτοφάγα έντομα όπως στην τάξη των Λεπιδοπτέρων (Thompson, 1988), παρά το γεγονός ότι τα είδη της τάξης αυτής αναπαράγονται σεξουαλικά έχοντας έτσι τη δυνατότητα να ανταποκριθούν σε λάθος επιλογή ξενιστή.

Τα αποτελέσματα επίσης φανερώνουν πως η δυνατότητα των αφίδων να επιλέγουν συνδέεται με την δυνατότητα να παράγουν περισσότερους απογόνους στον κατάλληλο ξενιστή. Ωστόσο η ικανότητά τους αυτή εξαρτάται και από άλλους παράγοντες. Ο συντελεστής Pearson μεταξύ επιλογής και σχετικής απόδοσης παρά το ότι βρέθηκε σημαντικός, δεν εξηγεί πλήρως την παραλλακτικότητα των δεδομένων ($R=0.809$). Προφανώς και κάποιοι άλλοι παράγοντες παίζουν ρόλο. Από κάθε κλωβό

που χρησιμοποιήθηκε στη μελέτη επιλογής ξενιστή επιλέξαμε δύο πτερωτά από το ίδιο φύλλο των οποίων η απόδοση μελετήθηκε σε καπνό και πιπεριά. Ενδέχεται τα δύο αυτά πτερωτά να προέρχονται από την ίδια μητέρα. Ωστόσο, τα δεδομένα από την επιλογή ξενιστή προέρχονται από περισσότερους από ένα γενότυπους.

Αντικείμενο πολλών συζητήσεων έχει γίνει για το αν η επιλογή και η απόδοση των αφίδων επηρεάζεται από την εμπειρία τους στον προηγούμενο ξενιστή. Ο Lushai (1997) αναφέρει πως η επιλογή ξενιστή από πτερωτά μεταναστευτικά της *Sitobion avenae* (Fabricious) (Hemiptera: Aphididae) ανάμεσα στο σιτάρι *Triticum aestivum* L. και στο *Dactylis glomerata* L. (Poaceae) επηρεάστηκε ισχυρά από την εκτροφή στον προηγούμενο ξενιστή. Η μεθοδολογία της δικής μας μελέτης απέκλεισε την επίδραση προηγούμενου ξενιστή. Τα πτερωτά που χρησιμοποιήθηκαν τόσο στις μελέτες επιλογής ξενιστή όσο αυτά στις μελέτες συμπεριφοράς ελεύθερα κινούμενων ιδρυτικών πτερωτών συλλέχθηκαν από κλαδιά ροδακινιάς ενώ αυτά που χρησιμοποιήθηκαν για τις μελέτες αναπαραγωγικού δυναμικού εκτράφηκαν σε φύλλα πατάτας. Αξίζει να σημειωθεί πως τα παραπάνω πτερωτά αντιπροσωπεύουν τουλάχιστον 32 γενότυπους και των δύο περιοχών και αποτελούν διαφορετικές παρθενογενετικές σειρές.

Την τελευταία εικοσαετία αρκετή γνώση αποκτήθηκε όσον αφορά τη συστηματική κατάταξη του *M. persicae*, που απαντάται στον καπνό αλλά και των ομοιοτήτων και διαφορών της αφίδας αυτής, σε σχέση με το υποείδος που συναντώνται σε άλλους ετήσιους ξενιστές. Τα αποτελέσματα ενισχύουν την άποψη των χωριστών υποειδών *Myzus persicae nicotianae* και *Myzus persicae s.str.* και βρίσκονται σε απόλυτη συμφωνία με προηγούμενα δεδομένα διάκρισής τους με μορφολογικά και μοριακά κριτήρια. Ωστόσο, δεν είναι δυνατό να υπολογίσουμε με ακρίβεια το πότε η αφίδα του καπνού διαχωρίστηκε από το *M. persicae s.str.* Δεδομένης όμως της απουσίας απόλυτης αναπαραγωγικής απομόνωσης μεταξύ των δύο υποειδών (Field et al. 1994, Clements et al. 2000), ο βαθμός της απομόνωσης είναι επαρκής ώστε να υπολογιστεί πως το γένωμα της αφίδας του καπνού υπάρχει όπως είναι σήμερα για τουλάχιστον 15-20 χρόνια από τη στιγμή των πρώτων πειραματικών δεδομένων.

Η αφίδα που έχει προσαρμοστεί στον καπνό, σε πολλά σημεία του κόσμου έχει χάσει την ικανότητα να αναπαράγεται σεξουαλικά (Blackman, 1987; Kerpalogianni et al. 2002). Σε ορισμένες όμως περιοχές όπως στη Β. Ελλάδα και στην Ιαπωνία υπάρχει σεξουαλική αναπαραγωγή στη ροδακινιά. (Takada, 1968;

Margaritoroulos et al. 2002). Οι μη ολοκυκλικοί γενότυποι της αφίδας που απαντάται στον καπνό αποφεύγουν σε μεγάλο βαθμό την υβριδοποίηση με το *M. persicae* s.str. Από την άλλη όμως οι ολοκυκλικοί πληθυσμοί στις παραπάνω δύο χώρες έχουν αναπτύξει ένα μηχανισμό αναπαραγωγικής απομόνωσης, που τους οδηγεί στο να διατηρούν τα ιδιαίτερα μορφολογικά χαρακτηριστικά (Margaritoroulos et al. 2000). Η φύση του μηχανισμού αυτού δεν είναι ακόμα απόλυτα γνωστή, αλλά από τη στιγμή που οι δύο φυλές μοιράζονται τον ίδιο ξενιστή για την εγγενή αναπαραγωγή τους, είναι πιθανό είτε να βρίσκονται σε αλλοχρονική απομόνωση (allochronic isolation) (e.g *Acyrtosiphum pisum destructor* and *A.pisum* s.s., Müller 1980) είτε να έχουν διαφορετικούς ημερήσιους ρυθμούς ελευθέρωσης της σεξουαλικής φερομόνης και δραστηριότητας του αρσενικού (*A. fabae fabae*, *A. fabae solanella* Theobald Thieme & Dixon, 1996).

Πίνακας 1. Αριθμός και ποσοστό πτερωτών fundatrigeniae *M. persicae* που αποίκισαν καπνό και πιπεριά σε δοκιμές προτίμησης ξενιστή σε συνθήκες αγρού.

(Κ=καπνός, Π=πιπεριά)

Περιοχή	Ημέρα1		Ημέρα2		Ημέρα3		Ημέρα4		Ημέρα5			
Αριθμός πτερωτών που επέλεξαν ξενιστή											Σύνολο%	
Λεχώνια	Κ	Π	Κ	Π	Κ	Π	Κ	Π	Κ	Π	Κ	Π
1 ^η Δοκιμή	48	21	69	33	115	79	140	107	166	135	55	45
2 ^η Δοκιμή	21	17	69	63	200	190	307	274	479	383	56	44
3 ^η Δοκιμή	141	129	367	328	556	492	831	719	-	-	54	46
4 ^η Δοκιμή	60	51	141	130	260	238	409	362	-	-	53	47
Συνολικό ποσοστό (%)											54	46
Αριθμός πτερωτών που επέλεξαν ξενιστή											Σύνολο%	
Μελίκη	Κ	Π	Κ	Π	Κ	Π	Κ	Π	Κ	Π	Κ	Π
1 ^η Δοκιμή	90	32	191	61	415	137	512	177	571	190	75	25
2 ^η Δοκιμή	66	18	311	78	708	226	1063	330	1534	448	77	23
3 ^η Δοκιμή	220	58	626	169	1092	315	1602	451	-	-	78	22
4 ^η Δοκιμή	71	20	220	68	437	143	734	243	-	-	75	25
Συνολικό ποσοστό (%)											77	23

Πίνακας 2. Μέσος όρος (\pm Τυπικό σφάλμα) σε sec μέχρι την εγκατάσταση και ποσοστό των πτερωτών fundatrigeniae του *M. persicae* που απογειώθηκαν από καπνό και πιπεριά σε δοκιμές σε συνθήκες αγρού.

Περιοχή προέλευσης πτερωτών	Χρόνος μέχρι την εγκατάσταση (settling) σε		Ποσοστό (%) των πτερωτών που απογειώθηκαν από	
	Πιπεριά	Καπνός	Πιπεριά	Καπνό
Λεχώνια	16.6 \pm 2.9a ¹	46.4 \pm 4.9a	16.1a	26.8a
	N=53	N=52	N=62	N=71
Μελίκη	58.6 \pm 5.9b	7.5 \pm 0.9b	28.4a	1.6b
	N=53	N=60	N=74	N=61
	F=52.1, P<0.001	F=52.1, P<0.001	X ² =2.9, P<0.08	X ² =16.1, P<0.001

¹Μέσοι όροι και ποσοστά της ίδιας στήλης που ακολουθούνται με διαφορετικά γράμματα διαφέρουν στατιστικώς σημαντικά.

Πίνακας 3. Αποτελέσματα ANOVA για την επίδραση των παραγόντων “περιοχή” και “φυτό” στον απαιτούμενο χρόνο μέχρι τα πτερωτά fundatrigeniae της *M. persicae* να εγκατασταθούν σε φυτά καπνού και πιπεριάς.

Πηγή παραλλακτικότητας	df	MS	F	P
<i>Ολοκληρωμένο μοντέλο</i>				
Περιοχή	1	0.7	0.1	0.709
Φυτό	1	46.7	9.8	0.002
Περιοχή*Φυτό	1	661.9	139.2	0.001
Σφάλμα	213	4.8		
<i>Πιπεριά</i>				
Περιοχή	1	301.4	52.1	0.001
Σφάλμα	103	5.8		
<i>Καπνός</i>				
Περιοχή	1	363.1	95.7	0.001
Σφάλμα	110	3.8		

Πίνακας 4. Αποτελέσματα της ANOVA (*F-values*) για την επίδραση της “περιοχής” και του “φυτού” στην διατροφική συμπεριφορά περωτών *fundatrigeniae* και περωτών *alienicolae* του *M. persicae*.

Πηγή της παραλ/τητας		Χρόνος (sec) μέχρι την 1 ^η κυτταρική διάτρηση	Αριθμός κυτταρικών διατρήσεων κατά τη διάρκεια των πρώτων				Μέση διάρκεια (sec) της κυτταρικής διάτρησης
			2min	5min	10min	15min	
Fundatrigeniae							
<i>Ολοκληρωμένο μοντέλο</i>	d.f	F	F	F	F	F	F
Περιοχή	1,51	0.66	0.55	0.33	0.01	0.10	5.91
Φυτό	1,51	2.16	1.10	4.78*	4.43	6.13*	0.42
Περιοχή*Φυτό	1,51	5.32*	1.37	0.67	0.81	0.01	0.05
<i>Καπνός</i>							
Περιοχή	1,27	4.21*	2.03	0.95	0.41	0.06	1.94*
<i>Πιπεριά</i>							
Περιοχή	1,24	1.36	0.08	0.03	0.39	0.03	4.92*
Alienicolae							
<i>Ολοκληρωμένο μοντέλο</i>	d.f	F	F	F	F	F	F
Περιοχή	1,123	0.22	0.12	0.23	1.51	3.57	19.80**
Φυτό	1,123	0.39	0.01	5.27*	8.30**	13.09**	0.72
Περιοχή*Φυτό	1,123	20.89**	18.42**	6.08*	2.47	1.10	1.83
<i>Καπνός</i>							
Περιοχή	1,68	12.63**	11.92**	2.20	0.84	0.53	5.52**
<i>Πιπεριά</i>							
Περιοχή	1,55	8.94**	7.12**	2.79	2.79	2.96	14.69**
*P<0.05, **P<0.001							

Πίνακας 5. Παράμετροι διείσδυσης του στιλέτου (Μέσος όρος \pm Τυπικό σφάλμα.) όπως καταγράφηκαν με τη μέθοδο E.P.G σε περωτά fundatrigeniae (N) *Myzus persicae* που τράφηκαν σε καπνό και πιπεριά. Τα περωτά συλλέχθηκαν από σπορώνες Ροδακινιάς των Λεχωνίων και της Μελίκης. (N= αριθμός περωτών που εξετάστηκαν).

Παράμετρος EPG	Fundatrigeniae που εξετάστηκαν σε ξενιστή			
	Καπνό		Πιπεριά	
	Λεχώνια (N=19)	Μελίκη (N=10)	Λεχώνια (N=14)	Μελίκη (N=12)
Χρόνος μέχρι το 1 ^ο pd (sec)	265.1 \pm 52.1a	120.3 \pm 35.3b	91.2 \pm 24.5a	159.9 \pm 50.8a
Αριθμός pds κατά τα πρώτα 2 λεπτά	0.6 \pm 0.2a (42)	1.1 \pm 0.4a (70)	1.1 \pm 0.2a (77)	1.1 \pm 0.3a (58)
Αριθμός pds κατά τα πρώτα 5 λεπτά	1.5 \pm 0.3a (63)	2.3 \pm 0.7a (80)	3.0 \pm 0.5a (93)	3.0 \pm 0.6a (83)
Αριθμός pds κατά τα πρώτα 10 λεπτά	3.8 \pm 0.6a (89)	4.7 \pm 1.2a (100)	6.5 \pm 0.7a (100)	6.2 \pm 1.4a (92)
Αριθμός pds κατά τα πρώτα 15 λεπτά	6.7 \pm 0.9a (100)	6.6 \pm 1.9a (100)	9.6 \pm 0.9a (100)	9.9 \pm 1.9a (100)
Μέση διάρκεια των pds (sec).	4.1 \pm 0.2a	3.6 \pm 0.5a	4.0 \pm 0.3a	3.2 \pm 0.2b

Μέσοι όροι και ποσοστά της κάθε γραμμής με διαφορετικό γράμμα δίπλα τους διαφέρουν στατιστικώς σημαντικά ($P < 0.05$). Οι συγκρίσεις αφορούν περωτά που δοκιμάστηκαν στον ίδιο ξενιστή.

Πίνακας 6. Παράμετροι διείσδυσης του στίλετου (Μέσος όρος \pm Τυπικό σφάλμα.) όπως καταγράφηκαν με τη μέθοδο E.P.G σε πτερωτά *alienicolae* (N) δύο κλώνων *Myzus persicae* από Λεχώνια και Μελίκη που τράφηκαν σε καπνό και πιπεριά. (N= αριθμός πτερωτών που εξετάστηκαν).

Παράμετρος EPG	<i>Alienicolae</i> που εξετάστηκαν σε ξενιστή			
	Καπνό		Πιπεριά	
	Λεχώνια (N=42)	Μελίκη (N=28)	Λεχώνια (N=34)	Μελίκη (N=23)
Χρόνος μέχρι το 1 ^ο pd (sec)	159.1 \pm 20.0a	71.0 \pm 10.7b	71.9 \pm 11.3a	132.1 \pm 18.b
Αριθμός pds κατά τα πρώτα 2 λεπτά	0.6 \pm 0.1a (48)	1.3 \pm 0.1b (86)	1.2 \pm 0.1a (85)	0.7 \pm 0.2b (48)
Αριθμός pds κατά τα πρώτα 5 λεπτά	2.0 \pm 0.3a (90)	2.5 \pm 0.3a (100)	3.4 \pm 0.3a (97)	2.5 \pm 0.3a (96)
Αριθμός pds κατά τα πρώτα 10 λεπτά	4.5 \pm 0.4a (98)	4.5 \pm 0.5a (100)	7.2 \pm 0.7a (100)	5.7 \pm 0.9a (100)
Αριθμός pds κατά τα πρώτα 15 λεπτά	6.6 \pm 0.6a (100)	7.4 \pm 0.6a (100)	11.7 \pm 0.9a (100)	9.5 \pm 1.3a (100)
Μέση διάρκεια των pds (sec).	4.1 \pm 0.1a	4.6 \pm 0.2a	4.8 \pm 0.3a	3.8 \pm 0.1b

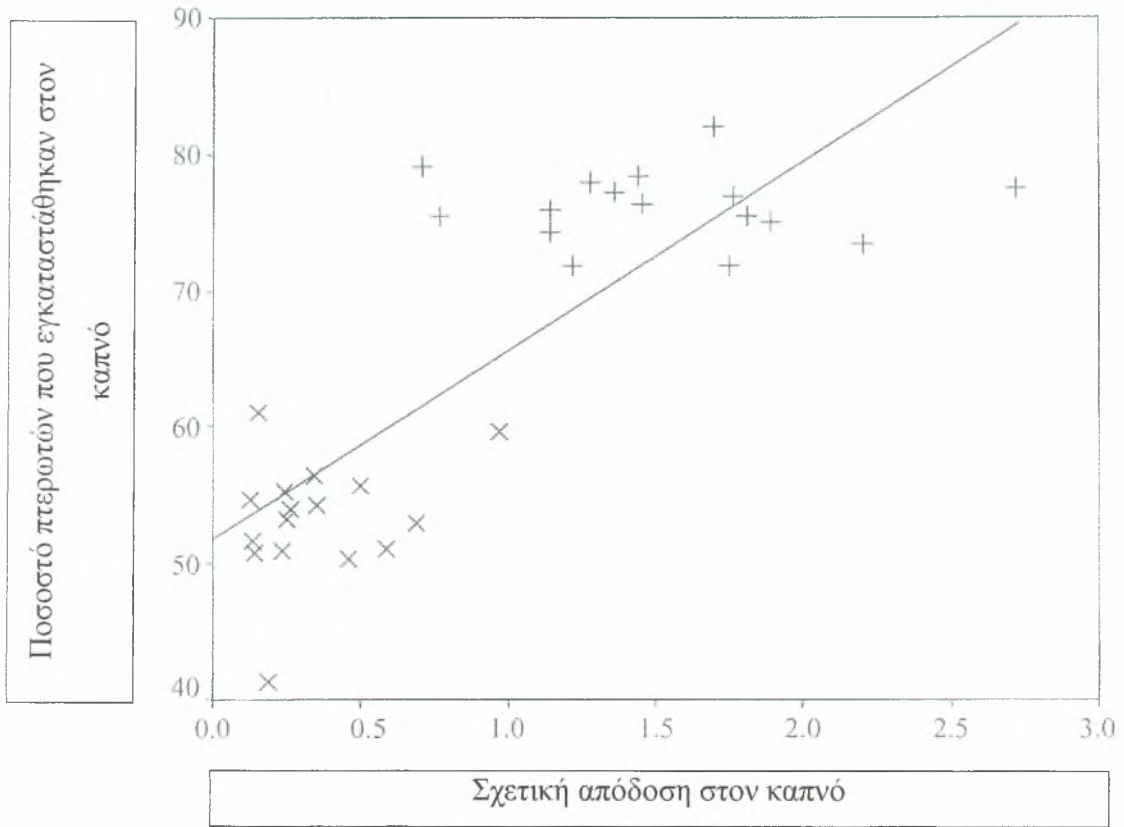
Μέσοι όροι και ποσοστά της κάθε γραμμής με διαφορετικό γράμμα δίπλα τους διαφέρουν στατιστικώς σημαντικά ($P < 0.05$). Οι συγκρίσεις αφορούν πτερωτά που δοκιμάστηκαν στον ίδιο ξενιστή.

Πίνακας 7. Αποτελέσματα ANOVA για την επίδραση της “περιοχής” και του “φυτού” στην θνησιμότητα και τη διάρκεια ζωής σε ημέρες των πτερωτών *Myzus persicae*, σε καπνό και πιπεριά.

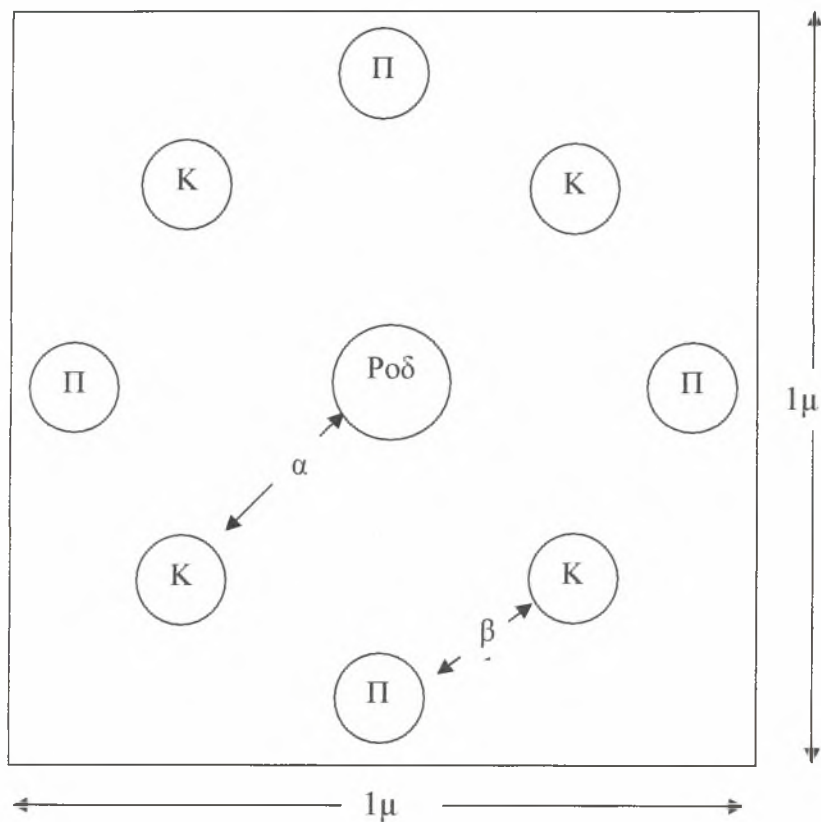
Πηγή της παραλ/τητας	Fundatrigeniae					Alienicolae				
		Θνησιμότητα		Διάρκεια ζωής			Θνησιμότητα		Διάρκεια ζωής	
<i>Ολοκληρωμένο μοντέλο</i>	df	F	P	F	P	Df	F	P	F	P
Περιοχή	1	2.4	0.124	0.1	0.843	1	0.4	0.520	1.5	0.229
Φυτό	1	8.2	0.005	10.6	0.001	1	1.5	0.222	0.4	0.528
Περιοχή*Φυτό	1	39.0	0.001	6.7	0.011	1	12.8	0.001	1.6	0.216
Σφάλμα	92					56				
<i>Καπνός</i>										
Περιοχή	1	37.8	0.001	4.2	0.046	1	11.8	0.001	2.8	0.107
Σφάλμα	46					28				
<i>Πιπεριά</i>										
Περιοχή	1	10.2	0.003	2.4	0.126	1	4.5	0.043	0.1	0.979
Σφάλμα	46					28				

Πίνακας 8. Θνησιμότητα και διάρκεια ζωής σε ημέρες πτερωτών *fundatrigeniae* και *alienicolae* *Myzus persicae* από τη Μελίκη και τα Λεχώνια κατά την εκτροφή τους σε φυτά καπνού και πιπεριάς στους 20°C και 16 ώρες φως την ημέρα.

Περιοχή προέλευσης και ξενιστής δοκιμής	Πτερωτά <i>fundatrigeniae</i>			Πτερωτά <i>alienicolae</i>		
	N	Θνησιμότητα	Διάρκεια ζωής	N	Θνησιμότητα	Διάρκεια ζωής
Λεχώνια/Πιπεριά	24	23.4±2.0a	11.8±3.9a	15	29.9±3.2a	14.1±0.8a
Μελίκη/Πιπεριά	24	15.8±1.1b	10.3±2.1a	15	22.1±2.6a	14.1±0.8a
Λεχώνια/Καπνός	24	8.6±1.3a	8.2±3.0a	15	17.3±1.8a	12.5±1.1a
Μελίκη/Καπνός	24	21.3±1.8b	9.9±3.1b	15	27.8±2.5b	14.6±0.8a



Σχήμα 1. Επιλογή ξενιστή και σχετική απόδοση στον καπνό, πτερωτών *fundatrigeniae* *Myzus persicae* από τη Μελίκη (+) και τα Λεχώνια (X).



Σχήμα 2. Κάτοψη του ειδικού κλωβού όπου πραγματοποιήθηκαν οι δοκιμές προτίμησης ξενιστή σε συνθήκες αγρού (Κ=φυτό καπνού, Π=φυτό πιπεριάς, Ροδ=κλαδί ροδακινιάς, $\alpha \approx 30\text{cm}$, $\beta \approx 20\text{cm}$.).

Βιβλιογραφία

- Auclair, J.L.** (1963) Aphid feeding and nutrition. *Annual review of Entomology*, **8**, 439-490.
- Baker, E.A. & Honeyborne, C.H.B.** (1971) Insect studies. Report of the agricultural and horticultural Research Station, University of Bristol, p. 89.
- Bernays, E.A.**, 1995 Effects of experience on host plant selection. *In: R.T. Cardé & W.J. Bell* (eds), *Chemical Ecology of Insects 2*. Chapman & Hall, New York, pp. 47-64.
- Bernays, E.A. & Funk, D.J.** (2000) Electrical Penetration Graph analysis reveals population differentiation of host-plant probing behaviours within the aphid species *Uroleucon ambrosiae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **97**, 183-191.
- Birch, A.N.E., Jones, A.T., Woodford, J.A.T. & Jones, D.R.** (1990) Behavioral responses of the virus vector aphid *Amphorophora idaei* to resistance in red raspberry. p. 265 *in* Peters, D.C., Webster, J.A. & Chlcuber, C.S. (Eds.) *Aphid plant Interactions from populations to Molecules*. Oklahoma, State University.
- Blackman, R.L.**(1971) Variation in the photoperiodic response within natural populations of *Myzus persicae* (Sulzer). *Bulletin of Entomological Research*, **60**, 533-546.
- Blackman, R.L.**(1974) Aphids. *In Behaviour*. p.43.
- Blackman, R.L.**(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*, **90**, 233-244.
- Blackman, R.L.**(1990) Specificity in aphid/plant genetic interactions, with particular attention to the role of the alatae colonizer. pp.251-274. *in* Campbell, R.K. & Eikenbary, R.D. (Eds), *Aphid-plant genotype interactions*. New York, Elsevier.
- Blackman, R.L. & Eastop, V.F.** (2000) *Aphids on the World Crops. An information and Identification Guide*. Second edition. John Wiley & Sons, Chichester.
- Blackman, R.L. & Eastop, V.F.** (in press) Taxinomic Issues. *In* Van Emdem, H.F. & Harrington,R. (Eds.) *Aphids as Crop Pests*. CAB Internatinal, Wallingford, U.K.

- Blackman, R.L. & Spence, J.M.** (1992) Electrophoretic distinction between the peach - potato aphid, *Myzus persicae*, and the tobacco aphid *Myzus nicotianae* (Homoptera:Aphididae). *Bulletin of Entomological Research*, **82**, 161-165.
- Blackman, R., Malarky, G., Margaritopoulos, J., Kephalogianni, T., Tsitsipis, J. & Wilson, A.** (2001) Tobacco aphid, or not tobacco aphid- that is the question! *Sixth International Symposium on Aphids 'Aphids in a new Millennium'*, 3-7 September 2001, Rennes, France.
- Brandes, E.W.** (1923) Mechanics of inoculation with sugar-cane mosaic by insect vector. *Journal of Agricultural Research*, **23**, 279-283.
- Brandley, R.H.E** (1952) Studies on the aphid transmission of a strain on henbane virus. *Annals of Applied Biology*, **39**, 78-97.
- Bromley, A.K. and Anderson, M.** (1982) An electrophysiological study of olfaction in the aphid, *Nasonovia ribisnigri*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **32**, 101-110.
- Brunt A.A., Crabtree, K. Dallwitz, M.J. Gibbs, A.J. & Watson, L.** (1966) Viruses of plants. Descriptions and Lists from the VIDE Database. Cab Internatinal.
- Caillaud, C.M.** (1999) Behavioural correlates of genetic divergence due to host specialization in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **91**, 227-232.
- Campbell. B.C., Jones, K.C. and Dreyer, D.L.**, 1986 Discriminative behavioural responses by aphids to various plant polysaccharides. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **41**, 17-24.
- Cartier, J.J. & R.H. Painter**, (1956) Differential reactions of two biotypes of the corn leaf aphid to resistant and susceptible varieties, hybrids and selection of sorghums. *Journal of Economic Entomology*, **49**, 498-508.
- Chapman, R.F., Bernays, E.A. and Simpson J.J.**, 1981. Attraction and repulsion of the aphid *Cavariella aegopodii* by plant odours. *J. chem.. Ecol.*, **7**, 881-888.
- Clements, K.M., Sorenson, C.E., Wiegmann, B.M., Neese, P.A & Roe, R.M.** (2000) Genetic, biochemical and behavioural uniformity among populations of *Myzus nicotianae* and *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **95**, 269-281.
- Clements, K.M., Wiegmann, B.M., Sorenson, C.E., Smith, C.F., Neese, P.A & Roe, R.M.** (2000) Genetic variation in the *Myzus persicae* complex

- (Homoptera:Aphididae): evidence for a single species. *Annals of the Entomological Society of America*, **93**, 31-46.
- Dadd, R.H. & Krieger, D.L.** (1968) Dietary amino acid requirements of the aphid *Myzus persicae*. *Journal of Insect Physiology*, **14**, 741-764.
- Dillwith, J.W. & Berberet, R.C.** (1990) Lipids at the aphid-plant interface. pp. 207-223 in Cambell, R.K. & Eikenbary, R.D. (Eds.) *Aphid-Plant Genotype Interactions*. Amsterdam, Elsevier.
- Dixon, A.F.G.** (1970) Quality and availability of food for sycamore aphid population. pp.105-121 in Watson A. (Ed.) *Animal populations in relation to their food resources*. Oxford, Blackwell.
- Dixon, A.F.G.** (1975) Wing loading and flight activity in the sycamore aphid *Drepanosiphum platanoides*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **17**, 157-162.
- Dixon, A.F.G.** (1985) *Aphid Ecology*. Blackie and Sons. Scotland, Glasgow.
- Dixon, A.F.G.** (1987) The way of life of aphids: host specificity, speciation and distribution. In: A.K. Minks and P. Harrewijn (Editors), *Aphids, their Biology, Natural Enemies and Control*. (World Crop Pests, 2A) Elsevier, Amsterdam, pp. 197-207.
- Dixon, A.F.G.** (1998) *Aphid Ecology*. Second Edition. London, U.K., Chapman and Hall.
- Eastop, V.F.**, 1973 Deductions from the present day host plants of aphids and related insects. In: H.F. van Emden (Ed), *Insect/Plant Relationships*. Symp. R. ent. Soc. London, **6**, 157-178.
- El-Sayed, A.M.K.** (1971) Das Wirtswahl-Verhalten der getreide-Blattläuse *Rhopalosiphon padi* (L.) und *Metopolophium dirhodum* (Walk.) und dessen Beeinflussung durch verschiedene Faktoren. Thesis, University of Bonn, Faculty of Agriculture, pp.84.
- Field, L.M., Javed, N., Stribley, M.F & Devonshire, A.L.** (1994) The peach potato aphid *Myzus persicae* and the tobacco aphid *Myzus nicotianae* have the same esterase-based mechanisms of insecticide resistance. *Insect Molecular Biology*, **3**, 143-148.
- Forbes, A.R.** (1966) Electron microscope evidence for nerves in the mandibular stylets of the green peach aphid. *Nature*, **212**, 276.

- Fu-Shun, Y. and Visser, J.H.**, (1982). Electroantennagram responses of the cereal aphid *Sitibion avenae* to plant volatile components. In J.H. Visser and A.K. Minks (eds), Proc. 5th int. symp. Insect-Plant Relationships, Wageningen 1982. Pudoc, Wageningen, pp. 387-388.
- Futuyama, D.J. & S.C. Peterson**, (1985) Genetic variation in the use of resources by insects. *Annual Review of entomology* 30: 217-238.
- Georgieva, I.D.** (1998) Possible relation between tobacco resistance to aphids (*Myzus nicotianae* Blackman) and phenolic compounds in glandular trichomes and leaf epidermis. *Annals du Tabac* (Section 2), **30**, 3-9.
- Gibson, R.W. & Pickett, J. A.** (1983) Wild potato repels aphids by release of aphid alarm pheromone. *Nature*, **302**, 608-609.
- Greer, E. & Nielsen, M.T.** (1988) Leaf trichomes in tobacco-insect relationships: II. Resistance to green peach aphid *Myzus persicae*. *Tobacco Science*, **32**, 66-70.
- Guldmond, J. A., Wouter, T.T. & De vrijer, W. F.** (1994) Host races of *Aphis gossypii* (Homoptera:Aphididae) on *Cucumber* and *Chrysanthemum*. *Environmental Entomology*, **23**, 1235-1240.
- Guldmond, J. A.**, (1990) 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.
- Hardie, J., Visser, J.M. & Piron, P.G.M.** (1995) Peripheral odour perception by adult aphid forms with the same genotype but different host-plant preferences. *Journal of Insect Physiology*, **41**, 91-97.
- Harrewijn, P.** (1990) Resistance mechanisms of plant genotypes to various aphid species. pp. 117-130 in Cambell, R.K. & Eikenbary, E.D. (Eds.) *Aphids-Plant Genotype Interactions*. Amsterdam, Elsevier.
- Hennig, E.** (1962) Neure Untersuchungen über die Bedeutung der sogenannten Probesaugstiche bei Aphiden, *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz*, **69**, 321-330.
- Herger, P.** (1975) Einfluss von Farbe und Nahrungszusammensetzung auf das Saugverhalten der künstlich ernährten Ampferblattlaus *Aphid rumicis* (Homoptera: Aphididae). *Entomologia Germanica*, **2**, 149-166.
- Ibbotson, A. & Kennedy, J. S.** (1959) Interaction between walking and probing in *Aphis fabae* Scop. *Journal of Experimental Biology*, **36**, 377-390.

- Kennedy, J.S. & Booth, C.O.** (1963) Coordination of successive activities in an aphid. The effect of flight on settling responses. *Journal of Experimental Biology*, **40**, 351-369.
- Kennedy, J.S. & Booth, C.O. & Kershaw, W.J.S.** (1959a) Host finding by aphids in the field. I. Gynoparae of *Myzus persicae* (Sulzer). *Annals of Applied Biology*, **47**, 410-423.
- Kennedy, J.S. & Booth, C.O. & Kershaw, W.J.S.** (1959b) Host finding by aphids in the field. II. *Aphis fabae* Scop. (Gynoparae) and *Brevicornye brassicae* L. with a reappraisal of the role of host finding behaviour in virus spread. *Annals of Applied Biology*, **47**, 424-444.
- Kennedy, J.S. & Fosbrooke, I.H.M.** (1972) The plant in the life cycle of an aphid. In van Emden, H.F. (Ed) *Insect/plant relationships, Symposia of the Royal Entomologia Society of London*, **6**, 129-140.
- Kennedy, J.S., Ibbotson, A. & Booth, C.O.** (1950). The distribution of aphid infestation in relation to leaf age. I. *Myzus persicae* (Sulz.) and *Aphis fabae* (Scop.) on spindle trees and sugar-beet plants. *Annals of Applied Biology*, **37**, 651-679.
- Klingauf, F.** (1970) Zur Wirtswahl der Grünen Erbsenlaus, *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Homoptera:Aphididae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, **65**, 419-427.
- Klingauf, F.** (1971) Die Wirkung des Glucosids Phlorizin auf das Wirtswahlverhalten von *Rhopalosiphum insertum* (Walk.) und *Aphis pomi* De Geer (Homoptera:Aphididae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, **68**, 41-55.
- Klingauf, F.** (1972) Modellversuche zum Einfaus der Kurzen Pflanzenbesuche auf der Wirtswahl von phlomsaugenden Blattläusen (Aphididae). *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz*, **79**, 471-477.
- Klingauf, F.** (1982) Breeding for resistance to aphids. pp 285-295 in Hartin, G. & Webb, C. (Eds.) *Proceedings of the International Conference on Faba Bean Improvement*. Icarda, Cairo, 7-11 March, 1981, Martinus NI; hoff, The Haque.
- Klingauf, F.** (1987) Host plant finding and acceptance. pp. 209-223 in Minks, A. K. & Harrewijn, P. (Eds.) *Aphids, their Biology, Natural Enemies and Control*, vol. A. New York, Elsevier.

- Klingauf, F., Şengonca, C. & Bennewitz, H.** (1972) Einfluss von Sinigrin auf die Nahrungsaufnahme polyphager und oligophag Blatteausarten (Aphididae). *Oecologia (Berlin)*, **9**, 53-57.
- Kloft, W.J.** (1977) Radioisotopes in aphid research. pp. 291-310 in Harris, K.F. & Maramorosch, K. (Eds.) *Aphids as Virus Vectors*. New York, Academic Press.
- Kring, J.B.** (1972) Flight behaviour of aphids. *Annual review of Entomology*, **17**, 461-492.
- Lopez-Abella, D. & Brandley, R.H.E.** (1969) Aphids may not acquire and transmit styletborne viruses while probing intercellary. *Virology*, **39**, 338-342.
- Lowe, H.J.B.** (1967) Interspecific differences in the biology of aphids (Homoptera: Aphididae) on leaves of *Vicia faba*. I. feeding behaviour. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **10**, 347-357.
- Loxdale, H.D., Hardie, S. Halbert, R. Footitt, N.A. Kidd & C.I. Carter,** (1993). The relative importance of short and long range movement of flying aphids. *Biological Reviews*, **68**, 291-311.
- Lushai, G., Sherratt, David, O., De Barro, P.J. & Maclean, N.** (1997) Host selection by winged summer females of the aphid *Sitobion avenae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **85**, 199-209.
- Μαργαριτόπουλος, Ι.Τ., Ζάρπας, Κ.Δ. & Τσιτσιπής, Ι.Α.** (1999) Μελέτη του αναπαραγωγικού δυναμικού των *Myzus persicae* και *Aphis gossypii* σε ποικιλίες πατάτας και βάμβακος. Περίληψεις Ανακοινώσεων 8^{ου} Πανελληνίου Εντομολογικού Συνεδρίου, 2-5 Νοεμβρίου 1999 Χαλκίδα, σελ.75.
- Margaritopoulos, J. T., Mamuris, Z. & Tsitsipis, J. A.** (1998) Attempted discrimination of *Myzus persicae* and *Myzus nicotianae* (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., Zintaras, E. & Blackman, R.L.** (2000) Host correlated morphological variation of *Myzus persicae* (Hemiptera:Aphididae) populations in Greece. *Bulletin of Entomological Research*, **90**, 233-244.
- Margaritopoulos, J.T., Tsitsipis, J.A., Goudoudaki, S. & Blackman, R.L.** (2002) Life cycle variation of *Myzus persicae* (Hemiptera:Aphididae) in Greece. *Bulletin of Entomological Research*, **92**, 309-319.

- Margaritopoulos, J.T., Blackman, R.L. Tsitsipis, J.A., & Sannino, L.** (2003) Coexistence of different host-adapted forms of *Myzus persicae* in the region of Caserta in South Italy. *Bulletin of Entomological Research*, **93**, 131-135.
- MacKenzie, A.** (1990) The induction of performance changes in aphids. *Acta phytopath. Entomol.*, **25**, 123-131.
- McLean, D.L. & Kinsey, M. G.** (1984) The precibarial valve and its role in the feeding behaviour of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Bulletin of the Entomological Society of America*, **30**, 26-31.
- Mittler, T.E.** (1958) Studies on the nutrition of *Tuberolachmus salignus* (Gmelin) (Homoptera: Aphididae). III. The nitrogen economy. *Journal of Experimental Biology*, **35**, 626-638.
- Mittler, T.E. & Kleinjan, J.E.** (1970) Effect of artificial diet composition on wing-production by the aphid *Myzus persicae*. *Journal of Insect Physiology*, **16**, 833-850.
- Müller, H.J.** (1955) Über die Vorflugzeit von *Doralis fabae* Scop.. Und ihre Bedeutung zeitschrift für Angewadte Entomologie, **38**, 82-96.
- Müller, H.J.** (1964) Über die Anflugdichte von Aphiden auf farbige Salatpflanzen. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **15**, 189-210.
- Müller, F.P.** (1980) Wirtzpflanzen, Generationsfolge und reproduktive isolation intzaspezifiker Formen von *Acyrtosiphon pisum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **28**, 145-157.
- Nielson, M.W. & Don, H.** (1974) Probing behaviour of biotypes of the spotted alfalfa aphid on resistant and susceptible alfalfa clones. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **17**, 477-486.
- Nikolakakis, N.N., Margaritopoulos, J.T. & Tsitsipis, J.A.** (2003) Performance of *Myzus persicae* (Hemiptera:Aphididae) clones on different host-plants and their host preference. *Bulletin of Entomological research*, **93**, 235-242.
- Nottingham, S.F., Hardie, J., Dawson, G.W., Hick, A.J. & Pickett, J.A.** (1991) Behavioural and electrophysiological responses of aphids to host and non-host plant volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, **17**, 1231-1242.
- Owen, R.** (1849) On Parthenogenesis as the successive production of procreating individuals from a single orum. London, John va Voorst.
- Panda, N. & Khush, G.S.** (1995) Host plant resistance to insect, CAB International, Wallingford, Oxon, UK. pp. 129-149.

- Parrish, W.B.** (1967) The origin, morphology and innervation of aphid stylets (Homoptera). *Annals of the Entomological Society of America*, **60**, 273-276.
- Petterson, J.** (1970) Studies on *Rhopalosiphum padi*. I. Laboratory studies on olfactometric responses to winter host *Prunus padus*. *Lantbrukshögskolans Annaler*, **36**, 381-399.
- Pickett, J.A., Wadhams L.J., Woodcock, C.M. & Hardie, J.** (1992) The chemical ecology of aphids. *Annual Review of Entomology* **37**, 67-90.
- Pollard, D.G.** (1973) Plant penetration by feeding aphids (Hemiptera: Aphididae) Review. *Bulletin of Entomological Research*, **62**, 631-714.
- Powell, G. & Hardie, J.** (2000) Host-selection behaviour by genetically identical aphids with different plant preferences. *Physiological Entomology*, **25**, 54-62.
- Powell, G. & J. Hardie,** (2002) Xylem ingestion by winged aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **104**, 103-108.
- Prado, E. & Tjallingii, F.W.** (1999) Effects of experimental stress factors on probing behaviour by aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **90**, 289-300.
- Prokopy, R.J & Owens, E.D.** (1983) Visual detection of plants by herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, **72**, 337-364.
- Rothschild, M.J. von Euw, J. & Reichstein, T.** (1970) Cardiac glycosides in the oleander aphid *Aphis nerii*. *Journal of Insect Physiology*, **16**, 1141-1145.
- Σουρρή, Α., Μαργαριτόπουλος, Ι. Τ. & Τσιτσιπής, Ι. Α.** (2001) Μελέτη της συμπεριφοράς διατροφής των διαφορετικών μορφών του *Myzus persicae* (Sulzer) με τη μέθοδο της Ηλεκτρικής Καταγραφής της Συμπεριφοράς Διατροφής (EPG). Πρακτικά 9^ο Πανελληνίου Εντομολογικού Συνεδρίου, 13-16 Νοεμβρίου 2001 Ιωάννινα, σελ. 71.
- Schweissig, F.C. & Wilde, G.** (1979) Predisposition and non preference of greenbug for certain host cultivars. *Environmental Entomology*, **8**, 1070-1072.
- Shaposhnikov, G. Ch.** (1987) Evolution of Aphids in relation to evolution of Plants. pp.409-413 in Minks, A.K. & Harrewijn, P. (Eds) *Aphids Their Biology, natural Enemies and Control Volume 3A*. Amsterdam, Elsevier.
- Smith, K.M.** (1926) A comparative study of the feeding methods of certain Hemiptera and of the resulting effects upon the plant issue, with special reference to potato plant. *Annals of Applied Biology*, **13**, 109-139.

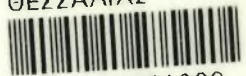
- Smith, B.D.** (1966) Effects of the plant alkaloid sparteine on the distribution of the aphid *Acyrtosiphon spartii* (Koch). *Nature*, **212**, 213-214.
- Sunnucks, P., Driver, F., Brown, W.V., Carver, M., Hales, D.F., & Milne, W.M.** (1997) Biological and genetic characterization of morphologically similar *Therioaphis trifolii* (Hemiptera:Aphididae) with different host utilization. *Bulletin of Entomological Research*, **87**, 425-436.
- Sutherland, O. R. W.** (1970) An intrinsic factor influencing alatae production by two strains of pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Journal of Insect Physiology* **16**, 1349-1354.
- Tamaki, G., Butt, B.A & Landis, B. J.** (1970) Arrest and aggregation of male *Myzus persicae*. *Annals of the Entomological Society of America*, **63**, 955-960.
- Thompson, J.N.** (1988) Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **47**, 3-14.
- Thurston, R.** (1970) Toxicity of trichome exudates of *Nicotiana* and *Penturia* species to tobacco hornworm larvae. *Journal of Economic Entomology*, **63**, 272-274.
- 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.
- Thurston, R., Smith, W.T. & Cooper, B.P.** (1966) Alkaloid secretion by trichomes of *Nicotiana* species and resistance to aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **9**, 428-432.
- Tingey, W.M. & Lanbengager, J.E.** (1981) Defense against the green peach aphid and potato leafhopper by glandular trichomes of *Solanum berthaultii*. *Journal of Economic Entomology*, **74**, 721-725.
- Tingey, W.M. & Sinden, S. L.** (1982) Glandular pubescence, glycoalkaloid composition and resistance to the green peach aphid, potato leafhopper and potato flea beetle in *Solanum berthaultii*. *American Potato Journal*, **59**, 95-106.
- Tjallingii, W.F.** (1988) Electrical recording of stylet penetration activities. pp. 95-106 in Minks, A.P. & Haaewijn, P. (Ed.) *World crop pests. Aphids, Their biology, Natural Enemies and Control*. Volume 2B, Elsevier, Amsterdam.
- Tjallingii, W.F. & Hogen Esch, T.** (1993) Fine structure of aphid stylet routes in plant tissues in correlation with EPG signals. *Physiological Entomology*, **18**, 317-328.

- Tomiuk, J.** (1990) Genetic stability in aphid clones and its implication for host plants interactions. pp. 273-288 in Campbell, R.K. & Eikenbary, R.K. (Ed.) *Aphid-plant Genotype Interactions*. Amsterdam, Elsevier Press.
- van Emden, H. F.,** (1978) Insects and secondary plant substances - an alternative viewpoint with special reference to aphids. pp. 309-323 in Harbourn, J. B. (Ed.) *Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution*. London, Academic Press.
- van Emden, H. F., & Bashford, M.A.** (1971) The performance of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* in relation to plant age and leaf amino acids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **14**, 349-360.
- Via, S.,** (1990) Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects. The experimental study of evolution in natural and agricultural systems. *Annual Review of Entomology* **35**: 421-446.
- Via, S.** (1991) Specialized host plant performance of pea aphid clones is not altered by experience. *Ecology*, **72**, 1420-1427.
- Via, S.,** (1994) Population structure and local adaptation in a clonal herbivore. In: L.A. Real (ed), *Ecological Genetics*. Princeton University Press, pp. 58-85.
- Via, S.,** (1999) Reproductive isolation between sympatric races of pea aphids. I. Gene flow restriction and habitat choice. *Evolution*, **53**, 1446-1457.
- Via, S., Bouck, A.C. & Skillman, S.** (2000) Reproductive isolation between divergent races of pea aphids on two hosts. II. Selection against migrants and hybrids in the parental environment. *Evolution*, **54**, 1626-1637.
- Walker, F.** (1850) Description of aphids. *Annals of the Magazine of Natural History*, **2**, 14-28.
- Wang, E., Wang, R., DeParasis, J., Loughrin, J.H., Gan, S. & Wagner, G.J.** (2001) Suppression of a P450 hydroxylase gene in plant trichome glands enhances natural-product-based aphid resistance. *Nature Biotechnology*, **19**, 371-374.
- Webber, G.** (1985) Genetic variability in host plant adaptation of green peach aphid, *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **38**, 49-56.
- Wensler, R.J.D.** (1962) Mode of host selection by an aphid. *Nature*, **195**, 830-831.
- Whitham, T.G.** (1981) Individual trees as heterogenous environments, adaptation to herbivory or epigenic noise? Pp. 9-27 in Denno, R.F. & Dingle, H. (Eds.) *Insect Life History Patterns*. Berlin and New York, Springer.



- Wilkinson, T.L. & Douglas, A.E.** (1998) Plant penetration by pea aphids (*Acyrtosiphon pisum*) of different plant range. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **87**, 43-50.
- Williams, W.G., Kennedy, C.G. Yamamoto, R.T., Thacker, J.D. & Bordner, J.** (1980) 2-Trifecanone: naturally occurring insecticide from the wild tomato, *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum*. *Science*, **207**, 288.
- Wink, M. & Romer, P.** (1986) Acquired toxicity - the advantages of specialising on alkaloid rich lupins to *Macrosiphum alabifrons*(Aphididae). *Naturwissenschaften* **73**, 210-212.
- Ziegler, H.** (1975) Nature of transported substances. pp. 59-100 in Zimmerman, M.H. & Milburn, J.A. (Eds.) *Transport in Plants. I. Phloem Transport*. Berlin, Springer.

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ
ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ



004000074266