



Univerzitet u Novom Sadu
Prirodno-matematički fakultet
Departman za biologiju i ekologiju

**Molekularni i fenotipski diverzitet vrste
Eristalis tenax (Diptera, Syrphidae)**

DOKTORSKA DISERTACIJA

Mentorka: prof. dr Vesna Milankov

Kandidatkinja: Ljubinka Francuski

Novi Sad, 2011.

UNIVERZITET U NOVOM SADU
PRIRODNO-MATEMATIČKI FAKULTET

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

Redni broj: RBR	
Identifikacioni broj: IBR	
Tip dokumentacije: TD	Monografska dokumentacija
Tip zapisa: TZ	Tekstualni štampani materijal
Vrsta rada (dipl., mag., dokt.): VR	Doktorska disertacija
Ime i prezime autora: AU	Ljubinka Francuski
Mentor (titula, ime, prezime, zvanje): MN	dr Vesna Milankov, redovna profesorica
Naslov rada: NR	Molekularni i fenotipski diverzitet vrste <i>Eristalis tenax</i> (Diptera, Syrphidae)
Jezik publikacije: JP	Srpski jezik
Jezik izvoda: JI	srp. / eng.
Zemlja publikovanja: ZP	Srbija
Uže geografsko područje: UGP	Vojvodina
Godina: GO	2011.
Izdavač: IZ	autorski reprint
Mesto i adresa: MA	Novi Sad, Departman za biologiju i ekologiju, PMF, Trg Dositeja Obradovića 2

Fizički opis rada: FO	broj poglavlja 8; stranica 183; slika 48; grafikona 0; tabela 51; referenci 338; priloga 2
Naučna oblast: NO	Biologija
Naučna disciplina: ND	Evoluciona biologija
Predmetna odrednica, ključne reči: PO	<i>Eristalis tenax</i> , molekularni diverzitet, fenotipska varijabilnost, inbriding, temporalna varijabilnost, populaciona struktuiranost, polni dimorfizam, alozimska varijabilnost, COI mtDNK, veličina i oblik krila
UDK	
Čuva se: ČU	Biblioteka Departmana za biologiju i ekologiju, PMF, Novi Sad
Važna napomena: VN	nema
Izvod: IZ	<p>Sagledavanje ukupnog genetičkog i fenotipskog diverziteta i evolucionog potencijala vrste <i>E. tenax</i> izvršeno je analizom jedinki poreklom sa 42 područja Evrope, Australije, Severne i Južne Amerike i laboratorijske kolonije iz Španije. Analiza intraspecijske varijabilnosti vrste <i>E. tenax</i> izvršena je kvantifikovanjem varijacija u veličini i obliku krila 1653 jedinke i obojenosti abdomena 936 jedinki. Analiza genetičkog diverziteta na nivou polimorfizma nukleotidnih sekvenci mtDNK je izvršena kod 58 jedinki, dok je analiza alozimske varijabilnosti obuhvatila 821 jedinku prirodnih populacija i laboratorijske kolonije vrste <i>E. tenax</i>. Rezultati su ukazali da inbriding i stohastički procesi utiču na redukciju genetičkog diverziteta i da “oslobađaju” skrivenu genetičku varijabilnost koja je povezana sa fenotipskom diferencijacijom. Vremenska distribucija fenotipskog diverziteta vrste <i>E. tenax</i> je kvantifikovana analizom jedinki četiri alohrona uzorka poreklom sa lokaliteta Venac, Fruška gora. Mali stepen genetičke i fenotipske diferencijacije između durmitorskih uzoraka vrste <i>E. tenax</i> ukazuje na odsustvo prostorne substruktuiranosti i njihovu međusobnu povezanost intenzivnim protokom gena. Analiza konspecifičkih populacija vrsta <i>E. tenax</i> ukazala je na odsustvo jasne međupopulacione diferencijacije na osnovu parametara krila i molekularnih markera (alozimski lokusi i COI mtDNK), te se može zaključiti da postoji intenzivan protok gena koji eliminiše razlike između populacija. Registrovan je polni dimorfizam u veličini i obliku krila i obojenosti abdomena. Uočeno je da mužjaci u proseku imaju manja i uža krila i svetlije obojene abdomene od ženki. Analizom fenotipske diferencijacije u karakterima abdomena na uzorcima vrste <i>E. tenax</i> sakupljenim duž geografskog gradijenta Evrope je utvrđeno odsustvo promena po tipu kline. Dobijeni rezultati omogućavaju preciznije sagledavanje intra- i interpopulacione varijabilnosti ovog takona i ukazuju da vrsta <i>E. tenax</i> ima visok evoluciono potencijal za adaptacije na sredinske promene</p>
Datum prihvatanja teme od strane NN veća: DP	23.9.2010.

Datum odbrane: DO	-
Članovi komisije: (ime i prezime / titula / zvanje / naziv organizacije / status) KO	Predsednica: dr Jasmina Ludoški, docentkinja, Prirodno-matematički fakultet u Novom Sadu član: dr Vesna Milankov, redovna profesorica, Prirodno-matematički fakultet u Novom Sadu član: dr Marina Stamenković-Radak, vanredna profesorica, Biološki fakultet u Beogradu

University of Novi Sad
Faculty of Sciences
Key word documentation

Accession number: ANO	
Identification number: INO	
Document type: DT	Monograph documentation
Type of record: TR	Textual printed material
Contents code: CC	
Author: AU	Ljubinka Francuski
Mentor: MN	Dr Vesna Milankov
Title: TI	Molecular and phenotypic diversity of the <i>Eristalis tenax</i> species (Diptera, Syrphidae)
Language of text: LT	Serbian
Language of abstract: LA	Serbian/English
Country of publication: CP	Serbia
Locality of publication: LP	Vojvodina
Publication year: PY	2011.
Publisher: PU	Author's reprint
Publication place: PP	Novi Sad, Department of Biology and Ecology, Faculty of Sciences, Trg Dositeja Obradovića 2

Physical description: PD	chapters (8), pages (183), references (338), figures (48), tables (51), graphs (0), additional lists (2)
Scientific field SF	Biology
Scientific discipline SD	Evolutionary biology

Subject, Key words SKW	<i>Eristalis tenax</i> , molecular diversity, phenotypic variability, inbreeding, temporal variability, population structure, sexual dimorphism, allozyme, COI mtDNA, wing geometric morphometrics
UC	
Holding data: HD	The Library of Department of Biology and Ecology, Faculty of Sciences, University of Novi Sad, Trg Dositeja Obradovića 2, 21000Novi Sad, Republic of Serbia
Note:	No
Abstract: AB	<p>This paper examines molecular and phenotypic variability in the widely spread hoverfly species <i>Eristalis tenax</i>. We compared 42 samples from Europe, Australia North and South America, with the aim of obtaining insights into the temporal and spatial variations and sexual dimorphism in the species. Additionally, wild specimens from Spain were compared with a laboratory colony reared on artificial media. The integrative approach was based on allozyme loci, cytochrome <i>c</i> oxidase I mitochondrial DNA, morphometric wing parameters (shape and size) and abdominal colour patterns. Our results indicate that the fourth and eighth generations of the laboratory colony show a severe lack of genetic diversity compared to the figures observed in natural populations. Reduced genetic diversity in subsequent generations of the laboratory colony was found to be linked with phenotypic divergence. The distribution of genetic diversity at polymorphic loci indicated genetic divergence among collection dates from Fruška Gora Mt, and landmark-based geometric morphometrics revealed significant wing shape variation throughout the year. Phenotypic differentiation in abdominal pattern of the <i>E. tenax</i> populations along latitudinal gradient Europe has not been established. Consistent sexual dimorphism was observed, indicating that male specimens had lighter abdomens and smaller and narrower wings than females. It is reasonable to assume high mobility of the dronefly and high rate of gene flow reflected the similarity of genetic and phenotypic diversity of otherwise geographically distinct populations. Hence, the present study expands our knowledge of the genetic diversity and phenotypic variability of <i>E. tenax</i>. The quantification of such variability represents a step towards the evaluation of the adaptive potential of this species of medical and epidemiological importance.</p>
Accepted on Scientific Board on: AS	23.9.2010.
Defended: DE	
Thesis Defend Board: DB	<p>president: Dr Jasmina Ludoški, Assistant Professor, Faculty of Sciences, Novi Sad</p> <p>member: Dr Vesna Milankov, Full Professor, Faculty of Sciences, Novi Sad</p> <p>member: Dr Marina Stamenković-Radak, Associate Professor, Faculty of Biology, Belgrade</p>

SADRŽAJ

Lista ilustracija.....	iii
Lista tabela.....	v
Zahvala.....	vii
1. UVOD.....	1
1.1. Cilj istraživanja.....	3
2. OPŠTI DEO.....	4
2.1. Biologija vrste <i>Eristalis tenax</i>	5
2.2. Teritorijalno ponašanje mužjaka vrste <i>Eristalis tenax</i>	7
2.3. Sezonska migracija jedinki vrste <i>Eristalis tenax</i>	7
2.4. Mimikrija vrste <i>Eristalis tenax</i>	8
2.5. Epidemiološki i medicinski značaj vrste <i>Eristalis tenax</i>	11
2.6. Značaj larvi vrste <i>Eristalis tenax</i> u procesu kruženja materije.....	13
2.7. Značaj vrste <i>Eristalis tenax</i> u oprašivanju divljih i kultivisanih vrsta.....	13
3. MATERIJAL I METODE.....	16
3.1. Materijal.....	17
3.1.1. Analiza efekta inbridinga.....	17
3.1.2. Analiza vremenske distribucije genetičkog i fenotipskog diverziteta vrste <i>E. tenax</i>	18
3.1.3. Analiza prostorne substrukuiranosti genetičkog i fenotipskog diverziteta.....	19
vrste <i>E. tenax</i>	19
3.1.4. Analiza prostorne distribucije fenotipskog i molekularnog diverziteta vrste.....	20
<i>E. tenax</i>	20
3.2. Metode.....	25
3.2.1. Analiza fenotipske varijabilnosti.....	25
3.2.1.1. Analiza obojenosti oznaka na abdomenu.....	25
3.2.1.2. Analiza krila.....	25
3.2.2. Analiza genetičke varijabilnosti.....	26
3.2.2.1. Analiza alozimske varijabilnosti.....	26
3.2.2.2. mtDNK analiza.....	28
3.3. Obrada rezultata.....	29
3.3.1. Parametri krila.....	29
3.3.2. Analiza zimograma.....	29
3.3.3. Analiza sekvenci COI mtDNK.....	32
4. REZULTATI.....	33
4.1. Efekat inbridinga na genetičku i fenotipsku varijabilnost vrste <i>E. tenax</i>	34
4.1.1. Fenotipska varijabilnost.....	34
4.1.1.1. Varijabilnost veličine, oblika i obojenosti oznaka na abdomenu.....	34
4.1.1.1.1. Varijabilnost u veličini i obliku krila.....	36
4.1.2. Molekularni diverzitet.....	40
4.1.2.1. Alozimska varijabilnost.....	40
4.1.2.1.1. Varijabilnost 3' kraja COI mtDNK.....	46
4.1.3. Fenetička sličnost i genetička srodnost prirodnih populacija i laboratorijske.....	47
kolonije.....	47
4.2. Vremenska distribucija genetičkog i fenotipskog diverziteta vrste <i>E. tenax</i>	49
sa Fruške gore	49
4.2.1. Fenotipska varijabilnost.....	49

4.2.1.1. Varijabilnost oblika i obojenosti oznaka na abdomenu.....	49
4.1.1.1. Varijabilnost u obliku i veličini krila.....	51
4.2.2. Alozimska varijabilnost.....	54
4.2.3. Fenetička sličnost i genetička srodnost alohronih uzoraka.....	58
4.3. Prostorna substruktuiranost genetičkog i fenotipskog diverziteta vrste <i>E. tenax</i>	
sa Durmitora.....	61
4.3.1. Fenotipska varijabilnost.....	61
4.3.1.1. Varijabilnost oblika i obojenosti oznaka na abdomenu.....	61
4.3.1.1. Varijabilnost u obliku i veličini krila.....	64
4.3.2. Alozimska varijabilnost.....	66
4.3.3. Fenetička sličnost i genetička srodnost uzoraka.....	71
4.4. Prostorna distribucija fenotipskog i molekularnog diverziteta.....	
vrste <i>E. tenax</i>	75
4.4.1. Distribucija fenotipskog diverziteta.....	75
4.4.1.1. Varijabilnost u veličini krila.....	75
4.4.1.1. Varijabilnost u obliku krila.....	77
4.4.2. Distribucija molekularnog diverziteta.....	81
4.4.2.1. Alozimska varijabilnost.....	81
4.4.2.1. Varijabilnost 3' kraja gena COI mtDNK.....	97
4.4.3. Nepodudarnost fenotipskog, alozimskog i mtDNK diverziteta.....	98
4.5. Distribucija fenotipskog diverziteta.....	103
4.5.1. Polni dimorfizam vrste <i>E. tenax</i>	103
4.5.1.1. Karakteri abdomena.....	103
4.5.1.2. Karakteri krila.....	106
4.5.2. Fenotipska diferencijacija u karakterima abdomena populacija vrste <i>E. tenax</i> duž geografskog gradijenta Evrope.....	107
5. DISKUSIJA.....	111
5.1. Razlike u distribuciji genetičkog i fenotipskog diverziteta u prirodnim populacijama u odnosu na laboratorijsku koloniju vrste <i>E. tenax</i>	112
5.2. Vremenska distribucija genetičkog i fenotipskog diverziteta vrste <i>E. tenax</i>	
sa Fruške gore.....	117
5.2.1. Genetički diverzitet.....	117
5.2.1. Fenotipski diverzitet.....	118
5.3. Odsustvo prostorne substruktuiranosti genetičkog i fenotipskog diverziteta vrste.... <i>E. tenax</i> sa Durmitora.....	120
5.4. Prostorna distribucija fenotipskog i molekularnog diverziteta vrste <i>E. tenax</i>	124
5.4.1. Molekularni diverzitet.....	124
5.4.2. Fenotipski diverzitet.....	129
5.4.3. Nepodudarnost u varijabilnosti COI mtDNK, alozimskih jedarnig lokusa i fenotipskih karakterata.....	132
5.4.4. Fenotipska diferencijacija u karakterima abdomena populacija vrste <i>E. tenax</i> duž geografskog gradijenta Evrope.....	134
5.5. Polni dimorfizam vrste <i>E. tenax</i>	136
6. ZAKLJUČAK.....	139
7. PRILOG I.....	143
8. PRILOG II.....	149
9. LITERATURA.....	167

LISTA ILUSTRACIJA

1.	Životni ciklus vrste <i>E. tenax</i>	6
2.	Primer bihevioralne mimikrije vrste <i>E. tenax</i>	10
3.	Proces uzorkovanja na farmi u Španiji (A) i prostor za uzgajanje kolonije u laboratoriji Univerziteta u Alikanteu (B).....	17
4.	Područje analiziranih uzoraka vrste <i>E. tenax</i> poreklom sa planine Durmitor.....	19
5.	Mapa sveta. Područje analiziranih populacija vrste <i>E. tenax</i>	21
6.	Mapa Balkanskog poluostrva. Područja analiziranih populacija vrste <i>E. tenax</i>	22
7.	Abdominalni morfi jedinki vrste <i>E. tenax</i>	25
8.	Položaj 16 tačaka (<i>landmarks</i>) na desnom krilu vrste <i>E. tenax</i> odabраних za geometrijsko morfometrijsku analizu.....	26
9.	Prikaz centroidne veličine krila ženki laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste <i>E. tenax</i>	37
10.	Prikaz centroidne veličine krila mužjaka laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste <i>E. tenax</i>	38
11.	Sketergram prve (CV1) i druge (CV2) kanoničke ose parametara oblika krila ženki četvrte i osme generacije laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste <i>E. tenax</i>	38
12.	Sketergram prve i druge kanoničke ose parametara oblika krila mužjaka četvrte i osme generacije laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste <i>E. tenax</i>	39
13.	Mreže deformacija kojima su prikazane razlike u obliku krila između jedinki laboratorijske kolonije i prirodnih populacija.....	39
14.	Mreže deformacija kojima su prikazane razlike u obliku krila između jedinki četvrte i osme generacije laboratorijske kolonije.....	40
15.	Fenotipska i genetička varijabilnost uzoraka vrste <i>E. tenax</i> iz Španije.....	46
16.	UPGMA fenogram na osnovu kvadrata Mahalanobisove distance ženki i mužjaka laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste <i>E. tenax</i> iz Španije.....	47
17.	Neukorenjen dendrogram genetičkih odnosa između uzoraka vrste <i>E. tenax</i> iz Španije prikazan Vagnerovom metodom na osnovu Prevosti distance.....	48
18.	Barovi za tergite 2 i 3 mužjaka i ženki četiri alohrona uzorka vrste <i>E. tenax</i> poreklom sa Fruške gore.....	50
19.	Prikaz centroidne veličine krila ženki četiri uzorka vrste <i>E. tenax</i> poreklom sa Fruške gore.....	52
20.	Sketergram prve i druge kanoničke ose parametara krila ženki četiri uzorka vrste <i>E. tenax</i> sa Fruške gore.....	52
21.	Prikaz centroidne veličine krila mužjaka četiri uzorka vrste <i>E. tenax</i> poreklom sa Fruške gore.....	53
22.	Sketergram prve dve kanoničke ose parametara oblika krila mužjaka četiri uzorka vrste <i>E. tenax</i> poreklom sa Fruške gore.....	54
23.	UPGMA fenogram na osnovu kvadrata Mahalanobisove distance za ženke i mužjake uzoraka iz maja, jula, avgusta i septembra vrste <i>E. tenax</i> sa Fruške gore.....	59
24.	Dendrogram genetičkih odnosa između alohronih uzoraka vrste <i>E. tenax</i> sa Fruške gore prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti.....	60
25.	Dendrogram genetičkih odnosa između uzoraka vrste <i>E. tenax</i> sa Durmitora prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti.....	60

26. Prikaz centroidne veličine krila mužjaka i ženki prostornih uzoraka vrste <i>E. tenax</i> poreklom sa Durmitora.....	64
27. Sketergram prve dve kanoničke ose parametara oblika krila mužjaka osam uzoraka vrste <i>E. tenax</i> poreklom sa Durmitora.....	65
28. Sketergram prve dve kanoničke ose parametara oblika krila ženki osam uzoraka vrste <i>E. tenax</i> poreklom sa Durmitora.....	66
29. UPGMA fenogram na osnovu kvadrata Mahalanobisove distance mužjaka uzoraka populacija vrste <i>E. tenax</i> sa Durmitora.....	71
30. UPGMA fenogram na osnovu kvadrata Mahalanobisove distance ženki uzoraka populacija vrste <i>E. tenax</i> sa Durmitora.....	72
31. Dendrogram genetičkih odnosa između uzraka vrste <i>E. tenax</i> sa Durmitora prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti.....	73
32. Dendrogram genetičkih odnosa između uzoraka vrste <i>E. tenax</i> sa Durmitora prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti.....	74
33. Prikaz centroidne veličine krila ženki populacija vrste <i>E. tenax</i>	76
34. Prikaz centroidne veličine krila mužjaka populacija vrste <i>E. tenax</i>	77
35. Sketergram prve dve kanoničke ose oblika krila ženki vrste <i>E. tenax</i>	78
36. Sketergram prve dve kanoničke ose oblika krila mužjaka vrste <i>E. tenax</i>	78
37. Mreže deformacija duž prve i druge kanoničke ose na kojima su prikazane promene oblika krila između ženki populacija vrste <i>E. tenax</i>	80
38. Mreže deformacija duž prve i druge kanoničke ose na kojima su prikazane promene oblika krila između mužjaka populacija vrste <i>E. tenax</i>	81
39. Pregled haplotipova COI mtDNK u populacijama vrste <i>E. tenax</i>	97
40. UPGMA fenogram na osnovu kvadrata Mahalanobisove distance ženki populacija vrste <i>E. tenax</i>	98
41. UPGMA fenogram na osnovu kvadrata Mahalanobisove distance mužjaka populacija vrste <i>E. tenax</i>	99
42. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrste <i>E. tenax</i> prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti.....	100
43. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrste <i>E. tenax</i> prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti.....	101
44. Kladogram uzoraka vrste <i>E. tenax</i> dobijen na osnovu sekvenci 3' kraja COI mtDNK.....	102
45. Prikaz centroidne veličine krila ženki i mužjaka vrste <i>E. tenax</i>	106
46. Distribucija ženki i mužjaka vrste <i>E. tenax</i> na osnovu oblika krila duž prve kanoničke ose.....	107
47. Intraspecijska varijabilnost u distribuciji abdominalnih morfova tergita 2 i tergita 3 u populacijama vrste <i>E. tenax</i> sakupljenih duž geografskog gradijenta Evrope.....	108
48. Evolucionari mehanizami koji učestvuju u stvaranju, održavanju i oblikovanju genetičke i fenotipske varijabilnosti prirodnih populacija i laboratorijske kolonije vrste <i>E. tenax</i> ...	116

LISTA TABELA

1. Uzorci prirodnih populacija i četvrte i osme generacije laboratorijske kolonije vrste <i>E. tenax</i> iz Španije u analizi efekta inbridinga na fenotipsku i genetičku varijabilnost.....	18
2. Alohroni uzorci vrste <i>E. tenax</i> sa Fruške gore.....	18
3. Uzorci vrste <i>E. tenax</i> sa područja Durmitora.....	20
4. Opis uzorkovanih lokaliteta vrste <i>E. tenax</i> sa područja Durmitora.....	20
5. Analizirane populacije vrste <i>E. tenax</i>	23
6. Puferski sistemi, analizirani enzimi (EC* broj i trivijalni naziv) i lokusi.....	27
7. Puferski sistemi i način bojenja enzima.....	28
8. Učestalost abdominalnih morfova i fenotipova ženki i mužjaka prirodnih populacija i laboratorijske kolonije vrste <i>E. tenax</i> iz Španije.....	35
9. Učestalost genotipova varijabilnih lokusa četvrte i osme generacije laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste <i>E. tenax</i> iz Španije.....	42
10. Učestalost alela varijabilnih lokusa četvrte i osme generacije laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste <i>E. tenax</i> iz Španije.....	43
11. Odstupanje genotipskih učestalosti varijabilnih lokusa od Hardi-Vajnbergove ravnoteže četvrte i osme generacije laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste <i>E. tenax</i> iz Španije.....	44
12. Parametri genetičke strukture četvrte i osme generacije laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste <i>E. tenax</i> iz Španije.....	45
13. Distribucija čestih i retkih alela četvrte i osme generacije laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste <i>E. tenax</i> iz Španije.....	45
14. Kvadrat Mahalanobisove distance ženki i mužjaka laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste <i>E. tenax</i> iz Španije.....	47
15. Prosečna genetička bliskost i genetička udaljenost između četvrte i osme generacije laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste <i>E. tenax</i> iz Španije.....	48
16. Učestalost abdominalnih morfova mužjaka i ženki alohronih uzoraka vrste <i>E. tenax</i> sa Fruške gore.....	50
17. Distribucija abdominalnih fenotipova jedinki vrste <i>E. tenax</i> sa Fruške gore.....	51
18. Učestalost alela varijabilnih lokusa alohronih uzoraka vrste <i>E. tenax</i> sa Fruške gore.....	55
19. Učestalost genotipova varijabilnih lokusa alohronih uzoraka vrste <i>E. tenax</i> sa Fruške gore.....	55
20. Odstupanje genotipskih učestalosti varijabilnih lokusa od Hardi-Vajnbergovih proporcija alohronih uzoraka vrste <i>E. tenax</i> sa Fruške gore.....	56
21. Parametri genetičke strukture alohronih uzoraka vrste <i>E. tenax</i> sa Fruške gore.....	57
22. Distribucija čestih i retkih alela alohronih uzoraka vrste <i>E. tenax</i> sa Fruške gore.....	58
23. Matrica kvadrata Mahalanobisove distance između uzoraka vrste <i>E. tenax</i> poreklom sa Fruške gore na osnovu oblika krila.....	59
24. Prosečna genetička bliskost i genetička udaljenost između alohronih uzoraka vrste <i>E. tenax</i> sa Fruške gore.....	59
25. Učestalost abdominalnih morfova i fenotipova ženki uzoraka vrste <i>E. tenax</i> sa Durmitora.....	62

26. Učestalost abdominalnih morfova i fenotipova mužjaka uzoraka vrste <i>E. tenax</i> sa Durmitora.....	63
27. Učestalost alela varijabilnih lokusa osam uzoraka vrste <i>E. tenax</i> sa Durmitora.....	67
28. Učestalost genotipova varijabilnih lokusa osam uzoraka vrste <i>E. tenax</i> sa Durmitora.....	67
29. Odstupanje genotipskih učestalosti varijabilnih lokusa od Hardy-Vajnbergovih proporcija osam uzoraka vrste <i>E. tenax</i> sa Durmitora.....	69
30. Parametri genetičke strukture osam prostornih uzoraka vrste <i>E. tenax</i> sa Durmitora.....	70
31. Distribucija čestih, retkih i jedinstvenih alela osam prostornih uzoraka vrste <i>E. tenax</i> sa Durmitora.....	70
32. Kvadrat Mahalanobisove distance ženki i mužjaka uzoraka vrste <i>E. tenax</i> sa Durmitora.....	71
33. Prosečna genetička bliskost i genetička udaljenost između osam uzoraka vrste <i>E. tenax</i> sa Durmitora.....	72
34. Procenat korektno klasifikacije ženki i mužjaka populacija vrste <i>E. tenax</i>	79
35. Učestalost alela <i>Ao</i> lokusa populacija vrste <i>E. tenax</i>	82
36. Učestalost alela <i>Est-2</i> lokusa populacija vrste <i>E. tenax</i>	83
37. Učestalost alela <i>Est-4</i> lokusa populacija vrste <i>E. tenax</i>	84
38. Učestalost alela <i>Got</i> lokusa populacija vrste <i>E. tenax</i>	85
39. Učestalost alela <i>Me</i> lokusa populacija vrste <i>E. tenax</i>	86
40. Učestalost genotipova <i>Est-2</i> lokusa populacija vrste <i>E. tenax</i>	87
41. Učestalost genotipova <i>Est-4</i> lokusa populacija vrste <i>E. tenax</i>	89
42. Parametri genetičke strukture populacija vrste <i>E. tenax</i>	91
43. Distribucija čestih i retkih alela <i>Ao</i> lokusa populacija vrste <i>E. tenax</i>	92
44. Distribucija čestih, retkih i jedinstvenih alela <i>Est-2</i> lokusa populacija vrste <i>E. tenax</i>	93
45. Distribucija čestih i retkih i alela <i>Est-4</i> lokusa populacija vrste <i>E. tenax</i>	94
46. Distribucija čestih i retkih i alela <i>Got</i> lokusa populacija vrste <i>E. tenax</i>	95
47. Distribucija čestih i retkih i alela <i>Me</i> lokusa populacija vrste <i>E. tenax</i>	96
48. Distribucija utvrđenih morfova tergita 2 i 3 mužjaka i ženki vrste <i>E. tenax</i>	104
49. Distribucija abdominalnih fenotipova mužjaka i ženki vrste <i>E. tenax</i>	105
50. Distribucija abdominalnih morfova i fenotipova kod ženki populacija vrste <i>E. tenax</i>	109
51. Distribucija abdominalnih morfova i fenotipova kod mužjaka populacija vrste <i>E. tenax</i>	110

Zahvala

Neizmerno hvala dr Vesni Milankov, mentorki ove disertacije, za podršku tokom prethodnih godina i što je verovala u mene. Njena predanost poslu i entuzijazam su za mene bili, i ostaće, pravo nadahnuće.

Takođe, za neprocenjivu pomoć u vidu saveta i na stalnom ohrabrivanju se zahvaljujem dr Jasmini Ludoški. Znanje koje je mi je bezrezervno pružala bili su mi od velike pomoći tokom prethodnih godina i na tome ću joj zauvek biti zahvalna.

Zadovoljstvo mi je da izrazim svoju zahvalnost i dr Marini Stamenković-Radak na korisnim sugestijama i komentarima tokom izrade rada.

Zahvalnost dugujem i mom dragom kolegi Đurakić Marku na nezaboravnim trenucima u toku terenskog rada i pređenim kilometrima u cilju sakupljanja insekatskog materijala. Marku posebno hvala za komentare na rezultate ove disertacije i na svemu što sam od njega naučila tokom zajedničkog rada.

Kolegama Ivani Matić, Leoni Mezei, Mirjani Boban, Milanu Đilas i Aleksandri Petrović veliko hvala za prijatno druženje i pomoći koju su mi pružili kroz izradu svojih završnih, diplomskih i master radova.

Mr Bosiljki Krtinić hvala na podršci koja mi neizmerno znači.

Hvala legatorima Đurakić, M., Fabijan, D., García-Gras, E., Laasowen, L., Ludoški, J., Marčetić, Đ., Michelsen, V., Milankov, V., Nielsen, T.R., Nuppenon, K., Pérez-Bañón, C., Petrović, A., Radišić, D., Rättel, E., Santos, R., Stähls, G., van Steenis, W. i van Zuijen, M.P. na sakupljenom insekatskom materijalu.

Pored sakupljenog insekatskog materijala iz Norveške, Tore R. Nielsen mi je pružio podršku i pomoć oko sakupljanja literature, na čemu sam mu neizmerno zahvalna.

Istraživanje prezentovano u ovoj doktorskoj disertaciji urađeno je u Laboratoriji za evolucionu sistematiku i teksonomiju Departmana za biologiju i ekologiju Prirodno-matematičkog fakulteta Univerziteta u Novom Sadu, ali je deo rezultata ove disertacije rezultat plodonosne saradnje sa inostranim partnerima. Zahvaljujem se MSc Pilar Hurtado, dr Celeste Pérez-Bañón i dr Santosu Rojo sa Univerziteta u Alikanteu, Španija na insekatskom materijalu prirodnih populacija i uzgajanju jedinki laboratorijske kolonije, kao i na delu sredstava obezbeđenim za molekularne analize. Deo

analiza (sekvenciranje DNK) urađeno je u Laboratoriji za molekularnu sistematiku Prirodnjačkog muzeja u Helsinkiju, Finska, kod dr Gunille Ståhls koja je obezbedila sredstva za realizaciju sekvenciranja DNK na čemu sam joj veoma zahvalna. dr Gunilla Ståhls je takođe učestvovala u pribavljanju insekatskog materijala iz Australije, Severne i Južne Amerike, koji je u velikoj meri doprineo kvalitetu ovog rada.

Neizmerno se zahvaljujem Elviri Rättel iz Prirodnjačkog muzeja u Helsinkiju, Finska na nesebičnoj stručnoj pomoći prilikom rada na DNK materijalu, ali i sakupljenom insekatskom materijalu iz Finske, Rusije, Grčke i BiH. Njen udeo u ovoj disertaciji daleko prevazilazi puke profesionalne obaveze, te posvetiti joj par reči u zahvali je zanemarljivo u odnosu na trud koji je uložila. Elvira, cnacuóo!

Kao stipendista Ministarstva prosvete i nauke Republike Srbije u periodu od 2008. do 2011. godine ovom prilikom želim da izrazim svoju neizmernu zahvalnost Ministarstvu na podršci i pomoći tokom ovog perioda, kao i dr Željku Tomanoviću, rukovodiocu projekta "Biljne vaši, parazitske ose i eriofidne grinje: diverzitet i filogenetski odnosi" (ev. broj 143006) u čijoj realizaciji sam učestvovala kao doktorant-stipendista. Pored toga, sredstva za terenska istraživanja u toku 2009. i 2010. godine su obezbeđena od strane projekta 143006.

Terenska istraživanja u toku 2011. godine su realizovana sredstvima projekta "Dinamika genofonda, genetička i fenotipska varijabilnost populacija, u zavisnosti od promenljivosti sredina" (ev. broj 173012) pod rukovodstvom akademika Marka Anđelkovića.

Terensko istraživanje dr Vesne Milankov za sakupljanje insekatskog materijala u Grčkoj, Finskoj i Italiji je realizovano sredstvima Entomološkog društva Helsinkija.

Na kraju, želim da se zahvalim mojim najbližima...

Veliko hvala dugujem mojoj porodici i prijateljima na razumevanju i podršci koju mi bezrezervno pružaju.

Hvala mom Đorđu za vetar u leđa i za svu ljubav i radost koju mi pruža.

Lj. F.

1. UVOD



Vrsta *Eristalis tenax* je visoko migratorna, kosmopolitska, najšire rasprostranjena osolika muva u svetu. Prisutna je u svim regionima osim na Antarktiku, a u Evropi je registrovana svuda osim na krajnjem severu kontinenta. U svojoj širokoj distribuciji je tesno povezana sa čovekom, koji joj pruža mnoge mogućnosti za razmnožavanje u zabarenim područjima, stajskom đubrivu i zagađenim vodama.

Vrsta *E. tenax* je veoma značajan oprašivač malih izolovanih biljnih populacija na staništima na kojima odsustvuju pčele, poput ostrva, arhipelaga i visokih planinskih vrhova. Efikasnost vrste *E. tenax* kao oprašivača se uvećava i činjenicom da je veličina insekta veoma bitan faktor kod polinacije, jer se na taj način uvećava i količina prenetog polena. Uspešnost jedinki vrste *E. tenax* kao oprašivača je verovatno uvećana zbog prisustva mnogih palinofilnih dlačica na telu insekta na kojima se zadržavaju polenova zrna. Poznata je i uloga ove vrste u oprašivanju agrokultura. Pored toga, larve imaju i veliki značaj u procesu kruženja materije zbog svog saprofitskog načina ishrane.

E. tenax predstavlja oblikativnog i fakultativnog uzročnika mijazisa. Postoje zabeleženi slučajevi urinarnog i gastrointestinalnog mijazisa koji uzrokuju larve vrste *E. tenax* u delovima sveta sa vrlo lošim kvalitetom vode, u čemu se ogleda i epidemiološki značaj ove vrste. Preadultne forme, ali i adulti vrste *E. tenax* su prenosioci patogena, uzročnika različitih bakterijskih i gljivičnih oboljenja kod biljaka i životinja, stvarajući velike ekonomske gubitke na farmama svinja i goveda i u voćnjacima. Uzimajući u obzir medicinski značaj i potencijalnu ekonomsku štetu koju *E. tenax* predstavlja za uzgajivače različitih biljnih i životinjskih vrsta, potrebna je detaljnija analiza genetičkog i fenotipskog diverziteta.

Vrste sa širokim geografskim arealom karakteriše struktuiranost populacija i određen stepen genetičke i fenotipske diferencijacije. Način na koji su se dešavale promene na molekularnom nivou u toku evolucije jedne vrste može se sagledati kroz kvantifikovanje genetičke i fenotipske varijabilnosti prirodnih populacija širokorasprostranjenih vrsta, poput vrste *E. tenax*. Genetičke strukture populacija koje naseljavaju različita staništa, često heterogenih geografskih oblasti, rezultat su evolucionih, istorijskih i bioloških faktora. Pošto genetička varijabilnost populacije predstavlja njen evolucioni potencijal, kvantifikovanje i sagledavanje genetičke varijabilnosti populacija je od esencijalnog značaja. Osim toga, analizom genetičke strukture populacija dobijaju se informacije o mehanizmima koji su odgovorni za nastanak i održavanje genetičke varijabilnosti i informacije o odnosima između grupa jedinki iz različitih delova areala.



1.1. CILJEVI RADA

U istraživanju sa sledećim ciljevima koristiće se metoda geometrijske morfometrije, metoda poliakrilamid gel elektroforeze (PAGE), kao i analiza polimorfizma nukleotidnih sekvenci mtDNK na uzorcima vrste *E. tenax* sa područja Evrope, Australije, Severne i Južne Amerike.

- ❖ Sagledavanje ukupnog genetičkog i fenotipskog diverziteta i evolucionog potencijala vrste *E. tenax* analizom jedinki poreklom sa 42 područja Evrope, Australije, Severne i Južne Amerike i laboratorijske kolonije iz Španije.
- ❖ Analiza inbriding efekta na genetičku i fenotipsku varijabilnost vrste *E. tenax*: poređenje prirodnih populacija i laboratorijske kolonije;
- ❖ Analiza vremenske distribucije genetičkog i fenotipskog diverziteta vrste *E. tenax* sa Fruške gore;
- ❖ Analiza prostorne substruktuiranosti genetičkog i fenotipskog diverziteta vrste *E. tenax* sa Durmitora;
- ❖ Analiza intraspecijske varijabilnosti adultnih jedinki 39 prirodnih populacija vrste *E. tenax* sa evropskog i južnoameričkog kontinenta kvantifikovanjem varijacija u obliku i veličini krila;
- ❖ Analiza alozimske varijabilnosti i određivanje stepena genetičke diferencijacije evropskih populacija vrste *E. tenax*;
- ❖ Analiza genetičkog diverziteta vrste *E. tenax* na nivou polimorfizma nukleotidnih sekvenci mtDNK jedinki sakupljenih na 15 lokaliteta sa četiri kontinenta;
- ❖ Analiza polnog dimorfizma na osnovu morfometrijskih parametara krila (oblik i veličina) i obojenosti abdomena;
- ❖ Analiza fenotipske diferencijacije u karakterima abdomena u uzorcima vrste *E. tenax* sakupljenim duž geografskog gradijenta Evrope: od severnoevropskog uzorka iz centralne Finske, preko Nemačke (Berlin) i Švajcarske (Bazel), do Balkanskog poluostrva (Srbija sa sledećim lokalitetima: Obedske bara, Bratinac, Đerdapska klisura i Ludoško jezero).

2. OPŠTI DEO



Insekti predstavljaju vrlo staru grupu beskičmenjaka izuzetne sposobnosti prilagođavanja raznovrsnim uslovima spoljašnje sredine što je uslovalo adaptivnu radijaciju i nastanak preko milion recentnih vrsta (Freeman i Herron, 1998). Smatra se da su beskrilni insekti nastali još u Siluru (Levin, 2006), geološkoj eri koja se karakteriše osvajanjem kopna prvenstveno od strane biljaka, a potom i prvih kopnenih životinja (škorprije, stonoge), dok su u Devonu nađeni prvi insekatski fosili sa krilima (Futuyma, 1986).

Familija Syrphidae predstavlja brojnu grupu insekata iz reda Diptera, podreda Brachicera Cyclorrhapha. Preko 5500 vrsta sirfida, anatomske, morfološke i ekološke (nastanjuju ekološki različita staništa) međusobno veoma različitih, grupisane su u podfamilije Microdontinae, Syrphinae i Milesinae (Peck, 1988). Međutim, distribucija osolikih muva nije ravnomerna na šta ukazuje najveći broj vrsta registrovanih u Neotropskom regionu (Thompson, 1972), a samo nešto više od 1000 detektovanih vrsta u Palearktiku (Peck, 1988). Smatra se da se adaptivna radijacija odigrala u ranom Tercijeru, a da su jedinke vrsta familije Syrphidae potom osvojile skoro sve tipove staništa sa različitim ekološkim zahtevima (Grimaldi i Engel, 2005). Raznovrsnost sirfida se ogleda kako u veličini, obliku i obojenosti tela, tako i u ponašanju, načinu larvalnog razvića i ekološkim zahtevima larvi i adulta. Procentualna zastupljenost larvi sa saprofagnim načinom ishrane je najveća (44%), zatim slede zoofagi (40%) i na kraju fitofagi (16%) (Gilbert i sar., 1994). Zbog specifičnog načina leta, sa periodičnim smenama faze naglih i brzih promena pravca kretanja i periodima lebdenja, sirfide su poznate kao „muve lebdilice“ (*hoverflies*) (Heal, 1982; Golding i Edmunds, 2000). Često, u narodu se može čuti i naziv „cvetne muve“, jer adulti hraneći se polenom i nektarom lete sa cveta na cvet. Međutim, najčešće korišćen i najšire prihvaćen naziv je „osolike muve“ zbog sličnosti sa pčelama, osama i bumbarima (Šimić i Vujić, 1990).

Rod *Eristalis* Latreille, 1804, pripada tribusu Eristalini, podfamiliji Eristalinae. Većina vrsta iz roda *Eristalis* su široko rasprostranjene, a manji broj preferira specifična staništa. Larve su detritivorne i konzumenti bakterija, žive u akvatičnoj ili semiakvatičnoj sredini. Adultne jedinke roda se prevashodno dele na one koje izgledom podsećaju na pčele i druge koje podsećaju na bumbarke (Radenković, 2008). U Evropi broj vrsta roda *Eristalis* iznosi oko 20. Ranije su bile registrovane 22 vrste, međutim, taksonomskom revizijom vrste *E. stackelbergi* Dolezil & Rozkonsy i *E. vitripennis* Strobl se sada svrstavaju kao sinonimi nekih vrsta (Speight, 2011). Na teritoriji Srbije zabeleženo je 11 vrsta (Šimić i Vujić, 1990), od kojih je osam registrovano na teritoriji Vojvodine (Nedeljković i sar., 2009).

2.1. BIOLOGIJA VRSTE *ERISTALIS TENAX*

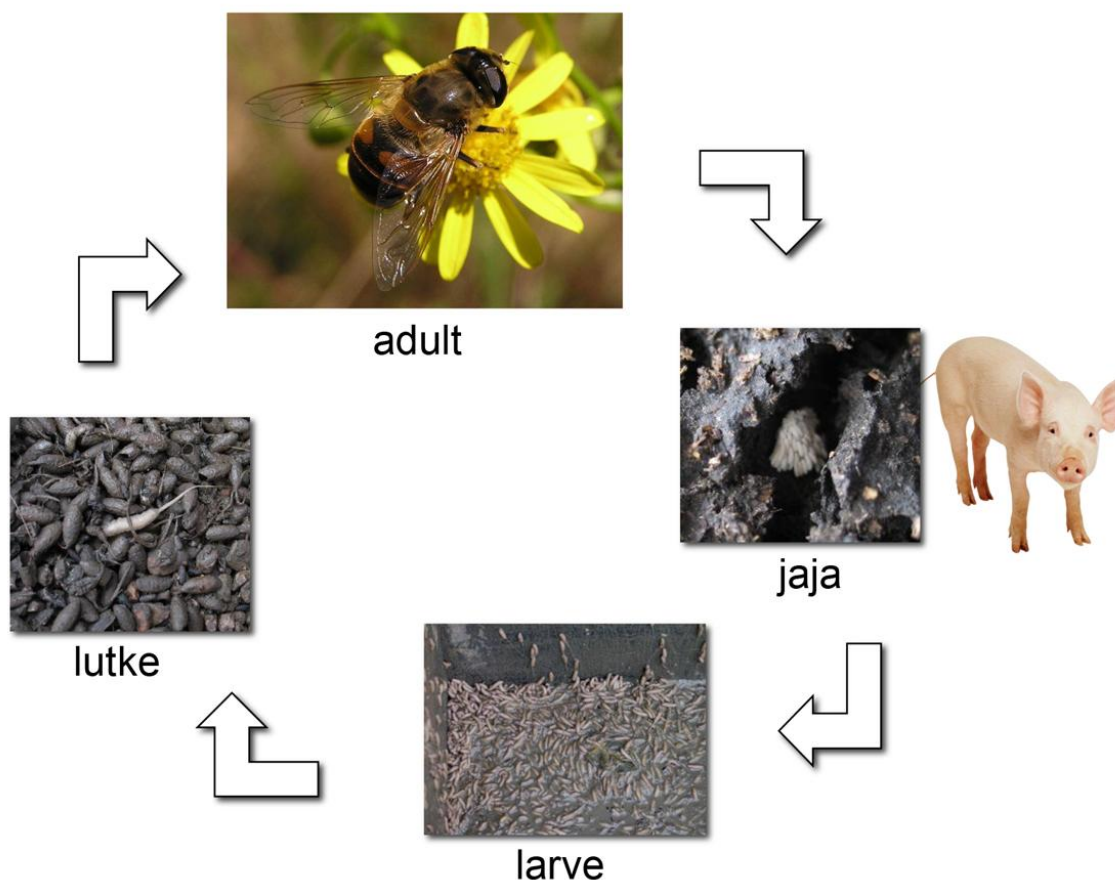
Eristalis tenax (Linnaeus, 1758) (Sl. 1) je antropofilna vrsta, skoro pa ubikvitarna. U svojoj širokoj distribuciji je tesno povezana sa čovekom, što joj pruža mnoge mogućnosti za razmnožavanje u tečnom stajskom đubrivu i zagađenim vodama (Golding i Edmunds, 2000). Period aktivnosti vrste *E. tenax* je vrlo dug, od februara do novembra. Mužjaci su malobrojniji u proleće, kada se oplodene ženke bude iz hibernacije (Heal, 1982) i polažu grupacije od po 80 do 200 jaja u površinskim vodama (Kendall i Stradling, 1972). Jedinke se dalje razvijaju u vlažnoj sredini kroz tri različita stadijuma larve. Larve (*rat-tailed muggots*) se mogu naći u mirnim i stajaćim, kao i zagađenim vodama, a odlikuje ih dug, posteriorni respiratorni nastavak. Cev za disanje („rep“) je opružena ili skupljena, zavisno od debljine supstrata u kojem se nalazi (Aquilera i sar., 1999). Neposredno pred proces ulutkavanja,



Opšti deo

larve napuštaju vodenu sredinu i povlače se na suva i zaštićena mesta, ponekad prelazeći i desetine metara (Reichholf-Riehmová, 1997). Lutke su ovalne, veličine 10-12 mm i tamno smeđe boje. Nakon osam do deset dana, iz lutki izlaze adulti koji započinju ishranu nektarom i polenom i tako obezbeđuju nutrie neophodne za letenje i sticanje polne zrelosti (Gilbert, 1986). Time su stvoreni uslovi za početak novog ciklusa reprodukcije. Svake godine javljaju se dve do tri generacije (Gilbert, 1986).

Ova vrsta hibernira kao adult, a jedinke postaju aktivne u određeno vreme osim u ekstremno hladnim uslovima. U periodu hibernacije adulti se mogu pronaći u starim zgradama, pećinama, pod korom drveća. Jedinke su aktivne na temperaturi iznad 10°C. U toplim, sunčanim danima, period aktivnosti jedinki traje oko sedam sati, pri čemu najveći deo aktivnosti odlazi na ishranu, sunčanje, odmor i čišćenje tela (Wellington i Fitzpatrik, 1981). Provode dosta vremena odmarajući se na cveću, a manje na listovima. U večernjim satima se mogu pronaći u sunčanju na listovima žbunja i šiblja (Speight, 2011). Jedinke lete do 5m iznad površine zemlje, dok mužjaci prateći ženke dostižu brzinu i do 10 m/s (Collett i Land, 1975). Oči jedinki vrste *E. tenax* su polno dimorfne, što se ogleda u tome da mužjaci imaju frontalno-dorzalni region krupnih faceta koje formiraju "svetlu zonu". Ona omogućava usvajanje više svetlosti što povećava kontrastnu senzitivnost, olakšava letenje pri većim brzinama i lakše uočavanje i praćenje ženke (Straw i sar., 2006). Polne razlike su takođe utvrđene i u građi većine dorzalnih neurona, gde mužjaci poseduju značajno manja receptivna polja od ženki (Nordström i sar., 2008).



Slika 1. Životni ciklus vrste *E. tenax*.



2.2. TERITORIJALNO PONAŠANJE MUŽJAKA VRSTE *ERISTALIS TENAX*

Kopulacija adultnih jedinki se obavlja u letu, ili na podlozi koja se nalazi u okviru teritorije mužjaka. Naime, pojava teritorijalnosti je veoma izražena kod mužjaka vrste *E. tenax*. Po završetku aktivne disperzije prolećne i letnje generacije, mužjaci vrste *E. tenax* povlače se u izdvojena staništa koja im omogućuju zaštitu, odmor, sunčanje, ishranu i neometano parenje. Smatra se da ispitivačka faza disperzije mladih mužjaka traje oko četiri sata, nakon čega mužjak vrši konačan odabir i zauzima svoju teritoriju. Kada se ne nalazi na ovakvim, odabranim i izdvojenim lokacijama, mužjak retko reaguje na druge insekte. Na lokacijama za parenje, međutim, ispoljava teritorijalno ponašanje, napada druge insekatske vrste, kao što su pčele, ose i leptiri, kao i konspicivne jedinke koje tretira kao uljeze. Ovakvo teritorijalno ponašanje je izuzetno iscrpljujuće, tako da se mužjaci odmaraju van svoje teritorije kad god je moguće. Ako je odmor sprečen ili su vremenski uslovi takvi da ne dozvoljavaju izlazak van datog staništa, ili je pak na neutralnim staništima povećana gustina jedinki, postaju izuzetno agresivni (Wellington i Fitzpatric, 1981). Teritorija jednog mužjaka obuhvata određeni broj cvetova i listova jedne biljke, ali mužjak obično pod svojom teritorijom smatra i susedne cvetove stvarajući prostor za letenje. Najmanja površina teritorije mužjaka iznosi 0,36 m², ali je prostor u okviru kog jedinka obavlja svoje aktivnosti veći i iznosi oko 500 m². Na otvorenim staništima, kao što su poljane, mužjaci lakše zapažaju uljeze i zato su skloniji napadima, a sa druge strane staništa sa, na primer, širokolisnom žbunastom vegetacijom onemogućuju takve kontakte (Wellington i Fitzpatric, 1981). Posledice agresivnosti mužjaka vrste *E. tenax* ne utiču samo na strukturu, socijalno ponašanje i ekologiju konspicivnih populacija i jedinki. Pčele više nisu u mogućnosti da se hrane u tim oblastima i nestaju iz staništa kao polinatori, a druge sifide ne mogu da polažu jaja na lokacijama gde su mužjaci vrste *E. tenax* naročito aktivni (Wellington i Fitzpatric, 1981).

2.3. SEZONSKA MIGRACIJA JEDINKI VRSTE *ERISTALIS TENAX*

Vrsta *E. tenax* je visoko je migratorna, kosmopolitska, najšire rasprostranjena sifida u svetu. Prisutna je u svim regionima osim na Antarktiku. Smatra se da je 70-ih godina XIX veka vrsta *E. tenax* prešla iz Azije u zapadni deo severnoameričkog kontinenta, a potom migrirala i na ostale delove kontinenta. Podaci govore da je ova vrsta veliku brojnost dostigla do 1884. godine, te je i danas široko zastupljena u celoj Severnoj Americi. Stari spisi ukazuju i da je ova vrsta osvojila Novi Zeland 1888. godine, gde je za kratko vreme postala brojna (Buckton, 1895). U Evropi je registrovana svuda osim na krajnjem severu kontinenta (Speight, 2011). Povremeno su jedinke prisutne i na ostrvima severne Evrope, kao što su Farska ostrva (Jensen, 2001).

Većina studija o migratornim kretanjima osolikih muva se bazira na proučavanju afidofagnih vrsta (Svensson i Janzon, 1984; Hondelmann i sar., 2005), te o sezonskim migracijama vrste *E. tenax* ima malo podataka (npr. Shannon, 1926; Aubert i sar., 1969). Tako su, do sada, zabeležena kretanja jedinki ove vrste u grupama sa jedinkama vrste *E. similis* koje su, pretpostavlja se, prešle Severno more i doletele u Norvešku (Nielsen, 2009). Migratorna kretanja mogu biti ograničena postojanjem fizičkih barijera kao što su planine i



mora, ali podaci govore da jedinke vrste *E. tenax* uspešno prevazilaze i barijere poput švajcarskih Alpa (Aubert, 1962). Migratorne jedinke osolikih muva su zabeležene u velikom broju u priobalnim područjima, gde migranti sleću i odmaraju se nakon preletanja vodenih površina (Owen, 1956; Sutton, 1969). Potvrda o sezonskim migracijama sirfida dobijena je i analizom sadržaja digestivnog trakta jedinki ulovljenih u priobalju Švedske, gde je utvrđeno prisustvo polenovih zrna biljnih vrsta koje ne rastu na području gde su migranti ulovljeni. Time je potvrđena migracija vrste *Eupeodes corollae* iz južnih delova Evrope u Švedsku preletanjem Baltičkog mora (Svensson i Janzon, 1984). Takođe, podaci govore da ženke većih dimenzija prelaze veće distance prilikom migracije, u odnosu na ženke osolikih muva manjih dimenzija (Roff, 1977). Ipak, i dalje ostaju otvorena pitanja o razlozima i učestalosti migracija sirfida u Evropi, ali se pretpostavlja da variranja meteoroloških uslova i dostupnosti hrane za larve i adulte predstavljaju moguće uzroke migratornih kretanja (Hondelmann i sar., 2005).

2.4. MIMIKRIJA VRSTE *ERISTALIS TENAX*

Sirfide su poznate kao „osolike muve“ zbog izražene morfološke (oblik i boja) i bihevioralne (ponašanje i zvuk krila) mimikrije koja služi kao mehanizam odbrane od nespecifičnih predatora. Pokazuju sličnost sa različitim vrstama reda Hymenoptera (pčele, ose, bumbari). U slučaju Bejtsove mimikrije, zaštita „osolikih muva“ zasniva se na sličnosti imitatora (jestivog plena) sa opasnim modelom i predator izbegava imitatora zbog pređašnjeg lošeg iskustva sa opasnim modelom. Sam obrazac oponašanja evoluirao, a polimorfnost se uvećava ako je prisutno nekoliko različitih modela. Prednost koju pruža imitacija određene šare smanjivaće se povećanjem brojnosti imitatora, ali je mimikrija i tada prisutna u dosta slučajeva (Glumac, 1962; 1988). Vrsta *E. tenax* oponaša medonosnu pčelu po obliku i boji abdominalni oznaka i ponašanju. U pitanju je Bejtsova mimikrija jer se radilice medonosne pčele štite žaokom od mnogih predatora, a otrov je izuzetno neprijatan čak i kada ne koriste žaoku, već su hrana predatorima (Liepelt, 1963). Utvrđeno je da ptice rado konzumiraju jedinke vrste *E. tenax*, ali ga nakon neprijatnog iskustva sa pčelama izbegavaju (Heal, 1982).

Specifična mimikrija je ređa i podrazumeva sličnost u obojenosti, morfologiji i ponašanju sa nekim vrstama reda Hymenoptera. Nespecifična mimikrija podrazumeva opštu sličnost. Dokazano je da će predatori češće izbegavati nespecifičnu mimikriju imitatora čiji je model opasniji nego specifičnu mimikriju imitatora čiji model nije tako neprijatan (Edmunds, 2000). Nespecifična mimikrija može biti prelazni stadijum prema specifičnoj, mada nije poznato zašto toliko vrsta sirfida poseduje upravo nespecifičnu mimikriju (Stubbs i Falk, 1983). Kod sirfida su poznata tri tipa mimetizma (Glumac, 1962; 1988): mimetička obojenost – prisutni su različiti prelazni stadijumi od napominjuće sličnosti do potpune imitacije obojenosti što se postiže obojenošću hitina, ili specifičnim rasporedom obojenih dlaka na telu; mimetička građa tela – postiže se specifičnim oblikom abdomena sa suženim trećim segmentom što podseća na građu tela osa, a kod nekih rodova se javlja i izduženost antena; mimetičko ponašanje – imitiranje ponašanja osa ili pčela specifičnim pokretima tela, letom, zvučnim efektima i slično.

U analizama obojenosti abdomena (Heal, 1982; Holloway, 1993; Ottenheim i sar., 1996) utvrđeno je da većina vrsta roda *Eristalis* ima karakteristične dorzalne šare u vidu para polukružnih žutih, narandžastih ili braon mrlja na tergitu 2, koje se ponekad nalaze i na



tergitu 3. Kod vrsta ovog roda se na nižim temperaturama javljaju tamnije forme u obojenosti abdomena i smatra se da je to adaptivna karakteristika u smislu termoregulacije i poboljšanja metaboličke aktivnosti (Ottenheim i sar., 1996; Holloway i sar., 1997). Taj karakter zavisi od temperature na kojoj sa razvijaju larve. Tako se na nižim temperaturama ($t < 10^{\circ}\text{C}$, u proleće) razvijaju jedinke sa užim žutim, a širim crnim prugama (tamnije jedinke), dok se na višim temperaturama ($t > 10^{\circ}\text{C}$, leti) javljaju jedinke sa širim žutim prugama, a užim crnim (svetlije jedinke). Utvrđeno je da temperatura utiče na fiziološke procese tokom stadijuma larve koji determinišu količinu žute boje na abdomenu (Ottenheim i sar., 1996). Svetlije jedinke imaju širu normu reakcije leti i preživljavaju u većem broju u odnosu na tamnije koje se brže pregrevaju i manje su uspešne u pronalasku hrane i partnera (Ottenheim i sar., 1999). Ovaj mehanizam tamnije obojenim jedinkama omogućava da se uspešnije hrane i reprodukuju u hladnijem prolećnom periodu, dok u slučaju toplijih letnjih meseci tamnije jedinke mogu doživeti toplotni stres, nakon čega im se šanse za preživljavanje i reprodukciju smanjuju (Ottenheim i Kuijt, 1998).

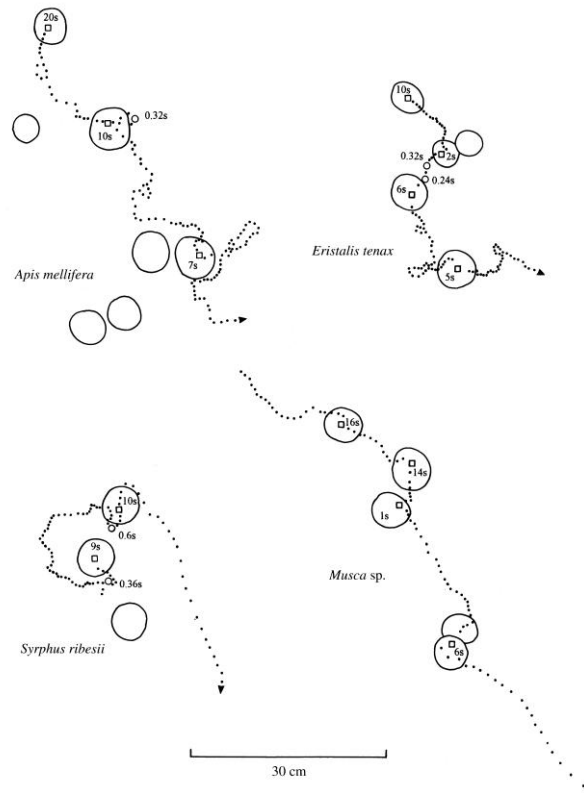
Abdominalna obojenost vrste *E. tenax* predstavlja i zaštitu od predatora zbog sličnosti sa specifičnim modelom, medonosnom pčelom *Apis mellifera* (Heal, 1982). Vrsta *E. tenax* pokazuje širok spektar uzoraka šara od veoma svetlih do veoma tamnih formi kada je abdomen u potpunosti tamno braon boje (Heal, 1979). Tako abdomen jedinki vrste *E. tenax* može biti u šest nijansi od ultrasvetlog do potpuno tamnog, dok se kod pčela javljaju dva fenotipska oblika, svetli i tamni. Vrsta *E. tenax* na abdomenu ima dve crne mrlje kod svih fenotipskih varijanti, a koje se ne javljaju kod pčela. Utvrđeno je da je njihova uloga u delimičnoj (nespecifičnoj) mimikriji osa i zagrevanju insekata (termoregulaciji). Na bazi abdomena javlja se tamna boja i kod pčela i kod jedinki vrste *E. tenax* i verovatno služi za apsorbovanje sunčevog zračenja. Na taj način se greju dorzalni krvni sudovi koji se nalaze direktno ispod kutikule. Centralna crna pruga na abdomenu je uobičajena kod „muva lebdilica“ dok medonosna pčela ne poseduje ovu prugu i ne odmara se na suncu. Takođe, kod pčela su na abdomenu zapažene svetlo obojene dlake koje nisu prisutne kod vrste *E. tenax* (Heal, 1982). Mogući razlog zbog koga nije došlo do izražene specifične mimikrije je taj da modifikovane šare na abdomenu pružaju dodatnu zaštitu u delimičnom oponašanju osa i da su efikasnije u regulaciji temperature (Heal, 1982). Još jedna prednost mimetičke obojenosti se ogleda u pojavi kompetitivne mimikrije. Kada pčele i ose posećuju cvetove, ponašaju se agresivno prema drugim vrstama koje posećuju iste cvetove. To donosi prednost vrsti *E. tenax* čije jedinke se nesmetano hrane na cvetovima dok ih drugi insekti izbegavaju zbog prethodnog lošeg iskustva (Rashed i Sherratt, 2007).

Sezonske fluktuacije u obojenosti javljaju se simultano kod obe vrste, prisutna je bimodalna distribucija na svetle i tamne fenotipove izuzev u rano proleće kada je distribucija unimodalna za vrstu *E. tenax* (Heal, 1977). Tokom leta povećava se broj abdominalnih fenotipova vrste *E. tenax*, kao i osa čiji su nespecifični imitatori. Takođe, postoji razlika u ekspresiji između polova – mužjaci obično imaju svetliju obojenost (Heal, 1979). Do jeseni broj imitatora prevazilazi brojnost modela, tako da ptice uče da razlikuju vrste i više selekcionni pritisak u pravcu bolje mimikrije (Heal, 1982).

Postoji objašnjenje da je u toku evolucije vrste došlo do smene funkcija, odnosno obojenost i strukture nastale iz jednog razloga (odbrana od pregrevanja i jake insolacije, termoregulacija, ubrzavanje cirkulacije hemolimfe), najčešće istog kao i kod vrste modela, koje zadobijaju kasnije putem selekcije u pravcu mimikrije i novu mimetičku ulogu i



značenje. To objašnjava široku rasprostranjenost i brojnost vrste *E. tenax* s obzirom da se mimikrija inače (izuzev sifrida) javlja kod malobrojnih i ugroženih vrsta (Glumac, 1962).



Slika 2. Primer bihevioralne mimikrije vrste *E. tenax*. Jedinke osolike muve imitiraju način i putanju kretanja pčele *Apis mellifera*. Krugovi predstavljaju period boravka na cvetu, kvadrati period ishrane iskazani u sekundama (Golding i sar., 2001).

Pored mimetičke obojenosti, kod jedinki vrste *E. tenax* je uočena i bihevioralna mimikrija, jer jedinke imitiraju način leta i putanje kretanja pčele *Apis mellifera* (Sl. 2) (Golding i sar., 2001). Većina osolikih muva su dobri letači a jedinke vrste *E. tenax* mogu dostići do 10 m/s na kraće distance tako da nisu lak plen (Collett i Land, 1978). Postoji stav da je specifičan način leta vrste *E. tenax* razvijen radi bržeg zagrevanja (Morgan i Heinrich, 1987). Međutim, istraživanja su pokazala da jedinke vrste *E. tenax* prilikom leta prave slične putanje kao jedinke vrste *Apis mellifera*, čak i vrlo specifične petlje (*loops*) iako su odlični letači i mogu menjati poziciju bez pravljenja petlji (Ennos, 1989). Obe vrste pri letu koriste horizontalni položaj tela koji uslovljava manju preciznost nego inklinalni položaj koji koriste mužjaci *E. tenax* kada prate ženku (Ennos, 1989). Pretpostavlja se da je takav let posledica mimikrije. Pčele prave petlje radi orijentacije pomoću Sunca (von Frisch, 1967), ali je mehanizam orijentacije kod osolikih muva drugačiji (Collett i Land, 1975). Smatra se da nema razloga za pravljenje petlji jer je vrsta *E. tenax* sposobna za nagle promene pravca leta okretanjem tela u mestu (Ellington, 1984; Ennos, 1989). Petlje su neophodne jer ptice mogu da prate kretanja koja su 2 - 4 puta brža u odnosu na ona koja može da registruje ljudsko oko. Vrste *E. tenax* i *Apis mellifera* provode sličan vremenski period na cvetovima. Jedinke vrste *E. tenax* se hrane polenom, a pčele sakupljaju i polen i nektar. Zbog toga se



pretpostavlja da će pčele provoditi više vremena na cvetovima, ali to nije slučaj. Jedina je razlika u tome što pčele sakupljaju polen u posebne kesice dok jedinke vrste *E. tenax* ostaju prekrivene polenom (Drees, 1997). Pri obilasku cvetova jedinke vrste *E. tenax* lete sporije i sličnije su svom modelu. Opšte ponašanje u letenju, uključujući putanje i vreme leta, neverovatno je slično ponašanju pčela. Učestalost mahanja krilima se takođe preklapa, iznoseći od 150 do 200 Hz (Golding i sar., 2001).

Kod vrsta reda Diptera je utvrđeno postojanje 50-60 velikih interneurona (*LPTCs = the Lobula-Plate Tangential Cells*) koji imaju funkciju u detektovanju optičkih promena u toku leta (Land, 1973; Hengstenberg, 1991; Borst i Haag, 2002; Kern i sar., 2005). Međutim, za razliku od većine vrsta iz reda Diptera kod kojih je registrovano prisustvo po tri horizontalna sistema LPTC neurona u obe hemisfere, osolike muve imaju po četiri sistema LPTC neurona (Buschbeck i Strausfeld, 1997), što se odražava na razlike u sposobnosti leta i brzini promene putanje leta (Nordström i sar., 2008).

Zbog svoje sličnosti u obliku i boji tela sa vrstama reda Hymenoptera, osolike muve neretko izazivaju strah kod ljudi. U studiji sprovedenoj kod dece školskog uzrasta i studenata iz Velike Britanije, dobijeni su interesantni rezultati. Naime, učesnicima ankete su predočene slike tri para osolikih muva imitatora i njihovih modela (*Arctophila superbienis* i vrsta bumbara *Bombus pascorum*; *Eristalis tenax* i pčela *Apis mellifera*; *Sericomyia silentis* i osa *Vespula vulgaris*). Većina anketiranih učesnika nije razlikovala osolike muve od njihovih modela, a više od polovine anketiranih (53% studenata i 71% dece školskog uzrasta) bi usmrtilo insekta zbog straha od uboda (Golding i sar., 2005).

2.5. EPIDEMIOLOŠKI I MEDICINSKI ZNAČAJ VRSTE *ERISTALIS TENAX*

Vrste reda Diptera mogu da prenose patogene, uzročnike različitih bakterijskih i gljivičnih oboljenja kod ljudi i životinja. U prethodnim studijama (Matlova i sar., 2003; Fischer i sar., 2001; 2005; 2006) mikobakterijski patogeni su identifikovani u različitim stadijumima životnog ciklusa vrste *E. tenax*. Utvrđeno je da je larvalni stadijum ove vrste najčešće zaražen (Matlova i sar., 2003; Fischer i sar., 2005), i da može uzrokovati značajne mikobakterijske infekcije i ekonomsku štetu na stočnim farmama (Matlova i sar., 2003; Machackova i sar., 2004; Fischer i sar., 2005; 2006).

Larve vrste *E. tenax* su prenosioci bakterije *Micobacterium avium paratuberculosis*, koja izaziva paratuberkulozu, bolest koja se manifestuje kao hronični granulomatozni enteritis. Bolest izaziva dijareju i ozbiljno gubljenje na težini životinja koje su došle u kontakt sa zaraženim larvama, što za posledicu ima smanjenje prirasta, smanjenu produkciju mleka, a ponekad i smrt životinja (Ott i sar., 1999; Ayele i sar., 2001; 2004). Vrsta *M. a. paratuberculosis* se obično ne širi van organizma domaćina, a može se pronaći u vodi, fecesu, i zemljištu neko određeno vreme nakon što napuste domaćina (Jorgensen, 1977). Bakterija je sposobna da preživi četiri meseca tokom zime napolju u zemljištu koje je bilo u kontaktu sa inficiranom stokom. Stopa preživljavanja na travnatoj podlozi je čak 117 nedelja, pri čemu nizak nivo vlage i prisustvo kreča ne utiče na preživljavanje bakterije *M. a. paratuberculosis* (Whittington i sar., 2001). Mikobakterije su otporne na dejstvo digestivnih enzima insekata, tako da žive mikobakterijske ćelije mogu da budu izbačene pljuvačkom ili fecesom insekta (Fischer i sar., 2001). Život i opstanak larvi vrste *E. tenax* u sredinama sa tako jakim mikrobialnim pritiskom



očito zavisi od urođenog imunog sistema koji je adaptiran specijalno za ovu ekološku nišu (Altincicek i Vilcinskas, 2007). U poređenju sa larvama, manja koncentracija mikobakterija nađena je na adultnim jedinkama vrste *E. tenax*. U studiji sprovedenoj na farmama svinja u Češkoj, zaraženost adultnih jedinki mikobakterijama je bila svega 1,3 %, dok je inficiranost preadultnih formi znatno veća (Matlova i sar., 2003). U svakom slučaju, zaraženi adulti su takođe potencijalni vektori mikobakterijskih patogena i ne treba potcenjivati njihovu ulogu u širenju infekcija (Fischer i sar., 2001; 2006).

Pored domaćih životinja, larve vrste *E. tenax* mogu izazvati infekcije i kod divljih životinja. Naime, larve koje napuštaju stajnjak u potrazi za suvljim mestom pogodnim za proces ulutkavanja, često bivaju pojedene od strane predatora kao što su ptice ili divlje svinje. Na taj način, mikobakterije ulaze u lanac ishrane drugih životinja koje žive u blizini farmi (Matlova i sar., 2003). Zbog toga je neophodno poznavanje morfoloških, fizioloških i razvojnih karakteristika Diptera, njihove rasprostranjenosti, povezanosti sa okolinom (tipična staništa) i učešća u lancima ishrane da bi procenili potencijalno širenje i prenošenje mikobakterija putem ovih organizama (Fischer, 1999). Uzimajući u obzir medicinski značaj i potencijalnu ekonomsku štetu koju predstavlja za uzgajivače različitih životinja, potrebna je detaljnija analiza genetičkog i fenotipskog diverziteta vrste *E. tenax*.

Vrsta *E. tenax* je prenosilac i bakterije *Lawsonia intracellularis*, koja izaziva ileitis kod svinja. Ileitis, ili proliferativna enteropatija je jedno od najznačajnijih bakterijskih oboljenja digestivnog trakta svinja koje smanjuje prirast i ozbiljno narušava zdravlje životinja. Bakterija *L. intracellularis* je izolovana iz digestivnog trakta larvi, lutki i adultnih formi, što ukazuje da su svi stadijumi životnog ciklusa vrste *E. tenax* potencijalni prenosioci ovog patogena (McOrist i sar., 2011).

Pored toga što prenosi uzročnike različitih bakterijskih i gljivičnih oboljenja kod životinja, vrsta *E. tenax* je prepoznata i kao prenosilac patogenih vrsta koje nanose velike ekonomske štete u voćarstvu. Bakterijska upala kod jabuka i krušaka dešava se u periodu njihovog cvetanja, a glavni vektor uzročnika su jedinke vrste *E. tenax*. Bakterija *Erwinium amylovorum* ulazi kroz cvetne nektarije tako da je velika verovatnoća da insekti koji posećuju cvet prenose bakterije i na taj način šire zarazu. Sa infekcijom izdanka insekti koji ga grickaju i sišu takođe vrše transfer patogena (Emmett i Baker, 1971).

Vrsta *E. tenax* predstavlja obligativnog, fakultativnog i slučajnog uzročnika mijazisa. Do pojave mijazisa dolazi kada muva u stadijumu larve zarazi tkivo ljudi ili toplokrvnih životinja (James i Harwood, 1969). Osim u starijim dokumentima (npr. Hall, 1918), novi slučajevi mijazisa zabeleženi su sporadično u različitim zemljama (Dubois i sar., 2004; Garcia-Zapata i sar., 2005; Mumcuoglu i sar., 2005; Youssefi i sar., 2010). Utvrđeno je da ljudi oboljevaju od gastrointestinalnog mijazisa nakon gutanja jaja vrste *E. tenax* ili larvi u ranom stadijumu razvića, putem zagađene hrane ili vode (Kun i sar., 1998; Aguilera i sar., 1999; Whish-Wilson, 2000). Simptomi kod ljudi obolelih od gastrointestinalnog mijazisa su nespecifični i zavise od broja jaja i larvi koje se razvijaju u organizmu (Kun i sar., 1998), ali obično se pacijenti žale na bol u abdomenu i na dijareju (Garcia-Zapata i sar., 2005).

Do infekcije može doći i kada larve dospeju u organizam preko urinarnog trakta. Slučajevi urinarnog mijazisa se najčešće beleže tokom leta u ruralnim sredinama ili u selima sa nižim higijenskim uslovima (Mumcuoglu i sar., 2005; González i sar., 2009). Larve putem urinarnog kanala mogu dospeti do bubrega pri čemu izazivaju renalne kolike (Korzets i sar., 1993). Simptomi koji se javljaju kod osoba obolelih od ovog tipa mijazisa su svrab, anurija (smanjeno izlučivanje mokraće) i hematurija (prisustvo krvi u mokraći) (Mumcuoglu i sar.,



2005). Kao mera borbe i način suzbijanja larvi ove vrste, septičke jame i poljski toaleti se mogu tretirati preparatima na bazi bakterije *Bacillus thuringiensis* koji ne ugrožavaju životnu sredinu (Carlberg i sar., 1985).

Forenzička entomologija se bavi insekatskim vrstama koje se tipično hrane mrtvim telima ljudi i uginulih životinja, ili na njima polažu jaja, te svoja saznanja koristi u otkrivanju vremena koje je proteklo od nastupanja smrti do pronalaska tela (*postmortem interval*) (Houck i Siegel, 2006). Pored vrsta iz familija Calliphoridae, Sarcophagidae i Muscidae koje su već duže vreme koriste u forenzici (De Souza i Linhares, 1997; Bucheli i sar., 2009), nekoliko studija je ukazalo da se i vrsta *E. tenax* može koristiti u forenzičkoj entomologiji (Archer i Ranson, 2005; Salleh i sar., 2007). Larve vrste *E. tenax* nastanjuju tela koja se nalaze u vlažnoj sredini, poput reka ili stajaćih voda (Salleh i sar., 2007).

2.6. ZNAČAJ LARVI VRSTE *ERISTALIS TENAX* U PROCESU KRUŽENJA MATERIJE

Iako se preadultne forme povremeno mogu naći u relativno čistim vodenim tokovima (James, 1947), larve vrste *E. tenax* su znatno češće registrovane u zagađenim vodama sa velikom količinom organske materije i gotovo anaerobnim uslovima. Podnose velike fluktuacije pritiska, temperature i saliniteta sredine (Thompson, 1997). Zbog sklonosti larvi ka životu u zagađenoj vodi, vrsta *E. tenax* predstavlja pouzdanog bioindikatora kvaliteta vode (Chapman, 1996). Pored toga, larve imaju i veliki značaj u procesu kruženja materije zbog svog saprofitskog načina ishrane. Intenzivna urbanizacija i povećanje proizvodnje stvaraju ozbiljne probleme u životnoj sredini. Jedan od glavnih problema jeste odlaganje čvrstog otpada organskog porekla, poput svinjskog stajnjaka (Fischer i sar., 2005). Zbog toga su pokrenuti brojni projekti čiji osnovni cilj je razvoj tehnologije za razgradnju stajnjaka na industrijskom nivou. "Ecodiptera" (www.ecodiptera.info) je jedan od projekata u okviru kog su ispitivane mogućnosti upotrebe larvi vrste *E. tenax* i drugih vrsta u razgradnji organske materije. Tokom ovog procesa, između 50% i 70% otpada se integriše u telo larvi, dok ostatak organske materije biva prerađen u sastojke koji se dalje koriste kao đubrivo, poboljšivač tla i druge korisne svrhe. Na ovaj način, larve postaju biomasa koju čini 60% proteina i 20% masnih kiselina, te predstavljaju visokoproteinsku hranu za životinje. Da bi od svinjskog stajnjaka prirodnim putem nastalo kvalitetno organsko đubrivo, potrebno je i više od godinu dana, te se uz pomoć larvi proces razgradnje znatno ubrzava (Hurtado i sar., 2008).

2.7. ZNAČAJ VRSTE *ERISTALIS TENAX* U OPRAŠIVANJU DIVLJIH I KULTIVISANIH VRSTA

Tokom vremena, u procesu koevolucije, jedinke vrste *E. tenax* ostvarile su, poput ostalih polinatorskih insekata, specifičnu povezanost sa biljkama koje oprašuju. Ovaj odnos se zasniva na mogućnosti optičke detekcije cveta u pejzažu sa velike udaljenosti i postojanju hemoreceptora za polen i nektar (Lunau i Wacht, 1994; Wacht i sar., 1996). Polen je nutritivni suplement zbog visokog sadržaja proteina i ugljenih hidrata (Stanley i Linskens, 1985), a ženke i mužjaci vrste *E. tenax* ga koriste kao jedini izvor proteina (Kugler, 1950; Gilbert,



1981), jer je bogat aminokiselinom prolin koja je neophodan supstrat u metabolizmu mehanizma letenja (Gilbert, 1985). Činilo se da jedinke vrste *E. tenax* iskazuju sklonost ka žutim cvetovima (Ilse, 1949), a da su slepe za crveno (Kugler, 1950). Međutim, pokazalo se da na njihovo razlikovanje boja veliki uticaj ima učenje (Zoller i sar., 2002). Posećuju širok spektar biljaka sa žutim, belim, roze i plavim cvetovima (Speight, 2011), ali boja cveta koju preferiraju je žuta (Kelber, 2001).

Vrsta *E. tenax* je veoma značajan oprašivač malih izolovanih biljnih populacija na staništima u kojima odsustvuju pčele. Takva staništa su mala ostrva, arhipelazi, visoki planinski vrhovi (Pérez-Bañón i sar., 2003). Efikasni oprašivači su vrste koje se odlikuju velikom brojnošću i čestim prelascima sa cveta na cvet (Rader i sar., 2009), a uspešnost jedinki vrste *E. tenax* kao oprašivača je verovatno uvećana zbog prisustva mnogih palinofilnih dlačica na telu insekta na kojima se zadržavaju polenova zrna (Zhu i Lou, 2010). Efikasnost vrste *E. tenax* kao oprašivača uvećava se i činjenicom da je veličina insekta veoma bitan faktor kod oprašivanja, jer se na taj način uvećava i količina prenetog polena (Pérez-Bañón i sar., 2003).

Medicago citrina je ugrožena vrsta koja zavisi od svojih oprašivača pčela, a nađena je na području u kom ne postoji stalna populacija pčela. Jedno takvo područje je i vulkanski arhipelag Columbretes, lociran 55 km istočno od obale Castellón u Istočnoj Španiji (Español, 1958; Garcia Mari i sar., 1991). Oprašivači su neophodni za početak procesa reprodukcije biljke (*tripping*). *Tripping* je dominantni mehanizam za oprašivanje vrste *M. citrina*, što se verovatno odnosi i za sve višegodišnje vrste roda *Medicago* (Lesins i Lesins, 1979; Free, 1993). Ovaj fenomen je rezultat ili posete insekata ili, što je veoma retko, rezultat nekih drugih faktora kao što su temperatura i vlažnost. Jedinke vrste *M. citrina* imaju dugačak period cvetanja, što je u skladu sa dužinom njihovog života. One, takođe, imaju i specifičan način oslobađanja polena, što je posledica nedostatka polinatora. Nektar se proizvodi uglavnom rano ujutru i kasno uveče, a minimalno tokom popodneva (Heinrich, 1993; Stone, 1994). Usled odsustva pčela, jedinke vrste *E. tenax* posećuju jedinke vrste *M. citrina*. Njihova poseta je najveća tokom jutra, što je u skladu sa velikom sekrecijom nektara, dok svega nekoliko jedinki poseti biljku oko 18h kada je sekrecija nešto niža. Upravo je značaj vrste *E. tenax* u tome što je ona najčešći oprašivač ove ugrožene vrste. Dužina proboscisa jedinki ove osolike muve od 5-7 mm omogućuje pristup nektaru, sakupljanje polena, i na taj način započinje *tripping* mehanizam (Pérez-Bañón i sar., 2003).

Sa odsustvom odgovarajućeg oprašivača suočava se i vrsta *Daucus carota* na pomenutom ostrvu Columbretes. Uobičajeno cvetove ove biljke tokom leta posećuju pčele, dok na ostrvu Columbretes na kom odsustvuju pčele, glavni oprašivač su jedinke vrste *E. tenax*. Značaj vrste *E. tenax* je i u slučaju oprašivanja vrste *D. carota* velik, jer pčele, kao glavni oprašivači, usled smanjenih disperzivnih sposobnosti odsustvuju na arhipelagu (Pérez-Bañón i sar., 2007). Stoga, na malim ostrvima sa kojih pčele odsustvuju, jedinke vrste *E. tenax* su neophodne za opstanak biljaka.

Nepovoljni ekološki uslovi na planinskim vrhovima utiču na smanjenje brojnosti i aktivnosti polinatora u periodu cvetanja, što se negativno odražava na transfer polena između konspicivnih populacija biljaka (Körner, 2003). Usled nedostatka polinatora, kod mnogih biljnih vrsta dolazi do povećanja samooplodnje i smanjenja stranooplodnje (García-Camacho i Totland, 2009). Upravo vrsta *E. tenax* ima važnu ulogu oprašivača izolovanih biljnih populacija na visokim planinskim vrhovima, poput vrste *Rhodiola dumulosa* iz familije Crassulaceae (Zhu i Lou, 2010) ili vrste *Eritrichium nanum* iz familije Boraginaceae (Zoller i



sar., 2002). Vrsta *E. nanum* je registrovana na masivima u Evropi, Aziji i Americi, na nadmorskoj visini do 3200 m. Period cvetanja ove vrste je od polovine juna do kraja jula, a dostupnost polinatora u tom periodu u velikoj meri zavisi od ekoloških uslova. U studiji sprovedenoj na populacijama vrste *E. nanum* sa Alpa, utvrđeno je prisustvo polinatora iz 12 insekatskih familija, od kojih su jedinke vrste *E. tenax* pokazale jasnu preferenciju ka cvetovima ove biljne vrste (Zoller i sar., 2002).

Iako je vrsta *E. tenax* dokumentovana kao primarni oprašivač mnogih divljih vrsta, od velikog ekonomskog značaja je njena uloga u oprašivanju kultivisanih vrsta. Naime, vrsta *E. tenax* je prepoznata kao veoma značajan oprašivač u agrobiocenozama u kojima odsustvuju pčele ili je njihova brojnost smanjena (Jauker i sar. 2009; 2011). Veliki broj biljnih vrsta koje se koriste u ishrani, lekovito bilje i brojne ukrasne biljke imaju koristi od oprašivanja ovom vrstom. Na primer, *E. tenax* je efikasan polinator cvetova uljane repice (Jauker i Wolters, 2008), jabuke (Solomon i Kendall, 1970), zelenog čaja (Takeda i Yanase, 1990) i grožđa (Okamoto i sar., 2008). Pored toga, jedinke ove vrste su se pokazale kao pouzdani prenosioci polenovih zrna kod biljaka gajenih u zatvorenom prostoru, što je od nemerljivog značaja za povrtarstvo i voćarstvo. Tako je, na primer, *E. tenax* pouzdan oprašivač vrsta iz roda *Brassica* (Ohsawa i Namai, 1987; 1988) i jagoda (Kendall i sar., 1971; Nye i Anderson, 1974) gajenih u plastenicima i staklenicima. Takođe, utvrđeno je da se kvalitet plodova paprike povećava usled dobro obavljene uloge polinatora jedinki vrste *E. tenax* u zatvorenom prostoru (Jarlan i sar., 1997). Pretpostavlja se da je brojnost od 20 jedinki dovoljna za oprašivanje plastenika površine 20 m², ali šira upotreba vrste *E. tenax* kao polinatora u zatvorenom prostoru zavisi od tehnika uzgajanja koje su dostupne uzgajivačima tokom godine (Gladis, 1997).

3. MATERIЈAL I METODE



3.1. MATERIJAL

Sagledavanje ukupnog genetičkog i fenotipskog diverziteta i evolucionog potencijala vrste *E. tenax* izvršeno je analizom jedinki poreklom sa 42 područja Evrope, Australije, Severne i Južne Amerike i laboratorijske kolonije iz Španije. Sa izuzetkom Morinja, Crna Gora (1997.) i Kahapoala, Čile (2004.) uzorci su sakupljeni u period od 2007. do 2011. godine. Osim lokaliteta Alikante (Španija) i Šasko jezero (Crna Gora) gde su jedinke sakupljene u stadijumu lutke, uzorkovanje adultnih jedinki je izvršeno pomoću entomološke mrežice dok su se jedinke hranile na cveću ili mirovale na lišću prizemne vegetacije. Jedinke sakupljene u preadultnom stupnju su prenete u Laboratoriju za evolucionu sistematiku i taksonomiju Departmana za biologiju i ekologiju Prirodno-matematičkog fakulteta u Novom Sadu, gde su držane na sobnoj temperaturi do izleganja adultnih jedinki koje su potom korišćene u daljoj analizi. Analiza intraspecijske varijabilnosti vrste *E. tenax* izvršena je kvantifikovanjem varijacija u veličini i obliku krila 1653 jedinke i obojenosti abdomena 936 jedinki. Analiza genetičkog diverziteta na nivou polimorfizma nukleotidnih sekvenci mtDNK je izvršena kod 58 jedinki, dok je analiza alozimske varijabilnosti obuhvatila 821 jedinku prirodnih populacija i laboratorijske kolonije vrste *E. tenax*.

3.1.1. Analiza efekta inbridinga

U radu je efekat inbridinga na varijabilnost vrste *E. tenax* kvantifikovan analizom jedinki "izvorišne" populacije od koje potiče 60 jedinki osnivača laboratorijske kolonije, i jedinki četvrte (F4) i osme (F8) generacije laboratorijske kolonije. Jedinke osnivači su sakupljeni (u stadijumu lutke) na farmi svinja u Vileni (Alikante, Španija) (Sl. 3A). Jedinke su potom gajene pri optimalnoj temperaturi i vlažnosti vazduha u laboratoriji Univerziteta u Alikanteu (Sl. 3B), gde su larve održavane odgovarajućom veštačkom hranom, a adulti hranjeni vodom i šećerom. U svrhu poređenja, insekatski materijal dve prirodne populacije iz Španije (Alkoj- populacija iz Nacionalnog parka Font Roja i Agost- populacija sakupljena na poljoprivrednom zemljištu pod izvesnim antropogenim uticajem) je uključen u analizu efekta inbridinga na genetičku i fenotipsku varijabilnost vrste *E. tenax* (Tab. 1).



A)



B)

Slika 3. Proces uzorkovanja na farmi u Španiji (A) i prostor za uzgajanje kolonije u laboratoriji Univerziteta u Alikanteu (B). Foto: Hurtado, P.



Tabela 1. Uzorci prirodnih populacija i četvrte (F4) i osme (F8) generacije laboratorijske kolonije vrste *E. tenax* iz Španije u analizi efekta inbridinga na fenotipsku i genetičku varijabilnost.

	Alkoj		Agost		Osnivačka populacija		F4		F8		Σ	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Analiza alozimske varijabilnosti	4	5	9	7	9	12	14	17	11	10	47	51
DNK sekvenciranje	3	2	3	2	2	2	2	2	2	2	12	10
Geometrijska morfometrija krila	4	11	13	10	11	12	42	48	12	15	82	96
Analiza abdomena	4	12	13	10	8	10	31	33	12	15	68	80

3.1.2. Analiza vremenske distribucije genetičkog i fenotipskog diverziteta vrste *Eristalis tenax*

U kvantifikovanju vremenske distribucije genetičkog i fenotipskog diverziteta vrste *E. tenax* analizirane su adultne jedinke sakupljene tokom 2009. godine na livadi na lokalitetu Venac (N45.1528° E19.8180°) na Fruškoj gori. U okolini mesta uzorkovanja nije utvrđeno prisustvo farmi i stambenih objekata, tako da je jedini antropogeni uticaj predstavljao sporadični saobraćaj. Uzorci su uzeti pomoću entomološke mrežice (leg. i det. Lj. Francuski) tokom maja (23.5.2009.), jula (4.7.2009.), avgusta (8.8.2009.) i septembra (20.9.2009.) (Tab. 2). Insekti su lovljeni dok su se hranili na cveću ili mirovali na lišću prizemne vegetacije. Determinacija jedinki izvršena je na osnovu morfoloških karaktera publikovanih u odgovarajućem taksonomskom ključu (Hippa i sar, 2001) kao što su izgled nogu, karakteristike glave, toraksa i abdomena.

Alozimska varijabilnost, parametri krila (veličina i oblik) i obojenost i oblik oznaka na abdomenu analizirani su na istim jedinkama.

Tabela 2. Alohroni uzorci vrste *E. tenax* sa Fruške gore.

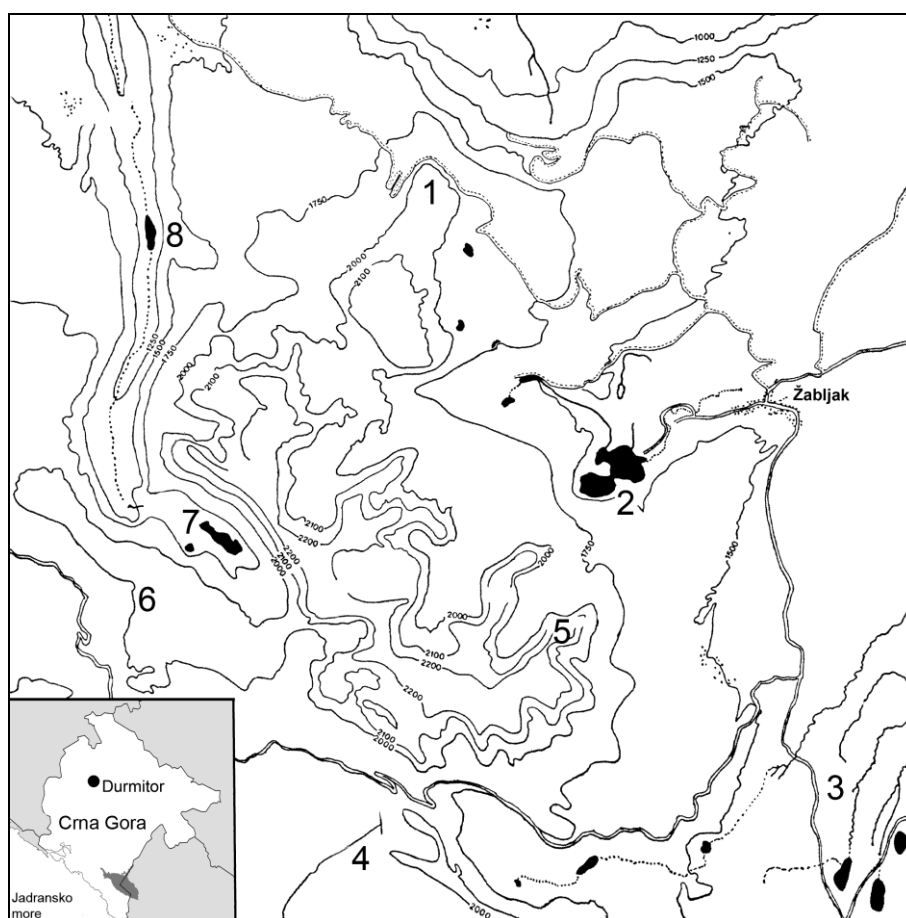
	Maj		Jul		Avgust		Septembar		Σ	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Analiza alozimske varijabilnosti	16	9	14	11	19	7	13	13	62	40
Geometrijska morfometrija krila	44	9	13	10	19	7	13	18	89	44
Analiza abdomena	47	9	14	11	19	7	15	18	95	45



3.1.3. Analiza prostorne substruktuiranosti genetičkog i fenotipskog diverziteta vrste *Eristalis tenax*

U cilju proučavanja prostorne substruktuiranosti fenotipskog i genetičkog diverziteta vrste *E. tenax*, u radu je analizirano 210 jedinki sakupljenih na osam lokaliteta sa područja Durmitora (Crna Gora): Veliki Štuoc, Crno jezero, Plato, Komarnica, Savin Kuk, Prutaš, Škrčko jezero i Sušičko jezero (Tab. 3; Sl. 4). Područje Durmitora podrazumeva kompleks vrhova, platoa, dolina i kanjona smeštenih u centralnom delu Crne Gore. Odlikuje se raznovrsnošću geoloških, geomorfoloških, hidrografskih i klimatskih prilika. Reljefna specifičnost, velike visinske razlike između pojedinih delova i oblika reljefa na relativno malom području odrazile su se na pojavu velikog broja različitih ekosistema (Tab. 4; Lakušić, 1984). Vrsta *E. tenax* je registrovana u velikom broju primeraka skoro ravnomerno na svim nadmorskim visinama i svim tipovima ekosistema Durmitora (Šimić, 1987), pa tako ispitivano područje predstavlja dobar okvir za sagledavanje prostorne substruktuiranosti fenotipskog i genetičkog diverziteta ovog taksona.

Uzorci su uzeti pomoću entomološke mrežice u peroidu od 21.7. do 25.7.2009. godine (legatori: Lj. Francuski, J. Ludoški, V. Milankov; terensko istraživanje sprovedeno u saradnji sa dr A. Vujić). Alozimska varijabilnost, parametri krila (veličina i oblik) i obojenost i oblik oznaka na abdomenu su analizirani na istim jedinkama.



Slika 4. Područje analiziranih uzoraka vrste *E. tenax* poreklom sa planine Durmitor: 1. Veliki Štuoc; 2. Crno jezero; 3. Plato; 4. Komarnica; 5. Savin Kuk; 6. Prutaš; 7. Škrčko jezero; 8. Sušičko jezero.

**Tabela 3.** Uzorci vrste *E. tenax* sa područja Durmitora.

	Veliki Štuoc		Crno jezero		Plato		Komarnica		Savin Kuk		Prutaš		Škrčko jezero		Sušičko jezero		Σ
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	
Analiza alozimske varijabilnosti	7	8	7	8	9	4	11	5	8	8	8	8	8	8	8	8	123
Analiza abdomena	11	11	23	19	22	9	11	5	13	14	8	16	10	9	18	11	210
Geometrijska morfometrija krila	11	11	23	19	22	9	11	5	13	14	8	16	10	9	18	11	210

Tabela 4. Opis uzorkovanih lokaliteta vrste *E. tenax* sa područja Durmitora (Lakušić,1984).

Lokalitet	Nadmorska visina (m)	Specifičnosti biljne zajednice lokaliteta
Veliki Štuoc	1900-2200	Na visini od oko 2000m šumska zona se završava spratom bora krivulja i klekovog žbunja. Najviše delove pokrivaju planinske rudine na karbonatima
Crno jezero	1422	Smrekovo-jelova šuma
Plato (Jezerki plato)	1200-1500	Mezofilne livade (antropogeni-sekundarni ekosistemi livada i pašnjaka)
Komarnica	800-1000	Šume belograbića i kserotermnih javora
Savin Kuk	2313	Subalpske rudine na karbonatima
Prutaš	2393	Na visini od oko 2000m šumska zona se završava spratom bora krivulja i klekovog žbunja. Najviše delove pokrivaju subalpske rudine na karbonatima (kamenjari i pašnjaci)
Škrčko jezero (Veliko Škrčko jezero)	1700	Šuma mezijske bukve i grčkog javora
Sušičko jezero (Privremeno jezero, preko leta se isušuje)	1140	Mezofilne livade

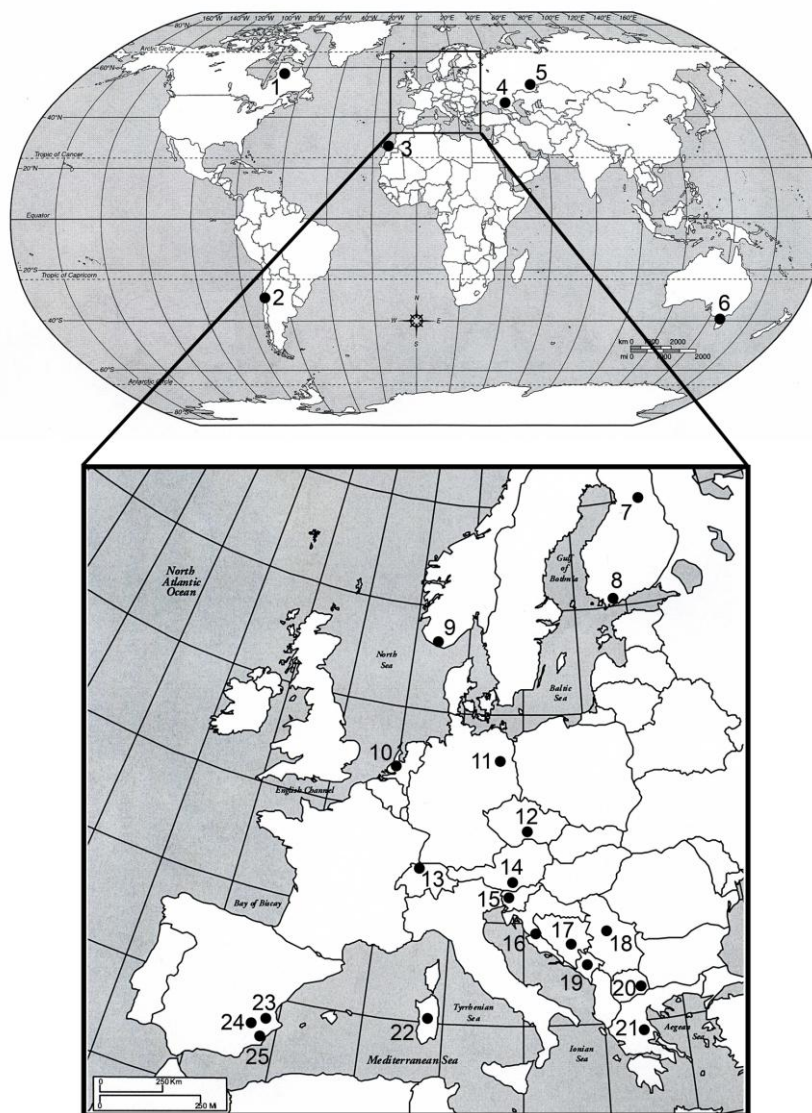
3.1.4. Analiza prostorne distribucije fenotipskog i molekularnog diverziteta vrste *Eristalis tenax*

Sagledavanje prostorne distribucije fenotipskog i molekularnog diverziteta vrste *E. tenax*, kao i određivanje stepena genetičke i fenotipske diferencijacije između konspecifičkih populacija je bazirano na parametrima krila (veličina i oblik) i kvantifikovanju varijabilnosti alozimskih lokusa i 3' kraja gena citohrom *c* oksidaza I mitohondrijalne DNK (COI mtDNK)

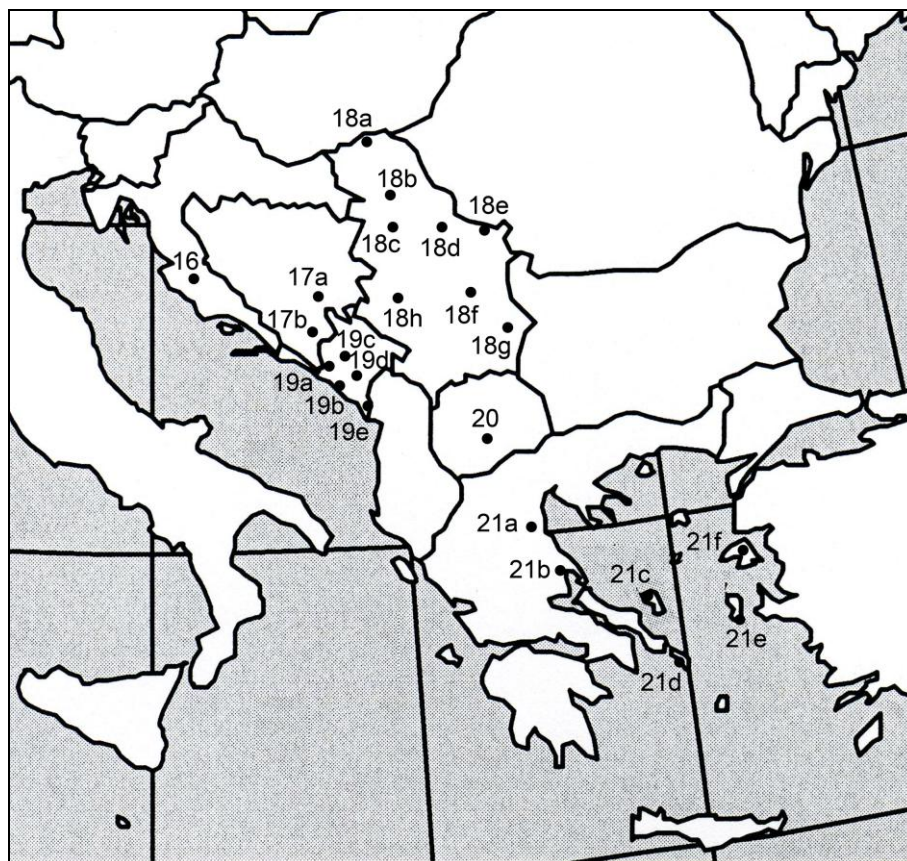


Materijal i metode

jedinki poreklom sa 42 područja Evrope, Australije, Severne i Južne Amerike (Sl. 5-6). Geometrijsko morfometrijskom metodom su analizirana krila 1536 jedinki 39 prirodnih populacija. U cilju proučavanja alozimske intraspecijske varijabilnosti i genetičke strukture prirodnih populacija vrste *E. tenax*, analizirano je 769 jedinki 31 evropske populacije. Za analizu diverziteta COI mtDNK izolovana je DNK od ukupno 50 jedinki sakupljenih na 15 lokaliteta sa četiri kontinenta (Tab. 5). Alozimska varijabilnost, parametri krila (veličina i oblik) i polimorfizam na nivou nukleotidnih sekvenci mtDNK su analizirani na istim jedinkama.



Slika 5. Mapa sveta. Područje analiziranih populacija vrste *E. tenax*: 1. Kvebek, Kanada; 2. Kahapool, Čile; 3. Kanarska ostrva, Španija; 4. Kavkaz, Rusija; 5. Ural, Rusija; 6. Tanzanija, Australija; 7. Centralna Finska (lokaliteti Mekrijarvi i Oulanka); 8. Helsinki, Finska; 9. Lindesnes, Norveška; 10. Hag, Holandija; 11. Berlin, Nemačka; 12. Telč, Češka; 13. Bazel, Švajcarska; 14. Klagenfurt, Austrija; 15. Bled, Slovenija; 16. Gračac, Hrvatska; 17. Bosna i Hercegovina (dva lokaliteta); 18. Srbija (osam lokaliteta); 19. Crna Gora (pet lokaliteta); 20. Negotino, Makedonija; 21. Grčka (šest lokaliteta); 22. Sardinija (Italija); 23. Alkoj (Španija); 24. Agost (Španija); 25. Alikante (Španija).



Slika 6. Mapa Balkanskog poluostrva. Područja analiziranih populacija vrste *E. tenax*: Hrvatska: 16. Gračac; Bosna i Hercegovina: 17a. Tjentište; 17b. Trebinje; Srbija: 18a. Ludoško jezero; 18b. Fruška gora; 18c. Obedska bara; 18d. Bratinac; 18e. Đerdapska klisura; 18f. Ozren; 18g. Stara planina; 18h. Čačak; Crna Gora: 19a. Orijen; 19b. Morinj; 19c. Durmitor; 19d. Lovćen; 19e. Šasko jezero; Makedonija: 20. Negotino; Grčka: 21a. Olimp; 21b. Volos; 21c. Skiros; 21d. Andros; 21e. Kios, 21f. Lesvos.



Tabela 5. Analizirane populacije vrste *Eristalis tenax*.

Zemlja	Populacija	Geometrijska morfometrija krila		Analiza abdomena		Analiza alozimske varijabilnosti		DNK sekvenciranje		Datum uzorkovanja	Legatori
		♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂		
Kanada	Kvebek	-	-	-	-	-	-	1	-	20.8.2007.	van Steenis, W.
Čile	Kahapoal	2	4	2	5	-	-	1	1	4.11.-6.11.2004.	Laasowen, L.
Australija	Tasmanija	-	-	-	-	-	-	1	-	20.1.2006.	van Steenis, W., van Zuijen, M.P.
Rusija	Kavkaz	14	12	16	13	-	-	2	2	2009.	Rättel, E.
	Ural	5	5	5	6	-	-	-	-	27.9.2005.	Nupponen, K.
Finska	Centralna Finska	16	3	16	3	8	2	-	-	8.7.2010.	Milankov, V., Rättel, E., Ståhls, G.
	Helsinki	12	28	12	28	8	8	-	-	8.-9. 8.2009.	Rättel, E.
Norveška	Lindesnes	23	24	26	26	-	-	1	1	7.8.2009.	Nielsen, T.R.
Holandija	Hag	6	21	-	-	6	21	-	-	30.8.2011.	Milankov, V.
Nemačka	Berlin	8	22	8	22	8	10	-	-	1.-2.8.2010.	Francuski, Lj., Marčetić, Đ.
Češka	Telč	31	22	-	-	15	7	-	-	15.-16.7.2011.	Đurakić, M.
Švajcarska	Bazel	35	36	38	37	10	10	-	-	27.-28.7.2010.	Francuski, Lj., Marčetić, Đ.
Austrija	Klagenfurt	22	16	-	-	13	10	-	-	6.8.2011.	Francuski, Lj., Marčetić, Đ.
Slovenija	Bled	31	20	-	-	12	10	-	-	5.8.2011.	Francuski, Lj., Marčetić, Đ.
Hrvatska	Gračac	10	-	-	-	10	1	-	-	9.8.2011.	Francuski, Lj., Marčetić, Đ.
Bosna i Hercegovina	Tjentište	21	17	-	-	16	10	-	-	28.6.2009. 28.6.2011.	Francuski, Lj., Đurakić, M., Rättel, E., Milankov, V.
	Trebinje	18	11	-	-	9	8	-	-	27.6.2011.	Francuski, Lj., Đurakić, M.
Srbija	Ludoško jezero	15	14	16	14	7	12	-	-	23.8.2010.	Francuski, Lj., Ludoški, J., Đurakić, M., Milankov, V.
	Fruška gora (Susek)	-	-	-	-	-	-	1	1	12.8.2008.	Francuski, Lj., Milankov, V.
	Fruška gora (Venac)	44	89	45	95	62	40	-	-	23.5.-20.9.2009.	Francuski, Lj., Marčetić, Đ., Ludoški, J., Milankov, V.
	Obedska bara	26	20	27	20	14	6	-	-	16.8.2010.	Francuski, Lj., Ludoški, J., Đurakić, M., Milankov, V.
	Bratinac	10	16	10	16	10	11	-	-	15.9.2010.	Francuski, Lj., Ludoški, J., Milankov, V.



Tabela 5. (nastavak)

Zemlja	Populacija	Geometrijska morfometrija krila		Analiza abdomena		Analiza alozimske varijabilnosti		DNK sekvenciranje		Datum uzorkovanja	Legatori
		♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂		
Srbija	Đerdapska klisura	22	12	22	12	10	10	-	-	16.9.2010.	Francuski, Lj., Ludoški, J., Milankov, V.
	Ozren	5	-	-	-	-	-	1	1	25.9.2009.	Francuski, Lj.
	Stara planina	22	11	-	-	-	-	-	-	19.7.2011.	Petrović, A., Radišić, D., Fabijan, D.
	Čačak	22	24	-	-	12	4	-	-	24.5.2011.	Francuski, Lj., Đurakić, M.
Crna Gora	Orijen	19	26	-	-	9	10	-	-	20.6.2011.	Francuski, Lj., Đurakić, M.
	Morinj	22	32	-	-	-	-	2	3	20.9.1997.	Milankov, V.
	Durmitor	94	116	94	116	57	66	-	-	21.-25.7.2009.	Francuski, Lj., Ludoški, J., Milankov, V.
	Lovćen	23	11	-	-	9	8	-	-	22.6.2011.	Francuski, Lj., Đurakić, M.
BJRMakedonija	Šasko jezero	17	22	-	-	10	8	-	-	25.6.2011.	Francuski, Lj., Đurakić, M.
	Negotino	7	3	-	-	7	4	-	-	23.5.2011.	Francuski, Lj., Đurakić, M.
Grčka	Olimp	27	23	-	-	15	3	-	-	22.5.2011.	Francuski, Lj., Đurakić, M.
	Volos	10	11	-	-	6	10	-	-	20.5.2011.	Francuski, Lj., Đurakić, M.
	Skiros	41	30	-	-	9	15	-	-	16.5.2011.	Francuski, Lj., Đurakić, M.
	Andros	12	6	-	-	-	-	-	-	11.-13.5.2011.	Stähls, G., Rättel, E.
	Kios	6	5	-	-	6	5	1	2	28.5.2009.	Milankov, V., Rättel, E. Stähls, G.
	Lesvos	16	12	-	-	14	13	3	5	8.-11.5.2007. 23.5.2009.	Stähls, G. Milankov, V., Rättel, E. Stähls, G.
Italija	Sardinija	11	26	10	25	10	19	2	2	23.-28.5.2008.	Milankov, V., Stähls, G., Rättel, E.
Španija	Alkoj	4	11	4	12	4	5	3	2	29.10.2010.	Santos, R.
	Agost	13	10	13	10	9	7	3	2	29.10.2010.	Pérez-Bañón, C., García-Gras, E.
	Alikante	11	12	8	10	9	12	2	2	23.6.2009.	Santos, R.
	Kanarska ostrva	-	-	-	3	-	-	-	2	1.2.2008.	Michelsen, V.
	Σ	753	783	372	473	404	365	24	26		
	Ukupno	1536		845		769		50			



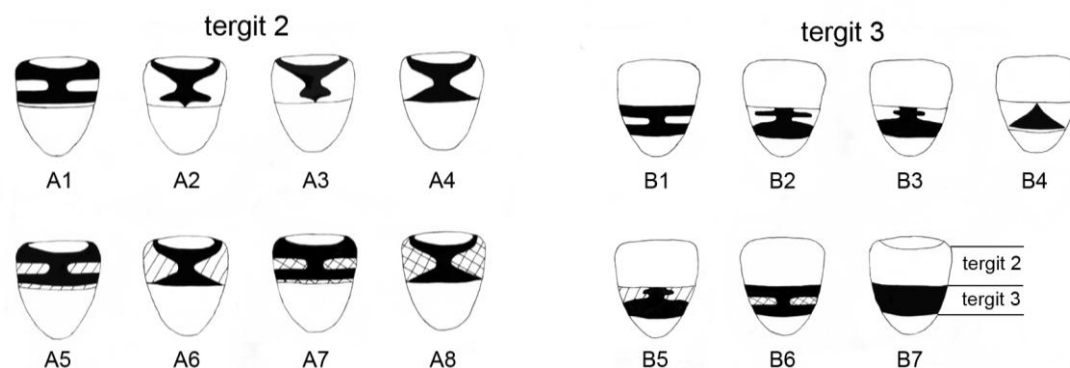
3.2. METODE

3.2.1. Analiza fenotipske varijabilnosti

U analizi fenotipske diferencijacije jedinki vrste *E. tenax*, u radu je kvantifikovana varijabilnost parametara krila (veličina i oblik krila) i abdominalnih tergita 2 i 3 (veličina, oblik i obojenost oznaka na tergitema).

3.2.1.1. Analiza obojenosti oznaka na abdomenu

Varijabilnost oblika i obojenosti oznaka na abdomenu jedinki vrste *E. tenax* je kvantifikovana prema Francuski i sar. (2011b) (Sl. 7). Jedinke su klasifikovane u proizvoljne grupe u zavisnosti od veličine, oblika i inteziteta boje šara (žuta, narandžasta, braon, crna) na tergitu 2 i tergitu 3 abdomena. Tergiti 2 i 3 su prvo analizirani posebno, a potom je kombinovanjem osam grupa formiranih na osnovu tergita 2 (A1-A8) i sedam grupa tergita 3 (B1-B7) utvrđeno prisustvo abdominalnih fenotipova. Svaka analizirana jedinka je na osnovu izgleda abdominalnih šara razvrstana u jednu od grupa, a učestalost određene šare je izračunata za uzorke i polove. Zbog izraženog polnog dimorfizama u obojenosti abdomena vrsta roda *Eristalis* (Holloway, 1993; 1994; Francuski i sar., 2011b) mužjaci i ženke su analizirani posebno.



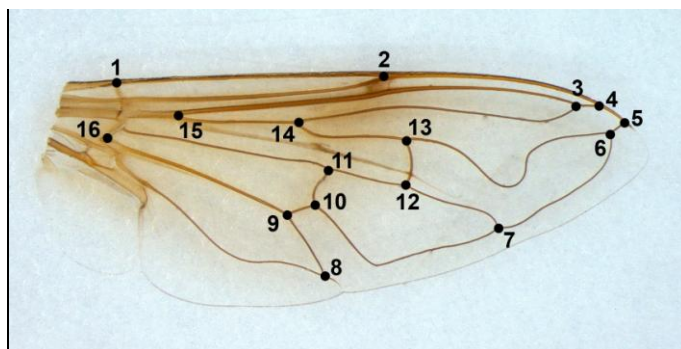
Slika 7. Abdominalni morfi jedinki vrste *E. tenax* (Francuski i sar., 2011b).

3.2.1.2. Analiza krila

U radu je za analizu parametara krila jedinki vrste *E. tenax* primenjena metoda geometrijske morfometrije. Za geometrijsko morfometrijsku analizu jedinki napravljeni su trajni preparati desnog krila u Hoyer-ovom medijumu. Svaki preparat krila je obeležen identifikacionim brojem i naveden je datum izrade, vrsta medijuma i ime preparatora. Nakon izrade, preparati su fotografisani digitalnom kamerom (Leica DFC320) povezanom sa stereomikroskopom (Leica MZ12.5). Na svakom krilu je obeleženo 16 tačaka (eng. *landmarks*) na mestu preseka ili završetaka vena (Sl. 8) pomoću programa TpsDig 1.40 (Rohlf, 2004).



Ovaj program prikazuje tačke u obliku x , y koordinata u pravougaonom koordinatnom sistemu, a na osnovu koordinata je izvršena dalja analiza varijabilnosti veličine i oblika krila.



Slika 8. Položaj 16 tačaka (*landmarks*) na desnom krilu vrste *E. tenax* odabranih za geometrijsko morfometrijsku analizu.

Za analizu varijabilnosti veličine krila korišćena je centroidna veličina (*centroid size*) koja predstavlja izometrijsku meru veličine, a definiše se kao kvadratni koren sume kvadrata udaljenosti tačaka od centroide (Bookstein, 1991).

Za analizu oblika krila korišćen je w matriks (*weight matrix*). Jedinke su prvo bile podvrgnute GPA (*Generalized Procrustean Analysis*, Rohlf i Slice, 1990) analizi, kojom se sva krila rotiraju, postavljaju u isti položaj i skaliraju, a sve u cilju eliminisanja veličinske komponente i dobijanja usaglašenog oblika (*consensus configuration*). Zatim je ukupna varijabilnost razdvojena na komponente oblika (globalnu i lokalizovanu komponentu) i izračunati ortogonalni vektori obe komponente (*principal i partial warps*), koji reflektuju sva moguća odstupanja pojedinačnih krila od usaglašenog oblika, i zabeleženi su u w matriksu.

Centroidna veličina i w matriks izračunati su za svaku jedinku pomoću programa TpsRelw 1.45 (Rohlf, 2007b). Regresionom analizom w matriksa i individualnih kanoničkih skorova pomoću programa TpsRegr 1.34 (Rohlf, 2007a) omogućena je vizuelizacija varijabilnosti oblika krila i dobijene su mreže deformacija krila koje prikazuju promene u obliku krila duž kanoničke ose u odnosu na usaglašeni oblik. Programi TPS serije se mogu besplatno preuzeti na <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.

3.2.2. Analiza genetičke varijabilnosti

3.2.2.1. Analiza alozimske varijabilnosti

U cilju proučavanja alozimske intraspecijske varijabilnosti i genetičke strukture prirodnih populacija vrste *E. tenax* proučena je gensko-enzimska varijabilnost 13 enzimskih sistema metodom poliakrilamid gel elektroforeze (PAGE) prema standardnoj metodici (Munstermann, 1979; Pasteur i sar., 1988) sa izvesnim modifikacijama (Milankov, 2001). Analizom su obuhvaćeni enzimi različitih fundamentalnih ćelijskih procesa (Tab. 6). Alozimi su ekstrahovani iz homogenata grudi i glave.

**Tabela 6.** Puferski sistemi, analizirani enzimi (EC* broj i trivijalni naziv) i lokusi.

Puferski sistem	EC* broj enzima	Naziv enzima	Lokus
TC**	4.2.1.3	akonitat hidrataza / akonitaza (ACO)	<i>Aco-1</i> <i>Aco-2</i>
TBE***	1.2.3.1	aldehid oksidaza (AO)	<i>Ao</i>
TC	2.6.1.1	aspartat amino transferaza (GOT)	<i>Got</i>
TBE	3.1.1.1	esteraza (EST)	<i>Est-2</i> <i>Est-4</i>
TBE	2.7.5.1	fosfoglukomutaza (PGM)	<i>Pgm</i>
TBE	4.2.1.2	fumarat hidrataza (FUM)	<i>Fum</i>
TC	1.1.1.8	α -glicerofosfat dehidrogenaza (GPD)	<i>Gpd-2</i>
TBE	2.7.1.1	heksokinaza (HK)	<i>Hk-4</i>
TC	1.1.1.42	izocitrat dehidrogenaza (IDH)	<i>Idh-1</i> <i>Idh-2</i>
TC	1.1.1.37	malat dehidrogenaza (MDH)	<i>Mdh-2</i>
TBE	1.1.1.40	malični enzim (ME)	<i>Me</i>
TC	1.1.1.14	sorbitol dehidrogenaza (SDH)	<i>Sdh-1</i> <i>Sdh-2</i>
TBE	1.15.1.1	superoksid dismutaza (SOD)	<i>Sod-1</i> <i>Sod-2</i>

*EC broj - Enzyme Commission

** TC pufer - 1 M Tris-citrat pufer pH=7,1

*** TBE pufer - 1M Tris-borat-EDTA pH=8,9

Zamrznuti insekti su macerirani u rastvoru :

10% saharoze

0,1% bromphenol blue

1% Triton X-100 deterdžent

Uzorci su centrifugirani 10 min na 14000 obrtaja/min, a zatim su unošeni na 5% poliakrilamid gel. Upotrebljavana su dva puferska sistema, TC pufer i TBE pufer za različite enzimске sisteme (Tab. 7). Elektroforeza je vršena pri konstantnoj jačini struje od 90 mA (135-250 V) u trajanju od tri do četiri sata.

Nakon završene elektroforeze, izvršeno je bojenje gelova, što je podrazumevalo inkubaciju na temperaturi od 37°C u mraku (osim SOD) u rastvorima specifičnim za svaki enzim (Tab. 7). U toku inkubacije dolazi do reakcije dehidrogenaze i prenosa vodonikovih jona od supstrata do kofaktora (NAD ili NADP) i od kofaktora do tetrazolijumovih soli boje NBT-R koje se redukuju u nerastvorljivi plavi formazan. U reakcijama dehidrogenaze određenih enzima uključen je i „vezujući enzim“. U bojenju enzima HK i PGM kao „vezujući enzim“ je upotrebljen G-6-PDH. Za vizualizaciju enzimске aktivnosti EST upotrebljena je boja Fast Blue-RR. Inkubacija gela za aktivnost enzima SOD je vršena na sobnoj temperaturi, pod uticajem svetlosti, pa su mesta enzimске aktivnosti bila bez boje, nasuprot plavom gelu. Ekspresija enzima SOD često je registrovana istovremeno i sa drugim enzimima.

Nakon bojenja, gelovi su fiksirani u rastvoru destilovane vode, metanola i sirćetne kiseline u odnosu 5:4:1.

**Tabela 7.** Puferski sistemi i način bojenja enzima.

Enzim	Puferski sistem	Supstrat	Kofaktor	Boja	1M tris-HCl
ACO	TC	50mg cis-akonitična kiselina	5 mg NADP 5 ml 0,1M MgCl ₂	10 mg NBT-R 5 ml PMS	10 ml (pH 8,0)
AO	TBE	1ml benzaldehid	10 mg EDTA	10 mg NBT-R 5 ml PMS	40 ml 0,2M Tris-EDTA HCL (pH 8,0)
GOT	TC	10 mg α-ketoglutarična kiselina 20 mg α-cispartična kiselina	10 mg Pirodoksal-5-fosfat	75 mg Fast Blue-BB	50 ml (pH 8,0)
EST	TBE	1,5 ml α-naftil acetat	-	75 mg Fast Blue-RR	100 ml 0,1M Fosfatni pufer (pH 6,0)
PGM	TBE	5 ml Na-glukoza-1-fosfat	10 mg NADP 8 μl G-6-PDH 10 ml 0,1M MgCl ₂	10 mg NBT-R 5 ml PMS	5 ml (pH 7,1)
FUM	TBE	fumarična kiselina 100 mg	30 mg NAD 8 μl MDH	10 mg NBT 5 mg PMS	5 ml (pH 7,1)
GPD	TC	5 ml glicerofosfat	15 mg NAD	10 mg NBT-R 5 ml PMS	10 ml (pH 8,5)
HK	TBE	900 mg glukoza	50 mg ATP 25 mg NADP 10 μl G-6-PDH	10 mg NBT 5 mg PMS	5 ml (pH 7,1)
IDH	TC	25 mg izocitrična kiselina	15 mg NADP 5 ml 0,1M MgCl ₂	10 mg NBT-R 5 ml PMS	5 ml (pH 8,5)
MDH	TC	2 ml 1M Na-Malat (pH 7,0)	15 mg NAD 2,5 ml 0,1M MgCl ₂	10 mg NBT-R 5 ml PMS	10 ml (pH 8,5)
ME	TBE	2 ml 1M Na-Malat (pH 7,0)	20 mg NADP 2,5 ml 0,1M MgCl ₂	10 mg NBT-R 5 ml PMS	5 ml (pH 8,5)
SDH	TC	250 mg sorbitol	20 mg NAD 1 ml 0,1M MgCl ₂	10 mg NBT-R 5 ml PMS	40 ml 0,2M Tris-EDTA HCL (pH 8,0)
SOD	TBE	-	1 ml 0,1M MgCl ₂ 10 mg NAD	10 mg NBT 2 mg PMS	40 ml 0,2M Tris-EDTA HCL (pH 8,0)

3.2.2.2. MtDNK analiza

DNK je izolovana iz zamrznutog (-20°C) insekatskog materijala (delovi nogu) upotrebom Nukleospin Tissue DNK kompleta za ekstrakciju (Marchery-Nagel, Düren, Nemačka) prema protokolu proizvođača.

Dobijena DNK je umnožena lančanom reakcijom polimeraze (PCR= *Polimerase Chain Reaction*) upotrebom Illustra™ PureTaq™ Ready-To-Go™ PCR kompleta (GE Healthcare,



Velika Britanija). PCR reakcija se odvijala u ukupnoj količini od 25 μ l koju su činili 2 μ l DNK ekstrakta, po 1 μ l od svakog prajmera (10pmol/ μ l), 0,25 μ l Taq DNK polimeraze (5U/ μ l), 2 μ l 2,5 mM MgCl₂, 2,5 μ l 10 \times Buffer II, 4 μ l 200mM dNTP i ultra čista voda. Reakcija umnožavanja se odvijala na sledeći način: početno razdvajanje DNK lanaca na 95°C u trajanju 2 min, potom je sledilo 29 ciklusa od kojih se svaki sastojao od denaturacije lanaca u trajanju od 30'' na 94°C, slepljivanja prajmera sa komplementarnim sekvencama DNK lanca u trajanju od 30'' na 49°C i sinteze DNK lanca u trajanju od 2 min na 72°C, i na kraju završna ekstenzija u trajanju od 8 min na 72°C. Za umnožavanje i sekvenciranje 3' kraja COI mtDNK (773bp) upotrebljeni su komercijalni prajmeri C1-J-2183 (5'-CAA CAT TTA TTT TGA TTT TTT GG-3') (poznat kao Jerry) i povratni TL2-N-3014 (5'-TCC AAT GCA CTA ATC TGC CAT ATT A-3') (poznat kao Pat) (Simon i sar., 1994), PCR produkti su pročišćeni pomoću Nukleospin Tissue DNK kompleta (Marchery-Nagel, Düren, Nemačka) i potom sekvencirani (sa PCR prajmerima) u oba pravca upotrebom kompleta za sekvenciranje Big Dye Terminator Cycle ver. 1.1 (Applied Biosystems, Foster City, Ca, SAD) (¼ preporučene količine) na poluautomatskom sekvenceru ABI PRISM 377 (Applied Biosystems, Foster City, Ca, SAD). Dobijene sekvence su pregledane manuelno zbog mogućih grešaka u očitavanju baza i potom su sekvence svih analiziranih jedinki objedinjene u jedan dokument programom Sequence Navigator™ (ver. 1.01) (Applied Biosystems, Foster City, Ca, SAD).

3.3. OBRADA REZULTATA

3.3.1. Parametri krila

Komponente veličine (centroidna veličina) i oblika (w matriks) krila korišćene su u analizi intraspecijske varijabilnosti i polnog dimorfizma vrste *E. tenax*, te konstruisanje fenograma fenotipske sličnosti analiziranih populacija. Statistička obrada podataka izvršena je programskim paketom Statistica 10.0. Za testiranje značajnosti razlika u veličini krila korišćena je Analiza varijanse (ANOVA) koja uključuje i komparaciju parova rezultata pomoću *post hoc Tukey Honestly Difference* testa (Tukey HSD). Varijabilnost oblika krila analizirana je Kanoničkom analizom w matriksa. Klaster analizom na osnovu matrice kvadrata Mahalanobisove distance dobijene kanoničkom analizom metodom UPGMA (*Unweighted Pair Group Method with arithmetic Averages*) (Sneath i Sokal, 1973) konstruisan je fenogram populacija vrste *E. tenax*.

3.3.2. Analiza zimograma

Zimogram je elektroforetska slika dobijena procesom elektroforeze, inkubacije, bojenja i fiksiranja gelova. Na osnovu dobijenog fenotipa (elektromorfa) tumačenjem zimograma se zaključuje o genotipu ispitivane jedinke. Sistem označavanja alela jednog lokusa zasnivao se na određivanju najčešćeg alela koji je obeležen brojem 100. Potom su aleli jednog lokusa označeni po rastućoj vrednosti mobilnosti. Tako su oni aleli koji kodiraju molekul proteina manje elektroforetske mobilnosti od mobilnosti najčešćeg alela obeleženi brojevima manjim od 100, dok su aleli veće elektroforetske mobilnosti označeni brojevima većim od 100.



Analizirani lokusi enzimskih sistema (ACO, EST, IDH, SDH, SOD) obeleženi su brojevima, tako da je izozim manje elektroforetske mobilnosti obeležen brojem 1, a većih 2 ili 4.

Genetička interpretacija zimograma izvršena je na osnovu Mendelovih pravila nasleđivanja kodominantnih gena, u zavisnosti od strukture enzima i genotipa jedinki (homo/heterozigotne). Očitani genotipovi za svaki lokus su analizirani pomoću programskog paketa BIOSYS-2 (Swofford i Selander, 1989) u cilju kvantifikovanja genetičke varijabilnosti.

Intrapopulaciona varijabilnost je analizirana na osnovu učestalosti genotipova i učestalosti alela. Učestalost genotipova dobijena je indirektno očitavanjem fenotipova vizualizovanih na gelovima. Učestalost alternativnih alela jednog lokusa su izračunate na osnovu utvrđenih genotipova i njihovih učestalosti:

$$P = 2P+H$$

Kako se učestalost alela u prirodnim populacijama određuje na uzorkovanom materijalu, odstupanja izračunatih vrednosti su kvantifikovana standardnom greškom:

$$S = \sqrt{\frac{pq}{2N}}$$

Analiza značajnosti odstupanja učestalosti genotipskih klasa varijabilnih lokusa od očekivanih, prema Hardi-Vajnbergovom zakonu, izvršena je χ^2 testom

$$\chi^2 = \sum \frac{(\text{dobijena} - \text{ocekivana})^2}{\text{ocekivana}}$$

stepeni slobode (df) = broj fenotipskih/genotipskih klasa (c)- broj alela (k).

Takođe je χ^2 testom analizirana značajnost odstupanja heterozigotnih genotipskih učestalosti (H_o) od očekivanih vrednosti (H_e) prema Hardi-Vajnbergovim proporcijama.

Kvantifikovanje varijabilnosti između populacija izvršeno je na osnovu parametara genetičke strukture populacija: heterozigotnost (H), polimorfnost (P), prosečan broj alela po lokusu (A), prisustvo jedinstvenih (u) i retkih (r) alela.

Na osnovu broja heterozigotnih jedinki i broja analiziranih jedinki izračunata je dobijena heterozigotnost (H_o) za svaki lokus. Suma dobijene heterozigotnosti u odnosu na broj lokusa predstavljala je prosečnu vrednost dobijene heterozigotnosti. Vrednost očekivane heterozigotnosti prema Hardi-Vajnbergovim proporcijama je izračunata na osnovu učestalosti registrovanih alela:

$$H_e = 1 - \sum p_i^2$$

χ^2 testom analiziran je značaj odstupanja heterozigotnih genotipskih učestalosti (H_o) od očekivanih vrednosti (H_e) po Hardi-Vajnbergovim proporcijama:

$$\chi^2 = \sum (H_o - H_e)^2 / H_e$$

Polimorfnost (P), kao parametar varijabilnosti lokusa, predstavlja prisustvo najmanje dva alela, tako da učestalost najčešćeg alela nije veća od 95%, odnosno 99%. Prosečna polimorfnost je izračunata na osnovu odnosa polimorfni i ukupnog broja analiziranih lokusa.



U polimorfnim lokusima na osnovu alelnih učestalosti detektovani su retki aleli (učestalost nije veća od 0,05) i čestih (eng. *major*) aleli (učestalost nije manja od 0,50).

Izračunat je i prosečan broj alela po lokusu (A) na osnovu ukupnog broja zabeleženih alela u populaciji prema broju analiziranih lokusa. Takođe, registrovani su i jedinstveni aleli (u ; *unique, private*) koji predstavljaju alele prisutne samo u određenoj populaciji.

Interpopulaciona diferencijacija

Analizirana je struktuiranost vrste *E. tenax* na osnovu parametara F statistike (Wright, 1951). Struktuiranost populacija i inbriding uzrokuju redukciju heterozigotnosti koja se kvantifikuje Indeksom fiksacije (F). Indeks fiksacije predstavlja meru redukcije očekivane heterozigotnosti (prema Hardi-Vajnbergovim proporcijama) u uslovima panmiksije na bilo kom nivou populacione hijerarhije u odnosu na drugi, viši nivo hijerarhije.

$$(1 - F_{IT}) = (1 - F_{IS}) (1 - F_{ST})$$

Takođe, kao pokazatelj stepena genetičke diferencijacije konspecifičkih populacija proučavana je statistička značajnost razlika učestalosti alela konspecifičkih populacija pomoću χ^2 testa.

Procenat lokusa koji imaju za populaciju specifične alele i njihove kombinacije („dijagnostički“ lokusi) je određen na osnovu kriterijuma prema kojem se lokus smatra dijagnostičkim ukoliko vrednost koeficijenta korektno identifikacije iznosi preko 0,99 ($I > 0,99$) (Ayala i Powel, 1972).

Standardna (*unbiased*) genetička bliskost (I) i udaljenost (D ; Nei, 1978) na osnovu elektroforetski detektovanih učestalosti alela su omogućile procenu stepena alelnih supstitucija po lokusu akumuliranih u genomu od momenta divergencije populacija od zajedničkog pretka (Bullini i Sbordon, 1980; Buth, 1984).

$$I = \frac{\sum X_i Y_i}{\sqrt{\sum X_i^2 Y_i^2}} \quad D_m = \frac{\sum X_i^2 + \sum Y_i^2}{2 - \sum X_i Y_i}$$

$$D = -\ln I$$

Na osnovu izračunate nepristrasne (*unbiased*) genetičke bliskosti (I) i udaljenosti (D ; Nei, 1978) tj. korigovanih izraza za mali broj jedinki (<50) urađena je klaster (*cluster* = grupisanje) analiza koja predstavlja grupu srodnih metoda za prikazivanje dobijenih podataka u vidu dendrograma (Sneath i Sokal, 1973). Klaster analiza populacija vrste *E. tenax* se bazirala na metodi UPGMA (*Unweighted Pair Group Method with arithmetic Averages*), pri čemu je dendrogram konstruisan povezivanjem parova OTU (*Operational Taxonomic Units*) najmanje udaljenosti formirajući jedan klaster kome se u sledećem koraku pridružuje OTU ili grupa taksona (klaster) sledeća po vrednosti udaljenosti. Svaka populacija/takson je predstavljala OTU, tj. jedan klaster. U svakom koraku procesa, kako se dva klastera grupišu u jedan, ukupan broj klastera se smanjuje za jedan, sve dok i poslednja dva klastera ne budu spojena u jedan koji sadrži sve analizirane taksone.



3.3.3. Analiza sekvenci COI mtDNK

Polimorfizam na nivou nukleotidnih sekvenci COI mtDNK je analiziran metodom parsimonije u programu NONA (Goloboff, 1999) u okviru programa WinClada (Nixon, 2002) *heuristic search* procedurom (1000 slučajnih replikacija, 100 stabala po ciklusu, najviše 10000 stabala, TBR *branch swapping*).

4. REZULTATI



4.1. EFEKAT INBRIDINGA NA GENETIČKU I FENOTIPSKU VARIJABILNOST VRSTE *ERISTALIS TENAX*

4.1.1. Fenotipska varijabilnost

Inbriding efekat na fenotipsku varijabilnost vrste *E. tenax* iz Španije je kvantifikovan analizom jedinki dve prirodne populacije (Alkoj i Agost), "izvorišne" populacije (farma svinja, Alikante) od koje potiču jedinke osnivači laboratorijske kolonije, i jedinki četvrte (F4) i osme (F8) generacije laboratorijske kolonije. Fenotipska diferencijacija između uzoraka je analizirana na osnovu komponenti krila (veličina i oblik) metodom geometrijske morfometrije i na osnovu razlika u veličini, obliku i obojenosti oznaka na tergitima 2 i 3 abdomena.

4.1.1.1. Varijabilnost veličine, oblika i obojenosti oznaka na abdomenu

U radu je analizirana varijabilnost u veličini, obliku i obojenosti oznaka na tergitima 2 i 3 abdomena 148 jedinke (68 ženki i 80 mužjaka) laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste *E. tenax* poreklom iz Španije. Analizirane jedinke su razvrstane u različite grupe na osnovu veličine, oblika i inteziteta obojenosti (žuta, narandžasta, braon) šara. Tergiti 2 i 3 analizirani su odvojeno. Analizom tergita 2 utvrđeno je prisustvo sedam morfova (A1-A5 i A7-A8), od kojih su četiri žute (A1- A4), jedan narandžaste (A5) i dva braon obojenosti (A7 i A8). Analizom tergita 3 utvrđeno je prisustvo 6 morfova (B2-B7), od kojih morf B7 predstavlja potpuno crno obojen tergit bez prisustva šare, dok su preostali morfi sa šarama žute (B2-B4), narandžaste (B5) i braon (B6) boje različitog oblika i veličine. Kombinovanjem utvrđenih morfova tergita 2 i tergita 3 uočeno je 13 abdominalnih fenotipova. Zbog postojanja polnog dimorfizma u veličini, obliku i obojenosti šara na abdomenu, mužjaci i ženke su analizirani posebno.

Analizom distribucije utvrđenih morfova tergita 2 i 3, kao i njihovih kombinacija detektovana je intraspecijska varijabilnost u izgledu abdomena kod ženki. Naime, analizom tergita 2 ženki prirodnih populacija, uočeno je prisustvo jednog jedinstvenog morfa u populaciji Alkoj (A5), dok su manje izražene razlike na tergitu 3 gde ženke sve tri prirodne populacije poseduju dva ista morfa (B6 i B7). Od šest fenotipova dobijenih kombinovanjem šara na tergitima 2 i 3, samo dva su bila prisutna u svim prirodnim populacijama (A1B7 i A7B7), dok je po jedan jedinstveni fenotip zabeležen u populaciji iz Alkoja (A5B6) i u Osnivačkoj populaciji (A4B7) (Tab. 8).

Osim utvrđene razlike između ženki prirodnih populacija, veličina, oblik i obojenost šara na abdomenu su varirali između generacija laboratorijske kolonije. Dok su F4 jedinke delile iste morfe i fenotipove sa Osnivačkom populacijom, kod F8 jedinki se uočava manja varijabilnost u obojenosti abdomena. Tako F8 ženke poseduju svega dva morfa na tergitu 2 (A1 i A7), dok su u F4 generaciji zabeleženi i morfovi A4 i A8. Takođe, na tergitu 3 F8 jedinki nije utvrđena fenotipska varijabilnost jer su sve ženke imale crno obojen tergit 3 na kome odsustvuje oznaka (morf B7), dok je u F4 uzorku prisutan i braon morf B6 sa učestalošću 0,10. Utvrđene su i međugeneracijske razlike u distribuciji abdominalnih fenotipova; od pet



Rezultati

fenotipova koje poseduju F4 ženke, svega dva su zabeležena kod F8 jedinki (A1B7 i A7B7) (Tab. 8).

Slično ženka, veličina, oblik i obojenost šara na abdomenu su varirali i između mužjaka analiziranih uzoraka. Utvrđeno je prisustvo zajedničkih žutih (A2) i braon (A7 i A8) morfova na tergitu 2 mužjaka tri analizirane prirodne populacije. Morfovi B2 i B7 tergita 3 su takođe bili prisutni u svim prirodnim populacijama, dok su B4 i B5 zabeleženi samo kod mužjaka Osnivačke populacije. Veća varijabilnost iskazana preko broja fenotipova je registrovana kod mužjaka Osnivačke populacije i populacije iz Alkoja (sedam fenotipova), dok je kod jedinki iz Agosta registrovano pet fenotipova. Osnivačka populacija se izdvojila prisustvom tri jedinstvena fenotipa (A2B3, A3B4 i A3B5), dok je kod jedinki iz Alkoja registrovan jedan jedinstven fenotip A8B6 (Tab. 8).

Tabela 8. Učestalost abdominalnih morfova i fenotipova ženki i mužjaka prirodnih populacija i laboratorijske kolonije vrste *E. tenax* iz Španije (T2: tergite 2, T3: tergite 3).

		ženke				mužjaci					
	Alkoj	Agost	Osnivačka populacija	F4	F8		Alkoj	Agost	Osnivačka populacija	F4	F8
T2						T2					
A1	0,50	0,15	0,25	0,58	0,33	A2	0,17	0,30	0,20	0,40	0,40
A4	-	0,08	0,25	0,16	-	A3	0,08	-	0,50	0,30	0,13
A5	0,25	-	-	-	-	A4	0,08	0,20	-	-	-
A7	0,25	0,69	0,25	0,16	0,67	A5	0,08	0,10	-	-	-
A8	-	0,08	0,25	0,10	-	A7	0,17	0,30	0,20	0,15	0,34
						A8	0,42	0,10	0,10	0,15	0,13
T3						T3					
B6	0,25	0,08	0,12	0,10	-	B2	0,25	0,50	0,10	0,36	0,40
B7	0,75	0,92	0,88	0,90	1	B3	0,09	-	0,20	0,10	0,13
						B4	-	-	0,30	0,12	-
						B5	-	-	0,10	0,12	-
						B6	0,33	0,10	-	-	-
						B7	0,33	0,40	0,30	0,30	0,47
Abdominalni fenotip						Abdominalni fenotip					
A1B7	0,50	0,15	0,25	0,58	0,33	A2B2	0,17	0,30	0,10	0,37	0,40
A4B6	-	0,08	0,12	0,10	-	A2B3	-	-	0,10	0,03	-
A4B7	-	-	0,12	0,06	-	A3B3	0,08	-	0,10	0,06	0,13
A5B6	0,25	-	-	-	-	A3B4	-	-	0,30	0,12	-
A7B7	0,25	0,69	0,25	0,16	0,67	A3B5	-	-	0,10	0,12	-
A8B6	-	-	-	-	-	A4B2	0,08	0,20	-	-	-
A8B7	-	0,08	0,25	0,10	-	A5B6	0,08	0,10	-	-	-
						A7B7	0,17	0,30	0,20	0,15	0,34
						A8B6	0,25	-	-	-	-
						A8B7	0,17	0,10	0,10	0,15	0,13

Pri analizi međugeneracijskih razlika u obojenosti abdomena, utvrđene su jasne razlike između mužjaka F4 i F8 laboratorijske kolonije. Dok su F4 jedinke delile iste morfove



i fenotipove sa Osnivačkom populacijom, kod F8 mužjaka se uočava manja abdominalna varijabilnost. Naime, morfovi B4 i B5 koji su prisutni u četvrtoj generaciji kolonije, odsustvuju u F8 uzorku. Takođe, od sedam fenotipova registrovanih kod jedinki F4 i Osnivačke populacije, na abdomenu F8 mužjaka su registrovana samo četiri fenotipa (A2B2, A3B3, A7B7 i A8B7) (Tab. 8).

4.1.1.2. Varijabilnost u veličini i obliku krila

U radu je metodom geometrijske morfometrije analiziran efekat inbridinga na fenotipsku varijabilnost četvrte (F4) i osme (F8) generacije laboratorijske kolonije i tri prirodne populacije vrste *E. tenax* iz Španije (Alkoj, Agost, Osnivačka populacija). Parametri krila (veličina i oblik) koji su upotrebljeni za morfometrijsku analizu 178 jedinki (82 ženke i 96 mužjaka) baziraju se na položaju 16 tačaka (*landmarks*) postavljenih na mestima preseka i završetaka krilnih vena (Sl. 8).

Analiza veličine krila

Poređenjem veličine krila utvrđena je signifikantna razlika između ženki F4 i F8 laboratorijske kolonije i prirodnih populacija ($F_{(4,77)}=41,70$; $p<0,001$). Utvrđeno je da F4 jedinke imaju značajno manju prosečnu vrednost centroidne veličine u odnosu na sve druge uzorke, uključujući i jedinke F8 kolonije (Tukey test $p<0,01$), dok F8 jedinke imaju statistički značajno manja krila samo od jedinki prirodnih populacija Alkoj i Agost. Takođe, Tukey testom su utvrđene značajne razlike ($p<0,01$) i između para uzoraka Alkoj/Osnivačka populacija (Sl. 9).

Komparativnom analizom veličine krila mužjaka prirodnih populacija i laboratorijske kolonije zabeležene su statistički značajne razlike ($F_{(4,91)}=34,56$; $p<0,001$). Kao i u slučaju ženki, krila jedinki F4 laboratorijske kolonije su u proseku manja u odnosu na jedinke prirodnih populacija i F8 kolonije (Tukey test $p<0,05$). Takođe, jedinke iz prirodne populacije Agost su se statistički značajno razlikovale u prosečnoj vrednosti centroidne veličine od jedinki F8 laboratorijske kolonije (Tukey test $p<0,05$) (Sl. 10).

Analiza oblika krila

Pored razlika u veličini krila, utvrđena je i jasna diferencijacija u obliku krila ženki analiziranih uzoraka prirodnih populacija i laboratorijske kolonije iz Španije (Wilks' $\Lambda=0,007$; $F_{(112,20)}=4,52$; $p<0,001$). Procenat ukupne korektne klasifikacije iznosio je 98,8% (100% za sve uzorke osim za F8 ženke čiji procenat korektne klasifikacije je iznosio 94,12%). Kanoničkom analizom sa uzorcima kao grupišucom varijablom izdvojene su četiri kanoničke ose od kojih su prve tri bile statistički značajne (χ^2 test $p<0,001$). Jedinke prirodnih populacija (Alkoj, Agost i Osnivačka populacija) se jasno razdvajaju od jedinki iz kolonije duž prve kanoničke ose (CV1). Na dobijenom sketergramu se takođe uočava da se jedinke tri prirodne populacije delimično preklapaju, dok su četvrta i osma generacija kolonije međusobno jasno diferencirane (Sl. 11). Multivarijantnom analizom (MANOVA) w matriksa za određivanje varijacija u obliku krila između ženki prirodnih populacija nisu zabeležene signifikantne

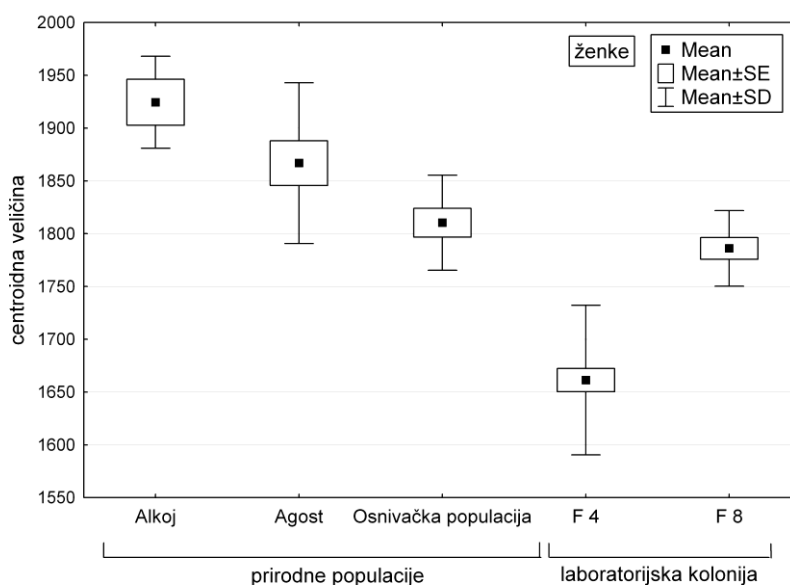


razlike (Wilks' $\Lambda=0,001$; $F_{(50,2)}=3,95$; $p=0,22$), dok se međusobno F4 i F8 generacije kolonije značajno razlikuju u obliku krila (Wilks' $\Lambda=0,131$; $F_{(28,25)}=5,89$; $p<0,001$).

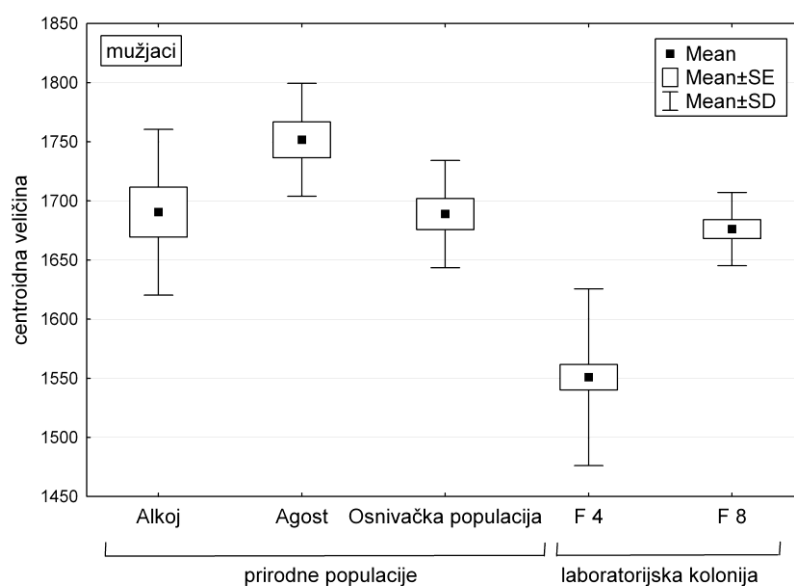
Slično ženka, mužjaci analiziranih prirodnih populacija i laboratorijske kolonije pokazuju statistički značajne razlike u obliku krila (Wilks' $\Lambda=0,014$; $F_{(112,25)}=4,39$; $p<0,001$). Oba uzorka laboratorijske kolonije su klasifikovana sa 100%, dok je za mužjake prirodnih populacija najveći procenat korektne klasifikacije imala Osnivačka populacija (100%), a potom slede Alkoj (81,8%) i Agost (70,1%). Na dobijenom sketergramu se zapaža jasna diferencijacija jedinki laboratorijske kolonije od jedinki prirodnih populacija (Sl.). Takođe, F4 i F8 jedinke se jasno međusobno razlikuju po obliku krila (MANOVA varijabli oblika Wilks' $\Lambda=0,124$; $F_{(28,34)}=8,53$; $p<0,001$), dok delimično preklapanje mužjaka prirodnih populacija ukazuje na odsustvo diferencijacije između njih na osnovu oblika krila (Wilks' $\Lambda=0,004$; $F_{(56,6)}=1,64$; $p=0,28$) (Sl. 12).

Regresionom analizom individualnih kanoničkih skorova i w matriksa omogućena je vizuelizacija varijabilnosti oblika krila i dobijanje mreža deformacija koje prikazuju promene položaja tačaka u odnosu na usaglašeni (konsenzus) oblik duž kanoničkih osa. Pošto nisu utvrđene signifikantne razlike u obliku krila između jedinki prirodnih populacija (Osnivačka populacija, Agost i Alkoj), mreže deformacija su upotrebljene za izražavanje razlika između prirodnih populacija i laboratorijske kolonije. Diferencijacija krila jedinki laboratorijske kolonije u odnosu na jedinke prirodnih populacija je kod oba pola uslovljena razlikama u položaju i relativnoj udaljenosti tačaka 1, 2, 8, 12, 15 i 16 koje definišu oblik proksimalnog i centralnog dela krila (Sl. 13).

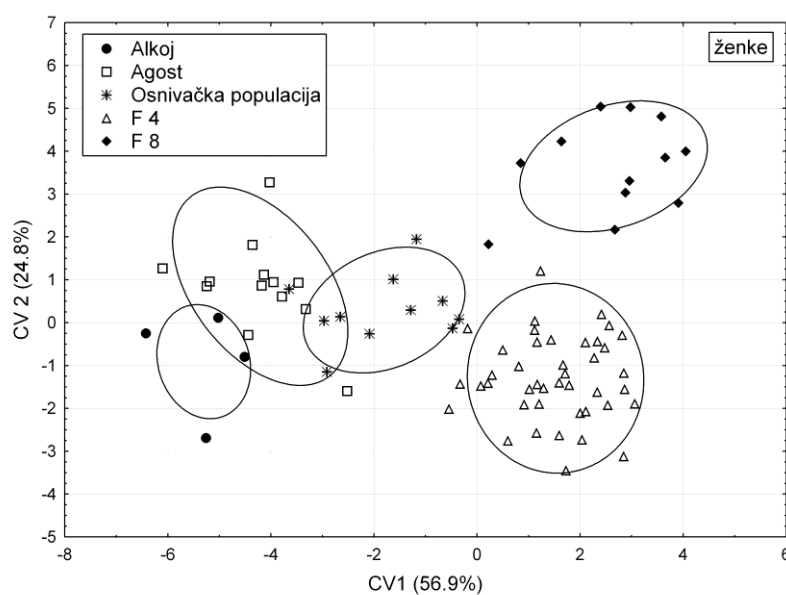
Mreže deformacija dobijene regresionom metodom ukazuju da su utvrđene razlike u obliku krila između ženki četvrte i osme generacije laboratorijske kolonije najvećim delom rezultat razlika u položaju i relativnoj udaljenosti tačaka anteriornog dela krila (tačke 1, 2, 3, 5, 13,14 i 15) i tačke 12 (Sl. 14). Prilikom analize mužjaka, mreže devijacija su ukazale na diferencijaciju F4 i F8 kolonije na osnovu razlika u položaju istih tačaka kao pri analizi ženki (Sl. 14).



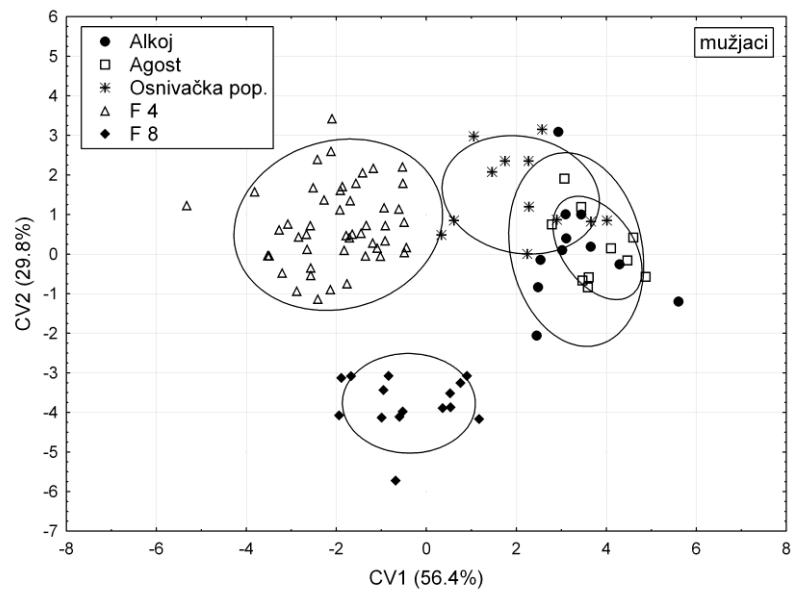
Slika 9. Prikaz centroidne veličine krila ženki laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste *E. tenax* (Mean- aritmetička sredina, SE- standardna greška \bar{x} , SD- standardna devijacija).



Slika 10. Prikaz centroidne veličine krila mužjaka laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste *E. tenax* (Mean- aritmetička sredina, SE- standardna greška \bar{x} , SD- standardna devijacija).



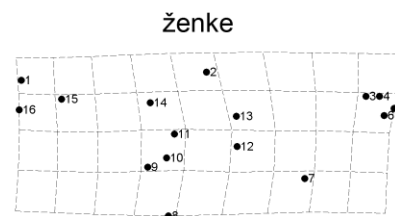
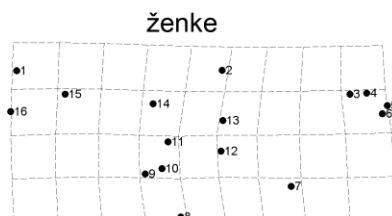
Slika 11. Sketergram prve (CV1) i druge (CV2) kanoničke ose parametara oblika krila ženki četvrte i osme generacije laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste *E. tenax*. Veličina varijabilnosti objašnjene osama data je u zagradama.



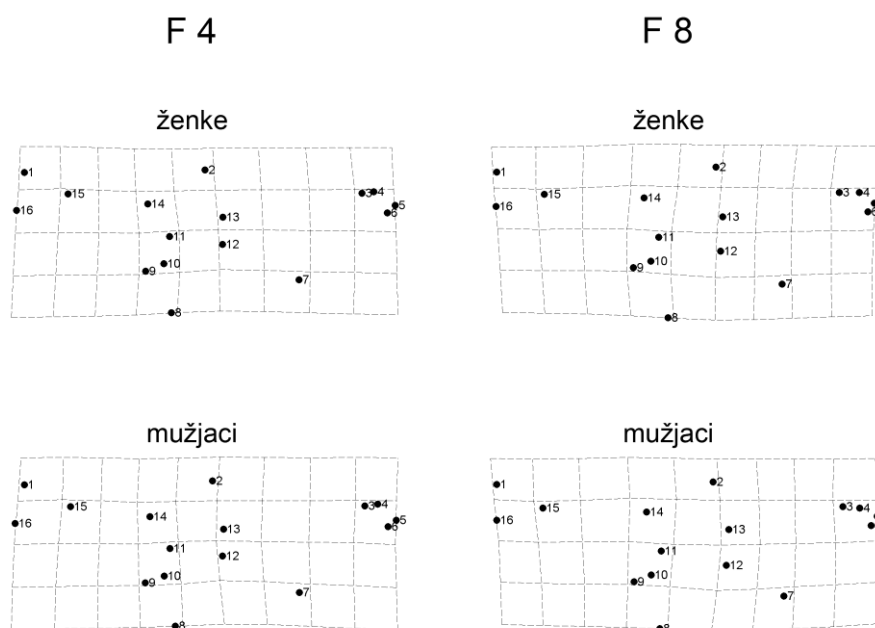
Slika 12. Sketergram prve (CV1) i druge (CV2) kanoničke ose parametara oblika krila mužjaka četvrte i osme generacije laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste *E. tenax*. Veličina varijabilnosti objašnjene osama data je u zagradama.

laboratorijska kolonija

prirodne populacije



Slika 13. Mreže deformacija kojima su prikazane razlike u obliku krila između jedinki laboratorijske kolonije i prirodnih populacija, upotrebom *thin plate spline* metode (promene su uvećane 3 ×). Brojevi na mrežama odgovaraju položaju tačaka (*landmarks*) prikazanih na Sl. 8.



Slika 14. Mreže deformacija kojima su prikazane razlike u obliku krila između jedinki četvrte (F4) i osme (F8) generacije laboratorijske kolonije, upotrebom *thin plate spline* metode (promene su uvećane 3 ×). Brojevi na mrežama odgovaraju položaju tačaka (*landmarks*) prikazanih na Sl. 8.

4.1.2. MOLEKULARNI DIVERZITET

4.1.2.1. Alozimska varijabilnost

Efekat inbridinga na genetičku varijabilnost vrste *E. tenax* iz Španije je kvantifikovan analizom jedinki dve prirodne populacije (Alkoj i Agost), "izvorišne" populacije (farma svinja, Alikante) od koje potiču jedinke osnivači laboratorijske kolonije, i jedinki četvrte (F4) i osme (F8) generacije laboratorijske kolonije. Metodom PAGE (poliakrilamid gel elektroforeze) analizirano je 13 enzimskih sistema čiju sintezu determinišu aleli 18 lokusa: *Got*, *Aco-1*, *Aco-2*, *Ao*, *Est-2*, *Est-4*, *Pgm*, *Fum*, *Gpd-2*, *Hk-4*, *Idh-1*, *Idh-2*, *Mdh-2*, *Me*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sdh-1* i *Sdh-2*.

Aspartat amino transferaza (AAT ili GOT, E.C. 2.6.1.1) je enzim koji katalizuje reakciju *L-aspartat* + 2-oksoglutarat → oksalacetat + *L-glutamat*. Analizom zimograma je utvrđeno prisustvo dva alela: *Aat*⁹⁴ i *Aat*¹⁰⁰ koji su obrazovali isključivo homozigotne genotipove. Alel *Aat*¹⁰⁰ se kao čest (*major*) alel nalazi u svim analiziranim uzorcima osim u Osnivačkoj populaciji, gde je *Aat*⁹⁴ alel zastupljen učestalošću većom od 50%.

Akonitat hidrataza (ACO, E.C. 4.2.1.3) ili akonitaza, je monomer, katalizuje transformaciju citrata u izocitrat. Konstatovane su dve izoenzimske forme kodirane alelima lokusa *Aco-1* i *Aco-2*, obe determinisane sa po jednim alelom. Ovaj enzim registrovan je u uzorcima isključivo u homozigotnim genotipovima.



Aldehid oksidaza (AO, E.C. 1.2.3.1) je dimerne strukture. Omogućava odvijanje reakcije $\text{aldehid} + \text{H}_2\text{O} + \text{O}_2 \rightarrow \text{karboksilna kiselina} + \text{H}_2\text{O}_2$. U radu su na zimogramu AO zabeležena tri alelomorfa kodirana alelima: Ao^{98} , Ao^{100} i Ao^{102} . Heterozigotni genotipovi nisu registrovani ni u jednoj populaciji. Alel Ao^{100} je prisutan u visokoj učestalosti u svim populacijama, osim u prirodnoj populaciji iz Agosta, gde su sva tri alela bila ravnomerno zastupljena.

Esteraze (EST, E.C. 3.1.1.1) su enzimi koji vrše hidrolizu estarskih veza. Izoenzimi su kodirani alelima najmanje šest lokusa čija ekspresija zavisi od prisustva specifičnog supstrata, analiziranog tkiva i razvojnog stadijuma. U prisustvu α -naftil acetata u radu je analizirana alozimska varijabilnost dva enzimska sistema: *Est-2* (bliže katodi) i *Est-4* (na anodalnom kraju gela). U lokusu *Est-2* su registrovana tri alela: *Est-2⁹⁶*, *Est-2¹⁰⁰* i *Est-2¹⁰⁶*. Prisustvo heterozigotnih jedinki za ovaj lokus je zabeleženo u svim uzorcima osim u F8 u kom je došlo do fiksiranja homozigotnog genotipa *Est-2^{100/100}*. Genotip *Est-2^{96/96}* je registrovan samo u prirodnoj populaciji iz Agosta.

U lokusu *Est-4* zabeležena su tri alela: *Est-4⁹⁸*, *Est-4¹⁰⁰* i *Est-4¹⁰²*. Alel *Est-4¹⁰⁰* se kao čest (*major*) alel nalazi u svim uzorkovanim populacijama. U Osnivačkoj populaciji se kao redak alel javlja *Est-4⁹⁸*, a kao retki genotipovi ove populacije su registrovani *Est-4^{100/102}* i *Est-4^{102/102}*. U koloniji (u F4 i F8) je zabeležen samo homozigotni genotip *Est-4^{100/100}*, dok su *Est-4^{98/98}* i *Est-4^{98/102}* registrovani samo u uzorku iz Agosta kao jedinstveni genotipovi.

Fosfoglukomutaza (PGM, E.C. 2.7.5.1) je enzim kodiran alelima *Pgm* lokusa i registrovan je u svim analiziranim populacijama. Ovaj enzim prema strukturi je monomer. Na zimogramu je uočen jedan zajednički alel *Pgm* lokusa.

Fumarat hidrataza (FUM, E.C. 4.2.1.2) ili fumaraza je enzim kodiran alelima lokusa *Fum*. Aktivnost je uočena kod svih populacija i sve su bile monomorfne za alel *Fum¹⁰⁰*.

α -glicerofosfat dehidrogenaza (GPD, E.C. 1.1.1.8) je enzimski sistem kodiran alelima dva lokusa *Gpd-1* i *Gpd-2*. U radu je analizirana alelska varijabilnost *Gpd-2* lokusa. Aktivnost lokusa *Gpd-2* detektovana je u svim analiziranim populacijama, a na zimogramima svih analiziranih uzoraka utvrđeno je prisustvo samo jednog alelomorfa kodiranog zajedničkim alelom (*Gpd-2¹⁰⁰*) za sve populacije.

Heksokinaza (HK, E.C. 2.7.1.1) pripada grupi kinaza enzima i vrši fosforilaciju heksoza uz učešće ATP-a. HK je enzimski sistem koji je kodiran alelima više lokusa. Analizom zimograma registrovani su alelomorfi kodirani alelima lokusa *Hk-4*. Izozim kodiran alelima ovog lokusa registrovan je u svim populacijama u vidu jednog alelomorfa.

Izocitrat dehidrogenaza (IDH, E.C. 1.1.1.42) katalizuje oksidaciju izocitrata do 2-oksoglutarata (uz učešće kofaktora NADP^+ koji se redukuje) i predstavljen je sa dva izoenzima determinisana alelima dva lokusa: *Idh-1* i *Idh-2*. Oba lokusa su monomorfna (aleli *Idh-1¹⁰⁰* i *Idh-2¹⁰⁰*) u svim analiziranim populacijama.

Malat dehidrogenaza (MDH, E.C. 1.1.1.37), enzim koji ima dve izoenzimske forme kodirane alelima lokusa *Mdh-1* i *Mdh-2*, od kojih je samo druga uočena na zimogramima. U lokusu je detektovan samo jedan alel *Mdh-2¹⁰⁰* koji je prisutan isključivo u homozigotnom obliku.

Malični enzim (ME, E.C. 1.1.1.40) determinisan je alelima *Me* lokusa. Vršiti oksidaciju malata do piruvata, uz redukciju NADP^+ . U ovom lokusu su detektovana tri alela, ali isključivo u formi homozigotnih genotipova *Me^{98/98}*, *Me^{100/100}* i *Me^{102/102}*. Sva tri alela su registrovana u analiziranim uzorcima, izuzev prirodne populacije Alkoj u kojoj alel *Me¹⁰²* nije zabeležen.



Superoksid dismutaza (SOD, E.C. 1.15.1.1) ima ulogu u okviru antioksidativnog sistema odbrane i katališe transformaciju superoksida u kiseonik i peroksid ($2\text{superoksid} + 2\text{H}^+ \rightarrow 2\text{O}_2 + 2\text{H}_2\text{O}_2$). Njegovu sintezu determinišu aleli *Sod-1* i *Sod-2* lokusa. Lokusi su monomorfni, sa zajedničkim alelom u svim uzorcima.

Sorbitol dehidrogenaza (SDH, E.C. 1.1.1.14) je enzim kvaternarne strukture koji katališe transformaciju sorbitola u fruktozu uz učešće kofaktora NAD⁺. Oba analizirana lokusa su monomorfna (aleli *Sdh-1*¹⁰⁰ i *Sdh-2*¹⁰⁰) u prirodnim populacijama i u koloniji.

Učestalost genotipova (Tab. 9), kao parametar genetičke varijabilnosti, izračunata je na osnovu učestalosti fenotipova registrovanih na zimogramu. Od 18 analiziranih lokusa utvrđeno je da su *Aco-1*, *Aco-2*, *Fum*, *Gpd-2*, *Hk-4*, *Idh-1*, *Idh-2*, *Mdh-2*, *Pgm*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sdh-1* i *Sdh-2* bili monomorfni, sa zajedničkim alelom u svim uzorcima. Na osnovu zimograma 13 enzimskih sistema utvrđeno je prisustvo 27 alela i izračunata je njihova učestalost (Tab. 10).

Tabela 9. Učestalost genotipova varijabilnih lokusa četvrte (F4) i osme (F8) generacije laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste *E. tenax* iz Španije.

		Alkoj	Agost	Osnivačka populacija	F4	F8
Lokus/genotip						
<i>Ao</i>	98/98	0,111	0,374	0,286	0,154	0,100
	100/100	0,778	0,313	0,524	0,692	0,600
	102/102	0,111	0,313	0,190	0,154	0,300
<i>Est-2</i>	96/96	-	0,062	-	-	-
	96/100	0,111	0,313	-	-	-
	100/100	0,444	0,125	0,850	0,500	1,000
	100/104	0,333	0,250	0,100	0,333	-
	104/104	0,111	0,250	0,050	0,167	-
<i>Est-4</i>	98/98	-	0,062	-	-	-
	98/100	-	0,125	0,095	-	-
	98/102	-	0,062	-	-	-
	100/100	0,778	0,375	0,809	1,000	1,000
	100/102	0,111	0,375	0,048	-	-
	102/102	0,111	-	0,048	-	-
<i>Got</i>	94/94	0,222	0,313	0,611	0,167	0,200
	100/100	0,778	0,687	0,389	0,833	0,800
<i>Me</i>	98/98	0,667	0,500	0,368	0,214	0,333
	100/100	0,333	0,428	0,211	0,607	0,389
	102/102	-	0,072	0,421	0,179	0,278



Tabela 10. Učestalost alela varijabilnih lokusa četvrte (F4) i osme (F8) generacije laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste *E. tenax* iz Španije.

		Alkoj	Agost	Osnivačka populacija	F4	F8
Lokus/alel						
<i>Ao</i>	98	0,111	0,375	0,286	0,154	0,100
	100	0,778	0,313	0,524	0,692	0,600
	102	0,111	0,313	0,190	0,154	0,300
<i>Est-2</i>	96	0,056	0,219	-	-	-
	100	0,667	0,406	0,900	0,786	1,000
	104	0,278	0,375	0,100	0,214	-
<i>Est-4</i>	98	-	0,156	0,048	-	-
	100	0,833	0,625	0,881	1,000	1,000
	102	0,167	0,219	0,071	-	-
<i>Got</i>	94	0,222	0,313	0,611	0,167	0,200
	100	0,778	0,688	0,389	0,833	0,800
<i>Me</i>	98	0,667	0,500	0,313	0,214	0,333
	100	0,333	0,429	0,250	0,607	0,389
	102	-	0,071	0,438	0,179	0,278

Genetička struktura četvrte (F4) i osme (F8) generacije laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste *E. tenax* iz Španije

U prirodnim populacijama heterozigotni genotipovi su registrovani u lokusima *Est-2* i *Est-4*, dok četvrta generacija laboratorijske kolonije sadrži heterozigotni genotip samo u *Est-2* lokusu (*Est-2*^{100/104}). U F8 nisu zabeležene heterozigotne jedinke.

χ^2 testom analizirana je značajnost razlika dobijenih učestalosti genotipskih klasa varijabilnih lokusa od očekivanih prema Hardy-Vajnbegovim proporcijama. Utvrđeno je da su razlike statistički značajne u tri od pet varijabilnih lokusa svih analiziranih uzoraka (*Ao*, *Got* i *Me*). U lokusu *Est-2* nema statistički značajnog odstupanja od očekivanih genotipskih učestalosti u tri analizirana uzorka (Alkoj, Agost i F4), dok u lokusu *Est-4* nisu utvrđene statistički značajne razlike samo u populaciji Agost. U većini varijabilnih lokusa je utvrđeno da je očekivana heterozigotnost (H_e) bila veća od izračunate (H_o) što je uticalo da vrednost Indeksa fiksacije bude pozitivna ($F_I > 0$) ukazujući na „višak“ homozigota. U slučaju lokusa *Est-4* prirodne populacije Agost je utvrđeno da je očekivana heterozigotnost bila manja od izračunate, tako da je vrednost Indeksa fiksacije bila negativna ($F_I < 0$) (Tab. 11).

Na osnovu izračunatih parametara genetičke strukture prirodnih populacija i kolonije vrste *E. tenax* iz Španije, utvrđeno je da prosečne vrednosti variraju u relativno širokom opsegu. Prema kriterijumu 0,95 učestalost polimorfnih lokusa bila je ista u prirodnim populacijama, dok je manja učestalost zabeležena u F4 i F8. Na osnovu kriterijuma 0,99 učestalost polimorfnih lokusa imala je identične vrednosti. Na osnovu prosečnog broja alela po lokusu, dobijene heterozigotnosti i učestalosti polimorfnih lokusa, osma generacija kolonije (F8) bila je najmanje varijabilna. U svim analiziranim uzorcima je očekivana



vrednost heterozigotnosti prema Hardi-Vajnbergovom zakonu bila veća od dobijene, dok vrednost $H_o = 0,000$ jasno izdvaja F8 od ostalih uzoraka (Tab. 12).

Tabela 11. Odstupanje genotipskih učestalosti varijabilnih lokusa od Hardi-Vajnbergove ravnoteže četvrte (F4) i osme (F8) generacije laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste *E. tenax* iz Španije.

Lokus	Populacija	H_o	H_e	F_I	D	χ^2	p
<i>Ao</i>	Alkoj	0	3,529	1,000	-1,000	17,40	***
	Agost	0	10,968	1,000	-1,000	33,98	***
	Osnivačka populacija	0	13,073	1,000	-1,000	41,05	***
	F4	0	6,400	1,000	-1,000	25,04	***
	F8	0	11,077	1,000	-1,000	33,41	***
<i>Est-2</i>	Alkoj	4	4,539	0,065	-0,117	0,19	ns
	Agost	9	10,677	0,130	-0,157	0,81	ns
	Osnivačka populacija	2	3,692	0,444	-0,0458	4,42	*
	F4	5	7,244	0,293	-0,310	2,11	ns
<i>Est-4</i>	Alkoj	1	2,647	0,600	-0,622	3,91	*
	Agost	9	8,871	-0,047	0,015	0,01	ns
	Osnivačka populacija	3	4,659	0,340	-0,356	4,53	*
<i>Got</i>	Alkoj	0	3,294	1,000	-1,000	10,09	*
	Agost	0	7,097	1,000	-1,000	17,05	***
	Osnivačka populacija	0	8,800	1,000	-1,000	19,04	***
	F4	0	5,143	1,000	-1,000	19,04	***
	F8	0	6,564	1,000	-1,000	21,04	***
<i>Me</i>	Alkoj	0	4,235	1,000	-1,000	10,09	*
	Agost	0	8,148	1,000	-1,000	21,25	***
	Osnivačka populacija	0	10,710	1,000	-1,000	33,28	***
	F4	0	15,782	1,000	-1,000	53,24	***
	F8	0	12,229	1,000	-1,000	37,73	***

ns - nesignifikantno; * - signifikantno za $p \leq 0,05$; ** - signifikantno za $p \leq 0,01$; *** - signifikantno za $p \leq 0,001$; H_o - izračunata heterozigotnost; H_e - očekivana heterozigotnost; F_I - Indeks fiksacije (Wright, 1951); D - koeficijent po Selander-u

Poređenjem očekivane heterozigotnosti (H_e) Osnivačke populacije, F4 i F8, kvantifikovan je stepen ukrštanja u srodstvu (F) jedinki dve laboratorijske generacije. Tako je utvrđeno da F8 ($F=0,270$) pokazuje viši nivo inbridinga u odnosu na F4 jedinke ($F=0,209$).

Analizom distribucije retkih i čestih alela utvrđene su razlike u lokusu *Got* gde je alel Got^{94} bio čest u Osnivačkoj populaciji, dok je u svim ostalim uzorcima dominantan bio alel Got^{100} . U lokusu za malični enzim alel Me^{98} je čest u prirodnim populacija (Alkoj i Agost) dok je u četvrtoj generaciji kolonije čest alel bio Me^{100} . Na osnovu učestalosti alela i njihove distribucije nije uočeno prisustvo jedinstvenih alela u analiziranim lokusima (Tab. 13).



Tabela 12. Parametri genetičke strukture četvrte (F4) i osme (F8) generacije laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste *E. tenax* iz Španije.

Lokus	Alkoj	Agost	Osnivačka populacija	F4	F8
<i>Ao</i>	+	+	+	+	+
<i>Est-2</i>	+	+	+	+	-
<i>Est-4</i>	+	+	+	-	-
<i>Got</i>	+	+	+	+	+
<i>Me</i>	+	+	+	+	+
<i>n</i> (SE)	6,8 (0,5)	11,4 (0,9)	15,9 (1,1)	16,3 (1,9)	16,0 (1,1)
<i>A</i> (SE)	1,4 (0,2)	1,5 (0,2)	1,4 (0,2)	1,3 (0,2)	1,3 (0,2)
$P_{(0,95)}$	27,8	27,8	27,8	22,2	16,7
H_o (SE)	0,031 (0,025)	0,063 (0,043)	0,013 (0,009)	0,013 (0,013)	0,000 (0,000)
H_e (SE)	0,106 (0,043)	0,158 (0,063)	0,115 (0,051)	0,091 (0,043)	0,084 (0,048)

+ polimorfan na osnovu kriterijuma 0,95; x polimorfan na osnovu kriterijuma 0,99; - monomorfan; *n* – prosečan broj jedinki po lokusu; *A* - prosečan broj alela po lokusu; SE-standardna greška; $P_{(0,95)}$ - učestalost polimorfnih lokusa na osnovu kriterijuma 0,95; H_o - izračunata prosečna heterozigotnost; H_e - očekivana prosečna heterozigotnost prema Hardi-Vajnbergovim proporcijama.

Tabela 13. Distribucija čestih i retkih alela četvrte (F4) i osme (F8) generacije laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste *E. tenax* iz Španije.

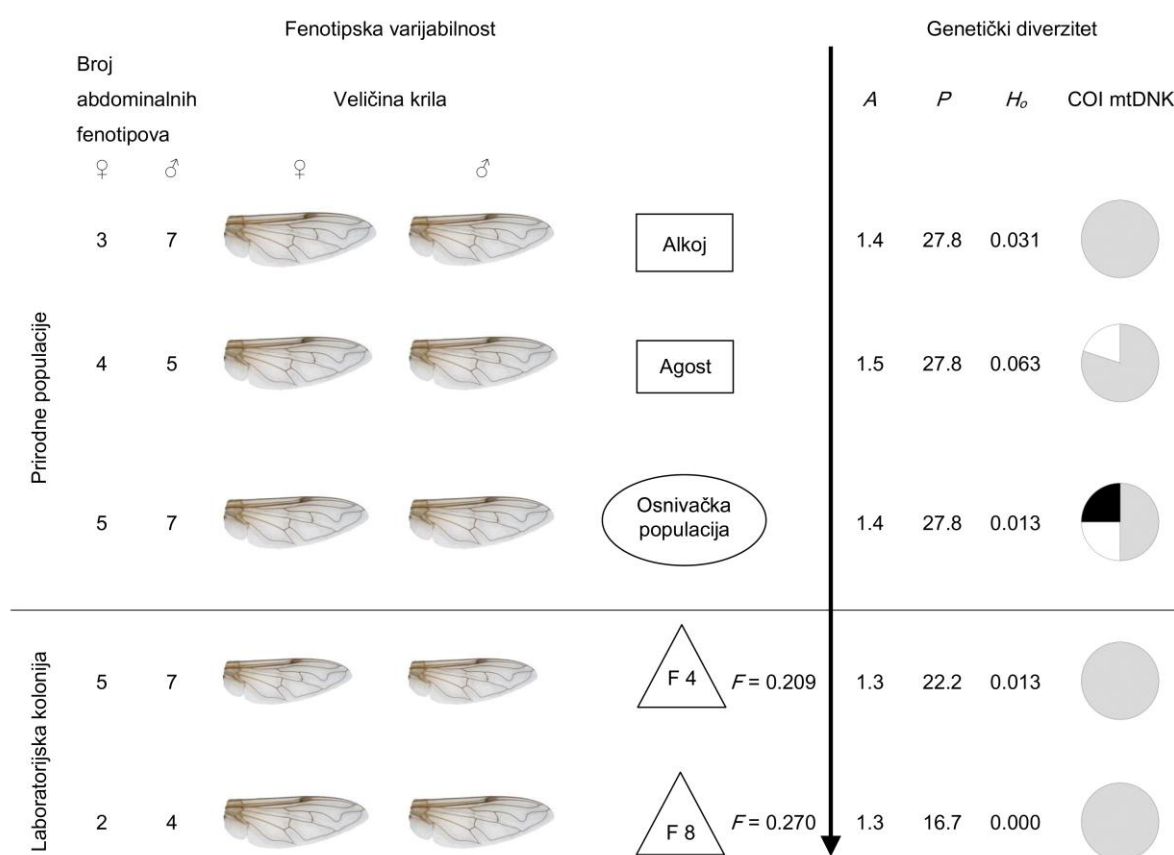
Populacija		Alkoj	Agost	Osnivačka populacija	F4	F8
Lokus	Alel					
<i>Ao</i>	98	x	x	x	x	x
	100	m	x	m	m	m
	102	x	x	x	x	x
<i>Est-2</i>	96	x	x	-	-	-
	100	m	x	m	m	m
	104	x	x	x	x	-
<i>Est-4</i>	98	-	x	r	-	-
	100	m	m	m	m	m
	102	x	x	x	-	-
<i>Got</i>	94	x	x	m	x	x
	100	m	m	x	m	m
<i>Me</i>	98	m	m	x	x	x
	100	x	x	x	m	x
	102	-	x	x	x	x

m - učestalost alela veća od 50%; x - učestalost alela veća od 5%; r - učestalost alela manja od 5%



4.1.2.2. Varijabilnost 3' kraja COI mtDNK

Sagledavanje stepena genetičke diferencijacije laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste *E. tenax* iz Španije izvršena je analizom sekvenci subjedinice I gena citohrom oksidaza *c* (COI) mtDNK. Analizirana je sekvenca 3' kraja COI mtDNK dužine 760 bp kod 22 jedinke. Detektovana su tri haplotipa (H I, H II i H III) sa međusobnim razlikama od jednog nukleotida. Osnivačka populacija se izdvojila kao najvarijabilnija (poseduje sva tri haplotipa), dok je u populaciji iz Alkoja, F4 i F8 detektovan samo jedan haplotip (H I). Haplotip II je bio zajednički za analizirane jedinke Osnivačke populacije i uzorka iz Agosta (Sl. 15).

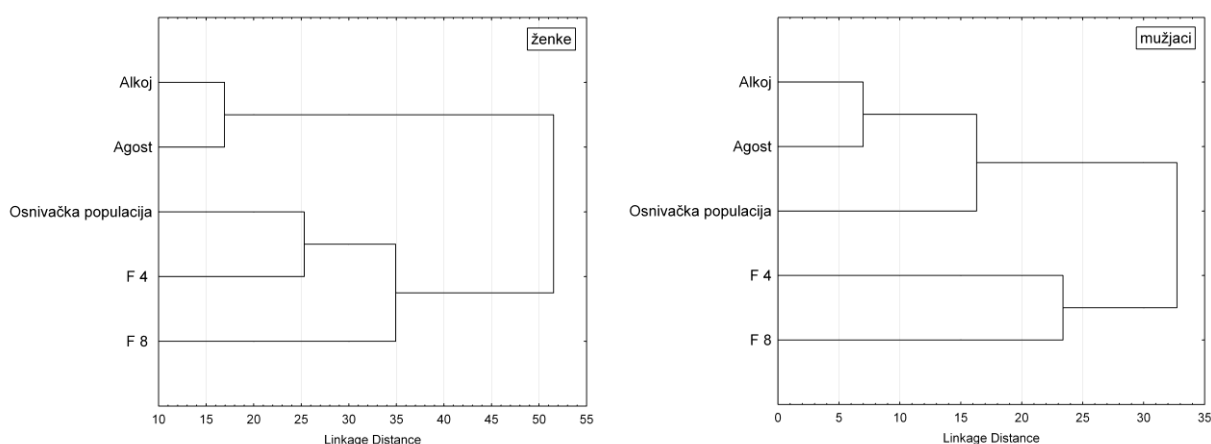


Slika 15. Fenotipska i genetička varijabilnost uzoraka vrste *E. tenax* iz Španije. Prikazane razlike u veličini krila između uzoraka ne odražavaju polni dimorfizam u veličini krila. *A* - prosečan broj alela po lokusu; *P* - učestalost polimorfnih lokusa na osnovu kriterijuma 0,95; *H_o* - izračunata prosečna heterozigotnost; COI mtDNK - citohrom oksidaza *c* subjedinica I mitohondrijalne DNK; *F* - nivo inbridinga; siva boja – haplotip I; bela - haplotip II; crna – haplotip III.



4.1.3. Fenetička sličnost i genetička srodnost prirodnih populacija i laboratorijske kolonije

Klaster analiza i konstruisanje fenograma evolucionih odnosa analiziranih prirodnih populacija i laboratorijske kolonije iz Španije izvršena je UPGMA metodom na osnovu kvadrata Mahalanobisove distance (Tab. 14). Fenogram dobijen analizom ženki ukazuje na veću sličnost jedinki poreklom iz prirodnih populacija Agost i Alkoj koje formiraju zaseban klaster, dok drugi klaster obrazuju Osnivačka populacija, F4 i F8 laboratorijske kolonije. Za razliku od ženki, na fenogramu mužjaka se uočava da jedinke tri prirodne populacije formiraju jedan klaster, dok jedinke laboratorijske kolone (F4 i F8) formiraju diferenciranu grupu u odnosu na prirodne populacije (Sl. 16)



Slika 16. UPGMA fenogram na osnovu kvadrata Mahalanobisove distance ženki i mužjaka laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste *E. tenax* iz Španije.

Tabela 14. Kvadrat Mahalanobisove distance ženki (ispod dijagonale) i mužjaka (iznad dijagonale) laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste *E. tenax* iz Španije.

	Alkoj	Agost	Osnivačka populacija	F4	F8
Alkoj	***	6,987	15,119	30,569	32,727
Agost	16,937	***	17,465	35,897	37,186
Osnivačka populacija	42,357	25,103	***	23,127	36,903
F4	55,594	38,842	25,316	***	23,390
F8	90,399	56,921	43,919	25,938	***

Na osnovu učestalosti alela svih analiziranih lokusa su izračunate prosečna genetička bliskost (I ; Nei, 1978) i genetička udaljenost (D ; Nei, 1978) između analiziranih prirodnih populacija vrste *E. tenax* iz Španije i jedinki četvrte (F4) i osme (F8) generacije laboratorijske kolonije. Dobijene vrednosti su se kretale u malom opsegu. Tako je prosečna genetička

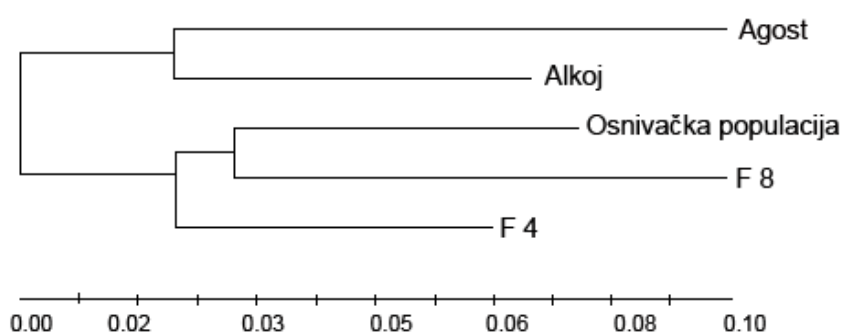


bliskost imala najveću vrednost za par F4/F8 ($I = 0,997$), a najmanju za par F8/Agost ($I = 0,973$). Identični podaci su dobijeni nakon izračunavanja genetičke udaljenosti jer je najmanja vrednost zabeležena za par F4/F8 ($D = 0,003$), a najveće za par F8/Agost ($D = 0,027$) (Tab. 15).

Tabela 15. Prosečna genetička bliskost (I ; Nei, 1978, ispod dijagonale) i genetička udaljenost (D ; Nei, 1978, iznad dijagonale) između četvrte (F4) i osme (F8) generacije laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste *E. tenax* iz Španije.

	Alkoj	Agost	Osnivačka populacija	F4	F8
Alkoj	***	0,011	0,016	0,008	0,011
Agost	0,989	***	0,026	0,017	0,027
Osnivačka populacija	0,984	0,975	***	0,017	0,009
F4	0,992	0,979	0,983	***	0,003
F8	0,989	0,973	0,991	0,997	***

Na osnovu Prevosti distance Vagnerovom klaster metodom je konstruisan neukorenjeni dendrogram genetičkih odnosa između uzoraka vrste *E. tenax* iz Španije. Prirodne populacije Agost i Alkoj formiraju poseban klaster. Drugi klaster obrazuju Osnivačka populacija i F8. Datom klasteru se priključuje četvrta generacija kolonije (F4) i zajedno čine jasno diferenciranu grupu u odnosu na prirodne populacije Agost i Alkoj (Sl. 17).



Slika 17. Neukorenjen dendrogram genetičkih odnosa između uzoraka vrste *E. tenax* iz Španije prikazan Vagnerovom metodom na osnovu Prevosti distance (Wright, 1978) (Farris, 1972 "f" = 0,082; Prager i Wilson, 1976 "F" = 5,679; % standardne devijacije Fitch i Margoliash, 1967 = 8,733; kofenetička korelacija = 0,936).



4.2. VREMENSKA DISTRIBUCIJA GENETIČKOG I FENOTIPSKOG DIVERZITETA VRSTE *ERISTALIS TENAX* SA FRUŠKE GORE

4.2.1. Fenotipska varijabilnost

Vremenska distribucija fenotipskog diverziteta vrste *E. tenax* je kvantifikovana analizom jedinki poreklom sa lokaliteta Venac, Fruška gora sakupljenih u periodu od maja do septembra 2009. godine. Fenotipska diferencijacija između četiri alohrona uzorka (Maj, Jul, Avgust i Septembar) je analizirana na osnovu komponenti krila (veličina i oblik) metodom geometrijske morfometrije i na osnovu razlika u veličini, obliku i obojenosti oznaka na tergitima 2 i 3 abdomena.

4.2.1.1. Varijabilnost oblika i obojenosti oznaka na abdomenu

Obrasci obojenosti abdomena kvantifikovani su kod 140 jedinki vrste *E. tenax* sakupljenih na Fruškoj gori tokom 2009. godine. Ukupno 95 mužjaka i 45 ženki u okviru četiri alohrona uzorka su razvrstana u različite grupe na osnovu veličine mrlja, njihovog oblika i intenziteta boje (žuta, narandžasta, braon, crna). Tergiti 2 i 3 analizirani su odvojeno. Kombinovanjem osam grupa formiranih na osnovu tergita 2 (A1-A8) i sedam grupa na osnovu tergita 3 (B1-B7), uočen je 21 abdominalni fenotip. Svaka analizirana jedinka je na osnovu izgleda abdominalnih šara razvrstana u jednu od grupa, a učestalost određene šare je izračunata za svaki uzorak.

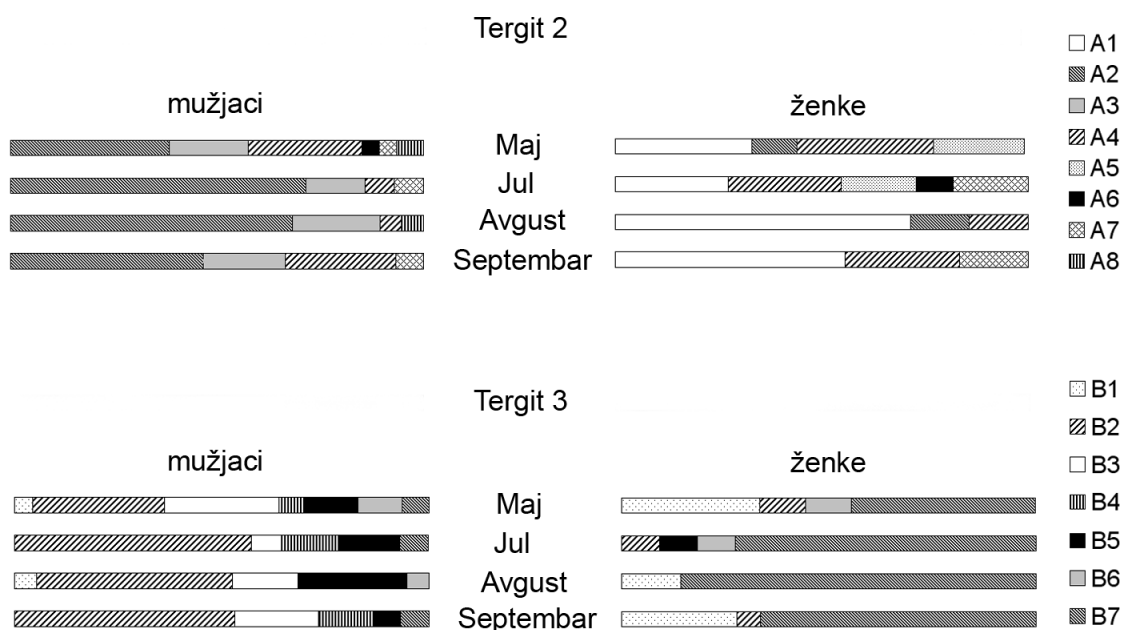
Analizom distribucije utvrđenih morfova tergita 2 i 3, kao i njihovih kombinacija detektovana je sezonska varijabilnost u izgledu abdomena kod mužjaka. Naime, za razliku od žutog morfa A2 koji je dominantan u svim uzorcima, narandžasti morf A6 je registrovan samo u majskom uzorku. Takođe, braon morf A8 je prisutan samo u uzorcima sakupljenim tokom maja i avgusta. Slično tergitu 2, utvrđena je vremenska distribucija morfova i na tergitu 3. Tako je najveću učestalost tokom cele sezone imao morf B2, dok su morfovi B1 i B6 zabeleženi samo kod jedinki sakupljenih tokom maja i jula (Tab. 16; Sl. 18). Od 21 fenotipa dobijenog kombinovanjem šara na tergitima 2 i 3, samo dva su bila prisutna u svim uzorcima (A2B2 i A3B3). Veća varijabilnost iskazana preko broja fenotipova je utvrđena kod mužjaka majskog (13) i septembarskog (9) uzorka, dok je kod jedinki sakupljenih tokom jula i avgusta registrovano sedam abdominalnih fenotipova. Fenotipovi A2B7, A4B6 i A6B5 su zabeleženi samo kod mužjaka iz maja meseca, dok su A2B4, A3B2, A4B1, A4B5 i A8B6 bili prisutni u po dva od četiri analizirana uzorka (Tab. 17).

Slično mužjacima, veličina, oblik i obojenost šara na abdomenu su varirali sezonski i kod ženki. I pored morfova A1 i B7 koji su najčešći u svim uzorcima, utvrđene su razlike u distribuciji abdominalnih oznaka alohronih uzoraka. Tako su, na primer, morfovi A5 i B6 zabeleženi jedino kod ženki iz maja i jula, morf A7 kod jedinki iz jula i septembra, dok je fenotip A6B5 prisutan samo u uzorku iz jula (Tab. 16; Sl. 18). Najveća varijabilnost iskazana preko broja fenotipova je uočena kod ženki sakupljenih u toku maja (osam fenotipova), a najmanja kod jedinki sakupljenih tokom avgusta (tri fenotipa) (Tab. 17).



Tabela 16. Učestalost abdominalnih morfova mužjaka i ženki alohronih uzoraka vrste *E. tenax* sa Fruške gore (T2: tergit 2, T3: tergit 3).

mužjaci					ženke				
	Maj	Jul	Avgust	Septembar		Maj	Jul	Avgust	Septembar
T2					T2				
A1	-	-	-	-	A1	0,33	0,273	0,714	0,555
A2	0,383	0,715	0,683	0,466	A2	0,11	-	0,143	-
A3	0,191	0,143	0,211	0,2	A3	-	-	-	-
A4	0,276	0,071	0,053	0,267	A4	0,33	0,273	0,143	0,278
A5	-	-	-	-	A5	0,22	0,182	-	-
A6	0,043	-	-	-	A6	-	0,09	-	-
A7	0,043	0,071	-	0,067	A7	-	0,182	-	0,167
A8	0,064	-	0,053	-	A8	-	-	-	0
T3					T3				
B1	0,043	-	0,053	-	B1	0,333	-	0,143	0,278
B2	0,319	0,572	0,473	0,533	B2	0,111	0,091	-	0,056
B3	0,276	0,071	0,158	0,2	B3	-	-	-	-
B4	0,064	0,143	-	0,133	B4	-	-	-	-
B5	0,128	0,143	0,263	0,067	B5	-	0,091	-	-
B6	0,106	-	0,053	-	B6	0,111	0,091	-	-
B7	0,064	0,071	-	0,067	B7	0,444	0,727	0,857	0,666



Slika 18. Barovi za terгите 2 i 3 mužjaka i ženki četiri alohrona uzorka vrste *E. tenax* poreklom sa Fruške gore.



Tabela 17. Distribucija abdominalnih fenotipova jedinki vrste *E. tenax* sa Fruške gore. Osenčena polja označavaju odsustvo kombinacije morfova tergita 2 i 3 u analiziranim uzorcima.

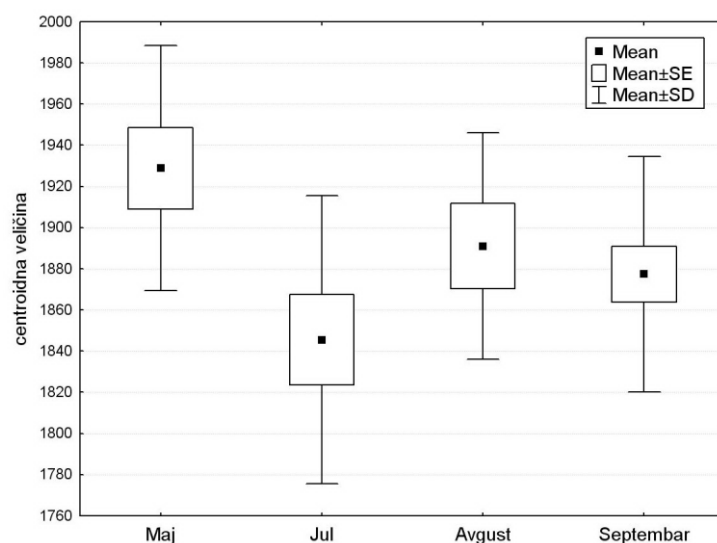
			A1		A2		A3		A4		A5		A6		A7		A8	
			♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
				B1	Maj	-	0,11	-	0,11			0,04	0,11					
		Jul	-	-	-	-			-	-								
		Avgust	-	-	-	0,14			0,05	-								
		Septembar	-	0,11	-	-			-	0,17								
	B2	Maj			0,15	-	-	-	0,17	0,11								
		Jul			0,50	-	-	-	0,07	0,09								
		Avgust			0,37	-	0,11	-	-	-								
		Septembar			0,27	-	0,07	-	0,20	0,06								
	B3	Maj			0,15	-	0,13	-										
		Jul			-	-	0,07	-										
		Avgust			0,05	-	0,11	-										
		Septembar			0,13	-	0,07	-										
	B4	Maj			-	-	0,06	-										
		Jul			0,07	-	0,07	-										
		Avgust			-	-	-	-										
		Septembar			0,07	-	0,07	-										
	B5	Maj			0,06	-			0,02	-		0,04	-					
		Jul			0,14	-			-	-		-	0,09					
		Avgust			0,26	-			-	-		-	-					
		Septembar			-	-			0,07	-		-	-					
	B6	Maj							0,04	-	-	0,11					0,06	-
		Jul							-	-	-	0,09					-	-
		Avgust							-	-	-	-					0,05	-
		Septembar							-	-	-	-					-	-
	B7	Maj	-	0,22	0,02	-			-	0,11	-	0,11		0,04	-			
		Jul	-	0,27	-	-			-	0,18	-	0,09		0,07	0,18			
		Avgust	-	0,71	-	-			-	0,14	-	-		-	-			
		Septembar	-	0,44	-	-			-	0,06	-	-		0,07	0,17			

4.2.1.2. Varijabilnost u obliku i veličini krila

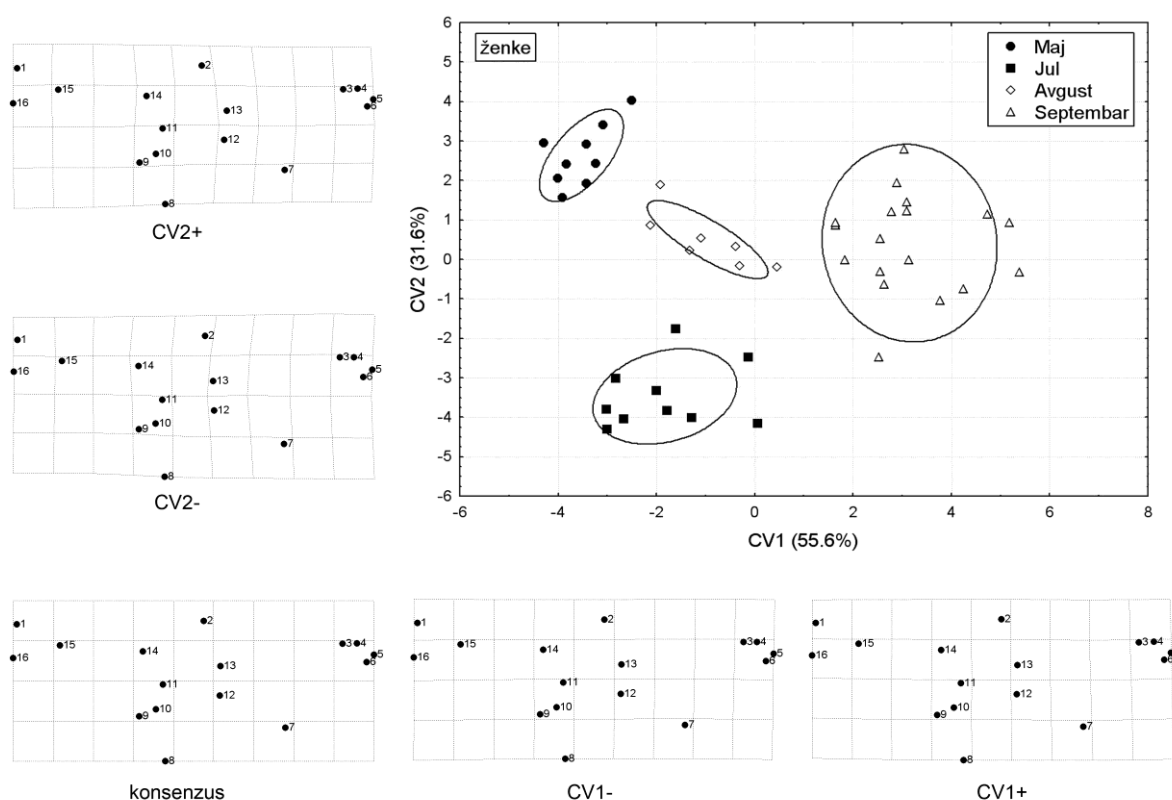
U radu su metodom geometrijske morfometrije analizirane 133 jedinke vrste *E. tenax* poreklom sa lokaliteta Venac, Fruška gora sakupljenih u periodu od maja do septembra 2009. godine. Ukupno 44 ženke i 89 mužjaka u okviru četiri uzorka iz različitih perioda godine: 53 jedinke majskog uzorka, 23 jedinke julske uzorka, 26 jedinki avgustovskog uzorka i 31 jedinka septembarskog uzorka su uvrštene u analizu vremenske distribucije parametara krila.

Analizom varijabilnosti centroidne veličine krila uzoraka ženki nije utvrđena statistički značajna razlika između analiziranih uzoraka ($F_{(3,40)}=3,09$; $p=0,37$). *Post hoc* testom parova uzoraka (Tukey test) statistički značajne razlike zabeležene su samo kod para uzoraka maj/jul ($p=0,02$) (Sl. 19).

Kanoničkom analizom w matriksa varijacija oblika krila uzoraka ženki utvrđene su statistički značajne razlike (Wilks' $\Lambda=0,006$; $F_{(84,39)}=2,07$; $p<0,001$). Od tri dobijene kanoničke ose, prve dve su bile značajne ($p<0,05$) i uslovile su jasno razdvajanje analiziranih uzoraka (Sl. 20).



Slika 19. Prikaz centroidne veličine krila ženki četiri uzorka vrste *E. tenax* poreklom sa Fruške gore. Mean-aritmetička sredina, SE- standardna greška \bar{x} , SD- standardna devijacija.

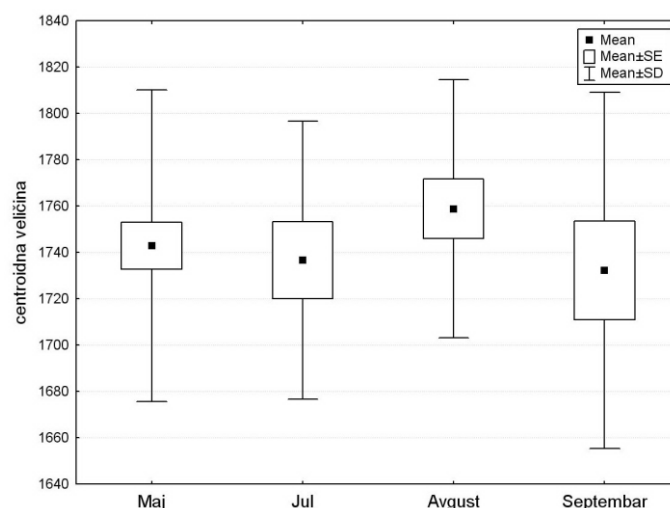


Slika 20. Sketergram prve (CV1) i druge (CV2) kanoničke ose parametara krila ženki četiri uzorka vrste *E. tenax* sa Fruške gore. Veličina varijabilnosti objašnjene osama data je u zagradama. Promene oblika krila su prikazane u vidu mreža deformacija upotrebom *thin-plate splines* metode (promene su uvećane tri puta). Brojevi na mrežama deformacija odgovaraju položaju tačaka (*landmarks*) prikazanih na slici 8. Mreže predstavljaju devijacije u pozitivnom i negativnom pravcu duž CV1 i CV2 osa.



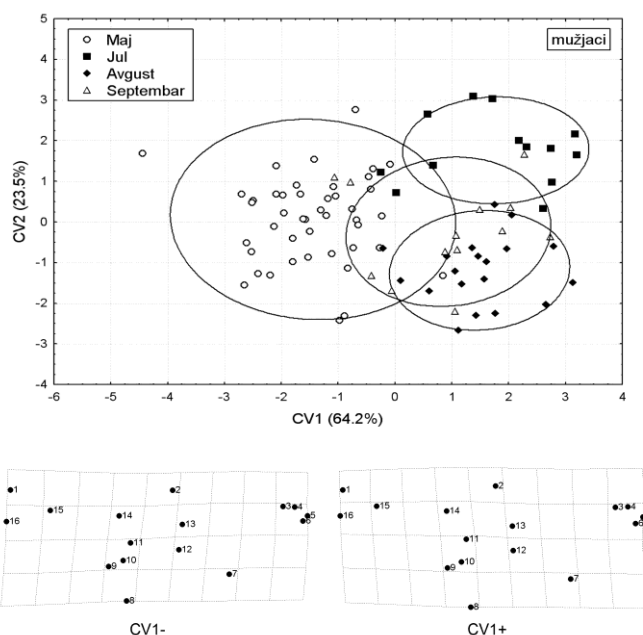
Regresionom analizom individualnih kanoničkih skorova i w matriksa omogućena je vizualizacija varijabilnosti oblika krila uzoraka ženki vrste *E. tenax* i dobijene su mreže deformacija koje prikazuju da su se jedinke diferencirale na osnovu razlika u položaju tačaka 7 i 16 (tačka 16 pokazala veće odstupanje) duž CV1 ose i na osnovu razlika u položaju tačaka 2, 12, 13 i 14 (tačka 13 pokazala najveće odstupanje) duž CV2 kanoničke ose. Suptilne razlike u dužini i širini krila izdvojile su septembarski uzorak u pozitivnom pravcu duž CV1 ose, u odnosu na ženke ostalih uzoraka (Sl. 20). Klasifikacioni matriks za ženke, kao i za sve uzorke ponaosob, iznosio je 100%.

Kvantifikovana je i varijabilnost centroidne veličine krila uzoraka mužjaka sa Fruške gore, pri čemu utvrđene razlike između uzoraka nisu bile statistički značajne ($F_{(3,85)}=0,52$; $p=0,67$). Tukey test (*post hoc* test parova uzoraka) nije bio značajan ni za jedan par ($p>0,05$) (Sl. 21).



Slika 21. Prikaz centroidne veličine krila mužjaka četiri uzorka vrste *E. tenax* poreklom sa Fruške gore. Mean- aritmetička sredina, SE- standardna greška \bar{x} , SD- standardna devijacija.

Analizom w matriksa varijacija oblika krila kod mužjaka utvrđene su statistički značajne razlike (Wilks' $\Lambda=0,122$; $F_{(84,17)}=2,11$; $p<0,001$). Od tri kanoničke ose, samo prva je bila značajna ($p<0,001$) i uslovlila je izdvajanje uzorka iz maja u odnosu na preostala tri analizirana uzorka mužjaka (Sl. 22). Regresionom analizom dobijene su mreže deformacija koje prikazuju devijacije duž CV1 kanoničke ose. Promene u položaju tačaka 2, 7, 8 i 14, od kojih tačka 8 pokazuje najveće odstupanje, ukazuju da uzorci u pozitivnom delu CV1 ose imaju nešto širi središnji deo krila (uzorci iz jula, avgusta i septembra) (Sl. 22). Klasifikacioni matriks za mužjake iznosio je 83,15%. Mužjaci majskog uzorka klasifikovani su sa 95,45%, julski uzorak sa 69,23%, avgustovski uzorak 84,21%, a septembarski sa 53,85%.



Slika 22. Sketergram prve dve kanoničke ose (CV1 i CV2) parametara oblika krila mužjaka četiri uzorka vrste *E. tenax* poreklom sa Fruške gore. Veličina varijabilnosti objašnjene osama data je u zagradama. Promene oblika krila su prikazane u vidu mreža deformacija upotrebom *thin-plate spline* metode (promene su uvećane tri puta). Brojevi na mrežama deformacija odgovaraju položaju tačaka (*landmarks*) prikazanih na slici 8. Mreže predstavljaju devijacije u pozitivnom i negativnom pravcu duž CV1 ose.

4.2.2. Alozimska varijabilnost

U proučavanju vremenske distribucije genetičkog diverziteta vrste *E. tenax* analizirane su 102 jedinke poreklom sa lokaliteta Venac, Fruška gora sakupljene u periodu od maja do septembra 2009. godine. Genetička diferencijacija između četiri alohrona uzoraka (Maj, Jul, Avgust i Septembar) je kvantifikovana metodom PAGE 13 enzimskih sistema čiju sintezu determinišu aleli 18 lokusa: *Aco-1*, *Aco-2*, *Ao*, *Got*, *Est-2*, *Est-4*, *Pgm*, *Fum*, *Gpd-2*, *Hk-4*, *Idh-1*, *Idh-2*, *Mdh-2*, *Me*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sdh-1* i *Sdh-2*.

Na osnovu zimograma 13 enzimskih sistema utvrđeno je prisustvo 29 alela i izračunata je njihova učestalost (Tab. 18). Osim julskeg uzorka (27), alohroni uzorci su imali po 28 registrovanih alela.

Učestalost genotipova (Tab. 19), kao parametar genetičke varijabilnosti uzoraka, izračunata je na osnovu učestalosti fenotipova registrovanih na zimogramu. Od 18 analiziranih lokusa utvrđeno je da je 13 lokusa bilo monomorfno (*Aco-1*, *Aco-2*, *Pgm*, *Fum*, *Gpd-2*, *Hk-4*, *Idh-1*, *Idh-2*, *Mdh-2*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sdh-1* i *Sdh-2*), sa zajedničkim alelom u svim uzorcima.



Tabela 18. Učestalost alela varijabilnih lokusa alohronih uzoraka vrste *E. tenax* sa Fruške gore.

		Maj	Jul	Avgust	Septembar
Lokus/alel					
<i>Ao</i>	98	0,125	0,200	0,227	0,611
	100	0,438	0,450	0,500	0,333
	102	0,438	0,350	0,273	0,056
<i>Est-2</i>	96	0,120	0,040	0,212	0,140
	98	0,040	-	-	0,060
	100	0,620	0,660	0,538	0,520
	102	-	-	0,038	0,060
	104	0,220	0,300	0,212	0,220
<i>Est-4</i>	98	0,120	0,040	0,058	0,115
	100	0,740	0,820	0,846	0,769
	102	0,140	0,140	0,096	0,115
<i>Got</i>	94	0,240	0,280	0,269	0,480
	100	0,760	0,720	0,731	0,520
<i>Me</i>	98	0,200	0,250	0,120	0,125
	100	0,720	0,650	0,840	0,875
	102	0,080	0,100	0,040	-

Tabela 19. Učestalost genotipova varijabilnih lokusa alohronih uzoraka vrste *E. tenax* sa Fruške gore.

		Maj	Jul	Avgust	Septembar
Lokus/genotip					
<i>Ao</i>	98/98	0,126	0,200	0,227	0,611
	100/100	0,437	0,450	0,500	0,333
	102/102	0,437	0,350	0,273	0,056
<i>Est-2</i>	96/96	-	-	0,115	-
	96/100	0,160	0,080	0,192	0,200
	96/102	-	-	-	0,080
	96/104	0,080	-	-	-
	98/98	0,040	-	-	0,040
	98/102	-	-	-	0,040
	100/100	0,400	0,400	0,269	0,200
	100/104	0,280	0,440	0,346	0,440
	102/102	-	-	0,039	-
	104/104	0,040	0,080	0,039	-
<i>Est-4</i>	98/98	0,080	-	0,038	0,038
	98/100	0,080	0,080	0,038	0,154
	100/100	0,600	0,720	0,770	0,616
	100/102	0,200	0,120	0,116	0,154
	102/102	0,040	0,080	0,038	0,038
<i>Got</i>	94/94	0,240	0,280	0,269	0,480
	100/100	0,760	0,720	0,731	0,520
<i>Me</i>	98/98	0,200	0,250	0,120	0,125
	100/100	0,720	0,650	0,840	0,875
	102/102	0,080	0,100	0,040	-



Genetička struktura alohronih uzoraka vrste *E. tenax* sa Fruške gore

U ispitivanim uzorcima vrste *E. tenax* sa Fruške gore utvrđeno je prisustvo heterozigotnih jedinki u lokusima *Est-2* i *Est-4*, dok su isključivo homozigotni genotipovi u svim uzorcima registrovani u polimorfnim lokusima *Ao*, *Got* i *Me*.

χ^2 testom analizirana je značajnost razlika dobijenih učestalosti genotipskih klasa varijabilnih lokusa od očekivanih prema Hardi-Vajnbergovim proporcijama. Utvrđeno je da su razlike statistički značajne u tri od pet varijabilnih lokusa svih analiziranih uzoraka (*Ao*, *Got* i *Me*). U lokusu *Est-2* nema statistički značajnog odstupanja od očekivanih genotipskih učestalosti, dok u lokusu *Est-4* nisu utvrđene statistički značajne razlike samo u septembarskom uzorku (Tab. 20).

U većini varijabilnih lokusa je utvrđeno da je očekivana heterozigotnost (H_e) bila veća od izračunate (H_o) što je uticalo da vrednost Indeksa fiksacije bude pozitivna ($F_I > 0$) ukazujući na „višak“ homozigota. U slučaju lokusa *Est-2* utvrđeno je da je očekivana heterozigotnost bila manja od izračunate u uzorcima sakupljenim u julu i septembru tako da su vrednosti Indeksa fiksacije bile negativne ($F_I < 0$) (Tab. 20).

Tabela 20. Odstupanje genotipskih učestalosti varijabilnih lokusa od Hardi-Vajnbergovih proporcija alohronih uzoraka vrste *E. tenax* sa Fruške gore.

Lokus	Uzorak	H_o	H_e	F_I	D	χ^2	p
<i>Ao</i>	Maj	0	9,935	1,000	-1,000	28,26	***
	Jul	0	13,026	1,000	-1,000	39,60	***
	Avgust	0	14,047	1,000	-1,000	44,10	***
	Septembar	0	9,486	1,000	-1,000	25,69	***
<i>Est-2</i>	Maj	13	14,061	0,050	-0,075	0,30	ns
	Jul	13	12,061	-0,100	0,078	0,20	ns
	Avgust	14	16,412	0,130	-0,147	1,27	ns
	Septembar	19	16,694	-0,161	0,138	1,36	ns
<i>Est-4</i>	Maj	7	10,673	0,331	-0,344	5,37	*
	Jul	5	7,816	0,347	-0,360	4,78	*
	Avgust	4	7,196	0,433	-0,444	8,63	*
	Septembar	8	10,118	0,194	-0,209	2,05	ns
<i>Got</i>	Maj	0	9,306	1,000	-1,000	26,03	***
	Jul	0	10,286	1,000	-1,000	26,03	***
	Avgust	0	10,431	1,000	-1,000	27,03	***
	Septembar	0	12,735	1,000	-1,000	26,03	***
<i>Me</i>	Maj	0	11,102	1,000	-1,000	40,99	***
	Jul	0	10,359	1,000	-1,000	34,06	***
	Avgust	0	7,102	1,000	-1,000	37,84	***
	Septembar	0	5,362	1,000	-1,000	25,03	***

ns - nesignifikantno; * - signifikantno za $p \leq 0,05$; ** - signifikantno za $p \leq 0,01$; *** - signifikantno za $p \leq 0,001$; H_o - izračunata heterozigotnost; H_e - očekivana heterozigotnost; F_I - Indeks fiksacije (Wright, 1951); D - koeficijent po Selander-u



Utvrđeno je da prosečne vrednosti variraju u uskom opsegu na osnovu parametara genetičke strukture uzoraka sakupljenih na Fruškoj gori. Kod svih alohronih uzoraka su dobijene iste vrednosti prosečnog broja alela po lokusu i učestalosti polimorfnih lokusa. Takođe, u svim analiziranim uzorcima je očekivana vrednost heterozigotnosti prema Hardi-Vajnbergovom zakonu bila veća od dobijene. Najmanja prosečna heterozigotnost zabeležena je u avgustovskom uzorku ($H_o = 0,038$), a najveća u septembarskom uzorku ($H_o = 0,059$) (Tab. 21).

Analizom distribucije čestih alela nisu uočene razlike tokom perioda uzorkovanja jer su svi uzorci posedovali zajedničke česte alele u varijabilnim lokusima *Est-2*, *Est-4*, *Got* i *Me*. Razlika je registrovana jedino u lokusu *Ao* gde je alel Ao^{98} bio čest u uzorku iz septembra, dok su u ostalim uzorcima aleli ovog lokusa imali učestalost manju od 0,500. Retki aleli ($< 0,05$) su zabeleženi u lokusima *Est-2*, *Est-4* i *Me*. U uzorcima sakupljenim u julu ($Est-2^{96}$ i $Est-4^{98}$) i avgustu ($Est-2^{102}$ i Me^{102}) je utvrđeno prisustvo po dva retka alela, dok je u majskom uzorku registrovan jedan redak alel ($Est-2^{98}$) (Tab. 22).

Tabela 21. Parametri genetičke strukture alohronih uzoraka vrste *E. tenax* sa Fruške gore.

Lokus	Maj	Jul	Avgust	Septembar
<i>Ao</i>	+	+	+	+
<i>Est-2</i>	+	+	+	+
<i>Est-4</i>	+	+	+	+
<i>Got</i>	+	+	+	+
<i>Me</i>	+	+	+	+
<i>n</i> (SE)	13,8 (2,2)	14,2 (2,1)	15,0 (2,3)	14,6 (2,2)
<i>A</i> (SE)	1,6 (0,2)	1,6 (0,2)	1,6 (0,2)	1,6 (0,3)
$P_{(0,95)}$	27,8	27,8	27,8	27,8
H_o (SE)	0,047 (0,032)	0,042 (0,030)	0,038 (0,031)	0,059 (0,045)
H_e (SE)	0,134 (0,052)	0,131 (0,052)	0,121 (0,052)	0,126 (0,053)

+ polimorfan na osnovu kriterijuma 0,95; - monomorfan; *n* – prosečan broj jedinki po lokusu; *A* – prosečan broj alela po lokusu; SE-standardna greška; $P_{(0,95)}$ – učestalost polimorfnih lokusa na osnovu kriterijuma 0,95; H_o – izračunata prosečna heterozigotnost; H_e – očekivana prosečna heterozigotnost prema Hardi-Vajnbergovim proporcijama.



Tabela 22. Distribucija čestih i retkih alela alohronih uzoraka vrste *E. tenax* sa Fruške gore.

Populacija		Maj	Jul	Avgust	Septembar
Lokus	Alel				
<i>Ao</i>	98	x	x	x	m
	100	x	x	x	x
	102	x	x	x	x
<i>Est-2</i>	96	x	r	x	x
	98	r	-	-	x
	100	m	m	m	m
	102	-	-	r	x
	104	x	x	x	x
<i>Est-4</i>	98	x	r	x	x
	100	m	m	m	m
	102	x	x	x	x
<i>Got</i>	94	x	x	x	x
	100	m	m	m	m
<i>Me</i>	98	x	x	x	x
	100	m	m	m	m
	102	x	x	r	-

m - učestalost alela veća od 50%; x - učestalost alela veća od 5%; r - učestalost alela manja od 5%

4.2.3. Fenetička sličnost i genetička srodnost alohronih uzoraka

Na osnovu matrice kvadrata Mahalanobisove distance (D_{Mah}), posmatrano posebno u okviru uzoraka ženki odnosno mužjaka, najudaljenije tj. najmanje slične su ženke iz maja i septembra ($D_{Mah}=49,911$), potom par uzoraka ženki maj/jul ($D_{Mah}=40,434$), a najmanja udaljenost tj. najveća sličnost izračunata je između ženki maj/avgust ($D_{Mah}=27,023$) (Tab. 23). Na osnovu parametara krila i kvadrata Mahalanobisove distance, mužjaci generalno pokazuju mnogo veću sličnost nego ženke i manje su varijabilni. Tako, najudaljeniji su mužjaci iz maja i jula ($D_{Mah}=13,299$), a najbliži su mužjaci para avgust/septembar ($D_{Mah}=5,295$) (Tab. 23).

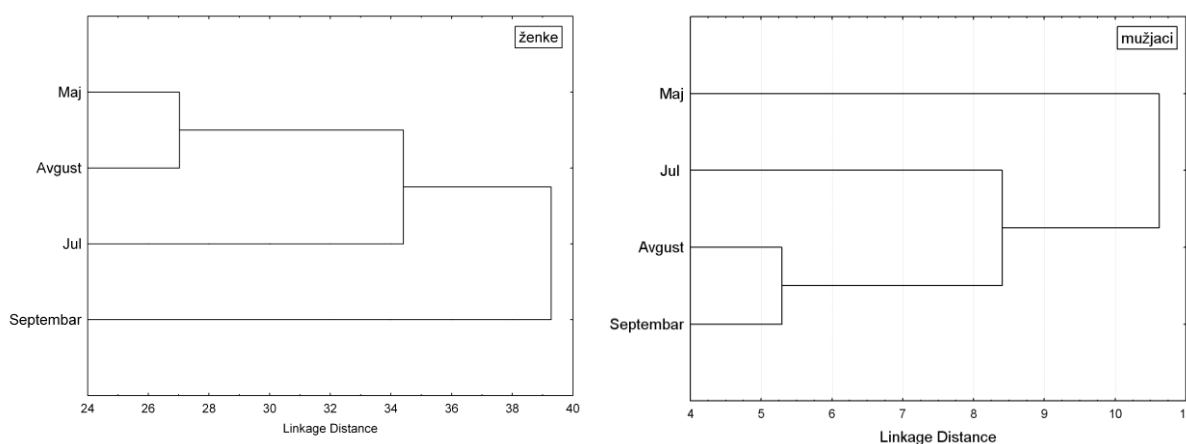
Na fenogramu odnosa koji je konstruisan upotrebom UPGMA klaster metode na osnovu kvadrata Mahalanobisove distance (D_{Mah}), majski i avgustovski uzorci ženki pokazuju najveću sličnost i formiraju jedan klaster. Septembarski uzorak ženki izdvaja se u odnosu na ostale uzorke i čini zaseban klaster, dok je uzorak ženki iz jula, na osnovu parametara krila, sličniji uzorcima iz maja i avgusta (Sl. 23).

Sa druge strane, kod mužjaka, avgustovski uzorak pokazuje najveću sličnost sa septembarskim uzorkom i oni formiraju jedan klaster. Fenogram odnosa uzoraka mužjaka ukazuje i na malu sličnost majskog uzorka sa ostalim uzorcima i on se izdvaja u poseban klaster. I ovde, julski uzorak je sličniji sa dva uzorka, u ovom slučaju to su avgust i septembar (Sl. 23).



Tabela 23. Matrica kvadrata Mahalanobisove distance (D_{Mah}) između uzoraka vrste *E. tenax* poreklom sa Fruške gore na osnovu oblika krila (mužjaci iznad dijagonale, ženke ispod dijagonale).

	Maj	Jul	Avgust	Septembar
Maj	***	13,299	10,387	8,191
Jul	40,434	***	8,848	7,965
Avgust	27,023	28,390	***	5,295
Septembar	49,911	39,888	28,047	***



Slika 23. UPGMA fenogram na osnovu kvadrata Mahalanobisove distance za ženke i mužjake uzoraka iz maja, jula, avgusta i septembra vrste *E. tenax* sa Fruške gore.

Na osnovu učestalosti alela svih analiziranih lokusa su izračunate prosečna genetička bliskost (I ; Nei, 1978) i genetička udaljenost (D ; Nei, 1978) (Tab. 24). Vrednosti $I=1,000$ i $D=0,000$ ukazuju na odsustvo genetičke diferencijacije između parova alohronih uzoraka Maj/Jul i Maj/Avgust. Najmanja prosečna vrednost genetičke bliskosti ($I=0,985$) kao i najveća vrednost genetičke udaljenosti ($D=0,015$) je izračunata za par Maj/Septembar.

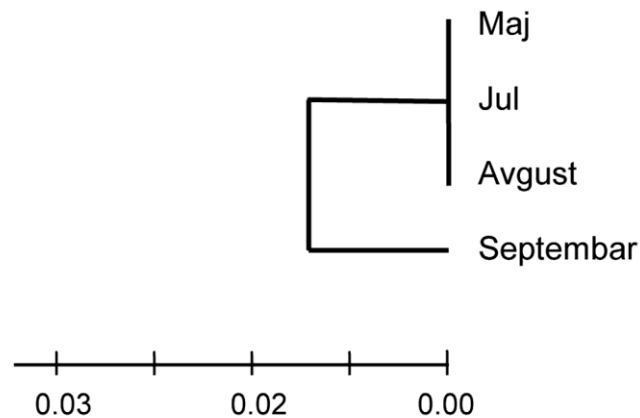
Tabela 24. Prosečna genetička bliskost (I ; Nei, 1978, ispod dijagonale) i genetička udaljenost (D ; Nei, 1978, iznad dijagonale) između alohronih uzoraka vrste *E. tenax* sa Fruške gore.

	Maj	Jul	Avgust	Septembar
Maj	***	0,000	0,000	0,015
Jul	1,000	***	0,001	0,012
Avgust	1,000	0,999	***	0,008
Septembar	0,985	0,988	0,992	***

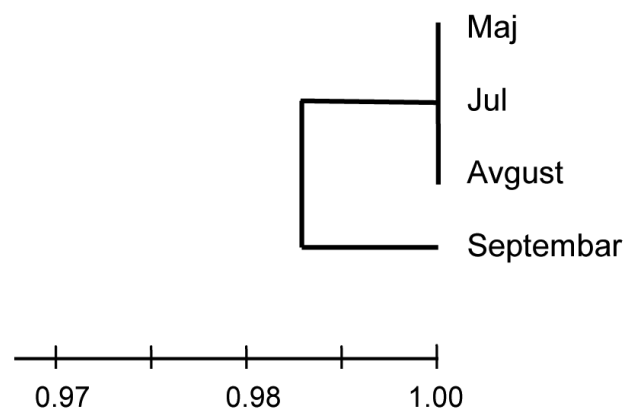
Na dendrogramu genetičkih odnosa između alohronih uzoraka vrste *E. tenax* sa Fruške gore na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti dobijen je klaster koga čine uzorci sakupljeni u maju, julu i avgustu. Datom klasteru se priključuje grana koju čini uzorak iz



septembra (Sl. 24). Identičnu toplogiju poseduje i dendrogram genetičkih odnosa konstruisan na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Sl. 25).



Slika 24. Dendrogram genetičkih odnosa između alohronih uzraka vrste *E tenax* sa Fruške gore prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (D ; Nei, 1978). (Farris, 1972 " f " = 0,008; Prager and Wilson, 1976 " F " = 24,071; % standardne devijacije Fitch and Margoliash, 1967 = 33,417; kofenetička korelacija = 0,937).



Slika 25. Dendrogram genetičkih odnosa između uzraka vrste *E tenax* sa Durmitora prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (I ; Nei, 1978). (Farris, 1972 " f " = 0,008; Prager and Wilson, 1976 " F " = 0,140; % standardne devijacije Fitch and Margoliash, 1967 = 0,227; kofenetička korelacija = 0,937).



4.3. PROSTORNA SUBSTRUKTUIRANOST GENETIČKOG I FENOTIPSKOG DIVERZITETA VRSTE *ERISTALIS TENAX* SA DURMITORA

4.3.1. Fenotipska varijabilnost

U radu je analizirano 210 jedinki poreklom sa planine Durmitor (Crna Gora) u cilju analize prostorne substruktuiranosti fenotipskog diverziteta vrste *E. tenax*. Fenotipska diferencijacija između osam durmitorskih uzoraka (Veliki Štuoc, Crno jezero, Plato, Komarnica, Savin Kuk, Prutaš, Škrčko jezero i Sušičko jezero) je kvantifikovana na osnovu komponenti krila (veličina i oblik) metodom geometrijske morfometrije i na osnovu razlika u veličini, obliku i obojenosti oznaka na tergitema 2 i 3 abdomena.

4.3.1.1. Varijabilnost oblika i obojenosti oznaka na abdomenu

Obrasci obojenosti abdomena kvantifikovani su kod 116 mužjaka i 94 ženke vrste *E. tenax* sakupljenih na Durmitoru u toku jula 2009. godine. Za analizu prostorne substruktuiranosti fenotipskog diverziteta jedinke osam durmitorskih uzoraka su razvrstane u različite grupe na osnovu veličine mrlja, njihovog oblika i intenziteta boje (žuta, narandžasta, braon, crna). Tergiti 2 i 3 analizirani su odvojeno. Kombinovanjem morfova tergitu 2 i tergitu 3, uočeno je 15 abdominalnih fenotipova kod mužjaka i 10 fenotipova kod ženki. Svaka analizirana jedinka je na osnovu izgleda abdominalnih šara svrstana u jednu od grupa, a učestalost određene šare je izračunata za svaki uzorak.

Analizom abdomena mužjaka registrovano je šest morfova na tergitu 2 (A2-A4 i A6-A8) i sedam morfova na tergitu 3 (B1-B7). Žuti morfovi (A2, A3, B2 i B3) su bili dominantani u svim uzorcima. Kombinovanjem utvrđenih morfova tergitu 2 i 3, dobijeni su slični rezultati (A2B2 je bio najčešći fenotip u svim uzorcima). Najveća varijabilnost iskazana preko broja fenotipova je dobijena kod mužjaka sakupljenih na lokalitetu Plato (10), dok su kod jedinki uzorkovanih na lokalitetu Komarnica registrovana samo četiri abdominalna fenotipa. Kombinacija morfova A2B4 je zabeležena samo kod mužjaka sa lokaliteta Plato, dok su A2B4, A2B7, A3B5, A4B1, A4B5 i A7B7 bili prisutni u po dva od osam analiziranih uzoraka (Tab. 26).

Slično mužjacima, i kod ženki je utvrđeno prisustvo dominantnih morfova na tergitema 2 i 3. Tako su morfovi A1, A4, B1 i B7 bili prisutni u svim analiziranim uzorcima, dok su narandžasti morfovi A6 i B5 zabeleženi samo kod ženki sakupljenih na lokalitetu Veliki Štuoc. Od ukupno uočenih deset abdominalnih fenotipova, u uzorcima sa lokaliteta Crno jezero, Savin Kuk i Prutaš je registrovano po šest fenotipova. Mali uzorak od svega pet ženki uticao je na to da u uzorku sakupljenom na lokalitetu Komarnica budu zastupljena samo tri fenotipa. Najčešći fenotip kod ženki svih uzoraka je bio A1B7. Primerci sa lokaliteta Veliki Štuoc su se izdvojili prisustvom jedinstvenog fenotipa A6B5, dok je kod ženki sakupljenih na lokalitetima Crno jezero i Plato registrovan tamni fenotip A7B7 (Tab. 25).


Tabela 25. Učestalost abdominalnih morfova i fenotipova ženki uzoraka vrste *E. tenax* sa Durmitora.

	Veliki Štuoc	Crno jezero	Plato	Komarnica	Savin Kuk	Prutaš	Škrčko jezero	Sušičko jezero
Tergit 2								
A1	0,55	0,53	0,45	0,80	0,50	0,44	0,67	0,82
A4	0,27	0,26	0,22	0,20	0,50	0,56	0,33	0,18
A5	0,09	0,05	0,22	-	-	-	-	-
A6	0,09	-	-	-	-	-	-	-
A7	-	0,16	0,11	-	-	-	-	-
Tergit 3								
B1	0,09	0,05	0,11	0,40	0,21	0,19	0,22	0,18
B2	-	0,11	-	-	0,21	0,12	-	-
B5	0,09	-	-	-	-	-	-	-
B6	0,27	-	0,11	-	0,08	0,06	0,22	0,18
B7	0,55	0,84	0,78	0,60	0,50	0,63	0,56	0,64
fenotip								
A1B1	0,09	-	-	0,20	0,14	0,06	0,22	0,18
A1B6	-	-	-	-	0,07	-	0,11	0,09
A1B7	0,46	0,53	0,45	0,60	0,30	0,38	0,34	0,55
A4B1	-	0,05	0,11	0,20	0,07	0,12	-	-
A4B2	-	0,11	-	-	0,21	0,12	-	-
A4B6	0,27	-	0,11	-	-	0,06	0,11	0,09
A4B7	-	0,10	-	-	0,21	0,26	0,22	0,09
A5B7	0,09	0,05	0,22	-	-	-	-	-
A6B5	0,09	-	-	-	-	-	-	-
A7B7	-	0,16	0,11	-	-	-	-	-


Tabela 26. Učestalost abdominalnih morfova i fenotipova mužjaka uzoraka vrste *E. tenax* sa Durmitora.

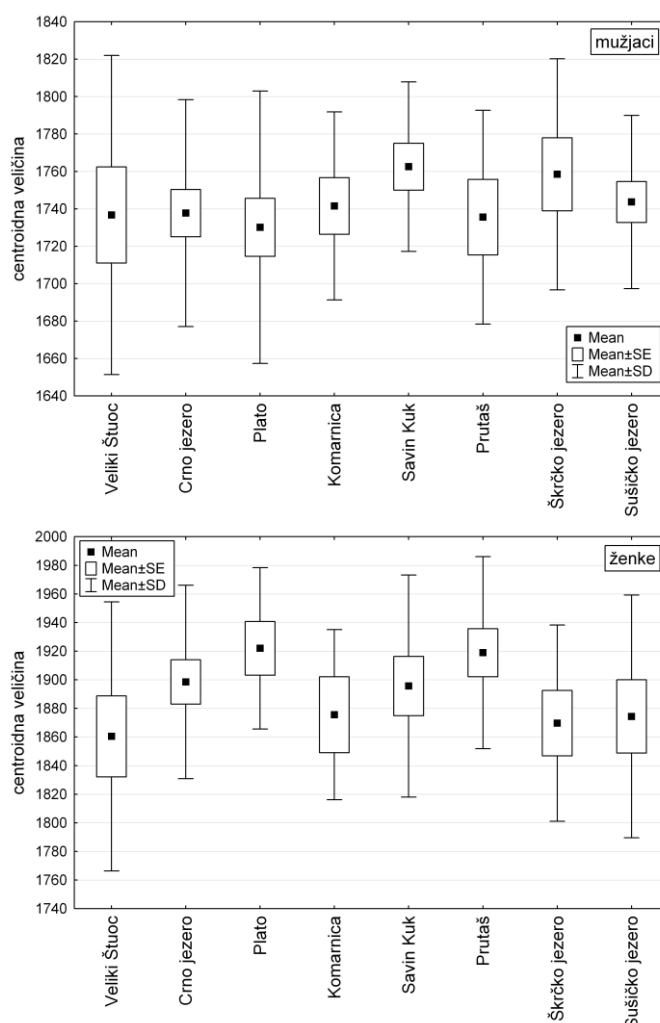
	Veliki Štuoc	Crno jezero	Plato	Komarnica	Savin Kuk	Prutaš	Škrčko jezero	Sušičko jezero
Tergit 2								
A2	0,64	0,74	0,59	0,64	0,47	0,50	0,40	0,56
A3	0,09	0,09	0,24	0,36	0,23	0,037	0,30	0,22
A4	0,18	0,13	0,09	-	0,08	-	-	0,06
A6	-	0,04	0,04	-	-	0,125	0,20	0,10
A7	-	-	-	-	0,07	-	0,10	-
A8	0,08	-	0,04	-	0,15	-	-	0,06
Tergit 3								
B1	-	0,04	0,09	-	-	-	-	-
B2	0,55	0,54	0,27	0,54	0,23	0,26	0,30	0,61
B3	0,09	0,17	0,27	0,36	0,31	0,12	0,10	0,22
B4	0,09	-	0,18	-	0,08	0,25	-	-
B5	0,18	0,25	0,05	-	0,15	0,25	0,50	0,11
B6	0,09	-	0,05	-	0,15	-	-	0,06
B7	-	-	0,09	-	0,08	0,12	0,10	-
fenotip								
A2B2	0,46	0,52	0,22	0,55	0,15	0,26	0,20	0,50
A2B3	0,09	0,14	0,22	0,09	0,15	-	-	0,06
A2B4	-	-	0,09	-	-	-	-	-
A2B5	0,09	0,09	-	-	0,15	0,12	0,20	-
A2B7	-	-	0,09	-	-	0,12	-	-
A3B2	-	-	0,05	0,09	-	-	0,10	0,06
A3B3	-	0,04	0,05	0,27	0,15	0,12	0,10	0,16
A3B4	0,09	-	0,09	-	0,08	0,26	-	-
A3B5	-	0,04	-	-	-	-	0,10	-
A4B1	-	0,04	0,09	-	-	-	-	-
A4B2	0,09	-	-	-	0,08	-	-	0,06
A4B5	0,09	0,09	-	-	-	-	-	-
A6B5	-	0,04	0,05	-	-	0,12	0,20	0,10
A7B7	-	-	-	-	0,08	-	0,10	-
A8B6	0,09	-	0,05	-	0,15	-	-	0,06



4.3.1.2. Varijabilnost u obliku i veličini krila

U radu su metodom geometrijske morfometrije kvantifikovane fenotipske varijacije veličine i oblika desnog krila 116 mužjaka i 94 ženke vrste *E. tenax* poreklom sa osam lokaliteta planine Durmitor.

Centroidna veličina se nije statistički značajno razlikovala između mužjaka uzorkovanih sa lokaliteta Durmitora ($F_{(7,108)}=0,47$; $p=0,86$; *post hoc* Tukey HSD testom parova uzoraka nisu zabeležene značajne razlike) (Sl. 26). Takođe, razlika u veličini krila između ženki durmitorskih uzoraka nije bila signifikantna ($F_{(7,86)}=1,08$; $p=0,38$; Tukey HSD test $p>0,05$) (Sl. 26).

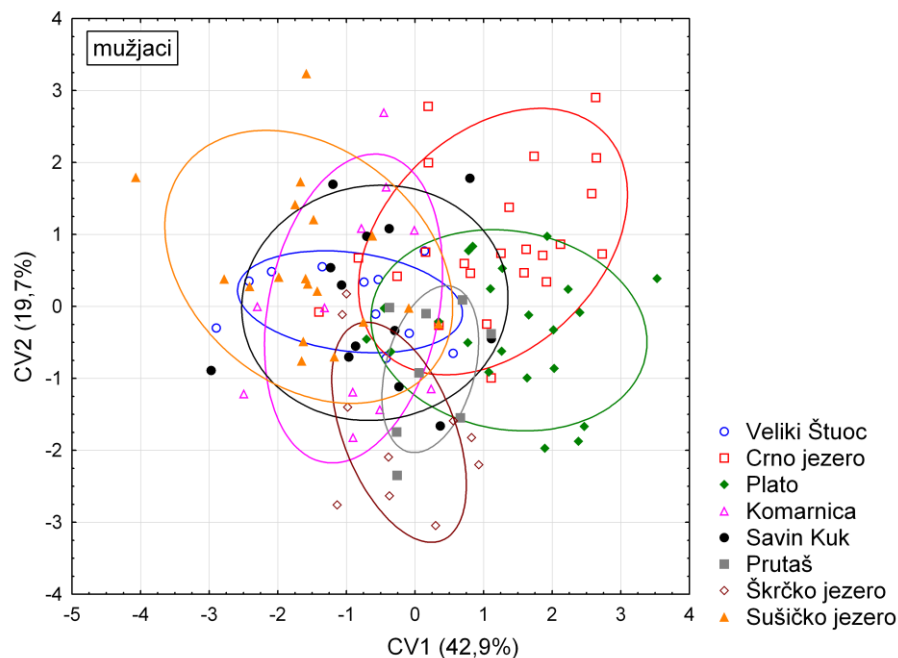


Slika 26. Prikaz centroidne veličine krila mužjaka i ženki prostornih uzoraka vrste *E. tenax* poreklom sa Durmitora. Mean- aritmetička sredina, SE- standardna greška \bar{x} , SD- standardna devijacija.

Oblikom krila mužjaci analiziranih uzoraka vrste *E. tenax* sa Durmitora se nisu razlikovali (Wilks' $\Lambda=0,102$; $F_{(196,563)}=1,14$; $p=0,12$). Od sedam dobijenih kanoničkih osa ni

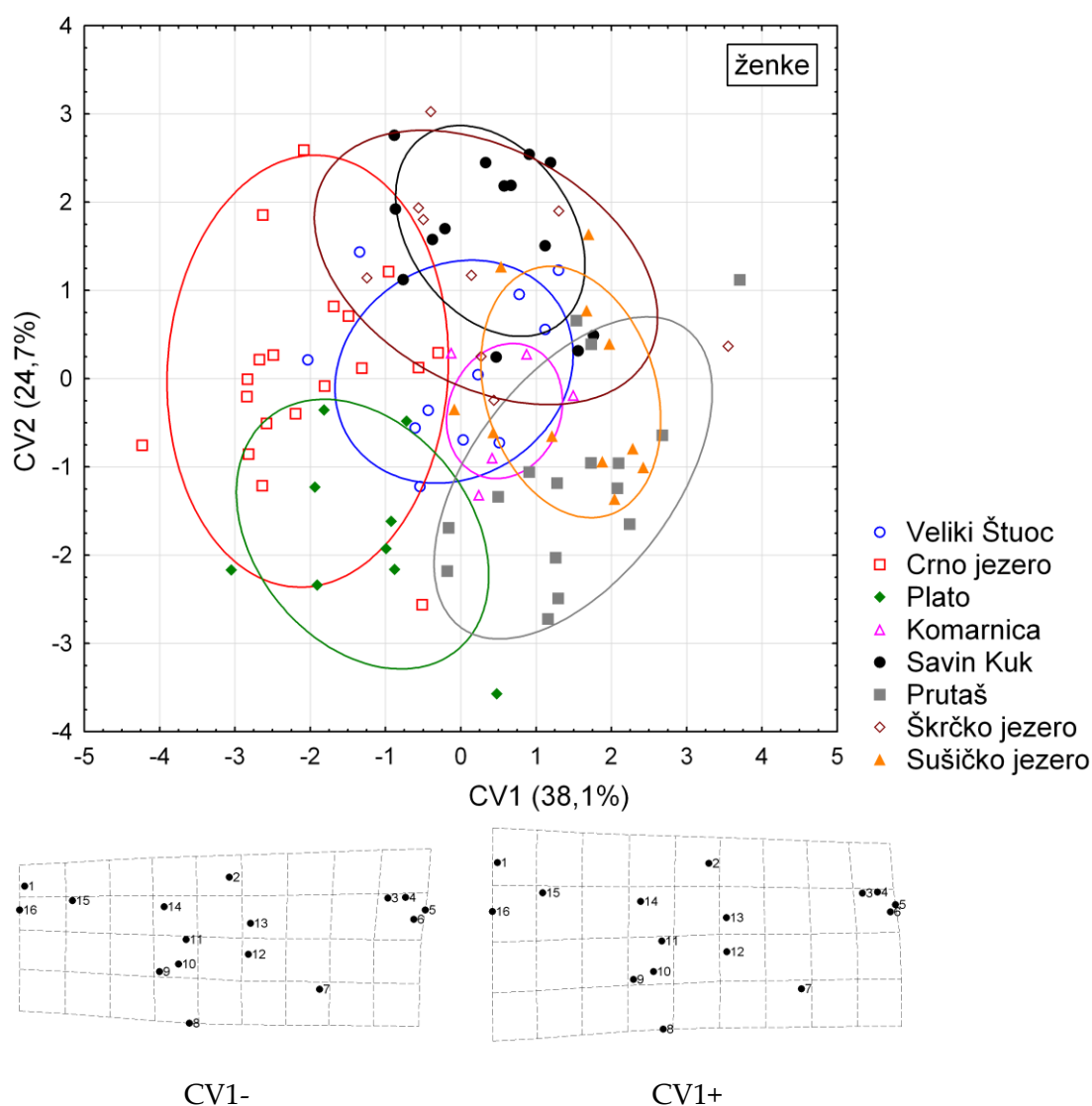


jedna nije bila značajna ($p > 0,05$). Ukupan procenat korektne klasifikacije za mužjake sa Durmitora iznosio je 64,6% (Veliki Štuoc 63,6%; Crno jezero 78,3%; Plato 68,2%; Komarnica 36,4%; Savin Kuk 53,8%; Prutaš 75%; Škrčko jezero 70%; Sušičko jezero 61,1%) (Sl. 27).



Slika 27. Sketergram prve dve kanoničke ose (CV1 i CV2) parametara oblika krila mužjaka osam uzoraka vrste *E. tenax* poreklom sa Durmitora. Veličina varijabilnosti objašnjene osama data je u zagradama.

Nasuprot tome, kanoničkom analizom w matriksa varijacija oblika krila uzoraka ženki su utvrđene statistički značajne razlike (Wilks' $\Lambda=0,037$; $F_{(196,413)}=1,31$; $p < 0,05$). Ukupan procenat korektne klasifikacije za ženke je bio nešto viši od procenta klasifikacije mužjaka i iznosio je 77,6% (Veliki Štuoc 63,6%; Crno jezero 84,2%; Plato 88,9%; Komarnica 60%; Savin Kuk 85,7%; Prutaš 75%; Škrčko jezero 77,8%; Sušičko jezero 72,7%). Od sedam dobijenih kanoničkih osa, samo prva (CV1) je bila značajna (χ^2 test, $p < 0,01$) obuhvatajući 38,1% ukupne varijabilnosti. Na sketergramu ženki osam durmitorskih uzoraka se duž CV1 ose može uočiti delimično izdvajanje jedinki sakupljenih na lokalitetima Plato i Crno jezero od ostalih analiziranih uzoraka. Regresionom analizom dobijene su mreže deformacija koje prikazuju devijacije duž CV1 kanoničke ose. Promene u položaju tačaka 1, 9 i 10, od kojih tačka 1 pokazuje najveće odstupanje, ukazuju da uzorci u negativnom delu CV1 ose (uzorci sa lokaliteta Plato i Crno jezero) imaju užu proksimalni deo krila u odnosu na jedinke pozicionirane u pozitivnom delu CV1 ose (Sl. 28).



Slika 28. Sketergram prve dve kanoničke ose (CV1 i CV2) parametara oblika krila ženki osam uzoraka vrste *E. tenax* poreklom sa Durmitora. Veličina varijabilnosti objašnjene osama data je u zagradama. Promene oblika krila su prikazane u vidu mreža deformacija upotrebom *thin-plate spline* metode (promene su uvećane tri puta). Brojevi na mrežama deformacija odgovaraju položaju tačaka (*landmarks*) prikazanih na slici 8. Mreže predstavljaju devijacije u pozitivnom i negativnom pravcu duž CV1 ose.

4.3.2. Alozimska varijabilnost

U proučavanju prostorne substrukturnosti genetičkog diverziteta vrste *E. tenax* u radu su analizirane 123 jedinke poreklom sa osam lokaliteta planine Durmitor (Crna Gora). Metodom PAGE (poliakrilamid gel elektroforeze) analizirano je 12 enzimskih sistema čiju sintezu determinišu aleli 17 lokusa: *Aco-1*, *Aco-2*, *Got*, *Est-2*, *Est-4*, *Pgm*, *Fum*, *Gpd-2*, *Hk-4*, *Idh-1*, *Idh-2*, *Mdh-2*, *Me*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sdh-1* i *Sdh-2*.



Na osnovu zimograma 12 enzimskih sistema registrovano je 26 alela i izračunata je njihova učestalost (Tab. 27). Najveći broj alela imali su uzorci sa lokaliteta Crno jezero, Komarnica i Škrčko jezero (23), a najmanji broj (21) uzorci sa lokaliteta Plato i Veliki Štuoc.

Tabela 27. Učestalost alela varijabilnih lokusa osam uzoraka vrste *E. tenax* sa Durmitora.

		Veliki Štuoc	Crno jezero	Plato	Komarnica	Savin Kuk	Prutaš	Škrčko jezero	Sušičko jezero
Lokus/alel									
<i>Est-2</i>	96	-	0,067	0,042	-	-	-	-	-
	100	0,200	0,600	0,625	0,150	0,286	0,250	0,269	0,400
	104	0,800	0,333	0,333	0,650	0,714	0,750	0,654	0,500
	106	-	-	-	0,200	-	-	0,077	0,100
<i>Est-4</i>	98	-	0,067	0,077	0,031	-	0,188	0,100	0,031
	100	0,857	0,767	0,923	0,875	0,938	0,688	0,800	0,938
	102	0,143	0,167	-	0,094	0,063	0,125	0,033	0,031
	104	-	-	-	-	-	-	0,067	-
<i>Got</i>	94	0,600	0,231	-	0,313	0,429	0,438	0,500	0,333
	100	0,400	0,769	1,000	0,688	0,571	0,563	0,500	0,667
<i>Me</i>	98	-	0,214	0,333	0,063	0,063	0,308	0,500	-
	100	0,750	0,714	0,667	0,875	0,688	0,692	0,500	0,714
	102	0,250	0,071	-	0,063	0,250	-	-	0,286

Tabela 28. Učestalost genotipova varijabilnih lokusa osam uzoraka vrste *E. tenax* sa Durmitora.

		Veliki Štuoc	Crno jezero	Plato	Komarnica	Savin Kuk	Prutaš	Škrčko jezero	Sušičko jezero
Lokus/genotip									
<i>Est-2</i>	96/104	-	0,133	0,083	-	-	-	-	-
	100/100	0,200	0,333	0,334	0,100	-	0,125	0,231	0,200
	100/104	-	0,401	0,500	0,100	0,571	0,250	0,077	0,400
	104/104	0,800	0,133	0,083	0,600	0,429	0,625	0,615	0,300
	106/106	-	-	-	0,200	-	-	0,077	0,100
<i>Est-4</i>	98/98	-	-	0,077	-	-	0,062	-	-
	98/100	-	0,133	-	0,063	-	0,251	0,133	0,062
	98/102	-	-	-	-	-	-	0,067	-
	100/100	0,714	0,534	0,923	0,811	0,937	0,500	0,667	0,876
	100/102	0,286	0,333	-	0,063	-	0,125	-	0,062
	100/104	-	-	-	-	-	-	0,133	-
	102/102	-	-	-	0,063	0,063	0,062	-	-
<i>Got</i>	94/94	0,600	0,231	-	0,312	0,429	0,437	0,500	0,333
	100/100	0,400	0,769	1,000	0,688	0,571	0,563	0,500	0,667
<i>Me</i>	98/98	-	0,214	0,333	0,062	0,063	0,308	0,500	-
	100/100	0,750	0,714	0,667	0,876	0,687	0,692	0,500	0,714
	102/102	0,250	0,072	-	0,062	0,250	-	-	0,286



Učestalost genotipova (Tab. 28), kao parametra genetičke varijabilnosti uzoraka, izračunata je na osnovu učestalosti fenotipova registrovanih na zimogramu. Od 17 analiziranih lokusa utvrđeno je da je 13 lokusa bilo monomorfno (*Aco-1*, *Aco-2*, *Pgm*, *Fum*, *Gpd-2*, *Hk-4*, *Idh-1*, *Idh-2*, *Mdh-2*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sdh-1* i *Sdh-2*), sa zajedničkim alelom u svim uzorcima.

Genetička struktura uzoraka vrste *E. tenax* sa Durmitora

U ispitivanim uzorcima vrste *E. tenax* sa Durmitora registrovane su heterozigotne jedinice u lokusima *Est-2* i *Est-4*, dok su isključivo homozigotni genotipovi u svim uzorcima registrovani u polimorfnim lokusima *Got* i *Me*.

Testiranjem značajnosti razlika dobijenih učestalosti genotipskih klasa varijabilnih lokusa od očekivanih prema Hardi-Vajnbergovim proporcijama utvrđeno je da su razlike statistički značajne u varijabilnim lokusima *Got* i *Me* analiziranih uzoraka (Tab. 29).

U lokusu *Est-2* statistički značajno odstupanje od očekivanih genotipskih učestalosti je utvrđeno u uzorcima sa lokaliteta Veliki Štuoc, Komarnica i Škrčko jezero, dok je u lokusu *Est-4* uočena statistički značajna razlika u uzorcima sa lokaliteta Plato, Komarnica i Savin Kuk (Tab. 29).

Kod svih analiziranih uzoraka u varijabilnim lokusima *Got* i *Me* je utvrđeno da je očekivana heterozigotnost (H_e) bila veća od izračunate (H_o) što je uticalo da vrednost Indeksa fiksacije bude pozitivna ($F_i > 0$) ukazujući na „višak“ homozigota. U slučaju lokusa *Est-2* utvrđeno je da je očekivana heterozigotnost bila manja od izračunate u uzorku sa lokaliteta Crno jezero, Plato i Savin Kuk tako da su vrednosti Indeksa fiksacije bile negativne ($F_i < 0$) (Tab. 29). Izračunata heterozigotnost je veća od očekivane i u lokusu *Est-4* za uzorke sa lokaliteta Veliki Štuoc, Crno i Sušičko jezero.

Na osnovu izračunatih parametara genetičke strukture uzoraka vrste *E. tenax* sa Durmitora utvrđeno je da prosečne vrednosti ne variraju u širokom opsegu. Prosečan broj alela po lokusu se kretao u opsegu od 1,2 (Veliki Štuoc i Plato) do 1,4 (Crno jezero, Komarnica, Škrčko jezero i Sušičko jezero). Prema kriterijumu 0,95 učestalost polimorfnih lokusa iznosila je 23,5 u svim uzorcima, osim u uzorku sa lokaliteta Plato (17,6). Vrednosti prosečne polimorfnosti na osnovu kriterijuma 0,95 i 0,99 se nisu razlikovale. U svim analiziranim uzorcima je očekivana vrednost heterozigotnosti prema Hardi-Vajnbergovom zakonu bila veća od dobijene. Najmanja izračunata prosečna heterozigotnost zabeležena je u uzorku sa lokaliteta Veliki Štuoc ($H_o = 0,017$), a najveća u uzorku sa lokaliteta Crno jezero ($H_o = 0,059$) (Tab. 30).

Na osnovu učestalosti alela i njihove distribucije registrovani su jedinstveni i retki aleli u lokusima *Est-2* i *Est-4* (Tab. 31). Jedan specifičan alel (*Est-4*¹⁰⁴) registrovan je u uzorku sa lokaliteta Škrčko jezero (*Est-4*¹⁰⁴). Ovaj lokalitet se takođe izdvaja i prisustvom jedinstvenih genotipova *Est-4*^{98/102} i *Est-4*^{100/104}.

Retki aleli ($< 0,05$) su zabeleženi samo u lokusima *Est-2* i *Est-4*. U uzorku sa lokaliteta Sušičko jezero je utvrđeno prisustvo dva retka alela (*Est-4*⁹⁸ i *Est-4*¹⁰²), dok je uzorcima sa lokaliteta Plato (*Est-2*⁹⁶), Komarnica (*Est-4*⁹⁸) i Škrčko jezero (*Est-4*¹⁰²) utvrđeno prisustvo po jednog retkog alela.

Analizom distribucije čestih alela ($> 0,5$) u uzorcima vrste *E. tenax* sa Durmitora je utvrđeno prisustvo zajedničkog čestog alela u lokusu *Est-4* (*Est-4*¹⁰⁰). U lokusu *Est-2*, alel *Est-2*¹⁰⁴ je prisutan kao čest na svim analiziranim lokalitetima, osim u uzorcima sa Crnog jezera i



Platoa gde je *Est-2*¹⁰² bio čest alel. U lokusu za malični enzim alel *Me*¹⁰⁰ je čest u svim uzorcima, dok su u uzorku sa Škrčkog jezera jednako su bili zastupljeni aleli *Me*⁹⁸ i *Me*¹⁰⁰ (Tab. 31).

Tabela 29. Odstupanje genotipskih učestalosti varijabilnih lokusa od Hardi-Vajnbergovih proporcija osam uzoraka vrste *E. tenax* sa Durmitora.

Lokus		<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	<i>F_I</i>	<i>D</i>	χ^2	p
<i>Est-2</i>	Veliki Štuoc	0	1,778	1,000	-1,000	6,17	*
	Crno jezero	8	8,138	-0,017	-0,017	0,01	ns
	Plato	7	6,217	-0,175	0,126	0,26	ns
	Komarnica	1	5,421	0,806	-0,816	13,19	***
	Savin Kuk	4	3,077	-0,400	0,300	0,73	ns
	Prutaš	2	3,200	0,333	-0,375	1,28	ns
	Škrčko jezero	1	6,680	0,844	-0,850	15,24	***
	Sušičko jezero	4	6,105	0,310	-0,345	2,05	ns
<i>Est-4</i>	Veliki Štuoc	4	3,556	-0,167	0,125	0,24	ns
	Crno jezero	7	5,897	-0,228	0,187	0,87	ns
	Plato	0	1,926	1,000	-1,000	14,06	***
	Komarnica	2	3,710	0,443	-0,461	5,21	*
	Savin Kuk	0	1,935	1,000	-1,000	17,05	***
	Prutaš	6	7,871	0,213	-0,238	1,68	ns
	Škrčko jezero	5	5,345	0,032	-0,065	0,14	ns
	Sušičko jezero	2	1,968	-0,049	0,016	0,01	ns
<i>Got</i>	Veliki Štuoc	0	5,053	1,000	-1,000	11,08	***
	Crno jezero	0	4,800	1,000	-1,000	14,06	***
	Komarnica	0	7,097	1,000	-1,000	17,05	***
	Savin Kuk	0	7,111	1,000	-1,000	15,06	***
	Prutaš	0	8,129	1,000	-1,000	17,05	***
	Škrčko jezero	0	8,258	1,000	-1,000	17,05	***
	Sušičko jezero	0	6,897	1,000	-1,000	16,05	***
<i>Me</i>	Veliki Štuoc	0	1,714	1,000	-1,000	5,22	*
	Crno jezero	0	6,370	1,000	-1,000	22,84	***
	Plato	0	5,565	1,000	-1,000	13,07	***
	Komarnica	0	3,742	1,000	-1,000	28,39	***
	Savin Kuk	0	7,613	1,000	-1,000	24,47	***
	Prutaš	0	5,760	1,000	-1,000	14,06	***
	Škrčko jezero	0	2,286	1,000	-1,000	5,22	*
	Sušičko jezero	0	3,077	1,000	-1,000	8,12	**

ns - nesignifikantno; * - signifikantno za $p \leq 0,05$; ** - signifikantno za $p \leq 0,01$; *** - signifikantno za $p \leq 0,001$; *H_o* - izračunata heterozigotnost; *H_e* - očekivana heterozigotnost; *F_I* - Indeks fiksacije (Wright, 1951); *D* - koeficijent po Selander-u.


Tabela 30. Parametri genetičke strukture osam prostornih uzoraka vrste *E. tenax* sa Durmitora.

Lokus	Veliki Štuoc	Crno jezero	Plato	Komarnica	Savin Kuk	Prutaš	Škrčko jezero	Sušičko jezero
<i>Est-2</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Est-4</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Got</i>	+	+	-	+	+	+	+	+
<i>Me</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>n</i> (SE)	5,7 (1,2)	9,7 (1,0)	11,0(0,5)	8,2 (1,2)	8,8 (1,1)	8,1 (1,2)	7,8 (1,2)	8,2 (1,1)
<i>A</i> (SE)	1,2 (0,1)	1,4 (0,2)	1,2 (0,1)	1,4 (0,2)	1,3 (0,1)	1,3 (0,1)	1,4 (0,2)	1,4 (0,2)
$P_{(0,95)}$	23,5	23,5	17,6	23,5	23,5	23,5	23,5	23,5
H_o	0,017	0,059	0,034	0,013	0,034	0,037	0,024	0,031
(SE)	(0,017)	(0,040)	(0,034)	(0,009)	(0,034)	(0,026)	(0,020)	(0,024)
H_e	0,084	0,100	0,064	0,082	0,087	0,104	0,108	0,091
(SE)	(0,039)	(0,046)	(0,038)	(0,040)	(0,043)	(0,047)	(0,049)	(0,046)

+ polimorfan na osnovu kriterijuma 0,95; x polimorfan na osnovu kriterijuma 0,99; - monomorfan; *n* – prosečan broj jedinki po lokusu; *A* - prosečan broj alela po lokusu; SE-standardna greška; $P_{(0,95)}$ - učestalost polimorfnih lokusa na osnovu kriterijuma 0,95; H_o - izračunata prosečna heterozigotnost; H_e - očekivana prosečna heterozigotnost prema Hardy-Vajnsbergovim proporcijama.

Tabela 31. Distribucija čestih, retkih i jedinstvenih alela osam prostornih uzoraka vrste *E. tenax* sa Durmitora.

Populacija	Veliki Štuoc	Crno jezero	Plato	Komarnica	Savin Kuk	Prutaš	Škrčko jezero	Sušičko jezero
Lokus	Alel							
<i>Est-2</i>	96	-	x	r	-	-	-	-
	100	x	m	m	x	x	x	x
	104	m	x	x	m	m	m	x
	106	-	-	-	x	-	x	x
<i>Est-4</i>	98	-	x	x	r	-	x	r
	100	m	m	m	m	m	m	m
	102	x	x	-	x	x	r	r
	104	-	-	-	-	-	x u	-
<i>Got</i>	94	m	x	-	x	x	x	x
	100	x	m	m	m	m	x	m
<i>Me</i>	98	-	x	x	x	x	x	-
	100	m	m	m	m	m	x	m
	102	x	x	-	x	x	-	x

m - učestalost alela veća od 50%; x - učestalost alela veća od 5%; r - učestalost alela manja od 5%; u - jedinstveni aleli

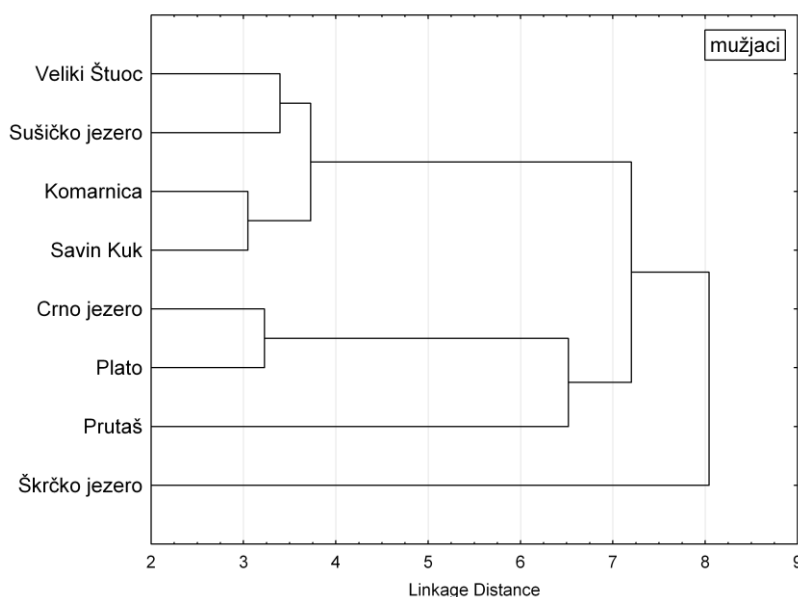


4.3.3. Fenetička sličnost i genetička srodnost uzoraka

Klaster analiza i konstruisanje fenograma evolucionih odnosa analiziranih uzoraka vrste *E. tenax* sa Durmitora izvršena je UPGMA metodom na osnovu kvadrata Mahalanobisove distance (Tab. 32). Fenogram dobijen analizom mužjaka ukazuje na veću sličnost parova lokaliteta Veliki Štuoc/Sušičko jezero i Komarnica/Savin Kuk, koji zajedno obrazuju zaseban klaster. Na osnovu matrice kvadrata Mahalanobisove distance, mužjaci sa lokaliteta Crno jezero i Plato takođe pokazuju veliku sličnost, te sa uzorkom sa lokaliteta Prutaš obrazuju drugi klaster. Najmanja sličnost sa ostalim uzorcima je zabeležena za mužjake sa lokaliteta Škrčko jezero (Sl. 29).

Tabela 32. Kvadrat Mahalanobisove distance ženki (ispod dijagonale) i mužjaka (iznad dijagonale) uzoraka vrste *E. tenax* sa Durmitora.

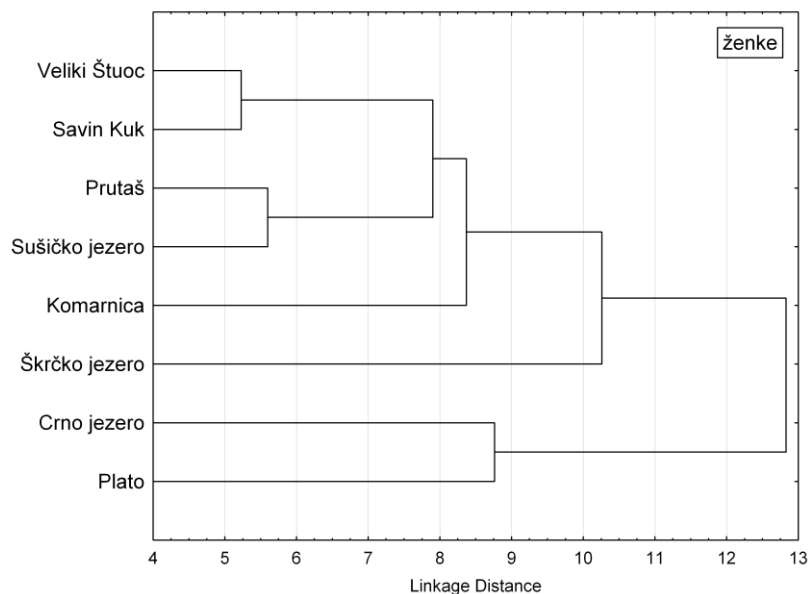
	Veliki Štuoc	Crno jezero	Plato	Komarnica	Savin Kuk	Prutaš	Škrčko jezero	Sušičko jezero
Veliki Štuoc	***	6,991	7,665	4,128	3,505	6,651	7,269	3,395
Crno jezero	5,819	***	3,227	6,987	6,168	7,692	9,552	8,248
Plato	10,991	8,765	***	6,989	5,723	5,347	7,721	9,965
Komarnica	7,185	11,849	13,889	***	3,049	6,983	6,891	3,264
Savin Kuk	5,230	10,041	16,590	9,435	***	5,384	7,881	4,010
Prutaš	6,125	14,655	11,667	5,809	10,172	***	8,211	8,648
Škrčko jezero	10,309	12,862	14,789	11,253	5,992	10,971	***	8,772
Sušičko jezero	7,021	14,327	16,454	11,053	8,297	5,599	12,774	***



Slika 29. UPGMA fenogram na osnovu kvadrata Mahalanobisove distance mužjaka uzoraka populacija vrste *E. tenax* sa Durmitora.



Za razliku od mužjaka, na fenogramu dobijenom analizom ženki uočava se da su najbližnji parovi uzoraka sa lokaliteta Veliki Štuoc/Savin Kuk i Prutaš/Sušičko jezero koji zajedno obrazuju zaseban klaster. Takođe, ženke sa lokaliteta Crno jezero i Plato formiraju diferenciran klaster u odnosu na ostale analizirane jedinice (Sl. 30).



Slika 30. UPGMA fenogram na osnovu kvadrata Mahalanobisove distance ženki uzoraka populacija vrste *E. tenax* sa Durmitora.

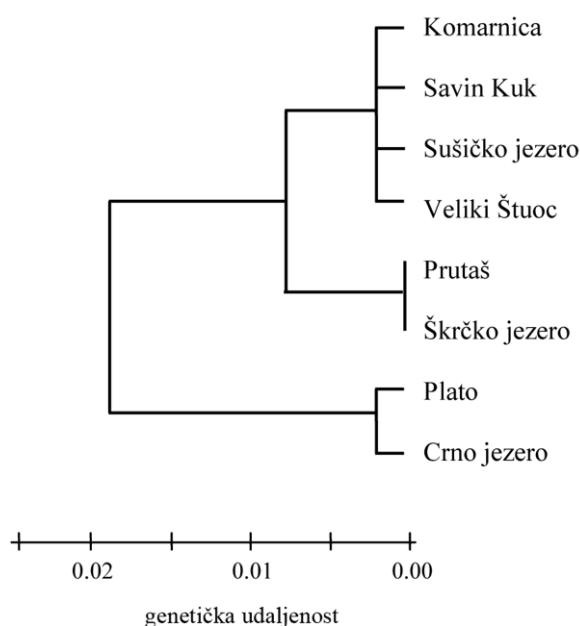
Na osnovu učestalosti alela svih analiziranih lokusa su izračunate prosečna genetička bliskost (I ; Nei, 1978) i genetička udaljenost (D ; Nei, 1978) (Tab. 33). Vrednosti $I=1,000$ i $D=0,000$ ukazuju na odsustvo genetičke diferencijacije između parova uzorkovanih lokaliteta Savin Kuk/Veliki Štuoc, Savin Kuk/Sušičko jezero i Škrčko jezero/Prutaš. Najmanja prosečna vrednost genetičke bliskosti ($I=0,963$) kao i najveća vrednost genetičke udaljenosti ($D=0,038$) je izračunata za par Veliki Štuoc/Plato.

Tabela 33. Prosečna genetička bliskost (I ; Nei, 1978, ispod dijagonale) i genetička udaljenost (D ; Nei, 1978, iznad dijagonale) između osam uzoraka vrste *E. tenax* sa Durmitora.

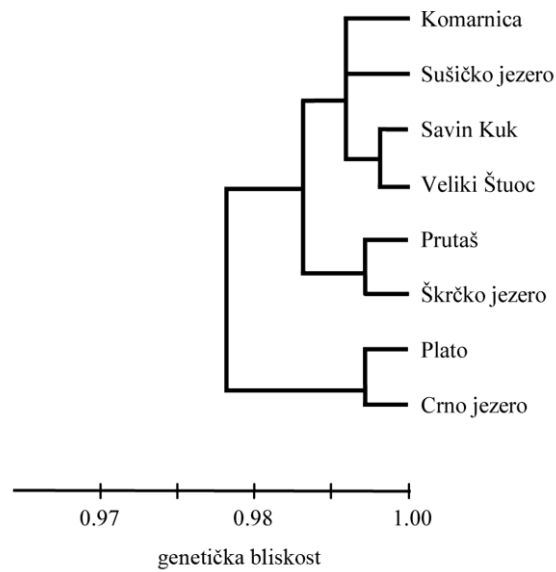
	Veliki Štuoc	Crno jezero	Plato	Komarnica	Savin Kuk	Prutaš	Škrčko jezero	Sušičko jezero
Veliki Štuoc	***	0,018	0,038	0,004	0,000	0,003	0,007	0,003
Crno jezero	0,982	***	0,002	0,010	0,010	0,010	0,011	0,003
Plato	0,963	0,998	***	0,019	0,021	0,021	0,021	0,012
Komarnica	0,996	0,990	0,981	***	0,001	0,004	0,009	0,001
Savin Kuk	1.000	0,986	0,984	0,999	***	0,003	0,005	0,000
Prutaš	0,997	0,991	0,979	0,996	0,997	***	0,000	0,013
Škrčko jezero	0,993	0,989	0,979	0,991	0,995	1.000	***	0,010
Sušičko jezero	0,997	0,997	0,988	0,999	1.000	0,992	0,990	***



Na dendrogramu genetičkih odnosa između uzoraka vrste *E. tenax* sa Durmitora na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (D) dobijena su tri klastera. Prvi klaster čine uzorci sa lokaliteta Komarnica, Savin Kuk, Sušičko jezero i Veliki Štuoc. Datom klasteru se priključuje grana koju čine lokaliteti Prutaš i Škrčko jezero. Posebnu granu čine jedinice sa dva uzorkovana lokaliteta Plato i Crno jezero (Sl. 31). Na sličan način formiran je dendrogram genetičkih odnosa na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (I). Dendrogram ukazuje na veću sličnost para uzoraka Savin Kuk/Veliki Štuoc, koji sa lokalitetima Sušičko jezero i Komarnica formiraju jedan klaster. Datom klasteru se priključuje klaster Prutaš/Škrčko jezero, dok je par lokaliteta Plato/Crno jezero pokazao najmanju sličnost sa ostalim analiziranim lokalitetima sa Durmitora (Sl. 32).



Slika 31. Dendrogram genetičkih odnosa između uzoraka vrste *E. tenax* sa Durmitora prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (D ; Nei, 1978). (Farris, 1972 " f " = 0,106; Prager and Wilson, 1976 " F " = 41,753; % standardne devijacije Fitch and Margoliash, 1967 = 88,568; kofenetička korelacija = 0,743).



Slika 32. Dendrogram genetičkih odnosa između uzoraka vrste *E. tenax* sa Durmitora prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (*I*; Nei, 1978). (Farris, 1972 "f" = 0,115; Prager and Wilson, 1976 "F" = 0,415; % standardne devijacije Fitch and Margoliash, 1967 = 0,621; kofenetička korelacija = 0,723).



4.4. PROSTORNA DISTRIBUCIJA FENOTIPSKOG I MOLEKULARNOG DIVERZITETA VRSTE *ERISTALIS TENAX*

Sagledavanje prostorne distribucije fenotipskog i molekularnog diverziteta vrste *E. tenax*, kao i određivanje stepena genetičke i fenotipske diferencijacije između konspecifičkih populacija je bazirano na parametrima krila (veličina i oblik) i kvantifikovanju varijabilnosti alozimskih lokusa i 3' kraja gena citohrom *c* oksidaza I mitohondrijalne DNK (COI mtDNK) jedinki poreklom sa 42 područja Evrope, Australije, Severne i Južne Amerike. Geometrijsko morfometrijskom metodom su analizirana krila 1536 jedinki 39 prirodnih populacija. U cilju proučavanja alozimske intraspecijske varijabilnosti i genetičke strukture prirodnih populacija vrste *E. tenax*, analizirano je 769 jedinki 31 evropske populacije. Za analizu diverziteta COI mtDNK, izolovana je DNK od ukupno 50 jedinki sakupljenih na 15 lokaliteta sa četiri kontinenta.

4.4.1. Distribucija fenotipskog diverziteta

4.4.1.1. Varijabilnost u veličini krila

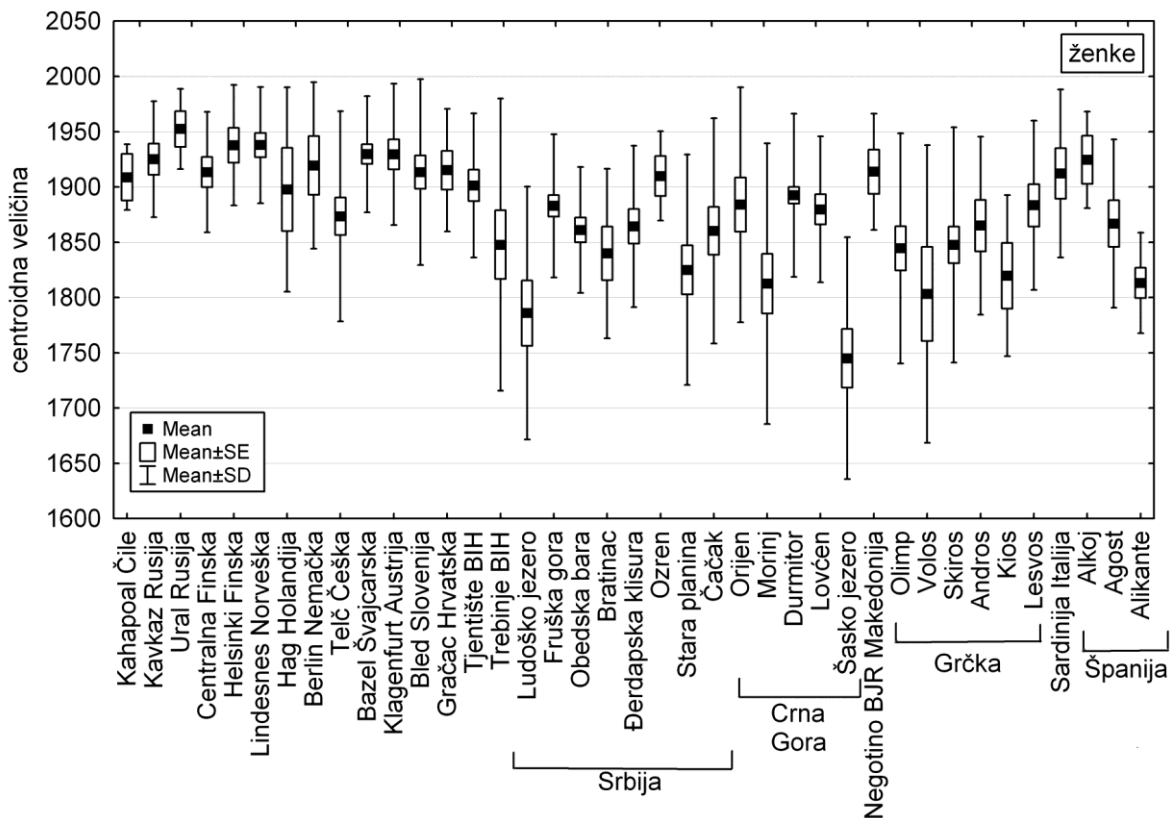
Statistički značajna razlika u veličini krila je detektovana između ženki konspecifičkih populacija vrste *E. tenax* ($F_{(38,714)}=4,99$; $p<0,001$). Razlike u centroidnoj veličini su bile signifikantne između para populacija Volos, Grčka / Klagenfurt, Austrija (Tukey HSD test $p<0,05$). Poređenjem centroidne veličine uočeno je i da su ženke poreklom sa Šaskog jezera (Crna Gora) u proseku imale manja krila od jedinki sa većine uzorkovanih lokaliteta (populacije poreklom iz Rusije, Finske, Norveške, Nemačke, Češke, Švajcarske, Austrije, Slovenije, Hrvatske, Srbije sa sledećim lokalitetima Fruška gora, Obedska bara, Đerdapska klisura, Ozren, Čačak; Crne Gore sa sledećim lokalitetima Orijen, Durmitor, Lovćen; Makedonije, Grčke sa lokalitetima Skiros i Lesvos; Italije i Španije sa lokaliteta Agost; Tukey HSD test $p<0,05$). *Post hoc* testom parova uzoraka statistički značajne razlike ($p<0,05$) su zabeležene između jedinki sakupljenih na Ludoškom jezeru (Srbija) i devet analiziranih populacija (Kavkaz, Rusija; Centralna Finska i Helsinki, Finska; Lindesnes, Norveška; Bazel, Švajcarska; Klagenfurt, Austrija; Bled, Slovenija; Fruška gora, Srbija i Durmitor, Crna Gora). Takođe, jedinke populacije iz Morinja, (Crna Gora) su imale statistički značajno manja krila ($p<0,05$) od jedinki sedam uzorkovanih lokaliteta (Kavkaz, Rusija; Helsinki, Finska; Lindesnes, Norveška; Bazel, Švajcarska; Klagenfurt, Austrija; Bled, Slovenija i Durmitor, Crna Gora). *Post hoc* testom uzorka utvrđena je statistički značajna razlika ($p<0,05$) u veličini krila ženki sa Stare planine (Srbija) i jedinki sakupljenih u Norveškoj, Švajcarskoj i Austriji. Poređenjem centroidne veličine uočeno je i da su ženke sakupljene u Norveškoj i Švajcarskoj u proseku imale veća krila od jedinki populacija iz Grčke (Olimp, Volos i Skiros) i Španije (Alikante) (Sl. 33).

Komparativnom analizom veličine krila mužjaka 37 prirodnih populacija vrste *E. tenax* zabeležene su statistički značajne razlike ($F_{(36,746)}=9,13$; $p<0,001$). Kao i u slučaju ženki, krila jedinki sa Šaskog jezera iz Crna Gore su u proseku manja u odnosu na jedinke svih analiziranih populacija, izuzev dve populacije iz Srbije (Ludoško jezero i Čačak), uzorka iz Makedonije (Negotino), Grčke (Olimp, Volos, Andros i Kios) i Španije (Alkoj i Alikante) (Tukey HSD test $p<0,05$). Primenom *post hoc* Tukey testa značajne razlike ($p<0,05$) su

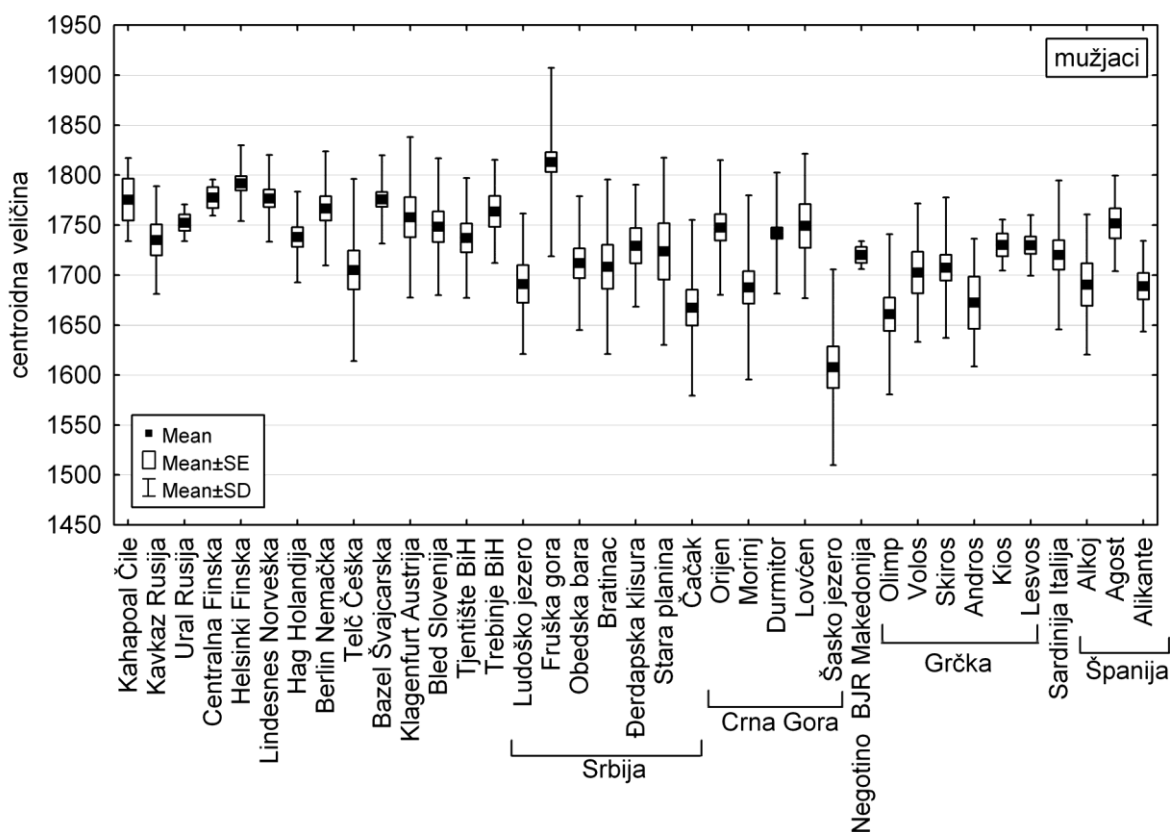


Rezultati

utvrđene između mužjaka sa planine Olimp u Grčkoj i deset populacija poreklom iz Finske (Helsinki), Norveške, Nemačke, Švajcarske, Austrije, Slovenije, Bosne i Hercegovine (Trebinje), Srbije (Fruška gora) i Crne Gore (Orijen i Durmitor). Takođe, mužjaci poreklom iz Čačaka iz Srbije su se izdvojili manjom prosečnom vrednošću centroidne veličine u odnosu na jedinke populacija iz Finske (Helsinki), Norveške, Nemačke, Švajcarske, Austrije i Crne Gore (Orijen i Durmitor) (Tukey HSD test $p < 0,05$). Primenom *post hoc* Tukey testa je utvrđeno i da jedinke sakupljene na Fruškoj gori u Srbiji imaju značajno veću prosečnu vrednost centroidne veličine u odnosu na konspecifičke populacije poreklom iz Holandije, Češke, Bosne i Hercegovine (Tjentište), Srbije (Ludoško jezero, Obedska bara, Bratinac, Stara planina i Čačak), Crna Gore (Orijen, Morinj, Durmitor), Grčke (Volos, Skiros i Andros), Italije i Španije (Alkoj i Alikante). Takođe, poređenjem centroidne veličine utvrđeno je i da su mužjaci sakupljeni u Helsinkiju (Finska), u proseku imali veća krila (Tukey HSD test $p < 0,05$) od jedinki uzorkovanih na lokalitetima iz Češke, Srbije (Ludoško jezero i Obedska bara), Crne Gore (Morinj), Grčke (Skiros) i Španije (Alkoj i Alikante). Tukey test je ukazao na razlike ($p < 0,05$) između parova populacija Bazel, Švajcarska / Skiros, Grčka; Lindesnes, Norveška / Morinj, Crna Gora; Berlin, Nemačka / Morinj, Crna Gora i Bazel, Švajcarska / Morinj, Crna Gora (Sl. 34).



Slika 33. Prikaz centroidne veličine krila ženki populacija vrste *E. tenax*. Mean- aritmetička sredina, SE- standardna greška \bar{x} , SD- standardna devijacija.

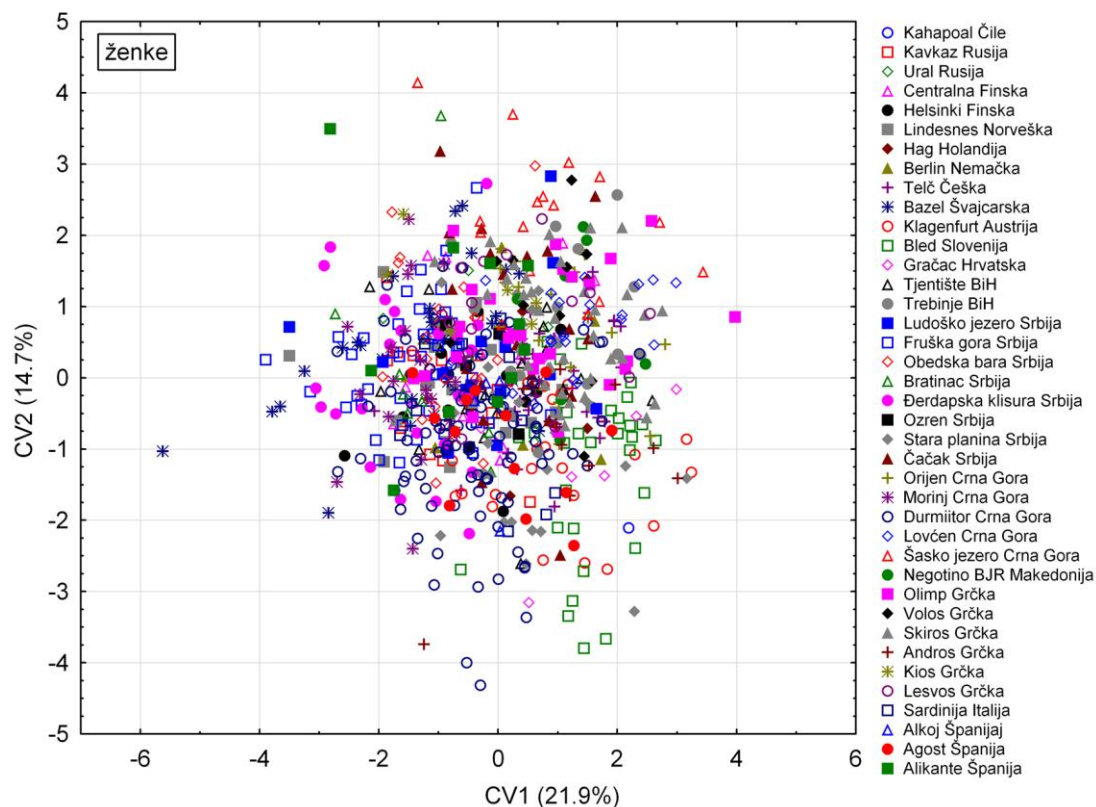


Slika 34. Prikaz centroidne veličine krila mužjaka populacija vrste *E. tenax*. Mean- aritmetička sredina, SE- standardna greška \bar{x} , SD- standardna devijacija.

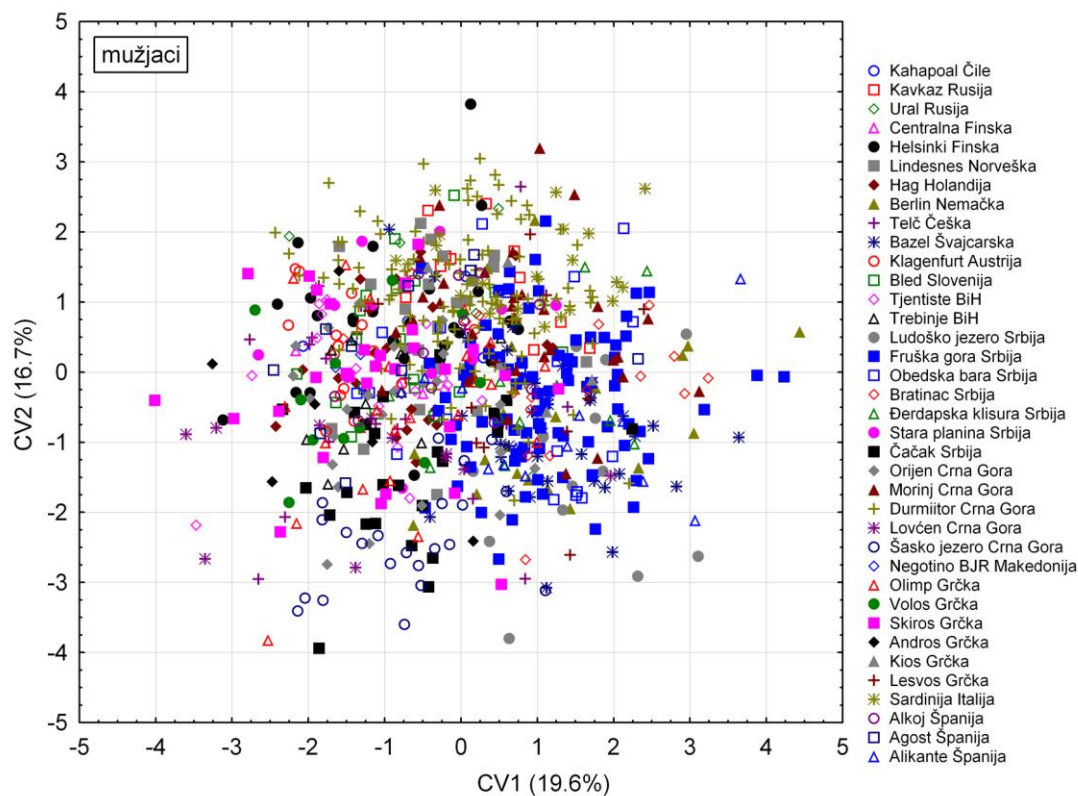
4.4.1.2. Varijabilnost u obliku krila

Kanoničkom analizom w matriksa varijacija oblika krila ženki vrste *E. tenax* utvrđene su statistički značajne konspecifičke razlike (Wilks' $\Lambda=0,035$; $F_{(1064,15683)}=2,35$; $p<0,001$). Od 28 dobijenih kanoničkih osa, prvih osam je bilo značajno ($p<0,05$) obuhvatajući 75,9% ukupne varijabilnosti. Na dobijenom sketergramu se uočava visok stepen preklapanja populacija, što ukazuje na odsustvo međupopulacione diferencijacije na osnovu oblika krila (Sl. 35). Procenat korektno klasifikacije ženki iznosio je svega 42,1%, i kretao se u opsegu od 7,1% (Kavkaz, Rusija) do 88,2% (Šasko jezero, Crna Gora) (Tab. 34).

Slično ženka, i kod mužjaka su utvrđene statistički značajne konspecifičke razlike (Wilks' $\Lambda=0,024$; $F_{(1008,16082)}=2,91$; $p<0,001$). Kanoničkom analizom sa populacijama kao grupišućom varijablom izdvojeno je 28 kanoničkih osa od kojih je 11 bilo statistički značajno ($p<0,05$), ali nisu omogućile jasnu intraspecijsku diskriminaciju populacija vrste *E. tenax*. Na sketergramu se uočava da se mužjaci konspecifičkih populacija delimično preklapaju što ukazuje na odsustvo diferencijacije između njih na osnovu oblika krila (Sl. 36). Za sve analizirane uzorke procenat korektno klasifikacije iznosio je 51,3% i kretao se u opsegu od 9,1% (Alkoj, Španija) do 83,3% (Alikante, Španija) (Tab. 34).



Slika 35. Sketergram prve dve kanoničke ose (CV1 i CV2) oblika krila ženki vrste *E. tenax*. Veličina varijabilnosti objašnjene osama data je u zagradama.



Slika 36. Sketergram prve dve kanoničke ose (CV1 i CV2) oblika krila mužjaka vrste *E. tenax*. Veličina varijabilnosti objašnjene osama data je u zagradama.

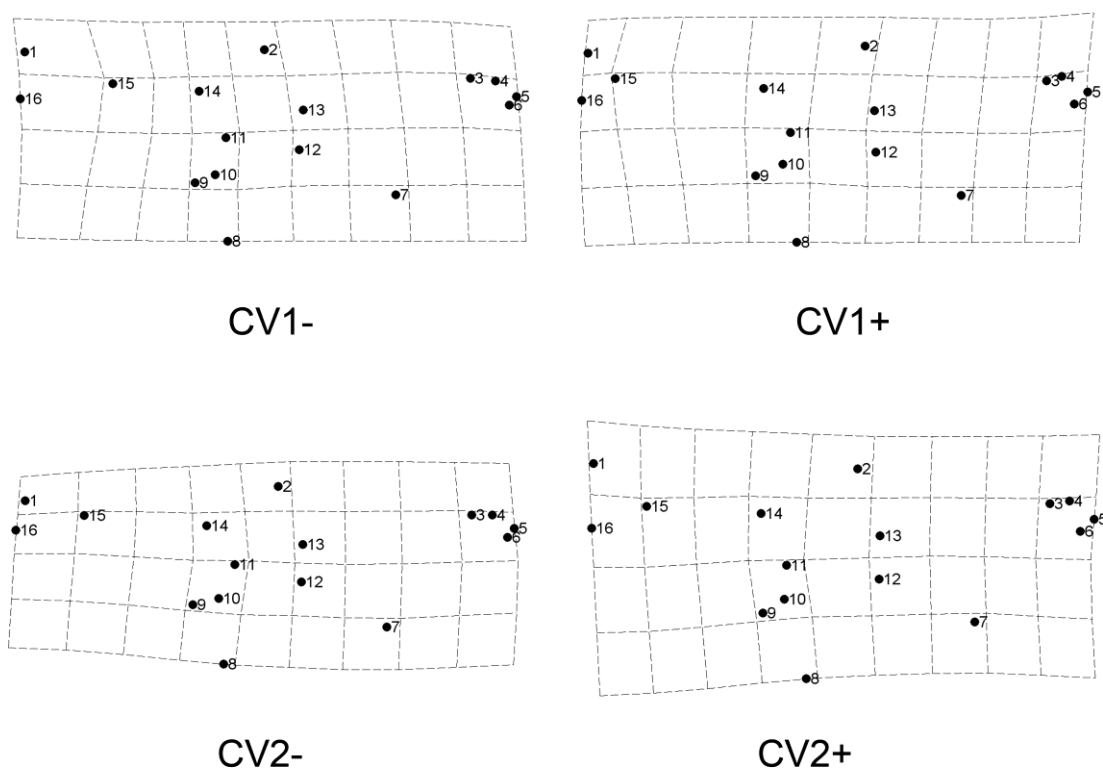

Tabela 34. Procenat korektno klasifikacije ženki i mužjaka populacija vrste *E. tenax*.

Zemlja	Populacija	Ženke	Mušjaci
Čile	Kahapoal	50,0	100,0
Rusija	Kavkaz	7,1	50,00
	Ural	40,0	80,0
Finska	Centralna Finska	50,0	66,7
	Helsinki	33,3	25,0
Norveška	Lindesnes	43,5	58,3
Holandija	Hag	33,3	42,8
Nemačka	Berlin	25,0	54,5
Češka	Telč	32,2	36,4
Švajcarska	Bazel	42,8	58,3
Austrija	Klagenfurt	36,4	56,3
Slovenija	Bled	48,3	35,0
Hrvatska	Gračac	20,0	-
Bosna i Hercegovina	Tjentište	14,3	23,5
	Trebinje	33,3	27,3
	Ludoško jezero	26,6	71,4
	Fruška gora	65,9	70,8
	Obedska bara	23,1	30,0
	Bratinac	70,0	37,5
Srbija	Đerdapska klisura	45,5	66,7
	Ozren	40,0	-
	Stara planina	40,9	36,4
	Čačak	13,6	54,2
	Orijen	36,8	30,8
Crna Gora	Morinj	50,0	46,8
	Durmitor	61,7	62,1
	Lovćen	21,7	45,5
	Šasko jezero	88,2	81,8
Makedonija	Negotino	42,8	33,3
	Olimp	33,3	26,1
	Volos	50,0	36,4
Grčka	Skiros	48,8	43,3
	Andros	41,7	50,0
	Kios	66,7	40,0
	Lesvos	12,5	50,0
	Italija	Sardinija	27,3
	Alkoj	50,0	9,1
Španija	Agost	30,8	10,0
	Alikante	45,5	83,3
Prosečna klasifikacija		42,1	51,3

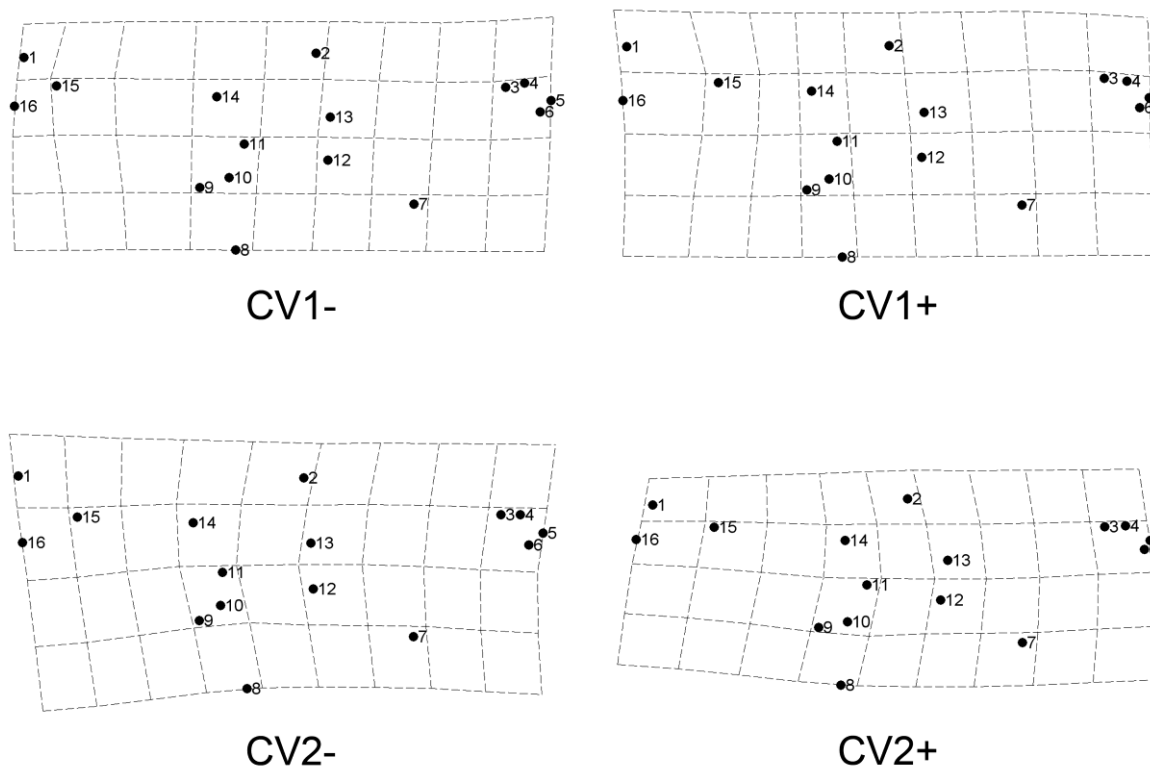


Regresionom analizom individualnih kanoničkih skorova i w matriksa omogućena je vizuelizacija varijabilnosti oblika krila i dobijanje mreža deformacija koje prikazuju promene položaja tačaka u odnosu na usaglašeni (konsenzus) oblik duž kanoničkih osa. Na slici 37 su prikazane mreže deformacija duž prve (CV1) i druge (CV2) kanoničke ose na kojima su prikazane promene oblika krila između ženki populacija vrste *E. tenax*. Diferencijacija krila ženki je uslovljena razlikama u položaju i relativnoj udaljenosti tačaka 2 i 15 koje definišu oblik proksimalnog dela krila (mreže deformacija duž CV1 ose), odnosno tačaka 1, 8 i 11 (mreže deformacija CV2 ose).

Prilikom analize mužjaka populacija vrste *E. tenax*, mreže deformacija dobijene regresionom metodom ukazuju da su utvrđene razlike u obliku krila najvećim delom rezultat razlika u položaju i relativnoj udaljenosti tačaka proksimalnog dela krila (tačke 2 i 15; promene duž CV1 ose) i tačaka 2, 8, 11, 14 i 16 (promene duž CV2 ose) (Sl. 38).



Slika 37. Mreže deformacija duž prve (CV1) i druge (CV2) kanoničke ose na kojima su prikazane promene oblika krila između ženki populacija vrste *E. tenax*, upotrebom *thin plate spline* metode (promene su uvećane 3 ×). Brojevi na mrežama odgovaraju položaju tačaka (*landmarks*) prikazanih na Sl. 8.



Slika 38. Mreže deformacija duž prve (CV1) i druge (CV2) kanoničke ose na kojima su prikazane promene oblika krila između mužjaka populacija vrste *E. tenax*, upotrebom *thin plate spline* metode (promene su uvećane 3 ×). Brojevi na mrežama odgovaraju položaju tačaka (*landmarks*) prikazanih na Sl. 8.

4.4.2. Distribucija molekularnog diverziteta

4.4.2.1. Alozimska varijabilnost

U cilju proučavanja alozimske intraspecijske varijabilnosti i genetičke strukture populacija, analizirano je 769 jedinki vrste *E. tenax*. Genetička diferencijacija između 31 evropske populacije je kvantifikovana metodom PAGE 13 enzimskih sistema čiju sintezu determinišu aleli 18 lokusa: *Aco-1*, *Aco-2*, *Ao*, *Got*, *Est-2*, *Est-4*, *Pgm*, *Fum*, *Gpd-2*, *Hk-4*, *Idh-1*, *Idh-2*, *Mdh-2*, *Me*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sdh-1* i *Sdh-2*.

Na osnovu zimograma 13 enzimskih sistema registrovan je 31 alel i izračunata je njihova učestalost. Od 18 analiziranih lokusa, 13 lokusa je bilo monomorfno (*Aco-1*, *Aco-2*, *Pgm*, *Fum*, *Gpd-2*, *Hk-4*, *Idh-1*, *Idh-2*, *Mdh-2*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sdh-1* i *Sdh-2*), sa zajedničkim alelom u svim uzorcima, dok su polimorfni bili lokusi *Ao*, *Est-2*, *Est-4*, *Got* i *Me*. U lokusu *Est-2* je registrovano čak šest alela (Tab. 36), a u *Est-4* četiri alela (Tab. 37). Na zimogramu svih analiziranih populacija je utvrđeno prisustvo dva alela (*Got*⁹⁴ i *Got*¹⁰⁰) u lokusu *Got* (Tab. 38). Analizom alelske varijabilnosti, u lokusima *Ao* (Tab. 35) i *Me* (Tab. 39) su registrovana po tri alela.

**Tabela 35.** Učestalost alela *Ao* lokusa populacija vrste *E.tenax*.

Zemlja	Populacija	aleli <i>Ao</i> lokusa		
		98	100	102
Finska	Centralna Finska	-	0,222	0,778
	Helsinki	0,091	0,636	0,273
Holandija	Hag	0,250	0,583	0,167
Nemačka	Berlin	-	0,667	0,333
Češka	Telč	0,294	0,588	0,118
Švajcarska	Bazel	0,222	0,333	0,444
Austrija	Klagenfurt	0,278	0,611	0,111
Slovenija	Bled	0,048	0,667	0,286
Hrvatska	Gračac	1,000	-	-
Bosna i Hercegovina	Tjentište	0,316	0,316	0,368
	Trebinje	0,438	0,438	0,125
Srbija	Ludoško jezero	0,308	0,538	0,154
	Fruška gora	0,289	0,434	0,276
	Obedska bara	0,231	0,538	0,231
	Bratinac	0,200	0,667	0,133
	Đerdapska klisura	0,571	0,429	-
	Čačak	0,563	0,438	-
Crna Gora	Orijen	0,143	0,643	0,214
	Durmitor	0,286	0,357	0,357
	Lovćen	0,067	0,733	0,200
	Šasko jezero	0,313	0,688	-
Makedonija	Negotino	0,200	0,500	0,300
Grčka	Olimp	0,412	0,412	0,176
	Volos	0,143	0,571	0,286
	Skiros	0,167	0,667	0,167
	Kios	0,333	0,667	-
	Lesvos	1,000	-	-
Italija	Sardinija	0,214	0,786	-
Španija	Alkoj	0,111	0,778	0,111
	Agost	0,375	0,313	0,313
	Alikante	0,286	0,524	0,190

**Tabela 36.** Učestalost alela *Est-2* lokusa populacija vrste *E. tenax*.

Zemlja	Populacija	aleli <i>Est-2</i> lokusa					
		96	98	100	102	104	106
Finska	Centralna Finska	0,071	-	0,607	-	0,321	-
	Helsinki	-	-	0,500	0,286	0,214	-
Holandija	Hag	0,130	-	0,652	-	0,217	-
Nemačka	Berlin	0,059	-	0,735	0,118	0,088	-
Češka	Telč	-	-	0,676	0,059	0,265	-
Švajcarska	Bazel	0,026	-	0,632	-	0,342	-
Austrija	Klagenfurt	0,088	-	0,765	-	0,147	-
Slovenija	Bled	0,068	-	0,841	-	0,091	-
Hrvatska	Gračac	0,091	-	0,455	-	0,455	-
Bosna i Hercegovina	Tjentište	0,167	0,056	0,639	-	0,139	-
	Trebinje	0,038	-	0,731	0,077	0,154	-
Srbija	Ludoško jezero	0,029	-	0,824	-	0,147	-
	Fruška gora	0,129	0,025	0,584	0,025	0,238	-
	Obedska bara	0,100	-	0,750	-	0,150	-
	Bratinac	0,143	-	0,690	-	0,167	-
	Đerdapska klisura	0,075	-	0,675	-	0,250	-
	Čačak	0,115	-	0,731	0,154	0,154	-
Crna Gora	Orijen	0,088	0,059	0,647	0,059	0,147	-
	Durmitor	0,019	-	0,381	-	0,550	0,050
	Lovćen	0,063	0,125	0,563	-	0,250	-
	Šasko jezero	-	0,063	0,781	0,125	0,031	-
Makedonija	Negotino	0,091	0,091	0,455	0,182	0,182	-
Grčka	Olimp	0,056	-	0,583	-	0,361	-
	Volos	0,033	-	0,900	-	0,067	-
	Skiros	0,029	-	0,706	-	0,265	-
	Kios	-	-	0,545	-	0,455	-
	Lesvos	0,038	-	0,712	-	0,250	-
Italija	Sardinija	-	-	0,214	-	0,786	-
Španija	Alkoj	0,056	-	0,667	-	0,278	-
	Agost	0,219	-	0,406	-	0,375	-
	Alikante	-	-	0,900	-	0,100	-

**Tabela 37.** Učestalost alela *Est-4* lokusa populacija vrste *E. tenax*.

Zemlja	Populacija	Aleli <i>Est-4</i> lokusa			
		98	100	102	104
Finska	Centralna Finska	0,067	0,800	0,133	-
	Helsinki	0,063	0,813	0,125	-
Holandija	Hag	0,074	0,833	0,093	-
Nemačka	Berlin	0,059	0,735	0,176	0,029
Češka	Telč	0,118	0,735	0,147	-
Švajcarska	Bazel	0,050	0,850	0,100	-
Austrija	Klagenfurt	0,167	0,722	0,111	-
Slovenija	Bled	0,048	0,762	0,167	0,024
Hrvatska	Gračac	-	0,818	0,182	-
Bosna i Hercegovina	Tjentište	-	0,868	0,132	-
	Trebinje	0,031	0,719	0,250	-
Srbija	Ludoško jezero	0,079	0,921	-	-
	Fruška gora	0,083	0,794	0,123	-
	Obedska bara	0,025	0,900	0,075	-
	Bratinac	0,190	0,690	0,119	-
	Đerdapska klisura	0,053	0,921	0,026	-
	Čačak	-	0,967	0,033	-
Crna Gora	Orijen	0,079	0,816	0,105	-
	Durmitor	0,062	0,847	0,083	0,008
	Lovćen	0,059	0,853	0,088	-
	Šasko jezero	-	0,971	0,029	-
Makedonija	Negotino	-	0,955	0,045	-
Grčka	Olimp	0,029	0,794	0,176	-
	Volos	0,067	0,833	0,067	0,033
	Skiros	0,059	0,853	0,088	-
	Kios	-	0,909	0,045	0,045
	Lesvos	0,058	0,769	0,173	-
Italija	Sardinija	0,050	0,725	0,225	-
Španija	Alkoj	-	0,833	0,167	-
	Agost	0,156	0,625	0,219	-
	Alikante	0,048	0,881	0,071	-


Tabela 38. Učestalost alela *Got* lokusa populacija vrste *E. tenax*.

Zemlja	Populacija	Aleli <i>Got</i> lokusa	
		94	100
Finska	Centralna Finska	0,250	0,750
	Helsinki	0,133	0,867
Holandija	Hag	0,444	0,556
Nemačka	Berlin	0,200	0,800
Češka	Telč	0,444	0,556
Švajcarska	Bazel	0,263	0,737
Austrija	Klagenfurt	0,304	0,696
Slovenija	Bled	0,136	0,864
Hrvatska	Gračac	0,182	0,818
Bosna i Hercegovina	Tjentište	0,235	0,765
	Trebinje	0,300	0,700
	Ludoško jezero	0,529	0,471
	Fruška gora	0,317	0,683
Srbija	Obedska bara	0,350	0,650
	Bratinac	0,389	0,611
	Đerdapska klisura	0,235	0,765
	Čačak	0,500	0,500
	Orijen	0,100	0,900
	Durmitor	0,354	0,646
Crna Gora	Lovćen	0,300	0,700
	Šasko jezero	0,727	0,273
Makedonija	Negotino	0,375	0,625
	Olimp	0,333	0,667
	Volos	0,429	0,571
Grčka	Skiros	0,333	0,667
	Kios	0,818	0,182
	Lesvos	0,960	0,040
Italija	Sardinija	0,333	0,667
	Alkoj	0,222	0,778
Španija	Agost	0,313	0,688
	Alikante	0,611	0,389

**Tabela 39.** Učestalost alela *Me* lokusa populacija vrste *E. tenax*.

Zemlja	Populacija	Aleli <i>Me</i> lokusa		
		98	100	102
Finska	Centralna Finska	0,133	0,200	0,667
	Helsinki	-	0,714	0,286
Holandija	Hag	0,238	0,429	0,333
Nemačka	Berlin	-	0,455	0,545
Češka	Telč	0,538	0,462	-
Švajcarska	Bazel	0,077	0,538	0,385
Austrija	Klagenfurt	0,190	0,810	-
Slovenija	Bled	0,045	0,545	0,409
Hrvatska	Gračac	0,700	0,300	-
Bosna i Hercegovina	Tjentište	0,364	0,636	-
	Trebinje	0,462	0,538	-
Srbija	Ludoško jezero	0,750	0,250	-
	Fruška gora	0,170	0,777	0,053
	Obedska bara	0,154	0,769	0,077
	Bratinac	0,368	0,526	0,105
	Đerdapska klisura	0,867	0,133	-
	Čačak	0,867	0,133	-
Crna Gora	Orijen	0,067	0,400	0,533
	Durmitor	0,174	0,721	0,105
	Lovćen	0,118	0,706	0,176
	Šasko jezero	0,444	0,556	-
Makedonija	Negotino	0,167	0,667	0,167
Grčka	Olimp	0,444	0,500	0,056
	Volos	0,417	0,500	0,083
	Skiros	0,067	0,867	0,067
	Kios	0,364	0,364	0,273
	Lesvos	0,400	0,500	0,100
Italija	Sardinija	0,211	0,789	-
Španija	Alkoj	0,667	0,333	-
	Agost	0,500	0,429	0,071
	Alikante	0,313	0,250	0,438

Učestalost genotipova, kao parametar genetičke varijabilnosti uzoraka, izračunata je na osnovu učestalosti fenotipova registrovanih na zimogramu. Polimorfan lokus *Est-2* se izdvaja najvećim brojem registrovanih genotipova (11; Tab. 40), dok je u *Est-4* lokusu



Rezultati

zabeleženo osam genotipova (Tab. 41). Najmanji broj genotipova je uočen u lokusu *Got* (dva genotipa $Got^{94/94}$ i $Got^{100/100}$), dok su po tri genotipa registrovana u lokusima *Ao* ($Ao^{98/98}$, $Ao^{100/100}$ i $Ao^{102/102}$) i *Me* ($Me^{98/98}$, $Me^{100/100}$ i $Me^{102/102}$) čije učestalosti odgovaraju učestalostima alela datih lokusa (Tab. 35, 38, 39).

Tabela 40. Učestalost genotipova *Est-2* lokusa populacija vrste *E. tenax*.

Zemlja	Populacija	genotipovi <i>Est-2</i> lokusa					
		96/96	96/100	96/102	96/104	98/98	98/102
Finska	Centralna Finska	-	0,143	-	-	-	-
	Helsinki	-	-	-	-	-	-
	Holandija	Hag	0,087	0,087	-	-	-
Nemačka	Berlin	-	0,118	-	-	-	-
Češka	Telč	-	-	-	-	-	-
Švajcarska	Bazel	-	0,053	-	-	-	-
Austrija	Klagenfurt	-	0,176	-	-	-	-
Slovenija	Bled	0,045	0,045	-	-	-	-
Hrvatska	Gračac	0,091	-	-	-	-	-
Bosna i Hercegovina	Tjentište	0,056	0,166	-	0,056	0,056	-
	Trebinje	-	0,077	-	-	-	-
Srbija	Ludoško jezero	-	0,059	-	-	-	-
	Fruška gora	0,029	0,158	0,020	0,020	0,020	0,010
	Obedska bara	0,050	0,100	-	-	-	-
	Bratinac	-	0,286	-	-	-	-
	Đerdapska klisura	-	0,150	-	-	-	-
	Čačak	0,077	0,077	-	-	-	-
	Orijen	0,059	0,059	-	-	0,059	-
Crna Gora	Durmitor	-	0,037	-	-	-	-
	Lovćen	-	0,062	-	0,062	0,125	-
	Šasko jezero	-	-	-	-	0,062	-
Makedonija	Negotino	-	0,091	-	0,091	0,091	-
	Olimp	0,056	-	-	-	-	-
	Volos	-	0,067	-	-	-	-
Grčka	Skiros	-	0,059	-	-	-	-
	Kios	-	-	-	-	-	-
	Lesvos	-	0,077	-	-	-	-
Italija	Sardinija	-	-	-	-	-	-
Španija	Alkoj	-	0,111	-	-	-	-
	Agost	0,062	0,313	-	-	-	-
	Alikante	-	-	-	-	-	-



Tabela 40. (nastavak)						
Zemlja	Populacija	genotipovi <i>Est-2</i> lokusa				
		100/100	100/104	102/102	104/104	106/106
Finska	Centralna Finska	0,429	0,214	-	0,214	-
	Helsinki	0,500	-	0,286	0,214	-
Holandija	Hag	0,478	0,261	-	0,087	-
Nemačka	Berlin	0,646	0,059	0,118	0,059	-
Češka	Telč	0,470	0,412	0,059	0,059	-
Švajcarska	Bazel	0,474	0,263	-	0,210	-
Austrija	Klagenfurt	0,588	0,177	-	0,059	-
Slovenija	Bled	0,773	0,092	-	0,045	-
Hrvatska	Gračac	0,091	0,727	-	0,091	-
Bosna i Hercegovina	Tjentište	0,500	0,111	-	0,056	-
	Trebinje	0,538	0,308	0,040	-	-
	Ludoško jezero	0,706	0,176	-	0,059	-
	Fruška gora	0,317	0,376	0,010	0,040	-
Srbija	Obedska bara	0,600	0,200	-	0,050	-
	Bratinac	0,428	0,238	-	0,048	-
	Đerdapska klisura	0,450	0,300	-	0,100	-
	Čačak	0,538	0,308	-	-	-
	Orijen	0,587	0,059	0,059	0,118	-
Crna Gora	Durmitor	0,213	0,300	-	0,400	0,050
	Lovćen	0,438	0,188	-	0,125	-
	Šasko jezero	0,750	0,062	0,126	-	-
Makedonija	Negotino	0,364	0,091	0,182	0,091	-
	Olimp	0,389	0,389	-	0,166	-
	Volos	0,800	0,133	-	-	-
Grčka	Skiros	0,470	0,412	-	0,059	-
	Kios	0,455	0,182	-	0,363	-
	Lesvos	0,577	0,192	-	0,154	-
Italija	Sardinija	-	0,429	-	0,571	-
	Alkoj	0,445	0,333	-	-0,111	-
Španija	Agost	0,125	0,250	-	0,250	-
	Alikante	0,850	0,100	-	0,050	-

**Tabela 41.** Učestalost genotipova *Est-4* lokusa populacija vrste *E. tenax*.

Zemlja	Populacija	genotipovi <i>Est-4</i> lokusa							
		98/9 8	98/10 0	98/10 2	100/10 0	100/10 2	100/10 4	102/10 2	102/10 4
Finska	Centralna Finska	-	0,133	-	0,734	-	-	0,133	-
	Helsinki	-	0,125	-	0,687	0,125	-	0,063	-
Holandija	Hag	-	0,111	0,037	0,778	-	-	0,074	-
Nemačka	Berlin	-	0,118	-	0,587	0,118	0,059	0,118	-
Češka	Telč	-	0,176	0,059	0,588	0,118	-	0,059	-
Švajcarska	Bazel	-	0,100	-	0,750	0,100	-	0,050	-
Austrija	Klagenfurt	0,056	0,222	-	0,500	0,222	-	-	-
Slovenija	Bled	-	0,095	-	0,571	0,286	-	-	0,048
Hrvatska	Gračac	-	-	-	0,727	0,182	-	0,091	-
Bosna i Hercegovina	Tjentište	-	-	-	0,789	0,159	-	0,052	-
	Trebinje	-	-	0,062	0,625	0,188	-	0,125	-
Srbija	Ludoško jezero	-	0,158	-	0,842	-	-	-	-
	Fruška gora	0,039	0,088	-	0,676	0,148	-	0,049	-
	Obedska bara	-	0,050	-	0,800	0,150	-	-	-
	Bratinac	0,095	0,143	0,048	0,571	0,095	-	0,048	-
	Đerdapsk a klisura	-	0,105	-	0,842	0,053	-	-	-
	Čačak	-	-	-	0,933	0,067	-	-	-
Crna Gora	Orijen	-	0,105	0,053	0,684	0,158	-	-	-
	Durmitor	0,017	0,083	0,007	0,744	0,107	0,017	0,025	-
	Lovćen	-	0,118	-	0,764	0,059	-	0,059	-
	Šasko jezero	-	-	-	0,941	0,059	-	-	-
Makedonij a	Negotino	-	-	-	0,909	0,091	-	-	-
Grčka	Olimp	-	0,059	-	0,647	0,235	-	0,059	-
	Volos	-	0,133	-	0,733	0,067	-	-	0,067
	Skiros	-	0,118	-	0,706	0,176	-	-	-
	Kios	-	-	-	0,818	0,091	0,091	-	-
	Lesvos	0,038	0,038	-	0,616	0,270	-	0,038	-
Italija	Sardinija	-	0,050	0,050	0,550	0,300	-	0,050	-
Španija	Alkoj	-	-	-	0,778	0,111	-	0,111	-
	Agost	0,063	0,125	0,062	0,375	0,375	-	-	-
	Alikante	-	0,095	-	0,809	0,048	-	0,048	-



Genetička struktura populacija vrste *E. tenax*

U ispitivanim populacijama vrste *E. tenax* utvrđeno je prisustvo heterozigotnih jedinki u lokusima *Est-2* i *Est-4*, dok su isključivo homozigotni genotipovi u svim uzorcima registrovani u polimorfnim lokusima *Ao*, *Got* i *Me*.

χ^2 testom analizirana je značajnost razlika dobijenih učestalosti genotipskih klasa varijabilnih lokusa od očekivanih prema Hardi-Vajnbergovim proporcijama. Utvrđeno je da su razlike statistički značajne u tri od pet varijabilnih lokusa svih analiziranih populacija (*Ao*, *Got* i *Me*; Prilog I: Tab. 1, 4, 5). U lokusu *Est-2*, statistički značajno odstupanje od očekivanih genotipskih učestalosti je registrovano u 12 populacija poreklom iz Finske (Helsinki), Holandije, Nemačke, Slovenije, Crne Gore, Makedonije, Grčke (Kios i Lesvos) i Španije (Alikante) (Prilog I: Tab. 2). Osim u sedam uzoraka poreklom iz Finske (Centralna Finska), Holandije, Srbije (Fruška gora i Bratinac), Crne Gore (Durmitor) i Španije (Alkoj i Alikante), u lokusu *Est-4* nisu utvrđene statistički značajne razlike (Prilog I: Tab. 3).

Kod svih analiziranih uzoraka u varijabilnim lokusima *Ao*, *Got* i *Me* je utvrđeno da je očekivana heterozigotnost (H_e) bila veća od izračunate (H_o) što je uticalo da vrednost Indeksa fiksacije bude pozitivna ($F_i > 0$) ukazujući na „višak“ homozigota. U slučaju lokusa *Est-2* utvrđeno je da je očekivana heterozigotnost bila manja od izračunate u populacijama iz Hrvatske, Srbije (Bratinac), Grčke (Volos i Skiros) i Italije tako da su vrednosti Indeksa fiksacije bile negativne ($F_i < 0$) u ovim uzorcima (Prilog I: Tab. 1-5). Izračunata heterozigotnost je veća od očekivane i u lokusu *Est-4* za populacije iz Austrije, Slovenije, Srbije (Ludoško jezero, Obedska bara, Đerdapska klisura, Čačak), Crne Gore (Šasko jezero), Makedonije, Grčke (Skiros i Kios) i Španije (Agost).

Na osnovu izračunatih parametara genetičke strukture populacija vrste *E. tenax* utvrđeno je da prosečne vrednosti variraju u relativno širokom opsegu. Prosečan broj alela po lokusu se kretao u opsegu od 1,3 (u populacijama iz Hrvatske, Italije i Srbije- Čačak) do 1,6 (u populacijama iz Slovenije, Srbije- Fruška gora, Crne Gore- Orijen, Durmitor, Lovćen, Makedonije i Grčke- Volos). Prema kriterijumu 0,95 učestalost polimorfnih lokusa bila je 27,8 u svim populacijama, sem u tri populacije poreklom iz Srbije (Čačak), Crne Gore (Šasko jezero) i Makedonije (22,2), dok se populacija se grčkog ostrva Lesvos izdvojila najmanjom vrednošću učestalosti polimorfnih lokusa od 16,7. Vrednosti polimorfnosti na osnovu kriterijuma 0,95 i 0,99 se ne razlikuju. U svim analiziranim populacijama je očekivana vrednost heterozigotnosti prema Hardi-Vajnbergovom zakonu bila veća od dobijene. Najmanja izračunata prosečna heterozigotnost zabeležena je u populaciji sa Šaskog jezera u Crnoj Gori ($H_o = 0,007$), a najveća u španskoj populaciji Agost ($H_o = 0,063$) (Tab. 42).

Na osnovu učestalosti alela i njihove distribucije analizirano je prisustvo čestih, retkih i jedinstvenih alela u polimorfnim lokusima.

U lokusu *Ao*, alel Ao^{100} je prisutan kao čest (učestalost $> 0,5$) u svim analiziranim populacijama, osim u populacijama iz Srbije (Đerdapska klisura i Čačak), gde se Ao^{98} javlja kao čest alel. U populaciji iz Slovenije, alel Ao^{98} je imao učestalost manju od 0,05 (redak alel), dok su dve populacije (Gračac- Hrvatska i Lesvos- Grčka) bile monomorfne za ovaj lokus (registrovan jedino alel Ao^{98}) (Tab. 43).

Analizom distribucije čestih alela u lokusu *Est-2*, u svim populacijama vrste *E. tenax* je utvrđeno prisustvo zajedničkog čestog alela u lokusu *Est-2*¹⁰⁰, osim u dve populacije (Durmitor i Sardinija), u kojima je alel *Est-2*¹⁰⁴ imao učestalost veću od 0,500. Alel *Est-2*⁹⁶ je zabeležen kao redak u sedam od 31 analizirane populacije. U populaciji sa Fruške gore je



Rezultati

utvrđeno prisustvo dva retka alela (*Est-2⁹⁸* i *Est-2¹⁰²*), dok je u populaciji sa Šaskog jezera registrovano prisustvo jednog retkog alela (*Est-2¹⁰⁴*). Jedinostveni alel *Est-2¹⁰⁶* je zabeležen u populaciji sa Durmitora (Tab. 44).

Tabela 42. Parametri genetičke strukture populacija vrste *E. tenax*.

Zemlja	Populacija	<i>n</i> (SE)	<i>A</i> (SE)	<i>P</i> _(0,95)	<i>H</i> _o (SE)	<i>H</i> _e (SE)
Finska	Centralna Finska	6,9 (1,1)	1,4 (0,2)	27,8	0,027 (0,021)	0,116 (0,046)
	Helsinki	5,4 (1,3)	1,4 (0,2)	27,8	0,014 (0,014)	0,116 (0,049)
Holandija	Hag	8,9 (2,3)	1,5 (0,2)	27,8	0,028 (0,021)	0,140 (0,057)
Nemačka	Berlin	6,8 (1,2)	1,5 (0,2)	27,8	0,026 (0,019)	0,118 (0,047)
Češka	Telč	6,5 (1,3)	1,4 (0,2)	27,8	0,042 (0,029)	0,135 (0,053)
Švajcarska	Bazel	8,3 (1,3)	1,5 (0,2)	27,8	0,029 (0,020)	0,130 (0,053)
Austrija	Klagenfurt	7,6 (1,8)	1,4 (0,2)	27,8	0,044 (0,031)	0,116 (0,046)
Slovenija	Bled	7,4 (2,1)	1,6 (0,2)	27,8	0,031 (0,025)	0,106 (0,044)
Hrvatska	Gračac	5,0 (0,8)	1,3 (0,1)	22,2	0,051 (0,041)	0,089 (0,042)
Bosna i Hercegovina	Tjentište	10,3 (1,2)	1,4 (0,2)	27,8	0,027 (0,020)	0,125 (0,053)
	Trebinje	5,2 (1,3)	1,5 (0,2)	27,8	0,035 (0,025)	0,132 (0,052)
Srbija	Ludoško jezero	7,2 (1,3)	1,4 (0,2)	27,8	0,022 (0,015)	0,106 (0,046)
	Fruška gora	57,6 (8,8)	1,6 (0,3)	27,8	0,046 (0,034)	0,132 (0,054)
	Obedska bara	8,4 (1,5)	1,5 (0,2)	27,8	0,028 (0,019)	0,113 (0,047)
	Bratinac	8,5 (1,6)	1,5 (0,2)	27,8	0,045 (0,032)	0,139 (0,054)
	Đerdapska klisura	8,9 (1,3)	1,4 (0,2)	27,8	0,034 (0,026)	0,095 (0,041)
	Čačak	5,3 (1,4)	1,3 (0,1)	22,2	0,025 (0,021)	0,095 (0,043)
Crna Gora	Orijen	5,6 (1,5)	1,6 (0,3)	27,8	0,024 (0,018)	0,117 (0,050)
	Durmitor	64,6 (8,2)	1,6 (0,3)	27,8	0,031 (0,022)	0,132 (0,054)
	Lovćen	5,6 (1,5)	1,6 (0,2)	27,8	0,027 (0,019)	0,120 (0,049)
	Šasko jezero	6,5 (1,4)	1,4 (0,2)	22,2	0,007 (0,005)	0,097 (0,043)
Makedonija	Negotino	4,0 (0,8)	1,6 (0,3)	22,2	0,020 (0,016)	0,133 (0,059)
Grčka	Olimp	6,6 (1,7)	1,5 (0,2)	27,8	0,038 (0,026)	0,138 (0,056)
	Volos	5,6 (1,3)	1,6 (0,2)	27,8	0,026 (0,018)	0,117 (0,050)
	Skios	11,7 (1,3)	1,5 (0,2)	27,8	0,042 (0,030)	0,104 (0,043)
	Kios	10,7 (0,3)	1,4 (0,2)	27,8	0,020 (0,014)	0,115 (0,050)
	Lesvos	21,9 (1,4)	1,4 (0,2)	16,7	0,032 (0,22)	0,081 (0,042)
Italija	Sardinija	16,9 (1,7)	1,3 (0,1)	27,8	0,046 (0,032)	0,104 (0,041)
Španija	Alkoj	7,2 (0,5)	1,4 (0,2)	27,8	0,031 (0,025)	0,106 (0,043)
	Agost	12,3 (0,9)	1,5 (0,2)	27,8	0,063 (0,043)	0,158 (0,063)
	Alikante	15,7 (1,1)	1,4 (0,2)	27,8	0,013 (0,009)	0,118 (0,053)

n - prosečan broj jedinki po lokusu; *A* - prosečan broj alela po lokusu; SE - standardna greška; *P*_(0,95) - učestalost polimorfnihih lokusa na osnovu kriterijuma 0,95; *H*_o - izračunata prosečna heterozigotnost; *H*_e - očekivana prosečna heterozigotnost prema Hardi-Vajnbergovim proporcijama.



Tabela 43. Distribucija čestih i retkih alela *Ao* lokusa populacija vrste *E. tenax*.

Zemlja	Populacija	aleli <i>Ao</i> lokusa		
		98	100	102
Finska	Centralna Finska	-	x	m
	Helsinki	x	m	x
	Holandija	Hag	x	m
Nemačka	Berlin	-	m	x
Češka	Telč	x	m	x
Švajcarska	Bazel	x	x	x
Austrija	Klagenfurt	x	m	x
Slovenija	Bled	r	m	x
Hrvatska	Gračac	m	-	-
Bosna i Hercegovina	Tjentište	x	x	x
	Trebinje	x	x	x
Srbija	Ludoško jezero	x	m	x
	Fruška gora	x	x	x
	Obedska bara	x	m	x
	Bratinac	x	m	x
	Đerdapska klisura	m	x	-
	Čačak	m	x	-
		Orijen	x	m
Crna Gora	Durmitor	x	x	x
	Lovćen	x	m	x
	Šasko jezero	x	m	-
Makedonija	Negotino	x	x	x
Grčka	Olimp	x	x	x
	Volos	x	m	m
	Skiros	x	m	x
	Kios	x	m	-
	Lesvos	m	-	-
Italija	Sardinija	x	m	-
Španija	Alkoj	x	m	x
	Agost	x	x	x
	Alikante	x	m	x

m - učestalost alela veća od 50%; x - učestalost alela veća od 5%; r - učestalost alela manja od 5%


Tabela 44. Distribucija čestih, retkih i jedinstvenih alela *Est-2* lokusa populacija vrste *E.tenax*.

Zemlja	Populacija	Aleli <i>Est-2</i> lokusa					
		96	98	100	102	104	106
Finska	Centralna Finska	x	-	m	-	x	-
	Helsinki	-	-	x	x	x	-
Holandija	Hag	x	-	m	-	x	-
Nemačka	Berlin	x	-	m	x	x	-
Češka	Telč	-	-	m	x	x	-
Švajcarska	Bazel	r	-	m	-	x	-
Austrija	Klagenfurt	x	-	x	-	x	-
Slovenija	Bled	x	-	m	-	x	-
Hrvatska	Gračac	x	-	x	-	x	-
Bosna i Hercegovina	Tjentište	x	x	m	-	x	-
	Trebinje	r	-	m	x	x	-
Srbija	Ludoško jezero	r	-	m	-	x	-
	Fruška gora	x	r	m	r	x	-
	Obedska bara	x	-	m	-	x	-
	Bratinac	x	-	m	-	x	-
	Đerdapska klisura	x	-	m	-	x	-
	Čačak	x	-	m	x	x	-
Crna Gora	Orijen	x	x	m	x	x	-
	Durmitor	r	-	x	-	m	r u
	Lovćen	x	x	m	-	x	-
	Šasko jezero	-	x	m	x	r	-
Makedonija	Negotino	x	x	x	x	x	-
Grčka	Olimp	x	-	m	-	x	-
	Volos	r	-	m	-	x	-
	Skiros	r	-	m	-	x	-
	Kios	-	-	m	-	x	-
	Lesvos	r	-	m	-	x	-
Italija	Sardinija	-	-	x	-	m	-
Španija	Alkoj	x	-	m	-	x	-
	Agost	x	-	x	-	x	-
	Alikante	-	-	m	-	x	-

m - učestalost alela veća od 50%; x - učestalost alela veća od 5%; r - učestalost alela manja od 5%; u - jedinstveni aleli



U svim populacijama vrste *E. tenax* je utvrđeno prisustvo zajedničkog čestog alela u lokusu *Est-4* (*Est-4*¹⁰⁰). U ovom lokusu su takođe zabeleženi retki aleli. Tako je u sedam od 31 analizirane populacije, alel *Est-4*⁹⁸ imao učestalost manju od 0,05, dok su aleli *Est-4*¹⁰² i *Est-4*¹⁰⁴ zabeleženi kao retki u po pet analiziranih populacija (Tab. 45).

Tabela 45. Distribucija čestih i retkih i alela *Est-4* lokusa populacija vrste *E. tenax*.

Zemlja	Populacija	Aleli <i>Est-4</i> lokusa			
		98	100	102	104
Finska	Centralna	x	m	x	-
	Finska	x	m	x	-
	Helsinki	x	m	x	-
Holandija	Hag	x	m	x	-
Nemačka	Berlin	x	m	x	r
Češka	Telč	x	m	x	-
Švajcarska	Bazel	r	m	x	-
Austrija	Klagenfurt	x	m	x	-
Slovenija	Bled	r	m	x	r
Hrvatska	Gračac	-	m	x	-
Bosna i Hercegovina	Tjentište	-	m	x	-
	Trebinje	r	m	x	-
Srbija	Ludoško jezero	x	m	-	-
	Fruška gora	x	m	x	-
	Obedska bara	r	m	x	-
	Bratinac	x	m	x	-
	Đerdapska klisura	x	m	r	-
	Čačak	-	m	r	-
	Orijen	x	m	x	-
Crna Gora	Durmitor	x	m	x	r
	Lovćen	x	m	x	-
	Šasko jezero	-	m	r	-
Makedonija	Negotino	-	m	r	-
	Olimp	r	m	x	-
Grčka	Volos	x	m	x	r
	Skiros	x	m	x	-
	Kios	-	m	r	r
	Lesvos	x	m	x	-
Italija	Sardinija	r	m	x	-
Španija	Alkoj	-	m	x	-
	Agost	x	m	x	-
	Alikante	r	m	x	-

m - učestalost alela veća od 50%; x - učestalost alela veća od 5%; r - učestalost alela manja od 5%



U lokusu *Got*, alel *Got*¹⁰⁰ je prisutan kao čest na svim analiziranim lokalitetima, sem u populacijama iz Srbije (Ludoško jezero), Crne Gore (Šasko jezero) i Grčke (Kios i Lesvos) gde se *Got*⁹⁴ javlja kao čest alel (Tab. 46).

Tabela 46. Distribucija čestih i retkih i alela *Got* lokusa populacija vrste *E. tenax*.

Zemlja	Populacija	aleli <i>Got</i> lokusa	
		94	100
Finska	Centralna		
	Finska	x	m
	Helsinki	x	m
Holandija	Hag	x	m
Nemačka	Berlin	x	m
Češka	Telč	x	m
Švajcarska	Bazel	x	m
Austrija	Klagenfurt	x	m
Slovenija	Bled	x	m
Hrvatska	Gračac	x	m
Bosna i Hercegovina	Tjentište	x	m
	Trebinje	x	m
Srbija	Ludoško jezero	m	x
	Fruška gora	x	m
	Obedska bara	x	m
	Bratinac	x	m
	Đerdapska klisura	x	m
	Čačak	x	x
		Orijen	x
Crna Gora	Durmitor	x	m
	Lovćen	x	m
	Šasko jezero	m	x
Makedonija	Negotino	x	m
Grčka	Olimp	x	m
	Volos	x	m
	Skiros	x	m
	Kios	m	x
	Lesvos	m	x
Italija	Sardinija	x	m
Španija	Alkoj	x	m
	Agost	x	m
	Alikante	x	m

m - učestalost alela veća od 50%; x - učestalost alela veća od 5%; r - učestalost alela manja od 5%



U lokusu za malični enzim, alel Me^{100} je bio čest u 15 analiziranih populacija. Za razliku od Me^{100} , alel Me^{98} je imao učestalost veću od 0,500 u šest populacija (populacije iz Češke, Hrvatske, Srbije- Ludoško jezero, Đerdapska klisura i Čačak, kao i jedna populacija iz Španije- Alkoj), a kao redak je registrovan u populaciji iz Slovenije. Alel Me^{102} je prisutan kao čest u populacijama poreklom iz Finske (Centralna Finska), Nemačke i Crne Gore (Orijen) (Tab. 47).

Tabela 47. Distribucija čestih i retkih i alela Me lokusa populacija vrste *E. tenax*.

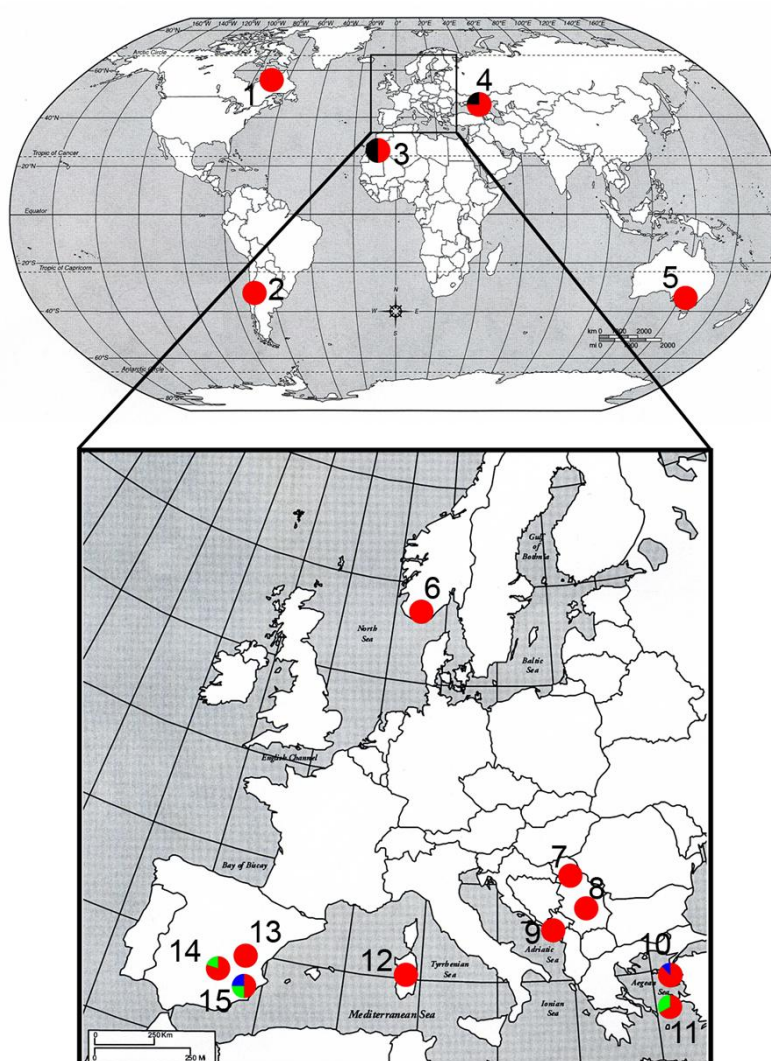
Zemlja	Populacija	aleli Me lokusa		
		98	100	102
Finska	Centralna Finska	x	x	m
	Helsinki	-	m	x
	Holandija	Hag	x	x
Nemačka	Berlin	-	x	m
Češka	Telč	m	x	-
Švajcarska	Bazel	x	m	x
Austrija	Klagenfurt	x	m	-
Slovenija	Bled	r	m	x
Hrvatska	Gračac	m	x	-
Bosna i Hercegovina	Tjentište	x	m	-
	Trebinje	x	m	-
	Ludoško jezero	m	x	-
	Fruška gora	x	m	x
Srbija	Obedska bara	x	m	x
	Bratinac	x	m	x
	Đerdapska klisura	m	x	-
	Čačak	m	x	-
	Orijen	x	x	m
Crna Gora	Durmitor	x	m	x
	Lovćen	x	m	x
	Šasko jezero	x	m	-
	Makedonija	Negotino	x	m
Grčka	Olimp	x	x	x
	Volos	x	x	x
	Skiros	x	m	x
	Kios	x	x	x
	Lesvos	x	x	x
	Italija	Sardinija	x	m
Španija	Alkoj	m	x	-
	Agost	x	x	x
	Alikante	x	x	x

m - učestalost alela veća od 50%; x - učestalost alela veća od 5%; r - učestalost alela manja od 5%



4.4.2.2. Varijabilnost 3' kraja gena COI mtDNK

Za analizu diverziteta COI mtDNK, u radu je amplificiran i sekvenciran 3' kraj gena COI mtDNK 50 jedinki vrste *E. tenax* sakupljenih na 15 lokaliteta poreklom iz Kanade (Kvebek), Čilea (Kahapoal), Australije (Tasmanija), Rusije (Kavkaz), Norveške (Lindenes), Srbije (Fruška gora i Ozren), Crne Gore (Morinj), Grčke (Lesvos i Kios), Italije (Sardinija), i Španije (Kanarska ostrva, Alkoj, Agost i Alikante) (Sl.). Detektovano je ukupno četiri haplotipa (I-IV) sa međusobnim razlikama od jednog nukleotida. Utvrđeno je prisustvo glavnog haplotipa (haplotip I - crvena boja), koji je prisutan u svim analiziranim populacijama. Haplotip II (zeleno boja) registrovan je u populacijama Kios (Grčka), Agost i Alikante (Španija), dok je haplotip III (plava boja) utvrđen u populacijama Alikante i Lesvos. Četvrti haplotip (crna boja) je registrovan u populacijama Kavkaz i Kanarska ostrva (Sl. 39).



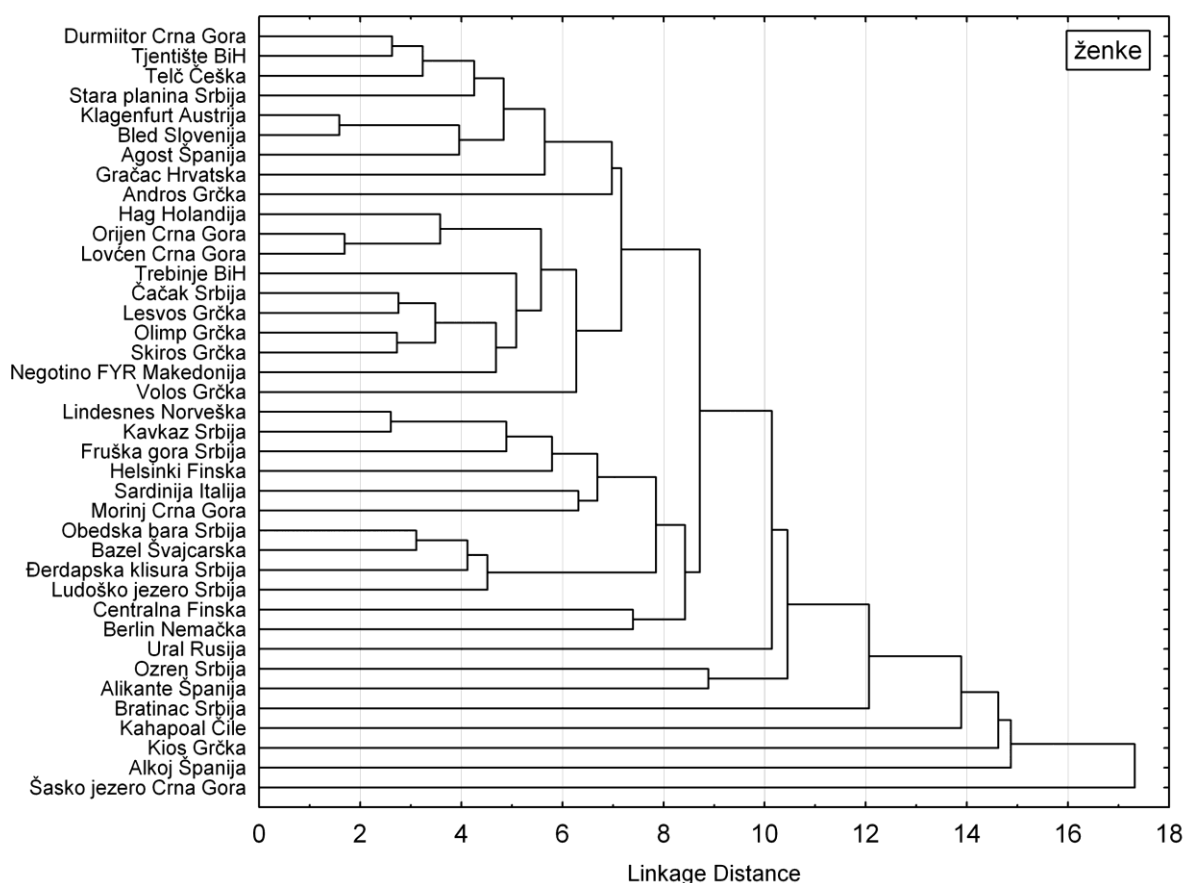
Slika 39. Pregled haplotipova COI mtDNK u populacijama vrste *E. tenax*:1. Kvebek, Kanada; 2. Kahapoal, Čile; 3. Kanarska ostrva, Španija; 4. Kavkaz, Rusija; 5. Tasmanija, Australija; 6. Lindenes, Norveška 7. Fruška gora, Srbija; 8. Ozren, Srbija; 9. Morinj, Crna Gora; 10. Lesvos, Grčka; 11. Kios, Grčka; 12. Sardinija, Italija; 13. Alkoj, Španija; 14. Agost, Španija; 15. Alikante, Španija.



4.4.3. Nepodudarnost fenotipskog, alozimskog i mtDNK diverziteta

Fenetička sličnost

Klaster analiza i konstruisanje fenograma fenetičke sličnosti konspecifičkih populacija vrste *E. tenax* izvršena je UPGMA metodom na osnovu kvadrata Mahalanobisove distance (D_{Mah}) (Prilog II; Tab. 1). Analizom ženki, dobijene D_{Mah} vrednosti su bile najmanje za par populacija iz Slovenije i Austrije ($D_{Mah} = 1,59$) i dve crnogorske populacije (Orijen i Lovćen; $D_{Mah} = 1,69$), dok su najveće vrednosti zabeležene za parove Kahapoal, Čile / Kios, Grčka ($D_{Mah} = 26,15$) i Šasko jezero, Crna Gora / Andros, Grčka ($D_{Mah} = 25,24$). U skladu sa navedenim rezultatima kvadrata Mahalanobisove distance, konspecifičke populacije vrste *E. tenax* formiraju odgovarajuće klustere. Fenogram dobijen analizom ženki ukazuje na sličnost jedinki poreklom iz geografski udaljenih područja. Ženke sakupljene na Šaskom jezeru (Crna Gora) pokazuju najmanju sličnost tj. najveću udaljenost od ostalih uzoraka vrste *E. tenax* (Sl. 40).

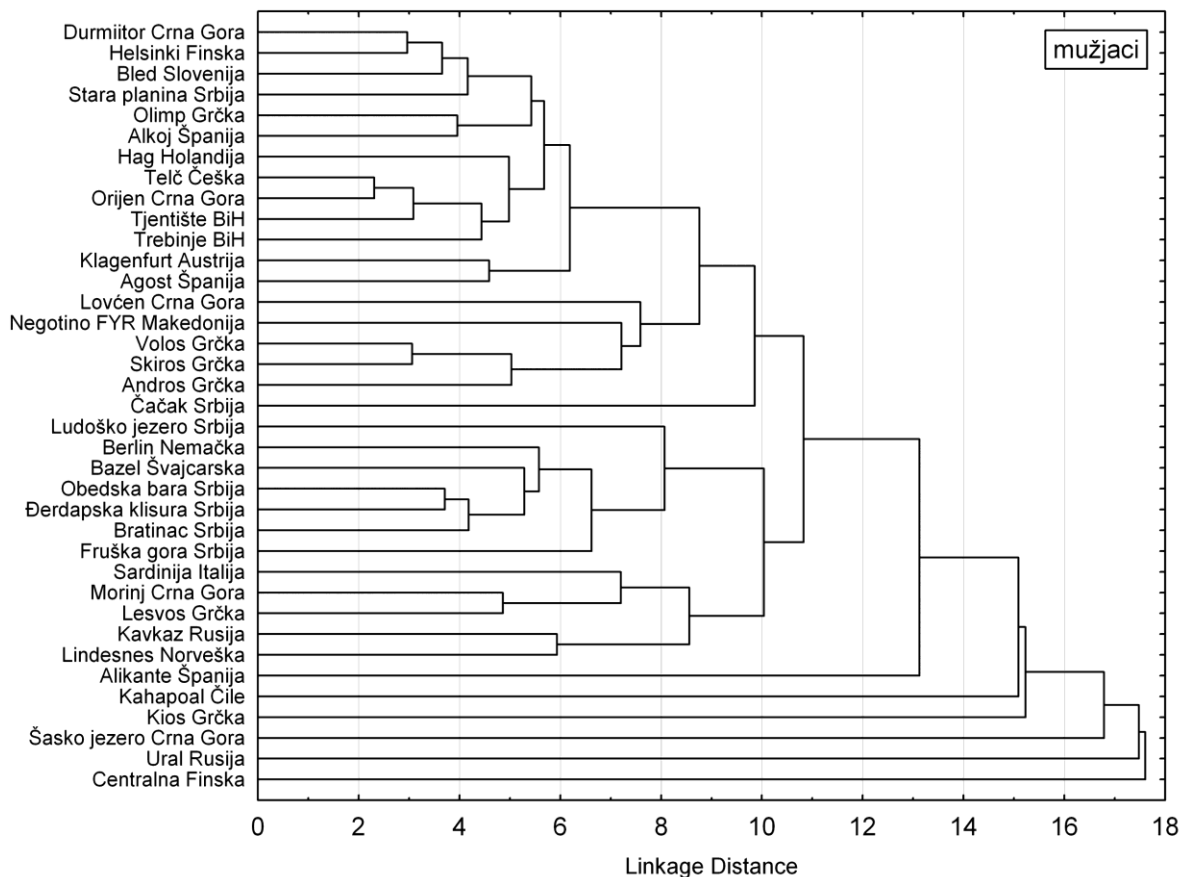


Slika 40. UPGMA fenogram na osnovu kvadrata Mahalanobisove distance ženki populacija vrste *E. tenax*.

Na osnovu matrice kvadrata Mahalanobisove distance (Prilog II; Tab. 2) uočena je najveća sličnost mužjaka poreklom iz Telča, Češka i Orijena, Crna Gora ($D_{Mah} = 2,31$), kao i



parova populacija Tjentište, BiH / Orijen, Crna Gora ($D_{Mah} = 2,34$) i Helsinki, Finska / Durmitor, Crna Gora ($D_{Mah} = 2,96$). Najveća vrednosti D_{Mah} zabeležena je za mužjake poreklom iz Alikantea, Španija i centralne Finske ($D_{Mah} = 28,67$). Fenogram dobijen analizom mužjaka ukazuje i na sličnost jedinki dve grčke populacije (Volos i Skiros), dok su mužjaci iz centralne Finske i Urala (Rusija) fenetički najudaljenije od drugih konspecifičkih populacija (Sl. 41).



Slika 41. UPGMA fenogram na osnovu kvadrata Mahalanobisove distance mužjaka populacija vrste *E. tenax*.

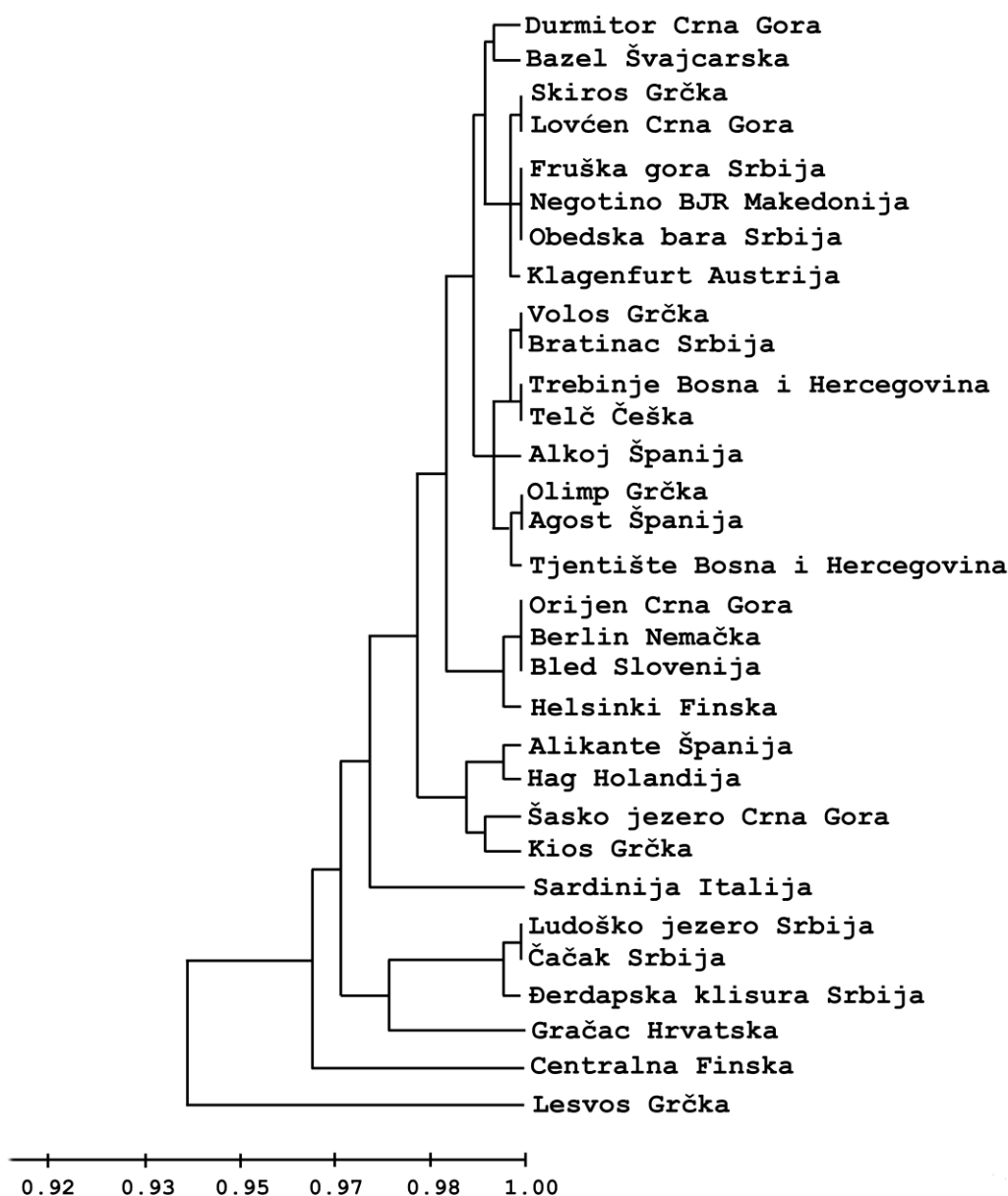
Genetički odnosi između konspecifičkih populacija

Na osnovu učestalosti alela svih analiziranih lokusa su izračunate prosečna genetička bliskost (I ; Nei, 1978) i genetička udaljenost (D ; Nei, 1978) između analiziranih populacija vrste *E. tenax* (Prilog II; Tab. 3). Dobijene vrednosti genetičke bliskosti su se kretale u opsegu od 0,906 do 1,000, dok su se vrednosti genetičke udaljenosti kretale u opsegu od 0,000 do 0,099. Najveće prosečne vrednosti genetičke bliskosti ($I = 1,000$), i najmanje prosečne vrednosti genetičke udaljenosti ($D = 0,000$) izračunate su za parove populacija Agost / Olimp, Trebinje / Olimp, Telč / Olimp, Lovćen / Skiros, Klagenfurt / Skiros, Obedska bara / Skiros, Telč / Volos, Bratinac / Volos, Negotino / Fruška gora, Obedska bara / Fruška gora, Berlin / Orijen, Bled / Orijen, Negotino / Lovćen, Obedska bara / Lovćen, Trebinje / Telč, Bratinac / Telč, Negotino / Obedska bara, Klagenfurt / Obedska bara, Berlin / Bled i Hag / Bratinac.

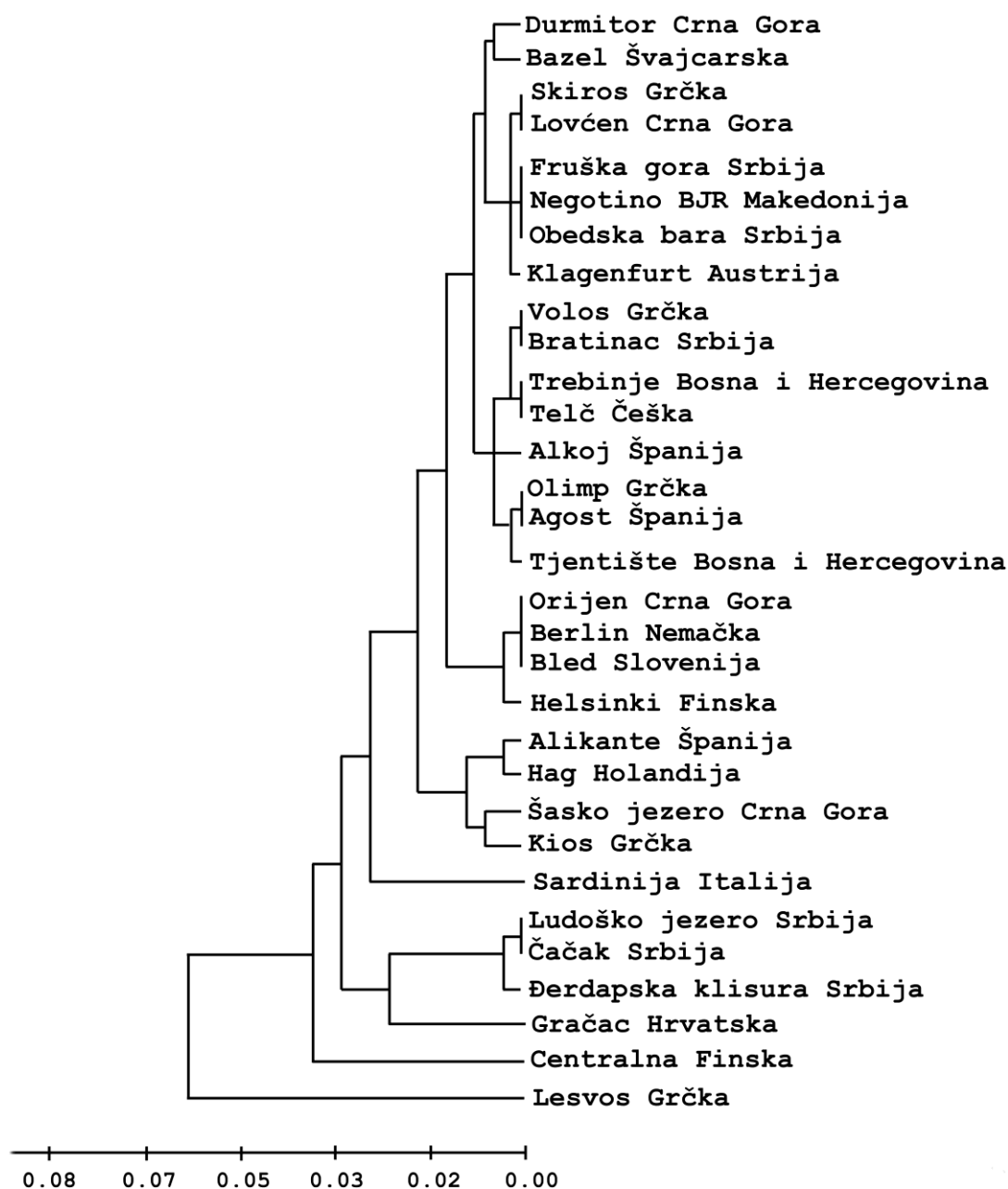


Prosečna genetička bliskost je imala najnižu vrednost za parove populacija Centralna Finska / Lesvos ($I = 0,906$), Berlin / Lesvos ($I = 0,907$), Helsinki / Lesvos ($I = 0,909$) i Bled / Lesvos ($I = 0,909$). Identični podaci su dobijeni nakon izračunavanja genetičke udaljenosti jer su najveće vrednosti zabeležene za parove Centralna Finska / Lesvos ($D = 0,099$), Berlin / Lesvos ($D = 0,097$), Helsinki / Lesvos ($D = 0,095$) i Bled / Lesvos ($D = 0,095$).

Na osnovu izračunatih koeficijenata genetičke bliskosti i udaljenosti (Prilog II; Tab. 3), UPGMA klaster metodom formirani su dendrogrami genetičkih odnosa populacija vrste *E. tenax*. Dendrogrami su u saglasnosti sa prethodno navedenim rezultatima, i pokazuju da posebne klustere formiraju geografski udaljene populacije sa najmanjim vrednostima parametara međupopulacione diferencijacije (Sl. 42-43).



Slika 42. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrste *E. tenax* prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (I ; Nei, 1978). (Farris, 1972 " f " = 3,899; Prager and Wilson, 1976 " F " = 0,857; % standardne devijacije Fitch and Margoliash, 1967 = 1,214; kofenetička korelacija = 0,770).

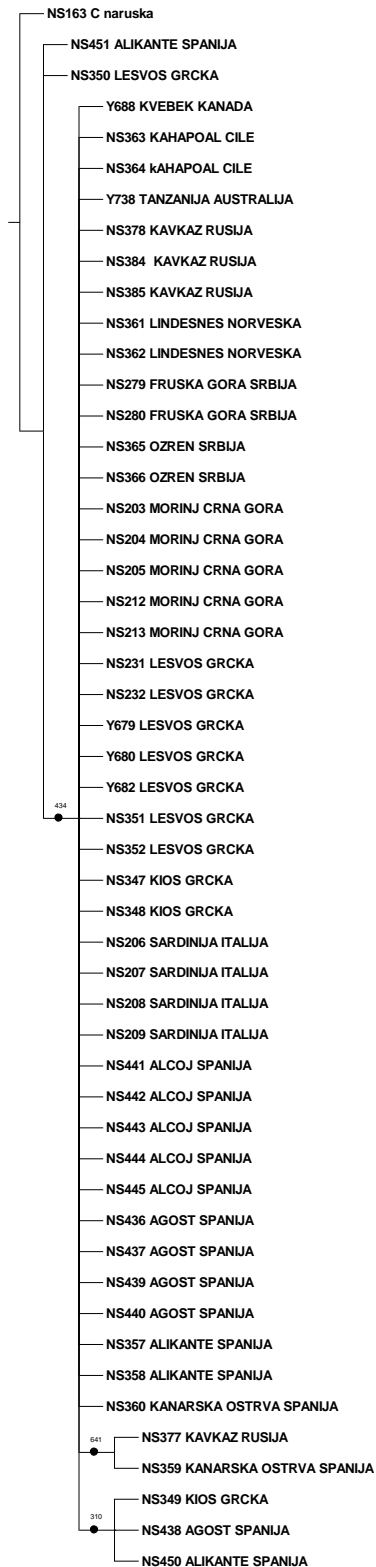


Slika 43. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrste *E. tenax* prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (D ; Nei, 1978). (Farris, 1972 "f" = 4,024; Prager and Wilson, 1976 "F" = 40,131; % standardne devijacije Fitch and Margoliash, 1967 = 324,190; kofenetička korelacija = 0,772).

Analizom sekvence 3' kraja COI mtDNK 50 jedinki vrste *E. tenax* detektovana su četiri haplotipa i tri varijabilne pozicije. Analizom parsimonije haplotipova vrste *E. tenax* sa vrstom *C. naruska* (Milankov i sar., 2010b) kao autgrupom konstruisan je kladogram čija topologija oslikava mali intraspecijski diverzitet na nivou sekvenci mtDNK. Kod najvećeg broja jedinki registrovan je haplotip I. Tri jedinke poreklom iz Grčke (Kios) i Španije (Agost i Alikante) su se od ostalih konspecifičkih jedinki razlikovale u jednoj nukleotidnoj supstituciji (poseduju



haplotip II) te su grupisane u poseban klaster. Dve jedinke koje poseduju haplotip III (NS461 Alikante, Španija i NS360 Lesvos, Grčka) čine zaseban klaster, dok treću grupu formiraju jedinke koje poseduju haplotip IV (NS377 Kavkaz, Rusija i NS359 Kanarska ostrva, Španija) (Sl. 44).



Slika 44. Kladogram uzoraka vrste *E. tenax* dobijen na osnovu sekvenci 3' kraja COI mtDNK (1 stablo, L=94 koraka, Ci=100, Ri=100).



UPGMA fenogrami konstruisani na osnovu parametara oblika krila omogućili su sagledavanje fenetičke divergencije konspicijivih populacija vrste *E. tenax*. Međutim, fenogram dobijen analizom mužjaka je imao različitu topologiju od fenograma konstruisanog na osnovu parametara oblika krila ženki. Tako se, na primer, najveća sličnost uočava između ženki populacija iz Slovenije i Austrije i dve crnogorske populacije Orijen i Lovćen, dok su na fenogramu mužjaka fenetički najbliži parovi populacija Telč / Orijen i Tjentište / Orijen. Neusaglašenost fenetičkih odnosa se potvrđuje i poređenjem fenetički najudaljenijih parova populacija, gde se najmanjom sličnošću u uzorku ženki izdvajaju parovi Kahapoal / Kios i Šasko jezero / Andros, dok su kod mužjaka fenetički najudaljenije jedinke poreklom iz Alikantea i centralne Finske.

Pored toga, fenetički odnosi prikazani fenogramima nisu u saglasnosti sa odnosima datih uzoraka na dendrogramima konstruisanim na osnovu alozima. U radu je odsustvo genetičke diferencijacije ($I = 1,000$, $D = 0,000$) registrovano između 20 parova konspicijivih populacija, među kojima nisu i fenetički najbliži parovi. U skladu sa navedenim razlikama o fenetičkoj i genetičkoj sličnosti, nije utvrđena podudarnost u topologiji dobijenih fenograma i dendrograma.

Dendrogrami genetičkih odnosa konstruisani na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti i udaljenosti nisu u saglasnosti sa kladogramom dobijenim na osnovu COI mtDNK. Kladogram oslikava mali intraspecijiski diverzitet na nivou sekvenci mtDNK i ukazuje na gotovo potpuni izostanak genetičke različitosti između uzoraka vrste *E. tenax* poreklom iz geografski udaljenih područja.

4.5. DISTRIBUCIJA FENOTIPSKOG DIVERZITETA

4.5.1. Polni dimorfizam vrste *E. tenax*

4.5.1.1. Karakteri abdomena

U radu su analizirane polne razlike u veličini, obliku i obojenosti šara na tergita 2 i 3 abdomena 845 jedinki (473 mužjaka i 372 ženki) vrste *E. tenax*.

Analizom tergita 2 utvrđeno je prisustvo osam morfova od kojih su četiri žuta, dva narandžasta i dva braon. Analizom tergita 3 registrovano je sedam morfova od kojih su četiri žuta, jedan narandžasti, jedan braon obojenosti i B7 morf koji predstavlja potpuno crni tergite bez prisustva šara. Kombinovanjem utvrđenih morfova tergita 2 (A1-A8) i tergita 3 (B1-B7) registrovano je 28 abdominalnih fenotipova.

Analizom distribucije utvrđenih morfova tergita 2 i 3, kao i njihovih kombinacija registrovane su jasne interseksualne razlike u obojenosti abdomena. Polni dimorfizam je uočljiv na oba tergita, ali je izraženiji na tergitu 3 gde mužjaci obično poseduju žučkasti pigment (morf A2 je zastupljen učestalošću 0,52), a kod ženki on odsustvuje. Ispitivani mužjaci, generalno, imaju svetlije abdomene od ženki, dok ženke imaju crn tergite 3 (morf B7) sa parom polukružnih mrlja na tergitu 2 (Tab. 48).

Od 28 fenotipova dobijenih kombinovanjem fenotipskih varijanti tergita 2 i 3, 17 fenotipova je registrovano kod ženki, a 21 fenotip kod mužjaka, dok je deset fenotipova zastupljeno kod oba pola (A2B7, A4B1, A4B2, A4B5, A4B6, A5B6, A6B5, A6B7, A7B7 i A8B7). Kod ženki su najčešće zastupljeni A1B7 i A7B7, dok je kod mužjaka najveća učestalost izračunata za svetle fenotipove A2B2, A2B3 i A3B3 (Tab. 49).



Tabela 48. Distribucija utvrđenih morfova tergit 2 i 3 mužjaka i ženki vrste *E. tenax* (bela boja predstavlja žutu obojenost; šrafirana polja predstavljaju narandžastu obojenost, dvostruko šrafirana polja predstavljaju braon obojenost, a crna boja crnu obojenost na abdomenu).































tergit 2		mužjaci	ženke	tergit 3		mužjaci	ženke
	A1	-	0,47		B1	0,02	0,15
	A2	0,52	0,01		B2	0,40	0,03
	A3	0,20	0,01		B3	0,24	-
	A4	0,11	0,28		B4	0,08	-
	A5	0,01	0,04		B5	0,09	0,01
	A6	0,03	0,02		B6	0,06	0,07
	A7	0,07	0,16		B7	0,11	0,74
	A8	0,06	0,01				



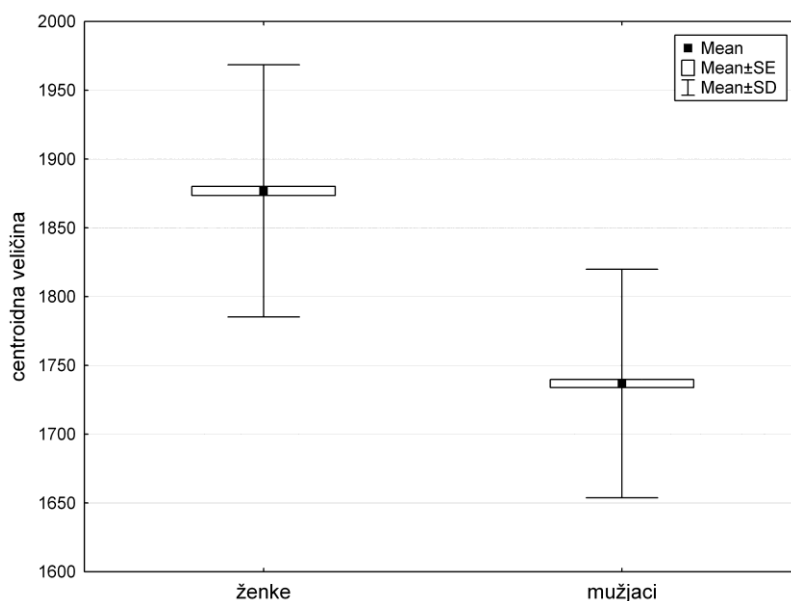
Tabela 49. Distribucija abdominalnih fenotipova mužjaka i ženki vrste *E. tenax*. Osenčena polja označavaju odsustvo kombinacije morfova tergita 2 i 3.

Tergit 2																	
		A1		A2		A3		A4		A5		A6		A7		A8	
Tergit 3		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
	B1	-	0,04	-	0,01			0,02	0,11								
	B2			0,31	-	0,02	-	0,06	0,03								
	B3			0,14	-	0,10	-										
	B4			0,01	-	0,07	-										
	B5			0,05	-	0,01	-	0,01	0,01			0,02	0,01				
	B6	-	0,01	0,01	-			0,01	0,04	0,01	0,01	-	0,01	0,01	-	0,03	-
	B7	-	0,42	0,01	0,01			-	0,09	-	0,03	0,01	0,01	0,06	0,15	0,03	0,01



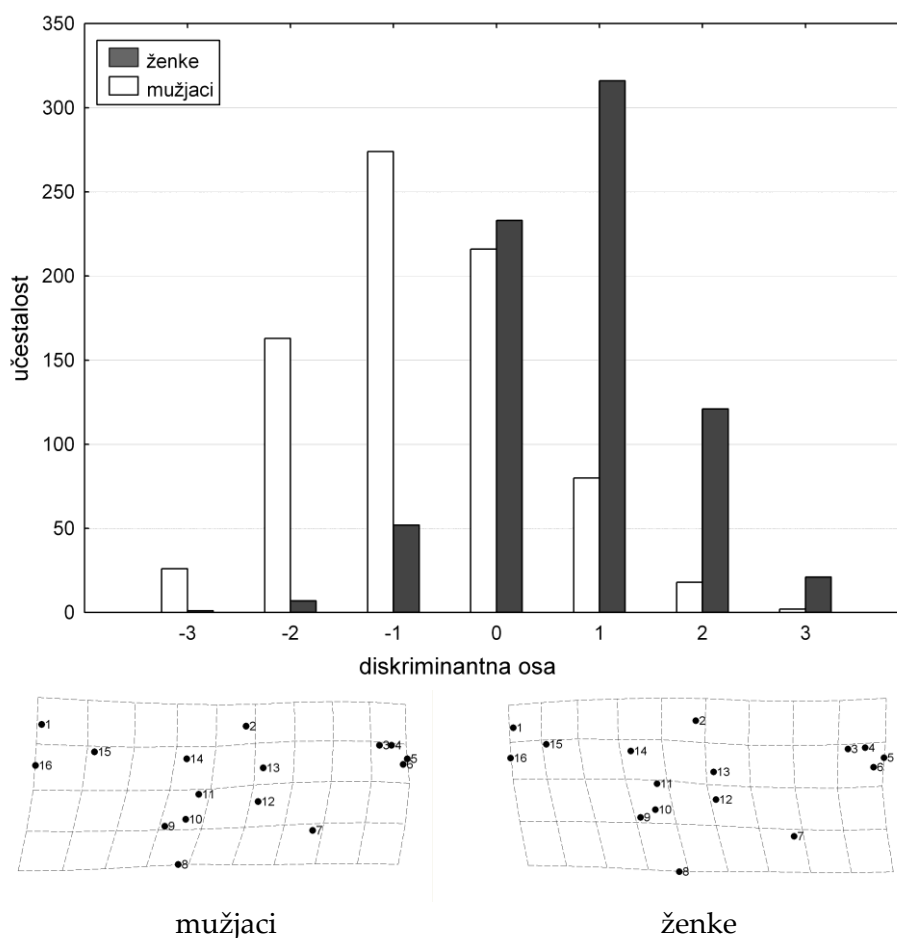
4.5.1.2. Karakteri krila

U radu su metodom geometrijske morfometrije analizirane fenotipske varijacije parametara krila 753 ženke i 783 mušjaka vrste *E. tenax* i registrovan je polni dimorfizam u veličini i obliku krila. Analizom varijanse centroidne veličine krila utvrđena je statistički značajna razlika u veličini krila između ženki i mušjaka ($F_{(1,15)}=987,04$; $p<0,001$). U proseku, ženke su imale veća krila od mušjaka (Sl. 45).



Slika 45. Prikaz centroidne veličine krila ženki i mušjaka vrste *E. tenax* (Mean- aritmetička sredina, SE- standardna greška \bar{x} , SD- standardna devijacija).

Polni dimorfizam vrste *E. tenax* utvrđen je i analizom oblika krila (Wilks' $\Lambda=0,393$; $F_{(28,151)}=82,80$; $p<0,001$). Kanoničkom analizom w matriksa dobijen je klasifikacioni matriks koji ukazuje da je procenat korektne klasifikacije za ženke iznosio 91,2% (od 753 ženke, 66 je klasifikovano kao mušjaci), a za mušjake 87,6% (od 783 mušjaka 97 jedinki je klasifikovano kao ženke). Za sve analizirane jedinke, procenat korektne klasifikacije iznosio je 89,4%. Regresionom analizom individualnih kanoničkih skorova i w matriksa dobijene su mreže deformacija na kojima se može videti da su se jedinke različitih polova diferencirale na osnovu razlika u položaju tačaka 2, 8, 13 i 14, od kojih je tačka 8 pokazala najveće odstupanje. Razlike u položaju ovih tačaka su uslovile i polne razlike u dužini i širini krila. Mreža devijacija u negativnom pravcu duž CV1 ose ukazuje da mušjaci imaju uža krila u odnosu na ženke (Sl. 46).



Slika 46. Distribucija ženki i mužjaka vrste *E. tenax* na osnovu oblika krila duž prve kanoničke ose (CV1). Promene u obliku krila prikazane su mrežama deformacije upotrebom *thin-plate spline* metode (promene su uvećane 3 x). Brojevi na mrežama deformacije odgovaraju položaju tačaka prikazanih na slici 8.

4.5.2. Fenotipska diferencijacija u karakteristikama abdomena populacija vrste *E. tenax* duž geografskog gradijenta Evrope

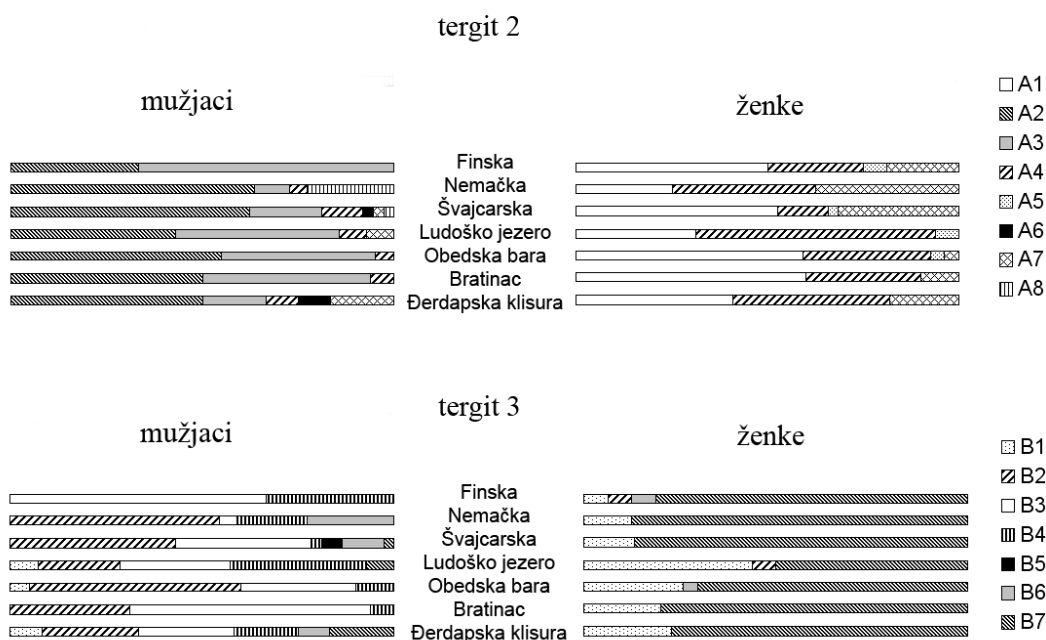
U radu je analizirana varijabilnost u veličini, obliku i obojenosti šara na tergitima 2 i 3 abdomena 261 jedinke (137 ženki i 124 mužjaka) vrste *E. tenax* uzorkovanih tokom dva meseca 2010. godine. Jedinke su sakupljene duž geografskog gradijenta Evrope, počevši od severnoevropskog uzorka iz centralne Finske, preko Nemačke (Berlin) i Švajcarske (Bazel), do Balkanskog poluostrva (Srbija sa sledećim lokalitetima: Ludoško jezero, Obedske bara, Bratinac i Đerdapska klisura).

Mušjaci i ženke su analizirani odvojeno. Analizom tergita 2 registrovano je osam morfova od kojih su četiri žuta, dva narandžasta i dva braon. Analizom tergita 3 utvrđeno je prisustvo sedam morfova od kojih su četiri žuta, jedan narandžasti, jedan braon obojenosti i B7 morf koji predstavlja potpuno crni tergit bez prisustva šara. Kombinovanjem morfova tergita 2 (A1-A8) i tergita 3 (B1-B7) dobijen je 21 abdominalni fenotip.



Analizom jedinki ženskog pola, nisu utvrđene jasne razlike između konspecifičkih populacija u obojenosti abdomena. Žuti morfovi A1 i A4 na tergitu 2 bili su najzastupljeniji u svim populacijama, dok je po jedna jedinka iz centralne Finske, Bazela (Švajcarska), Ludoškog jezera (Srbija) i Obedske bare (Srbija) imala narandžasti morf A5. U analizi tergita 3 zapaženo je da je dominantni morf u svim populacijama bio crno obojeni morf B7 (Sl. 47: Tab. 50). Fenotip A1B7 je bio prisutan kod 46,7% ženki svih analiziranih populacija (od 137 analiziranih ženki, kod 64 je registrovan fenotip A1B7). Pored dominantnog fenotipa A1B7, fenotipovi A4B1 i A4B7 su takođe bili česti u svim populacijama.

Slično ženka, i kod mužjaka je utvrđeno prisustvo zajedničkih dominantnih morfova na tergita 2 i 3. Tako je utvrđeno da je morf A2 na tergitu 2 najčešće zastupljen morf u svim populacijama, izuzev centralne Finske. A2 je imao najveću učestalost u populaciji iz Švajcarske (0,62), dok je najmanja učestalost izračunata za populaciju iz Finske (0,33). Morf A6 je bio prisutan samo kod dve ženke (po jedna jedinka iz Švajcarske i Đerdapske klisure). U analizi tergita 3 zapaženo je da je morf B5 bio prisutan isključivo kod jedinki iz Bazela (Švajcarska), za razliku od najčešćeg B2 morfa (Sl. 47; Tab. 51). Najveća varijabilnost iskazana preko broja fenotipova je uočena kod mužjaka iz Švajcarske (11 fenotipova) i iz Đerdapske klisure (sedam fenotipova). Mali uzorak od svega tri mužjaka uticao je na to da u populaciji iz Finske budu zastupljena samo tri fenotipa (A2B3, A3B3 i A3B4). Žuti fenotipovi A2B2 i A2B3 su bili najzastupljeniji u svim uzorcima. Populacija iz Švajcarske se izdvojila prisustvom jedinstvenih fenotipova A2B5, A2B6, A6B5 i A8B7, dok je kod mužjaka sakupljenih u Nemačkoj (A8B6) i Srbiji na lokalitetu Đerdapska klisura (A6B7) registrovan po jedan jedinstveni fenotip (Tab. 51).



Slika 47. Intraspecijska varijabilnost u distribuciji abdominalnih morfova tergita 2 i tergita 3 u populacijama vrste *E. tenax* sakupljenih duž geografskog gradijenta Evrope.


Tabela 50. Distribucija abdominalnih morfova i fenotipova kod ženki populacija vrste *E.tenax*.

zemlja	Finska	Nemačka	Švajcarska	Srbija			
populacija	Centralna Finska	Berlin	Bazel	Ludoško jezero	Obedska bara	Bratinac	Đerdapska klisura
tergit 2							
A1	0,50	0,26	0,52	0,31	0,59	0,60	0,41
A4	0,25	0,37	0,13	0,62	0,33	0,30	0,41
A5	0,06	-	0,03	0,07	0,04	-	-
A7	0,19	0,37	0,32	-	0,04	0,10	0,18
tergit 3							
B1	0,06	0,02	0,13	0,44	0,26	0,2	0,23
B2	0,06	-	-	0,06	-	-	-
B6	0,06	-	-	-	0,04	-	-
B7	0,82	0,88	0,87	0,5	0,70	0,8	0,77
fenotip							
A1B1	-	-	0,03	-	0,04	-	-
A1B7	0,5	0,25	0,50	0,31	0,56	0,6	0,41
A4B1	0,06	0,13	0,11	0,44	0,22	0,2	0,23
A4B2	0,06	-	-	0,06	-	-	0,05
A4B6	0,06	-	-	-	0,04	-	-
A4B7	0,06	0,25	0,03	0,13	0,07	0,1	0,14
A5B7	0,06	-	0,03	0,06	0,04	-	-
A7B7	0,19	0,38	0,32	-	0,04	0,1	0,18


Tabela 51. Distribucija abdominalnih morfova i fenotipova kod mužjaka populacija vrste *E.tenax*.

zemlja	Finska	Nemačka	Švajcarska	Srbija			
populacija	Centralna Finska	Berlin	Bazel	Ludoško jezero	Obedska bara	Bratinac	Đerdapska klisura
tergit 2							
A2	0,33	0,64	0,62	0,43	0,55	0,50	0,50
A3	0,67	0,09	0,19	0,43	0,40	0,44	0,17
A4	-	0,04	0,11	0,07	0,05	0,06	0,08
A6	-	-	0,03	-	-	-	0,08
A7	-	-	0,03	0,07	-	-	0,17
A8	-	0,23	0,03	-	-	-	-
tergit 3							
B1	-	-	-	0,07	0,05	-	0,08
B2	-	0,55	0,43	0,21	0,55	0,31	0,25
B3	0,67	0,05	0,35	0,29	0,30	0,62	0,25
B4	0,33	0,18	0,03	0,36	0,10	0,06	0,17
B5	-	-	0,05	-	-	-	-
B6	-	0,23	0,11	-	-	-	0,08
B7	-	-	0,03	0,07	-	-	0,17
fenotip							
A2B2	-	0,50	0,38	0,21	0,45	0,19	0,25
A2B3	0,33	0,05	0,19	0,21	0,10	0,31	0,25
A2B4	-	0,09	-	-	-	-	-
A2B5	-	-	0,03	-	-	-	-
A2B6	-	-	0,03	-	-	-	-
A3B2	-	-	-	-	0,15	0,06	-
A3B3	0,33	-	0,16	0,07	0,15	0,31	-
A3B4	0,33	0,09	0,03	0,36	0,10	0,06	0,17
A4B1	-	-	-	0,07	0,05	-	0,08
A4B2	-	0,05	0,05	-	-	0,06	-
A4B6	-	-	0,05	-	-	-	-
A6B5	-	-	0,03	-	-	-	-
A6B7	-	-	-	-	-	-	0,08
A7B6	-	-	0,03	-	-	-	0,08
A7B7	-	-	-	0,07	-	-	0,08
A8B6	-	0,23	-	-	-	-	-
A8B7	-	-	0,03	-	-	-	-

5. DISKUSIJA



5.1. RAZLIKE U DISTRIBUCIJI GENETIČKOG I FENOTIPSKOG DIVERZITETA U PRIRODNIM POPULACIJAMA U ODNOSU NA LABORATORIJSKU KOLONIJU VRSTE *ERISTALIS TENAX*

Razumevanje evolucionih procesa i mehanizama koji učestvuju u stvaranju, održavanju i oblikovanju genetičke i fenotipske varijabilnosti populacija ima, kako fundamentalni, tako i aplikativni značaj. Saznanja o genetičkom diverzitetu imaju primenu u poljoprivredi (Muller i sar., 2011; Thrall i sar., 2011), medicini (Gluckman i sar., 2009; 2011; Nesse i sar., 2010) i konzervacionoj biologiji (Latta, 2008; Hendry i sar., 2011; Lankau i sar., 2011; Sgrò i sar., 2011). Na primer, podaci o genetičkoj varijabilnosti populacija se primenjuju u programima uzgajanja jedinki u zatočeništvu (npr. Leberg i Firmin, 2008), te imaju veliki značaj u održavanju populacija ugroženih vrsta (Bryant i sar., 1999). Najčešće su populacije u zatočeništvu oformljene od malog broja jedinki, koji u velikoj meri utiče na gubitak genetičke varijabilnosti (Hartl i Clark, 1997). Naglo smanjenje broja jedinki uzrokuje prolazak populacije kroz „usko grlo“ i na taj način dovodi do slučajnih odstupanja učestalosti alela kao i do redukcije njihovog diverziteta, što kasnije u istoj meri može uticati na veličinu populacije (Marquez i Krafur, 2003). Male populacije najčešće imaju redukovani genetički diverzitet, samim tim i veliki rizik od izčezavanja (Reed i sar., 2002; Frankham, 2005; Sambatti i sar., 2008; Wright i sar., 2008). Osim toga, gubitak ili redukcija genetičkog diverziteta su često u uskoj vezi sa inbridingom. Glavni negativni efekti inbridinga su gubitak adaptivno korisnih heterozigota (*overdominance hypothesis*) i povećanje homozigotnosti koje implicira ispoljavanje recesivnih štetnih alela (*partial dominance hypothesis*) (Roff, 2002). Neizbežne posledice navedenih promena su redukcija adaptivne vrednosti i inbriding depresija (Frankham, 1995; Hedrick i Kalinowski, 2000; Day i sar., 2003; Spielman i sar., 2004; Grueber i sar., 2008; Leberg i Firmin, 2008). Negativni efekti i posledice genetičkog drifta i ukrštanja u srodstvu se ispoljavaju daleko brže u malim populacijama (Kristensen i sar., 2005; Trotta i sar., 2011).

Pored uzgajanja jedinki ugroženih vrsta u zatočeništvu, moderna poljoprivreda beleži tehnike uzgajanja populacija štetnih vrsta u svrhu istraživanja bazične biologije i saznanja koja se mogu primeniti za njihovo suzbijanje u agrobiocenozama. Na primer, laboratorijske kolonije vrste *Diabrotica virgifera virgifera* se koriste za bolje saznavanje životnog ciklusa i fizioloških procesa ove štetočine (Chege i sar., 2005; Kim i sar., 2007). Pored toga, javila se potreba za uzgajanjem insekatskih vrsta oprašivača. Poslednjih godina vrste roda *Bombus* (*Bombus* spp.) su prepoznate kao veoma značajni oprašivači u platenicima (npr. Palma i sar., 2008), kao i njihova uloga u suzbijanju gljivičnih oboljenja gajenih biljaka (Mommaerts i sar., 2011). Pored bumbara, jedinke vrste *E. tenax* su se pokazale kao pouzdani prenosiooci polenovih zrna kod biljaka gajenih u zatvorenom prostoru, što je od nemerljivog značaja za povrtarstvo i voćarstvo. Tako je, na primer, *E. tenax* pouzdan oprašivač vrsta iz roda *Brassica* (Ohsawa i Namai, 1987; 1988), jagoda (Kendall i sar., 1971; Nye i Anderson, 1974) i paprike (Jarlan i sar., 1997) u zatvorenom prostoru. Pretpostavlja se da je brojnost od 20 jedinki dovoljna za oprašivanje platenika površine 20m², ali šira upotreba vrste *E. tenax* kao polinatora u zatvorenom prostoru zavisi od tehnika uzgajanja koje su dostupne uzgajivačima tokom godine (Gladis, 1997). Pored toga, larve ove vrste imaju i veliki značaj u procesu kruženja materije zbog svog saprofitskog načina ishrane. Upravo je sklonost larvi ka životu u sredinama sa velikom količinom organske materije stvorila mogućnost upotrebe vrste *E.*



tenax u razgradnji stajnjaka i drugog organskog otpada na industrijskom nivou (Rojo i sar., 2007; Hurtado i sar., 2008). Iz tog razloga, razvijene su tehnike masovnog uzgajanja jedinki ove vrste (npr. Gladis, 1989; 1997).

Negativne posledice ukrštanja jedinki koje se nalaze u određenom stepenu srodstva su često bile dokumentovane eksperimentima koji uključuju laboratorijski uzgoj (Bryant i sar., 1999; Meffert i sar., 2005; Wright i sar., 2008). Kako bi se kvantifikovao efekat inbridinga na genetičku i fenotipsku varijabilnost vrste *E. tenax*, tehnika laboratorijskog uzgajanja je primenjena i u ovom radu. Analizom su obuhvaćene jedinke "izvorišne" populacije od koje potiču jedinke osnivači laboratorijske kolonije, kao i jedinke četvrte (F4) i osme (F8) generacije laboratorijske kolonije. U svrhu poređenja, insekatski materijal dve prirodne populacije iz Španije (Alkoj- populacija iz Nacionalnog parka Font Roja i Agost- populacija sakupljena na poljoprivrednom zemljištu pod izvesnim antropogenim uticajem) je uključen u analizu efekta inbridinga na genetičku i fenotipsku varijabilnost vrste *E. tenax*.

Stepen genetičke diferencijacije između generacija kolonije i prirodnih populacija je u ovom radu kvantifikovan analizom alozimskih lokusa. Rezultati rada su ukazali da inbriding i stohastički procesi utiču na redukciju genetičkog diverziteta u kratkom vremensku periodu (svega četiri generacije laboratorijskog uzgoja). Naime, parametri genetičke varijabilnosti ukazali su na veću varijabilnost prirodnih populacija, dok se osma generacija kolonije izdvojila kao najmanje varijabilna. Najveći broj alela (14) i genotipova (18) je registrovano u prirodnoj populaciji Agost. Takođe, učestalost polimorfnih lokusa bila je ista u prirodnim populacijama ($P = 27,8\%$), manja u F4 ($P = 22,2\%$) i najmanja u F8 ($P = 16,7\%$). U svim analiziranim uzorcima dobijena vrednost heterozigotnosti prema Hardi-Vajnbergovim proporcijama i ravnoteži bila je manja od očekivane, i kretala se od 0,000 (F8) do 0,063 (Agost). Važno je naglasiti da je potpuno odsustvo heterozigota zabeleženo u F8 uzorku, odnosno da su se negativni efekti po genetičku varijabilnost intenzivirali sve većim brojem generacija gajenim u kontrolisanim uslovima. Negativna korelacija između heterozigotnosti alozimskih lokusa i adaptivne vrednosti opisana je hipotezom direktnog efekta (*direct effect hypothesis*) (Mitton, 1997; Hansson i Westerberg, 2002; Grueber i sar., 2008; Chapman i sar., 2009). Povećanje homozigotnosti alozimskih lokusa dovedeno je u vezu sa fenomenom razvojne nestabilnosti (npr. Mitton, 1993; Messier i Mitton, 1996) i povećanom stopom izčezavanja populacija (Frankham, 1995; Sacchari i sar., 1998). Sa druge strane, vrednosti parametara genetičke strukture (A , P , H) tri prirodne populacija su slične vrednostima publikovanim za vrstu *E. tenax* (Francuski i sar., 2011b) i drugih širokorasprostranjenih vrsta sifida (Milankov i sar., 2010b). Prirodne populacije su uzorkovane sa tri geografski bliska lokaliteta u Španiji koja se odlikuju velikom sličnošću uslova staništa (tj. slični selekcionim režimi). Stoga, usled sličnih selekcionih pritisaka i neometanog protok gena očekivano je odsustvo genetičke diferencijacije prirodnih populacija.

Sagledavanje stepena genetičke diferencijacije laboratorijske kolonije i prirodnih populacija izvršena je i analizom sekvenci 3' kraja COI mtDNK. Ovim molekularnim markerom je takođe utvrđen veći genetički diverzitet u prirodnim populacijama u odnosu na jedinke iz laboratorijskog uzgoja. Detektovana su tri haplotipa (HI, HII i HIII) sa međusobnim razlikama od jednog nukleotida. Osnivačka populacija se izdvojila kao najvarijabilnija (poseduje sva tri haplotipa), dok je u populaciji iz Alkoja, F4 i F8 detektovan samo jedan haplotip (HI). Haplotip II je bio zajednički za analizirane jedinke Osnivačke populacije i uzorka iz Agosta. Zabeleženo smanjenje genetičkog diverziteta unutar kolonije je



verovatno posledica efekta osnivača, ukrštanja u srodstvu i stohastičkih procesa. Imajući u vidu direktnu vezu između genetičkog diverziteta i evolucionog potencijala taksona, možemo pretpostaviti da zabeležene genetičke razlike utiču na razlike u adaptivnoj vrednosti uzoraka. Inbriding predstavlja vid genetičkog stresa, jer se efekti njegovog delovanja reflektuju na gubitak genetičkog diverziteta i evolucionog potencijala (npr. Kristensen i sar., 2005; Fox i sar., 2011). Iz tog razloga, odnos stres - inbriding - adaptivna vrednost (*the stress - inbreeding - fitness relationships*; Fox i Reed, 2010), kao i korelacije između heterozigotnosti i adaptivne vrednosti (*heterozygosity - fitness correlations*; Hansson i Westerberg, 2002) danas predstavljaju oblasti intenzivnog istraživanja. Pored ukrštanja u srodstvu, male populacije su izložene visokom nivou stresa usled delovanja lokalnih selekcionih pritisaka, kao i drugih unutrašnjih (povećanje homozigotnosti i ispoljavanje recesivnih štetnih alela) i spoljašnjih faktora (promena temperature, vlažnosti, dostupnosti hrane, pojava polutanata, bolesti i slično) (Frankham, 2005). Studije uzgajanja jedinki u prirodnim, ali i kontrolisanim uslovima su pokazale da populacije u kojima odsustvuje genetički diverzitet nemaju potencijal za adaptivnu evoluciju (npr. Koehn i sar., 1988; Reed i Frankham, 2003) i zbog toga su suočene sa rizikom od nestajanja ili izumiranja. Ipak, utvrđeno je da populacije koje su pod kontinuiranim uticajem inbridinga veliki broj generacija mogu delimično prevazići posledice ovog evolucionog mehanizma efektom pročišćavanja (*purging*) (Charlesworth i Charlesworth, 1987; Crnokrak i Barrett, 2002) i time ublažiti posledice koje se ispoljavaju na adaptivnu vrednost (Reed i Frankham, 2003).

Fenotipska diferencijacija je u skladu sa rezultatima dobijenim analizom alozimske varijabilnosti i COI mtDNK haplotipova ovih populacija. Analizom veličine krila utvrđene su značajne razlike između jedinki laboratorijske kolonije i prirodnih populacija. Kod oba pola je utvrđeno da inbred F4 jedinke imaju u proseku manja krila u odnosu na jedinke prirodnih populacija. Možemo pretpostaviti da je pojava manjih krila u F4 generaciji posledica ukrštanja u srodstvu. Naime, smanjenje veličine krila inbred kolonija je više puta povezano sa inbriding depresijom (Kristensen i sar., 2005; Wright i sar., 2008; Trotta i sar., 2011). Poznato je da je veličina krila u korelaciji sa veličinom tela (Robertson i Reeve, 1952; De Moed i sar., 1997) i adaptivnom vrednošću jedinke (Trotta i sar., 2007). Zbog toga je pojava jedinki manjih krila (i manjih dimenzija tela) bila očekivana u koloniji. Međutim, centroidna veličina krila jedinki F8 je dostigla vrednost pre inbridinga tj. centroidnu veličinu krila jedinki Osnivačke populacije. Ovaj rezultat ukazuje na oporavak kolonije u osmoj generaciji, iako se nivo inbridinga (*F*) povećavao sa 0,209 u F4 na 0,270 u F8. Navedeni rezultati ukazuju da inbred populacije, poput kolonije vrste *E. tenax*, mogu održati svoju adaptivnu vrednost i evolucionu potencijal (Kristensen i sar., 2005; 2008; Joubert i Bijlsma, 2010). Smatra se da je efekat pročišćavanja (*purging*) mehanizam koji eliminiše štetne alele, dovodi do povećanja reproduktivne adaptivne vrednosti i omogućava oporavak inbred populacija (Lande i Schemske, 1985; Falconer i Mackay, 1996; Lynch i Walsh, 1998). Rezultati ovog rada su u saglasnosti sa dosadašnjim saznanjima o plastičnosti vrsta roda *Eristalis* (npr. Ottenheim i sar., 1998, Ottenheim i Volmer, 1999) te ukazuju da populacije vrste *E. tenax* uzgajane u zatočeništvu mogu prevazići negativne efekte inbridinga.

Komparativnom analizom oblika krila jedinki laboratorijske kolonije i prirodnih populacija vrste *E. tenax* u radu su detektovane značajne razlike između analiziranih uzoraka. Kod oba pola uočena je jasna diferencijacija između jedinki iz laboratorijske kolonije i prirodnih populacija, kao i odsustvo diferencijacije između prirodnih populacija. Nasuprot prirodnim populacijama, u strogo kontrolisanim uslovima gajenja, generacije



laboratorijske kolonije su se jasno diferencirale prema obliku krila. Diferencijacija krila F4 jedinki u odnosu na F8 jedinke je kod oba pola uslovljena razlikama u položaju i relativnoj udaljenosti tačaka koje definišu oblik anteriornog dela krila. Posledice delovanja inbridinga u vidu razlika u morfometrijskim parametrima su karakteristične za populacije sa genetičkim opterećenjem i redukovanom mogućnošću ispoljavanja overdominacije (npr. DeRose i Roff, 1999; Keller i Waller, 2002). Pored redukcije genetičkog diverziteta, rezultati rada ukazuju da inbriding i stohastički procesi "oslobađaju" skrivenu genetičku varijabilnost koja je povezana sa fenotipskom diferencijacijom. Posledica inbridinga je promena distribucije fenotipske varijabilnosti tako što postojeću fenotipsku varijansu unutar populacija prevodi u fenotipsku varijansu između populacija (Whitlock i Fowler, 1996; McGuigan i Sgrò, 2009; Fox i Reed, 2010). Pored toga, poznato je da genetički drift i drugi evolucionari mehanizmi mogu promenom frekvencije alela uzrokovati konverziju neaditivnih u aditivnu genetičku varijansu, tj. uticati na smanjenje udela dominantne i epistatičke varijanse u celokupnoj genetičkoj varijansi (Wolf i sar., 2000). Morfologija krila ima veliku ulogu u različitim aspektima života insekata, kao što su seksualna selekcija, sakupljanje hrane, aerodinamičnost i utrošak energije pri letenju (Taylor, 2001; Sun i Du, 2003; Nespolo i sar., 2008; Johansson i sar., 2009), te zbog toga bi od izuzetnog značaja bilo utvrditi koliko zabeležene razlike u obliku krila utiču na razlike u adaptivnoj vrednosti.

Pored razlika u veličini i obliku krila, utvrđena je i jasna diferencijacija u obojenosti abdomena analiziranih uzoraka. Analizom tergita 2 ženki prirodnih populacija, uočeno je prisustvo jednog jedinstvenog morfa u populaciji Alkoj (A5), dok su manje izražene razlike na tergitu 3 gde ženke sve tri prirodne populacije poseduju dva ista morfa (B6 i B7). Veličina, oblik i obojenost šara na abdomenu su varirali i između generacija laboratorijske kolonije. Dok su F4 jedinke delile iste morfove i fenotipove sa Osnivačkom populacijom, kod F8 jedinki se uočava manja varijabilnost u obojenosti abdomena. Tako F8 ženke poseduju svega dva morfa na tergitu 2 (A1 i A7), dok su u F4 generaciji zabeleženi i morfovi A4 i A8. Takođe, na tergitu 3 F8 jedinki nije utvrđena fenotipska varijabilnost jer su sve ženke imale crno obojen tergite 3 na kome odsustvuje oznaka (morf B7), dok je u F4 uzorku prisutan i braon morf B6. Utvrđene su i međugeneracijske razlike u distribuciji abdominalnih fenotipova; od pet fenotipova koje poseduju F4 ženke, svega dva su zabeležena kod F8 jedinki.

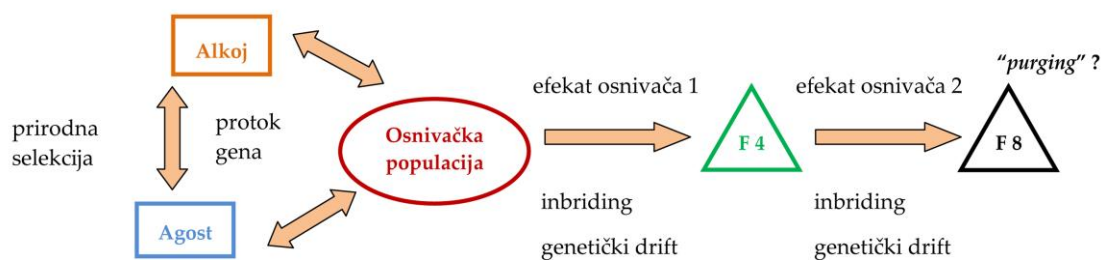
Slično ženka, veličina, oblik i obojenost šara na abdomenu su varirali i između mužjaka analiziranih uzoraka. Utvrđeno je prisustvo zajedničkih žutih (A2) i braon (A7 i A8) morfova na tergitu 2 mužjaka tri analizirane prirodne populacije. Morfovi B2 i B7 tergita 3 su takođe bili prisutni u svim prirodnim populacijama, dok su B4 i B5 zabeleženi samo kod mužjaka Osnivačke populacije. Pri analizi međugeneracijskih razlika u obojenosti abdomena, utvrđene su jasne razlike između mužjaka F4 i F8 laboratorijske kolonije. Dok su F4 jedinke delile iste morfove i fenotipove sa Osnivačkom populacijom, u F8 je uočen trend u opadanju brojnosti fenotipskih varijacija abdomena u koloniji. Naime, morfovi B4 i B5 koji su prisutni u četvrtoj generaciji kolonije, odsustvovali su u F8 uzorku. Takođe, od sedam fenotipova registrovanih kod jedinki F4 i Osnivačke populacije, na abdomenu F8 mužjaka su registrovana samo četiri fenotipa.

Dosadašnja saznanja ukazuju da je obojenost abdomena definisana, pored genetičke osnove, i temperaturom na kojoj se razvijaju preadultni stupnjevi (npr. Heal, 1989). Pošto su jedinke iz obe laboratorijske generacije (F4 i F8) uzgajane pod istim uslovima, nagli pad broja abdominalnih morfova i fenotipova tokom osam generacija ukazuje da inbriding, efekat osnivača i genetički drift mogu biti važni mehanizmi koji utiču na redukciju fenotipskog



diverziteta. Međutim, više podataka je potrebno kako bi se dobio bolji uvid u uzroke koji su uslovlili smanjenje broja abdominalnih fenotipova prilikom uzgoja ove vrste u zatočeništvu.

U radu je, primenom integrativnog pristupa utvrđena neusaglašenost distribucije genetičkog i fenotipskog diverziteta u prirodnim populacijama i laboratorijskoj koloniji vrste *E. tenax*. Brz gubitak genetičkog diverziteta za samo četiri generacije laboratorijskog uzgoja ukazuje da pre svega inbriding i stohastički procesi (efekat osnivača, genetički drift) redukuju genetičku varijabilnost zatočenih populacija i menjaju njihovu fenotipsku varijansu (Sl. 48). Smanjenje evolucionog potencijala može se negativno odraziti na ulogu oprašivača biljaka u plastenicima i staklenicima i proces razgradnje organske materije od strane larvi ove vrste. Rezultati rada ukazuju da kolonija gubi genetički divezitet u kratkom vremenskom periodu, pa bi populacije u zatočeništu trebalo obrazovati iznova nakon jedne godine uzgoja. Takođe, gubitak genetičke varijabilnosti bi se mogao ublažiti periodičnim uključivanjem jedinki iz prirode u zatočenu populaciju. Posledice delovanja inbridinga u vidu redukcije adaptivne vrednosti su karakteristične za male populacije (Frankham, 1995; Reed i sar., 2002; Day i sar., 2003; Reed i Frankham, 2003; Wright i sar., 2008), tako da broj jedinki osnivača kolonije mora biti odgovarajući. Takođe, poželjno je sakupiti osnivače sa udaljenih lokaliteta, kako bi kolonija oslikala genetički divezitet koji postoji u prirodi. Sa druge strane, potomci nastali ukrštanjem jedinki iz različitih populacija mogu imati nižu adaptivnu vrednost kao posledica autbridinga deperesije (Hedrick i Kalinowski, 2000), čime se ugrožava i opstanak kolonije. Rezultati ovog rada takođe ukazuju da populacije vrste *E. tenax* uzgajane u zatočeništvu mogu prevazići negativne efekte inbridinga procesom pročišćavanja, te bi trebalo nastaviti istraživanja u ovom pravcu. Ipak, na kraju, komparacija i upotreba dodatnih karaktera i molekularnih markera će doprineti sakupljanju dragocenih podataka o genetičkom i fenotipskom divezitetu zatočenih populacija vrste *E. tenax*.



Slika 48. Evolucionari mehanizmi koji učestvuju u stvaranju, održavanju i oblikovanju genetičke i fenotipske varijabilnosti prirodnih populacija i laboratorijske kolonije vrste *E. tenax*.



5.2. VREMENSKA DISTRIBUCIJA GENETIČKOG I FENOTIPSKOG DIVERZITETA VRSTE *ERISTALIS TENAX* SA FRUŠKE GORE

Period aktivnosti vrste *E. tenax* je vrlo dug, od februara do novembra. Mužjaci su malobrojniji u proleće, kada se oplodene ženke bude iz hibernacije (Heal, 1982). Na Balkanskom poluostrvu se svake godine javljaju dve do tri generacije (Gilbert, 1986), te se jedinke različitih generacija suočavaju sa promenljivim faktorima spoljašnje sredine u toku perioda aktivnosti. Iz tog razloga, u radu je kvantifikovana vremenska distribucija fenotipskog i genetičkog diverziteta analizom jedinki poreklom sa lokaliteta Venac, Fruška gora sakupljenih u periodu od maja do septembra 2009. godine.

5.2.1. Genetički diverzitet

Genetička diferencijacija između četiri alohrona uzorka (Maj, Jul, Avgust i Septembar) je analizirana metodom proteinske elektroforeze. Kao i kod jedinki vrste *E. tenax* u ovom radu, monomorfnost lokusa *Fum*, *Gpd-2*, *Idh-1*, *Idh-2* i *Sod* i polimorfnost lokusa *Got* i *Me* registrovana je i kod drugih sirfida (Milankov i sar., 2001; 2002a; 2005; 2008a, 2008b). Nasuprot 13 monomorfnih lokusa sa zajedničkim alelom u svim uzorcima, distribucija genetičkog diverziteta u okviru polimorfnih lokusa ukazala je na genetičku divergenciju uzoraka iz različitih meseci. Tako je analizom alozimske varijabilnosti registrovano nekoliko specifičnih genotipova u majskom ($Est-2^{96/104}$), avgustovskom ($Est-2^{96/96}$, $Est-2^{102/102}$) i septembarskom ($Est-2^{96/102}$ i $Est-2^{98/102}$) uzorku. Uočeni različiti retki aleli u lokusima *Est-2*, *Est-4* i *Me* takođe ukazuju na vremensku distribuciju genetičkog diverziteta. Različita učestalost kao i prisustvo, odnosno, odsustvo pojedinih specifičnih alela i genotipova analiziranih populacija ukazuje na stepen njihove genetičke diferencijacije (Ayala i Powel, 1972). Za razliku od *Ao* lokusa, zajednički česti aleli su prisutni u ostalim analiziranim lokusima, te odražavaju izračunatu nisku vrednost genetičke distance (Nei, 1978; $D = 0,000 - 0,015$) između alohronih uzoraka. Ove niske vrednosti su slične vrednostima izračunatim između konspecifičkih populacija drugih vrsta sirfida (Milankov i sar., 2010b), ali nisu u skladu sa rezultatima publikovanim za morfološki definisanu vrstu *Merodon aureus*. Naime, analizom "prolećne" i "letnje" generacije sa Durmitora i iz Morinja, dijagnostičkim alozimskim lokusima identifikovani su kriptični taksoni *M. aureus* A i *M. aureus* C (Milankov i sar., 2008a). Međutim, specijes-specifični aleli i genotipovi, kao kriterijumi za određivanje granica vrsta, nisu omogućili potpuno definisanje prolećne i letnje generacije kao dva nezavisna *M. funestus* taksona tako da status konspecifičkih uzoraka i dalje predstavlja otvoreno pitanje (Milankov i sar., 2008a).

Imajući u vidu direktnu vezu između genetičkog diverziteta i evolucionog potencijala taksona (Frankham, 2005), možemo pretpostaviti da zabeležene genetičke razlike ne utiču na razlike u adaptivnoj vrednosti (*fitness*) alohronih uzoraka vrste *E. tenax*. U prilog tome govore parametri genetičke strukture uzoraka sakupljenih na Fruškoj gori koji su varirali u veoma uskom opsegu. Kod svih alohronih uzoraka su dobijene iste vrednosti prosečnog broja alela po lokusu (*A*) i učestalosti polimorfnih lokusa (*P*). Takođe, u svim analiziranim uzorcima je očekivana vrednost heterozigotnosti prema Hardi-Vajnbergovim proporcijama (H_e) bila veća od dobijene. Naredna morfološka, ekološka i molekularna istraživanja na



većem broju jedinki i uzoraka će svakako doprineti boljem razumevanju i rasvetljavanju vremenske distribucije genetičkog diverziteta vrste *E. tenax*.

5.2.2. Fenotipski diverzitet

Fenotipska diferencijacija između četiri alohrona uzorka (Maj, Jul, Avgust i Septembar) je analizirana na osnovu razlika u veličini, obliku i obojenosti oznaka na tergita 2 i 3 abdomena. Kod vrsta roda *Eristalis* se na nižim temperaturama javljaju tamnije forme u obojenosti abdomena i smatra se da je to adaptivna karakteristika u smislu termoregulacije i poboljšanja metaboličke aktivnosti (Ottenheim i sar., 1996; Holloway i sar., 1997). Tako se na nižim temperaturama ($t < 10^{\circ}\text{C}$, u proleće) razvijaju jedinke sa užim žutim, a širim crnim prugama (tamnije jedinke), dok se na višim temperaturama ($t > 10^{\circ}\text{C}$, leti) javljaju jedinke sa širim žutim prugama, a užim crnim (svetlije jedinke) (Heal, 1989). Utvrđeno je da temperatura utiče na fiziološke procese tokom stadijuma larve koji determinišu količinu žute boje na abdomenu (Ottenheim i sar., 1996). Svetlije jedinke imaju širu normu reakcije leti i preživljavaju u većem broju u odnosu na tamnije koje se brže pregrevaju i manje su uspešne u pronalasku hrane i partnera (Ottenheim i sar., 1999). Ovaj mehanizam tamnije obojenim jedinkama omogućava da se uspešnije hrane i reprodukuju u hladnijem prolećnom periodu, dok u slučaju toplijih letnjih meseci tamnije jedinke mogu doživeti toplotni stres, nakon čega im se šanse za preživljavanje i reprodukciju smanjuju (Ottenheim i Kuijt, 1998).

U radu je analizom distribucije utvrđenih morfova tergita 2 i 3, kao i njihovih kombinacija detektovana sezonska varijabilnost u izgledu abdomena kod mužjaka vrste *E. tenax*. Naime, za razliku od žutog morfa A2 koji je dominantan u svim uzorcima, narandžasti morf A6 je registrovan samo u majskom uzorku. Takođe, braon morf A8 je prisutan samo u uzorcima sakupljenim tokom maja i avgusta. Slično tergitu 2, utvrđena je vremenska distribucija morfova i na tergitu 3. Tako je najveću učestalost tokom cele sezone imao morf B2, dok su morfovi B1 i B6 zabeleženi samo kod jedinki sakupljenih tokom maja i jula. Od 21 fenotipa dobijenog kombinovanjem šara na tergita 2 i 3, samo dva (A2B2 i A3B3) su bila prisutna u svim uzorcima.

Slično mužjacima, veličina, oblik i obojenost šara na abdomenu su varirali sezonski i kod ženki. I pored morfova A1 i B7 koji su najčešći u svim uzorcima, utvrđene su razlike u distribuciji abdominalnih oznaka alohronih uzoraka. Tako su, na primer, morfovi A5 i B6 zabeleženi jedino kod ženki iz maja i jula, morf A7 kod jedinki iz jula i septembra, dok je fenotip A6B5 prisutan samo u uzorku iz jula. Najveća varijabilnost iskazana preko broja fenotipova je uočena kod ženki sakupljenih u toku maja (osam fenotipova), a najmanja kod jedinki sakupljenih tokom avgusta (tri fenotipa).

Iako dobijeni rezultati pokazuju sezonske varijacije u obojenosti oznaka abdomena, dominantni morfovi i fenotipovi bili su prisutni ravnomerno u svim uzorcima. Kako sezonske fluktuacije nisu uticale na distribuciju dominantnih morfova i fenotipova, ne postoji zadati trend sezonskih permutacija tamnih i svetlih fenotipova. Međutim, ranije studije laboratorijskog uzgoja vrste *E. tenax* pokazale su da sredinske varijable utiču na finalnu boju adulta, te da niske temperature u procesu metamorfoze uslovljavaju nastanak tamnijih abdominalnih fenotipova (Heal, 1989). Eksperimenti laboratorijskog uzgoja drugih vrsta sifida, poput onih vršenih sa vrstom *E. tenax*, potvrdili su ovaj zaključak. Na primer, vrste *E. arbustorum* (Ottenheim i sar., 1996) i *Episyrphus balteatus* (Marriott i Holloway, 1998)



takođe reaguju na niže temperature prilikom razvića produkujući tamnije jedinke. Međutim, za razliku od eksperimenata koji su uključivali laboratorijski uzgoj, sezonske promene u učestalosti abdominalnih fenotipova prirodnih populacija je teško uočiti bez izražene smene toplih i hladnih perioda (Heal, 1989), pa se može pretpostaviti da je veliki broj fenotipova registrovanih u određenim periodima sezone verovatno povezan sa biologijom vrste i ekološkim režimom staništa.

Nakon opisane sezonske varijabilnosti u obojenosti oznaka na abdomenu, u radu je postavljeno pitanje da li se jedinke sakupljene tokom sezone razlikuju u morfologiji krila. Primenom geometrijske morfometrije je utvrđeno da su krila jedinki uzorkovanih u različitim mesecima kod oba pola bila slične veličine, a značajna razlika je zabeležena samo između ženki majskeg i julskeg uzorka. Sličnost u veličini krila jedinki alohronih uzoraka nije bila u potpunosti očekivana, jer je utvrđeno da postoji korelacija između temperature na kojoj se odvija razviće i veličine krila osolikih muva. Tako je utvrđeno da adultne jedinke čije se razviće odvijalo na nižim temperaturama imaju relativno duža krila u odnosu na jedinke čije se razviće odvijalo na višim temperaturama (Ottenheim i sar. 1998; Ottenheim i Volmer, 1999). Proučavanje vrste *E. arbustorum* pokazalo je da dužina krila koja varira kao odgovor na promene u temperaturi može ukazivati na to da su geni koji determinišu veličinu krila i regulisanje temperature ili adaptaciju na temperaturne promene u formi neslučajnih asocijacija alela (*linkage disequilibrium*) i uzrokuju gametsku neravnotežu (Ottenheim i Volmer, 1999). Razvojna plastičnost u dimenzijama krila doprinosi poboljšanju letačkih performansi kod vrste *Drosophila melanogaster* tako da duža krila poboljšavaju aerodinamičke performanse u hladnijim uslovima (Fraizer i sar., 2008).

Za razliku od odsustva divergencije u veličini krila, u radu su registrovane značajne razlike u obliku krila alohronih uzoraka za oba pola. Iznenadujuće, izgleda da je sezonska varijabilnost ispoljena u obliku, ali ne i u veličini krila. Naime, procenat korektne klasifikacije za sve alohrone uzorke ženki iznosio je 100%, a za sve uzorke mužjaka 84%. Opseg razlika u obliku krila među uzorcima iz različitih perioda godine uključuje diskretne varijacije prvenstveno vezane za različit položaj tačaka u centralnom i proksimalnom delu krila. S obzirom da fenotipska varijabilnost može biti rezultat varijabilnosti genetičke regulacije ili/i faktora spoljašnje sredine, a da je oblik krila prema nekim rezultatima više genetički kontrolisan (ima veću heritabilnost) u odnosu na veličinu krila (Bitner-Mathé i Klaczko, 1999; Birdsall i sar., 2000; Matta i Bitner-Mathé, 2004), uočena sezonska varijabilnost u obliku krila u našem radu nije očekivana. Većina literature vezane za morfologiju krila kod dvokrilaca fokusirana je na rod *Drosophila* kod kog je uočena, na primer, genetička osnova za polimorfizam u veličini i obliku krila. McKechnie i saradnici (2010) otkrili su vezu između veličine krila i *Dca* (*Drosophila cold acclimation*) gena. Dalje, studije termalne evolucije su navele Santos i sar. (2004) da pokažu da su promene u učestalosti gena (genotipova/alela) kao odgovor na promene u temperaturi osnova za vezane promene u obliku krila. Slično tome, analiza temporalne varijabilnosti krila vrste *Triatoma infestans* ukazuje da je genetički uticaj veći na oblik, a sredinski faktori više deluju na veličinu (Schachter-Broide i sar., 2009). Stoga, prisustvo značajnih razlika u obliku krila može ukazivati na to da uočene morfološke razlike mogu imati genetičku osnovu. Međutim, još uvek nije jasno u kojoj meri i kako deluju procesi koji uzrokuju fenotipski diverzitet vrste *E. tenax* i tek treba razjasniti adaptivni značaj sezonske varijabilnosti oblika krila. Pošto je adaptivna plastičnost oblikovana delovanjem prirodne selekcije na genotipove sa različitim normama reakcije (Gotthard i Nylin, 1995), selekcija u različitim uslovima sredine može biti jedan od uzroka fenotipske varijabilnosti



registrovane u obliku krila tokom perioda aktivnosti vrste *E. tenax*. Razvoj određenih osobina tokom ontogenije pod uticajem sredinskih faktora i posedovanje kapaciteta za stvaranje odgovarajućeg fenotipa ili grupe fenotipova može otvoriti nove adaptivne mogućnosti (Ottenheim i Volmer, 1999). Ostaje nejasno da li promene u obliku krila detektovane 2009. godine predstavljaju uobičajene, periodične sezonske promene. Dalja istraživanja koja će obuhvatiti veći broj jedinki/uzoraka sakupljenih tokom više sezona, kao i bolje poznavanje biologije razvića i ekologije same vrste omogućiće jasnije sagledavanje i razumevanje obrazca vremenske distribucije, kao i adaptivnog značaja varijabilnosti fenotipskih karaktera vrste *E. tenax*.

5.3. ODSUSTVO PROSTORNE SUBSTRUKTURANOSTI GENETIČKOG I FENOTIPSKOG DIVERZITETA VRSTE *ERISTALIS TENAX* SA DURMITORA

Područje Durmitora obuhvata kompleks vrhova, platoa, dolina i kanjona smeštenih u centralnom delu Crne Gore. Ima status Nacionalnog parka od svetskog značaja i nalazi se pod zaštitom koju pruža UNESCO. Reljefna specifičnost, velike visinske razlike između pojedinih delova i oblika reljefa na relativno malom području odrazile su se na pojavu velikog broja različitih ekosistema (Lakušić, 1984). Durmitor je pokriven biocenozama koje pripadaju biomima evropskih četinarskih šuma borealnog tipa i južnoevropskih listopadnih šuma, a iznad gornje šumske granice smeštene su zajednice alpskih kamenjara i pašnjaka. Konfiguracija tla i velike visinske razlike odrazile su se na pojavu spratovnosti biljnog sveta. U najnižim delovima ovog područja (poput doline Komarnice i Sušice) prostiru se listopadne šume do nadmorske visine 850m. Preovlađuju hrast, leska, jasen i bukva. Na visini do 1300m preovlađuje bukva, a još više, na 1500-1700m, četinari (Milojević, 1951). Četinarske šume su takođe izolovane u periferne delove Jezerskog platoa u vidu uskih zona (obala Crnog jezera). Sa Jezerskog platoa uzdižu se vrhovi Durmitora. Na visini od oko 2000m šumska zona se završava spratom bora krivoljka i klekovog žbunja (na prostoru Velikog Štuoca, Savinog Kuka i Prutaša). Najviše delove područja Durmitora, izuzev litica, sipara i samih vrhova, pokriva trava (Milojević, 1951; Lakušić, 1984).

Različiti ekološki uslovi i heterogenost staništa ovog područja, rezultirali su postojanjem raznovrsne faune insekata, među kojima i familije Syrphidae. Na području Durmitora zabeleženo je prisustvo čak 273 vrste sifida (Šimić, 1987). Fenološke razlike staništa i ekološka valenca vrsta ove insekatske grupe odredile su njihov vertikalni i horizontalni raspored. *E. tenax* je jedna od retkih vrsta koja registrovana u velikom broju primeraka skoro ravnomerno na svim nadmorskim visinama i svim tipovima ekosistema Durmitora (Šimić, 1987). Zbog raznovrsnosti geoloških, geomorfoloških, hidrografskih i klimatskih prilika, područje Durmitora predstavlja dobar okvir za sagledavanje prostorne substrukturnosti fenotipskog i genetičkog diverziteta ovog taksona. Osim ekološkog aspekta, studije o insekatskim vrstama oprašivača, poput rada na uzorku vrste *E. tenax* sa područja Durmitora, pružaju veoma značajne podatke o mogućnostima i planovima za zaštitu i očuvanje sveukupnog diveziteta flore i prirodnih ekosistema (Potts i sar., 2003; Power i Stout, 2011). Naime, poslednjih godina u Evropi je zabeležen nagli pad brojnosti pčela i bogatstva flore, što danas predstavlja jedan od najvećih globalnih problema (*pollinator*



crisis; Allen-Wardell i sar., 1998). Nedostatak oprašivača i promena distribucije ovih vrsta predmet su mnogih projekata (npr. ALARM; Hammen i sar., 2010), koji su, između ostalog, ukazali na veliki značaj osolikih muva u oprašivanju biljaka. Pošto su glavni uzroci smanjenja brojnosti polinatora klimatske promene i negativni antropogeni uticaj, ovaj problem treba posmatrati kako na globalnom, tako i na lokalnom nivou (Biesmeijer i sar., 2006). Vrsta *E. tenax* je veoma značajan oprašivač malih izolovanih biljnih populacija na staništima u kojima odsustvuju pčele (Pérez-Bañón i sar., 2003). Nepovoljni ekološki uslovi na planinskim vrhovima utiču na smanjenje brojnosti i aktivnosti polinatora u periodu cvetanja, što se negativno odražava na transfer polena između konspecifičkih populacija biljaka (Körner, 2003). Usled nedostatka polinatora, kod mnogih biljnih vrsta dolazi do povećanja samooplodnje i smanjenja stranooplodnje (García-Camacho i Totland, 2009). Upravo vrsta *E. tenax* ima važnu ulogu polinatora biljnih zajednica na visokim planinskim vrhovima, što je do sada potvrđeno za biljne vrste *Rhodiola dumulosa* iz familije Crassulaceae (Zhu i Lou, 2010) i *Eritrichium nanum* iz familije Boraginaceae (Zoller i sar., 2002). Zbog svega navedenog, u radu je analizirano 210 jedinki vrste *E. tenax* sakupljenih na osam durmitorskih lokaliteta (Veliki Štuoc, Crno jezero, Plato, Komarnica, Savin Kuk, Prutaš, Škrčko jezero i Sušičko jezero) u toku jula 2009. godine.

Strukturiranu populaciju ili metapopulaciju čini više lokalnih populacija određenog područja relativno ujednačenih faktora spoljašnje sredine (Levins, 1969; Hanski, 1991; Hartl i Clark, 1997). Unutar lokalnih populacija koje su po pravilu ograničene veličine, je prisutno ukrštanje po principu slučajnosti, dok između njih postoji ograničen protok gena (Hanski i sar., 1994). Karakteristika metapopulacija je što u okviru ovog hijerarhijskog nivoa grupisanja populacija nestaju određene deme i česte su rekolonizacije. Ovi procesi dugoročno obično imaju štetne posledice na genetički diverzitet. Što je viša stopa izumiranja i rekolonizacije, štetni efekti u metapopulaciji su veći (Frankham i sar., 2003). Opstanak lokalnih populacija u definisanom geografskom prostoru uslovljen je mogućnošću uspešne migracije između njih, što definiše metapopulaciju kao osnovnu jedinicu u okviru koje je opstanak vrste na tom prostoru moguć u dužem vremenskom periodu. Zato je za stepen strukturiranosti populacije od presudnog značaja utvrditi stepen protoka gena, od čijeg intenziteta zavisi da li će populaciona struktura biti više ili manje izražena (Hanski i Gilpin, 1991). Za utvrđivanje metapopulacione strukturiranosti taksona koriste se različiti markeri i metode. Jedna od najčešćih je metoda utvrđivanja kretanja jedinki iz jedne populacije u drugu koja podrazumeva hvatanje jedinki, njihovo obeležavanje i potom registrovanje njihovog prisustva u susednim staništima (*mark – release – recapture*) (npr. Hanski i sar., 1994; Mennechez i sar., 2003). Pored toga, u toku dužeg vremenskog perioda mogu se pratiti procesi kolonizacije praznih staništa jednog šireg područja. Međutim, razvojem molekularnih metoda prostorna strukturiranost se može utvrditi na osnovu stepena genetičke diferencijacije između lokalnih populacija jedne metapopulacije (npr. Lewis i sar., 1997; Wang i sar., 2003).

U radu je prostorna substrukturiranost vrste *E. tenax* sa područja Durmitora analizirana primenom integrativnog pristupa. Fenotipska diferencijacija jedinki osam durmitorskih uzoraka je kvantifikovana na osnovu komponenti krila (veličina i oblik) metodom geometrijske morfometrije i na osnovu razlika u veličini, obliku i obojenosti oznaka na tergitema 2 i 3 abdomena. Pored toga, proučavanje prostorne substrukturiranosti genetičkog diverziteta vrste *E. tenax* obuhvatilo je analizu alozimske varijabilnosti istih uzoraka.



Analizom abdomena mužjaka registrovano je šest morfova na tergitu 2 i sedam morfova na tergitu 3. Žuti morfovi (A2, A3, B2 i B3) su bili dominantni u svim uzorcima. Kombinovanjem utvrđenih morfova tergita 2 i 3, dobijeni su slični rezultati; A2B2 je bio najčešći fenotip u svim uzorcima. Najveća varijabilnost iskazana preko broja fenotipova je dobijena kod mužjaka sakupljenih na lokalitetu Plato (10), dok su kod jedinki uzorkovanih na lokalitetu Komarnica registrovana samo četiri abdominalna fenotipa. Slično mužjacima, i kod ženki su registrovani dominantni morfovi na tergitima 2 i 3. Tako su morfovi A1, A4, B1 i B7 bili prisutni u svim analiziranim uzorcima, dok su narandžasti morfovi A6 i B5 zabeleženi samo kod ženki sakupljenih na lokalitetu Veliki Štuoc. Od ukupno uočenih deset abdominalnih fenotipova, u uzorcima sa lokaliteta Crno jezero, Savin Kuk i Prutaš je registrovano po šest fenotipova. Mali uzorak od svega pet ženki uticao je na to da u uzorku sakupljenom na lokalitetu Komarnica budu zastupljena samo tri fenotipa. Najčešći fenotip kod ženki svih uzoraka je bio A1B7. Iako dobijeni rezultati potvrđuju varijabilnost u obojenosti oznaka abdomena, dominantni morfovi i fenotipovi bili su prisutni ravnomerno u svim uzorcima.

Fenotipska diferencijacija u obojenosti abdomena je u skladu sa rezultatima dobijenim analizom morfometrijskih parametara krila. U radu je utvrđeno odsustvo razlika u veličini krila između mužjaka uzorkovanih sa lokaliteta Durmitora. Takođe, centroidna veličina krila se nije statistički značajno razlikovala ni između ženki durmitorskih uzoraka. Pored toga, oblikom krila mužjaci analiziranih uzoraka vrste *E. tenax* se nisu razlikovali. Ukupan procenat korektne klasifikacije za mužjake sa Durmitora iznosio je svega 64,6%. Nasuprot tome, kanoničkom analizom *w* matriksa varijacija oblika krila uzoraka ženki su utvrđene značajne razlike. Iako značajne, razlike u obliku krila nisu omogućile jasnu diskriminaciju uzoraka koji se u visokom stepenu preklapaju na sketergramu. Ukupan procenat korektne klasifikacije za ženke je bio nešto viši od procenta klasifikacije mužjaka i iznosio je 77,6%. Rezultati ovog rada nisu u usaglasnosti sa rezultatima publikovanim za vrstu osolike muve *Merodon avidus* B. Naime, u analizi metapopulacione struktuiranosti ovog taksona, utvrđena je jasna diskriminacija jedinki četiri populacije sa područja Durmitora na osnovu oblika krila (Milankov i sar., 2009). Međutim, važno je naglasiti da se karakteristike životnog ciklusa ova dva taksona u mnogome razlikuju. Proučavanje više vrsta osolikih muva pokazalo je da dužina krila varira kao odgovor na promene u temperaturi, odnosno da postoji korelacija između temperature na kojoj se odvija razviće i veličine krila (Ottenheim i sar. 1998; Ottenheim i Volmer, 1999). Utvrđeno je da veličina krila ima malu heritabilnost, što znači da je uticaj sredinskih faktora (ekološke varijanse) velik (Bitner-Mathé i Klaczko, 1999). Kako su krila jedinki uzorkovanih na različitim lokalitetima kod oba pola bila slične veličine, rezultati u našem radu ukazuju da su sakupljene jedinke u procesu razvića najverovatnije bile izložene sličnim selekcionim pritiscima (sličnim selekcionim režimima) te da je i fenotipska varijansa samog karaktera (veličina krila) slična. Pored toga, analiza oblika krila je od izuzetnog značaja zbog adaptivne vrednosti krila. Dokazano je da je oblik krila povezan sa veštinom u letenju, a samim tim i sa sposobnošću opstanka i adaptacije (Kölliker-Ott i sar., 2003). Na adaptivnu vrednost jedinki oblik krila u velikoj meri utiče i preko uspešnosti prepoznavanja zvuka partnera u sezoni reprodukcije (Birdsall i sar., 2000). Odsustvo fenotipske diferencijacije između durmitorskih uzoraka može se objasniti odsustvom nepremostivih geografskih barijera između analiziranih staništa, kao i biologijom same vrste *E. tenax* - velike disperzivne mogućnosti i sposobnost migracija (migracije u ovom kontekstu označavaju kretanje jedinki iz jedne u drugu lokalnu populaciju). Metapopulacija je samo



jedan od načina organizacije tj. komunikacije lokalnih populacija u nekom geografskom prostoru. Ako su konspecifičke grupe jedinki dovoljno velike da čine održive reproduktivne jedinice, onda populaciona organizacija nije po metapopulacionom principu. Dakle, metapopulacija koja se sastoji od bliskih populacija između kojih postoji dovoljno visoka stopa migracija i niska stopa izčezavanja poprima karakteristike jedne velike populacije (Levins, 1969; Hanski, 1991; Hanski, 1999).

U proučavanju prostorne substrukturnosti genetičkog diverziteta vrste *E. tenax* sa planine Durmitor, u radu je analizirano 12 enzimskih sistema čiju sintezu determinišu aleli 17 lokusa. Nasuprot 13 monomorfni lokusa sa zajedničkim alelom u svim uzorcima, distribucija genetičkog diverziteta u okviru polimorfni lokusa ukazala je na genetičku divergenciju durmitorskih uzoraka. Na osnovu učestalosti alela i njihove distribucije registrovani su jedinstveni i retki aleli u lokusima *Est-2* i *Est-4*. Jedan specifičan alel (*Est-4*¹⁰⁴) je registrovan je u uzorku sa lokaliteta Škrčko jezero. U uzorku sa lokaliteta Sušičko jezero je utvrđeno prisustvo dva retka alela (*Est-4*⁹⁸ i *Est-4*¹⁰²), dok je u uzorcima sa lokaliteta Plato (*Est-2*⁹⁶), Komarnica (*Est-4*⁹⁸) i Škrčko jezero (*Est-4*¹⁰²) registrovan po jedan redak alel. Analizom distribucije čestih alela, zajednički česti aleli prisutni u polimorfni lokusima su se odrazili na nizak stepen genetičke diferencijacije između durmitorskih uzoraka. Vrednosti $I=1,000$ prosečne genetičke bliskosti (I ; Nei, 1978) i vrednost $D=0,000$ genetičke udaljenosti (D ; Nei, 1978) ukazuju na odsustvo genetičke diferencijacije između parova većine uzorkovanih lokaliteta. Najmanja prosečna vrednost genetičke bliskosti ($I=0,963$) kao i najveća vrednost genetičke udaljenosti ($D=0,038$) je izračunata za par Veliki Štuoc/Plato. Ove niske vrednosti su slične vrednostima izračunatim između konspecifičkih populacija drugih vrsta sirfida (Milankov i sar., 2010b). Pored toga, izračunati parametri genetičke strukture uzoraka nisu varirali u širokom opsegu. Prosečan broj alela po lokusu se kretao od 1,2 (Veliki Štuoc i Plato) do 1,4 (Crno jezero, Komarnica, Škrčko jezero i Sušičko jezero). Takođe, učestalost polimorfni lokusa iznosila je 23,5% u svim uzorcima, osim u uzorku sa lokaliteta Plato (17,6%). U svim analiziranim uzorcima je očekivana vrednost heterozigotnosti prema Hardi-Vajnbergovom zakonu bila veća od dobijene. Najmanja izračunata prosečna heterozigotnost zabeležena je u uzorku sa lokaliteta Veliki Štuoc ($H_o = 0,017$), a najveća u uzorku sa lokaliteta Crno jezero ($H_o = 0,059$).

Strukturiranost populacija i organizacija populacionog sistema odražava stepen genetičkih razlika između lokalnih populacija (Hanski, 1999). U prilog tome govore rezultati analiza mnogih insekatskih vrsta (npr. Wang i sar., 2003). Na primer, analizom alozimskih lokusa dve simpatričke vrste leptira, zapaženo je da je smanjena agilnost vrste *Thymelicus lineola* rezultirala genetičkom diferencijacijom između prostorno bliskih populacija jednog metapopulacionog sistema. Sa druge strane, visok protok gena je homogenizovao obližnje populacije vrste *T. lineola* sa analiziranog područja u jednu panmiktičnu jedinicu (Louy i sar., 2007). Rezultati ovog rada ukazuju na mali stepen genetičke diferencijacije između durmitorskih uzoraka vrste *E. tenax*, odnosno da su lokalne populacije najverovatnije međusobno povezane intenzivnim protokom gena koji usaglašava lokalne učestalosti alela. Stoga, za takav analizirani skup populacija ne možemo reći da je strukturiran (npr. Vandewoestijne i sar., 2008).

Rezultati ovog rada ukazuju na velike disperzivne mogućnosti i sposobnost migracija vrste *E. tenax*, što se može pozitivno odraziti na transfer polena između izolovanih populacija biljnih vrsta na području Durmitora, naročito biljnih zajednica na nadmorskoj visini iznad 2000m, kao što su vrhovi Veliki Štuoc, Savin Kuk, Prutaš i drugi. Uspešnost



jedinki vrste *E. tenax* kao oprašivača je verovatno uvećana zbog prisustva mnogih palinofilnih dlačica na telu insekta na kojima se zadržavaju polenova zrna (Zhu i Lou, 2010), ali i činjenicom da je veličina insekta veoma bitan faktor kod oprašivanja, jer se na taj način uvećava i količina prenetog polena (Pérez-Bañón i sar., 2003). Ipak, na kraju, treba naglasiti da su istraživanja prostorne sub/strukturnosti kod osolikih muva tek na samom početku, i da će naredne analize verovatno omogućiti njeno potpunije i preciznije sagledavanje.

5.4. PROSTORNA DISTRIBUCIJA FENOTIPSKOG I MOLEKULARNOG DIVERZITETA VRSTE *ERISTALIS TENAX*

5.4.1. Molekularni divezitet

Vrsta *Eristalis tenax* je široko rasprostranjena, česta i višegeneracijska (Vockerot i Thompson, 1987), što otvara pitanje njenog adaptivnog potencijala, genetičkog i fenotipskog diverziteta. Genetičke strukture populacija koje naseljavaju različita staništa, često heterogenih geografskih oblasti, rezultat su evolucionih, istorijskih i bioloških faktora (npr. Munstermann, 1994; Roderick, 1996). U ovom radu analizirana je 31 evropska populacija vrste *E. tenax* u cilju sagledavanja prostorne distribucije molekularnog diverziteta, kao i određivanja stepena genetičke diferencijacije između konspicijalnih populacija.

U radu je od 18 analiziranih lokusa, varijabilnost registrovana u lokusima *Ao*, *Est-2*, *Est-4*, *Got* i *Me*. Određena pravilnost u varijabilnosti enzima kodiranih alelima pojedinih lokusa je utvrđena ne samo u populacijama vrste *E. tenax*, već i kod drugih vrsta osolikih muva, a i drugih organizama. Pokazano je da su enzimi koji su deo esencijalnih metaboličkih procesa manje varijabilni u odnosu na enzime koji deluju na nespecifične supstrate (Gillespie i Kojima, 1968). Na primer, esteraze su enzimi čija ekspresija zavisi od prisustva nespecifičnih supstrata. Kod populacija vrsta *Cheilosia orthotricha*, *C. canicularis* i *C. himantopus* lokus *Est-?* je posedovao jedinstvene alele i bio je monomorfan u populacijama sve tri analizirane vrste (Milankov i sar., 2005). Upotrebom α -naftil acetata u ovom radu analizirana je varijabilnost dva lokusa: *Est-2* i *Est-4*. U odnosu na druge vrste iz familije Syrphidae, vrsta *E. tenax* se ističe po heterozigotnosti i varijabilnosti. U *Est-2* lokusu registrovano je šest alela koji u populacijama obrazuju šest homozigotnih i pet heterozigotnih kombinacija. U lokusu *Est-4* zapažena su četiri alela sa tri homozigotna i pet heterozigotnih genotipova. Ovi rezultati potvrđuju esteraze kao varijabilne, nespecifične enzime.

Aktivnost enzima aspartat amino transferaza (AAT=GOT) ispitivana je kod više vrsta sirfida i njegova varijabilnost je bila različita. U okviru *Merodon ruficornis* grupe u lokusu *Got* registrovana su četiri alela i to dva alela u populacijama vrsta *M. armipes* i *M. auripes*, a po jedan kod vrsta *M. trebevicensis*, *M. loewi* i *M. ruficornis* (Milankov i sar., 2008c). U populacijama kriptičnih vrsta *M. avidus* A i *M. avidus* B registrovana su dva alela u ovom lokusu koji je bio dijagnostički kao i u prethodnom slučaju (Milankov i sar., 2001), dok su tri alela zabeležena u populacijama *M. aureus* i *M. cinereus* kompleksa vrsta (Milankov i sar., 2008a). U populacijama vrste *Cheilosia orthotricha*, *C. canicularis* i *C. himantopus* poreklom sa Fruške gore, Durmitora i Kopaonika (Milankov i sar., 2005) registrovana su dva alela, a lokus je bio dijagnostički za vrstu *C. orthotricha*. Analiza vrsta u okviru *C. melanura* grupe pokazala



je monomorfnost *Got* lokusa, osim za populacije vrsta *C. melanura* i *C. bracusi* poreklom sa Durmitora (Milankov i sar., 2002b). U svim analiziranim populacijama vrste *C. urbana* konstatovana su dva alela (Ludoški i sar., 2002), dok je ovaj lokus bio monomorfan u populacijama vrste *Melanogaster nuda* (Ludoški i sar., 2004). U ovom radu registrovana su dva alela u populacijama vrste *E. tenax* i odsustvo heterozigotnih kombinacija.

U analiziranim populacijama vrste *E. tenax* u ovom radu registrovana su tri alela i isključivo homozigotni genotipovi u lokusu koji kodira enzim aldehid oksidazu (AO). Polimorfnost *Ao* lokusa utvrđena je i u populacijama drugih vrsta sirfida. Proučavanjem populacija *M. avidus* grupe utvrđeno je prisustvo i do četiri alela (Milankov i sar., 2001). Ni u jednom navedenom slučaju, pa ni u analiziranim populacijama vrste *E. tenax* u ovom radu, nisu konstatovani heterozigotni tipovi. U radu je ovaj lokus bio monomorfan za populacije Gračac (Hrvatska) i Lesvos (Grčka).

Malični enzim (ME) je determinisan alelima *Me* lokusa. Vršni oksidaciju malata do piruvata, uz redukciju NADP⁺. U populacijama vrste *E. tenax* analiziranih u ovom radu utvrđeno je prisustvo tri alela u *Me* lokusu, i isključivo homozigotni genotipovi. Varijabilnost *Me* lokusa kod ostalih sirfida bila je različita. Lokus *Me* bio je monomorfan u populacijama *Merodon avidus* grupe (Milankov i sar., 2001). Prisustvo dva do tri alela u lokusu *Me* utvrđeno je u populacijama vrsta *Cheilosia canicularis* grupe (Milankov i sar., 2005) i pojedinim populacijama vrsta *M. aureus* i *M. cinereus* kompleksa (Milankov i sar., 2008a). Ispitivanja grupe vrsta *M. ruficornis* (Milankov i sar., 2008c) pokazala su prisustvo do četiri alela u proučavanim populacijama. U populacijama familije Syrphidae do sada nisu registrovane heterozigotne jedinice, pa je kvaternarna struktura maličnog enzima i dalje nepoznata.

U ispitivanim populacijama vrste *E. tenax* lokusi *Aco-1*, *Aco-2*, *Fum*, *Gpd-2*, *Hk-2*, *Idh-1*, *Idh-2*, *Mdh-2*, *Sdh-1*, *Sdh-2*, *Sod-1*, *Sod-2* i *Pgm* su bili monomorfni, sa zajedničkim alelom u svim populacijama. S obzirom na svoju regulatornu funkciju, odlikuju se i manjom varijabilnošću. Međutim, nije takav slučaj i kod nekih vrsta sirfida. Kod vrsta *Melanogaster nuda* (Ludoški i sar., 2004), *Cheilosia orthotricha* (Milankov i sar., 2005), *Merodon aureus* A i *M. cinereus* B (Milankov i sar., 2008a) registrovana su dva alela u *Fum* lokusu. U lokusu *Gpd-2* kod sirfida konstatovana su dva alela u populacijama vrste *M. avidus* A (Milankov i sar., 2001). U lokusu *Hk-2* polimorfnost je utvrđena samo u pojedinim populacijama vrsta *M. armipes*, *M. recurvus* i *M. ruficornis* (sve predstavnici *M. ruficornis* grupe) (Milankov i sar., 2008c). Varijabilnost lokusa *Idh-1* i *Idh-2* je registrovana samo u pojedinim populacijama vrsta *C. vernalis* (Milankov i sar., 2002a), *M. nuda* (Ludoški i sar., 2004) i *M. funestus* (Milankov i sar., 2008a). Kod vrsta *M. aureus* A, *M. aureus* C, *M. cinereus* B (Milankov i sar., 2008a), *M. avidus* A (Milankov i sar., 2001) i *M. ruficornis* (Milankov i sar., 2008c) registrovana su dva alela u *Mdh-2* lokusu, dok je u populacijama vrste *M. loewi* registrovano tri alela (Milankov i sar., 2008c). U lokusu *Pgm* konstatovana je velika varijabilnost u populacijama vrsta *C. vernalis* (Milankov i sar., 2002a), *C. melanura* grupe (Milankov i sar., 2002b), *M. aureus* C, *M. cinereus* A (Milankov i sar., 2008a), kao i kod vrsta grupe *M. ruficornis* (Milankov i sar., 2008c). Polimorfnost lokusa *Sod-1* je utvrđena samo u pojedinim populacijama vrsta *C. vernalis* (Milankov i sar., 2002a) i *M. aureus* A i C, *M. cinereus* B i *M. funestus* (Milankov i sar., 2008a).

Analiza genetičke varijabilnosti populacija vrste *E. tenax* se bazirala na χ^2 testu i analizi značajnosti razlika dobijenih učestalosti genotipskih klasa varijabilnih lokusa od očekivanih prema Hardy-Vajnbegovom zakonu. Za pojedinačne lokuse i populacije dobijeni su različiti rezultati. Statistički značajne razlike registrovane su u populacijama *Got*, *Me* i *Ao*



za sve analizirane populacije. Za ove lokuse u populacijama vrednost Indeksa fiksacije (F_i) i Selanderovog D koeficijenta ukazuju na višak homozigota (nedostatak heterozigota). Za ova tri varijabilna lokusa očekivana heterozigotnost (H_e) je bila veća od izračunate (H_o), te je vrednost Indeksa fiksacije pozitivna ($F_i > 0$), što takođe ukazuje na višak homozigota. Heterozigotni genotipovi su detektovani za sve populacije u lokusima *Est-2* i *Est-4*. U lokusu *Est-2*, statistički značajno odstupanje od očekivanih genotipskih učestalosti je registrovano u 12 populacija poreklom iz Finske (Helsinki), Holandije, Nemačke, Slovenije, Crne Gore, Makedonije, Grčke (Kios i Lesvos) i Španije (Alikante). Osim u sedam uzoraka poreklom iz Finske (Centralna Finska), Holandije, Srbije (Fruška gora i Bratinac), Crne Gore (Durmitor) i Španije (Alkoj i Alikante), u lokusu *Est-4* nisu utvrđene statistički značajne razlike. U slučaju lokusa *Est-2* utvrđeno je da je očekivana heterozigotnost bila manja od izračunate u populacijama iz Hrvatske, Srbije (Bratinac), Grčke (Volos i Skiros) i Italije tako da su vrednosti Indeksa fiksacije bile negativne ($F_i < 0$) u ovim uzorcima. Izračunata heterozigotnost je veća od očekivane i u lokusu *Est-4* za populacije iz Austrije, Slovenije, Srbije (Ludoško jezero, Obedska bara, Đerdapska klisura, Čačak), Crne Gore (Šasko jezero), Makedonije, Grčke (Skiros i Kios) i Španije (Agost). Razlozi zbog kojih heterozigoti nisu registrovani i u ostalim polimorfnim lokusima mogu biti višestruki. Međutim, za razumevanje mehanizama koji su odgovorni za redukciju heterozigota neophodno je poznavanje genetičkog sistema vrste, biologije i ekologije. Mnogim istraživanjima je utvrđen značajan nivo redukcije heterozigotnosti, obično samo u nekim lokusima i nekim populacijama. Važno je naglasiti da različiti lokusi nemaju isti nivo „manjka“ heterozigotnosti. Ovo smanjenje heterozigotnosti se objašnjava postojanjem diferencijalne genotipske selekcije, inbridinga, postojanjem nultih alela, efekta osnivača i prolaska populacije kroz „usko grlo“ (Santos i sar., 1985; Van Driel i sar., 1987; Hii i sar., 1991). Takođe, do odstupanja dobijenih genotipskih učestalosti od očekivanih može doći i zbog pogrešne interpretacije gelova nastale zbog prisustva nultog alela, struktuiranosti uzorka (Valundov efekat), kao i zbog greške u izračunavanju uzrokovanih za pol vezanim genom (Pasteur i sar., 1988).

U našem radu je proučavanje interpopulacionih razlika zasnovano na razlikama u vrednostima parametara genetičke strukture populacija kao što su prosečan broj alela po lokusu, dobijena i očekivana prosečna heterozigotnost i učestalost ili proporcija polimorfnih lokusa. Učestalost polimorfnih lokusa (P) je iznosila je 0,28 (ili 27,8%) u svim analiziranim populacijama vrste *E. tenax*, sem u tri populacije poreklom iz Srbije (Čačak), Crne Gore (Šasko jezero) i Makedonije (22,2%), dok se populacija se grčkog ostrva Lesvos izdvojila najmanjom vrednošću procenta polimorfnih lokusa od 16,7%. U populacijama drugih vrsta familije Syrphidae najveće vrednosti polimorfnosti zabeležene su za vrstu *Cheilosia urbana* (60%, Ludoški i sar., 2002) i *Merodon auripes* (59%, Milankov i sar., 2008c), dok su najmanje vrednosti polimorfnosti izračunate za vrste *C. canicularis* i *C. himantopus* (6%, Milankov i sar., 2005), *M. desuturinus* (7%, Milankov i sar., 2008b) i vrstu *C. naruska* (8%, Milankov i sar., 2010b).

Prosečan broj alela po lokusu (A) se takođe koristi za analizu genetičke strukture populacija. Publikovani rezultati za druge rodove sirfida pokazuju da se prosečan broj alela po lokusu kreće od 1,0 (*Merodon trebevicensis*, Milankov i sar., 2008c; *Melanogaster nuda*, Ludoški i sar., 2004) do 1,9 (*Merodon auripes*, Milankov i sar., 2008c) i 2,1 (*Cheilosia urbana*, Ludoški i sar., 2002). U populacijama vrste *E. tenax* analiziranim u ovom radu prosečan broj alela se kretao od 1,3 (u populacijama iz Hrvatske, Italije i Srbije - Čačak) do 1,6 (u



populacijama iz Slovenije, Srbije - Fruška gora, Crne Gore - Orijen, Durmitor, Lovćen, Makedonije i Grčke - Volos).

Prosečna izračunata heterozigotnost (H_o) kretala se od 0,007 za populaciju sa Šaskog jezera u Crnoj Gori do 0,063 za špansku populaciju Agost. U odnosu na izračunatu heterozigotnost, postoje razlike između populacija vrste familije Syrphidae. Neke populacije pokazuju odsustvo heterozigota, kao na primer male, izolovane populacije vrsta *Cheilosia canicularis*, *C. himantopus* i *C. orthotricha* (Milankov i sar., 2005) poreklom sa Kopaonika, Durmitora i Fruške gore, ili vrste *Merodon desuturinus* (Milankov i sar., 2008b), *M. avidus* B (Milankov i sar., 2001) i *M. funestus* (Milankov i sar., 2008c). Takođe, u populaciji vrste *C. longula* iz Finske (lokalitet Utsjoki) nisu registrovane heterozigotne jedinice (Milankov i sar., 2010a). Prosečna heterozigotnost kod drugih vrsta osolikih muva kretala se u rasponu od 0,003-0,005 (*Cheilosia hypena*, Ludoški, J., nepublikovani podaci), 0,002-0,009 (*Merodon avidus* A, Milankov i sar., 2001), 0,019-0,041 (*Cheilosia vernalis*, Milankov i sar., 2002a), 0,036 (*C. naruska*, Milankov i sar., 2010b), 0,059 (*Merodon aureus* B, Milankov i sar., 2008a) do 0,066-0,077 (*M. loewi*, Milankov i sar., 2008c).

U ovom radu je najmanji broj registrovanih alela (23) uočen u populaciji iz Hrvatske (Gračac), dok je najveći broj registrovanih alela (29) zabeležen u populacijama iz Crne Gore (Durmitor) i Srbije (Fruška gora). U populaciji sa Fruške gore (Srbija) je registrovan najveći broj genotipova (36). Ova populacija se takođe izdvaja i prisustvom jedinstvenih genotipova *Est-2^{96/102}* i *Est-2^{98/102}*, dok je u populaciji sa Durmitora (Crna Gora) registrovan jedinstveni alel *Est-2¹⁰⁶*, odnosno genotip *Est-2^{106/106}*. Populacija iz Hrvatske se izdvaja na osnovu najmanjeg broja registrovanih genotipova (25). Populacija vrste *E. tenax* sa grčkog ostrva Lesvos se izdvojila najmanjom vrednošću procenta polimorfnih lokusa od 16,7%. Lesvos je veoma interesantno ostrvo sa biogeografske tačke jer je najveće u seriji ostrva koja su locirana duž egejske obale Turske u zoni gde se sjedinjuju dva biodiverziteta različitog porekla: anatolijski i mediteranski. Neki rodovi familije Syrphidae su bili predmet proučavanja na ovom ostrvu (Vujić i sar., 2007; Ståhls i sar., 2009; Milankov i sar., 2009) gde postoji obilje dostupne hrane, a samo ostrvo ima potencijal da „ugosti“ veliki broj vrsta. Redukcija genetičke varijabilnosti populacija, poput populacije vrste *E. tenax* sa ostrva Lesvos, može biti posledica smanjenog protoka gena (zbog izolovanosti populacija, smanjene sposobnosti disperzije jedinki ili izražene teritorijalnosti), efekta osnivača, i time delovanja genetičkog drifta u populacijama male veličine (npr. Munstermann, 1994; Hedrick, 2000). Iako nedostaju podaci o veličini populacije i broju migranata, važno je naglasiti da heterozigotnost ukazuje na postojanje genetičkog diverziteta unutar ove populacije. Naime, nasuprot registrovanoj najmanjoj proporciji polimorfnih lokusa, prosečna izračunata heterozigotnost (0,032) populacije sa ostrva Lesvos nalazi se na sredini opsega (0,007-0,063) vrednosti dobijenih u ovom radu. Ovi rezultati nisu u saglasnosti sa podacima dobijenim analizom alozimske varijabilnosti velikog broja vrsta kod kojih je utvrđena pozitivna korelacija između heterozigotnosti i polimorfnosti (Hartl i Clark, 1997) među kojima su i vrste osolikih muva *Merodon desuturinus* (Milankov i sar., 2008b), *Cheilosia canicularis* i *C. himantopus* (Milankov i sar., 2005). Pored toga, utvrđeno je da su kontinentalne populacije mnogih taksona varijabilnije od ostrvskih (npr. Estoup i sar., 1996). Nasuprot navedenom, ostrvske populacije analizirane u ovom radu poreklom iz Grčke (Skiros, Lesvos i Kios) i Italije (Sardinija) se nisu razlikovale od kopnenih populacija u stepenu genetičke varijabilnosti.

Nivo genetičke varijabilnosti (A , P i H_o) populacija vrste *E. tenax* sličan je vrednostima zabeleženim za populacije drugih široko rasprostranjenih sirfida, kao što je *Cheilosia vernalis*



(Milankov i sar., 2002a) i *C. urbana* (Ludoški i sar., 2002). Adaptivni značaj polimorfizma je veliki. Naime, polimorfne populacije imaju veći genetički i fenotipski potencijal da koriste heterogene uslove spoljašnje sredine. Time se, osim povećanja potencijala populacije i šanse za opstanak, smanjuje i intra- i interspecijska kompeticija. Pošto je genetički diverzitet dobar indikator kapaciteta populacije za adaptivne promene u budućnosti (Frankham i sar., 2003), može se smatrati da vrsta *E. tenax* ima visok evolucionni potencijal za adaptacije na sredinske promene. Osim toga, analizom genetičke strukture populacija dobijaju se informacije o mehanizmima koji su odgovorni za nastanak i održavanje genetičke varijabilnosti i informacije o odnosima između grupa jedinki iz različitih delova areala (npr. Roderick, 1996). Između svih genetičkih parametara analiziranih populacija u ovom radu (A , P i H_o) utvrđene su relativno ujednačene vrednosti, te se može pretpostaviti da postoji visoka stopa protoka gena koji eliminiše razlike između populacija. Ovi rezultati su u saglasnosti sa podacima o biologiji vrste *E. tenax* i ukazuju na velike disperzivne mogućnosti i sposobnost migracija ovog taksona. Pod genetičkom diferencijacijom se obično smatraju razlike u učestalosti alela nastale delovanjem prirodne selekcije koja favorizuje određene genotipove i alele, a eliminiše neke druge u pojedinim populacijama, dok migracije i disperzije smanjuju i sprečavaju genetičku divergenciju između populacija homogenizacijom učestalosti alela (npr. Bohonak, 1999; Mun i sar., 1999). Takođe, i slučajni procesi uslovljavaju promenu učestalosti alela između generacija, kao i populacije osnivača (Hedrick, 2000). Prilikom tumačenja kvantifikovanih razlika prirodnih populacija potrebno je uzeti u obzir registrovanu korelaciju između genetičke varijabilnosti, nivoa ekološke heterogenosti i efektivne veličine populacija. Takođe, ne sme se zanemariti ni činjenica da se nivo detektovane varijabilnosti može razlikovati usled primene različitih metoda (Narang i sar., 1994).

Genetičke razlike između populacija često se kvantifikuju preko statističkih parametara (genetička bliskost, I : Nei, 1972; 1978; genetička udaljenost, D : Nei, 1972; 1978). Smatra se da vrednosti parametara genetičke udaljenosti $D < 0,02$ ukazuju na jaku povezanost populacija, dok manje udaljene populacije imaju vrednosti $0,08 > D > 0,02$, a genetički visoko diferencirane populacije $D > 0,1$ (Ruiz-Garsia i sar., 2003). Za analizirane populacije vrste *E. tenax* u ovom radu vrednost parametra genetičke bliskosti ($I = 0,906$ do $1,000$) i genetičke udaljenosti ($D = 0,000$ do $0,099$) ukazuju na izuzetno malu genetičku diferencijaciju i na visoku stopu protoka gena alopatričkih populacija. Najveće prosečne vrednosti genetičke bliskosti ($I = 1,000$), i najmanje prosečne vrednosti genetičke udaljenosti ($D = 0,000$) izračunate su za čak 20 parova populacija, među kojima najmanje vrednosti parametara međupopulacione diferencijacije imaju geografski udaljene populacije. Mali stepen genetičke diferencijacije je dobijen i analizom konspecifičkih populacija drugih vrsta osolikih muva. Na primer, između konspecifičkih populacija vrste *Melanogaster nuda* izračunata je genetička bliskost $I = 0,998-1,000$ i genetička udaljenost $D = 0,000-0,002$ (Ludoški i sar., 2004). Prosečna vrednost genetičke bliskosti pokazuje nizak nivo genetičke diferencijacije i za konspecifičke populacije vrste *Cheilosia himantopus* ($I = 0,937$), a ove vrednosti su gotovo identične onima izračunatim za simpatričke populacije *C. himantopus* i *C. canicularis* sa Durmitora ($I = 0,935$) (Milankov i sar., 2005). Genetička bliskost između analiziranih populacija vrste *C. urbana* ($I = 0,952-0,991$) pokazala je visok nivo genetičke sličnosti (Ludoški i sar., 2002). Kod vrste *M. avidus* A, uticaj inbridinga i genetičkog drifta, kao i ograničena stopa protoka gena rezultirale su dobijanjem većih vrednosti genetičke udaljenosti između alopatričkih populacija (Milankov i sar., 2004).



Početne etape u proučavanju populaciono-genetičke strukture vrsta sirfida metodom elektroforeze, poslednjih godina dopunjene su sve većom primenom drugih molekularnih markera. Tako su sekvenciranje delova mitohondrijalnih i jedarnih gena i druge metode u kombinaciji sa analizama morfoloških karaktera primenjene u kvantifikovanju varijabilnosti taksona ove insekatske grupe (npr. Hondelmann i sar., 2005; Milankov i sar., 2009; Ståhls i sar., 2009). U odnosu sa jedarni, mitohondrijalni genom je zbog manjeg broja kopija gena, uniparentalnog nasleđivanja, visoke stope mutacije i niske stope rekombinacija pogodniji za ispitivanja geografske struktuiranosti populacija (npr. Krafur i sar., 2005). U radu je distribucija genetičkog diverziteta analiziranih populacija proučavana i sekvenciranjem 3' kraj gena COI mtDNK 50 jedinki vrste *E. tenax* sakupljenih na 15 lokaliteta sa područja Kanade (Kvebek), Čilea (Kahapoal), Australije (Tasmanija), Rusije (Kavkaz), Norveške (Lindesnes), Srbije (Fruška gora i Ozren), Crne Gore (Morinj), Grčke (Lesvos i Kios), Italije (Sardinija), i Španije (Kanarska ostrva, Alkoj, Agost i Alikante). Detektovana su ukupno četiri haplotipa (I-IV) sa međusobnim razlikama od svega jednog nukleotida. Registrovan je glavni haplotip (haplotip I), koji je prisutan u svim analiziranim populacijama. Haplotip II registrovan je u populacijama Kios (Grčka), Agost i Alikante (Španija), dok je haplotip III utvrđen u populacijama Alikante (Španija) i Lesvos (Grčka). Haplotip IV je registrovan u populacijama Kavkaz (Rusija) i Kanarska ostrva (Španija). Ovi rezultati ukazuju na gotovo potpuno odsustvo intra- i interpopulacionih razlika uzoraka vrste *E. tenax* poreklom sa četiri kontinenta. Slične vrednosti intraspecijske divergencije do sada su vrlo retko zabeležene kod osolikih muva, kao u slučaju vrsta *C. hypena* (Ludoški, 2008), *C. canicularis* i *C. orthotricha* (Milankov i sar., 2005). Publikovani rezultati većine analiziranih vrsta sirfida ukazuju na veći stepen intraspecijske varijabilnosti od nivoa detektovanog u ovom radu. Tako je prisustvo većeg broja haplotipova i nukleotidnih razlika zabeleženo kod vrsta roda *Merodon* sa Balkanskog poluostrva (Milankov i sar., 2008a,b; 2009) i Iberijskog poluostrva (Mengual i sar., 2006), kao i kod vrsta rodova *Pandasyophtalmus* (Rojo i sar., 2006) i *Cheilosia* (Ludoški, 2008). Važno je naglasiti da rezultati dobijeni za vrstu *E. tenax* nisu u saglasnosti ni sa podacima o intraspecijskom diverzitetu COI mtDNK drugih široko rasprostranjenih vrsta sirfida. Na primer, analizom jedinki vrste *C. urbana* sa područja Balkana, registrovano je čak 12 haplotipova koji su se razlikovali u rasponu od jednog do jedanaest nukleotidnih pozicija (Ludoški, 2008). Slično, i kod vrste *C. vernalis* kvantifikovana nukleotidna varijabilnost evropskih uzoraka ukazala na prisustvo velikog broja divergentnih haplotipova (Ståhls i sar., 2008).

U radu utvrđen mali intraspecijski diverzitet COI mtDNK nije u skladu ni sa rezultatima dobijenim analizom alozimske varijabilnosti. Navedeni rezultati ukazuju da postoji diferencijacija lokusa i genoma u odnosu na brzinu evolucionih promena. Stoga, rezultati o genetičkoj varijabilnosti prirodnih populacija vrste *E. tenax* otvaraju brojna pitanja o putevima i načinu kojim su se dešavale promene na molekularnom nivou u toku evolucije ovog taksona.

5.4.2. Fenotipski divezitet

U radu je metodom geometrijske morfometrije kvantifikovana intraspecijska varijabilnost vrste *E. tenax* i izvršeno sagledavanje prostorne distribucije fenotipskog diverziteta upotrebom parametara krila (veličina i oblik) jedinki 39 prirodnih populacija



ovog taksona. S obzirom da na morfologiju krila veliki uticaj imaju genetička i ekološka varijansa, informacije o mnogim aspektima biologije insekata mogu se dobiti na osnovu varijacija morfometrijskih karaktera (Jirakanjanakit i Dujardin, 2005).

Statistički značajna razlika u veličini krila je detektovana između ženki konspicijih populacija vrste *E. tenax*. Poređenjem centroidne veličine uočeno je da su ženke poreklom sa Šaskog jezera (Crna Gora) u proseku imale manja krila od jedinki sa većine uzorkovanih lokaliteta. Takođe, jedinke populacije sa Ludoškog jezera (Srbija) su imale statistički značajno manja krila od jedinki devet uzorkovanih lokaliteta. Signifikante razlike su zabeležene i između jedinki sakupljenih u Morinju, (Crna Gora) i sedam analiziranih populacija. Pored toga, poređenjem centroidne veličine uočeno je i da su ženke sakupljene u Norveškoj, Švajcarskoj i Austriji u proseku imale veća krila od jedinki populacija iz Grčke (Olimp, Volos i Skiros), Španije (Alikante) i Srbije (Stara planina). Značajne interpopulacione razlike u veličini krila su bile zabeležene i prilikom analize mužjaka. Kao i u slučaju ženki, krila jedinki sa Šaskog jezera iz Crne Gore su u proseku manja u odnosu na jedinke svih analiziranih populacija, izuzev dve populacije iz Srbije (Ludoško jezero i Čačak), uzoraka iz Makedonije (Negotino), Grčke (Olimp, Volos, Andros i Kios) i Španije (Alkoj i Alikante). Takođe, mužjaci poreklom sa planine Olimp (Grčka) su se izdvojili manjom prosečnom vrednošću centroidne veličine u odnosu na jedinke deset analiziranih populacija, a značajne razlike utvrđene su i između mužjaka iz Čačka (Srbija) i sedam uzorkovanih lokaliteta. Sa druge strane, utvrđeno je da jedinke sakupljene na Fruškoj gori imaju značajno veću prosečnu vrednost centroidne veličine u odnosu na jedinke uzorkovane sa drugih 17 lokaliteta. Takođe, poređenjem centroidne veličine utvrđeno je i da su mužjaci sakupljeni u Helsinkiju (Finska), u proseku imali veća krila od jedinki uzorkovanih na lokalitetima iz Češke, Srbije (Ludoško jezero i Obedska bara), Crne Gore (Morinj), Grčke (Skiros) i Španije (Alkoj i Alikante).

Geografska distribucija fenotipova veličine krila populacija vrste *E. tenax* koja je registrovana u radu nije u korelaciji sa temperaturnim režimima staništa iz kojih potiču analizirane populacije, iako su geografske kline u veličini krila registrovane kod brojnih insekatskih vrsta, a naročito kod vrsta roda *Drosophila* (npr. Gilchrist i sar., 2000; Santos i sar., 2004; Griffiths i sar., 2005). Naime, utvrđeno je da veličina krila ima manju heritabilnost u odnosu na oblik krila što implicira da je učešće genetičke varijanse u celokupnoj fenotipskoj varijansi takođe malo (Bitner-Mathé i Klaczko, 1999). Ekološki uticaj na veličinu tela ogleda se u tome da se konspicijih populacije međusobno razlikuju u veličini krila što je rezultat različitih uslova sredine i selekcionih režima. Na primer, jedinke otvorenih staništa će imati veća krila od onih u šumskim ekosistemima (Taylor i Merriam, 1995). Pošto je utvrđeno da veličina krila ima nisku heritabilnost (Bitner-Mathé i Klaczko, 1999), mogli bismo očekivati razlike u veličini krila između populacija sakupljenih na staništima koja se odlikuju različitim ekološkim faktorima, što nije bio slučaj. Statistički značajne razlike u veličini krila su utvrđene, između ostalog, i između populacija koje su najverovanije izložene sličnim selekcionim pritiscima (žive u sličnim selekcionim režimima) te i fenotipska varijansa samog karaktera bi trebala da bude slična. Možemo da pretpostavimo da su na ovo odstupanje od očekivanih rezultata određenim procentom uticale razlike u veličini uzoraka sa različitih lokaliteta. Ipak, pošto je poznato da je *E. tenax* migratorna vrsta (npr. Aubert i de Tifenu, 1981), utvrđene signifikantne razlike u veličini krila jedinki iz geografski bliskih oblasti verovatno reflektuju intezivan protok gena i postojanje migratornih puteva. Statistički značajne razlike u veličini krila registrovane su u populacijama drugih vrsta osolikih muva,



uključujući taksone grupa *Cheilosia canicularis* (Ludoški i sar., 2008), *Merodon avidus* (Milankov i sar., 2009), *M. aureus* (Francuski i sar., 2011a), *M. ruficornis* (Francuski i sar., 2009a), vrsta *Cheilosia albitarsis* i *C. ranunculi* (Ludoški, 2008), *C. longula* (Milankov i sar., 2010a) i *C. variabilis* (Francuski i sar., 2009b).

Kanoničkom analizom *w* matriksa varijacija oblika krila ženki vrste *E. tenax* utvrđene su statistički značajne konspicijne razlike. Iako značajne, razlike nisu omogućile jasnu diskriminaciju uzoraka koji se u visokom stepenu preklapaju na sketergramu, što ukazuje na odsustvo međupopulacione diferencijacije na osnovu oblika krila. Procenat korektne klasifikacije ženki iznosio je svega 42,1%, i kretao se u opsegu od 7,1% (Kavkaz, Rusija) do 88,2% (Šasko jezero, Crna Gora). Slično ženkama, i kod mužjaka su utvrđene statistički značajne konspicijne razlike, ali nisu omogućile jasnu intraspecijsku diskriminaciju populacija vrste *E. tenax*. Na sketergramu se uočava da se mužjaci alopatričkih populacija delimično preklapaju što ukazuje na odsustvo jasne diferencijacije između njih na osnovu oblika krila. Za sve analizirane uzorke procenat korektne klasifikacije iznosio je 51,3% i kretao se u opsegu od 9,1% (Alkoj, Španija) do 83,3% (Alikante, Španija). Odsustvo izražene fenotipske diferencijacije konspicijnih populacija vrste *E. tenax* utvrđene u radu geometrijsko morfometrijskom analizom parametara krila u skladu je sa malim stepenom genetičke diferencijacije utvrđenim analizom molekularnih markera (alozimski lokusi i COI mtDNK).

Razlike u obliku krila konspicijnih populacija su analizirane i kod drugih vrsta osolikih muva. Na primer, diferencijacija konspicijnih populacija postoji kod vrsta grupa *Merodon ruficornis* (Francuski i sar., 2009a), *M. aureus* grupe (*M. aureus* A i *M. aureus* C; Francuski i sar., 2011a), *Cheilosia melanura* (Ludoški, 2008), vrste *C. variabilis* (Francuski i sar., 2009b), *C. canicularis* (Ludoški i sar., 2008) i vrste *C. longula* (Milankov i sar., 2010a). Kod vrste *M. funestus* detektovane su jasne intraspecijske razlike u obliku krila ukazujući da se divergentne populacije ovog taksona verovatno nalaze u početnoj fazi specijacije (Francuski i sar., 2011a). Analizom varijabli oblika mužjaka širokorasprostranjene vrste sifide *Cheilosia urbana* nije zabeležena diskriminacija alopatričkih populacija sa područja Balkana. Nasuprot mužjacima, komparacijom oblika krila ženki ove vrste, uočeno je nepotpuno izdvajanje jedinki sa Fruške gore (Ludoški, 2008). Komparativnom analizom oblika krila 11 konspicijnih populacija vrste *C. vernalis* detektovane su statistički značajne razlike i izdvojene populacije sa Fruške gore i iz Morinja (Ludoški, 2008). Velika interpopulaciona varijabilnost morfoloških karaktera (karakteristi glave, raspored i boja dlaka na telu, izgled kutikule) i izražen sezonski dimorfizam ukazuju na mogućnost da vrsta *C. vernalis* predstavlja kompleks kriptičnih vrsta (Speight i Lucas, 1992, Vujić, 1992), dok je analizom molekularnih markera (alozimi, mtDNK) detektovana prostorna i vremenska varijabilnost (Milankov i sar., 2002a; Ståhls i sar., 2008) otkrivajući složenu populacionu strukturu vrste.

Poznato je da su u redu Diptera aerodinamičke performanse letenja i stvaranje zvuka i specijes-specifičnih signala za prepoznavanje i komunikaciju jedinki iste vrste direktno uslovljeni oblikom krila (Birdsall i sar., 2000). Poslednjih godina brojna istraživanja su bila sprovedena u cilju razumevanja genetičke osnove oblika krila (npr. Weber i sar., 1999; 2001; Birdsall i sar., 2000; Dworkin i Gibson, 2006; Carreira i sar., 2011). Danas je poznato da je genetička arhitektura oblika krila veoma složena, odnosno, da veći broj gena sa malim, aditivnim efektom determiniše oblik krila, te da je poligenetska osnova ovog parametra relativno nezavisna od genetičke osnove parametra veličine krila (Carreira i sar., 2011) Osim toga, smatra se da geni koji regulišu oblik krila ispoljavaju plejotropno dejstvo i u



epistatičkim su interakcijama sa genima koji determinišu razviće vena na krilima (Bitner-Mathé i Klaczko, 1999; Birdsall i sar., 2000). Takođe, utvrđeno je i da je, za razliku od veličine krila, oblik krila umereno do visoko heritabilan karakter (Birdsall i sar., 2000; Gilchrist i Partridge, 2001).

5.4.3. Nepodudarnost u varijabilnosti COI mtDNK, alozimskih jedarnih lokusa i fenotipskih karaktera

UPGMA fenogrami konstruisani na osnovu parametara oblika krila omogućili su sagledavanje fenetičke divergencije konspecifičkih populacija vrste *E. tenax*. Međutim, fenogram dobijen analizom mužjaka je imao različitu topologiju od fenograma konstruisanog na osnovu parametara oblika krila ženki. Tako se, na primer, najveća sličnost uočava između ženki populacija iz Slovenije i Austrije i dve crnogorske populacije Orijen i Lovćen, dok su na fenogramu mužjaka fenetički najbliži parovi populacija Telč/Orijen i Tjentište/Orijen. Neusaglašenost fenetičkih odnosa se potvrđuje i poređenjem fenetički najudaljenijih parova populacija, gde se najmanjom sličnošću u uzorku ženki izdvajaju parovi Kahapoal/Kios i Šasko jezero/Andros, dok su kod mužjaka fenetički najudaljenije jedinice poreklom iz Alikantea (Španija) i centralne Finske. Razlika u topologiji fenograma može ukazati na postojanje diferencijalnih selekcionih pritisaka na polove ove vrste. Naime, smatra se da su razlike u obliku krila između polova indukovane razlikama između mužjaka i ženki u reproduktivnim ulogama jer su aerodinamične performanse i pesma prilikom udvaranja kod Diptera verovatno pod uticajem oblika krila (Birdsall i sar., 2000). Mogući uzrok nepodudarnosti fenograma možemo tražiti i u malom broju uzorkovanih jedinki kako ženskog (Kahapoal 2; Ural 5; Ozren 5; Alokaj 4), tako i muškog pola (Kahapoal 4; Ural 5; Centralna Finska 3, Negotino 3).

Fenetički odnosi prikazani fenogramima nisu u saglasnosti sa odnosima datih uzoraka na dendrogramima konstruisanim na osnovu učestalosti alela alozimskih lokusa. U radu je odsustvo genetičke diferencijacije ($I = 1,000$, $D = 0,000$) registrovano između 20 parova konspecifičkih populacija, među kojima nisu i fenetički najbližiji parovi. Dendrogrami koji su konstruisani na osnovu vrednosti izračunatih koeficijenta genetičke bliskosti i udaljenosti, pokazuju da posebne klastere formiraju geografski udaljene populacije sa najmanjim vrednostima parametara međupopulacione diferencijacije. U skladu sa navedenim razlikama o fenetičkoj i genetičkoj sličnosti nije utvrđena podudarnost u topologiji dobijenih fenograma i dendrograma.

Dendrogrami genetičkih odnosa konstruisani na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti i udaljenosti nisu u saglasnosti ni sa kladogramom dobijenim na osnovu COI mtDNK. Kladogram oslikava mali intraspecijski diverzitet na nivou sekvenci mtDNK i ukazuje na gotovo potpuni izostanak genetičke različitosti između uzoraka vrste *E. tenax* poreklom iz geografski udaljenih područja. Navedeni rezultati ukazuju na odsustvo korelacije između stopa evolucionih promena ovih markera. Ključna osobina u izboru odgovarajućeg markera je stopa supstitucija (Lunt i sar., 1996), a zbog osobine kojom teži da se menja brže nego jedarni geni, mtDNK je informativna u proučavanju odnosa taksona na nivou roda i vrste (Avisé i sar., 1987; Avisé, 1994; Freeman i Herron, 1998), ali i konspecifičkih populacija (Ballard i Whitlock, 2004). Brza evolucija sekvenci mtDNK može se objasniti visokom stopom mutacija, oslabljenom selektivnom kontrolom ili ograničenjima



mehanizma za reparaciju (Rand, 2001). Nasuprot navedenom, dobijeni rezultati otvaraju pitanja o mogućim mehanizmima koji sprečavaju nastanak ili eliminišu varijabilnost na nivou COI mtDNK vrste *E. tenax*. Gotovo odsustvo varijabilnosti mtDNK diverziteta može ukazati na proces fiksacije haplotipa koji povećava adaptivnu vrednost (*selective sweep*) ili uklanjanje haplotipova niže adaptivne vrednosti delovanjem pozadinske selekcije (*background selection*) (Ballard i Whitlock, 2004). Izrazito mali diverzitet mtDNK zabeležen u ovom radu može biti odraz i delovanja stabilizacione selekcije ili male efektivne veličine predačke populacije (Hedrick i sar., 2006) i ukazuje da markeri od momenta specijacije mogu nezavisno da evoluiraju (Omland, 1997; Bromham i sar., 2002; Moraes i sar., 2004). Stoga je u cilju boljeg razumevanja prostorne distribucije genetičkog diverziteta vrste *E. tenax* neophodno u budućim analizama obuhvatiti dodatne markere jedarne i mitohondrijalne DNK. Pored toga, prisustvo gram negativne, intracelularne bakterije *Wolbachia* može biti važan aspekt u sagledavanju genetičke strukture populacija u kojima je prisutna. Ova α -proteobakterija se nasleđuje materinski, a efekti njenog prisustva na domaćina su raznovrsni i, između ostalog, uključuju promene u reproduktivnoj biologiji domaćina (npr. Hurst, 1991; Jiggins i sar., 2000). Bakterijski sojevi *Wolbachia* mogu favorizovati određene mtDNK haplotipove sa kojima se zajedno materinski nasleđuju, smanjiti genetičku varijabilnost, ili dati pogrešnu sliku o interakciji mitohondrijalnih i jedarnih gena (npr. Ballard i sar., 1996; Ballard, 2000). Zbog toga je ispitivanje prisustva *Wolbachia* bakterija u populacijama vrste *E. tenax* neophodno u cilju potpunog i preciznog sagledavanja genetičkog diverziteta ovog taksona. U molekularnim analizama od izuzetnog značaja je poređenje nivoa intraspecijske varijabilnosti blisko srodnih vrsta (npr. Ballard i Whitlock, 2004), ali podaci o drugim vrstama roda *Eristalis* do sada nisu publikovani. Međutim, poređenjem varijabilnosti COI mtDNK vrsta roda *Merodon*, utvrđeno je da ne postoji pravilnost i opšti princip koji bi se primenio za sve taksonse ovog roda osolikih muva. Naime, sekvenciranjem 3' kraja gena COI mtDNK uočena je velika intra- i interspecijska varijabilnost taksona *M. avidus* kompleksa (Milankov i sar., 2009). U prilog izuzetno velikog diverziteta registrovanog upotrebom ovog markera, govori i podatak da je analizom 24 jedinke jedne populacije *M. avidus* A sa ostrva Lesvos (Grčka) registrovano čak 22 različita haplotipa (Milankov, V., nepublikovani podaci). Nasuprot navedenom, kriptične vrste *M. aureus* kompleksa se međusobno gotovo i ne razlikuju u stopi promene COI mtDNK (Milankov i sar., 2008a). Slično, četiri vrste *M. ruficornis* grupe (*M. ruficornis*, *M. auripes*, *M. armipes* i *M. loewi*) pokazuju ujednačen nivo intraspecijske varijabilnosti COI mtDNK (0,4%), dok je za petu vrstu ove grupe (*M. trebevicensis*) zabeležena razlika u nukleotidnom sastavu haplotipova oko 3% (Milankov i sar., 2008c).

Svi podaci ukazuju da se stopa promena različitih gena i grupe gena koji kodiraju morfološke karaktere (uključujući parametre krila) razlikuje u ovoj široko rasprostranjenoj vrsti. Nasuprot tome, podaci u slučaju drugih vrsta osolikih muva ukazuju na saglasnost fenetičkih odnosa i dendrograma dobijenih analizom alozimskih lokusa i COI mtDNK. Na primer, upotrebom veličinskih komponenti krila vrsta *Merodon aureus* grupe dobijen je fenogram odnosa taksona koji je saglasan sa dendrogramima dobijenim na osnovu alozimskih i mtDNK podataka (Francuski i sar., 2011a). Metoda konstruisanja fenograma na osnovu varijabilnosti oblika krila se takođe pokazala kao dobar način diskriminacije vrsta *Chelosia canicularis* grupe, što je potvrđeno molekularnim analizama (Ludoški i sar., 2008). Pored toga, kod većine analiziranih grupa roda *Cheilosia*, osim kod grupa *C. laticornis* i *C. albitrasis*, uočena je podudarnost između filogenetskog stabla i fenograma, što ukazuje da



morfologija krila može biti od filogenetskog značaja za date taksone (Ludoški, 2008). Usaglašenost između fenograma, dendrograma genetičkih odnosa dobijenih analizom alozimskih lokusa i kladograma konstruisanih na osnovu COI mtDNK ukazuje na povezanost u stepenu fenotipske i molekularne evolucije osolikih muva i sugeriše da postoji veza između stepena fenotipske evolucije i genetičkih promena (Ludoški, 2008; Ludoški i sar., 2008).

Literaturni podaci o migraciji vrste *E. tenax* su bazirani na observacijama u prirodi (Shannon, 1926; Aubert i de Tifenu, 1981; Aubert i sar., 1969) i u saglasnosti su sa rezultatima ovog rada. Tako su, do sada, zabeležena kretanja jedinki ove vrste u grupama sa jedinkama vrste *E. similis* koje su, pretpostavlja se, prešle Severno more i doletele u Norvešku (Nielsen, 2009). Iako migratorna kretanja mogu biti ograničena postojanjem fizičkih barijera kao što su planine i mora, podaci govore da jedinke vrste *E. tenax* uspešno prevazilaze i barijere poput švajcarskih Alpa (Aubert, 1962). Migratorne jedinke osolikih muva su zabeležene u velikom broju i u priobalnim područjima, gde migranti sleću i odmaraju se nakon preletanja vodenih površina (Owen, 1956; Sutton, 1969). Takođe, podaci govore da ženke većih dimenzija prelaze veće distance prilikom migracije, u odnosu na ženke osolikih muva manjih dimenzija (Roff, 1977). Rezultati o malom stepenu diferencijacije alopatričkih populacija vrste *E. tenax* su u saglasnosti sa podacima dobijenim za druge česte, širokorasprostranjene, migratorne vrste sifida, poput vrste *Episyrphus balteatus*. Naime, analizom jedarnih i molekularnih markera utvrđen je mali stepen genetičke diferencijacije između evropskih uzoraka ovog taksona. Pored toga, rezultati su ukazali da između konspecifičkih populacija postoji dovoljno visoka stopa migracija koja je homogenizovala populacije vrste *E. balteatus* u jednu panmiktičnu jedinicu na području Evrope (Hondelmann i sar., 2005). Nizak nivo intraspecijske genetičke diferencijacije registrovan je i kod drugih insekatskih vrsta koje odlikuje izražena disperzivna mogućnost i sposobnost migracija. Na primer, niske vrednosti genetičke diferencijacije su utvrđene između konspecifičkih populacija leptira *Danaus plexippus* (Brower i Boyce, 1991), muve *Stomoxys calcitrans* (Szalanski, 1995), vilinog konjica *Anax junius* (Freeland i sar., 2003) i afide *Sitobion avenae* (Llewellyn i sar., 2003). Navedeni podaci ukazuju da rezultati prezentovani u ovom radu nisu neuobičajeni za klasu insekata. Ipak, i dalje ostaju otvorena pitanja o razlozima i učestalosti migracija sifida u Evropi, ali se pretpostavlja da variranja meteoroloških uslova i dostupnosti hrane za larve i adulte predstavljaju moguće uzroke migratornih kretanja (Hondelmann i sar., 2005). Da li su dobijeni rezultati o niskom stepenu genetičke i fenotipske diferencijacije populacija vrste *E. tenax* posledica intenzivnog protoka gena, ili su i drugi činioci odgovorni za to, svakako treba utvrditi dodatnim istraživanjima.

5.4.4. Fenotipska diferencijacija u karakterima abdomena populacija vrste *Eristalis tenax* duž geografskog gradijenta Evrope

Intraspecijska geografska varijabilnost kao široko zastupljen fenomen u prirodi je odraz njihove istorije, delovanja evolucionih mehanizama i adaptacije jedinki na heterogene abiotičke i biotičke faktore staništa (Ricklefs i Miles, 1994). Prostorna varijabilnost predstavlja genotipske i fenotipske razlike između konspecifičkih populacija, a specifičan vid prostorne varijabilnosti predstavljaju kline. Kline ili gradijent karakteristika nastaje ako duž jednog geografskog transekta postoji gradijent vrednosti u učestalosti alela ili pojedinih fenotipskih



karakteristika (Huxley, 1939). Pored toga, fenotipska varijabilnost organizama povezana sa sredinskim faktorima, kao što su nadmorska visina, temperatura i geografska širina, objašnjava se biogeografskim pravilima pri čemu, nezavisno od vrste i uzrasne kategorije ispitivane grupe, varijabilnost karaktera pokazuje klinalni raspored.

Pošto većina faktora abiotičke sredine varira sa geografskom udaljenošću, za očekivati je da će procesom adaptacije nastati i gradualna promena učestalosti pojedinih karaktera. Tako su uočene geografske kline u veličini krila kod brojnih životinjskih vrsta, a naročito kod vrsta roda *Drosophila* (npr. Santos i sar., 2004). Geografska klina veličine krila je obično usklađena sa trendom povećanja zadnjih nogu, glave ili celog tela jedinki koje žive na staništima sa nižom temperaturom (Dujardin i sar., 1999; Griffiths i sar., 2005; Andersen i sar., 2005), što je povezano sa višim fekunditetom u oblastima sa kraćom reproduktivnom sezonom (Haas i Tolley, 1998). U takvim uslovima insekti većih dimenzija imaju veću verovatnoću preživljavanja, tj. imaju veću adaptivnu vrednost (Gilchrist i Partridge, 2001). Na primer, kod vrste *Eristalis arbustorum* je utvrđeno variranje u veličini krila koje je u korelaciji sa temperaturnim fluktacijama na kojima se odvija razviće. Tako su krila jedinki iz hladnijih predela bila uža u odnosu na šira i kraća krila jedinki iz toplijih krajeva (Ottenheim i Volmer, 1999). Utvrđena je i korelacija između veličine krila i obojenosti abdomena, u smislu da se na niskim temperaturama razvijaju duža krila, a abdomen je tamniji (Ottenheim i Volmer, 1999). Ovo je podstaklo studije o variranju obojenosti abdomena osolikih muva po tipu kline. Na primer, Ottenheim i saradnici (1998) su uzorkovali jedinke vrste *E. arbustorum* duž geografskog gradijenta Holandije, gde su utvrđena izražena variranja u prosečnoj dnevnoj i maksimalnoj dnevnoj temperaturi od juga ka severu zemlje. Međutim, klinalna varijabilnost obojenosti abdomena nije registrovana. Ipak, treba naglasiti da geografsku raspodelu određuje istovremeno delovanje većeg broja evolucionih mehanizama (npr. protok gena i prirodna selekcija) tako da temperatura nije jedini faktor koji determiniše varijabilnost ove karakteristike. Pretpostavlja se da bi transektom duž većeg geografskog područja se dobio bolji uvid u uzroke koji uslovljavaju prostornu distribuciju fenotipskog diverziteta (Ottenheim i sar., 1998).

U radu je analizirana varijabilnost u veličini, obliku i obojenosti šara na tergitema 2 i 3 abdomena jedinki vrste *E. tenax* uzorkovanih duž geografskog gradijenta Evrope, počevši od severnoevropskog uzorka iz centralne Finske, preko Nemačke (Berlin) i Švajcarske (Bazel), do Balkanskog poluostrva (Srbija sa sledećim lokalitetima: Ludoško jezero, Obedske bara, Bratinac i Đerdapska klisura). Pretpostavlja se da su jedinke najverovatnije predstavnici iste generacije (uzorkovanje je izvršeno tokom dva meseca 2010. godine). Analizom jedinki ženskog pola, nisu utvrđene jasne razlike između konspecifičkih populacija u obojenosti abdomena. Žuti morfovi A1 i A4 na tergitu 2 bili su najzastupljeniji u svim populacijama, dok je po jedna jedinka iz centralne Finske, Bazela (Švajcarska), Ludoškog jezera (Srbija) i Obedske bare (Srbija) imala narandžasti morf A5. U analizi tergita 3 zapaženo je da je dominantni morf u svim populacijama bio crno obojeni morf B7. Pored dominantnog fenotipa A1B7 u svim uzorcima, fenotipovi A4B1 i A4B7 su takođe bili česti u svim populacijama.

Slično ženjkama, i kod mužjaka je utvrđeno prisustvo zajedničkih dominantnih morfova na tergitema 2 i 3. Tako je utvrđeno da je morf A2 na tergitu 2 najčešće zastupljen morf u svim populacijama, izuzev centralne Finske. U analizi tergita 3 zapaženo je da je morf B5 bio prisutan isključivo kod jedinki iz Bazela (Švajcarska), za razliku od najčešćeg B2 morfa prisutnog u svim uzorcima. Najveća varijabilnost iskazana preko broja fenotipova je uočena



kod mužjaka iz Švajcarske (11 fenotipova) i iz Đerdapske klisure (sedam fenotipova), dok je mali uzorak od svega tri mužjaka verovatno uticao na to da u populaciji iz Finske budu zastupljena samo tri fenotipa. Žuti fenotipovi A2B2 i A2B3 su bili najzastupljeniji u svim uzorcima. Populacija iz Švajcarske se izdvojila prisustvom jedinstvenih fenotipova A2B5, A2B6, A6B5 i A8B7, dok je kod mužjaka sakupljenih u Nemačkoj (A8B6) i Srbiji na lokalitetu Đerdapska klisura (A6B7) registrovan po jedan jedinstveni fenotip.

Iako dobijeni rezultati ukazuju na postojanje geografske varijabilnosti u obojenosti abdomena, dominantni morfovi i fenotipovi bili su prisutni ravnomerno u svim uzorcima. Kako se distribucija dominantnih morfova i fenotipova ne menja i ne postoji trend u rasporedu tamnih i svetlih fenotipova duž geografskog gradijenta Evrope, varijabilnost po tipu kline nije registrovana. Razlog tome može biti visok protok gena (migracije i disperzije) između konspecifičkih populacija koji homogenizuje fenotipske razlike. Poznato je da je *E. tenax* migratorna vrsta (Aubert i Goeldin de Tifenau, 1981), te izostanak razlika u obojenosti abdomena jedinki iz geografski udaljenih oblasti verovatno reflektuje postojanje migratornih kretanja ove vrste.

Pronalaženje odgovora kako i zašto određene fenotipske karakteristike variraju zahteva razumevanje naslednih i sredinskih faktora koji formiraju fenotip. Postojeća literatura ukazuje da boja oznaka abdomena zavisi od temperature na kojoj se razvijaju larve. Utvrđeno je da temperatura utiče na fiziološke procese tokom stadijuma larve koji determinišu količinu žute boje na abdomenu (Ottenheim i sar., 1996). Pored uticaja temperature, starost i genotip takođe deluju na obojenost abdomena. Ranije objavljene studije vrste *E. tenax* bavile su se interakcijom između genetičke varijabilnosti i abdominalne obojenosti. Identifikovan je glavni *Ap* (*abdominal pattern*) lokus, sa alelima za svetle i tamne modele, a procene heritabilnosti ukazale su na uticaj dodatnih gena u determinaciji boje abdomena (Heal, 1979). Pored toga, promene učestalosti abdominalnih fenotipova povezane sa starošću jedinki takođe su registrovane kod vrste *E. tenax*, sa tamnim šarama koje su postajale svetlije i obrnuto, potamljivanje svetlih mrlja adultnih jedinki koje je verovatno rezultat sekundarne melanizacije kutikule (Heal, 1989).

5.5. POLNI DIMORFIZAM VRSTE *ERISTALIS TENAX*

Polni dimorfizam je jedan od najinteresantnijih vidova fenotipske varijabilnosti. Kod velikog broja insekatskih vrsta ženke imaju veće telo u odnosu na mužjake, čak kod 72 – 85% vrsta u okviru svakog reda. U redu Diptera ženke 86% vrsta imaju veće dimenzije tela od mužjaka (Stillwell i sar., 2010), među kojima je i 75% analiziranih vrsta porodice Syrphidae (Gilbert, 1985). Razumevanje evolucije polnih razlika i fenotipske plastičnosti u odnosu na rast i razviće izuzetno je važno za objašnjenje zapažene varijabilnosti u vidu polnog dimorfizma u veličini tela (Fairbairn, 2005; Teder i Tammaru, 2005), a u našem slučaju i u veličini krila. Poznato je da na skoro sve bihevioralne, fiziološke, morfološke i razvojne karakteristike utiču sredinski uslovi pri kojima se ove osobine ispoljavaju (Blanckenhorn, 2009). Iako je plastičnost često neadaptivna, kao u slučaju kada nedostatak hrane ograničava razvoj (De Jong, 2005; Van Kleunen i Fischer, 2005; Ghalambor i sar., 2007), plastičnost u karakteristikama rasta kod ranih stadijuma razvića jedinke (veličina tela, brzina rasta i razvojno vreme) je verovatno adaptivna (Nylin i Gotthard, 1998). Pošto je adaptivna plastičnost oblikovana prirodnom selekcijom koja deluje na genotipove sa različitom



reakcionom normom (Gotthard i Nylin, 1995), selekcija u različitim sredinama je verovatno značajna u oblikovanju fenotipskog diverziteta koji je analiziran i u našem radu. Stoga, moguće je da postoji selekcija koja je odgovorna za razvoj strukture krila, a koja odgovara datim abiotičkim uslovima. Važno je naglasiti da mužjaci i ženke reaguju različito na promene u spoljašnjoj sredini i da interakcije između sredinskih varijabli imaju različiti uticaj na njih, što utiče i na obrasce formiranja polnog dimorfizma (De Block i Stoks, 2003).

U ovom radu, statistički značajan polni dimorfizam u veličini krila je utvrđen kod vrste *E. tenax*. Utvrđeno je da su ženke u proseku imale veća krila od mužjaka. Polni dimorfizam u korist ženki je registrovan i u veličini krila jedinki vrste *Merodon avidus* grupe (Milankov i sar., 2009), kao i kod vrsta *Eristalis arbustorum* (Stojanović, 2010), *Cheilosia canicularis*, *C. orthotricha*, *C. nigripes*, *C. lenis* i *C. rhynchops* (Ludoški, 2008). Za razliku od navedenih taksona, veća krila mužjaka u odnosu na ženke registrovana su kod vrsta *Cheilosia vicina*, *C. himantopus*, kao i vrsta grupa *C. urbana*, *C. laticornis*, *C. proxima* i blisko srodnih vrsta *C. soror* i *C. scutellata* (Ludoški, 2008). Veće dimenzije krila mužjaka karakteristične su za sve vrste grupa *C. albitarsis* i *C. impressa* (Ludoški, 2008).

Brojne su pretpostavke koje objašnjavaju postojanje i evoluciju polnog dimorfizma kod insekata (npr. Fairbairn, 1997; Esperk i sar., 2007). Najčešće zastupljene su hipoteze bazirane na mehanizmima seksualne selekcije, interseksualne kompeticije za hranu i različite uloge polova u reprodukciji (Hedrick i Temeles, 1989). Višestruki selekcionni pritisci, kao što su genetička korelacija između polova, efekat alometrije na polni dimorfizam, polne razlike u korišćenju staništa i ponašanje mogu uzrokovati dimorfizam putem seksualne selekcije. Na primer, krupniji mužjaci imaju veću adaptivnu vrednost od manjih mužjaka usled kompeticije za osvajanje ženke (Raihani i sar., 2006) i to može biti prednost za mužjake poligininih vrsta (Owens i Hartley, 1998). Jačina selekcionnog pritiska na veličinu tela zavisi i od toga da li se kompeticija dešava u vazduhu ili na zemlji. Ako se mužjaci bore u vazduhu onda će selekcija favorizovati manje dimenzije tela (Blomquist i sar., 1997; Serrano-Meneses i Székeli, 2006). Takođe, na stepen i pravac polnog dimorfizma može da utiče i teritorijalnost. Životinje koje ispoljavaju teritorijalno ponašanje su obično većih dimenzija jer im ona daje prednost u borbi za ženku i teritoriju, dok su jedinke manjih dimenzija pokretljivije i efikasnije prate ženke što je velika prednost za neteritorijalne životinje (Marden i Cobb, 2004; Contreras-Garduño i sar., 2006).

Sa druge strane, selekcija u korist povećanja fekunditeta, takođe, predstavlja jedan od glavnih (pored seksualne selekcije) oblika selekcije koja favorizuje veće telesne dimenzije kod insekata (Isaac, 2005; Stillwell i sar., 2010). Stoga krupnije ženke imaju veći reproduktivni uspeh jer imaju i veći kapacitet za produkciju jajnih ćelija, i/ili mužjaci preferiraju krupnije ženke (Sandercock, 1998; Serrano-Meneses i sar., 2007). Ženke ispoljavaju veću zavisnost od uslova spoljašnje sredine, te je veličina tela ženki u direktnoj korelaciji sa količinom dostupne hrane i drugim faktorima spoljašnje sredine (Teder i Tammaru, 2005). Smatra se da je selekcija u korist povećanja fekunditeta pokretački mehanizam koji favorizuje veće dimenzije tela ženki kod insekata (Honek, 1993), dok seksualna selekcija posredovana teritorijalnošću favorizuje veće mužjake kod, na primer, reda Odonata (Serrano-Meneses i sar., 2008).

Osim navedenog, kompeticija za hranu između polova može biti jedan od razloga pojave dimorfizma. Različito korišćenje ekoloških niša može imati za rezultat smanjenje kompeticije između polova i usloviti pomeranje njihovih veličina u različite optimume (Hedrick i Temeles, 1989; Thom i sar., 2004). Niska heritabilnost veličine krila ukazuje na mali udeo genetičke komponente u celokupnoj fenotipskoj varijansi, odnosno značajan uticaj



faktora spoljašnje sredine koji se ispoljava delovanjem direkcione selekcije (Bitner-Mathé i Klaczko, 1999). Neke varijacije mogu imati genetičku osnovu i biti posledica prirodne selekcije ili stohastičkih procesa (npr. genetički drift) i često je teško definisati razliku između fenotipske plastičnosti kao odgovora na sredinske i ekološke promene i evolutivnog odgovora na promene u klimi (Stillwell i sar., 2010).

Pored razlika u veličini, u radu su utvrđene i polne razlike u obliku krila kod vrste *E. tenax*. Kanoničkom analizom w matriksa dobijen je klasifikacioni matriks koji ukazuje da je procenat korektne klasifikacije za ženke iznosio 91,2%, a za mužjake 87,6%. Za sve analizirane jedinice, procenat korektne klasifikacije iznosio je 89,4%, što odstupa od većine analiziranih taksona familije Syrphidae. Naime, koeficijent korektne klasifikacije od 99 do 100% je utvrđen za oba pola kod vrsta *Eristalis arbustorum* (Stojanović, 2010), *Sphagina sublatifrons*, *Melanogaster nuda* i *Orthonevra montana* (Francuski, Lj., Ludoški, J., Novković, B., Vujić, A., Milankov, V., nepublikovani podaci). Koeficijent korektne klasifikacije od 100% uslovile su i jasne interseksualne razlike u obliku krila vrsta iz rodova *Cheilosia* (Ludoški, 2008) i *Merodon* (Francuski, Lj., nepublikovani podaci). Mreže deformacija dobijene regresionom metodom ukazuju da se polovi međusobno razlikuju u položaju i relativnoj udaljenosti tačaka 2, 8,13 i 14, odnosno da se mužjaci karakterišu užim i izduženim krilima, dok su kod ženki krila šira i kraća. Ovakav obrazac u polnom dimorfizmu se zapaža i kod drugih vrsta sirfida (Ludoški, 2008; Ludoški i sar, 2008; Milankov i sar., 2010a, 2010b; Francuski i sar., 2011a), a utvrđene razlike u obliku krila su mogući primer postojanja diferencijalnih selekcionih pritisaka na polove ove insekatske grupe. Smatra se da su razlike u obliku krila između polova indukovane razlikama između mužjaka i ženki u reproduktivnim ulogama jer su aerodinamične performanse i pesma prilikom udvaranja kod Diptera verovatno pod uticajem oblika krila (Birdsall i sar., 2000). Kao što je zapaženo kod drugih vrsta dvokrilaca (Bonduriansky, 2006; Lyra i sar., 2010), razlike u načinu sakupljanja polena i ponašanju, reproduktivne aktivnosti i sposobnost pri letenju takođe mogu uticati na dimorfizam u obliku krila koji je uočen i kod vrste *E. tenax*.

Osim u parametrima krila, polni dimorfizam je utvrđen i u obojenosti abdomena vrste *E. tenax*. Polni dimorfizam je uočljiv na oba tergita, ali je izraženiji na tergitu 3 gde mužjaci obično poseduju žućkasti pigment, a kod ženki on odsustvuje, što potvrđuje postojanje diferencijalne bimodalne distribucije u obojenosti abdomena u prirodnim populacijama vrste *E. tenax* (Heal, 1982). Ispitivani mužjaci, generalno, imaju svetlije abdomene od ženki, dok ženke imaju crn tergite 3 sa parom polukružnih mrlja na tergitu 2. Morf A1 na tergitu 2 je prisutan isključivo kod jedinki ženskog pola, dok su morfovi B3 i B4 na tergitu 3 registrovani isključivo kod jedinki muškog pola. Kombinovanjem fenotipskih varijanti tergita 2 i 3 dobijeno je 28 fenotipova, a samo deset fenotipova je registrovano kod oba pola. Čak 21 fenotip je zabeležen kod mužjaka, dok je na abdomenu ženki bilo prisutno 17 fenotipova. Tamnije ženke se često mogu naći u okviru *Eristalis* roda (Holloway, 1993; Ottenheim i sar., 1996), kao i kod drugih vrsta sirfida (Holloway i sar., 1997; Marriot i Holloway, 1998). Ovo se može objasniti činjenicom da se fenotipski preduslovi za termoregulaciju i zaštitu od predatora razlikuju kod mužjaka i ženki (Heal, 1981; Ottenheim i sar., 1996).

6. ZAKLJUČAK



U radu je sagledavanje ukupnog genetičkog i fenotipskog diverziteta i evolucionog potencijala vrste *E. tenax* izvršeno analizom jedinki poreklom sa 42 područja Evrope, Australije, Severne i Južne Amerike i laboratorijske kolonije iz Španije. Analiza intraspecijske varijabilnosti vrste *E. tenax* izvršena je kvantifikovanjem varijacija u veličini i obliku krila 1653 jedinke i obojenosti abdomena 936 jedinki. Analiza genetičkog diverziteta na nivou polimorfizma nukleotidnih sekvenci mtDNK je izvršena kod 58 jedinki, dok je analiza alozimske varijabilnosti obuhvatila 821 jedinku prirodnih populacija i laboratorijske kolonije vrste *E. tenax*. Dobijeni su sledeći zaključci:

I Inbriding efekat na fenotipsku varijabilnost vrste *E. tenax* iz Španije je kvantifikovan analizom jedinki dve prirodne populacije (Alkoj i Agost), "izvorišne" populacije od koje potiču jedinke osnivači laboratorijske kolonije, i jedinki četvrte (F4) i osme (F8) generacije laboratorijske kolonije.

1. Zabeleženo je smanjenje genetičkog diverziteta unutar kolonije usled ukrštanja u srodstvu i delovanja genetičkog drifta.
2. Kod oba pola je utvrđeno da inbred F4 jedinke imaju u proseku manja krila u odnosu na jedinke prirodnih populacija, što je verovatno posledica ukrštanja u srodstvu. Centroidna veličina krila jedinki F8 je dostigla vrednost pre inbridinga što ukazuje na oporavak kolonije u osmoj generaciji (iako se nivo inbridinga povećao) i da inbred kolonije vrste *E. tenax* mogu "povratiti" nekadašnje vrednosti veličine krila. Kod oba pola uočena je jasna fenotipska diferencijacija između jedinki kolonije i prirodnih populacija uz odsustvo diferencijacije između prirodnih populacija na osnovu oblika krila.
3. Rezultati ukazuju da inbriding i stohastički procesi utiču na redukciju genetičkog diverziteta i da "oslobađaju" skrivenu genetičku varijabilnost koja je povezana sa fenotipskom diferencijacijom.

II Vremenska distribucija fenotipskog diverziteta vrste *E. tenax* je kvantifikovana analizom jedinki četiri alohrona uzorka (Maj, Jul, Avgust i Septembar) poreklom sa lokaliteta Venac, Fruška gora sakupljenih u periodu od maja do septembra 2009. godine. Utvrđeno je da:

1. Sezonske fluktuacije nisu uticale na distribuciju dominantnih abdominalnih morfova i fenotipova.
2. Krila jedinki uzorkovanih u različitim mesecima kod oba pola bila su slične veličine, ali su kod oba pola registrovane statistički značajne razlike u obliku krila alohronih uzoraka.
3. Parametri genetičke strukture uzoraka sakupljenih na Fruškoj gori su varirali u veoma uskom opsegu, te se može pretpostaviti da zabeležene genetičke razlike ne utiču na razlike u adaptivnoj vrednosti alohronih uzoraka vrste *E. tenax*.

III Analizom 210 jedinki je utvrđeno odsustvo prostorne substrukturnosti fenotipskog i genetičkog diverziteta vrste *E. tenax* sa planine Durmitor.

1. Između osam durmitorskih uzoraka nisu utvrđene razlike u obojenosti abdomena i veličini krila kod oba pola, dok su razlike u obliku krila registrovane između ženki.



2. Mali stepen genetičke diferencijacije između durmitorskih uzoraka vrste *E. tenax* ukazuje da su lokalne populacije najverovatnije međusobno povezane intenzivnim protokom gena koji usaglašava lokalne učestalosti alela.
3. Rezultati ukazuju na velike disperzivne mogućnosti i sposobnost migracija vrste *E. tenax*, što se može pozitivno odraziti na transfer polena između izolovanih populacija biljnih vrsta na području Durmitora, naročito biljnih zajednica na nadmorskoj visini iznad 2000m, kao što su vrhovi Veliki Štuoc, Savin Kuk, Prutaš i drugi.

IV U cilju sagledavanja prostorne distribucije molekularnog diverziteta, kao i određivanja stepena genetičke diferencijacije između konspicijalnih populacija izvršena je analiza 31 evropske populacije vrste *E. tenax*.

1. Od 18 analiziranih lokusa, varijabilnost je registrovana u lokusima *Ao*, *Est-2*, *Est-4*, *Got* i *Me*. Utvrđeni nivo genetičke varijabilnosti populacija sličan je vrednostima zabeleženim za populacije drugih široko rasprostranjenih sirfida, te se može smatrati da vrsta *E. tenax* ima visok evolucionih potencijal za adaptacije na sredinske promene.
2. Između genetičkih parametara analiziranih populacija utvrđene su relativno ujednačene vrednosti, te se može pretpostaviti da postoji visoka stopa protok gena koji eliminiše razlike između alopatričkih populacija. Literaturni podaci o migraciji vrste *E. tenax* su bazirani na obzervacijama u prirodi i u saglasnosti su sa rezultatima ovog rada.
3. Analizom genetičkog diverziteta vrste *E. tenax* na nivou polimorfizma nukleotidnih sekvenci mtDNK, detektovano je ukupno četiri haplotipa sa međusobnim razlikama od jednog nukleotida. Ovi rezultati ukazuju na gotovo potpuno odsustvo intra- i interpopulacionih razlika uzoraka vrste *E. tenax* poreklom sa četiri kontinenta, a slične vrednosti intraspecijske divergencije da sada su vrlo retko zabeležene kod osolikih muva. U radu utvrđen mali intraspecijski diverzitet COI mtDNK nije u skladu sa rezultatima dobijenim analizom alozimske varijabilnosti, što ukazuje da postoji diferencijacija lokusa i genoma u odnosu na brzinu evolucionih promena.
4. Kvantifikovanjem varijacija u obliku i veličini krila izvršena je analiza intraspecijske varijabilnosti jedinki 39 prirodnih populacija vrste *E. tenax* sa evropskog i južnoameričkog kontinenta. Geografska distribucija fenotipova veličine krila analiziranih uzoraka koja je registrovana u radu nije u korelaciji sa temperaturnim režimima staništa iz kojih potiču analizirane populacije, jer su statistički značajne razlike u veličini krila utvrđene, između ostalog, i između populacija koje su najverovatnije izložene sličnim selekcionim pritiscima (žive u sličnim selekcionim režimima). Analiza konspicijalnih populacija vrsta *E. tenax* ukazala je na odsustvo jasne međupopulacione diferencijacije na osnovu oblika krila. Odsustvo izražene fenotipske diferencijacije konspicijalnih populacija vrste *E. tenax* utvrđene u radu geometrijsko morfometrijskom analizom parametara krila u skladu je sa malim stepenom genetičke diferencijacije utvrđenim analizom molekularnih markera (alozimski lokusi i COI mtDNK).
5. Fenogram dobijen analizom mužjaka je imao različitu topologiju od fenograma konstruisanog na osnovu parametara oblika krila ženki. Pored toga, fenetički odnosi prikazani fenogramima nisu u saglasnosti sa odnosima datih uzoraka na dendrogramima konstruisanim na osnovu frekvencija alela alozimskih lokusa. Dendrogrami genetičkih odnosa (konstruisani na osnovu koeficijenta genetičke



bliskosti i udaljenosti) nisu u saglasnosti ni sa kladogramom dobijenim na osnovu COI mtDNK. Ovi podaci ukazuju da se stopa promena različitih gena i grupe gena koji kodiraju morfološke karaktere (uključujući parametre krila) razlikuje u ovoj široko rasprostranjenoj vrsti.

6. Analizom fenotipske diferencijacije u karakterima abdomena na uzorcima vrste *E. tenax* sakupljenim duž geografskog gradijenta Evrope je utvrđeno odsustvo promena po tipu kline. Utvrđeno je da se distribucija dominantnih morfova i fenotipova ne menja i ne postoji trend u rasporedu tamnih i svetlih fenotipova duž geografskog gradijenta Evrope. Razlog tome može biti visok protok gena (migracije i disperzije) između konspecifičkih populacija koji homogenizuje fenotipske razlike. Rezultati ukazuju da geografsku raspodelu određuje istovremeno delovanje većeg broja evolucionih mehanizama (npr. protok gena i prirodna selekcija) i da temperatura nije jedini faktor koji determiniše varijabilnost ove karakteristike.

V Polni dimorfizam vrste *E. tenax* je analiziran na osnovu parametara krila (veličina i oblik) i karakterima abdomena.

1. Utvrđene su statistički značajne razlike u veličini krila između mužjaka i ženki vrste *E. tenax*. Ženke su u proseku imale veća krila od mužjaka. Interseksualne razlike u obliku krila su ustanovljene razlikama u položaju i relativnoj udaljenosti tačaka 2, 8,13 i 14, ukazujući da se mužjaci karakterišu užim i izduženim krilima, dok su kod ženki krila šira i kraća. Razlike u načinu sakupljanja polena i ponašanju, reproduktivnoj aktivnosti i sposobnost pri letenju mogu uticati na dimorfizam u parametrima krila koji je uočen kod ove vrste.
2. Analizom obojenosti abdomena vrste *E. tenax* utvrđeno je da mužjaci, generalno, imaju svetlije abdomene od ženki, dok ženke imaju crn tergite 3 sa parom polukružnih mrlja na tergitu 2. Registrovana pravilnost se može objasniti činjenicom da se fenotipski preduslovi za termoregulaciju i zaštitu od predatora razlikuju kod mužjaka i ženki.

7. PRILOGI


Tabela 1. Odstupanje genotipskih učestalosti *Ao* lokusa od Hardy-Vajnbergovih proporcija populacija vrste *E. tenax*.

Zemlja	Populacija	H_o	H_e	F_I	D	χ^2	P
Finska	Centralna Finska	0	3,294	1,000	-1,000	10,09	**
	Helsinki	0	5,905	1,000	-1,000	18,88	***
Holandija	Hag	0	13,957	1,000	-1,000	45,49	***
Nemačka	Berlin	0	4,235	1,000	-1,000	10,09	**
Češka	Telč	0	9,697	1,000	-1,000	30,00	***
Švajcarska	Bazel	0	6,118	1,000	-1,000	19,38	***
Austrija	Klagenfurt	0	9,943	1,000	-1,000	31,34	***
Slovenija	Bled	0	10,146	1,000	-1,000	29,17	***
Bosna i Hercegovina	Tjentište	0	12,973	1,000	-1,000	39,98	***
	Trebinje	0	9,935	1,000	-1,000	28,26	***
Srbija	Ludoško jezero	0	8,000	1,000	-1,000	24,97	***
	Fruška gora	0	49,828	1,000	-1,000	151,36	***
	Obedska bara	0	8,160	1,000	-1,000	26,65	***
	Bratinac	0	7,242	1,000	-1,000	28,19	***
	Đerdapska klisura	0	7,111	1,000	-1,000	15,06	***
	Čačak	0	8,129	1,000	-1,000	17,05	***
Crna Gora	Orijen	0	7,556	1,000	-1,000	26,69	***
	Durmitor	0	9,630	1,000	-1,000	29,94	***
	Lovćen	0	6,483	1,000	-1,000	24,18	***
	Šasko jezero	0	7,097	1,000	-1,000	17,05	***
BJR Makedonija	Negotino	0	6,526	1,000	-1,000	20,84	***
Grčka	Olimp	0	11,030	1,000	-1,000	32,97	***
	Volos	0	8,296	1,000	-1,000	26,35	***
	Skiros	0	9,257	1,000	-1,000	34,28	***
	Kios	0	2,909	1,000	-1,000	7,14	**
Italija	Sardinija	0	4,889	1,000	-1,000	15,06	***
Španija	Alkoj	0	3,529	1,000	-1,000	17,40	***
	Agost	0	10,968	1,000	-1,000	33,98	***
	Alikante	0	13,073	1,000	-1,000	41,05	***

ns - nesignifikantno; * - signifikantno za $P \leq 0,05$; ** - signifikantno za $P \leq 0,01$; *** - signifikantno za $P \leq 0,001$; H_o - izračunata heterozigotnost; H_e - očekivana heterozigotnost; F_I - Indeks fiksacije (Wright, 1951); D - koeficijent po Selander-u


Tabela 2. Odstupanje genotipskih učestalosti *Est-2* lokusa od Hardi-Vajnbergovih proporcija populacija vrste *E. tenax*.

Zemlja	Populacija	H_o	H_e	F_I	D	χ^2	P
Finska	Centralna Finska	5	7,593	0,317	-0,341	2,53	ns
	Helsinki	0	9,037	1,000	-1,000	28,63	***
Holandija	Hag	8	12,000	0,319	-0,333	4,65	*
Nemačka	Berlin	3	7,606	0,594	-0,606	14,56	***
Češka	Telč	7	8,212	0,122	-0,148	0,55	ns
Švajcarska	Bazel	6	9,432	0,347	-0,364	3,11	ns
Austrija	Klagenfurt	6	6,758	0,085	-0,112	0,38	ns
Slovenija	Bled	3	6,302	0,513	-0,524	10,52	**
Hrvatska	Gračac	8	6,667	-0,257	0,200	0,73	ns
Bosna i Hercegovina	Tjentište	6	10,029	0,385	-0,402	6,84	ns
	Trebinje	5	5,880	0,116	-0,150	0,620	ns
Srbija	Ludoško jezero	4	5,242	0,214	-0,237	1,33	ns
	Fruška gora	59	59,328	0,001	-0,006	0,01	ns
	Obedska bara	6	8,308	0,259	-0,278	2,76	ns
	Bratinac	11	10,220	-0,103	0,076	0,23	ns
	Đerdapska klisura	9	9,769	0,055	-0,079	0,20	ns
	Čačak	5	5,800	0,103	-0,138	0,46	ns
Crna Gora	Orijen	2	9,545	0,784	-0,790	29,99	***
	Durmitor	27	44,220	0,386	-0,389	17,65	***
	Lovćen	5	9,935	0,481	-0,497	9,19	*
	Šasko jezero	1	6,097	0,831	-0,836	22,96	***
BJR Makedonija	Negotino	3	8,190	0,616	-0,624	15,50	***
Grčka	Olimp	7	9,743	0,261	-0,282	2,02	ns
	Volos	3	2,862	-0,084	0,048	0,06	ns
	Skiros	8	7,545	-0,092	0,060	0,08	ns
	Kios	2	5,714	0,633	-0,650	5,10	*
	Lesvos	7	11,392	0,373	-0,386	5,17	*
Italija	Sardinija	3	2,538	-0,273	0,182	0,27	ns
Španija	Alkoj	4	4,529	0,065	-0,117	0,19	ns
	Agost	9	10,677	0,130	-0,157	0,81	ns
	Alikante	2	3,692	0,444	-0,458	4,42	*

ns - nesignifikantno; * - signifikantno za $P \leq 0,05$; ** - signifikantno za $P \leq 0,01$; *** - signifikantno za $P \leq 0,001$; H_o - izračunata heterozigotnost; H_e - očekivana heterozigotnost; F_I - Indeks fiksacije (Wright, 1951); D - koeficijent po Selander-u



Tabela 3. Odstupanje genotipskih učestalosti *Est-4* lokusa od Hardi-Vajnbergovih proporcija populacija vrste *E. tenax*.

	Populacija	H_o	H_e	F_I	D	χ^2	P
Finska	Centralna Finska	2	5,241	0,605	-0,618	9,81	**
	Helsinki	4	5,290	0,220	-0,244	1,61	ns
Holandija	Hag	4	8,019	0,492	-0,501	11,80	***
Nemačka	Berlin	5	7,424	0,306	-0,327	3,41	ns
Češka	Telč	6	7,424	0,167	-0,192	1,15	ns
Švajcarska	Bazel	4	5,436	0,245	-0,264	2,30	ns
Austrija	Klagenfurt	8	8,114	-0,014	-0,014	0,01	ns
Slovenija	Bled	9	8,366	-0,102	0,076	0,21	ns
Hrvatska	Gračac	2	3,429	0,389	-0,417	2,10	ns
Bosna i Hercegovina	Tjentište	3	4,459	0,309	-0,327	2,15	ns
	Trebinje	4	6,935	0,405	-0,423	3,78	ns
Srbija	Ludoško jezero	3	2,838	-0,086	0,057	0,07	ns
	Fruška gora	24	35,611	0,323	-0,326	18,35	***
	Obedska bara	4	3,769	-0,088	0,061	0,11	ns
	Bratinac	6	10,171	0,396	-0,410	6,39	*
	Đerdapska klisura	3	2,892	-0,065	0,037	0,04	ns
	Čačak	1	1,000	-0,034	0,001	0,01	ns
Crna Gora	Orijen	6	6,189	0,004	-0,031	0,03	ns
	Durmitor	26	33,008	0,209	-0,212	9,80	*
	Lovćen	3	4,576	0,325	-0,344	3,50	ns
	Šasko jezero	1	1,000	-0,030	0,001	0,01	ns
BJR Makedonija	Negotino	1	1,000	-0,048	0,001	0,01	ns
Grčka	Olimp	5	5,909	0,128	-0,154	0,55	ns
	Volos	4	4,586	0,098	-0,128	0,55	ns
	Skiros	5	4,476	-0,126	0,093	0,25	ns
	Kios	2	1,952	-0,073	0,024	0,01	ns
	Lesvos	8	9,941	0,179	-0,195	1,53	ns
Italija	Sardinija	8	8,641	0,05	-0,074	0,16	ns
Španija	Alkoj	1	2,647	0,600	-0,622	3,91	*
	Agost	9	8,871	-0,047	0,015	0,01	ns
	Alikante	3	4,659	0,340	-0,356	4,53	*

ns - nesignifikantno; * - signifikantno za $P \leq 0,05$; ** - signifikantno za $P \leq 0,01$; *** - signifikantno za $P \leq 0,001$; H_o - izračunata heterozigotnost; H_e - očekivana heterozigotnost; F_I - Indeks fiksacije (Wright, 1951); D - koeficijent po Selander-u


Tabela 4. Odstupanje genotipskih učestalosti *Got* lokusa od Hardy-Vajnbergovih proporcija populacija vrste *E. tenax*.

Zemlja	Populacija	H_o	H_e	F_I	D	χ^2	P
Finska	Centralna Finska	0	6,194	1,000	-1,000	17,05	***
	Helsinki	0	3,586	1,000	-1,000	16,05	***
Holandija	Hag	0	13,585	1,000	-1,000	28,03	***
Nemačka	Berlin	0	4,966	1,000	-1,000	16,05	***
Češka	Telč	0	4,706	1,000	-1,000	10,09	**
Švajcarska	Bazel	0	7,568	1,000	-1,000	20,04	***
Austrija	Klagenfurt	0	9,956	1,000	-1,000	24,03	***
Slovenija	Bled	0	5,302	1,000	-1,000	23,04	***
Hrvatska	Gračac	0	3,429	1,000	-1,000	12,07	***
Bosna i Hercegovina	Tjentište	0	6,303	1,000	-1,000	18,05	***
	Trebinje	0	4,421	1,000	-1,000	11,08	***
Srbija	Ludoško jezero	0	8,727	1,000	-1,000	13,07	***
	Fruška gora	0	43,940	1,000	-1,000	102,01	***
	Obedska bara	0	9,333	1,000	-1,000	21,04	***
	Bratinač	0	8,800	1,000	-1,000	19,04	***
	Đerdapska klisura	0	6,303	1,000	-1,000	18,05	***
	Čačak	0	6,261	1,000	-1,000	13,07	***
Crna Gora	Orijen	0	1,895	1,000	-1,000	11,08	***
	Durmitor	0	51,911	1,000	-1,000	114,01	***
	Lovćen	0	4,421	1,000	-1,000	11,08	***
	Šasko jezero	0	4,571	1,000	-1,000	12,07	***
BJRMakedonija	Negotino	0	4,000	1,000	-1,000	9,10	**
Grčka	Olimp	0	8,229	1,000	-1,000	19,04	***
	Volos	0	7,111	1,000	-1,000	15,06	***
	Skios	0	4,235	1,000	-1,000	10,09	*
	Kios	0	3,429	1,000	-1,000	12,07	***
	Lesvos	0	1,959	1,000	-1,000	26,03	***
Italija	Sardinija	0	12,226	1,000	-1,000	28,03	***
Španija	Alkoj	0	3,294	1,000	-1,000	10,09	**
	Agost	0	7,097	1,000	-1,000	17,05	***
	Alikante	0	8,800	1,000	-1,000	19,04	***

ns - nesignifikantno; * - signifikantno za $P \leq 0,05$; ** - signifikantno za $P \leq 0,01$; *** - signifikantno za $P \leq 0,001$; H_o - izračunata heterozigotnost; H_e - očekivana heterozigotnost; F_I - Indeks fiksacije (Wright, 1951).


Tabela 5. Odstupanje genotipskih učestalosti *Me* lokusa od Hardi-Vajnbergovih proporcija populacija vrste *E. tenax*.

Zemlja	Populacija	H_o	H_e	F_i	D	χ^2	P
Finska	Centralna Finska	0	7,724	1,000	-1,000	28,19	***
	Helsinki	0	5,926	1,000	-1,000	15,06	***
Holandija	Hag	0	13,951	1,000	-1,000	42,81	***
Nemačka	Berlin	0	5,714	1,000	-1,000	12,07	***
Češka	Telč	0	6,720	1,000	-1,000	14,06	***
Švajcarska	Bazel	0	7,520	1,000	-1,000	20,35	***
Austrija	Klagenfurt	0	6,634	1,000	-1,000	22,04	***
Slovenija	Bled	0	12,000	1,000	-1,000	29,31	***
Hrvatska	Gračac	0	4,421	1,000	-1,000	11,08	***
Bosna i Hercegovina	Tjentište	0	5,333	1,000	-1,000	12,07	***
	Trebinje	0	6,720	1,000	-1,000	14,06	***
Srbija	Ludoško jezero	0	4,696	1,000	-1,000	13,07	***
	Fruška gora	0	34,503	1,000	-1,000	139,00	***
	Obedska bara	0	5,120	1,000	-1,000	22,71	***
	Bratinac	0	11,243	1,000	-1,000	31,76	***
	Đerdapska klisura	0	3,586	1,000	-1,000	15,05	***
	Čačak	0	3,586	1,000	-1,000	16,05	***
Crna Gora	Orijen	0	8,552	1,000	-1,000	22,32	***
	Durmitor	0	37,965	1,000	-1,000	147,45	***
	Lovćen	0	8,000	1,000	-1,000	31,19	***
	Šasko jezero	0	9,143	1,000	-1,000	19,04	***
BJ Makedonija	Negotino	0	3,273	1,000	-1,000	12,85	***
Grčka	Olimp	0	10,171	1,000	-1,000	25,24	***
	Volos	0	7,130	1,000	-1,000	19,25	***
	Skiros	0	3,724	1,000	-1,000	26,81	***
	Kios	0	7,619	1,000	-1,000	23,91	***
	Lesvos	0	11,897	1,000	-1,000	32,71	***
Italija	Sardinija	0	6,486	1,000	-1,000	20,04	***0
Španija	Alkoj	0	4,235	1,000	-1,000	10,09	**
	Agost	0	8,148	1,000	-1,000	21,25	***
	Alikante	0	10,710	1,000	-1,000	33,28	***

ns-nesignifikantno; *-signifikantno za $P \leq 0,05$; **-signifikantno za $P \leq 0,01$; *** -signifikantno za $P \leq 0,001$; H_o -izračunata heterozigotnost; H_e -očekivana heterozigotnost; F_i -Indeks fiksacije (Wright, 1951); D -koeficijent po Selander-u.

8. PRILOG II

**Tabela 1.** Kvadrat Mahalanobisove distance ženki populacija vrste *E. tenax*.

		Čile	Rusija		Finska		Norveška	Holandija	Nemačka	Češka	Švajcarska	Austrija
		Kahapoal	Kavkaz	Ural	Centralna Finska	Helsinki	Lindesnes	Hag	Berlin	Telč	Bazel	Klagenfurt
Čile	Kahapoal											
Rusija	Kavkaz	15.85										
	Ural	20.47	6.65									
Finska	Centralna Finska	16.96	5.12	8.07								
	Helsinki	16.13	4.73	9.09	9.66							
Norveška	Lindesnes	13.64	2.61	8.35	6.68	5.17						
Holandija	Hag	8.84	6.88	11.64	8.85	8.75	7.77					
Nemačka	Berlin	15.34	5.11	9.94	7.39	7.81	6.20	8.06				
Češka	Telč	6.76	7.67	9.75	7.06	7.77	6.65	4.09	10.09			
Švajcarska	Bazel	19.75	5.36	9.07	9.48	8.43	7.20	10.23	7.66	8.64		
Austrija	Klagenfurt	8.83	8.53	12.02	9.13	10.70	9.17	5.97	6.82	5.17	9.84	

Tabela 1 (nastavak)

		Slovenija	Hrvatska	BiH		Srbija						
		Bled	Gračac	Tjentište	Trebinje	Ludoško jezero	Fruška gora	Obedska bara	Bratinac	Đerdapska klisura	Ozren	Stara planina
Čile	Kahapoal	8.14	11.83	11.49	12.49	15.26	18.15	16.91	22.35	18.61	14.90	12.04
Rusija	Kavkaz	10.74	10.77	5.04	8.19	7.16	4.76	4.43	6.76	5.83	8.11	7.11
	Ural	13.93	14.61	6.87	9.73	13.52	7.24	11.12	13.92	12.49	11.38	10.29
Finska	Centralna Finska	9.96	12.11	5.07	9.86	10.61	6.32	7.58	10.41	7.82	11.23	9.07
	Helsinki	10.08	9.45	5.05	8.43	9.37	7.47	7.20	12.15	12.69	12.19	8.76
Norveška	Lindesnes	9.47	10.34	5.06	8.47	8.09	5.02	5.47	5.97	7.00	8.24	6.38
Holandija	Hag	4.82	6.59	5.86	6.75	7.65	10.09	6.39	12.96	11.66	6.62	7.86
Nemačka	Berlin	8.66	10.76	8.20	8.99	9.30	10.48	7.40	7.59	10.21	13.18	10.15
Češka	Telč	4.47	6.19	3.03	5.24	7.67	6.65	6.49	13.97	10.05	6.34	4.78
Švajcarska	Bazel	12.71	9.47	5.68	8.66	5.18	4.52	3.11	7.45	4.41	8.25	9.45
Austrija	Klagenfurt	1.59	5.24	5.85	6.47	7.61	11.07	8.79	12.14	10.65	10.94	4.31

**Tabela 1 (nastavak)**

		Srbija	Crna Gora					BJR Makedonija	Grčka			
		Čačak	Orijen	Morinj	Durmitor	Lovćen	Šasko jez.	Negotino	Olimp	Volos	Skiros	Andros
Čile	Kahapoal	11.04	9.72	18.89	11.38	8.59	23.35	13.59	14.33	12.22	11.31	13.49
Rusija	Kavkaz	6.45	8.68	6.83	3.62	8.63	18.92	9.86	7.13	11.35	7.42	9.74
	Ural	7.91	10.52	10.58	7.85	9.59	18.23	8.38	7.19	13.05	8.46	13.53
Finska	Centralna Finska	4.57	6.79	11.39	6.61	8.12	18.77	7.75	6.29	11.27	7.63	9.19
	Helsinki	7.22	9.47	6.53	5.15	8.86	20.16	7.80	7.64	13.21	7.60	12.19
Norveška	Lindenes	4.77	8.74	5.59	3.98	7.56	17.22	9.11	6.43	9.85	7.13	11.08
Holandija	Hag	5.91	3.19	11.64	5.04	3.98	13.03	9.91	6.60	9.90	6.94	10.44
Nemačka	Berlin	8.25	6.99	9.47	6.46	7.13	14.67	9.08	7.85	14.38	10.34	10.55
Češka	Telč	3.77	4.38	9.19	3.44	3.29	13.44	7.67	4.64	5.39	3.76	7.66
Švajcarska	Bazel	8.04	8.39	7.19	5.41	8.83	17.58	14.15	6.72	11.71	8.65	13.32
Austrija	Klagenfurt	8.31	6.84	13.61	4.69	5.93	17.32	10.69	7.34	13.16	8.19	5.28

Tabela 1 (nastavak)

		Grčka		Italija	Španija		
		Kios	Lesvos	Sardinija	Alkoj	Agost	Alikante
Čile	Kahapoal	26.15	12.78	16.13	14.20	9.72	17.93
Rusija	Kavkaz	14.41	6.19	6.78	15.20	5.84	8.82
	Ural	15.40	9.68	11.69	17.02	11.65	14.18
Finska	Centralna Finska	12.27	6.78	9.82	16.49	7.57	11.95
	Helsinki	14.29	7.49	6.86	16.97	8.11	14.12
Norveška	Lindenes	13.36	5.17	7.61	12.64	5.32	9.67
Holandija	Hag	14.37	80.04	8.75	9.72	3.71	12.08
Nemačka	Berlin	18.67	8.88	10.41	14.97	7.33	12.93
Češka	Telč	12.37	5.06	7.77	13.31	4.19	9.34
Švajcarska	Bazel	13.87	8.92	10.57	15.84	6.88	8.62
Austrija	Klagenfurt	21.18	10.77	10.71	13.32	3.64	13.99



Tabela 1 (nastavak)												
		Slovenija	Hrvatska	BiH		Srbija						
		Bled	Gračac	Tjentište	Trebinje	Ludoško jezero	Fruška gora	Obedska bara	Bratinac	Đerdapska klisura	Ozren	Stara planina
Slovenija	Bled											
Hrvatska	Gračac	3.48										
Bosna i Hercegovina	Tjentište	6.20	5.93									
	Trebinje	6.93	7.48	5.02								
Srbija	Ludoško jezero	8.87	8.31	6.71	6.49							
	Fruška gora	13.09	11.36	2.98	8.53	8.56						
	Obedska bara	9.57	7.69	4.27	6.69	3.44	4.36					
	Bratinac	14.72	15.33	12.40	13.42	10.60	10.85	8.30				
	Đerdapska klisura	13.68	13.51	7.33	11.34	4.92	5.57	3.83	7.57			
	Ozren	10.52	7.35	6.94	9.94	11.28	6.29	6.01	14.23	11.27		
	Stara planina	4.79	6.65	4.20	5.25	8.86	7.96	7.95	12.29	9.18	9.35	



Tabela 1 (nastavak)												
		Srbija	Crna Gora					BJR Makedonija	Grčka			
		Čačak	Orijen	Morinj	Durmitor	Lovćen	Šasko jez.	Negotino	Olimp	Volos	Skiros	Andros
Slovenija	Bled	7.37	6.16	13.92	5.15	5.08	17.93	9.30	7.01	11.93	7.54	5.89
Hrvatska	Gračac	9.33	7.14	13.84	5.83	5.63	18.49	11.59	7.34	11.79	7.96	10.33
Bosna i Hercegovina	Tjentište	3.94	5.26	7.29	2.63	4.44	14.94	6.62	4.15	7.25	3.89	6.87
	Trebinje	4.64	4.75	11.23	6.79	4.12	11.87	6.52	4.35	3.58	7.61	8.07
Srbija	Ludoško jezero	6.71	7.36	10.15	6.57	7.86	13.34	12.35	8.81	11.14	8.52	12.48
	Fruška gora	6.10	9.28	6.65	3.51	9.48	18.20	12.40	6.89	10.86	8.52	12.89
	Obedska bara	5.54	5.88	6.66	3.55	7.19	13.10	11.57	6.22	8.64	8.29	11.15
	Bratinac	9.99	12.30	11.94	10.69	13.18	20.04	16.02	10.33	18.11	15.07	17.38
	Đerdapska klisura	8.09	10.97	8.33	6.39	12.06	19.99	16.56	10.88	12.73	12.41	14.09
	Ozren	8.41	8.30	11.71	4.97	8.38	17.80	15.27	6.70	9.67	9.30	14.29
	Stara planina	6.42	9.35	9.67	3.78	6.60	19.68	8.92	6.12	8.23	4.94	4.50



Tabela 1 (nastavak)							
		Grčka		Italija	Španija		
		Kios	Lesvos	Sardinija	Alkoj	Agost	Alikante
Slovenija	Bled	19.71	9.70	10.08	11.73	4.28	16.17
Hrvatska	Gračac	18.82	9.52	9.45	11.34	6.24	13.56
Bosna i Hercegovina	Tjentište	8.74	5.56	5.04	13.93	5.08	9.23
	Trebinje	14.69	6.35	8.43	15.12	8.42	10.64
Srbija	Ludoško jezero	16.93	8.22	12.89	14.13	7.30	12.12
	Fruška gora	9.73	7.64	6.69	13.45	7.04	8.32
	Obedska bara	11.26	6.38	7.89	13.43	5.35	7.84
	Bratinac	24.64	12.42	16.28	16.66	8.16	15.59
	Đerdapska klisura	16.59	9.53	13.43	14.30	7.91	12.21
	Ozren	14.38	7.95	12.19	10.88	6.89	8.89
	Stara planina	16.41	7.42	8.76	15.31	5.29	13.93



Tabela 1 (nastavak)												
		Srbija	Crna Gora					BJR Makedonija	Grčka			
		Čačak	Orijen	Morinj	Durmitor	Lovćen	Šasko jez.	Negotino	Olimp	Volos	Skiros	Andros
Srbija	Čačak											
Crna Gora	Orijen	3.91										
	Morinj	7.30	11.29									
	Durmitor	5.36	6.96	5.35								
	Lovćen	4.21	1.69	10.57	6.21							
	Šasko jez.	14.03	9.98	21.43	17.55	10.13						
BJR Makedonija	Negotino	3.76	6.63	12.11	9.82	5.47	16.42					
Grčka	Olimp	3.38	3.99	9.73	5.55	3.37	13.44	5.47				
	Volos	4.55	7.44	11.11	8.91	5.55	16.23	6.81	6.53			
	Skiros	3.50	5.16	10.45	6.45	3.22	16.54	4.31	2.73	4.15		
	Andros	8.96	9.82	15.82	6.98	7.66	25.24	8.18	7.16	5.70	9.99	

Tabela 1 (nastavak)							
		Grčka		Italija	Španija		
		Kios	Lesvos	Sardinija	Alkoj	Agost	Alikante
Srbija	Čačak	9.79	2.76	7.22	11.82	6.24	11.89
Crna Gora	Orijen	12.71	6.51	9.47	10.81	5.72	9.67
	Morinj	11.95	6.03	6.63	15.02	10.84	12.99
	Durmitor	11.31	5.66	3.39	10.21	2.91	8.93
	Lovćen	13.28	4.95	8.86	12.24	6.27	9.81
	Šasko jez.	21.39	15.60	20.16	23.34	17.35	18.74
BJR Makedonija	Negotino	14.59	5.21	7.80	20.13	12.31	18.67
Grčka	Olimp	9.84	3.47	7.64	14.93	6.28	9.95
	Volos	13.63	3.96	13.21	19.67	11.40	12.03
	Skiros	10.15	3.59	7.60	18.17	8.09	10.44
	Andros	18.88	9.88	12.19	23.15	8.30	15.22



Tabela 1 (nastavak)							
		Grčka		Italija	Španija		
		Kios	Lesvos	Sardinija	Alkoj	Agost	Alikante
Grčka	Kios						
	Lesvos	9.56					
Italija	Sardinija	14.29	7.49				
Španija	Alkoj	23.53	15.01	16.98			
	Agost	15.77	9.51	8.11	9.75		
	Alikante	16.84	10.83	14.12	18.79	10.21	

Tabela 2. Kvadrat Mahalanobisove distance mužjaka populacija vrste <i>E. tenax</i> .												
		Čile	Rusija		Finska		Norveška	Holandija	Nemačka	Češka	Švajcarska	Austrija
		Kahapoal	Kavkaz	Ural	Centralna Finska	Helsinki	Lindesnes	Hag	Berlin	Telč	Bazel	Klagenfurt
Čile	Kahapoal											
Rusija	Kavkaz	14.33										
	Ural	23.76	9.68									
Finska	Centralna Finska	24.82	21.41	18.94								
	Helsinki	13.72	10.05	14.71	11.64							
Norveška	Lindesnes	15.17	5.94	7.88	14.05	6.64						
Holandija	Hag	12.59	10.65	16.62	16.49	6.54	7.75					
Nemačka	Berlin	16.46	11.24	19.45	17.44	10.54	7.55	10.63				
Češka	Telč	12.38	9.63	15.09	17.44	6.61	5.62	4.00	11.56			
Švajcarska	Bazel	16.83	14.40	18.60	18.78	10.31	10.99	8.47	5.39	9.77		
Austrija	Klagenfurt	13.71	14.38	22.65	16.17	5.40	13.28	8.05	17.24	6.78	14.49	



Tabela 2 (nastavak)										
		Slovenija	BiH		Srbija					
		Bled	Tjentište	Trebinje	Ludoško jezero	Fruška gora	Obedska bara	Bratinac	Đerdapska klisura	Stara planina
Čile	Kahapoal	12.01	13.40	16.70	20.98	16.78	16.26	18.19	15.83	16.41
Rusija	Kavkaz	11.56	10.61	13.19	17.31	10.11	11.99	8.28	11.90	11.86
	Ural	19.79	12.67	17.65	22.63	17.15	18.84	15.68	20.02	16.78
Finska	Centralna Finska	18.63	11.26	14.52	25.01	18.86	15.91	18.53	18.05	15.77
	Helsinki	3.39	3.56	5.26	13.63	8.70	6.60	8.84	10.49	4.04
Norveška	Lindesnes	9.58	6.43	8.31	14.48	8.89	9.31	7.83	9.68	9.62
Holandija	Hag	6.92	6.61	5.45	17.82	7.87	6.95	9.92	8.35	6.49
Nemačka	Berlin	11.71	12.75	10.52	8.34	7.58	6.11	4.73	6.07	12.80
Češka	Telč	5.85	3.83	5.44	14.24	7.03	7.95	9.95	9.13	5.55
Švajcarska	Bazel	11.10	10.35	11.27	7.93	5.44	4.67	5.75	5.43	10.22
Austrija	Klagenfurt	4.46	6.41	9.79	20.41	11.06	10.02	14.61	14.14	5.87

Tabela 2 (nastavak)												
		Srbija	Crna Gora					BJR Makedonija	Grčka			
		Čačak	Orijen	Morinj	Durmitor	Lovćen	Šasko jez.	Negotino	Olimp	Volos	Skiros	Andros
Čile	Kahapoal	21.20	13.30	15.44	11.87	17.49	23.43	13.12	13.08	15.82	11.71	18.81
Rusija	Kavkaz	15.23	11.42	8.45	6.26	18.12	24.86	13.32	11.09	16.52	12.57	16.02
	Ural	21.26	15.92	13.82	12.04	21.02	27.21	15.54	15.76	17.95	12.69	16.69
Finska	Centralna Finska	18.11	12.51	18.61	15.66	11.67	25.01	16.23	13.27	14.71	13.42	17.47
	Helsinki	10.67	4.57	9.17	2.96	8.73	17.11	10.66	6.25	7.57	7.89	10.19
Norveška	Lindesnes	8.90	6.34	6.59	5.18	12.58	18.47	7.87	6.89	8.05	5.68	10.27
Holandija	Hag	8.79	3.87	6.93	5.34	7.44	18.32	6.22	4.21	7.81	5.66	9.59
Nemačka	Berlin	10.72	10.55	8.31	8.90	13.45	18.39	12.96	7.88	10.69	10.92	16.94
Češka	Telč	7.99	2.31	8.64	5.19	8.10	11.19	8.92	4.40	7.81	4.67	5.52
Švajcarska	Bazel	13.43	8.79	9.58	8.42	10.69	18.01	15.07	9.33	11.90	10.03	14.24
Austrija	Klagenfurt	13.44	6.73	16.88	5.95	11.07	17.82	16.28	7.33	13.26	10.96	11.00



Tabela 2 (nastavak)							
		Grčka		Italija	Španija		
		Kios	Lesvos	Sardinija	Alkoj	Agost	Alikante
Čile	Kahapoal	18.74	16.21	13.75	9.97	8.46	20.75
Rusija	Kavkaz	15.61	10.05	9.29	8.51	9.47	13.18
	Ural	18.16	15.61	17.19	15.46	19.26	26.48
Finska	Centralna Finska	24.63	19.82	20.39	15.32	14.44	28.67
	Helsinki	17.15	10.86	9.36	3.89	4.72	15.50
Norveška	Lindesnes	8.93	7.69	8.99	7.31	8.82	13.82
Holandija	Hag	14.12	6.44	11.50	5.81	6.87	9.89
Nemačka	Berlin	10.83	6.46	11.22	8.31	11.36	10.12
Češka	Telč	14.68	7.39	12.83	6.01	5.98	11.61
Švajcarska	Bazel	13.09	7.91	13.94	7.67	13.17	11.23
Austrija	Klagenfurt	23.94	13.64	15.81	7.10	4.59	18.31

Tabela 2 (nastavak)										
		Slovenija	BiH		Srbija					
		Bled	Tjentište	Trebinje	Ludoško jezero	Fruška gora	Obedska bara	Bratinac	Đerdapska klisura	Stara planina
Slovenija	Bled									
Bosna i Hercegovina	Tjentište	4.86								
	Trebinje	6.89	4.03							
Srbija	Ludoško jezero	13.73	12.79	13.95						
	Fruška gora	6.98	7.74	8.74	7.96					
	Obedska bara	5.91	7.69	7.58	8.75	5.04				
	Bratinac	10.08	11.15	11.61	5.99	5.90	4.19			
	Đerdapska klisura	11.64	12.38	11.99	9.45	9.15	3.71	4.18		
	Stara planina	4.26	6.37	8.56	16.61	8.27	7.42	10.49	11.36	



Tabela 2 (nastavak)												
		Srbija	Crna Gora					BJR Makedonija	Grčka			
		Čačak	Orijen	Morinj	Durmitor	Lovćen	Šasko jez.	Negotino	Olimp	Volos	Skiros	Andros
Slovenija	Bled	11.68	5.15	10.41	3.93	10.85	14.75	11.89	6.19	8.63	8.09	9.45
Bosna i Hercegovina	Tjentište	7.77	2.34	8.67	4.49	5.84	10.05	9.04	5.73	5.77	4.57	5.97
	Trebinje	9.45	3.86	9.52	6.87	6.54	13.06	8.04	4.99	4.53	6.24	10.05
Srbija	Ludoško jezero	13.43	13.03	11.92	12.02	14.53	12.99	20.06	13.32	15.69	15.04	17.78
	Fruška gora	10.94	5.92	7.31	4.96	13.12	12.61	16.19	6.71	13.49	10.19	13.83
	Obedska bara	11.61	6.91	7.11	4.72	10.44	15.15	13.28	7.20	11.55	9.46	13.94
	Bratinac	10.98	9.93	7.11	6.33	12.10	18.45	14.61	9.49	13.91	12.19	14.45
	Đerdapska klisura	13.60	10.10	8.10	8.54	11.66	22.59	12.70	9.19	13.33	10.35	14.23
	Stara planina	13.91	5.96	10.44	4.19	11.95	17.79	13.93	6.97	10.86	8.39	8.98

Tabela 2 (nastavak)							
		Grčka		Italija	Španija		
		Kios	Lesvos	Sardinija	Alkoj	Agost	Alikante
Slovenija	Bled	17.44	9.34	10.01	5.05	4.76	15.19
Bosna i Hercegovina	Tjentište	15.24	9.22	10.35	5.71	4.50	14.80
	Trebinje	15.84	8.37	13.27	7.75	6.35	14.15
Srbija	Ludoško jezero	19.49	11.74	13.97	12.64	15.96	13.04
	Fruška gora	14.24	5.99	7.47	5.38	7.99	7.52
	Obedska bara	13.78	6.78	11.31	7.04	7.94	11.21
	Bratinac	15.66	6.95	11.47	8.29	11.20	7.94
	Đerdapska klisura	15.08	8.58	14.21	9.98	12.69	11.85
	Stara planina	20.92	9.67	13.11	5.44	8.67	16.79



Tabela 2 (nastavak)												
		Srbija	Crna Gora					BJR Makedonija	Grčka			
		Čačak	Orijen	Morinj	Durmitor	Lovćen	Šasko jez.	Negotino	Olimp	Volos	Skiros	Andros
Srbija	Čačak											
Crna Gora	Orijen	6.10										
	Morinj	11.46	7.81									
	Durmitor	11.15	5.29	4.71								
	Lovćen	8.03	5.03	13.58	11.68							
	Šasko jez.	11.67	9.80	19.56	16.02	3.68						
BJR Makedonija	Negotino	12.32	7.73	10.52	11.19	7.56	20.63					
Grčka	Olimp	6.39	4.05	9.79	5.81	6.68	12.12	8.32				
	Volos	9.68	6.74	10.17	9.06	7.26	17.68	5.94	6.32			
	Skiros	9.15	4.96	8.59	6.91	7.09	15.61	5.52	3.57	3.06		
	Andros	9.50	7.02	13.78	10.45	8.25	15.65	10.19	6.79	5.99	4.07	

Tabela 2 (nastavak)							
		Grčka		Italija	Španija		
		Kios	Lesvos	Sardinija	Alkoj	Agost	Alikante
Srbija	Čačak	17.96	10.16	16.98	10.97	10.44	9.98
Crna Gora	Orijen	13.04	6.82	10.61	6.38	5.14	9.79
	Morinj	8.03	4.86	6.09	9.33	10.50	9.44
	Durmitor	11.42	6.09	5.65	3.78	4.39	11.68
	Lovćen	19.88	10.91	18.65	10.42	9.83	14.67
	Šasko jez.	24.91	18.11	23.17	15.94	12.55	18.58
BJR Makedonija	Negotino	12.88	10.96	13.96	12.78	11.84	18.57
Grčka	Olimp	14.75	6.71	11.24	3.96	6.41	12.26
	Volos	13.82	9.41	13.81	9.81	11.43	19.51
	Skiros	12.03	7.31	11.19	7.16	9.82	18.14
	Andros	20.54	12.70	19.03	11.11	13.79	20.90



Tabela 2 (nastavak)							
		Grčka		Italija	Španija		
		Kios	Lesvos	Sardinija	Alkoj	Agost	Alikante
Grčka	Kios						
	Lesvos	9.38					
Italija	Sardinija	11.59	8.31				
Španija	Alkoj	17.31	9.06	7.85			
	Agost	17.08	10.49	9.57	4.47		
	Alikante	18.00	7.31	14.02	12.19	12.22	



Tabela 3. Prosečna genetička bliskost (*I*; Nei, 1978, ispod dijagonale) i genetička udaljenost (*D*; Nei, 1978, iznad dijagonale) između populacija vrste *E. tenax*.

		Finska		Holandija	Nemačka	Češka	Švajcarska
		Centralna Finska	Helsinki	Hag	Berlin	Telč	Bazel
Finska	Centralna Finska		0.027	0.023	0.013	0.041	0.007
	Helsinki	0.974		0.012	0.003	0.020	0.005
Holandija	Hag	0.978	0.988		0.008	0.003	0.004
Nemačka	Berlin	0.987	0.997	0.992		0.023	0.005
Češka	Telč	0.960	0.980	0.997	0.977		0.015
Švajcarska	Bazel	0.993	0.995	0.996	0.995	0.985	
Austrija	Klagenfurt	0.955	0.991	0.993	0.984	0.995	0.988
Slovenija	Bled	0.980	0.995	0.991	1.000	0.980	0.994
Hrvatska	Gračac	0.928	0.936	0.957	0.924	0.969	0.956
Bosna i Hercegovina	Tjentište	0.973	0.987	0.991	0.981	0.993	0.995
	Trebinje	0.961	0.984	0.994	0.979	1.000	0.988
Srbija	Ludoško jezero	0.952	0.959	0.989	0.962	0.999	0.972
	Fruška gora	0.968	0.993	0.993	0.984	0.992	0.995
	Obedska bara	0.966	0.993	0.996	0.988	0.994	0.995
	Bratinac	0.965	0.988	1.000	0.988	1.000	0.989
	Đerdapska klisura	0.942	0.952	0.977	0.950	0.990	0.964
	Čačak	0.937	0.943	0.979	0.945	0.991	0.960
Crna Gora	Orijen	0.984	0.997	0.993	1.000	0.979	0.996
	Durmitor	0.972	0.988	0.988	0.975	0.978	0.996
	Lovćen	0.969	0.998	0.996	0.994	0.991	0.994
	Šasko jezero	0.935	0.963	0.988	0.962	0.994	0.967
BJR Makedonija	Negotino	0.976	0.999	0.999	0.991	0.994	0.999
Grčka	Olimp	0.968	0.984	0.996	0.978	1.000	0.993
	Volos	0.970	0.983	0.997	0.987	1.000	0.990
	Skios	0.960	0.995	0.993	0.987	0.991	0.992
	Kios	0.948	0.959	0.991	0.961	0.990	0.972
	Lesvos	0.906	0.909	0.954	0.907	0.960	0.939
Italija	Sardinija	0.937	0.979	0.975	0.960	0.980	0.972
Španija	Alkoj	0.958	0.979	0.990	0.978	0.999	0.979
	Agost	0.973	0.979	0.990	0.973	0.996	0.990
	Alikante	0.972	0.969	0.997	0.983	0.990	0.985



Tabela 3 (nastavak)							
		Austrija	Slovenija	Hrvatska	Bosna i Hercegovina		Srbija
		Klagenfurt	Bled	Gračac	Tjentište	Trebinje	Ludoško jezero
Finska	Centralna Finska	0.046	0.020	0.075	0.028	0.040	0.049
	Helsinki	0.009	0.005	0.066	0.013	0.017	0.042
Holandija	Hag	0.007	0.009	0.044	0.009	0.006	0.011
Nemačka	Berlin	0.016	0.000	0.079	0.019	0.021	0.038
Češka	Telč	0.005	0.020	0.031	0.007	0.000	0.001
Švajcarska	Bazel	0.012	0.006	0.045	0.005	0.012	0.029
Austrija	Klagenfurt		0.010	0.049	0.005	0.003	0.021
Slovenija	Bled	0.990		0.072	0.014	0.016	0.035
Hrvatska	Gračac	0.952	0.930		0.029	0.021	0.037
Bosna i Hercegovina	Tjentište	0.995	0.986	0.971		0.001	0.016
	Trebinje	0.997	0.984	0.979	0.999		0.008
Srbija	Ludoško jezero	0.979	0.965	0.964	0.984	0.992	
	Fruška gora	0.998	0.987	0.959	0.999	0.995	0.976
	Obedska bara	1.000	0.992	0.951	0.998	0.996	0.981
	Bratinac	0.999	0.990	0.956	0.994	0.999	0.991
	Đerdapska klisura	0.968	0.955	0.987	0.980	0.990	0.993
	Čačak	0.966	0.949	0.978	0.977	0.988	0.999
Crna Gora	Orijen	0.985	1.000	0.941	0.984	0.982	0.965
	Durmitor	0.987	0.976	0.962	0.992	0.986	0.969
	Lovćen	0.998	0.995	0.940	0.992	0.989	0.975
	Šasko jezero	0.984	0.964	0.942	0.977	0.986	0.993
BJR Makedonija	Negotino	0.996	0.990	0.955	0.999	0.994	0.981
Grčka	Olimp	0.994	0.981	0.982	0.999	1.000	0.991
	Volos	0.995	0.990	0.950	0.995	0.997	0.996
	Skiros	1.000	0.991	0.941	0.992	0.991	0.973
	Kios	0.972	0.958	0.946	0.967	0.977	0.986
	Lesvos	0.943	0.909	0.959	0.947	0.960	0.959
Italija	Sardinija	0.979	0.962	0.944	0.970	0.974	0.954
Španija	Alkoj	0.987	0.982	0.960	0.989	0.995	0.994
	Agost	0.986	0.974	0.982	0.996	0.997	0.984
	Alikante	0.979	0.980	0.946	0.979	0.985	0.991



Tabela 3 (nastavak)							
		Srbija					Crna Gora
		Fruška gora	Obedska bara	Bratinac	Đerdapska klisura	Čačak	Orijen
Finska	Centralna Finska	0.033	0.034	0.035	0.060	0.065	0.016
	Helsinki	0.007	0.007	0.012	0.049	0.058	0.003
Holandija	Hag	0.007	0.004	0.000	0.024	0.021	0.007
Nemačka	Berlin	0.016	0.012	0.012	0.051	0.056	0.000
Češka	Telč	0.008	0.006	0.000	0.010	0.009	0.021
Švajcarska	Bazel	0.005	0.005	0.011	0.036	0.041	0.004
Austrija	Klagenfurt	0.002	0.000	0.001	0.032	0.034	0.016
Slovenija	Bled	0.013	0.008	0.010	0.046	0.052	0.000
Hrvatska	Gračac	0.041	0.050	0.045	0.013	0.022	0.061
Bosna i Hercegovina	Tjentište	0.001	0.002	0.006	0.020	0.024	0.016
	Trebinje	0.005	0.004	0.001	0.010	0.013	0.018
Srbija	Ludoško jezero	0.024	0.019	0.009	0.007	0.001	0.035
	Fruška gora		0.000	0.005	0.033	0.036	0.015
	Obedska bara	1.000		0.002	0.032	0.032	0.012
	Bratinac	0.995	0.998		0.020	0.020	0.012
	Đerdapska klisura	0.967	0.968	0.980		0.001	0.039
	Čačak	0.965	0.969	0.980	0.999		0.048
Crna Gora	Orijen	0.985	0.988	0.988	0.962	0.954	
	Durmitor	0.996	0.992	0.986	0.963	0.959	0.978
	Lovćen	0.997	1.000	0.997	0.962	0.959	0.994
	Šasko jezero	0.979	0.987	0.990	0.971	0.984	0.961
BJR Makedonija	Negotino	1.000	1.000	0.996	0.970	0.970	0.992
Grčka	Olimp	0.996	0.995	0.997	0.990	0.987	0.983
	Volos	0.992	0.998	1.000	0.979	0.983	0.984
	Skiros	0.999	1.000	0.996	0.959	0.957	0.986
	Kios	0.973	0.977	0.984	0.967	0.980	0.961
	Lesvos	0.947	0.946	0.947	0.947	0.965	0.910
Italija	Sardinija	0.981	0.977	0.979	0.951	0.944	0.965
Španija	Alkoj	0.983	0.986	0.997	0.991	0.986	0.982
	Agost	0.992	0.986	0.993	0.985	0.981	0.978
	Alikante	0.977	0.985	0.990	0.972	0.982	0.981



Tabela 3 (nastavak)							
		Crna Gora			BJR Makedonija	Grčka	
		Durmitor	Lovćen	Šasko jezero	Negotino	Olimp	Volos
Finska	Centralna Finska	0.029	0.031	0.067	0.024	0.032	0.031
	Helsinki	0.012	0.002	0.037	0.001	0.016	0.018
Holandija	Hag	0.012	0.004	0.012	0.001	0.004	0.003
Nemačka	Berlin	0.025	0.006	0.039	0.009	0.022	0.013
Češka	Telč	0.013	0.009	0.006	0.006	0.000	0.000
Švajcarska	Bazel	0.004	0.006	0.034	0.001	0.007	0.011
Austrija	Klagenfurt	0.013	0.002	0.017	0.004	0.007	0.005
Slovenija	Bled	0.024	0.005	0.037	0.010	0.019	0.010
Hrvatska	Gračac	0.039	0.062	0.060	0.046	0.018	0.051
Bosna i Hercegovina	Tjentište	0.008	0.008	0.023	0.001	0.001	0.005
	Trebinje	0.014	0.011	0.014	0.006	0.000	0.003
Srbija	Ludoško jezero	0.031	0.026	0.007	0.019	0.009	0.004
	Fruška gora	0.004	0.003	0.022	0.000	0.004	0.008
	Obedska bara	0.008	0.000	0.013	0.000	0.005	0.002
	Bratinac	0.014	0.003	0.010	0.004	0.003	0.000
	Đerdapska klisura	0.038	0.039	0.030	0.031	0.010	0.021
	Čačak	0.042	0.042	0.016	0.031	0.013	0.017
Crna Gora	Orijen	0.022	0.006	0.040	0.008	0.017	0.016
	Durmitor		0.008	0.032	0.002	0.005	0.019
	Lovćen	0.992		0.020	0.000	0.009	0.007
	Šasko jezero	0.969	0.980		0.014	0.016	0.007
BJR Makedonija	Negotino	0.998	1.000	0.986		0.003	0.005
Grčka	Olimp	0.995	0.991	0.984	0.997		
	Volos	0.981	0.993	0.993	0.995	0.994	
	Skiros	0.992	1.000	0.982	0.999	0.991	0.993
	Kios	0.976	0.977	0.993	0.983	0.984	0.982
	Lesvos	0.946	0.926	0.966	0.946	0.961	0.948
Italija	Sardinija	0.989	0.986	0.959	0.982	0.983	0.964
Španija	Alkoj	0.977	0.989	0.980	0.987	0.995	0.994
	Agost	0.993	0.984	0.970	0.991	1.000	0.986
	Alikante	0.971	0.980	0.990	0.985	0.985	0.995



Tabela 3 (nastavak)								
		Grčka			Italija	Španija		
		Skiros	Kios	Lesvos	Sardinija	Alkoj	Agost	Alikante
Finska	Centralna Finska	0.041	0.053	0.099	0.065	0.043	0.028	0.028
	Helsinki	0.005	0.042	0.095	0.022	0.021	0.022	0.031
Holandija	Hag	0.007	0.009	0.047	0.025	0.010	0.010	0.003
Nemačka	Berlin	0.013	0.040	0.097	0.041	0.022	0.027	0.017
Češka	Telč	0.010	0.010	0.041	0.020	0.001	0.004	0.010
Švajcarska	Bazel	0.008	0.029	0.063	0.028	0.021	0.010	0.015
Austrija	Klagenfurt	0.000	0.029	0.059	0.021	0.013	0.014	0.022
Slovenija	Bled	0.009	0.043	0.096	0.039	0.018	0.026	0.020
Hrvatska	Gračac	0.061	0.056	0.042	0.057	0.041	0.018	0.056
Bosna i Hercegovina	Tjentište	0.008	0.034	0.055	0.030	0.011	0.004	0.022
	Trebinje	0.009	0.024	0.041	0.026	0.005	0.003	0.015
Srbija	Ludoško jezero	0.027	0.014	0.042	0.047	0.006	0.016	0.009
	Fruška gora	0.001	0.028	0.054	0.019	0.017	0.008	0.023
	Obedska bara	0.000	0.023	0.056	0.024	0.014	0.014	0.015
	Bratinac	0.004	0.016	0.054	0.021	0.003	0.007	0.010
	Đerdapska klisura	0.042	0.034	0.055	0.051	0.009	0.015	0.028
	Čačak	0.044	0.020	0.036	0.058	0.014	0.020	0.018
Crna Gora	Orijen	0.014	0.039	0.094	0.036	0.018	0.022	0.019
	Durmitor	0.008	0.024	0.056	0.011	0.023	0.007	0.030
	Lovćen	0.000	0.023	0.077	0.014	0.011	0.016	0.020
	Šasko jezero	0.018	0.007	0.035	0.042	0.020	0.031	0.010
BJR Makedonija	Negotino	0.001	0.017	0.055	0.018	0.013	0.009	0.015
Grčka	Olimp	0.009	0.016	0.040	0.017	0.005	0.000	0.015
	Volos	0.007	0.018	0.053	0.037	0.006	0.014	0.005
	Skiros		0.025	0.067	0.015	0.016	0.020	0.022
	Kios	0.975		0.029	0.028	0.025	0.026	0.008
	Lesvos	0.935	0.971		0.083	0.079	0.047	0.039
Italija	Sardinija	0.985	0.972	0.921		0.024	0.022	0.052
Španija	Alkoj	0.984	0.975	0.924	0.976		0.011	0.021
	Agost	0.980	0.974	0.954	0.979	0.989		0.025
	Alikante	0.978	0.992	0.962	0.949	0.979	0.976	

9. LITERATURA



- Aguilera, A., Cid, A., Regueiro, B.J., Prieto, J.M., Noya, M. (1999) Intestinal myiasis caused by *Eristalis tenax*. *Journal of Clinical Microbiology*, 37: 3082.
- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Cox, P.A., Dalton, V., Feinsinger, P., Ingram, M., Inouye, D., Jones, C.E., Kennedy, K., Kevan, P., Koopowitz, H., Medellin, R., Medellin-Morales, S., Nabhan, G.P., Pavlik, B., Tepedino, V., Torchio, P. Walker, S. (1998) The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology*, 12: 8-17.
- Altincicek, B., Vilcinskas, A. (2007) Analysis of the immune-inducible transcriptome from microbial stress resistant, rat-tailed maggots of the drone fly *Eristalis tenax*. *BMC Genomics*, 8: 326.
- Andersen, D.H., Pertoldi, C., Scali, V., Loeschcke, V. (2005) Heat stress and age induced maternal effects on wing size and shape in parthenogenetic *Drosophila mercatorum*. *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 884-892.
- Archer, M.S., Ranson, D.L. (2005) Potential contamination of forensic entomology samples collected in the mortuary: a case report. *Medicine Science and the Law*, 45: 89-91.
- Aubert, J. (1962) Observations sur des migrations d'insectes au col de Bretolet (Alpes valaisannes, 1923m). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 35: 131-138.
- Aubert, J., Goeldlin de Tiefenau, P. (1981) Observations sue les migrations de Syrphides (Dipt.) dans les Alpes de Suisse occidentale. *Bulletin de le Société Entomologique Suisse*, 54: 377-388.
- Aubert, J., Goeldlin, P., Lyon, J.-P. (1969) Essais de marquage et de reprise d'insectes migrants en automne 1966. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 62: 141-166.
- Avise, J.C. (1994) *Molecular markers, natural history and evolution*. Chapman & Hall, New York.
- Avise, J.C., Arnold, J., Ball, R.M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J.E., Reeb, C.A., Saunders, N.C. (1987) Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 489-522.
- Ayala, F., Powell, J. (1972) Allozymes as diagnostic characters of sibling species of *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, 69: 1094-1096.
- Ayele, W.Y., Bartos, M., Svastova, P., Pavlik, I. (2004) Distribution of *Mycobacterium avium* subsp. *paratuberculosis* in organs of naturally infected bull-calves and breeding bulls. *Veterinary Microbiology*, 103: 209-217.
- Ayele, W.Y., Macháčková, M., Pavlík, I. (2001) The transmission and impact of paratuberculosis infection in domestic and wild ruminants. *Veterinari Medicina*, 46: 205-224.
- Ballard, J.W.O. (2000) Comparative genomics of mitochondrial DNA in *Drosophila simulans*. *Journal of Molecular Evolution*, 51: 64-75.
- Ballard, J.W.O., Hatzidakis, J., Karr, T.L., Krietman, M. (1996) Reduced variation in *Drosophila simulans* mitochondrial DNA. *Genetics*, 144: 1519-1528.
- Ballard, J.W.O., Whitlock, M.C. (2004) The incomplete natural history of mitochondria. *Molecular Ecology*, 13: 729-744.
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J., Kunin, W.E. (2006) Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313: 351-354.
- Birdsall, K., Zimmerman, E., Teeter, K., Gibson, G. (2000) Genetic variation for the positioning of wing veins in *Drosophila melanogaster*. *Evolution and Development*, 2: 16-24.
- Bitner-Mathé, B.C., Klaczko, L.B. (1999) Heritability, phenotypic and genetic correlations of size and shape of *Drosophila mediopunctata* wings. *Heredity*, 83: 688-696.
- Blanckenhorn, W.U. (2009) Causes and consequences of phenotypic plasticity in body size: the case of the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria* (Diptera: Scathophagidae) U: Whitman, D.W., Ananthakrishnan, T.N. (eds.) *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanism and Consequences*, Enfield, USA. pp: 369-422.
- Blomquist, D., Johansson, O.C., Unger, U., Larsson, M., Flodin, L.A. (1997) Male aerial display and reversed sexual size dimorphism in the dunlin. *Animal Behaviour*, 54: 1291-1299.



- Bohonak, A. (1999) Dispersal, gene flow, and population structure. *Quarterly Review of Biology*, 74: 21-45.
- Bonduriansky, R. (2006) Convergent evolution of sexual dimorphism in Diptera. *Journal of Morphology*, 267: 602-611.
- Bookstein, F.L. (1991) *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Borst, A., Haag, J. (2002) Neural networks in the cockpit of the fly. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 188: 419-437.
- Bromham, L., Woolfit, M., Lee, M.S.Y., Rambaut, A. (2002) Testing the relationship between morphological and molecular rates of change along phylogenies. *Evolution*, 56: 1921-1930.
- Brower, A.V.Z., Boyce, T.M. (1991) Mitochondrial DNA variation in monarch butterflies. *Evolution*, 45: 1281-1286.
- Bryant, E.H., Backus, V.L., Clark, M.E., Reed, D.H. (1999) Experimental tests of captive breeding or endangered species. *Conservation Biology*, 13: 1487-1496.
- Bucheli, S.R., Bytheway, J.A., Pustilnik, S.M., Florence, J. (2009) Insect successional pattern of a corpse in cooler months of subtropical southeastern Texas. *Journal of Forensic Sciences*, 54: 452-455.
- Buckton, G.B. (1895) *The natural history of Eristalis tenax or the drone fly*. Macmillan, London.
- Bullini, L., Sbordoni, V. (1980) Electrophoretic studies of gene-enzyme systems: microevolutionary processes and phylogenetic inference. *Bolletino di Zoolgia*, 47: 95-112.
- Buschbeck, E.K., Strausfeld, N.J. (1997). The relevance of neural architecture to visual performance: phylogenetic conservation and variation in dipteran visual systems. *Journal of Comparative Neurology*, 383: 282-304.
- Buth, D.G. (1984) The application of electrophoretic data in systematic studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 501-522.
- Carlberg, G., Kihamia, C.M., Minjas, J. (1985) Microbial control of flies in latrines in Dares Salaam with a *Bacillus thuringiensis* (serotype 1) preparation, Muscabac. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 1: 33-44.
- Carreira, V.P., Soto, I.M., Mensch, J., Fanara, J.J. (2011) Genetic basis of wing morphogenesis in *Drosophila*: sexual dimorphism and non-allometric effects of shape variation. *BMC Developmental Biology*, 11: 32.
- Chapman, D. (1996) *Water quality assessment- A guide to use of biota, sediments and water in environmental monitoring*. 2nd edition. University Press, Cambridge.
- Chapman, J.R., Nakagawa, S., Coltman, D.W., Slate, J., Sheldon, B.C. (2009) A quantitative review of heterozygosity-fitness correlations in animal populations. *Molecular Ecology*, 18: 2746-2765.
- Charlesworth, D., Charlesworth, B. (1987) Inbreeding depression and its consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 237-268.
- Chege, P.G., Clark, T.L., Hibbard, B. E. (2005) Alternate host phenology affects survivorship, growth, and development of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) larvae. *Environmental Entomology*, 34: 1441-1447.
- Collett, T.S., Land, M.F. (1975) Visual spatial memory in a hoverfly. *Journal of Comparative Physiology*, 100: 59-84.
- Collett, T.S., Land, M.F. (1978) How hoverflies compute interception courses. *Journal of Comparative Physiology*, 125: 191-204.
- Contreras-Garduño, J., Canales-Lazcano, J., Córdoba-Aguilar, A. (2006) Wing pigmentation, immune ability, fat reserves and territorial status in males of the rubyspot damselfly, *Hataeriana americana*. *Journal of Ethology*, 24: 165-173.
- Crnokrak, P., Barrett, S.C.H. (2002) Perspective: purging the genetic load: a review of the experimental evidence. *Evolution*, 56: 2347-2358.
- Day, S.B., Bryant, E.H., Mefert, L.M. (2003) The influence of variable rates of inbreeding on fitness, environmental responsiveness, and evolutionary potential. *Evolution*, 57: 1314-1324.



- De Block, M., Stoks, R. (2003) Adaptive sex-specific life history plasticity to temperature and photoperiod in a damselfly. *Journal of Evolutionary Biology*, 16: 986-995.
- De Jong, G. (2005) Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytologist*, 166: 101-117.
- De Moed, G.H., De Jong, G., Scharloo, W. (1997) The phenotypic plasticity of wing size in *Drosophila melanogaster*: the cellular basis of its genetic variation. *Heredity*, 79: 260-267.
- De Souza, A.M., Linhares, A.X. (1997) Diptera and Coleoptera of potential forensic importance in southeastern Brazil: relative abundance and seasonality. *Medical and Veterinary Entomology*, 11: 8-12.
- DeRose, M.A., Roff, D.A. (1999) A comparison of inbreeding depression in life-history and morphological traits in animals. *Evolution*, 53: 1288-1292.
- Drees, M. (1997) On the mimicry of hymenoptera by hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Entomologische Zeitschrift*, 107: 498-503.
- Dubois, E., Durieux, M., Franchimont, M.-M., Hermant, P. (2004) An unusual case in Belgium of intestinal myiasis due to *Eristalis tenax*. *Acta Clinica Belgica*, 59: 168-170.
- Dujardin, J.P., Le Pont, F., Galati, E.A.B. (1999) Cryptic speciation suspected by morphometry within *Lutzomyia runoides*. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris Sciences de la vie*, 322: 375-382.
- Dworkin, I., Gibson, G. (2006) Epidermal growth factor receptor and transforming growth factor- β signaling contributes to variation for wing shape in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 173: 1417-1431.
- Edmunds, M. (2000) Why are there good and poor mimics? *Biological Journal of the Linnean Society*, 70: 459-466.
- Ellington, C.P. (1984) The aerodynamics of hovering insect flight. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 305: 1-181.
- Emmett, B.J., Baker, L.A.E. (1971) Insect transmission of fireblight. *Plant Pathology*, 20: 41-45.
- Ennos, A.R. (1989) The kinematics and aerodynamics of the free flight of some Diptera. *Journal of Experimental Biology*, 140: 137-160.
- Español, F. (1958) Contribución al conocimiento de los artrópodos y moluscos terrestres de las Islas Columbretes. *Miscelánea Zoológica*, 1: 3-37.
- Esperk, T., Tammaru, T., Nylin, S., Teder, T. (2007) Achieving high sexual size dimorphism in insects: females add instars. *Ecological Entomology*, 32: 243-256.
- Estoup, A., Solignac, M., Cornuet, J.-M., Goudet, J., Scholls, A. (1996) Genetic differentiation of continental and island populations of *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) in Europe. *Molecular Ecology*, 5: 19-31.
- Fairbairn, D.J. (1997) Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 659-687.
- Fairbairn, D.J. (2005) Allometry for sexual size dimorphism: testing two hypotheses for Rensch's rule in the water strider *Aquarius remigis*. *American Naturalist*, 166: 69-84.
- Falconer, D.S., Mackay, T.F.C. (1996) Introduction to quantitative genetics. 4th edition. Longman, Harlow.
- Farris, J.S. (1972) Estimating phylogenetic trees from distance matrices. *American Naturalist*, 106: 645-668.
- Fischer, O.A. (1999) The importance of Diptera for transmission, spreading and survival of agents of some bacterial and fungal diseases in humans and animals. *Veterinari Medicina*, 44: 133-160. (In Czech)
- Fischer, O.A., Mátlová, L., Dvorská, L., Švástová, P., Bartl, J., Melichárek, I., Weston, R.T., Pavlík, I. (2001) Diptera as vectors of mycobacterial infections in cattle and pigs. *Medical and Veterinary Entomology*, 15: 208-211.



- Fischer, O.A., Mátlová, L., Dvorská, L., Švástová, P., Bartoš, M., Weston, R.T., Kopecna, M., Trcka, I., Pavlík, I. (2005) Potential risk of *Mycobacterium avium* subspecies *paratuberculosis* spread by syrphid flies in infected cattle farms. *Medical and Veterinary Entomology*, 19: 360-366.
- Fischer, O.A., Mátlová, L., Dvorská, L., Švástová, P., Bartoš, M., Weston, R.T., Pavlík, I. (2006) Various stages in the life cycle of syrphid flies (*Eristalis tenax*; Diptera: Syrphidae) as potential mechanical vectors of pathogens causing mycobacterial infestions in pig herds. *Folia Microbiologica*, 51: 147-153.
- Fitch, W.M., Margoliash, E. (1967) Construction of phylogenetic trees. *Science*, 155: 279-284.
- Fox, C.W., Reed, D.H. (2010) Inbreeding depression increases with environmental stress: an experimental study and meta-analysis. *Evolution*, 65: 246-258.
- Fox, C.W., Stillwell, R.C., Wallin, W.G., Curtis, C.L., Reed, D.H. (2011) Inbreeding-environment interactions for fitness: complex relationships between inbreeding depression and temperature stress in a seed-feeding beetle. *Evolutionary Ecology*, 25: 25-43.
- Fraizer, M.R., Harrison, J.F., Kirkton, S.D., Roberts, S.P. (2008) Cold rearing improves cold-flight performance in *Drosophila* via changes in wing morphology. *The Journal of Experimental Biology*, 211: 2116-2122.
- Francuski, Lj., Ludoški, J., Vujić, A., Milankov, V. (2009a) Wing geometric morphometric inferences on species delimitation and intraspecific divergent units in the *Merodon ruficornis* group (Diptera, Syrphidae) from the Balkan Peninsula. *Zoological Science*, 26: 301-308.
- Francuski, Lj., Ludoški, J., Vujić, A., Milankov, V. (2011a) Phenotypic evidence for hidden biodiversity in the *Merodon aureus* group (Diptera, Syrphidae) on the Balkan Peninsula: Conservation implication. *Journal of Insect Conservation*, 15: 378-388.
- Francuski, Lj., Matić, I., Ludoški, J., Milankov, V. (2011b) Temporal pattern of genetic and phenotypic variation of epidemiologically important species *Eristalis tenax* (Diptera, Syrphidae). *Medical and Veterinary Entomology*, 25: 135-147.
- Francuski, Lj., Vujić, A., Kovačević, A., Ludoški, J., Milankov, V. (2009b) Identification of the species of the *Cheilisia variabilis* group (Diptera, Syrphidae) from the Balkan Peninsula using wing geometric morphometrics, with the revision of status of *C. melanopa redi* Vujić, 1996. *Contribution to Zoology*, 78: 129-140.
- Frankham, R. (1995) Conservation genetics. *Annual Review Genetics*, 29: 305-327.
- Frankham, R. (2003) Genetics and conservation biology. *Comptes Rendus Biologies*, 326: S22-S29.
- Frankham, R. (2005) Stress and adaptation in conservation genetics. *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 750-755.
- Frankham, R., Ballou, J.D., Briscoe, A. (2003) *Introduction to conservation biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Free, J.B. (1993) *Insect pollination of crops*. Academic Press, London.
- Freeland, J.R., May, M., Lodge, R., Conrad, K.F. (2003) Genetic diversity and widespread haplotypes in a migratory dragonfly, the common green darner *Anax junius*. *Ecological Entomology*, 28: 413-421.
- Freeman, S., Herron, J. (1998) *Evolutionary analysis*. Prentice Hall, New Jersey.
- Futuyma, D.J. (1986) *Evolutionary biology*. 2nd edition. Sinauer Associates, Sunderland.
- García-Camacho, R., Totland, Ø. (2009) Pollen limitation in the Alpine: a meta-analysis. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 41: 103-111.
- García-Mari, F., Ferradgut, F., Navarro, V., Laborda, R., Costa-Comelles, J. (1991) Nuevas aportaciones al conocimiento de los artrópodos de las Islas Columbretes. U: Alonso, L.A., Carretero, J.L., García Carrascosa, M.A., (eds.) *Islas Columbretes. Contribución al estudio de su medio natural (Colección Monografías, nº 5)*, Concelleria de Obras Públicas, Urbanismo y Transportes-Agencia del Medi Ambient-Generalitat Valenciana, València. pp: 155-179.
- García-Zapata, M.T., de Souza Júnior, E.S., Fernandes, F.F., Santos, S.F.O. (2005) Human pseudomyiasis caused by *Eristalis tenax* (Linnaeus) (Diptera: Syrphidae) in Goiás. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical*, 38: 185-187.



- Ghalambor, C.K., McKay, J.K., Carroll, S.P., Reznick, D.N. (2007) Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, 21: 394-407.
- Gilbert, F., Rotheray, G., Emerson, P., Zafar, R. (1994) The evolution of feeding strategies. U: Eggleton, P., Vane-Wright, R. (eds.) *Phylogenetics and ecology*. Academic Press, London. pp: 323-343.
- Gilbert, F.S. (1981) Foraging ecology of hoverflies: morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species. *Ecological Entomology*, 6: 245-262.
- Gilbert, F.S. (1985) Diurnal activity patterns in hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Ecological Entomology*, 10: 385-392.
- Gilbert, F.S. (1986) *Hoverflies*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gilchrist, A.S., Azevedo, R.B.R., Partridge, L., O'Higgins, P. (2000) Adaptation and constraint in the evolution of *Drosophila melanogaster* wing shape. *Evolution and Development*, 2: 114-124.
- Gilchrist, A.S., Partridge, L. (2001) The contrasting genetic architecture of wing size and shape in *Drosophila melanogaster*. *Heredity*, 86: 144-152.
- Gillespie, J.H., Kojima, K. (1968) The degree of polymorphism in enzymes involved in energy production compared to that in nonspecific enzymes in two *Drosophila ananassae* populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, 61: 582-585.
- Gladis, T. (1989) Die Nutzung einheimischer Insekten (Hymenopteren und Dipteren) zur Bestäubung von Kulturpflanzen in der Genbank Gatersleben. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 37: 79-126.
- Gladis, T. (1997) Bees versus flies? - rearing methods and effectiveness of pollinators in crop germplasm regeneration. *Acta Horticulturae*, 437: 235-238.
- Gluckman, P., Beedle, A., Hanson, M. (2009) *Principles of evolutionary medicine*. Oxford University Press, Oxford.
- Gluckman, P.D., Low, F.M., Bukijasa, T., Hanson, M.A., Beedle, A.S. (2011) How evolutionary principles improve the understanding of human health and disease. *Evolutionary Applications*, 4: 249-263.
- Glumac, S. (1962) Problem mimikrije i Sirfide (Syrphidae, Diptera). *Arhiv bioloških nauka*, 14: 61-66.
- Glumac, S. (1988) Poreklo mimikrije u Sirfida. *Zbornik radova PMF, Novi Sad, ser. biol.*, 18: 71-74.
- Golding, Y., Ennos, R., Sullivan, M., Edmunds, M. (2005) Hoverfly mimicry deceives humans. *Journal of Zoology*, 266: 395-399.
- Golding, Y.C., Edmunds, M. (2000) Behavioural mimicry of honeybees (*Apis mellifera*) by droneflies (Diptera: Syrphidae: *Eristalis* spp.). *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267: 903-909.
- Golding, Y.C., Ennos, A.R., Edmunds, M. (2001) Similarity in flight behaviour between the honeybee *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and its presumed mimic, the dronefly *Eristalis tenax* (Diptera: Syrphidae). *Journal of Experimental Biology*, 204: 139-145.
- Goloboff, P. (1999) Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics*, 15: 415-428.
- González, M.M., Comte, G.M., Monárdez, J.P., de Valdes, M.D.L., Mantamala, I.C. (2009) Accidental genital myiasis by *Eristalis tenax*. *Revista Chilena de Infectologia*, 26: 270-272.
- Gotthard, K., Nylin, S. (1995) Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation: a selective review of plasticity in animal morphology and life history. *Oikos*, 74: 3-17.
- Griffiths, J.A., Schiffer, M., Hoffmann, A.A. (2005) Clinal variation and laboratory adaptation in the rainforest species *Drosophila birchii* for the stress resistance, wing size, wing shape and development time. *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 312-222.
- Grimaldi, D., Engel, M. (2005) *Evolution of insects*. Cambridge University Press, New York.
- Gruerber, C.E., Wallis, G.P., Jamieson, I.G. (2008) Heterozygosity-fitness correlations and their relevance to studies on inbreeding depression in threatened species. *Molecular Ecology*, 17: 3978-3984.



- Haas, H.L., Tolley, K.A. (1998) Geographic variation of wing morphology in three Eurasian populations of the fruit fly, *Drosophila lummei*. *Journal of Zoology (London)*, 245: 197-203.
- Hall, M.C. (1918) A note regarding myiasis, especially that due to syrphid larvae. *Archives of Internal Medicine*, 21: 309-312.
- Hammen, V.C., Biesmeijer, J.C., Bommarco, R., Budrys, E., Christensen, T.R., Fronzek, S., Grabaum, R., Jaksic, P., Klotz, S., Kramarz, P., Kröel-Dulay, G., Kühn, I., Mirtl, M., Moora, M., Petanidou, T., Pino, J., Potts, S.G., Rortais, A., Schulze, C.H., Steffan-Dewenter, I., Stout, J., Szentgyörgyi, H., Vighi, M., Vujic, A., Westphal, C., Wolf, T., Zavala, G., Zobel, M., Settele, J., Kunin, W.E. (2010) Establishment of a cross-European field site network in the ALARM project for assessing large-scale changes in biodiversity. *Environmental Monitoring and Assessment*, 164: 337-348.
- Hanski, I. (1991) Single-species metapopulation dynamics: concepts models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42: 17-38.
- Hanski, I. (1999) *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Hanski, I., Gilpin, M.E. (1991) Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42: 3-16.
- Hanski, I., Kuussääri, M., Nieminen, M. (1994) Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. *Ecology*, 75: 747-762.
- Hansson, B., Westerberg, L. (2002) On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations. *Molecular Ecology*, 11: 2467-2474.
- Hartl, D.L., Clark, A.G. (1997) *Principles of population genetics*. 3rd edition. Sinauer Association, Sunderland.
- Heal, J.R. (1977) The genetic control of morphological and behavioural patterns in mimetic Syrphidae. Unpublished Ph.D. thesis, University of Liverpool.
- Heal, J.R. (1979) Colour patterns of Syrphidae: II. Genetic variation in the dronefly *Eristalis tenax*. *Heredity*, 42: 223-236.
- Heal, J.R. (1981) Colour patterns of Syrphidae: III. Sexual dimorphism in *Eristalis arbustorum*. *Ecological Entomology*, 6: 119-127.
- Heal, J.R. (1982) Colour patterns of Syrphidae: IV. Mimicry and variation in natural populations of *Eristalis tenax*. *Heredity*, 49: 95-109.
- Heal, J.R. (1989) Variation and seasonal changes in hoverfly species: interactions between temperature, age and genotype. *Biological Journal of the Linnean Society*, 36: 251-269.
- Hedrick P.W. (2000) *Genetics of populations*. Jones and Bartlett Publishers, Sudbury, Suffolk.
- Hedrick, A.V., Temeles, E.J. (1989) The evolution of sexual dimorphism in animals: hypothesis and tests. *Trends in Ecology and Evolution*, 4: 136-138.
- Hedrick, P., Kalinowski, S. (2000) Inbreeding depression in conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 139-162.
- Hedrick, P.W., Lee, R.N., Hurt, C.R. (2006) The endangered Sonoran topminnow: examination of species and ESUs using three mtDNA genes. *Conservation Genetics*, 7: 483-492.
- Heinrich, B. (1993) *The hot-blooded insects: strategies and mechanisms of thermoregulation*. Harvard University Press, Cambridge.
- Hendry, A.P., Kinnison, M.T., Heino, M., Day, T., Smith, T.B., Fitt, G., Bergstrom, C.T., Oakeshott, J., Jørgensen, P.S., Zalucki, M.P., Gilchrist, G., Southerton, S., Sih, A., Strauss, S., Denison, R., Carroll, S. (2011) *Evolutionary principles and their practical applications*. *Evolutionary Applications*, 4: 159-183.
- Hengstenberg, R. (1991). Gaze control in the blowfly *Calliphora*: A multisensory, two-stage integration process. *Seminars in Neuroscience*, 3: 19-29.
- Hii, J.L.K., Chew, M., Sang, V.Y., Munstermann, L.E., Tan, S.G., Panyim, S., Yasothornsrikul, S. (1991) Population genetic analysis of host seeking and resting behaviors in the malaria vector, *Anopheles balabacensis* (Diptera: Culicidae). *Journal of Medical Entomology*, 28: 675-684.



- Hippa, H., Nielsen, T., van Steenis, J. (2001) The Palaearctic species of the genus *Eristalis* Latreille (Diptera, Syrphidae). Norwegian Journal of Entomology, 48: 289-327.
- Holloway, G.J. (1993) Phenotypic variation in colour pattern and seasonal plasticity in *Eristalis* hoverflies (Diptera: Syrphidae). Ecological Entomology, 18: 209-217.
- Holloway, G.J. (1994) Separation of some *Eristalis* species using abdominal colour pattern. Journal of the Entomological and Natural History Society, 7: 99-101.
- Holloway, G.J., Mariott, C.G., Crocker, H.J. (1997) Phenotypic plasticity in hoverflies: the relationship between pattern and season in *Episyrphus balteatus* and other Syrphidae. Ecological Entomology, 22: 425-432.
- Hondelmann, P., Borgemeister, C., Poehling, H.-M. (2005) Restriction fragment length polymorphisms of different DNA regions as genetic markers in the hoverfly *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). Bulletin of Entomological Research, 95: 349-359.
- Honek, A. (1993) Intraspecific variation in body size and fecundity in insect: a general relationship. Oikos, 66: 483-492.
- Houck, M.M., Siegel, J.A. (2006) Biological sciences: Entomology. Fundamentals of forensic science. Elsevier Ltd., San Diego.
- Hurst, L.D. (1991) The incidences and evolution of cytoplasmic male killers. Proceedings of the Royal Society of London B, 244: 91-99.
- Hurtado, P., Pérez-Bañón, C., Gladis, T., Pastor, B., Rojo, S. (2008) Biology of saprophagous hoverflies (Diptera, Syrphidae) and its role in degrading of pig slurry. XXIII International Congress of Entomology, Durban (South Africa).
- Huxley, J.S. (1939) Clines: an auxiliary method in taxonomy. Bijdragen tot de Dierkunde, 27: 491.
- Ilse, D. (1949) Colour discrimination in the drone fly *Eristalis tenax*. Nature, 1263: 255-256.
- Isaac, J.L. (2005) Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. Mammal Review, 35: 101-115.
- James, M.T., Harwood, R.F. (1969) Myiasis. Herm's medical entomology, 6th edition. Macmillan Publishing Co., London.
- Jarlan, A., De Oliveira, D., Gingras, J. (1997) Effects on *Eristalis tenax* (Diptera: Syrphidae) pollination on characteristics of greenhouse sweet pepper fruits. Journal of Economic Entomology, 90: 1650-1654.
- Jauker, F., Bondarenko, B., Becker, H.C., Steffan-Dewenter, I. (2011) Pollination efficiency of wild bees and hoverflies provided to oilseed rape. Agricultural and Forest Entomology, DOI: 10.1111/j.1461-9563.2011.00541.x
- Jauker, F., Diekötter, T., Schwarzbach, F. (2009) Pollinator dispersal in an agricultural matrix: opposing responses of wild bees and hoverflies to landscape structure and distance from main habitat. Landscape Ecology, 24: 547-555.
- Jauker, F., Wolters, V. (2008) Hover flies are efficient pollinators of oilseed rape. Oecologia, 156: 819-823.
- Jensen, J.-K. (2001) Faroese Hoverflies (Diptera: Syrphidae): checklist to the year 2000. Fróðskaparrit, 48: 125-133.
- Jiggins, F.M., Hurst, G.D.D., Dolman, C.E., Majerus, M.E.N. (2000) High prevalence male-killing *Wolbachia* in the butterfly *Acraea encedana*. Journal of Evolutionary Biology, 13: 495-501.
- Jirakanjanakit, N., Dujardin, J.P. (2005) Discrimination of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) laboratory lines based on wing geometry. Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health, 36: 858-861.
- Johansson, F., Södrequist, M., Bokma F. (2009) Insect wing shape evolution: independent effect of migratory and mate guarding flight on dragonfly wings. Biological Journal of the Linnean Society, 97: 362-372.
- Jorgensen, J.B. (1977) Survival of *Mycobacterium paratuberculosis* in slurry. Nordisk Veterinärmedicin Stockholm, 29: 267-270.



- Joubert, D., Bijlsma, R. (2010) Interplay between habitat fragmentation and climate change: inbreeding affects the response to thermal stress in *Drosophila melanogaster*. *Climate Research*, 43: 57-70.
- Kelber, A. (2001) Receptor based models for spontaneous choices in flies and butterflies. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 99: 231-244.
- Keller, L., Waller, D.M. (2002). Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 230-241.
- Kendall, D.A., Stradling, D.J. (1972) Some observations on the overwintering of the dronefly, *Eristalis tenax* (L.) (Syrphidae). *Entomologist*, 105: 229-230.
- Kendall, D.A., Wilson, D., Guttridge, C.G., Anderson, H.M. (1971) Testing *Eristalis* as a pollinator of covered crops. Long Ashton Research Station, 1971: 120-121.
- Kern, R., van Hateren, J.H., Michaelis, C., Lindemann, J.P., Egelhaaf, M. (2005). Function of a fly motion-sensitive neuron matches eye movements during free flight. *PLoS Biology*, 3: e171.
- Kim, K.S., French, W., Sumerford, D.V., Sappington, T.W. (2007) Genetic diversity in laboratory colonies of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae), including a nondiapause colony. *Environmental Entomology*, 36: 637-645.
- Koehn, R.K., Diehl, W.J., Scott, T.M. (1988) The differential contribution by individual enzymes of glycolysis and protein catabolism to the relationship between heterozygosity and growth rate in the coot clam, *Mulinia lateralis*. *Genetics*, 118: 121-130.
- Kölliker-Ott, U.M., Blows, M.W., Hoffmann, A.A. (2003) Are wing size, wing shape and asymmetry related to field fitness to *Trichogramma* egg parasitoids? *Oikos*, 100: 563-573.
- Körner, C. (2003) *Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer, Berlin.
- Krafsur, E.S., Cummings, M.A., Endsley, M.A., Marquez, J.G., Nason, J.D. (2005) Geographic differentiation in the house fly estimated by microsatellite and mitochondrial variation. *Journal of Heredity*, 96: 502-512.
- Kristensen, T.N., Barker, J.S.F., Pedersen, K.S., Loeschcke, V. (2008) Extreme temperatures increase the deleterious consequences of inbreeding under laboratory and semi-natural conditions. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 275: 2055-2061.
- Kristensen, T.N., Sørensen, A.C., Sørensen, D., Pedersen, K.S., Sørensen, J.G., Loeschcke, V. (2005) A test of quantitative genetic theory using *Drosophila*- effects of inbreeding and rate of inbreeding on heritabilities and variance components. *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 763-770.
- Kugler, H. (1950) Der blütenbesuch der schlammfliege (*Eristalomyia tenax*). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 32: 328-347.
- Kun, M., Kreiter, A., Semenas, L. (1998) Gastrointestinal human myiasis for *Eristalis tenax*. *Revista de Saude Publica*, 32: 367-369.
- Lakušić, R. (1984) Fauna Durmitora. Flora i ekosistemi planine. CANU, Titograd.
- Land, M.F. (1973) Head movements of flies during visually guided flight. *Nature*, 243: 299-300.
- Lande, R., Schemske, D.W. (1985) The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution*, 39: 24-40.
- Lankau, R., Jørgensen, P.S., Harris, D.J., Sih, A. (2011) Incorporating evolutionary principles into environmental management and policy. *Evolutionary Applications*, 4: 315-325.
- Latta, R.G. (2008) Conservation genetics as applied evolution: from genetic pattern to evolutionary processes. *Evolutionary Applications*, 1: 84-94.
- Leberg, P.L., Firmin, B.D. (2008) Role of inbreeding depression and purging in captive breeding and restoration programmes. *Molecular Ecology*, 17: 334-343.
- Lesins, K.A., Lesins I. (1979) Genus *Medicago* (Leguminosae). A taxogenetic study. Boston & London, Den Haag.
- Levin, H. (2006) *The Earth through time*. 8th edition. Wiley & Sons, New York.
- Levins, R. (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15: 237-240.



- Lewis, O.T., Thomas, C.D., Hill, J.K., Brookes, M.I., Crane, T.P.R., Graneau, Y.A., Mallet, J.L.B., Rose, O.C. (1997) Three ways of assessing metapopulation structure in the butterfly *Plebejus argus*. *Ecological Entomology*, 22: 283-293.
- Liepelt, W. (1963) Zur schutzwirkung des stachelgiftes von bienen und wespen gegenüber tranerfliegenschnäpper und gartenrotschwanz. *Zoologisches Jahrbuch, Abteilung Zoologie und Physiologie*, 70: 167-176.
- Llewellyn, K.S., Loxdale, H.D., Harrington, R., Brookes, C.P., Clark, S.J., Sunnucks, P. (2003) Migration and genetic structure of the grain aphid (*Sitobion avenae*) in Britain related to climate and clonal fluctuation as revealed using microsatellites. *Molecular Ecology*, 12: 21-34.
- Louy, D., Habel, J.C., Schmitt, T., Assmann, T., Meyer, M., Müller, P. (2007) Strongly diverging population genetic patterns of three skipper species. The role of habitat fragmentation and dispersal ability. *Conservation Genetics*, 8: 671-681.
- Ludoški, J. (2008) Evolucionni odnosi u rodu *Cheilosia* Meigen, 1822 (Diptera, Syrphidae). Doktorska disertacija. Prirodno-matematički fakultet, Novi Sad.
- Ludoški, J., Francuski, Lj., Vujić, A., Milankov, V. (2008) The *Cheilosia canicularis* group (Diptera: Syrphidae): species delimitation and evolutionary relationships based on wing geometric morphometrics. *Zootaxa*, 1825: 40-50.
- Ludoški, J., Milankov, V., Vujić, A. (2002) Genetic diversity and differentiation between montane populations of *Cheilosia urbana* (Diptera: Syrphidae). *International Journal of Dipterological Research*, 13: 135-141.
- Ludoški, J., Milankov, V., Vujić, A. (2004) Low genetic differentiation among conspecific populations of *Melanogaster nuda* (Diptera, Syrphidae). *International Journal of Dipterological Research*, 15: 228-235.
- Lunau, K., Wacht, S. (1994) Optical releasers of innate proboscis extension in the hoverfly *Eristalis tenax* L. (Syrphidae, Diptera). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 174: 575-579.
- Lunt, D.H., Zhang, D.X., Szymura, J.M., Hewitt, G.M. (1996) The insect cytochrome oxidase I gene: evolutionary patterns and conserved primers for phylogenetic studies. *Insect Molecular Biology*, 5: 153-165.
- Lynch, M., Walsh, B. (1998) *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Lyra, M.L., Hatadani, L.M., de Azeredo-Espin, A.M.L., Klaczko, L.B. (2010) Wing morphometry as a tool for correct identification of primary and secondary New World screwworm fly. *Bulletin of Entomological Research*, 100: 19-26.
- Machackova, M., Svastova, P., Lamka, J., Parmova, I., Liska, V., Smolik, J., Fischer, O.A., Pavlik, I. (2004) Paratuberculosis in farmed and free-living wild ruminants in the Czech republic (1999-2001). *Veterinary Microbiology*, 101: 225-234.
- Marden, J.H., Cobb, J.R. (2004) Territorial and mating success of dragonflies that vary in muscle power output and presence of gregarine gut parasites. *Animal Behaviour*, 68: 857-865.
- Marquez, J.G., Krafur, E.S. (2002) Gene flow among geographically diverse housefly populations (*Musca domestica* L.): a worldwide survey of mitochondrial diversity. *Journal of Heredity*, 93: 254-259.
- Marriot, C.G., Holloway, G.J. (1998) Colour pattern plasticity in the hoverfly, *Episyrphus balteatus*: The critical immature stage and reaction norm on developmental temperature. *Journal of Insect Physiology*, 44: 113-119.
- Matlova, L., Dvorska, L., Bartrl, J., Bartos, M., Ayele, W.Y., Alexa, M., Pavlik, I. (2003) Mycobacteria isolated from the environment of pig farms in the Czech Republic during the years 1996 to 2002. *Veterinarni Medicina*, 48: 343-357.
- Matta, B.P., Bitner-Mathé, B.C. (2004) Genetic architecture of wing morphology in *Drosophila simulans* and an analysis of temperature effects on genetic parameter estimates. *Heredity*, 93: 330-341.



- McGuigan, K., Sgrò, C.M. (2009) Evolutionary consequences of cryptic genetic variation. *Trends in Ecology and Evolution*, 24: 305-310.
- McKechnie, S.W., Blackett, M.J., Song, S.V., Rako, L., Carroll, X., Johnson, T.K., Jensen, L.T., Lee, S.F., Wee, C.W., Hoffmann, A.A. (2010) A clinally varying promoter polymorphism associated with adaptive variation in wing size in *Drosophila*. *Molecular Ecology*, 19: 775-784.
- McOrist, S., Blunt, R., Gebhart, C.J. (2011). Pig-associated *Lawsonia intracellularis* in various on-farm dipterous fly stages. *Journal of Swine Health and Production*, 19: 277-283.
- Meffert, L.M., Mukana, N., Hicks, S.K., Day, S.B. (2005) Testing alternative captive breeding strategies with the subsequent release into the wild. *Zoo Biology*, 24: 375-392.
- Mengual, X., Ståhls, G., Vujić, A., Marcos-Garcia, M. (2006) Integrative taxonomy of Iberian *Merodon* species (Diptera: Syrphidae). *Zootaxa*, 1377: 1-26.
- Mennechez, G., Schtickzelle, N., Baguette, M. (2003) Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: comparison of demographic parameters and dispersal between a continuous and a highly fragmented landscape. *Landscape Ecology*, 18: 279-291.
- Messier, S., Mitton, J.B. (1996) Heterozygosity at the malate dehydrogenase locus and developmental homeostasis in *Apis mellifera*. *Heredity*, 76: 616-622.
- Milankov, V. (2001) Evolucionni odnosi vrsta *ruficornis* i *aeneus* grupe roda *Merodon* Meigen, 1803 (Diptera: Syrphidae). Doktorska disertacija. Prirodno-matematički fakultet, Novi Sad.
- Milankov, V., Francuski, Lj., Ludoški, J., Ståhls, G., Vujić, A. (2010a) Genetic structure and phenotypic diversity of two northern populations of *Cheilosia* aff. *longula* (Diptera: Syrphidae) has implications for evolution and conservation. *European Journal of Entomology*, 107: 305-315.
- Milankov, V., Francuski, Lj., Ludoški, J., Ståhls, G., Vujić, A. (2010b) Estimating genetic and phenotypic diversity in a northern hoverfly reveals lack of heterozygosity correlated with significant fluctuating asymmetry of wing traits. *Journal of Insect Conservation*, 14: 77-88.
- Milankov, V., Ludoški, J., Ståhls, G., Stamenković, J., Vujić, A. (2009) High molecular and phenotypic diversity in the *Merodon avidus* complex (Diptera, Syrphidae): cryptic speciation in a diverse insect taxon. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155: 819-833.
- Milankov, V., Ludoški, J., Vujić, A. (2004) Genetic differentiation between conspecific populations of *Merodon avidus* A (Diptera: Syrphidae). *Matica Srpska Proceedings of Natural Sciences Novi Sad*, 107: 33-44.
- Milankov, V., Ståhls, G., Stamenković, J., Vujić, A. (2008a) Genetic diversity of populations of *Merodon aureus* and *M. cinereus* species complexes (Diptera, Syrphidae): integrative taxonomy and implication for conservation priorities on the Balkan Peninsula. *Conservation Genetics*, 9: 1125-1137.
- Milankov, V., Ståhls, G., Vujić, A. (2008b) Genetic characterization of the Balkan endemic species, *Merodon desuturinus* (Diptera: Syrphidae). *European Journal of Entomology*, 105: 197-204.
- Milankov, V., Ståhls, G., Vujić, A. (2008c) Molecular diversity of populations of the *Merodon ruficornis* group (Diptera, Syrphidae) on the Balkan Peninsula. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 46: 143-152.
- Milankov, V., Stamenković, J., Ludoški, J., Ståhls, G., Vujić, A. (2005) Diagnostic molecular markers and the genetic relationships among three species of the *Cheilosia canicularis* group (Diptera: Syrphidae). *European Journal of Entomology*, 102: 125-131.
- Milankov, V., Stamenković, J., Vujić, A., Šimić, S. (2002a) Geographic variation of *Cheilosia vernalis* (Fallen, 1817) (Diptera: Syrphidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 48: 255-267.
- Milankov, V., Vujić, A., Ludoški, J. (2001) Genetic divergence among cryptic taxa of *Merodon avidus* (Rossi, 1970) (Diptera: Syrphidae). *International Journal of Dipterological Research*, 12: 15-24.
- Milankov, V., Vujić, A., Ludoški, J., Šimić, S. (2002b) Identification of the species in the *Cheilosia melanura* group (Diptera, Syrphidae) occurring on the Balkan Peninsula. I: Allozyme markers. *Volucella*, 6: 57-68.
- Milojević, B. (1951) Durmitor Regionalno-geografska ispitivanja. Zbornik radova SANU, Beograd.



- Mitton, J. (1997) Selection in natural populations. Oxford University Press, Oxford.
- Mitton, J.B. (1993) Enzyme heterozygosity, metabolism, and developmental stability. *Genetica*, 89: 47-65.
- Mommaerts, V., Put, K., Smagghe, G. (2011) *Bombus terrestris* as pollinator-and-vector to suppress *Botrytis cinerea* in greenhouse strawberry. *Pest Management Science*, 67: 1069-1075.
- Moraes, E.M., Manfrin, M.H., Laus, A.C., Rosada, R.S., Bomfin, S.C., Sene, F.M. (2004) Wing shape heritability and morphological divergence of the sibling species *Drosophila mercatorum* and *Drosophila paranaensis*. *Heredity*, 92: 466-473.
- Morgan, K.R., Heinrich, B. (1987) Temperature regulation in bee- and wasp- mimicking syrphid flies. *Journal of Experimental Biology*, 133: 59-71.
- Muller, M.-H., Latreille, M., Tollon, C. (2011) The origin and evolution of a recent agricultural weed: population genetic diversity of weedy populations of sunflower (*Helianthus annuus* L.) in Spain and France. *Evolutionary Applications*, 4: 499-514.
- Mumcuoglu, I., Akarsu, G.A., Balaban, N., Keles, I. (2005) *Eristalis tenax* as a cause of urinary myiasis. *Scandinavian Journal of Infectious Diseases*, 37: 942-943.
- Mun, J.H., Song, Y.H., Heong, K.L., Roderick, G.K. (1999) Genetic variation among Asian populations of rice planthoppers, *Nilaparvata lugens* and *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae): mitochondrial DNA sequences. *Bulletin of Entomological Research*, 89: 245-253.
- Munstermann, L.E. (1979) Isozymes of *Aedes aegypti*: phenotypes, linkage, and use of genetic analysis of sympatric population in East Africa. PhD thesis, University of Notre Dame.
- Narang, S.K., Tabachnick, W.J., Faust, R.M. (1994) Complexities of population genetic structure and implications for biological control programs. U: Narang, S.K., Bartlett, A.C., Faust, R.M. (eds.) *Application of genetics to arthropods of biological control significance*. CRC Press, Boca Ration, pp: 19-51.
- Nedeljković, Z., Vujić, A., Šimić, S., Radenković, S. (2009) The fauna of hoverflies (Diptera: Syrphidae) of Vojvodina province, Serbia. *Archives of Biological Sciences*, 61: 147-154.
- Nei, M. (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89: 583-590.
- Nespolo, R.F., Roff, D.A., Fairbairn, D.J. (2008) Energetic trade-off between maintenance costs and flight capacity in the sand cricket (*Gryllus firmus*). *Functional Ecology*, 22: 624-631.
- Nesse, R.M., Bergstrom, C.T., Ellison, P.T., Flier, J.S., Gluckman, P., Govindaraju, D.R., Niethammer, D., Omenn, G.S., Perlman, R.L., Schwartz, M.D., Thomas, M.G., Stearns, S.C., Valle, D. (2010) Making evolutionary biology a basic science for medicine. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, 107 (Suppl 1): 1800-1807.
- Nielsen, T.R. (2009) A migration of *Eristalis similis* (Fallén, 1817) (Diptera, Syrphidae) at Lindesnes, South Norway in 2009. *Norwegian Journal of Entomology*, 56: 74.
- Nixon, K.C. (2002) WinClada version 1.00.08. Published by author, Ithaca, New York
- Nordstrom, K., Barnett, P.D., de Miguel, I.M.M., Brinkworth, R.S.A., O'Carroll, D.C. (2008) Sexual dimorphism in the hoverfly motion vision pathway. *Current Biology*, 18: 661-667.
- Nye, W.P., Anderson, J.L. (1974) Insect pollinators frequenting strawberry blossoms and the effect of honeybees on yield and fruit quality. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 99: 40-44.
- Nylin, S., Gotthard, K. (1998) Plasticity in life-history traits. *Annual Review of Entomology*, 43: 63-83.
- Ohsawa, R., Namai, H. (1987) The effect of insect pollinators on pollination and seed setting in *Brassica campestris* cv. Nozawana and *Brassica juncea* cv. Kikarashina. *Japanese Journal of Breeding*, 37: 453-463. (Summary in English)
- Ohsawa, R., Namai, H. (1988) Cross- pollination of insect pollinators (Shimahanaabu, *Eristalis ceralis*) in Rapeseed, *Brassica napus* L. *Japanese Journal of Breeding*, 38: 91-102. (Summary in English)
- Okamoto, G., Goto, S., Ueki, K. (2008) Studies on *Vitis coignetiae* grapes - Vine physiology and fruit constituents. *Scientific reports of the faculty of agriculture Okayama University*, 97: 69-82. (In Japanese)



- Omland, K.E. (1997) Correlated rates of molecular and morphological evolution. *Evolution*, 51: 1381-1393.
- Ott, S.L., Wells, S.J., Wagner, B.A. (1999) Herd-level economic losses associated with Johne's disease on US dairy operations. *Preventive Veterinary Medicine*, 40: 179-192.
- Ottenheim, M.M., Hensler, A., Brakefield, P.M. (1998) Geographic variation in plasticity in *Eristalis arbustorum*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 65: 215-229.
- Ottenheim, M.M., Kuijt, J. (1998) Has abdominal colour pattern variation in *Eristalis arbustorum* any thermoregulatory function? *Proceedings of the section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society (NEV), Amsterdam*, 9: 223-227.
- Ottenheim, M.M., Volmer, A.D. (1999) Wing length plasticity in *Eristalis arbustorum* (Diptera: Syrphidae). *Netherlands Journal of Zoology*, 49: 15-27.
- Ottenheim, M.M., Volmer, A.D., Holloway, G.J. (1996) The genetics of phenotypic plasticity in adult abdominal colour pattern of *Eristalis arbustorum* (Diptera: Syrphidae). *Heredity*, 77: 493-499.
- Ottenheim, M.M., Wertheim, G., Holloway, G.J., Brakefield, P.M. (1999) Survival of colour-polymorphic *Eristalis arbustorum* hoverflies in semi-field conditions. *Functional Ecology*, 13: 72-77.
- Owen, D.F. (1956) A migration of insects at Spurn Point, Yorkshire. *Entomologist's Monthly Magazine*, 92: 43-44.
- Owens, I.P.F., Hartley, I.R. (1998) Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265: 397-407.
- Palma, G., Quezada-Euán, J.J.G., Reyes-Oregel, V., Meléndez, V., Moo-Valle, H. (2008) Production of greenhouse tomatoes (*Lycopersicon esculentum*) using *Nannotrigona perilampoides*, *Bombus impatiens* and mechanical vibration (Hym.: Apoidea). *Journal of Applied Entomology*, 132: 79-85.
- Pasteur, N., Pasteur, G., Bonhomme, F., Catalan, J., Britton-Davidian, J. (1988) Practical isozyme genetics. Ellis Horwood Limited, Chichester.
- Peck, L.V. (1988) Family Syrphidae. U: Soos, A. (ed.) *Catalogue of Palaearctic Diptera Vol. 8*. Akademia Kiado, Budapest. pp: 11-230.
- Pérez-Bañón, C., Petanidou, T., Marcos- García, M.A. (2007) Pollination in small islands by occasional visitors: the case of *Daucus carota* subsp. *commutatus* (Apiaceae) in the Columbretes archipelago, Spain. *Plant Ecology*, 192: 133-151.
- Pérez-Bañón, C., Rojo, S., Ståhls, G., Marcos-García, M.A. (2003) Taxonomy of European *Eristalinus* (Diptera: Syrphidae) based on larval morphology and molecular data. *European Journal of Entomology*, 100: 417-428.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G., Willmer, P.G. (2003) Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology*, 84: 2628-2642.
- Power, E.F., Stout, J.C. (2011) Organic dairy farming: impacts on insect-flower interaction networks and pollination. *Journal of Applied Ecology*, 48: 561-569.
- Pragner, E.M., Wilson, A.C. (1976) Congruency of phylogenies derived from different proteins. *Journal of Molecular Evolution*, 9: 45-57.
- Radenković, S. (2008) Fauna podfamilije Eristalinae (Diptera: Syrphidae) u Srbiji. Doktorska disertacija. Prirodno-matematički fakultet, Novi Sad.
- Rader, R., Howlett, B.G., Cunningham, S.A., Westcott, D.A., Newstrom-Lloyd, L.E., Walker, M.K., Teulon, D.A.J., Edwards, W. (2009) Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. *Journal of Applied Ecology*, 46: 1080-1087.
- Raihani, G., Szekely, T., Serrano-Meneses, M.A., Pitra, C., Goriup, P. (2006) The influence of sexual selection and male agility on sexual size dimorphism in bustards (Otididae). *Animal Behaviour*, 71: 833-838.
- Rand, D.M. (2001) The units of selection on mitochondrial DNA. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32: 415-448.



- Rashed, A., Sherratt, T.N. (2007) Mimicry in hoverflies (Diptera: Syrphidae): a field test of the competitive mimicry hypothesis. *Behavioral Ecology*, 18: 337-344.
- Reed, D.H., Briscoe, D., Frankham, R. (2002) Inbreeding and extinction: the effect of environmental stress and lineage. *Conservation Genetics*, 3: 301-307.
- Reed, D.H., Frankham, R. (2003) Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology*, 17: 230-237.
- Reichholf-Riehmová, H. (1997) Insects and arachnids. 1st edition. Knižni klub and Ikar Publishers, Prague. (In Czech)
- Ricklefs, R.E., Miles, D.B. (1994) Ecological and evolutionary inferences from morphology. U: Waingwright, P.C., Reilly, S.M. (eds) *Ecological morphology, integrative organism biology*. The University of Chicago Press, Chicago. pp:13-41.
- Robertson, F.W., Reeve, E.C.R. (1952) Studies in quantitative inheritance. I. The effects of selection for wing length and thorax length in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Genetics*, 50: 414-448.
- Roderick, G.K. (1996) Geographic structure of insect populations: gene flow, phylogeography, and their uses. *Annual Review of Entomology*, 41: 325-352.
- Roff, D. (1977) Dispersal in dipterans: its costs and consequences. *Journal of Animal Ecology*, 46: 443-456.
- Roff, D.A. (2002) Inbreeding depression: test of overdominance and partial dominance hypotheses. *Evolution*, 56: 768-775.
- Rohlf, F.J. (2004) tpsDig- Thin Plate Spline Digitizer, version 1.40. State university of New York at Stony Brook, New York.
- Rohlf, F.J. (2007a) tpsRegr- Thin Plate Spline Shape regression, version 1.34. State University of New York at Stony Brook, New York.
- Rohlf, F.J. (2007b) tpsRelw- Thin Plate Spline Relative Warp, version 1.45. State University of New York at Stony Brook, New York.
- Rojo, S., Pérez-Bañón, C., Hurtado, P. (2007) Preliminary results on potential use of saprophagous eristalines (Diptera, Syrphidae) in the biodegradation of pig slurry. The IV International Symposium on Syrphidae, Siikaranta, Espoo (Finland).
- Rojo, S., Ståhls, G., Pérez-Bañón, C., Marcos-García, M.A. (2006) Testing molecular barcodes: invariant mitochondrial DNA sequences vs the larval and adult morphology of West Palaearctic *Pandasyopthalmus* species (Diptera: Syrphidae: Paragini). *European Journal of Entomology*, 103: 443-458.
- Ruiz-Garcia, M., Alvarez, D. (2003) Posible origen europeo de seis poblaciones latinoamericanas de gatos y no existencia de paralelismo con el modelo colonizador británico al utilizar genes del pelaje y microsatélites. *Acta Zoologica Mexicana*, 89: 261-286.
- Sacchari, I., Kuussaari, M., Kankare, M., Vikman, P., Fortelius, W., Hanski, I. (1998) Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature*, 392: 491-494.
- Salleh, A.F.M., Marwi, M.A., Jeffery, J., Hamid, N.A.A., Zuha, R.M., Omar, B. (2007) Review of forensic entomology cases from Kuala Lumpur Hospital and Hospital University Kebangsaan Malaysia, 2002. *The Journal of Tropical Medicine and Parasitology*, 30: 51-54.
- Sambatti, J.B.M., Stahl, E., Harrison, S. (2008) Metapopulation structure and the conservation consequences of population fragmentation. U: Carroll, S.P., Fox, C.W. (eds.) *Conservation biology: evolution in action*. Oxford University Press, New York. pp: 50-67.
- Sandercock, B.K. (1998) Assortative mating and sexual size dimorphism in Western and Semipalmated Sandpipers. *Auk*, 115: 786-791.
- Santos, J.M.M., Contel, E.P.B., Kerr, W.E. (1985) Biology of Amazonian mosquitoes. III. Esterase isozymes in *Anopheles darlingi*. *Acta Amazonica*, 15: 167-177.
- Santos, M., Iriarte, P.F., Céspedes, W., Balayà, J., Fontdevila, A., Serra, L. (2004) Swift laboratory thermal evolution of wing shape (but not size) in *Drosophila subobscura* and its relationship with chromosomal inversion polymorphism. *Journal of Evolutionary Biology*, 17: 841-855.



- Schachter-Broide, J., Gürtler, R.E., Kitron, U., Dujardin, J.P. (2009) Temporal variation of wing size and shape of *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) populations from northwestern Argentina using geometric morphometry. *Journal of Medical Entomology*, 46: 994-1000.
- Serrano-Meneses, M.A., Córdoba-Aguilar, A., Azpilicueta-Amorin, M., Gonzalez-Soriano, E., Székely, T. (2008) Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch's rule in Odonata. *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 1259-1273.
- Serrano-Meneses, M.A., Córdoba-Aguilar, A., Méndez, V., Layen, S.J., Székely, T. (2007) Sexual size dimorphism in the American rubyspot: male body size predicts male competition and mating success. *Animal Behaviour*, 73: 987-997.
- Serrano-Meneses, M.A., Székely, T. (2006) Sexual size dimorphism in seabirds: sexual selection, fecundity selection and differential niche-utilisation. *Oikos*, 113: 385-394.
- Sgrò, C.M., Lowe, A.J., Hoffmann, A.A. (2011) Building evolutionary resilience for conserving biodiversity under climate change. *Evolutionary Applications*, 4: 326-337.
- Shannon, H.J. (1926) A preliminary report on the seasonal migrations of insects. *New York Entomological Society*, 34: 199-204.
- Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu, H., Flook, P. (1994) Evolution, weighing, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America*, 87: 651-701.
- Sneath, P.H., Sokal, R.R. (1973) *Numerical taxonomy*. Freeman, San Francisco.
- Solomon, M.E., Kendall, D.A. (1970) Pollination by the syrphid fly, *Eristalis tenax*. Long Ashton Research Station, 1970: 101-102.
- Speight, M.C.D. (2011) Species accounts of European Syrphidae (Diptera). U: Speight, M.C.D., Castella, E., Sarthou, J-P., Monteil, C. (eds.) *Syrph the Net, the database of European Syrphidae*. Syrph the Net publications, vol. 65, Dublin. pp: 1-285.
- Speight, M.C.D., Lucas, J.A.W. (1992) Leichtenstein Syrphidae (Diptera). *Berichte der Botanischen – Zoologischen Gesellschaft Liechtenstein – Sargans – Werdenberg*, 19: 327-463.
- Spielman, D., Brook, B.W., Frankham, R. (2004) Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, 101: 15261-15264.
- Stähls, G., Vujić, A., Milankov, V. (2008) *Cheilosia vernalis* (Diptera, Syrphidae) complex: molecular and morphological variability. *Annales Zoologici Fennici*, 45: 149-159.
- Stähls, G., Vujić, A., Pérez-Bañón, C., Radenković, S., Rojo, S., Petanidou, T. (2009) COI barcodes for identification of *Merodon* hoverflies (Diptera, Syrphidae) of Lesbos Island, Greece. *Molecular Ecology Resources*, 9: 1431-1438.
- Stanley, R.G., Linskens, H.F. (1985) *Pollen. Biologie, biochemie, gewinnung und verwendung*. Urs Freund, Greifenberg.
- Stillwell, R.C., Blanckenhorn, T.T., Davidowitz, G., Fox, C.W. (2010) Sex differences in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in insects: from physiology to evolution. *Annual Review of Entomology*, 55: 227-245.
- Stojanović, D. (2010) Sezonska varijabilnost fenotipskih karaktera vrste *Eristalis arbustorum* (Diptera, Syrphidae) sa Fruške gore. Završni rad. Prirodno-matematički fakultet, Novi Sad.
- Stone, G.N. (1994) Activity patterns of females of the solitary bee *Anthophora plumipes* in relation to temperature, nectar supplies and body size. *Ecological Entomology*, 19: 177-189.
- Straw, A.D., Warrant, E.J., O'Carroll, D. (2006) A "bright zone" in male hoverfly (*Eristalis tenax*) eyes and associated faster motion detection and increased contrast sensitivity. *Journal of Experimental Biology*, 209: 4339-4354.
- Stubbs, A.E., Falk, S.J. (1983) *British Hoverflies*. The British Entomological and Natural History Society, London.
- Sun, M., Du, G. (2003) Lift and power requirements of hovering insect flight. *Acta Mechanica Sinica*, 19: 458-469.



- Sutton, S.L. (1969) A migration of Syrphid flies at Spurn. *Naturalist*, 909: 51-53.
- Svensson, B.G., Janzon, L. (1984) Why does the hoverfly *Metasyrphus corollae* migrate? *Ecological Entomology*, 9: 329-335.
- Swofford, D.L., Selander, R.B. (1989) BIOSYS-2: a computer program for the analysis of allelic variation in genetics. Release 1.7. Users manual. Illinois Natural History Survey, Champaign.
- Szalanski, A.L. (1995) Genetic characterization and population genetics of stable fly (Diptera: Muscidae). PhD thesis. University of Lincoln, Nebraska.
- Šimić, S. (1987) Fauna Durmitora. Syrphidae (Insecta, Diptera). Biogeografska i ekološka analiza faune osolikih muva Durmitora sa osvrtom na faunu osolikih muva Crne Gore. CANU, Titograd.
- Šimić, S., Vujić, A. (1990) Vrste roda *Eristalis* Latreille, 1804 (Diptera, Syrphidae) iz zbirke Instituta za biologiju u Novom Sadu. *Glasnik Prirodnjačkog Muzeja u Beogradu B*, 45: 115-126.
- Takeda, Y., Yanase, Y. (1990). Utilization of flower fly, *Eristalis cerealis* Fabricius for cross breeding of tea. *Tea Research Journal*, 71: 37-42.
- Taylor, G.K. (2001) Mechanics and aerodynamics of insect flight control. *Biological Reviews*, 76: 449-471.
- Taylor, P.D., Merriam, G. (1995) Wing morphology of a forest damselfly related to landscape structure. *Oikos*, 73: 43-48.
- Teder, T., Tammaru, T. (2005) Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects. *Oikos*, 108: 321-334.
- Thom, M.D., Harrington, L.A., Macdonald, D.W. (2004) Why are American mink sexually dimorphic? A role for niche separation. *Oikos*, 105: 525-535.
- Thompson, F.C. (1972) A contribution to a generic revision of the neotropical Milesiinae (Diptera: Syrphidae). *Arquivos de Zoologia, Sao Paulo*, 23: 73-215.
- Thompson, F.C. (1997) Revision of the *Eristalis* flower flies (Diptera: Syrphidae) of the Americas south of the United States. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 99: 209-337.
- Thrall, P.T., Oakeshott, J.G., Fitt, G., Southerton, S., Burdon, J.J., Sheppard, A., Russell, R.J., Zalucki, M., Heino, M., Denison, R.F. (2011) Evolution in agriculture: directions on the application of evolutionary approaches to the management of agro-ecosystems. *Evolutionary Applications*, 4: 200-215.
- Trotta, V., Cavicchi, S., Guerra, D., Andersen, D.H., Babbitt, G.A., Kristensen, T.N., Pedersen, K.S., Loeschcke, V., Pertoldi, C. (2011) Allometric and non-allometric consequences of inbreeding on *Drosophila melanogaster* wings. *Biological Journal of the Linnean Society*, 102: 626-634.
- Van Driel, J.W., Sluiters, J.F., Van Der Kany, H.J. (1987) Allozyme variation in *Anopheles stephensi* Liston from Pakistan (Diptera: Culicidae). *Biochemical Genetics*, 25: 789-802.
- Van Kleunen, M., Fischer, M., (2005) Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 166: 49-60.
- Vandewoestijne, S., Shtickzelle, N., Baguette, M. (2008) Positive correlation between genetic diversity and fitness in a large, well-connected metapopulation. *BMC Biology*, 6: 46.
- Vockeroth, J.R., Thompson, F.C. (1987) Family Syrphidae. U: McAlpine, J. (ed.) *Manual of Nearctic Diptera*. Agriculture Canada, Ottawa. pp: 713-743.
- von Frisch, K. (1967) *Dance language and orientation of bees*. Harvard University Press, Harvard.
- Vujić, A. (1992) Taksonomski položaj i zoogeografska analiza roda *Cheilosia* i srodnih rodova (Diptera: Syrphidae) na Balkanskom poluostrvu. Doktorska disertacija. Prirodno-matematički fakultet, Novi Sad.
- Vujić, A., Pérez-Bañón, C., Radenković, S., Ståhls, G., Rojo, S., Petanidou, T., Šimić, S. (2007) Two new species of the genus *Merodon* Meigen 1803 (Diptera : Syrphidae) from the island of Lesbos (Greece), in the eastern Mediterranean. *Annals de la Societé Entomologique de France*, 43: 319-326.
- Wacht, S., Lunau, K., Hansen, K. (1996) Optical and chemical stimuli control pollen feeding in the hoverfly *Eristalis tenax*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 80: 50-53.



Literatura

- Wang, R., Wang, Y., Lei, G., Xu, R., Painter, J. (2003) Genetic differentiation within metapopulations of *Euphydryas aurinia* and *Melitaea phoebe* in China. *Biochemical Genetics*, 41: 107-118.
- Weber, K., Eisman, R., Higgins, S., Morey, L., Patty, A., Tausek, M., Zeng, Z.B. (2001) An analysis of polygenes affecting wing shape on chromosome II in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 159: 1045-1057.
- Weber, K., Eisman, R., Morey, L., Patty, A., Sparks, J., Tausek, M., Zeng, Z.-B. (1999) An analysis of polygenes affecting wing shape on chromosome 3 in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 153: 773-786.
- Wellington, W.G., Fitzpatrick, M. (1981) Territoriality in the drone fly, *Eristalis tenax* (Diptera: Syrphidae). *The Canadian Entomologist*, 113: 695-704.
- Whish-Wilson, P.B. (2000) A possible case of intestinal myiasis due to *Eristalis tenax*. *The Medical Journal of Australia*, 173: 652.
- Whitlock, M.C., Fowler, K. (1996) The distribution among populations in phenotypic variance with inbreeding. *Evolution*, 50: 1919-1926.
- Whittington, R.J., Lloyd, J.B., Reddacliff, L.A. (2001) Recovery of *Mycobacterium avium* subsp. *paratuberculosis* from nematode larvae cultured from the faeces of sheep with Johne's disease. *Veterinary Microbiology*, 81: 273-279.
- Wolf, J.B., Brodie, E.D., Wade, M.J. (2000) *Epistasis and the Evolutionary Process*. Oxford University Press, New York.
- Wright, L.I., Tregenza, T., Hosken, D.J. (2008) Inbreeding, inbreeding depression and extinction. *Conservation Genetics*, 9: 833-843.
- Wright, S. (1951) The genetical structure of populations. *Annals of Eugenetics*, 15: 323-354.
- Wright, S. (1978) *Evolution and the genetics of populations*. Vol. 4. Variability within and among natural populations. University of Chicago Press, Chicago.
- Youssefi, M.R., Sefidgar, S.A.A., Abouhosseini Tabari, M. (2010) First report in intestinal myiasis due to *Eristalis tenax* in Iran. *Iranian Journal of Parasitology*, 5: 77-79.
- Zhu, L., Lou, A. (2010) Mating system and pollination biology of a high-mountain perennial plant, *Rhodiola dumulosa* (Crassulaceae). *Journal of Plant Ecology*, 3: 219-227.
- Zoller, H., Lenzin H., Erhardt A. (2002) Pollination and breeding system of *Eritrichium nanum* (Boraginaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 233: 1-14.

BIOGRAFIJA



Ljubinka Francuski je rođena 8. septembra 1982. godine u Kikindi. Prirodno-matematički fakultet, Departman za biologiju i ekologiju, smer Profesor biologije je upisala školske 2001/2002. godine. Dobitnica je Izuzetne nagrade Univerziteta u Novom Sadu za izrađen naučni temat za školsku 2005/2006. godinu. Osnovne studije je završila 2006. godine kada se upisala na diplomatske akademske-master studije, modul Zaštita prirode i održivi razvoj na Prirodno-matematičkom fakultetu u Novom Sadu. Završni master rad je odbranila 11.9.2007. godine. Iste godine je upisala doktorske akademske studije na studijskom programu doktor bioloških nauka na Prirodno-matematičkom fakultetu u Novom Sadu, gde je položila ispite sa prosečnom ocenom 10,00.

Doktorant-stipendista Ministarstva za nauku i prosvetu Republike Srbije je bila u periodu od 2008. do 2011. godine. Od februara 2011. godine je zasnovala radni odnos na Prirodno-matematičkom fakultetu u Novom Sadu na radnom mestu istraživač pripravnik. Tokom svog istraživačkog rada, angažovana je na dva nacionalna projekta finansirana od strane Ministarstva za prosvetu i nauku Republike Srbije. Tokom četiri školske godine učestvuje u izvođenju vežbi iz kurseva Osnovi konzervacione biologije i Evolucionarna biologija za studente smeru Ekolog, Biolog i Profesor biologije. Ljubinka Francuski je koautor sedam radova publikovanih u međunarodnim časopisima i 20 radova saopštenih na skupovima međunarodnog i nacionalnog značaja. Govori i piše engleski i mađarski jezik.

Novi Sad,
3.12.2011.

Ljubinka Francuski