

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ  
ΣΧΟΛΗ ΓΕΩΠΟΝΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ  
ΤΜΗΜΑ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ ΚΑΙ ΑΓΡΟΤΙΚΟΥ  
ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ

ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΕΝΤΟΜΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΓΕΩΡΓΙΚΗΣ ΖΩΟΛΟΓΙΑΣ

ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ ΚΑΙ ΑΓΡΟΤΙΚΟΥ  
& ΑΓΡΟΤΙΚΟΥ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ  
Αριθμ. Πρωτοκ. 25  
Ημερομηνία 1-10-2003

**Πτυχιακή Διατριβή**

**Τζώρτζη Μαρία**



**«Μορφολογική παραλλακτικότητα στην αφίδα *Aphis gossypii* Glover  
(Hemiptera: Aphididae)**

**Νέα Ιωνία Μαγνησίας, Σεπτέμβριος 2003**



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

Αριθ. Εισ.: 2596/1  
Ημερ. Εισ.: 01-10-2003  
Δωρεά: \_\_\_\_\_  
Ταξιδετικός Κωδικός: ΠΤ – ΦΠΑΠ  
2003  
TZΩ



**ΤΡΙΜΕΛΗΣ ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗ**

**Ι. Α. ΤΣΙΤΣΙΠΗΣ, Επιβλέπων Καθηγητής**  
**Καθηγητής Τμήματος Γεωπονίας Φυτικής Παραγωγής και**  
**Αγροτικού Περιβάλλοντος**

**Α. ΠΑΠΠΙΑΣ, Μέλος**  
**Καθηγητής Τμήματος Γεωπονίας Φυτικής Παραγωγής και**  
**Αγροτικού Περιβάλλοντος**

**Π. ΛΟΛΑΣ, Μέλος**  
**Καθηγητής Τμήματος Γεωπονίας Φυτικής Παραγωγής και**  
**Αγροτικού Περιβάλλοντος**

## ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Στην παρούσα διατριβή μελετάται η φαινοτυπική παραλλακτικότητα πληθυσμών της αφίδας *Aphis gossypii* που προέρχονται από διαφορετικούς ξενιστές.

Η διατριβή αποτελείται από δυο τμήματα. Στο γενικό μέρος δίνονται πληροφορίες γενικά για τις αφίδες, για το βιολογικό τους κύκλο, τη διαδικασία της επιλογής ξενιστή και τους παράγοντες που την επηρεάζουν, την προσαρμογή τους στα φυτά-ξενιστές, τις προσαρμοσμένες φυλές σε ένα ξενιστή. Επίσης, πληροφορίες δίδονται για τις μοριακές μεθόδους και τη μέθοδο της σωματομετρίας που εφαρμόζεται σε αυτές και τέλος εν γένει για το είδος *A. gossypii*.

Στο ειδικό μέρος περιγράφονται τα υλικά και οι μέθοδοι της έρευνας, αναλύονται τα αποτελέσματα που βρέθηκαν, συζητούνται κι εξάγονται συμπεράσματα.

## ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

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

Ευχαριστώ το Διδάκτορα Ι. Μαργαριτόπουλο για το ενδιαφέρον του, την καθοδήγηση και τη συνεργασία του.

Επίσης ευχαριστώ τον Υποψήφιο Διδάκτορα κ. Ζάρπα για την πολύτιμη βοήθεια και συνεργασία του.

Τέλος ευχαριστώ τη φίλη Κ. Τσαμαντάνη, το μέλος Ε.Τ.Ε.Π. Ι. Γαργαλιάνου καθώς και όλα τα μέλη του εργαστηρίου για τις υποδείξεις, τη συμπαράσταση και τη βοήθεια κατά τη διάρκεια της εργασίας μου.

## ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

Πρόλογος	4
Ευχαριστίες	5
Περίληψη	7-8
Σκοπός μελέτης	9

### A. ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

1. Εισαγωγή	10-11
2. Βιολογικός κύκλος	12-13
3. Εξειδίκευση αφίδων	
A) Γενικά	14-15
B) Εξέλιξη της εξειδίκευσης σε ένα ξενιστή	16-21
Γ) Δημιουργία ειδών	21-27
4. Μέθοδοι μελέτης γενετικού πολυμορφισμού στις αφίδες	
A) Σωματομετρία	28-32
B) Μοριακές μέθοδοι	32-35
5. <i>Aphis gossypii</i> Glover	36-38

### B. ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

1. Εισαγωγή	40
2. Υλικά και μέθοδοι	41-42
3. Αποτελέσματα	43-48
4. Συζήτηση- Συμπεράσματα	49-51
5. Βιβλιογραφία	53-55
6. Abstract	56

## Περίληψη

Μελετήθηκαν τα μορφολογικά χαρακτηριστικά 78 παρθενογενετικών σειρών της αφίδας *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae) που συλλέχθηκαν από διαφορετικούς ξενιστές και εκτράφηκαν σε πιπεριά κάτω από ελεγχόμενες συνθήκες.

Τα δείγματα του *A. gossypii* συλλέχθηκαν από την Μελίκη Πιερίας από μπάμια (*Hibiscus esculentus* L. (Malvaceae)), από τα Λεχώνια Μαγνησίας από κολοκύθι (*Cucurbita pepo* L. (Cucurbitaceae)), από το Βόλο Μαγνησίας από μολόχα (*Malva silvestris* L. (Malvaceae)), βίσκο (*Hibiscus* sp. (Malvaceae)), κολοκύθι, αγγούρι (*Cucumis sativa* L.), από το Βελεστίνο Μαγνησίας από βαμβάκι (*Gossypium hirsutum* L. (Malvaceae)) και από την Κατερίνη Πιερίας από καρπούζι (*Citrullus vulgaris* Schrad.), πεπόνι (*Cucumis melo* L.) (Cucurbitaceae), βαμβάκι. Οι παρθενογενετικές σειρές εκτράφηκαν σε πιπεριά για 3-10 γενιές, στους 23°C και L16:D8. Περίπου δέκα ενήλικα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά από κάθε παρθενογενετική σειρά έγιναν μόνιμα παρασκευάσματα (slides).

Σε κάθε ατομική αφίδα μετρήθηκαν συνολικά 13 μορφολογικά χαρακτηριστικά σύμφωνα με τη μέθοδο των Ilarco & Van Harten (1987). Τα δεδομένα από τις 78 παρθενογενετικές σειρές επεξεργάστηκαν ταυτόχρονα με τη μέθοδο της Ανάλυσης Κανονικών Μεταβλητών (Canonical Variates Analysis, CVA) προκειμένου να εξετασθεί ο τυχόν διαχωρισμός τους.

Τα αποτελέσματα της ανάλυσης των δεδομένων έδειξαν ότι οι παρθενογενετικές σειρές διαφοροποιούνται σε δυο ομάδες. Εν τούτοις δεν παρατηρήθηκε συγκεκριμένη μορφολογική ή γεωγραφική διαφοροποίηση ανάμεσα στις παρθενογενετικές σειρές που αποικίζουν βαμβάκι, κολοκυνθοειδή, μπάμια και λοιπούς ξενιστές γεγονός που αποκλείει την εξειδίκευση του είδους *A. gossypii* σε μια από τις παραπάνω ομάδες φυτών-ξενιστών. Η έλλειψη εξειδίκευσης σε μια από τις ομάδες φυτών-ξενιστών υποδηλώνει ότι το είδος *A. gossypii* δεν αποτελεί ξεχωριστή φυλή για το βαμβάκι, τα κολοκυνθοειδή, τη μπάμια και τους λοιπούς ξενιστές.

Η πρακτική προέκταση των αποτελεσμάτων της παρούσας αφορά στην έλλειψη εξειδίκευσης των πληθυσμών του *A. gossypii* που μελετήθηκαν σε κάποιο από τα φυτά-ξενιστές. Το γεγονός αυτό σχετίζεται τόσο με τη μετακίνηση του είδους τόσο από τις περιοχές διαχείμασης προς τις καλλιέργειες όσο και από τις

μετακινήσεις μεταξύ των καλλιεργειών. Επίσης, σχετίζεται με τον αυξημένο κίνδυνο μετάδοσης ιών στα κολοκυνθοειδή, καθώς και με τη δημιουργία και εξάπλωση γενοτύπων ανθεκτικών σε εντομοκτόνα με διασπορά τους ανάμεσα σε καλλιέργειες (π.χ. από βαμβάκι σε κολοκύθι).

Τα αποτελέσματα της έρευνας παροτρύνουν για περαιτέρω μελέτη του είδους *A. gossypii* που αποικίζει τις συγκεκριμένες ομάδες ξενιστών προκειμένου να εντοπισθεί το κοινό γνώρισμα των παρθενογενετικών σειρών-μελών των δυο ομάδων που προέκυψαν μετά τη στατιστική επεξεργασία των δεδομένων της σωματομετρίας. Για το σκοπό αυτό συνίσταται η μελλοντική χρήση μοριακών μεθόδων ανάλυσης DNA όπως π.χ. RAPD-PCR.



## ΣΚΟΠΟΣ ΜΕΛΕΤΗΣ

Σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η διερεύνηση της ύπαρξης μορφολογικής διαφοροποίησης μεταξύ πληθυσμών του *A. gossypii* που συλλέχθηκαν από διάφορα φυτά ξενιστές και περιοχές της Ελλάδας. Τα αποτελέσματα θα βοηθήσουν στην καλύτερη κατανόηση της επιρροής του φυτού ξενιστή στη δημιουργία φυλών του είδους *A. gossypii* οι οποίες παρουσιάζουν εξειδίκευση ως προς ένα συγκεκριμένο ξενιστή ή μια ομάδα φυτών ξενιστών. Επίσης, οι πληροφορίες που θα συλλεγούν θα βοηθήσουν στην κατανόηση της αναγκαιότητας για χρήση των κατάλληλων καλλιεργητικών πρακτικών και μεθόδων αντιμετώπισης του συγκεκριμένου εχθρού.

Το συγκεκριμένο θέμα μελετάται για πρώτη φορά στην Ελλάδα και παραπέμπει σε περαιτέρω διερεύνηση των σχέσεων του είδους με την πληθώρα των ξενιστών που αποικίζει χρησιμοποιώντας κατά προτίμηση μοριακές μεθόδους ανάλυσης DNA καθώς και την εξέταση παρθενογενετικών σειρών που αποικίζουν διαφορετικά φυτά από αυτά που εξετάστηκαν στην παρούσα μελέτη.

## ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

### 1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

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

Είναι μικρόσωμα έντομα μήκους συνήθως 1-7 mm. Έχουν συνήθως μακριά πόδια με διάρθρους ταρσούς, μακρύ ρύγχος και κεραίες που αποτελούνται από ένα έως έξι άρθρα. Το σώμα τους είναι συνήθως μαλακό. Οι πτερωτές μορφές έχουν δύο ζεύγη διαφανών πτερύγων. Τα περισσότερα είδη είναι πολυμορφικά. Εκτός από τα μορφολογικά χαρακτηριστικά της υπεριοικογένειας στην οποία ανήκουν, οι πιο πολλές αφίδες έχουν στο νωτιαίο τεργίτη του 5ου κοιλιακού δακτυλίου ένα ζεύγος σωληνόμορφων αποφύσεων, που ονομάζονται σιφώνια ή κεράτια και στην άκρη της κοιλιάς μια απόφυση που λέγεται ουρίτσα ή ουρά (cauda). Ρόλος των σιφωνίων είναι η απελευθέρωση φερομόνης συναγεμμού όταν προσβληθεί ή εκτεθεί σε κίνδυνο η αφίδα από κάποιο εχθρό, προκαλώντας τη διασπορά των υπολοίπων αφίδων που βρίσκονται πλησίον της (Dixon 1998).

Ζουν κυρίως σε τρυφερούς βλαστούς και τρυφερά φύλλα διαφόρων φυτών. Μερικά είδη είναι ριζόβια (προσβάλλουν τις ρίζες) ή φυλλόβια και ριζόβια (προσβάλλουν φύλλα και ρίζες) και αρκετά είναι κηκιδόβια (ζουν μέσα σε κηκίδες που δημιουργούνται στο φύλλωμα των φυτών ξενιστών τους, όπου τρέφονται π.χ.

*Pemphigus betae* Doane (Hemiptera: Aphididae)). Ζουν συνήθως σε ομάδες το ένα κοντά στο άλλο με την κεφαλή συνήθως προς τη βάση του βλαστού ή του φύλλου. Πολλά είδη δημιουργούν πυκνές αποικίες και την άνοιξη μπορεί να σκεπάσουν ολόκληρο το κορυφαίο μέρος των νέων βλαστών ορισμένων φυτών. Είναι έντομα στρατηγικής "r" γι' αυτό αποικίζουν γρήγορα και αποτελεσματικά τους ξενιστές τους. Τα θηλυκά των παρθενογενετικών γενεών είναι στις περισσότερες αφίδες ζωοτόκα, ενώ της γενιάς που αναπαράγεται εγγενώς είναι ωοτόκα.

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

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

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

των γενών *Empusa*, *Entomophthora* και *Verticillium*.

## 2. ΒΙΟΛΟΓΙΚΟΣ ΚΥΚΛΟΣ ΤΩΝ ΑΦΙΔΩΝ

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

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

χρησιμοποιούν το συγκεκριμένο ποώδες φυτό ως δευτερεύοντα ξενιστή (Dixon 1998).

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

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

### 3. ΕΞΕΙΔΙΚΕΥΣΗ ΑΦΙΔΩΝ

#### A) Γενικά

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

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

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

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

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

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

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

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

Σε μελέτη που έγινε, με τη μέθοδο της RAPD-PCR, χρησιμοποιήθηκαν 63 τυχαίοι primers, για να διαχωρίσουν παρθενογενετικές σειρές *M. persicae*, που προέρχονταν από τον καπνό και άλλα φυτά ξενιστές. Και οι 63 primers που χρησιμοποιήθηκαν απέτυχαν να ανιχνεύσουν κάποια σταθερή διαφορά στο πρότυπο ζωνών μεταξύ των ομάδων. Μόνο ένας primer (OPA-18) έδωσε ένα σημαντικό πολυμορφισμό σε σχέση με το φυτό ξενιστή. Τα αποτελέσματα αυτά έδειξαν, ότι το *M. nicotianae* δεν πρέπει να θεωρείται διαφορετικό είδος από το *M. persicae*. Ωστόσο, οι αφίδες που αποικίζουν τον καπνό αποτελούν ξεχωριστή φυλή προσαρμοσμένη στο συγκεκριμένο ξενιστή (Margaritopoulos et al. 1998).

## B) Η εξέλιξη της εξειδίκευσης σε ένα ξενιστή

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

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

Πριν 30 χρόνια οι Ehrlich & Raven (1964) ισχυρίστηκαν ότι η εξέλιξη δευτερευουσών ουσιών στο φυτό και η εξελικτική ανταπόκριση των φυτοφάγων εντόμων σε αυτές αποτέλεσαν τους κύριους παράγοντες που συνέβαλλαν στην εξέλιξη των πεταλούδων κι άλλων φυτοφάγων ειδών. Παρόλο που η συγκεκριμένη άποψη (προσαρμογή σε φυτό-ξενιστή) δεν ήταν καινούρια (Ober 1939) έγινε ευρέως αποδεκτή. Σήμερα όμως ο ισχυρισμός, ότι τα εξειδικευμένα είδη γενικά υπερισχύουν των μη εξειδικευμένων, αμφισβητείται γιατί οι περισσότερες μελέτες δεν αποδεικνύουν ισχυρή αρνητική συσχέτιση όσον αφορά την απόδοση μεταξύ διαφορετικών φυτών-ξενιστών: η προσαρμογή σε έναν ξενιστή ή σε μια ομάδα ξενιστών δεν έχει ως αποτέλεσμα τη μικρή δραστηριότητα για αποικισμό σε άλλους ξενιστές (Gould 1979, Rausher 1984, Via 1984, Hare & Kennedy 1986, Futuyma & Phillippi 1987, James et al. 1988). Είναι πιθανό ότι πολλές άλλες μη επιτυχείς προσπάθειες δε δημοσιεύτηκαν. Επίσης πολλοί συγγραφείς έχουν ισχυριστεί ότι η αρπακτικότητα έχει παίξει σημαντικό ρόλο στην εξέλιξη του εύρους των ξενιστών έτσι ώστε τα φυτοφάγα είδη να προτιμούν χώρο απαλλαγμένο από εχθρούς (Lawton



1978, Bernays & Graham 1988). Όσον αφορά την εξειδίκευση των αφίδων έχουν διατυπωθεί τρεις θεωρίες-υποθέσεις:

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

#### B1) Η υπόθεση της βέλτιστης χρήσης του φυτού-ξενιστή

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

Είναι γεγονός ότι τα φυτικά είδη διαφέρουν σημαντικά ως προς την καταλληλότητά τους σαν ξενιστές για κάποια είδη αφίδων (e.g. Weber, 1985a-c). Το γεγονός αυτό σε συνδυασμό με το ότι οι παρθενογενετικές σειρές μπορούν να παραμείνουν για πολλές γενιές πάνω σε έναν ξενιστή σημαίνει ότι μικρές διαφορές στη θρεπτική αξία μπορεί να έχουν μεγάλες επιδράσεις μακροπρόθεσμα στην προσαρμογή των αποικιστών (Kindlmann & Dixon 1994). Όμως, υπάρχει αμφιβολία για το αν η αρνητική συσχέτιση, όσον αφορά την απόδοση των αφίδων σε ξενιστές διαφορετικής θρεπτικής αξίας, είναι επαρκής για τον προσδιορισμό της εξειδίκευσης σ' ένα ξενιστή. Περίπου το 10% των ετερόοικων ειδών των αφίδων μεταναστεύουν από κύριους σε δευτερεύοντες ξενιστές, οι οποίοι ανήκουν σε διαφορετικές

οικογένειες π.χ. Salicaceae-Umbelliferae, Rosaceae- Graminae, Grossulariaceae-Labiatae. Στα μεταναστευτικά είδη, τα άτομα πρέπει να μπορούν να τρέφονται και στους δυο ξενιστές. Είναι γνωστό επίσης ότι κάποιες από αυτές τις αφίδες μπορούν να συμπληρώσουν το βιολογικό τους κύκλο αποκλειστικά στον πρωτεύοντα ή δευτερεύοντα ξενιστή, πράγμα που έρχεται σε αντίθεση με την εξειδίκευση σε ένα ξενιστή σαν συνέπεια της προσαρμογής στη χημεία και τη μορφολογία ενός συγκεκριμένου φυτού-ξενιστή.

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

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

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

Το παραπάνω μοντέλο δείχνει ότι πολύ μικρές διαφορές στο ρυθμό αύξησης του πληθυσμού που επιτυγχάνεται σε δυο φυτά-ξενιστές ενισχύεται από την κλωνική παρθενογένεση που πραγματοποιείται για πολλές γενιές. Αυτές οι μικρές διαφορές στην αύξηση του πληθυσμού αποτελούν πλεονέκτημα για τις αφίδες στην ανεύρεση κατάλληλου φυτικού είδους όπου θα μπορέσουν να αναπτυχθούν όσο το δυνατόν καλύτερα παρά τις μεγάλες απώλειες που έχουν καθώς ερευνούν για το φυτό-ξενιστή. Αυτό θα είχε ως αποτέλεσμα οι περισσότερες αφίδες να βρίσκονται στον προτιμώμενο ξενιστή όπου θα συνέβαιναν οι περισσότερες γενετικές αλλαγές, πάνω στις οποίες θα μπορούσε να δράσει η επιλογή με αποτέλεσμα τη μεγαλύτερη

εξειδίκευση, όπως αλλαγές στη μορφολογία, φυσιολογία που καθιστούν το έντομο λιγότερο ικανό να εκμεταλλεύεται άλλους ξενιστές.

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

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

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

Ο Ward (1991a) δίνει τρία παραδείγματα από τη βιολογία των αφίδων προκειμένου να υποστηρίξει την υπόθεση της συνάντησης των αφίδων στο φυτό-ξενιστή:

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

Βασικό στοιχείο της συγκεκριμένης υπόθεσης είναι ότι η ύπαρξη μεγάλου αριθμού περιοχών-θέσεων που μπορεί να γίνει η σύζευξη εξαρτάται από την προσγείωση των αφίδων σε ένα συγκεκριμένο ξενιστή. Παρόλα αυτά οι van Emden et al. (1969) πρότειναν ότι οι φερομόνες φύλου ίσως αποδειχτεί ότι προσελκύουν περισσότερο τις αρσενικές αφίδες από ό,τι το φυτό ξενιστής. Αυτή η ιδέα υποστηρίχτηκε χάρις την παγίδευση αρσενικών ατόμων σε παγίδες που είχαν ως δόλωμα φερομόνη φύλου (Campbell et al. 1990, Hardie 1991, Pickett et al. 1992). Τα άτομα που παγιδεύτηκαν ήταν πολύ περισσότερα όταν στην παγίδα τοποθετήθηκε φερομόνη φύλου κι ένα κομμάτι από το φυτό (Campbell et al. 1990, Hardie et al. 1994). Παρόλα αυτά, τουλάχιστον ένα είδος (*Sitobion fragariae* Walker (Hemiptera: Aphididae)) φαίνεται να παράγει και κυρίως να ανταποκρίνεται στη νεπελακτόνη, η οποία είναι συστατικό της φερομόνης φύλου τουλάχιστον πέντε ειδών αφίδων από δυο φυλές. Έτσι, η φερομόνη φύλου σ' αυτή την περίπτωση δε φαίνεται να παίζει ρόλο στην εξειδίκευση (Hardie 1991). Ομοίως, ο Steffan (1983, 1987, 1990) παρουσιάζει αποδείξεις ότι η φερομόνη φύλου δεν είναι πολύ χαρακτηριστική του είδους. Σύμφωνα με τον Steffan αυτή γίνεται αντιληπτή σε μια μικρή απόσταση των 2-10 cm και στα ετερόοικα είδη ο πρωτεύοντας ξενιστής λειτουργεί σαν τόπος συνάντησης των αφίδων, όπου γίνεται σεξουαλική αναπαραγωγή. Επιπλέον δεν είναι ξεκάθαρο αν τα αρσενικά προσελκύνονται ή απλά εγκαθίστανται και παγιδεύονται από δολωματικές παγίδες. Εργαστηριακές έρευνες σε αρσενικά χρησιμοποιώντας ηλεκτροαντενογράμματα αποκάλυψαν ότι αυτά ανταποκρίνονται στην οσμή των θηλυκών του ίδιου είδους αλλά δεν ανταποκρίνονται στην οσμή του φυτού-ξενιστή ή στην οσμή του φυτού-ξενιστή σε συνδυασμό με φερομόνη φύλου, πράγμα που έρχεται σε αντίθεση με τα πειράματα αγρού. Όμως, τα αρσενικά που τοποθετούνται σε κλωβούς θα αποικίσουν το σωστό φυτό-ξενιστή ακόμη κι αν απουσιάσουν τα θηλυκά με τα οποία θα συζευχθούν (Guldmond 1990, Pickett et al. 1992, Guldmond et al. 1993). Επιπλέον σε κάποια είδη των ετερόοικων αφίδων, στα οποία τα μεταναστευτικά άτομα που επιστρέφουν στον πρωτεύοντα ξενιστή είναι μονομορφικά, τα μεταναστευτικά μονομορφικά άτομα (δηλαδή πτερωτά θηλυκά που θα γεννήσουν άπτερα έμφυλα θηλυκά και αρσενικά) είναι εκείνα που καθορίζουν τον πρωτεύοντα ξενιστή όπου γεννιούνται τα έμφυλα άτομα και συνεπώς ζευγαρώνουν.

Έτσι οι εργαστηριακές έρευνες δείχνουν ότι για την αναγνώριση του ξενιστή από το αρσενικό υπεύθυνη είναι η φερομόνη φύλου που παράγεται από τα θηλυκά που πρόκειται να συζευχθούν. Όμως, δεν είναι γνωστό ποιος είναι ο ρόλος της στην

εγκατάσταση στο φυτό-ξενιστή των αρσενικών. Στα ετερόοικα είδη αφίδων τα άτομα που γεννούν τα θηλυκά, που πρόκειται να συζευχθούν, φτάνουν πρώτα στον κύριο ξενιστή το φθινόπωρο. Τα αρσενικά φθάνουν αργότερα και μπορούν να χρησιμοποιήσουν τη φερομόνη που παράγεται από τα θηλυκά για να προσανατολιστούν. Αν αυτό γίνει, τότε η συγκεκριμένη υπόθεση ίσως να μην είναι ικανή να ερμηνεύσει ικανοποιητικά την εξειδίκευση ξενιστή στις αφίδες.

### Γ) Δημιουργία ειδών

Εκτός από την αλλοπατρική δημιουργία ειδών στην οποία πληθυσμοί από ένα προγονικό είδος απομακρύνθηκαν κι απομονώθηκαν γεωγραφικά ζώντας στο ίδιο φυτό-ξενιστή, η δημιουργία ενός είδους στα φυτοφάγα έντομα μπορεί να ξεκινήσει όταν ανεξάρτητα άτομα διαφορετικών πληθυσμών μετακινηθούν σε ένα νέο φυτό-ξενιστή. Αν αυτό συμβεί σε μια περιοχή όπου υπάρχει προγονικός πληθυσμός, μπορεί να συμβεί συμπατρική δημιουργία ειδών (Bush 1975, Brooks & McLennan 1991). Το γεγονός ότι υπάρχουν μορφολογικά παρόμοια υποείδη, φυλές και βιότυποι αφίδων που διαφέρουν μόνο στη χρήση φυτών-ξενιστών έχει οδηγήσει στο συμπέρασμα ότι η συμπατρική δημιουργία ειδών είναι εφικτή στις αφίδες (MØ71a 1985, Guldemon 1990a,b, Ward 1991b, Guldemon & MacKenzie 1994, MacKenzie & Guldemon 1994). Πράγματι, αυτή η πληροφορία είναι η μεγαλύτερη απόδειξη που υπάρχει για τη δημιουργία ειδών διαμέσου της εναλλαγής ξενιστών, (Brooks & McLennan, 1991).

Υπάρχουν δυο περιπτώσεις δημιουργίας ειδών χάρη στη μετακίνηση των αφίδων σε φυτά-ξενιστές. Στην πρώτη περίπτωση η σεξουαλική αναπαραγωγή γίνεται σε άλλο φυτό-ξενιστή. Αυτό συμβαίνει όταν ένα μονόοικο είδος μετακινηθεί σε ένα άλλο φυτό-ξενιστή ή όταν ένας νέος πρωτεύοντας ξενιστής, όπου γίνεται σεξουαλική αναπαραγωγή, αποικίζεται από ένα ετερόοικο είδος. Χαρακτηριστικά παραδείγματα είναι οι μονόοικες φυλές ξενιστών του *Acyrtosiphon pelargonii* (Kaltenbach) (Müller 1983), *A. solani* Kaltenbach (Müller 1976), *A. pisum* (Müller 1971a, 1980) και *Uroleucon jaceae* (L.) και *U. cichorii* (Koch) (Hemiptera: Aphididae) (Mosbacher 1963). Φυλές ξενιστών στις οποίες έχει πραγματοποιηθεί μετακίνηση σε ένα καινούριο ξενιστή είναι οι *Cryptomyzus galeopsidis* (Kaltenbach) (Guldemon,

1990a,b, 1991) και *Myzus cerasi* (F.) (Hemiptera: Aphididae) (Dahl 1968, Gruppe 1988). Η δεύτερη περίπτωση περιλαμβάνει μετακίνηση σε ένα καινούριο δευτερεύοντα ξενιστή ενώ διατηρείται ο πρωτεύοντας ξενιστής στον οποίο γίνεται η σεξουαλική αναπαραγωγή τόσο των προγονικών όσο και των νέων πληθυσμών. Στη συγκεκριμένη περίπτωση η πιθανότητα ροής γονιδίων ανάμεσα στους δυο πληθυσμούς είναι πολύ μεγαλύτερη σε σχέση με την πρώτη. Παραδείγματα βρέθηκαν στην αφίδα *Dysaphis crataegi* (Kaltenbach) (Stroyan 1958), *A. fabae* (Müller 1982) και *Aphis frangulae* Kaltenbach (Hemiptera: Aphididae) (Thomas 1968).

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

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

### 1. Εξειδίκευση ξενιστή

Παρουσιάζουν εξειδίκευση ξενιστή σε μεγάλο βαθμό ώστε το 99% όλων των ειδών να περιορίζονται σε ένα ή περισσότερα στενά συνδεδεμένα είδη φυτών (Eastop 1973), γεγονός που σχετίζεται με μια γενετικά καθορισμένη προτίμηση για ένα φυτό-ξενιστή καθώς και με υψηλή αναπαραγωγική δραστηριότητα (Guldmond 1990a, b, MacKenzie 1996). Το γεγονός ότι κάθε παρθενογενετική σειρά συνήθως αποτελείται από πολλά μέλη καθένα από τα οποία έχει έναν υψηλό ενδογενή ρυθμό αύξησης προάγει την προσπάθεια για ανεύρεση ενός καλύτερου ξενιστή. Για παράδειγμα, αν σε ένα μη κατάλληλο ξενιστή παρατηρείται το ένα δέκατο της γονιμότητας σε σχέση με ένα προτιμώμενο, ο μη κατάλληλος ξενιστής πρέπει να είναι δέκα φορές πιο

άφθονος για να μπορέσει να αντισταθμίσει τη διαφορά. Γι' αυτό το λόγο, παρά τις τεράστιες απώλειες που υπάρχουν κατά την ανεύρεση φυτών-ξενιστών, η εξειδίκευση δεν αποτελεί έλλειψη ικανότητας για προσαρμογή αλλά αποτελεί βέλτιστη στρατηγική για τις αφίδες (Kindlmann & Dixon 1994, Mackenzie & Guldemand 1994, Dixon 1994).

## 2. Κυκλική παρθενογένεση

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

## 3. Επαγωγή

Ο Lamarck (1809) πρότεινε πρώτος ότι μια αλλαγή στο φυσικό περιβάλλον μπορεί να δώσει έναυσμα για μια βαθιά εξελικτική αλλαγή. Αργότερα, η πρόταση αυτή αναπτύχθηκε σαν θεωρία με συγκεκριμένη αναφορά σε παρασιτικά έντομα από τον Walsh (1864). Μελέτες που έγιναν πάνω σε χορτοφάγα έντομα (Singer 1983) και παρασιτοειδή (Collins & Dixon 1986) έδειξαν ότι η φυσιολογική κατάσταση του θηλυκού είναι σημαντική για την αποδοχή το ξενιστή. Στις αφίδες, για παράδειγμα, μια μεγάλη αφίδα *M. persicae* η οποία εκτράφηκε σε ένα υψηλής ποιότητας φυτό, αποδέχεται έναν χαμηλής ποιότητας ξενιστή δυσκολότερα από ό,τι ένα μικρό άτομο. Αυτό θα μπορούσε να συμβάλλει στη διατήρηση του πολυμορφισμού που βασίζεται στην επιλογή ξενιστή.

Έχει αναφερθεί ότι στις αφίδες πραγματοποιούνται αλλαγές προκαλούμενες από κληρονομικούς παράγοντες οι οποίες δίνουν "ιθαγενείς" φαινοτύπους με καλή ανταγωνιστική ικανότητα. Τέτοιες αλλαγές έχουν αναφερθεί στην αφίδα *Dysaphis anthrisci* Börner (Hemiptera: Aphididae), η οποία μετά από μια περίοδο οκτώ γενεών σε ένα φυτό μη ξενιστή, *Chaerophyllum bulbosum* L. (Apiaceae), μπόρεσε να

μεταφερθεί με επιτυχία στο *C. maculatum* Wild. (Ariaceae), το οποίο πριν ήταν μη αποδεκτό. Η αλλαγή στην αφίδα συμπεριλάμβανε επίσης αλλαγές στη μορφολογία (Sharoshnikov 1985). Ομοίως, εκτρέφοντας τις αφίδες *A. pisum* και *M. persicae* σε φυτά μη ξενιστές για επτά γενεές είχε ως αποτέλεσμα να αναπτύσσονται καλύτερα στο μη-ξενιστή (Markkula & Roukka 1970, Lowe 1973). Τόσο στην αφίδα *M. persicae* όσο και στην *A. fabae*, που εκτράφηκαν σε υποβαθμισμένης ποιότητας ξενιστές, αυξήθηκε η γονιμότητα μετά από τρεις γενιές (Mackenzie 1992).

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

#### **4. Εναλλαγή ξενιστή**

Περίπου το 10% των ειδών παρουσιάζουν εποχική μετακίνηση από τον αρχικό ξενιστή στον εναλλακτικό ξενιστή. Η απώλεια αυτού του τρόπου ζωής θεωρήθηκε ένας σημαντικός τρόπος δημιουργίας ειδών (Hille Ris Lambers 1950). Στην αφίδα *C. galeopsidis* η τάση της εναλλαγής ξενιστή καθορίζεται από ένα γονίδιο. Αν αυτό ίσχυε γενικά, με μία απλή μετάλλαξη θα διευκολυνόταν η αλλαγή σε μονόοικη μορφή με διαχωρισμό κατά τη διάρκεια της σύζευξης μεταξύ συγγενικών ατόμων σε ένα νέο δευτερεύοντα ξενιστή (Guldmond 1990 a,b), πράγμα που μπορεί να οδηγήσει στην ακαριαία δημιουργία είδους.

#### **5. Σεξουαλικά θηλυκά**

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

#### **6. Αρσενικά**

Πολλά είδη αφίδων έχουν άπτερα αρσενικά. Όταν συμβεί αλλαγή ξενιστή σε είδη με άπτερα αρσενικά, η πιθανότητα ροής γονιδίων με τη μετανάστευση των αρσενικών



είναι υπερβολικά περιορισμένη. Το γεγονός ότι περίπου τα μισά από τα μονόικα είδη έχουν άπτερα αρσενικά δείχνει ότι αυτό μπορεί να είναι ένα σημαντικό χαρακτηριστικό που διευκολύνει την αλλαγή ξενιστή στις αφίδες.

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

Ο μηχανισμός της εξέλιξης της αναπαραγωγικής απομόνωσης ονομάστηκε "ενίσχυση" (reinforcement) από τον Blair (1955) και προτάθηκε από τον Dobzhansky (1940, 1951). Η πιθανότητα παραγωγής μη προσαρμοσμένων υβριδίων μεταξύ του αρχικού και του νεοδημιουργηθέντος είδους ελαττώνεται από τη δράση γονιδίων που προάγουν τη σύζευξη ατόμων του ίδιου είδους. Αυτά τα γονίδια διαδίδονται στον πληθυσμό των ειδών μέχρι να ελαχιστοποιηθεί ή να μην υπάρχει πιθανότητα ανταλλαγής γονιδίων μεταξύ του αρχικού και του νεοδημιουργηθέντος είδους (Dobzhansky 1951). Παρόλο που ο μηχανισμός της εξέλιξης της αναπαραγωγικής απομόνωσης (reinforcement) αμφισβητείται ακόμη, παραμένει πολύ σημαντική εξελικτική διαδικασία η οποία αναμένει ένα απολύτως πειστικό παράδειγμα.

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

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

Δυνατότητες για εφαρμογή του μηχανισμού εξέλιξης της αναπαραγωγικής απομόνωσης (reinforcement) υπάρχουν σε πολλά ετερόοικα, συμπατρικά συγγενή είδη, τα οποία μοιράζονται τον ίδιο πρωτεύοντα ξενιστή, π.χ. σύζευξη πραγματοποιείται πάνω στο ίδιο φυτικό είδος παρόλο που μπορεί να παρέμβει και να τη διακόψει η επιλογή για χρησιμοποίηση δευτερευόντων ξενιστών. Αυτά τα είδη διαφέρουν τόσο στη σύνθεση της φερομόνης φύλου όσο και στο χρόνο απελευθέρωσής της (Pettersson 1971, Guldemond & Dixon 1994, Thieme & Dixon 1996). Για παράδειγμα, στα συγγενή είδη *C. galeopsidis* και *C. mandamanti*, τα οποία μοιράζονται τον ίδιο πρωτεύοντα ξενιστή και είναι εφικτή η ροή γονιδίων ανάμεσά τους (Guldemond 1990c), διαφέρουν ως προς τον τρόπο απελευθέρωσης φερομόνης σε καθημερινή βάση και στη δραστηριότητα των αρσενικών. Το χαρακτηριστικό αυτό δεν αποδεικνύει την ύπαρξη αναπαραγωγικής απομόνωσης, αφού μπορεί να αντιπροσωπεύει εκτόπισμα χαρακτήρων μετά την αλλοπατρική δημιουργία των ειδών και τη μετέπειτα συνύπαρξή τους στην ίδια περιοχή. Παρόλα αυτά η κατανομή του δευτερεύοντος φυτού-ξενιστή του *C. mandamanti* (*Lamium galeobdolon* L. (Lamiaceae)) συμπίπτει πλήρως με εκείνη του *Galeopsis*, που αποτελεί το δευτερεύοντα ξενιστή του *C. galeopsidis*. Επιπλέον, η κατανομή του *C. mandamanti* πέφτει εντός της κατανομής του *C. galeopsidis* (Guldemond 1991b), η οποία τείνει να αποκλείσει την αλλοπατρική δημιουργία ειδών. Δεν είναι δυνατόν να είναι κανείς σίγουρος για τις παλιές κατανομές του φυτού-ξενιστή του *Cryptomyzus* παρόλα αυτά οτιδήποτε είναι γνωστό σχετικά με αυτές δεν ευνοεί την αλλοπατρική δημιουργία ειδών. Έτσι, είναι πιθανόν η διαφορά στην αναγνώριση της σύζευξης ανάμεσα στα παραπάνω συγγενή είδη να οφείλεται στο μηχανισμό εξέλιξης της αναπαραγωγικής απομόνωσης.

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

απομόνωσης (reinforcement) ή να τους παρακάμψουν μέσω της ανταλλαγής γονιδίων (Mackenzie & Guldmond 1994).

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

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

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

## 4. ΜΕΘΟΔΟΙ ΜΕΛΕΤΗΣ ΓΕΝΕΤΙΚΟΥ ΠΟΛΥΜΟΡΦΙΣΜΟΥ ΣΤΙΣ ΑΦΙΔΕΣ

### A) ΣΩΜΑΤΟΜΕΤΡΙΑ

Είναι γενικώς αποδεκτό ότι η σωστή διάκριση ειδών που αποτελούν σημαντικούς εχθρούς για κάποιες καλλιέργειες συμβάλλει στον αποτελεσματικό έλεγχό τους. Στις μέρες μας έχουν επινοηθεί πολυάριθμες τεχνικές για τον ακριβή χαρακτηρισμό και τον ουσιώδη προσδιορισμό διάφορων σημαντικών εχθρών των καλλιεργειών. Όμως οι περισσότερες από αυτές απαιτούν τη χρήση ειδικών μεθόδων για τη διατήρηση και το χειρισμό των δειγμάτων, πράγμα που πολλές φορές είναι δύσκολο να πραγματοποιηθεί. Η εξωτερική μορφολογία είναι ίσως το βασικότερο κριτήριο προκειμένου να αποφανθεί κανείς αν υπάρχουν επαρκείς διαφορές μεταξύ των ειδών. Όμως η μέθοδος της παρατήρησης της εξωτερικής μορφολογίας (σχήμα, υφή, χρώμα του σώματος, σχέδια που πιθανόν να υπάρχουν κ.α.) του εντόμου δεν είναι εύχρηστη για τα μικρού μεγέθους έντομα όπως π.χ. οι αφίδες. Επιπλέον η αυτή μέθοδος δεν δύναται να εντοπίσει τις διαφορές ανάμεσα σε είδη που μοιάζουν αρκετά μεταξύ τους ή σε άτομα του ίδιου είδους. Για τους παραπάνω λόγους χρησιμοποιείται ευρέως η τεχνική της μορφομετρίας-σωματομετρίας.

Η σωματομετρία ως τεχνική περιλαμβάνει τη μέτρηση ορισμένων μορφολογικών χαρακτηριστικών του εντόμου και κατόπιν τη στατιστική ανάλυση των τιμών που προκύπτουν μετά τη μέτρηση. Αυτό προϋποθέτει τη δημιουργία μόνιμων παρασκευασμάτων (slides) (Εικόνα 1) με το προς εξέταση έντομο, ενώ η μέτρηση των προς μελέτη χαρακτηριστικών γίνεται σε μικροσκόπιο αντίθεσης φάσης στο οποίο υπάρχει μικρομετρική κλίμακα. Όσον αφορά τις αφίδες, ορισμένα από τα μορφολογικά χαρακτηριστικά που εξετάζονται συνήθως είναι: το μήκος κάποιου άρθρου της κεραίας π.χ. του 3<sup>ου</sup> (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 της κνήμης (ht), το μήκος του δεύτερου ταρσομερούς (ht<sub>2</sub>), το μήκος των σιφωνίων (ls), το μέγιστο πλάτος των σιφωνίων (mws), το μήκος της ουράς (lc).



**Εικόνα 1.** Μόνιμα παρασκευάσματα (slides) αφίδων για μέτρηση μορφολογικών χαρακτηριστικών.

Βασικός στόχος της σωματομετρίας είναι να εντοπίσει την παραλλακτικότητα στα μορφολογικά χαρακτηριστικά ανάμεσα στα άτομα ενός δείγματος. Η ύπαρξη παραλλακτικότητας συμβάλλει στο διαχωρισμό και προσδιορισμό των διαφορετικών ειδών που πιθανόν να υπάρχουν στο συγκεκριμένο δείγμα ή την τοποθέτηση των ατόμων του δείγματος σε διαφορετικά ταξινομικές ομάδες (taxa).

Αξιοσημείωτο είναι ότι στις μέρες μας χρησιμοποιούνται ποικίλες, πολύπλοκες ή απλές μέθοδοι στατιστικής ανάλυσης. Η πιο απλή περιλαμβάνει τον έλεγχο μη επεξεργασμένων δεδομένων και τον προσδιορισμό απλών στατιστικών παραμέτρων, όπως μέσοι όροι και τυπικά σφάλματα. Οι πιο συνηθισμένες μέθοδοι που χρησιμοποιούνται σε μορφομετρικές μελέτες είναι:

α) Η μέθοδος της Ανάλυσης Κανονικών Μεταβλητών (Canonical Variates Analysis, CVA) (Krzanowski 1990).

β) Η μέθοδος της Ανάλυσης Κύριων Συνιστωσών (Principal Components Analysis PCA).

γ) Η μέθοδος της Διαφοροποιούσας Ανάλυσης (Discriminant Analysis).

δ) Η μέθοδος "μη παραμετρικά δέντρα ταξινόμησης".

Η ταξινόμηση των ατομικών αφίδων σε παρθενογενετικές σειρές (κλώνοι) και ο διαχωρισμός τους σε ομάδες ξενιστών (φυτικά είδη), που βασίζεται στα ατομικά μορφολογικά χαρακτηριστικά τους (μεταβλητές), εφαρμόζονται με συμβατικές μεθόδους ανάλυσης πολλαπλών μεταβλητών, όπως η ανάλυση γραμμικής διάκρισης

του Fisher (Fisher's linear discriminant analysis) και η ανάλυση κανονικών μεταβλητών (Canonical Variates Analysis, CVA) (Blackman 1987, Lazzari & Voegtlin 1993, Blackman & Spence 1994). Παρόλα αυτά, οι Blackman και Spence (1992) έδειξαν ότι η κατάταξη των αφίδων που βασίζεται σε βιοχημικές τεχνικές μπορεί να είναι πιο αποτελεσματική όμως απαιτείται εξειδικευμένος εξοπλισμός και χρήση χημικών που κοστίζουν αρκετά. Επιπλέον δεν υπάρχουν διαθέσιμα στοιχεία βάσει των οποίων θα γίνει η βιοχημική κατάταξη των παρθενογενετικών σειρών.

Η ανάλυση γραμμικής διάκρισης του Fisher (Fisher's linear discriminant analysis, LDF) τοποθετεί μια ατομική αφίδα σε μια ομάδα με βάση τις μεταβλητές που μετρήθηκαν στη συγκεκριμένη ατομική αφίδα, έτσι ώστε η συνάρτηση πυκνότητας να μεγιστοποιηθεί (Krzyszowski 1990). Η ανάλυση κανονικών μεταβλητών (CVA) παρέχει απεικόνιση σε δυο ή τρεις διαστάσεις των παρθενογενετικών σειρών των αφίδων με βάση τα μορφολογικά χαρακτηριστικά τους (μεταβλητές). Η συγκεκριμένη μέθοδος εξετάζει διαχωρισμό ανάμεσα σε ένα σύνολο από ομάδες π.χ. αφίδων (Digby & Kempton 1994), που σχετίζεται με την παραλλακτικότητα εντός των ομάδων. Τελευταία προτάθηκε η εφαρμογή μιας καινούριας μεθόδου κατάταξης (Zintzaras et al. 1994) για την κατάταξη των αφίδων, η οποία ονομάζεται "μη παραμετρικά δέντρα ταξινόμησης". Έχει τη μορφή ενός δέντρου που διακλαδίζεται σε ενδιάμεσους και τελικούς κλάδους. Χρησιμοποιώντας τις μετρούμενες μεταβλητές για κάθε ατομική αφίδα, κάθε διαίρεση ενός κλάδου δημιουργεί υποκλάδους, που είναι καθαρότεροι από το μητρικό κλάδο. Αυτό σημαίνει ότι χρησιμοποιεί ως κριτήριο διαχωρισμού (splitting criterion) την αύξηση της καθαρότητας (purity), όταν ένας κλάδος διαχωρίζεται σε επιμέρους κλάδους και το μέγεθος του δέντρου ελέγχεται από μια οριακή, προκαθορισμένη τιμή του ποσοστού μη ταξινομημένων ατόμων (apparent misclassification rate, AMR) μετά από κάθε διαίρεση ενός κλάδου. Αυτή η προσέγγιση καθιστά την κατασκευή του δέντρου απλή και επομένως γρηγορότερη από την ελάττωση του μεγέθους της πολυπλοκότητας της συγκεκριμένης λειτουργίας (Breiman et al. 1984). Η μέθοδος έχει το πλεονέκτημα ότι επιτρέπει την οπτική έρευνα της κατασκευής των δεδομένων σε οποιοδήποτε στάδιο αύξησης του δέντρου.

Το 1987 ο Blackman πραγματοποίησε μορφομετρικές μελέτες σε ένα μεγάλο αριθμό δειγμάτων της αφίδας *M. persicae* που συλλέχθηκαν από διαφορετικούς ξενιστές από τέσσερις ηπείρους. Έδειξε ότι οι αφίδες του είδους *M. persicae* που τρέφονται στον καπνό (*Nicotiana tabacum* L. (Solanaceae)) μπορούν να

διαχωριστούν με τη χρήση της ανάλυσης πολλαπλών μεταβλητών. Τελικά οι αφίδες του καπνού παρουσίασαν μορφολογική διαφοροποίηση και διαχωρίστηκαν από εκείνες που προέρχονται από άλλα φυτά-ξενιστές, γιατί αντιπροσώπευαν μια διαφορετική ομάδα γενοτύπων προσαρμοσμένη σε συγκεκριμένο φυτό-ξενιστή (Blackman 1987, Blackman & Spence 1992, Field et al. 1994, Margaritoroulos et al. 1998). Οι Margaritoroulos et al. (1998), προκειμένου να καταλήξουν στο παραπάνω συμπέρασμα, χρησιμοποίησαν (εκτός από τη μέθοδο Ανάλυσης Κανονικών Μεταβλητών) και τη μέθοδο "μη παραμετρικά δέντρα ταξινόμησης". Η τελευταία κατέταξε τις αφίδες σε παρθενογενετικές σειρές (κλώνους) και διαχώρισε τους κλώνους που προέρχονται από διαφορετικά φυτά-ξενιστές. Η ποιότητα των αποτελεσμάτων της νέας αυτής μεθόδου εκτιμήθηκε συγκρινόμενη με συμβατικές μεθόδους, όπως είναι η LDF του Fisher και η CVA. Τα αποτελέσματα που έδωσε η μέθοδος των "μη παραμετρικών δέντρων ταξινόμησης" συμφωνούσαν απόλυτα με εκείνα που προέκυψαν με τη χρήση των συμβατικών μεθόδων ανάλυσης.

Πολλές φορές, προκειμένου να εξετασθούν οι σχέσεις ανάμεσα σε μια ομάδα συσχετιζόμενων μεταβλητών, είναι χρήσιμο να μετασχηματισθεί η αρχική ομάδα των μεταβλητών σε μια νέα ομάδα από μη συσχετιζόμενες μεταβλητές που ονομάζονται κύριες συνιστώσες. Αυτές οι νέες μεταβλητές είναι γραμμικοί συνδυασμοί των αρχικών μεταβλητών και κατατάσσονται με φθίνουσα σειρά σημαντικότητας έτσι ώστε, για παράδειγμα, η πρώτη κύρια συνιστώσα να υπολογίζει όσο το δυνατόν περισσότερη από την παραλλακτικότητα των αρχικών δεδομένων. Η τεχνική που εφαρμόζει την παραπάνω διαδικασία ονομάζεται Ανάλυση Κύριων Συνιστωσών (Principal Component Analysis, PCA). Η συγκεκριμένη μέθοδος είναι κατάλληλη στην περίπτωση που δεν υπάρχει εξαρτημένη μεταβλητή που να εξαρτάται από κάποιες ανεξάρτητες μεταβλητές, όπως συμβαίνει με την πολλαπλή παλινδρόμηση. Ο αντικειμενικός σκοπός της είναι να δει αν ένας συγκεκριμένος αριθμός από τις πρώτες συνιστώσες υπολογίζει το μεγαλύτερο μέρος της παραλλακτικότητας των αρχικών δεδομένων.

Αναμφισβήτητα, οι προαναφερθείσες στατιστικές τεχνικές συμβάλλουν σημαντικά στη στατιστική επεξεργασία των αποτελεσμάτων της σωματομετρίας για την ανίχνευση μορφολογικής παραλλακτικότητας. Παραπάνω, έγινε μια σύντομη περιγραφή των χρησιμοποιούμενων στατιστικών μεθόδων για την ανάλυση των δεδομένων της σωματομετρίας. Άλλωστε, σκοπός της παρούσας εργασίας δεν είναι η εκτεταμένη περιγραφή των χρησιμοποιούμενων σε πειράματα σωματομετρίας

στατιστικών τεχνικών, αλλά η έμφαση της χρησιμότητας και της αξίας τους σε τέτοιου είδους πειράματα.

Τέλος, πρέπει να τονιστεί ότι η σωματομετρία, ως μέθοδος, μπορεί να βοηθήσει στο διαχωρισμό συγγενών ειδών και φυλών αφίδων και στην επίλυση ταξινομικών προβλημάτων. 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 κι επιλογή φυτού-ξενιστή.

## ***B) ΜΟΡΙΑΚΕΣ ΜΕΘΟΔΟΙ***

Ο ακριβής, αξιόπιστος προσδιορισμός των εντόμων και ειδικότερα των αφίδων χρησιμοποιώντας τα μορφολογικά χαρακτηριστικά τους δεν είναι πάντα εφικτός. Ακόμη κι όταν είναι εφικτός, ο προσδιορισμός των ενδοειδικών (intraspecific) στοιχείων είναι παρά πολύ δύσκολος και πολλές φορές αδύνατος.

Τα τελευταία χρόνια χρησιμοποιούνται μοριακές τεχνικές που στηρίζονται στην ανάλυση του DNA προκειμένου να γίνει συστηματική κατάταξη των αφίδων. Με την ανάλυση του μιτοχονδριακού DNA μπορούν να διαφοροποιηθούν συγγενικά είδη (Footit & Bonen 1990), βιότυποι (Powers et al. 1989) και παρθενογενετικές σειρές του ίδιου είδους (Martinez et al. 1992), όπως και με το μικροδορυφορικό DNA (micro satellite DNA Analysis) (Llewellyn et al. 1997).

Τα τελευταία χρόνια ευρεία διάδοση παρουσιάζει και η μέθοδος RAPD-PCR (τυχαία πολλαπλασιαζόμενο πολυμορφικό DNA-Αλυσιδωτή Αντίδραση Πολυμεράσης). Ο αριθμός και το μέγεθος των πολλαπλασιαζόμενων τμημάτων DNA εξαρτάται από το μήκος και την αλληλουχία των βάσεων της απλής αλυσίδας συνθετικών ολιγονουκλεοτιδίων που χρησιμοποιούνται ως εκκινητές (RAPD-primers). Οι εκκινητές προσκολλώνται σε τυχαίες θέσεις στο γονιδίωμα κι ο πολυμορφισμός σ' αυτές τις θέσεις ανιχνεύεται στα παραγόμενα προϊόντα με την παρουσία ή απουσία ενός ή περισσότερων τμημάτων. Με τη μέθοδο RAPD-PCR μελετάται η παραλλακτικότητα του γενώματος χωρίς να είναι γνωστή η αλληλουχία του DNA (Williams et al. 1990, Welsh & Mc Clelland 1990, Hadrys 1992).



Μια επίσης διαδεδομένη μοριακή μέθοδος που χρησιμοποιείται είναι η μέθοδος RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism). Η ανάλυση RFLP παρέχει τη δυνατότητα διάκρισης δειγμάτων σε επίπεδο είδους ή σε επίπεδο κλώνου. Το εξαγόμενο από την αφίδα πυρηνικό DNA τεμαχίζεται χρησιμοποιώντας ένζυμα περιορισμού. Τα προκύπτοντα τμήματα περιορισμού διαχωρίζονται σύμφωνα με το μέγεθός τους με ηλεκτροφόρηση. Σε κάποιες περιπτώσεις αποκαλύπτονται διαγνωστικοί πολυμορφισμοί, καθώς γίνονται ορατά ευδιάκριτα τεμάχια DNA. Όμως, στις περισσότερες περιπτώσεις τα προϊόντα της πέψης φαίνονται σαν μια κηλίδα που αποτελείται από τεμάχια DNA μεγέθους 25 kb περίπου. Το μιτοχondριακό DNA (mt DNA) και το rDNA, περιέχουν διατηρημένες περιοχές, αλλά είναι πολύ μεγαλύτερο (περίπου 20-170 kb) και παρουσιάζουν εκτεταμένες περιοχές μεταβλητής διαδοχής-αλληλουχίας. Η πέψη του mt DNA με ενδονουκλεάσες συνήθως έχει σαν αποτέλεσμα τη δημιουργία σχετικά μεγάλου αριθμού τεμαχίων (10-25). Το μέγεθος του μιτοχondριακού γενώματος κι ο συνδυασμός διατηρημένων και μεταβλητών περιοχών συχνά το καθιστά χρήσιμο για την εκτίμηση της παραλλακτικότητας ανάμεσα σε δυο είδη. Αναλύοντας τα αποτελέσματα της RFLP, συχνά είναι απαραίτητο να γίνουν οπτικές συγκρίσεις των παραγόμενων τμημάτων για να επιβεβαιωθεί η ταυτότητα των ειδών. Όπου γίνονται πολλαπλές συγκρίσεις είναι απαραίτητο να χρησιμοποιηθούν υπολογιστικά προγράμματα.

Τέλος, σε πολλές περιπτώσεις γίνεται ανάλυση της αλληλουχίας του DNA. Το ριβοσωμικό DNA (r DNA) κατευθύνει τη σύνθεση του ριβοσωμικού RNA (rRNA) και βρίσκεται σε ένα ή περισσότερα χρωμοσώματα σαν μακριές, η μια πίσω από την άλλη, επαναλαμβανόμενες γονιδιακές μονάδες. Οι τρεις μεγαλύτερες rRNA γονιδιακές μονάδες διαχωρίζονται από αντιγραμμένες ή μη αντιγραμμένες περιοχές (internal transcribed spacer (ITS 1 και 2) και intergenic spacer (IGS)). Τα ριβοσωμικά RNA διατηρούνται λειτουργικά κι εξελικτικά, συναντώνται παγκοσμίως στους ζώντες οργανισμούς σε πολλαπλά αντίγραφα και γι' αυτό αποτελούν ένα δυναμικό ταξινομικό δείκτη. Τα πολλαπλά αντίγραφα της επαναλαμβανόμενης μονάδας φαίνονται να εξελίσσονται στον ίδιο βαθμό οπότε συμπεριφέρονται σαν απλό γονιδιακό αντίγραφο. Τα καλώς διατηρημένα rRNA γονίδια εξελίσσονται αργά και μπορούν να χρησιμοποιηθούν για φυλογενετικές μελέτες σε επίπεδο κλάσης (Forster et al. 1990). Η απόκλιση στην αλληλουχία είναι υψηλή εντός των ITS και μπορεί να χρησιμοποιηθεί για το διαχωρισμό ειδών.

Οι τεχνικές που περιγράφηκαν μπορούν να χρησιμοποιηθούν για τη σύγκριση δειγμάτων αφίδων σε επίπεδο είδους ή ενδοειδικό επίπεδο. Είναι γρήγορες, αξιόπιστες κι ανιχνεύουν την ύπαρξη γενετικού πολυμορφισμού. Σε πολλές περιπτώσεις οι μοριακές τεχνικές που στηρίζονται στην ανάλυση DNA μπορούν να διαφοροποιήσουν είδη τα οποία δε μπορούν να διαχωριστούν με άλλο τρόπο.

Παρόλα αυτά, οι συγκεκριμένες τεχνικές είναι υψηλής ευαισθησίας, απαιτούν καλά εξοπλισμένα εργαστήρια, ειδικευμένο προσωπικό, προσεκτικούς, λεπτούς χειρισμούς και έχουν υψηλό κόστος. Τέλος, αξίζει να σημειωθεί ότι οι παραπάνω μοριακές τεχνικές δε χρησιμοποιούνται αποκλειστικά και μόνο στις αφίδες αλλά και σε διάφορα άλλα έντομα κι οργανισμούς, π.χ. η μέθοδος RAPD-PCR έχει χρησιμοποιηθεί με επιτυχία σε διάφορους οργανισμούς όπως: στελέχη βακτηρίων, ρύζι (Welsh & Mc Clelland 1990), ποντίκια (Welsh et al. 1991), συγγενή είδη του συμπλόκου *Ips grandicollis* (Eichhoff) (Cognato et al. 1995) και στα ψάρια Τιλάπια (Bardacki & Skibinski 1994). Εντούτοις η ιδιαίτερη χρησιμότητά τους στη μελέτη των αφίδων έγκειται στο ότι ανιχνεύουν την υπάρχουσα διαειδική και ενδοειδική γενετική παραλλακτικότητα (Blackman et al. 1992, Cenis et al. 1993).

## 5. *Aphis gossypii* Glover

Συστηματική κατάταξη: Ανήκει στην υπεροικογένεια Aphidoidea, στην οικογένεια Aphididae, στο γένος *Aphis*, στο είδος *gossypii* και στην τάξη Hemiptera.

Περιγραφή: Το άπτερο ζωοτόκο παρθενογενετικό θηλυκό έχει συνήθως κίτρινο ή κιτρινοπράσινο χρώμα και διαστάσεις 1,2-2 x 0,9 mm. Σε πολλές περιπτώσεις το χρώμα του είναι πράσινο τεφρό, σκούρο πράσινο-πρασινόμαυρο ή πρασινοκίτρινο. Τα ενήλικα άτομα με μεγάλο μέγεθος έχουν σκούρο πράσινο χρώμα σχεδόν μαύρο, όμως τα ενήλικα άτομα που παράγονται σε πολυπληθείς, συνωστισμένες αποικίες, σε υψηλές θερμοκρασίες, έχουν μήκος μικρότερο από 1 mm ενώ το χρώμα τους είναι ανοιχτό κίτρινο (Εικόνα 2), σχεδόν άσπρο (Blackman & Eastop 2000). Οι οφθαλμοί τους είναι σκούρου καστανού χρώματος ενώ οι κεραίες τους είναι πιο κοντές από το σώμα τους και δε φτάνουν μέχρι τη βάση των σιφωνίων. Τα σιφώνια είναι μαύρα κι έχουν μήκος 0,14 - 0,23 του μήκους του σώματος. Η πτερωτή μορφή έχει μικρότερο μέγεθος, συγκεκριμένα έχει διαστάσεις 1,35 x 0,65 mm και άνοιγμα πτερύγων 5,1 mm. (Blackman & Eastop 2000).



**Εικόνα 2.** Αφίδα *Aphis gossypii*, **α**: άπτερες μορφές (apterae) και **β**: πτερωτά (alatae) και πτερωτές νύμφες (alatiform nymphs).

Γεωγραφική εξάπλωση: Απαντάται σχεδόν σε όλες τις χώρες που έχουν ηπειρωτικό ή υποτροπικό κλίμα και κατά συνέπεια σε όλες τις παραμεσόγειες χώρες (Blackman & Eastop 2000)

Εύρος ξενιστών: Είναι πολυφάγο είδος κι έχει μεγάλο εύρος ξενιστών. Ουσιαστικά

πρόκειται για παμφάγο είδος. Οι Leonard et al. (1971) ανέφεραν το είδος σε 350 και 200 φυτά ξενιστές αντίστοιχα. Οι Remaudiere & Autrigue (1985) παρατήρησαν το είδος στο Μπουρούντι σε 83 διαφορετικά είδη φυτών που άνηκαν σε 35 διαφορετικές οικογένειες. Ο Eastop (1958) το αναφέρει σε 60 είδη στη Δυτική Αφρική και σε 15 οικογένειες φυτών στην Ανατολική Αφρική. Στην Ιαπωνία, οι Higuchi & Miyazaki (1969) το βρήκαν σε φυτά που ανήκουν σε 100 οικογένειες, ενώ ο Cottier (1953) το βρήκε σε 20 οικογένειες στην Αυστραλία. Συνολικά έχουν καταγραφεί περισσότεροι από 900 ξενιστές παγκοσμίως (Inaizumi 1980). Αποτελεί σημαντικό εχθρό για το βαμβάκι και τα κολοκυνθοειδή. Επιπλέον προσβάλλει τα φυτά του γένους *Citrus* (εσπεριδοειδή), το καφεόδεντρο, το κακάο, τη μελιτζάνα, τη μπάμια, την πατάτα, διάφορα λαχανοκομία είδη κ.α.

**Βιολογία:** Έχει πολλές γενιές το έτος. Ο Paddock εξέθρεψε 60 γενιές κατά τη διάρκεια ενός έτους (Τζανακάκης 1980, Τσιτσιπής 1996). Η *A. gossypii* ευνοείται από σχετικά χαμηλές θερμοκρασίες και υψηλή σχετικά υγρασία. Οι συγκεκριμένες συνθήκες απαντώνται στα πρώτα στάδια ανάπτυξης των βαμβακόφυτων (Τόλης 1986). Παρόλα αυτά είναι σχετικά ανθεκτικό είδος σε θερμό και ξηρό καλοκαίρι, σε αντίθεση με πολλά είδη αφίδων. Στην Ευρώπη παρατηρούνται ανολοκυκλικό πληθυσμοί. Όμως ο Krings (1959) έδειξε ότι στην Αμερική αποτελεί ολοκυκλικό είδος, που διαχειμάζει με τη μορφή ωού και χρησιμοποιεί σαν πρωτεύοντες ξενιστές τα είδη *Catalpa bignonioides* Walt. (Bignoniaceae) και *Hibiscus syriacus* L. (Malvaceae). Οι Inaizumi (1980) και οι Zhang & Zhong (1990) έδειξαν ότι οι πληθυσμοί του *A. gossypii* στην Ιαπωνία και Κίνα διαχειμάζουν επίσης ως ωά σε διαφορετικούς ξενιστές (*Rhamnus* spp. (Rhamnaceae), *Zanthoxylum simulans*, Hance (Rutaceae), *Celastrus orbiculatus* Thunb. (Celastraceae), *Rubia cordifolia* L. (Rubiaceae), *Punica granatum* L. (Punicaceae) και *H. syriacus*), επιβεβαιώνοντας ότι ο βιολογικός κύκλος του είδους *A. gossypii* έχει υπερβολική εξελικτική ελαστικότητα.

**Ζημιές:** Εμφανίζεται κυρίως στην κάτω επιφάνεια των φύλλων. Προσβάλλει τα φυτά ξενιστές σε νεαρό στάδιο την άνοιξη και λιγότερο το φθινόπωρο. Σε διάφορα φυτά-ξενιστές και κυρίως στο βαμβάκι η μεγαλύτερη πυκνότητα πληθυσμού εμφανίζεται τους μήνες Απρίλιο και Μάιο (Tsitsipis et al. 1998). Απομυζά χυμούς από τα νέα φύλλα και τους βλαστούς, ενώ παράλληλα εκκρίνει μελίτωμα (ζαχαρώδες απέκκριμα) σε μεγάλες ποσότητες με αποτέλεσμα το φράξιμο των στοματίων των φύλλων. Στο μελιτώδες έκκριμα αναπτύσσεται καπνιά που μαυρίζει το φυτό ενώ παράλληλα μειώνει τη φωτοσύνθεση. Μεγάλες προσβολές στα πρώιμα στάδια ανάπτυξης των

φυταρίων διακόπτουν την ανάπτυξη, οι άκρες των νέων φύλλων γυρίζουν προς τα κάτω ενώ ορισμένα φυτάρια νεκρώνονται. Στην περίοδο της καρποφορίας προκαλούν κιτρίνισμα των μεγαλύτερων φύλλων και καρπόπτωση. Επίσης μειώνεται η βλαστική ικανότητα και το βάρος των σπόρων, υποβαθμίζονται οι νηματουργικές ιδιότητες των ινών και μειώνεται η εμπορική αξία του βαμβακιού. Γενικά, οικονομική ζημία στα φυτά-ξενιστές προκαλείται όταν οι πληθυσμοί των αφίδων είναι μεγάλοι και τα ωφέλιμα έντομα λίγα (Τόλης 1986). Επίσης, είναι σημαντικός φορέας αρκετών ιών των καλλιεργούμενων φυτών (Blackman & Eastop 2000).

## ΕΙΔΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

### ΕΙΣΑΓΩΓΗ

(Ανάμεσα στα διάφορα είδη αφίδων, το είδος *A. gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae) θεωρείται μια ενδιαφέρουσα περίπτωση για περαιτέρω έρευνα αφού αποτελεί ένα κοσμοπολίτικο και υπερβολικά πολυφάγο είδος.) Αποτελεί έναν από τους πιο σημαντικούς εχθρούς των λαχανοκομιών φυτών που καλλιεργούνται σε θερμοκήπια και ανοικτούς αγρούς (τομάτα, γλυκοπιπεριά, αγγούρι, πεπόνι κτλ). Επίσης είναι σοβαρός εχθρός των εσπεριδοειδών, του βαμβακιού και των ανθοκομικών καλλιεργειών. Προσβάλλει φυτά που ανήκουν σε 32 τουλάχιστον διαφορετικές οικογένειες. Έχει πολλές γενιές το έτος (Τζανακάκης 1980, Τσιτσιπής 1996). Ο Paddock εξέθρεψε 60 γενιές σε ένα έτος (Τζανακάκης 1980 και Τόλης 1986). Ως παρθενογενετικό άτομο είναι φορέας διαφόρων ιών που προσβάλλουν τα φυτά (Blackman & Eastop 2000), ενώ παράλληλα γίνεται όλο και πιο ανθεκτικό στα εντομοκτόνα (Takada & Murakami 1988). (Το είδος αναπαράγεται κυρίως παρθενογενετικά σε όλο το εύρος εξάπλωσής του (Blackman & Eastop 2000), αν και σεξουαλική αναπαραγωγή έχει παρατηρηθεί σε πληθυσμούς της *A. gossypii* στην Ασία (Takada 1988) και την Αμερική (Kring 1959).)

(Στις διάφορες περιοχές του κόσμου το *A. gossypii* εμφανίζεται με ένα απροσδιόριστο αριθμό ανολοκυκλικών σειρών, κάποιες από τις οποίες μπορεί να παρουσιάζουν μια συγκεκριμένη προσαρμογή σε φυτά-ξενιστές.) Για παράδειγμα το είδος εμφανίζεται στο χρυσάνθεμο και στο αγγούρι στα θερμοκήπια της Δυτικής Ευρώπης, όμως οι αφίδες από το χρυσάνθεμο δεν αποικίζουν το αγγούρι και αντίστροφα. Παρόλο που και οι φυλές μπορούν να εκτραφούν σε βαμβάκι (Guldmond et al., 1994b), αυτή που τρέφεται στο χρυσάνθεμο μπορεί να παράγει έμφυλα άτομα κάτω από συγκεκριμένες συνθήκες. Διάφοροι συγγραφείς θεωρούν τη φυλή του χρυσάνθεμου ως ανεξάρτητο είδος με το όνομα *A. parvus* Theobald. (Το συγκεκριμένο παράδειγμα αποδεικνύει ότι σε κάποιες περιπτώσεις ίσως είναι απαραίτητο διαφορετικοί πληθυσμοί του *A. gossypii* να θεωρηθούν ως ευδιάκριτες ταξινομικές οντότητες.)

## ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

Το έτος 2002 συλλέχθηκαν 78 δείγματα του *A. gossypii* από διάφορες περιοχές της Ελλάδας (Μελίκη, Βελεστίνο, Βόλος, Κατερίνη, Λεχώνια) από πεπόνι, καρπούζι, μπάμια, κολοκύθι, βαμβάκι, ιβίσκο, αγγούρι και μολόχα. Οι μελέτες πραγματοποιήθηκε στο Εργαστήριο Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας τη χρονική περίοδο Σεπτέμβριος 2002–Απρίλιος 2003.

Τα δείγματα συλλέχθηκαν συνήθως από αγρούς μεγέθους περίπου 5–10 στρεμμάτων σε κάθε περιοχή. Κάθε δείγμα που αποτελούνταν από 2–3 φύλλα προσβεβλημένα από αφίδες συλλεγόταν από ένα φυτό. Το κάθε δείγμα τοποθετούνταν 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 ένα άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό.

Οι αφίδες εκτράφηκαν από 3–10 γενιές σε φύλλα πιπεριάς (*Capsicum annuum* L.) τοποθετημένα σε ειδικά κουτιά εκτροφής αφίδων (7,7cm x 4,5cm x 2cm) (Blackman 1971) σε φωτοπερίοδο L16:D8 και θερμοκρασία 23°C.

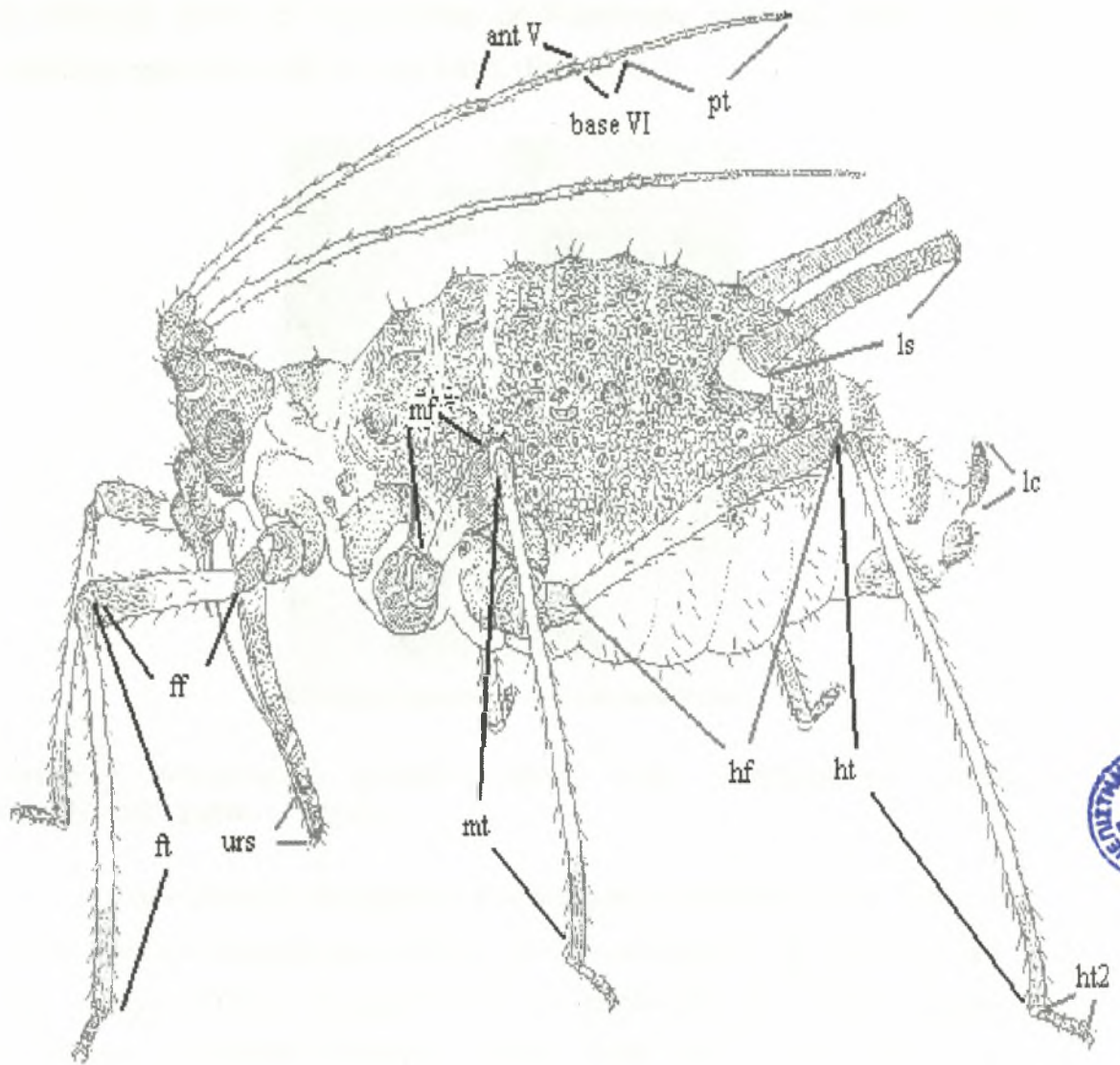
Περίπου 10 ενήλικα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά από κάθε κλώνο διατηρήθηκαν σε πλαστικό φιαλίδιο με διάλυμα 1:3 γαλακτικού οξέος (75% w/w) και αλκοόλης (95%) έως ότου γίνουν μόνιμα παρασκευάσματα. Τα μόνιμα παρασκευάσματα έγιναν με τη μέθοδο των Blackman & Eastop (2000). Οι αφίδες παρέμειναν για μια ώρα σε υδατόλουτρο στους 80°C μέσα σε γυάλινο δοκιμαστικό σωλήνα με το υγρό διατήρησης. Στη συνέχεια αφαιρέθηκε από το δοκιμαστικό σωλήνα το υγρό διατήρησης και προστέθηκε διάλυμα αλκοόλης ενώ ο σωλήνας τοποθετήθηκε για τρία λεπτά σε σκεύος με νερό που έβραζε. Κατόπιν αφαιρέθηκε το διάλυμα αλκοόλης και τοποθετήθηκε διάλυμα καυστικού καλίου (10%) ενώ ο σωλήνας τοποθετήθηκε για τέσσερα λεπτά σε σκεύος με νερό που έβραζε. Έπειτα έγιναν τρία πλυσίματα με απεσταγμένο νερό συνολικής διάρκειας 15 λεπτών. Τέλος στο δοκιμαστικό σωλήνα τοποθετήθηκε άνυδρο οξικό οξύ για οκτώ λεπτά και κατόπιν γαρυφαλέλαιο για 2 ώρες. Σε αντικειμενοφόρο πλάκα τοποθετήθηκαν 4 αφίδες σε 1–2 σταγόνες Entellan (οίκου MERCK, Γερμανίας) και σκεπάστηκαν με καλυπτρίδα. Κατόπιν τα παρασκευάσματα (Εικόνα 3) παρέμειναν για 3–4 εβδομάδες σε κλίβανο θερμοκρασίας 37°C.



**Εικόνα 3.** *Aphis gossypii* σε μόνιμο παρασκεύασμα (slide)

Συνολικά σωματομετρήθηκαν 78 παρθενογενετικές σειρές, 16 (103 άτομα) από βαμβάκι από το Βελεστίνο Μαγνησίας, 11 (73 άτομα) από κολοκύθι από το Βόλο Μαγνησίας, 18 (98 άτομα) από βαμβάκι από την Κατερίνη Πιερίας, 4 (32 άτομα) από καρπούζι από την Κατερίνη Πιερίας, 6 (45 άτομα) από πεπόνι από την Κατερίνη Πιερίας, 13 (79 άτομα) από μπάμια από την Μελίκη Πιερίας, 4 (38 άτομα) από κολοκύθι από τα Λεχώνια Μαγνησίας, 2 (10 άτομα) από αγγουριά από το Βόλο Μαγνησίας, 3 (26 άτομα) από μολόχα από το Βόλο Μαγνησίας, 4 (24 άτομα) από ιβίσκο από το Βόλο Μαγνησίας. Μετρήθηκαν συνολικά δεκατρία μορφολογικά χαρακτηριστικά (Εικόνα 4) σύμφωνα με τη μέθοδο των Parco & van Harten (1987). Τα μορφολογικά χαρακτηριστικά που μετρήθηκαν ήταν: 1) το μήκος του τελευταίου άρθρου του ρύγχους (urs), 2) το μήκος του βασικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας (base VI), 3) το μήκος του δεύτερου ταρσομερούς (ht2), 4) το μήκος του πέμπτου άρθρου της κεραίας (ant V), 5) το μήκος του τελικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας (pt), 6) το μήκος της ουράς (lc), 7) το μήκος του σιφωνίου (ls), 8) το μήκος του μηρού του πίσω ποδιού (hf), 9) το μήκος της κνήμης του πίσω ποδιού (ht), 10) το μήκος της κνήμης του μεσαίου ποδιού (mt), 11) το μήκος του μηρού του μεσαίου ποδιού (mf), 12) το μήκος της κνήμης του μπροστινού ποδιού (mt) και 13) το μήκος του μηρού του μπροστινού ποδιού (ff).





**Εικόνα 4.** Πλευρική όψη άπτερης αφίδας (τροποποιημένο από Miyazaki 1987) όπου φαίνονται τα δεκατρία μορφολογικά χαρακτηριστικά που μετρήθηκαν. *urs*: μήκος του τελευταίου άρθρου του ρύγχους, *base VI*: μήκος του βασικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας, *ht2*: μήκος δεύτερου ταρσομερούς, *ant V*: μήκος του πέμπτου άρθρου της κεραίας, *pt*: μήκος του τελικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας, *lc*: μήκος ουράς, *ls*: μήκος σιφωνίου, *hf*: μήκος του μηρού του πίσω ποδιού, *ht*: μήκος της κνήμης του πίσω ποδιού, *mt*: μήκος της κνήμης του μεσαίου ποδιού, *mf*: μήκος του μηρού του μεσαίου ποδιού, *ff*: μήκος μηρού του μπροστινού ποδιού, *ft*: μήκος κνήμης του μπροστινού ποδιού.

Οι μετρήσεις έγιναν σε μικροσκόπιο με δυνατότητα αντίθεσης φάσης (Leica DRMB) σε μεγέθυνση 400, 200 και 100 X (Εικόνα 5).



**Εικόνα 5.** Μικροσκόπιο αντίθεσης φάσης (Leica DRMB) για μέτρηση μορφολογικών χαρακτηριστικών.

Για να εξεταστεί ο διαχωρισμός των διαφόρων παρθενογενετικών σειρών που συλλέχθηκαν από διάφορα φυτά-ξενιστές τα δεδομένα από τις 78 παρθενογενετικές σειρές επεξεργάστηκαν ταυτόχρονα με τη μέθοδο της Ανάλυσης Κανονικών Μεταβλητών (Canonical Variates Analysis, CVA) (Krzanowski 1990). Κάθε παρθενογενετική σειρά θεωρήθηκε ως παράγοντας ομαδοποίησης (group). Η μέθοδος της ανάλυσης κανονικών μεταβλητών θεωρείται ένα ισχυρό εργαλείο στη διάκριση των διαφόρων taxa στις αφίδες, όταν οι παρθενογενετικές σειρές αντιμετωπίζονται στην ανάλυση ως παράγοντας ομαδοποίησης (Krzanowski 1990, Blackman 1992). Στα δεδομένα δεν έγινε καμία μετατροπή πριν την ανάλυση. Η στατιστική επεξεργασία έγινε με τα πακέτα SPSS v.10.0 και Statistica v.4.3.

## ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

Στον Πίνακα 1 φαίνεται το μέσο μήκος των δεκατριών μορφολογικών χαρακτηριστικών για τα άτομα που συλλέχθηκαν από βαμβάκι, κολοκυνθοειδή, μπάμια και λουπούς ξενιστές (μολόχα, ιβίσκος). Στην ανάλυση με τη μέθοδο της Ανάλυσης Κανονικών Μεταβλητών (Canonical Variates Analysis CVA) οι 81 παρθενογενετικές σειρές εξετάστηκαν ταυτόχρονα. Το Σχήμα 1 δείχνει τις μέσες τιμές (scores) των δυο πρώτων κανονικών μεταβλητών (CVs ή KM) που μαζί εξηγούν το 45,1% της συνολικής παραλλακτικότητας των δεδομένων. Η πρώτη κανονική μεταβλητή (KM1) εκφράζεται από την εξίσωση:  $KM1 = -62,7 \times urs + 0,8 \times base\ VI + 1 \times ht2 + (-54,6) \times ant\ V + 54,7 \times pt + 57 \times lc + 3,3 \times ls + 0,04 \times ht + (-3,9) \times hf + 12,7 \times mt + (-35) \times mf + 12 \times ft + (-24) \times ff + (-5,2)$ . ενώ η δεύτερη κανονική μεταβλητή (KM2) εκφράζεται ως εξής:  $KM2 = 23,4 \times urs + 37,9 \times base\ VI + 127,2 \times ht2 + 42,1 \times ant\ V + (-32,7) \times pt + 9,3 \times lc + 4,4 \times ls + 7,9 \times ht + (-16,9) \times hf + 24,7 \times mt + (-66,6) \times mf + 8 \times ft + 4,1 \times ff + (-12)$

Από το σχήμα 1 είναι φανερή η διαφοροποίηση των παρθενογενετικών σειρών σε δυο ομάδες. Ωστόσο, οι δυο ομάδες περιλαμβάνουν παρθενογενετικές σειρές που συλλέχθηκαν σχεδόν από όλους τους ξενιστές και περιοχές. Μόνο οι παρθενογενετικές σειρές από πικραγγουριά που συλλέχθηκαν από την περιοχή του Βόλου τοποθετούνται στη μια από τις δυο ομάδες. Ο διαχωρισμός των παρθενογενετικών σειρών σε δυο ομάδες οφείλεται κυρίως στην πρώτη κανονική μεταβλητή (KM1) που εξηγεί το 27,7% της παραλλακτικότητας και είναι υπεύθυνη για τη διάκριση των δυο ομάδων.

Από τον πίνακα 3 φαίνεται ότι το μορφολογικό χαρακτηριστικό που παρουσίασε τη μεγαλύτερη συσχέτιση με την KM1 ήταν το μήκος του τελικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας (pt). Επιπλέον, το μήκος του πέμπτου άρθρου της κεραίας (ant V) παρουσίασε μεγάλη συσχέτιση με την KM2.

**Πίνακας 1.** Μέσο μήκος μορφολογικών χαρακτηριστικών σε mm (σε παρένθεση τυπικό σφάλμα) σε παρθενογενετικές σειρές *Aphis gossypii* που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές και εκτράφηκαν σε πιπεριά σε 23°C και L16:D8.

Ξενιστές	N/n <sup>2</sup>	Urs <sup>1</sup>	base VI	ht2	antV	Ls	ht	hf
Κολοκυνθοειδή	195/25	0,093a (0,001)	0,083a (0,001)	0,066a (0,001)	0,106a (0,001)	0,170a (0,002)	0,539a (0,006)	0,271a (0,003)
Βαμβάκι	208/35	0,092a (0,001)	0,083a (0,001)	0,065a (0,001)	0,105a (0,001)	0,164a (0,002)	0,527a (0,005)	0,264a (0,003)
Μπάμα	77/12	0,094a (0,001)	0,0823a (0,001)	0,066a (0,001)	0,105a (0,002)	0,169a (0,003)	0,542a (0,008)	0,274a (0,004)
Λοιπά	41/6	0,094a (0,001)	0,085a (0,001)	0,066a (0,001)	0,107a (0,002)	0,166a (0,004)	0,523a (0,01)	0,261a (0,005)
Ξενιστές	N/n	mt	Ft	lc	mf	pt	ff	
Κολοκυνθοειδή	195/25	0,410a (0,0004)	0,370a (0,005)	0,116a (0,001)	0,208a (0,002)	0,241a (0,002)	0,203a (0,002)	
Βαμβάκι	208/35	0,405a (0,004)	0,374a (0,004)	0,114a (0,001)	0,205a (0,002)	0,239a (0,002)	0,200a (0,002)	
Μπάμα	77/12	0,412a (0,006)	0,377a (0,005)	0,116a (0,002)	0,211a (0,003)	0,242a (0,003)	0,204a (0,003)	
Λοιπά	41/6	0,393a (0,006)	0,366a (0,006)	0,110a (0,002)	0,202a (0,003)	0,223b (0,003)	0,199a (0,003)	

<sup>1</sup>Βλέπε Εικόνα 4 για εξήγηση μορφολογικών χαρακτηριστικών

<sup>2</sup>N= αριθμός ατόμων n = αριθμός παρθενογενετικών σειρών,

Μέσοι όροι στην ίδια στήλη που ακολουθούνται από διαφορετικό γράμμα διαφέρουν στατιστικώς σημαντικά (P<0.05) με το κριτήριο της Ε.Σ.Δ

Στον πίνακα 4 παρουσιάζονται τα αποτελέσματα της Nested Anova, για τα μορφολογικά χαρακτηριστικά των παρθενογενετικών σειρών του *A. gossypii* που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές. Φαίνεται ότι υπάρχουν σημαντικές μορφολογικές διαφορές μεταξύ των παρθενογενετικών σειρών που μελετήθηκαν.

**Πίνακας 2.** Παραλλακτικότητα των δεδομένων που εξηγούν οι διάφορες κανονικές μεταβλητές στην αφίδα *A. gossypii*.

Κανονικές μεταβλητές	Παραλλακτικότητα (%)	Παραλλακτικότητα αθροιστικά (%)	Συσχέτιση KM με τα μορφολογικά χαρακτηριστικά
KM 1	27,7	27,7	0,826
KM 2	17,4	45,0	0,758
KM 3	16,5	61,5	0,749
KM 4	9,8	71,3	0,657
KM 5	5,2	76,5	0,535
KM 6	4,8	81,3	0,522
KM 7	4,6	85,9	0,511
KM 8	3,5	89,4	0,462
KM 9	2,9	92,3	0,429
KM 10	2,6	94,9	0,411
KM 11	2,1	97,1	0,377
KM 12	1,6	98,7	0,334
KM 13	1,3	100	0,305

Όμως προκύπτει ότι δεν υπάρχει μορφολογική παραλλακτικότητα για τα περισσότερα μορφολογικά χαρακτηριστικά που σχετίζεται με τον ξενιστή προέλευσης των αφίδων. Μορφολογικές διαφορές παρατηρούνται μόνο για το μήκος του τελικού τμήματος του τελευταίου άρθρου της κεραίας (pt) και για το μήκος του μηρού του μπροστινού ποδιού (ff). (Πίνακες 1,4).

**Πίνακας 3.** Συσχέτιση μορφολογικών χαρακτηριστικών (Μ.Χ.) και σταθερών συντελεστών των κανονικών μεταβλητών αφίδα *A. gossypii*.

Μ.Χ.	Κανονικές Μεταβλητές												
	ΚΜ 1	ΚΜ 2	ΚΜ 3	ΚΜ 4	ΚΜ 5	ΚΜ 6	ΚΜ 7	ΚΜ 8	ΚΜ 9	ΚΜ 10	ΚΜ 11	ΚΜ 12	ΚΜ 13
PT	0,701*	0,366	0,355	0,010	-0,233	-0,073	0,215	-0,039	0,098	0,356	0,017	0,055	0,036
ANTV	0,195	0,721*	0,281	0,027	0,034	-0,131	0,296	-0,170	0,165	0,43	-0,028	0,118	-0,036
HT2	0,207	0,688*	0,245	0,202	-0,225	0,534	-0,032	-0,027	0,095	0,122	-0,082	-0,034	0,114
BASEVI	0,145	0,655*	0,193	-0,125	-0,006	-0,106	0,501	0,263	0,333	0,100	0,077	-0,130	0,148
FT	0,448	0,647*	-0,051	0,468	-0,117	-0,191	0,054	0,021	0,192	0,258	0,022	0,008	0,047
HT	0,361	0,614*	0,442	0,333	-0,019	-0,088	0,060	-0,004	0,327	0,126	0,102	0,128	0,158
URS	0,082	0,611*	0,260	0,150	-0,082	0,019	-0,086	0,500	-0,032	0,451	0,146	0,164	0,114
LS	0,230	0,601*	0,412	0,495	0,190	0,000	0,282	0,067	-0,086	0,166	0,035	-0,003	0,121
MT	0,373	0,598*	0,426	0,362	0,011	-0,128	-0,009	0,037	0,221	0,243	-0,155	-0,127	0,153
FF	0,262	0,584*	0,452	0,473	-0,083	-0,043	0,095	0,070	0,274	0,229	-0,012	-0,008	-0,110
MF	0,264	0,513*	0,414	0,468	0,045	0,014	0,075	0,053	0,321	0,334	-0,054	-0,142	0,170
HF	0,330	0,499*	0,459	0,433	0,008	0,037	0,134	0,090	0,331	0,162	-0,120	0,229	0,117
LC	0,390	0,417	0,318	0,342	0,474*	0,247	-0,003	0,188	0,299	0,177	0,016	0,066	-0,093

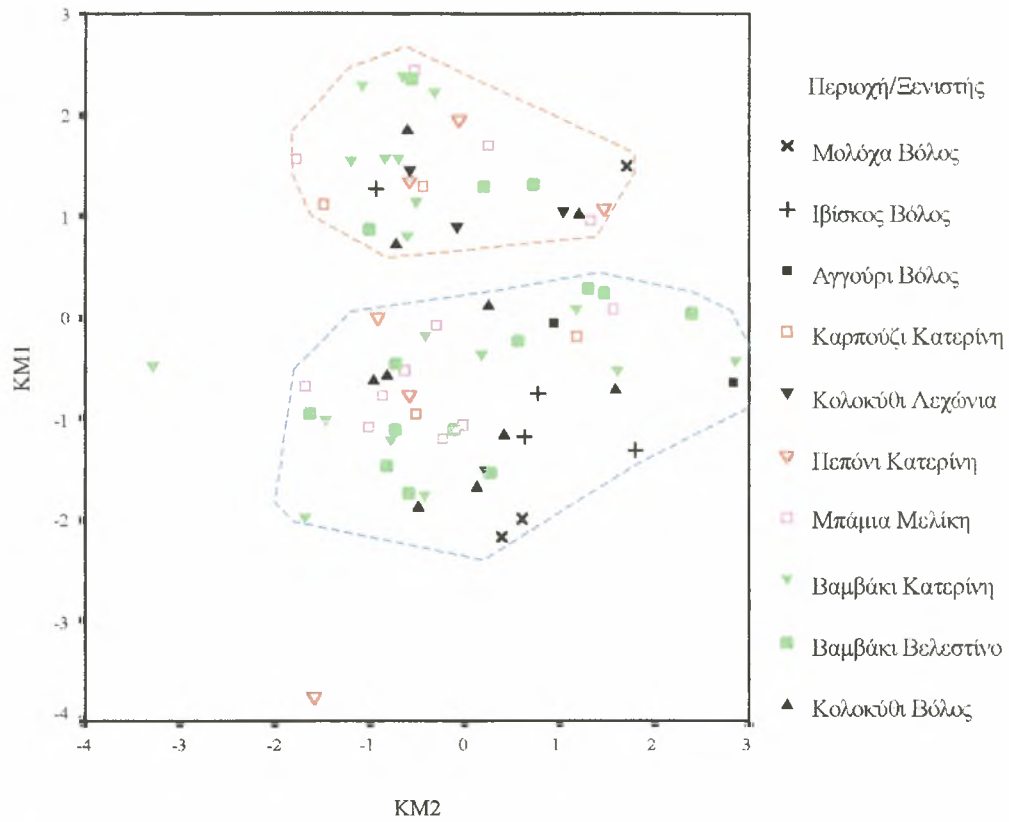
Βλέπε Εικόνα 4 για ονομασία μορφολογικών χαρακτηριστικών.

\* Μεγαλύτερη συσχέτιση μεταξύ μορφολογικού χαρακτηριστικού και κανονικής μεταβλητής

Πίνακας 4. Αποτελέσματα της Nested Ανάλυσης για τα μορφολογικά χαρακτηριστικά παρθενογενετικών σειρών του *A. gossypii* που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές και εκτράφηκαν σε πιπεριά σε 23°C και L16:D8.

Πηγή	B.E	pt		ft		mf	
		F	P	F	P	F	P
Intercept	1	38973	0,001	24655	0,001	290,9	0,001
Παρθ. σειρά	74	8,4	0,001	7,2	0,001	5,5	0,001
Ξενιστές	3	4,6	0,003	0,4	0,746	1,2	0,315
Τυπικό σφάλμα	443						
Πηγή	B.E.	mt		hf		HT	
		F	P	F	P	F	P
Intercept	1	29337	0,001	22663	0,001	30586	0,001
Παρθενογενετικές	74	6,81	0,001	6,06	0,001	6,85	0,001
Ξενιστές	3	1,086	0,354	1,586	0,192	1,434	0,232
Τυπικό σφάλμα	443						
Πηγή	BE	urs		baseVI		ht2	
		F	P	F	P	F	P
Intercept	1	13357	0,001	43537	0,001	72225	0,001
Παρθενογενετικές	74	4,4	0,001	4,91	0,001	5,74	0,001
Ξενιστές	3	0,768	0,512	2,358	0,071	2,048	0,1
Τυπικό σφάλμα	443						
Πηγή	BE	antV		lc		ls	
		F	P	F	P	F	P
Intercept	1	23239	0,001	32207	0,001	19001	0,001
Παρθενογενετικές	74	5,83	0,001	5,43	0,001	6,229	0,001
Ξενιστές	3	0,734	0,532	1,51	0,21	1,685	0,169
Τυπικό σφάλμα	443						
Πηγή	BE	ff					
		F	P				
Intercept	1	31537	0,001				
Παρθενογενετικές	74	6,4	0,001				
Ξενιστές	3	0,9	0,003				
Τυπικό σφάλμα	443						

\* Για ονομασία μορφολογικών χαρακτηριστικών βλέπε Εικόνα 4.



**Σχήμα 1.** Τιμές των δυο πρώτων κανονικών μεταβλητών για 13 μορφολογικά χαρακτηριστικά 78 παρθενογενετικών σειρών του *Aphis gossypii* που συλλέχθηκαν από διάφορους ξενιστές και περιοχές της Ελλάδας.



## ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Οι παρθενογενετικές σειρές της αφίδας *A. gossypii* που συλλέχθηκαν από βαμβάκι, κολοκύθι, καρπούζι, πεπόνι, μπάμια, μολόχα, αγγούρι και ιβίσκος από διάφορες περιοχές της Ελλάδας (Βελεστίνο, Βόλος, Κατερίνη, Μελίκη, Λεχώνια) βρέθηκε ότι παρουσιάζουν μορφολογικές διαφορές. Παρατηρήθηκε ότι διαφοροποιούνται δηλαδή σε δυο ομάδες. Όμως δεν είναι εφικτό να προσδιοριστεί τι κοινό υπάρχει ανάμεσα στα μέλη καθεμιάς ομάδας. Η δυσκολία πηγάζει κυρίως από το γεγονός ότι και στις δυο ομάδες περιλαμβάνονται παρθενογενετικές σειρές που προέρχονται από σχεδόν όλους τους προαναφερθέντες ξενιστές (στη μια από τις δυο δεν υπάρχει πικραγουριά) από όλες τις προαναφερθείσες περιοχές της Ελλάδας. Επομένως δε μπορεί να γίνει λόγος για μορφολογική διαφοροποίηση ανάμεσα σε παρθενογενετικές σειρές που αποικίζουν ένα συγκεκριμένο ξενιστή και σε παρθενογενετικές σειρές που αποικίζουν τους υπόλοιπους, ούτε για μορφολογική διαφοροποίηση ανάμεσα σε παρθενογενετικές σειρές που αποικίζουν φυτά διαφορετικών οικογενειών (Malvaceae και Cucurbitaceae). Επιπλέον δεν υπάρχει δυνατότητα ισχυρισμού μορφολογικής διαφοροποίησης ανάμεσα σε πληθυσμούς που προέρχονται από διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές.

Σε άλλες μελέτες, όπως π.χ. στις αφίδες *Pemphigus sp.* έχουν εντοπισθεί μορφολογικές διαφορές ανάμεσα σε δείγματα από πληθυσμούς με διαφορετική γεωγραφική προέλευση (Sokal 1952, 1962, Sokal et al. 1980) καθώς και στις αφίδες *Cinara nigra* (Wilson) (Hemiptera: Aphididae) (Footitt & Mackauer 1990). Αντιθέτως οι Wool & Hales (1997), χρησιμοποιώντας τη μέθοδο της σωματομετρίας, δε βρήκαν καμία γεωγραφική διαφοροποίηση ανάμεσα σε πληθυσμούς της αφίδας *A. gossypii* που προέρχονται από διάφορες περιοχές της Αυστραλίας. Οι ίδιοι πρότειναν ότι η έλλειψη μορφολογικής και κατ' επέκταση γεωγραφικής διαφοροποίησης οφείλεται αφενός στον παρθενογενετικό τρόπο αναπαραγωγής του είδους (δεν παρατηρήθηκε σεξουαλική αναπαραγωγή στο συγκεκριμένο είδος στην Αυστραλία) και αφετέρου στην πρόσφατη εισαγωγή του στην Αυστραλία. Σχετική έρευνα για τα φυτά-ξενιστές της αφίδας *A. gossypii* στην Αυστραλία (Aphid data base, CSIRO, for 1992, M. Carver, personal communication from Wool & Hales 1997) αποκάλυψε ότι 28 από τα 214 φυτικά είδη που θεωρούνται ξενιστές της είναι ιθαγενή φυτά της Αυστραλίας (13,1%). Το συγκεκριμένο είδος πιθανόν να εισήχθη τον 18<sup>ο</sup> αιώνα χάρη

στις νέες καλλιέργειες που εισήγαγαν οι Ευρωπαίοι στην Αυστραλία. Δεδομένου ότι η παραπάνω υπόθεση ισχύει κι ότι το είδος αναπαράγεται ως επί το πλείστον παρθενογενετικά δεν πρέπει να εισήχθησαν πολλοί γενότυποι. Αυτοί οι λίγοι γενότυποι με τη σειρά τους διασκορπίστηκαν από περιοχή σε περιοχή. Αντιθέτως, οι Kerhalogianni et al. (2002) απέδειξαν ότι στην περίπτωση της αφίδας *M. persicae nicotianae* που προσβάλλει τον καπνό υπάρχει μορφολογική διαφοροποίηση μεταξύ των αφίδων που συλλέχθηκαν από τη Δυτική Ευρώπη και την Ελλάδα. Στη Γαλλία οι Vanlerberghe-Masutti & Chavigny (1997) χρησιμοποιώντας τη μέθοδο RAPD έκαναν πειράματα πάνω σε δείγματα της αφίδας *A. gossypii* τα οποία συνέλεξαν από διαφορετικά φυτά-ξενιστές από 18 διαφορετικές περιοχές της Γαλλίας. Η στατιστική ανάλυση των αποτελεσμάτων έδειξε ότι οι 18 διαφορετικοί πληθυσμοί των αφίδων χωρίστηκαν σε δυο ομάδες εκ των οποίων η μια περιλαμβάνει τις παρθενογενετικές σειρές που συλλέχθηκαν από τα κολοκυνθοειδή και η άλλη αυτές που συλλέχθηκαν από άλλα φυτά-ξενιστές. Αυτό σημαίνει ότι υπάρχει γενετική διαφοροποίηση ανάμεσα στις αφίδες που συλλέχθηκαν από κολοκυνθοειδή και σε αυτές που συλλέχθηκαν από άλλα φυτά-ξενιστές. Το μεγαλύτερο μέρος της παρατηρηθείσας παραλλακτικότητας εντοπίστηκε μεταξύ των 18 διαφορετικών πληθυσμών της αφίδας και σε μικρό ποσοστό εντός των πληθυσμών. Το επίπεδο του ενδοπληθυσμιακού πολυμορφισμού βρέθηκε ότι διαφέρει αισθητά από περιοχή σε περιοχή κι από πληθυσμό σε πληθυσμό ενώ δεν είχε σχέση με τη γεωγραφική προέλευση ή το φυτό-ξενιστή. Τέλος, σύμφωνα με το αποτέλεσμα της συγκεκριμένης έρευνας, στο είδος *A. gossypii* υπάρχουν δυο τουλάχιστον διαφορετικοί γενότυποι: ο γενότυπος (ή γενότυποι) των αφίδων που προσβάλλουν τα κολοκυνθοειδή κι ο γενότυπος (ή γενότυποι) των αφίδων που προσβάλλουν άλλα φυτά-ξενιστές. Η πρώτη περίπτωση αποτελεί διαφορετική φυλή ξενιστών. Σύμφωνα με τα αποτελέσματα σχετικών πειραμάτων κατά τα οποία εκτράφηκαν (για ένα συγκεκριμένο αριθμό γενεών) παρθενογενετικές σειρές του είδους *A. gossypii* που προσβάλλει την αγγουριά, σε χρυσάνθεμο και αντίστροφα, οι Blackman & Eastop (2000) και Guldemon et al. (1994) ισχυρίστηκαν ότι το *A. gossypii* είναι ένα γενετικά ετερογενές είδος το οποίο αποτελείται από διάφορες φυλές ξενιστών. Επιπλέον η έρευνα των Guldemon et al. (1994) έδειξε ότι οι γενότυποι που ζουν σε αγγουριά και χρυσάνθεμο συμπεριφέρονται ως γενετικά διαφορετικές φυλές ξενιστών. Ακόμη αποδείχθηκε ότι όταν γίνει εκτροφή παρθενογενετικών σειρών που προσβάλλουν την αγγουριά σε χρυσάνθεμο και το αντίστροφο η αναπαραγωγική ικανότητα ελαχιστοποιείται.

Όπως προαναφέρθηκε, οι Guldmond et al. (1994) βρήκαν ότι το είδος *A. gossypii* αποτελεί ξεχωριστή φυλή για το χρυσάνθεμο. Στην παρούσα μελέτη δε χρησιμοποιήθηκαν παρθενογενετικές σειρές που να προέρχονται από χρυσάνθεμο. Η χρήση τους πιθανόν να οδηγούσε σε διαφορετικά συμπεράσματα όπως π.χ. ύπαρξη μορφολογικής διαφοροποίησης ανάμεσα στις παρθενογενετικές σειρές που προέρχονται από χρυσάνθεμο και στις παρθενογενετικές σειρές που προέρχονται από άλλα φυτά-ξενιστές. Ωστόσο, από τα αποτελέσματα φαίνεται ότι δεν υπάρχει ξεκάθαρη εικόνα για προτίμηση ξενιστή μεταξύ των πληθυσμών που αποικίζουν διαφορετικούς ξενιστές. Συνεπώς δε μπορούμε να αποφανθούμε την ύπαρξη συγκεκριμένης φυλής που αποικίζει π.χ. το βαμβάκι ή τα κολοκυνθοειδή.

Η πρακτική προέκταση των αποτελεσμάτων της παρούσας (η έλλειψη εξειδίκευσης των πληθυσμών του *A. gossypii* που μελετήθηκαν σε κάποιο από τα φυτά-ξενιστές) σχετίζεται με τη μετανάστευση του είδους τόσο από τις περιοχές διαχείμασης προς τις καλλιέργειες όσο και από τις μετακινήσεις μεταξύ των καλλιεργειών. Έχει ως αποτέλεσμα οι αφίδες του είδους να μη δείχνουν ιδιαίτερη προτίμηση σε κάποιο από αυτά, προσβάλλοντας όλα τα προαναφερθέντα φυτά χωρίς εξαίρεση, οπότε αναμένεται τυχαίος αποικισμός καλλιεργειών την άνοιξη από αφίδες που διαχειμάζουν στα ζιζάνια καθώς το είδος είναι ανολοκυκλικό. Συνεπώς, ο κίνδυνος μετάδοσης ιών στα κολοκυνθοειδή είναι μεγαλύτερος, καθώς μεγαλύτερος αριθμός αφίδων που διαχειμάζουν στα ζιζάνια που ξενίζουν επίσης ιούς μπορούν να επισκεφθούν τα κολοκυνθοειδή από ότι εάν υπήρχε εξειδίκευση ως προς έναν ξενιστή. Επιπλέον αναμένονται ανταλλαγές πληθυσμών μεταξύ των καλλιεργειών κατά τις καλοκαιρινές πτήσεις διασποράς των αφίδων. Αυτό σημαίνει ότι αν ένα χωράφι στο οποίο υπάρχει κάποια από τις προαναφερόμενες καλλιέργειες, π.χ. βαμβάκι, προσβληθεί από το είδος *A. gossypii* οι ατομικές αφίδες θα εξαπλωθούν και θα προσβάλλουν και τις γύρω καλλιέργειες είτε πρόκειται για βαμβάκι είτε για κάποιο από τα φυτά-ξενιστές που μελετήθηκαν. Αποτέλεσμα αυτού του γεγονότος είναι η εφαρμογή καλλιεργητικών τεχνικών που αφορούν τη χρήση εντομοκτόνων, την αποτελεσματικότητά τους και την ανάπτυξη ανθεκτικότητας σε μια καλλιέργεια να επηρεάζουν μία άλλη. Π.χ. αν αναπτυχθεί ανθεκτικότητα σε μία καλλιέργεια βάμβακος είναι δυνατόν να μετακινηθούν σε μία καλλιέργεια κολοκυθίου ανθεκτικοί γενότυποι και να δημιουργηθεί πρόβλημα χωρίς προηγουμένως να υπάρχει.

Με βάση τα παραπάνω δεδομένα καθώς και τα αποτελέσματα της στατιστικής ανάλυσης η μορφολογική διαφοροποίηση και κατ' επέκταση η ύπαρξη φυλών ξενιστή

στο είδος *A. gossypii* απαιτεί περαιτέρω έρευνα και μελέτη. Το γεγονός ότι η μέθοδος CVA διαφοροποίησε τις παρθενογενετικές σειρές σε δυο ομάδες αποτελεί ένα κίνητρο για επιπλέον έρευνα εφαρμόζοντας μοριακές μεθόδους, εξετάζοντας το βιολογικό κύκλο και την ανθεκτικότητα σε εντομοκτόνα για να διερευνηθούν τα κοινά χαρακτηριστικά των μελών της κάθε ομάδας. Τέλος, για να σχηματισθεί καλύτερη εικόνα είναι χρήσιμο να γίνει μελέτη του αναπαραγωγικού δυναμικού σε διάφορους ξενιστές.

## ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Bardakci, F. Skibinski, D.O.F.** (1994) Application of the rapid technique in Tilapia fish-species and subspecies identification *Heredity* **73**, 117-123.
- Bernays, R. and Graham, M.** (1988) On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology*, **69**, 886-892.
- Blackley,** (1982) Biotic unpredictability and sexual reproduction: Do aphid genotypic-host genotype interactions favour aphid sexuality? *Oecologia*, **52**, 396-399.
- Blackman, R.L.** (1971) Variation in the photoperiodic response within natural populations of *Myzus persicae* (Sulzer). *Bulletin of Entomological Research*, **60**, 533-546.
- Blackman, R.L.** (1980) Chromosomes and parthenogenesis in aphids. pp. 133-148. In Blackman, R.L., Hewitt, G.M. & Ashburner, M. (Eds), *Insect Cytogenetics*. Blackwell, Oxford:
- Blackman, R.L.** (1987) Morphological discrimination of a tobacco-feeding form from *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae) and a key to New World *Myzus* (Nectarosiphon) species. *Bulletin of Entomological Research*, **77**, 713-730.
- Blackman, R.L.** (1988) Rearing and Handling Aphids. in Minks, A.K. & Harrewijn, P. (Eds.). *World Crop Pests, Aphids, Their Biology, Natural Enemies and Control*. Volume B, Elsevier, Amsterdam.
- Blackman, R.L.** (1992) The use of ordination techniques to discriminate within pest aphid species complexes. pp. 261-275. in Sorensen, J.T. & Footit R. (Eds). *Ordination in the Study of Morphology, Evolution and Systematic of Insects*. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Blackman, R.L. & Spence, J.M.** (1992) Electrophoretic distinction between the peach-potato aphid *Myzus persicae* and the tobacco aphid *Myzus nicotianae* (Homoptera: Aphididae). *B. Entomol. Res*, **82**, 161-165
- Blackman, R.L. Spence, J.M.** (1994) The effects of temperature on aphid morphology, using a multivariate approach. *European Journal Entomology*, **91**,

7-22

- Blackman R.L. & Eastop V.F.** (2000) Aphids on the World's Crops. An Identification And Formation Guide. Second Edition. John Wiley & Sons, London.
- Blackman, R.L., Eastop, V.F. & Hills M.** (1977) Morphological and cytological separation of *Amphorophora-Buckton* (Homoptera: Aphididae). Feeding on European raspberry and blackberry (*Rubus spp.*). *Bulletin of Entomological Research*, **67**, 285-296.
- Blair W.F.** (1955) Mating call and stage of speciation in the *Microhyla olivacea-M. carolinensis* complex. *Evolution*, **9**, 469-480.
- Börner C.** (1939) Anfälligkeit, Resistenz und Immunität der Reben gegen Reblaus. Allgemeine Gesichtspunkte zur Frage der Spezialisierung von Parasiten; die harmonische Beschränkung des Lebensraums. *Zeitschrift für Hygiene Zoologie Schädlingsbekämpfung*, **31**, 274-285, 301-308, 325-334.
- Breiman, L., Friedman, J.H., Olson, R.A., & Stone, C.J.** (1984) Classification and Regression Trees. Wadsworth, Belmont, CA.
- Brooks, D.R. & McLennan, D.A.** (1991) *Phylogeny, Ecology and Behaviour*. University of Chicago Press, Chicago.
- Bush, G.L.** (1975) Sympatric speciation in phytophagous parasite insects. pp. 187-206. In Price, P.W. (Eds), *Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites*. Plenum, New York.
- Butlin, R.K.** (1990) Divergence in emergence time of host races due to differential gene flow. *Heredity*, **65**, 47-50.
- Caillaud, M.C** (1999) Behavioural correlates of genetic divergence due to host specialization in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **91**, 227-232.
- Campbell, C.A.M., Dawson, G.W., Griffiths, D.C., Pettersson, J., Pickett, J., Wadhams, L.J. & Woodcock, C.M.** (1990) The sex attractant pheromone of the damson-hop aphid *Phorodon humuli* (Homoptera: Aphididae). *Journal of Applied Ecology*, **16**, 3455-3465.
- Cenis J.L., Perez P. & Fereres A.** 1993. Identification of aphid (Homoptera: Aphididae) species and clones by Random Amplified Polymorphic DNA. *Annals of the Entomological Society of America* , **86**, 554-550.
- Chatfield C. & Collins A.J.** (1995) *Introduction To Multivariate Analysis*. Chapman

- & Hall, London.
- Cognato A.I., Rogers S.O., Teale S.A.** (1995) Species diagnosis and phylogeny of the *Ips grandicollis* group (Coleoptera: Scolytidae) using random amplified polymorphic DNA. *Annals of Entomological Society of America*, **88**, 397-405.
- Collins, M.D. & Dixon, A.F.G.** (1986) The effect of egg depletion on the foraging behaviour of an aphid parasitoid. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, **102**, 342-352.
- Cottier, W.** (1953) Aphids of New Zealand. *Bull. NZ Dep. Scient. Ind. Res.*, **106**, 382pp.
- Dahl, M.L.** (1968) Biologische und morphologische Untersuchungen bei dem Formenkreis der schwarzen Kirchenlaus *Myzus cerasi* (F.) (Homoptera: Aphididae) *Deutsche Entomologische Zeitschrift, NF*, **15**, 281-312.
- Digby, P.G.N. & Kempton, R.A.** (1994) *Multivariate Analysis of Ecological Communities*. Chapman and Hall, London.
- Dixon, A.F.G.** (1973) Metabolic acclimatization to seasonal changes in temperature in sycamore aphid *Drepanosiphum platanoides* (SCHR) and lime aphid *Eucallipterus tiliae*. *L. Oecologia*, **13**, 205-210
- Dixon, A.F.G.** (1994) Individuals, populations and patterns. pp. 449-476. *In* Leather, S.R., Watt, A.D., Mills, W.J. & Walters, K.F.A. (Eds), *Individuals, Populations and Patterns in Ecology*. Intercept, Andover.
- Dixon, A.F.G.** (1998) *Aphid Ecology*. Second Edition, Chapman and Hall, London, U.K.
- Dixon, A.F.G. & Kundu, R.** (1994) Ecology of host alternation in aphids. *European Journal of Entomology*, **91**, 63-70.
- Dobzhansky, T.** (1940) Speciation as a stage in evolutionary divergence. *American Naturalist*, **74**, 312-321.
- Dobzhansky, T.** (1951) *Genetics and the Origin of Species*. Third Edition, Columbia University Press, New York:.
- Eastop, V.F.** (1958) A study of the Aphididae of East Africa. *Colonial Research Publication*, HMSO London, 126pp.
- Eastop, V.F.** (1973) Deductions from the present day host plants of aphids and related insects. *In* *Insect Plant Relationships. Symposium of the Royal Entomological Society*. London. Vol. 6, pp. 157-178.
- Ehrlich, P.R. & Raven, P.H.** (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution.

- Evolution*, **18**, 586-608.
- Field, L.M., Javed N., Stribley M.F. & Devonshire A.L.** (1994) The peach-potato aphid *Myzus persicae* and the potato aphid *Myzus nicotianae* have the same esterase-based mechanisms of insecticide resistance. *Insect molecular Biology*, **3**, 143-148.
- Footit, R.C. & Bonen L.** (1990) Analysis of aphid species using mitochondrial DNA techniques. *In* Peters, D.C., Webster, J.A. & Chlouber, C.S. (Eds.). *Proceedings, aphid-plan interactions: populations to molecules*. Oklahoma State University, Stillwater.
- Footit RG, Mackauer, J.** (1990) Morphometric variation within and between populations of the pine aphid, *Cinara nigra* (Wilson) (Homoptera: Aphidoidea, Lachnidae). *Western North America Canadian Journal Of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **68**, 1410-1419
- Forster C, Ott G, Forchhammer K & Sprinzl M.** (1990) Interaction of a selenocysteine-incorporating transfer-RNA with elongation factor-TU from *Escherichia coli*. *Nucleic Acids Research*, **18**, 487-491.
- Futuyma, D.J. & Phillippi, T.E.** (1987) Genetic variation and covariation in responses to host plants by *Alsophila pometaria* (Lepidoptera: Geometridae). *Evolution*, **41**, 269-279.
- Gould, F.** (1979) Rapid host range evolution in a population of the polyphagous mite *Tetranychus urticae*. *Evolution*, **33**, 791-802.
- Gruppe, A.** (1988) Electrophoretische Untersuchungen zur Unterscheidung der Subspecies von *Myzus cerasi* F. (Hom., Aphididae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, **105**, 460-465.
- Guldmond, J.A.** (1990a) *On aphids, their host plants and speciations*. PhD Thesis, Wageningen University, The Netherlands.
- Guldmond, J.A.** (1990b) Choice of host plant as a factor in reproductive isolation of the aphid genus *Cryptomyzus* (Homoptera: Aphididae). *Ecological Entomology*, **15**, 43-51.
- Guldmond, J.A.** (1990c) Evolutionary genetics of the aphid *Cryptomyzus* with a preliminary analysis of the inheritance of host preference, reproductive performance and host alternation. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **57**, 65-76.
- Guldmond, J.A.** (1991a) Biosystematic and morphometric study of the *Cryptomyzus*



- galeopsidis alboapicalis* complex (Homoptera: Aphididae), with a key to and notes on the *Cryptomyzus* species of Europe. *Netherlands Journal of Zoology*, **41**, 1-31.
- Guldemond, J.A.** (1991b) Host plant relationships and life cycles in the aphid genus *Cryptomyzus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **58**, 21-30.
- Guldemond J.A. & Dixon, A.F.G.** (1994) Specificity and daily cycle of release of sex pheromones in aphids: a case of reinforcement? *Biological Journal of the Linnean Society*, **52**, 287-303.
- Guldemond J.A., Dixon, A.F.G., Pickett, J.A. Wadhams, L.J., & Woodcock, C.M.** (1993) Specificity of sex pheromones and the role of host plant odour in the olfactory attraction of males and mate recognition in the aphid *Cryptomyzus*. *Physiological Entomology*, **18**, 137-143.
- Guldemond J.A., Wouter T. T. & De Vrijer P.W.F.** (1994) Host Races of *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae) on Cucumber and Chrysanthemum. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **23**, 1235-1240
- Hardie, J.** (1991) Contribution of sex pheromone to mate location and reproductive isolation in aphid species (Homoptera: Aphidinae). *Entomologia Generalis*, **16**, 249-256.
- Hardie, J., Storer, J.R., Nottingham, S.F., Peace, K., Harrington, R., Merritt, L.A., Wadhams, L.J. and Wood, D.K.** (1994) The interaction of sex pheromone and plant volatiles for field attraction of male bird-cherry aphid, *Rhopalosiphum padi*. *Brighton Crop Protection Conference*, pp. 1223-1230.
- Hardys H., Balick M., and Scierwater B.** (1992). Applications of random amplified polymorphic DNA (RAPD) in molecular ecology. *Molecular Ecology*, **1**, 55-63.
- Hare, J.D. and Kennedy, G.G.** (1986) Genetic variation in plant-insect associations: survival of *Leptinotarsa decemlineata* populations on *Solanum carolinense*. *Evolution*, **40**, 1031-1043.
- Hawksworth D.L.** (1993) The Identification and Characterization of Pest Organisms. *Proceedings of the Third Workshop on the Ecological Foundations of Sustainable Agriculture (WEFSA III)*, June 1993, Egham, Surrey, England,
- Higuchi, H. and Miyazaki, M.** (1969) A tentative catalogue of host plants of Aphidoidea in Japan. *Insecta Matsum. Suppl*, **5**, 66pp.
- Hille Ris Lambers, D.** (1950) Host plants and aphid classification. In *Proceedings of the 8<sup>th</sup> International Congress in Entomology*, 1948, Stockholm. pp. 141-148.

- Hille Ris Lambers, D. (1966) Polymorphism in Aphididae. *Annual Review of Entomology*, **11**, 47-48.
- Ilarco, F. A. and A. van Harten. 1987. Systematics. pp. 51-77. in Minks, A.K. & Harrewijn, P. (Eds). Aphids. Their Biology, Natural Enemies and Control. Volume A. Amsterdam, Elsevier.
- Inaizumi, M. (1980) Studies of the life-cycle and polymorphism of *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae). *Special Bulletin of the College of Agriculture, Utsunomiya University*, **37**, 1-32.
- James, A.C., Jakubchak, J., Riley, M.P. & Jaenike, J. (1988) On the causes of monophagy in *Drosophila quinaria*. *Evolution*, **42**, 626-630.
- Kawada, K. 1987. Polymorphism and morph determination. In Minks, A.K. & Harrewijn, P. (Eds). *Aphids. Their Biology, Natural Enemies and Control, Volume 2A*, Elsevier, Amsterdam.
- Kephalogianni T.E., Tsitsipis J.A., Margaritopoulos J.T., Zintzaras E., Delon R., Blanco Martin I. & Schwaer W. (2002) Variation in the life cycle and morphology of the tobacco host-race of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) in relation to its geographical distribution. *Bulletin of Entomological Research*, **92**, 301-307.
- Kindler S.D, Spomer S.M (1986) Biotypic status of *M. persicae* (Homoptera: Aphididae) isolates. *Environ Entomol*, **15**, 567-572
- Kindlman, P. & Dixon, A.F.G. (1994) Evolution of host range in aphids. *European Journal of Entomology*, **91**, 91-96.
- Kring, J.B. (1959) The life cycle of *Aphis gossypii* Glover, an example of facultative migration. *Annals of Entomological Society of America*, **52**, 284-6.
- Krzanowski, W.J. (1990) *Principles of Multivariate Analysis*. Clarendon Press, Oxford.
- Lamarck, J.B. (1809) *Philosophie Zoologique* (1984 Translation, Trans.). Chicago University Press, Chicago.
- Lawton, J.H. (1978) Host-plant influences on insect diversity: the effects of time and space. *Symposium of the Royal Entomological Society of London*, **9**, 105-125.
- Lazzari S.M.N & Voegtlin, D.J (1993) Morphological variation in *Rhopalosiphum padi* and *R. insertum* (Homoptera: Aphididae) related to host-plant and temperature. *Entomological Society of America*, **86**, 26-36.
- Lees, A.D. (1966) The control of polymorphism in aphids. *Advanced Insect*

*Physiology*, **3**, 207-277.

- Leonard M.D., Walker H.G & Enari, L** (1971). Host-plants of *Aphis gossypii* at Los Angeles State and County Arboretum, Arcadia, California (Homoptera: Aphididae). *Proceeding of the Entomological Society of Washington*, **73**, 9
- Llewellyn, k.S., Brookes, S.P., Harrington, R., Loxdale, H.D., Sunnucks, P. & Edwards, K.** (1997) Using microsatellite DNA to study aphid genetic heterogeneity in UK. In *Abstract Volume of Fifth International Symposium of Aphids*. Leon University, Leon, Spain.
- Lowe, H.B.J.** (1973) Variation in *Myzus persicae* (Sulz) (Hemiptera, Aphididae) reared on different host-plants. *Bulletin of Entomological Research*, **62**, 549-556.
- Mackenzie, A.** (1992) The evolutionary significance of host-mediated conditioning. *Antenna*, **16**, 141-150.
- Mackenzie, A. & Guldemond, J.A.** (1994) Sympatric speciation in aphids. II. Host race formation in the face of gene flow. pp. 379-396. In Leather, S.R., Watt, A.D., Mills, N.J. & Walters, K.F.A. (Eds). *Individuals, Populations and Patterns in Ecology*. Intercept, Andover.
- Mackenzie, A.** (1996) A trade-off for host plant utilization in the black bean aphid, *Aphis fabae*. *Evolution*, **50**, 155-162.
- Margaritopoulos, J.T., Mamuris, Z. & Tsitsipis, J.A.** (1998). Attempted Discrimination of *Myzus persicae* (Sulzer) and *Myzus nicotianae* Blackman (Homoptera: Aphididae) by Random Amplified Polymorphic DNA Polymerase Chain Reaction Technique. *Annals of the Entomological Society of America*, **91**, 602-607.
- Margaritopoulos J.T., Tsitsipis J.A., Zintzaras E. & Blackman R.L.** 2000 Host-correlated morphological variation of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) population in Greece. *Bulletin of Entomological Research* (2000), **90**, 233-244.
- Margaritopoulos, J.T., Tsitsipis, J.A., Goundoudaki, S. & Blackman, R.L.** (2002) Life cycle variation of *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) in Greece. *Bulletin of Entomological Research*, **92**, 309-320.
- Margaritopoulos J.T., Blackman R.L, Tsitsipis J.A. & Sannino L.** (2003) Co-existence of different host-adapted forms of the *Myzus persicae* group (Hemiptera: Aphididae) in southern Italy. *Bulletin of Entomological Research*, **93**, 131-135.

- Markkula, M. & Roukka, K.** (1970) Resistance of plants to the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* Harris (Homoptera: Aphididae). *Annales Agriculture Fenniae*, **9**, 127-132.
- Martinez D, Moya A, Latorre A, et al.** (1992) Mitochondrial DNA variation in *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) populations from 4 Spanish localities. *Ann Entomol Soc Am*, **85**, 241-246
- Miyazaki, M.** 1987. Forms and Morphs of Aphids. In Minks, A.K & Harrewijn, P. (Eds). Aphids. Their Biology, Natural Enemies and Control. Volume 2A, Elsevier, Amsterdam.
- Mosbacher, G.C.** (1963) Über die Nahrungswahl bei *Dactynotus* RaF. (Aphididae) I. Die Wirtspektren der Gruppe *D. jaceae* (L.) s. lat. und *D. cichorii* (Koch) s. lat. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, **51**, 378-428.
- Müller, F.P.** (1971) Isolation mechanisms between sympatric bionomical races in the example of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Homoptera: Aphididae). *Zoologisches Jahrbuch Abteilung Systematik und Oecologische Geographie der Tiere*, **98**, 131-152.
- Müller, F.P.** (1976) Host and non-host in subspecies of *Aulacorthum solani* (Kaltenbach) and intraspecific hybridizations (Homoptera: Aphididae). *Symposium Biologia Hungarica*, **16**, 187-190.
- Müller, F.P.** (1980) Wirtzpflanzen, Generationsfolge und Reproduktive Isolation intraspezifischer Formen von *Acyrtosiphon pisum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **28**, 145-157.
- Müller, F.P.** (1982) Das Problem *Aphis fabae*. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, **94**, 432-446.
- Müller, F.P.** (1983) Untersuchungen zur Blattläuse der Gruppe *Acyrtosiphon* *pelargonii* im Freiland-Insektarium. *Zeitschrift für Angewandte Zoologie*, **70**, 351-367.
- Petterson, J.** (1971) An aphid sex attractant II. Histological, ethological and comparative studies. *Entomologica Scandinavica*, **2**, 81-93.
- Pickett, J.A., Wadhams, L.J., Woodcock, C.M. & Hardie, J.** (1992) The chemical ecology of aphids. *Annual Review of Entomology*, **37**, 67-90.
- Powers, T.O., Jensen S.G, Kindler S.D, Strycker C.J. & Sandall, L.J.** (1989) Mitochondrial-DNA Divergence among Greenbug (Homoptera: Aphididae) biotypes. *Annals of Entomological Society of America*, **82**, 298-302

- Rausher, M.D.** (1984) Trade-offs in performance on different hosts: evidence from within- and between-site variation in the beetle *Deloyala guttata*. *Evolution*, **38**, 582-595.
- Remaudiere, G. & Autrigue, A.** (1985) Contribution à l'écologie des aphides africains. *Etude FAO Production Vegetale et Protection des Plantes* no. 64, 214pp.
- Richards, O.W.** (1961) An introduction to the study of polymorphism in insects. In Kennedy, J.S. (Ed.). *Insect Polymorphism. Symposia of the Royal Entomological Society of London*.
- Shaposhnikov, G.K.H.** (1985) The main features of the evolution of aphids. In *Proceedings of the International Aphidological Symposium at Jablonna*, pp. 19-99. Warsaw: Polska Akademia Nauk, Instytut Zoologii.
- Singer, M.C.** (1983) Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. *Evolution*, **37**, 389-403.
- Sokal, R.R.** (1952) Variation in a local population of *Pemphigus*. *Evolution* **6**, 296-315.
- Sokal, R.R.** (1962) Variation and co-variation of characters of alatae *Pemphigus populi-transversus* in eastern North America. *Evolution* **16**, 227-245.
- Sokal, R.R., Bird, J. and Riska, B.** (1980) Geographic variation in *Pemphigus populicaulis* in eastern North America. *Biological Journal of The Linnean society*, **14**, 163-200.
- Stam, P.** (1983) The evolution of reproductive isolation in closely adjacent plant populations through different flowering time. *Heredity*, **50**, 105-118.
- Steffan, A.W.** (1983) Zur pheromonalem Kommunikation bei der Geschlechterfindung von Blattläusen (Homoptera: Aphidinea). *Verhandlungen der Deutschen Zoologisch Gesellschaft*, 168.
- Steffan, A.W.** (1987) Fern und Nahorientierung geflügelter Gynoparae und Sexualis Männchen bei Blattläusen (Homoptera: Aphidinea: Aphididae). *Entomologia Generalis*, **12**, 235-258.
- Steffan, A.W.** (1990) Courtship behaviour and possible pheromone spread by hind leg raising in sexual females of aphids (Homoptera: Aphidinae). *Entomologia Generalis*, **15**, 33-49.
- Stroyan, H.L.G.** (1958) Contribution to the taxonomy of some British species of *Sappaphis* Matsumura 1918 (Homoptera, Aphidoidea). *Journal of the Linnean*

*Society*, **43**, 644-713.

- Sunnucks P, Driver F, Brown WV, Carver M, Hales DF & Milne WM** (1997) Biological and genetic characterization of morphologically similar *Therioaphis trifolii* (Hemiptera: Aphididae) with different host utilization. *Bulletin of Entomological Research*, **87**, 425-436.
- Takada, H.** (1988) Interclonal variation in the photoperiodic response for sexual morph production of Japanese *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Applied Entomology*, **106**, 188-197
- Takada, H. & Murakami Y.** (1988) Esterase variation and insecticide resistance in Japanese in *Aphis gossypii* Glover. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **48**, 37-41.
- Thieme, T. & Dixon, A.F.G.** (1996) Mate recognition in the *Aphis fabae* complex: daily rhythm of release and specificity of sex pheromones. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **79**, 85-89.
- Thomas, K.H.** (1968) Die Blattläuse aus der engeren Verwandtschaft von *Aphis gossypii* Glover und *A. frangulae* Kaltenbach unter besonderer Berücksichtigung ihres Vorkommens an Kartoffel. *Entomologische Abhandlungen staatliches Museum für Tierkunde in Dresden*, **35**, 337-389.
- Τζανακάκης Μ.Ε.** (1980) *Μαθήματα Εφαρμοσμένης Εντομολογίας. Ειδικό μέρος.* Έκδοση: Υπηρεσία Δημοσιευμάτων, Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο, Θεσσαλονίκη.
- Τόλης, Ι.Δ.** (1986) *Βαμβάκι: Εχθροί, Ασθένειες, Ζιζάνια.* Αθήνα.
- Tomiuk, J.** (1990) Genetic stability in aphid clones and its implication for host-plant interactions. pp. 273-288. In Campbell, R.K. & Eikenbary, R. D. (Eds). *Aphid-Plant Genotype Interactions.* Amsterdam: Elsevier Press.
- Τσιτσιπής, Ι.Α.** (1996) *Εφαρμοσμένη Εντομολογία.* Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας, Βόλος.
- Tsitsipis, J.A., Lykouressis, D., Katis, N., Avgelis, A.D., Gargalianou, J., Papapanayotou, A. & Kokinis, G.M.** (1997) Aphid species diversity demonstrated by suction trap captures in different areas in Greece. In *Proceedings of Sixth International Symposium of Aphids, "Aphids in natural and managed ecosystems"*, 5 September 1997, Leon, Spain.
- Vanemden, H.F., Eastop, V.F., Hughes, R.D. & Way, M.J.** (1969) the ecology of *Myzus persicae*. *Annual Review of Entomology*, **14**, 197-270.
- Vanlerberghe-Masutti, F. & Chavigny, P.** (1998) Host-based genetic differentiation

- in the aphid *Aphis gossypii* Glover, evidenced from RAPD fingerprints. *Molecular Ecology*, **7**, 905-914.
- Via, S.** (1991) The genetic structure of host plant adaptation in a spatial patchwork: Demographic variability among reciprocally transplanted pea aphid clones. *Evolution*, **45**, 827-852.
- Via, S.** (1984) The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. II. Genetic correlations in larval performance within and among hosts. *Evolution*, **38**, 896-905.
- Walker, F.** (1850) Description of aphids. *Annals of the Magazine of Natural History*, **2**, 14-28.
- Walsh, B.D.** (1864) On phytophagic varieties and polyphagous species. *Proceedings of the Entomological Society of Philadelphia*, **3**, 403-430.
- Ward, S.A.** (1987) Cyclical parthenogenesis and the evolution of host range in aphids. pp. 39-44. *In* Holman, J., Pelikan, J, Dixon, A.F.G. & Weisman, L. (Eds), *Population Structure, Genetics and Taxonomy of Aphids and Thysanoptera*. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Ward, S.A.** (1991a) Reproduction and host selection by aphids: the importance of 'rendevous' hosts. pp. 202-226. *In* Bailey, W. & Ridsdill-Smith, J. (Eds), *Reproductive Behaviour in Insects*. Chapman & Hall, London.
- Ward, S.A.** (1991b) Theoretical perspectives on sympatric speciation in aphids (Homoptera: Aphidinea: Aphididae). *Entomologia Generalis*, **16**, 177-192.
- Weber, G.** (1985a) On the ecological genetics of *Sitobion avenae* (F.) (Hemiptera, Aphididae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, **100**, 100-110.
- Weber, G.** (1985b) On the ecological genetics of *Metopolophium dirhodum* (Walker) (Hemiptera, Aphididae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, **100**, 451-458.
- Weber, G.** (1985c) Genetic variability in host plant adaptation of the green peach aphid, *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **38**, 49-56.
- Welsh J., & McClelland. M.** (1990) Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. *Nucleic Acids Res*, **18**, 7212-7218
- Welsh J., Peterson C., & McClelland, M.** (1991). Polymorphisms generated by arbitrary primed PCR in the mouse: application to strain identification and genetic mapping. *Nucleic Acids Research*, **19**, 303-306.
- Williams, J.G.K., Kubelik, A.R., Livak K.J., Rafalski, J.A, & Tingey S.V.** (1990)

DNA polymorphism amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research*, **18**, 6531-6535.

- Williams, J.G.K, Hanafey M.K, Rafalski J.A. & Tingey S.V.** (1993). Genetic analysis using Random Amplified Polymorphic DNA markers. *Methods of Enzymology*, **218**, 704-740.
- Wool, D. & Hales, D.F.** (1997) Phenotypic plasticity in Australian Cotton Aphid (Homoptera: Aphididae): Host Plant Effects on Morphological Variation. *Annals of Entomological Society of America*, **90**, 316-328.
- Zhang, G.X. & Zhong, T.S.** (1990) Experimental studies on some aphid life cycle patterns and the hybridization of sibling species. In Campbell, R.K. & Eikenbary, R.D. (Eds), *Aphid-Plant Genotype Interactions*. Elsevier, Amsterdam, 37-50.
- Zintzaras E., Brown N.P. & Kowald A.** (1994). Growing a classification tree using the apparent misclassification rate. *Computer Applications in the Biosciences*, **10**, 263-271.
- Zintzaras, E., Margaritopoulos, J.T. & Tsitsipis, J.A.** (1999) Statistical tree classification of aphids based on morphological characteristics. *Computers and Electronics in Agriculture*, **24**, 165-175.





## Abstract

The morphology of 78 parthenogenetic lineages of *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae), which were reared on pepper at 23°C and L16:D8, were examined using multivariate morphometric analysis.

The clones were collected in Meliki Pieria from oca, Lehonia Magnesia from zucchini, Volos Magnesia from mallow, Volos Magnesia from hibiscus, cucumber, zucchini, Velestino Magnesia from cotton, Katerini Pieria from watermelon, melon, cotton. About ten adult wingless parthenogenetic females, from every parthenogenetic lineage, were preserved in small plastic bottles until measurements. Afterwards, they were mounted on permanent slides.

Thirteen morphological characteristics from three to ten individuals per lineage were measured according to the method of Ilarco & Van Harten (1987). The data were submitted to a Canonical Variates Analysis (CVA) in order to examine possible differences among the parthenogenetic lines. CVA showed that the parthenogenetic lines were located in two groups. However, these two groups contain lineages from all hosts and sampling regions suggesting that there is not any host specialization in the parthenogenetic lineages of *A. gossypii* that were examined in the present study.

The results of the experiment motivate for further study for the species *A. gossypii*, which lives on the above groups of host plants in order to discover the common characteristic of the parthenogenetic lines, which are members of the two groups which came up after the statistical analysis. For this purpose is recommended the utilization of molecular methods, which analyse DNA, for instance RAPD-PCR.

The practical importance if the results of this study concern the lack of specialization in the aphid's populations on any of the examined host plants. This fact is closely related to the migration of the species from the overwintering sites to the main hosts as well as within several hosts. The results also denote that there is a high risk of expansion of viruses to the cucurbits as well as the development of resistant genotypes to insecticides and their dispersion within different hosts (e.g. from cotton to cucurbits).