



UNIVERZITET U NOVOM SADU  
PRIRODNO-MATEMATIČKI FAKULTET  
INSTITUT ZA BIOLOGIJU



Mr Vesna Milankov

**Evolucioni odnosi vrsta *ruficornis* i *aeneus* grupa  
roda *Merodon* Meigen, 1803 (Diptera: Syrphidae)**

- doktorska disertacija -

Novi Sad, 2000.

Mojim roditeljima

# Zahvala

Najiskrenije se zahvaljujem dr Smiljki Šimić i dr Marku Anđelkoviću na sugestijama i pomoći tokom izrade ove doktorske disertacije.

U radu, koji je pred čitaocima, korišten je inekatski materijal sakupljen pod rukovodstvom dr Antea Vujića. Osim postavljenog problema, analize morfoloških svojstava jedinki, pruženih informacija tokom pisanja rada, dr Ante Vujić je obezbedio i najveći deo hemikalija.

Izuzetnu pomoć u osposobljavanju i savladavanju statističkog programa nesebično su mi pružili Željko Lukač i dr Andreja Tepavčević.

Dragocenu pomoć u svim vidovima, od laboratorijskog rada, obrade rezultata, izrade samog teksta do nastavnih i svakodnevnih aktivnosti pružila mi je Jasmina Ludoški. U pojedinim segmentima eksperimentalnog rada učestvovala je Dušica Milenković, a Jelena Stamenković tokom analize gensko-enzimske varijabilnosti populacija vrste *Cheilosia vernalis*. Takođe, Jelenini saveti i pitanja su bili vrlo inspirativni i korisni.

Bez paketića hemikalija dr Stanka Stojiljkovića, radova, knjiga, podrške i saveta Anike Sabo i Miloša Tanurdžića ovaj rad bi bio zaista teško izvodljiv u prezentovanoj formi.

Veliko strpljenje i pomoć u rešavanju kompjuterskih problema, prezentaciji rezultata, završnoj obradi teksta, kao i uvek, pružio je mr Laslo Barši.

Zahvaljujem se legatorima Dević Dragani, Dožić Nataši, Dragišić Snežani, Mičić Ružici, Milenković Dušici, Obreht mr Dragani, Tanurdžić Milošu, Tepavčević dr Andreji, Radenković mr Snežani, Radišić Mariji, Radišić mr Predragu, Radnović mr Draganu, Stamenković Jeleni, Šimić dr Smiljki i Vujić dr Anteu za sakupljeni materijal.

autor

## SADRŽAJ

1. UVOD .....	1
2. OPŠTI DEO .....	3
<b>2.1. Taksonomski status, biologija i distribucija vrsta roda <i>Merodon</i></b> .....	4
2.1.1. Taksonomski status, biologija i distribucija vrsta <i>Merodon ruficornis</i> grupe.....	5
2.1.2. Taksonomski status, biologija i distribucija vrsta <i>Merodon aeneus</i> grupe .....	7
2.1.3. Taksonomski status, biologija i distribucija vrsta <i>Merodon avidus</i> grupe .....	10
<b>2.2. Taksonomski status, biologija i distribucija vrste <i>Cheilosia vernalis</i></b> .....	10
3. MATERIJAL I METODE RADA .....	12
<b>3.1. Materijal</b> .....	12
<b>3.2. Metode</b> .....	19
<b>3.3. Obrada rezultata</b> .....	24
4. REZULTATI .....	28
<b>4.1. Intraspecijska varijabilnost</b> .....	28
4.1.1. Intrapopulaciona varijabilnost .....	28
4.1.1.1. Izozimska varijabilnost .....	28
4.1.1.2. Analiza genotipskih frekvencija .....	42
4.1.1.3. Analiza asocijacija alela polimorfnih genskih lokusa.....	51
4.1.2. Interpopulaciona varijabilnost .....	62
4.1.2.1. Analiza razlika frekvencija alela konspecifičkih populacija .....	65
4.1.2.2. Genetička diferencijacija konspecifičkih populacija .....	70
4.1.2.3. Prostorna varijabilnost vrsta .....	74
<b>4.2. Interspecijska varijabilnost</b> .....	79
4.2.1. Biohemijska taksonomija .....	79
4.2.2. Evolucionni odnosi vrsta <i>M. ruficornis</i> , <i>M. aeneus</i> i <i>M.avidus</i> grupa .....	85
4.2.3. Evolucionni odnosi vrsta roda <i>Merodon</i> .....	93
4.2.4. Evolucionni odnosi vrsta roda <i>Merodon</i> i vrste <i>Cheilosia vernalis</i> .....	103
5. DISKUSIJA .....	106
<b>5.1. Alozimska varijabilnost</b> .....	106
5.1.1. Adaptivan značaj alozimske varijabilnosti .....	109
<b>5.2. Populaciono-genetička analiza</b> .....	110
<b>5.3. Analiza razlika konspecifičkih populacija</b> .....	116
5.3.1. Genetička diferencijacija konspecifičkih populacija .....	119
<b>5.4. Evolucionni odnosi vrsta <i>ruficornis</i>, <i>aeneus</i> i <i>avidus</i> grupa roda <i>Merodon</i></b> .....	124
5.4.1. Taksonomija vrsta <i>ruficornis</i> , <i>aeneus</i> i <i>avidus</i> grupa roda <i>Merodon</i> .....	124
5.4.2. Genetička diferencijacija kongeneričkih vrsta .....	130
<b>5.5. Evolucionni odnosi vrsta roda <i>Merodon</i> i vrste <i>Cheilosia vernalis</i></b> .....	136
6. ZAKLJUČAK .....	138
7. LITERATURA .....	143
8. PRILOG .....	149

## LISTA PRILOGA

<b>Prilog A: Histochemijsko bojenje.....</b>	<b>150</b>
<b>Prilog B: Zimogrami.....</b>	<b>153</b>
<b>Prilog C: Odstupanje frekvencija fenotipskih klasa od Hardi-Vajnbergove ravnoteže.....</b>	<b>157</b>
<b>Prilog D: Analiza razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa konspecifičkih populacija.....</b>	<b>179</b>
<b>Prilog E: Genetička bliskost po lokusima između konspecifičkih populacija i vrsta roda <i>Merodon</i>.....</b>	<b>194</b>

## LISTA TABELA

### Tabela

1. <i>M. ruficornis</i> grupa vrsta: vrste, populacije i legatori.....	15
2. <i>Merodon aeneus</i> grupa vrsta: vrste, populacije i legatori.....	16
3. <i>Merodon avidus</i> grupa vrsta: vrste, populacije i legatori.....	17
4. Vrsta <i>Cheilosia vernalis</i> : populacije, subpopulacije i legatori.....	18
5. Puferni sistemi, analizirani enzimi i lokusi.....	22
6. Enzimi, lokusi, region tela, količina uzorka jedinki populacija vrsta <i>M. ruficornis</i> grupe...	23
7. Enzimi, lokusi, region tela, količina uzorka jedinki populacija vrsta <i>M. avidus</i> grupe.....	23
8. Enzimi, lokusi, region tela, količina uzorka jedinki populacija vrste <i>Cheilosia vernalis</i> ...	24
9. Frekvencija alela varijabilnih lokusa <i>ruficornis</i> grupe vrsta.....	32
10. Frekvencija genotipova varijabilnih lokusa <i>ruficornis</i> grupe vrsta.....	34
11. Frekvencija alela varijabilnih lokusa taksona <i>aeneus</i> grupe vrsta.....	36
12. Frekvencija genotipova varijabilnih lokusa taksona <i>aeneus</i> grupe vrsta.....	38
13. Frekvencija alela varijabilnih lokusa taksona <i>M. avidus</i> A i <i>M. avidus</i> B.....	39
14. Frekvencija genotipova lokusa taksona <i>M. avidus</i> A i <i>M. avidus</i> B.....	39
15. Frekvencija alela varijabilnih lokusa populacija vrste <i>Ch. vernalis</i> .....	40
16. Frekvencija genotipova varijabilnih lokusa vrste <i>Ch. vernalis</i> .....	41
17. $\chi^2$ test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populacijama vrsta <i>ruficornis</i> , <i>aeneus</i> i <i>avidus</i> grupa i vrste <i>Cheilosia vernalis</i> .....	43
18. Odstupanje genotipskih frekvencija deset varijabilnih lokusa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže populacija <i>M. ruficornis</i> grupe vrsta.....	45
19. Odstupanje genotipskih frekvencija deset varijabilnih lokusa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže populacija <i>M. aeneus</i> grupe vrsta.....	47
20. Odstupanje genotipskih frekvencija sedam varijabilnih lokusa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže populacija vrsta <i>M. avidus</i> grupe ( <i>M. avidus</i> A i <i>M. avidus</i> B).....	48
21. Odstupanje genotipskih frekvencija devet varijabilnih lokusa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže populacija <i>Cheilosia vernalis</i> vrste.....	50
22. Analiza gametske neravnoteže u populaciji ADUR vrste <i>Merodon armipes</i> .....	51
23. Analiza gametske neravnoteže u populaciji CVP vrste <i>M. crymensis</i> .....	51
24. Analiza gametske neravnoteže u populaciji CDUB vrste <i>M. crymensis</i> .....	52
25. Analiza gametske neravnoteže u populaciji LDUB vrste <i>Merodon loewi</i> .....	52
26. Analiza gametske neravnoteže u populaciji REDUB vrste <i>M. recurvus</i> .....	53
27. Analiza gametske neravnoteže u populaciji REDUR vrste <i>M. recurvus</i> .....	53
28. Analiza gametske neravnoteže u populaciji RUDUB vrste <i>M. ruficornis</i> .....	54
29. Analiza gametske neravnoteže u populaciji AEADUR vrste <i>M. aeneus</i> A.....	55
30. Analiza gametske neravnoteže u populaciji AEAMOR vrste <i>M. aeneus</i> A.....	55
31. Analiza gametske neravnoteže u populaciji AEBKOP vrste <i>M. aeneus</i> B.....	55
32. Analiza gametske neravnoteže u populaciji AECDUR vrste <i>M. aeneus</i> C.....	56
33. Analiza gametske neravnoteže u populaciji CAKOP vrste <i>M. cinereus</i> A.....	56
34. Analiza gametske neravnoteže u populaciji CAŠAR vrste <i>M. cinereus</i> A.....	56
35. Analiza gametske neravnoteže u populaciji CBDUR vrste <i>M. cinereus</i> B.....	56
36. Analiza gametske neravnoteže u populaciji FUMOR vrste <i>M. funestus</i> .....	57
37. Analiza gametske neravnoteže u populaciji AAMOR vrste <i>M. avidus</i> A.....	57
38. Analiza gametske neravnoteže u populaciji AADUB vrste <i>M. avidus</i> A.....	58
39. Analiza gametske neravnoteže u populaciji AAPIN vrste <i>M. avidus</i> A.....	58

40. Analiza gametske neravnoteže u populaciji ABDUB vrste <i>M. avidus</i> B.....	58
41. Analiza gametske neravnoteže u populaciji ABDUR vrste <i>M. avidus</i> B.....	58
42. Analiza gametske neravnoteže u populaciji ABMAV vrste <i>M. avidus</i> B.....	59
43. Analiza gametske neravnoteže u populaciji ABPIN vrste <i>M. avidus</i> B.....	59
44. Analiza gametske neravnoteže u populaciji CVMOR vrste <i>Cheilosia vernalis</i> .....	59
45. Analiza gametske neravnoteže u populaciji CVDUR vrste <i>Ch. vernalis</i> .....	60
46. Analiza gametske neravnoteže u populaciji CVKOP vrste <i>Ch. vernalis</i> .....	60
47. Analiza gametske neravnoteže u populaciji CVFG vrste <i>Ch. vernalis</i> .....	61
48. Parametri genetičke strukture populacija <i>ruficornis</i> grupe vrsta.....	62
49. Parametri genetičke strukture populacija <i>aeneus</i> grupe vrsta.....	63
50. Parametri genetičke strukture populacija <i>avidus</i> grupe vrsta.....	64
51. Parametri genetičke strukture populacija <i>Cheilosia vernalis</i> vrsta.....	64
52. $\chi^2$ test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste <i>M. crymensis</i> .....	65
53. $\chi^2$ test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste <i>M. loewi</i> .....	65
54. $\chi^2$ test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste <i>M. recurvus</i> .....	66
55. $\chi^2$ test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste <i>M. ruficornis</i> .....	66
56. $\chi^2$ test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste <i>M. aeneus</i> A.....	67
57. $\chi^2$ test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste <i>M. aeneus</i> C.....	67
58. $\chi^2$ test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste <i>M. cinereus</i> A.....	68
59. $\chi^2$ test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste <i>M. cinereus</i> B.....	68
60. $\chi^2$ test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste <i>M. avidus</i> A.....	69
61. $\chi^2$ test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste <i>M. avidus</i> B.....	69
62. $\chi^2$ test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste <i>Ch. vernalis</i> .....	69
63. Genetička bliskost i genetička udaljenost između populacija vrste <i>Cheilosia vernalis</i> .....	73
64. Genetičko-biohemijski ključ za identifikaciju vrste <i>Cheilosia vernalis</i> i <i>avidus</i> , <i>ruficornis</i> i <i>aeneus</i> grupa vrsta roda <i>Merodon</i> .....	79
65. Lista dijagnostičkih lokusa <i>ruficornis</i> grupe vrsta.....	80
66. Dijagnostička vrednost lokusa vrsta <i>ruficornis</i> grupe.....	81
67. Genetičko-biohemijski ključ za identifikaciju vrsta <i>ruficornis</i> grupe.....	81
68. Lista dijagnostičkih lokusa taksona <i>aeneus</i> grupe vrsta.....	82
69. Dijagnostička vrednost lokusa taksona <i>aeneus</i> grupe.....	84
70. Genetičko-biohemijski ključ za identifikaciju članova <i>aeneus</i> grupe vrsta.....	84
71. Prosečna genetička bliskost između populacija vrsta <i>M. ruficornis</i> grupe.....	85
72. Prosečna genetička bliskost između populacija <i>M. aeneus</i> grupe vrsta.....	87
73. Prosečna genetička bliskost između populacija vrsta <i>M. avidus</i> grupe ( <i>M. avidus</i> A i <i>M. avidus</i> B).....	91
74. Genotipovi 12 lokusa <i>Cheilosia vernalis</i> vrste i <i>Merodon avidus</i> , <i>M. ruficornis</i> i <i>M. aeneus</i> grupa vrsta.....	93
75. Prosečna genetička identičnost između populacija vrsta <i>M. ruficornis</i> grupe, <i>M. aeneus</i> grupe i vrsta <i>M. avidus</i> grupe.....	94
76. Dijagnostički ključ za razlikovanje ženki vrsta <i>M. ruficornis</i> grupe.....	126
77. Morfološki dijagnostički karakteri vrsta <i>Merodon avidus</i> A i <i>M. avidus</i> B.....	129

## LISTA SLIKA

### Slika

1. Dijagnostički karakteri vrsta <i>ruficornis</i> grupe.....	7
2. Karta Balkanskog poluostrva.....	13
3. Šema glikolize, Krebsovog ciklusa i bočnih metaboličkih puteva (Eans, 1999).....	21
4. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između konsecifičkih populacija vrsta <i>ruficornis</i> grupe.....	70
5. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između konsecifičkih populacija vrsta <i>aeneus</i> grupe.....	71
6. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između konsecifičkih populacija vrsta <i>aeneus</i> kompleksa.....	71
7. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između konsecifičkih populacija vrsta <i>cinereus</i> kompleksa.....	72
8. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između konsecifičkih populacija vrsta <i>avidus</i> grupe.....	72
9. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između konsecifičkih populacija vrste <i>Cheilosia vernalis</i> .....	73
10. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrste <i>Cheilosia vernalis</i> prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972).....	73
11. Distribucija frekvencije alela <i>Gpi</i> lokusa u populacijama vrsta <i>avidus</i> grupe.....	76
12. Distribucija vrednosti genetičke udaljenosti (Nei, 1972) konsecifičkih populacija vrste <i>M. avidus</i> B.....	77
13. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između vrsta <i>ruficornis</i> grupe.....	86
14. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta <i>ruficornis</i> grupe prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972).....	86
15. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između vrsta <i>aeneus</i> grupe.....	87
16. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta <i>aeneus</i> grupe prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972).....	88
17. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta <i>aeneus</i> kompleksa prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972).....	89
18. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između vrsta <i>aeneus</i> kompleksa.....	89
19. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između vrsta <i>M. aeneus</i> A i <i>M. aeneus</i> B.....	90
20. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između vrsta <i>cinereus</i> kompleksa.....	90
21. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između vrsta <i>avidus</i> grupe.....	91
22. Dendrogram genetičkih odnosa populacija vrsta <i>avidus</i> grupe prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972).....	92
23. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta <i>avidus</i> grupe prikazan "Single linkage" klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (Rogers, 1972).....	92
24. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta <i>avidus</i> grupe prikazan "unrooted" klaster metodom prema Wagner-u na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (Rogers, 1972).....	92

25. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između vrsta <i>ruficornis</i> i <i>avidus</i> grupa.....	96
26. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta <i>ruficornis</i> grupe i vrsta <i>avidus</i> grupe prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972).....	96
27. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta <i>ruficornis</i> grupe i vrsta <i>avidus</i> grupe prikazan "unrooted" klaster metodom prema Wagneru na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (Rogers, 1972).....	
28. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između vrsta <i>aeneus</i> i <i>avidus</i> grupa.....	98
29. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta <i>aeneus</i> grupe i vrsta <i>avidus</i> grupe prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972).....	98
30. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta <i>aeneus</i> grupe i vrsta <i>avidus</i> grupe prikazan "unrooted" klaster metodom prema Wagner-u na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (Rogers, 1972).....	99
31. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između vrsta <i>ruficornis</i> , <i>aeneus</i> i <i>avidus</i> grupa.....	100
32. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta <i>ruficornis</i> , <i>aeneus</i> i <i>avidus</i> grupa prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972).....	101
33. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta <i>aeneus</i> , vrsta <i>ruficornis</i> i vrsta <i>avidus</i> grupa prikazan "rooted" klaster metodom prema Wagner-u na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (Rogers, 1972).....	102
34. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između vrsta roda <i>Merodon</i> i vrste <i>Cheilosia vernalis</i> .....	103
35. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta roda <i>Merodon</i> i populacija vrste <i>Cheilosia vernalis</i> prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972).....	104
36. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta roda <i>Merodon</i> i vrste <i>Cheilosia vernalis</i> prikazan "rooted" klaster metodom prema Wagner-u na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (Rogers, 1972).....	105

# 1. UVOD

Procene o broju recentnih vrsta se kreću u rasponu od 10-100 miliona. Od toga je do sada oko 1 700 000 vrsta identifikovano i opisano. Podaci ukazuju da je današnji nivo izumiranja vrsta od 100 do 1000 puta brži u odnosu na tipični nivo Zemljine istorije. Registrovane su i razlike u broju vrsta između pojedinih grupa organizama i područja Zemlje. Tako, na primer, više od polovine poznatih vrsta su insekti, nasuprot filumu Placozoa sa samo jednom vrstom. Oblast tropskih kišnih šuma, sa više od polovine recentnih biljnih i životinjskih vrsta obuhvata samo 7% Zemljine površine (Freeman i Herron, 1997). Ako se današnji nivo uništavanja i/ili narušavanja sredine nastavi, čovek će biti glavni uzročnik izumiranja vrsta i depresije biodiverziteta u nadolazećem veku i milenijumu. Osnovni cilj evolucionih biologa u očuvanju biodiverziteta ima zbog toga socijalnu, političku i ekonomsku dimenziju.

Konzervacionom biologijom su obuhvaćeni rezultati istraživanja biologa raznih specijalnosti, od paleontologa do genetičara, zoologa i botaničara. Razumevanje evolucionih posledica redukcije i fragmentacije populacija se zasniva na podacima populaciono-genetičkih analiza. Narušavanje sredine uslovljava smanjenje veličine populacije i genetičkog diverziteta što dovodi do povećanja rizika od iščezavanja populacije i/ili vrste. Naime, promene u spoljašnjoj sredini ili staništu određene populacije dovode do smanjenja broja jedinki i eliminacije određenih alela, kao posledice delovanja genetičkog drifta. Ako se delovanjem slučajnih procesa fiksiraju, odnosno, eliminišu određeni aleli, populacija gubi potencijal, materijalnu osnovu adaptivne evolucije. Narušavanje sredine dovodi i do pojave novih selekcionih pritisaka koji takođe, uslovljavaju gubitak genetičke varijabilnosti populacije. Prva etapa u zaštiti biodiverziteta je svakako, identifikacija vrsta pre njihove zaštite. Osnovni problem u raspoznavanju vrste, za taksonome je njeno definisanje. Od velikog broja koncepata vrsta, sa različitim kriterijumima za definisanje vrste, opšte prihvaćeni su biološki koncept, filogenetski i morfološki. Proučavajući različite grupe organizama sistematičari primenjuju različita pravila i koriste različite kriterijume.

Nakon definisanja vrste i kvantifikovanja genetičke varijabilnosti prirodnih populacija evolucionari nailaze na pitanje primene adekvatne konzervacione strategije. Veliki broj autora smatra da je potrebno definisati evoluciono značajnu jedinicu, filogenetski entitet, kao osnovu konzervacionog planiranja. Usled nemogućnosti zaštite taksona svih filogenetskih grana neophodno je odrediti prioritetne grupe. Danas se konzervaciona strategija zaštite biodiverziteta zasniva na zaštiti organizama visokih vrednosti filogenetskih informacija u cilju očuvanja evolucionarne prošlosti, kao i zaštiti predstavnika, delova evolucionog stabla sa najviše filogenetskih grupa, sa ciljem očuvanja evolucionarne budućnosti. Jedna od široko prihvaćenih strategija je očuvanje biodiverziteta određenih područja, centara endemizma, bogatih vrstama, poznatih kao "vruća mesta" (*hotspots*).

Balkansko poluostrvo, sa brojnim refugijumima, predstavlja područje bogato vrstama i endemima familije Syrphidae. Proučavanje prirodnih populacija osolikih muva pored taksonomskog značaja ima i implikacije u konzervacionoj biologiji sagledavanjem genetičkog diverziteta i grana filogenetskog stabla. Razumevanje evolucionih mehanizama u nastanku i održavanju genetičke varijabilnosti populacija se, između ostalog, zasniva na istraživanju endema, retkih i ugroženih vrsta. Rod *Merodon*, tribusa Eumerini, subfamilije Milesiinae, drugi prema brojnosti vrsta na području Evrope, obuhvata oko 55 vrsta, pretežno rasprostranjenih u južnom i Mediteranskom delu (Hurkmans, 1993). Na Balkanskom poluostrvu, sa preko 50 vrsta, rod *Merodon* čini približno 10% diverziteta sirfida (Vujić, usmeno).

Polazeći od toga, u radu su analizirane *Merodon ruficornis*, *M. aeneus* i *M. avidus* grupe vrsta roda *Merodon* i populacije vrste *Cheilosia vernalis* sa teritorije Balkanskog poluostrva. Istraživanjem populacija vrsta blisko srodnih vrsti *M. ruficornis* Meigen 1838: *M. armipes* Rondani 1843, *M. crymensis* Paramonov 1925, *M. loewi* van der Goot 1964 i *M. recurvus* Strobl 1898 i vrsti *M. aeneus* Meigen 1822: *M. cinereus* (Fabricius 1794), *M. funestus* (Fabricius 1794) i *M. desuturinus* Vujić, Šimić, Radenković 1995, metodom elektroforeze su postavljeni sledeći ciljevi rada:

- ◆ Kvantifikovanje genetičke varijabilnosti prirodnih populacija vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa roda *Merodon* i vrste *Cheilosia vernalis*;
- ◆ Utvrđivanje molekularnih markera za identifikaciju analiziranih vrsta i formiranje genetičko-biohemijskih ključeva;
- ◆ Određivanje stepena genetičke diferencijacije konspecifičkih populacija i vrsta roda *Merodon*;
- ◆ Analiza genetičke divergencije i evolutivnih odnosa vrsta *ruficornis* i *aeneus* grupa, kao i subgeneričkog (*avidus* grupa) i suprageneričkog (*Cheilosia vernalis*) out taksona formiranjem dendrograma.

## 2. OPŠTI DEO

Diverzitet biološkog sveta kao rezultat evolucionih procesa organizama postoji milionima godina. Smatra se da više od polovine organskih vrsta su organizmi svrstani u klasu Insecta. Pretpostavlja se da broj insekatskih vrsta iznosi oko 3 miliona, dok se ukupan broj organskih vrsta procenjuje na 5 (May, 1988), ili od 10-100 miliona (Freeman i Herron, 1997). Klasa Insecta predstavlja vrstama najbrojniju grupu organizama. Insekti sa potpunom metamorfozom, Holometabola, su monofiletskog porekla, kao i verovatno svi redovi, osim Mecoptera i Coleoptera (Whiting i sar., 1997). Insekatski red Diptera, sa preko 125 000 registrovanih vrsta (procenjuje se da je oko dva puta više neregistrovanih), je jedna od najbrojnijih, anatomski najvarijabilnijih i ekološki najraznovrsnijih grupa. Fosilni ostaci organizama familije Permotiptulidae, pretka dvokrilaca sa četiri krila, poznati su još od gornjeg Perma, dok je veliki diverzitet fosilnih diptera, sa diferenciranim proboscisom za srkanje, registrovan u Mezozoiku. Međutim, bez obzira na ranu pojavu insekata, glavne linije monofiletske grupe Diptera formirale su se pre oko 25-40 miliona godina, u periodu gornjeg Triasa (Yeates i Wiegmann, 1999). Prema klasičnom konceptu, dvokrilci obrazuju polifiletsku grupu Nematocera, sa dugačkim i segmentisanim antenama, i monofiletsku grupu Brachycera sa kratkim antenama građenim od modifikovanih flagela. Preko 85 000 recentnih vrsta podreda Brachycera grupisane su u 110 familija i dve podgrupe Orthorrhapha i Cyclorrhapha (Woodley, 1989). Na osnovu prisustva ili odsustva ptilinijalne pukotine, uobičajena je podela podgrupe Cyclorrhapha na polifiletsku sekciju Aschiza i monofiletsku sekciju Schizophora. Na osnovu uniformnih omatidija retine i dorzobazalnog položaja ariste na prvom antenalnom flagelumu, klaster Eumuscomorpha formiraju familije Syrphidae i Pipunculidae sekcije Ashiza i organizmi sekcije Shizophora. Jednu od 8 familija sekcije Ashiza, čine izuzetno raznolike vrste poznate kao osolike muve ili muve lebdilice (Yates i Wiegmann, 1999).

Preko 5500 vrsta sirfida, anatomski, morfološki i ekološki (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, 1981), a samo nešto više od 1000 detektovanih vrsta u Palearktiku (Peck, 1988). Osim bogatstva oblika, građe, boje i staništa, utvrđena je i raznovrsnost u načinu ishrane larvi i broju hromozoma. Procentualna zastupljenost larvi sa saprofagnim načinom ishrane je najveća (44%), zatim slede zoofagi (40%) i na kraju fitofagi (16%) (Gilbert i sar., 1994). Broj hromozoma u okviru familije se kreće od 3 do 7, dok je preko 50 mikrohromozoma registrovano u različitim, taksonomski udaljenim rodovima. Utvrđeno je da vrste subfamilije Syrphinae poseduju n=3, n=4, n=5 i n=6 hromozoma, a vrste subfamilije Milesinae n=4, n=5, n=6 i n=7 hromozoma (Rožek i sar., 1996).

Evolucionni odnosi vrsta različitih rodova i subfamilija sirfida su predmet istraživanja većeg broja autora (Glumac, 1958; Vujić i Glumac, 1993; Thompson, 1972; Thompson i Vockeroth, 1987; Shatalkin, 1975; Rotheray i Gilbert, 1989; Gilbert i sar., 1994; Stahls i sar., u štampi) već duži niz godina. Primenom različitih metoda, od uporedne analize građe hipopigijuma (genitalni aparat mužjaka) i načina larvalnog razvića (Glumac, 1958; Vujić i Glumac, 1993), uporedne analize karaktera larvi i lutki (Rotheray i Gilbert, 1989, 1999; Rotheray, 1993; Gilbert i sar., 1994) i DNK sekvenci mitohondrijalnog gena odgovornog za sintezu citohrom *c* oksidaze (COI) (Stahls i Nyblom, 2000; Stahls i sar., u štampi), dobijene su različite filogenetske grupe koje reflektuju različite filogenetske odnose rodova familije Syrphidae.

## 2.1. Taksonomski status, biologija i distribucija vrsta roda *Merodon*

Tribus Eumeini, subfamilija Milesiinae, obuhvata vrste rodova *Eumerus* Meigen, 1822, *Merodon* Meigen, 1803, *Platynochaetus* Wiedemann, 1830 i *Psilota* Meigen, 1822. (Peck, 1988). Rod *Merodon* uključuje preko 150 vrsta Palearktičkog i Etiopskog rasprostranjenja (Hurkmans, 1993). Nekoliko vrsta sa odvojenim očima u čeonno-temenom regionu mužjaka je izdvojeno u podrod *Exmerodon* Becker, 1912, a većina vrsta svrstana u podrod *Merodon* Meigen, 1803 (Peck, 1988). Pored izražene Bejtsove mimikrije (veličina, dlakavost, boja), za vrste roda *Merodon* je karakterističan i način larvalnog razvića. Utvrđeno je da se larve razvijaju u rizomima i lukovicama raznih vrsta familija Liliaceae i Amaryllidaceae. Kao fitofagi, nanose štetu ukrasnim i gajenim biljkama. Vrste roda *Merodon* naseljavaju različite tipove staništa, od tropskih i subtropskih regiona do planinskih masiva preko 3000 mnv. Kao kserotolerantni organizmi, naseljavaju suva i topla, vlažna i topla, kao i hladna i suva staništa (Hurkmans, 1988; 1993). Kao odrasle, jedinke posećuju cvetove raznih vrsta biljaka, često vrsta familije Apiaceae (Hurkmans, 1985). Zapažena je pojava teritorijalnosti mužjaka pojedinih vrsta, u zavisnosti od rapoloživog prostora, prisustva ženki, veličine populacije i vremenskih uslova (Hurkmans, 1988). Kopulacija se odvija u vazduhu i/ili na podlozi i postoji mogućnost da je način parenja u korelaciji sa morfološkim razlikama (Conn, 1978). Osnovni karakteri koji omogućavaju razlikovanje i identifikaciju vrsta su morfološke karakteristike genitalnog aparat mužjaka, dok genitalije ženki, koje su uglavnom sklerotizovane, imaju mali taksonomski značaj (Hurkmans, 1993).

Rod *Merodon*, drugi prema brojnosti vrsta na području Evrope, obuhvata oko 55 vrsta, pretežno rasprostranjenih u južnom i Mediteranskom delu (Hurkmans, 1993). Na Balkanskom poluostrvu, sa preko 50 vrsta, rod *Merodon* čini približno 10% diverziteta sirfida (Vujić, usmeno).

Na osnovu sličnosti određenih morfoloških parametara formirane su grupe blisko srodnih vrsta roda *Merodon* koje, ponekad, formiranjem monofiletskih klada odražavaju i filogenetsku

srodnost. U radu su obuhvaćene tri grupe vrsta roda *Merodon*: *M. ruficornis*, *M. aeneus* i *M. avidus*, sa teritorije Balkanskog poluostrva.

### 2.1.1. Taksonomski status, biologija i distribucija vrsta *Merodon ruficornis* grupe

Vrste koje su srodne vrsti *M. ruficornis* Meigen 1838: *Merodon armipes* Rondani 1843, *M. crymensis* Paramonov 1925, *M. loewi* van der Goot 1964 i *M. recurvus* Strobl 1898 formiraju grupu *ruficornis* (Radenković, 1993). Vrste *ruficornis* grupe na Balkanskom poluostrvu su grupisane na osnovu brojnih apomorfni karakteristika, posebno struktura hipopigijuma i zadnjeg para nogu (Sl. 1). Osnovni evolucionni pravac i diferencijacija morfoloških parametara vrsta *ruficornis* grupe je bila upravo specijalizacija građe zadnjih nogu kod mužjaka. Razdvajanje i identifikacija ženki vrsta *ruficornis* grupe na osnovu spoljašnjih morfoloških svojstava je u ponekim slučajevima otežana (osim *M. armipes*). U vezi sa taksonomijom pojedinih vrsta postoje određene nesuglasice. Naime, postoji stav da su vrste *M. ruficornis* i *M. recurvus* u stvari jedan varijabilan takson (Hurkmans i de Goffau, 1995).

Tipski lokalitet vrste *Merodon armipes* je oblast Perma, Italija (Peck, 1988). Kao i ostale vrste *ruficornis* grupe, mužjak vrste *M. armipes* se može lako identifikovati na osnovu građe zadnjeg para nogu, dok se ženka, za razliku od ostalih vrsta, jasno identifikuje na osnovu izraštaja IV sternita (Sl. 1). Jedinke vrste *M. armipes* su obično prisutne na otvorenim staništima, šumskim proplancima termofilnih *Quercus* šuma. Registrovano je da adulti posećuju cvetove *Ornithogalum umbellatum* ili se odmaraju na kamenitoj podlozi tokom najtoplijeg dela dana. Adulti se pojavljuju u kratkom periodu tokom proleća (april-jun) (Vujić i Šimić, 1994). Areal vrste obuhvata prostor od severo-istočnih delova Francuske i određenih delova Nemačke, preko centralne Evrope (Švajcarska) i planinskih masiva severne Italije i Balkanskog poluostrva, Bugarske, Rumunije do Grčke, Irana, Izraela i Severne Afrike (Speight, 1999).

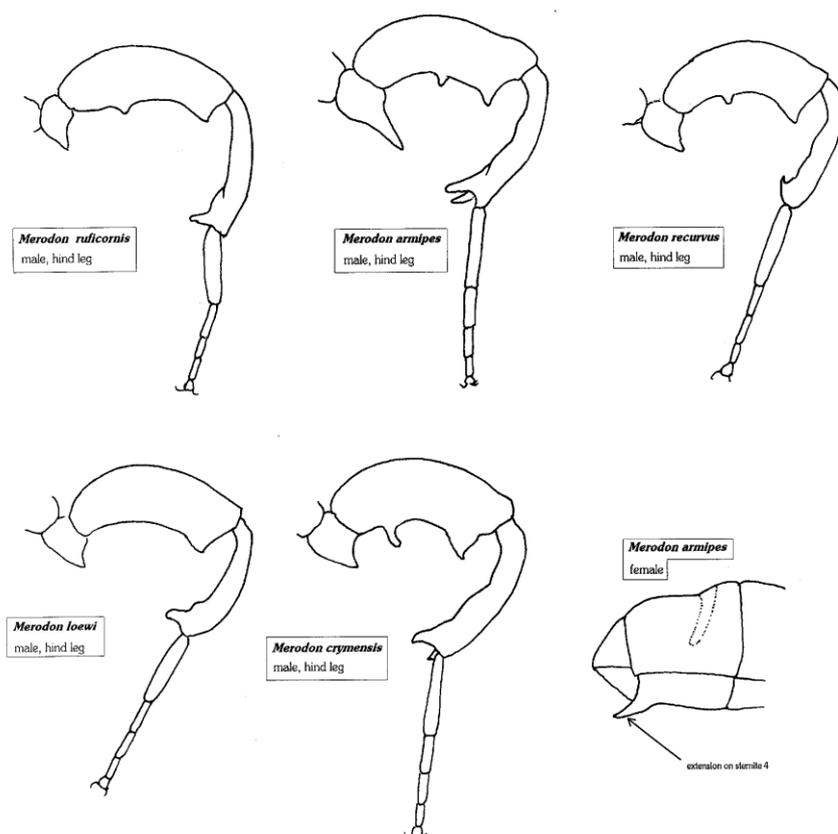
Palearktička vrsta *M. crymensis* je opisana na osnovu primerka sa tipskog lokaliteta sa Krima 1925. godine (Peck, 1988). Registrovana je na otvorenim staništima ili šumskim proplancima zajednica *Quercus* i *Fraxinus*, kao i planinskim, mezofilnim šumama vrsta roda *Fagus* i *Castanea* južne Evrope. Larva, kao i u slučaju vrste *M. armipes* nije opisana, dok su ženke na osnovu morfoloških parametara vrlo slične ženkama vrste *M. armipes*. Zabeleženo je da adulti posećuju žute cvetove vrsta familija Apiaceae, Asteraceae, rodova *Aegopodium* i *Ranunculus* (Speight, 1999). Period života odraslih jedinki je vrlo kratak, krajem proleća, od maja do juna (Vujić i Šimić, 1994; Speight, 1999). Rasprostranjenje vrste *M. crymensis* obuhvata prostor Španije, južne Francuske (i Korzika), južne Italije (i Sicilija), Severne Afrike (Alžir, Maroko) (Speight, 1999) Balkanskog poluostrva (Vršačke planine, Rumunija, Bugarska) (Radenković, 1993; Dirickx, 1994).

Novo ime za vrstu *M. graecus* Walker, 1852 (homonim) je *M. loewi* van der Goot, 1964 (Peck, 1988). Građa genitalnog aparat mužjaka je vrlo slična ostalim vrstama *ruficornis* grupe

(Radenković, 1993), dok se ženka od vrsta *M. ruficornis* i *M. recurvus* razlikuje na osnovu crnih tarzusa, a od vrste *M. crymensis* na osnovu nepostojanja središnjeg ispupčenja na femuru trećeg para nogu. Postoji malo informacija o biologiji vrste, osim što je Hurkmans (1988) zabeležio da ženke vrste *M. loewi* posećuju biljke roda *Gladiolus* u Turskoj, a da mužjaci ispoljavaju teritorijalnost karakterističnim zvucima. Vrsta *M. loewi* je registrovana na području Rumunija, Bugarska, Makedonija, Grčka, Turska (Dirickx, 1994), Ukrajina, Moldavija, Kavkaz, dok je u Srbiji registrovana samo u Jelašničkoj klisuri na severozapadnim padinama Suve planine (Radenković i Vujić, 1994) i karpatskoj planini Malinik (lokaliteti Manastirište i Malinik) u sklopu južno Kučajskih planina.

Karpatsko-balkanska vrsta (Vujić i Glumac, 1994), *M. recurvus* Strobl, 1898 je do nedavno bila poznata kao *M. strobli* Bradescu, 1986. Na osnovu variranja građe hipopigijuma određeno vreme je smatrano da su *M. recurvus* i *M. ruficornis* u stvari jedan takson, sa prelaznim oblicima (Hurkmans i de Goffau, 1995). Međutim, specifičnom građom zadnjeg para nogu (femur mužjaka i tibija ženki) se identifikuje i razdvajaju navedene vrste (Radenković, 1993). Areal vrste *M. recurvus* obuhvata Rumuniju, a na Balkanskom poluostrvu je registrovana u planinskim predelima Srbije, Crne Gore, Makedonije i Grčke na nadmorskoj visini od 300-1800m (Radenković, 1993; Vujić i Glumac, 1994).

Poslednja vrsta *ruficornis* grupe na Balkanskom poluostrvu, vrsta *M. ruficornis* opisana je na osnovu primeraka sa tipskog lokaliteta iz Francuske i Austrije (Peck, 1988). Građa genitalnog aparata mužjaka je slična građi ostalih vrsta grupe i registrovana sličnost ih odvaja od ostalih vrsta roda *Merodon*. Dijagnostički karakter vrsta grupe je specifična građa zadnjeg para nogu (Radenković, 1993). Adulti su registrovani na cvetovima vrsta roda *Ranunculus* i vrste *Allium ursinum* otvorenih čistina termofilnih šuma vrsta roda *Quercus* i aluvijalnih staništa (Speight, 1999). Kao i u slučaju ostalih vrsta grupe *ruficornis*, ni za vrstu *M. ruficornis* nije opisana larva, i vreme pojavljivanja adulta je takođe kratko, tokom proleća (april-sredina juna) (Speight, 1999), na Vrščkim planinama (Vujić i Šimić, 1994) i Fruškoj gori (Vujić i Glumac, 1994) samo tokom ranog proleća (april-početak maja). Areal vrste *M. ruficornis* je područje od južne Belgije do Mediterana i Severne Afrike, i istočno, od centralne Evrope (Nemačka, Švajcarska, Austrija) i južne Evrope do Grčke, Rumunije, Kavkaza i Jermenije (Speight, 1999). Na Balkanskom poluostrvu je registrovana u planinskim predelima na nadmorskoj visini 300-900 mnv (Radenković, 1993).



Slika 1. Dijagnostički karakteri vrsta *ruficornis* grupe: građa zadnjeg para nogu mužjaka vrsta *M. ruficornis* grupe (a. *M. ruficornis*; b. *M. armipes*; c. *M. recurvus*; d. *M. loewi*; e. *M. crymensis*); f) sternit ženke vrste *M. armipes*

### 2.1.2. Taksonomski status, biologija i distribucija vrsta *Merodon aeneus* grupe

Na osnovu slične građe genitalnog aparata mužjaka obrazovana je grupa *Merodon aeneus* koja u oblasti Mediterana obuhvata vrste: *M. aeneus* Meigen, 1822, *M. ambiguus* Bradescu, 1986, *M. andaluziacus* Paramonov, 1929, *M. caerulescens* Loew, 1869, *M. cinereus* Fabricius, 1794 i *M. spicatus* Becker, 1907 (Mičić, 1996). Dijagnostički karakter vrsta *aeneus* grupe na Mediteranu je struktura mezoskutuma, na osnovu koje se vrste grupe razlikuju na vrste sa glatkim, umereno rapavim i rapavim mezoskutumom (Mičić, 1996). Vrste sa glatkim mezoskutumom su *M. cinereus*, *M. spicatus* i *M. caerulescens*, zatim vrste *M. andaluziacus* i *M. ambiguus* imaju umereno glatki, a *M. aeneus* rapavi mezoskutum. Vrsta *M. ambiguus* je registrovana samo u području delte Dunava u Rumuniji, a vrsta *M. andaluziacus* u Španiji i sa veoma malim brojem jedinki na pojedinim lokalitetima iznad 1000 mnv Balkanskog poluostrva (Crna Gora: Durmitor; Bosna i Hercegovina: Krupac). Areali mediteranskih vrsta *M. spicatus* (Severna Afrika: Maroko, Tunis; južna Španija) i *M. caerulescens* (Grčka: Rodos; severna Afrika) ne obuhvataju područje Balkanskog poluostrva (Mičić, 1996).

Grupa *aeneus*, na osnovu sličnosti morfoloških svojstava hipopigijuma, uključuje vrste registrovane na Balkanskom poluostrvu: *M. aeneus* Meigen, 1822, *M. andaluziacus* Paramonov, 1929, *M. cinereus* (Fabricius, 1794), *M. funestus* (Fabricius, 1794) i *M. desuturinus* Vujić, Šimić, Radenković, 1995 (Radenković, 1993). U analizi evolucionih odnosa vrsta *aeneus* grupe na Balkanskom poluostrvu nije uključena vrsta *M. andaluziacus* zbog izuzetno male brojnosti populacija na veoma malom broju lokaliteta, istraživačima nepristupačnim.

Od prvog opisa primeraka sa tipskog lokaliteta iz Austrije 1822 do danas je poznato šest sinonima za vrstu *M. aeneus* (Peck, 1988). Na osnovu karakterističnih svojstava glave (veličina temenog trougla, oči spojene duž očnog šava), mezonotuma (tamnožuto jednobojan), tergitu (bele poprečne trake kod mužjaka), abdomena (tamnožute dlake), nogu (trohanter sa oštrim zubom) i hipandrijuma mužjaka, moguća je identifikacija vrste *M. aeneus* (Radenković, 1993). Zabeležene su jedinke kako posećuju cvetove vrsta *Anthericum ramosum*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Bellis perennis*, *Crepis aurea*, *Euphorbia cyparissias* (Schmid, 1999), vrste rodova *Mentha*, *Ranunculus*, *Solidago* i *Taraxacum* otvorenih staništa termofilnih šuma vrsta roda *Quercus* i vegetacija tipa makija. Larva, kao i kod većine vrsta roda *Merodon* nije opisana, dok period aktivnosti adulta obuhvata period od maja do početka oktobra, sa najvećom frekvencijom u junu i septembru, što ukazuje na prisustvo dve generacije tokom sezone (Mičić, 1996; Speight, 1999). Areal vrste *M. aeneus* je Mediteran u širem smislu i obuhvata područje od južnog dela Belgije do Španije, Mediterana i Severne Afrike, od Portugala istočno, preko centralne (Nemačka, Poljska, Švajcarska, Austrija) i južne Evrope (Korzika, Sardinija, Italija, države bivših jugoslovenskih republika, Grčka, Bugarska, Rumunija) do Turske i Armenije (Speight, 1999).

Registrovana je varijabilnost morfoloških, diferencijalnih parametara koji su ukazali na otvoreno pitanje o taksonomskom statusu prolećne i letnje generacije. Između jedinki prolećne i letnje generacije uočene su razlike u svojstvima: glave (obojenost dlaka na očima, dužina šava na očima, obojenost antena, obojenost prevlake na mezoskutumu), femura zadnjeg para nogu (obojenost dlaka) i hipopigijuma mužjaka (građa teke i zadnjeg režnja surstila). Međutim, navedene razlike nisu bile dovoljno taksonomski validne za definisanje kriptičnih vrsta, tako da je status analiziranih populacija ostao nepromenjen, na nivou generacija (Mičić, 1996). Registrovan je areal prolećne generacije vrste *M. aeneus* koji obuhvata različite tipove staništa južne i srednje Evrope (Belgija, Nemačka, Poljska, Francuska, Švajcarska, Austrija, Španija, Italija, Rumunija, Bugarska, Slovenija, Bosna i Hercegovina, Crna gora, Srbija), Kavkaza (Armenija) i Severne Afrike (Maroko, Alžir). Jedinke letnje generacije su registrovane na lokalitetima nadmorske visine do 1500 mnv u Crnoj Gori (Morinj, Durmitor) i Srbiji (Tara, Stara planina) (Mičić, 1996).

Zabeležena su četiri sinonima vrste *M. cinereus* od opisa 1794. godine primeraka sa tipskog lokaliteta na području Italije (Peck, 1988). Na osnovu veličine temenog trougla (manji u odnosu na morfološki sličnu vrstu *M. desuturinus*), boje dlaka na mezonotumu (prednji deo sa žutim dlakama, a zadnji sa crnim, za razliku od vrste *M. aeneus*) i građe zadnjeg para nogu (trohanter je sa oštrim

zubom, za razliku od vrste *M. desuturinus*) vrsta *M. cinereus* se razlikuje od morfološki sličnih vrsta (Radenković, 1993). Jedinke vrste *M. cinereus* su registrovane u letnjem periodu (jun-avgust) na otvorenim staništima šuma vrsta roda *Picea* do 2500 mnv kako posećuju cvetove vrsta familija Apiaceae, Asteraceae i roda *Thymus* (Speight, 1999). Areal visokoplaninske vrste *M. cinereus* obuhvata pojedine zemlje srednje i južne Evrope (Francuska, Nemačka, Švajcarska, Italija, Jugoslavija, Rumunija, Bugarska), južnoevropski deo Rusije, Kavkaz i severnu Tursku (Speight, 1999), dok je na Balkanskom poluostrvu registrovana u jugoistočnom delu Bosne i Hercegovine, na Durmitoru, planinama Srbije (Tara, Kopaonik, Stara planina i Šar planina) i u Makedoniji, na Mavrovskom jezeru (Mičić, 1996).

Kao i slučaju vrste *M. aeneus*, analizom morfoloških parametara jedinki različitih populacija vrste *M. cinereus* je utvrđena interpopulaciona varijabilnost. U pitanju su razlike u boji dlaka na očima između populacija sa Durmitora (svetle dlake sa pojedinačnim tamnim dlakama u gornjoj petini oka), Kopaonika (crne dlake), Stare planine (crne i svetle dlake) i Šar planine (pojas svetlih dlaka na sredini oka je okružen crnim dlakama u gornjem i donjem delu oka) (Mičić, 1996).

Dinarski endem, vrsta *M. desuturinus*, poznat za nauku tek od 1995. godine, za sada, registrovan je samo na Kopaoniku (Vujić i sar., 1995) i na Durmitoru (Vujić, usmeno). Na osnovu specifične građe genitalnog aparata mužjaka, obojenosti antena, veličine temenog trougla (veći i oči se dodiruju u jednoj tački), žutog mezonotuma i građe trohantera vrsta *M. desuturinus* se razlikuje od morfološki sličnih vrsta, *M. aeneus*, *M. cinereus* (Radenković, 1993) i *M. fulcratus* sa područja Turske i Irana (Vujić i sar., 1995). Na istom lokalitetu, nadmorske visine 1300-1500 mnv, na zapadnoj padini Kopaonika, tokom sezone smenjuju se vrste *M. desuturinus* (maj), *M. aeneus* (jun) i *M. cinereus* (jul). Zabeleženi su adulti kako posećuju ili se odmaraju na cvetovima vrste *Ranunculus montanus*. Na osnovu vegetacije borealnog tipa i bioma južnoevropskih, tamnih (bukovih) šuma sa oromediteranskim elementima, može se pretpostaviti da predstavljaju oromediteranski faunistički element (Vujić i sar., 1995).

Vrsta *M. funestus*, karakteristične građe hipopigijuma (Radenković, 1993) zabeležena je na otvorenim staništima šuma vrste *Quercus ilex*, ruderalnim staništima u blizini privremenih voda (Speight, 1999). Na osnovu veličine i obojenosti, jedinke vrste *M. funestus* vrlo podsećaju na pčele i registrovane su na kamenitim podlogama i cveću, pretežno žutom, vrsta roda *Adonis*, *Anacyclus*, i *Ranunculus*. Larva nije opisana, a period aktivnosti adulta je od maja do septembra. Areal vrste *M. funestus*, pretežno južnoevropski, obuhvata područje južne i centralne Španije i Mediteran, od juga Francuske, Italiju (do Sicilije), delove Hrvatske i Crne Gore (Boka Kotorska), Albaniju i Tursku do Izraela i Libije, a takođe je zabeležena u Bugarskoj, Rumuniji i Poljskoj (Speight, 1999).

### 2.1.3. Taksonomski status, biologija i distribucija

#### vrsta *Merodon avidus* grupe

Tipski primerak, vrste *M. avidus*, označen kao *Syrphus avidus*, koji je opisao Rossi, 1790 poreklom je iz Toskane, Italija. Od tada, pa do danas zabeležena su 24 sinonima ove vrste. Grupu *avidus* koja je definisana na osnovu apomorfnih karakteristika abdomena i anteriornog lobusa surstila čini samo jedan član, vrsta *M. avidus* (Hurkmans, 1993). Taksonomske nedoumice i problem preciznog definisanja statusa pojedinih primeraka smatra se (Hurkmans, 1993) posledicom postojanja velike varijabilnosti u boji antena, grudi, abdomena i nogu. Do sada nije zabeležena jasna razlika morfoloških parametara u boji između lokalnih populacija u okviru areala vrste, dok se intrapopulaciona varijabilnost u veličini i boji objašnjava kvantitetom i kvalitetom hrane tokom larvalnog stadijuma (Hurkmans, 1993). Upravo zbog fitofagnog načina života larvi, koji se odvija u rizomima biljaka familija Liliaceae i Amaryllidaceae, sve vrste roda *Merodon*, uključujući i vrstu *M. avidus* su svrstane u štetočine pojedinih gajenih vrsta. Teritorijalnost je izražena kod odraslih jedinki u periodu od marta do oktobra, na vlažnim staništima ili vlažnim biotopima suvih staništa (duž potoka ili močvara) vrsta roda *Fagus*, *Picea* i termofilnim hrastovim šumama (*Quercus ilex*). Adulti posećujući cvetove vrsta *Achillea* i *Euphorbia*, karakterističnim zvukom, ograničavaju svoju teritoriju. Česta evropska vrsta, *M. avidus* je registrovana od južnih delova Švedske do Mediterana i Severne Afrike, i od Španije preko centralne i južne Evrope do Turske i evropskih delova Rusije i male Azije (Dirickx, 1994; Speight, 1999) tokom juna i jula u severnim delovima areala i dodatno, kao druga generacija tokom avgusta i septembra, u južnim delovima (Speight, 1999).

### 2.2. Taksonomski status, biologija i distribucija

#### vrste *Cheilosia vernalis*

Od oko 300 vrsta u Palearktiku (Peck, 1988), 175 vrsta roda *Cheilosia* je registrovano u Evropi (Speight, 1999). Klasifikacija vrsta roda *Cheilosia* je konfuzna, sa nerešenim taksonomskim statusom velikog broja taksona i postojanjem taksonomske neusaglašenosti (Speight, 1999). Revizija roda *Cheilosia* je predmet proučavanja već duži niz godina, počevši od 1894 (Becker, 1894), do danas (Vujić, 1996; Barkalov i Stahls, in press). Sada se analiziraju grupe blisko srodnih vrsta zapadne Evrope (Speight, 1999) i filogenija roda *Cheilosia* poređenjem sekvence COI gena (Stahls i i Nyblom, 2000). Najbrojniji rod u Palearktiku, kao posledica adaptivne radijacije na nivou larvalnog stadijuma (specijalizacija načina larvalnog razvića u biljnim tkivima) obuhvata preko 400 vrsta i brojne sestrinske i politipske vrste (Vujić, 1992).

Supragenerička *out* vrsta, *Cheilosia vernalis* je član *melanura* grupe vrsta roda *Cheilosia* (Vujić, 1996). Od godine opisa tipskog primerka kao *Eristalis vernalis* sa tipskog lokaliteta u Švedskoj, poznato je 7 sinonima za vrstu *Ch. vernalis* (Peck, 1988). Razlog relativno velikom broju

sinonima i sadašnjim dilemama pojedinih autora (Speight i Lucas, 1992; Vujić, 1992) o taksonomskom statusu vrste je registrovana varijabilnost pojedinih morfoloških parametara lica (odnos grbice i ruba usta), antena (oblik i boja), raspored i boja dlaka na telu i punktiranost kutikule. Pored polimorfizma, utvrđena je i varijabilnost sezonskog karaktera (Vujić, 1992). Međutim, pošto nije utvrđena varijabilnost parametara hipopigijuma mužjaka, pouzdanog karaktera za razdvajanje blisko srodnih taksona, nije izvršena podela u okviru vrste *Ch. vernalis* (Speight i Lucas, 1992; Speight, 1999). Kao i većina vrsta familije Syrphidae, prezimljavanje vrste *Ch. vernalis* je u stadijumu larve, koja nije opisana, ali se pretpostavlja da živi u cvetnim drškama vrsta *Chamomilla* i *Sonchus oleraceus*, involukrumu vrste *Tragopogon* (Bankowska, 1980; Speight i Lucas, 1992), kao i u korenu vrsta *Achillea millefolium* i *Verbascum pulverulentum* (Vujić, 1992). Period adulta je veoma kratak (par dana) tokom ranog proleća. Na staništima manjih nadmorskih visina registrovana je i druga generacija. Registrovane su odrasle jedinke kako posećuju cvetove vrsta *Caltha*, *Cirsium arvense*, *Leontodon*, *Leucanthemum*, *Menyanthes*, *Prunus spinosa*, *Ranunculus*, *Salix*, *Senecio*, *Taraxacum* (Speight, 1999) i naročito, na cvetove vrste *Ficaria verna* (Vujić, 1992). Široko rasprostranjena vrsta *Ch. vernalis* je registrovana u većini evropskih zemalja, od Skandinavije do Iberijskog poluostrva, od Irske, preko centralne i južne Evrope do Turske i evropskog dela Rusije i od Sibira do obala Pacifičkog okeana (Speight, 1999). Na Balkanskom poluostrvu registrovana je na manjim nadmorskim visinama (Marcos-Garcia, 1990; Vujić, 1992) i u urbanim biotopima (Barkemeyer, 1994).

## 3. MATERIJAL I METODE RADA

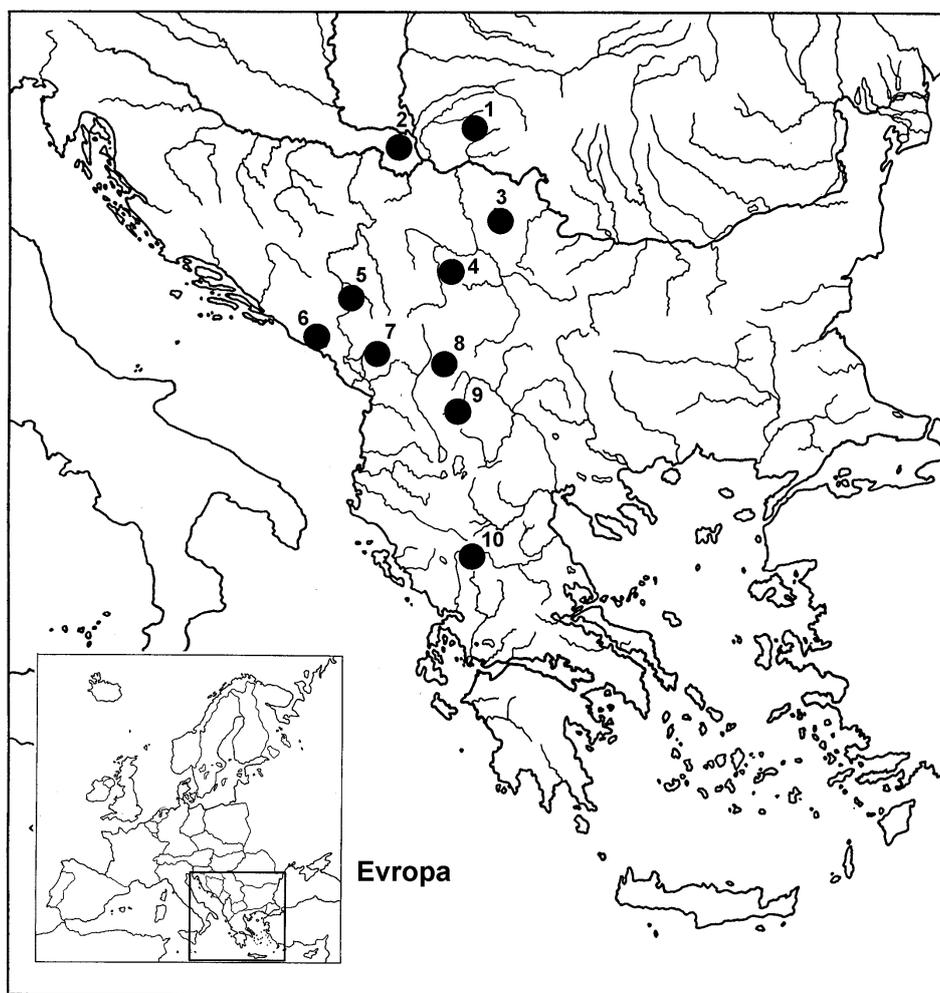
### 3.1. MATERIJAL

Osim u retkim slučajevima, distribucija vrsta u prirodi je diskontinualna i zavisi od istorijskih, biotičkih i abiotičkih faktora. Osnovna interakcija između jedinki seksualnih organizama određenog staništa je proces reprodukcije, razmena genetičkog materijala u okviru integrisanog genetičkog kompleksa vrste. Postoji nekoliko hijerarhijskih nivoa grupisanja jedinki iste vrste. Za lokalnu populaciju karakteristična je panmiksija. Ukoliko se u okviru datog staništa različite grupe jedinki prilagođavaju specifičnim uslovima mikrostaništa, usled ukrštanja u srodstvu, slučajnih procesa i delovanja disruptivne selekcije, dolazi do obrazovanja subpopulacija. Sledeći hijerarhijski nivo je metapopulacija koju čini više lokalnih populacija ili dema određenog područja, relativno ujednačenih faktora spoljašnje sredine (Hartl i Clark, 1997).

Prilikom analize prirodnih populacija često se dešava da različiti uzorci iste populacije pokazuju različite nivoe genetičke varijabilnosti. Razlozi su višestruki, a mogu se jednostavno objasniti "statističkim" i "genetičkim" uzorkovanjem. Pod "statističkim uzorkovanjem" podrazumeva se genetička heterogenost nastala sakupljanjem različitih setova jedinki sa istog lokaliteta. Genetička heterogenost prirodnih populacija može nastati i usled "genetičkog uzorkovanja", slučajnog procesa stvaranja jedinstvenih gameta generacije na osnovu prethodne. Zbog navedenih mogućih razloga detektovanja genetičke heterogenosti prirodnih populacija preporučuje se da se uzorkovanje ili sakupljanje jedinki vrši jednovremeno ("sample at hand") (Weir, 1996). Uzorkovanje jedinki vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa roda *Merodon* i vrste *Cheilosia vernalis* bilo je u skladu sa objektivnim mogućnostima vezanim za terenski rad (faktori spoljašnje sredine udaljenih područja često su bili nepovoljni ili nepristupačni za dodatno uzorkovanje), biologiju vrsta (rast populacija i vreme pojavljivanja jedinki tokom sezone su različiti u zavisnosti od abiotičkih i biotičkih faktora) i transporta živih jedinki do laboratorije. Navedene teškoće su uslovile i različit broj analiziranih jedinki, različite setove analiziranih jedinki sa istog lokaliteta i istog područja. Analizama genetičke strukture populacija (testiranje odstupanja genotipskih frekvencija od Hardy-Vajnbergovog principa; poglavlje: 3.3.) utvrđena je određena genetička heterogenost populacija koja je ukazala na grupisanje lokalnih dema u formu metapopulacije ili genetička struktuiranost populacije na subpopulacije. Gde je bilo moguće, u zavisnosti od broja jedinki i homogenosti uzorka, analizirana je hijerarhijska populaciona struktura ( $F$ - statistika). Prilikom analize interpopulacione i interspecijske varijabilnosti, zbog navedenih teškoća, vršena je analiza grupa jedinki (označenih pod pojmom populacija) određenih područja (Dubašnica, Durmitor, Kopaonik) koje su najverovatnije na hijerarhijskom nivou metapopulacije (LDUB, REDUB, RUDUB, CAKOP, ABDUB) (Tab. 1,2,3) i populacije diferencirane

na subpopulacije sa lokaliteta Morinj (Tab. 2,3,4) sastavljene od jedinki različitih generacija (FUMOR: FUMOR1, FUMOR2; AAMOR: AAMOR1, AAMOR2; CVMOR: CM1, CM2, CM3).

Proučavanjem genetičke strukture prirodnih populacija vrsta *Merodon ruficornis* grupe, *M. aeneus* grupe, *M. avidus* grupe i vrste *Cheilosia vernalis* obuhvaćene su jedinke poreklom sa deset područja Balkanskog poluostrva (Sl. 2).



Slika 2. Karta Balkanskog poluostrva. Područja analiziranih populacija: 1. Vršacke planine, E 21°20', N 45°08' (Srbija); 2. Fruška gora, E 19°50', N 45°10' (Srbija); 3. Dubašnica, E 21°59', N 44°01' (Srbija); 4. Kopaonik, E 20°40', N 43°15' (Srbija); 5. Durmitor, E 19°00', N 43°11' (Crna gora); 6. Morinj, E 18°40', N 43°29'30" (Crna gora); 7. Prokletije, E 19°50', N 42°32' (Srbija); 8. Šar planina, E 21°05', N 42°12' (Srbija); 9. Mavrovsko jezero, E 20°44'30", N 41°38'30" (Makedonija); 10. Pindos, E 20° 37', N 39° 14' (Grčka).

Ukupno je analizirano 172 jedinke vrsta *ruficornis* grupe: *Merodon armipes* Rondani 1843, *M. crymensis* Paramonov 1925, *M. loewi* van der Goot 1964, *M. recurvus* Strobl 1898 i *M. ruficornis* Meigen 1838. Grupe jedinki korištene u analizi, poreklom su sa različitih područja, od niskog panonskog kompleksa Vršackih planina, preko karpatske planine Dubašnice i visoke planine dinarske oblasti, Durmitora, do Mavrovskog jezera i Pindosa, planine Šarsko-Pindskog kompleksa (Tab. 1).

U dosadašnjoj analizi faune osolikih muva Balkanskog poluostrva *Merodon aeneus* grupu su činile vrste *Merodon aeneus* Meigen, 1822, *M. cinereus* (Fabricius, 1794), *M. desuturinus* Vujić, Šimić et Radenković, 1995 i *M. funestus* (Fabricius, 1794). Tokom taksonomske analize 210 jedinki elektroforetskom metodom otkriveni su kriptični taksoni označeni kao *M. aeneus* A, *M. aeneus* B, *M. aeneus* C, *M. cinereus* A, *M. cinereus* B. Pošto su u okviru morfološki determinisane vrste *M. aeneus*, registrovani kriptični taksoni, novoformirana grupa je u daljem tekstu označena kao *aeneus* kompleks, a grupa kriptičnih taksona prethodno determinisana na osnovu morfoloških osobina kao vrsta *M. cinereus*, nazvana *cinereus* kompleks. Visoke planine Dinarskog planinskog sistema: Kopaonik, Durmitor i Prokletije, planina Šarsko-Pinskog sistema: Šar planina i područje mediteranske oblasti, Morinj, su prirodna staništa analiziranih populacija *aeneus* grupe (Tab. 2).

U radu su analizirane dve *out* grupe vrsta: subgenerička *M. avidus out* grupa i supragenerička *Cheilosia vernalis out* vrsta. Kriterijumi za odabiranje *out* vrsta bili su široko rasprostranjenje vrsta na Balkanskom poluostrvu i specifična pitanja sistematskih odnosa.

Samo jedna vrsta, na osnovu proučavanja morfoloških svojstava, bila je član subgeneričke *out* grupe vrsta, *M. avidus*. Tokom analize gensko-enzimske varijabilnosti, na osnovu species-specifičnih alozima *Idh-2* i *Aat* lokusa otkriven je kriptični takson što je uslovalo identifikaciju populacija vrste *M. avidus* A i vrste *M. avidus* B. 117 analiziranih jedinki potiču sa lokaliteta pet područja Balkanskog poluostrva. Registrovane su populacije mediteranske vrste, *M. avidus* A, na područje niske karpatske planine, Dubašnice, planine Šarsko-Pinskog planinskog sistema: Pindos i Morinjskog zaliva Jadranskog mora. Genetička struktura planinske vrste, *M. avidus* B, analizirana je na osnovu populacija sa područja Dubašnice, Durmitora, Pindosa i Mavrovskog jezera (Tab. 3).

Planinske populacije vrste *Ch. vernalis* sa Fruške gore, Kopaonika i Durmitora i mediteranska populacija iz Morinja, analizirane su kao supragenerička *out* grupa (Tab. 4).

## Materijal i metode

Tabela 1. *M. ruficornis* grupa vrsta: vrste, populacije i legatori

Vrsta	Područje (populacija)			Lokalitet			Legatori
	Naziv	Skraćenica	N	Naziv	Datum	N	
<i>M. armipes</i>	Durmitor	ADUR**	39	Škrčki basen	7.07.'94.	4	Milankov, V., Vujić, A.
				Škrčki basen	30.07.'94.	2	Radenković, S., Radišić, M., Vujić, A.
				Kanjon Sušice	22.06.'95.	17	Vujić, A.
				Škrčki basen	17.07.'97.	10	Vujić, A.
				Kanjon Sušice	25.06.'97.	3	Vujić, A., Dević, S.
				Kanjon Sušice	31.05.'98.	1	Vujić, A., Milenković, D.
				Kanjon Sušice	20.06.'98.	2	Vujić, A., Milenković, D.
<i>M. crymensis</i>	Dubašnica	CDUB	7	Demizlok	12.06.'94.	1	Vujić, A.
				Demizlok	31.05.'95.	2	Vujić, A.
				Demizlok	1.07.'98.	4	Milenković, D., Vujić, A.
	Vršačke pl.	CVP	5	Fiseš	23.06.'94.	1	Milankov, V., Vujić, A.
				Fiseš	'95.	1	Vujić, A.
				Fiseš	5.06.'98.	3	Milankov, V., Milenković, D., Vujić, A.
Mavrovo	CMAV	4	Mavrovsko jezero	10.07.'98.	4	Radenković, S., Šimić, S., Vujić, A.	
<i>M. loewi</i>	Dubašnica	LDUB*	29	Manastirište	29.04.'95.	2	Vujić, A.
				Manastirište	3.05.'96.	3	Vujić, A., Radenković, S.
				Malinik	18.05.'96.	6	Dožić, N., Milankov, V., Tepavčević, A., Vujić, A.
				Manastirište	21.05.'96.	18	Dožić, N., Milankov, V., Tepavčević, A.
	Katara	LPIN	6	Katara-Pas	20.05.'97.	6	Radenković, S., Šimić, S., Vujić, A.
<i>M. recurvus</i>	Dubašnica	REDUB*	30	Demizlok	14.05.'94.	1	Vujić, A., Radnović, D., Radenković, S.
				Demizlok	12.06.'94.	1	Vujić, A., Radnović, D., Radnović, S.
				Malinik	29.04.'95.	8	Vujić, A.
				Demizlok	31.05.'95.	6	Vujić, A.
				Malinik	18.05.'96.	14	Dožić, N., Milankov, V., Tepavčević, A., Vujić, A.
	Durmitor	REDUR	15	Kanjon Sušice	22.06.'95.	3	Vujić, A.
				Kanjon Sušice	24.05.'96.	5	Vujić, A.
				Kanjon Sušice	25.06.'97.	7	Radenković, S., Vujić, A.
<i>M. ruficornis</i>	Vršačke pl.	RUVP	6	Široko bilo	22.04.'95.	6	Vujić, A.
	Dubašnica	RUDUB*	26	Malinik	29.04.'95.	4	Vujić, A.
				Manastirište	3.05.'96.	1	Vujić, A., Radenković, S.
				Malinik	18.05.'96.	15	Dožić, N., Milankov, V., Tepavčević, A., Vujić, A.
				Manastirište	21.05.'96.	8	Vujić, A.
	Durmitor	RUDUR	5	Kanjon Sušice	'94.	2	Vujić, A.
				Kanjon Sušice	'96.	1	Vujić, A.
				Kanjon Sušice	25.06.'97.	2	Radenković, S., Vujić, A.

\*metapopulacija (LDUB: LDUB1-Manastirište, LDUB2-Malinik; REDUB: REDUB1- Demizlok, REDUB2-Malinik; RUDUB: RUDUB1-Manastirište, RUDUB2- Malinik);

\*\*ADUR: subpopulacije ADUR1 (1994), ADUR2 (1995), ADUR3 (1997), ADUR4 (1998)

## Materijal i metode

Tabela 2. *Merodon aeneus* grupa vrsta: vrste, populacije i legatori

Vrsta	Područje (populacija)			Lokalitet			Legatori
	Naziv	Skraćenica	N	Naziv	Datum	N	
<i>M. aeneus</i> A	Durmitor	AEADUR	11	Otoka Crnog j.	22.06.'96.	1	Milankov, V., Tanurdžić, M., Radović, D., Vujić, A.
				Otoka Crnog j.	25.06.'97.	1	Vujić, A.
				Kanjon Sušice	20.06.'98.	9	Vujić, A.
	Morinj	AEAMOR	27	Morinj	17.05.'94.	1	Radišić, , Vujić, A.
				Morinj	13.05.'95.	2	Vujić, A.
				Morinj	14.05.'96.	1	
Morinj				16.05.'98.	23	Dragišić, S., Mičić, R., Radenković, S., Vujić, A.	
<i>M. aeneus</i> B	Kopaonik	AEBKOP	23	Jasle-Čukara	20.06.'98.	17	Milankov, V., Tanurdžić, M., Radović, D., Vujić, A.
				Jasle-Čukara	6.06.'98.	6	
<i>M. aeneus</i> C	Durmitor	AECDUR	21	Otoka Cnog j.	30.07.'94.	1	Radenković, S., Radišić, M., Vujić, A.
				Savin Kuk	14.07.'97.	2	Radenković, S., Vujić, A.
				Škrčko j.	28.07.'98.	15	Milenković, D., Vujić, A.
	Morinj	AECMOR	6	Morinj	25.08.'94.	3	Vujić, A.
				Morinj	21.08.'97.	1	Milankov, V., Vujić, A.
				Morinj	31.08.'97.	1	
<i>M. cinereus</i> A	Kopaonik	CAKOP*	37	Jasle-Čukara	20.06.'96.	20	Milankov, V., Tanurdžić, M., Radović, D., Vujić, A.
				Karaman	15.08.'97.	17	Milankov, V., Milenković, D., Stamenković, J., Vujić, A.
	Šar planina	CASAR	5	Durlov potok	16.07.'95.	5	Radenković, S., Radišić, M., Vujić, A.
<i>M. cinereus</i> B	Durmitor	CBDUR	37	Jablan j.	30.07.'94.	3	Radenković, S., Radišić, M., Vujić, A.
				Savin kuk	17.07.'97.	1	Radenković, S., Vujić, A.
				Škrčko j.	28.07.'98.	33	Milenković, D., Vujić, A.
	Pokletije	CBPRO	4	Karanfili	26.07.'94.	4	Milankov, V., Radenković, S., Radišić, P., Radnović, D., Vujić, A.
<i>M. desuturinus</i>	Kopaonik	DEKOP	17	Jasle-Čukara	6.06.'98.	17	Vujić, A.
<i>M. funestus</i>	Morinj	FUMOR**	22	Morinj	25.08.'94.	4	
				Morinj	31.08.'97.	7	Milankov, V., Vujić, A.
				Morinj	25.09.'97.	10	Vujić, A.
				Morinj	16.05.'98.	1	Dragišić, S., Mičić, R., Radenković, S., Vujić, A.

\*metapopulacija (CAKOP: CAKOP1- Jasle-Čukara; CAKOP2- Karaman)

\*\*FUMOR- subpopulacije: FUMOR1 ("letnja" generacija, 1997), FUMOR2 ("prolečna" generacija, 1998)

## Materijal i metode

Tabela 3. *Merodon avidus* grupa vrsta: vrste, populacije i legatori

Vrsta	Područje (populacija)			Lokalitet			Legatori
	Naziv	Skraćenica	N	Naziv	Datum	N	
<i>M. avidus</i> A	Morinj	AAMOR**	30	Morinj	3.05.'97.	1	Dragišić, S., Mičić, R., Vujić, A.
				Morinj	23.06.'97.	1	Vujić, A.
				Morinj	11.07.'97.	1	Vujić, A.
				Morinj	25.09.'97.	3	Vujić, A.
				Morinj	25.04.'98.	6	Vujić, A.
				Morinj	18.06.'98.	11	Milenković, D., Vujić, A.
				Morinj	31.08.'98.	7	Milankov, V. Vujić, A.
	Dubašnica	AADUB	14	Manastirište	8.06.'97.	2	Vujić, A., Milenković, D.
				Kl. Lazareve r.	13.08.'94.	1	Radenković, S., Šimić, S., Vujić, A.
				Kl. Lazareve r.	21.08.'97.	4	Dević, D., Vujić, A.
				Kl. Lazareve r.	19.09.'97.	7	Vujić, A.
	Pindos	AAPIN	9	Katara	20.05.'97.	9	Radenković, S., Šimić, S., Vujić, A.
	<i>M. avidus</i> B	Dubašnica	ABDUB*	21	Malinik	3.06.'96.	1
Malinik					8.06.'97.	2	Vujić, A., Milenković, D.
Malinik					17.06.'97.	9	Radenković, S., Vujić, A.
Kl. Lazareve r.					21.08.'97.	2	Dević, D., Vujić, A.
Kl. Lazareve r.					1.07.'98.	6	Dević, D., Milenković, D., Vujić, A.
Kl. Lazareve reke					19.09.'97.	1	Vujić, A.
Durmitor		ABDUR	9	Jablan jezero	20.07.'95.	3	Vujić, A., Milankov, V., Radović, D., Tanurdžić, M.
				Kanjon Sušice	25.06.'97.	6	Vujić, A.
Mavrovo		ABMAV	17	Mavrovsko jezero	10.07.'98.	17	Radenković, S., Šimić, S., Vujić, A.
Pindos		ABPIN	17	Katara	20.05.'97.	2	Radenković, S., Šimić, S., Vujić, A.
	Pindos			15.07.'98.	15	Radenković, S., Šimić, S., Vujić, A.	

\*metapopulacija (ABDUB: ABDUB1- Malinik; ABDUB2- Klisura Lazareve reke)

\*\*AAMOR- subpopulacije: AAMOR1 ("prolećna" generacija, IV, V, VI mesec), AAMOR2 ("letnja" generacija, VII, VIII mesec)

## Materijal i metode

Tabela 4. Vrsta *Cheilosia vernalis*: populacije, subpopulacije i legatori

Područje (populacija)			Lokalitet			Legatori
Naziv	Skraćenica	N	Naziv	Datum	N	
Morinj	CVMOR	46	Morinj *(CM1)	03.'95.	16	Vujić, A.
			Morinj *(CM2)	03.'97.	11	Vujić, A.
			Morinj *(CM3)	16.03.'98.	19	Milenković, D., Vujić, A.
Durmitor	CVDUR	34	Kanjon Sušice	22.06.'95.	1	Vujić, A.
			Kanjon Sušice	24.05.'96.	19	Vujić, A.
			Kanjon Sušice	25.06.'97.	1	Radenković, S., Vujić, A.
			Kanjon Sušice	8.05.'98.	6	Vujić, A.
			Kanjon Sušice	1.06.'98.	1	Vujić, A.
			Kanjon Sušice	1.07.'98.	6	Vujić, A.
Kopaonik	CVKOP	6	Klisura Samok. r.	3.05.'96.	2	Radišić, P., Vujić, A.
			Klisura Samok. r.	16.05.'97.	1	Vujić, A.
			Karaman	6.06.'98.	3	Milankov, V., Milenković, D., Stamenković, J., Vujić,
Fruška gora	CVFG	27	Glavica	4.04.'95.	2	Vujić, A.
			Glavica	21.04.'95.	1	Vujić, A.
			Glavica	03.'97.	1	Milankov, V., Milenković, D., Vujić, A.
			Glavica	31.03.'00.	23	Vujić, A.

\*CVMOR (subpopulacije: CM1, CM2, CM3)

## 3.2. METODE

U analizi genetičke strukture populacija vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa roda *Merodon* i vrste *Ch. vernalis* proučena je varijabilnost 18 izoenzima 12 enzimskih sistema (Tab. 5). Obuhvaćene su različite grupe enzima uključene u fundamentalne procese ćelije kao što su glikoliza (HK, GPD, GPI), glukoneogeneza (PGM), ciklus limunske kiseline (IDH, MDH, FUM), zaštita ćelija od slobodnih radikala (SOD), citoplazmatski transport (AAT), regulacija koncentracije vitamina B<sub>6</sub>, amino-kiselina i glikogenskog metabolizma (AO), metabolizam masnih kiselina (HAD) i regeneracija NADPH (ME) (Sl. 2).

Gensko-enzimska varijabilnost je analizirana metodom poliakrilamid gel elektroforeze (PAGE) prema standardnoj metodici (Munstermann, 1979; Pasteour i sar., 1988) sa izvesnim modifikacijama (Prilog A). Biohemijska tehnika elektroforeze detektuje razlike između proteina kodiranih alelima različitih gena. Zimogram (Hunter i Market, 1957), elektroforetska slika enzima, je rezultat kretanja proteinskih molekula na određenom nosaču (5% poliakrilamid gel) u tečnom medijumu (pufer određene pH vrednosti i jonske snage). Na mobilnost polipeptidnih lanaca pored jačine električnog polja, pufera i nosača utiču i osobine samih molekula, kao što su naelektrisanje, veličina i oblik. Detektovane razlike u mobilnosti proteinskih subjedinica su u najvećoj meri genetički deteminisane, jer primarna struktura proteina određuje neto naelektrisanje i utiče na formiranje sekundarne, tercijarne i kvaternarne strukture proteina. Analiza razlika stope migracije amino-kiselina, indukovane elektroforezom, u korelaciji su sa evolucionom divergencijom i ukazuju na stepen razlika proučavanih taksona (Hubby i Trockmorton, 1965; Stainer i Joslyn, 1979, Richardson i sar., 1986; Pasteour i sar., 1988).

Metoda elektroforeze omogućava sagledavanje izozimske/izoenzimske (molekulske forme enzima kodirane alelima različitičkih lokusa) (Hunter i Market, 1957) i alozimske/aloenzimske (kodirane alelima istog lokusa) (Prakash i sar., 1969) varijabilnosti. Elektroforetska slika alelne varijabilnosti, posredno, preko proteinskih subjedinica (aktivni delovi proteina), zavisi i istovremeno ukazuje na kvaternarnu strukturu proteina. Znači da se pored izozimske i alozimske varijabilnosti, metodom elektroforeze dobijaju informacije o prisustvu nultog alela i posttranslacionim modifikacijama (kombinacija sa drugim polipeptidnim lancima u formu proteina: homopolimeri i heteropolimeri; spajanje malih molekula lipida, ugljenih hidrata i polipeptidnih lanaca; promene uslovljene čuvanjem uzoraka). Međutim, metodom elektroforeze se ne detektuju sve genetičke razlike (DNK razlike), kao što su alelna varijabilnost introna, "skrivena" alelna varijabilnost egzona (izrođenost genetičkog koda), amino-kiselinske supstitucije koje ne uslovljavaju promenu elektroforetske mobilnosti i amino-kiselinske supstitucije koje se ne mogu detektovati standardnom elektroforezom (Richardson i sar., 1986). Upravo iz razloga, što elektroforetski detektovane amino-kiselinske supstitucije ponekad ne reflektuju potpunu alelnu varijabilnost određenog lokusa, predloženo je da se registrovane elektroforetske forme zovu elektromorfi (King i Ohta, 1975).

Od 60-ih godina XX veka (Hubby i Trockmorton, 1965; Lewontin i Hubby, 1966) metoda elektroforeze ima primenu u biohemijskim i biološkim istraživanjima. Sada, kao standardna metoda, koristi se u analizi bioloških problema (skoro) svih bioloških disciplina. U sistematici, alozimi, kao genetički markeri imaju primenu u genetičkoj identifikaciji, populacionoj analizi, determinaciji genetičkog fonda vrste (simpatričkih, alopatričkih vrsta, hibridnih zona, partenogenetskih klonova) i evolucionih odnosa i filogenije svih grupa organizama. Međutim, određene nejasnoće i zabune mogu nastati zbog prethodno nedefinisanog cilja ili nulte hipoteze. Zbog toga, najčešći ciljevi rada u zoološkoj sistematici su: determinisanje granica (genskog fonda) vrsta, utvrđivanje genetičkih markera za identifikaciju vrsta, sa akcentom na taksone nejasnog taksonomskog statusa, zatim, analiza genetičkih odnosa geografski izolovanih konspecifičkih populacija (intraspecijska varijabilnost) i filogenetska rekonstrukcija taksona određenog hijerarhijskog nivoa na osnovu evolucionih odnosa.

Tokom analize varijabilnosti elektroforetski detektovanih "traka" (subjedinica, elektromorf) neophodno je obratiti pažnju da na degradaciju molekula proteina utiče veliki broj faktora. Poznato je da enzimski aktivnost opada odmah nakon ćelijske smrti i da se proteinski lanci nakon translacije često podvrgavaju procesu posttranslacione modifikacije (obrazovanje sekundarne, tercijarne i kvaternarne strukture, procesi oksidacije, redukcije, amidacije, deaminacije, vezivanje kofaktora i drugih molekula). Zatim, degradacija enzima nastaje dejstvom proteolitičkih enzima (proteaza) oslobođenih iz lizozoma ćelije ili kontaminacijom bakterijama ili gljivama. Izuzetno važni faktori koji utiču na analizu su, pored navedenih, i temperatura (utiče na degradaciju, modifikaciju i proteolizu), specifičnost enzima i/ili specifičnost filogenetskih grupa u odnosu na određen enzim. Preporučuje se čuvanje tkiva, a ne rastvorenih ekstrakata na određenoj temperaturi zbog degradacije proteina koja je olakšana narušavanjem strukture lizozima i oslobađanjem proteaza i zbog većeg stepena modifikacija proteinskih molekula kada su rastvoreni u određenom medijumu (Richardson i sar., 1986).

Imajući u vidu navedene faktore koji utiču na proteinske molekule, sakupljene jedinke populacija analiziranih vrsta familije Syrphidae su, nakon terenskog rada, žive determinisane (det. A. Vujić), obeležene i zamrznute i tako intaktne čuvane do elektroforetske analize. U cilju eliminisanja ili barem, u određenoj meri, sprečavanja delovanja proteaza, destilovana voda korištena za rastvor za uzorke, staklo gela i staklo pufera, je sterilisana. Odgovarajući delovi tela korišteni su za analizu određenih enzima, tako da je za svaku jedinku analizirana varijabilnost svih izozima. U cilju potpunog ili delimičnog eliminisanja razlika elektroforetske mobilnosti usled promena jačine i napona struje vršeno je istovremeno interpopulaciono i interspecijsko poređenje. Poređenje vrsta različitih grupa i grupa sa *out* vrstama vršeno je na osnovu već poznatih, registrovanih genotipova. Morfološki parametri abdomena i ekstremiteta taksona nerešenog/ sumnjivog taksonomskog statusa naknadno su analizirani (det. A. Vujić).

Nakon procesa elektroforeze, pri konstantnoj jačini struje od 90mA (141-210 V) i određene dužine trajanja, gelovi su inkubirani na temperaturi (osim SOD) od 37°C u rastvoru sa specifičnim puferom (pH i molarnost), kofaktorom i supstratom (Prilog A). Reakcija vizualizacije enzimске



Tabela 5. Puferni sistemi, analizirani enzimi (EC\* broj i trivijalni naziv) i lokusi

Puferni sistem	EC* broj enzima	Naziv enzima	Lokus
TC**	2.6.1.1	aspartat amino transferaza (AAT)	<i>Aat</i>
TBE***	1.2.3.1	aldehid oksidaza (AO)	<i>Ao</i>
TBE	4.2.1.2	fumarat hidrataza (FUM)	<i>Fum</i>
TC	1.1.1.8	$\alpha$ -glicerofosfat dehidrogenaza (GPD)	<i>Gpd-1</i>
			<i>Gpd-2</i>
TBE	5.3.1.9	glukozofosfat izomeraza (GPI)	<i>Gpi</i>
TBE	2.7.1.1	heksokinaze (HK)	<i>Hk-2</i>
			<i>Hk-3</i>
TC	3.1.1.31	$\beta$ -hidroksiacid dehidrogenaza (HAD)	<i>Had</i>
TC	1.1.1.42	izocitrat dehidrogenaza (IDH)	<i>Idh-1</i>
			<i>Idh-2</i>
TBE	1.1.1.40	malični enzim (ME)	<i>Me</i>
TC	1.1.1.37	malat dehidrogenaza (MDH)	<i>Mdh-1</i>
			<i>Mdh-2</i>
TBE	2.7.5.1	fosfoglukomutaza (PGM)	<i>Pgm</i>
TBE	1.15.1.1	superoksid dismutaza (SOD)	<i>Sod-1</i>
			<i>Sod-2</i>
			<i>Sod-3</i>

\*EC broj- Enzyme Commission

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

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

U zavisnosti od metaboličke funkcije i regionalne distribucije enzima korišteni su različiti regioni tela sirfida i odgovarajuća količina homogenata (Tab. 6,7,8). Analizirana je varijabilnost alozima determinisanih alelima 17 lokusa (*Aat*, *Fum*, *Gpd-1*, *Gpd-2*, *Gpi*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-1*, *Idh-2*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sod-3*) vrsta *ruficornis* grupe (Tab. 6), 15 lokusa (*Aat*, *Fum*, *Gpd-2*, *Gpi*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-2*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sod-3*) *aeneus* grupe (Tab. 6), 16 lokusa (*Aat*, *Ao*, *Fum*, *Gpd-2*, *Gpi*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-2*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sod-3*) *avidus* grupe (Tab. 7) i 12 lokusa (*Fum*, *Gpd-2*, *Gpi*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-1*, *Idh-2*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Pgm*, *Sod-1*) populacija vrste *Ch. vernalis* (Tab. 8).

Tabela 6. Enzimi, lokusi, region tela, količina uzorka jedinki populacija vrsta *Merodon ruficornis* grupe (razblaženje: glava+0,3ml; grudi+0,3ml) i *M. aeneus*\* grupe; (razblaženje: glava+0,15ml; grudi+0,15ml)

Enzim	Lokus	Region tela	Količina homogenata (μl)	Vreme (h)
AAT	<i>Aat</i>	glava	10-15 (15*)	4.00
FUM	<i>Fum</i>	glava	6-10 (15*)	3.30-4.00
GPD	<i>Gpd-1</i>	grudi	6 (6*)	3.30
	<i>Gpd-2</i>			
GPI	<i>Gpi</i>	grudi	2-4 (2*)	3.30-4.00
HAD	<i>Had</i>	glava	6-10	3.30
		grudi	10*	
HK	<i>Hk-2</i>	glava	6 (10-15*)	2.00-2.30
	<i>Hk-3</i>	grudi		
IDH	<i>Idh-1</i>	grudi	6-8 (10-15*)	3.30
	<i>Idh-2</i>			
MDH	<i>Mdh-1</i>	glava	6-8 (10-15*)	3.30
	<i>Mdh-2</i>			
ME	<i>Me</i>	glava	6 (10-15*)	3.30-4.00
PGM	<i>Pgm</i>	glava	4	3.30
		grudi*	10*	
SOD	<i>Sod-1</i>	grudi	10-15 (10*)	2.30-3.30
	<i>Sod-2</i>			
	<i>Sod-3</i>			

Tabela 7. Enzimi, lokusi, region tela, količina uzorka jedinki (razblaženje: glava+0.2ml; grudi+0.15ml) populacija vrsta *Merodon avidus* grupe

Enzim	Lokus	Region tela	Količina homogenata (μl)	Vreme (h)
AAT	<i>Aat</i>	glava	10-15	4.00
AO	<i>Ao</i>	grudi	10	3.30-4.00
FUM	<i>Fum</i>	glava	15	3.30-4.00
GPD	<i>Gpd-2</i>	grudi	10	3.30
GPI	<i>Gpi</i>	glava	3	3.30-4.00
HAD	<i>Had</i>	glava	10	3.30
HK	<i>Hk-2</i>	glava	10	2.00-2.30
	<i>Hk-3</i>	grudi		
IDH	<i>Idh-2</i>	grudi	10-15	3.30
MDH	<i>Mdh-1</i>	glava	10-15	3.30
	<i>Mdh-2</i>			
ME	<i>Me</i>	glava	15	3.30-4.00
PGM	<i>Pgm</i>	grudi	10	3.30
SOD	<i>Sod-1</i>	grudi	10	2.30-3.30
	<i>Sod-2</i>			
	<i>Sod-3</i>			

Tabela 8. Enzimi, lokusi, region tela, količina uzorka (razblaženje: glava+0.10ml; grudi+0.15ml) jedinki populacija vrste *Cheilosia vernalis*

Enzim	Lokus	Region tela	Količina homogenata (μl)	Vreme (h)
FUM	<i>Fum</i>	glava	10	3.30-4.00
GPD	<i>Gpd-2</i>	grudi	6	3.30
GPI	<i>Gpi</i>	grudi	2	3.30-4.00
HAD	<i>Had</i>	glava	8	3.30
HK	<i>Hk-2</i>	glava	10-15	2.00-2.30
	<i>Hk-3</i>	grudi		
IDH	<i>Idh-1</i>	grudi	10-15	3.30
	<i>Idh-2</i>	glava		
MDH	<i>Mdh-1</i>	glava	6-8	3.30
	<i>Mdh-2</i>			
PGM	<i>Pgm</i>	glava	6-8	3.30
SOD	<i>Sod-1</i>	grudi	10-15	2.30-3.30

### 3.3. OBRADA REZULTATA

Nakon procesa elektroforeze, inkubacije, vizualizacije enzimske aktivnosti i fiksiranja gela, pristupa se analizi zimograma. Elektroforetska slika koja predstavlja osnovu za analizu izozimske i alozimske varijabilnosti je retko kad jednostavna. Konačna i najvažnija etapa je genetičko tumačenje zimograma koja podrazumeva objašnjenje izozimskih traka na gelu. Odstupanja od idealne elektroforetske slike (jasne trake, identične mobilnosti i intenziteta) nastaju usled negenetičkih i genetičkih faktora (Richardson i sar., 1986). Grupu negenetičkih faktora čine: nesavršena elektroforetska rezolucija; različita mobilnost istih polipeptidnih lanaca usled nejednakih polaznih tačaka i lokalnih razlika u strukturi gela, jačini električnog polja i koncentraciji pufera; nejednaka izraženost elektromorfa usled različite aktivnosti enzima, izazvana individualnim razlikama ili lošim tretmanom uzorka; posttranslacione modifikacije (sekundarni izozim: "subbend"); promene uslovljene uzrastom, fiziološkim stanjem analizirane jedinke i periodom čuvanja tkiva u zamrzivaču. Od genetičkih faktora, koje treba uzeti u obzir tokom analize zimograma najvažniji su: prisustvo više lokusa čiji aleli kodiraju sintezu izozimskih traka koje se mogu preklapati, hibridizovati i stvarati heteropolimere (naročito važno za analizu enzimskih sistema esteraza, peptidaza, kiselih fosfataza), polimorfizam- prisustvo više alela (heterozigote u zavisnosti od kvaternarne strukture obrazuju homopolimeri, pod idealnim uslovima, istog intenziteta i heteropolimeri, jačeg intenziteta), za pol vezani geni (atipični heterozigoti), bez heterozigota (obratiti pažnju na moguće prisustvo kriptičnih taksona) i nulti alel (aktivnost enzima je ekstremno redukovana).

Tokom genetičke analize zimograma, da bi se eliminisali prateći, negativni efekti uslovljeni fiziološkim stanjem jedinke, degradacijama proteina ili posttranslacionim modifikacijama, proučavane su jedinke koje su u različitim periodima čuvane u zamrzivaču i na taj način se sticala prava, realna

slika, genetički uslovljena. Naravno, i specifičnosti svakog enzima su takođe analizirane. Po pravilu su prateće trake prisutne kod GPI, GPD, HK i HAD, a nesavršena rezolucija kod MDH, AAT i FUM. Zbog nemogućnosti povratnog ukrštanja jedinki (u pitanju su vrste koje se do sada još nisu gajile u laboratorijskim uslovima) i tačne interpretacije zimograma, nisu analizirani višelokusni enzimski sistemi. Takođe, analizirana je alozimska varijabilnost jedinki različitih polova iste populacije u cilju detektovanja za pol vezanih gena, koji nisu utvrđeni.

Zbog već navedene nemogućnosti stvaranja kolonije jedinki sa monomorfnim lokusima koje bi se koristile kao standardi, vršeno je neposredno poređenje jedinki različitih populacija i na kraju poznatih genotipova. Pošto su svi analizirani enzimi bili anodalni (kretali su se ka anodi), sistem označavanja lokusa (izozimi se ne preklapaju) višelokusnih izozimskih sistema (HK, IDH, GPD, MDH) je bio u vidu brojeva, tako što je izozim manje elektroforetske mobilnosti imao oznaku 1, a veće je označen kao 2. Samo u slučaju enzimskog sistema HK su analizirani *Hk-2* i *Hk-3*, pošto se, na osnovu literaturnih podataka (Pasteour i sar., 1988) može pretpostaviti postojanje i mitohondrijalnog *Hk-1* lokusa. Sistem označavanja alela, u slučaju 12 lokusa koji su korišteni za poređenje vrsta roda *Merodon* i 10 lokusa prilikom poređenja vrsta roda *Merodon* i vrste *Cheilosia vernalis*, bio je slovima, tako da je alozim najmanje elektroforetske mobilnosti imao oznaku *a*, dok su ostale oznake "traka", u zavisnosti od rastojanja, bile odgovarajuće.

Genetička interpretacija zimograma je vršena na osnovu Mendelovih pravila nasleđivanja kodominantnih gena, u zavisnosti od strukture enzima (monomeri i oligomeri) i homo- i heterozigotnosti jedinki.

Na osnovu statističkog programskog paketa BIOSYS 2 (modifikovani paket BIOSYS 1: Swofford i Selander, 1981) (Black, 1997) analizirani su sledeći parametri (Hartl i Clark, 1997; Weir, 1990):

#### 1. frekvencija genotipova

-procentualna zastupljenost genotipova u određenoj populaciji, na osnovu direktnog očitavanja gela

#### 2. frekvencija alela

$$p = 2H_o + H_e / 2N$$

ili preko frekvencije genotipova:  $p = 2P + H$

#### 3. standardna greška aritmetičke sredine frekvencije alela

$$s = \sqrt{pq/n} \quad q = 1 - p \quad p, q = \text{očekivana frekvencija alela}$$

#### 4. heterozigotnost

izračunata ( $H_o$ ) = broj heterozigotnih individua/ukupan broj analiziranih jedinki date populacije

$$\text{očekivana } (H_e) = 1 - \sum p_i^2$$

5.  $\chi^2$  test

a)  $\chi^2$  test odstupanja genotipskih frekvencija od očekivanih vrednosti prema Hardy-Vajnbergovom zakonu (principu, ravnoteži) na nivou metapopulacija (LDUB; REDUB, RUDUB; CAKOP), populacija i subpopulacija (diferencijacija populacija: ADUR; FUMOR; AAMOR; CVMOR na subpopulacije)

$$\chi^2 = \sum (\text{izračunata frekvencija} - \text{očekivana frekvencija})^2 / \text{očekivana frekvencija}$$

stepeni slobode:  $df = c - k$  ( $c$ =broj fenotipskih/genotipskih klasa;  $k$ =broj alela)

-očekivana frekvencija genotipova je korigovana (Levene, 1949; Yates) za male populacije

b)  $\chi^2$  test je ponovljen (" $\chi^2$  test with pooling") kada je broj stepeni slobode bio veći od 1 i testirane su tri klase fenotipova: homozigoti za najčešći alel, heterozigoti za najčešći i neki drugi alel, svi drugi fenotipovi/genotipovi

c)  $\chi^2$  test odstupanja heterozigotnih genotipskih frekvencija ( $H_o$ ) od očekivanih vrednosti ( $H_e$ ) prema Hardy-Vajnbergovom zakonu (principu, ravnoteži)

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

6.  $D$  koeficijent (Selander, 1970)

-negativna vrednost ukazuje na "višak" homozigota

-pozitivna vrednost ukazuje na "višak" heterozigota

7.  $F$  statistika- analiza genetičke diferencijacije populacije

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

$F_{ST}$ =vrednost genetičke diferencijacije između subpopulacija/populacija u odnosu na granične vrednosti pod kompletnom fiksacijom

$F_{IT}$ =Indeks fiksacije individua/gameta u odnosu na celu populaciju

$F_{IS}$ = Indeks fiksacije individua/gameta u odnosu na subpopulaciju

$$F_{IS} = \sum (N_i/N) F_i \quad N_i = \text{veličina } i\text{-te populacije}$$

$F_i$ = Indeks fiksacije  $i$ -te populacije:

$$F_i = 1 - (H_o/H_e) \text{ (pozitivna vrednost ukazuje na "višak" homozigota, a negativna na "manjak"$$

homozigota)

-parametrima  $F$ -statistike je analizirano više hijerarhijskih nivoa struktuiranosti:

a) populacija-subpopulacija (AAMOR; CVMOR)

b) populacija-total (nivo vrste)

c) populacija-*aeneus* i *cinereus* kompleks

## 8. prosečna frekvencija heterozigotnih jedinki- heterozigotnost:

$H_o$  (suma izračunate heterozigotnosti/broj analiziranih lokusa)

$H_e$  (suma očekivane heterozigotnosti/broj analiziranih lokusa)

9. polimorfnost ( $P$ ):

0,99 kriterijum (frekvencija najčešćeg alela nije veća od 0,99)

0,95 kriterijum (frekvencija najčešćeg alela nije veća od 0,95)

10. jedinstveni aleli ("unique", "private")- aleli registrovani samo u određenoj populaciji određene vrste

11. prosečan broj alela po lokusu ( $A$ )= ukupan broj alela određene populacije/broj analiziranih lokusa

12. -retki aleli- frekvencija nije veća od 0,05

-*major* (major- eng. reč bez adekvatnog prevoda; aleli- frekvencija nije manja od 0,5

13.  $\chi^2$  test razlike frekvencije alela varijabilnih lokusa između konsecificičkih populacija

$$\chi^2 = \sum (\text{izračunata frekvencija alela} - \text{očekivana frekvencija alela})^2 / \text{očekivana frekvencija alela}$$

14. međupopulaciona genetičke diferencijacije konsecificičkih populacija je vršena na osnovu vrednosti genetičke bliskosti (Nei, 1972) po lokusima

$$I = \sum X_i Y_i / \sqrt{X_i^2 Y_i^2}$$

dva parametra: procenat lokusa sa vrednostima genetičke bliskosti manjim od 0,05 i većim od 0,95.

15. parametri za analizu geografske varijabilnosti vrste: distribucija frekvencija alela i genotipova, retki, *major*, jedinstveni aleli

16. identifikacija vrsta na osnovu fikasiranih razlika alela (species-specifični aleli) i genotipova u populacijama različitih vrsta prema standardnoj metodi (Ayala i Powell, 1972)

-analiza deskriptivnih lokusa je vršena na osnovu verovatnoće korektne identifikacije: 70%-95%

17. klaster analiza

-konstruisanje dendrograma genetičkih odnosa je vršeno metodama:

UPGMA (unweighted pair-group method) klaster metoda na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti ( $I$ ), (Nei, 1972)

Single linkage method (Nearest neighbour clustering) na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (Rogers, 1972)

"rooted" (sa definisanom *out* grupom) i "unrooted" (sa nedefinisanom *out* grupom) klaster metoda prema Wagneru, na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (Rogers, 1972).

## 4. REZULTATI

### 4.1 Intraspecijska varijabilnost

#### 4.1.1. Intrapopulaciona varijabilnost

##### 4.1.1.1. Izozimska varijabilnost

Analizom zimograma, od 18 izozima 12 enzimskih sistema 29 populacija vrsta roda *Merodon* i 4 populacije vrste *Cheilosia vernalis*, utvrđena je kvaternarna struktura sedam izoenzima (6 dimera i 1 monomer), dok se, zbog odsustva heterozigota, za ostalih 11 može samo pretpostaviti na osnovu literaturnih podataka o drugim grupama insekata. Svi analizirani alozimi su se u električnom polju kretali prema anodi.

Aspartat amino transferaza je kod sirfida enzim nepoznate kvaternarne strukture čija sinteza je determinisana alelima jednog lokusa. Ekspresija AAT, osim što u velikoj meri zavisi od pH medijuma, ima regionalnu distribuciju. Naime, korišćenjem homogenata glave je dobijena najbolja elektroforetska rezolucija. Osetljivost alelomorfa uslovlila je primenu dve vrste pufera: TBE prilikom analize populacija vrsta *ruficornis* i *aeneus* grupa i TC u analizi *avidus* grupe. Aktivnost AAT nije registrovana u populacijama vrste *Cheilosia vernalis*, najverovatnije zbog upotrebe neadekvatnog elektroforetskog pufera (sastav, pH vrednost i jonska snaga). Zapažena je mala intrapopulaciona varijabilnost lokusa *Aat* što ukazuje prisustvo više od 1 alela u samo 8 od ukupno 29 analiziranih populacija. Pored monomorfности i neregistrovanih heterozigota, za *Aat* lokus karakteristična je interspecijska diferencijacija koja je omogućila razdvajanje i identifikaciju *M. crymensis* i *M. loewi* vrsta u okviru *ruficornis* grupe, vrste *M. funestus* u okviru *aeneus* grupe, kao i kriptičnih vrsta *avidus* grupe. Međutim, prisustvo identičnih alela (*Aat<sup>b</sup>*, *Aat<sup>c</sup>*) u populacijama ostalih vrsta *ruficornis* i *aeneus* grupa ukazuje na genetičko srodstvo.

Aldehid oksidaza, dimer, je enzim kodiran alelima lokusa *Ao*. Dobra rezolucija elektroforetske slike alozima je postignuta samo prilikom analize populacija vrsta *avidus* grupe. Registrovana su četiri alelomorfa u ABMAV populaciji, po tri u AAMOR, AAPIN, ABDUB i ABPIN i po dva u AADUB i ABDUR populacijama. Alel *Ao<sup>d</sup>* je prisutan samo u populacijama vrste *M. avidus* B, a heterozigotne jedinice nisu registrovane.

Fumaraza je enzim determinisan malim brojem alela (6) lokusa *Fum* u populacijama vrsta rodova *Merodon* i *Cheilosia*. Primećeno je da se najbolja ekspresija FUM postiže upotrebom homogenata glave. Pored neregistrovanih heterozigotnih individua, utvrđeno je da je i polimorfnost *Fum* lokusa izuzetno retka. Od svih proučenih populacija, samo u AEADUR populaciji vrste *M. aeneus* A i CBPRO vrste *M. cinereus* B zabeležena su po 2 alela. Pored monomorfности, izražena je i izuzetno mala varijabilnost *Fum* lokusa u okviru grupa vrsta. Tako su otkrivena dva alela *Fum* lokusa u okviru *ruficornis* grupe vrsta (1 je species-specifični za vrstu *M. crymensis*; Prilog B), 3 u

populacijama vrsta *aeneus* grupe (2 su species-specifična za *M. funestus* i *M. desuturinus*) i po 1 alel u populacijama sestrinskih vrsta *avidus* grupe i populacijama vrste *Ch. vernalis*. Osim što aleli *Fum* lokusa omogućavaju identifikaciju samo pojedinih vrsta u okviru grupe, lokus *Fum* ima i dijagnostički značaj na nivou grupa vrsta. Izdvaja se alel *Fum<sup>e</sup>* koji je registrovan u populaciji vrste *M. desuturinus* i populacijama suprageneričke *out* vrste, *Ch. vernalis*.

Analiziran je izoenzim glicerofosfat dehidrogenaza, kodiran alelima lokusa *Gpd-2* svih populacija vrsta roda *Merodon* i vrste *Ch. vernalis*, dok je elektroforetski sporiji (bliži start liniji) izozim, čija je sinteza determinisana alelima lokusa *Gpd-1*, proučen samo u populacijama vrsta *ruficornis* grupe. Regionalna distribucija GPD, uslovljena metaboličkom funkcijom, je izuzetno izražena. Ekspresija GPD registrovana je jedino korišćenjem homogenata grudi (Prilog B). Na osnovu heterozigotnih jedinki utvrđena je dimerna struktura izozima kodiranog alelima *Gpd-2* lokusa. Kao i u slučaju alela *Fum* lokusa, *Gpd-2* lokus ima dijagnostičku vrednost u razdvajanju grupa vrsta. U tom smislu, na osnovu species-specifičnih alozima izvršena je determinacija samo vrsta *M. funestus* i *M. desuturinus*, za razliku od ostalih vrsta grupe *ruficornis* i grupa *aeneus* i *avidus*. Osim izuzetno male varijabilnosti *Gpd-2* lokusa na nivou grupe vrsta, izražena je i monomorfnost na nivou populacija i vrsta. *Gpd-2* lokus bio je monomorfan u svim analiziranim populacijama vrste *Ch. vernalis*, vrsta *aeneus* grupe, *ruficornis* grupe (osim populacija vrste *M. loewi*) i *avidus* grupe (osim AADUB i AAPIN populacija *M. avidus* A vrste). Heterozigotni genotipovi (Prilog B) registrovani su samo u populacijama sa lokaliteta Dubašnica (LDUB populacija vrste *M. loewi* i AADUB vrste *M. avidus* A).

Specifičnosti dimera glukoze fosfat izomeraze registrovane su u svim analiziranim grupama vrsta sifida. Na zimogramu GPI populacija vrsta *M. loewi*, *M. recurvus*, *M. ruficornis*, *M. cinereus* A, *M. cinereus* B i *Ch. vernalis* zabeleženi su "brzi" homozigoti i heterozigoti kodirani "brzim" i "sporim" alelima, dok "spori" homozigoti po pravilu nisu registrovani. Za razliku od *Aat*, *Fum* i *Gpd-2* lokusa, aleli lokusa *Gpi* imaju dijagnostički značaj u identifikaciji vrsta u okviru grupe. Takođe, mali je broj populacija u kojima je *Gpi* lokus bio monomorfan.

Ekspresija hidroksiacid dehidrogenaze (HAD), dimera, uslovljena regionalnom distribucijom, je kao i u slučaju AAT najjača upotrebom homogenata glave (Prilog B). U odnosu na ostale analizirane lokuse, aleli *Had* lokusa determinišu najveći broj alozima (19). Pored velikog broja alela, registrovan je i velik broj heterozigotnih genotipova koji ukazuju na geografsku varijabilnost populacija vrste *Ch. vernalis*. Izuzetan dijagnostički značaj *Had* lokusa je u identifikaciji sestrinskih vrsta *aeneus* (*M. cinereus* A i *M. cinereus* B; *M. aeneus* A, *M. aeneus* B i *M. aeneus* C) (Prilog B) i vrsta *ruficornis* grupe (Prilog B).

Uočena je razlika u ekspresiji alozima determinisanih alelima *Hk-2* i *Hk-3* lokusa (enzim heksokinaza) u zavisnosti od upotrebe homogenata glave ili grudi. Alozimi kodirani alelima *Hk-2* lokusa imali su jaču ekspresiju kada je korišten homogenat iz glave, za razliku od alozima kodiranih alelima *Hk-3* lokusa. Osim regionalne distribucije aktivnosti enzima, primećena je i druga specifičnost HK zimograma. Naime, samo kod primeraka koji su relativno kratko bili zamrznuti zabeležena su 3

izozima bez pratećih traka ("subbendova") (Prilog B), za razliku od primeraka koji su duže vreme čuvani zamrznuti. Pored navedenog, postoji i simultana promena elektroforetske mobilnosti alozima kodiranih alelima *Hk-2* i *Hk-3* lokusa (*Hk-1* lokus nije analiziran). Registrovano je ukupno 6 alozima, koji su omogućili razdvajanje suprageneričke, *out* vrste, *Ch. vernalis*, od vrsta roda *Merodon*, i identifikaciju *M. loewi* u okviru *ruficornis* grupe i *M. funestus*, vrste *aeneus* grupe (Prilog B). Lokusi *Hk-2* i *Hk-3* bili su polimorfni samo u populaciji vrste *M. armipes*, i CVMOR vrste *Ch. vernalis*, dok heterozigotne jedinke nisu zabeležene.

Registrovana je aktivnost dva izoenzima izocitrat dehidrogenaze kodirana alelima lokusa *Idh-1* i *Idh-2* u populacijama vrsta osolikih muva. Aktivnost izozima sporije elektroforetske mobilnosti, detektovanog samo u populacijama vrsta *ruficornis* grupe i vrste *Ch. vernalis*, bila je uočljivo slabija u odnosu na izozim čiju sintezu kontrolišu aleli *Idh-2* lokusa. Osim što su različiti alelomorfi prisutni u različitim grupama vrsta roda *Merodon*, kao i u populacijama vrste *Ch. vernalis*, registrovani su i species-specifični alozimi za sestrinske vrste *avidus* grupe i vrstu *M. desuturinus* u okviru *aeneus* grupe. Prisustvo retkih alela koji učestvuju u obrazovanju heterozigotnih genotipova *Idh-2* lokusa otkriveno je samo u populacijama vrste *Ch. vernalis* (CVDUR i CVFG). U svim ostalim, osim populacije vrste *M. funestus*, *Idh-2* lokus je bio monomorfan.

Ekspresija enzima malat dehidrogenaze sa dve izoenzimske forme, kodirane alelima *Mdh-1* i *Mdh-2* lokusa, nije uslovljena regionalnom distribucijom. *Mdh-1* lokus bio je monomorfan u svim analiziranim populacijama osim u CVDUR i CVKOP vrste *Ch. vernalis*. Na osnovu zimograma MDH populacije LDUB vrste *Merodon loewi*, sa heterozigotnim individuama, može se zaključiti da je izozim veće elektroforetske mobilnosti, determinisan alelima *Mdh-2* lokusa, dimer. Polimorfnost *Mdh-2* lokusa registrovana je samo u populacijama sa lokaliteta Dubasnica vrsta *M. loewi* i *M. ruficornis* i vrste *Ch. vernalis* poreklom sa Kopaonika. Dijagnostički značaj *Mdh-2* lokusa je u razdvajanju vrste *Ch. vernalis* od vrsta roda *Merodon*, i još značajnije, u identifikaciji vrste *M. funestus* u okviru *aeneus* grupe i *M. crymensis*, vrste *ruficornis* grupe.

Malični enzim, čiju sintezu determinišu aleli *Me* lokusa, izdvaja se od ostalih na osnovu strukture, varijabilnosti i dijagnostičkog značaja. Kvaternarna struktura enzima nije određena jer nisu otkrivene heterozigotne jedinke, takođe, aktivnost ME upotrebom homogenata svih regiona tela jedinki vrste *Ch. vernalis*, nije registrovana. Za razliku od prethodno navedenih lokusa, uočena je polimorfnost *Me* u skoro svim analiziranim populacijama, osim u CMAV (vrste *M. crymensis*), AEAMOR (vrste *M. aeneus* A), CAŠAR (vrste *M. cinereus* A), CBDUR (vrste *M. cinereus* B), DEKOP (vrste *M. desuturinus*), AADUB, AAPIN (vrste *M. avidus* A) i ABMAV (vrste *M. avidus* B) populacijama. I pored polimorfnosti, značajna je dijagnostička vrednost *Me* lokusa u definisanju grupa vrsta, *aeneus*, *ruficornis* i *avidus* roda *Merodon*. Alelomorfi *Me* lokusa se mogu koristiti u identifikaciji sestrinskih vrsta *aeneus* kompleksa, vrste *M. desuturinus* u okviru *aeneus* grupe, a u okviru *ruficornis* grupe samo u kombinaciji sa drugim lokusima (Prilog B).

Na zimogramu PGM uočava se određena pravilnost, specifična za enzim fosfoglukomutazu. Fosfoglukomutaza je prema strukturi monomer, tako da bi po definiciji i dosadašnjoj analizi, fenotip homozigota bi trebalo da bude u vidu jedne trake (subjedinice), a heterozigot predstavljen dvema trakama (subjedinice ili homomere). Međutim, po pravilu, ovo nije slučaj. Naime, fenotip homozigotnih genotipova svih do sada analiziranih vrsta sirfida predstavljen je dvema trakama, od kojih je obično traka manje elektroforetske mobilnosti jače izražena. Fenotip heterozigotnih genotipova, nasuprot očekivanom, je u vidu 4 trake, a pri tom je rastojanje između parova traka najmanje dvostruko veće od rastojanja između traka određenog para (Prilog B). Osim navedene specifičnosti, analiza zimograma PGM dodatno je otežena pojavljivanjem pratećih traka ("subbendova") koje su obično prisutne kod analiziranih jedinki koje su duži period čuvane zamrznute (Prilog B). Varijabilnost *Pgm* lokusa je različita u različitim grupama vrsta. Za razliku od populacija vrsta *ruficornis* grupe (osim u populaciji CMAV vrste *M. crymensis*) i vrste *Ch. vernalis*, u svim populacijama vrsta *avidus* grupe i većini populacija (osim AECDUR vrste *M. aeneus* C i CAKOP vrste *M. cinereus* A) *aeneus* grupe *Pgm* lokus je bio monomorfan. Osim što ukazuje na geografsku varijabilnost populacija vrste *Ch. vernalis* (Prilog B), izuzetan dijagnostički značaj *Pgm* lokusa je u identifikaciji kriptičnog taksona u okviru sestrinske vrste, *M. aeneus* A, *aeneus* kompleksa (Prilog B).

Enzimski sistem superoksid dizmutaza, SOD, čine 3 izozima kodirana alelima *Sod-1*, *Sod-2* i *Sod-3* lokusa, od kojih su alozimi najmanje elektroforetske mobilnosti korišteni za uporednu analizu populacija vrsta svih grupa i vrste *Ch. vernalis*. *Sod-2* i *Sod-3* lokusi su bili monomorfni u populacijama vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa. Na osnovu heterozigotnih jedinki populacija vrste *M. aeneus* A, *M. aeneus* C i *Ch. vernalis* (samo CVFG) utvrđena je dimerna kvaternarna struktura izoenzima kodiranog alelima *Sod-1* lokus. Za razliku od analizirane alozimske varijabilnosti *Pgm* lokusa, u svim populacijama vrsta *ruficornis* grupe i populacijama vrste *Ch. vernalis* (osim CVFG populacije) lokus *Sod-1* bio je monomorfan, a polimorfan u populacijama vrste *M. aeneus* A (AEADUR, AEAMOR), *M. aeneus* C (AECDUR, AECMOR), *M. cinereus* B (CBPRO) i *M. funestus*. Različiti alelomorfi su prisutni u grupama vrsta roda *Merodon*, kao i u populacijama vrste *Ch. vernalis*. Osim navedenog, dijagnostički značaj *Sod-1* lokusa je i u identifikaciji vrste *M. recurvus* u okviru *ruficornis* grupe, a to je još značajnije, u razdvajanju sestrinskih vrsta *aeneus* kompleksa.

Od 17 analiziranih lokusa populacija vrsta *ruficornis* grupe, 5 lokusa (*Idh-1*, *Idh-2*, *Mdh-1*, *Sod-2* i *Sod-3*) bilo je monomorfno, sa identičnim alelom u svim analiziranim populacijama. Lokusi *Fum* i *Sod-1* bili su monomorfni, ali sa species-specifičnim alelima vrsta *M. crymensis*, odnosno, *M. recurvus*. Registrovano je ukupno 48 alozima u populacijama vrsta *ruficornis* grupe. Međutim, alozimska varijabilnost analiziranih populacija veoma se razlikuje. Najveći broj alela, na nivou vrste, imale su populacije sa lokaliteta Dubašnica (CDUB: 17; LDUB: 26; REDUB: 24; RUDUB: 28), zatim slede populacije sa lokaliteta Durmitor (ADUR: 22; REDUR: 19; RUDUR: 19), a izuzetno mali broj ukupno registrovanih alelomorfa su imale ostale populacije (CMAV: 12; LPIN: 17; RUVP: 14). Prema

## Rezultati

broju alela, u odnosu na ostale analizirane lokuse, u *Had* registrovan je najveći broj, 7, od kojih je 5 prisutno u populaciji LDUB vrste *M. loewi* (Tab. 9).

Tabela 9. Frekvencija alela varijabilnih lokusa *ruficornis* grupe vrsta

Vrsta		<i>M. armipes</i>	<i>M. crymensis</i>			<i>M. loewi</i>	
Populacija		ADUR	CDUB	CVP	CMAV	LDUB	LPIN
Lokus	Alel						
<i>Aat</i>	<i>b</i>	0,545	-	-	-	-	-
	<i>c</i>	0,455	-	-	-	-	-
	<i>d</i>	-	-	-	-	1,000	1,000
	<i>g</i>	-	1,000	1,000	1,000	-	-
<i>Fum</i>	<i>b</i>	1,000	-	-	-	1,000	1,000
	<i>f</i>	-	1,000	1,000	1,000	-	-
<i>Gpd-1</i>	<i>a</i>	0,300	-	-	-	0,368	1,000
	<i>b</i>	0,450	0,500	1,000	1,000	0,526	-
	<i>c</i>	0,250	0,500	-	-	0,105	-
<i>Gpd-2</i>	<i>c</i>	-	-	-	-	0,308	0,100
	<i>g</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	0,692	0,900
<i>Gpi</i>	<i>c</i>	-	-	-	-	-	-
	<i>d</i>	-	-	-	-	-	-
	<i>e</i>	-	-	-	-	0,190	0,125
	<i>l</i>	0,871	-	-	-	-	-
	<i>m</i>	0,129	1,000	1,000	1,000	0,810	0,875
<i>Had</i>	<i>a</i>	0,086	0,917	1,000	1,000	0,048	-
	<i>b</i>	-	-	-	-	0,024	-
	<i>c</i>	-	-	-	-	0,143	-
	<i>d</i>	-	-	-	-	0,762	1,000
	<i>f</i>	-	0,083	-	-	-	-
	<i>g</i>	-	-	-	-	0,024	-
	<i>l</i>	0,914	-	-	-	-	-
<i>Hk-2</i>	<i>b</i>	0,400	-	-	-	-	-
	<i>c</i>	0,600	1,000	1,000	1,000	-	-
	<i>d</i>	-	-	-	-	1,000	1,000
<i>Hk-3</i>	<i>b</i>	0,400	-	-	-	-	-
	<i>c</i>	0,600	1,000	1,000	1,000	-	-
	<i>d</i>	-	-	-	-	1,000	1,000
<i>Mdh-2</i>	<i>d</i>	-	1,000	1,000	1,000	-	-
	<i>e</i>	1,000	-	-	-	0,080	-
	<i>f</i>	-	-	-	-	0,060	-
	<i>h</i>	-	-	-	-	0,860	1,000
<i>Me</i>	<i>a</i>	-	0,143	0,400	-	-	-
	<i>b</i>	0,029	0,714	0,400	-	-	-
	<i>c</i>	0,588	0,143	0,200	1,000	0,154	0,400
	<i>d</i>	0,382	-	-	-	0,846	0,600
<i>Pgm</i>	<i>c</i>	-	-	-	-	0,326	0,167
	<i>d</i>	-	0,714	0,800	1,000	0,174	-
	<i>g</i>	0,962	0,286	-	-	0,326	0,333
	<i>i</i>	0,038	-	0,200	-	0,174	0,500
<i>Sod-1</i>	<i>g</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	<i>i</i>	-	-	-	-	-	-

Tabela 9. (nastavak)

Vrsta		<i>M. recurvus</i>		<i>M. ruficornis</i>		
Populacija		REDUB	REDUR	RUVP	RUDUB	RUDUR
Lokus	Alel					
<i>Aat</i>	<i>b</i>	1,000	1,000	-	0,250	0,500
	<i>c</i>	-	-	1,000	0,750	0,500
	<i>d</i>	-	-	-	-	-
	<i>g</i>	-	-	-	-	-
<i>Fum</i>	<i>b</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	<i>f</i>	-	-	-	-	-
<i>Gpd-1</i>	<i>a</i>	0,056	-	-	0,611	0,333
	<i>b</i>	0,333	1,000	1,000	0,333	-
	<i>c</i>	0,611	-	-	0,056	0,667
<i>Gpd-2</i>	<i>c</i>	-	-	-	0,115	-
	<i>g</i>	1,000	1,000	1,000	0,885	1,000
<i>Gpi</i>	<i>c</i>	0,019	0,063	-	-	-
	<i>d</i>	-	-	-	0,077	-
	<i>e</i>	-	-	-	-	-
	<i>l</i>	-	-	1,000	0,923	1,000
	<i>m</i>	0,981	0,938	-	-	-
<i>Had</i>	<i>a</i>	0,788	0,773	-	0,038	-
	<i>b</i>	-	-	-	0,058	-
	<i>c</i>	-	-	-	-	-
	<i>d</i>	0,038	0,091	1,000	0,846	1,000
	<i>f</i>	0,173	0,136	-	-	-
	<i>g</i>	-	-	-	0,058	-
	<i>l</i>	-	-	-	-	-
<i>Hk-2</i>	<i>b</i>	0,063	-	-	0,105	0,200
	<i>c</i>	0,875	1,000	1,000	0,895	0,800
	<i>d</i>	0,063	-	-	-	-
<i>Hk-3</i>	<i>b</i>	0,063	-	-	0,105	0,200
	<i>c</i>	0,875	1,000	1,000	0,895	0,800
	<i>d</i>	0,063	-	-	-	-
<i>Mdh-2</i>	<i>d</i>	-	-	-	-	-
	<i>e</i>	1,000	1,000	1,000	0,926	1,000
	<i>f</i>	-	-	-	-	-
	<i>h</i>	-	-	-	0,074	-
<i>Me</i>	<i>a</i>	-	0,083	-	-	-
	<i>b</i>	0,875	0,917	-	0,333	0,200
	<i>c</i>	0,125	-	0,667	0,556	0,600
	<i>d</i>	-	-	0,333	0,111	0,200
<i>Pgm</i>	<i>c</i>	0,095	0,308	0,125	0,048	-
	<i>d</i>	0,429	0,269	-	0,238	-
	<i>g</i>	0,476	0,385	0,875	0,571	0,333
	<i>i</i>	-	0,038	-	0,143	0,667
<i>Sod</i>	<i>g</i>	-	-	1,000	1,000	1,000
	<i>i</i>	1,000	1,000	-	-	-

Od ukupno 11 heterozigotnih genotipova registrovanih u lokusima *Gpi*, *Had*, *Mdh-2* i *Pgm* populacija vrsta *ruficornis* grupe, najveći broj (4) je zabeležen za *Pgm* lokus. Osim što je, za razliku od ostalih analiziranih populacija, lokus *Gpd-2* bio polimorfan, jedinstveni heterozigot, *Gpd-2*<sup>c/g</sup>, takođe je registrovan samo u populacijama vrste *M. loewi*. Species-specifični genotipovi lokusa *Gpi* registrovani su u populacijama vrsta *M. loewi*, *M. recurvus* i *M. ruficornis* (RUDUB). Identični

## Rezultati

heterozigoti lokusa *Had* prisutni su u populacijama vrste *M. crymensis* (CDUB) i *M. recurvus*, dok su jedinstveni genotipovi, *Had<sup>a/l</sup>* i *Had<sup>b/g</sup>* registrovani u populaciji vrste *M. armipes*, odnosno RUDUB populaciji vrste *M. ruficornis*. Genotip *Mdh-2<sup>f/h</sup>* otkriven je samo u populaciji LDUB vrste *M. loewi*. Na izuzetnu alozimsku varijabilnost *Pgm* lokusa, pored broja alela (4) ukazuje i broj heterozigotnih genotipova (4). Lokus *Pgm* bio je monomorfan samo u populaciji CMAV vrste *M. crymensis*, a najveći broj genotipova (7) registrovan je u LDUB populaciji vrste *M. loewi* (Tab. 10).

Tabela 10. Frekvencija genotipova varijabilnih lokusa *ruficornis* grupe vrsta

Vrsta		<i>M. armipes</i>	<i>M. crymensis</i>			<i>M. loewi</i>	
Populacija		ADUR	CDUB	CVP	CMAV	LDUB	LPIN
Lokus	Genotip						
<i>Gpd-2</i>	<i>c/c</i>	-	-	-	-	0,076	-
	<i>g/g</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	0,462	0,800
	<i>c/g</i>	-	-	-	-	0,462	0,200
<i>Gpi</i>	<i>l/l</i>	0,871	-	-	-	-	-
	<i>m/m</i>	0,129	1,000	1,000	1,000	0,621	0,750
	<i>e/m</i>	-	-	-	-	0,379	0,250
	<i>c/m</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Had</i>	<i>d/l</i>	-	-	-	-	-	-
	<i>a/a</i>	0,069	0,833	1,000	1,000	0,048	-
	<i>c/c</i>	-	-	-	-	0,143	-
	<i>d/d</i>	-	-	-	-	0,762	1,000
	<i>l/l</i>	0,897	-	-	-	-	-
	<i>f/f</i>	-	-	-	-	-	-
	<i>a/f</i>	-	0,167	-	-	-	-
<i>Mdh-2</i>	<i>a/l</i>	0,035	-	-	-	-	-
	<i>b/g</i>	-	-	-	-	0,047	-
	<i>d/d</i>	-	1,000	1,000	1,000	-	-
	<i>e/e</i>	1,000	-	-	-	0,080	-
<i>Pgm</i>	<i>h/h</i>	-	-	-	-	0,800	1,000
	<i>f/h</i>	-	-	-	-	0,120	-
	<i>c/c</i>	-	-	-	-	0,218	-
	<i>d/d</i>	-	0,714	0,600	1,000	0,130	-
	<i>g/g</i>	0,962	0,286	-	-	0,261	-
	<i>i/i</i>	0,038	-	0,200	-	0,087	0,333
	<i>c/g</i>	-	-	-	-	0,130	0,333
<i>Pgm</i>	<i>c/i</i>	-	-	-	-	0,087	-
	<i>d/i</i>	-	-	0,400	-	0,087	-
	<i>g/i</i>	-	-	-	-	-	0,333

Tabela 10. (nastavak)

Vrsta		<i>M. recurvus</i>		<i>M. ruficornis</i>		
Populacija		REDUB	REDUR	RUVP	RUDUB	RUDUR
Lokus	Genotip					
<i>Gpd-2</i>	<i>c/c</i>	-	-	-	-	-
	<i>g/g</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	<i>c/g</i>	-	-	-	-	-
<i>Gpi</i>	<i>l/l</i>	-	-	1,000	0,846	1,000
	<i>m/m</i>	0,962	0,875	-	-	-
	<i>e/m</i>	-	-	-	-	-
	<i>c/m</i>	0,038	0,125	-	-	-
	<i>d/l</i>	-	-	-	0,154	-
<i>Had</i>	<i>a/a</i>	0,654	0,727	-	0,039	-
	<i>c/c</i>	-	-	-	-	-
	<i>d/d</i>	-	0,091	1,000	0,846	1,000
	<i>l/l</i>	0,038	-	-	-	-
	<i>f/f</i>	-	0,091	-	-	-
	<i>a/f</i>	0,308	0,091	-	-	-
	<i>a/l</i>	-	-	-	-	-
	<i>b/g</i>	-	-	-	0,115	-
<i>Mdh-2</i>	<i>d/d</i>	-	-	-	-	-
	<i>e/e</i>	1,000	1,000	1,000	0,926	1,000
	<i>h/h</i>	-	-	-	0,074	-
	<i>f/h</i>	-	-	-	-	-
<i>Pgm</i>	<i>c/c</i>	0,095	0,308	-	-	-
	<i>d/d</i>	0,429	0,230	-	0,238	-
	<i>g/g</i>	0,476	0,385	0,750	0,524	0,333
	<i>i/i</i>	-	-	-	0,143	0,667
	<i>c/g</i>	-	-	0,250	0,095	-
	<i>c/i</i>	-	-	-	-	-
	<i>d/i</i>	-	0,077	-	-	-
	<i>g/i</i>	-	-	-	-	-

Prilikom analize 15 izozimskih lokusa u proučavanju genetičke varijabilnosti 11 populacija vrsta *aeneus* grupe, registrovani su identični aleli monomorfnih *Mdh-1*, *Sod-2* i *Sod-3* lokusa. Lokusi *Gpd-2*, *Hk-2* i *Hk-3* bili su monomorfni, ali sa specifičnim alelima *Gpd-2<sup>d</sup>* vrste *M. funestus*, *Gpd-2<sup>h</sup>* vrste *M. desaturinus* i *Hk<sup>a</sup>* vrste *M. funestus*. U odnosu na *ruficornis* grupu, u populacijama vrsta *aeneus* grupe detektovan je nešto manji broj alozima (44). Za razliku od prethodno analizirane grupe vrsta, razlike u broju alela između populacija svake pojedine vrste *aeneus* grupe su male. Broj alozima u populacijama *aeneus* kompleksa sa lokaliteta Morinj (AEAMOR: 18; AECMOR: 22) je neznatno veći u odnosu na populacije sa lokaliteta Durmitor (AEADUR: 17; AECDUR: 20). Isti broj alela registrovanih u populaciji AECMOR zabeležen je i u populaciji FUMOR vrste *M. funestus* (22), dok je najmanji broj registrovan u populaciji vrste *M. desaturinus* (16). U okviru *cinereus* kompleksa najveći broj alela svih analiziranih lokusa prisutan je u CAKOP populaciji, a najmanji (17) u CAŠAR populaciji vrste *M. cinereus* A. Najveći broj alelomorfa prisutan je u *Me* lokusu, a najveći broj genotipova (7) u *Had* lokusu (Tab. 11).

## Rezultati

Tabela 11. Frekvencija alela varijabilnih lokusa taksona *aeneus* grupe vrsta

Vrsta		<i>M. aeneus</i> A		<i>M. aeneus</i> B	<i>M. aeneus</i> C	
Populacija		AEADUR	AEAMOR	AEBKOP	AECDUR	AECMOR
Lokus	Alel					
<i>Aat</i>	<i>a</i>	-	-	-	-	-
	<i>b</i>	1,000	1,000	1,000	0,200	0,167
	<i>c</i>	-	-	-	0,800	0,833
<i>Fum</i>	<i>a</i>	0,909	1,000	1,000	1,000	1,000
	<i>c</i>	0,091	-	-	-	-
	<i>e</i>	-	-	-	-	-
<i>Gpd-2</i>	<i>b</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	<i>d</i>	-	-	-	-	-
	<i>h</i>	-	-	-	-	-
<i>Gpi</i>	<i>a</i>	-	-	-	-	-
	<i>i</i>	-	-	-	-	0,167
	<i>j</i>	0,727	0,684	0,526	1,000	0,500
	<i>k</i>	0,273	0,316	0,474	-	0,333
<i>Had</i>	<i>h</i>	-	-	-	-	-
	<i>m</i>	1,000	1,000	1,000	-	-
	<i>n</i>	-	-	-	0,059	-
	<i>q</i>	-	-	-	0,941	1,000
	<i>r</i>	-	-	-	-	-
<i>Hk-2</i>	<i>a</i>	-	-	-	-	-
	<i>c</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
<i>Hk-3</i>	<i>a</i>	-	-	-	-	-
	<i>c</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
<i>Idh-2</i>	<i>a</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	<i>b</i>	-	-	-	-	-
	<i>c</i>	-	-	-	-	-
<i>Mdh-2</i>	<i>e</i>	1,000	0,962	1,000	1,000	0,750
	<i>g</i>	-	0,038	-	-	0,250
	<i>i</i>	-	-	-	-	-
<i>Me</i>	<i>h</i>	-	-	-	-	-
	<i>i</i>	0,909	1,000	0,870	-	-
	<i>j</i>	-	-	0,043	-	-
	<i>k</i>	0,091	-	0,087	0,875	0,400
	<i>l</i>	-	-	-	0,125	0,400
	<i>m</i>	-	-	-	-	0,200
<i>Pgm</i>	<i>c</i>	-	-	1,000	-	-
	<i>f</i>	1,000	1,000	-	0,267	-
	<i>h</i>	-	-	-	0,733	1,000
<i>Sod-1</i>	<i>d</i>	-	-	-	0,281	0,250
	<i>e</i>	-	-	-	0,719	0,750
	<i>f</i>	0,857	0,523	1,000	-	-
	<i>h</i>	0,143	0,477	-	-	-

Tabela 11. (nastavak)

Vrsta		<i>M. cinereus</i> A		<i>M. cinereus</i> B		<i>M. desaturinus</i>	<i>M. funestus</i>
Populacija		CAKOP	CAŠAR	CBDUR	CBPRO	DEKOP	FUMOR
Lokus	Alel						
<i>Aat</i>	<i>a</i>	-	-	0,027	-	-	-
	<i>b</i>	1,000	1,000	0,973	1,000	1,000	-
	<i>c</i>	-	-	-	-	-	1,000
<i>Fum</i>	<i>a</i>	1,000	1,000	1,000	0,750	-	-
	<i>c</i>	-	-	-	0,250	-	1,000
	<i>e</i>	-	-	-	-	1,000	-
<i>Gpd-2</i>	<i>b</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	-	-
	<i>d</i>	-	-	-	-	-	1,000
	<i>h</i>	-	-	-	-	1,000	-
<i>Gpi</i>	<i>a</i>	-	-	0,023	-	-	-
	<i>i</i>	-	-	-	-	0,882	0,300
	<i>j</i>	0,909	0,800	0,977	-	0,118	0,600
	<i>k</i>	0,091	0,200	-	1,000	-	0,100
<i>Had</i>	<i>h</i>	-	-	-	-	1,000	-
	<i>m</i>	0,716	0,500	-	-	-	-
	<i>n</i>	-	-	0,014	-	-	0,882
	<i>q</i>	0,284	0,500	-	-	-	0,118
	<i>r</i>	-	-	0,986	1,000	-	-
<i>Hk-2</i>	<i>a</i>	-	-	-	-	-	1,000
	<i>c</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	-
<i>Hk-3</i>	<i>a</i>	-	-	-	-	-	1,000
	<i>c</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	-
<i>Idh-2</i>	<i>a</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	-	0,818
	<i>b</i>	-	-	-	-	-	0,182
	<i>c</i>	-	-	-	-	1,000	-
<i>Mdh-2</i>	<i>e</i>	1,000	1,000	1,000	0,500	1,000	-
	<i>g</i>	-	-	-	0,500	-	-
	<i>i</i>	-	-	-	-	-	1,000
<i>Me</i>	<i>h</i>	-	-	-	-	1,000	-
	<i>i</i>	0,194	-	-	-	-	0,050
	<i>j</i>	-	-	-	-	-	-
	<i>k</i>	0,722	-	1,000	0,333	-	0,300
	<i>l</i>	0,083	1,000	-	0,667	-	-
	<i>m</i>	-	-	-	-	-	0,650
<i>Pgm</i>	<i>c</i>	-	-	-	-	1,000	-
	<i>f</i>	0,568	1,000	1,000	1,000	-	1,000
	<i>h</i>	0,432	-	-	-	-	-
<i>Sod-1</i>	<i>d</i>	1,000	1,000	1,000	0,667	-	-
	<i>e</i>	-	-	-	0,333	1,000	0,053
	<i>f</i>	-	-	-	-	-	0,947
	<i>h</i>	-	-	-	-	-	-

Od 5 ukupno registrovanih heterozigotnih genotipova u populacijama vrsta *aeneus* grupe, po 2 su prisutna u *Had* i *Sod-1* lokusu, a samo 1 u lokusu *Gpi* ( $Gpi^{aj}$ ) i to u populacijama CAŠAR i CBDUR vrsta *cinereus* kompleksa (Tab. 12). Species-specifični heterozigotni genotipovi *Had* ( $Had^{m/q}$  i  $Had^{n/r}$ ) i *Sod-1* ( $Sod-1^{d/e}$  i  $Sod-1^{f/h}$ ) lokusa registrovani su u populacijama sestrinskih vrsta *cinereus*, odnosno *aeneus* kompleksa (*M. aeneus* A i *M. aeneus* C).

## Rezultati

Tabela 12. Frekvencija genotipova varijabilnih lokusa taksona *aeneus* grupe vrsta

Vrsta		<i>M. aeneus</i> A		<i>M. aeneus</i> B	<i>M. aeneus</i> C	
Populacija		AEADUR	AEAMOR	AEBKOP	AECDUR	AECMOR
Lokus	Genotip					
<i>Gpi</i>	<i>i/i</i>	-	-	-	-	0,167
	<i>j/j</i>	0,727	0,684	0,526	1,000	0,500
	<i>k/k</i>	0,273	0,316	0,474	-	0,333
	<i>a/j</i>	-	-	-	-	-
<i>Had</i>	<i>h/h</i>	-	-	-	-	-
	<i>m/m</i>	1,000	1,000	1,000	-	-
	<i>n/n</i>	-	-	-	0,059	-
	<i>q/q</i>	-	-	-	0,941	1,000
	<i>r/r</i>	-	-	-	-	-
	<i>m/q</i>	-	-	-	-	-
	<i>n/r</i>	-	-	-	-	-
<i>Sod-1</i>	<i>d/d</i>	-	-	-	0,125	-
	<i>e/e</i>	-	-	-	0,562	0,500
	<i>ff</i>	0,571	0,300	1,000	-	-
	<i>h/h</i>	-	0,300	-	-	-
	<i>d/e</i>	-	-	-	0,313	0,500
	<i>f/h</i>	0,429	0,400	-	-	-

Tabela 12. (nastavak)

Vrsta		<i>M. cinereus</i> A		<i>M. cinereus</i> B		<i>M. desaturinus</i>	<i>M. funestus</i>
Populacija		CAKOP	CAŠAR	CBDUR	CBPRO	DEKOP	FUMOR
Lokus	Genotip						
<i>Gpi</i>	<i>i/i</i>	-	-	-	-	0,882	0,300
	<i>j/j</i>	0,909	0,800	0,955	-	0,118	0,600
	<i>k/k</i>	0,091	0,200	-	1,000	-	0,100
	<i>a/j</i>	-	-	0,045	-	-	-
<i>Had</i>	<i>h/h</i>	-	-	-	-	1,000	-
	<i>m/m</i>	0,487	0,400	-	-	-	-
	<i>n/n</i>	-	-	-	-	-	0,882
	<i>q/q</i>	0,054	0,400	-	-	-	0,118
	<i>r/r</i>	-	-	0,973	1,000	-	-
	<i>m/q</i>	0,459	0,200	-	-	-	-
	<i>n/r</i>	-	-	0,027	-	-	-
<i>Sod-1</i>	<i>d/d</i>	1,000	1,000	1,000	0,667	-	-
	<i>e/e</i>	-	-	-	0,333	1,000	0,053
	<i>ff</i>	-	-	-	-	-	0,947
	<i>h/h</i>	-	-	-	-	-	-
	<i>d/e</i>	-	-	-	-	-	-
	<i>f/h</i>	-	-	-	-	-	-

Identični aleli osam monomorfnih lokusa (*Fum*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Mdh-1*, *Pgm*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sod-3*) registrovani su u svim analiziranim populacijama *M. avidus* grupe. Lokus *Idh-2* sa species-specifičnim alelima takođe je bio monomorfan, dok je drugi dijagnostički lokus, *Aat*, bio monomorfan u populacijama vrste *M. avidus* A i populacijama ABDUR i ABMAV vrste *M. avidus* B. Lokus *Ao* je bio polimorfan u svim analiziranim populacijama, a *Gpd-2* samo u AADUB i AAPIN. Za razliku od ostalih populacija, *Gpi* lokus je bio monomorfan u AADUB populaciji, *Had* u AADUB i ABMAV i

## Rezultati

*Me* u AADUB, AAPIN i ABMAV. Lokus *Ao*, osim što je bio polimorfan u svim analiziranim populacijama, izdvaja se i po najvećem broju registrovanih alela (4). U okviru *M. avidus* A taksona, prema broju zabeleženih alela 16 lokusa izdvaja se AAMOR populacija (21), zatim slede AAPIN (19) i na kraju AADUB (18). U populaciji ABDUB vrste *M. avidus* B detektovan je najveći broj alela (23), potom slede ABPIN (22), ABDUR (21) i ABMAV (21) populacije (Tab. 13).

Tabela 13. Frekvencija alela varijabilnih lokusa taksona *M. avidus* A i *M. avidus* B

Vrsta		<i>M. avidus</i> A			<i>M. avidus</i> B			
Populacija		AAMOR	AADUB	AAPIN	ABDUB	ABDUR	ABMAV	ABPIN
Lokus	Alel							
<i>Aat</i>	<i>e</i>	1,000	1,000	1,000	0,091	-	-	0,083
	<i>f</i>	-	-	-	0,909	1,000	1,000	0,917
<i>Ao</i>	<i>a</i>	0,182	-	0,167	-	-	0,059	0,154
	<i>b</i>	0,682	0,500	0,666	0,286	0,400	0,471	0,615
	<i>c</i>	0,136	0,500	0,167	0,500	0,600	0,411	0,231
	<i>d</i>	-	-	-	0,214	-	0,059	-
<i>Gpd-2</i>	<i>e</i>	1,000	0,929	0,833	1,000	1,000	1,000	1,000
	<i>f</i>	-	-	0,167	-	-	-	-
	<i>i</i>	-	0,071	-	-	-	-	-
<i>Gpi</i>	<i>i</i>	-	-	0,750	0,077	0,167	0,538	0,917
	<i>j</i>	0,944	1,000	0,250	0,846	0,667	0,308	0,083
	<i>l</i>	0,056	-	-	0,077	0,167	0,154	-
<i>Had</i>	<i>e</i>	0,942	1,000	0,929	0,875	0,875	1,000	0,800
	<i>i</i>	0,039	-	-	0,125	0,125	-	0,200
	<i>j</i>	0,019	-	0,071	-	-	-	-
<i>Idh-2</i>	<i>d</i>	1,000	1,000	1,000	-	-	-	-
	<i>g</i>	-	-	-	1,000	1,000	1,000	1,000
<i>Mdh-2</i>	<i>e</i>	1,000	0,857	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	<i>f</i>	-	0,143	-	-	-	-	-
<i>Me</i>	<i>e</i>	0,167	-	-	-	-	-	-
	<i>f</i>	0,500	1,000	1,000	0,684	0,667	-	0,800
	<i>g</i>	0,333	-	-	0,316	0,333	1,000	0,200

Tabela 14. Frekvencija genotipova lokusa taksona *M. avidus* A i *M. avidus* B

Vrsta		<i>M. avidus</i> A			<i>M. avidus</i> B			
Populacija		AAMOR	AADUB	AAPIN	ABDUB	ABDUR	ABMAV	ABPIN
Lokus	Genotip							
<i>Gpd-2</i>	<i>e/e</i>	1,000	0,857	0,833	1,000	1,000	1,000	1,000
	<i>f/f</i>	-	-	0,167	-	-	-	-
	<i>e/i</i>	-	0,143	-	-	-	-	-
<i>Had</i>	<i>e/e</i>	0,922	1,000	0,857	0,875	0,875	1,000	0,800
	<i>i/i</i>	0,039	-	-	0,125	0,125	-	0,200
	<i>e/j</i>	0,039	-	0,143	-	-	-	-

Heterozigotni genotipovi lokusa *Gpd-2* i *Had* registrovani su samo u populacijama vrste *M. avidus* A. U lokusu *Gpd-2*, za razliku od *Had* lokusa, registrovan je heterozigotni genotip populacije

## Rezultati

AAPIN. Aleli *Gpd-2<sup>i</sup>* i *Had<sup>j</sup>* registrovani su samo u kombinaciji sa drugim alelima, obrazujući *Gpd-2<sup>ei</sup>* i *Had<sup>ej</sup>* genotipove (Tab. 14).

U populacijama vrste *Cheilosia vernalis* 25% analiziranih lokusa je bilo monomorfno (*Fum*, *Gpd-2* i *Idh-1*). Lokusi *Gpi* i *Had* bili su polimorfni u svim analiziranim populacijama, dok su *Hk-2*, *Hk-3* i *Sod-1* bili polimorfni samo u CVMOR, odnosno, CVFG. *Pgm* lokus je bio monomorfan u CVMOR populaciji, *Idh-2* u CVMOR i CVKOP, *Mdh-1* u CVMOR i CVFG, a *Mdh-2* u CVMOR i CVDUR. Na osnovu broja alela (4) i genotipova izdvajaju se *Gpi*, *Had* i *Pgm* lokusi. Od 6 genotipova *Pgm* lokusa, 5 je registrovano u CVDUR populaciji. Od ukupno 5 genotipova lokusa *Gpi*, po 4 genotipa, je detektovano u CVKOP i CVFG populacijama i svi genotipovi (4) lokusa *Had* u CVDUR populaciji. Najveći broj alela zabeležen je u CVFG populaciji (22), zatim slede CVDUR (21), CVKOP (19) i na kraju, CVMOR (17) (Tab. 15).

Tabela 15. Frekvencija alela varijabilnih lokusa populacija vrste *Ch. vernalis*

Lokus	Alel	CVMOR	CVDUR	CVKOP	CVFG
<i>Gpi</i>	<i>b</i>	-	0,045	0,500	0,019
	<i>f</i>	0,043	-	-	0,038
	<i>g</i>	0,239	0,333	0,200	0,231
	<i>h</i>	0,717	0,621	0,300	0,712
<i>Had</i>	<i>k</i>	0,115	0,023	-	-
	<i>o</i>	0,885	0,886	0,875	0,350
	<i>p</i>	-	0,045	-	0,500
	<i>s</i>	-	0,045	0,125	0,150
<i>Hk-2</i>	<i>e</i>	0,214	-	-	-
	<i>f</i>	0,786	1,000	1,000	1,000
<i>Hk-3</i>	<i>e</i>	0,214	-	-	-
	<i>f</i>	0,786	1,000	1,000	1,000
<i>Idh-2</i>	<i>e</i>	1,000	0,944	1,000	0,980
	<i>g</i>	-	0,056	-	0,020
<i>Mdh-1</i>	<i>a</i>	1,000	0,794	0,800	1,000
	<i>b</i>	-	0,206	0,200	-
<i>Mdh-2</i>	<i>a</i>	-	-	-	0,167
	<i>b</i>	1,000	1,000	0,667	0,833
	<i>c</i>	-	-	0,333	-
<i>Pgm</i>	<i>a</i>	-	0,015	0,200	-
	<i>b</i>	-	0,132	-	0,040
	<i>c</i>	1,000	0,750	0,400	0,440
	<i>e</i>	-	-	0,400	0,520
<i>Sod-1</i>	<i>a</i>	1,000	1,000	1,000	0,944
	<i>c</i>	-	-	-	0,056

Heterozigotni genotipovi lokusa *Sod-1* i *Pgm* registrovani su jedino u CVFG, odnosno, CVDUR populaciji. U svim populacijama u lokusu *Had* prisutne su heterozigotne jedinke. Heterozigoti lokusa *Gpi* nisu zabeleženi u CVMOR populaciji, a lokusa *Idh-2* u CVMOR i CVKOP (Tab. 16).

Tabela 16. Frekvencija genotipova varijabilnih lokusa vrste *Ch. vernalis*

Lokus	Genotip	CVMOR	CVDUR	CVKOP	CVFG
<i>Gpi</i>	<i>b/b</i>	-	-	0,400	-
	<i>f/f</i>	0,043	-	-	0,038
	<i>g/g</i>	0,239	0,333	0,200	0,231
	<i>h/h</i>	0,717	0,576	0,200	0,693
	<i>b/h</i>	-	0,091	0,200	0,038
<i>Had</i>	<i>o/o</i>	0,769	0,818	0,750	0,200
	<i>p/p</i>	-	0,045	-	0,500
	<i>k/o</i>	0,231	0,045	-	-
	<i>o/s</i>	-	0,092	0,250	0,300
<i>Idh-2</i>	<i>e/e</i>	1,000	0,889	1,000	0,960
	<i>e/g</i>	-	0,111	-	0,040
<i>Pgm</i>	<i>a/a</i>	-	-	0,200	-
	<i>b/b</i>	-	0,119	-	0,040
	<i>c/c</i>	1,000	0,735	0,400	0,440
	<i>e/e</i>	-	0,088	0,400	0,520
	<i>a/e</i>	-	0,029	-	-
	<i>b/c</i>	-	0,029	-	-
<i>Sod-1</i>	<i>a/a</i>	1,000	1,000	1,000	0,889
	<i>a/c</i>	-	-	-	0,111

#### 4.1.1.2. Analiza genotipskih frekvencija

Kod lokusa sa registrovanim heterozigotnim genotipovima u populacijama vrsta *ruficornis* grupe, utvrđeno je da je vrednost dobijene heterozigotnosti veća od očekivane frekvencije u LDUB (*Gpd-2*, *Gpi*), RUDUB (*Gpi*) i CVP (*Pgm*). Negativna vrednost Indeksa fikasacije, kao indikatora viška heterozigota, izračunata je za *Gpd-2* (LDUB i LPIN), *Gpi* (LDUB, LPIN, REDUB, REDUR, RUDUB), *Had* (CDUB) i *Pgm* (CVP, LPIN, RUVV) lokuse, što je za LDUB (*Gpd-2*, *Gpi*), RUDUB (*Gpi*) i CVP (*Pgm*) populacije u saglasnosti sa vrednostima  $D$  parametra (Tab. 18).

$\chi^2$  testom analizirana je značajnost razlika frekvencija genotipskih klasa varijabilnih lokusa od očekivanih prema Hardy-Vajnbergovim proporcijama i utvrđeno je da je razlika statistički značajna u svim varijabilnim lokusima ADUR populacije (Tab. 17; Prilog C). Međutim, ukoliko se ADUR populacija analizira na nivou subpopulacija ADUR1 (Škrčki basen) i ADUR2 (Kanjon Sušice), dobijaju se dugačiji rezultati. Analizirajući značaj razlike između dobijenih i očekivanih genotipskih frekvencija lokusa ADUR1, utvrđeno je da se subpopulacija nalazi u ravnoteži samo za *Gpd-1* lokus, dok od šest varijabilnih lokusa ADUR2 subpopulacije, genotipske frekvencije *Aat* i *Had* lokusa se nalaze u ravnoteži. Parametri  $F$ -statistike ukazuju da je genetička diferencijacija između subpopulacija ( $F_{ST}=0,1207$ ) posledica razlika u frekvenciji alela *Gpi* ( $F_{ST}=0,411$ ), *Pgm* ( $F_{ST}=0,300$ ), *Hk-2*, *Hk-3* ( $F_{ST}=0,275$ ), *Had* ( $F_{ST}=0,249$ ), *Me* ( $F_{ST}=0,164$ ) i *Gpd-1* ( $F_{ST}=0,035$ ) lokusa.

Analizom značajnosti odstupanja genotipskih frekvencija od očekivanih prema Hardy-Vajnbergovom principu, utvrđeno je da se LPIN, RUVV, RUDUR, CVP i CDUB (osim *Pgm* lokusa;  $P<0,05$ ) populacije nalaze u ravnoteži (Tab. 17; Prilog C).

Utvrdeno je da se genotipske frekvencije varijabilnih *Gpd-1*, *Had*, *Me*, *Pgm* i *Mdh-2* lokusa LDUB značajno razlikuju od očekivanih vrednosti, za razliku od *Gpi* i *Gpd-2* lokusa (Tab. 17; Prilog C). Zbog navedenih odstupanja, LDUB, najverovatnije metapopulacija, podeljena je i analizirana u vidu dve deme- lokalne populacije: LDUB1 (Manastirište) i LDUB2 (Malinik).  $\chi^2$  testom izračunato je značajno odstupanje genotipskih frekvencija u odnosu na očekivane za lokuse *Gpd-1*, *Had*, *Me*, *Pgm* ( $P<0,05$ ) i *Mdh-2* ( $P<0,05$ ; nesignifikantna razlika prilikom spajanja fenotipskih klasa) u LDUB1 lokalnoj populaciji, dok su svi varijabilni lokusi (*Gpd-1*, *Gpi*, *Had*, *Mdh-2*, *Pgm*) LDUB2 bili u ravnoteži.

Slična situacija dobijena je analizom značajnosti odstupanja genotipskih frekvencija varijabilnih lokusa u REDUB metapopulaciji. Značajna razlika između analiziranih genotipskih frekvencija utvrđena je za *Gpd-1*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Me* i *Pgm*, za razliku od *Gpi* lokusa (Tab. 17; Prilog C). Zatim je urađen  $\chi^2$  test u okviru dve grupe jedinki- deme: REDUB1 (Demizlok) i REDUB2 (Malinik). Kao i u analizi lokalnih populacija metapopulacije LDUB, dobijeni su slični rezultati. Nisu utvrđena značajna odstupanja analiziranih genotipskih frekvencija *Pgm* lokusa, za razliku od *Me* lokusa u REDUB1, dok su u REDUB2 lokalnoj populaciji genotipske frekvencije lokusa *Gpd-1*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Had*, *Me* i *Pgm* značajno odstupale od očekivanih prema Hardy-Vajnbergovom principu.

Tabela 17.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populacijama vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa i vrste *Cheilosia vernalis*

	<i>Aat</i>	<i>Ao</i>	<i>Fum</i>	<i>Gpd-1</i>	<i>Gpd-2</i>	<i>Gpi</i>	<i>Had</i>	<i>Hk-2</i>	<i>Hk-3</i>
ADUR	**	-	-	***	-	***	***	***	***
CDUB	-	-	-	ns.	-	-	ns.	-	-
CVP	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LDUB	-	-	-	***	ns.	ns.	***	-	-
LPIN	-	-	-	-	ns.	ns.	-	-	-
REDUB	-	-	-	***	-	ns.	*	***	***
REDUR	-	-	-	-	-	ns.	ns.	-	-
RUVP	-	-	-	-	-	-	-	-	-
RUDUB	ns.	-	-	***	***	ns.	***	***	***
RUDUR	ns.	-	-	ns.	-	-	-	ns.	ns.
AEADUR	-	-	*	-	-	**	-	-	-
AEAMOR	-	-	-	-	-	***	-	-	-
AEBKOP	-	-	-	-	-	***	-	-	-
AECDUR	***	-	-	-	-	-	*	-	-
AECMOR	ns.	-	-	-	-	ns.	-	-	-
CAKOP	-	-	-	-	-	***	ns.	-	-
CAŠAR	-	-	-	-	-	ns.	ns.	-	-
CBDUR	***	-	-	-	-	ns.	ns.	-	-
CBPRO	-	-	ns.	-	-	-	-	-	-
DEKOP	-	-	-	-	-	***	-	-	-
FUMOR	-	-	-	-	-	***	***	-	-
AAMOR	-	***	-	-	-	**	**	-	-
AADUB	-	*	-	-	ns.	-	-	-	-
AAPIN	-	ns.	-	-	ns.	ns.	ns.	-	-
ABDUB	*	***	-	-	-	**	***	-	-
ABDUR	-	ns.	-	-	-	ns(*)	ns.	-	-
ABMAV	-	***	-	-	-	***	-	-	-
ABPIN	*	***	-	-	-	*	***	-	-
CVMOR	-	-	-	-	-	***	ns.	***	***
CVDUR	-	-	-	-	-	***	ns(*)	-	-
CVKOP	-	-	-	-	-	ns.	ns.	-	-
CVFG	-	-	-	-	-	***	ns. (**)	-	-

Testiranjem značajnosti razlike dobijenih od očekivanih vrednosti genotipskih frekvencija u RUDUB metapopulaciji utvrđeno je postojanje signifikatnog odstupanja frekvencija svih varijabilnih lokusa, osim *Aat* i *Gpi* lokusa (Tab. 17; Prilog C). Međutim, kada je urađena analiza na nivou grupa jedinki, lokalnih populacija, RUDUB1 (Manastirište) i RUDUB2 (Malinik) utvrđeno je da ne postoji signifikantna razlika genotipskih frekvencija *Aat* i *Gpi* lokusa u RUDUB1 i u *Gpd-1*, *Gpi* i *Pgm* lokusima RUDUB2.

Tabela 17. (nastavak)

	<i>Idh-2</i>	<i>Mdh-1</i>	<i>Mdh-2</i>	<i>Me</i>	<i>Pgm</i>	<i>Sod-1</i>
ADUR	-	-	-	***	***	-
CDUB	-	-	-	ns.	*	-
CVP	-	-	-	ns.	ns.	-
LDUB	-	-	***	***	***	-
LPIN	-	-	-	ns.	ns.	-
REDUB	-	-	-	***	***	-
REDUR	-	-	-	*(ns)	** (ns.)	-
RUVP	-	-	-	ns.	ns.	-
RUDUB	-	-	***	***	***	-
RUDUR	-	-	-	ns.	ns.	-
AEADUR	-	-	-	*	-	ns.
AEAMOR	-	-	***	-	-	ns.
AEBKOP	-	**	-	***	-	-
AECDUR	-	-	-	***	***	ns.
AECMOR	-	-	ns.	ns.	-	ns.
CAKOP	-	-	-	***	***	-
CAŠAR	-	-	-	-	-	-
CBDUR	-	-	-	-	-	-
CBPRO	-	-	ns.	ns.	-	ns.
DEKOP	-	-	-	-	-	-
FUMOR	***	-	-	***	-	**
AAMOR	-	-	-	***	-	-
AADUB	-	-	ns.	-	-	-
AAPIN	-	-	-	-	-	-
ABDUB	-	-	-	***	-	-
ABDUR	-	-	-	**	-	-
ABMAV	-	-	-	-	-	-
ABPIN	-	-	-	***	-	-
CVMOR	-	-	-	-	-	-
CVDUR	ns.	***	-	-	***	-
CVKOP	-	ns.	*	-	ns. (**)	-
CVFG	ns.	-	***	-	***	ns.

#značajnost odstupanja fenotipskih klasa

ns.=nesignifikantno

\*\*\* = signifikantno za  $P \leq 0,001$ \*\* = signifikantno za  $P \leq 0,01$ \* = signifikantno za  $P \leq 0,05$ 

## značajnost odstupanja spojenih fenotipskih klasa (ns.); (\*\*); (\*)

## Rezultati

Tabela 18. Odstupanje genotipskih frekvencija deset varijabilnih lokusa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže populacija *M. ruficornis* grupe vrsta

Lokus	Vrsta	Populacija	$H_o$	$H_e$	$F_{is}$	$D$	$\chi^2$	$P$	
Aat	<i>M. armipes</i>	ADUR	0	5,714	1,000	-1,000	12,07	-	
	<i>M. ruficornis</i>	RUDUB	0	1,714	1,000	-1,000	5,22	-	
		RUDUR	0	1,333	1,000	-1,000	3,56	-	
Gpd-1	<i>M. armipes</i>	ADUR	0	13,231	1,000	-1,000	40,99	-	
	<i>M. crymensis</i>	CDUB	0	1,333	1,000	-1,000	3,56	-	
	<i>M. loewi</i>	LDUB	0	11,243	1,000	-1,000	31,76	-	
	<i>M. recurvus</i>	REDUB	0	9,486	1,000	-1,000	25,69	-	
	<i>M. ruficornis</i>	RUDUB	0	9,486	1,000	-1,000	25,69	-	
		RUDUR	0	1,600	1,000	-1,000	4,32	-	
Gpd-2	<i>M. loewi</i>	LDUB	12	11,294	-0,083	0,062	0,11	ns.	
		LPIN	1	1,000	-0,111	0,000	0,00	ns.	
	<i>M. ruficornis</i>	RUDUB	0	5,412	1,000	-1,000	27,03	-	
Gpi	<i>M. armipes</i>	ADUR	0	7,082	1,000	-1,000	32,02	-	
	<i>M. loewi</i>	LDUB	11	9,070	-0,234	0,213	1,36	ns.	
		LPIN	1	1,000	-0,143	0,000	0,00	ns.	
	<i>M. recurvus</i>	REDUB	1	1,000	-0,019	0,000	0,00	ns.	
		REDUR	1	1,000	-0,067	0,000	0,00	ns.	
	<i>M. ruficornis</i>	RUDUB	4	3,765	-0,083	0,062	0,11	ns.	
Had	<i>M. armipes</i>	ADUR	1	4,649	0,781	-0,785	18,50	***	
	<i>M. crymensis</i>	CDUB	1	1,000	-0,091	0,000	0,00	ns.	
	<i>M. loewi</i>	LDUB	1	8,512	0,880	-0,883	34,09	***	
	<i>M. recurvus</i>	REDUB	7	9,196	0,224	-0,239	2,09	ns.	
		REDUR	1	4,333	0,758	-0,769	12,04	***	
	<i>M. ruficornis</i>	RUDUB	3	7,314	0,582	-0,590	19,93	***	
Hk	<i>M. armipes</i>	ADUR	0	14,644	1,000	-1,000	31,03	-	
	<i>M. recurvus</i>	REDUB	0	3,742	1,000	-1,000	28,39	-	
	<i>M. ruficornis</i>	RUDUB	0	3,676	1,000	-1,000	20,04	-	
		RUDUR	0	1,778	1,000	-1,000	6,17	-	
Mdh-2	<i>M. loewi</i>	LDUB	3	6,388	0,521	-0,530	12,10	***	
	<i>M. ruficornis</i>	RUDUB	0	3,774	1,000	-1,000	28,03	-	
Me	<i>M. armipes</i>	ADUR	0	17,493	1,000	-1,000	41,42	-	
	<i>M. crymensis</i>	CDUB	0	3,385	1,000	-1,000	14,34	-	
		CVP	0	3,556	1,000	-1,000	11,62	-	
		LDUB	0	6,902	1,000	-1,000	27,03	-	
	<i>M. loewi</i>	LPIN	0	2,667	1,000	-1,000	6,17	-	
		<i>M. recurvus</i>	REDUB	0	5,362	1,000	-1,000	25,03	-
			REDUR	0	1,913	1,000	-1,000	13,07	-
	<i>M. ruficornis</i>	RUVP	0	1,600	1,000	-1,000	4,32	-	
		RUDUB	0	15,623	1,000	-1,000	45,41	-	
		RUDUR	0	3,111	1,000	-1,000	11,41	-	
Pgm	<i>M. armipes</i>	ADUR	0	1,961	1,000	-1,000	27,03	-	
	<i>M. crymensis</i>	CDUB	0	3,077	1,000	-1,000	8,12	-	
		CVP	2	1,778	-0,250	0,125	0,10	ns.	
		LDUB	7	17,089	0,581	-0,590	23,54	***	
	<i>M. loewi</i>	LPIN	2	2,200	-0,091	-0,091	0,06	ns.	
		<i>M. recurvus</i>	REDUB	0	12,488	1,000	-1,000	33,70	-
	REDUR		1	9,240	0,887	-0,892	25,40	***	
	<i>M. ruficornis</i>	RUVP	1	1,000	-0,143	0,000	0,000	ns.	
		RUDUB	2	12,780	0,840	-0,844	33,66	***	
		RUDUR	0	1,600	1,000	-1,000	4,32	-	

ns. = nesignifikantno; \*\*\* = signifikantno za  $P \leq 0,00$ ;  $H_o$  = Frekvencija dobijene heterozigotnosti;  $H_e$  = Očekivana heterozigotnost;  $F_{is}$  = indeks fikasacije (Wright, 1951);  $D$  = koeficijent prema Selander-

Dobijena vrednost heterozigota u populacijama vrsta *aeneus* grupe bila je veća od očekivane u CAKOP (*Had*), AEADUR (*Sod-1*) i u AECMOR (*Sod-1*). Negativna vrednost Indeksa fiksacije koja ukazuje na višak heterozigota, zabeležena je u lokusu *Gpi* CBDUR populacije, *Had* lokusu CAKOP i CBDUR i u *Sod-1* lokusu AEADUR i AECMOR populacija, dok je pozitivna vrednost *D* parametra koja takođe, ukazuje na višak heterozigota, utvrđena u svim navedenim populacijama osim u lokusima *Gpi* i *Had* populacije CBDUR ( $D=0$ ) (Tab. 19).

Analizom značajnosti odstupanja frekvencije svih fenotipskih klasa varijabilnih lokusa populacija vrsta *aeneus* grupe od očekivanih vrednosti,  $\chi^2$  testom utvrđeno je da ne postoji statistički značajna razlika samo za *Gpi* lokus CBDUR populacije, *Had* lokus populacija *cinereus* kompleksa (CAKOP, CAŠAR, CBDUR) i za *Sod-1* lokus AEAMOR, AEADUR i AECDUR populacije *aeneus* kompleksa (Tab. 17; Prilog C).

Podelom CAKOP metapopulacije na dve deme i analizom ravnoteže prema Hardy-Vajnbergovom zakonu utvrđena je promena u odnosu na celu metapopulaciju samo na nivou značajnosti  $P<0,05$ , za lokus *Gpi*.

Takođe je izvršena podela populacije FUMOR (odstupanja su signifikantna u svim varijabilnim lokusima) na subpopulaciju jedinki, FUMOR1 (koja potiče iz VIII i IX meseca) i na FUMOR2 subpopulaciju (V mesec). Značajne razlike nisu utvrđene, osim što, za razliku od populacije, u subpopulacijama nisu zabeležene signifikantne razlike u odstupanju analiziranih frekvenija FUMOR1 za *Sod-1* lokus i nivo značajnosti,  $P<0,05$ , je bio za *Gpi* lokus u FUMOR2.

Tabela 19. Odstupanje genotipskih frekvencija deset varijabilnih lokusa od Hardi-Vajnbergove ravnoteže populacija *M. aeneus* grupe vrsta

Lokus	Vrsta	Populacija	$H_o$	$H_e$	$F_{is}$	$D$	$\chi^2$	$P$
Aat	<i>M. aeneus</i> C	AECDUR	0	4,966	1,000	-1,000	16,05	-
		AECMOR	0	1,818	1,000	-1,000	7,14	-
	<i>M. cinereus</i> B	CBDUR	0	1,973	1,000	-1,000	38,02	-
Fum	<i>M. aeneus</i> A	AEADUR	0	1,905	1,000	-1,000	12,07	-
	<i>M. cinereus</i> B	CBPRO	0	1,714	1,000	-1,000	5,22	-
Gpi	<i>M. aeneus</i> A	AEADUR	0	4,571	1,000	-1,000	12,07	-
		AEAMOR	0	8,432	1,000	-1,000	20,04	-
	<i>M. aeneus</i> B	AEBKOP	0	9,730	1,000	-1,000	20,04	-
	<i>M. aeneus</i> C	AECMOR	0	4,000	1,000	-1,000	12,90	-
	<i>M. cinereus</i> A	CAKOP	0	3,721	1,000	-1,000	23,04	-
		CAŠAR	0	1,778	1,000	-1,000	6,17	-
	<i>M. cinereus</i> B	CBDUR	1	1,000	-0,023	0,000	0,00	ns.
	<i>M. desuturinus</i>	DEKOP	0	3,636	1,000	-1,000	18,05	-
<i>M. funestus</i>	FUMOR	0	11,077	1,000	-1,000	33,41	-	
Had	<i>M. aeneus</i> C	AECDUR	0	1,939	1,000	-1,000	18,05	-
	<i>M. cinereus</i> A	CAKOP	17	15,247	-0,130	0,115	0,50	ns.
		CAŠAR	1	2,778	0,600	-0,640	2,53	ns.
	<i>M. cinereus</i> B	CBDUR	1	1,000	-0,014	0,000	0,00	ns.
<i>M. funestus</i>	FUMOR	0	3,636	1,000	-1,000	18,05	-	
Idh-2	<i>M. funestus</i>	FUMOR	0	6,698	1,000	-1,000	23,04	-
Mdh-1	<i>M. aeneus</i> B	AEBKOP	0	1,931	1,000	-1,000	16,05	-
Mdh-2	<i>M. aeneus</i> A	AEAMOR	0	1,961	1,000	-1,000	27,03	-
	<i>M. aeneus</i> C	AECMOR	0	1,714	1,000	-1,000	5,22	-
	<i>M. cinereus</i> B	CBPRO	0	2,286	1,000	-1,000	5,22	-
Me	<i>M. aeneus</i> A	AEADUR	0	1,905	1,000	-1,000	12,07	-
	<i>M. aeneus</i> B	AEBKOP	0	5,511	1,000	-1,000	37,49	-
	<i>M. aeneus</i> C	AECDUR	0	3,613	1,000	-1,000	17,05	-
		AECMOR	0	3,556	1,000	-1,000	11,62	-
	<i>M. cinereus</i> A	CAKOP	0	15,831	1,000	-1,000	59,08	-
	<i>M. cinereus</i> B	CBPRO	0	1,600	1,000	-1,000	4,32	-
<i>M. funestus</i>	FUMOR	0	9,949	1,000	-1,000	28,00	-	
Pgm	<i>M. aeneus</i> C	AECDUR	0	6,069	1,000	-1,000	16,05	-
	<i>M. cinereus</i> A	CAKOP	0	18,411	1,000	-1,000	38,02	-
Sod-1	<i>M. aeneus</i> A	AEADUR	2	1,846	-0,167	0,083	0,06	ns.
		AEAMOR	9	11,233	0,180	-0,199	0,91	ns.
	<i>M. aeneus</i> C	AECDUR	5	6,677	0,227	-0,251	1,08	ns.
		AECMOR	2	1,714	-0,333	0,167	0,15	ns.
	<i>M. cinereus</i> B	CBPRO	0	1,600	1,000	-1,000	4,32	-
<i>M. funestus</i>	FUMOR	0	1,946	1,000	-1,000	20,04	-	

ns. = nesignifikantno;  $H_o$  = Frekvencija dobijene heterozigotnosti;  $H_e$  = Očekivana heterozigotnost;  $F_{is}$  = indeks fiksacije (Wright, 1978);  $D$  = koeficijent prema Selander-u

Analizom genotipskih frekvencija u populacijama vrsta *avidus* grupe utvrđena je statistički značajna razlika odstupanja frekvencija svih genotipskih klasa varijabilnih lokusa u odnosu na očekivane u svim populacijama, osim u AADUB populaciji za *Gpd-2* lokus i u AAPIN populaciji za *Had* lokus (Tab. 17; Prilog C).

Takođe je izračunato da Indeks fiksacije ukazuje na višak homozigota ( $F_{is} > 0$ ) u svim populacijama svih varijabilnih lokusa, osim u *Gpd-2* lokusu u AADUB populaciji i u *Had* lokusu u

## Rezultati

AAPIN populaciji. Jedini lokus koji je imao negativnu vrednost  $D$  parametra (=višak heterozigota) bio je *Gpd-2* u AADUB populaciji, dok je  $D=0$  jedino bio u *Had* lokusu AAPIN populacije (Tab. 20).

Kao i u populacijama vrsta *ruficornis* i *aeneus* grupe, i populacije vrsta *avidus* grupe su, gde je bilo moguće, bile podeljene na subpopulacije i urađen je  $\chi^2$  test značajnosti odstupanja genotipskih frekvencija. Tako je AAMOR populacija podeljena na dve subpopulacije, AAMOR1 ("prolećna" generacija) i AAMOR2 ("letnja" generacija). Za razliku od AAMOR1 subpopulacije gde nisu zabeležene promene u odnosu na rezultate cele populacije, u AAMOR2 subpopulaciji utvrđeno je nepostojanje signifikantne razlike između genotipskih frekvencija za *Ao* i *Had* lokuse i za *Gpi* i *Me* (samo za  $P<0,05$ ) lokuse.

Metapopulacija ABDUB je na osnovu staništa podeljena na dve deme ABDUB1 (Malinik) i ABDUB2 (Klisura Lazareve reke). Za ABDUB1 su utvrđene promene, u odnosu na rezultate cele metapopulacije za lokuse *Ao* i *Aat* lokuse, bez značajnih razlika, a za ABDUB2 za *Gpi* lokus.

Tabela 20. Odstupanje genotipskih frekvencija sedam varijabilnih lokusa od Hardi-Vajnbergove ravnoteže populacija vrsta *M. avidus* grupe (*M. avidus* A i *M. avidus* B)

Lokus	Vrsta	Populacija	$H_o$	$H_e$	$F_{is}$	$D$	$\chi^2$	$P$
<i>Aat</i>	<i>M. avidus</i> B	ABDUB	0	1,905	1,000	-1,000	12,07	-
		ABPIN	0	1,913	1,000	-1,000	13,07	-
<i>Ao</i>	<i>M. avidus</i> A	AAMOR	0	10,884	1,000	-1,000	40,69	-
		AADUB	0	3,273	1,000	-1,000	7,14	-
		AAPIN	0	3,273	1,000	-1,000	12,85	-
	<i>M. avidus</i> B	ABDUB	0	9,037	1,000	-1,000	28,63	-
		ABDUR	0	2,667	1,000	-1,000	6,17	-
		ABMAV	0	10,545	1,000	-1,000	31,54	-
		ABPIN	0	7,360	1,000	-1,000	25,21	-
<i>Gpd-2</i>	<i>M. avidus</i> A	AADUB	1	1,000	-0,077	0,000	0,00	ns.
		AAPIN	0	1,818	1,000	-1,000	7,14	-
<i>Gpi</i>	<i>M. avidus</i> A	AAMOR	0	1,943	1,000	-1,000	19,04	-
		AAPIN	0	1,714	1,000	-1,000	5,22	-
	<i>M. avidus</i> B	ABDUB	0	3,680	1,000	-1,000	23,65	-
		ABDUR	0	3,273	1,000	-1,000	12,85	-
		ABMAV	0	8,000	1,000	-1,000	24,97	-
		ABPIN	0	1,913	1,000	-1,000	13,07	-
<i>Had</i>	<i>M. avidus</i> A	AAMOR	1	2,922	0,651	-0,658	17,83	***
		AAPIN	1	1,000	-0,077	0,000	0,00	ns.
	<i>M. avidus</i> B	ABDUB	0	3,613	1,000	-1,000	17,05	-
		ABDUR	0	1,867	1,000	-1,000	9,10	-
		ABPIN	0	4,966	1,000	-1,000	16,05	-
<i>Mdh-2</i>	<i>M. avidus</i> A	AADUB	0	1,846	1,000	-1,000	8,12	-
<i>Me</i>	<i>M. avidus</i> A	AAMOR	0	14,979	1,000	-1,000	45,21	-
		ABDUB	0	8,432	1,000	-1,000	20,04	-
	<i>M. avidus</i> B	ABDUR	0	4,235	1,000	-1,000	10,09	-
		ABPIN	0	4,966	1,000	-1,000	16,05	-

ns. = nesignifikantno; \*\*\* = signifikantno za  $P \leq 0,001$ ;  $H_o$  = Frekvencija dobijena heterozigotnosti;  $H_e$  = Očekivana heterozigotnost;  $F_{is}$  = indeks fikasacije (Wright, 1978);  $D$  = koeficijent prema Selander-u

$\chi^2$  testom za analizu značajnosti odstupanja frekvencija svih fenotipskih klasa varijabilnih lokusa od očekivanih prema Hardy-Vajnsbergovom zakonu utvrđena je signifikatna razlika za *Gpi* lokus u svim populacijama, osim u CVKOP populaciji, *Hk* lokuse u CVMOR populaciji, *Mdh-1* lokus u CVDUR populaciji, *Mdh-2* lokus u CVFG i CVKOP (samo za  $P < 0,05$ ) i *Pgm* lokus u CVFG i CVDUR. U populacijama sa varijabilnim lokusima *Had* i *Idh-2* nisu registrovana značajna odstupanja, kao ni u CVKOP populaciji za *Pgm* i *Mdh-1*. Znači, u CVMOR populaciji postoje signifikatne razlike analiziranih frekvencija *Gpi* i *Hk* lokusa, za razliku od *Had* lokusa; u CVDUR populaciji od pet varijabilnih lokusa, genotipske frekvencije tri lokusa se ne nalaze u ravnoteži (*Gpi*, *Pgm*, *Mdh-1*); u CVKOP populaciji su u pitanju *Gpi*, *Pgm* i *Mdh-1* (od 5 lokusa) i u CVFG populaciji, 50% genotipskih frekvencija varijabilnih lokusa nije u saglasnosti sa Hardy-Vajnsbergovim principom (*Gpi*, *Mdh-2*, *Pgm*) (Tab. 17; Prilog C).

Indeks fikasacije ( $F_i$ ) ukazuje na povećani broj homozigota ( $F_i > 0$ ) u svim lokusima svih analiziranih populacija, osim u *Had* lokusu CVMOR i CVKOP populacija, u *Idh-2* lokusu CVDUR i CVFG i u *Sod-1* lokusu CVFG populacije. Navedeni rezultati su u saglasnosti sa  $D$  parametrom. Pozitivna vrednost  $D$  parametra ukazuje na višak heterozigotnih genotipova u *Had* lokusu CVMOR populacije, u *Idh-2* lokusu CVDUR i u *Sod-1* lokusu CVFG populacije, dok je vrednost  $D=0$  u *Had* lokusu CVKOP populacije i u *Idh-2* lokusu CVFG populacije (Tab. 21).

Populacija poreklom iz Morinja, a jedinke sakupljane marta meseca 1995., 1997. i 1998. godine, podeljena je na tri subpopulacije i analizirana je značajnost odstupanja dobijenih od očekivanih genotipskih frekvencija prema Hardy-Vajnsbergovom zakonu. Utvrđeno je da ne postoji razlika na nivou subpopulacija u odnosu na rezultate dobijene analizom cele populacije.  $F$  statistikom analizirana je hijerarhijska struktura CVMOR populacije. Vrednost standardizovane varijanse frekvencije alela ukazuje na značajnu genetičku substrukturnost populacije CVMOR ( $F_{ST}=0,377$ ). Poređenjem CM1 (iz 1995. god.) i CM2 (1997. god.) subpopulacija je utvrđen značajan stepen genetičke diferencijacije ( $F_{ST}=0,330$ ). 33% varijanse frekvencije alela između subpopulacija uzrokovano je alelima *Gpi*, *Had*, *Hk-2* i *Hk-3* lokusa. Međutim, poređenjem CM2 i CM3 (1998) subpopulacija nije izračunata značajna genetička diferencijacija ( $F_{ST}=-0,063$ ). Analizom parametara genetičke strukture subpopulacija utvrđena je najveća frekvencija polimorfnih lokusa (0,333) i prosečan broj alela po lokusu (1,4) u CM1 subpopulaciji, potom sledi CM3 (0,250; 1,3) i CM2 subpopulacija sa najnižim vrednostima (0,167; 1,2). Za razliku od navedenih parametara, najveću vrednost prosečne dobijene heterozigotnosti imala je CM2 subpopulacija (0,036), zatim sledi CM1 (0,017) i CM3 u kojoj nisu registrovane heterozigotne individue.

Tabela 21. Odstupanje genotipskih frekvencija devet varijabilnih lokusa od Hardi-Vajnbergove ravnoteže populacija *Cheilosia vernalis* vrste

Lokus	Populacija	$H_o$	$H_e$	$F_{is}$	$D$	$\chi^2$	$P$
<i>Gpi</i>	CVMOR	0	19,824	1,000	-1,000	62,38	-
	CVDUR	3	16,785	0,819	-0,821	29,61	***
	CVKOP	1	3,444	0,677	-0,710	5,85	*
	CVFG	1	11,627	0,912	-0,914	33,07	***
<i>Had</i>	CVMOR	6	5,412	-0,130	0,109	0,32	ns.
	CVDUR	3	4,721	0,350	-0,365	6,20	*
	CVKOP	1	1,000	-0,143	0,000	0,00	ns.
	CVFG	3	6,368	0,504	-0,529	5,44	*
<i>Hk-2,3</i>	CVMOR	0	9,600	1,000	-1,000	29,03	-
<i>Idh-2</i>	CVDUR	2	1,943	-0,059	0,029	0,02	ns.
	CVFG	1	1,000	-0,020	0,000	0,00	ns.
<i>Mdh-1</i>	CVDUR	0	11,284	1,000	-1,000	35,02	-
	CVKOP	0	1,778	1,000	-1,000	6,17	-
<i>Mdh-2</i>	CVKOP	0	2,909	1,000	-1,000	7,14	-
	CVFG	0	6,809	1,000	-1,000	25,03	-
<i>Pgm</i>	CVDUR	2	14,119	0,856	-0,858	48,36	***
	CVKOP	0	3,556	1,000	-1,000	11,62	-
	CVFG	0	13,633	1,000	-1,000	32,23	-
<i>Sod-1</i>	CVFG	2	1,943	-0,059	0,029	0,02	ns.

ns. = nesignifikantno

 $H_o$  = Frekvencija dobijene heterozigotnosti $H_e$  = Očekivana heterozigotnost $F_{is}$  = indeks fikasacije (Wright, 1978) $D$  = koeficijent prema Selander-u\*\*\* = signifikantno za  $P \leq 0,001$ \* = signifikantno za  $P \leq 0,05$

#### 4.1.1.3. Analiza asocijacija alela polimorfnih genskih lokusa

Analizom neslučajnih asocijacija alela 8 varijabilnih lokusa (*Aat*, *Gpd-1*, *Gpi*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Me*, *Pgm*) populacije ADUR vrste *M. armipes* utvrđena je statistički značajna gametska neravnoteža između alela 10 parova lokusa. Nivo značajnosti od  $P < 0,05$  je registrovan za parove lokusa: *Had:Hk-2*, *Had:Hk-3*, *Had:Me*, *Me:Pgm*, dok je  $P < 0,001$  izračunat za asocijacije alela parova lokusa; *Gpd-1:Gpi*, *Gpd-1:Hk-2*, *Gpd-1:Hk-3*, *Gpd-1:Me*, *Gpi:Had*, *Hk-2:Hk-3* (Tab. 22).

Tabela 22. Analiza gametske neravnoteže u populaciji ADUR vrste *Merodon armipes*

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Aat : Hk-2</i>	8	0,000	0,00	1	ns.
<i>Aat : Hk-3</i>	8	0,000	0,00	1	ns.
<i>Gpd : 1-Gpi</i>	18	0,304	16,62	2	***
<i>Gpd-1 : Had</i>	18	0,141	2,94	2	ns.
<i>Gpd-1 : Hk-2</i>	20	0,329	22,98	2	***
<i>Gpd-1 : Hk-3</i>	20	0,329	22,98	2	***
<i>Gpd-1 : Me</i>	19	0,309	29,64	4	***
<i>Gpd-1 : Pgm</i>	14	0,215	5,00	2	ns.
<i>Gpi : Had</i>	22	0,485	20,70	1	***
<i>Gpi : Hk-2</i>	25	0,174	3,01	1	ns.
<i>Gpi : Hk-3</i>	25	0,174	3,01	1	ns.
<i>Gpi : Me</i>	27	0,049	0,90	2	ns.
<i>Had : Hk-2</i>	24	0,230	4,18	1	*
<i>Had : Hk-3</i>	24	0,230	4,18	1	*
<i>Had : Me</i>	27	0,183	6,15	2	*
<i>Hk-2 : Hk-3</i>	30	0,999	128,42	1	***
<i>Hk-2 : Me</i>	28	0,146	5,02	2	ns.
<i>Hk-2 : Pgm</i>	20	0,121	1,17	1	ns.
<i>Hk-3 : Me</i>	28	0,146	5,02	2	ns.
<i>Hk-3 : Pgm</i>	20	0,121	1,17	1	ns.
<i>Me : Pgm</i>	22	0,212	8,05	2	*

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

Obrazovanje alelnih asocijacija je analizirano u populacijama vrste *M. crymensis*. Pošto su svi lokusi populacije CMAV bili monomorfni, nije analizirana asocijacija alela. Lokusi *Me* i *Pgm* su bili polimorfni u populaciji CVP i utvrđena je statistički značajna ( $P < 0,05$ ) alelna neravnoteža (Tab. 23). U CDUB populaciji lokusi *Gpd-1*, *Had*, *Me* i *Pgm* su bili polimorfni i analizom alelne asocijacije četiri para lokusa utvrđena je statistički značajna gametska neravnoteža ( $P < 0,001$ ) parova lokusa *Gpd-1:Me* i *Me:Pgm* (Tab. 24).

Tabela 23. Analiza gametske neravnoteže u populaciji CVP vrste *M. crymensis*

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Me : Pgm</i>	5	0,668	6,84	2	*

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

## Rezultati

Tabela 24. Analiza gametske neravnoteže u populaciji CDUB vrste *M. crymensis*

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpd-1 : Me</i>	2	-0,999	32,00	1	***
<i>Had : Me</i>	6	0,288	1,57	2	ns.
<i>Had : Pgm</i>	6	0,379	1,57	1	ns.
<i>Me : Pgm</i>	7	0,502	16,77	2	***

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

U populaciji LDUB vrste *M. loewi* analizirana je vezanost alela sedam varijabilnih lokusa: *Gpd-1*, *Gpd-2*, *Gpi*, *Had*, *Mdh-2*, *Me* i *Pgm*. U poređnom analizom 21 para lokusa utvrđena je statistički značajna gametska neravnoteža u 33% slučajeva. Visoko signifikantna neravnoteža ( $P < 0,001$ ) je registrovana za parove lokusa: *Gpd-1:Gpi*, *Mdh-2:Me* i *Mdh-2:Pgm*, dok je za parove: *Gpd-2:Pgm*, *Gpi:Mdh-2* i *Had:Pgm* izračunata statistički značajna gametska asocijacija na nivou značajnosti  $P < 0,05$  (Tab. 25).

Tabela 25. Analiza gametske neravnoteže u populaciji LDUB vrste *Merodon loewi*

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpd-1 : Gpd-2</i>	19	0,175	3,58	2	ns.
<i>Gpd-1 : Gpi</i>	19	0,103	0,69	2	ns.
<i>Gpd-1 : Had</i>	19	0,329	45,32	6	***
<i>Gpd-1 : Mdh-2</i>	18	0,182	6,70	4	ns.
<i>Gpd-1 : Me</i>	19	0,188	5,38	2	ns.
<i>Gpd-1 : Pgm</i>	14	0,107	3,55	6	ns.
<i>Gpd-2 : Gpi</i>	26	0,341	2,20	1	ns.
<i>Gpd-2 : Had</i>	21	0,196	3,92	4	ns.
<i>Gpd-2 : Mdh-2</i>	25	0,205	4,45	2	ns.
<i>Gpd-2 : Me</i>	26	0,082	0,32	1	ns.
<i>Gpd-2 : Pgm</i>	21	0,280	8,48	3	*
<i>Gpi : Had</i>	21	0,133	1,98	4	ns.
<i>Gpi : Mdh-2</i>	25	0,306	7,64	2	*
<i>Gpi : Me</i>	26	0,089	0,33	1	ns.
<i>Gpi : Pgm</i>	23	0,286	7,17	3	ns.
<i>Had : Mdh-2</i>	20	0,123	4,36	4	ns.
<i>Had : Me</i>	21	0,102	3,83	4	ns.
<i>Had : Pgm</i>	16	0,204	23,61	12	*
<i>Mdh-2 : Me</i>	25	0,289	14,38	2	***
<i>Mdh-2 : Pgm</i>	20	0,241	26,34	6	***
<i>Me : Pgm</i>	21	0,199	9,31	3	*

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

Relativno visok procenat statistički značajne gametske neravnoteže je registrovan u populacijama REDUB (50%) i REDUR (50%) vrste *M. recurvus*. Na visok nivo alelne asocijacije između određenih lokusa populacije REDUB u velikoj meri je uticala vezanost alela *Gpd-1* lokusa i alela ostalih varijabilnih lokusa (*Hk-2*, *Hk-3*, *Me*, *Pgm*), alela lokusa *Had* i *Pgm* sa alelima odgovornih

## Rezultati

za sintezu HK alozima (Tab. 26). Izvršene su četiri uporedne analize asocijacije alela *Gpi*, *Had*, *Me* i *Pgm* varijabilnih lokusa REDUR populacije i utvrđena je statistički značajna gametska neravnoteža između parova lokusa: *Had:Pgm* i *Me:Pgm* (Tab. 27).

Tabela 26. Analiza gametske neravnoteže u populaciji REDUB vrste *M. recurvus*

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpd-1 : Gpi</i>	18	0,253	4,61	2	ns.
<i>Gpd-1 : Had</i>	18	0,174	2,63	2	ns.
<i>Gpd-1 : Hk-2</i>	14	0,281	8,99	2	*
<i>Gpd-1 : Hk-3</i>	14	0,281	8,99	2	*
<i>Gpd-1 : Me</i>	18	0,220	6,42	2	*
<i>Gpd-1 : Pgm</i>	11	0,240	12,78	4	*
<i>Gpi : Had</i>	23	0,238	1,32	1	ns.
<i>Gpi : Hk-2</i>	14	0,083	0,19	1	ns.
<i>Gpi : Hk-3</i>	14	0,083	0,19	1	ns.
<i>Gpi : Me</i>	22	0,073	0,22	1	ns.
<i>Gpi : Pgm</i>	20	0,173	2,27	2	ns.
<i>Had : Hk-2</i>	16	0,762	74,89	4	***
<i>Had : Hk-3</i>	16	0,762	74,89	4	***
<i>Had : Me</i>	24	0,210	4,44	2	ns.
<i>Had : Pgm</i>	17	0,291	37,94	4	***
<i>Hk-2 : Hk-3</i>	16	0,986	145,64	4	***
<i>Hk-2 : Me</i>	15	0,130	1,63	2	ns.
<i>Hk-2 : Pgm</i>	12	0,355	32,56	4	***
<i>Hk-3 : Me</i>	15	0,130	1,63	2	ns.
<i>Hk-3 : Pgm</i>	12	0,355	32,56	4	***

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

Tabela 27. Analiza gametske neravnoteže u populaciji REDUR vrste *M. recurvus*

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi : Me</i>	8	0,163	0,40	1	ns.
<i>Gpi : Pgm</i>	7	0,441	7,33	3	ns.
<i>Had : Pgm</i>	9	0,302	21,22	4	***
<i>Me : Pgm</i>	11	0,264	9,32	3	*

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

Prisustvo značajne gametske neravnoteže alela varijabilnih lokusa je analizirano i u populacijama RUVP i RUDUB vrste *M. ruficornis*. Utvrđeno je da između alela *Me* i *Pgm* varijabilnih lokusa RUVP populacije ne postoji statistički signifikantna alelna vezanost, dok je 44% od 32 uporedne analize deset varijabilnih lokusa (*Aat*, *Gpd-1*, *Gpd-2*, *Gpi*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm*) ukazivalo na statistički značajnu gametsku neravnotežu u populaciji RUDUB (Tab. 28).

Tabela 28. Analiza gametske neravnoteže u populaciji RUDUB vrste *M. ruficornis*

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Aat : Me</i>	4	0,769	9,48	1	**
<i>Gpd-1 : Gpi</i>	18	0,253	4,61	2	ns.
<i>Gpd-1 : Had</i>	18	0,754	112,43	6	***
<i>Gpd-1 : Hk-2</i>	15	0,151	2,46	2	ns.
<i>Gpd-1 : Hk-3</i>	15	0,151	2,46	2	ns.
<i>Gpd-1 : Mdh-2</i>	18	0,253	9,50	2	**
<i>Gpd-1 : Me</i>	18	0,154	8,05	4	ns.
<i>Gpd-1 : Pgm</i>	13	0,146	5,09	4	ns.
<i>Gpd-2 : Gpi</i>	25	0,252	2,98	1	ns.
<i>Gpd-2 : Had</i>	25	0,133	2,82	3	ns.
<i>Gpd-2 : Mdh-2</i>	26	0,361	13,59	1	***
<i>Gpd-2 : Me</i>	26	0,193	10,76	2	**
<i>Gpd-2 : Pgm</i>	20	0,173	10,85	3	*
<i>Gpi : Had</i>	24	0,189	2,94	3	ns.
<i>Gpi : Mdh-2</i>	25	0,359	6,04	1	*
<i>Gpi : Me</i>	25	0,148	3,27	2	ns.
<i>Gpi : Pgm</i>	20	0,263	5,88	3	ns.
<i>Had : Hk-2</i>	18	0,101	1,26	3	ns.
<i>Had : Hk-3</i>	18	0,101	1,26	3	ns.
<i>Had : Mdh-2</i>	26	0,271	13,71	3	**
<i>Had : Me</i>	26	0,239	21,09	6	**
<i>Had : Pgm</i>	19	0,156	3,42	2	ns.
<i>Hk-2 : Hk-3</i>	19	0,999	84,68	1	***
<i>Hk-2 : Mdh-2</i>	19	0,853	0,55	1	ns.
<i>Hk-2 : Me</i>	19	0,228	7,25	2	*
<i>Hk-2 : Pgm</i>	17	0,145	3,79	3	ns.
<i>Hk-3 : Mdh-2</i>	19	0,085	0,55	1	ns.
<i>Hk-3 : Me</i>	19	0,228	7,25	2	*
<i>Hk-3 : Pgm</i>	17	0,145	3,79	3	ns.
<i>Mdh-2 : Me</i>	27	0,523	74,54	2	***
<i>Mdh-2 : Pgm</i>	20	0,128	3,45	3	ns.
<i>Me : Pgm</i>	20	0,225	25,12	6	***

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

Pored manje procentualne zastupljenosti varijabilnih lokusa u populacijama vrsta *aeneus* grupe u odnosu na *ruficornis* grupu, registrovan je i manji broj parova lokusa sa alelnim asocijacijama. Uporednom analizom statistički značajne gametske neravnoteže četiri para lokusa u populaciji AEADUR vrste *M. aeneus* A, samo je utvrđena neslučajna asocijacija alela para *Gpi:Sod-1* lokusa (Tab. 29). U populaciji AEAMOR zabeleženo je prisustvo više od jednog alela u *Gpi*, *Mdh-2* i *Sod-1* lokusu, a gametska ravnoteže je registrovana samo za alele para lokusa *Gpi:Sod-1* (Tab. 30).

Tabela 29. Analiza gametske neravnoteže u populaciji AEADUR vrste *M. aeneus* A

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Fum</i> : <i>Gpi</i>	11	0,213	2,00	1	ns.
<i>Fum</i> : <i>Me</i>	11	0,110	0,53	1	ns.
<i>Gpi</i> : <i>Me</i>	11	0,213	2,00	1	ns.
<i>Gpi</i> : <i>Sod-1</i>	7	0,852	8,47	1	**

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

Tabela 30. Analiza gametske neravnoteže u populaciji AEAMOR vrste *M. aeneus* A

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i> : <i>Mdh-2</i>	18	0,363	9,50	1	**
<i>Gpi</i> : <i>Sod-1</i>	14	0,189	1,25	1	ns.
<i>Mdh-2</i> : <i>Sod-1</i>	21	0,313	5,09	1	**

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

U populaciji AEBKOP taksona *M. aeneus* B je registrovana neslučajna asocijacija alela između jedina dva varijabilna lokusa *Gpi* i *Me* (Tab. 31), kao i u populaciji CAKOP vrste *M. cinereus* A (Tab. 33), za razliku od AEADUR populacije (Tab. 29) vrste *M. aeneus* A.

Tabela 31. Analiza gametske neravnoteže u populaciji AEBKOP vrste *M. aeneus* B

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i> : <i>Me</i>	19	0,267	14,29	2	***

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

Analiza gametske ravnoteže nije vršena u populaciji AEAMOR vrste *M. aeneus* C zbog nedovoljnog broja proučenih jedinki. U populaciji AECDUR, od 8 uporednih analiza utvrđena je statistički značajna asocijacija između alela parova lokusa *Me:Pgm* i *Me:Sod-1* (Tab. 32).

Tabela 32. Analiza gametske neravnoteže u populaciji AECDUR vrste *M. aeneus* C

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Aat : Me</i>	15	0,210	2,65	1	ns.
<i>Aat : Pgm</i>	13	0,171	1,53	1	ns.
<i>Aat : Sod-1</i>	14	0,073	0,20	1	ns.
<i>Had : Pgm</i>	14	0,189	2,00	1	ns.
<i>Had : Sod-1</i>	15	0,161	0,94	1	ns.
<i>Me : Pgm</i>	14	0,278	4,33	1	*
<i>Me : Sod-1</i>	14	0,345	4,33	1	*
<i>Pgm : Sod-1</i>	13	0,192	0,98	1	ns.

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

U populacijama taksona *cinereus* kompleksa utvrđena je statistički značajna asocijacija alela *Gpi* lokusa sa alelima drugih lokusa. U poređnom analizom alelne vezanosti *Gpi*, *Had*, *Me* i *Pgm* varijabilnih lokusa CAKOP populacije taksona *M. cinereus* A registrovana je statistički značajna gametska neravnoteža samo u slučaju alela para lokusa *Gpi* i *Me* (Tab. 33). Neslučajna asocijacija alela varijabilnih *Gpi* i *Had* lokusa zabeležena je u CAŠAR populaciji (Tab. 34) i između alela *Aat* i *Gpi* lokusa CBDUR populacije vrste *M. cinereus* B (Tab. 35).

Tabela 33. Analiza gametske neravnoteže u populaciji CAKOP vrste *M. cinereus* A

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi : Had</i>	22	0,302	2,84	1	ns.
<i>Gpi : Me</i>	22	0,235	11,00	2	*
<i>Gpi : Pgm</i>	22	0,030	0,08	1	ns.
<i>Had : Me</i>	36	0,149	2,84	2	ns.
<i>Had : Pgm</i>	37	0,046	0,13	1	ns.
<i>Me : Pgm</i>	36	0,076	2,77	2	ns.

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

Tabela 34. Analiza gametske neravnoteže u populaciji CAŠAR vrste *M. cinereus* A

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi : Had</i>	5	0,699	7,81	1	**

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

Tabela 35. Analiza gametske neravnoteže u populaciji CBDUR vrste *M. cinereus* B

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Aat : Gpi</i>	22	0,999	47,17	1	***
<i>Aat : Had</i>	37	0,028	0,06	1	ns.
<i>Gpi : Had</i>	22	0,049	0,05	1	ns.

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

## Rezultati

Visok procenat parova lokusa sa statistički značajnom gametskom neravnotežom je registrovan u populaciji FUMOR vrste *M. funestus*, za razliku od DEKOP populacije vrste *M. desuturinus* u kojoj je samo *Gpi* lokus bio polimorfan. Od deset uporednih analiza alelne asocijacije varijabilnih lokusa (*Gpi*, *Had*, *Idh-2*, *Me*, *Sod-1*), populacije FUMOR, aleli šest parova lokusa se nalaze u statistički značajnoj vezanosti: *Gpi:Had*, *Gpi:Me*, *Had:Idh-2*, *Had:Sod-1*, *Idh-2:Me*, *Idh-2:Sod-1* (Tab. 36).

Tabela 36. Analiza gametske neravnoteže u populaciji FUMOR vrste *M. funestus*

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi : Had</i>	15	0,297	5,30	1	*
<i>Gpi : Idh-2</i>	20	0,132	3,23	2	ns.
<i>Gpi : Me</i>	18	0,343	46,78	4	***
<i>Gpi : Sod-1</i>	17	0,164	3,36	2	ns.
<i>Had : Idh-2</i>	17	0,329	7,37	1	**
<i>Had : Me</i>	16	0,204	4,73	2	ns.
<i>Had : Sod-1</i>	14	0,999	64,95	1	***
<i>Idh-2 : Me</i>	20	0,288	11,93	2	**
<i>Idh-2 : Sod-1</i>	19	0,575	25,09	1	***
<i>Me : Sod-1</i>	17	0,162	3,36	2	ns.

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

Značajnost asocijacije alela varijabilnih lokusa je analizirana i u populacijama vrsta *avidus* grupe. Analizom vezanosti alela varijabilnih lokusa AAMOR populacije vrste *M. avidus* A uočena je neslučajna asocijacija samo alela para lokusa *Ao* i *Me* (Tab. 37). Takođe je utvrđena statistički signifikantna vezanost alela lokusa *Ao* sa alelima *Mdh-2* lokusa populacije AADUB (Tab. 38) i alela lokusa *Gpd-2* populacije AAPIN (Tab. 39) vrste *M. avidus* A.

Tabela 37. Analiza gametske neravnoteže u populaciji AAMOR vrste *M. avidus* A

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Ao : Had</i>	18	0,137	2,37	2	ns.
<i>Ao : Me</i>	16	0,258	19,39	4	***
<i>Gpi : Had</i>	18	0,070	0,43	2	ns.
<i>Gpi : Me</i>	18	0,203	5,94	2	ns.
<i>Had : Me</i>	24	0,148	8,81	4	ns.

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

Tabela 38. Analiza gametske neravnoteže u populaciji AADUB vrste *M. avidus* A

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Ao : Mdh-2</i>	4	0,999	28,44	1	***

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

Tabela 39. Analiza gametske neravnoteže u populaciji AAPIN vrste *M. avidus* A

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Ao : Gpd-2</i>	5	0,999	31,25	1	***

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

U ABDUB i ABPIN je registrovan najveći broj polimorfni lokusa (5) u odnosu na ostale populacije vrsta *avidus* grupe. Statistički signifikantna asocijacija alela lokusa *Had* i *Me* utvrđena je u populacijama ABDUB (Tab. 40), ABDUR (Tab. 41) i ABPIN (Tab. 43), dok je neslučajna asocijacija zabeležena između alela lokusa *Ao* i *Gpi* u populacijama ABDUB (Tab. 40), ABMAV (Tab. 42), ali ne i u ABPIN populaciji (Tab. 43). Takođe je utvrđena određena korelacija u neslučajnoj asocijaciji alela parova lokusa *Aat:Me* i *Ao:Me*, za razliku od *Ao:Had* u ABDUB i ABPIN populacijama. Nasuprot ABDUR i ABPIN populacijama, u ABDUB populaciji je zabeležena statistički značajna asocijacija alela parova lokusa *Gpi:Had* i *Gpi:Me* (Tab. 40).

Tabela 40. Analiza gametske neravnoteže u populaciji ABDUB vrste *M. avidus* B

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Aat : Gpi</i>	9	0,141	0,71	1	ns.
<i>Aat : Had</i>	10	0,185	1,37	1	ns.
<i>Aat : Me</i>	11	0,318	4,44	1	*
<i>Ao : Gpi</i>	10	0,378	18,52	4	**
<i>Ao : Had</i>	11	0,316	9,32	2	**
<i>Ao : Me</i>	12	0,503	26,77	2	***
<i>Gpi : Had</i>	12	0,477	26,28	2	***
<i>Gpi : Me</i>	13	0,288	6,93	2	*
<i>Had : Me</i>	16	0,312	6,24	1	*

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

Tabela 41. Analiza gametske neravnoteže u populaciji ABDUR vrste *M. avidus* B

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Ao : Me</i>	5	0,208	0,87	1	ns.
<i>Gpi : Had</i>	5	0,383	5,21	2	ns.
<i>Gpi : Me</i>	6	0,288	3,46	2	ns.
<i>Had : Me</i>	8	0,558	9,95	1	**

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

## Rezultati

Tabela 42. Analiza gametske neravnoteže u populaciji ABMAV vrste *M. avidus* B

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Ao : Gpi</i>	13	0,376	39,85	6	***

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

Tabela 43. Analiza gametske neravnoteže u populaciji ABPIN vrste *M. avidus* B

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Aat : Gpi</i>	10	0,123	0,61	1	ns.
<i>Aat : Had</i>	12	0,147	1,04	1	ns.
<i>Aat : Me</i>	12	0,569	15,58	1	***
<i>Ao : Gpi</i>	10	0,268	5,49	2	ns.
<i>Ao : Had</i>	12	0,242	5,74	2	ns.
<i>Ao : Me</i>	12	0,306	8,16	2	*
<i>Gpi : Had</i>	12	0,189	1,73	1	ns.
<i>Gpi : Me</i>	12	0,099	0,47	1	ns.
<i>Had : Me</i>	15	0,268	4,30	1	*

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

Registrovano je da se većina alela parova varijabilnih lokusa populacija vrste *Cheilosia vernalis* nalaze u statistički značajnoj asocijaciji. Analizirajući gametsku ravnotežu alela četiri varijabilna lokusa (*Gpi*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*) populacije CVMOR zabeleženo je da se samo aleli para lokusa *Gpi:Had* ne nalaze u statistički značajnoj vezanosti (Tab. 44).

Tabela 44. Analiza gametske neravnoteže u populaciji CVMOR vrste *Cheilosia vernalis*

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi : Had</i>	27	0,117	1,46	2	ns.
<i>Gpi : Hk-2</i>	28	0,186	10,34	2	**
<i>Gpi : Hk-3</i>	28	0,186	10,34	2	**
<i>Hk-2 : Hk-3</i>	28	0,999	120,45	1	***

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

U populaciji CVDUR vrste *Ch. vernalis* određeni su polimorfni *Gpi*, *Had*, *Idh-2*, *Mdh-1* i *Sod-1* lokusi i izvršena uporedna analiza alelne asocijacije. Utvrđeno je postojanje gametske ravnoteže parova lokusa: *Gpi:Pgm*, *Idh-2:Mdh-1* i *Idh-2:Pgm*, za razliku od registrovane statistički značajne vezanosti alela lokusa *Gpi* i *Had* sa alelima ostalih varijabilnih lokusa, kao i para lokusa *Mdh-1:Pgm* (Tab. 45).

Tabela 45. Analiza gametske neravnoteže u populaciji CVDUR vrste *Ch. vernalis*

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i> : <i>Had</i>	21	0,237	16,75	6	*
<i>Gpi</i> : <i>Idh-2</i>	17	0,533	15,59	2	***
<i>Gpi</i> : <i>Mdh-1</i>	33	0,334	23,05	2	***
<i>Gpi</i> : <i>Pgm</i>	33	0,137	9,25	6	ns.
<i>Had</i> : <i>Idh-2</i>	13	0,991	29,29	2	***
<i>Had</i> : <i>Mdh-1</i>	22	0,205	9,75	3	*
<i>Had</i> : <i>Pgm</i>	22	0,201	31,77	9	***
<i>Idh-2</i> : <i>Mdh-1</i>	18	0,200	1,36	1	ns.
<i>Idh-2</i> : <i>Pgm</i>	18	0,163	3,30	3	ns.
<i>Mdh-1</i> : <i>Pgm</i>	34	0,142	11,12	3	*

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

Značajna asocijacija alela lokusa *Gpi* sa alelima *Mdh-1*, *Mdh-2* i *Pgm* lokusa (osim *Had* varijabilnog lokusa) i vezanost alela odgovornih za sintezu MDH izozima (*Mdh-1* i *Mdh-2* lokusi), kao i alela lokusa *Pgm* sa alelima *Mdh-1* i *Mdh-2* lokusa utvrđena je u CVKOP populaciji vrste *Ch. vernalis*. Međutim, nije utvrđena statistički značajna gametska neravnoteža analizom vezanosti alela *Had* lokusa i alela ostalih varijabilnih lokusa (Tab. 46).

Tabela 46. Analiza gametske neravnoteže u populaciji CVKOP vrste *Ch. vernalis*

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i> : <i>Had</i>	4	0,307	1,35	2	ns.
<i>Gpi</i> : <i>Mdh-1</i>	5	0,512	7,81	2	*
<i>Gpi</i> : <i>Mdh-2</i>	5	0,988	20,83	2	***
<i>Gpi</i> : <i>Pgm</i>	5	0,986	50,00	4	***
<i>Had</i> : <i>Mdh-1</i>	4	0,444	1,35	1	ns.
<i>Had</i> : <i>Mdh-2</i>	4	0,444	1,35	1	ns.
<i>Had</i> : <i>Pgm</i>	4	0,577	4,06	2	ns.
<i>Mdh-1</i> : <i>Mdh-2</i>	5	0,765	11,72	1	***
<i>Mdh-1</i> : <i>Pgm</i>	5	0,559	11,72	2	**
<i>Mdh-2</i> : <i>Pgm</i>	5	0,989	31,25	2	***

*d*=stepeni slobode; ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

Najveći broj varijabilnih lokusa je registrovan u CVFG populaciji (*Gpi*, *Had*, *Idh-2*, *Mdh-2*, *Pgm*, *Sod-1*) u odnosu na ostale populacije vrste *Ch. vernalis*, što je uslovalo i najveći broj uporednih analiza gametske neravnoteže. U analizi su obuhvaćene jedinice istovremeno sakupljene, dana 31.03.2000 sa lokaliteta Glavica. Kao i u slučaju, CVKOP populacije, utvrđena je statistički značajna vezanost alela *Gpi* lokusa sa alelima ostalih varijabilnih lokusa, kao i nepostojanje značajne vezanosti između alela *Had* lokusa i alela ostalih polimorfnih lokusa, osim *Mdh-2* lokusa. Pored navedenog, značajna asocijacija nije zabeležena ni između alela *Pgm* lokusa i alela *Idh-2* i *Sod-1* lokusa (Tab. 47).

## Rezultati

Tabela 47. Analiza gametske neravnoteže u populaciji CVFG vrste *Ch. vernalis*

Lokusi	Broj poređenja	Ukupna korelacija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi : Had</i>	8	0,454	8,36	2	*
<i>Gpi : Idh-2</i>	22	0,267	5,99	2	*(ns.)
<i>Gpi : Mdh-2</i>	20	0,234	7,64	2	*
<i>Gpi : Pgm</i>	22	0,282	11,15	2	**
<i>Gpi : Sod-1</i>	17	0,665	22,39	2	***
<i>Had : Idh-2</i>	8	0,297	1,67	2	ns.
<i>Had : Mdh-2</i>	6	0,517	8,64	2	**
<i>Had : Pgm</i>	8	0,152	1,11	2	ns.
<i>Had : Sod-1</i>	6	0,600	3,46	2	ns.
<i>Idh-2 : Pgm</i>	22	0,275	3,24	1	ns.
<i>Idh-2 : Sod-1</i>	17	0,727	8,18	1	**
<i>Mdh-2 : Pgm</i>	20	0,386	11,93	1	***
<i>Mdh-2 : Sod-1</i>	15	0,573	9,50	1	**
<i>Pgm : Sod-1</i>	17	0,023	0,02	1	ns.

ns.=nesignifikantno; signifikantno za: \*\*\*  $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$

### 4.1.2. Interpopulaciona varijabilnost

U okviru *ruficornis* grupe, razlike u vrednostima parametara genetičke strukture populacija vrsta su znatne. Najmanje vrednosti su zabeležene, prosečno, za vrstu *M. crymensis*, potom slede prosečne vrednosti za vrstu *M. ruficornis*, zatim, za vrste *M. loewi* i *M. recurvus*, i konačno, najveća varijabilnost je izračunata za vrstu *M. armipes*. U okviru vrste, vrednosti parametara genetičke strukture populacija takođe variraju. Na osnovu prosečnog broja alela po lokusu, dobijene heterozigotnosti i frekvencije polimorfnih lokusa populacija vrste *M. crymensis*, CMAV populacija je najmanje varijabilna (bez heterozigotnih jedinki i polimorfnih lokusa). Za razliku od frekvencije heterozigotnih individua, frekvencija polimorfnih lokusa, kao i broj jedinstvenih alela je veći u CDUB populaciji u odnosu na CVP. Znatno veće vrednosti svih parametara izračunate su za populacije vrsta *M. loewi*, *M. recurvus* i *M. ruficornis*, koje potiču sa lokaliteta Dubašnica, od ostalih analiziranih populacija navedenih vrsta. U svim populacijama vrsta *ruficornis* grupe očekivana vrednost heterozigota, prema Hardi-Vajnbergovom zakonu, veća je od dobijene (Tab. 48).

Tabela 48. Parametri genetičke strukture populacija *ruficornis* grupe vrsta

Vrsta	Populacija	A	$H_o$ (SE)	$H_e$ (SE)	U	$P_{(0,95)}$
<i>M. armipes</i>	ADUR	1,6 (0,2)	0,002 (0,002)	0,180 (0,058)	-	0,412
<i>M. crymensis</i>	CDUB	1,3 (0,1)	0,010 (0,010)	0,089 (0,043)	3	0,235
	CVRP	1,2 (0,1)	0,024 (0,024)	0,056 (0,041)	1	0,118
	CMAV	1,0 (0,0)	0,000	0,000	0	0,000
Prosečna vrednost		1,17	0,011	0,048	-	0,118
<i>M. loewi</i>	LDUB	1,8 (0,3)	0,077 (0,037)	0,173 (0,058)	9	0,412
	LPIN	1,3 (0,1)	0,066 (0,042)	0,008 (0,045)	0	0,235
Prosečna vrednost		1,55	0,072	0,091	-	0,324
<i>M. recurvus</i>	REDUB	1,7 (0,2)	0,018 (0,016)	0,128 (0,047)	7	0,353
	REDUR	1,4 (0,2)	0,017 (0,010)	0,078 (0,045)	2	0,235
Prosečna vrednost		1,55	0,0175	0,103	-	0,294
<i>M. ruficornis</i>	RUVP	1,1 (0,1)	0,015 (0,015)	0,039 (0,028)	0	0,118
	RUDUB	1,9 (0,2)	0,021 (0,012)	0,187 (0,051)	7	0,588
	RUDUR	1,4 (0,1)	0,000	0,152 (0,053)	0	0,353
Prosečna vrednost		1,467	0,012	0,126	-	0,353

A = Prosečan broj alela po lokusu

U = Jedinstveni (unique/private allele) aleli

$H_e$  = Očekivana prosečna heterozigotnost

$H_o$  = Dobijena prosečna heterozigotnost

SE = standardna greška

$P_{(0,95)}$  = Frekvencija polimorfnih lokusa na osnovu 0,95 kriterijuma

\*na osnovu 0,99 kriterijuma

Populaciono-genetičkom analizom vrsta *aeneus* grupe, kao i u slučaju *ruficornis* grupe, utvrđeno je da se vrednosti parametara genetičke strukture na nivou vrste veoma razlikuju. Prosečno, vrsta *M. aeneus* C je najvarijabilnija, dok su parametri genetičke strukture populacije vrste *M. desaturinus* sa najnižim vrednostima. Heterozigotne jedinke nisu registrovane u populacijama vrsta *M.*

*aeneus* B, *M. desuturinus* i *M. funestus*. U okviru vrste *M. aeneus* A, prosečan broj alela po lokusu, broj registrovanih jedinstvenih alela i frekvencija polimorfnih lokusa su veći u populaciji AEADUR u odnosu na AEAMOR. Takođe, prosečan broj alela po lokusu, dobijena heterozigotnost i polimorfnost populacija AECMOR vrste *M. aeneus* C, CAKOP (*M. cinereus* A) i CBPRO (*M. cinereus* B) veći su od AECDUR, CAŠAR i CBDUR. Kao i u populacijama vrsta *ruficornis* grupe, i u svim populacijama vrsta *aeneus* grupe očekivana vrednost heterozigota prema Hardy-Vajnbergovom zakonu je veća od dobijena (Tab. 49).

Tabela 49. Parametri genetičke strukture populacija *aeneus* grupe vrsta

Vrsta	Populacija	A	$H_o$ (SE)	$H_e$ (SE)	U	$P_{(0,95)}$
<i>M. aeneus</i> A	AEADUR	1,3 (0,1)	0,019 (0,019)	0,065 (0,032)	2	0,267
	AEAMOR	1,2 (0,1)	0,027 (0,027)	0,067 (0,042)	1	0,133
Prosečna vrednost		1,25	0,023	0,066	-	0,200
<i>M. aeneus</i> B	AEBKOP	1,3 (0,2)	0,000	0,057 (0,036)		0,200
<i>M. aeneus</i> C	AECDUR	1,3 (0,1)	0,021 (0,021)	0,096 (0,040)	2	0,333
	AECMOR	1,5 (0,2)	0,033 (0,033)	0,152 (0,062)	4	0,333
Prosečna vrednost		1,4	0,027	0,124	-	0,333
<i>M. cinereus</i> A	CAKOP	1,3 (0,2)	0,031 (0,031)	0,100 (0,047)	3	0,267
	CAŠAR	1,1 (0,1)	0,013 (0,013)	0,055 (0,038)	0	0,133
Prosečna vrednost		1,2	0,022	0,078	-	0,2
<i>M. cinereus</i> B	CBDUR	1,2 (0,1)	0,005 (0,003)	0,008 (0,005)	4	0,000
	CBPRO	1,3 (0,1)	0,000	0,118 (0,052)	5	0,267
Prosečna vrednost		1,25	0,003	0,063	-	0,134
<i>M. desuturinus</i>	DEKOP	1,1 (0,1)	0,000	0,014 (0,014)		0,067
<i>M. funestus</i>	FUMOR	1,5 (0,2)	0,000	0,109 (0,048)		0,333

A = Prosečan broj alela po lokusu

U=Jedinstveni (unique/private allele) aleli

$H_e$  = Očekivana prosečna heterozigotnost

$H_o$ =Dobijena prosečna heterozigotnost

SE = standardna greška

$P_{(0,95)}$  = Frekvencija polimorfnih lokusa na osnovu 0,95 kriterijuma

\*na osnovu 0,99 kriterijuma

Poređenjem genetičkih struktura populacija vrsta *avidus* grupe, uočava se da je na osnovu prosečnog broja alela po lokusu i frekvenciji polimorfnih lokusa, vrsta *M. avidus* B neznatno varijabilnija od vrste *M. avidus* A. Za razliku od *M. avidus* B, u populacijama vrste *M. avidus* A registrovani su heterozigoti i jedinstveni aleli. Najnižu vrednost prosečnog broja alela i frekvencije polimorfnih lokusa imaju populacije AADUB vrste *M. avidus* A i ABMAV vrste *M. avidus* B (Tab. 50).

## Rezultati

Tabela 50. Parametri genetičke strukture populacija *avidus* grupe vrsta

Vrsta	Populacija	A	$H_o$ (SE)	$H_e$ (SE)	U	$P_{(0,95)}$
<i>M. avidus</i> A	AAMOR	1,4 (0,2)	0,002 (0,002)	0,084 (0,048)	4	0,250
	AADUB	1,2 (0,1)	0,009 (0,009)	0,060 (0,037)	1	0,188
	AAPIN	1,3 (0,2)	0,009 (0,009)	0,089 (0,044)	2	0,250
Prosečna vrednost		1,3	0,007	0,007	-	0,229
<i>M. avidus</i> B	ABDUB	1,4 (0,2)	0,000	0,111 (0,049)	0	0,313
	ABDUR	1,3 (0,2)	0,000	0,111 (0,052)	0	0,250
	ABMAV	1,3 (0,2)	0,000	0,077 (0,053)	0	0,125
	ABPIN	1,4 (0,2)	0,000	0,097 (0,043)	0	0,313
Prosečna vrednost		1,35	0,000	0,000	-	0,250

A = Prosečan broj alela po lokusu

U=Jedinstveni (unique/private allele) aleli

$H_e$  = Očekivana prosečna heterozigotnost

$H_o$ = Dobijena prosečna heterozigotnost

SE = standardna greška

$P_{(0,95)}$  = Frekvencija polimorfnih lokusa na osnovu 0,95 kriterijuma

\*na osnovu 0,99 kriterijuma

Analizom populaciono-genetičke strukture vrste *Cheilosia vernalis* utvrđene su male razlike u prosečnom broju alela po lokusu i prosečnoj dobijenoj vrednosti heterozigotnosti. U svim populacijama vrednost prosečne očekivane heterozigotnosti ( $H_e$ ) je manja od dobijene ( $H_o$ ). Frekvencija polimorfnih lokusa je ista u populacijama CVMOR i CVDUR, dok je viša u CVKOP i CVFG. Na osnovu 0,99 kriterijuma, najveći procenat polimorfnih lokusa izračunat je za populaciju CVFG (Tab. 51).

Tabela 51. Parametri genetičke strukture populacija *Cheilosia vernalis* vrsta

Populacija	A	$H_o$ (SE)	$H_e$ (SE)	U	$P_{(0,95)}$	
CVMOR	1,42 (0,19)	0,019 (0,019)	0,109 (0,048)	1	0,333	
CVDUR	1,83 (0,34)	0,033 (0,015)	0,129 (0,054)	0	0,333	
CVKOP	1,58 (0,23)	0,037 (0,025)	0,187 (0,074)	1	0,417	
CVFG	1,83 (0,30)	0,041 (0,025)	0,167 (0,067)	2	0,417 (0,500*)	
Prosečna vrednost		1,675	0,033	0,148	-	0,375 (0,396*)

A = Prosečan broj alela po lokusu

U=Jedinstveni (unique/private allele) aleli

$H_e$  = Očekivana prosečna heterozigotnost

$H_o$ = Dobijena prosečna heterozigotnost

SE = standardna greška

$P_{(0,95)}$  = Frekvencija polimorfnih lokusa na osnovu 0,95 kriterijuma

\*na osnovu 0,99 kriterijuma

#### 4.1.2.1. Analiza razlike frekvencija alela između konspicijih populacija

U populacijama vrste *M. crymensis*, CDUB, CVP i CMAV, registrovano je 10 alela četiri varijabilna lokusa. Utvrđena je signifikantna razlika frekvencija alela *Me* lokusa (Tab. 52; Prilog D), što uslovljava genetičku diferencijaciju analiziranih populacija ( $F_{ST}=0,293$ ), dok je genetička diferencijacija kao posledica razlike frekvencija alela *Pgm* lokusa, koja nije statistički značajna, neznatna ( $F_{ST}=0,009$ ).

Tabela 52.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste *Merodon crymensis*

Lokus	Broj alela	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpd-1</i>	2	2,667	2	ns.
<i>Had</i>	2	1,043	2	ns.
<i>Me</i>	3	18,220	4	**
<i>Pgm</i>	3	9,000	4	ns.
Total	10	30,931	12	**

#značajnost razlike frekvencija alela (ns.=nesignifikantno; \*\* = signifikantno za  $P \leq 0,01$ )

Statistički značajne razlike frekvencija 21 alela sedam varijabilnih lokusa između dve populacije (LDUB i LPIN) vrste *M. loewi* nisu utvrđene (Tab. 53; Prilog D). Međupopulaciona genetička diferencijacija ( $F_{ST}=0,055$ ) posledica je razlika u frekvenciji alela *Gpd-1* ( $F_{ST}=0,242$ ), *Me* ( $F_{ST}=0,067$ ) i *Gpd-2* ( $F_{ST}=0,049$ ) lokusa.

Tabela 53.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste *Merodon loewi*

Lokus	Broj alela	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpd-1</i>	3	5,895	2	ns.
<i>Gpd-2</i>	2	1,818	3	ns.
<i>Gpi</i>	2	0,198	3	ns.
<i>Had</i>	5	2,381	4	ns.
<i>Mdh-2</i>	3	1,585	2	ns.
<i>Me</i>	2	3,256	1	ns.
<i>Pgm</i>	4	4,151	3	ns.
Total	21	19,283	14	ns.

#značajnost razlike frekvencija alela (ns.=nesignifikantno)

Između populacija vrsta *M. recurvus* (REDUB, REDUR) i *M. ruficornis* (RUVF, RUDUB, RUDUR) analizirana je značajnost razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa (Prilog D).  $\chi^2$  testom je utvrđena statistički značajna razlika u frekvenciji alela lokusa *Me* između populacija vrste *M. recurvus* (Tab. 54) i u frekvenciji alela lokusa *Gpd-1* i *Pgm* između populacija vrste *M. ruficornis* (Tab. 55)

Tabela 54.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste *Merodon recurvus*

Lokus	Broj alela	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpd-1</i>	3	3,619	2	ns.
<i>Gpi</i>	2	0,860	1	ns.
<i>Had</i>	3	0,920	2	ns.
<i>Hk-2</i>	3	3,491	2	ns.
<i>Hk-3</i>	3	3,491	2	ns.
<i>Mdh-2</i>	2	0,549	1	ns.
<i>Me</i>	3	7,031	2	*
<i>Pgm</i>	4	7,137	3	ns.
Total	24	27,098	12	*

#značajnost razlike frekvencija alela (ns.=nesignifikantno; \* = signifikantno za  $P \leq 0,05$ )

Tabela 55.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste *Merodon ruficornis*

Lokus	Broj alela	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Aat</i>	2	1,750	2	ns.
<i>Gpd-1</i>	3	29,111	3	***
<i>Gpd-2</i>	2	2,025	2	ns.
<i>Gpi</i>	2	1,629	2	ns.
<i>Had</i>	4	1,766	6	ns.
<i>Hk-2</i>	2	1,563	2	ns.
<i>Hk-3</i>	2	1,563	2	ns.
<i>Mdh-2</i>	2	1,102	2	ns.
<i>Me</i>	3	4,667	4	ns.
<i>Pgm</i>	4	15,976	6	*
Total	26	61,152		**

#značajnost razlike frekvencija alela (ns.=nesignifikantno; \*\*\* = signifikantno za  $P \leq 0,001$  \*\* = signifikantno za  $P \leq 0,01$ ; \* = signifikantno za  $P \leq 0,05$ )

Ukupno 10 alela *Fum*, *Gpi*, *Mdh-2*, *Me* i *Sod-1* lokusa registrovano je u AEADUR i AEAMOR populacijama vrste *M. aeneus* A. Analizom značajnosti razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa (Prilog D) utvrđena je statistički signifikantna razlika frekvencije četiri alela *Me* i *Sod-1* lokusa (Tab. 56). Genetička diferencijacija analiziranih populacija ( $F_{ST}=0,054$ ) je posledica razlika u frekvenciji alela lokusa *Sod-1* ( $F_{ST}=0,159$ ), *Me* ( $F_{ST}=0,073$ ) i *Fum* ( $F_{ST}=0,042$ )

Tabela 56.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste *Merodon aeneus* A

Lokus	Broj alela	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Fum</i>	2	3,205	1	ns.
<i>Gpi</i>	2	0,123	1	ns.
<i>Mdh-2</i>	2	0,870	1	ns.
<i>Me</i>	2	4,309	1	*
<i>Sod-1</i>	2	4,963	1	*
Total	10	13,470	5	*

#značajnost razlike frekvencija alela (ns.=nesignifikantno; \* = signifikantno za  $P \leq 0,05$ )

Izračunat je veći stepen genetičke diferencijacije ( $F_{ST}=0,144$ ) između AECDUR i AECMOR populacija vrste *M. aeneus* C u odnosu na međupopulacionu diferencijaciju vrste *M. aeneus* A. Intraspecijska genetička diferencijacija (Prilog D) rezultat je statistički značajne razlike frekvencija alela *Gpi* ( $F_{ST}=0,500$ ), *Mdh-2* ( $F_{ST}=0,389$ ) i *Me* ( $F_{ST}=0,261$ ) lokusa (Tab. 57).

Tabela 57.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste *Merodon aeneus* C

Lokus	Broj alela	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Aat</i>	2	0,062	1	ns.
<i>Gpi</i>	3	19,550	2	***
<i>Had</i>	2	0,616	1	ns.
<i>Mdh-2</i>	2	8,925	1	**
<i>Me</i>	3	11,681	2	**
<i>Pgm</i>	2	3,953	1	*
<i>Sod-1</i>	2	0,031	1	ns.
Total	16	44,819	9	***

#značajnost razlike frekvencija alela (ns.=nesignifikantno; \*\*\* = signifikantno za  $P \leq 0,001$  \*\* = signifikantno za  $P \leq 0,01$ ; \* = signifikantno za  $P \leq 0,05$ )

Od 15 analiziranih lokusa u populacijama CAKOP i CAŠAR vrste *M. cinereus* A, četiri lokusa su varijabilna. Razlika frekvencije alela lokusa *Me* i *Pgm* bile su statistički značajne (Tab. 58; Prilog D), što je rezultovalo genetičkom diferencijacijom od  $F_{ST}=0,3349$ . Na značajnu vrednost međupopulacione diferencijacije najviše je uticala varijansa frekvencije alela *Me* lokusa ( $F_{ST}=0,620$ ), potom *Pgm* ( $F_{ST}=0,230$ ), a najmanje *Had* lokusa ( $F_{ST}=0,050$ ).

Tabela 58.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste *Merodon cinereus* A

Lokus	Broj alela	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i>	2	0,982	1	ns.
<i>Had</i>	2	1,927	1	ns.
<i>Me</i>	3	46,979	2	***
<i>Pgm</i>	2	6,985	1	**
Total	9	56,873	5	***

#značajnost razlike frekvencija alela (ns.=nesignifikantno; \*\*\* = signifikantno za  $P \leq 0,001$ ; \*\* = signifikantno za  $P \leq 0,01$ )

Izuzetno velika međupopulaciona diferencijacija ( $F_{ST}=0,853$ ) vrste *M. cinereus* B je posledica znatne varijanse frekvencije alela lokusa *Gpi* ( $F_{ST}=0,961$ ), *Me* ( $F_{ST}=0,926$ ), *Mdh-2* ( $F_{ST}=0,826$ ), *Sod-1* ( $F_{ST}=0,682$ ) i *Fum* ( $F_{ST}=0,460$ ). Razlika u frekvenciji alela navedenih lokusa CBDUR i CBPRO populacija je statistički značajna (Tab. 59; Prilog D).

Tabela 59.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste *Merodon cinereus* B

Lokus	Broj alela	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Aat</i>	2	0,222	1	ns.
<i>Fum</i>	2	11,440	1	***
<i>Gpi</i>	3	52,000	2	***
<i>Had</i>	2	0,109	1	ns.
<i>Mdh-2</i>	2	38,897	1	***
<i>Me</i>	2	51,930	1	***
<i>Sod-1</i>	2	18,621	1	***
Total	15	173,219	8	***

#značajnost razlike frekvencija alela (ns.=nesignifikantno; \*\*\* = signifikantno za  $P \leq 0,001$ )

*F* statistikom su zabeležene slične vrednosti međupopulacione diferencijacije vrsta *M. avidus* A ( $F_{ST}=0,223$ ) i *M. avidus* B ( $F_{ST}=0,238$ ). Na diferencijaciju populacija u okviru vrste *M. avidus* A najviše je uticala statistički značajna razlika frekvencija alela lokusa *Gpi* ( $F_{ST}=0,639$ ), potom slede *Me* ( $F_{ST}=0,255$ ) i *Gpd-2* ( $F_{ST}=0,104$ ) lokusi (Tab. 60; Prilog D). Statistički značajna razlika frekvencija alela lokusa *Me* (Tab. 61; Prilog D) najviše je uticala ( $F_{ST}=0,448$ ) na međupopulacionu genetičku diferencijaciju vrste *M. avidus* B, potom sledi razlika u frekvenciji alela *Gpi* lokusa ( $F_{ST}=0,387$ ), *Had* ( $F_{ST}=0,006$ ) i *Ao* ( $F_{ST}=0,006$ ) lokusa.

Tabela 60.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste *Merodon avidus A*

Lokus	Broj alela	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Ao</i>	3	8,812	4	ns.
<i>Gpd-2</i>	3	13,955	4	**
<i>Gpi</i>	3	39,522	4	***
<i>Had</i>	3	2,750	4	ns.
<i>Mdh-2</i>	2	4,779	2	ns.
<i>Me</i>	3	24,034	4	***
Total		93,853	22	***

#značajnost razlike frekvencija alela (ns.=nesignifikantno; \*\*\* = signifikantno za  $P \leq 0,001$ ; \*\* = signifikantno za  $P \leq 0,01$ )

Tabela 61.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste *Merodon avidus B*

Lokus	Broj alela	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Aat</i>	2	3,663	3	ns.
<i>Ao</i>	4	22,005	9	**
<i>Gpi</i>	3	44,621	6	***
<i>Had</i>	2	6,594	3	ns.
<i>Me</i>	2	47,633	3	***
Total		124,515	24	***

#značajnost razlike frekvencija alela (ns.=nesignifikantno; \*\*\* = signifikantno za  $P \leq 0,001$ ; \*\* = signifikantno za  $P \leq 0,01$ )

$\chi^2$  testom je utvrđena signifikantna razlika u frekvenciji alela svih varijabilnih lokusa (Tab. 62; Prilog D), osim *Idh-2* i *Sod-1*, između CVMOR, CVDUR, CVKOP i CVFG populacija vrste *Cheilosia vernalis*. Na registrovanu međupopulacionu varijansu frekvencija alela ( $F_{ST}=0,172$ ), najviše su uticale frekvencije alela *Pgm* ( $F_{ST}=0,319$ ), *Mdh-2* ( $F_{ST}=0,222$ ) i *Had* ( $F_{ST}=0,262$ ) lokusa, potom slede *Hk-2*, *Hk-3* ( $F_{ST}=0,163$ ), *Mdh-1* ( $F_{ST}=0,165$ ) i *Gpi* ( $F_{ST}=0,027$ ).

Tabela 62.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa između populacija vrste *Cheilosia vernalis*

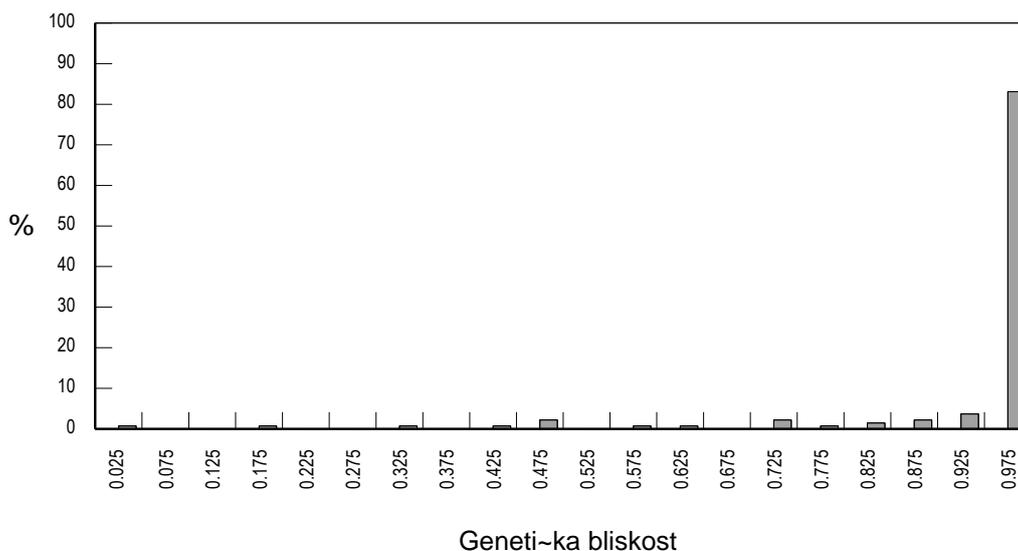
Lokus	Broj alela	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i>	4	63,631	9	***
<i>Had</i>	4	60,041	9	***
<i>Hk</i>	2	24,970	3	***
<i>Hk</i>	2	24,970	3	***
<i>Idh-2</i>	2	4,245	3	ns.
<i>Mdh-1</i>	2	31,837	3	***
<i>Mdh-2</i>	3	99,123	6	***
<i>Pgm</i>	4	109,866	9	***
<i>Sod-1</i>	2	0,696	3	ns.
Total	25	93,853	22	***

#značajnost razlike frekvencija alela (ns.=nesignifikantno; \*\*\* = signifikantno za  $P \leq 0,001$ )

#### 4.1.2.2. Genetička diferencijacija konsecifičkih populacija

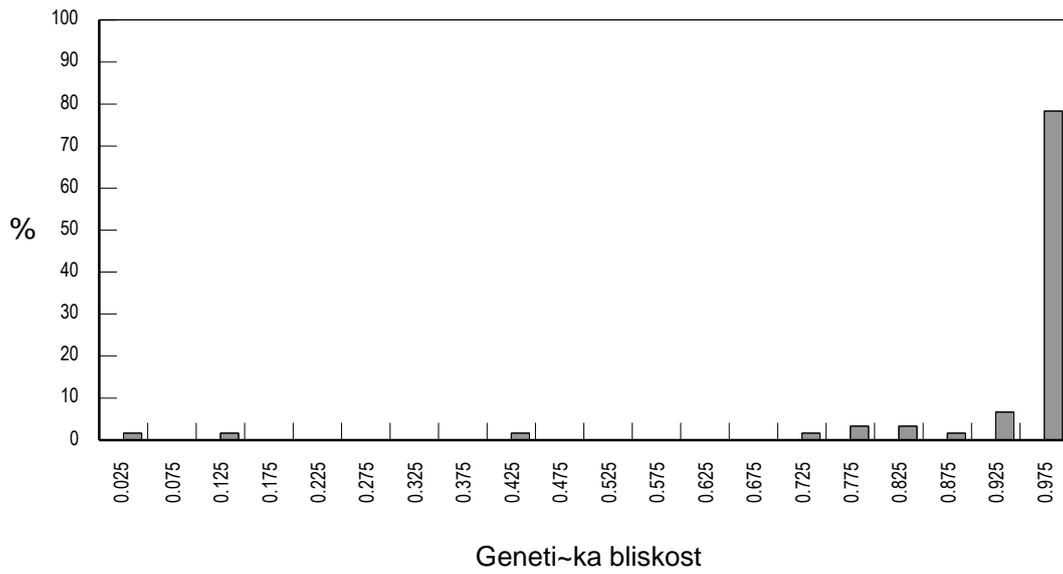
Međupopulaciona genetička diferencijacija vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa je analizirana na osnovu distribucije genetičke bliskosti po lokusima.

Analizirana je procentualna zastupljenost genetičke bliskosti po lokusu sa vrednostima manjim od 0,05 i većim od 0,95 između konsecifičkih populacija vrsta *ruficornis* grupe (Sl. 4; Prilog E). Poređenjem je utvrđeno da 0,74% od 136 uporednih analiza ukazuje na potpunu genetičku divergenciju ( $I < 0,05$ ), a 83,09% na genetičku identičnost ( $I > 0,95$ ) konsecifičkih populacija.

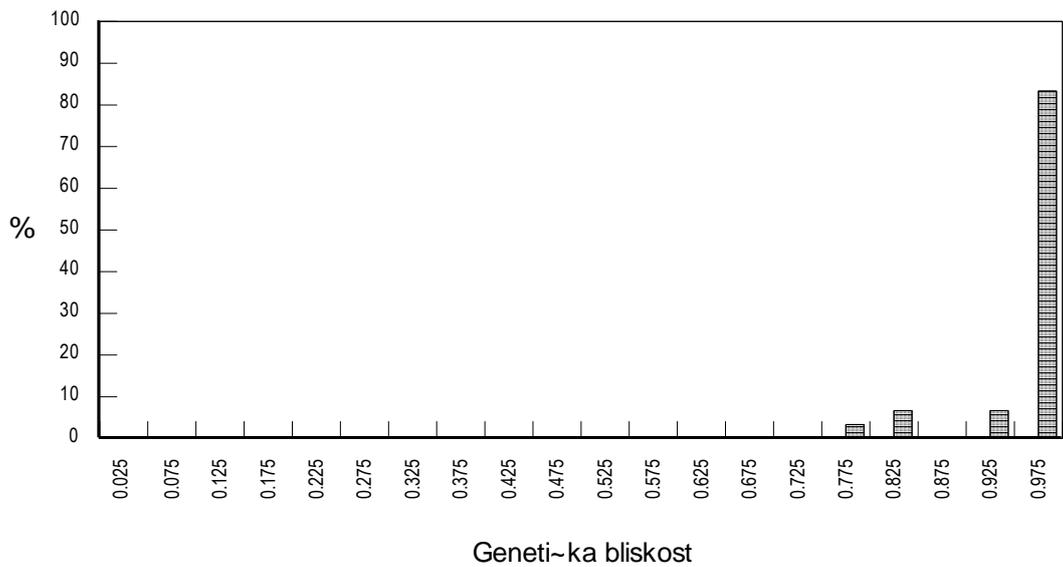


Slika 4. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između konsecifičkih populacija vrsta *ruficornis* grupe

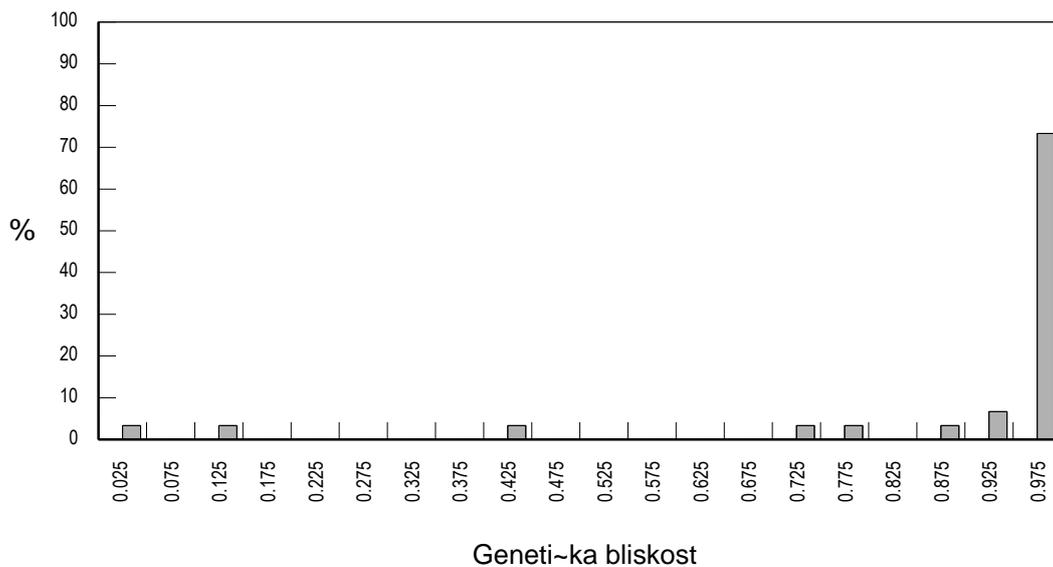
U okviru *aeneus* grupe izvršeno je poređenje genetičke bliskosti po lokusima između konsecifičkih populacija *aeneus* kompleksa (*M. aeneus* A i *M. aeneus* C), ne uključujući vrstu *M. aeneus* B sa jednom populacijom (Sl. 7), između konsecifičkih populacija *cinereus* kompleksa (*M. cinereus* A i *M. cinereus* B) (Sl. 6), kao i između konsecifičkih populacija vrsta na nivou cele grupe (Sl. 5) (Prilog E). Utvrđena je najveća procentualna zastupljenost lokusa čija vrednost genetičke bliskosti ne prelazi 0,05 između konsecifičkih populacija *cinereus* kompleksa (3,33%), zatim sledi vrednost dobijena poređenjem konsecifičkih populacija vrsta na nivou cele *aeneus* grupe (1,67%), a nisu registrovani poređenjem konsecifičkih populacija vrsta *aeneus* kompleksa. Imajući u vidu prethodnu analizu, očekivano slede rezultati koji ukazuju na genetičku identičnost konsecifičkih populacija. Najveći procenat izračunat je poređenjem konsecifičkih populacija vrsta *M. aeneus* A i *M. aeneus* C (83,33%), zatim sledi nivo poređenja konsecifičkih populacija vrsta na nivou cele *aeneus* grupe (78,33%), dok je najmanji procenat lokusa čija je vrednost genetičke bliskosti veća od 0,95 između konsecifičkih populacija vrsta *M. cinereus* A i *M. cinereus* B (73,33%).



Slika 5. Distribucija vrednosti geneti~ke bliskosti za pojedina~ne lokuse izme~du konspecifi~kih populacija vrsta *aeneus* grupe



Slika 6. Distribucija vrednosti geneti~ke bliskosti za pojedina~ne lokuse izme~du konspecifi~kih populacija vrsta *aeneus* kompleksa



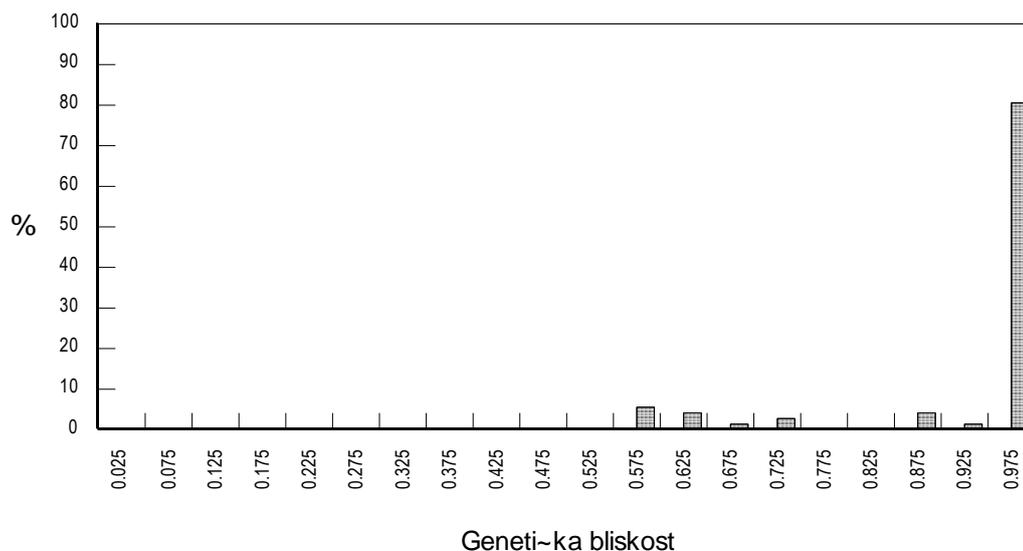
Slika 7. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između konspicijivkih populacija vrsta *cinereus* kompleksa

Takođe je analizirana procentualna distribucija genetičke bliskosti po lokusu između konspicijivkih populacija vrsta *avidus* grupe (Prilog E). Nisu zabeleženi lokusi čija je vrednost genetičke bliskosti manja od 0,05 (Sl. 8), dok je registrovano 86,81% lokusa čija vrednost ukazuje na genetičku identičnost ( $T > 0,95$ ) konspicijivkih populacija.



Slika 8. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između konspicijivkih populacija vrsta *avidus* grupe

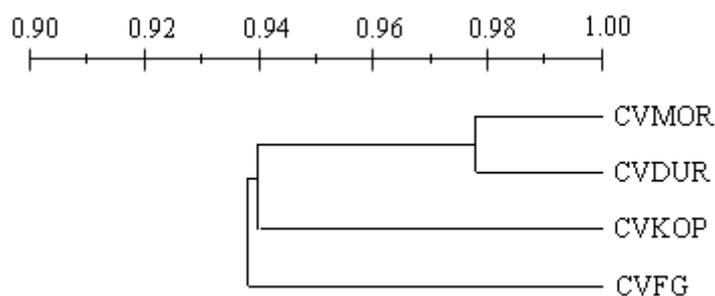
Analizom stepena genetičke diferencijacije konspicijivnih populacija vrste *Cheilosia vernalis* utvrđena je genetička identičnost u 80,56% od 72 uporedne analize, dok nije registrovan ni jedan lokus koji ukazuje na potpunu genetičku različitost (Sl. 9). Izračunate vrednosti genetičke bliskosti (Tab. 63) najveće su između CVMOR i CVDUR ( $I=0,981$ ) populacija, zatime sledi sledeći klaster koji obrazuje CVKOP populacija sa navedenim populacijama, dok je genetička bliskost najmanja između CVFG populacije i ostalih (Sl. 10).



Slika 9. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između konspicijivnih populacija vrste *Cheilosia vernalis* grupe

Tabela 63. Genetička bliskost ( $I$ ; iznad dijagonale) i genetička udaljenost ( $D$ ; ispod dijagonale) između populacija vrste *Cheilosia vernalis*

	CVMOR	CVDUR	CVKOP	CVFG
CVMOR	-	0,019	0,075	0,070
CVDUR	0,981	-	0,041	0,048
CVKOP	0,928	0,960	-	0,065
CVFG	0,933	0,954	0,937	-



Slika 10. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrste *Cheilosia vernalis* prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972)

### 4.1.2.3. Prostorna varijabilnost vrsta

Geografska distribucija frekvencije alela, jedinstvenih, retkih i *major* alela, kao i distribucija genotipova su korišćeni kao parametri prostorne varijabilnosti vrsta *ruficornis* grupe. Od 17 analiziranih lokusa, 13 lokusa bilo je monomorfno u populacijama vrste *M. crymensis*. Za lokus *Gpd-1* je karakteristično prisustvo jedinstvenog alela *Gpd-1<sup>c</sup>* u populaciji CDUB. Takođe, u populaciji poreklom sa Dubašnice, registrovan je jedinstven alel *Had<sup>f</sup>* koji učestvuju u obrazovanju samo heterozigotnog genotipa, jedinstvenog za vrstu *M. crymensis*, *Had<sup>af</sup>*. U lokusu *Me*, za razliku od CMAV populacije, zabeležena su, pored alela *Me<sup>c</sup>*, i aleli *Me<sup>a</sup>* i *Me<sup>b</sup>*. Jedinstveni aleli lokusa *Pgm* registrovani su u CDUB i CVP populaciji. Za razliku od alela *Pgm<sup>s</sup>* populacije CDUB koji je registrovan samo u okviru homozigotnog genotipa, alel *Pgm<sup>i</sup>* populacije CVP učestvuje u obrazovanju heterozigota, *Pgm<sup>di</sup>*. Isti *major* aleli su registrovani u svim lokusima, osim lokusa *Me*, gde nije zabeležen u CVP populaciji, a u CDUB je prisutan *Me<sup>b</sup>* *major* alel, za razliku od *Me<sup>c</sup>* alela CMAV populacije. Retki aleli nisu registrovani u populacijama vrste *M. crymensis*, dok su jedinstveni zabeleženi u CDUB (*Gpd-1<sup>c</sup>*, *Had<sup>f</sup>*, *Pgm<sup>s</sup>*) i CVP (*Pgm<sup>i</sup>*) populacijama. Heterozigotni genotipovi *Had* i *Pgm* lokusa registrovani su u CDUB (*Had<sup>af</sup>*) i CVP (*Pgm<sup>di</sup>*) populacijama.

Poređenjem alozimske varijabilnosti 6 polimorfnihih lokusa LDUB i LPIN populacija vrste *M. loewi* uočavaju se razlike, pokazatelji prostorne varijabilnosti u *Gpd-1*, *Had*, *Mdh-2* i *Pgm* lokusu. Za razliku od LPIN populacije, *Gpd-1*, *Had* i *Mdh-2* lokusi su bili polimorfni u LDUB populaciji. Pored jedinstvenih alela *Gpd-1<sup>b</sup>*, *Gpd-1<sup>c</sup>*, *Had<sup>a</sup>*, *Had<sup>b</sup>*, *Had<sup>c</sup>*, *Had<sup>g</sup>*, *Mdh-2<sup>e</sup>* i *Mdh-2<sup>f</sup>*, u populaciji LDUB su registrovani i jedinstveni heterozigoti lokusa *Had* i *Mdh-2* (*Had<sup>bg</sup>*, *Mdh-2<sup>fh</sup>*). U odnosu na ostale analizirane, lokus *Pgm* je na osnovu broja alela i genotipova najvarijabilniji. Ukupno četiri registrovana alela obrazuju sedam genotipova, od kojih su 3 heterozigotna u populaciji LDUB i tri genotipa (dva su heterozigoti) u LPIN populaciji. Registrovani su jedinstveni alel *Pgm<sup>d</sup>* i genotipovi *Pgm<sup>c/c</sup>*, *Pgm<sup>d/d</sup>*, *Pgm<sup>g/g</sup>*, *Pgm<sup>i/i</sup>*, *Pgm<sup>ci</sup>* i *Pgm<sup>gi</sup>* u populaciji LDUB i samo jedan specifični genotip, *Pgm<sup>gi</sup>* u LPIN populaciji. Isti *major* aleli zabeleženi su u svim analiziranim lokusima, osim lokusa *Gpd-1* i *Pgm*, dok retki nisu registrovani.

Za razliku od REDUR populacije vrste *M. recurvus*, lokusi *Gpd-1*, *Hk-2* i *Hk-3* sa jedinstvenim alelima, bili su polimorfni u REDUB populaciji. Za lokus *Me* je karakteristično prisustvo, pored *major* alela *Me<sup>b</sup>* i alela *Me<sup>a</sup>* u REDUR populaciji i *Me<sup>c</sup>* u REDUB. U lokusu *Pgm* populacije REDUR registrovan je jedinstveni heterozigot, *Pgm<sup>di</sup>*. *Major* aleli su zabeleženi u svim lokusima, osim *Gpd-1*, a retki su detektovani samo u REDUB populaciji u lokusima *Gpd-1* (*Gpd-1<sup>a</sup>*), *Gpi* (*Gpi<sup>c</sup>*) i *Had* (*Had<sup>d</sup>*).

Najveći broj jedinstvenih alela i genotipova, u odnosu na ostale analizirane populacije vrste *M. ruficornis*, registrovano je u RUDUB populaciji. Nasuprot populaciji RUVF, u populacijama RUDUB i RUDUR, lokusi *Aat*, *Gpd-1*, *Hk-2* i *Hk-3* su bili polimorfni. Lokusi *Gpd-2*, *Gpi*, *Had* i *Mdh-2* bili su monomorfni, pored RUVF i u RUDUR populaciji. U lokusu *Gpi* RUDUB populacije je

registrovan alel  $Gpi^d$  samo u heterozigotnoj kombinaciji,  $Gpi^{d/l}$ . Jedinostveni aleli lokusa *Had*, takođe RUDUB populacije,  $Had^a$ ,  $Had^b$  i  $Had^g$  obrazuju specifične genotipove  $Had^{a/a}$  i  $Had^{b/g}$ . I u lokusu *Mdh-2* u RUDUB populaciji zabeležen je jedinstveni alel,  $Mdh-2^h$ . Alocizmi determinisani alelima lokusa *Pgm*, kao i kod ostalih vrsta *ruficornis* grupe, uslovljavaju genetičku diferencijaciju populacija vrste *M. ruficornis*. I u *Pgm* lokusu su registrovani jedinstveni alel ( $Pgm^d$ ) u RUDUB populaciji. Detektovan je alel  $Pgm^c$  koji učestvuje jedino u obrazovanju heterozigota,  $Pgm^{c/g}$  u populacijama RUVP i RUDUB. *Major* alel  $Pgm^i$  u populaciji RUDUR nije registrovan u RUVP populaciji. Isti *major* aleli su zabeleženi u svim lokusima, osim *Gpd-1* i *Pgm*, dok su retki detektovani samo u RUDUB populaciji ( $Gpd-1^c$ ,  $Had^a$ ,  $Had^b$ ,  $Had^g$ ,  $Pgm^c$ ).

Prostorna varijabilnost vrste *M. aeneus* A uslovljena je alocizmskom diferencijacijom lokusa *Fum*, *Mdh-2* i *Me*. Od 15 analiziranih lokusa, 10 lokusa je bilo monomorfno u AEADUR i AEAMOR populacijama, dok su dodatno i *Fum* i *Me* lokusi populacije AEAMOR i *Mdh-2* lokus populacije AEADUR bili monomorfni. U lokusima *Fum* i *Me* populacije AEADUR registrovani su jedinstveni aleli ( $Fum^c$ ,  $Me^k$ ), a samo jedan u populaciji AEAMOR ( $Mdh-2^g$ ). Za lokus *Sod-1* karakteristično je prisustvo alela  $Sod-1^h$  koji, za razliku od AEAMOR populacije, u populaciji AEADUR učestvuje samo u formiranju heterozigota,  $Sod-1^{h/h}$ . Isti *major* aleli registrovani su u svim lokusima, a retki samo u lokusu *Mdh-2* populacije AEAMOR.

Lokusi *Aat*, *Me*, *Pgm* i *Sod-1* bili su polimorfni u populacijama vrste *M. aeneus* C, dok su *Gpi* i *Mdh-2* bili polimorfni samo u AEAMOR populaciji, a *Had* samo u AECDUR. Isti *major* aleli su registrovani u svim lokusima, dok su jedinstveni u populaciji AECDUR zabeleženi u lokusima *Had* ( $Had^n$ ) i *Pgm* ( $Pgm^f$ ), a u AEAMOR populaciji u *Gpi* ( $Gpi^i$ ,  $Gpi^k$ ), *Mdh-2* ( $Mdh-2^g$ ) i *Me* ( $Me^m$ ) lokusima. U lokusu *Sod-1* izdvaja se alel  $Sod-1^d$  koji u AECDUR populaciji učestvuje u obrazovanju, pored heterozigotnog genotipa ( $Sod-1^{d/e}$ ) i homozigot,  $Sod-1^{d/d}$ , koji nije detektovan u AEAMOR populaciji. Retki aleli nisu zabeleženi u AEAMOR populaciji, za razliku od AECDUR, sa jednim alelom,  $Had^n$ .

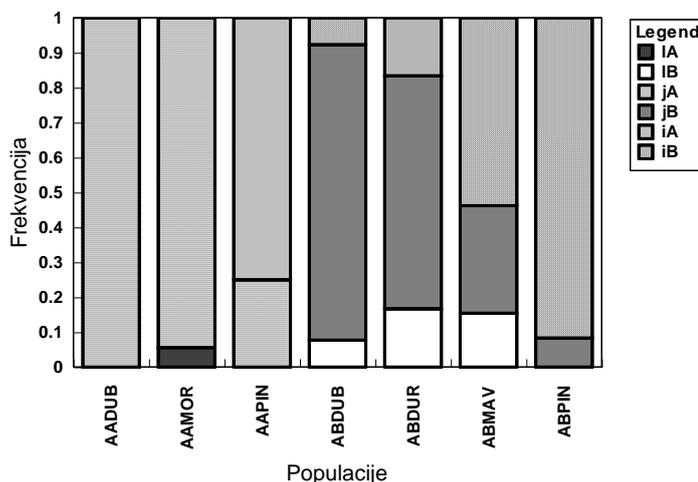
Prostorna varijabilnost vrste *M. cinereus* A je neznatna i uslovljena je prisustvom jedinstvenih alela u CAKOP populaciji ( $Me^i$ ,  $Me^k$ ,  $Pgm^h$ ) i različitim *major* alela lokusa *Me*. Jedini alel *Me* lokusa populacije CAŠAR ( $Me^l$ ) je registrovan u CAKOP populaciji sa niskom frekvencijom.

Genetička diferencijacija populacija vrste *M. cinereus* B jače je izražena u odnosu na vrstu *M. cinereus* A. Za razliku od CBPRO populacije, lokusi *Aat*, *Gpi* i *Had*, sa jedinstvenim alelima, su bili polimorfni, dok su *Fum*, *Mdh-2*, *Me* i *Sod-1* lokusi bili polimorfni samo u CBPRO populaciji. Utvrđeno je da alocizmi kodirani alelima lokusa *Gpi* ukazuju na najveći stepen interpopulacione varijabilnosti. Jedini alel lokusa *Gpi* u CBPRO populaciji nije registrovan u CBDUR. Samo u CBDUR populaciji su registrovani heterozigoti *Gpi* ( $Gpi^{a/j}$ ) i *Had* ( $Had^{n/r}$ ) lokusa. Isti *major* aleli zabeleženi su u svim lokusima, osim već analiziranog, *Gpi* lokusa i *Me* lokusa.

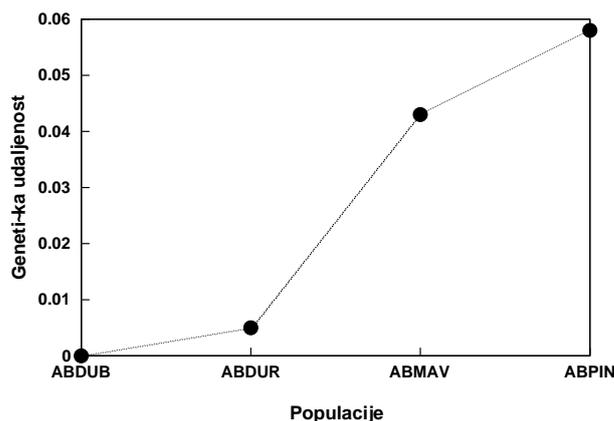
Na prostornu varijabilnost vrste *M. avidus* A ukazuje različita frekvencija alela pojedinih lokusa i specifični genotipovi određenih populacija. Zabeležena je geografska distribucija alela  $Ao^a$

(osim u AADUB populaciji),  $Gpd-2^f$  (AAPIN),  $Gpi^i$  (AAPIN),  $Gpi^l$  (AAMOR),  $Had^i$  (AAMOR),  $Me^e$  i  $Me^s$  (AAMOR) i heterozigotnih genotipova  $Gpd-2^{ei}$  (AADUB) i  $Had^{ej}$  (osim u AADUB populaciji) populacija vrste *M. avidus* A. Prisustvo jedinstvenih alela takođe je pokazatelj prostorne varijabilnosti. Najveći broj jedinstvenih alela registrovano je u AAMOR populaciji ( $Gpi^l$ ,  $Had^i$ ,  $Me^e$ ,  $Me^s$ ), zatim slede AAPIN populacija ( $Gpd-2^f$ ,  $Gpi^i$ ) i AADUB sa alelom  $Gpd-2^i$  koji je zabeležen samo u heterozigotnoj kombinaciji,  $Gpd-2^{ei}$ . Isti *major* aleli u populacijama vrste *M. avidus* A su registrovani u svim lokusima osim  $Gpi$ . Geografska distribucija alela  $Gpi$  lokusa tipa klina, za razliku od vrste *M. avidus* B, nije zabeležena u populacijama vrste *M. avidus* A. Samo je u populaciji AAPIN registrovan alel  $Gpi^i$  sa alelom  $Gpi^l$ . Alel  $Gpi^i$  je bio jedini registrovani alel  $Gpi$  lokusa u AADUB populaciji i *major* alel u AAMOR populaciji (Sl. 11). Kao i u slučaju jedinstvenih alela, najveći broj retkih alela je zabeleženo u AAMOR populaciji ( $Gpi^l$ ,  $Had^i$ ,  $Had^j$ ) i po jedan u AADUB ( $Gpd-2^i$ ) i AAPIN ( $Had^j$ ) populacijama (Tab. 24).

Analizom distribucije genotipova utvrđen je gradijent promene frekvencije alela  $Gpi^l$  i  $Gpi^i$  u populacijama vrste *M. avidus* B. Registrovano je da frekvencija alela  $Gpi^i$  raste od severa ka jugu Balkanskog poluostrva, dok istovremeno frekvencija alela  $Gpi^l$  opada (Sl. 11). Osim distribucije frekvencije alela lokusa  $Gpi$  po tipu klina, geografsku distribuciju pokazuju i aleli  $Ao^a$  (ABMAV, ABPIN),  $Ao^d$  (ABDUB, ABMAV),  $Gpi^l$ ,  $Had^i$  i  $Me^f$  (osim u populaciji ABMAV). Različiti *major* aleli, pored već analiziranog  $Gpi$  lokusa, registrovani su i u  $Ao$  i  $Me$  lokusima ABPIN ( $Ao^b$ ) i ABMAV ( $Me^s$ ) populacija. Retki aleli su registrovani samo u lokusu  $Ao$  populacije ABMAV ( $Ao^a$ ,  $Ao^d$ ), dok jedinstveni nisu zabeleženi.



Slika 11. Distribucija frekvencije alela  $Gpi$  lokusa u populacijama vrsta *avidus* grupe. Osim klinalne promene frekvencije alela  $Gpi$  lokusa, uočena je i jasna genetička divergencija, uslovljena razlikama frekvencija alela  $Ao$  i  $Me$  lokusa, konspecifičkih populacija vrste *M. avidus* B. Razlike u frekvenciji alela  $Gpi$ ,  $Ao$  i  $Me$  lokusa uzrok su negativne korelacije između vrednosti genetičke distance (Nei, 1972) i geografske udaljenosti populacija vrste *M. avidus* B (Sl. 12).



Slika 12. Distribucija vrednosti genetičke udaljenosti (Nei, 1972) konspicijivkih populacija vrste *M. avidus* B

Prostorna varijabilnost vrste *Cheilosia vernalis* analizirana je na osnovu specifičnih genotipova, jedinstvenih, retkih i *major* alela. Analizirajući alozimsku varijabilnost *Gpi* lokusa utvrđeno je prisustvo alela *Gpi<sup>b</sup>* u svim populacijama, osim CVMOR. Za razliku od homozigotnog genotipa *Gpi<sup>b/b</sup>* detektovanog samo u CVKOP populaciji, heterozigotne jedinke genotipa *Gpi<sup>b/h</sup>* su prisutne u CVMOR i CVFG populacijama. Prostorna varijabilnost je takođe zabeležena analizom HAD zimograma. Uočeno je prisustvo heterozigotnih jedinki genotipa *Had<sup>k/o</sup>* u CVMOR populaciji, za razliku od populacija CVKOP i CVFG. Suprotno navedenom heterozigotu, genotip *Had<sup>o/s</sup>* je registrovan u CVKOP i CVFG populacijama, ali ne i u CVMOR. Međutim, svi registrovani genotipovi su prisutni u populaciji CVDUR. Aleli male elektroforetske mobilnosti lokusa *Hk-2* i *Hk-3* registrovani su samo u CVMOR populaciji. Za lokus *Idh-2* karakteristično je prisustvo retkog ( $\leq 0,05$ ) alela *Idh-2<sup>s</sup>*, samo u heterozigotnoj kombinaciji u populacijama CVDUR i CVFG. Analizom zimograma MDH uočeno je prisustvo jedinstvenih alela u CVKOP (*Mdh-2<sup>c</sup>*) i CVFG (*Mdh-2<sup>a</sup>*) populacijama. Za razliku od CVMOR i CVFG populacija u kojima je *Mdh-1* lokus bio monomorfan, u CVKOP i CVDUR registrovan je i alel *Mdh-1<sup>b</sup>*. I u lokusu *Sod-1* u populaciji CVFG je detektovan jedinstveni alel, *Sod-1<sup>c</sup>*, u kombinaciji sa *Sod-1<sup>a</sup>* alelom, obrazujući heterozigotni genotip. Uočena je značajna genotipska diferencijacija lokusa *Pgm*. Jedino je u CVMOR populaciji lokus *Pgm* bio monomorfan. Genotip homozigotnih jedinki *Pgm<sup>a/a</sup>* registrovan je samo u CVKOP populaciji, ali je alel *Pgm<sup>a</sup>* zabeležen u CVDUR populaciji učestvujući u formiranju heterozigotnog genotipa *Pgm<sup>a/e</sup>*. Heterozigotni genotipovi lokusa *Pgm* (*Pgm<sup>b/c</sup>*, *Pgm<sup>a/e</sup>*) registrovani su samo u CVDUR populaciji.

U vidu rezimea, može se reći da je utvrđena geografska distribucija heterozigotnih genotipova: *Gpi<sup>b/h</sup>* (osim CVMOR populacije), *Had<sup>k/o</sup>* (CVMOR, CVDUR), *Had<sup>o/s</sup>* (osim CVMOR), *Idh-2<sup>e/s</sup>* (CVDUR, CVFG), *Pgm<sup>a/e</sup>*, *Pgm<sup>b/c</sup>* (CVDUR) i *Sod-1<sup>a/c</sup>* (CVFG). Od sedam heterozigotnih genotipova pet lokusa, najveći broj je zabeležen u CVDUR populaciji (6, od kojih su 2 jedinstvena), zatim sledi CVFG populacija (4:1), CVKOP (2:0) i na kraju CVMOR sa jednim heterozigotom.

Jedinstveni aleli nisu registrovani samo u CVDUR populaciji, dok su dva (*Mdh-2<sup>a</sup>*, *Sod-1<sup>c</sup>*) zabeležena u CVFG i po 1 u CVMOR (*Hk<sup>e</sup>*) i CVKOP (*Mdh-2<sup>c</sup>*).

---

Na genetičku divergenciju populacija vrste *Ch. vernalis* ukazuje i prisustvo *major* i retkih alela. Isti *major* aleli (>0,5) lokusa *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-2*, *Mdh-1*, *Mdh-2* i *Sod-1* registrovani su u svim analiziranim populacijama. Za razliku od prethodno navedenih, kao i monomorfnih lokusa, zabeleženo je prisustvo drugih *major* alela *Gpi* lokusa (u CVKOP populaciji), *Had* (CVFG) i *Pgm* (CVFG). Najveći broj retkih alela zabeležen je u CVDUR populaciji (6), zatim u CVFG (5) i u CVMOR (1). Upoređujući alozimsku varijabilnost svih analiziranih lokusa, najveći broj (3) retkih alela je registrovan u *Had* lokusu CVDUR populacije (Tab. 51).

## 4.2. Interspecijska varijabilnost

### 4.2.1. Biohemijska taksonomija

Uporedna analiza genetičke strukture vrste *Cheilosia vernalis* i vrsta roda *Merodon* izvršena je na osnovu genotipova *Fum*, *Gpd-2*, *Gpi*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-2*, *Mdh-2*, *Pgm* i *Sod-1* lokusa. Aložimi determinisani alelima *Aat* i *Me* lokusa dodatno su omogućili poređenje *avidus*, *ruficornis* i *aeneus* grupa vrsta roda *Merodon*. Na osnovu analiziranih genotipova dijagnostičkih lokusa formiran je genetičko-biohemijski ključ (Tab. 64). Species-specifičnim alelima lokusa *Aat* i *Idh-2* izvršena je identifikacija kriptičnih vrsta *M. avidus* A i *M. avidus* B (Tab. 64).

Tabela 64. Genetičko-biohemijski ključ za identifikaciju vrste *Cheilosia vernalis* i *avidus*, *ruficornis* i *aeneus* grupa vrsta roda *Merodon*

1. $Hk^{e/e}; Hk^{f/f}$ .....	<i>Cheilosia vernalis</i>
- $Hk^{a/a}; Hk^{b/b}; Hk^{c/c}; Hk^{d/d}$ .....	<i>Merodon</i> (2)
2. $Gpd-2^{e/e}; Gpd-2^{f/f}; Gpd-2^{e/i}$ .....	<i>M. avidus</i> grupa (4)
- $Gpd-2^{b/b}; Gpd-2^{c/c}; Gpd-2^{d/d}; Gpd-2^{g/g}; Gpd-2^{h/h}; Gpd-2^{c/g}$ .....	3.
3. $Me^{a/a}; Me^{b/b}; Me^{c/c}; Me^{d/d}$ .....	<i>M. ruficornis</i> grupa (Tab. 28)
- $Me^{h/h}; Me^{i/i}; Me^{j/j}; Me^{k/k}; Me^{l/l}; Me^{m/m}$ .....	<i>M. aeneus</i> grupa (Tab. 29)
4. $Idh-2^{d/d}$ .....	<i>M. avidus</i> A
*( $Aat^{e/e}$ )	
- $Idh-2^{g/g}$ .....	<i>M. avidus</i> B
*( $Aat^{f/f}$ )	

\*species-specifični aložimi vrsta *M. avidus* grupe

Populaciono-genetičkom analizom vrsta *ruficornis* grupe registrovani su species-specifični aleli i njihove kombinacije *Aat*, *Fum*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm* i *Sod-1* lokusa. Utvrđeno je da se vrsta *M. armipes* razlikuje od ostalih analiziranih vrsta *ruficornis* grupe na osnovu species-specifičnog alela lokusa *Had* ( $Had^d$ ). Identifikacija vrste *M. crymensis* može se izvršiti pomoću jedinstvenih alela *Aat*, *Fum* i *Mdh-2* lokusa ( $Aat^s$ ,  $Fum^f$ ,  $Mdh-2^d$ ), a vrste *M. recurvus* na osnovu *Sod-1* alela. Heterozigotni genotipovi lokusa dijagnostičkog značaja registrovani su u *Mdh-2*, *Gpi*, *Had* i *Pgm*. U lokusu *Mdh-2* populacije LDUB zabeležen je jedinstveni genotip  $Mdh-2^{f/h}$ , dok su specifični genotipovi lokusa *Gpi* detektovani u populacijama vrste *M. loewi* ( $Gpi^{e/m}$ ), *M. recurvus* ( $Gpi^{c/m}$ ) i populacije RUDUB vrste *M. ruficornis* ( $Gpi^{d/l}$ ). Za *Had* lokus je karakteristično prisustvo identičnih genotipova:  $Had^{a/f}$  u populaciji CDUB vrste *M. crymensis* i populacijama vrste *M. recurvus*, i  $Had^{b/g}$  u populaciji LDUB vrste *M. loewi* i RUDUB vrste *M. ruficornis*. Za vrstu *M. armipes* karakterističan je  $Had^{a/l}$  genotip. Od četiri heterozigotna genotipa lokusa *Pgm*, utvrđeno je da su dva species-specifična za vrstu *M. loewi* ( $Pgm^{c/i}$  i  $Pgm^{g/i}$ ), dok je  $Pgm^{c/g}$  registrovan u RUDUB populaciji vrste *M. ruficornis* a  $Pgm^{d/i}$  genotip u populacijama CVP (*M. crymensis*) i REDUR (*M. recurvus*) (Tab. 10).

## Rezultati

Najveći broj dijagnostičkih lokusa koji omogućavaju razdvajanje vrsta zabeleženo je za *loewi* i *recurvus* (7), zatim slede parovi vrsta: *armipes-crymensis*; *armipes-loewi*; *crymensis-loewi* (6); *crymensis-ruficornis*; *loewi-ruficornis* (5); *armipes-recurvus*; *crymensis-recurvus* (4); *recurvus-ruficornis* (3) i *armipes-ruficornis* (1) sa verovatnoćom korektne identifikacije od 91% najmanje (Tab. 65).

Tabela 65. Lista dijagnostičkih lokusa *ruficornis* grupe vrsta

Dijagnostički lokusi za:				
<i>armipes: crymensis</i>	<i>armipes: loewi</i>	<i>armipes: recurvus</i>	<i>armipes: ruficornis</i>	<i>crymensis: loewi</i>
<i>Aat</i> *	<i>Aat</i> *	<i>Gpi</i> ****	<i>Had</i> ***	<i>Aat</i> *
<i>Fum</i> *	<i>Gpi</i> ****	<i>Had</i> ***		<i>Fum</i> *
<i>Gpi</i> ****	<i>Had</i> ***	<i>Me</i> ****		<i>Had</i> **
<i>Had</i> ***	<i>Hk-2</i> *	<i>Sod-1</i> *		<i>Hk-2</i> *
<i>Mdh-2</i> *	<i>Hk-3</i> *			<i>Hk-3</i> *
<i>Pgm</i> ***	<i>Mdh-2</i> ***			<i>Mdh-2</i> *

Tabela 65. (nastavak)

Dijagnostički lokusi za:				
<i>crymensis: recurvus</i>	<i>crymensis: ruficornis</i>	<i>loewi: recurvus</i>	<i>loewi: ruficornis</i>	<i>recurvus: ruficornis</i>
<i>Aat</i> *	<i>Aat</i> *	<i>Aat</i> *	<i>Aat</i> *	<i>Gpi</i> *
<i>Fum</i> *	<i>Fum</i> *	<i>Had</i> ***	<i>Gpi</i> *	<i>Had</i> ***
<i>Mdh-2</i> *	<i>Gpi</i> *	<i>Hk-2</i> **	<i>Hk-2</i> *	<i>Sod-1</i> *
<i>Sod-1</i> *	<i>Had</i> **	<i>Hk-3</i> **	<i>Hk-3</i> *	
	<i>Mdh-2</i> *	<i>Mdh-2</i> ***	<i>Mdh-2</i> ***	
		<i>Me</i> ****		
		<i>Sod-1</i> *		

Dijagnostička vrednost izračunata je standardnom metodom (Ayala i Powell, 1972)

\*Korektna identifikacija je izvršena sa verovatnoćom od 100%

\*\* Korektna identifikacija je izvršena sa verovatnoćom od  $\geq 95\%$

\*\*\* Korektna identifikacija je izvršena sa verovatnoćom od  $\geq 91\%$

\*\*\*\* Korektna identifikacija je izvršena sa verovatnoćom od  $\geq 85\%$

Prema dijagnostičkoj vrednosti izdvajaju se lokusi na osnovu kojih je moguća korektna identifikacija sa verovatnoćom od 100% (*Aat*, *Fum*) u svim slučajevima, dok je sa druge strane *Me* lokus deskriptivnog značaja, sa verovatnoćom korektne identifikacije 85% (Tab. 66).

Tabela 66. Dijagnostička vrednost lokusa vrsta *ruficornis* grupe

%	<i>Aat</i>	<i>Fum</i>	<i>Gpi</i>	<i>Had</i>	<i>Hk</i>	<i>Mdh-2</i>	<i>Me</i>	<i>Pgm</i>	<i>Sod-1</i>
100	7	4	3	-	3	4	-	-	4
95	-	-	-	1	1	1	-	-	-
91	-	-	-	6	-	1	-	1	-
85	-	-	3	-	-	1	2	-	-

Osim što se pomoću species-specifičnih alela dijagnostičkih lokusa identifikuju pojedinačne vrste, pomoću genotipova *Aat*, *Gpi* i *Had* lokusa razdvajaju se grupe vrsta. Zimogram AAT omogućio je razdvajanje vrsta *M. armipes*, *M. recurvus* i *M. ruficornis* od *M. loewi*, kao i vrste *M. crymensis*. Aleli lokusa *Gpi* takođe determinišu grupe vrsta: *M. crymensis*, *M. loewi*, *M. recurvus* sa jedne strane i vrsta *M. armipes*, *M. ruficornis*. Genotipovi *Had* lokusa determinišu vrstu *M. armipes* i dve grupe vrsta: *M. crymensis*, *M. recurvus* i *M. loewi*, *M. ruficornis*. Genetičkom analizom vrsta *ruficornis* grupe registrovani su species-specifični aleli i njihove kombinacije, tako da alozimi determinisani alelima dijagnostičkih lokusa omogućavaju identifikaciju i formiranje genetičko-biohemijskog ključa (Tab. 67).

Tabela 67. Genetičko-biohemijski ključ za identifikaciju vrsta *ruficornis* grupe

1. <i>Sod-1</i> <sup>ii</sup> .....	<i>M. recurvus</i>
- <i>Sod-1</i> <sup>g/g</sup> .....	2
2. <i>Fum</i> <sup>ff</sup> .....	<i>M. crymensis</i>
( <i>Mdh-2</i> <sup>d/d</sup> ; <i>Aat</i> <sup>g/g</sup> )*	
- <i>Fum</i> <sup>b/b</sup> .....	3
3. <i>Aat</i> <sup>d/d</sup> .....	<i>M. loewi</i>
- <i>Aat</i> <sup>b/b</sup> ; <i>Aat</i> <sup>c/c</sup> .....	4
4. <i>Had</i> <sup>a/a**</sup> ; <i>Had</i> <sup>b/b</sup> ; <i>Had</i> <sup>g/g</sup> ; <i>Had</i> <sup>d/d</sup> .....	<i>M. ruficornis</i>
- <i>Had</i> <sup>a/a***</sup> ; <i>Had</i> <sup>l/l</sup> .....	<i>M. armipes</i>

\*species-specifični alozimi *M. crymensis* vrste

\*\* frekvencija 0,039; \*\*\*frekvencija 0,069

Analizom alozimske varijabilnosti populacija vrsta *aeneus* grupe registrovani su species-specifični aleli i njihove kombinacije *Aat*, *Fum*, *Gpd-2*, *Gpi*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-2*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm* i *Sod-1* lokusa. Vrsta *M. funestus* se može identifikovati na osnovu jedinstvenih alela *Aat* (*Aat*<sup>c</sup>), *Fum* (*Fum*<sup>c</sup>), *Gpd-2* (*Gpd-2*<sup>d</sup>), *Hk* (*Hk*<sup>a</sup>) i *Mdh-2* (*Mdh-2*<sup>i</sup>) lokusa i vrsta *M. desaturinus* na osnovu *Fum* (*Fum*<sup>e</sup>), *Gpd-2* (*Gpd-2*<sup>h</sup>), *Had* (*Had*<sup>h</sup>), *Idh-2* (*Idh-2*<sup>c</sup>) i *Me* (*Me*<sup>h</sup>) lokusa. Populacije vrste *M. cinereus* B izdvajaju se od ostalih na osnovu specifičnog alela *Had*<sup>r</sup> (Tab. 12). Heterozigotni genotipovi dijagnostičkog značaja registrovani su u *Gpi*, *Had* i *Sod-1* lokusu. Karakterističan heterozigot *Gpi*<sup>aj</sup> je zabeležen u CAŠAR populaciji vrste *M. cinereus* A i sa niskom frekvencijom (0,045) u CBDUR populaciji vrste *M. cinereus* B. U lokusima *Had* i *Sod-1* detektovana su po dva heterozigota: *Had*<sup>m/q</sup> u populacijama vrste *M. cinereus* A i *Had*<sup>n/r</sup> u populaciji CBDUR vrste *M. cinereus* B; *Sod-1*<sup>d/e</sup> u populacijama vrste *M. aeneus* C i *Sod-1*<sup>f/h</sup> karakterističan za vrstu *M. aeneus* A (Tab. 12).

U okviru *aeneus* kompleksa otkrivena su tri taksona na osnovu species-specifičnih genotipova *Aat*, *Had*, *Me*, *Pgm* i *Sod-1* lokusa. Dijagnostički lokusi *Aat*, *Had*, *Me* i *Sod-1* su omogućili razdvajanje vrste *M. aeneus* C od ostalih taksona *aeneus* kompleksa, dok jedinstveni *Pgm*<sup>c</sup> alel determiniše kriptični takson *M. aeneus* B sa lokaliteta Kopaonik (Tab. 68, 69).

## Rezultati

Identifikacija vrsta *cinereus* kompleksa (*M. cinereus* A i *M. cinereus* B) se korektno, sa verovatnoćom od 100%, može izvršiti na osnovu genotipova *Had* lokusa. U okviru vrsta razdvajaju se populacije na osnovu specifičnih alela *Gpi* i *Me* lokusa. Identifikacija jedinki CBPRO populacije vrste *M. cinereus* B omogućena je alelom *Gpi*<sup>k</sup>, a CAŠAR populacije vrste *M. cinereus* A na osnovu *Me*<sup>l</sup> alela (Tab. 68, 69).

Tabela 68. Lista dijagnostičkih lokusa taksona *aeneus* grupe vrsta

	<i>M.aeneus</i> A	AEBKOP	<i>M.aeneus</i> C	CAKOP	CAŠAR	CBDUR	CBPRO
<i>M.aeneus</i> A	-----	<i>Pgm</i>	<i>Had</i> <i>Sod-1</i>	<i>Sod-1</i>	<i>Me</i> <i>Sod-1</i>	<i>Had</i> <i>Sod-1</i>	<i>Had</i> <i>Sod-1</i>
AEBKOP	-	-----	<i>Pgm</i> <i>Had</i> <i>Sod-1</i>	<i>Pgm</i> <i>Sod-1</i>	<i>Me</i> <i>Pgm</i> <i>Sod-1</i>	<i>Had</i> <i>Pgm</i> <i>Sod-1</i>	<i>Had</i> <i>Pgm</i> <i>Sod-1</i>
<i>M.aeneus</i> C	<i>Me</i> <sup>*</sup> <i>Aat</i> <sup>**</sup> <i>Pgm</i> <sup>***</sup>	<i>Aat</i> <sup>**</sup> <i>Me</i> <sup>*</sup>	-----	-	-	<i>Had</i> #	<i>Had</i>
CAKOP	<i>Me</i> <sup>**</sup>	<i>Me</i> <sup>**</sup>	<i>Aat</i> <sup>**</sup>	-----	-	<i>Had</i>	<i>Had</i>
CAŠAR	-	-	<i>Aat</i> <sup>**</sup>	<i>Me</i> <sup>*</sup>	-----	<i>Had</i> <i>Me</i>	<i>Had</i>
CBDUR	<i>Me</i> <sup>*</sup>	<i>Me</i> <sup>*</sup>	<i>Aat</i> <sup>**</sup> <i>Pgm</i> <sup>***</sup>	-	-	-----	<i>Gpi</i>
CBPRO	<i>Me</i> <sup>*</sup>	<i>Me</i> <sup>*</sup>	<i>Aat</i> <sup>**</sup> <i>Gpi</i> <sup>***</sup> <i>Pgm</i> <sup>***</sup>	<i>Gpi</i> <sup>*</sup> <i>Me</i> <sup>***</sup>	<i>Gpi</i> <sup>**</sup>	<i>Me</i> <sup>***</sup>	-----
DEKOP	<i>Gpi</i> <sup>**</sup>	<i>Gpi</i> <sup>**</sup>	<i>Aat</i> <sup>**</sup> <i>Gpi</i> <sup>**</sup>	<i>Gpi</i> <sup>**</sup>	<i>Gpi</i> <sup>**</sup>	<i>Gpi</i> <sup>**</sup>	-
FUMOR	<i>Fum</i> <sup>*</sup>	<i>Me</i> <sup>*</sup>	<i>Had</i> <sup>**</sup> <i>Pgm</i> <sup>***</sup>	<i>Had</i> <sup>**</sup>	<i>Had</i> <sup>**</sup>	-	<i>Gpi</i> <sup>*</sup>

Najveći broj dijagnostičkih lokusa sa mogućnošću korektno identifikacije od 100% u cilju razdvajanja taksona *aeneus* grupe zabeleženo je za *M. desuturinus* i *M. funestus* (11); CBDUR i *M. funestus* (9), zatim slede parovi taksona: *M. aeneus* B/*M. funestus*; *M. cinereus* A-*M. funestus*; CBPRO - *M. funestus* (8); *M. aeneus* A - *M. desuturinus*; *M. aeneus* A - *M. funestus*; CAKOP - *M. desuturinus*; CAŠAR - *M. desuturinus* (7); *M. aeneus* B - *M. desuturinus*; *M. aeneus* C - *M. desuturinus*; *M. aeneus* C - *M. funestus*; CBDUR - *M. desuturinus*; CBPRO - *M. desuturinus* (6). Uočljivo manji broj lokusa dijagnostičke vrednosti imaju taksoni *aeneus* grupe sa izuzetkom vrsta *M. funestus* i *M. desuturinus* (*M. aeneus* B - CAŠAR; *M. aeneus* B - *M. cinereus* B (3); *M. aeneus* A - *M. aeneus* C; *M. aeneus* A - CAŠAR; *M. aeneus* A - *M. cinereus* B; *M. aeneus* B - CAKOP; CAŠAR - CBDUR (2); *M. aeneus* A - *M. aeneus* B; *M. aeneus* A - CAKOP; *M. aeneus* B - *M. aeneus* C; *M. aeneus* C - *M. cinereus* B; CAKOP - *M. cinereus* B; CAŠAR - CBPRO; CBDUR - CBPRO (1).

Tabela 68. (nastavak)

	<b>DEKOP</b>	<b>FUMOR</b>
<b>M. aeneus A</b>	<i>Fum, Gpd-2, Had Idh-2, Me, Pgm, Sod-1</i>	<i>Aat, Gpd-2, Had, Hk-2, Hk-3, Mdh-2, Me#</i>
<b>AEBKOP</b>	<i>Fum, Gpd-2, Had Idh-2, Me, Sod-1</i>	<i>Aat, Fum, Gpd-2, Had, Hk-2, Hk-3, Mdh-2, Pgm</i>
<b>M. aeneus C</b>	<i>Fum, Gpd-2, Had Idh-2, Me, Pgm</i>	<i>Fum, Gpd-2, Hk-2 Hk-3, Mdh-2, Sod-1#</i>
<b>CAKOP</b>	<i>Fum, Gpd-2, Had Idh-2, Me, Pgm, Sod-1</i>	<i>Aat, Fum, Gpd-2, Hk-2, Hk-3, Mdh-2, Sod-1, Me#</i>
<b>CAŠAR</b>	<i>Fum, Gpd-2, Had Idh-2, Me, Pgm, Sod-1</i>	<i>Aat, Fum, Gpd-2 Hk-2, Hk-3, Mdh-2 Sod-1, Me#</i>
<b>CBDUR</b>	<i>Fum, Gpd-2, Had Idh-2, Me, Pgm</i>	<i>Aat, Fum, Gpd-2 Hk-2, Hk-3, Mdh-2 Me, Sod-1, Had#</i>
<b>CBPRO</b>	<i>Fum, Gpd-2, Had Idh-2, Me, Pgm</i>	<i>Aat, Gpd-2, Had Hk-2, Hk-3, Mdh-2 Me, Sod-1*</i>
<b>DEKOP</b>	-----	<i>Aat, Fum, Gpd-2, Had, Hk-2, Hk-3, Idh-2, Mdh- 2, Me, Pgm, Sod-1#</i>

Dijagnostička vrednost je izračunata standardnom metodom (Ayala i Powell, 1972)

iznad dijagonale: korektna identifikacija je izvršena sa verovatnoćom od 100%

ispod dijagonale:

# Korektna identifikacija je izvršena sa verovatnoćom od  $\geq 95\%$

\*Korektna identifikacija je izvršena sa verovatnoćom od  $\geq 90\%$

\*\*Korektna identifikacija je izvršena sa verovatnoćom od  $\geq 80\%$

\*\*\*Korektna identifikacija je izvršena sa verovatnoćom od  $\geq 70\%$

Analizirani lokusi populacija vrsta *aeneus* grupe međusobno se razlikuju prema dijagnostičkoj vrednosti. Lokusi *Fum*, *Gpd-2*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-2*, *Mdh-2* i *Sod-1* formiraju grupu lokusa sa genotipovima koji omogućavaju korektnu identifikaciju sa verovatnoćom većom od 95%, dok *Me* i *Gpi* lokusi imaju malu dijagnostičku vrednost. Aleli *Had* lokusa imaju deskriptivnu vrednost u razdvajanju vrste *M. funestus* od vrsta *M. aeneus C* i *M. cinereus A*, kao i aleli *Pgm* lokusa za razdvajanje vrste *M. aeneus C* i *M. aeneus A*, *M. cinereus B*, *M. funestus* (Tab. 69).

Tabela 69. Dijagnostička vrednost lokusa taksona *aeneus* grupe

Lokusi	100%	95%	90%	80%	70%
<i>Aat</i>	7	-	-	6	-
<i>Fum</i>	13	-	1	-	-
<i>Gpd-2</i>	15	-	-	-	-
<i>Gpi</i>	1	-	2	7	1
<i>Had</i>	21	2	-	3	-
<i>Hk</i>	8	-	-	-	-
<i>Idh-2</i>	8	-	-	-	-
<i>Mdh-2</i>	8	-	-	-	-
<i>Me</i>	13	3	6	2	3
<i>Pgm</i>	14	-	-	-	4
<i>Sod-1</i>	15	3	-	-	1

## Rezultati

Species-specifičnim genotipovima *Fum*, *Gpd-2* i *Me* lokusa razdvajaju se vrste *aeneus* i *cinereus* kompleksa od vrsta *M. funestus* i *M. desuturinus*. Pomoću jedinstvenih alela dijagnostičkih lokusa, pored identifikacije taksona *aeneus* grupe, moguće je i definisanje grupa vrsta. Alel *Had<sup>m</sup>* determiniše grupu vrsta koju čine *M. aeneus* A i *M. aeneus* B, dok su registrovani genotipovi *Me* lokusa karakteristični za vrste *M. aeneus* A, *M. aeneus* B i grupu koju čine vrste *cinereus* kompleksa i *M. aeneus* C. Genotipovi *Sod-1* lokusa omogućavaju formiranje dve grupe taksona: *M. aeneus* A, *M. aeneus* B, *M. funestus* i *M. aeneus* C, vrste *cinereus* kompleksa, *M. desuturinus*. Alocimi determinisani alelima dijagnostičkih lokusa, kao i u slučaju *ruficornis* grupe, omogućavaju identifikaciju i formiranje genetičko-biohemijskog ključa (Tab. 70).

Tabela 70. Genetičko-biohemijski ključ za identifikaciju članova *aeneus* grupe vrsta

1. <i>Fum<sup>e/e</sup></i> .....	<i>M. desuturinus</i>
- <i>Fum<sup>a/a</sup></i> ; <i>Fum<sup>c/c</sup></i> .....	2.
2. <i>Gpd-2<sup>d/d</sup></i> .....	<i>M. funestus</i>
- <i>Gpd-2<sup>b/b</sup></i> .....	3.
3. <i>Sod-1<sup>d/d</sup></i> ; <i>Sod-1<sup>e/e</sup></i> ; <i>Sod-1<sup>d/e</sup></i> .....	4.
- <i>Sod-1<sup>f/f</sup></i> ; <i>Sod-1<sup>h/h</sup></i> ; <i>Sod-1<sup>f/h</sup></i> .....	5.
4. <i>Aat<sup>b/b</sup></i> .....	<i>M. cinereus</i> kompleks (6)
- <i>Aat<sup>c/c</sup></i> .....	<i>M. aeneus</i> C
5. <i>Pgm<sup>c/c</sup></i> .....	<i>M. aeneus</i> B
- <i>Pgm<sup>f/f</sup></i> .....	<i>M. aeneus</i> A
6. <i>Had<sup>m/m</sup></i> ; <i>Had<sup>q/q</sup></i> ; <i>Had<sup>m/q</sup></i> .....	<i>M. cinereus</i> A (7)
- <i>Had<sup>n/r</sup></i> ; <i>Had<sup>n/r</sup></i> .....	<i>M. cinereus</i> B (8)
7. * <i>Me<sup>l/l</sup></i> .....	CAŠAR
- <i>Me<sup>i/i</sup></i> ; <i>Me<sup>k/k</sup></i> .....	CAKOP
8. <i>Gpi<sup>k/k</sup></i> .....	CBPRO
- <i>Gpi<sup>j/j</sup></i> ; <i>Gpi<sup>a/j</sup></i> .....	CBDUR

\*Korektna identifikacija je izvršena sa verovatnoćom od 92%

#### 4.2.2. Evolucionni odnosi vrsta *M. ruficornis*, *M. aeneus* i *M. avidus* grupa

Pomoću koeficijenta genetičke bliskosti ( $I$ ) i distribucije genetičke bliskosti po lokusu između vrsta analiziran je stepen genetičke diferencijacije između vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa.

Analizom stepena genetičke diferencijacije između vrsta *ruficornis* grupe pomoću distribucije genetičke bliskosti po lokusu 17 lokusa utvrđeno je da su vrste genetički različite u 25,41% od celokupne analize, a genetički identične u znatno većem procentu, 52,44% (Sl. 13). Poređenjem prosečne vrednosti genetičke bliskosti između vrsta *ruficornis* grupe (Tab. 71) može se uočiti najmanja vrednost između vrsta *M. loewi* i *M. crymensis* ( $I=0,527$ ), potom sledi par vrsta *M. recurvus* i *M. loewi* ( $I=0,550$ ), a najveća vrednost registrovana je za *M. ruficornis* i *M. armipes* ( $I=0,891$ ). U skladu sa navedenim rezultatima vrste *ruficornis* grupe formiraju i odgovarajuće klasterne. Klasteru koji obrazuju vrste *M. armipes* i *M. ruficornis* se priključuje vrsta *M. recurvus*, potom se sledeći klaster formira vrstom *M. crymensis* i na kraju, sledi vrsta *M. loewi*. U okviru *ruficornis* grupe jasno je diferencirana grupa sastavljena od vrsta *M. armipes*, *M. ruficornis* i *M. recurvus* u odnosu na vrste *M. loewi* i *M. crymensis* (Sl. 14).

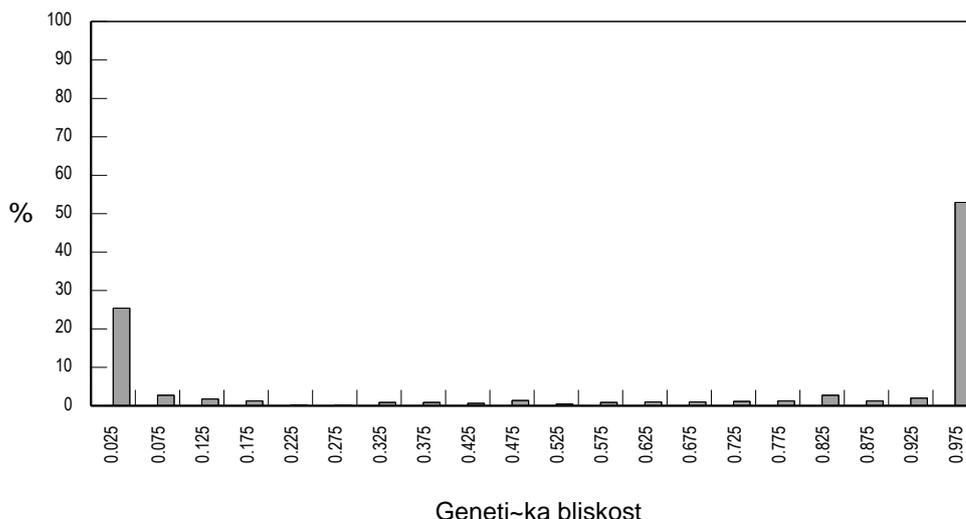
Tabela 71. Prosečna genetička bliskost između populacija vrsta *M. ruficornis* grupe

Vrsta	Broj populacija	<i>M. armipes</i>	<i>M. crymensis</i>	<i>M. loewi</i>
<i>M. armipes</i>	1	*	-	-
<i>M. crymensis</i>	3	0,613 (0,602-0,622)	0,962 (0,941-0,974)	-
<i>M. loewi</i>	2	0,631 (0,620-0,642)	0,527 (0,503-0,552)	0,961 (0,961-0,961)
<i>M. recurvus</i>	2	0,737 (0,730-0,744)	0,695 (0,656-0,728)	0,550 (0,514-0,575)
<i>M. ruficornis</i>	3	0,891 (0,884-0,903)	0,624 (0,588-0,653)	0,652 (0,608-0,676)

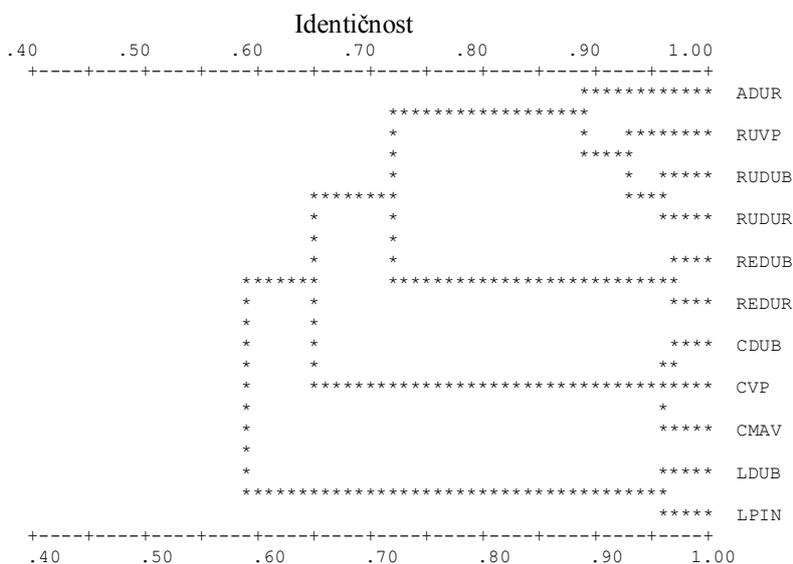
\*nije izvršeno poređenje

Tabela 71. (nastavak)

Vrsta	Broj populacija	<i>M. recurvus</i>	<i>M. ruficornis</i>
<i>M. recurvus</i>	2	0,968 (0,968-0,968)	-
<i>M. ruficornis</i>	3	0,720 (0,682-0,741)	0,939 (0,903-0,957)



Slika 13. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između vrsta *ruficornis* grupe



Slika 14. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta *ruficornis* grupe prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972)

Genetička diferencijacija između vrsta *aeneus* grupe analizirana je na nivou cele grupe, na nivou kompleksa, *aeneus* i *cinereus*, i na nivou grupe koja je formirana od populacija vrste *M. aeneus* A i populacija vrste *M. aeneus* B.

Poredeći vrednosti prosečne genetičke bliskosti između vrsta *aeneus* grupe (Tab. 72) utvrđen je najveći stepen genetičke diferencijacije između vrsta *M. funestus* i *M. desusturinus* ( $I=0,241$ ), potom slede vrednosti genetičke bliskosti za parove vrsta koje obrazuju vrsta *M. funestus* sa vrstama *aeneus* i *cinereus* kompleksa ( $I=0,373-0,441$ ) i vrsta *M. desusturinus*, takođe, sa vrstama *aeneus* i *cinereus* kompleksa ( $I=0,483-0,553$ ). Slično rezultatima interspecijske analize distribucije genetičke bliskosti po lokusu *ruficornis* grupe, utvrđeno je da se vrste *aeneus* grupe (Sl. 15) skoro potpuno

## Rezultati

genetički razlikuju u 25,49% od 765 ukupno izvršenih poređenja, dok je procenat vrednosti genetičke bliskosti po lokusu koji ukazuje na skoro potpunu genetičku identičnost znatno veći (55,56%).

Tabela 72. Prosečna genetička bliskost između populacija *M. aeneus* grupe vrsta

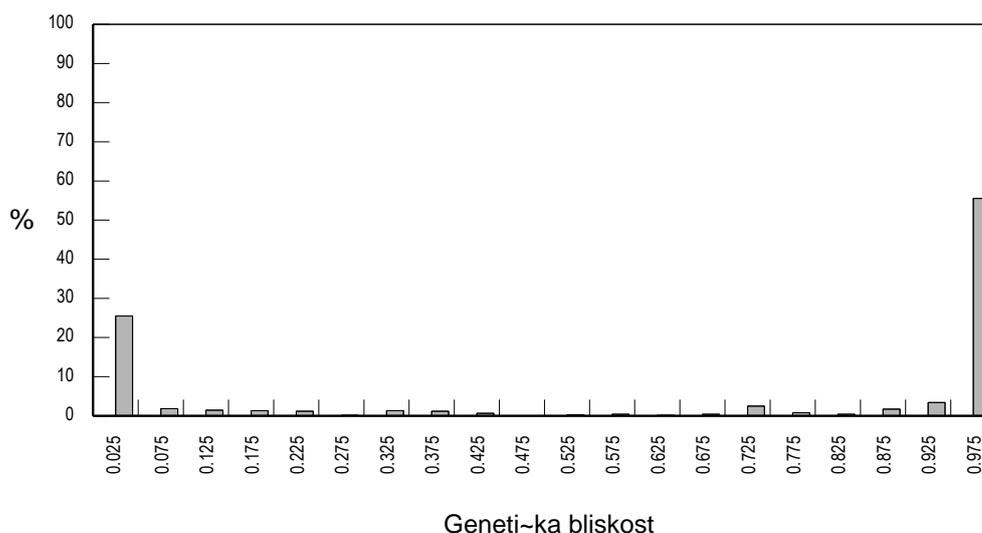
Vrsta	Broj populacija	<i>M. aeneus</i> A	<i>M. aeneus</i> B	<i>M. aeneus</i> C
<i>M. aeneus</i> A	2	0,991 (0,991-0,991)	-	-
<i>M. aeneus</i> B	1	0,917 (0,910-0,924)	*	-
<i>M. aeneus</i> C	2	0,718 (0,697-0,738)	0,698 (0,694-0,703)	0,962 (0,962-0,962)
<i>M. cinereus</i> A	2	0,868 (0,854-0,881)	0,799 (0,773-0,825)	0,818 (0,784-0,870)
<i>M. cinereus</i> B	2	0,790 (0,771-0,809)	0,716 (0,708-0,724)	0,749 (0,711-0,817)
<i>M. desuturinus</i>	1	0,491 (0,489-0,492)	0,553 (0,553-0,553)	0,499 (0,497-0,501)
<i>M. funestus</i>	1	0,441 (0,424-0,457)	0,373 (0,373-0,373)	0,430 (0,417-0,442)

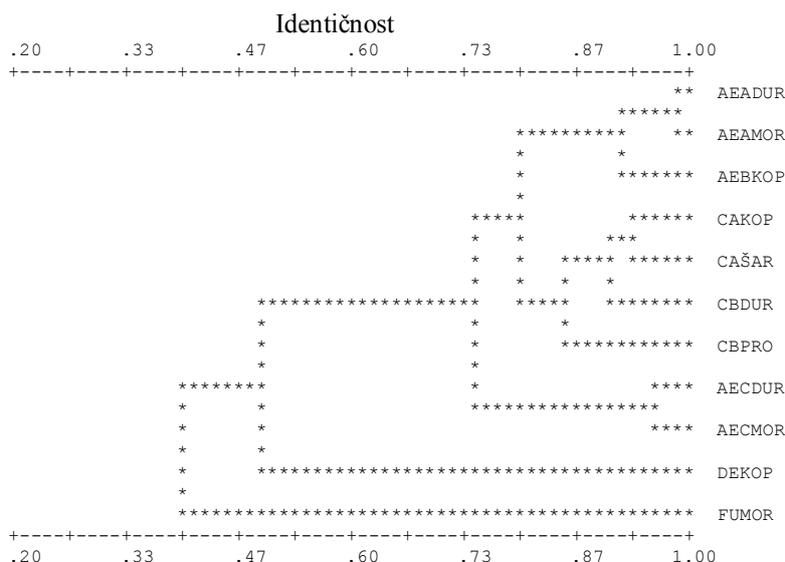
\*nije izvršeno poređenje

Tabela 72. (nastavak)

Vrsta	Broj populacija	<i>M. cinereus</i> A	<i>M. cinereus</i> B	<i>M. desuturinus</i>	<i>M. funestus</i>
<i>M. cinereus</i> A	2	0,932 (0,932-0,932)	-	-	
<i>M. cinereus</i> B	2	0,870 (0,813-0,928)	0,870 (0,870-0,870)	-	-
<i>M. desuturinus</i>	1	0,496 (0,490-0,503)	0,483 (0,478-0,488)	*	-
<i>M. funestus</i>	1	0,389 (0,387-0,391)	0,401 (0,397-0,405)	0,241 (0,241-0,241)	*

\*nije izvršeno poređenje

Slika 15. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između vrsta *aeneus* grupe



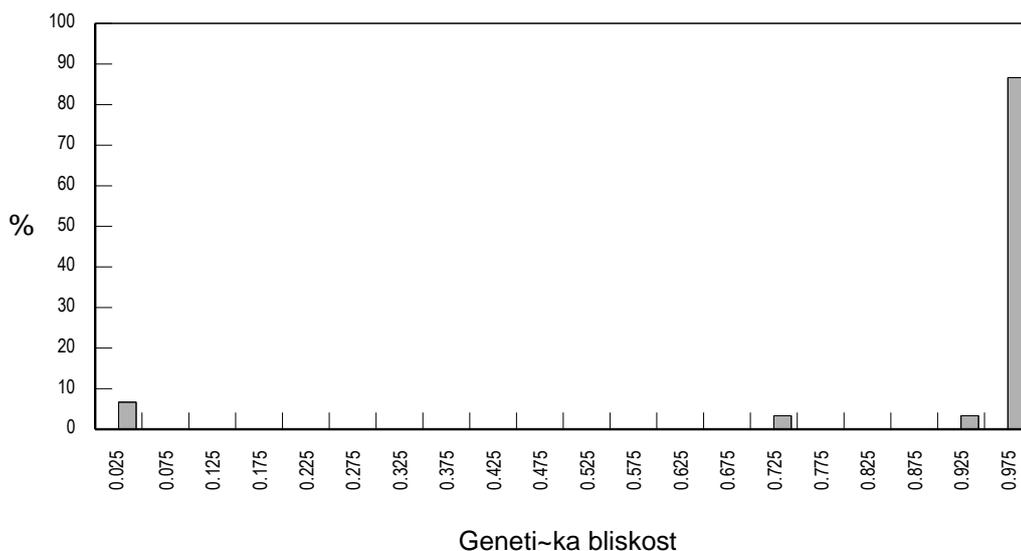
Slika 16. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta *aeneus* grupe prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972)

Dendrogramom genetičkih odnosa između vrsta *aeneus* grupe predstavljene su grupe/klasteri vrsta. Može se uočiti da jasno definisanu grupu čine vrste *aeneus* i *cinereus* kompleksa, nasuprot genetički udaljenim vrstama, *M. desaturinus* i *M. funestus* (Sl. 16).

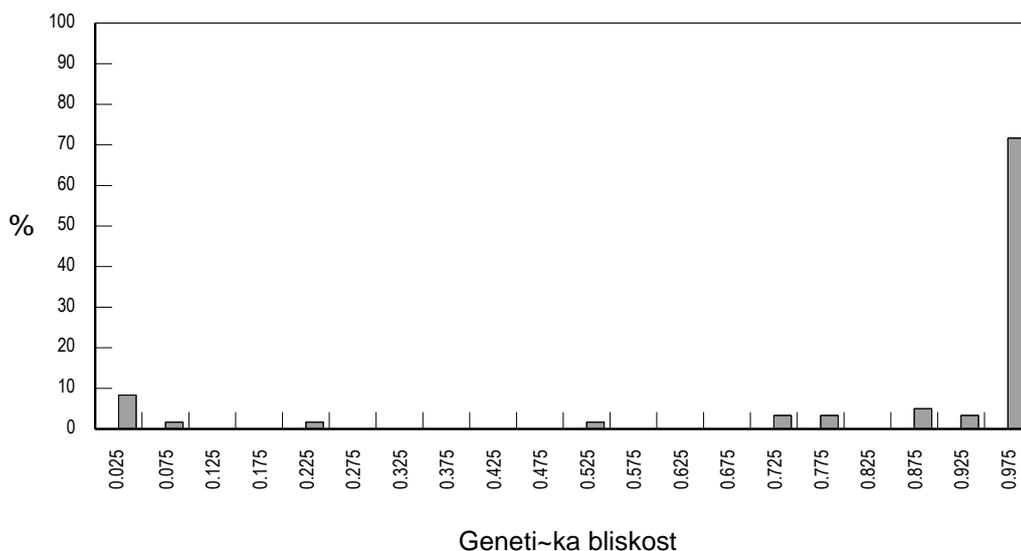
Sledeći nivo analize interspecijske genetičke diferencijacije je bio *aeneus* kompleks. U okviru *aeneus* kompleksa postoje jasno definisane dve grupe vrsta. Jedan klaster čine vrste *M. aeneus* A i *M. aeneus* B, a drugi, vrsta *M. aeneus* C (Sl. 17). Step genetičke diferencijacije između vrsta *aeneus* kompleksa analiziran je pomoću distribucije vrednosti genetičke bliskosti po lokusu i na osnovu parametara  $F$ -statistike. Uočljivo je manja procentualna zastupljenost vrednosti genetičke bliskosti po lokusu koja ukazuje na genetičku različitost između vrsta *aeneus* kompleksa (16,67%) u odnosu na izračunatu vrednost na nivou *aeneus* grupe (25,49%). Takođe, utvrđen je manji step genetičke diferencijacije između vrsta *aeneus* kompleksa (66,67%), u odnosu na *aeneus* grupu na osnovu distribucije vrednosti genetičke bliskosti po lokusu, koji ukazuje na genetičku identičnost (Sl. 18). Sledeći nivo analize interspecijske diferencijacije obuhvatio je grupu sastavljenu od populacija vrsta *M. aeneus* A i populacije vrste *M. aeneus* B. Od ukupno 30 uporednih analiza vrednosti genetičke bliskosti po lokusu između vrsta, 6,67% ukazuje na genetičku različitost, a 86,67% na genetičku identičnost (Sl. 19).

Navedeni rezultati su u saglasnosti sa vrednostima  $F_{ST}$  parametra. Genetička diferencijacija između vrsta *M. aeneus* A i *M. aeneus* B ( $F_{ST}=0,482$ ) je rezultat prisustva species-specifičnih alela *Pgm* lokusa ( $F_{ST}=0,482$ ) i varijanse frekvencije alela lokusa *Sod-1* ( $F_{ST}=0,357$ ), *Me* ( $F_{ST}=0,0,138$ ) i *Fum* ( $F_{ST}=0,045$ ). Veća vrednost  $F_{ST}$  utvrđena je na nivou *aeneus* kompleksa ( $F_{ST}=0,728$ ). Genetička diferencijacija je rezultat razlike u frekvenciji alela *Had* ( $F_{ST}=0,948$ ), *Pgm* ( $F_{ST}=0,835$ ), *Sod-1* ( $F_{ST}=0,759$ ), *Aat* ( $F_{ST}=0,756$ ), *Me* ( $F_{ST}=0,657$ ), *Gpi* ( $F_{ST}=0,308$ ) i *Mdh-2* ( $F_{ST}=0,294$ ) lokusa.





Slika 19. Distribucija vrednosti geneti~ke bliskosti za pojedina~ne lokuse izme~u vrsta *M. aeneus* A i *M. aeneus* B



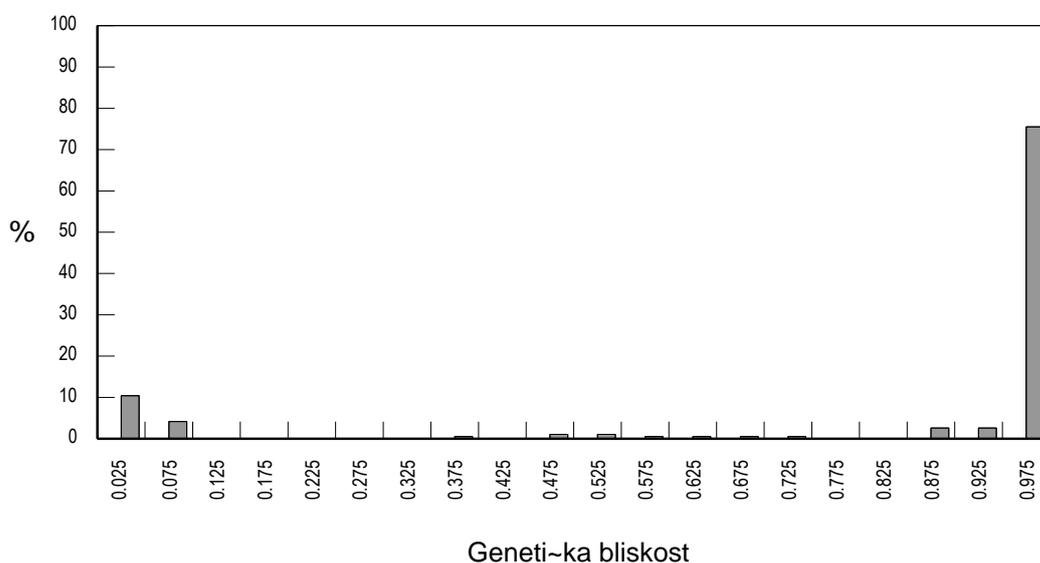
Slika 20. Distribucija vrednosti geneti~ke bliskosti za pojedina~ne lokuse izme~u vrsta *cinereus* kompleksa

Geneti~ka bliskost, kao mera geneti~kih odnosa, ukazuje na jasnu diferencijaciju vrsta *M. avidus* A i *M. avidus* B i visok stepen geneti~ke bliskosti konspecifi~kih populacija (Tab. 66). Mo~e se uo~iti na osnovu distribucije vrednosti geneti~ke bliskosti po lokusu izme~u vrsta *avidus* grupe (Sl. 21), da je geneti~ka razli~itost postignuta u 10,42%, dok je geneti~ka identit~nost u 75,52% od ukupno 192 uporedne analize. Visoka vrednost  $F_{ST}$  parametra ( $F_{ST}=0,511$ ) je posledica upravo registrovanih species-specifi~nih alela dijagnosti~kih lokusa, *Idh-2* ( $F_{ST}=0,100$ ) i *Aat* ( $F_{ST}=0,905$ ), kao i razlike u frekvenciji alela ostalih varijabilnih lokusa, *Gpi* ( $F_{ST}=0,472$ ), *Me* ( $F_{ST}=0,365$ ), *Gpd-2* ( $F_{ST}=0,083$ ), *Ao* ( $F_{ST}=0,031$ ).

Dendrogramom genetičkih odnosa, na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti, a grupisane UPGMA metodom, formirane su dve monofiletske grupe populacija, vrsta *M. avidus* A i *M. avidus* B (Sl. 22). Na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti najmanje se genetički razlikuju populacije ABDUB i ABDUR, zatim slede AAMOR i AADUB. Populacija AAPIN je genetički najudaljenija od konspicijernih populacija vrste *M. avidus* A, dok znatan stepen genetičke udaljenosti u odnosu na ABDUB i ABDUR vrste *M. avidus* B ima ABPIN populacija, a genetički se najviše razlikuje ABMAV populacija (Sl. 23). Stepem evolucionih promena, kvantifikovan koeficijentom genetičke udaljenosti, a prikazan "unrooted" dendrogramom prema Vagneru u okviru vrste *M. avidus* A je najveći (izražen u dužini bočne grane) u AAPIN populaciji, dok se ABMAV, a potom i ABPIN populacija izdvajaju u okviru vrste *M. avidus* B (Sl. 24).

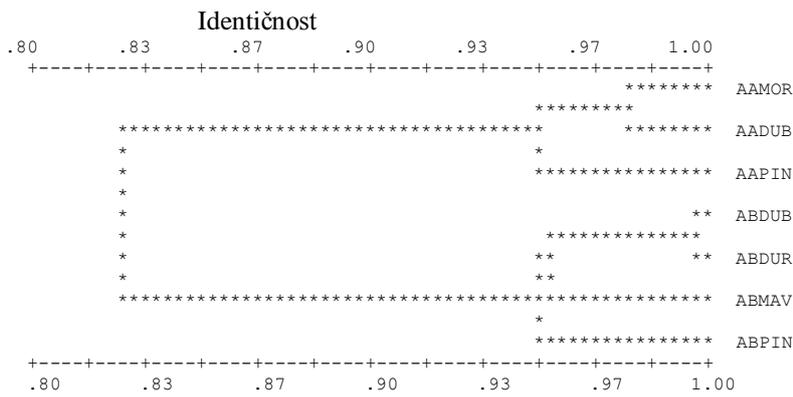
Tabela 73. Prosečna genetička bliskost između populacija vrsta *M. avidus* grupe (*M. avidus* A i *M. avidus* B)

Vrsta	Broj populacija	<i>M. avidus</i> A	<i>M. avidus</i> B
<i>M. avidus</i> A	3	0.960 (0.949 - 0.978)	-
<i>M. avidus</i> B	4	0.827 (0.771 - 0.865)	0.958 (0.944 - 0.995)

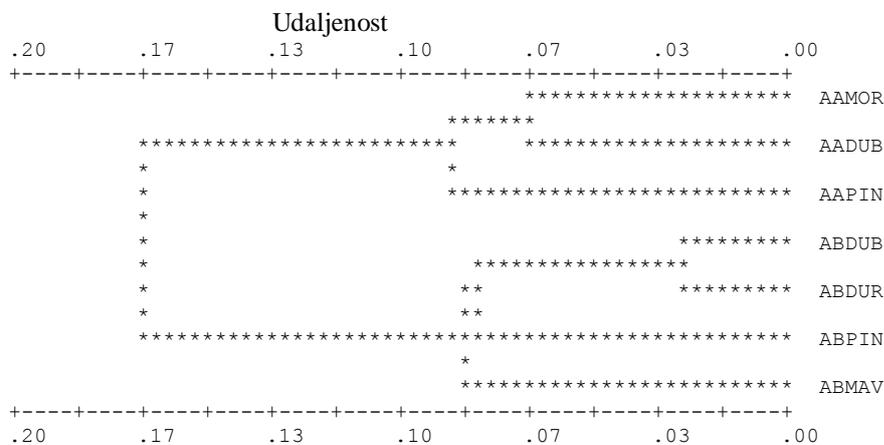


Slika 21. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između vrsta *avidus* grupe

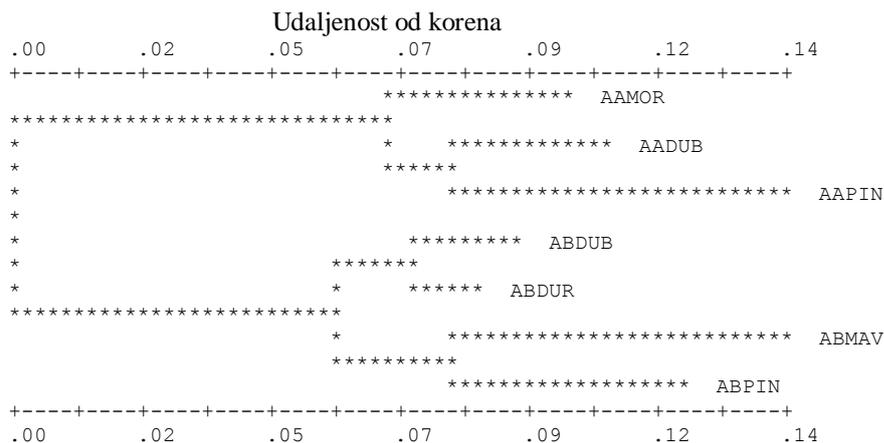
Rezultati



Slika 22. Dendrogram genetičkih odnosa populacija vrsta *avidus* grupe prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972)



Slika 23. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta *avidus* grupe prikazan "Single linkage" klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (Rogers, 1972)



Slika 24. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta *avidus* grupe prikazan "unrooted" klaster metodom prema Wagneru na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (Rogers, 1972)

### 4.2.3. Evolucioni odnosi vrsta roda *Merodon*

Analizom alozimske varijabilnosti 18 izozimskih lokusa obuhvaćene su jedinice 29 prirodnih populacija 14 taksona osolikih muva roda *Merodon* i četiri populacije vrste *Cheilosia vernalis*. Od 131 registrovanog alozima proučavanih populacija, 114 alelomorfa kodirana alelima 12 lokusa je analizirano prilikom poređenja vrsta *ruficornis* i *aeneus* grupa sa generičkom *out* grupom vrsta, *avidus* (Tab. 74).

Tabela 74. Genotipovi 12 lokusa *Cheilosia vernalis* vrste i *Merodon avidus*, *M. ruficornis* i *M. aeneus* grupa vrsta

Lokus	<i>Ch. vernalis</i>	<i>M. avidus</i> grupa	<i>M. ruficornis</i> grupa	<i>M. aeneus</i> grupa
<i>Aat</i>	-	<i>e/e; f/f</i>	<i>b/b; c/c; d/d; g/g</i>	<i>a/a; b/b; c/c</i>
<i>Fum</i>	<i>e/e</i>	<i>d/d</i>	<i>b/b; f/f</i>	<i>a/a; c/c; e/e</i>
<i>Gpd-2</i>	<i>a/a</i>	<i>e/e; f/f; e/i</i>	<i>c/c; g/g; c/g</i>	<i>b/b; d/d; h/h</i>
<i>Gpi</i>	<i>b/b; f/f; g/g; h/h; b/h</i>	<i>i/i; j/j; l/l</i>	<i>l/l; m/m; e/m; c/m; d/l</i>	<i>i/i; j/j; k/k; a/j</i>
<i>Had</i>	<i>o/o; p/p; k/o; o/s</i>	<i>e/e; i/i; e/j</i>	<i>a/a; c/c; d/d; l/l; f/f; a/f; a/l; b/g</i>	<i>h/h; m/m; n/n; q/q; r/r; m/q; n/r</i>
<i>Hk</i>	<i>e/e; f/f</i>	<i>c/c</i>	<i>b/b; c/c; d/d</i>	<i>a/a; c/c</i>
<i>Idh-2</i>	<i>e/e; e/g</i>	<i>d/d; g/g</i>	<i>e/e</i>	<i>a/a; b/b; c/c</i>
<i>Mdh-2</i>	<i>a/a; b/b; c/c</i>	<i>e/e</i>	<i>d/d; e/e; h/h; f/h</i>	<i>e/e; g/g; i/i</i>
<i>Me</i>	-	<i>e/e; f/f; g/g</i>	<i>a/a; b/b; c/c; d/d</i>	<i>h/h; i/i; j/j; k/k; l/l; m/m</i>
<i>Pgm</i>	<i>a/a; b/b; c/c; e/e; a/e; b/c</i>	<i>f/f</i>	<i>c/c; d/d; g/g; i/i; c/g; c/i; d/i; g/i</i>	<i>c/c; f/f; h/h</i>
<i>Sod-1</i>	<i>a/a; a/c</i>	<i>b/b</i>	<i>g/g; i/i</i>	<i>d/d; e/e; f/f; h/h; d/e; f/h</i>

\*Analizirana je alozimska varijabilnost 12 lokusa prilikom poređenja subgeneričke *out avidus* grupe vrsta sa *ruficornis* i *aeneus* grupama vrsta

\*\*Analizirana je alozimska varijabilnost 10 lokusa prilikom poređenja generičke *out Cheilosia vernalis* vrste sa grupama vrsta roda *Merodon*

\*\*\*heterozigotni genotipovi su pojačani

\*\*\*\*identični genotipovi *out* vrsta i vrsta *M. ruficornis* i *M. aeneus* grupa su podvučeni

Analizom odnosa vrsta *ruficornis* grupe i generičke *out* grupe vrsta, *avidus* grupe, utvrđeno je postojanje identičnih alela *Gpi*, *Hk-2*, *Hk-3* i *Mdh-2* lokusa. U *Gpi* lokusu populacija vrsta *avidus* grupe registrovani su *Gpi<sup>i</sup>* i *Gpi<sup>l</sup>* aleli identični alelima vrsta *aeneus* grupe i *Gpi<sup>l</sup>* alel, identičan alelu ADUR populacije vrste *M. armipes* i populacija vrste *M. ruficornis*, kao i alelu heterozigotnog genotipa, *Gpi<sup>al</sup>* populacije RUDUB. Aleli *Hk-2<sup>c</sup>* i *Hk-3<sup>c</sup>* ukazuju na genetičko srodstvo sa svim vrstama *ruficornis* grupe, osim vrste *M. loewi*, kao i alel *Mdh-2<sup>e</sup>* koji je sem u populacijama vrsta *avidus* grupe registrovan i u svim populacijama vrsta *ruficornis* grupe, izuzev populacija vrste *M. loewi* (u neznatnoj frekvenciji je prisutan u LDUB populaciji) i vrste *M. crymensis* (Tab. 56). Najmanja vrednost genetičke bliskosti izračunata na osnovu frekvencija alela 12 lokusa zabeležena je između vrste *M. loewi* i vrsta *avidus* grupe ( $I=0,000-0,008$ ), a najveće vrednosti između populacija vrste *M. recurvus* i populacija vrste *M. avidus* A ( $I=0,238-0,274$ ) kao i populacija vrste *M. ruficornis* i

## Rezultati

populacija vrste *M. avidus* B ( $I=0,249-0,286$ ) (Tab. 75). Klaster metodom, u vidu dendrograma, na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972) može se uočiti jasna diferencijacija vrsta *ruficornis* grupe i vrsta *avidus* grupe formirana u vidu dva klastera (Sl. 26). Procentualna distribucija genetičke bliskosti po lokusu ukazuje na visok stepen genetičkih razlika između vrsta *ruficornis* i *avidus* grupa (58,09%), dok je vrednost genetičke bliskosti (koji ukazuje na genetičku bliskost) registrovan u samo 29,84% od ukupne analize (Sl. 25). Na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (Rogers, 1972) Vagnerovom "unrooted" (Sl. 27) i "rooted" metodom (Sl. 33) formirane su grupe populacija i vrsta koje ukazuju na podjednaku evolucionu brzinu. Na dendrogramu genetičkih odnosa na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972) populacije vrsta generičke *out* grupe formiraju zaseban klaster. Na dendrogramu prema Vagneru može se uočiti da vrsta *M. loewi*, a potom i vrsta *M. crymensis* formiraju najduže bočne grane u odnosu na ostale vrste *ruficornis* grupe što ukazuje na najveći stepen evolucionih promena u odnosu na ostale vrste (Sl. 27, 33).

Tabela 75. Prosečna genetička identičnost između populacija vrsta *M. ruficornis* grupe, *M. aeneus* grupe i vrsta *M. avidus* grupe

Vrsta	Broj populacija	<i>M. armipes</i>	<i>M. crymensis</i>	<i>M. loewi</i>
<i>M. armipes</i>	1	*	-	-
<i>M. crymensis</i>	3	0,459 (0,443-0,467)	0,960 (0,938-0,986)	-
<i>M. loewi</i>	2	0,480 (0,480-0,480)	0,366 (0,361-0,372)	0,977 (0,977-0,977)
<i>M. recurvus</i>	2	0,635 (0,633-0,637)	0,576 (0,521-0,616)	0,392 (0,381-0,404)
<i>M. ruficornis</i>	3	0,857 (0,851-0,866)	0,490 (0,459-0,529)	0,524 (0,502-0,560)
<i>M. aeneus</i> A	2	0,265 (0,264-0,267)	0,179 (0,174-0,182)	0,004 (0,000-0,008)
<i>M. aeneus</i> B	1	0,264 (0,264-0,264)	0,177 (0,172-0,180)	0,027 (0,015-0,039)
<i>M. aeneus</i> C	2	0,258 (0,251-0,266)	0,187 (0,178-0,193)	0,004 (0,000-0,008)
<i>M. cinereus</i> A	2	0,269 (0,265-0,274)	0,181 (0,173-0,186)	0,004 (0,000-0,008)
<i>M. cinereus</i> B	2	0,241 (0,227-0,256)	0,179 (0,168-0,189)	0,003 (0,000-0,007)
<i>M. desuturinus</i>	1	0,258 (0,258-0,258)	0,173 (0,168-0,176)	0,027 (0,015-0,038)
<i>M. funestus</i>	1	0,046 (0,046-0,046)	0,000 (0,000-0,000)	0,000 (0,000-0,000)
<i>M. avidus</i> A	3	0,208 (0,195-0,217)	0,176 (0,169-0,180)	0,004 (0,000-0,008)
<i>M. avidus</i> B	4	0,222 (0,214-0,230)	0,179 (0,171-0,183)	0,004 (0,000-0,008)

\*nije izvršeno poređenje

## Rezultati

Tabela 75. (nastavak)

Vrsta	Broj populacija	<i>M. recurvus</i>	<i>M. ruficornis</i>	<i>M. aeneus A</i>	<i>M. aeneus B</i>
<i>M. recurvus</i>	2	0,990 (0,990-0,990)	-	-	-
<i>M. ruficornis</i>	3	0,625 (0,577-0,660)	0,958 (0,933-0,976)	-	-
<i>M. aeneus A</i>	2	0,358 (0,348-0,368)	0,284 (0,265-0,297)	0,988 (0,988-0,988)	-
<i>M. aeneus B</i>	1	0,374 (0,356-0,392)	0,288 (0,277-0,294)	0,895 (0,886-0,904)	*
<i>M. aeneus C</i>	2	0,284 (0,266-0,301)	0,326 (0,291-0,347)	0,637 (0,610-0,666)	0,616 (0,609-0,624)
<i>M. cinereus A</i>	2	0,363 (0,348-0,377)	0,289 (0,266-0,305)	0,832 (0,815-0,847)	0,746 (0,714-0,779)
<i>M. cinereus B</i>	2	0,334 (0,316-0,352)	0,262 (0,232-0,285)	0,733 (0,707-0,759)	0,642 (0,629-0,655)
<i>M. desuturinus</i>	1	0,366 (0,348-0,383)	0,282 (0,270-0,288)	0,357 (0,355-0,358)	0,439 (0,439--0,439)
<i>M. funestus</i>	1	0,000 (0,000-0,000)	0,073 (0,049-0,092)	0,284 (0,263-0,305)	0,203 (0,203-0,203)
<i>M. avidus A</i>	3	0,259 (0,238-0,274)	0,256 (0,230-0,271)	0,398 (0,372-0,422)	0,295 (0,279-0,312)
<i>M. avidus B</i>	4	0,266 (0,253-0,279)	0,271 (0,249-0,286)	0,391 (0,365-0,421)	0,291 (0,273-0,311)

\*nije izvršeno poređenje

Tabela 75. (nastavak)

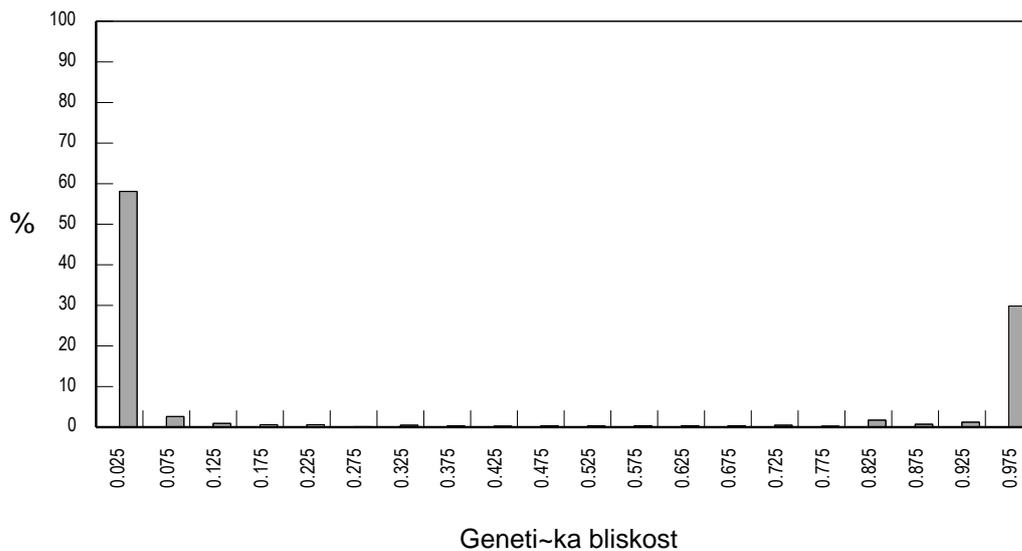
Vrsta	Broj populacija	<i>M. aeneus C</i>	<i>M. cinereus A</i>	<i>M. cinereus B</i>
<i>M. aeneus C</i>	2	0,951 (0,951-0,951)	0,951 (0,951-0,951)	-
<i>M. cinereus A</i>	2	0,767 (0,723-0,833)	0,767 (0,723-0,833)	0,913 (0,913-0,913)
<i>M. cinereus B</i>	2	0,677 (0,627-0,768)	0,677 (0,627-0,768)	0,834 (0,759-0,909)
<i>M. desuturinus</i>	1	0,362 (0,362-0,362)	0,362 (0,362-0,362)	0,363 (0,357-0,369)
<i>M. funestus</i>	1	0,262 (0,243-0,282)	0,262 (0,243-0,282)	0,216 (0,211-0,221)
<i>M. avidus A</i>	3	0,329 (0,287-0,388)	0,329 (0,287-0,388)	0,393 (0,350-0,425)
<i>M. avidus B</i>	4	0,321 (0,284-0,283)	0,32 (0,284-0,383)	0,383 (0,338-0,423)

\*nije izvršeno poređenje

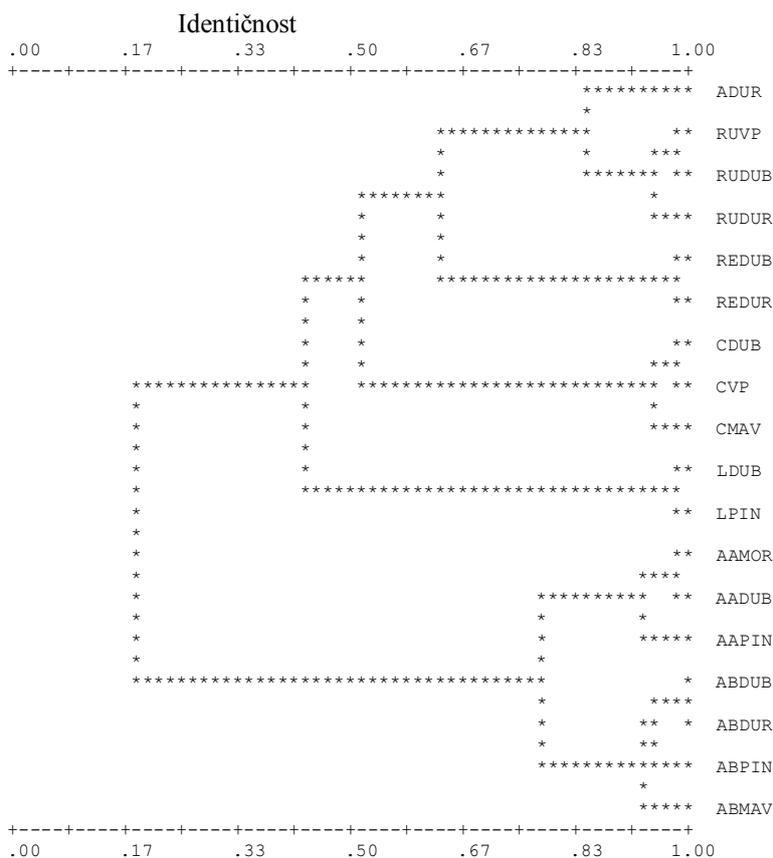
Tabela 75. (nastavak)

Vrsta	Broj populacija	<i>M. cinereus B</i>	<i>M. desuturinus</i>	<i>M. funestus</i>	<i>M. avidus A</i>
<i>M. cinereus B</i>	2	0,835 (0,835-0,835)	-	-	-
<i>M. desuturinus</i>	1	0,347 (0,345-0,349)	*	-	-
<i>M. funestus</i>	1	0,233 (0,222-0,245)	0,035 (0,035-0,035)	*	-
<i>M. avidus A</i>	3	0,362 (0,314-0,427)	0,282 (0,254-0,321)	0,140 (0,128-0,146)	0,953 (0,933-0,980)
<i>M. avidus B**</i>	4	0,360 (0,324-0,424)	0,300 (0,279-0,334)	0,132 (0,124-0,144)	0,780 (0,703-0,831)

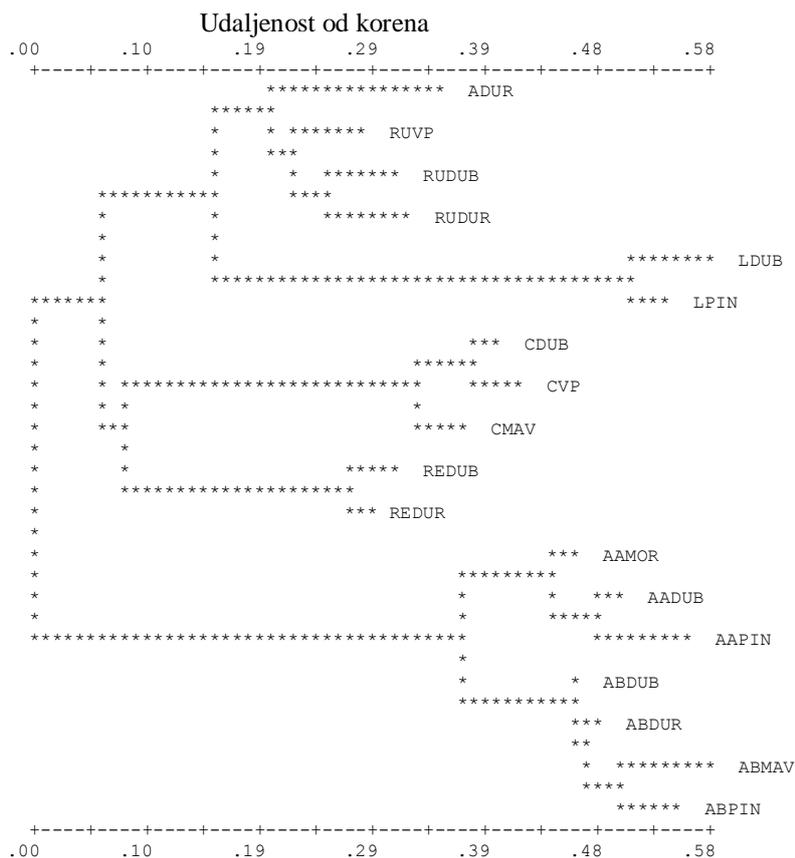
\*nije izvršeno poređenje; \*\* 0,950 (0,929-0,997)



Slika 25. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između vrsta *ruficornis* i *avidus* grupa



Slika 26. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta *ruficornis* grupe i vrsta *avidus* grupe prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972)



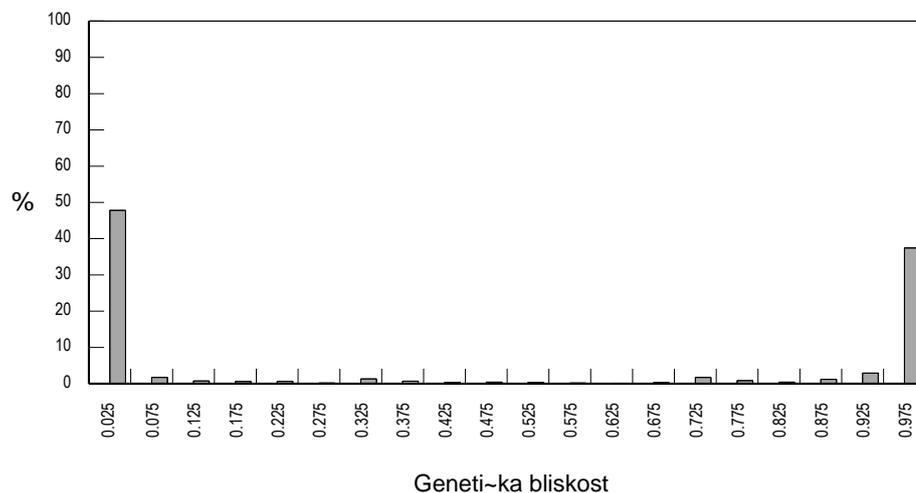
Slika 27. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta *ruficornis* grupe i vrsta *avidus* grupe prikazan "unrooted" klaster metodom prema Wagneru na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (Rogers, 1972)

Analiza genetičke diferencijacije vrsta *aeneus* grupe i generičke *avidus* grupe vrsta izvršena je na osnovu alozima determinisanih alelima 12 lokusa (Tab. 74). Između populacija vrsta *avidus* grupe i vrste *M. funestus* izračunate su najmanje vrednosti genetičke bliskosti ( $I=0,128-0,146$ ), potom sledi vrsta *M. desuturinus* ( $I=0,254-0,334$ ), dok je vrsta *M. aeneus* A genetički najbliža ( $I=0,365-0,421$ ) generičkoj *out* grupi vrsta (Tab. 56). Identični genotipovi vrsta *avidus* i *aeneus* grupa registrovani su u lokusima *Gpi*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Mdh-2* i *Pgm*. U lokusu *Gpi*, od tri zabeležena, dva alela su identična alelima populacija *aeneus* grupe vrsta:  $Gpi^{ii}$  (AECMOR, *M. desuturinus*, *M. funestus*);  $Gpi^{ij}$  (sve populacije *aeneus* grupe, osim CBPRO) i alelom heterozigotnog genotipa,  $Gpi^{aj}$  (CBDUR). Jedini registrovani alel lokusa *Hk-2*, *Hk-3* i *Mdh-2* u populacijama *avidus* grupe zabeležen je u svim populacijama vrsta *aeneus* grupe, osim vrste *M. funestus*. Utvrđeno je da je alel lokusa *Pgm* identičan alelu populacije AECMOR i populacijama vrsta *M. aeneus* A, *M. cinereus* i *M. funestus* (Tab. 74).

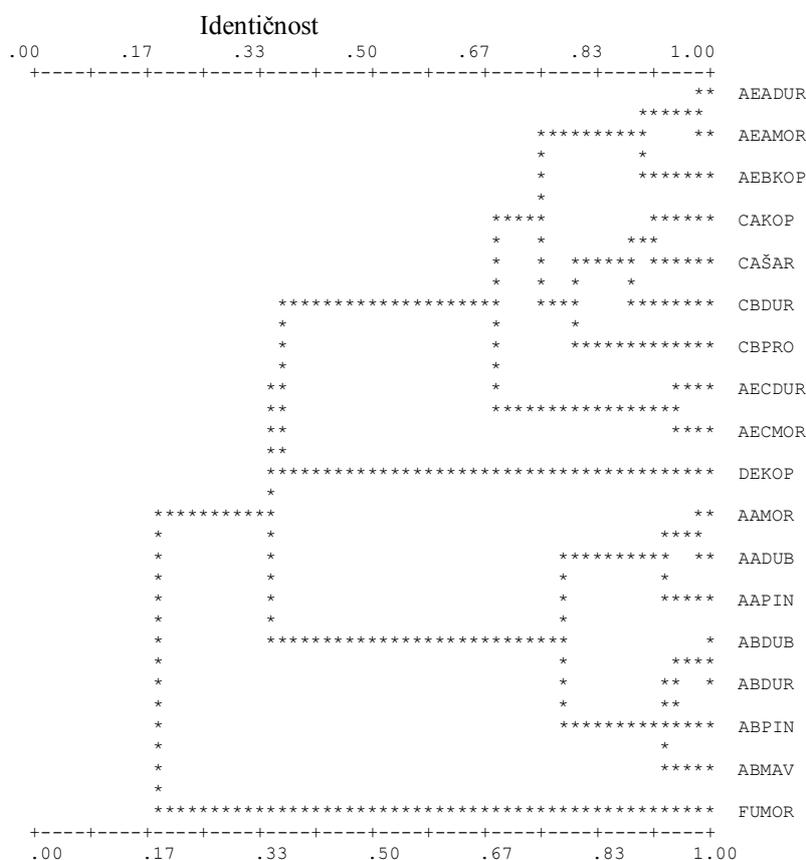
Stepen genetičke diferencijacije vrsta *aeneus* i *avidus* grupa, na osnovu vrednosti genetičke bliskosti po lokusu, manji je u odnosu na izračunatu genetičku diferencijaciju vrsta *ruficornis* i *avidus* grupa. Utvrđeno je 47,84% lokusa sa vrednostima genetičke bliskosti manjim od 0,05 i znatno manji broj lokusa koji ukazuje na genetičku identičnost, 37,44% (Sl. 28). Dendrogram genetičkih odnosa populacija vrsta *aeneus* i *avidus* grupe (Sl. 29) pokazuje se da je najveća vrednost genetičke bliskosti zabeležena za parove vrsta *M. aeneus* A i *M. aeneus* B. U okviru *aeneus* grupe, na osnovu genetičke

## Rezultati

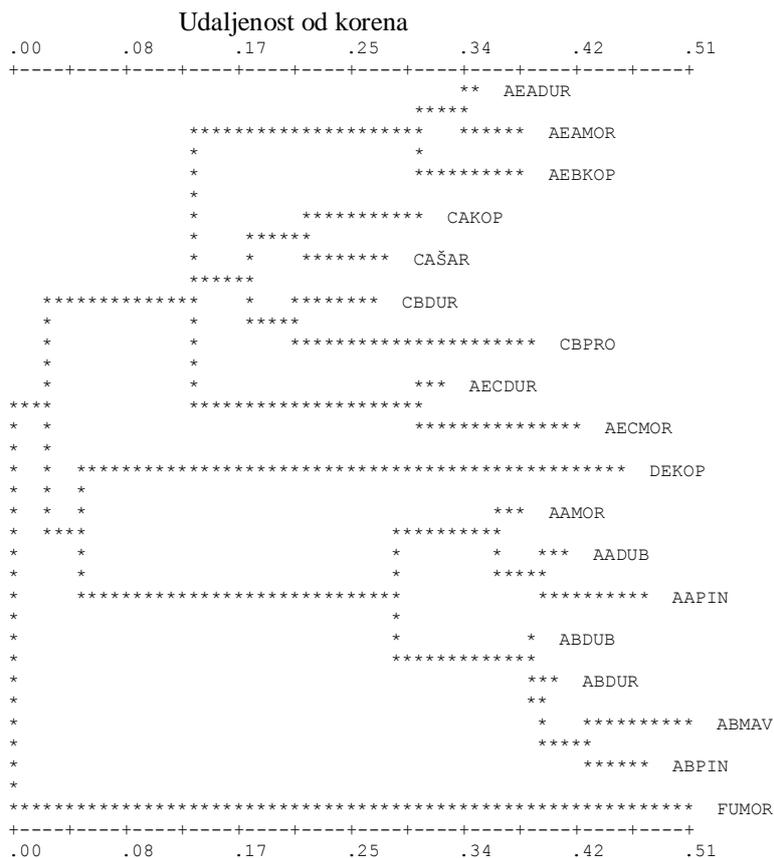
bliskosti metodom parova diferencirale su se grupe: *M. aeneus* A i *M. aeneus* B; *cinereus* kompleks; *M. aeneus* C. Pozicija vrsta *M. funestus* i *M. desuturinus* na dendrogramima genetičke bliskosti UPGMA metodom (Sl. 29) i genetičke udaljenosti (Rogers, 1972) "unrooted" metodom prema Vagneru (Sl. 30) ukazuje na najveći stepen genetičke divergencije u odnosu na ostale populacije vrsta *aeneus* grupe, kao i vrsta *avidus* grupe.



Slika 28. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između vrsta *aeneus* i *avidus* grupa



Slika 29. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta *aeneus* grupe i vrsta *avidus* grupe prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972)



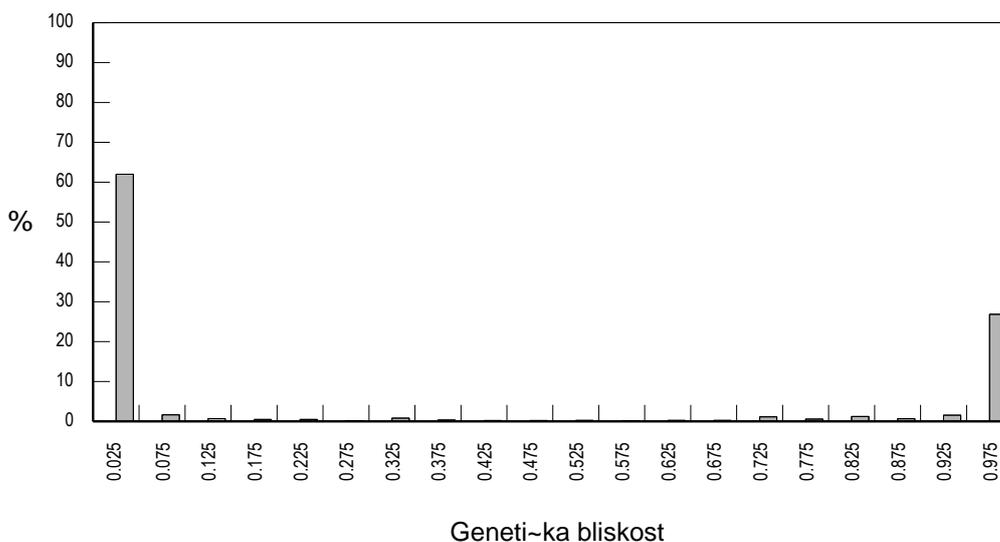
Slika 30. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta *aeneus* grupe i vrsta *avidus* grupe prikazan "unrooted" klaster metodom prema Wagneru na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (Rogers, 1972)

Analizom evolucionih odnosa vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa izračunate su najmanje vrednosti genetičke bliskosti između vrste *M. loewi* i vrsta *aeneus* i *avidus* grupa ( $I=0,000-0,039$ ), a najveća vrednost je zabeležena za vrste *M. recurvus* i *M. aeneus* B ( $I=0,356-0,392$ ) (Tab. 75). Identični aleli u svim populacijama vrsta sve tri grupe registrovani su samo u lokusima *Hk-2*, *Hk-3* i *Mdh-2* (Tab. 74). Jedini alel *Hk<sup>c</sup>* registrovan u populacijama vrsta *avidus* grupe prisutan je u svim populacijama vrsta *ruficornis* grupe, osim vrste *M. loewi*, i u svim populacijama vrsta *aeneus* grupe, osim vrste *M. funestus*. Na genetičku divergenciju vrsta *M. crymensis* i *M. loewi* grupe *ruficornis* i vrste *M. funestus* grupe *aeneus* ukazuju species-specifični aleli *Mdh-2* lokusa. Znači, alel *Mdh-2<sup>e</sup>* je prisutan u populacijama vrsta *avidus* grupe, *ruficornis* grupe (osim *M. crymensis* i *M. loewi*) i *aeneus* (osim vrste *M. funestus*) grupe (Tab. 74).

Na visok stepen genetičke diferencijacije vrsta roda *Merodon* ukazuje i mala procentualna zastupljenost (26,84%) lokusa sa vrednostima genetičke bliskosti koje ukazuju na genetičku bliskost u odnosu na lokuse sa vrednostima većim od 0,05 (62,01%) (Sl. 31).

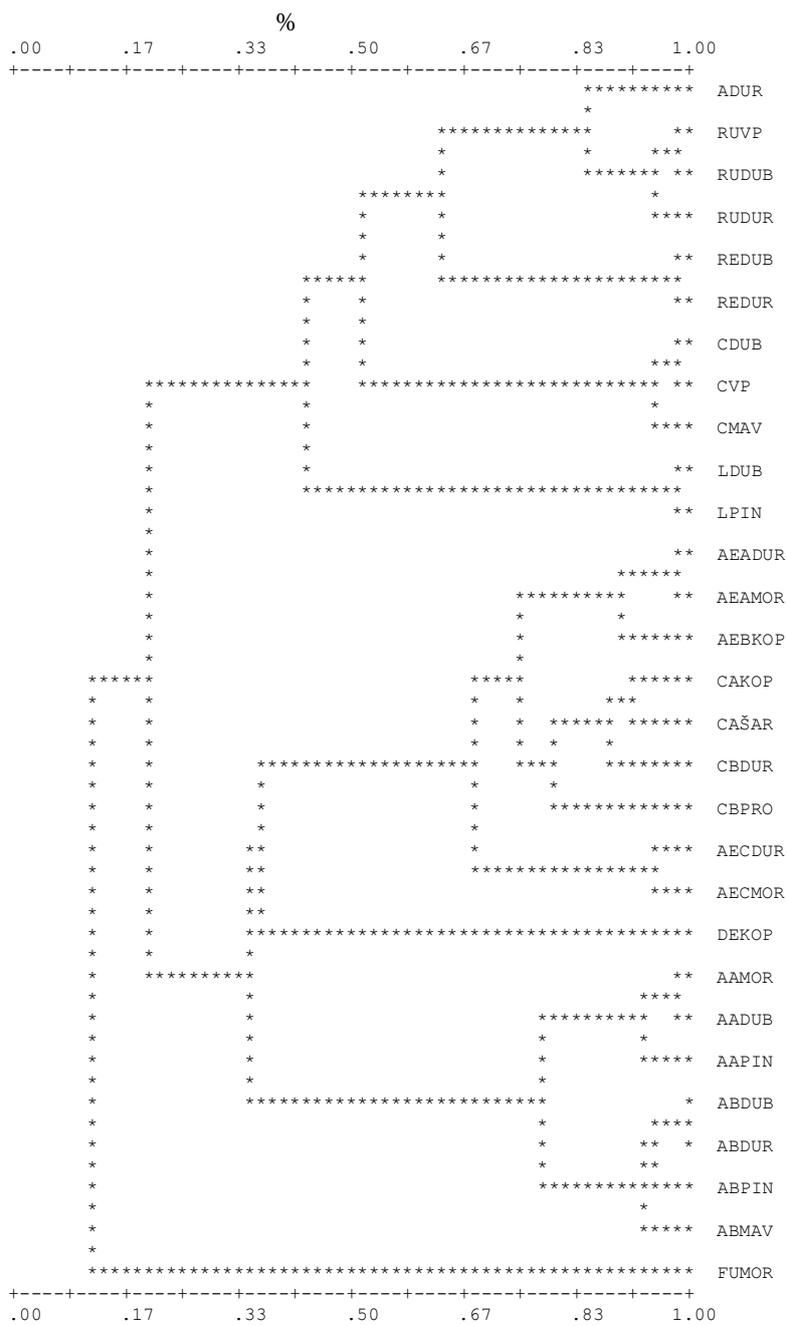
Dendrogram konstruisan na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972) populacija vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa, ukazuje na jasno formiran klaster koga čine vrste *ruficornis*

grupe, klaster vrsta *aeneus* i *cinereus* kompleksa kojem se priključuje i vrsta *M. desuturinus*. Znatno veći stepen genetičke divergencije (različitosti) postoji između vrsta *avidus* sa vrstama *ruficornis* grupe u odnosu na vrste *aeneus* grupe. Vrsta *M. funestus*, kao i na osnovu prethodnih analiza, se izdvaja od ostalih vrsta *aeneus* grupe (Sl. 32). Vagnerovom "rooted" metodom su na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (Rogers, 1972) formirane bočne grane koje čine populacije i vrste *ruficornis* i *aeneus* grupa, osim vrsta *M. desuturinus* i *M. funestus*. Dužina bočnih grana, izračunata na osnovu genetičke udaljenosti (Rogers, 1972) od korena (*avidus out* grupa) ukazuju na stepen volucionih promena, a grane grupisane u određene klastere ukazuju na podjednaku stopu evolucionih promena. Najmanji stepen genetičkih razlika u odnosu na definisan "koren" (*avidus out* grupa) je registrovan u populacijama vrsta *aeneus* i *cinereus* kompleksa. U okviru *ruficornis* grupe navedenom analizom izdvajaju se vrste *M. loewi* i *M. crymensis*, dok se u okviru *aeneus* grupe, očekivano, izdvajaju vrste *M. desuturinus* i *M. funestus*. U okviru *aeneus* kompleksa, u grupi koju čine vrste *M. aeneus* A i *M. aeneus* B, izdvaja se bočna grana AEBKOP populacije, a u okviru vrste *M. aeneus* C na osnovu stope genetičkih promena, preko koeficijenta genetičke udaljenosti (Rogers, 1972) izdvaja se AECMOR populacija. Kompleksnost evolucionih odnosa populacija *cinereus* kompleksa ispoljava se i najvećom količinom evolucionih promena CBPRO populacije (Sl. 33).



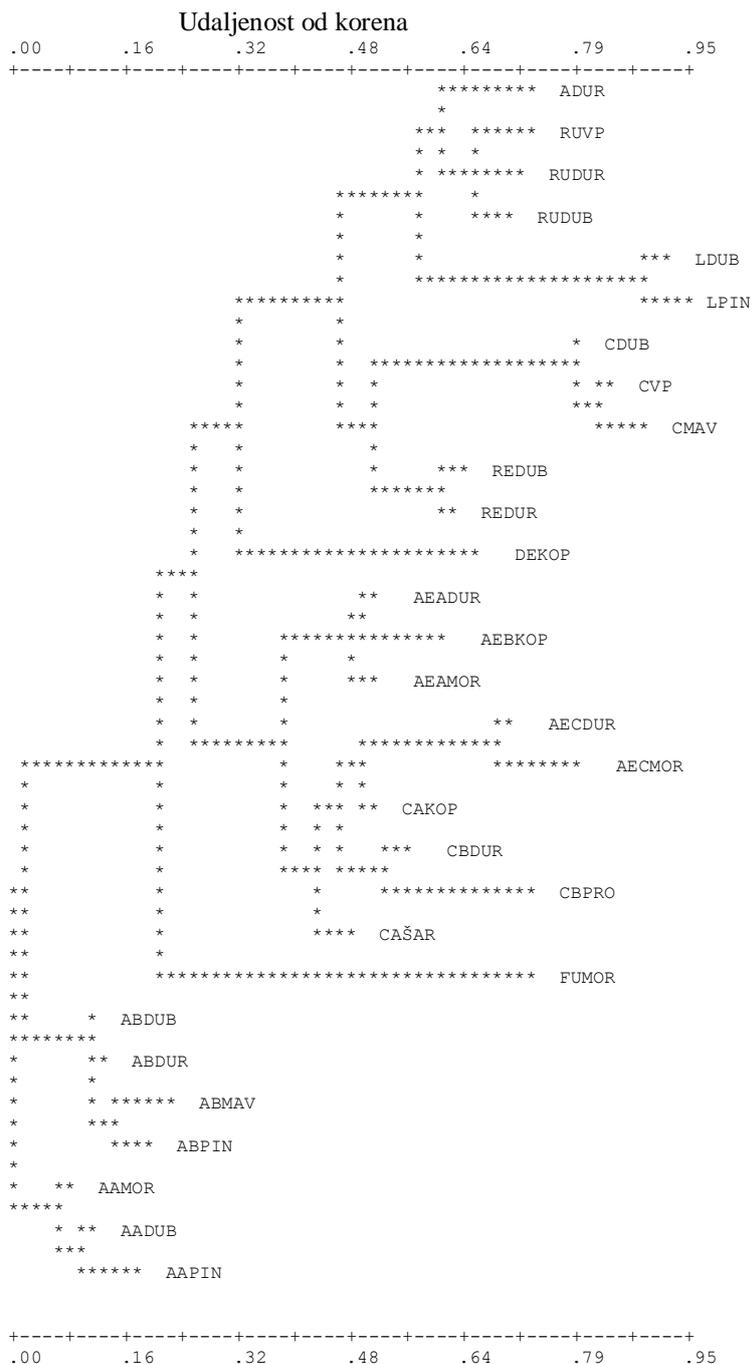
Slika 31. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa

## Rezultati



Slika 32. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972)

## Rezultati

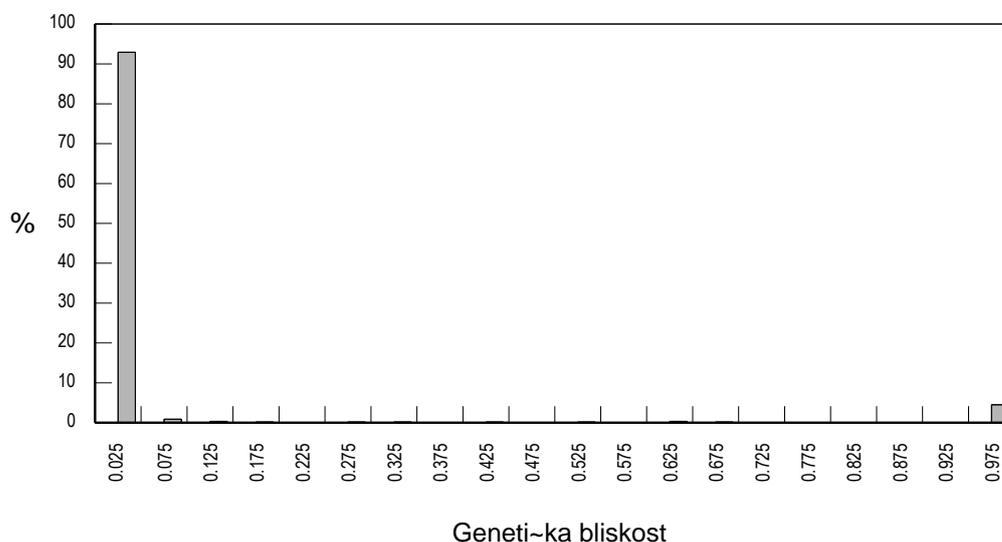


Slika 33. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta *aeneus*, vrsta *ruficornis* i vrsta *avidus* grupa prikazan "rooted" klaster metodom prema Wagneru na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (Rogers, 1972)

#### 4.2.4 Evolucioni odnos vrsta roda *Merodon* i vrste *Cheilosia vernalis*

Ukupno 94 alozima determinisanih alelima 10 lokusa omogućilo je komparaciju genetičke strukture populacija vrsta roda *Merodon* sa populacijama suprageneričke *out* vrste, *Cheilosia vernalis* (Tab. 74). Na genetičku različitost vrste *M. desuturinus* u odnosu na vrste *aeneus* i *cinereus* kompleksa ukazuje alel *Fum<sup>e</sup>* koji je identičan jedino registrovanom alelu lokusa *Fum* populacija vrste *Ch. vernalis*. Alel monomorfnog *Pgm* lokusa populacija vrste *Ch. vernalis* je takođe registrovan i u populacijama vrste *M. loewi* (u LPIN populaciji, jedino u sastavu heterozigotnog genotipa), vrste *M. recurvus* (ali ne kao najčešći) i u RUVP i RUDUB populacijama vrste *M. ruficornis*, ali isključivo u okviru heterozigotnog genotipa. U okviru *aeneus* grupe, alel *Pgm<sup>c</sup>* je, pored populacija vrste *Ch. vernalis*, registrovan u populaciji vrste *M. desuturinus* i populaciji AEBKOP (dijagnostičkog značaja za razdvajanje vrste *M. aeneus* B od vrste *M. aeneus* A) (Tab. 70).

Kao što se može i pretpostaviti, stepen genetičke divergencije između vrsta različitih rodova je izuzetno velik, na šta ukazuje prosečna genetička identičnost od 0,055 ( $I=0,000-0,217$ ) i dendrogrami konstruisani na osnovu vrednosti genetičke bliskosti (Sl. 35) i Vagnerovom "rooted" metodom na osnovu genetičke udaljenosti (Sl. 36). Takođe, izračunato je da 92,93% vrednosti genetičke bliskosti po lokusu ukazuje na potpunu genetičku različitost, dok samo 4,48% analiza ukazuje na genetičku identičnost vrsta rodova *Merodon* i *Cheilosia* (Sl. 34).

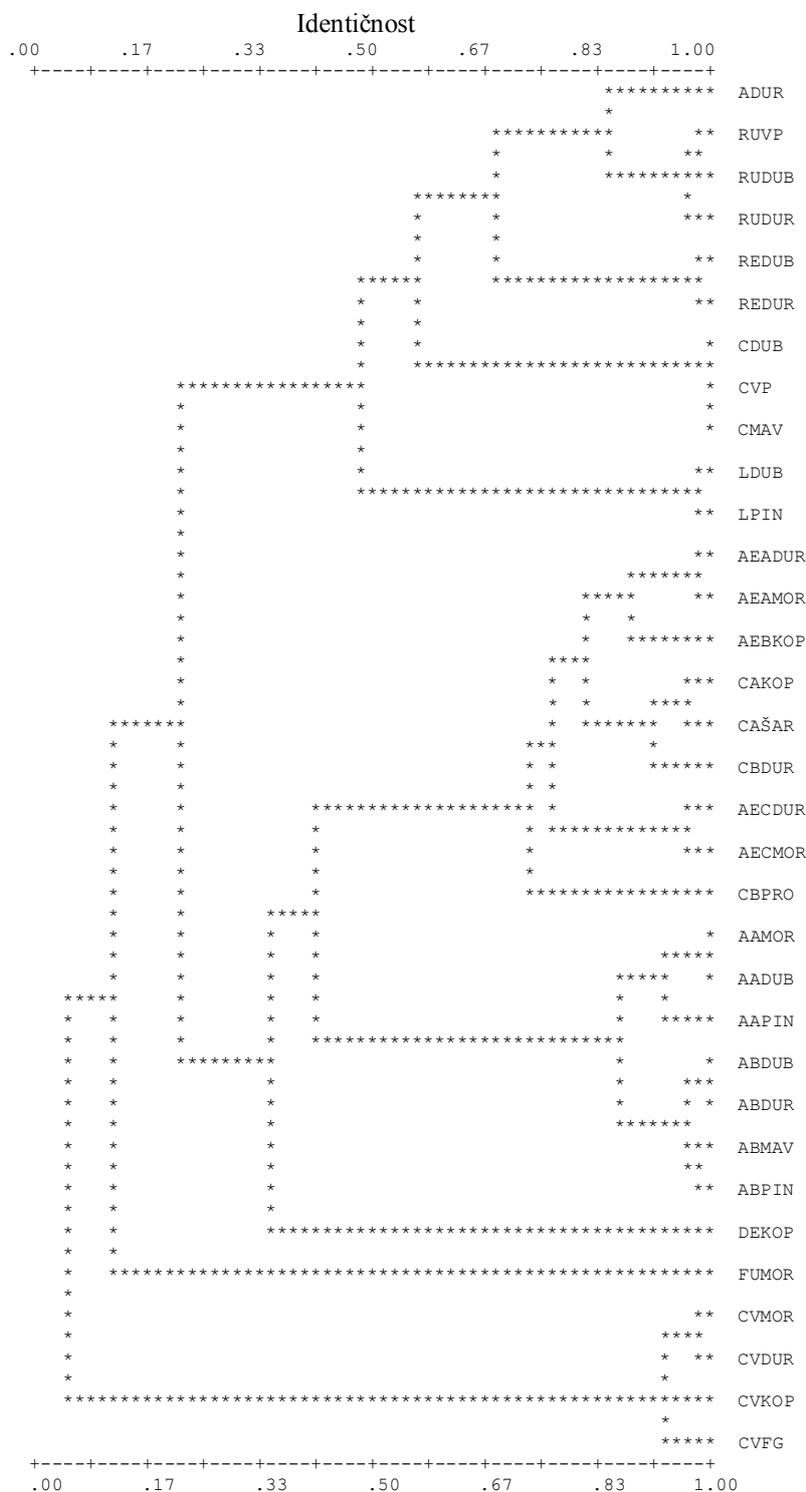


Slika 34. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti za pojedinačne lokuse između vrsta roda *Merodon* i vrste *Cheilosia vernalis*

Dendrogramom konstrisanim na osnovu koeficijenta genetičke udaljenosti (Rogers, 1972), a predstavljen Vagnerovom metodom sa definisanom *out* grupom, vrstom *Ch. vernalis*, ukazuje se na stepen genetičkih razlika vrsta roda *Merodon* u odnosu na "koren". Može se uočiti da je stepen genetičkih razlika od definisane *out* grupe približno isti u klasterima koji su formirani vrstama

## Rezultati

*ruficornis* grupe i klaster vrsta *aeneus* kompleksa. U odnosu na navedene vrste i grupe, vrsta *M. desuturinus* se u najmanjem stepenu genetički razlikuje od vrste *Ch. vernalis* (Sl. 36).



Slika 35. Dendrogram genetičkih odnosa između populacija vrsta roda *Merodon* i populacija vrste *Cheilosia vernalis* prikazan UPGMA klaster metodom na osnovu koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972)



## 5. DISKUSIJA

### 5.1. Alozimska varijabilnost

Od 60-ih godina do danas rezultati elektroforetskih proučavanja proteina se koriste u kvantifikovanju genetičke varijabilnosti prirodnih populacija, u proučavanju prostorne i vremenske promene vrednosti parametara genetičke strukture populacija određene vrste i u determinisanju stepena genetičke divergencije taksona različitih nivoa klasifikacije (Powell, 1976; Thorpe i Sole-Cava, 1994). U analizi genetičke varijabilnosti populacija, kao mere evolucionog potencijala vrste i procesa odgovornih za održavanje i modifikaciju genetičke varijabilnosti (Ayala, 1975), evolucionari sistematičari su utvrdili da lokusi čiji aleli kodiraju različite enzime imaju i različite nivoe varijabilnosti. Rezultati gensko-enzimske analize velikog broja vrsta iz skoro svih grupa su podstakli istraživanja u cilju objašnjenja registrovane pojave. U tom smislu je proučavana povezanost varijabilnosti enzima i njihove metaboličke funkcije (Gillespie i Kojima, 1968), regulatorne funkcije (Johnson, 1974), kvaternarne strukture (Ward, 1977) i veličine subjedinica (Koehn i Eans, 1977).

Korelacija između polimorfности i heterozigotnosti određenih lokusa, sa jedne, i funkcije i strukture enzima, kao direktnih produkata gena, sa druge strane, su mogući pokazatelji biohemijske evolucije i evolucione strategije analiziranih populacija vrsta porodice Syrphidae. U podeli enzima prema metaboličkoj funkciji na varijabilne, neglukozometabolizirajuće enzime i manje varijabilne, glukozometabolizirajuće, smatra se da su enzimi prve grupe varijabilniji jer koriste supstrat iz spoljašnje, često heterogene sredine i ne utiču na fundamentalne procese u ćeliji (Gillespie i Kojima, 1968).

U proučavanju adaptivnog značaja enzimske varijabilnosti uočeno je da je *Pgm* lokus, u različitim grupama organizama (Ward i sar., 1992), kao i populacijama vrsta porodice Syrphidae, suprotno svojoj funkciji u glikolitičkim procesima, bio varijabilan, sa visokim procentom heterozigota. U analizi gensko-enzimske varijabilnosti populacija vrsta *ruficornis* grupe registrovan je najveći broj alela *Pgm* lokusa u odnosu na ostale analizirane enzimske sisteme. Važno je istaći da je, za razliku od populacija vrsta *ruficornis* grupe, u populacijama vrsta *aeneus* grupe, *Pgm* lokus bio monomorfan, sa retkim izuzecima (AECDUR i CAKOP) i u populacijama *avidus* grupe. Na adaptivan značaj alozima determinisanih alelima *Pgm* lokusa ukazuje sezonska fluktuacija frekvencije alela u prirodnim populacijama voćnih mušica (Dobzhansky i Ayala, 1973) i prostorna distribucija genotipova u populacijama vrste *Ch. vernalis*. Zabeležen velik broj PGM alozima je u saglasnosti sa podelom enzima na osnovu kvaternarne strukture, gde se fosfoglukomutaza kao monomer nalazi u grupi varijabilnih enzima (Ward, 1977) i podeli enzima prema regulatornoj funkciji, prema kojoj je, takođe, enzim kao regulatorni (sa funkcijom regulacije protoka energije) varijabilniji od neregulatornih enzima (Johnson, 1972). Specifičnost zimograma PGM je, suprotno očekivanju, u prisustvu "pratećih"

traka (sub-bends) i sekundarnih izozima, što je najverovatnije, posledica posttranslacionih modifikacija polipeptidnih lanaca (Shultz, 1984). Navedena karakteristika enzima kodiranog alelima lokusa *Pgm* je registrovana u populacijama sirfida i nekih vrsta komaraca (Bullini i sar., 1971; Shultz i sar., 1986; Tadano, 1986).

Utvrđena je korelacija između varijabilnosti određenih enzima, njihove regulatorne funkcije i strukture u populacijama osolikih muva. Enzimi ME i AO, pored već navedenog PGM, sa regulatornom funkcijom, ističu se većim brojem alozima u odnosu na ostale. Pitanje kvaternarne strukture ME ostaje otvoreno, ne samo za familiju Syrphidae, već i šire. Smatra se da je malični enzim komaraca dimer (Shultz, 1984), a sisara tetramer (Harris i Hopkinson, 1976). Kao i u populacijama vrsta *avidus* grupe, visoka varijabilnost aldehid oksidaze utvrđena je u populacijama drugih vrsta insekata, posebno roda *Drosophila* (Powell, 1976).

Varijabilnost regulatornog enzima, dimera, GPI u populacijama grupa *aeneus* i *avidus* (osim AADUB), kao i u populacijama vrste *Ch. vernalis* je visoka, za razliku od populacija vrste *M. crymensis* i vrste *M. ruficornis* (osim RUDUB) grupe *ruficornis*. Osim u populacijama sirfida i na zimogramu nekih vrsta komaraca (Milankov i sar., 1997, Milankov i sar., 2000) registrovani su alozimi determinisani alelima koji učestvuju u formiranju samo heterozigotnih genotipova. Jedno od mogućih objašnjenja je prisustvo letalnog alela u homozigotnoj kombinaciji, što svakako predstavlja otvoreno pitanje za dalja istraživanja.

Za razliku od navedenih enzima regulatorne funkcije, enzimski sistem HK, sa izuzecima *ruficornis* grupe (ADUR, REDUB, RUDUB, RUDUR) i CVMOR populacije vrste *Ch. vernalis*, determinišu aleli monomorfni lokusa. Osim neregistrovanih heterozigota, nespecifičnog očitavanja zimograma, karakteristično za metabolički izuzetno važan enzimski sistem je prisustvo malog broja alozima u okviru *ruficornis* (3), *aeneus* (2), *avidus* (1) grupa i u populacijama vrste *Ch. vernalis* (2). Osim navedenog, za HK enzimski sistem karakteristična je ontogenetska diferencijacija, odnosno, aktivnost alela različitih lokusa tokom različitih stadijuma životnog ciklusa (Beckenbach i Prakash, 1977). Pretpostavlja se da su lokusi nastali duplikacijom jednog predačkog u ranoj fazi razvoja diptera (Ohno, 1970; prema: Tabachnick, 1978) ili da su tri elektromorfa, analizirana kao produkti alela tri lokusa kod nekih vrsta komaraca (Milankov i sar., 1999b; Milankov i sar., nepublikovani podaci) ili dva, u populacijama familije Syrphidae, rezultat aktivnosti enzima kodiranog alelima jednog lokusa (Pasteour i sar., 1988). Smatra se da se različita mobilnost istog polipeptida postiže njihovom kombinacijom sa različitim kofaktorima, produktima gena "modulatora" (Pasteour i sar., 1988). Utvrđeno je da su tri lokusa čiji aleli kodiraju sintezu HK enzimskog sistema blisko locirana na trećem hromozomu komaraca i da pored ontogenetske razlike, postoje i razlike u supstratnoj specifičnosti izozima. Registrovana je aktivnost izozima determinisanog alelima *Hk-3* lokusa (odgovara *Hk-2* lokusu kod sirfida) u svim razvojnim stadijumima, dok ekspresija *Hk-2* i *Hk-4* (*Hk-4* odgovara *Hk-3* lokusu sirfida) nije detektovana u stadijumu larve i lutke. (Tabachnick, 1978).

Kao i u slučaju HK enzimskog sistema i za regulatorni izozim kodiran alelima lokusa *Idh-1* (Johnson, 1974), karakteristična je značajno mala varijabilnost (sa po 1 registrovanim alozomom) u populacijama vrsta *ruficornis* grupe i populacijama vrste *Ch. vernalis*.

Izozimi kodirani alelima *Aat*, *Fum*, *Gpd-1*, *Gpd-2*, *Idh-2*, *Mdh-1* i *Mdh-2* lokusa u metaboličkim procesima nemaju regulatornu funkciju (Johnson, 1974) i kao takvi, smatra se, manje su varijabilni u odnosu na enzime sa regulatornom funkcijom (Johnson, 1974). Na izuzetno malu varijabilnost enzima kodiranih alelima lokusa *Idh-2* i *Mdh-1* ukazuju registrovani identični aleli u svim populacijama na nivou *ruficornis* (*Idh-2*, *Mdh-1*), *aeneus* (*Mdh-1*) i *avidus* (*Mdh-1*) grupa vrsta. Nasuprot navedenim lokusima, na nivou grupa blisko srodnih vrsta registrovana su dva (*ruficornis* grupa) i tri (*aeneus* grupa) alela *Fum* lokusa. U okviru *ruficornis* grupe, u lokusu *Aat* registrovana su 4 alela, po dva u ADUR, RUDUB i RUDUR populacijama. Locus *Aat* je bio polimorfan samo u populacijama vrste *M. aeneus* C i CBDUR populacije grupe *aeneus* gde je zabeleženo ukupno 3 alela. Za razliku od *ruficornis* grupe, sa dominantnim alelom lokusa *Gpd-2* i drugim, retkim alelom u populaciji vrste *M. loewi*, u okviru *aeneus* grupe su registrovana 3 alela. Alozimska varijabilnost lokusa *Mdh-2*, za razliku od *Gpd-2*, je bila veća na nivou *ruficornis* grupe (4 alela) u poređenju sa *aeneus* grupom. U okviru *aeneus* grupe u lokusu *Mdh-2* su registrovana 3 alela, od kojih je 1 bio dominantan u svim populacijama, osim FUMOR vrste *M. funestus*, sa species-specifičnim alelom.

Na osnovu metaboličke funkcije i kvaternarne strukture, alozimska varijabilnost HAD i SOD enzimskog sistema sifida odstupa od očekivane. Od svih analiziranih lokusa, *Had* i *Pgm* lokusi se izdvajaju na osnovu polimorfности jer su retki primeri populacija sa jednim alelom. Karakteristika *Had* lokusa je različita frekvencija alela u populacijama *ruficornis* grupe vrsta. Registrovani isti heterozigoti u populacijama različitih vrsta sa Dubašnice (*Had<sup>a/f</sup>* u CDUB i REDUB; *Had<sup>b/g</sup>* u LDUB i RUDUB), osim što ukazuju na srodničke odnose, mogući su pokazatelji i mehanizama adaptacije na lokalne uslove sredine. Naime, uočena je korelacija između heterozigotnosti i heterogenosti sredine (Coyne, 1984). U konačnom objašnjenju navedene distribucije genotipova *Had* lokusa, pored prirodne selekcije, treba imati u vidu da na prostornu varijabilnost utiču genetički drift, protok gena i demografska struktura populacija (Roderick, 1996).

SOD enzimski sistem, kao deo oksidativnog sistema organizma, kodiran je alelima lokusa *Sod-1*, *Sod-2* i *Sod-3*. Identični aleli *Sod-2* i *Sod-3* su registrovani u svim populacijama grupa vrsta, a određeni stepen varijabilnosti je registrovan za *Sod-1* lokus. Dok su u okviru *ruficornis* detektovana samo dva alela, od kojih je jedan species-specifičan za vrstu *M. recurvus*, lokus *Sod-1* sa 4 alela je bio znatno varijabilniji u populacijama vrsta *aeneus* grupe. Nasuprot svim analiziranim populacijama sifida, u populacijama sestrinskih vrsta *M. aeneus* kompleksa (osim *M. aeneus* B) i populacijama CBPRO i FUMOR registrovana je polimorfnost *Sod-1* lokusa.

### 5.1.1. Adaptivan značaj alozimske varijabilnosti

Od početka analize genetičke (hidden) varijabilnosti prirodnih populacija osnovna tema u debatama neutralista i selekcionista, naslednika klasične i balansne teorije, bilo je pitanje da li je genetički polimorfizam adaptivan ili selektivno neutralan (Hey, 1999). Naime, još od 60-ih godina se smatralo da mnoge mutacije, uslovljavajući promenu aminokiselinskog sastava proteina, ne uzrokuju funkcionalne promene datog molekula. Iz navedenog sledi da je osnovni (i jedini) faktor odgovoran za održavanje "neutralnih mutacija" genetički drift (Kimura, 1968; Kimura, 1991). Poslednjih godina debate o značaju prirodne selekcije za održavanje genetičke varijabilnosti se uglavnom vode zbog prisustva nefunkcionalnih mutacija u nefunkcionalnim (introni, pseudogeni) i funkcionalnim sekvencama DNK (sinonimske mutacije), kao i novim podacima o kompleksnoj vezanosti (linkage) polimorfnih sekvenci (Hey, 1999). Nove informacije o korelaciji diverziteta sekvenci DNK ili amino-kiselinskog polimorfizma i alozimskih fenotipova ukazuju na istorijsku dimenziju molekularne evolucije, funkcionalne razlike alozima i dejstva selekcije (Eans, 1999; Guillemaud i sar., 1999; Lenormand i sar., 1999). U tom smislu je analiziran uticaj promena strukturnih sekvenci DNK na funkciju i stabilnost molekula proteina, odnosno, molekularna priroda alozima (Watt, 1996; Matsuo i sar., 1999), čime je dodatno potvrđena adaptivna priroda alozimskog polimorfizma.

Genetička struktura, kao deo geografske strukture vrste, predstavlja distribuciju i frekvenciju genotipova i pruža informacije o delovanju evolucionih mehanizama, kao što su prirodna selekcija, mutacija, protok gena i genetički drift (Roderick, 1996). Pojava klina (gradijent frekvencije karakteristike) u prirodnim populacijama ukazuje da se efekat prirodne selekcije na genetičku strukturu ne ispoljava podjednako na svim lokusima. Temperatura kao selekциони pritisak je čest uzrok gradijentu frekvencije alozima poikiloterma, organizama čiji se metabolizam u velikoj meri modifikuje promenom spoljašnje temperature. Tako je utvrđeno da je selekcija, uslovljena temperaturom, uzrok klina alozimske frekvencije ADH (alkohol dehidrogenaza) u prirodnim populacijama vrste *Drosophila melanogaster* (Eans, 1999), G-6-PDH (glukoza 6-fosfat dehidrogenaza) ribe *Fundulus heteroclitus* (Powers i Place, 1978), i lokusa *Est-1*, *Xdh*, *Ao* i *Alb* močvarne, zelene žabe *Rana ridibunda* (Nevo i Yang, 1982). Posebno značajno je otkriće razlika PGI alozima, kodiranih alelima *Pgi* lokusa, odgovornih za termalnu stabilnost i kinetičke parametre (Watt i sar., 1996; Kain i sar., 1997) i njihova korelacija (Watt i sar., 1996), kao i korelacija alozima GPDH, HK i ME (Stamenković-Radak i sar., 1999) sa sposobnostima letenja, preživljavanja i reproduktivnog uspeha mužjaka. Distribucija genotipova i frekvencije alela *Gpi* lokusa vrsta *M. avidus* A i *M. avidus* B predstavlja još jedan mogući primer adaptivne prirode alozima. Klina frekvencije GPI alozima registrovana je analizom genetičke varijabilnosti prirodnih populacija vrste *Merodon avidus* B (od severa ka jugu Balkanskog poluostrva). Utvrđeno je da je alel *Gpi*<sup>1</sup> major alel u simpatričkim populacijama ABDUB i AADUB vrsta *avidus* grupe, dok je redak u simpatričkim populacijama ABPIN i AAPIN što ukazuje na moguću sličnu genetičku strategiju registrovanih kriptičnih taksona

*avidus* grupe. U mediteranskoj populaciji AAMOR vrste *M. avidus* A registrovan je samo *Gpi<sup>i</sup>* alel koji je karakterističan za populacije *M. avidus* B taksona geografski udaljenih oblasti (Dubašnica, Durmitor). Za potpuno razumevanje zabeležene geografske distribucije frekvencije GPI alozima treba uzeti u obzir da na nivo genetičke varijabilnosti utiču pored sredinskih (prirodna selekcija, veličina populacije i udaljenost populacija), bioloških (nivo mobilnosti, teritorijalnost) i istorijski faktori, kao što je efekat genetičkog uskog grla ("genetic bottleneck") (Gooding, 1996).

## 5.2. Populaciono - genetička analiza

Većina vrsta je u različitom stepenu fragmentisana u zavisnosti od ekoloških (fragmentacija areala), bioloških (disperzija, teritorijalnost, kompetitivno isključenje) i istorijskih faktora. Jedinke određene populacije stupaju u međusobne interakcije, interakcije sa jedinkama drugih vrsta datog staništa, kao i u raznolike interakcije sa spoljašnjom sredinom. Najvažnija interakcija između jedinki je reprodukcija kojom se formira sledeća generacija. 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 sa različitih delova areala. U većini slučajeva se totalna populacija vrste sastoji od subpopulacija (lokalnih populacija) definisanih kao grupe reproduktivno povezanih jedinki sa zajedničkim genskim fondom (Dobzhansky, 1970). U osnovi, reproduktivna interakcija može, ali i ne mora da bude ekvivalentna geografski ili ekološki (=dema) definisanoj populaciji (Richardson, 1986). U praksi se, na određenom staništu sa zajedničkim izvorom hrane ili utočištem od nepovoljnih faktora sredine, obično van perioda reprodukcije, istovremeno mogu naći jedinke iste jedinkama drugih reproduktivnih jedinica. U definisanju populacione strukture vrste, znači, neophodno je poznavanje biologije same vrste.

Genetička analiza diploidnih organizama alozimskom elektroforezom zasnovana je na kodominantnoj interakciji alela autozomalnih lokusa. Distribucija frekvencije genotipova različitih generacija prirodne populacije obično značajno ne odstupaju, što ukazuje na Hardy-Vajnbergovu ravnotežu populacije. Značajnost odstupanja dobijenih od očekivanih frekvencija prema Hardy-Vajnbergovim principu testira se  $\chi^2$  testom. U slučaju nesigifikantnog odstupanja genotipskih frekvencija od Hardy-Vajnbergove ravnoteže ili registrovanih slučajnih asocijacija između alela različitih lokusa, smatra se da je analizirani uzorak genetički homogen (Richardson, 1986). Pošto distribucija genotipova u većini prirodnih populacija prati Hardy-Vajnbergove proporcije, svako značajno odstupanje ukazuje na neophodnost dodatnih analiza. Uzroci odstupanja mogu biti višestruki i sumarno predstavljani kao greške u interpretaciji zimograma, obično uzrokovane prisustvom nultog alela i struktuiranost uzorka, kao posledica prisustva dve ili više subpopulacija između kojih, ili ne postoje reproduktivni odnosi, ili ne postoji slučajna oplodnja ili su prisutne razlike u preživljavanju. Razlog odstupanja može biti i greška u intepretaciji frekvencije alela kao posledica, najčešće, za pol vezanih gena (Pasteour i sar., 1988).

Populaciono-genetičkom analizom vrsta *ruficornis* grupe utvrđeno je da se populacije CDUB (osim genotipskih frekvencija lokusa *Pgm*) i CVP vrste *M. crymensis*, populacija LPIN vrste *M. loewi* i populacije RUVF i RUDUR vrste *M. ruficornis* nalaze u genetičkoj ravnoteži.

Utvrđeno je statistički značajno odstupanje dobijenih genotipskih frekvencija od očekivanih, prema Hardy-Vajnbergovom zakonu populacije ADUR vrste *M. armipes*. Uzrok, ako se pretpostavi tačno tumačenje zimograma, može biti analiza jedinki iz različitih reproduktivnih jedinica između kojih ne postoji slobodna oplodnja. Značajnost odstupanja je uslovilo proveru genetičke homogenosti grupa jedinki poreklom sa lokaliteta Škrčki basen (ADUR1 subpopulacija) i lokaliteta Kanjon Sušice (ADUR2). Dodatnom analizom je takođe utvrđeno sinifikantno odstupanje genotipskih frekvencija od očekivanih vrednosti, osim u slučaju frekvencija lokusa *Gpd-1* ADUR1 subpopulacije i lokusa *Aat* i *Had* subpopulacije ADUR2. Zapažena disperzija jedinki sa različitih staništa ukazuje na odsustvo geografske ili biološke (teritorijalnost) barijere (Vujić, usmeno), ali nije pokazatelj slobodne oplodnje u populaciji. Razlog može biti i analiziran različit i mali broj jedinki sakupljenih tokom više sezona (1994, 1995, 1997 i 1998). Takođe, treba imati u vidu i mogućnost prisustva kriptičnih taksona u okviru morfološki definisane vrste *M. armipes*. Na neophodnost dodatne, sveobuhvatne analize ukazuje i primer utvrđenih reproduktivno izolovanih grupa jedinki u okviru *Anopheles quadrimaculatus* vrste C (Narang i sar., 1990) i morfološki definisane vrste *Aedes triseriatus* (Culicidae: *Aedes*) i, za sada, nemogućnosti njihovog definisanja kao sestrinske vrste zbog morfološke istovetnosti (Pasteour i sar., 1988).

Značajna odstupanja genotipskih frekvencija od očekivanih prema Hardy-Vajnbergovom zakonu su utvrđena za uzorke vrsta *M. loewi*, *M. recurvus* i *M. ruficornis* poreklom sa lokaliteta Dubašnica. Na kompleksnost staništa karpatske planine Dubašnice, pored genetičkih razlika grupa jedinki, označenih populacijama, vrsta *ruficornis* i *avidus* grupa, ukazuje i velik broj registrovanih vrsta sirfida, od kojih je veći broj endema (Vujić i sar., nepublikovani podaci). Osim prethodno navedenih razloga koji se mogu smatrati uzoračkom greškom, treba uzeti u obzir i prisustvo kriptičnih taksona, kao i različite selekzione pritiske u mikrostaništima kojima se eliminišu ili favorizuju različiti genotipovi. Upravo registrovana diferencijacija grupa jedinki prilagođenih specifičnim faktorima mikrostaništa omogućila je determinaciju ekotipskih formi vrste *Culex pipiens* (Culicidae: *Culex*) (Chevillon i sar., 1998).

U populacijama AECMOR vrste *M. aeneus* C, CAŠAR vrste *M. cinereus* A, CBDUR i CBPRO vrste *M. cinereus* B grupe *aeneus*,  $\chi^2$  testom nije utvrđeno signifikantno odstupanje dobijenih genotipskih frekvencija u odnosu na očekivane vrednosti prema Hardy-Vajnbergovom principu. U okviru *aeneus* kompleksa, osim AECMOR populacije, sve analizirane populacije se ne nalaze u Hardy-Vajnbergovoj ravnoteži. Znači, postoje određeni faktori koji su uzrok odstupanja genotipskih frekvencija od očekivanih. Zajedničko za sve populacije (AEADUR, AEAMOR, AECDUR) je nesignifikantno odstupanje genotipskih frekvencija *Sod-1* lokusa, za razliku od frekvencija ostalih varijabilnih lokusa. U okviru *cinereus* kompleksa samo genotipske frekvencije CAKOP populacije

kriptičnog taksona *M. cinereus* A odstupaju od očekivanih vrednosti. Uzrok tome verovatno nije nehomogenost uzoraka, na šta ukazuje analiza dema, grupa jedinki koje potiču sa istog lokaliteta, sakupljene istovremeno, a u okviru CAKOP populacije. Analizom značajnosti odstupanja dobijenih genotipskih frekvencija od očekivanih na nivou dema nije zabeležena razlika u odnosu na rezultate analize cele populacije. Osim mogućih već navedenih razloga, treba imati u vidu i neslučajno uzorkovanje kao posledicu sakupljanja samo dela aktivnih jedinki. U praksi, uzorkovani insekatski materijal čine najverovatnije samo aktivne jedinice, nosioci odgovarajućih genotipova prilagođenih datim specifičnim faktorima sredine. Sledeći faktori koje treba uzeti u obzir za objašnjenje genetičke varijabilnosti analiziranih operacionih taksonomskih jedinica su za lokus specifični fenomeni i uzroci koji dovode do gametske neravnoteže (*linkage disequilibrium*). Na lokus specifične fenomene ukazuju uočene karakteristike pojedinih lokusa. U okviru *aeneus* kompleksa, sa izuzetkom AECMOR populacije, u populaciji CAKOP *cinereus* kompleksa, zatim, u populaciji DEKOP vrste *M. desuturinus* i u FUMOR populaciji vrste *M. funestus* utvrđeno je značajno odstupanje genotipskih frekvencija lokusa *Gpi* od očekivanih vrednosti prema Hardy-Vajnbergovom principu. Takođe, u većini populacija sa polimorfnim *Me* lokusom, osim AECMOR i CBPRO, zabeležena je devijacija. Razlog tome mogu biti greške u interpretaciji zimograma uslovljene nultim alelom (heterozigotni genotipovi *Me* lokusa nisu registrovani) ili za pol vezanih gena, kao i diferencijalna selekcija i asortativno ukrštanje.

Analizom genotipskih frekvencija na nivou FUMOR deme i na nivou FUMOR1 i FUMOR2 subpopulacija (grupa jedinki sakupljenih u različitim periodima sezone) nisu registrovane razlike, sa izuzetkom lokusa *Sod-1* "letnje" subpopulacije (VIII i IX mesec). Postoji mogućnost da datu populaciju obrazuju panmiktične subgrupe između kojih ne postoji slobodna oplodnja ili eventualno razvijeni izolacioni mehanizmi. Pokazatelji substrukturiranosti FUMOR populacije su specifični aleli lokusa *Gpi*, *Had*, *Idh-2*, *Me* i *Sod-1* odgovarajućih subpopulacija. Za razliku od "prolećne" generacije sa monomorfim *Had* i *Idh-2* lokusima, u "letnjoj" generaciji su registrovani specifični aleli *Had<sup>d</sup>* i *Idh-2<sup>b</sup>*. Takođe, u "letnjoj" subpopulaciji je detektovana samo jedna jedinka specifičnog genotipa *Sod-1<sup>e/e</sup>*. Suprotno navedenom, *Me* lokus je bio monomorfan u "letnjoj" subpopulaciji, dok su u "prolećnoj" zabeležene, pored genotipa *Me<sup>m/m</sup>* i jedinice specifičnih genotipova *Me<sup>k/k</sup>* i *Me<sup>i/i</sup>*. Analizom alozima determinisanih alelima *Gpi* lokusa utvrđene su jedinice genotipova *Gpi<sup>i/i</sup>* i *Gpi<sup>j/j</sup>* "letnje" subpopulacije i jedinice genotipova *Gpi<sup>j/j</sup>* i po jedna jedinka genotipa *Gpi<sup>i/i</sup>* i *Gpi<sup>k/k</sup>* "prolećne" generacije. Distribucija genotipova analiziranih lokusa je mogući pokazatelj substrukturiranosti populacije ili prisustva kriptičnih taksona i takođe je, verovatno, rezultat diferencijalne selekcije.

U okviru *avidus* grupe, nije utvrđena značajna razlika genotipskih frekvenci dobijenih i očekivanih vrednosti prema Hardy-Vajnbergovom principu samo u AAPIN populacija *M. avidus* A taksona. Za razliku od AAMOR, ABDUB, ABMAV i ABPIN populacija sa izračunatom značajnom razlikom između dobijenih i očekivanih genotipskih frekvencija svih varijabilnih lokusa, u AADUB i ABDUR populacijama utvrđeno je ravnotežno stanje za većinu varijabilnih lokusa, osim *Ao*

(AADUB) i *Me* (ABDUR) lokusa. Objašnjenje za navedene dobijene rezultate zahteva dodatne kompleksne analize kojima bi se obuhvatilo ne samo proučavanje morfoloških parametara, već i ponašajne osobine, kao i biologija otkrivenih kriptičnih taksona *avidus* grupe. Naime, analizom morfoloških parametara utvrđena je razlika u stepenu variranju pojedinih svojstava na nivou populacija (Vujić, usmeno).

Analizom genotipskih frekvencija varijabilnih lokusa populacija vrste *Ch. vernalis* nije utvrđena signifikantna razlika između dobijenih i očekivanih vrednosti lokusa *Had* svih populacija. Razlog za značajno odstupanje genotipskih frekvencija *Gpi* lokusa, osim CVKOP populacije, verovatno je prethodno uočena specifičnost GPI zimograma. U populacijama vrste *Ch. vernalis* registrovana je heterozigotna kombinacija, kao i u ostalim populacijama sirfida, koju obrazuju "spori" i "brzi" alelomorf. Osim dve jedinki CVKOP populacije sa genotipom *Gpi<sup>b/b</sup>* u svim ostalim populacijama sirfida nisu registrovani aleli u homozigotnoj kombinaciji koji determinišu "spori" alelomorf. Verovatno objašnjenje za odstupanje genotipskih frekvencija od očekivanih vrednosti *Gpi* lokusa je prisustvo letalno-recesivnog alela i nemogućnost detektovanja aktivnosti alozima determinisanog alelima u homozigotnoj kombinaciji ili diferencijalno preživljavanje jedinki kao posledica delovanja selekcije protiv "sporih" homozigota. Uzrok značajnom odstupanju dobijenih genotipskih frekvencija od očekivanih prema Hardy-Vajnbergovom principu lokusa *Mdh-2* u CVKOP populaciji je verovatno prisustvo kriptičnog taksona specifične kombinacije genotipova *Gpi<sup>a/a</sup>* i *Mdh-2<sup>c/c</sup>*. U populaciono-genetičkoj analizi je neophodno uzeti u obzir i slučajne promene (drift) genotipskih frekvencija koje su naročito značajne za promene frekvencije alela u malim populacijama. Neophodno je uzeti u obzir da je period adulta vrste *Ch. vernalis* veoma kratak (nekoliko dana) i u velikoj meri zavisi od faktora spoljašnje sredine (Vujić, usmeno). Nestabilno vreme tokom ranog proleća uzrok je redukciji broja jedinki određene populacije i smanjenja efektivne veličine populacije. Tokom sezona 1995, 1996 i 1997 u CVFG populaciji registrovan je izuzetno mali broj aktivnih adulta, kao moguća posledica visoke stope mortaliteta usled naglih zahlađenja, što je verovatno rezultovalo promenama u genetičkoj strukturi populacije. Na značaj delovanja nepovoljnih faktora spoljašnje sredine na efektivnu veličinu populacije i genetičku strukturu ukazuju i registrovane razlike između subpopulacija CM1 (1995), CM2 (1997) i CM3 (1998) populacije CVMOR. Najveća vrednost standardizovane varijanse između CM1 i CM2 i najmanji procenat polimorfnih lokusa i prosečan broj alela po lokusu izračunat za CM2 subpopulaciju pokazatelji su mogućeg prolaska populacije kroz "usko grlo" usled redukcije broja jedinki ili eventualno delovanje selekcije "protiv" određenih alela, odnosno fenotipova. Diferencijalna selekcija je mogućí uzrok registrovanim heterozigotima CM1 i CM2 (najveća vrednost prosečne dobijene heterozigotnosti) subpopulacije i njihovo odsustvo u CM3 subpopulaciji.

Na "višak" homozigota ukazuju izračunata pozitivna vrednost Indeksa fiksacije i negativna vrednost koeficijenta *D* (Selander, 1970) u svim analiziranim lokusima, osim u lokusima *Gpd-2* (LDUB, LPIN, AADUB), *Gpi* (LDUB, LPIN, REDUB, REDUR, RUDUB, CBDUR), *Had* (CDUB,

CAKOP, CBDUR, AAPIN, CVMOR, CVKOP), *Idh-2* (CVDUR, CVFG), *Pgm* (CVP, LPIN, RUVP) i *Sod-1* (AEADUR, AECMOR, CVFG). Može se pretpostaviti da je zabeležen "manjak" heterozigota u velikom broju lokusa posledica neslučajnog ukrštanja jedinki prostorno fragmentisanih populacija proučavanih vrsta sifida. Drugo moguće objašnjenje za deficit heterozigota je mala veličine populacije. Naime, u slučaju male efektivne veličine, frekvencija alela gameta koji obrazuju potomačku generaciju se razlikuje od roditeljske usled slučajnih procesa (=drift), naročito važnih za promene u malim populacijama. Drift takođe ima značajnu ulogu za promene u velikim populacijama čiji se broj jedinki naglo smanjuje za kratko vreme, poznat kao efekat "uskog grla" (Avisé, 1994). Jedan od faktora odstupanja genotipskih frekvencija od očekivanih vrednosti je selekcija. Selekcija dovodi do diferencijalnog preživljavanja jedinki, nosioca različitih genotipova. Dejstvo selekcije je značajno za grupu životinja, u koju spadaju i vrste familije Syrphidae, sa velikim procentom preadultnog mortaliteta (Freeman i Herron, 1998). Redukcija heterozigota može biti i posledica disruptivne selekcije, kojom se favorizuju ili eliminišu određeni genotipovi u okviru mikrostaništa. Detektovani deficit heterozigota može biti i posledica populacione struktuiranosti i inbridinga. Ipak, postoje razlike između uticaja inbridinga, koji deluje na sve polimorfne lokuse i prisustva više subgrupa. Uzrok registrovanim genetički različitim subgrupama mogu biti kriptični taksoni ili razlika u frekvenciji alela između različitih polova, uzrasnih klasa ili generacija. Na elektroforetski detektovani "višak" homozigota mogu uticati "nulti" aleli, sa odsustvom aktivnosti. Treba imati u vidu da je veća zastupljenost "nultih" alela u više-lokusnim enzimskim sistemima (npr. esteraze) u odnosu na lokuse čiji aleli kodiraju sintezu glikolitičkih enzima (Richardson, 1986).

Prilikom slučajnog ukrštanja, kao što je već prethodno rečeno, aleli lokusa se na slučajan način kombinuju i obrazuju genotipove čija frekvencija ne odstupa značajno od očekivane vrednosti prema Hardi-Vajnbergovom principu. Takođe, u panmiktičnim grupama jedinki, i aleli različitih lokusa obrazuju na slučajan način asocijacije. Prilikom formiranja slučajnih asocijacija, frekvencija gameta sa određenim kombinacijama alela jednaka je frekvenciji datih alela. Stanje gena u tom slučaju se zove gametska ravnoteža ili gametski ekvilibrijum (*linkage equilibrium*). Međutim, aleli pojedinih gena mogu obrazovati neslučajne asocijacije, poznate kao gametska neravnoteža ili gametski disekvilibrijum (*linkage disequilibrium*) (Hartl i Clark, 1997). Brojni su faktori koji utiču na asocijaciju alela različitih lokusa. Jedan od faktora koji omogućava formiranje slučajnih asocijacija je rekombinacija. Proces rekombinacije zavisi od fizičke udaljenosti gena (=lokus) koji se nalaze na istom hromozomu. Neslučajne asocijacije u velikoj meri zavise od epistatičkih interakcija u odnosu na adaptivnu vrednost (Tucić i Tucić, 2000). Zatim, gametska neravnoteža je obično prisutna u populacijama "osnivača" jer ih čine mali broj jedinki, kao i zbog kratkog perioda postojanja. Gametska neravnoteža može biti i posledica populacione substruktuiranosti, odnosno prisustva subpopulacija između kojih u određenom stepenu nije postignuta slobodna oplodnja (Hartl i Clark, 1997). Utvrđeno je da na asocijaciju alela različitih gena u velikoj meri utiče prirodna selekcija. Najpoznatiji primer obrazovanja neslučajnih asocijacija je inverzioni i alozimski polimorfizam vrsta roda *Drosophila*, *D.*

*pseudoobscura* i *D. subobscura*. Naime, u invertovanom delu hromozoma rekombinacije su vrlo retke, odnosno zanemarljive, i na tako vezane gene deluje selekcija akumulirajući ih ili eliminišući. Grupa gena se u stvari ponaša kao celina i zbog toga se zove supergen i predstavlja genetički koadaptiran kompleksa gena (Freeman i Herron, 1998).

Analizom vezanosti alela varijabilnih lokusa populacija vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa roda *Merodon* i populacija vrste *Ch. vernalis* utvrđeno je prisustvo slučajnih asocijacija samo u populaciji RUVP vrste *M. ruficornis*. Zbog malog broja proučenih jedinki nisu analizirane populacije AECMOR (*M. aeneus* C), CBPRO (*M. cinereus* B) i LPIN (*M. loewi*), dok su u CMAV (*M. crymensis*) populaciji svi lokusi bili monomorfni, a u DEKOP (*M. desuturinus*) je samo *Gpi* lokus bio polimorfan. Procentualna zastupljenost statistički značajnog prisustva gametske neravnoteže u odnosu na ukupnu analizu na nivou populacije bila je vrlo raznolika, od 16,7% (CAKOP, AAMOR), preko 25% (AEADUR, AECDUR, ABDUR) i 30-33% (LDUB, CBDUR, ABPIN), do 50-70% (ADUR, CDUB, REDUB, RUDUB, REDUR, AEAMOR, FUMOR, ABDUB, CVMOR, CVDUR, CVKOP, CVFG). Ekstremni slučajevi su populacije CVP (*M. crymensis*), AEBKOP (*M. aeneus* B), CAŠAR (*M. cinereus* A), AADUB i AAPIN (*M. avidus* A) sa statistički značajnom asocijacijom alela jedinog para varijabilnih lokusa. Zapaženo je da su vezani aleli lokusa sa genotipskim frekvencijama koje značajno odstupaju od očekivanih vrednosti prema Hardi-Vajnbergovom principu. Zatim, neslučajne asocijacije obrazuju i aleli para lokusa od kojih se genotipske frekvencije samo jednog ili oba lokusa nalaze u ravnoteži. Jedino zajedničko u svim analizama je, kao što se i očekivalo, statistički značajna gametska neravnoteža između alela varijabilnih *Hk-2* i *Hk-3* lokusa. Da na registrovanu gametsku neravnotežu utiče substrukturnost populacije potvrđuje analiza neslučajnih asocijacija alela varijabilnih lokusa u subpopulacijama CM1 (1995), CM2 (1997) i CM3 (1998) populacije CVMOR vrste *Ch. vernalis*. Na nivou populacije je utvrđena statistički značajna asocijacija alela *Gpi* lokusa i alela koji kodiraju sintezu HK enzimskog sistema. Za razliku od populacije, na nivou subpopulacija nije utvrđena značajna vezanost alela navedenih lokusa, već samo asocijacija alela lokusa *Hk-2* i *Hk-3* (CM1, CM3).

Osim prisustva subpopulacija u okviru određene populacije i drugi faktori utiču, odnosno, omogućavaju stvaranje i održavanje neslučajnih asocijacija alela različitih lokusa. U objašnjenju registrovane gametske neravnoteže u populacijama vrsta sirfida, treba uzeti u obzir da se samo za pojedine vrste familije Syrphidae za sada zna samo broj hromozoma (Boyes i sar., 1972; Lambeck, 1973; Boyes i sar., 1973; Rožek i sar., 1996). Poznato je da na obrazovanje gametskog disekvilibriruma utiču fizičke veze, prirodna selekcija na višelokusne sisteme, epistatičke interakcije i genetički drift, a da se redukuje seksualnom reprodukcijom u procesu slučajne oplodnje. Takođe, gametska neravnoteža je važan faktor u evoluciji populacija jer ukazuje da selekcija na alele jednog lokusa utiče na frekvenciju genotipova drugog lokusa. U razumevanju adaptivnog značaja genskog polimorfizma i koncepta koadaptiranog genskog kompleksa, analiza asocijacije alela različitih lokusa ima veliki udeo (Freeman i Herron, 1998). Pored navedenog, važno je napomenuti da je detektovano

nekoliko homologih konzerviranih grupa enzimskih lokusa nižih i viših diptera koje imaju razdvojenu evoluciju preko 250 miliona godina (Matthews i Munstermann, 1994), kao i nepromenjenih grupa gena koje su se održale tokom 400 miliona godina evolucije vertebrata (Morizot, 1983). U proučavanju populacione strukture, taksonomije, sistematike, filogenije i evolucionih mehanizama vrsta familije Syrphidae, neophodno je početi sistematske analize kariotipova (broj hromozoma, strukturne promene, polimorfizam strukturnih promena) i genskog mapiranja. Samo na taj način formiranom osnovom, moguća je rekonstrukcija filogenije pojedinih grupa i cele familije.

### 5.3. Analiza razlika konspecifičkih populacija

Većina vrsta ima široko rasprostranjenje i kompleksnu distribuciju frekvencije genotipova i alela kao rezultat geografskih (širina i dužina), klinalnih i vremensko/sezonskih promena. Sa genetičkog stanovišta, postoje tri modela koji opisuju populacionu strukturu vrste. Analiza razuđenosti populacione strukture vrste se zasniva na panmiktičnom modelu koji podrazumeva distribuciju genotipova vrste na slučajan način, diskretnom subpopulacionom modelu (vrsta se sastoji od populacija/subpopulacija geografski međusobno udaljenih, sa malom razmenom genetičkog materijala) i modelom izolacije distancom (ne postoji definisana granica između lokalnih, panmiktičnih populacija tako da se frekvencija alela može menjati postepeno) (Richardson, 1986).

Pod lokalnom populacijom obično podrazumevamo grupu jedinki iste vrste koje naseljavaju isto stanište. Međutim, kao što je u prethodnoj, populaciono-genetičkoj analizi utvrđeno, individue često nisu homogeno raspoređane, već obrazuju male grupe, subpopulacije između kojih postoji u određenom stepenu diferencijacija. Znači, lokalne populacije nisu nezavisne i granice između njih se ponekada ne mogu jasno definisati. Prirodnu populaciju definiše veći broj faktora, od kojih su najvažniji: broj reproduktivno sposobnih jedinki, razlike u veličini generacija, odnos polova, varijacije u broju potomaka, odstupanja od slučajnog ukrštanja, prisustvo "preklapajućih" generacija i proporcija imigranata (Narang i sar., 1994). Usled prethodno navedenih razloga koji otežavaju definisanje granica lokalnih populacija, u analizi interpopulacione varijabilnosti vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa roda *Merodon* i vrste *Cheilosia vernalis*, populacijama su smatrane grupe jedinki sakupljene na istom staništu ili geografskom području.

Genetičke strukture populacija koje naseljavaju različita staništa, često, heterogenih geografskih oblasti, rezultat su evolucionih, istorijskih i bioloških faktora. U analizi interpopulacionih razlika neophodno je imati u vidu da genetička varijabilnost prirodnih populacija nastaje mutacijama i genetičkim rekombinacijama, a da je njeno održavanje, eliminacija i organizacija rezultat protoka gena, prirodne selekcije i genetičkog drifta (Narang i sar., 1994). Proučavanje interpopulacionih razlika se zasniva na razlikama u vrednostima parametara genetičke strukture populacija kao što su prosečan broj alela po lokusu, dobijena i očekivana prosečna heterozigotnost i frekvencija ili proporcija polimorfnih lokusa (kriterijumi: 0,95 i 0,99). Analizom alozimske varijabilnosti organizama

svih grupa zapažena je pozitivna korelacija između polimorfnosti i heterozigotnosti. Međutim, postoje razlike u varijabilnosti pojedinih grupa. Za vertebrate su zabeležene najmanje vrednosti, potom slede biljke i, na kraju, invertebrate sa najvećim vrednostima. Za prokariote se može navesti primer intestinalne bakterije *Esheria coli* sa dva ili tri puta većom polimorfnošću u odnosu na vertebrate (Hartl i Clark, 1997). Rezultati brojnih proučavanja intraspecijske genetičke varijabilnosti različitih insekatskih grupa se veoma razlikuju. Utvrđeno je da su vrste reda Hymenoptera najmanje varijabilne ( $H=0-0,10$ ), a da su vrste reda Coleoptera ( $H=0,11-0,31$ ), Lepidoptera ( $H=0-0,39$ ) i Diptera ( $H=0,02-0,24$ ) najvarijabilnije (Steiner, 1993). U okviru Diptera, najviše su analizirane vrste roda *Drosophila* i familije Culicidae. Izračunato je da proporcija polimorfnih gena kod drozofila iznosi 0,30-0,50 (Hartl i Clark, 1997), a da je 0,73 najveća vrednost kod komaraca (Narang i sar., 1989b), dok je prosečna heterozigotnost u granicama 0,09-0,19 (Hartl i Clark, 1997) i 0,047-0,354 (Gooding, 1996). Osim karakterističnih vrednosti za pojedine grupe organizama, takođe je utvrđeno da su određeni izozimski lokusi polimorfni u jednoj grupi insekata, a monomorfni ili malo varijabilni u drugoj. Smatra se da su zapažene razlike rezultat evolucionih ograničenja i istorije vrsta ili grupa insekata, kao i da su uslovljene različitim biohemijskim strategijama u adaptaciji na abiotičke i biotičke faktore spoljašnje sredine (Steiner, 1993). U razmatranju polimorfnosti izozimskih lokusa treba imati u vidu i polimorfnost drugih sekvenci DNK. Varijabilnost i sistematski odnosi insekata su proučavani na osnovu skoro 100 000 sekvenci (80 000 sekvenci vrsta roda *Drosophila*) nuklearnih i mitohondrijalnih rRNA gena i brojnih nekodirajućih regiona, dok je gensko-enzimskom analizom obuhvaćena oko 40 strukturnih gena (Caterino i sar., 2000). Utvrđena je negativna korelacija između varijabilnosti kodirajućih regiona strukturnih gena i mtDNK restrikcioni sekvenci kriptičnih taksona *Anopheles quadrimaculatus* kompleksa (Narang i sar., 1993a; 1993b), veća polimorfnost mikrosatelitnih sekvenci vrste *Salmo salar* (Sanches i sar., 1996) i morfoloških parametara vrste *Macrozamia heteromera* (Sharma i sar., 1999) u odnosu na izozimske lokuse.

Analizom gensko-enzimske varijabilnosti populacija vrsta familije Syrphidae izračunate vrednosti parametara genetičke strukture su bile različite. Najmanja proporcija polimorfnih lokusa je registrovana za populacije vrste *Melanogaster nuda* i nalazila se u opsegu vrednosti od monomorfne populacije poreklom sa Durmitora do populacije sa Kopaonika, 0,10 (Ludoški i sar., nepublikovani podaci). U okviru roda *Merodon* utvrđene su monomorfne populacije CMAV vrste *M. crymensis* i CBDUR vrste *M. cinereus* B. U okviru *ruficornis* grupe najmanju proporciju polimorfnih lokusa (ne uključujući monomorfnu CMAV populaciju) imala je CVP populacija ( $P=0,118$ ) vrste *M. crymensis*, a najveća vrednost je izračunata za RUDUB populaciju ( $P=0,588$ ) vrste *M. ruficornis*. Na nivou vrste, najmanja prosečna vrednost proporcije polimorfnih lokusa registrovana je za vrstu *M. crymensis* ( $P=0,118$ ), a najveća za vrstu *M. armipes*, sa samo jednom populacijom ( $P=0,412$ ). U okviru *aeneus* i *avidus* grupa proporcija polimorfnih lokusa je relativno ujednačena, za razliku od *ruficornis* grupe. Najmanje polimorfnih lokusa u okviru *aeneus* grupe (osim monomorfne populacije CBDUR) registrovano je u DEKOP populaciji vrste *M. desaturinus* ( $P=0,067$ ), a najviše u populacijama

AECDUR i AECMOR vrste *M. aeneus* C, i FUMOR populaciji vrste *M. funestus* ( $P=0,333$ ). U populacijama AADUB ( $P=0,188$ ) vrste *M. avidus* A i ABMAV ( $P=0,125$ ) vrste *M. avidus* B grupe *avidus* registrovano je najmanje polimorfni lokusa, a najveća proporcija polimorfni lokusa je registrovana u ABDUB i ABPIN populacijama ( $P=0,313$ ) vrste *M. avidus* B. U populacijama vrste *Ch. vernalis* registrovano je najviše polimorfni lokusa ( $P=0,333-0,417$ ) u odnosu na ostale vrste sirfida, što odgovara visokim vrednostima proporcije polimorfni lokusa kongeneričkih vrsta, *Ch. cumanica* ( $P=0,308-0,333$ ) i *Ch. urbana* ( $P=0,300-0,600$ ) (Ludoški i sar., nepublikovani podaci).

Heterozigotne jedinke nisu registrovane u populacijama CMAV vrste *M. crymensis*, RUDUR vrste *M. ruficornis*, CBPRO vrste *M. cinereus* B, DEKOP vrste *M. desaturinus*, FUMOR vrste *M. funestus* i u svim populacijama vrste *M. avidus* B. Najveću vrednost dobijene prosečne heterozigotnosti u okviru *ruficornis* grupe imale su populacije vrste *M. loewi* ( $H=0,066-0,077$ ), a u okviru *aeneus* grupe AECMOR ( $H=0,033$ ) vrste *M. aeneus* C i CAKOP ( $H=0,031$ ) vrste *M. cinereus* A. Izuzetno mala heterozigotnost je registrovana u populacijama vrste *M. avidus* A ( $H=0,002-0,009$ ). Vrednost prosečne heterozigotnosti u populacijama vrste *Ch. vernalis* ( $H=0,019-0,041$ ) su bile veće (osim CVMOR;  $H=0,019$ ) u odnosu na vrednosti populacija kongeneričkih vrsta, *Ch. cumanica* ( $H=0,000-0,032$ ) i *Ch. urbana* ( $H=0,009-0,023$ ) (Ludoški i sar., nepublikovani podaci).

U objašnjenju kvantifikovane genetičke varijabilnosti prirodnih populacija sirfida, kao i interpopulacionih razlika neophodno je uzeti u obzir registrovanu korelaciju između genetičke varijabilnosti, nivoa ekološke heterogenosti i efektivne veličine populacije. Visok nivo heterozigotnosti prirodnih populacija često je u korelaciji sa povećanjem razvojne stabilnosti, populacionim rastom i stopom preživljavanja (Hoffman i sar., 1995). Takođe, na genetičku varijabilnost ima uticaja i položaj analizirane populacije u arealu date vrste. Naime, utvrđeno je da su populacije u centru areala varijabilnije od populacija na periferiji (Prakas, 1973) i kontinentalne od ostrvskih (Estoup i sar., 1996). Detekcija genetičke varijabilnosti svakako zavisi i od primenjenih metoda. Tako, na primer, populacije vrste *Anopheles albimanus* na severu Kolumbije su bile gensko-enzimskom analizom varijabilnije u odnosu na južnije, za razliku od neznatnog inverzionog polimorfizma (Narang i sar., 1993a). Na redukciju genetičke varijabilnosti utiču i evolucionari faktori kao što su genetički drift (značajan za male populacije), smanjen protok gena usled udaljenosti populacija, smanjenih sposobnosti disperzije jedinki ili zbog izražene teritorijalnosti, kao i usled efekta osnivača i istorijskih faktora (Munstermann, 1994). Na registrovanu malu genetičku varijabilnost populacija vrste *M. crymensis*, populacija RUVF i RUDUR vrste *M. ruficornis*, CAŠAR i CBPRO populacija *cinereus* kompleksa svakako je imalo uticaja mali broj analiziranih jedinki. Pitanja zašto nisu registrovane heterozigotne jedinke u populacijama vrste *M. avidus* B i zašto je zabeležena mala heterozigotnost u populacijama vrste *M. avidus* A impliciraju dodatne analize, u prvom redu citogenetičke. Utvrđeno je da postoji negativna korelacija između heterozigotnosti i nivoa hromozomske evolucije (Coyne, 1984). Na mogući uticaj istorijskih faktora, od kojih je prolazak populacije kroz genetičko "usko grlo" veoma značajno, ukazuje i promena u vrednostima proporcije

polimorfnih lokusa i prosečnog broja alela po lokusu u CM2 subpopulaciji, kao i genetička divergencija ( $F_{ST}$  vrednost) između subpopulacija CVMOR populacije vrste *Ch. vernalis*. Upravo je CVMOR populacija, poreklom iz Morinja, imala najmanje vrednosti prosečnog broja alela po lokusu i prosečne frekvencije dobijene heterozigotnosti u odnosu na ostale, konspecifičke populacije.

### 5.3.1. Genetička diferencijacija konspecifičkih populacija

Geografska podela populacije na subpopulacije naziva se populaciona substrukturiranost, a hijerarhijska populaciona struktura predstavlja grupisanje subpopulacija u progresivne, hijerarhijske nivoe (Hartl i Clark, 1997). Promene u genetičkoj strukturi hijerarhijskih grupa jedinki date vrste nastaju pod dejstvom evolucionih mehanizama: protoka gena, genetičkog drifta, različitih modela prirodne selekcije i mutacije (Avice, 1994). Na stepen genetičke diferencijacije između subpopulacija određene populacije ili između populacija utiču i demografski faktori kao što su disperzija i populacioni rast. Tako da vrste koje su pokretljivije imaju niži nivo populacione struktuiranosti (Avice, 1994). Genetičke promene, razlika u frekvenciji alela, genotipova, jedinstveni aleli, su posledica populacione struktuiranosti. Takođe, prosečna heterozigotnost struktuirane populacije je manja od očekivane vrednosti panmiktične populacije. Valundov efekat (Wahlund, 1928) je znači, posledica struktuiranosti totalne populacije vrste i lokalnog inbridinga ( $F_{IS}$ ), jer jedinke iste subpopulacije stupaju u reproduktivne odnose mnogo češće u odnosu na jedinke susednih, a vrlo retko sa jedinkama udaljenih subpopulacija.  $F$  statistikom (Wright, 1951) se analiziraju promene u populacionoj genetičkoj strukturi (=arhitekturi) vrste. Smatra se da vrednost  $F_{ST}$  parametra, kao mera varijanse alelne frekvencije između subpopulacija, nivoa 0.05 - 0.15 ukazuje na umerenu diferencijaciju; 0.15-0.25 na visok stepen diferencijacije i  $F_{ST}$  veći od 0.25 ukazuje na izuzetno velik stepen diferencijacije (Hartl i Clark, 1997).

Analizirana je razlika u frekvenciji alela između konspecifičkih populacija vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa roda *Merodon* i populacija vrste *Ch. vernalis*. Genetička diferencijacija između konspecifičkih populacija vrsta *ruficornis* grupe rezultat je razlike u frekvenciji alela *Me* (*M. crymensis*, *M. recurvus*), *Gpd-1* i *Pgm* (*M. ruficornis*) lokusa. Parametar  $F_{ST}$ , kao indikator genetičke diferencijacije imao je vrednost 0,055 (*M. loewi*) i 0,293 (*M. crymensis*), a rezultat je razlika frekvencija alela prethodno navedenih varijabilnih lokusa. Genetička divergencija konspecifičkih populacija vrsta *aeneus* grupe uslovljena je statistički značajnom razlikom frekvencija alela *Me* (*M. aeneus* A, *M. aeneus* C, *M. cinereus* A, *M. cinereus* B), *Sod-1* (*M. aeneus* A, *M. cinereus* B), *Gpi* (*M. aeneus* C, *M. cinereus* B), *Mdh-2* (*M. aeneus* C, *M. cinereus* B), *Pgm* (*M. aeneus* C, *M. cinereus* A) i *Fum* (*M. cinereus* B) lokusa. Alelna varijansa kvantifikovana pomoću  $F_{ST}$  parametra je imala opseg od 0,054 (*M. aeneus* A) i 0,144 (*M. aeneus* C), do 0,335 (*M. cinereus* A) i 0,853 (*M. cinereus* B). Na značajan stepen genetičke divergencije između konspecifičkih populacija vrsta *M. avidus* A ( $F_{ST}=0,223$ ) i *M. avidus* B ( $F_{ST}=0,238$ ) uticala je statistički značajna razlika frekvencija alela *Gpd-2*

(*M. avidus* A), *Gpi* (*M. avidus* A, *M. avidus* B), *Me* (*M. avidus* A, *M. avidus* B) i *Ao* (*M. avidus* B) lokusa. Upoređujući varijabilne lokuse konspecifičkih populacija vrsta roda *Merodon* i njihov značaj u genetičkoj diferencijaciji uočava se određena pravilnost. Naime, iako je registrovana polimorfnost lokusa *Had* u populacijama svih vrsta (osim vrste *M. aeneus* A), nije utvrđena značajna razlika frekvencija alela između konspecifičkih populacija. Genetička diferencijacija konspecifičkih populacija takođe nije rezultat razlika frekvencija alela *Hk-2*, *Hk-3* i *Aat* lokusa. Na genetičku divergenciju konspecifičkih populacija najviše su uticale razlike u frekvenciji alela *Me* i *Pgm* lokusa (u 80% analiza razlike su statistički značajne), zatim slede aleli lokusa *Sod-1* (*M. aeneus* A, *M. cinereus* B, za razliku od *M. aeneus* C), *Fum* (*M. cinereus* B) i *Ao* (*M. avidus* B). Iako je u konspecifičkim populacijama 7 vrsta, u lokusu *Mdh-2* detektovan veći broj alela, statistički značajna razlika u frekvenciji utvrđena je samo između populacija vrsta *M. aeneus* C i *M. cinereus* B. Signifikantna razlika frekvencija alela varijabilnih lokusa *Gpd-1* i *Gpd-2* između konspecifičkih populacija četiri, odnosno, tri vrste utvrđena je samo za vrstu *M. ruficornis* (*Gpd-1*) i vrstu *M. avidus* A (*Gpd-2*).

Analizom alozimske varijabilnosti i interpopulacione genetičke divergencije mediteranske populacije iz Morinja, dve populacije sa visokoplaninskih područja (Durmitor i Kopaonik), i populacije poreklom sa niske panonske planine (Fruška gora) ukazuju da je u pitanju prostorna varijabilnost. Zabeležena je geografska distribucija heterozigota *Gpi*<sup>b/h</sup> (osim CVMOR), *Had*<sup>k/o</sup> (CVMOR, CVDUR), *Had*<sup>o/s</sup> (osim CVMOR), *Idh-2*<sup>e/g</sup> (CVDUR, CVFG), *Pgm*<sup>a/e</sup>, *Pgm*<sup>b/c</sup> (CVDUR) i *Sod-1*<sup>a/c</sup> (CVFG). Na genetičku divergenciju populacija vrste *Ch. vernalis* ukazuje i prisustvo *major* i retkih alela. Prostorna distribucija genotipova, retkih i *major* alela posledica su izrazite struktuiranosti vrste *Ch. vernalis*. Genetičku diferencijaciju između populacija potvrđuje i statistički značajna razlika frekvencija alela 7, od ukupno 9 varijabilnih lokusa. Razlike u frekvenciji alela *Pgm* ( $F_{ST}=0,319$ ), *Had* ( $F_{ST}=0,263$ ) i *Mdh-2* ( $F_{ST}=0,222$ ) lokusa su uzrok genetičkoj divergenciji populacija vrste *Ch. vernalis*. Na genetičku divergenciju populacija u manjoj meri je uticala varijansa frekvencije alela *Mdh-1* ( $F_{ST}=0,166$ ), *Hk-2*, *Hk-3* ( $F_{ST}=0,163$ ) lokusa.  $F_{ST}$  kao indikator genetičke diferencijacije između analiziranih populacija vrste *Ch. vernalis* imao je vrednost 0,172. Pored smanjenog protoka gena između geografski udaljenih populacija, delovanja prirodne selekcije kojom se eliminišu ili favorizuju određeni aleli i genotipovi, kao i formiranja koadaptiranog sklopa gena na specifične uslove staništa, svakako treba imati u vidu i istorijske faktore. Upravo registrovani retki aleli u različitim populacijama mogući su pokazatelji prolaska populacije kroz "usko grlo" (Munstermann, 1994).

Kvantifikovanje genetičkih razlika između populacija najčešće se vrši pomoću genetičke bliskosti ( $I$ ; Nei, 1972) i genetičke udaljenosti ( $D$ ; Nei, 1972; 1978; Rogers, 1972). Statističkim metodama se na osnovu frekvencije elektroforetski detektovanih fenotipova, odnosno, alela aproksimativno određuju supstitucije kodona. Za lokalne populacije je karakterističan mali stepen genetičke diferencijacije. Smatra se da je genetička divergencija alopatričkih populacija iste vrste rezultat adaptacija specifičnim faktorima spoljašnje sredine i smanjenim protokom gena (Ayala, 1975; Ayala i sar., 1974b; 1975). Vrednost prosečne genetičke bliskosti između lokalnih populacija različitih

grupa taksona *Drosophila willistoni* grupe ( $I=0,906-0,986$ ) ukazuju na mali stepen genetičke diferencijacije, odnosno, visok stepen srodstva. Takođe, registrovana je identična alelska frekvencija ( $I>0,95$ ) većine lokusa (92%) (Ayala i sar., 1974b). Analiza genetičke diferencijacije između konspicijalnih populacija vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa roda *Merodon* i populacija vrste *Ch. vernalis* vršena je na osnovu vrednosti genetičke bliskosti ( $I$ ), distribucije genetičke bliskosti po lokusu sa vrednostima većim od 0,95 i manjim od 0,05, kao pokazatelja genetičke identičnosti i genetičke različitosti.

Analizom intraspecijske varijabilnosti vrsta *ruficornis* grupe utvrđen je visok stepen genetičke srodnosti. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti po lokusu između konspicijalnih populacija ukazuje na visok procenat (83,09%) genetičke identičnosti ( $I>0,95$  po lokusu), za razliku od male (0,74%) genetičke različitosti ( $I<0,05$ ). Između populacija CDUB (Dubašnica), CVP (Vršačke planine) i CMAV (Mavrovo) vrste *M. crymensis* postoji visok stepen genetičke sličnosti. Populacije CDUB i CVP, kao što se moglo i očekivati obzirom na malu geografsku udaljenost i slične ekološke faktore, su genetički sličnije ( $I=0,974$ ) u odnosu na CMAV populaciju. Genetička divergencija između CDUB i CMAV ( $I=0,941$ ), odnosno, CVP i CMAV ( $I=0,969$ ) populacija prvenstveno je rezultat razlike frekvencija alela *Me* lokusa ( $I=0,192$ ;  $I=0,333$ ). Genetička divergencija LDUB i LPIN populacija vrste *M. loewi* je posledica genetičke diferencijacije alela *Pgm* lokusa ( $I=0,767$ ). Visok stepen genetičke bliskosti konspicijalnih populacija vrsta *M. loewi* ( $I=0,961$ ) i *M. recurvus* ( $I=0,968$ ) ukazuje na prvu etapu evolucione divergencije, na nivo lokalnih populacija (Ayala i sar., 1974b). Najmanja vrednost prosečne genetičke bliskosti je zabeležena prilikom analize intraspecijske varijabilnosti vrste *M. ruficornis* ( $I=0,939$ ). Genetička divergencija RUDUB i RUDUR populacija ( $I=0,957$ ) vrste *M. ruficornis*, kao i u slučaju vrste *M. loewi*, rezultat je razlika genotipskih frekvencija *Pgm* lokusa ( $I=0,602$ ). Najmanja vrednost genetičke bliskosti je registrovana za populacije RUVP i RUDUR ( $I=0,903$ ), a posledica je zabeleženih različitih alela *Gpd-1* lokusa. Međutim, za objašnjenje genetičke divergencije između populacije RUVP i ostalih populacija, neophodne su dodatne analize, jer je mali broj analiziranih jedinki RUVP populacije najverovatnije uzrok dobijenim rezultatima.

Distribucija vrednosti genetičke bliskosti po lokusu između konspicijalnih populacija vrsta *aeneus* grupe ukazuje na veći stepen genetičke diferencijacije u odnosu na konspicijalnu populaciju grupe *ruficornis*. Genetička identičnost ( $I>0,95$ ) je registrovana u 78,33% analiza, dok je genetička različitost ( $I<0,05$ ) registrovana u 1,67% analiza. Poređenjem stepena genetičke diferencijacije između konspicijalnih populacija *aeneus* (*M. aeneus* A, *M. aeneus* B, *M. aeneus* C) i *cinereus* kompleksa može se uočiti jasna razlika. Za razliku od *aeneus* kompleksa, gde nije zabeležena potpuna genetička različitost ( $I<0,05$ ) između konspicijalnih populacija, u okviru *cinereus* kompleksa je zapažen najveći stepen genetičke različitosti. Naime, 3,3% uporednih analiza ukazuje na potpunu genetičku različitost, a 73,33% na genetičku identičnost. Analizom srodnosti CAKOP i CAŠAR populacija je dobijena najmanja vrednost genetičke bliskosti ( $I=0,932$ ) u odnosu na sve ostale konspicijalne populacije sirfida, osim CBDUR i CBPRO populacija ( $I=0,870$ ). Genetička divergencija CAKOP i CAŠAR

populacija je posledica razlike frekvencije alela  $Me^l$  i jedinstvenih alela  $Me^k$  i  $Me^i$ , registrovanih u CAKOP populaciji. Na mali stepen genetičke sličnosti navedenih populacija, pored frekvencije alela  $Me$  lokusa ( $I=0,111$ ), uticala je i razlika u frekvenciji  $Pgm^f$  alela, kao i registrovani jedinstveni alel  $Pgm^h$  CAKOP populacije ( $I=0,795$ ). Genetička divergencija CBDUR i CBPRO populacija je rezultat kompletne genetičke različitosti alela  $Gpi$  lokusa. Izračunata genetička bliskost na osnovu frekvencija alela  $Me$  lokusa je bila izuzetno mala ( $I=0,447$ ), a posledica je razlike učestalosti  $Me^k$  i jedinstvenog  $Me^l$  alela CBPRO populacije. Upravo aleli lokusa  $Me$ , odgovorni za genetičku divergenciju konspecifičkih populacija, ukazuju na genetičku sličnost CAKOP i CBDUR ( $Me^k$ ) populacija, kao i CAŠAR i CBPRO ( $Me^l$ ). Populacija CBPRO se na osnovu alela  $Gpi^k$  razlikuje i od CBDUR, kao i od ostalih populacija *cinereus* kompleksa. Mali broj analiziranih jedinki CAŠAR i CBPRO populacija, kao i adaptivni značaj alozima GPI i ME mogu biti razlozi za registrovani visok stepen genetičke divergencije populacija *cinereus* kompleksa. Kao što je rečeno, aleli lokusa  $Gpi$  i  $Me$  su u najvećem stepenu uzrok genetičke diferencijacije. Znači, u pitanju je  $Gpi$  lokus, sa distribucijom frekvencije alela po tipu klina u populacijama vrste *M. avidus* B, i aleli  $Me$  lokusa, sa frekvencijama koja se statistički značajno razlikuju između konspecifičkih populacija 8, od ukupno 10 analiziranih vrsta roda *Merodon*. Značaj enzima glukozofosfat izomeraze i maličnog enzima, kodiranih alelima  $Gpi$  i  $Me$  lokusa je verovatno u procesu adaptacije na specifične uslove staništa, što uz druge evolucionarne faktore (ograničen protok gena, genetički drift) uzrokuje genetičku divergenciju geografski udaljenih populacija.

Najveći stepen genetičkog srodstva, u odnosu na ostale grupe, utvrđen je između konspecifičkih populacija vrsta *M. avidus* A i *M. avidus* B. Na mali stepen genetičke diferencijacije ukazuje 86,81% analiza o genetičkoj identičnosti ( $I>0,95$ ), a vrednost genetičke bliskosti po lokusu manja od 0,05 nije registrovana. Konspecifičke populacije vrste *M. avidus* A su na nivou evolucionarne divergencije lokalnih populacija. Najmanja genetička bliskost je registrovana između AAPIN i AAMOR populacija ( $I=0,949$ ), zatim sledi par populacija AAPIN i AADUB ( $I=0,954$ ), i na kraju, AADUB i AAMOR ( $I=0,978$ ). Genetička diferencijacija AAPIN i AAMOR populacija rezultat je razlike frekvencije alela  $Gpi^j$  i prisustva jedinstvenih alela  $Gpi^i$  (AAPIN) i  $Gpi^l$  (AAMOR). Evolucionarna divergencija AAPIN i AAMOR populacija je posledica ne samo prisustva jedinstvenih alela, već i njihove učestalosti. Dok je alel  $Gpi^i$  major alel AAPIN populacije, alel  $Gpi^l$  AAMOR populacije spada u retke. Kao i u slučaju AAPIN i AAMOR populacija, mala vrednost genetičke bliskosti  $Gpi$  lokusa ( $I=0,316$ ) je registrovana i za AAPIN i AADUB populacije. Razlog je, takođe, visoka frekvencija jedinstvenog  $Gpi^i$  alela AAPIN populacije. Genetička divergencija AAMOR populacije od ostalih populacija je posledica registrovanih jedinstvenih alela  $Me^e$  i  $Me^g$ . Prosečna genetička bliskost između konspecifičkih populacija vrste *M. avidus* B je bila najviša za par populacija ABDUR i ABDUB ( $I=0,995$ ). Genetičku različitost populacija južnih Dinarida (ABPIN, ABMAV) i populacija severnih Dinarida (ABDUR, ABDUB) potvrđuje porast vrednosti genetičke udaljenosti (Nei, 1972). Interpopulaciona varijabilnost je prvenstveno rezultat gradacije frekvencije alela  $Gpi^i$

lokusa. Genetičko srodstvo na osnovu frekvencije alela *Gpi* lokusa je kvantifikovano koeficijentom genetičke bliskosti. Najveća vrednost genetičke bliskosti je izračunata, kao što se moglo i očekivati, za ABDUR i ABDUB populacije ( $I=0,978$ ), zatim slede ABPIN i ABMAV ( $I=0,883$ ), ABMAV i ABDUR ( $I=0,709$ ), ABMAV i ABDUB ( $I=0,515$ ), ABPIN i ABDUR ( $I=0,320$ ) i najmanja vrednost registrovana za ABPIN i ABDUB ( $I=0,180$ ) populacije. Pored diferencijacije frekvencija alela *Gpi* lokusa, zabeležena je i genotipska divergencija *Me* lokusa. Na genetičku različitost populacije poreklom sa Mavrova (ABMAV) od ostalih populacija najviše je uticao alel  $Me^g$ , koji je malom učestalošću prisutan u ABDUB, ABDUR i ABPIN populacijama. Status ABMAV populacije u hijerarhijskoj organizaciji kriptične vrste *M. avidus* B je indikativan. Kao što je dosadašnjim analizama utvrđeno, interpopulaciona varijabilnost je uglavnom posledica statistički značajnih razlika frekvencija alela *Me* lokusa. Verovatna mala veličina ABMAV izolovane populacije i delovanje specifičnih faktora spoljašnje sredine su uzrok genetičkoj divergenciji. Kvantifikovanje navedenih genetičkih razlika između ABMAV i ostalih populacija je izvršeno pomoću koeficijenta genetičke udaljenosti (Rogers, 1972), a predstavljeno klaster metodom.

Definisanje taksonomskog statusa široko rasprostranjene palearktičke vrste *Ch. vernalis* na osnovu analize morfoloških svojstava je stvaralo određene nedoumice (Speight i Lucas, 1992; Vujić, 1992). Upravo zbog visoke varijabilnosti proučavanih parametara i izraženog sezonskog dimorfizma smatralo se da je u pitanju takson sastavljen od više srodnih vrsta (Speight i Lucas, 1992; Vujić, 1992). Upoređeni su rezultati gensko-enzimske analize populacija vrste *Ch. vernalis* i opisa morfoloških karaktera svake jedinke. Nije utvrđeno postojanje veze između pojedinih morfoloških svojstava i određenih genotipova, odnosno alela. Naime, jedinke karakterističnih morfoloških odlika nisu imale specifičan genotip, kao što ni jedinke jedinstvenih genotipova nisu imale morfološke karaktere koji su ih odvajali od jedinki najčešćih genotipova. Takođe, nije uočena povezanost pola sa određenim alelima ili genotipovima. Međutim, utvrđena je specifična kombinacija retkih alela lokusa *Gpi* i *Mdh-2*. U pitanju su dve jedinke iz CVKOP populacije kod kojih je jedino registrovan homozigot  $Gpi^{b/b}$  i to u kombinaciji sa jedinstvenim homozigotom  $Mdh-2^{c/c}$ . Ova jedinstvena kombinacija specifičnih homozigota ukazuje na mogućnost postojanja kriptičnih taksona i potrebe daljih istraživanja. Potrebno je istaći da je alel  $Gpi^b$  prisutan ( $<0,05$ ) samo u heterozigotnoj kombinaciji u populacijama CVDUR i CVFG. Mali broj analiziranih jedinki i verovatno prisustvo kriptičnih taksona je uzrok izračunate najmanju vrednost prosečne genetičke bliskosti između CVKOP i ostalih populacija. Genetička divergencija CVKOP i CVFG populacija je posledica prisustva specifičnog genotipa  $Gpi^{b/b}$  i razlika genotipskih frekvencija  $Gpi^{h/h}$  i  $Gpi^{b/h}$ . Genetička diferencijacija populacije CFG od ostalih populacija vrste *Ch. vernalis* je rezultat prostorne varijabilnosti genotipova *Had* i *Pgm* lokusa. Visok procenat (80,56%) genetičke identičnosti ( $I>0,95$ ) je registrovan za konspecifične populacije, za razliku od potpune genetičke različitosti.

## 5.4. Evolucionni odnosi vrsta *ruficornis, aeneus* i *avidus* grupa roda *Merodon*

### 5.4.1. Taksonomija vrsta *ruficornis, aeneus* i *avidus* grupa roda *Merodon*

Za opisivanje, kvantifikovanje i razumevanje diverziteta organizama i njihovih evolucionih odnosa neophodno je prepoznati vrstu. Tri fundamentalne tačke su zajedničke za, danas u upotrebi, najmanje 22 koncepta vrste koja se bave vrednovanjem biološkog diverziteta (Mayden, 1997). Svi taksonomi i evolucionari biolozi se slažu da vrstu čini grupa reproduktivnih populacija (ili vrlo retko samo jedna populacija), da je vrsta fundamentalna jedinica evolucije i da se vrste međusobno razlikuju na osnovu određenih, evoluciono nezavisnih karaktera. Osnovna razlika između velikog broja konceptata vrste je u definisanju primenljivog kriterijuma evolucione nezavisnosti (Freeman i Herron, 1998). Taksonomi danas koriste različite metode u rešavanju fundamentalnog pitanja: "**Kada je vrsta vrsta?**" (Munstermann, 1995). Tako, na primer, determinacija reproduktivno izolovanih bioloških vrsta, prema biološkom konceptu, se vrši pomoću morfoloških, citoloških, etoloških, molekularnih i drugih parametara, a razlikovanjem klada, prema filogenetskom konceptu, se definiše filogenetska vrsta (Claridge i sar., 1997).

Upotreba morfoloških karaktera u definisanju kriptičnih taksona, evolucionih odnosa blisko srodnih vrsta se pokazala kao nedovoljna kod mnogih grupa organizama, posebno insekata (Foley i sar., 1995; Narang i sar., 1989a; 1989b; Narang i sar., 1993a; 1993c). Razlog tome je učešće ekološke varijanse u celokupnoj fenotipskoj varijansi i otežano definisanje poligenske genetičke kontrole morfoloških svojstava, kao i plejotropno dejstvo gena. Pored navedenog, i dejstvo različitih selekcionih pritisaka na različite karakteristike, kao i razlika u brzini evolucionih promena gena određenih lokusa mogu usloviti registrovane varijacije. Odsustvo korelacije između morfološke i gensko-enzimske varijabilnosti je utvrđeno i kod drugih grupa organizama (Sharma i sar., 1999). Velik broj sestrinskih vrsta, morfološki vrlo sličnih, istovremeno i reproduktivno izolovanih taksona, otkriven je u klasi Insecta. Poznati su primeri kriptičnih taksona komaraca familije Anophelinae (Narang i sar., 1993a; Green i sar., 1990; Foley i sar., 1994; 1995) i voćnih mušica *Drosophila willinstonii* grupe (Ayala i sar., 1972).

Kao pouzdani indikatori genetičke izolacije vrsta koriste se dijagnostički lokusi i/ili fiksirane razlike frekvencije alela. Alocimi kao dijagnostički karakteri, istovremeno i indikatori srodstva, prvi put su upotrebljeni za razlikovanje sestrinskih vrsta *Drosophila willinstonii* grupe (Ayala i Powell, 1972). Od tada su alocimski markeri omogućili razlikovanje i identifikaciju sestrinskih vrsta *Anopheles maculipennis* kompleksa (Stegnly, 1982), *Anopheles albitarsis* kompleksa (Narang i sar., 1993a), *Anopheles quadrimaculatus* kompleksa (Narang i sar., 1989a; 1989b; 1990; Seawright i sar., 1992), identifikaciju vrsta *Aedes caspius* i *Ae. dorsalis* (Milankov i sar., 2000) i velikog broja vrsta iz

drugih grupa organizama (Loeschcke i sar., 1994; Remy-Kristensen i sar., 1996; Finn i sar., 1996; Triantafyllidis i sar., 1999; Hoskin, 2000).

Molekularni markeri se koriste i u identifikaciji vrsta porodice Syrphidae, grupa *Merodon ruficornis* (Milankov i sar., 1998; Milankov i sar., nepublikovani podaci), *M. aeneus* i *M. avidus* (Milankov i sar., nepublikovani podaci), članova *melanura* grupe (Milankov i sar., 1999a; Milankov i sar., nepublikovani podaci) i grupe *cumanica* roda *Cheilisia* (Ludoški i sar., nepublikovani podaci).

Na Balkanskom poluostrvu, vrste *M. ruficornis*, *M. armipes*, *M. crymensis*, *M. loewi* i *M. recurvus* na osnovu specifične građe hipopigijuma formiraju grupu *ruficornis* (Radenković, 1993). Vrste grupe *ruficornis* se razlikuju na osnovu građe genitalnog aparata mužjaka i građe zadnjeg para nogu od ostalih vrsta roda *Merodon*. Smatra se da je građa zadnjeg para nogu vrsta *ruficornis* grupe apomorfna karakteristika. Razvijeni femuri i karakteristična građa nogu, sa specifičnim trnovima i specijalizovanim izraštajima kod mužjaka vrsta roda *Merodon*, kao i diferencijacija hipopigijuma, koja pored dijagnostičkog značaja ima i filogenetsku vrednost (Glumac, 1958; Vujić i Glumac, 1993) ukazuju na značaj seksualne selekcije u specijaciji sirfida. Naime, promene u građi organa koji učestvuju u procesu reprodukcije, uglavnom mužjaka, direktno utiču na protok gena. Utvrđeno je da je seksualna selekcija efikasan mehanizam divergencije i brze diferencijacije populacija od predačke, kao i geografski izolovanih populacija (Freeman i Herron, 1998). Za razliku od mužjaka, sa diferenciranim organima značajnim za proces kopulacije, za ženke vrsta *ruficornis* grupe, a naročito ženke vrsta *M. ruficornis* i *M. recurvus* nisu definisani zadovoljavajući morfološki dijagnostički parametri. Determinacija ženki vrsta *ruficornis* grupe vršena je na osnovu građe sternita 4, femura i tibije zadnjeg para nogu i obojenosti tarzusa (Tab. 76) i species-specifičnim alelima dijagnostičkih lokusa.

Tabela 76. Dijagnostički ključ za razlikovanje ženki vrsta *M. ruficornis* grupe

1.	sternit 4 sa izraštajem.....	<i>M. armipes</i>
	sternit 4 bez izraštaja.....	2.
2.	tarzusi crni.....	3.
	tarzusi crno-žuti.....	4.
3.	f3 sa središnjim ispupčenjem.....	<i>M. crymensis</i>
	f3 bez ispupčenja.....	<i>M. loewi</i>
4.	t3 sa izraštajem.....	<i>M. ruficornis</i>
	t3 bez izraštaja.....	<i>M. recurvus</i>

Populaciono-genetičkom analizom vrsta *ruficornis* grupe utvrđen je dijagnostički značaj *Aat*, *Fum*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm* i *Sod-1* lokusa. Species-specifičnim alelima su identifikovane vrste i formiran genetičko-biohemijski dihotomi ključ. Aleli dijagnostičkih lokusa pored značaja u identifikaciji, pružaju informacije i o evolucionoj nezavisnosti vrsta *ruficornis* grupe. Na osnovu dijagnostičkih morfoloških parametara i species-specifičnih alela, može se reći, da u analiziranoj grupi vrsta postoji korelacija između morfoloških i izozimskih parametara. Izuzetak su parovi vrsta *M.*

*ruficornis* i *M. recurvus*, kao i *M. armipes* i *M. ruficornis*. Za razliku od genotipova *Gpi* i *Sod-1* lokusa, kao i alela *Had* lokusa, sa mogućnošću korektno identifikacije od 100%, odnosno, većoj od 90%, identifikacija vrsta *M. ruficornis* i *M. recurvus* na osnovu morfoloških svojstava je vrlo otežana zbog registrovane istovetnosti strukture hipopigijuma. Nedostatak u varijabilnosti egzogenitalija i varijabilnost drugih morfoloških karaktera je ukazivalo na moguće prisustvo prelaznih oblika, odnosno hibrida, tako da su *M. ruficornis* i *M. recurvus* određeno vreme smatrane jednim taksonom (Hurkmans i de Goffau, 1995). Drugi primer neusaglašenosti morfoloških i gensko-enzimskih podataka dijagnostičkog značaja je par alopatričkih vrsta *M. armipes* i *M. ruficornis*. Za razliku od karakterističnog izraštaja na sternitu 4 ženki vrste *M. armipes* i karakteristične građe zadnjeg para nogu mužjaka, vrste *M. armipes* i *M. ruficornis* se mogu međusobno razlikovati samo na osnovu genotipova *Had* lokusa, sa mogućnošću korektno identifikacije veće od 90%. Identični alel *Had<sup>a</sup>*, koji malom učestalošću obrazuje homozigotnu i heterozigotnu kombinaciju u populaciji ADUR vrste *M. armipes* registrovan je kao retki alel u populaciji vrste *M. ruficornis* koja potiče sa planine Dubašnice.

U široj oblasti Mediterana i južne Evrope, vrste slične građe hipopigijuma, obrazuju grupu *aeneus*. Mediteranske vrste *M. spicatus* i *M. caerulescens* nisu registrovane na Balkanskom poluostrvu, dok je vrsta *M. andaluziacus* osim u Španiji, zabeležena na malom broju lokaliteta, a vrsta *M. ambiguus* samo u području delte Dunava, u Rumuniji. Na Balkanskom poluostrvu grupu *aeneus* obrazuju, pored mediteranskih *M. aeneus*, *M. cinereus* i *M. funestus* vrsta i dinarski endem *M. desuturinus* (Mičić, 1996). Analizom alozimske varijabilnosti populacija vrsta *aeneus* grupe, za razliku od *ruficornis* grupe, registrovani su kriptični taksoni. Kriterijum za određivanje granice vrsta, odnosno, nezavisnih kompleksa gena bili su species-specifični aleli i genotipovi, kao i fiksne razlike u frekvenciji alela.

Određeni diskontinuitet u varijacijama izgleda glave, femura zadnjeg para nogu i hipopigijuma mužjaka je registrovan poređenjem grupa jedinki definisanih kao "prolećna" (V, VI) i "letnja" (VII, VIII, IX) generacija vrste *M. aeneus* (Mičić, 1996). Nasuprot morfološkoj analizi, koja se pokazala kao nedovoljna, elektroforetskom analizom izozima, utvrđeni su kriterijumi za definisanje kriptičnih taksona na hijerarhijskom nivou vrste. Analizom su obuhvaćene jedinke, determinisane na osnovu morfoloških parametara kao "letnja" i "prolećna generacija" sa Durmitora i iz Morinja, dok su sa Kopaonika proučene jedinke "prolećne generacije". U simpatričkim i alohronim populacijama registrovani su dijagnostički *Had*, *Sod-1*, *Me*, *Aat* i *Pgm* lokusi. Međutim, lokusi su se međusobno razlikovali prema dijagnostičkoj vrednosti. Species-specifičnim genotipovima lokusa *Had* i *Sod-1* moguća je korektna identifikacija kriptičnih vrsta *M. aeneus* A ("prolećna generacija") sa verovatnoćom od 100%. Korektna identifikacija od najmanje 90% je omogućena alelima *Me* lokusa, od 80% alelima *Aat* i od najmanje 70% genotipovima *Pgm* lokusa. Identični aleli, sa malom učestalošću registrovani su u *Aat* (alel *Aat<sup>b</sup>*: AECDUR i AECMOR), *Me* (alel *Me<sup>k</sup>*: AEADUR) i *Pgm* lokusu (alel *Pgm<sup>f</sup>*: AECDUR). Identični aleli simpatričkih populacija sa Durmitora (lokaliteti: Otoka Crnog jezera, Savin Kuk i Kanjon Sušice) *Me* i *Pgm* lokusa, osim što ukazuju na zajedničko poreklo,

na osnovu prethodne populaciono-genetičke analize, mogući su pokazatelji biohemijskih adaptacija populacija sličnim faktorima spoljašnje sredine. Analizom PGM zimograma, u okviru prethodno definisane "prolećne generacije" determinisana je populacija sa Kopaonika. Naime, species-specifični alel *Pgm<sup>c</sup>* je registrovan samo u AEBKOP populaciji *aeneus* kompleksa i u populaciji sa Kopaonika vrste *M. desaturinus*. Alel *Pgm* lokusa pokazatelj je nezavisne evolucije kriptičnog taksona i genetički marker za identifikaciju *M. aeneus* B. Osim *Pgm* lokusa, utvrđen je dijagnostički značaj *Had*, *Sod-1* (sa korektnom identifikacijom od 100%), *Me* (>90%) i *Aat* (>80%) lokusa u razlikovanju vrsta *M. aeneus* B i *M. aeneus* C.

Analizom interpopulacionih razlika, kao i u slučaju *aeneus* kompleksa, u okviru morfološki definisane vrste *M. cinereus* identifikovani su kriptični taksoni. Determinacija kriptičnih taksona *M. cinereus* A i *M. cinereus* B, sa verovatnoćom od 100%, je izvršena na osnovu species-specifičnih genotipova *Had* lokusa. Identični aleli su registrovani u ČAKOP i ČAŠAR populacijama sestrinske vrste *M. cinereus* A i u ČBDUR i ČBPRO populacijama vrste *M. cinereus* B. Na određeni stepen divergencije je ukazivala i interpopulaciona varijabilnost u boji dlaka na očima jedinki poreklom sa Durmitora, Kopaonika, Stare planine i Šar planine (Mičić, 1996). Interpopulacione razlike su zabeležene i analizom alozimske varijabilnosti. U lokusu *Gpi* su registrovani populaciono-specifični aleli ČBDUR i ČBPRO taksona *M. cinereus* B. Alel *Gpi<sup>k</sup>* monomornog lokusa *Gpi* populacije ČBPRO je malom učestalošću prisutan i u ČAKOP i ČAŠAR populacijama vrste *M. cinereus* A. Alel *Gpi<sup>i</sup>* kao *major* je prisutan u ČAKOP, ČAŠAR i ČBDUR, ali ne i u ČBPRO populaciji. Alozimi determinisani alelima *Me* lokusa, takođe su ukazali na interpopulacione razlike. Dok je alel *Me<sup>l</sup>* monomornog *Me* lokusa populacije ČAŠAR registrovan kao retki alel u ČAKOP populaciji, a velikom učestalošću prisutan u ČBPRO populaciji vrste *M. cinereus* B, alel *Me<sup>k</sup>* registrovan je kao *major* u ČAKOP i ČBDUR populacijama, za razliku od ČBPRO populacije. Na zabeleženu genetičku divergenciju alela *Me* lokusa svakako je imao uticaj mali broj analiziranih jedinki ČAŠAR i ČBPRO populacija. U ovom trenutku jedini način za dodatnu analizu intra- i interspecijske varijabilnosti bila bi primena metoda molekularne biologije na primercima iz zbirke.

Definisanje kriptičnih taksona *aeneus* i *cinereus* kompleksa na osnovu morfoloških svojstava nije bilo moguće zbog velikih varijacija i zbog njihove kompleksne genetičke osnove. Znači, razlike u strukturama organa koji direktno učestvuju u procesu reprodukcije, nasuprot većini vrsta familije Syrphidae, nisu bile dovoljne i precizne za razlikovanje kriptičnih vrsta. Ako, kao kriterijum za definisanje evolucione nezavisnosti, primenimo fiksne alelske i genotipske razlike izozimskih lokusa, u mogućnosti smo da definišemo kriptične vrste *aeneus* i *avidus* grupe. Međutim, u tom slučaju, nailazimo na pitanje kojim karakteristikama i kojim mehanizmima su jedinke kriptičnih taksona reproduktivno izolovane. Gensko-enzimskom analizom su definisani samo dijagnostički lokusi sa species-specifičnim alelima, koji pored dijagnostičkog značaja, ukazuju i na srodstvo (Ayala i Powell, 1972), ali ne i mehanizme reproduktivne izolacije. Naime, seksualnom selekcijom se promovišu karakteri ponašanja kao što su teritorijalnost, zvuci i igra prilikom "udvaranja" i razvijaju prezigotni

izolacioni mehanizmi insekata (Freeman i Herron, 1998). Prema Konceptu prepoznavanja ("Recognition concept of species") vrsta je definisana na osnovu zajedničkog fertilizacionog sistema jedinki populacija biparentalnih organizama (Paterson, 1978; 1980; 1985; 1988). Fertilizacioni sistem čine karakteri sa različitim funkcijama, koji istovremeno imaju učešće u procesu reprodukcije. Proces specijacije, bi prema ovom konceptu predstavljao koadaptaciju između odašiljanja signala od strane jednog pola i prijema signala od strane drugog pola (Paterson, 1993).

Najveći broj dijagnostičkih lokusa je registrovan između vrsta *M. desuturinus* i *M. funestus*, kao i između navedenih vrsta i ostalih vrsta *aeneus* kompleksa. Utvrđen je i dijagnostički značaj većine analiziranih lokusa: *Aat*, *Fum*, *Gpd-2*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-2*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm* i *Sod-1*, a registrovani genetički markeri su u korelaciji sa definisanim dijagnostičkim morfološkim parametrima (Radenković, 1993).

Visok nivo intrapopulacione varijabilnosti morfoloških parametara vrste *M. avidus* (Hurkmans, 1993), i do sada još ne izvršene multivariacione interpopulacione analize fenotipova, mogu biti razlog opšteg prihvatanja stava da *avidus* grupu čini samo jedna, široko rasprostranjena vrsta (Hurkmans, 1993). Na osnovu genetičkih markera i dijagnostičkih morfoloških karakterata identifikovane su sestrinske vrste *M. avidus* A i *M. avidus* B. Vrsta *M. avidus* A (Meditranska vrsta) registrovana je samo na nekoliko lokaliteta sa elementima mediteranske faune u unutrašnjosti kontinenta, dok vrsta *M. avidus* B (planinska vrsta) nije zabeležena u Mediteranu. Samo u klisuri Lazareve reke, na karpatskoj planini Dubašnici su populacije sestrinskih vrsta *avidus* grupe registrovane simpatrički (Milankov i sar., nepublikovani podaci). Proučavanjem gensko-enzimske varijabilnosti prirodnih populacija *avidus* grupe, registrovani su species-specifični alozimi determinisani alelima *Idh-2* i *Aat* lokusa. Dijagnostički lokusi ukazuju na genetičku izolaciju kriptičnih taksona i na potrebu sveobuhvatne detaljne analize morfoloških, bihevioralnih i fizioloških parametara. Rezultati analize morfoloških parametara potvrdili su prisustvo kriptičnih taksona u analiziranim populacijama (analizirao A. Vujić). Za vrstu *M. avidus* A (mediteranska vrsta) karakterističan je veći stepen varijabilnosti morfoloških svojstava u odnosu na vrstu *M. avidus* B (planinska vrsta) (Tab. 77). Međutim, i u okviru mediteranske vrste, između prolećno-letnje generacije (V-VI) i kasno letnje (VII-IX) generacije zapažene su razlike. Primećeno je da su pojedine jedinke prolećne generacije vrlo slične planinskoj vrsti, tako da ih je teško razlikovati. Nasuprot većini vrsta familije Syrphidae, sa species-specifičnom građom hipopigijuma, građa genitalnog aparata mužjaka se ne može koristiti prilikom determinacije kriptičnih taksona *M. avidus* A i *M. avidus* B.

Tabela 77. Morfološki dijagnostički karakteri vrsta *Merodon avidus* A i *M. avidus* B\*

<i>M. avidus</i> A (Mediterranska vrsta)		<i>M. avidus</i> B (Planinska vrsta)	
mužjak (tipičan)			
1.	treći segment antena duži odnos segmenta 3 : segmentu 2 (unutrašnja strana) = 2,0 i više	treći segment antena kraći odnos segmenta 3 : segmentu 2 (unutrašnja strana) = manji od 2,0; može biti 2,0	
2.	tergit II uvek sa parom beličasto poprašenih polja, od jasno uočljivih do skoro neuočljivih	tergit II sjajan	
3.	poprašena polja na tergitu III sa širim unutrašnjim delom	poprašena polja na tergitu III sa uskim unutrašnjim delom, na vrhu jako suženim	
4.	tibije svetle	tibije uvek sa tamnim delovima	
5.	dlake na telu kraće, što je posebno jasno vidljivo na poslednjim tergitema (dlake su često polegle) i na vrhu zadnjih femura	dlake na telu duže i uspravne	
6.	središnje poprašene trake mesoskutuma skoro dosežu do njegovog kraja	središnje poprašene trake na mesoskutumu kraće	
7.	tergiti II i III sa žutim poljima	tergit III obično bez žutog polja	
ženka			
8.	tergit II sa poprašenim poljima	tergit II obično poprašen	
9.	tibije svetle	tibije (najmanje poslednje) delom tamne	

\*Milankov i sar., nepublikovani podaci

Na specifične evolucione događaje kriptičnih taksona *avidus* grupe ukazuju jedinstveni i retki aleli *Had* i *Me* lokusa, kao i heterozigoti *Had* i *Gpd-2* lokusa, registrovani samo u populacijama *M. avidus* A taksona. Isti *major* aleli varijabilnih *Ao*, *Gpi* i *Me* lokusa, registrovani u simpatričkim populacijama (AADUB i ABDUB; AAPIN i ABPIN) *M. avidus* A i *M. avidus* B taksona mogući su pokazatelji sličnih genetičkih mehanizama adaptacije lokalnim uslovima sredine. Distribucija različitih *major* alela *Ao* i *Gpi* lokusa u konspecifičkim populacijama *M. avidus* B taksona uzrok su njihovoj genetičkoj divergenciji. Pored navedenih razlika koje se mogu objasniti prilagođavanjem lokalnim uslovima sredine, registrovana je i genetička divergencija u frekvenciji alela *Me* lokusa. Fiksirani alel *Me<sup>g</sup>* (prisutan u maloj frekvenciji u ABDUB, ABDUR i ABPIN) izdvaja ABMAV populaciju od ostalih populacija *M. avidus* B taksona i ukazuje na moguću intraspecijsku diferencijaciju iznad nivoa genetičke divergencije lokalnih populacija.

#### 5.4.2. Genetička diferencijacija kongeneričkih vrsta

Gensko-enzimska varijabilnost kao jedan od pokazatelja promena određenih organizama tokom evolucije omogućava sagledavanje i razumevanje evolucije na molekularnom nivou (Russo i sar., 1995; Matsuo i sar., 1999). Osim registrovanih razlika u polimorfnosti između pojedinih izozimskih lokusa ili grupa lokusa (Gillespies i Kojima, 1968; Johnson, 1974), utvrđene su i razlike, determinisane određenom grupom gena, u genetičkoj diferencijaciji između blisko srodnih vrsta.

Navedene razlike i adaptivna priroda alozima, kojom se potvrđuje da prirodna selekcija ne deluje na sve lokuse podjednako, ukazivale su na diferencijaciju lokusa u odnosu na brzinu evolucionih promena. Empirijski podaci ukazuju na postojanje razlika u prosečnoj brzini elektroforetske divergencije, usled razlika u brzini substitucija. Varijacija između "brzih" i "sporih" proteinskih lokusa nisu bimodalne, već su, verovatno, približno normalne distribucije (Sarich, 1977). Takođe, na osnovu manje varijabilnosti i stepena genetičke divergencije koji determinišu, lokusi gluozometabolizirajućih enzima smatraju se sporevoluirajućim, za razliku od lokusa varijabilnih ili negluozometabolizirajućih enzima (Cianchi i sar., 1978). Učešće promena izozimskih lokusa u procesu specijacije i formiranju izolacionih mehanizama je verovatno malo. Početne etape reproduktivne izolacije verovatno su determinisane malim brojem gena, najverovatnije, regulatornim sekvencama (Ayala i sar., 1974a), sa malim efektom na biohemijsku evoluciju. Brza specijacija ili kratko vreme razdvajanja dva taksona može biti uzrokovana hromozomskim promenama, ili kao kod ptica, morfološkom divergencijom koja nije u korelaciji sa promenama u izozimskim lokusima. Takođe, ni sve vrste ne divergiraju istom stopom promena od zajedničkog pretka (Thorpe i Sole-Cava, 1994). Poređenjem odnosa između vrednosti genetičke udaljenosti, kao kvantifikacija genetičkih promena i stepena postzigotne izolacije, odnosno, prezigotne izolacije na primeru taksona različitih nivoa klasifikacije grupe *Drosophila willinstoni* uočene su određene razlike. Utvrđeno je da prezigotna izolacija obuhvata veću količinu promena u odnosu na postzigotnu izolaciju, kao i da je razlika u stepenu divergencije veća kod nedavno razdvojenih sestrinskih vrsta. Međutim, poređenjem stepena diferencijacije prezigotne i postzigotne divergencije alopatričkih sestrinskih vrsta nisu utvrđene razlike. Takođe, poređenjem vrednosti genetičke udaljenosti, na osnovu razlika alozimskih frekvencija, prezigotne izolacije između alopatričkih i simpatričkih sestrinskih vrsta, utvrđene su brže genetičke promene u paru simpatričkih vrsta u odnosu na alopatričke. Ista brzina promena u toku postzigotne izolacije je registrovana za parove sestrinskih vrsta bez obzira na geografsku udaljenost (Coyne i Orr, 1997).

Poređenjem dijagnostičkog značaja izozimskih lokusa, kao kriterijuma za evolucionu nezavisnost i stepen genetičke diferencijacije vrsta familije Syrphidae, uočena je određena pravilnost. Registrovane su tri grupe izozimskih lokusa dijagnostičkog značaja. Prvu grupu predstavljaju lokusi sa species-specifičnim alelima značajnim za identifikaciju vrsta najvećeg stepena genetičke divergencije u odnosu na srodne vrste u okviru grupa *ruficornis* i *aeneus*. Lokusi, pokazatelji početne etape divergencije, odnosno specijacije, grupa blisko srodnih vrsta su *Fum*, *Gpd-2*, *Hk-2*, *Hk-3* i *Mdh-2*. Registrovani species-specifični aleli *Fum* lokusa koji su omogućili identifikaciju vrsta najvećeg stepena diferencijacije *M. crymensis* u okviru *ruficornis* grupe i vrsta *M. desuturinus* i *M. funestus* grupe *aeneus*, ukazuju na brzinu evolucionih promena. Takođe su utvrđeni genotipovi lokusa *Gpd-2* koji su pokazatelji evolucione nezavisnosti genetički udaljenih vrsta *M. desuturinus* i *M. funestus*, i genetičke srodnosti vrsta *aeneus* kompleksa, dok nije registrovan dijagnostički značaj *Gpd-2* lokusa za vrste *ruficornis* grupe. Na spore evolucione promene, u odnosu na lokuse II i III grupe, ukazuju i

species-specifični aleli *Hk-2* i *Hk-3* lokusa genetički udaljenih vrsta *M. loewi* i *M. funestus* u odnosu na ostale vrste *ruficornis* i *aeneus* grupa. Lokus *Mdh-2* može se, takođe, smatrati sporoevoluirajućim lokusom jer ima dijagnostičku vrednost u razlikovanju vrsta sa najvećim stepenom genetičke divergencije i ostalih vrsta *ruficornis* i *aeneus* grupa. Aleli *Mdh-2* lokusa su omogućili razlikovanje morfološki jasno definisanih grupa vrsta (*aeneus* kompleks, *cinereus* kompleks i *M. funestus*) *aeneus* grupe, što je u saglasnosti sa rezultatima analize alozimske varijabilnosti vrsta *ruficornis* grupe. Naime, morfološki (barem ženke) vrlo slične vrste *M. ruficornis* i *M. recurvus*, kao i *M. armipes* su imale identične alele koji nisu bili zabeleženi u filogenetski udaljenim populacijama vrsta *M. crymensis* (sa species-specifičnim alelima) i *M. loewi*. Drugu grupu čine *Had* i *Gpi* izozimski lokusi sa identičnim alelima, pokazateljima srodstva blisko srodnih vrsta. Identični aleli *Had* lokusa su registrovani u populacijama vrsta *M. aeneus* A, *M. aeneus* B i *M. cinereus* A najmanjeg stepena genetičke diferencijacije. U okviru *aeneus* grupe, species-specifični aleli *Had* lokusa su omogućili identifikaciju genetički udaljenih vrsta *M. aeneus* C, *M. cinereus* B, *M. funestus* i *M. desuturinus*. U okviru *ruficornis* grupe nije utvrđena korelacija između dijagnostičke vrednosti *Had* lokusa i stepena genetičke diferencijacije, jer su identični aleli registrovani u populacijama genetički udaljenih vrsta *M. loewi* i *M. ruficornis*, kao i *M. crymensis* i *M. recurvus*, za razliku od species-specifičnih alela blisko srodnih vrsta *M. armipes* i *M. ruficornis*.

Registrovani identični aleli *Gpi* lokusa blisko srodnih vrsta *M. armipes* i *M. ruficornis*, kao i značaj genotipova *Gpi* lokusa u determinaciji vrsta *aeneus* kompleksa ukazuju na brže evolucione promene, u odnosu na lokuse I grupe, koje su se dešavale tokom specijacije. U odnosu na lokuse I grupe, koji se, na osnovu korelacije između genetičke udaljenosti i dijagnostičkog značaja, mogu smatrati sporoevoluirajućim lokusima, lokusi II grupe su varijabilniji. Za lokuse III grupe (*Aat*, *Me*, *Pgm* i *Sod-1*) nije uočena korelacija između dijagnostičke vrednosti, stepena genetičke diferencijacije i polimorfnosti. Tako su, species-specifičnim alelima *Aat* i *Pgm* lokusa identifikovani kriptični taksoni *avidus* grupe i vrste *M. aeneus* B *aeneus* kompleksa, a za lokus *Me* je utvrđen deskriptivni značaj u determinaciji blisko srodnih vrsta. Na osnovu analize interpopulacione varijabilnosti, kao i rezultata proučavanja drugih grupa organizama (Dobzhansky i Ayala, 1973) verovatan je značaj alozima determinisanih alelima *Me* i *Pgm* lokusa u adaptaciji na specifične faktore spoljašnje sredine. Međutim, treba naglasiti, da bez obzira na polimorfnost, međupopulacione razlike u frekvenciji alela i deklriptivnom značaju u identifikaciji blisko srodnih vrsta, u lokusu *Me*, pored *Aat*, *Fum*, *Gpd-2*, *Had*, *Idh-2* i *Sod-1* lokusa nisu otkriveni identični aleli u populacijama vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa roda *Merodon*.

Na spore evolucione promene lokusa *Idh-1*, *Idh-2*, *Mdh-1*, *Sod-2*, *Sod-3* vrsta grupe *ruficornis*, zatim, lokusa *Mdh-1*, *Sod-2* i *Sod-3* vrsta *aeneus* grupe i 9 lokusa (*Fum*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Pgm*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sod-3*) *avidus* grupe ukazuju registrovani identični aleli.

Prema genetičkom konceptu, vrsta predstavlja najveću zajednicu reproduktivno povezanih jedinki seksualnih organizama sa zajedničkim genskim fondom (Dobzhansky, 1970). Genetički

koncept vrste se razlikuje od morfološkog koncepta samo u kvantifikovanju genetičkih razlika, kao kriterijuma reproduktivne izolacije i evolucione nezavisnosti. Kao i u fenetičkom konceptu, genetička distanca i sličnost se koriste u identifikaciji vrsta genetičkog koncepta. U definisanju vrste, problem nastaje usled nejednake brzine promena različitih gena i zbog različitih vrednosti genetičke udaljenosti između različitih vrsta. Osnovno pitanje u definisanju vrste genetičkim konceptom je "**Koliko razlika je dovoljno?**" (Mayden, 1997). Kvantifikovanje genetičkih razlika između vrsta roda *Merodon* ukazalo je na progresivnu gradaciju stepena genetičke diferencijacije od blisko srodnih vrsta do vrsta različitih grupa. Stepenu genetičke diferencijacije definisan preko procentualne zastupljenosti genetičke bliskosti po lokusu koji ukazuje na genetičku različitost ( $I < 0,05$ ) je najmanji između vrsta *M. aeneus* A i *M. aeneus* B (6,67%), zatim slede vrste *M. cinereus* A i *M. cinereus* B (8,33%), vrste *M. avidus* A i *M. avidus* B (10,42%) i vrste *aeneus* kompleksa (16,67%). Procentualna zastupljenost vrednosti genetičke bliskosti po lokusu, pokazatelja genetičke identičnosti ( $I > 0,95$ ), u skladu je sa navedenim rezultatima i kreće se u rasponu od 86,67% (*M. aeneus* A i *M. aeneus* B), 75,52% (*M. avidus* A i *M. avidus* B), 71,67% (*M. cinereus* A i *M. cinereus* B) do 66,67% (*M. aeneus* A, *M. aeneus* B i *M. aeneus* C). Kao što se može i očekivati, stepen genetičke diferencijacije između vrsta u okviru *ruficornis* i *aeneus* grupa je veći u odnosu na blisko srodne vrste *aeneus* i *cinereus* kompleksa i sestrinskih vrsta *avidus* grupe. Na genetičku identičnost ukazuje 52,94% (*ruficornis* grupa) i 55,56% (*aeneus* grupa) vrednosti genetičke bliskosti po lokusu, odnosno, potpuna genetička različitost je registrovana u 25,41% (*ruficornis* grupa) i 25,49% (*aeneus* grupa) analiza. Kvantifikovana genetička razlika između vrsta grupa i subgeneričkog *out* taksona, vrsta *avidus* grupe, bila je veća između vrsta *ruficornis* i *avidus* grupe u odnosu na vrste *aeneus* i *avidus* grupe. Utvrđena je veća zastupljenost vrednosti genetičke bliskosti po lokusu, mere genetičke identičnosti (37,44%) i manji procenat pokazatelja genetičke različitosti (47,80%) između vrsta *aeneus* i *avidus* grupa u odnosu na vrste *ruficornis* i *avidus* grupe (29,84% i 58,09%). Znači, veći stepen genetičke divergencije i duži period nezavisne evolucije su imale vrste *ruficornis* i *avidus* grupa od vrsta *aeneus* i *avidus* grupa. Na visok stepen genetičkih razlika između kongeneričkih vrsta roda *Merodon* ukazuje najveća procentualna zastupljenost vrednosti genetičke bliskosti po lokusu, pokazatelja genetičke različitosti (62,01%) i mali stepen genetičke identičnosti (26,84%).

Osnovni metod za poređenje intra- i interspecijskih populacija, upotrebom alozimskih podataka u sistematici je fenetički. Početna etapa u analizi je formiranje matriksa sličnosti, na osnovu kog se grafički prikazuju odnosi između OTU (operacionih taksonomskih jedinica) u formi dendrograma. Od početka upotrebe molekularnih podataka u sistematici, različiti koeficijenti genetičke bliskosti (mera sličnosti) i genetičke udaljenosti (mera različitosti) su se koristili u kvantifikovanju genetičke diferencijacije između genskih fondova (vrsta ili populacija). Međutim, zbog minimalne uzoračke i drugih grešaka, široko su prihvaćeni samo koeficijenti dvoice autora - Rogers-a (1972) i Nei-a (1972; 1978). Za razliku od alopatričkih konspecifičkih populacija, koje se međusobno razlikuju uglavnom u frekvenciji alela, kongeneričke vrste su često identične u malom

broju (obično monomorfni) lokusa, kompletno se razlikuju u drugim ili u određenom broju lokusa imaju "preklapajuće" frekvencije alela. Smatra se da je 0,35 kritična granica vrednosti  $I$  (genetička bliskost; Nei, 1972) u razlikovanju kongeneričkih vrsta i rodova. Naime, oko 85% vrednosti  $I$  između kongeneričkih vrsta je veće od 0,35 (76% iznad 0,4 i 90% iznad 0,3), a 77% vrednosti  $I$  je manje od 0,35 između različitih rodova (87% manji od 0,4, 93% manji od 0,45). U saglasnosti sa navedenim rezultatima, 97% vrednosti  $I$  između vrsta je manje od 0,85 (95% je manje od 0,8), dok je između konspicijoznih populacija 98% veće od 0,85 (93% iznad 0,9), a 80% veće od 0,95 (Thorpe i Sole-Cava, 1994).

Prosečna vrednost genetičke bliskosti ( $I$ ; Nei, 1972) je korištena u analizi genetičkog srodstva kongeneričkih vrsta roda *Merodon*. Vrednost  $I$ , na osnovu frekvencija alela 17 lokusa populacija vrsta *ruficornis* grupe je bila najmanja između genetički najudaljenijih vrsta *M. loewi* i *M. crymensis* (0,527), odnosno, *M. loewi* i *M. recurvus* (0,613). Veći stepen srodstva imaju vrsta *M. armipes* i vrste *M. crymensis* (0,613), *M. loewi* (0,631), potom, vrsta *M. crymensis* sa vrstama *M. ruficornis* (0,624) i *M. recurvus* (0,695), kao i vrste *M. loewi* i *M. ruficornis* (0,652). Visok stepen genetičke bliskosti je registrovan za parove vrsta *M. armipes*-*M. recurvus* (0,737) i *M. ruficornis*-*M. recurvus* (0,720). Najveći stepen srodstva je zabeležen za vrste *M. armipes* i *M. ruficornis* (0,891). Međutim, ukoliko se za kvantifikovanje genetičke sličnosti koriste alelske frekvencije 12 lokusa (isključujući monomorfne *Sod-2*, *Sod-3*, *Mdh-1*, *Idh-1* lokuse), dobijaju se proporcionalno manje prosečne vrednosti genetičke bliskosti koje se nalaze u granicama 0,366-0,857.

Poređenjem vrednosti genetičke bliskosti između vrsta *ruficornis* i vrsta *aeneus* grupe uočava se primetna razlika. Na osnovu frekvencija alela 15 izozimskih lokusa populacija vrsta *aeneus* grupe, izračunat je veći raspon minimalne i maksimalne vrednosti u odnosu na *ruficornis* grupu. Vrste sa najmanjim stepenom srodstva i najdužim periodom evolucione nezavisnosti su *M. funestus* i *M. desuturinus* (0,241). Na visok stepen genetičke divergencije između vrsta *M. funestus* i *M. desuturinus*, sa jedne strane, i vrsta *aeneus* i *cinereus* kompleksa, pored broja dijagnostičkih lokusa, ukazuju distribucije vrednosti genetičke bliskosti po lokusu i prosečne vrednosti genetičke bliskosti. Za razliku od vrsta *ruficornis* grupe, sa relativno malim razlikama u stepenu genetičke diferencijacije utvrđena je velika razlika između vrsta *aeneus* grupe, odnosno vrsta *M. funestus* i *M. desuturinus* i ostalih vrsta, kao i veći stepen srodstva između vrsta *aeneus* i *cinereus* kompleksa. Izrazit diskontinuitet u prosečnoj vrednosti  $I$ , meri genetičkog srodstva, ukazuje da je *aeneus* grupa parafiletska. Razlog može biti dvojak: ili vrste *M. desuturinus* i *M. funestus* ne pripadaju grupi *aeneus*, i blisko su srodne nekim drugim vrstama (svakako ne vrstama istih grupa) Balkanskog poluostrva ili udaljenih područja, ili morfološki definisanoj grupi *aeneus* nedostaju još neki članovi. Prosečne vrednosti  $I$  su na osnovu alelskih frekvencija 12 lokusa (isključeni su monomorfni *Mdh-1*, *Sod-2* i *Sod-3* lokusi), kao i na primeru *ruficornis* grupe, bile proporcionalno manje i kretale su se od 0,035 (*M. funestus* i *M. desuturinus*) do 0,895 (*M. aeneus* A i *M. aeneus* B).

Na različit stepen srodstva ili genetičke diferencijacije prisutan kod različitih grupa organizama ukazuje vrednost prosečne genetičke bliskosti između sestrinskih vrsta *M. avidus* A i *M. avidus* B (0,827) koja je nešto manja od vrednosti dobijene analizom podvrsta i poluvrsta *Drosophila willinstoni* kompleksa (Ayala, 1975).

Dijagramom u formi stabla (dendrogram) se prikazuju veze taksona u analizi filogenetske istorije hijerarhijskom klaster metodom. Preciznije rečeno, predstavljanje filogenetske istorije, istorije genetičkih veza između taksona tokom evolucionog vremena (Maddison, 1996), se formiraju kladogrami. Proučavanje genetičkih odnosa, srodnosti i sličnosti, različitim metodama ne uključuje i filogenetski aspekt, tako da se ovakvi dendrogrami nazivaju fenogrami (Quicke, 1993). Osnovni problem u tehnikama kladističke analize je u razdvajanju taksonomski informativnih i neinformativnih svojstava, upotrebom koncepta primitivnih (ili pleziomorfni) i izvedenih (ili apomorfni) karaktera (Henning, 1966). Kao i podacima dobijenim drugim metodama, i elektroforetski podaci se dele na karaktere važne za proučavanje grupe (pleziomorfni), značajne za krajnje članove određene grane filogenetskog stabla (autapomorfni) i na karaktere sa malim filogenetskim značajem. Smatra se da prisustvo/odsustvo alela ima veći evolucionari značaj od njihovih frekvencija, čija modifikacija u mnogome zavisi od prirodne selekcije i drifta (Swofford i Olsen, 1996). Postoje karakteri koji su karakteristični za određeni takson, vrstu, a nisu prisutni u drugoj grupi organizama. U tom slučaju, vrsta sa specifičnim karakteristikama u analizi evolucionih odnosa klaster metodom naziva se outgrupom, nasuprot ingrupi, odnosno, istraživanoj grupi. Samo je u slučaju prethodno, precizno definisanih sinapomorfni karaktera moguće izabrati idealnu outgrupu (Thorpe i Sole-Cava, 1994). U analizi evolucionih odnosa vrsta *ruficornis* i *aeneus* grupa, na osnovu sinapomorfni morfoloških svojstava, kao subgenerički *out* takson određena je vrsta *M. avidus*, a za suprageneričku *out* vrstu izabrana je vrsta *Cheilosia vernalis*.

Analitičke tehnike u analizi promena nasleđenih predačkih karakteristika i njihovo održavanje tokom evolucije vrsta *ruficornis* i *aeneus* obuhvatile su *out* takson ("rooted" dendrogram) i bile su bez *out* vrste ("unrooted"). Prva etapa je bila transformacija alozimskih podataka u genetičku bliskost (I: Nei, 1972) i udaljenost (Rogers, 1972), potom je sledila primena klaster metode: UPGMA ("unweighted pair group method") upotrebom aritmetičke sredine (Swofford i Olsen, 1996) i Vagnerova metoda, kojom se konstruisao dendrogram sa minimumom dužine, postepenim dodavanjem taksona (Buth, 1984; Quicke, 1993). Za razliku od UPGMA klaster metode, metoda prema Vagneru se zasniva na neujednačenim stopama evolucionih promena u odnosima između različitih taksona (Murphy i sar., 1996). Utvrđen je pleziomorfni karakter *Gpi* (*Gpi<sup>l</sup>*), *Hk-2*, *Hk-3* (*Hk<sup>c</sup>*) i *Mdh-2* (*Mdh-2<sup>e</sup>*) lokusa vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa roda *Merodon*, kao i još predačkih alela *Gpi<sup>i</sup>*, *Gpi<sup>j</sup>*, i *Pgm<sup>f</sup>* vrsta *avidus* i *aeneus* grupa. Dendrogramom genetičkih odnosa vrsta *ruficornis* i *avidus* grupa, prikazan UPGMA metodom upotrebom koeficijenta genetičke bliskosti (Nei, 1972), uočava se formiranje monofiletskih grupa koje obrazuju vrste određene grupe. I konstrukcijom dendrograma Vagnerovom metodom na osnovu genetičke distance (Rogers, 1972)

---

potvrđuje se nezavisna evolucija grupa *ruficornis* i *avidus*. Za razliku od jasne diferencijacije prethodno analiziranih grupa vrsta dendrogram evolucionih odnosa vrsta *aeneus* i *avidus* grupa ukazuje na postojanje monofiletske grupe koju obrazuju taksoni *aeneus* i *cinereus* kompleksa i monofiletske grupe sa vrstama *M. avidus* A i *M. avidus* B. Vrste *M. funestus* i *M. desaturinus* su značajno genetički udaljene od ostalih vrsta *aeneus* grupe, naročito vrsta *M. funestus* od koje su genetički srodnije vrstama *aeneus* grupe vrste subgeneričkog *out* taksona. Na period nezavisne evolucije vrste *M. loewi* i ostalih vrsta *ruficornis* grupe, kao i vrste *M. funestus* i ostalih vrsta *aeneus* grupe, ukazuje identični alel *Hk<sup>c</sup>*, monomorfni izozimskih lokusa HK enzimskog sistema populacija *avidus* grupa. Pleziomorfni karakter vrsta roda *Merodon* ima i alel *Mdh-2<sup>e</sup>* koji je prisutan u populacijama vrsta *ruficornis* grupe, osim genetički udaljenih vrsta, *M. crymensis* i *M. loewi*, populacijama vrsta *aeneus* grupe (osim vrste *M. funestus*) i populacijama vrsta *avidus* grupe.

## 5.5. Evolucionni odnosi vrsta roda *Merodon* i vrste *Cheilosia vernalis*

Analiza populacione strukture vrste ( $\gamma$  taksonomija), identifikacija jedinki i definisanje granica vrste ( $\alpha$  taksonomija) i kvantifikovanje genetičkih razlika i proučavanje genetičkih odnosa između taksona različitih nivoa klasifikacije ( $\beta$  taksonomija) (Mayr, 1970) već duži niz godina se baziraju na alozimskim podacima. Osim toga, usled ontogenetske diferencijacije i tkivne specifičnosti izozima, na posredan način dobijaju se informacije o aktivnosti regulatornih gena (Buth i Murphy, 1999). Utvrđeno je da u mnogim insekatskim grupama (Caterino i sar., 2000), kao i za organizme familije Syrphidae, alozimski podaci imaju informativni značaj u identifikaciji, naročito, jedinki kriptičnih vrsta, i u analizi evolucionih odnosa taksona do nivoa roda. Međutim, dijagnostički i filogenetski značaj alozima u analizi taksona iznad nivoa roda je zanemarljiv. Poređenjem alozima determinisanih alelima 10 lokusa populacija vrste *Cheilosia vernalis*, suprageneričke *out* vrste, i populacija vrsta roda *Merodon*, registrovani su identični aleli samo u *Fum* i *Pgm* lokusima. Alel *Fum*<sup>e</sup>, monomorfog *Fum* lokusa populacija vrste *Ch. vernalis* je detektovan i u populaciji vrste *M. desuturinus*. Usled konzervativnog karaktera *Fum* lokusa i prisustva *Fum*<sup>e</sup> alela u populaciji vrste koja se značajno genetički razlikuje od ostalih vrsta *aeneus* grupe, može se pretpostaviti pleziomorfni karakter registrovanog alela. Međutim, alel *Pgm*<sup>c</sup>, monomorfog *Pgm* lokusa populacija vrste *Ch. vernalis*, verovatno nema filogenetsku vrednost jer je registrovan u populacijama genetički udaljenih vrsta *ruficornis* (*M. loewi* i *M. ruficornis*) i *aeneus* (*M. desuturinus* i *M. aeneus* B) grupa. Osim toga, alozimi fosfoglukomutaze su značajni u prilagođavanju jedinki određenih populacija ili generacije jedne populacije specifičnim faktorima spoljašnje sredine (Dobzhansky i Ayala, 1973). PGM je kao visokopolimorfan metabolički enzim registrovan u većini analiziranih grupa organizama. Sekvenciranjem je utvrđena povezanost velikog broja aminokiselinskih supstitucija i tri elektroforetski detektovana funkcionalno različita alozima u populaciji vrste *D. melanogaster* (Eans, 1999). Genetička divergencija između vrsta roda *Merodon* i vrste roda *Cheilosia* je, kao što se moglo i očekivati, izuzetno velika. Najveća vrednost prosečne genetičke bliskosti ( $I=0,217$ ) je izračunata za vrste *Ch. vernalis* i *M. desuturinus*, a 92,93% vrednosti genetičke bliskosti po lokusu ukazuje na potpunu genetičku različitost između vrsta analiziranih rodova.

Duplikacijama gena formirani izozimi, kao jedinstveni događaji u istoriji određene grupe organizama, se koriste u definisanju pravca i položaja filogenetskih grana taksona viših klasifikacionih nivoa (Avice, 1974). Za analizu evolucionih odnosa taksona iznad nivoa roda i rekonstrukciju filogenije, usled malog značaja alozima, preporučuju se metode molekularne biologije kao što su DNK-DNK hibridizacija, amino-kiselinsko sekvenciranje i nukleotidno sekvenciranje mtDNK za taksone sa periodom nezavisne evolucije kraćim od 20 miliona godina, i rDNK, za taksone većeg stepena divergencije (Wink, 1998). Nuklearni ribozomalni ponovak kao mozaik (18S, 5,8S i 28S geni, odvojeni kodirajućim i nekodirajućim marginama) koga čine visoko konzervativni i varijabilni regioni

se preporučuje za filogenetske analize (konzervativni delovi: 18S, 5,8S i 28S strukturni geni), analize individualne variabilnosti (IGS region), populacione strukture vrsta (IGS i ITS regioni), evolucione srodnosti blisko srodnih vrsta (ITS2 region) i taksona viših rangova (D2 region 28S gena) (Besansky i sar., 1992; Caterino i sar., 2000).

## 6. ZAKLJUČAK

U radu, metodom PAGE (poliakrilamid gel elektroforeze), analizirana je gensko-enzimska varijabilnost 11 populacija vrsta *ruficornis* grupe: *M. ruficornis*, *M. armipes*, *M. crymensis*, *M. loewi* i *M. recurvus*; 11 populacija vrsta *aeneus* grupe: *M. aeneus*: *M. aeneus* A, *M. aeneus* B, *M. aeneus* C, *M. cinereus* A, *M. cinereus* B, *M. funestus* i *M. desuturinus*; 7 populacija *avidus* grupe (*M. avidus* A i *M. avidus* B) roda *Merodon* i 4 populacije vrste *Cheilosia vernalis* sa teritorije Balkanskog poluostrva.

Genetičkom analizom zimograma i statističkom obradom podataka utvrđeni su sledeći rezultati:

- ◆ Od 17 analiziranih izozimskih lokusa i 48 registrovanih alozima populacija *ruficornis* grupe, 5 lokusa (*Idh-1*, *Idh-2*, *Mdh-1*, *Sod-2*, *Sod-3*) bilo je monomorfno, sa identičnim alelom u svim analiziranim populacijama. Heterozigotni genotipovi zabeleženi su u lokusima *Gpi*, *Had*, *Mdh-2* i *Pgm*.
- ◆ Analizom 15 izozimskih lokusa u proučavanju genetičke varijabilnosti 11 populacija vrsta *aeneus* grupe, registrovani su identični aleli monomorfnih *Mdh-1*, *Sod-2* i *Sod-3* lokusa. Detektovana su ukupno 44 alozima i heterozigotni genotipovi lokusa *Gpi*, *Had* i *Sod-1*.
- ◆ Identični aleli osam monomorfnih lokusa (*Fum*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Mdh-1*, *Pgm*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sod-3*) su registrovani u svim analiziranim populacijama vrsta *M. avidus* A i *M. avidus* B. Heterozigotne jedinice lokusa *Gpd-2* i *Had* su registrovane samo u populacijama vrste *M. avidus* A.
- ◆ U populacijama vrste *Cheilosia vernalis* lokusi *Fum*, *Gpd-2* i *Idh-1* su bili u monomorfni. Registrovani su heterozigoti lokusa *Gpi*, *Had*, *Idh-2*, *Pgm* i *Sod-1*.
- ◆ Pozitivna vrednost Indeksa fiksacije i negativna vrednost koeficijenta *D* ukazali su na "višak" homozigota u svim analiziranim lokusima, osim u lokusima *Gpd-2* (LDUB, LPIN, AADUB), *Gpi* (LDUB, LPIN, REDUB, REDUR, RUDUB, CBDUR), *Had* (CDUB, CAKOP, CBDUR, AAPIN, CVMOR, CVKOP), *Idh-2* (CVDUR, CVFG), *Pgm* (CVP, LPIN, RUVF) i *Sod-1* (AEADUR, AECMOR, CVFG).
- ◆ Nije utvrđeno statistički značajno odstupanje genotipskih frekvencija od očekivanih vrednosti prema Hardy-Vajnbergovom principu u LPIN, RUVF, RUDUR, CVP i CDUB (osim *Pgm* lokusa) populacijama vrsta *ruficornis*.
- ◆ Analizom značajnosti odstupanja frekvencije svih fenotipskih klasa varijabilnih lokusa populacija vrsta *aeneus* grupe od očekivanih vrednosti utvrđeno je da ne postoji statistički značajna razlika samo za *Gpi* lokus CBDUR populacije, *Had* lokus populacija *cinereus* kompleksa (CAKOP, CAŠAR, CBDUR) i za *Sod-1* lokus AEAMOR, AEADUR i AECDUR populacija *aeneus* kompleksa.
- ◆ Analizom genotipskih frekvencija u populacijama vrsta *avidus* grupe utvrđena je statistički značajna razlika odstupanja frekvencija svih genotipskih klasa varijabilnih lokusa u odnosu na

očekivane u svim populacijama, osim u AADUB populaciji za *Gpd-2* lokus i u AAPIN populaciji za *Had* lokus.

- ◆ Utvrđeno je da u CVMOR populaciji vrste *Ch. vernalis* postoje signifikantne razlike analiziranih frekvencija *Gpi* i *Hk* lokusa, u CVDUR i CVKOP populacijama od pet varijabilnih lokusa, genotipske frekvencije tri lokusa ne nalaze se u ravnoteži (*Gpi*, *Pgm*, *Mdh-1*), dok 50% genotipskih frekvencija varijabilnih lokusa (*Gpi*, *Mdh-2*, *Pgm*) populacije CVFG nije u saglasnosti sa Hardy-Vajnbegovom principom.
- ◆ Analizom vezanosti alela varijabilnih lokusa populacija vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa roda *Merodon* i populacija vrste *Ch. vernalis*, utvrđeno je prisustvo slučajnih asocijacija samo u populaciji RUVF vrste *M. ruficornis*. Procentualna zastupljenost statistički značajnog prisustva gametske neravnoteže u odnosu na ukupnu analizu na nivou populacije bila je vrlo raznolika, od 16,7% (CAKOP, AAMOR), preko 25% (AEADUR, AECDUR, ABDUR) i 30-33% (LDUB, CBDUR, ABPIN), do 50-70% (ADUR, CDUB, REDUB, RUDUB, REDUR, AEAMOR, FUMOR, ABDUB, CVMOR, CVDUR, CVKOP, CVFG). Ekstremni slučajevi su populacije CVP (*M. crymensis*), AEBKOP (*M. aeneus* B), CAŠAR (*M. cinereus* A), AADUB i AAPIN (*M. avidus* A) sa statistički značajnom asocijacijom alela jedinog para varijabilnih lokusa.
- ◆ Heterozigotne jedinke nisu registrovane u populacijama CMAV vrste *M. crymensis*, RUDUR vrste *M. ruficornis*, CBPRO vrste *M. cinereus* B, DEKOP vrste *M. desuturinus*, FUMOR vrste *M. funestus* i u svim populacijama vrste *M. avidus* B. Najveću vrednost dobijene prosečne heterozigotnosti u okviru *ruficornis* grupe imale su populacije vrste *M. loewi* ( $H=0,066-0,077$ ), a u okviru *aeneus* grupe AEAMOR ( $H=0,033$ ) vrste *M. aeneus* C i CAKOP ( $H=0,031$ ) vrste *M. cinereus* A. Izuzetno mala heterozigotnost je registrovana u populacijama vrste *M. avidus* A ( $H=0,002-0,009$ ). Vrednosti prosečne heterozigotnosti u populacijama vrste *Ch. vernalis* kretale su se u rasponu 0,019-0,041.
- ◆ U okviru roda *Merodon* utvrđene su monomorfne populacije CMAV vrste *M. crymensis* i CBDUR vrste *M. cinereus* B. U okviru *ruficornis* grupe najmanju proporciju polimorfnih lokusa (ne uključujući monomorfnu CMAV populaciju) imala je CVP populacija ( $P=0,118$ ) vrste *M. crymensis*, a najveća vrednost izračunata je za RUDUB populaciju ( $P=0,588$ ) vrste *M. ruficornis*. Na nivou vrste, najmanja prosečna vrednost proporcije polimorfnih lokusa registrovana je za vrstu *M. crymensis* ( $P=0,118$ ), a najveća za vrstu *M. armipes*, sa samo jednom populacijom ( $P=0,412$ ).
- ◆ U okviru *aeneus* i *avidus* grupa proporcija polimorfnih lokusa relativno je ujednačena, za razliku od *ruficornis* grupe. Najmanje polimorfnih lokusa u okviru *aeneus* grupe (osim monomorfne populacije CBDUR) registrovano je u DEKOP populaciji vrste *M. desuturinus* ( $P=0,067$ ), a najviše u populacijama AECDUR i AEAMOR vrste *M. aeneus* C, i FUMOR populaciji vrste *M. funestus* ( $P=0,333$ ). U populacijama AADUB ( $P=0,188$ ) vrste *M. avidus* A i ABMAV ( $P=0,125$ ) vrste *M. avidus* B grupe *avidus* registrovano je najmanje polimorfnih lokusa, a najveća proporcija polimorfnih lokusa registrovana je u ABDUB i ABPIN populacijama ( $P=0,313$ ) vrste *M.avidus* B.

- ◆ U populacijama vrste *Ch. vernalis* registrovano je više polimorfnih lokusa ( $P=0,333-0,417$ ) u odnosu na populacije roda *Merodon*. Izračunata je ista vrednost frekvencije polimorfnih lokusa u CVMOR i CVDUR populacijama i veće vrednosti u CVKOP i CVFG populacijama.
- ◆ Genetička diferencijacija između konspecifičkih populacija vrsta *ruficornis* grupe rezultat je razlike u frekvenciji alela *Me* (*M. crymensis*, *M. recurvus*), *Gpd-1* i *Pgm* (*M. ruficornis*) lokusa. Parametar  $F_{ST}$ , kao indikator genetičke diferencijacije imao je vrednost 0,055 (*M. loewi*) i 0,293 (*M. crymensis*).
- ◆ Genetička divergencija konspecifičkih populacija vrsta *aeneus* grupe uslovljena je statistički značajnom razlikom frekvencija alela *Me* (*M. aeneus* A, *M. aeneus* C, *M. cinereus* A, *M. cinereus* B), *Sod-1* (*M. aeneus* A, *M. cinereus* B), *Gpi* (*M. aeneus* C, *M. cinereus* B), *Mdh-2* (*M. aeneus* C, *M. cinereus* B), *Pgm* (*M. aeneus* C, *M. cinereus* A) i *Fum* (*M. cinereus* B) lokusa. Alelna varijansa kvantifikovana pomoću  $F_{ST}$  parametra je imala opseg od 0,054 (*M. aeneus* A) i 0,144 (*M. aeneus* C), do 0,335 (*M. cinereus* A) i 0,853 (*M. cinereus* B).
- ◆ Na značajan stepen genetičke divergencije između konspecifičkih populacija vrsta *M. avidus* A ( $F_{ST}=0,223$ ) i *M. avidus* B ( $F_{ST}=0,238$ ) uticala je statistički značajna razlika frekvencija alela *Gpd-2* (*M. avidus* A), *Gpi* (*M. avidus* A, *M. avidus* B), *Me* (*M. avidus* A, *M. avidus* B) i *Ao* (*M. avidus* B) lokusa.
- ◆ Analizom alozimske varijabilnosti i interpopulacione genetičke divergencije mediteranske populacije iz Morinja, dve populacije visokoplaninskih područja (Durmitor i Kopaonik), i populacije poreklom sa niske panonske planine (Fruška gora) vrste *Ch. vernalis* ukazuju da je u pitanju prostorna varijabilnost. Utvrđena je signifikantna razlika u frekvenciji alela svih varijabilnih lokusa, osim *Idh-2* i *Sod-1* lokusa. Na međupopulacionu varijansu frekvencija alela ( $F_{ST}=0,172$ ) najviše su uticale frekvencije alela *Pgm* ( $F_{ST}=0,319$ ), *Mdh-2* ( $F_{ST}=0,222$ ) i *Had* ( $F_{ST}=0,262$ ) lokusa.
- ◆ Analizom intraspecijske varijabilnosti vrsta *ruficornis* grupe utvrđen je visok stepen genetičke srodnosti. Distribucija vrednosti genetičke bliskosti po lokusu između konspecifičkih populacija ukazuje na visok procenat (83,09%) genetičke identičnosti ( $I>0,95$  po lokusu), za razliku od male (0,74%) genetičke različitosti ( $I<0,05$ ).
- ◆ Genetička identičnost ( $I>0,95$ ) između konspecifičkih populacija vrsta *aeneus* grupe je registrovana u 78,33% analiza, dok je genetička različitost ( $I<0,05$ ) registrovana u 1,67% analiza. Za razliku od *aeneus* kompleksa, gde nije zabeležena potpuna genetička različitost ( $I<0,05$ ) između konspecifičkih populacija, u okviru *cinereus* kompleksa zapažen je najveći stepen genetičke različitosti. Naime, 3,3% uporednih analiza ukazuje na potpunu genetičku različitost, a 73,33% na genetičku identičnost. Analizom srodnosti CAKOP i CAŠAR populacija dobijena je najmanja vrednost genetičke bliskosti ( $I=0,932$ ) u odnosu na sve ostale konspecifičke populacije sifrida, osim CBDUR i CBPRO populacija ( $I=0,870$ ). Genetička divergencija CAKOP i CAŠAR

populacija je posledica razlike frekvencije alela *Me* lokusa. Na mali stepen genetičke sličnosti navedenih populacija, pored frekvencije alela *Me* lokusa ( $I=0,111$ ), uticala je i razlika u frekvenciji *Pgm<sup>f</sup>* alela, kao i registrovani jedinstveni alel *Pgm<sup>h</sup>* CAKOP populacije ( $I=0,795$ ). Genetička divergencija CBDUR i CBPRO populacija rezultat je kompletne genetičke različitosti alela *Gpi* lokusa. Izračunata genetička bliskost na osnovu frekvencija alela *Me* lokusa bila je izuzetno mala ( $I=0,447$ ), a posledica je razlike učestalosti *Me<sup>k</sup>* i jedinstvenog *Me<sup>l</sup>* alela CBPRO populacije.

- ◆ Najveći stepen genetičkog srodstva, u odnosu na ostale grupe, utvrđen je između konsecificiranih populacija vrsta *M. avidus* A i *M. avidus* B. Na mali stepen genetičke diferencijacije ukazuje 86,81% analiza o genetičkoj identičnosti ( $I>0,95$ ), a vrednost genetičke bliskosti po lokusu manja od 0,05 nije registrovana. Na genetičku različitost populacije poreklom sa Mavrova (ABMAV) od ostalih populacija najviše je uticao alel *Me<sup>s</sup>*, koji je malom učestalošću prisutan u ABDUB, ABDUR i ABPIN populacijama. Registrovana je klina frekvencije GPI alozima u populacijama vrste *Merodon avidus* B (od severa ka jugu Balkanskog poluostrva).
- ◆ Populaciono-genetičkom analizom vrsta *ruficornis* grupe utvrđen je dijagnostički značaj *Aat*, *Fum*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm* i *Sod-1* lokusa. Species-specifičnim alelima identifikovane su vrste i formiran genetičko-biohemijski dihotomi ključ.
- ◆ Analizom alozimske varijabilnosti populacija vrsta *aeneus* grupe, za razliku od *ruficornis* grupe, registrovani su kriptični taksoni: *M. aeneus* A, *M. aeneus* B, *M. aeneus* C, *M. cinereus* A i *M. cinereus* B. U simpatričkim i alohronim populacijama vrsta *M. aeneus* A i *M. aeneus* C registrovani su dijagnostički *Had*, *Sod-1*, *Me*, *Aat* i *Pgm* lokusi. Analizom PGM zimograma, u okviru prethodno definisane "prolećne generacije" determinisana je populacija sa Kopaonika taksona *M. aeneus* B *aeneus* kompleksa. Analizom interpopulacionih razlika, kao i u slučaju *aeneus* kompleksa, u okviru morfološki definisane vrste *M. cinereus* identifikovani su kriptični taksoni. Determinacija kriptičnih taksona *M. cinereus* A i *M. cinereus* B izvršena je na osnovu species-specifičnih genotipova *Had* lokusa.
- ◆ Najveći broj dijagnostičkih lokusa registrovan je između vrsta *M. desaturinus* i *M. funestus*, kao i između navedenih vrsta i ostalih vrsta *aeneus* kompleksa. Utvrđen je i dijagnostički značaj većine analiziranih lokusa: *Aat*, *Fum*, *Gpd-2*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-2*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm* i *Sod-1*,
- ◆ Na osnovu genetičkih markera *Aat* i *Idh-2* lokusa i dijagnostičkih morfoloških karaktera identifikovane su sestrinske vrste *M. avidus* A i *M. avidus* B.
- ◆ Step genetičke diferencijacije između vrsta, definisan preko procentualne zastupljenosti genetičke bliskosti po lokusu koji ukazuje na genetičku različitost ( $I<0,05$ ), najmanji je između vrsta *M. aeneus* A i *M. aeneus* B (6,67%), zatim slede vrste *M. cinereus* A i *M. cinereus* B (8,33%), vrste *M. avidus* A i *M. avidus* B (10,42%) i vrste *aeneus* kompleksa (16,67%).

- ◆ Stepen genetičke diferencijacije između vrsta u okviru *ruficornis* i *aeneus* grupa bio je veći u odnosu na blisko srodne vrste *aeneus* i *cinereus* kompleksa i sestrinskih vrsta *avidus* grupe. Na genetičku identičnost ukazuje 52,94% (*ruficornis* grupa) i 55,56% (*aeneus* grupa) vrednosti genetičke bliskosti po lokusu, odnosno, potpuna genetička različitost registrovana je u 25,41% (*ruficornis* grupa) i 25,49% (*aeneus* grupa) analiza.
- ◆ Na osnovu prosečne genetičke bliskosti i klaster analize u okviru *ruficornis* grupe diferencirana je grupa blisko srodnih vrsta *M. armipes*, *M. ruficornis* i *M. recurvus* u odnosu na genetički udaljene vrste, *M. crymensis* i *M. loewi*.
- ◆ Dendrogramom genetičkih odnosa između vrsta *aeneus* grupe formirana je monofiletska grupa vrsta *aeneus* i *cinereus* kompleksa, nasuprot genetički udaljenim vrstama *M. funestus* i *M. desuturinus*.
- ◆ Utvrđena je veća zastupljenost vrednosti genetičke bliskosti po lokusu, mere genetičke identičnosti (37,44%) i manji procenat pokazatelja genetičke različitosti (47,80%) između vrsta *aeneus* i *avidus* grupa u odnosu na vrste *ruficornis* i *avidus* grupe (29,84% i 58,09%).
- ◆ Na visok stepen genetičkih razlika između kongeneričkih vrsta roda *Merodon* ukazuje najveća procentualna zastupljenost vrednosti genetičke bliskosti po lokusu, pokazatelja genetičke različitosti (62,01%) i mali stepen genetičke identičnosti (26,84%).
- ◆ Utvrđen je pleziomorfni karakter *Gpi* (*Gpi<sup>il</sup>*), *Hk-2*, *Hk-3* (*Hk<sup>c</sup>*) i *Mdh-2* (*Mdh-2<sup>e</sup>*) lokusa vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa roda *Merodon*, kao i predački aleli *Gpi<sup>i</sup>*, *Gpi<sup>j</sup>*, i *Pgm<sup>f</sup>* vrsta *avidus* i *aeneus* grupa.
- ◆ Poređenjem alozima determinisanih alelima 10 lokusa populacija vrste *Cheilisia vernalis*, suprageneričke *out* vrste, i populacija vrsta roda *Merodon*, registrovani su identični aleli samo u *Fum* i *Pgm* lokusima.
- ◆ Najveća vrednost prosečne genetičke bliskosti ( $I=0,217$ ) izračunata je za vrste *Ch. vernalis* i *M. desuturinus*, a 92,93% vrednosti genetičke bliskosti po lokusu ukazuje na potpunu genetičku različitost između vrsta analiziranih rodova.

## 7. LITERATURA

- Avise, J.C. 1974. Systematic value of electrophoretic data. *Syst. Zool.*, 23: 465-481.
- Avise, J.C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman & Hall. London.
- Ayala, F.J. 1975. Genetic differentiation during the speciation process. In: *Evolutionary Biology*, vol. 8 (Dobzhansky, T., Hecht, M.K., Steere, W.C. eds.). Plenum press. New York and London. pp: 1-78.
- Ayala, F.J., Powell, J. 1972. Allozymes as diagnostic characters of sibling species of *Drosophila*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 69(5): 1094-1096.
- Ayala, F.J., Powell, J., Tracey, M., Mourao, C., Perez-Salas, S. 1972. Enzyme variability in the *Drosophila willistoni* group. IV. Genic variation in natural populations of *Drosophila willistoni*. *Genetics*, 70: 113-139.
- Ayala, F.J., Tracey, M., Barr, L., Ehrenfeld, J. 1974. Genetic and reproductive differentiation of the subspecies *Drosophila equinoxialis caribbensis*. *Evolution*, 28: 24-41.
- Ayala, F.J., Tracey, M., Barr, L., McDonald, J., Perez-Salas, S. 1974. Genetic variation in Natural populations of five *Drosophila* species and the hypothesis of the selective neutrality of protein polymorphisms. *Genetics*, 77: 343-384.
- Ayala, F.J., Tracey, M., Hedgecock, D., Richmond, R. 1975. Genetic differentiation during the speciation process in *Drosophila*. *Evolution*, 28 (4): 576-592.
- Bankowska, R. 1980. Fly communities of the family Syrphidae in natural and anthropogenic habitats of Poland. *Memorabilia Zoologica*, 33: 1-94.
- Barkalov, A., Stahls, G. (in press) Taxonomic review of the Palaearctic species of genus *Cheilosia* with bare eyes and black legs (Diptera: Syrphidae). *Acta Ent. Fenn.*
- Barkemeyer, W. 1994. Untersuchung zum Vorkommen der Schwebfliegen in Naturschutz Landschaftspfe. Hannover.
- Beckenbach, A.T., Prakash, S. 1977. Examination of allelic variation at the hexokinase loci of *Drosophila pseudoobscura* and *D. persimilis* by different methods. *Genetics*, 87: 743-761.
- Besansky, N.J., Finnerty, V., Collins, F.H. 1992. Molecular perspectives on the genetics of mosquitoes. *Adv. Genet.*, 30: 123-184.
- Boyes, J.W., Boyes, B.C., Van Brink, J.M., Vockeroth, J.R. 1973. Cytotaxonomy of south American *Syrphinae* (Diptera: Syrphidae). *Genetica*, 44: 368-415.
- Boyes, J.W., Brink, J. 1972. Chromosomes of Syrphidae. VI. The tribe Pipizini. *Genetica*, 43: 321-333.
- Bullini, L., Cancrini, G., Bianchi Bullini, A.P., Deco, M. 1971. Further studies on the phosphoglucomutase gene in *Anopheles stephensi*: evidence for a fourth allele (Diptera: Culicidae). *Parassitologia*, 13(3): 435-438.
- Buth, D.G. 1984. The application of electrophoretic data in systematic studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 501-522.
- Buth, D.G., Murphy, R.W. 1999. Gene expression in the desert tortoise, *Gopherus agassizi*; tissue sources and buffer optima for the gene products of 73 loci. *Bioch. Syst. Ecol.*, 27: 185-200.
- Caterino, M.S., Cho, S., Sperling, F.A.H. 2000. The current state of insect molecular systematics: a thriving tower of babel. *Annu. Rev. Entomol.*, 45: 1-54.
- Chevillon, C., Rivet, Y., Raymond, M., Smouse, P.E., Pasteur, N. 1998. Migration/selection balance and ecotypic differentiation in the mosquito *Culex pipiens*. *Mol. Ecol.*, 7: 197-208.
- Cianchi, R., Urbanelli, S., Coluzzi, M., Bullini, L. 1978. Genetic distance between two sibling species of the *Aedes mariaae* complex (Diptera: Culicidae). *Parassitologia*, 20 (1-3): 39-46.
- Claridge, M.F., Dawah, H.A., Wilson, M.R. 1997. Practical approaches to species concepts for living organisms. In: *Species: The units of biodiversity*. (Claridge, M.F., Dawah, H.A., Wilson, M.R. eds.). Chapman & Hall. London. pp:1-15.
- Conn, D. 1978. Morphological and behaviour differences in populations of *Merodon equestris* (F.) (Diptera: Syrphidae). *Ent. Mont. Mag.*, 114: 65-67.
- Coyne, J., Orr, H. 1997. "Patterns of speciation in *Drosophila*" revisited. *Evolution*, 51: 295-303.
- Coyne, J.A. 1984. Correlation between heterozygosity and rate of chromosome evolution in animals. *Am. Nat.*, 123:725.
- Dirickx, H. 1994. Atlas des Dipteres syrphides de la region mediterrannee - Studiedocumenten van het K.B.I.N. 75. Brussel.
- Dobzhansky, T. 1970. *Genetics of the Evolutionary Process*. Columbia University Press. New York.
- Dobzhansky, T., Ayala, F.J. 1973. Temporal frequency changes of enzyme and chromosomal polymorphisms in natural populations of *Drosophila*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 70(3): 680-683.
- Eanes, W.F. 1999. Analysis of selection on enzyme polymorphisms. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 30: 301-326.

- 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. *Mol. Ecol.*, 5: 19-31.
- Finn, B., Rowe, M. 1996. A taxonomic study of the genus *Listeria* using sodium dodecyl sulphate-polyacrylamide gel electrophoresis of intracellular proteins. *Electrophoresis*, 17: 1633-1637.
- Foley, D.H., Cooper, R.D., Bryan, J.H. 1995. A new species within the *Anopheles punctulatus* complex in western province, Papua new Guinea. *J. A. Mosq. Cont. Assoc.*, 11(1): 122-127.
- Foley, D.H., Meek, S.R., Bryan, J.H. 1994. The *Anopheles punctulatus* group of mosquitoes in the Solomon Islands and Vanuatu surveyed by allozyme electrophoresis. *Med. Vet. Entomol.*, 8: 340-350.
- Freeman, S., Herron, J. 1998. *Evolutionary Analysis*. Prentice Hall. New Jersey.
- Gilbert, F., Rotheray, G., Emerson P., Zafar, R. 1994. The evolution of feeding strategies. In: *Phylogenetics and Ecology* (Eggleton, P., Vane-Wright, R. eds.). Academic Press. London. pp:323-343.
- Gillespie, J., Kojima, K. 1968. The degree of polymorphisms in enzymes involved in energy production compared to that in non-specific enzymes in two *Drosophila ananassae* populations. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 61: 582.
- Glumac, S. 1958. Grade hipopigijuma (genitali externa) sirfida (Diptera: Syrphidae) nadenih u Jugoslaviji i njihov značaj u filogenetskoj sistematici. *Glas. priir. muzeja*, B (12):99-167.
- Gooding, R.H. 1996. Genetic variation in arthropod vectors of disease-causing organisms: obstacles and opportunities. *Clin. Microbiol. Rev.*, 9(3): 301-320.
- Green, C.A., Gass, R.F., Munstermann, L.E. 1990. Population-genetic evidence for two species in *Anopheles minimus* in Thailand. *Med. Vet. Entomol.*, 4: 25-34.
- Guillemaud, T., Raymond, M., Tsagakarakou, A., Bernard, C., Rochard, P., Pasteur, N. 1999. Quantitative variation and selection of esterase gene amplification in *Culex pipiens*. *Heredity*, 83: 87-99.
- Harris, G., Hopkinson, D. 1976. *Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics*. American Elsevier Publishing company. New York.
- Hartl, D.L., Clark, A.G. 1997. *Principals of Population Genetics*. 3<sup>rd</sup> edition, Sinauer Associates, Sunderland. Massachusetts.
- Henning, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press. Urbana.
- Hey, J. 1999. The neutralist, the fly and the selectionist. *TREE*, 14 (1): 35-38.
- Hoffmann, A.A., Sgro, C.M., Lawler, S.H. 1995. Ecological population genetics: the interface between genes and the environment. *Annu. Rev. Genetics*, 29: 349-370.
- Hoskin, M.G. 2000. Effects of the East Australian current on the genetic structure of a direct developing muricid snail (*Bedevea hanleyi*, Angas): variability within and among local population. *Biol. J. Linn. Soc.*, 69: 245-262.
- Hubby, J., Trockmorton, L. 1965. Protein differences in *Drosophila*. II. Comparative species genetics and evolutionary problems. *Genetics*, 52: 203-215.
- Hunter, R., Markert, C. 1957. Histochemical demonstration of enzymes separated by zone electrophoresis in starch gels. *Science*, 125: 1294-1295.
- Hurkmans, W. 1985. Territorial behaviour of two *Merodon* species (Diptera: Syrphidae). *Ent. Ber.*, 45: 69-70.
- Hurkmans, W. 1988. Ethology and ecology of *Merodon* in Turkey (Diptera: Syrphidae). *Ent. Ber. Amst.*, 48: 107-114.
- Hurkmans, W. 1993. A monograph of *Merodon* (Diptera: Syrphidae). Part 1. *Tijdschrift voor Entomologie*, 136: 147-234
- Hurkmans, W., De Goffau, L. 1995. Het geslacht *Merodon* in Nederland: Phytosanitaire, ethologische, ecologische en systematische aspecten (Diptera: Syrphidae). *Ent. Ber.*, 55: 21-29.
- Johnson, G. 1974. Enzyme polymorphism and metabolism. Polymorphism among enzyme loci is related to metabolic function. *Science*, 184: 28-37.
- Kain, D.E., Sperling, F.A.H., Lane, R.S. 1997. Population genetic structure of *Ixodes pacificus* (Acari: Ixodidae) using allozymes. *J. Med. Entomol.*, 34(4): 441-450.
- Kimura, M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, 217: 624-626.
- Kimura, M. 1991. Recent development of the neutral theory viewed from the Wrightian tradition of theoretical population genetics. *Evolution*, 88: 5969-5973.
- King, J., Ohta, T. 1975. Polyallelic mutational equilibria. *Genetics*, 79: 681-691.
- Koehn, R., Eans, W. 1977. Subunit size and genetic variation of enzymes in natural populations of *Drosophila*. *Theor. Pop. Biol.*, 11: 330-341.
- Lambeck, H. 1973. *Eumerus nigrostriatus* sp.n. and its karyotype (Diptera: Syrphidae). *Genen Phaenen*, 16(2): 27-34.
- Lenormand, T., Bourguet, D., Guillemaud, T., Raymond, M. 1999. Tracking the evolution of insecticide resistance in the mosquito *Culex pipiens*. *Nature*, 400: 861-864.
- Levene, H. 1949. On a matching problem arising in genetics. *Ann. Math. Stat.*, 20: 91-94.

- Lewontin, R., Hubby, J. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 54: 595-609.
- Loeschcke, V., Nielsen, B.O., Andersen, D. 1994. Relationship among *Hydrotea* species based on allozymes, karyotype and morphology (Diptera: Muscidae). *Hereditas*, 121:103-111.
- Maddison, W. 1996. Molecular approaches and the growth of phylogenetic biology. In: *Molecular zoology: Advances, strategies and protocols* (Ferris, J., Palumbi, S. eds.). Willey & Sons. New York. pp:47-63.
- Marcos-Garcia, A. 1990. El genero *Cheilosia* Meigen, 1822, en la Cordillera Cantabrica (Diptera, Syrphidae). *Mediterranea Ser. Biol.*, 12: 113-138.
- Matsuo, Y., Inomata, N., Yamazaki, T. 1999. Evolution of the amylase isozymes in the *Drosophila melanogaster* species subgroup. *Biochem. Genet.*, 37: 289-300.
- Matthews, T., Munstermann, L. 1990. Linkage maps for 20 enzyme loci in *Aedes triseriatus*. *J. Heredity*, 81: 101-106.
- Matthews, T., Munstermann, L. 1994. Chromosomal repatterning and linkage group conservation in mosquito karyotypic evolution. *Evolution*, 48(1): 146-154.
- May, R. 1988. How many species are there on earth? *Science*, 241: 1441-1449.
- Mayden, R.L. 1997. A hierarchy of species concepts: The denouement in the saga of the species problem. In: *Species: The units of biodiversity* (Claridge, M.F., Dawah, H.A., Wilson, M.R. eds.). Chapman & Hall. London. pp:381-424.
- Mayr, E. 1970. *Životinjske vrste i evolucija*. Vuk Karadžić. Beograd.
- Mićić, R. 1996. Značaj građe mezonotuma u taksonomiji rodova *Merodon* Meigen 1803 i *Cheilosia* Meigen 1822 (Diptera: Syrphidae). Diplomski rad, Univerzitet u Novom Sadu, PMF. Novi Sad.
- Milankov, V., Vapa, Lj., Petric, D. 2000. Genetic markers for the identification of *Aedes caspius* (Pallas 1771) and *Ae. dorsalis* (Meigen 1830) (Diptera: Culicidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 71:53-60.
- Milankov, V., Vapa, Lj., Petric, D., Obreht, D., Tanurdzic, M., Vujic, A. 1997. Genetic structure of a laboratory strain of *Aedes aegypti* L. (Diptera: Culicidae). *Acta ent. serb.*, 2(1/2): 1-7.
- Milankov, V., Vujić, A., Šimić, S., Ludoški, J. 1999a. Genetička diferencijacija populacija vrste *Merodon avidus* (Rossi 1790) (Diptera: Syrphidae). II Kongres genetičara Srbije. Sokobanja. Knjiga abstrakata: 80.
- Milankov, V., Vujić, A., Šimić, S., Ludoški, J. 1999c. Identifikacija vrsta *melanura* grupe roda *Cheilosia* (Diptera: Syrphidae). Simpozijum entomologa Srbije. Goč. Izvod rada: 34.
- Milankov, V., Vujic, A., Simic, S. 1998. A genetic - biochemical key to the species of the "ruficornis" group of the genus *Merodon* Meigen (Syrphidae) on the Balkan Peninsula. Fourth International Congress of Dipterology. Oxford. Abstract: 151
- Milankov, V., Vujic, A., Simic, S., Radovanov, J., Milenkovic, D. 1999b. Gene-enzyme variability in natural population of *Aedes vexans* from Novi Sad. *Arch. Biol. Sci.*, 51(2): 23P-24P.
- Morizot, D. 1983. Tracing linkage groups from fishes to mammals. *J. Heredity*, 74: 413-416.
- Munstermann, L. 1979. Isozymes of *Aedes aegypti*: Phenotypes, linkage, and use of genetic analysis of sympatric populations in East Africa. Ph. D. Dissertation, University of Notre Dame. Notre Dame.
- Munstermann, L. 1994. Unexpected genetic consequences of colonization and inbreeding: allozyme tracking in Culicidae (Diptera). *Ann.Entomol. Soc. Amer.*, 87(2): 157-164.
- Munstermann, L. 1995. Mosquito systematics: Current status, new trends, associated complications. *J. Vector Ecology*, 20(2): 129-138.
- Murphy, R.W., Sites, J.W., Buth, D.G., Haufler, C.H. 1996. Proteins: Isozyme electrophoresis. In: *Molecular systematics*, 2<sup>nd</sup> editions, (Hillis, D.M., Moritz, C., Mable, B.K. eds.). Sinauer Associates, Sunderland. Massachusetts. pp: 51-120.
- Narang, S., Kaiser, P., Seawright, J. 1989a. Identification of species D, a new member of the *Anopheles quadrimaculatus* species complex: A biochemical key. *J. Amer. Mosq. Con. Ass.*, 5 (3): 317-324.
- Narang, S., Klein, T., Perera, O., Lima, J., Tang, A. 1993a. Genetic evidence for the existence of cryptic species in the *Anopheles albitarsis* complex in Brazil: Allozymes and mitochondrial DNA Restriction Fragment Length Polymorphisms. *Bioch. Genet.*, 31 (1-2): 97-112.
- Narang, S., Seawright, J., Kaiser, P.E. 1990. Evidence for microgeographic genetic subdivision of *Anopheles quadrimaculatus* species C. *J. Am. Mosq. Control Assoc.*, 6(2): 179-187.
- Narang, S., Seawright, J., Suarez, M. 1993b. Genetic structure of natural populations of *Anopheles albimanus* in Columbia. *J. Am. Mosq. Control. Assoc.*, 7: 437.
- Narang, S., Tabachnick, W., Faust, R. 1994. Complexities of population genetic structure and implications for biological control programs. In: *Applications of Genetics to Arthropods of Biological Control Significance* (Narang, S., Bartlett, A., Faust, R. eds.). CRC Press. London. pp. 19-52.
- Narang, S., Toniolo, S., Kaiser, P., Willis, N., Birky, B. 1989b. Genetic differentiation among sibling species, A, B, and C of the *Anopheles quadrimaculatus* (Say) complex (Diptera: Culicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 82: 508.

- Narang, S.K., Seawright, J.A., Mitchell, S.E., Kaiser, P.E., Carlson, D.A. 1993c. Multiple-technique identification of sibling species of the *Anopheles quadrimaculatus* complex. *J. Amer. Mos. Con. Assoc.*, 9(4): 463-464.
- Nei, M. 1972. Genetic Distance Between Populations. *Am. Nat.*, 106: 283-292.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89: 583-590.
- Nevo, E., Yang, S.Y. 1982. Genetic diversity and ecological relationships of marsh frog populations in Israel. *Theor. Appl. Genet.*, 63: 317-330.
- Pasteur, N., Pasteur, G., Bonhomme, F., Catalan, J., Britton-Davidian, J. 1988. *Practical Isozyme Genetics*. Ellis Horwood Ltd. Chichester.
- Paterson, H.E.H. 1978. More evidence against Speciation by Reinforcement. *S. Afr. J. Sci.*, 74: 369-371.
- Paterson, H.E.H. 1980. A Comment on "Mate Recognition Systems". *Evolution*, 34: 330-331.
- Paterson, H.E.H. 1985. The recognition concept of species. In: *Species and Speciation* (Vrba, E.S. ed.). Transvaal Museum Monograph, 4. Transvaal Museum. Pretoria. pp. 21-29.
- Paterson, H.E.H. 1988. On defining species in terms of sterility: Problems and alternatives. *Pac. Sci.*, 42: 65-71.
- Paterson, H.E.H. 1993. Variation and the specific-mate recognition system. In: *Perspectives in Ethology*. Vol. 10.: Behaviour and Evolution (Bateson, P. et al. eds.). Plenum Press. New York. pp: 209-227.
- Peck, L. V. 1988. Family Syrphidae. In: *Catalogue of Palaearctic Diptera Vol. 8.* (Soos, A. ed.). Akademia Kiado. Budapest. pp: 11-230.
- Powell, J.R. 1976. Protein variation in natural populations of animals. *Evol. Biology*, 8: 79-117.
- Powers, D.A., Place, A.R. 1978. Biochemical genetics of *Fundulus heteroclitus* (L.). temporal and spatial variation in gene frequencies of Ldh-B, Mdh-A, Gpi-B, and Pgm-A. *Biochem. Genet.*, 16(5/6): 593-607.
- Prakash, S. 1973. Patterns of gene variation in central and marginal populations of *Drosophila robusta*. *Genetics*, 75: 347-369.
- Prakash, S., Lewontin, R., Hubby, J. 1969. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. IV. Patterns of genic variation in central, marginal and isolated populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 61: 841-858.
- Quicke, D. 1993. *Principles and techniques of contemporary taxonomy*. Chapman & Hall. London.
- Radenković, S. 1993. Rod *Merodon* Meigen 1803 (Diptera: Syrphidae) na području jugoslovenskih zemalja. *Diplomski rad*. Univerzitet u Novom Sadu, PMF. Novi Sad.
- Radenković, S., Vujić, A. 1994. *Merodon ruficornis* Meigen 1822 i srodne vrste (Diptera: Syrphidae) u istočnoj Srbiji. *Naša ekološka istina*, Bor. Abstrakt II-7.
- Remy-Kristensen, A., Perrotey, S., Pesson, B., Garcia-Stoeckel, M., Ferte, H., Morillas-Marquez, F., Leger, N. 1996. *Phlebotomus sergenti* Parrot 1917: morphological and isoenzymatic comparasions of two natural populations from Tenerife (Canary Islands, Spain) and Crete (Greece). *Parasitol. Res.*, 82: 48-51.
- Richardson, B., Baverstock, P., Adams, M. 1986. *Allozyme electrophoresis and population structure*. Academic Press. Sydney.
- Rožek, M., Lachovwska, D., Marcos Garcia, M.A. 1996. The C-banded karyotypes of *Metasyrphus corollae* Fabr. and *Spherophoria scripta* (L.) (Diptera: Syrphidae). *Folia biologica* (Krakow), 44: 11-13.
- Roderick, G. K. 1996. Geographic structure of insect populations: Gene flow, phylogeography, and their uses. *Annu. Rev. Evolution*, 41: 325-352.
- Rogers, J. 1972. Measures of genetic similarity and genetic distance. *Studies in Genet. VII. Univ. Texas Publ.*, 7213: 145-153.
- Rotheray, G. 1993. Colour guide to hoverfly larvae (Diptera: Syrphidae). *Dipterists Digest*, 9: 1-156.
- Rotheray, G., Gilbert, F. 1989. The phylogeny and systematics of European predaceous Syrphidae (Diptera) based on larval and puparial stages. *Zool. J. Linn. Soc.*, 95: 29-70.
- Rotheray, G., Gilbert, F. 1999. Phylogeny of Palaearctic Syrphidae (Diptera): Evidence from larval stages. *Zool. J. Linn. Soc.*, 127: 1-112.
- Russo, C.A.M., Takezaki, N., Nei, M. 1995. Molecular phylogeny and divergence times of Drosophilid species. *Mol. Biol. Evol.*, 12(3): 391-404.
- Sanchez, J.A., Clabby, C., Ramos, D., Blanco, G., Flavin, F., Vazquez, E., Powell, R. 1996. Protein and microsatellite single locus variability in *Salmo salar* L. (Atlantic salmon). *Heredity*, 77: 423-432.
- Sarich, V. 1977. Rates, sample sizes and the neutrality hypothesis for electrophoresis in evolutionary studies. *Nature*, 265: 24-28.
- Schmid, U. 1999. Schwebfliegen- Nashweise (Diptera: Syrphidae) aus Deutschland: *Cheilosia laeviseta* Clausen 1987, *Merodon aeneus* Meigen 1822 und *Syrphus auberti* Goeldin de Tiefenau 1996. *Volucella*, 4(1/2): 161-165.
- Schultz, J., Meier, P., Newson, H. 1986. Evolutionary relationships among the salt marsh *Aedes* (Diptera: Culicidae). *Mosq. Syst.*, 18 (2): 145-170.

- Schultz, J.H. 1984. Phylogenetic reconstruction of the salt marsh *Aedes*: A Biosystematics analysis of gene polymorphism in mosquitoes of public health importance. Ph.D. Dissertation. University of Michigan.
- Seawright, J., Kaiser, P., Narang, S., Tennessen, K., Mitchell, S. 1992. Distribution of sibling species A, B, C, and D of the *Anopheles quadrimaculatus* complex. *J. Agric. Entomol.*, 9 (4): 289-300.
- Selander, R.K. 1970. Behaviour and genetic variation in natural populations. *Am. Zool.*, 10: 53-66.
- Sharma, K.I., Jones, D.L., Forster, P.I., Young, A.G. 1999. Low isozymic differentiation among five species of the *Macrozamia heteromera* group (Zamiaceae). *Biochem. Syst. Ecol.*, 27: 67-77.
- Shatalkin, A. 1975. Taxonomic analysis of hover flies (Diptera: Syrphidae). II *Ent. Obozr.*, 54(4): 899-909.
- Speight, M.C.D. 1999. Species accounts of European Syrphidae (Diptera): species of the Atlantic and Continental regions. In: *Syrph the Net, the database of European Syrphidae*, vol.12 (Speight, M.C.D., Castella, E., Obrdlik, P. and Ball, S. eds.). *Syrph the Net publications*. Dublin. pp: 1-231.
- Speight, M.C.D., Lucas, J.A.W. 1992. Leichtenstein Syrphidae (Diptera). *Berichte der Botanischen – Zoologischen Gesellschaft Liechtenstein – Sargans – Werdenberg*, 19: 327-463.
- Stahls, G., Nyblom, K. 2000. Phylogenetic analysis of the genus *Cheilosia* (Diptera: Syrphidae) using mitochondrial COI sequence data. *Mol. Phyl. Evol.*, 15(2): 235-241.
- Stahls, G., Rotheray, G., Hippa, H., Muona, J., Gilbert, F. (in press) On the phylogeny of hoverflies (Diptera: Syrphidae) using molecular and morphological characters.
- Stamenkovic-Radak, M., Milanovic, M., Stojiljkovic, V., Terzic, T., Andjelkovic, M. 1999. The variability of enzyme activity across temperatures in two *Drosophila subobscura* populations. *Arch. Biol. Sci.*, 51(2): 79-84.
- Stegnly, V. 1982. Genetic adaptation and speciation in sibling species of the Eurasian *maculipennis* complex. *Rec. Devel. Genet. of Insect Dis.Vectors*, 454-463.
- Steiner, W.W. 1993. Genetic differentiation and geographic distribution in insects: patterns and inferences. In: *Evolution in pest insects: The patterns of variation*. (Kim, K., McPheron, B. eds.) *Environmental Sciences & Technology Series*, John Wiley & Sons. New York. pp:
- Steiner, W.W., Joslyn, D.J. 1979. Electrophoretic techniques for the genetic study of mosquitoes. *Mosq. News*, 39(1): 35-54.
- Swofford, D.L., Olsen, G.J, Waddell, P.J., Hillis, D.M. 1996. *Phylogenetic Inference*. In: *Molecular Systematics*, 2<sup>nd</sup> edition, (Hillis, D.M., Moritz, C., Mable, B.K. eds.). Sinauer Associates, Sunderland. Massachusetts. pp: 407-514.
- Swofford, D.L., Selander, R.K. 1981. BIOSYS-1: A FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *J. Hered.*, 72: 281-283.
- Tabachnick, W.J. 1978. Identification and linkage relationships of three hexokinase genes in *Aedes aegypti*. *Biochem. Genet.*, 16(5/6): 571-575.
- Tadano, T. 1986. Genetic mapping of a phosphoglucosmutase locus in *Aedes togoi*. *J. Am. Mosq. Control. Assoc.*, 2(1): 83-85.
- Thompson, F. 1972. A contribution to a generic revision of the neotropical Milesiinae (Diptera: Syrphidae). *Arquivos de Zoologia, Sao Paulo*, 23(2): 73-215.
- Thorpe, J.P., Solé-Cava, A.M. 1994. The use of allozyme electrophoresis in invertebrate systematics. *Zoologica Scripta*, 23(1): 3-18.
- Torp, E. 1984. De danske svirrefluger (Diptera: Syrphidae). *Fauna Boger*. Kobenhavn.
- Triantafyllidis, A., Abatzopoulos, T.J., Economidis, P.S. 1999. Genetic differentiation and phylogenetic relationships among Greek *Silurus glanis* and *Silurus aristotelis* (Pisces: Siluridae) populations, assessed by PCR-RFLP analysis of mitochondrial DNA segments. *Heredity*, 82: 503-509.
- Tucić, N., Tucić, B. 2000. Prirodna selekcija i adaptacije. NNK, Beograd.
- Vujić, A. 1992. Taksonomski položaj i zoogeografska analiza roda *Cheilosia* i srodnih rodova (Diptera: Syrphidae) na Balkanskom poluostrvu. Doktorska disertacija. Univerzitet u Novom Sadu, PMF. Novi Sad.
- Vujić, A. 1996. Genus *Cheilosia* Meigen and related genera (Diptera: Syrphidae) on the Balkan Peninsula. *Matica srpska*. Novi Sad.
- Vujić, A., Šimić, S. 1994. Syrphidae (Insecta: Diptera) Vršackih planina. Monografija Vršackih planina. *Matica srpska*. Novi Sad.
- Vujić, A., Glumac, S. 1994. Fauna osolikih muva (Diptera: Syrphidae) Fruške gore. Monografija Fruške gore. *Matica srpska*, Novi Sad.
- Vujic, A., Glumac, S. 1993. Some views on Syrphidae (Diptera) phylogeny. *Zbor. Matice srpske za prir. nauke*, 84: 13-17.
- Vujic, A., Simic, S., Radenkovic, S. 1995. *Merodon desuturinus*, a new hoverfly (Diptera: Syrphidae) from the mountain Kopaonik (Serbia). *Ekologija*, 30(1-2): 65-70.
- Wahlund, S. 1928. The combination of populations and the appearance of correlation examined from the standpoint of the study of heredity. *Hereditas*, 11: 65-106 (in German).

- Ward, R. 1977. Relationship between enzyme heterozygosity and quaternary structure. *Biochem. Genet.*, 15(1/2): 123-135.
- Ward, R., Skibinski, D., Woodwark, M. 1992. Protein heterozygosity, protein structure, and taxonomic differentiation. *Evol. Biol.*, 26: 73-159.
- Watt, W.B., Donohue, K., Carter, P.A. 1996. Adaptation at specific loci. VI. Divergence vs. parallelism of polymorphic allozyme in molecular function and fitness-component effects among *Colias* species (Lepidoptera: Pieridae). *Mol. Biol. Evol.*, 13(5): 699-709.
- Weir, B.S. 1990. Genetic data analysis. Sinauer Associates, Sunderland. Massachusetts.
- Weir, B.S. 1996. Intraspecific Differentiation. In: *Molecular Systematics*, 2<sup>nd</sup> edition, (Hillis, D.M., Moritz, C., Mable, B.K. eds.). Sinauer Associates, Sunderland. Massachusetts. pp: 385-405.
- Whiting, M.F., Carpenter, J.C., Wheeler, Q.D., Wheeler, W.C. 1997. The strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Syst. Biol.*, 46(1): 1-68.
- Wink, M. 1998. Application of DNA- markers to study the ecology and evolution of raptors. In: *Holarctic Birds of Prey* (Chancellor, R.D., Meyburg, B.U., Ferrero, J.J. eds.). ADENEX-WWGBP. pp: 49-71.
- Woodley, N. 1989. Phylogeny and classification of the "orthorrhaphous" *Brachycera*. In: *Manual of Nearctic Diptera* (McAlpine, J., Wood, D. eds.), vol. 3. Agricultural Canada. Ottawa. pp:
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eugen.*, 15: 323-354.
- Yeates, D.K., Wiegmann, B.M. 1999. Congruence and controversy: Toward a higher-level phylogeny of Diptera. *Annu. Rev. Entomol.*, 44: 397-428.

*Prilog A*


---

 PRILOG A  
 HISTOHEMIJSKO BOJENJE
 

---

Aspartat amino transferaza (AAT)

pufer	0,2M Tris EDTA HCl pH 8,0	50ml
supstrat	$\alpha$ -ketoglutaric acid	100mg
	L-aspartic acid	200mg
kofaktor	pyridoxal-5-phosphate	30mg
boja	Fast-blue BB	100mg

Aldehid oksidaza (AO)

pufer	0,2M Tris-EDTA HCl pH 8,0	40ml
supstrat	Benzaldehid	2ml
boja	NBT-R	10mg
	PMS	2mg

Fumarat hidrataza (FUM)

pufer	1M Tris HCl pH 7,1	5ml
supstrat	Fumaric acid	100mg
kofaktor	NAD	30mg
enzim	Malate dehydrogenase	8 $\mu$ l
boja	NBT-R	10mg
	PMS	2mg

 $\alpha$ -glicerofosfat dehidrogenaza (GPD)

pufer	1M Tris HCl pH 8,5	40ml
supstrat	$\alpha$ -glycerophosphate	500mg
kofaktor	NAD	15mg
boja	NBT-R	10mg
	PMS	2mg

Glukozofosfat izomeraza (GPI)

pufer	1M Tris HCl pH 7,1	5ml
supstrat	Fructosa-6 phosphate	10mg
kofaktor	NADP	10mg
	0,1M MgCl <sub>2</sub>	5ml
enzim	Glucose-6 phosphate dehydrogenase	6 $\mu$ l
boja	NBT-R	10mg
	PMS	2mg

$\beta$ -hidroksiacid dehidrogenaza (HAD)

pufer	1M Tris HCl pH 8,5	5ml
supstrat	Gluconic acid	1g
kofaktor	NAD	30mg
	0,1M MgCl <sub>2</sub>	1ml
	NaCl <sub>2</sub>	400mg
boja	NBT-R	10mg
	PMS	2mg

Heksokinaze (HK)

pufer	1M Tris HCl pH 7,1	5ml
supstrat	Glucosa	900mg
kofaktor	NADP	15mg
	0,1M MgCl <sub>2</sub>	2,5ml
	ATP	15mg
enzim	Glucose-6 phosphate dehydrogenase	8 $\mu$ l
boja	NBT-R	10mg
	PMS	2mg

Izocitrat dehidrogenaza (IDH)

pufer	1M Tris HCl pH 8,5	5ml
supstrat	isocitric acid	25mg
kofaktor	NADP	15mg
	0,1M MgCl <sub>2</sub>	5ml
boja	NBT-R	10mg
	PMS	2mg

Malat dehidrogenaza (MDH)

pufer	1M Tris HCl pH 8,5	10ml
supstrat	Malic acid	50mg
kofaktor	NAD	15mg
boja	NBT-R	10mg
	PMS	2mg

Malični enzim (ME)

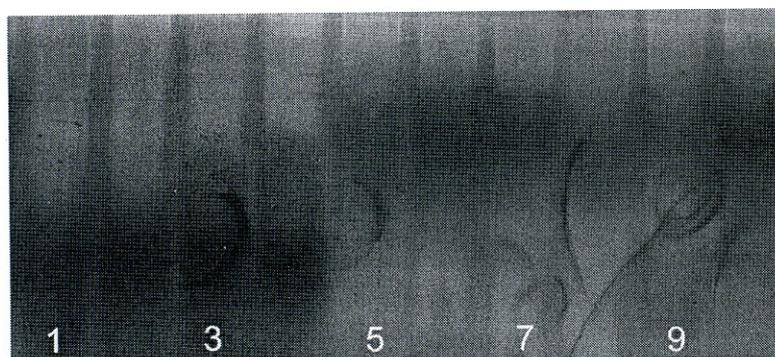
pufer	1M Tris HCl pH 8,5	10ml
supstrat	Malic acid	50mg
kofaktor	NADP	15mg
	0,1M MgCl <sub>2</sub>	2,5ml
boja	NBT-R	10mg
	PMS	2mg

*Prilog A*Fosfoglukomutaza (PGM)

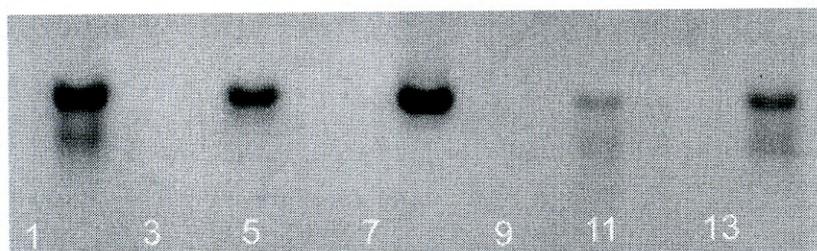
puffer	1M Tris HCl pH 7,1	5ml
supstrat	Na-glucose-1-phosphate	100mg
kofaktor	NADP	10mg
	0,1M MgCl <sub>2</sub>	10ml
enzim	Glucose-6 phosphate dehydrogenase	6µl
boja	NBT-R	10mg
	PMS	2mg

Superoksid dismutaza (SOD)

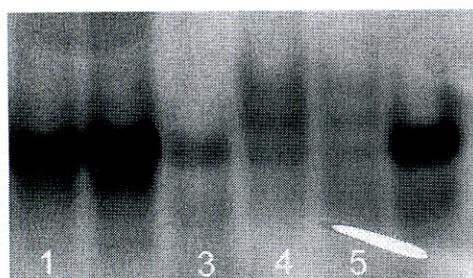
puffer	0,2M Tris-EDTA HCl pH 8,0	40ml
kofaktor	0,1M MgCl <sub>2</sub>	2ml
boja	NBT-R	10mg



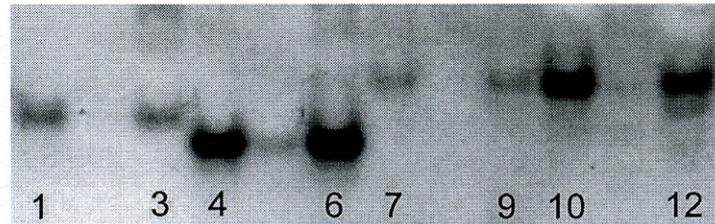
Slika 1. Zimogram FUM populacija CVP (*Fum<sup>g/s</sup>*): 1,2; CVDUB (*Fum<sup>g/s</sup>*): 3,4; LDUB (*Fum<sup>dl/d</sup>*): 5,6; RUDUB (*Fum<sup>dl/d</sup>*): 7-9; ADUR (*Fum<sup>dl/d</sup>*): 10



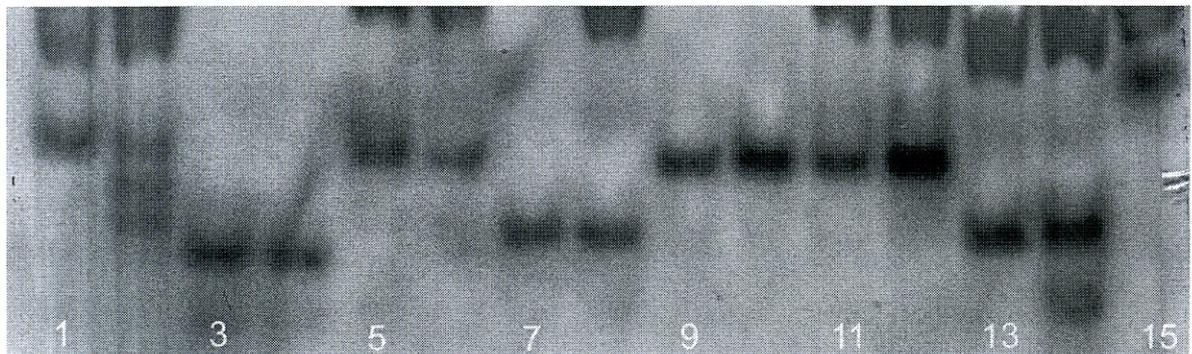
Slika 2. Zimogram GPD populacija LDUB: 1-3, RUDUB: 4-6, ADUR: 7-9, REDUB: 10-14 (glava: 1,4,7,10,13; grudi: 2,5,8,11,14; abdomen: 3,6,9,12)



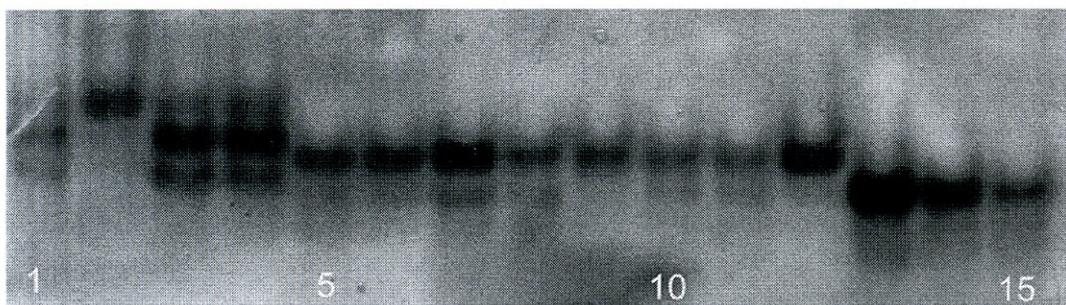
Slika 3. Zimogram GPD populacija RUDUB (*Gpd-2<sup>g/s</sup>*): 1-3, LDUB (*Gpi-2<sup>cl/s</sup>*): 4,5, LPIN (*Gpd-2<sup>g/s</sup>*): 6



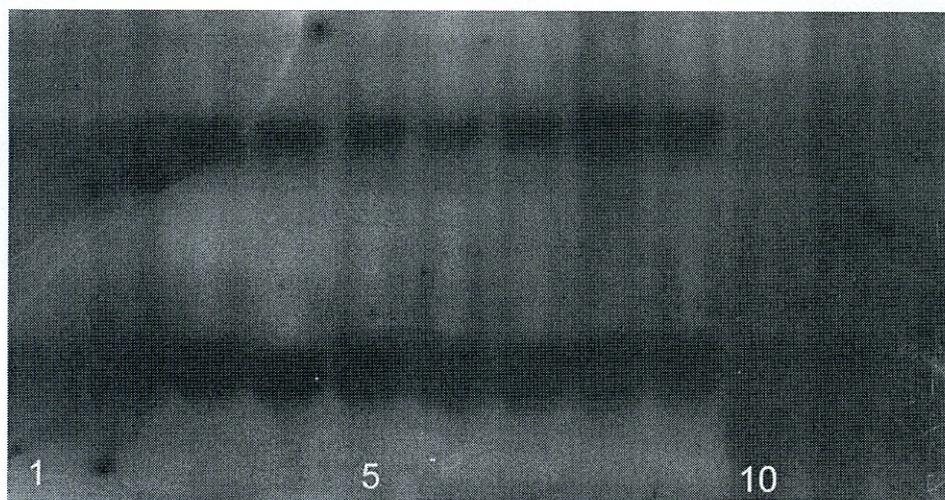
Slika 4. Zimogram HAD populacija LDUB ( $Had^{ld}$ ): 1-3; ADUR ( $Had^{ll}$ ): 4-6; REDUB ( $Had^{la}$ ): 7-12 (glava: 1,4,7,10; grudi: 2,5,8,11; abdomen: 3,6,9,12)



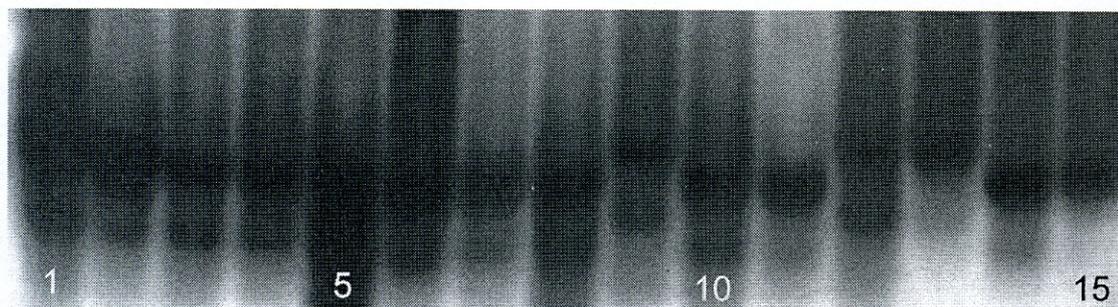
Slika 5. Zimogram HAD populacija CAKOP ( $Had^{mm}$ ): 1; CAKOP ( $Had^{mlq}$ ): 2; CBDUR ( $Had^{ll}$ ): 3,4; AEBKOP ( $Had^{mm}$ ): 5,6; AECBUR ( $Had^{llq}$ ): 7,8; AEBAMOR ( $Had^{mm}$ ): 9,10; AEBAMOR ( $Had^{mm}$ ): 11,12; AECMOR ( $Had^{llq}$ ): 13,14; DEKOP ( $Had^{hh}$ ): 15



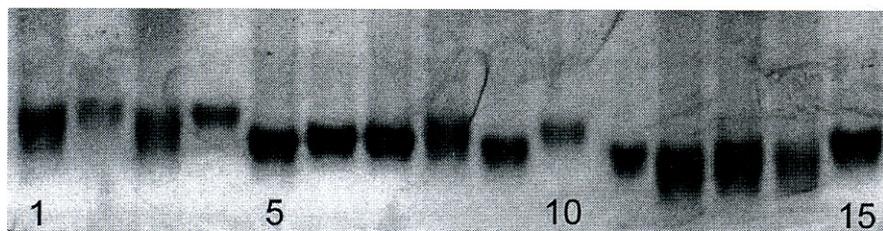
Slika 6. Zimogram HAD populacija REDUB ( $Had^{la}$ ): 2; REDUB ( $Had^{lf}$ ): 1,3,4; LDUB ( $Had^{ld}$ ): 5-8; RUDUB ( $Had^{ld}$ ): 9-12; ADUR ( $Had^{ll}$ ): 13-15



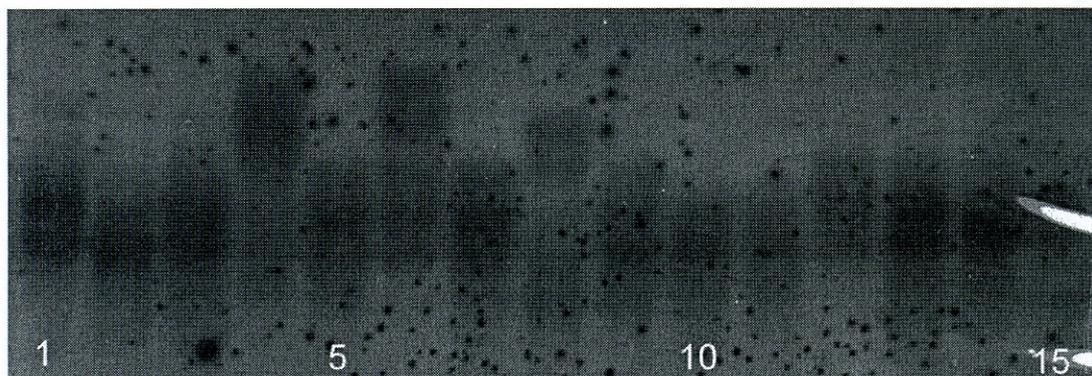
Slika 7. Zimogram HK populacija CVFG ( $Hk^{df}$ ): 1-9; CVMOR ( $Hk^{df}$ ): 10,11; CVDUR ( $Hk^{df}$ ): 12; ("sveži" uzorci: 1-9, "stari" uzorci: 10-12)



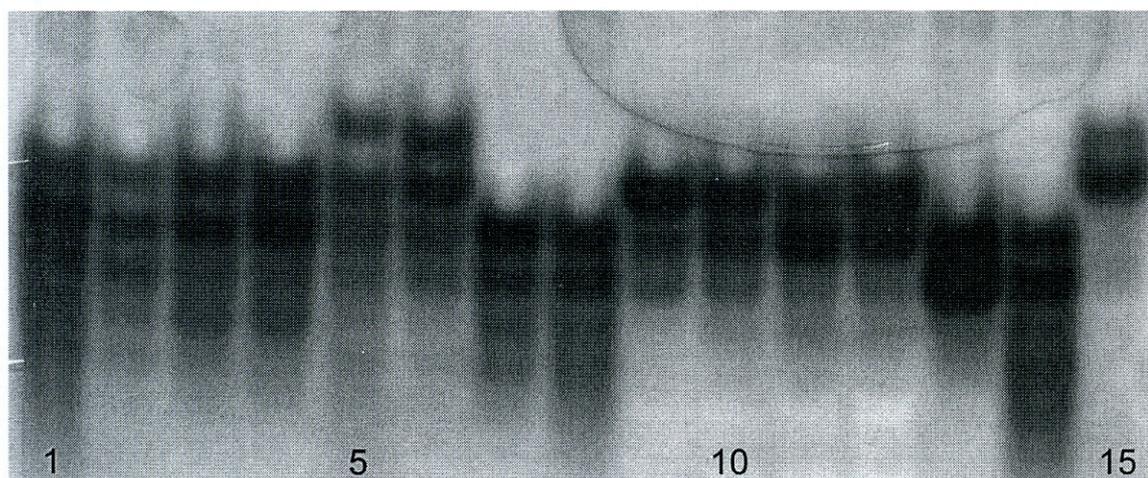
Slika 8. Zimogram HK populacija CAKOP ( $Hk^{cl}$ ): 1,2; CBDUR ( $Hk^{cl}$ ): 3,4; CBPRO ( $Hk^{cl}$ ): 5; AEAUR ( $Hk^{cl}$ ): 6; AECUR ( $Hk^{cl}$ ): 7; AEAMOR ( $Hk^{cl}$ ): 8; FUMOR ( $Hk^{da}$ ): 9,12,13; AEBKOP ( $Hk^{cl}$ ): 10,11; DEKOP ( $Hk^{cl}$ ): 14,15



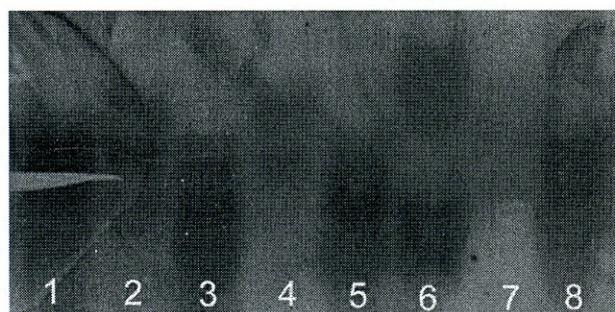
Slika 9. Zimogram Me populacija REDUB ( $Me^{bb}$ ): 2; REDUB ( $Me^{cl}$ ): 1,3; REDUR ( $Me^{bb}$ ): 4; ADUR ( $Me^{dd}$ ): 5-7; RUVP ( $Me^{cl}$ ): 8; RUDUB ( $Me^{dd}$ ): 9; RUDUB ( $Me^{cl}$ ): 10; LDUB ( $Me^{dd}$ ): 13,14; LPIN ( $Me^{cl}$ ): 15



Slika 10. Zimogram PGM populacija REDUB ( $Pgm^{g/g}$ ): 1-3; REDUB ( $Pgm^{c/c}$ ): 4; LDUB ( $Pgm^{g/g}$ ): 5,7; LDUB ( $Pgm^{c/g}$ ): 6; LDUB ( $Pgm^{d/i}$ ): 8; RUDUB ( $Pgm^{g/g}$ ): 9-12; ADUR ( $Pgm^{g/g}$ ): 13-15



Slika 11. Zimogram PGM populacija CAKOP ( $Pgm^{f/f}$ ): 1,2; CBDUR ( $Pgm^{f/f}$ ): 3,4; AEBKOP ( $Pgm^{c/c}$ ): 5,6; AECDUR ( $Pgm^{h/h}$ ): 7,8; AEADUR ( $Pgm^{f/f}$ ): 9,10; AEAMOR ( $Pgm^{f/f}$ ): 11,12; AECMOR ( $Pgm^{h/h}$ ): 13,14; DEKOP ( $Pgm^{c/c}$ ): 15



Slika 12. Zimogram PGM populacija CVDUR ( $Pgm^{c/c}$ ): 1,3,5; CVDUR ( $Pgm^{b/b}$ ): 2,4; CVDUR ( $Pgm^{a/e}$ ): 6; CVKOP ( $Pgm^{c/c}$ ): 7; CVFG ( $Pgm^{c/c}$ ): 8

## Prilog C

## PRILOG C

## Odstupanje frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže

Tabela 1.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji ADUR vrste *Merodon armipes*

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Aat</i>	b-b	6	3,143	9,119	1	**
	b-c	0	5,714			
	c-c	5	2,143			
<i>Gpd-1</i>	a-a	6	1,692	34,002	3	***
	a-b	0	5,538			
	a-c	0	3,077			
	b-b	9	3,923			
	b-c	0	4,615			
	c-c	5	1,154			
<i>Gpi</i>	l-l	27	23,459	26,658	1	***
	l-m	0	7,082			
	m-m	4	0,459			
<i>Had</i>	a-a	2	0,175	12,206	1	***
	a-l	1	4,649			
	l-l	26	24,175			
<i>Hk</i>	b-b	12	4,678	27,968	1	***
	b-c	0	14,644			
	c-c	18	10,678			
<i>Me</i>	b-b	1	0,015	48,172	3	***
	b-c	0	1,194			
	b-d	0	0,776			
	c-c	20	11,642			
	c-d	0	15,522			
	d-d	13	4,851			
<i>Pgm</i>	g-g	25	24,020	12,868	1	***
	g-i	0	1,961			
	i-i	1	0,020			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)Tabela 2.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji ADUR vrste *Merodon armipes* (\*\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpd-1</i>	Homozigot#	9	3,923	18,055	1	***
	Heterozigot##	0	10,154			
	###	11	5,923			
<i>Me</i>	Homozigot#	20	11,642	31,981	1	***
	Heterozigot##	0	16,716			
	###	14	5,642			

#Homozigot za najčešći alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

Tabela 3.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji CDUB vrste *Merodon crymensis*

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpd-1</i>	b-b	1	0,333	0,688	1	0,407
	b-c	0	1,333			
	c-c	1	0,333			
<i>Had</i>	a-a	5	5,000	0,000	1	1,000
	a-f	1	1,000			
	f-f	0	0,000			
<i>Me</i>	a-a	1	0,077	6,367	3	0,095
	a-b	0	1,538			
	a-c	0	0,308			
	b-b	5	3,462			
	b-c	0	1,538			
	c-c	1	0,077			
<i>Pgm</i>	d-d	5	3,462	4,806	1	*
	d-g	0	3,077			
	g-g	2	0,462			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)Tabela 4.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji CDUB vrste *Merodon crymensis* (\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Me</i>	Homozigot#	5	3,462	4,806	1	*
	Heterozigot##	0	3,077			
	###	2	0,462			

#Homozigot za najčešći alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

Tabela 5.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji CVP vrste *Merodon crymensis*

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Me</i>	a-a	2	0,667	4,703	3	0,195
	a-b	0	1,778			
	a-c	0	0,889			
	b-b	2	0,667			
	b-c	0	0,889			
	c-c	1	0,111			
<i>Pgm</i>	d-d	3	3,111	0,000	1	1,000
	d-i	2	1,778			
	i-i	0	0,111			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)Tabela 6.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji CVP vrste *Merodon crymensis* (\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Me</i>	Homozigot#	2	0,667	3,219	1	0,07
	Heterozigot##	0	2,667			
	###	3	1,667			

## Prilog C

Tabela 7.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji LDUB vrste *Merodon loewi*

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpd-1</i>	a-a	7	2,459	29,942	3	***
	a-b	0	7,568			
	a-c	0	1,514			
	b-b	10	5,135			
	b-c	0	2,162			
	c-c	2	0,162			
<i>Gpd-2</i>	c-c	2	2,353	0,004	1	0,951
	c-g	12	11,294			
	g-g	12	12,353			
<i>Gpi</i>	e-e	0	0,965	0,461	1	0,497
	e-m	11	9,070			
	m-m	18	18,965			
<i>Had</i>	a-a	1	0,024	36,614	10	***
	a-b	0	0,049			
	a-c	0	0,293			
	a-d	0	1,561			
	a-g	0	0,049			
	b-b	0	0,000			
	b-c	0	0,146			
	b-d	0	0,780			
	b-g	1	0,024			
	c-c	3	0,366			
	c-d	0	4,683			
	c-g	0	0,146			
	d-d	16	12,098			
	d-g	0	0,780			
g-g	0	0,000				
<i>Mdh-2</i>	e-e	2	0,122	18,141	3	***
	e-f	0	0,245			
	e-h	0	3,510			
	f-f	0	0,061			
	f-h	3	2,633			
	h-h	2	18,429			
<i>Me</i>	c-c	4	0,549	22,269	1	***
	c-d	0	6,902			
	d-d	22	18,549			
<i>Pgm</i>	c-c	5	2,333	18,961	6	**
	c-d	0	2,667			
	c-g	3	5,000			
	c-i	2	2,667			
	d-d	3	0,622			
	d-g	0	2,667			
	d-i	2	1,422			
	g-g	6	2,333			
	g-i	0	2,667			
	i-i	2	0,622			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)

Tabela 8.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji LDUB vrste *Merodon loewi* (\*\*\*) $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$ )

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Gpd-1</i>	Homozigot#	10	5,133	17,073	1	***
	Heterozigot##	0	9,730			
	###	9	4,135			
<i>Had</i>	Homozigot#	16	12,098	18,341	1	***
	Heterozigot##	0	7,805			
	###	5	1,098			
<i>Mdh-2</i>	Homozigot#	20	18,429	3,878	1	*
	Heterozigot##	3	6,143			
	###	2	0,429			
<i>Pgm</i>	Homozigot#	5	2,333	4,727	1	*
	Heterozigot##	5	10,333			
	###	13	10,333			

#Homozigot za najčešći alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

Tabela 9.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji LPIN vrste *Merodon loewi* (\*\*\*) $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$ )

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Pgm</i>	Homozigot#	1	0,600	0,050	1	0,823
	Heterozigot##	1	1,800			
	###	1	0,600			

#Homozigot za najčešći alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

Tabela 10.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji LPIN vrste *Merodon loewi*

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Gpd-2</i>	c-c	0	0,000	0,000	1	1,000
	c-g	1	1,000			
	g-g	4	4,000			
<i>Gpi</i>	e-e	0	0,000	0,000	1	1,000
	e-m	1	1,000			
	m-m	3	3,000			
<i>Me</i>	c-c	2	0,667	3,219	1	0,073
	c-d	0	2,667			
	d-d	3	1,667			
<i>Pgm</i>	c-c	0	0,000	0,042	3	0,998
	c-g	1	0,400			
	c-i	0	0,600			
	g-g	0	0,200			
	g-i	1	1,200			
	i-i	1	0,600			

# $d$ =stepeni slobode## $P$ = značajnost odstupanja (\*\*\*) $P \leq 0,001$ ; \*\*  $P \leq 0,01$ ; \*  $P \leq 0,05$ )

## Prilog C

Tabela 11.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji REDUB vrste *Merodon recurvus* (\*\* $P \leq 0,001$ ; \* $P \leq 0,01$ ; \* $P \leq 0,05$ )

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Gpd-1</i>	Homozigot#	11	6,600	15,983	1	***
	Heterozigot##	0	8,800			
	###	7	2,600			
<i>Had</i>	Homozigot#	17	16,078	0,380	1	0,538
	Heterozigot##	7	8,843			
	###	2	1,078			
<i>Hk</i>	Homozigot#	14	12,194	11,641	1	***
	Heterozigot##	0	3,613			
	###	2	0,194			
<i>Pgm</i>	Homozigot#	10	4,634	19,066	1	***
	Heterozigot##	0	10,732			
	###	11	5,634			

#Homozigot za najčešći alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

Tabela 12.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji REDUB vrste *Merodon recurvus*

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Gpd-1</i>	a-a	1	0,029	24,093	3	***
	a-b	0	0,686			
	a-c	0	1,257			
	b-b	6	1,886			
	b-c	0	7,543			
	c-c	11	6,600			
<i>Gpi</i>	c-c	0	0,000	0,000	1	1,000
	c-m	1	1,000			
	m-m	26	26,000			
<i>Had</i>	a-a	17	16,078	12,544	3	*
	a-d	0	1,608			
	a-f	7	7,235			
	d-d	1	0,020			
	d-f	0	0,353			
	f-f	1	0,706			
<i>Hk</i>	b-b	1	0,032	15,594	3	***
	b-c	0	1,806			
	b-d	0	0,129			
	c-c	14	12,194			
	c-d	0	1,806			
	d-d	1	0,032			
<i>Me</i>	b-b	21	18,319	19,570	1	***
	b-c	0	5,362			
	c-c	3	0,319			
<i>Pgm</i>	c-c	2	0,146	33,510	3	***
	c-d	0	1,756			
	c-g	0	1,951			
	d-d	9	3,732			
	d-g	0	8,780			
	g-g	10	4,634			

# $d$ =stepeni slobode## $P$ = značajnost odstupanja (\*\* $P \leq 0,001$ ; \* $P \leq 0,01$ ; \* $P \leq 0,05$ )

Tabela 13.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji REDUR vrste *Merodon recurvus* (\*\* $P \leq 0,001$ ; \* $P \leq 0,01$ ; \* $P \leq 0,05$ )

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Had</i>	Homozigot#	8	6,476	3,967	1	*
	Heterozigot##	1	4,048			
	###	2	0,476			
<i>Pgm</i>	Homozigot#	5	1,800	11,008	1	***
	Heterozigot##	0	6,400			
	###	8	4,800			

#Homozigot za najčešći alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

Tabela 14.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji REDUR vrste *Merodon recurvus*

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Gpi</i>	c-c	0	0,000	0,000	1	1,000
	c-m	1	1,000			
	m-m	7	7,000			
<i>Had</i>	a-a	8	6,476	6,481	3	0,090
	a-d	0	1,619			
	a-f	1	2,429			
	d-d	1	0,048			
	d-f	0	0,286			
	f-f	1	0,143			
<i>Me</i>	a-a	1	0,043	5,858	1	*
	a-b	0	1,913			
	b-b	11	10,043			
<i>Pgm</i>	c-c	4	1,120	18,080	6	**
	c-d	0	2,240			
	c-g	0	3,200			
	c-i	0	0,320			
	d-d	3	0,840			
	d-g	0	2,800			
	d-i	1	0,280			
	g-g	5	1,800			
	g-i	0	0,400			
i-i	0	0,000				

# $d$ =stepeni slobode## $P$ = značajnost odstupanja (\*\* $P \leq 0,001$ ; \* $P \leq 0,01$ ; \* $P \leq 0,05$ )Tabela 15.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji RUVV vrste *Merodon ruficornis*

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Me</i>	c-c	2	1,200	1,281	1	0,258
	c-d	0	1,600			
	d-d	1	0,200			
<i>Pgm</i>	c-c	0	0,000	0,000	1	1,000
	c-g	1	1,000			
	g-g	3	3,000			

# $d$ =stepeni slobode## $P$ = značajnost odstupanja (\*\* $P \leq 0,001$ ; \* $P \leq 0,01$ ; \* $P \leq 0,05$ )

## Prilog C

Tabela 16.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajenbergove ravnoteže u populaciji RUDUB vrste *Merodon ruficornis*

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Aat</i>	b-b	1	0,143	1,813	1	0,178
	b-c	0	1,714			
	c-c	3	2,143			
<i>Gpd-1</i>	a-a	11	6,600	24,093	3	***
	a-b	0	7,543			
	a-c	0	1,257			
	b-b	6	1,886			
	b-c	0	0,686			
	c-c	1	0,029			
<i>Gpd-2</i>	c-c	3	0,294	21,242	1	***
	c-g	0	5,412			
	g-g	23	20,294			
<i>Gpi</i>	d-d	0	0,118	0,000	1	1,000
	d-l	4	3,765			
	l-l	22	22,118			
<i>Had</i>	a-a	1	0,020	47,072	6	***
	a-b	0	0,118			
	a-d	0	1,725			
	a-g	0	0,118			
	b-b	0	0,059			
	b-d	0	2,588			
	b-g	3	0,176			
	d-d	22	18,549			
	d-g	0	2,588			
g-g	0	0,059				
<i>Hk</i>	b-b	2	0,162	13,899	1	***
	b-c	0	3,676			
	c-c	17	15,162			
<i>Mdh-2</i>	e-e	25	23,113	19,911	1	***
	e-h	0	3,774			
	h-h	2	0,113			
<i>Me</i>	b-b	9	2,887	45,949	3	***
	b-c	0	10,189			
	b-d	0	2,038			
	c-c	15	8,208			
	c-d	0	3,396			
	d-d	3	0,283			
<i>Pgm</i>	c-c	0	0,024	33,313	6	***
	c-d	0	0,488			
	c-g	2	1,171			
	c-i	0	0,293			
	d-d	5	1,098			
	d-g	0	5,854			
	d-i	0	1,463			
	g-g	11	6,732			
	g-i	0	3,512			
	i-i	3	0,366			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)

Tabela 17.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji RUDUB vrste *Merodon ruficornis* (\*\* $P \leq 0,001$ ; \* $P \leq 0,01$ ; \* $P \leq 0,05$ )

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Gpd-1</i>	Homozigot#	11	6,600	15,983	1	***
	Heterozigot##	0	8,800			
	###	7	2,600			
<i>Had</i>	Homozigot#	22	18,549	22,269	1	***
	Heterozigot##	0	6,902			
	###	4	0,549			
<i>Me</i>	Homozigot#	15	8,208	25,031	1	***
	Heterozigot##	0	13,585			
	###	12	5,208			
<i>Pgm</i>	Homozigot#	11	6,732	12,044	1	***
	Heterozigot##	2	10,537			
	###	8	3,732			

#Homozigot za najčešći alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

Tabela 18.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji RUDUR vrste *Merodon ruficornis*

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Aat</i>	b-b	1	0,333	0,068	1	0,407
	b-c	0	1,333			
	c-c	1	0,333			
<i>Gpd-1</i>	a-a	1	0,200	1,281	1	0,258
	a-c	0	1,600			
	c-c	2	1,200			
<i>Hk</i>	b-b	1	0,111	2,328	1	0,127
	b-c	0	1,778			
	c-c	4	3,111			
<i>Me</i>	b-b	1	0,111	4,181	3	0,243
	b-c	0	1,333			
	b-d	0	0,444			
	c-c	3	1,667			
	c-d	0	1,333			
<i>Pgm</i>	d-d	1	0,111	1,281	1	0,258
	g-g	1	0,200			
	g-i	0	1,600			
	i-i	2	1,200			

# $d$ =stepeni slobode## $P$ = značajnost odstupanja (\*\* $P \leq 0,001$ ; \* $P \leq 0,01$ ; \* $P \leq 0,05$ )Tabela 19.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji RUDUR vrste *Merodon ruficornis* (\*\* $P \leq 0,001$ ; \* $P \leq 0,01$ ; \* $P \leq 0,05$ )

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Me</i>	Homozigot#	3	1,667	3,219	1	0,073
	Heterozigot##	0	2,667			
	###	2	0,667			

#Homozigot za najčešći alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

## Prilog C

Tabela 20.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajenbergove ravnoteže u populaciji AEADUR vrste *Merodon aeneus* A

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Fum</i>	a-a	10	9,048	5,356	1	*
	a-c	0	1,905			
	c-c	1	0,048			
<i>Gpi</i>	j-j	8	5,714	8,648	1	**
	j-k	0	4,571			
	k-k	3	0,714			
<i>Me</i>	j-j	10	9,048	5,356	1	**
	i-k	0	1,905			
	k-k	1	0,048			
<i>Sod-1</i>	f-f	5	5,077	0,000	1	1,000
	f-h	2	1,846			
	h-h	0	0,077			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)Tabela 21.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajenbergove ravnoteže u populaciji AEAMOR vrste *Merodon aeneus* A

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i>	j-j	13	8,784	16,776	1	***
	j-k	0	8,432			
	k-k	6	1,784			
<i>Mdh-2</i>	e-e	25	24,020	12,868	1	***
	e-g	0	1,961			
	g-g	1	0,020			
<i>Sod-1</i>	f-f	7	5,884	0,410	1	0,522
	f-h	9	11,233			
	h-h	6	4,884			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)Tabela 22.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajenbergove ravnoteže u populaciji AEBKOP vrste *Merodon aeneus* B

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i>	j-j	10	5,135	17,073	1	***
	j-k	0	9,730			
	k-k	9	4,135			
<i>Mdh-1</i>	a-a	14	13,034	7,362	1	**
	a-b	0	1,931			
	b-b	1	0,034			
<i>Me</i>	i-i	20	17,333	28,096	3	***
	i-j	0	1,778			
	i-k	0	3,556			
	j-j	1	0,022			
	j-k	0	0,178			
	k-k	2	0,133			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)

Tabela 23.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji AEBKOP vrste *Merodon aeneus* B (\*\* $P \leq 0,001$ ; \* $P \leq 0,01$ ; \* $P \leq 0,05$ )

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Me</i>	Homozigot#	20	17,333	18,734	1	***
	Heterozigot##	0	5,333			
	###	3	0,333			

#Homozigot za najčešći alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

Tabela 24.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji AECMOR vrste *Merodon aeneus* C (\*\* $P \leq 0,001$ ; \* $P \leq 0,01$ ; \* $P \leq 0,05$ )

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Gpi</i>	Homozigot#	3	1,364	4,243	1	*
	Heterozigot##	0	3,273			
	###	3	1,364			
<i>Me</i>	Homozigot#	2	0,667	3,219	1	0,073
	Heterozigot##	0	2,667			
	###	3	1,667			

#Homozigot za najčešći alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

Tabela 25.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji AECDUR vrste *Merodon aeneus* C

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Aat</i>	b-b	3	0,517	12,030	1	***
	b-c	0	4,966			
	c-c	12	9,517			
<i>Had</i>	n-n	1	0,030	8,363	1	*
	n-q	0	1,939			
	q-q	16	15,030			
<i>Me</i>	k-k	14	12,194	11,641	1	***
	k-l	0	3,613			
	l-l	2	0,194			
<i>Pgm</i>	f-f	4	0,966	12,570	1	***
	f-h	0	6,069			
	h-h	11	7,966			
<i>Sod-1</i>	d-d	2	1,161	0,320	1	0,571
	d-e	5	6,677			
	e-e	9	8,161			

# $d$ =stepeni slobode## $P$ = značajnost odstupanja (\*\* $P \leq 0,001$ ; \* $P \leq 0,01$ ; \* $P \leq 0,05$ )

## Prilog C

Tabela 26.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji AECMOR vrste *Merodon aeneus* C

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Aat</i>	b-b	1	0,091	2,837	1	0,092
	b-c	0	1,818			
	c-c	5	4,091			
<i>Gpi</i>	i-i	1	0,091	6,146	3	0,105
	i-j	0	1,091			
	i-k	0	0,727			
	j-j	3	1,364			
	j-k	0	2,182			
	k-k	2	0,545			
<i>Mdh-2</i>	e-e	3	2,143	1,813	1	0,178
	e-g	0	1,714			
	g-g	1	0,143			
<i>Me</i>	k-k	2	0,667	4,703	3	0,195
	k-l	0	1,778			
	k-m	0	0,889			
	l-l	2	0,667			
	l-m	0	0,889			
	m-m	1	0,111			
<i>Sod-1</i>	d-d	0	0,143	0,000	1	1,000
	d-e	2	1,714			
	e-e	2	2,143			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)Tabela 27.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji CAKOP vrste *Merodon cinereus* A

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i>	j-j	20	18,140	16,155	1	***
	j-k	0	3,721			
	k-k	2	0,140			
<i>Had</i>	m-m	18	18,877	0,160	1	0,689
	m-q	17	15,247			
	q-q	2	2,877			
<i>Me</i>	i-i	7	1,282	61,658	3	***
	i-k	0	10,254			
	i-l	0	1,183			
	k-k	26	18,676			
	k-l	0	4,394			
	l-l	3	0,211			
<i>Pgm</i>	f-f	21	11,795	35,559	1	***
	f-h	0	18,411			
	h-h	16	6,795			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)

Tabela 28.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardi-Vajnbergove ravnoteže u populaciji CAKOP vrste *Merodon cinereus* A (\*\* $P \leq 0,001$ ; \* $P \leq 0,01$ ; \* $P \leq 0,05$ )

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Me</i>	Homozigot#	26	18,676	33,559	1	***
	Heterozigot##	0	14,648			
	###	10	2,676			

#Homozigot za najčešći alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

Tabela 29.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardi-Vajnbergove ravnoteže u populaciji CASAR vrste *Merodon cinereus* A

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Gpi</i>	j-j	4	3,111	2,328	1	0,127
	j-k	0	1,778			
	k-k	1	0,111			
<i>Had</i>	m-m	2	1,111	0,860	1	0,354
	m-q	1	2,778			
	q-q	2	1,111			

# $d$ =stepeni slobode## $P$ = značajnost odstupanja (\*\* $P \leq 0,001$ ; \* $P \leq 0,01$ ; \* $P \leq 0,05$ )Tabela 30.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardi-Vajnbergove ravnoteže u populaciji CBDUR vrste *Merodon cinereus* B

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Aat</i>	a-a	1	0,014	18,370	1	***
	a-b	0	1,973			
	b-b	36	35,014			
<i>Gpi</i>	a-a	0	0,000	0,000	1	1,000
	a-j	1	1,000			
	j-j	21	21,000			
<i>Had</i>	n-n	0	0,000	0,000	1	1,000
	n-r	1	1,000			
	r-r	36	36,000			

# $d$ =stepeni slobode## $P$ = značajnost odstupanja (\*\* $P \leq 0,001$ ; \* $P \leq 0,01$ ; \* $P \leq 0,05$ )Tabela 31.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardi-Vajnbergove ravnoteže u populaciji CBPRO vrste *Merodon cinereus* B

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Fum</i>	a-a	3	2,143	1,813	1	0,178
	a-c	0	1,714			
	c-c	1	0,143			
<i>Mdh-2</i>	e-e	2	0,857	2,359	1	0,125
	e-g	0	2,286			
	g-g	2	0,857			
<i>Me</i>	k-k	1	0,200	1,281	1	0,258
	k-l	0	1,600			
	l-l	2	1,200			
<i>Sod-1</i>	d-d	2	1,200	1,281	1	0,258
	d-e	0	1,600			
	e-e	1	0,200			

## Prilog C

Tabela 32.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardi-Vajnberg-ove ravnoteže u populaciji DEKOP vrste *Merodon desuturinus*

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i>	i-i	15		12,394	1	***
	i-j	0				
	j-j	2	0,182			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)Tabela 33.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardi-Vajnbergove ravnoteže u populaciji FUMOR vrste *Merodon funestus*

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i>	i-i	6	1,692	31,526	3	***
	i-j	0	7,385			
	i-k	0	1,231			
	j-j	12	7,077			
	j-k	0	2,462			
	k-k	2	0,154			
<i>Had</i>	n-n	15	13,182	12,394	1	***
	n-q	0	3,636			
	q-q	2	0,182			
<i>Idh-2</i>	a-a	18	14,651	18,753	1	***
	a-b	0	6,698			
	b-b	4	0,651			
<i>Me</i>	i-i	1	0,026	27,000	3	***
	i-k	0	0,615			
	i-m	0	1,333			
	k-k	6	1,692			
	k-m	0	8,000			
	m-m	13	8,333			
<i>Sod-1</i>	e-e	1	0,027	9,365	1	**
	e-f	0	1,946			
	f-f	18	17,027			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)Tabela 34.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardi-Vajnbergove ravnoteže u populaciji FUMOR vrste *Merodon funestus* (\*\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i>	Homozigot#	12	7,077	17,994	1	***
	Heterozigot##	0	9,846			
	###	8	3,077			
<i>Me</i>	Homozigot#	13	8,333	17,884	1	***
	Heterozigot##	0	9,333			
	###	7	2,333			

#Homozigot za najčešći alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

Tabela 35.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardi-Vajnbergove ravnoteže u populaciji AAMOR vrste *Merodon avidus* A

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Ao</i>	a-a	4	0,651	35,841	3	***
	a-b	0	5,581			
	a-c	0	1,116			
	b-b	15	10,116			
	b-c	0	4,186			
	c-c	3	0,349			
<i>Gpi</i>	j-j	17	16,029	8,864	1	**
	j-l	0	1,943			
	l-l	1	0,029			
<i>Had</i>	e-e	24	23,059	12,830	3	**
	e-i	0	1,922			
	e-j	1	0,961			
	i-i	1	0,020			
	i-j	0	0,039			
	j-j	0	0,000			
<i>Me</i>	e-e	4	0,596	52,446	3	***
	e-f	0	4,085			
	e-g	0	2,723			
	f-f	12	5,872			
	f-g	0	8,170			
	g-g	8	2,551			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)Tabela 36.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardi-Vajnbergove ravnoteže u populaciji AAMOR vrste *Merodon avidus* A (\*\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Ao</i>	Homozigot#	15	10,116	19,773	1	***
	Heterozigot##	0	9,767			
	###	7	2,116			
<i>Had</i>	Homozigot#	24	23,059	3,980	1	**
	Heterozigot##	1	2,882			
	###	1	0,059			
<i>Me</i>	Homozigot#	12	5,872	22,062	1	***
	Heterozigot##	0	12,255			
	###	12	5,872			

#Homozigot za najčešći zajednički alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

## Prilog C

Tabela 37.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardi-Vajnbergove ravnoteže u populaciji AADUB vrste *Merodon avidus* A

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Ao</i>	b-b	3	1,364	4,243	1	*
	b-c	0	3,273			
	c-c	3	1,364			
<i>Gpd-2</i>	e-e	6	6,000	0,000	1	1,000
	e-i	1	1,000			
	i-i	0	0,000			
<i>Mdh-2</i>	e-e	6	5,077	3,344	1	0,067
	e-f	0	1,846			
	f-f	1	0,077			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)Tabela 38.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardi-Vajnbergove ravnoteže u populaciji AAPIN vrste *Merodon avidus*

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Ao</i>	a-a	1	0,091	5,293	3	0,152
	a-b	0	1,455			
	a-c	0	0,364			
	b-b	4	2,545			
	b-c	0	1,455			
	c-c	1	0,091			
<i>Gpd-2</i>	e-e	5	4,091	2,837	1	0,092
	e-f	0	1,818			
	f-f	1	0,091			
<i>Gpi</i>	i-i	3	2,143	1,813	1	0,178
	i-j	0	1,714			
	j-j	1	0,143			
<i>Had</i>	e-e	6	6,00	0,000	1	1,000
	e-j	1	1,000			
	j-j	0	0			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)Tabela 39.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardi-Vajnbergove ravnoteže u populaciji AAPIN vrste *Merodon avidus* A (\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Ao</i>	Homozigot#	4	2,545	4,023	1	*
	Heterozigot##	0	2,909			
	###	2	0,545			

#Homozigot za najčešći zajednički alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

Tabela 40.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji ABDUB vrste *Merodon avidus* B

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Aat</i>	e-e	1	0,048	5,356	1	*
	e-f	0	1,905			
	f-f	10	9,048			
<i>Ao</i>	b-b	4	1,037	2,879	3	***
	b-c	0	4,148			
	b-d	0	1,778			
	c-c	7	3,370			
	c-d	0	3,11			
	d-d	3	0,556			
<i>Gpi</i>	i-i	1	0,040	12,556	3	*
	i-j	0	1,760			
	i-l	0	0,160			
	j-j	11	9,240			
	j-l	0	1,760			
	l-l	1	0,040			
<i>Had</i>	e-e	14	12,194	11,641	1	***
	e-i	0	3,613			
	i-i	2	0,194			
<i>Me</i>	f-f	13	8,784	16,776	1	***
	f-g	0	8,432			
	g-g	6	1,784			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)Tabela 41.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji ABDUB vrste *Merodon avidus* B (\*\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Ao</i>	Homozigot#	7	3,370	12,106	1	***
	Heterozigot##	0	7,259			
	###	7	3,370			
<i>Gpi</i>	Homozigot#	11	9,240	16,762	1	**
	Heterozigot##	0	3,520			
	###	2	0,240			

#Homozigot za najčešći zajednički alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

Tabela 42.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji ABDUR vrste *Merodon avidus* B (\*\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i>	Homozigot#	4	2,545	4,023	1	*
	Heterozigot##	0	2,909			
	###	2	0,545			

#Homozigot za najčešći zajednički alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

## Prilog C

Tabela 43.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnborgove ravnoteže u populaciji ABDUR vrste *Merodon avidus* B

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Ao</i>	b-b	2	0,667	3,219	1	0,073
	b-c	0	2,667			
	c-c	3	1,667			
<i>Gpi</i>	i-i	1	0,091	5,293	3	0,152
	i-j	0	1,455			
	i-l	0	0,364			
	j-j	4	2,545			
	j-l	0	1,455			
	l-l	1	0,091			
<i>Had</i>	e-e	7	6,067	3,848	1	0,050
	e-i	0	1,867			
	i-i	1	0,067			
<i>Me</i>	f-f	6	3,882	6,934	1	**
	f-g	0	4,235			
	g-g	3	0,882			

# $d$ =stepeni slobode## $P$ = značajnost odstupanja (\*\* $P \leq 0,001$ ; \* $P \leq 0,01$ ; \* $P \leq 0,05$ )Tabela 44.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnborgove ravnoteže u populaciji ABMAV vrste *Merodon avidus* B

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
<i>Ao</i>	a-a	1	0,030	30,311	6	***
	a-b	0	0,970			
	a-c	0	0,848			
	a-d	0	0,121			
	b-b	8	3,636			
	b-c	0	6,788			
	b-d	0	0,970			
	c-c	7	2,758			
	c-d	0	0,848			
d-d	1	0,030				
<i>Gpi</i>	i-i	7	3,640	12,282	3	***
	i-j	0	4,480			
	i-l	0	2,240			
	j-j	4	1,120			
	j-l	0	1,280			
	l-l	2	0,240			

# $d$ =stepeni slobode## $P$ = značajnost odstupanja (\*\* $P \leq 0,001$ ; \* $P \leq 0,01$ ; \* $P \leq 0,05$ )

Tabela 45.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji ABMAV vrste *Merodon avidus* B (\*\*\*) $P \leq 0,001$ ; \*\*)  $P \leq 0,01$ ; \*)  $P \leq 0,05$ 

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
Ao	Homozigot#	8	3,636	15,081	1	***
	Heterozigot##	0	8,727			
	###	9	4,636			
Gpi	Homozigot#	7	3,640	11,103	1	***
	Heterozigot##	0	6,720			
	###	6	2,640			

#Homozigot za najčešći zajednički alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

Tabela 46.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji ABPIN vrste *Merodon avidus* B

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
Aat	e-e	1	0,043	5,858	1	*
	e-f	0	1,913			
	f-f	11	10,043			
Ao	a-a	2	0,240	18,934	3	***
	a-b	0	2,560			
	a-c	0	0,960			
	b-b	8	4,80			
	b-c	0	3,840			
	c-c	3	0,600			
Gpi	i-i	11	10,043	5,858	1	*
	i-j	0	1,913			
	j-j	1	0,043			
Had	e-e	12	9,517	12,030	1	***
	e-i	0	4,966			
	i-i	3	0,517			
Me	f-f	12	9,517	12,030	1	***
	f-g	0	4,966			
	g-g	3	0,517			

# $d$ =stepeni slobode## $P$ = značajnost odstupanja (\*\*\*) $P \leq 0,001$ ; \*\*)  $P \leq 0,01$ ; \*)  $P \leq 0,05$ Tabela 47.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji ABPIN vrste *Merodon avidus* B (\*\*\*) $P \leq 0,001$ ; \*\*)  $P \leq 0,01$ ; \*)  $P \leq 0,05$ 

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	$d$	$P$
Ao	Homozigot#	8	4,800	11,008	1	***
	Heterozigot##	0	6,400			
	###	5	1,800			

#Homozigot za najčešći zajednički alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

## Prilog C

Tabela 48.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji CVMOR vrste *Cheilosia vernalis*

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i>	f-f	2	0,66	76,728	3	***
	f-g	0	0,967			
	f-h	0	2,901			
	g-g	11	2,538			
	g-h	0	15,956			
	h-h	33	23,571			
<i>Had</i>	k-k	0	0,294	0,001	1	0,970
	k-o	6	5,412			
	o-o	20	20,294			
<i>Hk</i>	e-e	6	1,200	25,109	1	***
	e-f	0	9,600			
	f-f	22	17,200			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)Tabela 49.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji CVMOR vrste *Cheilosia vernalis* (\*\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i>	Homozigot#	33	23,571	43,574	1	***
	Heterozigot##	0	18,857			
	###	13	3,571			

#Homozigot za najčešći zajednički alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

Tabela 50.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji CVDUR vrste *Cheilosia vernalis* (\*\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i>	Homozigot#	19	12,615	19,794	1	***
	Heterozigot##	3	15,769			
	###	11	4,615			
<i>Had</i>	Homozigot#	18	17,233	0,548	1	0,450
	Heterozigot##	3	4,535			
	###	1	0,233			
<i>Pgm</i>	Homozigot#	25	19,030	26,428	1	***
	Heterozigot##	1	12,940			
	###	8	2,030			

#Homozigot za najčešći zajednički alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

Tabela 51.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardi-Vajnnbergove ravnoteže u populaciji CVDUR vrste *Cheilosia vernalis*

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i>	b-b	0	0,046	29,673	3	***
	b-g	0	1,015			
	b-h	3	1,892			
	g-g	11	3,554			
	g-h	0	13,877			
	h-h	19	12,615			
<i>Had</i>	k-k	0	0,000	10,729	6	0,097
	k-o	1	0,907			
	k-p	0	0,047			
	k-s	0	0,047			
	o-o	18	17,233			
	o-p	0	1,814			
	o-s	2	1,814			
	p-p	1	0,023			
	p-s	0	0,093			
s-s	0	0,023				
<i>Idh-2</i>	e-e	16	16,029	0,000	1	1,000
	e-g	2	1,943			
	g-g	0	0,029			
<i>Mdh-1</i>	a-a	27	21,358	31,009	1	***
	a-b	0	11,284			
	b-b	7	1,358			
<i>Pgm</i>	a-a	0	0,000	43,510	6	***
	a-b	0	0,134			
	a-c	0	0,761			
	a-e	1	0,104			
	b-b	4	0,537			
	b-c	1	6,851			
	b-e	0	0,940			
	c-c	25	19,030			
	c-e	0	5,328			
	e-e	3	0,313			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)Tabela 52.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardi-Vajnnbergove ravnoteže u populaciji CVKOP vrste *Cheilosia vernalis* (\*\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i>	Homozigot#	2	1,111	0,860	1	0,350
	Heterozigot##	1	2,778			
	###	2	1,111			
<i>Pgm</i>	Homozigot#	2	0,667	3,219	1	**
	Heterozigot##	0	2,667			
	###	3	1,667			

#Homozigot za najčešći zajednički alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

## Prilog C

Tabela 53.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji CVKOP vrste *Cheilosia vernalis*

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i>	b-b	2	1,111	1,975	3	0,578
	b-g	0	1,111			
	b-h	1	1,667			
	g-g	1	0,111			
	g-h	0	0,667			
	h-h	1	0,333			
<i>Had</i>	o-o	3	3,000	0,000	1	1,000
	o-s	1	1,000			
	s-s	0	0,000			
<i>Mdh-1</i>	a-a	4	3,111	2,328	1	0,127
	a-b	0	1,778			
	b-b	1	0,111			
<i>Mdh-2</i>	b-b	4	2,545	4,023	1	**
	b-c	0	2,909			
	c-c	2	0,545			
<i>Pgm</i>	a-a	1	0,111	4,703	3	0,195
	a-c	0	0,889			
	a-e	0	0,889			
	c-c	2	0,667			
	c-e	0	1,778			
	e-e	2	0,667			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)Tabela 54.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija spojenih fenotipskih klasa od Hardy-Vajnbergove ravnoteže u populaciji CVFG vrste *Cheilosia vernalis* (\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)

Lokus	Klase	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i>	Homozigot#	18	13,059	19,180	1	***
	Heterozigot##	1	10,882			
	###	7	2,059			
<i>Had</i>	Homozigot#	5	2,368	8,148	1	**
	Heterozigot##	0	5,263			
	###	5	2,368			
<i>Pgm</i>	Homozigot#	13	6,633	26,045	1	***
	Heterozigot##	0	12,735			
	###	12	5,633			

#Homozigot za najčešći zajednički alel

##Najčešći/retki heterozigot

###Retki homozigot i drugi heterozigoti

Tabela 55.  $\chi^2$  test odstupanja frekvencija fenotipskih klasa od Hardi-Vajnborgove ravnoteže u populaciji CVFG vrste *Cheilosia vernalis*

Lokus	Klasa	Izračunata frekvencija	Očekivana frekvencija	$\chi^2$	<i>d</i>	<i>P</i>
<i>Gpi</i>	b-b	0	0,000	35,307	6	***
	b-f	0	0,039			
	b-g	0	0,235			
	b-h	1	0,725			
	f-f	1	0,020			
	f-g	0	0,471			
	f-h	0	1,451			
	g-g	6	1,294			
	g-h	0	8,706			
h-h	18	13,059				
<i>Had</i>	o-o	2	1,105	7,309	3	0,063
	o-p	0	3,684			
	o-s	3	1,105			
	p-p	5	2,368			
	p-s	0	1,579			
	s-s	0	0,158			
<i>Idh-2</i>	e-e	24	24,000	0,000	1	1,000
	e-g	1	1,000			
	g-g	0	0,000			
<i>Mdh-2</i>	a-a	4	0,596	20,512	1	***
	a-b	0	6,809			
	b-b	20	16,596			
<i>Pgm</i>	b-b	1	0,020	34,729	3	***
	b-c	0	0,898			
	b-e	0	1,061			
	c-c	11	4,714			
	c-e	0	11,673			
	e-e	13	6,633			
<i>Sod-1</i>	a-a	16	16,029	0,000	1	1,000
	a-c	2	1,943			
	c-c	0	0,029			

#*d*=stepeni slobode##*P*= značajnost odstupanja (\*\*\**P*≤0,001; \*\**P*≤0,01; \**P*≤0,05)

## Analiza razlike frekvencija alela varijabilnih lokusa konspecifičkih populacija

Tabela 1.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Gpd-1* lokusa populacija vrste *Merodon crymensis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>b</i>	<i>c</i>
CDUB	O	2,000	2,000
	E	3,000	1,000
	(O-E) / E	0,333	1,000
CVP	O	2,000	0,000
	E	1,500	0,500
	(O-E) / E	0,167	0,500
CMAV	O	2,000	0,000
	E	1,5000	0,500
	(O-E) / E	0,167	0,500

Tabela 2.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Had* lokusa populacija vrste *Merodon crymensis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>a</i>	<i>f</i>
CDUB	O	11,000	1,000
	E	11,500	0,500
	(O-E) / E	0,022	0,500
CVP	O	6,000	0,000
	E	5,750	0,250
	(O-E) / E	0,011	0,250
CMAV	O	6,000	0,00
	E	5,750	0,250
	(O-E) / E	0,011	0,250

Tabela 3.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Me* lokusa populacija vrste *Merodon crymensis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel		
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>
CDUB	O	2,000	10,000	2,000
	E	2,800	6,533	4,667
	(O-E) / E	0,229	1,839	1,524
CVP	O	4,000	4,000	2,000
	E	2,000	4,667	3,333
	(O-E) / E	2,000	0,095	0,533
CMAV	O	0,000	0,000	6,000
	E	1,200	2,800	2,000
	(O-E) / E	1,200	2,800	8,000

Tabela 4.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Pgm* lokusa populacija vrste *Merodon crymensis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel		
		<i>d</i>	<i>g</i>	<i>i</i>
CDUB	O	10,000	4,000	0,000
	E	11,200	1,867	0,933
	(O-E) / E	0,129	2,438	0,933
CVP	O	8,000	0,000	2,000
	E	8,000	1,333	0,667
	(O-E) / E	0,000	1,333	2,667
CMAV	O	6,000	0,000	0,000
	E	4,800	0,800	0,400
	(O-E) / E	0,300	0,800	0,400

Tabela 5.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Gpd-1* lokusa populacija vrste *Merodon loewi* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel		
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>
LDUB	O	14,000	20,000	4,000
	E	16,286	18,095	3,619
	(O-E) / E	0,321	0,201	0,040
LPIN	O	4,000	0,000	0,000
	E	1,714	1,905	0,381
	(O-E) / E	3,048	1,905	0,381

Tabela 6.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Gpd-2* lokusa populacija vrste *Merodon loewi* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>c</i>	<i>g</i>
LDUB	O	16,000	36,000
	E	14,258	37,742
	(O-E) / E	0,213	0,080
LPIN	O	1,000	9,000
	E	2,742	7,258
	(O-E) / E	1,107	0,418

Tabela 7.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Gpi* lokusa populacija vrste *Merodon loewi* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>e</i>	<i>m</i>
LDUB	O	11,000	47,000
	E	10,545	47,455
	(O-E) / E	0,020	0,004
LPIN	O	1,000	7,000
	E	1,455	6,545
	(O-E) / E	0,142	0,032

## Prilog D

Tabela 8.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Had* lokusa populacija vrste *Merodon loewi* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel				
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>g</i>
LDUB	O	2,000	1,000	6,000	32,000	1,000
	E	1,680	0,840	5,040	33,600	0,840
	(O-E) / E	0,061	0,030	0,183	0,076	0,030
LPIN	O	0,000	0,000	0,000	8,000	0,000
	E	0,320	0,160	0,960	6,400	0,160
	(O-E) / E	0,320	0,160	0,960	0,400	0,160

Tabela 9.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Mdh-2* lokusa populacija vrste *Merodon loewi* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel		
		<i>e</i>	<i>f</i>	<i>h</i>
LDUB	O	4,000	3,000	43,000
	E	3,333	2,500	44,167
	(O-E) / E	0,133	0,100	0,031
LPIN	O	0,000	0,000	10,000
	E	0,667	0,500	8,833
	(O-E) / E	0,667	0,500	0,154

Tabela 10.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Me* lokusa populacija vrste *Merodon loewi* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>c</i>	<i>d</i>
LDUB	O	8,000	44,000
	E	10,65	41,935
	(O-E) / E	0,423	0,102
LPIN	O	4,000	6,000
	E	1,935	8,065
	(O-E) / E	2,202	0,529

Tabela 11.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Pgm* lokusa populacija vrste *Merodon loewi* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel			
		<i>c</i>	<i>d</i>	<i>g</i>	<i>i</i>
LDUB	O	15,000	8,000	15,000	8,000
	E	14,154	7,077	15,038	9,731
	(O-E) / E	0,051	0,120	0,000	0,308
LPIN	O	1,000	0,000	2,000	3,000
	E	1,846	0,923	1,962	1,269
	(O-E) / E	0,388	0,923	0,001	2,360

Tabela 12.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Gpd-1* lokusa populacija vrste *Merodon recurvus* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel		
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>
REDUB	O	2,000	12,000	22,000
	E	1,895	13,263	20,842
	(O-E) / E	0,006	0,120	0,064
REDUR	O	0,000	2,000	0,000
	E	0,105	0,737	1,158
	(O-E) / E	0,105	2,165	1,158

Tabela 13.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Gpi* lokusa populacija vrste *Merodon recurvus* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>c</i>	<i>m</i>
REDUB	O	1,000	53,000
	E	1,543	52,457
	(O-E) / E	0,191	0,006
REDUR	O	1,000	15,000
	E	0,457	15,543
	(O-E) / E	0,645	0,019

Tabela 14.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Had* lokusa populacija vrste *Merodon recurvus* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel		
		<i>a</i>	<i>d</i>	<i>f</i>
REDUB	O	41,000	2,000	9,000
	E	40,757	2,811	8,432
	(O-E) / E	0,001	0,234	0,038
REDUR	O	17,000	2,000	3,000
	E	17,243	1,189	3,568
	(O-E) / E	0,003	0,553	0,090

Tabela 15.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Hk* lokusa populacija vrste *Merodon recurvus* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel		
		<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
REDUB	O	2,000	28,000	2,000
	E	1,103	29,793	1,103
	(O-E) / E	0,728	0,108	0,728
REDUR	O	0,000	26,000	0,000
	E	0,897	24,207	0,897
	(O-E) / E	0,897	0,133	0,897

Tabela 16.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Mdh-2* lokusa populacija vrste *Merodon recurvus* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>e</i>	<i>g</i>
REDUB	O	47,000	1,000
	E	47,351	0,649
	(O-E) / E	0,003	0,190
REDUR	O	26,000	0,000
	E	25,649	0,351
	(O-E) / E	0,005	0,351

Tabela 17.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Me* lokusa populacija vrste *Merodon recurvus* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel		
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>
REDUB	O	0,000	42,000	6,000
	E	1,333	42,667	4,000
	(O-E) / E	1,333	0,010	1,000
REDUR	O	2,000	22,000	0,000
	E	0,667	21,333	2,000
	(O-E) / E	2,667	0,021	2,000

## Prilog D

Tabela 18.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Pgm* lokusa populacija vrste *Merodon recurvus* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel			
		<i>c</i>	<i>d</i>	<i>g</i>	<i>i</i>
REDUB	O	4,000	18,000	20,000	0,000
	E	7,412	15,441	18,529	0,618
	(O-E) / E	1,570	0,424	0,117	0,618
REDUR	O	8,000	7,000	10,000	1,000
	E	4,588	9,559	11,471	0,382
	(O-E) / E	2,537	0,685	0,189	0,998

Tabela 19.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Aat* lokusa populacija vrste *Merodon ruficornis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>b</i>	<i>c</i>
RUVP	O	0,000	2,000
	E	0,571	1,429
	(O-E) / E	0,571	0,229
RUDUB	O	2,000	6,000
	E	2,286	5,714
	(O-E) / E	0,036	0,014
RUDUR	O	2,000	2,000
	E	1,143	2,857
	(O-E) / E	0,643	0,257

Tabela 20.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Gpd-1* lokusa populacija vrste *Merodon ruficornis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel		
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>
RUVP	O	0,000	6,000	0,000
	E	3,000	2,250	0,750
	(O-E) / E	3,000	6,250	0,750
RUDUB	O	22,000	12,000	2,000
	E	18,000	13,500	4,500
	(O-E) / E	0,889	0,167	1,389
RUDUR	O	2,000	0,000	4,000
	E	3,000	2,250	0,750
	(O-E) / E	0,333	2,250	14,083

Tabela 21.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Gpd-2* lokusa populacija vrste *Merodon ruficornis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>c</i>	<i>g</i>
RUVP	O	0,000	6,000
	E	0,529	5,471
	(O-E) / E	0,529	0,051
RUDUB	O	6,000	46,000
	E	4,588	47,412
	(O-E) / E	0,434	0,042
RUDUR	O	0,000	10,000
	E	0,882	9,118
	(O-E) / E	0,882	0,085

Tabela 22.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Gpi* lokusa populacija vrste *Merodon ruficornis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>d</i>	<i>l</i>
RUVP	O	0,000	12,000
	E	0,667	11,333
	(O-E) / E	0,667	0,039
RUDUB	O	4,000	48,000
	E	2,889	49,111
	(O-E) / E	0,427	0,025
RUDUR	O	0,000	8,000
	E	0,444	7,556
	(O-E) / E	0,444	0,026

Tabela 23.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Had* lokusa populacija vrste *Merodon ruficornis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel			
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>g</i>
RUVP	O	0,000	0,000	6,000	0,000
	E	0,194	0,290	5,226	0,290
	(O-E) / E	0,194	0,290	0,115	0,290
RUDUB	O	2,000	3,000	44,000	3,000
	E	1,677	2,516	45,290	2,516
	(O-E) / E	0,062	0,093	0,037	0,093
RUDUR	O	0,000	0,000	4,000	0,000
	E	0,129	0,194	3,484	0,194
	(O-E) / E	0,129	0,194	0,076	0,194

Tabela 24.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Hk* lokusa populacija vrste *Merodon ruficornis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>b</i>	<i>c</i>
RUVP	O	0,000	6,000
	E	0,667	5,333
	(O-E) / E	0,667	0,083
RUDUB	O	4,000	34,000
	E	4,222	33,778
	(O-E) / E	0,012	0,001
RUDUR	O	2,000	8,000
	E	1,111	8,889
	(O-E) / E	0,711	0,089

Tabela 25.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Mdh-2* lokusa populacija vrste *Merodon ruficornis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>e</i>	<i>h</i>
RUVP	O	6,000	0,000
	E	5,647	0,353
	(O-E) / E	0,022	0,353
RUDUB	O	50,000	4,000
	E	50,824	3,176
	(O-E) / E	0,013	0,214
RUDUR	O	8,000	0,000
	E	7,529	0,471
	(O-E) / E	0,029	0,471

## Prilog D

Tabela 26.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Me* lokusa populacija vrste *Merodon ruficornis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel		
		<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
RUVP	O	0,000	4,000	2,000
	E	1,714	3,429	0,857
	(O-E) / E	1,714	0,095	1,524
RUDUB	O	18,000	30,000	6,000
	E	15,429	30,857	7,714
	(O-E) / E	0,419	0,024	0,381
RUDUR	O	2,000	6,000	2,000
	E	2,857	5,714	1,429
	(O-E) / E	0,257	0,014	0,229

Tabela 27.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Pgm* lokusa populacija vrste *Merodon ruficornis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel			
		<i>c</i>	<i>d</i>	<i>g</i>	<i>i</i>
RUVP	O	1,000	0,000	7,000	0,000
	E	0,429	1,429	4,714	1,429
	(O-E) / E	0,762	1,429	1,108	1,429
RUDUB	O	2,000	10,000	24,000	6,000
	E	2,250	7,500	24,750	7,500
	(O-E) / E	0,028	0,833	0,023	0,3000
RUDUR	O	0,000	0,000	2,000	4,000
	E	0,321	1,071	3,536	1,071
	(O-E) / E	0,321	1,071	0,667	8,005

Tabela 28.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Fum* lokusa populacija vrste *Merodon aeneus* A (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>a</i>	<i>c</i>
AEADUR	O	20,000	2,000
	E	21,214	0,786
	(O-E) / E	0,070	1,877
AEAMOR	O	34,000	0,000
	E	32,786	1,214
	(O-E) / E	0,045	1,214

Tabela 29.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Gpi* lokusa populacija vrste *Merodon aeneus* A (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>j</i>	<i>k</i>
AEADUR	O	16,000	6,000
	E	15,4000	6,600
	(O-E) / E	0,023	0,055
AEAMOR	O	26,000	12,000
	E	26,6000	11,400
	(O-E) / E	0,014	0,032

Tabela 30.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Mdh-2* lokusa populacija vrste *Merodon aeneus* A (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>e</i>	<i>g</i>
AEADUR	O	22,000	0,000
	E	21,405	0,595
	(O-E) / E	0,017	0,595
AEAMOR	O	50,000	2,000
	E	50,595	1,405
	(O-E) / E	0,007	0,252

Tabela 31.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Me* lokusa populacija vrste *Merodon aeneus* A (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>i</i>	<i>k</i>
AEADUR	O	20,000	2,000
	E	21,353	0,647
	(O-E) / E	0,086	2,829
AEAMOR	O	46,000	0,000
	E	44,647	1,353
	(O-E) / E	0,041	1,353

Tabela 32.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Sod-1* lokusa populacija vrste *Merodon aeneus* A (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>f</i>	<i>h</i>
AEADUR	O	12,000	2,000
	E	8,448	5,552
	(O-E) / E	1,493	2,272
AEAMOR	O	23,000	21,000
	E	26,552	17,448
	(O-E) / E	0,475	0,723

Tabela 33.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Aat* lokusa populacija vrste *Merodon aeneus* C (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>b</i>	<i>c</i>
AECDUR	O	6,000	24,000
	E	5,714	24,286
	(O-E) / E	0,014	0,003
AECMOR	O	2,000	10,000
	E	2,286	9,714
	(O-E) / E	0,036	0,008

## Prilog D

Tabela 34.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Had* lokusa populacija vrste *Merodon aeneus* C (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>n</i>	<i>q</i>
AECDUR	O	2,000	32,000
	E	1,545	32,455
	(O-E) / E	0,134	0,006
AECMOR	O	0,000	10,000
	E	0,455	9,545
	(O-E) / E	0,455	0,022

Tabela 35.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Mdh-2* lokusa populacija vrste *Merodon aeneus* C (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>e</i>	<i>g</i>
AECDUR	O	34,000	0,000
	E	32,381	1,619
	(O-E) / E	0,081	1,619
AECMOR	O	6,000	2,000
	E	7,619	0,381
	(O-E) / E	0,344	6,881

Tabela 36.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Pgm* lokusa populacija vrste *Merodon aeneus* C (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>f</i>	<i>h</i>
AECDUR	O	8,000	22,000
	E	5,714	24,286
	(O-E) / E	0,914	0,215
AECMOR	O	0,000	12,000
	E	2,286	9,714
	(O-E) / E	2,286	0,538

Tabela 37.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Ao* lokusa populacija vrste *Merodon avidus* A (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel		
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>
AAMOR	O	8,000	30,000	6,000
	E	6,471	28,471	9,059
	(O-E) / E	0,361	0,082	1,033
AADUB	O	0,000	6,000	6,000
	E	1,765	7,765	2,471
	(O-E) / E	1,765	0,401	5,042
AAPIN	O	2,000	8,000	2,000
	E	1,765	7,765	2,471
	(O-E) / E	0,031	0,007	0,090

Tabela 38.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Gpd-2* lokusa populacija vrste *Merodon avidus* A (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel		
		<i>e</i>	<i>f</i>	<i>i</i>
AAMOR	O	44,000	0,000	0,000
	E	42,114	1,257	0,629
	(O-E) / E	0,084	1,257	0,629
AADUB	O	13,000	0,000	1,000
	E	13,400	0,400	0,200
	(O-E) / E	0,012	0,400	3,200
AAPIN	O	10,000	1,00	0,000
	E	11,486	0,343	0,171
	(O-E) / E	0,192	8,010	0,171

Tabela 39.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Gpi* lokusa populacija vrste *Merodon avidus* A (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel		
		<i>i</i>	<i>j</i>	<i>l</i>
AAMOR	O	0,000	34,000	2,000
	E	4,000	30,667	1,333
	(O-E) / E	4,000	0,362	0,333
AADUB	O	0,000	10,000	0,000
	E	1,111	8,519	0,370
	(O-E) / E	1,111	0,258	0,370
AAPIN	O	6,000	2,000	0,000
	E	0,889	6,815	0,296
	(O-E) / E	29,389	3,402	0,296

Tabela 40.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Had* lokusa populacija vrste *Merodon avidus* A (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel		
		<i>e</i>	<i>i</i>	<i>j</i>
AAMOR	O	49,000	2,000	1,000
	E	49,400	1,300	1,300
	(O-E) / E	0,003	0,377	0,069
AADUB	O	14,000	0,000	0,000
	E	13,300	0,350	0,350
	(O-E) / E	0,037	0,350	0,350
AAPIN	O	13,000	0,000	1,000
	E	13,300	0,350	0,350
	(O-E) / E	0,007	0,350	1,207

Tabela 41.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Mdh-2* lokusa populacija vrste *Merodon avidus* A (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>e</i>	<i>f</i>
AAMOR	O	24,000	0,000
	E	22,957	1,043
	(O-E) / E	0,047	1,043
AADUB	O	12,000	2,000
	E	13,391	0,609
	(O-E) / E	0,145	3,180
AAPIN	O	8,000	0,000
	E	7,652	0,348
	(O-E) / E	0,016	0,348

## Prilog D

Tabela 42.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Me* lokusa populacija vrste *Merodon avidus* A (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel		
		<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>
AAMOR	O	8,000	24,000	16,000
	E	4,683	33,951	9,366
	(O-E) / E	2,350	2,917	4,699
AADUB	O	0,000	18,000	0,000
	E	1,756	12,732	3,512
	(O-E) / E	1,756	2,180	3,512
AAPIN	O	0,000	16,000	0,000
	E	1,561	11,317	3,122
	(O-E) / E	1,561	1,938	3,122

Tabela 43.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Aat* lokusa populacija vrste *Merodon avidus* B (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>e</i>	<i>f</i>
ABDUB	O	2,000	20,000
	E	1,023	20,977
	(O-E) / E	0,932	0,045
ABDUR	O	0,000	14,000
	E	0,651	13,349
	(O-E) / E	0,651	0,032
ABMAV	O	0,000	26,000
	E	1,209	24,791
	(O-E) / E	1,209	0,059
ABPIN	O	2,000	22,000
	E	1,116	22,884
	(O-E) / E	0,700	0,034

Tabela 44.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Ao* lokusa populacija vrste *Merodon avidus* B (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel			
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
ABDUB	O	0,000	8,000	14,000	6,000
	E	1,714	12,571	11,429	2,286
	(O-E) / E	1,714	1,662	0,579	6,036
ABDUR	O	0,000	4,000	6,000	0,000
	E	0,612	4,490	4,082	0,816
	(O-E) / E	0,612	0,053	0,902	0,816
ABMAV	O	2,000	16,000	14,000	2,000
	E	2,082	15,265	13,878	2,776
	(O-E) / E	0,003	0,035	0,001	0,217
ABPIN	O	4,000	16,000	6,000	0,000
	E	1,592	11,673	10,612	2,122
	(O-E) / E	3,643	1,604	2,005	2,122

Tabela 45.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Gpi* lokusa populacija vrste *Merodon avidus* B (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel		
		<i>i</i>	<i>j</i>	<i>l</i>
ABDUB	O	2,000	22,000	2,000
	E	11,818	11,818	2,364
	(O-E) / E	8,157	8,772	0,056
ABDUR	O	2,000	8,000	2,000
	E	5,455	5,455	1,091
	(O-E) / E	2,188	1,188	0,758
ABMAV	O	14,000	8,000	4,000
	E	11,818	1,818	2,364
	(O-E) / E	0,403	1,234	1,133
ABPIN	O	22,000	2,000	0,000
	E	10,909	10,909	2,182
	(O-E) / E	11,276	7,276	2,182

Tabela 46.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Had* lokusa populacija vrste *Merodon avidus* B (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>e</i>	<i>i</i>
ABDUB	O	28,000	4,000
	E	28,509	3,491
	(O-E) / E	0,009	0,074
ABDUR	O	14,000	2,000
	E	14,255	1,745
	(O-E) / E	0,005	0,037
ABMAV	O	32,000	0,000
	E	28,509	3,491
	(O-E) / E	0,427	3,491
ABPIN	O	24,000	6,000
	E	26,727	3,273
	(O-E) / E	0,278	2,273

Tabela 47.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Me* lokusa populacija vrste *Merodon avidus* B (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>f</i>	<i>g</i>
ABDUB	O	26,000	12,000
	E	20,310	17,690
	(O-E) / E	1,594	1,830
ABDUR	O	12,000	6,000
	E	9,621	8,379
	(O-E) / E	0,588	0,676
ABMAV	O	0,000	30,000
	E	16,034	13,966
	(O-E) / E	16,034	18,410
ABPIN	O	24,000	6,000
	E	16,034	13,966
	(O-E) / E	3,957	4,543

## Prilog D

Tabela 48.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Gpi* lokusa populacija vrste *Cheilosia vernalis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel			
		<i>b</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>
CVMOR	O	0,000	4,000	22,000	66,000
	E	3,764	2,509	24,255	61,473
	(O-E) / E	3,764	0,886	0,210	0,333
CVDUR	O	3,000	0,000	22,000	41,000
	E	2,700	1,800	17,400	44,100
	(O-E) / E	0,033	1,800	1,216	0,218
CVKOP	O	5,000	0,000	2,000	3,000
	E	0,409	0,273	2,636	6,682
	(O-E) / E	51,520	0,273	0,154	2,029
CVFG	O	1,000	2,000	12,000	37,000
	E	2,127	1,418	13,709	34,745
	(O-E) / E	0,597	0,239	0,213	0,146

Tabela 49.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Had* lokusa populacija vrste *Cheilosia vernalis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel			
		<i>k</i>	<i>o</i>	<i>p</i>	<i>s</i>
CVMOR	O	6,000	46,000	0,000	0,000
	E	2,935	41,516	5,032	2,516
	(O-E) / E	3,199	0,484	5,032	2,516
CVDUR	O	1,000	39,000	2,000	2,000
	E	2,484	35,129	4,258	2,129
	(O-E) / E	0,886	0,427	1,197	0,008
CVKOP	O	0,000	7,000	0,000	1,000
	E	0,452	6,387	0,774	0,387
	(O-E) / E	0,452	0,059	0,774	0,970
CVFG	O	0,000	7,000	10,000	3,000
	E	1,129	15,968	1,935	0,968
	(O-E) / E	1,129	5,036	33,602	4,268

Tabela 50.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Hk-2* i *Hk-3* lokusa populacija vrste *Cheilosia vernalis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>e</i>	<i>f</i>
CVMOR	O	12,000	44,000
	E	4,098	51,902
	(O-E) / E	15,240	1,203
CVDUR	O	0,000	52,000
	E	3,805	48,195
	(O-E) / E	3,805	0,3000
CVKOP	O	0,000	6,000
	E	0,439	5,561
	(O-E) / E	0,439	0,035
CVFG	O	0,000	50,000
	E	3,659	46,341
	(O-E) / E	3,659	0,289

Tabela 51.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Idh-2* lokusa populacija vrste *Cheilosia vernalis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>e</i>	<i>g</i>
CVMOR	O	70,000	0,000
	E	68,720	1,280
	(O-E) / E	0,024	1,280
CVDUR	O	34,000	2,000
	E	35,341	0,659
	(O-E) / E	0,051	2,733
CVKOP	O	8,000	0,000
	E	7,854	0,146
	(O-E) / E	0,003	0,146
CVFG	O	49,000	1,000
	E	49,085	0,915
	(O-E) / E	0,000	0,008

Tabela 52.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Mdh-1* lokusa populacija vrste *Cheilosia vernalis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>a</i>	<i>b</i>
CVMOR	O	92,000	0,000
	E	85,369	6,631
	(O-E) / E	0,515	6,631
CVDUR	O	54,000	14,000
	E	63,099	4,901
	(O-E) / E	1,312	16,894
CVKOP	O	8,000	2,000
	E	9,279	0,721
	(O-E) / E	0,176	2,271
CVFG	O	52,000	0,000
	E	48,252	3,748
	(O-E) / E	0,291	3,748

Tabela 53.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Mdh-2* lokusa populacija vrste *Cheilosia vernalis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel		
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>
CVMOR	O	0,000	90,000	0,000
	E	3,303	85,046	1,651
	(O-E) / E	3,303	0,289	1,651
CVDUR	O	0,000	68,000	0,000
	E	2,495	64,257	1,248
	(O-E) / E	2,495	0,218	1,248
CVKOP	O	0,000	8,000	4,000
	E	0,440	11,339	0,220
	(O-E) / E	0,440	0,983	64,887
CVFG	O	8,000	40,000	0,000
	E	1,761	45,358	0,881
	(O-E) / E	22,095	0,633	0,881

## Prilog D

Tabela 54.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Pgm* lokusa populacija vrste *Cheilosia vernalis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel			
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>e</i>
CVMOR	O	0,000	0,000	86,000	0,000
	E	1,206	4,421	65,505	14,869
	(O-E) / E	1,206	4,421	6,413	14,869
CVDUR	O	1,000	9,000	51,000	7,000
	E	0,953	3,495	51,794	11,757
	(O-E) / E	0,001	8,669	0,012	1,925
CVKOP	O	2,000	0,000	4,000	4,000
	E	0,140	0,514	7,617	1,729
	(O-E) / E	24,674	0,514	1,717	2,983
CVFG	O	0,000	2,000	22,000	26,000
	E	0,701	2,570	38,084	8,645
	(O-E) / E	0,701	0,126	6,793	34,842

Tabela 55.  $\chi^2$  test razlike frekvencija alela *Sod-1* lokusa populacija vrste *Cheilosia vernalis* (O: dobijena frekvencija; E: očekivana frekvencija)

Populacija		Alel	
		<i>a</i>	<i>c</i>
CVMOR	O	8,000	0,000
	E	7,667	0,333
	(O-E) / E	0,014	0,333
CVDUR	O	2,000	0,000
	E	1,917	0,083
	(O-E) / E	0,004	0,083
CVKOP	O	34,000	0,000
	E	34,000	0,083
	(O-E) / E	0,007	0,083
CVFG	O		2,000
	E		1,500
	(O-E) / E		0,167

## PRILOG E

Genetička bliskost po lokusima između konspecifičkih populacija i vrsta roda *Merodon*Tabela 1. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Aat* lokusa između populacija vrsta *ruficornis* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	ADUR	-									
2.	CDUB	0,000	-								
3.	CVP	0,000	1,000	-							
4.	CMAV	0,000	1,000	1,000	-						
5.	LDUB	0,000	0,000	0,000	0,000	-					
6.	LPIN	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000	-				
7.	REDUB	0,768	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-			
8.	REDUR	0,768	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000	-		
9.	RUVP	0,640	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-	
10.	RUDUB	0,850	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,316	0,316	0,949	-
11.	RUDUR	0,996	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,70	0,70	0,707	0,894

Tabela 2. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Fum* lokusa između populacija vrsta *ruficornis* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	ADUR	-									
2.	CDUB	0,000	-								
3.	CVP	0,000	1,000	-							
4.	CMAV	0,000	1,000	1,000	-						
5.	LDUB	1,000	0,000	0,000	0,000	-					
6.	LPIN	1,000	0,000	0,000	0,000	1,000	-				
7.	REDUB	1,000	0,000	0,000	0,000	1,000	1,000	-			
8.	REDUR	1,000	0,000	0,000	0,000	1,000	1,000	1,000	-		
9.	RUVP	1,000	0,000	0,000	0,000	1,000	1,000	1,000	1,000	-	
10.	RUDUB	1,000	0,000	0,000	0,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	-
11.	RUDUR	1,000	0,000	0,000	0,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000

Tabela 3. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Gpd-1* lokusa između populacija vrsta *ruficornis* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	ADUR	-									
2.	CDUB	0,831	-								
3.	CVP	0,755	0,707	-							
4.	CMAV	0,755	0,707	1,000	-						
5.	LDUB	0,963	0,686	0,808	0,808	-					
6.	LPIN	0,504	0,000	0,000	0,000	0,566	-				
7.	REDUB	0,768	0,956	0,477	0,477	0,572	0,080	-			
8.	REDUR	0,755	0,707	1,000	1,000	0,808	0,000	0,477	-		
9.	RUVP	0,755	0,707	1,000	1,000	0,808	0,000	0,477	1,000	-	
10.	RUDUB	0,835	0,394	0,477	0,477	0,894	0,875	0,367	0,477	0,477	-
11.	RUDUR	0,600	0,632	0,000	0,000	0,398	0,447	0,818	0,000	0,000	0,463

Tabela 4. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Gpd-2* lokusa između populacija vrsta *ruficornis* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	ADUR	-									
2.	CDUB	1,000	-								
3.	CVP	1,000	1,000	-							
4.	CMAV	1,000	1,000	1,000	-						
5.	LDUB	0,914	0,914	0,914	0,914	-					
6.	LPIN	0,994	0,994	0,994	0,994	0,953	-				
7.	REDUB	1,000	1,000	1,000	1,000	0,914	0,994	-			
8.	REDUR	1,000	1,000	1,000	1,000	0,914	0,994	1,000	-		
9.	RUVP	1,000	1,000	1,000	1,000	0,914	0,994	1,000	1,000	-	
10.	RUDUB	0,992	0,992	0,992	0,992	0,959	1,000	0,992	0,992	0,992	-
11.	RUDUR	1,000	1,000	1,000	1,000	0,914	0,994	1,000	1,000	1,000	0,992

## Prilog E

Tabela 5. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Gpi* lokusa između populacija vrsta *ruficornis* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	ADUR	-									
2.	CDUB	0,147	-								
3.	CVP	0,147	1,000	-							
4.	CMAV	0,147	1,000	1,000	-						
5.	LDUB	0,143	0,974	0,974	0,974	-					
6.	LPIN	0,145	0,990	0,990	0,990	0,996	-				
7.	REDUB	0,147	1,000	1,000	1,000	0,974	0,990	-			
8.	REDUR	0,146	0,998	0,990	0,998	0,972	0,988	0,990	-		
9.	RUVP	0,989	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-	
10.	RUDUB	0,986	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,997	-
11.	RUDUR	0,989	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000	0,997

Tabela 6. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Had* lokusa između populacija vrsta *ruficornis* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	ADUR	-									
2.	CDUB	0,094	-								
3.	CVP	0,094	0,996	-							
4.	CMAV	0,094	0,996	1,000	-						
5.	LDUB	0,006	0,061	0,061	0,061	-					
6.	LPIN	0,000	0,000	0,000	0,000	0,980	-				
7.	REDUB	0,092	0,991	0,976	0,976	0,106	0,048	-			
8.	REDUR	0,092	0,990	0,978	0,978	0,173	0,115	0,997	-		
9.	RUVP	0,000	0,000	0,000	0,000	0,980	1,000	0,048	0,115	-	
10.	RUDUB	0,004	0,045	0,045	0,045	0,982	0,994	0,091	0,159	0,994	-
11.	RUDUR	0,000	0,000	0,000	0,000	0,980	1,000	0,048	0,115	1,000	0,994

Tabela 7. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Hk* lokusa između populacija vrsta *ruficornis* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	ADUR	-									
2.	CDUB	0,832	-								
3.	CVP	0,832	1,000	-							
4.	CMAV	0,832	1,000	1,000	-						
5.	LDUB	0,000	0,000	0,000	0,000	-					
6.	LPIN	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000	-				
7.	REDUB	0,867	0,995	0,995	0,995	0,071	0,071	-			
8.	REDUR	0,832	1,000	1,000	1,000	0,000	0,000	0,995	-		
9.	RUVP	0,832	1,000	1,000	1,000	0,000	0,000	0,995	1,000	-	
10.	RUDUB	0,891	0,993	0,993	0,993	0,000	0,000	0,996	0,993	0,993	-
11.	RUDUR	0,942	0,970	0,970	0,970	0,000	0,000	0,982	0,970	0,970	0,992

Tabela 8. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Mdh-2* lokusa između populacija vrsta *ruficornis* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	ADUR	-									
2.	CDUB	0,000	-								
3.	CVP	0,000	1,000	-							
4.	CMAV	0,000	1,000	1,000	-						
5.	LDUB	0,092	0,000	0,000	0,000	-					
6.	LPIN	0,000	0,000	0,000	0,000	0,993	-				
7.	REDUB	1,000	0,000	0,000	0,000	0,092	0,000	-			
8.	REDUR	1,000	0,000	0,000	0,000	0,092	0,000	1,000	-		
9.	RUVP	1,000	0,000	0,000	0,000	0,092	0,000	1,000	1,000	-	
10.	RUDUB	0,997	0,000	0,000	0,000	0,171	0,080	0,997	0,997	0,997	-
11.	RUDUR	1,000	0,000	0,000	0,000	0,092	0,000	1,000	1,000	1,000	0,997

Tabela 9. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Me* lokusa između populacija vrsta *ruficornis* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	ADUR	-									
2.	CDUB	0,202	-								
3.	CVP	0,307	0,834	-							
4.	CMAV	0,838	0,192	0,333	-						
5.	LDUB	0,686	0,034	0,060	0,179	-					
6.	LPIN	0,918	0,107	0,185	0,555	0,918	-				
7.	REDUB	0,160	0,980	0,707	0,141	0,025	0,078	-			
8.	REDUR	0,042	0,976	0,724	0,000	0,000	0,000	0,986	-		
9.	RUVP	0,993	0,172	0,298	0,894	0,600	0,868	0,126	0,000	-	
10.	RUDUB	0,821	0,651	0,620	0,845	0,317	0,609	0,622	0,505	0,832	-
11.	RUDUR	0,935	0,464	0,503	0,905	0,458	0,753	0,426	0,300	0,944	0,968

Tabela 10. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Pgm* lokusa između populacija vrsta *ruficornis* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	ADUR	-									
2.	CDUB	0,371	-								
3.	CVP	0,010	0,901	-							
4.	CMAV	0,000	0,928	0,970	-						
5.	LDUB	0,637	0,541	0,404	0,333	-					
6.	LPIN	0,566	0,199	0,194	0,000	0,767	-				
7.	REDUB	0,735	0,877	0,642	0,662	0,771	0,432	-			
8.	REDUR	0,686	0,698	0,481	0,479	0,950	0,566	0,900	-		
9.	RUVP	0,989	0,368	0,000	0,000	0,706	0,567	0,749	0,754	-	
10.	RUDUB	0,905	0,680	0,417	0,374	0,805	0,679	0,918	0,848	0,898	-
11.	RUDUR	0,483	0,166	0,217	0,000	0,577	0,956	0,329	0,367	0,443	0,602

Tabela 11. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Sod-1* lokusa između populacija vrsta *ruficornis* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	ADUR	-									
2.	CDUB	1,000	-								
3.	CVP	1,000	1,000	-							
4.	CMAV	1,000	1,000	1,000	-						
5.	LDUB	1,000	1,000	1,000	1,000	-					
6.	LPIN	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	-				
7.	REDUB	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-			
8.	REDUR	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000	-		
9.	RUVP	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,000	0,000	-	
10.	RUDUB	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,000	0,000	1,000	-
11.	RUDUR	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,000	0,000	1,000	1,000

Tabela 12. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Aat* lokusa između populacija vrsta *aeneus* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	AEADUR	-									
2.	AEAMOR	1,000	-								
3.	AEBKOP	1,000	1,000	-							
4.	AECDUR	0,243	0,243	0,243	-						
5.	AECMOR	0,196	0,196	0,196	0,999	-					
6.	CAKOP	1,000	1,000	1,000	0,243	0,196	-				
7.	CAŠAR	1,000	1,000	1,000	0,243	0,196	1,000	-			
8.	CBDUR	1,000	1,000	1,000	0,242	0,196	1,000	1,000	-		
9.	CBPRO	1,000	1,000	1,000	0,243	0,196	1,000	1,000	1,000	-	
10.	DEKOP	1,000	1,000	1,000	0,243	0,196	1,000	1,000	1,000	1,000	-
11.	FUMOR	0,000	0,000	0,000	0,970	0,981	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

## Prilog E

Tabela 13. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Fum* lokusa između populacija vrsta *aeneus* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	AEADUR	-									
2.	AEAMOR	0,995	-								
3.	AEBKOP	0,995	1,000	-							
4.	AECDUR	0,995	1,000	1,000	-						
5.	AECMOR	0,995	1,000	1,000	1,000	-					
6.	CAKOP	0,995	1,000	1,000	1,000	1,000	-				
7.	CAŠAR	0,995	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	-			
8.	CBDUR	0,995	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	-		
9.	CBPRO	0,975	0,949	0,949	0,949	0,949	0,949	0,949	0,949	-	
10.	DEKOP	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-
11.	FUMOR	0,100	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,316	0,000

Tabela 14. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Gpd-2* lokusa između populacija vrsta *aeneus* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	AEADUR	-									
2.	AEAMOR	1,000	-								
3.	AEBKOP	1,000	1,000	-							
4.	AECDUR	1,000	1,000	1,000	-						
5.	AECMOR	1,000	1,000	1,000	1,000	-					
6.	CAKOP	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	-				
7.	CAŠAR	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	-			
8.	CBDUR	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	-		
9.	CBPRO	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	-	
10.	DEKOP	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-
11.	FUMOR	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

Tabela 15. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Gpi* lokusa između populacija vrsta *aeneus* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	AEADUR	-									
2.	AEAMOR	0,997	-								
3.	AEBKOP	0,931	0,955	-							
4.	AECDUR	0,936	0,90	0,743	-						
5.	AECMOR	0,938	0,952	0,954	0,802	-					
6.	CAKOP	0,967	0,945	0,806	0,995	0,851	-				
7.	CAŠAR	0,994	0,982	0,883	0,970	0,907	0,989	-			
8.	CBDUR	0,936	0,908	0,743	1,000	0,802	0,995	0,970	-		
9.	CBPRO	0,351	0,419	0,669	0,000	0,535	0,100	0,243	0,000	-	
10.	DEKOP	0,124	0,120	0,098	0,132	0,371	0,132	0,128	0,132	0,000	-
11.	FUMOR	0,880	0,865	0,756	0,885	0,906	0,895	0,894	0,884	0,147	0,555

Tabela 16. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Had* lokusa između populacija vrsta *aeneus* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	AEADUR	-									
2.	AEAMOR	1,000	-								
3.	AEBKOP	1,000	1,000	-							
4.	AECDUR	0,000	0,000	0,000	-						
5.	AECMOR	0,000	0,000	0,000	0,998	-					
6.	CAKOP	0,930	0,930	0,930	0,368	0,368	-				
7.	CAŠAR	0,70	0,707	0,707	0,706	0,707	0,918	-			
8.	CBDUR	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-		
9.	CBPRO	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000	-	
10.	DEKOP	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-
11.	FUMOR	0,000	0,000	0,000	0,194	0,132	0,049	0,093	0,014	0,000	0,000



## Prilog E

Tabela 21. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Me* lokusa između populacija vrsta *aeneus* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	AEADUR	-									
2.	AEAMOR	0,995	-								
3.	AEBKOP	0,999	0,994	-							
4.	AECDUR	0,099	0,000	0,098	-						
5.	AECMOR	0,66	0,000	0,066	0,754	-					
6.	CAKOP	0,353	0,258	0,352	0,966	0,714	-				
7.	CAŠAR	0,000	0,000	0,000	0,141	0,667	0,111	-			
8.	CBDUR	0,100	0,000	0,099	0,990	0,667	0,960	0,000	-		
9.	CBPRO	0,044	0,000	0,044	0,569	0,894	0,528	0,894	0,447	-	
10.	DEKOP	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-
11.	FUMOR	0,111	0,070	0,111	0,414	0,581	0,419	0,000	0,418	0,187	0,000

Tabela 22. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Pgm* lokusa između populacija vrsta *aeneus* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	AEADUR	-									
2.	AEAMOR	1,000	-								
3.	AEBKOP	0,000	0,000	-							
4.	AECDUR	0,342	0,342	0,000	-						
5.	AECMOR	0,000	0,000	0,000	0,940	-					
6.	CAKOP	0,795	0,795	0,000	0,841	0,606	-				
7.	CAŠAR	1,000	1,000	0,000	0,342	0,000	0,795	-			
8.	CBDUR	1,000	1,000	0,000	0,342	0,000	0,795	1,000	-		
9.	CBPRO	1,000	1,000	0,000	0,342	0,000	0,795	1,000	1,000	-	
10.	DEKOP	0,000	0,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-
11.	FUMOR	1,000	1,000	0,000	0,342	0,000	0,795	1,000	1,000	1,000	0,000

Tabela 23. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Sod-1* lokusa između populacija vrsta *aeneus* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	AEADUR	-									
2.	AEAMOR	0,839	-								
3.	AEBKOP	0,986	0,738	-							
4.	AECDUR	0,000	0,000	0,000	-						
5.	AECMOR	0,000	0,000	0,000	0,999	-					
6.	CAKOP	0,000	0,000	0,000	0,364	0,316	-				
7.	CAŠAR	0,000	0,000	0,000	0,364	0,316	1,000	-			
8.	CBDUR	0,000	0,000	0,000	0,364	0,316	1,000	1,000	-		
9.	CBPRO	0,000	0,000	0,000	0,742	0,707	0,894	0,894	0,894	-	
10.	DEKOP	0,000	0,000	0,000	0,931	0,949	0,000	0,000	0,000	0,447	-
11.	FUMOR	0,985	0,737	0,998	0,052	0,053	0,000	0,000	0,000	0,025	0,055

Tabela 24. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Aat* lokusa između populacija vrsta *avidus* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.
1.	AAMOR	-					
2.	AADUB	1,000	-				
3.	AAPIN	1,000	1,000	-			
4.	ABDUB	0,100	0,100	0,100	-		
5.	ABDUR	0,000	0,000	0,000	0,995	-	
6.	ABMAV	0,000	0,000	0,000	0,995	1,000	-
7.	ABPIN	0,091	0,091	0,091	1,000	0,996	0,996

Tabela 25. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Ao* lokusa između populacija vrsta *avidus* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.
1.	AAMOR	-					
2.	AADUB	0,805	-				
3.	AAPIN	0,999	0,833	-			
4.	ABDUB	0,596	0,904	0,630	-		
5.	ABDUR	0,684	0,981	0,719	0,935	-	
6.	ABMAV	0,855	0,989	0,879	0,911	0,957	-
7.	ABPIN	0,987	0,886	0,994	0,702	0,790	0,925

Tabela 26. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Gpd-2* lokusa između populacija vrsta *avidus* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.
1.	AAMOR	-					
2.	AADUB	0,997	-				
3.	AAPIN	0,981	0,978	-			
4.	ABDUB	1,000	0,997	0,981	-		
5.	ABDUR	1,000	0,997	0,981	1,000	-	
6.	ABMAV	1,000	0,997	0,981	1,000	1,000	-
7.	ABPIN	1,000	0,997	0,981	1,000	1,000	1,000

Tabela 27. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Gpi* lokusa između populacija vrsta *avidus* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.
1.	AAMOR	-					
2.	AADUB	0,998	-				
3.	AAPIN	0,316	0,316	-			
4.	ABDUB	0,995	0,992	0,399	-		
5.	ABDUR	0,955	0,943	0,522	0,978	-	
6.	ABMAV	0,495	0,482	0,952	0,575	0,709	-
7.	ABPIN	0,090	0,091	0,973	0,180	0,320	0,883

Tabela 28. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Had* lokusa između populacija vrsta *avidus* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.
1.	AAMOR	-					
2.	AADUB	0,999	-				
3.	AAPIN	0,998	0,997	-			
4.	ABDUB	0,995	0,990	0,987	-		
5.	ABDUR	0,995	0,990	0,987	1,000	-	
6.	ABMAV	0,999	1,000	0,997	0,990	0,990	-
7.	ABPIN	0,979	0,970	0,967	0,995	0,995	0,970

Tabela 29. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Idh-2* lokusa između populacija vrsta *avidus* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.
1.	AAMOR	-					
2.	AADUB	1,000	-				
3.	AAPIN	1,000	1,000	-			
4.	ABDUB	0,000	0,000	0,000	-		
5.	ABDUR	0,000	0,000	0,000	1,000	-	
6.	ABMAV	0,000	0,000	0,000	1,000	1,000	-
7.	ABPIN	0,000	0,000	0,000	1,000	1,000	1,000

## Prilog E

Tabela 30. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Mdh-2* lokusa između populacija vrsta *avidus* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.
1.	AAMOR	-					
2.	AADUB	0,986	-				
3.	AAPIN	1,000	0,986	-			
4.	ABDUB	1,000	0,986	1,000	-		
5.	ABDUR	1,000	0,986	1,000	1,000	-	
6.	ABMAV	1,000	0,986	1,000	1,000	1,000	-
7.	ABPIN	1,000	0,986	1,000	1,000	1,000	1,000

Tabela 31. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Me* lokusa između populacija vrsta *avidus* grupe

Populacije		1.	2.	3.	4.	5.	6.
1.	AAMOR	-					
2.	AADUB	0,802	-				
3.	AAPIN	0,802	1,000	-			
4.	ABDUB	0,952	0,908	0,908	-		
5.	ABDUR	0,956	0,894	0,894	1,000	-	
6.	ABMAV	0,535	0,000	0,000	0,419	0,447	-
7.	ABPIN	0,907	0,970	0,970	0,982	0,976	0,243

Tabela 32. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Gpi* lokusa između populacija vrste *Cheilosia vernalis*

Populacije		1.	2.	3.
1.	CVMOR	-		
2.	CVDUR	0,982	-	
3.	CVKOP	0,563	0,633	-
4.	CVFG	1,000	0,982	0,583

Tabela 33. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Had* lokusa između populacija vrste *Cheilosia vernalis*

Populacije		1.	2.	3.
1.	CVMOR	-		
2.	CVDUR	0,992	-	
3.	CVKOP	0,982	0,994	-
4.	CVFG	0,552	0,608	0,585

Tabela 34. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Hk* lokusa između populacija vrste *Cheilosia vernalis*

Populacije		1.	2.	3.
1.	CVMOR	-		
2.	CVDUR	0,965	-	
3.	CVKOP	0,965	1,000	-
4.	CVFG	0,965	1,000	1,000

Tabela 35. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Idh-2* lokusa između populacija vrste *Cheilosia vernalis*

Populacije		1.	2.	3.
1.	CVMOR	-		
2.	CVDUR	0,998	-	
3.	CVKOP	1,000	0,998	-
4.	CVFG	1,000	0,999	1,000

Tabela 36. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Mdh-1* lokusa između populacija vrste *Cheilosia vernalis*

Populacije		1.	2.	3.
1.	CVMOR	-		
2.	CVDUR	0,968	-	
3.	CVKOP	0,970	1,000	-
4.	CVFG	1,000	0,968	0,970

Tabela 37. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Mdh-2* lokusa između populacija vrste *Cheilosia vernalis*

Populacije		1.	2.	3.
1.	CVMOR	-		
2.	CVDUR	1,000	-	
3.	CVKOP	0,894	0,894	-
4.	CVFG	0,981	0,981	0,938

Tabela 38. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Pgm* lokusa između populacija vrste *Cheilosia vernalis*

Populacije		1.	2.	3.
1.	CVMOR	-		
2.	CVDUR	0,976	-	
3.	CVKOP	0,667	0,746	-
4.	CVFG	0,645	0,741	0,938

Tabela 39. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Sod-1* lokusa između populacija vrste *Cheilosia vernalis*

Populacije		1.	2.	3.
1.	CVMOR	-		
2.	CVDUR	1,000	-	
3.	CVKOP	1,000	1,000	-
4.	CVFG	0,998	0,998	0,998







Tabela 43. Genetička bliskost (I; Nei, 1972) *Gpi* lokusa između populacija vrsta roda *Merodon*

		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1.	ADUR	-									
2.	CDUB	0,147	-								
3.	CVP	0,147	1,000	-							
4.	CMAV	0,147	1,000	1,000	-						
5.	LDUB	0,143	0,974	0,974	0,996	-					
6.	LPIN	0,145	0,990	0,990	0,974	0,996	-				
7.	REDUB	0,147	1,000	1,000	0,972	0,974	0,990	-			
8.	REDUR	0,146	0,998	0,998	0,000	0,972	0,988	0,999	-		
9.	RUVP	0,989	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-	
10.	RUDUB	0,986	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,997	-
11.	RUDUR	0,989	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000	0,997
12.	AADUR	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
13.	AEAMOR	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
14.	AEBKOP	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
15.	AECDUR	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
16.	AECMOR	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
17.	CAKOP	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
18.	CAŠAR	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
19.	CBDUR	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
20.	CBPRO	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
21.	DEKOP	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
22.	FUMOR	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
23.	AAMOR	0,058	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,059	0,059
24.	AADUB	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
25.	AAPIN	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
26.	ABDUB	0,089	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,090	0,090
27.	ABDUR	0,233	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,236	0,236
28.	ABMAV	0,238	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,241	0,241
29.	ABPIN	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

Tabela 43. (nastavak)

		11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.
11.	RUDUR	-									
12.	AADUR	0,000	-								
13.	AEAMOR	0,000	0,997	-							
14.	AEBKOP	0,000	0,931	0,955	-						
15.	AECDUR	0,000	0,936	0,908	0,743	-					
16.	AECMOR	0,000	0,938	0,952	0,954	0,802	-				
17.	CAKOP	0,000	0,967	0,945	0,806	0,995	0,851	-			
18.	CAŠAR	0,000	0,994	0,982	0,883	0,970	0,907	0,989	-		
19.	CBDUR	0,000	0,936	0,908	0,743	1,000	0,802	0,995	0,970	-	
20.	CBPRO	0,000	0,351	0,419	0,669	0,000	0,535	0,100	0,243	0,000	-
21.	DEKOP	0,000	0,124	0,120	0,098	0,132	0,371	0,132	0,128	0,132	0,000
22.	FUMOR	0,000	0,880	0,865	0,756	0,885	0,906	0,895	0,894	0,884	0,147
23.	AAMOR	0,059	0,935	0,906	0,742	0,998	0,800	0,993	0,968	0,998	0,000
24.	AADUB	0,000	0,936	0,908	0,743	1,000	0,802	0,995	0,970	1,000	0,000
25.	AAPIN	0,000	0,296	0,287	0,235	0,316	0,507	0,315	0,307	0,316	0,000
26.	ABDUB	0,090	0,929	0,901	0,737	0,992	0,819	0,987	0,962	0,992	0,000
27.	ABDUR	0,236	0,883	0,856	0,701	0,943	0,819	0,938	0,915	0,943	0,000
28.	ABMAV	0,241	0,451	0,437	0,358	0,482	0,611	0,479	0,467	0,481	0,000
29.	ABPIN	0,000	0,085	0,082	0,067	0,091	0,339	0,090	0,088	0,091	0,000

Tabela 43. (nastavak)

		21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.	28.	29.
21.	DEKOP	-	0,555	0,132	0,132	0,982	0,220	0,358	0,899	0,999
22.	FUMOR	-	-	0,883	0,885	0,699	0,917	0,938	0,79	0,521

















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:  
VR Doktorska disertacija

Autor:  
AU Mr Vesna Milankov

Mentor:  
MN Dr Smiljka Šimić

Naslov rada:  
NR »Evolucionni odnosi vrsta *ruficornis* i *aeneus* grupa roda *Merodon* Meigen, 1803 (Diptera: Syrphidae)»

Jezik publikacije:  
JP Srpski

Jezik izvoda:  
JI Srpski/Engleski

Zemlja publikovanja:  
ZP Jugoslavija

Uže geografsko područje:  
UGP Srbija

Godina:  
GO 2000

Izdavač:  
IZ Autorski reprint

Mesto i adresa:  
MA Novi Sad, Trg Dositeja Obradovića 2

Fizički opis rada:  
FO (broj poglavlja/strana/literaturnih citata/tabela/slika/grafikona/priloga)  
8 148 159 237 48 65

Naučna oblast:  
NO Biologija

Naučna disciplina:  
ND Evolucionna sistematika

Predmetna odrednica/Ključne reči:  
PO Alozimi, *Merodon*, Syrphidae

UDK

čuva se:  
U biblioteci Prirodno-matematičkog fakulteta u Novom Sadu  
21000 Novi Sad, Trg D. Obradovića 3, Jugoslavija

Važna napomena:

VN

Nema

Izvod:

IZ U radu, metodom PAGE (poliakrilamid gel elektroforeze), analizirana je gensko-enzimska varijabilnost 11 populacija vrsta *ruficornis* grupe: *M. ruficornis*, *M. armipes*, *M. crymensis*, *M. loewi* i *M. recurvus*; 11 populacija vrsta *aeneus* grupe: *M. aeneus*: *M. aeneus* A, *M. aeneus* B, *M. aeneus* C, *M. cinereus* A, *M. cinereus* B, *M. funestus* i *M. desuturinus*; 7 populacija *avidus* grupe (*M. avidus* A i *M. avidus* B) roda *Merodon* i 4 populacije vrste *Cheilosia vernalis* sa teritorije Balkanskog poluostrva. Analizirana je varijabilnost alozima determinisanih alelima 17 lokusa (*Aat*, *Fum*, *Gpd-1*, *Gpd-2*, *Gpi*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-1*, *Idh-2*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sod-3*) vrsta *ruficornis* grupe, 15 lokusa (*Aat*, *Fum*, *Gpd-2*, *Gpi*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-2*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sod-3*) *aeneus* grupe, 16 lokusa (*Aat*, *Ao*, *Fum*, *Gpd-2*, *Gpi*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-2*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sod-3*) *avidus* grupe i 12 lokusa (*Fum*, *Gpd-2*, *Gpi*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-1*, *Idh-2*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Pgm*, *Sod-1*) populacija vrste *Ch. vernalis*.

Populaciono-genetičkom analizom vrsta *ruficornis* grupe utvrđen je dijagnostički značaj *Aat*, *Fum*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm* i *Sod-1* lokusa. Species-specifičnim alelima identifikovane su vrste i formiran genetičko-biohemijski dihotomi ključ. Analizom alozimske varijabilnosti populacija vrsta *aeneus* grupe registrovani su kriptični taksoni: *M. aeneus* A, *M. aeneus* B, *M. aeneus* C, *M. cinereus* A i *M. cinereus* B. U simpatričkim i alohronim populacijama vrsta *M. aeneus* A i *M. aeneus* C registrovani su dijagnostički *Had*, *Sod-1*, *Me*, *Aat* i *Pgm* lokusi. Analizom PGM zimograma, u okviru prethodno definisane "prolečne generacije" determinisana je populacija sa Kopaonika taksona *M. aeneus* B *aeneus* kompleksa. Determinacija kriptičnih taksona *M. cinereus* A i *M. cinereus* B izvršena je na osnovu species-specifičnih genotipova *Had* lokusa. Najveći broj dijagnostičkih lokusa registrovan je između vrsta *M. desuturinus* i *M. funestus*, kao i između navedenih vrsta i ostalih vrsta *aeneus* kompleksa. Utvrđen je i dijagnostički značaj većine analiziranih lokusa: *Aat*, *Fum*, *Gpd-2*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-2*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm* i *Sod-1*. Na osnovu genetičkih markera *Aat* i *Idh-2* lokusa i dijagnostičkih morfoloških karaktera identifikovane su sestrinske vrste *M. avidus* A i *M. avidus* B.

Stepen genetičke diferencijacije između vrsta u okviru *ruficornis* i *aeneus* grupa bio je veći u odnosu na blisko srodne vrste *aeneus* i *cinereus* kompleksa i sestrinskih vrsta *avidus* grupe. Na genetičku identičnost ukazuje 52,94% (*ruficornis* grupa) i 55,56% (*aeneus* grupa) vrednosti genetičke bliskosti po lokusu, odnosno, potpuna genetička različitost registrovana je u 25,41% (*ruficornis* grupa) i 25,49% (*aeneus* grupa) analiza.

Na osnovu prosečne genetičke bliskosti i klaster analize u okviru *ruficornis* grupe diferencirana je grupa blisko srodnih vrsta *M. armipes*, *M. ruficornis* i *M. recurvus* u odnosu na genetički udaljene vrste, *M. crymensis* i *M. loewi*. Dendrogramom genetičkih odnosa između vrsta *aeneus* grupe formirana je monofiletska grupa vrsta *aeneus* i *cinereus* kompleksa, nasuprot genetički udaljenim vrstama *M. funestus* i *M. desuturinus*.

Utvrđena je veća zastupljenost vrednosti genetičke bliskosti po lokusu, mere genetičke identičnosti (37,44%) i manji procenat pokazatelja genetičke različitosti (47,80%) između vrsta *aeneus* i *avidus* grupa u odnosu na vrste *ruficornis* i *avidus* grupe (29,84% i 58,09%). Na visok stepen genetičkih razlika između kongeneričkih vrsta roda *Merodon* ukazuje najveća procentualna zastupljenost vrednosti genetičke bliskosti po lokusu, pokazatelja genetičke različitosti (62,01%) i mali stepen genetičke identičnosti (26,84%).

Utvrđen je pleziomorfni karakter *Gpi* (*Gpi<sup>il</sup>*), *Hk-2*, *Hk-3* (*Hk<sup>c</sup>*) i *Mdh-2* (*Mdh-2<sup>e</sup>*) lokusa vrsta *ruficornis*, *aeneus* i *avidus* grupa roda *Merodon*, kao i predački aleli *Gpi<sup>i</sup>*, *Gpi<sup>l</sup>*, i *Pgm<sup>f</sup>* vrsta *avidus* i *aeneus* grupa. Poređenjem alozima determinisanih alelima 10 lokusa populacija vrste *Cheilosia vernalis*, suprageneričke *out* vrste, i populacija vrsta roda *Merodon*, registrovani su identični aleli samo u *Fum* i *Pgm* lokusima.

Datum prihvatanja teme od NN veća:

DP

1. 11. 2000. godine

Datum odbrane:

DO

Članovi komisije (Naučni stepen/ime i prezime/zvanje/fakultet):

KO

Predsednik: Dr Marko Anđelković, redovni profesor, Biološki fakultet, Beograd

Član: Dr Smiljka Šimić, redovni profesor, PMF, Novi Sad

Član: Dr Ante Vujić, docent, PMF, Novi Sad

UNIVERSITY OF NOVI SAD  
FACULTY OF NATURAL SCIENCES & MATHEMATICS  
KEY WORDS DOCUMENTATION

Accession number:  
ANO  
Identification number:  
INO  
Document type:  
DT Monographic publication  
Type of record:  
TR Textual material, printed  
Contents code:  
CC Master of Science Thesis  
Author:  
AU Mr Vesna Milankov  
Menthor:  
MN Dr Smiljka Šimić  
Title:  
TI "Evolutionary relationships of the *ruficornis* and *aeneus* groups of species of the genus *Merodon* Meigen, 1803 (Diptera: Syrphidae)"

Language of text:  
LT Serbian  
Language of abstract:  
LA Serbian and English  
Country of publication:  
CP Yugoslavia  
Locality of publication:  
LP Serbia  
Publication year:  
PY 2000  
Publisher:  
PU Author reprint  
Publication place:  
PP Novi Sad, Trg Dositeja Obradovica 2  
Physicad description:  
PD (chapters/pages/literature/tables/pictures/graphs/additional lists)  
8 148 159 237 48 65

Scientific field:  
SF Biology  
Scientific discipline:  
SD Evolutionary systematics  
Subject/Key words:  
SKW Allozyme, *Merodon*, Syrphidae  
UC:  
Holding date:

HD

Faculty of Sciences & Mathematics Library, 21000 Novi Sad, Trg  
Obradovica 3, Yugoslavia

D.

Note:

N

No

Abstract:

**AB** Gene-enzyme variability of the *ruficornis* (11 populations: *M. ruficornis*, *M. armipes*, *M. crymensis*, *M. loewi* and *M. recurvus*), *aeneus* (11 populations: *M. aeneus*: *M. aeneus* A, *M. aeneus* B, *M. aeneus* C, *M. cinereus* A, *M. cinereus* B, *M. funestus* and *M. desuturinus*) and *avidus* (7 populations: *M. avidus* A and *M. avidus* B) groups of species of the genus *Merodon* and four *Cheilisia vernalis* populations from the Balkan peninsula was analyzed using PAGE (polyacrilamide electrophoresis). Allozyme variability of 17 loci in the *ruficornis* species group (*Aat*, *Fum*, *Gpd-1*, *Gpd-2*, *Gpi*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-1*, *Idh-2*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sod-3*), 17 loci in the *aeneus* species group (*Aat*, *Fum*, *Gpd-2*, *Gpi*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-2*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sod-3*), 16 loci in the *avidus* species group (*Aat*, *Idh-1*, *Fum*, *Gpd-2*, *Gpi*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-2*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sod-3*) and 12 loci in *Ch. vernalis* populations (*Fum*, *Gpd-2*, *Gpi*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-1*, *Idh-2*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Pgm*, *Sod-1*) was evaluated.

Diagnostic value of *Aat*, *Fum*, *Had*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm* and *Sod-1* loci was determined by the population-genetic analysis of the *ruficornis* species group. The species were identified using species-specific alleles and genetic-biochemical key was formed. Allozyme variability analysis of the *aeneus* species group populations enabled discrimination of the cryptic taxa: *M. aeneus* A, *M. aeneus* B, *M. aeneus* C, *M. cinereus* A and *M. cinereus* B. In sympatric and allochronic populations of the species *M. aeneus* A and *M. aeneus* diagnostic loci were observed (*Had*, *Sod-1*, *Me*, *Aat* and *Pgm*). Analysis of the PGM zymogram allowed the identification of the cryptic species *M. aeneus* B in the previously delineated "spring generation" from Kopaonik. Cryptic taxa *M. cinereus* A and *M. cinereus* B were discriminated based on the species-specific genotypes at the *Had* locus. The largest numbers of the diagnostic loci were registered for differentiating *M. desuturinus* and *M. funestus* species, and between these two and other species of the *aeneus* complex. Diagnostic value was recorded for the analyzed loci: *Aat*, *Fum*, *Gpd-2*, *Hk-2*, *Hk-3*, *Idh-2*, *Mdh-2*, *Me*, *Pgm* and *Sod-1*. Sibling species *M. avidus* A and *M. avidus* B were identified using genetic markers of *Aat* and *Idh-2* loci and diagnostic morphological characters.

The degree of genetic differentiation between the species of the *ruficornis* and the *aeneus* groups was higher comparing to closely related species of the *aeneus* and the *cinereus* complexes and sibling species of the *avidus* group. Out of the performed analyses, 52.94% (*ruficornis* group) and 55.56% (*aeneus* group) of the genetic identity values for loci point to genetic identity, while complete genetic difference was registered in 25.41% (*ruficornis* group) and 25.49% (*aeneus* group).

Average values of the genetic identity and cluster analysis enabled differentiating the groups of closely related (*M. armipes*, *M. ruficornis* and *M. recurvus*) and genetically distant species (*M. crymensis* and *M. loewi*) in the *ruficornis* group. Based on dendrogram of genetic relationships between the species of the *aeneus* group, monophyletic group of the *aeneus* and the *cinereus* complex species was formed, as opposed to genetically distant species *M. funestus* and *M. desuturinus*.

Genetic identity among loci between the *aeneus* and the *avidus* groups was higher (37.44%) while genetic distance was lower (47.80%) in comparison to the corresponding values for the *ruficornis* and the *avidus* groups of species (29.84% and 58.09%). High values of genetic difference (62.01%) and low values of genetic identity (26.84%) indicate great genetic difference between congeneric species of the genus *Merodon*.

Pleziomorphic character of *Gpi* ( $Gpi^j$ ), *Hk-2*, *Hk-3* ( $Hk^c$ ) and *Mdh-2* ( $Mdh-2^e$ ) loci in the *ruficornis*, *aeneus* and *avidus* species groups of the genus *Merodon* and ancestral alleles ( $Gpi^i$ ,  $Gpi^j$ ,  $Pgm^f$ ) in the *avidus* and the *aeneus* species groups were registered.

Comparison of allozymes of the suprageneric *out* species *Ch. vernalis* and the populations of the genus *Merodon* revealed identical alleles only in *Fum* and *Pgm* loci.

Accepted by the Scientific Board on: 1. 11. 2000. godine

ASB

Defended:

DE

Thesis defend board:

DB

(Degree/name/surname/title/faculty)

President:

Dr Marko Anđelković, Professor, Faculty of Natural  
Sciences, Belgrade

Member:

Dr Smiljka Šimić, Professor, Faculty of Natural Sciences &  
Mathematics, Novi Sad

Member:

Dr Ante Vujić, Associate Professor, Faculty of  
Natural Sciences & Mathematics, Novi Sad