

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΣΧΟΛΗ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ ΦΥΤΙΚΗΣ ΚΑΙ ΖΩΙΚΗΣ
ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ

Μελέτη της βιολογίας πληθυσμών του συμπλόκου
είδους *Myzus persicae*



Ιωάννης Τ. Μαργαριτόπουλος

Διδακτορική Διατριβή

Νέα Ιωνία, Μαγνησίας, 2001

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΣΧΟΛΗ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ ΦΥΤΙΚΗΣ ΚΑΙ ΖΩΙΚΗΣ
ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ

Μελέτη της βιολογίας πληθυσμών του συμπλόκου
είδους *Myzus persicae*

Ιωάννης Τ. Μαργαριτόπουλος

Διδακτορική Διατριβή

Νέα Ιωνία, Μαγνησίας, 2001

Μελέτη της βιολογίας πληθυσμών του συμπλόκου είδους *Myzus persicae*

Ιωάννης Τ. Μαργαριτόπουλος
Διδακτορική Διατριβή

Η διατριβή εκπονήθηκε στο Εργαστήριο Εντομολογίας και Γεωργικής
Ζωολογίας του Τμήματος Γεωπονίας Φυτικής και Ζωικής Παραγωγής
του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας

Τριμελής Συμβουλευτική Επιτροπή

Ι. Α. Τσιτσιπής	Καθηγητής Εντομολογίας	Επιβλέπων
Δ. Λυκουρέσης	Καθηγητής Εντομολογίας	Μέλος
Α. Παππάς	Καθηγητής Φυτοπαθολογίας	Μέλος

Επταμελής Εξεταστική Επιτροπή

Ι. Α. Τσιτσιπής	Καθηγητής Εντομολογίας	Επιβλέπων
Β. Ι. Κατσόγιαννος	Καθηγητής Εντομολογίας	Μέλος
Δ. Λυκουρέσης	Καθηγητής Εντομολογίας	Μέλος
Α. Π. Οικονομόπουλος	Καθηγητής Εντομολογίας	Μέλος
Α. Παππάς	Καθηγητής Φυτοπαθολογίας	Μέλος
Δ. Προφήτου-Αθανασιάδου	Καθηγήτρια Εντομολογίας	Μέλος
Δ. Κ. Σταμόπουλος	Καθηγητής Εντομολογίας	Μέλος

Νέα Ιωνία Μαγνησίας, Ιανουάριος 2001

Περιεχόμενα

Πρόλογος	3
Ευχαριστίες	4-5
Περίληψη	6-8
A'. Γενικό μέρος	9
1. Εισαγωγή	10-14
2. Βιολογικός κύκλος των αφίδων	15-21
3. Πολυμορφισμός στις αφίδες	22
Θεμελιωτικό άτομο	22-23
Παρθενογενετικά θηλυκά	23-27
Ωστόσο	27-28
Αρσενικά	29
Διαχειμάζουσες μορφές	30-32
Διαθερίζουσες μορφές	32-33
Μορφές διαφορετικού χρώματος	33-35
Στρατιώτες	35-36
Ειδικές μεταναστευτικές μορφές	36
4. Παράγοντες που επιδρούν στην παραγωγή των διαφορετικών μορφών στις αφίδες	37
Παράγοντες που επηρεάζουν την παραγωγή πτερωτών μορφών	37
Θερμοκρασία	37-38
Φωτοπερίοδος	38
Συνθήκες συνωστισμού (crowding)	38-39
Θρέψη	39-41
Αλληλεπίδραση αφίδων και μυρμηγκιών	41
Μηχανισμός ελέγχου της παραγωγής πτερωτών μορφών	41-42
Παράγοντες που επηρεάζουν την παραγωγή σεξουαλικών μορφών	42
Φωτοπερίοδος	42-44
Θερμοκρασία	44-45
Θρέψη	45
Ενδογενείς παράγοντες	46-47
5. Η έννοια του είδους. Προβλήματα στην συστηματική των εντόμων.	48-51
6. <i>Myzus persicae</i> (Sulzer)	52-55
Σκοπός της εργασίας	56
B'. Ειδικό μέρος	57
I. Μελέτη γενετικής παραλλακτικότητας κλώνων του συμπλόκου <i>Myzus persicae</i> με τη μέθοδο της RAPD-PCR	58
Περίληψη	58
Εισαγωγή	58-60
Υλικά και μέθοδοι	60-65
Αποτελέσματα	65-69
Συζήτηση	69-72
II. Μελέτη φαινοτυπικής παραλλακτικότητας σε πληθυσμούς του <i>Myzus persicae</i> (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) στην Ελλάδα	73

Περίληψη	73
Εισαγωγή	73-75
Υλικά και μέθοδοι	75-80
Αποτελέσματα	81-92
Συζήτηση	92-97
III. Μελέτη βιολογικού κύκλου κλώνων του <i>Myzus persicae</i> (Sulzer) (Homoptera: Aphididae)	98
Περίληψη	98
Εισαγωγή	98-100
Υλικά και μέθοδοι	100-104
Αποτελέσματα	104-113
Συζήτηση	113-120
IV. Μελέτη της παραγωγής σεξουαλικών μορφών από κλώνους του <i>Myzus persicae</i> (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) και της έκφρασης του μηχανισμού μέτρησης χρονικού διαστήματος “Interval timer”	121
Περίληψη	121
Εισαγωγή	121-123
Υλικά και μέθοδοι	123-126
Αποτελέσματα	127-137
Συζήτηση	138-142
V. Παραγωγή αρσενικών και θηλυτόκων από άπτερα του <i>Myzus persicae</i> (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) σε σχέση με τη διάρκεια έκθεσης τους σε συνθήκες μικρής ημέρας	143
Περίληψη	143
Εισαγωγή	143-144
Υλικά και μέθοδοι	145-146
Αποτελέσματα	146-153
Συζήτηση	153-159
Γενική Συζήτηση	160-168
Abstract	169-172
Βιβλιογραφία	173-195

Πρόλογος

Στην παρούσα διατριβή μελετάται η βιολογία, η μορφολογία και η γενετική πληθυσμών, που απαντώνται στην Ελλάδα, του είδους της αφίδας *Myzus persicae*.

Η διατριβή αποτελείται από δύο μέρη. Στο γενικό μέρος κρίθηκε σκόπιμο να γίνει ανασκόπηση περιοχών της βιολογίας των αφίδων που αποτελούν αντικείμενο της παρούσης μελέτης. Επίσης δίνονται απόψεις σχετικές με την έννοια του είδους και τις προεκτάσεις του στη συστηματική των εντόμων καθώς και ορισμένα γενικά στοιχεία για το είδος *M. persicae* σύμφωνα με την υπάρχουσα βιβλιογραφία. Στο ειδικό μέρος περιγράφονται οι πειραματικές εργασίες που πραγματοποιήθηκαν στο Εργαστήριο Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας, αναλύονται τα αποτελέσματα που βρέθηκαν, συγκρίνονται και εξάγονται συμπεράσματα.

Ευχαριστίες

Στην πραγματοποίηση της παρούσας διδακτορικής διατριβής συνέβαλαν διάφοροι άνθρωποι τόσο από τον ακαδημαϊκό χώρο όσο και έξω από αυτόν, τους οποίους θέλω να ευχαριστήσω για την πολύτιμη βοήθεια και την αμέριστη συμπαράσταση τους.

Θα ήθελα να εκφράσω τις θερμές μου ευχαριστίες στον επιβλέποντα Καθηγητή μου, τον κ. Ιωάννη Αθ. Τσιτσιπή Καθηγητή Εντομολογίας του Τμήματος Γεωπονίας του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας για την πολύτιμη βοήθεια και την καθοδήγηση του και για το πραγματικό ενδιαφέρον του όλα αυτά τα χρόνια της συνεργασίας μας. Η βοήθεια του σε όλα τα στάδια της διατριβής είναι ανεκτίμητη, αλλά πάνω από όλα θέλω να τον ευχαριστήσω γιατί μου δίδαξε τον επιστημονικό τρόπο σκέψης, συνέβαλε στην επιστημονική μου κατάρτιση και μου μετέδωσε το ζήλο της επιστημονικής έρευνας.

Θα ήθελα να ευχαριστήσω τον Επ. Καθηγητή Βιολογίας του Γενικού Τμήματος του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας, Δρα Ζήση Μαμούρη, που με εκπαίδευσε στη μέθοδο της PCR και με βοήθησε στη εκτέλεση των σχετικών πειραματικών εργασιών. Ιδιαίτερες ευχαριστίες εκφράζονται στον Dr. Roger L. Blackman του Τμήματος Εντομολογίας του Μουσείου Φυσικής Ιστορίας του Λονδίνου για την βοήθειά του στη κατανόηση της μεθόδου της σωματομετρίας και στην πραγματοποίηση των αντίστοιχων πειραμάτων. Επίσης, θα ήθελα να τον ευχαριστήσω για το ενδιαφέρον του, τις συμβουλές του και τη διάθεση του για κάθε είδους συζήτηση σχετική με την διατριβή μου και τις αφίδες γενικότερα.

Στην πορεία του ανθρώπου σημαντικό ρόλο παίζει ο δάσκαλος στα πρώτα του βήματα. Για αυτό θα ήθελα να ευχαριστήσω τον Ομότιμο Καθηγητή Εντομολογίας του Τμήματος Γεωπονίας του Αριστοτέλειου Πανεπιστημίου Θεσσαλονίκης κ. Μ. Ε. Τζανακάκη, Καθηγητή μου ως προπτυχιακός φοιτητής, που μου έδειξε τα πρώτα βήματα στην επιστήμη της Εντομολογίας.

Επίσης σημαντική ήταν η βοήθεια του Δρα Βιομετρίας κ. Ηλία Ζιντζαρά στην στατιστική ανάλυση των αποτελεσμάτων, του προσωπικού του Εργαστηρίου Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας στην εκτέλεση των πειραματικών εργασιών και του προσωπικού του Καπνολογικού

Ινστιτούτου Δράμας, Καρδίτσας και Κατερίνης στη συλλογή δειγμάτων αφίδων και στη συγκέντρωση θερμοκρασιακών δεδομένων.

Ευχαριστίες εκφράζονται στη Γενική Γραμματεία Έρευνας και Τεχνολογίας της Ελλάδας και στην Επιτροπή της Ευρωπαϊκής Ένωσης για τη συμβολή τους στη χρηματοδότηση της έρευνας δια μέσου των ερευνητικών προγραμμάτων ΕΡΕΤ II 453 «Ολοκληρωμένη καταπολέμηση αφίδων και αφιδομεταδιδόμενων ιών με χρήση βιοτεχνολογικών μεθόδων και πληροφορικών συστημάτων τηλεματικής για την ανάπτυξη συστήματος φυτοπροστασίας καλλιεργειών και παραγωγής πολλαπλασιαστικού υλικού υψηλής ποιότητας» και 96/Τ/18 «Έντομα και ιοί του καπνού», αντίστοιχα.

Ιδιαίτερες ευχαριστίες εκφράζονται στην εξεταστική επιτροπή για τις υποδείξεις και διορθώσεις της διατριβής.

Τέλος, θα ήθελα να ευχαριστήσω τους γονείς μου, τους στενούς συγγενείς, τα αγαπημένα μου πρόσωπα και τους οικείους ανθρώπους για την συμπαράσταση, την ενθάρρυνση και την κατανόηση που έδειξαν όλο αυτό το διάστημα.

Περίληψη

Το *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) είναι ένα είδος αφίδας με μεγάλη οικονομική σημασία για πολλές καλλιέργειες λόγω των άμεσων και έμμεσων ζημιών που προκαλεί. Θεωρείται ο πιο σοβαρός φορέας ιών, καθώς μεταδίδει αποτελεσματικά περισσότερους από 100 ιούς φυτών.

Έγινε ανασκόπηση των κύριων θεμάτων της βιολογίας των αφίδων, όπως: η κυκλική παρθενογένεση, η εναλλαγή ξενιστού (ετερόοικα είδη), η μονοοικία, ο πολυμορφισμός και οι παραγόντες που επιδρούν στην παραγωγή των διαφορετικών μορφών. Επίσης, παρατέθηκαν απόψεις σχετικά με την έννοια του είδους και τα προβλήματα στη συστηματική των εντόμων.

Με τη μέθοδο RAPD-PCR (Τυχαία Πολλαπλασιαζόμενο Πολυμορφικό DNA-Αλυσιδωτή Αντίδραση Πολυμεράσης), με 64 δεκαμερείς εκκινητές (random primers), αναλύθηκαν 47 κλώνοι του συμπλόκου *M. persicae* με σκοπό την εύρεση γενετικών δεικτών, που να διακρίνουν τους κλώνους που τρέφονται σε καπνό από αυτούς που τρέφονται σε άλλους ξενιστές και τη διευκρίνιση της ταξινομικής θέσης του *Myzus nicotianae* Blackman. Οι κλώνοι συλλέχθηκαν από καπνό, ροδακινιά, πιπεριά και λάχανο από περιοχές της Βόρειας, Κεντρικής, Στερεάς Ελλάδας και από την Κρήτη. Με όλους τους εκκινητές οι κλώνοι του συμπλόκου *M. persicae* έδωσαν σχεδόν ταυτόσημο πρότυπο ζωνών με συνέπεια την ύπαρξη αμφιβολίας αν το *M. nicotianae* θα πρέπει να αναφέρεται ως ξεχωριστό είδος. Ωστόσο, βρέθηκε διαφορά σε μια ζώνη μεγέθους 550 ζευγών βάσεων, με τον εκκινητή OPA-18, με σημαντική συσχέτιση με το φυτό ξενιστή, που υποστηρίζει την άποψη ότι οι αφίδες του καπνού αποτελούν διαφορετική φυλή προσαρμοσμένη στο συγκεκριμένο ξενιστή.

Με τη μέθοδο της σωματομετρίας μελετήθηκε η παραλλακτικότητα εννέα μορφολογικών χαρακτηριστικών σε 157 κλώνους του *M. persicae*. Οι κλώνοι συλλέχθηκαν από ροδακινιά, καπνό, λάχανο, ζαχαρότευτλο και πιπεριά. Οι 156 κλώνοι προέρχονται από περιοχές της Βόρειας, Κεντρικής, Στερεάς Ελλάδας και από την Κρήτη. Ένας κλώνος συλλέχθηκε από καπνό από την Καζέρτα στην Ιταλία. Με τη χρήση της ανάλυσης κανονικών μεταβλητών (canonical variate analysis), της ανάλυσης ομαδοποίησης (cluster analysis) και μιας νέας μεθόδους «μη παραμετρικά δένδρα ταξινόμησης» διαπιστώθηκε μορφολογική παραλλακτικότητα, που συνδέεται με τον ξενιστή, όπου συλλέχθηκαν οι κλώνοι. Οι τιμές των δύο πρώτων κανονικών

μεταβλητών διαχώρισαν τους κλώνους του καπνού από αυτούς που αποικίζουν άλλους δευτερεύοντες ξενιστές. Επίσης, βρέθηκε ότι το είδος του φυτού ξενιστή, όπου τρέφονται οι αφίδες, και η μακράς διάρκειας παρθενογένεση επιδρούν στο φαινότυπό τους. Ανεξάρτητα από τους προηγούμενους παράγοντες η μορφή του καπνού διαχωρίστηκε σε όλες τις περιπτώσεις, δείχνοντας ότι οι μορφολογικές διαφορές πρέπει να οφείλονται στο διαφορετικό γενότυπο.

Εξετάστηκε ο βιολογικός κύκλος 2.532 κλώνων του *M. persicae*, που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές και περιοχές της Μακεδονίας, Κεντρικής και Στερεάς Ελλάδας, Ηπείρου και Κρήτης, ώστε να διαπιστωθεί η στρατηγική διαχείμασης του είδους. Βρέθηκε μεγάλη γεωγραφική παραλλακτικότητα στην κατηγορία βιολογικού κύκλου στους κλώνους που συλλέχθηκαν από δευτερεύοντες ξενιστές που σχετίζεται με την αφθονία του πρωτεύοντος ξενιστή, τη ροδακινιά. Στις περιοχές της Κεντρικής Μακεδονίας, όπου καλλιεργείται εκτεταμένα η ροδακινιά, το ποσοστό των ολοκυκλικών γενότυπων κυμάνθηκε κυρίως πάνω από το 50% και σε ορισμένες περιπτώσεις έφτασε το 100%. Αντίθετα, σε περιοχές όπου δεν καλλιεργείται εκτεταμένα η ροδακινιά τόσο βορειότερα (Ξάνθη, Κομοτηνή) όσο και αρκετά νοτιότερα (Κεντρική και Στερεά Ελλάδα, Κρήτη) κυμάνθηκε από 0% έως 31%. Οι ανδροκυκλικοί κλώνοι βρέθηκαν σε σχετικά υψηλό ποσοστό (57% των εξετασθέντων ανολοκυκλικών κλώνων), ενώ οι ενδιάμεσοι κλώνοι σε πολύ μικρό (2,9% του συνόλου των εξετασθέντων κλώνων ή 5,7% των ανολοκυκλικών κλώνων). Παρατηρήθηκε γεωγραφική παραλλακτικότητα στο χρώμα των αφίδων, που αποικίζουν τον καπνό, ανάλογη με αυτή του βιολογικού κύκλου. Περισσότεροι κόκκινοι κλώνοι συλλέχθηκαν σε περιοχές όπου επικρατούν μη ολοκυκλικοί γενότυποι. Στον πρωτεύοντα ξενιστή το πλείστο των κλώνων ήταν πράσινου χρώματος.

Επίσης, μελετήθηκε η παραγωγή διαφορετικών μορφών απογόνων σε συνθήκες μικρής ημέρας (SD) από 21 ολοκυκλικούς, 48 ανδροκυκλικούς και έναν ενδιάμεσο κλώνο του *M. persicae* που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές και περιοχές καθώς και η επίδραση στην παραγωγή τους από τον μηχανισμό μέτρησης χρονικού διαστήματος (interval timer). Οι διαφορές που παρατηρήθηκαν μεταξύ των ολοκυκλικών των κλώνων στην παραγωγή διαφορετικών μορφών απογόνων δεν μπορούν να συσχετιστούν με το διαφορετικό γεωγραφικό πλάτος που συλλέχθηκαν λόγω της ενδοτοπικής παραλλακτικότητας που παρουσιάστηκε. Χαρακτηριστικό των ανδροκυκλικών και του ενδιάμεσου κλώνου είναι η ενδοκλωνική παραλλακτικότητα

στην παραγωγή των σεξουαλικών μορφών που παράγουν. Επίσης, διαπιστώθηκε ότι η παραγωγή διαφορετικών μορφών σε SD μετά την εκκόλαψη του διαχειμάζοντος ωού ρυθμίζεται από τον μηχανισμό μέτρησης χρονικού διαστήματος. Υπάρχουν δύο μηχανισμοί: ο ένας ελέγχει την παραγωγή των θηλυτόκων και ο άλλος των αρσενικών. Τα θηλυτόκα εμφανίζονται τρεις γενιές μετά την εκκόλαψη του διαχειμάζοντος ωού σε ποσοστό που αυξάνει προοδευτικά από γενιά σε γενιά, ενώ τα αρσενικά εμφανίζονται στις επόμενες γενιές (5^η-6^η). Η επίδραση του μηχανισμού στην παραγωγή των θηλυτόκων και ιδιαίτερα των αρσενικών διαρκεί για ορισμένο αριθμό γενεών μετά τη μετανάστευση των κλώνων από τη ροδακινιά.

Σε άλλο πείραμα, μελετήθηκε η παραγωγή αρσενικών και θηλυτόκων από άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά ολοκυκλικού κλώνου του *M. persicae*, που μεταφέρθηκαν από συνθήκες μεγάλης ημέρας σε SD σε διάφορα στάδια ανάπτυξης τους προ και μετά τη γέννησή τους. Επίσης, η έκθεση άπτερων θηλυκών σε SD σε διάφορα στάδια ανάπτυξης προ της γέννησής τους εξετάστηκε σε εννέα επιπλέον κλώνους, που προέρχονται από διαφορετικές περιοχές. Τα άπτερα που μεταφέρονται σε συνθήκες μικρής ημέρας σε μικρότερο στάδιο ανάπτυξης παράγουν περισσότερους αρσενικούς απογόνους και η παραγωγή τους αρχίζει ενωρίτερα.. Αντίθετα τα άπτερα που μεταφέρθηκαν σε συνθήκες μικρής ημέρας μετά το τέταρτο νυμφικό στάδιο γέννησαν αποκλειστικά θηλυκούς απογόνους. Άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά γεννήθηκαν από αφίδες που μεταφέρθηκαν σε SD 0-1 προ ή μετά τη γέννησή τους. Στις αφίδες που εκτέθηκαν σε SD προ της γέννησής τους ή στο πρώτο νυμφικό στάδιο, όλα τα πτερωτά θηλυκά που γεννήθηκαν ήταν θηλυτόκα. Το ποσοστό των θηλυτόκων μεταξύ των πτερωτών θηλυκών απογόνων μειώνεται όσο αυξάνει το νυμφικό στάδιο έκθεσης των αφίδων σε SD. Ο αριθμός των συνολικών απογόνων και των εμβρύων ανά ωοσωλήνα μειώνεται με την αύξηση του χρόνου έκθεσης σε SD. Επίσης, η αύξηση στην παραγωγή των αρσενικών που ακολουθεί την μεταφορά των αφίδων σε SD σε μικρότερο στάδιο ανάπτυξης παρατηρήθηκε σε οκτώ από τους εννέα επιπλέον κλώνους που εξετάστηκαν.

Τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης συζητούνται σε σχέση με τη βιοοικολογία του είδους και την ποικιλότητα που παρουσιάζει στην Ελλάδα.

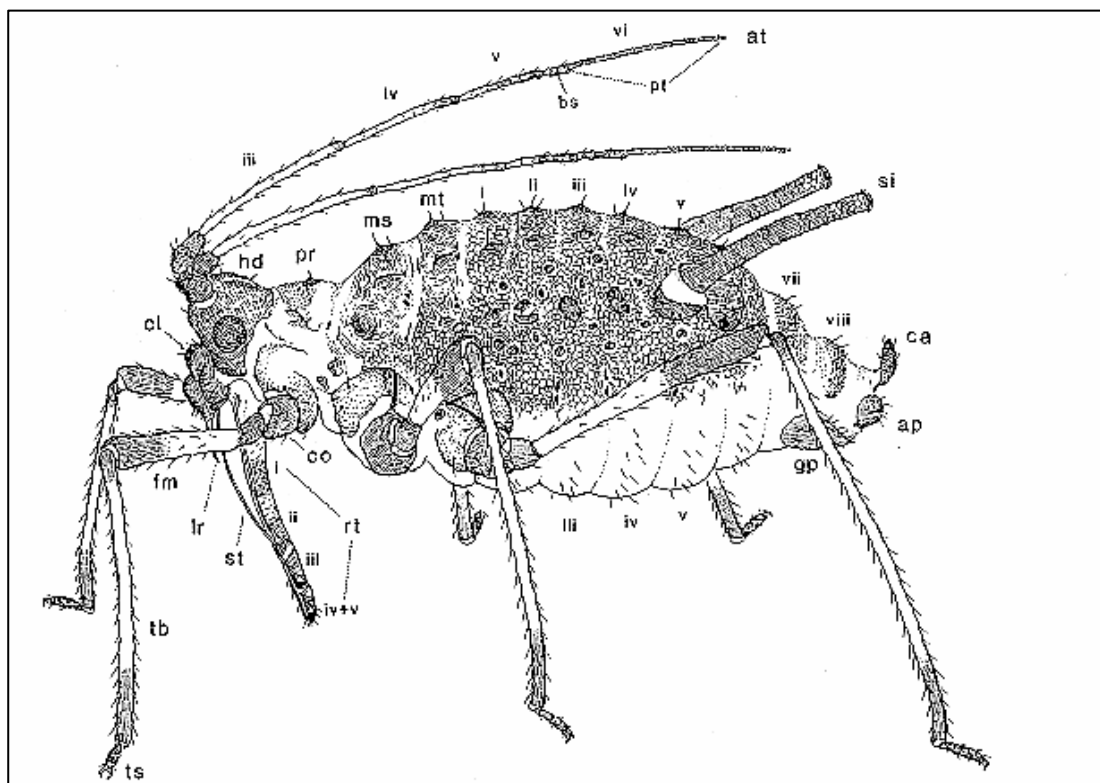
Α'. Γενικό Μέρος

1. Εισαγωγή

Οι αφίδες είναι έντομα που εμφανίζονται συχνά σε πολλές καλλιέργειες και είναι γνωστά με τα κοινά ονόματα μελίγκρα, ψύλλοι και ψείρες. Ανήκουν στην υπεροικογένεια Aphidoidea στη σειρά Sternorrhyncha της τάξης Homoptera, στην οποία έχουν περιγραφεί περίπου 4000 είδη.

Για τη συστηματική κατάταξη των αφίδων έχουν προταθεί δύο συστήματα ταξινόμησης. Ο Heie (1980) κατατάσσει τις αφίδες σε δυο υπεροικογένειες: Phylloxeroidea και Aphidoidea. Στην πρώτη τοποθετεί τις οικογένειες Adelgidae, Phylloxeridae και στη δεύτερη τις: Mindaridae, Hormaphididae, Phloeomyzidae, Thelaxidae, Anoecilidae, Pemphigidae, Drepanosiphidae, Greenideidae, Aphididae και Lachnidae. Οι Remaudière & Stroyan (1984) ταξινομούν τις αφίδες σε μια υπεροικογένεια, την Aphidoidea, στην οποία τοποθετούν τρεις οικογένειες: Adelgidae, Phylloxeridae και Aphididae. Στην οικογένεια Aphididae εντάσσονται 20 υποοικογένειες: Pemphiginae, Mindarinae, Hormaphidinae, Tamaliinae, Neophyllaphidinae, Phloeomyzinae, Lizeriinae, Greenideinae, Anoecilinae, Thelaxinae, Phyllaphidinae, Saltusaphidinae, Macropodaphidinae, Drepanosiphinae, Israelaphidinae, Chaitophorinae, Lachninae, Pterocommatinae, Parachaitophorinae και Aphidinae. Ορισμένοι συγγραφείς ακολουθούν την ταξινόμηση των Remaudière και Stroyan, όπως οι Blackman & Eastop (1984), και άλλοι (Ilharco & Van Harten 1987) αυτή του Heie.

Οι αφίδες είναι έντομα μικρού μεγέθους με μαλακό σώμα, γενικό σχήμα ωοειδές και μήκος 1-10 mm. Τα κυριότερα μορφολογικά χαρακτηριστικά που διακρίνουν τις αφίδες από τα άλλα έντομα είναι: 1. Η βάση του ρύγχους βρίσκεται μεταξύ και εμπρός από τα ισχία του πρώτου ζεύγους ποδιών, 2. Η κεραία αποτελείται από δύο βασικά άρθρα (σκάπος και ποδίσκος) και το σχετικά λεπτό μαστίγιο, που συνήθως έχει τέσσερα άρθρα. Το τελευταίο άρθρο της κεραίας αποτελείται από το βασικό τμήμα, και την τελική απόληξη, 3. Κάτω από κάθε σύνθετο οφθαλμό υπάρχει ένας οπτικός λοβός με τρία οματίδια-(τριοματίδιο), 4. Ο ταρσός αποτελείται από 2 άρθρα, 5. Οι πτέρυγες έχουν μόνο ένα χαρακτηριστικό επίμηκες νεύρο, 6. Στη ραχιαία πλευρά του πέμπτου κοιλιακού άρθρου υπάρχει ένα ζεύγος από σιφώνια ή κεράτια (τα σιφώνια είναι εκφορητικοί αγωγοί αδένων που



Σχήμα 1. Πλευρική όψη άπτερου παρθενογενετικού θηλυκού του *Macromyzus woodwardiae* (Takahashii) (τροποποιημένο από Miyazaki 1987b). ap: εδρική πλάκα, at: κεραία, bs: βασικό τμήμα του τελευταίου άρθρου της κεραίας, ca: ουρίτσα, cl: επιστόμιο co: ισχύον, fm: μηρός, gp: γενετική πλάκα, hd: κεφαλή, lr: χείλος ms: μεσοθώρακας, mt: μεταθώρακας, pr: προθώρακας, pt: τελικό τμήμα του τελευταίου άρθρου της κεραίας, rt: ρύγχος, si:σιφώνια, st: στιλέτα, tb: κνήμη, ts: ταρσός . Οι Λατινικοί αριθμοί υποδηλώνουν τον αριθμό του άρθρου.

παράγουν φερομόνες συναγερωμού) (Dixon 1998). Μια γενικευμένη μορφή αφίδας φαίνεται στο Σχήμα 1.

Οι αφίδες ζουν συνήθως 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 στο φύλλωμα των φυτών-ξενιστών τους που δημιουργούνται από την αντίδραση του φύλλου στις αφίδες. Ζουν συνήθως σε ομάδες η μια κοντά στην άλλη και οι αποικίες τους μπορεί να σκεπάσουν σε ορισμένα φυτά ολόκληρο το κορυφαίο μέρος των νέων βλαστών.

Η κυκλική παρθενογένεση και η εναλλαγή ξενιστού (ετεροοικία) είναι τα πλέον σημαντικά γνωρίσματα της εξέλιξης του βιολογικού κύκλου των αφίδων, που τις επιτρέπουν να εκμεταλλεύονται τους διαθέσιμους πόρους, ιδιαίτερα τους πτώδεις ξενιστές με μικρή διάρκεια ζωής, όπως είναι οι περισσότερες καλλιέργειες. Η ικανότητα αυτή φαίνεται ότι είναι περισσότερο αναπτυγμένη στις αφίδες από ότι στα

άλλα έντομα (Blackman & Eastop 1984). Η κυκλική παρθενογένεση (cyclical parthenogenesis) χαρακτηρίζεται από την εναλλαγή της φάσης της σεξουαλικής αναπαραγωγής με τη φάση όπου τα έντομα αναπαράγονται παρθενογενετικά. Στα είδη με εναλλαγή ξενιστών (host alternation), εμφανίζεται εποχική μετανάστευση μεταξύ δύο φυτών ξενιστών, του πρωτεύοντα ξενιστή (δένδρο ή θάμνος), όπου λαμβάνει χώρα η σεξουαλική αναπαραγωγή και του δευτερεύοντα (ποώδης, θαμνώδης), όπου τα έντομα αναπαράγονται παρθενογενετικά για ορισμένο αριθμό γενεών. Η μετανάστευση δεν έχει σχέση με μετακινήσεις που λαμβάνουν χώρα κατά τους καλοκαιρινούς μήνες σε διάφορους δευτερεύοντες ξενιστές και αφορούν στην εξάπλωση πληθυσμών του είδους λόγω της αύξησης του αριθμού τους. Ορισμένα είδη αφίδων (μονόοικα) δεν εμφανίζουν εναλλαγή ξενιστών και συμπληρώνουν το βιολογικό τους κύκλο σε ένα μόνο ξενιστή (δενδρώδη, θαμνώδη, ποώδη). Η εναλλαγή ξενιστού εμφανίζεται σε μέλη τεσσάρων (Aphididae, Anoeciidae, Hormaphididae και Pemphigidae) από τις 10 υποοικογένειες των Aphidoidea (Eastop 1977). Ωστόσο, ακόμη και στο ίδιο γένος, κάποια είδη είναι ετερόοικα και άλλα αυτόοικα και περιστασιακά η ίδια παραλλακτικότητα εμφανίζεται μέσα στο ίδιο το είδος (Shaposhnikov 1981). Ορισμένοι γενότυποι, σε διάφορα είδη, έχουν χάσει πλήρως ή μερικώς την ικανότητα σεξουαλικής αναπαραγωγής. Οι πρώτοι αναπαράγονται όλο το έτος παρθενογενετικά ενώ οι δεύτεροι παράγουν κυρίως παρθενογενετικές μορφές αλλά και αριθμό αρσενικών ή και λίγων έμφυλων θηλυκών.

Ένα άλλο χαρακτηριστικό γνώρισμα της βιολογίας των αφίδων είναι η ωοτοκία και η ζωοτοκία. Στις οικογένειες Aldegidae και Phylloxeridae τόσο τα σεξουαλικά όσο και τα παρθενογενετικά θηλυκά εναποθέτουν ωά. Αντίθετα, στην οικογένεια Aphididae τα έμφυλα θηλυκά είναι ωοτόκα και τα παρθενογενετικά ζωοτόκα

Ένα χαρακτηριστικό γνώρισμα ορισμένων ειδών αφίδων είναι η σχέση αμοιβαιότητας με είδη μυρμηγκιών, τα οποία τις προστατεύουν από τα αρπακτικά (Banks 1962), αλλά όχι σε όλες τις περιπτώσεις από τα παράσιτα (Barlett 1961, Burns 1973). Η σχέση αμοιβαιότητας εξαρτάται τόσο από το είδος των αφίδων όσο και από το είδος των μυρμηγκιών. Συνήθως παρατηρείται όταν οι πληθυσμοί των αφίδων είναι σχετικά μικροί (Addicott 1978, 1979). Σε ορισμένες περιπτώσεις η παραπάνω σχέση ευνοεί και το φυτό ξενιστή, καθώς τα μυρμήγκια απομακρύνουν άλλα φυτοφάγα έντομα, που προξενούν στο φυτό πολύ μεγαλύτερες ζημιές (Laine & Niemelä 1980). Σημαντική είναι και η συνεισφορά των αφίδων στη ροή της ενέργειας σε φυσικά οικοσυστήματα, τόσο γιατί παράγουν μεγάλες ποσότητες

μελιτώματος που προσφέρει θρεπτικά στοιχεία σε μύκητες ή σε ζωικούς οργανισμούς, όσο και γιατί μια πληθώρα οργανισμών τρέφεται από αυτές (Price 1984). Έχει βρεθεί ότι από την ενέργεια που καταναλώνει το είδος *Eucallipterus tiliae* L., μόνο το 5% χρησιμοποιείται από το ίδιο (πρωτογενής παραγωγή) ενώ το 90% περιέχεται στα μελιτώδη εκκρίματα που χρησιμοποιούνται από άλλους οργανισμούς (Liewellyn 1972). Επίσης, σε ορισμένες περιπτώσεις προκαλούν αύξηση της σύνθεσης οργανικών ενώσεων στο φυτό ξενιστή, απομακρύνοντας συσσωρευμένα θρεπτικά στοιχεία, που αν δεν χρησιμοποιούνταν κατά αυτό τον τρόπο θα μειωνόταν ο ρυθμός της φωτοσύνθεσης (Way & Cambell 1970).

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 γιατί και οι καιρικές συνθήκες και η αφθονία τρυφερής βλάστησης ευνοούν την ανάπτυξή τους. Σε κλίματα όπως της Ελλάδας οι θερμοί και ξηροί μήνες του καλοκαιριού δεν ευνοούν τη συνεχή αναπαραγωγή των αφίδων και οι πληθυσμοί τους περιορίζονται (Τζανακάκης 1980). Το μέγιστο των συλλήψεων πτερωτών αφίδων σε αναρροφητικές παγίδες τύπου Rothamsted παρουσιάζεται τους μήνες Μάιο-Ιούνιο κατά την περίοδο, που πολλές καλοκαιρινές καλλιέργειες βρίσκονται σε ευαίσθητο στάδιο ανάπτυξης (Tsitsipis *et al.* 1997). Οι αφίδες έχουν τη δυνατότητα να αναπτύξουν πολύ μεγάλους πληθυσμούς στις καλλιέργειες, όταν οι βιοτικοί και αβιοτικοί παράγοντες (π.χ. θερμοκρασία, φυσικοί εχθροί) το επιτρέπουν. Έχει βρεθεί π.χ. ότι σε ένα εκτάριο καλλιέργειας φασολιών παράγονται κατά την καλλιεργητική περίοδο τέσσερα εκατομμύρια πτερωτά του *Aphis fabae* Scopoli (Way & Banks 1967). Ένας σημαντικός παράγοντας που περιορίζει την αύξηση των πληθυσμών των αφίδων είναι οι φυσικοί εχθροί, οι οποίοι σε αρκετές περιπτώσεις τους ελέγχουν ικανοποιητικά. Ανάμεσα στους φυσικούς εχθρούς είναι: α) αρπακτικά: Δίπτερα των οικογενειών Syrphidae και Cecidomyiidae, Νευρόπτερα των οικογενειών Hemerobiidae και Chrysopidae, Κολεόπτερα των οικογενειών Coccinellidae, Staphylinidae και Carabidae, β) παρασιτοειδή: Υμενόπτερα των οικογενειών Braconidae και Aphidiidae καθώς και εντομοπαθογόνοι μύκητες των γενών *Conidiobolus*, *Entomophthora*, *Erynia* κ.α.

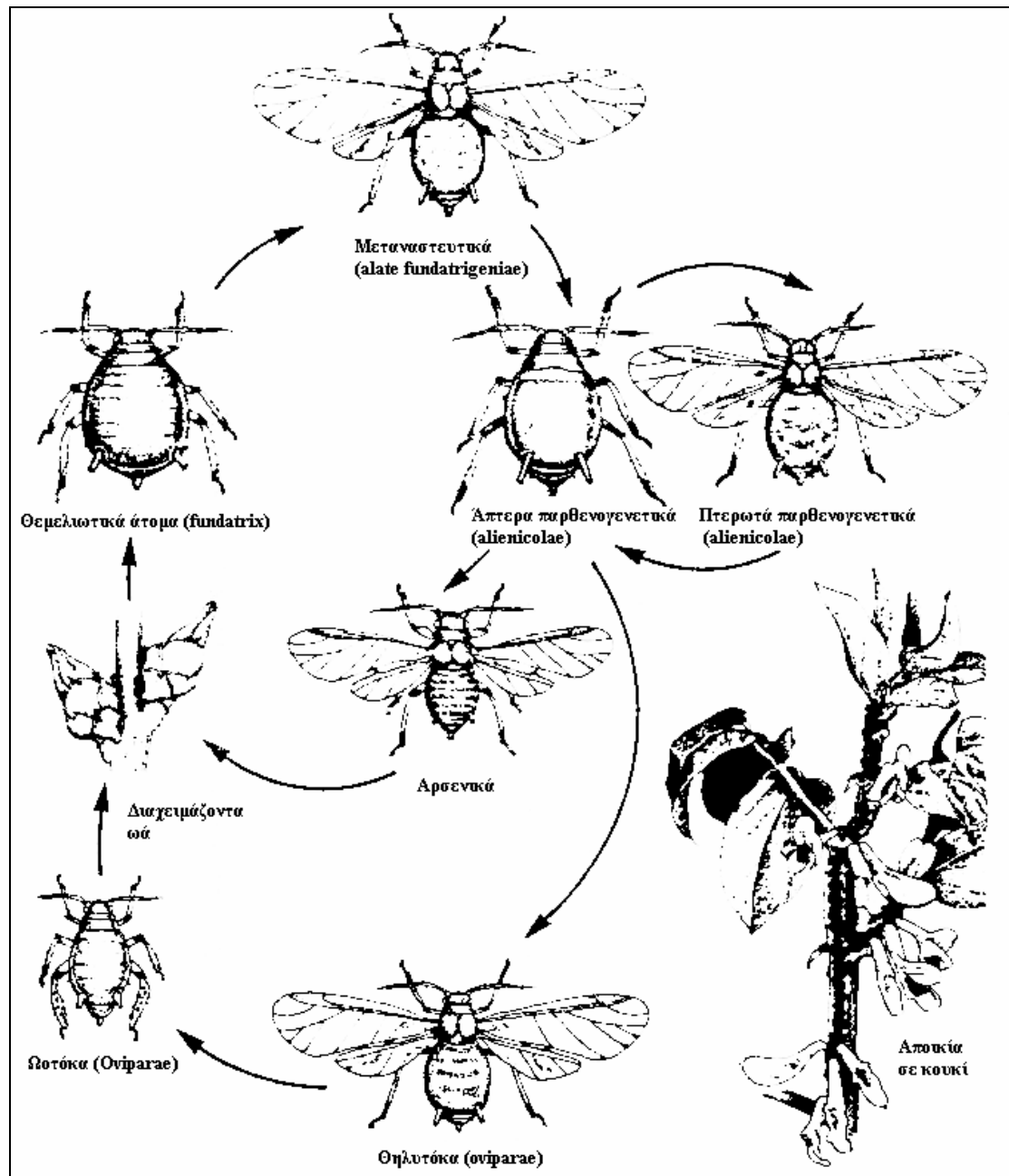
Οι αφίδες αφαιρούν μεγάλη ποσότητα χυμού από τα φυτά και το νύγμα πολλών ειδών προκαλεί συστρόφη φύλλων και παραμόρφωση φύλλων ή καρπών. Τα άφθονα μελιτώδη απεκκρίματα ορισμένων ειδών ρυπαίνουν το φύλλωμα και τους καρπούς και ευνοούν την ανάπτυξη καπνιάς, που οφείλεται στην ανάπτυξη σαπροφυτικών

μυκήτων. Οι αφίδες προκαλούν και άλλες έμμεσες ζημιές καθώς αποτελούν μια από τις κυριότερες κατηγορίες εντόμων που μεταδίδουν στα φυτά παθογόνους ιούς. Ορισμένα είδη, όπως το *Myzus persicae* (Sulzer), είναι φορείς πολλών σοβαρών ιώσεων των καλλιεργούμενων φυτών (van Emden *et al* 1969, Blackman & Eastop 1984). Οι πυκνοί συνήθως πληθυσμοί τους, ο μεγάλος αριθμός γενεών το έτος, που συχνά ξεπερνά τις 10 και η μετάδοση ιών στα φυτά, κατατάσσουν τις αφίδες ανάμεσα στους πιο βλαβερούς εχθρούς των καλλιεργούμενων φυτών. Η μείωση που προκαλούν στη γεωργική παραγωγή και κατά συνέπεια στο γεωργικό εισόδημα, στην Ελλάδα είναι σημαντική. Ενδεικτικά αναφέρονται δύο χαρακτηριστικές περιπτώσεις. Στην πεδιάδα Μεσσαράς Κρήτης, στις υπαίθριες καλλιέργειες τομάτας το 1992, λόγω προσβολής από τους αφιδομεταδιδόμενους ιούς, μωσαϊκό της αγγουριάς (CMV) και Υ της πατάτας (PVY) η απώλεια του αγροτικού εισοδήματος εκτιμήθηκε στο ένα δισ. δρχ. (Αυγελής και Παπαδημητράκης, αδημοσίευτα στοιχεία). Στα Βασιλικά Θεσσαλονίκης η απώλεια του αγροτικού εισοδήματος το 1992 υπολογίσθηκε στα 210 εκτ. δρχ. λόγω της παρουσίας των αφιδομεταδιδόμενων ιών: μωσαϊκό της καρπουζιάς (WMV-2), κίτρινο μωσαϊκό της κοινής κολοκυθιάς (ZYMV) και αφιδομεταδιδόμενος ίκτερος των κολοκυνθοειδών (CABYV) (Βαϊτσόπουλος και Κατής 1993). Επίσης στην περιοχή της Αργολίδας εγκαταλείφθηκε η καλλιέργεια της τομάτας λόγω της αφιδομεταδιδόμενης νεκρωτικής φυλής του CMV (Μπέμ, προσωπική επικοινωνία).

2. Βιολογικός κύκλος των αφίδων

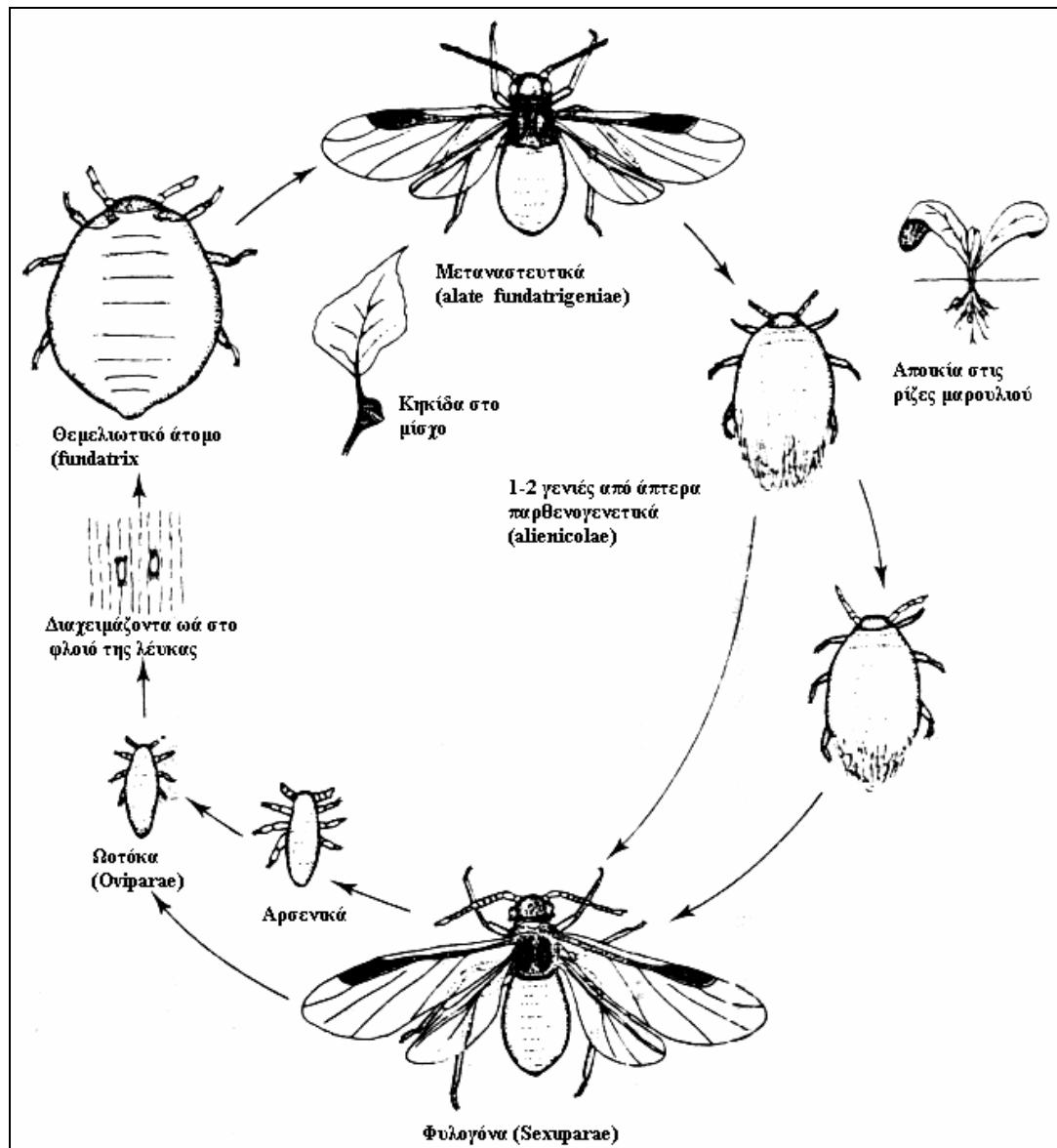
Στα ετερόοικα (μεταναστευτικά) είδη αφίδων τα χειμερινά ωά γεννιούνται το φθινόπωρο στο φλοιό του κορμού του κύριου ξενιστή. Την άνοιξη τα ωά εκκολάπτονται και δίνουν άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, που ονομάζονται θεμελιωτικά ή ιδρυτικά άτομα (*fundatrix*). Ακολουθούν παρθενογενετικές γενιές με άπτερα (*apterous fundatrigeniae*) που παρουσιάζουν προοδευτική μεταβολή στη μορφολογία τους (Lees 1966). Έπειτα από ορισμένο αριθμό γενεών γεννιούνται τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά (*migrantes* ή *alate fundatrigeniae*), που διασπείρονται σε φυτά του ίδιου είδους με τον κύριο ξενιστή ή μεταναστεύουν στους δευτερεύοντες ποώδεις ξενιστές. Την άνοιξη και το καλοκαίρι στους δευτερεύοντες ξενιστές η μία παρθενογενετική γενιά διαδέχεται την άλλη. Εκτός από άπτερες μορφές παράγονται πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά (*alienicolae*), που μεταναστεύουν σε άλλα φυτά και συνεχίζουν την παρθενογενετική αναπαραγωγή. Το φθινόπωρο καθώς η διάρκεια της ημέρας μειώνεται, σε είδη ορισμένων οικογενειών, π.χ. στο είδος *Aphis fabae* Scopoli (Aphididae), παράγονται στο δευτερεύοντα ξενιστή θηλυτόκα πτερωτά (*gynoparae*) και αρσενικά που θα μεταναστεύσουν στον κύριο ξενιστή. Εκεί τα θηλυτόκα θα γεννήσουν τα έμφυλα θηλυκά (*oviparae*), που εναποθέτουν τα χειμερινά ωά, μετά από σύζευξη με τα αρσενικά (Σχήμα 2). Στα ετερόοικα είδη άλλων οικογενειών, π.χ. στο είδος *Pemphigus bursarius* (L.) (Pemphigidae), παράγεται στους δευτερεύοντες ξενιστές μόνο μια μεταναστευτική μορφή, τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά και ονομάζονται φυλογόνα (*sexuparae*). Τα φυλογόνα γενούν στον πρωτεύοντα ξενιστή άπτερα αρσενικά και ωοτόκα θηλυκά (Σχήμα 3). Τα θηλυκά που επιστρέφουν στον πρωτεύοντα ξενιστή, συχνά παρουσιάζουν μορφολογικές διαφορές από αυτά που μεταναστεύουν την άνοιξη στους δευτερεύοντες ξενιστές (Blackman & Eastop 1984).

Στα μονόοικα (μη μεταναστευτικές) είδη αφίδων, π.χ. *Aphis rumicis* L. ο παραπάνω ετήσιος κύκλος συμπληρώνεται σε έναν ξενιστή, στο ίδιο φυτό ή σε φυτά του ίδιου είδους (Σχήμα 4). Το φθινόπωρο άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά (φυλογόνα) θα γεννήσουν ωοτόκα και αρσενικά. Τα αρσενικά συνήθως είναι άπτερα, γιατί δεν χρειάζεται να μεταναστεύσουν για να ολοκληρωθεί ο βιολογικός τους κύκλος. Σε ορισμένα είδη παράγονται πτερωτά και άπτερα αρσενικά. Τα περισσότερα μονόοικα είδη σε ποώδη φυτά πιστεύεται ότι εξελίχθηκαν μέσα από την



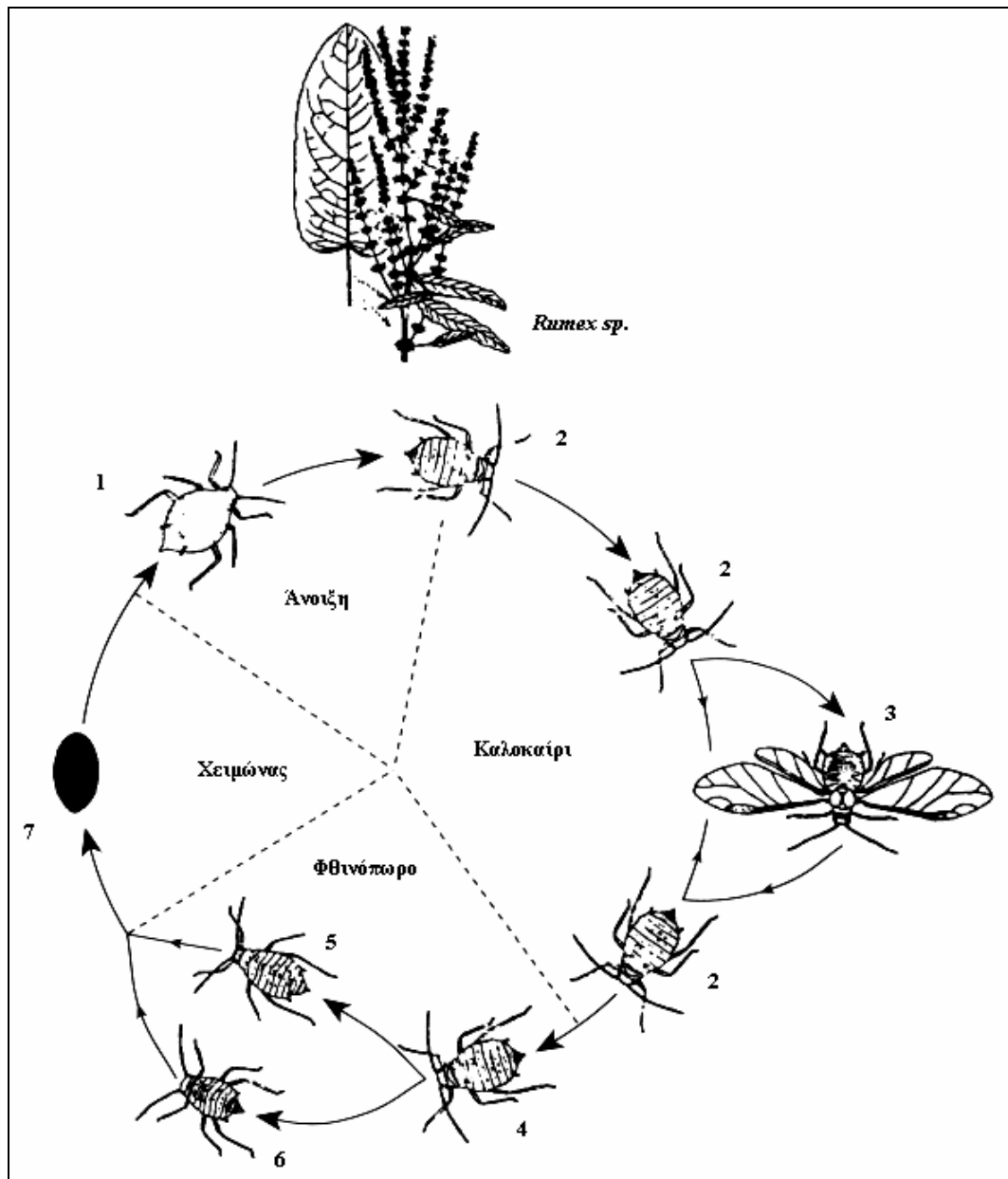
Σχήμα 2. Βιολογικός κύκλος του ετερόοικου είδους *Aphis fabae* Scopoli (Τροποποιημένο από Blackman & Eastop 1984).

ετεροοικία. Αρκετά μονόοικα είδη, που συμπληρώνουν το βιολογικό τους κύκλο σε έναν ποώδη ξενιστή, παρουσιάζουν μεγάλη συγγένεια με ετερόοικα είδη που χρησιμοποιούν το ίδιο φυτό ως δευτερεύοντα ξενιστή. Το παραπάνω αποτελεί μια ένδειξη, ότι η μονοοικία είναι ένα συχνό και συνεχές φαινόμενο τόσο στην πρόσφατη όσο και στη μακρινή εξελικτική ιστορία των αφίδων (Blackman & Eastop 1984). Αρκετές θεωρίες σχετικά με την εξέλιξη της εναλλαγής ξενιστών και της μονοοικίας έχουν διατυπωθεί από τις αρχές του αιώνα. Ο Mordvilko (1928) κατέληξε σε δυο



Σχήμα 3. Βιολογικός κύκλος του ετερόοικου είδους *Pemphigus bursarius* (L.) (τροποποιημένο από Blackman 1975a).

πιθανούς λόγους για την εξέλιξη της εναλλαγής ξενιστών: 1. Έντομα με πολλές γενιές το έτος, όπως οι αφίδες, μπορούν να εκμεταλλευτούν τη συμπληρωματική ανάπτυξη που παρουσιάζουν οι ποώδεις και δενδρώδεις ξενιστές. 2. Εκμετάλλευση των ποωδών φυτών, που αποτελούν υψηλότερης ποιότητας τροφή. Ο ίδιος θεώρησε, ότι η ιδιότητα της εναλλαγής ξενιστών διατηρήθηκε μέσω της εξελικτικής διαδικασίας εξαιτίας της προσαρμογής που παρουσιάζουν τα θεμελιωτικά άτομα στον πρωτεύοντα ξενιστή. Αυτή η προσαρμογή είναι δυνατή να εμποδίσει την εξέλιξη της αυτοοικίας στους δευτερεύοντες ξενιστές. Ο Börner (1939) πρότεινε, ότι οι αφίδες αρχικά ήταν



Σχήμα 4. Βιολογικός κύκλος μονόικου είδους *Aphis rumicis* L. 1. Θεμελιωτικό άτομο, 2. άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό, 3. Πτερωτό παρθενογενετικό θηλυκό. 4. Φυλογόνο, 5. Ωοτόκο, 6. Αρσενικό, 7. Διαχειμάζον ωό (τροποποιημένο από Jones 1942).

πολυφάγες, αν και τώρα παρουσιάζουν αρκετή εξειδίκευση, ώστε οι καλοκαιρινοί και χειμερινοί ξενιστές τους μπορεί να σχετίζονται με την πολυφαγία στη διάρκεια του χρόνου. Ο Shaposhnikov (1951, 1956, 1987) πρότεινε ότι οι αλλαγές κατά την εξέλιξη των ξενιστών που προκλήθηκαν από αλλαγές του περιβάλλοντος, εξασθένησαν την εξειδίκευση των αφίδων και έκανε δυνατό τον αποικισμό νέων

ξενιστών. Η μικρή θρεπτική ποιότητα των ξυλωδών ξενιστών κατά το καλοκαίρι μπορεί να οδήγησε τις αφίδες σε νέους ξενιστές. Ο Hille Ris Lambers (1953) διατύπωσε την άποψη ότι η ετεροοικία δεν πρέπει να θεωρείται ως ένα εξελικτικό αδιέξοδο. Αντίθετα ο Istock (1967) πρότεινε ότι οι πολύπλοκοι βιολογικοί κύκλοι είναι μη σταθεροί και τείνουν να τροποποιηθούν σε καταστάσεις, όπως η μονοοικία, που έχουν περισσότερα πλεονεκτήματα. Επικριτές της παραπάνω άποψης είναι οι Slade & Wassersung (1975) και Wilbur (1980), που θεωρούν ότι πολύπλοκοι βιολογικοί κύκλοι προτιμούνται εκεί που αναμένονται, συμπατριικοί, υψηλής ποιότητας εφήμεροι πόροι. Δύο άλλα αίτια της εξέλιξης της εναλλαγής ξενιστών είναι ο ενδοειδικός ανταγωνισμός και η αποφυγή των φυσικών εχθρών. Όσο αυξάνει ο ενδοειδικός ανταγωνισμός σε ένα ξενιστή τόσο μειώνονται οι κίνδυνοι που απορρέουν από τη μετανάστευση. Συνεπώς, ο ανταγωνισμός που υπάρχει στον πρωτεύοντα ξενιστή μπορεί να οδηγήσει τις αφίδες σε εναλλακτικούς καλοκαιρινούς ξενιστές (Dixon 1966). Οι Weed (1896) και Way & Banks (1968) έχουν προτείνει ότι οι φυσικοί εχθροί συνέβαλαν στην εξέλιξη της ετεροοικίας. Η Moran (1983, 1988, 1990) πρότεινε, ότι η ετεροοικία διατηρείται λόγω της ισορροπίας μεταξύ των πλεονεκτημάτων που έχουν οι αφίδες όταν τρέφονται στους ποώδεις ξενιστές και της μεγαλύτερης επιβίωσης το χειμώνα και αναπαραγωγής την άνοιξη στους ξυλώδεις ξενιστές. Όπως οι Mordvilko και Istock, η Moran θεωρεί την ετεροοικία ως συνέπεια της προσαρμογής και του περιορισμού του θεμελιωτικού ατόμου στον πρωτεύοντα ξενιστή. Επίσης συμφωνεί με τους Mordvilko και Shaposhnikov, ότι η εξέλιξη των αφίδων οδηγεί στην μονοοικία σε ποώδη φυτά. Αντίθετα οι Mackenzie & Dixon (1990), Dixon & Kundu (1994) και Kundu & Dixon (1995) υποστηρίζουν την άποψη, ότι για τα έντομα με πολλές γενιές το έτος, η εναλλαγή ξενιστών είναι ένας τρόπος για να εκμεταλλευτούν καλύτερα φυτά που έχουν συμπληρωματική ανάπτυξη και αλλαγές στην θρεπτική ποιότητα. Δηλαδή συμφωνούν με την εναλλακτική υπόθεση του Mordvilko.

Σύμφωνα με τους Blackman & Eastop (1984), η κυκλική παρθενογένεση διαχωρίζει τις δύο βασικές λειτουργίες ενός οργανισμού, που είναι απαραίτητες στην εκμετάλλευση των πόρων του περιβάλλοντος: 1) την εγγενή αναπαραγωγή, που εμπλέκει τον ανασυνδυασμό των γονιδίων και την παραγωγή νέων γενοτύπων και 2) την αύξηση της βιομάζας κάθε γενοτύπου στο χώρο και στο χρόνο, ώστε να μεγιστοποιηθούν οι πιθανότητες συνεισφοράς των γονιδίων του στην επόμενη σεξουαλική φάση. Αποτέλεσμα του διαχωρισμού των παραπάνω λειτουργιών είναι

ότι η εξέλιξή τους συμβαίνει ανεξάρτητα, με συνέπεια να αποκλίνει η μορφολογία των σεξουαλικών από αυτή των παρθενογενετικών μορφών. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελούν οι αφίδες τις υποοικογένειας Pemphiginae, όπου στην πρώτη παρθενογενετική γενιά (fundatrix) οι αφίδες είναι μεγαλόσωμες, ζωοτόκες και γενούν πολλούς απογόνους, ενώ τα έμφυλα θηλυκά είναι μικρόσωμα, δεν τρέφονται και γενούν ένα ωό μεγέθους περίπου ίδιο με το δικό τους.

Το χαρακτηριστικό που απέκτησαν οι αφίδες (Aphididae) και τους επιτρέπει να αναπτύσσουν μεγάλους πληθυσμούς είναι η ζωοτοκία. Η ανάπτυξη του εμβρύου αρχίζει πριν γεννηθεί η μητέρα του και με την ενηλικίωσή της το έντομο είναι έτοιμο να γεννηθεί. Συνεπώς παρατηρείται επικάλυψη των γενεών και μείωση της μέσης διάρκειας γενιάς, που οδηγεί στη γρήγορη αύξηση των πληθυσμών των αφίδων. Λαμβάνοντας υπόψη ότι όσο μεγαλύτερος είναι ένας οργανισμός τόσο αυξάνει ο χρόνος ανάπτυξής του (Bonner 1988), η τηλεσκοπική ανάπτυξη των γενεών έχει ως αποτέλεσμα οι αφίδες να συμπληρώνουν την ανάπτυξή τους σε χρόνο τρεις φορές μικρότερο από άλλα ισομεγέθη έντομα και οι πληθυσμοί τους να επιτυγχάνουν ρυθμούς αύξησης όμοιους με αυτούς μικρότερων οργανισμών όπως π.χ. τα ακάρεια (Dixon 1998). Επίσης, ένα άλλο χαρακτηριστικό των αφίδων που τις επιτρέπει να δημιουργούν μεγάλους πληθυσμούς και να εκμεταλλεύονται πόρους, που «χάνονται» στο χώρο και το χρόνο, είναι η παραγωγή πτερωτών παρθενογενετικών θηλυκών που μεταναστεύουν από φυτό σε φυτό και δημιουργούν καινούριες αποικίες.

Συχνό γεγονός στη φυλογένεση του βιολογικού κύκλου των αφίδων είναι η ανολοκυκλικότητα, δηλαδή η απώλεια της ικανότητας για σεξουαλική αναπαραγωγή. Υπάρχουν είδη από σχεδόν όλες τις κύριες ομάδες των αφίδων, που είναι αποκλειστικά ανολοκυκλικά και αναπαράγονται όλο το έτος παρθενογενετικά. Επίσης τόσο μονόικα όσο και ετερόικα είδη έχουν γίνει μερικώς ανολοκυκλικά, καθώς βρίσκονται ανολοκυκλικοί γενότυποι είτε στην ίδια περιοχή μαζί με ολοκυκλικούς είτε σε άλλες περιοχές του εύρους εξάπλωσης του είδους (Blackman & Eastop 1984). Αν και οι ανολοκυκλικοί κλώνοι έχουν την ικανότητα να αποκτήσουν ανθεκτικότητα στα εντομοκτόνα, να αποικίσουν ανθεκτικές ποικιλίες και να παρουσιάσουν υψηλότερο ρυθμό αύξησης από ότι οι αντίστοιχοι ολοκυκλικοί, μόνο το 3% των ειδών είναι αποκλειστικά ανολοκυκλικά (Blackman 1980a). Φαίνεται, ότι η σεξουαλική αναπαραγωγή προσδίδει σημαντικές δυνατότητες προσαρμογής και επιβίωσης στις αφίδες. Μερικοί από τους λόγους, που σύμφωνα με τον Dixon (1998) είναι υπεύθυνοι για τη διατήρηση της εγγενούς αναπαραγωγής στις αφίδες

συνοψίζονται παρακάτω. Η εναπόθεση διαχειμαζόντων ωών, που είναι το πιο ανθεκτικό στάδιο του εντόμου στο ψύχος, δεν θα πρέπει να θεωρείται ως πλεονέκτημα της εγγενούς αναπαραγωγής αλλά ως μια προσαρμογή στις ψυχρές χειμερινές συνθήκες. Είδη των οικογενειών Adelgidae και Phylloxeridae παράγουν για το ίδιο λόγο ωά χωρίς γονιμοποίηση. Η ετερογένεια του περιβάλλοντος είναι ένας από τους λόγους που διατηρείται η εγγενής αναπαραγωγή. Παράγεται ένα εύρος γενοτύπων και αυξάνεται η πιθανότητα κάποιος από αυτούς να έχει μεγαλύτερη προσαρμογή σε συγκεκριμένο περιβάλλον. Επίσης, με την παραγωγή διαφορετικών γενοτύπων μειώνεται ο ενδοειδικός ανταγωνισμός, καθώς κάθε ένας από αυτούς έχει διαφορετικές ανάγκες και εκμεταλλεύονται διαφορετικούς πόρους. Η έλλειψη ετερογένειας στις καλλιέργειες εξηγεί γιατί οι αφίδες, που τις προσβάλλουν, έχουν την τάση να αναπαράγονται παρθενογενετικά όλο το έτος ακόμη και σε περιοχές με ψυχρούς χειμώνες. Ένα άλλο στοιχείο, που πιθανώς είναι υπεύθυνο για την επιλογή της εγγενούς αναπαραγωγής, είναι ότι στις παρθενογενετικές σειρές συσσωρεύονται θανατηφόρα ή μη λειτουργικά αλληλόμορφα και δεν υπάρχει τρόπος να μειωθούν. Με την εγγενή αναπαραγωγή και τον ανασυνδυασμό των γονιδίων το παραπάνω μπορεί να αποφευχθεί. Τέλος, η εγγενής αναπαραγωγή συνδέεται με τα είδη που παρουσιάζουν εξειδικευμένη στρατηγική αναπαραγωγής σχετική με την εποχή. Αντίθετα λείπει από τα είδη που ζουν σε περιβάλλοντα χωρίς εποχικότητα ή είναι μειωμένη.

Ανεξάρτητα από τα πλεονεκτήματα και τα μειονεκτήματα του ενός ή του άλλου τρόπου αναπαραγωγής, φαίνεται ότι ο πολυμορφισμός που παρουσιάζουν διάφορα είδη αφίδων προσδίδει σε αυτές μια μεγαλύτερη ικανότητα επιβίωσης, καθώς μπορούν και προσαρμόζονται σε διάφορα περιβάλλοντα.

3. Πολυμορφισμός στις αφίδες

Ο πολυμορφισμός είναι ένα φαινόμενο κοινό και ευρέως διαδεδομένο μεταξύ των εντόμων. Στις αφίδες χαρακτηρίζεται από την πολυπλοκότητά του (Richards 1961). Διάφοροι τύποι πολυμορφισμού παρατηρούνται στις αφίδες τόσο στα ενήλικα άτομα όσο και στις νύμφες. Σχετίζεται κυρίως με δυο χαρακτηριστικά του βιολογικού κύκλου. Την εναλλαγή μεταξύ της εγγενούς και αγενούς αναπαραγωγής και την εποχική εναλλαγή μεταξύ διαφόρων φυτών ξενιστών. Το λιγότερο δύο έως τρεις και πιο συχνά πέντε ή περισσότερες μορφές ενηλίκων θηλυκών έχουν αναγνωριστεί σε κλώνους διαφόρων ειδών. Οι αφίδες έχουν τόσες πολλές μορφές ώστε η ονοματολογία να μην είναι τόσο απλή και να δημιουργεί σύγχυση. Αυτό οφείλεται κυρίως στο ότι έχουν προταθεί πολλά συστήματα ονοματολογίας και μερικώς στο ότι δύο ή περισσότερες διαφορετικές ονομασίες μπορεί να χρησιμοποιούνται για την ίδια μορφή (Miyazaki 1987a). Οι ονομασίες που χρησιμοποιούνται κυρίως βασίζονται σε αυτές που αναφέρονται από τους Lees (1966) και Hille Ris Lambers (1966).

Θεμελιωτικό άτομο

Το θεμελιωτικό ή ιδρυτικό άτομο (Fundatrix) είναι άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό που εκκολάπτεται από το χειμερινό γονιμοποιημένο ωό. Κάθε θεμελιωτικό παράγει μια σειρά ή κλώνο, η οποία μετά από αλληπάλληλες παρθενογενετικές γενιές τελειώνει με την εμφάνιση των σεξουαλικών μορφών. Είναι συνήθως άπτερο, εκτός από τα Drepanosiphidae και σε μερικές άλλες αφίδες, όπου είναι πτερωτό (Lampel 1968, Heie 1980). Συγκρινόμενο με τα άπτερα παρθενογενετικά άτομα των επόμενων γενεών συχνά παρατηρούνται μορφολογικές διαφορές, οι οποίες καλούνται «χαρακτηριστικά του θεμελιωτικού ατόμου» «fundatrix facies». Οι μορφολογικές διαφορές χάνονται από γενιά σε γενιά και μόνο μετά από ορισμένο αριθμό γενεών το άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό αποκτά την τυπική μορφή του. Το παραπάνω οφείλεται στην επίδραση ενός μηχανισμού που μετρά χρονικό διάστημα (interval timer) (Lees 1961, 1966). Το άπτερο θεμελιωτικό έχει σχεδόν στρογγυλό σώμα, ογκώδες με συγκριτικά μικρότερη κεφαλή. Οι λοβοί των κεραιών και οι οφθαλμοί είναι λιγότερο ανεπτυγμένοι. Οι κεραιές είναι σχετικά μικρότερες συγκριτικά με το

σώμα, η τελική απόληξη του τελευταίου άρθρου της κεραίας, τα πόδια, τα σιφώνια και η ουρά είναι επίσης κοντότερα. Λιγότερα είναι και τα άρθρα των κεραίων. Τα πτερωτά θεμελιωτικά άτομα είναι σχεδόν όμοια με τα παρθενογενετικά θηλυκά, αλλά έχουν μικρότερη τελική απόληξη του τελευταίου άρθρου της κεραίας τους και λιγότερα ρινάρια.

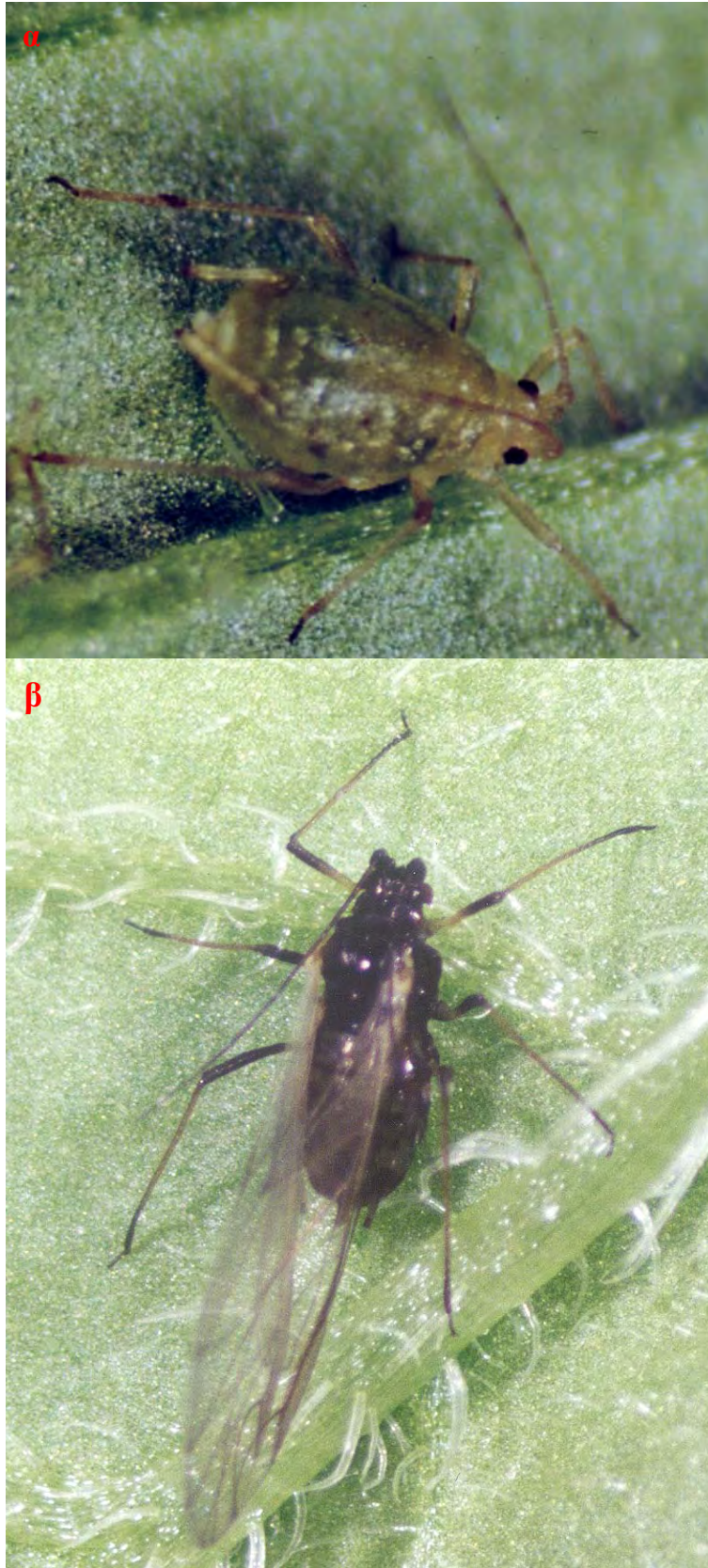
Εξαιρέσεις με μεγαλύτερες διαφορές στην μορφολογία του σώματος των θεμελιωτικών εμφανίζουν τα είδη *Matsumuraja rubifoliae* (Matsumura) (Takahashi 1959) και *Macromyzus woodwardiae* (Takahashi) (Miyazaki 1972).

Τα ιδιαίτερα χαρακτηριστικά των θεμελιωτικών ατόμων είναι ευκρινή στα ετερόοικα είδη, λιγότερο όμως στα μονόοικα (Hille Ris Lambers 1966). Επίσης, όμοια μορφολογικά χαρακτηριστικά με αυτά του θεμελιωτικού εμφανίζονται σε άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά αφίδων που ζουν σε χαμηλές θερμοκρασίες (Hille Ris Lambers 1955a, Stroyan 1960, Lees 1961), σε αυτά που ζουν πάνω σε φυτά *Halophilus* sp. (Hille Ris Lambers 1955b), σε διάφορες μορφές των *Periphyllus* spp. (Essig & Abernathy 1952) και *Rhopalosiphoninus tiliae* (Matsumura) (Miyazaki 1985) και σε τριπλοειδή άτομα του *M. persicae* (Takada *et al.* 1978).

Παρθενογενετικά θηλυκά

Στα παρθενογενετικά άτομα που ακολουθούν το θεμελιωτικό, εμφανίζονται δύο μορφές παρθενογενετικών θηλυκών, οι άπτερες και οι πτερωτές (Εικόνα 1). Στα ανολοκυκλικά είδη, όπως τα *Myzus ascalonicus* (Doncaster) και *Myzus dianthicola* (Hille Ris Lambers), τα οποία δεν έχουν την ικανότητα παραγωγής σεξουαλικών ατόμων (Hille Ris Lambers 1966, Blackman 1980b), αλλά και σε πολλά άλλα είδη, που είναι ανολοκυκλικά σε τροπικές και υποτροπικές περιοχές, ο βιολογικός τους κύκλος αποτελείται μόνο από αυτές τις δύο μορφές, αν και σεξουαλικά άτομα μπορεί περιστασιακά να εμφανιστούν (Blackman 1974).

Οι άπτερες μορφές πρέπει να έχουν προκύψει από τις πτερωτές μέσα στην εξελικτική ιστορία των αφίδων (Johnson & Birks 1960). Με την μείωση των πτερύγων, οι σκληρητινοποιημένες κατασκευές του θώρακα των απτέρων έχουν μειωθεί κατά πολύ. Η κεφαλή στα άπτερα είναι λιγότερο σκληρητινοποιημένη, έτσι ώστε η σύνδεση μεταξύ κεφαλής και προθώρακα γίνεται λιγότερο ευκρινής. Οι απλοί οφθαλμοί δεν υπάρχουν και οι σύνθετοι, οι οποίοι είναι πάντα πολύ καλά



Εικόνα 1. Άπτερο (α) και πτερωτό (β) παρθενογενετικό θηλυκό του *M. persicae*.

αναπτυγμένοι στα πτερωτά, είναι συχνά μικρότεροι ή δεν υπάρχουν σε ορισμένα τάξα. Τα σιφώνια και η ουρά είναι συχνά μεγαλύτερα στους επιμηκνόμενους τύπους, εκτός από τα Greenideidae, όπου τα σιφώνια είναι μεγαλύτερα και πιο λεπτά στα πτερωτά από ότι στα άπτερα. Οι τεργίτες σε μερικά τάξα είναι εντελώς σκληρητινοποιημένοι (στα πτερωτά η κοιλία ποτέ δεν είναι εντελώς σκληρητινοποιημένη) (Miyazaki 1987a). Εκτός από τη διαφορετική μορφολογία, διαφορές μεταξύ των άπτερων και πτερωτών θηλυκών παρουσιάζονται και σε βιολογικές ιδιότητες. Τα πτερωτά θηλυκά έχουν μεγαλύτερο χρόνο ανάπτυξης και παράγουν συνολικά λιγότερους απογόνους από τα άπτερα (Noda 1960, Wratten 1977). Επίσης, σε διάφορα είδη αφίδων (Dixon 1987), όπως π.χ. στο *A. fabae* και *Metopolophium dirhodum* (Walker) (Dixon & Wratten 1971, Taylor 1975, Thornback 1983), τα πτερωτά έχουν μεγαλύτερο αρχικό αναπαραγωγικό ρυθμό από τα άπτερα και παράγουν μικρότερου μεγέθους απογόνους. Η ιδιότητα αυτή αποτελεί ένα γενικό φαινόμενο και είναι ένα σημαντικό πλεονέκτημα για τη δημιουργία νέων αποικιών, καθώς έχει μεγαλύτερη σημασία, για την επιβίωση της νέας αποικίας, να γεννηθούν γρήγορα πολλά άτομα έστω και μικρότερου μεγέθους αντί για λίγα και μεγαλύτερα, που θα έχουν βέβαια μικρότερο χρόνο ανάπτυξης (Dixon 1987).

Στα μονόικα ολοκυκλικά είδη, τα πτερωτά κάθε γενιάς μετά την εκκόλαψη του διαχειμάζοντος ωού, είναι μορφολογικά όμοια, ενώ τα άπτερα της δεύτερης γενεάς διαφέρουν από της τρίτης καθώς έχουν λιγότερα ρινάρια στις κεραίες, μικρότερου μεγέθους εξαρτήματα κ.τ.λ. Η δεύτερη γενεά απτέρων είναι μορφολογικά μεταβατική μεταξύ του θεμελιωτικού και των απτέρων της τρίτης γενεάς. Αυτή η κατάσταση μπορεί να επαναληφθεί και σε επόμενες γενιές και είναι γνωστή ως προοδευτικός πολυμορφισμός (Lees 1966).

Στα ετερόικα είδη η ακολουθία των παρθενογενετικών γενεών χωρίζεται σε δύο φάσεις, η μία στον πρωτεύοντα και η άλλη στο δευτερεύοντα ξενιστή. Τα παρθενογενετικά θηλυκά (άπτερα και πτερωτά), που βρίσκονται στον πρωτεύοντα ξενιστή, ονομάζονται fundatrigeniae και alienicolae (exules) αυτά που βρίσκονται στους δευτερεύοντες ξενιστές. Διαφέρουν σε βιολογικές ιδιότητες, στη συμπεριφορά τους (προτίμηση ξενιστή) και συχνά σε μορφολογικούς χαρακτήρες. Προοδευτικός πολυμορφισμός στα άπτερα, μετά το θεμελιωτικό άτομο παρατηρείται και στα ετερόικα είδη. Μορφολογικές διαφορές μεταξύ των fundatrigeniae και των alienicolae έχουν βρεθεί στο γενικό σχήμα της κεφαλής ή και ολοκλήρου του σώματος. Επίσης διαφορές εμφανίζονται στη σκληρητινοποίηση και στο χρωματισμό

του τεργίτη, στο μήκος και στην ικανότητα αίσθησης των κεραίων, στο σχήμα και στη διάταξη των τριχών, και στο σχήμα και στο μήκος των σιφωνίων, της ουράς και του ρύγχους. Οι διαφορές σε μερικά είδη δεν είναι τόσο ευκρινείς, ενώ σε άλλα είναι τόσο έντονες, ώστε πολλές φορές τα fundatrigeniae και τα alienicolae να περιγράφονται ως διαφορετικά είδη, διαφορετικά γένη ή ακόμα και διαφορετικές οικογένειες (Miyazaki 1987a). Ακραία παραδείγματα αποτελούν τα γένη *Nipponaphis*, *Schizoneuraphis* και *Reticulaphis*, όπου τα fundatrigeniae είναι αφιδόμορφα με μαλακό σώμα παρόμοιο με του θεμελιωτικού, ενώ τα alienicolae έχουν σκληρό σώμα, που μοιάζει με τη νύμφη του αλευρώδη ή με συγκεκριμένους τύπους κοκκοειδών (Hille Ris Lambers & Takahashi 1959, Sorin 1958). Επίσης έχουν βρεθεί διαφορές μεταξύ πτερωτών fundatrigeniae και alienicolae. Στο είδος *M. persicae* ο Woodford (1977) βρήκε ότι τα fundatrigeniae έχουν περισσότερα κοιλιακά φυμάτια από τα alienicolae.

Στα είδη της υποοικογένειας Hormaphidinae παράγονται πολλοί διαφορετικοί τύποι άπτερον μορφών στους δευτερεύοντες ξενιστές. Το είδος *Hamamelistes spinosus* Shimer, για παράδειγμα, έχει τρεις τύπους άπτερον στο *Betula* sp. Τα πρώτα άπτερα στο *Betula* sp., τα οποία προέρχονται από μεταναστεύοντα άτομα από το *Hamamelis* sp., είναι κοκκοειδόμορφα. Αυτά προορίζονται για να διαχειμάσουν και την επόμενη άνοιξη παράγουν το δεύτερο τύπο άπτερον, τα οποία είναι αφιδόμορφα με μαλακό και πεπλατυσμένο σώμα παρόμοιο με του θεμελιωτικού. Τα δευτέρου τύπου άπτερα γενούν σεξουαλικά και άπτερα τρίτου τύπου ή «βοηθητικά» άπτερα (Pergande 1901). Τα «βοηθητικά» άπτερα είναι αφιδόμορφα, σχεδόν όμοια με του δευτέρου τύπου και παράγουν κοκκοειδόμορφα άπτερα, τα οποία θα διαχειμάσουν στο *Betula* sp.

Στα ετερόοικα είδη αφίδων τα πτερωτά fundatrigeniae, που αναπτύσσονται στον πρωτεύοντα ξενιστή συνήθως ή υποχρεωτικά πετούν προς το δευτερεύοντα ξενιστή κατά το τέλος της άνοιξης, καλούνται μεταναστευτικά άνοιξης. Τα πτερωτά που επιστρέφουν στον πρωτεύοντα ξενιστή το φθινόπωρο ονομάζονται μεταναστευτικά φθινοπώρου και στα Aphididae είναι αρσενικά και θηλυτόκα (gynoparae) ενώ στα Pemphigidae φυλογόνα (sexuparae). Τα θηλυτόκα των Aphididae παράγονται μαζί με τα αρσενικά στους δευτερεύοντες ξενιστές και στον πρωτεύοντα θα γεννήσουν τα ωτόκα θηλυκά. Αντίθετα, τα φυλογόνα στα Pemphigidae, που παράγονται στον δευτερεύοντα ξενιστή, θα γεννήσουν στον πρωτεύοντα τα αρσενικά και τα ωτόκα θηλυκά. Στα Aphididae δεν υπάρχουν

σημαντικές μορφολογικές διαφορές μεταξύ των ανοιξιάτικων και των φθινοπωρινών μεταναστευτικών μορφών, εκτός του ότι τα θηλυτόκα έχουν περισσότερα ρινάρια στις κεραίες. Αντίθετα στα Pemphigidae έχουν βρεθεί αρκετές μορφολογικές διαφορές μεταξύ των ανοιξιάτικων μεταναστευτικών πτερωτών και των φυλογόνων στη χαιτοταξία, στο σχήμα και στη διευθέτηση των πλακών των κηρογόνων αδένων, στο σχήμα και στον αριθμό των άρθρων του ταρσού, και στον τύπο της νεύρωσης των πτερύγων. Επίσης, τα φυλογόνα έχουν λιγότερα ρινάρια στις κεραίες. Παρουσιάζονται και αποκλίσεις, όπως στο μονόικο ολοκυκλικό είδος, *Kaltenbachiella japonica* (Matsumura) των Pemphigidae, όπου η μορφολογία των φυλογόνων είναι συγκρίσιμη με αυτή των ανοιξιάτικων μεταναστευτικών, και όχι με αυτή των φυλογόνων σε συγγενή ετερόοικα είδη (Akimoto 1985). Σε διάφορα είδη έχει βρεθεί ότι τα ανοιξιάτικα μεταναστευτικά παρουσιάζουν διαφορετική συμπεριφορά από ότι τα φθινοπωρινά, όσον αφορά στην εύρεση και επιλογή του φυτού ξενιστή (Kennedy & Booth 1954, Dixon 1971a).

Ο όρος φυλογόνα χρησιμοποιείται επίσης για τα παρθενογενετικά θηλυκά των μονόοικων ολοκυκλικών ειδών των Aphididae, που μπορεί να γεννήσουν αρσενικά, έμφυλα αλλά και παρθενογενετικά θηλυκά. Ωστόσο ο όρος αυτός δεν είναι απόλυτα αποδεκτός (Lees 1959), καθώς θεωρείται ότι τα “φυλογόνα” των Aphididae δεν παρουσιάζουν τέτοιο βαθμό εξειδίκευσης, όπως αυτά των Pemphigidae. Μια άλλη μορφή παρθενογενετικών θηλυκών είναι τα αρρενοτόκα θηλυκά (androparae). Σε ορισμένα είδη, όπως το *M. dirhodum*, παρθενογενετικά θηλυκά παράγουν αποκλειστικά αρσενικούς απογόνους (Hiile Ris Lambers 1947a).

Ωοτόκα

Τα έμφυλα θηλυκά, που συχνά ονομάζονται ωοτόκα (oviparae), μετά τη σύζευξη με τα αρσενικά εναποθέτουν τα διαχειμάζοντα ωά (Εικόνα 2). Τα ωοτόκα είναι συνήθως άπτερα, με εξαιρέσεις στα Greenideidae (Takahashi 1918, 1962), στο *Neophyllaphis* των Drepanosiphidae (Takahashi 1920, Carver 1971), στο *Aiceona* των Thelaxidae (Takahashi 1960) και σε μερικά άλλα είδη (Lampel 1968). Στα Aphididae τα ωοτόκα διακρίνονται μορφολογικά από τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά από την κνήμη των πίσω ποδιών, που είναι ελάχιστα διογκωμένα και φέρει ρινάρια που εκκρίνουν φερομόνη φύλου. Υπάρχουν μερικά είδη, όπου και τα παρθενογενετικά άτομα έχουν αυτά τα ρινάρια, όπως στο *Melanaphis* sp. (Sorin 1970). Ο γενετικός

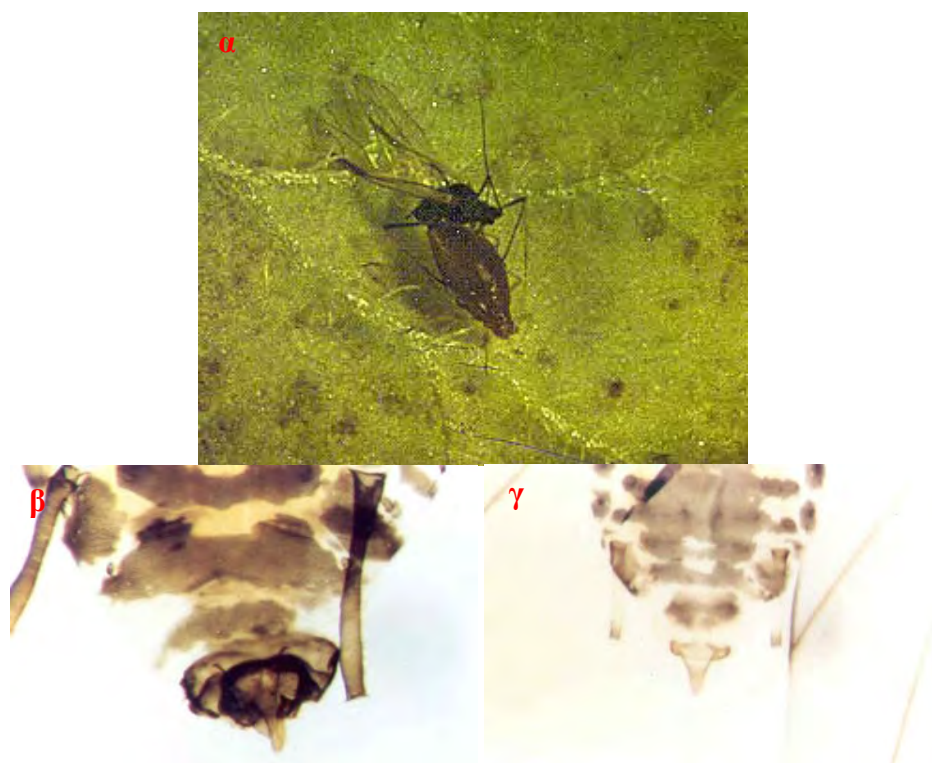


Εικόνα 2. Μόνιμο παρασκεύασμα της κνήμης του πίσω ποδιού ωοτόκου, όπου φαίνονται τα ρινάρια έκκρισης φερομόνης φύλου (α), ενήλικο ωοτόκο τη στιγμή έκδυσης (β) και θηλυτόκα με νεαρά ωοτόκα (γ).

οπλισμός των ωοτόκων φέρει περισσότερες τρίχες από ότι των παρθενογενετικών θηλυκών. Επίσης στα ωοτόκα οι κεραίες, τα πόδια, τα σιφώνια και η ουρά είναι συνήθως μικρότερου μήκους. Τα ωοτόκα των Pemphigidae είναι πολύ μικρού μεγέθους με μη λειτουργικά στοματικά μέρη. Καθόλη τη διάρκεια της ανάπτυξής τους δεν τρέφονται, μειώνεται το μέγεθός τους με την ενηλικίωση και γενούν ένα μόνο ωό.

Αρσενικά

Τα αρσενικά στα ετερόοικα είδη των Aphididae είναι πτερωτά, καθώς πρέπει να μεταναστεύσουν από το δευτερεύοντα ξενιστή στον πρωτεύοντα. Τα αρσενικά των μονόοικων ειδών των Aphididae μπορεί να είναι πτερωτά, αλλά συχνά είναι άπτερα, επειδή δεν υπάρχει η ανάγκη της μετανάστευσης. Άπτερα και πτερωτά αρσενικά μπορεί να συνυπάρχουν σε ένα είδος. Σε ορισμένες περιπτώσεις παρατηρείται και η ενδιάμεση μορφή μεταξύ άπτερου και πτερωτού. Τα αρσενικά αναγνωρίζονται χωρίς δυσκολία από τη σκληροτητοποιημένη γεννητική κατασκευή (Εικόνα 3). Στα Aphididae μπορούν ακόμα να διακριθούν από τα πτερωτά θηλυκά από τα εξής χαρακτηριστικά: το σώμα είναι μικρότερο και λεπτότερο, με σχήμα σχεδόν τριγωνικό και η κοιλιά είναι περισσότερο σκληροτητοποιημένη. Οι κεραίες φέρουν μεγαλύτερο αριθμό από ρινάρια και η διάταξή τους στα τμήματα του μαστιγίου μπορεί να είναι διαφορετική. Επίσης η ουρά είναι συχνά μικρότερη σε μέγεθος.



Εικόνα 3. Αρσενικό και φωτόκο του *M. persicae* κατά τη στιγμή της σύζευξης (α), μόνιμο παρασκεύασμα γενετικού οπλισμού άπτερου παρθενογενετικού θηλυκού (β) και αρσενικού (γ).

Διαχειμάζουσες μορφές

Η διαχείμαση στις αφίδες με παρθενογενετικά θηλυκά παρατηρείται στους ανολοκυκλικούς, ανδροκυκλικούς και ενδιάμεσους γενοτύπους. Μερικά είδη είναι γνωστό ότι επιβιώνουν το χειμώνα χωρίς να παράγουν ειδικές μορφές για διαχείμαση και μπορούν να συνεχίσουν να αναπαράγονται, αλλά σε μειωμένο βαθμό, ειδικά όταν ο χειμώνας δεν είναι δριμύς. Οι πληθυσμοί του *Elatobium abietinum* (Walker) στη Βρετανία, οι οποίοι είναι ανολοκυκλικοί στο *Picea*, σε αντίθεση με τους ολοκυκλικούς πληθυσμούς τις Κεντρικής Ευρώπης, επιβιώνουν σε μικρής διάρκειας έκθεση σε χαμηλές θερμοκρασίες, πάνω από το όριο που σχηματίζεται πάγος στην αιμολέμφο. Επίσης δεν υπάρχουν σημαντικές διαφορές στο σημείο υπέρψυξης ανάμεσα στα στάδια ανάπτυξης, εκτός από τη νεογέννητη νύμφη πριν αυτή διατραφεί (Powell 1974, Powell & Parry 1976).

Μερικά είδη παράγουν εξειδικευμένες μορφές για διαχείμαση. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί το ετερόοικο είδος *Colophina arma* Aoki που μεταναστεύει μεταξύ του *Zelkova serrata* (πρωτεύων ξενιστής) και του *Clematis strans* (δευτερεύων ξενιστής). Το φθινόπωρο, καθώς τα φυλογόνα μεταναστεύουν στο *Zelkova serrata* για να ολοκληρωθεί ο βιολογικός κύκλος, τα *alienicolae* στο *Clematis strans* σταματούν να γενούν τις κανονικές νύμφες και παράγουν νάνες (midget) πρώτου σταδίου (Aoki 1977a). Οι νύμφες εγκαταλείπουν τους μίσχους του ξενιστή, όπου η μητρική σειρά είχε αναπτυχθεί, μετακινούνται προς τα κάτω και εισέρχονται στις εσοχές του φλοιού. Σε αυτή τη θέση το έντομο, χωρίς να υποστεί έκδυση, διαχειμάζει έως την επόμενη άνοιξη. Η νάνα νύμφη αναγνωρίζεται από την κανονική πρώτου σταδίου από το μικρό της σώμα, το μικρότερο ρύγχος και τους μερικώς σκληρητινοποιημένους τεργίτες (Aoki 1980). Σε άλλα είδη αφίδων η διαχειμάζουσα μορφή εμφανίζεται σε διαφορετικό στάδιο ανάπτυξης. Το *Pseudacaudella rubida* (Borner) διαχειμάζει ως νύμφη δευτέρου σταδίου, το *Aspidaphium cuspidati* (Stroyan) ως νύμφη τετάρτου σταδίου και το *Ouatomyzus calaminthae* (Macchiati) ως ενήλικο (Müller 1969, 1971, 1973). Το είδος *P. rubida* διαχειμάζει σε βρύα και κατά τη διάρκεια του χειμώνα οι πληθυσμοί του αποτελούνται μόνο από νύμφες δευτέρου σταδίου με διακριτό κηρώδες έκκριμα. Οι κοιλιακοί τεργίτες είναι πολύ σκληρητινοποιημένοι και χρωματισμένοι. Το *A. cuspidati* διαχειμάζει επίσης σε βρύα και η διαχειμάζουσα μορφή του έχει πολύ σκληρητινοποιημένους και χρωματισμένους τους κοιλιακούς τεργίτες, αλλά το σώμα

του δεν έχει το κηρώδες έκκριμα. Το *O. calaminthae* διαχειμάζει στο *Calaminthus* και σε άλλα φυτά, και το φθινόπωρο παράγει ωχρά άπτερα ενήλικα σε αντίθεση με τα λευκού χρώματος κανονικά άτομα. Εκτός από τη διαφορά στο χρωματισμό δεν έχουν διαπιστωθεί άλλες μορφολογικές διαφορές μεταξύ των δύο μορφών. Από τα παραπάνω παραδείγματα προκύπτει ότι η διαχειμάζουσα μορφή ενός είδους ανήκει σε ένα συγκεκριμένο στάδιο ανάπτυξης, το οποίο ποικίλει από είδος σε είδος, και είναι λίγο ή πολύ μορφολογικά διακριτή από την κανονική μορφή. Ωστόσο, υπάρχουν και περιπτώσεις όπου η διαχειμάζουσα μορφή δεν διαφέρει καθόλου μορφολογικά από τη κανονική. Τα περισσότερα είδη, λοιπόν, διαχειμάζουν σε ένα συγκεκριμένο στάδιο ανάπτυξης, που είναι πιο ανθεκτικό στο κρύο από το προηγούμενο στάδιο (Danilevski 1961, Salt 1961)

Στις διαχειμάζουσες μορφές συνήθως το χρώμα του σώματος είναι πιο βαθύ και οφείλεται είτε σε αλλαγή των συστατικών του σώματος είτε στον επιπλέον χρωματισμό του εξωσκελετού.

Ο χρωματισμός του εξωσκελετού της κεφαλής, των κεραιών, των ποδών και της ουράς επίσης παρατηρείται σε διαχειμάζοντες πληθυσμούς των Aphididae, που δεν έχουν εξελιγμένες διαχειμάζουσες μορφές. Στα βαθύχρωμα άτομα παρατηρείται μείωση του μεγέθους του σώματος, των κεραιών, των ποδών, των σιφωνίων και της ουράς σε σχέση με τα άτομα, που αναπτύσσονται σε πιο ήπιες συνθήκες. Παρόμοιες μορφολογικές τάσεις μπορούν γενικά να αναγνωριστούν σε διάφορα είδη, όταν συγκριθούν με συγγενή τους είδη σε διάφορα θερμοκρασιακά εύρη (Stroyan 1960). Σύμφωνα με τον Miyazaki (1987a), αν και τα διαχειμάζοντα άτομα των παραπάνω πληθυσμών παρουσιάζουν διαφορετική μορφολογία δεν θα έπρεπε να θεωρηθούν ως εξειδικευμένες διαχειμάζουσες μορφές, καθώς οι πληθυσμοί τους αποτελούνται από άτομα σε διάφορα στάδια ανάπτυξης και τόσο η μορφολογία τους όσο και οι φυσιολογικές τους δραστηριότητες δείχνουν παραλλακτικότητα ανάλογη με τις συνθήκες του περιβάλλοντος.

Επίσης υπάρχουν πολλά παραδείγματα ενδιάμεσων καταστάσεων μεταξύ αυτών που παρουσιάζονται στο *E. abietinum* (μη εξειδικευμένες διαχειμάζουσες μορφές) και στο *C. arva/clematis* (εξειδικευμένες διαχειμάζουσες μορφές). Ανολοκυκλικοί πληθυσμοί του *Eriosoma lanigerum* (Hausmann) διαχειμάζουν σε ποικίλα στάδια ανάπτυξης, αλλά τα περισσότερα ανθεκτικά είναι τα μικρότερα στάδια (Borner & Heinze 1957). Οι Bale και συνεργάτες (1988) βρήκαν, ότι στο *M. persicae* το πρώτο νυμφικό στάδιο είναι πιο ανθεκτικό στις χαμηλές θερμοκρασίες από το

ενήλικο, καθώς το σημείο υπέρψυξης είναι $-26,6$ και $-25,0^{\circ}\text{C}$ στο πρώτο στάδιο και στο ενήλικο αντίστοιχα. Μεγάλο τμήμα του πληθυσμού μπορεί να πεθάνει και σε υψηλότερες θερμοκρασίες, καθώς η LT_{50} βρέθηκε $-8,1^{\circ}\text{C}$ για το πρώτο στάδιο και $-6,9^{\circ}\text{C}$ για το ενήλικο. Επίσης το είδος *Thecabius affinis* (Koch) διαχειμάζει σε όλα τα στάδια ανάπτυξης, αλλά κυρίως στο δεύτερο στάδιο. Οι νεογέννητες νύμφες γίνονται αδρανείς όταν αναπτύσσονται σε χαμηλές θερμοκρασίες, ανεξάρτητα από τη φωτοπερίοδο, και κυρίως παραμένουν στο δεύτερο στάδιο. Η νύμφη αυτή διαφέρει από την αντίστοιχη του καλοκαιριού στο σκούρο πράσινο χρώμα, που παρουσιάζει, και στη λιγιστή κηρώδη έκκριση (Sutherland 1968). Το *Aspidaphium escherichii* Börner διαχειμάζει κυρίως ως νύμφη τετάρτου σταδίου, αλλά και τρίτου σταδίου νύμφες βρίσκονται στους χειμερινούς πληθυσμούς. Η χειμερινή νύμφη δεν μπορεί να διακριθεί μορφολογικά από αυτή του καλοκαιριού (Müller 1971).

Διαθερίζουσες μορφές

Το καλοκαίρι ορισμένες μονόοικες αφίδες, που αποικίζουν δένδρα, μειώνουν ή σταματούν την αναπαραγωγή τους και σε ορισμένες περιπτώσεις παράγονται εξειδικευμένες αδρανείς μορφές που διαθερίζουν. Η καλοκαιρινή διάπαυση στις αφίδες, όπως και στα έντομα γενικότερα, γίνεται σε συγκεκριμένο στάδιο ανάπτυξης γενετικά προκαθορισμένο για κάθε είδος, όπως και στη χειμερινή διάπαυση (Masaki 1980).

Στο γένος *Periphyllus*, που είναι μονόοικο και αναπτύσσεται σε φυτά του γένους *Acer*, διαθερίζουσες νύμφες παράγονται στην τρίτη γενιά μετά το ιδρυτικό άτομο (Hille Ris Lambers 1947b, Essig and Abernathy 1952). Διαφέρουν από τις κανονικές νύμφες στην τριχοφυία (setae), έχουν περισσότερο πεπλατυσμένο σώμα και σκληρητηνοποιημένους τεργίτες, που καλύπτονται από ένα σκληρό στρώμα κηρωδών ουσιών. Οι νύμφες παραμένουν στο πρώτο στάδιο μέχρι το φθινόπωρο, που αρχίζει η γήρανση των φύλλων. Ο κύριος παράγοντας που ρυθμίζει την παραγωγή διαθεριζουσών νυμφών είναι η θρεπτική κατάσταση του φυτού, καθώς σε κλάδους που αναπτύσσονται, η παραγωγή τους σταματά ή μειώνεται (Hille Ris Lambers 1947b). Στο ετεροοικό είδος *R. tiliae* παράγονται διαθερίζουσες μορφές, αλλά η παραγωγή τους δεν φαίνεται να σχετίζεται με τη θρεπτική κατάσταση του ξενιστή. Το είδος είναι ετερόοικο μεταξύ των *Tilia* και *Adenocaulon* (Compositae). Οι ανοιξιάτικες μεταναστευτικές μορφές γενούν νύμφες που διαθερίζουν στο

δευτερεύοντα ξενιστή, ως πρώτου σταδίου νύμφες, έως το φθινόπωρο. Ο καθορισμός της παραγωγής των διαθεριζουσών νυμφών φαίνεται ότι γίνεται πριν φύγουν οι μεταναστευτικές μορφές από τον πρωτεύοντα ξενιστή (Miyazaki 1985).

Υπάρχουν και περιπτώσεις όπου οι καλοκαιρινοί πληθυσμοί των αφίδων δεν μπορούν να χαρακτηριστούν ξεκάθαρα ως διαθερίζουσες μορφές. Σε διάφορα είδη Aphididae όπως τα *Aphis ruborum* (Börner), *Aphis gossypii* Glover, *Schizaphis graminum* (Rondani) και *Sitobion avenae* (Fabricius) το καλοκαίρι παράγουν άτομα μικρότερου μεγέθους, με διαφορετικό χρωματισμό και μορφολογικά χαρακτηριστικά (Hille Ris Lambers 1966, Kring 1959, Takahashi 1966, Daniels 1960, Müller, 1977). Οι παράγοντες που προάγουν την παραγωγή μικρόσωμων απτέρων είναι οι υψηλές θερμοκρασίες, η θρεπτική κατάσταση του ξενιστή και οι συνθήκες συνωστισμού (Kenten 1955, Murdie 1969a, Wool 1977). Στη προκειμένη περίπτωση φαίνεται ότι η επίδραση της θερμοκρασίας είναι ο σημαντικότερος παράγοντας (Miyazaki 1987a). Η ανθεκτικότητα των παραπάνω μορφών στις υψηλές καλοκαιρινές θερμοκρασίες ποικίλλει από είδος σε είδος. Επίσης, σε διάφορα είδη αφίδων συγκεκριμένα στάδια ανάπτυξης παρουσιάζουν μεγαλύτερη ανθεκτικότητα στις υψηλές θερμοκρασίες (Broadbent & Hollings 1951, Bodenheimer & Swirski 1957, Murdie 1969b).

Μορφές διαφορετικού χρώματος

Οι παράγοντες που καθορίζουν το χρώμα των αφίδων είναι οι συνθήκες του περιβάλλοντος (θερμοκρασία, θρέψη, διάρκεια ημέρας) και ο γενότυπος. Η ενδοκλωνική παραλλακτικότητα στο χρώμα των ατόμων της ίδιας μορφής οφείλεται κυρίως στην επίδραση του περιβάλλοντος σε αντίθεση με την διακλωνική, που οφείλεται στο διαφορετικό γενότυπο των κλώνων.

Σε αρκετά είδη η θερμοκρασία αλλάζει το χρώμα των αφίδων και η μεταβολή είναι συνήθως αντιστρεπτή. Στο *A. gossypii*, ένα πολυμορφικό είδος σε σχέση με το χρώμα, άτομα ανοικτού χρώματος παράγονται το καλοκαίρι και σκουρόχρωμα το χειμώνα. Το ίδιο έχει βρεθεί και σε πειραματικές συνθήκες (Inaizumi 1980). Άτομα της κόκκινης και της πράσινης φυλής του *Acyrtosiphon pisum* (Harris), όταν εκτράφηκαν σε υψηλές θερμοκρασίες (30-35°C), απέκτησαν κιτρινοπράσινο χρώμα (Fröhlich 1962). Όταν μεταφέρθηκαν σε χαμηλότερες θερμοκρασίες η πράσινη φυλή απέκτησε το τυπικό της χρώμα, αντίθετα με την κόκκινη, που στην επόμενη γενιά διατήρησε το κιτρινοπράσινο χρώμα. Η διάρκεια της ημέρας έχει επίσης επίδραση

στο χρώμα των αφίδων. Η κόκκινη μορφή του *S. avenae*, γεννά μεγαλύτερο ποσοστό πράσινων απογόνων σε συνθήκες μικρής ημέρας και χαμηλής έντασης φωτισμού (Markkula & Rautarää 1967). Σε μερικά είδη το χρώμα επηρεάζεται από το συνωστισμό και τις πτωχές συνθήκες διατροφής. Στο είδος *M. persicae* τα άτομα σε καχεκτικούς ξενιστές και συνθήκες συνωστισμού αποκτούν πιο ανοικτό χρωματισμό. Το τυπικό τους χρώμα επανέρχεται όταν βελτιωθούν οι συνθήκες διατροφής (Ueda & Takada 1977). Υπάρχουν και λίγες περιπτώσεις όπου η ενδοκλωνική παραλλακτικότητα είναι γενετικά προκαθορισμένη. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί το *Drepanosiphum platanoides* (Schrank), όπου σε υψηλές θερμοκρασίες τα άτομα έχουν κόκκινο χρώμα, αλλά μπορούν να το αποκτήσουν μετά την τρίτη γενιά από την εκκόλαψη του διαχειμάζοντος ωού. Τα άτομα της δεύτερης γενιάς είναι πράσινου χρώματος ακόμη και αν εκτραφούν σε υψηλές θερμοκρασίες. Σύμφωνα με τον Dixon (1972a), στην παραγωγή της κόκκινης μορφής εμπλέκεται ο μηχανισμός μέτρησης χρονικού διαστήματος (interval timer).

Το χρώμα των διαφόρων μορφών που παράγει ένας κλώνος φαίνεται ότι είναι γενετικά προκαθορισμένο. Στο *M. persicae* τα πτερωτά θηλυκά είναι πράσινου χρώματος ενώ τα αρσενικά κιτρινωπού. Στο *Metopeurum fuscoviride* Stroyan βρέθηκε ότι η διαφορά χρώματος μεταξύ αρσενικών και θηλυκών προκαλείται από γονίδιο που ελέγχει το χρώμα και βρίσκεται στο X-χρωμόσωμα (Stroyan 1949). Επίσης σε διάφορα είδη διαφορετικό χρώμα έχουν και τα fundatrigeniae από τα alienicolae (Miyazaki 1987a).

Συνηθισμένο είναι το φαινόμενο της διακλωνικής παραλλακτικότητας στο χρώμα των αφίδων. Πράσινες και κόκκινες μορφές έχουν βρεθεί σε πολλά είδη όπως τα *M. persicae*, *A. pisum*, είδη του *Macrosiphum* κ.α. Τα διάφορα πειράματα υβριδισμού έδειξαν ότι το χρώμα υπόκειται σε γενετικό έλεγχο. Στο *M. persicae* το κόκκινο και το πράσινο χρώμα ελέγχεται από ένα ζεύγος αλληλομόρφων με το κόκκινο να κυριαρχεί (Takada 1981). Στο είδος *A. pisum* το κόκκινο χρώμα κυριαρχεί στο πράσινο (Müller, 1962) και στο *Aphis cirsi-acanthoides* Scopoli το μαύρο και το καφέ κυριαρχούν του κίτρινου (Müller 1979). Σε αρκετές περιπτώσεις οι διαφορετικού χρώματος μορφές ενός είδους παρουσιάζουν διαφορές σε βιολογικά χαρακτηριστικά, όπως το αναπαραγωγικό δυναμικό, την αντοχή στις χαμηλές θερμοκρασίες, την επιλογή του φυτού ξενιστή και άλλα χαρακτηριστικά συμπεριφοράς. Στο *M. persicae* π.χ. η κόκκινη μορφή παρουσιάζει μια A1,3 χρωμοσωμική μετατόπιση που συνδέεται με τον E4 μηχανισμό ανθεκτικότητας στα

εντομοκτόνα, βασιζόμενο στην εστεράση, όταν στην πράσινη μορφή παρουσιάζεται περιστασιακά (Blackman 1987). Επίσης στη Β. Αμερική βρέθηκε ότι η κόκκινη μορφή είναι πιο ανθεκτική στα εντομοκτόνα από την πράσινη (Harlow 1991). Η βιολογική ή οικολογική σημασία του χρώματος στις αφίδες παραμένει άγνωστη. Σε μερικές περιπτώσεις έχει διευκρινισθεί το πλεονέκτημα που έχουν οι αφίδες διαφόρου χρώματος. Στα είδη *D. platanoides* (Dixon 1972a) και *M. persicae* (Markkula & Rautapää 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 ως τροφή από τα πουλιά, καθώς το χρώμα έχει αποσεματική δράση (Stroyan 1949).

Στρατιώτες

Σε πολλά είδη αφίδων παρατηρείται ένας ασυνήθιστος διμορφισμός στις νύμφες καθώς εμφανίζονται μορφές που μοιάζουν με ψευδοσκορπιούς ή με άλλους τύπους νυμφών, που συχνά «τσιμπούν» τον οργανισμό που θα τις ενοχλήσει (Aoki 1977b, 1982a, Aoki & Miyazaki 1978). Έχει αποδειχθεί ότι αυτός ο διμορφισμός σχετίζεται με την επιθετική συμπεριφορά των αφίδων κατά των αρπακτικών εντόμων (Aoki 1982b). Παρουσιάζουν αλτρουιστική συμπεριφορά, όπως αυτή που παρατηρείται σε κοινωνικά έντομα, καθώς θυσιάζονται για να προστατεύσουν την αποικία των συγγενικών τους ατόμων.

Επιθετική συμπεριφορά παρουσιάζουν οι αφίδες που ανήκουν στις οικογένειες Hormaphididae και Pemphigidae και παρατηρείται στο πρώτο και δεύτερο προνυμφικό στάδιο με εξαίρεση το *Eriosoma moriokense* Akimoto, όπου εμφανίζεται στο δεύτερο και στο τρίτο στάδιο (Akimoto 1983). Το προνυμφικό στάδιο που παρουσιάζει επιθετική συμπεριφορά μπορεί να είναι διμορφικό ή μονομορφικό, οπότε όλα τα άτομα του συγκεκριμένου σταδίου παρουσιάζουν την ίδια επιθετική συμπεριφορά.

Στα είδη με διμορφικό νυμφικό στάδιο τα άτομα που παρουσιάζουν επιθετική δραστηριότητα ονομάζονται «στρατιώτες» και έχουν ιδιαίτερα χαρακτηριστικά. Επιτίθενται σε αρπακτικά έντομα που απειλούν την αποικία, είναι στείρα, δεν τρέφονται και παραμένουν στο ίδιο στάδιο ανάπτυξης. Διαφέρουν σε διάφορα μορφολογικά χαρακτηριστικά από την κανονική μορφή, έχουν σκληροποιημένους τεργίτες, λιγότερες κηρώδεις πλάκες, τα μπροστινά πόδια ή και τα μεσαία είναι πιο

μεγάλα, πιο σκληρητινοποιημένα και έχουν πιο σκληρές τρίχες, το ρύγχος είναι κοντότερο και οι δυο κερατοειδείς αποφύσεις, που έχουν στην κεφαλή ορισμένα είδη, είναι πολύ πιο ανεπτυγμένες στους στρατιώτες (Aoki 1982b). Οι στρατιώτες χρησιμοποιούν ως μέσο άμυνας το ρύγχος ή τις κερατοειδείς αποφύσεις (στα είδη που υπάρχουν). Στους στρατιώτες με τις κερατοειδείς αποφύσεις τα μπροστινά πόδια είναι πιο μεγάλα και πιο σκληρητινοποιημένα, ενώ και τα μεσαία πόδια έχουν αυτή τη μορφολογία στους στρατιώτες που χρησιμοποιούν ως όπλο το ρύγχος. Οι στρατιώτες με τις κερατοειδείς αποφύσεις παρατηρούνται στα *alienicolae* των *Hormaphididae*, ενώ ο άλλος τύπος παρατηρείται στα *Pemphigidae* και στα *fundatrigeniae* των *Hormaphididae*.

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

Ειδικές μεταναστευτικές μορφές

Ένα άλλο είδος αλτρουστικής συμπεριφοράς, που παρατηρείται στις αφίδες, είναι η διασπορά ατόμων από τη μητρική σε μια άλλη αποικία, βοηθώντας έμμεσα τον κλώνο που ανήκουν να εκμεταλλευτεί καλύτερα τους διαθέσιμους πόρους. Σε μερικά είδη *Pemphigidae* παρατηρείται μετανάστευση ατόμων μεταξύ των κηκίδων στη δεύτερη γενιά των *fundatrigeniae*. Ο διμορφισμός που παρατηρείται στις νύμφες του υποείδους *Pachyrappa marsupialis lambersi* Aoki σχετίζεται με τη μεταναστευτική συμπεριφορά (Aoki 1979, Setzer 1980). Το θεμελιωτικό δημιουργεί μια ανοικτή κηκίδα την άνοιξη στο *Populus maximowiczii* και γεννά δυο τύπους νυμφών πρώτου σταδίου, τις μεταναστευτικές και τις κανονικές. Οι μεταναστευτικές φεύγουν από τη μητρική κηκίδα και πηγαίνουν σε άλλες του ίδιου είδους. Οι μεταναστευτικές νύμφες διαφέρουν μορφολογικά από τις κανονικές, οι κηρώδεις πλάκες έχουν αντικατασταθεί από σκληρίτες και έχουν πιο μακρύ ρύγχος.

Ο Setzer (1980) προτείνει ότι ασταθείς συνθήκες του περιβάλλοντος προάγουν την παραγωγή αυτών των μορφών, ενώ ο Aoki (1982b) εξηγεί την εξέλιξή τους με βάση τη θεωρία της επιλογής συγγένειας (Kin-selection).

4. Παράγοντες που επιδρούν στην παραγωγή των διαφορετικών μορφών στις αφίδες

Οι αφίδες αναπαράγονται παρθενογενετικά την άνοιξη και το καλοκαίρι. Παράγουν δύο διαφορετικές παρθενογενετικές μορφές, τα άπτερα και τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά. Τα δεύτερα, έχοντας την ικανότητα να πετούν, μεταναστεύουν από φυτό σε φυτό και δημιουργούν νέες αποικίες. Η παραγωγή των πτερωτών μορφών επηρεάζεται από διάφορους παράγοντες όπως η θερμοκρασία, η φωτοπερίοδος, οι συνθήκες συνωστισμού (crowding) και η παρουσία των μυρμηγκιών.

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

Παράγοντες που επηρεάζουν την παραγωγή πτερωτών μορφών

Θερμοκρασία

Έχει βρεθεί ότι οι υψηλές θερμοκρασίες αποτρέπουν την παραγωγή πτερωτών μορφών (Johnson 1965, 1966, Lamb & White, 1966). Ο Hales (1976) βρήκε ότι στα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά του *B. brassicae*, σε χαμηλή θερμοκρασία (10°C),

παρουσιάζεται μικρότερη δραστηριότητα στα *corpora alata* (CA) σε σύγκριση με τα άπτερα σε θερμοκρασία 25°C και συμπέρανε ότι η παραγωγή των άπτερων μορφών είναι συνάρτηση της υπερδραστηριότητας των CA. Το παραπάνω δείχνει μια άμεση επίδραση της θερμοκρασίας στο μηχανισμό παραγωγής πτερωτών μορφών αλλά υπάρχει και έμμεση επίδραση, καθώς η θερμοκρασία επηρεάζει την κινητικότητα των αφίδων και τη φυσιολογική κατάσταση του φυτού ξενιστή (Kawada 1987)

Φωτοπερίοδος

Ο Bonnemaision (1951), πειραματιζόμενος με τα είδη *M. persicae* και *B. brassicae*, και ο Lees (1967), με το *Megoura viciae* Buckton, δεν βρήκαν επίδραση της φωτοπεριόδου στην παραγωγή των πτερωτών παρθενογενετικών θηλυκών. Αντίθετα ο Johnson (1965, 1966) βρήκε ότι οι συνθήκες συνωστισμού και μικρής ημέρας προάγουν την παραγωγή πτερωτών στο είδος *Aphis craccivora* Koch, ενώ η μεγάλης διάρκειας ημέρα προάγει την παραγωγή άπτερων μορφών. Φαίνεται ότι στα ετερόοικα είδη οι συνθήκες μικρής ημέρας είναι ο κύριος παράγοντας που προάγει την παραγωγή των θηλυτόκων και ωστόκων, άλλα έχουν μικρή ή καμιά επίδραση στην παραγωγή των πτερωτών παρθενογενετικών μορφών.

Συνθήκες συνωστισμού (crowding)

Ο ρυθμός εμφάνισης των πτερωτών αυξάνει με την αύξηση του αριθμού των αφίδων στο φυτό ξενιστή και τη δημιουργία συνθηκών συνωστισμού. Αρχικά είχε θεωρηθεί ότι αυτό το φαινόμενο προκύπτει από τη μεταβολή της θρεπτικής κατάστασης του φυτού ξενιστή. Ο Bonnemaision (1951) εξέτασε το ρυθμό εμφάνισης των πτερωτών μορφών σε συνθήκες συνωστισμού στα είδη *M. persicae* και *B. brassicae*, αλλάζοντας την τροφή που δέχονταν οι αφίδες με σκοπό να περιορίσει την επίδραση αυτού του παράγοντα. Απέδειξε ότι οι θρεπτικές συνθήκες δεν σχετίζονταν με την δημιουργία πτερωτών μορφών αντίθετα με τις συνθήκες συνωστισμού. Ο Lees (1967), σε μια πιο εκτεταμένη μελέτη με το είδος *M. viciae*, δημιούργησε συνθήκες συνωστισμού διαφόρου βαθμού κατά την περίοδο, που διατηρούσε τις αφίδες σε νηστεία, ώστε να εξαλείψει την επίδραση της τροφής. Ο Lees απέδειξε ότι ο κύριος παράγοντας που προάγει την ανάπτυξη των πτερύγων είναι το ερέθισμα που δημιουργείται με την επαφή των ατόμων. Επίσης βρήκε ότι νύμφες τετάρτου σταδίου

είναι πιο δεκτικές σε αυτό το ερέθισμα, ενώ οι νεογέννητες νύμφες δεν έδειξαν καμιά αντίδραση. Το ερέθισμα επαφής μεταξύ ατόμων του *M. viciae* και άλλων ειδών αφίδων προάγει την παραγωγή πτερωτών, όμως σε μικρότερο βαθμό από αυτό της επαφής με τα άτομα του ίδιου είδους. Επίσης και άλλα έντομα μπορούν να προκαλέσουν παραγωγή πτερωτών σε διάφορο βαθμό. Ο Lees (1967) διατύπωσε την άποψη ότι το ερέθισμα επαφής που δέχεται η αφίδα διαμέσου των εξαρτημάτων της, αποτελεί ένα μήνυμα για την ύπαρξη υπερπληθυσμού. Η περίοδος που η αφίδα αντιλαμβάνεται το ερέθισμα, που προκαλούν οι συνθήκες συνωστισμού, διαφέρει από είδος σε είδος. Στο *Rhopalosiphum padi* (L.) το έντομο είναι πιο ευαίσθητο 21 ώρες μετά τη γέννησή του (Noda 1959), το *A. craccivora* είναι ευαίσθητο σε ερεθίσματα επαφής τόσο πριν όσο και μετά τη γέννησή του (Johnson 1965).

Θρέψη

Σε αντίθεση με ότι συμβαίνει στο *M. viciae* και σε μερικά άλλα είδη, η τροφή, τόσο η γεύση όσο και τα θρεπτικά στοιχεία., φαίνεται ότι είναι σημαντικός παράγοντας στο σχηματισμό των πτερύγων (Mittler & Sutherland 1969, Harrewijn, 1978). Άτομα του *R. padi* όταν τρέφονται μεμονωμένα σε ώριμα φύλλα του πρωτεύοντος ξενιστή παράγουν περισσότερα πτερωτά από ότι όταν τρέφονται σε νεαρά φύλλα. Επίσης σε ορισμένες αφίδες, που τρέφονται σε νεαρά φυτά, σταματά η παραγωγή πτερωτών μορφών. Δεν είναι γνωστό αν κάποιος παράγοντας γεύσης επιδρά κατευθείαν στα CA ή σε άλλο τμήμα του ενδοκρινικού συστήματος. Σύμφωνα με τους Raccach και συνεργάτες (1971) η γαλακτόζη μπορεί να έχει τέτοιου είδους επίδραση στο *M. persicae*. Οι Kunkel & Mittler (1971) βρήκαν ότι αν και άπτερα του *M. persicae* αναπτύσσονται κυρίως σε καλής ποιότητας τροφή, άτομα που αναπτύσσονται σε «φτωχή» σε θρεπτικά συστατικά τεχνητή τροφή παράγουν υψηλό ποσοστό απτέρων αν προηγουμένως περπατήσουν και κάνουν νύγματα δοκιμής σε καλής ποιότητας ξενιστή. Πιθανώς μη θρεπτικά συστατικά της διαίτας των αφίδων δρουν ως ερέθισμα (token stimuli) που δείχνει αλλαγές στην ποιότητα του ξενιστή. Πιστεύεται ότι, αν και η αντίδραση των αφίδων σχετίζεται με τις αλλαγές στην ποιότητα τροφής, πιθανόν δεν αντιδρούν απευθείας στις αλλαγές αυτές (Dixon 1998).

Σε ορισμένες περιπτώσεις όταν οι αφίδες τρέφονται σε κατώτερης ποιότητας φυτά, η παραγωγή πτερωτών μειώνεται και παράγονται μικρόσωμα άπτερα. Στο

είδος *Chaetosiphon fragaefolii* (Cockerell) (Schaefers 1972) η μη ικανοποιητική θρέψη των αφίδων λόγω της πυκνότητας του πληθυσμού αποτρέπει την παραγωγή των πτερωτών. Στο *M. persicae* σε πολύ «φτωχή» συνθετική τροφή (Mittler & Kleinjan 1970) και σε άλλα είδη αφίδων που τρέφονται σε κακής ποιότητας ξενιστές (Schaefers & Judge 1971, Dixon 1972c) παράγονται κυρίως άπτερες μορφές. Η White (1971) πρότεινε ότι όταν η ποιότητα της τροφής είναι μη ικανοποιητική, είναι πιθανό να μην παρέχονται σε ικανοποιητική ποσότητα σημαντικές ουσίες για τη δημιουργία των πτερύγων. Υπάρχουν όμως αρκετές διαφωνίες στην άποψη ότι τα θρεπτικά συστατικά έχουν άμεση επίδραση στην ανάπτυξη των πτερύγων (Harrewijn 1977). Τα θρεπτικά συστατικά των φυτών, σύμφωνα με τον Harrewijn (1978), μπορούν να ταξινομηθούν σε διάφορες κατηγορίες ανάλογα με την επίδρασή τους στο μηχανισμό που ελέγχει την παραγωγή διαφορετικών μορφών στο είδος *M. persicae*. Ο Dixon (1998) δίνει μια διαφορετική εξήγηση για το παραπάνω φαινόμενο. Τα πτερωτά συνήθως έχουν μεγαλύτερο χρόνο ανάπτυξης από τα άπτερα, οπότε σε άσχημες συνθήκες είναι προτιμότερο για έναν κλώνο να παράγει άπτερα που επιβιώνουν καλύτερα, μέχρι οι συνθήκες να βελτιωθούν, από το να επενδύσει τους περιορισμένους πόρους σε μετανάστευση, που από τη φύση της παρουσιάζει υψηλό κίνδυνο.

Οι συνθήκες συνωστισμού φαίνεται ότι επιδρούν στην αφίδα προ και μετά τη γέννησή της. Αντίθετα, δεν έχει εξακριβωθεί αν οι θρεπτικοί παράγοντες έχουν μεγαλύτερη επίδραση προ ή μετά τη γέννηση της αφίδας. Η επίδραση του σταδίου και της θρεπτικής κατάστασης του ξενιστή ποικίλλει από είδος σε είδος. Υπάρχουν είδη που αντιδρούν σε ώριμα φύλλα ή σε σπορόφυτα, σε βλαστούς που αυξάνονται ή σε βλαστούς που έχει σταματήσει η αύξησή τους (Kawada 1987).

Η σχέση μεταξύ της ποιότητας του φυτού ξενιστή και της παραγωγής πτερωτών μορφών φαίνεται ότι είναι αρκετά πολύπλοκη και συχνά υπάρχει αλληλεπίδραση παραγόντων. Το *M. persicae*, είδος που δεν παρουσιάζει εξειδίκευση ως προς το φυτό ξενιστή, μπορεί να παράγει εύκολα πτερωτές μορφές όταν ο πληθυσμός του αυξάνει γρήγορα εξαιτίας των ευνοϊκών συνθηκών θρέψης. Η επίδραση των συνθηκών συνωστισμού μπορεί, κατά κάποιο τρόπο, να μειωθεί από ειδικούς παράγοντες του ξενιστού με αποτέλεσμα να παράγονται άπτερες μορφές (Harrewijn 1978). Οι αφίδες που παρουσιάζουν εξειδίκευση στο φυτό ξενιστή μπορεί να παράγουν πτερωτά και να εγκαταλείψουν το φυτό πριν οι συνθήκες γίνουν άσχημες.

Ωστόσο, η αντίδρασή τους στη φυσιολογία του φυτού ξενιστή είναι συχνά ασυνήθιστη. Το είδος *C. fragaefolii*, παράγει πτερωτά άτομα υπό ιδανικές θρεπτικές συνθήκες, χωρίς να χρειάζεται ερέθισμα από συνθήκες υπερπληθυσμού (Kawada 1987).

Αλληλεπίδραση αφίδων και μυρμηγκιών

Η δραστηριότητα των μυρμηγκιών εκτός από τις ευεργετικές συνέπειες που μπορεί να έχει για τις αφίδες με την προστασία από τους φυσικούς εχθρούς φαίνεται ότι επηρεάζει και την παραγωγή πτερωτών μορφών. Οι Kleinjan & Mittler (1975) έδειξαν ότι το είδος μυρμηγκιού *Formica fusca* (Wheeler) ρυθμίζει την παραγωγή πτερωτών στο είδος *A. fabae* με μια ουσία ανάλογη της ορμόνης νεότητας που παράγεται από τους γναθικούς αδένες. Ωστόσο, έχει βρεθεί ότι το επίπεδο της ουσίας είναι τόσο χαμηλό ώστε η παρουσία των μυρμηγκιών να μην έχει μεγάλη επίδραση στον καθορισμό της συγκεκριμένης μορφής.

Μηχανισμός ελέγχου της παραγωγής πτερωτών μορφών

Ο κύριος παράγοντας που επηρεάζει την παραγωγή των πτερωτών μορφών φαίνεται ότι είναι το ερέθισμα επαφής που προκαλείται σε συνθήκες συνωστισμού. Ο Lees (1961) ανέφερε ότι το νευροεκκριτικό σύστημα των αφίδων εμπλέκεται στο σχηματισμό των πτερύγων. Στο *M. viciae* βρήκε ότι νύμφες που εκτρέφονται σε συνθήκες συνωστισμού παράγουν περισσότερα πτερωτά από αυτές που τρέφονται μεμονωμένα. Η μορφή των απογόνων καθορίζεται προ της γέννησής τους και ελέγχεται από μητρικό μηχανισμό. Πρότεινε, ότι υπεύθυνη είναι η παρουσία μιας ορμονικής ουσίας που μπορεί να επηρεάσει το έμβρυο σε συγκεκριμένο στάδιο ανάπτυξης του ή η μειωμένη εκκριτική δραστηριότητα των CA. Η White (1968) πρότεινε ότι τα CA είναι ο κύριος παράγοντας ρύθμισης, τόσο από τη μητέρα όσο και από την νύμφη, της δημιουργίας των πτερύγων. Οι δραστηριότητα των CA ήταν μικρότερη σε νύμφες πρώτου σταδίου στο *B. brassicae* σε συνθήκες συνωστισμού από αυτές που εκτρέφονταν μεμονωμένα. Παρόμοια αποτελέσματα βρήκε και ο Kawada (1987) στο είδος *A. craccivora*. Επίσης τοπική εφαρμογή αναλόγων της ορμόνης νεότητας ελέγχει την ανάπτυξη των πτερύγων ανάλογα με το στάδιο και τη δόση που εφαρμόζεται (Lees 1977) αλλά σπάνια επηρεάζουν την ανάπτυξη των

περυγών στους απογόνους (White & Lamb 1968). Οι Harrewijn & Noordink (1977) πρότειναν ότι η ορμόνη νεότητας δεν δρα ως αγγελιοφόρος μεταξύ του σώματος της μητέρας και του αναπτυσσόμενου εμβρύου, αλλά το μήνυμα μεταφέρεται απευθείας από τον εγκέφαλο της μητέρας στο έμβρυο.

Η δραστηριότητα των CA θεωρείται επίσης ο υπεύθυνος παράγοντας στην μεγάλη παραγωγή άπτερων μορφών από τα περωτά παρθενογενετικά θηλυκά. Η White (1965) βρήκε ότι ο πυρήνας των CA στα περωτά θηλυκά του *B. brassicae* είναι μεγαλύτερος από ότι στα άπτερα και υπέθεσε ότι η δραστηριότητα των CA είναι μεγαλύτερη στις περωτές μορφές. Επίσης πρότεινε, ότι η υψηλή δραστηριότητα των CA αναστέλλει την ανάπτυξη των καταβολών των περυγών στα έμβρυα ή προάγει τη μείωση των καταβολών μετά τη γέννηση (White 1971).

Παράγοντες που επηρεάζουν την παραγωγή σεξουαλικών μορφών

Φωτοπερίοδος

Η παραγωγή των σεξουαλικών μορφών στο *M. viciae* έχει μελετηθεί εκτεταμένα από τον Lees (1959, 1960, 1963), ο οποίος βρήκε, ότι άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά που εκτράφηκαν μετά τη γέννησή τους σε λιγότερο από 14,5 ώρες φως ανά ημέρα, γέννησαν μόνο ωοτόκα. Σε περισσότερες από 15 ώρες φως ανά ημέρα παρήχθησαν αποκλειστικά άπτερα παρθενογενετικά ενώ σε 14,5 έως 15,0 ώρες παρήχθησαν ωοτόκα και παρθενογενετικά θηλυκά. Επίσης σε θερμοκρασία 15,0°C η κρίσιμη διάρκεια ημέρας για την εμφάνιση θηλυκών μορφών ήταν μεταξύ 14,5 και 15,0 ωρών. Η κρίσιμη διάρκεια ημέρας τείνει να μειωθεί με αυξανόμενες θερμοκρασίες, όταν ανά 15 λεπτά έχουμε αύξηση 5°C. Σε θερμοκρασίες υψηλότερες των 23°C η επίδραση της φωτοπερίοδου σταματά εντελώς και παράγονται μόνο παρθενογενετικά άτομα. Ο Lees πρότεινε ότι οι αφίδες μπορούν να μετρήσουν τη σκοτόφαση με ένα μηχανισμό όμοιο με του ρολογιού. Η σκοτόφαση διαιρείται σε 4 τμήματα: 1) 0-2,5 ώρες, όπου η αφίδα «μηδενίζει» το ρολόι και μετρά μια νέα σκοτόφαση. 2) 2,5-5,0 ώρες, όπου το φως δεν επηρεάζει την σκοτόφαση. 3) 5,0-9,5 ώρες, όπου το φως αναστέλλει τη δράση της σκοτόφασης. 4) περισσότερο από 9,5, ώρες όπου η σκοτόφαση έχει προχωρήσει τόσο ώστε να μην επηρεάζεται από το φως. Επίσης έδειξε ότι φως μήκους 450nm και 450-620nm έχει επίδραση κατά τη διάρκεια του πρώτου και τρίτου σταδίου αντίστοιχα (Lees 1970,

1973). Το κέντρο που δρα το φως καθώς και ο μηχανισμός που μετράει την σκοτοπερίοδο θεωρείται ότι βρίσκονται στον πρωτεγκεφαλο (protocerebrum). Στα νευροεκκριτικά κύτταρα του εγκεφάλου παράγεται η ουσία που καθορίζει το φύλο των εμβρύων και μεταφέρεται στις ωοθήκες δια μέσου του θωρακικού γαγγλίου ή εκκρίνεται στην αιμοδόμο ως νευροορμόνη. Αντίθετα, στα θηλυτόκα του *A. fabae* ο φωτοπεριοδικός μηχανισμός ελέγχει τη μορφή που παράγεται δια μέσου των CA με την παραγωγή της ορμόνης νεότητας (Lees & Hardie 1981). Σε πειράματα με τα είδη *A. fabae* και *M. persicae* βρέθηκε ότι η ποσότητα της ορμόνης νεότητας ελέγχει την παραγωγή σεξουαλικών μορφών (Tsitsipis & Mittler 1977a, 1977b, Mittler *et al.* 1976, Hales & Mittler 1983). Πέντε ορμόνες νεότητας έχουν αναγνωρισθεί χημικά (Schooley & Baker 1985). Στις αφίδες έχει βρεθεί μόνο η ορμόνη νεότητας III (Hardie 1984). Επίσης, τοπική εφαρμογή της ορμόνης νεότητας ή συνθετικών αναλόγων τους σε άπτερα θηλυκά ολοκυκλικών κλώνων, που εκτρέφονται σε συνθήκες μικρής ημέρας, προάγει την παραγωγή παρθενογενετικών μορφών (Mittler *et al.* 1976, Hardie 1981).

Τα αρσενικά παράγονται σε συνθήκες μικρής διάρκειας ημέρας στα περισσότερα είδη αφίδων. Όμως αυτό είναι σπάνιο στην περίπτωση του *M. viciae*, όπου αρσενικά δεν εμφανίζονται με την αλλαγή στη διάρκεια της ημέρας (Lees, 1959). Σε μονόοικα είδη, όπως το *A. pisum*, σύμφωνα με τους Lamb και Pointing (1972), αρσενικά και ωοτόκα παράγονται σε λιγότερο από 13,0-14,0 ώρες φως ανά ημέρα αλλά η κρίσιμη διάρκεια φωτοπεριόδου που χρειάζεται για την παραγωγή αρσενικών είναι περίπου μία ώρα περισσότερη από αυτή που χρειάζεται για την παραγωγή των ωοτόκων. Σε πολλά είδη αφίδων περισσότερα αρσενικά τείνουν να εμφανιστούν κατά τη διάρκεια του δευτέρου μισού της αναπαραγωγικής περιόδου (Kawada 1987).

Στο *M. persicae*, ένα τυπικό ετερόοικο είδος, η παραγωγή σεξουαλικών μορφών σχετίζεται με τη διάρκεια της σκοτόφασης. Πιο συγκεκριμένα, αυτή εξαρτάται από τον αριθμό και τη διάρκεια των σκοτοφάσεων που προάγουν την παραγωγή τους (Blackman 1975b, Mittler *et al.* 1979, Matsuka & Mittler 1979). Οι Matsuka και Mittler (1979) βρήκαν σε κλώνο του *M. persicae* από τη Yakima (Washington, U.S.A.) ότι η κρίσιμη διάρκεια ημέρας για την παραγωγή των αρσενικών είναι 14,5 ώρες. Η αύξηση του αριθμού των σκοτοφάσεων αυξάνει την παραγωγή των αρσενικών που γεννιούνται ενωρίτερα (Matsuka & Mittler 1979, Searle & Mittler 1981). Έχει ακόμα επισημανθεί, ότι οι μητέρες των αφίδων είναι περισσότερο

ευαίσθητες στη φωτοπερίοδο αμέσως πριν από τη γέννησή τους. Στον κλώνο από την Yakima σε λιγότερο από 13,5 ώρες φως ανά ημέρα εμφανίστηκαν μόνο θηλυτόκα και σε περισσότερες από 14,0 ώρες φως μόνο παρθενογενετικά. Σε φωτοπερίόδους μεταξύ 13,5 και 14,0 ώρες εμφανίστηκαν και οι δύο μορφές. Στο είδος *A. fabae* οι Tsitsipis & Mittler (1977a, 1977b) βρήκαν ότι σε διάρκεια ημέρας 4, 10, 12 ώρες όλα τα πτερωτά που παράγονται είναι θηλυτόκα και σχεδόν όλα σε 2 ώρες διάρκεια ημέρας. Σε διάρκεια ημέρας μακρύτερη από 13 ώρες και 45 λεπτά όλα τα πτερωτά που εμφανίστηκαν ήταν άπτερα παρθενογενετικά. Σε φωτοπερίοδο από 13 ώρες και 6 λεπτά έως 13 ώρες και 28 λεπτά φως ανά ημέρα εμφανίστηκαν και οι δύο μορφές. Τα αρσενικά εμφανίστηκαν σε φωτοπερίοδο από 2 ώρες έως 13 ώρες και 45 λεπτά φως ανά ημέρα. Η κριτική φωτοπερίοδος για την παραγωγή τόσο των θηλυτόκων όσο και των αρσενικών βρέθηκε σε 13 ώρες και 23 λεπτά φως ανά ημέρα.

Ο Pagliai (1965) στο *B. brassicae* βρήκε άπτερες μορφές μεταξύ των παρθενογενετικών και των ωοτόκων. Αυτά τα θηλυκά ονομάστηκαν «αμφιφασικά» καθώς περιέχουν ωοσωλήνες με διαχειμάζοντα ωά και ωοσωλήνες με παρθενογενετικά έμβρυα. Τέτοιου είδους μορφές είναι σπάνιες στη φύση αλλά παράγονται στο εργαστήριο όταν η φωτοπερίοδος αλλάζει σε μια κρίσιμη στιγμή της διαδικασίας καθορισμού του ωού/εμβρύου. Ο Crema (1973) έχει παρατηρήσει «αμφιφασικά» θηλυκά στο είδος *A. pisum* και ο Blackman (1971) σε μικρό ποσοστό σε ορισμένους ενδιάμεσους κλώνους του *M. persicae*.

Θερμοκρασία

Η θερμοκρασία επηρεάζει την παραγωγή σεξουαλικών μορφών στις αφίδες μόνο όταν επιδρά συγχρόνως με την φωτοπερίοδο (MacGillivray & Anderson 1964). Μικρής διάρκειας ημέρες και σχετικά χαμηλές θερμοκρασίες προάγουν την παραγωγή των σεξουαλικών μορφών σε πολλά είδη αφίδων. Αντίθετα, υψηλές θερμοκρασίες το φθινόπωρο τείνουν να αποτρέψουν την παραγωγή τους. Η κρίσιμη διάρκεια ημέρας μειώνεται με αύξηση της θερμοκρασίας. Σε θερμοκρασίες υψηλότερες από 25°C, με μικρές διαφορές στα διάφορα είδη αφίδων, η επίδραση της μικρής διάρκειας ημέρας αποτρέπεται και παράγονται μόνο παρθενογενετικά άτομα. (Kawada 1987) Οι Tsitsipis & Mittler (1976, 1977b) βρήκαν ότι στο *A. fabae* σε συνθήκες μικρής διάρκειας ημέρας αρσενικά εμφανίστηκαν στις θερμοκρασίες που εξετάστηκαν από 11,5°C ως 22,5°C αλλά όχι σε θερμοκρασία ίση ή μεγαλύτερη από

23,5°C. Ο μέγιστος αριθμός αρσενικών παρατηρήθηκε μεταξύ στους 17,5°C και 19,5°C. Όσον αφορά την επίδραση της θερμοκρασίας στην παραγωγή των θηλυκών απογόνων βρέθηκε ότι μόνο πτερωτά παράγονται στους 11,5°C και 15,5°C, άπτερα και πτερωτά στους 17,5 °C έως 25,5 °C και αποκλειστικά άπτερα στους 28,5 °C. Σε θερμοκρασίες από 11,5 °C έως 19,5 °C όλα τα πτερωτά ήταν θηλυτόκα. Αντίθετα, στους 22,5 °C έως 25,5 °C το ποσοστό των θηλυτόκων μειώθηκε από 96% σε 8%. Στο *Aphis rubicola* (Oestlund) τα αρσενικά εμφανίζονται σε υψηλές θερμοκρασίες μετά από λιγότερους κύκλους σκοτόφασης από ότι σε χαμηλότερες. Στις χαμηλότερες θερμοκρασίες το ποσοστό των θηλυτόκων βρέθηκε μεγαλύτερο ενώ στην υψηλότερη θερμοκρασία εμφανίστηκε υψηλός αριθμός άπτερων παρθενογενετικών καθόλη την αναπαραγωγική περίοδο (Brodel & Schaeffers 1980).

Θρέψη

Σύμφωνα με τον Forrest (1970) στο *Dysaphis devectora* (Walker) αρσενικά και έμφυλα θηλυκά εμφανίζονται κατά τα μέσα καλοκαιριού, όταν οι ημέρες είναι μεγάλης διάρκειας. Οι αφίδες λαμβάνουν την αλλαγή στην θρέψη δια μέσου του φυτού ξενιστή ως μήνυμα για να παράγουν σεξουαλικά άτομα. Σε αντίθεση με τη φωτοπερίοδο, η αλλαγή στη θρεπτική κατάσταση του φυτού ξενιστή ποικίλλει πολύ από χρόνο σε χρόνο χωρίς την ύπαρξη ενός σταθερού προτύπου. Αυτό βέβαια δεν εμποδίζει τις αφίδες να συγχρονίζουν τον βιολογικό τους κύκλο με την αύξηση και ανάπτυξη των ξενιστών τους. Επίσης βρέθηκε, ότι ενδιάμεσες μορφές μεταξύ άπτερων και πτερωτών, που έχουν μερικώς ανεπτυγμένες πτέρυγες, παράγονται ανάλογα με την κατάσταση του φυτού ξενιστή, όπως βρέθηκε στο *B. brassicae* από τους Kunkel & Kloft (1974).

Οι αφίδες που ζουν κάτω από το έδαφος στις ρίζες των φυτών δεν φαίνεται να επηρεάζονται άμεσα από την φωτοπερίοδο. Ωστόσο, φαίνεται να γνωρίζουν το χρόνο δια μέσου της αλλαγής στην θρεπτική κατάσταση του ξενιστή τους. Οι Sethi & Swenson (1967) έδειξαν ότι η παραγωγή σεξουαλικών ατόμων στο *Eriosoma pyricola* (Baker and Davidson) επηρεάζεται από τη διακοπή στην ανάπτυξη των ριζών του ξενιστή του. Από τις πειραματικές εργασίες που έχουν γίνει μέχρι τώρα, στις περιπτώσεις όπου το φυτό ξενιστής επηρεάζει την παραγωγή των σεξουαλικών μορφών, ο κυριότερος παράγοντας φαίνεται ότι είναι η μεγάλη ηλικία των φύλλων,

όπως στην περίπτωση του *Chromaphis juglandicola* (Kaltenbach), που προσβάλλει την καρδιά (Davis 1967).

Ενδογενείς παράγοντες

Στην παραγωγή των σεξουαλικών μορφών των αφίδων, εκτός από την φωτοπερίοδο, τη θερμοκρασία και τη θρέψη, επιδρούν και ενδογενείς παράγοντες. Ως ενδογενείς παράγοντες μπορούν να χαρακτηρισθούν οι ποιοτικές και ποσοτικές διαφορές στην αντίδραση στη φωτοπερίοδο που παρουσιάζουν κλώνοι του ίδιου είδους και ο μηχανισμός μέτρησης χρονικού διαστήματος (interval timer). Ενδογενής παράγοντας μπορεί να θεωρηθεί επίσης και ο ορμονικός μηχανισμός καθορισμού του φύλου που έχει αναπτυχθεί παραπάνω.

Τέσσερις κατηγορίες βιολογικού κύκλου έχουν περιγραφεί τόσο σε μονόικα (π.χ. *S. avenae*) όσο και σε ετερόικα (π.χ. *M. persicae*, *R. padi*) είδη αφίδων. Υπάρχουν κλώνοι ολοκυκλικοί, που το φθινόπωρο, καθώς η διάρκεια ημέρας μειώνεται, παράγουν θηλυτόκα (ωτόκα στα μονόικα είδη) και αρσενικά, κλώνοι ανολοκυκλικοί που έχουν χάσει πλήρως την ικανότητα παραγωγής σεξουαλικών ατόμων και διαχειμιάζουν ως παρθενογενετικές μορφές σε αυτοφυή φυτά ή σε χειμερινές καλλιέργειες, και δύο ενδιάμεσες κατηγορίες: οι ανδροκυκλικοί και οι ενδιάμεσοι κλώνοι, που χρησιμοποιούν και τις δυο στρατηγικές διαχείμασης. Οι ανδροκυκλικοί κλώνοι παράγουν το φθινόπωρο παρθενογενετικές μορφές και αρσενικά, που συμμετέχουν στη σεξουαλική φάση του είδους, ενώ οι ενδιάμεσοι παράγουν την ίδια εποχή πολλά άπτερα και πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά και λίγα αρσενικά και «ενδιάμεσα» πτερωτά ή ωτόκα στα μονόικα είδη. Τα «ενδιάμεσα» πτερωτά γενούν τόσο ωτόκα θηλυκά όσο και παρθενογενετικές μορφές. Ο αριθμός των «ενδιάμεσων» πτερωτών στους ενδιάμεσους κλώνους των ετερόικων ειδών και των ωτόκων στα μονόικα είδη είναι αρκετά μικρός σε σχέση με τον αριθμό των θηλυτόκων και των ωτόκων στους ολοκυκλικούς κλώνους των ετερόικων και μονόικων ειδών αντίστοιχα (Blackman 1971, 1972, Tatchell & Parker 1990, Simon *et al.* 1991a, Dedryver *et al.* 1998).

Εκτός του πολυμορφισμού που παρουσιάζουν οι αφίδες στο βιολογικό κύκλο, έχουν βρεθεί και ποσοτικές διαφορές στην παραγωγή σεξουαλικών ατόμων από ολοκυκλικούς κλώνους, που συλλέχθηκαν είτε από την ίδια (Takada 1982, MacKay 1989) είτε από διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές (Mittler & Wilhoit 1990, Mittler &

Gorder 1991). Πιο συγκεκριμένα, στο είδος *M. persicae* οι Mittler και Wilhoit (1990) βρήκαν διαφορές μεταξύ 2 κλώνων του *M. persicae*, που συλλέχθηκαν από διαφορετικά γεωγραφικά πλάτη (Ουάσιγκτον, Η.Π.Α. και Μαδρίτη), με το βορειότερο κλώνο να παράγει σεξουαλικές μορφές σε σκοτόφαση μικρότερη κατά 1-1,5 ώρες από ότι ο νοτιότερος κλώνος. Επίσης οι Smith & MacKay (1990) εξετάζοντας μεγάλο αριθμό κλώνων του *A. pisum* από διάφορες περιοχές της Β. Αμερικής βρήκαν διατοπική και ενδοτοπική παραλλακτικότητα στην παραγωγή σεξουαλικών μορφών. Αν και βρέθηκε παραλλακτικότητα μεταξύ κλώνων της ίδιας περιοχής, η μέση αντίδραση στη φωτοπερίοδο βρέθηκε να αλλάζει σύμφωνα με το γεωγραφικό πλάτος.

Σε διάφορα ολοκυκλικά είδη αφίδων, όπως τα *B. brassicae* (Bonnemaison 1951), *M. viciae* (Lees 1960), *Drepanosiphum platanoides* (Schrank) (Dixon 1971b) και *Eucallipterus tiliae* L. (Dixon 1972b) έχει περιγραφεί μηχανισμός που αποτρέπει την παραγωγή σεξουαλικών μορφών αμέσως μετά την εκκόλαψη του διαχειμάζοντος ωού ενωρίς την άνοιξη, αν και επικρατούν συνθήκες μικρής ημέρας και σχετικά χαμηλές θερμοκρασίες, όμοιες με αυτές του φθινοπώρου, που προάγουν την παραγωγή τους. Μετά την πάροδο ορισμένου αριθμού γενεών από την εκκόλαψη του ωού, οι αφίδες μπορούν να παράγουν σεξουαλικές μορφές. Επίσης βρέθηκε ότι υπάρχουν δυο μηχανισμοί. Ο ένας ελέγχει την παραγωγή των αρσενικών και ο άλλος την παραγωγή των έμφυλων θηλυκών. Ο μηχανισμός αυτός προστατεύει τις αφίδες ώστε να μη γεννήσουν σεξουαλικά άτομα σε λάθος εποχή. Ο Bonnemaison (1951) ονόμασε αυτό το φαινόμενο παράγοντας του θεμελιωτικού “facteur fondatrice”, ενώ ο Lees (1960) το ονόμασε μηχανισμό μέτρησης χρονικού διαστήματος “interval timer”.

5. Η έννοια του είδους, προβλήματα στην συστηματική των εντόμων

Επειδή τα είδη είναι η μονάδα εξέλιξης και καθώς αποτελούν τη βασική μονάδα της συστηματικής βιολογίας, η σωστή αντίληψη του είδους είναι κρίσιμη για την εξελικτική βιολογία και τη συστηματική (Ereshefsky 1992). Αυτού του είδους οι απόψεις είναι κοινές μεταξύ των βιολόγων, ωστόσο δεν υπάρχει γενική συμφωνία σχετικά με τον ορισμό του είδους (Ereshefsky 1992, Grant 1994). Η έννοια του βιολογικού είδους (επίσης γενετική ή αναπαραγωγική έννοια) είναι η πιο ευρεία διαδομένη έννοια του είδους τα τελευταία χρόνια. Ο ορισμός αυτός καθορίζει το είδος ως μια αναπαραγωγική κοινότητα, απομονωμένη αναπαραγωγικά από άλλες, που καταλαμβάνει μια συγκεκριμένη οικοθέση (niche) στη φύση (Mayr 1982).

Η έννοια του βιολογικού είδους έχει δεχθεί αρκετή κριτική τα τελευταία χρόνια καθώς παρουσιάζει αρκετούς περιορισμούς. Μερικοί από αυτούς αναφέρονται παρακάτω (Ereshefsky 1992, Rakaouskas 1998). Θεωρείται ότι δεν είναι η αναπαραγωγική απομόνωση σημαντική για την απομόνωση των σεξουαλικά αναπαραγόμενων ειδών αλλά η ύπαρξη ενός εξειδικευμένου συστήματος αναγνώρισης ατόμων του αντίθετου φύλου, ώστε να πραγματοποιείται η αναπαραγωγή (Paterson 1993). Ο κύριος σκοπός του συστήματος αναγνώρισης ατόμων του ίδιου είδους, αλλά αντίθετου φύλου, δεν είναι η αναπαραγωγική απομόνωση των ειδών, αλλά ο συγχρονισμός των δύο φύλων και η αναπαραγωγή. Τα είδη για να επιβιώσουν σε μια συγκεκριμένη οικοθέση πρέπει τα άτομά τους να έχουν προσαρμοστεί σε αυτή. Συνεπώς, στα σεξουαλικά αναπαραγόμενα είδη είναι αναγκαία η ύπαρξη ενός συστήματος-αναγνώρισης ατόμων του αντίθετου φύλου που έχουν προσαρμοστεί στη συγκεκριμένη οικοθέση (Rakaouskas 1998). Θεωρείται επίσης, ότι η αιτία της ύπαρξης των ειδών δεν είναι τα διάφορα αναπαραγωγικά εμπόδια αλλά η κεντρομόλος επιλογή ενός συνδυασμού γονιδίων για μια βέλτιστη προσαρμογή ή για κάποιο εξελικτικό ρόλο (Blackman 1995). Ο ορισμός διαφόρων ενδοειδικών κατηγοριών (π.χ. υποείδος, φυλή-ξενιστού) με βάση το βαθμό της πραγματικής ή δυνητικής ανταλλαγής γονιδίων, δεν αποτελεί πάντα τη σωστή κατεύθυνση για τους παρακάτω λόγους (Blackman 1995). Η εκτίμηση του βαθμού ανταλλαγής γονιδίων μεταξύ διαφόρων πληθυσμών είναι δύσκολη και οι έως τώρα τεχνικές έχουν αποδειχθεί ανεπαρκείς, αν και τελευταία φαίνεται ότι οι μοριακές

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

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

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

Το είδος θεωρείται ως ένα σύστημα συγγενών πληθυσμών που παρουσιάζουν όμοια προσαρμογή (Shaposhnikov 1981). Οι πληθυσμοί του είδους παρουσιάζουν μια συγκεκριμένη προσαρμογή ώστε να επιβιώσουν στην οικοθέση που καταλαμβάνει το είδος. Συνεπώς το είδος μπορεί να θεωρηθεί ως μια οικολογική μονάδα (ecological unit). Η εξειδίκευση που παρουσιάζουν τα είδη πρέπει να είναι σταθερή και να κληρονομείται γενετικά. Η οικολογική εξειδίκευση προέρχεται από

την αντίστοιχη γενετική. Οι παράγοντες που είναι υπεύθυνοι για την εξειδίκευση και τη μοναδικότητα του γενόματος των ειδών είναι η γονιδιακή ροή μεταξύ των πληθυσμών και η ύπαρξη εξειδικευμένου συστήματος αναγνώρισης ατόμων του αντίθετου φύλου. Το είδος λοιπόν, μπορεί να θεωρηθεί και ως γενετική μονάδα (genetic unit) (Rakauskas 1998). Πολλοί βιολόγοι συμφωνούν με την ιδέα του είδους ως ένα σύνολο γονιδίων που παρουσιάζουν συγκεκριμένη προσαρμογή ώστε να καταλαμβάνει μια συγκεκριμένη θέση στη φύση (Blackman 1995). Το είδος μπορεί να θεωρηθεί και ως μια μορφολογική μονάδα, καθώς τα εξειδικευμένα μορφολογικά, ανατομικά, φυσιολογικά, βιοχημικά, κ.α. χαρακτηριστικά που έχει είναι υπεύθυνα για την εξειδικευμένη προσαρμογή που παρουσιάζει. Φυσικά, η εξειδίκευση στα παραπάνω χαρακτηριστικά προκύπτει από την αντίστοιχη γενετική εξειδίκευση. Συνεπώς τα πραγματικά είδη μπορούν να διακριθούν από τα μορφολογικά χαρακτηριστικά τους. Επίσης, είναι χρήσιμο τα είδη να χρησιμοποιούνται ως ένα σύστημα πληθυσμών για την κατανόηση της εξελικτικής διαδικασίας. Η ιδέα της σύνθετης φύσης των ειδών, που αποτελούνται από μονάδες με τάση να ακολουθούν τη δική τους εξελικτική πορεία πρωτοπαρουσιάστηκε από το Δαρβίνο και παραμένει αποδεκτή από τις σύγχρονες θεωρίες. Συνεπώς, ο πληθυσμός και όχι το είδος είναι η στοιχειώδης εξελικτική μονάδα, δηλαδή η μικρότερη ομάδα ατόμων που έχει την τάση να ακολουθεί αυτόνομη εξελικτική πορεία (Rakauskas 1998). Θεωρείται λοιπόν, ότι τα κύρια χαρακτηριστικά που παρουσιάζει το είδος είναι ο ρόλος που έχει στη φύση και η οικοθέση που καταλαμβάνει.

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

sibling species) ή σε υπερείδη, που αποτελούνται από πολλά ημείδη όταν η διαδικασία δημιουργίας νέου είδους βρίσκεται σε εξέλιξη (Blackman 1995).

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

6. *Myzus persicae* (Sulzer)

Ταξινόμική θέση. Το είδος *Myzus persicae* (Sulzer) ανήκει στο Ζωικό Βασίλειο, στην κλάση: Insecta, υπόκλαση: Εξωπτερυγωτά, τάξη: Homoptera, υπερκογένεια Aphidoidea, και οικογένεια Aphididae. Υπάρχουν περισσότερα από 30 συνώνυμα ονόματα του είδους, που παρατίθενται στον Πίνακα 1. Το κοινό όνομα του *M. persicae* είναι πράσινη αφίδα της ροδακινιάς.

Περιγραφή. Το άπτερο ενήλικο παρθενογενετικό θηλυκό του *M. persicae* έχει σώμα σχετικά λεπτό με μικρό ως μέτριο μέγεθος. Το μέγεθος στα άπτερα και πτερωτά θηλυκά κυμαίνεται από 1,2 έως 2,3 mm. Το άπτερο έχει ομοιόμορφο χρωματισμό με διάφορες αποχρώσεις του πράσινου και του κόκκινου (πράσινο, ανοικτό κιτρινοπράσινο, πρασινοκίτρινο, κίτρινο, κόκκινο ή ρόδινο). Τα πτερωτά θηλυκά είναι πράσινου χρώματος και φέρουν μια μαύρη περιοχή επί του νωτιαίου μέρους της κοιλιάς. Τα ενήλικα ωτόκα θηλυκά έχουν συνήθως πορφυρό κόκκινο χρώμα (πιο σκούρα απόχρωση στους κόκκινους κλώνους) 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 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 προσβάλλει είδη των οικογενειών Rosaceae, Solanaceae, Malvaceae, Compositae, Chenopodiaceae, Umbelliferae, Papilionaceae, Cruciferae. Μερικές από τις καλλιέργειες που προσβάλλει είναι: καπνός, πατάτα, τομάτα, μαρούλι, καρότο, κουκιά, τεύτλα, σπανάκι, λάχανο κ.α. Τα χειμερινά αυγά γεννιούνται κυρίως στη ροδακινιά *Prunus persica* L. και μερικές φορές σε άλλα πυρηνόκαρπα (*P. nigra*, *P. tanella*, *P. serotina* και υβρίδια ροδακινιάς και αμυγδαλιάς).

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

Βιολογία. Έχει περισσότερες από πέντε γενεές το έτος. Σε περιοχές με σχετικά ψυχρό χειμώνα το είδος διαχειμάζει ως χειμερινό ωό στο φλοιό των κύριων ξενιστών (ροδακινιάς ή άλλων πυρηνόκαρπων). Τα χειμερινά ωά, συνήθως 4-6 ανά θηλυκό, βρίσκονται στους οφθαλμούς ή σε εσοχές αδρών μερών του φλοιού. Στο τέλος του

Πίνακας 1. Συνώνυμα του είδους *Myzus persicae* (Sulzer, 1776).

<i>Siphonophora achyrantes</i> Monell in Riley & Monell (1879)
<i>Rhopalosiphum betae</i> Theobald (1913)
<i>Myzus callae</i> Koch (1854)
<i>Siphonophora calendulella</i> Monell in Riley & Monell (1879)
<i>Aphis consors</i> Walker (1848)
<i>Aphis cymbalariae</i> Schouteden (1900)
<i>Aphis cynoglossi</i> Williams (1911)
<i>Aphis deposita</i> Walker (1848)
<i>Aphis derelicta</i> Walker (1849)
<i>Aphis dianthi</i> Schrank (1801)
<i>Aphis dubia</i> Curtis (1842)
<i>Aphis egressa</i> Walker (1849)
<i>Rhopalosiphum galeactitis</i> Macchiati (1883)
<i>Rhopalosiphum lactucellum</i> Theobald (1914)
<i>Macrosiphum lophospermum</i> Theobald (1914)
<i>Macrosiphum lycopersicella</i> Theobald (1914)
<i>Myzus malvae</i> Oestlund (1886)
<i>Siphonophora nasturtii</i> Koch (1855)
<i>Myzus nicotiana</i> Blackman (1987)
<i>Aphis particeps</i> Walker (1845)
<i>Myzus pergandii</i> Sanderson (1901)
<i>Aphis persicae</i> Morren (1836)
<i>Myzus persicae</i> subsp. <i>dyslycialis</i> F.P. Møller (1955)
<i>Myzus persicae</i> var. <i>portulacella</i> Theobald (1926)
<i>Myzus persicae</i> var. <i>sanguisorbiella</i> Theobald (1926)
<i>Myzus persicae</i> var. <i>tuberoscellae</i> Theobald (1922)
<i>Aphis persicophila</i> Rondani (1860)
<i>Aphis persola</i> Walker (1848)
<i>Aphis rapae</i> Curtis (1842)
<i>Aphis redundans</i> Walker (1849)
<i>Myzodes tabaci</i> Mordvilko (1914)
<i>Rhopalosiphum trilineatum</i> Guercio (1920)
<i>Rhopalosiphum tulipae</i> Thomas (1879)
<i>Aphis vastator</i> Smee (1846)
<i>Aphis vulgaris</i> Kyber (1815)

(Georges & Marc Remaudière 1997)

χειμώνα με αρχές ανοίξεως τα ωά εκκολάπτονται και δίνουν άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά τα λεγόμενα θεμελιωτικά. Ακολουθεί μικρός αριθμός παρθενογενετικών γενεών στη ροδακινιά και έπειτα πτερωτά άτομα μεταναστεύουν σε ποώδη φυτά (δευτερεύοντες ξενιστές), όπου η μία παρθενογενετική γενιά διαδέχεται την άλλη. Το φθινόπωρο παράγονται στα ποώδη φυτά πτερωτά θηλυτόκα και αρσενικά τα οποία μεταναστεύουν στον πρωτεύοντα ξενιστή. Εκεί τα θηλυτόκα γεννούν τα ωοτόκα, τα

οποία εναποθέτουν τα χειμερινά ωά, μετά από σύζευξη με τα αρσενικά. Σε περιοχές με σχετικά ζεστό χειμώνα το έντομο αναπαράγεται παρθενογενετικά όλες τις εποχές του έτους. Επίσης υπάρχουν γενότυποι που χρησιμοποιούν και τις δυο στρατηγικές διαχείμασης. Το φθινόπωρο οι ανδροκυκλικοί κλώνοι παράγουν παρθενογενετικές μορφές, που θα διαχειμάσουν σε αυτοφυή φυτά ή χειμερινές καλλιέργειες και αρσενικά που συμμετέχουν στη σεξουαλική φάση του είδους (Müller 1954, 1958, Waldhauer 1953, 1957, van Emden *et al.* 1969, Blackman 1971, 1974). Οι ενδιάμεσοι κλώνοι γεννούν την ίδια εποχή πολλά άπτερα και πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά και λίγα αρσενικά και «ενδιάμεσα» πτερωτά. Τα «ενδιάμεσα» πτερωτά παράγουν κυρίως παρθενογενετικές μορφές και αριθμό ωοτόκων θηλυκών (Blackman 1971, 1972).

Ο χρωμοσωμικός αριθμός του είδους είναι $n=12$. Έχει βρεθεί μια A1, 3 χρωμοσωμική μετατόπιση που συνδέεται με το E4 μηχανισμό ανθεκτικότητας στα εντομοκτόνα βασιζόμενο στην εστεράση (Blackman & Takada 1975). Η χρωμοσωμική μετατόπιση παρουσιάζει ευρεία διάδοση σε όλο τον κόσμο (Blackman *et al.* 1978) και εμφανίζεται κυρίως στην κόκκινη μορφή του είδους ενώ στην πράσινη εμφανίζεται περιστασιακά (Blackman 1987). Επίσης ο E4 μηχανισμός ανθεκτικότητας στα εντομοκτόνα, βασιζόμενος στην εστεράση, συνδέεται με τον ανολοκυκλικό τρόπο αναπαραγωγής ενώ ο EF4, όμοιας δράσης μηχανισμός που παρατηρείται στο είδος, συνδέεται με τον ολοκυκλικό τρόπο αναπαραγωγής. Πρόσφατα στην Ελλάδα έχουν βρεθεί κλώνοι που παρουσιάζουν και τους δυο μηχανισμούς ανθεκτικότητας (Blackman *et al.* 1999, Devonshire προσωπική επικοινωνία)

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

Ζημιές. Προσβάλλει κατά προτίμηση τις κορυφές τρυφερών βλαστών και τρυφερά φύλλα, που συστρέφονται από την προσβολή. Επίσης τα μελιτώδη απεκκρίματα του ρυπαίνουν το φύλλωμα και τους καρπούς. Εκτός από την αξιόλογη άμεση ζημιά που προκαλεί στα φυτά, θεωρείται ο πιο σοβαρός φορέας ιών, αφού μπορεί να μεταδώσει αποτελεσματικά περισσότερους από 100 ιούς φυτών (Kennedy *et al.* 1962). Μερικοί από τους έμμοιους ιούς που μεταδίδει είναι ο ιός του ήπιου κιτρινίσματος των τεύτλων (BMY), της παραμόρφωσης των νεύρων του καπνού (TVD), του καρουλιίσματος των φύλλων του μπιζελιού (PLR) και του καρουλιίσματος 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), ο ιός του μωσαϊκού της αγγουριάς (CMV), ο ιός της κίτρινης στιγμάτωσης της κολοκυθιάς (ZYFV), ο ιός του Υ της πατάτας (PVY), ο ιός του Α της πατάτας (PVA), ο ιός του μωσαϊκού της μηδικής (AMV) (Brunt *et al.* 1996).

Σκοπός της εργασίας

Σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η μελέτη της βιολογίας, μορφολογίας και γενετικής πληθυσμών του *M. persicae*, που συλλέχθηκαν από διάφορες περιοχές της Ελλάδας και από διάφορους ξενιστές. Επίσης η μελέτη του μηχανισμού μέτρησης χρονικού διαστήματος και βιολογικών χαρακτηριστικών κλώνων με διαφορετική κατηγορία βιολογικού κύκλου.

Πιο συγκεκριμένα, η μελέτη της μορφολογίας και της γενετικής κλώνων που αποικίζουν διαφορετικούς ξενιστές έχει ως στόχο να διευκρινιστεί η ταξινομική τους θέση και να διαπιστωθούν οι παράγοντες που προκαλούν φαινοτυπική και γενοτυπική παραλλακτικότητα. Η εξέταση της βιολογίας των πληθυσμών του *M. persicae* δίνει τη δυνατότητα να εξακριβωθεί η στρατηγική διαχείμασης (ως ωό στη ροδακινιά ή ως παρθενογενετικό άτομο σε αυτοφυή φυτά ή χειμερινές καλλιέργειες), που ακολουθεί το είδος στην Ελλάδα, η ικανότητά του να αναπαράγεται εγγενώς, να δημιουργεί καινούριους γενότυπους πιθανώς πιο προσαρμοσμένους στο περιβάλλον και να προσδιορισθεί η πηγή μετανάστευσης των αφίδων στις καλλιέργειες. Επίσης να διερευνηθούν οι εναλλακτικές στρατηγικές διαχείμασης (ανδροκυκλικοί, ενδιάμεσοι γενότυποι), οι παράγοντες που επιδρούν στην παραγωγή σεξουαλικών μορφών και τη σημασία τους η βιοοικολογία του είδους.

Η μελέτη της επίδρασης του διαφορετικού χρόνου έκθεσης απτέρων θηλυκών του *M. persicae* σε συνθήκες μικρής ημέρας στην παραγωγή θηλυκών και αρσενικών απογόνων θα δώσει πληροφορίες σχετικές με το μηχανισμό και το χρόνο καθορισμού του φύλου. Θα εξετασθούν διάφορα βιολογικά χαρακτηριστικά του *M. persicae* όπως: η παραγωγή σεξουαλικών μορφών σε συνθήκες μικρής ημέρας από ολοκυκλικούς, ανδροκυκλικούς κλώνους και έναν ενδιάμεσο, ώστε να διερευνηθεί η τυχόν παραλλακτικότητα μεταξύ των διάφορων κλώνων. Τέλος, η μελέτη του μηχανισμού μέτρησης χρονικού διαστήματος έχει ως σκοπό την εκτίμηση του αριθμού των γενεών μετά την εκκόλαψη του διαπαύοντος ωού που πρέπει να συμπληρωθεί για να είναι δυνατή η παραγωγή σεξουαλικών μορφών από ολοκυκλικούς κλώνους

Β'. Ειδικό Μέρος

I. Μελέτη της γενετικής παραλλακτικότητας του συμπλόκου *M. persicae* με τη μέθοδο RAPD-PCR

Η μέθοδος RAPD-PCR χρησιμοποιήθηκε για την εύρεση γενετικών δεικτών, που να διακρίνουν κλώνους του συμπλόκου *M. persicae*, που τρέφονται σε καπνό, από αυτούς που τρέφονται σε άλλους ξενιστές και να διευκρινιστεί η ταξινομική θέση του *M. nicotiana* Blackman. Επιπλέον αναλύθηκαν άλλα έξι είδη, για να ελεγχθεί η ικανότητα της μεθόδου στην διάκριση διαφορετικών ειδών αφίδων. Με τη μέθοδο της σωματομετρίας και τη χρήση της διαφοροποιούσας ανάλυσης και της κλείδας του Blackman οι κλώνοι που συλλέχθηκαν από καπνό αναγνωρίστηκαν ως *M. nicotiana* και αυτοί από άλλους ξενιστές ως *M. persicae*. Εξήντα τέσσερις δεκαμερείς εκκινητές (random primers) χρησιμοποιήθηκαν για να διαπιστωθεί τυχόν πολυμορφισμός μεταξύ ειδών και κλώνων. Οι εκκινητές που χρησιμοποιήθηκαν διέκριναν το σύμπλοκο *M. persicae* από τα άλλα είδη, όμως με όλους τους εκκινητές οι κλώνοι του συμπλόκου *M. persicae* έδωσαν σχεδόν ταυτόσημο πρότυπο ζωνών, με συνέπεια την ύπαρξη αμφιβολίας αν το *M. nicotiana* θα πρέπει να αναφέρεται ως διαφορετικό είδος. Βρέθηκε διαφορά σε μια ζώνη μεγέθους 550 ζ.β., με τον primer OPA-18, με σημαντική συσχέτιση με το φυτό ξενιστή, που υποστηρίζει την άποψη ότι οι αφίδες του καπνού αποτελούν διαφορετική φυλή προσαρμοσμένη στο συγκεκριμένο ξενιστή.

Εισαγωγή

Το 1997 ο Blackman, μελετώντας τη μορφολογία κλώνων του συμπλόκου *Myzus persicae* που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές σε τέσσερις ηπείρους, έδειξε ότι οι αφίδες από τον καπνό (*Nicotiana tabacum* L.) μπορούν να διακριθούν από αυτές των άλλων ξενιστών με τη χρήση της ανάλυσης πολλαπλών ανταποκρίσεων-μεταβλητών (multivariate analysis). Στην ίδια μελέτη παρέθεσε αποδείξεις που υποστηρίζουν τη γενετική απομόνωση των πληθυσμών που τρέφονται στον καπνό. Γινόταν αποδεκτό ότι οι συγκεκριμένοι πληθυσμοί ήταν κυρίως παρθενογενετικοί και συνεπώς δεν μπορούσαν να παράγουν απογόνους με το *M. persicae* (Sulzer). Σύμφωνα με αυτά τα δεδομένα η μορφή που τρέφεται στον καπνό περιγράφηκε ως καινούργιο είδος, το *Myzus nicotiana* Blackman (Blackman 1987). Ο βιολογικός κύκλος του *M. nicotiana* παρουσιάζει πολυμορφισμό. Αν και σε πολλές χώρες δεν έχει αναφερθεί σεξουαλική αναπαραγωγή (Blackman & Spence

1992), στην Ιαπωνία, στην Κεντρική Ασία και το Καζακστάν βρέθηκαν ολοκυκλικοί και στο βόρειο Καύκασο ανδροκυκλικοί πληθυσμοί του συμπλόκου *M. persicae*, που τρέφονται σε καπνό (Takada 1986, Zagorovskii 1947, Kolesova *et al.* 1980). Πρόσφατα βρέθηκε ότι στην Ελλάδα το *M. nicotianae* μεταναστεύει από τη ροδακινιά (*Prunus persica* L.) στον καπνό (Blackman & Spence 1992). Επίσης βρέθηκε ότι στη Βόρεια Ελλάδα, στις κύριες περιοχές που καλλιεργείται η ροδακινιά, υψηλό ποσοστό κλώνων του συμπλόκου *M. persicae* που τρέφεται στον καπνό αποτελείται από ολοκυκλικούς κλώνους (Κεφάλαιο III, Μαργαριτόπουλος και συνεργάτες 1997, 1999). Μερικοί από τους παραπάνω κλώνους εξετάστηκαν με τη μέθοδο της σωματομετρίας και αναγνωρίστηκαν ως *M. nicotianae* (Κεφάλαιο II, Margaritopoulos *et al.* 2000b).

Εκτεταμένες ενζυμικές μελέτες απέτυχαν να ανακαλύψουν παραλλακτικότητα στο σύμπλοκο *M. persicae*, εκτός από τις εστεράσες (Brookes & Loxdale 1987). Οι Blackman & Spence (1992) ανακάλυψαν πολυμορφισμό στην γλουταμική οξαλοξική τρανσαμινάση (glutamate oxaloacetate transaminase, GOT) ικανό να διαφοροποιεί τα δυο μέλη του συμπλόκου. Το *M. persicae* βρέθηκε μονομορφικό για τη GOT, ενώ το *M. nicotianae* είναι πολυμορφικό, με δύο μορφές που παρουσιάζουν διαφορετική κινητικότητα.

Τα τελευταία χρόνια χρησιμοποιούνται στη συστηματική των αφίδων μοριακές τεχνικές που βασίζονται στην ανάλυση του DNA. Η ανάλυση του μιτοχondριακού DNA μπορεί να διαφοροποιήσει συγγενικά είδη (Footit & Bonen 1990), βιοτύπους (Powers *et al.* 1989) και κλώνους του ίδιου είδους (Martinez *et al.*, 1992). Επίσης με το μικροδορυφορικό DNA (microsatellite DNA Analysis) διακρίνονται κλώνοι του ίδιου είδους (Llewellyn *et al.* 1997). Πρόσφατα, σε μελέτη της αλληλουχίας του DNA τμημάτων των γονιδίων E4 και FE4, εμπλεκόμενων στο μηχανισμό ανθεκτικότητας, που βασίζεται στην εστεράση, οι Field και συνεργάτες (1994) βρήκαν ότι είναι ταυτόσημα μεταξύ των *M. persicae* και *M. nicotianae*.

Μια άλλη μέθοδος με ευρεία διάδοση τα τελευταία χρόνια είναι οι RAPD markers (τυχαία πολλαπλασιαζόμενο πολυμορφικό DNA), που αναπτύχθηκαν για την Αλυσιδωτή Αντίδραση Πολυμεράσης. Ο αριθμός και το μέγεθος των πολλαπλασιαζομένων τμημάτων DNA εξαρτάται από το μήκος και την αλληλουχία βάσεων των απλής αλυσίδας συνθετικών ολιγονουκλεοτιδίων που χρησιμοποιούνται

ως εκκινητές (RAPD-primers). Οι εκκινητές συγκολλούνται σε τυχαίες θέσεις στο γονιδίωμα και ο πολυμορφισμός σ' αυτές της θέσεις ανιχνεύεται στα παραγόμενα προϊόντα με την παρουσία ή την απουσία ενός ή περισσοτέρων τμημάτων. Η μέθοδος της RAPD-PCR επιτρέπει τη μελέτη της παραλλακτικότητας του γενώματος χωρίς προηγούμενη γνώση της αλληλουχίας του DNA (Williams *et al.* 1990, Welsh & McClelland 1990, Hadrys 1992) και έχει χρησιμοποιηθεί επιτυχώς σε πληθώρα οργανισμών όπως: στελέχη βακτηρίων, ρύζι (Welsh & McClelland 1990), ποντίκια (Welsh *et al.* 1991), συγγενή είδη του *Ips grandicollis* group (Cognato *et al.* 1995) και στα ψάρια Τιλάπια (Bardacki & Skibinski 1994). Στις αφίδες η μέθοδος έχει χρησιμοποιηθεί στην ανίχνευση διαειδικής και ενδοειδικής γενετικής παραλλακτικότητας (Black *et al.* 1992, Cenis *et al.* 1993).

Λόγω των περιορισμών που παρουσιάζει η σωματομετρία ή η αλλοενζυμική ανάλυση στη διάκριση των *M. persicae* και *M. nicotianae* με απόλυτη επιτυχία, η παρούσα εργασία έχει ως στόχο την εύρεση γενετικών δεικτών, με την μέθοδο της RAPD-PCR, που θα διακρίνουν τα δύο taxa και θα διασαφηνίσουν την ταξινομική θέση του *M. nicotianae* μέσα στο σύμπλοκο *M. persicae*.

Υλικά και μέθοδοι

Χρησιμοποιήθηκαν 47 κλώνοι του συμπλόκου *M. persicae*. Δέκα οκτώ συλλέχθηκαν από ροδακινιά, οκτώ από πιπεριά, ένας από λάχανο και 22 από καπνό. Ο όρος «κλώνος», που χρησιμοποιείται ευρύτατα στην μελέτη, έχει την έννοια της παρθενογενετικής σειράς απογόνων. Οι κλώνοι από ροδακινιά και πιπεριά συλλέχθηκαν από περιοχές που δεν καλλιεργείται καπνός (Εικόνα 1). Η αναγνώριση του είδους των κλώνων έγινε με τη μέθοδο της σωματομετρίας και τη χρήση της ανάλυσης κανονικών μεταβλητών (canonical varieties analysis) και της κλείδας του Blackman (1987). Η μέθοδος περιγράφεται αναλυτικά στο Κεφάλαιο II. Οι κλώνοι που συλλέχθηκαν από καπνό αναγνωρίστηκαν ως *M. nicotianae* και αυτοί που συλλέχθηκαν από άλλους ξενιστές ως *M. persicae*.

Ο έλεγχος της κατηγορίας βιολογικού κύκλου των κλώνων που χρησιμοποιήθηκαν στη μελέτη έγινε καταγράφοντας τις μορφές των απογόνων τους

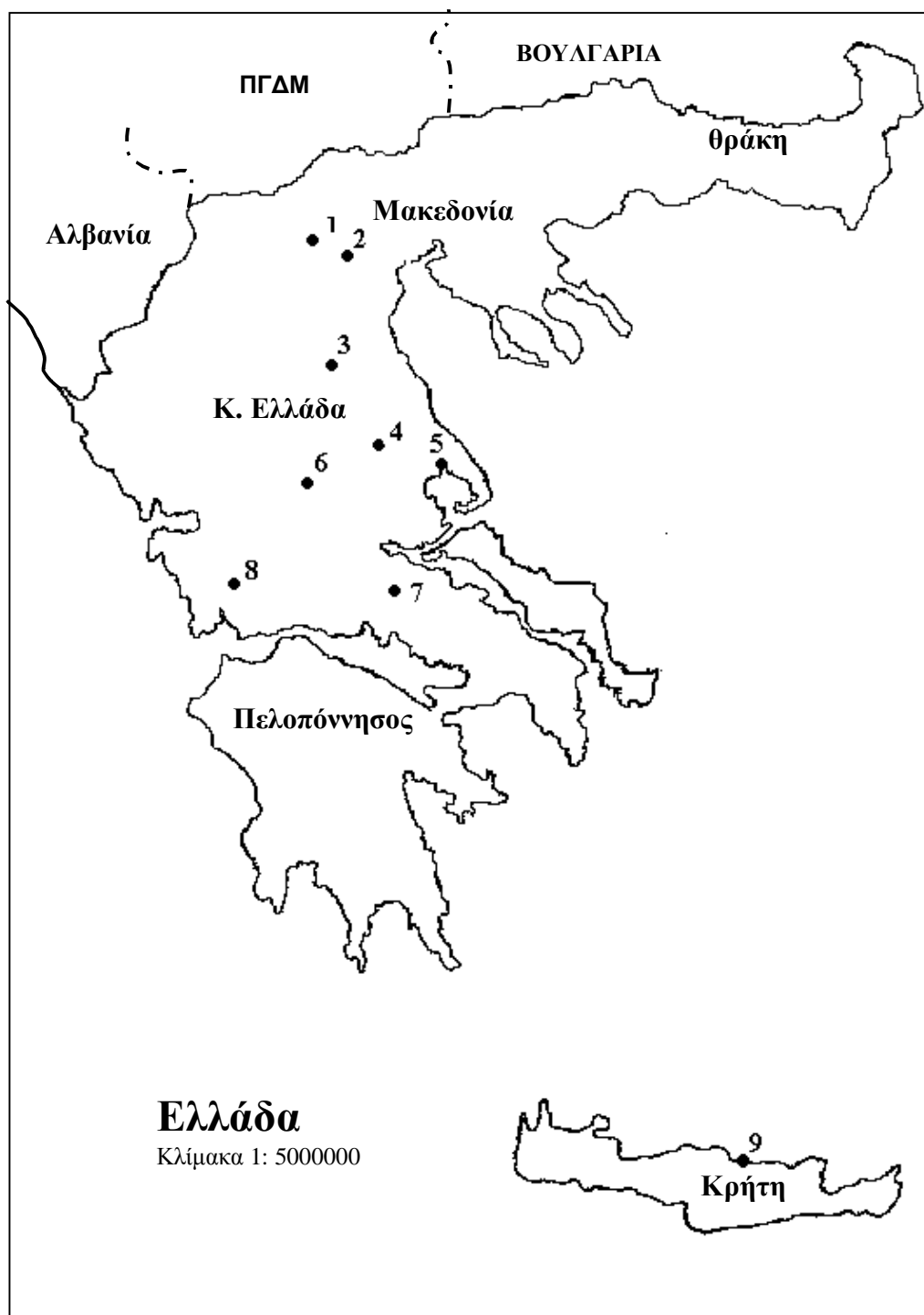
Πίνακας 1. Κλώνοι αφίδων προερχόμενοι από διάφορες περιοχές της Ελλάδας και ξενιστές, που χρησιμοποιήθηκαν στην ανάλυση (Ο: Ολοκυκλικός, Α: Ανολοκυκλικός, Αρ: Ανδροκυκλικός, Αγ: Άγνωστος).

Είδος	Ξενιστής	Περιοχή	Χρώμα	Βιολογικός κύκλος			
				Ο	Α	Αρ	Αγ
<i>M. nicotianae</i>	Καπνός	Ανάβρα	πράσινο	0	3	2	0
<i>M. nicotianae</i>	Καπνός	Ανάβρα	κόκκινο	0	3	0	0
<i>M. nicotianae</i>	Καπνός	Αλεξάνδρεια	πράσινο	1	0	0	0
<i>M. nicotianae</i>	Καπνός	Αλεξάνδρεια	κόκκινο	3	3	1	0
<i>M. nicotianae</i>	Καπνός	Αμφίκλεια	πράσινο	0	1	0	0
<i>M. nicotianae</i>	Καπνός	Αμφίκλεια	κόκκινο	0	1	0	0
<i>M. nicotianae</i>	Καπνός	Αγρίνιο	πράσινο	0	1	0	0
<i>M. nicotianae</i>	Καπνός	Αγρίνιο	κόκκινο	0	1	0	0
<i>M. nicotianae</i>	Καπνός	Τσαριτσάνη	πράσινο	0	1	0	0
<i>M. nicotianae</i>	Καπνός	Τσαριτσάνη	κόκκινο	0	1	0	0
<i>M. persicae</i>	Ροδακινιά	Νάουσα	πράσινο	1	0	0	0
<i>M. persicae</i>	Ροδακινιά	Λεχώνια	πράσινο	14	0	0	0
<i>M. persicae</i>	Ροδακινιά	Φαλάνη	πράσινο	2	1	0	0
<i>M. persicae</i>	Πιπεριά	Βελεστίνο	πράσινο	3	0	3	0
<i>M. persicae</i>	Πιπεριά	Ηράκλειο	πράσινο	1	1	0	0
<i>M. persicae</i>	Λάχανο	Αλεξάνδρεια	πράσινο	0	1	0	0
<i>M. varians</i>	Ροδακινιά	Λεχώνια	πράσινο	0	0	0	1
<i>A. gossypii</i>	Βαμβάκι	Βελεστίνο	κίτρινο	0	0	0	1
<i>A. fabae</i>	Γαρούφαλλο	Βόλος	μαύρο	0	1	0	0
<i>A. craccivora</i>	Νεραντζιά	Βόλος	μαύρο	0	0	0	1
<i>A. pisum</i>	Μηδική	Βελεστίνο	πράσινο	0	0	0	1
<i>R. padi</i>	Σιτάρι	Βελεστίνο	πράσινο	0	0	0	1

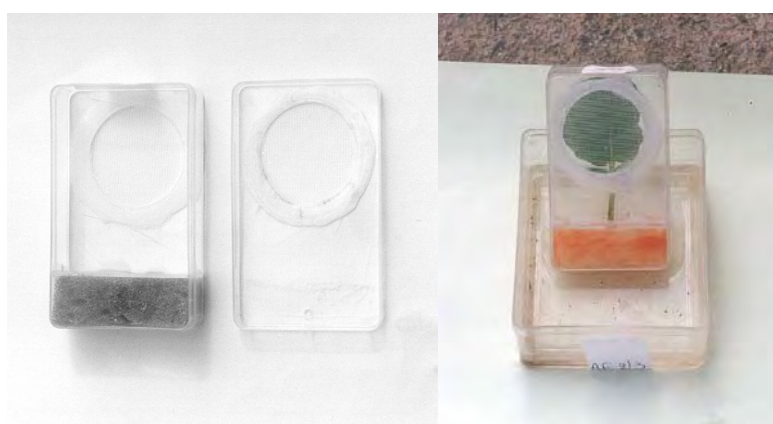
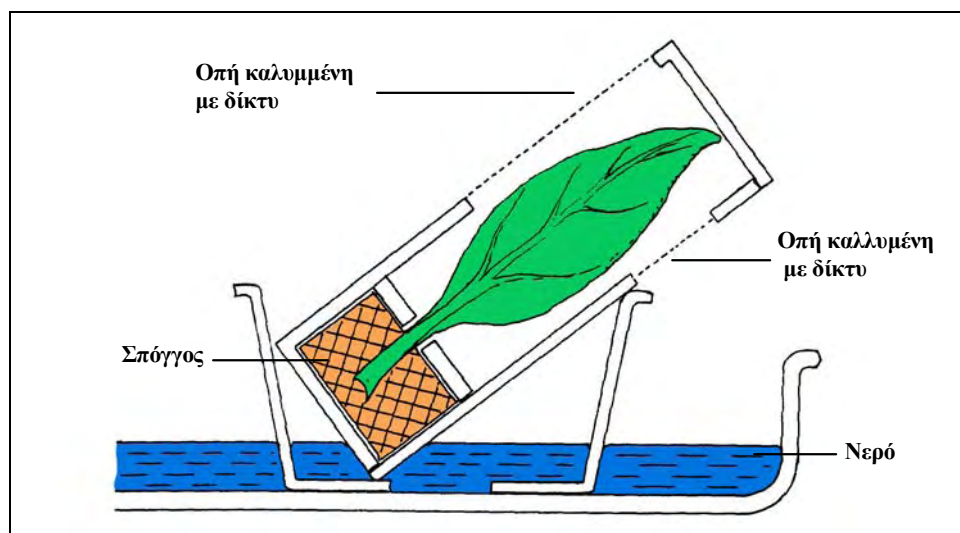
για τρεις γενιές σε συνθήκες μικρής ημέρας (L10:D14) και 17°C. Η μέθοδος περιγράφεται αναλυτικά στο Κεφάλαιο III.

Για να εξεταστεί η ικανότητα των εκκινητών (random primers) στο διαχωρισμό των διάφορων ειδών αφίδων συμπεριλήφθηκε στην ανάλυση ανά ένας κλώνος από τα είδη *Acyrtosiphon pisum* (Harris), *Aphis fabae* Scopoli, *Aphis gossypii* Glover και *Rhopalosiphum padi* (L.) καθώς και άτομα του *Aphis craccivora* K. και *Myzus varians* Davidson. Στον Πίνακα 1 φαίνονται τα στοιχεία που αφορούν την περιοχή και ημερομηνία συλλογής, το χρώμα, την κατηγορία βιολογικού κύκλου και φυτό ξενιστή των κλώνων που εξετάστηκαν.

Μετά την συλλογή των αφίδων εγκαταστάθηκαν στο εργαστήριο κλωνικές αποικίες, που προήρθαν από ένα άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό. Οι αφίδες διατηρήθηκαν σε συνθήκες μεγάλης ημέρας (L16:D8) στους 17°C σε ειδικά κουτιά



Εικόνα 1. Περιοχές της Ελλάδας και ξενιστές όπου συλλέχθηκαν οι κλώνοι των αφίδων. 1: Νάουσα (ροδακινιά), 2: Αλεξάνδρεια (καπνός, λάχανο), 3: Τσαριτσάνη (καπνός), 4: Φαλάνη (ροδακινιά), 5: Βόλος (γαρύφαλλο, νεραντζιά), Λεχώνια (ροδακινιά), Βελεστίνο (πιπεριά, βαμβάκι, σιτάρι) 6: Ανάβρα (καπνός), 7: Αμφίκλεια (καπνός), 8: Αγρίνιο (καπνός), 9: Ηράκλειο (πιπεριά).



Εικόνα 2. Πλαστικό κουτί εκτροφής αφίδων, διαστάσεων 7,7cm x 4,5cm x 2cm (Blackman 1971).

εκτροφής αφίδων, διαστάσεων 7,7 cm x 4,5 cm x 2 cm (Blackman 1971) (Εικόνα 2). Οι κλώνοι των *M. persicae* και *A. gossypii* διατηρήθηκαν σε φύλλο πατάτας (*Solanum tuberosum* L.), των *A. fabae* και *A. pisum* σε φύλλο κουκιού (*Vicia faba* L.) και του *R. radi* σε φύλλο σιταριού (*Triticum durum* Desf.). Άτομα του *M. varians* και *A. craccinora* μετά τη συλλογή τους από τη ροδακινιά και τη νεραντζιά (*Citrus aurantium* L.) αποθηκεύτηκαν σε πλαστικά φιαλίδια (eppendorf) στους -20 °C.

Η απομόνωση του DNA έγινε σύμφωνα με τη μέθοδο των Cenis και συνεργατών (1993). Σε πλαστικό φιαλίδιο χωρητικότητας 1,5 ml, όπου τοποθετήθηκαν 200 µl “extraction buffer” (200 mM Tris HCL, pH 8.5, 200 mM NaCl, 25 mM EDTA, 0.5% SDS) ομογενοποιήθηκαν περίπου 10-15 ενήλικα άπτερα θηλυκά. Έπειτα προστέθηκαν 100 µl οξικού νατρίου pH 5.2 και τα φιαλίδια τοποθετήθηκαν στους -20 °C για περίπου 10 λεπτά. Ακολούθησε φυγοκέντρηση στις

13.000 στροφές/λεπτό για πέντε λεπτά και το υπερκείμενο υγρό μεταφέρθηκε σε καινούριο φιαλίδιο. Η καθίζηση του DNA έγινε με προσθήκη ίσης ποσότητας ισοπροπανόλης και παραμονή του φιαλιδίου σε θερμοκρασία δωματίου. Το DNA σφαιροποιήθηκε με φυγοκέντρηση στις 13.000 στροφές/λεπτό για 20 λεπτά. Μετά από ξέπλυμα με αιθανόλη (95%) το ίζημα στέγνωσε στους 37 °C για δυο ώρες και προστέθηκαν 100 μl TE buffer (100 mM Tris HCL, 1 mM EDTA, pH 8.0).

Χρησιμοποιήθηκαν συνολικά 64 εκκινητές. Έγινε προμήθεια εξήντα εκκινητών από την Operon Technologies Inc., 20 της σειράς A (OPA 1-20), 20 της σειράς E (OPE 1-20) και 20 της σειράς F (OPF 1-20). Επίσης χρησιμοποιήθηκαν οι ECO: 5'-ATGAATTCGC-3', BAM: 5'-ATGGATCCGC-3' σχεδιασμένοι από τον N. M. DuTeau και CO1: 5'-TTCGAGCCAG, CO4: 5'-CCGCATCTAC-3' της Operon Technologies Inc (Black *et al* 1992). Οι τελευταίοι τέσσερις παρασκευάστηκαν στο Εργαστήριο Βιολογίας-Γενετικής της Ιατρικής Σχολής του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας (Πίνακας 2).

Διάφορα πειράματα πραγματοποιήθηκαν για να διαπιστωθεί η επίδραση της συγκέντρωσης των Mg⁺⁺, DNA, dNTPs και Taq πολυμεράσης και για να καθοριστεί η κατάλληλη θερμοκρασία συγκόλλησης (annealing) του primer με το DNA στόχο. Τελικά για την αντίδραση χρησιμοποιήθηκαν: περίπου 30 ng DNA στόχου, 1 μονάδα Taq Πολυμεράσης (Minotec), 0,25 mM dNTPs, 20 ng από τον κάθε primer, 2,5 mM MgCl₂, 1X reaction buffer (500 mM KCl, 100 mM Tris pH 9,0), που αποκτήθηκε από τον κατασκευαστή του ενζύμου και αποστειρωμένου νερού μέχρι τελικό όγκο 25 μl. Ο έλεγχος για μόλυνση των υλικών με άγνωστο DNA πραγματοποιήθηκε με αντιδράσεις χωρίς το DNA στόχο. Οι συνθήκες πολλαπλασιασμού του DNA στόχου ήταν 35 κύκλοι με 40 sec στους 94 °C, 1 min στους 38 °C και 1 min στους 72 °C χρησιμοποιώντας τη γρηγορότερη μεταβίβαση μεταξύ των θερμοκρασιών. Το πολλαπλασιαζόμενο DNA παρέμεινε στους 4 °C μέχρι να γίνει ηλεκτροφόρηση σε 3% πηκτή αγαρόζης, που περιείχε 0,5 μl ml⁻¹ βρωμιούχο αιθίδιο σε διάλυμα TAE (40 mM Tris/ acetate, 1 mM EDTA). Ο οπτικός έλεγχος των ζωνών έγινε σε συσκευή υπεριώδους ακτινοβολίας (UV) και η πηκτή φωτογραφήθηκε με φωτογραφική μηχανή τύπου Polaroid. Μετά την απευθείας παρατήρηση των ζωνών οι φωτογραφίες χρησιμοποιήθηκαν για περαιτέρω ανάλυση.

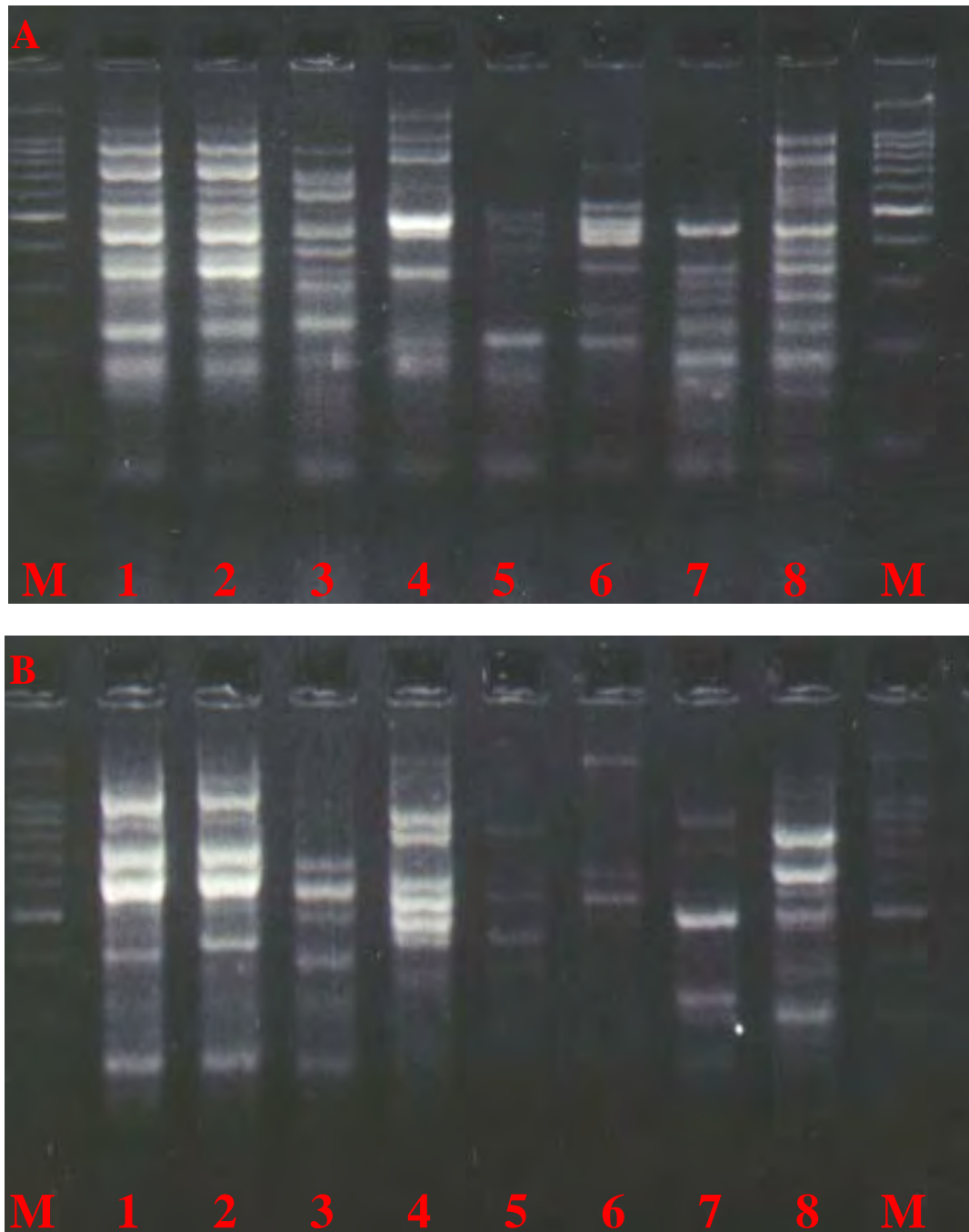
Πίνακας 2. Αλληλουχία βάσεων ορισμένων τυχαίων εκκινητών (RAPD primers) που χρησιμοποιήθηκαν στη μελέτη.

Όνομα εκκινητή	Αλληλουχία βάσεων (5'-3')
OPA 03	AGTCAGCCAC
OPA 05	AGGGGTCTTG
OPA 08	GTGACGTAGG
OPA 09	GGGTAACGCC
OPA 10	GTGATCGCAG
OPA 13	CAGCACCCAC
OPA 15	TTCCGAACCC
OPA 19	CAAACGTTCGG
OPA 20	GTTGCGATCC
ECO	ATGAATTTCGC

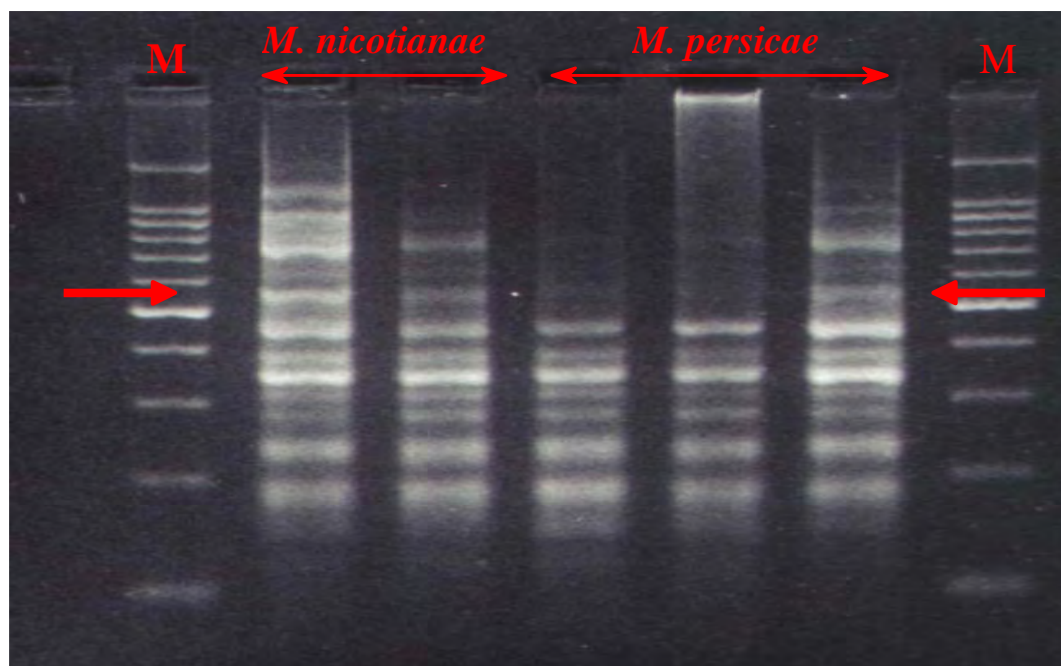
Η κινητικότητα των ζωνών συγκρίθηκε μόνο στην ίδια πηκτή μεταξύ των αντιδράσεων που έγιναν ταυτόχρονα ώστε να αποφευχθούν τα προβλήματα που απορρέουν από τη χρήση της μεθόδου RAPD-PCR, όπως η παραλλακτικότητα του αριθμού και της έντασης των παραγόμενων ζωνών, που σχετίζεται με την συγκέντρωση του DNA, του MgCl₂, της Taq πολυμεράσης και τις μεθόδους παρασκευής της πηκτής (Hadrys *et al.* 1992, Williams *et al.* 1993). Για την εύρεση εξειδικευμένων δεικτών οι αντιδράσεις επαναλαμβάνονταν τουλάχιστον τρεις φορές. Σε κάθε πείραμα έγιναν διάφοροι συνδυασμοί από του κλώνους που φαίνονται στον Πίνακα 1 για να διαπιστωθεί η ικανότητα του κάθε εκκινητή στη διάκριση κλώνων που διάφεραν στο βιολογικό κύκλο, στο χρώμα και στη περιοχή συλλογής και στο φυτό ξενιστή. Μόνο ζώνες που παράγονταν σε πολλαπλές ηλεκτροφορήσεις λαμβάνονταν υπόψη στην αξιολόγηση και σημειωνόταν η παρουσία ή η έλλειψη ζωνών σε κάθε κλώνο.

Αποτελέσματα

Όλοι οι εκκινητές που χρησιμοποιήθηκαν, εκτός από τρεις (OPA-16, OPF-11, OPF-15), έδωσαν ικανοποιητικά προϊόντα πολλαπλασιασμού στους κλώνους που εξετάστηκαν. Κάθε primer παρήγαγε ένα μοναδικό πρότυπο ζωνών με ζώνες μεγέθους 100-2000 ζευγών βάσεων. Με τον κάθε εκκινητή και το DNA στόχο εμφανίζονταν ζώνες ικανοποιητικής έντασης σε όλες τις επαναλήψεις, ενώ ζώνες με



Εικόνα 3. Πρότυπο ζωνών σε είδη αφίδων με τους εκκινητές OPA-18 (α) και OPA-20 (β). 1: *M. persicae* 2: *M. nicotianae*, 3: *R. padi*, 4: *A. craccivora*, 5: *A. fabae*, 6: *A. gossypii*, 7: *A. pisum* και 8: *M. varians*. M: Μάρτυρας με ζώνες 100-1500 ζεύγη βάσεων (Promega, Madisom, WI).



Εικόνα 4. Πρότυπο ζωνών σε κλώνους του συμπλόκου *M. persicae* με τον εκκινητή OPA-18. M: Μάρτυρας με ζώνες 100-1500 ζεύγη βάσεων (Promega, Madisom, WI).

Πίνακας 3. Παρουσία ή απουσία ζώνης μεγέθους 550 ζ.β. μεταξύ κλώνων του συμπλόκου *M. persicae*, με τον εκκινητή OPA-18.

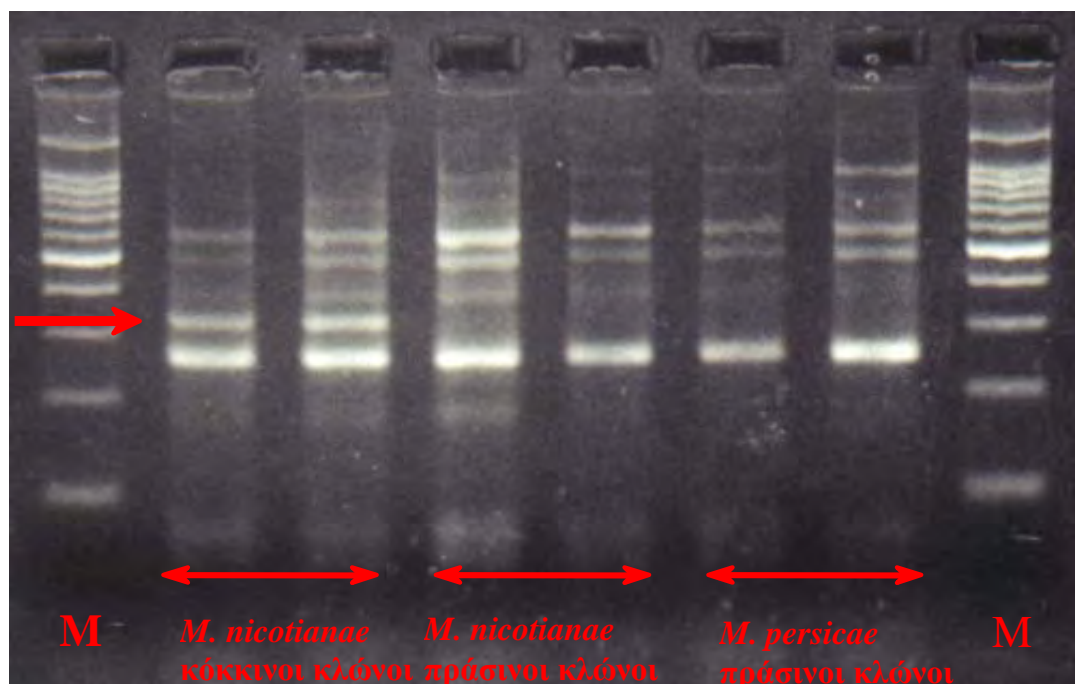
Είδος	Ξενιστής	Χρώμα	Κλώνοι που έχουν τη ζώνη	Κλώνοι χωρίς τη ζώνη	Σύνολο
<i>M. nicotianaе</i>	καπνός	πράσινο, κόκκινο	22 (13,1)	0 (8,9)	22
<i>M. persicae</i>	ροδακινιά	πράσινο	5 (10,1)	12 (6,9)	17
<i>M. persicae</i>	πιπεριά	πράσινο	1 (4,7)	6 (2,8)	7
<i>M. persicae</i>	λάχανο	πράσινο	0 (0,6)	1 (0,4)	1
Σύνολο			28	19	47

Σε παρενθέσεις οι αναμενόμενες τιμές σύμφωνα με την υπόθεση ότι δεν υπάρχει συσχέτιση ($\chi^2=28,8$, $df=3$, $P<0,001$).

ασθενή ένταση δεν εμφανίζονταν πάντα. Ζώνες, που εμφανίζονταν τουλάχιστον σε τρεις επαναλήψεις, ανεξάρτητα από την έντασή τους, λαμβάνονταν υπόψη στην αξιολόγηση. Όλοι οι primers ήταν ικανοί να διαχωρίσουν τους κλώνους του συμπλόκου *M. persicae* από τα επιπλέον έξι είδη που εξετάστηκαν (*A. pisum*, *A. craccivora*, *A. fabae*, *A. gossypii*, *M. varians* και *R. padi*) καθώς το κάθε είδος είχε διαφορετικό πρότυπο ζωνών (Εικόνα 3). Αντίθετα, κανένας εκκινητής δεν έδωσε μία διαγνωστική ζώνη που να διαχωρίζει το *M. persicae* από το *M. nicotianae* με ποσοστό επιτυχίας 100%. Σε ορισμένους μόνο κλώνους παρατηρήθηκε παραλλακτικότητα στο πρότυπο ζωνών με μερικούς εκκινητές (π.χ. OPA-2, OPA-1, OPA-14) και πρέπει να θεωρηθεί ως ένας ενδοειδικός πολυμορφισμός. Μόνο ο εκκινητής OPA-18, έδωσε σταθερό πολυμορφισμό, με σημαντική συσχέτιση με το φυτό ξενιστή ($p < 0,001$), καθώς μια ζώνη μεγέθους 550 ζευγών βάσεων παρουσιάστηκε σε όλους τους κλώνους του *M. nicotianae*, αλλά μόνο στο 24% των κλώνων του *M. persicae* (Εικόνα 4, Πίνακας 3).

Επίσης πραγματοποιήθηκαν επιπλέον πειράματα με σκοπό: 1) να καθοριστεί αν οι παραγόμενες ζώνες με ίδια μετακίνηση μπορούν να θεωρηθούν ομόλογες μεταξύ των κλώνων του *M. persicae* και αυτών που τρέφονται στον καπνό και συνεπώς να χαρακτηριστούν ως όμοιοι γενετικοί δείκτες και 2) να ανιχνευθεί τυχόν κρυμμένη παραλλακτικότητα σ' αυτές τις ζώνες που να μπορεί να ξεχωρίσει τους κλώνους των δυο ομάδων. Επιλέχθηκαν τυχαία 21 ζώνες με την ίδια μετακίνηση που πολλαπλασιάστηκαν με διάφορους primers και το μέγεθός τους ήταν μεγαλύτερο από 800 ζ.β.. Απομονώθηκαν από την πηκτή και έγινε πέψη με ένζυμα περιορισμού που αναγνωρίζουν αλληλουχία 4 βάσεων (four-base cutter restriction enzymes). Τα ένζυμα περιορισμού που χρησιμοποιήθηκαν ήταν τα: Alu I, Hae III, Taq I και Mbo I. Στους περισσότερους ελέγχους το πρότυπο που παρουσίασαν οι παραπάνω ζώνες μετά την πέψη τους με ένζυμα ήταν ταυτόσημο. Συνεπώς φαίνεται ότι προήλθαν από ομόλογα τμήματα του γενώματος που δεν παρουσιάζουν πολυμορφισμό στις θέσεις που αναγνωρίζουν και κόβουν τα ένζυμα περιορισμού. Ο πολυμορφισμός που παρατηρήθηκε σε 3 ζώνες σε λίγες πέψεις δεν ήταν ικανός να διαχωρίσει τους κλώνους του καπνού από αυτούς άλλων ξενιστών.

Δεν παρατηρήθηκε συνεπής παραλλακτικότητα στο πρότυπο ζωνών μεταξύ κλώνων που συλλέχθηκαν από διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές είτε μεταξύ



Εικόνα 5. Πρότυπο ζωνών σε κλώνους του συμπλόκου *M. persicae* με τον εκκινητή BAM. M: Μάρτυρας με ζώνες 100-1500 ζεύγη βάσεων (Promega, Madisom, WI).

κλώνων με διαφορετικό βιολογικό κύκλο. Με τον primer BAM οι 13 κόκκινοι κλώνοι από καπνό παρουσίασαν πρότυπο ζωνών με μία επιπλέον ζώνη μεγέθους 300 ζ.β. όταν σε 23 πράσινους (από καπνό, ροδακινιά και πιπεριά) η ζώνη δεν παρουσιάστηκε (Εικόνα 5). Για να διαπιστωθεί αν η ζώνη αποτελεί γενετικό δείκτη που διακρίνει διαφορετικού χρώματος αφίδες, εξετάστηκαν 10 κόκκινοι και 14 πράσινοι κλώνοι που συλλέχθηκαν από καπνό και ροδακινιά την επόμενη καλλιεργητική περίοδο. Δεν βρέθηκε συσχέτιση μεταξύ χρώματος και ζώνης, καθώς η ζώνη εμφανίστηκε σε επτά κόκκινους και έξι πράσινους κλώνους. Φαίνεται ότι η παραλλακτικότητα που παρουσιάστηκε με τον primer BAM αποτελεί ένα σημαντικό ενδοειδικό πολυμορφισμό και δεν σχετίζεται με το χρώμα των αφίδων.

Συζήτηση

Αρκετοί συγγραφείς έχουν δείξει ότι η μέθοδος της RAPD-PCR αποτελεί αποτελεσματικό εργαλείο στην εύρεση γενετικών δεικτών ικανών να διακρίνουν συγγενή είδη ή υποείδη σε μεγάλο εύρος οργανισμών, συμπεριλαμβανομένων και των αφίδων (Welsh & McClelland 1990, Welsh *et al.* 1991, Black *et al.* 1992, Cenis *et al.*

1993, Bardakci & Skibinski 1994, Cognato *et al.* 1995). Η παρούσα εργασία επιβεβαιώνει τη διακριτική ικανότητα της μεθόδου, καθώς όλοι οι primers που χρησιμοποιήθηκαν έδωσαν δείκτες ικανούς να διαχωρίσουν τα έξι επιπλέον είδη που χρησιμοποιήθηκαν στην ανάλυση. Αναμενόταν να βρεθούν μοναδικές ζώνες ικανές να διαφοροποιήσουν τους κλώνους του *M. persicae* από αυτούς που τρέφονται στον καπνό, αν αποτελούσαν διαφορετικό, γενετικά απομονωμένο είδος. Οι 61 primers που χρησιμοποιήθηκαν έδωσαν σχεδόν ταυτόσημο πρότυπο ζωνών στους κλώνους και των δύο ομάδων. Τα αποτελέσματα απέτυχαν να αναδείξουν μια συνεπή διαφορά στο πρότυπο ζωνών μεταξύ των κλώνων του καπνού και αυτών από άλλους ξενιστές, με συνέπεια την ύπαρξη αμφιβολίας για το αν το *M. nicotianae* θα πρέπει να θεωρείται ως ξεχωριστό είδος. Όμως έχει ιδιαίτερη αξία η υψηλή συσχέτιση που βρέθηκε μεταξύ φυτού ξενιστή (καπνός / άλλοι ξενιστές) και της ζώνης μεγέθους 550 ζβ (παρουσία / απουσία), που υποστηρίζει την ιδέα ότι οι αφίδες του καπνού αποτελούν ξεχωριστή φυλή προσαρμοσμένη στο συγκεκριμένο φυτό ξενιστή. Σκόπιμο είναι να διερευνηθεί η ικανότητα των δύο ομάδων να διατηρούν τις σχετικές με το φυτό ξενιστή διαφορές τους σε περιοχές, όπως η Ελλάδα, όπου συνυπάρχουν ολοκυκλικοί πληθυσμοί που έχουν την σεξουαλική τους φάση στον ίδιο πρωτεύοντα ξενιστή, τη ροδακινιά.

Ένα πρόβλημα που προκύπτει από τη εφαρμογή της μεθόδου είναι η ομολογία μεταξύ ζωνών με την ίδια μετακίνηση, που παράγονται από τον ίδιο primer σε διαφορετικά άτομα ή κλώνους. Η ομολογία μεταξύ ζωνών με την ίδια μετακίνηση φαίνεται ως σωστή υπόθεση όταν αφορά σε άτομα ή κλώνους που προέρχονται από τον ίδιο πληθυσμό ή είδος. Αντίθετα η υπόθεση πιθανόν δεν είναι σωστή όταν τα άτομα ή οι κλώνοι που εξετάζονται ανήκουν σε διαφορετικά είδη ή σε γενετικά απομακρυσμένους πληθυσμούς. Στην παρούσα εργασία τα πειράματα με τα ένζυμα περιορισμού έδειξαν ομολογία μεταξύ των ζωνών, των δύο μορφών, που είχαν ίδια μετακίνηση. Επίσης η ανάλυση βασίστηκε σε μεγάλο αριθμό ζωνών που παράχθηκαν με 61 primers. Συνεπώς τυχόν περιστασιακή κακή ερμηνεία της προέλευσης των ζωνών με την ίδια μετακίνηση δεν επηρεάζει το συνολικό συμπέρασμα.

Σύμφωνα με τον Blackman (1987) το κύριο μορφολογικό χαρακτηριστικό που διαχωρίζει τους κλώνους του καπνού από αυτούς άλλων ξενιστών είναι το τελευταίο άρθρο του ρύγχους (ultimate rostral segment). Περιβαλλοντικοί παράγοντες, όπως οι κλιματικές συνθήκες ή η φυσιολογία του φυτού ξενιστή επιδρούν στη μορφολογία

των αφίδων. Όμως αυτό το μορφολογικό χαρακτηριστικό φαίνεται να είναι σταθερό και να ελέγχεται από πολλά γονίδια (Blackman 1987). Αν η γενετική σύσταση θεωρηθεί ως υπεύθυνη για τις μορφολογικές διαφορές μεταξύ των δύο μορφών, η διαφορά σε μια ζώνη που παρατηρήθηκε με τον primer OPA-18 (Εικόνα 4), που δεν σχετίζεται με την γεωγραφική προέλευση, το βιολογικό κύκλο και το χρώμα των κλώνων, πιθανόν να συνδέεται με ποιοτικές αλλαγές στο γένομα που αφορούν στη μορφολογία της μορφής που τρέφεται στον καπνό. Όμως, ακόμα και σ' αυτή την περίπτωση το 24% των κλώνων του *M. persicae* παρουσίασε πρότυπο ζωνών όμοιο με αυτό των κλώνων που τρέφονται στον καπνό. Η μέθοδο της RAPD-PCR από τη φύση της δεν μπορεί να διακρίνει έναν ομοζυγώτη για παρουσία / παρουσία δείκτη από έναν ετεροζυγώτη για παρουσία / απουσία δείκτη. Το παρατηρούμενο ποσοστό των κλώνων του *M. persicae* που έχει την ζώνη μεγέθους 550 ζ.β., πιθανόν οφείλεται στην παρουσία ετερόζυγου αλληλόμορφου μέσα στο σύμπλοκο *M. persicae*. Επίσης, είναι πιθανόν να ανιχνευτούν συνεπείς διαφορές στη γενετική σύσταση των δύο μορφών με τη χρήση διαφορετικών random primers ή διαφορετικής μοριακής προσέγγισης, όπως είναι η ανάλυση μιτοχονδριακού και μικροδορυφορικού DNA και η μέτρηση της διαφορικής γονιδιακής έκφρασης (Margaritopoulos *et al.* 2000a).

Οι Black και συνεργάτες (1992) χρησιμοποιώντας την μέθοδο της RAPD-PCR πειραματιζόμενοι με άλλα είδη αφίδων ανακάλυψαν γενετική παραλλακτικότητα μεταξύ βιοτύπων, πληθυσμών και ατόμων από το ίδιο φυτό-ξενιστή. Σ' αυτή τη μελέτη δεν βρέθηκε σημαντική γενετική παραλλακτικότητα μεταξύ κλώνων από διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές, φυτό ξενιστή και με διαφορετικό βιολογικό κύκλο. Πιθανώς οι περιβαλλοντολογικές συνθήκες στην Ελλάδα είναι ανεπαρκείς για την απομόνωση σε μεγάλο βαθμό των πληθυσμών του συμπλόκου *M. persicae*. Τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης συμφωνούν μ' αυτά που αναφέρθηκαν από τους Al Aboodi & French-Constant (1995), που χρησιμοποιώντας την ίδια μέθοδο δεν βρήκαν ενδοειδική γενετική παραλλακτικότητα σε κλώνους του *M. persicae* με διαφορετικό επίπεδο ανθεκτικότητας σε εντομοκτόνα.

Τα αποτελέσματα της μελέτης έδειξαν, ότι το *M. nicotianae* δεν πρέπει να θεωρείται διαφορετικό είδος από το *M. persicae*. Ωστόσο, οι αφίδες που αποικίζουν τον καπνό αποτελούν ξεχωριστή φυλή προσαρμοσμένη στο συγκεκριμένο ξενιστή. Επίσης, η παρούσα μελέτη επιβεβαιώνει την αξία της μεθόδου RAPD-PCR ως ένα συμπληρωματικό εργαλείο σε άλλες μεθόδους όπως: παραλλακτικότητα

αλλοενζύμων, χαρακτηριστικά βιολογικού κύκλου, προτίμηση φυτού ξενιστή κ.α., για την επίλυση ταξινομικών προβλημάτων στις αφίδες. Η μέθοδος έχει το πλεονέκτημα ότι χρειάζεται πολύ μικρές ποσότητες DNA και δίνει καλά αποτελέσματα σε οργανισμούς που συντηρούνται για μεγάλο χρονικό διάστημα. Επιπλέον για την εφαρμογή της δεν είναι απαραίτητη η γνώση της αλληλουχίας του DNA του υπό εξέταση οργανισμού και μπορεί να χρησιμοποιηθεί σε συντηρημένο υλικό.

II. Μελέτη φαινοτυπικής παραλλακτικότητας σε πληθυσμούς του *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) στην Ελλάδα

Μελετήθηκε η παραλλακτικότητα εννιά μορφολογικών χαρακτηριστικών σε 157 κλώνους του *M. persicae* με τη χρήση της ανάλυσης των πολλαπλών ανταποκρίσεων-μεταβλητών (Multivariate analysis). Οι κλώνοι συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές και περιοχές της Ελλάδας, τόσο Βόρεια, όπου μεγάλο μέρος του πληθυσμού αναπαράγεται σεξουαλικά το φθινόπωρο στη ροδακινιά (*Prunus persica* L.) σε περιοχές όπου καλλιεργείται, όσο και Νότια, όπου το είδος αναπαράγεται όλο το έτος σχεδόν παρθενογενετικά και όπου η ροδακινιά δεν καλλιεργείται. Οι κλώνοι εκτράφηκαν στο εργαστήριο σε φύλλα πατάτας. Με τη χρήση της ανάλυσης κανονικών μεταβλητών (canonical variate analysis) και μιας νέας μεθόδου «μη παραμετρικά δένδρα ταξινόμησης» βρέθηκε μορφολογική παραλλακτικότητα που συνδέεται με τον ξενιστή από όπου συλλέχθηκαν οι κλώνοι. Οι τιμές των δύο πρώτων κανονικών μεταβλητών διαχώρισαν τους κλώνους που αποικίζουν τον καπνό από αυτούς που συλλέχθηκαν από άλλους δευτερεύοντες ξενιστές. Σε περιοχές όπου καλλιεργείται ο καπνός, στους ανοιξιάτικους πληθυσμούς στη ροδακινιά κυριαρχεί η μορφή του καπνού και μερικές φορές βρίσκεται και σε άλλους εκτός του καπνού δευτερεύοντες ξενιστές. Με τη χρήση της ανάλυσης ομαδοποίησης (cluster analysis) οι πληθυσμοί του καπνού, που συλλέχθηκαν στην πιο νοτιοανατολική περιοχή έδειξαν σχετικά μεγάλη φαινοτυπική απόσταση από αυτούς που συλλέχθηκαν από βορειότερες και δυτικότερες περιοχές. Επίσης βρέθηκε, ότι το είδος του φυτού ξενιστή και η μακράς διάρκειας παρθενογένεση επιδρούν στο φαινότυπο των αφίδων. Ανεξάρτητα από τους προηγούμενους παράγοντες η μορφή του καπνού διαχωρίστηκε σε όλες τις περιπτώσεις, δείχνοντας ότι οι μορφολογικές διαφορές πρέπει να οφείλονται σε διαφορετικό γενότυπο. Σε ξεχωριστή ανάλυση των κλώνων που συλλέχθηκαν από δευτερεύοντες ξενιστές δεν βρέθηκε συσχέτιση μεταξύ παραλλακτικότητας στα μορφολογικά χαρακτηριστικά και κατηγορίας βιολογικού κύκλου ή χρώματος. Η ανάλυση διαφοροποίησης (discriminant analysis) έδειξε ότι το 88.7% από τα 1.723 άτομα που σωματομετρήθηκαν ταξινομούνται σωστά στις δύο ομάδες.

Εισαγωγή

Το 1987 ο Blackman σε μορφομετρικές μελέτες πληθυσμών του συμπλόκου είδους *Myzus persicae*, που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές και περιοχές της Αμερικής, Ευρώπης, Αφρικής και Ασίας, έδειξε ότι οι κλώνοι από τον καπνό (*Nicotiana tabacum* L.) μπορούν να διακριθούν από αυτούς των άλλων ξενιστών με τη χρήση της Ανάλυσης Κανονικών Μεταβλητών (canonical variate analysis). Η

μορφολογική διαφορά των αφίδων του καπνού βρέθηκε ότι είναι σταθερή και υπόκειται σε πολυγονιδιακό έλεγχο. Ο Blackman, στην ίδια μελέτη, παρέθεσε αποδείξεις που υποστηρίζουν τη γενετική απομόνωση των πληθυσμών που τρέφονται στον καπνό, από αυτούς των άλλων ξενιστών. Επικρατούσε η άποψη ότι οι πληθυσμοί αυτοί ήταν κυρίως παρθενογενετικοί και συνεπώς δεν μπορούσαν να παράγουν υβρίδια με το *M. persicae*. Σύμφωνα με αυτά τα δεδομένα η μορφή που τρέφεται στον καπνό περιγράφηκε ως νέο είδος, το *Myzus nicotianae* Blackman (Blackman 1987).

Οι πληθυσμοί που αποικίζουν τον καπνό παρουσιάζουν παραλλακτικότητα στο βιολογικό τους κύκλο. Σε πολλές χώρες όπου καλλιεργείται ο καπνός, δεν είχε αναφερθεί σεξουαλική αναπαραγωγή (Blackman 1987, Blackman & Spence 1992). Αντίθετα στην Ιαπωνία, στην Κεντρική Ασία και το Καζακστάν είχαν περιγραφεί ολοκυκλικοί και στον βόρειο Καύκασο ανδροκυκλικοί πληθυσμοί του *M. persicae*, που τρέφονται σε καπνό (Takada 1986, Zagorovskii 1947, Kolesova *et al.* 1980). Τελευταία βρέθηκε στην Ελλάδα, ότι κλώνοι που τρέφονται στον καπνό προέρχονται από τη ροδακινιά, *Prunus persica* L. (Blackman & Spence 1992). Επίσης, βρέθηκε ότι στη Βόρεια Ελλάδα, στις κύριες περιοχές καλλιέργειας της ροδακινιάς, υψηλό ποσοστό κλώνων του *M. persicae*, που τρέφεται στον καπνό και σε άλλους δευτερεύοντες ξενιστές, είναι ολοκυκλικοί (Κεφάλαιο III, Μαργαριτόπουλος και συνεργάτες 1997, 1999).

Οι Blackman & Spence (1992) προσπαθώντας να βρουν τρόπο διάκρισης κλώνων του *M. persicae* που τρέφονται στον καπνό διαπίστωσαν πολυμορφισμό στο ένζυμο γλουταμική οξοακετυλική τρανσαμινάση (glutamate oxaloacetate transaminase, GOT) ικανό να τους διακρίνει με ποσοστό επιτυχίας 90-100%. Το είδος *M. persicae* βρέθηκε μονομορφικό στη GOT ενώ το *M. nicotianae* παρουσίασε δύο μορφές με διαφορετική κινητική ικανότητα. Πρόσφατα, σε μελέτη της αλληλουχίας του DNA τμημάτων των γονιδίων E4 και FE4, που εμπλέκονται στο μηχανισμό ανθεκτικότητας σε εντομοκτόνα, που βασίζεται στην εστεράση, οι Field και συνεργάτες (1994) βρήκαν ότι αυτά είναι ταυτόσημα μεταξύ των *M. persicae* και *M. nicotianae*. Τα αποτελέσματα σε πρόσφατη γενετική ανάλυση με τη μέθοδο της RAPD-PCR απέτυχαν να αναδείξουν μια συνεπή διαφορά στο πρότυπο ζωνών μεταξύ κλώνων που συλλέχθηκαν από καπνό και από άλλους ξενιστές (Κεφάλαιο I,

Margaritopoulos *et al.* 1998). Τα παραπάνω έχουν ως συνέπεια την ύπαρξη αμφιβολίας για το αν το *M. nicotianae* θα πρέπει να αναφέρεται ως ξεχωριστό είδος. Με την μέθοδο της RAPD-PCR η διαφορά που βρέθηκε σε μια ζώνη μεταξύ των δυο taxa είχε υψηλή συσχέτιση με το φυτό ξενιστή και υποστηρίζει την ιδέα ότι οι αφίδες που τρέφονται στον καπνό αποτελούν ξεχωριστή φυλή προσαρμοσμένη στον ξενιστή

Σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η μελέτη της παραλλακτικότητας των μορφολογικών χαρακτηριστικών μεταξύ κλώνων του *M. persicae*, που συλλέχθηκαν τόσο από καπνό όσο και από άλλους ξενιστές από διάφορες περιοχές της Ελλάδας και της επίδρασης του φυτού ξενιστή και της μακράς διάρκειας παρθενογενετικής εκτροφής στον φαινότυπο των αφίδων. Επίσης, εξετάστηκε η πιθανή σχέση της μορφολογίας με διάφορα βιολογικά χαρακτηριστικά των κλώνων, όπως το χρώμα και η κατηγορία βιολογικού κύκλου.

Υλικά και Μέθοδοι

Κατά τα έτη 1995-97 συλλέχθηκαν 156 δείγματα του *M. persicae* από διάφορες περιοχές της Ελλάδας από καπνό, λάχανο (*Brassica oleracea* L.), ζαχαρότευτλο (*Beta vulgaris* L.), πιπεριά (*Capsicum annuum* L.), ροδακινιά καθώς και ένας κλώνος από καπνό από την περιοχή Καζέρτα της Νοτιοδυτικής Ιταλίας το 1998. Οι περισσότεροι κλώνοι από τη ροδακινιά καθώς και όλοι οι κλώνοι της πιπεριάς συλλέχθηκαν από περιοχές όπου δεν καλλιεργείται καπνός. Αντίθετα οι κλώνοι από το λάχανο, το ζαχαρότευτλο και μερικοί από ροδακινιά συλλέχθηκαν από περιοχές όπου καλλιεργείται εκτεταμένα ο καπνός (Σχήμα 1)

Τα δείγματα συλλέχθηκαν από έναν αγρό επιφανείας περίπου 10-15 στρεμμάτων σε κάθε περιοχή, κάθε έτος. Κάθε δείγμα, που αποτελούταν από 2-3 φύλλα προσβλημένα από αφίδες, συλλεγόταν από κάθε φυτό. Στις ετήσιες καλλιέργειες δείγματα συλλέγονταν κάθε 4-5 γραμμές και το λιγότερο κάθε 5m επί της γραμμής. Στους οπωρώνες ροδακινιάς δείγματα συλλέγονταν κάθε 2-3 γραμμές και κάθε 2-3 δέντρα επί της γραμμής. Το κάθε δείγμα τοποθετούταν σε πλαστικό σακουλάκι που περιείχε τεμάχιο απορροφητικού χαρτιού. Η μεταφορά τους στο εργαστήριο γινόταν σε σχετικά χαμηλή θερμοκρασία με φορητά ψυγεία που περιείχαν παγοκύστες. Από κάθε δείγμα δημιουργήθηκε κλωνική αποικία (παρθενογενετική σειρά) επιλέγοντας



Σχήμα 1. Τοποθεσίες και ξενιστές όπου συλλέχθηκαν οι αφίδες. 1: Έδεσσα (ροδακινιά), 2: Αλεξάνδρεια (ροδακινιά, καπνός, λάχανο, ζαχαρότευτλο), 3: Τσαριτσάνη (καπνός), 4: Φαλάνη (ροδακινιά), 5: Λεχώνια, Πορταριά, Βελεστίνο (ροδακινιά, πιπεριά), 6: Ανάβρα (καπνός), 7: Αγρίνιο (καπνός), 8: Αμφίκλεια (καπνός), 9: Ηράκλειο (καπνός), 10: Κατερίνη (καπνός), 11: Κιλκίς (καπνός), 12: Πρέβεζα (καπνός).

ένα άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό (2 κλώνοι από ροδακινιά ξεκίνησαν από πτερωτό θηλυκό). Στον Πίνακα 1 φαίνονται στοιχεία που αφορούν την περιοχή συλλογής, τον ξενιστή, το βιολογικό κύκλο και το χρώμα του κάθε κλώνου. Οι αφίδες εκτράφηκαν για 1-3 γενιές σε φύλλο πατάτας (*Solanum tuberosum* L.) τοποθετημένα σε ειδικά κουτιά εκτροφής αφίδων (7,7cm x 4,5cm x 2cm) (Blackman 1971) σε φωτοπερίοδο L16:D8 και θερμοκρασία 17⁰C.

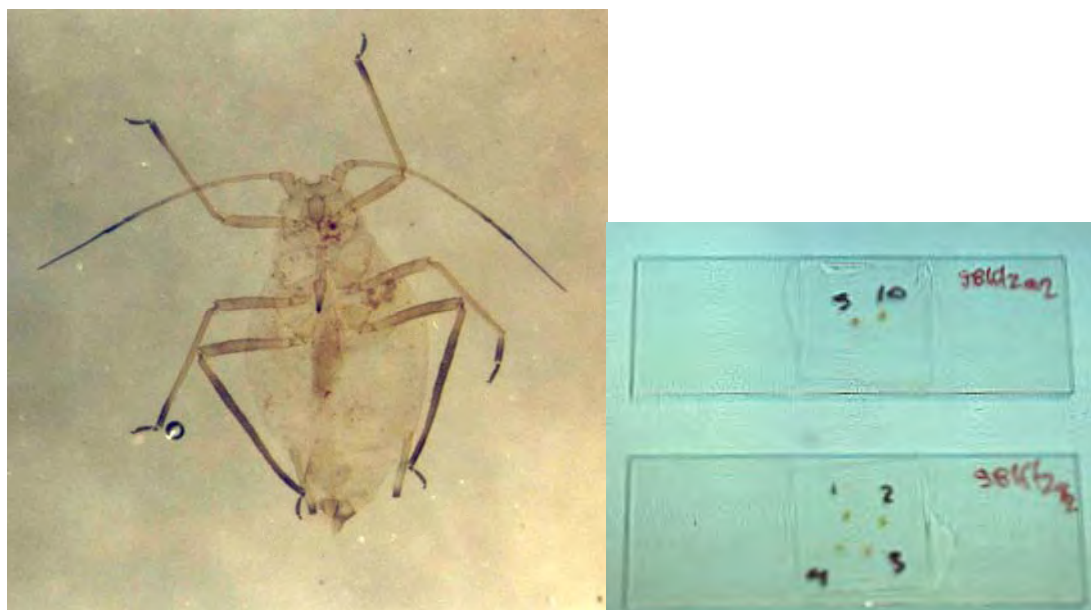
Πίνακας 1. Κλώνοι του *Myzus persicae* που χρησιμοποιήθηκαν στη μελέτη.

Περιοχή	Ξενιστής	Έτος συλλογής						Ολοκυκλικοί ¹ /εξετασθέντες Κλώνοι	Πράσινοι /κόκκινοι κλώνοι	
		1995		1996		1997				
		no.	Ημ/νια	no.	Ημ/νια	no.	ημ/νια			
Λεχώνια	NT ³	ροδακινιά	5	25/5	14	23/5	4	23/5	22/23	23/0
Φαλάνη	NT	ροδακινιά	-	-	-	-	2	22/5	2/2	2/0
Πορταριά	NT	ροδακινιά	3	22/5	-	-	-	-	3/3	3/0
Αριδαία	T ⁴	ροδακινιά	-	-	-	-	3	15/6	3/3	0/3
Αλεξάνδρεια	T	ροδακινιά	-	-	-	-	6	11/6	6/6	6/0
Βελεστίνο	NT	πιπεριά	2	20/8	4	27/5	1	10/6	2/7	6/1
Διμήνη	NT	πιπεριά	-	-	4	15/6	-	-	4/4	4/4
Ηράκλειο	NT	πιπεριά	-	-	4	27/7	-	-	0/4	4/0
Αλεξάνδρεια	T	λάχανο	-	-	9	12/6	-	-	5/9	9/0
Αλεξάνδρεια	T	ζαχ/τλο	-	-	2	12/6	-	-	2/2	1/1
Αργίριο	T	καπνός	7	15/9	4	10/7	-	-	2/11	6/5
Αμφίκλεια	T	καπνός	-	-	7	2/7	-	-	1/7	0/7
Ανάβρα	T	καπνός	8	3/9	10	28/5, 14/6	-	-	0/18	8/10
Τσαριτσάνη	T	καπνός	7	5/9	3	30/7	-	-	3/10	6/4
Πρέβεζα	T	καπνός	-	-	-	-	1	30/6	0/1	0/1
Κατερίνη	T	καπνός	-	-	-	-	18	4/6, 9/9	14/18	14/4
Αλεξάνδρεια	T	καπνός	-	-	10	12/7	2	11/6	5/12	6/6
Κιλκίς	T	καπνός	17	5/9	-	-	-	-	9/17	16/1
Καζέρτα ²	T	καπνός	-	-	-	-	1	7/7	0/1	0/1

¹Οι υπόλοιποι κλώνοι είναι ανολοκυκλικοί ή ανδροκυκλικοί. ²Συλλέχθηκε το 1998 στην Ιταλία. ³NT: περιοχή όπου δεν καλλιεργείται καπνός. ⁴T: περιοχή όπου καλλιεργείται καπνός.

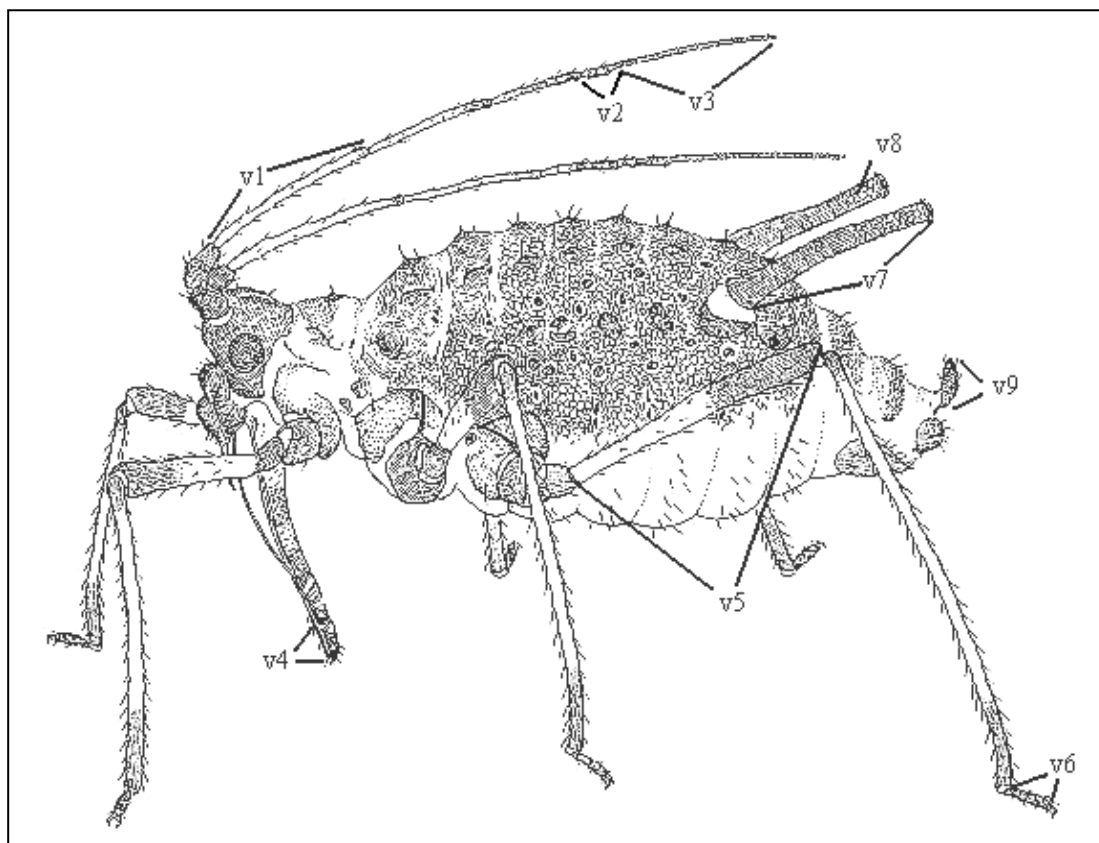
Τέσσερις κλώνοι, που συλλέχθηκαν από ροδακινιά κοντά σε καλλιέργειες καπνού (Αριδαία, Αλεξάνδρεια), σωματομετρήθηκαν μετά από 7-8 μήνες εκτροφής στις ίδιες συνθήκες. Περίπου 10 ενήλικα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά από κάθε κλώνο διατηρήθηκαν σε πλαστικό φιαλίδιο με διάλυμα 1:3 γαλακτικού οξέος (75% w/w) και αλκοόλης (95%) έως ότου γίνουν μόνιμα παρασκευάσματα (Εικόνα 1). Τα μόνιμα παρασκευάσματα έγιναν με τη μέθοδο των Blackman & Eastop (1984). Οι αφίδες παρέμειναν για μιάνμιση ώρα σε υδατόλουτρο στους 80 °C μέσα στο γυάλινο δοκιμαστικό σωλήνα με το υγρό διατήρησης, μετά για οκτώ λεπτά σε άνυδρο οξικό οξύ και κατόπιν για 24 ώρες σε γαρυφαλέλαιο. Σε αντικειμενοφόρο πλάκα τοποθετήθηκαν 4 αφίδες σε 1-2 σταγόνες βάμμα του Καναδά και σκεπάστηκαν με καλυπτρίδα. Κατόπιν τα παρασκευάσματα παρέμειναν για 3-4 εβδομάδες σε κλίβανο θερμοκρασίας 37°C.

Συνολικά σωματομετρήθηκαν 157 κλώνοι, 36 (323 άτομα) από ροδακινιά, 97 από καπνό (819 άτομα), 15 από πιπεριά (155 άτομα), εννέα από λάχανο (101 άτομα) και δυο από ζαχαρότευτλο (20 άτομα). Τρεις κλώνοι που συλλέχθηκαν από καπνό, δυο από την Ανάβρα (κωδικοί: T1, T2) που προέρχονται από τον ίδιο πληθυσμό και



Εικόνα 1. Μόνιμα παρασκευάσματα άπτερων παρθενογενετικών θηλυκών του *M. persicae*.

ένας από την Αλεξάνδρεια (κωδικός: T3) σωματομετρήθηκαν επίσης μετά από δυο χρόνια εκτροφής στο εργαστήριο. Δύο κλώνοι που συλλέχθηκαν από ροδακινιά από τα Λεχώνια Μαγνησίας (κωδικός L6) και ένας από την Πορταριά Μαγνησίας (κωδικός P) σωματομετρήθηκαν επίσης ένα και τρία χρόνια αντίστοιχα μετά τη συλλογή τους. Όλο αυτό το διάστημα οι παραπάνω κλώνοι εκτρέφονταν σε φύλλα πατάτας, σε φωτοπερίοδο L16:D8 και 17 °C Για να εξεταστεί η άμεση επίδραση του φυτού ξενιστή στο φαινότυπο, τέσσερις από τους παραπάνω κλώνους (T1-T3, P) εκτράφηκαν για μια γενιά σε λάχανο, κουκί (*Vicia faba* L.) και τρεις σε καπνό (T1-T3). Μετρήθηκαν εννέα μορφολογικά χαρακτηριστικά σύμφωνα με τη μέθοδο των Parco & van Harten (1987) (Εικόνα 2), τα ίδια που βρήκε ο Blackman (1987) ότι διαφοροποιούν ικανοποιητικά τις αφίδες του καπνού από αυτές που αποικίζουν άλλους δευτερεύοντες ξενιστές. Τα μορφολογικά χαρακτηριστικά που μετρήθηκαν ήταν: το μήκος του 3ου άρθρου της κεραίας (ant III), το μήκος του βασικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας (base VI), το μήκος του τελικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας (pt), το μήκος του τελευταίου άρθρου του ρύγχους (urs), το μήκος του μηρού (hf), το μήκος του δεύτερου ταρσομερούς (ht2), το μήκος των σιφωνίων (ls), του μέγιστου πλάτους των σιφωνίων (mws) και το μήκος της ουράς (lc). Οι μετρήσεις έγιναν σε μικροσκόπιο με δυνατότητα αντίθεσης φάσης (Leica DRMB) σε μεγέθυνση 100 και 200 X.



Εικόνα 2. Πλευρική όψη άπτερης αφίδας (τροποποιημένο από Miyaki 1987b) όπου φαίνονται τα εννέα μορφολογικά χαρακτηριστικά που μετρήθηκαν. v1: μήκος του 3ου άρθρου της κεραίας (ant III), v2: μήκος του βασικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας (base VI), v3: μήκος του τελικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας (pt), v4: μήκος του τελευταίου άρθρου του ρύγχους (urs), v5: μήκος του μηρού (hf), v6: μήκος του δεύτερου ταρσομερούς (ht2), v7: μήκος των σιφωνίων (ls), v8: μέγιστο πλάτος των σιφωνίων (mws) και v9: μήκος της ουράς (lc).

Για να εξεταστεί ο διαχωρισμός των κλώνων του καπνού τα δεδομένα από τους 157 κλώνους επεξεργάστηκαν ταυτόχρονα με τη μέθοδο της Ανάλυσης Κανονικών Μεταβλητών (Canonical Varieties Analysis, CVA) (Krzanowski 1990). Κάθε κλώνος θεωρήθηκε ως παράγοντας ομαδοποίησης (group). Η μέθοδος της ανάλυσης κανονικών μεταβλητών θεωρείται ένα ισχυρό εργαλείο στη διάκριση των διαφόρων ταξα στις αφίδες, όταν οι κλώνοι θεωρούνται στην ανάλυση ως παράγοντας ομαδοποίησης (Krzanowski 1990, Blackman 1992). Επίσης, για να εξεταστεί η επίδραση του φυτού-ξενιστή στη μορφολογία των αφίδων τα δεδομένα των τριών

κλώνων από τον καπνό (T1-T3) και του κλώνου της ροδακινιάς (P), που εκτράφηκαν σε διάφορα φυτά επεξεργάστηκαν, με την CVA. Επιπλέον αναλύσεις έγιναν με διάφορες ομάδες κλώνων για να διαπιστωθεί αν υπάρχει συσχέτιση μεταξύ της μορφολογίας και της κατηγορίας βιολογικού κύκλου ή του χρώματος. Ο διαχωρισμός των αφίδων του καπνού εξετάστηκε περαιτέρω με την εφαρμογή μιας νέας στατιστικής μεθόδου ταξινόμησης, που ονομάζεται “μη παραμετρικά δένδρα ταξινόμησης”, στις ατομικές αφίδες που συλλέχθηκαν από διάφορα φυτά ξενιστές. Η παραπάνω μέθοδος είναι μη παραμετρική και έχει τη μορφή ενός δένδρου που διακλαδίζεται σε ενδιάμεσους και τελικούς κλάδους. Χρησιμοποιεί ως κριτήριο διαχωρισμού (splitting criterion) την αύξηση της καθαρότητας (purity), όταν ένας κλάδος διαχωρίζεται σε επιμέρους κλάδους και το μέγεθος του δένδρου ελέγχεται από μια οριακή προκαθορισμένη τιμή, του ποσοστού μη ταξινομημένων ατόμων (apparent misclassification rate), μετά από κάθε διαίρεση ενός κλάδου. Επίσης, η μέθοδος έχει το πλεονέκτημα ότι παρουσιάζει σε μορφή γραφήματος τη δομή των δεδομένων σε οποιοδήποτε στάδιο ανάπτυξης του δένδρου (Zintzaras *et al.* 1994).

Με τη μέθοδο της ανάλυσης ομαδοποίησης (cluster analysis) βασιζόμενη στις αποστάσεις Mahalanobis εξετάστηκε η παραλλακτικότητα στα μορφολογικά χαρακτηριστικά μεταξύ ομάδων κλώνων που συλλέχθηκαν από διάφορα φυτά-ξενιστές και περιοχές. Η μέθοδος ομαδοποίησης που ακολουθήθηκε ήταν η “single linkage” (Sneath & Sokal 1973). Επίσης με την ίδια μέθοδο η παραλλακτικότητα στα μορφολογικά χαρακτηριστικά μεταξύ ομάδων κλώνων που συλλέχθηκαν από καπνό από διάφορες περιοχές. Οι δύο κλώνοι, ανά ένας από την Πρέβεζα και την Καζέρτα αποκλείστηκαν από την ανάλυση, καθώς δεν είναι δυνατό να χαρακτηριστεί ο πληθυσμός μιας περιοχής μόνο από έναν κλώνο, λόγω της υφιστάμενης παραλλακτικότητας.

Ο διαχωρισμός της μορφής του καπνού από την μορφή που αποικίζει άλλους δευτερεύοντες ξενιστές εξετάστηκε στο επίπεδο της ατομικής αφίδας με τη χρήση των Γραμμικών Εξισώσεων του Fisher (LDF's) (Krzanowski 1990).

Στα δεδομένα δεν έγινε καμιά μετατροπή πριν την ανάλυση. Η στατιστική επεξεργασία έγινε με τα στατιστικά πακέτα SPSS v.6.1 και Statistica v.4.3.

Αποτελέσματα

Στο Πίνακα 2 φαίνεται το μέσο μήκος των εννέα μορφολογικών χαρακτηριστικών για τα άτομα που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές. Στην πρώτη ανάλυση με την μέθοδο CVA οι 157 κλώνοι εξετάστηκαν ταυτόχρονα. Το Σχήμα 2α δείχνει τις μέσες τιμές (scores) των δυο πρώτων κανονικών μεταβλητών (CVs), που μαζί εξηγούν το 47,2 % της συνολικής παραλλακτικότητας των δεδομένων. Το Σχήμα 2β είναι το διάγραμμα των CV1 και CV3 που μαζί εξηγούν το 39% της συνολικής παραλλακτικότητας. Το πλείστο των κλώνων του καπνού καθώς και οι οκτώ από τους εννιά κλώνους, που συλλέχθηκαν από ροδακινιά από περιοχή όπου καλλιεργείται καπνός (Αλεξάνδρεια, Αριδαία), φαίνεται ότι αποτελούν διαφορετική ομάδα (cluster) από τους κλώνους που συλλέχθηκαν από τους άλλους ξενιστές. Ο ένας από τους παραπάνω κλώνους της ροδακινιάς ομαδοποιείται με τους κλώνους που συλλέχθηκαν από ροδακινιά σε περιοχή όπου δεν καλλιεργείται καπνός. Οι τέσσερις κλώνοι που συλλέχθηκαν από ροδακινιά στις περιοχές Αλεξάνδρειας και Αριδαίας και σωματομετρήθηκαν μετά από οκτώ μήνες εκτροφής στο εργαστήριο σε φύλλα πατάτας, ομαδοποιούνται με τους κλώνους του καπνού και παρουσιάζουν υψηλότερη μέση τιμή στις CV1 και CV2 από τους κλώνους που σωματομετρήθηκαν 1-3 γενιές μετά τη συλλογή τους από τη ροδακινιά (Σχήματα 2α, 2β).

Ο διαχωρισμός μεταξύ των κλώνων του καπνού και των άλλων ξενιστών οφείλεται κυρίως στην πρώτη κανονική μεταβλητή (CV1), που εξηγεί το 26,3% της παραλλακτικότητας των δεδομένων, αλλά δεν ήταν πλήρης. Δύο κλώνοι από το λάχανο από την Αλεξάνδρεια ομαδοποιούνται μαζί με τους κλώνους από τον καπνό και δυο από τη ροδακινιά, ένας από τα Λεχώνια Μαγνησίας και ένας από τη Φαλάνη Λάρισας, τοποθετούνται κοντά σε λίγους κλώνους από τον καπνό που βρίσκονται έξω από την κύρια ομάδα που σχηματίζουν οι αφίδες του καπνού. Επίσης τέσσερις κλώνοι πράσινου χρώματος από τον καπνό (τρεις ολοκυκλικοί και ένας ανολοκυκλικός) τοποθετούνται κοντά σε κλώνους από την πιπεριά και το λάχανο.

Το μορφολογικό χαρακτηριστικό που παρουσίασε τη μεγαλύτερη συσχέτιση με την CV1 ήταν το τελευταίο άρθρο του ρύγχους (urs). Υψηλότερες τιμές στην CV1 από τους κλώνους των άλλων εκτός του καπνού ξενιστών έχουν οι κλώνοι από το λάχανο. Επίσης οι περισσότεροι από τους κλώνους της πιπεριάς παρουσιάζουν

Πίνακας 2. Μήκη σε mm (\pm SE) εννιά μορφολογικών χαρακτηριστικών απτέρων (N) του *M. persicae* που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές και διαφορετικές περιοχές της Ελλάδας κατά τα έτη 1995-97 (ant III: μήκος του τρίτου άρθρου της κεραίας, base VI: μήκος του βασικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας, pt: μήκος του τελικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας, urs: μήκος του τελευταίου άρθρου του ρύγχους, hf: μήκος μηρού, ht2: μήκος δεύτερου ταρσομερούς, ls: μήκος σιφωνίων, mws: μέγιστο πλάτος σιφωνίων και lc: μήκος ουράς).

Ξενιστής	N	ant III	base IV	pt	urs	hf	ht2	ls	mws	lc
Ροδακινιά ¹	238	0,408 (0,003)	0,130 (0,006)	0,458 (0,002)	0,116 (0,0003)	0,589 (0,004)	0,113 (0,005)	0,474 (0,003)	0,051 (0,0003)	0,202 (0,001)
Πιπεριά	155	0,458 (0,003)	0,133 (0,009)	0,476 (0,003)	0,118 (0,0004)	0,649 (0,005)	0,117 (0,006)	0,533 (0,004)	0,052 (0,0004)	0,231 (0,002)
Λάχανο	101	0,412 (0,004)	0,133 (0,01)	0,480 (0,004)	0,118 (0,0007)	0,612 (0,006)	0,113 (0,006)	0,504 (0,005)	0,052 (0,0005)	0,217 (0,002)
Ζαχλο	20	0,432 (0,006)	0,134 (0,019)	0,476 (0,004)	0,118 (0,0007)	0,637 (0,009)	0,113 (0,01)	0,522 (0,008)	0,058 (0,001)	0,232 (0,002)
Καπνός	819	0,430 (0,002)	0,136 (0,003)	0,505 (0,001)	0,124 (0,0002)	0,630 (0,002)	0,113 (0,003)	0,515 (0,002)	0,051 (0,0002)	0,221 (0,001)
Ροδακινιά ²	85	0,435 (0,005)	0,145 (0,014)	0,496 (0,005)	0,122 (0,0006)	0,604 (0,001)	0,112 (0,016)	0,499 (0,007)	0,051 (0,0005)	0,217 (0,002)

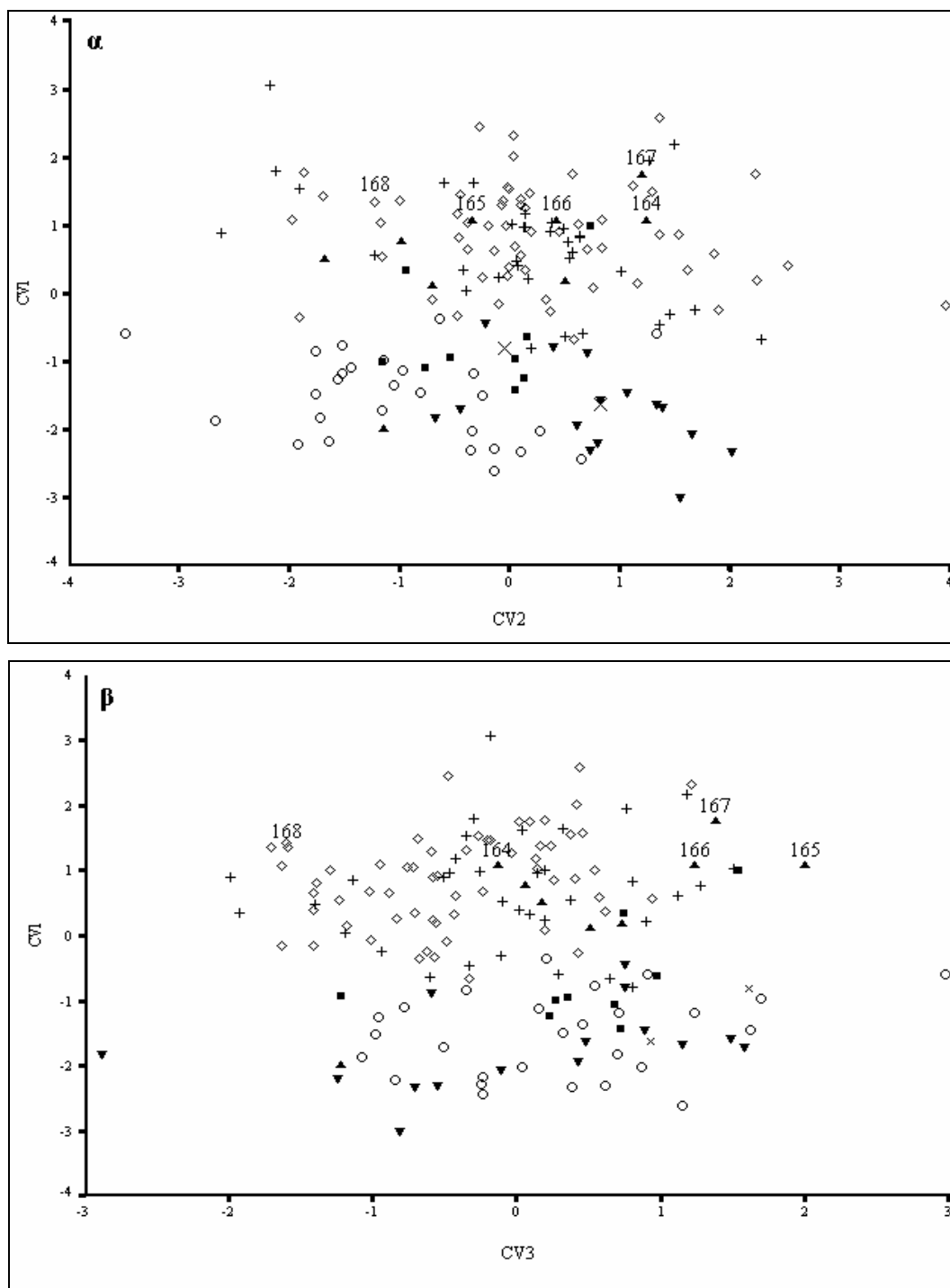
¹Συλλογή κλώνων από ροδακινιές που βρίσκονται σε περιοχή που δεν καλλιεργείται ο καπνός.

²Συλλογή κλώνων από ροδακινιές που βρίσκονται σε περιοχή που καλλιεργείται ο καπνός.

υψηλότερες τιμές στην CV2 και χαμηλότερες στην CV3 από ότι οι κλώνοι από τη ροδακινιά (περιοχή όπου δεν καλλιεργείται καπνός), το λάχανο και το ζαχαρότευτλο.

Σε ξεχωριστή ανάλυση των κλώνων, που συλλέχθηκαν από δευτερεύοντες ξενιστές, δεν βρέθηκε συσχέτιση μεταξύ παραλλακτικότητας στα μορφολογικά χαρακτηριστικά και της κατηγορίας βιολογικού κύκλου ή του χρώματος. Πιθανώς σε κάθε κατηγορία βιολογικού κύκλου ή χρώματος υπάρχουν πολλοί γενότυποι.

Ενδιαφέρον παρουσιάζει το διάγραμμα των τιμών της πρώτης και τρίτης διαφοροποιούσας εξίσωσης που εξηγούν το 39% της συνολικής παραλλακτικότητας των δεδομένων (Σχήμα 2β). Ο διαχωρισμός των κλώνων του καπνού από αυτούς των άλλων ξενιστών παραμένει ικανοποιητικός. Επιπρόσθετα, ένας από τους δύο κλώνους από το λάχανο, που στο προηγούμενο διάγραμμα τοποθετήθηκαν στην ομάδα των κλώνων του καπνού, σ' αυτό το διάγραμμα τοποθετείται στο περιθώριο της ομάδας. Οι υπόλοιπες διαφοροποιούσες εξισώσεις δεν έδωσαν καλύτερο διαχωρισμό μεταξύ των κλώνων του καπνού και των άλλων ξενιστών.



Σχήμα 2. Διαγράμματα των τιμών των τριών πρώτων κανονικών μεταβλητών σε 157 κλώνους του *M. persicae*, που συλλέχθηκαν από διάφορες περιοχές της Ελλάδας. +: ολοκυκλικοί και \diamond : ανολοκυκλικοί κλώνοι που συλλέχθηκαν από καπνό, \square : κλώνοι που συλλέχθηκαν από λάχανο, \times : κλώνοι που συλλέχθηκαν από ζαχαρότευτλο, \triangle : κλώνοι που συλλέχθηκαν από πιπεριά, \circ : κλώνοι που συλλέχθηκαν από ροδακινιά σε περιοχή που δεν καλλιεργείται καπνός, \blacktriangle : κλώνοι που συλλέχθηκαν από ροδακινιά σε περιοχή που καλλιεργείται καπνός, 164, 165, 167: κλώνοι που συλλέχθηκαν από ροδακινιά σε περιοχή που καλλιεργείται καπνός και σωματομετρήθηκαν μετά από 8 μήνες εκτροφής στο εργαστήριο 168: κλώνος που συλλέχθηκε από καπνό στην Καζέρτα Ιταλίας.

Πίνακας 3. Μήκη σε mm (\pm SE) εννέα μορφολογικών χαρακτηριστικών κλώνων του *M. persicae* που εκτράφηκαν σε διάφορους ξενιστές.

Κλώνοι	Ξενιστής	ant III	base IV	pt	urs	hf	ht2	ls	mws	lc
T1	Πατάτα (n=20)	0,460 b (0,005)	0,132 ab (0,002)	0,499 ab (0,005)	0,126 a (0,001)	0,692 ab (0,006)	0,117 b (0,0006)	0,557 b (0,005)	0,057 b (0,001)	0,239 b (0,002)
	Λάχανο (n=20)	0,423 a (0,007)	0,123 a (0,001)	0,486 a (0,004)	0,127 a (0,001)	0,613 a (0,009)	0,113 a (0,001)	0,407 a (0,008)	0,054 a (0,001)	0,208 a (0,004)
	Κουκί (n=20)	0,476 c (0,005)	0,135 b (0,001)	0,518 c (0,004)	0,126 a (0,001)	0,715 b (0,005)	0,120 c (0,0006)	0,559 b (0,004)	0,053 a (0,0006)	0,239 b (0,002)
	Καπνός (n=20)	0,479 c (0,004)	0,135 b (0,001)	0,513 bc (0,006)	0,130 a (0,001)	0,732 b (0,006)	0,120 c (0,0006)	0,582 c (0,004)	0,055 a (0,001)	0,248 c (0,003)
T2	Πατάτα (n=18)	0,482 b (0,004)	0,134 a (0,001)	0,569 b (0,004)	0,128 a (0,001)	0,727 c (0,005)	0,129 c (0,001)	0,605 b (0,005)	0,054 b (0,001)	0,249 b (0,003)
	Λάχανο (n=20)	0,382 a (0,005)	0,131 b (0,0007)	0,512 a (0,005)	0,127 a (0,001)	0,573 b (0,006)	0,112 a (0,001)	0,456 a (0,006)	0,052 a (0,001)	0,203 a (0,003)
	Κουκί (n=20)	0,483 b (0,005)	0,147 c (0,001)	0,521 a (0,008)	0,127 a (0,0005)	0,694 a (0,005)	0,118 b (0,001)	0,562 c (0,005)	0,052 ab (0,0006)	0,246 b (0,003)
	Καπνός (n=20)	0,475 b (0,006)	0,143 d (0,002)	0,550 b (0,009)	0,127 a (0,001)	0,738 c (0,009)	0,123 c (0,001)	0,609 b (0,005)	0,054 b (0,0005)	0,270 c (0,003)
T3	Πατάτα (n=21)	0,450 c (0,005)	0,142 a (0,002)	0,549 b (0,006)	0,125 a (0,001)	0,651 d (0,007)	0,118 c (0,001)	0,532 d (0,005)	0,054 b (0,001)	0,244 c (0,003)
	Λάχανο (n=22)	0,369 a (0,006)	0,138 a (0,001)	0,515 a (0,004)	0,125 a (0,0005)	0,565 a (0,007)	0,111 a (0,001)	0,436 a (0,007)	0,050 a (0,001)	0,206 a (0,003)
	Κουκί (n=19)	0,417 b (0,007)	0,139 a (0,002)	0,513 a (0,006)	0,122 b (0,001)	0,587 b (0,009)	0,109 ab (0,001)	0,474 c (0,006)	0,050 a (0,001)	0,208 a (0,004)
	Καπνός (n=20)	0,424 b (0,003)	0,139 a (0,002)	0,526 a (0,009)	0,125 a (0,0005)	0,626 c (0,005)	0,113 b (0,0005)	0,497 b (0,009)	0,052 ab (0,001)	0,230 b (0,002)
P	Πατάτα (n=20)	0,470 b (0,003)	0,143 b (0,004)	0,541 c (0,004)	0,119 b (0,0006)	0,686 b (0,005)	0,119 b (0,001)	0,567 b (0,003)	0,055 b (0,0008)	0,229 b (0,001)
	Λάχανο (n=11)	0,376 a (0,007)	0,134 a (0,005)	0,488 a (0,008)	0,117 a (0,0006)	0,544 a (0,007)	0,111 a (0,001)	0,424 a (0,006)	0,051 a (0,001)	0,179 a (0,003)
	Κουκί (n=22)	0,476 b (0,007)	0,141 b (0,006)	0,528 b (0,004)	0,119 b (0,0006)	0,680 b (0,01)	0,117 b (0,001)	0,554 b (0,009)	0,055 b (0,0006)	0,224 b (0,003)

T1 και T2: κόκκινοι ανδροκυκλικοί κλώνοι που συλλέχθηκαν από καπνό στην περιοχή Ανάβρα. T3: πράσινο ολοκυκλικός κλώνος που συλλέχθηκε από καπνό στην περιοχή της Αλεξάνδρειας. P: πράσινο ολοκυκλικός κλώνος που συλλέχθηκε από ροδακινιά από την Πορταριά Μαγνησίας. Οι τιμές σε κάθε κλώνο που ακολουθούνται με διαφορετικό γράμμα διαφέρουν σημαντικά με το κριτήριο του Duncan για $p < 0.05$. Βλέπε τον Πίνακα 2 για την εξήγηση των μορφολογικών χαρακτηριστικών.

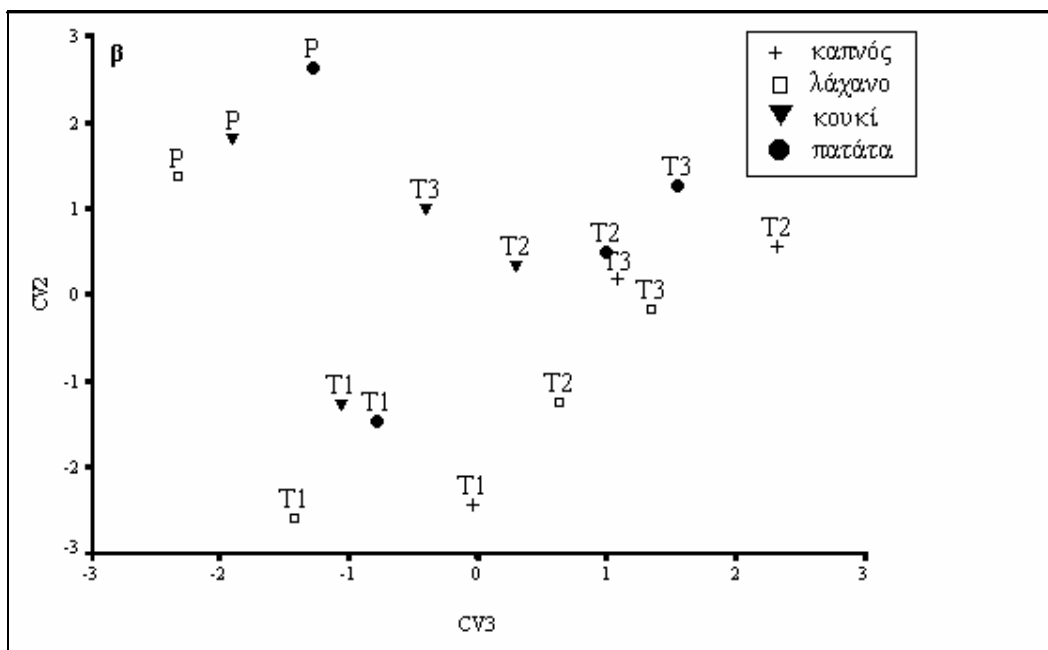
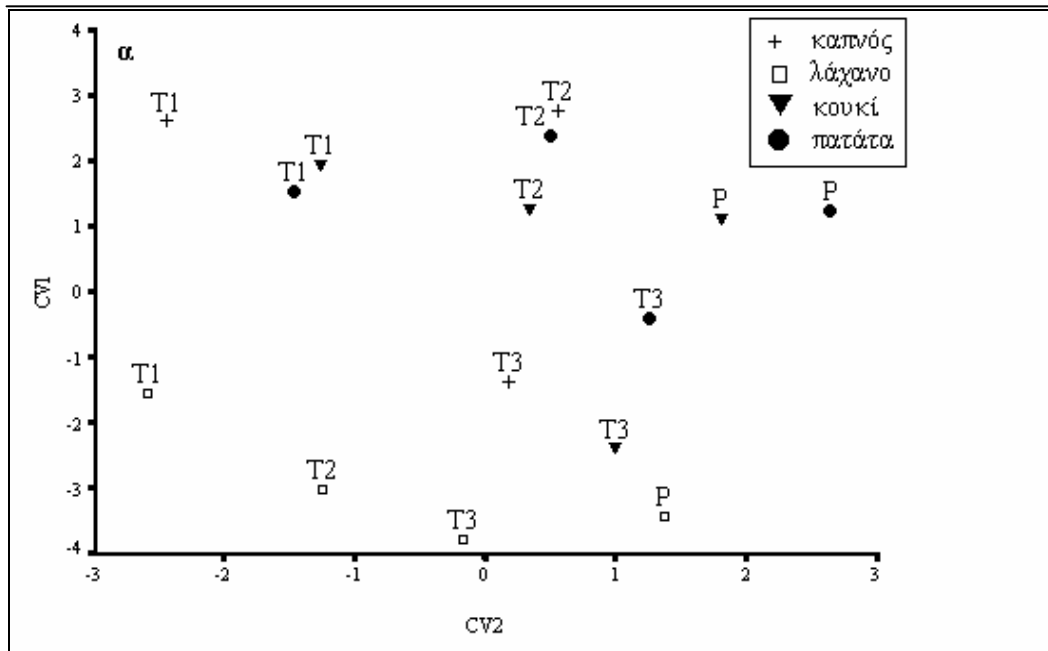
Το επόμενο στάδιο επεξεργασίας ήταν η διερεύνηση της επίδρασης του φυτού-ξενιστή που τρέφονται οι αφίδες στη μορφολογία τους. Οι τρεις κλώνοι από τον καπνό (T1-3) και ο ένας από ροδακινιά (P, συλλέχθηκε σε περιοχή που δεν καλλιεργείται καπνός), που εκτράφηκαν για μια γενιά σε διάφορα φυτά, 2-3 χρόνια μετά τη συλλογή τους, συγκρίθηκαν με την ανάλυση κανονικών μεταβλητών. Σε αυτή την ανάλυση (Σχήμα 3), βρέθηκε υψηλή συσχέτιση μεταξύ των τιμών της CV1 και ενός «δείκτη μεγέθους» που βασίζεται στο άθροισμα των εννέα μορφολογικών χαρακτηριστικών ($r=93,2$). Φαίνεται ότι η παραλλακτικότητα στις τιμές της CV1 (48.8 % της συνολικής παραλλακτικότητας των δεδομένων) οφείλεται στο ξενιστή που τρέφονται οι κλώνοι (Σχήμα 3α). Τα άτομα όλων των κλώνων που εκτράφηκαν σε λάχανο ήταν σημαντικά μικρότερα από αυτά που εκτράφηκαν σε άλλους ξενιστές

(Πίνακας 3). Εξαλείφοντας την παραλλακτικότητα που οφείλεται στην CV1, οι τιμές των CV2 και CV3 διέκριναν τους κλώνους του καπνού από αυτόν που συλλέχθηκε από ροδακινιά, μακριά από περιοχές που καλλιεργείται καπνός, ανεξάρτητα από τον ξενιστή όπου εκτράφηκαν (Σχήμα 3β).

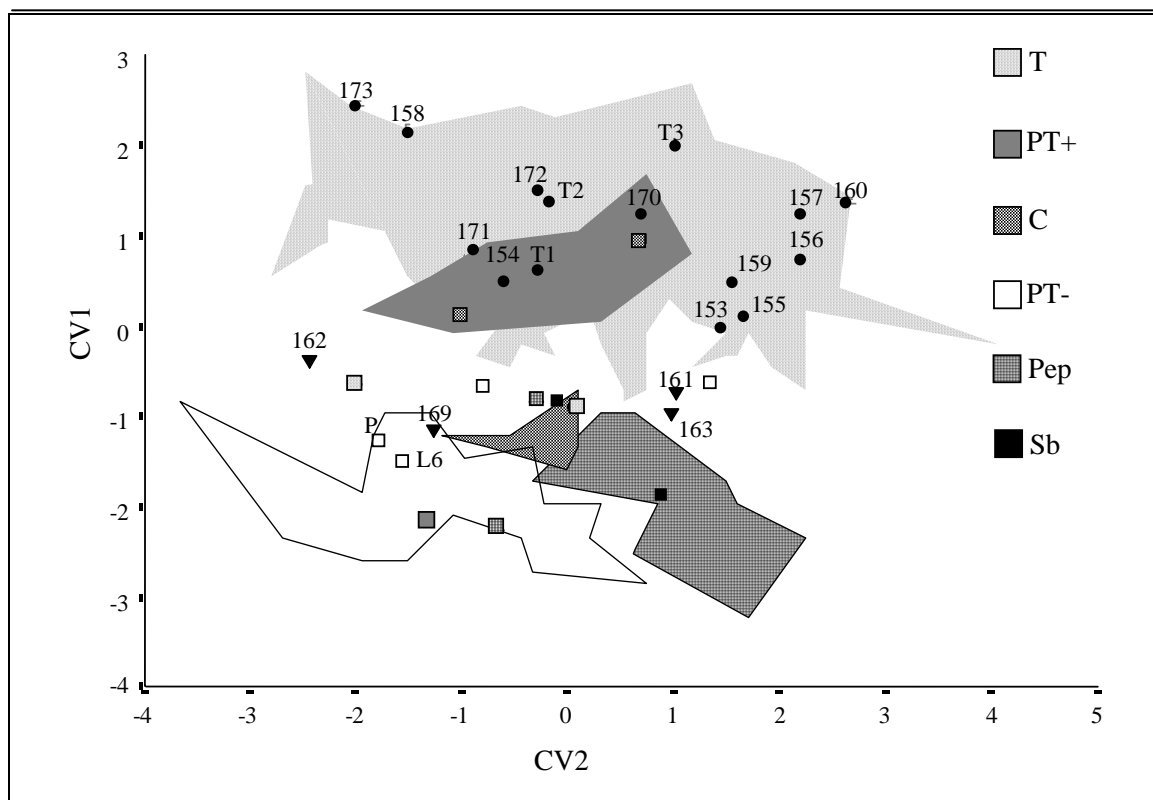
Στη συνέχεια εξετάστηκε η ομαδοποίηση των προηγούμενων κλώνων (T1-3, P) καθώς και του κλώνου L6, που σωματομετρήθηκαν 1-3 γενιές μετά τη συλλογή τους και επίσης ένα έως τρία χρόνια αργότερα, μαζί με τους άλλους 157 κλώνους. Τα αποτελέσματα της ανάλυσης φαίνονται στο διάγραμμα των τιμών των δύο πρώτων κανονικών μεταβλητών που εξηγούν το 48,8% της παραλλακτικότητας των δεδομένων (Σχήμα 4). Οι κλώνοι T1-T3 ανεξάρτητα του ξενιστή που εκτράφηκαν ομαδοποιούνται με τους κλώνους του καπνού, όπως όταν σωματομετρήθηκαν πριν δυο χρόνια. Τα άτομα των κλώνων L6 και P που εκτράφηκαν σε διάφορους ξενιστές (μόνο σε πατάτα ο L6) μετά ένα και τρία χρόνια εκτροφής στο εργαστήριο σε φύλλα πατάτας εξακολουθούν να διακρίνονται από τους κλώνους του καπνού.

Συγκρίνοντας τα δείγματα από τους πέντε κλώνους που σωματομετρήθηκαν μετά από μια μικρής (1-3 γενιές) και μεγάλης (ένα ή περισσότερα χρόνια) διάρκειας εκτροφής σε πατάτα παρατηρήθηκε μεταβολή στις τιμές των δυο CV, ειδικότερα στην CV1 και ήταν πιο εμφανής σε τρεις κλώνους (T1, T2, P). Σημαντική αύξηση του μήκους στα περισσότερα μορφολογικά χαρακτηριστικά παρατηρήθηκε στους προηγούμενους τρεις κλώνους, αλλά μόνο σε τρία χαρακτηριστικά στον κλώνο L6 ενώ στον A14 το μήκος ορισμένων χαρακτηριστικών μειώθηκε (Πίνακας 4). Ωστόσο, οι κλώνοι ομαδοποιήθηκαν στην ομάδα που ανήκουν (μορφή που αποικίζει τον καπνό ή άλλους ξενιστές), ανεξάρτητα από το χρόνο εκτροφής και τον ξενιστή, όπου εκτράφηκαν (Σχήμα 4).

Η μέθοδος «μη παραμετρικά δένδρα ταξινόμησης» έδειξε ότι τα άτομα που συλλέχθηκαν από καπνό διακρίνονται από αυτά των άλλων ξενιστών (κλάδος 8 και 11), ή τοποθετούνται μαζί με τις αφίδες που συλλέχθηκαν από ροδακινιά σε περιοχές όπου καλλιεργείται ο καπνός (κλάδος 3) (Σχήμα 5). Όπως και με την ανάλυση κανονικών μεταβλητών ο διαχωρισμός δεν ήταν πλήρης καθώς μερικά άτομα που συλλέχθηκαν από πιπεριά και ροδακινιά, σε περιοχή όπου δεν καλλιεργείται καπνός, τοποθετούνται με τις αφίδες του καπνού στον κλάδο 3. Το παραπάνω πιθανώς



Σχήμα 3. Διαγράμματα των τιμών των 3 πρώτων κανονικών μεταβλητών σε τέσσερις κλώνους του *M. persicae* που εκτράφηκαν σε διάφορα φυτά-ξενιστές. T1 και T2: κόκκινοι ανδροκυκλικοί κλώνοι που συλλέχθηκαν από καπνό στην Ανάβρα Σοφάδων. T3: πράσινος ανδροκυκλικός κλώνος που συλλέχθηκε από καπνό στην Αλεξάνδρεια. P: πράσινος ολοκυκλικός κλώνος που συλλέχθηκε από ροδακινιά στα Λεχώνια Μαγνησίας.



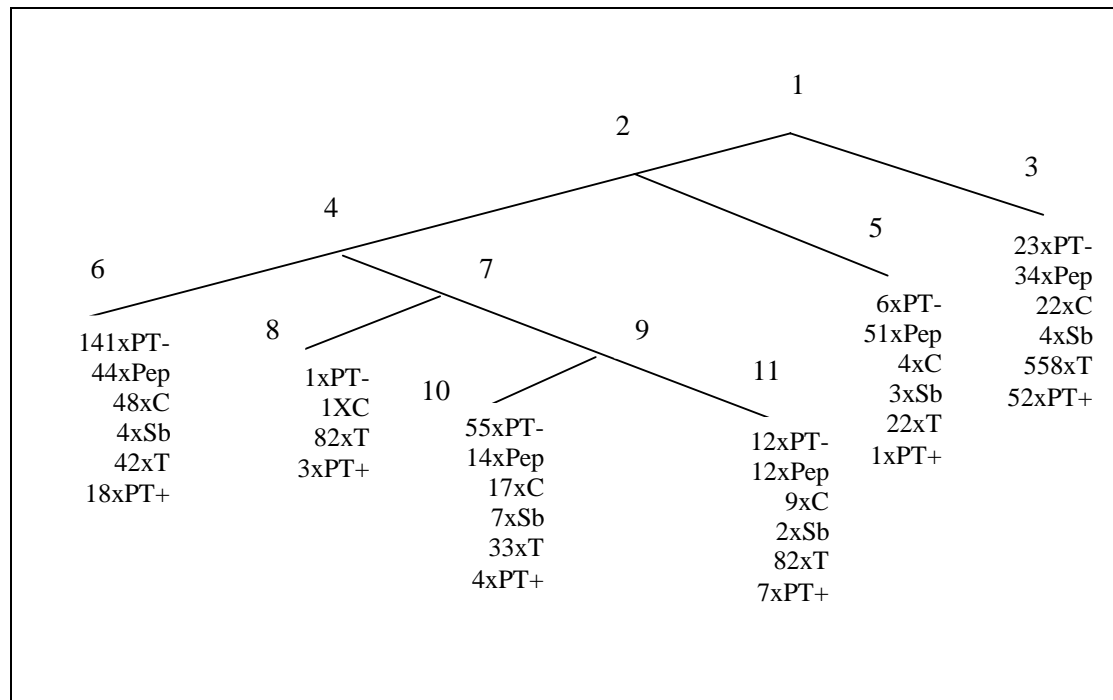
Σχήμα 4. Διάγραμμα των τιμών των δύο πρώτων κανονικών μεταβλητών από 157 κλώνους του *M. persicae* και από δείγματα ορισμένων από τους κλώνους μετά από διάφορες μεταχειρίσεις. Για την απλοποίηση του διαγράμματος η επιφάνεια που ορίζουν οι ακραίες τιμές των κλώνων που συλλέχθηκαν από κάθε ξενιστή, σκιάστηκε με διαφορετικό πρότυπο (σύγκρινε με Σχήμα 2α). Ορισμένοι κλώνοι δίνονται με σύμβολα. T: κλώνοι από καπνό, PT+: κλώνοι από ροδακινιά, σε περιοχές που καλλιεργείται καπνός, C: κλώνοι από λάχανο, PT-: κλώνοι από ροδακινιά σε περιοχές που δεν καλλιεργείται καπνός, Pep: κλώνοι από πιπεριά, και Sb: κλώνοι από ζαχαρότευτλο. Δείγματα κλώνων με διαφορετική μεταχείριση δίνονται με αριθμούς. Από τους κλώνους της ροδακινιάς, από περιοχές που δεν καλλιεργείται καπνός, ο κλώνος P μετρήθηκε επίσης μετά από τρία χρόνια εκτροφής στο εργαστήριο σε πατάτα (161), και μετά από μια γενιά σε λάχανο (162) και κουκί (163) και ο κλώνος L6 μετρήθηκε επίσης μετά από ένα χρόνο εκτροφής σε πατάτα (169). Τρεις κλώνοι που συλλέχθηκαν από καπνό T1, T2 και T3 μετρήθηκαν επίσης μετά από δύο χρόνια εκτροφής στο εργαστήριο σε πατάτα (153, 157, 170) και μετά από μια γενιά σε λάχανο (154, 158, 171), κουκί (155, 159, 172) και καπνό (156, 160, 173).

Πίνακας 4. Μήκη σε mm (\pm SE) εννέα μορφολογικών χαρακτηριστικών κλώνων του *M. persicae* που συλλέχθηκαν από καπνό (T1-T3) και ροδακινιά (P, L6) και σωματομετρήθηκαν μετά από διάφορα χρονικά διαστήματα εκτροφής σε φύλλα πατάτας.

Κλώνοι	Χρόνος εκτροφής μετά τη συλλογή	Άπτερα	ant III	base IV	pt	urs	hf	ht2	ls	mws	lc
L6	2-3 γενιές	14	0,396 a (0,004)	0,124 a (0,006)	0,471 a (0,005)	0,116 a (0,001)	0,561 a (0,008)	0,110 a (0,001)	0,459 a (0,008)	0,049 a (0,001)	0,187 a (0,003)
	1 έτος	12	0,410 a (0,007)	0,135 b (0,006)	0,470 a (0,01)	0,117 a (0,001)	0,561 a (0,01)	0,110 a (0,001)	0,487b (0,008)	0,055 b (0,002)	0,200 b (0,004)
P	1-2 γενιές	10	0,373 a (0,019)	0,130 a (0,002)	0,468 a (0,011)	0,112 b (0,002)	0,557 a (0,024)	0,105 a (0,002)	0,469 a (0,018)	0,048 a (0,001)	0,187 a (0,005)
	3 έτη	20	0,470 b (0,003)	0,143 b (0,001)	0,541 b (0,004)	0,118 a (0,001)	0,686 b (0,005)	0,119 b (0,001)	0,567 b (0,003)	0,055 b (0,001)	0,229 b (0,001)
T1	1-2 γενιές	10	0,418 a (0,011)	0,130 a (0,002)	0,486 a (0,008)	0,125 a (0,001)	0,631 a (0,016)	0,111 a (0,001)	0,486 a (0,014)	0,053 a (0,002)	0,214 a (0,005)
	2 έτη	20	0,460 b (0,005)	0,132 b (0,002)	0,499 a (0,005)	0,126 a (0,001)	0,692 b (0,006)	0,117 b (0,001)	0,557 b (0,005)	0,058 b (0,001)	0,239 b (0,002)
T2	1-2 γενιές	5	0,428 a (0,004)	0,140 a (0,009)	0,509 a (0,017)	0,127 a (0,001)	0,644 a (0,004)	0,120 a (0,002)	0,517 a (0,007)	0,050 a (0,001)	0,222 a (0,009)
	2 έτη	18	0,483 b (0,004)	0,140 a (0,01)	0,569 b (0,004)	0,128 a (0,001)	0,725 b (0,005)	0,124 b (0,001)	0,605 b (0,005)	0,054 b (0,001)	0,249 b (0,004)
T3	1-2 γενιές	10	0,459 a (0,011)	0,148 a (0,003)	0,534 a (0,019)	0,129 a (0,001)	0,693 a (0,025)	0,117 a (0,003)	0,551 a (0,011)	0,055 a (0,002)	0,243 a (0,011)
	2 έτη	21	0,450 a (0,005)	0,142 a (0,002)	0,549 a (0,006)	0,125 b (0,001)	0,651 b (0,007)	0,118 a (0,001)	0,532 a (0,005)	0,054 a (0,001)	0,244 a (0,003)

Οι τιμές σε κάθε κλώνο που ακολουθούνται με διαφορετικό γράμμα διαφέρουν σημαντικά για $p < 0.05$. Βλέπε τον Πίνακα 2 για την εξήγηση των μορφολογικών χαρακτηριστικών

οφείλεται στη μεγάλη διακύμανση που παρουσιάζουν τα συγκεκριμένα άτομα. Το πλείστο των αφίδων από τη ροδακινιά (σε περιοχές που δεν καλλιεργείται καπνός) τοποθετούνται μαζί με τις αφίδες από την πιπεριά και το λάχανο (κλάδος 6) και περίπου το ένα τέταρτο από αυτές διαχωρίζεται στον κλάδο 10. Επίσης μεγάλο μέρος (περίπου το ένα τρίτο) των αφίδων από την πιπεριά διαχωρίζεται στον κλάδο 5. Τα άτομα ενός κλώνου, που συλλέχθηκε από ροδακινιά κοντά σε καλλιέργειες καπνού, τοποθετείται στον ίδιο κλάδο με τις αφίδες που προέρχονται από ροδακινιά σε περιοχές όπου δεν καλλιεργείται καπνός. Με την ανάλυση κανονικών μεταβλητών ο ίδιος κλώνος βρέθηκε ότι δεν ανήκει στη μορφή του καπνού. Τα άτομα δυο κλώνων από λάχανο, που με την ανάλυση κανονικών μεταβλητών βρέθηκε ότι ανήκουν στη μορφή του καπνού, στη συγκεκριμένη ανάλυση τοποθετούνται μαζί με τις αφίδες του καπνού (κλάδος 3).



Σχήμα 5. Μη παραμετρικό δένδρο ταξινόμησης για τα άτομα 157 κλώνων *M. persicae* που συλλέχθηκαν από διαφορετικούς ξενιστές PT-: ροδακινιά, σε περιοχές που δεν καλλιεργείται καπνός, Pep: πιπεριά, C: λάχανο, Sb: ζαχαρότευτλο, T: καπνός και PT+: ροδακινιά σε περιοχές που καλλιεργείται καπνός. Το όριο για το διαχωρισμό ενός κλάδου βασίστηκε στη βελτίωση κατά 1% του AMR. Το σύμβολο 141xPT- στον κλάδο 6 υποδηλώνει ότι υπάρχουν 141 άτομα από τη ροδακινιά σε αυτόν τον κλάδο.

Στο Σχήμα 6α φαίνεται το δενδρόγραμμα της Ανάλυσης Ομαδοποίησης βασισμένο στις αποστάσεις Mahalanobis για τις αφίδες που συλλέχθηκαν από διάφορα φυτά ξενιστές και περιοχές (Πίνακας 5α). Δύο κύριες ομάδες φαίνονται στο δενδρόγραμμα. Η μια αποτελείται από τις αφίδες του καπνού και της ροδακινιάς από περιοχές όπου καλλιεργείται καπνός και η άλλη ομάδα αποτελείται από τις αφίδες που προέρχονται από τους άλλους δευτερεύοντες ξενιστές και από ροδακινιές σε περιοχές όπου δεν καλλιεργείται καπνός. Ο κλώνος από την Καζέρτα διακρίνεται και από τις δυο ομάδες. Επίσης στο Σχήμα 6β φαίνονται τα αποτελέσματα της ανάλυσης ομαδοποίησης, που εφαρμόστηκε στους κλώνους του καπνού που προέρχονται από διαφορετικές περιοχές (Πίνακας 5β). Οι επτά κλώνοι από την Αμφίκλεια έδειξαν σχετικά μεγάλη φαινοτυπική απόσταση από αυτούς που συλλέχθηκαν στην Κεντρική και Βόρεια Ελλάδα.

Πίνακας 5α. Αποστάσεις Mahalanobis μεταξύ κλώνων του *M. persicae* που συλλέχθηκαν από διαφορετικά φυτά ξενιστές και περιοχές της Ελλάδας και από την Καζέρτα στην Ιταλία.

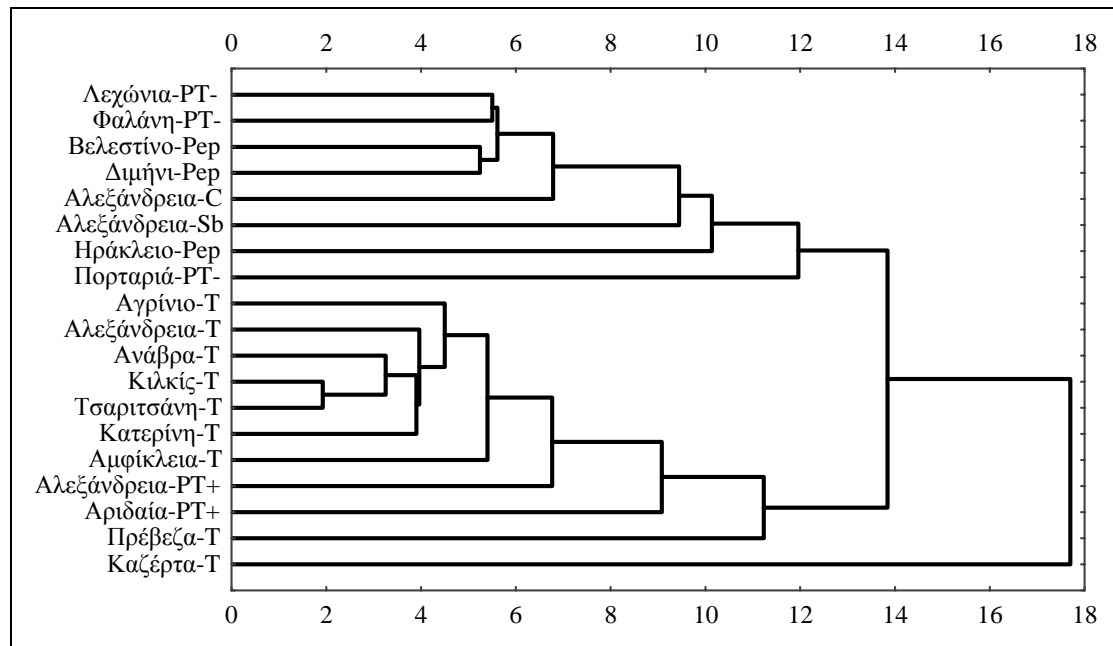
Περιοχή	Ξενιστής	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1 Λεχώνια	ροδακινιά	-																		
2 Πορταριά	ροδακινιά	2.6*	-																	
3 Φαλάνη	ροδακινιά	1.2*	2.0*	0-																
4 Βελεστίνο	pepper	2.0*	4.2*	1.5*	-															
5 Διμήνι	pepper	2.4*	4.7*	2.8*	1.0*	-														
6 Ηράκλειο	πιπεριά	4.8*	6.7*	2.5*	1.5*	4.2*	-													
7 Αλεξάνδρεια**	λάχανο	2.0*	2.0*	1.3*	2.0*	2.2*	4.8*	-												
8 Αλεξάνδρεια**	ζαχ/τλο	3.9*	5.4*	5.2*	3.6*	3.0*	8.3*	2.2*	-											
9 Αγρίνιο**	καπνός	5.8*	7.6*	3.9*	5.3*	7.2*	6.2*	3.3*	7.7*	-										
10 Αλεξάνδρεια**	καπνός	7.0*	10.4*	6.4*	6.7*	7.2*	9.5*	4.2*	7.5*	1.2*	-									
11 Ανάβρα**	καπνός	6.8*	9.3	5.3*	5.6*	6.4*	7.3*	3.4*	6.3*	0.8*	0.6*	-								
12 Καζέρτα**	καπνός	12.9*	17.2	11.3*	13.6*	16.3*	13.1*	12.9*	20.0*	4.1*	5.4*	6.7*	-							
13 Κατερίνη**	καπνός	5.5*	9.5	4.5*	4.5*	4.7*	6.6*	3.7*	7.*1	15*	0.9*	1.1*	6.0*	-						
14 Κιλκίς**	καπνός	5.9*	7.9	4.3*	5.3*	5.6*	7.6*	2.5*	5.7*	1.0*	1.0*	0.5*	7.7*	0.9*	-					
15 Πρέβεζα**	καπνός	8.8*	13.6	8.6*	9.9*	10.8*	11.3*	7.8*	12.5*	2.3	1.5	2.5	2.7	2.4	3.4*	-				
16 Αμφίκλεια**	καπνός	6.7*	9.19	6.7*	6.8*	7.6*	9.6*	3.7*	5.4*	1.7*	1.0*	1.1*	7.6*	2.8*	1.9*	2.7	-			
17 Τσαριτσάνη**	καπνός	6.5*	8.4	4.5*	5.1*	5.3*	7.2*	2.9*	6.3*	1.4*	1.4*	0.7*	8.3*	0.8*	0.1	4.1*	2.8*	-		
18 Αλεξάνδρεια**	ροδακινιά	4.9*	9.0	4.3*	3.9*	5.4*	5.5*	4.3*	5.7*	2.0*	3.1*	2.6*	6.3*	2.1*	2.6*	4.7*	3.5*	2.8*	-	
19 Αριδαία **	ροδακινιά	5.3*	9.0	3.9*	5.5*	6.3*	7.4*	4.1*	9.3*	3.7*	3.6*	3.9*	10.3*	2.2*	2.7*	5.9*	6.3*	2.5*	5.7*	-

*Υποδηλώνει στατιστικώς σημαντική διαφορά ($p < 0.05$). **Υποδηλώνει περιοχή που καλλιεργείται καπνός.

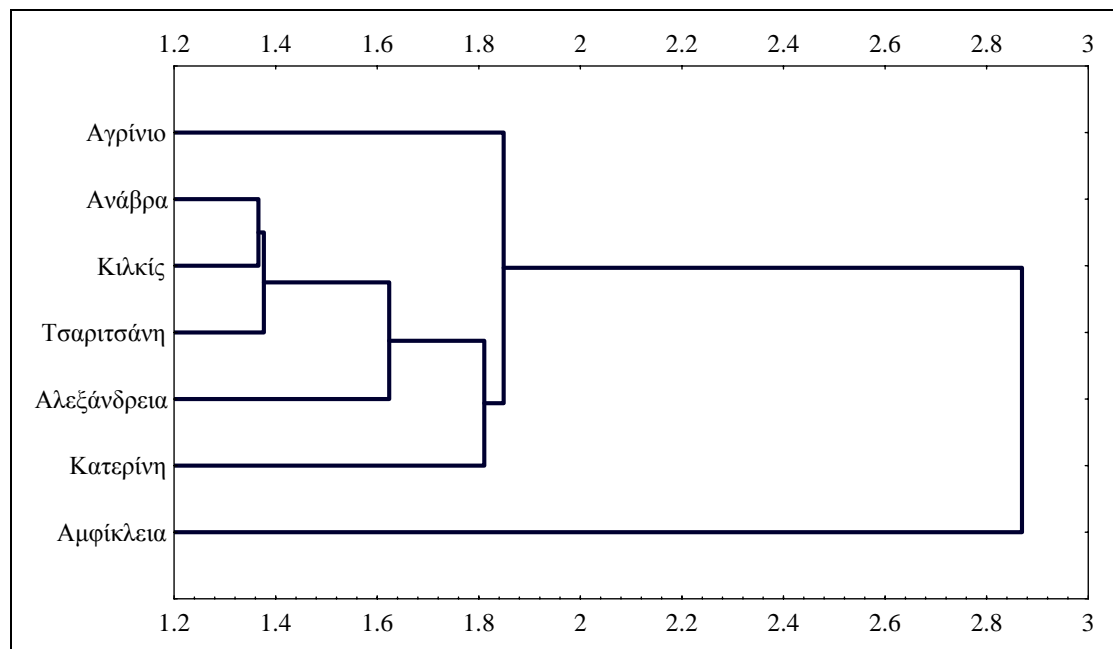
Πίνακας 5β. Αποστάσεις Mahalanobis μεταξύ κλώνων του *M. persicae* που συλλέχθηκαν από καπνό από διαφορετικές περιοχές της Ελλάδας.

Περιοχή	Αγρίνιο	Αμφίκλεια	Ανάβρα	Τσαριτσάνη	Κατερίνη	Αλεξάνδρεια	Κιλκίς
Αγρίνιο	-						
Αμφίκλεια	1.79*	-					
Ανάβρα	0.80*	1.04*	-				
Τσαριτσάνη	1.46*	3.05*	0.81*	-			
Κατερίνη	1.60*	2.71*	1.02*	0.92*	-		
Αλεξάνδρεια	1.36*	0.95*	0.68*	1.69*	0.81*	-	
Κιλκίς	1.00*	1.97*	0.41*	0.18	0.96*	1.15*	-

* Υποδηλώνει στατιστικώς σημαντική διαφορά ($p < 0.05$).



Σχήμα 6α. Δενδρόγραμμα της Ανάλυσης Ομαδοποίησης (single linkage) βασισμένο στις αποστάσεις Mahalanobis μεταξύ κλώνων του *M. persicae* που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές και περιοχές. PT-: ροδακινιά, σε περιοχές που δεν καλλιεργείται καπνός, Per: πιπεριά, C: λάχανο, Sb: ζαχαρότευτλο, T: καπνός και PT+: ροδακινιά σε περιοχές που καλλιεργείται καπνός.



Σχήμα 6β. Δενδρόγραμμα της Ανάλυσης Ομαδοποίησης (single linkage) βασισμένο στις αποστάσεις Mahalanobis μεταξύ κλώνων του *M. persicae* που συλλέχθηκαν από καπνό από διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές.

Πίνακας 6. Γραμμικές Εξισώσεις του Fisher (Fisher's Linear Discriminant Functions) και επιτυχής ταξινόμηση άπτερων παρθενογενετικών θηλυκών του *M. persicae*.

Μορφολογικά Χαρακτηριστικά*	Όχι φυλή του καπνού	Φυλή του καπνού	Πραγματικές ομάδες	Αναμενόμενες ομάδες		Ποσοστό (%) επιτυχούς ταξινόμησης
	Συντελεστές			Όχι φυλή του καπνού	φυλή του καπνού	
ant III	-7.872920	-33.642220	Όχι φυλή του καπνού	470	98	82.7
base VI	583.0210	608.5092	Φυλή του καπνού	96	1059	91.7
pt	98.15707	120.6124	Σύνολο	573	1150	88.7
urs	5379.970	5833.843				
hf	-250.0200	-247.8500				
ht2	1046.127	897.4741				
Ls	1.925079	8.682135				
mws	1439.614	1318.625				
lc	10.04079	25.08850				
Σταθερός όρος	-396.8980	-439.1960				

*Βλέπε τον Πίνακα 2 για την εξήγηση των μορφολογικών χαρακτηριστικών

Στο τελικό στάδιο της ανάλυσης εξετάστηκε η διάκριση της μορφής του καπνού στο επίπεδο του ατόμου με τη χρήση των γραμμικών διαφοροποιουσών εξισώσεων του Fisher (Fisher's Linear Discriminant Functions). Στο Πίνακα 6 φαίνονται οι Γραμμικές Εξισώσεις του Fisher, και η ταξινόμηση των ατόμων σε δυο κατηγορίες. Το συνολικό ποσοστό επιτυχούς ταξινόμησης ήταν 88,7% ενώ για τη μορφή του καπνού και για τις αφίδες που αποικίζουν άλλους δευτερεύοντες ξενιστές 91,7% και 82,7% αντίστοιχα. Το ποσοστό επιτυχούς ταξινόμησης για την μορφή του καπνού ήταν περίπου ίδιο με αυτό που βρήκε ο Blackman εξετάζοντας 24 δείγματα (97 άτομα) που συλλέχθηκαν από καπνό το 1989 από διάφορες περιοχές της Ελλάδας (Blackman, προσωπική επικοινωνία). Το μορφολογικό χαρακτηριστικό με τη μεγαλύτερη συμμετοχή στο διαχωρισμό των δύο ομάδων ήταν το τελευταίο άρθρο του ρύγχους (urs).

Συζήτηση

Στη παρούσα μελέτη βρέθηκαν διαφορές στη μορφολογία πληθυσμών του *M. persicae* που σχετίζονται με το φυτό ξενιστή από όπου συλλέχθηκαν. Με τη χρήση της Ανάλυσης Κανονικών Μεταβλητών οι κλώνοι που τρέφονται στον καπνό, ανεξάρτητα από το βιολογικό κύκλο, την περιοχή συλλογής και το χρώμα,

διαχωρίστηκαν με σχετικά ικανοποιητική ακρίβεια από αυτούς που αποικίζουν άλλους δευτερεύοντες ξενιστές. Τα αποτελέσματα της Ανάλυσης Κανονικών Μεταβλητών, όπου ο κλώνος χρησιμοποιήθηκε ως παράγοντας ομαδοποίησης, υποστηρίζονται επίσης από τα αποτελέσματα της μεθόδου «μη παραμετρικά δέντρα ταξινόμησης», που εφαρμόστηκε στο επίπεδο της ατομικής αφίδας και τα αποτελέσματα της ανάλυσης ομαδοποίησης, όπου η περιοχή προέλευσης χρησιμοποιήθηκε ως παράγοντας ομαδοποίησης. Τα αποτελέσματα είναι σύμφωνα με αυτά που βρήκαν οι Blackman (1987) και Blackman & Spence (1992), που διαπίστωσαν τη διαφορετική μορφολογία των αφίδων, που αποικίζουν τον καπνό εξετάζοντας δείγματα από διάφορες χώρες συμπεριλαμβανομένης και της Ελλάδας.

Οι περισσότεροι από τους κλώνους που βρέθηκαν σε δευτερεύοντες ξενιστές (λάχανο, ζαχαρότευτλο) κοντά σε καλλιέργειες καπνού στην περιοχή της Αλεξανδρείας παρουσίασαν διαφορετική μορφολογία από την μορφή που τρέφεται στον καπνό. Στη καλλιέργεια λάχανου βρέθηκαν και δυο κλώνοι με τιμές στην CVI όμοιες με αυτές των κλώνων του καπνού. Πιθανώς η μορφή του καπνού δέχεται και αποικίζει άλλους ξενιστές ακόμη και σε περιοχές όπου ο καπνός είναι η κύρια καλλιέργεια. Ωστόσο, η μορφή του καπνού δεν βρέθηκε σε περιοχές όπου δεν καλλιεργείται ο καπνός. Πιθανώς υπάρχει μια γεωγραφική κατανομή της μορφής του καπνού που σχετίζεται με την παρουσία ή την απουσία του κύριου ξενιστή της. Στις ροδακινιές στην Αλεξάνδρεια και Αριδαία φαίνεται ότι το πλείστο των αφίδων ανήκει στη μορφή που αποικίζει τον καπνό, χωρίς να αποκλείεται η πιθανότητα συνύπαρξης με τη μορφή που αποικίζει άλλους δευτερεύοντες ξενιστές. Το γεγονός ότι βρέθηκαν και οι δυο μορφές τόσο στον πρωτεύοντα όσο και σε δευτερεύοντα ξενιστή, συνεισφέρει στην άποψη των Blackman & Spence (1992) ότι τα δυο taxa διατηρούν τις σχετικές με τον ξενιστή διαφορές με ένα μηχανισμό μερικής ή ολικής αναπαραγωγικής απομόνωσης. Έχει προταθεί η προζυγωτική απομόνωση λόγω διαφορών στην φαινολογία ή στη συμπεριφορά των δυο taxa. Το παραπάνω υποστηρίζεται και από τη διαφορά σε μια ζώνη που βρέθηκε με τη μέθοδο RAPD-PCR μεταξύ κλώνων που προέρχονται από τον καπνό και από άλλους ξενιστές (Κεφάλαιο I, Margaritopoulos *et al.* 1998).

Είναι γνωστό ότι τα μορφολογικά χαρακτηριστικά των αφίδων δεν επηρεάζονται μόνο από το γενότυπο (Wool, 1977) αλλά και από βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες του περιβάλλοντος, όπως το είδος (Moran 1986, 1988,

Gillham & Claridge 1994), η φυσιολογική κατάσταση του φυτού ξενιστή και η θερμοκρασία (Dixon 1998, Blackman & Spence 1994). Το ερώτημα που τίθεται συχνά στις μορφολογικές μελέτες των αφίδων είναι κατά πόσο οι διαφορές που ανιχνεύονται αντικατοπτρίζουν γενετικές διαφορές ή οφείλονται κυρίως στην επίδραση του περιβάλλοντος και ειδικότερα του φυτού ξενιστή στον οποίο τρέφονται. Στη συγκεκριμένη μελέτη όλοι οι κλώνοι εκτράφηκαν στις ίδιες συνθήκες θερμοκρασίας, φωτοπεριόδου και στον ίδιο ξενιστή για 1-3 γενιές πριν σωματομετρηθούν. Οι κλώνοι από τον καπνό και τη ροδακινιά (από περιοχές που δεν καλλιεργείται καπνός), που διατηρήθηκαν για 1-3 χρόνια στο εργαστήριο και εκτράφηκαν σε διάφορους ξενιστές πριν σωματομετρηθούν διατήρησαν την χαρακτηριστική τους μορφολογία και χαρακτηρίστηκαν ότι ανήκουν στη φυλή που αποικίζει τον καπνό ή τους άλλους ξενιστές αντίστοιχα. Επίσης, κλώνοι της φυλής του καπνού βρέθηκαν στη ροδακινιά όπου λαμβάνει χώρα η σεξουαλική αναπαραγωγή του είδους. Συνεπώς, οι μορφολογικές διαφορές που βρέθηκαν φαίνεται ότι είναι σταθερές και οφείλονται στο διαφορετικό γενότυπο των κλώνων. Στο ίδιο συμπέρασμα κατέληξε ο Blackman (1987) σωματομετρώντας έναν κλώνο που συλλέχθηκε από καπνό και εκτράφηκε για περισσότερο από 7 χρόνια σε λάχανο και παρέθεσε την άποψη ότι οι κλώνοι της μορφής του καπνού μοιράζονται ένα σύνθετο μορφολογικό χαρακτηριστικό, αρκετά σταθερό, που πιθανώς ελέγχεται από πολλά γονίδια.

Στην παρούσα μελέτη βρέθηκε ότι το φυτό-ξενιστής που τρέφονται οι αφίδες επηρεάζει τα μορφολογικά χαρακτηριστικά τους. Τα άτομα που εκτράφηκαν σε λάχανο για μια γενιά διακρίθηκαν από αυτά που εκτράφηκαν σε άλλους ξενιστές για την ίδια περίοδο και παρουσίασαν το μικρότερο μήκος στα μορφολογικά χαρακτηριστικά. Πιθανώς το παραπάνω υποδηλώνει μια άμεση επίδραση του φυτού, όπως π.χ. είναι η θρέψη, στη μορφολογία των αφίδων. Ωστόσο, το γεγονός που παρουσιάζει ενδιαφέρον είναι ότι σε κάθε περίπτωση η διάκριση των κλώνων που συλλέχθηκαν από καπνό ήταν ανεξάρτητη από τον ξενιστή που εκτράφηκαν.

Ένα άλλο σημείο για συζήτηση είναι ότι στα άτομα που συλλέχθηκαν από ροδακινιά και σωματομετρήθηκαν μετά από μια μικρής διάρκειας εκτροφή στο εργαστήριο οι τιμές των CV διέφεραν από τις αντίστοιχες που παρουσίασε ο κλώνος όταν σωματομετρήθηκε μετά από εκτροφή για πολλές γενιές. Η μορφολογία του «ιδρυτικού» ατόμου που εκκολάπτεται από το χειμερινό ωό στη ροδακινιά διαφέρει

αρκετά από αυτή των επομένων παρθενογενετικών γενεών και οι γενιές που ακολουθούν το «ιδρυτικό» άτομο στη ροδακινιά, πριν τη μετανάστευση στο δευτερεύοντα ξενιστή, έχουν μια ενδιάμεση μορφολογία. Δείγματα που συλλέγονται από τη ροδακινιά χωρίς να έχουν δώσει μια γενιά με πτερωτά θηλυκά που θα μεταναστεύσει στο δευτερεύοντα ξενιστή και εκτρέφονται για 1-3 γενιές σε πατάτα πιθανώς να διατηρούν σε κάποιο βαθμό τη μορφολογία του «ιδρυτικού» ατόμου. Στον κλώνο L6 η μεταβολή στα μορφολογικά χαρακτηριστικά δεν ήταν το ίδιο εμφανής, πιθανώς γιατί σταμάτησε μερικώς η επίδραση του παράγοντα του ιδρυτικού ατόμου πριν τη συλλογή του από τη ροδακινιά ή κατά τη μικρής διάρκειας εκτροφή στο εργαστήριο. Επιπλέον μπορεί ο παράγοντας του ιδρυτικού ατόμου να επιδρά σε μικρότερο βαθμό στη μορφολογία του συγκεκριμένου κλώνου. Τα παραπάνω εξηγούν τη διαφορά στις τιμές των CV που παρουσιάζουν οι κλώνοι από τη ροδακινιά από αυτούς που συλλέχθηκαν σε δευτερεύοντες ξενιστές. Η διαφορά που βρέθηκε μεταξύ των κλώνων που συλλέχθηκαν από ροδακινιά κοντά σε καλλιέργειες καπνού και σωματομετρήθηκαν 1-3 γενιές μετά τη συλλογή τους και αυτών που συλλέχθηκαν από τον ίδιο ξενιστή και σωματομετρήθηκαν μετά από 8 μήνες εκτροφής σε πατάτα, πιθανώς οφείλεται στον παραπάνω παράγοντα. Βέβαια δεν πρέπει να αποκλείεται οι διαφορές στη συγκεκριμένη περίπτωση να οφείλονται στο διαφορετικό γενότυπο των κλώνων καθώς δεν είναι δυνατή η σύγκριση του ίδιου κλώνου για διάφορο χρόνο εκτροφής σε πατάτα. Μεταβολή στα μορφολογικά χαρακτηριστικά που εξαρτάται από τον αριθμό των γενεών μετά την εκκόλαψη του διαχειμάζοντος ωού έχει βρεθεί και στις πτερωτές μορφές. Ο Woodford (1977) βρήκε διαφορές στα μορφολογικά χαρακτηριστικά μεταξύ πτερωτών *fundatrigeniae* και *alienicolae* του *M. persicae*. Επίσης στους τρεις κλώνους από τον καπνό που σωματομετρήθηκαν μετά από δυο χρόνια εκτροφής στο εργαστήριο φαίνεται μια επίδραση της μακράς διάρκειας παρθενογένεσης στο συγκεκριμένο περιβάλλον στο φαινότυπο των αφίδων, αν και στον έναν κλώνο ήταν μικρή. Το γεγονός που παρουσιάζει ενδιαφέρον είναι ότι ανεξάρτητα από τις παραπάνω επιδράσεις στο φαινότυπο, οι αφίδες που αποικίζουν τον καπνό ή άλλους δευτερεύοντες ξενιστές διατηρούν τη χαρακτηριστική τους μορφολογία, που τις ταξινομεί στην ομάδα που ανήκουν. Είναι απαραίτητα επιπλέον δεδομένα από άπτερα για διαδοχικές γενιές μετά την εκκόλαψη του διαχειμάζοντος ωού για να διαπιστωθεί με ακρίβεια η

διάρκεια της επίδρασης του παράγοντα του «ιδρυτικού» ατόμου και να καθοριστεί η μακράς διάρκειας επίδραση της παρθενογένεσης στο φαινότυπο των αφίδων.

Η μορφή του καπνού έχει αποκτήσει μια διαφορετική μορφολογία, πιθανώς λόγω των διαφορετικών μορφολογικών χαρακτηριστικών του ξενιστή και φαίνεται ότι έχει την ικανότητα να τη διατηρεί, ακόμη και όταν μέρος του πληθυσμού αναπαράγεται σεξουαλικά στη ροδακινιά, πιθανώς μέσω ενός μηχανισμού αναπαραγωγικής απομόνωσης. Ωστόσο, οι περιπτώσεις υβριδισμού μεταξύ των αφίδων του καπνού και των άλλων ξενιστών δεν πρέπει να αποκλείονται. Οι Field και συνεργάτες (1994), θεωρούν το γεγονός ότι τα γονίδια E4 και FE4 είναι ταυτόσημα μεταξύ των δύο ομάδων, είναι αποτέλεσμα υβριδισμού. Ο πιθανός, σε μικρό βαθμό, υβριδισμός μπορεί να εξηγήσει τις ενδιάμεσες τιμές στην CV1 μερικών κλώνων που συλλέχθηκαν από καπνό και άλλους ξενιστές, όπως και την απουσία σταθερών διαφορών στο πρότυπο ζωνών με τη χρήση της μεθόδου RAPD-PCR.

Σχετικά με τη γεωγραφική παραλλακτικότητα στη μορφολογία των αφίδων που αποικίζουν τον καπνό, βρέθηκε με τη μέθοδο της ανάλυσης ομαδοποίησης ότι οι κλώνοι από την περιοχή της Αμφίκλειας παρουσιάζουν μια σχετική φαινοτυπική απόσταση από αυτούς των άλλων περιοχών. Η σεξουαλική αναπαραγωγή στην Αμφίκλεια είναι σπάνια και ο πληθυσμοί πιθανώς αποτελούνται από λίγους γενότυπους. Πιθανώς οι γενότυποι από την Αμφίκλεια συλλέχθηκαν σε μικρό βαθμό ή και καθόλου στις άλλες περιοχές. Στις πληθυσμιακές μελέτες, η φύση και ο βαθμός των γενετικών διαφορών πιθανώς δεν εκτιμούνται σωστά όταν εξετάζεται μόνο ο φαινότυπος. Συνεπώς μοριακές μέθοδοι (RAPD, μικροδορυφορικό και μιτοχονδριακό DNA) είναι απαραίτητες για να διευκρινισθούν οι διαφορές στη γενετική δομή των παραπάνω πληθυσμών. Μια πρόσφατη γενετική ανάλυση των αφίδων του καπνού στην Ελλάδα με τη μέθοδο της RAPD-PCR απέτυχε να αναδείξει κάποια διαγνωστική ζώνη ή σημαντική διαφορά στο πρότυπο των ζωνών μεταξύ κλώνων του καπνού που συλλέχθηκαν από διαφορετικές περιοχές (Κεφάλαιο I, Margaritoroulos *et al.* 1988). Ο αριθμός όμως των δειγμάτων από κάθε περιοχή δεν ήταν αρκετά μεγάλος για να εκτιμηθεί η γενετική ποικιλότητα μεταξύ των πληθυσμών από τις διαφορετικές περιοχές.

Η σωματομετρία ως μέθοδος μπορεί να βοηθήσει στο διαχωρισμό συγγενών ειδών και φυλών αφίδων και στην επίλυση ταξινομικών προβλημάτων (Blackman *et al.* 1977, Blackman 1987, Blackman & Eastop 1987, Lazzari & Voegtlin 1993). Η

εφαρμογή της όμως παρουσιάζει περιορισμούς σχετικά με το διαχωρισμό σε επίπεδο ατόμου. Είναι, λοιπόν, σκόπιμο η σωματομετρία σε πληθυσμιακές μελέτες και μελέτες συστηματικής να συνοδεύεται από άλλες μεθόδους όπως π.χ. ανάλυση του DNA, ενζυμικές μελέτες, κατηγορία βιολογικού κύκλου και επιλογή φυτού ξενιστή.

III. Μελέτη του βιολογικού κύκλου κλώνων του *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) από διάφορες περιοχές της Ελλάδας

Κατά την διάρκεια τεσσάρων ετών (1995-1998) μελετήθηκε η κατηγορία βιολογικού κύκλου σε 2.532 κλώνους του *Myzus persicae* που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές και περιοχές της Μακεδονίας, Κεντρικής και Στερεάς Ελλάδας και Κρήτης. Το είδος παρουσιάζει και τις τέσσερις κατηγορίες βιολογικού κύκλου που έχουν περιγραφεί. Βρέθηκε μεγάλη γεωγραφική παραλλακτικότητα στη στρατηγική διαχείμασής του που σχετίζεται με την αφθονία του πρωτεύοντος ξενιστή, τη ροδακινιά. Στις περιοχές της Μακεδονίας, όπου καλλιεργείται εκτεταμένα η ροδακινιά, το ποσοστό των ολοκυκλικών γενοτύπων κυμάνθηκε κυρίως πάνω από το 50% και σε ορισμένες περιόδους έφτασε το 100%. Αντίθετα, στις άλλες περιοχές κυμάνθηκε από 0% έως 31%. Το φθινόπωρο το ποσοστό των ολοκυκλικών κλώνων μειώθηκε καθώς αρχίζει η μετανάστευση των θηλυτόκων προς τη ροδακινιά. Οι ανδροκυκλικοί κλώνοι βρέθηκαν σε σχετικά υψηλό ποσοστό (57% των εξεταζόμενων ανολοκυκλικών κλώνων) και αποτελούν ένα σημαντικό παράγοντα δημιουργίας νέων γενοτύπων. Αντίθετα, οι ενδιάμεσοι κλώνοι βρέθηκαν σε πολύ μικρό ποσοστό (2,9% του συνόλου των εξεταζόμενων κλώνων ή 5,7% των μη ολοκυκλικών κλώνων). Γεωγραφική παραλλακτικότητα βρέθηκε και στο χρώμα των αφίδων που αποικίζουν το καπνό. Περισσότεροι κόκκινοι κλώνοι συλλέχθηκαν σε περιοχές όπου οι αφίδες διαχειμάζουν ως παρθενογενετικά άτομα σε αυτοφυή φυτά ή χειμερινές καλλιέργειες. Στο πρωτεύοντα ξενιστή το πλείστο των κλώνων ήταν πράσινου χρώματος.

Εισαγωγή

Η αφίδα *Myzus persicae* αποτελεί ένα τυπικό ετερόοικο είδος που παρουσιάζει πολυμορφισμό στο βιολογικό του κύκλο. Το φθινόπωρο, καθώς η διάρκεια της ημέρας μειώνεται, οι ολοκυκλικοί γενότυποι παράγουν στους ποώδης ξενιστές πτερωτά αρσενικά και θηλυτόκα, που μεταναστεύουν στον πρωτεύοντα ξενιστή, τη ροδακινιά (*Prunus persica* L.). Εκεί τα θηλυτόκα γενούν ωοτόκα θηλυκά, που εναποθέτουν τα διαπαύοντα ωά μετά από σύζευξη με τα αρσενικά. Επίσης υπάρχουν ανολοκυκλικοί γενότυποι που έχουν χάσει την ικανότητα παραγωγής σεξουαλικών μορφών, αναπαράγονται όλο το έτος παρθενογενετικά και διαχειμάζουν σε αυτοφυή φυτά ή χειμερινές καλλιέργειες. Ορισμένοι έχουν την ικανότητα παραγωγής αρσενικών κατά το φθινόπωρο (ανδροκυκλικοί γενότυποι) που συμμετέχουν στην σεξουαλική αναπαραγωγή του είδους. Έχουν αναγνωριστεί και ενδιάμεσοι γενότυποι οι οποίοι ακολουθούν, όπως και οι ανδροκυκλικοί, δύο στρατηγικές διαχείμασης. Σε

συνθήκες μικρής ημέρας εκτός από άπτερες και πτερωτές παρθενογενετικές μορφές, παράγουν μικρό αριθμό αρσενικών και «ενδιάμεσων» πτερωτών. Τα τελευταία γενούν τόσο ωοτόκα όσο και παρθενογενετικά θηλυκά (van Emden *et al.* 1969, Blackman 1971, 1972). Οι διαφορετικές στρατηγικές διαχείμασης προσδίδουν στο είδος ένα σημαντικό πλεονέκτημα για την επιβίωση και την εξάπλωσή του, καθώς αποκτά την ικανότητα να προσαρμόζεται σε ποικίλες κλιματικές συνθήκες. Επίσης, η γνώση της κατηγορίας του βιολογικού κύκλου των αφίδων είναι σημαντική στην προστασία των καλλιεργειών. Η πηγή προέλευσης των αφίδων μπορεί να ανιχνευθεί, να προβλεφθεί η εμφάνιση των αφίδων την άνοιξη και να εκτιμηθεί ο κίνδυνος μετάδοσης ιώσεων στις καλλιέργειες από αφίδες που διαχείμασαν σε χειμερινούς ξενιστές.

Ο Blackman (1974) σε επισκόπηση της βιολογίας του *M. persicae* διαπίστωσε ότι το είδος διατηρεί την ικανότητα σεξουαλικής και παρθενογενετικής αναπαραγωγής σε όλο το εύρος εξάπλωσής του. Επίσης παρέθεσε στοιχεία που δείχνουν ότι η παραλλακτικότητα στην κατηγορία βιολογικού κύκλου του είδους μεταξύ διαφόρων περιοχών του πλανήτη σχετίζεται με τη διαφορά θερμοκρασίας. Στις περιοχές με εύκρατο κλίμα και σχετικά ήπιο χειμώνα συνυπάρχουν τόσο ολοκυκλικοί όσο ανολοκυκλικοί και ανδροκυκλικοί πληθυσμοί. Οι σχετικές συχνότητες εμφάνισης των δύο μορφών την άνοιξη εξαρτώνται από τις θερμοκρασίες του προηγούμενου χειμώνα. Επίσης ο ίδιος διατύπωσε την άποψη ότι περιοριστικός παράγοντας για τους ανολοκυκλικούς και ανδροκυκλικούς πληθυσμούς μιας περιοχής μπορεί να είναι η αφθονία των χειμερινών ξενιστών, ενώ για τους ολοκυκλικούς η αφθονία του πρωτεύοντος ξενιστή.

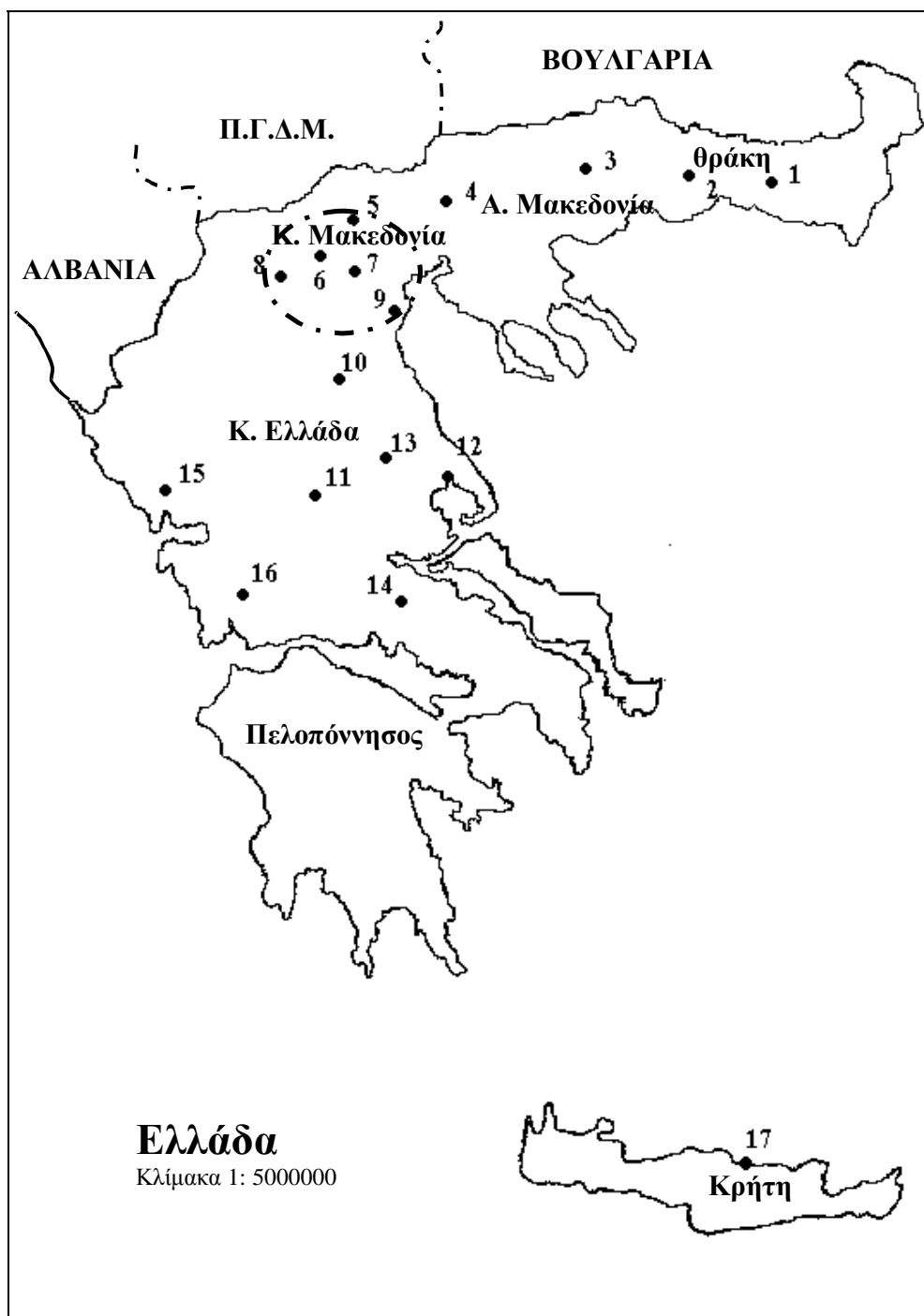
Σε μελέτη του βιολογικού κύκλου σε κλώνους του *M. persicae* που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές, από περιοχές της Αγγλίας και της Ουαλίας, ο Blackman (1971) βρήκε ότι στην ίδια περιοχή συνυπάρχουν κλώνοι που ακολουθούν και τις δύο στρατηγικές διαχείμασης. Διαφορές στο ποσοστό των κλώνων με διαφορετική κατηγορία βιολογικού κύκλου βρήκε σε πληθυσμούς από διαφορετικές περιοχές, διαφορετικούς ξενιστές καθώς και σε διαδοχικά έτη στην ίδια περιοχή. Σχετικά με τις αφίδες που αποικίζουν τον καπνό (*Nicotiana tabacum* L.) φαίνεται ότι παρουσιάζουν πολυμορφικό βιολογικό κύκλο. Σε πολλές χώρες δεν έχει αναφερθεί σεξουαλική αναπαραγωγή (Blackman 1987, Blackman & Spence 1992). Στην Ιαπωνία, Κεντρική Ασία και στο Καζακστάν υπάρχουν ολοκυκλικοί πληθυσμοί και στο βόρειο Καύκασο ανδροκυκλικοί πληθυσμοί του *M. persicae*, που τρέφονται στον

καπνό (Zagorovskii 1947, Kolesova *et. al.* 1980, Takada 1986). Αν και πρόσφατα έχει βρεθεί ότι στην Ελλάδα αφίδες μεταναστεύουν από τη ροδακινιά στον καπνό (Blackman & Sprnce 1992), οι κατηγορίες βιολογικού κύκλου των πληθυσμών που τρέφονται στον καπνό αλλά και σε άλλους δευτερεύοντες ξενιστές καθώς και τα ποσοστά που εμφανίζονται παραμένουν άγνωστα.

Σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η διαπίστωση των διαφορετικών στρατηγικών διαχείμασης που ακολουθούν οι πληθυσμοί του *M. persicae* στην Ελλάδα, και η διερεύνηση των παραγόντων που επηρεάζουν τις συχνότητες εμφάνισής τους.

Υλικά και μέθοδοι

Στα τέσσερα έτη (1995-98) που διήρκησε η μελέτη εξετάστηκε ο βιολογικός κύκλος σε 2532 δείγματα του *M. persicae* που συλλέχθηκαν από διάφορες περιοχές της Βόρειας, Κεντρικής και Στερεάς Ελλάδας, από την Κρήτη και από την περιοχή Καζέρτα στην Ιταλία. Δείγματα συλλέχθηκαν τόσο από τον πρωτεύοντα ξενιστή, τη ροδακινιά, όσο και από δευτερεύοντες ξενιστές. Από τη ροδακινιά συλλέχθηκαν 538 δείγματα, 149 από πιπεριά (*Capsicum annuum* L.), ένα από πατάτα (*Solanum tuberosum* L.), 38 από Λάχανο (*Brassica oleracea* L.), τρία από ζαχαρότευτλο (*Beta vulgaris* L.), 58 από σπορεία καπνού, 1740 από καλλιέργειες καπνού και πέντε από ζιζάνια (Καψέλλα, *Capsella bursa-pastoris* (L.)) κοντά σε χωράφια που προηγήθηκε καλλιέργεια καπνού (Σχήμα 1). Συνήθως συλλέγονταν δείγματα από ένα ή και περισσότερα χωράφια μεγέθους 10-15 στρεμματών από κάθε περιοχή. Στις ετήσιες καλλιέργειες, όπου ήταν δυνατό, συλλέχθηκαν δείγματα από έναν (ή και περισσότερους) αγρούς 2-4 φορές καθόλη την καλλιεργητική περίοδο. Στις ποώδεις καλλιέργειες συλλέγονταν δείγματα κάθε 4-5 γραμμές και κάθε πέντε μέτρα πάνω στη γραμμή. Σε μερικές περιπτώσεις η προσβολή από το *M. persicae* σε ετήσιες καλλιέργειες, εκτός του καπνού, ήταν πολύ μικρή ώστε συλλέγονταν αφίδες οπουδήποτε βρίσκονταν όχι όμως από γειτονικά φυτά. Στις ροδακινιές συλλέγονταν δείγματα κάθε 3-4 δέντρα στη γραμμή. Συνήθως, περίπου 20 δείγματα (2-3 προσβλημένα φύλλα από κάθε φυτό) συλλέχθηκαν από κάθε χωράφι, εκτός από τις προηγούμενες περιπτώσεις όπου οι αφίδες συλλέγονταν με δυσκολία.. Μερικές φορές ο αριθμός των δειγμάτων από κάθε χωράφι ήταν μεγαλύτερος ή και μικρότερος (ελαχ.: 3, μεγ.: 78). Στις δειγματοληψίες από καπνό στο Κιλκίς και στην Ανάβρα,

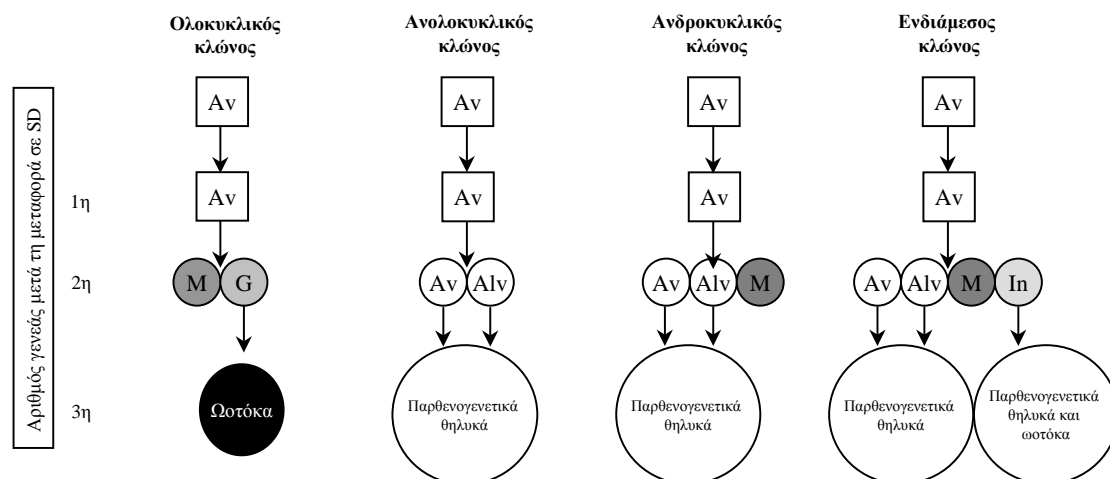


Σχήμα 1. Περιοχές συλλογής και φυτά-ξενιστές των κλώνων του *M. persicae* που εξετάστηκαν. 1: Κομοτηνή (καπνός), 2: Ξάνθη (καπνός), 3: Δράμα (καπνός), 4: Κιλκίς (καπνός), 5: Αριδαία (ροδακινιά, καπνός), 6: Νάουσα (ροδακινιά), 7: Αλεξάνδρεια και Μελίκη (ροδακινιά, καπνός, λάχανο, πιπεριά, πατάτα), 8: Πτολεμαΐδα (πιπεριά), 9: Κατερίνη, Ν. Έφεσος, Καρύτσα και Α. Ιωάννης (ροδακινιά, καπνός, πιπεριά), 10: Τσαριτσάνη (καπνός), 11: Μητρόπολη και Ανάβρα (καπνός, πιπεριά), 12: Βελεστίνο, Λεχώνια, Πορταριά (ροδακινιά, πιπεριά), 13: Φαλάνη (ροδακινιά), 14: Αμφίκλεια (καπνός, πιπεριά), 15: Φιλιπιάδα (καπνός), 16: Αγρίνιο (καπνός), 17: Ηράκλειο (πιπεριά). Οι διακεκομμένες γραμμές δείχνουν κατά προσέγγιση την περιοχή, που καλλιεργείται κυρίως η ροδακινιά στην Ελλάδα.

Καρδίτσας το 1995 συλλέχθηκαν σε κάθε δειγματοληψία δείγματα από 4-5 χωράφια. Στις δυο πρώτες δειγματοληψίες σε μερικές περιοχές (Μελίκη, Μητρόπολη και Αμφίκλεια) το 1998, και στην πρώτη δειγματοληψία στην Καρύτσα, Κατερίνης τα δείγματα από καπνό συλλέχθηκαν από διάφορα κτήματα. Στις υπόλοιπες δειγματοληψίες, όπου ήταν δυνατό να συλλεχθούν δείγματα καθόλη την καλλιεργητική περίοδο, συλλέχθηκαν δείγματα από ένα από τα χωράφια που είχε γίνει προηγούμενη δειγματοληψία. Το ίδιο έτος στις περιοχές Αριδαίας, Νέα Εφέσου, Κομοτηνής και Ξάνθης όλα τα δείγματα συλλέχθηκαν από ένα κτήμα καπνού. Στη Δράμα η δεύτερη δειγματοληψία έγινε σε διαφορετικό χωράφι από ότι οι υπόλοιπες. Κάθε δείγμα τοποθετήθηκε σε ξεχωριστό πλαστικό σακουλάκι αυτοσφραγιζόμενο με τεμάχιο απορροφητικού χαρτιού. Τα σακουλάκια τοποθετήθηκαν σε φορητά ψυγεία με παγοκύστες και μεταφέρθηκαν στο εργαστήριο.

Στο εργαστήριο δημιουργήθηκαν κλωνικές αποικίες (παρθενογενετικές σειρές). Ένα άπτερο ενήλικο παρθενογενετικό θηλυκό επιλέχθηκε από κάθε φύλλο και τοποθετήθηκε σε συνθήκες μεγάλης ημέρας [LD, (L16:D8)] στους 17 °C σε ειδικά κουτιά εκτροφής αφίδων, διαστάσεων 7,7cm x 4,5cm x 2cm (Blackam 1971). Τα κουτιά ήταν κατάλληλα διαμορφωμένα ώστε στο εσωτερικό τους να τοποθετείται φύλλο πατάτας πάνω στο οποίο τρέφονταν οι αφίδες. Το άπτερο που επιλέχθηκε είχε το ίδιο χρώμα με το πλείστο των ατόμων στο φύλλο στη περίπτωση που αφίδες με δυο χρώματα βρέθηκαν στο ίδιο φύλλο. Όταν το ποσοστό των αφίδων με διαφορετικό χρώμα ήταν περίπου ίδιο επιλέγονταν ένα άτομο από κάθε χρώμα. Οι αφίδες που συλλέχθηκαν είχαν κόκκινο, ανοικτό κόκκινο, πράσινο, κιτρινοπράσινο και κίτρινο χρώμα. Είναι γνωστό, ότι το χρώμα των αφίδων καθορίζεται από τον γενότυπο (Muller 1962, Takada 1981) αλλά επηρεάζεται και τις συνθήκες του περιβάλλοντος όπως η τροφή, η θερμοκρασία κ.α. (Ueda & Takada 1977). Επίσης, η διάκριση των αποχρώσεων είναι μερικές φορές επισφαλής και υποκειμενική. Συνεπώς, όταν στην επεξεργασία των αποτελεσμάτων το χρώμα θεωρήθηκε ως παράγοντας, οι αφίδες κατατάχθηκαν σε δύο κύριες κατηγορίες χρώματος, το πράσινο και το κόκκινο. Πράσινες θεωρήθηκαν οι αφίδες με όλες τις διαφορετικές αποχρώσεις του πράσινου χρώματος, ενώ κόκκινες θεωρήθηκαν οι αφίδες με όλες τις διαφορετικές αποχρώσεις του κόκκινου χρώματος.

Έπειτα από 1-3 γενιές εκτροφής των κλώνων σε LD ελέγχθηκε η κατηγορία βιολογικού κύκλου. Ο έλεγχος έγινε εκτρέφοντας τις αφίδες για τρεις γενιές σε



Σχήμα 2. Διαφορετικές μορφές απογόνων στις τέσσερις κατηγορίες βιολογικού κύκλου του *M. persicae*. Av: άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, M: αρσενικά, G: θηλυτόκα, Alv: πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά, In: ενδιάμεσα πτερωτά θηλυκά.

συνθήκες μικρής ημέρας [SD, (L10:D14)] και 17°C (Σχήμα 2). Ένα άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό μεταφέρθηκε από την αποικία που ήταν σε συνθήκες μεγάλης ημέρας σε συνθήκες SD και 17°C. Στην επόμενη γενιά διατηρήθηκαν περίπου 3-5 άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά και ελέγχθηκε η μορφή των 60-80 πρώτων απογόνων τους.

Αναγνωρίστηκαν τρεις κατηγορίες πτερωτών θηλυκών από τις μορφές των απογόνων τους, που μορφολογικά είναι όμοια. Τα θηλυτόκα γέννησαν σχεδόν αποκλειστικά ωοτόκα θηλυκά, ενώ τα πτερωτά παρθενογενετικά παρήγαγαν παρθενογενετικές μορφές. Η τρίτη κατηγορία πτερωτών ήταν τα ενδιάμεσα που γέννησαν παρθενογενετικές μορφές και λίγα ωοτόκα. Οι ολοκυκλικοί κλώνοι στη δεύτερη γενιά σε SD παράγουν κυρίως θηλυτόκα, που γεννούν ωοτόκα (τρίτη γενιά). Αντίθετα, οι ανολοκυκλικοί κλώνοι στη δεύτερη γενιά παράγουν κυρίως άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά και αριθμό πτερωτών παρθενογενετικών θηλυκών. Βρέθηκαν και κλώνοι που χαρακτηρίστηκαν ως ενδιάμεσοι καθώς στη δεύτερη γενιά σε SD γέννησαν κυρίως άπτερα και πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά, λίγα αρσενικά και πτερωτά θηλυκά, που γέννησαν κυρίως παρθενογενετικές μορφές και λίγα ωοτόκα θηλυκά. Τα πτερωτά αυτά αποτελούν μια ενδιάμεση μορφή μεταξύ των θηλυτόκων των ολοκυκλικών κλώνων και των πτερωτών παρθενογενετικών θηλυκών των ανολοκυκλικών κλώνων (βλέπε και Κεφάλαιο 4). Στους ανδροκυκλικούς κλώνους όλα τα άπτερα της δεύτερης γενιάς σε SD δεν γεννούν αρσενικά και παράγονται μετά από ορισμένο αριθμό θηλυκών (Blackman 1971, 1972). Συνεπώς, σε άλλο πείραμα

ελέγχθηκε η ικανότητα παραγωγής αρσενικών από ανολοκυκλικούς κλώνους (ανδροκυκλικοί κλώνοι), εξετάζοντας τη μορφή όλων των απογόνων από περίπου 10-12 άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά της πρώτης γενιάς σε SD. Επίσης, ανδροκυκλικοί κλώνοι βρέθηκαν, όταν εξετάσθηκε η μορφή των 60-80 πρώτων απογόνων των 3-5 άπτερων θηλυκών της πρώτης γενιάς σε SD, αλλά σε πολύ μικρό ποσοστό.

Τα μετεωρολογικά δεδομένα από τρεις περιοχές προσφέρθηκαν από το Καπνολογικό Ινστιτούτο Ελλάδας. Η στατιστική επεξεργασία μεταξύ των ποσοστών των διαφορετικών κατηγοριών βιολογικού κύκλου έγινε με το X^2 κριτήριο.

Αποτελέσματα

Στη ροδακινιά το πλείστο των κλώνων σε όλα τα έτη ήταν ολοκυκλικοί (94%) σε ποσοστό που κυμάνθηκε από 80% έως 100%. Ενδιάμεσοι κλώνοι βρέθηκαν σε μικρό ποσοστό 1,3% (Πίνακες 1-4). Επίσης 10 από τους 12 ανολοκυκλικούς κλώνους που ελέγχθηκαν είχαν την ικανότητα παραγωγής αρσενικών (Πίνακας 5).

Στους κλώνους που συλλέχθηκαν από καπνό βρέθηκε μεγάλη γεωγραφική παραλλακτικότητα στο ποσοστό των ολοκυκλικών γενοτύπων και στα τέσσερα έτη δειγματοληψίας. Το ποσοστό των ολοκυκλικών κλώνων στη Βόρεια Ελλάδα, στις κύριες περιοχές που καλλιεργείται η ροδακινιά (Αλεξάνδρεια, Μελίκη, Κατερίνη και Αριδαία) ξεπέρασε το 50% και σε ορισμένες περιόδους έφτασε το 100%. Μόνο το 1998 στη Νέα Έφεσο Κατερίνης κυμάνθηκε σε χαμηλότερα επίπεδα, 41-48% το μήνα Ιούλιο και 36,4 % το μήνα Αύγουστο. Αντίθετα, στην Κεντρική, Δυτική και Στερεά Ελλάδα το ποσοστό των ολοκυκλικών κλώνων ήταν σημαντικά μικρότερο και κυμάνθηκε στο σύνολο των κλώνων που συλλέχθηκαν τους μήνες Μάιο-Αύγουστο από 3,9% έως 22,2%. Το μικρότερο ποσοστό (0%) παρουσιάστηκε στην Αμφίκλεια στις 10 Ιουλίου 1997 και το μεγαλύτερο 30,6% στη Μητρόπολη Καρδίτσας στις 22 Ιουνίου 1998. Βορειότερα από τις κύριες περιοχές παραγωγής της ροδακινιάς (Ανατολική Μακεδονία και Θράκη) το ποσοστό των ολοκυκλικών κλώνων που συλλέχθηκαν τους μήνες Ιούλιο-Αύγουστο, κυμάνθηκε από 15,8% έως 70%. Οι περιοχές της Δράμας και του Κιλκίς παρουσίασαν υψηλό ποσοστό ολοκυκλικών γενοτύπων (46,8-70%). Αντίθετα, στις περιοχές της Θράκης το ποσοστό ήταν μικρότερο (15,8%-30,4%), περίπου ίδιο με αυτό που βρέθηκε στην Κεντρική και Στερεά Ελλάδα. (Πίνακες 1-3, 6).

Πίνακας 1. Ολοκυκλικοί κλώνοι (Ο) του *Myzus persicae*, που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές και περιοχές της Ελλάδας το 1995 και 1996 (Ε: εξετασθέντες κλώνοι).

Περιοχές	Ημ/νία συλλογής	Ξενιστής	Πράσινοι κλώνοι		Κόκκινοι κλώνοι		Σύνολο	
			Ε	Ο	Ε	Ο	Ε	Ο (%)
1995								
Πορταριά	21 Μαΐου	Ροδακινιά	19	19	-	-	19	100
Φαλάνη	21 Μαΐου	Ροδακινιά	10	10	2	2	12	100
Λεχώνια	25 Μαΐου	Ροδακινιά	4	4	-	-	4	100
Βελεστίνο	20 Αυγούστου	Πιπεριά	3	2	5	3	8	62,5
Αγρίνιο	15 Σεπτεμβρίου	Καπνός	9	0	3	0	12	0,0
Ανάβρα	3 Σεπτεμβρίου	Καπνός	49	3	41	8	90	13,3
Τσαριτσάνη	5 Σεπτεμβρίου	Καπνός	11	2	6	2	17	23,5
Κιλκίς	13 Ιουλίου	Καπνός	58	37	13	11	71	67,6
Κιλκίς	5 Σεπτεμβρίου	Καπνός	81	31	11	4	92	38,0
1996								
Λεχώνια	23 Μαΐου	Ροδακινιά	29	23	-	-	29	79,3
Νάουσα	9 Μαΐου	Ροδακινιά	3	3	-	-	3	100
Ηράκλειο	27 Ιουλίου	Πιπεριά	15	0	-	-	15	0,0
Βελεστίνο	27 Μαΐου	Πιπεριά	24	2	1	0	25	8,0
Βελεστίνο	25 Ιουλίου	Πιπεριά	30	4	-	-	30	13,3
Βελεστίνο	1 Σεπτεμβρίου	Πιπεριά	15	0	-	-	15	0,0
Διμήνη	15 Ιουνίου	Πιπεριά	4	4	-	-	4	100
Αλεξάνδρεια	12 Ιουνίου	Λάχανο	21	12	-	-	21	57,1
Αλεξάνδρεια	12 Ιουνίου	Ζαχ/λο	2	1	1	1	3	66,7
Αγρίνιο	10 Ιουλίου	Καπνός	4	0	24	3	28	10,7
Αμφίκλεια	2 Ιουλίου	Καπνός	-	-	16	2	16	12,5
Ανάβρα	28 Μαΐου	Καπνός	20	1	2	1	22	9,1
Ανάβρα	14 Ιουνίου	Καπνός	8	0	14	4	22	18,1
Ανάβρα	3 Σεπτεμβρίου	Καπνός	6	0	14	1	20	5,0
Τσαριτσάνη	30 Ιουλίου	Καπνός	14	2	17	5	31	22,6
Τσαριτσάνη	29 Αυγούστου	Καπνός	4	0	25	3	29	10,3
Αλεξάνδρεια	12 Ιουνίου	Καπνός	17	10	12	5	29	51,7
Αλεξάνδρεια	18 Ιουλίου	Καπνός	19	11	5	1	24	50,0
Αλεξάνδρεια	11 Σεπτεμβρίου	Καπνός	8	4	21	6	29	34,5

Πίνακας 2. Ολοκυκλικοί κλώνοι (Ο) του *Myzus persicae*, που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές και περιοχές της Ελλάδας το 1997 (Ε: εξετασθέντες κλώνοι).

Περιοχές	Ημ/νία συλλογής	Ξενιστής	Πράσινοι κλώνοι		Κόκκινοι κλώνοι		Σύνολο	
			Ε	Ο	Ε	Ο	Ε	Ο (%)
Λεχώνια	23 Μαΐου	Ροδακινιά	23	19	-	-	23	82,6
Νάουσα	20 Απριλίου	Ροδακινιά	1	1	1	1	2	100
Φαλάνη	22 Μαΐου	Ροδακινιά	15	12	-	-	15	80,0
Αριδαία	15 Ιουνίου	Ροδακινιά	-	-	4	4	4	100
Αλεξάνδρεια	11 Ιουνίου	Ροδακινιά	15	12	-	-	15	80,0
Βελεστίνο	10 Ιουνίου	Πιπεριά	13	4	-	-	13	30,8
Αμφίκλεια	6 Ιουνίου	Καπνός	3	1	8	0	11	9,1
Αμφίκλεια	10 Ιουλίου	Καπνός	-	-	19	0	19	0,0
Αμφίκλεια	30 Ιουλίου	Καπνός	7	2	13	1	20	15,0
Αμφίκλεια	8 Σεπτεμβρίου	Καπνός	-	-	12	0	12	0,0
Μητρόπολη	2 Ιουνίου	Καπνός	4	2	10	1	14	21,4
Μητρόπολη	25 Ιουνίου	Καπνός	-	-	10	1	10	10,0
Μητρόπολη	31 Ιουλίου	Καπνός	6	3	15	1	21	19,0
Μητρόπολη	13 Αυγούστου	Καπνός	7	1	13	0	20	5,0
Μητρόπολη	17 Σεπτεμβρίου	Καπνός	5	0	14	0	19	0,0
Τσαριτσάνη	10 Ιουλίου	Καπνός	6	3	23	2	29	17,2
Τσαριτσάνη	29 Αυγούστου	Καπνός	5	2	8	1	13	23,1
Φιλιπιάδα	30 Ιουνίου	Καπνός	-	-	24	2	24	8,3
Νέα Έφεσος	4 Ιουνίου	Καπνός	21	21	3	3	24	100
Νέα Έφεσος	23 Ιουνίου	Καπνός	14	11	5	5	19	84,2
Νέα Έφεσος	22 Ιουλίου	Καπνός	11	10	9	4	20	70,0
Νέα Έφεσος	7 Αυγούστου	Καπνός	12	10	8	5	20	75,0
Νέα Έφεσος	18 Αυγούστου	Καπνός	11	9	7	3	18	66,7
Νέα Έφεσος	27 Αυγούστου	Καπνός	12	10	8	4	20	70,0
Νέα Έφεσος	9 Σεπτεμβρίου	Καπνός	9	5	7	5	16	62,5
Αλεξάνδρεια	11 Ιουνίου	Καπνός	19	17	5	4	24	87,5
Αλεξάνδρεια	23 Ιουλίου	Καπνός	18	18	7	7	25	100
Αλεξάνδρεια	18 Αυγούστου	Καπνός	15	15	5	5	20	100
Αλεξάνδρεια	10 Σεπτεμβρίου	Καπνός	18	16	2	2	20	90,0
Δράμα	27 Ιουλίου	Καπνός	13	11	7	3	20	70,0

Πίνακας 3α. Ολοκυκλικοί κλώνοι (Ο) του *Myzus persicae*, που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές και περιοχές της Ελλάδας το 1998 (Ε: εξετασθέντες κλώνοι).

Περιοχές	Ημ/νία συλλογής	Ξενιστής	Πράσινοι κλώνοι		Κόκκινοι κλώνοι		Σύνολο	
			Ε	Ο	Ε	Ο	Ε	Ο (%)
Λεχώνια	24 Απριλίου	Ροδακινιά	47	46	-	-	47	97,8
Άγιος Ιωάννης	28 Απριλίου	Ροδακινιά	93	89	11	10	104	95,2
Άγιος Ιωάννης	14 Μαΐου	Ροδακινιά	73	73	7	5	80	97,5
Μελίκη	28 Απριλίου	Ροδακινιά	35	34	8	7	43	95,3
Μελίκη	4 Μαΐου	Ροδακινιά	78	76	16	13	94	94,7
Αριδαία	28 Μαΐου	Ροδακινιά	37	36	1	0	38	94,7
Νέα Έφεσος	11 Ιουνίου	Ροδακινιά	5	4	1	1	6	83,3
Αμφίκλεια	6 Ιουλίου	Πιπεριά	1	0	1	0	2	0,0
Μητρόπολη	22 Ιουλίου	Πιπεριά	12	3	10	0	22	13,6
Κατερίνη	6 Αυγούστου	Πιπεριά	2	1	-	-	2	50,0
Πτολεμαΐδα	16 Αυγούστου	Πιπεριά	9	9	-	-	9	100
Μελίκη	18 Ιουνίου	Πατάτα	1	1	-	-	1	-
Μελίκη	25 Ιουνίου	Πιπεριά	4	4	-	-	4	100
Μελίκη	9 Σεπτεμβρίου	Λάχανο	8	4	9	0	17	23,5

Γενικά το ποσοστό των ολοκυκλικών κλώνων στα τέσσερα έτη ήταν σημαντικά υψηλότερο στις περιοχές της Κεντρικής Μακεδονίας όπου καλλιεργείται εκτεταμένα η ροδακινιά ($\chi^2=354,3$ $p<0,001$) και στο Κιλκίς και Δράμα ($\chi^2=149$ $p<0,001$) από ότι στις υπόλοιπες περιοχές. Επίσης σημαντικά υψηλότερο ήταν στις περιοχές της Κεντρικής Μακεδονίας, όπου καλλιεργείται εκτεταμένα η ροδακινιά από ότι στις άλλες περιοχές της Μακεδονίας ($\chi^2=2,91$ $p<0,088$). Η επεξεργασία των αποτελεσμάτων για κάθε χρόνο ξεχωριστά έδειξε το ίδιο πρότυπο γεωγραφικής παραλλακτικότητας αν και παρουσιάστηκε μεταβολή του ποσοστού ολοκυκλικών κλώνων στην ίδια περιοχή από έτος σε έτος (Πίνακες 6, 7).

Σε όλες τις περιοχές το ποσοστό των ολοκυκλικών κλώνων μειώθηκε το φθινόπωρο λόγω της μετανάστευσής τους στη ροδακινιά. (Πίνακες 1-3).

Κλώνοι από σπορεία καπνού εξετάστηκαν μόνο κατά το 1998 στις περιοχές Μητρόπολης Καρδίτσας και Κατερίνης. Το πλείστο των κλώνων που συλλέχθηκαν το Μάιο και στις δύο περιοχές βρέθηκε ότι προέρχονται από χειμερινούς ξενιστές. Στην Κατερίνη τον Ιούνιο τέσσερις από τους πέντε κλώνους που συλλέχθηκαν ήταν ολοκυκλικοί (Πίνακας 3).

Πίνακας 3β. Ολοκυκλικοί κλώνοι (Ο) του *Myzus persicae*, που συλλέχθηκαν από καπνό από διάφορες περιοχές της Ελλάδας το 1998 (Ε: εξετασθέντες κλώνοι).

Περιοχές	Ημ/νία συλλογής	Ξενιστής	Πράσινοι κλώνοι		Κόκκινοι κλώνοι		Σύνολο	
			Ε	Ο	Ε	Ο	Ε	Ο (%)
Μητρόπολη	20 Μαΐου	Σπορεία	5	0	14	0	19	0,0
Μητρόπολη	4 Ιουνίου	Σπορεία	3	0	19	0	22	0,0
Κατερίνη	14 Μαΐου	Σπορεία	7	1	5	0	12	8,3
Κατερίνη	3 Ιουνίου	Σπορεία	4	4	1	0	5	80,0
Αμφίκλεια	6 Ιουλίου	Καπνός	2	0	75	3	77	3,9
Αμφίκλεια	13 Ιουλίου	Καπνός	1	1	42	1	43	2,3
Μητρόπολη	22 Ιουνίου	Καπνός	12	9	24	2	36	30,5
Μητρόπολη	29 Ιουνίου	Καπνός	12	3	24	2	36	13,9
Μητρόπολη	26 Αυγούστου	Καπνός	1	0	19	1	20	5,0
Καρύτσα	11 Ιουνίου	Καπνός	36	25	34	12	70	52,8
Καρύτσα	19 Αυγούστου	Καπνός	10	9	8	1	18	61,1
Καρύτσα	9 Σεπτεμβρίου	Καπνός	4	3	4	0	8	37,5
Καρύτσα	23 Σεπτεμβρίου	Καπνός	10	3	21	2	31	16,1
Νέα Έφεσος	14 Ιουλίου	Καπνός	14	8	11	4	25	48,0
Νέα Έφεσος	21 Ιουλίου	Καπνός	16	5	23	11	39	41,0
Νέα Έφεσος	30 Ιουλίου	Καπνός	37	18	41	14	78	41,0
Νέα Έφεσος	19 Αυγούστου	Καπνός	3	3	8	1	11	36,4
Μελίκη	18 Ιουνίου	Καπνός	33	33	4	3	37	97,2
Μελίκη	25 Ιουνίου	Καπνός	39	37	5	2	44	88,6
Μελίκη	19 Αυγούστου	Καπνός	11	11	8	4	19	78,9
Μελίκη	9 Σεπτεμβρίου	Καπνός	16	14	2	2	18	88,9
Μελίκη	23 Σεπτεμβρίου	Καπνός	4	3	2	1	6	66,7
Αριδαία	1 Ιουλίου	Καπνός	8	7	2	1	10	80,0
Δράμα	23 Ιουλίου	Καπνός	14	7	5	1	19	42,1
Δράμα	20 Αυγούστου	Καπνός	11	9	12	4	23	56,5
Δράμα	26 Αυγούστου	Καπνός	17	7	3	1	20	40,0
Δράμα	14 Σεπτεμβρίου	Καπνός	2	0	18	0	20	0,0
Κομοτηνή	23 Ιουλίου	Καπνός	6	0	17	7	23	30,4
Ξάνθη	23 Ιουλίου	Καπνός	6	1	1	1	7	28,6
Ξάνθη	20 Αυγούστου	Καπνός	2	0	10	1	12	8,3

Πίνακας 4. Ενδιάμεσοι κλώνοι του *M. persicae* που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές κατά τα έτη 1995-98.

Περιοχή	Ξενιστής	Εξετασθέντες	Μη ολοκυκλικοί	Ενδιάμεσοι	
				Αρ.	%
Λεχώνια	Ροδακινιά	103	11	1	1,0
Πορταριά	Ροδακινιά	19	0	0	0,0
Φαλάνη	Ροδακινιά	27	3	0	0,0
Άγιος Ιωάννης	Ροδακινιά	184	7	4	2,2
Νέα Έφεσος	Ροδακινιά	6	1	0	0,0
Νάουσα	Ροδακινιά	5	0	0	0,0
Μελίκη	Ροδακινιά	137	7	2	1,5
Αλεξάνδρεια	Ροδακινιά	15	3	0	0,0
Αριδαία	Ροδακινιά	42	2	0	0,0
Αμφίκλεια	Πιπεριά	2	2	0	0,0
Ηράκλειο	Πιπεριά	15	15	1	6,7
Βελεστίνο	Πιπεριά	91	76	4	4,4
Διμήνι	Πιπεριά	4	0	0	0,0
Μητρόπολη	Πιπεριά	22	19	1	4,6
Κατερίνη	Πιπεριά	2	1	0	0,0
Πτωλεμαΐδα	Πιπεριά	9	0	0	0,0
Μελίκη	Πιπεριά*	5	0	0	0,0
Μελίκη	Λάχανο	17	13	1	5,9
Αλεξάνδρεια	Λάχανο	21	9	1	4,8
Αλεξάνδρεια	Ζαχ/τλο	3	1	0	0,0
Μητρόπολη	Σπορεία	41	41	0	0,0
Κατερίνη	Σπορεία	17	12	1	5,9
Αγρίνιο	Καπνός	40	37	1	2,5
Αμφίκλεια	Καπνός	198	187	11	5,6
Ανάβρα	Καπνός	154	136	3	1,9
Μητρόπολη	Καπνός	176	150	6	3,4
Τσαριτσάνη	Καπνός	119	97	2	1,7
Φιλippiάδα	Καπνός	24	22	2	8,3
Καρύτσα	Καπνός	127	72	5	3,9
Νέα Έφεσος	Καπνός	290	121	14	4,8
Μελίκη	Καπνός	124	14	2	1,6
Αλεξάνδρεια	Καπνός	171	50	3	1,7
Αριδαία	Καπνός	10	2	0	0,0
Κιλκίς	Καπνός	163	80	4	2,4
Δράμα	Καπνός	102	59	2	1,9
Κομοτηνή	Καπνός	23	16	1	4,3
Ξάνθη	Καπνός	19	16	0	0,0
Μητρόπολη	Ζιζάνια	3	3	1	33,3
Αμφίκλεια	Ζιζάνια	1	1	0	0,0
Κατερίνη	Ζιζάνια	1	1	0	0,0
	<i>Σύνολο</i>	2532	1287	73	2,9

Ενδιάμεσοι κλώνοι στον καπνό βρέθηκαν σχεδόν σε όλες τις περιοχές σε μικρό ποσοστό που κυμάνθηκε από 1,3%-8,2% (57 ενδιάμεσοι κλώνοι σε σύνολο 1798). Από τους 116 ανολοκυκλικούς κλώνους που συλλέχθηκαν από καπνό οι 61 (50,3%) είχαν τη δυνατότητα παραγωγής αρσενικών (ανδροκυκλικοί). Επίσης, από τους πέντε κλώνους που συλλέχθηκαν το Φεβρουάριο του 1998 από ζιζάνια σε περιοχές που καλλιεργείται καπνός τρεις ήταν ανδροκυκλικοί και ένας ενδιάμεσος (Πίνακες 4, 5).

Στις δειγματοληψίες από άλλους δευτερεύοντες ξενιστές (πιπεριά, λάχανο και ζαχαρότευτλο) η γεωγραφική παραλλακτικότητα στο βιολογικό κύκλο ήταν όμοια με αυτή των κλώνων του καπνού. Πιο εκτεταμένες δειγματοληψίες έγιναν κατά τα έτη 1996 και 1998. Οι ολοκυκλικοί γενότυποι βρέθηκαν κατά την περίοδο Ιουνίου-Αυγούστου σε μεγαλύτερο ποσοστό (50,0%-100%) στην Κεντρική Μακεδονία από ότι σε περιοχές της Κεντρικής Ελλάδας (0,0-30,8%), ενώ κανένας κλώνος από την Κρήτη δεν ήταν ολοκυκλικός. Μόνο το 1995 βρέθηκε στο Βελεστίνο Βόλου σχετικά υψηλό ποσοστό ολοκυκλικών κλώνων (62,5%). Αντίθετα το 1997 ήταν μικρότερο (30,8%) (Πίνακες 1-3, 8). Το ποσοστό των ολοκυκλικών κλώνων και για τέσσερα έτη ήταν στη Κεντρική Μακεδονία 74,5%, σημαντικά μεγαλύτερο ($\chi^2=40,1$, $p<0,001$) από αυτό στις νοτιότερες περιοχές (21,5%). Η επεξεργασία των αποτελεσμάτων ξεχωριστά για τα έτη 1996 και 1998 ανέδειξε το ίδιο πρότυπο γεωγραφικής παραλλακτικότητας (Πίνακες 8, 9). Επίσης στην πιπεριά βρέθηκαν ανδροκυκλικοί γενότυποι σε σχετικά υψηλό ποσοστό. Έντεκα από τους 16 ανολοκυκλικούς κλώνους που ελέγχθηκαν από το Βελεστίνο και το Ηράκλειο βρέθηκε ότι έχουν τη δυνατότητα παραγωγής αρσενικών (Πίνακας 5). Μικρός αριθμός ενδιάμεσων γενοτύπων βρέθηκαν τόσο στο λάχανο όσο και στην πιπεριά (οκτώ κλώνοι σε σύνολο 191) (Πίνακας 4).

Σχετικά με το χρώμα των αφίδων περισσότεροι κόκκινοι κλώνοι συλλέχθηκαν από καπνό (51,6%) από ότι σε άλλους δευτερεύοντες ξενιστές (14,1%). Στη ροδακινιά οι κλώνοι ήταν κυρίως πράσινου χρώματος (90,5%) σε όλες τις περιοχές δειγματοληψίας. Ωστόσο, βρέθηκε γεωγραφική παραλλακτικότητα στο χρώμα των κλώνων που αποικίζουν καλλιέργειες και σπορεία καπνού που ακολουθεί την παραλλακτικότητα του βιολογικού κύκλου. Περισσότεροι κόκκινοι κλώνοι συλλέχθηκαν σε περιοχές όπου επικρατούν οι μη-ολοκυκλικοί γενότυποι. Από τους κλώνους που συλλέχθηκαν από καπνό στη Θράκη, Α. Μακεδονία, Κ. Μακεδονία, Κεντρική, Δυτική και Στερεά Ελλάδα το 66,7%, 26,0%, 38,3%, 63,7%, 100% και 89,1% αντιστοίχως ήταν κόκκινοι.

Πίνακας 5. Εξετασθέντες (E) και ανδροκυκλικοί (A) κλώνοι του *M. persicae* που βρέθηκαν σε διάφορους ξενιστές κατά τα έτη 1995-1998.

Περιοχή	Ξενιστής	Πράσινοι κλώνοι		Κόκκινοι κλώνοι	
		E	A	E	A
Αγιος Ιωάννης	Ροδακινιά	0	0	2	1
Λεχώνια	Ροδακινιά	6	6	0	0
Μελίκη	Ροδακινιά	2	2	1	0
Αλεξάνδρεια	Ροδακινιά	1	1	0	0
Βελεστίνο	Πιπεριά	13	8	0	0
Ηράκλειο	Πιπεριά	2	2	0	0
Αμφίκλεια	Πιπεριά	1	1	0	0
Αγρίνιο	Καπνός	4	1	5	2
Αμφίκλεια	Καπνός	2	1	25	13
Ανάβρα	Καπνός	11	5	3	3
Μητρόπολη	Καπνός	1	1	11	6
Τσαριτσάνη	Καπνός	5	1	6	4
Φιλιππιάδα	Καπνός	0	0	10	6
Καρύτσα	Καπνός	0	0	1	1
Νέα Έφεσος	Καπνός	3	1	10	8
Μελική	Καπνός	2	2	0	0
Αλεξάνδρεια	Καπνός	8	1	3	1
Δράμα	Καπνός	2	2	2	0
Κομοτηνή	Καπνός	1	1	1	1
Αμφίκλεια	Ζιζάνια	0	0	1	1
Κατερίνη	Ζιζάνια	1	1	0	0
Μητρόπολη	Ζιζάνια	0	0	3*	1
	<i>Σύνολο</i>	<i>65</i>	<i>37</i>	<i>84</i>	<i>48</i>

*Ένας κλώνος είναι ενδιάμεσος

Στους κλώνους που συλλέχθηκαν από δευτερεύοντες ξενιστές την περίοδο Μαΐου-Σεπτεμβρίου τα έτη 1995-96 δεν βρέθηκε συσχέτιση μεταξύ κατηγορίας βιολογικού κύκλου και χρώματος στους κλώνους. Αντίθετα το 1997 και το 1998 η συσχέτιση ήταν υψηλά σημαντική ($\chi^2=119,1$, $p<0,00001$ και $\chi^2=196,2$, $p<0,00001$). Το 63,4% και 74,7% των πράσινων κλώνων 1998 και το 1977 αντίστοιχα ήταν ολοκυκλικοί, ενώ μόνο το 17,0% και 24,4% των κόκκινων κλώνων. Εξετάζοντας τους κλώνους που συλλέχθηκαν και στα 4 έτη από περιοχές που παρουσιάζουν υψηλό ποσοστό ολοκυκλικών κλώνων (Κεντρική και Ανατολική Μακεδονία), βρέθηκε συσχέτιση χρώματος και ολοκυκλικών κλώνων ($\chi^2=86,1$, $p<0,00001$). Το 69,6% των πράσινων κλώνων και το 39,6% των κόκκινων ήταν ολοκυκλικοί. Επίσης, το 72,9% των 741 ολοκυκλικών κλώνων, που βρέθηκαν στους δευτερεύοντες ξενιστές σε όλες τις περιοχές και όλα τα έτη, ήταν πράσινου χρώματος.

Πίνακας 6. Ολοκυκλικοί κλώνοι του *M. persicae* που συλλέχθηκαν από καπνό από διάφορες περιοχές της Ελλάδας τους μήνες Μάιο έως Αύγουστο κατά τα έτη 1995-1998.

Περιοχή	Έτος δειγματοληψίας	Εξετασθέντες κλώνοι	Ολοκυκλικοί κλώνοι (%)
Αλεξάνδρεια	1997	69	95,7
Μελίκη	1998	100	90,0
Ν. Έφεσος	1997	121	78,5
Αριδαία	1998	10	80,0
Δράμα	1997	20	70,0
Κιλκίς	1995	71	67,6
Καρύτσα	1998	88	53,4
Αλεξάνδρεια	1996	53	50,9
Δράμα	1998	62	46,8
Νέα Έφεσος	1998	153	41,8
Κομοτηνή	1998	23	30,4
Μητρόπολη	1998	92	18,5
Τσαρισάνη	1997	42	19,0
Ξάνθη	1998	19	15,8
Τσαρισάνη	1996	60	16,7
Μητρόπολη	1997	65	13,8
Ανάβρα	1996	44	13,6
Αμφίκλεια	1996	16	12,5
Αγρίνιο	1996	28	10,7
Φιλιπιάδα	1997	24	8,3
Αμφίκλεια	1997	50	8,0
Αμφίκλεια	1998	120	4,2

Πίνακας 7. Ποσοστό (%) ολοκυκλικών κλώνων του *M. persicae* που συλλέχθηκαν από καπνό κατά την περίοδο Μαΐου Αυγούστου κατά τα έτη 1995-98. Σε παρένθεση είναι αριθμός εξετασθέντων κλώνων.

Περιοχές	Έτη			
	1995-98	1996	1997	1998
Κ. Μακεδονία	66,8 (594)	50,9 (53)	84,7 (190)	59,5 (351)
Α. Μακεδονία*	59,5 (153)	-	70,0 (20)	46,8 (62)
Θράκη	23,8 (42)	-	-	23,8 (42)
Κ. Ελλάδα	16,5 (303)	14,0 (104)	15,9 (107)	18,5 (92)
Δ. Ελλάδα	8,3 (24)	-	8,3 (24)	-
Σ. Ελλάδα	6,5 (214)	11,4 (44)	8,0 (50)	4,2 (120)
	$\chi^2=217, df=5,$ $p<0,001$	$\chi^2=22,3, df=2,$ $p<0,001$	$\chi^2=97,1, df=4,$ $p<0,001$	$\chi^2=94,2, df=4,$ $p<0,001$

*71 κλώνοι συλλέχθηκαν από καπνό στο Κιλκίς το 1995.

Πίνακας 8. Ολοκυκλικοί κλώνοι του *M. persicae* που συλλέχθηκαν από πιπεριά, λάχανο και ζαχαρότευτλο από διάφορες περιοχές της Ελλάδας τους μήνες Μάιο-Αύγουστο, τα έτη 1995-98.

Περιοχή	Ξενιστής	Έτος	Εξετασθέντες κλώνοι	Ολοκυκλικοί κλώνοι (%)
Πτολεμαίδα	Πιπεριά	1998	9	100
Μελίκη	Πιπεριά ¹	1998	5	100
Αλεξάνδρεια	Ζαχλο	1996	3	66,8
Βελεστίνο	Πιπεριά	1995	8	62,5
Αλεξάνδρεια	Λάχανο	1996	21	57,1
Κατερίνη	Πιπεριά	1998	2	50,0
Βελεστίνο	Πιπεριά	1997	13	30,8
Βελεστίνο-Διμήνη	Πιπεριά	1996	59	16,9
Μητρόπολη	Πιπεριά	1998	22	16,6
Αμφίκλεια	Πιπεριά	1998	2	0,0
Ηράκλειο	Πιπεριά	1996	15	0,0

¹Ένας κλώνος συλλέχθηκε από πατάτα.

Πίνακας 9. Ποσοστό (%) ολοκυκλικών κλώνων του *M. persicae* που συλλέχθηκαν από διάφορους εκτός του καπνού δευτερεύοντες ξενιστές κατά την περίοδο Μαΐου-Αυγούστου τα έτη 1995-98. Σε παρένθεση είναι αριθμός εξετασθέντων κλώνων.

Περιοχές	Έτη		
	1995-98	1996	1998
Κ. Μακεδονία	72,5 (40)	58,3 (24)	93,8 (16)
Κ. Ελλάδα	21,2 (102)	16,9 (59)	13,6 (22)
Σ. Ελλάδα	0,0 (2)	-	0,0 (2)
Κρήτη	0,0 (15)	0,0 (15)	-

$X^2=29,3$, $df=3$, $p<0,001$ $X^2=16,3$, $df=2$, $p<0,001$ $X^2=14,1$, $df=2$, $p<0,001$

*21 κλώνοι συλλέχθηκαν από πιπεριά στο Βελεστίνο το 1995 και 1997.

Συζήτηση

Το *M. persicae*, βρέθηκε ότι στην Ελλάδα παρουσιάζει και τις τέσσερις κατηγορίες βιολογικού κύκλου που έχουν περιγραφεί για το είδος (Blackman 1971, 1972). Σε όλους τους ξενιστές οι ολοκυκλικοί, ανολοκυκλικοί και ανδροκυκλικοί (57% των εξεταζόμενων ανολοκυκλικών κλώνων) γενότυποι εμφανίστηκαν σε σχετικά μεγάλη συχνότητα αντίθετα με τους ενδιάμεσους (2,9% του συνόλου των εξεταζόμενων κλώνων ή 5,7% των ανολοκυκλικών κλώνων). Το είδος ακολουθεί δυο στρατηγικές διαχείμασης (ως ωό σε διάπαυση και ως παρθενογενετικό άτομο) με

αποτέλεσμα να προσαρμόζεται ανάλογα με τις συνθήκες του περιβάλλοντος και να έχει περισσότερες πιθανότητες επιβίωσης.

Στη ροδακινιά, που αποτελεί το πρωτεύοντα ξενιστή του είδους, το 94% των κλώνων ήταν ολοκυκλικοί, δηλαδή σχεδόν όλοι οι κλώνοι που θα μεταναστεύσουν την άνοιξη θα επιστρέψουν το φθινόπωρο. Οι ανδροκυκλικοί και οι ενδιάμεσοι κλώνοι που βρέθηκαν θα διαχειμάσουν και ως παρθενογενετικά άτομα προσθέτοντας νέους γενοτύπους στους πληθυσμούς που θα μεταναστεύσουν την επόμενη άνοιξη από τα αυτοφυή φυτά στον καπνό ή σε άλλες καλλιέργειες. Το μικρό ποσοστό μη ολοκυκλικών κλώνων στη ροδακινιά υποδηλώνει ότι η κύρια πηγή προέλευσής τους στις θερινές καλλιέργειες είναι τα αυτοφυή φυτά και οι διάφορες χειμερινές καλλιέργειες. Επίσης οι παραπάνω κλώνοι αποτελούν επιβεβαίωση εργαστηριακών πειραμάτων που έδειξαν ότι τα χαρακτηριστικά των ανδροκυκλικών και των ενδιάμεσων γενοτύπων κληρονομείται με την εγγενή αναπαραγωγή (Blackman 1972).

Η γεωγραφική κατανομή των ολοκυκλικών γενοτύπων που αποικίζουν τους δευτερεύοντες ξενιστές (κυρίως τον καπνό) παρουσιάζει ενδιαφέρον. Βρέθηκε μεγάλο ποσοστό ολοκυκλικών κλώνων, κυρίως στις περιοχές της Κ. Μακεδονίας, όπου καλλιεργείται εκτεταμένα η ροδακινιά. Αντίθετα, τόσο νοτιότερα σε περιοχές της Κεντρικής και Στερεάς Ελλάδας όσο και βορειότερα στη Θράκη, όπου δεν καλλιεργείται εκτεταμένα η ροδακινιά, το πλείστο των κλώνων ήταν ανολοκυκλικοί. Σύμφωνα με τον Blackman (1974) στις εύκρατες περιοχές, οι συχνότητες εμφάνισης ολοκυκλικών και ανολοκυκλικών γενοτύπων κατά την καλλιεργητική περίοδο εξαρτώνται από τις θερμοκρασίες του προηγούμενου χειμώνα. Επίσης, διατύπωσε την άποψη, ότι η σπανιότητα του πρωτεύοντος ξενιστή είναι πιθανώς περιοριστικός παράγοντας για τους ολοκυκλικούς κλώνους. Στην περίπτωση της Ελλάδας, τουλάχιστον για τις περιοχές δειγματοληψίας, η θερμοκρασία δεν φαίνεται απαγορευτική για την συνύπαρξη κλώνων με διαφορετικό βιολογικό κύκλο. Οι χειμώνες π.χ. στην Καρδίτσα, όπου βρέθηκε μικρό ποσοστό ολοκυκλικών γενοτύπων και στην Κατερίνη, όπου οι αφίδες διαχειμάζουν κυρίως ως ωό στη ροδακινιά, είναι περίπου το ίδιο ψυχροί (Πίνακας 10). Επίσης, στις περιοχές της Θράκης (Ξάνθη, Κομοτηνή) όπου ο χειμώνας είναι ενδεχομένως πιο ψυχρός το πλείστο των κλώνων ήταν ανολοκυκλικοί. Συνεπώς, η γεωγραφική παραλλακτικότητα, που παρουσιάζεται στη στρατηγική διαχείμασης, δεν μπορεί να αποδοθεί στις χειμερινές θερμοκρασίες που σημειώνονται στις διάφορες περιοχές. Στην Κ. Μακεδονία ειδικότερα στις περιοχές Κατερίνης, Αλεξάνδρειας-Μελίκης-Βέροιας-Νάουσας, Αριδαίας-Έδεσσας

Πίνακας 10. Τιμές θερμοκρασίας στοιχεία για τους μήνες Δεκέμβριο-Μάρτιο στις περιοχές Δράμας, Κατερίνης και Καρδίτσας κατά τα έτη 1996-98.

		Καρδίτσα				Κατερίνη Θερμοκρασία αέρα (°C)				Δράμα			
		Δεκ.	Ιαν.	Φεβ.	Μαρ.	Δεκ.	Ιαν.	Φεβ.	Μαρ.	Δεκ.	Ιαν.	Φεβ.	Μαρ.
1995-96	Μέση	8,8	5,6	6,1	6,5	8,3	5,3	5,5	6,2	7,1	4,4	5,8	6,3
	Ελάχιστη	-2,5	-5,5	-3,5	-4,0	-0,5	-4,8	-2,0	-4,3	-4,0	-9,0	-8,5	-10,5
1996-97	Μέση	7,2	5,2	7,0	9,0	7,9	6,8	6,8	8,9	9,7	5,9	7,0	7,2
	Ελάχιστη	-1,5	-4,5	-6,0	-1,5	-2,5	-2,5	-4,8	-1,2	-6,0	-10,0	-11,0	-4,6
1997-98	Μέση	6,2	6,2	8,5	8,5	6,5	6,2	8,4	8,0	5,1	4,6	7,0	6,3
	Ελάχιστη	-1,8	-3	-3	-2,5	0,0	-2,5	-1,5	-2,5	-6,0	-3,6	-1,9	-4,4

		Καρδίτσα				Κατερίνη Θερμοκρασία στην επιφάνεια του εδάφους (°C)				Δράμα			
		Δεκ.	Ιαν.	Φεβ.	Μαρ.	Δεκ.	Ιαν.	Φεβ.	Μαρ.	Δεκ.	Ιαν.	Φεβ.	Μαρ.
1995-96	Μέση	8,7	7,0	7,5	8,2	7,8	5,6	6,5	7,4	5,9	4,1	5,6	6,3
	Ελάχιστη	0,2	-1,4	-0,4	-0,6	0,4	-4,4	-2,0	-0,8	-2,2	-5	-1,8	-1,6
1996-97	Μέση	7,4	5,9	6,8	9,8	7,6	6,4	6,5	9,1	7,5	4,6	5,0	9,8
	Ελάχιστη	0,0	-0,8	-2,0	2	-2,0	-3,0	-4,0	0,0	-2,2	-5,0	-1,8	-1,6
1997-98	Μέση	6,5	5,9	8,2	9,9	5,6	5,2	7,6	7,8	6,0	5,4	8,3	9,4
	Ελάχιστη	0,0	-2,8	-0,8	1,8	-2,2	-2,4	-3,6	-0,8	-3,1	-1,5	-1,8	-0,9

Πίνακας 11. Ημέρες με ελάχιστη θερμοκρασία μικρότερη ή ίση με 0°C.

	Καρδίτσα		Κατερίνη		Δράμα	
	Έδαφος	Αέρας	Έδαφος	Αέρας	Έδαφος	Αέρας
1995-96						
0 έως -4°C	8	16	7	13	20	26
-4 °C έως -8°C	0	2	1	1	1	13
-8 °C έως -12°C	0	0	0	0	0	3
Ημέρες*	122	122	122	122	103	122
1996-97						
0 έως -4°C	22	32	20	14	26	31
-4 °C έως -8°C	0	3	0	2	1	16
-8 °C έως -12°C	0	0	0	0	0	4
Ημέρες*	121	121	121	121	100	97
1997-98						
0 έως -4°C	8	30	18	10	26	27
-4 °C έως -8°C	0	0	0	0	0	2
-8 °C έως -12°C	0	0	0	0	0	0
Ημέρες*	121	121	121	121	115	114

*Αριθμός ημερών που υπάρχουν δεδομένα.

και Κοζάνης-Πτολεμαΐδας βρίσκεται το 95% της καλλιεργήσιμης έκτασης σε ροδακινίες στην Ελλάδα (Ανώνυμος 1995). Επομένως, η αφθονία του πρωτεύοντος ξενιστή φαίνεται ότι είναι ο κύριος παράγοντας για την παρουσία υψηλού ποσοστού ολοκυκλικών πληθυσμών στους δευτερεύοντες ξενιστές κατά την καλοκαιρινή περίοδο.

Τα αποτελέσματα δεν ανέδειξαν κλώνους με διαφορετικό βιολογικό κύκλο να σχετίζονται με συγκεκριμένους ξενιστές. Αντίθετα, ο Blackman (1971) βρήκε ολοκυκλικούς και ανδροκυκλικούς κλώνους που παρουσιάζουν κάποια εξειδίκευση σε συγκεκριμένες καλλιέργειες.

Το υψηλό ποσοστό ολοκυκλικών κλώνων που βρέθηκε σε περιοχές της Α. Μακεδονίας (Κιλκίς και Δράμας) που βρίσκονται 100-150 km μακριά από τις κύριες περιοχές, όπου καλλιεργείται η ροδακινιά, δείχνει πιθανή μετανάστευση των αφίδων. Αντίθετα, λίγοι ολοκυκλικοί κλώνοι βρέθηκαν στην Τσαριτσάνη, που βρίσκεται 100-150 km νότια από τις περιοχές της Κ. Μακεδονίας όπου καλλιεργείται εκτεταμένα η ροδακινιά. Πιθανόν, τα βουνά που βρίσκονται γύρω από την Τσαριτσάνη αποτελούν φυσικά εμπόδια που αποτρέπουν την μαζική μετανάστευση ολοκυκλικών γενοτύπων. Ωστόσο, δεν πρέπει να αποκλείεται η πιθανότητα οι ολοκυκλικοί κλώνοι, που βρέθηκαν στο Κιλκίς και στη Δράμα, να προήλθαν από ροδακινιές που καλλιεργούνται στις ίδιες περιοχές, (0,02% και 0,6% της συνολικής καλλιεργήσιμης έκτασης στην Ελλάδα), ιδιαίτερα στο Κιλκίς όπου καλλιεργούνται περίπου 3.250 στρέμματα (Ανώνυμος 1995). Η χρήση μοριακών τεχνικών (RAPD, μικροδορυφορικό και μιτοχονδριακό DNA) μπορεί να βοηθήσει στην εύρεση της πηγής προέλευσης των παραπάνω πληθυσμών.

Διαφορές στο ποσοστό των ολοκυκλικών κλώνων βρέθηκαν στις περιοχές Δράμας και Ν. Έφεσου Κατερίνης σε δύο διαδοχικά έτη. Το 1997 βρέθηκαν περισσότεροι ολοκυκλικοί κλώνοι από ότι το 1998. Οι διακυμάνσεις αυτές μπορεί να οφείλονται κυρίως σε δυο λόγους. Πρώτον σε τυχόν μεταναστεύσεις ανολοκυκλικών πληθυσμών από παρακείμενες καλλιέργειες είτε από άλλες περιοχές και δεύτερον στις θερμοκρασίες του προηγούμενου χειμώνα. Στα παραπάνω αίτια μπορούμε να προσθέσουμε και την αποτελεσματικότητα των προγραμμάτων καταπολέμησης των αφίδων στις ροδακινιές. Οι μέσες χειμερινές θερμοκρασίες και στις δύο περιοχές δεν ήταν πολύ διαφορετικές το χειμώνα του 1996-97 από ότι το χειμώνα του 1997-98. Στην περιοχή της Δράμας το χειμώνα του 1996-97 η ελάχιστη θερμοκρασία αέρα έφτασε στους -11°C και η αντίστοιχη στην επιφάνεια του εδάφους στους -5°C και είναι δυνατό να μειώθηκε ο αριθμός των αφίδων που διαχείμασαν ως παρθενογενετικές μορφές, με συνέπεια λιγότεροι ανολοκυκλικοί κλώνοι να υπάρχουν κατά την καλλιεργητική περίοδο. Στην περιοχή της Κατερίνης το χειμώνα του 1996-97 οι ελάχιστες θερμοκρασίες δεν ήταν κατά πολύ μικρότερες. Ωστόσο και στις δυο

περιοχές για περισσότερες ημέρες η ελάχιστη θερμοκρασία εδάφους και αέρα ήταν μικρότερη ή ίση με 0°C το χειμώνα 1996-97 (Πίνακες 10, 11).

Η στρατηγική διαχείμασης που ακολουθούν οι πληθυσμοί των αφίδων που αποικίζουν τον καπνό κατά την καλλιεργητική περίοδο έχει ιδιαίτερη σημασία στην επιδημιολογία των ιών. Η αφίδα που μεταναστεύει από τη ροδακινιά έχει λιγότερες πιθανότητες να μεταφέρει κάποιον ιό, αντίθετα με αυτές που διαχειμάζουν σε αυτοφυή φυτά και χειμερινές καλλιέργειες. Σε όλες τις περιοχές βρέθηκαν κλώνοι που διαχειμάζουν ως παρθενογενετικά άτομα αλλά στις περιοχές που εμφανίζονται σε υψηλό ποσοστό, ο κίνδυνος μετάδοσης ιώσεων στις καλλιέργειες είναι μεγαλύτερος. Οι δειγματοληψίες που έγιναν σε σπορεία καπνού έδειξαν ότι οι αφίδες προέρχονται κυρίως από ζιζάνια ή χειμερινές καλλιέργειες. Συνεπώς, υπάρχει υψηλός κίνδυνος εμφάνισης ιολογικών ασθενειών στα απροστάτευτα σπορεία και μετάδοσης στην καλλιέργεια μετά τη μεταφύτευση.

Το σχετικά υψηλό ποσοστό των ανδροκυκλικών γενοτύπων (57%) δείχνει ότι υπάρχει σχέση μεταξύ του ολοκυκλικού και ανολοκυκλικού τρόπου αναπαραγωγής. Θα ήταν λάθος να θεωρηθεί ότι οι δυο κατηγορίες είναι ανεξάρτητες η μία από την άλλη καθώς τα αρσενικά των ανδροκυκλικών γενοτύπων, που αποτελούν σημαντικό τμήμα των ελληνικών πληθυσμών, συμμετέχουν στην σεξουαλική φάση του είδους και συνεπώς στην ανταλλαγή γονιδίων μεταξύ γενοτύπων με διαφορετική στρατηγική διαχείμασης. Η A 1, 3 χρωμοσωμική μετατόπιση που συνδέεται με τον E4 μηχανισμό ανθεκτικότητας στα εντομοκτόνα και εμφανίζεται κυρίως κόκκινου χρώματος σχετίζεται με τον ανολοκυκλικό τρόπο αναπαραγωγής. Αντίθετα ο FE4 μηχανισμός ανθεκτικότητας βρίσκεται σε γενότυπους με κανονικό καρυότυπο και σχετίζεται με τον ολοκυκλικό τρόπο αναπαραγωγής (Blackman 1987, Blackman *et al.* 1995, 99). Είναι πιθανό, ότι τα αρσενικά των ανδροκυκλικών κλώνων μεταδίδουν το αντίστοιχο γονίδιο σε ολοκυκλικούς κλώνους κατά τη σεξουαλική αναπαραγωγή με συνέπεια τη δημιουργία γενότυπων που έχουν και τους δυο μηχανισμούς ανθεκτικότητας (Blackman & Takada 1977, Blackman *et al.* 1996). Οι παραπάνω γενότυποι έχουν βρεθεί πρόσφατα στην Ελλάδα (Blackman *et al.* 1999, Devonshire προσωπική επικοινωνία)

Γενικά οι ανδροκυκλικοί κλώνοι στο υψηλό ποσοστό που βρέθηκαν στην Ελλάδα αποτελούν ένα σημαντικό παράγοντα δημιουργίας νέων γενότυπων. Η ανδροκυκλικότητα είναι επίσης πλεονέκτημα για την επιβίωση του είδους, καθώς σε δριμείς χειμώνες οι ανδροκυκλικοί γενότυποι θα επιβιώσουν ως διαχειμάζοντα ωά

στη ροδακινιά (Blackman 1972). Αντίθετα με τους ανδροκυκλικούς οι ενδιάμεσοι κλώνοι βρέθηκαν σε όλες τις καλλιέργειες σε μικρό ποσοστό. Είναι πιθανό με τη μέθοδο που εφαρμόστηκε (ελέγχθηκε η μορφή σε 60-80 άτομα στην δεύτερη γενιά σε SD που γεννήθηκαν από 3-5 άπτερα της πρώτης γενιάς) να υποτιμήθηκε το ποσοστό των ενδιάμεσων κλώνων. Ωστόσο είναι περίπου όμοιο με αυτό που βρέθηκε από άλλους ερευνητές σε διάφορα ετερόοικα είδη. Ο Blackman (1971) βρήκε ότι οι ενδιάμεσοι κλώνοι αποτελούν το 6% των κλώνων του *M. persicae* που εξέτασε από την Ν. Αγγλία και στο *R. padi* οι Tatchell & Parker (1990) και οι Simon και συνεργάτες (1991a) βρήκαν ενδιάμεσους κλώνους σε ποσοστό 0,4% και 3,5% αντίστοιχα. Αντίθετα με ότι συμβαίνει στα ετερόοικα είδη οι ενδιάμεσοι κλώνοι βρίσκονται συχνότερα στα μονόοικα (Moran 1993). Οι Dedryver και συνεργάτες (1998) βρήκαν στο μονόοικο είδος *Sitobion avenae* F. ενδιάμεσους κλώνους σε ποσοστό 37%. Οι ενδιάμεσοι γενότυποι ακολουθούν όπως και οι ανδροκυκλικοί δύο στρατηγικές διαχείμασης. Συνεισφέρουν στη σεξουαλική φάση του είδους με την παραγωγή αρσενικών και ωοτόκων και διαχειμάζουν είτε ως παρθενογενετικά άτομα σε χειμερινούς ξενιστές είτε ως ωά σε διάπαυση. Αν και φαίνεται ότι έχουν ένα συγκριτικό πλεονέκτημα για την επιβίωσή τους εντούτοις, παρουσιάζονται σε πολύ μικρό ποσοστό τουλάχιστον στα ετερόοικα είδη. Οι λόγοι στους οποίους οφείλεται το παραπάνω προς το παρόν είναι άγνωστοι. Σε δειγματοληψίες σε φυτά καψέλλας στην περιοχή της Καρδίτσας το Φεβρουάριο του 1998 βρέθηκε πτερωτό θηλυκό του *M. persicae*, που γέννησε ωοτόκα και παρθενογενετικά θηλυκά στο εργαστήριο σε SD. Φαίνεται, ότι η μορφή αυτή παράγεται στη φύση κατά τη διάρκεια του χειμώνα. Ο σκοπός που παράγεται αυτή τη περίοδο είναι άγνωστος. Ωστόσο, είναι ενδεχόμενο να είναι αποτέλεσμα διατάραξης της ορμονικής ισορροπίας χωρίς οικολογική σημασία.

Ένα τελικό σημείο συζήτησης είναι η εμφάνιση πληθυσμών του *M. persicae* με διαφορετικό χρώμα. Συσχέτιση χρώματος και κατηγορίας βιολογικού κύκλου βρέθηκε μόνο κατά τα έτη 1997-98, που οφείλεται στη κυριαρχία των κόκκινων ανολοκυκλικών κλώνων στις περιοχές της Κεντρικής και Στερεάς Ελλάδας, που συλλέχθηκαν εκτεταμένα κατά τα δύο έτη. Ωστόσο, από τους ολοκυκλικούς κλώνους που βρέθηκαν σε δευτερεύοντες ξενιστές το 72,9% ήταν πράσινου χρώματος. Επίσης, στον πρωτεύοντα ξενιστή του είδους, τη ροδακινιά, το πλείστο των κλώνων ήταν πράσινου χρώματος. Σχετικά με το χρώμα των πληθυσμών που επικρατούν από περιοχή σε περιοχή η ανάλυση των δεδομένων από τον καπνό, όπου συλλέχθηκαν

δείγματα από περισσότερες περιοχές σε σχέση με τους άλλους ξενιστές, έδειξε ότι υπάρχει γεωγραφική παραλλακτικότητα που ακολουθεί αυτή του βιολογικού κύκλου. Οι κόκκινοι κλώνοι εμφανίστηκαν σε μεγαλύτερους αριθμούς σε περιοχές όπου το πλείστο των κλώνων είναι ανολοκυκλικοί, ιδιαίτερα στην Κεντρική και Στερεά Ελλάδα και στην Πρέβεζα. Αντίθετα, στις περιοχές της Κ. Μακεδονίας βρέθηκαν περισσότεροι πράσινοι κλώνοι. Η κόκκινη μορφή στον καπνό στη Β. Αμερική βρέθηκε πιο ανθεκτική στα οργανοφωσφορικά εντομοκτόνα από ότι η πράσινη (Harlow *et al.* 1991). Επίσης, είναι γνωστό ότι παρουσιάζει μια χρωμοσωμική A 1,3 μετατόπιση που συνδέεται με τον E4 μηχανισμό ανθεκτικότητας στα εντομοκτόνα, όταν περιστασιακά εμφανίζεται στην πράσινη (Blackman 1987, Blackman *et al.* 1999). Πρόσφατα σε μελέτη του αναπαραγωγικού δυναμικού ενός κόκκινου και ενός πράσινου κλώνου σε διάφορες ποικιλίες καπνού, ο κόκκινος παρουσίασε μεγαλύτερο ενδογενή ρυθμό αύξησης και συνολικό αριθμό απογόνων από ότι ο πράσινος (Τσιτσιπής, αδημοσίευτα στοιχεία). Φαίνεται, ότι οι κόκκινοι πληθυσμοί έχουν κάποια συγκριτικά πλεονεκτήματα ώστε να αυξάνουν σε αριθμούς σε σχέση με τους πράσινους. Το ερώτημα που προκύπτει, είναι γιατί δεν κυριαρχούν στις περιοχές της Κ. Μακεδονίας όπου καλλιεργείται εκτεταμένα η ροδακινιά. Πιθανώς, 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, ένας άλλος παράγοντας είναι, ότι στη ροδακινιά όπου επικρατεί η πράσινη μορφή, αναπτύσσονται γρήγορα μεγάλοι πληθυσμοί την άνοιξη και παράγεται ένας τεράστιος αριθμός μεταναστευτικών πτερωτών παρθενογενετικών θηλυκών, συγκριτικά με τα πτερωτά που παράγονται από πληθυσμούς της κόκκινης μορφής που διαχείμασαν ως παρθενογενετικές μορφές σε χειμερινούς ξενιστές.

Η παρούσα μελέτη επιβεβαιώνει ότι το *M. persicae* παρουσιάζει πολυμορφικό βιολογικό κύκλο στην Ελλάδα, που πιθανώς προκαλεί αξιοσημείωτη γενετική παραλλακτικότητα. Το είδος παρουσιάζει σημαντικά πλεονεκτήματα, όσον αφορά την επιβίωση και την εξάπλωσή του, καθώς μπορεί και αντεπεξέρχεται διάφορες κλιματικές καταστάσεις. Η συχνότητα εμφάνισης των γενοτύπων, που επενδύουν σε διαφορετική στρατηγική διαχείμασης σχετίζεται με την αφθονία του πρωτεύοντα ξενιστή. Επίσης, η γεωγραφική παραλλακτικότητα που παρατηρείται στις μορφές διαφορετικού χρώματος είναι παράλληλη με αυτή των κλώνων με διαφορετική

κατηγορία βιολογικού κύκλου. Ενδιαφέρον παρουσιάζει η μεγάλη συχνότητα εμφάνισης ανδροκυκλικών γενότυπων, που υποδηλώνει σχέση μεταξύ του ολοκυκλικού και ανολοκυκλικού τρόπου αναπαραγωγής. Συνεπώς, τα παραπάνω χαρακτηριστικά της βιολογίας του *M. persicae* πρέπει να λαμβάνονται υπόψη σε προγράμματα ολοκληρωμένης καταπολέμησης. Επίσης, είναι χρήσιμο να διερευνηθούν οι παράγοντες που καθορίζουν τη στρατηγική διαχείμασης του είδους σε χώρες όπου επικρατούν διαφορετικές κλιματικές συνθήκες και καλλιέργειες.

Περιοχές	Έτη			
	1995-98	1996	1997	1998
Κ. Μακεδονία	68,7 (594)	50,9 (53)	90,0 (190)	59,8 (351)
Α. Μακεδονία	59,5 (153)*	-	70,0 (20)	46,8 (62)
Θράκη	23,8 (42)	-	-	23,8 (42)
Κ., Ν. Ελλάδα	12,5 (521)	14,2 (148)	12,7 (181)	22,2 (192)
	$X^2=1611, df=3, p<0,001$	$X^2=35,0, df=1, p<0,001$	$X^2=102,7, df=2, p<0,001$	$X^2=80,1, df=3, p<0,001$

*71 κλώνοι συλλέχθηκαν από καπνό στο Κιλκίς το 1995.

Περιοχές	Έτη		
	1995-98	1996	1998
Κ. Μακεδονία	72,5 (40)	58,3 (24)	93,8 (16)
Κ., Ν. Ελλάδα	21,6 (119)*	13,5 (74)	12,5 (24)
	$X^2=40,1, df=1, p<0,001$	$X^2=19,7, df=1, p<0,001$	$X^2=25,6, df=1, p<0,001$

*21 κλώνοι συλλέχθηκαν από πιπεριά στο Βελεστίνο το 1995 και 1997.

IV. Μελέτη της παραγωγής σεξουαλικών μορφών από κλώνους του *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) και της έκφρασης του μηχανισμού μέτρησης χρονικού διαστήματος “Interval timer”

Μελετήθηκε η παραγωγή διαφορετικών μορφών απογόνων σε συνθήκες μικρής ημέρας από 21 ολοκυκλικούς, 48 ανδροκυκλικούς και έναν ενδιάμεσο κλώνο του *Myzus persicae* (Sulzer), που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές και περιοχές καθώς και η επίδραση του μηχανισμού μέτρησης χρονικού διαστήματος «interval timer» σε δύο ολοκυκλικούς κλώνους. Σε όλες τις κατηγορίες βιολογικού κύκλου βρέθηκε μεγάλη παραλλακτικότητα μεταξύ των κλώνων στις μορφές των διαφορετικών μορφών απογόνων που παράγουν. Χαρακτηριστικό των ανδροκυκλικών και του ενδιάμεσου κλώνου είναι η παραλλακτικότητα μεταξύ των ατόμων ενός κλώνου στην παραγωγή των αρσενικών. Ομοίως, ενδοκλωνική παραλλακτικότητα παρουσιάζει ο ενδιάμεσος κλώνος στην παραγωγή των ενδιάμεσων πτερωτών. Οι διαφορές που βρέθηκαν στην παραγωγή διαφορετικών μορφών απογόνων μεταξύ των ολοκυκλικών κλώνων δεν μπορούν να συσχετιστούν με το διαφορετικό γεωγραφικό πλάτος που συλλέχθηκαν λόγω της ενδοτοπικής παραλλακτικότητας που παρουσιάστηκε. Στη μελέτη της παραγωγής διαφορετικών μορφών απογόνων δυο κλώνων επί διαδοχικές γενιές σε SD μετά την εκκόλαψη των ωών, διαπιστώθηκε ότι η παραγωγή τους ρυθμίζεται από το μηχανισμό μέτρησης χρονικού διαστήματος. Υπάρχουν δύο μηχανισμοί ο ένας ελέγχει την παραγωγή των θηλυτόκων και ο άλλος των αρσενικών. Τα θηλυτόκα εμφανίζονται 3 γενιές μετά την εκκόλαψη του διαχειμάζοντος ωού σε ποσοστό που αυξάνει προοδευτικά από γενιά σε γενιά, ενώ τα αρσενικά εμφανίζονται στις επόμενες γενιές (5^η-6^η). Η επίδραση του μηχανισμού στην παραγωγή θηλυτόκων και ιδιαίτερα των αρσενικών διαρκεί για ορισμένο αριθμό γενεών μετά τη μετανάστευσή τους από τη ροδακινιά.

Εισαγωγή

Το *Myzus persicae* (Sulzer) είναι ένα χαρακτηριστικό παράδειγμα ετερόοικου είδους που παρουσιάζει πολυμορφισμό στο βιολογικό του κύκλο. Τέσσερις κατηγορίες βιολογικού κύκλου έχουν περιγραφεί. Οι ολοκυκλικοί κλώνοι το φθινόπωρο, καθώς η διάρκεια ημέρας μειώνεται, παράγουν θηλυτόκα και αρσενικά που μεταναστεύουν στη ροδακινιά (*Prunus persica* L.), που αποτελεί τον πρωτεύοντα ξενιστή του είδους. Εκεί τα θηλυτόκα γενούν τα ωοτόκα θηλυκά, που θα συζευχθούν με τα αρσενικά και θα εναποθέσουν τα διαπαύοντα ωά. Υπάρχουν γενότυποι που έχουν χάσει πλήρως την ικανότητα παραγωγής σεξουαλικών ατόμων και διαχειμάζουν ως παρθενογενετικές μορφές σε αυτοφυή φυτά ή σε χειμερινές

καλλιέργειες (ανολοκυκλικοί κλώνοι). Υπάρχουν επίσης και γενότυποι που χρησιμοποιούν και τις δυο στρατηγικές διαχείμασης. Οι ανδροκυκλικοί κλώνοι παράγουν το φθινόπωρο παρθενογενετικές μορφές και αρσενικά που συμμετέχουν στη σεξουαλική φάση του είδους. Οι ενδιάμεσοι κλώνοι την ίδια εποχή παράγουν πολλά άπτερα και πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά και μικρό αριθμό αρσενικών και ενδιάμεσων πτερωτών. Τα τελευταία γενούν τόσο ωστόκα θηλυκά όσο και παρθενογενετικές μορφές (Blackman 1971, 1972). Οι ίδιες τέσσερις κατηγορίες βιολογικού κύκλου έχουν περιγραφεί και σε άλλα ετερόικα είδη αφίδων όπως το *Rhopalosiphum padi* (L.) (Simon *et al.* 1991) και το *Aphis gossypii* Glover (Takada 1988) αλλά και σε μονόικα όπως το *Sitobion avenae* F. (Dedryver *et al.* 1998). Εκτός του πολυμορφισμού που παρουσιάζουν οι αφίδες στο βιολογικό κύκλο, έχουν βρεθεί και ποσοτικές διαφορές στην παραγωγή σεξουαλικών ατόμων από ολοκυκλικούς κλώνους που συλλέχθηκαν είτε από την ίδια (Takada 1982, MacKay 1989) είτε από διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές (Mittler & Wilhoit 1990, Smith & MacKay 1990, Mittler & Gorder 1991). Οι Mittler & Wilhoit (1990) βρήκαν διαφορές μεταξύ δυο κλώνων του *M. persicae* από διαφορετικά γεωγραφικά πλάτη, με το βορειότερο κλώνο να παράγει σεξουαλικές μορφές σε σκοτόφαση μικρότερη κατά 1-1,5 ώρες από ότι ο νοτιότερος. Ο Blackman (1971), εξετάζοντας συμπατρικούς κλώνους του ίδιου είδους βρήκε πολυμορφισμό στο βιολογικό τους κύκλο. Δεν παρατήρησε όμως σημαντική παραλλακτικότητα στις μορφές που παράγουν οι ολοκυκλικοί κλώνοι. Αντίθετα βρήκε μεγάλη διακλωνική και ενδοκλωνική παραλλακτικότητα στην παραγωγή αρσενικών από τους ανδροκυκλικούς κλώνους.

Σε διάφορα ολοκυκλικά είδη αφίδων, όπως τα *Brevicorine brassicae* (L.) (Bonnemaison 1951), *Megoura viciae* Bucton (Lees 1960), *Drepanosiphum platanoides* (Schrank) (Dixon 1971b) και *Eucallipterus tiliae* L. (Dixon 1972a) έχει περιγραφεί μηχανισμός που αποτρέπει την παραγωγή σεξουαλικών μορφών αμέσως μετά την εκκόλαψη του διαχειμάζοντος ωού ενωρίς την άνοιξη, αν και επικρατούν συνθήκες μικρής ημέρας και σχετικά χαμηλές θερμοκρασίες, όμοιες με αυτές του φθινοπώρου, που προάγουν την παραγωγή τους. Μετά την πάροδο ορισμένου αριθμού γενεών από την εκκόλαψη του ωού, οι αφίδες μπορούν να παράγουν σεξουαλικές μορφές. Ο Bonnemaison (1951) ονόμασε αυτό το φαινόμενο «παράγοντα του θεμελιωτικού ατόμου» (facteur fondatrice), ενώ ο Lees (1960) το ονόμασε μηχανισμό μέτρησης χρονικού διαστήματος (interval timer).

Σκοπός της παρούσης εργασίας είναι η μελέτη της παραγωγής των σεξουαλικών μορφών από κλώνους του *M. persicae* που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές και περιοχές της Ελλάδας, καθώς και η ύπαρξη ή όχι της έκφρασης του μηχανισμού μέτρησης χρονικού διαστήματος.

Υλικά και μέθοδοι

Ολοκυκλικοί κλώνοι. Στη μελέτη της παραγωγής των σεξουαλικών μορφών από ολοκυκλικούς κλώνους, χρησιμοποιήθηκαν 20 κλώνοι που δημιουργήθηκαν από πληθυσμούς που συλλέχθηκαν από ροδακινιά και ένας κλώνος από καπνό κατά τα έτη 1995-97 από περιοχές της Βόρειας και Κεντρικής Ελλάδας (Πίνακας 1). Ο έλεγχος έγινε εκτρέφοντας τις αφίδες επί τρεις διαδοχικές γενιές σε συνθήκες μικρής ημέρας [SD, (L10:D16)] στους 17°C. Οι κλώνοι που δημιουργήθηκαν το 1995 ελέγχθηκαν αμέσως μετά τη συλλογή τους από τη ροδακινιά. Κάθε κλώνος ξεκίνησε από ένα πτερωτό παρθενογενετικό θηλυκό που τοποθετήθηκε κατευθείαν στις πειραματικές συνθήκες. Αντίθετα, για τους κλώνους του 1996-97 ο έλεγχος έγινε μετά πάροδο περίπου 7-8 μηνών από τη συλλογή τους και κατά το διάστημα αυτό οι αφίδες διατηρήθηκαν σε συνθήκες μεγάλης ημέρας [LD(L16:D8)] στους 17°C. Τόσο για τη διατήρηση των κλώνων όσο και για τις ανάγκες του πειράματος χρησιμοποιήθηκαν κουτιά εκτροφής αφίδων διαστάσεων 7,7cm x 4,5cm x 2cm. Τα κουτιά ήταν κατάλληλα διαμορφωμένα ώστε στο εσωτερικό τους να τοποθετείται φύλλο πατάτας (*Solanum tuberosum* L.) πάνω στο οποίο τρέφονταν οι αφίδες (Blackman 1971). Άπτερα (G0 άπτερα) από την αποικία που παρέμεινε σε LD και 17°C (αντίστοιχα τα πτερωτά που συλλέχθηκαν από τη ροδακινιά για τους κλώνους του 1995), μόλις ενηλικιώθηκαν μεταφέρθηκαν σε συνθήκες μικρής ημέρας. Περίπου 10 από τα άπτερα που γεννήθηκαν (G1 άπτερα) την 1^η ημέρα (έκθεση των απτέρων σε SD 0-1 ημέρα προ της γέννησής τους) και περίπου 10 που γεννήθηκαν την 7^η-8^η ημέρα (έκθεση των απτέρων σε SD 7-8 ημέρες προ της γέννησής τους) παρέμειναν στις πειραματικές συνθήκες (ένα άπτερο ανά κουτί εκτροφής). Μόλις ενηλικιώθηκαν και άρχισαν να γενούν μεταφέρονταν σε καινούρια κουτιά εκτροφής κάθε 2-4 ημέρες μέχρι το τέλος της ζωής τους και καταγραφόταν ο αριθμός και η μορφή των απογόνων τους (G2 απόγονοι). Στους κλώνους του 1995 ακολουθήθηκε μια πιο απλή

Πίνακας 1. Ολοκυκλικοί κλώνοι του *M. persicae* που χρησιμοποιήθηκαν στη μελέτη.

Κωδικός Κλώνου	Χρώμα	Περιοχή	Γ. Π. ¹	Ξενιστής	Χρόνος συλλογής
LM03	πράσινο	Λεχώνια Μαγνησίας	39°13'	ροδακινιά	Μάιος 1996
LM04	πράσινο	Λεχώνια Μαγνησίας	39°13'	ροδακινιά	Μάιος 1996
LM10	πράσινο	Λεχώνια Μαγνησίας	39°13'	ροδακινιά	Μάιος 1996
LM30	πράσινο	Λεχώνια Μαγνησίας	39°13'	ροδακινιά	Μάιος 1996
LM06	πράσινο	Λεχώνια Μαγνησίας	39°13'	ροδακινιά	Μάιος 1996
LM09	πράσινο	Λεχώνια Μαγνησίας	39°13'	ροδακινιά	Μάιος 1996
P 1	πράσινο	Πορταριά Μαγνησίας	39°15'	ροδακινιά	Μάιος 1996
P 2	πράσινο	Λεχώνια Μαγνησίας	39°15'	ροδακινιά	Μάιος 1996
N01	πράσινο	Νάουσα	40°34'	ροδακινιά	Απρίλιος 1996
N02	κόκκινο	Νάουσα	40°34'	ροδακινιά	Απρίλιος 1997
A 14	πράσινο	Νησί Αλεξάνδρειας	40°40'	καπνός	Ιούνιος 1996
L 1	πράσινο	Λεχώνια Μαγνησίας	39°13'	ροδακινιά	Μάιος 1995
L 2	πράσινο	Λεχώνια Μαγνησίας	39°13'	ροδακινιά	Μάιος 1995
L 3	πράσινο	Λεχώνια Μαγνησίας	39°13'	ροδακινιά	Μάιος 1995
Po 1	πράσινο	Λεχώνια Μαγνησίας	39°15'	ροδακινιά	Μάιος 1995
Po 2	πράσινο	Λεχώνια Μαγνησίας	39°15'	ροδακινιά	Μάιος 1995
Po 3	πράσινο	Λεχώνια Μαγνησίας	39°15'	ροδακινιά	Μάιος 1995
F 1	πράσινο	Φαλάνη Λάρισας	39°38'	ροδακινιά	Μάιος 1995
F 2	πράσινο	Φαλάνη Λάρισας	39°38'	ροδακινιά	Μάιος 1995
F 3	πράσινο	Φαλάνη Λάρισας	39°38'	ροδακινιά	Μάιος 1995
F 4	πράσινο	Φαλάνη Λάρισας	39°38'	ροδακινιά	Μάιος 1995

¹Γεωγραφικό πλάτος

διαδικασία. Επιλέχθηκαν 10 G1 άπτερα (πέντε που γεννήθηκαν την πρώτη ημέρα και πέντε την 7^η-8^η ημέρα) και τοποθετήθηκαν ανά πέντε σε κουτιά εκτροφής αφίδων. Η καταγραφή των απογόνων έγινε με όμοιο τρόπο. Επιπρόσθετα καταγραφόταν και η επιβίωση των G1 άπτρων θηλυκών. Επίσης, δυο από τους κλώνους του 1995 εξετάστηκαν με όμοιο τρόπο μετά από 9 μήνες εκτροφής σε LD και 17°C.

Σε όλες τις περιπτώσεις οι G2 απόγονοι ήταν άπτερα παρθενογενετικά, θηλυτόκα και αρσενικά. Ποσοστό περίπου 10% των G2 πτερωτών εξετάστηκε για να διαπιστωθεί αν είναι θηλυτόκα. Όλα τα εξετασθέντα πτερωτά γέννησαν ωτοτόκα θηλυκά, συνεπώς όλα τα πτερωτά θηλυκά που παράγουν οι κλώνοι σ' αυτές τις συνθήκες μπορούν να θεωρηθούν ως θηλυτόκα. Σε 15 κλώνους καταγράφηκαν οι απόγονοι ορισμένου αριθμού θηλυτόκων (ένα θηλυτόκο σε κάθε κουτί εκτροφής) έως το τέλος της ζωής τους. Επίσης, σε επτά κλώνους

Πίνακας 2. Ανδροκυκλικοί κλώνοι του *M. persicae* που εξετάστηκαν.

Περιοχή	Χρώμα	Ξενιστής	Έτος συλλογής			
			1995	1996	1997	1998
Πρέβεζα	κόκκινο	καπνός	-	-	6	-
Τσαριτσάνη	κόκκινο	καπνός	-	2	1	-
Μητρόπολη Καρδίτσας	κόκκινο	καπνός	-	-	4	-
Αμφίκλεια	κόκκινο	καπνός	-	1	2	1
	πράσινο	καπνός	-	-	2	-
Ν. Έφεσος Κατερίνης	κόκκινο	καπνός	-	-	1	-
Αγρίνιο	κόκκινο	καπνός	1	2	0	-
Ανάβρα Καρδίτσας	κόκκινο	καπνός	-	3	-	-
	πράσινο	καπνός	-	4	-	-
Αλεξάνδρεια	πράσινο	καπνός	-	1	-	-
	κόκκινο	καπνός	-	1	-	-
Βελεστίνο Μαγνησίας	πράσινο	πιπεριά	-	6	2	-
Ηράκλειο	πράσινο	πιπεριά	-	2	-	-
Λεχώνια Μαγνησίας	πράσινο	ροδακινιά	-	2	3	-
Αλεξάνδρεια	πράσινο	ροδακινιά	-	1	-	-

καταγράφηκαν οι απόγονοι των απτέρων παρθενογενετικών θηλυκών που γεννήθηκαν την 2^η-3^η γενιά σε SD. Σε έναν κλώνο ο έλεγχος συνεχίστηκε και στις επόμενες γενιές.

Ανδροκυκλικοί κλώνοι. Σε άλλο πείραμα μελετήθηκε η παραγωγή αρσενικών σε 48 ανδροκυκλικούς κλώνους του *M. persicae*, που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές και περιοχές της Ελλάδας (Πίνακας 2). Εξετάστηκαν οι απόγονοι 9-12 (σε ορισμένους κλώνους περισσότερα) άπτερων παρθενογενετικών θηλυκών της πρώτης γενιάς σε SD και 17°C. Τα άπτερα εκτέθηκαν σε SD για 0-1 ημέρες προ της γέννησής τους. Τοποθετήθηκαν 3-4 άπτερα σε κάθε κουτί εκτροφής και καταγράφηκε ο αριθμός των αρσενικών απογόνων και η επιβίωση των απτέρων έως το τέλος της ζωής τους. Επίσης ελέγχθηκαν οι απόγονοι σε ορισμένο αριθμό από τα πτερωτά θηλυκά που γεννήθηκαν. Όλα τα πτερωτά θηλυκά γέννησαν παρθενογενετικές μορφές. Ο αριθμός των παρθενογενετικών μορφών που παράγουν οι ανδροκυκλικοί κλώνοι καταγράφηκε σε 19 από τους προηγούμενους κλώνους. Επίσης τοποθετώντας ένα άπτερο θηλυκό της πρώτης γενιάς σε SD κάθε κουτί εκτροφής καταγράφηκαν οι μορφές των απογόνων ενός πράσινου ανδροκυκλικού κλώνου, που συλλέχθηκε από πιπεριά από το Βελεστίνο Μαγνησίας, και ενός πράσινου ενδιάμεσου που συλλέχθηκε από πιπεριά από το Ηράκλειο Κρήτης.

Μηχανισμός μέτρησης χρονικού διαστήματος. Στη μελέτη παραγωγής των διαφορετικών μορφών απογόνων για διαδοχικές γενιές σε SD μετά την εκκόλαψη των διαχειμαζόντων ωών

χρησιμοποιήθηκαν ωά που συλλέχθηκαν από ροδακινιά στην περιοχή Νάουσας στις αρχές Απριλίου του 1997. Τα ωά παρέμειναν σε συνθήκες υπαίθρου έως την εκκόλασή τους. Μόλις έγινε η εκκόλαση, δύο άπτερα (ιδρυτικά άτομα) μεταφέρθηκαν σε SD και 17⁰ C σε ξεχωριστά κουτιά εκτροφής (κλώνος A και B). Για τον κλώνο A επιλέχθηκαν 4-5 άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά (σειρά 1) που γεννήθηκαν στην αρχή της ζωής της μητέρας και 4-5 άπτερα (σειρά 2) που γεννήθηκαν μετά από 12-14 ημέρες. Για τον κλώνο B δημιουργήθηκε μόνο η σειρά 1 καθώς το ιδρυτικό θηλυκό πέθανε ενωρίς. Τα άπτερα κάθε σειράς μεταφέρονταν σε ξεχωριστά κουτιά εκτροφής κάθε 2-4 ημέρες και καταγραφόταν η μορφή των απογόνων τους. Τα 4-5 άπτερα (ή και περισσότερα στις επόμενες γενιές), που γεννήθηκαν στην αρχή σε κάθε σειρά, κρατήθηκαν για να αποτελέσουν τα υπό εξέταση άπτερα της επόμενης γενιάς. Ο έλεγχος έγινε έως τη γενιά που εμφανίστηκαν θηλυτόκα και αρσενικά. Στον κλώνο B συνεχίστηκε και στις επόμενες γενιές. Παράλληλα για αυτόν τον κλώνο διατηρήθηκαν σε LD και 17⁰C συνεχόμενες γενιές που προήλθαν από το ιδρυτικό άτομο. Επειδή μετά την πέμπτη γενιά σε SD δεν παράχθηκαν αρκετά άπτερα, ο έλεγχος συνεχίστηκε μεταφέροντας σε SD 2-3 άπτερα από κάθε γενιά από την αποικία που διατηρούταν σε συνθήκες μεγάλης ημέρας και οι απόγονοί τους εκτρέφονταν για τρεις γενιές. Επίσης, σε άλλο πείραμα εξετάστηκαν οι διαφορετικές μορφές απογόνων σε SD και 17⁰C δυο κλώνων που συλλέχθηκαν από ροδακινιά (ως άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό) μετά από δυο και οκτώ γενιές εκτροφής σε συνθήκες μεγάλης ημέρας από τη συλλογή τους.

Η στατιστική επεξεργασία των μέσων όρων έγινε με τη μέθοδο της Ανάλυσης Παραλλακτικότητας ενώ των ποσοστών με το κριτήριο X^2 . Η σύγκριση των μέσων τιμών έγινε με το κριτήριο της Ελάχιστης Σημαντικής Διαφοράς (ΕΣΔ).

Αποτελέσματα

Ολοκυκλικοί κλώνοι που συλλέχθηκαν το 1995. Στον Πίνακα 3 φαίνονται οι διαφορετικές μορφές απογόνων των άπτερων θηλυκών από 10 κλώνους του *M. persicae* σε SD και 17°C. Παρατηρήθηκε παραλλακτικότητα στο ποσοστό διαφορετικών μορφών απογόνων τόσο μεταξύ κλώνων της ίδιας περιοχής όσο και μεταξύ κλώνων διαφορετικής περιοχής. Η μεγαλύτερη ενδοτοπική παραλλακτικότητα παρουσιάστηκε στην περιοχή της Φαλάνης Λάρισας. Η παραγωγή των θηλυτόκων κυμάνθηκε από 54,2-84,2%, των αρσενικών από 12,2-45,5% και των άπτερων παρθενογενετικών από 0-14,1 %. Το μεγαλύτερο ποσοστό αρσενικών (45,5%) παρουσίασε ο κλώνος F3 από τη Φαλάνη Λάρισας ενώ το μεγαλύτερο ποσοστό θηλυτόκων (84,2%) ο κλώνος L3 από τα Λεχώνια Μαγνησίας. Το ποσοστό των αρσενικών απογόνων σε όλους τους κλώνους ήταν μεγαλύτερο στα άπτερα που γεννήθηκαν 7-8 ημέρες μετά τη μεταφορά του πτερωτού θηλυκού από τη ροδακινιά σε SD από ότι σ' αυτά που γεννήθηκαν 0-1 ημέρα μετά τη μεταφορά του πτερωτού. Αντίθετα, το ποσοστό των θηλυτόκων και των άπτερων παρθενογενετικών μειώθηκε (Σχήμα 1). Στους δύο κλώνους (Po1, F1), που εξετάστηκαν και μετά από 9 μήνες από τη συλλογή τους, βρέθηκε ότι το ποσοστό των αρσενικών αυξήθηκε ενώ των θηλυκών μειώθηκε (Πίνακας 1, Σχήμα 1). Όσον αφορά τις γεννήσεις των θηλυτόκων από διάφορους κλώνους τα επτά, από τα 30 συνολικά που εξετάστηκαν, γέννησαν αποκλειστικά ωτόκα θηλυκά ενώ τα υπόλοιπα και άλλες μορφές, όπως άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, θηλυτόκα και αρσενικά. Τα ωτόκα κυμάνθηκαν από 4,7-11,7 άτομα ανά θηλυτόκο, τα θηλυτόκα από 0-10,0 άτομα ανά θηλυτόκο, τα άπτερα παρθενογενετικά από 0-4,0 άτομα ανά θηλυτόκο και ένας κλώνος (Po2) γέννησε και αρσενικά, 0,3 αρσενικά ανά θηλυτόκο (Πίνακας 4).

Ολοκυκλικοί κλώνοι που συλλέχθηκαν το 1996-97. Όπως και στους κλώνους του 1995 παρουσιάστηκε παραλλακτικότητα στην παραγωγή των σεξουαλικών μορφών τόσο μεταξύ κλώνων της ίδιας περιοχής (π.χ. Λεχώνια Μαγνησίας) όσο και μεταξύ κλώνων διαφορετικών περιοχών. Η παραγωγή των διαφορετικών μορφών απογόνων για τα άπτερα, που εκτέθηκαν σε SD 0-1 και 7-8 ημέρες προ της γέννησής τους, ήταν για τα θηλυτόκα 16,1-44,7 και 6,0-30,7, για τα αρσενικά 5-22,6 και 14,1-29,0 και για τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά 0-18 και 0-1,8. Στα άπτερα που εκτέθηκαν σε SD 0-1 ημέρα προ της γέννησής τους τα λιγότερα

Πίνακας 3. Παραγωγή διαφορετικών μορφών απογόνων από ολοκυκλικούς κλώνους *M. persicae* μετά τη συλλογή τους από ροδακινιά και τη μεταφορά τους σε L10:D14 και 17 °C.

Κωδικός κλώνου ¹	Εξετασθέντα θηλυκά	Συνολικοί απόγονοι		Θηλυτόκα		Αρσενικά		Άπτερα παρθενογενετικά	
		Αριθμός/ θηλυκό	%	%	%	%	%		
L3	10	24,2	84,2	b	12,5	ad	3,3	ab	
L2	9	34,6	67,5	ab	21,4	ac	11,1	bc	
L1	9	30,4	74,1	ab	25,9	abc	0,0	ac	
Po3	10	31,8	72,5	ab	27,5	abc	0,0	a	
Po2	10	32,8	58,5	ac	36,3	bc	5,3	ab	
Po1	10	29,7	61,8	ab	24,2	abc	14,1	b	
F4	10	31,9	66,7	ab	33,0	cd	0,3	ac	
F3	10	28,4	54,2	a	45,5	b	0,4	ac	
F2	10	31,5	65,2	ab	34,8	cd	0,0	ac	
F1	10	36,0	82,1	bc	12,2	a	5,7	ab	
Po1 ²	10	37,0	44,9		43,8		11,3		
F1 ²	8	41,8	63,1		36,9		0,0		

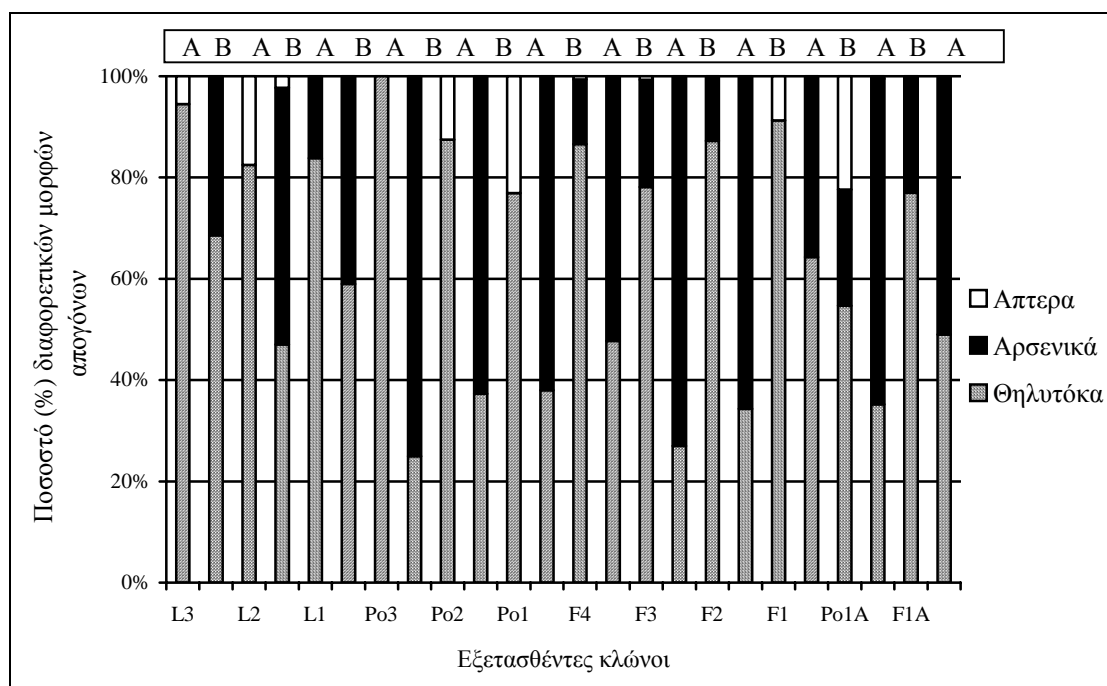
¹F1-F4: Φαλάνη Λάρισας, Po1-Po3: Πορταριά Μαγνησίας, L1-L3: Λεχώνια Μαγνησίας. Οι αριθμοί εντός της στήλης που ακολουθούνται από διαφορετικό γράμμα διαφέρουν σημαντικά με το χ^2 κριτήριο για $p < 0,05$.

²Οι κλώνοι Po1 και F1 ελέγχθηκαν και μετά από εννέα μήνες.

Πίνακας 4. Μέσος αριθμός διαφορετικών μορφών απογόνων που γεννήθηκαν από θηλυτόκα κλώνων του *M. persicae*, σε 17°C και σε συνθήκες μικρής ημέρας. Αριθμοί σε παρένθεση υποδηλώνουν τυπικό σφάλμα.

Κωδικός κλώνων ¹	Εξετασθέντα θηλυτόκα	“Γνήσια θηλυτόκα” ²	Ωοτόκα	Άπτερα παρθενογενετικά	Θηλυτόκα	Αρσενικά
F1	3	1	11,7 (3.2)	0,3 (0.3)	1,7 (0.9)	0,0
F2	3	0	6,7 (1.2)	0,0	5,7 (1.2)	0,0
F3	3	0	9,3 (1.5)	0,0	3,3 (1.2)	0,0
F4	3	0	4,7 (1.8)	1,0 (0.6)	4,7 (2.2)	0,0
Po1	3	0	6,3 (0.7)	0,3 (0.3)	9,7 (4.3)	0,0
Po2	3	0	7,7 (0.3)	0,3 (0.3)	10,0 (5.5)	0,3 (0,3)
Po3	3	1	8,3 (1.5)	0,0	3,3 (1.8)	0,0
L1	3	1	10,3 (2.2)	4,0 (3.5)	2,7 (2.2)	0,0
L2	3	1	11,3 (1.3)	0,0	4,7 (2.4)	0,0
L3	3	3	11,0 (2.0)	0,0	0,0	0,0
P1	10	1	7,3 (1,0)	1,1 (0,4)	5,1 (1,7)	0,0
N01	17	10	9,2 (0,9)	0,2 (0,1)	0,9 (0,5)	0,1 (0,1)
LM03	8	6	9,8 (1,1)	0,0	0,1 (0,1)	0,5 (0,5)
LM04	10	4	14,3 (1,0)	1,1 (0,5)	3,8 (1,4)	0,3 (0,3)
N02	4	4	8,3 (1,7)	0,0	0,0	0,0

¹F1-F4: Φαλάνη Λάρισας, Po1-Po3 και P1: Πορταριά Μαγνησίας, L1-L3, 9603-9604: Λεχώνια Μαγνησίας, 9702: Νάουσα. ²Θηλυτόκα που παράγουν αποκλειστικά ωοτόκα.



Σχήμα 1. Ποσοστό διαφορετικών μορφών απογόνων από άπτερα κλώνων του *M. persicae*. Τα άπτερα εκτέθηκαν σε SD προ της γέννησής τους για A: 0-1 ημέρα, B: 7-8 ημέρες.

Πίνακας 5. Μέσος αριθμός διαφορετικών μορφών απογόνων που γεννήθηκαν από άπτερα θηλυκά κλώνων *M. persicae* μετά τη μεταφορά τους σε 17°C και σε συνθήκες μικρής ημέρας (L10:D14), 0-1 ημέρα προ της γέννησής τους. Αριθμοί σε παρένθεση υποδηλώνουν τυπικό σφάλμα.

Κωδικός κλώνων	Περιοχή	Εξετασθέντα άπτερα	Θηλυτόκα ¹	Αρσενικά ²	Άπτερα ³
LM04	Λεχώνια Μαγνησίας	9	37,0 (4,5) bc	22,6 (4,1) c	3,2 (1,3) de
LM09	Λεχώνια Μαγνησίας	7	26,7 (0,8) acd	21,0 (2,8) ac	1,9 (2,1) acd
LM30	Λεχώνια Μαγνησίας	8	41,6 (3,2) b	20,3 (1,1) ac	0,0 a
LM03	Λεχώνια Μαγνησίας	11	20,6 (1,8) ab	15,3 (1,5) a	5,4 (2,3) ce
LM06	Λεχώνια Μαγνησίας	5	25,8 (5,4) acd	14,0 (2,1) a	2,8 (2,1) acd
LM10	Λεχώνια Μαγνησίας	9	44,7 (3,8) b	5,0 (1,5) d	2,6 (1,2) bcef
P1	Πορταριά Μαγνησίας	14	43,6 (3,6) b	16,8 (1,9) ab	1,6 (0,9) adf
P2	Πορταριά Μαγνησίας	12	42,2 (3,6) b	15,0 (2,2) a	18,0 (2,8) b
A14	Αλεξάνδρεια	6	24,7 (2,1) ad	22,0 (1,6) bc	0,2 (1,7) abd
N02	Νάουσα	9	16,1 (1,9) d	19,1 (1,2) ac	0,0 a
N01	Νάουσα	10	38,8 (3,8) b	15,1 (1,3) a	0,0 a

Οι μέσοι όροι σε κάθε στήλη που ακολουθούνται από διαφορετικό γράμμα, διαφέρουν σημαντικά με το κριτήριο της Ε.Σ.Δ. για $p < 0,001$. ¹Μ.Τ.Σ.: 110,2, Β.Ε.: 10, 89, F: 9,03, ²Μ.Τ.Σ.: 41,5, Β.Ε.: 10, 89, F: 5,1 ³Τα δεδομένα μετατράπηκαν με τον τύπο: τον τύπο: $y = \sqrt{x + 0,5}$ Μ.Τ.Σ.: 0,745, Β.Ε.: 10, 89, F: 17,6.

θηλυτόκα γέννησε ο κλώνος N02 (16,1) από τη Νάουσα, ενώ τα περισσότερα εμφανίστηκαν σε κλώνους από όλες τις περιοχές. Τα περισσότερα άπτερα παρθενογενετικά γέννησε ο

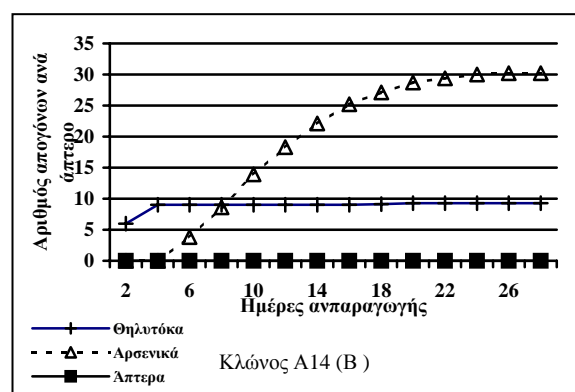
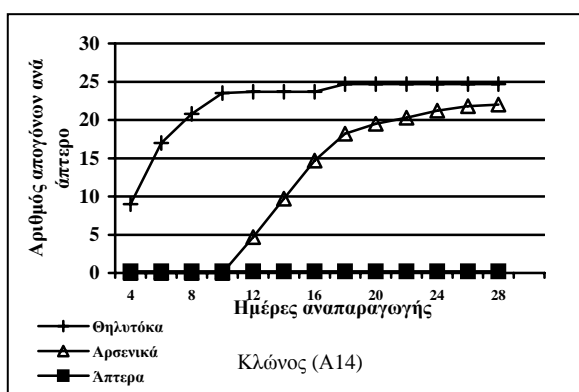
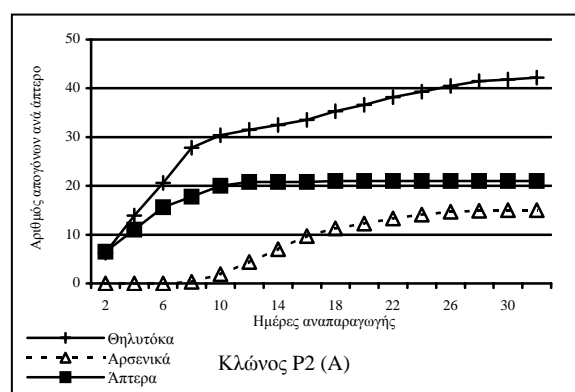
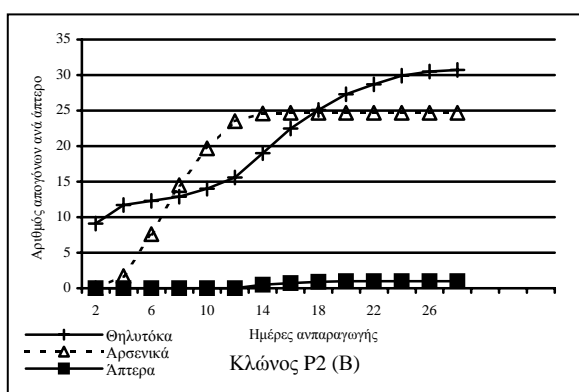
κλώνος P2 (18,0) από την Πορταριά Μαγνησίας. Στα άπτερα που εκτέθηκαν σε SD 7-8 ημέρες προ της γέννησής τους τα λιγότερα θηλυτόκα γέννησε ο κλώνος N02 (6,0) από τη Νάουσα ενώ τα περισσότερα οι κλώνοι P2 (30,7) από την Πορταριά Μαγνησίας και LM09 (20,6) από τα Λεχώνια Μαγνησίας. Τόσο στα άπτερα που εκτέθηκαν σε SD 0-1 ημέρα προ της γέννησής τους όσο και στα άπτερα που εκτέθηκαν 7-8 ημέρες το μικρότερο μέσο αριθμό αρσενικών (5,0 και 14,1) παρουσίασε ο κλώνος LM10 από τα Λεχώνια Μαγνησίας. Ο μεγαλύτερος μέσος αριθμός αρσενικών παρατηρήθηκε στους κλώνους LM04 από τα Λεχώνια Μαγνησίας (22,6 και 29,0) και A14 από την Αλεξάνδρεια (22,0 και 30,2) (Πίνακες 5, 6). Σχετικά με τη σειρά που γεννιούνται οι διάφορες μορφές απογόνων ένα παράδειγμα σε δύο κλώνους φαίνεται στο Σχήμα 2. Στο Σχήμα 3 φαίνεται η παραγωγή αρσενικών από τους διάφορους κλώνους, καθ' όλη την περίοδο αναπαραγωγής των απτέρων θηλυκών. Οι αφίδες γεννούν στην αρχή ορισμένο αριθμό θηλυτόκων και άπτερων παρθενογενετικών και στη συνέχεια γεννούν αρσενικά. Προς το τέλος της ζωής τους γεννούν επίσης ορισμένα θηλυτόκα. Τα άπτερα που εκτέθηκαν για μεγαλύτερη διάρκεια σε SD προ της γέννησής τους γεννούν περισσότερα αρσενικά (με εξαίρεση των κλώνο N02) και η παραγωγή τους αρχίζει ενωρίτερα. Αντίστοιχα, παρατηρείται μείωση του αριθμού των παραγομένων θηλυτόκων. Το πλείστο των θηλυτόκων που εξετάστηκαν από διάφορους κλώνους (24 από τα 39) γεννούν αποκλειστικά ωτόκα ενώ τα υπόλοιπα και άλλες μορφές. Ο μέσος αριθμός των ωτόκων θηλυκών κυμάνθηκε από 7,3-14,3, των άπτερων παρθενογενετικών θηλυκών 0-1,1, των θηλυτόκων 0-5,1 και των αρσενικών 0-0,5. Η παραγωγή απογόνων στα θηλυτόκα ήταν μικρότερη από την αντίστοιχη στα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά σ' όλους τους κλώνους που εξετάστηκαν (Πίνακας 4).

Τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά της δεύτερης γενιάς σε SD διατήρησαν την ικανότητα παραγωγής σεξουαλικών μορφών, που συνεχίστηκε και στην τρίτη γενιά. Σε δυο κλώνους βρέθηκε, ότι μετά τη δεύτερη γενιά το ποσοστό των σεξουαλικών ατόμων μειώνεται και μετά την τρίτη ή πέμπτη γενιά, ανάλογα με τον κλώνο, παράγονται σχεδόν αποκλειστικά παρθενογενετικές μορφές (Πίνακας 7).

Πίνακας 6. Μέσος αριθμός διαφορετικών μορφών απογόνων που γεννήθηκαν από άπτερα θηλυκά κλώνων *M. persicae* μετά τη μεταφορά τους σε 17°C και σε συνθήκες μικρής ημέρας (L10:D14) 7-8 ημέρες προ της γέννησής τους. Αριθμοί σε παρένθεση υποδηλώνουν τυπικό σφάλμα.

Κωδικός κλώνων	Περιοχή	Εξετασθέντα άπτερα	Θηλυτόκα ¹	Αρσενικά ²	Άπτερα ³
LM04	Λεχώνια Μαγνησίας	6	13,2 (1.7) abe	29,0 (1.6) Cd	1,8 (1.2) b
LM30	Λεχώνια Μαγνησίας	11	10,1 (1.4) ab	24,6 (1.6) Ace	0,0 a
LM03	Λεχώνια Μαγνησίας	15	10,2 (1.6) ab	24,1 (2.3) Ace	0,1 (0.7) a
LM09	Λεχώνια Μαγνησίας	14	20,6 (2.4) de	23,1 (1.2) Ae	0,8 (0.4) bde
LM10	Λεχώνια Μαγνησίας	9	13,8 (2.9) abd	14,1 (1.7) B	0,1 (0.1) ae
P2	Πορταριά Μαγνησίας	11	30,7 (2.4) d	24,7 (1.7) Ac	1,0 (0.5) bd
P1	Πορταριά Μαγνησίας	15	15,3 (2.7) be	23,3 (1.4) Ae	0,0 a
A14	Αλεξάνδρεια	9	9,3 (1.1) ab	30,2 (1.3) D	0,0 ae
N01	Νάουσα	12	19,9 (2,9) de	21,5 (1.0) Ae	0,5 (0.3) ad
N02	Νάουσα	9	6,0 (2.0) a	19,8 (1.6) E	0,2 (0.1) ad

Οι μέσοι όροι σε κάθε στήλη που ακολουθούνται από διαφορετικό γράμμα, διαφέρουν σημαντικά με το κριτήριο της Ε.Σ.Δ. για $p < 0,001$. ¹Μ.Τ.Σ.: 73,5, Β.Ε.: 9, 101, F: 8,2. ²Μ.Τ.Σ.: 30,7, Β.Ε.: 9, 105, F: 5,7. ³Τα δεδομένα μετατράπηκαν με τον τύπο: $y = \sqrt{x + 0,5}$, Μ.Τ.Σ.: 0,135, Β.Ε.: 9, 105, F: 2,6.



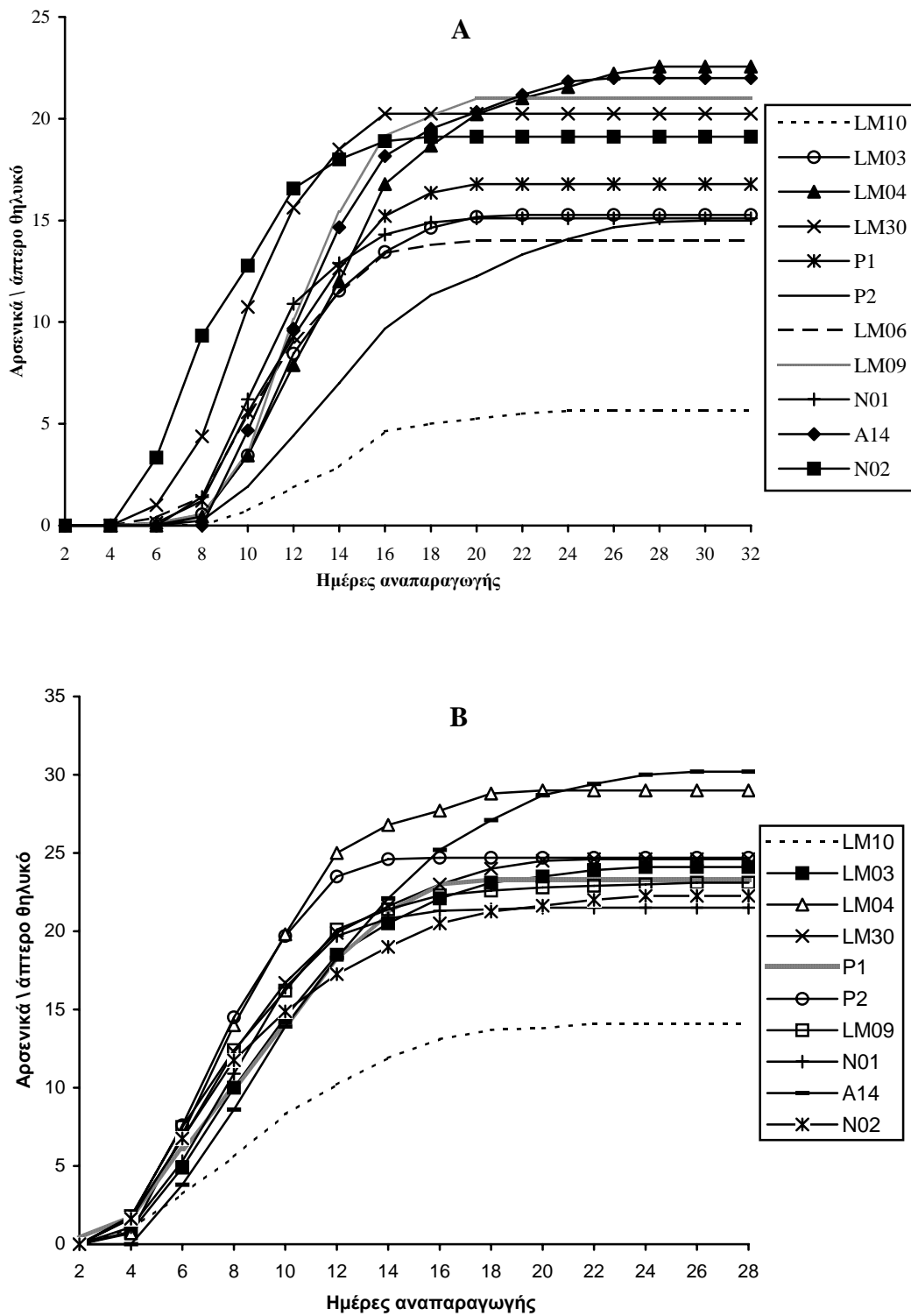
Σχήμα 2. Παραγωγή διαφορετικών μορφών απογόνων από άπτερα δύο κλώνων του *M. persicae* που εκτέθηκαν σε SD και 17°C προ της γέννησής τους για A: 0-1 ημέρες και B: 7-8 ημέρες.

Πίνακας 7. Μέσος αριθμός απογόνων (σε παρένθεση τυπικό σφάλμα) των άπτερων παρθενογενετικών θηλυκών που γεννήθηκαν μετά τη δεύτερη γενιά σε συνθήκες μικρής ημέρας (L10:D14) και 17°C.

Κωδικός κλώνων ¹	Γενιά	Εξετασθέντα άπτερα	Πτερωτά	Αρσενικά	Άπτερα
LM09	2 ^η	4	24,8 (5,7)	24,8 (2,5)	0,0
P2	2 ^η	10	12,7 (2,3)	16,6 (1,1)	0,2 (0,2)
LM04	2 ^η	7	18,1 (5,1)	22,4 (2,5)	3,7 (3,7)
LM03	2 ^η	5	16,8 (5,2)	20,0 (5,5)	0,6 (0,6)
P1	2 ^η	6	14,0 (1,9)	23,0 (3,6)	0,0
P1*	3 ^η	3	12,0 (3,1)	22,3 (5,5)	0,0
F4*	3 ^η	3	17,0 (9,0)	16,0 (6,0)	0,7 (0,3)
Po2*	3 ^η	3	17,0 (5,0)	8,0 (3,2)	2,7 (2,7)
LM04	3 ^η	3	13,0 (6,9)	1,7 (0,9)	42,0 (11,0)
LM03	3 ^η	2	0,0	0,0	57,0 (17,0)
LM04	4 ^η	3	17,0 (11,2)	0,0	67,0 (7,0)
LM04	5 ^η	3	0,7 (0,3)	0,0	68,7 (2,6)

*Απόγονοι των θηλυτόκων της δεύτερης γενιάς σε SD. LM03, LM04, LM09: Λεχώνια Μαγνησίας, P1, P2, Po2: Πορταριά Μαγνησίας, F4: Φαλάνη Λάρισας.

Ενδιάμεσοι και ανδροκυκλικοί κλώνοι. Στο Σχήμα 4 φαίνεται ο μέσος αριθμός των αρσενικών που γεννήθηκαν από 48 ανδροκυκλικούς κλώνους του *M. persicae*. Παρουσιάστηκε τόσο διακλωνική όσο και ενδοκλωνική παραλλακτικότητα στην παραγωγή των αρσενικών. Ορισμένοι κλώνοι παρουσίασαν μικρή παραγωγή αρσενικών και άλλοι ανάλογη με αυτή των ολοκυκλικών κλώνων. Ο μέσος αριθμός των αρσενικών κυμάνθηκε από 0,06-15,5 με ελάχιστο 0 και μέγιστο 25,5 αρσενικά ανά επανάληψη. Στους ανδροκυκλικούς κλώνους, όπου καταγράφηκαν όλες οι μορφές απογόνων που παράγονται, βρέθηκε μεγάλη παραλλακτικότητα μεταξύ των κλώνων στις διάφορες μορφές απογόνων. Στους περισσότερους κλώνους το πλείστο των απογόνων αποτελείται από άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά. Ορισμένοι κλώνοι γέννησαν σχετικά υψηλό αριθμό πτερωτών παρθενογενετικών θηλυκών. Τα αρσενικά εμφανίστηκαν από την 4^η έως την 16^η ημέρα αναπαραγωγής, στο πλείστο των κλώνων από την 8^η ημέρα και έπειτα (Πίνακας 8). Τόσο στους ανδροκυκλικούς όσο και στον ενδιάμεσο κλώνο, βρέθηκε ότι δεν παράγουν αρσενικά όλα τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά. Στον ανδροκυκλικό κλώνο, όπου τα άπτερα θηλυκά



Σχήμα 3. Αθροιστικός μέσος αριθμός αρσενικών που γεννήθηκαν από άπτερα κλώνων του *M. persicae* που εκτέθηκαν σε SD και 17°C προ της γέννησής τους για A: 0-1 ημέρες και B: 7-8 ημέρες. LM03, LM04, LM09, LM10: Λεχώνια Μαγνησίας, P1, P2: Πορταριά Μαγνησίας, A14: Αλεξάνδρεια, N01, N02: Νάουσα.

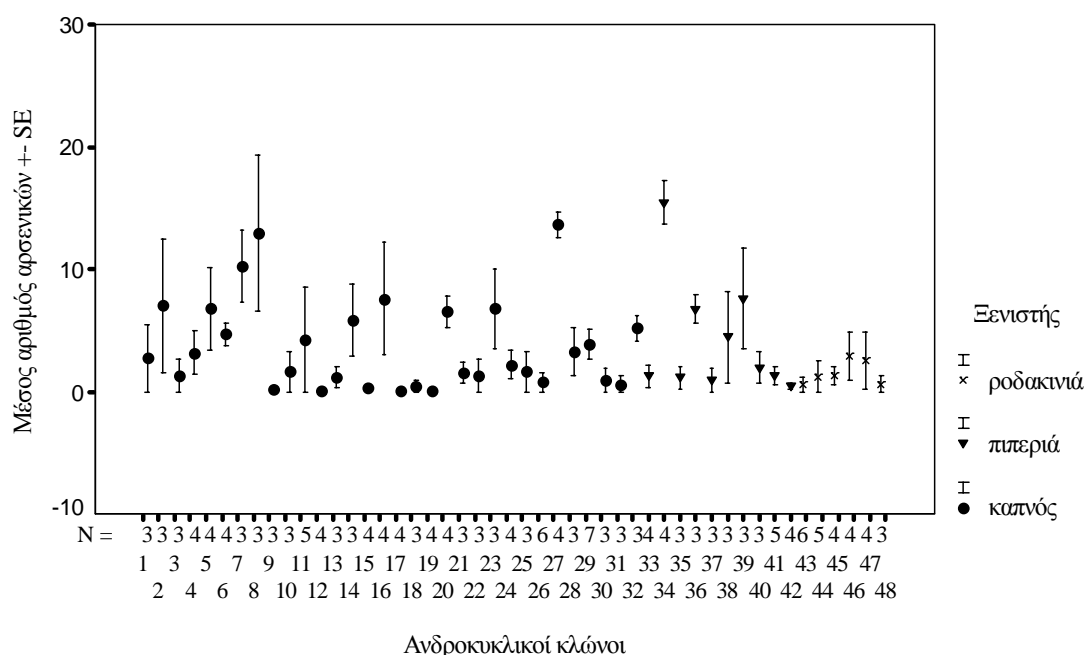
Πίνακας 8. Μέσος αριθμός διαφορετικών μορφών απογόνων που γεννήθηκαν από άπτερα θηλυκά ανδροκυκλικών κλώνων του *M. persicae* σε L10:D14 και 17°C. Αριθμοί σε παρένθεση υποδηλώνουν τυπικό σφάλμα.

Κωδικός κλώνων	Περιοχή	Χρώμα	Εξετασθέντα άπτερα	Παρθενογενετικά		Αρσενικά	Σύνολο απογόνων
				Πτερωτά	Άπτερα		
9637 ¹	Βελεστίνο	πράσινο	7	10,7 (2,3)	40,9 (15,1)	1,0 (1,0)	52,6 (15,3)
9639 ¹	Βελεστίνο	πράσινο	5	24,0 (13,6)	28,2 (16,4)	7,7 (4,1)	59,9 (11,2)
9640 ¹	Βελεστίνο	πράσινο	9	13,3 (7,4)	28,6 (5,3)	4,5 (3,8)	46,4 (5,7)
9645 ¹	Βελεστίνο	πράσινο	8	10,2 (1,1)	29,6 (8,7)	1,2 (0,9)	41,0 (6,1)
9650 ¹	Βελεστίνο	πράσινο	11	12,2 (5,0)	18,3(1,2)	2,0 (1,3)	32,6 (7,2)
9658 ¹	Βελεστίνο	πράσινο	7	17,2 (4,4)	23,5 (4,8)	6,8 (1,3)	47,5 (5,3)
9662 ²	Ανάβρα	πράσινο	8	2,4 (0,8)	31,5 (4,3)	1,0 (1,0)	34,9 (3,7)
9664 ²	Ανάβρα	πράσινο	14	6,4 (1,5)	34,8 (6,2)	3,9 (1,3)	45,1 (4,7)
9678 ²	Ανάβρα	πράσινο	10	5,2 (2,3)	33,2 (8,7)	3,3 (2,0)	41,7 (9,6)
A17 ²	Αλεξάνδρεια	πράσινο	9	6,1 (2,8)	17,4 (6,3)	5,2 (1,1)	28,7 (4,8)
A01 ²	Αλεξάνδρεια	κόκκινο	7	3,2 (1,2)	37,5 (4,8)	0,7 (0,7)	41,4 (6,7)
Ag05 ²	Αγρίνιο	κόκκινο	6	7,7 (3,8)	68,1 (5,0)	1,3 (1,3)	77,1 (5,4)
Ag15 ²	Αγρίνιο	κόκκινο	9	4,0 (2,0)	45,1 (18,6)	6,8 (3,3)	55,9 (16,9)
Φ08 ²	Αμφίκλεια	κόκκινο	8	2,7 (1,2)	36,4 (5,8)	0,5 (0,5)	39,6 (5,5)
Ts06 ²	Τσαριτσάνη	κόκκινο	5	9,8 (5,7)	58,0 (13,8)	13,0 (6,3)	80,8 (16,0)
Ts12 ²	Τσαριτσάνη	κόκκινο	5	5,5 (3,3)	39,7 (14,0)	10,3 (2,9)	55,5 (17,5)
Agr14 ²	Αγρίνιο	κόκκινο	8	2,8 (1,7)	26,9 (3,2)	2,0 (1,0)	31,7 (3,9)
Anp13 ³	Αλεξάνδρεια	πράσινο	8	11,1 (5,9)	74,6 (2,7)	0,7 (0,7)	86,4 (5,9)
L9728 ³	Λεχώνια	πράσινο	12	2,9 (1,4)	70,8 (7,0)	1,4 (0,8)	75,1 (5,2)

Κλώνοι που συλλέχθηκαν από: ¹πιπεριά, ²καπνό και ³ροδακινιά.

τοποθετήθηκαν σε ξεχωριστά κουτιά εκτροφής, βρέθηκε ότι το 33% (87,5% στα άπτερα με 7-8 κύκλους σκοτόφασης προ της γέννησής τους) των απτέρων με 0-1 κύκλους σκοτόφασης προ της γέννησής τους, γέννησε αρσενικά, αντίστοιχα στον ενδιάμεσο το 25% (Πίνακας 9). Αντίθετα, στους ολοκυκλικούς κλώνους όλα τα άπτερα είναι αρρενοτόκα. Ο κλώνος που χαρακτηρίστηκε ως ενδιάμεσος (όπως και άλλοι ενδιάμεσοι κλώνοι, βλέπε Κεφάλαιο III) παρουσίασε πολλές ομοιότητες με τους κλώνους που χαρακτηρίστηκαν ως ενδιάμεσοι (Intermediate) στο ίδιο είδος από τον Blackman (1971, 1972) και στο *R. padi* από τους Simon και συνεργάτες (1991a). Ο κλώνος αυτός γέννησε πολλά άπτερα θηλυκά και λίγα πτερωτά, που μπορούν να χωριστούν σε δύο κατηγορίες, σε αυτά που γεννούν αποκλειστικά άπτερα παρθενογενετικά και σε αυτά που γεννούν άπτερα παρθενογενετικά και ωτοτόκα, τα οποία αποτελούν μια ενδιάμεση κατηγορία μεταξύ των προηγούμενων και των θηλυτόκων

των ολοκυκλικών κλώνων. Δεν υπάρχουν ποσοτικά στοιχεία για όλες τις μορφές των απογόνων



Σχήμα 4. Μέσος αριθμός και τυπικό σφάλμα (κάθετες γραμμές) αρσενικών που γεννήθηκαν σε L10:D14 και 17°C από άπτερα ανδροκυκλικών κλώνων του *M. persicae* που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές και περιοχές. 1-6: Πρέβεζα, 7-9: Τσαριτσάνη, 10-13: Μητρόπολη Καρδίτσας, 14-19: Αμφίκλεια, 20: Ν. Έφεσος Κατερίνης, 21-23: Αγρίνιο, 24-30: Ανάβρα Καρδίτσας, 31, 32: Αλεξάνδρεια, 33-40: Βελεστίνο Μαγνησίας, 41, 42: Ηράκλειο, 43-47: Λεχώνια Μαγνησίας, 48: Αλεξάνδρεια (N:αριθμός επαναλήψεων, σε κάθε κλώνο εξετάστηκαν 9-12 άπτερα θηλυκά).

Πίνακας 9. Παραγωγή διαφορετικών μορφών απογόνων από άπτερα ανδροκυκλικού (Av), ολοκυκλικού (O) και ‘ενδιάμεσου’ κλώνου *M. persicae* που εκτέθηκαν σε L10:D14 και 17 °C 0-1 ημέρες (A) και 7-8 ημέρες(B) προ της γέννησής τους. Αριθμοί σε παρένθεση υποδηλώνουν τυπικό σφάλμα.

Κλώνοι	Εξετασθέντα άπτερα	Αρρενοτόκα άπτερα	Θηλυτόκα	Παρθενογενετικά		Αρσενικά	Απόγονοι μη αρρενοτόκων απτέρων	Απόγονοι αρρενοτόκων απτέρων
				Πτερωτά	Άπτερα			
A								
Av	9	3	0,0	17,4 (3,0)	28,1 (7,1)	3,2 (1,8)	57,7 (4,5)	32,3 (3,5)
O	14	14	43,6 (3,6)	0,0	1,6 (0,9)	16,8 (1,9)	-	-
E	8	2	3,8 ¹ (1,6)	3,0 (1,3)	48,8 (6,9)	3,1 (2,2)	63,7 (8,8)	43,5 (9,5)
B								
Av	8	7	0,0	16,4 (4,5)	10,9 (5,4)	10,9 (7,3)	-	-

O 15 15 15,3 (2,7) 0,0 0,0 23,3 (1,4) - -

¹Πτερωτά ενδιάμεσα των θηλυτόκων και των πτερωτών παρθενογενετικών.

Πίνακας 10. Μέσος αριθμός διαφορετικών μορφών απογόνων του κλώνου A του *M. persicae* σε L10:D14 και 17°C για διαδοχικές γενιές μετά την εκκόλαψη του ωού. Αριθμοί σε παρένθεση υποδηλώνουν τυπικό σφάλμα.

Γενιές μετά την εκκόλαψη του ωού	Εξετασθέντα άπτερα	Πτερωτά	Αρσενικά	Άπτερα	Εξετασθέντα πτερωτά	Θηλυτόκα (%)
2	1*	2,0	0,0	37,0	2,0	0,0
Σειρά A						
3	4	17,3 (1,8)	0,0	47,0 (7,0)	45	11,1
4	5	17,8 (2,9)	0,0	18,5 (3,5)	82	43,9
5	5	22,0 (3,7)	0,0	12,8 (3,0)	68	69,1
6	7	34,7 (5,7)	0,4 (0,4)	16,9 (4,0)	108	95,4
7	8	33,6 (2,8)	14,1 (2,5)	2,6 (1,6)	82	100
Σειρά B						
3	5	11,8 (3,5)	0,0	15,0 (3,5)	38	68,4
4	5	32,4 (4,6)	0,0	10,8 (3,1)	84	87,5
5	4	24,0 (6,3)	0,8 (0,8)	9,3 (4,2)	60	96,7

*Ιδρυτικό Θηλυκό.

των ενδιάμεσων πτερωτών, τα ωοτόκα όμως που γέννησαν ήταν 1-6 άτομα ανά ενδιάμεσο πτερωτό (μ.ο. 3,2). Επιπλέον, μόνο το 50% των απτέρων παρθενογενετικών γέννησε πτερωτά που παράγουν ωοτόκα. Μικρή παραγωγή σε ωοτόκα βρέθηκε και σε έξι ενδιάμεσους κλώνους που συλλέχθηκαν από καπνό από τη Ν. Έφεσο το 1998. Η μέση παραγωγή κυμάνθηκε από 0,3 έως 1,8 ωοτόκα/ πτερωτό θηλυκό (Τσιτσιπιής και Πουπουλίδου, αδημοσίευτα στοιχεία) (Πίνακας 9).

Μηχανισμός μέτρησης χρονικού διαστήματος. Στο πείραμα όπου μελετήθηκε η παραγωγή των σεξουαλικών μορφών για διαδοχικές γενιές σε SD μετά την εκκόλαψη των ωών, τα πρώτα θηλυτόκα εμφανίστηκαν και στους δύο κλώνους στην τρίτη γενιά σε ποσοστό από 10% (κλώνος B) έως 68% (κλώνος A, σειρά 2). Το ποσοστό των θηλυτόκων αυξήθηκε από γενιά σε γενιά και έφτασε το 100% στην έβδομη γενιά στον κλώνο A και στην πέμπτη στον κλώνο B. Τα αρσενικά, εμφανίζονται στον κλώνο B στην πέμπτη γενιά, ενώ στον κλώνο A στην έκτη γενιά στη σειρά 1 και στη σειρά 2 στην πέμπτη γενιά. Στον κλώνο B ο αριθμός των αρσενικών μετά την εμφάνισή τους στην πέμπτη γενιά διατηρήθηκε σχετικά σταθερός (10,8-12,3 αρσενικά/θηλυκό) έως την ένατη γενιά, έπειτα αυξήθηκε και κυμάνθηκε από 18,1 έως 19,8 αρσενικά ανά άπτερο θηλυκό. Επίσης σε δυο ολοκυκλικούς κλώνους, που

εξετάστηκαν στην δεύτερη και στην όγδοη γενιά μετά τη συλλογή τους από τη ροδακινιά, ο αριθμός των αρσενικών απογόνων ήταν μεγαλύτερος στην όγδοη γενιά (Πίνακες 10-12).

Πίνακας 11. Παραγωγή διαφορετικών μορφών απογόνων του κλώνου Β του *M. persicae*, για διαδοχικές γενιές μετά την εκκόλαψη του ωού σε L10:D14 και 17°C. Αριθμοί σε παρένθεση υποδηλώνουν τυπικό σφάλμα.

Γενιές μετά τη εκκόλαψη του ωού	Εξετασθέντα άπτερα	Περωτά θηλυκά ²	Αρσενικά ¹	Άπτερα θηλυκά	Εξετασθέντα περωτά	Θηλυτόκα (%)
2	1*	0,0	0,0	10,0	-	-
3	3	20,0 (2,9)	0,0	11,0 (2,9)	60	10
4	4	32,8 (8,0)	0,0	8,0 (3,7)	131	81
5	6	50,2 (8,1) a	5,2 (3,1) a	0,3 (0,3)	117	100
6	10	35,2 (2,4) cd	11,0 (1,9) c	0,0	85	100
7	9	38,9 (4,9) d	12,3 (3,1) bc	0,4 (0,4)	76	100
8	9	17,8 (4,1) b	11,8 (1,5) bc	0,4 (0,3)	52	100
9	6	23,8 (4,8) b	10,8 (1,9) ac	0,0	48	100
10	9	19,0 (3,2) b	18,1 (2,3) b	0,0	40	100
11	7	24,0 (2,8) b	18,4 (2,2) b	0,1 (0,1)	43	100
12	10	25,8 (1,5) bc	19,2 (1,3) b	0,0	55	100
13	5	22,6 (6,2) b	19,8 (1,4) b	0,0	29	100
17	7	17,0 (2,3) b	19,6 (1,1) b	0,4 (0,3)	28	100
21	9	16,1 (1,9) b	19,1 (1,2) b	0,0	18	100

*Ίδρυτικό θηλυκό. Οι μέσοι όροι που ακολουθούνται από διαφορετικό γράμμα, διαφέρουν σημαντικά με το κριτήριο της Ε.Σ.Δ. για $p < 0,001$. ¹Μ.Τ.Σ.: 20,3, Β.Ε.: 10, 76, F: 6,2 ²Η σύγκριση έγινε μεταξύ των γενεών όπου όλα τα περωτά είναι θηλυτόκα. Μ.Τ.Σ.: 114,3, Β.Ε.: 10, 76, F: 7,4.

Πίνακας 12. Παραγωγή διαφορετικών μορφών απογόνων δύο κλώνων του *M. persicae* σε L10:D14 και 17°C, την δεύτερη και την όγδοη γενιά μετά τη συλλογή τους από τη ροδακινιά. Αριθμοί σε παρένθεση υποδηλώνουν τυπικό σφάλμα.

Κωδικός κλώνων	Γενιές μετά τη συλλογή από ροδακινιά	Εξετασθέντα άπτερα / επαναλήψεις	Θηλυτόκα	Αρσενικά	Άπτερα
Κ3	2	16/9	26,2 (7,4) a	9,4 (1,8) a ¹	2,8 (1,7)
	8	15/5	20,5 (4,2) a	18,1 (1,1) b	0,0
Κ1	2	14/7	30,7 (5,5) a	7,2 (1,4) a ²	0,3 (0,1)
	8	8/4	16,9 (1,2) a	12,9 (2,1) b	2,8 (2,8)

Οι αριθμοί που ακολουθούνται από διαφορετικό γράμμα διαφέρουν σημαντικά για $p < 0,05$. Η σύγκριση έγινε μεταξύ δεύτερης και όγδοης γενιάς ξεχωριστά για κάθε κλώνο. ¹Μ.Τ.Σ.: 19,6, F: 9,6. ²Μ.Τ.Σ.: 15,2, F: 5,4

Συζήτηση

Αντίδραση στη φωτοπερίοδο κλώνων του *M. persicae*. Στην παρούσα μελέτη βρέθηκαν ποσοτικές διαφορές στην παραγωγή διαφορετικών μορφών απογόνων σε συνθήκες μικρής ημέρας, μεταξύ ολοκυκλικών κλώνων του *M. persicae*, που συλλέχθηκαν τόσο από την ίδια όσο και από διαφορετική περιοχή. Οι Mittler & Wilhoit (1990) εξετάζοντας 2 κλώνους από διαφορετικά γεωγραφικά πλάτη (40° και 46°34') βρήκαν ότι ο βορειότερος κλώνος παράγει σεξουαλικά άτομα σε σκοτόφαση μικρότερη κατά 1,0–1,5 ώρες. Επίσης οι Smith και MacKay (1990) εξετάζοντας την παραγωγή σεξουαλικών μορφών από κλώνους του *Acyrtosiphon pisum* (Harris) σε μία φωτοπερίοδο βρήκαν διαφορές που σχετίζονται με το διαφορετικό γεωγραφικό πλάτος, όπως και ότι η αντίδραση στη φωτοπερίοδο ορισμένων κλώνων δεν ήταν αντιπροσωπευτική της περιοχής. Στους κλώνους που συλλέχθηκαν από την Κεντρική και τη Βόρειο Ελλάδα κατά την περίοδο 1996-97 οι διαφορές που παρουσιάστηκαν μεταξύ των κλώνων είναι δύσκολο να συσχετιστούν με το διαφορετικό γεωγραφικό πλάτος, λόγω της μεγάλης ενδοτοπικής παραλλακτικότητας που παρουσιάστηκε και της ομοιότητας που έδειξαν κλώνοι που προέρχονται από διαφορετική περιοχή. Όμως πρέπει να αναφερθεί ότι στα άπτερα που εκτέθηκαν σε SD 0-1 ημέρες προ της γέννησής τους, η μέση παραγωγή των θηλυτόκων ($F=8,4$, $p<0,05$) και άπτερων παρθενογενετικών ($F=15,5$, $p<0,05$) ήταν σημαντικά μεγαλύτερη στην Κεντρική από ότι στη Βόρεια Ελλάδα. Στα αρσενικά δεν βρέθηκε σημαντική διαφορά. Επίσης ο κλώνος με τη μικρότερη παραγωγή αρσενικών βρέθηκε στην Κεντρική Ελλάδα.

Το γεγονός ότι βρέθηκαν συμπατρικοί κλώνοι που διαφέρουν ή αλλοπατρικοί κλώνοι που παρουσιάζουν ομοιότητες στην αντίδραση στη φωτοπερίοδο πιθανώς οφείλεται στην ικανότητα μετανάστευσης των αφίδων και συνεπώς στις διασταυρώσεις που μπορούν να συμβούν μεταξύ κλώνων που προέρχονται από διαφορετικές περιοχές. Πιθανώς υπεύθυνες είναι και οι συνθήκες (βιοτικές ή αβιοτικές) μιας περιοχής που είναι δυνατό να ευνοούν τη συνύπαρξη κλώνων με διαφορετικό γενότυπο. Η ενδοτοπική παραλλακτικότητα που παρουσιάστηκε υποστηρίζει την άποψη του MacKay (1989), ότι τα χαρακτηριστικά ενός κλώνου είναι δυνατό να μην αντιπροσωπεύουν τον πληθυσμό της περιοχής που συλλέχθηκε. Συνεπώς, για να περιγραφεί το πρότυπο παραγωγής σεξουαλικών μορφών σε μια περιοχή είναι απαραίτητο να εξετάζονται κλώνοι που καλύπτουν αρκετούς πληθυσμούς της περιοχής.

Ο έλεγχος των απτέρων που εκτέθηκαν σε SD σε διάφορα στάδια ανάπτυξης προ της γέννησής τους έδειξε ότι ο αριθμός των κύκλων φωσφοτάδι που δέχονται οι αφίδες επηρεάζει τον αριθμό και την αλληλουχία των αρσενικών και θηλυκών απογόνων τους. Η αύξηση της διάρκειας έκθεσης σε SD προάγει τη διαφοροποίηση των αρσενικών εμβρύων σε όλους τους κλώνους τόσο ως προς τον αριθμό που παράγονται (με εξαίρεση τον κλώνο N02) όσο και ως το χρόνο εμφάνισής τους (Κεφάλαιο V, Μαργαριτόπουλος και Τσιτσιπής 1997).

Σχετικά με τα θηλυτόκα βρέθηκε, ότι μπορούν να παράγουν όλες τις μορφές του *M. persicae* και ότι γεννούν μικρότερο αριθμό απογόνων συγκριτικά με τα άπτερα θηλυκά. Περίπου όμοια αποτελέσματα βρήκε και ο Blackman (1971) σε θηλυτόκα ολοκυκλικών κλώνων του *M. persicae* που εξέτασε. Η δυνατότητα των θηλυτόκων να γενούν και άλλες μορφές σε συνδυασμό με το γεγονός ότι τα άπτερα που γεννιούνται στη δεύτερη γενιά σε SD διατηρούν την ικανότητα παραγωγής σεξουαλικών ατόμων προσδίδει στο είδος μια επιπλέον ικανότητα επιβίωσης. Τα θηλυτόκα θα γεννήσουν επιπλέον ωτόκα θηλυκά ή και αρσενικά, ενώ τα άπτερα παρθενογενετικά θα δώσουν για μια ακόμη γενιά αρσενικά και θηλυτόκα, όπως συνέβη και στο είδος *Aphis fabae* Scopoli (Tsitsipis & Mittler 1976). Το γεγονός ότι δυο κλώνοι μετά την τρίτη γενιά σε SD παράγουν μεγάλο αριθμό ή και αποκλειστικά παρθενογενετικά θηλυκά δείχνει ότι πιθανώς κάποιοι ολοκυκλικοί γενότυποι έχουν την ικανότητα να ακολουθήσουν και δεύτερη στρατηγική διαχείμασης που θα τους ευνοήσει ειδικά σε ήπιους χειμώνες. Περαιτέρω μελέτη που να περιλαμβάνει πολλούς κλώνους είναι αναγκαία για να διαπιστωθεί η έκταση του φαινομένου.

Το χαρακτηριστικό γνώρισμα των ανδροκυκλικών κλώνων που εξετάστηκαν ήταν η μεγάλη ενδοκλωνική και διακλωνική παραλλακτικότητα που εμφανίστηκε στην παραγωγή κυρίως των αρσενικών και των πτερωτών παρθενογενετικών θηλυκών. Η παραγωγή των αρσενικών από τους περισσότερους κλώνους ήταν μικρή αλλά βρέθηκαν και κλώνοι με παραγωγή ανάλογη των ολοκυκλικών. Διαφορές παρατηρήθηκαν τόσο μεταξύ κλώνων της ίδιας όσο και μεταξύ κλώνων διαφορετικής περιοχής. Η μεγάλη παραλλακτικότητα των ανδροκυκλικών κλώνων στις μορφές που παράγουν παρατηρήθηκε επίσης και από τον Blackman (1971) στους κλώνους του *M. persicae* που εξέτασε. Όμοια συμπεριφορά στους ανδροκυκλικούς κλώνους παρατηρήθηκε και σε ένα άλλο ετερόικο είδος, το *R. padi* (Simon *et al.* 1991). Οι διαφορές που βρέθηκαν δεν μπορούν να συσχετιστούν με το χρώμα των

κλώνων ή με το ξενιστή τους. Πιθανόν να υπάρχουν διάφοροι γενότυποι ανδροκυκλικών κλώνων σε κάθε φυτό ξενιστή και στις δύο κατηγορίες χρώματος.

Ένα άλλο χαρακτηριστικό, τόσο των ανδροκυκλικών όσο και του ενδιάμεσου κλώνου, που εξετάστηκε, είναι ότι όλα τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά δεν παράγουν αρσενικά. Η ενδοκλωνική παραλλακτικότητα σύμφωνα με τον Blackman (1972) φαίνεται να μην σχετίζεται με τη γενετική παραλλακτικότητα μεταξύ των ατόμων του κλώνου, καθώς οι διαφορές αυτές δεν κληρονομούνται. Σε έναν κλώνο που εξέτασε, αρρενοτόκα άπτερα γέννησαν άπτερα θηλυκά, που δεν ήταν όλα αρρενοτόκα. Σύμφωνα με τον ίδιο, η παραλλακτικότητα πιθανώς να οφείλεται σε μια ασταθή κατάσταση του μηχανισμού καθορισμού του φύλου. Φαίνεται ότι ο καθορισμός του φύλου στους ανδροκυκλικούς κλώνους είναι ένα πολύπλοκο φαινόμενο και χρειάζεται περαιτέρω έρευνα για την κατανόησή του.

Η ενδιάμεση κατηγορία βιολογικού κύκλου φαίνεται ότι είναι μια τροποποίηση του ολοκυκλικού βιολογικού κύκλου. Σύμφωνα με τον Blackman (1972) καθορίζεται γενετικά και κληρονομείται με την εγγενή αναπαραγωγή. Οι κλώνοι αυτής της κατηγορίας ακολουθούν δύο μεθόδους διαχείμασης, είτε ως ωό σε διάπαυση είτε ως παρθενογενετικό άτομο. Ενδιαφέρον παρουσιάζει η περαιτέρω μελέτη των απτέρων παρθενογενετικών που παράγουν στη δεύτερη γενιά σε SD ώστε να εξακριβωθεί το ποσοστό των μορφών που παράγουν κατά τη χειμερινή περίοδο καθώς επίσης και η συμπεριφορά και ο ρόλος των πτερωτών που γενούν ωοτόκα. Στο *R. padi* τα πτερωτά που έχουν την ικανότητα παραγωγής ωοτόκων, γενούν ανάλογα με τον ξενιστή που θα βρουν (πρωτεύοντα ή δευτερεύοντα) παρθενογενετικά ή έμφυλα θηλυκά, έχοντας προτίμηση στον πρωτεύοντα ξενιστή (Tatchell & Parker 1990). Σε δειγματοληψίες σε αυτοφυή φυτά στην περιοχή της Καρδίτσας κατά το Φεβρουάριο του 1998 βρέθηκε πτερωτό θηλυκό του *M. persicae*, που γέννησε ωοτόκα και παρθενογενετικά θηλυκά. Φαίνεται, ότι η μορφή αυτή παράγεται κατά τη διάρκεια του χειμώνα στον αγρό. Ο σκοπός που παράγεται κατ' αυτή την περίοδο είναι άγνωστος. Ωστόσο, είναι ενδεχόμενο να είναι αποτέλεσμα διατάραξης της ορμονικής ισορροπίας χωρίς οικολογική σημασία.

Μηχανισμός μέτρησης χρονικού διαστήματος. Διαπιστώθηκε ότι στο *M. persicae* σεξουαλικά άτομα παράγονται σε συνθήκες μικρής ημέρας τουλάχιστον μετά την πάροδο δυο γενεών από την εκκόλαψη του διαχειμάζοντος ωού. Το ποσοστό των σεξουαλικών

ατόμων που γεννιέται στις αμέσως επόμενες γενιές δεν είναι χαρακτηριστικό ενός τυπικού ολοκυκλικού κλώνου. Το παραπάνω οφείλεται στην επίδραση του γνωστού μηχανισμού μέτρησης χρονικού διαστήματος (interval timer), που η σημασία του έγκειται στην αποτροπή των αφίδων να παράγουν σεξουαλικές μορφές και κατά συνέπεια διαχειμάζοντα ωά σε εποχή, που ευνοεί την ανάπτυξη, δηλαδή κατά την άνοιξη, που οι συνθήκες μοιάζουν με αυτές του φθινοπώρου.

Ο μηχανισμός στο συγκεκριμένο είδος δεν αποτρέπει πλήρως αλλά κατά κάποιο τρόπο μερικώς την παραγωγή σεξουαλικών μορφών. Τα θεμελιωτικά άπτερα παράγουν μόνο παρθενογενετικές μορφές. Αντίθετα, οι απόγονοι των θεμελιωτικών ατόμων έχουν την ικανότητα παραγωγής έμφυλων ατόμων, που το ποσοστό τους αυξάνει από γενιά σε γενιά. Ουσιαστικά μόνο για μια γενιά (αν δεν υπολογισθεί το ιδρυτικό άτομο) δεν παράγονται καθόλου έμφυλα θηλυκά, κάτι που συμβαίνει και σε ολοκυκλικούς κλώνους, στους οποίους έχει σταματήσει η επίδραση του μηχανισμού μέτρησης χρονικού διαστήματος. Οι τελευταίοι παράγουν σεξουαλικές μορφές απογόνων στη δεύτερη γενιά μετά τη μεταφορά τους από LD σε SD. Φαίνεται, ότι ο έλεγχος στην παραγωγή των σεξουαλικών ατόμων είναι συγκρίσιμος με τον τρόπο που ο μηχανισμός μέτρησης χρονικού διαστήματος ελέγχει τις προοδευτικές αλλαγές στη μορφολογία των άπτερων παρθενογενετικών θηλυκών, που γεννιούνται σε διαδοχικές γενιές μετά το ιδρυτικό άτομο στο είδος *M. viciae* (Lees 1966). Ωστόσο, η επίδραση του μηχανισμού για αυτό το μικρό αριθμό γενεών είναι ευεργετική για το είδος. Δυο γενιές μετά την εκκόλαψη των ωών, στη ροδακινιά, είναι αρκετές για να ξεπεράσει το είδος την κρίσιμη περίοδο της Άνοιξης, όπου η διάρκεια της ημέρας μπορεί να οδηγήσει στην παραγωγή έμφυλων ατόμων. Η διάρκεια της ημέρας από τα τέλη της Άνοιξης και κατόπιν προάγει την παραγωγή παρθενογενετικών ατόμων. Παρόμοια επίδραση του interval timer βρέθηκε στα είδη *E. tiliae* και *D. platanooides* (Dixon 1971b, 1972a). Στο είδος *M. viciae* η επίδραση του μηχανισμού ήταν πιο αισθητή καθώς μόνο μετά από ένα συγκεκριμένο χρονικό διάστημα από τη γέννηση του ιδρυτικού ατόμου (π.χ. 66-76 ημέρες σε 15°C και L12:D12 που αντιστοιχεί σε 5-6 γενιές), εμφανίστηκαν ωτόκα. Επίσης, στην ίδια μελέτη ο Lees βρήκε ότι η εμφάνιση των έμφυλων ατόμων είναι ανεξάρτητη από τον αριθμό των γενεών που περνούν μετά την εκκόλαψη του ωού και εξαρτάται από την ηλικία του κλώνου. Το γεγονός ότι στον κλώνο A της παρούσας εργασίας τα αρσενικά εμφανίστηκαν μια γενιά ενωρίτερα στη σειρά 2 (η σειρά 1 δημιουργήθηκε 12-14 ημέρες ενωρίτερα από τη σειρά 1)

και ότι οι δύο σειρές είχαν παρόμοιο ποσοστό θηλυτόκων με μία γενιά διαφορά, δείχνει ότι ο παράγοντας ηλικία κλώνου ισχύει και στην προκειμένη περίπτωση. Σχετικά με τα αρσενικά φαίνεται ότι υπάρχει δεύτερος μηχανισμός μέτρησης χρονικού διαστήματος, που ελέγχει την παραγωγή τους, καθώς εμφανίστηκαν και στους δύο κλώνους σε μεταγενέστερες γενιές από όταν εμφανίστηκαν τα θηλυτόκα. Ο δεύτερος μηχανισμός που ελέγχει την παραγωγή των αρσενικών έχει διαπιστωθεί και στα τρία προαναφερθέντα είδη. Επίσης υπάρχουν διαφορές στην επίδραση του μηχανισμού μέτρησης χρονικού διαστήματος μεταξύ των κλώνων, καθώς στον έναν κλώνο τα αρσενικά εμφανίστηκαν μια γενιά αργότερα.

Στον κλώνο Β του *M. persicae*, που εξετάστηκε για 21 γενιές μετά την εκκόλαψη του ωού, βρέθηκε ότι μετά την ένατη γενιά η παραγωγή των αρσενικών είναι η αντιπροσωπευτική του κλώνου. Επίσης και στους δυο κλώνους το 100% των θηλυτόκων εμφανίστηκε στην 5^η-7^η γενιά μετά την εκκόλαψη του ωού. Στους κλώνους K3 και K1 η αριθμός των παραγομένων αρσενικών ήταν μεγαλύτερος στην όγδοη γενιά μετά τη συλλογή από τη ροδακινιά από ότι στη δεύτερη γενιά. Όμοια αποτελέσματα είχαμε και στους κλώνους που εξετάστηκαν αμέσως μετά τη συλλογή τους από τη ροδακινιά και εννέα μήνες αργότερα. Φαίνεται λοιπόν ότι η επίδραση του μηχανισμού μέτρησης χρονικού διαστήματος στην παραγωγή των θηλυτόκων και ιδιαίτερα των αρσενικών διαρκεί για ορισμένες γενιές μετά τη μετανάστευση των αφίδων από τη ροδακινιά.

Σκόπιμο είναι να εξεταστούν περισσότεροι κλώνοι του *M. persicae* ώστε να υπάρξει πληρέστερη εικόνα σχετικά με την επίδραση του interval timer και να υπολογιστεί με σχετική ακρίβεια ο χρόνος που σταματά η επίδραση του μηχανισμού ιδιαίτερα στην παραγωγή των αρσενικών. Το τελευταίο έχει σημασία στις μελέτες σύγκρισης του προτύπου παραγωγής σεξουαλικών μορφών μεταξύ διαφόρων ολοκυκλικών κλώνων. Στην παρούσα μελέτη υπάρχουν στοιχεία μόνο από έναν κλώνο τα οποία βέβαια δεν μπορούν να οδηγήσουν σε γενίκευση.

V. Παραγωγή σεξουαλικών μορφών από άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά του *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) σε σχέση με το χρόνο έκθεσής τους σε συνθήκες μικρής ημέρας

Μελετήθηκε η παραγωγή αρσενικών και θηλυτόκων από άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά ολοκυκλικού κλώνου του *M. persicae*, που μεταφέρθηκαν από συνθήκες μεγάλης ημέρας σε μικρής διάρκειας ημέρα (SD) σε διάφορα στάδια ανάπτυξής τους προ και μετά τη γέννησή τους. Επίσης, η έκθεση άπτερων θηλυκών σε SD προ της γέννησής τους εξετάστηκε σε εννέα επιπλέον κλώνους, που προέρχονται από διαφορετικές περιοχές, ώστε να μελετηθεί η παραλλακτικότητα μεταξύ και εντός των πληθυσμών. Άπτερα που μεταφέρονται σε συνθήκες μικρής ημέρας σε μικρότερο στάδιο ανάπτυξης παράγουν περισσότερους αρσενικούς απογόνους και η παραγωγή τους αρχίζει ενωρίτερα. Ο μεγαλύτερος μέσος αριθμός αρσενικών απογόνων παρατηρήθηκε σε άπτερα που εκτέθηκαν σε SD 13-14 ημέρες προ της γέννησής τους. Αντίθετα, τα άπτερα, που μεταφέρθηκαν σε συνθήκες μικρής ημέρας μετά το τέταρτο νυμφικό στάδιο γέννησαν αποκλειστικά θηλυκούς απογόνους. Άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά γεννήθηκαν από αφίδες που μεταφέρθηκαν σε συνθήκες μικρής ημέρας 0-1 προ ή μετά τη γέννησή τους. Στις αφίδες που εκτέθηκαν σε SD προ της γέννησής τους ή στο πρώτο νυμφικό στάδιο, όλα τα περωτά θηλυκά που γεννήθηκαν ήταν θηλυτόκα. Το ποσοστό των θηλυτόκων μεταξύ των περωτών θηλυκών απογόνων μειώνεται όσο αυξάνει το νυμφικό στάδιο έκθεσης των αφίδων σε SD. Ο αριθμός των συνολικών απογόνων και των εμβρύων ανά ωσολήνα μειώνεται με την αύξηση του χρόνου έκθεσης σε συνθήκες μικρής ημέρας. Η αύξηση στην παραγωγή των αρσενικών που ακολουθεί τη μεταφορά των αφίδων σε SD σε μικρότερο στάδιο ανάπτυξης παρατηρήθηκε σε οκτώ από τους εννέα επιπλέον πληθυσμούς που εξετάστηκαν. Στον κλώνο, που η παραγωγή των αρσενικών δεν επηρεάστηκε από το στάδιο μεταφοράς σε SD, ο συνολικός αριθμός απογόνων ήταν μικρότερος στις αφίδες που μεταφέρθηκαν ενωρίτερα σε SD προ της γέννησής τους.

Εισαγωγή

Στο *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae), που αποτελεί ένα χαρακτηριστικό παράδειγμα ετερόοικου είδους αφίδας, καθώς κατά το φθινόπωρο η διάρκεια της ημέρας μειώνεται κάτω από ένα κρίσιμο επίπεδο, τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά στο δευτερεύοντα ξενιστή παράγουν θηλυτόκα και αρσενικά που θα μεταναστεύσουν στον πρωτεύοντα ξενιστή, τη ροδακινιά (*Prunus persicae* L.). Εκεί τα θηλυτόκα γεννούν άπτερα ωτόκα θηλυκά, τα οποία μετά τη σύζευξη με αρσενικά εναποθέτουν το διαχειμάζον ωό (van Emden et al. 1969).

Οι αφίδες παρουσιάζουν το φαινόμενο των τηλεσκοπικών γενεών. Κάθε παρθενογενετικό θηλυκό περιέχει στις ωοθήκες του αριθμό αναπτυσσομένων εμβρύων, που το καθένα από αυτά περιέχει άλλα έμβρυα (Lees 1966). Συνεπώς, τα έμβρυα μπορεί να επηρεαστούν απευθείας από τη φυσιολογία της μητέρας.

Η παραγωγή των σεξουαλικών μορφών εξαρτάται από τον αριθμό και τη διάρκεια των σκοτοφάσεων που εκτίθενται οι αφίδες (Blackman 1975b, Matsuka & Mittler 1979, Searle & Mittler 1981). Ο Blackman (1975b) βρήκε, στο *M. persicae*, ότι η αύξηση του αριθμού των κύκλων μικρής ημέρας έχει αθροιστική επίδραση στην παραγωγή των πτερωτών θηλυκών και ότι τα έμβρυα καθορίζονται ως αρσενικά όταν οι μητέρες τους δεχθούν το λιγότερο τέσσερις κύκλους μικρής ημέρας. Οι Matsuka & Mittler (1979), πειραματιζόμενοι με ένα κλώνο του *M. persicae* από τη Yakima, της πολιτείας Washington των Η.Π.Α., βρήκαν ότι η σκοτοπερίοδος που προάγει την παραγωγή των θηλυτόκων είναι μεταξύ των 9 ωρών και 40 λεπτών και 10 ωρών φως ανά ημέρα. Η σκοτοπερίοδος που προάγει την παραγωγή των αρσενικών ήταν κατά 30 λεπτά μικρότερη. Επίσης βρέθηκε, ότι οι αφίδες είναι πιο δεκτικές στη φωτοπερίοδο ως έμβρυα παρά μετά τη γέννησή τους, κάτι που δείχνει μητρική επίδραση στα αναπτυσσόμενα έμβρυα. Η παραγωγή των σεξουαλικών μορφών οφείλεται σε ορμονικές μεταβολές που ακολουθούν τη μείωση της διάρκειας της ημέρας. Ο Blackman (1975b) πρότεινε ότι η έκθεση σε SD μπορεί να έχει μια καθυστερημένη επίδραση στη μείωση της ορμόνης ή στην παραγωγή παράγοντα που προάγει την παραγωγή των αρσενικών. Οι Tsitsipis & Mittler, εκτελώντας πειράματα με το *Aphis fabae* Scopoli (1977a, b), πρότειναν, και οι Mittler και συνεργάτες (1979) έδειξαν στο *M. persicae*, ότι η ορμόνη νεότητας (JH) εμπλέκεται στο μηχανισμό της παραγωγής σεξουαλικών μορφών και ότι η μείωσή της κάτω από ένα επίπεδο οδηγεί στην παραγωγή θηλυτόκων και αρσενικών.

Σκοπός της εργασίας είναι η μελέτη της παραγωγής διαφορετικών μορφών απογόνων από άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά ολοκυκλικών κλώνων του *M. persicae*, που μεταφέρθηκαν σε συνθήκες μικρής ημέρας σε διάφορα στάδια ανάπτυξης προ και μετά τη γέννησή τους και η απόκτηση πληροφοριών σχετικά με το σχηματισμό των εμβρύων κατά την προνυμφική ανάπτυξη. Αντικείμενο αποτέλεσε επίσης η μελέτη της παραλλακτικότητας μεταξύ και εντός πληθυσμών αφίδων του είδους.

Υλικά και μέθοδοι

Χρησιμοποιήθηκε ένας ολοκυκλικός κλώνος (P1) του *M. persicae*, που δημιουργήθηκε από ένα άπτερο θηλυκό, που συλλέχθηκε από ροδακινιά από την περιοχή Βόλου (N 39°21') το 1996. Ο κλώνος διατηρήθηκε για περίπου ένα χρόνο, έως την έναρξη του πειράματος, σε μέσης ηλικίας φύλλων πατάτας, *Solanum tuberosum* L. ποικιλίας Sprunta, σε κουτιά εκτροφής αφίδων (Blackman 1971) και σε συνθήκες μεγάλης ημέρας (LD), 16 ώρες φως ανά ημέρα στους 17° C. Άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά πρώτου, δευτέρου, τρίτου, τετάρτου νυμφικού σταδίου και νεαρά ενήλικα μεταφέρθηκαν από την κλωνική αποικία σε συνθήκες μικρής ημέρας (SD), 10 ώρες φως ανά ημέρα και 17 °C, ένα θηλυκό σε κάθε κουτί εκτροφής και εκτράφηκαν στο ίδιο φυτό-ξενιστή. Μετά τη γέννηση των πρώτων απογόνων η αφίδα μεταφερόταν σε καινούριο κουτί κάθε δυο ημέρες μέχρι να πεθάνει. Καταγράφονταν ο αριθμός και η μορφή των απογόνων, που ήταν άπτερα παρθενογενετικά, πτερωτά θηλυκά και αρσενικά. Τα πτερωτά θηλυκά χαρακτηρίζονταν ως θηλυτόκα, όταν γεννούσαν τουλάχιστον ένα ωοτόκο θηλυκό, και ως πτερωτά παρθενογενετικά όταν γεννούσαν αποκλειστικά παρθενογενετικά θηλυκά. Ακολουθώντας την ίδια μέθοδο καταγράφηκε ο αριθμός και η μορφή των απογόνων των απτέρων παρθενογενετικών θηλυκών, που μεταφέρθηκαν σε SD 0-1, 2-3, 3-4, 7-8, 10-11 και 13-14 ημέρες προ της γέννησής τους.

Για να εξεταστεί η τυχόν παραλλακτικότητα στην επίδραση της έκθεσης των απτέρων προ της γέννησής τους σε SD, εξετάστηκαν άλλοι εννέα ολοκυκλικοί κλώνοι. Οκτώ συλλέχθηκαν από ροδακινιά και ένας από καπνό από περιοχές της Κεντρικής και Βόρειας Ελλάδας (Πίνακας 1). Οι κλώνοι εκτράφηκαν στο εργαστήριο για περίπου οκτώ μήνες, όπως περιγράφηκε για τον κλώνο P1, και έπειτα εξετάστηκε η παραγωγή διαφορετικών μορφών απογόνων. Άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά από τους παραπάνω κλώνους μεταφέρθηκαν από LD σε SD 0-1 και 7-8 ημέρες προ της γέννησής τους και καταγράφηκε ο αριθμός και η μορφή των απογόνων τους.

Επίσης, σε άπτερα θηλυκά του κλώνου P1 που μεταφέρθηκαν από LD σε SD προ και μετά τη γέννησή τους καθώς και σε νύμφες και των τεσσάρων σταδίων που αναπτύχθηκαν σε LD ή σε SD, καταγράφηκε ο αριθμός των ωοσωλήνων των ωοθηκών και ο αριθμός και η κατάσταση των εμβρύων σε κάθε ωοσωλήνα. Οι

Πίνακας 1. Κλώνοι του *M. persicae* που συλλέχθηκαν από διαφορετικούς ξενιστές και περιοχές της Ελλάδας.

Κλώνοι	Ξενιστής	Περιοχή	Γεωγραφικό πλάτος
P1	Ροδακινιά	Πορταριά, Βόλος	39°21'
P2	Ροδακινιά	Πορταριά, Βόλος	39°21'
LM03	Ροδακινιά	Λεχώνια, Βόλος	39°21'
LM04	Ροδακινιά	Λεχώνια, Βόλος	39°21'
LM09	Ροδακινιά	Λεχώνια, Βόλος	39°21'
LM10	Ροδακινιά	Λεχώνια, Βόλος	39°21'
LM30	Ροδακινιά	Λεχώνια, Βόλος	39°21'
A14	Καπνός	Αλεξάνδρεια	40°38'
N01	Ροδακινιά	Νάουσα	40°37'
N02	Ροδακινιά	Νάουσα	40°37'

οοσωλήνες εξετάστηκαν ανοίγοντας τις αφίδες με λεπτή εντομολογική βελόνα (minutien) προσαρμοσμένη σε ξύλινη λαβή. Η εξέταση έγινε κάτω από στερεοσκόπιο (Nikon SMZ-U) σε μεγέθυνση 100x. Η μελέτη των πολύ μικρών εμβρύων έγινε κάτω από μικροσκόπιο (Leica DRMB) σε μεγέθυνση 100-200x.

Η στατιστική επεξεργασία των δεδομένων έγινε με την Ανάλυση Παραλλακτικότητας (One Way Anova) και το t-κριτήριο του Student χρησιμοποιώντας το στατιστικό πακέτο Statistica v.4.3. Τα δεδομένα προ της στατιστικής επεξεργασίας μετατράπηκαν σύμφωνα με τον τύπο: $y = \sqrt{x + 1}$.

Αποτελέσματα

Οι διαφορετικές μορφές απογόνων των απτέρων θηλυκών του κλώνου P1 καθώς και η σειρά που παράγονται φαίνονται στους Πίνακες 2, 3 4 και στο Σχήμα 1. Τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, που μεταφέρθηκαν σε SD προ της γέννησής τους, γέννησαν 16,8-25,8 αρσενικά ανά άπτερο. Όσο μεγαλύτερη ήταν η έκθεση σε SD τόσο περισσότερα αρσενικά παράγονταν. Τον μεγαλύτερο αριθμό αρσενικών (25,8) έδωσαν τα άπτερα που μεταφέρθηκαν σε SD 13-14 ημέρες προ της γέννησής τους. Αντίθετα, αυτά που μεταφέρθηκαν σε SD στο 1^ο-3^ο νυμφικό στάδιο, παρήγαγαν σημαντικά λιγότερα αρσενικά (0,5-4 αρσενικά ανά άπτερο). Όταν η μεταφορά έγινε μετά το τέταρτο στάδιο γεννήθηκαν αποκλειστικά θηλυκοί απόγονοι (Πίνακας 2).

Πίνακας 2. Μέσος αριθμός απτέρων και περωτών θηλυκών, αρσενικών και ποσοστό (%) θηλυτόκων (Θ) που παράγονται από άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά (N) ολοκυκλικού κλώνου (P1) του *M. persicae*, που μεταφέρθηκαν σε SD και 17 °C σε διάφορα στάδια της ανάπτυξής τους (αριθμοί σε παρένθεση υποδηλώνουν τυπική απόκλιση).

Μεταφορά από LD σε SD	N	Αρρενοτόκα άπτερα	Συνολικοί απόγονοι ¹	Άπτερα θηλυκά ²	Αρσενικά ³	Περωτά θηλυκά ⁴	Εξετασθέντα περωτά	Θ (%)
Έκθεση σε SD μετά τη γέννηση								
Ενήλικο	7	0	83,3d (13,1)	57,0e (10,8)	0,0e	26,3bc (12,0)	118	82,4
4 ^ο στάδιο	9	0	82,7d (8,3)	52,5e (8,9)	0,0e	30,2b (9,8)	120	91,7
3 ^ο στάδιο	8	3	83,1d (9,8)	33,9d (8,6)	0,5e (0,7)	48,7a (14,5)	168	91,7
2 ^ο στάδιο	8	5	83,0d (5,5)	16,0c (3,9)	1,5de (1,8)	65,5e (5,9)	200	95,0
1 ^ο στάδιο	10	7	79,5d (8,3)	0,1ab (0,3)	4,0d (5,0)	75,4e (11,5)	129	100
Έκθεση σε SD προ της γέννησης								
0-1 ημέρα	14	14	61,9a (14,1)	1,6b (3,2)	16,8a (7,1)	43,5a (13,4)	63	100
2-3 ημέρες	9	9	51,1b (11,0)	0,0a	18,1ac (6,6)	33,0b (7,1)	47	100
3-4 ημέρες	11	11	41,8c (6,6)	0,0a	22,2bc (3,7)	19,6cd (7,6)	42	100
7-8 ημέρες	15*	15	38,7c (11,3)	0,0a	23,3b (5,3)	15,4d (10,3)	35	100
10-11 ημέρες	12	12	39,5c (7,6)	0,0a	24,0b (6,7)	15,5d (6,2)	31	100
13-14 ημέρες	13	13	41,9c (9,6)	0,0a	25,8b (5,7)	16,1d (6,1)	39	100

Οι αριθμοί σε κάθε στήλη με διαφορετικό αριθμό διαφέρουν σημαντικά με το κριτήριο της Ελάχιστης Σημαντικής Διαφοράς ($p < 0,05$). ¹df=10,105, ΜΤΣ=0,477 CV=9,1 ²BE=10,105, ΜΤΣ=0,426, CV=18,6 ³BE=10,105, ΜΤΣ=0,897, CV=17,1 ⁴BE=10,105, ΜΤΣ=0,187, CV=17,3. *Ένα θηλυκό γέννησε μόνο 20 αρσενικά.

Οι αφίδες που μεταφέρονται σε SD 0-1 προ της γέννησης τους ή μετά τη γέννησή τους παράγουν ορισμένο αριθμό άπτερων παρθενογενετικών μεταξύ των θηλυκών απογόνων τους. Ο αριθμός τους αυξάνει όταν οι αφίδες μεταφέρονται σε SD σε μεγαλύτερο στάδιο ανάπτυξης. Τα λιγότερα άπτερα γέννησαν οι αφίδες που μεταφέρθηκαν σε SD 0-1 ημέρα προ της γέννησής ή στο πρώτο νυμφικό στάδιο (Πίνακας 2). Όλα τα περωτά θηλυκά που γεννήθηκαν από άπτερα και μεταφέρθηκαν σε SD προ της γέννησής τους ή στο πρώτο νυμφικό στάδιο, ήταν θηλυτόκα. Αντίθετα, οι αφίδες που εκτέθηκαν σε SD μετά το δεύτερο νυμφικό στάδιο γέννησαν περωτά παρθενογενετικά θηλυκά και θηλυτόκα. Η παραγωγή και των δυο μορφών ξεκίνησε μετά από 1-10 ημέρες αναπαραγωγής. Το ποσοστό των θηλυτόκων μεταξύ των περωτών θηλυκών απογόνων μειώθηκε με την αύξηση του νυμφικού σταδίου, που οι αφίδες μεταφέρθηκαν σε SD (Πίνακας 2, Σχήμα 1).

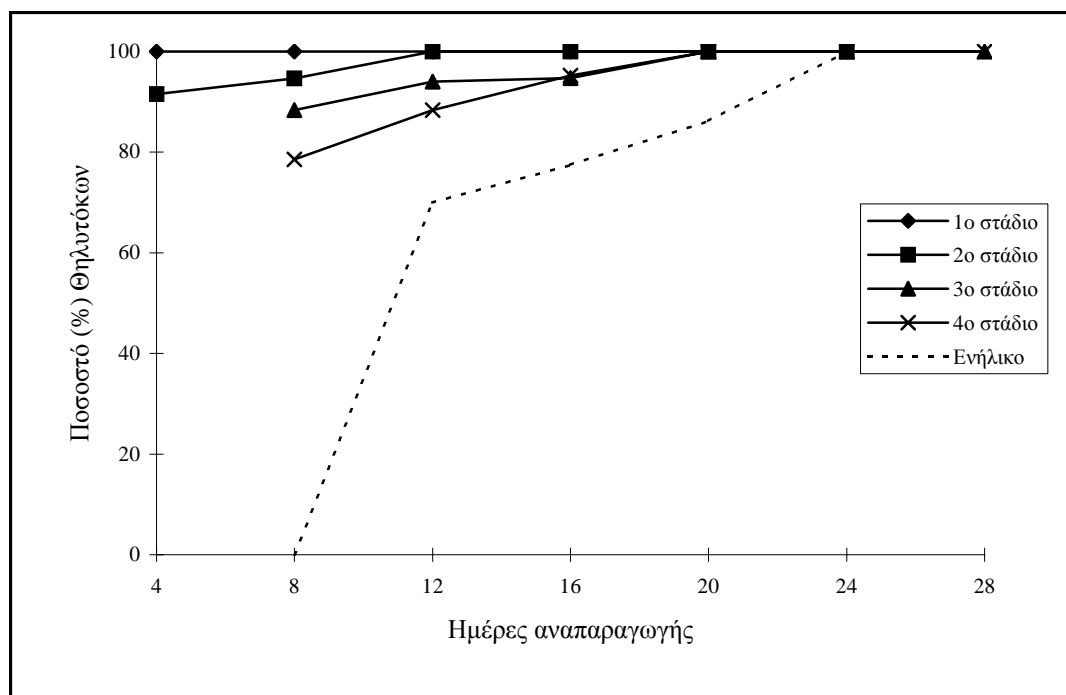
Πίνακας 3. Μέσος αριθμός απτέρων, περωτών παρθενογενετικών θηλυκών και αρσενικών που παράγονται από άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά (N) ολοκυκλικών

κλώνων του *M. persicae*, που μεταφέρονται σε SD και 17°C A: 0-1 και B: 7-8 ημέρες προ της γέννησής τους (αριθμοί σε παρένθεση υποδηλώνουν τυπική απόκλιση).

Κωδικός κλώνων	Μεταφορά σε SD	N	Πτερωτά θηλυκά	Αρσενικά	Άπτερα θηλυκά	Θηλυκά πριν τα αρσενικά	Θηλυκά μετά τα αρσενικά	Έναρξη παραγωγής των αρσενικών (ημέρα)
LM04 ^a	0-1	9	37,0 (13,4)	22,6a (12,2)	3,2 (1,0)	36,7 (11,1)	3,6 (3,1)	8 ⁿ
	7-8	6	13,2 (4,2)	29,0b (3,9)	1,8 (0,9)	12,0 (1,4)	2,2 (2,9)	4 ⁿ
LM09 ¹	0-1	7	26,7 (2,1)	21,0a (7,4)	1,9 (0,8)	25,6 (2,9)	3,0 (2,4)	6 ⁿ
	7-8	14	20,6 (9,0)	23,1a (4,6)	0,8 (0,5)	11,9 (7,4)	9,5 (7,0)	3 ⁿ
LM30 ¹	0-1	8	41,6 (8,9)	20,3a (3,2)	0,0	28,6 (8,9)	13,0 (6,2)	6 ⁿ
	7-8	11	10,1 (4,5)	24,6b (5,5)	0,0	7,5 (2,5)	2,5 (4,2)	3 ⁿ
LM03 ¹	0-1	11	20,6 (5,9)	15,3a (4,9)	5,4 (1,3)	24,9 (8,3)	1,1 (1,6)	6 ⁿ
	7-8	15	10,2 (6,2)	24,1b (8,8)	0,1 (0,1)	7,9 (4,3)	2,4 (3,6)	3 ⁿ
LM10 ¹	0-1	9*	44,7 (11,5)	5,0a (4,4)	2,6 (0,9)	39,0 (14,7)	2,9 (4,1)	9 ⁿ
	7-8	9	13,8 (8,5)	14,1b (5,1)	0,1 (0,2)	10,2 (2,6)	3,7 (8,5)	3 ⁿ
P2 ²	0-1	12	42,2 (12,7)	15,0a (7,6)	18,0 (1,2)	51,2 (17,1)	12,0 (16,4)	8 ⁿ
	7-8	11	30,7 (7,8)	24,7b (3,9)	1,0 (0,5)	11,9 2,9	19,8 (7,5)	3 ⁿ
A14 ³	0-1	6	24,7 (5,2)	22,0a (3,8)	0,2 (0,2)	23,8 (3,8)	1,0 (2,4)	9 ⁿ
	7-8	9	9,3 (3,4)	30,2b (3,9)	0,0	9,0 (3,1)	0,3 (0,7)	5 ⁿ
N02 ⁴	0-1	9	16,1 (5,8)	19,1a (3,5)	0,0	11,8 (4,8)	4,3 (6,4)	5 ⁿ
	7-8	9	6,0 (6,0)	19,8a (4,8)	0,2 (0,2)	4,0 (2,8)	2,2 (4,1)	3 ⁿ
N01 ⁴	0-1	10	38,8 (12,1)	15,1a (4,1)	0,0	25,9 (6,4)	14,0 (12,3)	7 ⁿ
	7-8	12	19,9 (10,3)	21,5b (3,6)	0,5 (0,4)	10,3 (3,3)	10,2 (9,4)	4 ⁿ

Κλώνοι που συλλέχθηκαν από ροδακινιά από τις περιοχές ¹Λεχώνια Βόλου, ²Πορταριά, Βόλου, ⁴Νάουσα, ³Κλώνος που συλλέχθηκε από καπνό από την Αλεξάνδρεια. *Ένα άπτερο θηλυκό γέννησε αποκλειστικά αρσενικούς απογόνους. Σε κάθε κλώνο οι μ.ο. που ακολουθούνται από διαφορετικό γράμμα διαφέρουν σημαντικά με το t-κριτήριο ($p < 0.05$).

Στις αφίδες που εκτέθηκαν περισσότερο από 2-3 ημέρες προ της γέννησής τους σε SD η παραγωγή των αρσενικών ξεκίνησε ενωρίτερα, γενικά 1-3 ημέρες μετά τη γέννηση του πρώτου απογόνου. Στα άπτερα που μεταφέρθηκαν σε SD 0-1, 2-3 ημέρες προ της γέννησής τους ή μετά τη γέννησή τους η παραγωγή των αρσενικών άρχισε μετά την πέμπτη ή την ένατη ημέρα αναπαραγωγής (Πίνακας 3). Συνήθως η παραγωγή των αρσενικών διάρκησε για ορισμένο χρονικό διάστημα. Κατόπιν τα άπτερα παράγουν θηλυκούς απογόνους παρόλο που συνεχίζονται οι συνθήκες που προάγουν την παραγωγή των αρσενικών. Βρέθηκε όμως, ότι είναι δυνατό οι αφίδες να παράγουν αποκλειστικά αρσενικούς απογόνους καθώς ένα άπτερο που εκτέθηκε σε SD 7-8 ημέρες προ της γέννησής του γέννησε μόνο αρσενικά (20) (Πίνακας 3, 4). Επίσης, από τον Πίνακα 3 φαίνεται ότι κατά την παραγωγή των αρσενικών παράγονται λίγα ή καθόλου θηλυκά.



Σχήμα 1. Θηλυτόκα που γεννήθηκαν από άπτερα θηλυκά του *M. persicae* μετά τη μεταφορά τους από LD σε SD και 17°C στο 1^ο-4^ο νυμφικό στάδιο και ως ενήλικα.

Στους οκτώ από τους υπόλοιπους κλώνους, οι αφίδες που δέχθηκαν 7-8 κύκλους SD προ της γέννησής τους γέννησαν περισσότερα αρσενικά (σημαντικές διαφορές βρέθηκαν σε επτά από τους οκτώ κλώνους) από αυτές που μεταφέρθηκαν σε SD 0-1 προ της γέννησής τους. Ο κλώνος N02 γέννησε τον ίδιο αριθμό αρσενικών ανεξάρτητα από το χρόνο έκθεσης σε SD αν και ο μικρότερος αριθμός απογόνων παρατηρήθηκε στις αφίδες που μεταφέρθηκαν σε SD 7-8 ημέρες προ της γέννησής τους από ότι σ' αυτές που δέχθηκαν 0-1 κύκλους σε SD προ της γέννησής τους. Σε όλους του κλώνους, τα άπτερα, που δέχθηκαν 7-8 κύκλους SD προ της γέννησής τους, γέννησαν αρσενικά ενωρίτερα κατά τη διάρκεια της αναπαραγωγικής τους ζωής. Επίσης παρατηρήθηκε παραλλακτικότητα στην παραγωγή αρσενικών μεταξύ των κλώνων που προέρχονται από την ίδια ή διαφορετικές περιοχές. Η παραγωγή των αρσενικών, όπως και στον κλώνο P1, διάρκησε για ορισμένο χρονικό διάστημα (Πίνακας 5).

Πίνακας 4. Παραγωγή αρσενικών και θηλυκών απογόνων από άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά (N) ολοκυκλικού κλώνου (P1) του *M. persicae*, που

μεταφέρθηκαν σε SD και 17 ° C σε διάφορα στάδια της ανάπτυξής τους (αριθμοί σε παρένθεση υποδηλώνουν τυπική απόκλιση).

Στάδιο που εκτέθηκε σε SD	N	Άπτερα που παράγουν αρσενικά	Άπτερα που δεν γενούν θηλυκά μετά τα αρσενικά	Απόγονοι ανά αρρενοτόκο ¹ θηλυκό			
				Θηλυκά πριν τα αρσενικά	Αρσενικά	Θηλυκά μετά τα αρσενικά	Ημέρα εμφάνισης αρσενικών
Έκθεση σε SD μετά τη γέννηση							
Ενήλικο	7	0	-	-	0,0	-	-
4 ^ο στάδιο	9	0	-	-	0,0	-	-
3 ^ο στάδιο	8	3	0	85,0 (10,7)	1,3 (0,5)	2,3 (0,5)	24 ^η
2 ^ο στάδιο	8	5	0	76,0 (3,7)	2,4 (1,7)	6,8 (2,7)	16 ^η
1 ^ο στάδιο	10	7	0	63,6 (14,8)	5,7 (5,1)	7,6 (8,0)	10 ^η
Έκθεση σε SD προ της γέννησης							
0-1 ημέρα	14	14	1	32,8 (12,2)	16,8 (7,1)	12,3 (7,2)	5 ^η
2-3 ημέρες	9	9	3	28,4 (4,7)	18,1 (6,6)	4,6 (5,6)	5 ^η
3-4 ημέρες	11	11	1	11,3 (4,9)	22,2 (3,7)	8,3 (6,1)	3 ^η
7-8 ημέρες	15*	15	4	8,7 (5,6)	23,3 (5,3)	6,7 (6,2)	1 ^η
10-11 ημέρες	12	12	2	7,2 (2,0)	24,0 (6,7)	8,3 (7,0)	3 ^η
13-14 ημέρες	13	13	1	6,7 (2,6)	25,8 (5,7)	9,4 (6,1)	2 ^η

¹Αρσενικά ανά αρρενοτόκο θηλυκό. *Ένα θηλυκό γέννησε μόνο αρσενικά (20).

Κατά τη γέννηση των απτέρων, τόσο σε συνθήκες μεγάλης όσο και μικρής ημέρας, έχουν σχηματιστεί δυο έμβρυα στο πλείστο των ωοσωλήνων. Σε κάθε στάδιο ανάπτυξης σχηματίζεται περίπου ένα επιπλέον έμβρυο. Με την ενηλικίωσή τους οι αφίδες που αναπτύχθηκαν σε SD έχουν λιγότερα έμβρυα ανά ωοσωλήνα (4-6) από αυτές που αναπτύχθηκαν σε LD (5-7). Επίσης παρατηρήθηκε μείωση στο συνολικό αριθμό απογόνων και εμβρύων ανά ωοθήκη όταν οι αφίδες μεταφέρθηκαν σε SD σε μικρότερο στάδιο ανάπτυξης. Τα άπτερα που εκτέθηκαν σε SD για περισσότερο από 1-2 ημέρες προ της γέννησής τους γέννησαν σημαντικά λιγότερους απογόνους και είχαν λιγότερα έμβρυα ανά ωοθήκη (Πίνακες 2, 6). Βρέθηκε σημαντικά υψηλή, αρνητική συσχέτιση μεταξύ του αριθμού των αρσενικών και του συνολικού αριθμού απογόνων ($r^2=0,99$, $p<0,001$) όπως και μεταξύ του αριθμού των αρσενικών και των εμβρύων ανά ωοθήκη ($r^2=0,99$, $p<0,001$).

Οι αφίδες που δέχονται περισσότερους από 2-3 κύκλους σε SD προ της γέννησής τους παράγουν κατά μέσον όρο 6,7-11,4 θηλυκά πριν και 6,7-9,1 θηλυκά μετά την παραγωγή των αρσενικών. Συνεπώς, καθώς οι αφίδες έχουν 10 ωοσωλήνες

Πίνακας 5. Αθροιστικό σύνολο του μέσου αριθμού των αρσενικών (M), πτερωτών (Alt) και άπτερων (Apt) παρθενογενετικών θηλυκών που παράγονται από άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά ολοκυκλικού κλώνου (P1) του *M. persicae* μετά τη

μεταφορά τους από LD σε SD, 17°C σε διάφορα στάδια της εμβρυακής και νυμφικής ανάπτυξής τους.

Μεταφορά από LD σε SD	Μορφές	Ημέρες αναπαραγωγής														
		2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30
		Μετά τη γέννηση														
Ενήλικο	M	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Alt	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	4,6	9,4	13,6	16,6	19,9	22,7	24,4	25,7	26,3	26,3
	Apt	11,7	23,4	31,9	39,4	48,9	54,3	55,9	56,9	57,0	57,0	57,0	57,0	57,0	57,0	57,0
4 ^ο στάδιο	M	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Alt	0,0	0,0	0,0	1,6	5,3	11,0	16,1	20,4	23,8	26,0	27,9	29,6	30,2	30,2	30,2
	Apt	13,1	24,6	36,3	45,4	50,4	51,9	52,4	52,4	52,4	52,4	52,4	52,4	52,4	52,4	52,4
3 ^ο στάδιο	M	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,5	0,5	
	Alt	0,0	0,1	4,1	13,8	22,9	30,8	36,1	40,4	43,3	45,6	47,1	48,1	48,6	48,8	
	Apt	11,1	21,1	30,3	30,4	33,9	33,9	33,9	33,9	33,9	33,9	33,9	33,9	33,9	33,9	
2 ^ο στάδιο	M	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	1,3	1,4	1,5	1,5	1,5	1,5	
	Alt	2,0	10,0	21,5	32,3	43,4	52,8	57,5	60,3	61,8	63,8	64,8	65,3	65,4	65,5	
	Apt	12,0	16,0	16,0	16,0	16,0	16,0	16,0	16,0	16,0	16,0	16,0	16,0	16,0	16,0	
1 ^ο στάδιο	M	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,5	1,2	2,4	3,1	3,7	4,0	4,0	4,0		
	Alt	10,7	20,3	30,4	40,0	48,4	55,3	61,7	66,9	70,0	72,6	74,0	74,9	75,4		
	Apt	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	
		Προ της γέννησης														
0-1 ημέρα	M	0,0	0,0	0,1	1,2	5,6	9,3	12,6	15,2	16,4	16,8	16,8	16,8	16,8	16,8	
	Alt	10,3	19,8	25,9	28,5	30,1	31,6	32,7	34,6	37,3	40,4	41,9	42,9	43,2	43,6	
	Apt	1,3	1,4	1,4	1,5	1,5	1,5	1,5	1,6	1,6	1,6	1,6	1,6	1,6	1,6	
2-3 ημέρες	M	0,0	0,0	0,3	1,6	6,7	12,1	14,8	16,6	17,6	17,8	17,9	18,0	18,1	18,1	
	Alt	12,7	24,4	27,1	28,4	28,4	28,4	28,6	28,7	29,8	31,1	31,9	32,4	32,9	33,0	
	Apt	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
3-4 ημέρες	M	0,0	1,1	4,2	9,0	13,6	17,5	20,1	21,7	22,2	22,2	22,2	22,2	22,2		
	Alt	7,3	10,9	11,5	11,5	11,5	11,5	11,7	12,8	15,1	17,4	18,6	19,5	19,6		
	Apt	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
7-8 ημέρες	M	0,4	1,8	2,1	10,0	14,0	18,1	21,2	23,0	23,3	23,3	23,3	23,3	23,3		
	Alt	6,9	8,5	8,7	8,7	8,7	8,9	9,5	10,1	11,7	12,8	14,1	15,0	15,3		
	Apt	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
10-11 ημέρες	M	0,0	0,3	5,5	10,7	15,1	18,8	21,9	23,6	23,8	24,0	24,0	24,0	24,0		
	Alt	5,8	7,0	7,3	7,3	7,9	8,8	9,3	10,8	12,0	13,2	14,0	14,8	15,3		
	Apt	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
13-14 ημέρες	M	0,1	2,2	8,0	12,5	17,1	20,7	23,5	25,2	25,6	25,8	25,8	25,8	25,8		
	Alt	5,2	6,8	6,9	6,9	6,9	7,0	7,0	7,8	9,4	10,9	13,2	14,8	15,7		
	Apt	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		

Πίνακας 6. Ωοσωλήνες με διαφορετικό αριθμό εμβρύων, αριθμός εμβρύων ανά άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό, ποσοστό (%) αφίδων και ωοσωλήνων με ανώμαλα έμβρυα και η θέση τους στον ωοσωλήνα σε ολοκυκλικό κλώνο (P1) του *M. persicae*.

Εξεταζόμενο στάδιο	Μεταφορά από LD σε SD	Αφίδες no.	Ωοσωλήνες no.	Ωοσωλήνες με αριθμό εμβρύων (%)							Έμβρυα ανά ωοσωλήνα μ.ο.	Ωοσωλήνες με ανόμαλα έμβρυα %	Αφίδες με ανόμαλα έμβρυα %	Θέση του ανόμαλου εμβρύου ¹
				1	2	3	4	5	6	7				
Ενήλικο	1 ^ο	9	63	0	0	0	0	4	45	51	6,5	7,5	22,2	4-6
Στάδιο μετά τη γέννηση														
Ημέρες προ της γέννησης														
Ενήλικο	0-1	16	104	0	0	0	24	72	3	0	5,1	24,8	68,8	2-5
Ενήλικο	2-3	11	86	0	0	0	24	72	3	0	4,8	15,1	54,5	2-4
Ενήλικο	3-4	22	177	0	0	2	45	50	3	0	4,5	13,6	72,7	1-3
Ενήλικο	7-8	13	101	0	0	5	63	32	0	0	4,3	16,8	84,6	1-3
Ενήλικο	10-11	7	57	0	0	2	49	46	4	0	4,5	14,0	85,7	1-3
1 ^ο	0-1	5	36	36	47	17	0	0	0	0	1,7	0,0	0,0	-
2 ^ο	0-1	8	54	13	41	33	13	0	0	0	2,5	0,0	0,0	-
3 ^ο	0-1	10	82	0	16	56	28	0	0	0	3,1	0,0	0,0	-
4 ^ο	0-1	9	60	0	0	20	64	16	0	0	4,0	6,6	44,4	3-4
Συνεχής εκτροφή σε LD														
1 ^ο	Συνεχής	6	40	23	57	20	0	0	0	0	2,0	0,0	0,0	-
2 ^ο	εκτροφή	9	71	7	28	46	18	0	0	0	2,8	0,0	0,0	-
3 ^ο	σε LD	5	34	0	0	29	56	15	0	0	3,9	0,0	0,0	-
4 ^ο		6	53	0	0	2	30	53	15	0	4,8	0,0	0,0	-
Ενήλικο		9	56	0	0	0	0	9	36	55	6,6	0,0	0,0	-

¹Το πιο απομακρυσμένο από το germarium έμβρυο σε έναν ωοσωλήνα το οποίο θα είναι από τα πρώτα έμβρυα που θα γεννηθούν, θεωρείται ότι βρίσκεται στη θέση ένα.

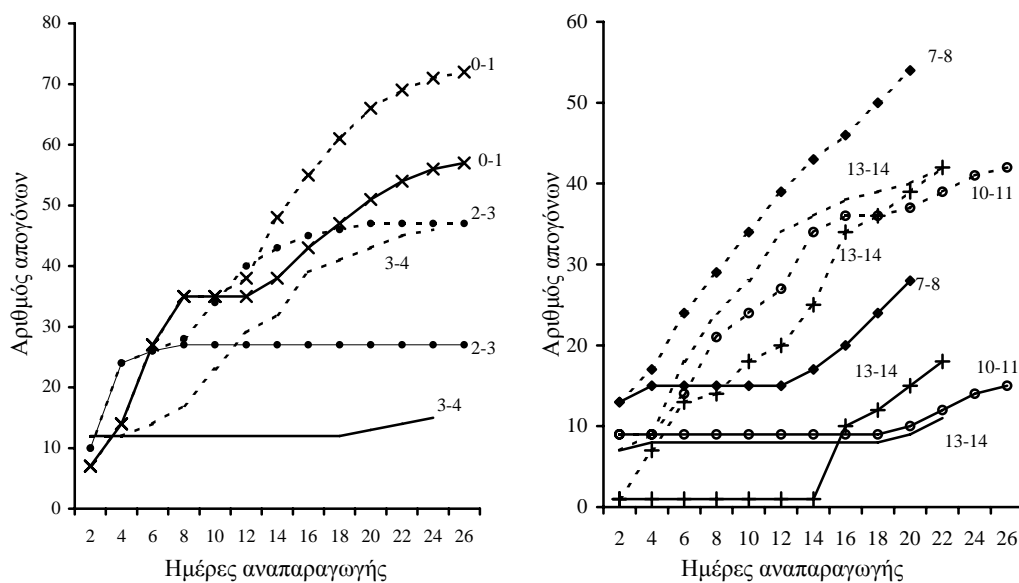
φαίνεται ότι τα πρώτα 1-3 έμβρυα σε κάθε ωοσωλήνα είναι θηλυκά ενώ τα επόμενα έχουν διαφοροποιηθεί ως αρσενικά, μέχρι τη στιγμή που η αφίδα επανέλθει στην παραγωγή των θηλυκών (Πίνακες 4, 6). Το ίδιο συμπέρασμα προκύπτει και για τους υπόλοιπους κλώνους με την προϋπόθεση ότι έχουν 10 ωοσωλήνες (Πίνακας 5). Επίσης μερικά άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, που μεταφέρθηκαν σε SD 3-4 ημέρες προ της γέννησής τους ή και νωρίτερα, γέννησαν μόνο 1-9 θηλυκά. Συνεπώς, σε κάποιους ωοσωλήνες σχηματίστηκαν μόνο αρσενικά έμβρυα.

Σε μερικά άπτερα θηλυκά, που μεταφέρθηκαν σε SD προ της γέννησής τους, παρατηρήθηκε ασυνέχεια στο ρυθμό παραγωγής των απογόνων τους. Παρατηρήθηκε παύση για 1-2 ημέρες, και σε λίγες περιπτώσεις για τρεις ημέρες, ή μείωση στην παραγωγή απογόνων για 1-4 ημέρες λίγο πριν από την έναρξη της παραγωγής των αρσενικών. Το 50-80% των απτέρων, που μεταφέρθηκαν σε SD προ της γέννησής τους, και το 20-29%, που μεταφέρθηκαν σε SD μετά την γέννησή τους, παρουσίασαν αυτή την ασυνέχεια. Επίσης, αυτή παρατηρήθηκε και στους υπόλοιπους κλώνους σε ποσοστό 43-73%. Η παραγωγή των θηλυκών, του συνόλου των απογόνων και των αρσενικών (η διαφορά μεταξύ των προηγούμενων) σε άπτερα του κλώνου P1, που

παρουσιάζουν αυτήν τη ασυνέχεια στο ρυθμό παραγωγής των απογόνων, φαίνεται στο Σχήμα 2. Επίσης, μη κανονικά έμβρυα βρέθηκαν σε άπτερα θηλυκά, που εκτέθηκαν σε SD προ της γέννησής τους ή στο πρώτο νυμφικό στάδιο (Εικόνα 1). Τέτοιου είδους έμβρυα είναι σχεδόν σφαιρικού σχήματος και πολύ μικρότερα από τα διπλανά κανονικά έμβρυα και στα άπτερα, που μεταφέρθηκαν σε SD 3-4 ημέρες προ της γέννησής τους ή και ενωρίτερα, βρέθηκαν σε μεγαλύτερη συχνότητα και σε πιο απομακρυσμένες από το *germarium* θέσεις (Πίνακας 6).

Συζήτηση

Τα αποτελέσματα της παρούσας εργασίας δείχνουν ότι ο αριθμός των κύκλων φωσ/σκοτάδι που δέχονται οι αφίδες προ ή μετά τη γέννησή τους, επηρεάζει τον αριθμό και την αλληλουχία των αρσενικών και θηλυκών απογόνων (θηλυτόκα, άπτερα και πτερωτά παρθενογενετικά), το συνολικό αριθμό απογόνων και τον αριθμό των εμβρύων ανά ωοσωλήνα. Οι Searle & Mittler (1981) πειραματιζόμενοι με έναν ολοκυκλικό κλώνο του *M. persicae* από τη Βόρεια Αμερική (Yakima, Washington, N46⁰36') βρήκαν, ότι ο χρόνος έκθεσης των αφίδων σε συνθήκες μικρής ημέρας (L9:D15, 18-20°C) επηρεάζει τη χρονική στιγμή που παράγονται οι διαφορετικές μορφές απογόνων αλλά δεν βρήκαν διαφορές στον αριθμό των αρσενικών που γεννήθηκαν από άπτερα που δέχθηκαν 1-7 κύκλους μικρής ημέρας προ της γέννησής τους. Στην παρούσα μελέτη, τα άπτερα του κλώνου P1, που εκτέθηκαν σε SD 3-4 ημέρες προ της γέννησής τους ή και ενωρίτερα, γέννησαν σημαντικά περισσότερα αρσενικά από αυτά που μεταφέρθηκαν σε SD 0-1 ημέρα προ ή μετά τη γέννησή τους. Το μεγαλύτερο αριθμό αρσενικών γέννησαν οι αφίδες που εκτέθηκαν σε SD 13-14 ημέρες προ της γέννησής τους. Επίσης, στον κλώνο P1 η παραγωγή αρσενικών ήταν μεγαλύτερη από τον κλώνο των Searle & Mittler για τα άπτερα που δέχθηκαν τον ίδιο αριθμό κύκλων μικρής ημέρας. Πιθανώς η διαφορετική αντίδραση οφείλεται στο διαφορετικό γενότυπο του κλώνου P1, που προέρχεται από νοτιότερο γεωγραφικό πλάτος (N 39⁰21'). Ωστόσο, η διαφορά μπορεί να οφείλεται και στην ελαφρώς υψηλότερη θερμοκρασία που χρησιμοποίησαν οι συγγραφείς. Το παραπάνω παρατηρήθηκε στους περισσότερους από τους εννέα επιπλέον ολοκυκλικούς κλώνους που συλλέχθηκαν από περιοχές της Κεντρικής και Βόρειας Ελλάδας και διάφορους



Σχήμα 2. Αθροιστικό σύνολο θηλυκών (συνεχείς γραμμές) και συνολικών απογόνων (διακεκομμένες γραμμές) που γεννήθηκαν από ένα, διαφορετικό για κάθε καμπύλη, άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό του *M. persicae* μετά τη μεταφορά του από LD σε SD και 17°C, 0-1, 2-3, 3-4, 7-8, 10-11 και 13-14 ημέρες προ της γέννησής τους.



Εικόνα 1. Ωοσωλήνας με μη φυσιολογικό έμβρυο σε άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό του *M. persicae* που μεταφέρθηκε από LD σε SD 0-1 ημέρα προ της γέννησής του.

ξενιστές. Η αύξηση στην παραγωγή των αρσενικών, που ακολουθεί την αύξηση των κύκλων μικρής ημέρας, που δέχονται οι αφίδες, βρέθηκε επίσης στους οκτώ από τους επιπλέον εννιά κλώνους που εξετάστηκαν. Η αντίδραση στη φωτοπερίοδο του κλώνου N02 ήταν όμοια με αυτή του κλώνου των Searle & Mittler, αν και ο αριθμός των απογόνων ήταν μεγαλύτερος στα άπτερα που μεταφέρθηκαν σε SD 7-8 ημέρες προ της γέννησής τους, από αυτά που μεταφέρθηκαν 0-1 ημέρα προ της γέννησής τους. Ο Blackman (1975b), στον ολοκυκλικό κλώνο του *M. persicae* που εξέτασε, βρήκε ότι υπάρχει επίδραση του χρόνου που μεταφέρονται οι αφίδες σε SD στον αριθμό των αρσενικών που παράγονται. Επίσης οι Matsuka & Mittler (1979), εξετάζοντας την παραγωγή διαφορετικών μορφών απογόνων από έναν κλώνο από την περιοχή Yakima σε διάφορες φωτοπερίόδους, βρήκαν ότι οι αφίδες που δέχθηκαν 6-7 κύκλους μικρής ημέρας προ της γέννησής τους παράγουν περισσότερα αρσενικά από αυτές που μεταφέρθηκαν σε SD 0-1 ημέρα προ της γέννησής τους. Πιθανώς η μεγαλύτερη διάρκεια που εκτέθηκαν τα έμβρυα σε ένα συγκεκριμένο ορμονικό περιβάλλον είναι υπεύθυνη για την αύξηση στην παραγωγή των αρσενικών απογόνων. Η σημασία της αύξησης στην παραγωγή των αρσενικών στην οικολογία του είδους σχετίζεται με τον καλύτερο συγχρονισμό των δυο φύλων στον πρωτεύοντα ξενιστή, τη ροδακινιά. Ένας μεγάλος αριθμός αρσενικών θα γεννηθεί αργότερα ώστε να αντιμετωπιστούν οι δυσκολίες της εύρεσης των φωτόκων θηλυκών που βρίσκονται συχνά σε μακρινά και διάσπαρτα δέντρα.

Όταν οι αφίδες δέχονται ένα συγκεκριμένο αριθμό σκοτοφάσεων σταματούν την παραγωγή των θηλυκών και γεννούν αρσενικά. Το παραπάνω σχετίζεται με την μείωση της JH σε ένα επίπεδο όπου τα έμβρυα διαφοροποιούνται ως αρσενικά (Tsitsipis & Mittler 1977b, Mittler et al. 1979). Σύμφωνα με τους Orlando (1974) και Blackman (1978) ο καθορισμός του φύλλου στις αφίδες γίνεται κατά την πρώτη διαίρεση του ωοκυττάρου (τα αρσενικά κύτταρα, τύπου XO, δέχονται ένα χρωμόσωμα λιγότερο από ότι τα θηλυκά κύτταρα). Τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά που γεννιούνται σε SD έχουν περίπου τρία έμβρυα ανά ωοσώληνα στο τρίτο νυμφικό στάδιο και αυτά που μεταφέρονται σε SD για 0-1 ημέρα προ της γέννησής τους παράγουν περίπου 33 θηλυκά (περίπου τα τρία πιο αναπτυγμένα έμβρυα είναι θηλυκά) πριν την παραγωγή των αρσενικών. Συνεπώς οι αφίδες είναι αναγκαίο να εκτεθούν σε SD για μια ελάχιστη περίοδο, διάρκειας περίπου δυο σταδίων, ώστε να μειωθεί η JH σε ένα επίπεδο, όπου τα έμβρυα διαφοροποιούνται ως αρσενικά. Οι

αφίδες που μεταφέρθηκαν σε SD σε μικρότερο στάδιο ανάπτυξης παράγουν περισσότερα αρσενικά και ενωρίτερα στην αναπαραγωγική περίοδο της ζωής τους καθώς εκτέθηκαν για μεγαλύτερη χρονική περίοδο σε συνθήκες που προάγουν τη διαφοροποίηση των εμβρύων σε αρσενικά. Τα άπτερα με τη γέννησή τους σε LD έχουν δυο έμβρυα σε κάθε ωοσωλήνα και σε κάθε στάδιο σχηματίζεται περίπου ένα επιπλέον έμβρυο ανά ωοσωλήνα. Επομένως, στα άπτερα θηλυκά, που μεταφέρονται σε SD μετά το τρίτο νυμφικό στάδιο, περίπου 40 έμβρυα έχουν ήδη διαφοροποιηθεί ως θηλυκά και έπειτα δεν παράγονται αρσενικά καθώς ο αριθμός των σκοτοφάσεων που δέχονται κατόπιν δεν είναι αρκετός για να διαφοροποιηθούν αρσενικά έμβρυα αν και παράγεται ένας μεγάλος αριθμός απογόνων. Αντίθετα, οι Matsuka & Mittler (1979) βρήκαν ότι άπτερα θηλυκά που μεταφέρθηκαν κατά την ενηλικίωση σε φωτοπερίοδο 15 ώρες σκοτάδι ανά ημέρα παράγουν μικρό αριθμό αρσενικών. Επίσης, σε αυτή την περίπτωση ο κλώνος που χρησιμοποίησαν γέννησε περίπου 10 προνύμφες λιγότερες από ότι ο κλώνος P1. Το παραπάνω φαίνεται ότι αποτελεί μια ακόμη περίπτωση διαφοράς μεταξύ κλώνων στην αντίδραση στη φωτοπερίοδο που υποδηλώνει είτε ένα μικρότερο αριθμό εμβρύων κατά τη γέννηση ή μια πιο άμεση αντίδραση στις συνθήκες που προάγουν την παραγωγή των αρσενικών. Οι αφίδες που δέχθηκαν 0-1 κύκλους μικρής ημέρας προ της γέννησής τους παράγουν στατιστικώς σημαντικά μεγαλύτερο αριθμό αρσενικών από αυτές που μεταφέρθηκαν σε SD στο πρώτο νυμφικό στάδιο αν και έχουν δεχθεί περίπου τον ίδιο αριθμό σκοτοφάσεων. Η διαφορά που παρατηρείται, πιθανώς οφείλεται σε επίδραση του μητρικού φωτοπεριοδικού μηχανισμού. Επίσης, είναι δυνατό τα έμβρυα να είναι πιο ευαίσθητα στις συνθήκες μικρής ημέρας από ότι οι νεαρές προνύμφες. (Matsuka & Mittler 1979)

Ένα άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό που μεταφέρθηκε σε SD 7-8 ημέρες προ της γέννησής του, γέννησε αποκλειστικά αρσενικούς απογόνους και θεωρείται ως καθαρά αρρενοτόκο θηλυκό. Τέτοιες περιπτώσεις δεν είναι συνηθισμένες και έχουν σπάνια αναφερθεί (Searle & Mittler 1981, Hille Ris Lambers 1966).

Σχεδόν όλοι οι θηλυκοί απόγονοι των απτέρων που εκτέθηκαν σε SD προ της γέννησής τους ή στο πρώτο νυμφικό στάδιο ήταν θηλυτόκα. Οι αφίδες, που μεταφέρθηκαν σε SD μετά το πρώτο νυμφικό στάδιο, παράγουν μεγάλο αριθμό άπτερων παρθενογενετικών θηλυκών για 4-17 ημέρες (ανάλογα με το στάδιο έκθεσης σε SD). Τα άπτερα γεννούν πτερωτά θηλυκά (τα περισσότερα είναι θηλυτόκα) μετά

από 1-10 ημέρες αναπαραγωγής, ανάλογα με το στάδιο που μεταφέρθηκαν σε SD. Το παραπάνω δείχνει ότι αν και η παραγωγή της JH μειώθηκε με τη μεταφορά σε SD, τα έμβρυα που έχουν αναπτυχθεί σε συνθήκες μεγάλης ημέρας για ορισμένο χρονικό διάστημα έχουν περάσει το κρίσιμο στάδιο και διαφοροποιούνται ως άπτερα ή πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά. Ο Blackman (1975b), στον ολοκυκλικό κλώνο που χρησιμοποίησε, βρήκε ότι τα πτερωτά θηλυκά γεννούν ωοτόκα αν δεχθούν το ελάχιστο τέσσερις κύκλους μικρής ημέρας κατά τα τελευταία στάδια της εμβρυακής ανάπτυξής τους. Στον κλώνο (P1) της παρούσας εργασίας πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά, που δέχθηκαν περισσότερους από τέσσερις κύκλους, γέννησαν αποκλειστικά παρθενογενετικούς απογόνους.

Σχεδόν όλα τα άπτερα παράγουν ορισμένα θηλυκά μετά την παραγωγή των αρσενικών αν και οι αφίδες παραμένουν σε συνθήκες που προάγουν την παραγωγή των αρσενικών. Αυτό πιθανώς οφείλεται στην αύξηση της ορμόνης νεότητας πάνω από το επίπεδο που προάγει η παραγωγή των αρσενικών. Το παραπάνω συμφωνεί με τα αποτελέσματα των Lees (1959) και Tsitsipis & Mittler (1977b), που εργάστηκαν με τα είδη *Megoura viciae* Buckton και *A. fabae* αντίστοιχα. Αντίθετα, στα είδη *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Kenten 1955, Lamb & Pointing 1975, Sharma *et al.* 1975), *Dysaphis plantaginea* (Passerini) (Bonnemaison 1965), *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) (MacGillivray & Anderson 1964) και σε έναν κλώνο του *M. persicae* (Blackman 1975b) οι αφίδες μετά την παραγωγή αριθμού θηλυκών παρήγαγαν αποκλειστικά αρσενικούς απογόνους. Πιθανόν σε αυτές τις περιπτώσεις το επίπεδο της ορμόνης παραμένει σταθερά χαμηλότερο από αυτό που προάγει την παραγωγή των θηλυκών.

Η παρατηρούμενη παύση ή μείωση της παραγωγής απογόνων πριν από την έναρξη της παραγωγής των αρσενικών, έχει επίσης αναφερθεί για το ίδιο είδος (Blackman 1975b, Searle & Mittler 1981) και για άλλα είδη όπως τα: *M. euphorbiae* (Mac Gillivray & Anderson 1964), *A. pisum* (Lamb & Pointing 1975, Sharma *et al.* 1975), *D. plantaginea* (Bonnemaison 1965, Arnold 1975) και *Rhopalosiphum padi* (L.) (Dixon & Glen 1971). Οι Lamb & Pointing (1975) έχουν προτείνει ότι αυτό το φαινόμενο οφείλεται στο μικρότερο ρυθμό ανάπτυξης των αρσενικών εμβρύων. Σύμφωνα με τους Searle & Mittler (1981) η παρουσία μη φυσιολογικών εμβρύων στις ωοθήκες μπορεί να προκαλέσει ασυνέχεια στο ρυθμό παραγωγής απογόνων. Επίσης, μια ακόμη αιτία είναι η πιο αργή ανάπτυξη του αρσενικού ωοκυττάρου, που είναι

αποτελεσμα επιμήκυνσης της πρώτης πυρηνικής διαίρεσης των ωογονίων, που εξελίσσονται σε αρσενικά ωκύτταρα (Orlando 1974).

Μη φυσιολογικά έμβρυα έχουν περιγραφεί για πρώτη φορά στο *M. persicae* από τους Searle & Mittler (1981). Στην παρούσα εργασία φαίνεται από την αλληλουχία των θηλυκών και αρσενικών απογόνων και τη θέση των μη φυσιολογικών εμβρύων, ότι πιθανώς η θέση τους σχετίζεται με την έναρξη της παραγωγής των αρσενικών απογόνων. Οι Searle & Mittler (1981) πρότειναν ότι χρωμοσωμικές ανωμαλίες, που προκαλεί ο ενδιάμεσος τίτλος ορμόνης κατά τη στιγμή που η αφίδα από θηλυκά γεννά αρσενικά, μπορούν να προκαλέσουν τέτοιου είδους μη φυσιολογικά έμβρυα. Ανωμαλίες επίσης έχουν βρεθεί σε άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά ανολοκυκλικών κλώνων των *M. persicae* και *A. pisum* και ολοκυκλικών κλώνων του *Sitobion fragariae* (Walker) (Searle & Mittler 1981) και *M. viciae* (Crema 1979). Στο *A. fabae* έχουν βρεθεί αποβλημένα έμβρυα κατά την έναρξη της παραγωγής των αρσενικών (Searle & Mittler 1981).

Ένα άλλο σημείο συζήτησης αποτελεί η μείωση του συνολικού αριθμού απογόνων και των εμβρύων ανά ωοσωλήνα, όταν οι αφίδες μεταφέρονται σε SD σε μικρότερο στάδιο της ανάπτυξής τους. Επίσης, σε μελέτη της παραγωγής διαφορετικών μορφών απογόνων από κλώνους του *M. persicae* σε διάφορες φωτοπερίόδους, βρέθηκε ότι λιγότεροι απόγονοι παράγονταν στις μεγαλύτερες σκοτοπερίόδους (Τσιτσιπής και Κεφαλογιάννη αδημοσίευτα στοιχεία). Τα παραπάνω σχετίζονται με την αύξηση στην παραγωγή των αρσενικών. Πιθανοί παράγοντες, που μπορεί να προκαλούν την παρατηρούμενη μείωση του συνολικού αριθμού απογόνων και των εμβρύων ανά ωοσωλήνα, είναι η παρουσία μη φυσιολογικών εμβρύων, η παύση ή μείωση της παραγωγής κατά τη μετάβαση από θηλυκούς σε αρσενικούς απογόνους και ο μεγαλύτερος χρόνος ανάπτυξης των αρσενικών εμβρύων (Lamb & Pointing 1975, Crema 1979, Searle & Mittler 1981, Mittler & Gorden 1991).

Τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης έδειξαν ότι μια συγκεκριμένη αντίδραση στη φωτοπερίοδο (η αύξηση στη παραγωγή των αρσενικών απογόνων που προκαλεί η αύξηση του αριθμού των κύκλων μικρής ημέρας που δέχονται τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά) είναι πιθανώς διαδεδομένη στους ολοκυκλικούς κλώνους της Βόρειας και Κεντρικής Ελλάδας. Πιθανώς, η σημασία της αύξησης στην παραγωγή των αρσενικών απογόνων στην οικολογία του είδους είναι ο καλύτερος συγχρονισμός στη συνάντηση των δυο φύλων στον πρωτεύοντα ξενιστή. Ωστόσο, σε

κλώνους τόσο από βόρεια (Searle & Mittler, 1981) όσο και από νότια γεωγραφικά πλάτη, η παραγωγή των αρσενικών παρέμεινε σχετικά σταθερή ανεξάρτητα από τους κύκλους μικρής ημέρας που δέχθηκαν οι αφίδες. Συνεπώς, είναι σκόπιμο να εξεταστούν κλώνοι και από βορειότερες χώρες, ώστε να διαπιστωθεί ο βαθμός που υπάρχει αυτή η αντίδραση σε διαφορετικά γεωγραφικά πλάτη. Στους κλώνους που εξετάστηκαν από διάφορες περιοχές της Ελλάδας παρατηρήθηκε παραλλακτικότητα στην παραγωγή των διαφορετικών μορφών απογόνων. Οι περισσότεροι από αυτούς γέννησαν πιο πολλά αρσενικά από ότι ο κλώνος των Searle & Mittler (1981), που προέρχεται από βορειότερο γεωγραφικό πλάτος. Ωστόσο, μόνο από έναν κλώνο δεν μπορούν να χαρακτηριστεί το σχέδιο παραγωγής αρσενικών σε πληθυσμούς που προέρχονται από βόρεια γεωγραφικά πλάτη. Επίσης, αυτή διαφορά μπορεί να οφείλεται και στην ελαφρώς υψηλότερη θερμοκρασία που χρησιμοποίησαν οι συγγραφείς. Συνεπώς είναι σκόπιμο να συγκριθεί το σχέδιο παραγωγής αρσενικών απογόνων από κλώνους που προέρχονται τόσο από βόρεια και νότια γεωγραφικά πλάτη, όσο και περιοχές του ίδιου γεωγραφικού πλάτους αλλά με διαφορετικό υψόμετρο, όπου επικρατούν διαφορετικές θερμοκρασίες.

Γενική Συζήτηση

Η παρούσα μελέτη συνέβαλλε στη διεύρυνση της γνώσης στη βιολογία και τη γενετική ποικιλότητα των πληθυσμών του *Myzus persicae* (Sulzer) στην Ελλάδα, διευκρινίστηκε η ταξινομική θέση των πληθυσμών που αποικίζουν τον καπνό και αξιολογήθηκαν νέες μέθοδοι που μπορούν να συμβάλλουν στη επίλυση προβλημάτων συστηματικής και στη μελέτη της γενετικής και της βιοοικολογίας των αφίδων. Διαπιστώθηκε η επίδραση του μηχανισμού μέτρησης χρονικού διαστήματος (interval timer) στην παραγωγή έμφυλων απογόνων από θεμελιωτικές μορφές, καθώς και η επίδραση του διαφορετικού χρόνου έκθεσης των αφίδων σε συνθήκες μικρής ημέρας (SD) στον καθορισμό του φύλου. Επίσης, εξετάστηκε η παραγωγή διαφορετικών μορφών απογόνων σε SD από διάφορους ολοκυκλικούς και μη-ολοκυκλικούς κλώνους.

Το 1987 ανακοινώθηκε ότι πληθυσμοί του συμπλόκου *Myzus persicae*, που τρέφονται στο καπνό, διαφέρουν μορφολογικά από πληθυσμούς που τρέφονται σε άλλους δευτερεύοντες ξενιστές και αποτελούν ξεχωριστό είδος το *Myzus nicotianae* Blackman, γενετικά απομονωμένο από το *Myzus persicae* (Sulzer) από το οποίο προήλθε. Η γενετική ανάλυση με την μέθοδο της RAPD-PCR κλώνων που συλλέχθηκαν από καπνό και άλλους ξενιστές έδειξε ότι τα *Myzus persicae* (Sulzer) και *Myzus nicotianae* Blackman φαίνεται να μην αποτελούν διαφορετικά είδη, καθώς οι 61 τυχαίοι οδηγοί (primers) που χρησιμοποιήθηκαν έδωσαν σχεδόν ταυτόσημο πρότυπο ζωνών στους κλώνους και των δύο ομάδων. Αντίθετα, όλοι οι τυχαίοι οδηγοί που χρησιμοποιήθηκαν διέκριναν άλλα είδη αφίδων ακόμη και αυτά που ανήκουν στο ίδιο γένος. Ωστόσο, βρέθηκε υψηλή συσχέτιση μεταξύ φυτού ξενιστή (καπνός / άλλοι ξενιστές) και της ζώνης μεγέθους 550 ζβ (παρουσία / απουσία), που βρέθηκε με τον primer OPA-18. Η συσχέτιση αυτή υποστηρίζει την άποψη, ότι οι αφίδες του καπνού αποτελούν ξεχωριστή φυλή προσαρμοσμένη στο συγκεκριμένο φυτό-ξενιστή. Το παραπάνω υποστηρίζει επίσης η μορφολογική παραλλακτικότητα πληθυσμών της Ελλάδας, που σχετίζεται με τον ξενιστή πάνω στον οποίο συλλέχθηκαν οι αφίδες. Με τη χρήση της σωματομετρίας και την ανάλυση των δεδομένων με τη μέθοδο της ανάλυσης των πολλαπλών ανταποκρίσεων-μεταβλητών (Ανάλυση Κανονικών Μεταβλητών, Διαφοροποιούσα ανάλυση) και μιας νέας μεθόδου «μη παραμετρικά δένδρα ταξινόμησης» διακρίθηκαν οι αφίδες που

αποικίζουν τον καπνό από αυτούς που συλλέχθηκαν από άλλους ξενιστές. Οι μορφολογικές διαφορές που βρέθηκαν μεταξύ των δυο φυλών φαίνεται ότι είναι σταθερές και οφείλονται στο διαφορετικό γενότυπο των κλώνων. Στο ίδιο συμπέρασμα κατέληξε και ο Blackman (1987), που παρέθεσε την άποψη ότι οι κλώνοι της μορφής που αποικίζουν τον καπνό μοιράζονται ένα σύνθετο μορφολογικό χαρακτηριστικό, αρκετά σταθερό, που πιθανώς ελέγχεται από πολλά γονίδια.

Σε περιοχές όπου καλλιεργείται ο καπνός, στους ανοιξιάτικους πληθυσμούς στη ροδακινιά κυριαρχεί η μορφή του καπνού και μερικές φορές βρίσκεται και σε άλλους εκτός του καπνού δευτερεύοντες ξενιστές. Αντιθέτως, δεν βρέθηκε σε περιοχές όπου δεν καλλιεργείται καπνός. Πιθανώς, υπάρχει μια γεωγραφική κατανομή της μορφής του καπνού που σχετίζεται με την παρουσία ή την απουσία του κύριου ξενιστή της. Επίσης, τα δυο taxa μπορούν και διατηρούν τις σχετικές με τον ξενιστή διαφορές σε περιοχές όπου συνυπάρχουν ολοκυκλικοί πληθυσμοί που έχουν τη σεξουαλική φάση στον ίδιο πρωτεύοντα ξενιστή, τη ροδακινιά. Το παραπάνω υποδηλώνει την ύπαρξη ενός μηχανισμού αναπαραγωγικής απομόνωσης. Έχει προταθεί η προζυγωτική απομόνωση λόγω διαφορών στη φαινολογία ή στη συμπεριφορά των δυο taxa (Blackman & Spence, 1992). Το παραπάνω υποστηρίζεται και από τη διαφορά σε μια ζώνη που βρέθηκε με τη μέθοδο RAPD-PCR μεταξύ κλώνων που προέρχονται από τον καπνό και από άλλους ξενιστές. Ωστόσο, είναι πιθανό ότι δεν υπάρχει πλήρης αναπαραγωγική απομόνωση μεταξύ των δυο φυλών και οι περιπτώσεις υβριδισμού δεν πρέπει να αποκλείονται.

Σχετικά με τις δυο μεθόδους που χρησιμοποιήθηκαν (RAPD-PCR και Σωματομετρία), τα αποτελέσματα επιβεβαιώνουν την αξία τους ως ένα συμπληρωματικό εργαλείο σε άλλες μεθόδους όπως: παραλλακτικότητα αλλοενζύμων, χαρακτηριστικά βιολογικού κύκλου, προτίμηση φυτού ξενιστή κ.α., για την επίλυση ταξινομικών προβλημάτων, τη μελέτη της γενετικής παραλλακτικότητας και της οικολογίας των αφίδων. Ωστόσο, η εύρεση μοριακών δεικτών με τη χρήση διαφορετικών τυχαίων οδηγών ή διαφορετικής μοριακής προσέγγισης (μικροδορυφορικό και μιτοχονδριακό DNA), που να διακρίνουν με μεγαλύτερη ακρίβεια της δυο φυλές θα συνεισφέρει στην μελέτη της βιοοικολογίας του είδους.

Το *M. persicae* στην Ελλάδα παρουσιάζει πολυμορφισμό στο βιολογικό του κύκλο, καθώς παρατηρήθηκαν και οι τέσσερις κατηγορίες βιολογικού κύκλου που έχουν περιγραφεί (Blackman 1971, 1972). Οι ολοκυκλικοί, ανολοκυκλικοί και

ανδροκυκλικοί (57% των εξεταζόμενων ανολοκυκλικών κλώνων) γενότυποι εμφανίστηκαν σε σχετικά μεγάλη συχνότητα αντίθετα με τους ενδιάμεσους (2,9% του συνόλου των εξεταζόμενων κλώνων ή 5,7% των ανολοκυκλικών κλώνων). Το είδος έχει ικανότητα προσαρμογής στις συνθήκες του περιβάλλοντος και συνεπώς περισσότερες πιθανότητες επιβίωσης ακολουθώντας δυο στρατηγικές διαχείμασης (ως ωό σε διάπαυση και ως παρθενογενετικό άτομο). Επίσης, διαπιστώθηκε ένα σημαντικό χαρακτηριστικό των ολοκυκλικών, κλώνων που, προσδίδουν στο είδος ακόμη ένα πλεονέκτημα για την επιβίωση του. Τα θηλυτόκα των ολοκυκλικών κλώνων μπορούν να παράγουν όλες τις μορφές του *M. persicae* και οι άπτεροι απόγονοί τους διατηρούν την ικανότητα παραγωγής σεξουαλικών ατόμων. Η δυνατότητα του είδους για εγγενή αναπαραγωγή, τόσο με τους ολοκυκλικούς κλώνους όσο και με αυτούς που έχουν χάσει μερικώς τη δυνατότητα εγγενούς αναπαραγωγής, έχει ως αποτέλεσμα τη δημιουργία νέων γενοτύπων με πιθανώς μεγαλύτερη ικανότητα προσαρμογής και επιβίωσης.

Όπως αναμενόταν, το 94% των κλώνων που συλλέχθηκαν στη ροδακινιά, τον πρωτεύοντα ξενιστή του είδους, ήταν ολοκυκλικοί δηλαδή σχεδόν όλοι οι κλώνοι που θα μεταναστεύσουν την άνοιξη θα επιστρέψουν το φθινόπωρο. Το μικρό ποσοστό των μη-ολοκυκλικών κλώνων στη ροδακινιά υποδηλώνει ότι οι κλώνοι αυτοί μεταναστεύουν στις καλοκαιρινές καλλιέργειες κυρίως από τα αυτοφυή φυτά και τις διάφορες χειμερινές καλλιέργειες. Ενδιαφέρον παρουσιάζει η γεωγραφική κατανομή των ολοκυκλικών γενοτύπων που αποικίζουν δευτερεύοντες ξενιστές. Μεγάλο ποσοστό ολοκυκλικών γενοτύπων βρέθηκε στις περιοχές της Κεντρικής Μακεδονίας, όπου καλλιεργείται εκτεταμένα η ροδακινιά. Αντίθετα, τόσο νοτιότερα σε περιοχές της Κεντρικής, Δυτικής και Στερεάς Ελλάδας, όσο και βορειότερα στη Θράκη, όπου δεν καλλιεργείται εκτεταμένα η ροδακινιά, το πλείστο των γενοτύπων ήταν ανολοκυκλικοί. Η χειμερινή θερμοκρασία είναι ένας παράγοντας που μπορεί να επηρεάσει τη συχνότητα εμφάνισης ολοκυκλικών και ανολοκυκλικών γενοτύπων στις εύκρατες περιοχές (Blackman, 1974). Στην Ελλάδα η θερμοκρασία δεν φαίνεται απαγορευτική για τη συνύπαρξη κλώνων με διαφορετικό βιολογικό κύκλο. Επίσης, σε περιοχές της Θράκης (Ξάνθη, Κομοτηνή), όπου ο χειμώνας είναι ενδεχομένως ψυχρός, το πλείστο των κλώνων ήταν ανολοκυκλικοί. Συνεπώς, η γεωγραφική παραλλακτικότητα που παρουσιάζεται στη στρατηγική διαχείμασης δεν μπορεί να αποδοθεί στις χειμερινές θερμοκρασίες που σημειώνονται στις διάφορες περιοχές. Αντιθέτως, η αφθονία του πρωτεύοντος ξενιστή είναι ο κύριος παράγοντας για την

παρουσία υψηλού ποσοστού ολοκυκλικών πληθυσμών στους δευτερεύοντες ξενιστές κατά την καλοκαιρινή περίοδο.

Το είδος της καλλιέργειας φαίνεται να αποτελεί ένα σημαντικό παράγοντα στην οικολογία και στη γενετική δομή των πληθυσμών του *M. persicae* στην Ελλάδα. Η πίεση επιλογής στους πληθυσμούς, που αποικίζουν τον καπνό, έχει οδηγήσει στη γενετική διαφοροποίησή τους. Σε περιοχές, όπου καλλιεργείται ο καπνός συναντάται η φυλή που τον αποικίζει όχι όμως και σε περιοχές, όπου η καλλιέργεια του καπνού δεν είναι διαδομένη. Επίσης, η αφθονία του πρωτεύοντα ξενιστή προκαλεί μια συγκεκριμένη κατανομή των ολοκυκλικών και μη-ολοκυκλικών πληθυσμών.

Ο ολοκυκλικός και ο ανολοκυκλικός τρόπος αναπαραγωγής αντιπροσωπεύουν δυο διαφορετικές στρατηγικές που ακολουθεί το είδος στη διαχείμαση και συνεπώς στην επιβίωσή του. Ωστόσο, δεν πρέπει να θεωρούνται ως δυο ανεξάρτητες κατηγορίες καθώς οι ανδροκυκλικοί γενοτύποι βρέθηκαν σε σχετικά υψηλό ποσοστό. Τα αρσενικά, κυρίως των ανδροκυκλικών γενοτύπων, που αποτελούν σημαντικό τμήμα των ελληνικών πληθυσμών, αλλά και τα έμφυλα άτομα των ενδιάμεσων κλώνων συμμετέχουν στη σεξουαλική φάση του είδους, στην ανταλλαγή γονιδίων μεταξύ γενοτύπων με διαφορετική στρατηγική διαχείμασης και συνεπώς στη δημιουργία νέων γενοτύπων.

Οι ενδιάμεσοι κλώνοι αποτελούν μια κατηγορία που χρειάζεται περαιτέρω μελέτη. Παρόλο που ακολουθούν δυο στρατηγικές διαχείμασης βρέθηκαν σε μικρό ποσοστό. Επίσης, φαίνεται ότι έχουν την ικανότητα να παράγουν ενδιάμεσα πτερωτά κατά τη διάρκεια του χειμώνα. Ο ρόλος αυτής της μορφής, που παράγεται το χειμώνα δεν έχει διευκρινισθεί.

Ενδιαφέρον παρουσιάζει, σχετικά με τη φυτοπροστασία, η εξάπλωση της κόκκινης μορφής του είδους καθώς η κόκκινη μορφή στη Β. Αμερική βρέθηκε πιο ανθεκτική στα οργανοφωσφορικά εντομοκτόνα από ότι η πράσινη (Harlow *et al.* 1991). Επίσης, είναι γνωστό ότι παρουσιάζει μια χρωμοσωμική A 1,3 μετατόπιση που συνδέεται με τον E4 μηχανισμό ανθεκτικότητας στα εντομοκτόνα, όταν περιστασιακά εμφανίζεται στην πράσινη (Blackman 1987, Blackman *et al.* 1999). Η γεωγραφική κατανομή των κόκκινων κλώνων, που συλλέχθηκαν από καπνό ακολουθεί αυτή του βιολογικού κύκλου. Οι κόκκινοι κλώνοι εμφανίστηκαν σε μεγαλύτερους αριθμούς σε περιοχές όπου το πλείστο των κλώνων είναι ανολοκυκλικοί, ιδιαίτερα στη Στερεά, Κεντρική και Δυτική Ελλάδα. Αντίθετα, στις περιοχές της Κεντρικής Μακεδονίας βρέθηκαν περισσότεροι πράσινοι κλώνοι.

Επίσης, βρέθηκε συσχέτιση χρώματος και κατηγορίας βιολογικού κύκλου κατά τα έτη 1997-98, που οφείλεται στην κυριαρχία των κόκκινων ανολοκυκλικών κλώνων στις περιοχές της Κεντρικής και Στερεάς Ελλάδας όπου συλλέχθηκαν εκτεταμένα κατά τα δύο έτη. Ωστόσο, από τους ολοκυκλικούς κλώνους που βρέθηκαν σε δευτερεύοντες ξενιστές το 72,9% ήταν πράσινου χρώματος. Επίσης, στον πρωτεύοντα ξενιστή του είδους, τη ροδακινιά, το πλείστο των κλώνων ήταν πράσινου χρώματος. Ο βιολογικός κύκλος των αφίδων που αποικίζουν τον καπνό έχει ιδιαίτερη σημασία στη επιδημιολογία των ιών. Η αφίδα που μεταναστεύει από τη ροδακινιά έχει λιγότερες πιθανότητες να μεταφέρει ιούς, ιδιαίτερα μεταδιδόμενους με έμμονο τρόπο, αντίθετα με αυτές που διαχειμάζουν σε αυτοφυή φυτά και χειμερινές καλλιέργειες. Υπάρχει υψηλός κίνδυνος εμφάνισης ιολογικών ασθενειών στα σπορεία και μετάδοσής τους στην καλλιέργεια καθώς οι αφίδες που βρέθηκαν στα σπορεία προέρχονται κυρίως από αυτοφυή φυτά ή χειμερινές καλλιέργειες.

Εξετάζοντας την αντίδραση στη φωτοπερίοδο ολοκυκλικών κλώνων του *M. persicae*, που συλλέχθηκαν από περιοχές της Κεντρικής και Βόρειας Ελλάδας, παρατηρήθηκαν διαφορές μεταξύ κλώνων τόσο από την ίδια όσο και από διαφορετική περιοχή. Οι διαφορές, που παρουσιάστηκαν μεταξύ των κλώνων, είναι δύσκολο να συσχετιστούν με το διαφορετικό γεωγραφικό πλάτος, λόγω της μεγάλης ενδοτοπικής παραλλακτικότητας, που παρατηρήθηκε, και της ομοιότητας που έδειξαν κλώνοι από διαφορετικές περιοχές. Η ενδοτοπική παραλλακτικότητα που παρουσιάστηκε υποστηρίζει την άποψη του MacKay (1989), ότι τα χαρακτηριστικά ενός κλώνου είναι δυνατό να μην αντιπροσωπεύουν τον πληθυσμό της περιοχής που συλλέχθηκε. Η ενδοτοπική παραλλακτικότητα που παρατηρήθηκε και η ομοιότητα μεταξύ αλλοπατρικών κλώνων υποδηλώνει την πιθανή μετανάστευση ολοκυκλικών γενοτύπων σε διάφορες περιοχές και τη δυνατότητα συνύπαρξης διαφορετικών γενοτύπων.

Σχετικά με τους ανδροκυκλικούς κλώνους που εξετάστηκαν, οι περισσότεροι γέννησαν λίγα αρσενικά αλλά βρέθηκαν και κλώνοι με παραγωγή ανάλογη των ολοκυκλικών. Διαφορές στην παραγωγή αρσενικών βρέθηκαν τόσο μεταξύ κλώνων της ίδιας όσο και μεταξύ κλώνων διαφορετικής περιοχής. Ωστόσο, το χαρακτηριστικό γνώρισμα των ανδροκυκλικών κλώνων ήταν η μεγάλη ενδοκλωνική παραλλακτικότητα που βρέθηκε στην παραγωγή των αρσενικών. Στους ανδροκυκλικούς αλλά και στον ενδιάμεσο κλώνο βρέθηκε ότι όλα τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά δεν παράγουν αρσενικά. Επίσης, στον ενδιάμεσο κλώνο

μόνο το 50% των άπτερων παρθενογενετικών γέννησαν «ενδιάμεσα» πτερωτά θηλυκά. Θεωρείται ότι η ενδοκλωνική παραλλακτικότητα οφείλεται σε μια ασταθή κατάσταση του μηχανισμού καθορισμού του φύλου (Blackman, 1972). Φαίνεται, ότι ο καθορισμός του φύλου στους ανδροκυκλικούς και ενδιάμεσους κλώνους είναι ένα πολύπλοκο φαινόμενο και χρειάζεται περαιτέρω έρευνα για την κατανόησή του.

Επίσης, μελετήθηκε η επίδραση του μηχανισμού μέτρησης χρονικού διαστήματος, γνωστός και ως “interval timer”, στην παραγωγή σεξουαλικών μορφών. Διαπιστώθηκε ότι ο μηχανισμός μέτρησης χρονικού διαστήματος αποτρέπει την παραγωγή σεξουαλικών ατόμων σε συνθήκες μικρής ημέρας τουλάχιστον για δυο γενεές από την εκκόλαψη του διαχειμάζοντος ωού. Ο μηχανισμός στο συγκεκριμένο είδος δεν αποτρέπει πλήρως αλλά μερικώς την παραγωγή θηλυτόκων. Τα θεμελιωτικά άπτερα παράγουν μόνο παρθενογενετικές μορφές. Οι απόγονοι των θεμελιωτικών ατόμων έχουν την ικανότητα παραγωγής θηλυτόκων, που το ποσοστό τους αυξάνει από γενιά σε γενιά. Παρόμοια επίδραση του μηχανισμού μέτρησης χρονικού διαστήματος βρέθηκε και στα είδη *Drepanosiphum platanoides* (Schrank) και *Eucallipterus tiliae* L. (Dixon 1971b, 1972a). Επίσης, βρέθηκε δεύτερος μηχανισμός, που ελέγχει την παραγωγή των αρσενικών, καθώς εμφανίστηκαν σε μεταγενέστερες γενιές, από ότι τα θηλυτόκα, σε ποσοστό που αυξάνει από γενιά σε γενιά. Η ύπαρξη του δεύτερου μηχανισμού έχει αναφερθεί και στα προαναφερθέντα είδη. Η σημασία του μηχανισμού μέτρησης χρονικού διαστήματος έγκειται στην αποτροπή των αφίδων να παράγουν σεξουαλικές μορφές σε εποχή, που ευνοεί την ανάπτυξη, δηλαδή την άνοιξη όπου η συνθήκες μοιάζουν με αυτές του φθινοπώρου. Επίσης, πρέπει να λαμβάνεται υπόψη στο σχεδιασμό πειραμάτων μελέτης της παραγωγής σεξουαλικών μορφών, ιδιαίτερα των αρσενικών, καθώς βρέθηκε ότι η επίδραση του μηχανισμού στην παραγωγή των σεξουαλικών μορφών διαρκεί για ορισμένες γενιές μετά τη μετανάστευση των αφίδων από τη ροδακινιά.

Στα πλαίσια μελέτης του μηχανισμού καθορισμού του φύλου στις αφίδες εξετάστηκε η επίδραση της διαφορετικής διάρκειας έκθεσης σε SD στην παραγωγή διαφορετικών μορφών απογόνων από ολοκυκλικούς κλώνους του *M. persicae*. Βρέθηκε, ότι ο αριθμός των κύκλων φως\σκοτάδι που δέχονται οι αφίδες προ ή μετά τη γέννησή τους, επηρεάζει τον αριθμό και την αλληλουχία των αρσενικών και θηλυκών απογόνων (θηλυτόκα, άπτερα και πτερωτά παρθενογενετικά), το συνολικό αριθμό απογόνων και τον αριθμό των εμβρύων ανά ωοθήκη.

Παρατηρήθηκε αύξηση στην παραγωγή των αρσενικών που ακολουθεί την αύξηση των κύκλων μικρής ημέρας που δέχονται οι αφίδες. Η συγκεκριμένη αντίδραση στη φωτοπερίοδο είναι πιθανώς διαδεδομένη στους ολοκυκλικούς κλώνους της Βόρειας και Κεντρικής Ελλάδας. Το παραπάνω φαινόμενο παρατηρήθηκε και σε κλώνους από βορειότερα γεωγραφικά πλάτη (Blackman 1975b, Matsuka & Mittler 1979) αν και σε ορισμένες περιπτώσεις η παραγωγή των αρσενικών δεν επηρεάστηκε από τους κύκλους μικρής ημέρας, που δέχθηκαν οι αφίδες (Searle & Mittler, 1981). Επίσης, η επίδραση της διάρκειας έκθεσης σε SD στην παραγωγή των θηλυτόκων είναι ανάλογη με αυτή στην παραγωγή των αρσενικών. Η σημασία της συγκεκριμένης αντίδρασης στη φωτοπερίοδο στην οικολογία του είδους σχετίζεται με τον καλύτερο συγχρονισμό των δυο φύλων στον πρωτεύοντα ξενιστή. Ένας μεγάλος αριθμός αρσενικών θα γεννηθεί αργότερα ώστε να αντιμετωπιστούν οι δυσκολίες της εύρεσης των ωοτόκων θηλυκών, που βρίσκονται συχνά σε μακρινά και διάσπαρτα δέντρα.

Η διαφοροποίηση των εμβρύων σε αρσενικά ή θηλυκά σχετίζεται με τη μείωση της ορμόνης νεότητας (JH) κάτω από ένα συγκεκριμένο επίπεδο (Tsitsipis & Mittler 1977a, 1977b, Mittler *et al.* 1979). Η αύξηση στην παραγωγή των αρσενικών, που ακολουθεί την αύξηση των κύκλων μικρής ημέρας, που δέχονται οι αφίδες, οφείλεται στην έκθεση για μεγαλύτερο χρονικό διάστημα σε συνθήκες που προάγουν τη διαφοροποίηση των εμβρύων σε αρσενικά. Η επίδραση της μικρής ημέρας δεν είναι άμεση αλλά οι αφίδες πρέπει να εκτεθούν σε SD για μια ελάχιστη περίοδο, διάρκειας περίπου δυο σταδίων, ώστε να μειωθεί η JH σε επίπεδο, όπου τα έμβρυα διαφοροποιούνται ως αρσενικά. Επίσης, σε άπτερα που αναπτύχθηκαν σε LD για περισσότερο από δυο προνυμφικά στάδια, ορισμένα από τα έμβρυά τους γεννιούνται ως άπτερα ή πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά καθώς φαίνεται, ότι έχουν περάσει το κρίσιμο στάδιο και η μείωση της JH δεν μπορεί να οδηγήσει στη διαφοροποίησή τους ως θηλυτόκα.

Η μείωση του συνολικού αριθμού απογόνων και των εμβρύων ανά ωοσωλήνα που ακολουθεί την αύξηση των κύκλων μικρής ημέρας, που δέχονται οι αφίδες, σχετίζεται με την αύξηση στην παραγωγή των αρσενικών. Θεωρείται ότι διάφοροι παράγοντες μπορεί να προκαλέσουν την παρατηρούμενη μείωση όπως: η παρουσία ανώμαλων εμβρύων, η παύση ή μείωση της παραγωγής κατά τη μετάβαση από θηλυκούς σε αρσενικούς απογόνους και ο μεγαλύτερος χρόνος ανάπτυξης των αρσενικών εμβρύων. Σχετικά με τα ανώμαλα έμβρυα έχει προταθεί ότι προκαλούνται

από ένα ενδιάμεσο επίπεδο της JH τη στιγμή που η αφίδα από θηλυκά αρχίζει και γεννά αρσενικούς απογόνους (Lamb and Pointing 1975, Crema 1979, Searle & Mittler 1981, Mittler & Gorden, 1991).

Συνοψίζοντας, τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης έδειξαν ότι το *M. persicae* είναι είδος, που στην Ελλάδα παρουσιάζει γενετική ποικιλότητα. Ο πολυμορφισμός στο βιολογικό κύκλο, η παραλλακτικότητα σε διάφορα χαρακτηριστικά της βιολογίας του και η ύπαρξη διαφορετικών φυλών ξενιστού είναι παράγοντες που συνεισφέρουν στο παραπάνω. Σημαντικό ρόλο στην κατανομή πληθυσμών του είδους στην Ελλάδα και κατ' επέκταση στη γενετική δομή τους, αποτελεί η παρουσία συγκεκριμένων ξενιστών. Η αφθονία του πρωτεύοντος ξενιστή και η καλλιέργεια του καπνού προκαλεί εμφάνιση ολοκυκλικών γενοτύπων και της φυλής που αποικίζει τον καπνό, αντίστοιχα. Το είδος παρουσιάζει ανεπτυγμένη δυνατότητα επιβίωσης, καθώς μπορεί και εκμεταλλεύεται διάφορους πόρους και ακολουθεί διαφορετικές στρατηγικές διαχείμασης. Επίσης, διάφορα βιολογικά χαρακτηριστικά συνεισφέρουν στην επιβίωση και την προσαρμογή του. Σημαντική είναι και η ικανότητα που παρουσιάζει το είδος στη δημιουργία νέων γενοτύπων πιθανώς περισσότερο προσαρμοσμένων. Το παραπάνω προκύπτει από το γεγονός, ότι υπάρχει σε μεγάλο βαθμό εγγενής αναπαραγωγή σε συγκεκριμένες περιοχές καθώς και ροή γονιδίων μεταξύ πληθυσμών που ακολουθούν διαφορετική στρατηγική διαχείμασης. Οι μεγάλοι πληθυσμοί που αναπτύσσει σε ορισμένες περιοχές η κόκκινη μορφή, που αποικίζει τον καπνό, πρέπει να λαμβάνονται υπόψη στα προγράμματα χημικής καταπολέμησης, καθώς αναφέρεται ως ανθεκτική στα εντομοκτόνα. Επίσης, ο βιολογικός κύκλος και συνεπώς η πηγή προέλευσης των αφίδων, που αποικίζουν τον καπνό και ιδιαίτερα τα σπορεία, έχει ιδιαίτερη σημασία στην επιδημιολογία των αφιδομεταδιδόμενων ιών. Συνεπώς, όλα τα παραπάνω στοιχεία της βιοοικολογίας του *M. persicae* πρέπει να λαμβάνονται υπόψη σε προγράμματα ολοκληρωμένης καταπολέμησης και προστασίας των καλλιεργειών από αφιδομεταδιδόμενους ιούς.

Η παρούσα μελέτη συνέβαλλε στη γνώση για το *Myzus persicae* (Sulzer) τόσο σε εθνικό όσο και σε παγκόσμιο επίπεδο. Με τη χρήση μοριακών μεθόδων, αποδείχθηκε ότι το *Myzus nicotianae* Blackman δεν πρέπει να θεωρείται διαφορετικό είδος από το *Myzus persicae* (Sulzer), αλλά διαφορετική φυλή-ξενιστού προσαρμοσμένη στο καπνό. Το τελευταίο επιβεβαιώθηκε και σε μορφολογικές μελέτες, που έγιναν για πρώτη φορά σε πληθυσμούς της Ελλάδας, όπου ήταν δυνατή

η διάκριση της φυλής που αποικίζει τον καπνό. Μελετήθηκε για πρώτη φορά στο είδος, η εκδήλωση του μηχανισμού μέτρησης χρονικού διαστήματος “interval timer”. Επίσης, μελετήθηκε για πρώτη φορά στην Ελλάδα ο τρόπος αναπαραγωγής του είδους, οι παράγοντες που τον επηρεάζουν και η παραλλακτικότητα που παρουσιάζουν οι πληθυσμοί του σε ορισμένα βιολογικά χαρακτηριστικά. Τέλος, αποκτήθηκε γνώση σχετική με τη επίδραση της διάρκειας έκθεσης των αφίδων σε συνθήκες μικρής ημέρας στο καθορισμό του φύλου. Τα συμπεράσματα που προκύπτουν από τα προηγούμενα συμβάλλουν στη γνώση για τη γενετική ποικιλότητα και τη βιοοικολογία του είδους σε παγκόσμιο επίπεδο.

Abstract

Myzus persicae (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) is a heteroecious aphid species of primary importance in agriculture due to the direct and indirect damages it causes to many agricultural crops. It is considered as the most important aphid virus vector, shown to be able to transmit efficiently more than 100 plant viruses.

In general, aphids are small (1-10mm) soft bodied plant-sucking insects, with oval body shape. They are either viviparous or oviparous insects. Two important features in the evolution of aphid life cycles are the cyclical parthenogenesis and the host alternation (heteroecy). Both cyclical parthenogenesis and host alternation are important evolutionary developments, which enable aphids to exploit their food plants particularly the annual herbaceous plants. However, many species (monoecious) complete their entire life cycle on one or many plants of the same species. Polyphenism is another feature of aphids, which is considered very complicated and it relates with cyclical parthenogenesis and host alternation. The different morphs of aphids are the following ones: fundatrix, apterous and alate parthenogenetic females, oviparous females, males, hibernating and aestivating morphs, different color morphs, soldiers and special migratory morphs. Certain factors are said to influence the production of different morphs of aphids such as: temperature, daylength, crowding, nutrition, intrinsic factors and the interaction between aphids and ants.

During the years 1995-98 the genetic structure, the morphology, the life cycle category and some physiological characteristics of several clones of *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) were studied. The clones were collected from various host-plants and regions of Greece and from Caserta in Italy.

The random amplified polymorphic DNA (RAPD) analysis was applied to 47 clones of *M. persicae* from Greece to assess genetic markers that could distinguish the tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) feeding clones from those feeding on other host plants and define the taxonomic status of *Myzus nicotianae* Blackman. Furthermore, six aphid species were used in the analysis serving as outgroups. The clones of *M. persicae* were collected from tobacco, peach, *Prunus persica* L., the primary host, pepper (*Capsicum annuum* L.) and cabbage (*Brassica oleracea* L.) from various regions of Greece. The clones from peach and pepper were collected away from tobacco-growing regions. Using morphometric analysis, based on multivariate

techniques clones isolated from tobacco have been identified as *M. nicotianae*. Sixty-four decamer random primers were used to assay polymorphism between species and clones. Although the primers screened could discriminate species beyond the *M. persicae*, all clones belonging to the *M. persicae* had almost identical banding patterns. We failed to detect any consistent differences in RAPD banding pattern between clones from tobacco and those from other host-plants, casting doubt on whether *M. nicotianae* should be regarded as a distinct species. However, a single-band difference, significantly associated with host plant, was revealed using primer OPA-18 and this supports the idea that there is a host race adapted on tobacco.

Morphological variation in nine characters of 157 clones of *Myzus persicae* (Sulzer) was examined by multivariate analysis. The clones were collected from peach, tobacco, cabbage, sugar beet (*Beta vulgaris* L.) and pepper. The 156 clones originated from various regions of Greece, both in the north, where a large part of the population has an annual bisexual generation on peach, and in more southerly regions, where populations are predominantly unisexual. One clone was collected from tobacco in Caserta, Italy. The clones were examined after a short term rearing in laboratory (some of the clones were reared for more than one year in the lab). Canonical variate analysis, hierarchical cluster analysis and a non-parametric classification tree method revealed morphological differences between clones associated with the host-plant on which they were collected. The scores of the first two canonical variates separated the tobacco-feeding clones from those originating from other secondary host-plants. However, in tobacco-growing areas the tobacco-feeding form predominated in spring populations on peach, and was sometimes found on other secondary hosts. In addition, the tobacco-feeding form was not found far away from tobacco-growing regions. Clonal phenotypes were affected both by host plant and by long-term parthenogenetic rearing. However, in spite of these effects, the tobacco form was generally distinguishable from aphids originating from other hosts, indicating that the difference must have a genetic basis.

The life cycle category of 2,532 clones of *Myzus persicae* (Sulzer) was examined. The clones were collected from primary and various secondary hosts from different regions of North and Central Greece, Crete and Caserta in Italy. Four different overwintering strategies were found, the same ones that have been described for *M. persicae* and other heteroecious species. A geographical variation was found in proportion to holocyclic clones from tobacco and other secondary hosts associated

with the abundance of the primary host in the sampling regions. In Central Macedonia, around the main peach-growing regions, the proportion of holocyclic clones was mainly above 50% and in some cases it reached 100%. However, in regions of East Macedonia holocyclic clones were also found frequently, probably due to the migration from the main peach-growing regions. On the other hand, further south and in regions of Thrace (North Greece), where peach is not common, the proportion of holocyclic clones varied between 0 and 31%. The proportion of holocyclic clones decreased in the autumn due to migration to peach. Fifty seven percent of examined anholocyclic clones produced male under short day conditions, suggesting that androcyclic clones in Greece represent an important factor of genetic variability. Intermediate clones were sampled from all host-plants but at low frequencies (2.9% of total examined clones or 5.7% of non-holocyclic ones). Moreover, a regional variation was found in different colour forms feeding on tobacco plants parallel to the variation of life cycle category. Red clones were predominant in regions where aphids overwinter parthenogenetically on weeds or winter crops. However, almost all clones from the primary host were green.

In another experiment the production of different morphs by 21 holocyclic, 48 androcyclic and one intermediate clone of *M. persicae* was studied under short day conditions (SD). The clones were collected from different host-plants and regions of Greece. In addition, the effect of the interval timer in sexual morph production of holocyclic clones was examined. A variation in the production of different morphs of progeny of holocyclic or androcyclic clones was observed. Moreover, an important intracolonial variation was observed in the production of males by androcyclic and the intermediate clone. In addition, intracolonial variation was observed in the production of intermediate alatae of the intermediate clone. The differences in the production of sexual morphs between holocyclic clones was not correlated with the latitude where they were collected since variation was also observed between clones originating from the same region.

The ability of apterous virginoparous females of *M. persicae* of successive generations after the egg hatch to produce sexuals is regulated by a timing mechanism ("interval timer"). There are two "interval timers", one controls the production of sexual females and the other controls the production of males. Gynoparae were produced three generations after the egg hatch. The proportion of gynoparae increases in consecutive generations. However, the males were produced later than

gynoparae (5th-6th generation after the egg hatch). In addition, the effect of the “interval timer” on female and especially on male production lasted for certain generations after the migration of alate females from peach to secondary hosts.

The production of males and females by apterae of a holocyclic clone of *M. persicae* was studied in the laboratory by transferring apterous virginoparae from long day conditions to SD at different stages of their pre- and post-natal development. In addition, prenatal exposure was also examined in nine more clones coming from different geographical areas in order to examine variation within and between populations. By increasing the number of short day cycles at 17°C, the aphids switched to male production earlier and produced more males. The highest mean number of male progeny was observed in apterae that were transferred to SD 13-14 days prenatally. On the other hand, apterae that were transferred to SD after the fourth larval instar produced only females. Apterous virginoparae were produced by aphids that were transferred to SD 0-1 days prenatally or postnatally. Aphids, given short days prenatally or in the first instar, produced alate female progeny that were all gynoparae. The later the instar aphids were transferred to SD, the fewer the gynoparae among their female progeny. A reduction in the total number of progeny and embryos per ovariole was observed as aphids were transferred to SD in earlier stages of their development. The increase in male production, which follows the increase in the number of long night cycle exposures, was observed in the other eight out of nine examined clones. However, in the clone, where the production of males was invariant, the total number of progeny was much lower when aphids were transferred earlier to SD prenatally.

The results of the present study are discussed in relation to the certain aspects of biology and ecology of *M. persicae* in Greece.

Βιβλιογραφία

- Addicott, J. F. 1978.** Competition for mutualists: Aphid and ants. *Canadian Journal of Zoology*. 56: 2093-2096.
- Addicott, J. F. 1979.** A multispecies aphid-ant association: Density dependence and species-specific effects. *Canadian Journal of Zoology*. 57: 558-569.
- Akimoto, S. 1983.** A revision of the genus *Eriosoma* and its allied genera in Japan (Homoptera: Aphidoidea). *Insecta Matsumurana, New Series*. 27: 37-106.
- Akimoto, S. 1985.** Taxonomic study on gall aphids, *Colopha*, *Paracolopha* and *Kaltenbachella* in East Asia, with special reference to their origins and distributional patterns. *Insecta Matsumurana, New Series*. 31: 1-79.
- Al Aboodi, A. Al. & R. H. French-Constant. 1995.** RAPD PCR confirms absence of genetic variation between insecticide resistant variants of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). *The Great Lakes Entomologist*. 28: 127-133.
- Ανώνυμος. 1995.** Γεωργική Στατιστική της Ελλάδος Έτος 1992. Εθνική Στατιστική Υπηρεσία, Αθήνα.
- Aoki, S. 1977a.** A new species of *Colophina* (Homoptera: Aphidoidea) with soldiers. *Kontyû*. 45: 333-337.
- Aoki, S. 1977b.** On the biters of *Astegopteryx styracicola* (Homoptera, Aphidoidea). *Kontyû*. 45: 563-570.
- Aoki, S. 1979.** Dimorphic first instar larvae produced by the fundatrix of *Pachyrappa marsupialis* (Homoptera: Aphidoidea). *Kontyû*. 47: 390-398.
- Aoki, S. 1980.** Life cycles of two *Colophina* aphids (Homoptera: Pemphigidae) producing soldiers. *Kontyû*. 48: 464-476.
- Aoki, S. 1982a.** Pseudoscorpion-like second instar larvae of *Pseudoregma shitosanensis* (Homoptera, Aphidoidea) found on its primary host. *Kontyû*. 50: 445-453.
- Aoki, S. 1982b.** Soldiers and altruistic dispersal in aphids. *In*: M. D. Breed, C. D. Michener and H. E. Evans (Editor). *The Biology of Social Insects*. Proceedings of the 9th Congress of the International Union for the Study of Social Insects, Westview Press, Boulder, Co., pp. 154-158.

- Aoki, S and Miyazaki, M. 1978.** Notes on the pseudoscorpion-like larvae of *Pseudoregma alexanderi* (Homoptera, Aphidoidea). *Kontyû*. 46: 433-438.
- Arnold, M. L. 1975.** Zur Sexuales-Produktion von *Dysaphis plantaginea* bei Haltung auf künstlicher Diät (Homoptera: Aphididae). *Entomologia Germanica* 1: 253-257.
- Βαϊτσόπουλος, Α. και Ν. Κατής. 1993.** Παρουσία αφιδομεταδιδόμενων ιών σε καλλιέργειες κολοκυθιάς και πεπονιάς σε διάφορες περιοχές της χώρας. 16^η Επιστημονική συνεδρίαση της Ελληνικής Εταιρείας της Επιστήμης των Οπωροκηπευτικών. 19-21 Οκτωβρίου 1993, σελ. 89.
- Bale, J. S., R. Harrington and M. S. Clough. 1988.** Low temperature mortality of the peach-potato aphid *Myzus persicae*. *Ecological Entomology*. 13: 121-129.
- Banks, C. J. 1962.** Effects of the ant *Lasius niger* (L.) on insects preying on small populations of *Aphis fabae* Scop. on bean plants. *Annals of Applied Biology*. 50: 669-679.
- Bardakci, F. & D. O. F. Skibinski. 1994.** The application of the RAPD technique in tilapia fish: species and subspecies identification. *Heredity*. 73: 117-123.
- Barlett, B. R. 1961.** The influence of ants upon parasites, predators, and scale insects. *Annals of the Entomological Society of America*. 54: 543-551.
- Besansky, N. J., J. R. Powell, A. Caccone, D. M. Hamm, J. A. Scott and F. H. Collins. 1994.** Molecular phylogeny of the *anopheles gambiae* complex suggests genetic introgression between principal malaria vectors. *Proceedings of the National Academy of Sciences. U.S.A.* 91: 6855-6888.
- Black, IV W. C., N. M. DuTeau, G. J. Puterka, J. R. Nechols, and J. M. Pettorini. 1992.** Use of the random amplified polymorphic DNA polymerase chain reaction (RAPD-PCR) to detect DNA polymorphisms in aphids. *Bulletin of Entomological Research*. 82: 151-159.
- Blackman, R. L. 1971.** Variation in the photoperiodic response within natural populations of *Myzus persicae* (Sulzer). *Bulletin of Entomological Research*. 60: 533-546.
- Blackman, R. L. 1972.** The inheritance of life-cycle differences in *Myzus persicae* (Sulz.) (Hem., Aphididae). *Bulletin of Entomological Research*. 62: 281-294.
- Blackman, R. L. 1974.** Life cycle variation of *Myzus persicae* (Sulz.) (Hom., Aphididae) in different parts of the world, in relation to genotype and environment. *Bulletin of Entomological Research*. 63: 595-607.

- Blackman, R. L. 1975a.** Aphids. Ginn & Co., Aylesbury, 175pp.
- Blackman, R. L. 1975b.** Photoperiodic determination of the male and female sexual morphs of *Myzus persicae*. *Journal of Insect Physiology*. 21: 435-453.
- Blackman, R. L. 1978.** Early development of the parthenogenetic egg in three species of aphids (Homoptera: Aphididae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*. 7: 33-44.
- Blackman, R. L. 1980a.** Chromosomes and parthenogenesis in aphids. *In*: R. L. Blackman, G. M. Hewitt and M. Ashburner (eds), *Insect Cytogenetics*, pp. 133-148. 10th Symposium of the Royal Entomological Society of London, Oxford: Blackwell.
- Blackman, R. L. 1980b.** Chromosome numbers in the Aphididae and their taxonomic significance. *Systematic Entomology*. 5: 7-25.
- Blackman, R. L. 1987.** Morphological discrimination of a tobacco-feeding form from *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae), and a key to New World *Myzus* (*Nectarosiphon*) species. *Bulletin of Entomological Research*. 77: 713-730.
- Blackman, R. L. 1992.** The use of ordination techniques to discriminate within pest aphid species complexes. *In*: Sorensen J. T. and Footit R. (Ed.). *Ordination in the Study of Morphology, Evolution and Systematics of Insects*. pp. 261-275. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Blackman, R. L. 1995.** What's in a name? Species concepts and realities. *Bulletin of Entomological Research*. 85: 1-4.
- Blackman, R. L. and H. Takada. 1975.** A naturally occurring chromosomal translocation in *Myzus persicae* (Sulzer). *Journal of Entomology*. 50: 147-156.
- Blackman, R. L. and H. Takada. 1977.** The inheritance of natural chromosomal polymorphisms in the aphid *Myzus persicae* (Sulzer). *Genetica*. 47: 9-15.
- Blackman, R. L. and V. F. Eastop, 1984.** *Aphids of the World's Crops: An Identification and Information Guide*. John Wiley & Sons Publications, London.
- Blackman, R. L. and A. J. C. Paterson. 1986.** Separation of *Myzus* (*Nectarosiphon*) *antirrhinii* (Macchiati) from *Myzus* (*N.*) *persicae* (Sulzer) and related species in Europe (Homoptera: Aphididae). *Systematic Entomology*. 11: 267-276.

- Blackman, R. L. and V. F. Eastop. 1987.** The strawberry aphid complex, *Chaetosiphon (Pentatrachopus)* spp. (Hemiptera: Aphididae): taxonomic significance of variations in karyotype, chaetotaxy and morphology. *Bulletin of Entomological Research.* 77: 201-212.
- Blackman, R. L. and J. M. Spence. 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. L. and J. M. Spence. 1994.** The effects of temperature on aphid morphology, using a multivariate approach. *European Journal of Entomology.* 91: 7-22.
- Blackman, R. L., V. F. Eastop and M. Hills. 1977.** Morphological and cytological separation of *Amphorophora* Buckton (Homoptera: Aphididae) feeding on European raspberry and blackberry (*Rubus* spp.). *Bulletin of Entomological Research.* 67: 285-296.
- Blackman, R. L., H. Takada and K. Kawakami. 1978.** Chromosomal rearrangement involved in insecticide resistance of *Myzus persicae*. *Nature.* 271: 450-452.
- Blackman, R. L., J. M. Spence, L. M. Field and A. L. Devonshire. 1995.** Chromosomal location of the amplified esterase genes conferring resistance to insecticides in *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). *Heredity.* 75: 297-302.
- Blackman, R. L., J. M. Spence, L. M. Field, N. Javed, G. J. Devine and A. L. Devonshire. 1996.** Inheritance of the amplified esterase genes responsible for insecticide resistance in *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). *Heredity.* 77: 154-167.
- Blackman, R. L., J. M. Spence, L. M. Field and A. L. Devonshire. 1999.** Variation in the chromosomal distribution of amplified esterase (*FE4*) genes in Greek field populations of *Myzus persicae* (Sulzer). *Heredity.* 82: 180-186.
- Bodenheimer, R. S. and E. Swirski. 1957.** The Aphidoidea of the Middle East. The Weismann Science Press of Israel, Jerusalem, 379 pp.
- Bonnemaison, L. 1951.** Contribution a l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailees et sexuees chez les Aphidinae. *Annales Epiphyties.* 2: 1-380.

- Bonnemaison, L. 1965.** Recherches sur la détermination de la production de sexuparaes ailes et males de *Dysaphis plantaginea* Pass. (Homoptères: Aphididae). Annales de la Société Entomologique de France. 1: 659-688.
- Börner, C. 1939.** Anfälligkeit, Resistenz und Immunität der Reben gegen Reblaus. Allgemeine Gesichtspunkte zur Frage der Spezialisierung von Parasiten; die harmonische Beschränkung des Lebensraums. Zeitschrift für Hygiene Zoologie Schädlingsbekämpfung. 31: 274-258, 301-308, 325-334.
- Börner, C. and K. Heinze. 1957.** Aphidina- Aphidoidea. Sorauer's Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Parey. Berlin. Vol. 5(4), pp. 1-402.
- Bonner, J. T. 1988.** The Evolution of Complexity by Means of Natural Selection. Princeton: Princeton University Press.
- Burns, D. P. 1973.** The foraging and tending behavior of *Dolichoderus taschenbergi* (Hymenoptera: Formicidae). Canadian Entomologist. 105: 97-104.
- Brown, P. A. and R. L. Blackman. 1994.** Morphometric variation in the *Geoica utricularia* (Homoptera: Aphididae) species group on *Pistacia* (Anacardiaceae), with descriptions of new species and a key to emigrant alatae. Systematic Entomology. 19: 119-132.
- Broadbent, L. and M. Hollings. 1951.** The influence of heat on some aphids. Annals of Applied Biology. 38: 577-581.
- Brodel, C. F. and G. A. Schaefer. 1980.** The influence of temperature on the production of sexuals by *Aphis rubicola* under short-day conditions. Entomologia Experimentalis et Applicata. 27: 127-132.
- Brookes, C. P. and H. D. Loxdale. 1987.** Survey of enzyme variation in British populations of *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) on crops and weed hosts. Bulletin of Entomological Research. 77: 83-89.
- Brunt A.A., K. Crabtree, M. J. Dallwitz, A. J. Gibbs and L. Watson. 1996.** Viruses of plants. Descriptions and Lists from the VIDE Database. Cab International.
- Carver, M. 1971.** New species of *Anomalaphis* Baker, 1920 and *Neophyllaphis* Takahashi, 1920 (Homoptera : Aphididae). Journal of Entomology. 40: 31-42.
- Cenis J. L., P. Perez, and A. Fereres. 1993.** Identification of aphid (Homoptera: Aphididae) species and clones by Random Amplified Polymorphic DNA. Annals of the Entomological Society of America. 86: 545-550.

- Cognato, Al., S. O. Rogers and S. A. Teale. 1995.** Species diagnosis and phylogeny of the *Ips grandicollis* group (Coleoptera: Scolytidae) using random amplified polymorphic DNA. *Annals of the Entomological Society of America*. 88: 397-405.
- Cracraft, J. 1992.** Species Concepts and Speciation analysis. *In*: M. Ereshefsky (ed.), *The Units of Evolution*. 93-120, The MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- Crema, R. 1973.** Structure and determination of the ambiphasic ovary of *Acyrtosiphon pisum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 16: 427-432.
- Crema, R. (1979).** Egg viability and sex determination in *Megoura viciae* (Homoptera: Aphididae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 26: 152-156.
- Daniels, N. E. 1960.** Evidence of the overwintering of the greenbug (*Toxoptera graminum*) in the Texas Panhandle. *Journal of Economic Entomology*. 53: 454-455.
- Danilevski, A. S. 1961.** Photoperiodism and Seasonal Development of Insects. Second Japanese edition translated by T. Hidaka and S. Masaki, 1972. University of Tokyo Press, Tokyo, 293 pp.
- Davis, C. S. 1967.** The Biology of the Walnut Aphid, *Chromaphis juglandicola*, Kaltentbach. Ph.D. Thesis, University of California, Berkeley, 61pp.
- Dedryver C. A., J. F. Gallic, J. P. Gauthier and J. C. Simon. 1998.** Life cycle of the cereal aphid *Sitobion avenae* F. polymorphism and comparison of the life history traits associated with sexuality. *Ecological Entomology*. 23: 123-132.
- Dixon, A.F. G. 1966.** The effect of the population density and nutritive status of the host on the summer reproductive activity of the sycamore aphid, *Drepanosiphum platanoides* (Suchr.). *Journal of Animal Ecology*. 35: 105-112.
- Dixon, A. F. G. 1971a.** The life-cycle and host preferences of the bird cherry- oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L., and their bearing on the theories of host alternation in aphids. *Annals of Applied Biology*. 68: 135-147.
- Dixon, A. F. G. 1971b.** The «interval timer» and photoperiod in the determination of parthenogenetic and sexual morphs in the aphid, *Drepanosiphum platanoides*. *Journal of Insect Physiology*. 17: 251-260.

- Dixon, A. F. G. 1972a.** The "interval timer", photoperiod and temperature in seasonal development of parthenogenetic and sexual morphs in the lime aphid, *Eucallipterus tiliae* L. *Oecologia*. 9: 301-310.
- Dixon, A. F. G. 1972b.** Control and significance of the seasonal development of colour forms in sycamore aphid, *Drepanosiphum platanoides* (Schr.). *Journal of Animal Ecology*. 41: 689-697.
- Dixon, A. F. G. 1972c.** Crowding and nutrition in the induction of macropterous alatae in *Drepanosiphum dixonii*. *Journal of Insect Physiology*. 18: 459-464.
- Dixon, A. F. G. 1987.** Parthenogenetic reproduction and the rate of increase in aphids, pp. 269-287. *In*: A. K. Minks & P. Harrewijn [eds.], *Aphids Their Biology, Natural Enemies and Control*, Volume 2A. Elsevier, Amsterdam.
- Dixon, A. F. G. 1998.** *Aphid Ecology*. Second Edition. Chapman and Hall, London, U.K., 300 pp.
- Dixon, A. F. G. and Glen D. M. 1971.** Morph determination in the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L. *Annals of Applied Biology*. 68: 11-21.
- Dixon A. F. G. and S. D. Wratten. 1971.** Laboratory studies in aggregation, size and fecundity in the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop. *Bulletin of Entomological Research*. 62: 97-111.
- Dixon, A. F. G. and R. Kundu. 1994.** Ecology of host alternation in aphids. *European Journal of Entomology*. 91: 63-70.
- Dobzhansky, T. 1970.** *Genetics of the Evolutionary Process*. Columbia University Press, 505 pp., New York.
- Eastop, V. F. 1977.** Worldwide importance of aphids as virus vectors. *In*: K. F. Harris and K. Maramorosch (eds.), *Aphids as Virus Vectors*, pp. 3-62. London, Academic Press.
- Ereshefsky, M. 1992.** *The Units of evolution: essays on the nature of species*. The MIT Press, 405 pp., Cambridge, Massachusetts.
- Essig, E. O. and F. Abernathy. 1952.** *The Aphid Genus Periphyllus*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, CA, vii+166 pp.
- Field, L. M., N. Javed, M. F. Stribley and A. L. Devonshire. 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.

- Footit, R. C. & L. Bonen. 1990.** Analysis of aphid species using mitochondrial DNA techniques. pp. 285. *In*: D. C. Peters, J. A. Webster & C. S. Chlouber [eds.], Proceedings, Aphid-Plant Interactions: Populations to Molecules. Oklahoma State University, Stillwater, OK.
- Forrest, J. M. S. 1970.** The effect of maternal and larval experience on morph determination in *Dysaphis devectora*. *Journal of Insect Physiology*. 16: 2281-2292.
- Fröhlich, G. 1962.** Das Verhalten der Grünen Erbsenlaus *Acyrtosiphon pisum* (Harris) gegenüber verschiedenen Wirtspflanzen und Temperaturveränderungen. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. 51: 55-68.
- Gillham, M. C., and M. F. Caltrige. 1994.** A multivariate approach to host plant associated morphological variation in the polyphagous leafhopper *Alnetoidia alneti* (Danholm). *Biology Journal of Linnean Society*. 54:127-151.
- Grant, V. 1994.** Evolution of the Species Concept. *Biol. Zent. Bl.* 113: 401-415.
- Hales, D. F. 1976.** Juvenile hormone and aphid polymorphism. *In*: M. Lüscher (Editor), Phase and Caste Determination in Insects. Pergamon Press, Oxford, 130 pp.
- Hales, D. F. and T. E. Mittler. 1983.** Precocene causes male determination in the aphid *Myzus persicae*. *Journal of Insect Physiology*. 29: 819-823.
- Hand, S. 1986.** The use of multivariate morphometric methods in the separation of alate morphs of the aphid *Metopolophium dirhodum*. *Annals of Applied Biology*. 109: 19-31.
- Hardie, J. 1981.** Juvenile hormone and photoperiodically controlled polymorphism in *Aphis fabae*: prenatal effects on presumptive oviparae. *Journal of Insect Physiology*. 27: 257-265.
- Hardie, J. 1984.** A hormonal basis for the photoperiodic control of polymorphism in aphids. *In*: Photoperiodic Regulation of Insect and Molluscan Hormones. Pitman, London (Ciba Foundation Symposium 104), pp. 240-258.
- Hadrys, H., M. Balick and B. Scierwater. 1992.** Applications of random amplified polymorphic DNA (RAPD) in molecular ecology. *Molecular Ecology*. 1: 55-63.

- Harrewijn, P. 1977.** Nutritional Aspects of Development and Wing Dimorphism in the Aphid, *Myzus persicae*. Ph.D. Thesis University of Amsterdam, Amsterdam, pp. 83-85.
- Harrewijn, P. 1978.** The role of the plant substances in polymorphism of the aphid, *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 9: 301-313.
- Harrewijn, P. and J.Ph. W. Noordink. 1977.** An autoradiographic study on the function of biogenic amines in wing dimorphism of the aphid *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 24: 215-218.
- Harlow, C. D., P. S. Southern and E. R. Lambert. 1991.** Geographic distribution of two color forms, carboxylesterase activity, and chromosome configuration of the tobacco aphid (Homoptera: Aphididae) in North Carolina. *Annals of the Entomological Society of America*. 84: 1175-1179.
- Heie, O. E. 1980.** The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark. II. The Family Drepanosiphidae. Scandinavian Science Press, Klampenborg, 176pp.
- Hille Ris Lambers, D. 1947a.** Contribution to a monograph of the Aphididae of Europe III. *Temminckia*. 7: 179-319, pls. 12-18.
- Hille Ris Lambers, D. 1947b.** Notes on the genus *Periphyllus* v. D. Hoeven (Hom., Aph.). *Tijdschrift voor Entomologie*. 88: 225-242.
- Hille Ris Lambers, D. 1953.** Contribution to a monograph of the Aphididae of Europe. V. *Temminckia*. 9: 1-176.
- Hille Ris Lambers, D. 1955a.** Hemiptera 2. Aphididae. *Zoology of Iceland*. 3 (52a): 1-29.
- Hille Ris Lambers, D. 1955b.** Two new species of *Sappaphis* Mats. (Homopt., Aphid). *Entomologische Berichten*. 15: 304-309.
- Hille Ris Lambers, D. 1966.** Polymorphism in Aphididae. *Annual Revue of Entomology*. 11: 47-78.
- Hille Ris Lambers, D. and R. Takahashi. 1959.** Some species of *Thoracaphis* and of nearly related genera from Java (Homoptera, Aphididae). *Tijdschrift voor Entomologie*. 102: 1-16.
- Johnson, B. and P. R. Birks. 1960.** Studies on wing polymorphism in aphids. 1. The developmental process involved in the production of the different forms. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 3: 327-339.

- Johnson, B. 1965.** Wing polymorphism in aphids. II. Interaction between aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 8: 49-64.
- Johnson, B. 1966.** Wing polymorphism in aphids. IV. The effect of temperature and photoperiod. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 9: 301-313.
- Jones, M. G. 1942.** A description of *Aphis (Doralis) rumicis*, L. and comparison with *Aphis (Doralis) fabae*, Scop. *Bulletin of Entomological Research*. 33: 5-20.
- Ilharco, F. A and A. van Harten. 1987.** Systematics. *In*: Minks A. K. and P. Harrewijn [eds.]. *Aphids, Their Biology, Natural Enemies and Control*, Volume 2A. pp. 51-76. Elsevier, Amsterdam.
- Inaizumi, M. 1980.** Studies of 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).
- Istock, C. A. 1967.** The evolution of complex life history phenomena: an ecological perspective. *Evolution*. 21: 211-234.
- Kawada, K. 1976.** The effect of photoperiod, temperature and population density on the production of sexual forms in the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae* L. *Berichte des Ohara Instituts für Landwirtschaftliche Biologie*. 14: 17-25.
- Kawada, K. 1987.** Polymorphism and morph determination. *In*: A. K. Minks and P. Harrewijn [eds.], *Aphids Their Biology, Natural Enemies and Control*, Volume 2A, pp. 255-268. Elsevier, Amsterdam.
- Kennedy, J.S. and C.O. Booth. 1954.** Host alternation in *Aphis fabae* Scop. II. Changes in the aphids. *Annals of Applied Biology*. 41:88-106.
- Kennedy, J.S., M.F. Day, and V.F. Eastop. 1962.** A Conspectus of Aphids as Vectors of Plant Viruses. Commonwealth Institute of Entomology, London, 114pp.
- Kenten, J. 1955.** The effect of photoperiod and temperature on reproduction in *Acyrtosiphon pisum* (Harris) and on the forms produced. *Bulletin of Entomological Research*. 46: 599-625.
- Kleinjan, J. E. and T. E. Mittler. 1975.** A chemical influence of ants on wing development in aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 18: 384-388.
- Kolesova D. A., V. G. Kuznetova and G. K. Shaposhnikov. 1980.** Clonal variability in peach aphid, *Myzus persicae* Sulz. (Homoptera: Aphididae) [in

- Russian]. *Entomologicheskoe Obozrenie*. 59: 514-528. [English translation in *Ent. Rev.*, Wash. 59: 21-34.]
- Krzanowski, W. J. 1990.** *Principles of Multivariate Analysis*. Clarendon Press, Oxford.
- Kring, J. B. 1959.** The life cycle of the melon aphid, *Aphis gossypii* Glover, an example of facultative migration. *Annals of the Entomological Society of America*. 52: 284-286.
- Kunkel, H. and T. E. Mittler. 1971.** Einfluss der Ernährung bei Junglarven von *Myzus persicae* (Sulz.) (Aphididae) auf ihre Entwicklung zu Geflügelten oder Ungeflügelten. *Oecologia (Berlin)*. 8: 110-134.
- Kunkel, H. and W. Kloft. 1974.** Polymorphismus bei Blattläusen. In: G. H. Schmidt (Editor), *Sozialpolymorphismus der Insekten. Probleme der Kastenbildung im Tierreich*. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart, pp. 152-201.
- Kundu, R. and A. F. G. Dixon. 1995.** Evolution of complex life cycles. *Journal of Animal Ecology*. 64: 245-255.
- Laine, K. J. and P. Niemelä. 1980.** The influence of ants on the survival of mountain birches during an *Oporinia aulumnata* (Lep. Geometridae) outbreak. *Oecologia*. 47: 39-42.
- Lamb, K. P. and D. F. White. 1966.** Effect of temperature, starvation and crowding on production of alatae young by the cabbage aphid (*Brevicorinae brassicae*). *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 9: 174-184.
- Lamb, R. J. and P. J. Pointing. 1972.** Sexual morph determination in the aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Journal of Insect Physiology*. 18: 2029-2042.
- Lamb, R. J. and Pointing P. J. 1975.** The reproductive sequence and sex determination in the aphid *Acyrtosiphum pisum*. *Journal of Insect Physiology*. 21: 1433-1446.
- Lampel, G. 1968.** Die Biologie des Blattlaus-Generationswechsels, mit besonderer Berücksichtigung terminologischer Aspekte. Gustav Fisher Verlag, Jena, 264 pp., 33 pls.

- Lazzari, S. M. N. and D. J. Voegtlin. 1993.** Morphological variation in *Rhopalosiphum padi* and *R. insertum* (Homoptera: Aphididae) related to host plant and temperature. *Annals of the Entomological Society of America*. 86: 26-36.
- Lees, A. D. 1959.** The role of photoperiod and temperature in the determination of parthenogenetic and sexual forms in the aphid *Megoura viciae* Buckton. I. The influence of those factors on apterous virginoparae and their progeny. *Journal of Insect Physiology*. 3: 92-117.
- Lees, A. D. 1960.** The role of photoperiod and temperature in the determination of parthenogenetic and sexual forms in the aphid *Megoura viciae* Buckton. II. The operation of the «interval timer» in young clones. *Journal of Insect Physiology*. 4: 154-175.
- Lees, A. D. 1961.** Clonal polymorphism in aphids. *In: J. S. Kennedy (Editor), Insect Polymorphism. Symposia of the Royal Entomological Society of London*, 1: 68-79.
- Lees, A. D. 1963.** The role of photoperiod and temperature in the determination of parthenogenetic and sexual forms in the aphid *Megoura viciae* Buckton. III. Further properties of the maternal switching mechanism in apterous aphids. *Journal of Insect Physiology*. 9: 153-164.
- Lees, A. D. 1964.** The location of the photoperiodic receptors in the aphid *Megoura viciae* Buckton. *Journal of Experimental Biology*. 41: 119-133.
- Lees, A. D. 1966.** The Control of polymorphism in aphids. *Advances Insect Physiology*. 3: 207-277.
- Lees, A. D. 1967.** The production of the apterous and alate forms in the aphid *Megoura viciae* Buckton, with special reference to the role of crowding. *Journal of Insect Physiology*. 13: 289-318.
- Lees, A. D. 1970.** *Insect Clocks and Timers*. Imperial College, London, Inaugural Lecture, pp. 1-15.
- Lees, A. D. 1973.** Photoperiodic time measurement in the aphid *Megoura viciae*. *Journal of Insect Physiology*. 19: 2279-2316.
- Lees, A. D. 1977.** Action of juvenile hormone mimics on the regulation of larval-adult and alary polymorphism in aphids. *Nature*. 267: 46-48.
- Lees, A. D. and Hardie, J. 1981.** The photoperiodic control of polymorphism in insect: neuro-endocrine and endocrine components. *In: B. K. Follet and D. E.*

- Follet (eds), Biological Clocks in seasonal Reproductive Cycles, pp. 125-135. Bristol: Sciencetechnica.
- Llewellyn, M. 1972.** The effects of the lime aphid, *Eucalypterus tiliae* L. (Aphididae) on growth of the lime, *Tilia x vulgaris* Hayne. I. Energy requirements of the aphid population. *Journal of Applied Ecology*. 9: 261-282.
- Llewellyn, K. S., S. P. Brookes, R. Harrington, H. D. Loxdale, P. Sunnucks and K. Edwards. 1997.** Using microsatellite DNA to study aphid genetic heterogeneity in UK. Abstract volume. Fifth International Symposium of Aphids. Leon University, Spain. p. 18.
- MacGillivray, M. E. and G. B. Anderson. 1964.** The effect of photoperiod and temperature on production of gamic and agamic forms in *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas). *Canadian Journal of Zoology*. 42: 491-510.
- MacKay, P. A. 1989.** Clonal variation in sexual morph production in *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae). *Environmental Entomology*. 18: 558-562.
- Mackenzie, A and A. F. G. Dixon. 1990.** Host alternation in aphids: constraint versus optimization. *American Naturalist*. 136: 132-134.
- Mac Gillvaray, M. E. and Anderson G. B. 1964.** The effect of the photoperiod and temperature on the production of gamic and agamic forms in *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas). *Canadian Zoologist*. 42: 491-510.
- Marcovitch S. 1924.** The migration of the Aphididae and the appearance of the sexual forms as affected by the relative length of daily light exposure. *Journal of Agricultural Research*. 27: 513-522.
- Μαργαριτόπουλος, Ι. Τ. και Ι. Α. Τσιτσιπής. 1997.** Παραγωγή αρσενικών και θηλυκών από άπτερα του *Myzus persicae* (Sulzer) σε σχέση με τη διάρκεια έκθεσής τους σε συνθήκες μικρής ημέρας. Πρακτικά 7^{ου} Πανελληνίου Εντομολογικού Συνεδρίου, σελ.188, Καβάλα, 21-24 Οκτωβρίου.
- Μαργαριτόπουλος, Ι. Τ., Θ. Ε. Κεφαλογιάννη και Ι. Α. Τσιτσιπής. 1997.** Μελέτη της βιολογίας κλώνων του συμπλόκου *Myzus persicae* που συλλέχθηκαν από διαφορετικούς ξενιστές και διαφορετικές περιοχές της Ελλάδας. Πρακτικά 7^{ου} Πανελληνίου Εντομολογικού Συνεδρίου, σελ.: 191, Καβάλα, 21-24 Οκτωβρίου.
- Margaritopoulos, J. T., Z. Mamuris and J. A. Tsitsipis. 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.
- Μαργαριτόπουλος, Ι. Τ., Δ. Πουπουλίδου, Σ. Γουντουδάκη και Ι. Α. Τσιτσιπής. 1999.** Στρατηγικές διαχείμασης της αφίδας *Myzus persicae*: Ορόλος των ανδροκυκλικών και ενδιάμεσων γενοτύπων. Περίληψεις Πρακτικών 8^{ου} Πανελληνίου Εντομολογικού Συνεδρίου, σελ.: 12, Χαλκίδα, 2-5 Νοεμβρίου.
- Margaritopoulos, J. T., D. Kouretas and J. A. Tsitsipis. 2000a.** Differential Display PCR with non-radioactive detection of differentially mRNAs in aphids. XXI International Congress of Entomology, August 20-26, Iguassu Falls, Brazil.
- Margaritopoulos, J. T., J. A. Tsitsipis, E. Zintzaras and R. L. Blackman. 2000b.** Host-correlated morphological variation of *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) populations in Greece. *Bulletin of Entomological Research*. 90: 233-244.
- Markkula, M. & J. Rautapää. 1967.** The effect of light and temperature on the colour of the English grain aphid, *Macrosiphum avenae* (F.) (Hom., Aphididae). *Annales Entomologici Fennici*. 33: 1-13.
- Martinez, D., A. Moya, A. Latorre & A. Fereres. 1992.** Mitochondrial DNA variation in *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) population from four Spanish localities. *Annals of the Entomological Society of America*. 85: 241-246.
- Masaki, S. 1980.** Summer diapause. *Annual Review of Entomology*. 25: 1-25.
- Matsuka M. and T. E. Mittler. 1979.** Production of males and gynoparae by apterous viviparae of *Myzus persicae* continuously exposed to different scotoperiods. *Journal of Insect Physiology*. 25: 587-593.
- Mayr, E. 1982.** *The Growth of biological Thought: Diversity, Evolution and Inheritance*. Harvard University Press, 974pp., Cambridge, Massachusetts.
- Mittler, T. E. and O. R. W. Sutherland. 1969.** Dietary influences on aphid polymorphism. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 12: 703-713.
- Mittler, T. E. and J. E. Kleinjan. 1970.** Effect of artificial diet composition on wing-production by the aphid *Myzus persicae*. *Journal of Insect Physiology*. 16: 833-850.

- Mittler, T. E. and L. Wilhoit. 1990.** Sexual morph production by two regional biotypes of *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) in relation to photoperiod. *Environmental Entomology*. 19: 32-35.
- Mittler, T. E. and N. K. N. Gorden. 1991.** Variation between clones of *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae) in the photoperiodic induction of sexual morphs. *Environmental Entomology*. 20: 433-440.
- Mittler T. E., S. G. Nassar and G. B. Staal. 1976.** Wing development and parthenogenesis induced in progenies of Kinoprene-treated gynoparae of *Aphis fabae* and *Myzus persicae*. *Journal of Insect Physiology*. 22: 1717-1725.
- Mittler T. E., J. Eisenbach, J. B. Searle, M. Matsuka and S. G. Nassar. 1979.** Inhibition by Kinoprene of photoperiod-induced male production by apterous and alatae viviparae of the aphid *Myzus persicae*. *Journal of Insect Physiology*. 25: 219-226.
- Miyazaki, M. 1972.** Discovery of the fundatrix of *Macromyzus woodwardiae* (Takahashi) (Homoptera: Aphididae), with biological notes. *Kontyû*. 40: 36-39.
- Miyazaki, M. 1985.** The life-cycle of *Rhopalosiphoninus tiliae* (Matsumura), with notes on its bearing on evolutionary theories of aphids' life-cycles. *Proceedings of the International Aphidological Symposium at Jablonna, 1981*, Zaklad Narodowy, Wroclaw, pp. 489-492.
- Miyazaki, M. 1987a.** Forms and Morphs of Aphids. *In: A. K. Minks & P. Harrewijn [eds.], Aphids Their Biology, Natural Enemies and Control, Volume 2A*, pp. 27-50. Elsevier, Amsterdam.
- Miyazaki, M. 1987b.** Morphology of Aphids. *In: A. K. Minks and P. Harrewijn [eds.], Aphids Their Biology, Natural Enemies and Control, Volume 2A*, pp. 1-25. Elsevier, Amsterdam.
- Moran, N. A. 1983.** Seasonal shifts in host usage in *Uroleucon gravicorne* (Homoptera: Aphididae) and implications for the evolution of host alternation in aphids. *Ecological Entomology*. 8: 371-382.
- Moran, A. N. 1986.** Morphological adaptation to host plants in *Uroleucon* (Homoptera: Aphididae). *Evolution* 40: 1044-1050.
- Moran, N. A. 1988.** The evolution of host-plant alternation in aphids: evidence for specialisation as a dead end. *American Naturalist*. 132: 681-706.

- Moran, N. A. 1990.** Aphid life cycles: two evolutionary steps. *American Naturalist*. 136: 135-138.
- Moran, N. A. 1993.** Evolution of sex ratio variation in aphids. *Evolution and Diversity of Sex-Ratio in Haplodiploid Insects and Mites* ed. by D. L. Wrensch and M. A. Ebbert), pp. 347-368. Chapman & Hall, New York.
- Mordvilko, A. K. 1928.** The evolution of cycles and the origin of heteroecy (migrations) in plant-lice. *Annals and Magazine Natural History (Series 10)*. 2: 570-582.
- Müller, F. P. 1954.** Holozyklie und Anholozyklie bei der grünen Pfirsichblattlaus *Myzodes persicae* (Sulzer). *Zeitschrift für angewandte Entomologie*. 36: 369-380.
- Müller, F. P. 1958.** Binomische Rassen der grünen Pfirsichblattlaus *Myzus persicae* (Sulzer). *Arch. Freunde NatGesch. Mecklenb.* 4: 200-233.
- Müller, F. P. 1962.** Biotypen und Unterarten der «Erbsenlaus» *Acyrtosiphon pisum* Harris. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten*. 69: 129-136.
- Müller, F. P. 1969.** Ein besonderes ungeflügeltes vivipares Weibchen in Adultenstadium als Überwinterungsmorphe bei *Ouatomyzus calaminthae* (Macchiati, 1885) (Homoptera: Aphididae). *Entomologische Nachrichten*. 13(3): 25-32.
- Müller, F. P. 1971.** Bisher unbekannte Überwinterungsformen bei anholozyklischen Aphiden. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Universität Rostock, Mathematische- Naturwissenschaftliche Reihe*. 20: 91-96.
- Müller, F. P. 1973.** Aphiden an Moosen. *Entomologische Abhandlungen*. 39: 205-242.
- Müller, F. P. 1977.** Überwinterung und Fundatrix der Getreideblattlaus *Macrosiphum (Sitobium) avenae* (F.). *Archiv für Phytopathologie und Pflanzenschutz*. 13: 347-353.
- Müller, F. P. 1979.** Eine gelbe Mutante der Schwarzen Blattlaus *Aphis fabae cirsiacanthoides* Scopoli und Bastardierungsversuche. *Biologisches Zentralblatt*. 98: 449-457.
- Murdie, G. 1969a.** Some causes of size variation in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* Harris. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*. 121: 423-442.

- Murdie, G. 1969b.** The biological consequences of decreased size caused by crowding or rearing temperatures in apterae of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* Harris. Transactions of the Royal Entomological Society of London, 121: 443-455.
- Noda, L. 1959.** The emergence of winged viviparous females in aphids. VII. On the rareness of production of the winged offsprings from mothers of the same form. Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology. 3: 272-280.
- Noda, L. 1960.** The emergence of winged viviparous female in aphids. VI. Difference in the rate of development between the winged forms. Japanese Journal of Ecology. 10: 97-102.
- Orlando, E. 1974.** Sex determination in *Megoura viciae* (Buckton) (Homoptera:Aphididae). Monitore Zoologico Italiano. 8: 61-70.
- Pagliai, A. M. 1965.** A new category in the life cycle of *Brevicoryne brassicae* L.: the ambiphasic females. Experientia. 21: 283-284.
- Paterson, H. 1993.** Evolution and the recognition concept of species: collected writings. Harvard University Press, 234 pp., Cambridge, Massachusetts.
- Pergande, T. 1901.** The life history of two species of plant-lice, inhabiting both the witch-hazel and birch. U.S. Department of Agriculture, Division Entomol., Technical Series. 9: 1-44.
- Powell, W. 1974.** Supercooling and the low-temperature survival of the green spruce aphid *Elatobium abietinum*. Annals of Applied Biology, 78: 27-37.
- Powell, W. and Parry, W. H. 1976.** Effects of temperature on overwintering populations of the green spruce aphid *Elatobium abietinum*. Annals of Applied Biology. 82: 209-219.
- Powers, T. O., S. G. Jensen, S. D. Kindler, C. J. Stryker & L. J. Sandall. 1989.** Mitochondrial DNA divergence among greenbug (Homoptera: Aphididae) biotypes. Annals of the Entomological Society of America. 82: 298-302.
- Price, P. W. 1984.** Insect Ecology. Second Edition. John Wiley & Sons, Inc.
- Raccah, B., A. S. Tahori, and S. W. Applebaum. 1971.** Effect of nutritional factors in synthetic diet on increase of alate forms in *Myzus persicae*. Journal of Insect Physiology. 19: 1385-1390.
- Rakauskas, R. 1998.** What is the (aphid) species? *In*: J. M. Nieto Nafria and A. F. G. Dixon [eds.], Aphids in natural and managed ecosystems, Universidad de León (Secretariado de publicaciones), León (Spain), pp. 451-455.

- Remaudière, G. and H. L. G. Stroyan. 1984.** Un *Tamalia* nouveau de Californie (USA). Discussion sur les Tamaliinae subfm. nov. (Hom. Aphididae). Annales de la Société Entomologique de la France (Nouvelle Serie). 20: 93-103.
- Remaudière, G. and M. Remaudière. 1997.** Catalogue of the World's Aphididae (Homoptera, Aphidoidea). INRA, Paris, pp. 127.
- Richards, O. W. 1961.** An introduction to the study of polymorphism in insects. *In*: J. S. Kennedy (Editor), Insect Polymorphism. Symposia of the Royal Entomological Society of London, 1: 1-10.
- Ridley, M. 1993.** Evolution. Blackwell science, 670 pp., Cambridge, Massachusetts.
- Rivnay, E. 1962.** Field Crop Pests in the Near East. W. Junk, Den Haag, 450pp.
- Salt, R. W. 1961.** Principles of insect cold-hardiness. Annual Revue of Entomology. 6: 55-74.
- Schaefers, G. A. 1972.** The role of nutrition in alary polymorphism among the Aphididae-An overview. Search in Agriculture. 2: 1-8.
- Schaefers, G. A. and F. D. Judge. 1971.** Effects of temperature, photoperiod and host plant on alary polymorphism in the aphid, *Chaetosiphon fragaefolii*. Journal of Insect Physiology. 17: 365-379.
- Schooley, D. A. and F. C. Baker. 1985.** Juvenile hormone biosynthesis. *In*: G.A. Kerkut and L. I. Gilbert (Editors). Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology. Vol. 8. Pergamon Press, Oxford, pp. 363-389.
- Searle, J. B. and Mittler T. E. 1981.** Embryogenesis and production of males by apterous viviparae of the green peach aphid *Myzus persicae* in relation to photoperiod. Journal of Insect Physiology. 27: 145-153.
- Sethi, S. L. and K. G. Swenson. 1967.** Formation of sexuparae in the aphid *Eriosoma pyricola*, on pear roots. Entomologia Experimentalis et Applicata. 10: 97-102.
- Setzer, R. W. 1980.** Intergall migration in the aphid genus *Pemphigus*. Annals of the Entomological Society of America. 73: 327-331.
- Shaposhnikov, G. C. 1951.** Evoljucija nekotorych grup tej v svyazi sz evoljuciej rozocvetnych (Evolution of some groups of aphids associated with the Rosaceae). Izdattel'stuo Akademii Nauk SSr. 1: 23-60.

- Shaposhnikov, G. C. 1956.** Filogeneticeskoe obosnovane sistemy korolkochvon stych thej (Anuraphidina) uctom ich sujazej s rasteniami (The phylogenetic basis of the systematics of the sort-tailed aphids (Anuraphidina) with reference to their relationships with hosts). Trudy Zoologiceskogo Instituta Akademii Nauk SSSR. 23: 215-320.
- Shaposhnikov, G. K. 1981.** Population and Species in Aphids and the Need for a Universal Species Concept. Special Publication, Research Branch, Agriculture Canada.
- Shaposhnikov, G. C. 1987.** Evolution of aphids in relation to evolution of plants. *In*: A. K. Minks and P. Harrewijn (eds.), Aphids their Biology, Natural Enemies and Control, Vol. 2A, pp. 409-414. Amsterdam, Elsevier.
- Sharma, M. L., J. M. Larrivée and L. M. Thériault. 1975.** Séquences de descendance des formes sexuées chez le puceron du pois *Acyrtosiphon pisum*. (Homoptera: Aphididae) en relation avec la durée des photoperiodes. Canadian Entomologist. 107: 1063-1067.
- Simon, J. C., R. L. Blackman and J. F. Le Gallic. 1991a.** Local variability in the life cycle of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) in western France. Bulletin of Entomological Research. 81: 315-322.
- Simon, J. C., C. A. Dedryver and J. S. Pierre. 1991b.** Identifying bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* emigrants, alate exules and gynoparae: application of multivariate methods to morphometric and anatomical features. Entomologica Experimentalis et Applicata. 59: 267-277.
- Simon, J. C., E. Carrel, P. D. N. Hebert, C. A. Dedryver, J. Bonhomme and J. F. Le Gallic. 1996.** Genetic diversity and mode of reproduction in French populations of the aphid *Rhopalosiphum padi* L. Heredity. 76: 305-313.
- Slade, N. A. and R. J. Wassersung. 1975.** On the evolution of complex life cycles. Evolution. 29: 568-571.
- Smith, M. A. H. and P. A. MacKay. 1990.** Latitudinal variation in the photoperiodic responses of populations of pea aphid (Homoptera: Aphididae). Environmental Entomology. 19: 618-624.
- Sneath, P. H. A. and R. R. Sokal. 1973.** Numerical Taxonomy. San Francisco: W. H. Freeman and Co.

- Sorin, M. 1958.** Life cycles of two aphids causing galls on *Distylium racemosum*. Akitu, 7: 89-92 (in Japanese).
- Sorin, M. 1970.** *Longiunguis* of Japan. Insecta Matsumurana. Supplement. 8: 5-17.
- Steiner, W. W. M., D. J. Voegtlin, M. E. Irwin and G. Kampmeier. 1985.** Electrophoretic comparison of aphid species: detecting differences based on taxonomic status and host plant. Comparative Biochemistry and Physiology, 81B: 295-299.
- Stekolshchikov, A. and A. L. Lobanov. 1990.** Use of non-traditional methods for diagnostics of aphids [in Russian]. Rev. Ent. USSR. 69: 357-372.
- Stroyan, H. L. G. 1949.** The occurrence and dimorphism in Britain of *Metopeurum fuscoviride* nom. V. (*Pharalis tanacetii* auctt. Nec L.) (Homoptera: Aphididae). Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A), 24(7/9): 79-82.
- Stroyan, H. L. G. 1960.** Three new subspecies of aphids from Iceland (Hom., Hom.). Entomologiske Meddelelser. 29: 250-265.
- Sutherland, O. R. W. 1968.** Dormancy and lipid storage in the Pemphigine aphid *Thecabius affinis*. Entomologia Experimentalis et Applicata. 11: 348-354.
- Tatchell, G. M. and S. J. Parker. 1990.** Host plant selection by migrant *Rhopalosiphum padi* in autumn and the occurrence of an intermediate morph. Entomologia Experimentalis et applicata. 54: 237-244.
- Takada, H. 1981.** Inheritance of body colour in *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae). Applied Entomology and Zoology. 16: 242-246.
- Takada, H. 1982.** Influence of photoperiod and temperature on the production of sexual morphs in a green and red form of *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae). I. Experiments in the laboratory. Kontyû 50:233-245.
- Takada, H. 1986.** Genotype composition and insecticide resistance of Japanese population of *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae). Zeitschrift für Angewandte Entomologie. 100: 451-458.
- Takada, H. 1988.** Interclonal variation in the photoperiodic response for sexual morph production of Japanese *Aphis gossypii* Glover (Hom., Aphididae). Journal of applied Entomology 106, 188-197.
- Takada, H., R. Blackman, M. Miyazaki. 1978.** Cytological, morphological and biological studies on a laboratory-reared triploid clone of *Myzus persicae* (Sulzer). Kontyû. 46:557-573.

- Takahashi, R. 1918.** Description of the new aphid producing the alate oviparous female in summer. *Zoological Magazine*. 30: 458-461 (in Japanese).
- Takahashi, R. 1920.** A new genus and species of aphid from Japan (Hem.). *Canadian Entomologist*. 52: 19-20.
- Takahashi, R. 1959.** On the aphid, *Matsumuraja rubifoliae* Takahashi (Homoptera: Aphididae). *Transactions of the Shikoku Entomological Society*. 6: 55-58.
- Takahashi, R. 1960.** *Kurisakia* and *Aiceona* of Japan (Homoptera, Aphididae). *Insecta Matsumurana*, 23:1-10.
- Takahashi, R. 1962.** Key to genera and species of Greenideini of Japan, with descriptions of a new genus and three species (Homoptera: Aphididae). *Transactions of the Shikoku Entomological Society*. 7: 65-73.
- Takahashi, R. 1966.** Description of some new and little known species of *Aphis* of Japan, with Key to species. *Transactions of the American Entomological Society*. 92: 519-556, pls. 24-25.
- Taylor, L. R. 1975.** Longevity, fecundity and size, control of reproductive potential in a polymorphic migrant, *Aphis fabae* Scop. *Journal of Animal Ecology*. 44: 135-159.
- Thornback, N. 1983.** The Factors Determining the Abundance of *Metopolophium dirhodum* (Walk.), the Rose Grain Aphid. Ph.D. Thesis, University of East Anglia, Norwich, 233pp.
- Τζανακάκης Μ. Ε. 1980.** Μαθήματα Εφαρμοσμένης Εντομολογίας. 2. Ειδικό μέρος. Έκδοση: Υπηρεσία Δημοσιευμάτων, Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο, Θεσσαλονίκη.
- Tsitsipis, J. A. and T. E Mittler. 1976.** Influence of temperature on the production of parthenogenetic and sexual females by *Aphis fabae* under short-day conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 19: 179-188.
- Tsitsipis, J. A. and T. E. Mittler. 1977a.** Influence of daylength on the production of parthenogenetic and sexual females of *Aphis fabae* at 17.5°C. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 21: 163-173.
- Tsitsipis, J. A. and T. E. Mittler. 1977b.** Influence of temperature and daylength on the production of males by *Aphis fabae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 21: 229-237.
- Tsitsipis, J. A., D. Lykouressis, N. Katis, A. D. Avgelis, J. Gargalianou, A. Papanayotou and G. M. Kokinis. 1997.** Aphid species diversity

- demonstrated by suction trap captures in different areas in Greece. *In*: J. M. Nieto Nafria and A. F. G. Dixon (eds.), *Aphids in natural and managed ecosystems*, Universidad de León (Secretariado de publicaciones), León (Spain), pp. 495-501
- Ueda, N. and H. Takada. 1977.** Differential relative abundance of green-yellow and red forms of *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: aphididae) according to host plant and season. *Applied Entomology and Zoology*. 12: 124-133.
- van Emden, H. F., V. F. Eastop, R. D. Hughes & M. J. Way. 1969.** The ecology of *Myzus persicae*. *Annual Revue of Entomology*. 14: 197-270.
- Waldhauer, W. 1953.** Über Rassendifferenzierung im Formenkreis der Grünen Pfirsichblattlaus (*Myzodes persicae* Sulzer). *NachrBl. dt. PflSchutzdienst, Berl.* 7: 95-99.
- Waldhauer, W. 1957.** Untersuchungen an Klonen der Grünen Pfirsichblattlaus *Myzodes persicae* (Sulzer) zur Frage ihrer virginogenen Überwinterung. (Inaug. Diss.) 115 pp. Bonn, Pfirsichblattlaus (*Myzodes persicae* Sulzer) Rheinische Friedrich Wilhelms-Universität.
- Way, M. J. and C. J. Banks. 1967.** Intraspecific mechanism in relation to the natural regulation of numbers of *Aphis fabae* Scop. *Annals of Applied Biology*. 59: 189-205.
- Way, M. J. and C. J. Banks. 1968.** Population studies on the active stages of the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop., on its winter host *Euonymus europaeus* L. *Annals of Applied Biology*. 62: 177-197.
- Way, M. J. And M. Cambell. 1970.** Aggregation behavior in relation to food utilization by aphids. *In*: A. Watson (ed.). *Animal Population in Relation to their Food Resources*. Symposium of British Entomological Society. 10, pp. 229-246.
- Weed, C. L. 1896.** The hibernation of aphids. *Psyche*. 7: 351-362.
- Welsh, J. & M. McClelland. 1990.** Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. *Nucleic Acids Research*. 18: 7212-7218.
- Welsh J., C. Peterson & M. McClelland. 1991.** Polymorphisms generated by arbitrary primed PCR in the mouse: application to strain identification and genetic mapping. *Nucleic Acids Research*. 19: 303-306.
- White, D. F. 1965.** Changes in size of the corpus allatum in a polymorphic insect. *Nature*. 208: 807.

- White, D. F. 1968.** Cabbage aphid: effect of isolation on form and on endocrine activity. *Science*. 159: 218-219.
- White, D. F. 1971.** Corpus-allatum activity associated with development of wingbuds in cabbage aphid embryos and larvae. *Journal of Insect Physiology*. 17: 761-773.
- White, D. F. and K. P. Lamb. 1968.** Effect of a synthetic juvenile hormone on adult cabbage aphids and their progeny. *Journal of Insect Physiology*. 14: 395-402.
- Whittemore, A. T. 1993.** Species concepts: a reply to Ernst Mayr. *Taxon*. 42: 573-583.
- Wilbur, H. M. 1980.** Complex life cycles. *Annual Review of Ecological Systems*. 11: 67-93.
- Williams, J. G. K., A. R. Kubelik, K. J. Livak, J. A. Rafalski & S. V. Tingey. 1990.** DNA polymorphism amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research*. 18: 6531-6535.
- Williams, J. G. K., M. K. Hanafey, J. A. Rafalski & S. V. Tingey. 1993.** Genetic analysis using Random Amplified Polymorphic DNA markers. *Methods of Enzymology*. 218: 704-740.
- Woodford, J. A. T. 1977.** The effect of genotype, environment, age and morph on morphological variation in alate *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae). *Bulletin of Entomological Research*. 67: 685-693.
- Wool, D. 1977.** Genetic and environmental components of morphological variation in gall-forming aphids (Homoptera: Aphididae, Fordinae) in relation to climate. *Journal of Animal Ecology*. 46: 875-889.
- Wratten, S. D. 1977.** Reproductive strategy of winged and wingless morphs of the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum*. *Annals of Applied Biology*. 85: 319-331.
- Zagorovskii A. V. 1947.** Leaf peach aphid (*Myzodes persicae* Sulzer) as a tobacco pest in Uzbekistan and measures for its control [in Russian].-45 pp. Frunze Zos, Vsesoyuzny Institute Tabaka and Makhorki [cited in Kolesova *et al.*, 1980].
- Zintzaras, E., N. P. Brown & A. Kowald. (1994)** Growing a classification tree using the apparent misclassification rate. *Computer Applications in the Biosciences*. 10: 263-271.