

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ ΦΥΤΙΚΗΣ ΚΑΙ ΖΩΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΕΝΤΟΜΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΓΕΩΡΓΙΚΗΣ ΖΩΟΛΟΓΙΑΣ

ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ

*«Μελέτη της συμπεριφοράς διατροφής των διαφορετικών μορφών της αφίδας *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) με τη μέθοδο της ηλεκτρικής καταγραφής της συμπεριφοράς διατροφής (EPG)».*

Φοιτήτρια: Σουρρή Αγγελική

Επιβλέπων καθηγητής: Ι.Α. Τσιτσιπής.

ΒΟΛΟΣ, 2001

ΕΠΙΣΤΗΜΟΝΙΚΗ ΒΙΒΛΙΟΘΗΚΗ



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

Αριθ. Εισ.: 13/4
Ημερ. Εισ.: 04-08-2003
Δωρεά: _____
Ταξιθετικός Κωδικός: ΠΤ - ΓΦΖΠ
2001
ΣΟΥ



ΤΡΙΜΕΛΗΣ ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗ

Ι.Α. Τσιτσιπής: Καθηγητής Τμήματος Γεωπονίας Π.Θ.

Α. Παπάς: Καθηγητής Τμήματος Γεωπονίας Π.Θ.

Π. Λόλας: Καθηγητής Τμήματος Γεωπονίας Π.Θ.

Στους γονείς μου

ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Η παρούσα εργασία πραγματεύεται τη μελέτη της συμπεριφοράς διατροφής των διαφορετικών μορφών της αφίδας *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) με τη μέθοδο της ηλεκτρικής καταγραφής της συμπεριφοράς διατροφής (EPG).

Η εργασία αυτή διαρθρώνεται ως εξής: αποτελείται από δύο μέρη, το γενικό και το ειδικό. Στο γενικό μέρος αναφέρονται συνοπτικά πληροφορίες για το βιολογικό κύκλο των αφίδων, τις μορφές που παρουσιάζουν, την συμπεριφορά διατροφής των αφίδων, τη μετάδοση ιών από τις αφίδες, τη μέθοδο μελέτης της διατροφικής συμπεριφοράς των αφίδων (EPG) και τέλος για το είδος *Myzus persicae* σύμφωνα με την υπάρχουσα βιβλιογραφία στα θέματα αυτά. Στο ειδικό μέρος περιγράφεται το πειραματικό τμήμα της διατριβής που πραγματοποιήθηκε στο Εργαστήριο Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας, παρουσιάζονται τα αποτελέσματα και γίνεται συζήτηση αυτών.

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Πολλές ευχαριστίες εκφράζονται στον Επιβλέπων Καθηγητή Ι.Α. Τσιτσιπή για τη βοήθεια και την καθοδήγησή του κατά τη διάρκεια εκπόνησης της παρούσας εργασίας. Θερμές ευχαριστίες εκφράζονται στο Δρ. Ι.Μ. Μαργαριτόπουλο του Εργαστηρίου Εντομολογίας και Γεωργικής Ζωολογίας του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας για τη βοήθεια που προσέφερε κατά τη διάρκεια της εργασίας. Ιδιαίτερες ευχαριστίες εκφράζονται στην οικογένειά μου, τους φίλους μου και όσους στάθηκαν δίπλα μου για την κατανόηση, την αγάπη τους και την συμπαράστασή τους.

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

ΠΕΡΙΛΗΨΗ	7
ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ	10
1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ	11
2. ΒΙΟΛΟΓΙΑ ΤΩΝ ΑΦΙΔΩΝ	15
3. ΜΟΡΦΕΣ ΤΩΝ ΑΦΙΔΩΝ	18
3.1 Θεμελιωτικό (Foundrix)	18
3.2 Άπτερα και πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά (Virginoparae).....	20
3.3 Θηλυτόκα (Gynoparae).....	21
3.4 Ωοτόκα (Oviparae).....	22
3.5 Άρσενικά (Males).....	22
4. ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑ ΤΗΣ ΑΦΙΔΑΣ ΚΑΤΑ ΤΗ ΔΙΑΤΡΟΦΗ	23
4.1 Δομή των στοματικών μορίων της αφίδας.....	23
4.2 Τρόπος διατροφής της αφίδας.....	25
4.3 Φυσιολογία της θρέψης.....	28
4.4 Αποδοχή ξενιστή.....	29
4.5 Μετάδοση ιών κατά τη διατροφή.....	31
5. ΜΕΤΑΔΟΣΗ ΙΩΝ ΑΠΟ ΤΙΣ ΑΦΙΔΕΣ	32
5.1 Γενικά.....	32
5.2 Μετάδοση των φυτικών ιών	33
6. ΜΕΛΕΤΗΣ ΤΗΣ ΔΙΑΤΡΟΦΙΚΗΣ ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑΣ ΤΩΝ ΑΦΙΔΩΝ	37
6.1 Ηλεκτρική καταγραφή της συμπεριφοράς διατροφής (EPG).	37
6.2 Αρχή λειτουργίας.....	39
6.3 Περιγραφή του συστήματος.....	41
6.4 Συσχέτιση της διατροφικής συμπεριφοράς της αφίδας με πρότυπα EPG.....	43
6.5 Περιγραφή των προτύπων EPG.....	44
6.6 Ανάλυση των σημάτων του EPG	47
7. Η ΑΦΙΔΑ <i>MYZUS PERSICAE</i> (SULZER)	48
8. ΣΚΟΠΟΣ ΤΗΣ ΕΡΓΑΣΙΑΣ	52
ΕΙΔΙΚΟ ΜΕΡΟΣ	53

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ	54
2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ.....	55
2.1 Οι αφίδες.....	55
2.2 Τα φυτά.....	57
2.3 Παρακολούθηση της διατροφής της αφίδας με ηλεκτρικό σύστημα...	57
2.4 Πειραματική διαδικασία και συλλογή δεδομένων.....	59
2.5 Ανάλυση δεδομένων	60
3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ	61
4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ-ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ	78
SUMMARY	84
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ.....	86

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Η αφίδα *Myzus persicae* (Sulzer), γνωστή ως πράσινη αφίδα της ροδακινιάς, αποτελεί ένα από τους σημαντικότερους εχθρούς της φυτικής παραγωγής προσβάλλοντας πάνω από 400 είδη φυτών μεταξύ των οποίων καρποφόρα δέντρα και ποώδη καλλιεργούμενα φυτά. Οι ζημιές που προκαλεί η αφίδα δεν περιορίζονται μονάχα στην προσβολή κορυφαίων τρυφερών βλαστών και τρυφερών φύλλων, τα οποία και συστρέφονται λόγω της προσβολής, αλλά υπάρχουν και έμμεσες ζημιές πολύ σοβαρές. Οι έμμεσες ζημιές οφείλονται στη ρύπανση του φυλλώματος και των καρπών από τα μελιτώδη αποχωρήματά τους, την ανάπτυξη καπνιάς αλλά κυρίως οφείλονται στη μετάδοση φυτικών ιών από την αφίδα σε πολλά φυτά και κυρίως στα σολανώδη.

Οι μορφές που εμφανίζει η αφίδα *Myzus persicae* κατά τη διάρκεια του βιολογικού της κύκλου είναι: θεμελιωτικό, παρθενογενετικό θηλυκό, θηλυτόκο, ωτοκόκο και αρσενικό. Οι μορφές αυτές έχουν εν μέρει διαφορετικές διατροφικές συνήθειες γεγονός που κάνει την κάθε μορφή να διαφέρει στη δυνατότητα και αποτελεσματικότητα μετάδοσης των ιώσεων.

Στην εργασία αυτή μελετήθηκε η διατροφική συμπεριφορά των πτερωτών και άπτερων παρθενογενετικών θηλυκών, των θηλυτόκων και των αρσενικών αφίδων. Οι μορφές αυτές προήλθαν από ένα κλώνο ο οποίος δημιουργήθηκε από πληθυσμό που συλλέχθηκε από ροδακινιά από τη περιοχή της Νάουσας. Η παραγωγή των παρθενογενετικών μορφών (άπτερων και πτερωτών) που χρησιμοποιήθηκαν κατά τη διάρκεια του πειραματικού μέρους, έγινε σε συνθήκες μεγάλης ημέρας (L16:D8) και σε θερμοκρασία $17^{\circ}\text{C}\pm 0.5$ ενώ η παραγωγή των θηλυτόκων και των αρσενικών έγινε σε συνθήκες μικρής ημέρας (L10:D14) και θερμοκρασία $17^{\circ}\text{C}\pm 0.5$.

Με τη βοήθεια της μεθόδου της Ηλεκτρικής Καταγραφής της Συμπεριφοράς Διατροφής EPG (Electrical Penetration Graph) καταγράφηκε η διατροφική συμπεριφορά των τεσσάρων διαφορετικών μορφών του παραπάνω κλώνου σε φυτά πατάτας για 7 ώρες. Στη συνέχεια μελετήθηκε η επίδραση των διαφορετικών μορφών σε μία σειρά από διατροφικούς παράγοντες. Συνολικά

μελετήθηκαν 14 άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, 3 πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά, 22 αρσενικά και 22 θηλυτόκα άτομα.

Οι διάφορες μορφές της αφίδας βρέθηκε να παρουσιάζουν πολλές διαφορές στη διατροφική τους δραστηριότητα. Ο αριθμός των σύντομων δοκιμαστικών νυγμάτων που πραγματοποίησαν οι αφίδες έως τα πρώτα δύο λεπτά της διατροφής τους παρουσιάζει στατιστικώς σημαντικές διαφορές μεταξύ των μορφών γεγονός που οδήγησε στην υπόθεση ότι ίσως η μετάδοση των μη έμμονων ιών να είναι περισσότερο αποτελεσματική στα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά από ότι στα αρσενικά. Ταυτόχρονα, η μέση διάρκεια των νυγμάτων αυτών βρέθηκε στατιστικώς μεγαλύτερη στα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά σε σχέση με τα αρσενικά και αυτό ίσως να οφείλεται στη μικρότερη αποδοχή του ξενιστή από τα αρσενικά. Όσον αφορά τη μελέτη της διάρκειας διατροφής στο φλοιώμα των φυτών και την αναρρόφηση χυμού από αυτό, τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά βρέθηκε να τρέφονται περισσότερο από τις υπόλοιπες μορφές. Αυτό ίσως είναι αποτέλεσμα της βιολογίας των παρθενογενετικών θηλυκών, τα οποία γεννούν ένα πολύ μεγάλο αριθμό απογόνων στη διάρκεια της ζωής τους και κατ' επέκταση έχουν αυξημένες ανάγκες σε τροφή. Το γεγονός ότι τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά τρέφονται περισσότερο με χυμό από ότι οι άλλες μορφές είναι πιθανόν να αποτελεί ένδειξη ότι τα άτομα αυτά είναι αποτελεσματικότεροι φορείς έμμονων ιών, για την εξακρίβωση όμως αυτής της υπόθεσης απαιτούνται πειράματα μετάδοσης ιώσεων. Τέλος, παρατηρήθηκε ότι ενώ στις εξεταζόμενες αφίδες τα σιλέτα τους έφταναν στο φλοιώμα και εκκρινόταν σίελος, ελάχιστες φορές οι αφίδες προχωρούσαν στην αναρρόφηση του χυμού. Ίσως κάποιος παράγοντας εμπόδιζε τις αφίδες να προχωρήσουν στην αναρρόφηση του χυμού.

Κρίνεται σκόπιμη η περαιτέρω διερεύνηση των διαφορών στη διατροφή των μορφών τόσο εντός του ίδιου κλώνου όσο και μεταξύ διαφορετικών κλώνων ώστε να πιστοποιηθούν οι διαφορές στις διατροφικές συνήθειες μεταξύ των διαφόρων μορφών. Παράλληλα, η διεξαγωγή πειραμάτων μετάδοσης ιώσεων θα μπορέσει να συσχετίσει με ασφάλεια αυτές τις διαφορές

στη διατροφή των αφίδων με τις πιθανές διαφορές στη μετάδοση των ιών. Ταυτόχρονα, τα αποτελέσματα της διαφορετικής συμπεριφοράς διατροφής των μορφών ίσως δώσουν σημαντική πληροφόρηση στη προσπάθεια προσδιορισμού των διαφορετικών απαιτήσεων σε τροφή εάν χρησιμοποιηθούν σε πειράματα θρέψης των αφίδων. Τέλος, η διερεύνηση της συμπεριφοράς διατροφής μπορεί να δώσει χρήσιμες πληροφορίες για την αλληλεπίδραση εντόμου-ξενιστή, την προτίμηση και την αποδοχή από τις αφίδες ενός φυτού ως ξενιστή ή όχι καθώς και τους μηχανισμούς ανθεκτικότητας.

ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

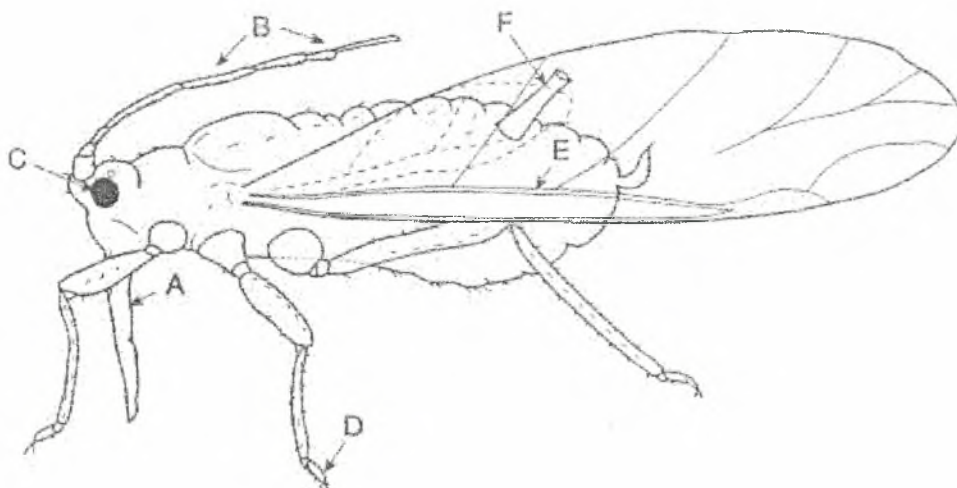
1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Οι αφίδες είναι αναμφισβήτητα από τους πιο σημαντικούς εχθρούς από τα έντομα που προσβάλλουν τη γεωργική παραγωγή στις εύκρατες ζώνες. Στις περιοχές αυτές παρατηρείται ο μεγαλύτερος αριθμός διαφορετικών ειδών καθώς και ότι ένα στα τέσσερα φυτικά είδη προσβάλλεται από αφίδες. Έχουν παρατηρηθεί περίπου 4000 είδη αφίδων των οποίων ο αριθμός είναι μικρός συγκρινόμενος με άλλα έντομα. Ωστόσο στις αφίδες παρατηρείται ποικιλομορφία που εκφράζεται τόσο με τον πολυμορφισμό όσο και με τη διαφοροποίησή τους σε νέα είδη (Dixon 1998).

Οι αφίδες είναι έντομα πολύ κοινά και γνωστά. Στο ευρύ κοινό απαντώνται με ονομασίες όπως μελίγκρες, ψείρες, ψύλλοι, φυτοφθίρες, μελερή κ.λ.π. Σύμφωνα με την κατάταξη των Remaudiere και Stoyan (1984) οι αφίδες είναι έντομα που ανήκουν στην υπεριοικογένεια Aphidoidea (Blackman & Eastop 1994). Έτσι, είναι μικρόσωμες με μήκος σώματος 1-7mm και γενικό σχήμα ωοειδές και πεπλατυσμένο. Το σώμα τους στις περισσότερες περιπτώσεις είναι μαλακό. Το κεφάλι, ο θώρακας και η κοιλιά τις περισσότερες φορές είναι περισσότερο ή λιγότερο ευδιάκριτα με γυμνό οφθαλμό. Οι αφίδες έχουν λεπτά πόδια, αρθρωτούς ταρσούς και κεραίες που αποτελούνται από 1 έως 6 άρθρα. Οι περισσότερες από τις αφίδες έχουν τα σωματικά εξαρτήματα που ονομάζονται σιφώνια ή κεράτια. Τα σιφώνια είναι ένα ζεύγος σωληνόμορφων αποφύσεων που βρίσκονται στα νώτα και πλευρικά του πέμπτου κοιλιακού μεταμερούς. Ο ρόλος των σιφωνίων είναι η παραγωγή φερομονών συναγεμίου από ειδικούς αδένες έτσι ώστε όταν προσβληθεί η αφίδα από κάποιο εχθρό της, να ελευθερώνει τις φερομόνες αυτές και να διασπείρονται οι υπόλοιπες αφίδες που βρίσκονται τριγύρω.

Για την αναγνώρισή τους χρησιμοποιούνται τα περισσότερο ευδιάκριτα μορφολογικά χαρακτηριστικά τα οποία και απεικονίζονται στην εικόνα 1. (Α) η βάση του ρύγχους βρίσκεται ανάμεσα στα πρόσθια ισχία, (Β) οι κεραίες έχουν δύο κοντά και παχιά μετωπικά φυμάτια και ένα λεπτότερο μέρος, το μαστίγιο, το οποίο αποτελείται από το πολύ τέσσερα άρθρα. Το τελευταίο και

πιο απομακρυσμένο άρθρο είναι λεπτότερο από τα άλλα, (C) υπάρχει ένας απλός οφθαλμός πίσω από κάθε σύνθετο οφθαλμό ο οποίος και αποτελείται από τρία ομματίδια, (D) υπάρχουν δύο άρθρα στον ταρσό (E) οι πτέρυγες έχουν μόνο κύρια επιμήκη νεύρωση και (F) υπάρχει ένα ζεύγος σιφωνίων στο νώτο και πλευρικά του πέμπτου κοιλιακού μεταμερούς (Dixon 1998).



Εικόνα 1. Διαγνωστικά μορφολογικά χαρακτηριστικά της αφίδας (Heie 1980.)

Κατά τη διατροφή του το έντομο αυτό έχει ως τελικό σημείο-στόχο των σιλιέτων του τον ενδοκυτταρικό χώρο, ανεξάρτητα από τον τρόπο που διατρυπώνται οι φυτικοί ιστοί. Οι Kloft και Kunkel (1969) διέκριναν τις ακόλουθες ομάδες: α) αφίδες που είναι καταστροφείς κυττάρων, β) αφίδες που διατρέφονται για μεγάλο χρονικό διάστημα σε ζωντανά κύτταρα, γ) αφίδες που τρέφονται σε αγγειακούς ιστούς, συνήθως το φλοίωμα και δ) αφίδες του πρώτου και τρίτου τύπου. Μονάχα ένα μικρό ποσοστό αφίδων τρέφονται στο ξύλωμα. Παρ' όλα αυτά, αν και ο κύριος διατροφικός τους στόχος είναι το φλοίωμα, μπορεί μερικές φορές να καταλήξουν στο ξύλωμα. Σύμφωνα με μελέτες που έχουν γίνει μόνο μία αφίδα *Myzus persicae* από 92 καταλήγει στο ξύλωμα (Esau et al. 1961). Οι αφίδες μπορεί να είναι έντομα ριζόβια (προσβάλουν τις ρίζες), φυλλόβια και ριζόβια (προσβάλουν φύλλα και ρίζες) ή κηκιδόβια (ζουν μέσα σε κηκίδες που δημιουργούν στα φύλλα).

Σε κάθετους βλαστούς ή σε φύλλα που βρίσκονται σχεδόν σε όρθια θέση συνήθως βρίσκονται με το κεφάλι προς τα κάτω. Σε πολυάριθμες αποικίες τα άτομα που απαρτίζουν την αποικία τοποθετούνται πολύ πυκνά μεταξύ τους το ένα με το άλλο σαν τοποθετημένα κεραμίδια με το κεφάλι κάθε αφίδας να βρίσκεται κάτω από την άκρη της κοιλιάς της προηγούμενης αφίδας. Σε αντίθεση με τα παραπάνω, υπάρχουν άλλα είδη ή και μορφές που έχουν το κεφάλι τους προς την κορυφή του φύλλου το οποίο και αποδεικνύει ότι η θέση που παίρνει η αφίδα επάνω στο φυτό δεν εξαρτάται μονάχα από τη βαρύτητα αλλά και από άλλους παράγοντες που βασίζονται είτε στο φυτό είτε στην αφίδα (Klingauf 1987).

Οι αφίδες έχουν αναπτύξει πολύ αποτελεσματικούς μηχανισμούς για τη γρήγορη εξάπλωσή τους σε περιοχές μεγάλης έκτασης. Είναι έντομα “r” στρατηγικής και γι’ αυτό αποικίζουν ταχύτατα και αποτελεσματικά νέα ενδιαιτήματα και νέες πηγές τροφής. Οι νύμφες και τα ενήλικα περπατούν από το ένα φύλλο στο άλλο της φυτοστοιβάδας του ξενιστή με αποτέλεσμα μια μόνιμη αναδιανομή των δημογραφικών στοιχείων των πληθυσμών τους (Robert 1979). Μπορούν ωστόσο να κινούνται από φυτό σε φυτό χρησιμοποιώντας φύλλα που έρχονται σε επαφή ή ακόμα και να περπατούν στο γυμνό χώμα.

Η ζημιά που προκαλείται από τις αφίδες είναι τόσο η αφαίρεση από τα φυτά μεγάλων ποσοτήτων χυμού όσο και η μετάδοση ιολογικών ασθενειών των φυτών. Στα μελιτώδη απεκκρίματά τους αναπτύσσονται σαπροφυτικοί μύκητες μειώνοντας την εμπορική αξία των προϊόντων αλλά και τη δυνατότητα του φυτού να φωτοσυνθέτει με αποτέλεσμα τη σταδιακή εξασθένησή του. Παράλληλα, οι αφίδες αποτελούν τους αποτελεσματικότερους φορείς φυτικών ιών. Ο μεγάλος αριθμός παραγόμενων απογόνων και οι πολυάριθμες γενιές που εμφανίζονται κατά τη διάρκεια του έτους τις καθιστούν πολύ βλαβερούς εχθρούς των καλλιεργειών. Οι αφίδες είναι τα μόνα αρθρόποδα που μεταδίδουν τόσο πολλούς και τόσο σοβαρούς ιούς (Τζανακάκης 1995).

Στη φύση οι πληθυσμοί των αφίδων ελέγχονται από τους φυσικούς τους εχθρούς απουσία των οποίων θα σήμαινε και πιθανή καταστροφή της φυτικής

παραγωγής. Αποτελεσματικότερους φυσικούς εχθρούς τους αποτελούν αρπακτικά που ανήκουν στις τάξεις των Νευροπτέρων, όπως για παράδειγμα οι οικογένειες Chrysopidae και Hemerobiidae, των Κολεοπτέρων με βασικότερη οικογένεια αυτή των Cocconellidae, των Διπτέρων με χαρακτηριστικό παράδειγμα την οικογένεια των Syrphidae καθώς και παρασιτοειδή της τάξης των Υμενοπτέρων των οικογενειών Braconidae, Chalcididae, Aphidiidae και Proctotrupidae. Επίσης, είδη εντόμων που ανήκουν στην υποοικογένεια Aphidinae (σύμφωνα με την κατάταξη Remaudiere & Stroyan 1984) αποτελούν φυσικούς εχθρούς ορισμένων ειδών αφίδων. Σε συνθήκες υψηλής υγρασίας εντομοπαθογόνοι μύκητες του γένους *Entomophthora* είναι δυνατόν να ελέγξουν τους πληθυσμούς των αφίδων. Τέλος, περιοριστικό παράγοντα των πληθυσμών των αφίδων αποτελούν εντομοπαθογόνοι μύκητες των γενών *Empusa*, *Verticillium* κ.τ.λ.

Ένα χαρακτηριστικό φαινόμενο που παρατηρείται στις αφίδες είναι η συμβίωση. Πολλά είδη αφίδων έχουν αναπτύξει συμβιωτικούς μηχανισμούς με μυρμήγκια. Τα μυρμήγκια χρησιμοποιούν ως τροφή τα μελιτώδη απεκκρίματα των αφίδων και σε αντάλλαγμα, τα μυρμήγκια προστατεύουν τις αφίδες από τις επιδρομές διαφόρων εχθρών. Παράδειγμα συμβίωσης αποτελούν οι αφίδες του γένους *Myrmecophilous*. Αυτές οι αφίδες ζουν στο έδαφος μαζί με μυρμήγκια των οποίων την παρουσία έχουν προσαρμοστεί και δεν τα αποφεύγουν (Dixon 1957).

Άριστες συνθήκες ανάπτυξης των αφίδων είναι οι μέτριες θερμοκρασίες και η σχετικά υψηλή υγρασία. Αυτές οι καιρικές συνθήκες ικανοποιούνται κυρίως τους ανοιξιάτικους και τους φθινοπωρινούς μήνες και τότε χρονικά παρατηρούνται πολλοί μεγάλοι πληθυσμοί του εντόμου. Παράλληλα, την άνοιξη υπάρχουν άφθονοι τρυφεροί βλαστοί και φύλλα με αποτέλεσμα να ευνοείται ιδιαίτερα η ανάπτυξη των αφίδων και η ταχύτατη αναπαραγωγή των παρθενογενετικών θηλυκών. Τους καλοκαιρινούς μήνες που ακολουθούν, καθώς επικρατούν ζεστοί και ξηροί μήνες, οι συνθήκες δεν είναι ευνοϊκές για το έντομο και η αναπαραγωγή περιορίζεται μέχρι το φθινόπωρο που οι θερμοκρασίες θα πέσουν και η υγρασία θα αυξηθεί. Το χειμώνα, η διαχείμαση

γίνεται κατά κύριο λόγο στο στάδιο του ωού (ολοκυκλικοί κλώνοι) με εξαιρέσεις σε περιοχές με ήπιο χειμώνα ή περιοχές που δεν υπάρχει ο πρωτεύοντας ξενιστής όπου τα έντομα αναπαράγονται παρθενογενετικά (ανολοκυκλικοί κλώνοι) όλες τις εποχές του έτους χωρίς να χρειάζεται να γεννηθούν χειμερινά ωά. Παράλληλα, σε περιοχές όπου υπάρχει ο πρωτεύοντας ξενιστής άρα και κλώνοι ολοκυκλικοί, υπάρχουν ταυτόχρονα και ανολοκυκλικοί κλώνοι (συμπατρικοί).

2. ΒΙΟΛΟΓΙΑ ΤΩΝ ΑΦΙΔΩΝ

Οι αφίδες ανάλογα με τον αριθμό των ξενιστών που ξενίζουν κατά τη διάρκεια της ζωής τους διαιρούνται σε δύο βασικές ομάδες: τις μονόοικες και τις ετερόοικες. Ως μονόοικες χαρακτηρίζονται οι αφίδες που δεν εναλλάσσουν τον ξενιστή τους αλλά τρέφονται επάνω στο ίδιο είδος φυτού καθ' όλη τη διάρκεια του έτους. Ο ξενιστής αυτός μπορεί να είναι είτε ένα πολυετές είτε ένα μονοετές και ποώδες φυτό. Στις αφίδες αυτές δεν παρατηρείται το φαινόμενο της μετανάστευσης εφ' όσον δε χρειάζεται να μεταναστεύσουν σε διαφορετικό είδος ξενιστή και γι' αυτό το λόγο καλούνται μη μεταναστευτικές αφίδες. Από την άλλη μεριά, οι ετερόοικες αφίδες κατά τη διάρκεια του έτους μεταναστεύουν από τον πρωτεύοντα ξενιστή τους στο δευτερεύοντα. Οι ετερόοικες αφίδες χαρακτηρίζονται ως μεταναστευτικές. Ο πρωτεύοντας ξενιστής συνήθως είναι ένα πολυετές ξυλώδες είδος ενώ ο δευτερεύον ή οι δευτερεύοντες ξενιστές (σε περίπτωση που είναι περισσότεροι του ενός) είναι συνήθως ποώδη φυτά. Ο πολύπλοκος αυτός κύκλος ζωής των αφίδων έχει σαν αποτέλεσμα τη δημιουργία πολλών μορφών αφίδων που αν εξεταστούν από τη γεωργική σκοπιά, είναι ένα σοβαρό πρόβλημα επειδή οι πτερωτές μορφές συντείνουν στην εξάπλωση και διασπορά ιολογικών ασθενειών.

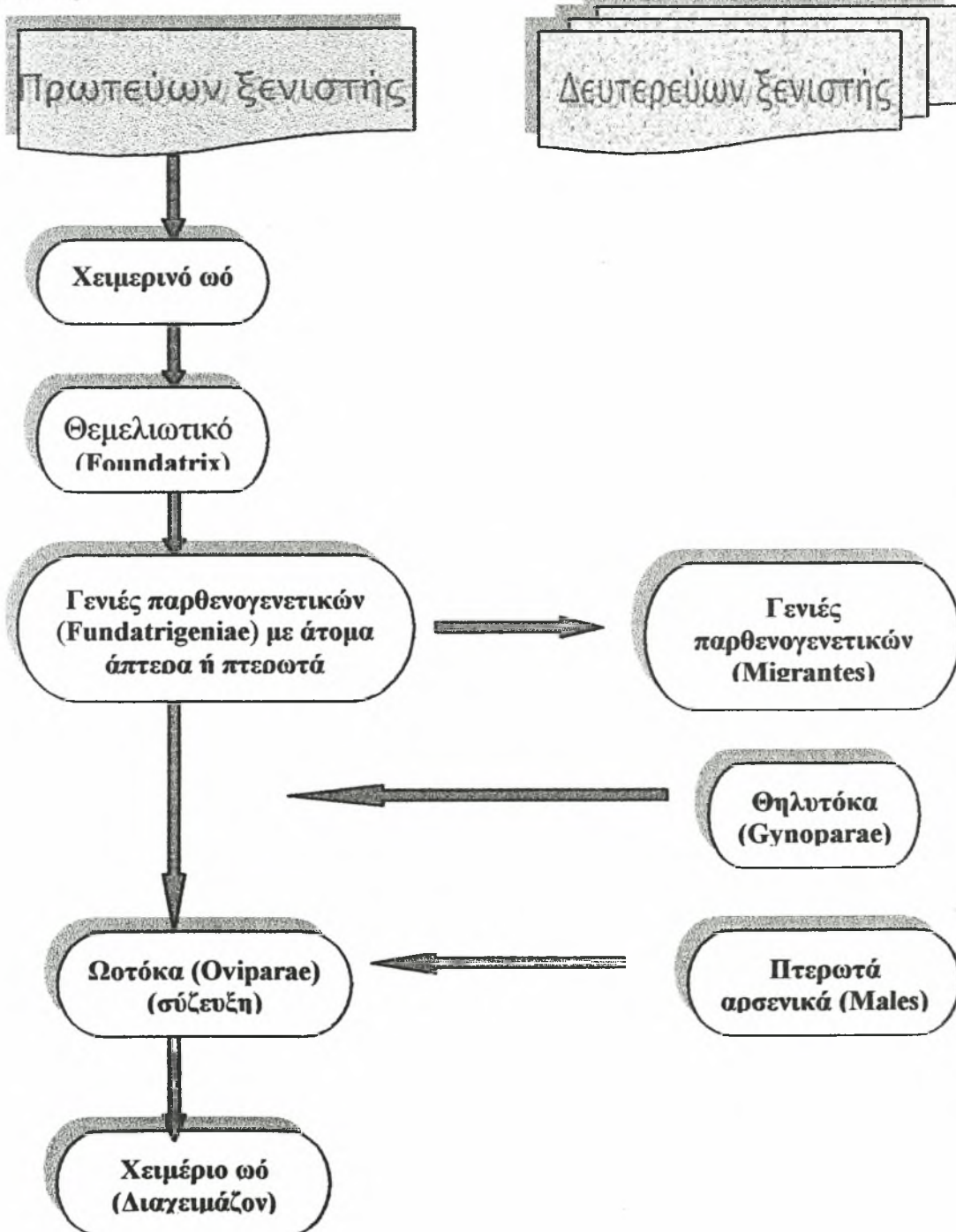
Μία δεύτερη κατηγοριοποίηση του βιολογικού κύκλου της αφίδας είναι ανάλογα με την παρουσία ή μη σεξουαλικά αναπαραγομένων γενιών (Lampel 1968). Υπάρχουν ολοκυκλικές αφίδες, στο βιολογικό κύκλο των οποίων εμφανίζονται σεξουαλικά άτομα και ανολοκυκλικές αφίδες οι οποίες αναπαράγονται μόνο παρθενογενετικά. Για παράδειγμα, η αφίδα *Myzus*

persicae είναι ένα ετερόοικο ολοκυκλικό είδος σε περιοχές με ψυχρό χειμώνα, χρησιμοποιώντας ως πρωτεύοντα ξενιστή είδη του γένους *Prunus* και ως δευτερεύοντα ξενιστή ποώδη φυτά. Τα σεξουαλικά άτομα παράγονται το φθινόπωρο καθώς με τη μείωση της διάρκειας της ημέρας παράγονται αρσενικά και ωτόκα τα οποία μετά από σύζευξη θα δώσουν το ωό, που θα παραμείνει στον πρωτεύοντα ξενιστή όλο το χειμώνα μέχρι την εκκόλαψη του την άνοιξη. Σε πιο εύκρατες ζώνες με ηπιότερο χειμώνα τα είδη είναι ανολοκυκλικά στο δευτερεύοντα ξενιστή (Blackman 1974) και η διαχείμαση γίνεται με παρθενογενετικές μορφές. Επίσης, ο Blackman διατύπωσε την άποψη ότι η αφθονία του πρωτεύοντος ξενιστή είναι πιθανός περιοριστικός παράγοντας για τους ολοκυκλικούς κλώνους.

Στα μεταναστευτικά είδη, όπως προαναφέρθηκε, η διαχείμαση γίνεται κατά κανόνα στο στάδιο του ωού. Την άνοιξη με την άνοδο της θερμοκρασίας και τη συμπλήρωση των απαραίτητων βαθμοημερών (degree days), τα αυγά εκκολάπτονται δίνοντας άπτερα άτομα, τα θεμελιωτικά. Τα άτομα αυτά αναπαράγονται παρθενογενετικά δίνοντας γενιές άπτερων παρθενογενετικών. Μετά από ορισμένο αριθμό γενεών εμφανίζονται πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά τα οποία και αυξάνουν σε αριθμό από γενιά σε γενιά. Τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά πετούν προς το δευτερεύοντα ξενιστή και δημιουργούν αποικίες αναπαραγόμενα με παρθενογένεση. Οι μορφές που προκύπτουν στους δευτερεύοντες ξενιστές την άνοιξη και το καλοκαίρι είναι επίσης παρθενογενετικές και μπορεί να είναι τόσο άπτερες όσο και πτερωτές. Τα πτερωτά πετούν σε άλλα φυτά και με αυτό τον τρόπο διασπείρονται. Με το τέλος του καλοκαιριού και την είσοδο του φθινοπώρου, η μικρότερη φωτοπερίοδος δίνει το ερέθισμα για την παραγωγή στο δευτερεύοντα ξενιστή αρσενικών ατόμων και θηλυτόκων που είναι και τα δύο πτερωτές μορφές. Έπειτα μεταναστεύουν στον πρωτεύοντα ξενιστή όπου τα θηλυτόκα θα δώσουν άπτερα σεξουαλικά θηλυκά, τα ωτόκα. Τα ωτόκα θα συζευχθούν με τα αρσενικά και θα γεννήσουν ένα ή λίγα χειμέρια ωά (Εικόνα 2).

Στα μόνονοικα είδη, η συμπλήρωση του κύκλου της ζωής γίνεται στο ίδιο ξενιστή που μπορεί να είναι το ίδιο το φυτό ή φυτό του ίδιου είδους. Με

παρόμοιο τρόπο το φθινόπωρο και με την επίδραση της φωτοπεριόδου τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά γενούν αρσενικά και ωτόκα. Τα αρσενικά μπορεί να είναι είτε άπτερα είτε πτερωτά ανάλογα με το είδος. Συνηθέστερα απαντώνται άπτερα αρσενικά τα οποία δεν διαθέτουν πτερά επειδή δεν μεταναστεύουν για να συναντήσουν τα θηλυκά και να κλείσει ο βιολογικός κύκλος



Εικόνα 2. Ο βιολογικός κύκλος των μεταναστευτικών αφίδων.

3. ΜΟΡΦΕΣ ΤΩΝ ΑΦΙΔΩΝ

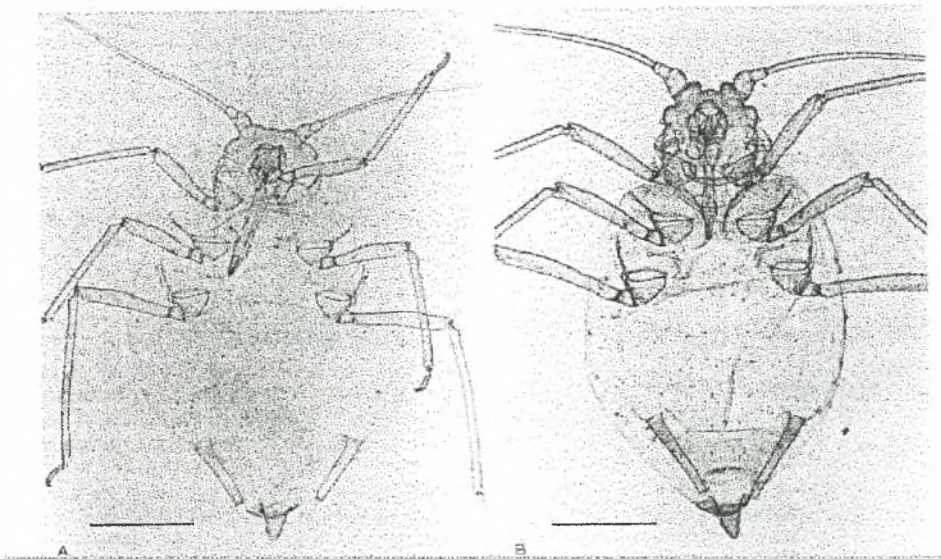
Ένα φαινόμενο που είναι ιδιαίτερα κοινό και ευρύτατα διαδεδομένο στις τάξεις των εντόμων είναι ο πολυμορφισμός. Με τον όρο πολυμορφισμό εννοούμε την εμφάνιση στο ίδιο είδος διαφορετικών μορφών, οι οποίες διαφέρουν τόσο στη μορφολογία όσο και την συμπεριφορά. Σύμφωνα με τον ορισμό του van Emden et al. (1969), που έχει προταθεί για τις αφίδες, η μορφή είναι ένας μορφολογικά αναγνωρίσιμος φαινότυπος ο οποίος είναι συνέπεια παράλλαξης μέσα στο είδος και όχι απαραίτητα παράλλαξη μέσα στον κλώνο. Ωστόσο, στην παρούσα εργασία ο όρος χρησιμοποιείται με διαφορετική έννοια, εννοώντας μία κατηγορία μορφών με συγκεκριμένα μορφολογικά, βιολογικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά. Το φαινόμενο του κλωνικού πολυμορφισμού έχει παρατηρηθεί και μελετηθεί στις αφίδες και χαρακτηρίζεται από ιδιαίτερη πολυπλοκότητα (Richards 1961). Στις αφίδες παρατηρούνται διάφοροι τύποι πολυμορφισμού τόσο στα τέλεια έντομα όσο και στις νύμφες. Κατά τη διάρκεια του βιολογικού κύκλου ενός κλώνου αφίδας παρατηρούνται τουλάχιστον δύο ή τρεις ή ακόμα και παραπάνω από πέντε διαφορετικοί φαινότυποι ενήλικων θηλυκών. Αυτό σχετίζεται άμεσα με την εναλλαγή σεξουαλικών και παρθενογενετικών γενεών αλλά και με την εποχική εναλλαγή ξενιστών.

Η ορολογία που ακολουθείται για τις διάφορες μορφές δεν είναι απλή και αυτό είτε γιατί έχουν προταθεί από διάφορους ερευνητές διάφορα συστήματα ορολογίας (Lambel 1968) είτε γιατί δύο ή περισσότεροι όροι μπορεί να χρησιμοποιούνται για την ίδια μορφή. Οι όροι που θα χρησιμοποιηθούν εδώ είναι σύμφωνοι με την ορολογία που έχει υιοθετηθεί από τους Lees (1966) και Hille Ris Lambers (1966).

3.1 Θεμελιωτικό (*Foundrix*)

Το άτομο που εμφανίζεται την άνοιξη από το διαχειμάζον ωό μπορεί να θεωρηθεί ως το σημείο εκκίνησης του βιολογικού κύκλου της αφίδας. Η πρώτη λοιπόν μορφή αφίδας που εμφανίζεται από το εκκολαπτόμενο γονιμοποιημένο

διαχειμάζον ωό είναι το παρθενογενετικό θηλυκό. Πρόκειται για άπτερη μορφή, με εξαίρεση κάποια είδη που ανήκουν στην οικογένεια Callaphidinae, η οποία και αποτελεί τη πρώτη παρθενογενετική γενιά. Συγκρινόμενο με τα άπτερα παρθενογενετικά των επόμενων γενεών που θα δώσει, το θεμελιωτικό έχει πιο στρογγυλό σώμα και συχνά μεγαλύτερο (σε κάποια είδη πολύ μεγαλύτερο), έχει κοντύτερα πόδια, πολύ μικρότερες κεραίες και ουρίτσα και σιφώνια πιο κοντά σε μήκος, τα οποία σε μερικά είδη έχουν λιγότερο εμφανή τη ροπαλοειδή διόγκωση (Εικόνα 3).



Εικόνα 3. Α) θεμελιωτικό άτομο που πάρθηκε από ξενιστή του γένους *Prunus* και Β) άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό που πάρθηκε από ξενιστή του γένους *Brassica*. Και τα δύο άτομα ανήκουν στο είδος *Myzus persicae*. (Helle 1987)

Τα θεμελιωτικά συχνά είναι ανθεκτικότερα από τις θερινές μορφές και μπορούν να επιβιώνουν και να αναπτύσσονται σε ψυχρές συνθήκες σε εκτεθειμένους βλαστούς και κοιμώμενους οφθαλμούς νωρίς την άνοιξη. Παρ' όλα αυτά, κάποια είδη δημιουργούν στον πρωτεύοντα ξενιστή κηκίδες στις οποίες και κλείνονται ώστε να προστατευθούν αυτά και οι απόγονοί τους. Τα άτομα αυτής της μορφής φαίνεται γενικά να έχουν μια στενότερη και πιο εξειδικευμένη σχέση με τον ξενιστή τους σε σχέση με τις άλλες μορφές και γι' αυτό συνήθως δεν μπορούν να επιβιώσουν σε διαφορετικά φυτά από το συγκεκριμένο πρωτεύοντα ξενιστή τους. Τις περισσότερες φορές είναι

ιδιαίτερα γόνιμα και δίνουν ένα δυναμικό ξεκίνημα στην παρθενογενετική φάση του βιολογικού κύκλου (Blackman 1974).

3.2 Άπτερα και πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά (*Virginoparae*)

Τα άτομα των παρθενογενετικών γενιών που ακολουθούν τα θεμελιωτικά παίρνουν μία από τις δύο διακριτές μορφές που μπορούν να προκύψουν, ανάλογα με τις συνθήκες που επικρατούν, την άπτερη μορφή ή την πτερωτή μορφή. Πρόκειται για παρθενογενετικά θηλυκά. Αν και τα θεμελιωτικά είναι παρθενογενετικά άτομα, αυτά δεν συμπεριλαμβάνονται στον όρο παρθενογενετικά εξ' αιτίας των μορφολογικών και βιολογικών τους ιδιαιτεροτήτων. Θεωρείται ότι τα άπτερα πρέπει να έχουν προέλθει από τροποποίηση των πτερωτών μορφών κατά τη διάρκεια της εξελικτικής πορείας των αφίδων (Johnson & Birks 1960). Τα κύρια χαρακτηριστικά που κάνουν τα άπτερα να διαφέρουν από τα πτερωτά είναι το λιγότερο σκληρητινοποιημένο κεφάλι που κάνει το διαχωρισμό μεταξύ κεφαλής και προθώρακα να είναι λιγότερο ευκρινής και μάλιστα, τα δύο αυτά μέρη είναι ενωμένα σε αρκετά τάξα. Απλοί οφθαλμοί δεν υπάρχουν και οι σύνθετοι είναι συχνά μικρότεροι ή δεν υπάρχουν καθόλου σε ορισμένα τάξα. Στα Aphididae τα μετωπικά φυμάτια είναι πιο ευκρινή και οι κεραίες είναι συχνά μικρότερες και φέρουν λιγότερα ή καθόλου ρινάρια. Τα σιφώνια και η ουρίτσα είναι συνήθως μακρύτερα. Τέλος, ο θώρακας σε ορισμένα τάξα είναι τελείως σκληρητινοποιημένος ενώ στα πτερωτά η κοιλιά δεν είναι σε καμιά περίπτωση εντελώς σκληρητινοποιημένη.

Όσον αφορά τα μόνονικα ολοκυκλικά είδη, κάθε γενιάς τα πτερωτά είναι όμοιας μορφολογίας. Δεν συμβαίνει όμως το ίδιο με τα άπτερα τα οποία διαφέρουν μορφολογικά από γενιά σε γενιά παρουσιάζοντας το φαινόμενο του εξελικτικού πολυμορφισμού (Less 1966). Και στην περίπτωση των ετερόοικων ειδών παρατηρείται εξελικτικός πολυμορφισμός. Στα ετερόοικα είδη η παρθενογένεση παρατηρείται αρχικά στον πρωτεύοντα και στη συνέχεια στο δευτερεύοντα ξενιστή με τα άτομα αυτά να διαφέρουν στη βιολογία και τη μορφολογία τους. Τα άπτερα θηλυκά που προκύπτουν από παρθενογένεση στον πρωτεύοντα ξενιστή και αποτελούν απογόνους του θεμελιωτικού

ονομάζονται *fundrigeniae* ενώ τα θηλυκά που προέρχονται από παρθενογένεση στο δευτερεύοντα ξενιστή ονομάζονται *alienicolae*. Μεταξύ αυτών των δύο μορφών υπάρχουν αρκετές διαφορές οι οποίες σε μερικά είδη δεν είναι τόσο ευκρινείς ενώ σε άλλα είναι τόσο έντονες που είναι πιθανόν να θεωρηθούν λανθασμένα ως διαφορετικά είδη.

Τα πτερωτά άτομα που μεταναστεύουν από τον πρωτεύοντα ξενιστή στο δευτερεύοντα είναι τα *fundrigeniae*. Η μετανάστευση πραγματοποιείται συνήθως τους ανοιξιάτικους μήνες. Λόγω του φαινομένου αυτού της μετανάστευσης που παρουσιάζουν τα *fundrigeniae* ονομάζονται μεταναστευτικά (*spring migrants*) (Miyazaki 1987).

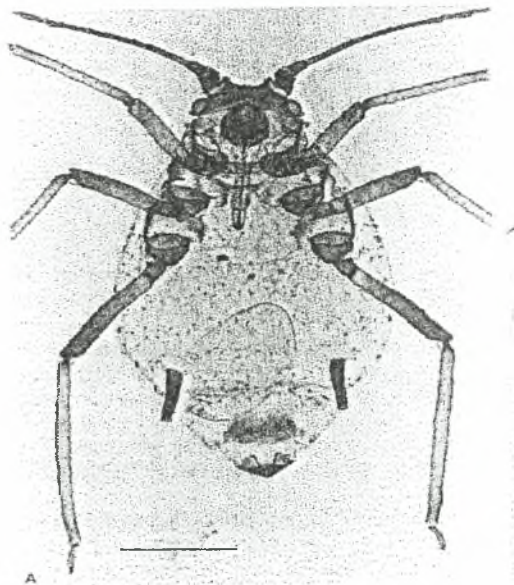
3.3 Θηλυτόκα (*Gynoparae*)

Στα ολοκυκλικά είδη αφίδων ο παρθενογενετικός αναπαραγωγικός κύκλος κλείνει το φθινόπωρο με την παραγωγή των σεξουαλικών μορφών οι οποίες είναι τα αρσενικά και τα σεξουαλικά θηλυκά. Στα ετερόοικα είδη αφίδων τα αρσενικά και τα σεξουαλικά θηλυκά παράγονται από διαφορετικά παρθενογενετικά θηλυκά. Για να παράγουν τα παρθενογενετικά θηλυκά στο δευτερεύοντα ξενιστή τα αρσενικά και τα θηλυτόκα απαιτούνται κατάλληλες περιβαλλοντικές συνθήκες όπως για παράδειγμα μικρή φωτοπερίοδος και χαμηλές θερμοκρασίες. Στη συνέχεια, τόσο τα αρσενικά όσο και τα θηλυτόκα πετούν προς τον πρωτεύοντα ξενιστή όπου τα θηλυτόκα γεννούν τα σεξουαλικά θηλυκά. Μ' αυτό τον τρόπο απαιτούνται δύο γενιές για να παραχθούν τα σεξουαλικά θηλυκά. Το ίδιο μπορεί να συμβεί και με τη παραγωγή αρσενικών (Hille Ris Lambers 1960).

Στα *Pemphigidae* τα σεξουαλικά άτομα παράγονται με διαφορετικό τρόπο. Τα αρσενικά και τα σεξουαλικά θηλυκά παράγονται από το ίδιο πτερωτό παρθενογενετικό θηλυκό το οποίο ονομάζεται *sexupara*. Το *sexupara* παράγει αποκλειστικά σεξουαλικά άτομα και δεν γεννά ποτέ παρθενογενετικά θηλυκά (Hille Ris Lambers 1960).

3.4 Ωοτόκα (*Oviparae*)

Στα Aphidoidea η ωοπαραγωγή περιορίζεται μονάχα στα σεξουαλικά θηλυκά και γι' αυτό το λόγο τα σεξουαλικά θηλυκά ονομάζονται ωοτόκα. Τα ωοτόκα είναι κυρίως άπτερα με κάποιες εξαιρέσεις. Στα Aphididae διακρίνονται μορφολογικά από τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά από την οπίσθια κνήμη η οποία είναι διογκωμένη και φέρει αισθητήριες πλάκες (ρινάρια) που εκκρίνουν φερομόνες οι οποίες προσελκύουν τα αρσενικά (Marsh 1972). Παράλληλα, η γεννητική πλάκα των σεξουαλικών θηλυκών φέρει μεγαλύτερο αριθμό αγκαθωτών εξαρτημάτων σε σχέση με τα παρθενογενετικά θηλυκά. Οι κεραίες τους, τα πόδια, τα σιφόνια και η ουρίτσα είναι συχνά μικρότερου μήκους από αυτά των παρθενογενετικών θηλυκών (Εικόνα 4). Τέλος, μπορεί να διαφέρουν από τα παρθενογενετικά θηλυκά στο χρώμα (Blackman 1974).

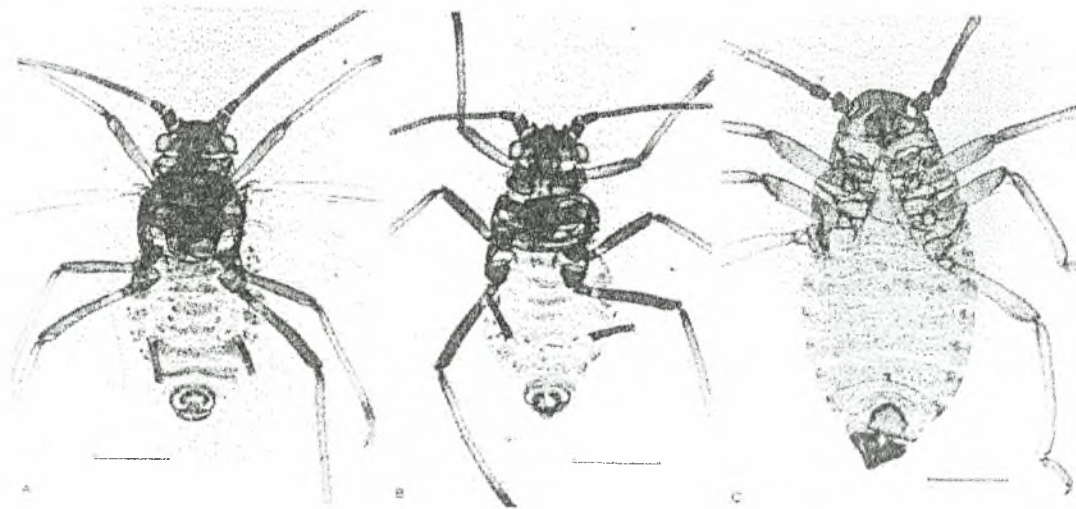


Εικόνα 4. Σεξουαλικό θηλυκό της αφίδας *Schizaphis acori*. (Helle 1987)

3.5 Αρσενικά (*Males*)

Οι αρσενικές αφίδες τις περισσότερες φορές είναι πτερωτές επειδή πρέπει να αναζητήσουν τα θηλυκά. Επιπρόσθετα, σε πολλές ετερόοικες αφίδες όπου τα αρσενικά παράγονται στο δευτερεύοντα ξενιστή, οι αρσενικές αφίδες

πρέπει να πετάξουν ώστε να βρουν τον πρωτεύοντα ξενιστή. Στα αντόοικα είδη που τα αρσενικά παράγονται κοντά στα θηλυκά, μπορεί τα αρσενικά να είναι άπτερα. Τα αρσενικά είναι συνήθως μικρότερου μεγέθους από τα θηλυκά, έχουν όμως μεγαλύτερες κεραίες με πολυάριθμα αισθητήρια με τη μορφή πλακών. Αυτά τα αισθητήρια χρησιμεύουν για να συλλαμβάνουν την οσμή και να βρίσκουν το θηλυκό (Pettersson 1971). Ο εξωτερικός γεννητικός σπλισμός των αρσενικών ατόμων είναι ιδιαίτερα χρωματισμένος και σκληροποιημένος και ιδιαίτερα εμφανής κατά την εξέταση του κάτω μέρους της κοιλιάς του εντόμου με τη βοήθεια οπτικού μικροσκοπίου ή ακόμα και μεγεθυντικού φακού (Εικόνα 5).



Εικόνα 5. Αρσενικά της αφίδας *Schizaphis acori*. Α) πτερωτό αρσενικό Β) άπτερο αρσενικό C) αρσενικό της αφίδας *Stomaphis japonica*. (Helle 1987)

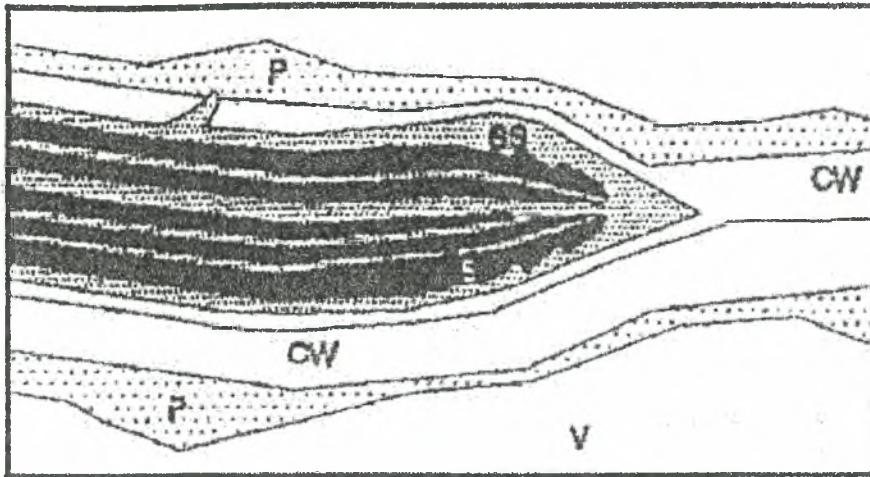
4. ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑ ΤΗΣ ΑΦΙΔΑΣ ΚΑΤΑ ΤΗ ΔΙΑΤΡΟΦΗ

4.1 Δομή των στοματικών μορίων της αφίδας

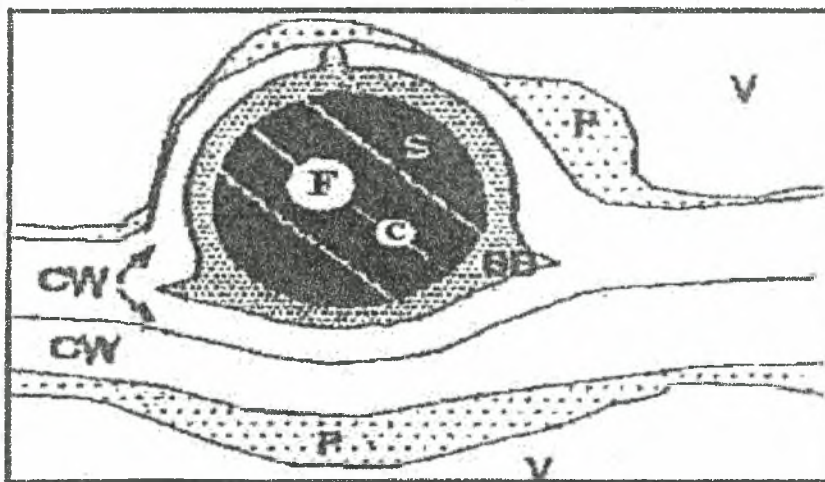
Η αφίδα διαθέτει στοματικά μόρια νύσσοντος μυζητικού τύπου με τα οποία τρέφεται επάνω στον ξενιστή της. Ο τύπος αυτός των στοματικών μορίων αποτελεί τροποποιημένη μορφή των στοματικών μορίων μασητικού τύπου. Το κάτω χείλος (labium) έχει μετατραπεί σε ένα μακρύ κολεό εντός του

οποίου εναποτίθενται οι άνω γνάθοι (*mandibulae*) και κάτω γνάθοι (*maxillae*) μετασχηματισμένοι σε σμίριγγες. Έτσι, τα στοματικά μόρια σχηματίζουν οξύ ρύγχος. Τα στιλέτα των *mandibulae* δεν συνδέονται με αυτά των *maxillae* και αυτό αποδεικνύεται από το γεγονός του εύκολου διαχωρισμού τους κατά την απομάκρυνσή τους από το υπόστρωμα. Το άκρο των στιλέτων μπορεί να διαθέτει έξι έως δέκα σχηματισμούς σαν ακίδες οι οποίοι χρησιμεύουν στην πρόκληση πληγής στο φυτικό ιστό. Στα Σχήματα 5 και 6 που ακολουθούν απεικονίζονται τα στοματικά μόρια της αφίδας σε κατά μήκος και εγκάρσια τομή. Για να επιτευχθεί η διάτρηση του φυτικού υποστρώματος, το έντομο κάνει χρήση των πριονωτών άκρων των άνω γναθικών σμίριγγων που διαθέτει στο ρύγχος του. Για να απομυζήσει φυτικό χυμό χρησιμοποιεί τις κάτω γναθικές σμίριγγες που διεισδύουν στους φυτικούς ιστούς. Οι δύο κάτω γναθικές σμίριγγες (*maxillae*) είναι ενωμένες και σχηματίζουν δύο αγωγούς. Ο αγωγός που χρησιμοποιείται για τη αναρρόφηση του φυτικού χυμού ονομάζεται τροφικός αγωγός ενώ ο άλλος καλείται σιελοφόρος αγωγός και ρόλος του είναι η έκχυση σιέλου στους φυτικούς ιστούς. Η σιέλος αυτή περιέχει πρωτεολυτικά ένζυμα και κάποιες φορές παθογόνους μικροοργανισμούς όπως ιούς και βακτήρια. Οι αγωγοί αυτοί παρουσιάζουν σταδιακή μείωση της διαμέτρου τους με το κεντρικό τους μέρος να είναι περίπου τρεις φορές πιο ευρύ από το ακραίο. Στις εσωτερικές επιφάνειες αυτών των αγωγών υπάρχουν κατά μήκος σχηματισμοί από ρυτίδωμα οι οποίοι χρησιμεύουν κυρίως για το φιλτράρισμα της τροφής. Γενικά, η δομή του ρύγχους είναι όμοια μεταξύ των διαφόρων ειδών μέσα στην υπεροικογένεια *Aphidoidea*. Το μέγεθος του στιλέτου ποικίλει ανάλογα με το είδος και τη μορφή της αφίδας και μπορεί να καθορίζει την εξειδίκευση με το φυτό-ξενιστή. Για παράδειγμα αφίδες που προσβάλλουν δέντρα διαθέτουν μεγαλύτερα στιλέτα έτσι ώστε κατά την διείσδυση να φτάνουν το φελλώδες κάμβιο ή το φλοιώμα. Σε αφίδες που προσβάλλουν ποώδη φυτά το μήκος και το μέγεθος του στιλέτου ποικίλει ανάλογα με τα αγωγά στοιχεία του φυτού που προσβάλλουν (Gibson 1972). Τέλος, υπάρχουν και ορισμένες αφίδες που τρέφονται διαμέσου των στομάτων των φυτών, και αυτό είναι ένα

χαρακτηριστικό που ίσως οφείλεται στο μέγεθος των σιλιέτων που διαθέτουν (Sorin 1966, Dixon & Shearer 1974).



Σχήμα 6. Κατά μήκος τομή των στοματικών μορίων της αφίδας. (όπου CW:κυτταρικό τοίχωμα, P:πρωτόπλασμα, V:χυμοτόπιο, S:σιλιέτα, SS: σταγόνα-“θήκη” σιέλου, F:τροφικός αγωγός και C:σιελοφόρος αγωγός (Tjallingii αδημοσιευτα).



Σχήμα 7. Εγκάρσια τομή των στοματικών μορίων της αφίδας (Tjallingii αδημοσιευτα).

4.2 Τρόπος διατροφής της αφίδας

Πριν ακόμα η αφίδα ξεκινήσει να τρυπά με τις σμίριγγές της τα κύτταρα και ξεκινήσει να τρέφεται επάνω στον ξενιστή της, περνάει μια χρονική περίοδος (περίοδος πριν τη διάτρηση) όπου το ρύγχος του εντόμου δεν έρχεται

σε καμία επαφή με το φυτικό υπόστρωμα. Αυτή την περίοδο το έντομο μπορεί να παραμένει ακίνητο ή και να κινείται με το ρύγχος -το οποίο κανονικά βρίσκεται προσαρτημένο παράλληλα με το σώμα του εντόμου- να βρίσκεται κάθετα στη φυτική επιφάνεια χωρίς όμως να την αγγίζει.

Στη συνέχεια, όταν οι σμίριγγες ξεκινούν τη διείσδυσή του στο κύτταρο, το ρύγχος βρίσκεται επίσης σε κάθετη θέση ως προς τη φυτική επιφάνεια. Οι κεραίες ξεκινούν από το μπροστά μέρος που βρίσκονται να κινούνται προς το πίσω μέρος του σώματος όπου και είναι η χαρακτηριστική θέση που βρίσκονται όταν το έντομο τρέφεται. Οι κεραίες κατά τη διάρκεια του χρονικού διαστήματος που τρέφεται η αφίδα παραμένουν σ' αυτή τη θέση χωρίς να σηκώνονται και με τα άκρα τους να έχουν κατεύθυνση προς την ουρίτσα τους. Συνήθως ο τερματισμός των δοκιμαστικών τρυπημάτων που πραγματοποιεί η αφίδα ή ο τερματισμός της διατροφής σηματοδοτούνται από την κίνηση των κεραιών προς τα επάνω και προς τα μπροστά.

Οι μηχανισμοί που λαμβάνουν μέρος κατά τη διατροφή του εντόμου περιγράφονται στη συνέχεια. Η ακολουθία των γεγονότων που συνοδεύουν τις κινήσεις των στιλέτων μέσα στο ρύγχος φαίνεται ότι ξεκινά αρχικά από διαδοχικές κινήσεις εναλλάξ των στιλέτων των άνω γνάθων και στη συνέχεια σε συνδυασμό με των κάτω γνάθων έτσι ώστε η πρόοδος των γεγονότων να εξαρτάται από την καθοδήγηση των άνω γνάθων. Κατά την έξοδο, οι άνω γνάθοι τραβούν πίσω και καλύπτουν τις κάτω γνάθους ενώ τα στιλέτα ακόμα συνεχίζουν να πραγματοποιούν εναλλάξ κινήσεις έως ότου το ρύγχος της αφίδας απομακρυνθεί απ' το υπόστρωμα. Σημειώνεται ότι η είσοδος των στιλέτων στον ξενιστή προϋποθέτει τηλεσκοπική κίνηση του labium (Pollard 1977).

Εκτιμήσεις για την είσοδο των στιλέτων καθώς και τη διάτρηση των φυτικών ιστών έχουν δοθεί από πολλούς συγγραφείς όπως Evert et al. (1973) και οι Kennedy και Fosbrooke (1973). Επιγραμματικά η διαδικασία είναι η εξής:

Η επιλογή του φυτού ξενιστή όπως και το ακριβές σημείο της διάτρησης είναι αποτέλεσμα ενός συνόλου ερεθισμάτων. Αρχικά γίνονται αρκετά

διερευνητικά νύγματα έως ότου αποδεχτεί τον ξενιστή ως κατάλληλο για να διατραφεί. Στο σημείο που επιλέγει το έντομο να τρυπήσει, εκχύνει παχύρρευστο σίελο ώστε να σχηματίσει μια σταγόνα-“θήκη”. Ο παχύρρευστος αυτός σίελος είναι κυρίως λιποπρωτεϊνικής φύσης με περίπου το 10% αυτού να είναι φωσφολιπίδια. Τα στιλέτα τρυπά την επιδερμίδα του φυτού κατά μέσο όρο σε ένα λεπτό. Αμέσως ακολουθεί η διάτρηση της υποδερμίδας, του μεσόφυλλου, κλπ. έως ότου φτάσει στο φλοιώμα. Εδώ η δίοδος από τα στρώματα αυτά είναι χρονοβόρα διαδικασία και συνήθως από μερικά λεπτά μπορεί να διαρκέσει και ώρες, ακόμα και μέρες (για τα δέντρα). Η διάτρηση ενός κυτταρικού τοιχώματος μπορεί να διαρκέσει 5 έως 10min κατά προσέγγιση. Ο ρόλος που παίζουν οι πηκτινάσες σε αυτή τη διαδικασία έχει διευκρινιστεί από τους Adams και McAllan (1958), οι οποίοι και έκαναν διάκριση των αφίδων με βάση τη μέθοδο διάτρησης και τα ενζυμικά συμπληρώματα. Μέσα στο φυτό τα στιλέτα καλύπτονται από τη σταγόνα-“θήκη” σιέλου μέχρι και τα άκρα των στιλέτων. Η μορφή της σταγόνας-“θήκης” αυτής ποικίλει ανάλογα με την αφίδα, το φυτό και άλλους παράγοντες, από εξαιρετικά λοβώδη έως πάρα πολύ λεπτή σαν στρώμα.

Κατά την είσοδο των στιλέτων, και έως ότου φτάσουν τον τελικό προορισμό, που συνήθως είναι το φλοιώμα, περίοδοι με κινήσεις των στιλέτων και έκκριση σιέλου εναλλάσσονται τόσο μεταξύ τους όσο και με περιόδους αναρρόφησης. Για να φτάσουν τα στιλέτα στο φλοιώμα θα αλλάξουν υπό κανονικές συνθήκες αρκετές φορές κατεύθυνση. Αυτό πιθανόν είναι τυχαίο ή ποικίλει ανάλογα με τη φύση του ιστού του ξενιστή. Σε άλλες περιπτώσεις όμως, ένας κατευθυντήριο μηχανισμός είναι αυτός που λειτουργεί βάσει του PH, τις σκληρότητας των κυτταρικών τοιχωμάτων ή άλλων παραγόντων. Όταν τα στιλέτα συναντήσουν τους ηθμοσωλήνες μόνο οι σμίριγγες των κάτω γνάθων διαπερνούν το κυτταρικό τοίχωμα όπου με κινήσεις σύσπασης ανοίγουν και αποκαλύπτουν τα άκρα του τροφικού και σιελοφόρου αγωγού. Κατά τη διάρκεια της διατροφής δεν παρατηρούνται κινήσεις των στιλέτων και έκκριση σιέλου. Κατά την έξοδο, εκκρίνεται παχύρρευστη σίελος που καλύπτει

το ρύγχος καθώς και το κενό της σταγόνας-“θήκης” που καταλάμβαναν τα στιλέτα.

4.3 Φυσιολογία της θρέψης

Η θρέψη είναι μία διαδικασία μέσω της οποίας οι ζωντανοί οργανισμοί προμηθεύονται και χρησιμοποιούν τα συστατικά της τροφής. Η φυσιολογία της θρέψης των αφίδων περιλαμβάνει γεγονότα όπως η πρόσληψη του φυτικού χυμού, η χημική του σύσταση, οι χημικές και φυσιολογικές διαδικασίες που απαιτούνται για τη μετατροπή του προσλαμβανόμενου χυμού σε σωματικούς ιστούς και ενέργεια, οι απαιτήσεις σε θρεπτικά στοιχεία και ο ρόλος της θρέψης στις μεταβολικές λειτουργίες όπως η ανάπτυξη και η αναπαραγωγή. Οι αφίδες τρέφονται στην πλειοψηφία τους με χυμό από το φλοιώμα των ξενιστών τους (Smolarz 1970, Richardson 1982) έχοντας ως καθοδηγητικούς παράγοντες χημικά και φυσικά ερεθίσματα. Παρ’ όλα αυτά υπάρχουν εξαιρέσεις στον κανόνα, όπως για παράδειγμα οι Adelgidae που τρέφονται στο παρέγχυμα (Balch 1952). Ακόμα και διαφορετικοί βιότυποι του ίδιου είδους μπορεί να τρέφονται σε διαφορετικές θέσεις (Saxena & Chada 1971).

Οι αφίδες που είναι ετερόοικες και εναλλάσσουν τον ξενιστή, αποικίζουν συνήθως το δευτερεύοντα ξενιστή το καλοκαίρι. Το φθινόπωρο τα πτερωτά επαναποικίζουν το πρωτεύοντα ξενιστή και γεννούν τα χειμέρια ωά. Η ποιότητα των θρεπτικών στοιχείων που παρέχει ο κάθε ξενιστής σε κάθε εποχή διαφέρει και αν και δεν είναι ο κύριος λόγος για τη μετανάστευση, είναι ένας από τους παράγοντες που εξηγούν την εναλλαγή ξενιστών (Kennedy & Booth 1951, 1954). Οι μορφές που εμφανίζονται στο βιολογικό κύκλο των ετερόοικων αφίδων εμφανίζονται να έχουν διαφορετικές απαιτήσεις σε τροφή (Mittler 1973). Οι δευτερεύοντες ξενιστές, τουλάχιστον για το μικρό χρονικό διάστημα που τους αποικίζουν οι αφίδες, φαίνεται ότι παρέχουν υψηλής ποιότητας θρεπτικά που μπορεί να είναι ιδιαίτερα απαραίτητα για τη μορφή που τρέφεται με αυτά (Srivastava & Auclair 1971b). Αποτελέσματα χημικών αναλύσεων στο χυμό του φλοιώματος πολλών ξενιστών έδειξαν ότι αποτελεί

πηγή διατροφής πλήρη σε θρεπτικά στοιχεία. Οι διατροφικές απαιτήσεις των αφίδων είναι όμοιες με αυτές των άλλων εντόμων και η φυσιολογία της θρέψης είναι πολύ καλά προσαρμοσμένη στον τύπο της προσληφθείσας τροφής.

4.4 Αποδοχή ξενιστή

Οι αφίδες αμέσως εφόσον βρεθούν επάνω σε ένα φυτό, παρουσιάζουν χαρακτηριστική συμπεριφορά περπατώντας στο φυτό και τρυπώντας το κάνοντας δοκιμαστικά νύγματα. Κατά τη διάρκεια των νυγμάτων τα σιλιέτα του ρύγχους εξερευνούν το φύλλο. Τα δοκιμαστικά αυτά νύγματα δεν πραγματοποιούνται για να τραφεί το έντομο αλλά για την αναγνώριση του ξενιστή και την εξεύρεση ιστών με τα απαραίτητα θρεπτικά στοιχεία (Pollard 1973).

Τα πρώτα νύγματα μπορεί να πραγματοποιηθούν τόσο στην επάνω όσο και στην κάτω επιφάνεια του φύλλου. Τα άπτερα της αφίδας *Acyrtosiphon pisum* (Harris), όταν τοποθετηθούν επάνω σε φυτό ξενιστή μετά από λίγα τρυπήματα πηγαίνουν στην κάτω επιφάνεια του φύλλου. Αυτή η συμπεριφορά οδήγησε στην υπόθεση ότι υπάρχουν στην επάνω επιφάνεια του φύλλου ερεθίσματα κίνησης που κάνουν την αφίδα να πηγαίνει στην κάτω επιφάνεια του φύλλου όπου και εγκαθίστανται. Αντίθετα, η συμπεριφορά τους σε φυτά μη ξενιστές είναι διαφορετική αφού οι αφίδες μετά από σύντομα τρυπήματα εγκαταλείπουν το φυτό (Klingauf 1970).

Από κάποιους ερευνητές αναφέρεται, ότι κατά τη διάρκεια των σύντομων δοκιμαστικών νυγμάτων οι αφίδες μπορούν να προσλάβουν μικρές ποσότητες φυτικού χυμού πριν ακόμα φτάσουν στο φλοιώμα (Watson & Nixon 1953). Οι McLean and Kinsey (1967, 1968) χρησιμοποιώντας τη μέθοδο της Ηλεκτρικής Καταγραφής της Συμπεριφοράς Διατροφής (EPG) και ο Henning (1968) χρησιμοποιώντας φθορίζουσα χρώση επιβεβαίωσαν τη λήψη χυμού από το φυτό.

Θετικά ερεθίσματα συχνά εντείνουν και αυξάνουν τη συχνότητα και τη διάρκεια των νυγμάτων. Η διάρκεια της βάδισης του εντόμου στο υπόστρωμα μειώνεται ενώ ο χρόνος πραγματοποίησης νυγμάτων αυξάνεται.

Αντίθετα, σε φυτά μη ξενιστές τα νύγματα μειώνονται και ο χρόνος βάδισης στο υπόστρωμα αυξάνει ενώ η παραμονή στο φύλλο είναι κατά κανόνα μικρή (Klingauf 1975).

Σε πειράματα μελέτης της συμπεριφοράς της αφίδας *Myzus persicae* κατά τη διατροφή της σε ανθεκτικούς και ευαίσθητους γενότυπους ροδακινιάς (Sauge et al. 1998) παρατηρήθηκαν λιγότερα δοκιμαστικά νύγματα στους ευαίσθητους γενότυπους έως ότου η αφίδα ξεκινήσει να τρέφεται στο φλοιώμα. Παράλληλα, η διάρκεια αυτών των νυγμάτων βρέθηκε πολύ μικρότερη στους ανθεκτικούς γενότυπους. Τα ίδια αποτελέσματα είχε η ίδια μελέτη της αφίδας *Acyrtosiphon pisum* (Caillaud 1999) οδηγώντας στο συμπέρασμα ότι η αφίδα ενεργεί διαφορετικά σε ευαίσθητα φυτά, πραγματοποιώντας λίγα αλλά μεγάλης διάρκειας δοκιμαστικά νύγματα και στη συνέχεια προχωρά γρήγορα στη διατροφή στο φλοιώμα, ενώ σε ανθεκτικούς γενότυπους τα σύντομα δοκιμαστικά νύγματα είναι πολυάριθμα και συντομότερα.

Όταν η αφίδα δεχτεί θετικά ερεθίσματα κατά τη δοκιμή του ξενιστή, προσπαθεί στη συνέχεια να εισάγει τα σιλέτα της μέσα στους φυτικούς ιστούς. Έχει βρεθεί ότι η αφίδα *M. persicae* διατρυπά ένα επιδερμικό κύτταρο σε 1 λεπτό (Bradley 1952) και χρειάζεται το λιγότερο 15 λεπτά για να φτάσει στο φλοιώμα (Auclair 1963).

Τα περισσότερα είδη αφίδων τρυπούν στο μεσοκυττάριο χώρο με τη βοήθεια υδρολυτικών ενζύμων του σιέλου και κυρίως τις πηκτινάσες διαλύοντας το μεσαίο στρώμα της λαμέλλας μεταξύ των κυττάρων. Ο τελικός στόχος των σιλέτων είναι η περιοχή του φλοιώματος και σπάνια τα σιλέτα καταλήγουν στο ξύλωμα ή στα παρεγχυματικά κύτταρα (Brandes 1923, Smith 1926). Εάν τα σιλέτα τρυπήσουν το ξύλωμα τότε η αφίδα τα απομακρύνει σε σύντομο χρονικό διάστημα και ξαναξεκινά τη διείσδυση μέχρι να βρει το φλοιώμα (O'Loughing & Chambers 1969).

Ο αριθμός και η διάρκεια των φάσεων, που τα σιλέτα της αφίδας βρίσκονται στο φλοιώμα και εκκρίνεται σιέλος, σχετίζονται άμεσα με την καταλληλότητα του φυτού ως ξενιστή. Πολλές τέτοιες φάσεις και μεγάλης

διάρκειας σηματοδοτούν την ανθεκτικότητα του φυτού ενώ λιγότερες και μικρότερης διάρκειας που οδηγούν στη συνέχεια σε αναρρόφηση χυμού από το φλοιώμα υποδηλώνουν την καταλληλότητα του ξενιστή (Klingler et al. 1998, Sauge et al. 1998).

4.5 Μετάδοση ιών κατά τη διατροφή

Μια ένδειξη για το γεγονός ότι οι αφίδες έχουν προσαρμοστεί κατά ιδανικό τρόπο έτσι ώστε να μεταφέρουν ιούς είναι ο μεγάλος αριθμός και η ποικιλομορφία των αφιδομεταδιδόμενων ιών, οι οποίοι και υπερβαίνουν κάθε άλλο τύπο ιών που σχετίζονται με φορέα. Αναφέρεται ότι κανένα άλλο αρθρόποδο, είτε από την άποψη του μεγέθους του πληθυσμού του ή από την άποψη της συμπεριφοράς του, δεν είναι τόσο κατάλληλο για την μετάδοση ιών όσο τα Aphididae. Ίσως, η ιδανική αυτή προσαρμογή των αφίδων να εξηγεί γιατί τόσοι πολλοί ιοί των φυτών έχουν αναπτύξει μηχανισμούς ώστε με επιτυχία να χρησιμοποιούν τις αφίδες ως μέσο διασποράς .

Ένα άλλο χαρακτηριστικό των εντόμων αυτών, που ίσως να είναι σημαντικός παράγοντας στην προσαρμοστικότητά τους ως φορείς ιών, είναι ο τρόπος που διατρυπούν τους φυτικούς ιστούς και διατρέφονται χωρίς να προκαλέσουν τραυματισμό στον ξενιστή. Μπορούν εύκολα να εισάγουν τα στιλέτα τους στο φυτικό υπόστρωμα είτε επιφανειακά είτε σε σημαντικό βάθος, και μπορεί να διατραφούν για μεγάλα χρονικά διαστήματα με σχετικά πολύ μικρό τραυματισμό των κυττάρων του φυτού σε σχέση με άλλα ημίπτερα. Ίσως είναι αυτό περισσότερο από κάθε άλλο γνώρισμα που συντείνει στην επιτυχία των αφίδων ως φορείς ιών (Shepherd 1977).

Οι αφιδομεταδιδόμενοι ιοί σχετίζονται τόσο με το φλοιώμα όσο και με τους υπερκείμενους ιστούς, σε αντίθεση με τα τζιτζικάκια που μεταδίδουν κυρίως ιούς που σχετίζονται αποκλειστικά με το φλοιώμα Αυτό μπορεί να έχει προέλθει από το διαφορετικό τρόπο διατροφής μεταξύ αυτών των εντόμων. Οι αφίδες πραγματοποιούν σύντομα νύγματα (pd) τόσο σε επιφανειακούς όσο και σε βαθύτερους ιστούς, κυρίως ενδοκυτταρικά, και στην προσπάθειά τους να φτάσουν το φλοιώμα προκαλούν σχετικά μικρό τραυματισμό στα παρακείμενα

κύτταρα. Αντίθετα τα τζιτζικάκια τρυπώντας με τα σιλέτα τους προκαλούν περισσότερη ζημιά στους ιστούς (Forbes 1977, Harris 1977a, Harris 1977b, Pollard 1977).

Παράλληλα, η διατροφική συμπεριφορά της αφίδας επηρεάζεται σημαντικά από παράγοντες του φυτού που μπορεί να είναι τόσο φυσικοί όσο και χημικοί. Στους φυσικούς παράγοντες, μορφολογικά χαρακτηριστικά όπως η τρυφερότητα ή η σκληρότητα του φυτικού ιστού, η παρουσία τριχών ή αγκαθιών, η κηρώδης επικάλυψη της επιδερμίδας, ακόμα και το χρώμα επηρεάζει στην επιλογή του φυτού ως τόπο διατροφής της αφίδας. Στους χημικούς παράγοντες αξίζει να αναφερθούν αυτοί που προκαλούν ερεθισμό στο έντομο για να διατραφεί στο φυτό ή ουσίες τοξικές που κάνουν απαγορευτική τη διατροφή του εντόμου επάνω σε αυτούς τους φυτικούς ιστούς. Ταυτόχρονα, περιβαλλοντικοί παράγοντες όπως η θερμοκρασία, η υγρασία και ο άνεμος επηρεάζουν τις κινήσεις των αφίδων και τη διατροφή τους ενώ μπορεί να λεχθεί ότι ακόμα και τα είδη ή οι ποικιλίες των φυτών που λειτουργούν ως δότες ή δέκτες των ιικών σωματιδίων επηρεάζουν την ικανότητα της αφίδας να μεταδώσει τον ιό.

5. ΜΕΤΑΔΟΣΗ ΙΩΝ ΑΠΟ ΤΙΣ ΑΦΙΔΕΣ

5.1 Γενικά

Οι αφίδες αποτελούν πολύ σημαντικούς φορείς των ιών των φυτών. Ο αριθμός και η ποικιλία των τρόπων μετάδοσής τους είναι μοναδικός στη φύση σε σύγκριση με αυτούς που έχουν μελετηθεί σε άλλες ομάδες φορέων ιών. Αν και υπάρχουν επαρκή στοιχεία όσον αφορά τα χαρακτηριστικά καθ' ενός από τους αφιδομεταδιδόμενους ιούς, συνήθως γίνεται αναφορά σ' αυτούς βάσει του τρόπου μετάδοσής τους από τις αφίδες-φορείς. Οι όροι που χρησιμοποιούνται συνήθως είναι: μη έμμοнос, έμμοнос και ημιέμμοнос που αν και αυτοί οι όροι περιγράφουν τον τρόπο μετάδοσης, ωστόσο χρησιμοποιούνται και για να χαρακτηρίσουν τον εκάστοτε ιό.

5.2 Μετάδοση των φυτικών ιών

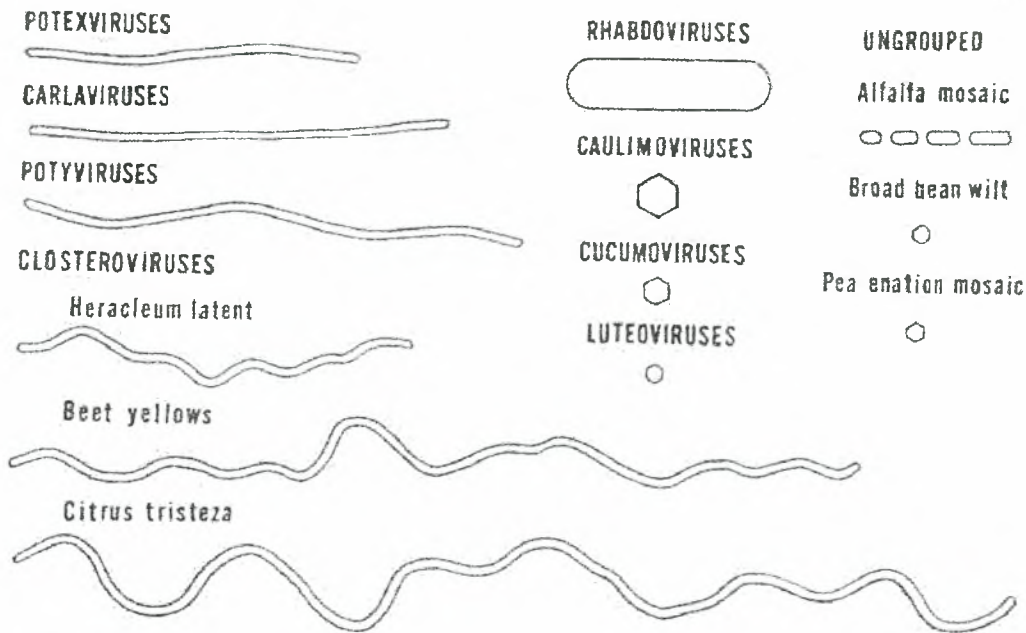
Οι φυτικοί ιοί δεν είναι δυνατόν να μεταφερθούν με τη βροχή ή τον άνεμο εξ' αιτίας του ότι δεν βγαίνουν ποτέ από τα κύτταρα στα οποία βρίσκονται. Ακόμα κι αν επιτευχθεί έξοδος χυμού από μολυσμένα κύτταρα για τον οποιοδήποτε λόγο, για να γίνει μόλυνση άλλου φυτού απαραίτητη προϋπόθεση είναι η είσοδος του χυμού αυτού με τα ιϊκά σωματίδια μέσα σε ζωντανά κύτταρα. Υπάρχουν πολλοί τρόποι μετάδοσης ιών από το ένα φυτό στο άλλο. Μερικοί από αυτούς είναι με το αγενές πολλαπλασιαστικό υλικό, κατά τον εμβολιασμό από το υποκείμενο στο εμβόλιο και από το εμβόλιο στο υποκείμενο, σε ορισμένες περιπτώσεις με τον εγγενή πολλαπλασιασμό, με μηχανικό τρόπο για μερικούς ιούς και με διάφορους οργανισμούς φορείς όπως για παράδειγμα έντομα, νηματώδεις, ακάρεα, μύκητες και σπερματοφύτα.

Στη φύση, το μεγαλύτερο ποσοστό της μετάδοσης των ιών επιτυγχάνεται με έντομα φορείς. Οι σημαντικότεροι φορείς ανήκουν στη τάξη των Ομοπτέρων και κυρίως στις οικογένειες Aphididae και Cicadelidae ενώ έντομα που ανήκουν στις οικογένειες των Aleurodidae, Coccoidae και Membracidae είναι δευτερευούσης σημασίας σε σχέση με τα πρώτα.

Οι ιοί ανάλογα με το μέρος του σώματος του εντόμου που απαντώνται και με τον τρόπο που μπορούν να μεταδοθούν, χωρίζονται σε δύο μεγάλες κατηγορίες. Όταν ο ιός βρίσκεται μονάχα στα στοματικά μόρια του εντόμου (στο ρύγχος του) ονομάζεται μη έμμονος ενώ εάν συγκεντρώνεται και διατηρείται στο σώμα του εντόμου, ο ιός λέγεται έμμονος. Στην περίπτωση που ο έμμονος ιός μπορεί να πολλαπλασιάζεται μέσα στο σώμα του εντόμου, τότε πρόκειται για πολλαπλασιαστικό ιό (Huff 1931).

Η μη έμμονη μετάδοση εμπεριέχει προσωρινή σχέση μεταξύ φορέα και ιού. Ο βασικός μηχανισμός μετάδοσης στηρίζεται στην ύπαρξη των ιϊκών σωματιδίων στην άκρη του στυλέτου ή στην εσωτερική επιφάνεια του συστήματος των άνω γνάθων (Taylor & Robertson 1974) και γι' αυτό το λόγο οι ιοί που μεταδίδονται με αυτό τον τρόπο ονομάζονται ιοί φερόμενοι στο στυλέτο (*stylet borne viruses*) (Kennedy et al. 1962). Διαφορετική άποψη εκφέρεται από άλλους ερευνητές, οι οποίοι υποστηρίζουν ότι τα ιϊκά

σωματίδια απορροφούνται από το σιλέτο, περνούν στον οισοφάγο και στη συνέχεια ελευθερώνονται με την εκρόφηση του χυμού (Harris & Bath 1973). Για τη μετάδοση των μη έμμονων ιών, αρκεί το έντομο να τραφεί έστω και για μικρό χρονικό διάστημα πραγματοποιώντας ελάχιστα νύγματα (probes) επάνω στο ιωμένο φυτό ώστε να προσλάβει τα ιϊκά σωματίδια μέσω του χυμού. Πειραματικά δεδομένα έχουν δείξει ότι για να προσλάβει η αφίδα τον ιό, χρόνος μικρότερος του ενός λεπτού είναι αρκετός (Sylvester 1949). Τον ιό μπορεί να τον μεταδώσει αμέσως σε υγιή φυτά όταν τραφεί επάνω σ' αυτά. Αυτή την ικανότητα να μεταδίδει το έντομο τον ιό μπορεί να τη διατηρήσει από λίγα δευτερόλεπτα έως λίγες ώρες το πολύ. Τα μέγιστα επίπεδα πρόσληψης του ιού επιτυγχάνονται με ένα και μόνο νύγμα (probe) (Sylvester 1949) αλλά στις περιπτώσεις αυτές, η ικανότητα μετάδοσης του ιού χάνεται στην πλειοψηφία των περιπτώσεων (Hoggan 1933). Ο βαθμός απώλειας της ικανότητα μετάδοσης του ιού είναι μεγαλύτερος σε αφίδες που έχουν τραφεί προηγουμένως απ' ότι στις νηστευμένες αφίδες (Watson & Roberts 1940). Επίσης, ο βαθμός απώλειας της ικανότητας μετάδοσης ακολουθεί εκθετική καμπύλη και σχετίζεται θετικά με την θερμοκρασία (Kassanis 1942). Παραδείγματα ιών αυτής της κατηγορίας αποτελούν οι εξής ιοί: potyviruses, potexviruses, carlaviruses, cucumoviruses, caulimoviruses. Η απεικόνιση του σχετικού μεγέθους και σχήματος των κυριότερων ομάδων αφιδομεταδιδόμενων ιών φαίνεται στην Εικόνα 8.



Εικόνα 8. Απεικόνιση του σχετικού μεγέθους και σχήματος των κυριότερων ομάδων αφιδομεταδιδόμενων ιών. (Dixon 1998)

Στην περίπτωση των έμμονων ιών, η πρόσληψη του ιού από το φορέα αυξάνει όσο αυξάνει το χρονικό διάστημα όπου τα στίλετα της αφίδας διαπερνούν το φυτικό υπόστρωμα, αλλά αυξάνει και όσο παρατείνεται ο χρόνος που ο φορέας τρέφεται στο ωμένο φυτό. Η πρωτότερη νηστεία του εντόμου δεν επηρεάζει την αποτελεσματικότητα πρόσληψης του ιού ούτε και το χρονικό διάστημα που θα διατηρήσει ο φορέας την ικανότητα μετάδοσής του. Το έντομο δεν μπορεί να μεταδώσει αμέσως τον ιό παρά μόνο μετά την πάροδο ορισμένου χρονικού διαστήματος της τάξης των 12 ή περισσότερων ωρών. Ωστόσο, την ικανότητά του το έντομο να μεταδίδει τον έμμονο ιό τη διατηρεί για πολύ μεγάλο χρονικό διάστημα, συνήθως για την υπόλοιπη ζωή του, με το βαθμό αποτελεσματικότητας να μειώνεται με την αύξηση της ηλικίας (Sylvester 1988). Το χρονικό διάστημα από τη στιγμή που θα τραφεί το έντομο στο ωμένο φυτό έως και τη στιγμή που θα μπορέσει να μεταδώσει τον ιό με έμμονο τρόπο, ονομάζεται χρόνος επώασης. Ο χρόνος επώασης εξαρτάται από τη θερμοκρασία και άλλους παράγοντες και αντιστοιχεί στο χρονικό διάστημα που απαιτείται για την είσοδο των ιικών σωματιδίων από τον πεπτικό σωλήνα στο κυκλοφορικό σύστημα και στη συνέχεια στους

σιελογόνους αδένες. Από πειραματικά δεδομένα έχει βρεθεί ότι η ικανότητα πρόσληψης του ιού αυξάνει με την ηλικία του εντόμου, και ότι ο χρόνος επώασης επιμηκύνεται συναρτήσει της ηλικίας. Την ικανότητα μετάδοσης της ασθένειας δεν τη χάνει ο φορέας με την έκδυση και το πέρασμα από τη μία μορφή στην άλλη. (Sylvester 1988). Παράδειγμα έμμονων ιών αποτελούν οι luteoviruses. Ο έμμονος ή μη έμμονος τρόπος μετάδοσης του ιού δεν εξαρτάται από το έντομο αλλά μονάχα από τον ίδιο τον ιό.

Από κάποιους επιστήμονες προτείνεται και μία τρίτη κατηγορία, αυτή των ημιμόνιμων ιών. Σ' αυτή την κατηγορία ανήκει ένας μικρός αριθμός ιών. Ως ημιέμμονοι θεωρούνται οι ιοί που μπορούν να μεταδοθούν από τα έντομα φορείς τους κατά ένα χρονικό διάστημα ενδιάμεσο από αυτά των δύο παραπάνω κατηγοριών. Σ' αυτό τον τρόπο μετάδοσης, προηγούμενη νηστεία του εντόμου δεν αυξάνει την ικανότητα μετάδοσης του ιού. Σε αντίθεση με τη μη έμμονη μετάδοση, η ημιέμμονη βασίζεται κυρίως στη διατροφή του εντόμου και όχι στην πραγματοποίηση νυγμάτων. Γι' αυτό το λόγο και υπάρχει θετική συσχέτιση ανάμεσα στη διάρκεια της περιόδου πρόσληψης του ιού κατά τη διατροφή και την ικανότητα μετάδοσης. Έτσι, το μέγιστο της πρόσληψης του ιού συμπίπτει με το τέλος της διατροφής του εντόμου. Την ικανότητά του το έντομο να μεταδώσει τον ιό την χάνει με την πάροδο των ωρών. Ο βαθμός της απώλειας εξαρτάται από τη θερμοκρασία αλλά σε αντίθεση με τη μη έμμονη μετάδοση, η διατήρησή της δεν εξαρτάται από το εάν ο φορέας είχε τραφεί η νηστέψει πριν. Αξιοσημείωτο είναι το γεγονός ότι οι ιοί αυτοί δεν απαντώνται στο εσωτερικό του σώματος των εντόμων και παύουν να υπάρχουν μετά την έκδυση (Sylvester 1988). Παράδειγμα ημιέμμονων ιών αποτελούν οι closteroviruses.

Τέλος, είναι γνωστό ότι κατά κανόνα οι έμμονοι ιοί δεν μεταδίδονται με μηχανικό τρόπο. Η μετάδοσή τους ωστόσο είναι περισσότερο αποτελεσματική εάν το έντομο πριν τοποθετηθεί επάνω στο ιωμένο φυτό κρατηθεί για ένα χρονικό διάστημα χωρίς να τρέφεται (Watson 1938) και μάλιστα εάν μετά αφηθεί για πολύ μικρό χρονικό διάστημα να προσλάβει τον ιό. Ωστόσο, ικανοποιητική εξήγηση για τον τρόπο που επιδρά η νηστεία στην

αποτελεσματικότερη πρόσληψη του ιού από τις αφίδες δεν υπάρχει μέχρι σήμερα. Οι περισσότεροι ερευνητές δέχονται ως μέρος της εξήγησης το γεγονός ότι η νηστεία αυξάνει τη διάθεση του εντόμου να πραγματοποιήσει νύγματα στο φυτικό υπόστρωμα (Bradley 1952). Σε αντίθεση με τους έμμοτους ιούς, οι μη έμμοτοι εύκολα μεταδίδονται με το μηχανικό τρόπο. Για τη μετάδοση των μη μόνιμων ιών αρκούν δηλαδή μερικά δοκιμαστικά νύγματα (pds) από την αφίδα στο υγιές φυτό ώστε να μολυνθεί. Επίσης, η εύκολη πρόσληψη των μη έμμοτων ιών ευνοείται από τη διατροφική συμπεριφορά της αφίδας. Όταν προσροφά χυμό η αφίδα από ωμένο φυτό, στο άκρο του τροφικού αγωγού συγκρατούνται τα ιικά σωματίδια τα οποία και από εκεί θα μεταδοθούν στο υγιές φυτό όταν η αφίδα θα πραγματοποιεί δοκιμαστικά νύγματα για να αποδεχτεί ή να απορρίψει τον ξενιστή.

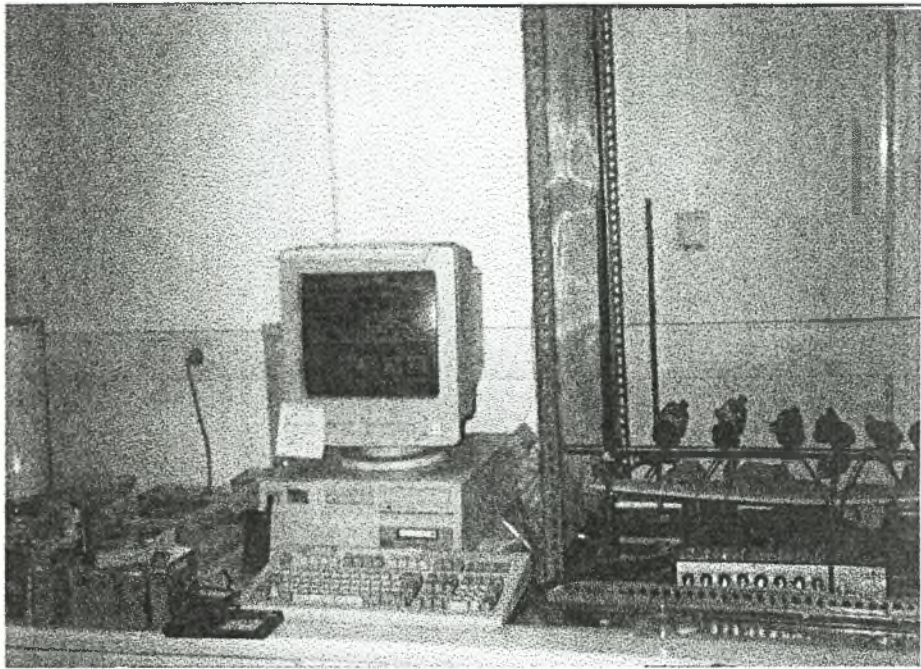
6. ΜΕΛΕΤΗΣ ΤΗΣ ΔΙΑΤΡΟΦΙΚΗΣ ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑΣ ΤΩΝ ΑΦΙΔΩΝ

6.1 Ηλεκτρική καταγραφή της συμπεριφοράς διατροφής (EPG).

Η διατροφική συμπεριφορά των αφίδων εκτός από την λήψη της τροφής και την έκκριση του σιέλου, περιλαμβάνει και δραστηριότητες όπως κινήσεις του στιλέτου και αλληλεπιδράσεις με το φυτό. Αν και οι μηχανικές κινήσεις του στιλέτου και η έκκριση διαφορετικών τύπων σιέλου που έχουν ως αποτέλεσμα τη διάτρηση της επιφανείας του φλοιώματος είναι γνωστές, είναι ακόμα άγνωστες μερικές λεπτομέρειες που συνοδεύουν αυτά τα φαινόμενα καθώς και οι αντιδράσεις των φυτικών ιστών. Παράλληλα είναι λίγες οι γνωστές πληροφορίες των φαινομένων που συνοδεύουν τα φυσικοχημικά σήματα που χρησιμοποιούν οι αφίδες για την αναγνώριση του ξενιστή, του συγκεκριμένου σημείου του ξενιστή και τον ιστό της προτίμησής τους. Επίσης είναι άγνωστο το στάδιο της διάτρησης που αυτά τα σήματα γίνονται αντιληπτά από την αφίδα (Wensler & Fishie 1969, Wensler 1974, 1977, Tjallingii 1978b).

Τεχνικές όπως το οπτικό και το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο έχουν δώσει μέχρι σήμερα πληροφορίες για την διείσδυση του στιλέτου (Pollard 1973), την αντίδραση του ξενιστή και τις εκκρίσεις της αφίδας (Miles 1972). Ωστόσο αυτές οι πληροφορίες θεωρούνται ότι είναι τμηματικές ή έμμεσες (Evert et al. 1973, Rohfritsch 1977, Kimmins & Tjallingii 1985).

Μια σύγχρονη μέθοδος για την μελέτη της διατροφικής συμπεριφοράς των αφίδων είναι η Ηλεκτρική Καταγραφή της Συμπεριφοράς Διατροφής (EPG electrical Penetration Graph) (McClean & Kinsey 1964, Tjallingii 1978a) (Εικόνα 9). Η τεχνική αυτή είναι διαφορετική από τις άλλες λόγω του ότι είναι ηλεκτρική. Δίνει νέες πληροφορίες αν και διασαφηνίζει μονάχα ορισμένες φάσεις της διατήρησης κατά τη διείσδυση. Η μέθοδος βασίζεται στην καταγραφή ηλεκτρικών κυμάτων. Κατά τη διατροφή της αφίδας προκαλούνται ηλεκτρικά συμβάντα στους αγωγούς του στιλέτου (τροφικό και σιελοφόρο αγωγό) και στο άκρο τους. Μέσω κυκλώματος που δημιουργείται και μέρος του οποίου αποτελεί η αφίδα, τα ηλεκτρικά αυτά συμβάντα που συνοδεύουν τη διατροφή επιδρούν στο καταγραφόμενο σήμα στο EPG. Για να γίνει η καταγραφή των σημάτων απαραίτητη προϋπόθεση είναι να κλείσει το κύκλωμα και αυτό συμβαίνει όταν η αφίδα, που είναι συνδεδεμένη με ένα ηλεκτρόδιο, έρθει σε επαφή με την τροφή της με την άκρη του στιλέτου της. Επειδή τα σήματα είναι αδύνατα, για να καταγραφούν πρέπει να ενισχυθούν με κάποιο ενισχυτή.

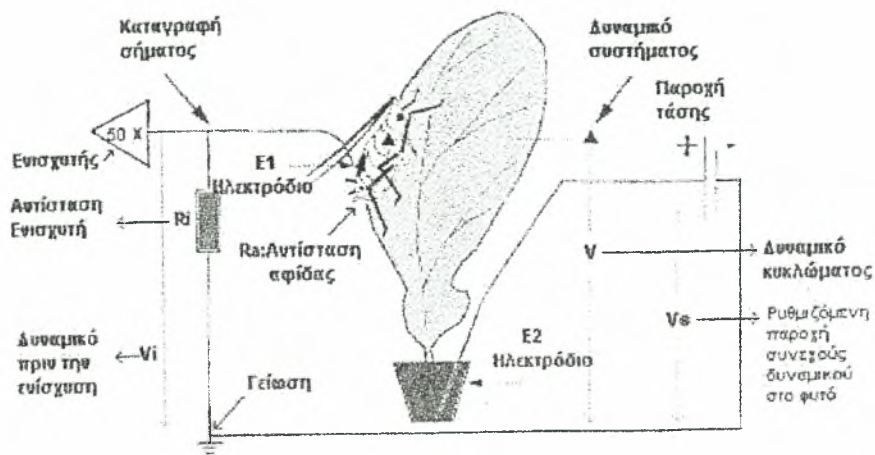


Εικόνα 9. Το EPG

Μετά από την παρουσίαση της μεθόδου από τους Mclean και Kinsey (1964) τα χαρακτηριστικά του ενισχυτή έχουν τροποποιηθεί αρκετές φορές από πολλούς ερευνητές (Schaefers 1966, Brown & Holbrook 1976, Tjallingii 1978a). Επίσης, αξίζει να σημειωθεί ότι έχουν χρησιμοποιηθεί δύο μέθοδοι καταγραφής. Η μία χρησιμοποιεί εναλλασσόμενο ρεύμα (AC μέθοδος) (Mclean & Kinsey, Brown & Holbrook) και η άλλη συνεχές (DC μέθοδος) (Schaefers, Tjallingii). Αν και αρχικά διακρίνονταν μονάχα τέσσερα διαφορετικά πρότυπα κυμάτων, τουλάχιστον έξι διαφορετικά πρότυπα περιγράφηκαν από τον Tjallingii (1978a, 1985a,b) αποδεικνύοντας ότι το EPG είναι στην πραγματικότητα πολύ πιο πολύπλοκο. Πιθανόν είναι απαραίτητο να αναγνωριστούν περισσότερες κυματομορφές.

6.2 Αρχή λειτουργίας

Η αρχή λειτουργίας του EPG βασίζεται σε ένα σχετικά απλό κύκλωμα το οποίο απεικονίζεται στην Εικόνα 10.



Εικόνα 10: Το κύκλωμα του EPG σχηματικά.

Όταν η αφίδα εισάγει τα στοματικά της μόρια μέσα στο φύλλο του ξενιστή το κύκλωμα κλείνει. Η αντίσταση της αφίδας (R_a) συνδέεται σε σειρά με την αντίσταση του ενισχυτή (R_i). Η διαφορά δυναμικού του κυκλώματος (V) είναι το αποτέλεσμα του ρυθμιζόμενου δυναμικού που παρέχεται στο φυτό (V_s) και του δυναμικού των κυττάρων (E) το οποίο εμφανίζεται ανάμεσα στο ηλεκτρόδιο της αφίδας και του φυτού ($V = V_s + E$) (1). Η τιμή της διαφοράς δυναμικού των ηλεκτροδίων είναι μη προβλέψιμη και το σήμα μπορεί να αλλάξει ανά πάσα στιγμή. Η τάση του EPG στον ενισχυτή (V_i) είναι το αποτέλεσμα της ρύθμισης του V λόγω των μεταβολών στην αντίσταση της αφίδας σε σχέση με την αντίσταση R_i του ενισχυτή και σύμφωνα με το νόμο

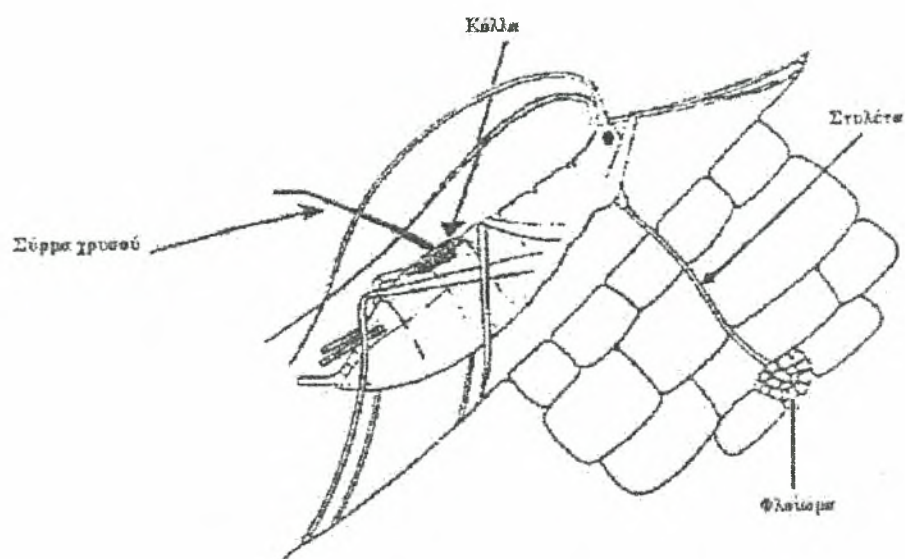
του Ohm $V_i = V \times \sqrt{\frac{R_i}{R_i + R_a}}$ (2). Όταν το V γίνεται θετικό με την προσαρμογή

του V_s , το V_i γίνεται θετικό. Όταν το V είναι αρνητικό το γράφημα καταγράφεται με αρνητικό σύμβολο. Όταν το V ισούται με 0 Volt, όταν π.χ. η σχέση (1) δίνει $V_s = -E$, το σήμα του EPG σχεδόν εξαφανίζεται. Συνεπώς, σύμφωνα με την σχέση (2) θα έπρεπε το δυναμικό V_i του EPG να μειωθεί εντελώς. Στην πραγματικότητα τα πράγματα δεν είναι ακριβώς έτσι. Το δυναμικό V_i δεν μειώνεται εντελώς δείχνοντας ότι η παραδοχή ότι το σήμα έχει προκληθεί αποκλειστικά από την αντίσταση της αφίδας (R_a) δεν είναι

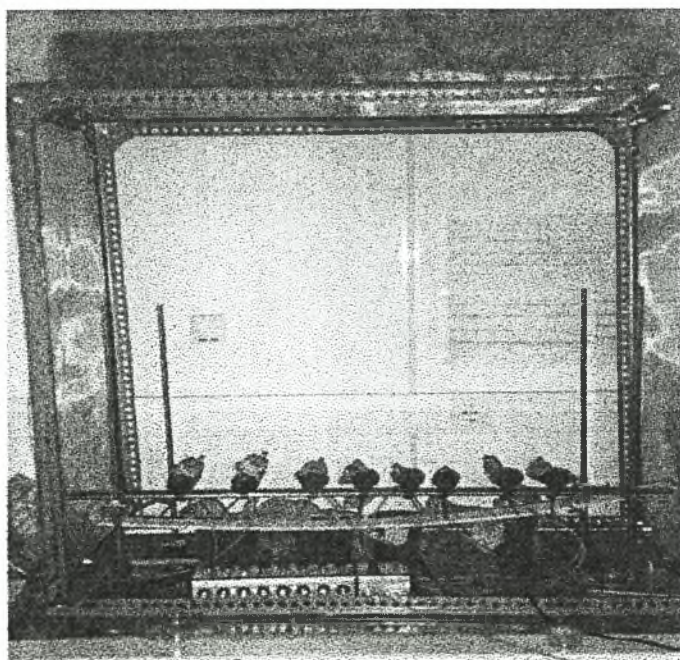
τελείως ορθή. Το εναπομένον σήμα πρέπει να προκαλείται από ένα δυναμικό που οφείλεται στην αφίδα ή στο ίδιο το φυτό και μπορεί να αναφερθεί ως ηλεκτροκινητικής δύναμης συστατικό του σήματος (emf). Ωστόσο και τα δύο συστατικά emf και R δίνουν πληροφορίες για τη διαδικασία της διατροφής αλλά η συνεισφορά του καθενός ποικίλει από πρότυπο σε πρότυπο (Tjallingii 1987).

6.3 Περιγραφή του συστήματος

Μέσα σε ένα κουτί βρίσκονται ο ενισχυτής και η αντίσταση R_i του ενισχυτή. Αυτό το κουτί στερεώνεται με μία ειδική βάση κοντά στο φυτό ώστε να επιτρέπεται στην αφίδα να συνδεθεί με ένα κοντό ηλεκτρόδιο με τον ενισχυτή. Έτσι αποτρέπονται οι περισσότεροι εξωτερικοί θόρυβοι συχνότητας 50-60Hz αλλά για την αποφυγή των θορύβων αυτών συνίσταται επίσης και η χρήση κλωβού Faraday (Εικόνα 12). Σε ένα δεύτερο κουτί που βρίσκεται τοποθετημένο στη βάση του κλωβού και που συνδέεται με το πρώτο βρίσκεται η πηγή συνεχούς τάσης V_s . Η αφίδα προσαρτάται με μια λεπτή και εύκαμπτη ίνα (ηλεκτρόδιο E_1) η οποία επιτρέπει όσο το δυνατόν περισσότερες κινήσεις της αφίδας. Συνήθως η ίνα αυτή είναι από χρυσό, έχει μήκος 2-3cm και διάμετρο της τάξης των 15-20 μ m. Το ηλεκτρόδιο αυτό κολλάται στην αφίδα με μία μικρή σταγόνα μίγματος κόλλας και ασημόσκονης και με τη βοήθεια συσκευής παραγωγής υποπίεσης που συνδέεται με αντλία νερού ώστε να ακινητοποιηθεί η αφίδα. Η τοξικότητα του μίγματος της κόλλας πρέπει να ελέγχεται. Το άλλο ηλεκτρόδιο του κυκλώματος (E_2) είναι μια μεταλλική βέργα η οποία τοποθετείται στο έδαφος της γλάστρας (Tjallingii 1987). Στη σχηματική απεικόνιση που ακολουθεί παρουσιάζεται ο τρόπος που είναι προσδεδεμένη η αφίδα καθώς τρέφεται στο φυτό-ξενιστή (Εικόνα 11).



Εικόνα 11. Σχηματική απεικόνιση της διατροφής της αφίδας στο φλοιώμα ενώ είναι συνδεδεμένη στο EPG.



Εικόνα 12. Ο κλωβός Faraday με το σύστημα EPG

6.4 Συσχέτιση της διατροφικής συμπεριφοράς της αφίδας με πρότυπα EPG

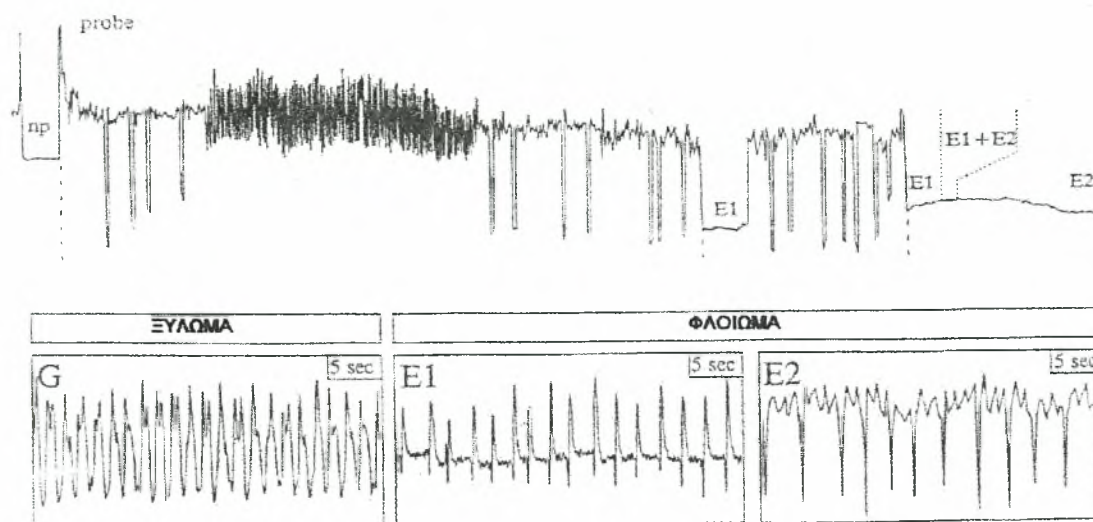
Οι Mclean και Kinsey (1964, 1965, 19667, 1968) περιέγραψαν τέσσερα πρότυπα, δύο από αυτά με περιγραφικούς όρους και δύο με όρους βασιζόμενους στο πλάτος και τη συχνότητα των κυμάτων. Με βάση τη θέση του άκρου του στιλέτου αναφέρθηκαν στο ένα πρότυπο ως I (ingestion: λήψη τροφής) και στο άλλο ως S (salivation: έκκριση σιέλου). Τα πρότυπα που περιγράφηκαν με όρους βασιζόμενους στο πλάτος και τη συχνότητα των κυμάτων είναι τα X και Ψ. Κάτω από συγκεκριμένες συνθήκες αποδείχτηκε ότι το πρότυπο X προηγείται της επαφής με τους ηθμοσωλήνες του φλοιώματος.

Αργότερα, ο Tjallingii (1978a) με όρους βασιζόμενους στο πλάτος και τη συχνότητα εξέφρασε όλα τα πρότυπα με γράμματα της λατινικής αλφαβήτου από το A έως το F. Η περιγραφή αυτή περιέχει ένα νέο πρότυπο (G) και περικλείει τις πιο πρόσφατες πληροφορίες όπως την ένδειξη του κύριου ηλεκτρικού συστατικού (emf και R) που προκαλεί το κάθε πρότυπο καθώς και την έξω ή εσωκντταρική θέση της άκρης του στιλέτου (Πίνακας 1).

Πίνακας 1. Το κύριο ηλεκτρικό συστατικό που προκαλεί το κάθε πρότυπο καθώς και η έξω ή εσωκντταρική θέση της άκρης του στιλέτου.

Πρότυπο EPG	Προέλευση σημάτων		Κύρια αναγέτιση				Παρατηρήσεις
	R	Em f	Έκκριση σιέλου		Λήψη τροφής		
			παχύρρευστο	υδατώδες	Εσωκντ- ταρικά	Εξωκντ- ταρικά	
A	x	-	x	-	-	-	
B	x	-	x	-	-	-	
C	x	-	x	-	-	(x)	
pd	-	x	-	(x)	(x)	-	Διάτρηση κνττάρου
E1	x	-	-	-	-	(x)	
E2	x	x	-	(x)	x	-	Φλοίομα
F	x	-	x	-	-	-	
G	-	x	-	-	-	x	Ξόλωμα

Τόσο οι διάφορες κατηγορίες σημάτων του EPG όσο και η συσχέτισή τους με τα γεγονότα που λαμβάνουν μέρος κατά τη διάρκεια της διατροφής απεικονίζονται στην Εικόνα 13 που ακολουθεί.



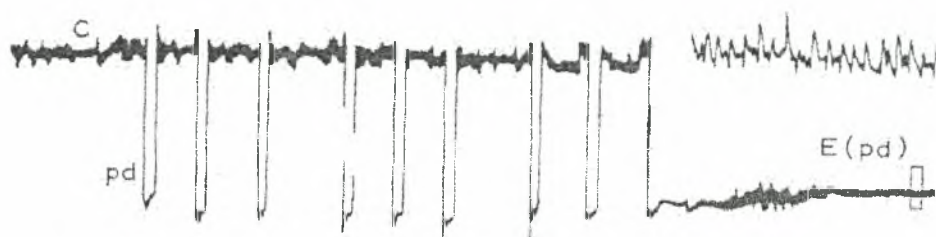
Εικόνα 13. Κατηγορίες κυματομορφών και συσχέτισή τους με τη διατροφική συμπεριφορά των αφίδων.

6.5 Περιγραφή των προτύπων EPG

Αρχικά, το πρώτο πρότυπο που εμφανίζεται στο EPG είναι αυτό του A. Το πρότυπο αυτό χαρακτηρίζεται από ακανόνιστη συχνότητα που κυμαίνεται από 5 έως και 15 Hz, με μεγαλύτερο εύρος από τα άλλα πρότυπα και διάρκεια όχι μεγαλύτερη των 5 έως 10 sec. Το πρότυπο αυτό αντιπροσωπεύει την επαφή του στιλέτου με την επιδερμίδα του φυτού.

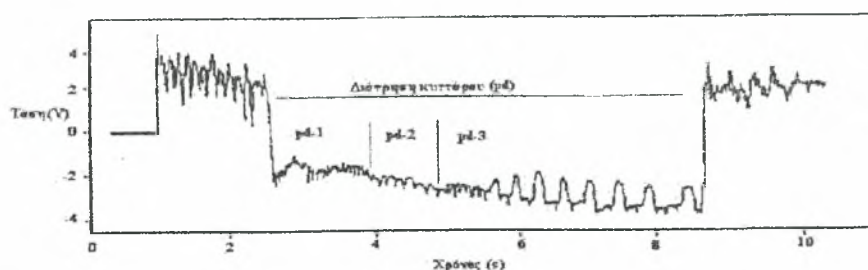
Το A πρότυπο ακολουθείται από το B του οποίου τα υψηλά κύματα επαναλαμβάνονται με κανονικό ρυθμό σχεδόν κάθε 5 sec. Ανάμεσα σ' αυτά τα κύματα εμφανίζονται μικρότερα κύματα με συχνότητα 4 έως 5 Hz. Με τη σταδιακή μείωση του πλάτους των κυμάτων B σε λίγα λεπτά, γίνεται σταδιακά η μετάβαση από το πρότυπο B στο πρότυπο C. Τα κύματα B συνδέονται με την έκκριση σιέλου και τη δημιουργία σταγόνας-“θήκης” ενώ τα μικρότερα κύματα που παρεμβάλλονται συνδέονται με τις κινήσεις των στιλέτων κατά τη διάρκεια της διείσδυσης.

Το πιο πολύπλοκο πρότυπο του EPG είναι το C το οποίο και θεωρείται ότι αποτελείται από διάφορα μη αναγνωρίσιμα πρότυπα μεταξύ B και D. Η μετάβαση από το B στο C δεν είναι σαφής. A, B και C έχουν συσχετιστεί με την έκκριση σιέλου ανάλογα με τη διάρκειά τους. Το C έχει συνδεθεί με γενική δραστηριότητα. Κατά τη διάρκειά του τα άκρα των στιλέτων βρίσκονται ανάμεσα στην επιδερμίδα και το φλοιώμα. Το πρότυπο C χαρακτηρίζεται από μικρές πτώσεις της τάσης (pd) όπως φαίνεται και στην εικόνα 14.



Εικόνα 14. Μικρές πτώσεις της τάσης κατά τη διάρκεια του προτύπου C που ακολουθούνται από μεγάλη πτώση τάσης που αντιστοιχεί στο πρότυπο E.

Οι πτώσεις αυτές οφείλονται στη διάτρηση των κυττάρων του φυτού από την άκρη των στιλέτων τις αφίδας και χωρίζονται σε τρεις φάσεις: pd_1 , pd_2 , pd_3 όπως απεικονίζεται και στην Εικόνα 15.



Εικόνα 15. Οι τρεις φάσεις της κυματομορφής pd.

Η διάρκεια των πτώσεων αυτών της τάσης ποικίλει από 3 έως 15min και η εμφάνισή τους συμβαίνει σε ακαθόριστα χρονικά διαστήματα. Θεωρείται ότι τα X κύματα που περιέγραψαν οι Mclean και Kinsey αντιπροσωπεύονται από

αυτές τις πτώσεις της διαφοράς δυναμικού (Tjallingii 1985). Αξίζει να αναφερθεί ότι από πρόσφατες μελέτες των Martin et al. (1997) διαπιστώθηκε ότι η πρόσληψη των ιόν λαμβάνει μέρος κατά την τρίτη φάση της διάτρησης του κυττάρου (pd_3) ενώ η μετάδοσή του γίνεται κατά την πρώτη φάση του pd (pd_1).

Το πρότυπο που συμβολίζεται με το γράμμα D είναι αντιπρόσωπος μιας ομάδας με μικρό πλάτος κυμάτων. Στις περισσότερες περιπτώσεις είναι σαφές το όριο μετάβασης από το C στο D. Το πρότυπο αυτό σχετίζεται με την πρόσληψη τροφής καθώς και με το κύμα I των Mclean και Kinsey. Μέχρι στιγμής, σ' αυτή την ομάδα έχουν διακριθεί τρία μέλη. Αυτά είναι τα E, F και G χάριν απλούστευσης, ενώ επίσημα αναφέρονται ως D+E, D+F και D+G.

Το πρότυπο E δείχνει μια επανάληψη ομοιόμορφων κορυφών με ρυθμό 2 έως 3 ανά λεπτό. Οι κορυφές αυτές συμπίπτουν με την έκκριση υδατώδους σιέλου και θεωρητικά κάθε κορυφή συνδέεται με σύσπαση των μυών του σιελοφόρου αγωγού. Το E πρότυπο είναι δυνατόν να παρουσιάζεται σε δύο διαφορετικά επίπεδα του ηλεκτρικού δυναμικού. Το E1 συμβαίνει σε χαμηλότερη πτώση της τάσης και ταυτίζεται με δράση στο ενδοκυτταρικό επίπεδο ενώ το E2 συμβαίνει περίπου στο ίδιο επίπεδο τάσης με το C και θεωρείται εξωκυτταρική δραστηριότητα. Η κυματομορφή E1 συνδέεται με την έκκριση σιέλου στους ηθμοσωλήνες του φλοιώματος ενώ η κυματομορφή E2 συνδέεται με είσοδο των στυλέτων στο φλοιώμα και παθητική αναρρόφηση χυμού από αυτό (Mentink et al. 1984, Kimmins & Tjallingii 1985). Η διαφορά των E1 και E2 δεν έγκειται μονάχα στο επίπεδο του δυναμικού αλλά επίσης και στην επαναληψιμότητα και κανονικότητα των κορυφών, με το E1 να παρουσιάζεται περισσότερο ομαλό στην επανάληψη των κορυφών.

Το πρότυπο F χαρακτηρίζεται από αιχμηρά ημιτονοειδή ή γωνιώδη κύματα με συχνότητα 11 έως 16 Hz και παρατηρείται μονάχα σε εξωκυτταρικό επίπεδο. Θεωρητικά η μέγιστη διάρκειά του είναι 1 ώρα αν και δεν παρατηρείται σε κάθε δραστηριότητα διατροφής. Παρά το γεγονός ότι κατά τη διάρκειά του τα στυλέτα έρχονται πάρα πολύ κοντά στο φλοιώμα (Mentink et al. 1984) δεν παρατηρείται μετάβαση στο πρότυπο E2. Αυτή η μορφή των

κυμάτων αντιπροσωπεύει μηχανική δραστηριότητα των σιλιέτων στους μεσοκυττάριους χώρους και τα κυτταρικά τοιχώματα (Tjallingii 1987).

Για το πρότυπο G μπορεί να λεχθεί ότι είναι εξωκυτταρικό με ημιτονοειδή μορφή, συχνότητα 4 έως 6 Hz και μπορεί να διαρκέσει το μέγιστο έως 1 ώρα. Αντίθετα με το προηγούμενο πρότυπο, το G έχει ηλεκτρομαγνητική προέλευση. Εκτός από τα κύματα συχνότητας 4-6Hz, μπορεί κατά τη διάρκεια του G να εμφανιστούν αιχμηρές κορυφές σαν και αυτές του E. Οι κορυφές αυτές είναι αποτέλεσμα της μεταβαλλόμενης αντίστασης και αν και δεν παρατηρούνται πάντα, ο ρυθμός επανάληψής τους είναι κατάτι μεγαλύτερος και λιγότερο κανονικός από αυτόν του E. Πειραματικά δεδομένα αποδεικνύουν τη σχέση του G με ενεργητική πρόσληψη τροφής σε υψηλούς ρυθμούς ανά λεπτό. Παράλληλα υπάρχουν σοβαρές ενδείξεις ότι το πρότυπο G είναι αντιπροσωπευτικό εισαγωγής των σιλιέτων στο ξύλωμα (Tjallingii 1987). Ωστόσο, ορισμένες φορές καταγράφονται στο EPG πρότυπα που απεικονίζουν μια ενδιάμεση κατάσταση από αυτές των F και G χωρίς να είναι ακόμα κατανοητό αυτό τι είδους δραστηριότητα μπορεί να απεικονίζουν, μιας και οι σημερινές εξηγήσεις των F και G είναι αμοιβαίως αποκλειόμενες.

Είναι πιθανότατα αναγκαίο να εξακριβωθούν περισσότερα πρότυπα ως μέλη της ομάδας D και ιδιαίτερα στις περιπτώσεις των πολύπλοκων και πολυσυνδυασμένων σημάτων. Ειδικά στις περιπτώσεις αυτές, ο διαχωρισμός των σημάτων που συνθέτουν τα πολύπλοκα είναι ιδιαίτερα δύσκολος.

Τέλος, όταν το κύκλωμα δεν κλείνει, στο EPG εμφανίζεται μια ευθεία γραμμή χωρίς να καταγράφονται κύματα κάποιας μορφής. Το πρότυπο αυτό ονομάζεται *nr* και αντιπροσωπεύει το γεγονός ότι η αφίδα δεν παρουσιάζει καμία διατροφική δραστηριότητα εκείνη τη χρονική περίοδο (*non penetration*).

6.6 Ανάλυση των σημάτων του EPG

Η ανάλυση των ηλεκτρικών σημάτων που καταγράφονται στο EPG γίνεται με τη βοήθεια προγράμματος ηλεκτρονικού υπολογιστή. Οι κυριότερες τεχνικές που χρησιμοποιούνται για τον σκοπό αυτό είναι η ανάλυση Fourier και η ανάλυση μεγέθους ιστογραμμάτων. Η βάση των τεχνικών αυτών είναι η

ανάλυση του πλάτους και της συχνότητας. Αν και είναι εφαρμόσιμες αυτές οι τεχνικές στα σήματα του EPG, ωστόσο στις μέρες μας δεν υπάρχουν αποτελέσματα ευκρινούς διαχωρισμού τους. Το βασικότερο πρόβλημα γι' αυτό είναι η υπερβολικά μεγάλη ποικιλομορφία των σημάτων. Παραδείγματος χάριν, αν και το ανθρώπινο μάτι ορθά ανιχνεύει την περιοδικότητα ενός αργά επαναλαμβανόμενου Β κύματος, ο ηλεκτρονικός υπολογιστής δεν είναι ικανός να ερμηνεύσει την αργά μειούμενη επαναληψιμότητα σαν συστατικό του ίδιου κύματος και αυτό γιατί αυξάνει σταδιακά με το χρόνο το διάστημα μεταξύ των κυμάτων. Αξίζει να σημειωθεί ότι τα πρότυπα EPG διαφέρουν όχι μονάχα μεταξύ διαφορετικών ειδών αφίδων και μεταξύ ατόμων του ίδιου είδους αλλά ακόμα και μέσα στην ίδια διάτρηση της ίδιας αφίδας. Έτσι, η αναγνώριση των προτύπων αυτών απαιτεί πείρα και εξοικείωση (Tjallingii 1988).

7. Η ΑΦΙΔΑ *MYZUS PERSICAE* (SULZER)

Το είδος *Myzus persicae* ταξινομικά ανήκει στην τάξη των Ομοπτέρων, την υπεροικογένεια των Aphidoidea και την οικογένεια των Aphididae. (σύμφωνα με την κατάταξη των Remaudiere & Stroyan 1984). Η αφίδα αυτή αναφέρεται με περισσότερα από 30 συνώνυμα ονόματα τα οποία αναφέρονται από τους George και Mark Remaudiere (1997) στο βιβλίο τους με τίτλο “Catalogue des Aphididae du Monde”. Τα ονόματα αυτά παρουσιάζονται στον παρακάτω πίνακα καθώς και οι ερευνητές που έδωσαν το κάθε όνομα το αντίστοιχο έτος .

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

<i>Aphis deposita</i>	Walker	1848
<i>Aphis derelicta</i>	Walker	1849
<i>Aphis dianti</i>	Schrank	1801
<i>Aphis dubia</i>	Curtis	1842
<i>Aphis egressa</i>	Walker	1849
<i>Rhopalosiphum galeactitis</i>	Macchiati	1883
<i>Rhopalosiphum lactucellum</i>	Theobald	1914
<i>Macrosiphum lophosperum</i>	Theobald	1914
<i>Macrosiphum lycopersicella</i>	Theobald	1914
<i>Myzus malvae</i>	Ostlund	1886
<i>Siphonophora nasturtii</i>	Koch	1855
<i>Myzus nicotianae</i>	Blackman	1987
<i>Aphis particeps</i>	Walker	1845
<i>Myzus pergandii</i>	Sanderson	1901
<i>Aphis persicae</i>	Morren	1836
<i>Myzus persicae</i> subsp. <i>dyslycialis</i>	F.P.Muller	1955
<i>Myzus persicae</i> var. <i>portulacella</i>	Theobald	1926
<i>Myzus persicae</i> var. <i>sanguisorbiella</i>	Theobald	1926
<i>Myzus persicae</i> var. <i>Tuberoscellae</i>	Theobald	1922
<i>Aphis persicophila</i>	Rondani	1860
<i>Aphis persola</i>	Walkew	1848
<i>Aphis rapae</i>	Curtis	1842
<i>Aphis redundans</i>	Walker	1849
<i>Myzodes tabaci</i>	Mordvilko	1914
<i>Rhopalosiphum trilineatum</i>	Guercio	1920
<i>Rhopalosiphum tulipae</i>	Thomas	1879
<i>Aphis vasator</i>	Smee	1846
<i>Aphis vulgaris</i>	Kyber	1815

Τα ενήλικα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά ποικίλουν στο χρωματισμό από υπόλευκο ή κιτρινοπράσινο χρώμα έως πράσινο, ρόδινο ή κόκκινο, με σκουρότερα χρώματα κυρίως σε κρύες συνθήκες. Τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά έχουν μια σκούρα νωτιαία κοιλιακή περιοχή. Το σώμα τους είναι σχετικά λεπτό και το μήκος του είναι μεταξύ 1.2-2.3mm. Τα σιφώνια είναι λεπτά και μακριά χωρίς να ξεπερνούν όμως την άκρη της κοιλιάς. Το μήκος τους είναι περίπου 0.4mm. Η ουρίτσα είναι στενόμακρη με μήκος περίπου 0.2mm και φέρει τρία ζεύγη τρίχες (Blackman & Eastop 1984).

Η αφίδα *M. persicae* είναι είδος πολυφάγο και προσβάλλει ένα εξαιρετικά μεγάλο αριθμό φυτών. Αναφέρεται ότι πάνω από 400 είδη φυτών αποτελούν ξενιστές της. Χαρακτηριστικά παραδείγματα των καλλιεργούμενων ειδών που προσβάλλει ανήκουν στις οικογένειες των Rosaceae, Rutaceae, Solanaceae, Malvaceae, Compositae, Chenopodiaceae, Umbelliferae, Papilionaceae και Cruciferae. Ο πρωτεύων ξενιστής, στον οποίο και γεννιούνται τα χειμέρια ωά, είναι είδη πυρηνοκάρπων και κυρίως η ροδακινιά. Επίσης άλλα πυρηνόκαρπα όπως η βερικοκιά, η δαμασκηνιά, η κερασιά και η αμυγδαλιά μπορούν να αποτελέσουν τον πρωτεύοντα ξενιστή. Εκτός από τα καρποφόρα δέντρα, η αφίδα *M. persicae* προσβάλλει πολλά ποώδη καλλιεργούμενα φυτά όπως ο καπνός, η τομάτα, η πατάτα, το μαρούλι, το καρότο, τα κουκιά, τα τεύτλα, το σπανάκι, το λάχανο και άλλα.

Στη διάρκεια ενός έτους εμφανίζονται περισσότερες από πέντε γενιές. Στην Ευρώπη και γενικά σε περιοχές με ψυχρό χειμώνα και άφθονες ροδακινιές διαχειμάζει ως χειμέριο αυγό στο φλοιό του πρωτεύοντος ξενιστή και κυρίως στους οφθαλμούς ή τις εσοχές αδρών μερών του φλοιού. Κάθε θηλυκό γεννά 4-6 αυγά τα οποία στο τέλος του χειμώνα και τις αρχές της άνοιξης εκκολάπτονται και δίνουν άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, τα θεμελιωτικά. Μετά από δύο παρθενογενετικές γενιές στη ροδακινιά, εμφανίζονται τα πτερωτά άτομα τα οποία και μεταναστεύουν στους δευτερεύοντες ξενιστές που είναι ποώδη φυτά. Κατά τη διάρκεια της βλαστικής περιόδου των φυτών συνεχίζεται η παρθενογενετική αναπαραγωγή. Το φθινόπωρο ή στις αρχές του χειμώνα παράγονται τα πτερωτά θηλυκά

(θηλυτόκα) και με τα αρσενικά μεταναστεύουν προς τον πρωτεύοντα ξενιστή (τη ροδακινιά ή άλλα πυρηνόκαρπα). Εκεί τα θηλυτόκα γεννούν σεξουαλικά θηλυκά ωοτόκα. Τα ωοτόκα συζευγνύονται με τα αρσενικά και γεννούν τα χειμέρια ωά. Σε περιοχές με ζεστό χειμώνα, όπως για παράδειγμα στο Ισραήλ, η αφίδα αναπαράγεται παρθενογενετικά καθ' όλη τη διάρκεια του έτους. Έχει παρατηρηθεί ωστόσο παρθενογενετική αναπαραγωγή και σε ψυχρότερες περιοχές σε προστατευμένους χώρους όπως θερμοκήπια (Müller 1954, 1958, Waldhauer 1953, 1957, van Emden et al. 1969, Blackman 1971).

Στην Ελλάδα παρουσιάζει ενδιαφέρον η γεωγραφική κατανομή των ολοκυκλικών γενοτύπων που αποικίζουν τους δευτερεύοντες ξενιστές και κυρίως τον καπνό. Μεγάλο ποσοστό ολοκυκλικών κλώνων βρέθηκε στις περιοχές την Κεντρικής Μακεδονίας όπου καλλιεργείται εκτεταμένα η ροδακινιά. Αντίθετα, τόσο σε νοτιότερες περιοχές (Κεντρική και Στερεά Ελλάδα) όσο και σε βορειότερες περιοχές (Θράκη) που δεν καλλιεργείται εκτεταμένα η ροδακινιά, η πλειοψηφία των κλώνων της *Myzus persicae* που εξετάστηκαν ήταν ανολοκυκλικοί (Μαργαριτόπουλος 2001).

Η αντοχή της αφίδας *M. persicae* στο κρύο είναι μεγάλη. Το εύρος των θερμοκρασιών στις οποίες μπορεί και αναπτύσσεται κυμαίνεται από 5-30°C. Στη θερμοκρασία των 25°C τα θηλυκά ζούν για 25 μέρες περίπου και γεννούν κατά μέσο όρο 60 προνύμφες (Rivnay 1962).

Το έντομο προσβάλλει τις κορυφές των τρυφερών βλαστών και τα τρυφερά φύλλα. Αποτέλεσμα της προσβολής είναι η συστροφή των φύλλων και των βλαστών αλλά και η ρύπανση του φυλλώματος και των καρπών από τα μελιτώδη απεκκρίματα. Παράλληλα αναπτύσσεται καπνιά από την ανάπτυξη δευτερογενών μυκήτων στα μελιτώδη απεκκρίματα της αφίδας. Εκτός της άμεσης ζημιάς στα φυτά, η αφίδα αυτή είναι αποτελεσματικότερος φορέας σοβαρών ιώσεων των φυτών. Σύμφωνα με τους Kennedy et al. (1962), η *M. persicae* μπορεί να μεταδώσει αποτελεσματικά περισσότερους από 100 ιούς. Παραδείγματα έμμονων ιών που μεταδίδει αποτελούν οι ΒΜΥ (ιός του ήπιου κιτρινίσματος των τεύτλων), TVD (ιός της παραμόρφωσης των νεύρων του καπνού), PLR (ιός του καρουλιάσματος των φύλλων του μπιζελιού), PLRV



(ιός του καρουλιάσματος των φύλλων της πατάτας) (Blackman & Eastop 1984). Παράλληλα η αφίδα αυτή μεταδίδει και πολλούς μη έμμοιους ιούς όπως για παράδειγμά τους ZYMV (ιός του κίτρινου μωσαϊκού της κοινής κολοκυθιάς), CMV (ιός του μωσαϊκού της αγγουριάς), ZYFV (ιός της κίτρινης στιγμάτωσης της κολοκυθιάς), PVY (ιός Y της πατάτας) και PVA (ιός A της πατάτας) (Brunt et al. 1996).

8. ΣΚΟΠΟΣ ΤΗΣ ΕΡΓΑΣΙΑΣ

Ο σκοπός της παρούσας εργασίας ήταν η μελέτη και η επισήμανση πιθανών διαφορών στη συμπεριφορά διατροφής των διαφόρων μορφών της αφίδας *Myzus persicae* (Sulzer). Πιο συγκεκριμένα, στόχος ήταν η μελέτη της διατροφικής συμπεριφοράς των άπτερων παρθενογενετικών θηλυκών, των πτερωτών παρθενογενετικών θηλυκών, των θηλυτόκων και των αρσενικών που προήλθαν από τον ίδιο κλώνο με τη μέθοδο της ηλεκτρικής καταγραφής της συμπεριφοράς (EPG).

Η μελέτη μιας σειράς παραμέτρων που εμφανίζουν κατά τη διατροφή τους οι αφίδες δίνει τη δυνατότητα να διατυπωθούν υποθέσεις για τη πιθανή διαφορετική αποτελεσματικότητα μετάδοσης των ιώσεων από τις διάφορες μορφές. Παράλληλα, οι διαφορές που προκύπτουν από τη μελέτη αυτή μπορούν να χρησιμοποιηθούν σε πειράματα θρέψης των αφίδων καθώς και σε προσπάθεια προσδιορισμού των διαφορετικών αναγκών σε τροφή που παρουσιάζουν οι μορφές ως αποτέλεσμα της διαφορετικής βιολογίας τους. Τέλος, οι διαφορετικές διατροφικές δραστηριότητες πολλές φορές καθρεφτίζουν την αλληλεπίδραση της αφίδας με το φυτό και την αποδοχή ή απόρριψη ενός φυτού ως ξενιστή.

ΕΙΔΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Οι αφίδες αποτελούν πολύ σοβαρούς εχθρούς των καλλιεργειών λόγω του μεγάλου αριθμού παραγόμενων απογόνων και των πολυάριθμων γενιών που εμφανίζουν κατά τη διάρκεια του έτους. Παράλληλα, μια από τις βασικότερες αιτίες που καθιστούν τις αφίδες σοβαρότατους εχθρούς είναι το γεγονός ότι αποτελούν τους αποτελεσματικότερους φορείς φυτικών ιών. Οι αφίδες είναι τα μόνα αρθρόποδα που μεταδίδουν τόσο πολλούς και τόσο σοβαρούς ιούς. Τα έντομα αυτά έχουν προσαρμοστεί κατά ιδανικό τρόπο έτσι ώστε να μεταφέρουν ιούς και γι' αυτό το γεγονός αποτελεί ένδειξη ο μεγάλος αριθμός και η ποικιλομορφία των αφιδομεταδιδόμενων ιών. Επίσης, ένα άλλο χαρακτηριστικό των εντόμων αυτών, που ίσως να είναι σημαντικός παράγοντας στην προσαρμοστικότητά τους ως φορείς ιών, είναι ο τρόπος που διατρυπούν τους φυτικούς ιστούς με τα στοματικά τους μόρια και διατρέφονται χωρίς να προκαλούν τραυματισμό στον ξενιστή (Shepherd 1977).

Για τη μετάδοση των μη έμμονων ιών, αρκεί το έντομο να τραφεί έστω και για μικρό χρονικό διάστημα πραγματοποιώντας ελάχιστα νύγματα (probes) επάνω στο ιωμένο φυτό ώστε να προσλάβει τα ιϊκά σωματίδια μέσω του χυμού. Για να προσλάβει η αφίδα τον ιό, είναι αρκετός χρόνος μικρότερος του ενός λεπτού (Sylvester 1949) ενώ τον ιό μπορεί να τον μεταδώσει αμέσως σε υγιή φυτά όταν τραφεί επάνω σ' αυτά. Αντίθετα, η μετάδοση έμμονων ιών εμπεριέχει διατροφή της αφίδας στο φλοιώμα του ιωμένου φυτού και στη συνέχεια επίσης διατροφή στο φλοιώμα του υγιούς φυτού έτσι ώστε να επιτευχθεί η μόλυνση.

Για τη μελέτη της διατροφικής συμπεριφοράς των αφίδων καθώς και για την απόκτηση πληροφοριών σχετικά με την πιθανή ικανότητα μιας μορφής αφίδας να μεταδίδει αποτελεσματικά ή μη έναν ιό χρησιμοποιείται η μέθοδος της Ηλεκτρικής Καταγραφής της Συμπεριφοράς Διατροφής (EPG). Η ανίχνευση της φάσης E2 που σχετίζεται με την παθητική αναρρόφηση χυμού από το φλοιώμα και της φάσης E1 που σχετίζεται με την έκκριση σιέλου πριν την έναρξη της λήψης τροφής καθώς και η διάρκεια αυτών των φάσεων παρέχουν πολύτιμες πληροφορίες για τη δυνατότητα πρόσληψη έμμονων ιών

από την αφίδα και την μετάδοσή τους. Παράλληλα, τα σύντομα νύγματα (pd's) που πραγματοποιούν οι αφίδες σχετίζονται με την πιθανή ικανότητα των αφίδων να μεταδίδουν μη έμμονους ιούς.

Γνωρίζοντας μέσω της μεθόδου EPG τον τρόπο λήψης της τροφής, το χρονικό διάστημα και τις διαδικασίες που συνοδεύουν την έκκριση σιέλου, τις κινήσεις των στιλέτων της αφίδας μέσα στους ιστούς του φυτού, την ευκολία ή δυσκολία της εισόδου των στιλέτων στα επιδερμικά κύτταρα μπορούν να εξαχθούν χρήσιμα συμπεράσματα για την αλληλεπίδραση εντόμου-ξενιστή καθώς και τους μηχανισμούς ανθεκτικότητας (van Helden & Tjallingii 1993).

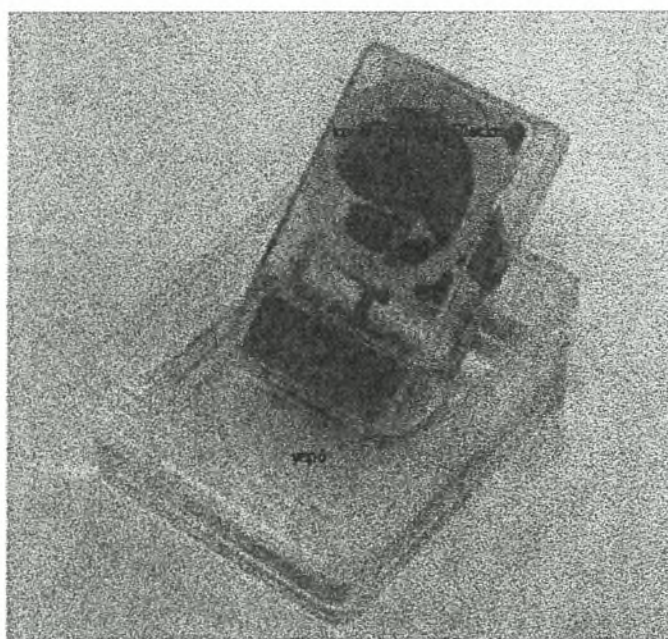
Τέλος, η μελέτη της συμπεριφοράς διατροφής των αφίδων με τη μέθοδο EPG αποτελεί χρήσιμη τεχνική για μελέτες της θρέψης τους. Έχει αναφερθεί ότι οι αφίδες τρέφονται στην πλειοψηφία τους με χυμό από το φλοιώμα των ξενιστών τους (Smolarz 1970, Richardson 1982) έχοντας ως καθοδηγητικούς παράγοντες χημικά και φυσικά ερεθίσματα. Ωστόσο είναι δυνατόν ακόμα και διαφορετικοί βιότυποι του ίδιου είδους να τρέφονται σε διαφορετικές θέσεις (Saxena & Chada 1971), ενώ μεγάλο ενδιαφέρον παρουσιάζει η παρατήρηση ότι οι διάφορες μορφές που εμφανίζονται στο βιολογικό κύκλο των ετερόοικων αφίδων εμφανίζονται να έχουν διαφορετικές απαιτήσεις σε τροφή (Mittler 1973). Φαίνεται πως οι αφίδες για το χρονικό διάστημα που αποικίζουν τους δευτερεύοντες ξενιστές βρίσκουν σ' αυτούς υψηλής ποιότητας θρεπτικά που μπορεί να είναι ιδιαίτερα απαραίτητα για τη μορφή που τρέφεται με αυτά (Srivastava & Auclair 1971b).

2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

2.1 Οι αφίδες

Για την πραγματοποίηση του πειράματος χρησιμοποιήθηκε ένας κλώνος της αφίδας *M. persicae* ο οποίος δημιουργήθηκε από πληθυσμό που συλλέχθηκε από ροδακινιά από τη περιοχή της Νάουσας. Ο κλώνος αυτός ήταν ολοκυκλικός και είχε πράσινο χρώμα. Η συλλογή έγινε κατά το έτος 1996. Η μεθοδολογία που ακολουθήθηκε κατά τη συλλογή του υλικού έχει ως εξής: στο

χωράφι που φιλοξενούσε τη ροδακινιά πάρθηκε δείγμα από ένα φύλλο το οποίο είχαν αποικίσει αφίδες. Το δείγμα αυτό τοποθετήθηκε αμέσως σε αεροστεγές σακουλάκι δειγματοληψίας μαζί με απορροφητικό χαρτί ελαφρά διογκωμένο. Στη συνέχεια το σακουλάκι με το δείγμα τοποθετήθηκε σε φορητό πλαστικό ψυγείο μικρού μεγέθους μέσα στο οποίο υπήρχαν παγοκύστες ώστε να διατηρηθεί καλύτερα το δείγμα μέχρι τη στιγμή που θα φτάσει στο εργαστήριο. Στο εργαστήριο για τη δημιουργία του κλώνου πάρθηκε από το δείγμα ένα άπτερο παρθενογενετικό θηλυκό και τοποθετήθηκε σε φύλλο πατάτας ποικιλίας Jaerla σε ένα κουτί εκτροφής αφίδων Blackman (Blackman 1971). Ένα κουτί Blackman είναι ένα ορθογώνιο παραλληλεπίπεδο από διάφανο και σκληρό πλαστικό και έχει διαστάσεις 7,7cm*4,5cm*2cm (Εικόνα 14). Η μία πλευρά διαστάσεων 7,7cm*4,5cm ανοίγει και αποτελεί το καπάκι του κουτιού. Η αντίθετη προς αυτή έδρα έχει ένα κυκλικό άνοιγμα διαμέτρου περίπου 3cm το οποίο καλύπτεται με τούλι έτσι ώστε να επιτρέπεται η διόδος του αέρα μέσα στο κουτί και να μειώνεται η σχετική υγρασία. Στη βάση του κουτιού τοποθετείται ένα κομμάτι από σφουγγάρι ώστε να διατηρείται για μεγαλύτερο χρονικό διάστημα το φύλλο που φέρει την αποικία. Τα κουτιά εκτροφής τοποθετούνται μέσα σε δοχεία που περιέχουν μικρή ποσότητα νερού για τη διαβροχή του σφουγγαριού και τη διατήρηση του φύλλου.



Εικόνα 14: Κουτί εκτροφής αφίδων Blackman.

Για τη διατήρηση του κλώνου πριν την έναρξη της πειραματικής διαδικασίας χρησιμοποιήθηκε βιοκλιματικός θάλαμος. Οι συνθήκες διατήρησης ήταν $17^{\circ}\text{C}\pm 0.5$ θερμοκρασία, $50\%\pm 5$ σχετική υγρασία και L16:D8 φωτοπερίοδος.

2.2 Τα φυτά

Τα φυτά που χρησιμοποιήθηκαν για τη μελέτη της διατροφικής συμπεριφοράς των διαφόρων μορφών της αφίδας κατά τη διατροφή τους επάνω σ' αυτά ήταν νεαρά φυτά πατάτας (*Solanum tuberosum*) της ποικιλίας Jaerla. Ο πατατόσπορος σπερνόταν στο θερμοκήπιο του Εργαστηρίου Εντομολογίας σε γλαστράκια διαμέτρου 10cm, ένας κόνδυλος σε κάθε γλαστράκι. Στα γλαστράκια αυτά παρέμεναν μέχρι το στάδιο των έξι πραγματικών φύλλων, πάντα μέσα στο θερμοκήπιο, όπου και στη συνέχεια χρησιμοποιούνταν για το πείραμα. Για το πείραμα χρησιμοποιούνταν μονάχα τα κορυφαία φύλλα του κάθε φυτού στα οποία και εγκαθίστανται οι αφίδες κατά τη μελέτη τους στο EPG.

Εκτός των φυτών της πατάτας, που χρησιμοποιήθηκαν στο EPG για τη μελέτη της διατροφικής συμπεριφοράς, χρησιμοποιήθηκαν επίσης φύλλα πατάτας της ίδιας ποικιλίας για τη διατήρηση των αποικιών των εντόμων. Χρησιμοποιήθηκαν τα φύλλα από το φυτό της πατάτας εξ' αιτίας του γεγονότος ότι οι πατάτες αποτελούν ξενιστή της αφίδας *M. persicae* επάνω στον οποίο πολλαπλασιάζονται γρήγορα δίνοντας ικανοποιητικό αριθμό απογόνων. Παράλληλα, τα φυτά της πατάτας αναπτύσσονται εύκολα στο θερμοκήπιο παρέχοντας μεγάλο αριθμό φύλλων.

2.3 Παρακολούθηση της διατροφής της αφίδας με ηλεκτρικό σύστημα

Η παρακολούθηση της διατροφής της αφίδας έγινε με το μηχάνημα EPG εναλλασσόμενου ρεύματος του οποίου η κατασκευή περιγράφηκε στο γενικό μέρος και σύμφωνα με τη μέθοδο του Tjallingii (1988). Ο συνδεδεμένος στο σύστημα EPG ενισχυτής ήταν Giga-8 και η αντίσταση ήταν $10^9\Omega$. Για κάθε καταγραφή χρησιμοποιούνταν ταυτόχρονα από 1 έως 8 κανάλια (ανάλογα

με τον αριθμό των διαθέσιμων αφίδων) και κάθε καταγραφή διαρκούσε 7 ώρες (252000 sec). Κατά τη διάρκεια των 7 ωρών τα έντομα παρατηρούνταν περιοδικά και ελέγχονταν αν είναι σε επαφή με τη φυτική επιφάνεια. Όλες οι καταγραφές έγιναν σε δωμάτιο με συνθήκες τεχνητού φωτισμού και θερμοκρασία $23^{\circ}\text{C}\pm 1$. Τα φυτά της πατάτας, που επάνω τους εγκαθίστανται οι αφίδες κατά τη διάρκεια της καταγραφής, βρίσκονταν μέσα σε κλωβό Faraday για τη μείωση των ηλεκτρικών θορύβων. Για την σύνδεση των αφίδων ώστε να δημιουργηθεί κύκλωμα χρησιμοποιήθηκε χρυσή ίνα μήκους 2cm και διαμέτρου 20 μm . Η μία άκρη της ίνας συνδέονταν με τον ενισχυτή και η άλλη με την αφίδα. Η συγκόλληση της ίνας στη ραχιαία πλευρά της κοιλιακής χώρας της αφίδας γινόταν με μίγμα χαρτόκολλας μη τοξικής, νερού και ρινισμάτων ασημιού λεπτότατα διαμερισμένων υπό μορφή πούδρας. Το μίγμα αυτό ήταν ηλεκτρικά αγωγίμο και ταυτόχρονα μη τοξικό για το έντομα. Για την εύκολη τοποθέτηση της ίνας στην πλάτη της αφίδας γινόταν χρήση συσκευής παραγωγής υποπίεσης, η οποία συνδεόταν με μια αντλία νερού κενού. Επάνω σε αυτή ακινητοποιούνταν η αφίδα και με τη βοήθεια στερεοσκοπίου επικολώνταν στη ραχιαία επιφάνειά της η άκρη της ίνας. Με τον ίδιο τρόπο κολλώνταν όλες οι αφίδες. Στη συνέχεια τοποθετούνταν τα πειραματικά φυτά της πατάτας στον κλωβό Faraday και με ειδικά κλιπάκια στερεώνονταν τα επάνω φύλλα τους, τα οποία και χρησιμοποιούνταν, με την από κάτω επιφάνειά τους προς τα πάνω. Αυτό γίνονταν για να προσομοιάζει την πραγματικότητα το πείραμα μιας και οι αφίδες τρέφονται κατά κύριο λόγο στην κάτω επιφάνεια του φύλλου. Ακολουθούσε σύνδεση των αφίδων με τους ενισχυτές και τοποθέτησή τους επάνω στο φύλλο.

Η καταγραφή των ηλεκτρικών σημάτων που παράγονταν από τη δράση των αφίδων κατά τη διατροφή τους γινόταν άμεσα στο σκληρό δίσκο ηλεκτρονικού υπολογιστή. Το λογισμικό του υπολογιστή που ήταν συνδεδεμένος με το όλο σύστημα και κατέγραφε τα σήματα ήταν το STYLET 2.5 (Tjallingii & Hogen Esch 1993). Το πρόγραμμα αυτό παρήγαγε τη γραφική απεικόνιση των σημάτων από την οποία υπολογίστηκαν οι παράγοντες που εξετάστηκαν στην παρούσα εργασία.

2.4 Πειραματική διαδικασία και συλλογή δεδομένων

Από την αποικία του κλώνου που διατηρήθηκε στο βιοκλιματικό θάλαμο με συνθήκες $17^{\circ}\text{C}\pm 0.5$ και L16:D8 (ώρες φωτός: ώρες σκότους, L=light, D=darkness), πάρθηκαν άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά που ενηλικιώθηκαν την ίδια μέρα και τοποθετήθηκαν σε κουτιά εκτροφής Blackman (μία αφίδα σε κάθε κουτί) σε φύλλο πατάτας. Τα μισά από τα κουτιά τοποθετήθηκαν στο βιοκλιματικό θάλαμο με συνθήκες $17^{\circ}\text{C}\pm 0.5$ θερμοκρασία και L16:D8 φωτοπερίοδο και τα άλλα μισά στο βιοκλιματικό θάλαμο με συνθήκες $17^{\circ}\text{C}\pm 0.5$ θερμοκρασία και L10:D14. Τα ενήλικα παρθενογενετικά θηλυκά απομακρύνθηκαν μετά από 24 ώρες (και αφού είχαν γεννήσει). Στις συνθήκες του βιοκλιματικού θαλάμου με τη μεγάλη διάρκεια ημέρας παράχθηκαν τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά. Στο βιοκλιματικό θάλαμο με συνθήκες μικρής ημέρας κρατήθηκαν οι απόγονοι (G_1 γενιά), οι οποίοι και μεταφέρονταν σε καινούριο κουτί κάθε τέσσερις μέρες μέχρι την ενηλικίωσή τους και την παραγωγή απογόνων (G_2 γενιά). Η G_2 γενιά αποτελούνταν από άπτερα και πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά και αρσενικά. Τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά τοποθετήθηκαν σε κουτιά εκτροφής μέχρι την ενηλικίωσή τους και τη παραγωγή απογόνων (G_3 γενιά). Τη G_3 γενιά αποτελούσαν άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, αρσενικά και θηλυτόκα. Για την εμφάνιση μεγάλου αριθμού πτερωτών παρθενογενετικών θηλυκών μεταφέρθηκε μεγάλος αριθμός άπτερων παρθενογενετικών θηλυκών αφίδων σε ένα clip cage και αυτό το clip τοποθετήθηκε πάνω σε ένα φύλλο από φυτό πατάτας. Στις συνθήκες αυτές και ως αποτέλεσμα του συνωστισμού παράχθηκαν πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά.

Στην καταγραφή χρησιμοποιούνταν οι αφίδες ηλικίας μίας ημέρας. Πριν την τοποθέτηση των αφίδων στο EPG προηγούνταν νηστεία. Οι άπτερες μορφές αφήνονταν να νηστέψουν για 15 λεπτά. Οι πτερωτές μορφές αφήνονταν να νηστέψουν για χρονικό διάστημα 15 ωρών. Κατά τη διάρκεια αυτών των 15 ωρών οι πτερωτές αφίδες βρίσκονταν σε ένα γυάλινο κουτί διαστάσεων $30\text{cm}\times 22\text{cm}\times 15\text{cm}$ ώστε να μπορούν να πετάξουν, να

εξαντληθούν και να τραφούν επάνω στο ξενιστή, μιμούμενες τη διαδικασία στη φύση.

Συνολικά εξετάστηκαν 22 θηλυτόκα, 14 άπτερα παρθενογενετικά, 3 περωτά παρθενογενετικά θηλυκά και 22 αρσενικά. Ο πιθανόν μικρός αριθμός των καταγραφών στα περωτά παρθενογενετικά θηλυκά οφείλεται τόσο στο μικρό αριθμό ατόμων που εμφανίστηκαν όσο και στις μη ικανοποιητικές καταγραφές που πάρθηκαν λόγω των συνεχών κινήσεών τους επάνω στο φύλλο, που είχαν ως αποτέλεσμα τη μη λήψη σήματος λόγω βραχυκυκλώματος. Ένα άλλο στοιχείο για τον μικρό αριθμό των καταγραφών στα περωτά παρθενογενετικά θηλυκά ήταν η δυσκολία τους να επιβιώσουν καθ' όλη τη διαδικασία μέχρι τη στιγμή της τοποθέτησής τους στο EPG. Η έλλειψη ωοτόκων οφείλεται στο μεγάλο χρονικό διάστημα που απαιτούνταν μέχρι την εμφάνιση αυτής της μορφής.

2.5 Ανάλυση δεδομένων

Οι βιολογικές ερμηνείες των διαφορετικών παραμέτρων του EPG που χρησιμοποιήθηκαν σ' αυτή τη μελέτη ήταν οι εξής: nr (το έντομο δεν διατρύπατο το φυτικό ιστό), C (συμπεριλαμβανομένων των A και B, περιλαμβάνει γενική δραστηριότητα και τα στιλέτα βρίσκονται ανάμεσα στην επιδερμίδα και το φλοιώμα), E1 (έκκριση σιέλου στους ηθμοσωλήνες του φλοιώματος), E2 (αναρρόφηση χυμού από το φλοιώμα), F (μηχανική κίνηση των στιλέτων), G (αναρρόφηση νερού από το ξύλωμα) και rd (πτώσεις της διαφοράς δυναμικού από διάτρηση κυττάρων) σύμφωνα με τους Tjallingii (1978, 1985, 1988) και Prado & Tjallingii (1994).

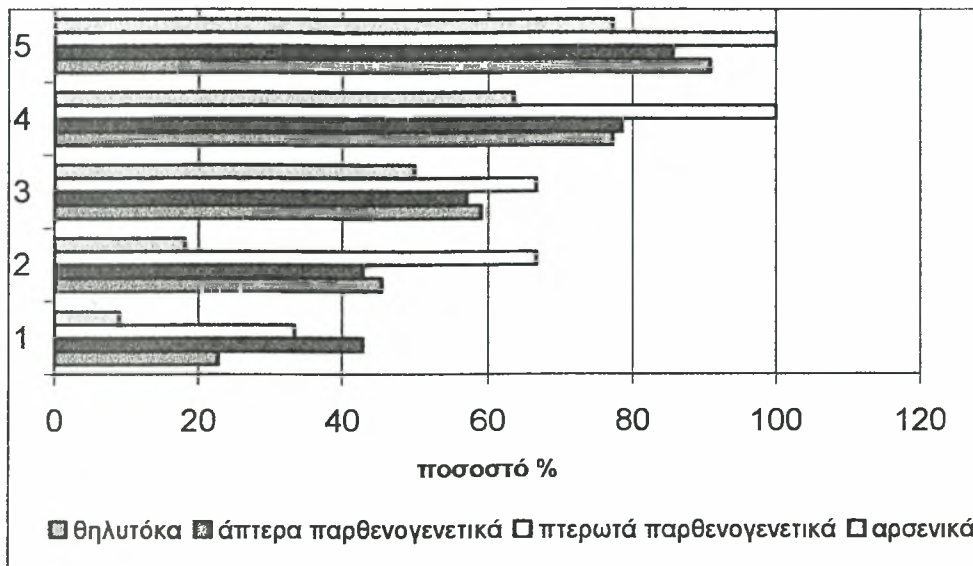
Αρχικά η διάρκεια καθεμίας από τις εξεταζόμενες παραμέτρους υπολογίστηκε με το MS-Excel. Οι μέσες τιμές (συνολική διάρκεια παραμέτρου/συνολικό αριθμό που απαρτίζει την παράμετρο αυτή) υπολογίστηκαν επίσης με το ίδιο πρόγραμμα καθώς και οι μέσοι όροι και οι τυπικές αποκλίσεις. Για την σύγκριση μεταξύ των διαφόρων μορφών για την εύρεση πιθανών σημαντικών διαφορών έγινε χρήση του στατιστικού πακέτου STATISTICA. Ως επίπεδο στατιστικής σημαντικότητας θεωρήθηκε το 95%

($p < 0.05$). Η επεξεργασία των δεδομένων έγινε με τη μέθοδο ανάλυσης της παραλλακτικότητας (one-way ANOVA). Οι συγκρίσεις των μέσων όρων έγιναν με την ελάχιστη σημαντική διαφορά (LSD). Λόγω ύπαρξης μηδενικών μετρήσεων έγινε μετατροπή των τιμών των δεδομένων σύμφωνα με την σχέση $\sqrt{(x+1)}$.

3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

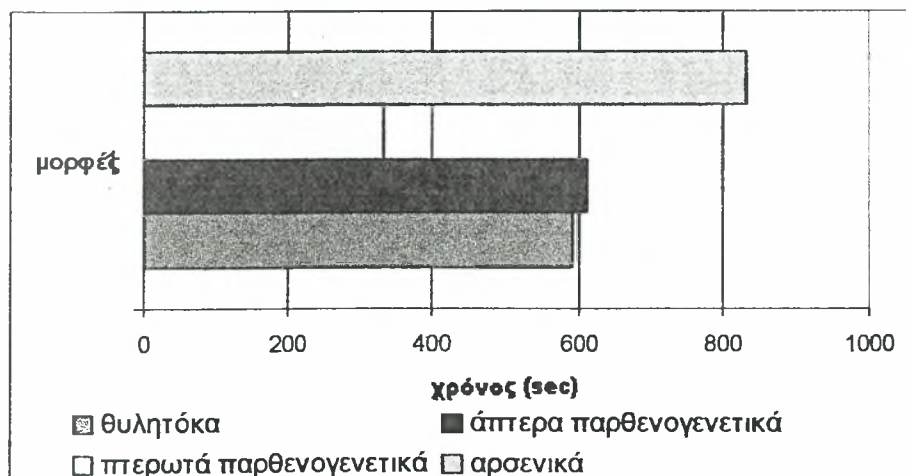
Στους Πίνακες 1-3 παρουσιάζονται τα αποτελέσματα που προέκυψαν από τη μελέτη διαφόρων παραγόντων που λαμβάνουν μέρος κατά τη διατροφή των διαφόρων μορφών του ολοκυκλικού κλώνου που εξετάστηκε. Στον Πίνακα 1 παρουσιάζεται η συχνότητα εμφάνισης σύντομων νυγμάτων (pd) ανάμεσα στα άτομα κάθε μορφής κατά τη διάρκεια της πρώτης ώρας της καταγραφής. Οι μετρήσεις πάρθηκαν τα πρώτα 2, 5, 10, 30 και 60 λεπτά από την έναρξη της καταγραφής της διατροφικής δραστηριότητας. Οι συχνότητες εμφάνισης pd είχαν ως εξής: τα πρώτα 2 λεπτά 5 από τα 22 θηλυτόκα παρουσίασαν pd (ποσοστό 22,7%), 6 από τα 14 άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά (ποσοστό 42,8%), 1 από τα 3 περωτά παρθενογενετικά θηλυκά (ποσοστό 33,3%) και 2 από τα 22 αρσενικά (ποσοστό 9,1%). Στα 5 λεπτά, τα θηλυτόκα που παρουσίασαν pd έφτασαν το 45,5% (10 αφίδες στις 22), τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά το 42,8% (6 αφίδες στις 14), τα περωτά παρθενογενετικά θηλυκά το 66,7% (2 αφίδες στις 3) και τα αρσενικά το 18,2% (4 αφίδες στις 22). Στα 10 λεπτά τα ποσοστά των θηλυτόκων ήταν 59,1% (13 στις 22), των άπτερων παρθενογενετικών θηλυκών 57,1% (8 στις 14), των περωτών παρθενογενετικών θηλυκών 66,7% (2 στις 3) και των αρσενικών 50% (11 στις 22). Στα 30 λεπτά οι τιμές έγιναν αντίστοιχα 77,3%, 78,6%, 100% και 50%. Τέλος, μέχρι τα 60 πρώτα λεπτά 20 από τα 22 θηλυτόκα παρουσίασαν pd (90,9%), 12 από τα 14 άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά (85,7%), 3 από τα 3 περωτά παρθενογενετικά θηλυκά εμφάνισαν pd (100%) και 17 από τα 22 αρσενικά που εξετάστηκαν εμφάνισαν pd στην πρώτη ώρα

καταγραφής (77,3%). Οι παραπάνω συχνότητες απεικονίζονται γραφικά στο Σχήμα 1.



Σχήμα 1. Συχνότητα εμφάνισης σύντομων νυγμάτων (rd's) από τις διαφορετικές μορφές αφίδων κατά τα χρονικά διαστήματα των πρώτων 2, 5, 10, 30, 60 λεπτών. (1:2 λεπτά, 2:5 λεπτά, 3:10 λεπτά, 4:30 λεπτά, 5:60 λεπτά).

Το χρονικό διάστημα από την έναρξη της καταγραφής που εμφάνισαν οι διάφορες μορφές το πρώτο τους rd κυμάνθηκε περίπου από 335sec στα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά έως και τα 830,9sec στα αρσενικά (Σχήμα 2), χωρίς ωστόσο να υπάρχει στατιστικώς σημαντική διαφορά μεταξύ των μορφών.



Σχήμα 2. Ο χρόνος από την αρχή της καταγραφής που οι διάφορες μορφές αφίδας εμφάνισαν το πρώτο τους σύντομο νύγμα (1:θηλυτόκα, 2:άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, 3:πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά, 4:αρσενικά).

ΠΙΝΑΚΑΣ 1: ΔΙΑΤΡΟΦΙΚΗ ΔΡΑΣΤΗΡΙΟΤΗΤΑ ΤΩΝ ΔΙΑΦΟΡΩΝ ΜΟΡΦΩΝ ΤΗΣ *M. PERSICAE* ΣΕ ΦΥΛΛΑ ΠΑΤΑΤΑΣ

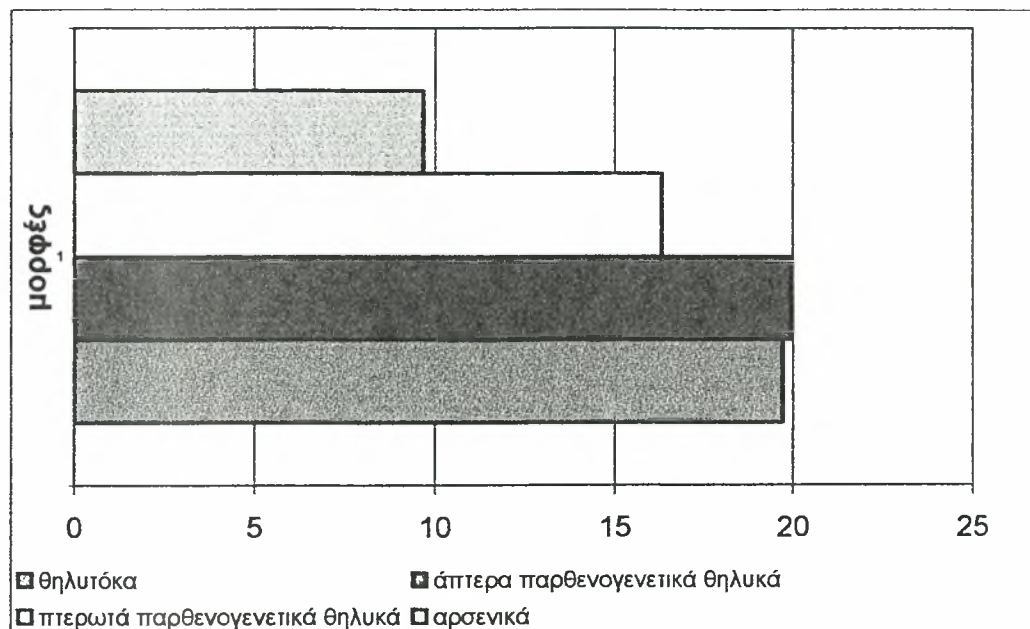
ΔΙΑΤΡΟΦΙΚΗ ΔΡΑΣΤΗΡΙΟΤΗΤΑ	ΘΗΛΥΤΟΚΑ N=22	ΑΙΠΕΡΑ ΠΑΡΘΕΝΟΓΕΝΕΤΙΚΑ N=14	ΠΤΕΡΩΤΑ ΠΑΡΘΕΝΟΓΕΝΕΤΙΚΑ N=3	ΑΡΣΕΝΙΚΑ N=22
Χρόνος ως το πρώτο pd (sec).	*590,86 (751,94) ns	*612,1 (967,08) ns	*335 (425,87) ns	*830,92 (739,75) ns
Αριθμός pd's που πραγματοποιήθηκαν ως τα 2 πρώτα λεπτά.	[19:22] 2,6 (1,14) * ab	[12:14] 2,33 (1,36) b	[3:3] 2 ab	[17:22] 2,5 (2,12) a
Μέση διάρκεια pd έως τα 2 πρώτα λεπτά (sec).	[5:22] *3,92 (1,07) ns	[6:14] *5,37 (1,22) ns	[1:3] *6,5 ns	[2:22] *4,25 (1,06) ns
Αριθμός pd's που πραγματοποιήθηκαν ως τα 5 πρώτα λεπτά	3,1 (2,23) ns	4,66 (3,82) ns	5 (2,82) ns	3,25 (2,21) ns
Μέση διάρκεια pd έως τα 5 πρώτα λεπτά (sec).	[10:22] *4,56 (1,07) ab	[6:14] *5,5 (1,37) a	[2:3] *5,57 (2,02) ab	[4:22] *3,87 (0,31) b
Αριθμός pd's που πραγματοποιήθηκαν ως τα 10 πρώτα λεπτά	7,38 (4,66) ns	7 (4,84) ns	12 (11,31) ns	4,81 (4,68) ns
Μέση διάρκεια pd έως τα 10 πρώτα λεπτά (sec).	[13:22] *3,95 (0,82) a	[8:14] *5,22 (1,32) a	[2:3] *5,27 (2,08) ab	[11:22] *4,66 (1,56) ab
Αριθμός pd's που πραγματοποιήθηκαν ως τα 30 πρώτα λεπτά	25,29 (17,4) ns	20,36 (9,73) ns	16,67 (10,5) ns	18,92 (12,56) ns
Μέση διάρκεια pd έως τα 30 πρώτα λεπτά (sec).	[17:22] *3,76 (0,86) ns	[11:14] *4,14 (0,45) ns	[3:3] *4,25 (0,52) ns	[14:22] *4,02 (0,64) ns
Αριθμός pd's που πραγματοποιήθηκαν ως τα 60 πρώτα λεπτά	32,36 (15,78) ns	33,58 (18,71) ns	35,67 (19,5) ns	32,05 (12,68) ns
Μέση διάρκεια pd έως τα 60 πρώτα λεπτά (sec).	[19:22] *4,16 (0,81) ns	[12:14] *4,57 (0,76) ns	[3:3] *4,13 (0,36) ns	[17:22] *4,07 (0,48) ns

Στον πίνακα 1 παρουσιάζονται οι μέσοι όροι και η τυπική απόκλιση μέσα σε παρένθεση. Οι τιμές μέσα στις αγκύλες παρουσιάζουν τη συχνότητα εμφάνισης της συγκεκριμένης διατροφικής δραστηριότητας. Τιμές που συνοδεύονται από ns δεν διαφέρουν στατιστικώς σημαντικά μεταξύ τους. Τιμές που συνοδεύονται από διαφορετικό γράμμα της λατινικής αλφαβήτου διαφέρουν στατιστικώς σημαντικά μεταξύ τους για $p < 0,05$. Στις τιμές που συνοδεύονται από * οι συγκρίσεις έγιναν μεταξύ των ατόμων που παρούσαν στην συγκεκριμένη διατροφική δραστηριότητα.

Ο αριθμός των σύντομων νυγμάτων που πραγματοποιήθηκαν τα 2 πρώτα λεπτά κυμάνθηκε κατά μέσο όρο από 2 έως 2,6 για όλες τις μορφές με τα αρσενικά ωστόσο να επιχειρούν στατιστικώς σημαντικά λιγότερα νύγματα από τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά. Η μέση διάρκεια των rd's τα πρώτα 2 λεπτά ήταν από 3,9sec για τα θηλυτόκα έως και 6,5sec για τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά. Η επόμενη μέτρηση που έγινε στα 5 λεπτά έδειξε ότι ο αριθμός των rd's είχε αυξηθεί με τα θηλυτόκα να δίνουν ένα μέσο όρο περί τα 3,1 και τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά να κυμαίνονται κατά μέσο όρο στα 5. Η αντίστοιχη μέση διάρκεια των rd's αυτό το χρονικό διάστημα υπολογίστηκε από 3,8sec για τα αρσενικά έως και 5,5sec για τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά με τα αρσενικά να διαφέρουν στατιστικώς σημαντικά. Η αντίστοιχη μέση διάρκεια των rd's για τα πρώτα 10 λεπτά ήταν 3,9sec για τα θηλυτόκα, 5,2sec για τα άπτερα και τα πτερωτά παρθενογενετικά και 4,6sec για τα αρσενικά. Ο αριθμός των σύντομων αυτών νυγμάτων χωρίς να διαφέρει στατιστικώς σημαντικά από μορφή σε μορφή κυμαινόταν από 4,8 για τα αρσενικά έως και 12 για τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά. Η μέτρηση στα 30 λεπτά χωρίς στατιστικώς σημαντικές διαφορές έδωσε τον αριθμό των rd's μεταξύ των μορφών να κυμαίνεται κατά μέσο όρο από 16,7-25,2 και τη μέση διάρκεια να κυμαίνεται μεταξύ 3,8 και 4,2sec. Τέλος και αναφορικά με τα σύντομα νύγματα που πραγματοποιήθηκαν μέχρι τα πρώτα 60 λεπτά της καταγραφής της διατροφικής δραστηριότητας, αυτά βρέθηκαν να κυμαίνονται από 32-35,7. Η αντίστοιχη μέση διάρκεια στα 60 πρώτα λεπτά στα θηλυτόκα ήταν 4,1sec, στα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά 4,5sec, στα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά ήταν 4,1sec και στα αρσενικά 4sec.

Από τη προσεκτική μελέτη των αποτελεσμάτων του Πίνακα 2 φαίνεται ότι η πρώτη διερεύνηση των ιστών του φυτού από την αφίδα (probe) από την έναρξη της καταγραφής έγινε κατά μέσο όρο στα 41,5 πρώτα δευτερόλεπτα για τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά ενώ για τα αρσενικά στα 345,86 δευτερόλεπτα. Ο συνολικός ωστόσο αριθμός των probes που επιχείρησαν οι εξεταζόμενες αφίδες κυμάνθηκε κατά μέσο όρο από 9,7 για τα αρσενικά έως και 19,9 για τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά με τον αριθμό των probes

των αρσενικών να παρουσιάζει στατιστικώς σημαντικές διαφορές σε σχέση με τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά και τα θηλυτόκα (Σχήμα 3).



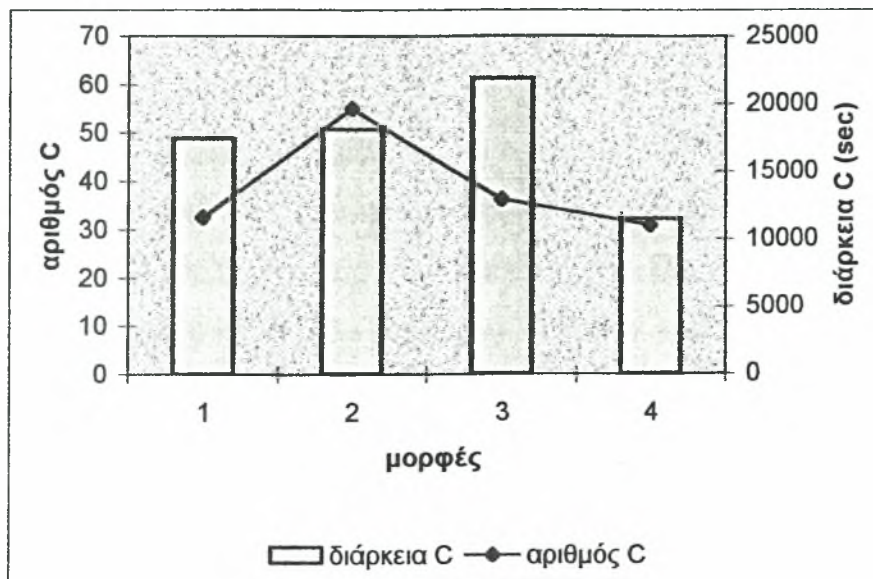
Σχήμα 3. Ο αριθμός των probes που πραγματοποίησε κάθε μορφή αφίδας.

Όσον αφορά τον αριθμό των C (κατά το χρονικό διάστημα αυτό το στίλετο της αφίδας βρίσκεται ανάμεσα στην επιδερμίδα και το φλοιόωμα), βρέθηκαν τα αρσενικά να διαφέρουν στατιστικώς σημαντικά από τις άλλες μορφές δίνοντας λιγότερα C. Η συνολική διάρκεια της φάσης C σε συνολική διάρκεια 7 ωρών καταγραφής κυμάνθηκε από 11041-19617,1sec, με τα αρσενικά να παρουσιάζουν τη μικρότερη τιμή η οποία και ήταν στατιστικώς σημαντική σε σχέση με αυτή των άπτερων παρθενογενετικών θηλυκών (Σχήμα 4).

ΠΙΝΑΚΑΣ 2: ΔΙΑΤΡΟΦΙΚΗ ΔΡΑΣΤΗΡΙΟΤΗΤΑ ΤΩΝ ΔΙΑΦΟΡΩΝ ΜΟΡΦΩΝ ΤΗΣ *M. PERSICAE* ΣΕ ΦΥΛΛΑ ΠΑΤΑΤΑΣ

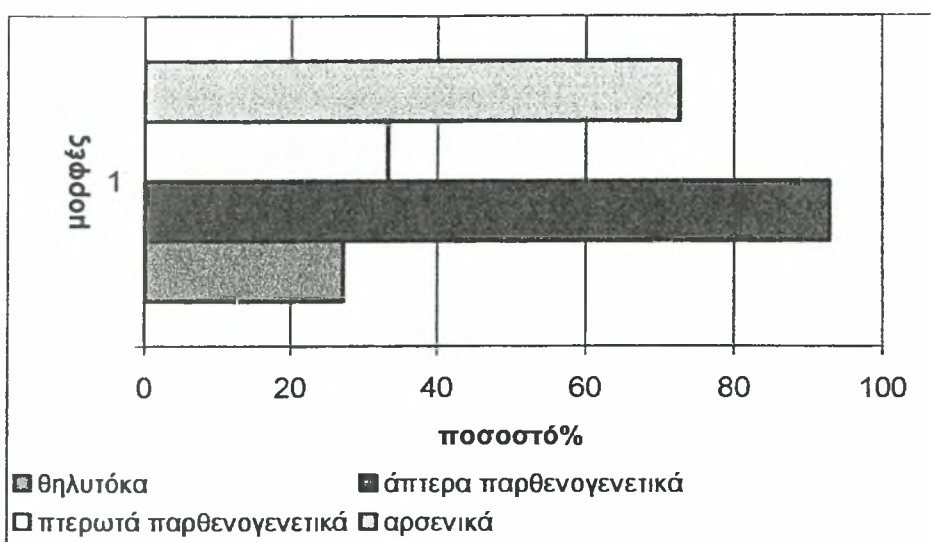
ΔΙΑΤΡΟΦΙΚΗ ΔΡΑΣΤΗΡΙΟΤΗΤΑ	ΘΗΛΥΤΟΚΑ N=22	ΑΠΤΕΡΑ ΠΑΡΘΕΝΟΓΕΝΕΤΙΚΑ N=14	ΠΤΕΡΩΤΑ ΠΑΡΘΕΝΟΓΕΝΕΤΙΚΑ N=3	ΑΡΣΕΝΙΚΑ N=22
Πότε παρουσιάζεται το πρώτο probe (sec).	345,04 (661) ns	41,5 (123,66) ns	47 (68,82) ns	345,86 (697,29) ns
Αριθμός C.	48,83 (23,8) b	50,78 (29,46) b	61,33 (13,5) b	32,18 (20,02) a
Διάρκεια C (sec).	11591,04 (4167,89) ab [6:22]	19617,07 (26069,82) b [13:14]	12905 (1051,51) ab [1:3]	11041 (5730,66) a [16:22]
Αριθμός αψίδων που παρουσιάζουν F.				
Αριθμός F.	2,55 (1,33) b	6,38 (6173,82) a	1 b	2,31 (1,66) b
Διάρκεια F (sec).	29887,33 (76289,51) b [22:22]	6173,82 (4149,66) a [4:14]	5 b [3:3]	6761,06 (7212,4) a [19:22]
Αριθμός αψίδων που παρουσιάζουν G.				
Αριθμός G.	3,58 (2,06) c	1,5 (0,57) a	2,33 (0,57) bc	2,21 (0,91) b
Διάρκεια G (sec).	5465,37 (3609,46) c	1527,75 (1003,7) a	6501 (1934,66) c	3583,57 (2283,21) b
Αριθμός NP.	20,71 (11,05) b	19,5 (12,54) ab	17,33 (8,32) ab	10,7 (8,31) a
Διάρκεια NP (sec).	7162,19 (3085,45) b	2576,28 (2307,71) a	2474,33 (1556,9) ab	5664,7 (4513,57) b
Αριθμός probes.	19,71 (11,05) b	19,92 (11,82) b	16,33 (8,32) ab	9,7 (3,81) a

Στον πίνακα 2 παρουσιάζονται οι μέσοι όροι και η τυπική απόκλιση μέσα σε παρένθεση. Οι τιμές μέσα στις αγκύλες παρουσιάζουν τη συχνότητα εμφάνισης της συγκεκριμένης διατροφικής δραστηριότητας. Τιμές που συνοδεύονται από ns δεν διαφέρουν στατιστικώς σημαντικά μεταξύ τους. Τιμές που συνοδεύονται από διαφορετικό γράμμα της λατινικής αλφαβήτου διαφέρουν στατιστικώς σημαντικά μεταξύ τους για $p < 0,05$.



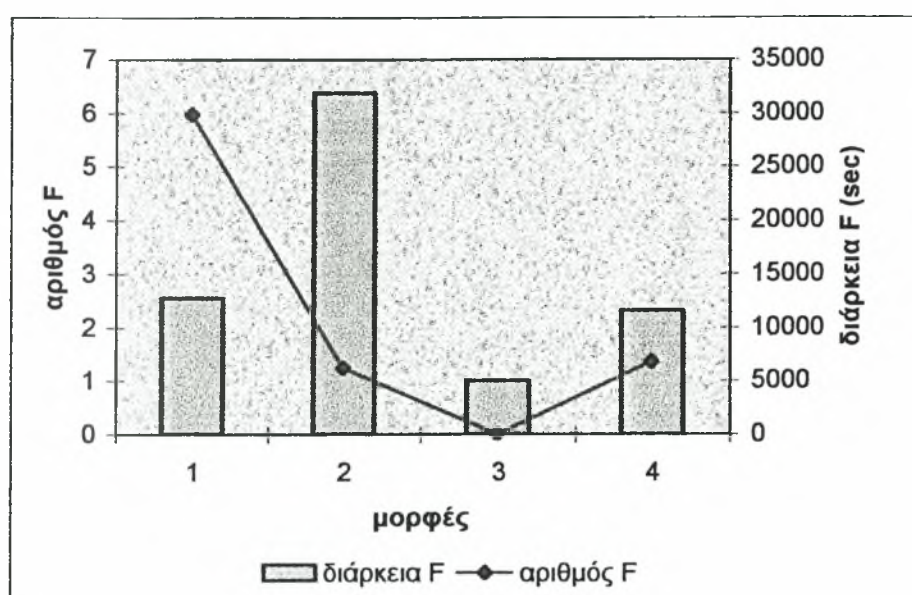
Σχήμα 4. Σχηματική απεικόνιση του αριθμού και της διάρκειας των φάσεων C στις διάφορες μορφές τις αφίδας (1:θηλυτόκα, 2:άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, 3:περωτά παρθενογενετικά θηλυκά, 4:αρσενικά).

Στη συνέχεια εξετάστηκε η κυματομορφή F που ταυτίζεται με μηχανική κίνηση των στιλέτων. Η κυματομορφή αυτή εμφανίστηκε σε ποσοστό 92,8% στα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά (13 άτομα στα 14), σε ποσοστό 72,7% στα αρσενικά (16 άτομα στα 22), σε ποσοστό 33,3% στα περωτά παρθενογενετικά θηλυκά (1 άτομο στα 3) και τέλος, τα θηλυτόκα εμφάνισαν το μικρότερο ποσοστό με συχνότητα εμφάνισης 27,3% (6 άτομα στα 22) (σχήμα 5).



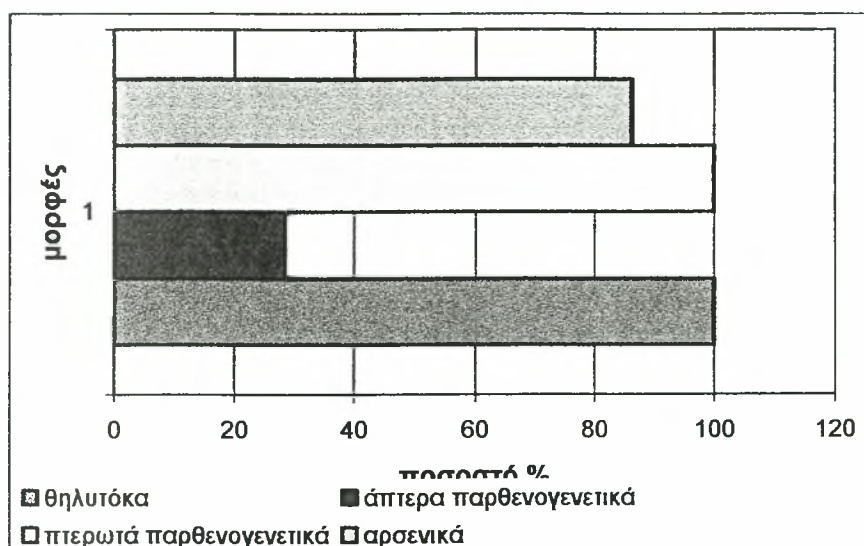
Σχήμα 5. Συχνότητα εμφάνισης διαστημάτων με μηχανικές κινήσεις των στιλέτων στις διάφορες μορφές της αφίδας.

Η φάση που τα σιλιέτα κινούνταν μηχανικά εμφανίστηκε ανά άτομο από μία φορά στα πτερωτά παρθενογενετικά έως και 6,38 φορές στα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά. Ο μεγάλος αριθμός κυματομορφών F ανά άτομο στα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά έκανε αυτή τη μορφή να διαφέρει στατιστικώς σημαντικά από τις υπόλοιπες τρεις. Παράλληλα, τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά και τα αρσενικά διέφεραν στατιστικώς σημαντικά από τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά και τα θηλυτόκα εφ' όσον εμφάνισαν για μεγαλύτερο χρονικό διάστημα μηχανική κίνηση των σιλιέτων τους (Σχήμα 6).



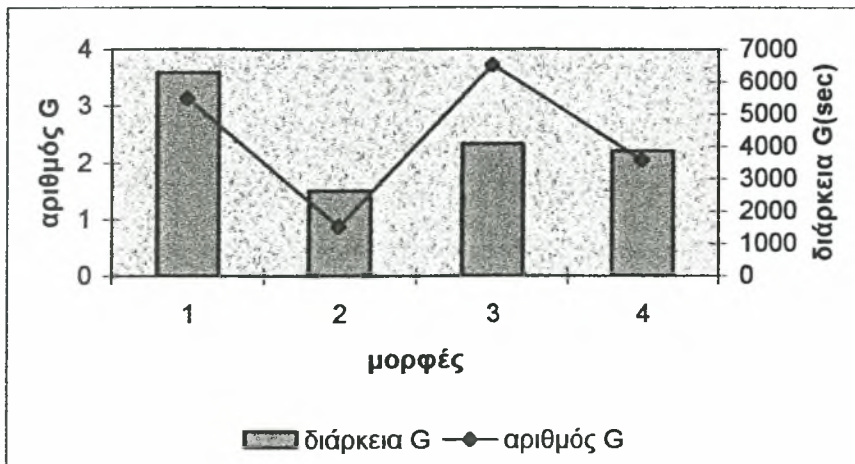
Σχήμα 6. Σχηματική απεικόνιση του αριθμού και της διάρκειας των φάσεων F στις διάφορες μορφές τις αφίδας (1:θηλυτόκα, 2:άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, 3:πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά, 4:αρσενικά).

Όταν τα σιλιέτα της αφίδας βρίσκονταν στο ξύλωμα και αναρροφούσαν νερό, στο EPG εμφανιζόταν η κυματομορφή που χαρακτηρίζεται ως G. Η κυματομορφή αυτή είχε πολύ μεγάλη συχνότητα εμφάνισης. Εμφανίστηκε στη συντριπτική πλειοψηφία του πληθυσμού των αφίδων με εξαίρεση τη μορφή των άπτερων παρθενογενετικών θηλυκών όπου μονάχα 4 στις 14 αφίδες αναρρόφησαν νερό από τα αγγεία του φυτού ποσοστό που αντιστοιχούσε μόνο στο 28,6% (Σχήμα 7).



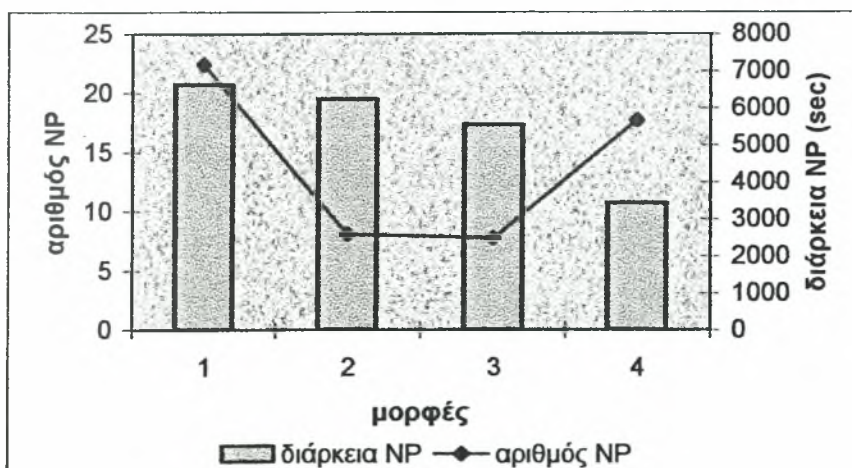
Σχήμα 7. Συχνότητα εμφάνισης διαστημάτων αναρρόφησης νερού από το ξύλωμα μεταξύ των διαφόρων μορφών της αφίδας.

Ο αριθμός των G που μετρήθηκαν ανά αφίδα στα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά ήταν κατά μέσο όρο 1,5, αριθμός μικρός που έκανε αυτή τη μορφή να παρουσιάζει στατιστικώς σημαντικές διαφορές ως προς τις πτερωτές. Τα θηλυτόκα εμφάνισαν το μεγαλύτερο αριθμό G (3,6 ανά άτομο). Επιπρόσθετα, η μέση εμφάνιση στα θηλυτόκα της κυματομορφής G (3,6) διέφερε στατιστικώς σημαντικά από τα αρσενικά άτομα. Το χρονικό διάστημα συνολικά στη διάρκεια των επτά ωρών που τα στίλετα της αφίδας βρισκόταν στο ξύλωμα ποίκιλε. Σημαντικά μικρότερο χρόνο από τις υπόλοιπες μορφές στο ξύλωμα κατανάλωσαν τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά με 1527,7sec. Τη μεγαλύτερη διάρκεια σε G εμφάνισαν τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά με μέσο όρο 6501sec (Σχήμα 8).



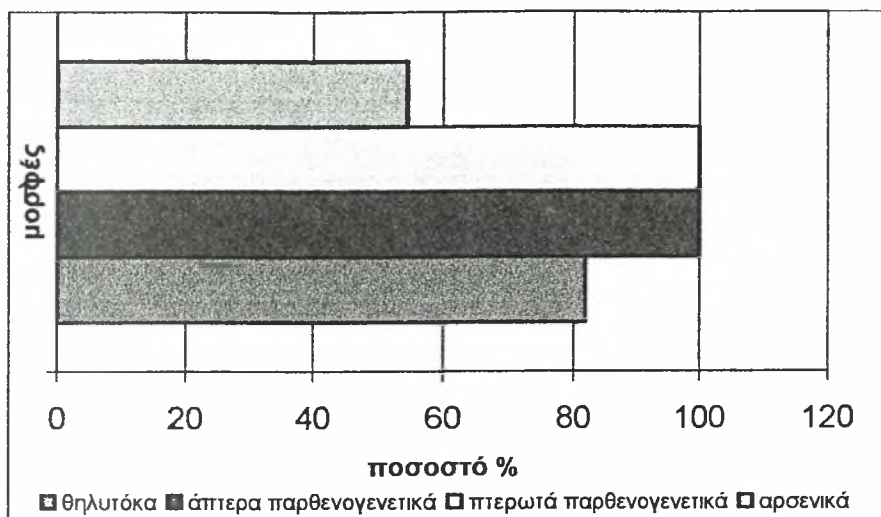
Σχήμα 8. Σχηματική απεικόνιση του αριθμού και της διάρκειας των φάσεων G στις διάφορες μορφές τις αφίδας (1:θηλυτόκα, 2:άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, 3:πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά, 4:αρσενικά).

Τέλος, σχολιάζοντας τα αποτελέσματα του Πίνακα 2 και όσον αφορά το χρονικό διάστημα που οι αφίδες δεν παρουσίασαν καμία διατροφική δραστηριότητα (nr), τα αρσενικά και τα θηλυτόκα είχαν τη μεγαλύτερη διάρκεια σε nr (5664,7 και 7162,2 sec αντίστοιχα) η οποία και διέφερε στατιστικώς σημαντικά από το αντίστοιχο χρονικό διάστημα που δεν τρέφονταν τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά. Η φάση αυτή απαντήθηκε στη διάρκεια της 7ωρης καταγραφής από 10,7-20,71 φορές κατά μέσο όρο. Τις περισσότερες φορές η φάση αυτή απαντήθηκε στα θηλυτόκα και μάλιστα με στατιστικώς σημαντική διαφορά σε σχέση με τα αρσενικά (Σχήμα 9).



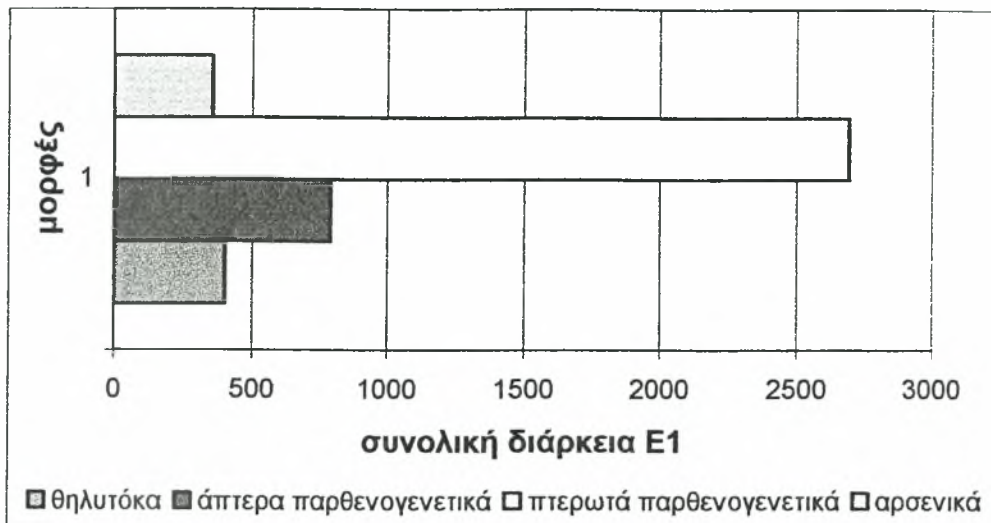
Σχήμα 9. Σχηματική απεικόνιση του αριθμού και της διάρκειας των φάσεων nr στις διάφορες μορφές τις αφίδας. (1:θηλυτόκα, 2:άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, 3:πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά, 4:αρσενικά).

Η συχνότητα εμφάνισης της κυματομορφής E1, η οποία υποδηλώνει ότι τα στοματικά μόρια του εντόμου βρίσκονταν στο φλοιώμα και εξέκριναν σιέλο, παρουσιάστηκε μικρότερη στα αρσενικά άτομα (Πίνακας 3). Ενώ στα πτερωτά και άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά εμφανίστηκε στο 100% του πληθυσμού και στα θηλυτόκα στη πλειοψηφία τους (ποσοστό 81,8%), στα αρσενικά μονάχα 12 από τα 22 εξεταζόμενα άτομα (ποσοστό 54,5%) εμφάνισαν είσοδο των στιλέτων τους στο φλοιώμα (Σχήμα 10).



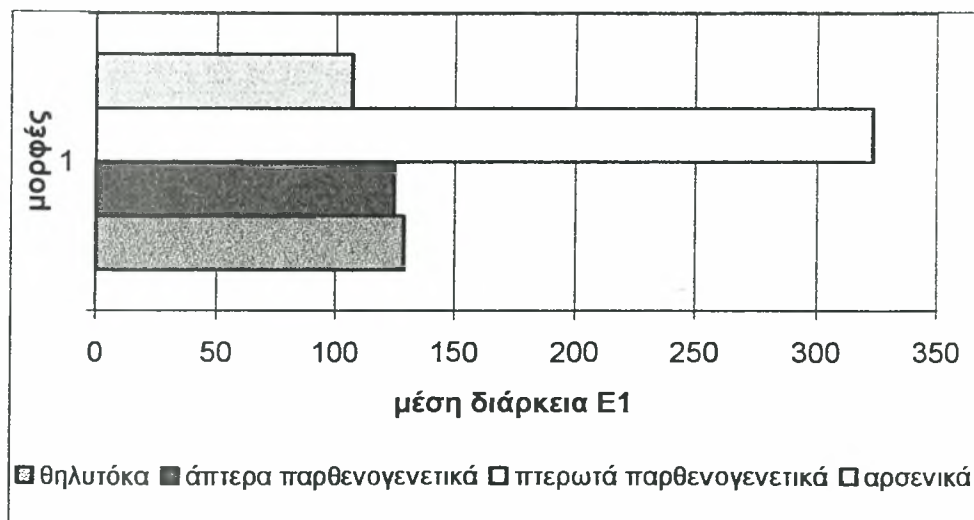
Σχήμα 10. Συχνότητα εμφάνισης διαστημάτων με είσοδο των στιλέτων και έκκριση σιέλου στο φλοιώμα (E1) στις διάφορες μορφές τις αφίδας.

Το πλήθος των κυματομορφών E1 που παρουσιάστηκαν στις 7 ώρες που καταγράφηκε η διατροφική συμπεριφορά των αφίδων κυμάνθηκε από 1,55-3,07 κατά μέσο όρο για τις εξεταζόμενες μορφές. Τις λιγότερες φορές είσοδο των στοματικών τους μορίων στο φλοιώμα παρουσίασαν τα αρσενικά και τα θηλυτόκα (1,55 και 1,75 φορές αντίστοιχα). Τα άπτερα και πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά πραγματοποίησαν μεγαλύτερο αριθμό E1 από τα αρσενικά και τα θηλυτόκα. Η συνολική διάρκεια της φάσης αυτής μεταξύ των ατόμων που την παρουσίασαν είχε κύμανση από 375,8sec για τα αρσενικά έως και 2692,3sec για τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά. Τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά παρουσιάζοντας τη μεγαλύτερη διάρκεια διέφεραν στατιστικώς σημαντικά από τις υπόλοιπες τρεις μορφές (Σχήμα 11).



Σχήμα 11. Συνολική διάρκεια E1 σε sec στις διάφορες μορφές

Εάν εξεταστεί η μέση διάρκεια καθεμίας από τις φάσεις όπου η αφίδα πραγματοποίησε E1, προκύπτει ότι συντομότερες κατά τη φάση E1 ήταν οι αρσενικές αφίδες (107sec) με στατιστικώς σημαντικές διαφορές σε σχέση με τις πτερωτές παρθενογενετικές θηλυκές. Οι αφίδες με τη μεγαλύτερη διάρκεια ανά E1 ήταν αυτές της πτερωτής παρθενογενετικής μορφής με μέση διάρκεια 353,2sec η οποία ήταν στατιστικώς σημαντική διαφορά σε σχέση με τις υπόλοιπες μορφές των αφίδων (Σχήμα 12).



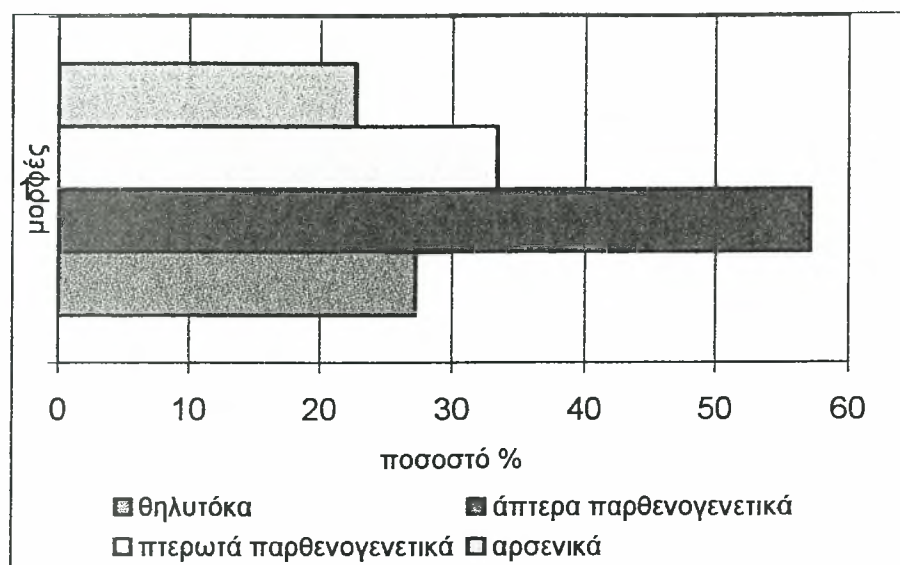
Σχήμα 12. Μέση διάρκεια E1 σε sec στις διάφορες μορφές.

ΠΙΝΑΚΑΣ 3: ΔΙΑΤΡΟΦΙΚΗ ΔΡΑΣΤΗΡΙΟΤΗΤΑ ΤΩΝ ΔΙΑΦΟΡΩΝ ΜΟΡΦΩΝ ΤΗΣ *M. PERSICAE* ΣΕ ΦΥΛΛΑ ΠΑΤΑΤΑΣ

ΔΙΑΤΡΟΦΙΚΗ ΔΡΑΣΤΗΡΙΟΤΗΤΑ	ΘΗΛΥΤΟΚΑ N=22	ΑΙΠΕΡΑ ΠΑΡΘΕΝΟΓΕΝΕΤΙΚΑ N=14	ΠΤΕΡΩΤΑ ΠΑΡΘΕΝΟΓΕΝΕΤΙΚΑ N=3	ΑΡΣΕΝΙΚΑ N=22
Αριθμός αφίδων που παρουσιάζουν E1.	[18:22]	[14:14]	[3:3]	[12:22]
Αριθμός E1.	1,75 (0,63) a	2,64 (0,63) b	3,07 (0,58) b	1,55 (0,7) a
Συνολική διάρκεια E1.	403,83 (592,76)* a	789,57 (569,38)* a	2692,33 (212,07)* b	375,83 (474,86)* ca
Μέση διάρκεια E1.	129,1 (137,81)* a	125 (71,39)* a	353,2 (144,14)* b	107,01 (149,74)* a
Αριθμός αφίδων που παρουσιάζουν E2.	[6:22]	[8:14]	[1:3]	[5:22]
Αριθμός E2.	1,12 (0,22) a	1,38 (0,4) b	1 a	1,1 (0,21) a
Συνολική διάρκεια E2.	69,66 (90,89) #	1944,87 (3076,05) #	1103 #	24,8 (18,67) #
Μέση διάρκεια E2.	58,16 (84,67) #	846,83 (1056,92) #	551 #	21,8 (18,83) #
Πόσα E1 οδηγούν σε E2.	1,12 (0,22) a	1,45 (0,49) b	1 a	1,1 (0,21) a
Διάρκεια του E1 όταν ακολουθεί E2.	67,91 (42,51)* ab	117,82 (94,43)* ab	223* b	42,7 (44,04)* a
Πόσα E1 οδηγούν σε C.	1,66 (0,66) a	2,31 (0,82) b	2,97 (0,42) b	1,49 (0,65) a
Διάρκεια του E1 όταν ακολουθεί C.	111,54 (106,47)* a	147,86 (115,23)* a	351,2 (152,4)* b	134,57 (165,12)* a
Χρόνος ως το πρώτο E1 (sec).	14274,6 (6750,2)* a	5206,8 (4637,1)* b	9999 (2376,3)* ab	8490,8 (6918,36)* b
Χρόνος ως το πρώτο E2 (sec).	17840,6 (4664,3)* ns	11547,88 (7835,4)* ns	20709* ns	9920 (7949,8)* ns

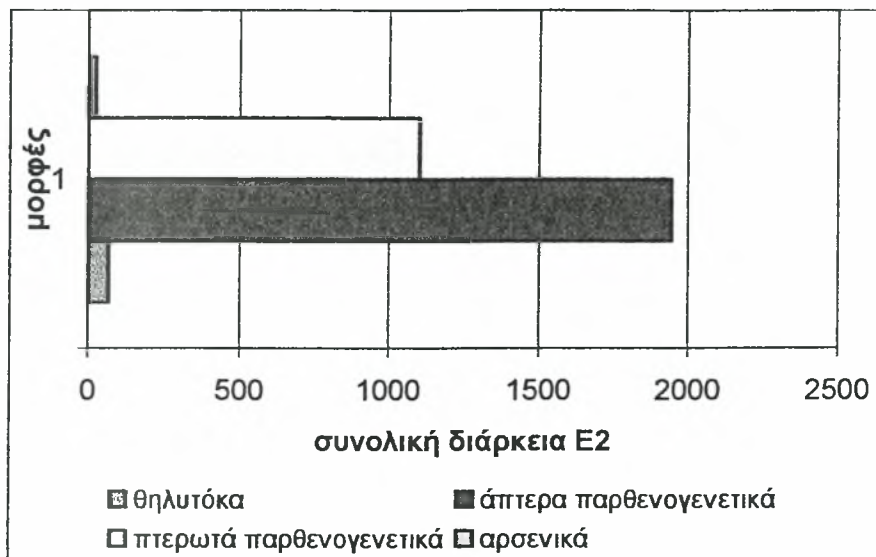
Στον Πίνακα 3 παρουσιάζονται οι μέσοι όροι και η τυπική απόκλιση μέσα σε παρένθεση. Οι τιμές μέσα στις αγκύλες παρουσιάζουν τη συχνότητα εμφάνισης της παραμέτρου. Τιμές που συνοδεύονται από διαφορετικό γράμμα της λατινικής αλφαβήτου διαφέρουν στατιστικώς σημαντικά μεταξύ τους για $p < 0,05$. Στις τιμές που συνοδεύονται από * οι συγκρίσεις έγιναν μεταξύ των ατόμων που παρουσίασαν την συγκεκριμένη διατροφική δραστηριότητα. Στις τιμές που συνοδεύονται από # δεν μπορούν να γίνουν οι συγκρίσεις διότι μόνο ένα άτομο από κάποια μορφή παρουσίασε την συγκεκριμένη διατροφική δραστηριότητα.

Η κυματομορφή E2 κατά την οποία οι αφίδες απορρόφησαν παθητικά χυμό από το φλοιώμα είχε γενικά μικρή συχνότητα εμφάνισης. Το ποσοστό των θηλυτόκων που εμφάνισαν E2 κατά τη διατροφή ήταν 27,3% (6 στα 22 έντομα), των άπτερων παρθενογενετικών θηλυκών ήταν 57,1% (8 στα 14 έντομα), των πτερωτών παρθενογενετικών θηλυκών ήταν 33,3% (1 στα 3 έντομα) και τέλος στα αρσενικά το ποσοστό ήταν 22,7% (5 στα 22 έντομα) (Σχήμα 13).



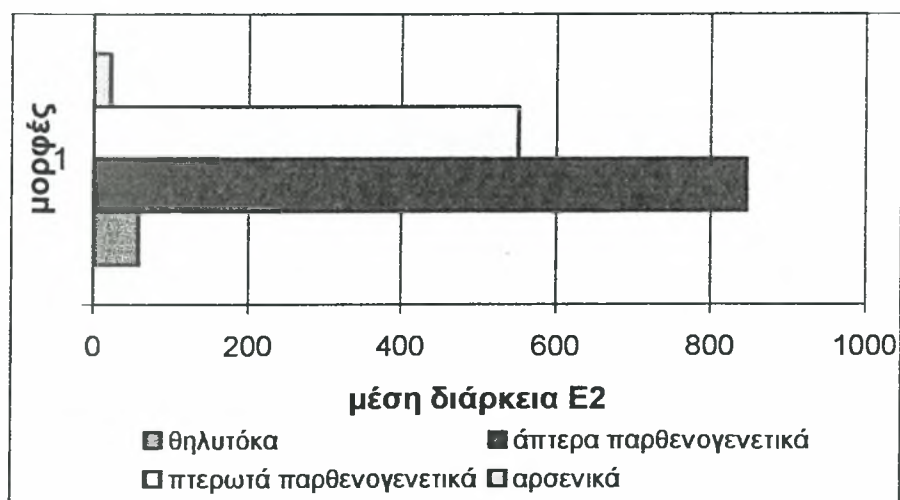
Σχήμα 13. Συχνότητα εμφάνισης διαστημάτων με παθητική αναρρόφηση χυμού (E2) από τις διάφορες μορφές τις αφίδας.

Το πλήθος των κυματομορφών E2 που παρουσιάστηκαν στις 7 ώρες της καταγραφής κυμάνθηκε από 1-1,38 κατά μέσο όρο μεταξύ των μορφών. Τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά στο 7ωρο της καταγραφής παρουσίασαν στατιστικώς σημαντικές διαφορές από τις υπόλοιπες μορφές αφίδων. Οι πτερωτές μορφές εμφάνισαν τις λιγότερες φορές E2. Η συνολική διάρκεια της φάσης αυτής μεταξύ των ατόμων που την παρουσίασαν είχε κύμανση από 24,8sec για τα αρσενικά έως και 1944,8sec για τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά χωρίς να μπορεί να γίνει στατιστική σύγκριση (στα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά η τιμή είναι μία και δεν υπολογίζεται τυπική απόκλιση) (Σχήμα 14).



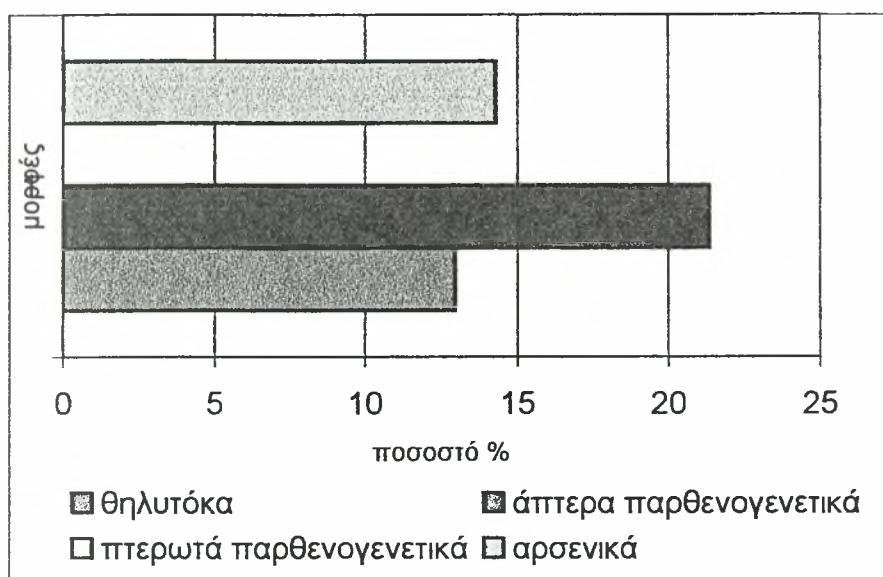
Σχήμα 14. Συνολική διάρκεια E2 σε sec στις διάφορες μορφές.

Η μέση διάρκεια καθεμιάς από τις φάσεις, όπου η αφίδα πραγματοποίησε E2 διήρκεσε περισσότερο στα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά (846,8sec) χωρίς στατιστικώς σημαντική διάφορα σε σχέση με τις μορφές των πτερωτών παρθενογενετικών θηλυκών, των θηλυτόκων και των αρσενικών (Σχήμα 15).



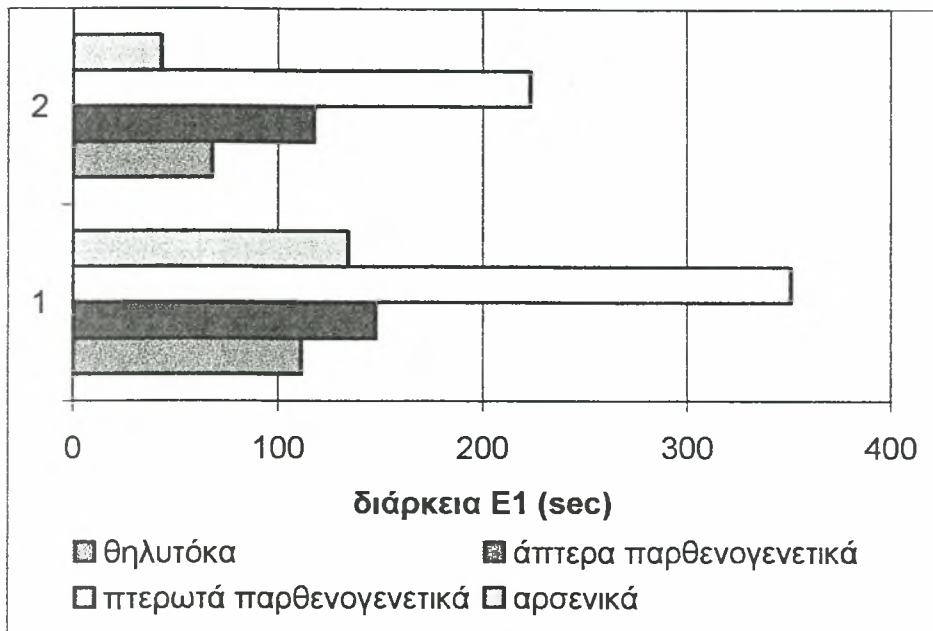
Σχήμα 15. Μέση διάρκεια E2 σε sec στις διάφορες μορφές.

Μετά την είσοδο των σιλέτων στους ηθμοσωλήνες και την εκροή σιέλου (E1) ακολούθησε άλλοτε η παθητική προσρόφηση χυμού (E2) και άλλοτε έξοδος των σιλέτων από τα αγωγά στοιχεία του φλοιώματος και παύση της διατροφής με την αφίδα να αγγίζει με τα σιλέτα της το φύλλο χωρίς να τρέφεται (C). Το ποσοστό από τα E1 που οδήγησαν σε E2 στα θηλυτόκα ήταν 13% (από τα 54 E1 μόνο 7 οδήγησαν σε E2), στα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά 21,3% (από τα 89 E1 19 οδήγησαν σε E2), στα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά 0% (από τα 24 E1 κανένα δεν οδήγησε σε E2) και στα αρσενικά 14,3% (από τα 42 E1 6 οδήγησαν σε E2) (Σχήμα 16).



Σχήμα 16. Συχνότητα των φάσεων έκκρισης σιέλου στο φλοιώμα που οδηγούν σε παθητική αναρρόφηση χυμού στις διάφορες μορφές των αφίδων.

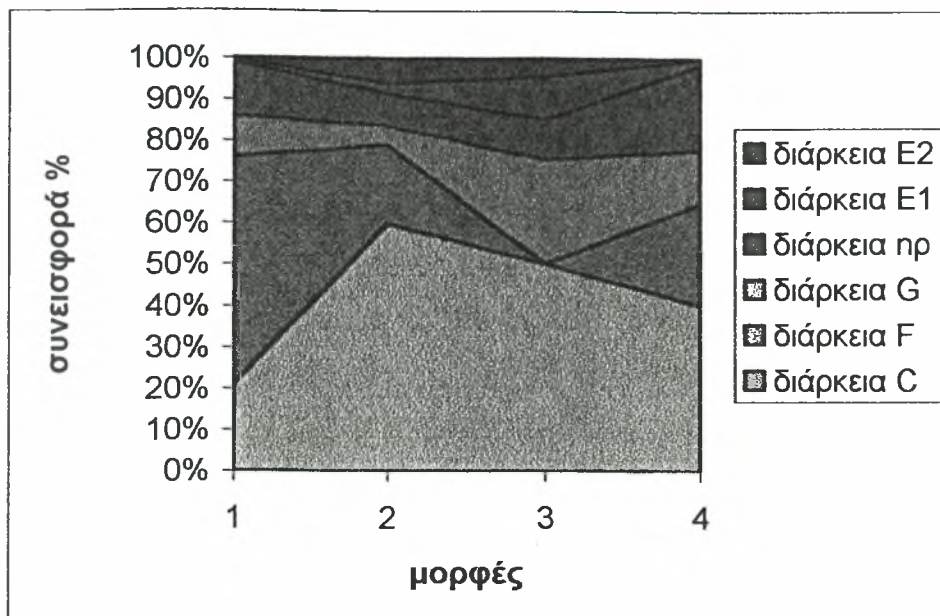
Η διάρκεια του E1 όταν ακολουθούσε E2 κυμάνθηκε από 42,7-223 sec με τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά να διαφέρουν στατιστικώς σημαντικά από τα αρσενικά. Απ' την άλλη μεριά, η διάρκεια του E1 όταν ακολουθούσε C κυμαινόταν σε μεγαλύτερες τιμές και από 111,5-351,2sec (Σχήμα 17).



Σχήμα 17. Διάρκεια του E1 σε sec όταν ακολουθεί E2 και όταν ακολουθεί C (1:ακολουθεί C, 2:ακολουθεί E2).

Τη μεγαλύτερη διάρκεια σε E1, εφόσον ακολουθούσε C, την παρουσίασαν τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά με διαφορά στατιστικώς σημαντική σε σχέση με τις υπόλοιπες μορφές.

Το χρονικό διάστημα που μεσολάβησε από την έναρξη της καταγραφής μέχρι την πραγματοποίηση του πρώτου E1 κυμάνθηκε από 5206,8sec για τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά έως και 14274,6sec για τα θηλυτόκα. Οι διαφορές ήταν στατιστικώς σημαντικές μεταξύ των θηλυτόκων και των αρσενικών και άπτερων παρθενογενετικών θηλυκών. Κατ' αντίστοιχο τρόπο το πρώτο E2 εμφανίστηκε από τα πρώτα 9920 δευτερόλεπτα για τα αρσενικά έως και τα 20709 δευτερόλεπτα για τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά.



Σχήμα 18. Η χρονική συνεισφορά των φάσεων C, F, G, nr, E1 και E2 ως ποσοστό % στο συνολικό χρονικό διάστημα που παρατηρείται διατροφή από την αφίδα 1: θηλυτόκα, 2: άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά, 3: πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά, 4: αρσενικά).

4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ-ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Με την ηλεκτρική μέθοδο παρακολούθησης της συμπεριφοράς διατροφής της αφίδας *M. persicae* βρέθηκαν διαφορές ανάμεσα στις μορφές που εξετάστηκαν. Οι διαφορές αυτές αφορούν διάφορους παράγοντες της διατροφής που μελετήθηκαν και παρατίθενται στη συνέχεια.

Ο χρόνος πραγματοποίησης του πρώτου δοκιμαστικού νύγματος βρίσκεται περίπου στα πρώτα 20 δευτερόλεπτα από τη στιγμή που το έντομο εγκατασταθεί στο φυτό και δεν διαφέρει από μορφή σε μορφή. Φαίνεται πως αν και έχουμε διαφορετική διάρκεια νηστείας μεταξύ των μορφών, ξεκινάει άμεσα η διαδικασία της δοκιμής για την αποδοχή ή απόρριψη του ξενιστή με την τοποθέτηση του εντόμου επάνω στο φυτό. Η μελέτη του αριθμού και της μέσης διάρκειας των σύντομων νυγμάτων σε διάφορα χρονικά διαστήματα (2, 5, 10, 30, 60 λεπτά) έδειξε ότι αν και τα αρσενικά πραγματοποιούν κατά κανόνα τα λιγότερα και τα συντομότερα νύγματα σε σχέση με τις υπόλοιπες μορφές, δεν είναι ανιχνεύσιμες στατιστικώς σημαντικές διαφορές σε όλες τις

περιπτώσεις. Παράλληλα, ενώ φαίνεται από τα πρώτα λεπτά των καταγραφών ότι τα παρθενογενετικά θηλυκά (και κυρίως τα άπτερα) πραγματοποιούν το μεγαλύτερο αριθμό rd και με τη μεγαλύτερη διάρκεια, μετά τα 2 πρώτα λεπτά δεν εντοπίζεται υπεροχή τους έναντι των άλλων μορφών. Οι στατιστικώς σημαντικές διαφορές μεταξύ αρσενικών και άπτερων παρθενογενετικών θηλυκών περιορίζονται στα 2 πρώτα λεπτά όπου διακρίνεται μεγαλύτερη διάθεση για την έναρξη της διαδικασίας εξεύρεσης και αποδοχής ξενιστή από τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά σε σχέση με τα αρσενικά. Η απροθυμία αυτή των αρσενικών για πραγματοποίηση νυγμάτων απ' τον συνολικό πληθυσμό κυρίως κατά τα πρώτα 2 λεπτά διαφαίνεται και από τα ποσοστά του Σχήματος 1. Αν σκεφτεί κανείς τη βιολογία των θηλυκών ατόμων που δίνουν γενιές με παρθενογενετικό τρόπο, αντιλαμβάνεται ότι ένας βασικός παράγοντας που θα εξασφαλίσει τη γέννηση και επιβίωση των νέων απογόνων είναι η ύπαρξη ευνοϊκών συνθηκών στις οποίες συμπεριλαμβάνεται τόσο η τροφή όσο και το ενδιαίτημα. Έτσι, τα θηλυκά χρειάζονται άμεσα μεγάλες ποσότητες τροφής για να δώσουν τους πολυάριθμους απογόνους και αυτό συνεπάγεται προσπάθεια εύρεσης ξενιστή το ταχύτερο δυνατό. Αυτή είναι πιθανόν η αιτία που τα θηλυκά πραγματοποιούν περισσότερα και μακροσκελέστερα νύγματα εν αντιθέσει με τα αρσενικά. Ο σκοπός των αρσενικών είναι η μετανάστευσή τους στον πρωτεύοντα ξενιστή και η σύζευξή τους με τα ωτόκα και προφανώς δεν τους είναι απαραίτητη η άμεση εύρεση ξενιστή ώστε να τραφούν εφ' όσον δεν γεννούν. Τα ενεργειακά αποθέματά τους είναι αρκετά ή ίσως θέλουν λίγη επιπλέον ενέργεια για να επιτελέσουν το σκοπό τους.

Ωστόσο στο τέλος της πρώτης ώρας τα πραγματοποιούμενα νύγματα και η διάρκειά τους δεν παρουσιάζουν στατιστικώς σημαντικές διαφορές μεταξύ των μορφών. Το ερώτημα που προκύπτει εξετάζοντας τον Πίνακα 1 είναι αν το πείραμα επαναλαμβανόταν με μεγαλύτερο έλεγχο στις υπάρχουσες συνθήκες και με μεγαλύτερο πλήθος εξεταζόμενων αφίδων ώστε να εξασφαλιστεί μικρότερη παραλλακτικότητα, οι διαφορές θα ήταν στατιστικώς σημαντικές και μετά τα δύο πρώτα λεπτά; Αυτές οι διαφορές που

παρατηρούνται στα αρσενικά σε σχέση με τις υπόλοιπες μορφές ίσως να μην εντοπίζονται στατιστικά μετά τα δύο λεπτά λόγω μεγάλης παραλλακτικότητας. Ωστόσο, με τα συγκεκριμένα δεδομένα της ύπαρξης σημαντικών διαφορών τα πέντε πρώτα λεπτά και της μη ύπαρξης σημαντικών διαφορών τα επόμενα λεπτά, γίνεται η υπόθεση ότι η ικανότητα μετάδοσης μη έμμονων ιών κατά τα πρώτα δύο λεπτά είναι πιθανών μεγαλύτερη στα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά ενώ στη συνέχεια δεν περιορίζεται σε κάποιες μορφές άλλα όλες είναι εξίσου αποτελεσματικοί φορείς. Για την επαλήθευση και τεκμηρίωση αυτής της υπόθεσης είναι απαραίτητη η διεξαγωγή πειραμάτων μετάδοσης των ιώσεων.

Η διάρκεια των φάσεων C και ο αριθμός των φάσεων αυτών με τον οποίο εμφανίζονται σε κάθε μορφή στη διάρκεια της 7ωρης καταγραφής ποικίλουν, με τα αρσενικά να εμφανίζουν στατιστικά τόσο το μικρότερο αριθμό C από τις υπόλοιπες μορφές όσο και τη μικρότερη διάρκεια σε σχέση με τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά. Εάν αυτό το δεδομένο εξεταστεί παράλληλα με τη διάρκεια που η αφίδα δεν διατρυπά τους φυτικούς ιστούς (np) όπου τα αρσενικά μαζί με τα θηλυτόκα παρουσιάζουν τη μεγαλύτερη διάρκεια στη φάση αυτή αν και ο αριθμός των np που πραγματοποιούν τα αρσενικά είναι στατιστικώς σημαντικά μικρότερος από τα θηλυτόκα (γεγονός από το οποίο συνάγεται ότι τα αρσενικά πραγματοποιούν τα np με τη μεγαλύτερη διάρκεια μεταξύ των εξεταζόμενων μορφών), μπορεί να λεχθεί ότι αναλογικά με τις υπόλοιπες μορφές, ένα πολύ μεγάλο χρονικό διάστημα της καταγραφής τα αρσενικά το καταναλώνουν χωρίς να τρέφονται.

Ο αριθμός των F (φάση κατά την οποία τα στιλέτα κινούνται μηχανικά) διαφέρει μεταξύ των μορφών με τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά να παρουσιάζουν τη μεγαλύτερη τιμή σε σχέση με τις άλλες μορφές. Επιπρόσθετα, η διάρκεια του F που παρουσιάζουν τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά είναι μεγαλύτερη μαζί με τα αρσενικά σε σχέση με τις άλλες μορφές κάνοντας τις δύο αυτές μορφές να διαφέρουν στατιστικώς σημαντικά.

Οι πτερωτές μορφές (θηλυτόκα, πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά και αρσενικά) εμφανίζουν τις περισσότερες φορές τη φάση G που ταυτίζεται με

την πρόσληψη νερού από τα αγγεία του ξύλου, με στατιστικώς σημαντική διαφορά σε σχέση με τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά. Το χρονικό διάστημα που καταναλώνουν να μυζούν νερό τα πτερωτά έντομα από τα αγγεία είναι μεγαλύτερο από ότι στα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά. Η μικρή συχνότητα εμφάνισης G στα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά είναι δείγμα ότι οι αφίδες είχαν πρωτύτερα τραφεί καλά (van Helden & Tjallingii 1993) και ότι η διάρκεια της νηστείας ήταν ικανοποιητική και δεν προκάλεσε έλλειψη νερού στην αφίδα. Αντίθετα, τα πτερωτά υπέστησαν καταπόνηση (stress) λόγω έλλειψης νερού λόγω της νηστείας που ίσως ήταν μεγαλύτερη από το χρονικό διάστημα ανοχής τους.

Ο συνολικός αριθμός των πραγματοποιούμενων E1 (στη φάση αυτή η αφίδα εκκρίνει υδατώδη σίελο στο φλοιώμα) είναι στατιστικώς σημαντικά μεγαλύτερος στα παρθενογενετικά θηλυκά (άπτερα και πτερωτά) αλλά και η φάση αυτή διαρκεί περισσότερο στα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά από ότι στις υπόλοιπες μορφές. Η μέση διάρκεια της φάσης αυτής βρέθηκε σαφώς μεγαλύτερη στα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά. Τα αρσενικά παρουσίασαν κατά τη διατροφή τους την μικρότερη συχνότητα εμφάνισης E1. Από στοιχεία που έχουν προκύψει από μελέτες μετάδοσης των ιών, η φάση E1 συνδέεται με την έκκριση υδατώδους σιέλου μέσα στο φλοιώμα (Prado & Tjallingii 1994), και συνεπώς η μετάδοση του ιού στα υγιή φυτά γίνεται σ' αυτή τη φάση με την προϋπόθεση ότι η αφίδα είχε τραφεί πρωτύτερα επάνω σε ιωμένο φυτό. Επομένως, είναι πιθανόν η ικανότητα μετάδοσης των έμμονων ιών να είναι μεγαλύτερη στα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά ενώ τα αρσενικά και τα θηλυτόκα να είναι λιγότερο αποτελεσματικοί φορείς. Το γεγονός ότι η μέση διάρκεια της φάσης αυτής βρέθηκε σαφώς μεγαλύτερη στα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά σε σχέση με τις άλλες μορφές ίσως να αντανακλά διαφορές στη σύσταση του σιέλου. Η υπόθεση αυτή γίνεται εκτιμώντας το γεγονός ότι ο υδατώδης σιέλος που εκχύνεται από την αφίδα στο φλοιώμα κατά τη διάρκεια της φάσης E1 περιέχει διάφορες πρωτεΐνες, μεταξύ αυτών ένζυμα, (Ma et al. 1990, Miles & Harrewijn 1995, Baumann & Baumann 1995) τα οποία και χρησιμοποιεί το έντομο για να τροποποιήσει τους ηθμοσωλήνες

του φλοιώματος και να κάνει το φυτό καταλληλότερο για διατροφή επάνω σ' αυτό για μακρό χρονικό διάστημα (Tjallingii & Hogen Esch 1993). Ίσως λοιπόν οι αφίδες με μεγαλύτερη διάρκεια σε E1 να έχουν χαμηλότερη συγκέντρωση των απαραίτητων συστατικών που απαιτούνται για την τροποποίηση του φλοιώματος.

Τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά ήταν η μορφή που εμφάνισε τη μεγαλύτερη συχνότητα E2. Στη φάση αυτή το έντομο αναρροφά παθητικά χυμό από το φλοιώμα και συνεπώς κατά τη φάση αυτή η αφίδα προσλαμβάνει τους έμμοτους ιούς που θα μεταδώσει στη συνέχεια. Ο αριθμός των E2 που πραγματοποιούν τα άπτερα παρθενογενετικά διαφέρει στατιστικώς σημαντικά σε σχέση με τις πτερωτές μορφές. Η διαφορά αυτή ίσως να καθιστά τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά αποτελεσματικούς φορείς έμμοτων ιών από ότι οι υπόλοιπες μορφές. Για την επιβεβαίωση ωστόσο αυτής της υπόθεσης απαιτούνται πειράματα μετάδοσης των ιών.

Ο αριθμός των E1 που οδηγούν σε E2 παρουσιάζεται ιδιαίτερα μικρός. Αντίθετα, ο αριθμός των E1 που οδηγούν σε C βρέθηκε πολύ μεγαλύτερος. Ίσως αυτό να υποδηλώνει ότι οι αφίδες έβρισκαν κάποιο εμπόδιο κατά τη διατροφή τους που δεν τους επέτρεπε να συνεχίσουν τη διατροφή τους προσλαμβάνοντας χυμό. Ωστόσο σ' αυτή τη μελέτη διαπιστώθηκε ότι τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά παρουσιάζουν το μεγαλύτερο ποσοστό μετάβασης από E1 σε E2 και με διάρκεια του E1 όταν ακολουθεί τα E2 στατιστικώς σημαντικά μεγαλύτερη από τις άλλες μορφές. Έτσι, η μορφή αυτή βρέθηκε αποτελεσματικότερη στην προσπάθεια να διατραφεί. Αυτό υποδηλώνει επίσης ότι τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά σε σχέση με τις υπόλοιπες μορφές είναι πιθανόν αποτελεσματικότεροι φορείς έμμοτων ιών.

Από τα αποτελέσματα που εξάχθηκαν κατά τη μελέτη του χρονικού διαστήματος που μεσολαβεί μέχρι την πραγματοποίηση του πρώτου E1 φάνηκε ότι τα θηλυτόκα είναι αυτά που καθυστερούν περισσότερο να εμφανίσουν αυτή την κυματομορφή. Το μεγάλο χρονικό διάστημα μέχρι την έναρξη του E1 συνδέεται με τη δυσκολία των εντομών να εντοπίσουν φυσικά ή χημικά

ερεθίσματα στα κύτταρα του παρεγχύματος πριν εισάγουν τα στοματικά τους μόρια στο φλοιώμα (Sauge et al. 1998).

Τέλος, η εξέταση του χρονικού διαστήματος που μεσολαβεί μέχρι να πραγματοποιήσει η αφίδα το πρώτο της E2 έδειξε ότι οι διάφορες μορφές δεν διαφέρουν ως προς την αποτελεσματικότητα εντοπισμού του φλοιώματος.

Με την συνεκτίμηση των παραπάνω στοιχείων της παρούσας εργασίας προκύπτει ότι: α) υπάρχει σημαντική παράλλαξη στις διατροφικές συνήθειες μεταξύ των διαφόρων μορφών της αφίδας αν και ανήκουν στον ίδιο κλώνο, β) η μετάδοση μη έμμονων ιών ίσως είναι αποτελεσματικότερη στα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά από ότι στα αρσενικά, γ) τα άπτερα παρθενογενετικά θηλυκά ίσως να αποτελούν αποτελεσματικότερους φορείς έμμονων ιών από ότι οι άλλες μορφές, δ) τα πτερωτά παρθενογενετικά θηλυκά διατρέφονται περισσότερο από ότι οι άλλες μορφές και αυτό ίσως αποτελεί ένδειξη των αυξημένων αναγκών σε ενέργεια (άρα και τροφή) λόγω της παραγωγής μεγάλου αριθμού απογόνων.

Η περαιτέρω διερεύνηση της συμπεριφοράς των διαφόρων μορφών της αφίδας κατά τη διάρκεια της διατροφής τους αποτελεί επιτακτική ανάγκη τόσο μέσα στον ίδιο κλώνο όσο και σε διαφορετικούς κλώνους. Με την απόκτηση γνώσης για τις ιδιαιτερότητες που παρουσιάζει η κάθε μορφή στη διατροφή της, στο μέλλον θα είναι εφικτή η καταπολέμηση στο χωράφι συγκεκριμένων μορφών με συγκεκριμένους τρόπους. Παράλληλα θα μπορέσει να αποκτηθεί γνώση για την αποτελεσματικότητα στη μετάδοση των φυτικών ιών από κάθε μορφή καθώς και τη μελέτη και εξεύρεση πηγών ανθεκτικότητας μεταξύ των φυτών.

SUMMARY

The aphid *Myzus persicae* (Sulzer), which is commonly known as the green pea aphid, is considered one of the most destructive pests of the cultivated plants and affects more than 400 plant species among which are perennial fruit trees and herbaceous species. The aphid not only damages the shape of the affected young leaves and shoots but also causes very serious indirect damages. These indirect damages may include sap withdrawal, injection of toxic saliva, dissemination of plant viruses, and excretion of usually sticky honeydew, which may gum up the plant and serve as a substrate for the growth of sooty mold fungi in many plants and especially Solanaceae..

The forms that *M. persicae* appears during its life cycle are: the fundatrix, the apterous and alatae virginoparae females, the gynoparae, the oviparae and the male. These forms have different feeding habits and this makes each form differ in its capability and effectiveness to spread plant viruses.

The present study examined the feeding habits of the fundatrix, the apterous and alatae virginoparae females, the gynoparae, the oviparae and the male. The insects that were examined came from a clone established in the lab from a population collected from a peach tree, in the area of Naousa. The female virginoparae (alatae and apterous) were obtained under long day conditions (L16: D8) and a temperature of $17^{\circ}\text{C}\pm 0.5$, while the male and the gynoparae were obtained under short day conditions (L10: D14) and a temperature of $17^{\circ}\text{C}\pm 0.5$.

Using the EPG method (Electrical Penetration Graph), the feeding activities of four different forms of the above clone was recorded on potato plants for seven hours. In all, 14 apterous virginoparae, 3 alatae virginoparae, 22 gynoparae and 22 males were examined.

The different forms of aphids were found to differ in their feeding habits. The number of short test probes, which the aphids carried out in the first five minutes of feeding, differed statistically in the different forms of the

aphids. This leads to the assumption that the apterae virginoparae spread non-persistent viruses more efficiently than males. Simultaneously, the average duration of the probes was longer in the apterous virginoparae females than in males. This may be due to the reduced acceptance of the potato plant by the male. Concerning the study of the duration of feeding on the plant phloem and sap ingestion, the apterae virginoparae were found to feed on this more than the other forms. This may be due to the biology of the apterous virginoparae requiring for reproduction than the other forms. The fact that the apterae virginoparae females feed more on sap than the other forms may be a possible indication that they spread more effectively persistent viruses. However, verification of this assumption, requires virus transmission experiments. Finally, it was observed that although the mouthparts of the examined aphids reached the phloem, only in a very few cases did they ingest sap. Perhaps there was some factor that prevented the aphids from uptake sap.

It is considered necessary to further investigate the differences in the feeding habits of the same clone and different clones so as to verify the differences in feeding habits among the different forms. At the same time, experiments concerning virus transmission must be carried out to correlate the differences in feeding habits and the differences in the way the virus is transmitted. The study of the differences in feeding habits of the different forms may provide valuable information determining the different requirements of the various forms of the aphid and simultaneously nutrition experiments should be carried out. Finally, the study of the feeding habits of the aphid may provide valuable information on the interaction between plant and aphid, the preference and acceptance or not of plants as hosts by the aphids and the mechanisms of tolerance.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- ◆ Auclair, J.L. (1963) Aphid feeding and nutrition. *Annu. Rev. Entomol.*, 8: 439-490.
- ◆ Balch, R.E. (1952) Studies on the balsam woolly aphid, *Adelges piceae* (Ratz) and its effects on balsam fir, *Abies balsamea* (L.) Mill. Canadian Department of Agriculture, Ottawa, Publication No. 867, 76pp.
- ◆ Baumann, L. and Baumann, P. (1995) Soluble salivary proteins secreted by *Schizaphis graminum*. *Entomol. Exp. Appl.*, 77: 57-60.
- ◆ Blackman, R.L. (1974) *Aphids*. Ginn & Company Limited. London and Aylesbury.
- ◆ Blackman, R.L. (1971) Variation in the photoperiodic response within natural population of *Myzus persicae* (Sulz). *Bull. Entomol. Res.*, 60: 533-546.
- ◆ Blackman, R.L. (1974) Life cycle variation in *Myzus persicae* (Sulz) (Hom., Aphididae) in different parts of the world, in relation to genotype and environment. *Bull. Entomol. Res.*, 63: 595-607.
- ◆ Blackman, R.L. and Eastop, V.F. (1984) *Aphids on the World's Crops*. Wiley, Chichester, 466pp.
- ◆ Blackman, R.L. and Eastop, V.F. (1994) *Aphids on the World's Trees*. Cab International.
- ◆ Bradley, R.H.E. (1952) Studies on the aphid transmission of a strain of henbane mosaic virus. *Ann. Appl. Biol.*, 39: 78-97.
- ◆ Brandes, E.W. (1923) Mechanics of inoculation with sugar cane mosaic by insect vectors. *J. Agr. Res.*, 23: 279-283.
- ◆ Brown, C.M. and Holbrook, F.R. (1976) An improved system for monitoring feeding of aphids. *American Potato Journal*, 53: 457-462.
- ◆ Brunt, A.A. Crabtree, K. Dallwitz, M.J. Gidds A.J. and Watson, L. *Viruses of plants. Descriptions and Lists from the VIDE Database*. Cab International.

- ◆ Caillaud, M.C. (1999) Behavioural correlates of genetic divergence due to host specialization in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. Entomol. Exp. Appl., 91: 227-232.
- ◆ Dixon, A.F.G. (1958) Escape responses shown by certain aphids to the presence of the coccinellid, *Adalia decempunctata* (L.). Trans. R. Entomol. Soc. Lond., 10: 319-334.
- ◆ Dixon, A.F.G. (1998) Aphid Ecology. Chapman and Hall.
- ◆ Esau, K., Namba, R. and Rasa, E.A. (1961) Studies on penetration of sugar beet leaves by stylets of *Myzus persicae*. Hilgardia, 30:517-529.
- ◆ Evert, R.F., Eschrich, W., Eichorn, S.E. and Limbach, S.T. (1973) Observations on penetration of barley leaves by the aphid *Rhopalosiphum maidis* (Fitch). Protoplasma, 77:95-110.
- ◆ Harris, K.F and Bath, J.E. (1973) Regurgitation by *Myzus persicae* during membrane feeding: its likely function in transmission of non-persistent plant viruses. Ann. Entomol. Soc. Am., 66: 793-796.
- ◆ Harris, K.F. & Maramorosch, K (Editors) (1977) Aphids as Virus Vectors. Academic Press. New York.
- ◆ Helden, M. van and Tjallingii, W.F. (1993) Tissue localization of lettuce resistance to the aphid *Nasonovia ribisnigri* using electrical penetration graphs. Entomol. Exp. Appl. 68: 269-278.
- ◆ Hennig, E. (1968) Über Beziehungen zwischen dem Probieren der Schwarzen Bohnenlaus (*Aphis fabae* Scop.) und dem Stofftransport bei *Vicia faba* L. Archiv für Pflanzenschutz, 4: 75-76.
- ◆ Hille Ris Lambers, D. (1966) Polymorphism in Aphididae. Annu. Rev. Entomol., 11: 47-78.
- ◆ Hoggan, I.A. (1933) Some factors involved in aphid transmission of the cucumber-mosaic virus to tobacco. Agr. Res., 47: 689-704.
- ◆ Huff, C.G. (1931) A proposed classification of disease transmission by arthropods. Science, 74: 456-457.

- ◆ Johnson, B and Birks, P.R. (1960) Studies on the wing polymorphism in aphids. 1. The developmental process involved in the production of different forms. *Entomol. Exp. Appl.*, 3: 327-339.
- ◆ Kassanis, B. (1941) Transmission of tobacco etch viruses by aphids. *Ann. Appl. Biol.*, 28: 238-243.
- ◆ Kennedy, J.S. and Booth, C.O. (1951) Host alternation in *Aphis fabae* Scop. I. Feeding preferences and recundity in relation to the ages and kind of leaves. *Ann. App. Biol.*, 38: 25-64.
- ◆ Kennedy, J.S. and Booth, C.O. (1954) Host alternation in *Aphis fabae* Scop. II. Changes in the aphids. *Ann. Appl. Biol.*, 41: 81-106.
- ◆ Kennedy, J.S., Day, M.F. and Eastop, V.F. (1962) A Conspectus of Aphids as Vectors of Plant Viruses. Commonwealth Institute of Entomology, London, 114pp.
- ◆ Kimmins, F.M. and Tjallingii, W.F. (1985) Ultrastructure of sieve element penetration by aphid stylets during electrical recording. *Entomol. Exp. Appl.*, 39: 135-143.
- ◆ Klingauf, F.A (1987) Host Plant Finding and Acceptance. *In: W.Helle (Editor-in-Chief) World crop pests. Aphids. Their biology, natural enemies and control. Volume 2A. Elsevier. pp209-220.*
- ◆ Klingauf, F.A. (1970) Zur Wirtswahl der Grünen Erbenlaus, *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Homoptera: Aphididae). *Z. Angew. Entomol.*, 65: 419-427.
- ◆ Klingauf, F.A. (1975) Die Frühphase in der Wirtswahl von Blattläusen. *Mededelingen Faculteit Landbouwwetenschappen Gent*, 40: 351-364.
- ◆ Klingauf, F.A. (1987) Feeding, adaptation and excretion. *In: W.Helle (Editor-in-Chief) World crop pests. Aphids. Their biology, natural enemies and control. Volume 2A. Elsevier. pp225-248.*
- ◆ Klingler, J. Powell, G. Thompson G.A. and Isaacs, R. (1998) Phloem specific aphid resistance in *Cucumis melo* line AR 5: effects on feeding behaviour and performance of *Aphis gossypii*. *Entomol. Exp. Appl.*, 86: 79-88.

- ◆ Kloft, W. and Kunkel, H. (1969) Die Bedeutung des ortes der Nahrungsaufnahme pflanzensaugender Insekten für die anwendbarkeit von Insektiziden mit systemischer Wirkung. *Pflanzenkrank (pflanzenpathologie) und Pflanzenschutz*, 76: 1-8.
- ◆ Lampel, G. (1968) Die Biologie des Blattlaus-Generationswechsels, mit Besonderer Berücksichtigung Terminologischer Aspekte. Gustav Fisher Verlag, Jena. 264pp., 33pls.
- ◆ Lees, A.D. (1966) The control of polymorphism in aphids. *Adv. Insect Physiol.*, 3: 207-277.
- ◆ Marsh, D. (1972) Sex pheromone in the aphid *Megoura viciae*. *Nature New Biology* 238: 31-32.
- ◆ Ma, R., Reese, J.C., Black IV, W.C. and Bramel-Cox, P. (1990) Detection of pectinesterase and polygalacturonase from salivary secretions of living greenbugs, *Schizaphis graminum*. *J. Insect Physiol.* 36: 507-512.
- ◆ McLean, D.L. and Kinsey, M.G. (1964) A technique for electronically recording of aphid feeding and salivation. *Nature*, 202: 1358-1359.
- ◆ McLean, D.L. and Kinsey, M.G. (1965) Identification of electrically recorded curve patterns associated with aphid salivation and ingestion. *Nature*, 205: 1130-1131.
- ◆ McLean, D.L. and Kinsey, M.G. (1967) Probing behaviour of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. I. Definite correlation of electronically recorded wave forms with aphid probing activities. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 60: 400-406.
- ◆ McLean, D.L. and Kinsey, M.G. (1968) Probing behavior of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. III. Effect of temperature differences on certain probing activities. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 61: 927-993.
- ◆ Mentink, P.J.M., Kimmins, F.M., Harrewijn, P., Dieleman, F.L., Tjallingii, W.F., Van Rheemen, B. And Eenink, A.H. (1984) Electrical penetration graphs combined with stylet cutting in a study of host plant resistance to aphids. *Entomol. Exp. Appl.* 35: 210-213.

- ◆ Miles, P.W. (1972) The saliva of Hemiptera. *Advances in Insect Physiology*, 9: 183-255. *Entomol. Exp. Appl.*, 59: 123-134.
- ◆ Miles, P.W. and Harrewijn, P. (1995) Discharge by aphids of soluble secretions into dietary sources.
- ◆ Mittler, T.E. (1973) Aphid polymorphism as effect by diet. *In: A.D. Lowe (Editor), Perspectives in Aphid Biology*. Entomological Society of New Zealand, pp. 65-75.
- ◆ Miyazaki, M. (1987) Forms and morphs of aphids. *In: W.Helle (Editor-in-Chief) World crop pests. Aphids. Their biology, natural enemies and control*. Volume 2A. Elsevier. pp27-47.
- ◆ Müller, F.P. (1954) Holozyklie und Anholozyklie bei der grünen Pflanzenschildlaus *Myzodes persicae* (Sulzer). *Z. angew. Ent.*, 36: 369-380.
- ◆ Müller, F.P. (1958) Binomische Rassen der grünen Pflanzenschildlaus *Myzus persicae* (Sulzer). *Arch. Freundr NatGesch. Macklenb.*, 4:200-233.
- ◆ O' Loughling, G.T. and Chambers, T.C. (1969) The feeding sites in *Sonchus oleraceus* of *Hyperomyzus lactucae*, the aphid vector of lettuce necrotic yellow virus. *Austr. J. Biol. Sc.*, 20: 629-637.
- ◆ Pettersson, J. (1971) An aphid sex-attractant II –Histological, ethological and comparative studies (Hemiptera- Homoptera, Aphidoidea). *Entomol. Scand.* 2: 81-93.
- ◆ Pollard, D.G. (1973) Plant penetration by feeding aphids (Hemiptera; Aphidoidea): a review. *Bull. Entomol. Res.*, 62: 631-714.
- ◆ Pollard, D.G. (1977) Aphid penetration of plant tissue *In: Harris, K.F. & Maramorosch, K (Editors) Aphids as virus vectors*. Academic Press. New York. pp106-109.
- ◆ Prado, E. and Tjallingii, W.F. (1994) Aphid activities during sieve element punctures. *Entomol. Exp. Appl.*, 72: 157-165.
- ◆ Richardson, P. (1982) Cereal aphid honeydew production. *In: J.H. Visser and A.K. Minks (Editors), Proceedings 5th International symposium on Insect-Plant Relationships*. Wageningen, pp. 413-414.

- ◆ Rivnay, E. (1962) Field Crop Pests in the Near East. W. Jung, Den Haag.
- ◆ Robert, Y. (1979) Recherches écologiques sur les pucerons *Aulacorthum solani* Kltb., *Macrosiphum euphorbiae* Thomas, et *Myzus persicae* Sultz. Dans l'ouest de la France. II. Evolution spatio-temporelle de leurs populations sur la pomme de terre. Ann. Zoologie-Ecologie Animale, 11: 67-83.
- ◆ Robert, Y. (1987) Dispersion and migration. In: W.Helle (Editor-. in-Chief) World crop pests. Aphids. Their biology, natural enemies and control. Volume 2A. Elsevier. pp299-310.
- ◆ Rohfritsch, O. (1977) Ultrastructure of the nutritive tissue of *Chermus abietus* L. fundatrix of *Picea exelsa* L. Marcellia, 40:135-149.
- ◆ Sauge, M.H. Kervella, J. and Rahbe, Y. (1998) Probing behaviour of the green peach aphid *Myzus persicae* on resistant *Prunus* genotypes. Entomol. Exp. Appl., 89: 223-232.
- ◆ Saxena, P.N and Chada, H.L. (1971) The greenbug, *Schizaphis graminum*. I. Mouthparts and feeding habits. Ann. Entomol. Soc. Am., 64: 897-904.
- ◆ Schaefers, G.A. (1966) The use of direct current for electronically recording aphid feeding and salivation. Ann. Entomol. Soc.Am., 59: 1022-1024.
- ◆ Shepherd, R.J. (1977) Properties and taxonomy of aphid-borne viruses In: Harris, K.F. & Maramorosch, K (Editors) Aphids as virus vectors. Academic Press. New York. pp125-134.
- ◆ Smith, K.M. (1926) A comparative study of feeding methods of certain Hemiptera and of the resulting effects upon the plant tissue, with special reference to the potato plant. Ann. Appl. Biol., 13: 109-139.
- ◆ Smolarz, S. (1970) Studies on feeding and nutrition of *Hyalopterus pruni* (Geoff.) (Homoptera: Aphididae). Polskie Pismo Entomologiczne, 40: 329-343.
- ◆ Srivastava, P.N. and Auclair, J.L. (1971) Influence of sucrose concentration on diet uptake and performance by the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. Ann. Entomol. Soc. Am., 64: 739-743.

- ◆ Srivastava, P.N. (1987) Nutrition Physiology. *In*: W.Helle (Editor-in-Chief) World crop pests.. Aphids. Their biology, natural enemies and control. Volume 2A. Elsevier. pp99-115.
- ◆ Sylvester, E. (1988) Virus transmission studies. *In*: W.Helle (Editor-in-Chief) World crop pests. Aphids. Their biology, natural enemies and control. Volume 2B. Elsevier. pp69-80.
- ◆ Sylvester, E.S. (1949) Beet-mosaic virus-green peach aphid relationship. *Phytopathology*, 39: 417-424.
- ◆ Sylvester, E.S. (1989) Viruses transmitted by aphids. *In*: W.Helle (Editor-in-Chief) World crop pests. Aphids. Their biology, natural enemies and control. Volume 2C. Elsevier. pp65-83.
- ◆ Taylor, C.E. and Robertson, W.M. (1974) Electron microscopy evidence for the association of tobacco severe etch virus with the maxillae in *Myzus persicae* (Sulz). *Phytopathologische Zeitschrift*, 80: 257-266.
- ◆ Tjallingii, W.F. (1978a) Electronic recording of penetration behavior by aphids. *Entomol. Exp. Appl.*, 24: 721-730.
- ◆ Tjallingii, W.F. (1978b) Mechanoreceptors of the aphid labium. *Entomol. Exp. Appl.*, 24: 731-737.
- ◆ Tjallingii, W.F. (1985) Stylet penetration activities by aphids. Thesis, Agricultural University, Wageningen, 100pp.
- ◆ Tjallingii, W.F. (1985a) Electrical nature of recorded signals during stylet penetration by aphids. *Entomol. Exp. Appl.*, 38: 177-186.
- ◆ Tjallingii, W.F. (1985b) Membrane potential as an indication for plant cell penetration by aphid's stylets. *Entomol. Exp. Appl.*, 40: 89-98.
- ◆ Tjallingii, W.F. (1987) Stylet penetration activities by aphids: new correlations with electrical penetration graphs. *In*: Proceeding of the 6th International Symposium on Insect-Plant Relationship, Pau, France
- ◆ Tjallingii, W.F. and Hogen Esch (1993) Fine structure of aphid stylet routes in plant tissues in correlation with EPG signals. *Physiol. Entomol.* 18: 317-328.

- ◆ Tjallingii, W.F. (1988) Electrical recording of stylet penetration activities. *In: W.Helle (Editor-in-Chief) World crop pests. Aphids. Their biology, natural enemies and control. Volume 2B. Elsevier. pp95-106.*
- ◆ Van Emden, H.F., Eastop, V.F., Hughes, R.D. and Way, M.J. (1969) The ecology of *Myzus persicae*. *Ann. Rev. Entomol.*, 14: 197-270.
- ◆ Watson, M.A. (1938) Further studies on the relationship between *Hyoscyamus virus 3*, and the aphid *Myzus persicae* (Sulz) with special reference to the effect of fasting. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 125: 144-170.
- ◆ Watson, M.A. and Nixon, H.L. (1953) studies on the feeding of *Myzus persicae* (Sulz.) on radioactive plants. *Ann. Appl. Biol.*, 40: 537-545.
- ◆ Watson, M.A. and Roberts, F.M. (1940) Evidence against the hypothesis that certain plant viruses are transmitted mechanically by aphides. *Ann. Appl. Biol.*, 27: 227-233.
- ◆ Wensler, R.J.D. (1974) Sensory innervation monitoring movement and position in the mandibular stylets of the aphid, *Brevicoryne brassicae* L. *J. Morphol.*, 143: 349-364.
- ◆ Wensler, R.J.D. (1977) The fine structure of distal receptors on the labium of the aphid, *Brevicoryne brassicae* L. (Homoptera). *Cell and Tissue Research*, 181: 409-421.
- ◆ Wensler, R.J.D. and Filshie, B.K. (1969) Gustatory sense organs in the food canal of aphids. *J. Morphol.*, 129: 473-492.
- ◆ Wilkinson, T.L. and Douglas, A.E. (1998) Plant penetration by pea aphids (*Acyrtosiphon pisum*) of different plant range. *Entomol. Exp. Appl.*, 87: 43-50.
- ◆ Γεωργόπουλος, Σ.Γ. (1984) Βασικές γνώσεις φυτοπαθολογίας. Αθήνα.
- ◆ Τζανακάκης, Μ.Ε και Κατσόγιαννος, Β.Ι. (1988) Έντομα καρποφόρων δέντρων και αμπέλου. Αγρότυπος.
- ◆ Τζανακάκης, Μ.Ε. (1995) Εντομολογία. University studio press. Θεσσαλονίκη.



- ◆ Τσιτσιπής, Ι.Α. (2000) Αρχές φυτοπροστασίας. Πανεπιστημιακές παραδόσεις. Πανεπιστημιακές εκδόσεις Θεσσαλίας, Βόλος.