

Τ.Ε.Ι. ΔΥΤΙΚΗΣ ΕΛΛΑΔΑΣ
Τμήμα Τεχνολόγων Γεωπόνων

**Η ΤΡΟΦΙΚΗ ΔΡΑΣΤΗΡΙΟΤΗΤΑ ΤΩΝ
ΑΦΙΔΩΝ ΚΑΙ ΤΑ ΣΥΜΠΤΩΜΑΤΑ
ΠΡΟΣΒΟΛΗΣ ΣΤΑ ΦΥΤΑ-ΞΕΝΙΣΤΕΣ ΤΟΥΣ**

Επιμέλεια εργασίας: Όλγα Κωστοπούλου
Επιβλέπων καθηγητής: Αριστείδης Παπαπαναγιώτου

Περιεχόμενα

ΕΙΣΑΓΩΓΗ ΣΤΗΝ ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑ ΤΩΝ ΑΦΙΔΩΝ.....	4
Η επαφή με τα φυτά μετά την προσγείωση των πτερωτών επί των φυτικών επιφανειών.....	7
Η ΦΑΣΗ ΤΗΣ ΠΟΡΕΙΑΣ	13
Η ΦΑΣΗ ΤΟΥ ΦΛΟΙΩΜΑΤΟΣ.....	20
Η ΛΗΨΗ ΤΡΟΦΗΣ ΑΠΟ ΤΟ ΦΛΟΙΩΜΑ	25
ΤΡΟΦΙΚΗ ΔΡΑΣΤΗΡΙΟΤΗΤΑ ΕΠΙ ΤΟΥ ΞΥΛΩΜΑΤΟΣ (xylem drinking)	27
Η εγκατάλειψη των φυτών από τις αφίδες	29
ΤΡΑΥΜΑΤΙΣΜΟΙ ΠΟΥ ΠΡΟΚΑΛΟΥΝΤΑΙ ΑΠΟ ΤΙΣ ΑΦΙΔΕΣ.....	31
Η ταξινόμηση των επιπτώσεων της προσβολής.....	33
Ασυμπτωματικοί τραυματισμοί.....	35
ΖΗΜΙΑ ΠΟΥ ΣΥΝΟΔΕΥΕΤΑΙ ΑΠΟ ΤΗΝ ΕΚΔΗΛΩΣΗ ΣΥΜΠΤΩΜΑΤΩΝ	36
Αναστολή της αύξησης των φυτών	36
Παραμορφώσεις	39
Παρουσία παραγόντων που αιτιολογούν τις ανταποκρίσεις των προσβεβλημένων φυτών από τα Arhidoideae	45
Η βιοχημική και φυσιολογική βάση των συμπτωμάτων ζημιάς.....	46
Η βάση της ζημιάς που δεν συνοδεύεται από την πρόκληση συμπτωμάτων	47
Η βάση της ζημιάς που συνοδεύεται από την πρόκληση συμπτωμάτων	47
Αναστολή της ανάπτυξης (Desistance)	47
Παραμορφώσεις	50
Η οικολογική ρύθμιση (modulation) του τραυματισμού που προκαλείται από τις αφίδες	52
ΑΒΙΟΤΙΚΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ	53
Φωτοπερίοδος.....	53
Θερμοκρασία.....	54
Ξηρασία.....	54
Θρεπτικά στοιχεία του εδάφους.....	55
Τα αυξημένα επίπεδα διοξειδίου του άνθρακα (CO ₂).....	56
ΒΙΟΤΙΚΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ	58
Επαγόμενη ανοχή.....	58
Συμβίωση.....	59
Πολλαπλή ανοχή ενάντια στις προσβολές φυτοφάγων ζωικών εχθρών.....	59
ΠΡΟΕΚΤΑΣΕΙΣ ΤΗΣ ΖΗΜΙΑΣ ΠΟΥ ΠΡΟΚΑΛΕΙΤΑΙ ΑΠΟ ΤΙΣ ΑΦΙΔΕΣ.....	61
Η έρευνα που συντελείται για την προστασία της φυτικής παραγωγής.....	61

Συμπεράσματα από την έρευνα αιχμής αναφορικά με την κατανόηση των τραυματισμών από την τροφική δραστηριότητα των αφίδων 62

ΕΙΣΑΓΩΓΗ ΣΤΗΝ ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑ ΤΩΝ ΑΦΙΔΩΝ

Γενικά χαρακτηριστικά των Aphidoidea

Στην υπεριοικογένεια αυτή των Ημιπτέρων ανήκουν περισσότερα από 3600 είδη, μεταξύ αυτών και πολλοί εχθροί των καλλιεργούμενων φυτών. Είναι μικρόσωμα έντομα με μαλακό σώμα, λεπτά και συνήθως μακριά πόδια με ταρσούς αποτελούμενους από δύο άρθρα και με κεραιές που φέρουν ένα έως έξι άρθρα. Οι πτερωτές μορφές διαθέτουν δύο ζεύγη διαφανών, μεμβρανωδών πτερύγων. Τα περισσότερα είδη είναι πολυμορφικά. Σε μερικά είδη ο αριθμός των διαφορετικών μορφών είναι μεγάλος (στο γένος *Periphyllus* και στο είδος *Phylloxera quercus* ενυπάρχουν 15 και 21 διαφορετικές μορφές, αντίστοιχα), ενώ σε άλλα είδη (*Aphanostigma pygri*) παρατηρείται μόνο μια μορφή σε ορισμένες περιοχές. Οι διαφορετικές μορφές παρατηρούνται σε διαφορετικές γενεές ή (μερικές) και στην ίδια γενεά. Οι πιο συνηθισμένες μορφές είναι άπτερα, πτερωτά, με ανεπτυγμένα ή ατροφικά στοματικά μόρια και άτομα του ίδιου φύλου με διαφορετικό αναπαραγωγικό σύστημα. Στην αναπαραγωγή τους παρατηρείται ωοτοκία, ζωοτοκία, παρθενογένεση, εγγενής αναπαραγωγή και γενεές με λίγα ή καθόλου αρσενικά. Αναφορικά με την ηθολογία των Aphidoidea, παρατηρούνται: (1) εναλλαγή φυτών-ξενιστών, (2) διαφορετικοί τρόποι ζωής στο ίδιο είδος φυτού ξενιστή και (3) διαφορετικοί τρόποι ζωής σε άτομα της ίδιας γενεάς (Τζανακάκης, 1980).

Τα Aphidoidea αποτελούν τα πολυαριθμότερα και τα περισσότερο επιτυχημένα μέλη της Διαίρεσης Sternorrhyncha, στα οποία συγκαταλέγονται οι ομάδες των ομόπτερων (Homoptera) όπου το ρόστρο (ή το τροποποιημένο χείλος) καθοδηγεί, υποστηρίζει και συνδέει τα στιλέτα (τροποποιημένες σιαγόνες και γνάθοι) που πραγματοποιούν την τροφική δραστηριότητα των εντόμων. Το ρόστρο δεν αρθρώνεται με το σκληρωτινισμένο τμήμα της κεφαλικής κάψας, αλλά μοιάζει να εξέρχεται από τον προθώρακα. Τα άλλα μέλη της Διαίρεσης αυτής είναι τα κοκκοειδή (Coccoidea), οι ψύλλες (Psylloidea) και οι αλευρώδεις (Aleyrodoidea).

Όλες οι γνωστές οικογένειες των αφίδων εκδηλώνουν κυρίαρχα παρθενογενετική αναπαραγωγή, η οποία συνοδεύεται από μια ισχυρή τάση μείωσης που παρουσιάζουν οι πρωτογενείς πτερωτές ενήλικες μορφές τους να παράγουν άπτερα ενήλικα άτομα. Οι άπτερες μορφές 'αφοσιώνονται' αποκλειστικά στη

διατροφική και την αναπαραγωγή δραστηριότητα επί των φυτών-ξενιστών τους. Στα περισσότερα γένη των αφίδων τα άπτερα άτομα διατηρούν την κινητικότητά τους βαδίζοντας επί των φυτών, αλλά σε ορισμένα γένη τα άτομα τροποποιούνται, καταλήγοντας σε ακίνητες μορφές που μοιάζουν περισσότερο με τα κοκκοειδή. Σε όλες τις οικογένειες των αφίδων εκτός των Adelgidae και Phylloxeridae η παρθενογένεση συνοδεύεται από τη ζωοτοκία, η οποία αυξάνει το αναπαραγωγικό δυναμικό των αφίδων καθώς επιτρέπει (καθιστά δυνατή) την 'τηλεσκοπική αναπαραγωγή' των επόμενων γενεών που προγραμματίζονται εντός των εμβρύων τα οποία αναπτύσσονται στο σώμα των εντόμων. Σε πολλά γένη αφίδων η διαρκής αξιοποίηση των φυτών-ξενιστών ενισχύεται περαιτέρω από τη 'μεταφορά' ενός μέρους του ετήσιου βιολογικού κύκλου τους, το οποίο εκτυλίσσεται επί ενός εναλλακτικού ξενιστή. Ο εναλλακτικός ξενιστής εκδηλώνει ένα μοντέλο αύξησης συμπληρωματικό, εκείνου που εκδηλώνει ο κύριος, πρωτογενής ξενιστής στον οποίο πραγματοποιείται η διαχείμαση των εντόμων. Στον πρωτεύοντα ξενιστή λαμβάνει χώρα ο πλήρης, ετήσιος αναπαραγωγικός κύκλος, ενώ στο δευτερεύοντα ξενιστή ο λεγόμενος μεταναστευτικός, ετήσιος κύκλος. Συγκεκριμένα, στον πρωτεύοντα ξενιστή πραγματοποιείται η σύζευξη των αρσενικών και των έμφυλων θηλυκών ατόμων και ακολουθεί η εναπόθεση των χειμερινών αυγών η οποία λαμβάνει χώρα συνήθως αργά το φθινόπωρο. Η εναλλαγή ξενιστών (ετεροουκία) είναι κοινό γνώρισμα στις οικογένειες Aphididae, Thelaxidae, Anoecidae, Pemphigidae και Adelgidae, αλλά δεν παρατηρείται στις οικογένειες Lachnidae, Chaitophoridae, Callaphididae, Mindaridae, Phloeomyzidae και Phylloxeridae (Stroyan, 1984).

Στα μεταναστευτικά είδη παρατηρούνται οι εξής τύποι ή μορφές ατόμων κατά σειρά εμφανίσεως, αρχίζοντας από την άνοιξη: (1) Fundatrices (θεμελιωτικά ή ιδρυτικά άτομα). Εκκολάπτονται από τα χειμερινά αυγά τα οποία εναποτέθηκαν επί του πρωτεύοντος ξενιστή. Είναι συνήθως άπτερα, παρθενογενετικά θηλυκά, ωοτόκα ή ζωοτόκα. Αναπτύσσονται την άνοιξη επί του κύριου ξενιστή. (2) Fundatrigeniae. Είναι άπτεροι, παρθενογενετικοί, θηλυκοί απόγονοι των ιδρυτικών ατόμων. Παράγονται συνήθως από την άνοιξη έως το φθινόπωρο και ζουν στον κύριο ξενιστή, σε περισσότερες από μία γενεές. (3) Migrantes (μεταναστευτικά άτομα). Παράγονται σε περισσότερες γενεές στον κύριο ξενιστή, μαζί με τα fundatrigeniae, συνήθως από τη δεύτερη γενεά και μετά. Είναι πτερωτά, παρθενογενετικά άτομα τα οποία μεταναστεύουν στον δευτερεύοντα ξενιστή, όπου παράγουν απογόνους. (4) Alienicolae. Γεννιούνται επί του δευτερεύοντα ξενιστή σε περισσότερες από μία

γενεές, την χρονική περίοδο από άνοιξη έως το φθινόπωρο. Είναι απόγονοι των μεταναστευτικών ατόμων και είναι παρθενογενετικά, άπτερα ή πτερωτά. Τα πτερωτά άτομα μπορεί να μεταναστεύουν σε άλλα φυτά του δευτερεύοντα ή του πρωτεύοντα ξενιστή. (5) Sexuparae (φυλογόνα άτομα). Είναι παρθενογενετικά άτομα, πτερωτά ή άπτερα, ωτοτόκα ή ζωτοτόκα. Τα φυλογόνα παράγονται συνήθως στο δευτερεύοντα ξενιστή και είναι απόγονοι της τελευταίας γενεάς των alienicolae. Τα πτερωτά μεταναστεύουν και ωτοκοούν (τέλη καλοκαιριού με φθινόπωρο) στον πρωτεύοντα ξενιστή όπου γεννούν τα έμφυλα άτομα. Τα μη πτερωτά γεννούν στο δευτερεύοντα ξενιστή πτερωτά αρσενικά τα οποία θα μεταναστεύσουν στον πρωτεύοντα ξενιστή. (6) Sexuales (έμφυλα ή αμφιγονικά άτομα). Είναι αρσενικά και θηλυκά άτομα τα οποία εμφανίζονται μια φορά το χρόνο, συνήθως το φθινόπωρο. Τα θηλυκά είναι σχεδόν πάντα άπτερα και γεννιούνται στον πρωτεύοντα ξενιστή από τα φυλογόνα. Αφού συζευχθούν γεννούν ένα ή μικρό αριθμό χειμερινών αυγών. Τα αρσενικά που γεννιούνται στον πρωτεύοντα ξενιστή είναι και αυτά άπτερα, ενώ αυτά που γεννιούνται επί του δευτερεύοντα ξενιστή (σε όσα είδη συμβαίνει αυτό) είναι πτερωτά και μεταναστεύουν στον πρωτεύοντα ξενιστή για να συζευχθούν με τα θηλυκά. Τα έμφυλα άτομα έχουν κατά κανόνα ατροφικά στοματικά μόρια και δεν τρέφονται.

Στα μεταναστευτικά είδη η διαχείμαση γίνεται κατά κανόνα στο στάδιο του αυγού. Σε περιοχές όμως με ήπιο χειμώνα η διαχείμαση των ειδών είναι δυνατή και σε άλλα στάδια και κυρίως του ενήλικου, παρθενογενετικού θηλυκού που διατηρείται επί του δευτερεύοντα και σπανιότερα επί του πρωτεύοντα ξενιστή. Είναι δυνατή η διαιώνιση των ειδών σε δευτερεύοντα ξενιστή ή ξενιστές, χωρίς τη μεσολάβηση του πρωτεύοντα (Τζανακάκης, 1980).

Στα είδη αφίδων που εκδηλώνουν εναλλαγή ξενιστών (ετεροοικία), τα άπτερα, θεμελιωτικά άτομα που χαρακτηρίζονται από υψηλό αναπαραγωγικό, δημιουργούν αποικίες στο κύμα βλάστησης του πρωτογενούς ξενιστή που σημειώνεται στις αρχές της άνοιξης. Οι αποικίες αυτές σύντομα αποκτούν υψηλή πυκνότητα, συνιστούν δε την απαραίτητη 'δεξαμενή' από όπου θα προκύψει η ζημιογόνος διασπορά των μεταναστευτικών ατόμων της άνοιξης τα οποία θα δημιουργήσουν αποικίες επί των δευτερογενών ξενιστών. Η επιτυχής μετανάστευση-επιστροφή (η οποία αποβαίνει εξίσου ζημιογόνα λόγω υψηλής θνησιμότητας που υφίστανται τα μεμονωμένα πτερωτά άτομα) εξαρτάται από την παραγωγικότητα μιας ή περισσότερων γενεών άπτερων θηλυκών ατόμων στα μέσα της καλλιεργητικής

περιόδου, τα οποία αναπαράγονται ζωηρά επί των δευτερογενών φυτών-ξενιστών (Blackman and Eastop, 1984).

Η εναλλαγή των ξενιστών φαίνεται ότι έχει προσφέρει την αποφασιστικής σημασίας προϋπόθεση (βάση) για τη σημερινή εκτεταμένη αξιοποίηση των ποωδών φυτών από τις αφίδες. Τα περισσότερα από τα είδη των αφίδων τα οποία σήμερα διέρχονται ολόκληρο το βιολογικό τους κύκλο επί ποωδών φυτών-ξενιστών πιθανότατα εξελίχθηκαν, διερχόμενα μέσω μιας φάσης ετεροουικίας (εναλλαγής ξενιστών). Σε πολλές περιπτώσεις ένα είδος αφίδας που ολοκληρώνει το βιολογικό του κύκλο επί ενός ποώδους φυτικού είδους (μονόκοικο είδος) σχετίζεται στενά με ένα ετερόοικο είδος το οποίο αξιοποιεί ένα ποώδες είδος ως δευτερογενή ξενιστή. Αυτή η διαπίστωση αποτελεί ξεκάθαρη ένδειξη ότι η απώλεια της δυνατότητας εναλλαγής ξενιστού αποτελεί ένα συχνό και επαναλαμβανόμενο φαινόμενο τόσο κατά την πρόσφατη όσο και κατά την μακρινή εξελικτική ιστορία των αφίδων.

Η επαφή με τα φυτά μετά την προσγείωση των πτερωτών επί των φυτικών επιφανειών

Μετά την προσγείωσή τους, η συμπεριφορά των αφίδων επηρεάζεται τόσο από τη μορφολογία όσο και τα βιοχημικά χαρακτηριστικά του φυτού. Το ιδανικό μέρος για την εγκατάστασή τους συνδυάζει την υψηλή ποσότητα και ποιότητα διαθέσιμων θρεπτικών πηγών με φυσικές ιδιότητες του φυτού, όπως την προστασία από φυσικούς εχθρούς και από δυσμενείς καιρικούς παράγοντες. Οι αφίδες πολλές φορές εμφανίζουν θετική γεωταξία (geotaxis) και αρνητική φωτοταξία μετά την πραγματοποίηση της προσγείωσής τους και προτιμούν να εγκαθίστανται στην κατώτερα σημεία της επιφάνειας του ελάσματος των φύλλων. Η μορφολογία του φυτού επιδρά στη διαμόρφωση των συνθηκών που καθορίζουν αυτές τις κινήσεις και εμπόδια μηχανικής φύσεως (όπως για παράδειγμα η παρουσία τριχών και η δομή της κηρώδους στοιβάδας της επιδερμίδας) συνιστούν 'μηχανικά εμπόδια' για τη μετακίνηση των αφίδων επί των φυτικών επιφανειών. Η σημασία της δομής της κηρώδους στοιβάδας στις προτιμήσεις που εκδηλώνουν οι αφίδες για συγκεκριμένα φυτά-ξενιστές έχει διαπιστωθεί από ερευνητικές εργασίες (Powell κ.ά., 1999). Έχει μελετηθεί ιδιαίτερα στο είδος *Lipaphis pseudobrassicae* (αφίδα του σιναπιού) και στο είδος *Brevicoryne brassicae* (αφίδα του λαχάνου) σε διαφορετικούς επιδερμικούς κηρούς γενοτύπων φυτικών ειδών του γένους *Brassica*. Στις εργασίες αυτές βρέθηκε

ότι τα νύχια των ταρσών του είδους *L. pseudobrassicae* ήταν πολύ μικρού μήκους για να επιτρέψουν τη συγκράτηση των εντόμων κατά την κίνησή τους επί των φυτών στα σωματίδια των κηρώδους στιβάδας της επιδερμίδας, με αποτέλεσμα οι αφίδες να πέφτουν από τα φύλλα. Επίσης, έχει μελετηθεί διεξοδικά η φυσική παγίδευση/εγκλωβισμός των αφίδων πάνω στην επιφάνεια του φυτού από τα αδενώδη τριχώματα (glandular trichomes) (Tingey, 1991). Τέτοιου είδους τριχώματα φαίνεται ότι παράγουν απωθητικές πτητικές ουσίες, ανεξάρτητα από τα μηχανικά εμπόδια που εμποδίζουν την ευχερή μετακίνηση των αφίδων. Η κολλώδης μεμβράνη και οι επιδράσεις των πτητικών ουσιών μπορούν πρόσκαιρα να ‘απομακρυνθούν’ με το πλύσιμο και τότε οι αφίδες αποκτούν την ικανότητα να εκτελούν δοκιμαστικά νύγματα τόσο σε φυτά ποικιλιών που χαρακτηρίζονται από έντονη παρουσία τριχωμάτων, όσο και σε φυτά που στερούνται της παρουσίας τέτοιων τριχωμάτων (Alvarez κ.ά., 2006).

Μερικά είδη αφίδων εκδηλώνουν προτίμηση για διαφορετικά τμήματα των φυτών-ξενιστών, προτιμήσεις που αλλάζουν κατά τη διάρκεια της καλλιεργητικής περιόδου. Έτσι, είναι σύνηθες να εντοπίζονται νωρίς το καλοκαίρι σε καλλιεργούμενα αγρωστώδη μεμονωμένα άτομα ή μικρές αποικίες αφίδων του είδους *R. padi* στη βάση του στελέχους ή λίγο κάτω από την επιφάνεια του εδάφους, ενώ στο τέλος του καλοκαιριού οι αποικίες εντοπίζονται στα ωτία και στα ανώτερα φύλλα των φυτών (Wikteliuss κ.ά., 1990). Παραπλήσια συμπεριφορά επιδεικνύει το είδος *B. brassicae* πάνω στο *Sinapis alba* (λευκό σινάπι)

Οι αφίδες θα μπορούσαν να αυξήσουν τον χρόνο αναπαραγωγής τους αν είχαν αναπτύξει έναν γρήγορο μηχανισμό απόρριψης των φυτών-ξενιστών που είναι ακατάλληλα για αυτές. Μια τέτοια ανταπόκριση έχει δειχθεί για την μαύρη αφίδα των κουκιών (*A. fabae*), στην οποία οι πτερωτές αφίδες ανταποκρίνονται σε πτητικές ουσίες των φυτών κατά την προσγείωσή τους και μπορεί να απογειωθούν/εγκαταλείψουν ένα κατάλληλο φυτό-ξενιστή, αν εκτεθούν αμέσως μετά την προσγείωσή τους, σε μια οσμή που προέρχεται από φυτό που δεν συγκαταλέγεται στους ξενιστές του είδους. Ωστόσο, αυτή η ανταπόκριση, φαίνεται να διακόπτεται μετά από παρέλευση λίγου χρόνου από την εγκατάσταση των πτερωτών αφίδων επί του φυτού. Τέτοιου είδους συμπεριφορά υποδεικνύει ξεκάθαρα ότι οι πτητικές ουσίες των φυτών θα μπορούσαν να αξιοποιηθούν ως παράμετρος ενός γρήγορου μηχανισμού δοκιμασίας διαλογής/αξιολόγησης (screening) των φυτών-ξενιστών στο χωράφι. Υπάρχει ένα προφανές ρίσκο από την προσαρμογή των αισθητήρων που

βρίσκονται στους υποδοχείς των κεραιών των εντόμων όταν οι αφίδες κινούνται πάνω σε ένα κατάλληλο φυτό-ξενιστή, σταθερά εκτεθειμένες σε θετικά ερεθίσματα (πηητικές ουσίες). Αυτό θα μπορούσε να σημαίνει μια απώλεια ενός μέρους της ικανότητας που διαθέτουν για την διάκριση των φυτών-ξενιστών. Θεωρείται δεδομένο ότι οι κυματοειδείς κινήσεις (waving) των κεραιών κατά τη διάρκεια της κίνησης των αφίδων επί των φυλλικών επιφανειών μπορούν να αυξήσουν την ευαισθησία που εκδηλώνουν τα έντομα στα οσφρητικά ερεθίσματα (Hardie and Powell, 2000). Κατά τη διάρκεια περιόδων βύθισης (εισαγωγής) του στιλέτου μέσα στους ιστούς του φυτού, οι αφίδες τείνουν να τοποθετούν τις κεραίες τους ακίνητες κατά μήκος πίσω του σώματός τους (θώρακα/κοιλία). Αυτή η αντίδραση των αφίδων επιτρέπει την ερμηνεία ότι οι εσωτερικές χημικές ενδείξεις του φυτού-ξενιστή επηρεάζουν/διαμορφώνουν τη συμπεριφορά των αφίδων περισσότερο, συγκρινόμενες με τις οσμές που απελευθερώνουν-εκλύουν τα φυτά.

Όταν η αφίδα προσγειώνεται επί ενός δυνητικού φυτού-ξενιστή, ο ρόλος των υποδοχέων επαφής χημικών ερεθισμάτων/ουσιών (contact chemo-receptors) γίνεται σημαντικός. Παρ' όλα αυτά, σε σύγκριση με άλλα φυτοφάγα έντομα, ο αριθμός των εξωτερικών υποδοχέων επαφής χημικών ουσιών πάνω στις αφίδες εμφανίζεται χαμηλός και η ευαισθησία και ο ρόλος που διαδραματίζουν στην επιλογή των φυτών-ξενιστών από τις αφίδες δεν είναι ακόμα ξεκάθαρος. Παρά την αρχική εισήγηση του Weber (1992) ότι οι 'αποφύσεις' (pegs) πάνω στη άκρη του χείλους θα μπορούσαν να αποτελούν υποδοχείς χημικών ερεθισμάτων, όλες αυτές οι 16 'αποφύσεις' και οι άλλοι τριχοειδείς αισθητήρες του χείλους φαίνεται ότι αποτελούν (δρουν) μόνο ως υποδοχείς ερεθισμάτων μηχανικής φύσεως (Wensler, 1997; Tjallingii, 1978). Παρόλα αυτά, υπάρχουν ισχυρές ενδείξεις ότι οι αφίδες έχουν υποψήφιους υποδοχείς πάνω στους ταρσούς. Τουλάχιστον ένας τριχοειδής αισθητήρας (trichoid sensillum), ο οποίος βρίσκεται στην ταρσοκνημιαία άρθρωση, έχει τέσσερις δενδρίτες μέσα στον άξονα, τυπικό χαρακτηριστικό γνώρισμα ενός υποδοχέα χημικών ερεθισμάτων επαφής. Υπάρχει επίσης μία υπερ-δομική ένδειξη ότι οι επάκριες τρίχες των κεραιών αποτελούν υποδοχείς χημικών ερεθισμάτων επαφής (Bromley et al., 1980), και στο είδος *A. fabae* έχει καταδειχθεί ότι ανιχνεύουν/συλλαμβάνουν τις αντιτροφικές ουσίες (anti-feedant polygodial) που ψεκάζονται στην φυλλική επιφάνεια (Powell κ.ά., 1995). Καθώς οι αφίδες περπατούν πάνω στην επιφάνεια του φύλλου και κουνάνε με κυματοειδή τρόπο τις κεραίες τους, οι άκρες των κεραιών μπορούν να ακουμπήσουν την επιφάνεια και να εντοπίσουν μη πηητικές χημικές ενδείξεις που σχετίζονται με

την επιδερμίδα των φυτικών ειδών. Έχει χρησιμοποιηθεί σκόνη φθορισμού για να καταδείξει ότι οι άκρες των κεραιών των αφίδων βρίσκονται/έρχονται σε επαφή με την επιφάνεια των φυτών (Powell et al., 1995). Έχει επίσης δειχθεί ότι τα μη πτητικά επιδερμικά λιπίδια των φυτών μπορούν να εντοπιστούν από τις αφίδες, αλλά δεν έχει ακόμα διερευνηθεί αν οι υποδοχείς χημικών ερεθισμάτων στις κεραιές ή τους ταρσούς ή και στα δύο, είναι υπεύθυνοι για αυτήν την ικανότητα εντοπισμού. Πριν την ακριβή στιγμή της διείσδυσης στο φυτό, η έκκριση υδαρούς σάλιου από τα στοματικά μόρια (στιλέτα) πάνω στην επιφάνεια του φυτού και η πιθανή, επακόλουθη πρόσληψη/κατάποση έχει θεωρηθεί ότι συνιστά μια ενδεχόμενη φάση δοκιμασίας-αξιολόγησης που ίσως εξηγεί την ανίχνευση των διαλυτών χημικών ουσιών στην φυτική επιφάνεια (Wensler, 1974). Η επακόλουθη πρόσληψη και μεταφορά στα γευστικά όργανα του φάρυγγα ίσως προσφέρει έναν πιθανό μηχανισμό που επιτρέπει τη δοκιμασία της επιφάνειας των φύλλων (Wensler, 1962).

Οι άπτερες αφίδες δεν χρειάζεται να επιλέξουν ένα νέο φυτό-ξενιστή, αλλά είναι γνωστό ότι κινούνται τόσο μεταξύ φυτικών τμημάτων όσο και μεταξύ των φυτών (Mann κ.ά., 1995). Σε πειράματα με το είδος *A. fabae*, τα άπτερα ενήλικα και οι νύμφες που προορίζονταν να εξελιχθούν σε μη πτερωτά ενήλικα άτομα, εγκατέλειψαν το φυτό-ξενιστή πιο εύκολα απ' ό,τι τα νυμφικά στάδια που προορίζονται να αποκτήσουν πτερά (Hardie, 1980). Μια αφίδα που εκδηλώνει τροφική δραστηριότητα είναι εκτεθειμένη σε ενόχληση όχι μόνο από την παρουσία των άλλων ατόμων της αποικίας αλλά επίσης και από φυσικούς εχθρούς, την βροχή, τον αέρα, άλλα φυτοφάγα είδη. Μετά την πτώση τους από κάποιο φυτό, κάποια άπτερα άτομα από τα περισσότερα είδη αφίδων καταφέρνουν να ξαναφτάσουν στο φυτό και να εγκατασταθούν εκ νέου. Μελέτες που αφορούσαν στη σημασία της πυκνότητας των αποικιών για την κινητικότητα των άπτερων ατόμων του είδους *R. padi* έδειξαν ότι οι 'οσφρητικές ενδείξεις/ερεθίσματα' (olfactory cues) μειώνουν τους ουδούς που προκαλούν την κίνησή/διασπορά τους και επιπλέον συνεισφέρουν στην διαμόρφωση ενός μοντέλου εγκατάστασης τους στο χώρο (Quiroz κ.ά., 1997). Τα μεμονωμένα άτομα των αφίδων που μετακινούνται πάνω σε ένα φυτό δέχονται και ανταποκρίνονται σε ερεθίσματα τόσο από το φυτό όσο και από άλλες αφίδες που είναι ήδη εγκατεστημένες πάνω στο φυτό, καθώς και από την ανταπόκριση του φυτού οι οποίες προκαλούνται από την τροφική δραστηριότητα που αναπτύσσουν οι αφίδες. Αυτές οι αντιδράσεις του φυτού μπορεί να είναι είτε περισσότερο είτε λιγότερο

ευνοϊκές για μεμονωμένες αφίδες που προσεγγίζουν μία αποικία αφίδων ή προσεγγίζουν μεμονωμένα άτομα που έχουν ήδη εγκατασταθεί στο φυτό.

Είναι διαθέσιμες πειραματικές αποδείξεις ότι η τροφική δραστηριότητα που εκδηλώνεται από μια μέσης πυκνότητας αποικία του είδους *B. brassicae* προκαλεί/επιφέρει αλλαγές στην ποιότητα της τροφής που παρέχεται από το προσβεβλημένο φύλλο και η οποία ευνοεί την εγκατάσταση και την ανάπτυξη ατόμων του ίδιου είδους (Way and Cammell, 1970). Θα μπορούσε να γίνει η υπόθεση ότι υπάρχει ένα ιδανικό μέγεθος της αποικίας-ομάδας των τρεφομένων αφίδων, το οποίο καθορίζεται κατ' αρχήν από τη βελτιωμένη ποιότητα της τροφής που παρέχει το φυτό-ξενιστής. Η ποιότητα αυτή διαμορφώνεται από την ανταπόκριση των φυτών στην καταπόνηση που υφίστανται τα προσβεβλημένα φυτά από την αποικία των αφίδων (Miles, 1999).

Δυο είδη αφίδων που προσβάλλουν το ίδιο φυτό-ξενιστή δυνητικά θα δημιουργήσουν έναν ανταγωνισμό για θρεπτικές πηγές, αν οι αλλαγές που υφίσταται ο ξενιστής από την τροφική τους δραστηριότητα είναι εξειδικευμένες για κάθε είδος αφίδας. Πειράματα που πραγματοποιήθηκαν με τα είδη *Sitobion avenae* (αφίδα των σιτηρών) και *R. padi* παρέχουν υποστήριξη στη γενική ιδέα ενός τέτοιου ανταγωνισμού που αναπτύσσεται μεταξύ ειδών (Gianoli 2000). Συγκεκριμένα, διαπιστώθηκε μια αμοιβαία αρνητική επίδραση της απόδοσης αλλά και της αποδοχής του φυτού-ξενιστή και από τα δυο είδη όταν τράφηκαν επί νεαρών φυτών σιταριού τα οποία είχαν προσβληθεί από το άλλο είδος. Εν τούτοις, άπτερα άτομα του είδους *S. avenae* προτιμούσαν ο αέρας να περιέχει την οσμή που προκύπτει από την τροφική δραστηριότητα των άπτερων ατόμων του είδους *R. padi* και όχι αέρα στον οποίο απουσίαζε αυτή η χαρακτηριστική οσμή. Σε άλλα olfactory πειράματα, μεμονωμένα πτερωτά άτομα των ειδών *L. pseudobrassicae* και *B. brassicae* απέφευγαν άτομα από άλλα είδη τα οποία είχαν ήδη εγκατασταθεί επί φυτών-ξενιστών (Pettersson και Stephansson, 1991). Είναι δύσκολη η διάκριση με πειραματισμό μεταξύ των σημειοχημικών ουσιών (semiochemicals) που παράγουν οι αφίδες και αυτών που παράγονται/απελευθερώνονται από τα φυτά κατά την αναζήτηση που πραγματοποιούν τα έντομα για την ιδανική θέση λήψης τροφής επί φυτών που έχουν ήδη υποστεί προσβολή από αφίδες. Ακόμα δεν είναι γνωστό γιατί για ορισμένα είδη αφίδων (όπως η αφίδα του λαχάνου και των υπόλοιπων σταυρανθών, *B. brassicae*) δεν έχει σημασία με ποια είδη 'μοιράζονται' την θέση τροφικής τους δραστηριότητας, ενώ άλλα (όπως το συγγενές είδος που προσβάλλει επίσης φυτά της

οικογένειας Brassicaceae, *L. pseudobrassicae*) εκδηλώνουν επιλεκτική προτίμηση για ορισμένα μόνο είδη. Αυτό υποθετικά μπορεί να σχετίζεται με την ευαισθησία τους σε συγκεκριμένες διατροφικές απαιτήσεις.

Η εναλλαγή των ξενιστών, όπως για παράδειγμα η εποχιακή μετακίνηση μεταξύ χειμερινών και καλοκαιρινών φυτών-ξενιστών, παρουσιάζεται σε περιορισμένο αριθμό (περίπου 10%) ειδών αφίδων. Οι χειμερινοί ξενιστές ορίζονται ως 'πρωτογενείς' ενώ οι εαρινοί ως 'δευτερογενείς' ξενιστές (Dixon, 1998). Το εύρος των δευτερογενών φυτών-ξενιστών είναι συνήθως μεγαλύτερο από το αντίστοιχο των πρωτογενών, αν και υπάρχουν εξαιρέσεις σε αυτή τη γενική αρχή, όπως συμβαίνει με το είδος *P. humuli*, την αφίδα του λυκίσκου. Αυτό το είδος αξιοποιεί ως πρωτογενείς ξενιστές διάφορα είδη του γένους *Prunus*, αλλά μόνο το λυκίσκο, *Humulus lupulus* ως δευτερογενή ξενιστή (Blackman and Eastop, 1987). Το είδος *Aphis fabae* (μαύρη αφίδα των κουκιών) χρησιμοποιεί το *Euonymus europaeus* (ευώνυμο) ως τον κύριο, πρωτογενή ξενιστή και ένα ευρύ φάσμα δευτερογενών φυτών-ξενιστών από ανήκουν σε πολυάριθμες βοτανικές οικογένειες (Blackman and Eastop, 1987). Η εξειδίκευση των φυτών ξενιστών από τα μεταναστευτικά ποικίλει μεταξύ των ειδών. Η εξειδίκευση που εκδηλώνουν οι μεταναστευτικές μορφές των αφίδων για τα φυτά-ξενιστές παρουσιάζει έντονη διαφοροποίηση μεταξύ των ειδών. Στο *R. padi*, τα άτομα που προέρχονται από έμφυλα παρθενογενετικά θηλυκά (*gynoparae*) επιδεικνύουν μια υπερβολική προτίμηση το φθινόπωρο για έναν συγκεκριμένο χειμερινό ξενιστή, το είδος *P. radus*. Η αγριοκορομηλιά (*Prunus spinosa*) μερικές φορές αναπτύσσεται δίπλα στο *P. radus* και είναι αποδεκτό ως φυτό-ξενιστής για όλες τις μορφές της αφίδας που σχετίζονται με τους χειμερινούς ξενιστές, εκτός από τα *gynoparae* τα οποία μεταναστεύουν στο *P. radus*. Έτσι, φαίνεται ότι το αποκλειστικός παράγων που διαμορφώνει την εναλλαγή των ξενιστών σε αυτό το είδος είναι η επακριβής αποδοχή των φυτών-ξενιστών από τα φθινοπωρινά μεταναστευτικά άτομα (Sandstrom και Petterson, 2000).

Διείσδυση στις φυτικές επιφάνειες και τροφική δραστηριότητα

Η διείσδυση στα φυτά έχει μελετηθεί λεπτομερώς από τους Pollard (1973) και Montllor (1991). Σε αντίθεση με τις δραστηριότητες των αφίδων που επικεντρώνονται στον προσανατολισμό τους προς τα φυτά πριν λάβει χώρα η προσγείωσή τους, η πραγματοποίηση δοκιμαστικών νυγμάτων είναι ξεκάθαρα μια φάση συμπεριφοράς η οποία κυριαρχείται (επηρεάζεται καθοριστικά) από τον ρόλο

των ‘πληροφοριών’ που είναι σε θέση να συγκεντρώσουν οι αφίδες. Συγκεκριμένα, αξιολογούν τις διαθέσιμες μη πτητικές χημικές ουσίες και τα στοιχεία από την επαφή τους με τις φυτικές επιφάνειες και τα χρησιμοποιούν ως στοιχεία για την έναρξη, την συνέχιση ή τον τερματισμό της δραστηριότητας δοκιμαστικών νυγμάτων που επιτελούν. Μολονότι συχνά προσδιορίζεται ως ‘τροφική δραστηριότητα’, συνεπώς ως πρόσληψη τροφής, εμείς θεωρούμε την διενέργεια δοκιμαστικών νυγμάτων ως συνώνυμο της διείσδυσης των στοματικών μορίων των αφίδων εντός των φυτών. Η τροφική δραστηριότητα’ είναι μόνο μια από τις δραστηριότητες που συμβαίνουν κατά την διάρκεια των νυγμάτων δοκιμασίας. Τα νύγματα υποδηλώνουν την συμμετοχή του συστήματος των αισθήσεων περισσότερο από ότι κάνει η διείσδυση των στιλέτων εντός των φυτικών ιστών, και αξιολογείται ως ένας περισσότερο ακριβής ‘χαρακτηρισμός’ της καταλληλότητας του φυτού-ξενιστή. Τα πρώτα νύγματα που πραγματοποιούνται από μια αφίδα μετά την αξιολόγηση της καταλληλότητας (αποδοχή) του ξενιστή είναι συχνά μικρής διάρκειας και έχουν ταξινομηθεί ως ‘δοκιμαστικά νύγματα’. Αλλά πέρα από τη μικρή τους διάρκεια, αυτά δεν διαφέρουν από τα επακόλουθα και μεγαλύτερης διάρκειας νύγματα. Είναι πιθανό κατά τη διάρκεια όλων των δοκιμαστικών νυγμάτων να λαμβάνονται και να δοκιμάζονται/αξιολογούνται από τα έντομα δείγματα ορισμένων χημικών ουσιών των φυτών. Συνεπώς, εκτός από την μηχανική διείσδυση του στιλέτου και την απέκκριση σάλιου εντός των φυτών, η πραγματοποίηση δοκιμαστικών νυγμάτων εμπεριέχει επιπλέον παρακολούθηση της γεύσης που οι αφίδες προσλαμβάνουν. Το ‘φαρυγγικό’ (pharyngeal) όργανο γεύσης (Wensler και Filshie, 1969) μπορεί να παίζει τον κυρίαρχο ρόλο στην επιλογή του φυτού-ξενιστή, στην ανίχνευση-ταυτοποίηση των μη πτητικών ουσιών των φυτών αφότου οι αφίδες έχουν προσγειωθεί πάνω σε ένα φυτό. Αυτό το όργανο έχει ένα κύριο επιφαρυγγικό τμήμα με 14 θηλές που περιέχουν 60 γευστικά κύτταρα, ενώ το μικρότερο υποφαρυγγικό τμήμα του περιέχει περίπου 30-40 γευστικά κύτταρα. Κατά συνέπεια, το όργανο στο οπίσθιο πεπτικό σωλήνα (food canal) περιέχει συνολικά περίπου 100 γευστικά κύτταρα.

Η ΦΑΣΗ ΤΗΣ ΠΟΡΕΙΑΣ

Οι αφίδες θεωρείται ότι μυζούν μικρά δείγματα φυτικού χυμού κατά τη διάρκεια της φάσης διενέργειας των νυγμάτων δοκιμασίας, δηλ. κατά την διάρκεια της διείσδυσης του στιλέτου από την επιφάνεια της επιδερμίδας των φυτικών ιστών,

στους δύο ιστούς-στόχους, το φλοίοωμα και το ξύλωμα. Αυτές οι δειγματοληψίες είναι μικρής διάρκειας και προφανώς ο χυμός μεταφέρεται πολύ γρήγορα στο φαρυγγικό όργανο της γεύσης. Η απόδειξη γι' αυτό προέκυψε από μελέτες διαγραμμάτων ηλεκτρικής διείσδυσης των σιλέτων, τα οποία καταγράφουν κυματομορφές που αντακαλούν τις δραστηριότητες δοκιμαστικών νυγμάτων των αφίδων και τις θέσεις της άκρης του σιλέτου στους ιστούς του φυτού. Σε αντίθεση με προηγούμενες εισηγήσεις από τον Pollard (1973) και από άλλους, τα σιλέτα των αφίδων φέρονται να διαπερνούν (διεισδύουν) αποκλειστικά μεσοκυττάρια μεταξύ των ινών της κυτταρίνης και της ημι-κυτταρίνης που βρίσκονται στα δευτερεύοντα κυτταρικά τοιχώματα, όχι μέσω του ενδιάμεσου ελάσματος (middle lamella) (Tjallingii and Hogen Esch, 1993). Ο ρόλος των πηκτινασών που βρίσκονται στο σάλιο, κατά την διάρκεια της διείσδυσης του σιλέτου εντός των φυτικών ιστών δεν φαίνεται σημαντικός (Cherqui and Tjallingii, 2000). Στη πορεία όμως, σχεδόν κάθε κύτταρο κατά μήκος του αποτυπώματος του σιλέτου έχει επίσης υποστεί ενδοκυττάρια διάτρηση (Tjallingii and Hogen Esch, 1993). Είναι πολύ συνηθισμένη η πραγματοποίηση νύγματος δοκιμασίας που επιστρατεύουν 50 έως 100 ή και περισσότερες τέτοιες σύντομες παρακεντήσεις κυττάρων.

Οι παρακεντήσεις αντανακλώνται στο EPG ως μια ευδιάκριτη δυνητική 'ύφεση' (drop) στο διάγραμμα των κυματομορφών η οποία τυπικά διαρκεί μόνο για 5-10 δευτερόλεπτα (Tjallingii, 1985). Στη συνέχεια, τα σιλέτα απομακρύνονται και διατηρούν το μονοπάτι που διαμορφώθηκε εντός των κυττάρων ή αποσύρονται πλήρως από το φυτό. Η κυματική απεικόνιση pd τυπικά δείχνει ένα μοντέλο αποτελούμενο από τρεις φάσεις κυματομορφών (I-III), μια σύντομη περίοδο πριν την κορυφή που προηγείται (I), ένα μέρος που χαρακτηρίζεται από χαμηλό ενδοκυτταρικό δυναμικό (II), και μια σύντομη περίοδο που ακολουθεί μετά την δεύτερη κορυφή (III). Η ύφεση (πτώση) της τάσης αντανακλά το διαμεμβρανικό δυναμικό κατά μήκος της κυτταρικής μεμβράνης του κυττάρου του φυτού όταν την διαπερνά η άκρη του σιλέτου. Η δεύτερη κορυφή αντανακλά την απόσυρση της άκρης του σιλέτου και την επιστροφή στο εξωκυτταρικό ηλεκτρικό δυναμικό. Κατά την διάρκεια της φάσης II, της περιόδου του χαμηλού ενδοκυτταρικού δυναμικού, εμφανίζεται μια ακολουθία κυματομορφών με 3 υπο-φάσεις (II-1, II-2 και II-3, Powell et al., 1995). Η πρώτη υπο-φάση (II-1) αντιπροσωπεύει την έγχυση του υδατώδους σιέλου εντός του παρακεντημένου κυττάρου, η δεύτερη υπο-φάση παραμένει ακόμα άγνωστη και η τρίτη υπο-φάση αντιπροσωπεύει την

πρόσληψη/κατάποση του κυτταρικού περιεχομένου, όπως έχει καταδειχθεί από την σχέση που υφίσταται μεταξύ της υπο-φάσης II-1 και II-3 στην μόλυνση και την πρόσληψη των μη-έμμονων φυτικών ιών, αντίστοιχα (Martin et al., 1997).

Κατά την διάρκεια των σύντομων παρακεντήσεων του κυττάρου, τα γναθιαία στιλέτα (maxillary stylets) των αφίδων διαπερνούν τον πρωτοπλάστη και επακόλουθα πολύ πιθανό και τον τονοπλάστη, την μεμβράνη του χυμοτοπίου. Τα χυμοτόπια συνιστούν τα κύρια σημεία αποθήκευσης των δευτερογενών μεταβολιτών του φυτού (δυνητικά αλληλοχημικές ουσίες). Δεν υπάρχει λόγος να υποθέσουμε ότι ο τονοπλάστης, ο οποίος διαχωρίζει τον πρωτοπλάστη και το χυμοτόπιο, θα υποστεί βλάβη κατά τη διάρκεια της παρακέντησης που υφίσταται το κύτταρο, τέτοια ώστε να αναμιχθούν τα υγρά περιεχόμενά τους. Όπως δείχνει το EPG, το δυναμικό της μεμβράνης των παρακεντημένων κυττάρων παραμένει άθικτο (ανεπηρέαστο), και επιπλέον τα οργανίδια στα μικρογραφήματα των 'τεμαχισμένων' φυτικών κυττάρων μετά την παρακέντηση από τα στιλέτα των αφίδων, παραμένουν σε καλή κατάσταση (Tjallingii and Hogen Esch, 1993). Τα περισσότερα αλληλοχημικά είναι αποθηκευμένα στα διαμερίσματα του κυττάρου σε μια μη-τοξική μορφή, όπως είναι τα αμίδια και τα γλυκοσίδια. Σε αυτήν τη χημική μορφή δεν είναι τοξικά για το φυτό ή για οργανισμούς που προσβάλλουν το φυτό, αλλά όταν αναμιγνύονται με ένζυμα που βρίσκονται σε διαφορετικά διαμερίσματα του κυττάρου, μετατρέπονται σε τοξίνες (Mathile, 1984). Οι αφίδες λαμβάνουν δείγματα και γεύονται (αξιολογούν) τους δευτερογενείς μεταβολίτες απευθείας από τα κυτταρικά διαμερίσματα, σε αντίθεση με τα έντομα που διαθέτουν στοματικά μόρια μασητικού τύπου τα οποία κυρίως συναντούν τέτοιους μεταβολίτες σε μια τοξική μορφή. Σε αυτήν εκτίθενται αφότου συνθλίβουν τα κύτταρα των φυτών, αναμιγνύοντας έτσι τις αλληλοχημικές ουσίες με τα ειδικευμένα τους ένζυμα (τα οποία βρίσκονται αποθηκευμένα σε ξεχωριστά διαμερίσματα του φυτού), τα οποία αποδεσμεύονται από τα αμινοξέα ή από τα μόρια της γλυκόζης που δρουν ως συνδετικοί ιστοί (Mullin, 1986). Έτσι, ο τρόπος με τον οποίο οι αφίδες εισχωρούν τα στοματικά τους μόρια στους ιστούς του φυτού και στα φυτικά κύτταρα αποτρέπει την έκθεσή τους σε ένα σημαντικό μέρος της χημικής άμυνας των φυτών. Για παράδειγμα, το DIMBOA, μια πολύ γνωστή αλληλοχημική ουσία σε ορισμένα καλλιεργούμενα αγρωστώδη που καθιστά τα φυτά-ξενιστές ανθεκτικά στην προσβολή τους από τις αφίδες, είναι συσσωρευμένο ως γλυκοζίδιο και δεν μετατρέπεται στην τοξική ουσία αγλουκόνη. Παρ' όλα αυτά, ασκεί πράγματι μια επίδραση στις αφίδες που πραγματοποιούν δοκιμαστικά νύγματα.

Ηλεκτρονικά μικρογραφήματα από πολλαπλά παρακεντημένα κύτταρα φυτών υποδεικνύουν ότι προκαλείται μικρή ζημία στα κύτταρα καθώς τα σύντομης διάρκειας παρακεντήματα των κυττάρων δείχνουν κύτταρα που επιβιώνουν και φέρουν άθικτα μιτοχόνδρια και χλωροπλάστες, ακόμα και μετά από παρέλευση 1-2 ωρών από την παρακέντηση που υφίστανται από τις αφίδες.

Έτσι, οι ασφαλείς αλληλοχημικές ουσίες (όπως τις αποθηκεύει το φυτό) θα προσληφθούν αμέσως μόλις όταν τα στιλέτα των αφίδων παρακεντήσουν το πρώτο κύτταρο. Γενικά, αυτό είναι ένα επιδερμικό κύτταρο, το οποίο υφίσταται παρακέντηση σε πολύ σύντομο χρονικό διάστημα (μετά την παρέλευση 10-20 δευτερολέπτων από την έναρξη ενός δοκιμαστικού νύγματος. Υπολογισμοί που βασίζονται στους ρυθμούς πρόσληψης ραδιοϊσοτόπων, κατέδειξαν ότι το υγρό έχει μεταφερθεί από την άκρη του στιλέτου στα φαρυγγικά όργανα (μια απόσταση περίπου 1mm) σε κλάσματα του δευτερολέπτου (Spiller et al., 1990; Tjallingii, 1995). Είναι πιθανό ότι αυτά τα 'ερεθίσματα' χρησιμοποιούνται για την επιλογή των φυτών-ξενιστών, αλλά πιθανόν συμπληρωματικές ενδείξεις που προέρχονται από τα κύτταρα που υπέστησαν παρακέντηση, παρέχουν πληροφορίες στις αφίδες για τον εντοπισμό του φλοιώματος.

Σε αυτήν την προσέγγιση, είναι περίεργο ότι κατά την διάρκεια της διείσδυσης των φυτικών ιστών από τους αλευρώδεις (οικογένεια Aleyrodidae), αυτές οι σύντομης διάρκειας παρακεντήσεις των κυττάρων κατά μήκος της πορείας του στιλέτου των εντόμων δεν εκδηλώνονται καθόλου, ή πραγματοποιούνται μόνο μία ή δύο φορές, σε μικρή μόνο έκταση των δοκιμαστικών νυγμάτων. Οι αλευρώδεις φαίνεται να επιλέγουν τα φυτά-ξενιστές τους και να εντοπίζουν τα αγγεία του φλοιώματος εξίσου εύκολα όσο και οι αφίδες, χωρίς την εκτέλεση σύντομης διάρκειας ενδοκυτταρικών παρακεντήσεων. Παρόλο που πολλά είδη αλευρωδών διαθέτουν πολύ μεγαλύτερο εύρος ξενιστών (εξαιρετικά πολυφάγα) συγκριτικά με τα περισσότερα είδη αφίδων, και μπορεί να μην είναι τόσο αποφασιστικής σημασίας η διαδικασία επιλογής ξενιστή (όσο ισχύει για τις αφίδες), χρειάζεται όμως να εντοπίσουν το φλοιώμα των φυτών-ξενιστών. Η εξεύρεση του φλοιώματος, συνεπώς, παραμένει ένα από τα πιο καθοριστικής σημασίας προβλήματα της διείσδυσης των στιλέτων στο φυτό από πολλά Sternorrhyncha.

Όλες οι εισηγήσεις που έγιναν έως τώρα για την σημασία της διαβάθμισης (του pH, της σακχαρόζης κ.α.) στην προσπάθεια εντοπισμού του φλοιώματος από τα Sternorrhyncha, φαίνεται να έχουν αγνοήσει την κατανομή των χημικών ουσιών των

φυτών σε 'διαμερίσματα'. Οι περισσότερες διαβαθμίσεις οι οποίες έχουν αναφερθεί στη βιβλιογραφία της φυσιολογίας των φυτών, υποδηλώνουν ότι ένα κύτταρο διαφέρει από ένα άλλο στη συγκέντρωση των ουσιών αυτών. Έτσι στα κύτταρα του φλοιώματος, τα επίπεδα του pH και της σακχαρόζης είναι υψηλά, ενώ στα επιδερμικά κύτταρα, τα κύτταρα του μεσόφυλλου, καθώς και τα κύτταρα του αγγειώδους παρεγχύματος, τα επίπεδά τους είναι χαμηλά. Αυτό φαίνεται να οδηγεί σε μια κατάσταση όπου οι συγκεντρώσεις δεν αυξομειώνονται από κύτταρο σε κύτταρο, κατά τρόπο ώστε να καθίσταται δύσκολη η 'παρακολούθηση' μιας διαβάθμισης. Ακόμα και αν υφίσταται μια διαβάθμιση από κύτταρο σε κύτταρο (για παράδειγμα, εξαιτίας της διαφορετικής συγκέντρωσης του χυμού στο φλοιώμα του συμπλάστη) (symplastic phloem loading), οι αφίδες μπορεί να είναι ικανές να ακολουθήσουν αυτή τη διαβάθμιση με τη συνήθεια της παρακέντησης που πραγματοποιούν με τα στιλέτα τους από κύτταρο σε κύτταρο. Ωστόσο, αυτό δεν ισχύει για τους αλευρώδεις. Είναι πιθανό να υπάρχουν οι ενδοκυτταρικές διαβαθμίσεις και για τους αλευρώδεις. Για παράδειγμα, εξαιτίας του φορτίου του φλοιώματος του αποπλάστη, οι διαβαθμίσεις των σακχάρων και του pH μπορούν να θεωρηθούν αναμενόμενες. Εν τούτοις, η κατεύθυνση της διαβάθμισης θα είναι αντίθετη σε περιπτώσεις υφιστάμενου ανταγωνισμού μεταξύ πηγής-αποδέκτη. Έτσι, εγείρεται το ερώτημα πως θα εκτιμήσουν τα έντομα εάν πρέπει να μετακινήσουν τα στιλέτα τους προς την ανοδική ή καθοδική κατεύθυνση της διαβάθμισης.

Ο ρόλος των αλληλοχημικών στην επιλογή των φυτών-ξενιστών από τις αφίδες είναι λιγότερο μελετημένος και τεκμηριωμένος, συγκριτικά με από άλλες ομάδες φυτοφάγων εντόμων. Η πιο μελετημένη υπόθεση είναι πιθανότατα ο ρόλος των glucosinolates, ουσιών οι οποίες βρίσκονται κυρίως στα σταυρανθή (Brassicaceae) και χρησιμοποιούνται στην αναγνώριση των φυτών-ξενιστών από την αφίδα του λαχάνου (*Brevicoryne brassicae*). Είδη αφίδων με ευρύ φάσμα ξενιστών όπως η αφίδα της ροδακινιάς και της πατάτας (*M. persicae*), όταν προσβάλλουν φυτά της οικογένειας των Brassicaceae, φαίνεται να εκδηλώνουν ανεκτικότητα προς τα glucosinolates σε υδατικά διαλύματα έως κάποιες συγκεκριμένες συγκεντρώσεις (Nault and Styer, 1972). Το είδος *Brevicoryne brassicae* εκδηλώνει έντονη τροφική προτίμηση για τα ανθοφόρα στελέχη φυτών σιναπιού και λιγότερο για τα φύλλα του είδους *S. alba* (λευκό σινάπι), ενώ για την *M. persicae* ισχύει το ακριβώς αντίθετο. Μολονότι τα φύλλα όσο και τα μέρη των ανθοφόρων στελεχών περιέχουν παραπλήσιες συγκεντρώσεις από glucosinolate, ειδικά της ουσίας sinalbin (Gabrys et

al., 1997), τα επιδερμικά κύτταρα από τα μέρη των στελεχών είχαν πολύ υψηλότερη συγκέντρωση από ότι τα επιδερμικά κύτταρα των φύλλων. Επιπλέον, EGP's από τις αφίδες του λάχανου πάνω στα φύλλα δείχνουν πολλά, σύντομης διάρκειας (<2min) δοκιμαστικά νύγματα, χρονικό διάστημα που δεν είναι επαρκές ώστε να επιτρέψει βαθύτερη διείσδυση (εισχώρηση) εντός της επιδερμίδας. Σε αντίθεση, πάνω στα ανθικά στελέχη, το πρώτο δοκιμαστικό νύγμα των αφίδων συνήθως διαρκεί πολύ περισσότερο από 10 λεπτά και συμπεριλαμβάνει τροφική δραστηριότητα από το φλοίωμα. Αυτό υποδηλώνει ουσιαστικά ότι η πληροφορία glucosinolate (ουσία sinalbin) από αυτά τα κύτταρα χρησιμοποιείται ως ερέθισμα (διέγερση) για την πραγματοποίηση δοκιμαστικών νυγμάτων στο είδος *B. brassicae*, ενώ στα άπτερα άτομα του είδους *M. persicae* οι ουσίες glycosinolate διέγειραν (προκάλεσαν) την απόσυρση του στιλέτου των αφίδων από τους φυτικούς ιστούς και τη βάδιση των εντόμων επί των φυτικών επιφανειών. Οι Glucosinolates (κυρίως η σινιγκρίνη, sinigrin) έχουν προστεθεί σε τεχνητές δίαιτες ή στο νερό με φύλλα που αφαιρέθηκαν από φυτά που δεν είναι ξενιστές και τα οποία στερούνται της παρουσίας glucosinolates. Αυτό πάντα οδηγούσε σε μια καλύτερη αποδοχή της διαίτας αυτής όταν παρέχονταν σε αφίδες του είδους *B. brassicae* ή των φύλλων φυτών στα οποία δεν είχαν προστεθεί οι ουσίες glucosinolates (Gabrys and Tjallingii, 2002).

Μέχρι σήμερα, δεν έχει μελετηθεί κατά πόσο τα προστιθέμενα glucosinolates παραμένουν στο ενδοκυττάριο υγρό του ξυλώματος και στα στρώματα του κυτταρικού τοιχώματος ή μεταφέρονται στα ενδοκυτταρικά διαμερίσματα (intracellular compartments) από τα αποκομμένα μέρη των φυτών. Μέχρι τώρα, έχει αποδειχθεί μόνο πρόσληψη/κατάποση ενδοκυτταρικού υγρού ή λήψη δείγματος αυτού, αλλά δεν μπορεί να αποκλειστεί η λήψη δείγματος ενδοκυτταρικού υγρού από έντομα που τρέφονται βυθίζοντας τα στοματικά τους μόρια στο φλοίωμα των φυτών-ξενιστών. Η ενδοκυτταρική δειγματοληψία έχει τεκμηριωθεί από πειράματα που πραγματοποιήθηκαν για τη μελέτη της μετάδοσης των μη-έμμονων φυτικών ιών (Martin et al., 1997). Για την πρόσληψη των μη-έμμονων ιών, είναι αρκετή μια σύντομη διάτρηση ενός επιδερμικού κυττάρου (5-10 δευτερολέπτων) κατά τη διενέργεια δοκιμαστικών νυγμάτων σε ένα φυτό μολυσμένο από ένα μη-έμμοно ιό, ώστε να προσλάβει το έντομο ισοσώματα από το πλάσμα του κυττάρου. Μετά την απόρριψη του φυτού και την απομάκρυνση από αυτό (απογείωση) και την επακόλουθη προσγείωση πάνω σε ένα υγιές φυτό θα απαιτήσει μόνο μια σύντομη

διάρκειας διενέργεια νυγμάτων δοκιμασίας που περιλαμβάνουν διάτρηση ενός επιδερμικού κυττάρου για να επιτευχθεί η αποτελεσματική μετάδοση του ιού.

Πολλές αφίδες μεταδίδουν μη-έμμονους ιούς σε φυτά που δεν είναι ξενιστές τους. Για παράδειγμα, ο ιός Y της πατάτας (Potato virus Y, Potyvirus) μεταδίδεται στην πατάτα από την αφίδα *Rhopalosiphum padi* η οποία ξενίζει καλλιεργούμενα και αυτοφυή αγρωστώδη (Sigvald, 1984). Μία τέτοια μετάδοση δείχνει προφανώς ότι οι ενδοκυτταρικές παρακεντήσεις οι οποίες είναι απαραίτητες για τη συλλογή πληροφοριών που θα επιτρέψουν στις αφίδες να προχωρήσουν σε απόρριψη (μη αποδοχή) των φυτών, είναι αρκετές τόσο για την πρόσληψη όσο και για τη μόλυνση των μη-έμμονων φυτικών ιών. Επιπλέον, αυτό συνιστά ένδειξη ότι η στρατηγική πραγματοποίησης νυγμάτων δοκιμασίας σύντομης διάρκειας με σύντομες ενδοκυτταρικές παρακεντήσεις είναι πολύ συνηθισμένη στις αφίδες. Επιπρόσθετη ένδειξη για αυτή την στρατηγική προέρχεται από βιντεοσκόπηση σε συνδυασμό με καταχωρίσεις της τεχνολογίας EPG (Hardie and Powell, 2000) των έμφυλων, παρθενογενετικών ατόμων (*gynoparae*) *A. fabae* στον καλοκαιρινό ξενιστή του είδους, τα κουκιά (*Vicia faba*). Έχει δειχθεί ότι ποσοστό 75% των *gynoparae* εγκατέλειψαν τον καλοκαιρινό ξενιστή μέσα σε διάστημα 5 λεπτών και ότι η πλειοψηφία αυτών απομακρύνθηκε μετά από μικρής διάρκειας δοκιμασικά νύγματα κατά την διάρκεια της οποίας πραγματοποιήθηκαν παρακεντήσεις κυττάρων του ξενιστή. Η παρακεντήσεις αυτές (στις οποίες συμπεριλαμβάνονταν λήψη δείγματος φυτικού χυμού) πιθανώς προκάλεσαν την απόρριψη των φυτών-ξενιστών.

Όταν η διείσδυση στο φυτό συνεχιστεί, τα στιλέτα βυθίζονται στους διαδοχικούς ιστούς και αυτοί οι ιστοί ίσως να περιέχουν διαφορετικές ενδείξεις που μπορεί να διεγείρουν ή να παρεμποδίζουν την περαιτέρω εμβάθυνση του στιλέτου πριν φτάσει στα στοιχεία των ηθμαγγειωδών δεσμίδων του φλοιώματος. Στα φυτά σιταριού, έχει αποδειχθεί ότι η ουσία *dimboa* παρατείνει τη δίοδο σε τέτοιου είδους δραστηριότητες κατά την διάρκεια της βύθισης των στιλέτων, πιθανώς γιατί αυτή η χημική ουσία συναντάται στα κύτταρα της αγγειώδους δεσμίδας του κολεού (Massardo et al., 1994). Κατά συνέπεια, η φάση της παρατεινόμενης δίοδου (*pathway phase*) καθυστερεί την φάση (στάδιο) έναρξης τροφικής δραστηριότητας στο φλοιώμα, αλλά είναι τέτοια η φάση της δραστηριότητας που εκτυλίσσεται στο φλοιώμα που δύσκολα επηρεάζεται, τουλάχιστον όσο είναι δυνατόν να προσδιοριστεί από πειράματα που πραγματοποιήθηκαν και διήρκεσαν οκτώ (8) ώρες (Ginovich and Niemeyer, 1991; Ginovich et al., 1994).

Η γέννηση στη μαύρη αφίδα των κουκιών, *A. fabae* διεγείρεται από τα συστατικά της επιδερμίδας του φυτού. Μια δυνητικός παράγοντας διέγερσης της παραγωγής απογόνων έχει απομονωθεί από φυτά ευώνυμου. Η ουσία προκάλεσε την εναπόθεση προνυμφών (larviposition) σε gynoparae αλλά όχι στα θηλυκά, παρθενογενετικά, ζωτόκα άτομα (virginoparae) του είδους *A. fabae* (Powell and Hardie, 2001). Χωρίς αυτή την αποκλειθείσα διέγερση, εκδηλώνεται μικρή ή καθόλου αναπαραγωγική δραστηριότητα από gynoparae του είδους. Φαίνεται ότι η αναπαραγωγική δραστηριότητα, γενικά, διεγείρεται πριν οι αφίδες προσεγγίσουν τα στοιχεία του φλοιώματος και εκδηλώσουν τροφική δραστηριότητα (Powell et al., 2004).

Στην περίπτωση των θηλυκών, ζωτόκων, παρθενογενετικών ατόμων (virginoparae), καμία συσχέτιση δεν έχει βρεθεί μεταξύ της διάρκειας πρόσληψης από το φλοιώμα των προσβεβλημένων φυτών και του αριθμού των απογόνων που παράγονται από τις πτερωτές και άπτερες καλοκαιρινές μορφές του *A. fabae* σε πειράματα EPG διάρκειας έξι ωρών. Έχει δειχθεί ότι μία αξιοσημείωτη πλειοψηφία και από τις δύο μορφές του *A. fabae* πολλαπλασιάζονται πριν την έναρξη διατροφής από το φλοιώμα των φυτών, παρόλο που όλα δείχνουν σύντομες παρακεντήσεις κυττάρων πριν την έναρξη της αναπαραγωγής τους (Tosh et al., 2002). Η εξήγηση είναι ότι οι χημικές ενδείξεις οι οποίες παρέχονται και ταυτοποιούνται/αναγνωρίζονται στα περιφερειακά κύτταρα του φυτού, χρησιμοποιούνται από τις αφίδες για να αναγνωρίσουν τους κατάλληλους ξενιστές επί των οποίων θα πολλαπλασιαστούν. Άλλα είδη αφίδων μπορεί να διαφέρουν στους μηχανισμούς και στις ενδείξεις εισόδου που επιτρέπουν την ανάληψη μιας τέτοιας κρίσιμης απόφασης από τα έντομα, μολονότι παρόμοια συμπεράσματα έχουν καταγραφεί από έρευνα που πραγματοποιήθηκε στο είδος *Acyrtosiphon pisum* (αφίδα του μπιζελιού) (Caillaud and Via, 2000).

Η ΦΑΣΗ ΤΟΥ ΦΛΟΙΩΜΑΤΟΣ

Οι σύντομες κυτταρικές παρακεντήσεις πραγματοποιούνται σε όλους τους ιστούς, συμπεριλαμβανομένου του ηθμώδη σωλήνα (sieve tube) και των συνοδών κυττάρων, αλλά η τελική απόφαση για την αποδοχή του φυτού-ξενιστή καθορίζεται από τα χαρακτηριστικά της παρεχόμενης τροφής και προϋποθέτει αξιολόγηση του φλοιώματος. Οι τυπικές δραστηριότητες του φλοιώματος πάντα ξεκινάνε με

σύντομης διάρκειας κυτταρικές παρακεντήσεις (pd κυματομορφές έως την υπο-φάση, sub-phase II-3), ακολουθούμενες από το σύντομο ενδιάμεσο επίπεδο μεταξύ της κορυφής και του περαιτέρω χαμηλότερου επιπέδου λήψης σήματος). Κατά την διάρκεια αυτών των αρχικών σύντομων παρακεντήσεων, οι αφίδες φαίνεται να αποφασίζουν αν θα προχωρήσουν ή όχι στις τυπικές δραστηριότητες της φάσης του φλοιώματος που χαρακτηρίζονται από τις κυματομορφές E1 και E2 της τεχνικής EPG. Στην πραγματικότητα, τα στίλετα των αφίδων μπορούν να προσεγγίσουν πολλά στοιχεία του ηθμού τα οποία υφίστανται σύντομης διάρκειας παρακέντηση, χωρίς η διαδικασία να οδηγεί σε οποιαδήποτε δραστηριότητα που αφορά στη φάση του φλοιώματος. Σε μία καταγραφή μέσω της τεχνικής EPG τέτοιου είδους δοκιμαστικών νυγμάτων, οι πιθανές επαφές του φλοιώματος υποδηλώνονται μέσω ενός αυξανόμενου αριθμού παρακεντήσεων σύντομης διάρκειας, χωρίς κυματομορφές της φάσης του φλοιώματος.

Δεν είναι σαφές τι οδηγεί τις αφίδες να τροποποιούν τη συμπεριφορά τους, από τη δραστηριότητα των σύντομων κυτταρικών παρακεντήσεων (pd) που πραγματοποιούνται σε ένα στοιχείο του ηθμού, στην έκκριση σιέλου στο φλοιώμα των φυτών-ξενιστών (E1). Σε δύο καλά τεκμηριωμένες περιπτώσεις που αφορούσαν στη διεϊσδυση κουκιών (*V. faba*) από το είδος *A. fabae* σε (2 στην πρώτη και 11 στην άλλη περίπτωση) και συγκεκριμένα στοιχείων του ηθμού, καταγράφηκαν ενδείξεις πραγματοποίησης παρακεντήσεων μέσω της τεχνικής EM, ενώ δεν ανιχνεύθηκαν δραστηριότητες της φάσης του φλοιώματος με την τεχνική EPG (Tjallingii and Hogen Esch, 1993). Η έρευνα που πραγματοποιήθηκε οδήγησε στο συμπέρασμα ότι θα μπορούσαν να έχουν λάβει χώρα σύντομης μόνο διάρκειας παρακεντήσεις των φυτικών κυττάρων (κυματομορφές pd). Χωρίς καμία εξαίρεση, η φάση του φλοιώματος πάντα ξεκινάει με την έκκριση σιέλου μέσα στο στοιχείο του ηθμού (κυματομορφή τύπου E1). Στα φυτά ξενιστές, μετά από παρέλευση περίπου ενός λεπτού από την έκκριση/απελευθέρωση σιέλου στο φλοιώμα, ακολουθεί συχνά -αλλά όχι πάντα- η δραστηριότητα της δεύτερης φάσης του φλοιώματος, η τροφική δραστηριότητα που πραγματοποιείται με ταυτόχρονη σιελόρροια (κυματομορφή τύπου E2).

Επιπλέον, είναι άγνωστο ποια στοιχεία (cues) χρησιμοποιούνται από τις αφίδες ώστε να οδηγηθούν από την έκκριση σιέλου στο φλοιώμα στη δραστηριότητα λήψης τροφής (μετάβαση από κυματομορφή E1 σε E2) ή να αποφύγουν αυτή την επιλογή. Ο χυμός του φλοιώματος στις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες βρίσκεται υπό υψηλή πίεση και η

εκτέλεση τροφικής δραστηριότητας στο φλοιώμα θεωρείται ως μία παθητική διαδικασία (Mittler, 1958; Prado and Tjallingii, 2007), η οποία πιθανώς ξεκινάει την ίδια χρονική στιγμή με το άνοιγμα της φαρυγγικής βαλβίδας. Κατά συνέπεια, αυτή η βαλβίδα θα έπρεπε να είναι κλειστή κατά τη διάρκεια της έκκρισης-απελευθέρωσης σιέλου στο φλοιώμα για να καθιστά το σάλιο ικανό να εισάγεται μέσα στο στοιχείο του ηθμού (sieve element). Από την άλλη μεριά, η πίεση του χυμού του φλοιώματος που προκαλεί την παθητική λήψη τροφής, επιτρέπει τη συνεχή έκκριση του σιέλου κατά την διάρκεια του E2 το οποίο μεταφέρεται μόνο προς το κάτω μέρος, στον πεπτικό σωλήνα και το πρόσθιο τμήμα του εντέρου της αφίδας (Prado and Tjallingii, 1994).

Η σύνθεση του σάλιου από το E1 και E2 δεν είναι γνωστή. Σίγουρα μπορεί να εξεταστεί ως 'υγρό/υδαρές σάλιο' (watery saliva) (Miles, 1999), και μόνο εκτιμήσεις είναι δυνατή να γίνουν, αναφορικά με τη λειτουργία που επιτελεί. Εάν ένα στοιχείο του ηθμού υποστεί σοβαρό τραυματισμό, τότε υπάρχουν συγκεκριμένες ανταποκρίσεις στα τραύματα οι οποίες υπό κανονικές συνθήκες μπλοκάρουν αμέσως το συγκεκριμένο στοιχείο του ηθμού (Knoblauch and van Bel, 1998). Η πρόσληψη χυμού από το φλοιώμα θα υφίστατο περιορισμό ή θα ήταν αδύνατη εάν αυτές οι ανταποκρίσεις στους τραυματισμούς εκδηλώνονταν κατά την εκτέλεση των παρακεντήσεων από τα στιλέτα των αφίδων, και έτσι γίνεται η παραδοχή ότι οι αφίδες μπορεί να αποφεύγουν ή να καταστέλλουν τις αντιδράσεις που προκαλούνται από τις πληγές του φλοιώματος. Η έκκριση σιέλου μέσα στο στοιχείο του ηθμού πιθανότατα παίζει έναν ενεργό ρόλο σε μια τέτοια καταστολή, αν και πολλές λεπτομέρειες δεν έχουν ακόμα διευκρινιστεί.

Ένας τύπος από τις πρωτεΐνες του φλοιώματος που εμπλέκονται στις ανταποκρίσεις που προέρχονται από τους τραυματισμούς είναι ένα σώμα κρυσταλλικής μορφής (crystal-like) μέσα στα ηθμώδη αγγεία. Η πρωτεΐνη αυτή εντοπίζεται αποκλειστικά στα είδη της οικογένειας Fabaceae (ψυχανθή) και λέγεται 'forisome' (Knoblauch and Peters, 2004). Η πρωτεΐνη αυτή απότομα διαστέλλεται όταν ασβέστιο διαρρέει μέσα στο κύτταρο. Το forisome που έχει υποστεί διαστολή, εμποδίζει την μεταφορά του φλοιώματος. Αν η ζημιά είναι ασθενής ή μπορεί να είναι δυνατή η επισκευή/επιδιόρθωσή της, το ασβέστιο μεταφέρεται έξω από το κύτταρο και η πρωτεΐνη forisome και πάλι θα συσταλεί, με συνέπεια να καταστεί δυνατή η εκ νέου μεταφορά του στοιχείου του ηθμού.

Η ζημία από την απομάκρυνση, για παράδειγμα, ένα θερμικό σοκ από κάποια απόσταση (η οποία επιφέρει 'κάψιμο' της κορυφής του φύλλου), μπορεί επίσης να προκαλέσει διαστολή της πρωτεΐνης forisome. Οι αφίδες που τρέφονται από το φλοιώμα (E2) εκεί όπου υφίσταται μια τέτοια διαστολή του forisome, τροποποιούν την συμπεριφορά τους πραγματοποιώντας έκκριση σιέλου στο φλοιώμα (E1), και μετά από το θερμικό σοκ και την παρέλευση ενός χρονικού διαστήματος (ισοδύναμο με αυτό που χρειαζόταν για την συστολή της πρωτεΐνης forisome), επαναλαμβάνουν την τροφική δραστηριότητα από το φλοιώμα των φυτών (Will and van Bell, 2006).

Κάποιες ενδείξεις των στοιχείων του ηθμού (όπως η πίεση, το ελεύθερο ασβέστιο, ή οι πρωτεΐνες του φλοιώματος) φαίνεται να έχουν χρησιμοποιηθεί από τις αφίδες ώστε να διαμορφώσουν τις επιλογές τους, τροποποιώντας τις δραστηριότητές τους μεταξύ των E1 και E2 κυματομορφών. Οι αφίδες δεν χρειάζεται μόνο να αποτρέπουν τις ανταποκρίσεις των πρωτεϊνών του φλοιώματος που εκδηλώνονται στους αγωγούς του ηθμού, αλλά επιπλέον στους πεπτικούς σωλήνες των στιλέτων τους (Tjallingii and Hogen Esh, 1993). Ο τρόπος με τον οποίο οι αφίδες αποτρέπουν το μπλοκάρισμα των καναλιών των στιλέτων φαίνεται να είναι μέσω της συνεχούς προσθήκης σιέλου στον φυτικό χυμό που έχει προσληφθεί στην άκρη των στιλέτων τους κατά την διάρκεια της πρόσληψης τροφής από το φλοιώμα. Επίσης, είναι διαθέσιμα ερευνητικά δεδομένα αναφορικά με την εναλλαγή των 'περιστατικών' έκκρισης σιέλου στο φλοιώμα και λήψης τροφής, τα οποία προέκυψαν από μελέτες EPG επί της αντοχής των φυτών-ξενιστών στην προσβολή τους από τις αφίδες (van Helden and Tjallingii, 1993; Klinger et al., 1998; Kaloshian et al., 2000). Δεδομένα από αυτές τις μελέτες υποδηλώνουν ότι η αντοχή στις αφίδες σε μερικά φυτά προκύπτει από έναν μηχανισμό εντοπισμένο στην περιοχή του φλοιώματος. Τουλάχιστον σε μερικές περιπτώσεις, οι αφίδες δεν εγκαταλείπουν την έκκριση σιέλου του φλοιώματος, πραγματοποιώντας λήψη τροφής ή αυτή η αλλαγή συμπεριφοράς συμβαίνει μόνο περιστασιακά. Στο είδος *Aphis gossypii* (αφίδα του βάμβακος και των κολοκυνθοειδών) καταγράφηκε πρόσληψη τροφής από το φλοιώμα όταν οι αφίδες αναπτύσσονταν επί ανθεκτικού γενότυπου πεπονιάς (*Cucumis melo*, ποικιλία TGR) μόνο μετά από παρατεταμένη χρονικά παραγωγή και έκκριση σιέλου στο φλοιώμα των προσβεβλημένων φυτών (Garzo et al., 2002). Αντίθετα, στο είδος *Macrosiphum euphorbiae* (η αφίδα της πατάτας) καταγράφηκε μια συχνή εναλλαγή μεταξύ των δύο δραστηριοτήτων στο φλοιώμα φυτών τομάτας (*Lycopersicon esculentum*, ποικιλία 'Moneymaker'). Παρόμοια με την κατάσταση του θερμικού

σοκ, οι αφίδες που αναπτύσσονται και τρέφονται πάνω σε ανθεκτικά φυτά πιθανόν κλήθηκαν να αντιμετωπίσουν μια κατάσταση παραπλήσια της ανταπόκρισης σε τραυματισμό που δεν επέτρεπε (καθιστούσε δύσκολη) τη λήψη τροφής μέσω του φλοιώματος. Εάν η φυσικο-χημική ικανότητα των αφίδων να καταστέλλουν ανταποκρίσεις/αντιδράσεις τραυματισμού του φλοιώματος, θεωρείται ως 'συμβατή', αυτά τα ανθεκτικά φυτά μπορεί να αντιπροσωπεύουν μια ασυμβίβαστη κατάσταση. Τα ανθεκτικά γονίδια συχνά προέρχονται από το γενετικό υλικό (germplasm) ειδών που δεν προσβάλλονται ή υφίστανται πολύ χαμηλή ένταση προσβολής. Είναι πολύ πιθανό ότι τέτοιοι μηχανισμοί ανθεκτικότητας μπορούν να υφίστανται και σε άλλα φυτά που δεν είναι φυσικοί ξενιστές κάποιου είδους αφίδων. Είναι άγνωστο πως η γενική συμβατότητα υφίσταται σε αυτή την έννοια στους συνδυασμούς αφίδα-φυτού που αναπτύσσονται. Επίσης, σε τι έκταση αυτή η ικανότητα καταστολής των αντιδράσεων που εκδηλώνουν τα φυτά που υφίστανται τραυματισμό στο φλοιώμα, θα μπορούσε να υπαγορεύσει την εξειδίκευση του φυτού-ξενιστή και το εύρος των φυτών-ξενιστών στα είδη αφίδων.

Μολονότι η φυσικοχημική συμβατότητα μπορεί ή όχι να παίζει έναν σημαντικό ρόλο στην αποδοχή του φυτού-ξενιστή από τα είδη αφίδων, η γευστική και θρεπτική ποιότητα του χυμού του φλοιώματος μπορεί να είναι εξίσου σημαντική κατά τη διάρκεια λήψης τροφής από το φλοιώμα των προσβεβλημένων φυτών. Σε μελέτες EPG οι οποίες εστιάστηκαν στην ανθεκτικότητα φυτών που εντοπιζόνταν (προέρχονταν) στο φλοιώμα τους, δεν ήταν δυνατό να υπάρξει διάκριση μεταξύ της φυσικοχημικής, γευστικής ή θρεπτικής φύσης της ανθεκτικότητας καθώς ανεξαρτήτως της αιτίας που την προκαλεί, το αποτέλεσμα είναι η καθυστέρηση ή η μείωση της πρόσληψη τροφής από το φλοιώμα (περίοδοι κυματομορφής E2).

Στην παραδοσιακή ορολογία, αυτοί οι μηχανισμοί ανθεκτικότητας των φυτών-ξενιστών που εντοπίζονται στο φλοιώμα ορίζονται ως αντιβίωση (antibiosis) καθώς η μείωση της πρόσληψη τροφής (νηστεία) αναπόφευκτα θα επηρεάσει την συμπεριφορά των αφίδων (επιβίωση, ανάπτυξη και αναπαραγωγή), που συνιστά το κυρίως γνώρισμα της αντιβίωσης. Αλλά μια τέτοια ανθεκτικότητα είναι βασισμένη στη συμπεριφορά 'αποφυγής του φλοιώματος' και ως εκ τούτου θα έπρεπε να ορίζεται ως αντιξένωση ('antixenosis'). Πρόσφατα έχει αποδειχθεί εντός μιας ομάδας φυτικών ειδών του γένους *Solanum* που σχετίζονται με την καλλιεργούμενη πατάτα, υπάρχουν αρκετά είδη που εκδηλώνουν ανθεκτικότητα στην αφίδα της ροδακινιάς και της πατάτας, *M. persicae* (Alvarez et al., 2006). Βασισμένη στις παραμέτρους

των κυματομορφών που προκύπτουν από την τεχνική EPG, η ανθεκτικότητα θα μπορούσε να αποδοθεί (να οφείλεται) στα χαρακτηριστικά της επιφάνειας, της επιδερμίδας, του μεσόφυλλου, να εντοπίζεται στο φλοιώμα των φυτών, ή να προκύπτει από ένα συνδυασμό των ανωτέρω. Σε ένα είδος *Solanum*, ωστόσο, δεν υπήρξαν ενδείξεις ανθεκτικότητας εντοπισμένες σε οποιονδήποτε ιστό, αλλά παρόλα αυτά η περιορισμένη απόδοση των αφίδων έδειξε ότι τα φυτά ήταν πραγματικά ανθεκτικά. Η ανθεκτικότητα που καταγράφηκε πιθανώς οφείλεται σε πραγματική χημική αντιβίωση: στην παρουσία χημικών ουσιών που δεν διαφοροποιούν την συμπεριφορά λήψης τροφής αλλά είναι τοξικές για τα έντομα που εκδηλώνουν τροφική δραστηριότητα επί των ανθεκτικών αυτών φυτών.

Η ΛΗΨΗ ΤΡΟΦΗΣ ΑΠΟ ΤΟ ΦΛΟΙΩΜΑ

Σε μελέτες EPG, συγκεκριμένες ουδοί διάρκειας (8, 10 ή 15 λεπτά) έχουν χρησιμοποιηθεί ως κριτήριο για την σταθερή, μη διακοπτόμενη πρόσληψη χυμού από το φλοιώμα (Montllor et al., 1983; Tjallingii, 1990). Έχει αποδειχθεί ότι όταν η διάρκεια πρόσληψης χυμού από τις αφίδες υπερβεί αυτούς τους ουδούς, τα έντομα συχνά συνεχίζουν να προσλαμβάνουν τον χυμό του φλοιώματος για ακόμα μεγαλύτερο χρονικό διάστημα. Αυτή η συνεχιζόμενη τροφική δραστηριότητα που εντοπίζεται στο φλοιώμα, θεωρείται ως ‘αποδοχή του φλοιώματος’ και κατ’ ουσίαν ως αποδοχή του φυτού-ξενιστή, όταν ερμηνεύεται υπό όρους λήψης τροφής. Σε αυτή την προσέγγιση, Οι Kennedy and Booth το 1951 πρότειναν τη θεωρία της ‘διπλής διαφοροποίησης’ (‘dual discrimination’). Αυτή η θεωρία προτείνει ότι οι γευστικές ιδιότητες των αλληλοχημικών ουσιών των φυτών (ως ερέθισμα) και η παρουσία των θρεπτικών στοιχείων, είναι και τα δύο εξίσου σημαντικά για την επιλογή του φυτού-ξενιστή και την αποδοχή (για παρατεταμένη, μεγάλης διάρκειας τροφική δραστηριότητα επί των προσβεβλημένων φυτών). Η χρονική υστέρηση ανάμεσα στη προσγείωση των πτερωτών αφίδων, ή της πρόσβασης που αποκτούν οι άπτερες αφίδες που μετακινούνται επί των φυτών και στην οριστική αποδοχή υπό όρους συνεχούς/μη διακοπτόμενης πρόσληψης χυμού από το φλοιώμα, έχει μελετηθεί σε πολλά είδη αφιδών. Απ’ ότι φαίνεται αυτή η χρονική υστέρηση διαρκεί ώρες, κυρίως γιατί στη διάρκεια αυτή εκτελούνται μεμονωμένα νύγματα δοκιμασίας στα οποία μπορεί να πραγματοποιούνται φάσεις λήψης χυμού από το φλοιώμα. Για παράδειγμα, στο είδος *A. fabae* ο μέσος χρόνος μεταξύ της πρόσβασης που αποκτούν οι αφίδες επί

των φυτών-ξενιστών και της συνεχούς πρόσληψης από τον φλοιώμα έχει βρεθεί ότι είναι 5.2 ώρες πάνω στα φύλλα κουκιών (*V. faba*) (Tjallingii, 1994). Για άλλες αφίδες πάνω στα φυτά-ξενιστές τους, μπορεί να απαιτηθεί ακόμα περισσότερος χρόνος. Η διαδικασία αυτή αποδοχής-λήψης τροφής για την αφίδα των σιτηρών *Sitobion avenae* απαιτεί κατά μέσο όρο 6.3 ώρες όταν το είδος αναπτύσσεται επί φυτών κριθαριού, αλλά μόνο 3.5 ώρες επί φυτών σιταριού (Tjallingii and Mayoral, 1992). Αυτό καταδεικνύει ότι σε ένα εύρος από φυτά-ξενιστές, η ευκολία με την οποία οι αφίδες αποδέχονται ένα φυτό για την κάλυψη των διατροφικών και αναπαραγωγικών τους αναγκών μπορεί να παρουσιάζει σημαντικές διαφοροποιήσεις. Είναι σημαντικό να σημειωθεί αναφορικά με τα παραπάνω παραδείγματα ότι και τα δύο αφίδων είναι πολυφάγα (διαθέτουν μεγάλο εύρος ξενιστών).

Μια ερώτηση που μπορεί να προκύψει είναι το αν τα πολυφάγα είδη επιδεικνύουν μεγαλύτερη χρονική υστέρηση απ' ότι τα μονοφάγα είδη δεδομένου ότι είναι υποχρεωμένα να εκτεθούν και να 'αντιμετωπίσουν' πολύ περισσότερες αλληλοχημικές ουσίες και μορφολογικά χαρακτηριστικά πολλών διαφορετικών φυτών. Μέχρι τώρα, δεν έχουν υπάρξει αποδείξεις οι οποίες να στηρίζουν μια τέτοια εισήγηση. Η χρονική υστέρηση που καταγράφηκε για το μονοφάγο είδος *Drepanosiphum platanoidis* (αφίδα του σφενδαμιού) πάνω σε ένα φύλλο του φυτού-ξενιστή του (*Acer pseudoplatanus*) είναι περίπου 4 ώρες και οι συγκρίσεις που έγιναν με τα πτερωτά παρθενογενετικά άτομα (*virginoparae*) και τα εξειδικευμένα έμφυλα (*gynoparae*) άτομα του είδους *A. fabae* κατέδειξαν παρόμοιους χρόνους (Tosh et al., 2002). Ο χρόνος της συνεχούς πρόσληψης (μετά από οριστική αποδοχή του ξενιστή πρόσληψη χυμού) από το φλοιώμα αναφέρεται ως οι μέσες τιμές 15-20 μεμονωμένων ατόμων, αλλά ο ελάχιστος χρόνος που απαιτείται είναι συνήθως πολύ λιγότερος και μπορεί να είναι τόσο σύντομος, όσο ο χρόνος που διαρκεί ένα νύγμα δοκιμασίας (*probe*). Το διάστημα αυτό είναι αναγκαίο για να καταστεί αναγνωρίσιμη η συνεχής πρόσληψη από το φλοιώμα και διαρκεί 10 λεπτά, ενώ σε πολλά είδη περίπου 20 λεπτά.

Παρόλο που η ελάχιστη χρονική υστέρηση συνήθως είναι πολύ πιο σύντομη, οι μέσες τιμές υποδηλώνουν ότι οι περισσότερες αφίδες όταν βρεθούν στα κατάλληλα φυτά-ξενιστές τους χρειάζονται πολύ χρόνο, συχνά περισσότερου από εκείνο που θ' απαιτηθεί για ένα δοκιμαστικό νύγμα, προτού πραγματοποιηθεί η οποιαδήποτε δραστηριότητα στο φλοιώμα των προσβεβλημένων φυτών και πριν επιτευχθεί σταθερή πρόσληψη φυτικού χυμού από αυτό. Κάτω από σταθερές περιβαλλοντικές

συνθήκες, η πρόσληψη φυτικού χυμού από το φλοιώμα μπορεί να διαρκέσει ώρες, ή ακόμα και πολλές ημέρες. Στη διάρκεια αυτού του διαστήματος οι αφίδες συνεχόμενα εκδηλώνει τροφική δραστηριότητα επί ενός και μόνο ηθμώδους αγγείου (sieve tube). Συνεπώς, ο κύριος λόγος για να αποσύρουν τα στίλετα τους τα ατελή προνυμφικά στάδια των αφίδων θα είναι πιθανώς για να υποστούν έκδυση για το επόμενο προνυμφικό στάδιο.

Η ρύθμιση της πρόσληψης του χυμού δεν έχει ακόμα πλήρως κατανοηθεί. Από τη μία μεριά, θεωρητικά η φαρυγγική βαλβίδα μπορεί να ρυθμίσει την είσοδο του φυτικού χυμού μέσα στον πεπτικό σωλήνα από την υδροστατική πίεση η οποία υφίσταται στα στοιχεία του ηθμού. Από την άλλη, στοιχεία που αφορούν στο μελιτώδες έκκριμα που αποβάλλεται από τις αφίδες που τρέφονται επί των φυτών-ξενιστών δείχνουν σταγόνες σταθερού μεγέθους όπως επίσης και διαλείμματα στην έκκριση σταγόνων κατά την διάρκεια μακράς διάρκειας περιόδων πρόσληψης τροφής από το φλοιώμα. Τα δεδομένα αυτά προέρχονται από καταγραφές EPG στη (κυματομορφή τύπου E2). Επομένως, έχει προταθεί ότι ο έλεγχος της πρόσληψης χυμού από το φλοιώμα πραγματοποιείται κυρίως με ρύθμιση της περιόδου πρόσληψης και όχι με ρύθμιση της ροής πρόσληψης του φυτικού χυμού (Tjallingii, 1995).

ΤΡΟΦΙΚΗ ΔΡΑΣΤΗΡΙΟΤΗΤΑ ΕΠΙ ΤΟΥ ΞΥΛΩΜΑΤΟΣ (xylem drinking)

Οι αφίδες συνήθως θεωρούνται ότι εντοπίζουν την τροφική τους δραστηριότητα στο φλοιώμα. Παρόλα αυτά, έχει βρεθεί ότι προσλαμβάνουν χυμό και από το ξύλωμα των φυτών-ξενιστών τους (Spiller et al., 1990). Η πρόσληψη χυμού από το ξύλωμα αναγνωρίζεται εύκολα με την τεχνική των EPGs (ως κυματομορφή τύπου G) και έχει καταγραφεί με αυξανόμενα ποσοστά από αφίδες που υποβλήθηκαν (εκτέθηκαν) σε νηστεία για μεγάλα χρονικά διαστήματα μέχρις ότου τους επιτρέπονταν πρόσβαση σε φυτά-ξενιστές τους (Ramirez and Niemeyer, 2000). Σε αντίθεση με την πρόσληψη χυμού από τον φλοιό, η πρόσληψη από το ξύλωμα δεν φαίνεται να συνεισφέρει ιδιαίτερα στη θρέψη των εντόμων (τουλάχιστον στις αφίδες) αλλά συμβάλλει στην αναπλήρωση από την καταπόνηση που υφίστανται λόγω έλλειψης νερού και συνεπώς θα έπρεπε να θεωρείται ως 'πόση' (drinking) πάρα ως πρόσληψη τροφής. Επιπλέον, η πόση του ξυλώματος φαίνεται ως μια ενεργή διαδικασία μύζησης από τα στοιχεία του ξυλώματος τα οποία συγκρατούν το χυμό με

μια χαμηλή ή συχνά αρνητική υδροστατική πίεση, σε αντίθεση με την παθητική διαδικασία πρόσληψης τροφής από το φλοιώμα που προκαλείται από την υψηλή υδροστατική πίεση που ασκείται στα στοιχεία του ηθμού.

Δεν έχει δοθεί ιδιαίτερη προσοχή στη διαδικασία πρόσληψης χυμού από το ξύλωμα στη βιβλιογραφία και αυτό συμβαίνει για δύο λόγους: α) η συντριπτική πλειοψηφία των μελετών EPG έχουν πραγματοποιηθεί με άπτερες αφίδες οι οποίες δεν εκτέθηκαν σε νηστεία ή εκτέθηκαν για πολύ μικρό χρονικό διάστημα και β) όταν εκδηλώνεται στις αφίδες, η διάρκειά της ποικίλει σημαντικά και δεν φαίνεται να έχει σχέση με κάποια από τις μεταχειρίσεις στις οποίες υποβάλλονται οι αφίδες ή τα είδη των φυτών που αξιολογούνται στις μελέτες. Εν τούτοις, έχει διαπιστωθεί ότι πτερωτά άτομα του είδους *A. fabae* εκδήλωσαν συχνά πρόσληψη χυμού μέσω του ξυλώματος (Powell and Hardie, 2002). Σε ένα υψηλό ποσοστό αφίδων που βρίσκονταν επί των κατάλληλων φυτών-ξενιστών τους καταγράφηκε πρόσληψη χυμού από το ξύλωμα. Συγκεκριμένα, διαπιστώθηκε πόση μέσω του ξυλώματος σε ποσοστό 65% των πτερωτών θηλυκών, ζωοτόκων παρθενογενετικών ατόμων (*virginoparae*) σε φυτά κουκιών και ποσοστό 85% σε έμφυλα, θηλυκά άτομα (*gynoparae*) που αναπτύσσονταν πάνω σε φυτά ευώνυμου. Επίσης, μορφές της αφίδας των κουκιών καταδείχθηκε ότι προσλαμβάνουν χυμό από το ξύλωμα όταν βρίσκονται επί μη-προτιμητέους ξενιστές. Πιο συγκεκριμένα, πρόσληψη χυμού από το ξύλωμα πραγματοποίησε το 85% των καλοκαιρινών παρθενογενετικών ατόμων που τρέφονταν πάνω σε ευώνυμο (χειμερινός, πρωτεύων ξενιστής) και το 20% των μεταναστευτικών ατόμων του φθινοπώρου (προερχόμενα από θηλυκά) που αναπτύσσονταν πάνω σε κουκιά (εαρινός, δευτερεύων ξενιστής). Τα άπτερα άτομα του είδους *A. fabae* επί κουκιών δεν εμφάνισαν ποτέ κυματομορφές τύπου G. Πιθανώς, τα πτερωτά άτομα που προσγειώνονται επί των φυτών μετά από μία πτήση μπορεί να χρειάζονται περισσότερο πρόσληψη χυμού από το ξύλωμα για να αποκαταστήσουν την υδατική τους ισορροπία, συγκριτικά με τα άπτερα άτομα που μετακινούνται (βαδίζουν) επί των φυτικών επιφανειών. Η μη πρόσληψη χυμού του ξυλώματος από τα άπτερα άτομα της αφίδας των κουκιών (*A. fabae*) επιβεβαιώνει τα προηγούμενα δεδομένα (Prado and Tjallingii, 1997), αλλά η πρόσληψη χυμού μέσω του ξυλώματος από τα άπτερα άτομα της αφίδας *R. padi* διαπιστώθηκε ότι συμβαίνει περισσότερο συχνά. Τα άπτερα άτομα της αφίδας του λαχάνου (*B. brassicae*) (Gabrys et al., 1997) και της αφίδας του μπιζελιού (*A. pisum*) εκδηλώνουν τακτικά πρόσληψη χυμού από το ξύλωμα των φυτών-ξενιστών τους. Επίσης το *A. pisum* παρουσιάζει την

τάση να επιδεινώνει περισσότερη πρόσληψη χυμού μέσω του ξυλώματος σε φυτά που δεν συγκαταλέγονται στους ξενιστές του, πάρα σε φυτά-ξενιστές του είδους (Tjallingii, 1986).

Η εγκατάλειψη των φυτών από τις αφίδες

Οι αφίδες εγκαταλείπουν ένα φυτό ως αποτέλεσμα των αλλαγών που σημειώνονται πάνω στο φυτό-ξενιστή και στις κοινωνικές ενδείξεις που προσλαμβάνουν οι οποίες σχετίζονται με την πυκνότητα του πληθυσμού τους. Ελεύθερα αμινοξέα (τα υποτιθέμενα κύρια θρεπτικά συστατικά, απαραίτητα για τη θρέψη των αφίδων) παρουσιάζουν διακυμάνσεις όχι μόνο με την ηλικία του φυτού ή το μέρος του φυτού πάνω στο οποίο τρέφονται οι αφίδες, αλλά υπάρχει ακόμα και ημερήσια περιοδικότητα στις συγκεντρώσεις τους. Άλλα συστατικά στον χυμό του φλοιώματος εμφανίζουν παρόμοια μοτίβα (patterns) αλλαγών. Οι συγκεντρώσεις ορισμένων αμινοξέων μπορεί να αυξάνονται κατά τη διάρκεια της ημέρας και να παρουσιάζουν μείωση τη νύχτα. Σε αντίθεση, άλλα αμινοξέα παρουσιάζουν αντίστροφη ημερήσια διακύμανση (Winter et al., 1992). Τα σάκχαρα μπορούν επίσης να εμφανίζουν ημερήσιες αλλαγές στις συγκεντρώσεις τους. Αυτές οι αλλαγές στη σύνθεση του χυμού του φλοιώματος μπορεί να προκαλέσουν την απόσυρση των στιλέτων και τη διακοπή της τροφικής δραστηριότητας των αφίδων. Οι περισσότερες αφίδες αποσύρουν τα στιλέτα από τους φυτικούς ιστούς που είναι βυθισμένα και αρχίζουν να βαδίζουν επί των φυτών-ξενιστών τους κατά τη διάρκεια της νύχτας. Αυτή η συμπεριφορά αποκαλύφθηκε κατά την εκτέλεση πειραμάτων συλλογής μελιτώδους εκκρίματος από το είδος *Nasonovia ribisnigri* (αφίδα μαρουλιού-φραγκοστάφυλου) πάνω σε φυτά μαρουλιού (*Lactuca sativa*) και το είδος *A. fabae* πάνω σε φυτά φασολιάς (van Helden and Tjallingii, 1993).

Η ενόχληση που προκαλείται με τη συχνή μηχανική επαφή με τα άλλα μέλη της αποικίας αυξάνει με πυκνότητα του πληθυσμού, και αυτό έχει αποδειχθεί ότι αυξάνει την κινητικότητα των ατόμων στις αποικίες του είδους *D. platanoidis* (Dixon, 1998). Στις αποικίες της αφίδας *R. padi*, η αυξανόμενη κινητικότητα έχει επίσης αποδοθεί σε πτητικές σημειοχημικές ουσίες οι οποίες έχουν ταυτοποιηθεί από πυκνές αποικίες του είδους (Quiroz et al., 1997). Όταν το μέγεθος της αποικίας υπερβαίνει μια συγκεκριμένη ουδό (κατώφλι) (αριθμός αφίδων ανά τετραγωνικό εκατοστό), η κινητικότητα των μεμονωμένων ατόμων αυξάνεται. Αυτά τα χημικά

ερεθίσματα εμφανίζονται να δρουν όταν μειωθεί η ουδός ανταπόκρισης για διαφορετικές/τύπους ενόχλησης που οι αφίδες δέχονται από το περιβάλλον.

Η ανάπτυξη των πτερωτών ατόμων διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στη διαμόρφωση της δυναμικής των πληθυσμών των αφίδων. Αυτή πραγματοποιείται σε μια κυκλική εποχιακή βάση σε είδη αφίδων που εναλλάσσουν την παρουσία τους σε διαφορετικούς ξενιστές και καθορίζεται από ένα μηχανισμό μικρής διάρκειας ημέρας. Επίσης, μπορεί να προκληθεί άμεσα από τις επιδράσεις της υψηλής πυκνότητας του πληθυσμού (συνωστισμός), τη διακοπτόμενη πρόσληψη τροφής και την υποβάθμιση της ποιότητας τροφής σε όλα τα είδη των αφίδων (Harrewijn, 1972; Dixon, 1998; Muller et al., 2001). Ο στενός δεσμός που υφίσταται μεταξύ της ανταπόκρισης του φυτού-ξενιστή στην τροφική δραστηριότητα των εντόμων και της βιολογίας του πληθυσμού των αφίδων μπορεί να ερμηνευθεί με τις εποχιακές μεταναστεύσεις δύο από τα είδη που αξιοποιούν εναλλακτικούς ξενιστές, της *R. padi* και της *A. fabae*.

Τα χειμερινά αυγά του είδους *R. padi* εκκολάπτονται πάνω στον χειμερινό ξενιστή, *P. radus* και δημιουργούνται αποικίες πάνω στα νεαρά φύλλα και τους τρυφερούς βλαστούς του πρωτεύοντος ξενιστή. Τα πτερωτά ανοιξιάτικα μεταναστευτικά άτομα 'προκύπτουν' ως μια ανταπόκριση στον αυξανόμενο συνωστισμό που σημειώνεται κατά τις πρώτες 2-3 γενεές (Wiktelius, 1984b; Wiktelius et al., 1990) και εγκαταλείπουν τον χειμερινό ξενιστή για διάφορα καλλιεργούμενα και αυτοφυή αγρωστώδη, τα οποία αποτελούν τα φυτά-ξενιστές στη διάρκεια των καλοκαιρινών μηνών. Η τροφική δραστηριότητα των αφίδων πάνω στο φύλλα και στους βλαστούς του *P. radus* προκαλεί ζημιά που προκαλεί την παραγωγή σαλικυλικού μεθυλίου (methyl salicylate), το οποίο εκδηλώνει δράση μειώνοντας την προσγείωση των αφίδων και παρεμβαίνει διατηρώντας τις αποικίες των αφίδων ενωμένες. Κατά συνέπεια, το σαλικυλικό μεθύλιο δρα ως ένας καθοριστικός παράγοντας υποκινώντας την απογείωση/εγκατάλειψη του πρωτεύοντος ξενιστή από τα μεταναστευτικά άτομα της άνοιξης (Glinwood and Petterson, 2000a,b). Μία παρόμοια επίδραση του σαλικυλικού μεθυλίου στη συμπεριφορά που εκδηλώνουν οι αφίδες, έχει δείχθει στη συμπεριφορά της αφίδας του λυκίσκου, *P. humuli*, όταν τα άτομα του είδους εγκαταλείπουν τον χειμερινό ξενιστή τους, *Prunus cerasifera* (Campbell et al., 1990). Πειράματα στον αγρό έχουν δείξει ότι η εφαρμογή του σαλικυλικού μεθυλίου σε φυτά κριθαριού μπορεί να προκαλέσει σημαντική μείωση της προσβολής που υφίστανται τα φυτά από τις αφίδες (Ninkovic et al., 2003). Το φθινόπωρο, τα gynoparae και τα αρσενικά άτομα του *R. padi* μεταναστεύουν από τα

αυτοφυή και πολυετή αγρωστώδη στα φύλλα του πρωτεύοντα ξενιστή και συγκεντρώνονται (συναθροίζονται) σε πυκνές αποικίες (Pettersson, 1993). Τα gynoparae δίνουν γέννηση στα έμφυλα θηλυκά άτομα (oviparae), τα οποία αναπτύσσονται σε ενήλικα τρέφομενα επί γηράσκοντων φύλλων στη βλάστηση του *Prunus padus*. Μετά τη σύζευξη, τα ωτόκα εναποθέτουν τα χειμερινά αυγά τους γύρω από τους οφθαλμούς του πρωτεύοντος ξενιστή οι οποίοι θα διαχειμάσουν ευρισκόμενοι σε λήθαργο. Η παραμονή των αφίδων για περισσότερο χρόνο πάνω στα φύλλα θα εμπεριείχε ένα προφανές ρίσκο του να καταλήξουν στο έδαφος όταν τα φύλλα θα πέσουν από τα δέντρα. Σε πειράματα στον αγρό, τα ωτόκα αποδείχθηκαν ικανά να παρακολουθούν με ακρίβεια την διαδικασία γήρανσης των φύλλων και να εγκαταλείπουν έγκαιρα τα φύλλα έτσι ώστε να αποφεύγουν την πτώση τους στο έδαφος μαζί με τα φύλλα του φυλλοβόλου ξενιστή (Glinwood and Petterson, 2000c).

ΤΡΑΥΜΑΤΙΣΜΟΙ ΠΟΥ ΠΡΟΚΑΛΟΥΝΤΑΙ ΑΠΟ ΤΙΣ ΑΦΙΔΕΣ ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Οι αφίδες συγκαταλέγονται στους σημαντικότερους ζωικούς εχθρούς των καλλιεργούμενων φυτών και προκαλούν αξιοσημείωτες απώλειες στην παγκόσμια παραγωγή τροφίμων, παρόλο που ορισμένες καλλιέργειες υφίστανται μεγαλύτερες απώλειες από κάποιες άλλες. Όλα οι καλλιεργούμενα είδη σε ολόκληρο τον κόσμο προσβάλλονται τουλάχιστον από ένα είδος αφίδας (Peters et al., 1991). Οι ζημιές που προκαλούνται από τις αφίδες και από άλλα αρθρόποδα που διαθέτουν στοματικά μόρια μυζητικού τύπου μπορούν να αντλήσουν περισσότερη ενέργεια ανά μονάδα επιφανείας καλλιεργούμενης έκτασης απ' ότι οι ζωικοί εχθροί με στοματικά μόρια μασητικού τύπου και το κάνουν χωρίς να 'καταναλώνουν' κανέναν από τους δομικούς ιστούς των φυτών (Dixon, 1985). Οι αφίδες προκαλούν απώλειες μέσω της άμεσης τροφικής δραστηριότητας που εξασκούν επί των προσβεβλημένων φυτών, καθώς και μέσω της μεταφοράς παθογόνων στα φυτα-ξενιστές τους. Η ενότητα αυτή επικεντρώνεται στις ζημιές που προκαλεί η άμεση τροφική δραστηριότητα από τα μέλη της υπεροικογένειας Aphidoidea στην οποία συμπεριλαμβάνονται είδη αφίδων Aphididae, Adelgidae και Phylloxeridae.

Οι αφίδες είναι περισσότερα από μια ζωή που με την σύριγγα παίρνει τον χυμό του φυτού, διότι εκκρίνουν και εγχέουν σάλιο εντός των φυτών προτού προβούν σε πρόσληψη/κατάποση φυτικού χυμού, και έχουν περιγραφεί από τον van Emden

(1972) ως 'οι βιοχημικοί των φυτών' ('plant biochemists'). Ενώ τα Aphidoidea που προσλαμβάνουν τροφή από το φλοιώμα των φυτών-ξενιστών τους συχνά προκαλούν περιορισμένα συμπτώματα τοξικότητας στα φυτά, τα Aphidoidea που προσλαμβάνουν την τροφή τους από το παρέγχυμα προκαλούν στα φυτά που προσβάλλουν πιο έντονα συμπτώματα όπως ο σχηματισμός πραγματικών όγκων (Miles, 1990). Τα συμπτώματα αυτά παρουσιάζουν εξειδίκευση ανάλογα με το είδος του εχθρού που τα προκαλεί.

Είναι γνωστό ότι μερικά είδη αφίδων περιορίζουν τους βιοτικούς παράγοντες που διασφαλίζουν την απόδοση των καλλιεργούμενων φυτών όταν προκύπτουν πληθυσμιακές εκρήξεις τους και έντονα επίπεδα προσβολής των φυτών-ξενιστών τους, ενώ άλλα είδη αφίδων έχουν προκαλέσει πολύ σοβαρές οικολογικές και κοινωνιολογικές επιπτώσεις. Ένα πολύ γνωστό πρόσφατο παράδειγμα είναι η εισαγωγή του είδους *Diuraphis noxia* (ρωσική αφίδα του σιταριού) στη Βόρεια Αμερική (Quisenberry and Peairs, 1998). Ο Morrison and Peairs (1998) εκτίμησαν ότι οι οικονομικές απώλειες που προκλήθηκαν από το *D. noxia* στις καλλιέργειες σιτηρών στην Αμερική ανήλθαν σε 893 εκατομμύρια δολάρια στο διάστημα μεταξύ των ετών 1987 και 1993.

Ένα αξιοσημείωτο παράδειγμα που επιδεικνύει την οικολογική επίπτωση των Aphidoidea είναι η περίπτωση του είδους *Adelges (Dreyfusia) piceae* (balsam wooly adelgids) (Pimentel et al., 1999). Για διάστημα μεγαλύτερο από δύο δεκαετίες, έχει προκαλέσει σημαντικές απώλειες στο φυσικό οικοσύστημα του είδους ελάτης *Abies balsamea* σε όλη την έκταση που καταλαμβάνει προς το νότο ο ορεινός όγκος των Απαλάτσια (Appalachians). Συγκεκριμένα, η έντονη προσβολή τους προκάλεσε την απώλεια ποσοστού 95% του δασικού είδους *Abies fraseri* (Also and Laughlin, 1991). Ως αποτέλεσμα της επίπτωσης της προσβολής των ειδών της οικογένειας Adalgiidae και της νέκρωσης σε τεράστια έκταση των *Abies fraseri*, οι Also and Laughlin (1991) ανέφεραν την απώλεια δύο γηγενών ειδών πτηνών και την εισβολή στην ίδια περιοχή τριών άλλων ειδών πτηνών.

Ένα άλλο παράδειγμα είναι το είδος φυλλοξήρας *Viteus (=Daktulosphaira) vitifoliae* (grape phylloxera) (Granett et al., 2001), το οποίο προκάλεσε μια παγκόσμια επιδημία σε ολόκληρο τον κόσμο, με τεράστια επίπτωση όχι μόνο στην ιστορία της εντομολογίας αλλά επίσης στην αμπελουργία και την οινολογία. Η τρομακτική επιδημία του *V. vitifoliae* στα αμπέλια ανιχνεύεται αρχικά στην Ευρώπη κατά το έτος 1850. Ακόμα και σήμερα τουλάχιστον 20.000 αμπελώνες στην Καλιφόρνια

νεκρώνονται ως αποτέλεσμα των έντονων προσβολών που προκαλούνται και της επακόλουθης καταστροφής που υφίσταται το ριζικό σύστημα των πρέμνων από το *V. vitifoliae*. Η απομάκρυνση των προσβεβλημένων-νεκρών πρέμνων, η απολύμανση με ατμό ή χημικά μέσα, και η επακόλουθη επαναφύτευση των αμπελώνων με νέα πρέμνα εκτιμάται ότι θα κοστίσει 2000 εκατομμύρια δολάρια (Hill, 1997; Granett et al., 2001).

Τα Aphidoidea μπορούν να επηρεάσουν δυσμενώς την ποσότητα και ποιότητα των καλλιεργούμενων φυτών με πολλούς τρόπους πέρα από την μετάδοση φυτικών ιών, μια μορφή έμμεσης καταστροφής που είναι πέρα από το πεδίο αυτής της ενότητας. Εκτός της άμεσης ζημιάς που προκαλεί η τροφική δραστηριότητα των αφίδων στα φυτά-ξενιστές τους, η έκκριση κηρωδών ουσιών από το σώμα των εντόμων καθώς και η παραγωγή μελιτώδους εκκρίματος (μελιτώματος) μπορούν να επηρεάσουν την ποιότητα της παραγωγής (Drees and Jackman, 1998). Όταν ο πληθυσμός των αφίδων επί των φυτών-ξενιστών είναι μεγάλος, μπορούν να εκκρίνουν πολύ μεγάλες ποσότητες μελιτώδους εκκρίματος. Αυτό, αποτελεί άριστο θρεπτικό υπόστρωμα για την ανάπτυξη καπνιάς, η οποία παράγεται από νηματοειδείς ασκομύκητες (π.χ. *Capnodium citri*) (Reynolds, 1999). Η ανάπτυξη καπνιάς συντελεί σε αποχρωματισμό των προϊόντων των καλλιεργούμενων φυτών, γεγονός που μειώνει σημαντικά την αγοραστική τους αξία.

Η ενότητα αυτή, εστιάζει στις ζημιές και τις απώλειες που υφίστανται τα καλλιεργούμενα είδη, συνέπεια της προσβολής/τροφικής δραστηριότητας των αφίδων. Επιχειρείται μια κατάταξη των ζημιών που επιφέρει η θρέψη των αφίδων ανάλογα με τα συμπτώματα που προκαλεί, αξιοποιώντας ως βάση την πρόσφατη κατανόηση των βιοχημικών και φυσιολογικών μηχανισμών. Επιπρόσθετα, συζητάμε τις έμμεσες συνέπειες από την μελέτη των τραυματισμών που προκαλούνται από τις αφίδες σε συσχέτισμό με την βελτίωση της αντίστασης της σοδιάς στις αφίδες και σε άλλα μυζητικού τύπου φυτοφάγα, όπως επίσης και την έρευνα των ορίων στην κατανόηση της αιτίας των τραυματισμών που προκαλούνται από τις αφίδες.

Η ταξινόμηση των επιπτώσεων της προσβολής

Στην βιβλιογραφία της εντομολογίας, οι όροι ‘τραυματισμός’ (‘injury’) και ‘ζημιά’ (‘damage’) χρησιμοποιούνταν εναλλακτικά για να περιγράψουν τις επιπτώσεις προσβολής των αφίδων μέχρις ότου ο Peterson και ο Higley (2001)

έδωσαν έμφαση στη σημασία της λεπτομερούς απόδοσης των δύο όρων, καθορίζοντας τον 'τραυματισμό' ως 'ένα ερέθισμα' που προκαλεί μία μη φυσιολογική αλλαγή σε μια φυσιολογική διαδικασία' και την 'ζημία' ως μία 'μετρίσιμη μείωση στην αύξηση, την ανάπτυξη του φυτού και την αναπαραγωγή (απόδοση) ως αποτέλεσμα του τραυματισμού που υφίστανται τα προσβεβλημένα φυτά'. Ως εκ τούτου θα χρησιμοποιήσουμε καθ' όλη την διάρκεια του κεφαλαίου τους δύο όρους σύμφωνα με τους ορισμούς του Peterson και Higley (2001).

Η αντίδραση (ανταπόκριση) του φυτού στην τροφική δραστηριότητα των αφίδων μπορεί να μην εκδηλώνεται με εμφανή συμπτώματα (ευδιάκριτες μορφολογικές παρεκκλίσεις) ή να εμφανίζει χαρακτηριστικά συμπτώματα. Τα συμπτώματα των τραυματισμών που προκαλούνται από τις αφίδες επί των φυτών-ξενιστών ποικίλουν από την αναστολή της ανάπτυξής τους (desistance) έως το σχηματισμό νεοπλάσματος. 'Αναστολή της ανάπτυξης' (desistance) ορίζεται ως η διακοπή της αύξησης του προσβεβλημένου φυτού (π.χ. εκδήλωση χλώρωσης και νανισμού), ενώ το νεόπλασμα ορίζεται ως ο μη φυσιολογικός πολλαπλασιασμός των ιστών του φυτού (π.χ. το κατσάρωμα των φύλλων ή ο σχηματισμός όγκων σε μεγάλο εύρος φυτικών ιστών). Η φύση των τραυματισμών με τους οποίους ανταποκρίνονται τα προσβεβλημένα φυτά εξαρτάται από την θέση στην οποία εκδηλώνεται η πρόσληψη τροφής των αφίδων, καθώς και από την ευαισθησία των ιστών που υφίστανται την τροφική δραστηριότητα. Η αναστολή της αύξησης προκαλείται κυρίως από μέλη της υπεροικογένειας των Aphidoidea που τρέφονται βυθίζοντας τα στοματικά τους μόρια στο φλοίομα των φυτών-ξενιστών τους, ενώ το νεόπλασμα προκαλείται από είδη που επικεντρώνουν την τροφική τους δραστηριότητα στο παρέγχυμα. Η αντίθεση ανάμεσα στους όρους αναστολή της αύξησης και νεόπλασμα που προκαλείται από τα μέλη των Aphidoidea αντιπροσωπεύει το αποτέλεσμα ενός σημαντικού εύρους αλληλεπιδράσεων που διαμορφώνονται μεταξύ των αφίδων και των φυτών-ξενιστών τους.

Τα Aphidoidea προκαλούν την εμφάνιση ενός σημαντικού εύρους (ποικιλίας) συμπτωμάτων τραυματισμού στα φυτά-ξενιστές τους, μεταξύ των οποίων άλλα συμπτώματα είναι προφανή ενώ άλλα δεν είναι μακροσκοπικά ευδιάκριτα. Η σημαντική ποικιλία των συμπτωμάτων είναι αποτέλεσμα της ποικιλομορφίας στη διατροφική συμπεριφορά που εκδηλώνουν (Miles, 1990), των παραγόντων που σχετίζονται με τον σίελο των ειδών αφίδων (Miles, 1998, 1999), και των φυτών-ξενιστών (Miles, 1989a,b). Έτσι, προτάθηκε ένα νέος τρόπος για να

κατηγοριοποιηθούν οι τραυματισμοί που προκαλούνται από τις αφίδες σύμφωνα με τα συμπτώματα προσβολής τους (ασυμπτωματικοί και συμπτωματικοί τραυματισμοί). Οι τραυματισμοί που εκδηλώνονται με εμφανή συμπτώματα μπορούν να διαχωριστούν περαιτέρω σε αυτούς που χαρακτηρίζονται ως αναστολή της αύξησης και ως παραμορφώσεις. Η αναστολή της αύξησης περιλαμβάνει τον νανισμό, την χλώρωση και την νέκρωση των φυτών, ενώ στα συμπτώματα παραμόρφωσης συγκαταλέγονται οι παραμορφωμένοι καρποί, το κατσάρωμα των φύλλων (ή ο σχηματισμός ψευδο-όγκων), και η δημιουργία όγκων στους φυτικούς ιστούς (νεόπλασμα).

Ασυμπτωματικοί τραυματισμοί

Μολονότι οι αφίδες συνήθως προκαλούν εμφανή συμπτώματα τραυματισμών επί των καλλιεργούμενων φυτικών ειδών, μερικά είδη αφιδών δεν παράγουν τόσο εμφανή συμπτώματα, αλλά παρ' όλα αυτά ελαττώνουν την ανάπτυξη των καλλιεργειών. Η *Rhopalosiphum padi* (η αφίδα της βρώμης και άλλων αγρωστωδών ειδών), η *Aphis glycines* (η αφίδα της σόγιας) και η *Acyrtosiphon pisum* (η αφίδα του μπιζελιού) ανήκουν σε αυτήν την κατηγορία ειδών-εχθρών. Η προσβολή καλλιεργειών σιταριού (*Triticum aestivum*) από πληθυσμούς του είδους *Rhopalosiphum padi* που δεν φέρουν φέρουν/μεταδίδουν τον ιό του κίτρινου νανισμού της κριθής (Barley yellow mosaic virus, BYDV), προκαλεί μείωση στο ριζικό σύστημα και το υπέργειο μέρος των προσβεβλημένων φυτών-ξενιστών η οποία οδηγεί σε μείωση των αποδόσεων (Riedell and Kieckhefer, 1995; Voss et al., 1997; Riedell et al., 1999). Παρά τη μείωση των αποδόσεων, στα προσβεβλημένα φυτά σιταριού δεν εντοπίζονται εμφανή συμπτώματα τραυματισμών.

Η επίπτωση της τροφικής δραστηριότητας των αφιδών πάνω στο βάρος των ριζών των φυτών-ξενιστών έχει επίσης δειχθεί για το είδος *Brevicoryne brassicae* (αφίδα του λαχάνου και των υπόλοιπων σταυρανθών) από τον van Emden (1990). Η έντονη προσβολή από αφίδες στο υπέργειο μέρος φυτών λάχανου Βρυξελλών προκάλεσε μείωση στο ξηρό βάρος του ριζικού συστήματος των φυτών κατά 75%. Το *Acyrtosiphon pisum* δεν προκαλεί κανένα χαρακτηριστικό σύμπτωμα τραυματισμού ή τον θάνατο φυτών μηδικής (*Medicago sativa*), αλλά η μεγάλη πυκνότητα προσβολής των αφιδών μπορούν να προκαλέσουν σημαντική απώλεια της απόδοσης (Wilson and Quisenberry, 1986).

Οι Losey and Eubanks (2000) εξέτασαν την μετανάστευση του είδους *A. pisum* από καλλιέργειες χορτοδοτικών φυτών σε καλλιέργειες κηπευτικών ειδών σε πυκνότητες υψηλότερες από εκείνες που ορίστηκαν βάση δημοσιευμένων εργασιών ως ουδός (κατώφλι) για τη διενέργεια επεμβάσεων στα λαχανοκομικά είδη. Το ποσοστό της πραγματικής ζημιάς που προκαλούν αυτές οι αφίδες που είναι προσαρμοσμένες στα είδη χορτοδοτικών φυτών στα υψηλότερης αξίας λαχανοκομικά είδη, ήταν ελάχιστη. Αυτοί υποστήριξαν ότι ίσως να μην είναι αναγκαίο να πραγματοποιούνται χημικές επεμβάσεις εναντίον του είδους *A. pisum* σε καλλιέργειες φασολιών του είδους *Phaseolus lunatus* αλλά και σε άλλα λαχανοκομικά είδη όταν οι αφίδες έχουν μεταναστεύσει (εγκαταλείψει) καλλιέργειες χορτοδοτικών ειδών που συγκομίστηκαν (Losey and Eubanks, 2000). Κατά συνέπεια, η πραγματική ζημία (επίπτωση) και οι απώλειες που υφίστανται τα καλλιεργούμενα είδη από την προσβολή των αφίδων και οι οποίες υπάγονται στην κατηγορία των μη συμπτωματικών (μακροσκοπικά εμφανών) τραυματισμών μπορούν να εμφανίσουν αξιοσημείωτη διαφοροποίηση. Στην κατηγορία αυτή συγκαταλέγονται φυτά με εμφανή ζημία (μείωση της αναμενόμενης απόδοσης) καθώς και φυτά που δεν εκδηλώνουν εμφανή ζημία.

ZHMIA ΠΟΥ ΣΥΝΟΔΕΥΕΤΑΙ ΑΠΟ ΤΗΝ ΕΚΔΗΛΩΣΗ ΣΥΜΠΤΩΜΑΤΩΝ

Σε αντίθεση με τα είδη που προκαλούν μη συμπτωματικό τραυματισμό (χωρίς την εκδήλωση εμφανών επιπτώσεων), πολλά είδη από τα Aphidoidea επηρεάζουν δυσμενώς τον κανονικό ρυθμό αύξησης και ανάπτυξης αλλά και την οικονομική αξία των καλλιεργούμενων φυτών. Ο προκαλούμενος από τις αφίδες τραυματισμός μπορεί να κυμαίνεται μεταξύ της διακοπής της ανάπτυξης του φυτού μέχρι της εξαιρετικά έντονης, αυξημένης ανάπτυξης των φυτών.

Αναστολή της αύξησης των φυτών

Η αναστολή της ανάπτυξης των φυτών που προκαλείται από τις αφίδες εκδηλώνεται είτε με τον γρήγορο γηρασμό ή με τη διακοπή της ανάπτυξης του φυτού, συνέπεια της άμεσης τροφικής δραστηριότητας που εκδηλώνουν τα έντομα επί των φυτών-ξενιστών. Τα τυπικά συμπτώματα αναστολής της αύξησης ενός φυτού περιλαμβάνουν το νανισμό των βλαστών και τον αποχρωματισμό (χλώρωση των

φύλλων και νέκρωση). Τα συμπτώματα αυτά συντελούν στην επίσπευση του γηρασμού των φυτών.

Νανισμός. Η τροφική δραστηριότητα δύο αφίδων που προσβάλλουν τα σιτηρά (*D. noxia* και *Diuraphis tritici*) προκαλεί (επιφέρει) έντονο νανισμό των νεαρών σποροφύτων (Kindler and Hammon, 1996). Το ύψος και η βιομάζα των φυτών που υφίστανται έντονη προσβολή μπορεί να είναι σημαντικά χαμηλότερο, συγκρινόμενο με το αντίστοιχο φυτών που αναπτύσσονται φυσιολογικά χωρίς την προσβολή των αφίδων (Burd et al., 1993; Budak et al., 1999). Σε μερικά φυτά η έντονη αναχαίτιση της ανάπτυξης συνδέεται επίσης με αποχρωματισμό των φύλλων, ενώ άλλα φυτά δεν εμφανίζουν συμπτώματα χλόρωσης. Για παράδειγμα, έντονη προσβολή από το είδος *A. pisum* προκαλεί το νανισμό και τη μαρανση φυτών μηδικής, συμπτώματα παρεμφερή με εκείνα που εκδηλώνουν τα φυτά όταν υφίστανται υδατική καταπόνηση (Wilson and Quisenberry, 1986). Το είδος *Toxoptera citricidus* (τροπική αφίδα των εσπεριδοειδών), η οποία δημιουργεί αποικίες στην τρυφερή, επάκρια βλάστηση στα δέντρα των εσπεριδοειδών, προκαλεί συστροφή του ελάσματος των φύλλων και νανισμό (Blackman and Eastop, 1994). Παρόλα αυτά, η έντονη συμπτωματολογία που εκδηλώνεται στα φυτά-ξενιστές από την ιολογικής αιτιολογίας ασθένεια [*Citrus tristeza virus* (CTV)] που μεταδίδεται από το έντομο-φορέα *T. citricidus*, υπερισχύει και 'καταστέλλει' (αποκρύπτει) την ζημία από την άμεση τροφική δραστηριότητα των εντόμων (Halbert and Brown, 1996).

Χλόρωση. Αρκετά είδη αφίδων του τρέφονται από το φλοίωμα των φυτών-ξενιστών προκαλούν απώλεια χλωροφύλλης η οποία οδηγεί αποχρωματισμό των ιστών στα φύλλα και στα φυτά. Τα τυπικά συμπτώματα τραυματισμού συνέπεια προσβολής από το *D. noxia* περιλαμβάνουν χλόρωση και συστροφή του ελάσματος των φύλλων που οδηγεί στη νέκρωση των νεαρών φυτών όταν αυτά υφίστανται εξαιρετικά έντονη προσβολή (Burd et al., 1998). Επιπλέον, η χλόρωση των φύλλων που προκαλείται από το *D. noxia* ποικίλει μεταξύ των φυτών-ξενιστών. Οι χλωρωτικές ραβδώσεις και ο ερυθρωπός μεταχρωματισμός είναι κοινά συμπτώματα που προκύπτουν από την τροφική δραστηριότητα του *D. noxia* επί ευαίσθητων φυτών σιταριού και κριθαριού που αναπτύσσονται υπό συνθήκες αγρού. Αντίθετα, επί ανθεκτικών φυτών κριθής και βρώμης παρατηρούνται μόνο χλωρωτικές κηλίδες στο έλασμα των φύλλων όπου οικοδομούνται οι αποικίες του είδους.

Το είδος *Therioaphis trifolii maculata* (η αφίδα της μηδικής) αποτελεί ένα σημαντικό εχθρό της μηδικής και οι προσβολές του οδηγούν σε σημαντική μείωση στις αποδόσεις των χορτοδοτικών καλλιεργειών στην Αυστραλία και στις ΗΠΑ (Ehler, 1998). Το συνηθισμένο (κοινό) σύμπτωμα τραυματισμού που προκαλείται από την τροφική δραστηριότητα του *T. trifolii maculata* είναι η χλώρωση των νεύρων (γνωστή επίσης και ως λεύκανση των νευρώσεων) στην επάκρια βλάστηση, τις βλαστικές κορυφές των φυτών της μηδικής, ανεξαρτήτως από την θέση πρόσληψης τροφής των αφίδων (Madhusudhan and Miles, 1998). Η πιθανή εμπλοκή της ιογενούς μόλυνσης στην ανάπτυξη συμπτωμάτων χλώρωσης είχε αποκλειστεί από ερευνητική δραστηριότητα που πραγματοποιήθηκε κατά τη διάρκεια της δεκαετίας του 1950. Συγκεκριμένα, οι ερευνητές υπέθεσαν ότι η αιτία για την εμφάνιση των συγκεκριμένων χλωρωτικών συμπτωμάτων ήταν μια φυτοτοξίνη (Madhusudhan and Miles, 1998). Ωστόσο, δεν αποσαφηνίστηκε εάν η φυτοτοξίνη είναι μια χημική ένωση ή όχι. Ένα άλλο είδος που προκαλεί χλώρωση, όχι σε ετήσιους αλλά σε πολυετείς/δενδρώδεις ξενιστές, είναι το *Elatobium abietium*. Η προσβολή από το είδος *E. abietium* συνήθως εκδηλώνεται με το κιτρίνισμα και την πτώση των βελόνων από τα δέντρα ελάτης, *Picea* spp. Επίσης, έντονες προσβολές από το είδος *Pemphigus betae* (αφίδα των ριζών των ζαχαρότευτλων) προκαλούν χλώρωση και μάρανση στα ζαχαρότευτλα (*Beta vulgaris*) (Donahue et al., 1998). Η προσβολή των αφίδων εκδηλώνεται στον αγρό συχνά σε κυκλικές ή ελλειπτικές κηλίδες φυτών. Στα προσβεβλημένα φυτά το φύλλωμα παρουσιάζει μάρανση-απώλεια σπαργής ή πλήρη ανασχεση της ανάπτυξής του (νανισμό), ενώ σε εξαιρετικές περιπτώσεις, εκδηλώνεται κατάρρευση και νέκρωση των προσβεβλημένων φυτών (Hutchison and Campbell, 1994).

Νέκρωση. Μία άλλη συνηθισμένη μορφή αναστολής της ανάπτυξης που προκαλείται από τα είδη της υπερικογένειας Aphidoidea είναι η νέκρωση των ιστών, είτε των ιστών του ελάσματος πράσινων φύλλων είτε των μη πράσινων ιστών του στελέχους των φυτών. Τα είδη *Schizaphis graminum* και *Sipha flava* (κίτρινη αφίδα του ζαχαροκάλαμου) είναι δύο σημαντικοί ζωικοί εχθροί που προκαλούν νέκρωση στα φυτά-ξενιστές τους σε παγκόσμια κλίμακα, συγκεκριμένα στα σιτηρά και το σόργο (*Sorghum bicolor*). Τα άτομα του είδους *S. flava* καθώς τρέφονται στην κάτω επιφάνεια του ελάσματος των φύλλων του σόργου, προκαλούν την ανάπτυξη ιώδους μεταχρωματισμού στα φύλλα νεαρών φυτών σόργου, ενώ τα πιο ώριμα φυτά

αντιδρούν στην τροφική δραστηριότητα των αφίδων με κιτρίνισμα των φύλλων τους (Breen and Teetes, 1990; Webster, 1990). Τα φυτά που δεν νεκρώνονται από τις αφίδες υφίστανται έντονη αναχαίτιση της ανάπτυξης τους (νανισμός), παρουσιάζουν καθυστερημένη ωρίμανση και αυτό συντελεί σε μείωση των αποδόσεων τους. Η προσβολή που εκδηλώνει το είδος *Schizaphis graminum* προκαλεί την εμφάνιση νεκρωτικών κηλίδων πάνω σε φύλλα σιταριού οι οποίες περιβάλλονται από χλωρωτική άλω (δακτύλιο) (Ryan et al., 1990; Flinn et al., 2001). Η χλωρωτική άλως συνήθως έχει διάμετρο αρκετών χιλιοστών και δημιουργείται περιφερειακά των σημείων-θέσεων στα οποία οι αφίδες εκδηλώνουν την τροφική τους δραστηριότητα. Ο Kieckhefer and Kantack (1988) κατέδειξαν ότι το *Schizaphis graminum* προκαλεί μείωση κατά 38% του βάρους των κόκκων συγκρινόμενο με το αντίστοιχο βάρος των κόκκων σε φυτά σιταριού που δεν υπέστησαν προσβολή σε νεαρό στάδιο ανάπτυξης, ενώ οι ετήσιες απώλειες που προκλήθηκαν από τις προσβολές του *Schizaphis graminum* μεταξύ 1951 και 1960 εκτιμώνται υπερβαίνουν τα 100 εκατομμύρια δολάρια (LeClerg et al., 1965).

Το είδος *Tinocallis caryaefoliae* (μαύρη αφίδα του πεκάν) τρέφεται στην κάτω επιφάνεια του ελάσματος των φύλλων του πεκάν (αμερικάνικη καρδιά) (*Carya illinoensis*). Η τροφική του δραστηριότητα προκαλεί τη δημιουργία χλωρωτικών και νεκρωτικών κηλίδων οι οποίες έχουν ορθογώνιο σχήμα και το περίγραμμά τους οριοθετείται από το πλέγμα των νευρώσεων των φύλλων. Ως αποτέλεσμα, τα φύλλα του πεκάν εκδηλώνουν πρόωρη φυλλόπτωση και η απώλεια των φύλλων από τα ευαίσθητα στην προσβολή δέντρα μπορεί να προκαλέσει σημαντική μείωση της ευρωστίας και της ανάπτυξής τους (Wood and Reilly, 1998). Επιπλέον, το είδος *Macrosiphum euphorbiae* (αφίδα της πατάτας) προκαλεί τη δημιουργία μαύρων νεκρωτικών κηλίδων πάνω στους βλαστούς και στα νεύρα των φύλλων της πατάτας (*Solanum tuberosum*) (Miles, 1990).

Παραμορφώσεις

Η παραμόρφωση των ιστών των φυτών (στα φύλλα, τους βλαστούς, τις ρίζες και τους καρπούς) αποτελεί μια συνηθισμένη έκφραση τραυματισμών που επιφέρουν οι αφίδες και εκδηλώνονται με εμφανή συμπτώματα επί των φυτών-ξενιστών τους.

Παραμορφωμένοι καρποί. Η προσβολή-τροφική δραστηριότητα μερικών αφίδων, όπως για παράδειγμα, του είδους *Dysaphis plantaginea* (ρόδινη αφίδα της μηλιάς) προκαλεί παραμόρφωση στους καρπούς. Η θρέψη που εκδηλώνεται από τις αφίδες προκαλεί εντοπισμένη ανάσχεση της αύξησης των καρπών και συντελεί στο σχηματισμό παραμορφωμένων καρπών που φέρουν τραχειά επιδερμίδα. Το *Dysaphis plantaginea* προκαλεί διασυστηματικές ζημιές στα φύλλα, στους καρπούς και στο ριζικό σύστημα, και μπορεί να προκαλέσει απώλειες της τάξης του 50% στην αναμενόμενη παραγωγή/απόδοση των δέντρων σε καρπό (Van and Pfeiffer, 1989). Στους σιταγρούς μετά από το στάδιο της ανθοφορίας των φυτών, η προσβολή των φυτών από την ρωσική αφίδα των σιτηρών, *D. noxia* είναι υπεύθυνη για την παραμόρφωση που μοιάζει με ‘αγκίστρο’ και συνοδεύονται από την παρουσία χλωρωτικών κηλίδων (Peairs, 2001). Ο σχηματισμός ‘αγκίστρου’ προκαλείται από τα άγανα των σταχυδίων τα οποία παγιδεύονται στα σφιχτά συνεστραμμένα (τυλιγμένα) φύλλα που προκύπτουν από την προσβολή του *D. noxia*, αποτρέποντας την εμφάνιση από το φύλλο σημαία και την ευθυγράμμιση της ταξιανθίας (στάχυ). Ο κόκκος του σιταριού μπορεί να μην σχηματιστεί επαρκώς ή και καθόλου, ενώ κάποιες φορές η προσβολή προκαλεί ολοκληρωτική καταστροφή του στάχυ.

Δημιουργία ψευδο-όγκων. Στα συμπτώματα της ‘δημιουργίας ψευδο-όγκων’ συγκαταλέγονται όλες οι μορφές των παραμορφώσεων που παρουσιάζονται στους ιστούς των φύλλων, εκτός από την μη φυσιολογική διόγκωση/υπερπλασία (νεόπλασμα). Η διαφορά μεταξύ των ψευδο-όγκων και του νεοπλάσματος (ή όγκους των ιστών) είναι ότι οι ψευδο-όγκοι παραπέμπουν στις παραμορφώσεις όλων των τύπων των μη-παραγωγικών ιστών, ενώ οι κύστες των ιστών αναφέρονται αποκλειστικά στη γόνιμη ανάπτυξη των ιστών του φυτού. Τα πιο κοινά συμπτώματα τραυματισμών που προκαλούνται από αφίδες και υπάγονται στους ψευδο-όγκους περιλαμβάνουν το ‘κατσάρωμα’ της νεαρής, επάκριας βλάστησης, την συστροφή, το κατσάρωμα και την αναδίπλωση των φύλλων.

Ο όρος ‘ψευδο-όγκος’ αρχικά χρησιμοποιήθηκε από τον Miles (1990) για να περιγράψει την παραμόρφωση των φύλλων που προκαλούν οι αφίδες επί των ξυλωδών φυτών-ξενιστών τους. Οι Burd et al. (1993) χρησιμοποίησαν τον όρο για να περιγράψουν την συστροφή των φύλλων που προκαλείται από το είδος *D. noxia* στο σιτάρι. Το *Diuraphis noxia* προκαλεί τον ένα από τους δύο τύπους παραμόρφωσης των φύλλων σε φυτά σιταριού, ο οποίος εξαρτάται από το στάδιο ωρίμανσης των

φύλλων. Στα νεαρά φυτά σιταριού, το *D. noxia* εμποδίζει τα φύλλα να ξεδιπλωθούν κανονικά, έτσι αυτά συστρέφονται ελικοειδώς για να σχηματίσουν ένα ψευδο-όγκο, απαγορεύοντας έτσι την περαιτέρω, φυσιολογική ανάπτυξή τους (Burd et al., 1993). Στα ώριμα φύλλα, η υψηλή πυκνότητα πληθυσμού του *D. noxia* μπορεί να προκαλέσει το 'δίπλωμα' του ελάσματος των φύλλων κατά μήκος του κεντρικού νεύρου. Η *Aphis gossypii* (η αφίδα του βάμβακος και του πεπονιού) συνήθως τρέφεται στην κάτω επιφάνεια των φύλλων και προκαλεί καρούλιασμα των φύλλων προς τα κάτω ή παραμόρφωση του ελάσματος των φύλλων.

Μολονότι το είδος *Myzus persicae* (η αφίδα της πατάτας και της ροδακινιάς) είναι φορέας ενός μεγάλου αριθμού φυτικών ιών, η άμεση επίπτωση της τροφικής δραστηριότητας του *M. persicae* εκδηλώνεται επίσης με εμφανή τρόπο σε πολλά από τα φυτά-ξενιστές του είδους (ο αριθμός τους εκτιμάται ότι υπερβαίνει τα 875 είδη). Μεταξύ αυτών, συμπτώματα προσβολής εκδηλώνονται στα πυρηνόκαρπα, καθώς και σε αρκετά καλλιεργούμενα λαχανοκομικά είδη. Η ζημιά από την άμεση τροφική δραστηριότητα του είδους *M. persicae* περιλαμβάνει το κατσάρωμα και την παραμόρφωση των νεαρών φύλλων στην επάκρια βλάστηση, καθώς και την καθυστερημένη ανάπτυξη των νεαρών βλαστών της ροδακινιάς (Miles, 1990). Τα είδη *Acyrtosiphon kondoi* (η μπλε αφίδα της μηδικής) και *Aphis craccivora* (αφίδα των ψυχανθών) προκαλούν νανισμό και κατσάρωμα της επάκριας βλάστησης των καλλιεργούμενων ψυχανθών (Drees and Jackman, 1998).

Το είδος *Lipaphis pseudobrassicae* (αφίδα του σιναπιού) καθώς και το συγγενές είδος *B. brassicae* (αφίδα του λάχανου) εκδηλώνουν τροφική προτίμηση για τα νεαρά φύλλα και τα ανθικά στελέχη των φυτών που ανήκουν στην οικογένεια των σταυρανθών (Boyd and Lentz, 1994). Αποικίζουν και τρέφονται στη κάτω επιφάνεια του ελάσματος των ακραίων φύλλων και προκαλούν το καρούλιασμα των φύλλων προς τα πάνω ή προς τα κάτω, προκαλώντας την έντονη καθήλωση της ανάπτυξης (νανισμό) των προσβεβλημένων φυτών. Η προσβολή της *Brevicoryne brassicae* στα φυτά του είδους λαχανάκια Βρυξελλών δημιουργεί κατσάρωμα στα φύλλα και προκαλεί μείωση της πυκνότητας των στομάτων, γεγονός που επιφέρει μείωση των φωτοσυνθετικών προϊόντων (assimilates) αλλά και του βάρους των φυτών (van Emden, 1990). Έντονη προσβολή φυτών ελαιοκράμβης από τα είδη *L. pseudobrassicae*, *M. persicae* και *B. brassicae* προκαλούν έντονη αναχαίτιση της ανάπτυξής τους, δραστική μείωση του σχηματισμού κεράτιων και συντελούν σε ανομοιόμορφη ωριμότητα των φυτών της καλλιέργειας.

Το είδος *Macrosiphum euphorbiae* είναι ένας σημαντικός ζωικός εχθρός της τομάτας (*Lycopersicon esculentum*). Οι αφίδες προτιμούν να δημιουργούν αποικίες στις κορυφές των φυτών και η τροφική τους δραστηριότητα προκαλεί το κατσάρωμα των νεαρών φύλλων, γεγονός το οποίο οδηγεί σε σημαντική μείωση της απόδοσης και της ποιότητας των επιτραπέζιων καρπών τομάτας (Walgenbach, 1997). Σε σπωρόνες μηλιάς (*Malus domestica*) προσβολές εκδηλώνονται συνήθως από τρία είδη αφίδων. Αυτά είναι τα *D. plantaginea*, *Aphis pomi* (πράσινη αφίδα της μηλιάς) και *Aphis spiraecola* (πράσινη αφίδα των εσπεριδοειδών). Μολονότι η προσβολή της *D. plantaginea* προκαλεί παραμόρφωση των καρπών και των φύλλων της μηλιάς, η τροφική δραστηριότητα των ειδών *Aphis pomi* και *Aphis spiraecola* συνήθως προκαλεί έντονο κατσάρωμα στο νέο φύλλωμα, όπως επίσης και συστροφή στις αναπτυσσόμενες βλαστικές κορυφές (Lawson and Weires, 1991; Blackman and Eastop, 1994).

Στη Βόρεια Αμερική, η τροφική δραστηριότητα-προσβολή του σχετικά πρόσφατα εγκατεστημένου, εισβολικού είδους *Aphis glycines* σε φυτά σόγιας προκαλεί παραμορφώσεις στα φύλλα (κατσάρωμα ή καρούλιασμα του ελάσματος των φύλλων προς τα πάνω). Οι έντονες προσβολές του είδους προκαλούν χλώρωση των φύλλων στα προσβεβλημένα φυτά (Rise et al., 2004). Επιπρόσθετα, η συσσώρευση του μελιτώδους εκκρίματος των αφίδων ευνοεί την ανάπτυξη μυκήτων καπνιάς, οι οποίοι καλύπτοντας μεγάλο μέρος του ελάσματος των φύλλων μειώνουν την φωτοσύνθεση και προκαλούν νανισμό (καθήλωση της ανάπτυξης) των φυτών. Μεγάλοι πληθυσμοί του είδους *A. glycines* μπορούν επίσης να οδηγήσουν στη μείωση της απόδοσης ως συνέπεια της απόρριψης των ανθέων και των νέων λοβών από τα φυτά σόγιας, καθώς και την ελάττωση του αριθμού και του μεγέθους των σπόρων ανά λοβό.

Όγκοι φυτικών ιστών (Νεόπλασμα). Οι 'όγκοι των ιστών' ('tissue galling') περιλαμβάνουν όλες τις μορφές υπέρμετρου πολλαπλασιασμού ή διόγκωσης/υπερπλασίας των φυτικών ιστών που προκαλεί η τροφική δραστηριότητα ειδών που ανήκουν στην υπεροικογένεια των Aphidoidea. Ένας αριθμός από είδη εντόμων προκαλούν την δημιουργία νεοπλάσματος στους ιστούς των φυτών (Shorthouse and Rohfritsch, 1992; Doss et al., 2000). Τα είδη των αφίδων που προκαλούν το σχηματισμό όγκων επί ποωδών ή πολυετών φυτών μπορεί να προσβάλλουν τους βλαστούς ή το ριζικό σύστημα των φυτών-ξενιστών τους.

Οι όγκοι στα φύλλα που προκαλούνται από τα Aphidoidea διαφέρουν στο σχήμα (Miles, 1989b; Hori, 1992). Είδη του γένους φυλοξήρα (*Phylloxera* spp.) προκαλούν το σχηματισμό όγκων στα φύλλα και στους κλαδίσκους σε δέντρα πεκάν. Η προσβολή από το είδος *Phylloxera notabilis* (φυλοξήρα των φύλλων του πεκάν) δεν είναι ιδιαίτερα επιζήμια, μολονότι τα προσβεβλημένα φύλλα υφίστανται πρόωρη φυλλόπτωση. Παρόλα αυτά, οι όγκοι που δημιουργούνται στους κλαδίσκους από την προσβολή του συγγενούς είδους *Phylloxera devastatrix* (φυλλοξήρα του πεκάν) μπορεί να οδηγήσουν σε αποφύλλωση που εκδηλώνεται στα μέσα της καλλιεργητικής περιόδου, καθώς και σε θραύση των κλάδων που σημειώνεται κατά τη διάρκεια ενός χειμώνα με ισχυρούς ανέμους ή συνέπεια υπερβολικού βάρους των ξυλωδών μερών των δέντρων (Drees and Jackman, 1998). Οι επιπτώσεις της προσβολής είναι η μείωση της απόδοσης και η παραμόρφωση των προσβεβλημένων δέντρων. Η τροφική δραστηριότητα του είδους *Phylloxera caryecaulis* (αφίδα πρόκλησης όγκων στα φύλλα και τους βλαστούς του είδους *Carya glabra*) πάνω στους κλαδίσκους, στους μίσχους των φύλλων και στη βάση των κεντρικών νεύρων των φυλλιδίων του φυτού-ξενιστή προκαλεί συχνά το σχηματισμό σφαιρικών όγκων, διαμέτρου 50-250mm (Blackman and Eastop, 1994). Οι όγκοι είναι συνήθως κιτρινωπού-πράσινου χρώματος, με ερυθρές αποχρώσεις. Όταν ωριμάζει το έντομο στο εσωτερικό τους, οι κύστες ανοίγουν και γίνονται μαύρες και δερματώδους σύστασης.

Όπως το είδος *P. caryecaulis*, έτσι και αρκετά είδη των Aphidoidea προκαλούν το σχηματισμό όγκων πάνω σε περισσότερους από έναν τύπους φυτικού ιστού. Για παράδειγμα, τα διαχειμάζοντα είδη *Pemphigus* spp. πάνω σε δέντρα λεύκας (*Populus* spp.) σχηματίζουν όγκους στους μίσχους των φύλλων την άνοιξη (Hill, 1997). Ένα άλλο είδος με το οποίο μοιράζονται μια στενή σχέση, το *Eriosoma lanigerum* δημιουργεί αποικίες στους κορμούς, στους βραχίονες και στο φύλλωμα των δέντρων μηλιάς. Μολονότι οι υπερπλασίες που έχουν τη μορφή όγκων μπορούν να σχηματιστούν και πάνω στη βάση του κορμού της μηλιάς, οι σημαντικότερες ζημιές της προσβολής από το *E. lanigerum* προκαλούνται από την τροφική δραστηριότητα που εντοπίζεται στις ρίζες των δένδρων (Brown and Schmitt, 1994; Brown et al., 1995). Δύο τύποι, η κηκιδόβια ή φυλλόβια (gallicoles) και η ριζόβια (radicicoles) της φυλλοξήρας της αμπέλου προκαλούν τη δημιουργία όγκων πάνω στα φύλλα και στις ρίζες των πρέμνων της αμπέλου, αντίστοιχα (*Vitis vinifera*) (Granett et al., 2001). Οι όγκοι στο φύλλωμα που σχηματίζονται από τη φυλλοξήρα της αμπέλου μοιάζουν με εντοπισμένες υπερπλασίες (wart-like), έχουν διάμετρο

περίπου 50mm, σχηματίζονται πάνω στα νεαρά αναπτυσσόμενα φύλλα, στις κληματίδες και στους έλικες των πρέμνων. Οι όγκοι εκτείνονται κάτω από την επιφάνεια των φύλλων και εγκλείουν πλήρως (εσωκλείουν) τα έντομα που τρέφονται στο εσωτερικό τους. Οι όγκοι ανοίγουν στην πάνω επιφάνεια και επιτρέπουν την έξοδο των κινητών μορφών πρώτου προνυμφικού σταδίου (επονομαζόμενες 'έρπουσες μορφές') και την επακόλουθη κίνησή τους (διασπορά) μεταξύ ριζικού συστήματος και φύλλων των πρέμνων. Επιπρόσθετα, στο άνοιγμα των όγκων των φύλλων, υπάρχουν τριχίδια προστασίας που διατηρούν ικανοποιητικά επίπεδα υγρασίας και πιθανόν περιορίζουν την θηρευτική συμπεριφορά και τις απώλειες που αυτή συνεπάγεται, με τον περιορισμό της εισόδου των αρπακτικών ειδών (Granett et al., 2001)

Στο γένος *Pemphigus* έχουν περιγραφεί περισσότερα από 70 είδη εκ των οποίων τα 46 σχηματίζουν όγκους στα φύλλα ή τους κλαδίσκους ειδών λεύκης (*Populus*) και ειδικότερα σε είδη του υπογένους *Europulus*. Ο βιολογικός κύκλος έχει αποσαφηνιστεί σε 17 από τα είδη του γένους *Pemphigus*. Συγκεκριμένα, τέσσερα είδη είναι μονόικα και ολοκληρώνουν το βιολογικό τους κύκλο επί ειδών λεύκης (*Populus*) και τα πτερωτά άτομα παράγονται εντός των όγκων που σχηματίζουν, ενώ στα άλλα 13 είδη τα πτερωτά που αποτελούν απογόνους των θεμελιωτικών ατόμων μεταναστεύουν σε διάφορους ποώδεις, δευτερογενείς ξενιστές. Τα φυτά-ξενιστές που αξιοποιούν μετά την εγκατάλειψη των ειδών λεύξης και τη διασπορά τους ανήκουν στις οικογένειες Cruciferae, Compositae, Chenopodiaceae, Euphorbiaceae, Ranunculaceae και Umbelliferae. Τα είδη του γένους *Pemphigus* δημιουργούν αποικίες στο ριζικό σύστημα των δευτερογενών φυτών-ξενιστών τους και περιστασιακά σχηματίζουν κηρώδεις μάζες στο λαιμό των φυτών, πάνω από την επιφάνεια του εδάφους. Τα είδη του γένους *Pemphigus* παρουσιάζουν μια μάλλον ομοιόμορφη κατανομή σε όλη την έκταση του βόρειου ημισφαιρίου (Blackman and Eastop, 1994).

Τα *Adelges* (*Sacchiphantes*) *abietis* και *Adelges* (*Gilletteella*) *cooleyi* προκαλούν τη δημιουργία όγκων στους βλαστούς δασικών ειδών του γένους *Picea* (οικογένεια Pinaceae). Αυτοί οι όγκοι στους βλαστούς έχουν την εμφάνιση ανανά, δημιουργούνται πάνω στις διακλαδώσεις των δασικών δέντρων που φέρουν βελόνες και η διαφυγή των μεταναστευτικών ατόμων-απογόνων των adelgids σημειώνεται στα τέλη του καλοκαιριού δια μέσου σχισμών που μοιάζουν με χείλη και φέρονται πάνω από κάθε βελόνα (Amstrong, 1995). Ενώ οι όγκοι του είδους *A. cooleyi*

σχηματίζονται επάκρια στην καινούρια βλάστηση, οι όγκοι του είδους *A. abietis* σχηματίζονται στη βάση της νέας βλάστησης (Johnson and Lyon, 1988).

Μεταξύ των όγκων που σχηματίζονται από εδαφογενή είδη αφίδων, οι όγκοι που σχηματίζονται από τη ριζόβια μορφή του είδους *V. vitifoliae* στις ρίζες των πρέμνων της αμπέλου (Granett et al., 2001) και του *E. lanigerum* στις ρίζες της μηλιάς (Brown et al., 1991) επιφέρουν τις καταστρεπτικότερες επιπτώσεις προσβολής. Οι όγκοι των ριζών που προκαλούνται από το *V. vitifoliae* πάνω στα πρέμνα μοιάζουν με διογκωμένους κόμπους πάνω στα ριζικά τριχίδια, εντοπισμένες υπερπλασίες [ονομάζονται ‘κονδυλώματα’ (‘tuberosities’)] που έχουν ως αποτέλεσμα την υπερβολική αναπαραγωγή και διαστολή των παρεγχυματικών κυττάρων του φλοιώδους παρεγχύματος (Granett et al., 2001). Η προσβολή των ατόμων της ριζόβιας μορφής προκαλεί μεγαλύτερες ζημιές στα πρέμνα απ’ ότι τα άτομα της κηκιδόβιας/φυλλόβιας μορφής. Ενώ η κηκιδόβια μορφή προκαλεί μόνο μείωση της ανάπτυξης των κληματίδων και της ποιότητας των παραγόμενων σταφυλιών, η ριζόβια μορφή προκαλεί σοβαρή εξασθένηση ή και νέκρωση των προσβεβλημένων πρέμνων. Η τροφική δραστηριότητα που εκδηλώνει το είδος *Eriosoma lanigerum* προκαλεί υπερβολικό πολλαπλασιασμό του μη- λειτουργικού ξυλώματος που έχει ως αποτέλεσμα την ελάττωση της ροής του νερού διαμέσου των όγκων που έχουν δημιουργηθεί στους ιστούς των ριζών και συνεπώς την μείωση της ανάπτυξης των δέντρων μηλιάς (Brown et al., 1991).

Παρουσία παραγόντων που αιτιολογούν τις ανταποκρίσεις των προσβεβλημένων φυτών από τα Aphidoideae

Έχει προταθεί η υπόθεση ότι στο σάλιο των αφίδων αποτελεί την αιτία για τα συμπτώματα τραυματισμού που εκδηλώνονται στα προσβεβλημένα φυτά. Μέχρι πρόσφατα, έχει επιτευχθεί μικρή πρόοδος αναφορικά με την ταυτοποίηση των παραγόντων που βρίσκονται στο σάλιο των αφίδων και είναι υπεύθυνοι για τα συμπτώματα των τραυματισμών που παρουσιάζουν τα φυτά-ξενιστές των ειδών των Aphidoideae. Οι μέθοδοι συλλογής και ανάλυσης των ενζύμων που βρίσκονται στο σάλιο και η υπόθεση που αποδίδει στην ύπαρξη αυτών τα συμπτώματα της τροφικής τους δραστηριότητας αποτέλεσε το αντικείμενο πολλών μελετών (Ma et al., 1990; Madhusudhan et al., 1994; Cherqui and Tjallingii, 2000; Ni et al., 2000) και αναθεωρήσεων (Miles, 1990, 1998, 1999). Οι Cambell και Dreyer (1985, 1990)

χρησιμοποιώντας το είδος *S. graminum* υπέθεσαν ότι η νέκρωση που προκαλούνταν από τις αφίδες συσχετιζόταν με τις δραστηριότητες του πεπτικού ενζύμου (peptic enzyme), στο σάλιο των εντόμων. Η υπόθεση του πεπτικού ενζύμου μελετήθηκε περαιτέρω και υποστηρίχθηκε από τους Ma et al. (1990). Μεταγενέστερα, χρησιμοποιώντας *Therioaphis trifolli maculata*, οι Jiang και Miles (1993) και Oertli (1993) κατέληξαν στο συμπέρασμα ότι το σύμπτωμα της διαφάνειας των νεύρων που παρουσιάζονταν στα φύλλα της μηδικής ήταν αποτέλεσμα της αντροπής της υφιστάμενης ισορροπίας των οξειδοαναγωγικών αντιδράσεων (redox) στα προσβεβλημένα φυτά. Οι Ni et al. (2000) κατέδειξαν ότι το προφίλ των ένζυμων που υπάρχουν στο σάλιο και προκαλούν την εκδήλωση συμπτωμάτων προσβολής του είδους *Diuraphis noxia* στα φυτά-ξενιστές του και το αντίστοιχο προφίλ του είδους *Rhopalosiphum padi* του οποίου η προσβολή δεν συνοδεύεται από παραπλήσια συμπτώματα επί των φυτών-ξενιστών του, διαφέρουν στη δραστηριότητα της οξειδοοξειδοκτάσης (oxido-reductase). Μόνο η καταλάση έχει εντοπιστεί στους ιστούς των σιελογόνων αδένων του είδους *Diuraphis noxia*, ενώ μόνο η περοξειδάση εντοπίστηκε στους ιστούς των σιελογόνων αδένων του είδους *R. padi*. Συμπληρωματικά, οι Ni et al. (2000) ανέλυσαν την δραστηριότητα των ενζύμων αποικοδόμησης της χλωροφύλλης (π.χ. χλωροφυλλάση-chlorophyllase, ένζυμο οξειδωτικής λεύκανσης-oxidative bleaching και Mg-dechelatase) από το *Diuraphis noxia* και δεν ανίχνευσε δραστηριότητα κάποιου από τα προαναφερθέντα ένζυμα. Κατά συνέπεια, είναι πιθανόν ότι οι αιτιολογικοί παράγοντες των τραυματισμών που προκαλούνται από τις αφίδες στα φυτά-ξενιστές τους (εφόσον είναι συστατικά που περιέχονται στο σάλιο των εντόμων), χαρακτηρίζονται από αυστηρή εξειδίκευση μεταξύ των ειδών αφίδων και των φυτών-ξενιστών τους.

Η βιοχημική και φυσιολογική βάση των συμπτωμάτων ζημιάς

Οι περισσότερες (αν όχι όλες) οι βιβλιογραφικές αναφορές υποστηρίζουν ότι το σάλιο περιέχει τον αιτιολογικό παράγοντα (ή παράγοντες) που προκαλεί τα συμπτώματα των τραυματισμών που εκδηλώνονται στα προσβεβλημένα φυτά, αν και ένας μικρός μόνο αριθμός μελετών παρείχαν ερευνητικά δεδομένα-στοιχεία που να πιστοποιούν ή να επιβεβαιώνουν αυτή την προσέγγιση. Στην ενότητα που ακολουθεί παρατίθενται οι πιο πρόσφατες εισηγήσεις/αναφορές που έχουν γίνει στο πεδίο

κατανόησης των βιοχημικών και φυσιολογικών αρχών, που είναι υπεύθυνες για τους τραυματισμούς των φυτών που προξενούνται από τις αφίδες.

Η βάση της ζημιάς που δεν συνοδεύεται από την πρόκληση συμπτωμάτων

Τα είδη των αφίδων που η προσβολή τους δεν προκαλεί την εκδήλωση συμπτωμάτων στα φυτά-ξενιστές τους μπορεί να περιγραφούν ως 'σύριγγες απομάκρυνσης του χυμού των φυτών' διότι η απομύζηση του χυμού των φυτών-ξενιστών δεν προκαλεί εμφανή συμπτώματα τοξαιμίας σ'αυτά (Miles, 1989^a, 1990). Μολονότι τέτοια είδη αφίδων δεν προκαλούν εμφανή συμπτώματα τραυματισμού, τα προσβεβλημένα φυτά υφίστανται μείωση της βιομάζας τους.

Η βάση της ζημιάς που συνοδεύεται από την πρόκληση συμπτωμάτων

Σε αντίθεση με τα είδη αφίδων που δεν προκαλούν την εκδήλωση συμπτωμάτων στα φυτά-ξενιστές τους, τα είδη των οποίων η προσβολή εκδηλώνεται με εμφανή συμπτώματα τραυματισμού, δεν μπορούν να αποδοθούν/περιγραφούν απλά ως σύριγγες απομάκρυνσης φυτικού χυμού. Τα συμπτώματα τραυματισμού στα οποία συμπεριλαμβάνονται κατσάρωμα των ιστών έως δημιουργία νεοπλασμάτων χαρακτηρίζονται συνήθως από εξειδίκευση τόσο μεταξύ των ειδών αφίδων όσο και των φυτικών ιστών που προσβάλλονται.

Αναστολή της ανάπτυξης (Desistance)

Τα πιο συνήθη συμπτώματα τραυματισμών που προκαλούν οι αφίδες και συγκαταλέγονται σε αυτά που περιγράφονται ως αναστολή της ανάπτυξης είναι η έντονη αναχαίτιση της ανάπτυξης (νανισμός), η χλώρωση και η νέκρωση. Έχουν προταθεί τρεις υποθέσεις αναφορικά με την αναστολή της ανάπτυξης που προκαλείται από τις αφίδες στα φυτά: η υπόθεση των ολιγοσακχαριτών (Dreyer and Cambell, 1987; Ma et al., 1990); η υπόθεση της οξειδωσης (Miles and Oertli, 1993; Ni et al., 2001a) και η υπόθεση του Mg-dechelataze (Ni et al., 2001b). Ο Campbell (1986) και οι Dreyer και Cambell (1987) συνόψισαν την ομοιότητα μεταξύ της διείσδυσης των στιλέτων των αφίδων κατά τη διάρκεια της τροφικής τους δραστηριότητας και της διείσδυσης των βλαστικών σωλήνων των φυτοπαθογόνων μέσα στα φύλλα. Συγκεκριμένοι πολυσακχαρίτες είναι γνωστό ότι ευθύνονται για την πρόκληση συμπτωμάτων των παθογόνων και οι Dreyer and Cambell (1987) βρήκαν

ότι οι ολιγοσακχατίτες αυτοί είναι παρόμοιοι με εκείνους που ανακαλύφθηκαν στο μελιτώδες έκκριμα του είδους *S. graminum*. Αυτές οι ανακαλύψεις υποδεικνύουν ότι η αποικοδόμηση των κυτταρικών τοιχωμάτων του φυτού που προκαλείται από την ύπαρξη πηκτινικών ενζύμων στο σάλιο των αφίδων και ο σχηματισμός των ολιγοσακχαριτών είναι πιθανόν να αποτελούν την αιτία της νέκρωσης των φύλλων που προκαλεί η τροφική δραστηριότητα του είδους *S. graminum*.

Χρησιμοποιώντας την αφίδα της μηδικής, *Therioaphis t. maculata*, οι Jiang and Miles (1993), Miles και Oertli (1993) και ο Jiang (1993) πρότειναν ότι η τροφική δραστηριότητα των αφίδων διαταράσσει την ισορροπία της οξειδοαναγωγής (plant redox balance) που ενυπάρχει στα φυτά-ξενιστές. Οι ερευνητές περιέγραψαν την χλώρωση των νεύρων στα νεαρά φύλλα ως το αποτέλεσμα της οξειδωτικής αλληλεπίδρασης μεταξύ των αφίδων και των φυτών της μηδικής. Αφότου κατέδειξαν τις διαφορές στο προφίλ των ενζύμων που υπάρχουν στο σάλιο των ειδών αφίδων *D. noxia* και *R. padi* (Ni et al., 2000), οι Ni et al. (2001a) ανακάλυψαν ότι το μέγεθος των οξειδωτικών ανταποκρίσεων (με καταμέτρηση της περοξειδάσης, της καταλάσης και πολυφαινολικής οξειδάσης) των καλλιεργούμενων αγρωστωδών (σιτάρι, κριθάρι και βρώμη) διέφεραν μεταξύ των δύο ειδών αφίδων. Μολονότι η τροφική δραστηριότητα και από τα δύο είδη προκαλούσε μια αύξηση στη συνολική πρωτεϊνική περιεκτικότητα των προσβεβλημένων φυτών σε σύγκριση με τα μη προσβεβλημένα φυτά-μάρτυρες, μόνο η τροφική δραστηριότητα του *D. noxia* προκάλεσε μια αύξηση στη δραστηριότητα της περοξειδάσης στην ανθεκτική στην προσβολή του είδους *D. noxia* ποικιλία σιταριού 'Halt' και στην ευαίσθητη ποικιλία κριθαριού 'Morex'.

Παρόλα αυτά, δεν προκλήθηκε αύξηση στη δραστηριότητα της περοξειδάσης στην ευαίσθητη στο *D. noxia* ποικιλία κριθαριού 'Arapahoe' και στην ανθεκτική ποικιλία βρώμης 'Border'. Οι ερευνητές συμπέραναν ότι η αντίδραση των σιτηρών στην τροφική δραστηριότητα του είδους *D. noxia* παρουσίαζε εξειδίκευση με το γενότυπο του κάθε αγρωστώδους. Οι Burd and Elliott (1996) και οι Haile et al. (1999) έδειξαν ότι η θρέψη του *D. noxia* πάνω στο σιτάρι είχε αρνητική επίδραση στη φωτοσύνθεση και στην κινητική φθορισμού της χλωροφύλλης (chlorophyll fluorescence-transient kinetics). Αυτά τα ευρήματα ενισχύουν την υπόθεση ότι η χλώρωση που προκαλείται από την προσβολή του *D. noxia*, είναι το αποτέλεσμα μίας διαδικασίας φωτο-οξειδωσης των ευαίσθητων αγρωστωδών φυτών. Όταν πραγματοποιούνταν λήψη του χυμού του φλοιώματος με τομές που διενεργούνταν

στα σιλιέτα (στοματικά μόρια) των τριών αφίδων των δημητριακών, διαπιστώθηκε ότι οι δύο από αυτές των οποίων η προσβολή προκαλεί συμπτώματα στα φυτά-ξενιστές (*D. noxia* and *S. graminum*) είχαν διπλάσια περιεκτικότητα σε αμινοξέα και μια υψηλότερη αναλογία των απαραίτητων αμινοξέων από τα αντίστοιχα αμινοξέα του είδους που δεν προκαλεί την εκδήλωση εμφανών συμπτωμάτων στα καλλιεργούμενα σιτηρά (*R. padi*) (Sandstrom et al., 2000). Οι συγγραφείς οδηγήθηκαν στο συμπέρασμα ότι οι διαφορές στη σύνθεση του χυμού του φλοιώματος ήταν πιθανό να εξασφάλιζαν πλεονέκτημα από πλευράς θρέψης στις αφίδες που η προσβολή τους συνοδεύεται από την εκδήλωση συμπτωμάτων στα φυτά-ξενιστές τους.

Η φυσική αποικοδόμηση της χλωροφύλλης είναι ένα ετήσιο γεγονός που λαμβάνει χώρα στις εύκρατες περιοχές. Συγκεκριμένα, παρά το γεγονός ότι σε ετήσια βάση ποσότητα χλωροφύλλης που υπερβαίνει το ένα δισεκατομμύριο τόνους παγκοσμίως βιοσυντίθεται και υφίσταται αποικοδόμηση, ο μηχανισμός της φυσικής αποικοδόμησης της χλωροφύλλης δεν έχει ακόμα κατανοηθεί ικανοποιητικά (Javane, 1997; Matile et al., 1999). Η απώλεια της χλωροφύλλης η οποία συνοδεύει την τροφική δραστηριότητα των αφίδων είναι ακόμα λιγότερο γνωστή. Οι Ni et al. (2001) κατέδειξαν για πρώτη φορά ότι η αποικοδόμηση της χλωροφύλλης που προκαλείται από τη δράση συγκεκριμένων ενζύμων των αφίδων αποτελεί μια σύνθετη διαδικασία η οποία διαφέρει σημαντικά από την αποικοδόμηση της χλωροφύλλης που λαμβάνει χώρα κατά τη διάρκεια της φυσικής γήρανσης των φυτών. Χρησιμοποιώντας τροποποιημένες μεθόδους για την αναλυτική δραστηριότητα της χλωροφυλλάσης, της οξειδωτικής λεύκανσης (ή οξειδάσης της χλωροφύλλης) και της Mg-dechelatase, οι ερευνητές βρήκαν ότι η τροφική δραστηριότητα του είδους *D. noxia* στα σιτηρά προκαλούσε ένα αξιοσημείωτα υψηλότερο επίπεδο μόνο στη δραστηριότητα της Mg-dechelatase, ενώ δεν ανιχνεύτηκε καμία αλλαγή είτε στα επίπεδα της χλωροφυλλάσης, είτε σε εκείνα της οξειδωτικής λεύκανσης (Ni et al., 2001b). Η Mg-dechelatase ως εκ τούτου είναι πιθανό να εμπλέκεται στην ανάπτυξη χλωρωτικών κηλίδων στο σιτάρι οι οποίες προκαλούνται από την προσβολή και επακόλουθη τροφική δραστηριότητα του *D. noxia*. Γενικά, η βιοχημική και φυσιολογική βάση της αναστολής της ανάπτυξης που προκαλούν οι αφίδες στα προσβεβλημένα φυτά-ξενιστές τους παρουσιάζει διαφοροποίηση, εξαρτώμενη από τα είδη των αφίδων και των φυτών-ξενιστών τους. Δεν υπάρχει μια καθολική υπόθεση η οποία να εξηγεί την αναστολή της ανάπτυξης που προκαλείται από τις αφίδες και η οποία να

περιλαμβάνει τόσο την ανάσχεση της ανάπτυξης (νανισμός) όσο και την εκδήλωση χλώρωσης στα προσβεβλημένα φυτά.

Παραμορφώσεις

Σε σύγκριση με την αναστολή της ανάπτυξης που εκδηλώνεται με τη μορφή του νανισμού και της χλώρωσης, η προκαλούμενη από την τροφική δραστηριότητα των αφίδων παραμόρφωση των φυτών-ξενιστών (κατσάρωμα και δημιουργία νεοπλάσματος) είναι πιο πολύπλοκη. Οι Burd et al. (1993) οδηγήθηκαν στο συμπέρασμα ότι η συστροφή του ελάσματος των φύλλων που προκαλείται από το είδος *D. noxia* ήταν αποτέλεσμα της μείωσης της σπαργής των προσβεβλημένων φυτών. Ωστόσο, έχουν αποτύχει οι απόπειρες να προσδιοριστεί ο ρόλος των ορμονών των φυτών (αιθυλένιο, indole-3-acetic acid, γιββεριλίνη 3, ζεατίνη, κινετίνη και αμπσιικό οξύ) στην πρόκληση των συμπτωμάτων τραυματισμού των αγρωστωδών-ξενιστών του είδους *D. noxia* (Miller et al., 1994). Γενικότερα, η εμπλοκή των ορμονών των φυτών στην πρόκληση κατσαρώματος και σε άλλες παραμορφώσεις των φυτικών ιστών είναι ακόμα πολύ λίγο κατανοητά.

Μολονότι ο σχηματισμός όγκων στα φυτά αποτελεί μια συναρπαστική φυσική διαδικασία η οποία αντανακλά τις αλληλεπιδράσεις στις οποίες εκτίθεται ο οργανισμός, η μελέτη του σχηματισμού των όγκων του φυτού (cecidology) αντιπροσωπεύει ένα πολύπλοκο πεδίο έρευνας (Mani, 1992; Doss et al., 2000). Η εργασία των Shorthouse και Rohfritsch (1992) εστίασε (επικεντρώθηκε) αποκλειστικά στη βιολογία των όγκων που δημιουργούνται στα φυτά από την προσβολή των αρθροπόδων. Ο σχηματισμός των όγκων στους φυτικούς ιστούς καταδεικνύει ότι τα φυτά μπορούν να προγραμματιστούν εκ νέου όταν εκτεθούν στο κατάλληλο ερέθισμα για να παράγουν εντοπισμένη υπερτροφική ανάπτυξη, όπως επίσης και με την συσσώρευση χημικών ουσιών οι οποίες φυσιολογικά δεν σχετίζονται με τα όργανα των φυτών που έχουν υποστεί προσβολή. Οι Shorthouse and Rohfritsch (1992) περιέγραψαν τα φυτοφάγα είδη εντόμων που προκαλούν τη δημιουργία όγκων ως 'γενετικοί μηχανικοί του κόσμου των εντόμων'. Μικρός μόνο αριθμός μελετών που δημοσιεύτηκαν και είναι διαθέσιμες στην πρόσφατη βιβλιογραφία αναφορικά με τους όγκους που προκαλούν οι αφίδες στα φυτά-ξενιστές τους, έχουν εξετάσει τις φυσιολογικές και βιοχημικές αλλαγές που υφίστανται τα προσβεβλημένα φυτά. Οι Hori et al. (1997) κατέδειξαν αξιοσημείωτη μείωση στη

δραστηριότητα της φαινολοξειδάσης (περοξειδάσης και πολυφαινολικής οξειδάσης) στους όγκους που σχηματίζονται πάνω στα φύλλα της φτελιάς (*Ulmus davidiana* var. *japonica*) συνέπεια προσβολής τους από το είδος *Tetraneura fusiformis*. Παρόλο που οι ορμόνες των φυτών (indole-3-acetic acid), τα αμινοξέα, τα ένζυμα και οι αναστολείς των ενζύμων πιστεύονταν ότι συμμετέχουν/επηρεάζουν το σχηματισμό των φυτικών όγκων έως τις αρχές του 1940 (Miles, 1989a; Hori, 1992), η έρευνα για τους αιτιολογικούς παράγοντες των νεοπλασμάτων που προκαλούνται από τις προσβολές των αφίδων παραμένει ακόμα μια διαδικασία που βρίσκεται σε εξέλιξη. Οι Brown et al. (1991) επιχείρησαν να προκαλέσουν το σχηματισμό όγκων στο ριζικό σύστημα δέντρων μηλιάς τα οποία αναπτύσσονταν μέσα σε θερμοκήπιο χρησιμοποιώντας τις ουσίες 6-benzyl-aminopurine και indole-3-acetic acid. Οι ερευνητές βρήκαν ότι οι ανωμαλίες στην αύξηση των ριζών που δέχθηκαν τη μεταχείριση με την 6-βενζύλιο-αμινοπουρίνη παρουσίαζαν τυπικό ξύλωμα, αλλά υπέρμετρο πολλαπλασιασμό των ιστών του φλοιού και περιορισμένη εσωτερική ή εξωτερική παραμόρφωση των ριζών. Σε αντίθεση, οι όγκοι των ριζών που προκλήθηκαν από την προσβολή του είδους *E. lanigerum* είχαν ως αποτέλεσμα τον υπέρμετρο πολλαπλασιασμό του μη λειτουργικού ξυλώματος (Brown et al., 1991).

Οι Granett et al. (2001) πρότειναν τρεις μηχανισμούς για την κατανόηση των όγκων που προκαλούνται στους ιστούς από την προσβολή-τροφική δραστηριότητα του είδους φηλλοξήρας *V. vitifoliae*: η απώλεια της ευρωστίας προκαλείται από την απομάκρυνση των φωτοσυνθετικών προϊόντων ενώ η πρόωρη νέκρωση των ριζών προκαλείται από δευτερογενείς προσβολές παθογόνων μικροοργανισμών και την φυσιολογική διάσπαση των αγγειακών συστημάτων των προσβεβλημένων πρέμνων. Χρησιμοποιώντας την προτίμηση που εκδηλώνει το *V. vitifoliae* για τις εύρωστες κληματίδες στα πρέμνα του είδους *Vitis arizonica*, οι Kimberling et al. (1990) πρότειναν την υπόθεση της ευρωστίας του φυτού-ξενιστή. Χρησιμοποιώντας το μέγεθος των φύλλων καθώς και τον αριθμό των όγκων που σχηματίζονται ανά φύλλο ως ένδειξη ευρωστίας των πρέμνων, κατέληξαν στο συμπέρασμα ότι τα φυτοφάγα είδη προτιμούσαν τα εύρωστα από τα καταπονημένα φυτά-ξενιστές. Ωστόσο, οι Rehill and Schultz (2001) βρήκαν αποδείξεις που διαψεύδουν την υπόθεση της ευρωστίας των φυτών-ξενιστών, χρησιμοποιώντας το *Hormaphis hamamelidis*, ένα ακόμα είδος αφίδας που σχηματίζει όγκους στην φουντουκιά (*Hamamelis virginiana*). Συγκεκριμένα, οι ερευνητές δεν κατάφεραν να συσχετίσουν τον αριθμό των όγκων που δημιουργούνται στα φύλλα από την προσβολή του *H. hamamelidis* με το μέγεθος

των φύλλων του φυτού-ξενιστή. Επιπλέον, η θέση των όγκων στα επάκρια φύλλα της φουντουκιάς δεν συμβάλλει στην αύξηση της αναπαραγωγικής ικανότητας των θεμελιωτικών ατόμων της αφίδας (fundatrices).

Η οικολογική ρύθμιση (modulation) του τραυματισμού που προκαλείται από τις αφίδες

Προηγούμενες μελέτες που επικεντρώθηκαν στους τραυματισμούς που υφίστανται τα φυτά από την προσβολή των αφίδων, εστιάστηκαν αρχικά στις αλληλεπιδράσεις μεταξύ εντόμου και φυτού-ξενιστή. Αντίθετα, η επίδραση των περιβαλλοντικών παραγόντων (π.χ. φωτός και ξηρασίας) στον τραυματισμό που υφίστανται τα φυτά και ο οποίος προκαλείται από την προσβολή των αφίδων δεν έχει πλήρως αποσαφηνιστεί. Επιπλέον, μέσα στο πεδίο των αλληλεπιδράσεων που διαμορφώνονται μεταξύ του εντόμου και του φυτού, πολλές μελέτες και εκθέσεις έχουν τεκμηριώσει την επίδραση των φυτών-ξενιστών πάνω στα έντομα σε σχέση με την επιλογή καλλιεργειών που παρουσιάζουν αντοχή στις προσβολές επιβλαβών ζωικών εχθρών. Αντίθετα, μόνο λίγες μελέτες έχουν εξετάσει την ανταπόκριση των ευαίσθητων καλλιεργούμενων φυτών στην τροφική δραστηριότητα των εντόμων. Επομένως, η οικολογική ρύθμιση της ανταπόκρισης των φυτών στα συμπτώματα τραυματισμού που δημιουργούνται από την προσβολή των αφίδων επί ευαίσθητων φυτικών γενοτύπων αποτελεί μια σχετικά καινούρια περιοχή έρευνας. Βέβαια, η πρόοδος σε αυτό το νέο πεδίο έρευνας θα μπορούσε να συμβάλλει ουσιαστικά στην κατανόηση της τοξικότητας (toxicosis) που υφίστανται τα φυτά-ξενιστές από τις αφίδες. Η κατανόηση των μηχανισμών των οικολογικών παραγόντων οι οποίοι διαμορφώνουν τις αντιδράσεις των φυτών για την διείσδυση – απομύζηση της θρέψης των εντόμων, θα μπορούσε να προάγει την γνώση για την δυναμική της φύσης στις αλληλεπιδράσεις μεταξύ φυτού και αφίδας. Εν τέλει, θα χρησίμευε στην διασταύρωση των ανθεκτικών στις αφίδες καλλιεργήσιμων φυτών μπλοκάροντας τους γνωστούς μηχανισμούς στις αντιδράσεις των φυτών από τους τραυματισμούς των αφίδες.

ΑΒΙΟΤΙΚΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ

Φωτοπερίοδος

Ένας σημαντικός αριθμός μελετών στη βιβλιογραφία έχει εστιάσει είτε πάνω στις αλληλεπιδράσεις μεταξύ αφίδας και φυτού-ξενιστή ή πάνω στην επίδραση της φωτοπερίοδου και της θερμοκρασίας στη βιολογία των αφίδων. Παρόλα αυτά, δεν είχε εξεταστεί μέχρι πρόσφατα η επίδραση των περιβαλλοντολογικών παραγόντων στην ανταπόκριση που εκδηλώνουν τα φυτά κατά την προσβολή που υφίστανται από τις αφίδες και στην πρόκληση των συμπτωμάτων τραυματισμού τους. Χρησιμοποιώντας πέντε γενότυπους σιταριού ('Arapahoe', 'Halt', PI 137739, PI 225245 and PI 262660), οι Ni και Quisenberry (1997) κατέδειξαν ότι η συμπεριφορά πραγματοποίησης δοκιμαστικών νυγμάτων του είδους *D. noxia* παρουσίασε διαφορετικούς κερκαδικούς ρυθμούς όταν εκδηλώθηκε επί ανθεκτικών και ευαίσθητων γενότυπων σιταριού. Η διάρκεια των δοκιμαστικών νυγμάτων για κάθε νύγμα που πραγματοποιούσαν οι αφίδες ήταν αξιοσημείωτα διαφορετική μεταξύ των πέντε γενότυπων, καθώς και μεταξύ των ημερήσιων και νυχτερινών περιόδων στη διάρκεια του εικοσιτετραώρου. Οι αφίδες πραγματοποίησαν δοκιμαστικά νύγματα συντομότερης διάρκειας στην PI 137739, μια σειρά η οποία μεταξύ των πέντε γενότυπων εκδηλώνει αντοχή μορφής αντιβίωσης στο *D. noxia*, τόσο κατά τη διάρκεια της ημέρας όσο και κατά τη διάρκεια της νύκτας. Ανεξαρτήτως από τον γενότυπο, η συνολική διάρκεια όλων των νυγμάτων δοκιμασίας που πραγματοποίησαν οι αφίδες και η οποία καταγράφηκε σε μια περίοδο παρακολούθησης διάρκειας οκτώ ωρών ήταν σημαντικά μεγαλύτερη τη νύχτα από ότι ήταν την ημέρα. Αυτό υποδηλώνει ότι τα συμπτώματα τραυματισμού που προκαλούνται από την προσβολή του *D. noxia* στα φυτά σιταριού είναι πιθανόν το αποτέλεσμα περιβαλλοντικών αλληλεπιδράσεων του φωτός ή της φωτοπερίοδου οι οποίες διαμορφώνονται μεταξύ του φυτού, της αφίδας και του περιβάλλοντος.

Επίσης, οι Macedo et al. (2003) κατέδειξαν ότι η φωτοπερίοδος είναι ένας σημαντικός παράγοντας για την πρόκληση χλώρωσης από την προσβολή του *D. noxia* σε ευαίσθητο σιτάρι. Συγκεκριμένα, τεκμηρίωσαν ότι η παράμετρος της χλωροφύλλης φθορισμού a , όταν μετράται από μη ευμετάβλητο (F_0), ευμετάβλητο (F_v), και μέγιστο φθορισμό (F_m), και η φωτοχημική αποτελεσματικότητα του φωτοσυστήματος II (F_v/F_m), ήταν σημαντικά υψηλότερες σε φυτά που είχαν εκτεθεί

στο φώς από ότι σε φυτά που διατηρούνταν στο σκοτάδι. Αυτό έδειξε ότι η ανάπτυξη του συμπτώματος συστρόφης του ελάσματος των φύλλων που προκαλείται από την προσβολή φυτών από το *D. noxia* και η χλώρωση των ευαίσθητων νεαρών φυτών σιταριού αποτελεί μια διαδικασία η οποία ενεργοποιείται από την παρουσία φωτός.

Θερμοκρασία

Η επίδραση της θερμοκρασίας στην ανάπτυξη και στη βιολογία των αφίδων έχει μελετηθεί από τους Butts (1992), Butts and Schaalje (1997) και Butts et al. (1997). Ωστόσο, η επίδραση της θερμοκρασίας στους προκαλούμενους από τις αφίδες τραυματισμούς των φυτών δεν έχει προσδιοριστεί επακριβώς επειδή είναι δύσκολη η διάκριση μεταξύ της επίδρασης που ασκεί η θερμοκρασία επί των αφίδων και των φυτών. Για παράδειγμα, υπάρχει ανέκδοτη απόδειξη ότι οι προσβολές από το είδος *D. noxia* προκαλούν την εμφάνιση πολύ λιγότερης χλώρωσης στα φύλλα προσβεβλημένων φυτών σιταριού σε θερμοκρασία 10 °C παρά στους 21 °C, όταν τα φυτά είναι εκτεθειμένα στις ίδιες συνθήκες φωτοπεριόδου, 16:8 (ημέρα:νύχτα). Παρόλα αυτά, είναι δύσκολο να καθοριστεί αν η χαμηλότερη κλίμακα της χλώρωσης των φυτών που καταγράφηκε σε θερμοκρασία 10 °C προκλήθηκε από μικρότερη τροφική δραστηριότητα των αφίδων, από χαμηλότερο ρυθμό φωτοσύνθεσης των φυτών, ή από την συνεργιστική δράση των αλληλεπιδράσεων που διαμορφώνονται μεταξύ αφίδων και φυτών-ξενιστών.

Ξηρασία

Η ξηρασία επηρεάζει την εμφάνιση των συμπτωμάτων τραυματισμού που προκαλούνται στα φυτά από τις αφίδες. Μεγαλύτεροι αριθμοί όγκων συνέπεια προσβολής από το είδος *A. abietis* (αλλά μικρότερου μεγέθους) έχουν καταγραφεί σε δέντρα νορβηγικού έλατου (*Picea abies*) τα οποία είχαν υποστεί υδατική καταπόνηση (στρεσάρισμα λόγω έκθεσης σε συνθήκες ξηρασίας) (Bjorkman, 2000), παρά σε δέντρα που δεν είχαν εκτεθεί σε υδατική καταπόνηση. Επίσης, αυξημένος τραυματισμός από αφίδες, φυτών εκτεθειμένων σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης (ξηρασίας) έχει αποδειχθεί σε καλλιέργειες σιτηρών (Riedell, 1989; Archer et al., 1985; de Farias et al., 1995; Oswald and Brewer, 1997; Johnson et al., 1998). Η τροφική δραστηριότητα του είδους *Diuraphis noxia* (ρωσική αφίδα του σιταριού) προκαλεί συμπτώματα καταπόνησης των φυτών από συνθήκες ξηρασίας στο κριθάρι,

ακόμα και όταν υπάρχει επαρκής εδαφική υγρασία στη διάθεσή τους (Riedel, 1989). Πολλές μελέτες έχουν επιβεβαιώσει ότι η καταπόνηση των φυτών λόγω ξηρασίας εντείνει τους τραυματισμούς που προκαλεί το *D. noxia* επί ευαίσθητων φυτών σιταριού (Johnson et al., 1998) κριθαριού (Oswald and Brewer, 1997). Επιπρόσθετα, οι Johnson et al. (1998) ανέφεραν ότι η προσβολή από τη ρωσική αφίδα του σιταριού όταν τα φυτά βρίσκονταν στο στάδιο ανάπτυξης του δεύτερου φύλλου, προκάλεσε σημαντικά εντονότερο κατσάρωμα στα φύλλα και αυξημένη χλώρωση του ελάσματος. Αντίθετα όταν εκδηλώνονταν σε φυτά σιταριού που βρίσκονταν στο στάδιο του τέταρτου φύλλου οι επιπτώσεις της προσβολής ήταν ασθενέστερες.

Θρεπτικά στοιχεία του εδάφους

Ένας άλλος σημαντικός αβιοτικός παράγοντας στα γεωργικά οικοσυστήματα είναι τα θρεπτικά στοιχεία του εδάφους. Ειδικά, η χορήγηση αζωτούχων λιπασμάτων συντελεί σε αύξηση των πληθυσμών των αφίδων (Latimer and Oetting, 1999). Ωστόσο, η ανασκόπηση της διαθέσιμης βιβλιογραφίας δεν ανέδειξε κάποια αναφορά η οποία προβαίνει σε συσχέτιση των επιπέδων λίπανσης και της αύξησης του τραυματισμού που προκαλεί η προσβολή των φυτών από τις αφίδες.

Παρακολουθώντας ταυτόχρονα την καταπόνηση λόγω ξηρασίας και την λίπανση, οι Archer et al. (1995) κατέδειξαν υψηλότερες πυκνότητες πληθυσμού του είδους *D. noxia* οικοδομούνται επί φυτών που έχουν υποστεί υδατική καταπόνηση λόγω ξηρασίας, παρόλο που η λίπανση με άζωτο δεν επηρέασε την ανάπτυξη των πληθυσμών της αφίδας υπό συνθήκες αγρού. Παρ' όλα αυτά, οι Ponder et al. (2001), κατέδειξαν ότι η συμπεριφορά τροφικής δραστηριότητας της αφίδας των αγρωστωδών *Rhopalosiphum padi* σε νεαρά φυτά κριθαριού επηρεάζονταν από τα επίπεδα της αζωτούχου λίπανσης, αλλά όχι από την καταπόνηση που υφίσταντο τα φυτά λόγω ξηρασίας. Οι αφίδες χρειάστηκαν περισσότερο χρόνο μέχρις ότου προσεγγίσουν με τα στίλβητα τους τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες νεαρών φυτών που δέχονταν ανεπαρκή εφοδιασμό σε άζωτο, ενώ η ξηρασία δεν είχε καμία επίδραση στη διατροφική συμπεριφορά των αφίδων.

Επιπρόσθετα, ο τύπος της λίπασματος επηρέασε τους πληθυσμούς της αφίδας. Για παράδειγμα, όταν φυτά καλαμποκιού αναπτύσσονταν αγροτεμάχια στα οποία χορηγούνταν τόσο οργανικά όσο και ανόργανα, συνθετικά λιπάσματα, καταγράφηκαν μικρότεροι πληθυσμοί του είδους *Rhopalosiphum maidis* (αφίδα των φύλλων του

καλαμποκιού) στα αγροτεμάχια στα οποία πραγματοποιούνταν χορήγηση οργανικών λιπασμάτων (Morales et al., 2001). Αυτές οι διαφορές αποδόθηκαν στις συγκεντρώσεις του αζώτου στα φύλλα των φυτών καλαμποκιού. Τα υψηλότερα επίπεδα αζώτου ανιχνεύθηκαν στα φύλλα των φυτών που αναπτύσσονταν στα αγροτεμάχια που δέχονταν επεμβάσεις με συνθετικά λιπάσματα. Οι πληθυσμοί των αφίδων δεν προκάλεσαν σημαντικές απώλειες στην απόδοση των φυτών, επειδή οι τραυματισμοί που προκλήθηκαν από την τροφική δραστηριότητα των εντόμων αντισταθμίζονται από τη χορήγηση θρεπτικών στοιχείων στα φυτά μέσω της λίπανσης. Η εφαρμογή λιπάσματος σε μια 'καλλιέργεια' δασικού είδους, συγκεκριμένα στο είδος ελάτου Sitka (*Picea sitchensis*) ηλικίας 11 χρονών επιτάχυνε την ανάκτηση της ανάπτυξης της διαμέτρου των κορμών μετά την αποφύλλωση των δέντρων που προκλήθηκε από έντονη προσβολή του είδους *E. abietium* (Thomas and Miller, 1994). Η λίπανση επιδρά θετικά πάνω στον πληθυσμό των αφίδων αυξάνοντας τις επιπτώσεις προσβολής τους, ενώ οι τραυματισμοί που υφίστανται τα φυτά συνήθως εκδηλώνονται εξειδικευμένα, όταν προσβάλλονται από συγκεκριμένα είδη αφίδων.

Τα αυξημένα επίπεδα διοξειδίου του άνθρακα (CO₂)

Η επίδραση των αυξημένων επιπέδων του CO₂ στις αλληλεπιδράσεις που διαμορφώνονται μεταξύ εντόμων-φυτών έχει καταγραφεί σε περισσότερες από 40 ερευνητικές μελέτες (Hughes and Bazzaz, 2001). Έντομα με στοματικά μόρια μασητικού τύπου που τρέφονται επί φυλλώματος που αναπτύσσεται σε αυξημένα επίπεδα διοξειδίου του άνθρακα, παρουσιάζουν πολύ πιο βραδείς ρυθμούς αύξησης, χρειάζονται περισσότερο χρόνο για να προσεγγίσουν την ωρίμανσή τους και υφίστανται μεγαλύτερη θνησιμότητα απ' ό,τι φυτά εκτεθειμένα σε φυσιολογικά επίπεδα διοξειδίου του άνθρακα. Παρόλο αυτά, τα έντομα παρουσιάζουν μεγαλύτερο ρυθμό κατανάλωσης επί φυτών που αναπτύσσονται σε αυξημένα επίπεδα διοξειδίου, σε σύγκριση με το ρυθμό που επεδείκνυαν στα φυτά του πειραματικού μάρτυρα. Σε αντίθεση, οι αυξημένες συγκεντρώσεις διοξειδίου του άνθρακα μπορεί να μην έχουν μια αρνητική επίδραση επί εντόμων (στα οποία συμπεριλαμβάνονται και οι αφίδες) που τρέφονται από το φλοιώμα των προσβεβλημένων φυτών (Salt et al., 1996; Diaz et al., 1998; Hughes and Bazzaz, 2001).

Η μικρή διάρκεια που απαιτείται για την ολοκλήρωση κάθε γενεάς τους καθώς και η ικανότητα που διαθέτουν για γρήγορη αύξηση των πληθυσμών τους, παρέχει στις αφίδες τη δυνατότητα να ανταποκρίνονται ταχύτατα στις παγκόσμιες κλιματικές αλλαγές που σημειώνονται και μπορεί να επιτρέψουν σε ορισμένα είδη να αυξήσουν σημαντικά τις επιπτώσεις τους στα καλλιεργούμενα φυτά και να εξελιχθούν σε σοβαρούς ζωικούς εχθρούς (Harrington et al., 1995). Μελετήθηκε (πραγματοποιήθηκε σύγκριση) η επίδραση από την αρχική 'μόλυνση' με ένα άτομο των ειδών *Acyrtosiphon pisum* (αφίδα του μπιζελιού) και *Aulacorthum solani* (αφίδα θερμοκηπίου και πατάτας) στην ανάπτυξη κουκιών που αναπτύσσονταν σε περιβάλλον με φυσιολογικά και με αυξημένα επίπεδα διοξειδίου του άνθρακα. Η ερευνητική μελέτη αποκάλυψε ότι το *A. pisum* και οι απόγονοί του προκάλεσαν μεγαλύτερες απώλειες στο βάρος των βλαστών και του ριζικού συστήματος (7% και 10%, αντιστοίχως) των κουκιών υπό συνθήκες αυξημένων επιπέδων διοξειδίου του άνθρακα από ότι στα φυσιολογικά επίπεδα του περιβάλλοντος, ενώ οι αριθμοί των ανθέων μειώθηκαν κατά 73% (Awmack and Harrington, 2000). Σε σύγκριση, το είδος *A. solani* προκάλεσε μεγαλύτερη απώλεια στο βάρος των βλαστών και του ριζικού συστήματος (20% και 18%, αντίστοιχα), ενώ καταγράφηκε μείωση 60% στους αριθμούς των ανθέων όταν τα φυτά ήταν εκτεθειμένα σε παρόμοιες συνθήκες (Awmack and Harrington, 2000). Οι Percy et al. (2002) κατέδειξαν ότι οι τραυματισμοί των δέντρων αμερικανικής λεύκας (*Populus tremuloides*) από τις πληθυσμιακές εκρήξεις ενός εντόμου που τρέφεται με το χυμό των φυτών-ξενιστών του (αφίδα *Chaitophorus stevensis*), αυξήθηκαν λόγω αυξημένων επιπέδων διοξειδίου του άνθρακα και όζοντος στην ατμόσφαιρα, ενώ η ζημιά που προκαλείται από ένα έντομο με μασητικά στοματικά μόρια, το *Malacosoma disstria* (δασική κάμπια) παρουσίασαν δυνητική μείωση. Αυτή η διαφορά στη ζημιά που προκαλείται στο φυτό-ξενιστή αποδόθηκε στις αλλαγές που επάγονται στα φυσικά και χημικά αμυντικά χαρακτηριστικά των δέντρων της λεύκας από τα τροποποιημένα επίπεδα των αερίων στην ατμόσφαιρα.

ΒΙΟΤΙΚΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ

Επαγόμενη αντοχή

Οι Karban and Baldwin (1997) και οι Agrawal et al. (1999) προέβησαν σε βιβλιογραφική ανασκόπηση των μηχανισμών επαγόμενης ανταπόκρισης των φυτών στις προσβολές που υφίστανται από φυτοφάγα είδη ζωικών εχθρών και τις μολύνσεις και την παθογένεση από τα παθογόνα. Η επίδραση των βιοτικών παραγόντων στις αλληλεπιδράσεις αφίδων και φυτών-ξενιστών θα έπρεπε να λαμβάνεται υπόψη όταν εκτιμάται (αξιολογείται) η επαγόμενη αντοχή των φυτών έναντι της τροφικής δραστηριότητας των αφίδων. Το μεταβολικό μονοπάτι μεταγωγής του σήματος (signal transduction pathway) που χρησιμοποιούν τα φυτά για να ενεργοποιήσουν την επαγόμενη ανταπόκρισή τους στις προσβολές που υφίστανται από τα φυτοφάγα είδη εντόμων διαφέρει από αυτό που προκαλεί την ανταπόκριση αμυντικών μηχανισμών κατά την μόλυνσή τους από τα παθογόνα. Οι Felton et al. (1999) απέδειξαν ότι η παθογένεση και η φυτοφαγία είχαν μία αντίστροφη σχέση στην πρόκληση (επαγωγή) διασυστηματικής αντοχής στα φυτά. Ενώ η προσβολή των φυτών από τους ζωικούς εχθρούς προκαλεί μια αύξηση στη σύνθεση μιας ένωσης στα φυτά, του ιασμονικού οξέος, η παθογένεση προκαλεί αύξηση σε μια άλλη ένωση που δρα ως μεταγωγός του σήματος, το σαλικυλικό οξύ.

Παρ' όλα αυτά, ο Walling (2000) συγκρίνοντας τους αλευρώδεις και τις αφίδες με έντομα που διαθέτουν στοματικά μόρια μασητικού τύπου, κατέληξε στο συμπέρασμα ότι τα φυτοφάγα είδη που τρέφονται με το φλοιώμα των φυτών-ξενιστών τους αντιμετωπίζουν από τα φυτά ως παθογόνα. Τα φυτά σε ανταπόκριση της προσβολής προβαίνουν στην ενεργοποίηση των μεταβολικών οδών μεταγωγής σημάτων που εξαρτώνται από το σαλικυλικό οξύ και το ιασμονικό οξύ και το αιθυλένιο. Αντίθετα, τα έντομα με μασητικά στοματικά μόρια (οι προνούμφες λεπιδοπτέρων και κολεοπτέρων) και αυτά που καταναλώνουν το περιεχόμενο των κυττάρων (ακάρεα και θρίπες) προκαλούν εκτεταμένη ζημία στους ιστούς των προσβεβλημένων φυτών και ενεργοποιούν μεταβολικές οδούς μεταγωγής σημάτων που προκαλεί η παρουσία των τραυμάτων (wound signalling pathways). Ωστόσο, η τροφική δραστηριότητα των φυτοφάγων εντόμων, δεν ισοδυναμεί με τα τραύματα μηχανικής φύσης που υφίστανται τα φυτά, γιατί οι παράγοντες που υπάρχουν στο σάλιο των εντόμων συχνά είναι αυτοί που προκαλούν την ανάπτυξη των

συμπτωμάτων τραυματισμού που εκδηλώνονται στα φυτά (Walling, 2000). Έτσι, η κατανόηση των μηχανισμών της επαγόμενης αντοχής στα καλλιεργούμενα είδη θα μπορούσε να επιτρέψει τη μείωση των επιπτώσεων που υφίστανται τα καλλιεργούμενα φυτά από τις αφίδες.

Συμβίωση

Όπως τα παθογόνα των φυτών, οι συμβιωτικοί μικροοργανισμοί στα φυτά επίσης επηρεάζουν τις αλληλεπιδράσεις αφίδων-φυτών ξενιστών. Οι Quisenberry and Joost (1990), Barbosa et al. (1991), Joost and Quisenberry (1993), και Clement et al. (1994) προέβησαν σε βιβλιογραφική ανασκόπηση της επίδραση των ενδοφυτικών μυκήτων του γένους *Neotyphodium* spp. (προηγούμενη ονομασία *Acremonium* spp.) που συμβιώνουν σε αγρωστώδη είδη έναντι φυτοφάγων εντόμων που διαθέτουν τόσο μασητικά όσο και μυζητικά στοματικά μόρια. Οι ενδοφυτικοί μύκητες παρέχουν στα αγρωστώδη φυτά αυξημένη προστασία έναντι προσβολής από είδη αφίδων, φυτοπαθογόνων, αλλά και από συνθήκες αυξημένης ξηρασίας (Clement et al., 1994; Wilkinson et al., 2000). Πρόσφατα, πολλές μελέτες κατέδειξαν την πρόκληση επαγόμενης αντοχής σε φυτά αγγουριάς (*Cucumis sativus*) και τομάτας (Zehnder et al., 1999; Murphy, 2000), έναντι ασθενειών που μεταδίδονται με έντομα-φορείς, εξαιτίας της παρουσίας ριζοβακτηριδίων που προάγουν την ανάπτυξη των φυτών. Οι Zehnder (2001) κατέδειξαν ότι τα ριζοβακτήρια που προάγουν την αύξηση των φυτών προκάλεσαν την επαγωγή διασυστηματικής αντοχής σε φυτά αγγουριάς έναντι της μόλυνσης από τον ιό του μωσαϊκού της αγγουριάς (Cucumber mosaic virus, CMV) υπό θερμοκηπιακές συνθήκες καθώς και υπό συνθήκες αγρού. Όμως, διαπίστωσαν ότι το επίπεδο της επαγόμενης αντοχής των φυτών παρουσίαζε διακυμάνσεις. Παρ' όλα αυτά, δεν έχει κατανοηθεί ακόμα πλήρως ο τρόπος δράσης με τον οποίο τα ριζοβακτήρια που προωθούν (προάγουν) την ανάπτυξη των φυτών, περιορίζουν την έκταση της ζημιάς που επιφέρει η προσβολή των αφίδων στα καλλιεργούμενα φυτά-ξενιστές τους.

Πολλαπλή αντοχή ενάντια στις προσβολές φυτοφάγων ζωικών εχθρών

Τα συμπτώματα τραυματισμών που προκαλούνται στα φυτά από τις αφίδες συνήθως συσχετίζονται με την ευαισθησία των φυτών-ξενιστών. Συνεπώς, η κατανόηση των αλληλεπιδράσεων που αναπτύσσονται μεταξύ της αντοχής των

φυτών-ξενιστών και των αφίδων (απλή ή πολλαπλή αντοχή στα επιβλαβή είδη εντόμων) είναι κριτικής σημασίας για την μείωση των επιπτώσεων της προσβολής/τροφικής δραστηριότητας των αφίδων επί των φυτών-ξενιστών. Οι Rossi et al. (1998) περιέγραψαν ένα γονίδιο (*Mi-gene*) το οποίο παρείχε αντοχή στα φυτά τομάτας από την προσβολή του είδους *Meloidogyne incognita* (ένα από τα είδη κομβονηματωδών με εξαιρετικά εκτεταμένο εύρος ξενιστών), ενώ ταυτόχρονα καθιστούσε τα φυτά ανθεκτικά στην προσβολή από το είδος αφίδας *Macrosiphum euphorbiae*. Αυτή η ανακάλυψη απέδειξε για πρώτη φορά ότι ένα και μόνο γονίδιο ενός φυτού θα μπορούσε να παρέχει αντοχή σε βιοτικές καταπονήσεις που προέρχονται από διαφορετικούς οργανισμούς. Ωστόσο, ένα αντίθετο φαινόμενο έχει παρατηρηθεί στα καλλιεργούμενα αγρωστώδη. Συγκεκριμένα, η αντοχή που παρουσιάζουν τα φυτά σιταριού στην προσβολή από δύο είδη αφίδων (*S. graminum* and *D. noxia*) εμπλέκει την συμβολή διαφορετικών χρωμοσωμάτων του γονιδιώματος του σιταριού (Castro et al., 2001). Επιπλέον, ενώ η αντοχή των φυτών έναντι του είδους *D. noxia* γενικά σχετίζεται κυρίως με το χρωμόσωμα 7D (Castro et al., 2001; Liu et al., 2001), η αντοχή που εκδηλώνεται ως αντιξένωση εναντίον του άλλου είδους (*S. graminum*) σχετίζεται κυρίως με το χρωμόσωμα 2B (Castro et al., 2001). Η προσβολή και η εκδήλωση τροφικής δραστηριότητας από τον κυστογόνο νηματώδη των σιτηρών, *Heterodera avenae* προκαλεί μια αύξηση στην βιολογική δράση της εστεράσης, της περοξειδάσης και του υπεροξειδίου της δισμουτάσης (superoxide dismutase) σε μια σειρά (H-93-8), η οποία προήλθε από τον υβριδισμό μεταξύ σιταριού που χαρακτηρίζονταν από ανθεκτικότητα και του αυτοφυούς είδους *Aegilops ventricosa* συγκρινόμενη με την ευαίσθητη ποικιλία σιταριού 'Anza' (Andres et al., 2001). Παρόλα αυτά, δεν πραγματοποιήθηκε εκτίμηση της πιθανούς συσχέτισης που υφίσταται μεταξύ της αντοχής που εκδηλώνουν τα φυτά σιταριού στον νηματώδη και την αφίδα. Συνεπώς, ο μοριακός μηχανισμός της αντοχής στις ζημιές που υφίστανται τα φυτά από τις αφίδες και η εφαρμογή του στην ανάπτυξη πολλαπλής αντοχής των καλλιεργούμενων φυτών στα επιβλαβή έντομα, αποτελεί ένα από τα πιο σημαντικά πεδία έρευνας που έχουν προκαλέσει υψηλό ενδιαφέρον για τη διαχείριση των προσβολών των επιβλαβών εντόμων.

ΠΡΟΕΚΤΑΣΕΙΣ ΤΗΣ ΖΗΜΙΑΣ ΠΟΥ ΠΡΟΚΑΛΕΙΤΑΙ ΑΠΟ ΤΙΣ ΑΦΙΔΕΣ

Η έρευνα που συντελείται για την προστασία της φυτικής παραγωγής

Η βασική έρευνα που επικεντρώνεται στη ζημία που προκαλείται από την τροφική δραστηριότητα των αφίδων τελικά θα ωφελήσει την παραγωγή των καλλιεργούμενων φυτών. Οι εντομολόγοι έχουν δουλέψει πάνω στους μηχανισμούς της αντοχής των φυτών στους τραυματισμούς που υφίστανται τα φυτά από την προσβολή/τροφική δραστηριότητα των εντόμων, αλλά και την παθογένεση των εντόμων που προκαλείται από το βακτήριο *Bacillus thuringiensis* (Bt), ενώ οι παθολόγοι των φυτών έχουν δουλέψει πάνω στον σχηματισμό του καρκινικού όγκου (crown gall) που προκαλούνται από το *Agrobacterium tumefaciens*. Η τεχνολογική πρόοδος που σημειώθηκε τα προηγούμενα πενήντα χρόνια επέτρεψε στους επιστήμονες να χρησιμοποιήσουν αυτή τη γνώση για να εισάγουν γονίδια Bt σε έναν αριθμό από καλλιεργούμενα φυτά, χρησιμοποιώντας ως φορείς πλασμιδίων το βακτήριο *A. tumefaciens*. Αυτό έχει οδηγήσει στην δημιουργία διαγονιδιακών φυτών που εκδηλώνουν αντοχή στα έντομα (Patlak, 1998). Η τρέχουσα επιρροή της προόδου που σημειώθηκε στο πεδίο αυτό για την ανθρωπότητα έχει ξεπεράσει κατά πολύ την φαντασία των ερευνητών που εισήγαγαν την πρωτογενή, βασική έρευνα των προγραμμάτων που αποσκοπούσε στην κατανόηση των συμπτωμάτων τραυματισμού που προκαλούνται στα φυτά-ξενιστές από την προσβολή και τροφική δραστηριότητα των εντόμων.

Παρομοίως, είναι ζωτικής σημασίας η κατανόηση των φυσιολογικών και μοριακών μηχανισμών ειδικά των αιτίων που προκαλούν τα συμπτώματα τραυματισμού των αφίδων στα φυτά-ξενιστές τους, ανεξαρτήτως αν αυτά εκδηλώνονται ως δραστική αναστολή της ανάπτυξης των προσβεβλημένων φύλλων ή του σχηματισμού (δημιουργίας) νεοπλάσματος. Συγκεκριμένα, μας παρέχει την απαραίτητη πληροφορία που είναι αναγκαία για την ανάπτυξη περισσότερο αποτελεσματικών διαδικασιών διαλογής (screening) των γενετικών πηγών των φυτών που εμφανίζουν/διαθέτουν αντοχή στα έντομα, συμπεριλαμβανομένων και των αφίδων (Clement and Quisenberry, 1999). Τέτοιου είδους βελτιωμένες διαδικασίες θα συντελούσαν σε σημαντική μείωση της διάρκειας των προγραμμάτων που επικεντρώνονται στην ανάπτυξη ποικιλιών των καλλιεργούμενων φυτών που εκδηλώνουν αντοχή στην προσβολή από αφίδες καθώς και από άλλους σημαντικούς

ζωικούς εχθρούς. Οι αφίδες συγκροτούν μια ομάδα από σημαντικούς ζωικούς εχθρούς στις καλλιέργειες των σιτηρών, χορτοδοτικών, κηπευτικών και οπωροφόρων καλλιεργούμενων ειδών. Συνεπώς, τα αποτελέσματα που αποκομίζονται από την ενίσχυση της βασικής έρευνας αναφορικά με τους τραυματισμούς που υφίστανται τα φυτά από τις αφίδες, θα συμβάλλουν στη σημαντική βελτίωση των προγραμμάτων ολοκληρωμένης διαχείρισης των επιβλαβών εντόμων και μέσω αυτού, στην αειφορία των γεωργικών οικοσυστημάτων σε παγκόσμιο επίπεδο.

Συμπεράσματα από την έρευνα αιχμής αναφορικά με την κατανόηση των τραυματισμών από την τροφική δραστηριότητα των αφίδων

Μολονότι τα συμπτώματα τραυματισμού που προκαλούνται στα φυτά από τις αφίδες έχουν αναγνωριστεί εδώ και πολύ καιρό, η ακριβής μέτρηση των προκαλούμενων από τις αφίδες συμπτωμάτων τραυματισμού στα φυτά, ακόμα υπολείπεται από την αντίστοιχη πρόοδο που έχει σημειωθεί πάνω σε άλλα πεδία σημαντικά πεδία έρευνας, όπως η παθολογία και η φυσιολογία των φυτών. Τα αποτελέσματα που προκύπτουν από αυτά τα ερευνητικά πεδία μπορούν να επιτρέψουν σημαντική πρόοδο και στο πεδίο μελέτης των τραυμάτων που υφίστανται τα φυτά από τις αφίδες. Για παράδειγμα, η χρήση τεχνικών imaging οι οποίες αναπτύχθηκαν για να καταγράψουν τις αλλαγές που υφίστανται τα φυτά όταν εκτείνονται σε καταπονήσεις (Chaerle and van der Straeten, 2001) για την ποσοτικοποίηση και την σύγκριση των συμπτωμάτων τραυματισμού από τις αφίδες θα μπορούσε να μας εφοδιάσει με λεπτομέρειες για τα χρονικά και χωρικά πρότυπα (pattern) σχηματισμού της χλώρωσης στα προσβεβλημένα φυτικά τμήματα. Η τεχνική είναι επίσης πιθανό να διευκολύνει τη συσχέτιση των φυσιολογικών και βιοχημικών μεταβολικών οδών μεταγωγής των σημάτων με την πρόκληση/εκδήλωση των τραυματισμών που υφίστανται τα προσβεβλημένα φυτά από τις αφίδες.

Οι αφίδες και άλλα έντομα που τρέφονται από το φλοιώμα των φυτών-ξενιστών τους επηρεάζουν αρνητικά το δίκτυο μεταφοράς των θρεπτικών στοιχείων αλλά και των μορίων τα οποία ρυθμίζουν την ανάπτυξη των φυτών, όπως οι ορμόνες στο αγγειακό σύστημα των φυτών. Οι τομές που πραγματοποιούνται στα στοματικά μόρια (στιλέτα) των αφίδων έχουν χρησιμοποιηθεί για να συλλέξουν και να μελετήσουν την φυσιολογία του φλοιώματος των φυτών. Επιπλέον, στην υφιστάμενη γνώση της μεταφοράς των φωτοσυνθετικών προϊόντων διαμέσου του φλοιώματος

των φυτών, είναι πλέον διαθέσιμες επαρκείς αποδείξεις που υποδεικνύει ότι τα πρωτεϊνικά μόρια αλλά και τα μόρια του RNA χρησιμοποιούν αυτό το μεταβολικό μονοπατι μεταγωγής για να ρυθμίζουν τη διαδικασία ανάπτυξης και φυσιολογίας τους (Crawford and Zambryski, 1999). Οι Madhusudhan και Miles (1998) συνέκριναν την κινητικότητα διαφόρων συστατικών του σιέλου στο φλοιώμα και ανακάλυψαν ότι η διαφορετική ανταπόκριση που εκδήλωναν τα φυτά μηδικής στην προσβολή τους από τα είδη αφίδων *Therioaphis trifolii maculata* και *Acyrtosiphon pisum* προκαλείται από τις υφιστάμενες διαφορές στην κινητικότητα που χαρακτηρίζουν τα συστατικά του σάλιου των εντόμων. Έτσι, μελέτες που εστίασαν στις αλληλεπιδράσεις των αφίδων και των φυτών-ξενιστών τους και πιο συγκεκριμένα οι αναλύσεις που επικεντρώθηκαν στους παράγοντες στο υπάρχουν στο σάλιο των αφίδων οι οποίοι προκαλούν τραυματισμούς στα προσβεβλημένα φυτά, χρειάζεται να συμπεριλάβουν εξίσου μικρά και μεγάλα μόρια το οποία κινούνται στο φλοιώμα των φυτών. Τα αποτελέσματα από μελέτες κινητικότητας του φλοιώματος οι οποίες χρησιμοποιούν συστήματα αφίδων-φυτών θα αποβούν χρήσιμα/επωφελή στα πεδία φυσιολογίας των φυτών, όπως επίσης και προστασίας των καλλιεργούμενων ειδών.

Οι νέες πρόοδοι που επιτεύχθηκαν σε άλλα πεδία της φυτοπροστασίας, όπως η πολλαπλή αντοχή των φυτών σε επιβλαβή έντομα, έχουν δημιουργήσει ένα εξαιρετικά ελπιδοφόρο πεδίο έρευνας. Για παράδειγμα, το γονίδιο Mi στην τομάτα το οποίο παρέχει προστασία στα φυτά από προσβολές κομβονηματοδών έχει αποδειχθεί ότι παρέχει στα φυτά της τομάτας αντοχή έναντι των προσβολών από αφίδες (Rossi et al., 1998). Οι Nombela et al. (2001) και Jiang et al. (2001) κατέδειξαν ότι τα διαγονιδιακά φυτά τομάτας τα οποία έφεραν το γονίδιο ήταν ταυτόχρονα ανθεκτικά και εναντίον του αλευρώδη του καπνού, *Bemisia tabaci*. Τα πειραματικά αυτά δεδομένα υποδηλώνουν ότι γενετικό υλικό (ποικιλίες, υβρίδια) που διαθέτει πολλαπλή αντοχή σε ζωικούς εχθρούς είναι πολύ πιθανό να παρέχει προστασία εναντίον σημαντικού αριθμού φυτοφάγων ειδών. Οι μηχανισμοί και η σχέση μεταξύ των συμπτωμάτων τραυματισμού που προκαλούν οι αφίδες στα καλλιεργούμενα φυτά και στην αντοχή που εκδηλώνουν τα φυτά σε άλλους βιοτικούς ή αβιοτικούς παράγοντες καταπόνησης (ανοχή στις χαμηλές θερμοκρασίες, αντοχή στα παθογόνα και σε φυτοφάγα είδη εντόμων), αποτελεί ένα συναρπαστικό πεδίο έρευνας. Οι ανακαλύψεις σε αυτό το πεδίο μπορούν δυνητικά να συμβάλλουν αποφασιστικά στη μείωση των τραυματισμών που υφίσταται ένας σημαντικός αριθμός καλλιεργειών από την προσβολή των αφίδων.

Το γενικό αλλομετρικό πρότυπο (allometric model) που ανέπτυξαν οι Enquist and Niklas (2002) έδειξε ότι τα πρότυπα ‘διανομής’ της βιομάζας των φυτών τα οποία παράγουν σπόρους, παρουσιάζουν ευαισθησία στις επικρατούσες τοπικές περιβαλλοντικές συνθήκες. Ο van Emden (1990) ανέφερε σημαντική απώλεια ξηράς ουσίας σε λαχανάκια Βρυξελλών που υφίσταντο προσβολή από χαμηλές πυκνότητες του είδους *Brevicoryne brassicae*. Η μείωση της ξηράς ουσίας συνέπιπτε με μείωση της ξηράς ουσίας του ριζικού συστήματος αλλά και της πυκνότητας των στομάτων των φυτών. Η αξιοποίηση της μελέτης των Enquist and Niklas (2002) ως βάση για την επίδραση των ειδών αφίδων (των οποίων η προσβολή δεν προκαλεί συμπτώματα επί των φυτών-ξενιστών) στην κατανομή της βιομάζας της καλλιέργειας θα μπορούσε να παράσχει νέες δυνατότητες εκτίμησης/αξιολόγησης των επιπτώσεων της τροφικής δραστηριότητας των αφίδων. Για να περιγράψουμε λεπτομερώς τους τραυματισμούς που υφίστανται τα προσβεβλημένα φυτά, είναι σημαντικό να κατανοηθεί, να αποσαφηνιστεί πλήρως η επίδραση της τροφικής δραστηριότητας των αφίδων στους φυσιολογικούς και βιοχημικούς μηχανισμούς συγκέντρωσης της βιομάζας του φυτού καθώς και η κατανομή τους μεταξύ των φύλλων, των στελεχών, των καρπών και των ριζών.

Επίσης, δεν έχει κατανοηθεί πλήρως η οικολογική διαμόρφωση των τραυματισμών που υφίστανται τα φυτά συνέπεια της προσβολής τους από αφίδες. Μέχρι σήμερα, οι περισσότερες βιβλιογραφικές πηγές που αναφέρονται στους βιοχημικούς και φυσιολογικούς μηχανισμούς της πρόκλησης των συμπτωμάτων προσβολής από τις αφίδες, έχουν εστιασθεί αποκλειστικά πάνω στις αλληλεπιδράσεις αφίδας και φυτού-ξενιστή, ενώ ο ρόλος των οικολογικών παραγόντων (π.χ. φωτοπερίοδος, θερμοκρασία, εδαφική υγρασία) δεν προσέλαβε αντίστοιχη προσοχή. Επιπλέον, παρόλο που πλέον είναι διαθέσιμες σημαντικές πληροφορίες αναφορικά με την αντίδραση των αφίδων σε διαφορετικά φυτά, δεν έχει κατανοηθεί η ποικιλία των αντιδράσεων με τις οποίες ανταποκρίνονται τα φυτά στην τροφική δραστηριότητα που εκδηλώνεται από διαφορετικά είδη αφίδων, σε ποικίλα γεωργικά οικοσυστήματα. Αυτός ο τύπος έρευνας θα μπορούσε να βελτιώσει την κατανόησή μας αναφορικά με την αναστολή της ανάπτυξης των φυτών που προκαλούν οι αφίδες και να συμβάλει αποφασιστικά στη διαχείριση των προσβολών των επιβλαβών ειδών αφίδων.

Είναι γνωστό ότι ο θάνατος εξειδικευμένων κυττάρων αποτελεί μια σημαντική παράμετρο του παράδοξου της αύξησης και της ανάπτυξης σε πολλούς ευκαρυωτικούς οργανισμούς (Dangl et al., 2000). Οι ανταποκρίσεις γήρανσης και

υπερευαισθησίας είναι δύο παραδείγματα που καταδεικνύουν το σημαντικό εύρος του προγραμματισμένου θανάτου των κυττάρων στα φυτά (Dangl et al., 2000). Μολονότι η απόπτωση είναι ένας γνωστός όρος στη μελέτη της νέκρωσης των κυττάρων στους ζωικούς οργανισμούς, είναι ειρωνικά μια ελληνική λέξη που χρησιμοποιείται για να περιγράψει την πτώση των πετάλων από τα άνθη και των φύλλων από τα φυτά.

Γενικά, δεν έχουν ακόμα αποσαφηνιστεί οι μηχανισμοί των αποπτωτικών νεκρών κυττάρων στα φυτά (Dangl et al., 2000). Η αναστολή της ανάπτυξης των φυτών που προκαλείται από τις αφίδες συνήθως περιλαμβάνει την χλώρωση, αντιδράσεις υπερευαισθησίας και τη νέκρωση των προσβεβλημένων φυτικών τμημάτων. Η παραμόρφωση των ιστών του φυτού (ή ο σχηματισμός νεόπλασματος) που προκαλείται από τις αφίδες έχει συχνά περιγραφεί ως όγκοι επί των ιστών ή ως μη φυσιολογική αύξηση. Αυτά τα συμπτώματα είναι πιθανό ενδεικτικά του θανάτου των κυττάρων που προκαλείται από την τροφική δραστηριότητα των αφίδων. Επιπλέον, οι συγκριτικές μελέτες για την αναστολή της ανάπτυξης και το νεόπλασμα στα φυτά και την απόπτωση στα συστήματα των ζωικών οργανισμών θα μπορούσαν να εξασφαλίσουν νέες πληροφορίες που θα επέτρεπαν την πλήρη αποσαφήνιση των συμπτωμάτων τραυματισμού που υφίστανται τα φυτά και προκαλούνται από την προσβολή/τροφική δραστηριότητα των αφίδων. Επίσης, μπορεί δυνητικά να αποβούν επωφελείς στην έρευνα που διεξάγεται για τον καρκίνο και κατ' επέκταση για την υγεία του ανθρώπου και των ζώων.

Παράρτημα-Φωτογραφικός οδηγός συμπτωμάτων



Όγκοι σε φύλλα πεκάν από προσβολή του είδους *Phylloxera notabilis*



Χαρακτηριστικός όγκος και πυκνοί πληθυσμοί του είδους *Baizongia pistaceae* σε κοκορεβυθιά, *Pistacia terrebinthus*



Όγκος στην επάκρια βλάστηση κοκορεβυθιάς (*Pistacea terrebinthus*)



Επάρματα στην επιφάνεια του ελάσματος φύλλου φτελιάς, λόγω προσβολής από το είδος *Tetraneura ulmi*



Επάρματα στην επιφάνεια του ελάσματος φύλλου φτελιάς, λόγω προσβολής από το είδος *Tetraneura ulmi*



Έντονη προσβολή από την κηκιδόβια μορφή της φυλλοξήρας
(*Phylloxera vitifoliae*) σε φύλλο αμπέλου



Νέκρωση και εξασθένηση πρέμνων λόγω προσβολής από τη φυλλοξήρα της αμπέλου



Δημιουργία όγκου στο μίσχο φύλλου μαύρης λεύκης (*Populus nigra* var. *kanaki*).

Προσβολή από το είδος *Pemphigus bursarius*



Χαρακτηριστικός όγκος από προσβολή του είδους *Pemphigus vesicarius* σε είδος λεύκης



Έντονη συστροφή του ελάσματος των φύλλων σε επάκρια βλάστηση ροδακινιάς λόγω προσβολής από το είδος *Myzus persicae*



Ενήλικα άπτερα και ατελή προνυμφικά στάδια της αφίδας των σιτηρών *Rhopalosiphum padi*



Πυκνή αποικία της αφίδας του αραβοσίτου *Rhopalosiphum maidis*



Μεταχρωματισμοί σε φύλλο αγραστώδους συνέπεια προσβολής του είδους *Schizaphis graminum*



Αποικία του είδους *Therioaphis trifolii* σε φύλλο μηδικής



Διαφάνεια των νεύρων σε φύλλα μηδικής λόγω προσβολής από *Therioaphis trifolii*



Διάσπαρτα άτομα του είδους *Macrosiphum euphorbiae* σε άνθος πατάτας



Παραμορφώσεις σε καρπίδια μηλιάς από το είδος *Dysaphis (Romaphis) plantaginea*

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

Ξενόγλωσση

Blackman, R.L. and V.F. Eastop. 1994. Aphids on the World's Trees. An Identification and Information Guide. CAB International in association with the Natural History Museum, Wallingford Oxfordshire OX10 8DE, UK, p. 801-803.

Blackman, R.L. and V.F. Eastop. 1984. Aphids on the World's Crops. An Identification and Information Guide. John Wiley and Sons, p. 7-9.

Quisenberry, S.S. and X. Ni. 2007. Feeding Injury. 2007. *In: Aphids as Crop Pests.* (Eds. H.F. van Emden and R. Harrington). CAB International. Wallingford Oxfordshire OX10 8DE, UK, pp. 331-347.

Peterson, J., W. F. Tjalingii and J. Hardie. 2007. Host-plant Selection and Feeding. *In: Aphids as Crop Pests.* (Eds. H.F. van Emden and R. Harrington). CAB International. Wallingford Oxfordshire OX10 8DE, UK, pp. 87-107.

Stroyan, H.L.G. 1984. Aphids-Pterocommatinae and Aphidinae (Aphidini) Homoptera, Aphididae. Royal Entomological Society of London. Handbooks for the Identification of British Insects Vol. 2, Part 6 (Ed. M.G. Fitton), 41 Queen's Gate, London SW7 5HU, UK, p. 4.

Ελληνική

Τζανακάκης, Μ.Ε. Μαθήματα Εφαρμοσμένης Εντομολογίας 2. Ειδικό Μέρος. Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο Θεσσαλονίκης, Υπηρεσία Δημοσιευμάτων, σελ. 64-70.