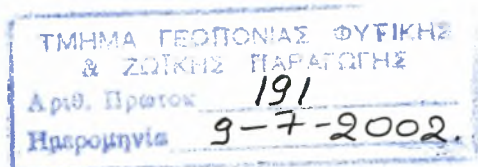


ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΣΧΟΛΗ ΓΕΩΠΟΝΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΕΝΤΟΜΟΛΟΓΙΑΣ & ΓΕΩΡΓΙΚΗΣ ΖΩΟΛΟΓΙΑΣ



**ΜΕΛΕΤΗ ΤΟΥ ΔΥΝΑΜΙΚΟΥ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗΣ
ΔΙΑΦΟΡΕΤΙΚΩΝ ΓΕΝΝΟΤΥΠΩΝ ΤΟΥ *Myzus*
persicae (Sulzer) (Homoptera : Aphididae) ΣΕ ΦΥΤΑ
ΚΑΠΝΟΥ ΚΑΙ ΛΑΧΑΝΟΥ**

**ΜΑΡΙΝΗ ΦΙΛΙΩ
ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ**

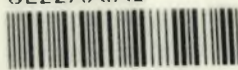
ΝΕΑ ΙΩΝΙΑ 2002



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

Αριθ. Εισ.: 1577/1
Ημερ. Εισ.: 02-10-2003
Δωρεά:
Ταξιθετικός Κωδικός: ΠΤ – ΦΠΑΠ
2002
ΜΑΡ

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ
ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ



004000070313

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Με το πέρας της πτυχιακής μου θα ήθελα να ευχαριστήσω αυτούς που με βοήθησαν σε αυτή μου την προσπάθεια. Θερμές ευχαριστίες εκφράζονται στον επιβλέποντα Καθηγητή μου Ι. Α. Τσιτσιπή για τη βοήθεια και την πολύτιμη καθοδήγηση του καθόλη τη διάρκεια του πειράματος. Ευχαριστίες εκφράζονται στον Δρ. Ι. Μαργαριτόπουλο για τη βοήθεια του κατά τη διεκπεραίωση του πειράματος αλλά και κατά τη συγγραφή της πτυχιακής. Ιδιαίτερες ευχαριστίες εκφράζονται στους Μεταπτυχιακούς Γεωπόνους Γουντουδάκη Σταυρούλα και Νικολακάκη Νικόλαο, αλλά και τον υποψήφιο διδάκτορα Ζάρπα Κωνσταντίνο που κατά τη διάρκεια του πειράματος με στηρίζανε με τις γνώσεις τους.

Επίσης θα ήθελα να ευχαριστήσω μέσα από την καρδιά μου, την οικογένεια μου που στήριξε ηθικά και ψυχολογικά τις προσπάθειες μου, όλα αυτά τα χρόνια. Επιπλέον, ευχαριστώ τους φίλους μου που με στηρίζανε με την αγάπη τους αλλά και τις γνώσεις τους και όλους όσους με βοηθήσανε.

Στην οικογένεια μου

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

A. ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ	σελίδα
Περίληψη	6
Abstract	8
1. Εισαγωγή	10
2. Βιολογικός κύκλος αφίδων	11
3. Ρυθμός αύξησης πληθυσμού αφίδων	15
4. Ρυθμός αναπαραγωγής αφίδων	16
5. Αναπαραγωγή αφίδων	17
6. Πολυμορφισμός αφίδων	18
α. Θεμελιωτικά άτομα	
β. Παρθενογενετικά θηλυκά	
γ. Θηλυτόκα άτομα	
δ. Ωοτόκα άτομα	
ε. Αρσενικά	
7. Μορφές χρώματος	21
8. Γενότυποι	23
9. Το είδος <i>Myzus persicae</i>	24
10. Σκοπός της εργασίας	28
 B. ΕΙΔΙΚΟ ΜΕΡΟΣ	
1. Εισαγωγή	30
2. Υλικά και μέθοδοι	31
α. Αφίδες που χρησιμοποιήθηκαν.	
β. Διατήρηση κλώνων	
γ. Υλικά που χρησιμοποιήθηκαν	
δ. Πειραματική διαδικασία	
3. Αποτελέσματα	35

4. Συζήτηση-Συμπεράσματα	43
5. Βιβλιογραφία	46

A. ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

Περίληψη

Η αφίδα *Myzus persicae* (Sulzer) είναι έντομο με ιδιαίτερα έντονο το φαινόμενο του πολυμορφισμού. Υπάρχουν μορφές οι οποίες διαφέρουν στο χρώμα, στην εξειδίκευση ως προς τον ξενιστή, την ανθεκτικότητα στα εντομοκτόνα και την ικανότητα αποικισμού και μετάδοσης σοβαρών ιώσεων. Ο εποχικός πολυμορφισμός ή πολυφαινισμός, που εμφανίζουν οι αφίδες, καθορίζεται βασικά από το γενότυπο και επηρεάζεται από εξωτερικούς παράγοντες όπως η θρέψη, η φωτοπερίοδος και η θερμοκρασία (Shaposhnikov 1987). Οι διάφορες μορφές χρώματος οφείλονται στο γενότυπο.

Στην παρούσα εργασία μελετήθηκαν ορισμένα δημογραφικά χαρακτηριστικά πράσινων και κόκκινων κλώνων της φυλής του καπνού *M. persicae*. Μελετήθηκαν πέντε κόκκινοι και έξι πράσινοι κλώνοι του *M. persicae*. Οι τέσσεροι κόκκινοι συλλέχθηκαν από ζιζάνια και ένας από καπνό. Δύο πράσινοι κλώνοι συλλέχθηκαν από ζιζάνια, τρεις από καπνό και ένας από πιπεριά. Όλοι οι κλώνοι συλλέχθηκαν σε περιοχές που καλλιεργείται εκτεταμένα ο καπνός, γιατί αυτό είναι το φυτό που μας ενδιαφέρει. Το πείραμα έγινε σε θερμοκρασία $19 \pm 0.5^\circ\text{C}$, και σε φωτοπερίοδο L16:D8. Ως ξενιστές χρησιμοποιήθηκαν φυτά καπνού και λάχανου. Καταγράφηκε η νυμφική θνησιμότητα των κλώνων, σε 40 αφίδες από κάθε κλώνο. Οι κόκκινοι κλώνοι είχαν πολύ μικρότερη θνησιμότητα στον καπνό από τους πράσινους. Στον καπνό η θνησιμότητα ήταν μικρότερη από ότι στο λάχανο

Επίσης, μετά την καταγραφή της νυμφικής θνησιμότητας, κρατήθηκαν 12 άπτερα θηλυκά από κάθε κλώνο. Έγινε καταγραφή του συνόλου των απογόνων, της χρονικής διάρκειας ως τον πρώτο απόγονο, και της διάρκειας της ζωής. Οι κόκκινοι κλώνοι είχαν μεγαλύτερο αριθμό συνολικών απογόνων από τους πράσινους, τόσο στον καπνό όσο και στο λάχανο. Επίσης, ο ενδογενής ρυθμός αύξησης του πληθυσμού, βρέθηκε μεγαλύτερος στους κόκκινους απ' ότι στους πράσινους κλώνους. Η χρονική διάρκεια ως τον πρώτο απόγονο παρουσίασε επίσης διαφορές.

Ο καπνός θεωρήθηκε καλύτερος ξενιστής από το λάχανο. Η γονιμότητα ανά άτομο ήταν μεγαλύτερη, όπως και ο ενδογενής ρυθμός αύξησης. Ο χρόνος ως τον πρώτο απόγονο δεν παρουσίασε διαφορές στους δύο ξενιστές για τους πράσινους κλώνους, ενώ στους κόκκινους ήταν μεγαλύτερη στο λάχανο απ' ότι στον καπνό.

Η ικανότητα της κόκκινης μορφής να αναπτύσσει μεγαλύτερους πληθυσμούς έναντι της πράσινης μορφής, της δίνει ένα συγκριτικό πλεονέκτημα ανταγωνισμού. Το παραπάνω σε συνδυασμό με τους διαφορετικούς μηχανισμούς ανθεκτικότητας, που αναπτύσσει η κόκκινη μορφή (Blackman 1987), δίνει στην κόκκινη μορφή πλεονέκτημα να επικρατήσει σε συγκεκριμένες συνθήκες.

Abstract

Polymorphism is a very common phenomenon in the aphid *Myzus persicae* (Sulzer). There are morphs that differ in colour, in host preference, in resistance to insecticides and in ability to transmit serious viruses to plants. Polyphenism is also very common in aphids. It depends on the genotype and on extrinsic factors, such as food, photoperiod and temperature (Shaposnikov 1987).

The purpose of the present work was to study certain demographic features of green and red clones of the aphid *Myzus persicae* (tobacco feedings form).

Five red clones and six green clones were studied of *M. persicae*. Four red clones were collected from weeds and one from tobacco. Two of the green clones were collected from weeds, three from tobacco and one from pepper. All of them were collected from tobacco widely cultivated areas.

Nymphal mortality was studied with 40 aphids from every clone. Red clones had lower mortality than green. On tobacco, mortality was lower than on cabbage. Additionally, twelve apterous females were kept from every clone. The total fecundity, the period for adult emergence to the birth of the first progeny and adult survival were also studied.

Red clones had a higher fecundity than green ones, so on both tobacco, as well as on cabbage. The intrinsic rate of increase was higher in red than in green clones. The periods to the birth of the first progeny didn't vary significantly between the clones.

Tobacco was a better host than cabbage. Fecundity was higher and so was the intrinsic rate of increase. The time to first progeny wasn't different between the two hosts in the green clones, but it was longer on cabbage than in the red clones.

The ability of the red morph to develop higher populations than the green morph, gives it a comparative advantage in competition. The above in combination with the resistance to insecticides mechanisms of the red morph makes the latter superior to the green morph to achieve higher populations in specific conditions (Blackman 1987).

1. Εισαγωγή.

Οι αφίδες είναι έντομα γνωστά με τα ονόματα μελίγκρα, ψείρα και ψύλλος. Είναι εχθροί πάρα πολλών καλλιεργειών. Διακρίνονται από τα άλλα έντομα από τον πολύπλοκο βιολογικό κύκλο, τη στενή σχέση τους με το φυτό ξενιστή, τον πολυμορφισμό και την ικανότητα να αναπαράγονται αγενώς και εγγενώς. Ο μεγαλύτερος αριθμός ειδών εμφανίζεται στις εύκρατες περιοχές.

Ανήκουν στην υπεροικογένεια Aphidoidea, της τάξης Homoptera. Είναι μικρόσωμα έντομα μήκους 1-10mm, με μαλακό σώμα. Τα πόδια τους είναι λεπτά με διάρθρους ταρσούς. Οι κεραίες έχουν τρία έως έξι άρθρα. Στα νώτα του πέμπτου κοιλιακού δακτυλίου, φέρουν ένα ζεύγος εξαρτημάτων, τα σιφώνια, που αποτελούν τους εκφορητικούς αγωγούς φερομόνης συναγερμού. Στο τέλος του σώματός τους, υπάρχει μια απόφυση γνωστή ως ουρίτσα ή ουρά (cauda) (Dixon 1998).

Τα πιο σημαντικά γνωρίσματα του βιολογικού κύκλου είναι η κυκλική παρθενογένεση και η εναλλαγή ξενιστή. Η κυκλική παρθενογένεση χαρακτηρίζεται από την εναλλαγή της φάσης της σεξουαλικής αναπαραγωγής με τη φάση όπου τα έντομα αναπαράγονται παρθενογενετικά. Η εναλλαγή ξενιστή ταυτίζεται με εποχική μετανάστευση μεταξύ δύο φυτών ξενιστών (ετερόοικα είδη). Στον πρωτεύοντα ξενιστή λαμβάνει χώρα η σεξουαλική αναπαραγωγή, ενώ στο δευτερεύοντα ξενιστή τα έντομα αναπαράγονται παρθενογενετικά για ορισμένο αριθμό γενεών. Τα θηλυκά των παρθενογενετικών γενοτύπων είναι ζωοτόκα, ενώ της γενιάς που αναπαράγεται εγγενώς είναι ωοτόκα. Εκτός από τα ετερόοικα είδη, υπάρχουν και τα μονόοικα, στα οποία οι αφίδες ολοκληρώνουν το βιολογικό τους κύκλο στον ίδιο ξενιστή.

Οι αφίδες ζουν κυρίως σε τρυφερούς βλαστούς και τρυφερά φύλλα διαφόρων φυτών. Μερικά είδη είναι ριζόβια ή φυλλόβια και ριζόβια και αρκετά είναι κηκιδόβια, ζουν δηλαδή μέσα σε κηκίδες που δημιουργούνται στο φύλλωμα των φυτών-ξενιστών τους. Ζουν συνήθως σε ομάδες το ένα κοντά στο άλλο και οι αποικίες τους μπορεί να σκεπάσουν, σε ορισμένα φυτά, ολόκληρο το κορυφαίο μέρος των νέων βλαστών.

Οι αφίδες είναι μυζητικά έντομα και τρέφονται σχεδόν συνεχώς από τη στιγμή της γέννησής τους μέχρι το θάνατό τους. Αφαιρούν μεγάλη ποσότητα χυμού από τα φυτά και η διατροφή σε πολλά είδη προκαλεί συστροφή των φύλλων. Τα άφθονα μελιτώδη

απεκκρίματα ορισμένων ειδών ρυπαίνουν το φύλλωμα και τους καρπούς και ευνοούν την ανάπτυξη σαπροφυτικών μυκήτων. Σε πολλά είδη έχουν αναπτυχθεί σχέσεις συμβίωσης με μυρμήγκια, τα οποία συλλέγουν τα μελιτώδη αποχωρήματα προστατεύοντας τις αφίδες από διάφορους εχθρούς.

Εκτός από τις άμεσες ζημιές, προκαλούν και έμμεσες, καθώς είναι φορείς παθογόνων ιών. Ορισμένα είδη είναι φορείς πολλών σοβαρών ιώσεων των καλλιεργούμενων φυτών (van Emdem et al. 1969, Blackman & Eastop 1984). Οι πυκνοί συνήθως πληθυσμοί τους, ο μεγάλος αριθμός γενεών το έτος, που συχνά ξεπερνά τις δέκα, και η μετάδοση ιών στα φυτά, κατατάσσουν τις αφίδες ανάμεσα στους πιο βλαβερούς εχθρούς των καλλιεργούμενων φυτών.

Οι αφίδες είναι άφθονες κυρίως την άνοιξη και το φθινόπωρο και γενικά με μετρίως θερμό και υγρό καιρό. Την άνοιξη, τα παρθενογενετικά θηλυκά αναπαράγονται ταχύτατα. Τότε οι καιρικές συνθήκες, τα άφθονα τρυφερά φύλλα και οι βλαστοί ευνοούν την ανάπτυξή τους. Σε εύκρατα κλίματα, όπως της Ελλάδας, οι θερμοί και ξηροί μήνες του καλοκαιριού δεν ευνοούν τη συνεχή αναπαραγωγή των αφίδων και οι πληθυσμοί τους περιορίζονται αυτές τις περιόδους (Τσιτσιπής 1997).

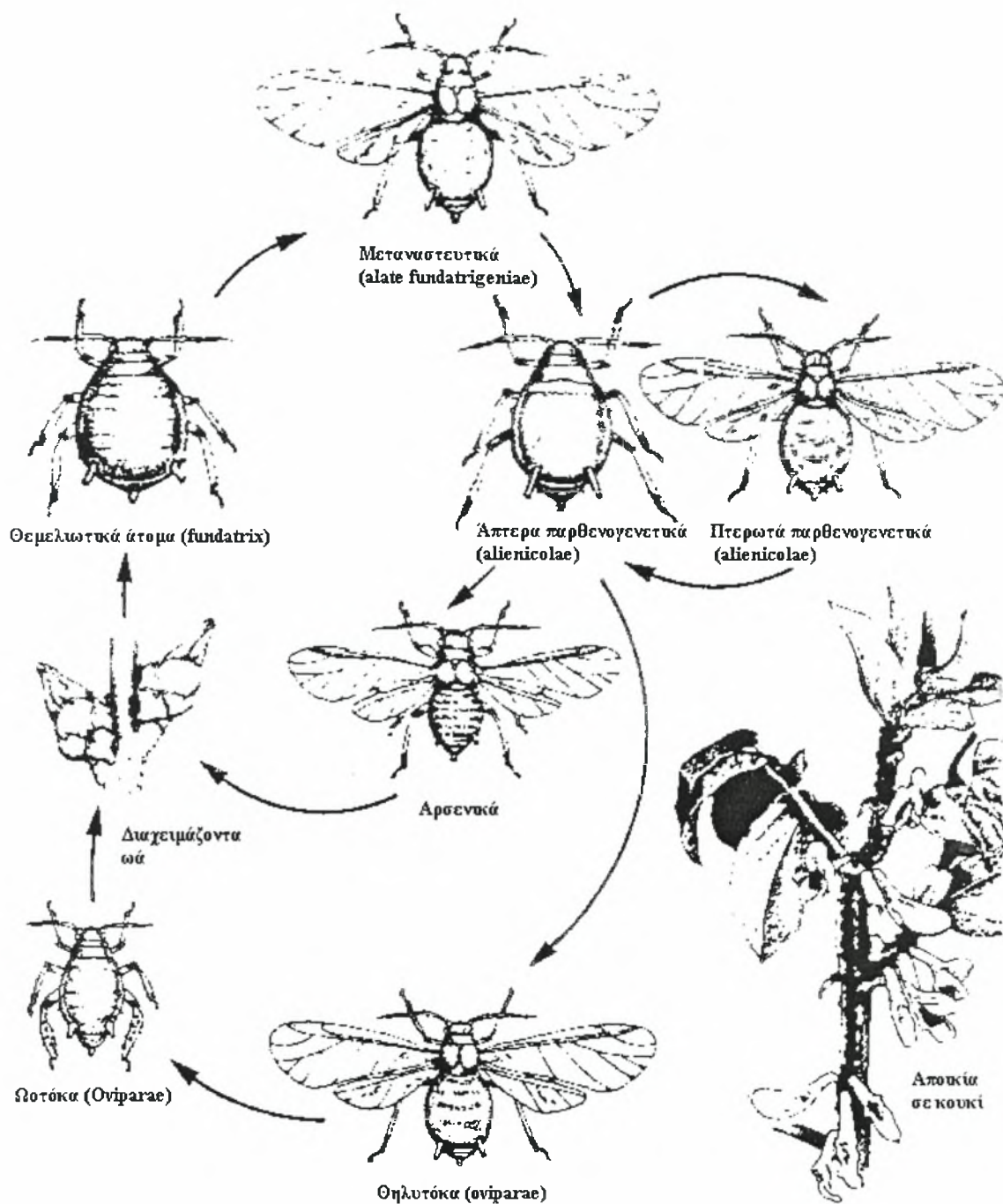
Ένας σημαντικός παράγοντας περιορισμού των πληθυσμών των αφίδων είναι οι φυσικοί εχθροί που σε αρκετές περιπτώσεις τους ελέγχουν ικανοποιητικά. Ανάμεσα στους φυσικούς εχθρούς είναι αρπακτικά: Δίπτερα (Syrphidae, Cecidomyiidae), Νευρόπτερα (Hemerobiidae, Chrysopidae), Κολεόπτερα (Coccinellidae, Carabidae, Staphylinidae), παρασιτοειδή: Υμενόπτερα (Proctotrupidae, Chalcididae, Braconidae, Aphidiidae), και εντομοπαθογόνοι μύκητες των γενών όπως *Empusa*, *Entomophthora*, *Verticillium* κ.τ.λ.

2. Βιολογικός κύκλος αφίδων.

Υπάρχουν δύο κατηγορίες αφίδων, οι μονόοικες (μη μεταναστευτικές) και οι ετερόοικες (μεταναστευτικές) αφίδες. Οι περισσότερες αφίδες είναι μονόοικες και τρέφονται στο ίδιο πολυετές φυτό κατά τη διάρκεια του έτους. Μόλις το 10% είναι

ετερόοικες. Αυτά τα είδη μεταναστεύουν μεταξύ του πρωτεύοντος ξενιστή, που είναι συνήθως δέντρο και παραμένουν εκεί από το φθινόπωρο υπό μορφή ωού, κατά το χειμώνα, έως και την άνοιξη και ενός ή περισσότερων δευτερευόντων ξενιστών που είναι κυρίως ποώδη φυτά κατά το καλοκαίρι (Dixon 1989). Παραδείγματα ετερόοικων αφίδων είναι η αφίδα των μηλοειδών, *Dysaphis plantaginea* Passerini, με πρωτεύοντα ξενιστή τη μηλιά *Pyrus malus* L και δευτερεύοντα ξενιστή το αυτοφυές *Plantago lanceolata* L. (πεντάνευρο), η μαύρη αφίδα των κουκιών *Aphis fabae* Scropli, που έχει πρωτεύοντα ξενιστή το ευώνυμο *Euonymus europaeus* L. και το βιβούρνο *Viburnum opulus* L. και δευτερεύοντες ξενιστές τα κουκιά *Vicia fabae* L., τα λάπαθα *Rumex* sp. και άλλα ποώδη φυτά.

Στα ετερόοικα είδη, το φθινόπωρο γεννιούνται τα χειμερινά ωά στο φλοιό του κύριου ξενιστή. Τα ωά εκκολάπτονται την άνοιξη και δίνουν άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, που ονομάζονται θεμελιωτικά ή ιδρυτικά άτομα (fundatrix). Κατόπιν ακολουθούν παρθενογενετικές γενιές με άπτερα που παρουσιάζουν προοδευτική μεταβολή στη μορφολογία τους (Lees 1966). Μετά από ορισμένο αριθμό γενεών, παράγονται τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά (alatae). Στη συνέχεια μεταναστεύουν στους δευτερεύοντες ποώδεις ξενιστές. Την άνοιξη και το καλοκαίρι στους δευτερεύοντες ξενιστές, παρατηρείται διαδοχική παρθενογενετική αναπαραγωγή. Εκτός όμως από τις άπτερες μορφές παράγονται και πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά (alienicolae), που μεταναστεύουν σε άλλα φυτά και συνεχίζουν την παρθενογενετική αναπαραγωγή. Κατά τη μείωση της διάρκειας ημέρας, το φθινόπωρο, στα *Aphididae* παράγονται θηλυτόκα πτερωτά (gynoparae) και αρσενικά στο δευτερεύοντα ξενιστή, που μεταναστεύουν στον κύριο ξενιστή. Εκεί τα θηλυτόκα θα γεννήσουν τα έμφυλα θηλυκά (oviparae), που συζεύονται με τα αρσενικά και εναποθέτουν τα χειμερινά ωά. Αντίθετα, σε ετερόοικα είδη άλλων οικογενειών, όπως π.χ. στα *Pemphigidae*, στους δευτερεύοντες ξενιστές, παράγεται μόνο μια μεταναστευτική μορφή, που είναι πτερωτά παρθενογεννητικά θηλυκά και ονομάζονται φυλογόνα (sexuparae). Τα φυλογόνα μεταναστεύουν στον πρωτεύοντα ξενιστή και γεννούν άπτερα αρσενικά και ωοτόκα θηλυκά. Τα φυλογόνα και τα θηλυτόκα συχνά παρουσιάζουν μορφολογικές διαφορές από τα πτερωτά θηλυκά που μεταναστεύουν την άνοιξη στους δευτερεύοντες ξενιστές (Blackman & Eastop 1984).



Εικόνα 1: Βιολογικός κύκλος του ετερόοικου είδους *Aphis fabae* Scopoli (Τροποποιημένο από Blackman & Eastop 1984).

Στα μονόοικα είδη αφίδων ο παραπάνω ετήσιος κύκλος συμπληρώνεται σε έναν ξενιστή στο ίδιο φυτό ή σε φυτά του ίδιου είδους. Τα φυλογόνα είναι άπτερα και θα γεννήσουν το φθινόπωρο ωοτόκα και αρσενικά. Τα αρσενικά συνήθως είναι άπτερα, καθώς για να ολοκληρωθεί ο βιολογικός τους κύκλος δεν χρειάζεται να μεταναστεύσουν. Ωστόσο σε κάποια είδη παράγονται και πτερωτά και άπτερα αρσενικά.

Έχουν αναγνωρισθεί διάφορες κατηγορίες βιολογικού κύκλου μεταξύ των αφίδων (Lampel 1968). Τόσο στο *Myzus persicae* (Sulzer), όπως και για τα *Sitobion avenae* F., *A. fabae* S. (Εικόνα 1), *Rhopalosiphum padi* L., έχουν διακριθεί τέσσερις κατηγορίες βιολογικού κύκλου: ο ολοκυκλικός, ο ανολοκυκλικός, ο ανδροκυκλικός και ο ενδιάμεσος. Οι ολοκυκλικοί κλώνοι αναπαράγονται σεξουαλικά το φθινόπωρο στον πρωτεύοντα ξενιστή. Εκεί τα αρσενικά και τα ωοτόκα συζεύονται και εναποθέτουν τα διαπαύοντα ωά. Οι ανολοκυκλικοί γενότυποι, που δεν έχουν τη δυνατότητα παραγωγής σεξουαλικών μορφών, διαχειμάζουν και αναπαράγονται με παρθενογενετικές μορφές σε αυτοφυή φυτά ή σε χειμερινές καλλιέργειες. Οι ανδροκυκλικοί κλώνοι παράγουν το φθινόπωρο παρθενογενετικά θηλυκά αλλά και αρσενικά, τα οποία έχουν τη δυνατότητα να συζευχθούν με θηλυκά των ολοκυκλικών κλώνων (Blackman 1971, 1972), (Simon et al. 1991). Οι ενδιάμεσοι κλώνοι κατά την ίδια περίοδο παράγουν παρθενογενετικά άτομα και μικρό αριθμό αρσενικών και ενδιάμεσων πτερωτών.

Οι διάφορες κατηγορίες βιολογικών κύκλων με τις διάφορες μορφές, αποτελούν σημαντικό παράγοντα της εξέλιξης των αφίδων. Στα εύκρατα κλίματα, κατά τη διάρκεια της άνοιξης, οι συνθήκες διαβίωσης των αφίδων σε δέντρα και ποώδη φυτά είναι ευνοϊκές. Κατά το καλοκαίρι όμως, οι συνθήκες παύουν να είναι ευνοϊκές με τη μείωση της ανάπτυξης των βλαστών και την ωρίμανση των φύλλων. Αυτό συνεπάγεται τη μείωση του ρυθμού ανάπτυξης αλλά και αναπαραγωγής. Δηλαδή, η εξέλιξη των αφίδων είναι άρρητα συνδεδεμένη με το συγχρονισμό του βιολογικού κύκλου του ξενιστή και του εντόμου. Με την ποικιλία που υπάρχει στις μορφές, στον τρόπο διαχείμασης, στην εναλλαγή ξενιστή και στην εξειδίκευση με τον ξενιστή, τα διάφορα είδη των αφίδων μπορούν και αποφεύγουν τις δυσμενείς για την επιβίωσή τους συνθήκες και συντείνουν στην επιβίωση και διαίωσή τους (Shaposnikov 1985).

3. Ρυθμός αύξησης πληθυσμού.

Ο ρυθμός αύξησης ενός πληθυσμού, r , δίνεται από τον τύπο $dN/dT = rN$, όπου N ο πληθυσμός σε χρόνο t και r η αύξηση του πληθυσμού ως προς το χρόνο: $r=b-d$, όπου b είναι οι γεννήσεις και d οι θάνατοι στο δεδομένο χρόνο. Όταν ο πληθυσμός σε χρόνο μηδέν είναι N_0 τότε η πληθυσμός σε χρόνο t , δίνεται από την εξίσωση: $N_t = N_0 e^{rt}$. Όταν οι συνθήκες είναι ιδεατές, τότε το $r=r_m$ είναι η μέγιστη τιμή, και είναι ο ενδογενής ρυθμός πραγματικής αύξησης (Jervis & Copland 1996).

Υπολογισμός του ρυθμού αύξησης: α) Μέθοδος του Birch (1948). Η μέθοδος φανερώνει το ρυθμό αύξησης ενός πληθυσμού όταν υπάρχει σταθερή κατανομή ηλικιών (οι γεννήσεις και οι θάνατοι δεν πραγματοποιούνται εποχιακά αλλά συνέχεια σε όλη τη διάρκεια του χρόνου). Ο ενδογενής ρυθμός αύξησης υπολογίζεται από τον τύπο $\sum_{x=0} l_x m_x e^{-rx} = 1$, όπου η παράμετρος l_x δηλώνει το ποσοστό των θηλυκών που επέζησαν μέχρι την ηλικία x και η παράμετρος m_x δηλώνει το μέσο αριθμό θηλυκών που γεννήθηκαν στην μονάδα του χρόνου από μητέρες ηλικίας x έως $x+1$ (τα δεδομένα l_x , m_x προέρχονται από πίνακες ζώης). Επειδή η εξίσωση αυτή δεν μπορεί να λυθεί κατευθείαν ως προς r , λύνεται με τη μέθοδο των διαδοχικών δοκιμών. Δοκιμάζουμε δηλαδή αυθαίρετες τιμές του r . Η τιμή r για την οποία το πρώτο μέρος της εξίσωσης θα ισούται ή θα τείνει στη μονάδα, είναι ο r_m .

β) Μέθοδος του Laughlin (1965). Με τη μέθοδο αυτή υπολογίζεται ο ρυθμός αύξησης r_c που είναι μια κατά προσέγγιση τιμή του r_m χρησιμοποιώντας τον τύπο: $r_c = \log_e R_0 / T$. Όπου R_0 είναι ο καθαρός ρυθμός αναπαραγωγής (ο συνολικός αριθμός θηλυκών απογόνων που θα γεννήσει στη διάρκεια της ζωής του, κατά μέσο όρο, ένα θηλυκό) και ισούται με $\sum l_x m_x$. T είναι η μέση διάρκεια γενιάς και ισούται με $\sum x l_x m_x / \sum l_x m_x$. Το r_c χρησιμοποιείται συνήθως για να μειώσουμε τον αριθμό των δοκιμών στη μέθοδο Birch..

γ) Μέθοδος των Wyatt & White (1977). Χρησιμοποιείται για τον υπολογισμό του r_m σε αφίδες και ακάρεα. Ο r_m υπολογίζεται από τον τύπο $r_m = c \ln(M_d) / T_d$ όπου T_d είναι η χρονική διάρκεια ως τον πρώτο απόγονο, M_d είναι ο αριθμός των απογόνων σε χρονικό διάστημα ίσο με T_d από την έναρξη της παραγωγής του πρώτου απογόνου, c είναι μια διορθωτική σταθερά. Έχει υπολογιστεί ότι $c=0,738$ για τέσσερα είδη

αφίδων: *M. persicae*, *Brachycaudus helichrysi* (Kaltenbach), *Macrosiphoniella sanborni* (Gillette) και *Aphis gossypii* Glover (Dent 1997).

4. Ρυθμός αναπαραγωγής αφίδων.

Οι αφίδες συνήθως πετυχαίνουν τους υψηλότερους ρυθμούς αναπαραγωγής στην αρχή της ενηλικίωσής τους. Ο ρυθμός αναπαραγωγής εξαρτάται τόσο από την ποιότητα της τροφής, όσο και από τη θερμοκρασία. Η επίδραση τους επηρεάζει το μέγεθος του ενήλικου ατόμου (Dixon & Dharma 1980), (Dixon et al. 1982). Βελτίωση της ποιότητας τροφής και της θερμοκρασίας, αυξάνει το ρυθμό αναπαραγωγής. Το μέγεθος κατά την ενηλικίωση έχει άμεση επίδραση, ενώ το βάρος κατά τη γέννηση έμμεση επίδραση. Ο αριθμός των ωοσωλήνων και η μορφή επηρεάζουν άμεσα και έμμεσα τον ρυθμό αναπαραγωγής (Dixon 1987).

Οι περωτές αφίδες χρειάζονται μεγαλύτερη χρονική διάρκεια ως την ωρίμανση και έχουν συνήθως μικρότερους και λιγότερους συνολικούς απογόνους από τις άπτερες (Noda 1960), (Wratten 1977). Τις πρώτες ημέρες της ενήλικης ζωής τους, οι περωτές μορφές των *A. fabae* και *Metopolophium dirhodum* (Walker) είχαν μεγαλύτερο ρυθμό αναπαραγωγής από τις άπτερες μορφές (Dixon & Wratten 1971), (Taylor 1975), (Thornback 1983). Η παραγωγή μικρότερων αλλά περισσότερων απογόνων είναι, πιθανόν, μεγαλύτερο πλεονέκτημα από την παραγωγή μεγαλύτερων αλλά λιγότερων απογόνων, αφού ο ρυθμός αναπαραγωγής είναι μικρότερος. Το παραπάνω ισχύει γιατί αυξάνεται η πιθανότητα ενός κλώνου να αποικίσει ένα νέο ξενιστή. Οι άπτερες μορφές όμως, έχουν μεγαλύτερο ρυθμό αύξησης και την δυνατότητα να επιβιώνουν καλύτερα (Dixon 1987).

Επίσης, ο ρυθμός αναπαραγωγής εξαρτάται από το μέγεθος των ωοθηκών και τον αριθμό των ωοσωλήνων. Αφίδες με μεγάλο αριθμό ωοσωλήνων γεννούν περισσότερες αφίδες σε καλής ποιότητας ξενιστές, όμως σε κακής ποιότητας ξενιστές, επιβιώνουν λιγότερο καλά από αφίδες του ίδιου κλώνου με μικρότερο αριθμό ωοσωλήνων. Είδη με μεγάλο αριθμό ωοσωλήνων έχουν υψηλούς ρυθμούς αναπαραγωγής (Dixon 1987).

5. Αναπαραγωγή.

Τα περισσότερα είδη των αφίδων αναπαράγονται με εγγενή και αγενή τρόπο, με αρκετές γενιές απομικτικής παρθενογένεσης μεταξύ περιόδων εγγενούς αναπαραγωγής. Αυτός ο τρόπος αναπαραγωγής ονομάζεται κυκλική παρθενογένεση. Η παρθενογένεση επιτρέπει μια τεράστια αύξηση του αριθμού των αφίδων κατά το καλοκαίρι. Με την παραγωγή νεαρών ατόμων αποφεύγεται η κατανάλωση χρόνου κατά το στάδιο του αυγού. Τα έμβρυα αναπτύσσονται στο σώμα της μητέρας και μετά τη γέννησή τους, αρχίζουν να τρέφονται. Με την αποφυγή της σύζευξης, εξοικονομείται χρόνος και ενέργεια. Το σημαντικότερο είναι ότι τα ωάρια, καθώς δεν χρειάζεται να γονιμοποιηθούν, δύναται να διαχωριστούν και να αναπτυχθούν σε έμβρυα πολύ πριν την ενηλικίωση της μητέρας. Έτσι, πριν γεννηθούν ακόμα τα μικρά, οι νεαρές νύμφες έχουν ήδη έμβρυα της επόμενης γενιάς. Η παρθενογένεση ευνοείται όταν ο χειμώνας είναι ήπιος ή το κλίμα τροπικό. Επίσης, η παρθενογένεση με τον υψηλό ρυθμό αύξησης έχει τη δυνατότητα να εδραιώνει νέα χαρακτηριστικά (Cuellan 1977). Η σεξουαλική αναπαραγωγή είναι ο μοναδικός τρόπος συνδυασμού γονιδίων και σημαντικός για την επιβίωση των αφίδων (Dixon 1998). Σε περιοχές με ψυχρό χειμώνα, ο μοναδικός τρόπος επιβίωσης για το επόμενο έτος, είναι η σεξουαλική αναπαραγωγή με το διαχειμάζων ωό, που είναι ανθεκτικό σε αντίξοες συνθήκες (Blackman 1974). Ο Owen (1849) θεώρησε αρχικά ότι η αγενής αναπαραγωγή εμφανίστηκε λόγω μειωμένης γονιμότητας που οφειλόταν στη μείωση της δύναμης του σπέρματος. Ο Bonnet (1745), νωρίτερα όμως, είχε ορθά αποδώσει την εμφάνιση των σεξουαλικών μορφών στην επίδραση που είχαν οι μεγάλες σε διάρκεια φθινοπωρινές νύχτες. Η παραγωγή των σεξουαλικών μορφών, επηρεάζεται από περιβαλλοντικούς παράγοντες και συνήθως εμφανίζει μια ετήσια περιοδικότητα (Dixon 1998).

6. Πολυμορφισμός αφίδων.

Ένα φαινόμενο που συναντάται πολύ συχνά στα έντομα είναι ο πολυμορφισμός. Αναφέρεται σε κατηγορίες ατόμων του ίδιου είδους με συγκεκριμένα μορφολογικά και βιολογικά χαρακτηριστικά. Ιδιαίτερα όμως στις αφίδες, ο πολυμορφισμός μεταξύ των κλώνων χαρακτηρίζεται από ιδιαίτερη πολυπλοκότητα (Richards 1961). Διάφοροι τύποι πολυμορφισμού συναντώνται τόσο στα ενήλικα, όσο και στις νύμφες. Έχει άμεση σχέση με δύο χαρακτηριστικά του βιολογικού κύκλου: την εναλλαγή σεξουαλικών και παρθενογενετικών γενεών, καθώς και την εποχική εναλλαγή μεταξύ διαφόρων φυτών ξενιστών. Κατά τη διάρκεια της ζωής των κλώνων μπορούν να διακριθούν τουλάχιστον δύο με τρεις διαφορετικές μορφές ενήλικων θηλυκών. Αυτοί οι φαινότυποι αποτελούν μορφές κατά τους Mølle (1961) και Hille Ris Lambers (1960), επειδή διαχωρίζονται σύμφωνα με την ετερογένεια και την αλλαγή ξενιστή. Οι παρακάτω διαχωρισμοί γίνονται με βάση τις αναφορές των Lees (1960) και Hille Ris Lambers (1960).

A. Θεμελιωτικά άτομα (*fundatrix*)

Το θεμελιωτικό ή ιδρυτικό άτομο είναι άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό που εκκολάπτεται από το διαχειμάζων ωό. Αυτό αποτελεί την πρώτη παρθενογενετική γενεά. Στη συνέχεια ακολουθούν αλληπάλληλες παρθενογενετικές γενιές, που τελειώνουν με την εμφάνιση των σεξουαλικών μορφών. Σε κάποια είδη, όπως στα Drepanosiphidae και σε μερικές άλλες αφίδες, το θεμελιωτικό άτομο είναι πτερωτό (Lampel 1968, Heie 1982). Το ιδρυτικό θηλυκό, παρουσιάζει μορφολογικές και βιολογικές διαφορές με τα άπτερα παρθενογενετικά των επόμενων γενεών. Το ιδρυτικό άτομο έχει σχετικά στρογγυλό σώμα, το κεφάλι είναι μικρότερο σε σχέση με το σώμα, κοντύτερες κεραίες και σιφώνια, και ορισμένες φορές λιγότερο αναπτυγμένα μάτια. Αυτή η μορφή θεωρείται η περισσότερο προσαρμοσμένη στον πρωτεύοντα ξενιστή.

B. Παρθενογενετικά θηλυκά.

Παρθενογενετικά θηλυκά προκύπτουν από τις παρθενογενετικές γενιές που ακολουθούν τα θεμελιωτικά και εμφανίζονται σε δύο μορφές, τα άπτερα και τα

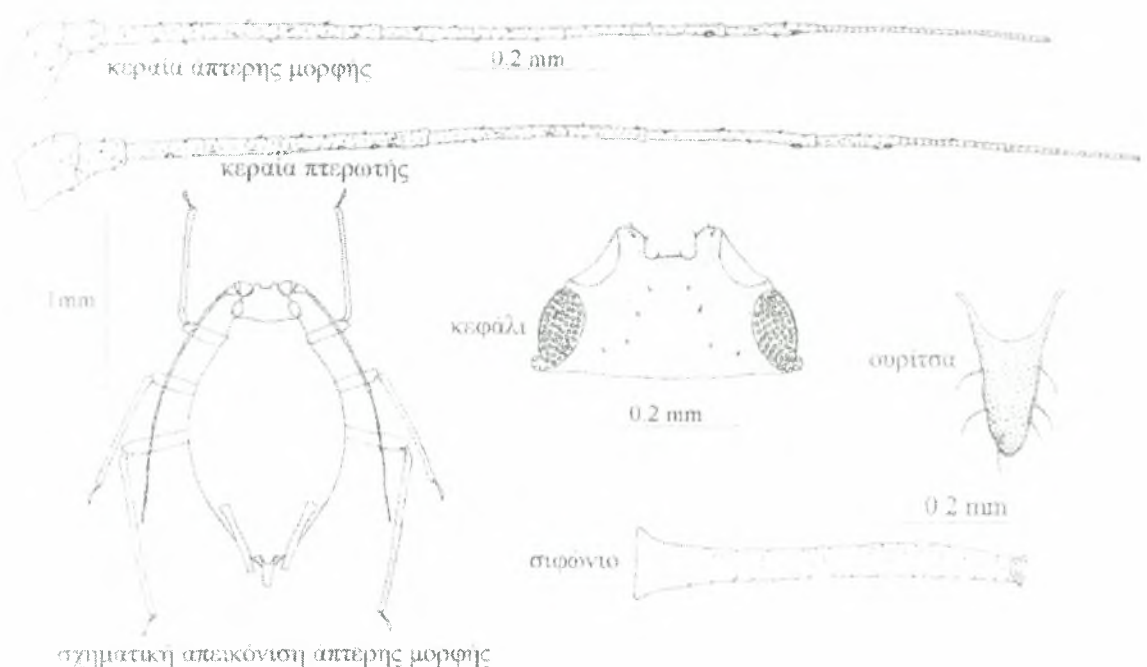
πτερωτά. Από τα πτερωτά προέκυψαν τα άπτερα κατά την εξελικτική πορεία των αφίδων (Johnson & Birks 1960). Κατά την ακολουθία της παρθενογένεσης των ετερόοικων ειδών, διακρίνονται δύο φάσεις σε σχέση με τον ξενιστή, η μία στον πρωτεύοντα και η άλλη στο δευτερεύοντα. Τα άπτερα παρθενογενετικά (Εικόνα 2), που προκύπτουν από το θεμελιωτικό, θα δώσουν ορισμένες γενιές άπτερων, πριν προκύψουν τα πτερωτά που θα μεταφερθούν στο δευτερεύοντα ξενιστή. Τα παρθενογενετικά θηλυκά (πτερωτά και άπτερα), που παράγονται στον πρωτεύοντα ξενιστή, ονομάζονται *fundatrigeniae*, ενώ τα παρθενογεννητικά, που παράγονται στο δευτερεύοντα ξενιστή, ονομάζονται *alienicolae* (exules). Οι δύο μορφές εκτός από τις διαφορές όσον αφορά στην προτίμηση ξενιστών, διαφέρουν και μορφολογικά ως προς το σχήμα της κεφαλής ή και ολόκληρου του σώματος, καθώς και ως προς άλλα χαρακτηριστικά.

Γ. Θηλυτόκα άτομα.

Στα ετερόοικα είδη, τα θηλυτόκα (gynoparae) παράγονται κάτω από συνθήκες χαμηλής θερμοκρασίας και μικρής φωτοπεριόδου, στο δευτερεύοντα ξενιστή από άπτερα θηλυκά. Τα θηλυτόκα είναι πτερωτά και μεταναστεύουν στον πρωτεύοντα ξενιστή, όπου θα γεννήσουν τα ωτόκα θηλυκά. Σε ορισμένα είδη *Aphididae*, το ίδιο πτερωτό θηλυκό μπορεί να δώσει αρσενικά και σεξουαλικά θηλυκά, καθώς και να παράγει παρθενογενετικά θηλυκά. Τα θηλυκά αυτά ονομάζονται «ενδιάμεσα». Στα *Pemphigidae* όμως, τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά παράγουν αρσενικά και σεξουαλικά θηλυκά, όχι όμως και παρθενογενετικά θηλυκά.

Δ. Ωτόκα άτομα.

Τα ωτόκα αποτελούν τα σεξουαλικά θηλυκά. Προκύπτουν είτε από τα φυλογόνα, είτε από τα θηλυτόκα στα ετερόοικα είδη, είτε από τα φυλογόνα στα μονόοικα είδη. Είναι τα θηλυκά, που θα συζευχθούν με τα αρσενικά και θα εναποθέσουν το διαπαύων ωό. Με λίγες μόνο εξαιρέσεις, είναι άπτερα. Στα *Aphididae* διαφέρουν μορφολογικά από τα άπτερα θηλυκά, από την ελαφρά εξογκωμένη κνήμη των πίσω ποδιών, η οποία φέρει πλάκες από ρινάρια που εκκρίνουν φερομόνη φύλου για την προσέλκυση των αρσενικών. Ακόμα οι κεραίες, η ουρίτσα και τα πόδια είναι κοντότερα.



Εικόνα 2: Άπτερη παρθενογενετική μορφή του *Myzus persicae* (Sulzer).

E. Αρσενικά.

Στα ετερόοικα *Aphididae* τα αρσενικά είναι πτερωτά, καθώς μεταναστεύουν από το δευτερεύοντα στον πρωτεύοντα ξενιστή. Στα μονόοικα είδη δεν υπάρχει η ανάγκη της μετανάστευσης και τα αρσενικά εξελίχτηκαν σε άπτερα. Σπάνια συναντώνται πτερωτά αρσενικά. Τα αρσενικά χαρακτηρίζονται και διακρίνονται από τον σκληροτηνισμένο γενετικό οπλισμό. Στα *Aphididae* διακρίνονται επίσης από το σώμα, το οποίο στην περιοχή της κοιλιάς είναι πιο μικρό και λεπτό και πιο έντονα σκληροτηνισμένο. Οι κεραίες έχουν περισσότερα ρινάρια και η διάταξή τους στα τμήματα του μαστιγίου μπορεί να είναι διαφορετική. Η ουρίτσα επίσης είναι μικρότερη σε μέγεθος.

7. Μορφές χρώματος.

Οι παράγοντες που καθορίζουν το χρώμα των αφίδων είναι ο γενότυπος και οι περιβαλλοντικές συνθήκες (θερμοκρασία, θρέψη, φωτοπερίοδος). Σε αντίθεση με τη διακλωνική παραλλακτικότητα του χρώματος, η έκφραση της οποίας εξαρτάται από το γενότυπο των κλώνων, η ενδοκλωνική παραλλακτικότητα αφορά άτομα της ίδιας μορφής και καθορίζεται συνήθως από τις συνθήκες του περιβάλλοντος.

Σε αρκετά είδη το χρώμα τους επηρεάζεται από τις μεταβολές της θερμοκρασίας. Η μεταβολή είναι όμως αντιστρεπτή. Στο *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Frohlich 1962) άτομα πράσινης και κόκκινης φυλής, έγιναν κιτρινοπράσινα όταν εκτράφηκαν στους 30^ο-35^οC. Κατόπιν, όταν μεταφέρθηκαν σε χαμηλότερες θερμοκρασίες, ενώ στα πράσινα άτομα επανήλθε το τυπικό τους χρώμα, τα κόκκινα διατήρησαν το κιτρινοπράσινο χρώμα στις επόμενες γενιές. Για την *A. gossypii*, ένα εξαιρετικά πολυμορφικό είδος στο χρώμα, έχει παρατηρηθεί ότι άτομα ανοιχτόχρωμα παράγονται το καλοκαίρι και σκουρόχρωμα το χειμώνα. Αυτό επιβεβαιώθηκε και πειραματικά (Dixon 1989).

Η διάρκεια της ημέρας έχει επίσης επίδραση στο χρώμα των αφίδων. Η κόκκινη μορφή του *S. avenae* γεννά μεγαλύτερο ποσοστό πράσινων απογόνων κάτω από συνθήκες μικρής ημέρας και χαμηλού φωτισμού (Markkula & Rautapaa 1967).

Σε άλλα είδη αναφέρεται, ότι ο συνωστισμός και οι φτωχές συνθήκες διατροφής επιφέρουν αλλαγές στο χρώμα. Η κόκκινη μορφή του *A. pisum* έγινε γκριζοπράσινη όταν οι αφίδες διατηρήθηκαν για αριθμό γενεών σε συνθήκες συνωστισμού (Mølle 1961). Σε συνθήκες συνωστισμού και καχεκτικούς ξενιστές, άτομα *M. persicae* άλλαξαν χρώμα προσωρινά. Κίτρινα άτομα έγιναν ανοιχτά κίτρινα, πράσινα έγιναν κίτρινα και κόκκινα άλλαξαν σε ανοιχτό πράσινο. Το τυπικό τους χρώμα επανήλθε όταν οι συνθήκες διατροφής βελτιώθηκαν (Ueda & Takada 1977).

Υπάρχουν περιπτώσεις όπου η ενδοκλωνική παραλλακτικότητα του χρώματος είναι γενετικά προγραμματισμένη. Στο είδος *Drepanosiphum platanoides* (Schrank), οι αφίδες σε υψηλές θερμοκρασίες γίνονται κόκκινες, αλλά μόνο μετά την τρίτη γενιά από την εκκόλαψη του διαχειμάζοντος ωού. Τα άτομα της δεύτερης γενιάς είναι πάντα πράσινα όσο ψηλή και αν είναι η θερμοκρασία. Ο Dixon (1972) θεώρησε ότι

στην αλλαγή του χρώματος των αφίδων μετά την τρίτη γενιά, εμπλέκεται ο μηχανισμός μέτρησης χρονικού διαστήματος (interval timer).

Ο διαφορετικός χρωματισμός μεταξύ των διάφορων μορφών ενός κλώνου φαίνεται ότι είναι γενετικά προκαθορισμένος. Στο *Metopeurum fuscoviridae* Stroyan, όλες οι θηλυκές μορφές είναι καφέ, ενώ τα αρσενικά είναι πράσινα. Η παραλλακτικότητα του χρώματος προκαλείται από ένα γονίδιο που ελέγχει το χρώμα στο X χρωμόσωμα (Stroyan 1949). Στο *M. persicae* τα πτερωτά θηλυκά είναι πράσινου χρώματος, ενώ τα αρσενικά κιτρινωπού. Τέλος, σε κάποια είδη τα *fundatrigeniae* έχουν διαφορετικό χρώμα από τα *alienicolae* (Miyazaki 1987).

Εκτός από την ενδοκλωνική παραλλακτικότητα συχνά εμφανίζεται το φαινόμενο της διακλωνικής παραλλακτικότητας στο χρώμα των αφίδων. Πληθυσμοί κόκκινων και πράσινων μορφών έχουν βρεθεί σε πολλά είδη, όπως στα *M. persicae*, *A. pisum*, *Metopolophium festucae* (Theobald) και κάποια είδη *Macrosiphum*. Μια πράσινη μητέρα θα δίνει πράσινο απόγονο ενώ η κόκκινη μητέρα θα δώσει κόκκινο απόγονο. Πειράματα διασταύρωσης μεταξύ κιτρινοπράσινων κλώνων και κόκκινων κλώνων του *M. persicae* έδειξαν ότι το χρώμα ελέγχεται γενετικά από ένα ζεύγος αλληλομόρφων, με το κόκκινο να κυριαρχεί (Takada 1981). Γενετικός έλεγχος χρώματος έχει επίσης αποδειχτεί στο *A. Pisum*, όπου η κόκκινη μορφή επικρατεί της πράσινης (Mølle 1962). Επίσης, στο *Aphis cirsiacanthoides* Scopoli, η μαύρη και η καφέ μορφή επικρατούν έναντι της κίτρινης (Mølle 1979).

Σε πολλές περιπτώσεις έχει αποδειχτεί ότι οι διάφορες μορφές χρώματος διαφέρουν σε βιολογικά χαρακτηριστικά, όπως το αναπαραγωγικό δυναμικό, η ανθεκτικότητα σε χαμηλές ή υψηλές θερμοκρασίες, η επιλογή φυτού - ξενιστή και άλλα χαρακτηριστικά συμπεριφοράς. Στο είδος *M. persicae* η κόκκινη μορφή έχει μια A1,3 χρωμοσωμική μετατόπιση που συνδέεται με τον E4 μηχανισμό ανθεκτικότητας στα εντομοκτόνα, βασιζόμενο στην εστεράση, ενώ σπάνια εμφανίζεται στην πράσινη μορφή (Blackman 1987). Επίσης βρέθηκε ότι η κόκκινη μορφή στη Βόρεια Αμερική, που αποικίζει φυτά καπνού, είναι πιο ανθεκτική στα οργανοφωσφορικά εντομοκτόνα (Harlow et al. 1991). Στο είδος *S. avenae* βρέθηκε ότι η ροζ μορφή-άπτερη έχει μεγαλύτερη παραγωγικότητα από την πράσινη μορφή σε φυτά βρώμης (Araya 1996). Παρόλα αυτά, η βιολογική ή οικολογική σημασία του χρώματος στις αφίδες παραμένει άγνωστη. Στα είδη *D. platanoides* (Dixon 1972)

και *M. persicae* (Markkula & Rautupaa 1967) οι σκουρόχρωμες αφίδες απορροφούν περισσότερο την ηλιακή ακτινοβολία και έχουν ένα συγκριτικό πλεονέκτημα σε ψυχρό καιρό. Στο γένος *Uroleucon* οι σκουρόχρωμες αφίδες δεν προτιμούνται από τα πουλιά ως τροφή, γιατί το χρώμα έχει απωθητική δράση (Stroyan 1949).

8. Γενότυποι.

Στους πληθυσμούς του *M. persicae*, ανά τον κόσμο, έχει αναπτυχθεί ανθεκτικότητα σε ένα εύρος εντομοκτόνων (οργανοφωσφορικά και καρβαμιδικά). Η ανθεκτικότητα οφείλεται σε γονίδια, που προάγουν την παραγωγή των εστερασών. Οι εστεράσες υδrolύουν και απομακρύνουν τα εντομοκτόνα πριν φτάσουν στο στόχο τους (Devonshire & Field 1991). Οι ανθεκτικές αφίδες έχουν έναν από τους δύο μηχανισμούς ανθεκτικότητας, E4 ή FE4. Οι αφίδες με E4 μηχανισμό ανθεκτικότητας, συνδέονται με μία A1,3 χρωμοσωμική μετατόπιση, ενώ αυτές με FE4 έχουν κανονικό καρυότυπο (Field et al. 1988, 1993).

Το *M. persicae* έχει πολυμορφικό κύκλο ζωής (Blackman 1974). Αναπαράγεται κυρίως με απομικτική παρθενογένεση, αλλά σε εύκρατα κλίματα εμφανίζονται ολοκυκλικοί και ανολοκυκλικοί γενότυποι. Η κατηγορία του βιολογικού κύκλου έχει άμεση σχέση με την κατηγορία ανθεκτικότητας που βασίζεται στον μηχανισμό E4 ή FE4. Η FE4 ανθεκτικότητα συνδέεται με κανονικό καρυότυπο και με ολοκυκλικό βιολογικό κύκλο. Ο E4 μηχανισμός συνδέεται με αφίδες που έχουν χάσει την ικανότητα σεξουαλικής αναπαραγωγής και αναπαράγονται παρθενογενετικά. Ωστόσο, ορισμένοι γενότυποι μπορούν να διατηρήσουν την ικανότητα παραγωγής αρσενικών, τα οποία συνεισφέρουν γονίδια κατά τη σεξουαλική φάση και μπορούν να αναπαράγουν τη μετατόπιση (Blackman & Takada, 1977). Αρσενικά ανδροκυκλικών κλώνων με E4 μηχανισμό ανθεκτικότητας, μετά από διασταύρωση με ωτόκα ολοκυκλικών κλώνων με FE4 μηχανισμό ανθεκτικότητας, έδωσαν απογόνους και με τους δύο μηχανισμούς ανθεκτικότητας (Blackman 1995). Πρόσφατα βρέθηκαν στην Ελλάδα αφίδες που παρήγαγαν και τα δύο είδη εστερασών, FE4 και E4 κανονικές, χωρίς χρωμοσωμική μετατόπιση (Blackman 1996). Επίσης ο Devonshire (1998-

1999) βρήκε αφίδες με FE4 μηχανισμό και χρωμοσωμική μετατόπιση και με FE4 μηχανισμό και κανονικό καρυότυπο. Τα παραπάνω θα σήμαιναν μια πιθανή αλλαγή στη γενετική δομή του πληθυσμού του *M. persicae* στην Ελλάδα.

Η γεωγραφική κατανομή των διαφόρων γενοτύπων, εξαρτάται από ορισμένους παράγοντες. Σύμφωνα με τον Blackman (1974), στις εύκρατες περιοχές οι συχνότητες εμφάνισης ολοκυκλικών και ανολοκυκλικών γενοτύπων κατά την καλλιεργητική περίοδο, εξαρτάται από τις θερμοκρασίες του χειμώνα. Επίσης διατύπωσε την άποψη ότι η αφθονία του πρωτεύοντος ξενιστή είναι πιθανώς περιοριστικός παράγοντας για τους ολοκυκλικούς κλώνους. Παρόλα αυτά σε δειγματοληψίες που έγιναν στην Ελλάδα (1995-1999), η θερμοκρασία δεν φάνηκε να παίζει καθοριστικό ρόλο και να εξηγεί την κατανομή κλώνων με διαφορετικό βιολογικό κύκλο (Margaritopoulos et al. 2002). Όμως, η αφθονία της ροδακινιάς (πρωτεύοντας ξενιστής) φαίνεται ότι είναι ο κύριος παράγοντας για την παρουσία υψηλού ποσοστού ολοκυκλικών πληθυσμών στους δευτερεύοντες ξενιστές κατά την καλοκαιρινή περίοδο (Margaritopoulos et al. 2002). Επίσης βρέθηκε ότι οι περισσότεροι κόκκινοι κλώνοι ήταν ανολοκυκλικοί, ενώ συνήθως οι πράσινοι ήταν ολοκυκλικοί.

9. *Myzus persicae* (Sulzer).

Ταξινόμική θέση: Ανήκει στην υπεροικογένεια *Aphidoidea* στην τάξη *Homoptera*, στην οικογένεια *Aphididae*, στο γένος *Myzus* και στο είδος *persicae*. Υπάρχουν περισσότερα από 30 συνώνυμα ονόματα του είδους, που παρατίθενται στον Πίνακα 1. Το κοινό όνομα της αφίδας είναι πράσινη μελίγκρα της ροδακινιάς.

Περιγραφή: Το άπτερο ενήλικο παρθενογενετικό θηλυκό έχει σχετικά λεπτό και μικρό έως μέτριου μεγέθους σώμα. Το μέγεθος κυμαίνεται στα άπτερα θηλυκά από 1,2mm έως 2,3mm. Το άπτερο έχει ομοιόμορφο χρωματισμό με διάφορες αποχρώσεις του πράσινου και του κόκκινου (πράσινο ανοιχτό, κιτρινοπράσινο, πρασινοκίτρινο, κίτρινο, κόκκινο ή ρόδινο) (Εικόνα 3). Τα περωτά θηλυκά είναι πράσινου χρώματος με μια μαύρη περιοχή στη ραχιαία πλευρά της κοιλιάς. Τα

ενήλικα ωοτόκα θηλυκά έχουν συνήθως πορφυρό κόκκινο χρώμα και διακρίνεται ένα σκούρο τμήμα στη ραχιαία περιοχή της κοιλιάς. Τα αρσενικά είναι κίτρινου χρώματος. Στα θηλυτόκα των πράσινων κλώνων, τα ανήλικα στάδια έχουν πράσινη απόχρωση, που συνήθως προοδευτικά γίνεται ρόδινη. Στους κόκκινους ή στους ρόδινους κλώνους, το χρώμα παραμένει το ίδιο.

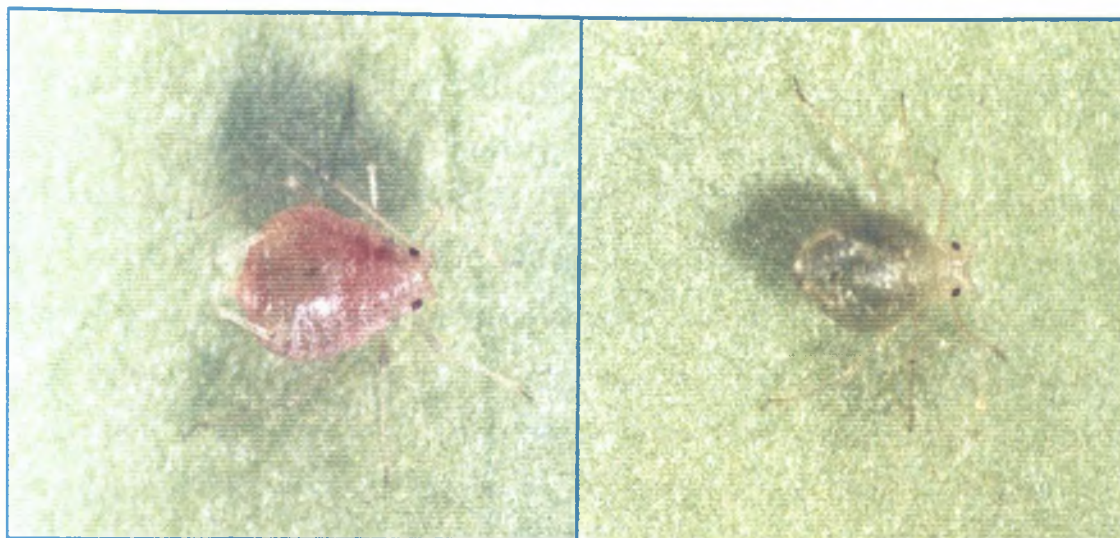
Ξενιστές: Είναι εξαιρετικά πολυφάγο είδος και προσβάλλει περισσότερα από 400 είδη φυτών σε όλες τις ηπείρους. Από τα καλλιεργούμενα φυτά προσβάλλει είδη των οικογενειών *Rosaceae*, *Solanaceae*, *Malvaceae*, *Compositae*, *Chenopodiaceae*, *Umbelliferae*, *Papilionaceae*, *Cruciferae*. Κάποιες από τις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

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

Πίνακας 1. Συνώνυμα ονόματα του είδους *M. persicae* (Remaudiere & Remaudiere 1997).

<i>Siphonophora achyrantes</i> Monell in Riley & Monell (1879)
<i>Rhopalosiphum betae</i> Theobald (1913)
<i>Myzus callae</i> Koch (1854)
<i>Siphonophora calendulella</i> Monell in Riley & Monell (1879)
<i>Aphis consors</i> Walker (1848)
<i>Aphis cymbalariae</i> Schouteden (1900)
<i>Aphis cynoglossi</i> Williams (1911)
<i>Aphis deposita</i> Walker (1848)
<i>Aphis derelicta</i> Walker (1849)

<i>Aphis dianthi</i> Schrank (1801)
<i>Aphis dubia</i> Curtis (1842)
<i>Aphis egressa</i> Walker (1849)
<i>Rhopalosiphum galeactitis</i> Macchiati (1883)
<i>Rhopalosiphum lactucellum</i> Theobald (1914)
<i>Macrisiphum lophospermum</i> Theobald (1914)
<i>Macrisiphum lycopersicella</i> Theobald (1914)
<i>Myzus malvae</i> Oestlund (1886)
<i>Myzus nicotianae</i> Blackman (1987)
<i>Siphonophora nasturtii</i> Koch (1855)
<i>Myzus pergandii</i> Sanderson (1901)
<i>Myzus persicae</i> subsp. <i>dyslycialis</i> F. P. Müller (1955)
<i>Myzus persicae</i> var. <i>potrulacella</i> Theobald (1926)
<i>Myzus persicae</i> var. <i>sanguisorbiella</i> Theobald (1926)
<i>Myzus persicae</i> var. <i>tuberoscellae</i> Theobald (1926)
<i>Aphis particeps</i> Walker (1845)
<i>Aphis persicae</i> Morren (1836)
<i>Aphis persicophila</i> Rondani (1860)
<i>Aphis persola</i> Walker (1848)
<i>Aphis rapae</i> Curtis (1842)
<i>Aphis rebundans</i> Walker (1849)
<i>Aphis vastator</i> Smee (1846)
<i>Aphis vulgaris</i> Kyber (1815)
<i>Rhopalosiphum trilineatum</i> Guercio (1920)
<i>Rhopalosiphum tulipae</i> Thomas (1879)
<i>Myzodes tabaci</i> Mordvilko (1914)



Εικόνα 3: Κόκκινη (αριστερά) και πράσινη (δεξιά) μορφή του *M. persicae*.

Βιολογική εξάπλωση: Έχει περισσότερες από πέντε γενιές το έτος. Σε περιοχές με σχετικά ψυχρό χειμώνα το είδος διαχειμάζει ως χειμερινό ωό στο φλοιό των κύριων ξενιστών (ροδακινιάς ή άλλων πυρηνοκάρπων). Τα χειμερινά ωά βρίσκονται στους οφθαλμούς ή σε εσοχές αδρών μερών του φλοιού. Στο τέλος του χειμώνα με αρχές άνοιξης τα ωά εκκολάπτονται και δίνουν άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά τα λεγόμενα θεμελιωτικά. Ακολουθούν παρθενογενετικές γενιές στη ροδακινιά και έπειτα πτερωτά άτομα μεταναστεύουν σε ποώδη φυτά (δευτερεύοντες ξενιστές), όπου η μια παρθενογενετική γενιά διαδέχεται την άλλη. Το φθινόπωρο παράγονται στα ποώδη φυτά πτερωτά θηλυτόκα και αρσενικά τα οποία μεταναστεύουν στον πρωτεύοντα ξενιστή. Εκεί τα θηλυτόκα γεννούν τα ωοτόκα, τα οποία εναποθέτουν τα χειμερινά ωά, μετά από σύζευξη με τα αρσενικά.

Το είδος είναι ανθεκτικό στο κρύο και μπορεί να αναπτύσσεται σε θερμοκρασίες μεταξύ 5⁰C και 30⁰C. Στους 20⁰C τα θηλυκά ζουν κατά μέσο όρο 27 ημέρες και γεννούν κατά μέσο όρο 40 προνύμφες (Νικολακάκης 2002).

Ζημιές: Προσβάλλει κατά προτίμηση τις κορυφές τρυφερών βλαστών και τρυφερά φύλλα, που συστρέφονται από την προσβολή. Επίσης, τα μελιτώδη εκκρίματα ρυπαίνουν το φύλλωμα και τους καρπούς. Εκτός από την αξιολογή άμεση ζημιά που προκαλεί στα φυτά, θεωρείται ο πιο σοβαρός φορέας ιών, καθώς μεταδίδει

αποτελεσματικά περισσότερους από 100 ιούς φυτών (Kennedy et al. 1962). Μερικοί από τους έμμονους ιούς που μεταδίδει είναι ο ιός του ήπιου κιτρινίσματος των τεύτλων (BMV), της παραμόρφωσης των νεύρων του καπνού (TVD), του καρουλιάσματος των φύλλων μπιζελιού (PLR) και του καρουλιάσματος των φύλλων της πατάτας (PLRV) (Blackman & Eastop 1984). Επίσης το είδος μεταδίδει αποτελεσματικά και πολλούς μη έμμονους ιούς. Μερικοί από τους οποίους είναι: ο ιός του κίτρινου μωσαϊκού της κοινής κολοκυθιάς (ZYMV), του μωσαϊκού της αγγουριάς (CMV), της κίτρινης στιγμάτωσης της κολοκυθιάς (ZYMV), του ιού Y της πατάτας (PVY) και του ιού A της πατάτας (PVA) (Brunt et al. 1996).

10. Σκοπός της εργασίας.

Σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η μελέτη του αναπαραγωγικού δυναμικού κόκκινων και πράσινων κλώνων του είδους *M. persicae* σε φυτά καπνού και λάχανου. Οι κλώνοι συλλέχθηκαν από καλλιέργειες και σπορεία καπνού, από ζιζάνια και από πιπεριά, από τις περιοχές Καρδίτσας, Κατερίνης και Μελίκης.

Η μελέτη των παραπάνω κλώνων στις συγκεκριμένες συνθήκες θα δώσει τη δυνατότητα να διευκρινιστεί η σχέση της ενδοειδικής παραλλακτικότητας με τα δημογραφικά χαρακτηριστικά του είδους. Επίσης μελετήθηκε η επίδραση του παράγοντα χρώμα των αφίδων στα δημογραφικά χαρακτηριστικά.

B. ΕΙΔΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

1. Εισαγωγή.

Η αφίδα *Myzus persicae* είναι ένα τυπικό ετερόοικο είδος με έντονο το φαινόμενο του πολυμορφισμού. Προκειμένου να επιβιώσει, έχει αναπτύξει διάφορες κατηγορίες βιολογικού κύκλου. Ο βιολογικός κύκλος εξαρτάται τόσο από τις θερμοκρασίες του προηγούμενου χειμώνα, όσο και από την ύπαρξη ή περίσσεια του πρωτεύοντος ξενιστή (Blackman 1974).

Οι διάφορες μορφές χρώματος στο ίδιο είδος μπορεί να οφείλονται στο γενότυπο ή στις επιδράσεις του περιβάλλοντος. Η διακλωνική παραλλακτικότητα του χρώματος έχει παρατηρηθεί σε πολλά είδη όπως *M. persicae*, *A. pisum*. Σε πειράματα που έγιναν βρέθηκε ότι κάποιες μορφές χρώματος επικρατούν έναντι άλλων. Κατά την διασταύρωση μεταξύ κιτρινοπράσινων και κόκκινων κλώνων *M. persicae*, αποδείχτηκε ότι το ότι το χρώμα ελέγχεται γενετικά και το κόκκινο κυριαρχεί (Takada 1981).

Επίσης, έχει αποδειχτεί ότι κάποιες μορφές χρώματος πλεονεκτούν ως προς το αναπαραγωγικό δυναμικό, την ανθεκτικότητα σε υψηλές ή χαμηλές θερμοκρασίες, ή έχουν αναπτύξει ανθεκτικότητα σε εντομοκτόνα. Έχει βρεθεί ότι η A1.3 χρωμοσωμική μετατόπιση που συνδέεται με τον E4 μηχανισμό ανθεκτικότητας στα εντομοκτόνα, εμφανίζεται κυρίως σε κόκκινες μορφές, οι οποίες σχετίζονται με τον ανολοκυκλικό τρόπο αναπαραγωγής. Αντιθέτως, ο FE4 μηχανισμός συναντάται σε πράσινους γενότυπους και σχετίζεται με τον ολοκυκλικό τρόπο αναπαραγωγής με κανονικό καρυότυπο (Blackman 1987, Blackman et al. 1995).

Στο είδος *S. avenae*, σε φυτά βρώμης, βρέθηκε ότι η ροζ άπτερη αφίδα είχε μικρότερη διάρκεια ζωής από την πράσινη. Είχαν όμως περισσότερους συνολικούς απογόνους ανά θηλυκό άτομο και υψηλότερο ενδογενή ρυθμό αύξησης, r_m , από την πράσινη. Αυτός θεωρήθηκε και ο λόγος της μεγαλύτερης επέκτασης και επικράτησης έναντι των πράσινων αφίδων (Araya 1996).

Επομένως, έχει σημαντική θεωρητική και πρακτική σημασία η μελέτη των διαφόρων μορφών χρώματος των αφίδων, τόσο ως προς το αναπαραγωγικό δυναμικό, όσο και ως προς άλλα βιολογικά χαρακτηριστικά. Σκοπός της παρούσας εργασίας ήταν η μελέτη του αναπαραγωγικού δυναμικού πράσινων και κόκκινων κλώνων του *M. persicae*, σε φυτά καπνού και λάχανου.



2. Υλικά και μέθοδοι.

A. Πειραματικό υλικό.

Χρησιμοποιήθηκαν 11 κλώνοι του *M. persicae* που συλλέχθηκαν από τρεις διαφορετικές περιοχές (Μητρόπολη Καρδίτσας, Κατερίνη και Μελίκη Ημαθείας), όπου καλλιεργείται εκτεταμένα ο καπνός, κατά τα έτη 1998 και 1999. Πέντε κλώνοι ήταν κόκκινοι και οι υπόλοιποι πράσινοι. Τέσσεροι κλώνοι συλλέχθηκαν από καπνό (*Nicotiana tabacum* L.), έξι από καψέλλα (*Capsella bursa-pastoris* L.) και ένας από πιπεριά (*Capsicum annuum* L) (Πίνακας 2).

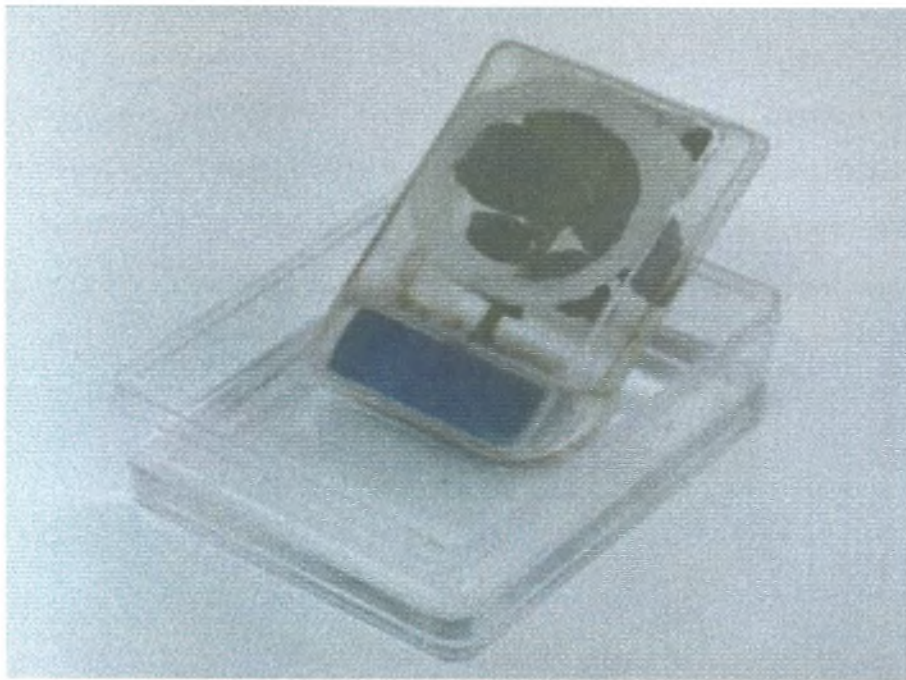
Πίνακας 2: Κλώνοι που εξετάστηκαν κατά την εργασία.

Χρώμα	Κλώνοι	Καταγωγή	Φυτό ξενιστής
Κόκκινος	K1	Μητρόπολη	Καψέλλα
Κόκκινος	K2	Μητρόπολη	Καψέλλα
Κόκκινος	K3	Μητρόπολη	Καψέλλα
Κόκκινος	K4	Κατερίνη	Καψέλλα
Κόκκινος	K5	Μελίκη	Καπνός
Πράσινος	Π6	Κατερίνη	Καψέλλα
Πράσινος	Π7	Μητρόπολη	Πιπεριά
Πράσινος	Π8	Κατερίνη	Καψέλλα
Πράσινος	Π9	Μητρόπολη	Καπνός
Πράσινος	Π10	Μελίκη	Καπνός
Πράσινος	Π11	Μελίκη	Καπνός

B. Διατήρηση κλώνων.

Η διατήρηση των κλώνων γινόταν σε ειδικά κουτιά εκτροφής αφίδων. Οι διαστάσεις του κουτιού εκτροφής είναι 7,7cm x 4,5cm x 2cm (Εικόνα 4). Στα τοιχώματα του έχει δύο στρογγυλές οπές καλυμμένες με τούλι. Στη βάση του υπάρχει ένα κομμάτι σπόγγου, το οποίο διαβρέχεται από νερό (Blackman 1971) και διαχωρίζεται από το πάνω μέρος με κομμάτι πλεξιγκλάς. Σε κάθε κουτί,

τοποθετήθηκε φύλλο πατάτας (*Solanum tuberosum*), ποικιλίας Spunta, πάνω στο οποίο τρέφονταν οι αφίδες. Τα κουτιά εκτροφής τοποθετήθηκαν σε μεγαλύτερα κουτιά διαστάσεων 14,5cmx8,5cm που περιείχαν μικρή ποσότητα νερού, για τον εμποτισμό του σπόγγου του μικρού κλωβού, αλλά και της απομόνωσης για την αποφυγή μολύνσεων από αδέσποτες αφίδες.



Εικόνα 4: Κλωβός εκτροφής αφίδων Blackman.

Οι κλώνοι διατηρούνταν σε βιοκλιματικό θάλαμο με φωτοπερίοδο L16:D8, σε θερμοκρασία $17\pm0,5^{\circ}\text{C}$ και σχετική υγρασία $50\pm10\%$ μέχρι την έναρξη του πειράματος.

Γ. Υλικά που χρησιμοποιήθηκαν.

Το πείραμα πραγματοποιήθηκε σε δωμάτιο, με φωτοπερίοδο L16:D8, θερμοκρασία $19\pm0,5^{\circ}\text{C}$ και υγρασία $50\pm10\%$.

Τα δημογραφικά χαρακτηριστικά των κλώνων μελετήθηκαν σε φυτά καπνού και λάχανου. Ο καπνός ήταν ποικιλίας Ανατολικού τύπου «K63» και το λάχανο ποικιλίας «Μαγνησία». Η σπορά γινόταν σε γλαστράκια μεγέθους 12cm, με υπόστρωμα τυποποιημένης κομπόστας (Primosubstat, Εισαγωγέας Agrosystem). Όταν τα φυτά έφταναν στο κατάλληλο στάδιο των δύο κοτυληδόνων,

μεταφυτεύονταν σε ίδιου μεγέθους γλαστράκια, ένα σε κάθε γλαστράκι, πάλι στο ίδιο υπόστρωμα. Τα φυτά αναπτύχθηκαν στο θερμοκήπιο και διατηρήθηκαν εκεί ως το στάδιο των τεσσάρων μόνιμων φύλλων. Το πότισμα γινόταν όποτε αυτό κρινόταν αναγκαίο.

4. Πειραματική διαδικασία.

Το πείραμα πραγματοποιήθηκε στο Εργαστήριο Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας. Όταν τα φυτά του καπνού και του λάχανου βρίσκονταν στο στάδιο των δύο έως τεσσάρων μόνιμων φύλλων, άπτερα, παρθενογενετικά θηλυκά τοποθετήθηκαν στην κάτω επιφάνεια των δύο πρώτων μόνιμων φύλλων με πινέλο και διατηρήθηκαν σε κλωβούς φύλλων (clip cages) (Duterk & Peters 1988) (Εικόνα 5) για μια ημέρα. Την επόμενη ημέρα απομακρύνθηκαν οι μητέρες και διατηρήθηκε μια



Εικόνα 5: Αφίδες σε κλωβούς φύλλων καπνού (τροποποιημένο από Νικολακάκη 2002).

νύμφη ανά κλωβό. Συνολικά διατηρήθηκαν 40 νύμφες από κάθε κλώνο και σε κάθε ξενιστή.

Οι νύμφες από την ημέρα της γέννησής τους, παρακολουθούνταν καθημερινά και καταγραφόταν η κατάσταση τους (νεκρές ή ζωντανές) μέχρι την ενηλικίωση. Η θνησιμότητα υπολογίστηκε ως ποσοστό (%) των νεκρών αφίδων προς το σύνολο νεκρών και ζωντανών. Έπειτα διατηρήθηκαν 12 ζωντανά ενήλικα σε κάθε κλώνο και καταγράφηκε η χρονική στιγμή της γέννησης του πρώτου απογόνου από την ενηλικίωση τους. Συνεπώς, υπολογίστηκε η χρονική διάρκεια από τη γέννηση ως την παραγωγή του πρώτου απογόνου (T_d). Έπειτα γινόταν καταγραφή των απογόνων κάθε δύο ημέρες, μέχρι το θάνατο της μητέρας. Έτσι υπολογίστηκε και η διάρκεια ζωής των τελείων. Από το χρόνο T_d και τον αριθμό των απογόνων (M_d) στο χρονικό διάστημα ίσο με το T_d από την έναρξη της αναπαραγωγής, υπολογίστηκε ο ενδογενής ρυθμός αύξησης του πληθυσμού (r_m), σύμφωνα με τον τύπο $r_m = 0,74 \times \ln M_d / T_d$ των Wyatt & White (1977).

Η επεξεργασία των αποτελεσμάτων έγινε με τη χρήση της Nested- Anova του προγράμματος Statistica.

3. Αποτελέσματα.

Τα αποτελέσματα των κλώνων, που εξετάστηκαν σε φυτά καπνού, παρατίθενται στους πίνακες 1-3. Ο συνολικός αριθμός απογόνων κυμάνθηκε από 32,2 έως 78 άτομα / θηλυκό (Πίνακας 1). Οι κόκκινοι κλώνοι γέννησαν περισσότερους απογόνους από τους πράσινους. Ενώ, στους κόκκινους κλώνους, οι απόγονοι κυμάνθηκαν από 42,8 έως 78 άτομα / θηλυκό, στους πράσινους κυμάνθηκαν από 32,2 έως 67,6 άτομα / θηλυκό.

Η χρονική διάρκεια έως την γέννηση του πρώτου απογόνου παρουσίασε διαφορές μεταξύ των κλώνων. Η μικρότερη τιμή T_d , 8,3 ημέρες, παρατηρήθηκε σε έναν κόκκινο και έναν πράσινο που συλλέχθηκαν από τη Μητρόπολη Καρδίτσας και από την Κατερίνη αντίστοιχα από καψέλλα (Πίνακας 3). Η μεγαλύτερη τιμή T_d , 9,2 ημέρες, παρατηρήθηκε σε έναν πράσινο κλώνο που συλλέχθηκε από την Μελίκη σε καπνό.

Από τον Πίνακα 1, παρατηρείται ότι το μικρότερο ενδογενή ρυθμό αύξησης, 0,2653, τον παρουσίασε πράσινος κλώνος από την περιοχή της Μελίκης, που συλλέχθηκε από καπνό (Πίνακας 3). Ο ίδιος κλώνος είχε και τους λιγότερους απογόνους. Ο υψηλότερος ενδογενής ρυθμός αύξησης, 0,3178, παρατηρήθηκε σε κόκκινο κλώνο, που συλλέχθηκε από την Μητρόπολη από καπνό. Ο κλώνος αυτός σημείωσε και την μικρότερη τιμή T_d .

Πίνακας 1: Δημογραφικά χαρακτηριστικά κλώνων *M. persicae* που αναπτύχθηκαν σε φυτά καπνού στους 19±0,5°C, L16:D8.

Κλώνοι	Td		r _m			Σ			
	μ.ο.	Όρια εμπιστοσύνης	μ.ο.	Όρια εμπιστοσύνης	μ.ο.	Όρια εμπιστοσύνης			
K 1	8,6	8,2	9,0	0,2997	0,2804	0,3190	54,7	42,8	66,5
K 2	8,3	8,0	8,5	0,3178	0,3002	0,3353	61,3	50,8	71,9
K 3	8,4	8,1	8,7	0,3133	0,3059	0,3206	65,8	53,8	77,8
K 4	8,6	8,3	8,9	0,2917	0,2687	0,3147	63,7	49,3	78,0
K 5	8,8	8,4	9,1	0,2934	0,2822	0,3046	64,7	54,0	75,3
Π 6	8,6	8,4	8,8	0,2850	0,2781	0,2919	39,0	34,6	43,4
Π 7	8,7	8,4	9,0	0,3030	0,2846	0,3214	53,4	39,2	67,6
Π 8	8,3	7,9	8,6	0,2972	0,2793	0,3152	51,0	41,3	60,7
Π 19	9,0	8,7	9,3	0,2978	0,2835	0,3122	48,7	41,9	55,4
Π 10	9,2	8,7	9,6	0,2789	0,2562	0,3015	47,8	38,4	57,1
Π 11	8,8	8,6	9,1	0,2653	0,2570	0,2736	38,6	32,2	44,9

T_d: ημέρες ως την παραγωγή του πρώτου απογόνου, r_m: ο ενδογενής ρυθμός αύξησης,

Σ: ο συνολικός αριθμός απογόνων ,

K: οι κόκκινοι κλώνοι, Π: πράσινοι κλώνοι.

Σε κάθε κλώνο έγιναν 12 επαναλήψεις.

Στον Πίνακα 2 παρατίθενται τα δημογραφικά χαρακτηριστικά κλώνων *M. persicae*, που αναπτύχθηκαν σε φυτά λάχανου. Το σύνολο των απογόνων κυμάνθηκε από 17,1 έως 64 άτομα/ θηλυκό. Και οι δύο αυτές ακραίες τιμές καταγράφηκαν σε πράσινους κλώνους που είχαν συλλεχθεί από την Κατερίνη, από καψέλλα. Στους πράσινους κλώνους, το εύρος των μέσων όρων των απογόνων ήταν από 21,7 έως 49,7 άτομα/ θηλυκό. Στους κόκκινους κλώνους οι απόγονοι κυμάνθηκαν από 30,3 έως 44,7 άτομα/ θηλυκό.

Η μικρότερη διάρκεια ανάπτυξης, 8 ημέρες, παρατηρήθηκε σε πράσινο κλώνο από την Κατερίνη, από καψέλλα. Το μεγαλύτερο T_d , 9,8 ημέρες, σημειώθηκε σε πράσινο κλώνο που συλλέχθηκε από Κατερίνη και από το ζιζάνιο καψέλλα. Στους κόκκινους κλώνους T_d το κυμάνθηκε από 8,7 έως 9 ημέρες.

Ο ενδογενής ρυθμός αύξησης για τους κλώνους στο λάχανο κυμάνθηκε από 0,1949 έως 0,3492. Η ελάχιστη τιμή 0,1949, υπολογίστηκε για πράσινο κλώνο και η μέγιστη επίσης για πράσινο κλώνο. Οι δύο αυτοί κλώνοι είναι οι ίδιοι που παρουσίασαν τις ακραίες τιμές T_d και Σ στο λάχανο. Στους πράσινους κλώνους οι μέσοι όροι r_m κυμάνθηκαν από 0,2153 έως 0,3104. Στους κόκκινους κλώνους το r_m κυμάνθηκε από 0,2501 έως 0,2788.

Βρέθηκε σημαντική επίδραση του χρώματος στα δημογραφικά χαρακτηριστικά (χρονική διάρκεια ως τον πρώτο απόγονο, T_d , ενδογενής ρυθμός αύξησης, r_m , και συνολικός αριθμός απογόνων Σ) των αφίδων που εκτράφηκαν σε καπνό. Επίσης βρέθηκε σημαντική επίδραση του χρώματος στο σύνολο των απογόνων των αφίδων που εκτράφηκαν σε λάχανο (Πίνακας 3).

Πίνακας 2: Δημογραφικά χαρακτηριστικά κλώνων *M. persicae* που αναπτύχθηκαν σε φυτά λάχανου, στους 19±0,5°C, L16:D8.

Κλώνοι	Td			r _m			Σ	
	μ.ο.	Όρια εμπιστοσύνης		μ.ο.	Όρια εμπιστοσύνης		μ.ο.	Όρια εμπιστοσύνης
K 1	9,1	8,2	10,0	0,2773	0,2368	0,3179	41,6	31,8 51,4
K 2	9,7	9,0	10,3	0,2501	0,2307	0,2694	38,1	28,6 47,6
K 3	8,7	7,8	9,5	0,2640	0,2356	0,2924	30,3	21,4 39,2
K 4	8,9	8,3	9,5	0,2737	0,2475	0,3000	40,2	34,0 46,3
K 5	8, 8	8,1	9,6	0,2788	0,2355	0,3221	44,7	32,0 57,5
Π 6	9,8	9,1	10,5	0,2153	0,1949	0,2356	21,7	17,1 26,3
Π 7	8,9	8,3	9,5	0,2498	0,2227	0,2768	31,3	26,5 36,2
Π 8	8,0	7,2	8,8	0,3104	0,2717	0,3492	49,7	35,2 64,1
Π 9	9,6	9,2	10,0	0,2361	0,2158	0,2564	32,4	24,2 40,7
Π 10	8,7	7,9	9,4	0,2568	0,2243	0,2893	29,6	22,5 36,6
Π 11	8,9	8,2	9,7	0,2525	0,2263	0,2787	27,4	22,2 32,6

T_d: ημέρες ως την παραγωγή του πρώτου απογόνου, r_m: ο ενδογενής ρυθμός αύξησης,

Σ: ο συνολικός αριθμός απογόνων ,

K: οι κόκκινοι κλώνοι, Π: πράσινοι κλώνοι.

Έγιναν 12 επαναλήψεις σε κάθε κλώνο.

Πίνακας 3: Ανάλυση παραλλακτικότητας με τη μέθοδο GLM-Nested Anova.

Πηγή παραλλακτικότητας	B. E.	Td		r _m		Σ	
		F	p	F	p	F	p
ΚΑΠΝΟΣ							
Intercept	1	34128,5	0.05	17625,5	0,05	1416,3	0,05
Κλώνος (χρώμα)	9	3,1	0,05	3,2	0,05	1,3	0,05
Χρώμα	1	6,4	0,05	11,8	0,05	29,5	0,05
Σφάλμα	121						
ΛΑΧΑΝΟ							
Intercept	1	8481,7	0.05	3895,8	0.05	846,7	0,05
Κλώνος (χρώμα)	9	2,9	0,05	3,2	0,05	3,8	0,05
Χρώμα	1	0,1	0,79	3,3	0,07	8,1	0,05
Σφάλμα	121						

Πίνακας 4: Δημογραφικά στοιχεία της κόκκινης και πράσινης μορφής του *Myzus persicae* (συνολικά δεδομένα) σε καπνό και λάχανο (σε παρένθεση τυπικό σφάλμα).

Μορφή	Td	r _m	Σ
Καπνός			
Κόκκινη	8,5a ¹ (±0,1)	0,3032a (±0.0035)	62,0a (±2,4)
Πράσινη	8,8b (±0,1)	0,2879b (±0,0032)	46,4a (±1,7)
Λάχανο			
Κόκκινη	9,0a (±0,1)	0,2688a (±0,0066)	40,0a (±2,0)
Πράσινη	8,9a (±0,1)	0,2535b (±0,0061)	32,0b (±1,8)
¹ Μέσοι όροι σε κάθε στήλη που ακολουθούνται από διαφορετικό γράμμα διαφέρουν σημαντικά για P<0,05 Η σύγκριση έγινε για κάθε φυτό ξεχωριστά			

Σύμφωνα με τον Πίνακα 4, στον καπνό, οι κόκκινες αφίδες έχουν μέση παραγωγή απογόνων 62 ατόμων /θηλυκό, ενώ οι πράσινες 46,4 άτομα/ θηλυκό. Παρατηρείται, ότι οι τιμές δεν διαφέρουν στατιστικώς σημαντικά για πιθανότητα σφάλματος 5%. Οι κόκκινοι κλώνοι έχουν σημαντικά μικρότερη μέση τιμή T_d , 8,5, απ' ότι οι πράσινοι, 8,8. Οι κόκκινοι κλώνοι έχουν σημαντικά υψηλότερη μέση τιμή r_m , 0,3032, απ' ότι οι πράσινοι, 0,2879.

Στο λάχανο, οι μέσοι όροι των απογόνων των κόκκινων κλώνων είναι 40, ενώ, των πράσινων 32 άτομα/ θηλυκό. Οι δύο αυτές τιμές, από τη στατιστική ανάλυση που έγινε, προέκυψε ότι διαφέρουν στατιστικώς σημαντικά. Η μέση τιμή T_d ήταν περίπου ίση τόσο στους πράσινους, 8,9 ημέρες, όσο και στους κόκκινους, 9. Οι κόκκινοι κλώνοι είχαν r_m 0,2688, ενώ, οι πράσινοι 0,2535. Από τη στατιστική ανάλυση, προέκυψε ότι οι δύο αυτές τιμές διαφέρουν στατιστικώς σημαντικά

Συγκριτικά από τον Πίνακα 4, φαίνεται ότι οι κλώνοι στον καπνό είχαν καλύτερα δημογραφικά χαρακτηριστικά απ' ότι στο λάχανο. Ενώ οι κόκκινοι κλώνοι γέννησαν 62 άτομα/ θηλυκό στον καπνό, στο λάχανο γέννησαν μόνο 40 άτομα/ θηλυκά. Επίσης, οι πράσινοι κλώνοι στον καπνό γέννησαν 46,4 άτομα/ θηλυκό, ενώ, στο λάχανο μόλις 32 άτομα/ θηλυκό. Οι πράσινοι κλώνοι, τόσο στο λάχανο όσο και στον καπνό, είχαν σχεδόν την ίδια διάρκεια ανάπτυξης. Οι κόκκινοι κλώνοι είχαν μικρότερη διάρκεια ανάπτυξης στον καπνό, 8,5 ημέρες, απ' ότι στο λάχανο 9,0 ημέρες. Επίσης ο ενδογενής ρυθμός αύξησης στο λάχανο ήταν μικρότερος από ότι στον καπνό.

Στον Πίνακα 5 φαίνεται το ποσοστό της θνησιμότητας των κλώνων που δεν πρόλαβαν να ολοκληρώσουν την ενηλικίωση τους. Στον καπνό ο αριθμός των νεκρών αφίδων κυμάνθηκε από 6,67% έως 86,67%. Το μικρότερο ποσοστό θνησιμότητας σημειώθηκε σε έναν κόκκινο κλώνο, που συλλέχθηκε από τη Μητρόπολη Καρδίτσας σε καψέλλα. Η μεγαλύτερη θνησιμότητα καταγράφηκε σε πράσινο κλώνο από την Κατερίνη, που συλλέχθηκε από καψέλλα.

Στο λάχανο τα ποσοστά θνησιμότητας κυμάνθηκαν από 26,67% έως 70%. Και οι δύο αυτές τιμές σημειώθηκαν σε πράσινους κλώνους. Η μικρότερη θνησιμότητα σημειώθηκε σε κλώνο, που συλλέχθηκε από τη Μελίκη και σε καπνό, ενώ η μεγαλύτερη σε κλώνο που συλλέχθηκε από την Κατερίνη και σε καψέλλα. Οι

περισσότεροι κλώνοι σημείωσαν μεγαλύτερη θνησιμότητα στο λάχανο απ’ ότι στον καπνό.

Πίνακας 5: Ο αριθμός των νεκρών νυμφών σε κάθε κλώνο και η θνησιμότητα ως ποσοστό επί τις % των νεκρών αφίδων προς το άθροισμα νεκρών+ζωντανών, για κάθε κλώνο του *M. persicae* σε καπνό και λάχανο.

Κλώνοι	Καπνός		Λάχανο	
	Εξετασθέντα άτομα	% θνησιμότητα	Εξετασθέντα άτομα	% θνησιμότητα
K1	40	16,67	40	46,67
K2	40	23,32	40	66,67
K3	40	6,67	40	56,67
K4	40	33,37	40	53,32
K5	40	16,67	40	30
Π6	40	86,67	40	70
Π7	40	26,67	40	53,32
Π8	40	60	40	36,67
Π9	40	46,67	40	63,32
Π10	40	43,33	40	56,67
Π11	40	33,33	40	26,67

Συνολικά οι κόκκινοι αφίδες στον καπνό έχουν σημαντικά μικρότερη θνησιμότητα απ’ ότι οι πράσινες. Αντίθετα στο λάχανο η θνησιμότητα δεν διαφέρει σημαντικά μεταξύ των δύο μορφών (Πίνακας 6).

Πίνακας 6: Αριθμός νεκρών ατόμων και ποσοστό θνησιμότητας της κόκκινης και πράσινης μορφής του *Myzus persicae*.

Ξενιστές	Κόκκινοι κλώνοι		Πράσινοι κλώνοι	
	Εξετασθέντα άτομα	Θνησιμότητα %	Εξετασθέντα άτομα	Θνησιμότητα %
Καπνός	200	19,32	240	49,43
Λάχανο	200	50,6	240	51,1

Εφαρμόστηκε το χ^2 κριτήριο για τους δύο ξενιστές. Για τον καπνό ήταν 32,9 και για το λάχανο 0,01.

4. Συζήτηση-Συμπεράσματα.

Από τα αποτελέσματα της μελέτης των κλώνων του *M. persicae*, βρέθηκαν ποσοτικές διαφορές στα δημογραφικά χαρακτηριστικά που μελετήθηκαν τόσο στον καπνό, όσο και στο λάχανο.

Από τον πίνακα της Nested Anova φαίνεται ότι οι κλώνοι παρουσιάζουν στατιστικώς σημαντικές διαφορές. Παρατηρήθηκε ενδοειδική παραλλακτικότητα για το σύνολο των απογόνων, στο T_d και στο r_m και στα δύο φυτά ξενιστές. Διαφορές επισημάνθηκαν και στα ποσοστά θνησιμότητας. Οι αφίδες είναι έντομα με έντονο πολυμορφικό βιολογικό κύκλο και με μεγάλη ικανότητα προσαρμογής. Ενδοειδική παραλλακτικότητα έχει βρεθεί και μεταξύ κλώνων άλλων ειδών, όπως στο *Schizaphis graminum* (Rondani) (Wilhoit & Mittler 1991), στο *Rhopalosiphum padi* (Simon et al. 1991), *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) (Lupoli 1990). Στο *R. padi* (Rispe 1996) φάνηκε ότι δεν επηρεάζεται ο πολυφαινισμός από τους διάφορους τύπους βιολογικού κύκλου. Επειδή ακριβώς έχει βρεθεί σε πολλά είδη ενδοειδική παραλλακτικότητα, στις μελέτες για τους πληθυσμούς των αφίδων, θα πρέπει να χρησιμοποιούνται περισσότεροι του ενός κλώνου για το κάθε είδος, έτσι ώστε τα στοιχεία που θα προκύπτουν να είναι αντιπροσωπευτικά και όχι απλοί μέσοι όροι πληθυσμών.

Ο πίνακας της Nested Anova δείχνει ότι ο παράγοντας χρώμα έχει σημαντική επίδραση στα δημογραφικά χαρακτηριστικά. Η κόκκινη μορφή του *M. persicae* είναι ικανή να αναπτύσσεται καλύτερα από την πράσινη και στους δύο ξενιστές. Η κόκκινη μορφή τόσο στον καπνό, όσο και στο λάχανο γέννησε περισσότερους απογόνους ανά θηλυκό άτομο από την πράσινη μορφή. Ο ενδογενής ρυθμός αύξησης της κόκκινης μορφής ήταν μεγαλύτερος από της πράσινης και στους δύο ξενιστές που μελετήθηκαν. Ο Araya (1996) βρήκε ότι στο *S. avenae*, σε πείραμα σε φυτά βρώμης, η ροζ άπτερη μορφή είχε μεγαλύτερο συνολικό αριθμό απογόνων και μεγαλύτερο ενδογενή ρυθμό αύξησης από την πράσινη μορφή. Είναι γνωστό ότι η κόκκινη μορφή παρουσιάζει μια A1,3 χρωμοσωμική μετατόπιση που συνδέεται με τον E4 μηχανισμό ανθεκτικότητας στα εντομοκτόνα, ενώ σπάνια εμφανίζεται στην πράσινη (Blackman 1987, Blackman et al 1999). Επίσης, έχει αναφερθεί ότι η κόκκινη μορφή, που αποικίζει τον καπνό στη Βόρεια Αμερική, είναι πιο ανθεκτική στα οργανοφωσφορικά εντομοκτόνα από ότι η πράσινη (Harlow et al 1991). Από τα

παραπάνω βγαίνει το συμπέρασμα ότι οι κόκκινοι πληθυσμοί έχουν συγκριτικό πλεονέκτημα σε συγκεκριμένα περιβάλλοντα. Το ερώτημα που προκύπτει είναι γιατί δεν κυριαρχεί η κόκκινη μορφή. Η απάντηση στο ερώτημα αυτό, είναι ότι η γεωγραφική κατανομή των δύο μορφών στην Ελλάδα επηρεάζεται από την κατηγορία του βιολογικού κύκλου και την αφθονία του πρωτεύοντος ξενιστή, της ροδακινιάς (Μαργαριτόπουλος et al. 2002, Blackman et al. 2001). Στη ροδακινιά οι κλώνοι ήταν κυρίως πράσινου χρώματος (90,5%) σε όλες τις περιοχές δειγματοληψίας, ενώ περισσότεροι κόκκινοι κλώνοι συλλέχθηκαν από καπνό (51,6%) από ότι σε άλλους δευτερεύοντες ξενιστές (14,1%) (Μαργαριτόπουλος et al. 2002, Blackman et al. 2001). Ο ανολοκυκλικός τρόπος αναπαραγωγής που παρουσιάζουν οι περισσότεροι κόκκινοι γενότυποι είναι ένα συγκριτικό μειονέκτημα στις περιοχές που αφθονεί ο πρωτεύον ξενιστής, καθώς οι ολοκυκλικοί κλώνοι με το στάδιο του διαπαύοντος ωού, έχουν περισσότερες πιθανότητες επιβίωσης κατά τη χειμερινή περίοδο. Επίσης, η πράσινη μορφή επικρατεί στη ροδακινιά την άνοιξη αναπτύσσοντας γρήγορα μεγάλους πληθυσμούς, παράγοντας έτσι ένα τεράστιο αριθμό μεταναστευτικών πτερωτών παρθενογενετικών θηλυκών, συγκριτικά με τα πτερωτά που παράγονται από πληθυσμούς της κόκκινης μορφής που διαχείμασαν ως παρθενογεννητικές μορφές σε χειμωνιάτικους ξενιστές.

Από τα αποτελέσματα φάνηκε ότι το λάχανο δεν είναι τόσο κατάλληλος ξενιστής για τα δημογραφικά χαρακτηριστικά των κλώνων που μελετήθηκαν. Τα δημογραφικά στοιχεία που μελετήθηκαν έδειξαν ότι το *M. persicae* είχε καλύτερη ανάπτυξη στον καπνό. Οι απόγονοι ανά θηλυκό άτομο ήταν κατά πολύ αυξημένοι και ο ενδογενής ρυθμός αύξησης ήταν ψηλότερος στον καπνό απ' ότι στο λάχανο. Η θνησιμότητα ήταν μεγαλύτερη στο λάχανο και το T_d επίσης. Οι κλώνοι που μελετήθηκαν, επειδή προέρχονταν από περιοχές όπου κυριαρχεί ο καπνός, ήταν αφίδες που ανήκαν σε φυλή προσαρμοσμένη στον καπνό. Επομένως ήταν λογικό να προσαρμόζονται καλύτερα στον καπνό απ' ότι στο λάχανο.

Συνοπτικά, τα συμπεράσματα που βγήκαν από τα αποτελέσματα ήταν τα παρακάτω: α) παρουσιάστηκε σημαντική ενδοειδική παραλλακτικότητα στα εξετασθέντα δημογραφικά χαρακτηριστικά, β) η κόκκινη μορφή του *M. persicae* φαίνεται ικανή να αναπτύσσει μεγαλύτερους πληθυσμούς από την πράσινη, γ) το προηγούμενο μαζί με τους διαφορετικούς μηχανισμούς ανθεκτικότητας σε

εντομοκτόνα (Blackman 1987) και με τα υψηλότερα επίπεδα ανθεκτικότητας που έχουν αναφερθεί σε άλλες χώρες (Harlow et al 1991), προσδίδουν συγκριτικό πλεονέκτημα ανταγωνισμού στην κόκκινη μορφή, τουλάχιστον σε συγκεκριμένα περιβάλλοντα.

Η υπεροχή της κόκκινης αφίδας έναντι της πράσινης, σε συγκεκριμένες συνθήκες βοηθάει στην καλύτερη διαχείριση των πληθυσμών. Είναι απαραίτητη όμως, η περαιτέρω διερεύνηση του παράγοντα χρώμα και σε άλλα δημογραφικά χαρακτηριστικά. Επίσης είναι χρήσιμη η μελέτη της συσχέτισης χρώματος και κατηγορίας βιολογικού κύκλου σε πλήθος κλώνων, καθότι η γνώση αυτών θα μπορούσε να βοηθήσει περισσότερο στον έλεγχο των πληθυσμών των αφίδων.-

Βιβλιογραφία.

- ♦ **Araya, J. E., S. E. Cambron and R. H. Ratcliffe. 1996.** Development and Reproduction of Two Color Forms of English Grain Aphid (Homoptera: Aphididae). Department of Entomology, Purdue University.
- ♦ **Blackman, R.L. 1971.** Variation in the photoperiodic response within natural populations of *Myzus persicae* (Sulz). Bull. Entomol. Res., 60: 533-546.
- ♦ **Blackman, R.L. 1972.** The inheritance of life-cycle differences in *Myzus persicae* (Sulz). (Hem, Aphididae). Bull. Entomol. Res. 62: 281-294.
- ♦ **Blackman, R.L. 1974.** Life cycle variation in *Myzus persicae* (Sulz) (Hom., Aphididae) in different parts of the world, in relation to genotype and environment. Bull. Entomol. Res., 63: 595-607.
- ♦ **Blackman, R.L. 1987.** In Reproduction, cytogenetics and development. Aphids, Their Biology, Natural Enemies and Control, *Minks, A. K. and Harrewijn. P. (eds)* vol. 2A, pp. 163-195. Elsevier, Amsterdam.
- ♦ **Blackman, R.L. 1995.** In Sex determination in insects. Insect Reproduction, *S. R. Leather and J. Hardie (eds)*, pp.57-94. Boca Raton: CRC Press.
- ♦ **Blackman, R.L. and Eastop, V.F. 1984.** Aphids on the World's Crops. Wiley, Chichester, 466pp.
- ♦ **Blackman, R.L. and Takada, H. 1977.** The inheritance of natural chromosomal polymorphisms in the aphid *Myzus persicae* (Sulzer). Genetica, 47: 9-15.
- ♦ **Blackman, R. L., Spense, J. M., Field, L. M. and Devonshire, A. L. 1995.** Chromosomal esterase genes conferring resistance to insecticides in the aphid *Myzus persicae*. Heredity, 74: 297-302.
- ♦ **Blackman, R. L., Spense, J. M., Field, L. M. and Devonshire, A. L. 1995.** Variation in the chromosomal distribution of amplified esterase (*FE4*) genes in Greek field populations of *Myzus persicae* (Sulzer). Heredity, 82: 180-186.
- ♦ **Blackman, R. L., Spense, J. M., Field, L. M., Javed, N., Devine, G. and Devonshire, A. L. 1996.** Inheritance of the amplified esterase genes responsible for insecticide resistance in *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). Heredity, 77: 154-167.

- ◆ **Bonnet, C. 1745.** Traite d' Insectologie au observations sur les Pucerons. Paris: Chez Durand
- ◆ **Brunt, A.A. Crabtree, K. Dallwitz, M.J. Gidds A.J. and Watson, L. 1996.** Viruses of plants. Descriptions and Lists from the VIDE Database. Cab International.
- ◆ **Cuellar, O. 1977.** Animal parthenogenesis. *Science*, 197: 837-843.
- ◆ **Devonshire, A. L. and Field, L. M. 1991.** Gene amplification and insecticide resistance. *Ann. Rev. Ent.*, 36: 1-23.
- ◆ **Devonshire, A. L. 1999.** Tobacco project, Progress report of tobacco in Greece, for 1998-1999.
- ◆ **Dixon, A.F.G. 1972.** Fecundity of brachypterous and macropterous alatae in *Drepanosiphum dixonii* (Callaphididae, Aphididae). *Entom. Exp. Appl.*, 15:335-340.
- ◆ **Dixon, A.F.G. 1987.** Parthenogenetic reproduction and the intrinsic rate of increase of aphids. In *Aphids, their biology, Natural Enemies and Control*, P. Hardwiring and A. Minks (eds), pp.269-287. Amsterdam: Elsevier.
- ◆ **Dixon, A.F.G. 1998.** Aphid Ecology. Second Edition. Blackie, Glasgow.
- ◆ **Dixon, A.F.G. and Dharma, T. R., 1980.** Number of ovarioles and fecundity in the black bean aphid, *Aphis fabae*. *Entom. Exper. Appl.*, 28: 1-14.
- ◆ **Dixon, A.F.G. and Kindlmann, P. 1998.** Cost of flight apparatus and optimum body size of aphid migrants. *Ecology*.
- ◆ **Dixon, A.F.G. and Wratten, S. D., 1971.** Laboratory studies in aggregation, size and fecundity, in the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop. *Bull. Entom. Res.*, 61: 97-111.
- ◆ **Field. L. M., Devonshire, A. L. and Forde, B. G. 1988.** Molecular evidence that insecticide resistance in peach-potato aphids (*Myzus persicae* Sulz.) results from amplification of an esterase gene. *Broche. J.*, 251: 309-312.
- ◆ **Froehlich, G., 1962.** Das Verhalten der Grünen Erbenlaus *Acyrtosiphon pisum* (Harris) gegenüber verschieden Wirtspflanzen und Temperatur veranierungen. *Z. Angew. Entom.*, 51: 55-68.
- ◆ **Harlow, C. D., P. S. Southern, and E. R. Lambert. 1991.** Geographic distribution of two colour forms, carboxylesterase activity, and chromosome

configuration of the tobacco aphid (Homoptera: Aphididae) in North Carolina. Ann. Entomol. Soc. Am. 84: 1175-1179.

- ◆ **Heie, O. E. 1982.** The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark. II Vol. 11. Fauna Entomologica Scandinavica.
- ◆ **Hille Ris Lambers, D., 1960.** Some notes on morph determination in aphids. Entomol. Berich., 20:110-113.
- ◆ **Inaizumi, M., 1980.** Studies on the Life-cycle and polymorphism of *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae). Special Bulletin of the College of Agriculture, Utsunomiya University, 37: 1-132 (in Japanese with English summary).
- ◆ **Jervis, M. A. & Copland, M. J. W., 1996.** The lifecycle in *Insect Natural Enemies: Practical approaches to their study and evolution*. London, Chapman & Hall, pp. 63-160
- ◆ **Johnson, B. and Birks, P.R. 1960.** Studies on the wing polymorphism in aphids. 1. The developmental process involved in the production of different forms. Entomol. Exp. Appl., 3: 327-339..
- ◆ **Kennedy, J. E., S. T. Day, M.F. and Eastop, V.F. 1962.** A Conspectus of Aphids as Vectors of Plant Viruses. Commonwealth Institute of Entomology, London, 114pp.
- ◆ **Lampel, G. 1968.** Die Biologie des Blattlaus-Generationswechsels, mit Besonderer Berücksichtigung Terminologischer Aspekte. Gustav Fisher Verlag, Jena. 264pp., 33pls.
- ◆ **Lees, A.D. 1966.** The control of polymorphism in aphids. Adv. Insect Physiol., 3: 207-277.
- ◆ **Lupoli, R., M. E. Irwin, and C. R. Vossbrinck. 1990.** A ribosomal probe to distinguish populations of *Rhopalosiphum maidis* (Homoptera: Aphididae). Ann. Appl. Biol. 117:3-8.
- ◆ **Margaritopoulos, J. T., J. A. Tsitsipis, E. Zintzaras and R. L. Blackman. 2000.** Host-correlated morphological variation of *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) populations in Greece. Bull. Entomol. Res. 90, 233-244.
- ◆ **Margaritopoulos, J. T., J. A. Tsitsipis, 2002.** Life cycle variation of *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) in Greece. Bull. Entomol. Res. (in press).

- ◆ **Markkula, M. and Rautapaa, J., 1967.** The effect of light and temperature on the colour of the English, grain aphid, *Macrosiphum avenae* (F) (Homoptera: Aphididae). *Ann. Entomol. Fennici*, 33:1-13.
- ◆ **Miyazaki, M. 1987.** Forms and morphs of aphids. *In: World Crop Pests. Aphids. Their biology, natural enemies and control. W. Helle (Editor-in-Chief). Volume 2A. Elsevier. pp 27-47.*
- ◆ **Müller, F. P. 1961a.** Über das Auftreten von Gynadernin Zuchten der grünen Pfirsich-blattlaus *Myzus persicae* (Sulzer) *Z. Angew. Entomol.*, 48: 294-300.
- ◆ **Müller, F. P. 1961.** Der fakultative Wirtswechsel der Blattlaus (Homoptera: Aphididae). *In Proceedings of the 11th International Congress of Entomology*, 2 pp. 100-102. Vienna.
- ◆ **Müller, F. P. 1979.** Eine gelbe Mutante der Schwarzen Blattlaus *Aphis fabae cirsiacanthoides* Scopoli und Bastardierungsversuche. *Biol. Zentralblatt*, 98: 449-457.
- ◆ **Müller, H. J., 1962.** Über die Ursachen der unterschiedlichen Resistenz von *Vicia fabae* L. gegenüber der Bonhenblattlaus *Aphis (Doralis) fabae* Scop. viii. Das Verhalten geflügelter Bohnenlaus nach der Landung auf Wirten und Nichtwirten. *Entomol. Exp. Appl.*, 5: 189-210.
- ◆ **Νικολακάκης, Ν. Ν., 2002.** (Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας, Τμήμα Γ.Φ.Ζ) Μελέτη αύξησης, ανάπτυξης και συμπεριφορά της αφίδας *Myzus persicae* (Sulzer), σε διάφορους ξενιστές.
- ◆ **Noda, I., 1960.** The emergence of winged viviparous female in aphids. VI. Difference in the rate of development between the winged and the unwinged forms. *Japanese J. Ecol.*, 10: 97-102.
- ◆ **Owen, R. 1849.** On Parthenogenesis at the successive Production of Procreating Individuals from a Single Ovum. London: John van Voorst.
- ◆ **Remaudiere, G. and M. Remaudiere. 1997.** Catalogue of the world's aphids (Homoptera Aphidoidae). INRA, Paris, pp 127.
- ◆ **Richards, O. W. 1961.** An introduction to the study of polymorphism in insects. *In: Insect Polymorphism, J. S. Kennedy (Editor). Symposia of the Royal Entomological Society of London*, 1-10.

- ◆ **Rispe, C., J. C. Simon, J. S. Pierre, 1996.** Fitness comparison between clones differing in their ability to produce sexuals in the aphid *Rhopalosiphum padi*. Entom. Exp. Appl. 80: 469-474.
- ◆ **Shaposnikov, G. K. H. 1985.** The main features of the evolution of aphids. In: Proceedings of the international Aphidological Symposium at Jablonna, pp. 19-99. Warsaw: Polska Academia Nauk, Instytut Zoologii.
- ◆ **Shaposnikov, G. C. 1987.** Evolution of aphids in relation to evolution of plants. In: Aphids, their Biology, Natural Enemies and Control, A. K. Minks and P. Harrewijn (eds), Vol 2A, pp. 409-414. Amsterdam: Elsevier.
- ◆ **Simon, J. C., C. A. Dedryver, J. S. Pierce, S. Tanguy, and P. Wegorek. 1991.** The influence of clone and morph on the parameters of intrinsic rate of increase in the cereal aphids *Sitobion avenae* and *Rhopalosiphum padi*. Entomol. Exp. Appl. 58: 211-220.
- ◆ **Simon, J. C., R. L. Blackman and J. F. Le Gallic. 1991.** Local variability in the life cycle of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) in Western France. Bull. Entomol. Res. 81: 315-322.
- ◆ **Stroyan. H. L. G., 1949.** The occurrence and dimorphism in Britain of *Metopeurum fuscoviride* nom. n. (*Pharalis tanaceti* auctt. nec L.) (Homiptera: Aphididae). Proc. Royal Entomol. Soc. London (A), 24-(7/ 9): 79-82.
- ◆ **Takada, H., 1981.** Inheritance of body color in *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae). Appl. Entomol. Zool., 16: 242-246.
- ◆ **Taylor, L. R., 1975.** Longevity, fecundity and size, control of reproductive potential in a polymorphic migrant, *Aphis fabae* Scopoli. J. Animal Ecol., 44:135-159.
- ◆ **Thornback, N., 1983.** The factors determining the abundance of *Metopolophium dirhodum* (Walk.), the rose grain aphid. PhD Thesis, University of East Anglia, Norwich, 233 pp.
- ◆ **Tsitsipis, J. A. 1997.** Symposium in Spain.
- ◆ **Ueda, N. and Takada, H. 1977.** Differential relative abundance of green-yellow and red forms of *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) according to host plant and season. Appl. Entomol. Zool., 12, 124-133.

- ♦ **Van Emden, H.F., Eastop, V.F., Hughes, R.D. and Way, M.J. 1969.** The ecology of *Myzus persicae*. Ann. Rev. Entomol., 14: 197-270.
- ♦ **Wilhoit, T. R., and T. E. Mittler, 1991.** Biotypes and Clonal Variation in greenbug (Homoptera: Aphididae) populations from a locality in California.
- ♦ **Wratten, S. D., 1977.** Reproductive strategy of winged and wingless morphs of the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum*. Ann. Appl. Biol., 85: 319-331.
- ♦ **Wyatt, I. J. and White, P. F., 1977.** Simple estimation of intrinsic increase rates for aphids and Tetranychid mites, J. Appl. Ecol., 14: 757-766.

