

UNIVERZITET U BEOGRADU

BIOLOŠKI FAKULTET

mr Ana S. Mitrovski Bogdanović

**MOLEKULARNA I MORFOLOŠKA  
KARAKTERIZACIJA  
VRSTA IZ KOMPLEKSA  
*PRAON DORSALE-YOMENAE*  
(HYMENOPTERA, BRACONIDAE)**

Doktorska disertacija

Beograd, 2012.

UNIVERSITY OF BELGRADE

FACULTY OF BIOLOGY

MSci Ana S. Mitrovski Bogdanović

**MOLECULAR AND MORPHOLOGICAL  
CHARACTERIZATION IN  
*PRAON DORSALE-YOMENAE*  
SPECIES COMPLEX  
(HYMENOPTERA, BRACONIDAE)**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2012.

**MENTORI:**

dr Željko Tomanović, redovni profesor  
Univerzitet u Beogradu-Biološki Fakultet

dr Milana Mitrović, naučni saradnik  
Institut za zaštitu bilja i životnu sredinu, Zemun

**ČLANOVI KOMISIJE:**

dr Ana Ivanović, vanredni profesor  
Univerzitet u Beogradu- Biološki fakultet

dr Bela Blesić, docent  
Univerzitet u Kragujevcu- Prirodno-matematički fakultet

Dr Christoph Vorburger, SNF Förderungsprofessor  
ETH Zürich & EAWAG, Institute of Integrative Biology

**Datum odbrane doktorske disertacije:**

## ZAHVALNICA

Želela bih da se zahvalim svom mentoru prof. dr Željku Tomanoviću na nesebično pruženom znanju o parazitoidima, na svim korisnim idejama i sugestijama, na neverovatnom razumevanju i još većem strpljenju s kojim je vodio ovu disertaciju.

Veliku zahvalnost dugujem svojoj mentorki dr Milani Mitrović na nesebičnoj i ogromnoj pomoći prilikom učenja molekularnih metoda, na svim konstruktivnim predlozima i sugestijama, na prijateljskoj podršci i iskrenoj saradnji prilikom izrade disertacije.

Veliko hvala i dr Ani Ivanović na neverovatnoj pomoći prilikom rešavanja problematike koju sa sobom nosi morfometrija, za svo znanje koje mi je pružila prilikom statističke obrade podataka, i hvala joj na svim korisnim predlozima i sugestijama prilikom pisanja disertacije.

Iskrenu zahvalnost dugujem i dr Beli Blesiću i dr Christoph Vorburgeru kao članovima komisije koji su svojim korisnim sugestijama doprineli prilikom izrade disertacije.

Veliku pomoć u izradi ilustracija pružio mi je dragi kolega dr Anđeljko Petrović, koji je uvek bio spreman da pomogne kad god je za to i bilo potrebe.

Hvala mojoj dragoj kolegini dr Radmili Glišić na cimerskoj podršci i detektivskom instiktu u rešavanju mnogobrojnih problema tehničke prirode prilikom pisanja disertacije.

Zahvaljujem se Vukašinu Ćiroviću na pomoći oko izrade grafikona, bez koga ne bih umela da otkrijem mnoge tajne Corel-a.

Dragi moji roditelji, prijatelji i kolege hvala vam na dugogodišnjoj podršci.

Ova doktorska disertacija je realizovana u okviru projekta br. 043001 koji je finansiran od strane Ministarstva prosvete i nauke. Zahvaljujem se i Švajcarskoj agenciji za nauku u okviru SCOPES programa koja je delimično omogućila finansiranje disertacije.

I najzad, najveću zahvalnost dugujem svom suprugu Vladanu i mojoj ćeri Teodori bez čije podrške, ljubavi, strpljenja i razumevanja ne bih mogla da istrajem do kraja.

## Molekularna i morfološka karakterizacija vrsta iz kompleksa *Praon dorsaleyomenae* (Hymenoptera, Braconidae)

### REZIME

Molekularna i morfološka varijabilnost unutar kompleksa vrsta *Praon dorsaleyomenae* analizirana je primenom tri nezavisne metode: "tradicionalne" morfometrije, geometrijske morfometrije i analize citohrom oksidaza I sekvenci mitohondrijalne DNK i 28S D2 gena nuklearne DNK. Za morfometrijske analize korišćena je 421 jedinka (270 ženki i 151 mužjak) sakupljena sa preko 30 različitih afidnih domaćina širom Palearktika. Molekularne analize su obuhvatile 47 jedinki u asocijaciji sa različitim domaćinima. Primenom diskriminantne kanonijske analize utvrđeno je koji su karakteri dovoljno informativni za morfološku diferencijaciju analiziranih taksona. CVA analizom su prikazane razlike u obliku krila između vrsta. Varijabilnost oblika krila među biotipovima analizirana je primenom PCA. Pokazano je da postoji značajan efekat domaćina na varijabilnost oblika krila među biotipovima vrsta *P. dorsale* i *P. longicorne*, dok je među biotipovima vrste *P. yomenae* utvrđen značajan efekat geografske distribucije. Analize oblika krila ukazale su na to da se vrste „*dorsaleyomenae*“ kompleksa mogu morfološki razlikovati na osnovu dužine radijalnog i povratnog nerva. Geometrijska morfometrija primenjena u cilju vizualizacije suptilnih razlika u obliku krila pokazala je veću osetljivost u razdvajanju analiziranih taksona „*dorsaleyomenae*“ grupe u odnosu na „tradicionalnu“ morfometriju. Ispitali smo validnost prethodno korišćenih morfoloških karaktera u identifikaciji „*dorsaleyomenae*“ grupe. Takođe smo ukazali na nove karaktere koji se mogu koristiti u ključevima za identifikaciju. Utvrđeni su različiti obrasci obojenosti krilne nervature unutar kompleksa vrsta „*dorsaleyomenae*“. Na osnovu rezultata molekularnih analiza potvrđen je status vrsta *P. longicorne*, *P. dorsale*, *P. yomenae* i *P. volucre*. Utvrđeni su novi domaćini/asocijacije za vrstu *P. dorsale*. Otkrivena je nova vrsta za nauku koja parazitira vaš *Sticobium limonii* na *Limonium angustifolium*. Vrsta *P. megourae* nije dobila molekularnu potvrdu pa su za rasvetljavanja statusa ovog taksona potrebna dodatna istraživanja.

**Ključne reči:** „*dorsale-yomenae*“ kompleks vrsta, geometrijska morfometrija, tradicionalna morfometrija, COI mtDNK, 28S D2

**Naučna oblast:** Biologija

**Uža naučna oblast:** Morfologija, sistematika i filogenija životinja

**UDK broj:** 595.79:[591.557.1:595.7

## **Molecular and morphological characterization in *Praon dorsale-yomenae* species complex (Hymenoptera, Braconidae)**

### ABSTRACT

Molecular and morphological variability of *Praon dorsale-yomenae* species complex was analyzed using the three independent methods: “traditional” morphometrics, geometric morphometrics and DNA sequence analysis of two gene regions (COI mtDNA and 28S D2). For morphometric analysis we used 421 specimens (270 females and 151 males) reared from about 30 different species of aphid hosts throughout Palearctic. Molecular analysis included 47 specimens in association with different aphid hosts. Discriminant Canonical Analysis was performed in order to determine which characters were informative for morphological differentiation of analyzed taxa. To explore differences in wing shape between species we performed Canonical Variate Analysis. Variation in wing shape among biotypes was investigated using Principal Component Analysis. We found that great variability in wing shape of *P. dorsale* and *P. longicorne* biotypes was influenced by the host, while great effect of geographical distribution was noticed between *P. yomenae* biotypes. Analysis of wing shape demonstrated that „*dorsale-yomenae*“ species can be morphologically discriminated on the basis of length of forewing radial and recurrent vein. Geometric morphometrics applied to visualize subtle shape differences had more sensitivity than „traditional“ morphometrics in distinguishing taxa within „*dorsale-yomenae*“ group. We tested the validity of morphological characteristics previously used for identification in „*dorsale-yomenae*“ group, also indicating a new characters that could be used in identification keys. Different colour patterns of wing venation in „*dorsale-yomenae*“ species complex were found. On the basis of molecular results *P. longicorne*, *P. dorsale*, *P. yomenae* and *P. volucre* was confirmed as separate species. We presented a new tritrophic association for *P. dorsale*. A new parasitoid species from *Staticobium limonii* infesting *Limonium angustifolium* was described. *P. megourae* was not confirmed as separate species using molecular markers, thus the clarification of its status requires further research.

**Key words:** „*dorsale-yomenae*“ species complex, geometric morphometry, traditional morphometry, COI mtDNA, 28S D2

**Scientific field:** Biology

**Narrow scientific field:** Morphology, systematic and phylogeny of animals

**UDK number:** 595.79:[591.557.1:595.7



## SADRŽAJ

1. UVOD.....	1
1.1. FILOGENIJA I TAKSONOMIJA FAMILIJE BRACONIDAE.....	1
1.2. FILOGENIJA I TAKSONOMIJA PODFAMILIJE APHIDIINAE.....	2
1.3. BIOLOGIJA VRSTA IZ PODFAMILIJE APHIDIINAE.....	3
1.4. FILOGENIJA I TAKSONOMIJA TRIBUSA PRAINI .....	5
1.5. ROD <i>PRAON</i> .....	7
1.5.1. Rod <i>Praon</i> Haliday, 1833 – biologija i sistematika .....	7
1.5.2. Sinonimija i razmatrani taksoni <i>Praon dorsale-yomenae</i> kompleksa.....	8
1.5.3. Dosadašnje taksonomske studije <i>Praon dorsale-yomenae</i> kompleksa .....	12
1.6. MORFOMETRIJSKE I MOLEKULARNE METODE U ANALIZAMA PODFAMILIJE APHIDIINAE.....	15
1.6.1. Primena geometrijske morfometrije.....	15
1.6.2. Dosadašnja molekularna istraživanja i izbor markera.....	16
1.7. INTERAKCIJSKI ODNOSI UNUTAR VAŠ-PARAZITOID ASOCIJACIJA..	20
1.8. NIVOI SPECIJACIJE UNUTAR PODFAMILIJE APHIDIINAE .....	24
1.9. ULOGA I ZNAČAJ PREDSTAVNIKA PODFAMILIJE APHIDIINAE .....	26
2. CILJEVI ISTRAŽIVANJA .....	29
3. MATERIJAL I METODE RADA.....	30
3.1. MORFOMETRIJSKE METODE .....	30
3.1.1. „Tradicionalna“ morfometrija .....	30
3.1.2. Geometrijska morfometrija .....	33
3.2. MOLEKULARNE METODE .....	35
3.2.1. Ekstrakcija DNK iz insekata .....	35
3.2.2. Amplifikacija DNK, prečišćavanje i sekvencioniranje.....	36
3.2.3. Obrada podataka i filogenetske analize.....	37
4. REZULTATI .....	39
4.1. MORFOLOŠKE ANALIZE .....	39
4.1.1. Varijabilnost morfoloških karaktera kod ženki.....	39
4.1.2. Varijabilnost morfoloških karaktera kod mužjaka .....	44

4.2. ANALIZE VELIČINE I OBLIKA KRILA PRIMENOM GEOMETRIJSKE MORFOMETRIJE.....	49
4.2.1. Analiza veličine i oblika krila ženki.....	50
4.2.2. Analiza veličine i oblika krila mužjaka.....	61
4.2.3. Efekat geografske distribucije na veličinu i oblik krila jedinki vrste <i>Praon yomenae</i> .....	70
4.2.3.1. Analiza veličine i oblika krila ženki <i>Praon yomenae</i> različite geografske distribucije .....	71
4.2.3.2. Analiza veličine i oblika krila mužjaka <i>Praon yomenae</i> različite geografske distribucije .....	74
4.2.4. Polni dimorfizam u veličini i obliku krila .....	78
4.3. MOLEKULARNE ANALIZE.....	81
4.3.1. Molekularne analize COI mtDNK vrsta iz roda <i>Praon</i> .....	81
4.3.2. Molekularne analize 28S rRNK vrsta iz roda <i>Praon</i> .....	88
5. DISKUSIJA .....	93
5.1. Opis nove vrste .....	105
6. ZAKLJUČCI .....	107
7. LITERATURA .....	110
8. PRILOZI.....	144
9. BIOGRAFIJA.....	160

IZJAVA O AUTORSTVU

IZJAVA O ISTOVETNOSTI ŠTAMPANE I ELEKTRONSKE VERZIJE

DOKTORSKOG RADA

IZJAVA O KORIŠĆENJU

## 1. UVOD

### 1.1. FILOGENIJA I TAKSONOMIJA FAMILIJE BRACONIDAE

Red Hymenoptera, sa preko 100.000 opisanih vrsta, predstavlja jedan od najvećih insekatskih redova. Istovremeno predstavlja i biološki raznovrsnu grupu (Gaston 1991), uključujući slobodno-živeće, socijalne i parazitske evolutivne linije. Postoje malobrojne informacije koje ukazuju na filogenetske odnose među članovima ovog reda. Pokazano je da postoje brojne anatomske sinapomorfoze na nivou superfamilija (Whitfield 1998). Kod Hymenoptera koji su malih dimenzija tela, minijaturizacija i redukcija i gubljenje morfoloških celina čine da su filogenije bazirane na morfološkim podacima problematične - tačnije, teško je utvrditi da li je do redukcije pojedinih karakteristika došlo usled homologije ili je to posledica konvergentnih događaja (Gibson 1985; van Achterberg 1988). Kako bi se olakšalo rešavanje postojećih problema, u analizama evolucije socijalnih i parazitskih osa počinju da se uključuju i molekularne metode (Cameron 1993; Downton and Austin 1994, 1997a, 2001; Gimeno *et al.* 1997).

Među opnokrilcima velika pažnja je posvećena taksonomskim i filogenetskim analizama predstavnika familije Braconidae, koja obuhvata pretežno parazitske ose (Quicke and van Achterberg 1990). Mnogobrojne studije različitih morfoloških karakternih sistema (Quicke *et al.* 1992a; Quicke *et al.* 1992b; Quicke *et al.* 1992c; Basibuyuk and Quicke 1995, 1997), kao i paralelan rad na molekularnoj filogeniji postojećih parazitskih osa (Belshaw and Quicke 1997; Belshaw *et al.* 1998; Quicke *et al.* 1999) dale su novo obeležje u filogenetkim istraživanjima pomenute familije, što je od izuzetnog značaja upravo zbog njene velike raznovrsnosti. Postoje mnogobrojne taksonomske studije familije Braconidae širom sveta (Watanabe 1963; van Achterberg 1990; Atanassova 1997; Ölmez and Ulusoy 2003; Aslan *et al.* 2004; van Achterberg 2006; Fallahzadeh and Saghaei 2010; Lozan *et al.* 2010).

Do sada je prihvaćena podela familije Braconidae na dve odvojene klade (Wharton *et al.* 1992) koje se često označavaju kao ciklostomatna i neciklostomatna. Većina članova ove familije pokazuje jedan od dva parazitska načina života: ektoparazitsku idiobiozu i endoparazitsku koinobiozu. Biološki sve neciklostomatne

vrste predstavljaju endoparazite, ali i oko polovina ciklostomatnih predstavnika vodi endoparazitski način života. Postoji pretpostavka da su se svi oblici endoparazitizma unutar ciklostomatne klade razvili od ektoparazitizma (Whitfield 1992; Quicke 1993), što bi značilo da je endoparazitizam izvedeno stanje unutar ciklostomatne klade, sa ektoparazitizmom kao opšte prihvaćenim primitivnim stanjem. Wharton (2000) predlaže postojanje dve ciklostomatne (Braconinae i Alysiinae) i dve neciklostomatne podfamilije (Agathidinae i Microgastrinae) unutar familije Braconidae. Tačan položaj podfamilije Aphidiinae u okviru familije Braconidae nije još uvek razjašnjen.

Zbog svega navedenog familija Braconidae predstavlja jako bitan sistemski model za praćenje evolucije parazitskih oblika života (Gauld 1988; Whitfield 1992).

## **1.2. FILOGENIJA I TAKSONOMIJA PODFAMILIJE APHIDIINAE**

Sa oko 50 rodova i oko 400 opisanih vrsta, podfamilija Aphidiinae jedna je od najvećih unutar familije Braconidae (Mackauer and Starý 1967; Starý 1988; Dolphin and Quicke 2001). Predstavnici ove podfamilije predstavljaju solitarne endoparazitoide koji isključivo parazitiraju na biljnim vašima, i karakterišu se dominantnom distribucijom u severnoj hemisferi (Mackauer 1968). U početku je ova podfamilija imala rang familije upravo zbog prisustva velike biološke i ekološke specijalizacije prema biljnim vašima kao domaćinima, kao i zbog prisustva nekih od morfoloških karaktera, kao što je fleksibilna sutura između prvog i drugog tergita na gasteru. Usled nedostatka ubedljivih dokaza o pripadnosti podfamilije Aphidiinae jednoj od dve utvrđene klade unutar familije Braconidae, postojala je pretpostavka da je one sestrinska grupa familiji Braconidae (Tobias 1989). Međutim, na osnovu dosadašnjih filogenetskih studija podfamilija Aphidiinae se svrstava unutar familije Braconidae (Quicke and van Achterberg 1990; Wharton *et al.* 1992). Još uvek nije razjašnjeno da li se podfamilija Aphidiinae može svrstati unutar ciklostomatne ili neciklostomatne klade familije Braconidae (Čapek 1970; van Achterberg 1984; Quicke and van Achterberg 1990; Wahl and Sharkey 1993). Quicke i saradnici (1999) su, na bazi morfoloških, paleontoloških i molekularnih dokaza, ukazali na to da se pojedini predstavnici podfamilije Aphidiinae mogu svrstati unutar ciklostomatne klade, što se ne podudara sa drugim molekularnim

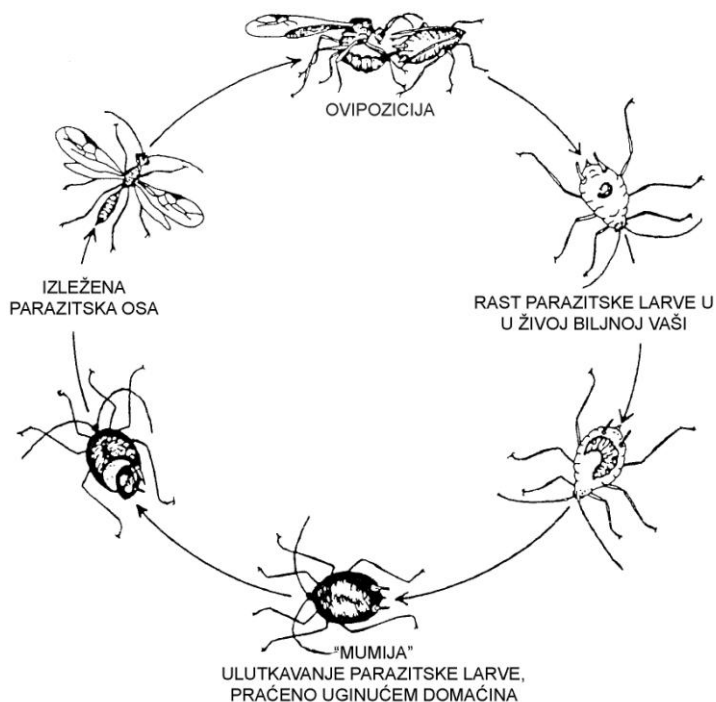
analizama (Belshaw and Quicke 1997; Belshaw *et al.* 1998) gde se daje dokaz o tome da je pomenuta podfamilija ipak bliža neciklostomatnoj kladi.

Podfamilija Aphidiinae predstavlja koherentnu grupu definisanu brojnim sinapomorfozama, međutim značajne razlike u biologiji, morfologiji i ponašanju postoje između i unutar tribusa. Zbog različite interpretacije ovih razlika dolazi i do kontradiktornosti različitih filogenija. Do sada su prikazane mnogobrojne filogenije i to bazirano na morfologiji adulta i larvi (Mackauer 1961b, 1968; Gärdenfors 1986; O'Donnell 1989; Finlayson 1990), na embriologiji (Tremblay and Calvert 1971) i na DNK sekvencama (Belshaw and Quicke 1997). Najprihvatljiviju klasifikaciju podfamilije Aphidiinae dao je Mackauer (1961b), koji je podelio podfamiliju na četiri tribusa: Aclitini, Aphidiini, Ephedrini i Praini. Aphidiini predstavlja najveći tribus i podeljen je na tri subtribusa Aphidiina, Monoctonina i Trioxina (Smith and Kambhampati 2000). Glavni problem u rekonstrukciji filogenije unutar podfamilije Aphidiinae predstavlja determinacija bazalne evolutivne linije i to zbog njenog jakog uticaja na evoluciju same podfamilije, kao i na evoluciju izvesnih morfoloških i životnih odlika. U dosadašnjim analizama svaki od pomenuta četiri tribusa je zauzimao bazalnu poziciju: Ephedrini na osnovu morfologije adulta (Mackauer 1961b; Gärdenfors 1986) i DNK sekvenci (Belshaw and Quicke 1997), Praini na osnovu tipa pupacije i nervature krila (Tobias 1967; Tobias and Kyriac 1971; Edson and Vinson 1979) i molekularnih podataka (Smith *et al.* 1999), Aclitini na osnovu morfologije i ponašanja (Cho 1984) i Trioxini na osnovu morfologije larve (Finlayson 1990). Postoji veliki broj međusobno neusaglašenih filogenetskih analiza podfamilije Aphidiinae koje su bazirane na ograničenom broju karaktera ili taksona. Zbog toga je neophodno planirati da se u narednim filogenetskim rekonstrukcijama mora uključiti znatno širi taksonomski uzorak, kao i morfološki i molekularni podaci.

### **1.3. BIOLOGIJA VRSTA IZ PODFAMILIJE APHIDIINAE**

Sve vrste podfamilije Aphidiinae predstavljaju solitarne koinobiontske parazitoide oviparnih i viviparnih biljnih vašiju iz familije Aphididae. Svi stadijumi domaćina osim jajeta su pogodni za parazitiranje, mada ženke polažu jaja najčešće u II i III stupanj larve domaćina (Shaw and Huddleston 1991; Hagvar and Hofsvang 1991)

(Slika 1). Međutim, česti su primeri da ženke nekih vrsta afidiina polažu jaja i u I i II larveni stupanj (*Trioxys*) ili u IV stupanj larve ili u adulta (*Aphidius sonchi*, *Trioxys utilis*, *Praon palitans* i dr.) (Liu and Hughes 1984). Vreme trajanja ovipozicije varira kod različitih rodova u okviru familije. Tako npr. vrste roda *Aphidius* polažu jaja u domaćina za 1-2 sekunde (Dransfield 1979; Mackauer 1983). Najduže vreme ovipozicije imaju vrste roda *Ephedrus*, koje kod njih iznosi oko 10 sekundi (Hofsvang and Hagvar 1986).



Slika 1. Životni ciklus parazitskih osa iz podfamilije Aphidiinae (Hagvar and Hofsvang 1991)

Larva parazitoida I stupnja poseduje mandibule tako da se hrani slobodnim teratocitama koje se nalaze u hemolimfi domaćina. Na ovom stupnju parazitoid omogućava domaćinu da se normalno hrani i normalno živi, osim što mu je onemogućena reprodukcija. II razvojni stupanj larve ne poseduje mandibule pa larva usisava teratocite svojim ezofagusom (Schlinger and Hall 1960). U III i kasnijim stupnjevima razvoja, larva opet dobija mandibule, ali ishrana teratocitama više ne zadovoljava potrebe parazitoida, pa on počinje direktno da se hrani tkivima domaćina prouzrokujući njegovo uginuće (Soldan and Starý 1981). Parazitska larva takođe izaziva promene u produkciji i sintezi hormona domaćina i prilagođava ih sopstvenom razviću (Lawrence 1986). Uskoro od parazitirane vaši ostaje samo kutikula („mumija“), koja

postaje tamnija i koju parazitska larva sekretom mandibularnih žlezda fiksira za biljno tkivo. Potom dolazi do ulutkavanja IV stupnja parazitske larve. Prema mestu ulutkavanja Starý (1974) razlikuje dve grupe rodova i to: rodovi kod kojih se ulutkavanje odigrava unutar domaćina (*Aphidius*, *Lysiphlebus*, *Trioxys*, *Monoctonus*, *Pauesia*) i rodovi kod kojih larva ispreda kokon i ulutkava se ispod parazitirane vaši (*Dyscritulus*, *Praon*, *Parapraon* i *Areopraon*). Formiran adult mandibulama iseca kružni izletni otvor na zadnjem kraju „mumije“. U zavisnosti od uslova sredine i same vrste, polna zrelost se dostiže od jedan do nekoliko časova po izleganju iz domaćina (*Aphidius smithi*, *Diaeretiella rapae*, *Lysiphlebus fabarum*, *Praon exoletum*) (Wiackowski 1962; Starý 1970). Obično mužjaci sazrevaju ranije od ženki. Parenje traje od nekoliko sekundi do nekoliko minuta (Mackauer 1983). Međutim kod manjeg broja vrsta (*Praon aguti*), primećeno je da parenje počinje nekoliko časova po izleganju (Sekhar 1957). Jedan mužjak može da oplodi veći broj ženki u toku nekoliko dana. Na primer mužjaci vrste *Lysiphlebus testaceipes* oplode do 19 ženki u toku života (Sekhar 1957). Nasuprot mužjacima, ženke afidiina se pare samo jedanput (Starý 1970).

Razviće predstavnika podfamilije Aphidiinae u velikoj meri zavisi od temperature, ali je u optimalnim uslovima za ceo razvojni ciklus potrebno dve do tri nedelje. Imaga se hrane nektarom, polenom i sekretima biljnih vašiju. Mnoge vrste su sposobne da u toku jedne sezone produkuju više generacija sa životnim ciklusom od 2-3 nedelje, kada su uslovi pogodni. Pojavljivanje u sezoni zavisi i od biologije parazitoida, same biologije domaćina, kao i od spoljašnjih uslova. Predstavnici pomenute podfamilije koje žive u umerenim regionima prezimljavaju kao prepupe ili kao zrele larve, zadržavajući mekonijum u mumijama i kokonima čvršćim i tamnijim od letnjih (Liu and Carver 1985).

#### **1.4. FILOGENIJA I TAKSONOMIJA TRIBUSA PRAINI**

Tribus Praini, zajedno sa tribusima Ephedrini, Aphidiini i Aclitini, pripada podfamiliji Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae). Postoje brojne filogenetske analize podfamilije Aphidiinae bazirane na morfologiji, embriologiji ili DNK sekvencama. Tako su npr. Smith i saradnici (1999) predložili novo filogenetsko stablo gde klada Praini (*Praon*+*Dyscritulus*) ima bazalnu poziciju, što se kosi sa prethodno postavljenim

hipotezama gde je tribus Ephedrini zauzimao tu poziciju. Na osnovu dosadašnjih molekularnih i morfoloških podataka (Mackauer 1961b; Tobias and Kyriac 1971; Starý 1981a; Belshaw and Quicke 1997; Smith *et al.* 1999; Belshaw *et al.* 2000; Sanchis *et al.* 2000; Kambhampati *et al.* 2000), pokazano je da tribus Praini predstavlja jednu od najranije divergirajućih linija unutar podfamilije Aphidiinae. Iz tog razloga, razmatranje filogenetskih odnosa između rodova unutar tribusa Praini je od velikog značaja za tumačenje porekla same podfamilije, kao i veza sa predačkim grupama familije Braconidae.

Na osnovu određenih karakteristika, kao što su krilna nervatura, kratak petiolus i način pupacije, tribusu Praini pripadaju rodovi *Praon*, *Dyscritulus*, *Areopraon* i *Pseudopraon* (Mackauer 1959, 1961b; Tobias and Kyriac 1971; Starý 1975a, 1981b, 1983). Mackauer (1959) i Starý (1976a) razdvajaju rodove *Areopraon* i *Praon* kao zasebne taksone, dok Tobias i Kyriac (1971) smatraju da su u pitanju sinonimi.

Vrste *Areopraon* nisu prethodno uključivane u filogenetske analize podfamilije Aphidiinae, mada ih mnogi autori označavaju kao najraniju divergirajuću liniju unutar tribusa Praini i unutar afidiina (Mackauer 1961b; Tobias and Kyriac 1971; Starý 1975a, 1976c; Smith *et al.* 1999). Kod rodova *Areopraon* i *Pseudopraon* postoje istovremeno oba tipa pupacije: unutrašnja (unutar afidnog domaćina – „*Aphidius*“ tip pupacije) i spoljašnja (ispod afidnog domaćina – „*Praon*“ tip pupacije) (Tobias and Kyriac 1971; Starý 1976c). Iz tog razloga je filogenetska pozicija rodova *Areopraon* i *Pseudopraon* unutar tribusa Praini od ključnog značaja za tumačenje ponašanja u pogledu pupacije kod afidiina (Smith *et al.* 1999). Za razliku od njih, kod rodova *Dyscritulus* i *Praon* prisutan je samo spoljašnji tip pupacije.

Rodovi *Areopraon* sa 5 vrsta, *Dyscritulus* sa poznate dve, kao i monotipski rod *Pseudopraon* su taksonomski i biološki slabo proučeni, a distribucija im je uglavnom ograničena na zapadni Palearktiki (Tomanović *et al.* 2006; Tomanović *et al.* 2009). Svi ovi rodovi su u asocijacijama sa vašima domaćinima koje, filogenetski gledano, imaju više bazalnu poziciju. Za razliku od njih vrste roda *Praon* parazitiraju na širem krugu domaćina (Ortiz-Rivas *et al.* 2004) i uglavnom su kosmopoliti po pitanju distribucije (Starý 1981a).



## 1.5. ROD *PRAON*

### 1.5.1. Rod *Praon* Haliday, 1833 – biologija i sistematika

*Praon* Haliday, 1833, Entomol. Mag. 1: 261, 483-484

*Achoristus* Ratzeburg, 1852, Die Ichneumoniden der Forstinsecten 3: 31-32

*Aphidaria* Provancer, 1886, Add. et Correct. Faun. Hym. Québec: 151-152

*Parapraon* Starý, 1983, Acta Entomol. Bohemos. 80: 206-209

Rod *Praon* Haliday, 1833, sa oko 50 vrsta širom sveta i 28 opisanih vrsta u Evropi, predstavlja najveći rod unutar tribusa Praini i jedan je od najvećih rodova unutar podfamilije Aphidiinae (Braconidae: Hymenoptera) koji se odlikuje kosmopolitskom distribucijom (Mackauer and Starý 1967; Kavallieratos *et al.* 2005) i Palearktičkim rasprostranjenjem. Za razliku od ostalih tribusa podfamilije Aphidiinae, larvalna pupacija se, kod predstavnika pomenutog roda, dešava ispod parazitirane vaši domaćina (Mackauer 1959, 1961b; Starý 1970, 1975a, 1981a, 1983). Pretpostavlja se da je spoljašnji tip pupacije unutar tribusa Praini vid sekundarne adaptacije koji im služi kao zaštita od hiperparazitizma (Mackauer 1961b; Smith *et al.* 1999).

Rod *Praon* je zadržao dosta pleziomorfnih karakteristika, kao što su: različit broj antenalnih segmenata kod mužjaka i ženke, triangularna lacinija, sklerotizovan povratni nerv, dlakavost mezonotuma, kratak i širok petiolus.

Vrste roda *Praon* imaju glavu subkvadratnog oblika, širine kao toraks ili nešto šire od toraksa u predelu tegula. *Clypeus* je gusto pokriven dugim setama (čekinjama). Maksilarni palpisi su izgrađeni od 4 segmenata, a labijalni palpisi od 3 segmenata. Potiljak je jasno naglašen. Antene su filiformne sa različitim brojem segmenata (13-23). Na torakalnom delu mezoskutum je jasno ispupčen, nalazi se vertikalno u odnosu na protoraks, manje ili više pokriven setama (čekinjama). Na prednjim krilima uočava se triangularna pterostigma sužena u medijalnom delu, zaseban metakarpalni nerv (Mt), razvijen radijalni nerv (R) koji nikada ne doseže do kraja krila, pa je pterostigmalna ćelija nekompletna, dok su radijalna ćelija 1 i medijalna ćelija 1 jasno odvojene medijalnom abscisom 1; interradijalni nervi su obezbojeni; intermedijalni nerv (Im) je manje ili više izdvojen. Propodeum je konveksan i gladak. Petiolus je kvadratnog oblika ili je malo širi u odnosu na dužinu. Abdomen je kod ženki lancetastog, a kod mužjaka

valjkastog oblika. Ovoji legalice su pravi do malo povijeni na više, blago triangulani, a na vrhu sa oskudnim setama (Mescheloff and Rosen 1988).

Mackauer (1959) je dao pregled Evropskih vrsta roda *Praon*. Postoji i veliki broj taksonomskih studija u Aziji (Watanabe and Takada 1964; Starý and Schlinger 1967; Takada 1968; Starý and Kaddou 1971; Paik 1975; Starý 1975b; Starý and Ghosh 1983; Mescheloff and Rosen 1988, 1990; Raychaudhuri 1990; Starý *et al.* 1998; Barahoei *et al.* 2010), u Severnoj Americi (Smith 1944; Mackauer 1963; Johnson 1987; Pike and Starý 1995; Pike *et al.* 2000), u Južnoj Americi (Starý and Vogel 1985; Starý 1995), u Evropi (Starý 1961, 1962, 1966a, 1971, 1976a, 1981c, 1983; Kierych 1975; Boness and Starý 1988). Posebno su obavljene i studije u oblasti Mediterana (Starý 1966b, 1976b; Starý *et al.* 1971; Starý *et al.* 1973; Tremblay and Pennacchio 1985; Tremblay *et al.* 1986; Mescheloff and Rosen 1988).

### **1.5.2. Sinonimija i razmatrani taksoni *Praon dorsale-yomenae* kompleksa**

Jedan od nerazrešenih problema unutar roda *Praon* je taksonomski status vrsta unutar kompleksa *Praon dorsale-yomenae* (Marshall 1891; Mackauer 1959; Mackauer 1961a; Starý 1971) koji su delimično pokušali da razreše Tremblay i Pennacchio (1985) i Tremblay i saradnici (1986). Mackauer (1961a) je sinonimizirao vrstu *Praon longicorne* Marshall, 1891 sa vrstom *Praon dorsale* (Haliday, 1833). Tremblay i Pennacchio (1985) su na osnovu tipskih vrsta u Britanskom muzeju okarakterisali ove vrste kao posebne taksone i to na osnovu broja segmenata u antenama, krilne nervature i oblika prvog tergita abdomena. Tačnije, *P. dorsale* u odnosu na *P. longicorne* pokazuje kraće antene (19-20 naspram 21-23), kraći radijalni nerv (R) koji ne dostiže dužinu pterostigme i veći odnos dužine/širine tergita I. Problem je nastupio kada su ove dve vrste pokušali da uvrste u ključ za identifikaciju vrsta roda *Praon*. *P. dorsale* Auct. nije odgovarao *P. dorsale* Hal., dok se *P. grossum* Starý 1971 podudara sa *P. longicorne*. „Prava“ vrsta *P. dorsale* parazitira na *Coryllobium avellanae* (Schrank) i bila je okarakterisana kao retka vrsta (Marshall 1891; Tremblay and Pennacchio 1985; Tremblay *et al.* 1986). Ove poteškoće su ih navele da ispituju jedinke vrste *P. grossum* i da naprave reviziju *Praon* vrsta koje parazitiraju na vašima roda *Uroleucon* i srodnih taksona. Rezultat njihovog rada je odvojen taksonomski status *P. dorsale* Haliday i *P.*

*longicorne* Marshall, što je potvrđeno i novim analizama (Tremblay *et al.* 1986). *P. dorsale* Auct. sa vaši *Uroleucon* se podudara sa vrstom *P. yomenae* iz Japana, dok je utvrđeno da se *P. grossum* mora razmatrati kao junior sinonim vrste *P. longicorne*.

Taksonomija *Praon dorsale-yomenae* kompleksa još uvek nije razrešena na šta nam ukazuje i postojanje velikog broja sinonima koji su nastali usled korišćenja neadekvatnih morfoloških karaktera u identifikaciji vrsta:

SINONIMIJA (Mackauer 1959)

***Praon dorsale*** (Haliday 1833)

*Aphidius (Praon) dorsalis* Haliday 1833 (Ent. Mag., London, 1, 484 ♀)

*Blacus discolor* Nees ab Esenbeck 1834 (Mon. Ichn. aff., 1, 192, ♀)

*Praon dorsale* Marshall 1891 (Spéc. Hym. Eur. Alg., Gray, 5, 536 ♀)

*Praon discolor* Marshall 1891 (Spéc. Hym. Eur. Alg., Gray, 5, 540, ♀)

? *Aphidius dorsalis* Thomson 1895 (Opusc. ent., Lund, 20, 2333, ♀)

*Praon dorsale* Marshall 1899 (Trans. ent. Soc., London, 1899, p.17, ♀)

***Praon longicorne*** Marshall 1891

*Praon longicorne* Marshall 1891 (Spéc. Hym. Eur. Alg., Gray, 5, 536, ♀♂)

*Praon longicorne* Marshall 1899 (Trans. ent. Soc., London, 1899, p. 15, 17, ♀♂)

*Praon grossum* Starý, 1971 n. syn.

***Praon yomenae*** Takada, 1968

*Praon dorsale* Auct. n. Syn

Tremblay i Pennacchio (1985) daju u svom radu pregled najbitnijih komparativnih karaktera vrsta grupe „*dorsale-yomenae*“ (Slika 2):

*Praon dorsale* (Haliday, 1833):

Antene od 19-20 segmenata. Mezoskutum uniformno i gusto dlakav. Velika krila, radijalni nerv (R) kraći od dužine pterostigme, prva abscisa medijalnog nerva (M<sub>1</sub>) je nejasna u većem delu, intermedijalni (povratni) nerv (Im) je sklerotizovan. Propodeum je gladak, sa dugim i gustim dlakama. Petiolus duži u odnosu na samu širinu u predelu spirakuluma; u središnjem delu ograničen, izdignut i izbrazdan sa lateralnim dlakama, apikalno sa jasnim nagibom prema tergitu II. Dorzalna linija treće valvule blago konkavna.

Obojenost: Glava je braon boje, sa malim oblastima u predelu obraza crvenkasto-braon boje. Scapus, pedicelus i F<sub>1</sub> su žućkasti, vrh F<sub>2</sub> je braonkast, ostatak antene je braon. Toraks je braon sa antero-lateralnim marginama protoraksa i antero-

inferiornim delovima mezopleure koji su žućkaste boje. Tergit I je braon sa svetlijim apeksom, ostatak abdomena žućkasto braon boje sa svetlijim oblastima na tergitima II i III i na vrhu.

Domaćini: Ovo je retka vrsta u Evropi koj parazitira na vašima leske *Corylobium avellanae* (Schrank) (Tremblay *et al.* 1986). Pretpostavlja se da je krug domaćina nešto širi i da obuhvata verovatno i vrste rodova *Acyrtosiphon* i *Macrosiphum*.

*Praon longicorne* Marshall, 1891:

Antene od 21-23 segmenata. Lateralni lobusi mezonotuma gusto dlakavi. Velika krila, radijalni nerv (R) dužine pterostigme, prva abscisa medijalnog nerva ( $M_1$ ) je nejasna u većem delu, intermedijalni (povratni) nerv (Im) je sklerotizovan. Propodeum je gladak, sa dugim i gustim dlakama. Petiolus duži u odnosu na širinu u predelu spirakuluma, izdignut i dlakav duž strana. Dorzalna linija treće valvule blago konkavna.

Obojenost: Glava je braon boje, lice svetlije do žućkaste obojenosti. Scapus, pedicelus,  $F_1$  i ponekad  $1/3 F_2$  su žućkasti, ostatak antene je braon. Toraks je braon. Petiolus braon, svetliji na vrhu, ostatak abdomena žućkasto braon boje.

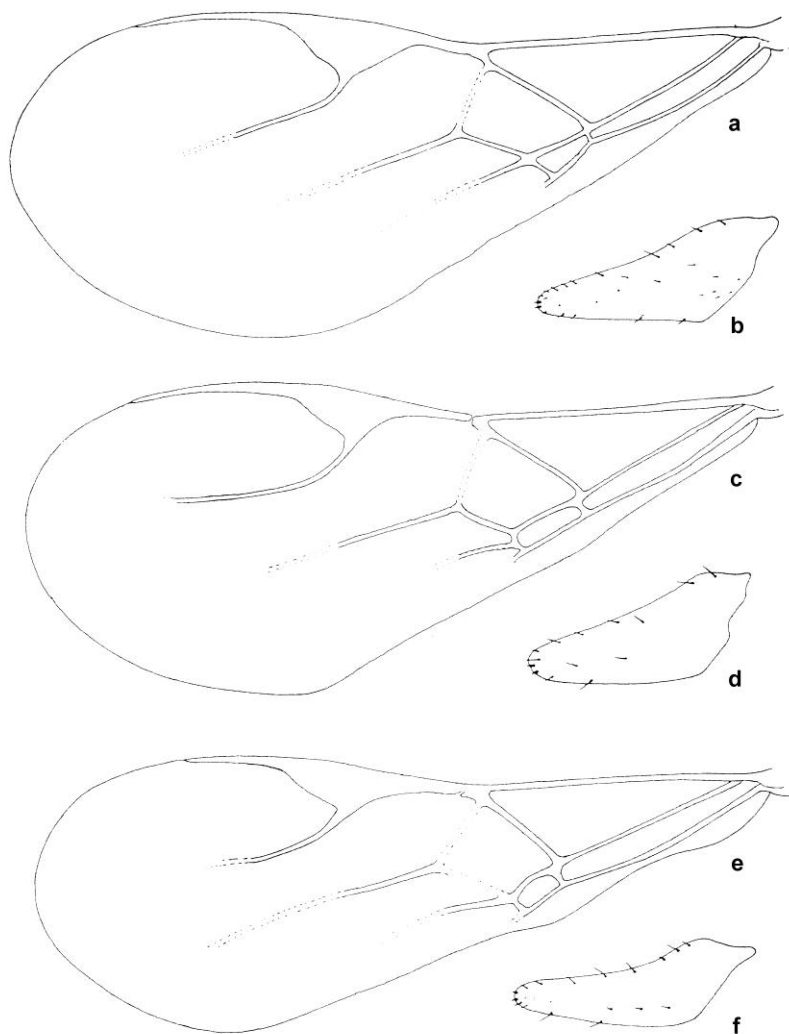
Domaćini: Vrste su sakupljene u Mediteranskim oblastima i to na rodovima sledećih vaši: *Acyrtosiphon* Mordvilko (Marshall 1891; Starý 1971), *Amphorophora* Buckton (Starý 1971), *Macrosiphum* Passerini (Starý 1971) i *Aulacorthum* Mordvilko (Starý *et al.* 1971; Starý *et al.* 1973).

*Praon yomenae* Takada, 1968:

Antene od 18-19 segmenata. Lateralni lobusi mezonotuma sa velikim regijama bez dlaka. Radijalni nerv (R) kraći od dužine pterostigme, prva abscisa medijalnog nerva ( $M_1$ ) i intermedijalni (povratni) nerv (Im) su obezbojeni. Propodeum je gladak, sa oskudnim dlakama. Petiolus duži u odnosu na širinu u predelu spirakuluma, izdignut i dlakav duž strana. Spoljna linija treće valvule izrazito konkavna.

Obojenost: Glava je braon boje, lice i obrazi žućkasti. Scapus, pedicelus i  $F_1$  su žućkasti, ostatak antene je braon. Toraks je braon boje na dorzalnoj strani, dok je ostatak žućkast. Petiolus braonkaste do žućkastobraon boje, ostatak abdomena žućkasto braon boje.

Domaćini: Ova vrsta je sakupljena u Japanu i to na: *Macrosiphoniella yomenae* (Shinji) (Takada 1968), *Uroleucon formosanus* (Takahashi) (Yamauchi and Takada 1978). U Mediteranskoj oblasti *P. yomenae* je tipičan parazit *Uroleucon* spp., ali ponekad može da parazitira i na *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Starý 1976b).



Slika 2. Zadnja krila i genitalije kod vrsta *P. dorsale* (Hal.) (a,b), *P. longicorne* Marsh. (c,d) i *P. yomenae* Tak. (e,f) (Tremblay and Pennacchio 1985)

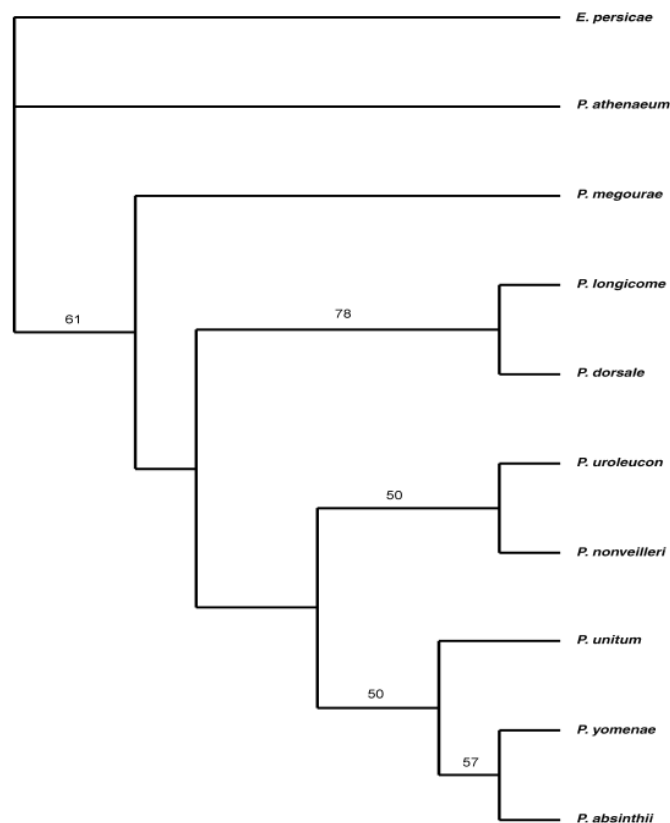
### 1.5.3. Dosadašnje taksonomske studije *Praon dorsale-yomenae* kompleksa

Parazitske ose koje pripadaju rodu *Praon* (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) uključuju predstavnike sa veoma opsežnim krugom domaćina (Marshall 1891; Mackauer 1959; Starý 1971; Carver 1984; Mescheloff and Rosen 1988; Kavallieratos *et al.* 2001). Tokom poslednjih 15 godina opisano je nekoliko vrsta roda *Praon* kao i tritrofičkih asocijacija u jugoistočnoj Evropi (Tomanović *et al.* 1998a; Tomanović *et al.* 1998b; Tomanović *et al.* 1999; Kavallieratos and Lykouressis 1999; Kavallieratos and Lykouressis 2000; Kavallieratos *et al.* 2001; Kavallieratos *et al.* 2003; Kavallieratos *et al.* 2004a; Kavallieratos *et al.* 2004b; Tomanović and Kavallieratos 2002; Tomanović *et al.* 2003a; Tomanović *et al.* 2003b). Međutim, upravo zbog velike intraspezijske varijabilnosti postoje mnogobrojni taksonomski problemi unutar roda (Mackauer 1959; Starý 1966a, 1971; Tremblay and Pennacchio 1985; Tomanović *et al.* 2003a; Tomanović *et al.* 2003b).

Tomanović i saradnici (2006) su analizirajući filogenetske odnose unutar tribusa Praini prepoznali postojanje tri glavne klade: *Praon dorsale-yomenae*+*Parapraon* (*Praon exsoletum*, *P. gallicum*, *P. necans* i *P. retusae*), *Praon rosaecola*, kao i grupu od rodova *Areopraon*, *Pseudopraon* i *Dyscritulus* koji formiraju monofiletičku kladu odvojenu od roda *Praon*, pri čemu je pokazano da je *Dyscritulus* sestrinska grupa rodovima *Areopraon* i *Pseudopraon* (Slika 3). *Praon dorsale-yomenae* zajedno sa „*Parapraon*“ grupom obrazuje zajedničku filetičku kladu (Kavallieratos *et al.* 2005; Tomanović *et al.* 2006).

Tomanović i saradnici (2006) su ocenili *Praon dorsale-yomenae* grupu kao parafiletičku (Tremblay and Pennacchio 1985; Tremblay *et al.* 1986) iz razloga što vrsta *P. longicorne* Marshall „upada“ u kladu „*rosaecola*“. U ranijim studijama Johnson (1987) je rod *Parapraon* prepoznao kao junior sinonim roda *Praon* Haliday upravo usled nedostatka pouzdanih karaktera za njihovo razmatranje kao dva odvojena taksona. Tomanović i saradnici (2006) su ukazali na bazalnu poziciju vrste *Pseudopraon mindariphagum* unutar tribusa Praini, što je pokazano i studijom baziranoj na analizi DNK sekvenci (Kambhampati *et al.* 2000).





Slika 4. Filogenetsko stablo “*dorsale-yomenae*“ grupe (Tomanović *et al.* 2003b)

Kao što se i vidi na filogenetskom stablu, u jednoj kladi su *Praon* vrste koje parazitiraju na vašima *Uroleucon* i *Macrosiphoniella* spp. (*P. uroleucon*, *P. nonveilleri*+*P. unitum*, *P. yomenae*, *P. absinthii*). Pomenutih 5 vrsta dele sledeće sinapomorfne karakteristike: bezbojan, delimično sklerotizovan ili delimično izgubjen intermedijalni nerv (Im), 2 konična vršna apikalna spina na ovoju legalice, lateralne lobuse mezonotuma sa velikim regijama bez dlaka. *P. uroleucon* i *P. nonveilleri* grade odvojenu kladu jer obe parazitiraju na *Uroleucon* vašima u submediteranskim oblastima Srbije i Crne Gore. *P. yomenae* i *P. unitum* su najbližnije vrsti *P. uroleucon*, ali su im distribucije različite, pri čemu su *P. uroleucon* i *P. unitum* ograničeni na Mediteran, a *P. yomenae* na Paleartik (Takada 1968; Völkl and Starý 1988). Sve tri vrste parazitiraju na *Uroleucon* vrstama, ali *P. uroleucon* je poznata sa *Uroleucon* koji parazitira na *Carduus acanthoides*, *P. unitum* napada vrstu *Macrosiphoniella (Macrosiphoniella) sanborni* (Gillette) (Hemiptera: Aphidoidea) sa *Chrysanthemum* sp. i *Uroleucon (Uroleucon) sonchi* (Linnaeus) (Hemiptera: Aphidoidea) sa *Sonchus* sp., dok vrsta *P.*



*yomenae* u Palearktiku parazitira na rodovima *Uroleucon*, *Macrosiphoniella* i ponekad *Acyrtosiphon* (Hemiptera: Aphidoidea) (Tremblay *et al.* 1986; Kavallieratos *et al.* 2001; Tomanović and Kavallieratos 2002). *P. longicorne* i *P. dorsale* imaju bazalnu poziciju unutar grupe „*dorsale-yomenae*“, zbog prisustva pleziomorfnihih karakteristika kao što su: potpuno sklerotizovan i obojen intermedijalni nerv (Im), lateralni lobusi mezonotuma gusto dlakavi. *P. athenaeum* je sestrinska vrsta ostalim vrstama grupe „*dorsale-yomenae*“ i izdvaja se po svojim pleziomorfnihih karakteristikama (prva medijalna abscisa-M<sub>1</sub> delimično sklerotizovana i obojena, ovoj legalice je dorzalno prav, tergiti I subkvadratnog oblika) (Tomanović *et al.* 2003b).

## **1.6. MORFOMETRIJSKE I MOLEKULARNE METODE U ANALIZAMA PODFAMILIJE APHIDIINAE**

### **1.6.1. Primena geometrijske morfometrije**

Geometrijska morfometrija predstavlja savremenu i sve raširenijum metodu u detekciji i vizualizaciji morfoloških varijacija u veličini i obliku različitih delova tela, a samim tim omogućava i rešavanje taksonomskih problema unutar grupa blisko srodnih vrsta širokog spektra organizama (Baylac *et al.* 2003; Becerra and Valdecasas 2004; Žikić *et al.* 2009). Geometrijska morfometrija omogućava izdvajanje promena oblika uslovljenih promenama u veličini (alometrija), kao i promena „čistog“ oblika, tj. promena koje nisu uslovljene promenama u veličini (Bookstein 1989). Geometrijska morfometrija ima veliku „statističku osetljivost“, tako da se njenom primenom mogu otkriti male promene u obliku morfoloških celina koje se ne mogu utvrditi tradicionalnim morfometrijskim metodama (Klingenberg 2002).

Ove metode se uspešno koriste i u studijama obrazaca seksualnog dimorfizma insekata na osnovu veličine tela, kao i na osnovu veličine i oblika krila (Baylac and Penin 1998; Debat *et al.* 2003; Teder and Tammaru 2005; Huey *et al.* 2006; Bibly *et al.* 2008; Kelly *et al.* 2008; Serano-Meneses *et al.* 2008; Mitrovski Bogdanović *et al.* 2009). Mitrovski Bogdanović i saradnici (2009) su nedavno, primenom geometrijske morfometrije u analizi veličine i oblika krila između polova, ukazali na značajan efekat domaćina na intraspecijsku varijabilnost u stepenu i obrascu polnog dimorfizma.

Ono što geometrijsku morfometriju razdvaja od „tradicionalne” morfometrije je pre svega definicija oblika. U geometrijskoj morfometriji oblik je definisan kao sva ona geometrijska informacija koja ostane kada se isfiltriraju svi efekti položaja, veličine i rotacije (Kendall 1977), tj. geometrijska informacija nekog objekta je nepromenljiva u odnosu na skaliranje, translaciju, rotaciju (Klingenberg and Monteiro 2005). Geometrijska morfometrija omogućava ne samo analizu geometrijskog oblika već i vizuelizaciju promena oblika.

Krila insekata predstavljaju pogodne morfološke strukture u primeni metoda geometrijske morfometrije (Klingenberg and Zaklan 2000; Klingenberg *et al.* 2001; Baylac *et al.* 2003; Pretorius 2005; Žikić *et al.* 2009), upravo zbog niza složenih karakteristika kao što su postojanje homologih tačaka na krilnoj nervaturi, dvodimenzionalnost i transparentnost (Wooton 2002; Wooton *et al.* 2003; Combes and Daniel 2003; Aytekin *et al.* 2007; Shingleton *et al.* 2008).

### **1.6.2. Dosadašnja molekularna istraživanja i izbor markera**

U entomologiji, tehnike bazirane na DNK analizama uspešno su primenjivane u mnogim oblastima istraživanja, posebno u studijama taksonomije i filogenetskih odnosa (Caterino *et al.* 2000) i populacione genetike (Behura 2006). U populaciono-genetičkim studijama insekata, podjednako se koriste jedarni i mitohondrijalni genski markeri. Na mitohondrijalnoj DNK, najčešće se analiziraju geni koji kodiraju citohrom b, citohrom oksidazu subjednice I i II (COI, COII) i 16S rRNK.

Usled postojanja velikog broja filogenija baziranih na ograničenom setu morfoloških podataka, kao i zbog niza karakteristika (veliki broj podataka – sekvenci, koji se mogu uključiti u analize, kao i zbog toga što su stope mutacija nezavisne od prirodne selekcije) molekularni podaci poslednjih decenija dominiraju u filogenetskim analizama uopšte, i sve češće se uključuju i u praćenje filogenetskih odnosa socijalnih i parazitskih osa (Cameron 1993; Dowton and Austin 1994, 1997a, 1997b; Gimeno *et al.* 1997; Quicke *et al.* 2000; Chen *et al.* 2002). Castro i Dowton (2006) su ukazali na mogućnost primene mitohondrijskog genoma u cilju ispitivanja filogenetskih odnosa unutar reda Hymenoptera, kao i utvrđivanju njihovog položaja među holometabolnim insektima. Molekularne tehnike su takođe omogućile detekciju i identifikaciju

parazitoida, razumevanje njihove ekologije na molekularnom nivou, kao i njihovu primenu u programima biološke kontrole (Symondson 2002; Greenstone 2006). Pri tom je predstavljen i značaj primene molekularnih podataka u proučavanju interakcija unutar čitave vaš-parazitoid zajednice (Traugott *et al.* 2008).

Predstavnici familije Braconidae, upravo zbog prisustva različitih oblika parazitizma, predstavljaju bitan model-sistem za praćenje evolucije parazitskih oblika života (Gauld 1988; Whitfield 1992), te je iz tih razloga proizašao i veliki broj molekularnih analiza njenih različitih podfamilija. Gimeno i saradnici (1997) su razmatrali filogenetske odnose subfamilija Alysiniinae i Opiinae korišćenjem citohroma b, 16S i 28S D2 rRNK regiona. Filogenetski odnosi mikrogastroidnog kompleksa brakonida razmatrani su korišćenjem nekoliko marker gena, kao što su 16S, 28S rDNK geni i mitohondrijski COI gen (Dowton and Austin 1998; Mardulyn and Whitfield 1999; Whitfield *et al.* 2002; Shi and Chen 2005a). Molekularna filogenija subfamilije Rogadiinae bila je praćena sekvencioniranjem 28S rRNK D2 regiona (Chen *et al.* 2003). Belshaw i saradnici (1998) su prikazali rekonstrukciju superfamilije Ichneumonoidea upotrebom D2 varijabilnog regiona 28S rRNK, dok su Zaldívar-Riverón i saradnici (2006) za ispitivanje položaja brakonoidnih ciklostomatnih subfamilija koristili kombinaciju morfoloških podataka sa mitohondrijalnim COI i nuklearnim 28S rDNK genom.

Molekularna sistematika podfamilije Aphidiinae je do danas bila predmet malobrojnih studija. Pungerl (1986) je, prateći morfološke i elektroforetske varijacije među vrstama roda *Aphidius*, pristupila prvim takvim analizama. Kasnije su usledila i istraživanja bazirana na enzimima, u kojima su se pratili genetički odnosi predstavnika Aphidiinae uključujući njihovu reproduktivnu izolaciju uslovljenu visokim stepenom specifičnosti prema određenom domaćinu (Unruh *et al.* 1989; Höller 1991; Atanassova *et al.* 1998).

Filogenetska istraživanja bazirana na DNK su znatno brojnija i pružila su daleko više informacija o filogeniji podfamilije Aphidiinae. Belshaw i Quicke (1997) su proučavali filogenetske odnose unutar subfamilije Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae) koristeći sekvencione podatke sa tri gena: elongacioni faktor-1 $\alpha$ , citohrom b i drugi ekspanzioni segment 28S ribozomske subjedinice. Glavni rezultat njihove filogenetske studije podfamilije Aphidiinae je postojanje četiri tibusu (Ephedrini +

(Praini + (Aphidiini+Trioxini))), pri čemu je Praini sestrinski tribus kladi Aphidiini i Trioxini, a Ephedrini ima bazalnu poziciju. U njihovom radu je pokazano da ciklostomatne podfamilije familije Braconidae obrazuju odvojenu kladu od podfamilije Aphidiinae, ali nije najjasnije objašnjen njen položaj u odnosu na neciklostomatne podfamilije. Dobijena filogenija takođe potvrđuje sekundarni gubitak unutrašnjeg tipa pupacije kod tribusa Praini, kao i polifiletičko poreklo endoparazitizma kod Braconidae.

Sekvencioniranjem 16S rDNK gena (Dowton *et al.* 1998) došlo se do nešto drugačijih rezultata. Pokazano je da tribus Praini, sa svojim pleziomorfnim karakteristikama, ima bazalnu poziciju unutar afidiina. Smith i saradnici (1999) su, koristeći NADH1 gen u svom radu, za rezultat ukazali na mogućnost postojanja hipoteze (Praini+(Ephedrini+Aphidiini)), kao i na bazalni položaj tribusa Praini (*Praon* +*Dyscritulus*).

Međutim ni jedna od pomenutih studija nije u analize uključila rod *Aclitus* koji poseduje brojne pleziomorfne karakteristike (Mackauer 1961b), kao ni rodove *Adialytus* i *Lysaphidus* sa dosta nerazjašnjenom taksonomskom pozicijom. Zato su Kambhampati i saradnici (2000) koristeći mitohondrijski 16S gen zaključili da je podfamilija Aphidiinae monofiletska grupa čiju bazalnu evolutinu liniju čini upravo rod *Aclitus*. Ovim radom je pokazano da je tribus Praini imao više bazalnu poziciju u odnosu na Ephedrini.

Sanchis i saradnici (2000) su pokazali da je 18S rRNK adekvatan marker u razotkrivanju filogenetskih odnosa unutar podfamilije Aphidiinae, i to ne samo na nivou tribusa, nego i na nivou subtribusa i roda. Rezultat njihovog rada je postojanje tri tribusa: Ephedrini (koji zauzima bazalnu poziciju), Praini i Aphidiini. Unutar tribusa Aphidiini se nalaze 2 grupe za koje se smatra da pripadaju tribusu Trioxini (Monoctonina i Trioxina) koje zauzimaju bazalni položaj. Pojavio se problem koji je otvorio novo pitanje, a to je položaj samog tribusa Trioxini, pa se stvorila nedoumica oko toga da li predložiti novu filogeniju sa pet tribusa (Ephedrini, Praini, Monoctonini, Trioxini i Aphidiini). Belshaw i Quicke (1997) izdvajaju Trioxini kao zaseban tribus, ali da bi se prihvatilo njegovo postojanje kao zasebnog tribusa neophodno je uraditi nove molekularne i nemolekularne studije.

Dowton i saradnici (2002) su, prilikom filogenetske rekonstrukcije familije Braconidae, upotrebom 16S i 28S rDNK gena, ukazali na sestrinsku vezu podfamilije

Aphidiinae i ciklostomatne grupe. Međutim, na osnovu drugih studija baziranih na korišćenju tri različita gena (mitohondrijski 16S rDNK, nuklearni 28S rDNK D2 i 18S rDNK) dobijeni su sasvim suprotni rezultati koji ukazuju na pripadnost podfamilije Aphidiinae neciklostomatnoj kladi (Shi *et al.* 2005).

Shi i Chen (2005b) su, koristeći tri molekularna markera (mitohondrijalnu Atp-azu 6, 18S rDNK i 16S rDNK gene), potvrdili postojanje hipoteze ((Ephedrini+Praini)+Aphidiini) (Sanchis *et al.* 2000; Smith *et al.* 1999). Klada Praini je sestrinska Aphidiini, dok Ephedrini zauzima bazalnu poziciju, što se podudara sa rezultatima Belshaw i Quicke (1997) i Sanchis i saradnici (2000) na osnovu molekularnih analiza, kao i sa rezultatima koje su dobili Mackauer (1961b) i Gärdenfors (1986) na osnovu morfologije adulta, ali ne i sa onim što su predložili Downton i saradnici (1998), Smith i saradnici (1999) i Kambhampati i saradnici (2000).

U cilju utvrđivanja molekularne varijabilnosti *Praon dorsale-yomenae* grupe neophodno je koristiti barem dva regiona DNK koji imaju različitu stopu mutacije tj. koji se karakterišu različitom konzervativnošću.

Gen koji kodira COI je mitohondrijalni gen i kao većina mitohondrijalnih gena je konzervativan. U dosadašnjim analizama COI gen se pokazao kao veoma informativan u filogenetskim analizama među blisko srodnim vrstama parazitskih Hymenoptera (Downton and Austin 1997b, 2001; Mardulyn and Whitfield 1999; Whitfield *et al.* 2002; Zaldívar-Riverón *et al.* 2006). Derocles i saradnici (2012a) su nedavno ukazali na ključnu ulogu DNK barkodinga u molekularnoj karakterizaciji podfamilije Aphidiinae. DNK barkoding je molekularna metoda (Hebert 2003; Hebert and Gregory 2005) koja nam olakšava identifikaciju vrsta u mnogim filumima korišćenjem kratkih sekvenci gena koji kodira citohrom oksidazu subjedinic I mitohondrijalne DNK (COI mtDNK). Iako su kod srodnih vrsta insekata, DNK sekvence slične, postoje jasne razlike koje definišu njihove barkodove i omogućavaju uspešnu determinaciju. DNK barkoding vrsta omogućio je uspešno rešavanje mnogobrojnih taksomskih problema, poput otkrivanja "skrivenih" taksona unutar podfamilije Aphidiinae (Desneux *et al.* 2009; Darsouei *et al.* 2011; Kos *et al.* 2011) i familije Braconidae (Zaldívar-Riverón *et al.* 2010). Prednosti DNK barkodinga su uspešna identifikacija vrsta u svim razvojnim stadijumima, uniformnost podataka, minimalan rizik pogrešne determinacije i dr. Nedavno su Derocles i saradnici (2012b)

ukazali na mogućnost detekcije larvenih stadijuma parazitoida unutar vaši domaćina i njihove identifikacije do nivoa vrsta na osnovu sekvenci dobijenih korišćenjem specijalno dizajniranih prajmera za podfamiliju Aphidiinae. Takođe, DNK barkoding se može uspešno koristiti i na višim taksonomskim nivoima (superfamilija, familija) u proceni korektne klasifikacije (Quicke *et al.* 2012), što nam opet ukazuje na mogućnost uspešnog određivanja taksonomske pripadnosti i kruga domaćina na osnovu larvenih stadijuma parazitoida.

28S gen je jedarni gen koji se do sada kod Hymenoptera pokazao kao informativan za filogenetske analize na višim taksonomskim nivoima (tribusi, familije i podfamilije) (Belshaw and Quicke 1997; Belshaw *et al.* 1998; Dowton and Austin 1998; Mardulyn and Whitfield 1999; Dowton and Austin 2001; Dowton *et al.* 2002; Whitfield *et al.* 2002; Chen *et al.* 2003; Shi *et al.* 2005; Zaldivar-Riverón *et al.* 2006).

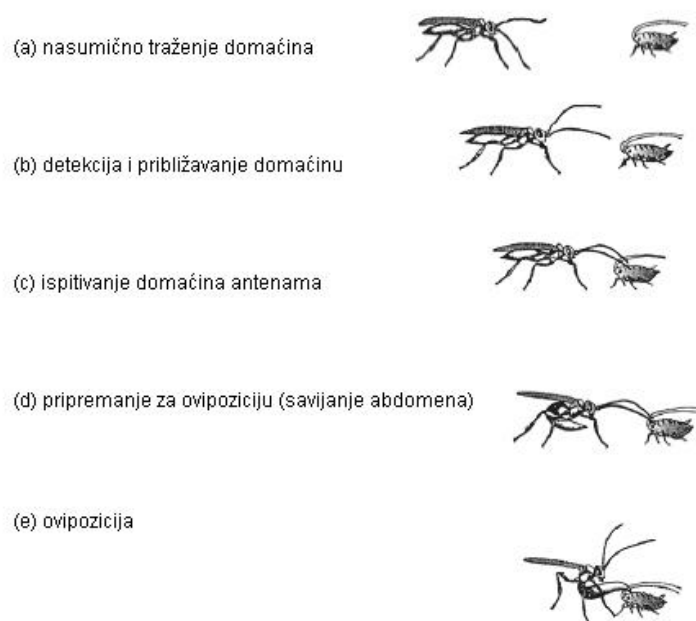
## **1.7. INTERAKCIJSKI ODNOSI UNUTAR VAŠ-PARAZITOID ASOCIJACIJA**

Parazitoidni rodovi afidiina se mogu podeliti na pet grupa u zavisnosti od njihovog kruga domaćina i to na one koji parazitiraju: a) na jednoj vrsti domaćina, b) na dve ili više vrsta jednog roda, c) na vrstama dva ili više rodova jedne podfamilije, d) na dva ili više rodova ili dve ili više podfamilije jedne familije i e) na one koji parazitiraju na nekoliko rodova dve ili više familije (Starý 1981a).

Vaš-parazitoid asocijacije predstavljaju odličan biološki model za ekološka i evolucionarna istraživanja (Le Ralec *et al.* 2010). Studije čiji je cilj proučavanje vaš-parazitoid interakcija su skoncentrisane na pitanje na osnovu čega neki insekti prihvataju ili odbijaju određenu vaš za domaćina (Mackauer *et al.* 1996). Michaud i Mackauer (1994) smatraju da se odgovor na postavljeno pitanje krije upravo u ispunjavanju tri uslova: prepoznavanje vaši kao domaćina (zadovoljavanje profila koji traži ženka parazitoida), procena kvaliteta domaćina (posedovanje adekvatnih resursa u cilju zadovoljavanja minimalnih fizioloških potreba parazitoida) i procena vrednosti domaćina kako bi on bio prihvaćen ili odbijen za ovipoziciju.

Insekti parazitoidi imaju razvijenu strukturnu, fiziološku, molekularnu i simbiotsku adaptaciju, kao i poseban oblik ponašanja u cilju uspešnog odabira i savladivanja odbrambenog sistema domaćina (Vinson and Iwantsch 1980a, 1980b).

Obično se odabir domaćina može podeliti na nekih pet koraka: lokacija staništa domaćina (lokacija biljke), lokacija domaćina, prihvatanje domaćina, pogodnost domaćina za razviće parazitoida i sposobnost parazitoida da reguliše fiziološke procese samog domaćina (Doutt 1959; Vinson 1975, 1976, 1981, 1984, 1990). Sposobnost parazitoida da pronade domaćina, da odoleva njegovim odbrambenim mehanizmima i da reguliše njegov metabolizam utiče na njegov rang domaćina (Le Ralec *et al.* 2010). Rehman (1999) je ustanovio da postoje različiti obrasci ponašanja prilikom selekcije vaši domaćina za ovipoziciju od strane parazitoida *Praon volucre*: nasumično traženje domaćina, detekcija i približavanje domaćinu, ispitivanje domaćina antenama, pripremanje za ovipoziciju i savijanje abdomena, ovipozicija i čišćenje legalice i antena (Slika 5).



Slika 5. Dijagramski prikaz obrasca ponašanja vrste *Praon volucre* prema vaši *Sitobion avenae* (Rehman 1999)

Lokacija staništa domaćina je inicijalni korak u lokaciji hrane ili domaćina pogodnog za ovipoziciju (Hagvar and Hofsvang 1991). Ona podrazumeva lokaciju makrohabitata (šuma, livada) i mikrohabitata (potencionalni izvor hrane za domaćina, npr. određena vrsta biljke) (Vinson 1984). Za sada nema dovoljno informacija o lokaciji makrohabitata od strane parazitoida, ali se pretpostavlja da presudnu ulogu u tome imaju sredinski faktori (temperatura, vlažnost, vetar, intenzitet svetlosti) (van Alphen and Vet 1986). U lokaciji mikrohabitata domaćina bitnu ulogu imaju semiohemikalije

koje emituju domaćini, biljke ili organizmi koji su udruženi sa njima (Vinson 1976 1984; Le Ralec *et al.* 2010). Parazitoidi mogu locirati vaši na osnovu njihovog emitovanja hemijskih supstanci kairomona i biljke putem sinomona (Rehman and Powel 2010).

Domaćin sa svojim fizičkim i hemijskim atributima, kao i posebnim oblikom ponašanja predstavlja bitan resurs za parazitoida. Vizuelne karakteristike poput oblika, veličine i boje tela se mogu proceniti sa određene distance i bez fizičkog kontakta, pa je ova informacija jako bitna u lokaciji biljke domaćina i lokaciji samog domaćina. Vrste koje razlikuju boje mogu da ignorišu boju koja ne odgovara njihovom traženom profilu domaćina, iako je on upravo fiziološki i nutritivno pogodan za raviće parazitoida (Michaud and Mackauer 1994). Michaud i Mackauer (1995) su istakli da vizuelne crte domaćina mogu da utiču na lokaciju parazitoida, ali i da nisu jedini signal neophodan za odabir domaćina. Boja vaši je bitna kako bi se razlikovali potencionalni domaćini od onih koji to nisu. Do sada se u prethodnim radovima nije previše pažnje posvećivalo uticaju oblika domaćina. Minimalna veličina domaćina ne mora biti ograničavajuća kada je u pitanju njegov odabir za ovipoziciju. Iako krupniji domaćini sadrže više resursa i kao takvi su pogodniji za razviće parazitoida, vrste *Aphidius smithi* i *Monoctonus paulensis* jaja polažu u manje, ali pri tom funkcionalne larvene stadijume vaši *Acyrtosiphon pisum* (Harris) iz razloga što ih je lakše savladati (Mackauer and Kambhampati 1988; Chau and Mackauer 2000). Ženke parazitoida su generalno veće od mužjaka i to može biti razlog polno specifične eksploatacije domaćina (Mackauer 1996). Lykouressis i saradnici (2009) su ukazali na to da je veličina tela ženki parazitoida bitna u selekciji domaćina, tačnije da krupnije ženke češće polažu jaja u krupnije vaši domaćine, što se opet može iskoristiti kao potencijal parazitoida da eksploatišu populacije vaši koje se razlikuju u veličini. Postoje i podaci da majke obezbeđuju ćerkama krupnije, a sinovima sitnije domaćine za njihovo razviće (Charnov *et al.* 1981; Godfray 1994). Pokret vaši se tumači kao stimulans za napad i ovipoziciju kod nekih vrsta afidiina (Michaud and Mackauer 1994).

Miris i hemijski sastav domaćina predstavljaju njegove hemijske attribute i parazitoidima pruža informaciju o gustini populacije domaćina ili čak o vrsti domaćina (Hagvar and Hofsvang 1991). Miris koji potiče od biljke domaćina može imati bitnu ulogu u lokaciji domaćina (Powel and Wright 1991). Senzori na antenama mogu biti



jako korisni u percepciji mirisa i u proceni kontaktnih hemijskih materija u kutikuli (Muratori *et al.* 2006; Rehman and Powel 2010). Vizuelni i hemijski signali vaši domaćina utiču na ovipoziciju njihovih parazitoida (Battaglia *et al.* 2000). Prisistvom brojnih hemosenzila na legalici kod ženki Aphidiinae omogućava se procena hemijskog kvaliteta domaćina tokom probne ovipozicije (Mackauer *et al.* 1996; Weinbrenner and Völkl 2002), a na osnovu dobijenih informacija domaćin se prihvata ili odbija za ovipoziciju. Kod pojedinih vrsta koje ne koriste vizuelne crte domaćina ova informacija služi i u identifikaciji domaćina (Michaud and Mackauer 1994) i u proceni kvaliteta (Chow and Mackauer 1986). Kvalitet domaćina se obično definiše kao ukupna količina postojećih i budućih resursa dostupnih larvama parazitoida, dok budući resursi uglavnom zavise od starosti domaćina i stadijuma parazitizma (Mackauer *et al.* 1996). Na razviće larve koinobionata utiče veličina domaćina na početku parazitiranja i kapacitet rasta samog domaćina tokom parazitizma (Mackauer 1986). Hildebrands i saradnici (2000) su pokazali da je odabir domaćina i njihova pogodnost za razviće parazitoida povezana sa razlikama u fiziologiji ovih domaćina, a ne sa vizuelnim karakteristikama ili spoljašnjim hemijskim materijama.

Regulacija domaćina podrazumeva sposobnost parazitoida da preživi unutar domaćina tako što utiče na njegov rast, ishranu, razvoj, razmnožavanje, morfologiju, ponašanje, respiraciju, biološke i hemijske procese unutar domaćina prilagodjavajući ga tako sopstvenim potrebama (Vinson and Iwantsch 1980b).

Parazitoidi pokazuju neverovatnu fenotipsku plastičnost u pogledu asocijativnog učenja i interakcije između urođenih i stečenih karakteristika, kao i na osnovu prethodnog stečenog iskustva (Poppy *et al.* 1997). Iskustvo ženke parazitoida je jako bitno u inicijalnoj fazi selekcije domaćina omogućavajući joj bržu detekciju vaš-biljka asocijacije (Vinson 1998). Prepoznavanje samog domaćina i ovipozicija su pod kontrolom genetičkih faktora (Rehman and Powell 2010). Upravo iz tih razloga, identifikacija gena koji determinišu prepoznavanje hemijskih atributa domaćina može unaprediti mogućnosti za buduću genetičku manipulaciju parazitoidima.

Faktori koji utiču na izbor habitata mogu se podeliti na unutrašnje (starost parazitoida, stečeno iskustvo, fiziološko stanje) i na spoljašnje (predatori, kompetitori, bolesti, sredinski faktori, hrana) (Vinson 1998). Völkl i Mackauer (2000) su predložili da najveći uticaj na evoluciju određenog tipa ovipozicije upravo imaju odbrambeni

sistem domaćina i izbegavanje napada trofobiotičkih mrava. Tokom evolucije razvile su se različite adaptacije parazitoidea za hvatanje vaši i ovipoziciju u cilju savlađivanja odbrambenih mehanizama domaćina (Klingauf 1966; Losey and Denno 1998). Kod vrste *Monoctonus paludum* uočeno je da jaja polažu u ventralnu nervnu gangliju domaćina štiteći se na taj način od hemocita koje predstavljaju deo imunog sistema domaćina (Griffiths 1961). Parazitoidi su tokom evolucije razvili različite adaptacije u cilju odbrane od trofobiotičkih mrava (Völkl 1992,1994; Völkl and Novak 1997). Völkl i Mackauer (2000), na osnovu same dužine trajanja ovipozicije i pokretljivosti abdomena, izdvajaju šet tipova ovipozicije, pri čemu tribus Praini pripada grupi čije vrste prvo fizički imobilišu domaćina prednjim nogama, a potom je i orijentišu za ovipoziciju.

Rodríguez i Hawkins (2000) su, proučavajući diverzitet, funkciju i stabilnost parazitoidne zajednice, utvrdili da ne postoji veza između diverziteta parazitoidea i njene sposobnosti da utiče na mortalitet domaćina, tj. diverzitet i funkcija su nezavisni. Nije pronađena ni veza između raznovrsnosti parazitoidnih vrsta i stepena varijabilnosti zajednice, tj. njene stabilnosti.

Ovipozicija ženke parazitoidea varira u zavisnosti od njene starosti, fiziološkog stanja i prethodno stečenog iskustva, ali i od rizika od mortaliteta (Fletcher *et al.* 1994; Weisser *et al.* 1994). Česti uzroci povećane smrtnosti mlađih stadijuma parazitoidea mogu biti: ovipozicija u vaši koje nisu pogodne za njihovo razviće (Griffiths 1960), korišćenje hrane slabog kvaliteta (van Emden 1995; Stadler and Mackauer 1996), kompeticija larvi (McBrien and Mackauer 1991), hiperparazitizam (Höller *et al.* 1993) i predatorstvo (Völkl and Kraus 1996). Predatori mogu imati indirektan uticaj na vaš-parazitoid interakcije utičući na promenu samog ponašanja parazitoidea (Taylor *et al.* 1998). Zapravo, parazitoidi su u mogućnosti da prepoznaju tragove koje predatori ostavljaju na vašima ili da registruju emitovanje alarmnih feromona vaši koje su napadnute od strane predatora.

## **1.8. NIVOI SPECIJACIJE UNUTAR PODFAMILIJE APHIDIINAE**

Afidni domaćini su od ključnog značaja za razumevanje evolucije njihovih parazitoidea (Starý 1981a). Vaš-parazitoid interakcije objašnjavaju se kao kontinualne oscilacije, promenjive u skladu sa evolucijom, pri čemu je glavni trend parazitoidea da

prate evoluciju mlađih, progresivnijih i brojnijih vaši domaćina. Mackauer (1965) smatra da postoji paralelna evolucija parazitoida i vaši. Odgovor parazitoida i njihovih domaćina na sredinske promene može i ne mora biti isti, te se smatra da je evoluciona progresija dovela do toga da rodovi i vrste parazitskih osa parazitiraju na vrstama koje nisu bili domaćini njihovim precima (Starý 1981a). Dokaz za to je i sama strategija ovipozicije (Starý 1970).

Kao što je već i naglašeno u prethodnom poglavlju, postoje brojni faktori koji mogu uticati na različite obrasce ponašanja parazitoida prilikom lokacije habitata, preko detekcije domaćina pa sve do selekcije određene vaši domaćina za ovipoziciju što istovremeno utiče i na njihov rang domaćina (Godfray 1994, Antolin *et al.* 2006). Parazitoidi podfamilije Aphidiinae pokazuju različit stepen specifičnosti prema domaćinima, od onih koji parazitiraju na samo jednom domaćinu do onih koji parazitiraju na više od stotinu vaši domaćina u različitim tipovima habitata i različitim geografskim oblastima (Starý 1981a). Populacije parazitoida koje pripadaju istoj vrsti mogu pokazivati određene razlike u zavisnosti od uticaja klimatskih faktora i specifičnosti prema domaćinu. Takođe, populacije parazitoida koje parazitiraju istu vrstu domaćina zbog različitih klimatskih uticaja mogu pokazati značajne razlike u razvojnem ciklusu što se najviše odražava u afinitetu prema određenim razvojnim stadijumima domaćina (Starý 1988). Veliki genetički diverzitet parazitoida iste vrste unutar jedne zoogeografske oblasti posledica je velikog diverziteta vaši domaćina (Godfray 1994). Gotovo svaki fitofagni insekt predstavlja domaćina najmanje jednoj vrsti parazitoida. Takav genetički diverzitet omogućava pojavu parazitizma na domaćinima koji u normalnim uslovima nisu ciljna grupa parazitoida. Specijacija unutar različitih kompleksa parazitoida prema određenim domaćinima može biti i posledica visokog stepena specifičnosti njihovih fitofagnih domaćina prema određenoj biljci domaćinu (Stireman *et al.* 2006).

Specijacija usled specijalizacije prema određenom domaćinu nastaje usled kompleksnog delovanja određenih ekoloških i bioloških faktora prilikom odabira vaši domaćina (Porter and Hawkins 1998; Stadler 2002). Kod insekata parazitoida izdvojena su dva oblika specijacije: alopatrija i simpatrija (Quicke 1997). Pretpostavlja se da je simpatrička specijacija dominantnija kod parazitoida podfamilije Aphidiinae iz razloga što je evolutivni status pojedinih parazitoidnih filetičkih linija okarakterisan visokim

stepenom specifičnosti prema domaćinu (Tremblay and Pennacchio 1988), pri čemu se formiraju evolutivne jedinice koje uključuju grupe blisko srodnih vrsta. Adaptivna divergencija predstavlja dominantan model genetičke diferencijacije koja vodi ka specijaciji unutar grupe afidiina (Templeton 1981; Dress and Mallet 2002; Lajeunesse and Forbes 2002). Ona deluje tako što se populacija podeli na dve subpopulacije između kojih je prekinut protok gena, pri čemu se raznim morfološkim i fiziološkim adaptacijama favorizuje reproduktivna izolacija na različitim vašima domaćinima. Rezultat toga je nastanak kriptičkih vrsta koje je nemoguće razlikovati na osnovu morfoloških karakteristika.

Pojam kriptičkih vrsta poznat je više stotina godina, ali tek u poslednje dve decenije, sa intenzivnim razvojem novih tehnologija, njihova detekcija dostiže pravu ekspanziju (Blair *et al.* 2005). Ubrzan razvoj molekularnih metoda tokom '90-ih godina prošlog veka, omogućio je analizu različitih genskih markera i karakterizaciju genetičkog polimorfizma, što je od izuzetnog značaja za rekonstrukciju filogenetskih odnosa između vrsta. Pored fundamentalnog značaja kao što su karakterizacija specijacije, biodiverziteta i strukture zajednice, proučavanje kompleksa kriptičkih vrsta unutar podfamilije Aphidiinae je od presudnog značaja za uspeh programa biološke kontrole gde potencijalni agent može predstavljati kompleks dve ili više kriptičkih vrsta (Desneux *et al.* 2009; Kos *et al.* 2011).

## **1.9. ULOGA I ZNAČAJ PREDSTAVNIKA PODFAMILIJE APHIDIINAE**

Vaši predstavljaju bitne insekatske štetočine u agroekosistemima (Minks and Harrewijn 1988). Štetan efekat može biti izazvan direktno njihovom ishranom usled čega dolazi do kovrdžanja listova ili indirektno, kao vektori virusa (Dawson *et al.* 1990). U proteklih nekoliko decada velika je pažnja posvećena istraživanju bioloških aspekata prirodnih neprijatelja vaši (predatora i parazita) u cilju njihovog korišćenja u programima biološke kontrole. Upravo zbog specifičnosti i efikasnosti posebno je interesovanje usmereno ka parazitoidima (Starý 1970, 1988; Hagvar and Hofsvang 1991; Tomanović i Brajković 2001; Kavallieratos *et al.* 2004a; Kos *et al.* 2008). U Panonskoj oblasti su se do sada proučavale neke ekonomski važne vrste vaši (Mitić-Mužina i Srđić 1977; Petrović 1992; Tomanović *et al.* 1996; Tomanović *et al.* 1998b),

ali više pažnje treba posvetiti i proučavanju sastava i diverziteta same faune parazitoida (Tomanović 1998; Tomanović i Brajković 2001).

Mnoge vrste podfamilije Aphidiinae predstavljaju važne parazitoide vaši u različitim agroekosistemima. Neke od njih su čak uvežene širom sveta radi borbe protiv štetnih vaši (Bosch *et al.* 1959; Carver 1984; Starý 1995; Dahlsten *et al.* 1999), komercijalno su uzgajane kao biološki kontrolni agensi (Hagvar and Hofsvang 1991; Heimpel and Lundgren 2000) i uspešno se koriste u programima biološke kontrole u svetu (Hughes 1989). Međutim, njihova efikasnost je uslovljena njihovim prisustvom na pravom mestu u pravo vreme i na pravom domaćinu.

Poznata je činjenica da su adulti parazitoidi osetljiviji na sintetičke insekticide više od njihovih domaćina (Hagvar and Hofsvang 1991; Hoffmann and Frodsham 1993), što može poslužiti kao korisna informacija prilikom odabira metoda za kontrolu brojnosti štetnih vaši. Upravo zbog rezistentnosti vaši na pesticide, sve više pažnje se posvećuje biološkoj kontroli i pronalasku najefikasnijeg prirodnog neprijatelja. Uspešnost suzbijanja biljnih vaši parazitskim osama zavisi pre svega od gustine populacije domaćina u kulturi, odnosa stepena parazitizma i hiperparazitizma (He *et al.* 2006). Fekunditet parazitoida mora da prati fekunditet domaćina. Tačnije, ženke parazitoida mogu menjati strategiju ovipozicije u zavisnosti od gustine populacije domaćina. Jako je bitno i parazitiranje domaćina u njegovom najranijem razvojnom stadijumu (I i II larveni stadijum, kada je najveća gustina populacije domaćina), tako da se parazitoid razvije pre nego što domaćin dostigne polnu zrelost i počne da produkuje nove jedinke (Lykouressis *et al.* 2009).

Taksonomske studije podfamilije Aphidiinae doprinose korektnoj identifikaciji vrsta koje predstavljaju prirodne kontrolne agense vašiju, što može biti od ključnog značaja za uspehe bioloških kontrolnih programa. Poznavanje tritrofičkih asocijacija (vaš-parazitoid-biljka) sa određenih prostora, odnosno populacioni diverzitet parazitoida, može biti od ključnog značaja za biokontrolne strategije. Iz tih razloga proučavanje taksonomije, ekologije i životnog ciklusa afidiina može doprineti sticanju znanja o parazitoidima primenljivih u programima biološke kontrole (Kavallieratos *et al.* 2001; Kavallieratos *et al.* 2004b).

Parazitske ose koje parazitiraju na vašima vrsta *Uroleucon* u zapadnom Palearktiku bile su predmet mnogobrojnih taksonomskih studija (Mackauer and Starý

1967; Starý 1976b; Völkl and Starý 1988; Mescheloff and Rosen 1990; Barczak 1993; Tomanović *et al.* 1998a; Tomanović *et al.* 1998b; Kavallieratos *et al.* 2001). Iako se smatralo da vaši iz roda *Uroleucon* nemaju ekonomski značaj, potvrđeno je da one zajedno sa njihovim primarnim parazitoidima predstavljaju značajne izvore hrane za predatore i hiperparazitoide u agroekosistemima (Völkl and Starý 1988). Takođe se smatra da prisustvo primarnih parazitoida *Uroleucon* vaši u agroekosistemima može smanjiti stopu hiperparazititma na primarne parazitoide ekonomski značajnih afidnih vrsta (Horn 1984; Völkl and Starý 1988; Tomanović *et al.* 2003b; Takada and Nakamura 2010).

## 2. CILJEVI ISTRAŽIVANJA

Na osnovu svega navedenog uočava se da taksonomija *Praon dorsale-yomenae* kompleksa, usled velike varijabilnosti korišćenih dijagnostičkih karaktera, nije još uvek razrešena. Iz tih razloga, glavni cilj ovog istraživanja bi se odnosio na utvrđivanje taksonomskog statusa grupe vrsta „*dorsale-yomenae*“, kao i na pronalaženje obrazaca specijalizacije prema određenim vrstama domaćina.

Takođe, ciljevi ovog istraživanja bi bili sledeći:

1. Utvrđivanje genetičke i morfološke varijabilnosti unutar *Praon dorsale-yomenae* kompleksa upotrebom molekularnih markera i metoda tradicionalne i geometrijske morfometrije
2. Utvrđivanje postojanja „skrivenih“ taksona (sa specifičnim obrascima biogeografske distribucije i visokim stepenom specifičnosti prema određenim domaćinima), kao i tačnog broja vrsta unutar *Praon dorsale-yomenae* kompleksa
3. Utvrđivanje podudarnosti između stepena genetičkih divergencija i morfoloških diferencijacija
4. Analiziranje faktora koji mogu uticati na varijabilnost, kao i mehanizama koji mogu dovesti do specijacije unutar „*dorsale-yomenae*“ grupe
5. Utvrđivanje postojanja pouzdanih taksonomskih karaktera koji su dovoljno „dobri“ za razdvajanje taksona.

### 3. MATERIJAL I METODE RADA

#### 3.1. MORFOMETRIJSKE METODE

##### 3.1.1. „Tradicionalna“ morfometrija

„Tradicionalna“ morfometrija se zasniva na jednostavom merenju distanci, uglova i površina delova nekog organizma. Ona predstavlja spoj kvantitativne morfologije, koja daje ulazne podatke, i multivarijantnih statističkih metoda kojima se obrađuju ti podaci.

Morfološkim analizama obuhvaćeno je 270 ženki i 151 mužjak koji pripadaju vrstama: *Praon dorsale*, *P. longicorne*, *P. yomenae*, *P. volucre* i *P. megourae* (Prilog 1). U analizama je korišćen i takson koji se po morfološkim karakteristikama nije mogao grupisati ni sa jednom od analiziranih vrsta, pa smo ga iz tih razloga označili kao *Praon* sp.. Materijal je sakupljan u periodu 2008-2011. godine na različitim lokalitetima u Srbiji. Sa biljaka domaćina sakupljane su žive i mumificirane biljne vaši. Žive biljne vaši su stavljane u 90% alkohol i 75% mlečnu kiselinu u odnosu 2:1 radi kasnije identifikacije (Eastop and van Emden 1972). Ostatak kolonije biljnih vašiju gajen je u laboratoriji oko tri nedelje, što je dovoljno da se izlegu parazitoidi. Kolonije biljnih vašiju su stavljane u male plastične kutije pokrivene gazom, pri čemu su se adekvatnom ventilacijom unutar plastičnih kutija ostvarili slični uslovi kao i u samoj laboratoriji (temperatura 22.5 °C, relativna vlažnost 65%) (Kavallieratos *et al.* 2001; Kavallieratos *et al.* 2002; Kavallieratos *et al.* 2003; Kavallieratos *et al.* 2005). Pored direktno sakupljenog materijala takođe je analiziran i materijal koji je sakupljan od 1959-2011. godine širom Palearktika, a koji su ustupili kolege: Petr Starý (Republika Češka), Nickolas Kavallieratos (Grčka), Christoph Vorburger (Švajcarska), Ehsan Rakhshani i Seyed Massoud Madjzadeh (Iran), Hajimu Takada (Japan), Vladimir Žikić i Anđeljko Petrović (Srbija i Crna Gora).

Zbog preciznog merenja određenih morfoloških karakteristika jedinki pravljene su trajni mikroskopski preparati. Disekcija insekata urađena je po standardnim metodama (Starý 1970). Jedinke su disekovane u 10% KOH, a delovi tela su sprovedeni kroz seriju alkohola rastuće koncentracije od 70% do apsolutnog. Prvo su odstranjivana



krila koja su direktno uvođena u 70% alkohol, dok su ostali delovi tela kuvani u 10% KOH u vodenom kupatilu na oko 90°C u trajanju od 8 minuta za suvi materijal i 5 minuta za materijal deponovan u alkoholu. Delovi tela koji su korišćeni za taksonomsku analizu su uz pomoć igala i fine pincete razdvojeni pod binokularnom lupom i sprovedeni kroz serije alkohola rastuće koncentracije (70%, 85% i 100%) gde su držani tri, pet, odnosno deset minuta radi dehidracije. Dehidrirani delovi tela su na kraju montirani na predmetna stakla u kanada balzamu. Gotovi preparati su sušeni mesec dana u termostatu na 30 °C. Merenje delova tela izvršeno je pomoću okular mikrometra na ZEISS mikroskopu. Vrednost podeoka na skali mikrometra iznosila je 0,01mm. Analizirani delovi tela prikazani su na Slici 6.

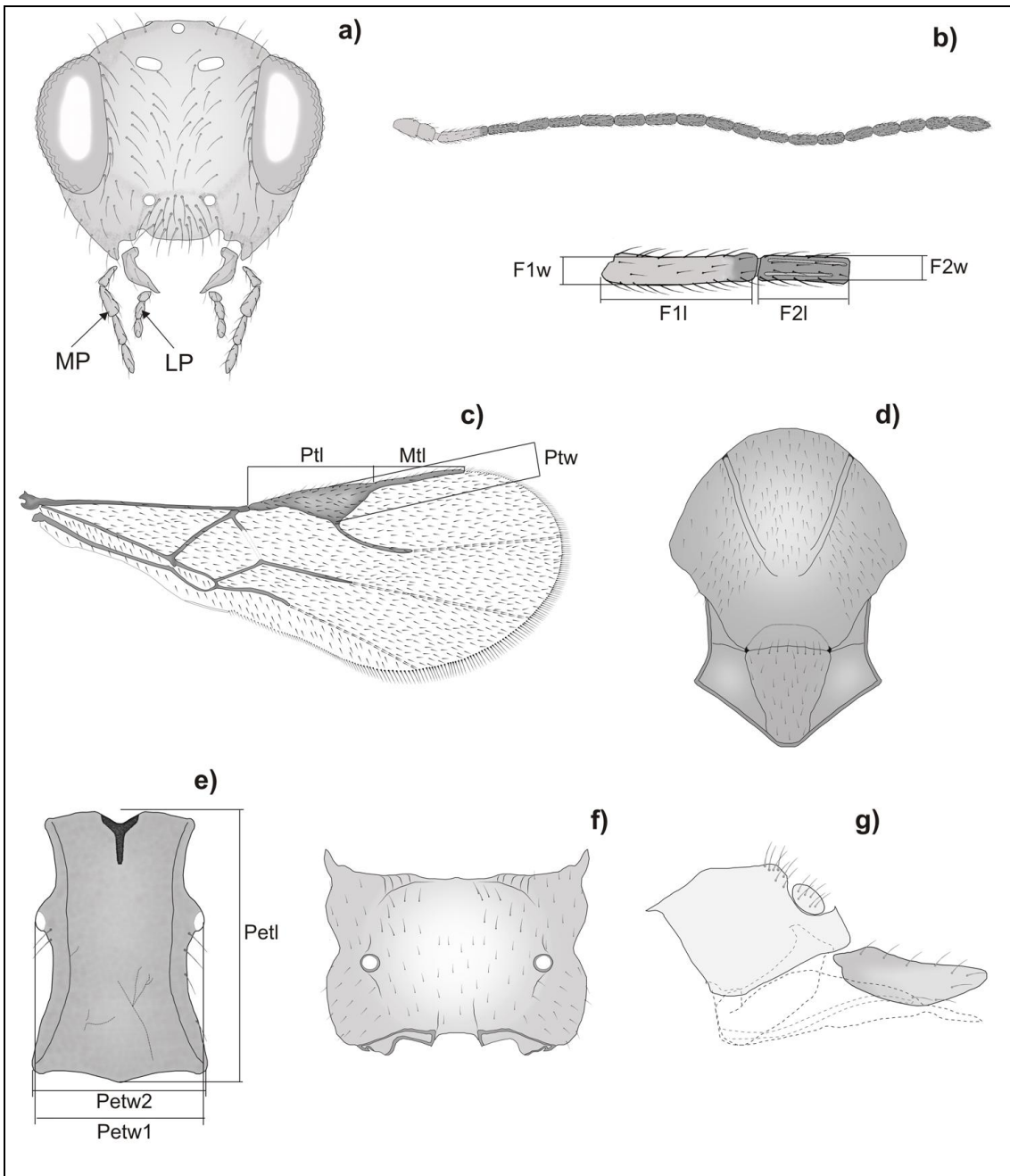
Morfološkim analizama obuhvaćene su dve vrste karaktera (Tabela 1): meristički - karakteri koji opisuju određeno svojstvo determinisano celobrojn timeričkom vrednošću (karakteristike čija je promena stanja diskontinualna) i kontinuirani - karakteri koji mogu imati bilo koju vrednost unutar određenog intervala (karakteristike koje kontinualno menjaju svoja stanja).

Pošto veličina tela ovih parazitoidea zavisi prvenstveno od veličine tela domaćina (Cohen *et al.* 2005), analizirane su relativne dužine tj. odnos dužina karaktera. U radu su korišćeni sledeći odnosi karaktera:  $F_{1l}/F_{1w}$ ,  $F_{2l}/F_{2w}$ ,  $F_{1l}/F_{2l}$ ,  $F_{1w}/F_{2w}$ ,  $Ptl/Ptw$ ,  $Ptl/Mtl$ ,  $Petl/Petw_1$ ,  $Petl/Petw_2$ .

Krilna nervatura je prikazana po nomenklaturi koju je dao Starý (1983).

Tabela 1. Spisak karaktera koji su analizirani „tradicionalnom” morfometrijom; ženke i mužjaci

Oznaka karaktera	Opis karaktera	Tip karaktera
LP	Broj segmenata labijalnih palpusa	Meristički
MP	Broj segmenata maksilarnih palpusa	Meristički
F	Broj antenalnih segmenata	Meristički
MBF <sub>1</sub>	Broj mirisnih brazdi na prvom antenalnom segmentu	Meristički
MBF <sub>2</sub>	Broj mirisnih brazdi na drugom antenalnom segmentu	Meristički
F <sub>1l</sub>	Dužina prvog antenalnog segmenta	Kontinuirani
F <sub>1w</sub>	Širina prvog antenalnog segmenta	Kontinuirani
F <sub>2l</sub>	Dužina drugog antenalnog segmenta	Kontinuirani
F <sub>2w</sub>	Širina drugog antenalnog segmenta	Kontinuirani
Ptl	Dužina pterostigme	Kontinuirani
Ptw	Širina pterostigme	Kontinuirani
Mtl <sub>1</sub>	Dužina Mt nerva	Kontinuirani
Petl	Dužina petiolusa	Kontinuirani
Petw <sub>1</sub>	Širina petiolusa u nivou spirakuluma	Kontinuirani
Petw <sub>2</sub>	Širina petiolusa u osnovi	Kontinuirani



Slika 6. *Praon dorsale* - delovi tela: a) glava (MP-broj segmenata maksilarnih palpusa, LP-broj segmenata labijalnih palpusa); b) antena (F1l-dužina prvog flagelarnog segmenta, F1w-širina prvog flagelarnog segmenta, F2l-dužina drugog flagelarnog segmenta, F2w-širina drugog flagelarnog segmenta); c) prednje krilo (Ptl-dužina pterostigme, Ptw-širina pterostigme, Mtl-dužina Mt nerva); d) mezoskutum; e) petiolus (Petl-dužina petiolusa, Petw1-širina petiolusa u nivou spirakuluma, Petw2-širina petiolusa u osnovi); f) propodeum; g) legalica (autor ilustracija dr Anđelko Petrović)

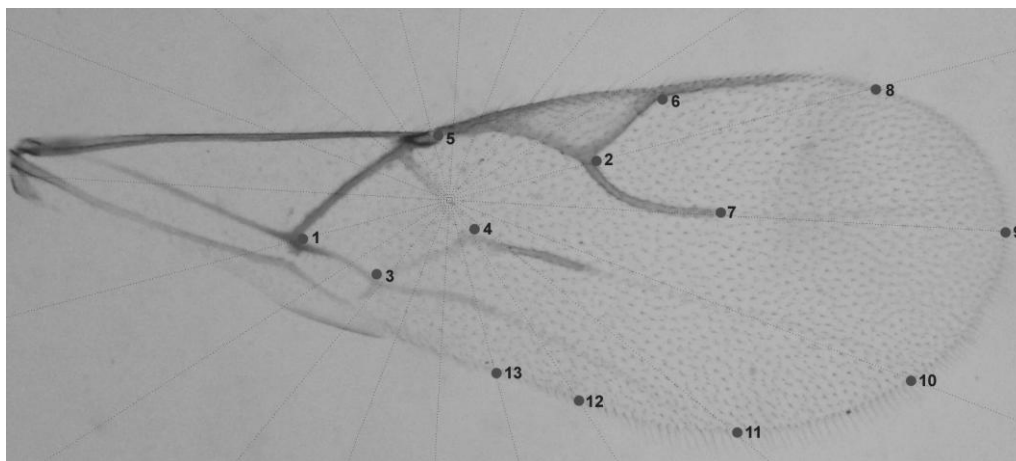
Statističke analize obuhvatale su deskriptivnu statistiku kao i analizu varijabilnosti karaktera pomoću diskriminantne kanonijske analize. Primenom Analize varijanse i post-hoc Tukey's testa testirana je značajnost razlika u varijabilnosti analiziranih karaktera. Analize su izvršene pomoću programskog paketa STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc. 2001).

### 3.1.2. Geometrijska morfometrija

Primenom geometrijske morfometrije analizirana su desna krila jedinki unutar *Praon dorsale-yomenae* kompleksa vrsta, na kojima je odabrano 13 dvodimenzionalnih, jasno definisanih tačaka (Slika 7). Krila su fotografisana digitalnim fotoaparatom Canon Power Shot S40, na fazno-kontrastnom mikroskopu LEICA DM LS u Institutu za zoologiju, Biološkog fakulteta u Beogradu. Prilikom analize krila redukovane nervature, kao kod roda *Praon*, neophodno je pored *landmarks* u analizu uključiti i *semilandmarks*. *Semilandmarks* su zapravo tačke izvedene na osnovu dve ili više *landmarks* izabrane na analiziranom objektu. Za razliku od *landmarks*, to su *a priori* postavljene tačke. Njihova funkcija je da olakšaju opisivanje neke morfološke celine (Perez *et al.* 2006), u našem slučaju oblik krila, kada je nemoguće postaviti prave tačke. Korišćenjem softverskog paketa MakeFun6 (Sheets 2000), odabrali smo dva markera na osnovu kojih se određuje centroid kroz koji se povlače linije (u našem slučaju 20) koje seku krila na tačno određenim mestima. Tačke su potom zabeležene na svakom pojedinačnom krilu koristeći softverski paket tpsDig (Rohlf 2005), vodeći strogo računa o tome da se prva i druga tačka poklapaju sa redosledom odabira markera. *Landmarks* nose oznake 1-7, dok *semilandmarks* opisuju distalni deo krila (8-13) (Slika 7). Preciznost postavljanja tačaka na krilnu ploču proverena je u tpsRelw programskom paketu (Rohlf 2005).

Generalizovana Prokrustova Analiza (engl. *General Procrustes Analysis* – GPA) omogućava da se skaliranjem, translacijom i rotacijom konfiguracija specifičnih tačaka eliminišu razlike uslovljene veličinom, položajem i orijentacijom, što se postiže Prokrustovom superimpozicijom (Goodal 1991; Bookstein 1996; Dryden and Mardia 1998; Zelditch *et al.* 2004). Prokrustova superimpozicija urađena je uz pomoć softverskog paketa Semiland (Sheets 2000), pri čemu je poravnavanje, translacija i

rotacija urađena zasebno za specifične tačke koje imaju jasno definisan položaj, i za tačke koje su raspoređene na pravilnim razmacima duž oboda krila *semilandmarks*.



Slika 7. Obeležene specifične tačke (1-7) i polutačke (8-13) na krilu *Praon yomenae*

Informacije o veličini krila date su preko veličine centroida (CS). Veličina centroida se za svako krilo izračunava kao kvadratni koren sume kvadratnih rastojanja svake tačke od težišta date konfiguracije (Dryden and Mardia 1998). Težište konfiguracije je tačka čije X i Y koordinate predstavljaju srednje vrednosti X i Y koordinata svih tačaka (Klingenberg *et al.* 2001). Prokrustove koordinate specifičnih tačaka, dobijene nakon Prokrustove superimpozicije, nose informaciju o obliku određene konfiguracije, tako da razlike u Prokrustovim koordinatama predstavljaju razlike u obliku između analiziranih konfiguracija.

Prilikom analiza oblika krila između uzoraka neophodno je utvrditi da li uopšte postoje statistički značajne razlike u varijabilnosti u veličini i obliku krila.

Razlike u veličini krila između grupa analizirane su primenom analize varijanse (ANOVA) za CS. Post-hoc Tukey' test korišćen je za prikaz statistički značajnih razlika u veličini krila među analiziranim grupama. Varijabilnost u obliku krila, analizirana je multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA), sa svim varijablama oblika kao zavisno promenljivim.

Standardne metode multivarijantne statistike koje se primenjuju u morfometrijskim analizama inkorporirane su u softverski paket *MorphoJ* (Klingenberg 2011). Da bi se utvrdilo da li se jedinke koje potiču sa različitih domaćina (različite vrste afidnih domaćina) razlikuju u obliku krila, analiza glavnih komponenti (PCA -

*Principal Component Analysis*) urađena je za svaku vrstu parazitoida koja parazitira veći broj domaćina, odnosno biotipova. Deformacije krilne ploče, duž I i II ose, prikazane su u cilju ilustracija promena u obliku krila. Da bismo utvrdili koje promene u obliku krila jedinki najviše doprinose diskriminaciji između vrsta, izvršena je kanonijska varijantna analiza (*Canonical Variate Analysis-CVA*), koja za razliku od PCA analize favorizuje međugrupnu varijabilnost. Procenat pravilnog grupisanja jedinki u *a priori* definisane grupe utvrđen je diskriminantnom analizom (*Discriminant Function Analysis*) preko distanci dobijenih na osnovu CVA. Za geometrijsku morfometriju koristi se serija TPS i IMP programa koji su dostupni na internet adresi: <http://life.bio.sunysb.edu/morph>, kao i softverski paket *MorphoJ* (Klingenberg 2011). Intraspecijska varijabilnost u stepenu i obrascu polnog dimorfizma u veličini i obliku krila testirana je izračunavanjem vrednosti standardnih indeksa. Indeks polnog dimorfizma u veličini krila- $I_{SSD}$  (*Sexual Size Dimorphism*) izračunava se preko veličine centroida: CS pola dužih krila/CS pola manjih krila. Indeks polnog dimorfizma u obliku krila- $I_{ShD}$  (*Sexual Shape dimorphism*) predstavljen je Prokrustovim distancama između polova.

### **3.2. MOLEKULARNE METODE**

Za molekularne analize vrsta iz roda *Praon* i ocenu divergencije na inter- i intraspecijskom nivou korišćena su dva molekularna markera, gen koji kodira citohrom oksidazu subjedinića I mitohondrijalne DNK (COI mtDNK) i gen koji kodira 28S region jedarne DNK.

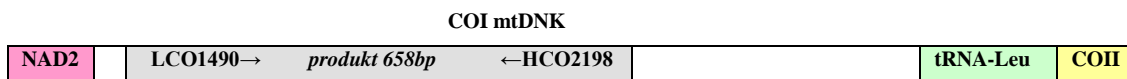
#### **3.2.1. Ekstrakcija DNK iz insekata**

Svi primerci koji su sakupljeni za molekularne analize čuvani su u 96% etanolu, na temperaturi od  $-20^{\circ}\text{C}$  do ekstrakcije DNK. Ukupna DNK svakog primerka ekstrahovana je pomoću TES metoda (Mahuku 2004) ili Dneasy<sup>®</sup>Blood and Tissue Kit-a (QIAGEN) prema uputstvu proizvođača. TES ekstrakcija je bio metod izbora u analizama, dok se drugi metod koristio samo u slučaju kada je prinos DNK nakon ekstrakcije metodom izbora bio nizak. Kako bi se primerci sačuvali, pod binokularom je

izvršeno punktiranje abdomena, a zatim su punktirani uzorci inkubirani na 40°C (TES ekstrakcija) ili 56°C (Dneasy<sup>®</sup>Blood and Tissue Kit) tokom noći, u rastvoru sačinjenom od 400µl TES pufera za liziranje ćelija i 4µl proteinaze K (TES ekstrakcija), odnosno 180 µl ATL pufera i 20 µl proteinaze K (Dneasy<sup>®</sup>Blood and Tissue Kit). Sledećeg dana postupak ekstrakcije je nastavljen prateći protokol odabranog metoda ekstrakcije. Ekstrahovana DNK rastvorena je u 50 µl TE pufera (TES ekstrakcija), odnosno 80 µl AE pufera (Dneasy<sup>®</sup>Blood and Tissue Kit), a zatim čuvana na -20°C. Primerici iz kojih je izvršena ekstrakcija DNK su posle uzastopnih ispiranja vodom i 96% etanolom, preparovani, obeleženi šifrom ekstrakcije i smešteni u entomološke kutije.

### 3.2.2. Amplifikacija DNK, prečišćavanje i sekvencioniranje

Molekularne analize su obuhvatile vrste *P. dorsale*, *P. yomenae*, *P. longicorne*, *P. volucre*, *P. megourae*, i *Praon* sp. Citohrom oksidaza subjedinic I mitohondrijalne DNK umnožena je sa setom prajmera LCO1490 (5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3') i HCO2198 (5'-TAAACTTCAGGCTGACCAAAAAATCA-3') (Folmer *et al.* 1994). Ovi prajmeri kod parazitoide amplifikuju produkt veličine oko 658bp, koji obuhvata deo COI gena mtDNK (Slika 8).



Slika 8. Deo gena COI mtDNK koji amplifikuju prajmeri LCO1490 i HCO2198

PCR amplifikacija je urađena u zapremini od 20µl koja sadrži 1µl ekstrahovane DNK, 11.8µl H<sub>2</sub>O, 2µl pufera A sa 1xMg (High Yield Reaction Buffer A, Kapabiosystems), 1.8µl MgCl<sub>2</sub> (2.25mM), 1.2µl dNTP (0.6mM), 1µl LCO1490 (0.5µM), 1µl HCO2198 (0.5µM) i 0.2µl KAPATaq DNK polimeraze (0.1 U/µl) (Kapabiosystems). Amplifikacija je vršena u Eppendorf Mastercycler<sup>®</sup>ep po sledećem protokolu: inicijalna denaturacija 95°C/5 min; 35 ciklusa: 1) denaturacija 95°C/1min, 2) elongacija 54°C/1 min, 3) ekstenzija 72°C/2 min; finalna ekstenzija 72°C/10 min. Da bi se proverila uspešnost sinteze COI gena, 5µl PCR produkta svakog uzorka je pušteno na 1% agaroznom gelu obojenom etidijum bromidom i vizualiziranom pod UV transiluminatorom.

Za umnožavanje gena koji kodira 28S region jedarne DNK, korišćen je set prajmera koji umnožavaju drugi ekspanzioni segment 28S rRNA tj. 28S D2, a to su *forward* 28SD2f prajmer (5'-AGAGAGAGTTCAAGAGTACGTG-3') (Belshaw and Quicke 1997) i *reverse* 28SD2r (5'-TTGGTCCGTGTTTCAAGACGGG-3') (Campbel *et al.* 1993).

Umnožavanje 28S D2 produkata PCR metodom urađena je u zapremini od 20 $\mu$ l koja sadrži 1 $\mu$ l ekstrahovane DNK, 14.35 $\mu$ l H<sub>2</sub>O, 2 $\mu$ l pufera A sa 1.5mM MgCl<sub>2</sub> (Kapabiosystems), 0.5 $\mu$ l dNTP (0.25mM), 1 $\mu$ l 28SD2f (0.5 $\mu$ M), 1 $\mu$ l 28SD2r (0.5 $\mu$ M) i 0.15 $\mu$ l KAPATaq DNK polimeraze (0.0375 U/ $\mu$ l) (Kapabiosystems). Protokol za umnožavanje 28S regiona jedarne DNK kod parazitoida se sastoji od: inicijalne denaturacije 95°C/3 min; 30 ciklusa: 1) denaturacija 95°C/30s, 2) elongacija 48°C/30s, 3) ekstenzija 72°C/60s i na kraju finalna ekstenzija 72°C/10 min. Da bi se proverila uspešnost sinteze COI gena, 5 $\mu$ l PCR produkta svakog uzorka je pušteno na 1% agaroznom gelu obojenom etidijum bromidom i vizualiziranom pod UV transiluminatorom.

Nakon uspešne amplifikacije delova COI i 28S gena uzorci namenjeni za sekvenciranje su prečišćeni pomoću QIAquick<sup>®</sup> PCR Purification Kit-a (QIAGEN) prateći upustvo proizvođača. Provera čistoće prečišćenih uzoraka izvršena je na 1% agaroznom gelu. Kvantifikacija, odnosno molekularna težina i količina DNK koja će se poslati na sekvenciranje, određena je vizuelnim poređenjem produkata sa markerom DNA 100 Bp DNA Ladder (SERVA). Sekvenciranje je urađeno na automatskom kapilarnom sekvencionatoru ABI Prism 3700 (Applied Biosystems) u BMR Genomics (Padova, Italija). Produkt COI gena svakog uzorka je sekvencioniran u jednom smeru, upotrebom LCO1490 *forward* prajmera, a produkti 28S sa *forward* prajmerom 28SD2f.

### 3.2.3. Obrada podataka i filogenetske analize

Za prevođenje sekvenci iz *abi* formata koji je proizveo sekvencionator i njihovo kompletiranje korišćen je program FinchTV<sup>™</sup> (dostupan na <http://www.geospiza.com>). U cilju sagledavanja kvalitativne i kvantitativne razlike unutar COI mtDNK između vrsta iz roda *Praon*, prvo je izvršeno poravnanje sekvenci u CLUSTAL W programu integrisanom u MEGA 4.0 softveru (Tamura *et al.* 2007). Sekvence su zatim

podvrgnute *Best fit model* testu prema *Akaike Information* kriterijumu koji je ocenio koji su modeli najbolji za poređenje nukleotidnih razlika.

Za rekonstrukciju filogenetskih stabala korišćen je Neighbor-Joining metod (Saitou i Nei 1987) u modelu Tamura-Nei (Tamura i Nei 1993) i Metod maksimalne parsimonije (Nei i Kumar 2000) u MEGA4 programu. Za filogenetske analize COI mtDNK kao *outgroup* su korišćene sekvence COI gena vrste *Areopraon silvestre* koja pripada istom tribusu Praini, čiji primerak je sakupljen sa *Periphyllus* sp. na *Acer pseudoplatanii* i *Lysiphlebus fabarum* iz iste podfamilije, sakupljen sa domaćina *Aphis fabae* poreklom sa *Chenopodium album*. Za filogenetske analize 28S D2 regiona jedarne DNK, kao *outgroup* je korišćena sekvenca *Aphidius colemani* iz iste podfamilije Aphidiinae, koja je preuzeta iz NCBI GenBank (National Center of Biotechnology Information, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) pod pristupnim brojem HQ599561.

Za utvrđivanje porekla genetičke struktuiranosti populacija, i ocene divergencije na inter- i intraspecijskom nivou urađena je Analiza molekularne varijanse (AMOVA) u programu ARLEQUIN 3.0 (Excoffier *et al.* 2005).



## 4. REZULTATI

### 4.1. MORFOLOŠKE ANALIZE

Statističke analize celokupnog ispitivanog uzorka urađene su odvojeno za mužjake i ženke usled postojanja polnog dimorfizma u analiziranim morfološkim karakteristikama.

#### 4.1.1. Varijabilnost morfoloških karaktera kod ženki

Deskriptivnom statistikom obuhvaćeno je 270 jedinki svrstanih unutar 6 vrsta (*Praon yomenae*, *Praon* sp., *P. megourae*, *P. longicorne*, *P. volucre* i *P. dorsale*). Da bismo utvrdili varijabilnost karaktera unutar grupa urađena je deskriptivna statistika za sve vrste odvojeno (Prilog 2). Izračunate su srednja vrednost, standardna devijacija, minimalne i maksimalne vrednosti analiziranih osobina. Analizirano je 6 merističkih i 8 kontinuiranih karaktera. Meristički karakteri i karakteri sa kontinuiranom varijabilnošću analizirani su zasebno. Da bi se eliminisao efekat veličine i omogućilo direktno poređenje dobijenih rezultata sa drugim studijama, kontinuirani karakteri analizirani su kao odnosi vrednosti dva karaktera.

Karakter F (broj antenalnih segmenata) nije ušao u statističke analize iz razloga što nije bilo moguće njegovo tačno određivanje u čitavom uzorku. Na osnovu dobijenih vrednosti može se prikazati variranje ovog karaktera po vrstama: *P. yomenae* (F=17-20), *Praon* sp. (F=16-17), *P. megourae* (F=19-21), *P. longicorne* (F=20-21), *P. volucre* (F=17-18) i *P. dorsale* (F=18-20).

Naredni analizirani karakteri MP (broj segmenata maksilarnih palpusa) i LP (broj segmenata labijalnih palpusa) ukazuju na jasno izdvajanje vrste *Praon* sp. koja ima po 3 segmenta u maksilarnim i 2 segmenta u labijalnim palpusima. Sve ostale vrste imaju po 4 segmenta u maksilarnim i 3 segmenta u labijalnim palpusima.

Broj mirisnih brazdi (rinarija) na prvom flagelarnom segmentu (MBF<sub>1</sub>) kod svih vrsta ima vrednost 0. Najveća varijabilnost u broju mirisnih brazdi na drugom flagelarnom segmentu (MBF<sub>2</sub>) uočava se unutar vrste *P. yomenae* (1-4), dok je najmanja varijabilnost ovog karaktera zabeležena kod vrste *P. megourae* (1-2). Kod svih ostalih vrsta MBF<sub>2</sub> ima vrednost 1-3 (Prilog 2).

Dužina tela (L) je jedan od karaktera koji najviše varira unutar vrsta. Najmanju srednju vrednost dužine tela ima vrsta *Praon* sp. (47.17) dok najveću ima vrsta *P. longicorne* (59.74). Najveće variranje ovog karaktera zabeleženo je kod vrste *P. yomenae* (min=41, max=85), dok je najmanje variranje uočeno unutar vrste *P. megourae* i kreće se u opsegu od 50-64 (Prilog 2). Postojanje razlika u dužini tela ženki između 6 različitih vrsta testirano je analizom varijanse i pokazane su statističke značajne razlike (ANOVA:  $F=14.35$ ,  $df=5$ ,  $P<0.000000$ ). Rezultati post-hoc Tukey's testa za dužinu tela ukazuju na to da statistički značajna razlika u veličini tela postoji među ženkama sledećih vrsta: *P. yomenae-Praon* sp., *P. yomenae-P. volucre*, *Praon* sp.-*P. megourae*, *Praon* sp.-*P. longicorne*, *Praon* sp.-*P. dorsale*, *P. megourae-P. volucre*, *P. longicorne-P. volucre* i *P. volucre-P. dorsale*.

Odnos dužine i širine prvog flagelarnog segmenta ( $F_{1l}/F_{1w}$ ) pokazuje najveću srednju vrednost unutar vrste *P. megourae* (6.46), dok je najmanja vrednost zabeležena kod vrste *P. yomenae* (5.36). Najveća varijabilnost ovog karaktera prisutna je upravo unutar pomenutih taksona. Slične vrednosti dobijene su i prilikom analize karaktera  $F_{2l}/F_{2w}$ ,  $F_{1l}/F_{2l}$  i  $F_{1w}/F_{2w}$  (Prilog 2).

Oblik pterostigme je određen odnosom njene dužine i širine – ( $P_{tl}/P_{tw}$ ). Pored veoma ujednačenih srednjih vrednosti za većinu vrsta (3.9), uočava se da je najveća srednja vrednost ovog karaktera zabeležena unutar vrste *P. volucre* (4.03), a najmanja za vrstu *P. dorsale* (3.82). Najveća varijabilnost prisutna je kod vrsta *P. yomenae* i *P. volucre* (Prilog 2).

Najveće razlike srednjih vrednosti zabeležene za karakter  $P_{tl}/M_{tl}$  (odnos dužine pterostigme i dužine metakarpalnog nerva) kreću se od 1.31 do 1.72 za vrstu *P. megourae* odnosno *Praon* sp., dok je najveća varijabilnost zabeležena unutar vrste *P. yomenae* (Prilog 2).

Poslednji analizirani karakteri su  $P_{etl}/P_{etw_1}$  i  $P_{etl}/P_{etw_2}$  (odnosi dužine i širina petiolusa) i on pokazuje najveću varijabilnost za vrstu *P. volucre*, odnosno za vrstu *P. yomenae*. Najveće srednje vrednosti  $P_{etl}/P_{etw_1}$  i  $P_{etl}/P_{etw_2}$  zabeležene su kod vrste *P. dorsale* (1.42 odnosno 1.61). Razlike jedino postoje kod najnižih srednjih vrednosti ovih karaktera ( $P_{etl}/P_{etw_1}=1.28$  za vrstu *P. megourae* i  $P_{etl}/P_{etw_2}=1.38$  za vrstu *Praon* sp.).

Bivarijantnim i multivarijantnim analizama varijanse testirano je da li variranje pojedinih karaktera zavisi od vrste parazitoida.

Analiza varijanse (ANOVA) pokazuje statistički značajne razlike između vrsta za sve karaktere osim za Ptl/Ptw (Tabela 2).

Tabela 2. Analiza varijanse morfoloških karakterata ženki svih vrsta. Statistički značajne razlike su boldirane ( $p < 0,05$ ).

karakter	df model	F	p
<b>F<sub>1</sub>l/F<sub>1</sub>w</b>	5	21,56	<b>0,000000</b>
<b>F<sub>2</sub>l/F<sub>2</sub>w</b>	5	19,65	<b>0,000000</b>
<b>F<sub>1</sub>l/F<sub>2</sub>l</b>	5	14,85	<b>0,000000</b>
<b>F<sub>1</sub>w/F<sub>2</sub>w</b>	5	4,65	<b>0,000437</b>
Ptl/Ptw	5	0,55	0,738026
<b>Ptl/Mtl</b>	5	22,053	<b>0,000000</b>
<b>Petl/Petw<sub>1</sub></b>	5	4,68	<b>0,000414</b>
<b>Petl/Petw<sub>2</sub></b>	5	8,51	<b>0,000000</b>

Da bi se utvrdilo koji karakteri najviše utiču na diskriminaciju unapred definisanih taksona, primenjena je diskriminantna kanonijska analiza koja se bazira na utvrđivanju osa po kojima se grupe najviše razdvajaju tj. maksimalizuje se međugrupno u odnosu na unutargrupno variranje karakterata. Ovom analizom obuhvaćene su iste jedinice svrstane u iste vrste kao i za deskriptivnu statistiku.

Kao varijable za diskriminantnu analizu ženki korišćeno je 8 odnosa vrednosti kontinuiranih karakterata: F<sub>1</sub>l/F<sub>1</sub>w, F<sub>2</sub>l/F<sub>2</sub>w, F<sub>1</sub>l/F<sub>2</sub>l, F<sub>1</sub>w/F<sub>2</sub>w, Ptl/Ptw, Ptl/Mtl, Petl/Petw<sub>1</sub> i Petl/Petw<sub>2</sub>, dok je faktor grupisanja kao i u ranijim analizama bila pripadnost vrsti parazitoida.

Kanonijska diskriminantna analiza urađena je na osnovu svih analiziranih karakterata. Prva kanonijska osa (CV1) nosi oko 75 % svih razlika među vrstama, a druga (CV2) 17% (Tabela 3).

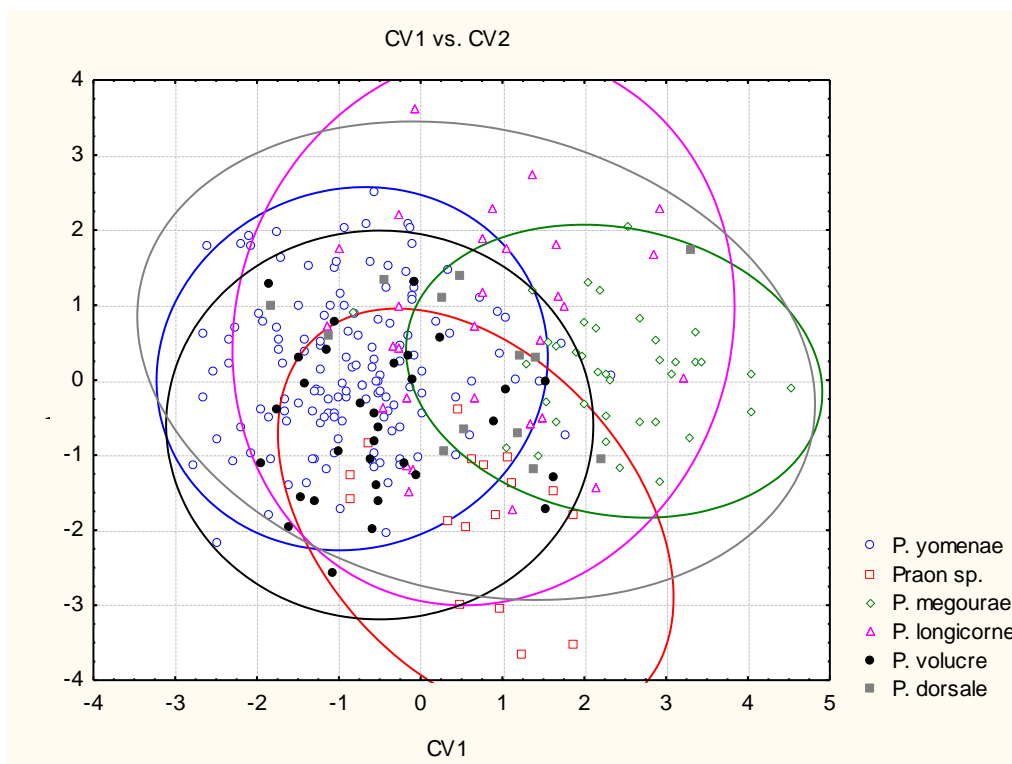
Ovi rezultati pokazuju da postoji razdvajanje analiziranih vrsta. Najveće opterećenje na prvoj kanonijskoj osi nose osobine: odnos dužine i širine prvog flagelarnog segmenta (F<sub>1</sub>l/F<sub>1</sub>w) i odnos širina prvog i drugog flagelarnog segmenta (F<sub>1</sub>w/F<sub>2</sub>w). Diskriminaciji po drugoj kanonijskoj osi doprinose 3 karakterata pri čemu najveće opterećenje po drugoj osi ima odnos dužine i širine petiolusa (Petl/Petw<sub>2</sub>), zatim odnos dužine i širine prvog flagelarnog segmenta (F<sub>1</sub>l/F<sub>1</sub>w), kao i odnos dužine i širine drugog flagelarnog segmenta (F<sub>2</sub>l/F<sub>2</sub>w) (Tabela 3).

Tabela 3. CVA analiza- standardizovani koeficijenti kanonijskih varijabli kod ženki

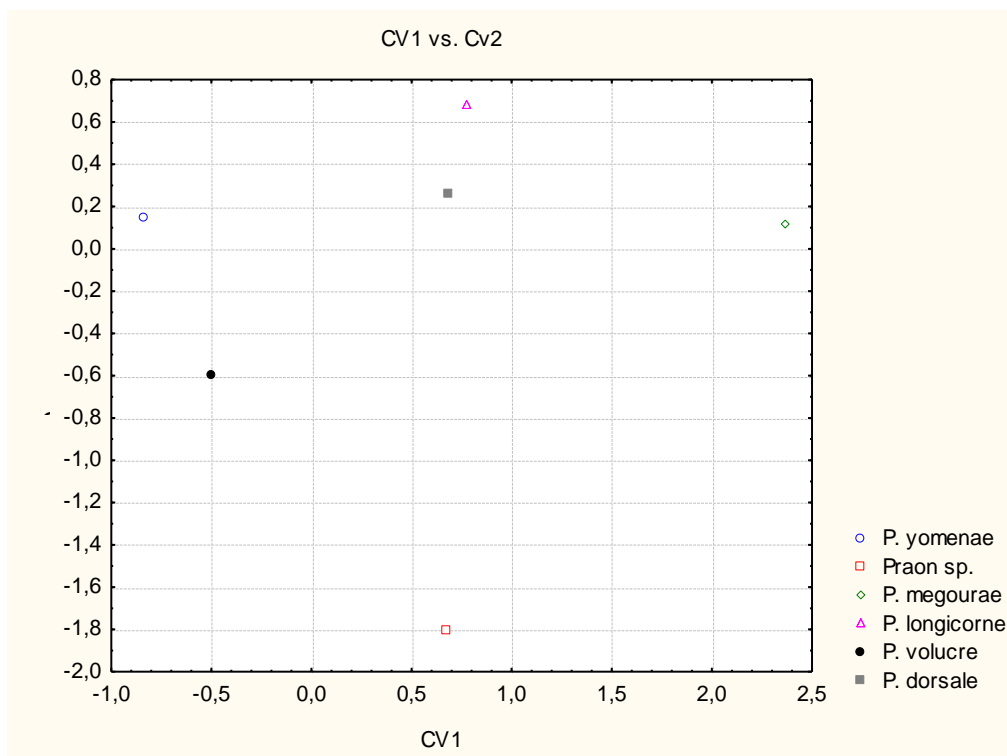
Karakter	CV1	CV2
<b>F<sub>1</sub>l/F<sub>1</sub>w</b>	<b>2,20497</b>	<b>-1,31605</b>
<b>F<sub>2</sub>l/F<sub>2</sub>w</b>	-1,23509	<b>1,18954</b>
<b>F<sub>1</sub>l/F<sub>2</sub>l</b>	-0,74929	0,59369
<b>F<sub>1</sub>w/F<sub>2</sub>w</b>	<b>1,69246</b>	-0,99963
<b>Ptl/Ptw</b>	0,11606	-0,09451
<b>Ptl/Mtl</b>	-0,50046	-0,74347
<b>Petl/Petw<sub>1</sub></b>	0,28107	-0,81636
<b>Petl/Petw<sub>2</sub></b>	-0,49803	<b>1,06831</b>
<b>Eigenval</b>	1,32569	0,32444
<b>Cum.Prop</b>	0,74589	0,92843

Razdvajanje vrsta po prvoj i drugoj kanonijskoj osi prokazano je na Slici 9 i Slici 10, pri čemu je na Slici 9 predstavljena projekcija svih jedinki u odnosu na prve dve ose pri čemu su elipsama obuhvaćene jedinke jedne vrste (95% jedinki), dok su na Slici 10 predstavljeni njihovi centriodi.

Po prvoj kanonijskoj osi uočljivo je delimično razdvajanje vrsta *P. yomenae* i *P. megourae*. Po drugoj kanonijskoj osi uočava se delimično razdvajanje jedinki vrste *Praon* sp.. Razdvajanje je uočljivije ukoliko se posmatraju samo centriodi vrsta (Slika 10). Vrsta *P. yomenae* i *P. volucre* se grupišu u negativnom delu CV1 ose, a *P. megourae* u njenom pozitivnom delu. Centriodi vrsta *P. dorsale* i *P. longicorne* nalaze se veoma blizu jedan drugom ukazujući na njihovo međusobno preklapanje. Po CV2 osi uočljivo je jasno izdvajanje centrioda vrste *Praon* sp. u negativnom delu ose za razliku od ostalih vrsta.



Slika 9. Distribucija ženki duž prve (CV1) i druge (CV2) kanonijske ose. Elipse obuhvataju interval od 0.95.



Slika 10. Distribucija centroida duž prve (CV1) i druge (CV2) kanonijske ose - ženke

Diskriminantnom analizom utvrđen je procenat ispravnosti grupisanja jedinki u unapred definisane vrste, izdvojene su 2 kanonijske ose, izračunate sopstvene vrednosti (engl. *Eigen values*) i procenat ukupne varijanse.

Procenat pravilnog grupisanja jedinki dat je u Tabeli 4. Oko 70% svih jedinki je *a priori* pravilno grupisano, mada postoje jako velike razlike što se tiče procenta ispravnog grupisanja među samim vrstama. Jedino su jedinke vrsta *P. yomenae* i *P. megourae* grupisane sa tačnošću oko 92%. Jedinke ostalih vrsta su grupisane sa manjim procentom tačnosti.

Tabela 4. Matrica korektne klasifikacije ženki u unapred definisane vrste gde redovi predstavljaju uočenu pripadnost, a kolone unapred predviđenu pripadnost. Total predstavlja ukupan procenat korektne klasifikacije

	% tačnog grupisanja	<i>P. yomenae</i>	<i>Praon sp.</i>	<i>P. megourae</i>	<i>P. longicorne</i>	<i>P. volucre</i>	<i>P. dorsale</i>
<i>P. yomenae</i>	92,85	130	0	4	4	2	0
<i>Praon sp.</i>	58,82	6	10	1	0	0	0
<i>P. megourae</i>	92,11	2	0	35	1	0	0
<i>P. longicorne</i>	33,33	12	0	6	10	1	1
<i>P. volucre</i>	18,75	22	1	0	2	6	1
<i>P. dorsale</i>	23,07	7	0	1	2	0	3
<b>Total</b>	70,00	179	11	47	19	9	5

#### 4.1.2. Varijabilnost morfoloških karaktera kod mužjaka

Kao i kod ženki izračunate su srednja vrednost, standardna devijacija, minimalne i maksimalne vrednosti analiziranih osobina za svaku vrstu u cilju određivanja unutargrupne varijabilnosti. Deskriptivnom statistikom je obuhvaćena 151 jedinka koje su svrstane unutar 6 vrsta (*Praon yomenae*, *Praon sp.*, *P. megourae*, *P. longicorne*, *P. volucre* i *P. dorsale*). Analizirano je 6 merističkih karaktera i 8 kontinuiranih karaktera.

Broj antenalnih segmenata (F) takođe, kao i kod ženki, nije ušao u statističku analizu, ali se može uočiti njegovo variranje po vrstama: *P. yomenae* (F=19-22), *Praon sp.* (F=19-20), *P. megourae* (F=20-22), *P. longicorne* (F=20-23), *P. volucre* (F=19-20) i *P. dorsale* (F=18-22).

Broj mirisnih brazdi (rinarija) na prvom i drugom flagelarnom segmentu (MBF<sub>1</sub> i MBF<sub>2</sub>) kod svih vrsta se kreće u opsegu 3-9 odnosno 3-10. Najveća varijabilnost

MBF<sub>1</sub> zabeležena je unutar vrsta *P. yomenae* i *P. longicorne* (3-9), ali se pomenute vrste izdvajaju i po najvećoj varijabilnosti MBF<sub>2</sub> (3-9 odnosno 3-10) (Prilog 3).

Kao i kod ženki, zapaža se jasno izdvajanje jedinki vrste *Praon* sp. koje imaju po 3 segmenta u maksilarnim i 2 segmenta u labijalnim palpusima. Sve ostale vrste imaju po 4 segmenta u maksilarnim i 3 segmenta u labijalnim palpusima.

Najmanju srednju vrednost dužine tela (L) ima vrsta *P. volucre* (42) dok najveću ima vrsta *Praon* sp. (49). Najveće variranje ovog karaktera zabeleženo je kod vrste *P. yomenae* (min=32, max=61) (Prilog 3). Postojanje razlika u dužini tela mužjaka između 6 različitih vrsta testirano je analizom varijanse i pokazane su statističke značajne razlike (ANOVA: F=3.632, df=5, P=0.003993). Rezultati post-hoc Tukey's testa za dužinu tela ukazuju na to da je razlika u veličini tela statistički značajna jedino među mužjacima vrsta *P. yomenae* - *P. longicorne*.

Odnos dužine i širine prvog flagelarnog segmenta (F<sub>1l</sub>/F<sub>1w</sub>) pokazuje najveću srednju vrednost unutar vrste *Praon* sp. (3.0), dok je najmanja vrednost zabeležena kod vrste *P. longicorne* (2.34). Analizom odnosa dužina odnosno širina prvog i drugog flagelarnog segmenta (F<sub>1l</sub>/F<sub>2l</sub> i F<sub>1w</sub>/F<sub>2w</sub>) zabeležene su ujednačene srednje vrednosti za većinu vrsta, pri čemu je F<sub>1l</sub>/F<sub>2l</sub> imao najveću vrednost unutar vrste *Praon* sp. (1.27), dok je vrsta *P. megourae* pokazala najnižu srednju vrednost F<sub>1w</sub>/F<sub>2w</sub> (0.87). Najveća varijabilnost pomenutih analiziranih karaktera zabeležena je unutar vrste *P. yomenae* (Prilog 3).

Analizom oblika pterostigme, tj. odnosa njene dužine i širine – (Ptl/Ptw) izvajaju se vrste *Praon* sp. i *P. dorsale* sa najmanjom odnosno najvećom srednjom vrednošću analiziranog karaktera (3.38 i 3.98). Vrsta *P. yomenae* se izdvaja po najvećoj varijabilnosti ovog karaktera (Prilog 3).

Najveće razlike srednjih vrednosti zabeležene za karakter Ptl/Mtl (odnos dužine pterostigme i dužine metakarpalnog nerva) kreću se od 1.38 do 1.77 za vrstu *P. megourae* odnosno *Praon* sp., dok je najveća varijabilost zabeležena unutar vrste *P. yomenae* (Prilog 3).

Poslednji analizirani karakteri su Petl/Petw<sub>1</sub> i Petl/Petw<sub>2</sub> (odnosi dužine i širina petiolusa) i oni pokazuje najveću varijabilnost za vrstu *P. yomenae*. Najveće srednje vrednosti Petl/Petw<sub>1</sub> i Petl/Petw<sub>2</sub> zabeležene su kod vrsta *P. dorsale* odnosno *P.*

*longicorne* (1.31 odnosno 1,63), dok su najniže vrednosti ovih karaktera uočene kod vrsta *P. megourae* odnosno *Praon* sp. (1.11 odnosno 1.21).

Da bi se utvrdilo da li postoje statistički značajne razlike za karaktere između različitih vrsta izvršena je analiza varijanse (ANOVA) (Tabela 5).

Tabela 5. Analiza varijanse morfoloških karaktera mužjaka svih vrsta. Statistički značajne razlike su boldirane ( $p < 0,05$ ).

karakter	df model	F	p
<b>F<sub>1</sub>/F<sub>1w</sub></b>	5	4,575	<b>0,000664</b>
<b>F<sub>2</sub>/F<sub>2w</sub></b>	5	2,87	<b>0,016552</b>
F <sub>1</sub> /F <sub>2l</sub>	5	2,147	0,063137
F <sub>1w</sub> /F <sub>2w</sub>	5	1,239	0,29
Ptl/Ptw	5	0,949	0,451075
<b>Ptl/Mtl</b>	5	2,675	<b>0,024102</b>
<b>Petl/Petw<sub>1</sub></b>	5	6,631	<b>0,000014</b>
<b>Petl/Petw<sub>2</sub></b>	5	5,561	<b>0,000102</b>

Analiza varijanse je potvrdila odsustvo statistički značajnih razlika između vrsta za sledeće karaktere: F<sub>1</sub>l/F<sub>2</sub>l, F<sub>1</sub>w/F<sub>2</sub>w i Ptl/Ptw.

Diskriminantnom analizom mužjaka obuhvaćeno je 8 odnosa vrednosti kontinuiranih karaktera: F<sub>1</sub>l/F<sub>1w</sub>, F<sub>2</sub>l/F<sub>2w</sub>, F<sub>1</sub>l/F<sub>2</sub>l, F<sub>1</sub>w/F<sub>2</sub>w, Ptl/Ptw, Ptl/Mtl, Petl/Petw<sub>1</sub> i Petl/Petw<sub>2</sub>. Kao faktor grupisanja i ovde je bila pripadnost vrsti.

Kanonijska analiza je urađena na osnovu svih osam analiziranih indeksa. Utvrđeno je da prve dve ose nose 81% razlika među vrstama (63.18% i 18% redom) (Tabela 6).

Odnos dužine i širine drugog flagelarnog segmenta (F<sub>2</sub>l/F<sub>2</sub>w) najviše doprinosi razdvajanju vrsta duž prve ose, dok odnos dužine i širine petiolusa (Petl/Petw<sub>2</sub>) najviše doprinosi razdvajanju vrsta po drugoj osi (Tabela 6).

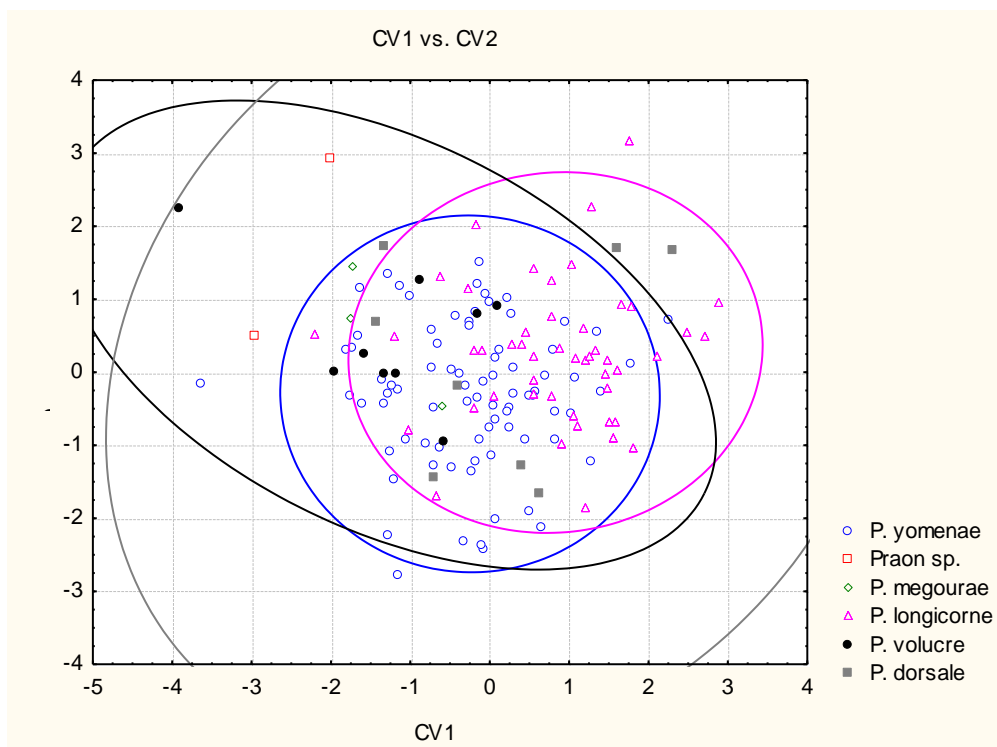
Na Slikama 11 i 12 predstavljen je položaj jedinki u prostoru definisanom prvom i drugom CV osom.



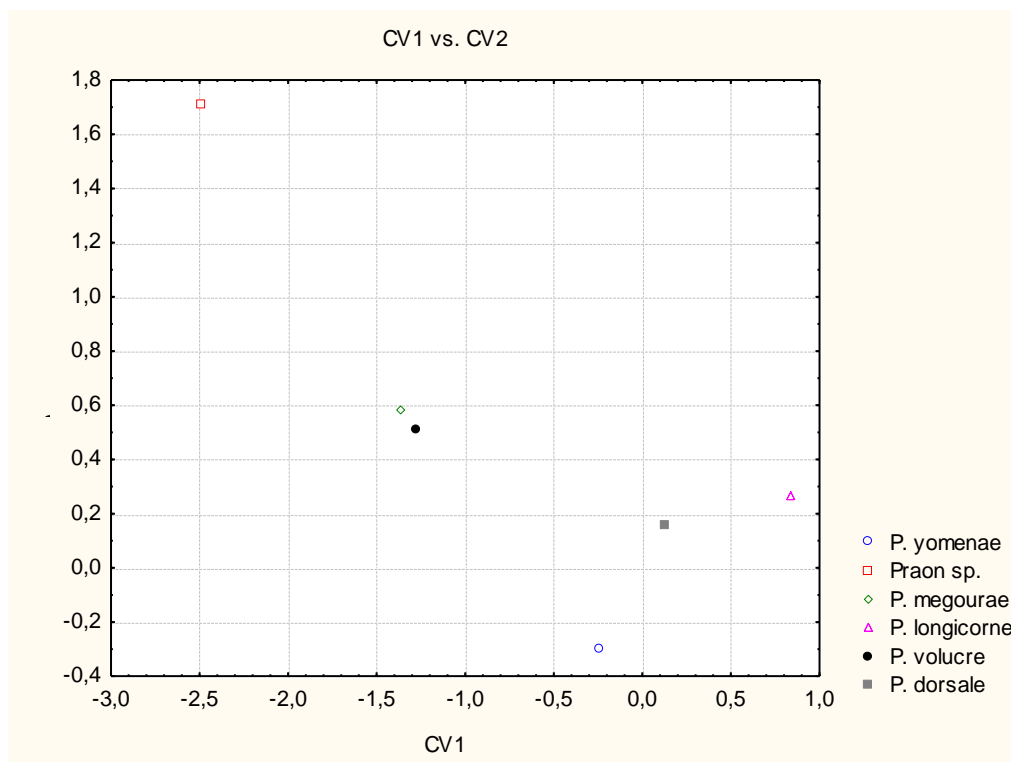
Tabela 6. CVA analiza- standardizovani koeficijenti kanonijskih varijabli - mužjaci

Karakter	CV1	CV2
$F_1/F_{1w}$	0.64569	-0.54189
$F_2/F_{2w}$	<b>-1.29325</b>	0.46172
$F_1/F_{2l}$	-0.72325	0.40075
$F_{1w}/F_{2w}$	0.73764	-0.27038
Ptl/Ptw	0.15566	-0.14278
Ptl/Mtl	-0.44184	-0.10228
Petl/Petw <sub>1</sub>	0.66463	0.88059
Petl/Petw <sub>2</sub>	-0.03965	<b>-1.14430</b>
Eigenval	0.49021	0.13829
Cum.Prop	0.63188	0.81013

Elipsama su obuhvaćene jedinke koje pripadaju istoj vrsti (Slika 11), dok tačke predstavljaju položaje pojedinačnih jedinki u prostoru definisanom sa prve dve kanonijske ose. Kao i u prethodnoj analizi i ovde je uočljivo izdvajanje vrste *Praon* sp. od klastera koga čine vrste *P. yomenae* i *P. longicorne*, mada je uzorak veoma mali. Kod svih ostalih vrsta uočljivo je velika varijabilnost kao i visok stepen preklapanja, što se može uočiti i posmatranjem samo njihovih centroida (Slika 12).



Slika 11. Distribucija mužjaka duž prve (CV1) i druge (CV2) kanonijske ose. Elipse obuhvataju interval od 0.95.



Slika 12. Distribucija centroida duž prve (CV1) i druge (CV2) kanonijske ose - mužjaci

Procenat pravilnog grupisanja jedinki dat je u Tabeli 7.

Tabela 7. Matrica korektne klasifikacije mužjaka u unapred definisane vrste gde redovi predstavljaju uočenu pripadnost, a kolone unapred predviđenu pripadnost. Total predstavlja ukupan procenat korektne klasifikacije

	% tačnog grupisanja	<i>P. yomenae</i>	<i>Praon sp.</i>	<i>P. megourae</i>	<i>P. longicorne</i>	<i>P. volucre</i>	<i>P. dorsale</i>
<i>P. yomenae</i>	87,65	71	0	1	8	0	1
<i>Praon sp.</i>	100,00	0	2	0	0	0	0
<i>P. megourae</i>	33,34	2	0	1	0	0	0
<i>P. longicorne</i>	56,25	19	0	1	27	1	0
<i>P. volucre</i>	11,11	8	0	0	0	1	0
<i>P. dorsale</i>	0,00	6	0	0	2	0	0
<b>Total</b>	<b>67,55</b>	<b>106</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>37</b>	<b>2</b>	<b>1</b>

Oko 67% svih jedinki je *a priori* pravilno grupisano, mada postoje jako velike razlike što se tiče procenta ispravnog grupisanja među samim vrstama. Tako su sve jedinke *Praon sp.* pravilno grupisane, dok je tek oko 33% jedinki *Praon megourae*, odnosno 11% jedinki *Praon volucre* ispravno grupisano.

## 4.2. ANALIZE VELIČINE I OBLIKA KRILA PRIMENOM GEOMETRIJSKE MORFOMETRIJE

U ovu analizu varijabilnosti veličine i oblika krila uključeno je 482 jedinke kompleksa „*dorsale-yomenae*“ grupisanih unutar 6 različitih vrsta.

U tabelama 8 i 9 dat je pregled veličine krila ženki i mužjaka prikazanih kao srednje vrednosti veličine centroida (CS), standardne devijacije, kao i minimumi i maksimumi.

Tabela 8. Pregled veličine krila ženki unutar 6 vrsta kompleksa „*dorsale-yomenae*“

Vrsta	Br. ženki	Sr. vrednost	Std. Dev.	Minimum	Maximum
<i>P. yomenae</i>	161	1384.07	229.181566	697.574699	1851.20
<i>Praon sp.</i>	17	751.99206	42.976336	663.746360	811.661354
<i>P. longicorne</i>	33	1554.88	179.577835	828.923583	1821.06
<i>P. dorsale</i>	16	1244.90	328.172866	797.793592	1731.14
<i>P. megourae</i>	38	1569.49	106.554168	1403.09	1808.47
<i>P. volucre</i>	39	1365.91	306.366083	788.292312	1957.53

Tabela 9. Pregled veličine krila mužjaka unutar 6 vrsta kompleksa „*dorsale-yomenae*“

Vrsta	Br. mužjaka	Sr. vrednost	Std. Dev.	Minimum	Maximum
<i>P. yomenae</i>	99	1398.73	207.822496	731.160826	1708.78
<i>Praon sp.</i>	2	811.1450	112.915354	731.301789	890.988215
<i>P. longicorne</i>	50	1527.57	216.844561	1009.03	1911.07
<i>P. dorsale</i>	11	1115.55	397.714428	719.302439	1785.05
<i>P. megourae</i>	5	1270.00	451.504597	759.247502	1608.56
<i>P. volucre</i>	11	1605.37	173.893085	1389.29	1916.55

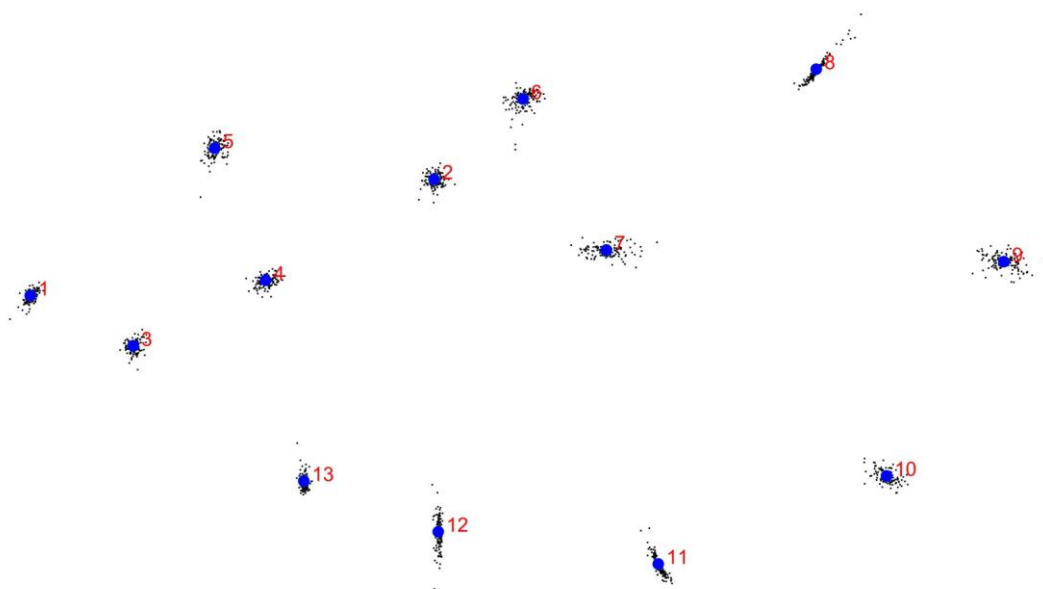
Da bi se utvrdilo da li uopšte postoje statistički značajne razlike u varijabilnosti u veličini i obliku krila, urađena je faktorska analiza varijanse (ANOVA), odnosno multivariatna analiza varijanse (MANOVA), sa faktorima vrsta, pol i interakcija vrsta × pol.

Pregledom dobijenih rezultata uočeno je da postoji značajna varijacija u veličini krila jedinki između vrsta (ANOVA, faktor vrsta  $F=24.64$ ,  $df=5$ ,  $P<0.0001$ ), dok između polova razlike u veličini krila nemaju statističku značajnost (ANOVA, faktor pol:  $F=0.55$ ,  $df=1$ ,  $P=0.4575$ ), ali je zato utvrđeno da postoji značajna interakcija vrsta × pol (ANOVA, interakcija vrsta × pol:  $F=4.26$ ,  $df=5$ ,  $P=0.0008$ ).

Značajne varijabilnosti u obliku krila pronađene su primenom multivarijantne analize varijanse MANOVA sa faktorima vrsta, pol, i interakcija vrsta  $\times$  pol, i to između vrsta (Wilk's Lambda=0.13845216, F=9.96, df1=110, df2=2204.4, P<0.0001), između polova (Wilk's Lambda=0.81998317, F=4.48, df1=22, df2=449, P<0.0001), i pokazano je da postoji interakcija vrsta  $\times$  pol (Wilk's Lambda=0.64154116, F=1.90, df1=110, df2=2204.4, P<0.0001). Statistički značajna varijabilnost u obliku krila između polova ukazuje na statistički značajan polni dimorfizam, dok statistički značajna interakcija vrsta  $\times$  pol ukazuje na postojanje razlika između vrsta u polnom dimorfizmu u obliku krila.

#### 4.2.1. Analiza veličine i oblika krila ženki

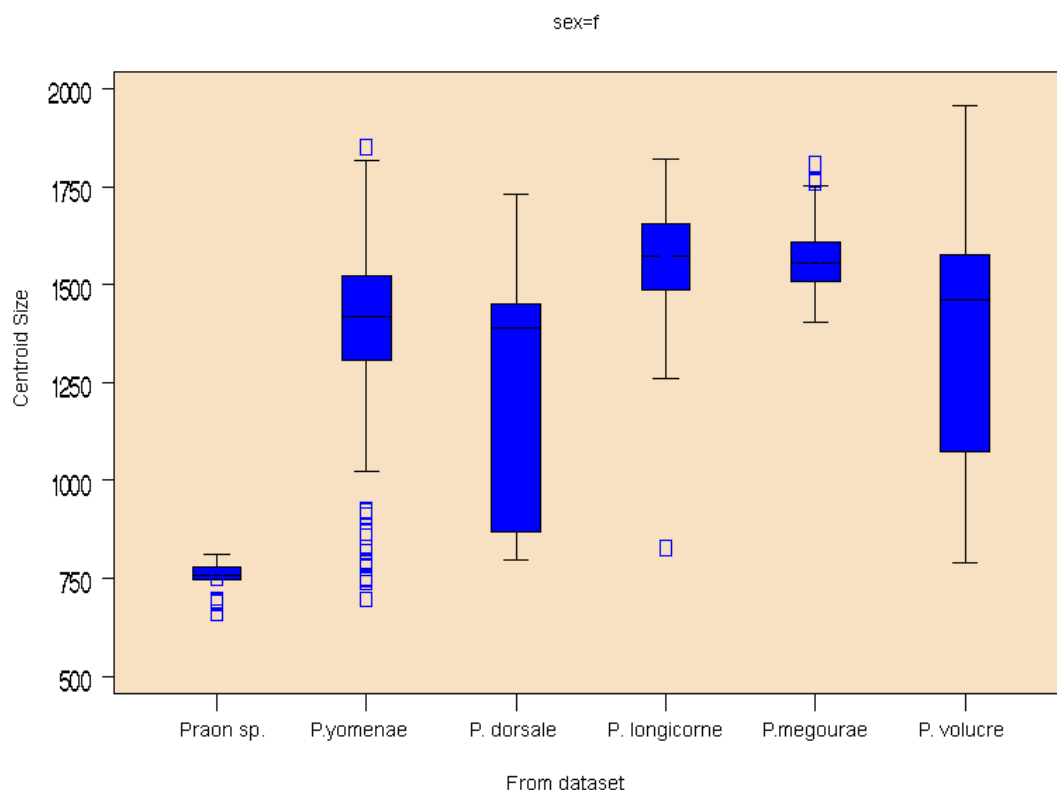
Analiza oblika krila ženki izvršena je na 304 jedinki kompleksa „*dorsaleyomenae*“ koje su grupisane unutar 6 različitih vrsta. Analizirana su samo desna krila ženki parazitoida na kojima je pozicionirano 13 tačaka (7 specifičnih tačaka *landmarks* i šest poluspecifičnih tačaka *semilandmarks*). Na Slici 13 prikazan je položaj koordinata odabranih tačaka nakon Prokrustove superimpozicije.



Slika 13. Konsenzus konstelacija svih tačaka na svim krilima ženki nakon Prokrustove superimpozicije (iz *MorphoJ*)

Postojanje razlika u veličini krila ženki između 6 različitih vrsta kompleksa „*dorsale-yomenae*“ testirano je analizom varijanse za CS i pokazane su statistički značajne razlike (ANOVA:  $F=42.74$ ,  $df=5$ ,  $P<0.0001$ ).

Rezultati post-hoc Tukey's testa za razlike između vrsta u veličini krila (logaritmovana vrednost veličine centroida) ukazuju na to da ne postoji statistička značajnost u razlikama veličine krila među ženkama sledećih vrsta: *P. megourae*-*P. longicorne*, *P. yomenae*-*P. volucre*, *P. yomenae*-*P. dorsale*, kao i *P. dorsale*-*P. volucre*. Na Slici 14 se jasno uočava da se ženke vrste *Praon* sp. jasno izdvajaju od ostalih vrsta po najmanjoj veličini krila, dok su najveća krila prisutna kod ženki vrste *P. longicorne*. Najveću varijabilnost u veličini krila uočena je kod ženki vrsta *P. volucre* i *P. dorsale*.



Slika 14. Prikaz srednjih vrednosti i standardnih devijacija za veličinu krila kod ženki

Multivarijantnom analizom varijanse utvrđeno je i postojanje statistički značajnih razlika u obliku krila među različitim vrstama ženki (MANOVA: Wilks' Lambda= 0.07332163,  $F= 8.72$ ,  $df1=110$ ,  $df2=1361.8$ ,  $P<0.0001$ ).

Da bismo utvrdili koje promene u obliku krila ženki najviše doprinose diskriminaciji između vrsta, izvršena je diskriminantna kanonijska analiza (CVA) (Slika 15). Ilustracija promena oblika duž CVA osa dobijena je regresijom svih varijabli oblika

na izdvojene ose. CVA ose opisuju promene oblika koje u najvećoj meri doprinose razlikovanju grupa. Preko 83% od ukupnih razlika u obliku opisano je sa prve dve CVA ose.

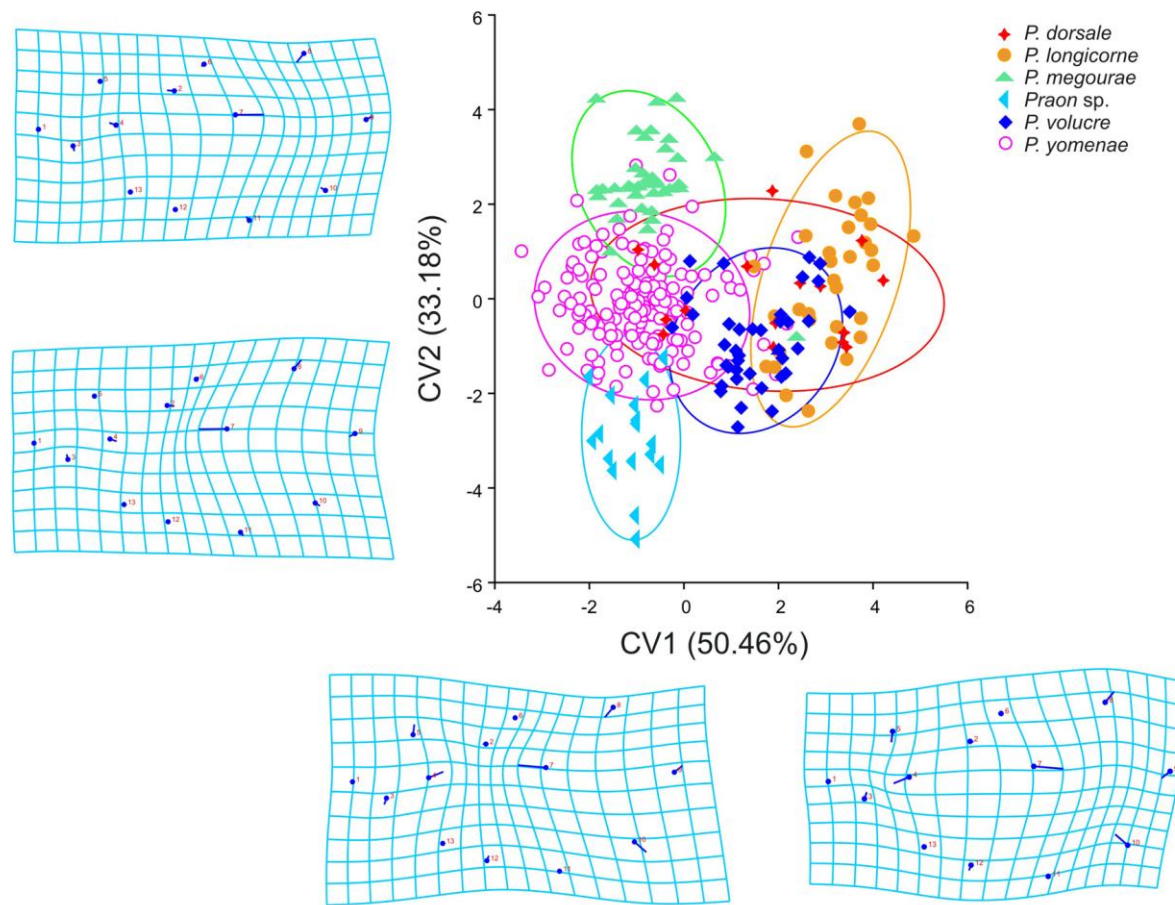
Duž prve kanonijske ose, koja opisuje 50.46% razlika u obliku dolazi do jasnog razdvajanja ženki vrsta *P. yomenae*, *P. megourae* i *Praon* sp. od ženki vrste *P. longicorne* koja se jasno izdvaja u zaseban klaster u pozitivnom delu ove ose. Posmatranjem deformacionih mreža (Slika 15) uočava se da su najveće promene oblika opisanih prvom osom uslovljene izduživanjem radijalnog nerva-R (opisanog tačkama 2 i 7). Takođe se uočavaju i promene u veličini intermedijalnog (povratnog) nerva-Im (opisanog tačkama 3 i 4). Dolazi i do promene u odnosima površina krila iznad i ispod radijalnog nerva (distalni deo krila iznad radijalnog nerva ograničen je tačkama 2, 6, 7, i 8, dok je deo krila ispod radijalnog nerva opisan tačkama 7, 9 i 10). Ove promene označavaju da počevši od vrsta *P. yomenae*, *P. megourae* i *Praon* sp. pa do vrste *P. longicorne* radijalni nerv ima tendenciju izduživanja, povratni nerv se skraćuje, blago se povećava površina distalnog dela krila iznad radijalnog nerva, dok se smanjuje njegova površina ispod radijalnog nerva. U odnosu na ove jako izražene promene sve ostale su zanemarljive. Jedinke vrste *P. dorsale* pokazuju veliku unutarspecijsku varijabilnost, kao i visok stepen preklapanja sa ostalim vrstama. Oblik krila kod jedinki vrste *P. volucre* poklapa se sa srednjom vrednošću oblika krila čitavog uzorka.

Druga kanonijska osa opisuje 33.18% razlika u obliku krila unutar analiziranog uzorka. Na deformacionim mrežama prikazane su promene oblika krila od ženki vrste *Praon* sp. preko *P. yomenae* pa sve do *P. megourae* (Slika 15). Razdvajanje ženki pomenutih vrsta je uzrokovano izduživanjem radijalnog nerva i smanjenjem površine distalnog dela krila iznad i ispod radijalnog nerva. Takođe se uočava i neznatno proširenje pterostigme opisane tačkama 2, 5 i 6. Po CV2 osi uočava se velika unutarspecijska varijabilnost kod vrsta *P. dorsale* i *P. longicorne*, kao i njihovo preklapanje sa ostalim vrstama.

Statistički značajne Prokrustove distance između oblika krila ženki različitih vrsta, nakon Bonferroni korekcije prikazane su u Tabeli 10. Uočeno je da razlike u obliku krila nisu statistički značajne jedino između vrsta *P. volucre* i *P. dorsale* (Tabela 10).

Tabela 10. Prokrustove distance između vrsta (iz CVA, *MorphoJ*).  
 Statistički značajne razlike nakon Bonferroni korekcije su boldirane

	<i>P. dorsale</i>	<i>P. longicorne</i>	<i>P. megourae</i>	<i>Praon</i> sp.	<i>P. volucre</i>	<i>P. yomenae</i>
<i>P. dorsale</i>						
<i>P. longicorne</i>	<b>0.0306</b>					
<i>P. megourae</i>	<b>0.0351</b>	<b>0.0377</b>				
<i>Praon</i> sp.	<b>0.0575</b>	<b>0.0657</b>	<b>0.0465</b>			
<i>P. volucre</i>	0.023	<b>0.0352</b>	<b>0.0299</b>	<b>0.0377</b>		
<i>P. yomenae</i>	<b>0.0402</b>	<b>0.0461</b>	<b>0.0225</b>	<b>0.0254</b>	<b>0.024</b>	



Slika 15. CVA ženke. Distribucija ženki duž prve dve kanonijske ose. Deformacione mreže ilustruju promene oblika krila korelisanih sa prvom i drugom kanonijskom osom



Procenat pravlinog grupisanja jedinki u *a priori* definisane grupe utvrđen diskriminantnom analizom preko CVA distanci (programski paket *MorphoJ*) (Tabela 11).

Tabela 11. Matrica korektne klasifikacije ženki u *a priori* definisane vrste nakon diskriminacione analize gde redovi predstavljaju unapred predviđenu pripadnost, a kolone uočenu pripadnost. Total predstavlja ukupan procenat korektne klasifikacije.

<i>a priori</i>	% tačnog grupisanja	<i>postpriori</i>						Total
		<i>P. dorsale</i>	<i>P. longicorne</i>	<i>P. megourae</i>	<i>Praon sp.</i>	<i>P. volucre</i>	<i>P. yomenae</i>	
<i>P. dorsale</i>	81.25	13	0	0	0	0	3	16
<i>P. longicorne</i>	81.82	1	27	0	0	5	0	33
<i>P. megourae</i>	92.10	0	1	35	0	1	1	38
<i>Praon sp.</i>	94.12	0	0	0	16	0	1	17
<i>P. volucre</i>	76.92	2	4	0	0	30	3	39
<i>P. yomenae</i>	72.67	6	9	10	4	15	117	161

Ukoliko pogledamo ceo analizirani uzorak jedinke su sa 72.73% tačnosti grupisane unutar odgovarajuće vrste tj. od 304 jedinki, 238 je grupisano u *a priori* definisane grupe. Među vrstama postoji razlika u procentu tačnosti počev od 72.67% kod *P. yomenae*, pa do 94.12% kod *P. megourae*. Unutar vrste *P. yomenae* se nalaze jedinke koje su naknadno svrstane unutar preostalih pet vrsta (27.33% je pogrešno klasifikovano). Najbolje definisane vrste su *Praon sp.* kod koje je na osnovu oblika krila samo jedna jedinka pogrešno klasifikovana i *P. megourae* kod koje su tri jedinke pogrešno klasifikovane.

Da bi se utvrdilo da li se jedinke koje potiču iz različitih domaćina (različite vrste afidnih domaćina) razlikuju u obliku krila, analiza glavnih komponenti urađena je za svaku vrstu parazitoida koja parazitira veći broj domaćina, odnosno biotipova.

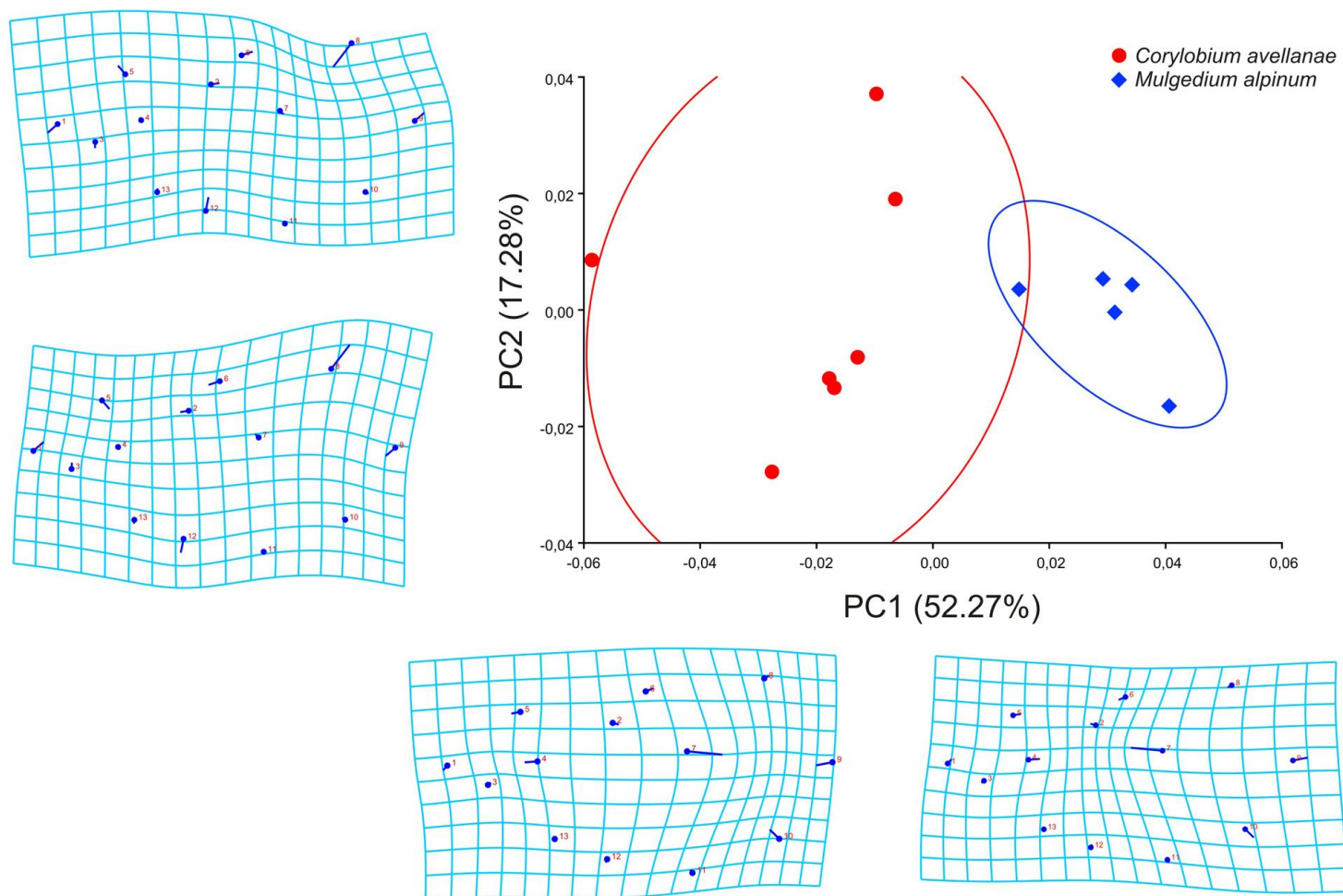
Analizom glavnih komponenti (PCA) unutar vrste *P. dorsale* utvrđeno je jasno razdvajanje ženki u obliku krila između dva biotipa *Mulgedium alpinum* i *Coryllobium avellanae* po prvoj PC osi koja nosi najveći procenat varijabilnosti ženki u okviru ove vrste (52.27%) (Slika 16). Biotip *Coryllobium avellanae* se izdvaja, u odnosu na biotip *Mulgedium alpinum*, posredovanjem dužeg radijalnog nerva (opisan tačkama 2 i 7),

kraćim povratnim nervom (ograničen tačkama 3 i 4), neznatno širom i dužom pterostigmom opisane tačkama 2, 5 i 6, kao i manjom površinom distalnog dela krila ispod radijalnog nerva ograničenog tačkama 7, 9 i 10. Za razliku od PC1 ose koja opisuje varijabilnost između pomenuta dva biotipa, PC2 osa ukazuje na unutargrupnu varijabilnost. Posmatranjem deformacionih mreža (Slika 16) uočava se da se najveće promene oblika od negativnog ka pozitivnom delu PC2 ose ogledaju u smanjenju površine distalnog dela krila iznad radijalnog nerva (opisanog tačkama 7, 9 i 10). Takođe se uočava i izduživanje i proširivanje pterostigme, kao izduživanje drugog sektora kubitalnog nerva (opisanog tačkama 1 i 3).

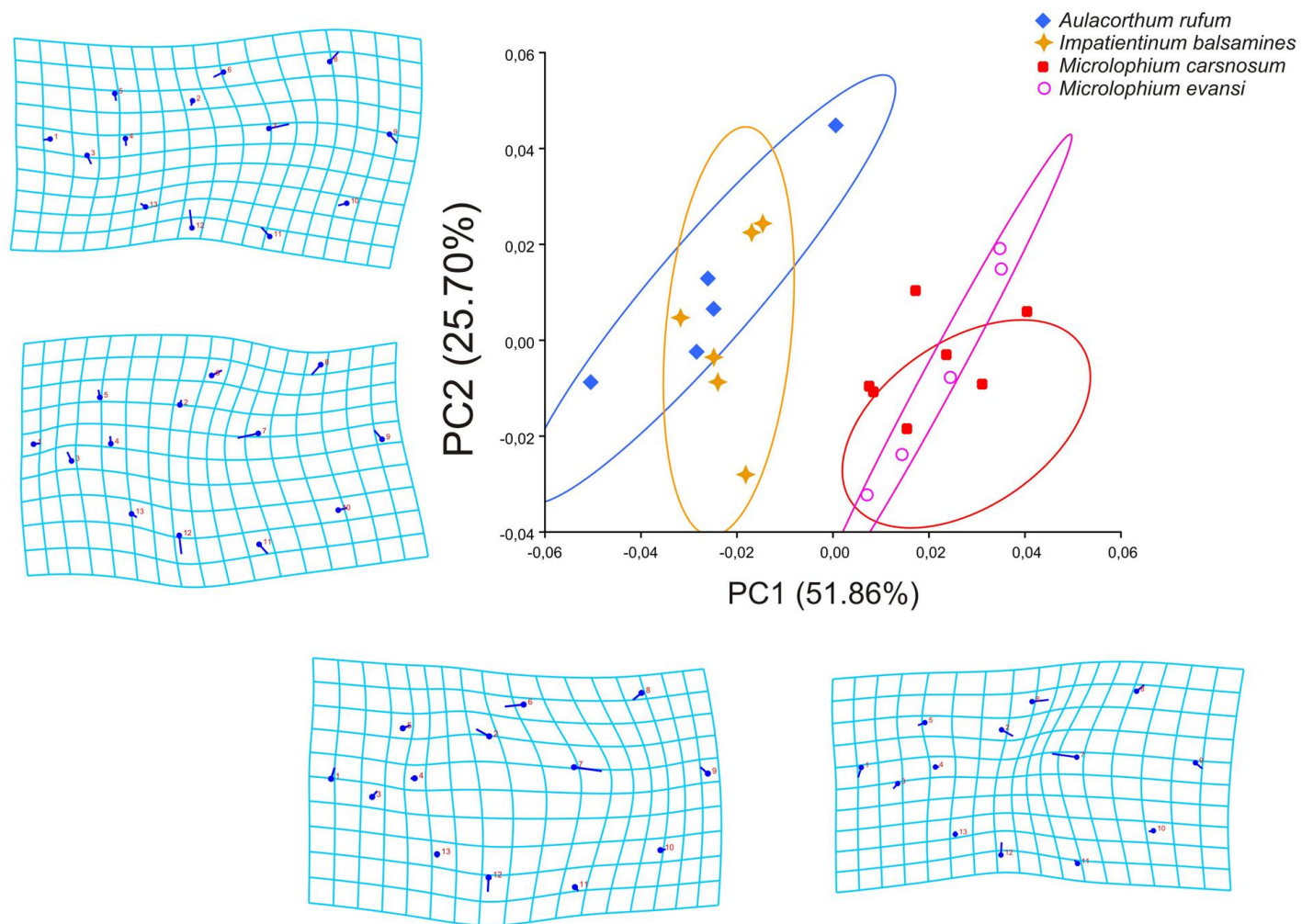
U prostoru opisanom sa prve dve glavne komponente izdvojene PCA analizom unutar vrste *P. longicorne*, jasno se izdvajaju dva klastera: 1. *Aulacorthum rufum* i *Impantientinum balsamines* i 2. *Microlophium carnosum* i *Microlophium evansi* (Slika 17). Najveće promene u obliku krila uslovljene su menjanjem dužine radijalnog nerva, kao i promenom dužine i širine pterostigme. Klaster koga čine biotipovi *Microlophium carnosum* i *Microlophium evansi* se izdvaja posedovanjem duže i šire stigme, kao i kraćim radijalnim nervom. Takođe se kod njih zapaža neznatno povećanje površine distalnog dela krila iznad radijalnog nerva. PC2 osa pokazuje veliku unutargrupnu varijabilnost kod svih biotipova. Promene oblika krila uslovljene su, u pozitivnom delu ove ose, izduživanjem radijalnog nerva, smanjenjem površine donjeg dela krila opisanog tačkama 7, 10, 11 i 12, neznatnim skraćivanjem i proširivanjem pterostigme, izduživanjem drugog sektora kubitalnog nerva opisanog tačkama 1 i 3, kao smanjenjem dužine povratnog nerva opisanog tačkama 3 i 4.

U okviru vrste *P. yomenae* postoji visok stepen preklapanja i velika varijabilnost u okviru biotipova *Uroleucon* sp. i *Uroleucon sonchi*. PCA analiza ukazuje na razdvajanje biotipa *Macrosiphoniella sanborni* od biotipa *Uroleucon jaceae*. Razlozi ovakvog razdvajanja ova dva biotipa predstavljeni su deformacionim mrežama (Slika 18). Promene oblika krila, počevši od biotipa *Uroleucon jaceae* pa do biotipa *Macrosiphoniella sanborni*, podrazumevaju smanjenje širine središnjeg dela krila opisanog tačkama 2, 5, 6, 7, 12 i 13, kao i povećanjem površine distalnog dela krila iznad radijalnog nerva ograničene tačkama 7, 8 i 9, a smanjenjem površine distalnog dela krila ispod radijalnog nerva opisane tačkama 7, 10 i 11. Najveće promene u obliku krila po PC2 osi, koja opisuje unutargrupnu varijabilnost svih biotipova, uslovljene su

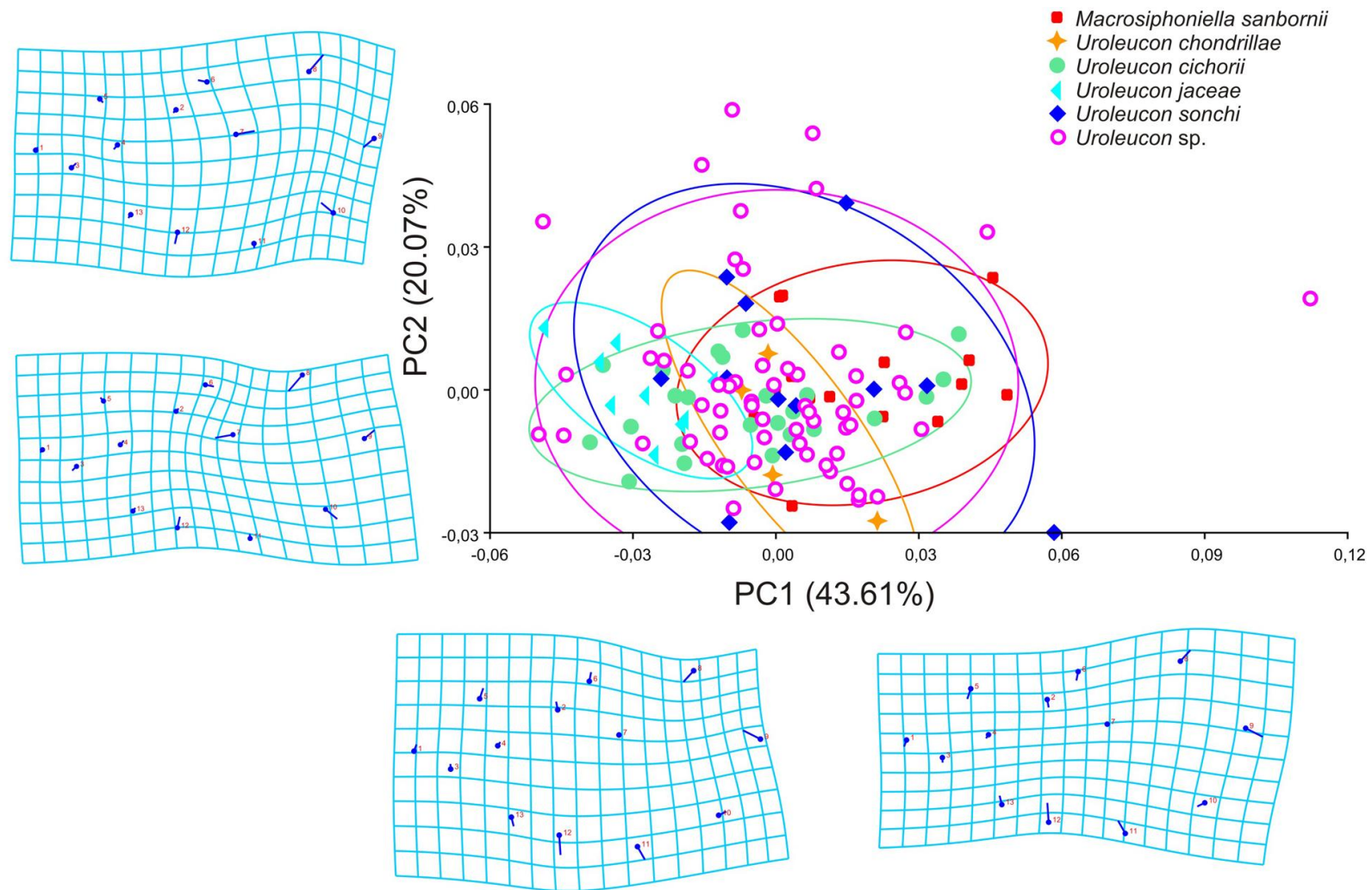
izduživanjem radijalnog nerva, povećanjem površine distalnog dela krila iznad, a smanjenjem površine ispod radijalnog nerva, kao i smanjenjem dužine povratnog nerva. Takođe se uočava i širenje središnjeg dela krila ograničenog takama 6, 11, 12 i 13.



Slika 16. PCA analiza među biotipovima ženki vrste *Praon dorsale*



Slika 17. PCA analiza različnih biotipova ženki vrste *Praon longicorne*

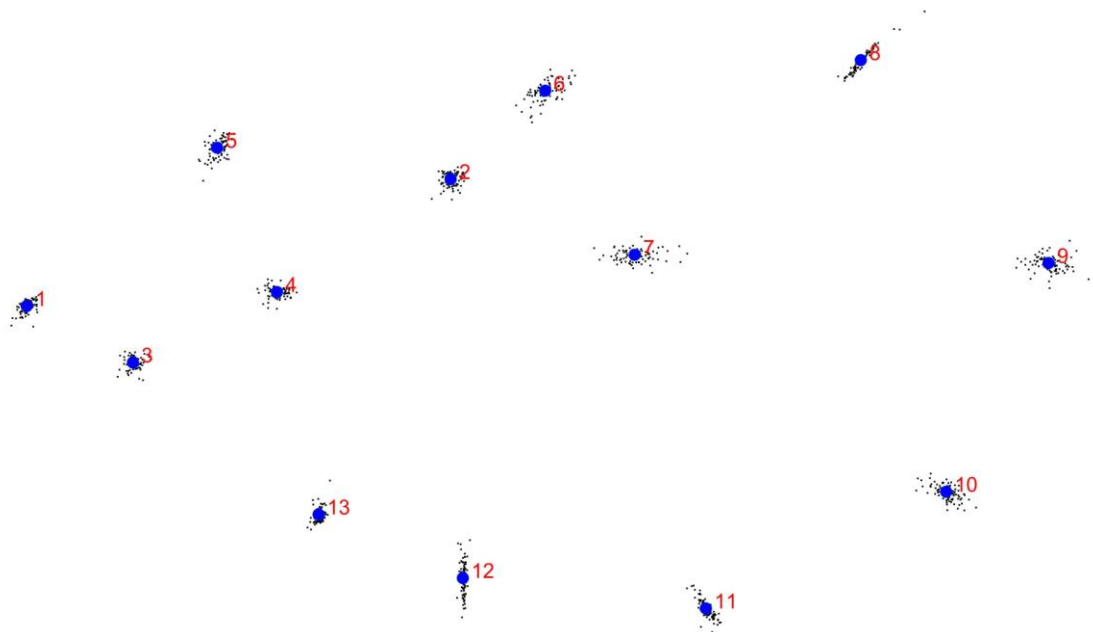


Slika 18. PCA analiza različitih biotipova ženki vrste *Praon yomenae*



#### 4.2.2. Analiza veličine i oblika krila mužjaka

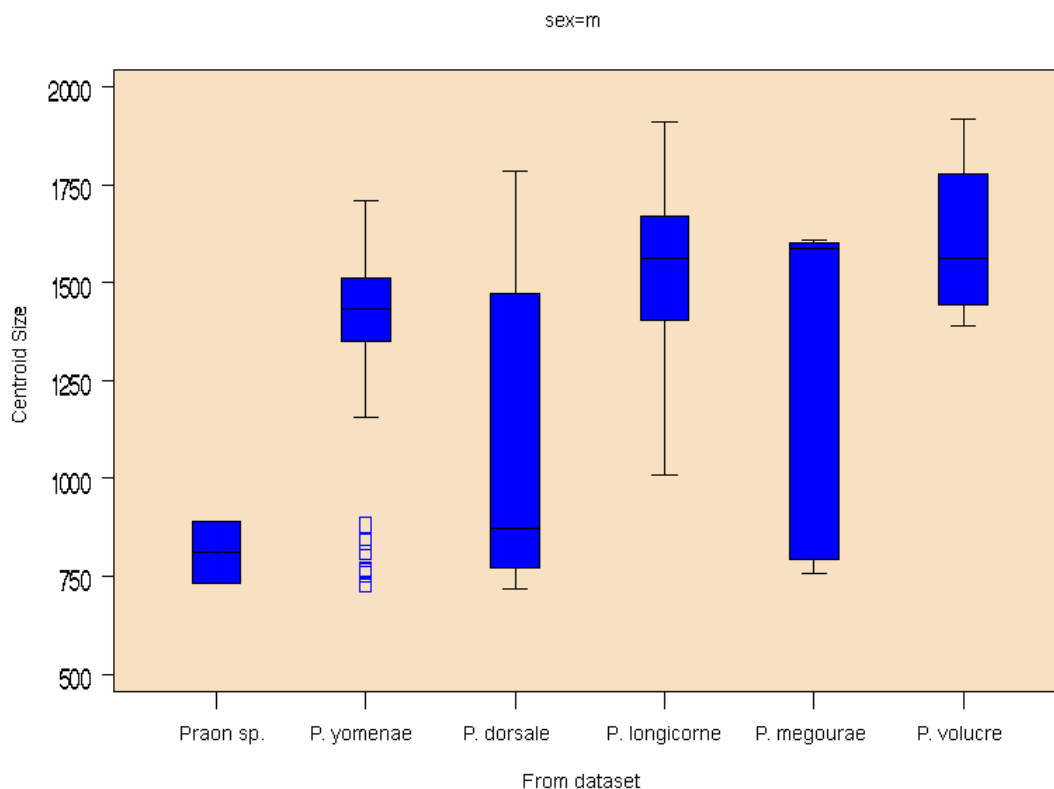
Mužjaci, čija su krila analizirana, su kao i ženke grupisani unutar 6 različitih vrsta, pri čemu je ukupan broj jedinki 178. Položaj specifičnih tačaka nakon Prokrustove superimpozicije, kao i srednja vrednost konstelacije specifičnih tačaka u analiziranom uzorku mužjaka dat je na Slici 19.



Slika 19. Konsenzus konstelacija svih tačaka na svim krilima mužjaka nakon Prokrustove superimpozicije (iz *MorphoJ*)

Postojanje razlika u veličini krila mužjaka između 6 različitih vrsta kompleksa „*dorsale-yomenae*“ testirano je, kao i kod ženki, analizom varijanse za CS i pokazane su statističke značajne razlike (ANOVA:  $F=11.85$ ,  $df=5$ ,  $P<0.0001$ ).

Rezultati post-hoc Tukey's testa za veličinu krila ( $\log CS$ ) ukazuju na statistički značajne razlike u veličini krila mužjaka sledećih vrsta: *P. dorsale*-*P. volucre*, *P. volucre*-*Praon* sp., *P. longicorne*-*P. dorsale*, *P. longicorne*-*Praon* sp., *P. yomenae*-*P. dorsale*, *P. yomenae*-*Praon* sp.. Na Slici 20 se jasno uočava da se, kao i kod ženki, mužjaci vrste *Praon* sp. jasno izdvajaju od ostalih vrsta po najmanjoj veličini krila, dok su najveća krila prisutna kod mužjaka vrste *P. volucre*. Najveća varijabilnost u veličini krila mužjaka uočava se kod vrsta *P. dorsale* i *P. megourae*.



Slika 20. Prikaz srednjih vrednosti i standardnih devijacija za veličinu krila kod mužjaka

Multivarijantnom analizom varijanse utvrđeno je i postojanje statistički značajnih razlika u obliku krila mužjaka (MANOVA: Wilks' Lambda= 0.06680332, F=4.49, df1=110, df2=744.53, P<0.0001).

Kao i kod ženki primenili smo diskriminantnu kanonijsku analizu (CVA) kako bi utvrdili kvantitet i kvalitet promena u obliku krila mužjaka između različitih vrsta. Duž prve kanonijske ose koja nosi 70.57% varijabilnosti dolazi do razdvajanja mužjaka vrsta *P. yomenae* i *P. longicorne*, što se podudara sa rezultatima dobijenim kod ženki. Razlozi ovakvog razdvajanja predstavljeni su deformacionim mrežama (Slika 21). Počevši od vrste *P. longicorne* ka vrsti *P. yomenae* radijalni nerv ima tendenciju skraćivanja, dok povratni nerv postaje duži. Ovakve promene oblika krila uočene su i kod ženki istih vrsta.

Druga kanonijska osa nosi 14.47% varijabilnosti i po njoj se mužjaci vrsta *P. volucre*, *P. longicorne* i *P. yomenae* razdvajaju od vrste *P. megourae*. Posmatranjem mreža deformacije (Slika 21) uočava se da je njeno izdvajanje u zaseban klaster uzrokovano izduživanjem radijalnog nerva, kao i izduživanjem drugog sektora

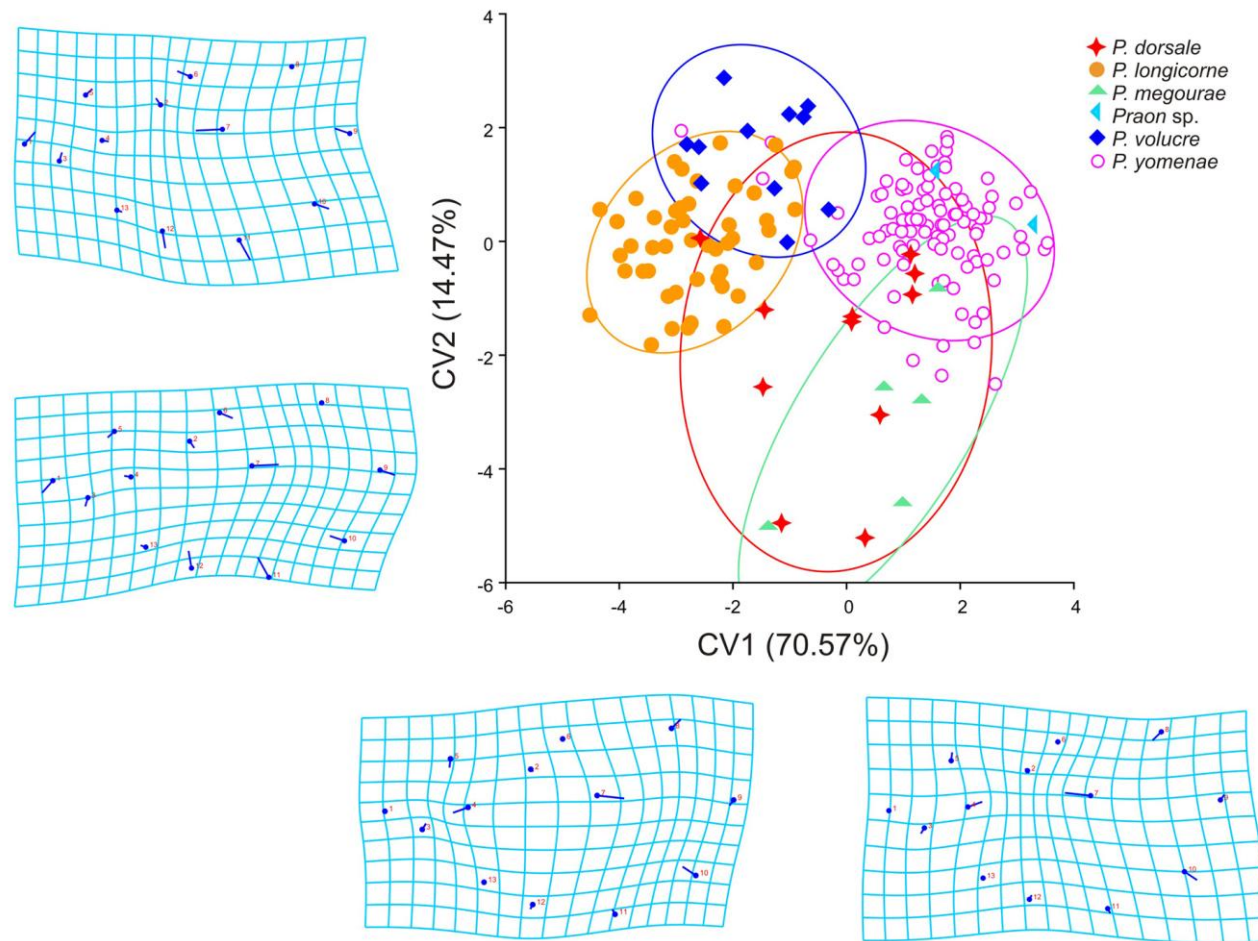


kubitalnog nerva opisanog tačkama 1 i 3. Takođe se uočava i povećanje dužine i širine pterostigme opisane tačkama 2, 5 i 6. Ova vrsta se odlikuje manjom površinom donjeg dela krila ograničenog tačkama 7, 10, 11 i 12. Po CV2 osi uočavamo i veliku unutarspecijsku varijabilnost unutar vrste *P. megourae*. Mužjaci vrste *P. dorsale*, kao i ženke, pokazuju veliku unutarspecijsku varijabilnost kao i preklapanje sa ostalim vrstama kompleksa *dorsale-yomenae*.

Za razliku od ženki, gde je nakon analize Prokrustovih distanci među gotovo svim vrstama postojala statistički značajna razlika u obliku krila, kod mužjaka te razlike ostaju statistički značajne samo između sledećih vrsta: *P. yomenae* i *P. dorsale*, *P. yomenae* i *P. longicorne*, *P. yomenae* i *P. megourae*, *P. volucre* i *P. longicorne*, *P. volucre* i *P. megourae* (Tabela 12 ).

Tabela 12. Prokrustove distance između vrsta (iz CVA, *MorphoJ*).  
Statistički značajne razlike nakon Bonferroni korekcije su boldirane

	<i>P. dorsale</i>	<i>P. longicorne</i>	<i>P. megourae</i>	<i>Praon sp.</i>	<i>P. volucre</i>	<i>P. yomenae</i>
<i>P. dorsale</i>						
<i>P. longicorne</i>	0.0333					
<i>P. megourae</i>	0.032	0.047				
<i>Praon sp.</i>	0.0493	0.0567	0.0448			
<i>P. volucre</i>	0.0466	<b>0.0347</b>	<b>0.0502</b>	0.0343		
<i>P. yomenae</i>	<b>0.0483</b>	<b>0.0411</b>	<b>0.0459</b>	0.0273	0.0217	



Slika 21. CVA mužjaci. Distribucija mužjaka duž prve dve kanonijske ose. Deformacije mreže ilustruju promene oblika krila korelisanih sa prvom i drugom kanonijskom osom

Procenat pravilnog grupisanja jedinki u *a priori* definisane grupe utvrđen je preko CVA distanci (programski paket *MorphoJ*) (Tabela 13).

Tabela 13. Matrica korektne klasifikacije mužjaka u *a priori* definisane vrste gde redovi predstavljaju predviđenu pripadnost, a kolone uočenu pripadnost. Total predstavlja ukupan procenat ispravne klasifikacije.

<i>a priori</i>	% tačnog grupisanja	<i>postpriori</i>						Total
		<i>P. dorsale</i>	<i>P. longicorne</i>	<i>P. megourae</i>	<i>Praon sp.</i>	<i>P. volucre</i>	<i>P. yomenae</i>	
<i>P. dorsale</i>	72.72	8	1	0	0	0	2	11
<i>P. longicorne</i>	100	0	50	0	0	0	0	50
<i>P. megourae</i>	80	0	0	4	0	0	1	5
<i>Praon sp.</i>	100	0	0	0	2	0	0	2
<i>P. volucre</i>	100	0	0	0	0	11	0	11
<i>P. yomenae</i>	79.79	5	3	2	6	4	79	99

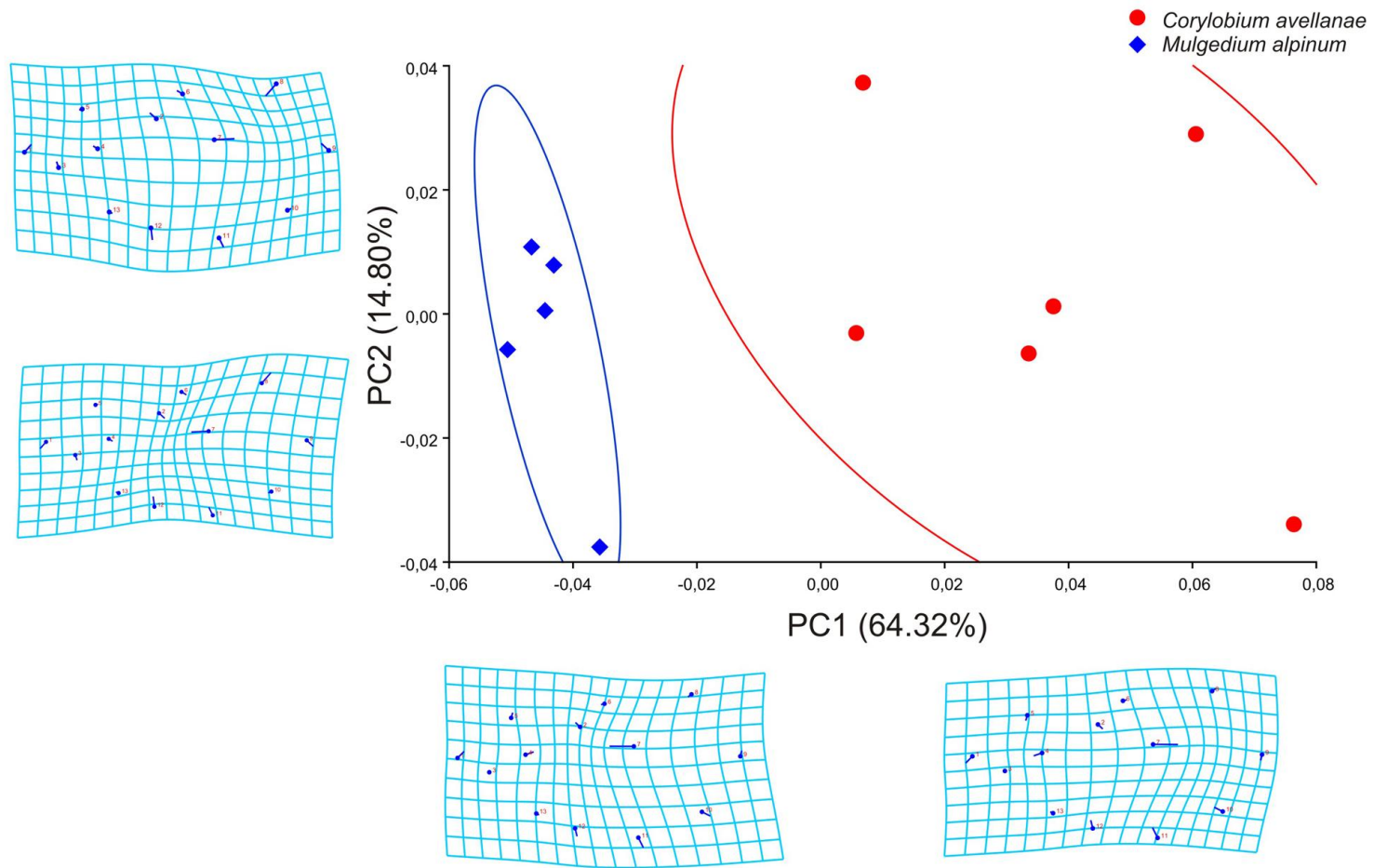
Mužjaci su sa malo većom tačnošću (86.51%) grupisani unutar *a priori* definisanih vrsta. Među vrstama postoji značajna razlika u procentu tačnosti počev od 72.72% kod *P. dorsale* pa do 100% kod *P. longicorne*, *P. volucre* i *Praon sp.*. Kao i kod ženki, unutar vrste *P. yomenae* nalaze se jedinke koje su naknadno svrstane unutar preostale četiri vrste (20.21% je pogrešno klasifikovano). Najbolje definisane vrste su *P. longicorne*, *P. volucre* i *Praon sp.* kod kojih su sve jedinke ispravno klasifikovane.

Varijabilnost unutar vrsta, između različitih biotipova analizirana je analizom glavnih komponenti (PCA). PCA analizom unutar vrste *P. dorsale* utvrđeno je jasno razdvajanje dva biotipa *Mulgedium alpinum* i *Coryllobium avellanae* po prvoj PC osi koja opisuje najveći procenat varijabilnosti u okviru ove vrste (64.32%). Deformacionim mrežama ilustrovane su promene oblika krila (Slika 22). Kao i kod ženki tako i kod mužjaka unutar biotipa *Coryllobium avellanae* najveće promene oblika krila uslovljene su izduživanjem radijalnog, a skraćivanjem povratnog nerva. Za razliku od ženki istog biotipa uočava se i smanjenje površine donjeg dela krila opisanog tačkama 7, 9, 10, 11 i 12. PC2 osa ukazuje na veliku unutargrupnu varijabilnost biotipova. Promene oblika krila uslovljene su, u najvećoj meri, izduživanjem radijalnog

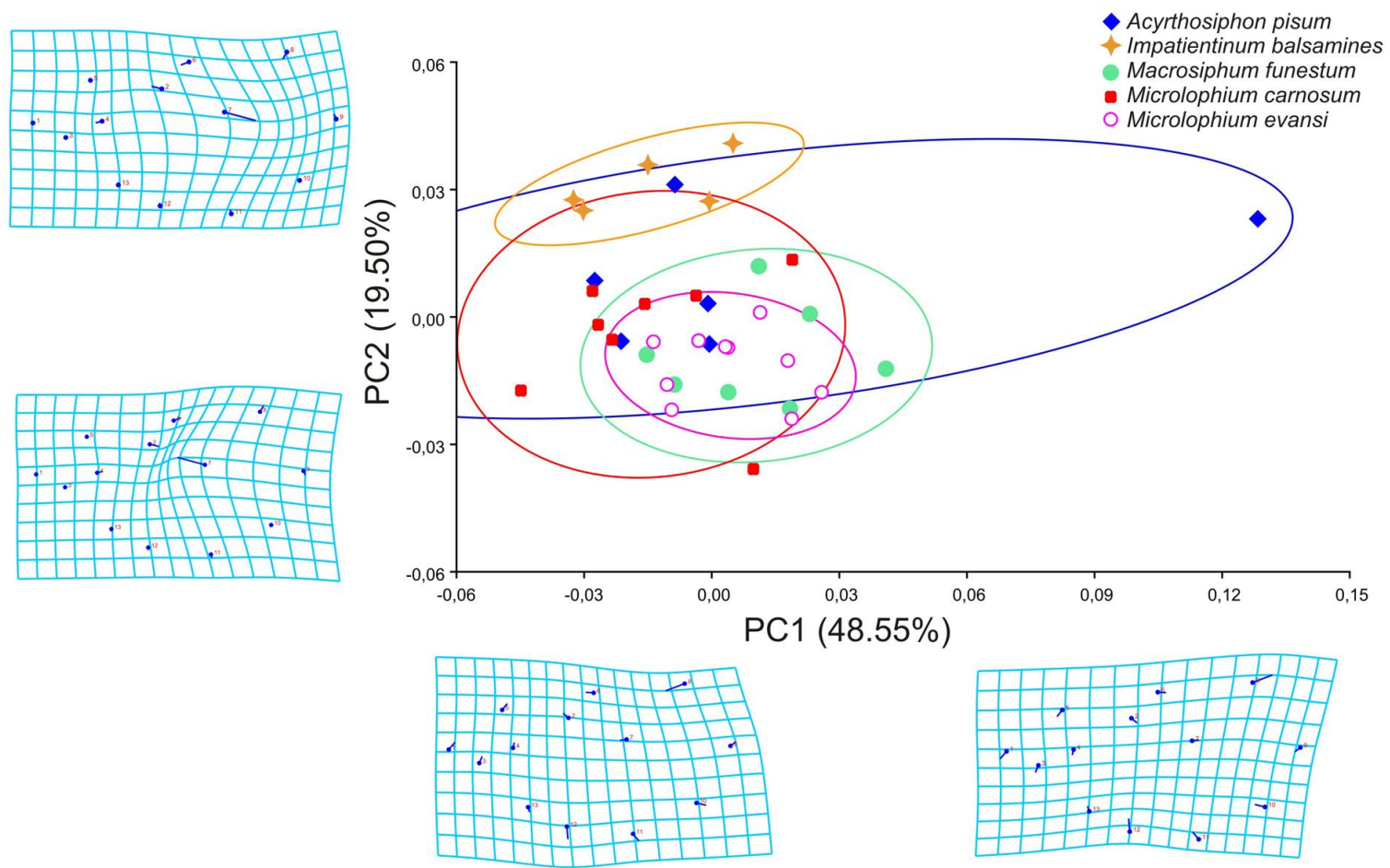
nerva, smanjenjem površine distalnog dela krila iznad radijalnog nerva, kao i povećanjem širine središnjeg dela krila opisanog tačkama 2, 6, 11 i 12. Takođe drugi sektor kubitalnog nerva ima tendenciju skraćivanja.

U okviru vrste *P. longicorne* uočen je visok stepen preklapanja i velika varijabilnost u okviru biotipova *Acyrtosiphon pisum*, *Macrosiphum funestum*, *Microlophium carnosum* i *Microlophium evansi*. PCA analiza ukazuje na razdvajanje biotipova *Macrosiphum funestum* i *Microlophium evansi* od biotipa *Impatientinum balsamines* po PC2 osi koja nosi svega 19.50% ukupne varijabilnosti (Slika 23). Njegovo izdvajanje u zaseban klaster uzrokovano je posedovanjem dužeg radijalnog i kraćeg povratnog nerva. Takođe se uočava neznatno smanjenje širine i dužine pterostigme, kao i smanjenjem površine distalnog dela krila iznad radijalnog nerva. Slične promene oblika krila uočene su i kod ženki istog biotipa.

U okviru vrste *P. yomenae* postoji visok stepen preklapanja i velika varijabilnost u okviru svih analiziranih biotipova. Nije uočeno razdvajanje biotipova duž PC1 i PC2 ose (Slika 24). Posmatranjem deformacionih mreža uočavaju se iste promene oblika krila u PC1 plus orijentaciji kao i kod ženki: smanjuje se širina središnjeg dela krila ograničenog tačkama 5, 6, 11, 12 i 13, a povećava se površina distalnog dela krila iznad radijalnog nerva. Najveće promene duž PC2 ose uslovljene su smanjenjem dužine radijalnog nerva, smanjenjem širine središnjeg dela krila ograničenog tačkama 6, 12 i 13, kao i povećanjem površine distalnog dela krila ispod radijalnog nerva.

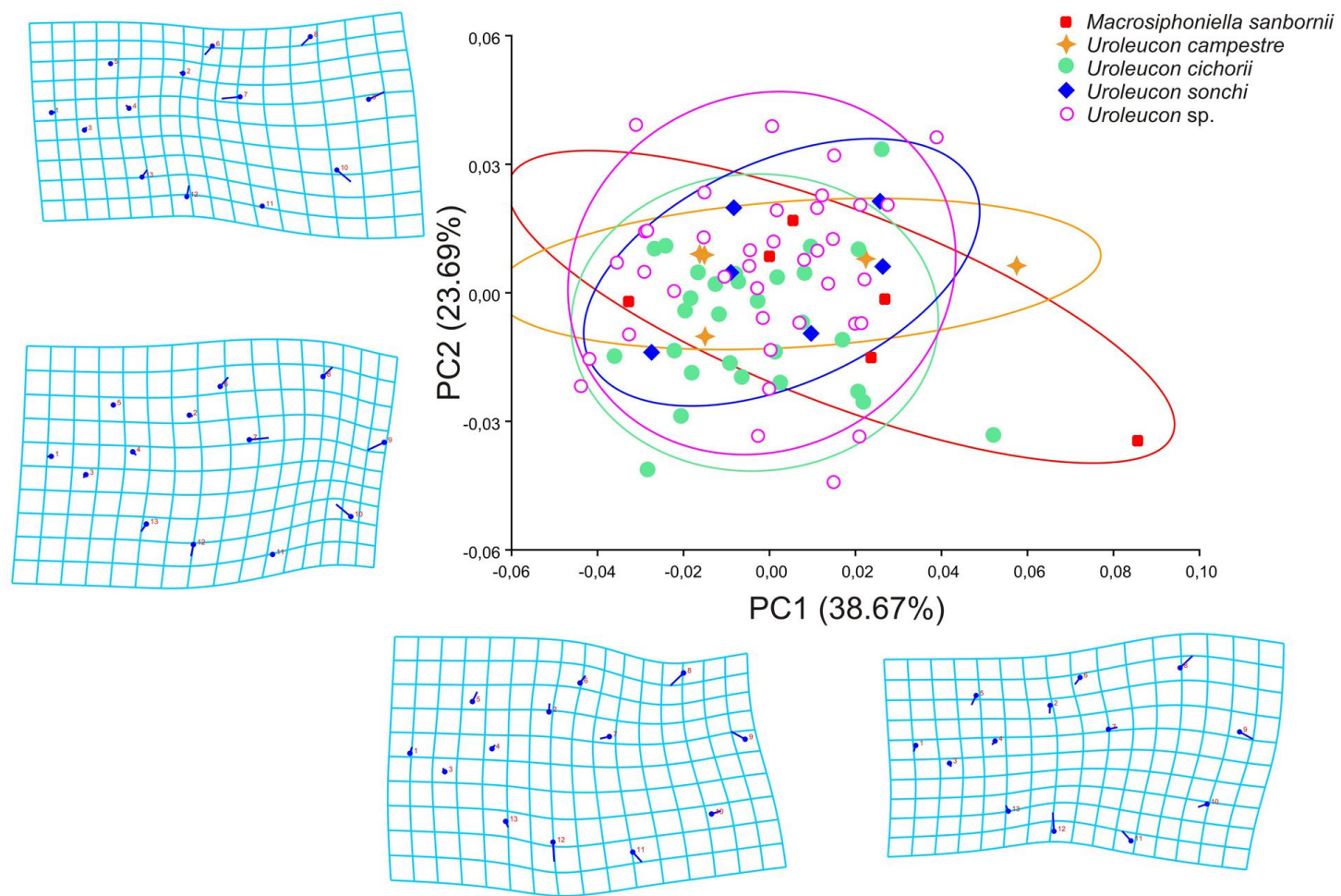


Slika 22. PCA analiza među biotipovima mužjaka vrste *Praon dorsale*



Slika 23. PCA analiza različitih biotipova mužjaka vrste *Praon longicorne*





Slika 24. PCA analiza različitih biotipova mužjaka vrste *Praon yomenae*

### 4.2.3. Efekat geografske distribucije na veličinu i oblik krila jedinki vrste *Praon yomenae*

U okviru vrste *P. yomenae* uočena je najveća varijabilnost u veličini i obliku krila, kao i veliki stepen preklapanja među različitim biotipovima (domaćinima) tako da efekat domaćina nema statističku značajnost. Iz tog razloga smo se opredelili za analizu efekta geografske distribucije na veličinu i oblik krila pomenute vrste.

U ovu analizu varijabilnosti veličine i oblika krila uključeno je 236 jedinki vrste *P. yomenae* različitih geografskih distribucija kojima su dodeljeni kodovi: 1-Zapadna Evropa (Francuska, Švajcarska), 2-Istočna Evropa (Republika Češka, Slovačka), 3-Centralna Evropa (Italija, Slovenija, Crna Gora, Srbija, Grčka, Bugarska), 4-Bliski istok (Iran), 5- Daleki istok (Japan).

U tabelama 14 i 15 dat je pregled veličine krila ženki i mužjaka prikazanih kao geometrijska mera (veličina centroida CS), tačnije njihove srednje vrednosti, standardne devijacije, kao i minimumi i maksimumi.

Tabela 14. Pregled veličine krila ženki *P. yomenae* u zavisnosti od geografske distribucije

Kod	Br. ženki	Sr. vrednost	Std. Dev.	Minimum	Maximum
1	22	1440.24	179.156339	1023.04	1851.20
2	37	1495.66	138.067628	1256.60	1815.59
3	67	1408.14	153.320840	795.9351539	1789.52
4	12	1252.57	245.444137	791.5595123	1670.00
5	11	806.2752050	75.761367	697.5746996	924.2011935

Tabela 15. Pregled veličine krila mužjaka *P. yomenae* u zavisnosti od geografske distribucije

Kod	Br. mužjaka	Sr. vrednost	Std. Dev.	Minimum	Maximum
1	1	1405.57	-	1405.57	1405.57
2	28	1443.65	127.504580	1201.95	1684.80
3	47	1448.95	154.166555	731.1608263	1708.78
4	5	1405.28	216.125260	1155.31	1658.53
5	6	803.69	50.766320	755.3525921	883.6794581

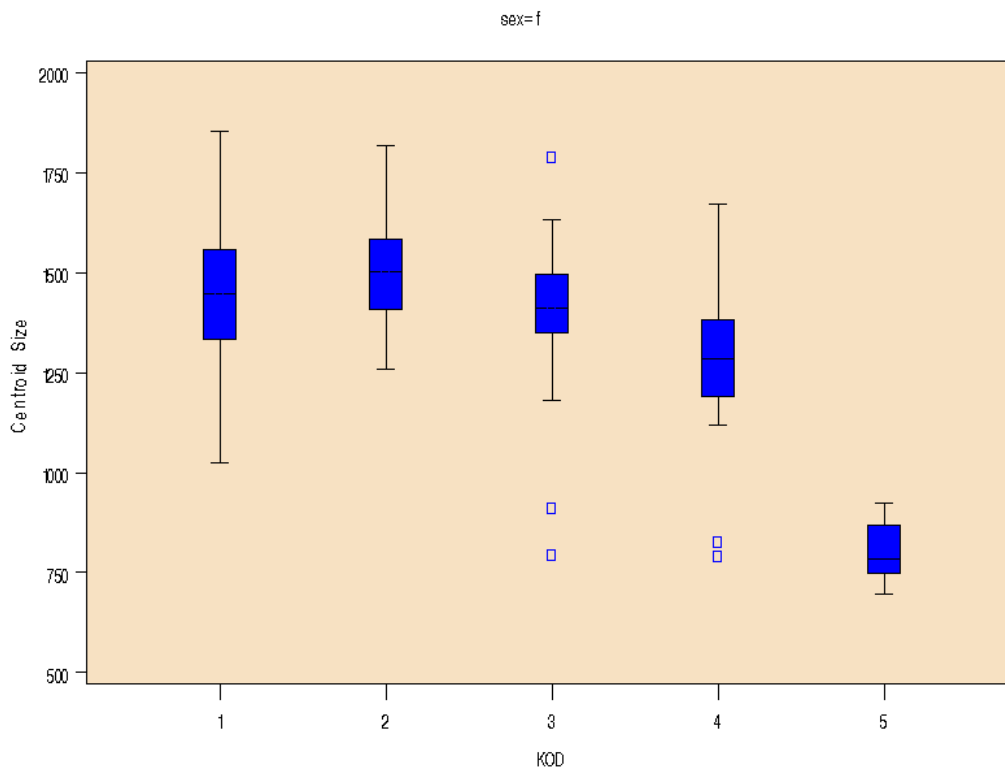


#### 4.2.3.1. Analiza veličine i oblika krila ženki *Praon yomenae* različite geografske distribucije

Postojanje eventualnih razlika između geografskih oblasti u veličini krila ženki *P. yomenae* testirano je analizom varijanse za CS i pokazane su statističke značajne razlike (ANOVA:  $F=58.49$ ,  $df=4$ ,  $P<0.0001$ ).

Rezultati post-hoc Tukey's testa za  $\log\_centroid\_size$  ukazuju na to da ne postoji statistička značajnost u razlikama veličine krila među ženkama zapadne, centralne i istočne Evrope pri čemu one formiraju zajednički klaster koji ih jasno izdvaja u odnosu na ženke Bliskog i Dalekog istoka. Na Slici 25 se jasno uočava da se ženke Dalekog istoka izdvajaju u zaseban klaster po najmanjoj veličini krila. Najveća krila imaju ženke centralne Evrope što se može objasniti i time da je najveći uzorak poreklom iz pomenute geografske oblasti.

Multivarijantnom analizom varijanse utvrđeno je i postojanje statistički značajnih razlika u obliku krila među ženkama *P. yomenae* grupisanih po geografskim oblastima (MANOVA: Wilks' Lambda= 0.20047000,  $F= 2.79$ ,  $df1=88$ ,  $df2=488.85$ ,  $P<0.0001$ ).

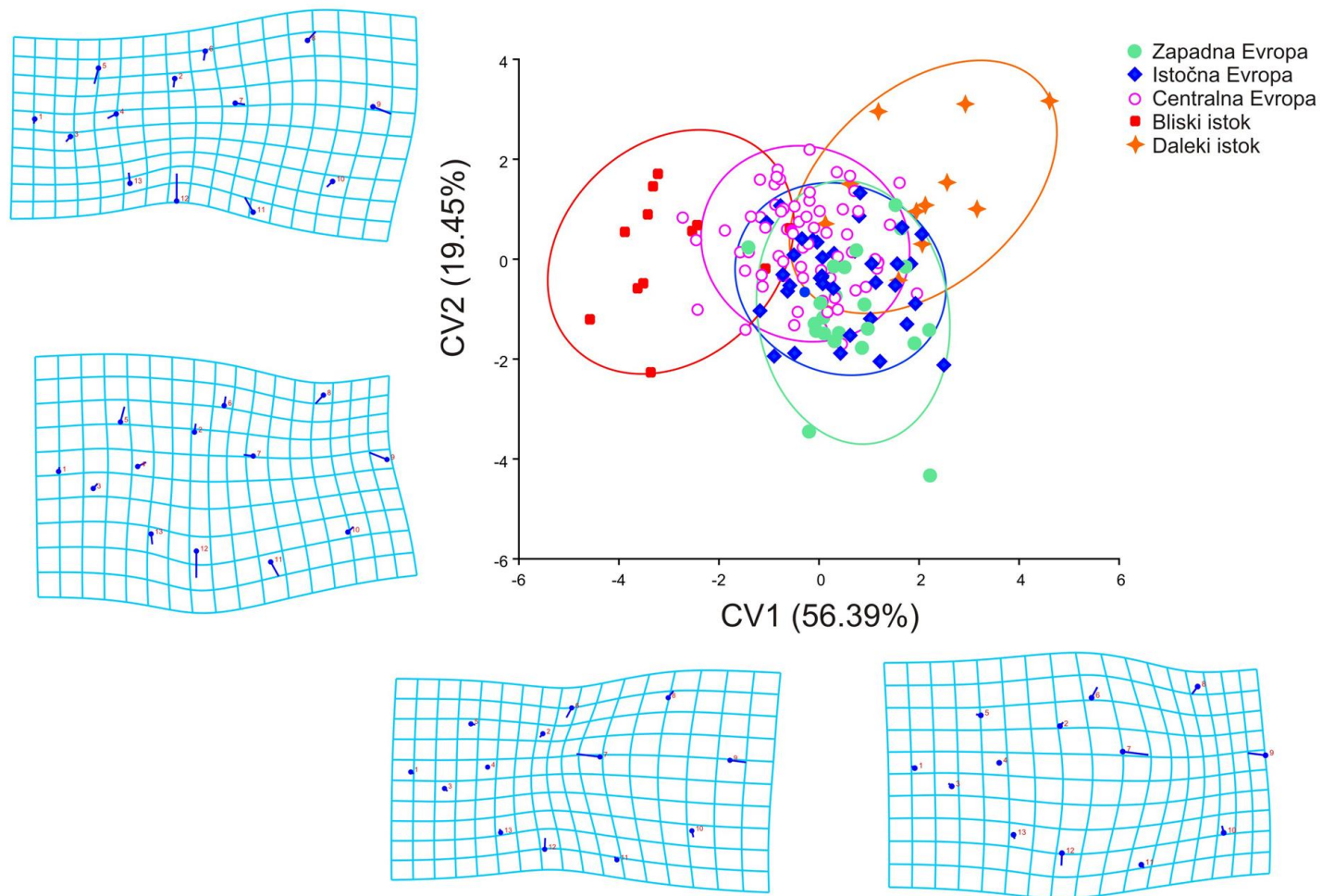


Slika 25. Prikaz srednjih vrednosti i standardnih devijacija u veličini krila ženki *P. yomenae*

Da bismo utvrdili kvantitet i kvalitet promena u obliku krila ženki *P. yomenae* različite geografske distribucije izvršena je kanonijska varijatna analiza (CVA) (Slika 26). Preko 75% razlika u obliku između geografskih oblasti opisano je duž prve dve CVA ose.

Duž prve kanonijske ose, koja nosi 56.39% varijabilnosti dolazi do jasnog razdvajanja ženki sa Bliskog istoka od ženki sa Dalekog istoka, dok su ženke zapadne, centralne i istočne Evrope formirale zajednički klaster. Posmatranjem deformacionih mreža (Slika 26) uočava se da su najveće promene oblika opisanih prvom osom uslovljene izduživanjem radijalnog nerva (opisanog tačkama 2 i 7). Takođe se uočavaju i promene u površini distalnog dela krila iznad radijalnog nerva opisane tačkama 7, 8 i 9, kao i promene u dužini pterostigme ograničene tačkama 2, 5 i 6. Ove promene označavaju da počevši od ženki Bliskog istoka, preko ženki Evrope, pa sve do ženki Dalekog istoka radijalni nerv ima tendenciju izduživanja, smanjuje se površina distalnog dela krila iznad radijalnog nerva, dok se pterostigma izdužuje.

Po CV2 osi, koja nosi 19.45% varijabilnosti i više ukazuje na unutargrupnu varijabilnost, nema jasnog razdvajanja u obliku krila po geografskoj distribuciji. Najveće promene oblika krila, u pozitivnom delu ose, ogledaju se u smanjenju širine središnjeg dela krila (opisanog tačkama 2, 5, 6, 11, 12 i 13) i povećanju površine distalnog dela krila iznad radijalnog nerva. Takođe se uočava i neznatno izduživanje radijalnog nerva.



Slika 26. CVA ženke *Praon yomenae*. Distribucija ženki duž prve dve kanonijske ose. Deformacije mreže ilustruju promene oblika krila korelisanih sa prvom i drugom kanonijskom osom

Prokrustove distance između ženki *P. yomenae* različitih geografskih distribucija, pokazuju postojanje značajnih razlika u obliku krila. Nakon Bonferroni korekcije, uočeno je da razlike u obliku krila nemaju statističku značajnost jedino između ženki grupisanih po sledećim geografskim oblastima: zapadna i istočna Evropa, zapadna Evropa i Daleki istok, centralna Evropa i Bliski istok (Tabela 16).

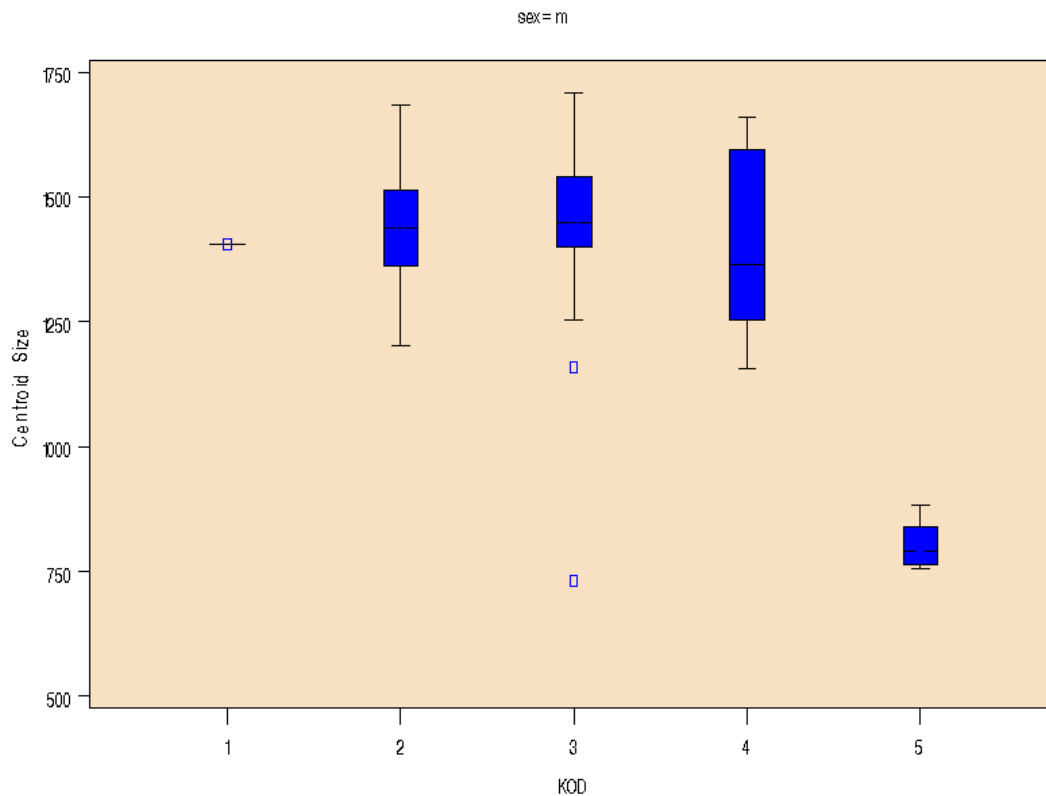
Tabela 16. Prokrustove distance između ženki *P. yomenae* grupisanih po kodovima (iz CVA, *MorphoJ*). Statistički značajne razlike nakon Bonferroni korekcije su boldirane

<b>kod</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<b>1</b>					
<b>2</b>	0,0093				
<b>3</b>	<b>0,0227</b>	<b>0,0181</b>			
<b>4</b>	<b>0,0388</b>	<b>0,034</b>	0,0228		
<b>5</b>	0,0251	<b>0,0278</b>	<b>0,0267</b>	<b>0,0427</b>	

#### 4.2.3.2. Analiza veličine i oblika krila mužjaka *Praon yomenae* različite geografske distribucije

Postojanje razlika u veličini krila mužjaka *P. yomenae* grupisanih po geografskim oblastima testirano je, kao i kod ženki, analizom varijanse za CS i pokazane su statističke značajne razlike (ANOVA:  $F=36.40$ ,  $df=4$ ,  $P<0.0001$ ).

Rezultati post-hoc Tukey's testa za `log_centroid_size` ukazuju na to da postoji statistička značajnost u razlikama veličine krila među mužjacima zapadne, centralne i istočne Evrope, koji formiraju jedan klaster, od mužjaka Dalekog istoka. Takođe se uočava i značajna razlika u veličini krila između mužjaka Bliskog i Dalekog istoka. Na Slici 27 se jasno uočava da se mužjaci Dalekog istoka, kao i ženke, izdvajaju u zaseban klaster po najmanjoj veličini krila. Najveća krila imaju mužjaci Bliskog istoka, pri čemu se u tom uzorku zapaža i najveći procenat varijabilnosti.



Slika 27. Prikaz srednjih vrednosti i standardnih devijacija u veličini krila mužjaka *P. yomenae*

Multivarijantnom analizom varijanse utvrđeno je i postojanje statistički značajnih razlika u obliku krila među mužjacima *P. yomenae* grupisanih po geografskim oblastima (MANOVA: Wilks' Lambda= 0.10794241, F= 2.09, df1=88, df2=243.69, P<0.0001).

Kao i kod ženki primenili smo diskriminantnu kanonijsku analizu (CVA) kako bi utvrdili kvantitet i kvalitet promena u obliku krila mužjaka grupisanih po kodovima.

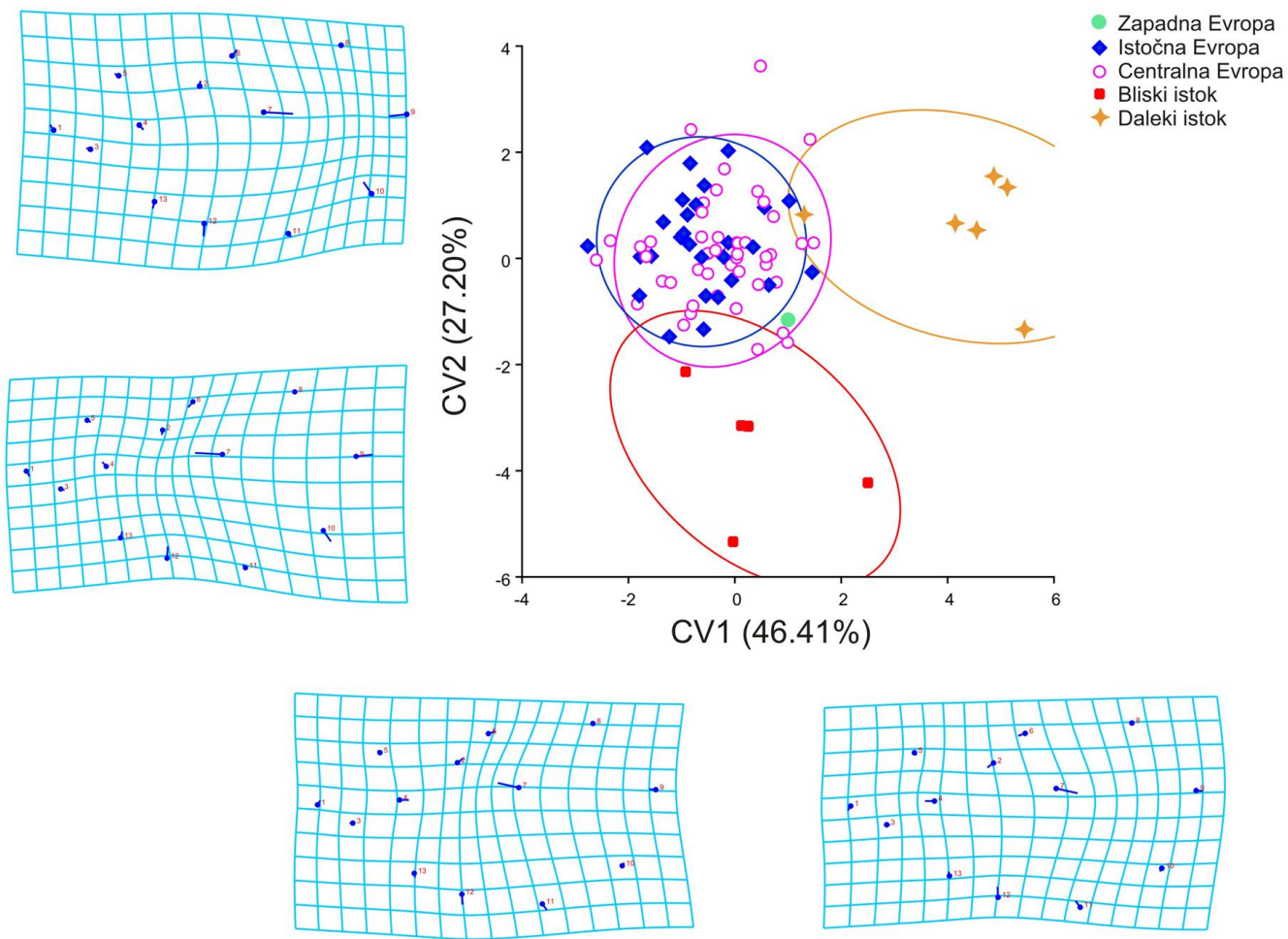
Duž prve kanonijske ose, koja nosi 46.41% varijabilnosti dolazi do jasnog izdvajanja mužjaka sa Dalekog istoka u zaseban klaster (Slika 28). Promene oblika krila koje dovode do ovakvog izdvajanja uslovljene su, u najvećoj meri, izduživanjem radijalnog nerva. Takođe se zapaža skraćenje povratnog nerva opisanog tačkama 3 i 4, smanjenje površine dela krila ispod radijalnog nerva opisanog tačkama 7, 11, 12 i 13, kao i neznatno smanjenje dužine a povećanje širine pterostigme (ograničene tačkama 2, 5 i 6). Na Slici 28 uočava se izdvajanje mužjaka zapadne, centralne i istočne Evrope u zaseban klaster, pri čemu se njihov oblik krila poklapa sa srednjom vrednošću oblika krila čitavog uzorka.

Po CV2 osi, koja nosi 27.20% varijabilnosti uočava se jasno razdvajanje mužjaka sa Bliskog istoka od mužjaka ostalih analiziranih geografskih oblasti. Posmatranjem deformacionih mreža (Slika 28) zapaža se da su najveće promene oblika krila, koje su dovele do njihovog izdvajanja u zaseban klaster, uslovljene skraćanjem radijalnog nerva, sužavanjem središnjeg dela krila opisanog tačkama 6, 11, 12 i 13, kao i povećanjem površine distalnog dela krila ispod radijalnog nerva (ograničenog tačkama 7, 9 i 10).

Analizom Prokrustove distance između mužjaka *P. yomenae* različitih geografskih distribucija, nakon Bonferroni korekcije, uočeno je da razlike u obliku krila imaju statističku značajnost jedino između mužjaka istočne Evrope i mužjaka Bliskog i Dalekog istoka, kao i između mužjaka Bliskog i Dalekog istoka (Tabela 17).

Tabela 17. Prokrustove distance između mužjaka *P. yomenae* grupisanih po kodovima (iz CVA, *MorphoJ*). Statistički značajne razlike nakon Bonferroni korekcije su boldirane

<b>kod</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<b>1</b>					
<b>2</b>	0,0281				
<b>3</b>	0,0268	0,0141			
<b>4</b>	0,0276	<b>0,0405</b>	0,0337		
<b>5</b>	0,0477	<b>0,0385</b>	0,0316	<b>0,0517</b>	



Slika 28. CVA mužjaci *Praon yomenae*. Distribucija mužjaka duž prve dve kanonijske ose. Deformacione mreže ilustruju promene oblika krila korelisanih sa prvom i drugom kanonijskom osom

#### 4.2.4. Polni dimorfizam u veličini i obliku krila

Polni dimorfizam u veličini krila između mužjaka i ženki unutar 6 različitih vrsta testiran je analizom varijanse na CS i pokazano je da razlike u veličini krila između polova nemaju veću statističku značajnost (ANOVA:  $F=5.52$ ,  $df=1$ ,  $P=0.0230$ ).

Izračunavanjem indeksa polnog dimorfizma u veličini krila- $I_{SSD}$  (Tabela 18) pokazano je da ženke vrsta *P. longicorne*, *P. dorsale* i *P. megourae* imaju nešto duža krila u odnosu na mužjake. Kod vrsta *P. yomenae*, *Praon* sp. i *P. volucre* mužjaci su ti koji imaju duža krila. Najveća vrednost  $I_{SSD}$  je pokazana unutar vrste *P. megourae* (1.23), dok je najmanji  $I_{SSD}$  zabeležen između ženki i mužjaka vrste *P. volucre*. Same vrednosti  $I_{SSD}$  pokazuju da nivo polnog dimorfizma ne varira značajno među vrstama.

Tabela 18. Prikaz indeksa seksualnog dimorfizma u veličini i obliku krila među različitim vrstama. Statistički značajne razlike u Prokrustovim distancama su boldirane nakon Bonferroni korekcije

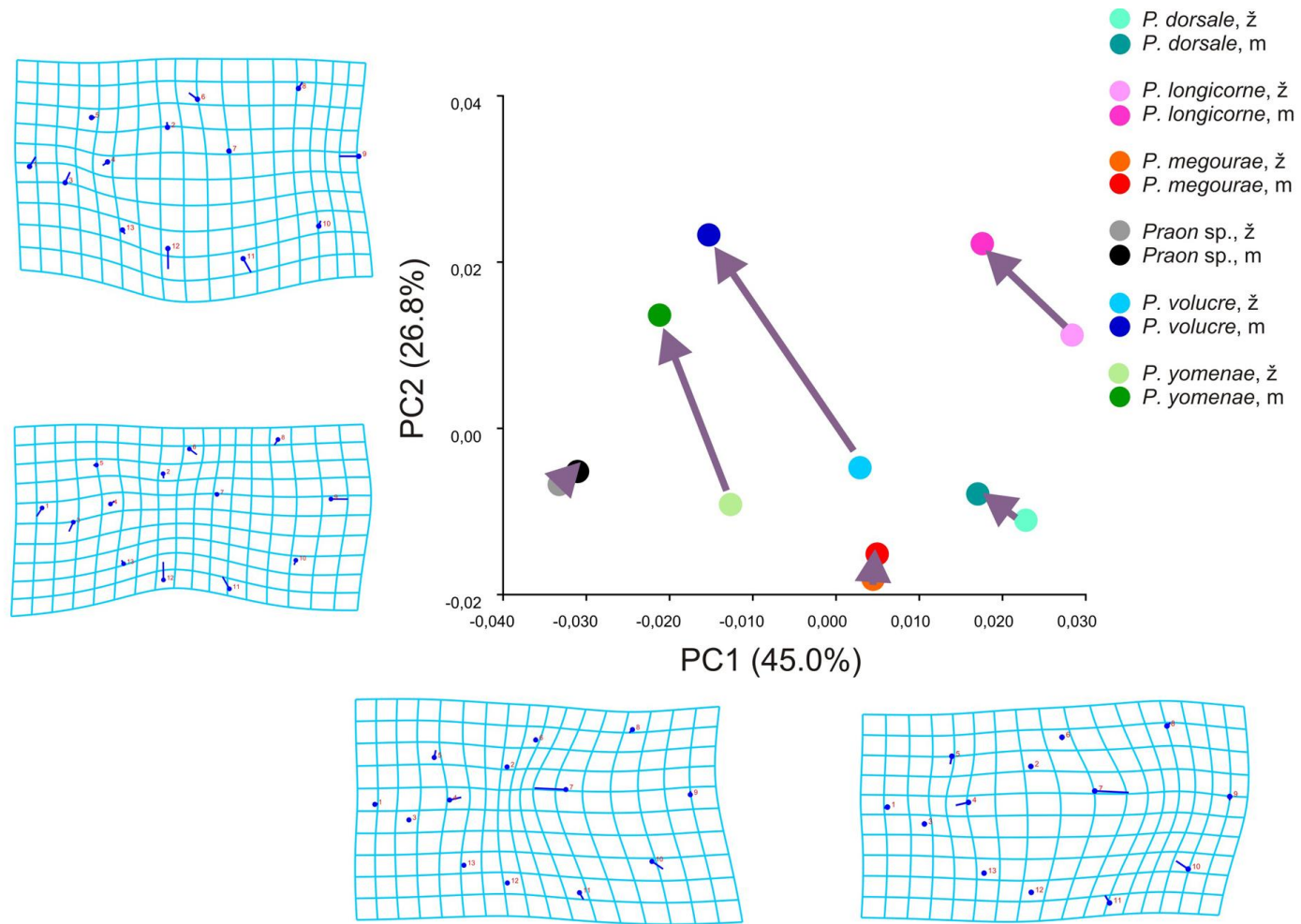
Vrste	No ♀	No ♂	$I_{SSD}$ (indeks polnog dimorfizma u veličini krila)	$I_{SShD}$ (indeks polnog dimorfizma u obliku krila)
<i>P. yomenae</i>	161	99	0.989519	<b>0.0263</b>
<i>Praon</i> sp.	17	2	0.927075	0.0175
<i>P. longicorne</i>	33	50	1.017878	<b>0.0183</b>
<i>P. dorsale</i>	16	11	1.115952	0.0124
<i>P. megourae</i>	38	5	1.235819	<b>0.0288</b>
<i>P. volucre</i>	39	11	0.850838	<b>0.036</b>

Indeks polnog dimorfizma u obliku krila- $I_{SShD}$  između polova predstavljen je Prokrustovim distancama između srednjih oblika mužjaka i ženki unutar svake vrste posebno (Tabela 18). Izračunavanjem  $I_{SShD}$  uočava se statistički značajna razlika u obliku krila između polova unutar vrsta *P. yomenae*, *P. longicorne*, *P. megourae* i *P. volucre*.

Kako bi ilustrovali promene u obliku krila između mužjaka i ženki, uradjena je PCA na srednjim vrednostima oblika krila mužjaka i ženki analiziranih vrsta (Slika 29). Na osnovu položaja mužjaka i ženki u morfološkom prostoru definisanom sa prve dve komponente koje opisuju više od 72% ukupne varijabilnosti u obliku krila jasno se uočava da je pravac promena oblika krila između ženki i mužjaka isti kod vrsta *P. yomenae*, *P. volucre*, *P. longicorne*. Te promene su u najvećoj meri uslovljene smanjenjem dužine radijalnog nerva opisanog tačkama 2 i 7, povećanjem dužine povratnog nerva opisanog tačkama 1 i 3, kao i povećanjem površine donjeg dela krila



ispod radijalnog nerva (ograničene tačkama 7, 10, 11 i 12). Takođe, ženke ovih vrsta imaju kraća i šira krila u poređenju sa mužjacima (promene oblika opisane drugom osom). Kod vrste *P. megourae*, za koju je utvrđeno postojanje statistički značajnog polnog dimorfizma u obliku krila pravac promena oblika krila između ženki i mužjaka je suprotan. Za *P. dorsale* i *Praon* sp. nije utvrđen statistički značajan dimorfizam u obliku krila.

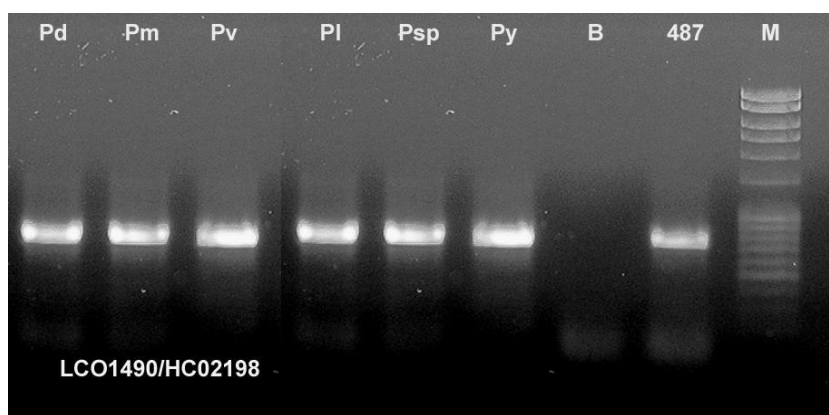


Slika 29. PCA analiza mužjaka i ženki. Strelice pokazuju pravac promena oblika krila između ženki i mužjaka

### 4.3. MOLEKULARNE ANALIZE

#### 4.3.1. Molekularne analize COI mtDNK vrsta iz roda *Praon*

Za filogenetsku analizu vrsta iz roda *Praon* zasnovanu na COI genu mitohondrijalne DNK, uspešno je PCR metodom amplifikovano i sekvencirano 47 primeraka (Tabela 19), čime su bile obuhvaćene vrste *Praon dorsale*, *P. megourae*, *P. volucre*, *P. longicorne*, *Praon* sp. i *P. yomenae* (Slika 30).



Slika 30. Agarozni gel sa PCR produktima COI mtDNK vrsta iz roda *Praon* (prajmeri LCO1490 i HCO2198); Pd - *Praon dorsale*; Pm - *Praon megourae*; Pl - *Praon longicorne*; Pv - *Praon volucre*; Psp – *Praon* sp.; Py – *Praon yomenae*; B - negativna kontrola, 487 - pozitivna kontrola *Mecinus janthinus* (Curculionidae, Coleoptera), M – marker.

Filogenetska analiza izvedena je primenom Neighbor-Joining metoda (NJ) i metoda Maksimalne Parsimonije (MP). Kao spoljna grupa (*outgroup*) za formiranje stabala upotrebljene su sekvence COI mtDNK vrsta *Areopraon silvestre* koji pripada istom tribusu Praini i *Lysiphlebus fabarum* iz iste podfamilije Aphidiinae.

*Best fit model* test prema *Akaike Information* kriterijumu je ocenio da je Tamura – Nei model najbolji za poređenje razlika između sekvenci COI mtDNK vrsta iz roda *Praon*. Na filogenetskom stablu rekonstruisanom NJ metodom u Tamura-Nei modelu, *P. volucre*, *P. longicorne*, *Praon* sp. i *P. yomenae* su se jasno izdvojile kao zasebne vrste sa 100% *bootstrap* podrške, dok su se primerci *P. dorsale* i *P. megourae* grupisali u okviru jednog taksona (Slika 31).

Tabela 19. Pregled jedinki korišćenih u molekularnim analizama

Parazitoid	Vaš domaćin	Biljka domaćin	Lokalitet	Šifra	umnožen gen	
					COI	28S
<i>P. volucre</i>	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija	P2	+	+
<i>P. volucre</i>	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija	P5	+	-
<i>P. longicorne</i>	<i>Aulacorthum solani</i>	<i>Geum rivale</i>	Crna Gora	P6	+	+
<i>P. dorsale</i>	<i>Macrosiphum cholodkovskyi</i>	<i>Filipendula ulmaria</i>	Crna Gora	P10/1	+	+
				P10/2	+	-
<i>P. volucre</i>	<i>Acyrtosiphon malvae</i>	<i>Geranium robertianum</i>	Crna Gora	P11	+	+
<i>P. megourae</i>	<i>Megourae viciae</i>	<i>Lathyrus pratensis</i>	Crna Gora	P14	+	+
<i>P. yomenae</i>	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Crepis biennis</i>	R. Češka	P15	+	-
<i>P. yomenae</i>	<i>Uroleucon sonchi</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>	Iran	P17	+	+
<i>P. yomenae</i>	<i>Uroleucon sonchi</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>	Iran	P19	+	+
<i>P. volucre</i>	<i>Uroleucon sonchi</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>	Iran	P20	+	+
<i>P. yomenae</i>	<i>Uroleucon acroptilidis</i>	<i>Acroptilon repens</i>	Iran	P21	+	+
<i>P. yomenae</i>	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Acroptilon repens</i>	Iran	P25	+	+
<i>P. yomenae</i>	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Crepis</i> sp.	Grčka	P26	+	+
<i>P. yomenae</i>	<i>Aphis nerii</i>	<i>Nerium oleander</i>	Grčka	P28	+	-
<i>P. yomenae</i>	<i>Macrosiphoniella sanbornii</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija	P31	+	-
<i>P. longicorne</i>	<i>Macrosiphum prenanthidis</i>	<i>Lonicera nigra</i>	Srbija	P32/1	+	+
				P32/2	+	-
<i>P. volucre</i>	<i>Nasonovia</i> sp.	<i>Hieracium gronovii</i>	Francuska	P33	+	+
				P33/1	+	-
				P33/2	+	-
<i>P. volucre</i>	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus arvensis</i>	Srbija	P35	+	+
<i>P. yomenae</i>	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus asper</i>	Švajcarska	P37	+	+
<i>P. volucre</i>	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Švajcarska	P38	+	+
<i>P. yomenae</i>	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Crepis biennis</i>	Švajcarska	P40	+	+
<i>P. yomenae</i>	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Crepis biennis</i>	Švajcarska	P41	+	+
<i>P. dorsale</i>	<i>Macrosiphum funestum</i>	<i>Rubus</i> sp.	Srbija	P49	+	+
<i>P. dorsale</i>	<i>Corylobium avellanae</i>	<i>Corylus avellana</i>	Švajcarska	P62/1	+	+
				P62/2	+	+
<i>P. volucre</i>	<i>Hyperomyzus</i> sp.	<i>Lactuca serriola</i>	Švajcarska	P63/1	-	+
				P63/2	+	+
<i>P. megourae</i>	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	Crna Gora	P67/1	+	-
				P67/2	+	+
<i>P. dorsale</i>	<i>Corylobium avellanae</i>	<i>Corylus avellana</i>	Srbija	P69/1	+	+
				P69/2	+	+

Tabela 19 . Pregled jedinki korišćenih u molekularnim analizama- nastavak

Parazitoid	Vaš domaćin	Biljka domaćin	Lokalitet	Šifra	umnožen gen	
					COI	28S
<i>Praon</i> sp.	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija	P76/1	+	-
				P76/2	+	-
<i>P. dorsale</i>	<i>Corylobium avellanae</i>	<i>Corylus avellana</i>	Švajcarska	P78/1	+	+
				P78/2	+	+
<i>Praon</i> sp.	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija	P91/1	+	+
				P91/2	+	-
				P91/3	+	+
<i>P. dorsale</i>	<i>Corylobium avellanae</i>	<i>Corylus avellana</i>	Švajcarska	P93/1	+	+
				P93/2	+	+
<i>P. yomenae</i>	<i>Uroleucon jaceae</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>	Iran	IR9-1-1	-	+
				IR9-1-2	+	+
<i>P. yomenae</i>	<i>Macrosiphoniella</i> sp.	<i>Artemisia</i> sp.	Srbija	S11-9-1-1	+	+
				S11-9-1-2	+	-
<i>P. yomenae</i>	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Centaurea scabiosa</i>	Srbija	S11-18	+	+
<i>Areopraon silvestre</i>	<i>Periphyllus</i> sp.	<i>Acer pseudoplatani</i>	Srbija	*	+	-
<i>Lysiphlebus fabarum</i>	<i>Aphis fabae</i>	<i>Chenopodium album</i>	Srbija	*	+	-
<i>Aphidius colemani</i>	HQ599561	HQ599561	/	#	-	+

\*Outgroups korišćene u analizi COI gena

# Outgroup korišćena u analizi 28SD2 gena pod prisutnim šifrom HQ599561

Vrste *Praon* sp. i *P. yomenae* izdvojile su se jasno kao jedna filetička grupa, sa 100% *bootstrap* podrške, dok su *P. dorsale+megourae*, *P. volucre* i *P. longicorne* formirale drugu filetičku grupu sa podrškom od 91% (Slika 31).

U cilju ocene prosečne evolutivne divergencije, sekvence COI mtDNK analizirane su unutar i između taksona u Tamura–Nei modelu. Broj supstitucija po nukleotidnom mestu unutar taksona u odnosu na prosečnu divergenciju na nivou svih sekvenci je prikazan u Tabeli 20. Nukleotidne razlike unutar taksona su bile vrlo male, gde je najmanja prosečna distanca od 0.00 zabeležena među sekvencama iz *P. longicorne* grupe, a najveća od 0.004 unutar *P. yomenae* grupe (Tabela 20).

Tabela 20. Ocena evolutivne divergencije sekvenci COI mtDNK unutar taksona iz roda *Praon*

Vrsta	stopa nukleotidnih razlika (Tamura-Nei model)
<i>P. volucre</i>	0.002
<i>P. longicorne</i>	0.000
<i>P. dorsale+megourae</i>	0.001
<i>P. yomenae</i>	0.004
<i>Praon</i> sp.	0.001

Broj supstitucija po nukleotidnom mestu između taksona u odnosu na prosečnu divergenciju na nivou svih sekvenci se kretao u intervalu od 0.034 do 0.089 (Tabela 21). Primetno je da se genetičke distance razlikuju između taksona koji na filogenetskim stablima formiraju različite filetičke grupe. U okviru filetičke grupe koju čine *P. dorsale+megourae*, *P. volucre* i *P. longicorne*, nukleotidne razlike se kreću od 0.034 do 0.048, a u filetičkoj grupi koju čine *Praon* sp. i *P. yomenae* 0.047. Međutim, razlike su skoro dvostruko veće između taksona koji pripadaju različitim filetičkim grupama i kreću se od 0.069 između *Praon* sp. i *P. volucre*, do 0.089 između *P. yomenae* i *P. longicorne*.

Tabela 21. Ocena evolutivne divergencije sekvenci COI mtDNK između taksona iz roda *Praon*

Vrsta	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]
1. <i>P. dorsale+megourae</i>	-				
2. <i>P. volucre</i>	0.034	-			
3. <i>P. longicorne</i>	0.048	0.046	-		
4. <i>Praon</i> sp.	0.078	0.069	0.076	-	
5. <i>P. yomenae</i>	0.083	0.081	0.089	0.047	-

Rekonstrukcija filogenetskog stabla primenom metoda maksimalne parsimonije pokazala je iste filogenetske odnose između sekvencioniranih jedinki kao kod Neighbor-Joining metoda, odnosno izdvojilo se 5 istih vrsta sa 99% *bootstrap* podrške za svaku grupu (Slika 32).

Analizom molekularne varijanse (AMOVA) u Arlequin programu, obradjene su sekvence COI mtDNK svih primeraka parazitoida. Sekvence su organizovane u taksone, kako bi AMOVA ocenila inter- i intraspecijsku divergenciju i struktuiranost

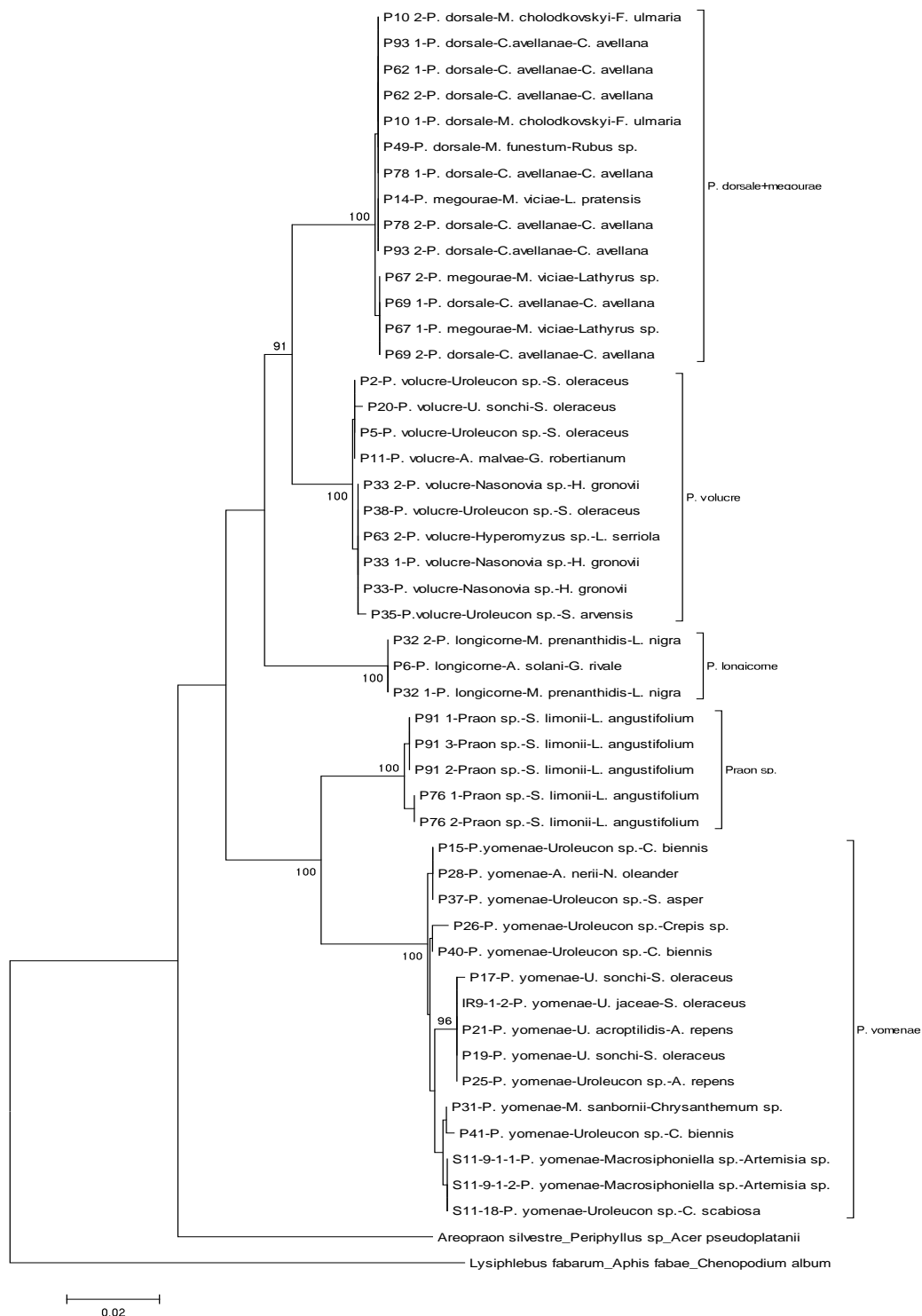
genetičke varijabilnosti. Analizom sekvenci je utvrđena vrednost Indeksa fiksacije  $F_{st}=0.98$  za interval pouzdanosti od  $p=0.0001$  (Tabela 22). Vrednost statistike  $F_{st}$  je skoro maksimalna odnosno 1, što ukazuje da su taksoni koji se porede genetski vrlo udaljeni i predstavljaju zasebne vrste. Procenat varijabilnosti u tabeli prikazuje hijerarhiju genetičke divergencije kod poređenih taksona, odnosno da je varijabilnost između taksona *P. dorsale*, *P. megourae*, *P. volucre*, *P. longicorne*, *Praon* sp. i *P. yomenae* statistički značajna i iznosila je 96.5%, dok je varijacija unutar samih taksona iznosila samo 3.5% (Tabela 22).

Tabela 22. Genetička struktuiranost populacija taksona iz roda *Praon* utvrđena analizom molekularne varijanse sekvenci COI mtDNK (AMOVA)

Izvor varijabilnosti	s.s.*	Suma kvadrata	Kovarijanse	Procenat varijabilnosti
Između taksona	4	612.385	17.32999 Va	96.50
Unutar taksona	42	26.424	0.62914 Vb	3.50
Ukupno	46	638.809	17.95913	100.00

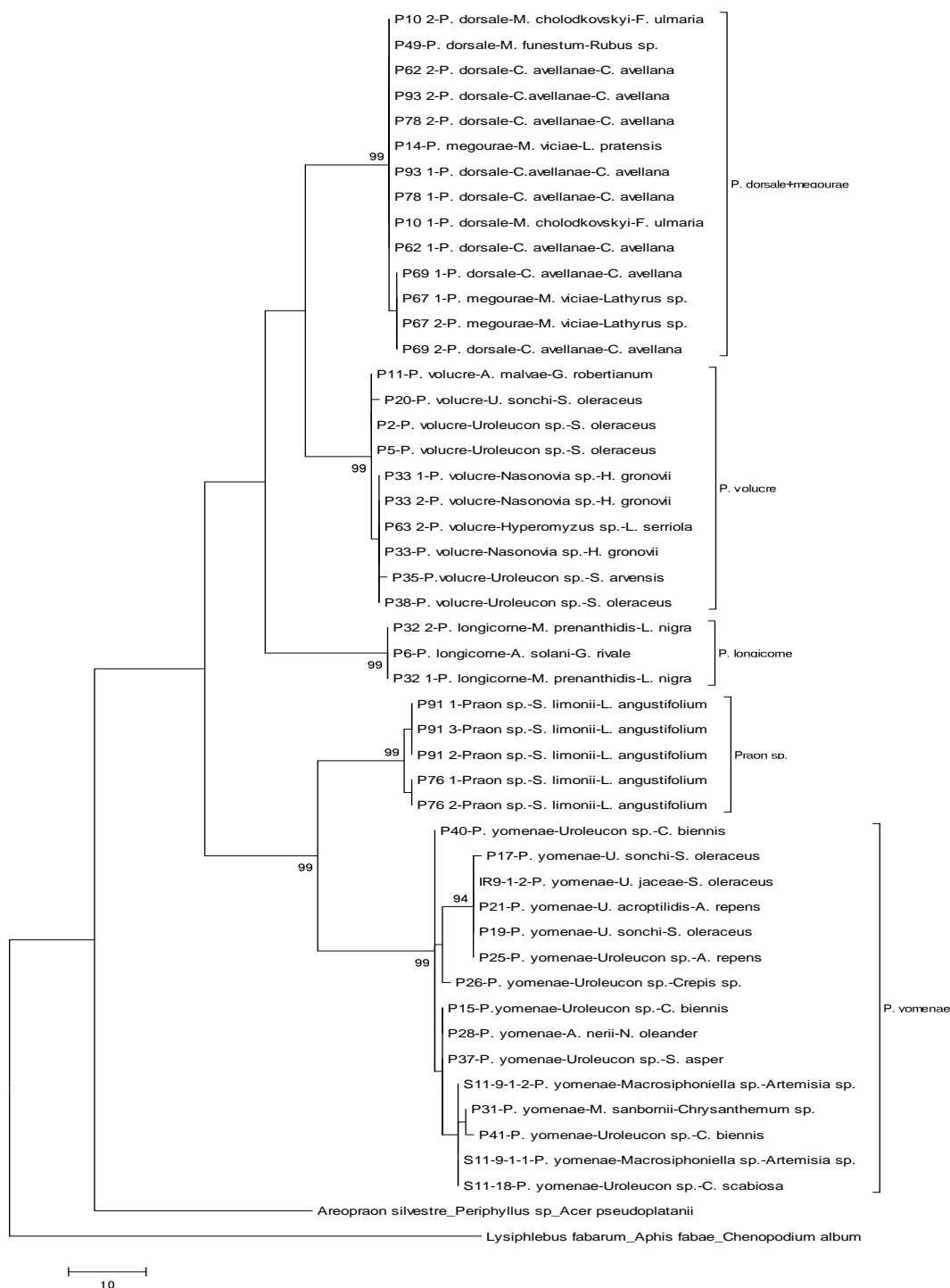
Indeks fiksacije  $F_{ST}= 0.96497$

\*stepeni slobode;  $p \leq 0.0001$



Slika 31. Optimalno stablo po Neighbor-Joining metodu sa sumom dužine grana od 0.36. Procenat zajedničkog grupisanja sekvenci izveden je pomoću *bootstrap* testa u 500 replikacija i prikazan je na nivou grananja za vrednosti  $\geq 90\%$ . Na granama su prikazani procenti koji predstavljaju broj stabala u kojima su se ovi taksoni grupisali zajedno. Dužina grane u stablu odgovara evolutivnoj distanci između analiziranih sekvenci, koja je izražena u odnosu na broj supstitucija. Evolutivne distance su izračunate po Tamura-Nei metodu i izražene u broju supstitucija po nukleotidnom mestu.



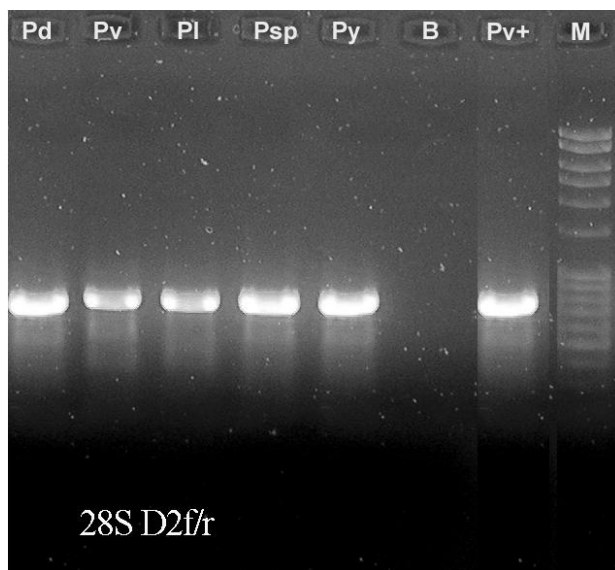


Slika 32. Optimalno stablo po metodu maksimalne parsimonije je rekonstruisano pomoću *bootstrap* testa u 500 replikacija i prikazano na nivou grananja za vrednosti  $\geq 90\%$ . Na slici je prikazano prvo od mogućih 199 stabala (dužina=201) rekonstruisanih metodom maksimalne parsimonije. Za sva varijabilna mesta, uključujući ona informativna za parsimoniju, indeks konzistencije je bio 0.68, indeks retencije 0.95, a kompozitni indeks 0.74. Na granama su prikazani procenti stabala na kojima se određeni taksoni grupišu zajedno. Evolutivne distance su izračunate po Close-Neighbor-Interchange algorithmu na nivou 2 i izražene u broju nukleotidnih supstitucija u odnosu na celu sekvencu.

#### 4.3.2. Molekularne analize 28S rRNK vrsta iz roda *Praon*

PCR reakcijom je uspešno umnoženo 36 sekvenci 28SD2 koje uključuju vrste *Praon dorsale*, *P. megourae*, *P. volucre*, *P. longicorne*, *Praon* sp. i *P. yomenae* (Slika 33).

Analizom nukleotidnog sastava svih produkata 28SD2 dužine oko 685bp, utvrđeno je 10 varijabilnih mesta i sva su informativna za parsimoniju.



Slika 33. Agarozni gel sa PCR produktima 28SD2 rRNA vrsta iz roda *Praon* (prajmeri 28SD2f/r); Pd - *Praon dorsale*; Pv - *Praon volucre*; Pl - *Praon longicorne*; Psp - *Praon* sp.; Py - *Praon yomenae*; B - negativna kontrola, Pv<sup>+</sup> - pozitivna kontrola *Praon volucre*, M - marker.

Poređenjem nukleotidnih razlika između sekvenci unutar vrsta iz roda *Praon* u Tamura-Nei modelu, utvrđeno je da se prosečan broj supstitucija po nukleotidnom mestu u odnosu na celu sekvencu bio izrazito mali, odnosno da se kretao od 0 (kod *P. volucre*, *Praon* sp.) do 0.0016 (*P. longicorne*) (Tabela 23).

Drugi ekspanzioni segment 28S rRNA tj. 28SD2 je mnogo konzervativniji u poređenju sa COI mtDNK, što se može videti u Tabeli 24 sa ocenama evolutivne divergencije između vrsta iz roda *Praon*. Dok su nukleotidne razlike između vrsta izračunate u Tamura-Nei modelu kod COI u intervalu od 0.034 do 0.089, za 28SD2 sekvence utvrđen je interval vrednosti od 0.002 do 0.014.

Tabela 23. Ocena evolutivne divergencije sekvenci 28SD2 unutar vrsta iz roda *Praon*

Vrsta	stopa nukleotidnih razlika (Tamura-Nei model)
<i>P. yomenae</i>	0.0006
<i>P. dorsale+megourae</i>	0.0011
<i>P. longicorne</i>	0.0016
<i>P. volucre</i>	0
<i>Praon</i> sp.	0

Filogenetska analiza izvedena je primenom Neighbor-Joining metoda i metoda Maksimalne Parsimonije. Kao spoljna grupa (*outgroup*) za formiranje stabala korišćena je sekvenca 28SD2 parazitoida *Aphidius colemani* (Aphidiinae) preuzeta iz banke gena.

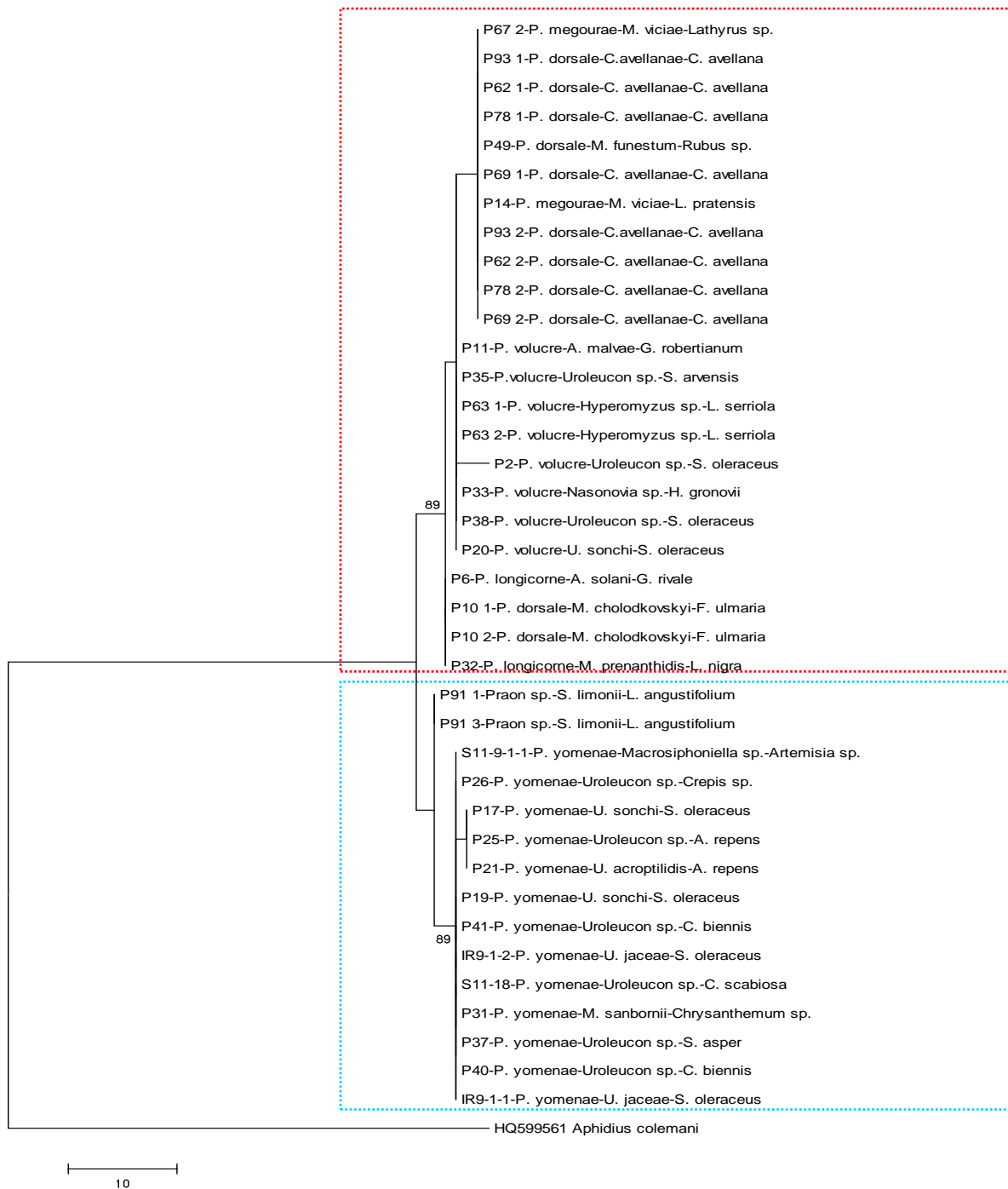
Tabela 24. Ocena evolutivne divergencije sekvenci 28SD2 između vrsta iz roda *Praon*

Vrsta	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]
1. <i>P. yomenae</i>	-				
2. <i>P. dorsale+megourae</i>	0.014	-			
3. <i>P. longicorne</i>	0.010	0.004	-		
4. <i>P. volucre</i>	0.012	0.003	0.002	-	
5. <i>Praon</i> sp.	0.004	0.010	0.006	0.008	-

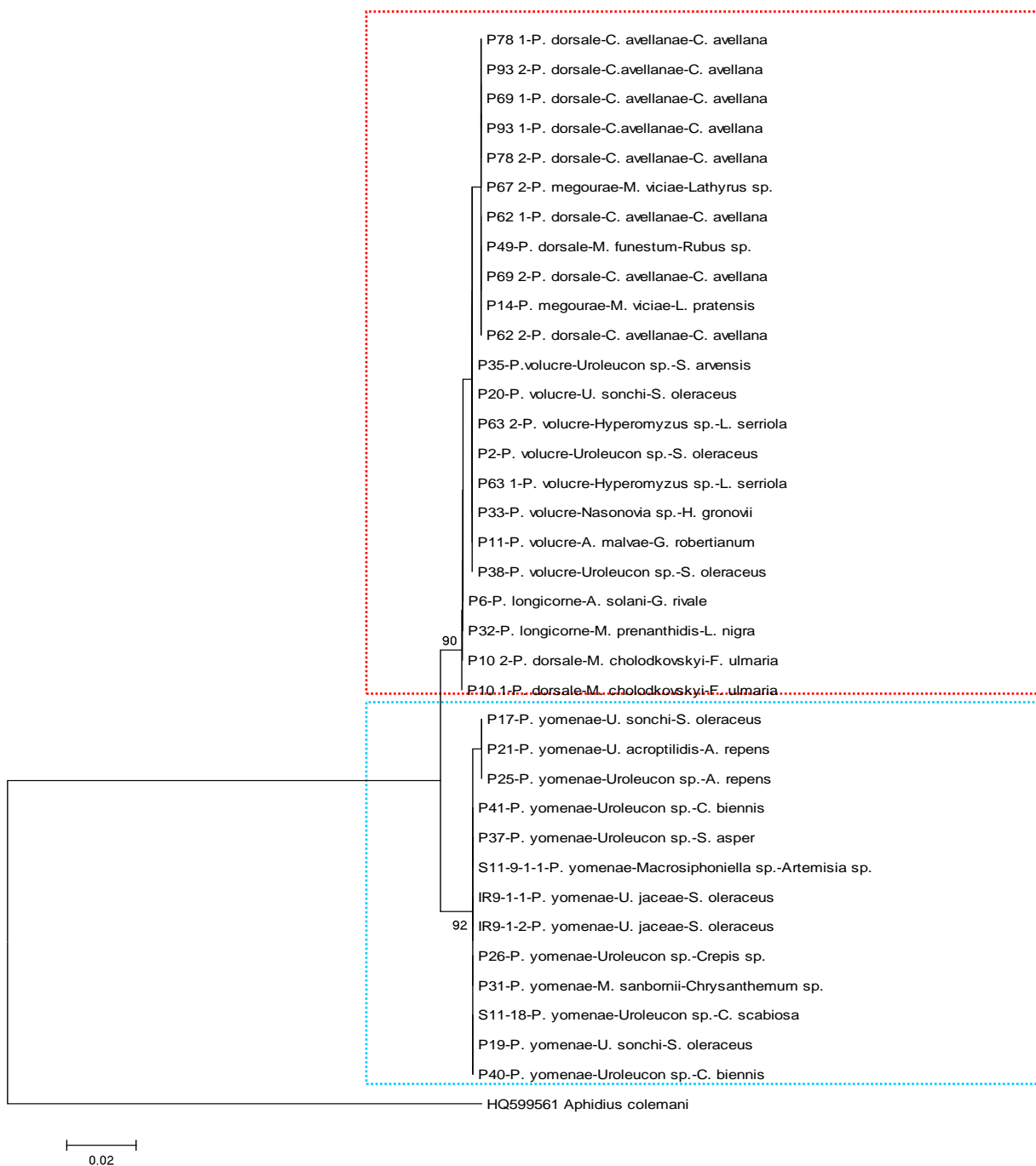
Na filogenetskom stablu rekonstruisanom NJ metodom u Tamura-Nei modelu, vrste se nisu zasebno izdvojile, već su formirale dve filetičke grupe. U prvu filetičku grupu su se izdvojile sekvence vrsta *P. dorsale*, *P. megourae*, *P. volucre* i *P. longicorne*, sa 90% *bootstrap* podrške, a u drugu *Praon* sp. i *P. yomenae* sa 92% podrške (Slika 35).

Rekonstrukcija filogenetskog stabla primenom metoda maksimalne parsimonije pokazala je izdvajanje iste dve filetičke grupe sa 89% *bootstrap* podrške (Slika 34).

Evidentna je komplementarnost grupisanja sekvenci 28SD2 i COI regiona na NJ i MP filogenetskom stablu, odnosno iste vrste iz roda *Praon* su se grupisale u zasebne filetičke grupe, što samo potvrđuje njihovo zajedničko poreklo.



Slika 34. Optimalno stablo rekonstruisano metodom maksimalne parsimonije. Prikazano je jedno od 570 mogućih stabala (dužina=102). Indeks konzistencije, indeks retencije i indeks kompozicije imaju vrednost 1 za sva nukleotidna mesta pa i ona informativna za parsimoniju. Na granama su prikazani procenti stabala na kojima se određeni taksoni grupišu zajedno u *bootstrapp* testu (500 replikacija) i prikazan je na nivou grananja za vrednosti  $\geq 90\%$ . Evolutivne distance su izračunate po Close-Neighbor-Interchange algoritmu na nivou 2 i izražene u broju nukleotidnih supstitucija u odnosu na celu sekvencu.



Slika 35. Optimalno stablo po Neighbor-Joining metodu sa sumom dužine grana od 0.31. Procenat zajedničkog grupisanja sekvenci izveden je pomoću *bootstrap* testa u 500 replikacija i prikazan je na nivou grananja za vrednosti  $\geq 90\%$ . Na granama su prikazani procenti koji predstavljaju broj stabala od ukupno 500 replikacija u kojima su se ovi taksoni grupisali zajedno. Dužina grane u stablu odgovara evolutivnoj distanci izmedju analiziranih sekvenci, koja je izražena u odnosu na broj supstitucija. Evolutivne distance su izračunate po Tamura-Nei metodu i izražene u broju supstitucija po nukleotidnom mestu.

Kako bismo ocenili genetičku varijabilnost unutar i između filetičkih grupa, sekvence 28SD2 su analizirane u Tamura-Nei modelu. Prosečna evolutivna divergencija sekvenci unutar filetičkih grupa iznosila je 0.001 za grupu koju čini *P. dorsale*, *P. megourae*, *P. volucre* i *P. longicorne*, odnosno 0.002 unutar druge grupe koju čine *Praon* sp. i *P. yomenae*. Divergencija između filetičkih grupa izražena u broju supstitucija po nukleotidnom mestu u odnosu na sve sekvence u grupama, iznosila je 0.012.

Analiza molekularne varijanse sekvenci 28SD2 utvrdila je vrednost indeksa fiksacije  $F_{ST}=0.85$  za interval pouzdanosti od  $p=0.05$  (Tabela 25). AMOVA je dala istu sliku kao i nukleotidne razlike u Tamura-Nei modelu, jer je utvrđena genetička varijabilnost između filetičkih grupa statistički značajna (85.54%), dok je varijacija unutar samih grupa iznosila 14.46% (Tabela 25).

Tabela 25. Genetička struktuiranost populacija vrsta iz roda *Praon* utvrđena analizom molekularne varijanse sekvenci 28SD2 dve filetičke grupe

Izvor varijabilnosti	s.s.*	Suma kvadrata	Kovarijanse	Procenat varijabilnosti
Između grupa	1	58.41	3.380 Va	85.54
Unutar grupa	34	19.43	0.571 Vb	14.46
Ukupno	35	77.84	3.951	100.00

Indeks fiksacije  $F_{ST}= 0.85538$

\*stepeni slobode;  $p \leq 0.05$

## 5. DISKUSIJA

U dosadašnjim istraživanjima utvrđeno je da postoje mnogobrojni taksonomski problemi unutar roda *Praon* upravo zbog njegove velike intraspecijske varijabilnosti (Mackauer 1959; Starý 1966a, 1971; Tomanović *et al.* 2003a, Tomanović *et al.* 2003b). Jedan od njih je i nerazrešen taksonomski status vrsta kompleksa „*dorsale-yomenae*“ (Tremblay and Pennacchio 1985; Tremblay *et al.* 1986; Tomanović *et al.* 2006), koji je u dosadašnjim studijama okarakterisan kao parafiletička grupa (Tomanović *et al.* 2006). U ovom radu analizirani su karakteri koji su i do sada korišćeni u ključevima za identifikaciju vrsta ovog roda. Sve analize su urađene odvojeno, po polovima, usled postojanja polnog dimorfizma (Mackauer 1996; Teder and Tammaru 2005; Mitrovski Bogdanović *et al.* 2009) i različitih selekcionih pritisaka na ženke i mužjake (Mackauer 1996).

U ovoj studiji smo, usled biološke kompleksnosti „*dorsale-yomenae*“ grupe, koristili tri različite metode u cilju utvrđivanja genetičke i morfološke varijabilnosti samog kompleksa vrsta. Upotrebom molekularnih markera i metoda tradicionalne i geometrijske morfometrije analizirali smo mogućnost postojanja „skrivenih“ taksona (sa specifičnim obrascima biogeografske distribucije i visokim stepenom specifičnosti prema određenim domaćinima), kao i postojanje pouzdanih taksonomskih karaktera koji su dovoljno „dobri“ za njihovu identifikaciju.

Rezultati „tradicionalne“ morfometrije ukazuju na postojanje razlika kako među ženkama, tako i među mužjacima unutar „*dorsale-yomenae*“ grupe. Analiza varijanse pokazuje statistički značajne razlike među ženkama svih vrsta za sve karaktere osim za Ptl/Ptw, dok se kod mužjaka pored pomenutog karaktera izdvajaju i  $F_{1l}/F_{2l}$  i  $F_{1w}/F_{2w}$  kao karakteri koji nemaju statističku značajnost u razdvajanju vrsta. Nivo razlika varira među različitim morfološkim karakterima. Najmanja srednja vrednost dužine tela zabeležena je kod ženki vrste *Praon* sp., a najveća među ženkama vrste *P. longicorne*. S obzirom da su vaši iz roda *Staticobium* na kojima parazitiraju jedinke vrste *Praon* sp. sitnije od vaši iz roda *Macrosiphum*, koji su parazitirani vrstom *P. longicorne*, potvrđuje se komplementarnost rezultata ove studije sa rezultatima dobijenim u studiji Cloutier i saradnici (2000) da veličina tela parazitoida unutar podfamilije Aphidiinae zavisi od veličine tela domaćina. Nešto drugačiji rezultati dobijeni su kod mužjaka, gde se vrsta *Praon* sp. izdvaja po najvećoj srednjoj vrednosti dužine tela, a *P. volucre* po najmanjoj.

Broj članaka maksilarnih (MP) i labijalnih (LP) palpusa predstavljaju najstabilnije karaktere u celom uzorku (MP=4, LP=3) osim kod jedinki vrste *Praon* sp. koja se na osnovu analiziranih karaktera jasno izdvaja od ostalih (MP=3, LP=2). Na osnovu naših rezultata zaključujemo da pomenute karaktere i dalje treba koristiti u sličnim studijama, a u prilog tome ide i činjenica da broj članaka maksilarnih i labijalnih palpusa može biti jedan od pouzdanih karaktera za morfološku diferencijaciju unutar vrsta roda *Aphidius* (Petrović *et al.* 2009). Vrsta *Praon* sp. se pokazala kao najkonzervativnija za veći broj karaktera, dok je najvarijabilnija vrsta bila *P. yomenae*.

Diskriminantnom kanonijskom analizom, kojom se maksimalizuje međugrupno u odnosu na unutargrupno variranje karaktera, utvrđeno je koji karakteri doprinose diskriminaciji vrsta. Na osnovu diskriminantne analize utvrđeno je da razdvajanju ženki vrste *P. megourae* od ženki vrsta *P. yomenae* i *P. volucre* najviše doprinose karakteri  $F_{1l}/F_{1w}$  i  $F_{1w}/F_{2w}$ , dok se ženke vrste *Praon* sp. od ostalih analiziranih vrsta diskriminišu po osobinama  $Petl/Petw_2$ ,  $F_{1l}/F_{1w}$  i  $F_{2l}/F_{2w}$ . Kod mužjaka je, na osnovu srednjih vrednosti osobina u prostoru definisanom CV osama, uočeno razdvajanje jedinki vrste *Praon* sp. i to po karakterima  $F_{2l}/F_{2w}$  i  $Petl/Petw_2$ . Kod svih ostalih vrsta uočena je velika varijabilnost i visok stepen preklapanja na osnovu analiziranih morfoloških karaktera.

Karakteristi kao što su broj antenalnih segmenata,  $F_{1l}/F_{1w}$ ,  $F_{1l}/F_{2l}$ ,  $Ptl/Ptw$ ,  $Ptl/Mtl$ , dužina radijalnog nerva, kao i  $Petl/Petw_1$  su se u dosadašnjim morfometrijskim analizama roda *Praon* izdvojili kao najvalidniji karakteri za rešavanje taksonomskih problema unutar „*dorsale-yomenae*“ kompleksa (Tremblay and Pennacchio 1985; Tremblay *et al.* 1986; Kavallieratos *et al.* 2003; Tomanović *et al.* 2003a; Tomanović *et al.* 2003b; Kavallieratos *et al.* 2005; Tomanović *et al.* 2006). Na osnovu naših rezultata zapaža se da veliki procenat ukupnih razlika među analiziranim taksonima nose sledeći karakteri:  $F_{1l}/F_{1w}$ ,  $F_{1w}/F_{2w}$ ,  $F_{2l}/F_{2w}$ ,  $Petl/Petw_1$ ,  $Petl/Petw_2$  od kojih karakteri  $F_{1w}/F_{2w}$ ,  $F_{2l}/F_{2w}$ ,  $Petl/Petw_2$  nisu do sada korišćeni u sličnim studijama. Ostali karakteri usled velike varijabilnosti nisu bili dovoljno informativni za morfološku karakterizaciju „*dorsale-yomenae*“ grupe. Na osnovu dobijenih rezultata za ženke napravljeno je poređenje sa poslednjom revizijom „*dorsale-yomenae*“ kompleksa (Tremblay and Pennacchio 1985; Tremblay *et al.* 1986):



*P. dorsale*: F=18-20 (19-20),  $F_1l/F_{1w}=5.95\pm 0.47$  (6),  $F_1l/F_2l=1.47\pm 0.08$  (1/3),  $Ptl/Ptw=3.74\pm 0.30$  (3),  $Ptl/Mtl=1.43\pm 0.17$  (Mtl<Ptl) (R<Ptl),  $Petl/Petw_1=1.44\pm 0.14$  (Petl>Petw<sub>1</sub>), mezoskutum uniformno dlakav, M<sub>1</sub> obojbojen, Im obojen;

*P. longicorne*: F=20-21 (21-23),  $F_1l/F_{1w}=5.90\pm 0.42$  (5),  $F_1l/F_2l=1.41\pm 0.11$  (2/3),  $Ptl/Ptw=3.89\pm 0.36$  (3),  $Ptl/Mtl=1.34\pm 0.21$  (Mtl=Ptl) (R=Ptl),  $Petl/Petw_1=1.37\pm 0.10$  (Petl≥Petw<sub>1</sub>), mezoskutum uniformno dlakav, M<sub>1</sub> obojbojen, Im obojen;

*P. yomenae*: F=17-20 (18-19),  $F_1l/F_{1w}=5.44\pm 0.49$ ,  $F_1l/F_2l=1.35\pm 0.09$ ,  $Ptl/Ptw=3.94\pm 0.40$ ,  $Ptl/Mtl=1.59\pm 0.21$  (R<Ptl),  $Petl/Petw_1=1.30\pm 0.13$  (Petl>Petw<sub>1</sub>), mezoskutum sa lateralnim regijama bez dlaka, M<sub>1</sub> i Im pokazuju različite obrasce obojenosti (M<sub>1</sub> i Im su obojbojeni).

Geometrijskom morfometrijom je pokazano da su razlike u veličini i obliku krila kod analiziranih vrsta značajne kod oba pola, pri čemu su utvrđeni različiti međusobni odnosi kao i različiti obrasci promena oblika krila ženki i mužjaka. Pregledom dobijenih rezultata uočeno je da postoji značajna varijacija u obliku krila jedinki između vrsta, polova i da postoji značajna interakcija vrsta × pol. Varijabilnost u obliku krila između polova ukazuje na statistički značajan polni dimorfizam, dok statistički značajna interakcija vrsta × pol ukazuje na postojanje razlika između vrsta u polnom dimorfizmu u obliku krila. Izračunavanjem indeksa polnog dimorfizma u veličini ( $I_{SSD}$ ) i u obliku krila ( $I_{SShD}$ ) uočava se statistički značajna razlika u obliku krila između polova unutar vrsta *P. yomenae*, *P. longicorne*, *P. megourae* i *P. volucre*, pri čemu je pravac promena oblika krila između ženki i mužjaka u najvećoj meri uslovljen promenom dužine radijalnog nerva, kao i promenom dužine i širine krila. Za vrste *P. dorsale* i *Praon* sp. nije utvrđen statistički značajan dimorfizam u obliku krila.

Analiza varijanse ne ukazuje na statistički značajne razlike u veličini krila između polova. Same vrednosti  $I_{SSD}$  pokazuju da nivo SSD-a ne varira značajno među vrstama, ali se može zapaziti da najmanju vrednost  $I_{SSD}$  ima polifagna vrsta *P. volucre*, dok je najveći  $I_{SSD}$  dobijen kod monofagne vrste *P. megourae*. Mitrovski Bogdanović i saradnici (2009) su ukazali na to da su ženke roda *Ephedrus* krupnije u odnosu na mužjake, ali da imaju manja krila, pri čemu  $I_{SSD}$  značajno varira među različitim

domaćinima. Iako je pokazano da su ženke generalno krupnije od mužjaka (Hurlbutt 1987), postoje izuzeci gde su mužjaci upravo krupniji pol (Godfray 1994). Studije koje se odnose na problematiku polnog dimorfizma ukazuju na to da stepen SSD-a može zavisiti od veličine domaćina (Mackauer 1996), ali i da su ženke i mužjaci pod različitim selekcionim pritiscima (Mackauer 1996; Mackauer and Völkl 2002). Takođe, ovaj problem postaje još kompleksniji unutar podfamilije Aphidiinae upravo zbog postojanja kompleksnog životnog ciklusa, efekta domaćina, kao i zbog toga što među parazitoidima postoji tendencija da su ženke krupnije (Charnov 1982; Jarošik *et al.* 2003).

Ženke i mužjaci vrste *Praon* sp. se jasno razlikuju od ostalih analiziranih vrsta po najmanjoj veličini krila, što se podudara sa rezultatima tradicionalne morfometrije u pogledu dužine tela. Najveća varijabilnost u veličini krila uočena je kod ženki vrsta *P. volucre* i *P. dorsale*.

Multivarijantnom analizom varijanse utvrđeno je i postojanje statistički značajnih razlika u obliku krila među različitim vrstama ženki i mužjaka. Obrasci promena oblika krila se razlikuju kod mužjaka i ženki što potvrđuje postojanje različitih selekcionih pritisaka na polove (Mackauer 1996). Da bismo utvrdili koje promene u obliku krila najviše doprinose razdvajanju analiziranih vrsta izvršena je diskriminantna kanonijska analiza za ženke i mužjake (CVA). Duž prve kanonijske ose dolazi do jasnog razdvajanja ženki vrsta *P. yomenae*, *P. megourae* i *Praon* sp. od ženki vrste *P. longicorne* koja se jasno izdvaja u zasebnu grupu. Ovakve promene oblika krila, koje su uočene i kod mužjaka istih vrsta, u najvećoj meri su posledica promena dužina radijalnog i povratnog nerva. Razdvajanje ženki *Praon* sp. preko *P. yomenae* pa sve do *P. megourae* po CV2 osi je pored promene dužine radijalnog nerva uslovljeno i neznatnom promenom dužine pterostigme. U razdvajanju mužjaka vrsta *P. volucre*, *P. longicorne* i *P. yomenae* od vrste *P. megourae* po CV2 najviše udela pored promena dužine radijalnog nerva, imaju i promena dužine drugog sektora kubitalnog nerva, kao i promena dužine i širine pterostigme. Po CV2 osi uočavamo i veliku unutarspecijsku varijabilnost mužjaka unutar vrste *P. megourae*.

Na osnovu analiza oblika krila uočavamo jasno razdvajanje vrsta *P. yomenae*, *P. longicorne*, *P. megourae* i *Praon* sp. Analize oblika krila ne prepoznaju vrste *P. dorsale* i *P. volucre* kao validne taksone usled postojanja velike unutarspecijske varijabilnosti i

njihovog međusobnog preklapanja. Iako su dosadašnje studije (Mackauer 1959; Watanabe and Takada 1964; Tomanović *et al.* 2003b; Kavallieratos *et al.* 2004b; Kavallieratos *et al.* 2005; Tomanović *et al.* 2006), kao i rezultati tradicionalne morfometrije i molekularnih analiza prikazane u okviru ove studije pokazale da je reč o jasno definisanim taksonima, ovakvi rezultati se mogu objasniti delovanjem različitih selekcionih pritisaka i zajedničkom ekološkom nišom koju oni zazuzimaju (Tremblay and Pennacchio 1988).

Eksplorativne analize varijabilnosti (PCA) unutar vrsta koje parazitiraju dva ili većem broj domaćina ukazuju na to da domaćin utiče na unutargrupnu varijabilnost vrsta *P. dorsale* i *P. longicorne* pri čemu se jasno uočava da promena dužine radijalnog i povratnog nerva, kao i dužine i širine pterostigme doprinose varijabilnosti u obliku krila. Žikić i saradnici (2009) su potvrdili da je morfološka varijabilnost unutar podfamilije Aphidiinae posledica značajnog efekta domaćina. U okviru vrste *P. yomenae* uočena je najveća varijabilnost u veličini i obliku krila, kao i veliki stepen preklapanja među različitim biotipovima tako da efekat domaćina nema statističku značajnost, ali su zato pokazane statistički značajne razlike u veličini i obliku krila u zavisnosti od efekta geografske distribucije. Evropske populacije mužjaka i ženki se jasno razlikuju po veličini i obliku krila od populacija Bliskog i Dalekog istoka, pri čemu se populacije Dalekog istoka izdvajaju u zasebnu grupu po najmanjoj veličini krila. Najinformativniji karakteri u njihovom razdvajanju bili su dužina radijalnog i povratnog nerva, kao i dužina pterostigme.

Najuočljivija promena u obliku krila i mužjaka i ženki je promena u dužini radijalnog nerva-R (Slika 36, 37 i 38) koji se i u dosadašnjim studijama pokazao kao validan karakter u razdvajanju taksona (Tremblay and Pennacchio 1985; Tremblay *et al.* 1986), te ga iz tih razloga možemo smatrati pouzdanim karakterom u taksonomskim studijama roda *Praon*. Takođe, dužina povratnog (intermedijalnog) nerva-Im se pokazao kao dovoljno informativan karakter za razdvajanje vrsta „*dorsale-yomenae*“ grupe na osnovu promena u obliku krila (Slika 36, 37 i 38). Ovaj karakter se do sada nije uključivao u morfometrijske analize roda *Praon*, te se iz tih razloga može razmatrati kao mogući novi karakter u ključevima za identifikaciju. Varijabilnosti oblika krila kod mužjaka doprinosi u izvesnoj meri i promena dužine drugog sektora kubitalnog nerva. Pomenuti karakteri (radijalni, povratni nerv i drugi sektor kubitalnog

nerva) nisu analizirani tradicionalnom morfometrijom. Odnos dužina pterostigme i metakarpalnog nerva, kao i odnos dužine i širine pterostigme koji su u dosadašnjim studijama predstavljali dobre karaktere za razdvajanje vrsta unutar roda *Praon* (Tremblay and Pennachio 1985; Mescheloff and Rosen 1988; Kavallieratos *et al.* 2003; Tomanović *et al.* 2003a; Tomanović *et al.* 2003b; Kavallieratos *et al.* 2005; Tomanović *et al.* 2006) ovde se nisu pokazali informativnim na osnovu rezultata tradicionalne morfometrije. Ostale brojne i značajne promene u obliku krila (promene odnosa površina iznad i ispod radijalnog nerva, promene površina donjeg dela krila itd.) nije bilo moguće utvrditi tradicionalnom morfometrijom. Ovo potvrđuje znatno veću osetljivost geometrijske morfometrije i njen veći potencijal u detekovanju promena u odnosu na tradicionalnu morfometriju, kao što su istakli i Žikić i saradnici (2009).

Barkoding region odnosno sekvence COI gena mitohondrijalne DNK su pogodan marker za uspešnu identifikaciju taksona iz roda *Praon* do nivoa vrsta. Na filogenetskim stablima rekonstruisanim na osnovu ovog gena uočava se jasno izdvajanje *P. volucre*, *P. longicorne*, *P. yomenae* i *Praon* sp. kao zasebnih vrsta. Iako su sekvencirani primerici vodili poreklo sa različitih domaćina i geografski različitih regiona, intraspecijska genetička varijabilnost je bila vrlo mala, od 0 kod *P. longicorne* do 0.4% kod *P. yomenae*. *Praon megourae* se nije izdvojila kao zasebna vrsta, već se sa *P. dorsale* grupisala u okviru istog taksona, sa varijabilnošću sekvenci od svega 0.1% na nivou cele grupe. Visoka divergencija na mitohondrijalnoj DNK između taksona u rasponu od 3.4% između *P. dorsale+megourae* i *P. volucre* do 8.9% između *P. yomenae* i *P. longicorne*, značajan je dokaz da su u pitanju dobre vrste. Uzimajući u obzir da je standardna stopa mutacija kod artropoda na mitohondrijalnoj DNK od 2.15% (DeSalle *et al.* 1987; Brower 1994) ekvivalentno periodu razdvajanja od milion godina, možemo zaključiti da su se vrste iz roda *Praon* razdvojile pre nekoliko miliona godina.

Svi taksoni su se grupisali u okviru istog roda, s tim da su se vrste *Praon* sp. i *P. yomenae* izdvojile kao jedna, a *P. dorsale+megourae*, *P. volucre* i *P. longicorne* kao druga filetička grupa. U poređenju sa genetskom varijabilnošću unutar grupa, evolutivne distance su skoro dvostruko veće između vrsta koji pripadaju različitim filetičkim grupama i kreću se od 6.9% između *Praon* sp. i *P. longicorne*, do 8.9% između *P. yomenae* i *P. longicorne*. To jasno ukazuje da su vrste u okviru filetičkih grupa srodnije i da dele zajedničkog pretka.

Zbog svoje konzervativnosti, nuklearni gen 28S rDNK se koristi za filogeniju viših taksona. Poređenjem sekvenci 28SD2 regiona vrsta iz roda *Praon*, potvrđeno je da svi taksoni pripadaju istom rodu. Samo 10 nukleotidnih promena u sekvencama je zabeleženo, a evolutivne distance su iznosile od 0.2% do 1.4%. Na filogenetskim stablima nije došlo do izdvajanja taksona u zasebne vrste, već su se sekvence 28SD2 izdvojile u dve filetičke grupe, jednu koju čine *P. dorsale*+*P. megourae*, *P. volucra* i *P. longicorne*, a drugu *Praon* sp. i *P. yomenae*.

Evidentna je komplementarnost grupisanja sekvenci 28SD2 i COI regiona na filogenetskim stablima, odnosno iste vrste iz roda *Praon* su se grupisale u zasebne filetičke grupe, što samo potvrđuje njihovo zajedničko poreklo. Mala varijabilnost sekvenci 28S rDNK unutar roda *Praon*, u evolutivnom smislu pokazuje da su to relativno mlade vrste, što je u saglasnosti sa divergencijom na mitohondrijalnom genu i procenom da su se vrste razdvojile pre nekoliko miliona godina. S druge strane, iako je nuklearni gen konzervativniji u poređenju sa mitohondrijalnom DNK, dve filetičke grupe su se jasno izdvojile sa velikom podrškom. To ukazuje da je u određenom trenutku došlo do razdvajanja dve evolutivne linije u okviru roda *Praon*, koje su nastavile paralelnu genetičku diversifikaciju u pravcu formiranja zasebnih filetičkih grupa i specijacije.

Na osnovu rezultata tradicionalne morfometrije postavlja se pitanje validnosti do sada korišćenih morfoloških karaktera za diferencijaciju vrsta „*dorsale-yomenae*“ kompleksa, a posebno karaktera krilne nervature, koji su najdostupniji i najviše zastupljeni u ključevima za identifikaciju (Tremblay and Pennacchio 1985; Tremblay *et al.* 1986; Kavallieratos *et al.* 2003; Tomanović *et al.* 2003a; Tomanović *et al.* 2003b; Kavallieratos *et al.* 2005; Tomanović *et al.* 2006). Poređenjem krilne nervature sekvenciranih primeraka *P. yomenae*, utvrđeno je značajno variranje u obojenosti prve abscise medijalnog nerva ( $M_1$ ) i intermedijalnog (povratnog) nerva ( $Im$ ). Kao jedan od najpouzdanijih karaktera za identifikaciju vrste *P. yomenae* korišćena je obezbojenost dva prethodna nerva (Tremblay and Pennacchio 1985; Tremblay *et al.* 1986; Tomanović *et al.* 2003a; Tomanović *et al.* 2003b). U originalnom opisu taksona (Takada 1968) navodi se kao jedan od dijagnostičkih karaktera potpuna obezbojenost povratnog nerva. Međutim, poređenjem krilne nervature sekvenciranih primeraka *P. yomenae*, grupisanih u jednu filetičku liniju sa podrškom od 100% na osnovu COI mitohondrijalnog gena i

92% na osnovu 28S D2 gena, uočavamo primerke sa obezbojena oba nerva, sa jasno obojenim povratnim nervom ili delimično obojenom prvom abscisom medijalnog nerva i delimično obojenim povratnim nervom (Slika 36). Iz navedenog je jasno da se ovaj karakter ne može pouzdano koristiti u ključevima za identifikaciju vrsta *P. yomenae*. Primerki sa obojenim povratnim nervom i delimično obojenom prvom abscisom medijalnog nerva imaju veoma sličan obrazac nervature kod polifagne vrste *P. volucre* (Slika 37). Obrazac krilne nervature vrsta *P. dorsale* i *P. longicorne* je stabilan (obezbojena prva abscisa medijalnog nerva i obojen povratni nerv) (Slika 37 i 38) i u skladu sa poslednjom revizijom (Tremblay and Pennacchio 1985).

Na osnovu rezultata molekularne analize potvrđen je status *P. longicorne*, *P. yomenae* i *P. volucre* kao dobrih vrsta (Tremblay and Pennacchio 1985; Tomanović *et al.* 2003a; Tomanović *et al.* 2003b; Kavalieratos *et al.* 2004b; Kavalieratos *et al.* 2005; Tomanović *et al.* 2006).

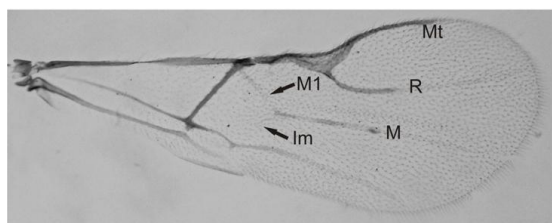
Molekularnim analizama potvrđen je status vrste *P. dorsale* koja nije toliko retka vrsta u evropskim okvirima, kao što se pretpostavljalo (Tremblay and Pennacchio 1985), i koja je više puta sinonimizirana sa vrstom *P. longicorne*. Pored već utvrđene asocijacije *Corylobium avellanae/Corylus avellana* (Tremblay and Pennacchio 1985) utvrđeni su novi domaćini/asocijacije za vrstu *P. dorsale*: *Macrosiphum funestum/Rubus* spp. i *Macrosiphum cholodkovskyi/Filipendula ulmaria*.

Prvi opis vrste *P. megourae* dao je Starý (1971) naglasivši da je reč o taksonu sličnom vrsti *P. dorsale*, ali da se ipak razlikuju po broju antenalnih segmenata, dužini metakarpalnog nerva, dlakavosti propodeuma i krugu domaćina. U poređenju sa originalnim opisom vrste *P. megourae* (Starý 1971) prikazani su rezultati na osnovu morfometrijskih analiza:

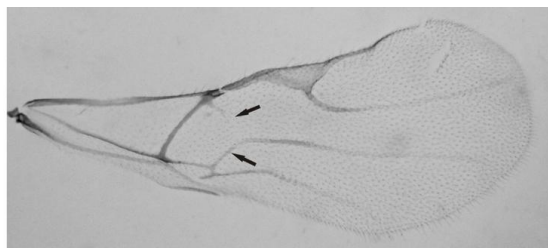
antene filiformne,  $F_1$  žute boje,  $F=19-21$  ( $F=19-20$ ),  $F_{1l}/F_{1w}=6.46\pm 0.72$  ( $F_{1l}/F_{1w}=5$ ),  $F_{1l}/F_{2l}=1.50\pm 0.06$  ( $F_{1l}/F_{2l}=1/5$ ),  $P_{tl}/P_{tw}=4.00\pm 0.30$  ( $P_{tl}/P_{tw}=3.5-4$ ),  $P_{tl}/M_{tl}=1.32\pm 0.14$  ( $P_{tl}/M_{tl}=1/3$ ),  $P_{etl}/P_{etw_1}=1.27\pm 0.09$  ( $P_{etl}/P_{etw_1}=1/6$ ), mezoskutum sa lateralnim regijama bez dlaka, Im obezbojen, dužina tela 2.05-3.2mm (2.2-2.6mm).

Na osnovu dobijenih rezultata možemo zaključiti da se vrsta *P. megourae* razlikuje u odnosu na vrstu *P. dorsale* na osnovu broja antenalnih segmenata (19-21 naspram 18-20), odnosa dužine i širine prvog flagelarnog segmenta- $F_{1l}/F_{1w}$  (6.46 naspram 5.95), na osnovu dužine metakarpalnog nerva- $P_{tl}/M_{tl}$  (1.32 naspram 1.43), kao

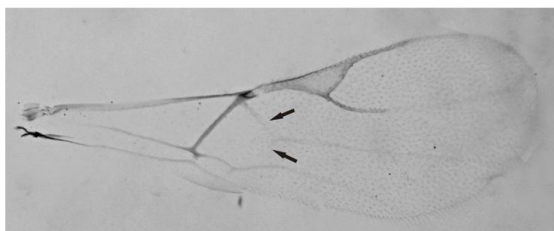
i na osnovu dlakavosti mezoskutuma (lateralne regije bez dlaka naspram uniformne dlakavosti vrste *P. dorsale*). (Prilog 2). Obrazac obojenosti  $M_1$  i  $Im$  nerva je veoma sličan između vrsta *P. dorsale* i *P. megourae* (Slika 37 i 38). Potvrđeno je da je vrsta *P. megourae* monofagna vrsta koja parazitira na vaši *Megourae viciae* sa *Lathyrus* spp. Iako vrsta *P. megourae* pokazuje morfološku diferencijaciju u odnosu na druge vrste, molekularni markeri je ne prepoznaju kao validan takson, već ga grupišu zajedno sa vrstom *P. dorsale*. Morfometrijske i genetičke analize *Aphidius rhopalosiphium-uzbekistanicus* kompleksa vrsta (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) ukazale su na sličan problem (Kos *et al.* 2011; Tomanović *et al.* 2012). Tačnije, geometrijska morfometrija na osnovu oblika pterostigme ukazuje na morfološku diferencijaciju vrsta *Aphidius avenaphis* i *Aphidius uzbekistanicus*, ali se na osnovu analize COI gena one grupišu zajedno i pretpostavlja se da su u pitanju konspecifične vrste. Ovakvi rezultati se mogu objasniti time da obrazac genetičke i fenotipske evolucije unutar podfamilije Aphidiinae može biti različit između srodnih vrsta koje dele iste ili slične ekološke niše (Tremblay and Pennacchio 1988), imaju slične biološke i ekološke odlike (Nemec and Starý 1983, 1984) i sličnu morfologiju (Pennacchio and Tremblay 1987).



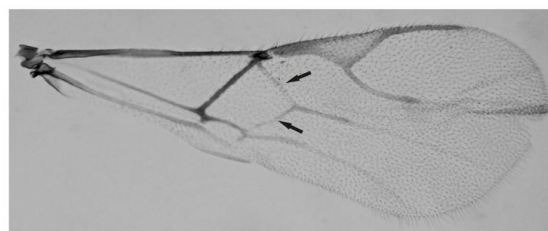
*P. yomenae/Uroleucon* sp. (P15)



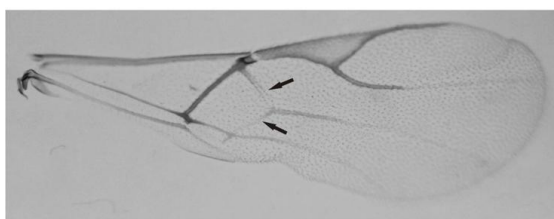
*P. yomenae/U. sonchi* (P17)



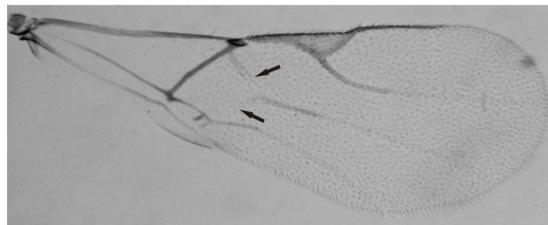
*P. yomenae/Uroleucon* sp. (P25)



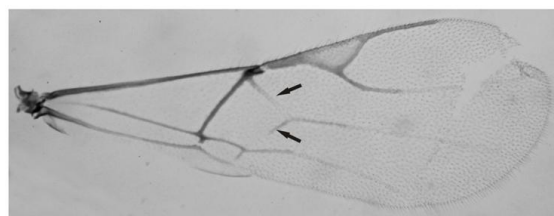
*P. yomenae/Uroleucon* sp. (P26)



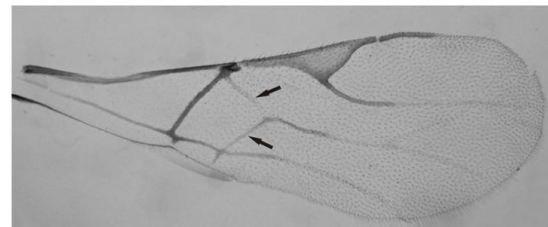
*P. yomenae/Aphis* sp. (P28)



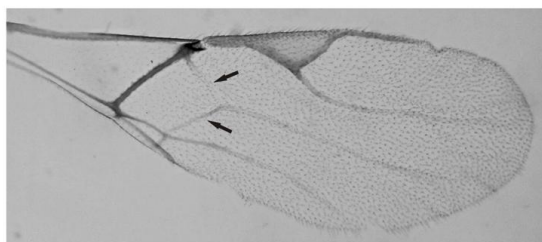
*P. yomenae/M. sanbornii* (P31)



*P. yomenae/Uroleucon* sp. (P37)



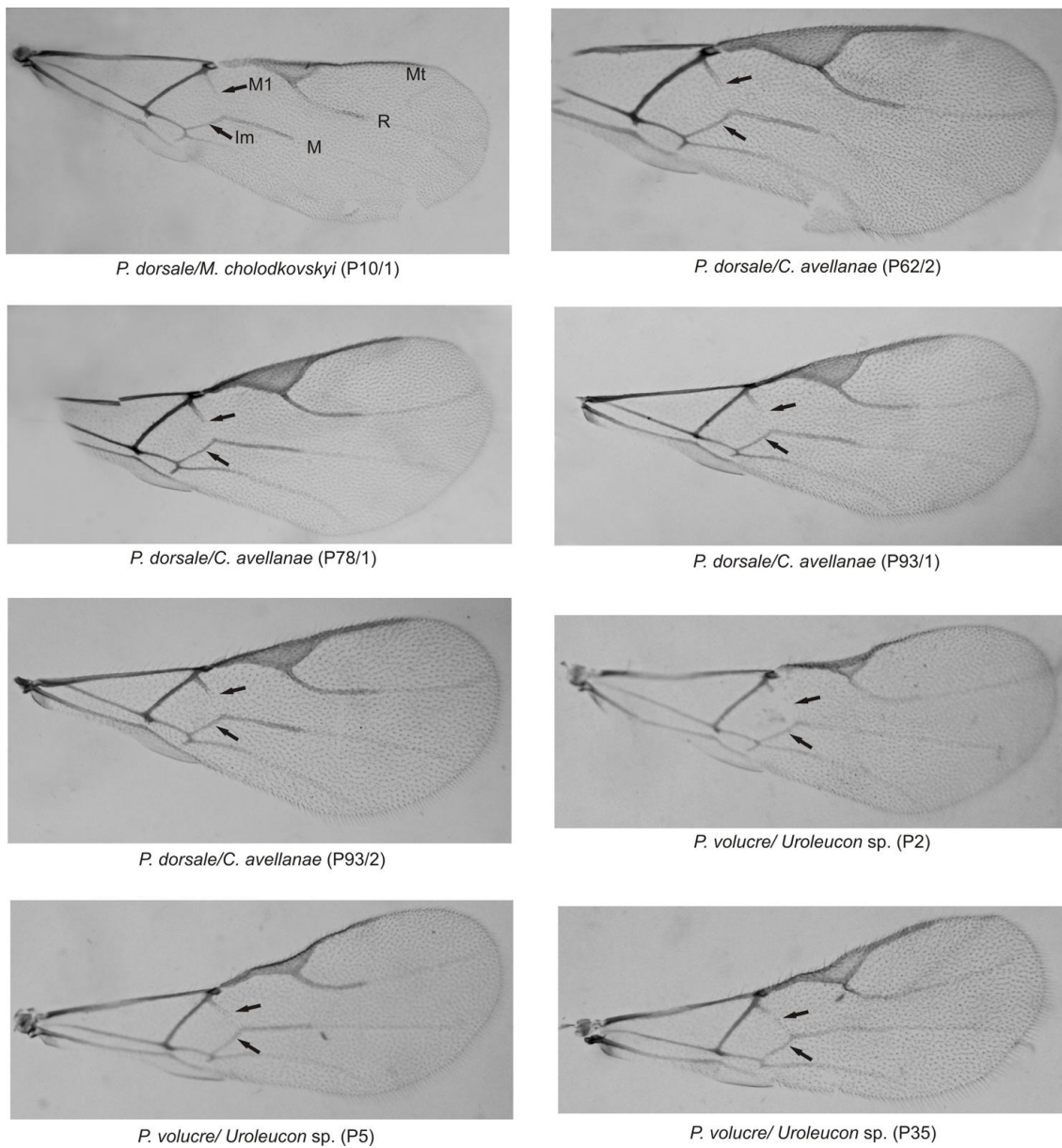
*P. yomenae/Uroleucon* sp. (P40)



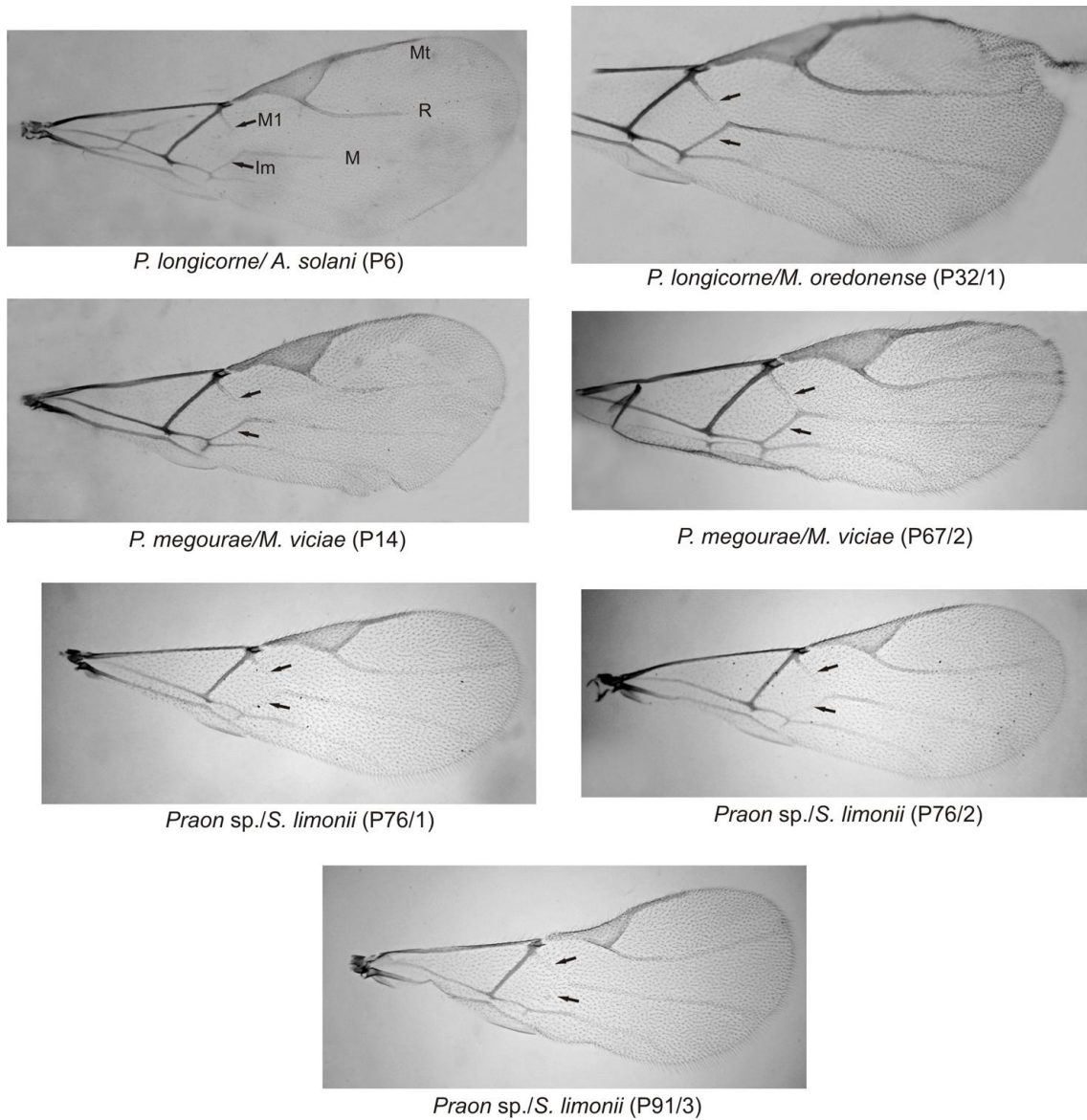
*P. yomenae/Uroleucon* sp. (P41)

Slika 36. Varijabilnost krilne nervature jedinki vrste *P. yomenae* korišćenih u molekularnim analizama. Strelice ukazuju na obrasce obojenosti  $M_1$  i  $Im$  nerva





Slika 37. Varijabilnost krilne nervature jedinki vrsta *P. dorsale* i *P. volucre* korišćenih u molekularnim analizama. Strelice ukazuju na obrasce obojenosti M<sub>1</sub> i Im nerva

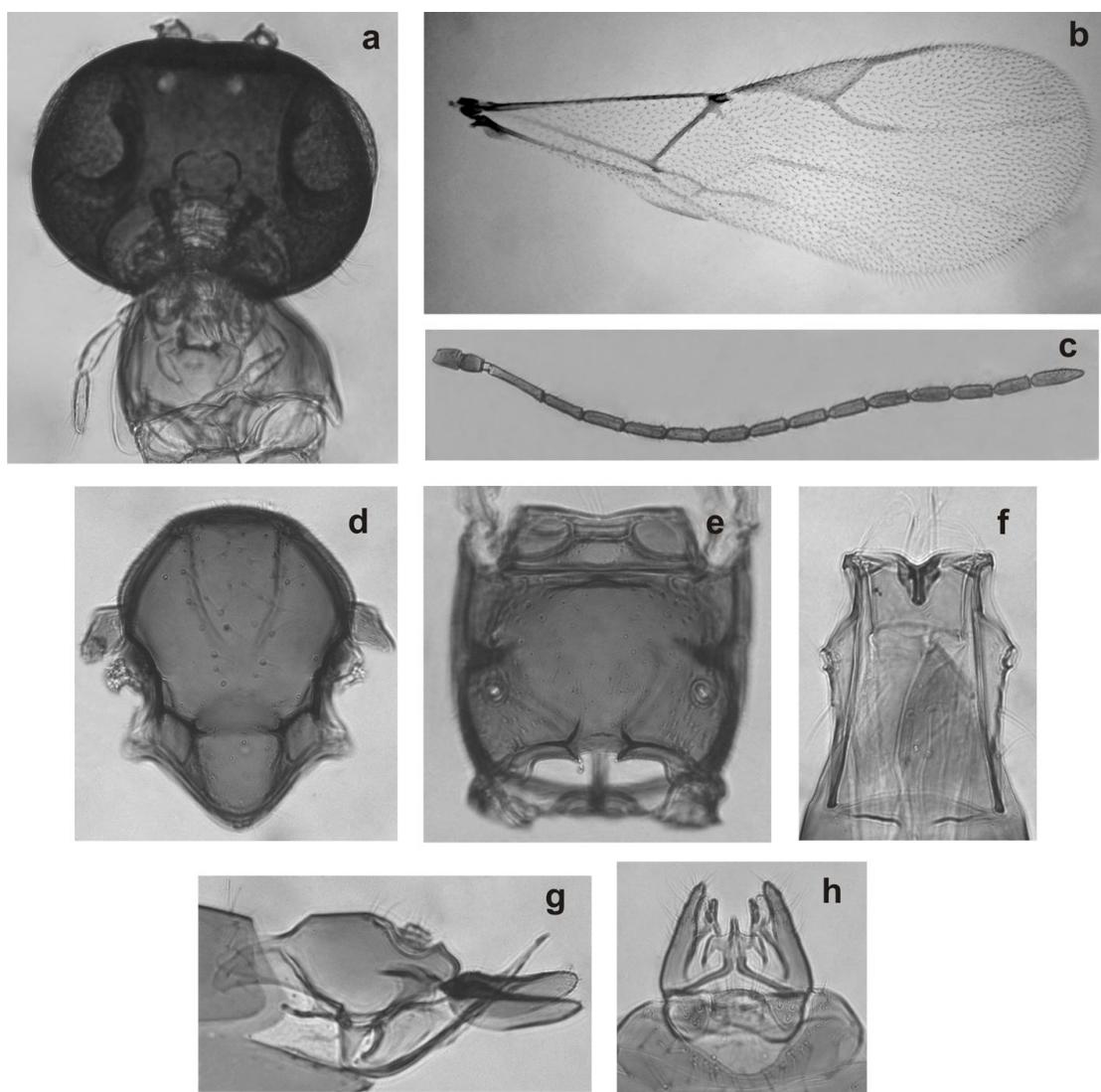


Slika 38. Varijabilnost krilne nervature jedinki vrsta *P. longicorne*, *P. megourae* i *Praon* sp. korišćenih u molekularnim analizama. Strelice ukazuju na obrasce obojenosti  $M_1$  i  $Im$  nerva

## 5.1. Opis nove vrste

U analizama je korišćen i takson u asocijaciji sa srodnom grupom domaćina kao i *P. yomenae*, ali se po morfološkim karakteristikama nije mogao grupisati ni sa jednom od analiziranih vrsta. Rezultati morfometrijskih i molekularnih analiza jasno su ukazali da se radi o novoj vrsti za nauku.

*Praon* sp. n. – kratak opis vrste (Slika 39):



Slika 39. Delovi tela vrste *Praon* sp.: a-glava, b-krilo, c-antena, d-mezoscutum, e-propodeum, f-petiolus, g-gaster, h-genitalije mužjaka

Antene filiformne,  $\frac{1}{2}$  F<sub>1</sub> žute boje, F=16-17 (F=19-20), F<sub>1</sub>l/F<sub>1</sub>w=5-6.71, F<sub>2</sub>l/F<sub>2</sub>w=2.7-3.88, F<sub>1</sub>l/F<sub>2</sub>l=1.32-1.56, F<sub>1</sub>w/F<sub>2</sub>w=0.7-0.89, nema mirisnih brazdi na F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> ima 1-3 mirisne brazde, maksilarnih palpusi 3-segmentisani, labijalni palpusi 2-segmentisani, Ptl/Ptw=3.13-5, Ptl/Mtl=1.53-2.08, Petl/Petw<sub>1</sub>=1.11-1.63, mezoskutum sa lateralnim regijama bez dlaka, M<sub>1</sub> i Im nervi su obezbojeni, broj spinova na ovoju legalice 2, dužina tela 1.75-2.75mm. Nova vrsta je dobijena iz veoma specifične asocijacije afidnog domaćina, *Staticobium limonii* i halofitne biljke *Limonium angustifolium*, sa područja slovenačkog primorja. Pretpostavljamo da je usled specifičnih ekoloških zahteva navedene asocijacije došlo do reproduktivne izolacije i specijacije unutar „*dorsale-yomenae*“ kompleksa.

## 6. ZAKLJUČCI

1. Diskriminantnom kanonijskom analizom utvrđeno je da veliki procenat ukupnih razlika među ženama i mužjacima nose sledeći karakteri: odnos dužine i širine prvog antenalnog segmenta, odnos širina prvog i drugog antenalnog segmenta, odnos dužine i širine drugog flagelarnog segmenta, odnos dužine i širina petiolusa u nivou spirakuluma i u osnovi. Njihovom primenom moguće je razlikovati ženke vrsta *P. megourae*, *P. volucre*, *P. yomenae* i *Praon* sp., kao i mužjake *Praon* sp.

2. Broj članaka maksilarnih i labijalnih palpusa predstavljaju najstabilnije karaktere u celom uzorku. Njihov broj je konstantan u okviru ove grupe (kod svih analiziranih jedinki 4 i 3, kod *Praon* sp. 3 i 2).

3. Geometrijskom morfometrijom je pokazano da za razliku od polnog dimorfizma u obliku krila, ne postoji statistički značajan dimorfizam u veličini krila.

4. PCA analize ukazuju na značajan efekat domaćina na unutargrupnu varijabilnost vrsta *P. dorsale* i *P. longicorne*.

5. Unutar vrste *P. yomenae* postoji statistički značajan efekat geografske distribucije na varijabilnost u obliku krila, na osnovu koga se evropske populacije jasno razdvajaju od populacija Bliskog i Dalekog istoka. Jedinke sa Bliskog istoka nisu pokazale značajne evolutivne distance u sekvencama COI i 28S u odnosu na evropske populacije, već su se grupisale zajedno u okviru istog taksona.

6. Analizom oblika krila pokazano je da je najvarijabilniji deo krila „*dorsale-yomenae*“ grupe dužina radijalnog nerva te ga iz tih razloga možemo smatrati pouzdanim karakterom u taksonomskim studijama pomenute grupe. Takođe, kao dovoljno informativni karakter za razdvajanje vrsta „*dorsale-yomenae*“ grupe izdvaja se i dužina povratnog nerva (Im) koji može predstavljati novi karakter u ključevima za identifikaciju.

7. Usled velikog variranja u obojenosti prve abscise medijalnog nerva ( $M_1$ ) i povratnog ( $Im$ ) nerva ovi karakteri se ne mogu pouzdano koristiti u ključevima za identifikaciju vrsta *P. yomenae*. Unutar vrsta *P. volucre*, *P. dorsale*, *P. longicorne* i *P. megourae* pomenuti karakteri su pokazali veću stabilnost. Na osnovu vrednosti odnosa dužine pterostigme i metakarpalnog nerva izdvajaju se vrste *P. yomenae* i *Praon* sp. sa najkraćim, odnosno vrste *P. longicorne* i *P. megourae* sa najdužim metakarpalnim nervom.

8. Obrazac obojenosti prvog antenalnog članka unutar svih analiziranih taksona se, usled njegove stabilnosti, i dalje može koristiti u ključevima za identifikaciju. Takođe, odnos dužine i širine prvog antenalnog članka može biti pouzdan karakter u identifikaciji svih analiziranih taksona.

9. Uočeni su različiti obrasci dlakavosti mezoskutuma unutar vrsta *P. dorsale* i *P. volucre* zbog čega se ovaj karakter ne može smatrati pouzdanim u morfološkoj diferencijaciji pomenutih vrsta. Ovaj karakter se i dalje može koristiti u ključevima za identifikaciju kod vrsta *P. yomenae*, *P. megourae* i *P. longicorne*.

10. Vrste *P. dorsale* i *P. longicorne* se mogu međusobno razlikovati na osnovu broja antenalnih segmenata, kao i na osnovu dužine metakarpalnog nerva.

11. Vrsta *P. yomenae* se u odnosu na ostale analizirane taksone izdvaja po broju antenalnih segmenata, obrascu dlakavosti mezoskutuma, dužini metakarpalnog nerva, kao i po dužinama radijalnog i povratnog nerva.

12. Na osnovu rezultata molekularne analize potvrđen je status vrsta *P. longicorne*, *P. yomenae*, *P. volucre* i *P. dorsale*.

13. Analize filogenetskih odnosa unutar „*dorsale-yomenae*“ grupe na osnovu COI i 28S gena ukazuju na izdvajanje dve filetičke linije: jednu čine jedinke *P. dorsale+megourae*, *P. volucre* i *P. longicorne*, a drugu *Praon* sp. i *P. yomenae*.

14. Utvrđeni su novi domaćini/asocijacije za vrstu *P. dorsale*: *Macrosiphum funestum*/*Rubus* spp. i *Macrosiphum cholodkovskyi*/*Filipendula ulmaria*.

15. Vrsta *P. megourae* i pored morfološke diferencijacije u odnosu na druge vrste se po rezultatima molekularnih analiza grupiše zajedno sa vrstom *P. dorsale*. Na osnovu dobijenih rezultata tradicionalne morfometrije možemo zaključiti da se vrsta *P. megourae* razlikuje u odnosu na vrstu *P. dorsale* na osnovu broja antenalnih segmenata, odnosa dužine i širine prvog flagelarnog segmenta, na osnovu dužine metakarpalnog nerva, kao i na osnovu dlakavosti mezoskutuma. Obrazac obojenosti prve abscise medijalnog nerva ( $M_1$ ) i povratnog nerva ( $I_m$ ) je veoma sličan između vrsta *P. dorsale* i *P. megourae*, ali se zato može zapaziti da vrsta *P. megourae* ima duži povratni i metakarpalni nerv.

16. Upoređivanjem rezultata „tradicionalne“ i geometrijske morfometrije sa rezultatima analize dva genska regiona (COI mtDNK i 28S D2) utvrđeno je da je *Praon* sp. nova vrsta za nauku koja se i morfološki i genetički razlikuje od ostalih taksona „*dorsale-yomenae*“ grupe. Nova vrsta je dobijena iz veoma specifične asocijacije afidnog domaćina, *Staticobium limonii* i halofitne biljke *Limonium angustifolium*, sa područja slovenačkog primorja.

17. Dobijeni rezultati varijabilnosti oblika krila ukazuju na veliki značaj geometrijske morfometrije i njen potencijal u detekovanju morfološke varijabilnosti, odnosno kriptičke specijacije kod insekata parazitoida.

18. Kombinacijom „tradicionalne“ morfometrije, geometrijske morfometrije i molekularnih metoda pokazano je da je moguće istražiti morfološku i molekularnu varijabilnost unutar „*dorsale-yomenae*“ grupe.

## 7. LITERATURA

Antolin M. F., Bjorksten T. A. and Vaughn T. T. (2006): Host-related fitness trade-offs in a presumed generalist parasitoid, *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Aphidiidae). *Ecological Entomology*, 31: 242-254

Aslan M. M., Uygun N. and Starý P. (2004): A Survey of Aphid Parasitoids in Kahramanmaraş, Turkey (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae; and Hymenoptera: Aphelinidae). *Phytoparasitica*, 32 (3): 255-263

Atanassova P. V. (1997): Checklist of the subfamily Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae) from Bulgaria. *Zoologische Mededlingen*, 71 (24): 287-290

Atanassova P., Brookes C. P., Loxdale H. D. and Powell W. (1998): Electrophoretic study of five aphid parasitoid species of the genus *Aphidius* (Hymenoptera, Braconidae), including evidence for reproductively isolated sympatric populations and a cryptic species. *Bulletin of Entomological Research*, 88: 3-13

Aytekin A. M., Terzo M., Rasmont P. and Çagatay N. (2007): Landmark based geometric morphometric analysis of wing shape in *Sibiricobombus* Vogt (Hymenoptera: Apidae: *Bombus* latreille). *Annales de la Société Entomologique de France*, 43: 95-102

Barahoei H., Madjzadeh S. M., Mehrparvar M. and Starý P. (2010) : A study of *Praon* Haliday (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) in South-East Iran with two new records. *Acta entomologica serbica*, 15 (1): 107-120

Barczak T. (1993): The parasitoid guilds of aphids from the *Uroleucon* genus (Hymenoptera: Parasitica; Homoptera: Aphididae). *Polskie Pismo Entomologiczne*, 30: 3-8

Basibuyuk H. H. and Quicke D. L. J. (1995): Morphology of antenna cleaner in the Hymenoptera with particular reference to non-aculeate families (Insecta). *Zoologica Scripta*, 24: 157-177



Basibuyuk H. H. and Quicke D. L. J. (1997): Hamuli in the Hymenoptera (Insecta) and their phylogenetic implications. *Journal of Natural History*, 31: 1563-1585

Battaglia D., Poppy G. M., Powell W., Romano A., Tranfaglia A. and Pennachio F. (2000): Physical and chemical cues influencing the ovoposition behaviour of *Aphidius ervi*. *Entomologia experimentalis et Applicata*, 94: 219-227

Baylac M., Villemant C. and Simbolotti G. (2003): Combining geometric morphometrics with pattern recognition for the investigation of species complexes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80: 89-98

Becerra J. M. and Valdecasas A. G. (2004): Landmark superimposition for taxonomic identification. *Biological Journal of the Linnean Society*, 81: 267-274

Behura S. K. (2006): Molecular marker systems in insects: current trends and future avenues. *Molecular Ecology*, 15: 3087-3113

Belshaw R. and Quicke D. L. J. (1997): A Molecular Phylogeny of the Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 7:281-293

Belshaw R., Fitton M., Herniou E., Gimeno C. and Quicke D. L. J. (1998): A phylogenetic reconstruction of the Ichneumonoidea (Hymenoptera) based on the D2 variable region of 28S ribosomal RNA. *Systematic Entomology*, 23: 109-123

Belshaw R., Downton M., Quicke D. L. J. and Austin A. D. (2000): Estimating ancestral geographical distributions: a Gondwanan origin for aphid parasitoids? *Proceedings of the Royal Society B*, 267: 491-496

Blair C. P., Abrahamson W. G., Jackman J. A. and Tyrrell L. (2005): Cryptic speciation and host-race formation in a purportedly generalist tumbling flower beetle. *Evolution*, 59(2): 304-316

- Boness M. and Starý P. (1988): Aphid parasitoid in river flood debris (Hymenoptera: Aphidiidae). *Entomologia Generalis*, 13: 251-254
- Bookstein F. L. (1989): Principal warps: thin-plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*, 11: 567-585
- Bookstein F. L. (1996): Combining the tools of geometric morphometrics. *In*: Marcus L. F., Corti M., Loy A., Nayulor G.J.P. and Slice D. E. (eds.). *Advances in morphometrics*. Plenum Press, New York, pp. 131-151
- Bosch R. V. D., Schlinger E. I., Dietrick E. J. Hagen K. S. and Holloway J. K. (1959): The colonization and establishment of imported parasites of the spotted alfalfa aphid in California. *Journal of Economic Entomology*, 52: 136-141
- Brower A. V. Z. (1994): Rapid morphological radiation and convergence among races of the butterfly *Heliconius erato* inferred from patterns of mitochondrial DNA evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 91: 6491-6495
- Cameron S. A. (1993): Multiple origins of advanced eusociality in bees inferred from mitochondrial DNA sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA (PNAS)*, 90: 8687-8691
- Campbell B. C., Steffen-Campbell J. D. and Werren J. H. (1993): Phylogeny of the *Nasonia* species complex (Hymenoptera: Pteromalidae) inferred from an internal transcribed spacer (ITS2) and 28S rDNA sequences. *Insect Molecular Biology*, 2: 225-237
- Carver M. (1984): The potential host ranges in Australia of some imported aphid parasites (Hymenoptera: Ichneumonoidea: Aphidiinae). *Entomophaga*, 29: 351-359
- Castro L. R. and Dowton M. (2006): Mitochondrial genomes in the Hymenoptera and their utility as phylogenetic markers. *Systematic Entomology*, 1-10

Caterino M. S., Cho S. and Sperling F. A. H. (2000): The Current State Of Insect Molecular Systematics: A Thriving Tower of Babel. *Annual Review of Entomology*, 45: 1–54

Charnov E. L. (1982): *The theory of sex allocation*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey

Charnov E. L., Los-den-Hartogh R. L., Jones W. T. and van dem Assem J. (1981): Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature* (London), 289: 27-33

Chau A. and Mackauer M. (2000): Host-instar selection in the aphid parasitoid *Monoctonus paulensis* (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae): a preference for small pea aphids. *European Journal of Entomology*, 97: 347-53

Chen Y., Giles K. L. and Greenstone M. H. (2002): Molecular Evidence for a Species Complex in the Genus *Aphelinus* (Hymenoptera: Aphelinidae) with Additional Data on Aphidiine Phylogeny (Hymenoptera: Braconidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 95 (1): 29-34

Chen X. X., Piao M. H., Whitfield J. B. and He J. H. (2003): A molecular phylogeny of the subfamily Rogadinae (Hymenoptera: Braconidae) based on D2 variable region of 28S ribosomal RNA. *Acta Entomologica Sinica*, 46 (2): 209-217

Cho L. (1984): The phylogeny of Aphidiidae (Hymenoptera) of Taiwan. *Journal of Agricultural Research of China*, 33: 437-446 [in Chinese]

Chow F. J. and Mackauer M. (1986): Host discrimination and larval competitions in the aphid parasite *Ephedrus californicus* baker. *Entomologia experimentalis et Applicata*, 41: 243-254

Cloutier C., Dupperon J., Tertuliano M. and McNeil J. N. (2000): Host instar, body size and fitness in the koinobiotic parasitoid *Aphidius nigripes*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97 (1): 29-40

- Cohen J. E., Jonsson T., Müller C. B., Godfray H. C. J. and Savage van M. (2005): Body sizes of hosts and parasitoids in individual feeding relationships. *PNAS*, 102: 684-689
- Combes S. A. and Daniel T. L. (2003): Flexural stiffness in insect wings I. scaling and the influence of wing venation. *The Journal of Experimental Biology*, 206: 2979-2987
- Čapek M. (1970): A new classification of the Braconidae (Hymenoptera) based on cephalic structures of the final instar larva and biological evidence. *The Canadian Entomologist*, 102: 846-875
- Dahlsten D. L., Zuparko R. L., Hajek A. E., Rowney D. L. and Dreistadt S. H. (1999): Long-term sampling of *Eucallipterus tiliae* (Homoptera: Drepanosiphidae) and associated natural enemies in a northern California site. *Environmental Entomology*, 28: 845-850
- Darsouei R., Karimi J. and Modarres-Awal M. (2011): Parasitic wasps as natural enemies of aphid populations in the Mashhad region of Iran: New data from DNA barcodes and SEM. *Archives of Biological Science*, 63 (4): 1225-1234
- Dawson G. W., Griffiths D. C., Merritt L. A., Mudd A., Picket J. A., Wadhams L. J. and Woodcock C. M. (1990): Aphid semiochemicals review, and recent advances on the sex feromone. *Journal of Chemical Ecology*, 16: 3019-3030
- Derocles S. A. P., Le Ralec A., Plantegenest M., Chaubet B., Cruaud C., Cruaud A. and Rasplus J. Y. (2012a) : Identification of molecular markers for DNA barcoding in the Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae). *Molecular Ecology Resources*, 12 (2): 197-208
- Derocles S. A. P., Plantegenest M., Simon JC., Taberlet P. and Le Ralec A. (2012b): A universal method for the detection and identification of Aphidiinae parasitoids within their aphid hosts. *Molecular Ecology Resources*, in press

DeSalle R., Freedman T., Prager E. M. and Wilson A. C. (1987): Tempo and model of sequence evolution in mitochondrial DNA of Hawaiian *Drosophila*. *Journal of Molecular Evolution*, 26: 157-164

Desneux N., Starý P., Delebecque C. J., Garipey T. D., Barta R. J., Hoelmer K. A. and Heimpel G. E. (2009): Cryptic Species of Parasitoids Attacking the Soybean Aphid (Hemiptera: Aphididae) in Asia: *Binodoxys communis* and *Binodoxys koreanus* (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Annals of the Entomological Society of America*, 102 (6): 925-936

Dolphin K. and Quicke D. L. J. (2001): Estimating the global species richness of an incompletely described taxon: an example using parasitoid wasp (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 73: 279-286

Doutt R. L. (1959): The biology of parasitic Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 4: 161-182

Dowton M. and Austin A. D. (1994): Molecular phylogeny of the insect order Hymenoptera: Apocritan relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 91: 9911-9915

Dowton M. and Austin A. D. (1997a): The Evolution of Strand-Specific Compositional Bias. A Case Study in the Hymenopteran Mitochondrial 16S rRNA Gene. *Molecular Biology and Evolution*, 14 (1): 109-112

Dowton M. and Austin A. D. (1997b): Evidence for AT-Transversion Bias in Wasp (Hymenoptera: Symphyta) Mitochondrial Genes and Its Implications for the Origin of Parasitism. *Journal of Molecular Evolution*, 44: 398-405

Dowton M. and Austin A. D. (1998): Phylogenetic Relationship among the Microgastroid Wasps (Hymenoptera: Braconidae): Combined Analysis of 16S and 28S

rDNA Genes and Morphological Data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 10 (3): 354-366

Dowton M., Austin A.D. and Antolin M. F. (1998): Evolutionary relationships among the Braconidae (Hymenoptera:Ichneumonoidea) inferred from partial 16S rDNA gene sequences. *Insect Molecular Biology*, 7(2):129-150

Dowton M. and Austin A. D. (2001): Simultaneous analysis of 16S, 28S, COI and morphology in the Hymenoptera: Apocrita - evolutionary transitions among parasitic wasps. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74:87-111

Dowton M., Belshaw R., Austin A. D. and Quicke D. L. J. (2002): Simultaneous Molecular and Morphological Analysis of Braconid Relationships (Insecta: Hymenoptera: Braconidae) Indicates Independent mt-tRNA Gene Inversions Within a Single Wasp Family. *Journal of Molecular Evolution*, 54: 210-226

Dransfield R. D. (1979): Aspects of host-parasitoid interactions of two aphid parasitoids, *Aphidius urticae* (Hal.) and *Aphidius uzbekistanicus* Luz. (Hymenoptera, Aphidiidae). *Ecological Entomology*, 4:307-316

Dres M. and Mallet J. (2002): Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, Series B, 357: 471-492

Dryden I. L. and Mardia K. V. (1998): Statistical Shape Analysis. *John Wiley and Sons*, New York

Eastop V. F. and Emden H. F. (1972): The insect material. *In*: van Emden H. F. (ed.), *Aphid Technology*. Academic Press, London, pp. 1-45

- Edson K. M. and Vinson S. B. (1979): A comparative morphology of the venom apparatus of female braconids (Hymenoptera: Braconidae). *The Canadian Entomologist*, 111: 1013-1024
- Excoffier L., Laval G. and Schneider S. (2005): Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1:47-50
- Fallahzadeh M. and Saghaei N. (2010): Checklist of Braconidae (Insecta: Hymenoptera) from Iran. *Munis Entomology and Zoology*, 5 (1): 170-186
- Finlayson T. (1990): The systematics and taxonomy of final instar larvae of the family Aphidiidae (Hymenoptera). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 152: 3-74
- Fletcher J. P., Hughes J. P. and Harvey I. F. (1994): Life expectancy and egg load affect ovoposition decisions of a solitary parasitoid. *Proceedings of the Royal Society (London)*, B 258: 163-167
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R. and Vrijenhoek R. (1994): DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome *c* oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3(5): 294-299
- Gärdenfors U. (1986): Taxonomic and biological revision of Palearctic *Ephedrus* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Entomologica Scandinavica Supplement*, 27: 1-95
- Gaston K. J. (1991): The Magnitude of Global Insect Species Richness. *Conservation Biology*, 5: 283–296
- Gauld I. D. (1988): Evolutionary patterns of host utilization by ichneumonoid parasitoids (Hymenoptera: Ichneumonidae and Braconidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 35: 351–377

Gibson G. A. P. (1985): Some pro- and mesothoracic structures important for phylogenetic analysis of Hymenoptera, with review of terms used for structures. *The Canadian Entomologist*, 117: 1395-1443

Gimeno C., Belshaw R. and Quicke D. L. J. (1997): Phylogenetic relationships of the Alysiinae/Opiinae (Hymenoptera: Braconidae) and the utility of cytochrome b, 16S and 28S D2 rRNA. *Insect Molecular Biology*, 6 (3): 273-284

Godfray H. C. J. (1994): Parasitoids. Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton University Press, Princeton, NJ, 473 pp

Goodall C. R. (1991): Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *Journal of Royal Statistical Society B*, 53: 285-339

Greenstone M. H. (2006): Molecular methods for assessing insect parasitism. *Bulletin of Entomological Research*, 96: 1-13

Griffiths D. C. (1960): The behaviour and specificity of *Monoctonus paludum* Marshall (Hymenoptera, Braconidae), a parasite of *Nosonovia ribis-nigri* (Mosley) on lettuce. *Bulletin of Entomological Research*, 51: 303-319

Griffiths D. C. (1961): The development of *Monoctonus paludum* Marshall (Hymenoptera, Braconidae) in *Nosonovia ribis-nigri* on lettuce, and immunity reactions in other lettuce aphids. *Bulletin of Entomological Research*, 52: 147-163

Hagvar E. B. and Hofsvang T. (1991): Aphid parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae) biology, host selection, and use in biological control. *Biocontrol News and Information*, 12: 13-41

He X. Z., Teulon D. A. J. and Wang Q. (2006): Ovoposition strategy of *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Aphidiidae) in response to host density. *New Zealand Plant Protection*, 59: 190-194



Hebert P. D. N. and Gregory T. R. (2005): The promise of DNA barcoding for taxonomy. *Systematic Biology*, 54: 852-859

Hebert P. D. N., Cywinska A., Ball S. L. and de Waard J.R. (2003): Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society B*, 270: 313-321.

Heimpel G. E. and Lundgren J. G. (2000): Sex ratios of commercially reared biological control agents. *Biological Control*, 19: 77-93

Hildebrands A., Thieme T. and Vidal S. (2000): Which factors govern the host preference of aphid parasitoids when offered host races of an aphid species? *In*: Austin A. D. and Dowton M. (eds.). Hymenoptera: evolution, biodiversity and biological control. Csiro Publishing, *Science*, pp. 359-370

Hoffmann M. P. and Frodsham A. C. (1993): Natural enemies of vegetable insect pests. Ithaca, NY, Cooperative Extension, Cornell University, 63 p.

Hofsvang T. and Hagvar B. E. (1986): Ovoposition behaviour of *Ephedrus cerasicola* (Hymenoptera, Aphidiidae) parasitizing different instars of its aphid hosts. *Entomophaga*, 31: 261-267

Horn D. J. (1984): Vegetational complexity and parasitism of green peach aphids [*Myzus persicae* (Silzer) (Homoptera:Aphididae)] on collards. *Journal of the New York Entomological Society*, 92: 19-26

Höller C. A. (1991): Evidence for the existence of a species closely related to the cereal aphid parasitoid *Aphidius rhopalosiphi* De Stefani-Perez based on host ranges, morphological characters, isoelectric focusing banding patterns, cross-breeding experiments and sex pheromone specificities (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae). *Systematic Entomology*, 16: 15-28

Höller C., Borgemeister C., Haardt H. and Powell W. (1993): The relationship between primary parasitoids and hyperparasitoids of cereal aphids: An analysis of field data. *Journal of Animal Ecology*, 62: 12-21

Hughes R. D. (1989): Biological control in the open field. *In*: Minks A. K. and Harrewijn P. (eds.). *World Crop Pest. Aphids. Their Biology, Natural Enemies and Control*, Vol. C. Amsterdam, Elsevier, pp. 167-198

Hurlbutt B. (1987): Sexual size dimorphism in parasitoid wasps. *Biological Journal of the Linnean Society*, 30: 63-89

Jarošik V. V., Holý I., Lapchin L. and Havelka J. (2003): Sex ratio in the aphid parasitoid *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae) in relation to host size. *Bulletin of Entomological Research*, 93 (3): 255-258

Johnson J. W. (1987): Revision of the species of *Praon* Haliday in North America North of Mexico (Hymenoptera: Aphidiidae). *The Canadian Entomologist*, 119: 999-1025

Kambhampati S., Völkl W. and Mackauer M. (2000): Phylogenetic relationship among genera of Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae) based on DNA sequence of the mitochondrial 16S rRNA gene. *Systematic Entomology*, 25: 437-445

Kavallieratos N. G. and Lykouressis D. P. (1999): Parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) emerged from aphids (Homoptera: Aphidoidea) on citrus and their frequency in Greece. *Bollettino del Laboratorio di Entomologia Agraria „Filippo Silvestri“*, 55: 93-104.

Kavallieratos N. G. and Lykouressis D. P. (2000): Two new species of *Praon* Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae) from Greece. *Entomologia Hellenica*, 13: 5-12

Kavallieratos N. G., Lykouressis D. P., Sarlis G. P., Stathas G. J., Sanchis Segovia A. and Athanassiou C. G. (2001): The Aphidiinae (Hymenoptera: Ichneumonoidea: Braconidae) of Greece. *Phytoparasitica*, 29: 306-340

Kavallieratos N. G., Athanassiou C. G., Stathas G. J. and Tomanović Ž. (2002): Aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) on citrus: seasonal abundance, association with the species of host plant and sampling indices. *Phytoparasitica*, 30: 365-377

Kavallieratos N. G., Athanassiou C. G. and Tomanović Ž. (2003): A new species and key to Greek *Praon* Haliday (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae). *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin-Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 50 (1): 13-22

Kavallieratos N. G., Stathas G. J. and Tomanović Ž. (2004a): Seasonal abundance of parasitoids (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae) and predators (Coleoptera: Coccinellidae) of aphids infesting citrus in Greece. *Biologia*, Bratislava, 59/2: 191-196

Kavallieratos N. G., Tomanović Ž., Starý P., Athanassiou C. G., Sarlis G. P., Petrović O., Niketić M. and Veroniki M. A. (2004b): A survey of aphid parasitoid (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) of Southeastern Europe and their aphid-plant associations. *Applied Entomology and Zoology*, 39 (3): 527-563

Kavallieratos N. G., Tomanović Ž., Starý P., Athanassiou C. G., Fasseas C., Petrović O. and Stanisavljević Lj. (2005): *Praon* Haliday (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) of Southeastern Europe: key, host range and phylogenetic relationship. *Zoologischer Anzeiger*, 243: 181-209

Kendall D. G. (1977): The Diffusion of Shape. *Applied Probability*, 9: 428-430

Kierych E. (1975): Contribution to the knowledge of Polish Aphidiidae (Hymenoptera). *Fragmenta Faunistica*, 20: 233-246 (In Polish)

Klingauf F. (1966): Abwehr- und Meidereaktionen von Blattläusen (Aphididae) bei Bedrohung durch Räuber und Parasiten. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 60: 269-317

Klingenberg C. P. (2002): Morphometrics and the role of phenotype in studies of the evolution of developmental mechanisms. *Gene*, 287: 3-10

Klingenberg C. P. (2011): MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11: 353-357

Klingenberg C. P. and Zaklan S. D. (2000): Morphological Integration between Developmental Compartments in the *Drosophila* Wing. *Evolution*, 54(4): 1273-1285

Klingenberg C. P. and Monteiro L. R. (2005): Distances and directions in multidimensional shape spaces: implications for morphometric applications. *Systematic Biology*, 54: 678-688

Klingenberg C. P., Leamy L. J., Routman E. J. and Cheverud J. M. (2001): Genetic architecture of mandible shape in mice: Effects of quantitative trait loci analyzed by geometric morphometrics. *Genetics*, 157: 785-802

Kos K., Tomanović Ž., Petrović-Obradović O., Laznik Ž., Vidrih M. and Trdan S. (2008): Aphids (Aphidiidae) and their parasitoids in selected vegetable ecosystems in Slovenia. *Acta agriculturae Slovenica*, 91 (1): 15-22

Kos K., Petrović A., Starý P., Kavallieratos N. G., Ivanović A., Toševski I., Jakše J., Trdan S. and Tomanović Ž. (2011): On the Identity of Cereal Aphid Parasitoid Wasps *Aphidius uzbekistanicus*, *Aphidius rhopalosiphi*, and *Aphidius avenaphis* (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) by Examination of COI Mitochondrial Gene, Geometric Morphometrics, and Morphology. *Annals of the Entomological Society of America*, 104(6): 1221-1232

Lajeunesse M. J. and Forbes M. R. (2002): Host range and local parasite adaptation. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 269: 703-710

Lawrence P. O. (1986): Host-parasite hormonal interactions: an overview. *Journal of Insect Physiology* 32,4: 295-298

Le Ralec A., Anselme C., Outreman Y., Poirié M., van Baaren J., Le Lann C. and van Alphen J. J. M. (2010): Evolutionary ecology of the interactions between aphids and their parasitoids. *Comptes Rendus Biologies*, 333: 554-565

Liu S. S. and Hughes R. D. (1984): Effects of host age at parasitization by *Aphidius sonchi* on the development, survival and reproduction of the sowthistle aphid, *Hyperomyzus lactucae*. *Entomologica Experimentalis et Applicata*, 36:231-238

Liu S. S. and Carver M. (1985): Studies of the biology of *Aphidius sonchi* Marshall (Hymenoptera, Aphidiidae), a parasite of the sowthistle aphid, *Hyperomyzus lactucae* (L.) (Homoptera, Aphididae). *Bulletin of Entomological Research*, 75: 199-208

Losey J. E. and Denno R. F. (1998): The escape response of pea aphids to foliar-foraging predators: factors affecting dropping behaviour. *Ecological Entomology*, 23: 53-61

Lozan A., Belokobylskij S., van Achterberg C. and Monaghan M. T. (2010): Diversity and distribution of Braconidae, a family of parasitoid wasps in the Central European peatbogs of South Bohemia, Czech Republic. *Journal of Insect Science*, 10, article 16 available online: [insectscience.org/10.16](http://insectscience.org/10.16)

Lykouressis D., Garantonakis N., Perdikis D., Fantinou A. and Mauromoustakos A. (2009): Effect of female size on host selection by koinobiont insect parasitoid (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *European Journal of Entomology*, 106: 363-367

Mackauer M. (1959): Die europäischen Arten der Gattungen *Praon* and *Areopraon* (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Beiträge zur Entomologie*, 9: 819-865

Mackauer M. (1961a): Die Type der Unterfamilie Aphidiinae des Britischen Museums London. *Beiträge zur Entomologie*, 11: 96-154

Mackauer M. (1961b): Die Gattungen der Familie Aphidiidae und ihre verwandtschaftliche Zuordnung (Hymenoptera: Ichneumonoidea). *Beiträge zur Entomologie*, 11: 792-803

Mackauer M. (1963): A re-examination of C. F. Baker's collection of aphid parasites (Hymenoptera: Aphidiidae). *The Canadian Entomologist*, 95: 921-935

Mackauer M. (1965): Parasitological data as an aid in aphid classification. *The Canadian Entomologist*, 97: 1016-1024

Mackauer M. (1968): Hymenopterorum Catalogous. Pars 3, Aphidiidae. Dr W. Junk, Gravenhage, pp. 1-103

Mackauer M. (1983): Determination of parasite preference by choice tests: the *Aphidius smithi* (Hymenoptera, Aphidiidae)-pea aphid (Homoptera, Aphididae) model. *Annals of the Entomological Society of America*, 76: 256-261

Mackauer M. (1986): Growth and developmental interactions in some aphids and their hymenopterous parasitoids. *Journal of Insect Physiology*, 32 (4):275-280

Mackauer M. (1996): Sexual size dimorphism in solitary parasitoid wasps: Influence of host quality. *Oikos*, 76: 265-272

Mackauer M. and Kambhampati S. (1988): Parasitism of aphid embryos by *Aphidius smithi*: Some effects of extremely small host size. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 49:167-173

Mackauer M. and Starý P.(1967): Index of entomophagous insects. *In*: Delucchi V. and Remaudière G. (eds.). Hymenoptera: Ichneumonoidea, World Aphidiidae. Le Francois, Paris, pp. 1-167

Mackauer M. and Völkl W. (2002): Brood-size and sex-ratio variation in field populations of three species of solitary aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Oecologia*, 131: 296-305

Mackauer M., Michaud J. P. and Völkl W. (1996): Host choice by aphidiid parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae): host recognition, host quality and host value. *The Canadian Entomologist*, 128 (6): 959-980

Mahuku G. S. (2004): A Simple Extraction Method Suitable for PCR Based Analysis of Plant, Fungal, and Bacterial DNA. *Plant Molecular Biology Reporter*, 22: 71–81

Mardulyn P. and Whitfield J. B. (1999): Phylogenetic Signal in the COI, 16S and 28S Genes for Inferring Relationship among Genera of Microgastrinae (Hymenoptera: Braconidae): Evidence of a High Diversification Rate in This Group of Parasitoids. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12 (3): 282-294

Marshall T. A. (1891): Braconides. *In*: André E. (ed.). Species des Hyménoptères d' Europe et d' Algérie (5). Gray: Bouffaut Frères, pp. 1-635

McBrien H. and Mackauer M. (1991): Decision to superparasitize based on larval survival: competition between aphid parasitoids *Aphidius ervi* and *Aphidius smithi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 59: 145-150

Michaud J. P. and Mackauer M. (1994): The use of visual cues in host evaluation by aphidiid wasps. I. Comparison between three *Aphidius* parasitoids of the pea aphid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 70: 273-283

Michaud J. P. and Mackauer M. (1995): The use of visual cues in host evaluation by aphidiid wasps. II. Comparison between *Ephedrus californicus*, *Monoctonus paulensis* and *Praon pequodorum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 74: 267-275

Minks A. K. and Harrewijn P. (1988): Aphids, their biology, natural enemies and control. World Crop Pest 2B. Amsterdam, Elsevier: 364 p.

Mitić-Mužina N. i Srdić, Ž (1977): Rasprostranjenost i prirodni neprijatelji *Macrosiphum (Sitobion) avenae* Fabr. (Homoptera: Aphidoidea) u Jugoslaviji. *Zaštita bilja* 28, 141: 255-267 (in Serbian)

Mitrovski-Bogdanović A., Ivanović A., Tomanović Ž., Žikić V., Starý P. and Kavallieratos N. G. (2009): Sexual dimorphism in *Ephedrus persicae* (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae): intraspecific variation in size and shape. *The Canadian Entomologist*, 141: 550-560

Mescheloff E. and Rosen D. (1988): Biosystematic studies on the Aphidiidae of Israel (Hymenoptera: Ichneumonoidea).2. The genera *Ephedrus* and *Praon*. *Israel Journal of Entomology*, 22: 61-73

Mescheloff E. and Rosen D. (1990): Biosystematic studies on the Aphidiidae of Israel (Hymenoptera: Ichneumonoidea).4. The genera *Pauesia*, *Diaeretus*, *Aphidius* and *Diaeretiella*. *Israel Journal of Entomology*, 24: 51-91

Muratori F., Le Ralec A., Lognay G. and Hance T. (2006): Epicuticular factors involved in host recognition for the aphid parasitoid *Aphidius rhopalosiphi*. *Journal of Chemical Ecology*, 32: 579-593

Nei M. and Kumar S. (2000): *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford University Press, New York.



Nemec V. and Starý P. (1983): Genetic polymorphism in *Aphidius ervi* Hal. (Hymenoptera: Aphidiidae), an aphid parasitoid on *Microlophium carnosum* (Bckt.) *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 95: 345-350

Nemec V. and Starý P. (1984): Utilization of isozyme analysis in the research on population diversity of aphid parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 98: 150-159

O' Donnell D. J. (1989): A morphological and taxonomic study of first instar larvae of Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae). *Systematic Entomology*, 14: 197-219

Ortiz-Rivas B., Moya B. and Martinez-Torres D. (2004): Molecular systematics of aphids (Homoptera: Aphidiidae): new insights from the long-wavelength opsin gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30: 24-37

Ölmez S. and Ulusoy M. R. (2003): A Survey of Aphid Parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) in Diyarbakır, Turkey. *Phytoparasitica*, 31 (5): 524-528

Paik Jong-Cheol (1975): Key to genera and species of Aphidiidae (Hymenoptera) in Korea. *The Korean Journal of Entomology*, 5:27-37

Pennacchio F. and Tremblay E. (1987): Biosystematic and morphological study of two *Aphidius ervi* Haliday "biotypes" with the description of a new species. *Bollettino del Laboratorio di Entomologia Agraria "Filippo Silvestri" di Portici*, 43: 105-117

Perez S. I., Bernal V. and Gonzalez P. N. (2006): Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *Journal of Anatomy*, 208: 769-784

Petrović O. (1992): Vaši strnih žita Srbije. Magistarska teza, Poljoprivredni fakultet, Beograd (in Serbian)

- Petrović A., Tomanović Ž., Kavallieratos N. G., Starý P. and Žikić V. (2009): *Aphidius geranii* sp.n. (Hymenoptera: Braconidae) from Southeast Europe – a new member of the *Aphidius urticae* s.str. group. *Entomologica fennica*, 20:233–238
- Pike K. S. and Starý P. (1995): New species of parasitic wasps attacking cereal aphids in the Pacific Northwest (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Journal of Kansas Entomological Society*, 68: 408-414
- Pike K. S., Starý P., Miller T., Graff G., Allison D., Boydston L. and Miller R. (2000): Aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) of Northwest USA. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 102: 688-740
- Poppy G. M., Powell W. and Pennacchio F. (1997): Aphid parasitoid responses to semiochemicals- genetic, conditioned or learnt? *Entomophaga*, 42 (1/2): 193-197
- Porter E. E. and Hawkins B. A. (1998): Patterns of diversity for aphidiine (Hymenoptera: Braconidae) parasitoid assemblages on aphids (Homoptera). *Oecologia*, 116: 234-242
- Powell W. and Wright A. F. (1991): The influence of host food plants on host recognition by four aphidiine parasitoids (Hymenoptera: Braconidae). *Bulletin of Entomological Research*, 81 (4):449-453
- Pretorius E. (2005): Using geometric morphometrics to investigate wing dimorphism in male and females of Hymenoptera – a case study based on the genus *Tachysphex* Kohl (Hymenoptera: Sphecidae: Larrinae). *Australian Journal of Entomology*, 44: 113-121
- Pungerl N. B. (1986): Morphometric and electrophoretic study of *Aphidius* species (Hymenoptera: Aphidiidae) reared from a variety of aphid hosts. *Systematic Entomology*, 11 (3): 327–354

Quicke D. L. J. (1993): The polyphyletic origin of endoparasitism in the cyclostome lineages of Braconidae (Hymenoptera): a reassessment. *Zoologische Mededlingen*, 67 (10): 159-177

Quicke D. L. J. (1997): Parasitic Wasps. Chapman and Hall, London, 470 pp

Quicke D. L. J. and Achterberg van C. (1990): Phylogeny of the subfamilies of the family Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). *Zoologische Verhandelingen*, 258 (1): 1-95

Quicke D. L. J. , Fitton M. G and Ingram S. (1992a): Phylogenetic implications of the structure and distribution of ovipositor valvilli in the Hymenoptera (Insecta). *Journal of Natural History*, 26: 587-608

Quicke D. L. J. , Ingram S. N., Baillie H. S. and Gaitens P. V. (1992b): Sperm structure and ultrastructure in the Hymenoptera (Insecta). *Zoologica Scripta*, 21: 381–402

Quicke D. L. J., Tunstead J., Falco J. V. and Marsh P. M. (1992c): Venom gland and reservoir morphology in the Doryctinae and related braconid wasps (Insecta, Hymenoptera, Braconidae). *Zoologica Scripta*, 21: 403–416

Quicke D. L. J., Basibuyuk H. H., Fitton M. G. and Rasnitsyn A. P. (1999): Morphological, palaeontological and molecular aspects of ichneumonoid phylogeny (Hymenoptera, Insecta). *Zoologica Scripta*, 28 (1-2): 175-202

Quicke D. L. J., Fitton M. G., Notton D. G., Broad G. R. and Dolphin K. (2000): Phylogeny of the subfamilies of Ichneumonidae (Hymenoptera): a simultaneous molecular and morphological analysis. In: Austin A. D. and Dowton M. (eds.). Hymenoptera: evolution, biodiversity and biological control. Csiro Publishing, *Science*, pp. 74-83

Quicke D. L. J., Smith M. A., Janzen D., Hallwachs W., Fernandez-Triana J., Laurene N. M., Zaldívar-Riverón A., Shaw M., Broad G. R., Klopstein S., Shaw S. R., Hrcck J., Hebert P. D. N., Miller S. E., Rodriguez J. J., Whitfield J. B., Sharkey M. J., Sharanowski B. J., Jussila R., Gauld I. D., Chesters D. and Vogler A. (2012): Utility of the DNA barcoding gene fragment for parasitic wasp phylogeny (Hymenoptera: Ichneumonoidea): data release and new easure of taxonomic congruence. *Molecular Ecology Resources* (in press)

Raychaudhuri D. (1990): Aphidiids (Hymenoptera) of Northeast India. 155 pp. U.S.A.

Rehman A. (1999): The host relationship of aphid parasitoids of the genus *Praon* (Hymenoptera: Aphidiidae) in agro-ecosystems. PhD Thesis, University of Reading, Reading UK, p. 291

Rehman A. and Powell W. (2010): Host selection behaviour of aphid parasitoids (Aphidiidae: Hymenoptera). *Journal of Plant Breeding and Crop Science*, 2 (10): 299- 311

Rodríguez M. Á. and Hawkins B. A. (2000): Diversity, function and stability in parasitoid communities. *Ecology Letters*, 3: 35-40

Rohlf F. J. (2005): TpsDig program, version 2.04, Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook. (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>)

Saitou N. and Nei M. (1987): The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 4: 406-425

Sanchis A., Latorre A., Gonzáles-Candelas F. and Michelena J.M. (2000): An 18S rDNA-Based Molecular Phylogeny of Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 14 (2):180-194

Schlinger E. I. and Hall J. C. (1960): The biology, behaviour and morphology of *Praon palitans* Muesebeck, an internal parasite of the spotted alphas aphid, *Therioaphis*

*maculate* (Buckton) (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae). *Annals of the Entomological Society of America*, 53:144-160

Sekhar P. S. (1957): Mating, ovoposition and discrimination of hosts by *Aphidius testaceipes* (Cresson) and *Praon aguti* Smith, primary parasites of aphids. *Annales Entomological Society of America*, 50: 370-375

Shaw M. R. and Huddleston T. (1991): Classification and biology of braconid wasps (Hymenoptera, Braconidae). *Royal Entomological Society of London* 7, 11: 1-126

Sheets H. D. (2000): Integrated Morphometrics Package (IMP). <http://www2.canisius.edu/~sheets/>

Shi M. and Chen, X. X. (2005a): Molecular differentiation of the microgastrine species commonly found in paddy fields from Southeast Asia, with additional data on their phylogeny (Hymenoptera: Braconidae). *Insect Science*, 12: 155-162

Shi M. and Chen X. X. (2005b): Molecular phylogeny of the Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae) based on DNA sequences of 16S rRNA, 18S rDNA and ATPase 6 genes. *European Journal of Entomology*, 102:133-138

Shi M., Chen X. X. and van Achterberg C. (2005): Phylogenetic relationship among the Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonidea) inferred from partial 16S rDNA, 28S rDNA and 18S rDNA gene sequences and morphological characters. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37:104-116

Shingleton A. W., Mirth C. K. and Bates P. W. (2008): Developmental model of static allometry in holometabolous insect. *Proceedings of the Royal Society B*, 275: 1875-1885

Smith P. T. (1944): The Aphidiinae of North America (Braconidae: Hymenoptera). Ohio State Univ. Contr. Zool. Entomol., 6: 1-154

Smith P. T., Kambhampati S., Völkl W. and Mackauer M. (1999): A phylogeny of Aphid Parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) inferred from Mitochondrial NADH 1 Dehydrogenase Gene Sequence. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 11(2): 236-245

Smith P. T. and Kambhampati S. (2000): Evolutionary transitions in Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae). *In*: Austin A. D. and Downton M. (eds.). Hymenoptera: evolution, biodiversity and biological control. Csiro Publishing, *Science*, pp. 106-113

Soldan T. and Starý P. (1981): Parasitogenic effects of *Aphidius smithi* (Hymenoptera, Aphidiidae) on the reproductive organs of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera, Aphididae). *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 78: 243-253

Stadler B. (2002): Determinants of the size of aphid-parasitoid assemblages. *Journal of Applied Entomology*, 126: 258-264

Stadler B. and Mackauer M. (1996): Influence of plant quality on interactions between the aphid parasitoids *Ephedrus californicus* (Hymenoptera: Aphidiidae) and its host, *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae). *The Canadian Entomologist*, 128: 27-39

Starý P. (1961): Two new species of *Praon* Haliday from Czechoslovakia (Hymenoptera: Aphidiidae), *Acta Soc. Entomol. Cechoslov.*, 58: 340-343

Starý P. (1962): Faunistic notes on the Aphidiidae of Bulgaria. *Acta Faunistica Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 71: 83-86

Starý P. (1966a): Aphid parasites of Czechoslovakia. A review of the Czechoslovak Aphidiidae (Hymenoptera), Prague

Starý P. (1966b): The Aphidiidae of Italy (Hymenoptera: Ichneumonoidea). *Bollettino dell' Istituto di Entomologia della Università degli Studi di Bologna*, 28: 65-139

Starý P. (1970): Biology of aphid parasites (Hymenoptera: Aphidiidae) with respect to integrated control. Series entomologica, 6. Dr W. Junk, The Hague. 643 pp

Starý P. (1971): New aphid parasites from central Europe (Hymenoptera: Aphidiidae). *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 68: 310-318

Starý P. (1974): The emergence hole of aphid parasites (Hymenoptera, Aphidiidae): its significance in a natural system. *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 71: 209-216

Starý P. (1975a): *Pseudopraon mindariphagum* gen. n., sp. n. (Hymenoptera: Aphidiidae)- description and life history of a parasite of *Mindarus abietinus* (Homoptera: Mindaridae) in Central Europe. *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 72: 249-258

Starý P. (1975b): A checklist of the Far East Asian Aphidiidae (Hymenoptera). *Beiträge Zur Entomologie*, 25: 53-76

Starý P. (1976a): External female genitalia of the Aphidiidae (Hymenoptera). *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 73: 102-112

Starý P. (1976b): Aphid parasites (Hymenoptera: Aphidiidae) of the Mediterranean area. Dr W. Junk, The Hague.

Starý P. (1976c): Biology of *Areopraon lepellei* Waterston, a parasite of some *Eriosomatid* aphids (Hymenoptera: Aphidiidae). *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 73: 312-317

Starý P. (1981a): On the strategy, tactics and trends of host specificity evolution in aphid parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae). *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 78: 65-75

Starý P. (1981b): *Mesopraon helleni* gen. n., sp. n. (Hymenoptera, Aphidiinae) from Finland. *Notulae Entomologicae*, 61: 175-176

- Starý P. (1981c): Biosystematic synopsis of parasitoids on cereal aphids in the western Palearctic (Hymenoptera: Aphidiidae, Homoptera: Aphidoidea). *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 78: 382-396
- Starý P. (1983): *Parapraon*, a new genus of the Aphidiidae (Hymenoptera). *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 80: 206-209
- Starý P. (1988): Aphidiidae. In: Minks A. K. and Harrewijn P. (eds.). Aphids, Their Biology, Natural Enemies and Control. Vol 2B, Elsevier, Amsterdam, pp 171-184
- Starý P. (1995): The Aphidiidae of Chile. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 42:113-138
- Starý P. and Schlinger E. I. (1967): A revision of the Far East Asian Aphidiidae (Hymenoptera). The Hague, Dr W. Junk
- Starý P. and Kaddou I. K. (1971): Fauna and distribution of aphid parasites (Hymenoptera: Aphidiidae) in Iraq. *Acta Faunistica Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 14: 179-197
- Starý P. and Ghosh A. K. (1983): Aphid parasitoids of India and adjacent countries, India
- Starý P. and Vogel M. (1985): Aphid parasitoids in the Sub-Antarctic (Hymenoptera: Aphidiidae). *Spixiana*, 8: 25-31
- Starý P., Remaudière G. and Leclant F. (1971): Les Aphidiidae (Hymenoptera). *Entomophaga Mémoire Hors Série*, 5: 1-72
- Starý P., Remaudière G. and Leclant F. (1973): Nouvelles sur les Aphidiidae de France (Hym.). *Annales de la Société Entomologique de France (N. S.)*, 9 (2): 309-329



Starý P., Naumann-Etienne K. and Remaudière G. (1998): A review and tritrophic associations of aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) of Pakistan. *Parasitica*, 54: 3-21

StatSoft Inc. (2001): STATISTICA (data analysis software system), version 6. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com)

Stireman III J. O., Nason J. D., Heard S. B. and Seehawer J. M. (2006): Cascading host-associated genetic differentiation in parasitoids of phytophagous insects. *Proceedings of the Royal Society B*, 273: 523-530

Symondson W. O. C. (2002): Molecular identification of prey in predator diets. *Molecular Ecology*, 11: 627-641

Takada H. (1968): Aphidiidae of Japan (Hymenoptera). *Insecta Matsumurana*, 30: 67-124

Takada H. and Nakamura T. (2010): Native primary parasitoids and hyperparasitoids attacking an invasive aphid *Uroleucon nigrotuberculatum* in Japan. *Entomological Science*, 13: 269-272

Tamura K., and Nei M. (1993): Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution*, 10:512-526

Tamura K., Dudley J., Nei M. and Kumar S. (2007): MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution*, 24:1596-1599

Taylor A. J., Müller C. B. and Godfray H. C. J. (1998): Effect of aphid predators on ovoposition behaviour of aphid parasitoids. *Journal of Insect Behaviour*, 11 (2): 297-302

Teder T. and Tammaru T. (2005): Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects. *Oikos*, 108:321-334

Templeton A. R. (1981): Mechanisms of speciation. A population genetic approach. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 12: 23-48

Tobias V. I. (1967): A review of the classification, phylogeny and evolution of the family Braconidae (Hymenoptera). *Entomological Review*, 46: 387-399

Tobias V. I. (1989): Application of W. Hennig's method of phylogenetic analysis for the construction of the phylogenetic tree of the family Braconidae (Hymenoptera). *Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences, Leningrad* 202: 67-83 [in Russian]

Tobias V. I. and Kyriac I. G. (1971): Najezdnik *Areopraon pilosum* Mackauer, 1959 i voprosy filogenii i evoljucii sem. Aphidiidae (Hymenoptera). *Entomologicesko Obozrenie*, 50: 11-16

Tomanović Ž. (1998): Faunističko-ekološka i taksonomska studija parazitskih osa (Aphidiidae, Hymenoptera) agroekosistema jugoistočnog dela Panonske nizije. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu. Doktorska disertacija

Tomanović Ž. and Brajković M. (2001): Aphid parasitoids (Hymenoptera, Aphidiidae) of agroecosystems of the south part of the Pannonian area. *Archives of Biological Science*, 53 (1-2): 57-64

Tomanović Ž. and Kavallieratos N. G. (2002): Two new aphidiinae wasps (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) from the southeastern Europe. *Reichenbachia*, 34: 341-345

Tomanović Ž., Brajković M., Krunic M. and Stanisavljević Lj. (1996): Seasonal dynamics, parasitization and color polymorphism of the pea aphid, *Acyrtosiphon*

*pisum* (Harris) (Aphididae, Homoptera) on alfalfa in south part of the Pannonian area. *Tiscia*, 30: 45-48

Tomanović Ž., Brajković M. and Krunić M. (1998a): A checklist of aphid parasitoids (Hymenoptera: Aphididae) in Yugoslavia. *Acta Entomologica Serbica*, 3: 95-106

Tomanović Ž., Brajković M., Petrović O. and Leclant F. (1998b): Species composition of aphids (Aphididae, Homoptera) and their primary parasitoids (Aphidiidae, Hymenoptera) on the *Prunus spp.* in Yugoslavia. *Archives of Biological Sciences Belgrade*, 50 (2-3): 17P-18P

Tomanović Ž., Brajković M. and Krunić M. (1999): Numerical discrimination of some *Aphidius* species (Aphidiidae, Hymenoptera) from Yugoslavia. *Archives of Biological Sciences*, 51 (4): 209-218

Tomanović Ž., Kavallieratos N. G., Athanassiou C. G. and Petrović O. (2003a): A New *Praon* species (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) of the *Uroleucon* Parasitoid Complex from the Mediterranean Area. *Phytoparasitica*, 31 (1): 19-26

Tomanović Ž., Kavallieratos N. G., Athanassiou C. G. and Stanisavljević Lj. (2003b): A review of the West Palearctic aphidiines (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) parasitic on *Uroleucon spp.*, with the description of a new species. *Annales de la Société Entomologique de France (n.s.)*, 39 (4): 343-353

Tomanović Ž., Kavallieratos N. G., Starý P., Stanisavljević Lj., Petrović-Obradović O., Tomanović S. and Milutinović M. (2006): Phylogenetic relationships among Praini (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) aphid parasitoids, with redescription of two species. *Insect Systematics and Evolution*, 37 (2): 213-226

Tomanović Ž., Petrović A., Kavallieratos N. G., Starý P., Toševski I. and Mitrovski-Bogdanović A. (2009): *Areopraon chaitophori* n. sp (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) associated with *Chaitophorus leucomelas* Koch on poplars, with a key for

European *Areopraon* Mackauer species. *Annales de La Societe Entomologique de France*, 45 (2): 187-192

Tomanović Ž., Kos K., Petrović A., Starý P., Kavallieratos N. G., Žikić V., Jakše J., Trdan S. and Ivanović A. (2012): The relationship between molecular variation and variation in the wing shape of three aphid parasitoid species: *Aphidius uzbekistanicus* Luzhetzki, *Aphidius rhopalosiphi* De Stefani Perez and *Aphidius avenaphis* (Fitz) (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Zoologischer Anzeiger*, in press

Traugott M., Bell J. R., Broad G. R., Powel W., Van Veen F. J. F., Vollhardt I. M. G. and Symondson W. O. C. (2008): Endoparasitism in cereal aphids: molecular analysis of a whole parasitoid community. *Molecular Ecology*, 17: 3928-3938

Tremblay E. and Calvert D. (1971): Embryosystematics in the aphidiines (Hymenoptera: Braconidae). *Bollettino del Laboratorio di Entomologia Agraria "Filippo Silvestri" di Portici*, 29: 223-249

Tremblay E. and Pennacchio F. (1985): Taxonomic status of some species of the genus *Praon* Haliday (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae). *Bollettino del Laboratorio di Entomologia Agraria "Filippo Silvestri" di Portici*, 42: 143-147

Tremblay E. and Pennacchio F. (1988): Speciation in aphidiine Hymenoptera. In: Gupta V. K. (ed.). *Advances in Parasitic Hymenoptera Research*, New York: E. J. Brill, pp. 139-146

Tremblay E., Pennacchio F., Matrone L. and Piccolo D. (1986): Redescription of *Praon dorsale* (Haliday 1833) and resurrection of *Praon longicorne* Marshall, 1891: a statistical analysis of morphological data (Hymenoptera: Braconidae). *Entomotaxonomia*, 8: 31-42

- Unruh T. R., White W., Gonzales D. and Woolley J. B. (1989): Genetic Relationships Among Seventeen *Aphidius* (Hymenoptera: Aphidiidae) Populations, Including Six Species. *Annals of the Entomological Society of America*, 82 (6): 754-768
- Van Achterberg C. (1984): Essay on the phylogeny of Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). *Entomologisk Tidskrift*, 105: 41-58
- Van Achterberg C. (1988): Revision of the subfamily Blacinae Foerster (Hymenoptera, Braconidae). *Zoologische Verhandelingen*, 249: 1-324, figs 1-1250
- Van Achterberg C. (1990): Illustrated key to the subfamilies of the Holarctic Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). *Zoologische Mededlingen*, 64(1): 1-20
- Van Achterberg C. (2006): The Braconidae (Hymenoptera) of Greenland. *Zoologische Mededlingen*, 80-1(2): 13-62
- Van Alphen J. J. M. and Vet L. E. M. (1986): An evolutionary approach to host finding and selection. *In: Waage J. and Greathead D. (eds.). Insect parasitoids*. London, Academic press, pp. 23-61
- Van Emden H. F. (1995): Host plant-Aphidophaga interactions. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 52: 3-11
- Vinson S. B. (1975): Biochemical coevolution between parasitoids and their hosts. *In: Price P. W (ed.). Evolutionary strategies of parasitic insects and mites*. New York, Plenum Press, pp. 14-48
- Vinson S. B. (1976): Host selection by insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 21: 109-133

Vinson S. B. (1981): Habitat location. *In*: Nordlund D. A., Jones R. L. and Lewis W. J. (eds.). *Semiochemicals: their role in pest control*. New York, John Wiley and Sons, pp. 51-77

Vinson S. B. (1984): Parasitoid-host relationship. *In*: Bell W. J. and Cardé R. T.(eds). *Chemical Ecology of Insects*. Chapman and Hall, London, pp. 205-233

Vinson S. B. (1990): How parasitoids deal with the immune system of their host: An overview. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 13: 3-27

Vinson S. B. (1998): The General Host Selection Behaviour of Parasitoid Hymenoptera and a Comparison of Initial Strategies Utilized by Larviphagous and Oophagous Species. *Biological Control*, 11: 79-96

Vinson S. B. and Iwantsch G. F. (1980a): Host suitability for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 25: 397-419

Vinson S. B. and Iwantsch G. F. (1980b): Host regulation by insect parasitoids. *Quarterly Review of Biology*, 55: 143-165

Völkl W. (1992): Aphids or their parasitoids: who actually benefits from ant-attendance? *Journal of Animal Ecology*, 61: 273-281

Völkl W. (1994): The effects of ant-attendance on the foraging behaviour of the aphid parasitoid *Lysiphlebus cyrdui*. *Oikos*, 70: 149-155

Völkl W. and Starý P. (1988): Parasitism of *Uroleucon* species (Homoptera: Aphididae) on thistles (Compositae: Cardueae). *Journal of Applied Entomology*, 106: 500-506

Völkl W. and Kraus W. (1996): Foraging behaviour and resource utilization of the aphid parasitoid *Pauesia unilachni*: Adaptation to host distribution and mortality risk. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 79: 101-109

Völkl W. and Novak H. (1997): Foraging behaviour and resource utilization of the aphid parasitoid, *Pauesia pini* (Hymenoptera: Aphidiidae) on spruce: influence of host species and ant attendance. *European Journal of Entomology*, 94: 211-220

Völkl W. and Mackauer M. (2000): Ovoposition behaviour of aphidiine wasps (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae), morphological adaptations and evolutionary trends. *The Canadian Entomologist*, 132: 197-212

Wahl D. B. and Sharkey M. J. (1993): Superfamily Ichneumonoidea. *In*: Goulet H. and Huber J. T. (eds). Hymenoptera of the World: An identification Guide to Families. Agriculture Canada, Ottawa, pp. 358-509

Watanabe C. (1963): Notes on some species of Braconidae of Japan (Hymenoptera: Braconidae). *Insecta Matsumurana*, 25 (2): 96-97

Watanabe C. and Takada H. (1964): Occurrence of two species of the genus *Praon* Haliday in Japan. *Insecta Matsumurana*, 27 (1): 8-11

Weinbrenner W. and Völkl W. (2002): Ovoposition behaviour of the aphid parasitoid, *Aphidius ervi*. *Entomologia experimentalis et Applicata*, 103: 51-59

Weisser W. W., Houston A. I. and Völkl W. (1994): Foraging strategies in solitary parasitoids: The trade off between female and offspring mortality risks. *Evolutionary Ecology*, 8: 587-597

Wharton R. A. (2000): Can Braconid classification be reconstructed to facilitate portrayal of relationships? *In*: Austin A. D. and Dowton M. (eds.). Hymenoptera: evolution, biodiversity and biological control. Csiro Publishing, *Science*, pp. 143-153

- Wharton R., Shaw S., Sharkey M., Wahl D., Woolley J., Whitfield J., Marsh P. and Johnson W. (1992): Phylogeny of the subfamilies of the family Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea): a reassessment. *Cladistics*, 8: 199-235
- Whitfield J. B. (1992): The polyphyletic origin of endoparasitism in the cyclostome lineages of Braconidae (Hymenoptera). *Systematic Entomology*, 17: 273-286
- Whitfield J. B. (1998): Phylogeny and evolution of host-parasitoid interactions in Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 43: 129-151
- Whitfield J. B., Mardulyn P., Austin A.D. and Downton M. (2002): Phylogenetic relationships among microgastrine braconid wasp genera based on data from the 16S, COI and 28S genes and morphology. *Systematic Entomology*, 27: 337-359
- Wiackowski S. K. (1962): Studies on the biology and ecology of *Aphidius smithi* Sharma and Subba Rao (Hymenoptera, Braconidae), a parasite of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harris). *Bulletin of Entomology Pologne*, 32: 253-310
- Wootton R. J. (2002): Design, function and evolution in the wings of holometabolous insects. *Zoologica Scripta*, 31: 31-40
- Wootton R. J., Herbert R. C., Young P. G. and Evans K. E. (2003): Approaches to the structural modeling of insect wings. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 358:1577-1587
- Yamauchi S. and Takada H. (1978): Aphid parasites from Okinawa island, the Ryûkyûs (Hymenoptera: Aphidiidae). *Akitu* (N. S.), 20: 1-2
- Zaldivar-Riverón A., Mori M. and Quicke D. L. J. (2006): Systematics of cyclostome subfamilies of braconid parasitic wasps (Hymenoptera:Ichneumonoidea): A simultaneous molecular and morphological Bayesian approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38:130-145



Zaldívar-Riverón A., Martínez J. J., Ceccarelli F. S., de Jesús-Bonilla V. S., Rodríguez-Pérez A. C., Reséndiz-Flores and Smith M. A. (2010): DNA barcoding a highly diverse group of parasitoid wasps (Braconidae: Doryctinae) from Mexican nature reserve. *Mitochondrial DNA*, 21 (S1): 18-23

Zelditch M. L., Swiderski D. L., Sheets H. D. and Fink W. L. (2004): Geometric morphometrics for biologists: A primer. *Elsevier Academic Press*. 1 – 443.

Žikić V., Tomanović Ž., Ivanović A., Kavallieratos N. G., Starý P., Stanisavljević Lj. and Rakhshani E. (2009): Morphological characterization of *Ephedrus persicae* Froggatt biotypes (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae) in the Palaearctic. *Annals of the Entomological Society of America*, 102: 1-11

## 8. PRILOZI

### PRILOG 1

Tabela P1. Spisak jedinki korišćenih u morfometrijskim analizama

Šifra	Vrsta	Pol	Vaš domaćin	Biljka domaćin	Država
1	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Crepis setosa</i>	Bugarska
2	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Crepis setosa</i>	Bugarska
143	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Crepis biennis</i>	Srbija
11	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Slovačka
13	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Slovačka
16	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Slovačka
18	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Slovačka
116	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Srbija
175	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Slovenija
176	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Slovenija
181	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Slovenija
197	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Slovenija
446	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	R. Češka
447	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	R. Češka
449	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	R. Češka
443	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium</i> sp.	R. Češka
137	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Lactuca</i> sp.	Srbija
139	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Lactuca</i> sp.	Srbija
140	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Lactuca</i> sp.	Srbija
141	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Lactuca</i> sp.	Srbija
142	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Lactuca</i> sp.	Srbija
19	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon jaceae</i>	<i>Centaurea</i> sp.	Francuska
20	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon jaceae</i>	<i>Centaurea</i> sp.	Francuska
21	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon jaceae</i>	<i>Centaurea</i> sp.	Francuska
22	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon jaceae</i>	<i>Centaurea</i> sp.	Francuska
436	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon jaceae</i>	<i>Centaurea stoebe</i>	R. Češka
434	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon jaceae</i>	<i>Centaurea stoebe</i>	Slovačka
435	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon jaceae</i>	<i>Centaurea stoebe</i>	Slovačka
33	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon campestre</i>	<i>Campanula rotundifolia</i>	R. Češka
39	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon campestre</i>	<i>Campanula rotundifolia</i>	R. Češka
41	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon sonchi</i>	<i>Sonchus</i> sp.	Francuska
42	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon sonchi</i>	<i>Sonchus</i> sp.	Francuska
408	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon sonchi</i>	<i>Sonchus</i> sp.	Bugarska
240	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon sonchi</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>	Iran
241	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon sonchi</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>	Iran
243	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon sonchi</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>	Iran
244	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon sonchi</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>	Iran
245	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon sonchi</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>	Iran
492	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon sonchi</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>	Iran
406	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon sonchi</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>	Bugarska
312	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon composita</i>	<i>Carthamum tinctorium</i>	Iran
313	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon composita</i>	<i>Carthamum tinctorium</i>	Iran
497	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon chondrillae</i>	<i>Chondrilla juncea</i>	Crna Gora
499	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon chondrillae</i>	<i>Chondrilla juncea</i>	Crna Gora

Tabela P1. Spisak jedinki korišćenih u morfometrijskim analizama - nastavak

Šifra	Vrsta	Pol	Vaš domaćin	Biljka domaćin	Država
400	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon chondrillae</i>	<i>Chondrilla</i> sp.	Italija
401	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon chondrillae</i>	<i>Chondrilla</i> sp.	Italija
424	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon tanacetii</i>	<i>Tanacetum vulgare</i>	Francuska
439	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon solidaginis</i>	<i>Solidago virgaurea</i>	Francuska
440	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon solidaginis</i>	<i>Solidago virgaurea</i>	Francuska
441	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon bosalis</i>	<i>Tussilago</i> sp.	Francuska
442	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon aeneus</i>	<i>Cirsium</i> sp.	Francuska
500	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon hypochoeridis</i>	<i>Leontodon hispidus</i>	Slovenija
501	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon hypochoeridis</i>	<i>Leontodon hispidus</i>	Slovenija
591	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon inoculata</i>	<i>Inula salicina</i>	Srbija
642	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon inoculata</i>	<i>Inula salicina</i>	Srbija
496	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Taraxacum</i> sp.	Francuska
47	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Crepis biennis</i>	R. Češka
48	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Crepis biennis</i>	R. Češka
394	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Crepis biennis</i>	R. Češka
490	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Crepis biennis</i>	R. Češka
491	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Crepis biennis</i>	R. Češka
167	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Crepis biennis</i>	Srbija
474	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Crepis biennis</i>	Švajcarska
488	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Crepis biennis</i>	Švajcarska
398	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Crepis</i> sp.	Francuska
8	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Hieracium</i> sp.	Francuska
9	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Hieracium</i> sp.	Francuska
10	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Hieracium</i> sp.	Francuska
412	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Hieracium silvaticum</i>	R. Češka
413	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Hieracium silvaticum</i>	R. Češka
414	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Hieracium silvaticum</i>	R. Češka
425	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Hieracium</i> sp.	Slovačka
135	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Cichorium intybus</i>	Srbija
404	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Cichorium intybus</i>	SSSR
431	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Cichorium intybus</i>	R. Češka
119	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Cichorium intybus</i>	Srbija
120	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Cichorium intybus</i>	Srbija
403	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Cichorium</i> sp.	R. Češka
427	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Cichorium endivia</i>	R. Češka
49	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Centaurea</i> sp.	R. Češka
53	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Centaurea</i> sp.	R. Češka
55	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Centaurea</i> sp.	R. Češka
56	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Centaurea</i> sp.	R. Češka
399	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus</i> sp.	Francuska
479	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus asper</i>	Švajcarska
57	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Carthamus lanatus</i>	SSSR
58	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Carthamus lanatus</i>	SSSR
59	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Carthamus lanatus</i>	SSSR
60	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Carthamus lanatus</i>	SSSR
61	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Carthamus lanatus</i>	SSSR

Tabela P1. Spisak jedinki korišćenih u morfometrijskim analizama - nastavak

Šifra	Vrsta	Pol	Vaš domaćin	Biljka domaćin	Država
62	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Carthamus lanatus</i>	SSSR
419	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Carthamus lanatus</i>	Italija
421	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Carthamus lanatus</i>	Italija
430	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Carthamus lanatus</i>	Italija
126	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Rhagadiolus stellatus</i>	Crna Gora
128	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Rhagadiolus stellatus</i>	Crna Gora
129	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Rhagadiolus stellatus</i>	Crna Gora
130	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Rhagadiolus stellatus</i>	Crna Gora
148	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla junceae</i>	Crna Gora
149	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla junceae</i>	Crna Gora
150	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla junceae</i>	Crna Gora
156	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla junceae</i>	Crna Gora
159	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla junceae</i>	Crna Gora
203	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla junceae</i>	Crna Gora
204	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla junceae</i>	Crna Gora
206	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla junceae</i>	Crna Gora
207	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla junceae</i>	Crna Gora
214	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla junceae</i>	Crna Gora
464	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Acroptilon repens</i>	Iran
397	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Acroptilon repens</i>	SSSR
416	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Seriola actuensis</i>	
63	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Macrosiphoniella staegeri</i>	<i>Centaurea stoebe</i>	R. Češka
66	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Macrosiphoniella staegeri</i>	<i>Centaurea stoebe</i>	R. Češka
68	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Macrosiphoniella staegeri</i>	<i>Centaurea stoebe</i>	R. Češka
69	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Macrosiphoniella staegeri</i>	<i>Centaurea stoebe</i>	R. Češka
280	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
281	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
282	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
285	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
286	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
291	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
292	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
294	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
296	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
297	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
298	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
299	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
301	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
470	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
486	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Aphis nerii</i>	<i>Nerium oleander</i>	Grčka
568	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Indomegoura indica</i>	<i>Hemerocallis fulva</i>	Japan
570	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Indomegoura indica</i>	<i>Staphyllae bumalda</i>	Japan
572	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Acyrtosiphon</i> sp.	Kondoï on alfaalfa	Japan
573	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Acyrtosiphon</i> sp.	Kondoï on alfaalfa	Japan
574	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Acyrtosiphon</i> sp.	Kondoï on alfaalfa	Japan
575	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Acyrtosiphon</i> sp.	Kondoï on alfaalfa	Japan

Tabela P1. Spisak jedinki korišćenih u morfometrijskim analizama - nastavak

Šifra	Vrsta	Pol	Vaš domaćin	Biljka domaćin	Država
576	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	Asteraceae	Japan
578	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon formosanum</i>	Asteraceae	Japan
579	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon formosanum</i>	Asteraceae	Japan
583	<i>P. yomenae</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	Asteraceae	Japan
601	<i>Praon</i> sp.	♀	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija
656	<i>Praon</i> sp.	♀	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija
657	<i>Praon</i> sp.	♀	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija
662	<i>Praon</i> sp.	♀	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija
663	<i>Praon</i> sp.	♀	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija
664	<i>Praon</i> sp.	♀	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija
665	<i>Praon</i> sp.	♀	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija
666	<i>Praon</i> sp.	♀	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija
667	<i>Praon</i> sp.	♀	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija
668	<i>Praon</i> sp.	♀	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija
670	<i>Praon</i> sp.	♀	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija
671	<i>Praon</i> sp.	♀	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija
672	<i>Praon</i> sp.	♀	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija
673	<i>Praon</i> sp.	♀	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija
674	<i>Praon</i> sp.	♀	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija
675	<i>Praon</i> sp.	♀	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija
676	<i>Praon</i> sp.	♀	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija
354	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
355	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
356	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
357	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
358	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
359	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
360	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
361	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
362	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
363	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
364	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
365	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
366	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
367	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
368	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
369	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
370	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
371	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
372	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
373	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
376	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
377	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
378	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
379	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
380	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka

Tabela P1. Spisak jedinki korišćenih u morfometrijskim analizama - nastavak

Šifra	Vrsta	Pol	Vaš domaćin	Biljka domaćin	Država
381	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
382	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
383	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
384	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
385	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
386	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
387	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
388	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
389	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
390	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
391	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
392	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
469	<i>P. megourae</i>	♀	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus pratensis</i>	Crna Gora
80	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Acyrtosiphon malvae</i>	<i>Geranium</i> sp.	Francuska
81	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	<i>Vicia</i> sp.	R. Češka
82	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	<i>Vicia</i> sp.	R. Češka
85	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Amphorophora rubi</i>	<i>Rubus</i> sp.	R. Češka
93	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Aulacorthum rufum</i>	<i>Vaccinium myrtilus</i>	Francuska
94	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Aulacorthum rufum</i>	<i>Vaccinium myrtilus</i>	Francuska
95	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Aulacorthum rufum</i>	<i>Vaccinium myrtilus</i>	Francuska
96	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Aulacorthum rufum</i>	<i>Vaccinium myrtilus</i>	Francuska
97	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Aulacorthum rufum</i>	<i>Vaccinium myrtilus</i>	Francuska
458	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Aulacorthum solani</i>	<i>Geum rivale</i>	Crna Gora
593	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Macrosiphum funestum</i>	<i>Rubus</i> sp.	Srbija
122	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Macrosiphum oredonense</i>	<i>Lonicera xylosteum</i>	Crna Gora
124	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Macrosiphum oredonense</i>	<i>Lonicera nigra</i>	Crna Gora
460	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Macrosiphum oredonense</i>	<i>Lonicera nigra</i>	Srbija
232	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Microlophium carnosum</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
233	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Microlophium carnosum</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
338	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Microlophium carnosum</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
352	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Microlophium carnosum</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
353	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Microlophium carnosum</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
332	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Microlophium evansi</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
333	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Microlophium evansi</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
336	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Microlophium evansi</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
345	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Microlophium evansi</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
99	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Impatiens balsamines</i>	<i>Impatiens noli-tangere</i>	R. Češka
101	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Impatiens balsamines</i>	<i>Impatiens noli-tangere</i>	R. Češka
223	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Impatiens balsamines</i>	<i>Impatiens noli-tangere</i>	R. Češka
112	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Impatiens balsamines</i>	<i>Impatiens noli-tangere</i>	R. Češka
230	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Impatiens balsamines</i>	<i>Impatiens noli-tangere</i>	R. Češka
225	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Impatiens asiaticum</i>	<i>Impatiens parviflora</i>	R. Češka
226	<i>P. longicorne</i>	♀	<i>Impatiens asiaticum</i>	<i>Impatiens parviflora</i>	R. Češka
246	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
247	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
248	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija



Tabela P1. Spisak jedinki korišćenih u morfometrijskim analizama - nastavak

Šifra	Vrsta	Pol	Vaš domaćin	Biljka domaćin	Država
249	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
250	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
251	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
252	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
253	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
254	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
255	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
256	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
257	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
258	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
259	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
261	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
262	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
263	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
264	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
265	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
266	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
268	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
462	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
467	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
480	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Švajcarska
472	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus arvensis</i>	Srbija
236	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Microlophium carnosum</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
339	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Microlophium carnosum</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
331	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Microlophium evansi</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
337	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Microlophium evansi</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
103	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Cryptomyzus</i> sp.	<i>Ribes grosularia</i>	R. Češka
104	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Cryptomyzus</i> sp.	<i>Ribes grosularia</i>	R. Češka
105	<i>P. volucre</i>	♀	<i>Cryptomyzus</i> sp.	<i>Ribes grosularia</i>	R. Češka
597	<i>P. dorsale</i>	♀	<i>Corylobium avellanae</i>	<i>Corylus avellana</i>	Švajcarska
608	<i>P. dorsale</i>	♀	<i>Corylobium avellanae</i>	<i>Corylus avellana</i>	Švajcarska
609	<i>P. dorsale</i>	♀	<i>Corylobium avellanae</i>	<i>Corylus avellana</i>	Švajcarska
610	<i>P. dorsale</i>	♀	<i>Corylobium avellanae</i>	<i>Corylus avellana</i>	Švajcarska
611	<i>P. dorsale</i>	♀	<i>Corylobium avellanae</i>	<i>Corylus avellana</i>	Švajcarska
455	<i>P. dorsale</i>	♀	<i>Macrosiphum funestum</i>	<i>Rubus</i> sp.	Srbija
457	<i>P. dorsale</i>	♀	<i>Macrosiphum funestum</i>	<i>Rubus</i> sp.	Srbija
461	<i>P. dorsale</i>	♀	<i>Macrosiphum funestum</i>	<i>Rubus</i> sp.	Srbija
73	<i>P. dorsale</i>	♀		<i>Mulgedium alpinum</i>	R. Češka
459	<i>P. dorsale</i>	♀	<i>Macrosiphum cholodkovskyi</i>	<i>Filipendula ulmaria</i>	Crna Gora
70	<i>P. dorsale</i>	♀		<i>Mulgedium alpinum</i>	R. Češka
71	<i>P. dorsale</i>	♀		<i>Mulgedium alpinum</i>	R. Češka
72	<i>P. dorsale</i>	♀		<i>Mulgedium alpinum</i>	R. Češka
3	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Crepis setosa</i>	Bugarska
4	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Crepis setosa</i>	Bugarska
7	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Crepis setosa</i>	Bugarska
131	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Crepis biennis</i>	Srbija

Tabela P1. Spisak jedinki korišćenih u morfometrijskim analizama - nastavak

Šifra	Vrsta	Pol	Vaš domaćin	Biljka domaćin	Država
12	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Slovačka
14	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Slovačka
15	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Slovačka
17	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Slovačka
117	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Srbija
118	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Srbija
195	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Slovenija
305	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Slovenija
306	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Slovenija
307	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Slovenija
445	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	R. Češka
448	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	R. Češka
450	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium intybus</i>	R. Češka
444	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Cichorium</i> sp.	R. Češka
138	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Lactuca</i> sp.	Srbija
433	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon jaceae</i>	<i>Centaurea stoebe</i>	R. Češka
437	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon jaceae</i>	<i>Centaurea stoebe</i>	R. Češka
438	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon jaceae</i>	<i>Centaurea stoebe</i>	R. Češka
35	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon campestre</i>	<i>Campanula rotundifolia</i>	R. Češka
37	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon campestre</i>	<i>Campanula rotundifolia</i>	R. Češka
38	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon campestre</i>	<i>Campanula rotundifolia</i>	R. Češka
40	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon campestre</i>	<i>Campanula rotundifolia</i>	R. Češka
43	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon sonchi</i>	<i>Sonchus</i> sp.	Francuska
407	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon sonchi</i>	<i>Sonchus</i> sp.	Bugarska
409	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon sonchi</i>	<i>Sonchus</i> sp.	Bugarska
242	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon sonchi</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>	Iran
282	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon sonchi</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>	Iran
405	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon sonchi</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>	Bugarska
498	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon chondrillae</i>	<i>Chondrilla juncea</i>	Crna Gora
495	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon chondrillae</i>	<i>Chondrilla juncea</i>	Iran
46	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Crepis biennis</i>	R. Češka
475	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Crepis biennis</i>	R. Češka
169	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Crepis biennis</i>	Srbija
173	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Crepis biennis</i>	Srbija
422	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Crepis biennis</i>	YU Bled
465	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Crepis</i> sp.	Grčka
411	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Hieracium silvaticum</i>	R. Češka
426	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Hieracium</i> sp.	Slovačka
432	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Cichorium intybus</i>	R. Češka
402	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Cichorium</i> sp.	R. Češka
50	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Centaurea</i> sp.	R. Češka
51	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Centaurea</i> sp.	R. Češka
54	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Centaurea</i> sp.	R. Češka
420	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Carthamus lanatus</i>	Italija
429	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Carthamus lanatus</i>	Italija
127	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Rhagadiolus stellatus</i>	Crna Gora



Tabela P1. Spisak jedinki korišćenih u morfometrijskim analizama - nastavak

Šifra	Vrsta	Pol	Vaš domaćin	Biljka domaćin	Država
147	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla juncea</i>	Crna Gora
152	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla juncea</i>	Crna Gora
153	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla juncea</i>	Crna Gora
154	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla juncea</i>	Crna Gora
155	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla juncea</i>	Crna Gora
157	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla juncea</i>	Crna Gora
158	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla juncea</i>	Crna Gora
201	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla juncea</i>	Crna Gora
208	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla juncea</i>	Crna Gora
209	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla juncea</i>	Crna Gora
215	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Chondrilla juncea</i>	Crna Gora
303	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Acroptilon repens</i>	Iran
395	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Acroptilon repens</i>	SSSR
417	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Seriola actuensis</i>	
219	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Innula ensifolia</i>	Crna Gora
220	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Innula ensifolia</i>	Crna Gora
221	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Innula ensifolia</i>	Crna Gora
64	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Macrosiphoniella staegeri</i>	<i>Centaurea stoebe</i>	R. Češka
65	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Macrosiphoniella staegeri</i>	<i>Centaurea stoebe</i>	R. Češka
67	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Macrosiphoniella staegeri</i>	<i>Centaurea stoebe</i>	R. Češka
283	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
284	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
287	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
288	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
290	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
293	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
295	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Macrosiphoniella sanborni</i>	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Srbija
567	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Indomegoura indica</i>	<i>Hemerocallis fulva</i>	Japan
571	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Indomegoura indica</i>	<i>Staphyllae bumalda</i>	Japan
580	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon formosanum</i>	Asteraceae	Japan
581	<i>P. yomenae</i>	♂	<i>Uroleucon formosanum</i>	Asteraceae	Japan
659	<i>Praon</i> sp.	♂	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija
661	<i>Praon</i> sp.	♂	<i>Staticobium limonii</i>	<i>Limonium angustifolium</i>	Slovenija
374	<i>P. megourae</i>	♂	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
375	<i>P. megourae</i>	♂	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
393	<i>P. megourae</i>	♂	<i>Megoura viciae</i>	<i>Lathyrus</i> sp.	R. Češka
308	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Acyrtosiphon malvae</i>	<i>Geranium robertianum</i>	Crna Gora
309	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Acyrtosiphon malvae</i>	<i>Geranium robertianum</i>	Crna Gora
310	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Acyrtosiphon malvae</i>	<i>Geranium robertianum</i>	Crna Gora
311	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Acyrtosiphon malvae</i>	<i>Geranium robertianum</i>	Crna Gora
83	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	<i>Vicia</i> sp.	R. Češka
108	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	<i>Vicia</i> sp.	R. Češka
109	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	<i>Vicia</i> sp.	R. Češka
110	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	<i>Vicia</i> sp.	R. Češka
86	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	<i>Vicia fesa</i>	R. Češka
87	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	<i>Vicia fesa</i>	R. Češka

Tabela P1. Spisak jedinki korišćenih u morfometrijskim analizama - nastavak

Šifra	Vrsta	Pol	Vaš domaćin	Biljka domaćin	Država
88	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Amphorophora rubi</i>	<i>Rubus idaeus</i>	Finska
84	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Amphorophora ampullata</i>	<i>Dryopteris</i> sp.	R. Češka
91	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Hyperomyzus</i> sp.	<i>Lactuca</i> sp.	Avganistan
92	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Aulacorthum rufum</i>	<i>Vaccinium myrtilus</i>	Francuska
302	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Macrosiphum funestum</i>	<i>Rubus</i> sp.	Srbija
451	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Macrosiphum funestum</i>	<i>Rubus</i> sp.	Srbija
452	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Macrosiphum funestum</i>	<i>Rubus</i> sp.	Srbija
453	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Macrosiphum funestum</i>	<i>Rubus</i> sp.	Srbija
454	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Macrosiphum funestum</i>	<i>Rubus</i> sp.	Srbija
456	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Macrosiphum funestum</i>	<i>Rubus</i> sp.	Srbija
121	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Macrosiphum oredonense</i>	<i>Lonicera xylosteum</i>	Crna Gora
123	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Macrosiphum oredonense</i>	<i>Lonicera nigra</i>	Crna Gora
125	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Macrosiphum oredonense</i>	<i>Lonicera nigra</i>	Crna Gora
234	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Microlophium carnosum</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
235	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Microlophium carnosum</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
237	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Microlophium carnosum</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
340	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Microlophium carnosum</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
341	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Microlophium carnosum</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
343	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Microlophium carnosum</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
350	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Microlophium carnosum</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
351	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Microlophium carnosum</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
327	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Microlophium evansi</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
328	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Microlophium evansi</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
329	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Microlophium evansi</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
330	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Microlophium evansi</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
334	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Microlophium evansi</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
335	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Microlophium evansi</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
344	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Microlophium evansi</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
346	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Microlophium evansi</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
347	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Microlophium evansi</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
349	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Microlophium evansi</i>	<i>Urtica dioica</i>	R. Češka
98	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Impatiens balsamines</i>	<i>Impatiens noli-tangere</i>	R. Češka
100	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Impatiens balsamines</i>	<i>Impatiens noli-tangere</i>	R. Češka
224	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Impatiens balsamines</i>	<i>Impatiens noli-tangere</i>	R. Češka
228	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Impatiens balsamines</i>	<i>Impatiens noli-tangere</i>	R. Češka
102	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Cryptomyzus</i> sp.	<i>Ribes grosularia</i>	R. Češka
106	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Cryptomyzus</i> sp.	<i>Ribes grosularia</i>	R. Češka
107	<i>P. longicorne</i>	♂	<i>Cryptomyzus</i> sp.	<i>Ribes grosularia</i>	R. Češka
270	<i>P. volucre</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
271	<i>P. volucre</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
272	<i>P. volucre</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
273	<i>P. volucre</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
274	<i>P. volucre</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
276	<i>P. volucre</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
277	<i>P. volucre</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
278	<i>P. volucre</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija

Tabela P1. Spisak jedinki korišćenih u morfometrijskim analizama - nastavak

Šifra	Vrsta	Pol	Vaš domaćin	Biljka domaćin	Država
279	<i>P. volucre</i>	♂	<i>Uroleucon</i> sp.	<i>Sonchus oleraceus</i>	Srbija
599	<i>P. dorsale</i>	♂	<i>Corylobium avellanae</i>	<i>Corylus avellana</i>	Švajcarska
604	<i>P. dorsale</i>	♂	<i>Corylobium avellanae</i>	<i>Corylus avellana</i>	Švajcarska
605	<i>P. dorsale</i>	♂	<i>Corylobium avellanae</i>	<i>Corylus avellana</i>	Švajcarska
74	<i>P. dorsale</i>	♂		<i>Mulgedium alpinum</i>	R. Češka
75	<i>P. dorsale</i>	♂		<i>Mulgedium alpinum</i>	R. Češka
76	<i>P. dorsale</i>	♂		<i>Mulgedium alpinum</i>	R. Češka
77	<i>P. dorsale</i>	♂		<i>Mulgedium alpinum</i>	R. Češka
79	<i>P. dorsale</i>	♂		<i>Mulgedium alpinum</i>	R. Češka

**PRILOG 2**

Tabela P2. Deskriptivna statistika svih karaktera po vrstama – ženke

**dt**

Vrsta	N	Sr. Vrednost	Std. Dev.	Min	Max
<i>Praon yomenae</i>	140	57,85714	9,375133	41,00000	85,00000
<i>Praon</i> sp.	17	47,17647	4,517124	38,00000	55,00000
<i>Praon megourae</i>	38	56,47368	3,334803	50,00000	64,00000
<i>Praon longicorne</i>	30	59,73333	6,405457	48,00000	71,00000
<i>Praon volucre</i>	32	48,31250	4,802133	42,00000	58,00000
<i>Praon dorsale</i>	13	58,07692	6,550592	45,00000	66,00000
Sve grupe	270	56,07778	8,525790	38,00000	85,00000

**MBF<sub>2</sub>**

Vrsta	N	Sr. Vrednost	Std. Dev.	Min	Max
<i>Praon yomenae</i>	140	2.450000	0.931657	1.000000	4.000000
<i>Praon</i> sp.	17	2.117647	0.485071	1.000000	3.000000
<i>Praon megourae</i>	38	1.184211	0.982420	1.000000	2.000000
<i>Praon longicorne</i>	30	1.533333	0.571346	1.000000	3.000000
<i>Praon volucre</i>	32	1.343750	0.545325	1.000000	3.000000
<i>Praon dorsale</i>	13	1.538462	0.660225	1.000000	3.000000
Sve grupe	270	1.974074	0.984675	1.000000	4.000000

**F<sub>1</sub>/F<sub>1w</sub>**

Vrsta	N	Sr. Vrednost	Std. Dev.	Min	Max
<i>Praon yomenae</i>	140	5,366786	0,671057	2,500000	6,880000
<i>Praon</i> sp.	17	6,098824	0,512200	5,000000	6,710000
<i>Praon megourae</i>	38	6,462895	0,724020	3,230000	7,630000
<i>Praon longicorne</i>	30	5,900333	0,424617	5,000000	6,670000
<i>Praon volucre</i>	32	5,525895	0,534705	4,470000	7,125000
<i>Praon dorsale</i>	13	5,956838	0,678969	4,666667	7,222222
Sve grupe	270	5,673695	0,744298	2,500000	7,630000

**F<sub>2</sub>/F<sub>2w</sub>**

Vrsta	N	Sr. Vrednost	Std. Dev.	Min	Max
<i>Praon yomenae</i>	140	3,171857	0,365941	2,270000	4,000000
<i>Praon</i> sp.	17	3,450000	0,300208	2,700000	3,880000
<i>Praon megourae</i>	38	3,757895	0,307959	2,570000	4,440000
<i>Praon longicorne</i>	30	3,528333	0,364077	3,000000	4,560000
<i>Praon volucre</i>	32	3,225306	0,347366	2,800000	4,130000
<i>Praon dorsale</i>	13	3,417272	0,407495	2,923077	4,500000
Sve grupe	270	3,329609	0,411162	2,270000	4,560000

Tabela P2. Deskriptivna statistika svih karaktera po vrstama – ženke

Vrsta	N	F <sub>1</sub> /F <sub>2</sub> l			
		Sr. Vrednost	Std. Dev.	Min	Max
<i>Praon yomenae</i>	140	1,357429	0,099005	1,120000	1,770000
<i>Praon</i> sp.	17	1,462941	0,074058	1,320000	1,560000
<i>Praon megourae</i>	38	1,496316	0,086099	1,170000	1,660000
<i>Praon longicorne</i>	30	1,418333	0,109169	1,060000	1,570000
<i>Praon volucre</i>	32	1,397371	0,096241	1,228571	1,640000
<i>Praon dorsale</i>	13	1,438659	0,109308	1,235294	1,571429
Sve grupe	270	1,399031	0,109132	1,060000	1,770000

Vrsta	N	F <sub>1</sub> w/F <sub>2</sub> w			
		Sr. Vrednost	Std. Dev.	Min	Max
<i>Praon yomenae</i>	140	0,806643	0,086070	0,640000	1,070000
<i>Praon</i> sp.	17	0,830000	0,055340	0,700000	0,890000
<i>Praon megourae</i>	38	0,873947	0,054353	0,730000	1,000000
<i>Praon longicorne</i>	30	0,846667	0,096859	0,730000	1,170000
<i>Praon volucre</i>	32	0,817705	0,081526	0,666667	0,940000
<i>Praon dorsale</i>	13	0,827223	0,084806	0,666667	1,000000
Sve grupe	270	0,824335	0,084194	0,640000	1,170000

Vrsta	N	Ptl/Ptw			
		Sr. Vrednost	Std. Dev.	Min	Max
<i>Praon yomenae</i>	140	3,946429	0,432783	2,850000	5,070000
<i>Praon</i> sp.	17	3,959412	0,469620	3,130000	5,000000
<i>Praon megourae</i>	38	3,991579	0,316983	3,330000	4,560000
<i>Praon longicorne</i>	30	3,912000	0,420758	3,330000	5,000000
<i>Praon volucre</i>	32	4,030335	0,514467	2,916667	5,080000
<i>Praon dorsale</i>	13	3,827805	0,425961	3,272727	4,857143
Sve grupe	270	3,954008	0,428129	2,850000	5,080000

Vrsta	N	Ptl/Mtl			
		Sr. Vrednost	Std. Dev.	Min	Max
<i>Praon yomenae</i>	140	1,595500	0,207039	1,110000	2,100000
<i>Praon</i> sp.	17	1,721765	0,164135	1,530000	2,080000
<i>Praon megourae</i>	38	1,315000	0,142653	1,100000	1,610000
<i>Praon longicorne</i>	30	1,371667	0,252055	0,980000	1,920000
<i>Praon volucre</i>	32	1,652811	0,186405	1,395833	2,000000
<i>Praon dorsale</i>	13	1,420543	0,175965	1,138889	1,750000
Sve grupe	270	1,537470	0,234490	0,980000	2,100000

Tabela P2. Deskriptivna statistika svih karaktera po vrstama – ženke

<b>Petl/Petw<sub>1</sub></b>					
<b>Vrsta</b>	<b>N</b>	<b>Sr. Vrednost</b>	<b>Std. Dev.</b>	<b>Min</b>	<b>Max</b>
<i>Praon yomenae</i>	140	1,302643	0,133635	1,060000	1,690000
<i>Praon sp.</i>	17	1,318235	0,129143	1,110000	1,630000
<i>Praon megourae</i>	38	1,281579	0,116306	1,080000	1,670000
<i>Praon longicorne</i>	30	1,379333	0,124760	1,110000	1,700000
<i>Praon volucre</i>	32	1,374135	0,168133	1,076923	1,810000
<i>Praon dorsale</i>	13	1,422672	0,156460	1,200000	1,680000
Sve grupe	270	1,323434	0,140402	1,060000	1,810000

<b>Petl/Petw<sub>2</sub></b>					
<b>Vrsta</b>	<b>N</b>	<b>Sr. Vrednost</b>	<b>Std. Dev.</b>	<b>Min</b>	<b>Max</b>
<i>Praon yomenae</i>	140	1,564214	0,188611	1,210000	2,200000
<i>Praon sp.</i>	17	1,382353	0,123315	1,180000	1,600000
<i>Praon megourae</i>	38	1,421316	0,134851	1,190000	1,790000
<i>Praon longicorne</i>	30	1,593333	0,137297	1,310000	1,820000
<i>Praon volucre</i>	32	1,557325	0,169569	1,120000	1,900000
<i>Praon dorsale</i>	13	1,612571	0,112662	1,400000	1,769231
Sve grupe	270	1,537399	0,179350	1,120000	2,200000

**PRILOG 3**

Tabela P3. Deskriptivna statistika svih karaktera po vrstama – mužjaci

<b>dt</b>					
<b>Vrsta</b>	<b>N</b>	<b>Sr. Vrednost</b>	<b>Std. Dev.</b>	<b>Min</b>	<b>Max</b>
<i>Praon yomenae</i>	81	44,76543	6,538868	32,00000	61,00000
<i>Praon sp.</i>	2	49,00000	0,000000	49,00000	49,00000
<i>Praon megourae</i>	3	48,33333	6,350853	41,00000	52,00000
<i>Praon longicorne</i>	48	49,18750	6,238713	39,00000	63,00000
<i>Praon volucre</i>	9	42,77778	4,841946	34,00000	50,00000
<i>Praon dorsale</i>	8	46,00000	6,654751	36,00000	55,00000
Sve grupe	151	46,24503	6,612077	32,00000	63,00000

<b>MBF<sub>1</sub></b>					
<b>Vrsta</b>	<b>N</b>	<b>Sr. Vrednost</b>	<b>Std. Dev.</b>	<b>Min</b>	<b>Max</b>
<i>Praon yomenae</i>	81	6.641975	1.510866	3.000000	9.00000
<i>Praon sp.</i>	2	5.000000	0.000000	5.000000	5.00000
<i>Praon megourae</i>	3	6.000000	1.000000	5.000000	7.00000
<i>Praon longicorne</i>	48	7.812500	1.496894	3.000000	9.00000
<i>Praon volucre</i>	9	5.777778	1.394433	4.000000	8.00000
<i>Praon dorsale</i>	8	6.750000	2.052873	4.000000	9.00000
Sve grupe	151	6.933775	1.635722	3.000000	9.00000

<b>MBF<sub>2</sub></b>					
<b>Vrsta</b>	<b>N</b>	<b>Sr. Vrednost</b>	<b>Std. Dev.</b>	<b>Min</b>	<b>Max</b>
<i>Praon yomenae</i>	81	6.358025	1.408090	3.000000	9.00000
<i>Praon sp.</i>	2	6.000000	0.000000	6.000000	6.00000
<i>Praon megourae</i>	3	7.333333	1.527525	6.000000	9.00000
<i>Praon longicorne</i>	48	7.604167	1.633943	3.000000	10.00000
<i>Praon volucre</i>	9	5.444444	1.333333	3.000000	7.00000
<i>Praon dorsale</i>	8	6.750000	1.488048	5.000000	8.00000
Sve grupe	151	6.735099	1.598758	3.000000	10.00000

<b>F<sub>1</sub>/F<sub>1w</sub></b>					
<b>Vrsta</b>	<b>N</b>	<b>Sr. Vrednost</b>	<b>Std. Dev.</b>	<b>Min</b>	<b>Max</b>
<i>Praon yomenae</i>	81	2,526914	0,399814	2,000000	5,000000
<i>Praon sp.</i>	2	3,000000	0,113137	2,920000	3,080000
<i>Praon megourae</i>	3	2,926667	0,359490	2,640000	3,330000
<i>Praon longicorne</i>	48	2,342292	0,307642	1,820000	3,200000
<i>Praon volucre</i>	9	2,766296	0,365363	2,266667	3,270000
<i>Praon dorsale</i>	8	2,437920	0,158173	2,222222	2,769231
Sve grupe	151	2,491987	0,380427	1,820000	5,000000

Tabela P3. Deskriptivna statistika svih karaktera po vrstama – mužjaci

<b>F<sub>2</sub>/F<sub>2w</sub></b>					
<b>Vrsta</b>	<b>N</b>	<b>Sr. Vrednost</b>	<b>Std. Dev.</b>	<b>Min</b>	<b>Max</b>
<i>Praon yomenae</i>	81	2,174198	0,273317	1,690000	3,400000
<i>Praon sp.</i>	2	2,230000	0,113137	2,150000	2,310000
<i>Praon megourae</i>	3	2,183333	0,127017	2,110000	2,330000
<i>Praon longicorne</i>	48	2,038958	0,275034	1,670000	3,380000
<i>Praon volucre</i>	9	2,389312	0,513077	1,880000	3,670000
<i>Praon dorsale</i>	8	2,127646	0,102595	2,000000	2,294118
Sve grupe	151	2,142483	0,293513	1,670000	3,670000

<b>F<sub>1</sub>/F<sub>2l</sub></b>					
<b>Vrsta</b>	<b>N</b>	<b>Sr. Vrednost</b>	<b>Std. Dev.</b>	<b>Min</b>	<b>Max</b>
<i>Praon yomenae</i>	81	1,128642	0,066984	0,970000	1,370000
<i>Praon sp.</i>	2	1,270000	0,056569	1,230000	1,310000
<i>Praon megourae</i>	3	1,176667	0,102144	1,060000	1,250000
<i>Praon longicorne</i>	48	1,125208	0,078686	0,980000	1,340000
<i>Praon volucre</i>	9	1,157603	0,072915	1,062500	1,300000
<i>Praon dorsale</i>	8	1,150919	0,071692	1,055556	1,285714
Sve grupe	151	1,133283	0,073405	0,970000	1,370000

<b>F<sub>1w</sub>/F<sub>2w</sub></b>					
<b>Vrsta</b>	<b>N</b>	<b>Sr. Vrednost</b>	<b>Std. Dev.</b>	<b>Min</b>	<b>Max</b>
<i>Praon yomenae</i>	81	0,975556	0,083516	0,790000	1,250000
<i>Praon sp.</i>	2	0,940000	0,028284	0,920000	0,960000
<i>Praon megourae</i>	3	0,876667	0,075719	0,790000	0,930000
<i>Praon longicorne</i>	48	0,980417	0,080872	0,840000	1,150000
<i>Praon volucre</i>	9	0,993333	0,104764	0,860000	1,220000
<i>Praon dorsale</i>	8	1,005536	0,066634	0,888889	1,076923
Sve grupe	151	0,977313	0,083231	0,790000	1,250000

<b>Ptl/Ptw</b>					
<b>Vrsta</b>	<b>N</b>	<b>Sr. Vrednost</b>	<b>Std. Dev.</b>	<b>Min</b>	<b>Max</b>
<i>Praon yomenae</i>	81	3,800617	0,439762	2,820000	5,080000
<i>Praon sp.</i>	2	3,385000	0,077782	3,330000	3,440000
<i>Praon megourae</i>	3	3,743333	0,336204	3,520000	4,130000
<i>Praon longicorne</i>	48	3,742292	0,425312	3,200000	5,130000
<i>Praon volucre</i>	9	3,647156	0,304541	3,210526	4,285714
<i>Praon dorsale</i>	8	3,982166	0,609830	3,333333	5,142857
Sve grupe	151	3,775906	0,435526	2,820000	5,142857



Tabela P3. Deskriptivna statistika svih karaktera po vrstama – mužjaci

<b>Ptl/Mtl</b>					
<b>Vrsta</b>	<b>N</b>	<b>Sr. Vrednost</b>	<b>Std. Dev.</b>	<b>Min</b>	<b>Max</b>
<i>Praon yomenae</i>	81	1,610864	0,236248	1,080000	2,130000
<i>Praon sp.</i>	2	1,775000	0,318198	1,550000	2,000000
<i>Praon megourae</i>	3	1,380000	0,036056	1,350000	1,420000
<i>Praon longicorne</i>	48	1,491458	0,250574	1,030000	2,120000
<i>Praon volucre</i>	9	1,682646	0,201593	1,418605	1,914286
<i>Praon dorsale</i>	8	1,528058	0,209588	1,193548	1,750000
Sve grupe	151	1,570386	0,243645	1,030000	2,130000

<b>Petl/Petw<sub>1</sub></b>					
<b>Vrsta</b>	<b>N</b>	<b>Sr. Vrednost</b>	<b>Std. Dev.</b>	<b>Min</b>	<b>Max</b>
<i>Praon yomenae</i>	81	1,305802	0,134396	1,000000	1,800000
<i>Praon sp.</i>	2	1,150000	0,000000	1,150000	1,150000
<i>Praon megourae</i>	3	1,113333	0,046188	1,060000	1,140000
<i>Praon longicorne</i>	48	1,415417	0,150855	0,910000	1,680000
<i>Praon volucre</i>	9	1,263638	0,083044	1,130000	1,423077
<i>Praon dorsale</i>	8	1,316382	0,184770	1,066667	1,700000
Sve grupe	151	1,332807	0,151793	0,910000	1,800000

<b>Petl/Petw<sub>2</sub></b>					
<b>Vrsta</b>	<b>N</b>	<b>Sr. Vrednost</b>	<b>Std. Dev.</b>	<b>Min</b>	<b>Max</b>
<i>Praon yomenae</i>	81	1,604321	0,167898	1,210000	2,000000
<i>Praon sp.</i>	2	1,215000	0,205061	1,070000	1,360000
<i>Praon megourae</i>	3	1,313333	0,140119	1,170000	1,450000
<i>Praon longicorne</i>	48	1,636875	0,163501	1,110000	1,920000
<i>Praon volucre</i>	9	1,462918	0,152467	1,130000	1,681818
<i>Praon dorsale</i>	8	1,556088	0,214356	1,142857	1,750000
Sve grupe	151	1,592748	0,180498	1,070000	2,000000

## 9. BIOGRAFIJA

Mr Ana S. Mitrovski Bogdanović rođena je 1979. godine u Kraljevu. Osnovnu školu i Gimnaziju završila je u Kragujevcu sa odličnim uspehom. Prirodno-matematički fakultet u Kragujevcu, studijska grupa Biologija, završila je 2003. godine sa prosečnom ocenom 9.93. Proglašena je za najboljeg studenta Univerziteta u Kragujevcu 2003. godine, od strane Ministarstva prosvete i sporta, a od strane Univerziteta u Kragujevcu za najboljeg diplomiranog studenta Prirodno-matematičkog fakulteta.

Magistrirala je 2007. godine na Prirodno-matematičkom fakultetu u Kragujevcu, smer Entomologija. Magistarski rad, posvećen istraživanju zemljišnih insekata, nagrađen je drugom nagradom Srpskog biološkog društva u Beogradu, kao jedan od tri najbolje ocenjena magistarska rada u toku 2006/2007. godine. Doktorske studije na Biološkom fakultetu u Beogradu, oblast Morfologija, sistematika i filogenija životinja, upisala je 2007. godine.

Radni odnos zasnovala je na Prirodno-matematičkom fakultetu u Kragujevcu 2003. godine u zvanju asistenta pripravnika za užu naučnu oblast Zoologija invertebrata. U zvanje asistenta za užu naučnu oblast Zoologija izabrana je 2008. godine.

Oblast naučno-istraživačkog rada Ane Mitrovski Bogdanović je taksonomska i filogenetska analiza parazitoida biljnih vašiju, tačnije kompleksa vrsta *Praon dorsaleyomenae* (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). Rezultate svog naučnog rada objavila je u četiri rada u međunarodnim časopisima sa ISI liste, četiri rada u nacionalnim časopisima, tri saopštenja na međunarodnim kongresima i skupovima i 8 saopštenja na nacionalnim skupovima. Od 2005. godine neprekidno je angažovana u realizaciji nacionalnih naučnih projekata (tri), a u periodu 2010-2012. godine i u realizaciji jednog projekta iz SCOPES programa.

Прилог 1.

## Изјава о ауторству

Потписани-а \_\_\_\_\_ мр Ана С. Митровски Богдановић \_\_\_\_\_

број индекса \_\_\_\_\_ ЈБ070003 \_\_\_\_\_

### Изјављујем

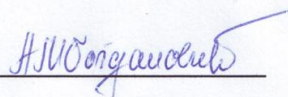
да је докторска дисертација под насловом

Молекуларна и морфолошка карактеризација врста из комплекса *Praon dorsale-yomenae* (Hymenoptera, Braconidae)

- резултат сопственог истраживачког рада,
- да предложена дисертација у целини ни у деловима није била предложена за добијање било које дипломе према студијским програмима других високошколских установа,
- да су резултати коректно наведени и
- да нисам кршио/ла ауторска права и користио интелектуалну својину других лица.

Потпис докторанда

У Београду, \_\_\_\_\_ 31.05.2012. \_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_  \_\_\_\_\_

Прилог 2.

## Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора мр Ана С. Митровски Богдановић

Број индекса ЈБ070003

Студијски програм Морфологија, систематика и филогенија животиња

Наслов рада Молекуларна и морфолошка карактеризација врста из комплекса *Praon dorsale-yomenae* (Hymenoptera, Braconidae)

Ментор проф. др Жељко Томановић, др Милана Митровић

Потписани/а мр Ана С. Митровски Богдановић

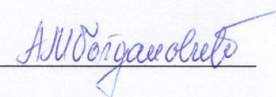
Изјављујем да је штампана верзија мог докторског рада истоветна електронској верзији коју сам предао/ла за објављивање на порталу **Дигиталног репозиторијума Универзитета у Београду**.

Дозвољавам да се објаве моји лични подаци везани за добијање академског звања доктора наука, као што су име и презиме, година и место рођења и датум одбране рада.

Ови лични подаци могу се објавити на мрежним страницама дигиталне библиотеке, у електронском каталогу и у публикацијама Универзитета у Београду.

Потпис докторанда

У Београду, 31.05.2012.





Прилог 3.

## Изјава о коришћењу

Овлашћујем Универзитетску библиотеку „Светозар Марковић“ да у Дигитални репозиторијум Универзитета у Београду унесе моју докторску дисертацију под насловом:

Молекуларна и морфолошка карактеризација врста из комплекса *Praon dorsale-yomenae* (Hymenoptera, Braconidae)

која је моје ауторско дело.

Дисертацију са свим прилозима предао/ла сам у електронском формату погодном за трајно архивирање.

Моју докторску дисертацију похрањену у Дигитални репозиторијум Универзитета у Београду могу да користе сви који поштују одредбе садржане у одабраном типу лиценце Креативне заједнице (Creative Commons) за коју сам се одлучио/ла.

1. Ауторство
2. Ауторство - некомерцијално
3. Ауторство – некомерцијално – без прераде
4. Ауторство – некомерцијално – делити под истим условима
5. Ауторство – без прераде
6. Ауторство – делити под истим условима

(Молимо да заокружите само једну од шест понуђених лиценци, кратак опис лиценци дат је на полеђини листа).

Потпис докторанда

У Београду, 31.05.2012.

ASU Origanolator

1. Ауторство - Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце, чак и у комерцијалне сврхе. Ово је најслободнија од свих лиценци.

2. Ауторство – некомерцијално. Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела.

3. Ауторство - некомерцијално – без прераде. Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела. У односу на све остале лиценце, овом лиценцом се ограничава највећи обим права коришћења дела.

4. Ауторство - некомерцијално – делити под истим условима. Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада.

5. Ауторство – без прераде. Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела.

6. Ауторство - делити под истим условима. Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада. Слична је софтверским лиценцама, односно лиценцама отвореног кода.