

Gåder i bladlusenes verden

O. E. Heie

Heie, O.E.: Riddles in the world of aphids.

Ent. Meddr 75: 133-146. Copenhagen, Denmark. 2007. ISSN 0013-8815.

After having studied aphids in more than half a century I have met several riddles and questions, which seem difficult to answer. These riddles are concerning the following fields: 1) The choice of host plants: How do alate aphids find their host, why do some species choose different host plants in different localities, and why are most species monophagous? 2) Host alternation: Why do aphids prefer either the primary or the secondary host, why do males only develop on secondary hosts of some species, why not live on herbs alone, and why remain on plants with poor contents of amino acids? 3) Variation in size of populations: Why are some species on common plants rare, how do climatic changes have influence on population sizes, and why is a small population in spring followed by a large one in autumn in some years in some birch aphids? 4) Morphology: Why have different generations of the same species in some cases different colours, and what is the importance of such characters as swollen siphunculi and large tubercles? 5) Geographical distribution: Why do some species only occur in a small part of a little country like Denmark, and how do aphids arrive in Denmark from areas far away? 6) Paleontology and evolution: Did the first aphids live on the northern or the southern hemisphere, why was the biodiversity in the Cretaceous larger than in the present time, when did aphids get host alternation, when did the first parthenogenetic aphids appear, when did most of them become viviparous, and how does the correct phylogenetic tree look like?

O. E. Heie, Holtegårdsvej 57, 2840 Holte. E-mail: o.e.heie@hotmail.com.

Resumé

Efter at have studeret bladlus i over 50 år har jeg stillet mig selv adskillige spørgsmål, idet mange forhold synes gådefulde: 1) Valg af værtplanter: Hvordan finder de vingede bladlus deres værtplante, hvorfor vælges forskellige værtplanter på forskellige lokaliteter for nogle arters vedkommende, og hvorfor har nogle bladlus kun en enkelt slægt eller endog art som værtplante? 2) Værtskifteforhold: Hvorfor foretrækker nogle arter at leve udelukkende på den primære eller den sekundære værtplante, hvorfor udvikles hanner kun på sekundærværten hos nogle bladlus, som er i stand til at leve udelukkende på primærværten, og hvorfor forbliver mange bladlus sommeren igennem på primærværter, som om sommeren byder på dårlig ernæring? 3) Variation i populationsstørrelse: Hvorfor er nogle bladlus på almindelige planter sjældne, hvordan har klimaforhold indflydelse på populationsstørrelsen, og hvorfor følger stor populationsstørrelse om efteråret efter en lille forårspopulation i visse år hos nogle bladlus på birk? 4) Udseende: Hvorfor har forskellige generationer hos en og samme art i visse tilfælde forskellige farver, og hvad er den funktionelle betydning af visse karakterer som for eksempel opsvulmede rygør og store tuberkler (knuder) i panden eller på kroppen? 5) Geografisk udbredelse: Hvorfor har nogle bladlusarter en skæv udbredelse i et lille land som Danmark, og hvordan sker overførsel af arter til Danmark fra fjerne dele af verden? 6) Palæontologi og evolution: Levede de første bladlus på den nordlige eller den sydlige halvkugle, hvorfor var biodiver-

siteten i Kridttiden større end i nutiden, hvornår opstod jomfrufødsel, værtskifte og evnen til at føde unger i stedet for at lægge æg; og hvordan ser det korrekte stamtræ ud?

Indledning

Når man i over et halvt århundrede har beskæftiget sig med bladlus, kan man næsten ikke undgå at stille sig selv nogle spørgsmål, som synes umulige eller næsten umulige at besvare. Måske kan en anden engang i fremtiden tage specialet op og forhåbentlig prøve at løse nogle af disse gåder. Jeg har altid været ked af, at en yngre student hidtil ikke kunne tage arven op efter mig, og nu er jeg blevet så gammel, at jeg formentlig er udelukket fra at kunne gøre det selv.

1. Gåder i forbindelse med værtplantevalg

Det første spørgsmål må være: Hvordan kan det lykkes vingede bladlus at lande på netop den plante, som de er i stand til at ernære sig af og føde unger på? I mange tilfælde er det kun en enkelt slags plante, og den kan endog være ret sjælden og vokse langt fra det sted, hvorfra den vingede bladlus startede. Måske bruger de synssansen, måske lugtesansen, eller måske må de nøjes med at smage sig frem. Hvis der i forvejen findes artsfæller på planten, kan de måske sanse dem ved hjælp af lugtesansen. Det synes i hvert fald at være tilfældet for vingede hunner (sexuparæe) af *Anoecia corni*, som i efterommeren forlader græsrodde for at opsøge kornel, idet man i reglen finder nogle få blade, hvorpå mange vingede bladlus flokkes i et antal på 5-7 eller endog flere, mens flertallet af bladene er uden bladlus. Lugtesansen må være vigtig. Vingede hunner har nemlig flere rhinarier (lugteorganer) på antennerne end uvingede, og vingede hanner har endnu flere, svarende til, at de befrugtningsskrævende uvingede hunner har duftorganer på bagbenene.

Nogle spørgsmål drejer sig naturligt nok om valg af værtplanter. Når man betænker, hvor forholdsvis tit vingede bladlus tilfældigt lander på ikke-værtplanter, kan man undre sig over, at mange almindelige planter ikke er blevet overtaget som nye værtplanter for en eneste art. Almindelige planter som syren, vildvin og platan har aldrig bladlus, og andre endnu almindeligere planter bliver sjældent angrebet, skønt bladlus har dem som værtplanter. Eksempler herpå er mælkebøtte, som kan angribes af tre arter på de overjordiske dele, men to af disse (*Uroleucon taraxaci* og *Aulacorthum palustre*) må betragtes som sjældne, samt den overordentlig almindelige plante glat vejbred, som angribes af en enkelt, men ret sjældent set art (*Aphis plantaginis*). Når man tager i betragtning, hvor almindelig stor nælde er, kan det i høj grad undre, at man kun ret sjældent finder de to arter, der kan leve på denne planteart. Man kunne naturligvis antage, at disse planter, indeholdt stoffer, som virkede afskrækkende på bladlus, men selv den giftige stormhat (venusvogn, *Aconitum*) angribes tit af arten *Delphinium junackianum* (Heie, 2004), og den insektædende plante soldug kan tjene som vært for nogle bladlus.

De fleste bladlus har som nævnt kun en enkelt planteslægt eller endog kun en enkelt planteart som værtplante, og det må betyde, at den enkelte bladlusart har udviklet en ganske specifik præferens, altså smag for en ganske bestemt slags sirørssaft. Fordelen skulle vel være, at konkurrence med andre bladlus derved forhindres eller hæmmes. Måske findes der en anden forklaring, nemlig at den enkelte planteart har udviklet særlige midler til undgåelse af snyltere, så en bladlus skal have opnået immunitet over for det pågældende afskrækningsmiddel.

Det er vanskeligt at forestille sig, at konkurrence hæmmer samliv mellem to eller flere bladlusarter på den samme værtplante, for man har mange eksempler på, at flere arter bladlus angriber den samme art værtplante, og at de alle på denne er i stand til at

danne store kolonier uden at genere hinanden. Det er i det hele taget meget vanskeligt at forestille sig, at bladlus konkurrerer om føden. De fleste planter, man undersøger, er frie for de bladlus, som kan leve på dem, og på træer, hvor der som på birk kan optræde adskillige arter samtidig, er der altid fri plads til udvidelse af populationerne. Kun på dyrkede planter i monokulturer som f.eks. sukkerroer kan der optræde så kolossale mængder af bladlus, at der ikke ser ud til at kunne være flere, fordi planterne simpelt hen dør, hvis der da ikke sker det, at snyltehvepse, mariehøns, syrphidelarver og andre fjender eller svampeangreb forinden udsletter bladluskolonierne. Desuden produceres der vingede individer, når en koloni opnår en vis størrelse, og de kan sørge for spredning til friske planter, hvorved planten undgår overbefolkning. Det menes, at berøring af naboindivider får dyrene til at få vinget afkom.

Det må da formentlig også være en stor ulempe at være kræsen, fordi chancen for en vinget bladlus for at lande på den rigtige plante synes næsten mikroskopisk.

Ferskenbladlusen betragtede jeg engang som en af Danmarks mest almindelige bladlus, da jeg har fundet den på flere lokaliteter i Danmark end nogen anden art, men årsagen var den, at jeg i flere år viede bederoer og kartofler særlig opmærksomhed. Arten er polyfag, altså næsten ligeglad med, hvor den henter sin føde, og man kunne derfor vente at finde den på alle mulige planter i det fri. Virkeligheden er dog den, at jeg næsten kun har fundet den på bederoer, kartofler og ferskentræer samt på forskellige andre dyrkede planter, især indendørs. Jeg har underligt nok kun yderst sjældent fundet den på vilde planter i naturen.

Den dygtigste bladlusforsker, der nogen sinde har levet, er hollænderen Dick Hille Ris Lambers. Han fortalte mig engang, at bladlusenes værtplantepræferens ændrede sig, når de trængte langt nordpå, og dette kan jeg selv bekræfte efter et besøg i Island, hvor jeg fandt visse arter på planter, som de ellers aldrig inficerer (Heie, 1964). Dette forhold er også en gåde. *Acyrtosiphon auctus*, der normalt lever på strandarve (*Honckenia peploides*), gik her på bl.a. fladstjerne og hyrdetaske, *Macrosiphum euphorbiae* observeredes på røllike, hvilket er en ret usædvanlig værtplante for denne art, og en koloni af *Macrosiphum chodkovskiy*, hvis normale vært er mjøldurt (*Filipendula ulmaria*), blev fundet på gederams. Jeg vil kalde dette fænomen for "værtforvirring på nordlige breddegrader".

Endvidere kan præferens for visse planter være forskellig forskellige steder i verden. Mens sekundærværterne for den yderst almindelige rosenbladlus *Macrosiphum rosae* her i landet er medlemmer af kartebollefamilien, er gederams (*Chamaenerium angustifolium*) en almindelig sekundærvært for arten i Sverige. Måske er det blot endnu et eksempel på "værtforvirring på nordlige breddegrader"? I Danmark er arten aldrig blevet fundet på gederams.

Et andet eksempel på variation med hensyn til værtplantevalg er *Lipaphis erysimi*, der i Europa går på mange korsblomstrede planter undtagen kål og andre arter af slægten *Brassica*, mens den i den øvrige del af verden er et alvorligt skadedyr på kål og somme tider dér går under navnet *L. pseudobrassicae*. Dette er dog et synonym. Der er ingen morfologisk forskel mellem dem, og som det eneste europæiske land har Danmark faktisk haft den som skadedyr på kålroer (*Brassica napus rapifera*).

2. Gåder i forbindelse med værtskifte

For de værtskiftende arters vedkommende, er der flere forhold, som virker gådefulde, f.eks. at man normalt kun finder dem på den ene af værtplanterne. *Myzus lythri* er for eksempel ret tit set på sin sekundærvært kattehale (*Lythrum salicaria*), mens jeg aldrig har observeret den på primærværten, som i øvrigt må betragtes som sjælden, nemlig weichseltræ (*Prunus mahaleb*). Man kunne ligefrem antage, at denne bladlus også kan overvintre på kattehale, men i så fald skulle den kunne overvintre som æg på begge

værter, og det kender man ellers kun uhyre sjældent til, vel egentlig kun hos den stribede kartoffelbladlus *Macrosiphum euphorbiae*, som lever både på rose og et utal af urteagtige planter. Ribs-skjaller-bladlusen *Hyperomyzus rhinanthi* er tit her i landet fundet på sekundærværten skjaller, mens jeg kun har fundet den på primærværten ribs i Island (Heie, 1964). Zoocecidier af *Cryptomyzus korschelti* er overordentlig almindelige på blade af primærværten fjeldribs, mens bladlusen kun sjældent er fundet på sekundærværten skovgaltetand. Havrebladlusen *Rhopalosiphum padi* har værtskifte mellem hæg og græsser. Hæg er nok ikke ualmindelig her i landet, men det er dog ikke en af vore almindeligste vækster. Alligevel er det ikke nogen gåde, at denne bladlus er uhyre almindelig på korn og andre græsser, for næsten hver gang man i forsommeren kigger på hæg, er denne vækst stærkt inficeret med denne art bladlus.

Værtskifteforhold kan frembyde flere gåder. En del værtskiftende bladlus kan godt forblive på primærværten fra forår til efterår, men der eksisterer et mærkeligt fænomen for i hvert fald nogle af disse bladlus' vedkommende, idet deres vingede hanner nemlig mærkeligt nok kun dannes på sekundærværterne, mens de vingede hunner, som skal føde de uvingede hunner, som hannerne skal parre sig med, for at disse hunner kan få lagt de befrugtede vinteræg, kan opstå både på primær- og sekundærværter sidst på sommeren. Det er tilfældet hos hyldebladlusen *Aphis sambuci*, der har forskellige urter som sekundærværter, bl.a. pragstjerne og skræppe, hvor den lever på rødderne, endvidere for *Dysaphis sorbi*, som har røn som primærvært og medlemmer af klokkeblomstfamilien som sekundærværter, samt for *Hyalopterus pruni*, der værtskifter mellem blomme og tagrør. Det betyder ejendommeligt nok, at værtskiftet fra primær- til sekundærvært er nødvendig for befrugtning af de overvintrende æg for disse arters vedkommende.

Værtskifte er et gammelt fænomen og må være udviklet adskillige gange i fortiden, sandsynligvis fem gange, måske endog syv. Det forekommer hos følgende familier (af andre kaldt underfamilier): Adelgidae, Phylloxeridae, Hormaphididae, Anoeciidae, Eriosomatidae og Aphididae.

Værtskifte må for de fleste bladlus' vedkommende, dvs. arterne af familien Aphididae, antages at være udviklet i midten af Tertiær, da en stor del af Jordens plantebælter, dvs. stepper og savanner, kom til at bestå af dækfrøede urteagtige planter, f.eks. græsser og kurvplanter. Før den tid har bladlus tilhørende denne familie sikkert kun levet på nåletræer og træagtige dækfrøede planter og måske også sporeplanter. Hos alle andre familier med værtskifte sker dette om efteråret ved, at vingede jomfruhunner flyver fra sekundær- til primærværten og føder uvingede befrugtningsskrævende hunner og uvingede hanner dér, mens det hos aphididerne er helt anderledes, idet vandringen her foretages af to forskellige slags individer, nemlig dels vingede hunner, som føder de uvingede befrugtningsskrævende hunner, dels vingede hanner.

Værtskifte hos bladlus kan forklares ved, at træer og buske, der fungerer som primærværter, hvorpå vinteræggene lægges, kun har tilstrækkelige koncentrationer af aminosyrer i sirørssaften om foråret, når der skal dannes nye blade og kviste, og så igen om efteråret, når aminosyrerne skal transporteres væk, for at proteinerne i bladene ikke skal gå tabt ved løvfald. Om sommeren er træer og buske dårlige værter, fordi sirørssaften da næsten kun er sukkervand, altså indeholder tomme kalorier, idet der på det tidspunkt ikke er behov for dannelse af proteiner i nye blade. Det har derfor været en stor fordel at kunne udnytte urter i den varme årstid. Hos urter er der sommeren igennem plantedele i vækst, som derfor behøver aminosyrer til dannelse af proteiner. De bladlus, som forbliver på vedplanter hele året, formerer sig derfor næsten ikke midt om sommeren, f.eks. *Drepanosiphum* spp. på ahorn og *Euceraphis* spp. på birk. Andre benytter sig af særlige strategier. Arter af *Periphyllus* oversommer som "sommernymfer" (dimorfer), der ikke tager føde til sig og enten undgår vandtab ved hjælp af hudfortykkelser på ryggen, som derved får lighed med et skildpaddeskjold, samt bladformede hår til at dække kroppens sider med

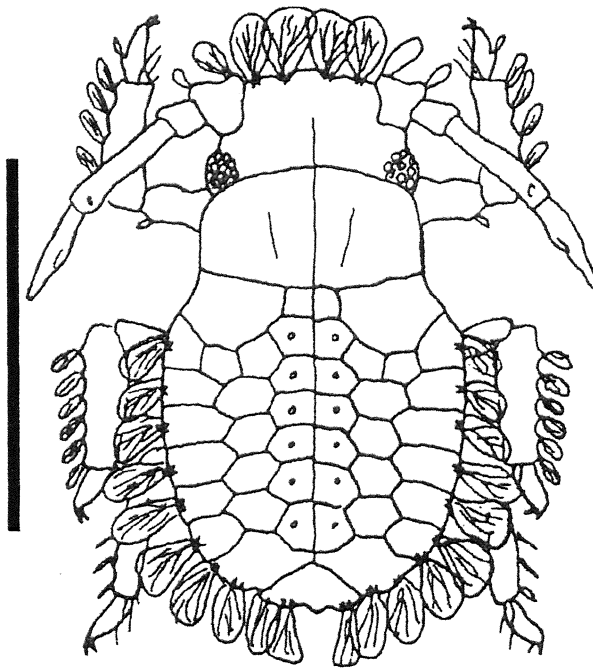


Fig. 1. Dimorf af *Periphyllus testudinaceus*. Målestok 0,5 mm. (Efter Heie, 2004).

(*P. testudinaceus* (fig. 1), *P. hirticornis* og *P. californiensis*) eller undgår vandtab ved hjælp af kraftig behåring og sammenklumpning af mange individer (*P. acericola* og *P. aceris*), og andre igen klarer problemet ved at lægge de overvintrende æg i begyndelsen af sommeren som f.eks. *Aphis farinosa* på pil, *Glyphina betulæ* på birk og *Mindarus abietinus* på ædelgran. Sidstnævnte har kun tre generationer om året.

Man kan stille sig selv to spørgsmål: 1) Hvorfor går de værtskiftende arter ikke over til udelukkende at leve på urteagtige planter, hvor sirørssaft med aminosyrer altid er tilgængelig? og 2) Hvorfor bliver de arter, som udelukkende lever på vedplanter, ikke værtskiftende? Som svar på det første spørgsmål har man gættet på, at årets første generation, stammoderen (fundatrix), som klækkes af det overvintrende æg, og som i mange henseender ser anderledes ud end de følgende generationer, er så specialiseret, at den ikke kan leve på andre planter (Moran, 1988). Man kender ganske vist tilfælde, hvor det trods alt er lykkedes for bladlus at gå fra at have værtskifte til udelukkende at leve på de tidligere sekundærværter, altså urteagtige planter. Det gælder f.eks. arter af *Cryptomyzus*, som fra at skifte mellem *Ribes* spp. som primærværter og læbeblomster som sekundærværter er gået over til udelukkende at leve på læbeblomster (men mærkeligt nok har man her hos disse også eksempler på overgang fra værtskifte til liv udelukkende på *Ribes*). Hos de pågældende arter har fundatrix udviklet sig til at have mere lighed med de følgende jomfrugenerationer end med fundatrix hos de værtskiftende arter, hvorfra de stammer.

Svaret på det andet spørgsmål er måske ikke nogen gåde. Der har simpelt hen ikke været tid eller mulighed for en genetisk ændring, som gør det muligt for mange bladlus på træer at leve af den form for føde, som urter kan levere, men det er dog lykkedes for nogle bladlus i tidligere jordperioder at foretage springet, for alle bladlus levede

oprindeligt kun på træagtige planter. Det er som nævnt formodentlig sket cirka 5-7 gange.

For adelgidernes vedkommende er værtskiftet meget gådefuldt. For det første er begge værter træer. Mens primærværten altid er gran (*Picea*), er sekundærværten et andet nåletræ. For det andet går der to år mellem vandringen fra gran til det andet træ og næste gang, det sker. Her er det vanskeligt at se fordelene ved værtskiftet, navnlig fordi flere af de værtskiftende arter er blevet ophav til arter, der er gået over til udelukkende at leve på enten den oprindelige primærvært eller den oprindelige sekundærvært.

Druelusen *Viteus vitifoliae*, som hører til dværglusene (Phylloxeridae), har en særlig slags skifte, nemlig fra vinens overjordiske dele til dens rødder, men det er ikke en gåde. Rødder af vedplanter vokser jo om sommeren og skal derfor sommeren igennem have aminosyrer. Rødder af træer benyttes i øvrigt også af mange eriosomatider, som altså har træer som både primær- og sekundærværter.

Familien Eriosomatidae (tidligere kaldt Pemphigidae), som først og fremmest har værtskiftende medlemmer, er meget stærkere knyttet til denne form for livscyklus end Aphididae. Kun meget sjældent har denne familie erobret nye værtplanter gennem millioner af år.

Den almindelige rosenbladlus (*Macrosiphum rosae*) har en slægtning med lysere rygrør, *Macrosiphum euphorbiae* (den sribede kartoffelbladlus), der menes at være kommet til Europa fra Nordamerika så sent som i begyndelsen af 1900-tallet. I sit hjemland er den almindelig på rose, mens den i Europa, altså også her i Danmark, længe kun har været almindelig på en lang række urteagtige planter, bl.a. kartoffel. Den er altså udpræget polyfag ligesom ferskenbladlusen (*Myzus persicae*). I lange tider kunne man ikke finde den på rose i Europa, mens den i de seneste årtier omsider er blevet truffet på rose her, blandt andet i Danmark, ofte side om side med *M. rosae*. Det ser altså hermed ud til, at bladlusenes smagssans kan ændres på ret kort tid, og at værtskifte tilsyneladende kan tabes for så senere at opstå igen, nok fordi visse gener har været til stede hele tiden, men hidtil været forhindret i at fungere.

Indenfor familien Lachnidae er de fleste slægter knyttet til træer som deres eneste værtplanter. De eneste undtagelser er den gruppe, som rummer slægterne *Trama*, *Protrama* og *Neotrama*. Disse er anholocykliske, dvs. forplanter sig ved partenogenese hele året og lægger aldrig æg, og de lever på rødder af urter. Det er en gåde, hvad deres oprindelige primærvært har været, idet det må formodes, at stamformen var værtskiftende, skønt ingen lachnider i dag har værtskifte. Hos værtskiftende bladlus forplanter generationerne på urteagtige planter sig i øvrigt altid ved partenogenese.

3. Gåder i forbindelse med populationsændringer

De fleste tror nok, at bladlus er meget almindelige, blot fordi man ser mange bladlus på sine roser eller sukkerroemarker, men i virkeligheden er de i reglen ret svære at finde. På en ekskursion på et par timer kan jeg være heldig at observere 12-15 arter, men oftest iagttager jeg kun to eller tre, og i året 2007 har det i reglen været nul.

Chancen for at finde bladlus varierer meget fra år til år, men det kan ikke betragtes som gådefuldt, at f.eks. året 2007 har været et bladlusfattigt år, for en overgang var det for hedt og tørt for dem og senere på sommeren ødelagde store mængder af regn livsbetingelserne. I løbet af dette år observerede jeg kun 36 arter, flest i begyndelsen af sommeren. Desuden var 2006 et endnu dårligere år for bladlus, idet jeg da kun iagttog 22 arter, så der kan ikke have været lagt ret mange overvintrende æg. Det bør dog tages i betragtning, at jeg ikke er så god til at bukke mig som tidligere, så rødder er sjældent blevet undersøgt i de senere år. Nogle bladlus som f.eks. *Macrosiphoniella achilleae* på røllike, *M. artemisiae* på gråbynke og *Myzocallis coryli* på blade af hassel er eksempler på

meget almindelige arter, der forbavsende nok har været umulige at opspore i året 2007. For mange andre arters vedkommende gælder det, at de har været meget fåtallige eller overhovedet ikke observerede i 2007. Særligt bladlusrige år var derimod for eksempel 1957 og 1958 med henholdsvis 155 og 154 iagttagne arter. I året 2000 iagttog jeg 78 arter, hvilket vistnok er omkring det normale antal. Året 2005 var "middelgodt", idet jeg da observerede 44 arter i alt. Jeg er ved at være bange for, at mange af vore bladlusarter er uddøde i de seneste år, men ved godt, at min frygt nok ikke deles af andre. Det vil være spændende at se, hvordan klimaændringer i fremtiden vil komme til at påvirke vor bladlusfauna.

Det bør tilføjes, at særdeles mange af de arter, der er fundet her i landet, nemlig 93 ud af 471, altså ca. 20%, kun er set en enkelt gang, f.eks. *Microlophium primulae* (på kodriver), *Anthracosiphon hertae* (på kragefod og gåsepotentil), *Acaudinum centaureae* (på knopurt), *Tinocallis platani* (på elm) og *Aulacorthum palustre* (på kurvplanter). Arten *Pleotrichophorus persimilis* er også kun fundet en eneste gang på sin vært, markbynke (*Artemisia campestris*), og det er lidt af en gåde, hvorfor alle de fem arter af bladlus, der lever på markbynke, er sjældne, mens det absolut ikke er tilfældet for alle dem på gråbynke.

I slutningen af 1950'erne og begyndelsen af 1960'erne studerede jeg i særdeleshed bladlus på birk. På et træ i min have konstaterede jeg i en kort årrække en besynderlig variation i populationsstørrelse af tre bladlusarter, specielt *Euceraphis punctipennis*. Hvert andet år fremviste populationskurven en stor pukkel i forsommeren og en mindre i eftersommeren, og i de mellemliggende år var det omvendt, altså en lille pukkel i forsommeren og en stor i eftersommeren. Midt på sommeren var der altid kun få, hvilket som nævnt ovenfor stod i forbindelse med det lille aminosyreindhold i sirørssaften. Der var ikke noget mystisk ved, at en stor population i det ene års eftersommer resulterede i en stor om forsommeren det følgende år, eller at en lille efterårspopulation blev efterfulgt af en lille forårspopulation næste år, ej heller at en stor forårspopulation blev efterfulgt af en lille samme år efter en sommer fattig på næring. Men det virkede ejendommeligt, at der hvert andet år efter en lille forårspopulation fulgte en stor samme efterår! I øvrigt fulgte variationerne i populationsstørrelse af de tre arter stort set hinanden, hvilket er endnu et tegn på, at konkurrence mellem bladlus på samme plante er usandsynlig.

Almindeligvis observeres bladlus på træer og buske tidligere på året end arter på urteagtige planter. Det er forståeligt, når det drejer sig om værtskiftende arter, men svært at forstå, når det også gælder arter, der gennemfører hele deres livscyklus på urteagtige planter. Måske klækkes deres overvintrende æg ret sent?

I øvrigt er det vanskeligt at forstå, at overvintring i visse tilfælde overhovedet synes mulig. Arter, der udelukkende lever på urteagtige planter, må selvfølgelig lægge deres befrugtede æg på disse, men hvordan bærer bladlus på enårige urter sig ad? Det gælder f.eks. *Impatiens*-arterne på balsamin. Deres vært overvintrer jo kun som frø i eller på jorden.

4. Gåder i forbindelse med udseende

De fleste bladlus er camouflerede, idet de er grønne eller gulgrønne som de plantedele, de sidder på. Som det vil blive nævnt nedenfor er *Monaphis antennata* på birk et vældigt godt eksempel, ligeledes *Macrosiphoniella achilleae*, som er hvidlig og grøn ligesom blomsterne af røllike, som den lever på, den blågrønne *Delphiniobium aconiti*, der findes på de blågrønne stængler og mellem de blå blomster af stormhat, og *Corylobium avellanae*, der har samme udseende som de unge kviste af hassel, hvorpå den sidder. De fleste bladlusfjender har jo et godt farvesyn (dog ikke syrphidelarver, som er blinde).

Men hvorfor er andre arter farvestrålende og meget lette at få øje på? Det gælder f.eks. *Callipterinella tuberculata* på blade af birk. Den er gul med brunt hoved, med den

forreste del af bagkroppen rød og med en sort rygplet bagtil på bagkroppen. Mange bladlus er sorte og derfor lette at se på grøn eller gul baggrund, især da de ofte danner store kolonier, men karakteristisk nok forsvares mange af disse bladlus af myrer. *Uroleucon tanacetii* er strålende rød og lever på gule nedre blade af rejnfan, dog skjult, idet den kun findes på disse blades undersider. Når bladlus i det hele taget især findes på undersider af blade, er det dog nok ikke for at være i skjul for fjender, men snarere for at være i ly for regn eller meget stærk sol.

En højst ejendommelig og usædvanlig farve hos bladlus, der ikke lever underjordisk på rødder, er hvid. Denne farve har *Macrosiphum lisae*, der lever på blade af gederams, som farves gule, men kun på planter, der vokser i skygge og ikke blomstrer. Deres hanner er imidlertid lyserøde!

Farven kan altså mystisk nok variere fra generation til generation. Det er f.eks. tilfældet hos havrebladlusen *Rhopalosiphum padi*. Fundatrix på hæg er lysegrøn med rødlige pletter ved basis af rygrørene, de følgende jomfrugenerationer på hæg er mørkebrune eller sorte med voksputter, mens generationerne på græsser er smudsiggrønne eller brunlige med rødlige pletter bag rygrørene. Farven af *Hyalopterus pruni* er udelukkende grøn på primærværten blomme, mens der på sekundærværten tagrør mærkeligt nok optræder både grønne og røde individer.

Mange andre bladlus, heriblandt *Macrosiphum rosae* kan optræde i flere farvevariationer, i reglen grøn og rød. En enkelt gang har jeg observeret en koloni af *Macrosiphum rosae* med lutter gule individer. Andre arter kan også pludselig vise sig med en ny farve.

De fleste bladlus har sorte øjne, mens nogle, f.eks. arterne af *Macrosiphoniella*, har røde øjne. Det kan synes ejendommeligt.

Lange rygrør kan være en ulempe, hvis man er afhængig af besøg af myrer, der tapper det sukkervand, som kommer ud af gattet. Rygrørsvædsken, som afgiver dampe, der afskrækker andre bladlus, har mindre betydning hos myrebesøgte bladlus, fordi myrerne kan forsvare dem, så advarselsferomoner altså ikke er så nødvendige. Det kan derfor ikke undre, at bladlus, som har myrebesøg, har kortere rygrør end bladlus uden myrebesøg, men hvorfor har så *Euceraphis* spp. på birk så yderst korte rygrør, mens slægtningene *Drepanosiphum* spp. på løn har særdeles lange rygrør? Ingen af dem har myrebesøg. En anden mærkelig egenskab hos adskillige bladlus er opsvulmning af rygrørene. Særlig udpræget er dette tilfældet hos *Pseudorhopalosiphoninus calthae* på engkabelje, hos den udenlandske, polyfage *Rhopalosiphoninus latysiphon*, hvor rygrørene næsten er kugleformede, og hos *Decorosiphon corynothrix*, der lever på mosslægten jomfruhår. De pågældende arter er ikke indbyrdes nærtbeslægtede. Man har ingen anelse om, hvilken funktion opsvulmningen har.

Betydningen af visse andre morfologiske egenskaber er også gådefuld. Mange bladlus, f.eks. humlebladlusen *Phorodon humuli* og i mindre grad blandt andet arter af slægterne *Myzus* og *Ovatus*, har fremstående udvækster på panden (pandeknuder), hvis betydning er ukendt. Det samme kan siges om de tuberkler, som bæres af egebladlusene af slægten *Tuberculatus* på ryggen. Hos *Ctenocallis* på gyvel og den udenlandske slægt *Israelaphis* findes nogle ejendommelige processer eller vedhæng på kroppen. Funktionen af den rosentornlignende udvækst, som pilebladlusen *Tuberolachnus salignus* har på ryggen, kendes heller ikke. Ligeledes er det svært at forstå betydningen af en uparret udvækst bagtil på rygsiden af bagkroppen, den supracaudale proces, som findes hos bl.a. arter af *Cavariella*, der er knyttet til pil og skærmpflanter og i særlig grad hos *Aspidaphis adjuvans* på vejpileurt. De pågældende arter er ikke indbyrdes nært beslægtede. Kan det tænkes, at disse karakterer slet ingen funktion har, men blot er tilfældige biprodukter af gener, som har en eller anden nyttig funktion? Det er lettere at forstå, at hindebægerbladlusen *Staticobium staticis* har låg over sine ånehuller (spirakler), fordi den engang imellem bliver oversvømmet i marsklandet, hvor den er fundet som det eneste sted her i landet.

5. Gåder i forbindelse med udbredelsesforhold

Udbredelsesmæssigt rummer bladlusene også gåder. Man kan undre sig over, at *Tinocallis nevskyi* er meget almindelig i Syddanmark, men sjældent nord for Århus, når den forekommer i ret stort antal mod nord i Sverige til Dalsland. Da arten er kommet til Europa og også Danmark fra Centralasien så sent som i slutningen af 1970'erne eller begyndelsen af 1980'erne kan forklaringen dog naturligvis godt være, at den endnu ikke var nået til Norddanmark, da jeg sidste gang observerede bladlus her.

At *Uroleucon cichorii* hidtil kun er fundet i det østlige Danmark, er derimod ingen gåde, for dens værtplante, cikorie, er yderst sjældent i det vestlige Jylland, ej heller, at *Myzocallis myricae* har en vestlig udbredelse ligesom sin værtplante pors. Det er derimod en gåde, at enkelte andre arter har en skæv udbredelse i Danmark. Skønt høstborst (*Leontodon autumnalis*) og kongepen (*Hypochoeris* spp.) er særdeles almindelige overalt i landet, er det sjældent at finde bladlusen *Uroleucon hypochoeridis* på disse planter på Sjælland, og jeg har hidtil ikke set arten på Fyn, mens bladlusen er blevet observeret i store mængder på de nævnte to plantearter samt en enkelt gang på mælkebøtte i Jylland. Flere andre arter kan forekomme på disse planter, men er sjældent observeret på dem. Det er også besynderligt, at den føromtalt birkebladlus *Callipterinella tuberculata* er fundet flere gange på vortebirk i Københavnsområdet, men endnu ikke andre steder i landet, skønt jeg har observeret bladlus i længere tid i Jylland end i andre landsdele, ikke mindst på birk.

Når man tager Danmarks størrelse i betragtning, kan det overraske en del, at hele 10% af det samlede antal bladlusarter i hele verden er blevet fundet her, nemlig 471 ud af ca. 4700. Det er dog ikke en større gåde. Det er jo sådan, at langt de fleste bladlus dårligt tåler meget stærk sol og ligeledes meget voldsom regn. Derfor er de i modsætning til de fleste andre insektgrupper stærkt underrepræsenterede i troperne, men trives bedst i tempereret klima. Undtagelser fra denne regel er to bladlusfamilier, nemlig Hormaphididae og Greenideidae, der netop overvejende er tropiske. Hvorfor vides ikke!

Enkelte bladlus er indvandret til Europa fra andre dele af verden i de seneste årtier (fra omkring 1970 eller senere), nemlig dels fra Nordamerika som f.eks. *Illinoia lambersi* (på rododendron), *I. azaleae* (på azalea) og *Uroleucon erigeronensis* (på canadisk bakkestjerne), samt også *Nearctaphis bakeri*, der nu også optræder som skadedyr på kløver i Europa, men dog endnu ikke er fundet i Danmark, dels fra Centralasien som *Impatiensium asiaticum* (på småblomstret balsamin) og *Tinocallis nevskyi* (på elm). Det menes, at de i visse tilfælde er kommet med skibe eller fly på indførte planter, og nogle andre igen er kommet fra vore nabolande, sikkert flyvende på egne vinger. Vingede bladlus kan bæres af luftstrømme flere tusinde kilometer. Man kan med spænding afvente yderligere tilføjelser til den danske bladlusfauna i fremtiden.

Det er en gåde, hvordan den nordamerikanske art på rododendron *Illinoia lambersi* er indvandret her til landet og andre vesteuropæiske lande. Den blev påvist for første gang i Europa omkring 1970, i Danmark i 1974, hvor den nu må anses at være ret almindelig, men i reglen kun sidst på sommeren. Den skulle ifølge amerikanske forfattere overvintrere på rododendron, ikke i ægstadiet, men som voksne eller uudvoksede jomfruhunner, hvilket kaldes anholocyklisk overvintring. Her i landet optræder den imidlertid som sagt normalt først ret sent på året, som om den om sommeren kom hertil fra andre lande, ja måske endog tværs over Atlanten, hvert eller hvert andet år, og vore vintre synes da heller ikke at egne sig til anholocyklisk overvintring af denne bladlusart, hvis den da ikke overvintrer i væksthuse.

I den forbindelse er det interessant, at *Tuberolachnus salignus*, som lever på pil, kun er set i Danmark tre gange, nemlig i 1872, 1918 og 1931, så den må antages at komme hertil med lange mellemrum fra andre lande i Europa og så kort efter atter forsvinde

herfra, fordi vort klima ikke passer så godt til den, at den har kunnet slå sig ned permanent her i landet. Den overvintrer nemlig som jomfrubladdlus, ikke som kuldetålende æg, og er altså anholocyklisk.

Den tidligere nævnte bladlus på birketræer, som hedder *Monaphis antennata*, er almindelig i Mellemeuropa og er en enkelt gang fundet i Skåne, men hidtil ikke i Danmark (Heie, 1980-1995). Det er svært at forestille sig, at klimatiske forhold skulle være afgørende for, at denne art har sin nordgrænse netop syd for Danmark. Jeg har specielt studeret birke igennem mange år og leder stadigvæk efter den, men hidtil er det ikke lykkedes for mig at finde den her i landet. Ganske vist er den som nævnt ovenfor vældig godt camoufleret, idet den ligner en birkeknop, og som nymfe ofte anbringer sig midt på oversiden af et blad, så dens tykke sorte antenner flugter med bladets sideribber, men alligevel! Jeg havde ikke noget besvær med at finde den i Holland, i Østrig og i flere andre mellemeuropæiske lande.

6. Palæontologiske og evolutionære gåder

Man ved, at bladlusene eksisterede allerede i Trias og altså opstod i Trias eller i slutningen af Perm (Heie, 1967). Det har i lang tid været formodet, at de har deres oprindelse på den nordlige halvkugle, fordi langt de fleste bladlus lever her i dag, men Eastop (2001) har kastet tvivl herom på grundlag af nogle meget interessante fund i New Zealand. Så nu er spørgsmålet altså: Levede de første bladlus eller i det mindste de første medlemmer af den største familie, Aphididae, på den sydlige halvkugle og ikke på den nordlige? Det er i den forbindelse ganske interessant af den fossile art *Triassoaphis cubitus* fra Trias netop er blevet fundet i Australien.

I nutiden findes der 12 familier (som af andre bladlusspecialister opfattes som underfamilier), men i Kridttiden fandtes der mindst 14 familier, heriblandt 4 af de nulevende (Heie & Wegierek, 1998), og flere andre af de nulevende familier må også have været til stede dengang, fordi de hver for sig er søstergruppe til en af disse fire. Det betyder altså, at biodiversiteten var langt større i Kridttiden end i dag, skønt værtplanteudbuddet må have været begrænset hovedsageligt til sporeplanter og nøgenfrøede træer, fordi de dækfrøede, som i dag udgør lang de fleste værtplanter for bladlus, kun lige var begyndt at dukke op dengang. Dette kan i høj grad vække forundring, ikke mindst fordi man har kunnet konstatere dette, skønt man kun kender knap 100 kridttidsarter, mens der fra nutiden kendes lidt over 4700 arter.

På overgangen mellem Kridt og Tertiær forsvandt de fleste af kridttidsfamilierne, idet nogle af dem dog var forsvundet tidligere, nemlig midt i Kridt, men der synes at være foregået en masseuddøen i slutningen af Kridt, altså på samme tid, som mange andre dyreformer forsvandt, bl.a. dinosaurerne. Forklaringen kan måske være et enormt meteornedslag, som det almindeligvis antages i øjeblikket, men for bladlusenes vedkommende kan det måske også have været en i hvert fald supplerende forklaring, at dækfrøede planter fra dette tidspunkt begyndte at dominere, og at de nøgenfrøede fremover kom til at spille en mindre rolle og efterhånden blev fattigere på arter. Hvis nogle af de gamle former har levet på sporeplanter, må de være uddøde alle sammen, for i dag er de få bladlus, som er knyttet til mosser, padderokker eller bregner, nært beslægtede med arter, som må anses for at nedstamme fra stamformer, som overtog dækfrøede planter som værter ret sent i løbet af Tertiær, og altså i geologisk forstand først for nyligt må være gået over til sporeplanter fra dækfrøede frøplanter. De pågældende arter er ikke indbyrdes nærtbeslægtede.

Det er interessant, at slægten *Mindarus*, som lever på nåletræer, i begyndelsen af Tertiærtiden var overrepræsenteret med hensyn til artsantal i forhold til nutiden, mens Aphididae, som i dag er den artsrigeste gruppe af bladlus med lidt over halvdelen af

verdens bladlusarter og især er knyttet til dækfrøede planter, var stærkt underrepræsenteret på den tid med kun fire kendte arter. Desværre foreligger der forbavsende få fund af fossile bladlus fra midten og slutningen af Tertiærtiden, og det er egentlig ret underligt.

Tilknytningen til bestemte værtplanter synes at være meget fast etableret gennem lange tidsrum, idet mange bladlusslægters arter har værter, der er indbyrdes tæt beslægtede, ja hos medlemmer af familien Eriosomatidae synes det endda at være reglen for både primær- og sekundærværter, men det er også tilfældet inden for andre familier. Hos *Uroleucon* (indenfor Aphididae) er det i reglen kurvplanter, hos *Cryptomyzus* er det *Ribes* spp. og læbeblomstrede, hos *Metopolophium* er det *Rosa* og græsser og hos *Cinara* alene nåletræer. Herpå kan man opstille tre mulige forklaringer. 1) Slægtens stamform opsplittedes i flere underarter, der senere blev til arter, samtidig med, at dens værtplante opsplittedes i flere arter under evolutionen. Det skal forstås på den måde, at evolutionen skete parallelt hos værtplante og bladlus. 2) Slægtens stamform erobrede flere værter blandt slægtningene til dens oprindeligt eneste værtplante, og på de nye planter skete der så en specialisering, som bandt deres parasitter til dem. 3) Stamformen levede på mange planter, men fik efterkommere, der specialiserede sig til at leve på en enkelt planteart. Det er en gåde, hvilken af disse forklaringer eller måske en helt fjerde, der er den rigtige. Måske skal svaret variere fra slægt til slægt?

At tilknytningen til værtplanterne er fastere hos adelgider og eriosomatider end hos aphidider og må have krævet længere tids tilpasning, ses også af det forhold, at zooecidier hos de to førstnævnte familier er lukkede galler på henholdsvis gran og løvtræer som poppel og elm, mens zooecidier hos aphidider i reglen kun er krusning eller sammenkrølning af blade med ganske få undtagelser som gallerne af *Cryptosiphum artemisiae* på gråbynke.

De første bladlus må have været ovipare, dvs. æglæggende. Jomfrufødsel må være opstået tidligt i deres historie, men inden bladlusene blev vivipare, altså levendefødende. Rygrør og rygrørsporer udskiller som nævnt tidligere en substans, som indeholder et alarm- eller advarselsferomon, der skræmmer artsfæller. Da den bladlus, som udskiller feromonet, allerede er blevet angrebet af et rovinsekt, gavner substansen kun andre bladlus. Derfor må denne karakter være udviklet på et tidspunkt, hvor artsfællerne var genetisk mage til den angrebne udskiller, så selv om den angrebne bladlus selv dør, vil dens genotype blive reddet. Det vil netop være tilfældet, hvis forplantningen sker ved diploid partenogenese. Da stammoderen fundatrix, som ikke har genetisk ens søskende, fordi den er klækket af et befrugtet æg, dog har rygrør ligesom sine efterkommere, er faktisk mystisk, selv om de ganske vist er kortere end hos de følgende generationer. Kun hos *Longicaudus trirhodus*, som har værtskifte mellem rose og akkeleje, mangler fundatrix rygrør, ja endog porer, selv om dens øvrige generationer er i besiddelse af sådanne, om end korte.

Den uddøde slægt *Oviparosiphum*, der, som navnet siger, har været ovipar, med tre beskrevne arter, levede så tidligt som i Nedre Kridt. Det er den ældste kendte slægt, som havde rygrørsporer (Shaposhnikov, 1989). Det vil være spændende at se, om der engang i fremtiden skulle dukke fossile bladlus med rygrørsporer fra Trias eller Jura op, for det vil kunne bidrage til løsning af den gåde, der hedder: Hvornår opstod den partenogenetiske forplantningsmåde?

Det er en gåde, hvornår vivipari, dvs. evnen til at føde unger i stedet for at lægge æg, opstod for de partenogenetiske hunners vedkommende. Da fire af de nulevende familier med vivipari kendes fra Øvre Kridt, er det nærliggende at antage, at det skete tidligere, altså engang i Kridttiden eller måske endog i Juratiden.

Endnu i dag lever der bladlus, som er ovipare for alle generationers vedkommende og mangler rygrørsporer, nemlig adelgiderne (tidligere kaldt *Chermes* spp.) på nåletræer og

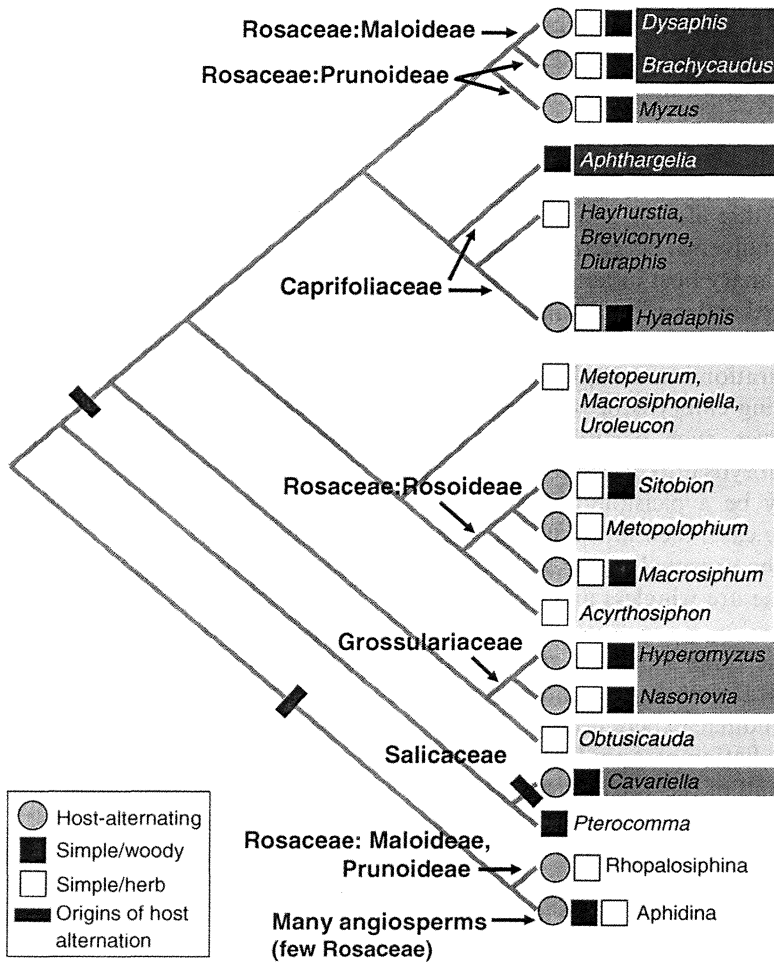


Fig. 2. Simplificeret stamtræ for familien Aphididae (Aphidinae hos andre forfattere). Grå cirkler = værtskiftende slægter og arter; sorte kvadrater = ikke-værtskiftende på vedplanter; hvide kvadrater = ikke-værtskiftende på urter; sorte flade firkanter = opståen af værtskifte under den forudsætning, at *Pterocomma* ikke nedstammer fra en værtskiftende stamform. De mørke felter omkring slægtsavne fra *Cavariella* og opefter angiver den inddeling, som blev givet af Börner (1952). (Efter von Dohlen, Rowe & Heie, 2006).

phylloxeriderne (dværgbladlusene) på eg, vin og andre træagtige planter. Det er logisk at antage, at de må have skilt sig ud fra den del af stamtræet, som fører frem til alle andre bladlus, allerede før Nedre Kridt, altså før *Oviparosiphum*'s opståen.

Den del af stamtræet, som omfatter alle familier med vivipare jomfruhunner, dvs. langt størsteparten af samtlige kendte bladlusarter, mangler endnu at blive endeligt konstrueret, sandsynligvis fordi dets forgreninger har omtrent samme udgangspunkt. I slutningen af Kridttiden tæt ved overgangen til Tertiær opstod de øjensynligt omtrent samtidigt.

Det vil især være interessant af få klargjort, hvor på stamtræet familien Lachnidae hører hjemme. Selv mener jeg, at det er en søstergruppe til Aphididae, men alle andre aphidologer er ikke enige med mig deri.

Det er stadig et åbent spørgsmål, hvornår værtskifte opstod. Det er formentlig opstået adskillige gange. De fleste gange er specialiseringen gået i retning af dannelse af vingede jomfruhunner, som var tilbøjelige til at flyve til en ny vært for at føde vingeløse hanner og befrugtningsskrævende ovipare hunner. Man kan gætte på, at værtskifte opstod hos Eriosomatidae allerede før Nedre Tertiær, fordi der i det ca. 40 millioner år gamle baltiske rav fra Nedre Tertiær kendes bladlusunger af slægten *Germaraphis*, som ligner de unger af nulevende eriosomatider (*Prociphilus* spp.), som skifter mellem løvtræer som primærværter og rødder af nåletræer som sekundærværter. Måske havde de pågældende gamle *Germaraphis* spp. også værtskifte, måske mellem to arter nåletræer?

Hos Aphididae sker flyvningen fra sekundær- til primærvært om efteråret som tidligere nævnt helt anderledes, nemlig dels ved vingede hunner (gynoparae), som på sekundærværten føder de ovipare befrugtningsskrævende hunner (oviparae), og dels ved vingede hanner. Det er min opfattelse, at denne udvikling er så speciel, at man kun kan opfatte den som opstået én enkelt gang, men i von Dohlen, Rowe & Heie (2006) er der argumenteret for, at denne form for værtskifte er opstået hele tre gange. Denne uoverensstemmelse mellem opfattelser vil blive nærmere kommenteret nedenfor.

Hele tiden fremkommer der kendsgerninger, som giver sig udslag i nye teorier, og nogle er meget overraskende, f.eks. påvisningen af, at *Pterocomma* er nært beslægtet med *Cavariella* til trods for de store morfologiske forskelle, der er imellem dem (von Dohlen, Rowe & Heie, 2006). Denne påvisning hviler på DNA-undersøgelser, og det er sikkert sådan, at man netop gennem DNA-studier har en mulighed for opnåelse af en korrekt konstruktion af bladlusenes stamtræ. Morfologiske studier er mere usikre, fordi mange grupper af bladlus har karakterer, som er næsten umulige at tyde. Man har nemlig svært ved at skelne mellem karakterer, som er gamle og primitive (plesiomorfier), og karakterer, som er nyerehvervede (apomorfier), fordi evolutionen ofte er gået i retning af reduktion af organer, således at disse får lighed med oprindelige, gamle karakterer. Man har også mange eksempler på konvergente karakterer. Slægten *Pterocomma* er netop et sådan eksempel. Det bør nok her indskydes, at den hidtidige opfattelse har været, at den hørte til en særlig underfamilie af familien Aphididae, Pterocommatinae, som var søstergruppe til alle andre aphidider. Den ser nemlig meget anderledes ud. Men det ser nu ud til, at forskellighederne skal fortolkes på en ny måde. For eksempel er den kraftige behåring, den korte cauda (= hale) og de manglende knuder på panden nok ikke som tidligere antaget plesiomorfier, men derimod apomorfier, altså nydannelser. For den korte hales vedkommende er det en følge af tilpasning til besøg af myrer, der har lettere ved at tage honningdug fra gattet, som halen dækker over, når halen er kort, og altså er en karakter, som generelt er udviklet hos bladlus med myrebesøg og hos *Pterocomma* hidtil har været betragtet som et primitivt træk. *Cavariella* har ikke myrebesøg, og dens hale er derfor ikke reduceret. Hvis *Pterocomma* ikke nedstammer fra former, der havde værtskifte, sådan som *Cavariella* spp. har, må værtskifte inden for familien Aphididae være opstået hele tre gange under evolutionen (fig. 2) som nævnt ovenfor, nemlig hos stamformen til Aphidinae, hos stamformen til *Cavariella* og hos stamformen hos størsteparten af Macrosiphinae. Det er imidlertid mere sandsynligt efter min mening, at *Pterocomma* nedstammer fra værtskiftende arter, der ligesom *Cavariella* havde pil som primærvært, hvorved antallet reduceres til én, altså ved selve roden af det stamtræ, der er afbildet som fig. 2, skønt von Dohlen, Rowe & Heie (2006) giver flere argumenter for at antage det modsatte. Selv om jeg har været medforfatter, kan jeg dog ikke helhjertet gå ind for idéen.

Litteratur

- Börner, C., 1952. Europae centralis aphides. Die Blattläuse Mitteleuropas. – *Mitt. Thür. Bot. Ges.* 3: 1-466.
- Dohlen, C. D. von, Rowe, C. A. & Heie, O. E., 2006. A test of morphological hypotheses for tribal and subtribal relationships of Aphidinae (Insecta; Hemiptera: Aphididae) using DNA sequences. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38: 316-329.
- Eastop, V. F., 2001. A new native *Paradoxaphis* (Hemiptera: Aphididae) from New Zealand. – *New Zeal. Entomol.* 24: 11-13.
- Heie, O. E., 1964. Aphids collected in Iceland in August 1961 (Homoptera: Aphididae). – *Ent. Meddr.* 32: 220-235
- Heie, O. E., 1967. Studies on fossil aphids (Homoptera: Aphidoidea), especially in the Copenhagen collection of fossils in Baltic amber. – *Spolia zool. Mus. Haun.* 26: 1-274.
- Heie, O. E., 1980-95. The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark I-VI. – *Fauna entom. Scandinavica*.
- Heie, O. E., 2004. Bladlus 1 og 2. – *Danmarks Fauna bd.* 87, 863 pp.
- Heie, O. E. & Wegierek, P., 1998. A list of fossil aphids (Homoptera: Aphidinea). – *Ann. Upp. Silesian Museum in Bytom, Entomology* No. 8/9: 159-192.
- Moran, N., 1988. The evolution of host-plant-alternation in aphids: evidence for specialization as a dead end. – *Am. Nat.* 132: 681-706.
- Shaposhnikov, G. Ch., 1989. New aphids of the Late Mesozoic (Oviparosiphidae, Homoptera). – *Paleont. Zh.* 3: 42-50.