

**Taxonómiai és filogenetikai vizsgálatok
Palearktikus Charipinae
(Hymenoptera, Figitidae) fajokon**

Ph. D. értekezés

Fülöp Dávid

MTA-SZBK Genetikai Intézet

SZTE-TTIK Biológia Doktori iskola

2013

Szeged

Témavezető: Dr. Melika George

Belső konzulens: Dr. Péntes Zsolt

Tartalomjegyzék:

1. Bevezetés	3. oldal
2. Célkitűzések	5. oldal
3. Irodalmi áttekintés	6. oldal
3.1. Parazitoidok nevezéktana, definíciók	6. oldal
3.2. Charipinae (Cynipoidea: Figitidae) taxonómia	7. oldal
3.3. Morfológia	17. oldal
3.4. Életmód, biológia	21. oldal
4. Anyagok és módszerek	24. oldal
4.1. Mintavétel, határozás	24. oldal
4.2. Morfometria	25. oldal
4.3. Molekuláris filogenetika	26. oldal
4.4. Karakter térképezés	28. oldal
4.5. Morfológiai karakterek	29. oldal
5. Eredmények	34. oldal
5.1. Morfometria	34. oldal
5.2. Molekuláris filogenetika	39. oldal
5.2.1. Szekvenciák jellemzése	39. oldal
5.2.2. Filogenetikai módszerek	44. oldal
5.3. Karaktertérképezés	47. oldal
6. Diskusszió	56. oldal
6.1. Morfometria	56. oldal
6.2. Molekuláris filogenetika	57. oldal
6.3. Karaktertérképezés	58. oldal
7. Köszönetnyilvánítás	60. oldal
8. Irodalomjegyzék	61. oldal
9. Összefoglaló	75. oldal
10. Summary	78. oldal
11. Függelék	81. oldal

1. Bevezetés

Napjaink taxonómiája átalakulóban van. A régi, hagyományosan morfológiára, és palearktikus fajokra épülő rendszert felváltja, illetve kiegészíti a trópusokról az európai és észak-amerikai országok múzeumaiban dolgozó szakemberekhez áramló hatalmas anyag mennyisége, illetve a molekuláris biológia forradalma révén fejlődésnek indult molekuláris taxonómiai módszerek. A Polimeráz láncreakció automatizálásával, a szekvenáló technikák fejlődésével, illetve a kapott szekvenciák kiértékelésére és összehasonlításához használt módszerek fejlődésével különösen hasznos eszköz áll a bizonytalan rendszertani helyzetű csoportok rokonságának tisztázására.

Az egyik ilyen problémás csoport a gubacsdarázs-szerűek közé tartozó Charipinae alcsalád (Hymenoptera Cynipoidea Figitidae). Leírásuk óta helyzetük és nevük is többször változott. Ennek oka az állatok kis méretében, hiperparazitoid életmódjában, illetve az ennek köszönhető morfológiai egyszerűségükben rejlik. Az alcsaládot korábban 3 tribusra, Protocharipini, Charipini, Alloxystini bontották (Liu és mtsi, 2007). Az egykori Alloxystini tagjai levéltetű hiperparazitoidok a levéltetűvésző-fürkészek (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) és a tetűrontó-fürkészek (Hymenoptera: Chalcidoidea: Aphelinidae) alcsaládokon keresztül, míg az egykori Charipini nemzetség tagjai levélbolhák (Psyllidae) hiperparazitoidjai a szivárványfürkészek (Hymenoptera: Chalcidoidea: Encyrtidae) családján keresztül (Menke és Evenhuis, 1991). A Protocharipini egyetlen fajt tartalmaz a *Protocharips evenhuisi* Kovalev, 1994, mely a Santon emeletbeli Tajmír borostyánból ismert Jelenleg nyolc genus képviselői élnek (Carver, 1993; Ronquist, 1999; Paretas-Martínez és Pujade-Villar, 2006; Pujade-Villar és Paretas-Martínez, 2006; Ferrer-Suay és mtsi, 2012), az *Alloxysta* Förster, 1869 (kozmpolita), a *Phaenoglyphis* Förster, 1869 (kozmpolita) a monotipikus *Lytoxysta* Kieffer, 1909 (Észak-Amerika) és *Lobopterocharips* Paretas-Martínez és Pujade-Villar, 2007 (Nepál), *Dilyta* Förster, 1869 (kozmpolita), *Thoreauana* Girault, 1930 (Ausztrália), *Apocharips* Fergusson, 1986 (Európa és Afrika, Dél-Amerika) és *Dilapothor* Paretas-Martínez és Pujade-Villar, 2006 (Ausztrália).

Az alcsaládnak mintegy 288 leírt faja ismert, melyből jelenleg 175 valid (Ferrer-Suay és mtsi, 2013, 2012a, 2012b, Pujade-Villar és Ferrer-Suay, 2012, Fülöp és mtsi, 2013). A példányok meghatározására szolgáló utolsó összefoglaló művet 1910-ben publikálták (Dalla Torre és Kieffer, 1910). Ezt követően csak egy új fajokat felsoroló mű (Weld, 1952), illetve

kisebb földrajzi egységek faunáját feldolgozó közlemények születettek (Hellén, 1963; Belizin, 1966a; Ionescu, 1969; Kierych, 1979; Fergusson, 1986), kivételt csak Észak-Amerika (Andrews, 1978) és Ausztrália (Carver, 1992, 1993) képez. A fajok elkülönítését megnehezíti az a tény, hogy a régi fajleírások csak néhány, főleg színezetbeli karakteren alapulnak, melynek használhatósága erősen vitatott (Evenhuis, 1972; van Veen szóbeli közlés), illetve gyakran a típuspéldányok helye is ismeretlen. A jelenleg validnak tartott genusok Ferrer-Suay és munkatársai (2012) határozókulcsa alapján elkülöníthetők.

Az *Alloxysta* nem fajokra történő felosztására két fő koncepció létezik. Az egyik Fergusson nevéhez köthető mely leginkább tömeg gyűjtések során befogott múzeumi példányokon alapszik és kevés, nagy intraspecifikus variabilitású, széles gazdaspektrumú fajokat különít el (Fergusson, 1986). Míg a másik, az Evenhuis által alkalmazott, a gazdából kinevelt állatokon alapuló, mely szerint jóval több, egymástól nagyon nehezen elkülöníthető erősen gazdaspecifikus fajról van szó (Evenhuis, 1971, 1973, 1974, 1976; Evenhuis és Barbotim, 1977). A Palearktiszból jelenleg mintegy 79 faj ismert (Ferrer-Suay és mtsi, 2012, Fülöp és mtsi, 2013), gyakran csak a típuspéldány, vagy a fajleírás áll rendelkezésre. Az előforduló fajok száma ennek akár a kétszerese is lehet.

Életmódjuk miatt az ide tartozó állatok a biológiai védekezésben játszhatnak kulcsszerepet, mivel fontos mezőgazdasági kártevők természetes ellenségeinek parazitoidjai, így hatással lehetnek ezek populáció dinamikájára és hatékonyságára. A fajok biztos identifikálásából adódó probléma megnehezíti az ökológiai és biológiai védekezés orientált vizsgálatok eredményeinek értékelését. Így az ilyen téren való kutatások, és az eredményes biológiai védekezések tervezéséhez nélkülözhetetlen lenne a csoport alaposabb ismerete.

2. Célkitűzések

Munkámban célul tűztem ki az *Alloxysta* genus filogenetikai vizsgálatának a megalapozását. Ennek keretén belül, egy molekuláris alapon becsült filogenetikai fa segítségével az alcsalád és a genus fajainak rendszerezésében használt morfológiai karakterek, illetve többváltozós statisztikai módszerrel a fajok elkülönítésére leggyakrabban használt morfometriai bélyegek alkalmasságának a vizsgálatát, ezzel lehetővé téve egy szélesebb alapon nyugvó taxonómiai revíziót.

3. Irodalmi áttekintés

3.1. Parazitoidok nevezéktana, definíciók

Az életmód, valamint a fejlődés alapján elkülöníthetünk elsődleges/másodlagos-, endo/ekto-, magános/csoportos-, illetve koinobiont/idiobiont parazitoid csoportokat (Gauld és Bolton, 1988).

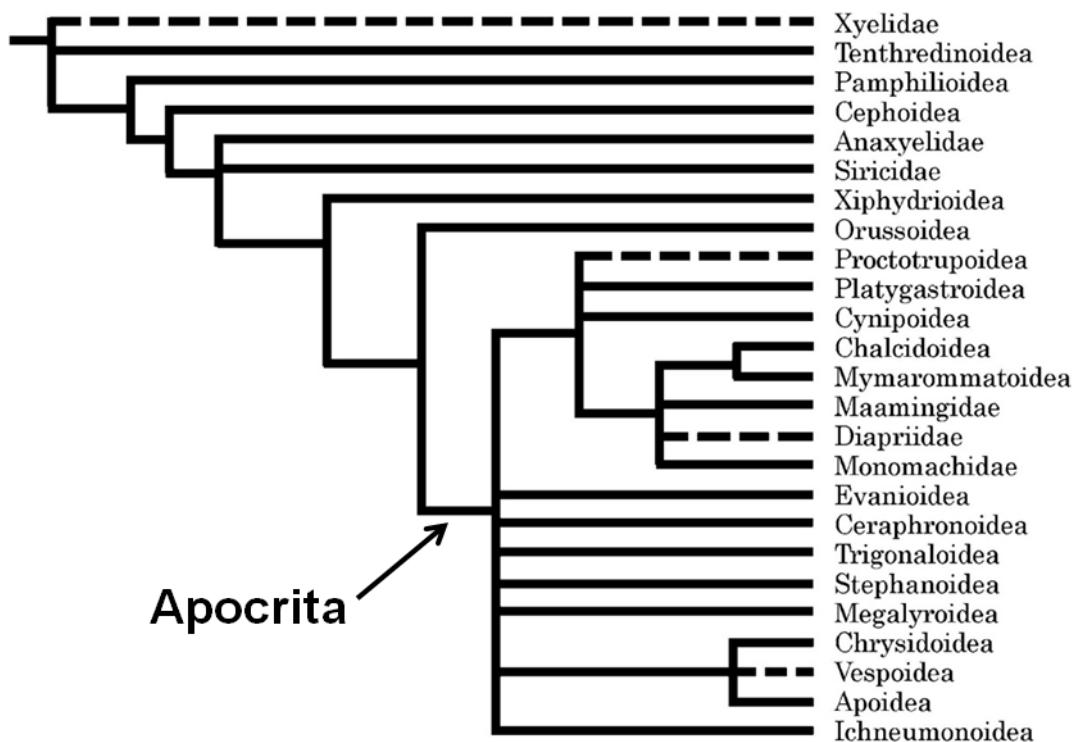
Elsődleges parazitoidokról akkor beszélünk, ha egyetlen gazda van, amely többnyire valamely fitofág rovar, a másodlagos vagy hiperparazitoidok pedig az elsődleges parazitoidokat támadják. Az utóbbin belül elkülöníthetünk fakultatív csoportokat melyek elsődleges parazitoidként is fejlődhetnek illetve obligát csoportokat, melyek kizárólag másodlagos parazitoidokként fejlődnek, valamint a másodlagos gazdát direkt illetve indirekt (az elsődleges gazdán keresztül) módon támadó csoportokat. Endoparazitoid csoportok a gazdán belül, míg az ektoparazitoidok a gazdán kívül fejlődnek. A koinobiont parazitoidok esetén a gazda fejlődése tovább folytatódik a parazitoiddal való fertőződés után, míg az idiobiont parazitoidok leállítják a gazda további fejlődését, paralizálják vagy megölik azt, és többnyire ektoparazitoidok. Arra is ismerünk példát, hogy a másodlagos hiperparazitoidban is fejlődnek bizonyos hártýásszárnyú taxonok, ekkor harmadlagos hiperparazitoidokról beszélünk.

Szuperparazitoid életmódról olyankor beszélünk, amikor egy gazdában több parazitoid fejlődik. Ez előállhat úgy, hogy többszörös fertőzés történik, vagy a lerakott egy darab pete osztódik, és így több utód kell ki.

A hiperparazitoid életmód három rovarrendben alakult ki. Legelterjedtebb a hártýásszárnyúak között, ahol egymástól függetlenül 17 családban jelent meg. Illetve néhány kétszárnyú, és bogárfaj életmódja is ide sorolható (Godfray, 1994). A vizsgált alcsalád a koinobiont endohiperparazitoidok közé tartozik.

3.2. Charipinae (Cynipoidea: Figitidae) taxonómia

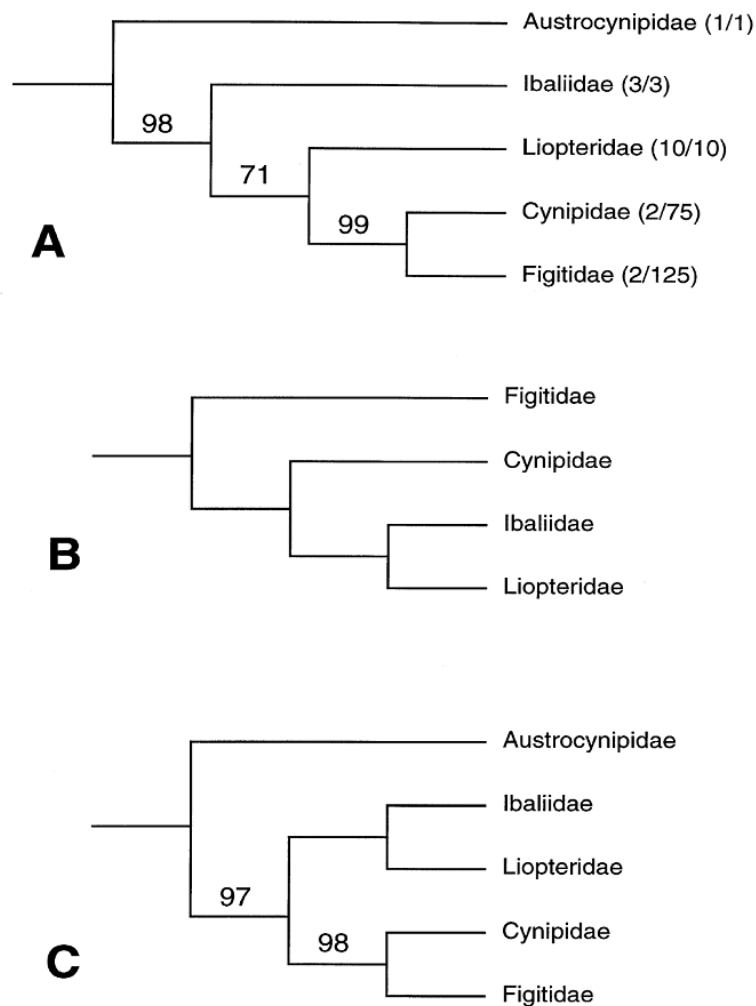
A gubacsdarázs-szerűek (Cynipoidea) a nyelespotrohúak (Apocrita) alrendbe tartoznak, melyre általánosan jellemző, hogy a potroh első szelvénye hozzánő a torhoz, mögötte viszont egy befűződés alakul ki. Mivel a szabad szemmel jól látható hármas testtagolódás így nem felel meg a rovaroknál megszokott tornak és potrohnak, elnevezésük közép-, illetve utótestre módosul. Maga az alrend monofiletikus, belső kapcsolatai viszont még bizonytalanok (1 ábra) és jelenleg is aktív kutatások tárgya (Königsmann, 1978; Rasnitsyn, 1988; Whitfield, 1992, 1998; Downton és Austin, 1994, 2001; Ronquist, 1999; Sharkey és Roy, 2002, Sharkey, 2007, Heraty és mtsi, 2011, Sharkey és mtsi 2011).



1. ábra A Hymenoptera (Hártyásszárnyúak) rend filogenetikai fája Sharkey, 2007 alapján. A szaggatott vonallal jelzett csoportok monofiletikus volta vitatott (Forrás: Sharkey, 2007).

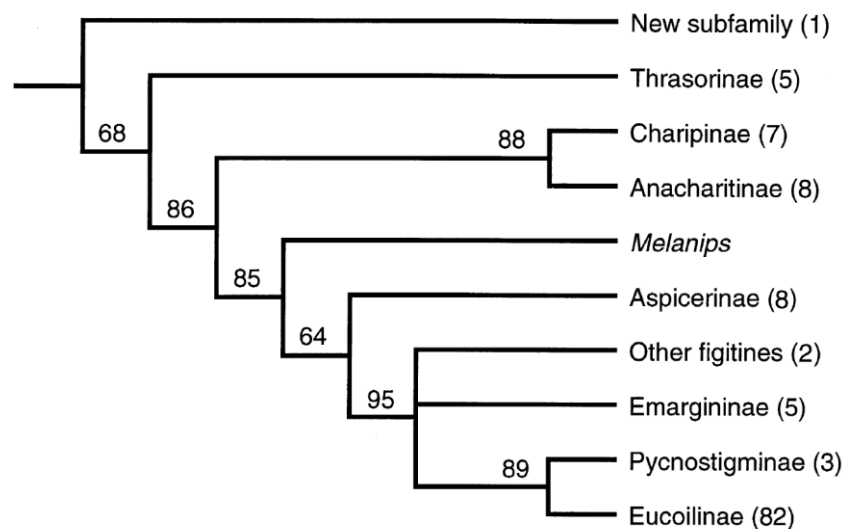
Mag a Cynipoidea családsorozat egy jól elkülönülő, életmódjában diverz csoport, melynek rokonsága egyelőre tisztázatlan, a legtöbb szerző a Proctotrupomorpha csoportba sorolja (Grimaldi és Engel, 2005, Heraty és mtsi, 2011). Bár a jelenleg ismert fajok száma

viszonylag alacsony, mintegy 3000 (Ronquist, 1999), egyes szerzők ennél jóval magasabb, több mint 20 ezres valós fajszámot becsülnek (Nordlander, 1984). Az ősbib típusok fában élősködő rovarlárva ectoparazitoidjai, mely a Parasitica plesiomorf bélyegének tekinthető (Grimaldi és Engel, 2005). A Figitidae család tagjai kétszárnyúak, recésszárnyúak vagy más gubacsdarazsak parazitoidjai, illetve levéltetű hiperparazitoidok, míg a Cynipidae családba tartozó fajok másodlagosan fitofágok, gubacsokat képeznek, vagy gubacsokban társbérleők (Ronquist, 1995, 1999; Ronquist és Nieves-Aldrey, 2001; Melika, 2006). Ez utóbbi két családot Ronquist (1995) „microcynipoid” névvel különíti el az ősbib típusú nagyobb termetű úgynevezett „macrocynipoid”-októl (2. ábra).

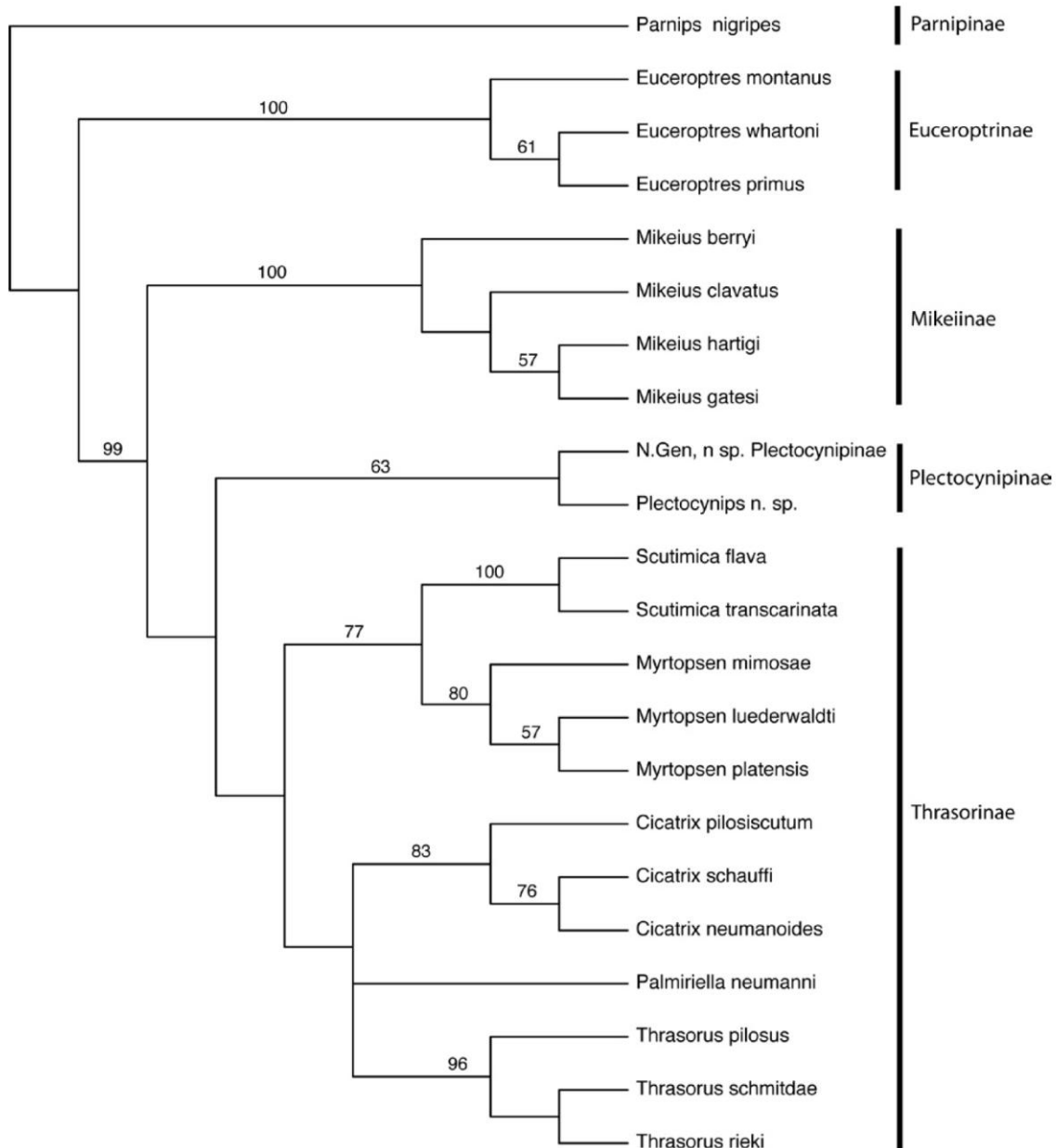


2. ábra A Cynipoidea családsorozat belső rokonsági kapcsolatai. A. Ronquist, 1995, zárójelben a tanulmányozott, valamint az ismert nemek száma; B. Rasnitsyn, 1988; C. Ronquist 1999, az ágakon a csoport támogatottsági (bootstrap) értékei láthatóak. (Forrás: Ronquist, 1999)

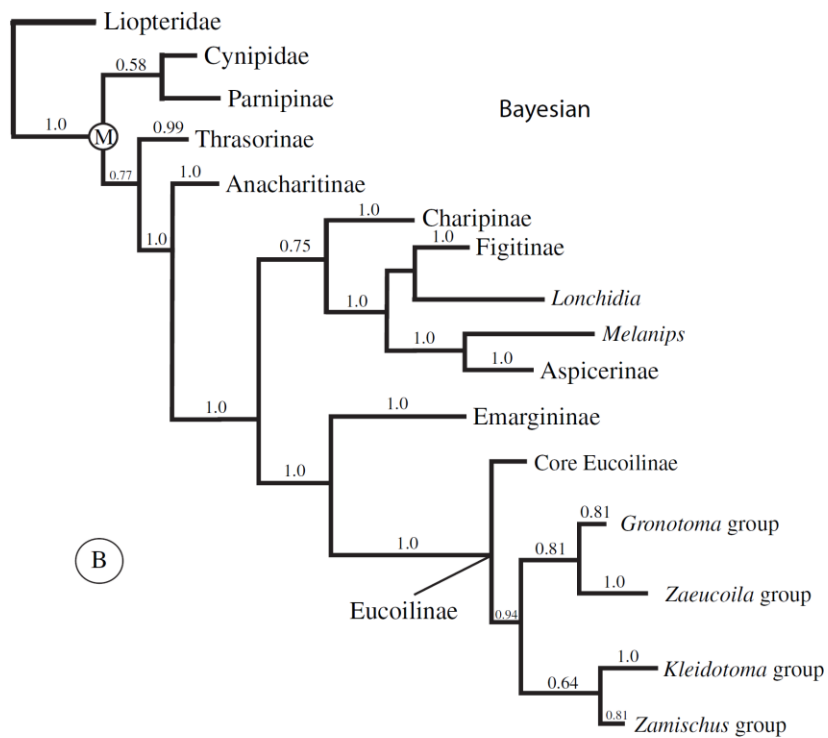
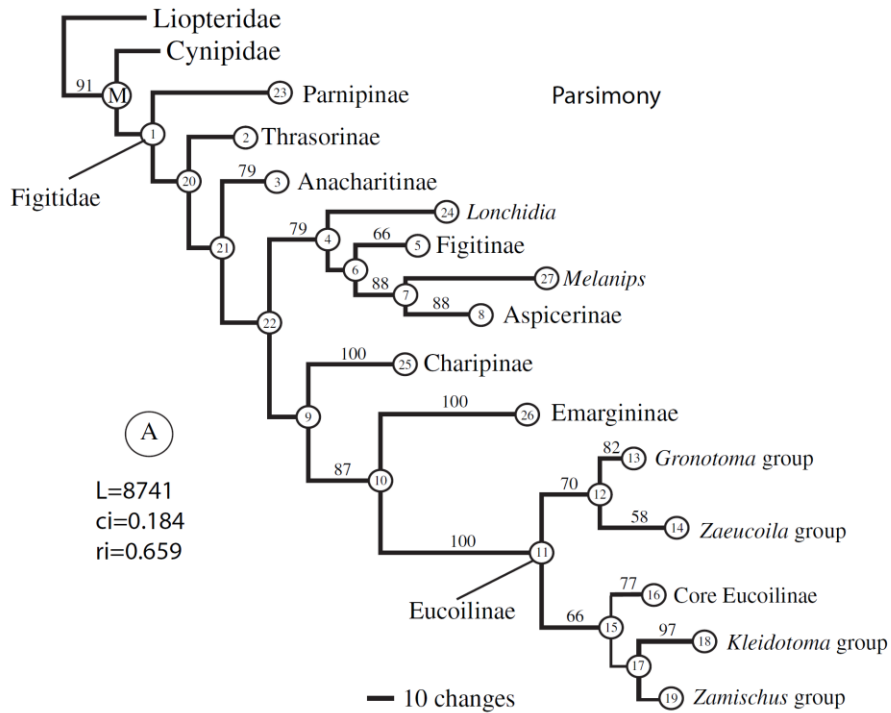
A Figitidae családot jelenleg 9 alcsalád alkotja (Buffington és mtsi, 2007; Ros-Farré és Pujade-Villar, 2007; Buffington és Liljeblad, 2008; Paretas-Martínez és mtsi, 2011). Az Aspicerinae, Eucoilinae, Figitinae alcsaládok fajai „magasabb rendű” legyek (Diptera: Schizophora) parazitoidjai (Weld, 1952; Ros-Farré és mtsi, 2000; Buffington, 2002). A kisebb alcsaládok közül a Parnipinae és Thrasorinae alcsaládok tagjai gubacsképző darazsakban élőködnek (Ronquist, 1999; Ronquist és Nieves-Aldrey, 2001), az Anacharitinae fajai recésszárnyúak (Neuroptera: Chrysopidae) elsődleges parazitoidjai (Weld, 1952; Miller és Lambdin, 1985); a Charipinae alcsaládot alkotó fajok Gyilkosfűrészekben (Hymenoptera: Braconidae), és Fémfűrész-szerűekben (Hymenoptera: Chalcidoidea) fejlődnek (Ronquist, 1999), míg az Emargininae és Pycnostigminae fajok gazdaviszonyai ismeretlenek (3. ábra). Az utóbbi pár évben a Thrasorinae alcsaládból 3 újabb alcsaládot különítettek el, a Plectocynipinae-t (Ros-Farré és Pujade-Villar 2007) az Euceroptrinae-t (Buffington és Liljeblad, 2008) és a Mikeiinae-t (Paretas-Martínez és mtsi, 2011) (4.ábra).



3. ábra A Figitidae család rokonsági kapcsolatai Ronquist, 1999 alapján. A zárójelekben az ismert nemek száma, míg fa ágain a bootstrap értékek szerepelnek.



4. ábra A Thrasorinae, Mikeiinae, Plectocynipinae és Euceroptrinae alcsalád kladogramja. Az ágakon látható számok bootstrap értékek. CI=0.58; RI=0.73; RC=0.43 (Strict consensus of 2 trees, L=190 (Forrás: Paretas-Martínez és mtsi, 2011)).



5. ábra A Figitidae család rokonsági kapcsolatai Buffington és munkatársai (2007) alapján. **A.** parszimónia; **B.** bayesi alapú analízis. Az ágakon látható számok a bootstrap értékeket (A) illetve a poszterior valószínűségeket (B) jelölik. Az A. ábrán látható vékonyabb vonallal jelölt ágak összeolvadnak a strict consensus fán.

A Charipinae alcsaládból egyetlen, a felső kréta santoni emeletéből (83.5–85.8 millió év) származó fosszília, a *Protocharips evenhuisi* Kovalev, 1994 ismert (Liu és mtsi, 2007). Ez nem meglepő, hiszen a családsorozat fossziliákban szegény, különösen a korai evolúciója kevésbé dokumentált (Grimaldi és Engel, 2005). Buffington és mtsi (2012) DNS alapú korbecsléssel mintegy 110 millió évre becsülték az alcsalád megjelenését, melyet jól egybeesőnek tartanak az elsődleges gazdák, a levéltetvek becsült megjelenésével (80- 150 millió év). Az analízisbe csak egyetlen egyedet vontak be (*Phaenoglyphis* sp.), így ez az adat, a szerzők szerint is, további megerősítést igényel, mivel a szubsztitúciós ráták becslése, akárcsak más statisztikai becslések esetében, nagyban függ az adatok minőségétől és mennyiségétől (Lanfear és mtsi, 2010).

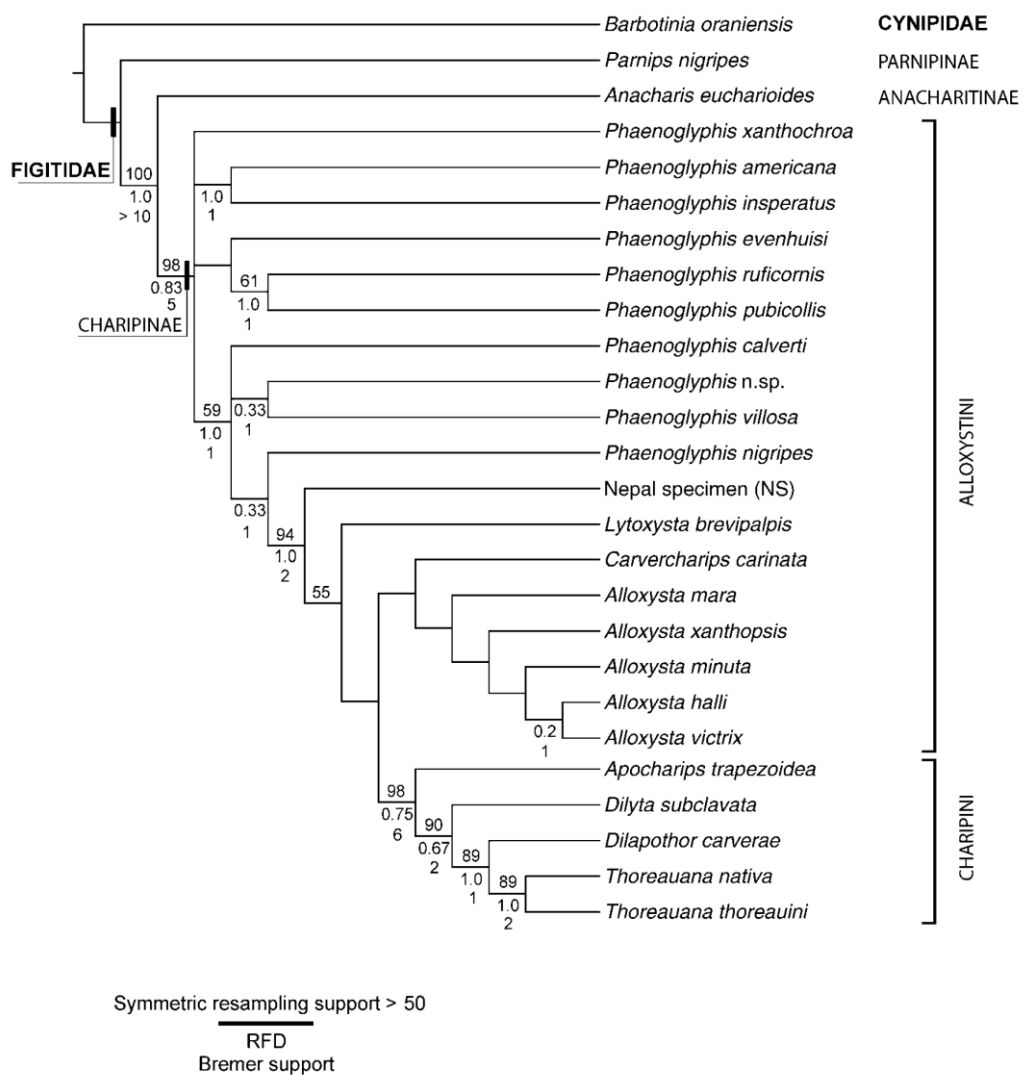
A Charipinae alcsalád besorolása sokáig problematikus volt. A régebbi szerzők a gubacsdarazsak (Cynipidae) alcsaládjának tekintették, miközben az alcsalád neve többször változott. Például Allotriinae (Förster, 1869), Alloxytinae (Hellén, 1963; Evenhuis, 1971, 1973, 1974, 1976; Evenhuis és Barbotin, 1977; Quinlan, 1978; Andrews, 1978) Charipinae (Dalla Torre és Kieffer, 1910; Weld, 1952; Ionescu, 1959, 1963, 1969; Quinlan, 1974).

Később, mint önálló család szerepeltek Charipidae (Watanbe, 1950; Kierych, 1979; Fergusson, 1986; Menke és Evenhuis, 1991; Carver, 1992) illetve Alloxytidae (Evenhuis és Barbotin, 1987) néven. Maga az alcsalád monofiletikus egységet alkot (Paretas-Martínez és mtsi, 2007a), bár rokonsági kapcsolatai tisztázatlanok. Egyes szerzők az Anacharitinae alcsaládot tartják testvér csoportnak (Ronquist, 1999) (3. ábra), míg mások eredményei ezt a nézetet nem támogatják, és a feltételezett rokonsági kapcsolatok módszerfüggőnek bizonyultak (Buffington és mtsi, 2007) (5. ábra). Buffington és mtsi (2012) legújabb, parszimónia alapú eredményei az Anacharitinae rokonságot valószínűsítik, bár alacsony támogatottsággal, illetve a bayesi alapú analízisben az alcsalád rokonsági kapcsolatai változtak a Parnipinae alcsalád bevonásával (Figitinae+Aspicerinae) illetve kihagyásával (Anacharitinae).

Genusokba történő besorolásra régebben a mesonotum barázdáit (notauli), szárnyhosszat, sugársejt nyitott/zárt állapotát, illetve subgenerikus különbségnek a scutellar fovae meglétét/hiányát használták. A taxonómiai problémák nem kizárólag a kevés, és gyakran alkalmatlan karakter alkalmazásából, hanem gyakran az ismeretlen típuslelőhelyekből fakadnak. Egy példa a problémákra a korábbi *Bothrioxysta* subgenus története. Kieffer (1902) különítette el az akkori *Allotria* genuson belül. A genus fajaira a mesopleurális barázda és a scutellar fovae megléte illetve a zárt sugársejt jellemző. Két már ismert faj mellett három ugyanekkor leírt fajt sorolt ide. A típusok vizsgálatokor viszont

kiderült, hogy mindhárom újonnan leírt fajnak nyitott a sugársejtje, és a megadott faji különbségek sem valósak. Jelenleg mindhárom fajt a *Phaenoglyphis villosa* (Hartig, 1841) szinonimjának tekintjük (Evenhuis és Barbotin, 1977). Tehát gyakorlatilag a régi határozók referencia gyűjtemények vagy a típusok ismerete nélkül csak nagyon nagy körültekintéssel alkalmazhatóak.

Paretas-Martínez és munkatársai (2007a) a korábbi tribusokat megszüntették, mert bár biológiailag jól megalapozottnak tűntek, de morfológiai alapon a beosztás megtartásával parafiletikus csoportok jönnek létre (6. ábra).



6. ábra A Charipinae alszalád morfológiai alapon feltételezett rokonsági kapcsolatai (forrás: Paretas-Martínez és mtsi, 2007)

Jelen dolgozat csak a korábbi *Alloxystini* tribusba tartozó fajokat tárgyalja, melyek a levéltetű parazitoid rendszerekben játszanak fontos szerepet, így az alcsaládban a leginkább ismerteknek számítanak. A gazdaszervezetek miatt legnagyobb diverzitásukat nem a trópusokon, hanem a mérsékelt klímán érik el.

Az utóbbi években az alábbi nemeket különítették el.

Alloxysta Förster 1869

Az egykori *Alloxystini*, és egyben az egész alcsalád fajokban leggazdagabb neme, körülbelül 110 fajjal, melyek közül mintegy 80 a Palearktiszban is előfordul. Egyben a legtöbb taxonómiai probléma is ehhez a genushoz köthető, melyek egy széleskörű molekuláris és morfológiai alapú revízió nélkül jelenleg nagyon nehezen megoldhatónak tűnnek.

(*Carvercharips* Kovalev, 1995) = *Alloxysta* Förster, 1869

Korábban monotipikus, csak Ausztráliából ismert genus. A faj leírásakor még az *Alloxysta* genusba tartozott (Carver, 1992), de a szerző már ekkor jelezte, hogy genus szintű elkülönítése esetleg indokolt lehet. A javasolt bélyegek alapján Kovalev (1995) írta le, mint önálló nemet. Diagnosztikai karakterek a lateral pronotal carinae, a posterior mesoscutellar area megléte, a mesoscutellum posterior longitudinal carinae-ja, és a hátrafelé távolodó lateral propodeal carinae. Paretas-Martínez és munkatársai szerint (2007a) az *Alloxysta* nemmel monofiletikus, bár gyengén támogatott kládot alkot. A pronotum, illetve a mesoscutellum karakterei valószínűleg egy folyamatos állapotsort tükröznek, melynek jelenleg nem minden állapota ismert, de ennek ellenére filogenetikailag nem tekinthetőek informatívnak. Bár a malar sulcus hiánya megmaradt különbségnek, ezen tulajdonság homopláziára hajlamos volta miatt, az *Alloxysta* genus szinonimja lett. Az adatmátrix alapján, a fenti karakterek mellett, a pronotal plate anterior részén található posterolateral tooth-like section és a process behind the submedian pronotal impression hiánya, illetve a metascutellumon található ventral impressed area szinten autapomorfia az *Alloxysta carinata* Carver, 1992 fajra nézve és így a korábbi *Carvercharips* genusra nézve is. Ugyanakkor nem tesznek említést a lateral propodeal carinae külső szegélyének speciális lefutásáról a subaxillular bar posterior carinae valamint a posterior mesoscutellar area meglétéről.

Fülöp és munkatársai 2013-ban jeleztek egy tudományra új fajt az *Alloxysta chinensis* Fülöp et Mikó, 2013-t Ázsiából, mely az *Alloxysta carinata*-val az alábbi apomorf karakterekben osztozik:

- A process behind the submedian pronotal impression (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0001762) hiánya
- A posterolateral tooth-like section of the anterior part of the pronotal plate (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0001851) hiánya
- nagyon erősen fejlett pronotal carina (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0001031), mely egy jól látható lemezt alkot
- a posterior mesoscutellar (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000574) area morfológiája
- a subaxillar bar posterior carinae-jának megléte (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0001857)
- nagyon rövid és keskeny metascutellum (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000625)
- illetve a lateral propodeal carina (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000486) oldalsó részének alakja

Ezen karakterek alapján lehetséges, hogy az *A. carinata* és az *A. chinensis* egy jól elhatárolódó külön kládot alkot az *Alloxysta* genuson kívül, de ennek bizonyítása további vizsgálatokat igényel. Mindenesetre a korábbi *Carvercharips* genus taxonómiai helyzete nem tekinthető véglegesen tisztázottnak.

Phaenoglyphis Förster, 1869

Paretas-Martínez és mtsi (2007a) szerint parafiletikus nem (Az elkülönítésre szolgáló diagnosztikai karakter a mesopleuronon (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000566) található transverse mesopleural furrow (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0001205) megléte. Mintegy 31 faj sorolható ide (Ferrer-Suay és mtsi, 2012a).

(*Hemicrisis* Förster, 1869)

Monotipikus genus. Többször szinonimizálták és többször visszaállították az önállóságát. Jelenleg a *Phaenoglyphis* Förster, 1869 szinonimája (Pujade-Villar és Paretas-Martínez, 2006)

Lytoxysta Kieffer, 1909

Genus szintű önállóságát a mesopleural triangle hiánya

(http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000562), a fej alakja, a speciális szárnyerezet (R1 és Rs csak az eredésnél figyelhető meg) (12. ábra), illetve a vélhetően másodlagos szkulptúra megléte határozza meg. Jelenleg egy faj ismert Észak-Amerikából a *Lytoxysta brevialpis* Kieffer, 1909.

Lobopterocharips Paretas-Martínez & Pujade-Villar, 2007

Monotipikus genus, melynek csak a típuspéldánya ismert Nepálból. Autapomorfiák az apikális részen kikanyarított első szárny, illetve a serleg alakú pedicel (7. ábra P) (Paretas-Martínez és mtsi, 2007b).

A taxonómiai problémák okai nemcsak az egyedek kis mérete, és leegyszerűsödött morfológiája, hanem gyakran az is, hogy csak egy példány, vagy csak az egyik ivar ismert. Ezen felül a faji diagnózisok gyakran hiányosak, illetve a régebbi leírások nem elégségesek a biztos faji elkülönítésre.

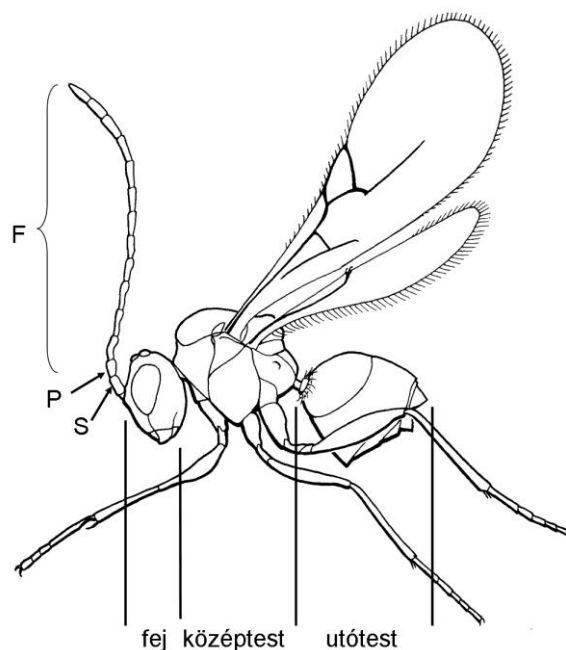
A fajhatárok meghatározására több álláspont létezik. A két legmarkánsabb a Fergusson és az Evenhuis nevével fémjelzett látásmód. A többi, gyakorlatilag az e kettő közötti skálán helyezhető el. Fergusson (1986) néhány nagyon variábilis, széles gazdaspektrumú fajt különít el, míg Evenhuis (1971, 1973, 1974, 1976; Evenhuis és Barbotin, 1988) sok, egymástól alig különböző nagyon gazdaspecifikus faj megkülönböztetését tartja indokoltnak. Egyes szerzők (Müller és mtsi, 1999) ezt annak tulajdonítják, hogy a két szakember eltérő módon gyűjtött anyagon dolgozott. Fergusson a londoni Natural History Museum anyagát dolgozta fel, amelyet főként fűhálózással illetve tömeges gyűjtésekkel hozták létre, míg Evenhuis főként saját maga által a gazdából kitenyésztett példányokkal dolgozott.

Egy angliai hosszú távú kísérletben a szűkebb gazdaspektrumú fajkonceptiót támasztották alá. Viszont a fajok azonosításában rejlő nehézségek miatt jó néhány faji szinten említett taxon csak kódnevet kapott (Müller és mtsi, 1999, van Veen 1999) faji hovatartozásuk mind a mai napig bizonytalan (van Veen szóbeli közlés, Imperial College, Silwood Park). Így bár Nagy Britannia és ezen belül Anglia faunája a legjobban kutatottak közé tartozik (Cameron, 1879, 1883, 1884, 1886, 1887, 1888, 1889, 1890; Fergusson, 1986; van Veen, 1999) még ezen a földrajzi területen dolgozóknak is számos problémával kell számolniuk.

A csoport hazai ismertségére jellemző, hogy a magyarországi levéltetvekről szóló könyv parazitoidokról szóló fejezetében (Thúróczy, 2005) említés sem esik róluk, mindamelllett létezik magyar elnevezésük, hamis gubacsdarazsak (Móczár, 1969, 1990), amely sajnos az időközben bekövetkezett rendszertani változások okán nem túl szerencsés. A Magyar Természettudományi Múzeum Állattárában mintegy száz meghatározatlan példány található. Vizsgálataink előtt öt faj előfordulása volt ismert az ország területéről (Fülöp és mtsi, 2010) Ezek közül az *Alloxysta albosignata* Kieffer, 1902 tipikus példája az alcsalád taxonómiai revíziójának nehézségére. A faj Magyarországról került leírásra, de csak a típuspéldány ismert, melynek lelőhelye ismeretlen. A további két *Alloxysta* faj adatai száz évek, egy faj a Lund University gyűjteményében található a webes katalógus alapján illetve a *P. villosa* fajt Pujade-Villar és munkatársai (2007) jelezték hazánkból (Fülöp és mtsi, 2010). Magyarországon 11 faj előfordulási adatai ismertek (Fülöp és mtsi, 2010), az előforduló fajok száma ennek valószínűleg a többszöröse.

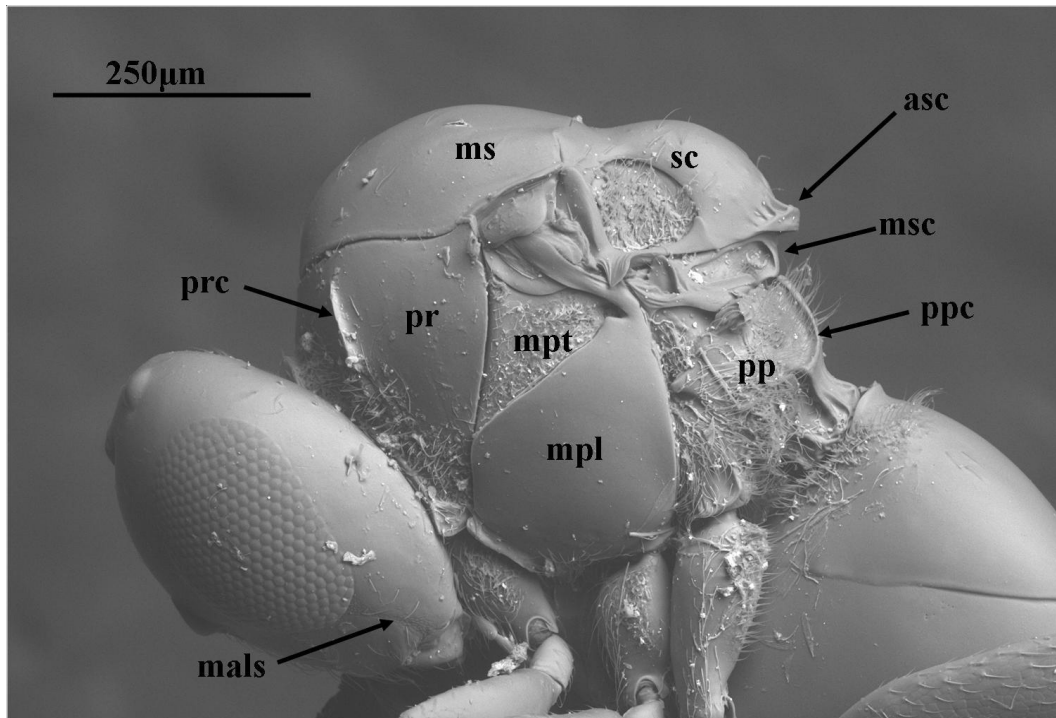
3.3. Morfológia

A dolgozatban szereplő morfológiai nevezéktan alapjául (7-12. ábrák) Ronquist és Nordlander munkája (1989), illetve a Hymenoptera Anatomy Ontology (HAO, Yoder és mtsi, 2010) weblap szolgált (<http://glossary.hymao.org/projects/32/public/ontology/>). Bár a HAO nomenklátúra a magyar nyelvű irodalomban ez idáig nem volt használatos, szerepeltetése azért indokolt, mert így az itt használt morfológiai terminusok egyértelműen összevethetőek a külföldi szakirodalommal.



7. ábra *Alloxysta* sp. habitus. Rövidítések F: flagellum, S: scapus, P: pedicel. (Forrás: Gaulet és Hubert, 1993)

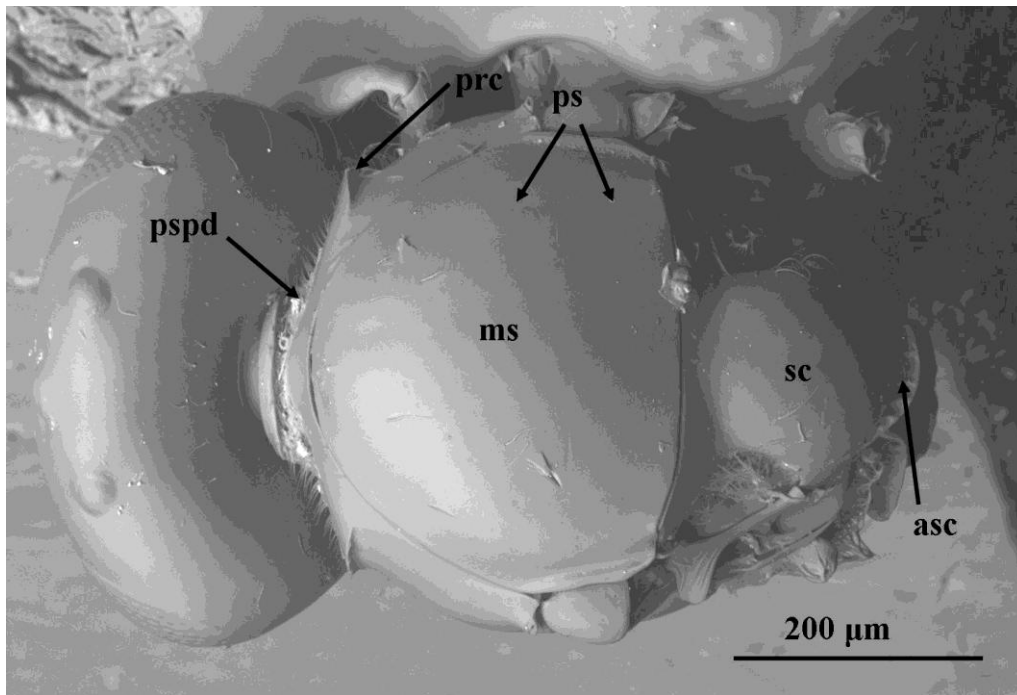
Az egyedek morfológiáját a leegyszerűsödés jellemzi. Ennek okát sokan a parazitoid életmódban illetve a kis méretben látják (Gaulet és Hubert, 1993). A nem letisztázott fajhatárok tovább nehezítik a kérdés eldöntését, nagyon kevés adatunk van arról, hogy a morfológiai különbségek intra- vagy interspecifikusak. Az intraspecifikus variabilitást a *Phaenoglyphis villosa* (Hartig, 1841) fajon Pujade-Villar és munkatársai (2007) vizsgálták. Ez egy kozmopolita faj, melynek több gazdája is ismert (Evenhuis és Barbotin, 1977; Andrews, 1978; Carver, 1992). Maga a genus az a család többi tagjától könnyen elkülöníthető a mesopleuronon található transverse mesopleural furrow (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0001205) alapján. Maga a faj pedig a nyitott sugársejt (R) alapján különíthető el. A szinonimok és a névkombinációk száma rendkívül magas.



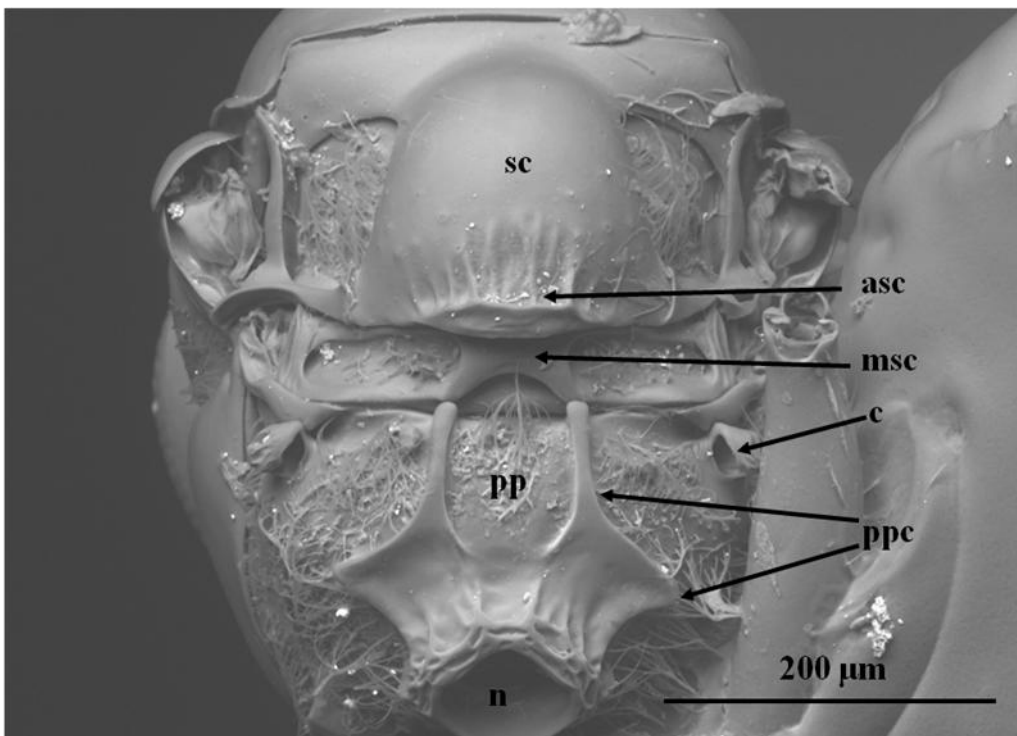
8. ábra *Alloxysta* faj oldalról. Rövidítések: asc: apex of scutellum, mals: malar sulcus, mpl: mesopleuron, mpt: mesopleural triangle, ms: mesoscutum, msc: metascutellum, sc: scutellum, pp: propodeum, ppc: propodeal carina, pr: pronotum, prc: pronotal carina.

A vizsgálatok során kiderült, hogy a korábban egyes szerzők által faji szintű elkülönítésre használt morfológiai karakterek, úgymint a csápostor ízeinek aránya, a test színezete, a scutellar foveae (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000916) alakja, a propodeal carina alakja, a sugársejt nagysága, illetve a hímek esetében az első csápostor íz (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0001148) alakja erősen variábilisak, és semmiféle faji elkülönítésre nem alkalmazhatóak. A különbségek egymástól függetlenül variálnak és kombinálódnak, valamint semmiféle földrajzi tendencia nem figyelhető meg, így a meglévő jelentős morfológiai különbségek ellenére faji szintű elkülönítés nem lehetséges.

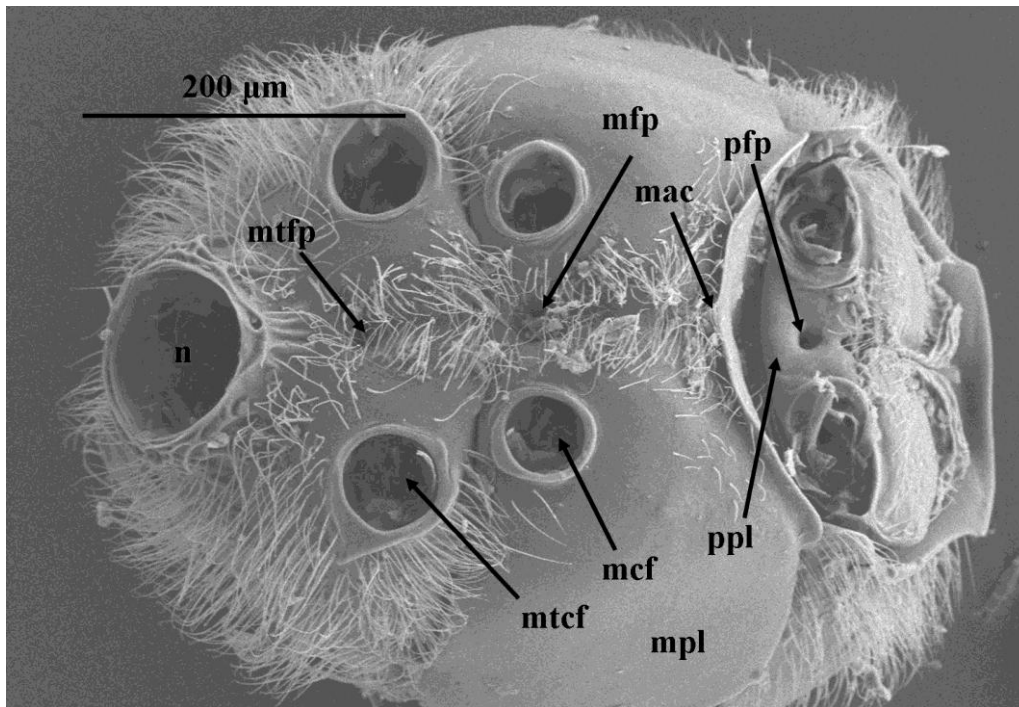
A test színezete korábban széleskörűen használt karakter volt. A régebbi fajleírások gyakran erre koncentrálnak. A probléma abban rejlik, hogy a színezet nem túl változatos, az állatok tárolása során ezek a színek változhatnak, ivaronként változhat, illetve a különböző generációk eltérő színűek lehetnek (van Veen szóbeli közlés). Az *Alloxysta victrix* faj esetében egyes szerzők szerint a szín a gazda nagyságával is összefüggésben lehet (van Veen és mtsi, 2003). A szárnyak szerkezetéből adódó nagy állandóságú színmintázatok (WIPs) (Shevstova és mtsi, 2011) mindkét szárny felületén megfigyelhetőek az *Alloxysta* genusban, az alcsalád egyéb képviselőiről egyelőre nincsenek információk (Buffington és Sandler, 2012).



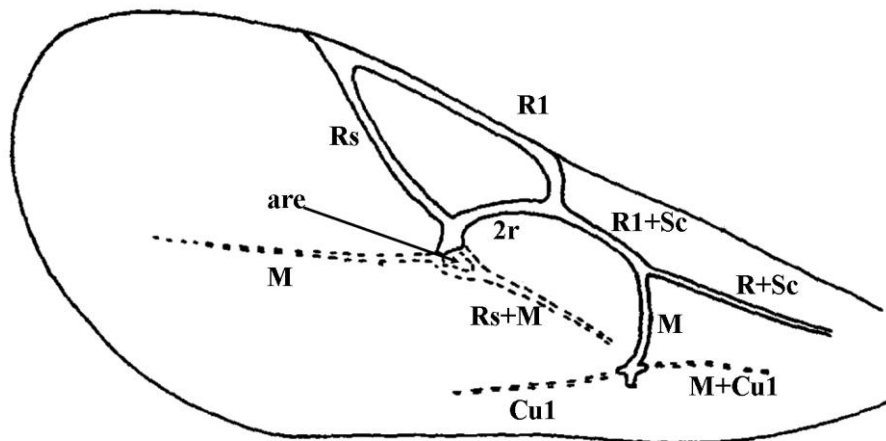
9. ábra *Alloxysta* faj felülről. Rövidítések: asc: apex of scutellum, ms: mesoscutum, msc: metascutellum, sc: scutellum, ps: parapsidal signum, pspd: processes behind submedian pronotal depression (pronotum submedian mélyedése mögötti fogszerű kinövés), prc: pronotal carina



10. ábra *Alloxysta* faj oldalról. Rövidítések: asc: apex of scutellum, c: calyptra, msc: metascutellum, n: nucha, sc: scutellum, pp: propodeum, ppc: propodeal carinae.



11. ábra *Alloxysta* faj alulról. Rövidítések: n: nucha, mac: median acetabular carina, mcf: mesocoxal foramina, mfp: mesofurcal pit, mpl: mesopleuron, mtcf: metacoxal foramina, mtfp: metafurcal pit, pfp: profurcal pit, ppl: propleuron.



12. ábra Charipinae faj elülső szárnya. (Fergusson, 1986 alapján módosítva).

A szárnyak hossza korábban a genusok elkülönítésére szolgált. Hellén (1963) jelezte, hogy ezek a karakterek ilyen elkülönítésre nem alkalmasak, de Fergusson (1986) mint fontos faji határozó bélyeget alkalmazta. Angliai vizsgálatokból, mely során laborkörülmények közötti tenyésztési kísérlet, scanning elektronmikroszkópos és DNS alapú vizsgálatok is

szerepeltek, kiderült, hogy a Fergusson által 2 fajnak tartott rövidszárnyú fajcsoport valójában 5 fajra különíthető el. Ezek közül négyben szárnydimorfizmus figyelhető meg, nemcsak az ivarok között, hanem esetlegesen ivaron belül is (van Veen, 1992).

A szárnyerek hossza, a sugársejt mérete, illetve a csápízek aránya szintén gyakran használt karakter, bár több szerző is jelzi (pl. Fergusson, 1986), hogy ezek gyakran a testmérettel függenek össze, így nagyon óvatosan kell őket kezelni.

3.4. Biológia

Az alcsaládhoz tartozó egyedek gyűjtésére a más csoportokban általánosan használt egyelő módszer a kis méret miatt csak ritkán, illetve korlátozottan használható. A tömeges gyűjtési módok közül a fűhálózás, sárga tálcspadázás, valamint a Malaise csapdázás is jó eredményt adhat, bár e két utóbbinál ügyelni kell a gyakori ürítésekre, amennyiben a kapott anyagból DNS-t is akarunk kivonni. Az így kapott fajok gazdaspektrumát viszont csak közvetve tudjuk tanulmányozni a mintában található esetleges gazdafajok meghatározásával. Talán a leghasznosabb gyűjtési mód a gazdaszervezetekből való kinevelés. Ehhez az elsődleges gazdák kolóniáját gazdanövénnyel együtt begyűjtve megfelelő körülmények között tárolhatjuk, és a kikelő parazitoidokat begyűjthetjük. Az esetleges ragadozókat (recésszárnyúak, katicabogarak) előzetesen természetesen el kell távolítani. A gyűjtési módokról részletes ismertetőt Andrews (1978) ad az észak-amerikai fajokról írt monográfiájában.

Más csoportoknál gyakran igénybe vett múzeumi gyűjtemények az alcsalád esetében kevésbé jöhetnek szóba, mivel az állatok kisméretűek, nem feltűnő színezetűek illetve specialisták hiánya miatt a gyűjtők részéről alig kapott figyelmet, így csak csekély számban találhatóak gyűjteményekben és múzeumokban.

A levéltetű hiperparazitoid rendszerek a nagy gazdasági jelentőségük miatt az egyik legjobban tanulmányozottak közé tartoznak. A taxonómiai bizonytalanságok miatt viszont az eredmények egymásnak ellentmondóak vagy nehezen értelmezhetőek.

A vizsgált csoport a koinobiont endohiperparazitoidok közé tartozik. A nőtény a petét az elsődleges parazitoidba helyezi, maga a tojás viszont csak azután indul fejlődésnek, hogy a gazda elpusztította a levéltetvet, és bebábozódott. A megfelelő gazda kiválasztása a csáp, illetve a tojócső segítségével történik. A gazdaspecifitásra több egymásnak ellentmondó

irodalmi adat is létezik. A különbségek gyakran a faj-meghatározási problémákra vezethetőek vissza. Gutierrez (1970a, 1970b, 1970c, 1970d) illetve Gutierrez van den Bosch (1970a, 1970b) kimutatta, hogy az *Alloxysta victrix* (Westwood, 1833) képes a különböző gazdák közt különbséget tenni, bár ennek a fajnak az egyik legnagyobb az ismert gazdaspektruma (Fergusson, 1986; van Veen és mtsi, 2003).

A levéltetvek elsődleges parazitoidjai két nagy csoportba sorolhatóak: Aphidiidae (Ichneumonoidea) és Aphelinidae (Chalcidoidea). A lerakott petéből kikelő lárva a fejlődése során megöli a gazdát. A negyedik stádiumú lárva egy kokont szőve a gazda belsejében bebábozódik, ekkor a gazda kültakarója és színe megváltozik, úgynevezett múmiává alakul, mely alapján az elsődleges parazitoid genus szintig meghatározható. Ezután a darázs a gazda dorzális részén egy kerek nyílást készít, melyen át távozik. A Charipinae alcsalád levéltetű hiperparazitoidjai, a korábbi *Alloxystini* nemzetség az első stádiumú másodlagos gazdát parazitálják, a kikelő lárvák pedig annak belsejében táplálkoznak. A talán legtöbbet tanulmányozott *Alloxysta victrix* (Westwood, 1833) esetében a fejlődés körülbelül 19 napig tart (Sullivan, 1987). Ezután az elsődleges gazda dorzális részén, egy kerek nyílást készítve távozik.

A biológiai védekezésben játszott szerepük a fentiek miatt bizonytalan. Abban a legtöbb szerző egyetért, hogy legjobb a hiperparazitoid fajok behurcolását elkerülni (Sullivan, 1987).

4. Anyag és módszer

4.1. Mintavétel, határozás

A vizsgálatokban használt egyedek terepi gyűjtésekből, illetve az alábbi múzeumokból és gyűjteményekből származnak kölcsönzés révén: National Museum of Natural History (Naturalis) (Leiden, the Netherland, Evenhuis collection, kurátor Kees van Achterberg), Zoological Museum Amsterdam (Amsterdam, kurátor Mr. H. de Jong); Natural History Museum in Oslo (Norway, kurátor G. Söli); Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Brussel, Belgium, kurátor M Peeters és P. Grootaert); Natural History Museum (London, UK, kurátor Dr. Gavin Broad); Dr. Juli Pujade-Villar magángyűjteménye (Universitat de Barcelona. Facultat de Biologia, Departament de Biologia Animal).

Az *Alloxysta* genus genetikai és morfológiai vizsgálatához használt példányok Nyugat-Magyarországról, illetve Délkelet-Magyarországról származnak fűhálós, illetve sárga tálcsapdás gyűjtésekből. Külső csoportként *Phaenoglyphis* fajokat használtunk. A kiválogatott példányokat a további feldolgozásig -20°C -on tároltuk.

A morfometriai vizsgálatba csak az *Alloxysta* genus egyedei kerültek be, mivel a kérdésünk az volt, hogy a főként Hellén (1963), illetve Andrews (1978) által a fajok elkülönítésére használt karakterek alkalmasak-e az általunk molekuláris alapon kapott 28S D2 illetve citokróm-oxidáz (COI) kládok elkülönítésére, illetve a fajcsoportokon belül esetleges fajok elkülönítésére.

A dolgozatban használt fajcsoport nevek megállapításakor a szűkebb, Fergusson-féle fajmegközelítést alkalmaztuk. Három fő karakter, a propodeal carinae, a pronotal carinae megléte és a sugársejt (R) zárt/nyitott állapota alapján csoportokat különítettünk el. Mivel előzetes eredményeink azt sugallták, hogy molekuláris alapon ennél részletesebb felbontást fogunk kapni, a rendelkezésemre álló határozók (Dalla Torre és Kieffer, 1910; Hellén, 1963; Fergusson, 1986; van Veen, 1999), illetve a kölcsönzött határozott példányok alapján ahol lehetséges volt faji szintű megjelölést használtam (*Alloxysta citripes* (Thomson, 1862), *Alloxysta obscurata* (Hartig, 1840), *Alloxysta minuta* (Zetterstedt, 1838), *Alloxysta brevis* (Thomson 1862)). Az egyértelműen fajhoz, vagy fajcsoporthoz nem kapcsolható egyedek egyedi kóddal szerepelnek, pl.: AT41, ACS04.

A „fuscicornis-victrix” csoport gyakorlatilag megfelel a Fergusson-féle *A. victrix* fajnak. Jellemző rájuk, a zárt R sejt, a propodeal carinae hiánya, és a pronotal carinae megléte. A csoporton belül a fő elkülönítő karakterek a csápízek aránya, illetve színezetbeli eltérések. A „fulviceps” csoportra a nyitott R, a propodeal és a pronotal carinae megléte a jellemző. Nagyon variábilis csoport, magának az *A. fulviceps* (Curtis, 1838) fajnak több mint 10 szinonimája volt. Pujade és munkatársai (2011) megvizsgálták a faj lektotípusát és felfedezték, hogy az helytelenül került előzőleg kijelölésre, mivel az eredeti leírás nem illik rá, így új neolektotípust jelöltek ki. Vizsgálataiból kiderült, hogy az adott fajra a zárt R sejt jellemző, és az *A. victrix* szinonimája, míg az addig az *A. fulviceps* szinonimájának számító taxonokat ismét faji rangra emelték. Mivel az általam feldogozott anyagban a testtájak színei már nem azonosíthatóak, így az általam ide sorolt fajok sem azonosíthatóak a határozók alapján, ezért a „fulviceps” csoport név használatánál maradok, de az így jelölt taxonok morfológiailag nem felelnek meg az *A. fulviceps* jelenlegi értelmezésének.

4.2. Morfometria

A folytonos változók, mint a szárnyerek hossza és a csápízek mérete, elemzésére főkomponens analízist (PCA) használtam, mivel a minták nem voltak a priori csoportokra osztva (Podani, 1997). A fenetikus módszereket sok kritika érte és éri a taxonómiában, de annak eldöntésére, hogy az adott minta egy, vagy több fajba tartozik, alkalmasak lehetnek (Quicke, 1993). A nagyobb kládok, „fajcsoportok” esetén a teljes adatsort felhasználtam, míg a kládokon belüli elkülönülés vizsgálata során csak az adott kládba, „fuscicornis-victrix” illetve „fulviceps” csoportba tartozó egyedek adatain végeztem el a kiértékelést.

Morfológiai bélyegek esetén a főkomponens analízis első tengelye gyakran a mérettel van összefüggésben még az adatok normalizálása után is, így taxonómiai vizsgálatok esetén gyakran a második, illetve a harmadik tengely az informatívabb (Quicke, 1993).

Az előzetes morfológiai vizsgálatokhoz a pásztázó elektronmikroszkópos (SEM) képek a Magyar Természettudományi Múzeum Növénytárában, illetve a SZTE-TTIK Alkalmazott és Környezeti Kémiai Tanszékén készültek. A morfometriai adatok felvétele Prinsloo (1980) módszerével készült Kanada balzsamos preparátumokról metszetmikroszkópon történt. A példányok jobb oldalán lévő képleteket mértem le. Kivételt képeztek azok az egyedek, amelyek aszimmetrikusak voltak, ebben az esetben mindkét oldal

lemérésre került. A morfometriai elemzést a PAST v. 1.94b programmal végeztem (Hammer és mtsi, 2001).

4.3. Molekuláris filogenetika

Az ízeltlábúak körében DNS alapú vizsgálatokban a leggyakrabban használt régiók közé tartozik a mitokondriális citokróm-oxidáz I alegysége (COXI, COI) illetve a magi 28S riboszomális DNS D2 régiója (28S D2) (Caterino és mtsi, 2000). Mi is ezeket a markereket választottuk, mivel ezekkel nyílt módunk eredményeinket másokéval összevetni.

Valamennyi egyed utótestéből DNS-t vontunk ki az irodalomból ismert chelex protokollt (Buffington és mtsi, 2007) követve némi módosítással. A 37°C-os vízfürdőben egységesen 30 percet álltak a minták, illetve a proteínáz-K emésztés egész estén át (overnight) zajlott. A fennmaradó részeket pedig morfológiai vizsgálatokra használtuk. Minden olyan egyedből felszaporítottuk a COI és a 28S D2 régiót, amelyeket el tudtunk különíteni a többitől, ügyelve arra, hogy amennyiben lehetséges az egyes morfotípusokból több példányunk is legyen. Az utótestből történő DNS izolálással ugyan karaktereket veszítettünk, de a megfelelő mennyiségű és minőségű templát kinyerése az állatok kis mérete miatt az alcsaládban, az egyébként a gubacsdarázs-szerűek között bevált lábból történő izolálás esetén problémás volt. A különböző fajértelmezési illetve határozási problémák miatt a GenBank adatbázisból (Benson és mtsi, 2005) csak azon szekvenciákat vontuk be az elemzésbe melyek nem voltak faji szinten meghatározva (COI: DQ012618.1; D2:DQ012577.1, AY675706.1, AY675705.1), hogy az elétérő fajértelmezésekből eredő hatást kiküszöböljük. A GenBank-ben található többi COI szekvenciát (AY675849.1, AY675850.1) azért hagytuk ki, mivel az általunk felszaporított szakasszal csak egy rövidebb szakaszon fedtek át, így jelentős információvesztéssel kellett volna számolnunk.

A COI 658 bázispárnyi szakaszának a felszaporítására az általánosan használt HCO-2198 5'-TAACTTCAGGGTGACCAAAAATCA-3' és LCO-1490 5'-GGTCAACAATCATAAAGATATTGG-3' (Folmer és mtsi, 1994), míg a 28SD2 régió 565 bázispárnyi szakaszához a D2F 5'-CGTGTTGCTTGATAGTGCAGC-3' és D2R 5'-TCAAGACGGGTCCTGAAAGT-3' primereket (Hancock és mtsi, 1988) használtuk polimeráz láncreakcióban (PCR). Egy PCR reakció 1 µl templát DNS-t, 2,5 µl 10X Taq puffert (Fermentas), 2 µl MgCl₂-t (25 mM, Fermentas), 0,5 µl dNTP-t (10 mM, Fermentas),

0.3 µl forward és 0.3 µl reverse primert (10 pM), 0.2 µl Taq polimerázt (5u/µl, Fermentas) tartalmazott 25 µl végtérfogatra kiegészítve desztillált vízzel. A PCR reakciók elvégzésére PTC-200 DNA Engine (MJ Research) készüléket használtunk egy tipikus program a következő lépésekből állt: 1x 94°C 2 perc; ezután 35 ciklus denaturáció 94°C 30 másodperc, lánchosszabodás 50°C (COI) vagy 45°C-on (D2) 1 perc, 72°C-on 1 perc 30 másodpercig; és végső lépésként 10 perc 72°C-on. A PCR termékeket ezután 1%-os TAE gélen futtattuk meg. A termékeket a gélből nyertük ki Ultrafree-DA gel extraction kit (Millipore, Billerica, Massachusetts) segítségével. A szekvenálást mindkét irányból elvégeztük ABI Prism 3100 Genetic Analyzer szekvenátoron (Applied Biosystems, Foster City, California) ABI BIGDYE v3.1 Terminator Sequencing technológiát alkalmazva.

A COI szakaszok illesztését Promals programmal végeztük (Pei és Grishin NV., 2007; <http://prodata.swmed.edu/promals/promals.ph> Pei és mtsi, 2007) (Appendix B.). Az illesztés után a szakaszt fehérjékre fordítottuk le a gerinctelen mitokondriális kódtáblát alkalmazva, hogy ellenőrizzük, hogy kódoló szakaszt szaporítottunk-e fel. A kodon pozíciók szaturációját DAMBE (Xia és Xie, 2001) programmal Xia és mtsi (2003) és Xia és Lemmey (2009) alapján ellenőriztük. A szekvencia leíró statisztikák illetve a genetikai távolságok számítása MEGA5 szoftverrel (Tamura és mtsi, 2011) készültek.

A 28S D2 régió illesztése kézzel történt a másodlagos szerkezetre való tekintettel (Kjer, 2004; Kjer és mtsi, 2007, Gillespie és mtsi, 2005), a jRNA projekt által javasolt módszerrel (<http://hymenoptera.tamu.edu/rna/doc.php>) (Yoder és Gillespie, 2004). Szerkezeteket az mfold webszerver (<http://mfold.rna.albany.edu/?q=mfold>) (Zuker, 2003) segítségével prediktáltuk. A kapott eredményeket összevetettük a jRNA honlapon található publikált szerkezetekkel, majd a honlap útmutatásait követve a szükséges részeket tovább módosítottuk (Appendix C). Erre azért volt szükség, mert a szerkezet prediktáló algoritmusok nem mindig prediktálják a pontos struktúrát, eredményük viszont ellenőrizhető a kompenzációs báziscserék megkeresésével.

A nem egyértelműen illeszthető régiókat kivágtuk a szekvenciákból. Ezek olyan régiók, ahol több egyednél gap található. Mivel a variábilis helyek túlnyomó többsége is az ilyen régiókban foglalt helyett ezért az információvesztés elkerülése érdekében a gap-ek kódolásra kerültek a „simple gap coding” módszerrel (Simmons és Ochoterena, 2000) a Fastgap programmal (Borchsenius, 2009). Az elemzésben a szakasoknak megfelelően ezeket a restrikciós mintázatokhoz hasonló módon vettük figyelembe.

A filogenetikai rekonstrukció során használt evolúciós modellek becslése MrModeltest 2.3 (Nylander, 2004) illetve jModelTest 0.1.1 (Guindon és Gascuel, 2003, Posada, 2008)

programokkal történt. Az adatokra legjobban illeszkedő modellek kiválasztásnál az AIC értékeket vettük figyelembe. A használt modellek a D2 régiók esetén F81+G (loop) doublet (stem) a COI régiók esetén GTR+I+G (teljes) HKY+I (1. és 2. kodon) GTR+G (3. kodon) voltak.

A filogenetikai analízist neighbour-joining, maximum likelihood és Bayes módszerekkel végeztük a MEGA3 (Kumar és mtsi, 2004), a PhyML v3.0 (Guindon és Gascuel, 2003), és a MrBayes 3.1.2 (Ronquist és Huelsenbeck, 2003) szoftverek segítségével. A különféle módszerek hasonló eredményeket adtak, így jelen dolgozatban csak a MrBayes program eredményeit mutatom be. A partícionált analízishez szintén a MrBayes programot alkalmaztuk. A futtatások a BioHPC internetes szolgáltatás segítségével történtek (<http://cbsuapps.tc.cornell.edu/mrbayes.aspx>) (Bukowski és mtsi, 2010).

A partícionált elemzésben az alapértelmezett priorokat használtuk, a partíciók (28S D2: stem, loop, gap; COI: 1., 2., 3. kodon pozíció) paramétereit függetlennek vettük, 2 független futtatást végeztünk 4 párhuzamos láncsal melyeket 20 millió generációig futattunk, minden ezrediket mintázva. A PSRF (potential scale reduction factor) értéke 1.000 és 1.005 között variált, az eltérések szórása 0.015 alatt maradt. A Markov láncok konvergenciája kielégítő volt. A kapott fákat a FigTree v. 1.3.1 (Rambaut, 2006-2009) programmal szerkesztettük.

4.4. Karakter térképezés

A morfológiai karakterek vizsgálatát azonos egyedeken végeztük, mint a DNS vizsgálatokat, így nem állt fent az esetleges faji hovatartozási, illetve határozási hibák problémája. Különböző DNS szekvenciákra kapott filogenetikai fán, feltételezve, hogy ez a csoportok leszármazási kapcsolatait tükrözi, megvizsgáltuk a morfológiai karakterek eloszlását.

Egyrészt a karakterek változatossága függhet a környezettől, illetve korrelálhat más karakterekkel. Másrészt a filogenetikai fán való térképezésük is problémás lehet. Alapvetően háromféle módszer terjedt el ennek kivitelezésére a parszimónia, a likelihood illetve a bayes-i alapú megközelítés (Ronquist, 2004).

4.5. Morfológiai karakterek

Morfológiai bélyegeket az alcsalád (Paretas-Martínez és mtsi, 2007), és a szűkebb rokonság (Buffington és mtsi, 2007) filogenetikáját tárgyaló, illetve taxonómiai cikkekből választottuk ki. Mintegy 39 karaktert vizsgáltunk, a karakter állapotok szintén az idézet cikkekből származnak. Római számmal jelöltük mindazokat a karaktereket melyekről publikációkból tudtuk, hogy az *Alloxysta* genuson belül variálnak. Az arab számmal jelöltük azokat a karaktereket, melyeket esetleg variábilisnak gondoltunk a rokon csoportok vagy az előzetes morfológiai vizsgálatok alapján.

A vizsgálatba bevont karakterek:

- I. Az anterior ocellus (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000526) relatív helyzete: (0) a hátsó pontszemekhez közel, az elülső pontszem hátsó szegélye a hátulsó pontszemek elülső szegélyét összekötő képzeletbeli vonal mögött vagy azzal egy vonalban helyezkedik el; (1) a hátsó pontszemektől távolabb helyezkedik el, jól láthatóan távolabb a hátsó pontszemek elülső szegélyétől (Buffington és mtsi,2007).
- II. A fej (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000397) alakja előlnézetben: (0) kerek, a magassága és a szélessége körülbelül megegyezik; (1) hosszúkás, magasabb, mint széles; (2) háromszögletű (Buffington és mtsi,2007).
Megjegyzés: Valójában nincs háromszögletű fej, ha a fejet a rágokkal együtt vesszük akkor esetleg háromszögletű, de maga a fej „trapezoid”.
- III. Anterior tentorial pit-ek (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000126) közötti távolság (0) rövidebb, mint a tentorial pit és a clypeus (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000212) ventrális szegélye közötti távolság; (1) hosszabb, mint a tentorial pit és a clypeus ventrális szegélye közötti távolság (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
- IV. Malar sulcus (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000504): (0) hiányzik; (1) megvan. (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
- V. Benyomat a hypostoma (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000411) alsó szegélyénél: (0) hiányzik; (1) megvan (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).

- VI. A palpus maxillaris (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000515) utolsó ízének relatív hossza: (0) több mint 1.5-ször hosszabb az előző ízénél; (1) 1-1.5-ször olyan hosszú; (2) rövidebb, mint az előző íz (Buffington és mtsi, 2007).
- VII. Pedicel (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000706) (7. ábra P) (nőstény): (0) kerekded; (1) hosszabb, mint széles, de kisebb, mint az első flagellomer íz; (2) hosszabb, mint széles és jóval hosszabb, mint az első flagellomer; (3) serleg alakú (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
- VIII. Az első flagellomer (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0001148) alakja (hím): (0) egyszerű; (1) kikanyarított vagy görbült; (2) kiemelkedő púppal (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
- IX. A második flagellomer (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0001883) alakja (hím): (0) egyszerű; (1) kikanyarított vagy görbült (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
- X. A harmadik flagellomer (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0001895) alakja (hím): (0) egyszerű; (1) kikanyarított vagy görbült (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
- XI. A második flagellomer (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0001883) hossza (hím): (0) rövidebb, mint az első flagellomer; (1) hosszabb, mint az első flagellomer (Buffington és mtsi, 2007).
- XII. Pronotal carina (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0001031): (0) hiányzik; (1) rövid, nem hosszabb, mint a pronotum anteriomedián része; (2) hosszú, hosszabb, mint a pronotum anteriomedián része; (3) nagyon nagy, egy jól kivehető pronotal plate-et formáz (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
- XIII. Processes behind submedian pronotal depression (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0001762) (pronotum submedian mélyedése mögötti fogszerű kinövés): (0) nagy, jól látható subpronotal plate-et alkot; (1) kicsi, csak egy enyhe hajlat, vagy pontszerű kinövés jelzi; (2) hiányzik (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
- XIV. Apex of scutellum (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000574) (scutellum csúcsa): (0) sima, vagy csak a scutellum többi részéhez hasonló struktúrával rendelkezik; (1) a csúcson bordázott, többé-kevésbé jelzett és megnyúlt; (2) a csúcs mindkét oldalán szimmetrikus bordákkal, magán a csúcson carina nélkül; (3) kinyúló lapos felülettel (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).

- XV. Propodeal carina (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000864): (0) jelen van (a következő karakter különböző állapotaiban); (1) Hiányzik; (2) a teljes propodeum szabálytalan bordákkal (csak az *Anacharis eucharoides* (Dalman, 1818) esetében fordul elő) (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
- XVI. A propodeal carina (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000864) alakja: (0) keskeny és teljes; (1) széles és teljes; (2) egy lemezt alakít ki; (3) rövid vagy nem teljes (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
- XVII. Lateral propodeal carina (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000486): (0) eléri a nucha-t (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000651); (1) jól láthatóan a nucha felett végződik (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
- XVIII. R1 ér (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000888) (12. ábra): (0) folyamatos az anterior szegélyen, eléri az Rs eret (sugár sejt zárt); (1) folytatódik az anterior szegélyen, de nem éri el az Rs eret (sugár sejt félig nyitott); (2) eléri az anterior szegélyt, de azon nem folytatódik (sugár sejt nyitott); (3) nem teljes, nem éri el az anterior szegélyt (sugár sejt nem teljes) (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
- XIX. Rs ér (12. ábra): (0) teljes; (1) nem teljes (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
- XX. Rs ér (12. ábra) alakja: (0) nem párhuzamos az R1 érrel; (1) párhuzamos az R1 érrel (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
- XXI. M, Cu1a és M+Cu1a erek (12. ábra): (0) megvannak; (1) hiányoznak (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
- 1 Transfacial line: (0) 1-1,25-ször hosszabb, mint a szem magassága; (1) rövidebb, mint a szem magassága; (2) több mint 1,75-ször hosszabb, mint a szem magassága. A transfacial line a szemek közti távolság az csápok eredésének (toruli) a magasságában mérve (Paretas-Martínez és mtsi, 2007). Megjegyzés: A transfacial distance helyesebb.
 - 2 A szemek relatív helyzete: (0) közel a pontszemekhez, az összetett szem és az állkapocs ízesülése közti távolság valamint a posterior ocellus és az összetett szemek közti távolság hányadosa 1.2; (1) eltávolodva az ocellus-tól, hányados <1.2 (Buffington és mtsi, 2007).
 - 3 A toruli (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0001022) relatív helyzete: (0) közel a pontszemekhez; az antennal foramen belső szegélyének és a clypeus ventralis szegélyének vertikális távolságának és a csápok eredésének az anterior ocellustól

- mért vertikális távolságának a hányadosa < 2.0 ; (1) átmeneti, hányados $2.0-4.0$; (2) távol a pontszemekről, hányados > 4.0 (Buffington és mtsi, 2007).
- 4 Hypostoma (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000411): (0) megnyúlt, bazális szélessége rövidebb, mint a maximális magassága; (1) háromszögletű, bazális szélessége azonos vagy nagyobb, mint a maximális magassága (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
 - 5 Postgenal bridge (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000777) hossza: (0) nagyon rövid, az occipital foramen (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000347) és a hypostoma csaknem összeér; (1) rövidebb, mint a vertex (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0001077) és az occipital foramen közötti távolság; (2) hosszabb, mint a vertex és az occipital foramen közötti távolság (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
 - 6 A posterior tentorial pit-ek (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000768) hosszanti tengelyének iránya: (0) vertikális; (1) ferde (Buffington és mtsi, 2007).
 - 7 A palpus labialis (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000450) első ízének alakja: (0) rövid, az apikális íznél rövidebb, vagy vele azonos hosszúságú; (1) hosszú, hosszabb, mint az apikális íz (Buffington és mtsi, 2007)
 - 8 Pronotum (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000853) szőrözöttsége (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
 - 9 Scutum (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0001676) szőrözöttsége: parapsidal signum (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000694) és a notaulus (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000647) sertesorral jelzett (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
 - 10 Medial acetabular carina (11. ábra mac): (0) hosszú, az acetabulum (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000294) - procoxal foramina távolságnak több mint a feléig ér; (1) nagyon rövid, csak az acetabulum mellett látható (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
 - 11 Metafurcal pit (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000594): (0) anterior, metacoxal foramina-k között helyezkedik el; (1) posterior, a metacoxal foramina-k hátsó szegélyénél vagy e mögött helyezkedik el (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
 - 12 Metacoxal foramina: (0) a köztük levő távolság nagyobb, mint a mesocoxal foramina-k között; (1) a köztük lévő távolság körülbelül megegyezik a mesocoxal foramina-k közötti távolsággal (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).

- 13 Mesofurcal pit (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000549) helyzete: (0) posterior, mesocoxal foramina középpontjával egy vonalban helyezkedik el; (1) anterior, mesocoxal foramina anterior szegélyével egy vonalban helyezkedik el; (2) hiányzik (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
- 14 Mesosubpleuron (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0001710) hossza (acetabulum-mesocoxal foramina közötti távolság): (0) >1.9-szer hosszabb, mint a középső csípők távolsága; (1) 1.1-1.5-ször hosszabb, mint a középső csípők távolsága (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
- 15 Rs+M vein (12. ábra): (0) az M ér közepének az irányába mutat; (1) az M ér posterior végének az irányába mutat; (2) hiányzik (Paretas-Martínez és mtsi, 2007).
- 16 Metacoxal foramen alakja: (0) kerek; (1) megnyúlt (Buffington és mtsi, 2007)
- 17 Calyptra (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0001942): (0) hiányzik; (1) megvan (Buffington és mtsi, 2007).
- 18 Petiolar (http://purl.obolibrary.org/obo/HAO_0000020) foramen szerkezete: (0) anterior elhelyezkedésű, a metacoxa-hoz közeli, a foramen ventrális irányú; (1) a metacoxa-tól távolabb, a foramen ventrális irányú; (2) a metacoxa-tól távolabb, a foramen posterior irányú (Buffington és mtsi, 2007).

A karakterek térképezését a kombinált bayes-i törzsfán a Mesquite v. 2.72 program csomag (Maddison és Maddison, 2009) StochChar programjával (Maddison és Maddison, 2006) végeztük. Likelihood-alapú módszert használtunk és Mk1 ("Markov k-state 1 parameter") modellt, melyben az 1 paraméter a változás rátája és minden változás valószínűsége azonos (Lewis, 2001).

5. Eredmények

5.1. Morfometria

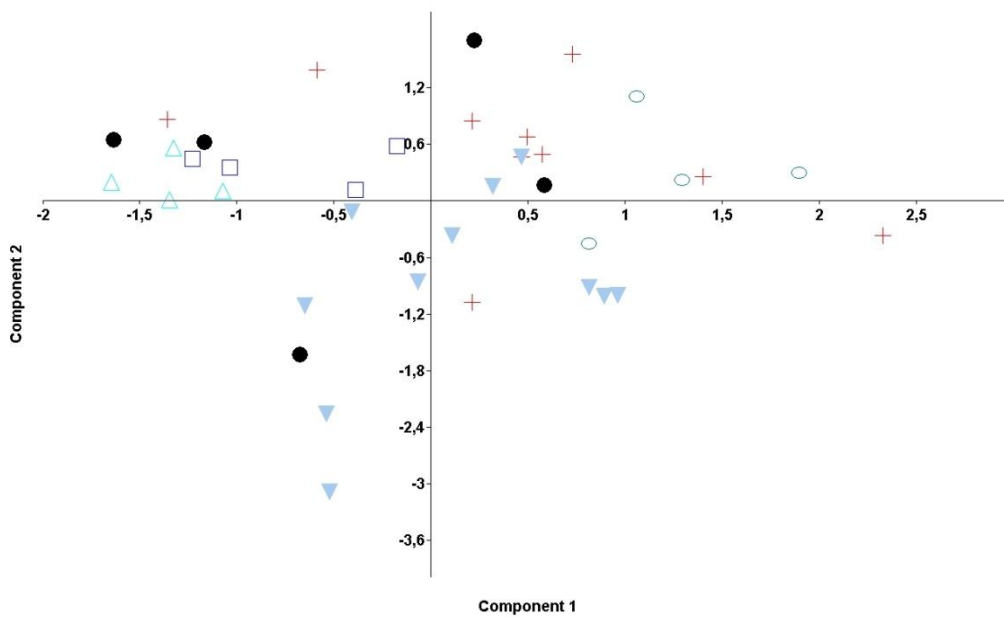
Összesen 50 egyed morfometriai adatait mértem le. Csápízek esetén, az eltérő csápíz számok miatt, csak nőtény egyedek (39) kerültek kiértékelésre. A hímek a kis egyedszám (4) miatt nem kerültek kiértékelésre. A hiányos adatokkal rendelkező példányokat is kihagytuk a kiértékelésből. A „fulviceps” fajcsoportba 12, míg a „fuscicornis-victrix” fajcsoportba 11 egyed tartozott.

A morfometriai vizsgálatokba bevont *Alloxysta* egyedeken aszimmetria volt megfigyelhető a szárny ereit illetően. Az AT53 jelzésű a „citripes” csoportba tartozó egyed jobb oldali sugársejtje (R) nyitott, míg a bal oldali zárt volt. Az AT 80 jelzésű „fulviceps” 2 csoportba tartozó egyednél szintén aszimmetrikus fejlettségű szárnyat figyeltem meg. Az Rs ér a jobb oldali szárnyon eléri a szárny elülső szegélyét, míg a baloldalon nem. Az ilyen egyedek esetében mindkét oldali szerv szerepel a kiértékelésekben.

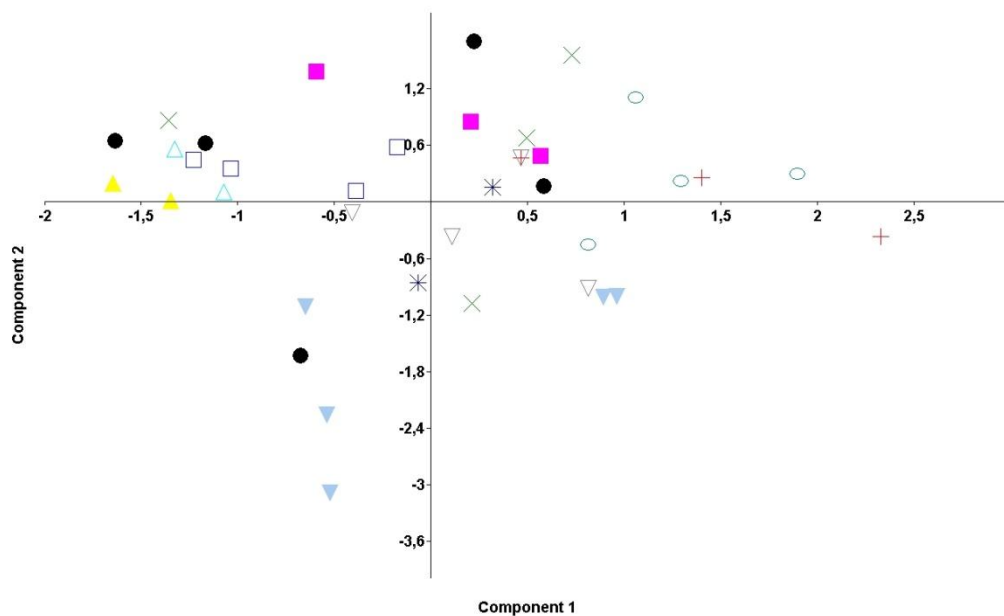
A PCA analízis eredményeit az I. táblázat tartalmazza, karakterenként, és adatsoranként megosztva. Jól látható, hogy az első tengelyre eső variancia igen magas, míg a többire nagyon alacsony érték adódik. Emiatt jelen dolgozatban csak az első két tengelyt tartalmazó eredményeket mutatom be. A szövegbe csak néhány fontosabb ábra került (13-18. ábrák) a könnyebb áttekinthetőség miatt. Az ábrákat az A függelék tartalmazza.

I. táblázat A PCA eredménye

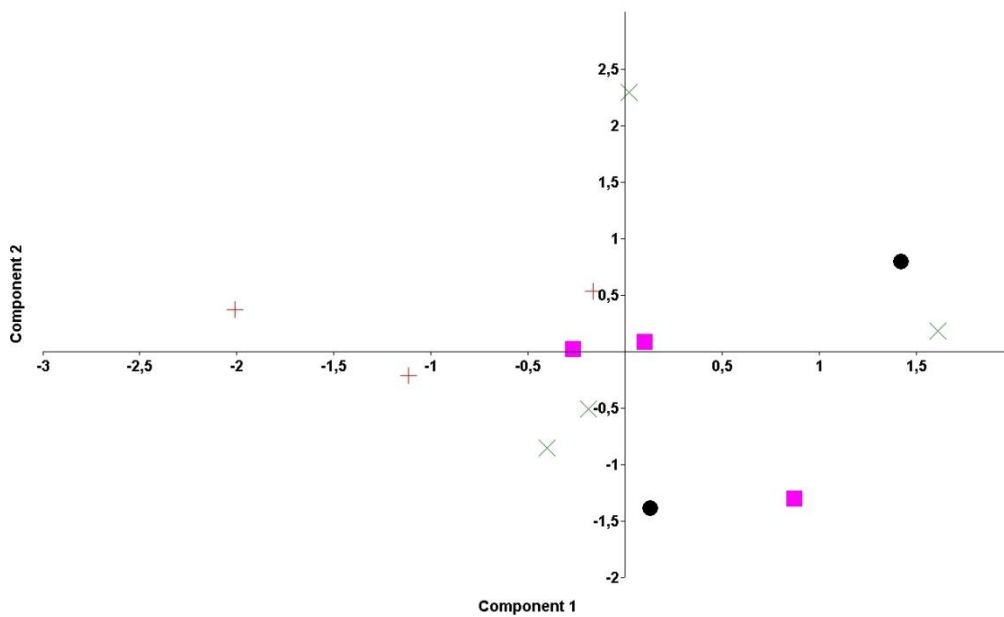
Karakter	Adatsor	Variancia (%) 1. tengely	Variancia (%) 2. tengely	Variancia (%) 3. tengely
Csápízek hossza	Teljes	88.3	7.0	0.9
	„fulviceps”	94.8	2.6	0.9
	„fuscicornis- victrix”	89.0	5.8	2.6
Csápízek szélessége	Teljes	75.8	10.5	3.85
	„fulviceps”	80.65	7.7	4,3
	„fuscicornis- victrix”	55.65	22.0	9.7
Csápízek aránya	Teljes	71.3	8.8	7.0
	„fulviceps”	71.75	13.3	7.25
	„fuscicornis- victrix”	75.8	14.1	3.6
Szárnyerek hossza	Teljes	78.0	8.9	6.2
	„fulviceps”	85.9	9.1	2.2
	„fuscicornis- victrix”	70.6	15.1	7.7
Kombinált adatok	Teljes	81.02	5.3	4.6
	„fulviceps”	80.53	6.58	4.48
	„fuscicornis- victrix”	78.97	11.33	3.95



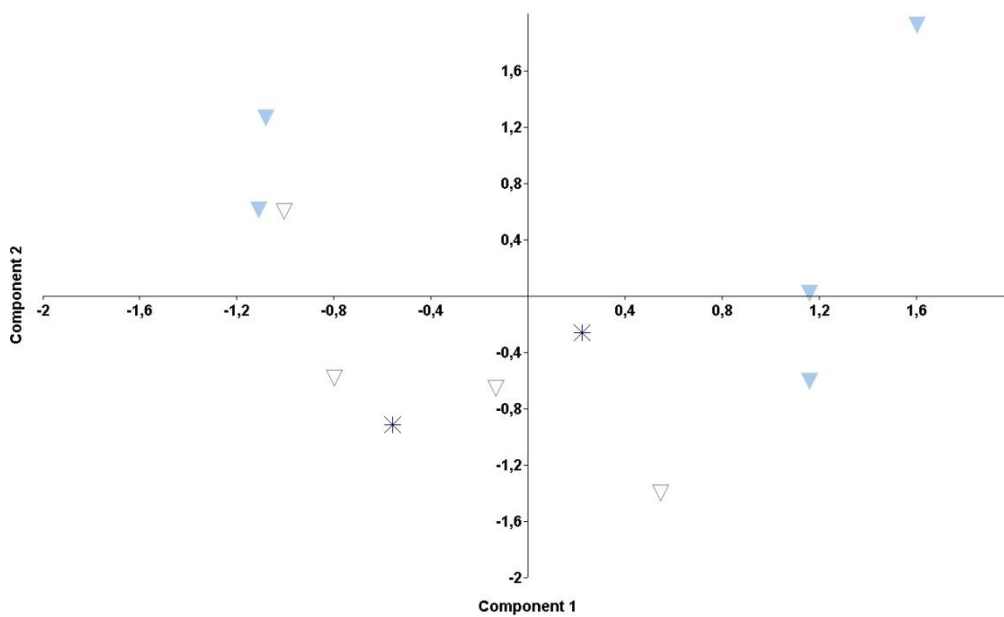
13. ábra A D2 kládok csáphossz/szélesség főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben). Jelölések: kereszt: „fulviceps”; háromszög: „citripes”; fordított háromszög: „fuscicornis-victrix”; üres négyzet: „minuta”; kitöltött kör: egyedi.



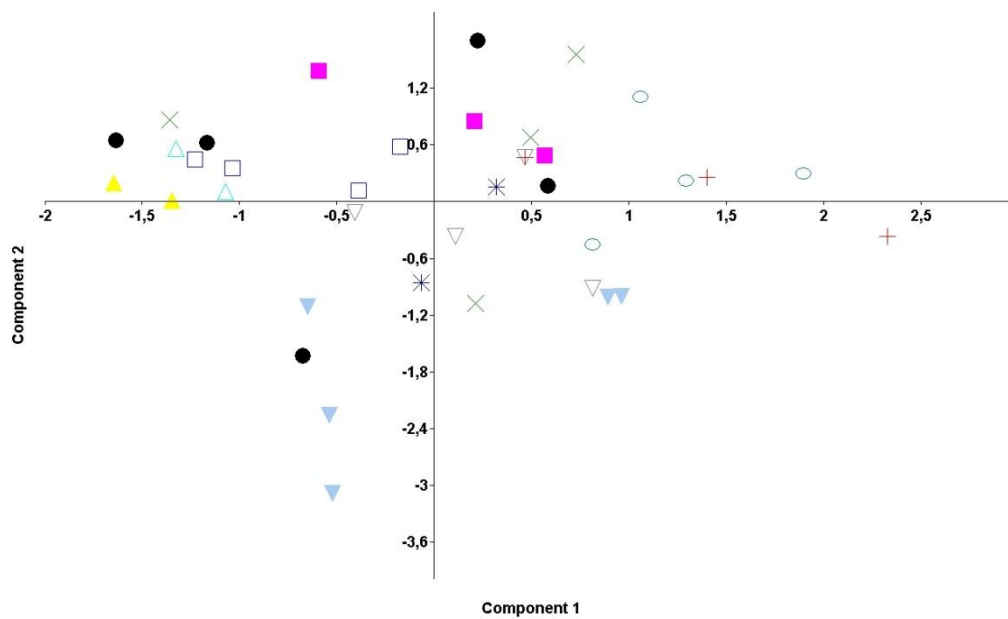
14. ábra A COI kládok csáphossz/szélesség főkomponens analízise (jelmagyarázatot lásd a szövegben). Jelölések: kereszt: „fulviceps” 1; kitöltött négyzet: „fulviceps” 2; üres kör: „fulviceps” 3; üres négyzet: „minuta”; üres háromszög: „citripes” 1; kitöltött háromszög: „citripes” 2; ellipszis: „obscurata”; üres fordított háromszög: „fuscicornis” 1; csillag: „victrix”; kitöltött fordított háromszög: „fuscicornis” 2; kitöltött kör: egyedi.



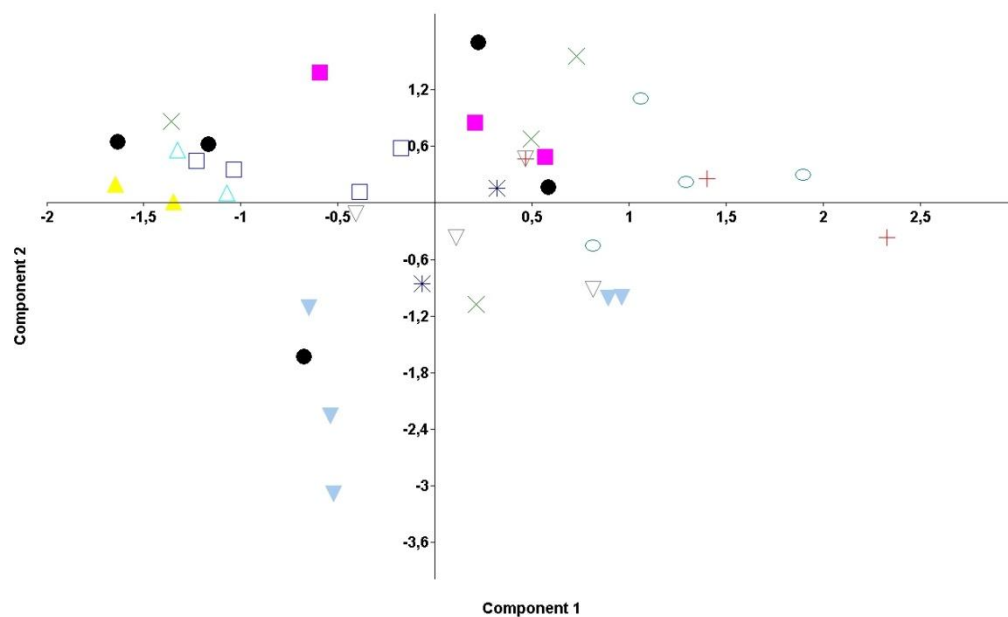
15. ábra A „fulviceps” csoport csáphossz/szélesség főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a 14. ábránál).



16. ábra A „fuscicornis-victrix” csoport csáphossz/szélesség főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a 14. ábránál).



17. ábra A COI kládok szárnyérhosszainak főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a 14. ábránál).



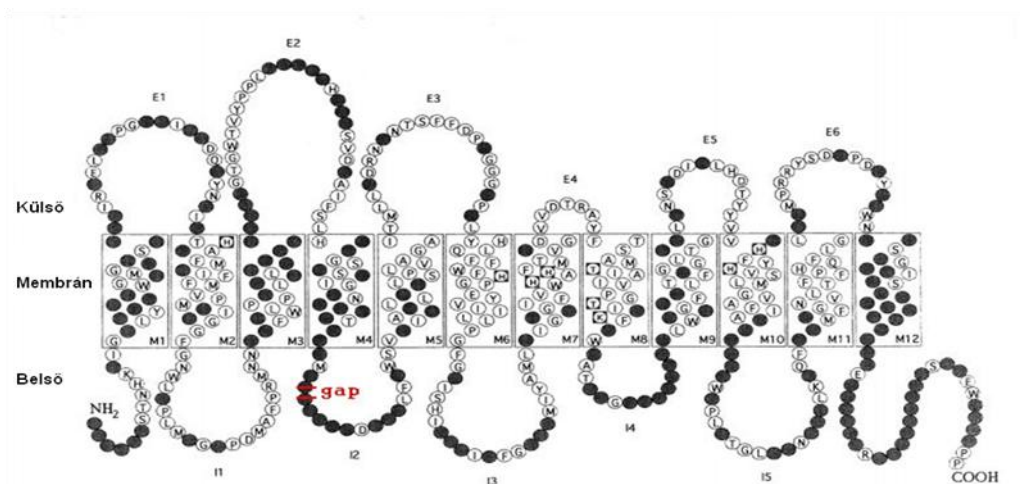
18. ábra A COI kládok kombinált adatainak főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a 14. ábránál).

A PCA analízis során, mind az első-második, mind a második-harmadik főtengelyre kapott eredmények alapján azt a nézőpontot támaszthatjuk alá, hogy a csápízek, illetve a szárnyerek hossza alapján csoportok nem különíthetők el biztosan. Ez mind a kisebb variabilitású, így nagyobb taxonok elkülönítésére alkalmas 28S D2 szakasz kládjaira, mind a nagyobb variabilitású, így részletesebb taxonómiai felbontást lehetővé tevő COI kládjaira is igaz. A morfológiai alapon elkülöníthető fajcsoportokon belüli kiértékelés alapján sem figyelhetjük meg a DNS-alapú kládok egyértelmű elkülönülését.

5.2. Molekuláris filogenetika

5.2.1. Szekvenciák jellemzése

A kiértékelésbe bevont 53 egyed COI szekvenciái 41, míg a D2 szekvenciái 17 haplotípusba tartoztak. A citokróm-oxidáz szekvenciák alapján a *Phaenoglyphis* egyedek élesen elkülönültek, mivel ezek szekvenciái hat bázispárral rövidebbek voltak a gap az I2 régióban okoz két aminosavnyi kiesést (19. ábra). A régió az ismert szerkezeti modell alapján (Lund és mtsi, 1996) a variábilis részekhez tartozik, így egy esetleges rövidülés lehetséges.



19. ábra A COI 1 alegységének szerkezete (Lund és mtsi, 1996 alapján módosítva). A variábilis régiók fekete körrel, *Phaenoglyphis* egyedekben található gap vörössel jelölve.

A COI haplotípusok szekvenciáinak nukleotid összetételét az II. táblázat tartalmazza. Az *Alloxysta* genus COI haplotípusainak kodononkénti nukleotid gyakoriságai a III. táblázatban találhatóak.

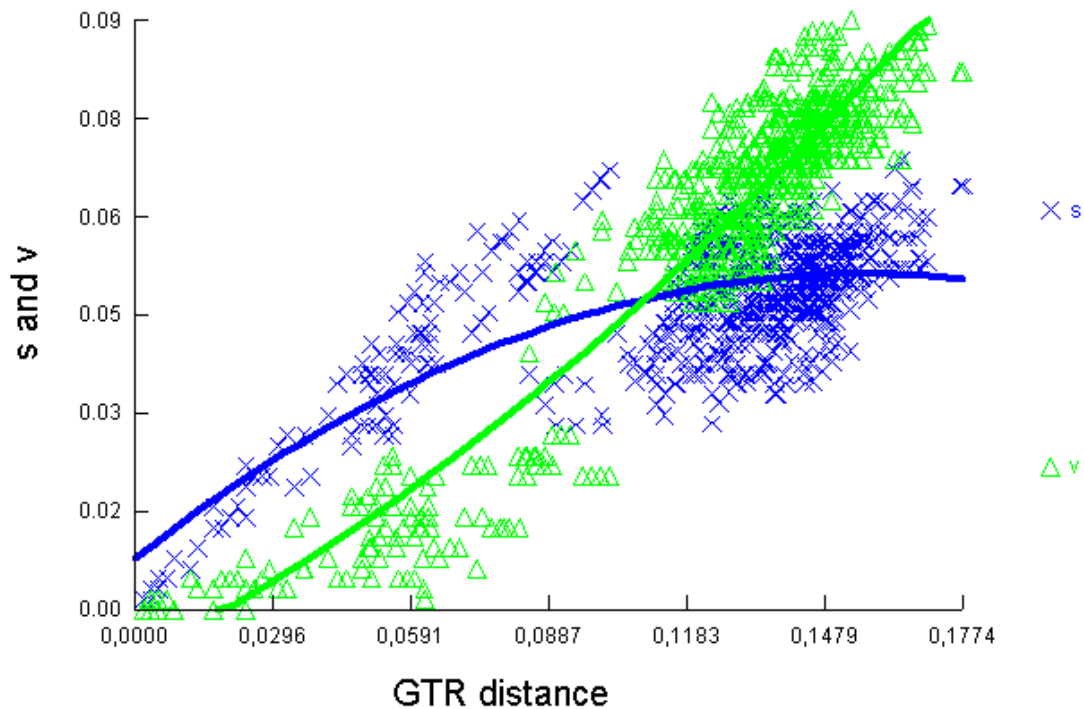
II. Táblázat. COI szekvenciák nukleotid gyakoriságai. (MEGA 5 programmal)

SeqName	A	C	G	T	Sum	X2	ProbX2	PA	PC	PG	PT
ACS02fulvi4	193	76	86	252	607	143.741	0.0000	0.3180	0.1252	0.1417	0.4152
ACS04	194	80	84	249	607	138.259	0.0000	0.3196	0.1318	0.1384	0.4102
ASZ03fulvi2	198	78	75	256	607	160.374	0.0000	0.3262	0.1285	0.1236	0.4217
AT09fusvic	180	83	91	253	607	128.282	0.0000	0.2965	0.1367	0.1499	0.4168
AT102min	193	82	81	251	607	141.171	0.0000	0.3180	0.1351	0.1334	0.4135
AT107fulvi	182	86	84	255	607	135.016	0.0000	0.2998	0.1417	0.1384	0.4201
AT11fulvi	180	92	88	247	607	115.353	0.0000	0.2965	0.1516	0.1450	0.4069
AT120fulvi	185	84	83	255	607	138.931	0.0000	0.3048	0.1384	0.1367	0.4201
AT12phaeno	168	80	95	258	601	132.531	0.0000	0.2795	0.1331	0.1581	0.4293
AT16fulvi	181	88	85	253	607	129.336	0.0000	0.2982	0.1450	0.1400	0.4168
AT1fusvic	179	82	87	259	607	140.381	0.0000	0.2949	0.1351	0.1433	0.4267
AT20obs	193	81	86	247	607	132.473	0.0000	0.3180	0.1334	0.1417	0.4069
AT23fusvic	180	87	87	253	607	128.071	0.0000	0.2965	0.1433	0.1433	0.4168
AT29fusvic	171	85	93	258	607	128.941	0.0000	0.2817	0.1400	0.1532	0.4250
AT2fusvic	177	82	89	259	607	138.008	0.0000	0.2916	0.1351	0.1466	0.4267
AT32fusvic	172	89	94	252	607	116.855	0.0000	0.2834	0.1466	0.1549	0.4152
AT35fusvic	178	83	91	255	607	130.259	0.0000	0.2932	0.1367	0.1499	0.4201
AT36fusvic	180	84	91	252	607	126.054	0.0000	0.2965	0.1384	0.1499	0.4152
AT38obs	193	81	86	247	607	132.473	0.0000	0.3180	0.1334	0.1417	0.4069
AT3fusvic	175	86	91	255	607	126.621	0.0000	0.2883	0.1417	0.1499	0.4201
AT41	184	89	88	246	607	118.120	0.0000	0.3031	0.1466	0.1450	0.4053
AT45citr	188	90	87	242	607	115.089	0.0000	0.3097	0.1483	0.1433	0.3987
AT46fulvi	183	87	84	253	607	131.867	0.0000	0.3015	0.1433	0.1384	0.4168
AT51citr	187	90	88	242	607	113.771	0.0000	0.3081	0.1483	0.1450	0.3987
AT53citr	187	90	88	242	607	113.771	0.0000	0.3081	0.1483	0.1450	0.3987
AT5brev	200	81	77	249	607	147.471	0.0000	0.3295	0.1334	0.1269	0.4102
AT6fulvi	178	88	90	251	607	121.362	0.0000	0.2932	0.1450	0.1483	0.4135
AT70fusvic	180	84	91	252	607	126.054	0.0000	0.2965	0.1384	0.1499	0.4152
AT72fulvi	183	84	84	256	607	138.549	0.0000	0.3015	0.1384	0.1384	0.4217
AT75phaeno	189	78	86	248	601	135.805	0.0000	0.3145	0.1298	0.1431	0.4126
AT77obs	192	81	87	247	607	131.076	0.0000	0.3163	0.1334	0.1433	0.4069
AT78citr	180	83	89	255	607	132.605	0.0000	0.2965	0.1367	0.1466	0.4201
AT79citr	181	83	88	255	607	133.817	0.0000	0.2982	0.1367	0.1450	0.4201
AT80fulvi	183	88	85	251	607	127.491	0.0000	0.3015	0.1450	0.1400	0.4135
AT81fusvic	174	84	92	257	607	130.035	0.0000	0.2867	0.1384	0.1516	0.4234
AT83fusvic	173	86	93	255	607	124.460	0.0000	0.2850	0.1417	0.1532	0.4201
AT84obs	191	82	89	245	607	125.461	0.0000	0.3147	0.1351	0.1466	0.4036
AT85fulvi	178	96	86	247	607	113.297	0.0000	0.2932	0.1582	0.1417	0.4069
AT86phaeno	186	78	83	254	601	144.990	0.0000	0.3095	0.1298	0.1381	0.4226
GI682659	183	91	84	249	607	123.326	0.0000	0.3015	0.1499	0.1384	0.4102

III. táblázat A COI kodonpozíciók nukleotid gyakoriságai az *Alloxysta* genusban (DAMBE programmal)

kodon pozíció		Nukleotid				
		A	C	G	T	összesen
1	gyakoriság	1127	1846	1116	3385	7474
	arány	0.151	0.247	0.149	0.453	1.000
2	gyakoriság	3053	427	560	3434	7474
	arány	0.408	0.057	0.075	0.459	1.000
3	gyakoriság	2609	873	1546	2446	7474
	arány	0.349	0.117	0.207	0.327	1.000

A COI kodon pozíciók szaturációt mutattak (20. ábra), a Xia és mtsi (2003) és Xia és Lemmey (2009) alapján elvégzett tesztek alapján csak a harmadik kodon pozíció alapján becsült extrém aszimmetrikus fa nem megbízható (IV. táblázat).



20. ábra. A COI kodon pozícióinak szaturációja. (DAMBE programmal)

IV. táblázat. A COI 3. kodon pozíció szaturációjának tesztelése Xia és mtsi (2003) és Xia és Lemmey (2009) alapján. (Kétoldali teszt, $P(\text{inv})=0,01703$) (NumOTU: a tesztbe bevont haplotípusok száma) (DAMBE programmal)

NumOTU	Iss	Iss.cSym	T	DF	P	Iss.cAsym	T	DF	P
4	0.448	0.777	8.854	196	0.0000	0.768	8.614	196	0.0000
8	0.452	0.735	7.200	196	0.0000	0.637	4.723	196	0.0000
16	0.449	0.643	4.918	196	0.0000	0.455	0.138	196	0.8903
32	0.448	0.691	6.175	196	0.0000	0.376	1.816	196	0.0709

A COI szekvenciák alapján számolt genetikai távolságok a haplotípusok között az Appendix D I. táblázatában találhatóak. Bár a legmagasabb értékek a *Phaenoglyphis* haplotípusok, illetve egyes *Alloxysta* haplotípusok között adódnak (0.148) az *Alloxysta* genuson belüli legmagasabb érték (0146 ACS04:AT85) nem sokban marad el ettől. A két genus haplotípusai közötti genetikai távolságok hasonlóak. A 28S D2 haplocsoportok COI alapú genetikai távolságok is hasonló tendenciát mutatnak. A legnagyobb távolságok a *Phaenoglyphis* genus haplotípusaitól vannak, az értékek jelentős mértékben átfednek (V. táblázat). A genusokon belüli átlagos genetikai távolság az *Alloxysta* genusban 0.105, míg a *Phaenoglyphis* genusban valamivel magasabb 0.126. A két genus közötti átlagos távolság 0.128.

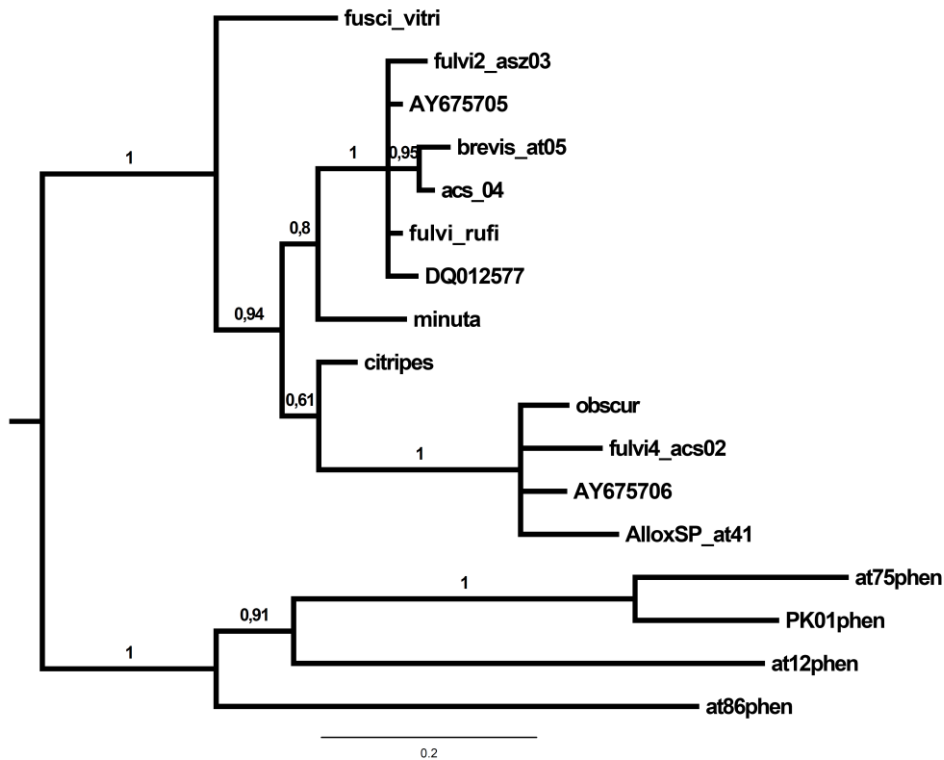
V. táblázat Az *Alloxysta* genus 28S D2 haplocsoportjainak illetve a *Phaenoglyphis* genus COI alapú p genetikai távolságai (MEGA 5 programmal)

	Név												
sorszám		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	fusvic												
2	brevis	0.124											
3	fulvi	0.130	0.110										
4	obscurata	0.117	0.106	0.125									
5	ACS02	0.128	0.125	0.125	0.085								
6	citripes	0.112	0.112	0.119	0.107	0.121							
7	minuta	0.129	0.116	0.112	0.119	0.125	0.110						
8	fulvi4	0.128	0.111	0.132	0.051	0.095	0.112	0.118					
9	ACS04	0.118	0.078	0.109	0.109	0.120	0.110	0.098	0.103				
1	fulvi2	0.120	0.090	0.101	0.104	0.113	0.109	0.090	0.101	0.083			
11	ASZ03	0.131	0.101	0.053	0.121	0.131	0.119	0.106	0.130	0.106	0.100		
12	<i>Phaenoglyphis</i>	0.121	0.120	0.142	0.126	0.137	0.122	0.128	0.129	0.115	0.121	0.144	

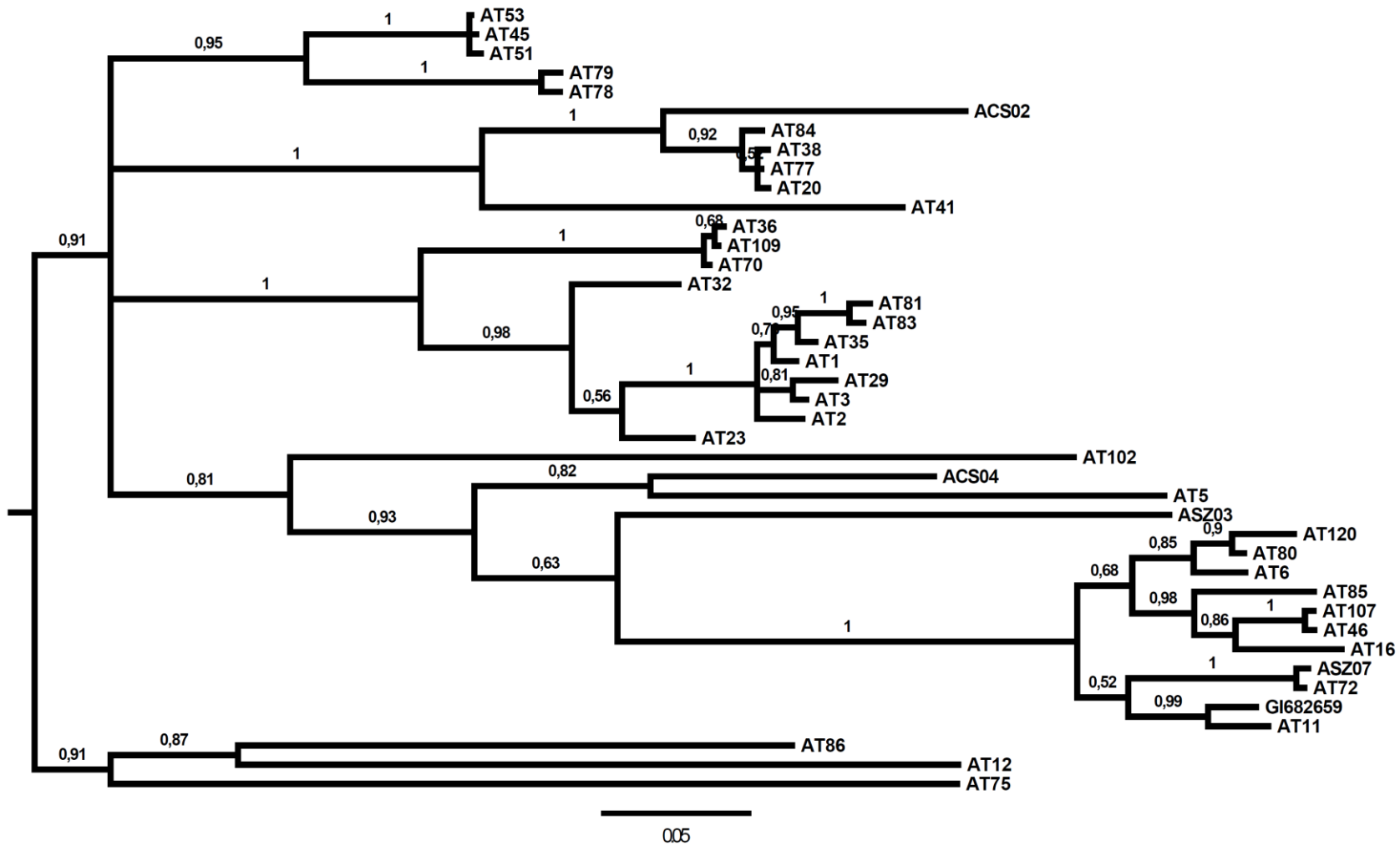
5.2.2. Filogenetikai módszerek

A kiértékelések során kapott D2 (21. ábra) és COI (22. ábra) filogenetikai fák egymással kongruensek. A D2 fa topológiája megerősíti a nagyobb COI kládok kapcsolatait. A kapott posterior valószínűségek viszont gyakran alacsonyak és az elemzésben résztvevő taxonok száma miatt a filogenetikai következtetésekkel óvatosan kell bánni.

A kombinált elemzés során kapott fa (23. ábra) az irodalomban használt, morfológiai alapú fajcsoportosításokat nem támasztja alá, de a fent említett problémák itt is fennállnak.



21. ábra Az *Alloxysta* genus MrBayes programmal készült D2 alapú 50% majority-rule konszenzus fája. Az ágakon a posteriori valószínűségek láthatóak.



22. ábra Az *Alloxysta* genus Bayes analízissel készült COI alapú 50% majority-rule konszenzus fája. Az ágakon a posteriori valószínűségek láthatóak.

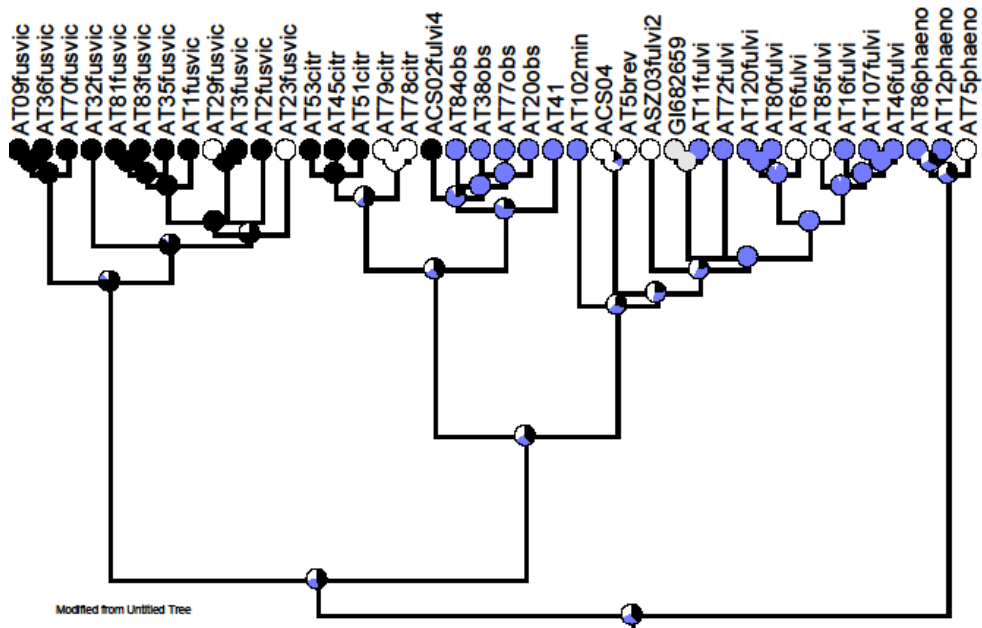
5.3. Karakter térképezés

A minták közé sajnos nagyon kevés hím példány került, így a csak ezeken megfigyelhető karaktereket a további kiértékelésekből ki kellett hagynunk, illetve több olyan karakter volt melyek a mi mintáinkban nem bizonyultak variábilisnak. Jelen dolgozatban 13 karakter rekonstrukcióját mutatom be a bayes-i kombinált, partíciónált elemzésben kapott fa segítségével. A karakterállapotok leírása a 4.5 fejezetben találhatóak.

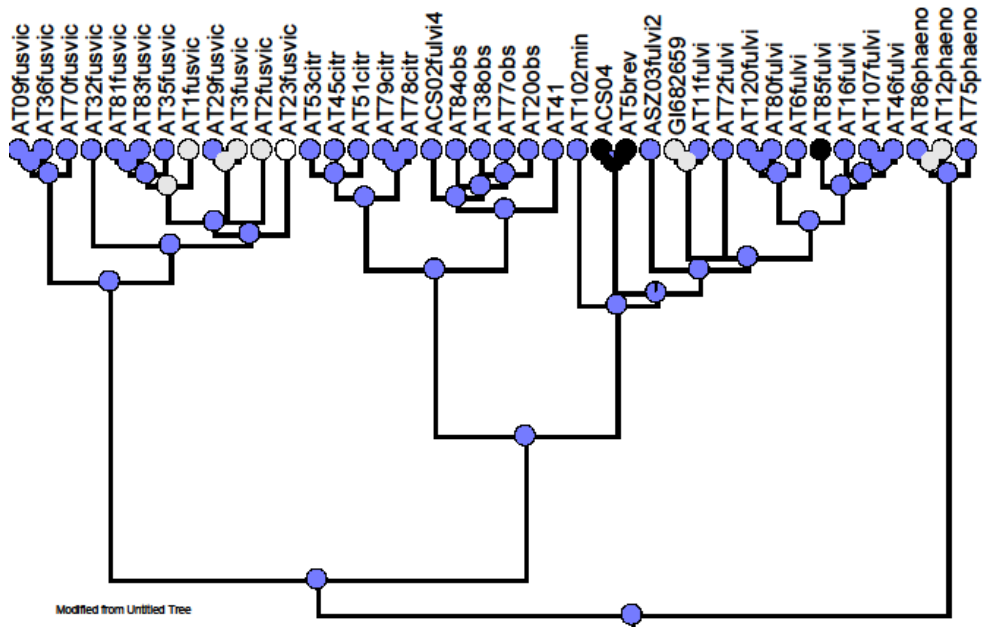


24. ábra Az előző pontszem relatív helyzete (I.). A StochChar program likelihood alapú becslése Mk1 modellel (fehér: 0 , fekete:1). A több színnel jelzett körökben a színek aránya megfelel az adott karakterállapot valószínűségének, a szürke szín ismeretlen állapotú karaktert jelöl.

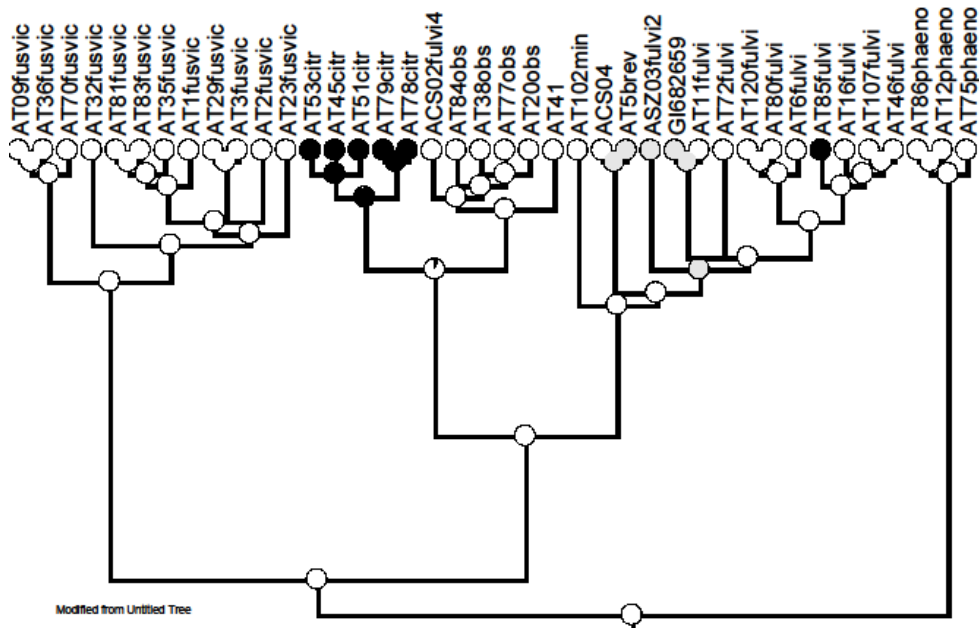
A fejen található karaktereknél (24-28 ábrák) semmilyen tendenciát nem tudtunk megállapítani. Ezen karakterek a határozó kulcsokban nem szerepelnek, jelentőségük a morfológiai alapú filogenetikai vizsgálatokban van. A csápízek morfometriai jellemzőin kívül (lásd morfológia rész) a fej színezetét szokták még faji elkülönítésre használni, de mint már korábban említettük, a színezetbeli karakterek használata nagyon kétséges.



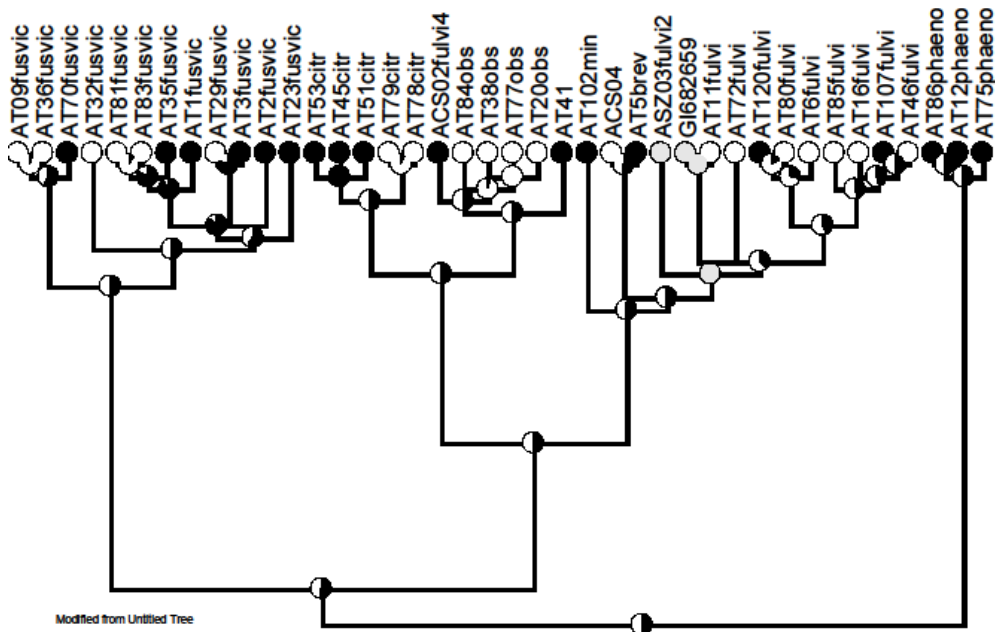
25. ábra A fej alakja előlnézetben (II). A StochChar program likelihood alapú becslése Mk1 modellel (fehér: 0, kék: 1, fekete: 2). A jelölések bővebb magyarázata a 24. ábránál található.



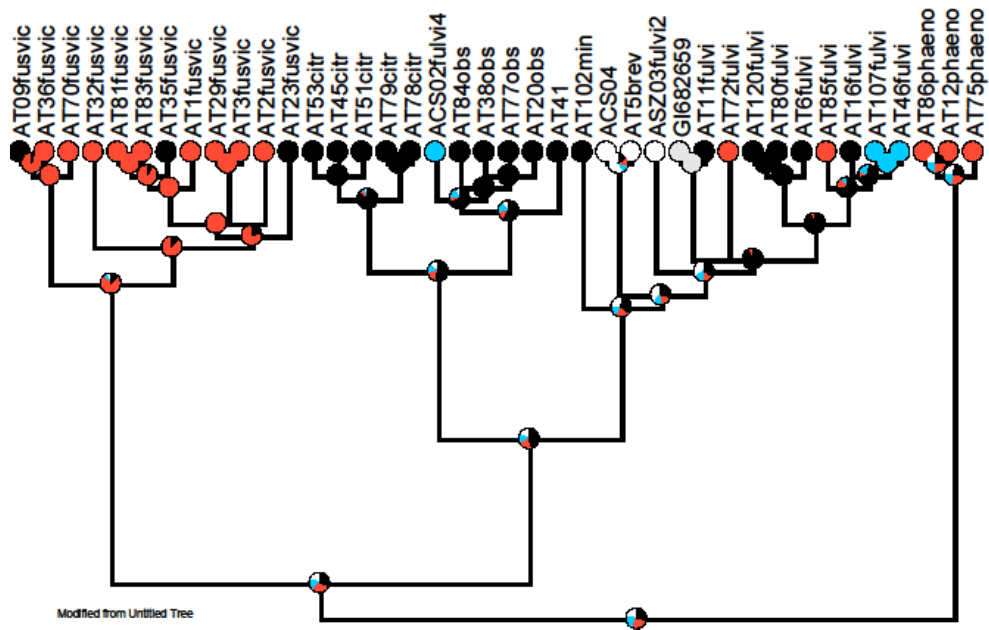
26. ábra Pedicel (nőstény) (VII). A StochChar program likelihood alapú becslése Mk1 modellel (fehér: 0, kék: 1, fekete: 2). A jelölések bővebb magyarázata a 24. ábránál található.



27. **ábra** Transfacial line (1). A StochChar program likelihood alapú becslése Mk1 modellel (fehér: 0, fekete: 1). A jelölések bővebb magyarázata a 24. ábránál található.

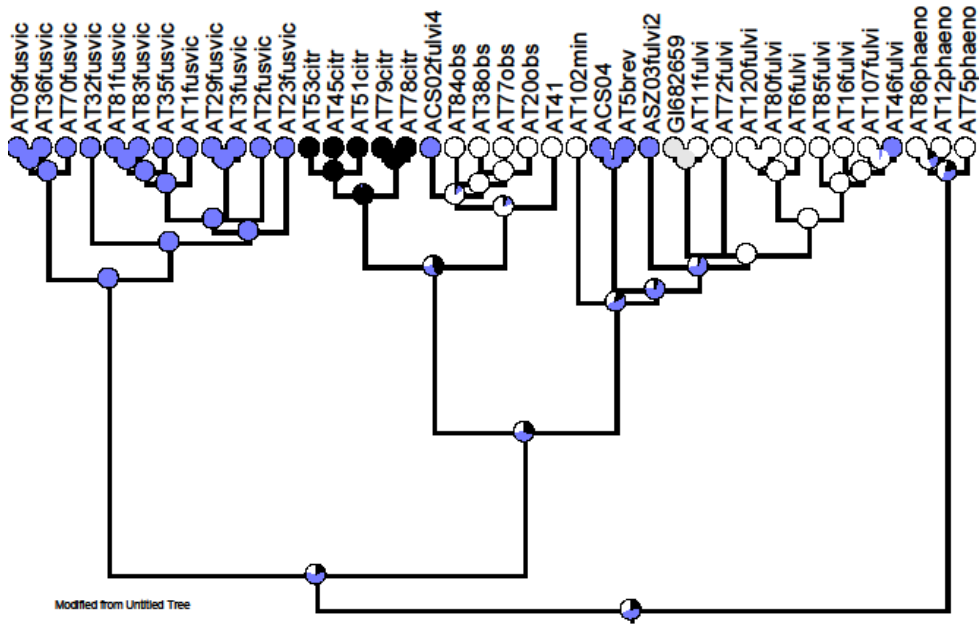


28. **ábra** Hypostoma (4) A StochChar program likelihood alapú becslése Mk1 modellel (fehér: 0, fekete: 1). A jelölések bővebb magyarázata a 24. ábránál található.

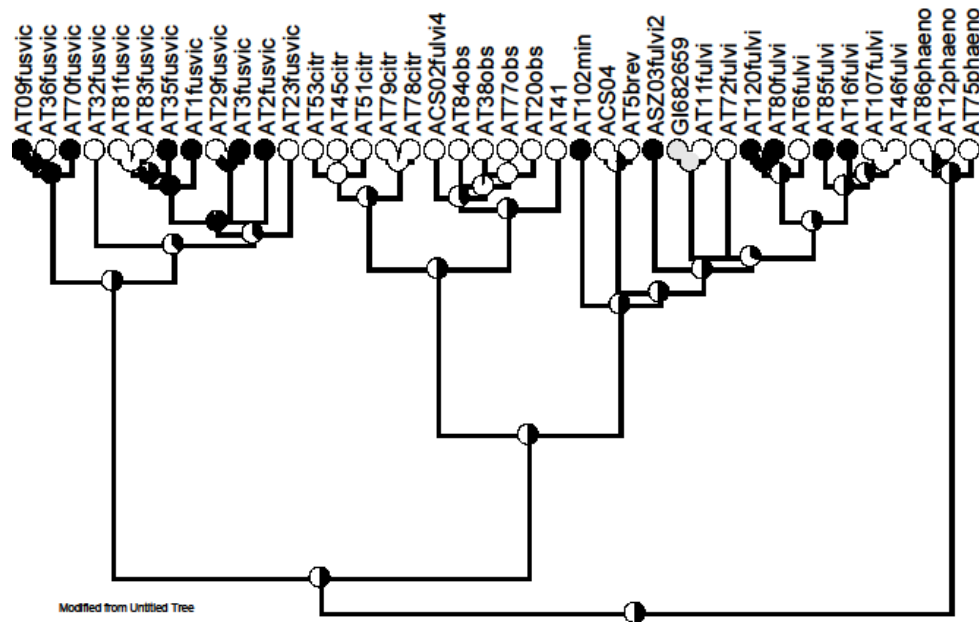


29. ábra Pronotal carinae (XII). A StochChar program likelihood alapú becslése Mk1 modellel (fehér: 0, kék: 1, vörös: 2, fekete: 3). A jelölések bővebb magyarázata a 24. ábránál található.

A mesosoma karakterei (29-32 ábrák) az utóbbi időben kezdtek jelentős szerephez jutni a faji szintű elkülönítésekben. A pronotal carina megléte, illetve ennek a szőrözöttségét Evenhuis (1974) vizsgálta először és nagyon fontos karakternek tartotta, de egyes későbbi szerzők nem is veszik figyelembe (pl. Fergusson, 1986), másoknál viszont szerepel a fajleírásokban (Carver, 1992). Ha a pronotal carina nem elég fejlett, akkor a pronotum szőrözöttsége szinte elfedheti, és nehezen észrevehető lehet. Az általunk kapott filogenetikai fán nem tudunk ez alapján csoportokat elkülöníteni (29. ábra), sem meglét/hiány sem a meglévő carina különböző fejlettségű állapotai alapján.

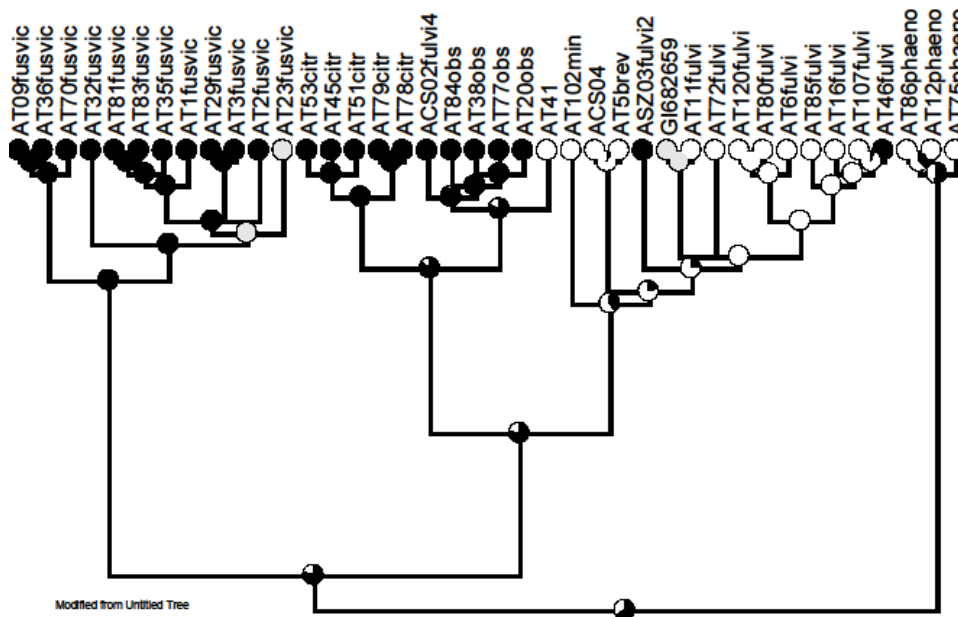


30. **ábra** Processes behind submedian pronotal depression (XIII). A StochChar program likelihood alapú becslése Mk1 modellel (fehér: 0, kék: 1, fekete: 2). A jelölések bővebb magyarázata a 24. ábránál található.



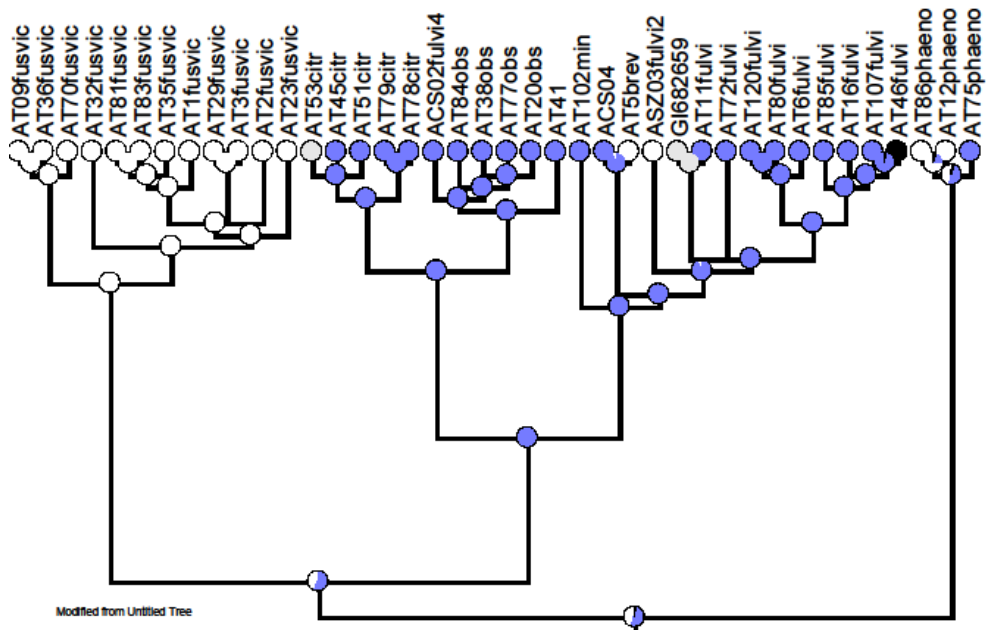
31. **ábra** Apex of scutellum (XIV). A StochChar program likelihood alapú becslése Mk1 modellel (fehér: 0, fekete: 1). A jelölések bővebb magyarázata a 24. ábránál található.

A scutellum csúcsa (apex of scutellum) (31. ábra) korábban jelentős szerepet játszott a *Carvercharips* genus elkülönítésében. Pujade-Villar és Paretas-Martínez (2006) jelezték, hogy ez a karakter egy folyamatos karaktersort alkot azért generikus szintű elkülönítésre valószínűleg nem alkalmas. Paretas-Martínez és munkatársai (2007a) a *Carvercharips* genus-t szinonimizálták az *Alloxysta* genus-szal. A mi adatsorunkban olyan egyed, amely a diagnosztikai karakterek alapján ide tartozhatna nem szerepel, viszont látható, hogy a csúcsi sculptura-k egymástól függetlenül többször megjelenhettek/eltűnhettek.

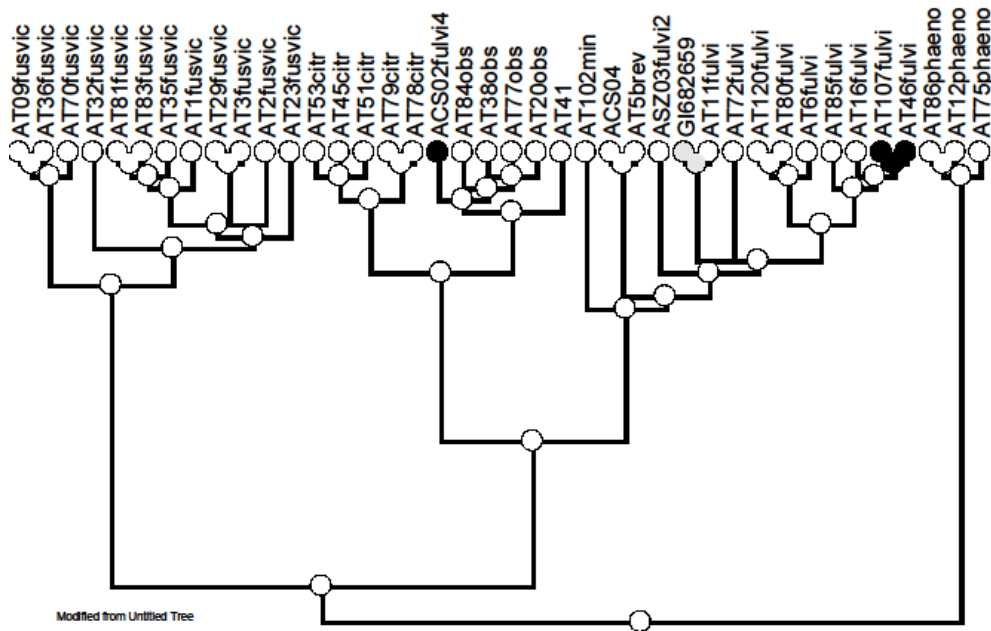


32. ábra Propodeal carinae (XV). A StochChar program likelihood alapú becslése Mk1 modellel (fehér: 0, fekete: 1). A jelölések bővebb magyarázata a 24. ábránál található.

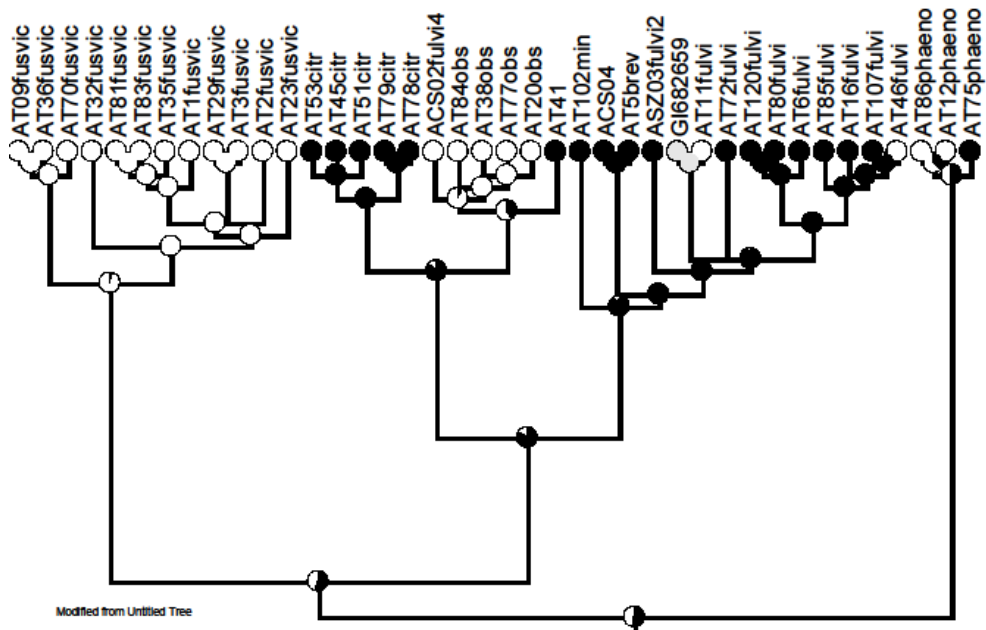
A propodeal carinae megléte és milyensége talán a legszélesebb körben faji szintű elkülönítésre használt karakterek. A helyzet itt sem egyértelmű az *Alloxysta citripes* (Thomson, 1862) esetében Evenhuis (1975) közlése alapján hiányzik. A Fergusson-féle határozókulcs (1986) szerint viszont ennél a fajnál is előfordulhat, igaz csak gyengén fejlett állapotban.



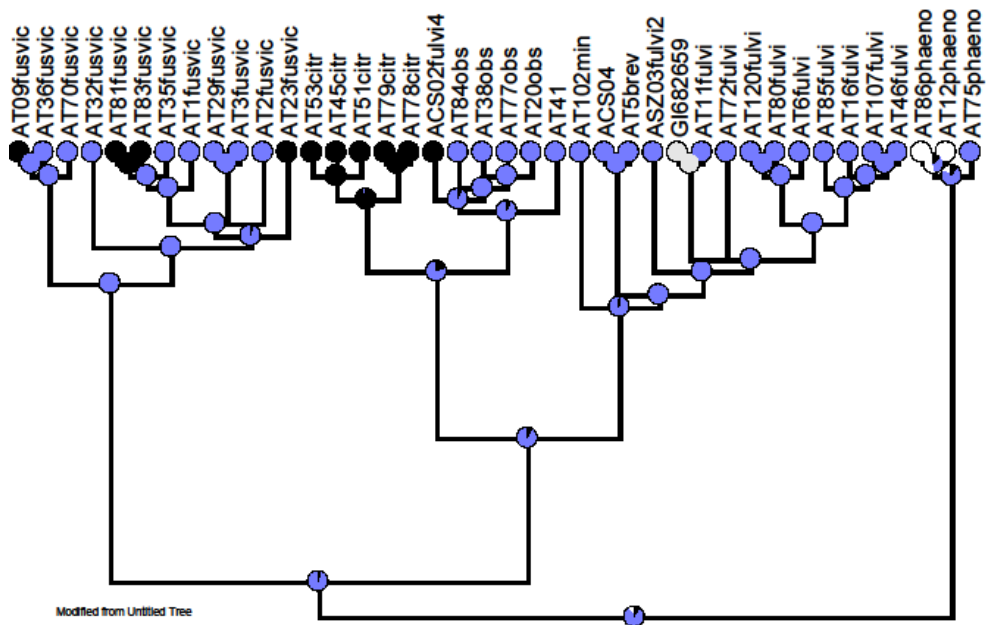
33. ábra R1 ér (XVIII) A StochChar program likelihood alapú becslése Mk1 modellel (fehér: 0, kék: 1, fekete: 2.). A jelölések bővebb magyarázata a 24. ábránál található.



34. ábra Rs ér hossza (XIX). A StochChar program likelihood alapú becslése Mk1 modellel (fehér: 0, fekete: 1). A jelölések bővebb magyarázata a 24. ábránál található.



35. ábra M, Cu1a és M+Cu1a erek (XXI). A StochChar program likelihood alapú becslése Mk1 modellel (fehér: 0, fekete: 1). A jelölések bővebb magyarázata a 24. ábránál található.



36. ábra Rs+M vein (15.). A StochChar program likelihood alapú becslése Mk1 modellel (fehér: 0, kék: 1, fekete: 2). A jelölések bővebb magyarázata a 24. ábránál található.

Adataink alapján azonban fajcsoportok elkülönítésére a propodeal carinae sem alkalmas (32. ábra). Külön említést érdemel az AT23fusvic jelzésű példány, itt ugyanis a mikroszkópos preparátumon a propodeum jobb oldalán nagyon gyengén fejlett, de sztereómikroszkóppal is látható carina látható, míg a carina a példány bal oldalán nem figyelhető meg.

Az elülső szárnyak erezete (33-36. ábrák) a legrégebben és legáltalánosabban használt karakter, melyet mind a genusok, mind a fajok elkülönítésében figyelembe vesznek. Az esetleges problémákról először Pujade-Villar és munkatársai (2007) közöltek adatokat a *P. villosa* fajt illetően. Közlésük szerint főként a sugársejt nagysága és az R1 ér hossza mutat variációt. Az R1 ér hossza azért érdekes, mert nagyon széleskörűen használt bélyeg, mivel a sugársejt kialakításában vesz részt (12. ábra) és különböző állapotaiból következnek a legfőbb határozó karakterek. Az általunk vizsgált egyedeken több a faji karaktertől való eltérést találtunk, melyekről a morfológiai fejezetben már esett szó. Az általunk készített karakter térképezésből látszódik (33. ábra), hogy nagyobb csoportok elkülönítésére ez a karakter sem alkalmas, bár egyes nagyobb kládokon belül egységes lehet.

A szárny erezet többi karakterének (34-36. ábrák) vizsgálatakor sem találtunk olyan tendenciát, amely önmagában alkalmas lenne fajcsoportok elkülönítésére.

6. Diskusszió

A Charipinae alcsalád sokat vitatott taxonómiai rangja mellett a rokonsági kapcsolatai is tisztázatlanok. Ronquist (1999) morfológiai vizsgálatai alapján az Anacharitinae alcsalád testvércsoportjának tartották (3. ábra) a tojócsövön felfedezhető synapomorf bélyegek alapján. Buffington és munkatársainak (2007) DNS és morfológiai alapú vizsgálatai ezt nem támasztották alá. A kiértékelésre alkalmazott módszertől függően az Emargininae + Eucolinae (5. ábra A) illetve a Figitinae + Aspicerinae (5. ábra B) adódott testvércsoportnak. Buffington és munkatársainak (2012) legújabb, parszimónia alapú eredményei az Anacharitinae rokonsági kapcsolatot támogatják, bár alacsony támogatottsági értékkel. Más alapon végzett kiértékelések ezt nem támasztják alá, illetve a rokonsági kapcsolatok függenek az értékelésbe bevont egyéb csoportoktól. Ugyanakkor az alcsalád monotipikus volta nem vitatott.

6.1. Morfometria

Az adatok kiértékelésekor a variancia túlnyomó többsége az első főtengelelyre esett. Ennek oka az egy háttérváltozótól való függés lehet, melynek háttérében valószínűleg a példányok nagyságbeli különbsége áll (Quicke, 1993). Ha az értékelésnél a következő két főtengelelyt vettük figyelembe a DNS-alapú kládok szintén nem különültek el, de ennek oka valószínűleg a nagyon alacsony varianciában keresendő.

Az *A. citripes* fajra az irodalmi adatok alapján a nyitott R jellemző. A leideni múzeumból kölcsönzött Evenhuis által határozott példányok között is találtam az AT53 jelzésűhöz hasonló, nem a fajra jellemző sugársejttel rendelkező egyedet. A fajra a kis méret mellett nagyon világos, csaknem teljesen áttetsző szárnyerezettel rendelkezik, ezért könnyen lehet, hogy egy eddig nem észlelt polimorfizmusról van szó.

Az AT80 jelzésű, „fulviceps” fajcsoportba tartozó egyednél megfigyelt Rs ér fejlettségében megfigyelt aszimmetriára szintén nem találtam irodalmi adatot. Érdekessége abban rejlik, hogy az ilyen jellegű különbség a széles fajértelmezésű Fergusson-féle (1986) határozókulcsban nemek közötti különbségként szerepel.

A „fuscicornis-victrix” fajcsoport egyedei gyakran viszonylag jól elkülönülnek, ennek oka viszont az idetartozó egyedek viszonylag egységes habitusában (nagy termet, hosszú

csápok és szárnyak) keresendő. De ide is tartoznak olyan egyedek, melyek más kládok tagjaihoz állnak morfológiailag közelebb.

Az alacsony varianciák miatt az ordinációs alapú faji elkülönítés nagyon problémás lehet. Az analíziseink alátámasztották azt a véleményt, hogy a csápízek alapján történő elkülönítés, ha nem egyedeket, hanem sorozatokat nézünk, nem vezet megfelelő eredményre.

A szárnyerezet alapján néhány csoport elkülöníthető, bár az első tengelyre itt is nagyon magas variancia esik, és gyakoriak az adott kládok csoportjaitól távol eső egyedek.

Ezen eredmények alapján, a csáp és szárny morfológiái tulajdonságait fajok elkülönítésre korlátozottan alkalmas bélyegnek tartjuk, de mivel az alkalmatlanság megállapítására szélesebb körű vizsgálatok lennének szükségesek, ezért fajleírásokban illetve határozókulcsokban való közzétételét mindenképpen fontosnak tartjuk.

6.2. Molekuláris filogenetika

A genetikai távolságok alapján a fajok és haplotípusok nem különíthetők el egyértelműen. Egyes *Alloxysta* haplotípusok közelebb állnak a *Phaenoglyphis* genus fajaihoz, ami megerősíti Paretaz-Martínez és mtsi, 2007 eredményét.

A filogenetikai analízis során a különböző módszerekkel és a különböző régiókra kapott filogenetikai fák kongruensek voltak, így bár a mintavétel nem tekinthető teljeskörűnek, a további vizsgálatokhoz mindenképpen alkalmas. Eredményeinkből úgy tűnik, hogy az egyébként morfológiai alapon parafiletikusnak és bazális csoportnak tartott *Phaenoglyphis* genus (Paretaz-Martínez és mtsi, 2007) általunk vizsgált egyedei a testvér genustól, az *Alloxysta*-tól jól elkülöníthető a COI szekvenciák alapján, hiszen ezekben egy hat bázispárnyi gap található.

Az *Alloxysta* genus-t illetően a helyzet bonyolultabb, hiszen az irodalmi adatokkal való összevetés sajnos nem lehetséges, mert mind a mai napig nem áll rendelkezésre szélesebb körű akár morfológiai, akár molekuláris alapú publikált filogenetikai analízis a genus-t illetően. Ennek oka részben a rendelkezésre álló anyagok hiányossága, a morfológia egyszerűsége, a bevezetőben részletezett taxonómiai problémák illetve a szakemberhiány. A Genbank 2011.09.31-én összesen 14 Charipinae adatot tartalmazott, melyeknek fele Buffington és munkatársainak munkájából (2007), 4 az Imperial College Silwood Parkbeli kampuszán hosszú évek óta működő kutatócsoport munkájának köszönhető (van Veen és

mtsi, 2003), míg a többi különböző publikációkban (Jones és mtsi, 2005; Traugott és mtsi, 2008) megjelent egy-egy adat, illetve egy publikálatlan (Nylander és mtsi, 2007) adat/szekvencia. Az azóta eltelt időben (2013.03.01.) 2 újabb, csak genus szintig meghatározott *Alloxysta* szekvenciával bővült. Az Imperial College kutatócsoportja évekkel ezelőtt tervezte az általuk vizsgált levéltetű táplálkozási hálózat molekuláris technikákkal történő letisztázását (van Veen szóbeli közlés), de ennek lepublikálása mind a mai napig nem történt meg.

Eredményeink azt sugallják, hogy a fajok molekuláris alapú elkülönítése szemben a morfológiai alapúval igenis lehetséges, és a taxon jövőbeli kutatása is ebbe az irányba kell elmozduljon, hogy a biológiai és ökológiai bizonytalanságokat végre legalább részben tisztázni lehessen. Ehhez szükség lenne friss, ismert gazdával rendelkező, több helyről származó mintákra, amely széles körű hazai, és nemzetközi együttműködés révén érhető el.

6.3. Karakter térképezés

A morfológiában és filogenetikában használt morfológiai karakterek evolúciós történetének rekonstruálásával arra a kérdésre próbáltunk választ kapni, hogy melyek azok a karakterek, amelyek homopláziát mutathatnak, illetve melyek azok, amelyek alapján egy törzsfajlódásileg monofiletikus csoportot különíthetünk el. Eredményeinkből úgy tűnik, hogy ezek a karakterek homopláziára hajlamosak, és önmagukban nem alkalmasak monofiletikus csoportok elkülönítésére, bár fajok elkülönítésére különböző kombinációjukban alkalmasak lehetnek. Vizsgálatuk során azonban különös óvatossággal kell eljárni, hiszen még az általunk kevés helyről származó alacsony egyedszámú mintákban is találtunk a legszélesebb körben használt karakterek esetében olyan egyedeket, amelyek az adott karakterre aszimmetrikusak voltak, így az eredményes faji szintű besorolás annak is függvénye lehet, hogy az állat melyik oldalát vesszük szemügyre. Ez különösen problémás lehet olyan példányok esetében, amelyeket hosszabb ideje, akár több mint 100 éve tárolnak, mint a Charipinae alcsaládba tartozó fajok nagyon sok típuspéldánya, melyek időközben sérülhetnek, így esetleg csak az egyik oldaluk vizsgálható, ami további bonyodalmakhoz vezethet.

A Charipinae alcsalád palearktikus fajain végzett kutatásainkban, melyek a két legnagyobb fajsámú genust a *Phaenoglyphis*-t és az *Alloxysta*-t érintették nem tudtuk a taxonómiai problémákra kielégítő morfológiai alapú megoldást találni. Vizsgálataink azt

mutatják, hogy a kis méret és parazitoid életmód következtében bekövetkező morfológiai leegyszerűsödés nagyon megnehezíti a fajok egymástól való elkülönítését. Valószínűnek tűnik, hogy a Fergusson (1986) által sugallt fajkonceptió túlegyszerűsített, az Evenhuis-féle fajkonceptiót viszont az ismeretlen fajon belüli morfológiai eltérések és variációk illetve a gyakran ismeretlen gazdaviszonyok miatt nehéz validálni. A levéltetvekhez, mint elsődleges gazdához kötődő táplálékhálózatok kapcsolatainak genetikai feltárása nagyban segítené legalább a szűkebb értelemben vett evenhuis-i fajértelmezés validitását tisztázni, de ezen vizsgálatok publikálatlansága és hiánya ezt nem teszi lehetővé.

Az általunk végzett morfometriai analízisek azt a nézetet támogatják, hogy az elülső szárny és a csápízek bélyegei alkalmatlanok a taxonok elkülönítésére. Az adatok varianciájának túlnyomó része egyetlen változóval magyarázható. A magi (28S D2), illetve a mitokondriális (COI) markerek kombinált partícionált bayes-i analízisével előállított fákön történő likelihood alapú karakterek térképezésével kimutattuk, hogy a szakirodalomban használt morfológiai karakterek az *Alloxysta* genus-on belül szabadon variálnak és homopláziára hajlamosak, így csak nagy körültekintéssel alkalmazhatóak. Ami a helyzetet bonyolítja, hogy a faji szintű elkülönítésekhez ezeken a karaktereken kívül a színbeli különbségek, illetve olyan morfometriai jellemzők használatosak, melyek folyamatosnak tekinthetőek, és melyek háttérben a nagyságbeli különbség állhat (Fergusson, 1986).

A fennálló taxonómiai problémákra megoldást valószínűleg csak egy, a kozmopolita fajok miatt csaknem az egész világra kiterjedő a teljes táplálkozási hálózatot figyelembe vevő revízió nyújthat. Vizsgálatainkból azt a következtetést lehet levonni, hogy valószínűleg a Fergusson-féle fajkonceptió áll közelebb a valósághoz (aszimmetrikus egyedek). Bizonyos fajcsoportok/fajok (victrix csoport, citripes, obscurata) több karakter együttes alkalmazásával viszonylag könnyen elkülöníthetőek/kevésbé problémásak, ezek taxonómiai viszonyait lehetne tisztázni molekuláris alapon, ismert gazdával és azután lehetne áttérni a bonyolultabb csoportokra (pl. fulvipipes). Amíg ez nem történik meg a fajleírásokba sokkal több karaktert szükséges bevonnani, valamint az ismeretlen lelőhelyű típusok problémájára „A Zoológia Nevezéktan Nemzetközi Kódexe” által javasolt/megengedett szabályok figyelembe vételével megoldást találni, illetve nem kizárólag múzeumi példányokkal dolgozni.

7. Köszönetnyilvánítás

Ezúton szeretném megköszönni témavezetőmnek, Dr. Melika Georgenak a segítőkézséget.

Köszönöm az SZBK Genetikai Intézetének, és belső konzulensemnek, Dr. Péntes Zsoltnak, hogy munkámat lehetővé tették és segítették. Köszönettel tartozom a Molekuláris Biodiverzitás csoport minden volt munkatársának, főként Dr. Somogyi Kálmánnak, Szabó Krisztiánnak, Dr. Sipos Botondnak, Dr. Bihari Péternek és Bozsó Miklósnak a terepi- és labormunkában nyújtott segítségükért valamint a felbecsülhetetlenül hasznos beszélgetésekért.

Köszönettel tartozom a Vas Megyei Talaj- és Növényvédelmi Szolgálat egykori parazitológiai laborjának minden munkatársának a morfológiai vizsgálatokban, valamint a terepmunkában nyújtott segítségéért. Külön ki kell emeljem Dr. Mikó István segítségét.

Köszönet illeti a Magyar Természettudományi Múzeum Növénytárának, illetve a SZTE-TTIK Alkalmazott és Környezeti Kémiai Tanszékén munkatársait, és Dr. Csősz Sándort, hogy a SEM képek elkészítését számomra lehetővé tették.

Köszönöm az Universitat de Barcelona. Facultat de Biologia, Departament de Biologia Animal két munkatársának Juli Pujade-Villarnak és Jordi Paretas-Martíneznek az immár évek óta tartó gyümölcsöző szakmai kapcsolatot.

Hálás vagyok egykori tanáromnak, Dr. Györffy Györgynek, és Rudner Józsefnek, hogy a gyermekkorom óta bennem élő érdeklődést az állatok és a taxonómia iránt talán tudtuk és szándékuk nélkül, de fenntartották, és így ma azzal hivatásként foglalkozhatom.

Végül, de nem utolsó sorban, köszönöm a családomnak, barátaimnak, jelenlegi és volt kollegáimnak, akik tanulmányaim és munkám során mindvégig támogattak, kitartottak mellettem és elviselték és remélem viselni is fogják szeszélyeimet.

8. Irodalomjegyzék

- Andrews, F. G. 1978. Taxonomy and host specificity of Nearctic Alloxystinae with a catalog of the world species (Hymenoptera, Cynipidae). *Occasional Papers of the Bureau of Entomology of the California Department of Agriculture*, 25: 1–128.
- Belizin, V. I. 1966. Parasitic cynipids (Hymenoptera, Cynipoidea) in the Republic of Moldova. *Trudy Moldavskoho Nauchno-Issled. Instituta Sadovodstva, Vinogradarstva I Vinodelija*, (Entomologia) 13: 1-14.
- Benson D. A., Karsch-Mizrachi I., Lipman D. J., Ostell J., Wheeler D. L. 2005. Genbank. *Nucleic Acids Research* 33: D34–D38.
- Borchsenius, F. 2009. FastGap 1.2. Department of Biological Sciences, University of Aarhus, Denmark. Published online at http://192.38.46.42/aubot/fb/FastGap_home.htm
- Buffington, M. 2002. A description of *Aegeseucoela* Buffington, new name, with taxonomic notes on the status of *Gronotoma* Förster. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 104: 589–601.
- Buffington, M. L., Liljeblad, J. 2008. The description of Euceroptinae, a new subfamily of Figitidae (Hymenoptera), including a revision of Euceroptres Ashmead, 1896 and the description of a new species. *Journal of Hymenoptera Research* 17: 44–56.
- Buffington, M. L., Nylander, J. A. A., Heraty, J. M. 2007. The phylogeny and evolution of Figitidae (Hymenoptera. Cynipoidea). *Cladistics* 23: 1–29.
- Buffington, M. L., Brady, S. G., Morita, S. I., Van Noort, S. 2012. Divergence estimates and early evolutionary history of Figitidae (Hymenoptera: Cynipoidea). *Systematic Entomology*, 37: 387-304.
- Buffington, M. L., Sandler, R. J. 2012. The occurrence and phylogenetic implications of wing interference patterns in Cynipoidea (Insecta: Hymenoptera). *Invertebrate Systematics* 25 (6): 586-597. <http://dx.doi.org/10.1071/IS11038>
- Bukowski R., Sun Q., Howard M. 2010. BioHPC: Computational Biology Application Suite for High Performance Computing. *Journal of Biomolecular Techniques*. 21 (3 Supplement): S23.
- Cameron, P. 1879. On some new or little known British Hymenoptera. *Transactions of the Entomological Society of London* 12: 107-119.
- Cameron, P. 1883. Descriptions of sixteen new species of parasitic Cynipidae, chiefly from Scotland. *Transactions of the Entomological Society of London* 16 (4): 365-374.

- Cameron, P. 1884. Notes on Tenthredinidae and Cynipidae. *Entomologist's monthly Magazine* 20: 265-267.
- Cameron, P. 1886 (1887). The fauna of Scotland, with special reference to Clydesdale and the western district. *Proc. Nat. Hist. Soc. Glasgow*, 3: 53-95.
- Cameron, P. 1887. Hymenopterological notes. 1. On some new or little known British Hymenoptera. *Entomologist's monthly Magazine* 23: 193-195.
- Cameron, P. 1888. On some new or little known British parasitic Cynipidae. *Entomologist's monthly Magazine* 24: 209-211.
- Cameron, P. 1889. On the British species of Allotrinae, with descriptions of other new species of parasitic Cynipidae. *Memoirs & Proceedings of the Manchester Literary and Philosophical Society* (4) 2: 53-69.
- Cameron, P. 1890. A monograph of the British phytophagous Hymenoptera 3. 1-274.
- Carver, M. 1992. Alloxystinae (Hymenoptera: Cynipoidea: Cahripidae) in Australia. *Invertebrate Taxonomy*, 6: 769-785.
- Carver, M. 1993. Australian Charipinae (Hymenoptera: Cynipoidea: Charipidae) described by A. A. Girault. *Journal of the Australian Entomological Society*, 32: 43-44.
- Caterino, M. S., Cho, S., Sperling, F. A. H. 2000. The current state of insect molecular systematics: A thriving Tower of Babel. *Annual Review of Entomology*. 45: 1-54.
- Dalla Torre, K. W., Kieffer, J. J. 1910. Cynipidae. *Das Tierreich*, 24: 1-891.
- Dowton M., Austin, A. D. 1994. Molecular phylogeny of the insect order Hymenoptera: Apocritan relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 91: 9911-15.
- Dowton M., 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.
- Evenhuis, H. H. 1971. Studies on Cynipidae Alloxystinae 1. The identity of *Alloxysta rubriceps* (Kieffer, 1902), With some remarks on the subfamily. *Entomologische Berichten* 31: 93-99.
- Evenhuis, H. H. 1972. Studies on Cynipidae Alloxystinae 2. The identity of some species associated with aphids of economic importance. *Entomologische Berichten* 32: 210-217.
- Evenhuis, H. H. 1973. Studies on the Alloxystinae 3. The identity of *Phaenoglyphis ruficornis* (Förster, 1869) comb. n. *Entomologische Berichten* 33: 218-219.

- Evenhuis, H. H. 1974. Studies on Cynipidae Alloxystinae 4. *Alloxysta macrophadna* (Hartig, 1841) and *Alloxysta brassicae* (Ashmead, 1887). *Entomologische Berichten* 34: 165-168.
- Evenhuis, H. H. 1976. Studies on Cynipidae Alloxystinae 5. *Alloxysta citripes* (Thomson) and *Alloxysta ligustri* n. sp., with remarks on host specificity in the subfamily. *Entomologische Berichten* 36: 140-144.
- Evenhuis, H. H., Barbotin, F. 1977. Studies on Cynipidae Alloxystinae 6. *Phaenoglyphis villosa* (Hartig) and *Alloxysta arcuata* (Kieffer). *Entomologische Berichten* 37 (12): 184-190.
- Evenhuis, H. H., Barbotin, F. 1987. Types des especes d'Alloxystidae (Hymenoptera, Cynipoidea) de la collection Carpenter, decrits par J-J Kieffer, avec synonymes nouveaux et un nomen nudum *Bull. & Ann. Soc. R. Belg. Ent.* 123: 211-224.
- Fergusson, N. D. M. 1986. Hymenoptera Cynipoidea. Charipidae, Ibalidae & Figitidae. Handbooks for the Identification of British Insects 8: 1–55.
- Ferrer-Suay, M., Paretas-Martínez, J., Selfa, J., Pujade-Villar J. 2012a. Taxonomic and synonymic catalogue of the Charipinae and notes about this subfamily (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae: Charipinae). *Zootaxa*, 3376: 1-92.
- Ferrer-Suay, M., Selfa, J., Pujade-Villar J. 2012b. First Record of *Alloxysta* Förster from Madagascar, with Descriptions of Two New Species (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae: Charipinae). *African Entomology* 20 (2): 222-228.
- Ferrer-Suay, M., Selfa, J., Equihua-Martínez, A., Estrada-Venegas, E., Lomeli-Flores, R., Peña Martínez, R., Pujade-Villar, J. 2013. Charipinae (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae) From Mexico With Description of Three New Species. *Annals of the Entomological Society of America*, 106(1): 26-41
- Folmer, O., Black, M.B., Hoch, W., Lutz, R.A., Vrijenhock, R.C. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 3: 294–299.
- Förster, A. 1869. Über die Gallwespen. Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien 19: 327-370.
- Fülöp D., Melika G., Bechtold M., Bozsó M. 2010. Checklist of charipines of Hungary (Hymenoptera, Figitidae: Charipinae). *Folia Entomologica Hungarica* 71: 53-56.
- Fülöp, D., Mikó, I., Seltmann, K., Péntes, Zs., Melika, G. 2013. *Alloxysta chinensis* a new Charipinae species from China (Hymenoptera, Figitidae). *Zootaxa* 3637 (3):394-400

- Gauld, I., Bolton, B. 1988. The Hymenoptera. British Museum (Natural History); Oxford University Press, London; Oxford; New York. 352 pp.
- Gillespie, J.J., Yoder, M.J., Wharton, R.A. 2005. Predicted secondary structure of 28S and 18S rRNA from Ichneumonoidea (Insecta: Hymenoptera: Apocrita): impact on sequence alignment and phylogeny estimation, *J. Mol. Evol.* 61: 114–137.
- Godfray, H. C. J. 1994. Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton NJ., Princeton University Press, 473 pp.
- Guindon S, Gascuel O. 2003. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Systematic Biology* 52: 696-704.
- Gutierrez, A. P. 1970a. Studies on host selection and host specificity of the aphid hyperparasite *Charips victrix* (Hymenoptera: Cynipidae). 3. Host suitability studies. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 63: 1485-91.
- Gutierrez, A. P. 1970b. Studies on host selection and host specificity of the aphid hyperparasite *Charips victrix* (Hymenoptera: Cynipidae). 4. The effect of age of host on host selection. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 63: 1491-94.
- Gutierrez, A. P. 1970c. Studies on host selection and host specificity of the aphid hyperparasite *Charips victrix* (Hymenoptera: Cynipidae). 5. Host selection. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 63: 1495-98.
- Gutierrez, A. P. 1970d. Studies on host selection and host specificity of the aphid hyperparasite *Charips victrix* (Hymenoptera: Cynipidae). 6. Description of sensory structures and a synopsis of host selection and host specificity. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 63: 1705-9.
- Gutierrez, A. P., van den Bosch, R. 1970a. Studies on host selection and host specificity of the aphid hyperparasite *Charips victrix* (Hymenoptera: Cynipidae). 1. Review of hyperparasitism and the field ecology of *Charips victrix*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 63: 1345-54.
- Gutierrez, A. P., van den Bosch, R. 1970b. Studies on host selection and host specificity of the aphid hyperparasite *Charips victrix* (Hymenoptera: Cynipidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 63: 1355-60.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4 (1): 9pp.
- Hancock, J. M., Tautz, D., Dover, G. A. 1988. Evolution of the secondary structures and compensatory mutations of the ribosomal RNAs of *Drosophila melanogaster* . *Molecular Biology and Evolution* 5: 393–414

- Harvey, P. H., Pagel, M. D. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford Monographs in Ecology and Evolution edited by Harvey, P.H. and May, R.M.. Oxford University Press.
- Hellén, W. 1963. Die Alloxystinen Finnlands. (Hymenoptera: Cynipidae). *Fauna Fennica* 15: 1-23.
- Heraty, J., Ronquist, F., Carpenter, J. M., Hawks, D., Schulmeister, S., Dowling, A. P., Murray, D., Munro, J., Wheeler, W. C., Schiff, N., Sharkey, M. 2011. Evolution of the hymenopteran megaradiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 60: 73-88
- Huelsenbeck, J. P., Nielsen, R., Bollback, J. P. 2003. Stochastic mapping of morphological characters. *Systematic Biology* 52: 131-158.
- Ionescu, A. M. 1959. Contributions to the study of parasitic cynipids (Hymenoptera, Cynipoidea) of the Rumanian People's Republic. *Rev. Biol.* VI, 2: 264-272
- Ionescu, A. M. 1963. Contributions to the study of the superfamily Cynipoidea (Insecta, Hymenoptera) in the Rumanian People's Republic. *Rev. Biol.* VIII, 2: 165-176
- Ionescu, A. M. 1969. Hymenoptera Cynipoidea. *Fauna Republicii Socialiste Romania* 9 (6). 1-285.
- Jones, D. B., Giles, K. L., Chen, Y. Shufran, K. A. 2005. Estimation of hymenopteran parasitism in cereal aphids by using molecular markers. *J. Econ. Entomol.* 98 (1): 217-221.
- Kieffer, J. J. 1902. Description de quelques Cynipides nouveaux ou peu connus et de deux de leurs parasites (Hyménoptères). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Metz* (2) 10: 1-18.
- Kierych, E. 1979. Galasowkowate. Cynipoidea. *Katalog Fauni Polski. Catalogus faunae Poloniae* 33: XXVI, 2. 1-104.
- Kjer, K. M. 2004. Aligned 18S and insect phylogeny. *Systematic. Biology* 53: 506–514.
- Kjer, K. M., Gillespie, J. J., Ober, K. A. 2007. Opinions of multiple sequence alignment and an empirical comparison of repeatability and accuracy between POY and structural alignment. *Systematic. Biology* 56: 133–146.
- Kovalev, O. V. 1995. Paleontological history, phylogeny, and systematics of Brachycleistogastromorpha, Infraorder N., and Cynipomorpha Infraorder N. (Hymenoptera) with descriptions of new fossil and recent families, subfamilies, and genera. *Entomological Review* 74: 105–147.
- Königsmann, E. 1978. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 3: “Terebrantes” (Unterordnung Apocrita). *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 25: 1–55.

- Kumar, S., Tamura, K., Nei, M. 2004. MEGA3: Integrated Software for Molecular Evolutionary Analysis and Sequence Alignment. *Briefings in Bioinformatics* 5: 150-163.
- Lanfear, R., Welch, J. J., Bromham, L. 2010. Watching the clock: Studying variation in rates of molecular evolution between species. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 495-503.
- Lewis, P. O. 2001. A Likelihood Approach to Estimating Phylogeny from Discrete Morphological Character Data. *Systematic Biology* 50(6): 913–925
- Liu, Z., Engel, M. S., Grimaldi, D. A. 2007. Phylogeny and Geological History of the Cynipoid Wasps (Hymenoptera: Cynipoidea). *American Museum Novitates* 3583: 1-48.
- Lunt, D. H., Zhang, D. X., Szymura, J. M., Hewitt, G. M. 1996. The insect cytochrome oxidase I gene: evolutionary patterns and conserved primers for phylogenetic studies. *Insect Mol. Biol.* 5: 153–165.
- Maddison, W. P., Maddison, D. R. 2006. StochChar: A package of Mesquite modules for stochastic models of character evolution. Version 1.1.
- Maddison, W. P., Maddison, D. R. 2009. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 2.72. <http://mesquiteproject.org>
- Melika G. 2006. Gall Wasps of Ukraine. Cynipidae. Vol. 1-4. - Kyiv: Vestnik zoologii. 644 p.
- Menke, A. S., Evenhuis, H. H. 1991. North american Charipidae: key to genera, nomenclature, species checklist, and a new species of *Dilyta* Förster (Hymenoptera: Cynipoidea) *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 93: 136-158.
- Miller, G. L., Lambdin, P. L. 1985. Observations on *Anacharis melanoneura* (Hymenoptera: Figitidae), a parasite of *Hemerobius stigma* (Neuroptera: Hemerobiidae). *Entomol. News* 96: 93–97.
- Móczár L. 1969. Hártyásszárnyúak. – In. Móczár L. (szerk.) *Állathatározó* I-II. 2. kiadás, Budapest, Tankönyvkiadó. 263-299; 341-501.
- Móczár L. 1990. *Rovarkalauz* Budapest, Gondolat, 1-260
- Müller, C. B., Adriaanse, I. C. T., Belshaw, R., Godfray, H. C. J. 1999. The structure of an aphid-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology* 68: 346-370.
- Nordlander, G. 1984. What do we know about parasitic cynipoids (Hymenoptera)? *Entomologisk Tidskrift* 105: 36–40.
- Nylander, J. A. A. 2004. MrModeltest v2. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.

- Nylander, J. A. A., Buffington, M. M. L., Liu, Z., Nieves-Aldrey, J. L., Liljebäck, J., Ronquist, F. 2007. Phylogeny and Evolution of Gall Wasps. Publikátlan
- Pagel, M. 1999. The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character states of discrete characters on phylogenies. *Systematic Biology* 48: 612-622.
- Paretas-Martínez, J., Pujade-Villar, J. 2006. Two genera of Charipinae (Hymenoptera: Figitidae) from Australia: revision of the genus *Thoreauana* Girault, 1930 and description of *Dilapothor* n. gen. *Australian Journal of Entomology* 45: 219–226.
- Paretas-Martínez, J., Arnedo, M. A., Melika, G., Selfa, J., Seco-Fernández, M. V., Fülöp, D., Pujade-Villar, J. 2007a. Phylogeny of the Charipinae (Hymenoptera, Cynipoidea, Figitidae). *Zoologica Scripta* 36: 153–172.
- Paretas-Martínez, J., Melika, G., Pujade-Villar, J. 2007b. Description of *Lobopterocharips arreplegata* gen. n. & sp. n. (Hymenoptera: Figitidae: Charipinae) from Nepal, with notes on its phylogenetic position. *Insect Systematics and Evolution* 38: 473–479.
- Paretas-Martínez, J., Restrepo-Ortiz, C., Buffington, M. L., Pujade-Villar, J. 2011. Systematics of Australian Thrasorinae (Hymenoptera, Cynipoidea, Figitidae) with descriptions of Mikeiinae, new subfamily, two new genera, and three new species. *Zookeys* 108: 21–48.
- Pei J., Grishin, N. V. 2007. PROMALS: towards accurate multiple sequence alignments of distantly related proteins. *Bioinformatics* 23 (7): 802-8.
- Pei, J., Kim, B., Tang, M., Grishin, N. V. 2007. PROMALS web server for accurate multiple protein sequence alignments. *Nucleic Acids Res.* 2007 July, 35 (Web Server issue): W649–W652.
- Podani J. 1997. Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtelmeibe. Scientia Kiadó, Budapest, 412 p.
- Posada, D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution* 25: 1253-1256.
- Prinsloo, G. L. 1980. An illustrated guide to the families of African Chalcidoidea. *Republic of South Africa Department of Agriculture and Fisheries Science Bulletin* 395: 1-66.
- Pujade-Villar, J., Ferrer-Suay, M. 2012. First records of genus *Dilyta* from Madagascar with description of *Dilyta paretasmartinezi* n. sp. (Hymenoptera: Figitidae: Charipinae). *Orsis*, 26: 139-144.
- Pujade-Villar, J., Ferrer-Suay, M., Selfa, J., Alonso-Zarazaga, M. A. 2011. What is *Alloxysta fulviceps* (Curtis, 1838) (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae: Charipinae)? *Memoirs of Museum Victoria* 68: 67–70.

- Pujade-Villar, J., Paretas-Martínez, J. 2006. *Phaenoglyphis* 'versus' Hemicrisis, and the description of a new sculptured species of Charipinae (Hymenoptera: Figitidae). *European Journal of Entomology*, 103: 477–481.
- Pujade-Villar, J., Paretas-Martínez, J., Selfa, J., Seco-Fernández, M. V., Fülöp, D., Melika, G. 2007. *Phaenoglyphis villosa* (Hartig 1841) (Hymenoptera: Figitidae: Charipinae): a complex of species or a single but very variable species? *Annales de la Société Entomologique de France* 43 (2): 169-179
- Quicke, D. L. J. 1993. Principles and Techniques of Contemporary Taxonomy (Tertiary Level Biology). Chapman and Hall, 328 pp.
- Quinlan, J. 1974. The british Cynipoidea (Hymenoptera) described by P Cameron *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Ent.)* 31: 1-21
- Quinlan, J. 1978. On the identity of some British Alloxystinae descrobed P. Cameron and by J. J. Kieffer (Hym.: Cynipidae) *Entomologische Berichten* Deel 38 1. VIII.: 124-128.
- Rambaut, A. 2006-2009. FigTree. Tree Figure Drawing Tool Version 1.3.1. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>
- Rasnitsyn, A. P. 1988. An outline of evolution of the hymenopterous insects (order Vespida). *Oriental Insects* 22: 115–45.
- Ronquist, F. 1995. Phylogeny and early evolution of the Cynipoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 20: 309–35.
- Ronquist, F. 1999. Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea. *Zoologica Scripta* 28: 139–164.
- Ronquist, F. 2004. Bayesian inference of character evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 475-481.
- Ronquist, F., Huelsenbeck, J. P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572-1574.
- Ronquist, F., Nieves-Aldrey, J. L. 2001. A new subfamily of Figitidae (Hymenoptera, Cynipoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society* 133: 483-494.
- Ronquist, F., Nordlander, G. 1989. Skeletal morphology of an archaic cynipoid, *Ibalia rufipes* (Hymenoptera, Ibaliiidae). *Entomologica Scandinavica Supplements* 33: 1-60.
- Ros-Farré, P., Pujade-Villar, J. 2007. Plectocynipinae, a new subfamily of Figitidae and description of a new Neotropical genus of Thrasorinae (Hymenoptera: Cynipoidea). *Zootaxa* 1583: 1–13.

- Ros-Farré, P., Ronquist, F., Pujade-Villar, J. 2000. Redescription of *Acanthaegilips* Ashmead, 1897, with characterization of the Anacharitinae and Aspiceratinae (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 129: 467–488.
- Schluter, D., Price, T., Mooers, A. O., Ludwig, D. 1997. Likelihood of ancestor states in adaptive radiation. *Evolution* 51: 1699-1711.
- Sharkey, M. J. 2007. Phylogeny and Classification of Hymenoptera. - In: Zhang, Z.-Q., Shear, W.A. (szerk). *Linnaeus Tercentenary: Progress in Invertebrate Taxonomy*. *Zootaxa* 1668: 521-548.
- Sharkey, M. J., M. Carpenter, J. M., Vilhelmsen, L., Heraty, J., Liljeblad, J., Dowling, A. P. G., Schulmeister, S., Murray, D., Deans, A.R., Ronquist, F., Krogmann, K., Wheeler, W. C. 2011. Phylogenetic relationships among superfamilies of Hymenoptera. *Cladistics* 27: 1-33
- Sharkey, M. J., Roy, A. 2002. Phylogeny of the Hymenoptera: A reanalysis of the Ronquist et al. (1999) reanalysis, emphasizing wing venation and apocritan relationships. *Zoologica Scripta* 31: 57–66.
- Shevtsova, E., Hansson, C., Janzen, D. H., Kjærandsen J. 2011. Stable structural color patterns displayed on transparent insect wings. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 (213): 668-673.
- Simmons, M. P., Ochoterena, H. 2000. Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Systematic Biology* 49: 369–381.
- Sullivan, D. J. 1987. Insect hyperparasitism. *Annual Review of Entomology* 32: 49–70.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., and Kumar, S. 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution* 28: 2731-2739.
- Thúröczy Cs. 2005. Parazitoidok – In: *BaskyZs.: Levéltetvek – leírás – életmód – kartétel – védekezés*. Mezőgazda kiadó, Budapest 97-98.
- Traugott, M., Bell, J. R., Broad, G. R., Powell, W., van Veen, F.J., Vollhardt, I. M., Symondson, W. O. 2008. Endoparasitism in cereal aphids: molecular analysis of a whole parasitoid community. *Molecular Ecology* 17 (17): 3928-3938.
- van Veen, F. J. F. 1999. Aphid hyperparasitoids: Taxonomy, Ecology and Evolution. A Thesis submitted for the degree of Doctor of Philosophy of the University of London and the Diploma of Imperial College. 1-184.

- van Veen, F. J. F., Belshaw, R., Godfray, H. C. J. 2003. The value of the ITS2 region for the identification of species boundaries between *Alloxysta* hyperparasitoids (Hymenoptera: Charipidae) of aphids. *European Journal of Entomology* 100 (3): 449–453.
- Watanabe, C., 1950. Charipidae of Japan. *Insecta Matsumurana* 17 (2): 83-89.
- Weld, L. H. 1952. Cynipoidea (Hym.) 1905–1950, being a supplement to the Dalla Torre and Kieffer monograph, the Cynipidae in Das Tierreich, Lieferung 24: 1910, and bringing the systematic literature of the world up to date, including keys to families and subfamilies and lists of new generic, specific and variety names. Ann Arbor, MI: Privately printed, 1-351.
- Whitfield, J. B. 1992. Phylogeny of the non-aculeate Apocrita and the evolution of parasitism in the Hymenoptera. *Journal of Hymenoptera Research* 1: 3–14.
- Whitfield, J. B. 1998. Phylogeny and evolution of hostparasitoid interactions in Hymenoptera. *Annual Review of Entomology* 43: 129–51.
- Xia, X. és Lemey, P. 2009. Assessing substitution saturation with DAMBE. - In Philippe Lemey, Marco Salemi and Anne-Mieke Vandamme, (szerk.). *The Phylogenetic Handbook: A Practical Approach to DNA and Protein Phylogeny*. 2nd edition Cambridge University Press. 615-630.
- Xia, X., Xie, Z. 2001. DAMBE: Software package for data analysis in molecular biology and evolution. *Journal of Heredity* 92: 371–373.
- Xia, X., Xie, Z., Salemi, M., Chen, L., Wang, Y. 2003. An index of substitution saturation and its application. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26: 1-7.
- Yoder, M., Gillespie, J. 2004-present. jRNA. Exploring insect phylogeny using RNA secondary structure. Web pages at <http://hymenoptera.tamu.edu/rna>.
- Yoder, M. J., Mikó, I., Seltmann, K. C., Bertone, M. A., Deans, A. R. 2010. A Gross Anatomy Ontology for Hymenoptera. *PLoS ONE* 5 (12): e15991. doi:10.1371/journal.pone.0015991
- Zuker, M. 2003. Mfold web server for nucleic acid folding and hybridization prediction. *Nucleic Acids Research* 31: 3406–3415.

9. Összefoglaló

A Charipinae alcsalád (Hymenoptera, Cynipoidea, Figitidae) taxonómiai besorolása (Weld, 1952; Quinlan, 1974, 1978; Nordlander, 1982; Fergusson, 1986; Ronquist, 1999, Liu és mtsi, 2007) és felosztása (Hellén, 1963; Evenhuis, 1971; Quinlan és Evenhuis, 1980; Menke és Evenhuis, 1991; Carver 1993; Ronquist, 1999; Paretas-Martínez és Pujade-Villar 2006; Pujade-Villar és Paretas-Martínez 2006; Paretas-Martínez és mtsi, 2007) mind a mai napig problémás, rokonsági kapcsolatai sem tekinthetők kellően tisztázottnak jelenleg (Ronquist, 1999; Buffington és mtsi 2007, 2012). Ennek okai között az állatok kis mérete és leegyszerűsödött morfológiája mellett az is közbejátszik, hogy a fajleírások gyakran egyetlen példányon alapulnak, nagyon kevés karaktert használnak, ezek gyakran nem alkalmasak a faji szintű elkülönítésre valamint a különböző szerzők gyakran más eltérő tulajdonságokat hangsúlyoznak, így a típusok vizsgálata nélkül gyakran problémás lehet a faji hovatartozás megállapítása. Az utolsó teljes körű összefoglaló munka 1910-ben született (Dalla Torre és Kieffer, 1910). Weld 1952-ben adott egy összefoglalást az eltelt időben leírt taxonokról, Andrews (1978) illetve Ferrer-Suay és mtsi (2013) publikáltak revizionálatlan világcatalógust, mely tartalmaz egy határozókulcsot a jelenleg elfogadott genusokra.

Az alcsalád világszerte ismert fajainak a száma 175 (Ferrer-Suay és mtsi 2012, 2013, Pujade-Villar és Ferrer-Suay, 2012). Ezek legtöbbje a Palearktisz nyugati feléből. Ez egyrészt történeti okoknak köszönhető másrészt annak, hogy legnagyobb fajszerű csoport elsődleges gazdájának biodiverzitása is a mérsékelt övben éri el maximumát. Életmód szempontjából a koinobiont endohiperparazitoidok közé tartoznak. A korábbi Charipini tribus fajtól levélbolha fajokban (Sternorrhyncha: Psyllidae) élősködő szivárványfűrkészekben (Hymenoptera: Encyrtidae) (Menke és Evenhuis, 1991) fejlődnek, amíg az egykori Alloxystini tribus fajtól levéltetvek (Sternorrhyncha: Aphididae) hiperparazitoidjai Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae) Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) fajokon keresztül (Fergusson, 1986).

A fajkonceptiókat két élesen ellentmondó álláspontra bonthatjuk. A Fergusson-féle, mely szerint nagy variabilitású széles gazdaspektrumú fajok tartoznak az alcsaládba, illetve az Evenhuis által képviselt, aki sok egymáshoz nagyon hasonló, erősen gazdához kötődő fajt különít el.

Mivel a morfológiai alapú elkülönítések problémásnak, illetve gyakran lehetetlennek tűnnek kutatásainkban célul tűztük ki az alcsalád tágabb rokonságának filogenetikai, illetve taxonómiai tanulmányok során széleskörűen használt morfológiai karaktereinek molekuláris törzsfán történő vizsgálatát a család fajokban leggazdagabb csoportján az *Alloxysta* genuson belül.

A karakterek megbízhatóságára, filogenetikai alkalmazhatóságára semmilyen irodalmi adat nem állt rendelkezésre, amely valamilyen független módszeren alapulna, kizárólag egyes régiók faunáján dolgozó szakemberek egymásnak ellentmondó megfigyelései (Hellén, 1963; Evenhuis, 1971, 1972, 1973, 1974, 1976; Evenhuis és Barbotin, 1977; Andrews, 1978, Fergusson, 1986), a mi előzetes eredményeink is fajon belüli variabilitást mutattak (Pujade-Villar és mtsi, 2006), ami egyes karakterek használhatóságát kérdőjelezi meg. Az eltérő és kevés karakter használatának köszönhetően az alcsalád genus szintű felbontása is problémás. A taxonok gyakran szinonimizálódnak és nyernek ismét önálló rangot (Paretas-Martínez és Pujade-Villar, 2006; Paretas-Martínez és mtsi, 2007; Pujade-Villar és Paretas-Martínez, 2006; Fülöp és mtsi, 2013).

Kiindulási hipotézisnek a Fergusson-féle elképzelést vettük, az általa is széleskörűen használt morfológiai karakterek (propodeal carinae, pronotal carinae, sugár sejt) alapján csoportokat különítettünk el. Ügyeltünk arra hogy a csoporton belüli, számunkra még észrevehető különbségű egyedeket is bevonjuk a vizsgálatokba. Minden elkülöníthető taxonból izoláltunk DNSt úgy hogy lehetőleg minden típusból több minta is legyen. Az izolálás az utótestből történt, így sajnos veszítettünk karaktereket, viszont a kis termetből adódó technikai nehézségeket nagyrészt ki tudtuk küszöbölni.

A molekuláris törzsfá készítéséhez egy mitokondriális (citokrom-oxidáz 1) és egy magi (28S D2) DNS markert használtunk. Ezen molekuláris törzsfán teszteltük az eddig a fajok elkülönítésében illetve a filogenetikai vizsgálatokban használt külső morfológiai bélyegek rokonsági kapcsolatok megállapítására való alkalmasságát, illetve az eddig leírt fajok validitását. A morfológiai vizsgálatok scanning mikroszkópos képek és sztereómikroszkóp segítségével történtek. A SEM vizsgálatok célja az állatok morfológiájának részletesebb megismerése volt ehhez a molekuláris vizsgálatokba be nem vont példányokat használtuk. Az átfogóbb vizsgálatok sztereo mikroszkóppal történtek úgy hogy a megszekvenált állatokból Kanada-balzsamos preparátumokat készítettünk Prinsloo (1980) módszere segítségével.

A morfológiai bélyegek megjelölésére Magyarországon elsőként a HAO terminológiát használtuk (Yoder és mtsi, 2010), mivel így a használt karakterek egyértelműen

azonosíthatóak a külföldi irodalmakban szereplőkkel, illetve a különböző csoportokban eltérő megnevezésű karakterek is egyértelműen azonosíthatóak. Morfometriai vizsgálataink megerősítették azt az álláspontot, hogy a szárny illetve a csáp karakterei alapján csoportokat általában nem tudunk elkülöníteni. Sorozatokat vizsgálva ezek a karakterek folyamatosak és a bennük lévő variancia nagy része egy háttérváltozónak köszönhető. Még a főbb morfológiai karakterek által elkülönülő csoportokban sem eredményezték a DNS alapú kládok elkülönülését, ezért faji szintű elkülönítésre önmagukban nem tartjuk alkalmasnak őket.

Elsőként vizsgáltuk az alcsalád legnagyobb nemének az Alloxystának a belső rokonsági kapcsolatait. A molekuláris vizsgálatok során a citokróm-oxidáz szekvenciák alapján 41, míg a D2 szekvenciák alapján 17 haplotípust tudunk elkülöníteni. A külcsoporthként kezelt *Phaenoglyphis* egyedek COI szekvenciái hat bázispárral rövidebbnek bizonyultak, így ez alapján könnyen elkülöníthetőek, bár morfológiai alapon a genus-t parafiletikusnak tartják (Paretas-Martínez és mtsi, 2007), melyett az általunk számított genetikai távolságok is megerősítenek. A kapott szekvenciákat távolság-, likelihood- és bayesi alapú analízisnek vetettük alá, melyek eredményei a különböző régiókra kongruensek voltak. A D2 régióként és COI pozícióként particionált elemzést MrBayes programmal végeztük, és a kapott eredményt használtuk a morfológiai karakterek térképezésére.

A széleskörűen használt egyéb morfológiai karakterek az általunk készített törzsfán kivétel nélkül homopláziát mutattak, tehát filogenetikai felhasználhatóságuk korlátozott. Mivel külön-külön vizsgálva monofiletikus csoportokat nem tudunk a segítségükkel elkülöníteni önállóan fajcsoportok megállapítására sem használhatóak. Mindamellet a különféle morfometriai és egyéb morfológiai karakterek egymással alkotott kombinációja alkalmas lehet kládok elkülönítésére, bár ezeknek monofiletikus voltát erősen megkérdőjelezhetőnek tartjuk.

A fennálló taxonómia problémákra megoldást az alcsalád igen széleskörű revíziója hozhat. Amely viszont igen nagy anyagi és munkabefektetést igényel a dolgozatban vázolt problémák miatt. A munkának egyértelműen molekuláris alapon kell állnia, mivel az egyedek morfológiája rendkívül leegyszerűsödött illetve az edig használt karakterek erre nem alkalmasak.

10. Summary

Taxonomy of the subfamily Charipinae (Hymenoptera, Cynipoidea, Figitidae) was always problematic (Weld, 1952; Quinlan, 1974, 1978; Nordlander, 1982; Fergusson, 1986; Ronquist, 1999, Liu et al, 2007) and its subdivision (Hellén, 1963; Evenhuis, 1971; Quinlan et Evenhuis, 1980; Menke et Evenhuis, 1991; Carver, 1993; Ronquist, 1999; Paretas-Martínez et Pujade-Villar, 2006; Pujade-Villar et Paretas-Martínez, 2006; Paretas-Martínez et al, 2007) as well as the sister group relationship with other cynipoid taxa is not clarified (Ronquist, 1999; Buffington et al, 2007, 2012). It is due to the small size of wasps, their simplified morphology and the insufficient species descriptions. Usually the species descriptions are based only on one specimen and a few diagnostic characters, which very often are not enough for the species precise identification, more of that frequently different authors used different characters for species separation. That is why the examination of the types is in need. The last comprehensive work was published in 1910 (Dalla Torre et Kieffer, 1910). Weld (1952) gave a summary of the described species since that time, Andrews (1978) and Ferrer-Suay et al (2012) published world catalogue without the revision of species but with a identification key to genera of the subfamily.

175 species are known in the subfamily (Ferrer-Suay et al, 2012, 2013 Pujade-Villar et Ferrer-Suay, 2012), most of them from the Western Palaearctic. This is mainly for the historical reasons and the distributional pattern and biodiversity of the primary hosts of the largest taxon, *Alloxysta*. They are coinobiont endohyperparasitoids. The members of the former Charipini are hyperparasitoids of psyllids (Sternorrhyncha: Psyllidae) via Encyrtidae (Hymenoptera: Encyrtidae) (Menke et Evenhuis, 1991) while the members of the former tribe Alloxystini are hyperparasitoids of aphids (Sternorrhyncha: Aphididae) via Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae) and Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) (Fergusson, 1986).

Two different species concepts are in use in the taxonomy of the subfamily. One of them based on the work of Fergusson (1986) counting with a few, not host specific and very variable species. On the other hand, Evenhuis (1971, 1972, 1973, 1974, 1976) distinguish more species, which are strictly host specific and species possess with very minor differences.

Our goal, after the aforementioned difficulties, was to test the suitability of the morphological characters used in the taxonomy and phylogeny of Charipinae on a DNA based

phylogeny of the most species rich genus *Alloxysta*, with mapping morphological characters on the DNA-based cladograms.

There is lack of independent records of the eligibility and reliability of these characters in the literature, except the contradictory observations of authors working on the fauna of different regions (Hellén, 1963; Evenhuis, 1971, 1972, 1973, 1974, 1976; Evenhuis et Barbotin, 1977; Andrews, 1978, Fergusson, 1986). Based on this fact and the results of our previous studies (Pujade-Villar et al, 2006), we assumed that the usage of some of these characters is problematic. The subgeneric division of the subfamily is problematic because few and different characters are used. Many taxa often were synonymised and later re-established (Paretas-Martínez et Pujade-Villar, 2006; Paretas-Martínez et al, 2007; Pujade-Villar et Paretas-Martínez, 2006; Fülöp et al, 2013)

Our null hypothesis was Ferguson's species concept. We established groups based on Ferguson's main characters (propodeal carinae, pronotal carinae, radial cell), trying to use as many specimens from each group as possible. Each specimen we were able to distinguish each specimen we used in the analysis. The DNA was isolated from the metasoma. In this case we lost few characters for analysis however avoid the problem with DNA amplification, derived from the small size of the insect.

One nuclear (28S D2) and one mitochondrial (COI) DNA marker were used to compute molecular phylogenetic tree. The morphological characters were mapped on this tree in order to investigate their importance in the morphological species concept. For the morphological examination we used scanning electron microscopy (SEM) and a common stereo microscope. The SEM photos helped us to get into morphological details of unsequenced specimens. More extensive stereomicroscope studies were carried out on the sequenced specimens with making slide micropreparations, following Prinsloo (1980) method.

The morphology nomenclature follows that of the HAO terminology (Yoder et al, 2010) in order to avoid inadequate terms used in different publications. Our morphological studies showed that the use of wings and antennae characters only are not enough for the precise distinguishing of species groups even. In large series of specimens these characters are continuous and thus impossible to establish any particular limits within this continuity. Even in the case of morphologically well distinguishable groups nor in the DNA based clades it was impossible to separate those groups from each other. For this reason we suggest that these characters should be avoided as the only exclusive diagnostic characters.

Our study is the first insight research into the relationships of the biggest genus, *Alloxysta*. The obtained COI sequences belong to 41 while the D2 sequences belong to 17 haplotype. The COI sequences of the outgroup (*Phaenoglyphis* spp.) were 6 bp shorter so based on this they can easily separate although they expect to be polyphyletic (Paretas-Martínez et al, 2007) but our taxon sampling is not adequate to clarify the monophyly of this genus. Our estimated p-distances support the polyphyletic viewpoint. The molecular phylogeny was estimated by different, distance based, likelihood and Bayesian methods. The phylogenetic trees were largely congruent. For the partitioned analysis MrBayes program was used and the morphological characters were mapped on the obtained tree.

Widely used characters seem to be homoplasious on our phylogenetic tree therefore the phylogenetic application could be problematic. Our results suggest that these morphological characters taken alone are unsuitable for the establishment of monophyletic groups, however, the combination of different metric and morphological characters are suitable for subgeneric division, even their monophyly is still questionable.

Only a comprehensive and detailed morphological and molecular revision of the subfamily would be able to deal with the current taxonomic problems in this subfamily.

11. Fűggelék

Appendix A. A Főkomponens analízis (PCA) eredményei

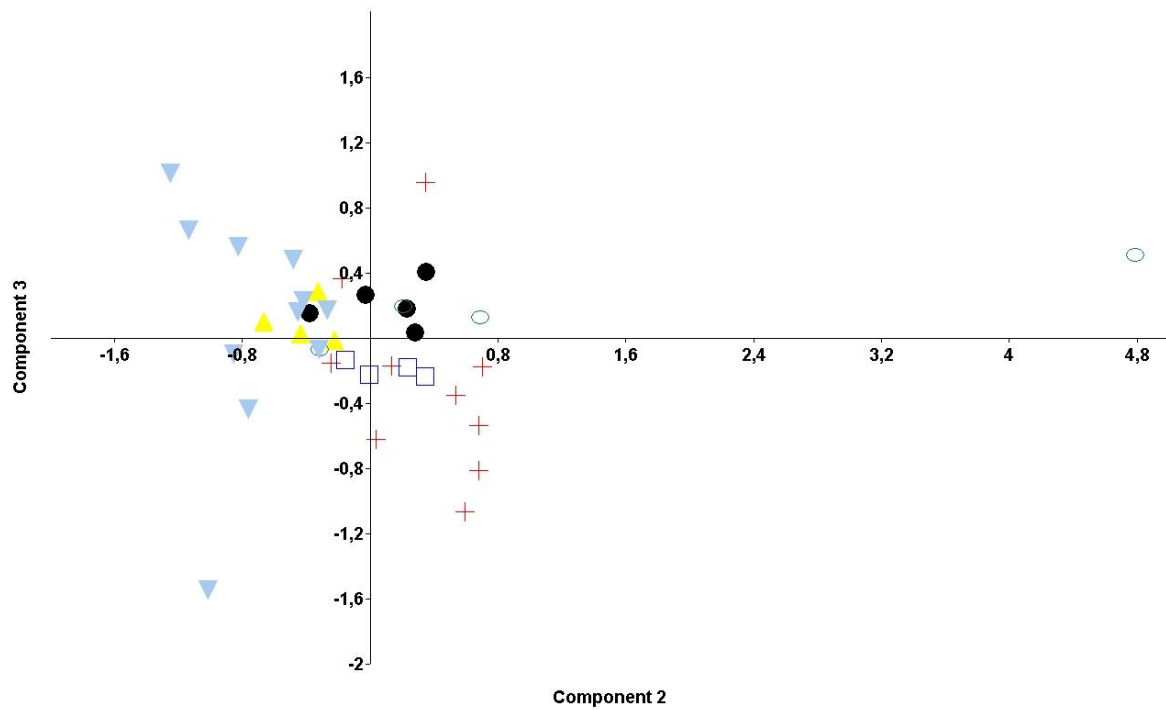
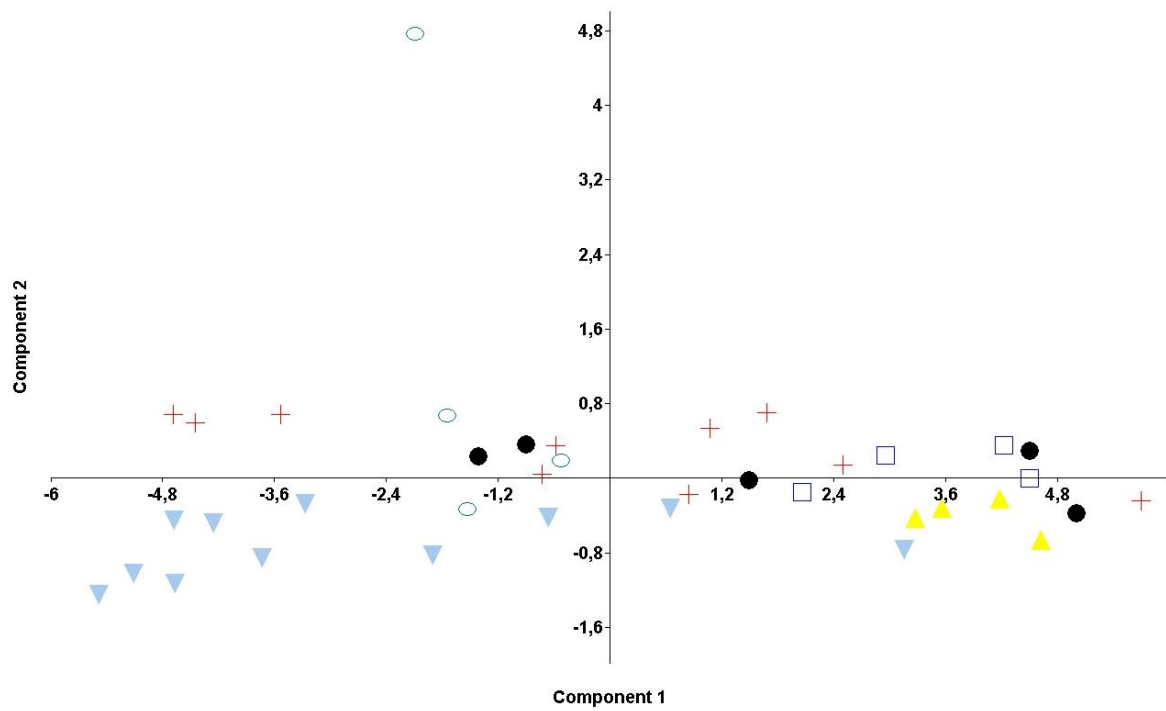
Az ábrákon az alábbi jelöléseket alkalmaztam:

COI kládok:

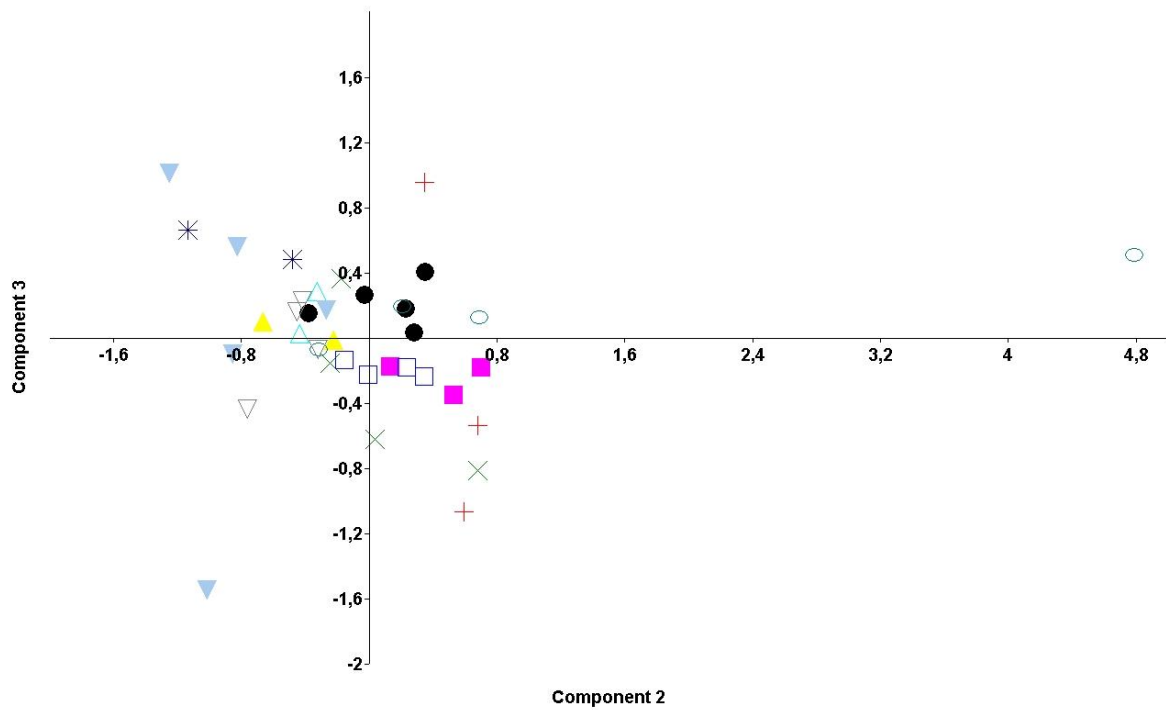
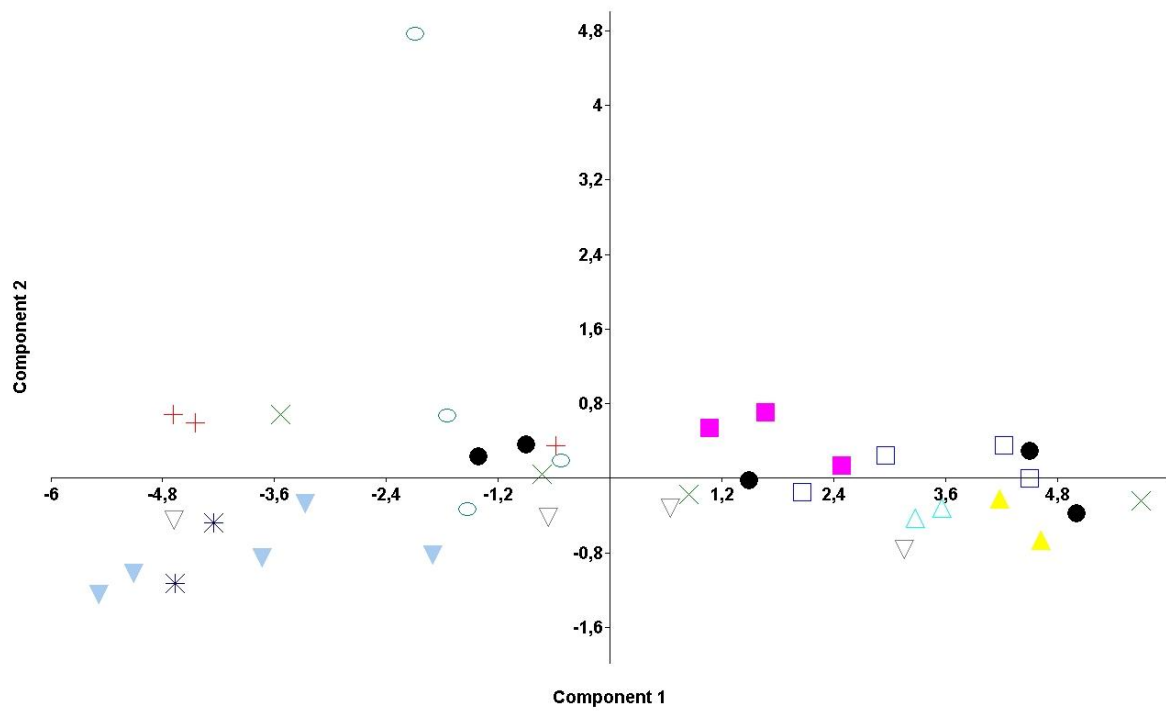
- kereszt: „fulviceps” 1;
- kitöltött négyzet: „fulviceps” 2;
- üres kör: „fulviceps” 3;
- üres négyzet: „minuta”;
- üres háromszög: „citripes” 1;
- kitöltött háromszög: „citripes” 2;
- ellipszis: „obscurata”;
- üres fordított háromszög: „fuscicornis” 1;
- csillag: „victrix”;
- kitöltött fordított háromszög: „fuscicornis” 2;
- kitöltött kör: egyedi.

28S D2-kládok:

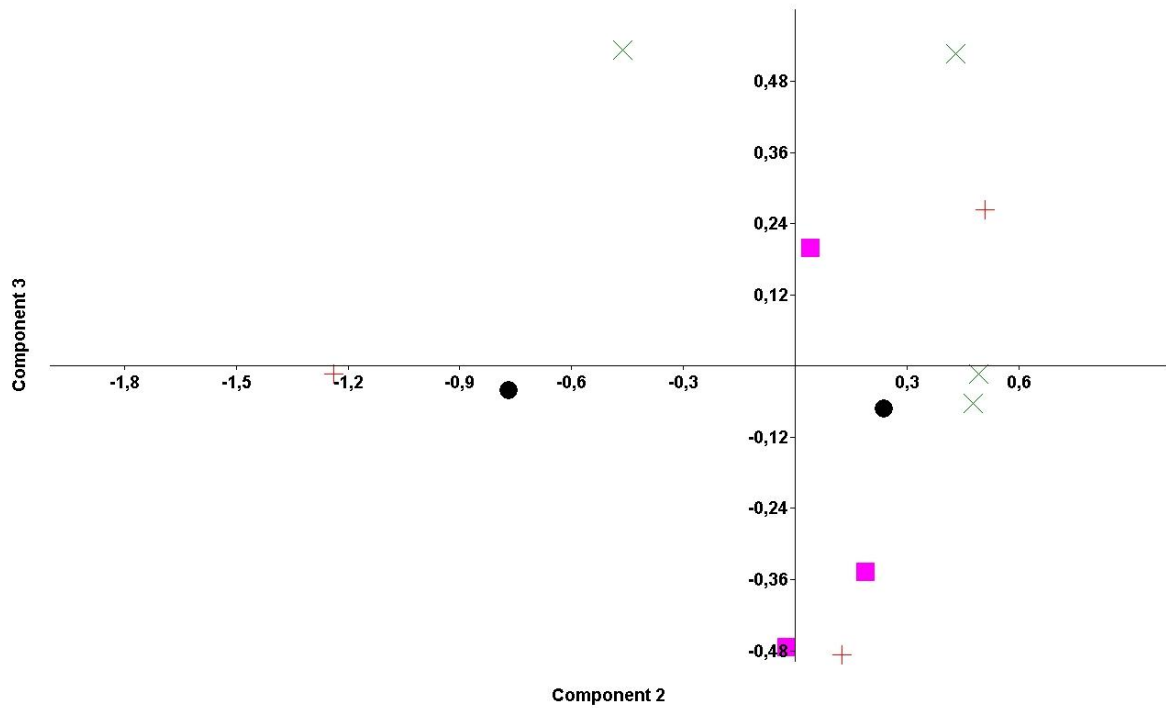
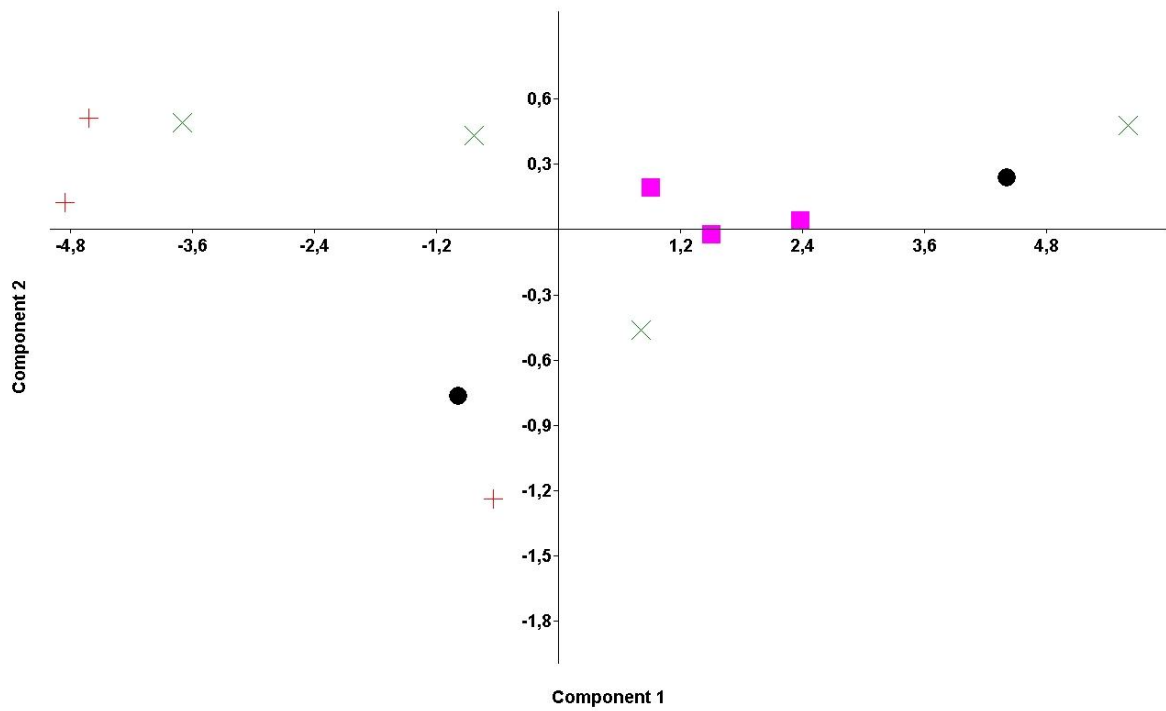
- kereszt: „fulviceps”;
- háromszög: „citripes”;
- fordított háromszög: „fuscicornis-victrix”;
- kitöltött kör: egyedi.



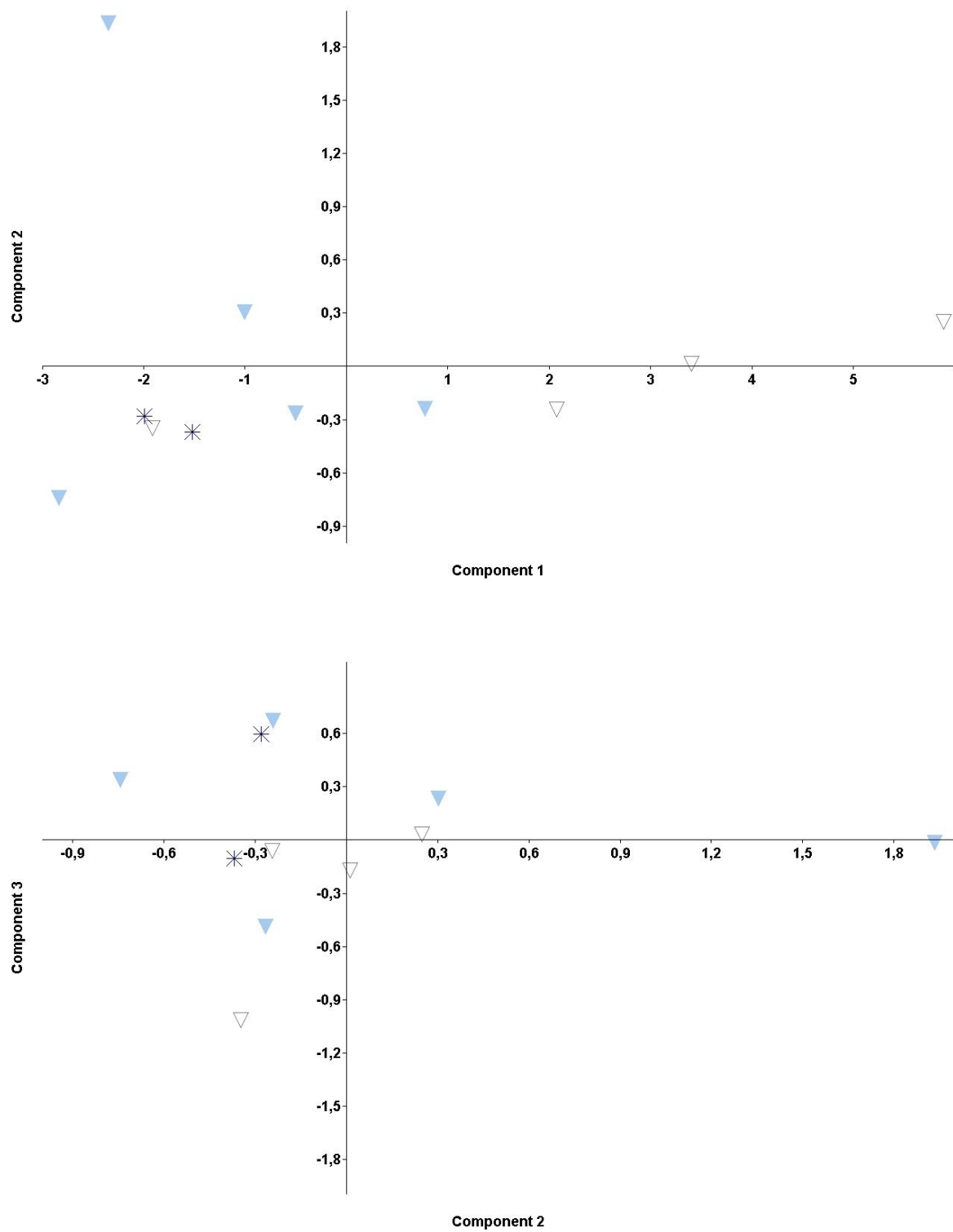
I. ábra D2 kládok csáphosszának főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben).



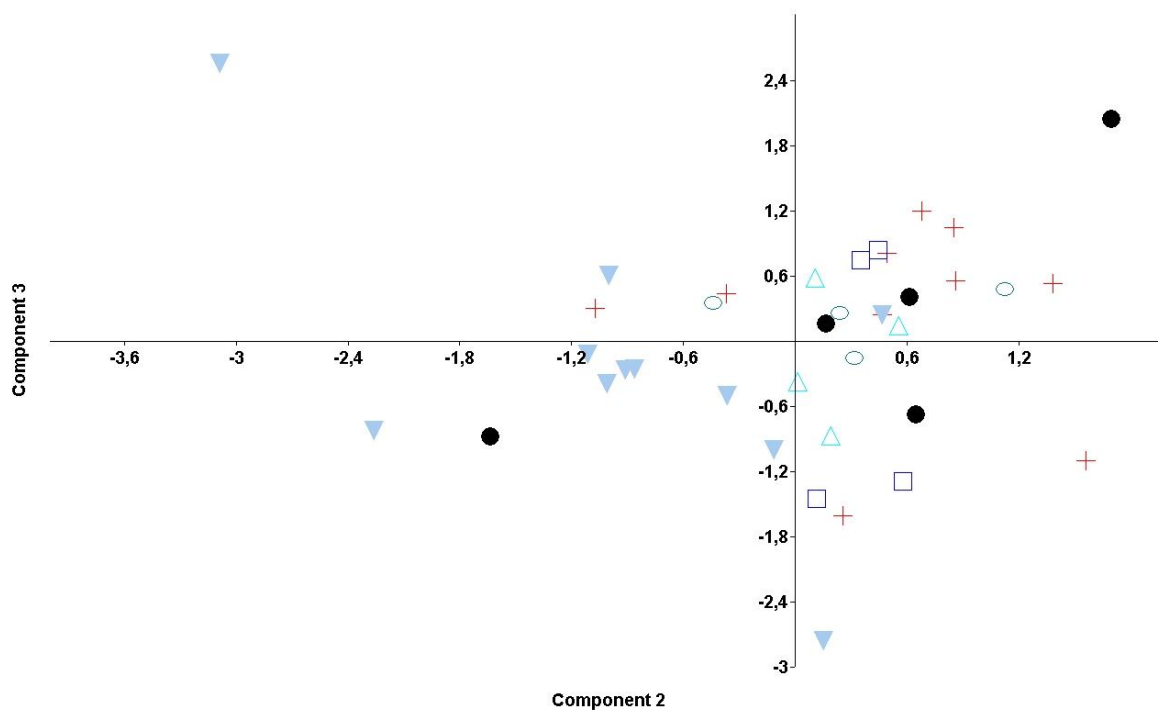
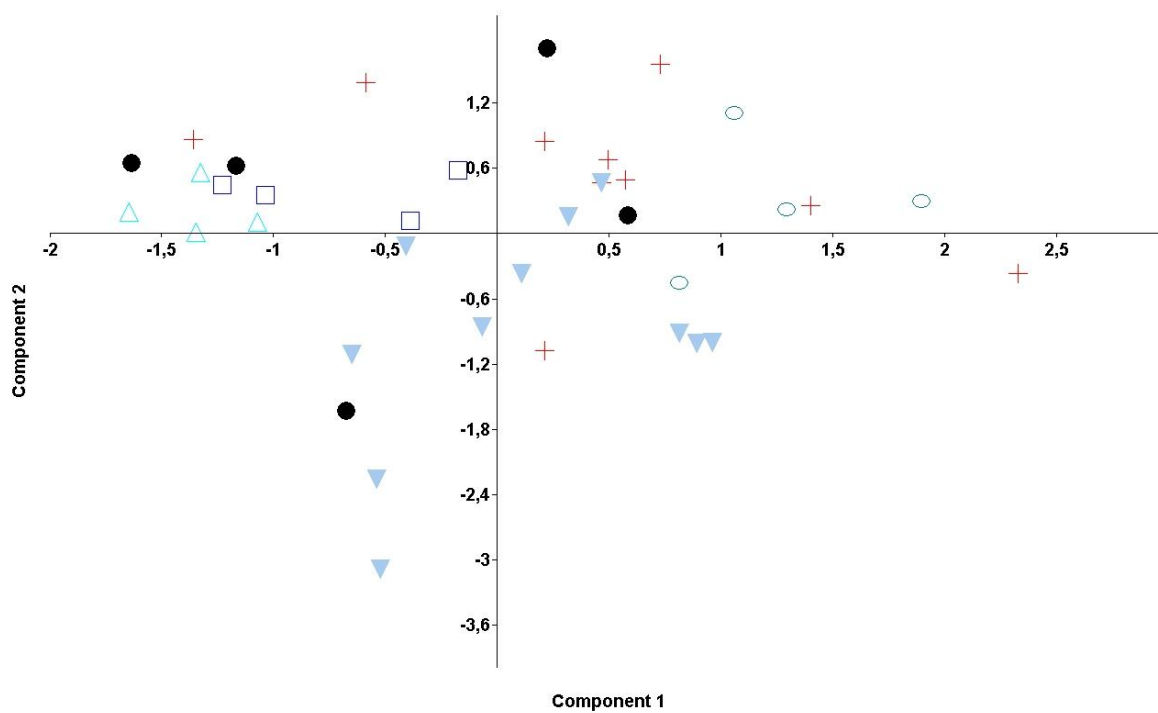
II. ábra COI kládok csáphosszának főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben).



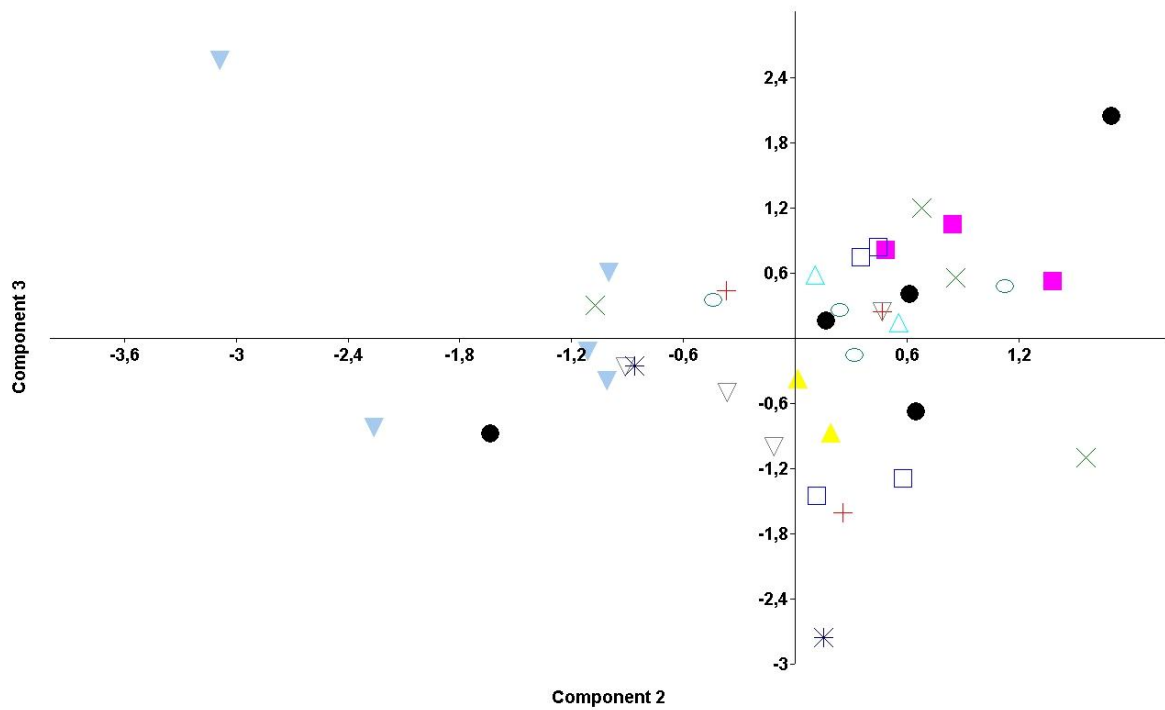
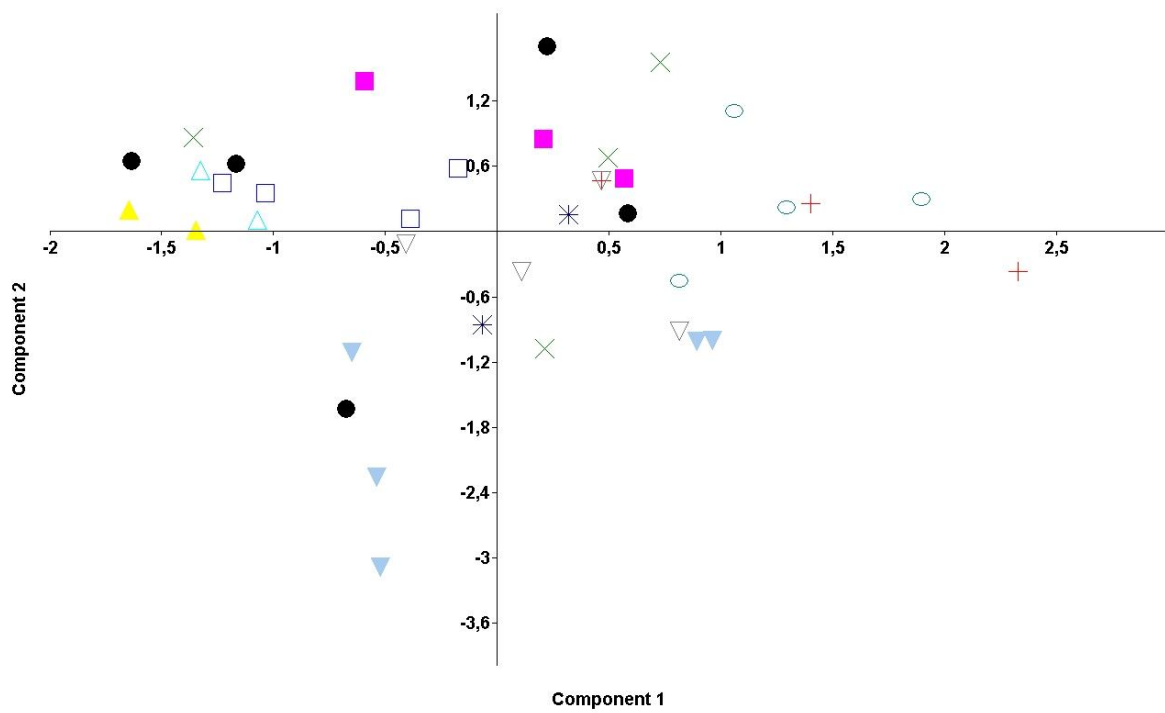
III. ábra A „fulviceps” csoport csáphosszának főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben).



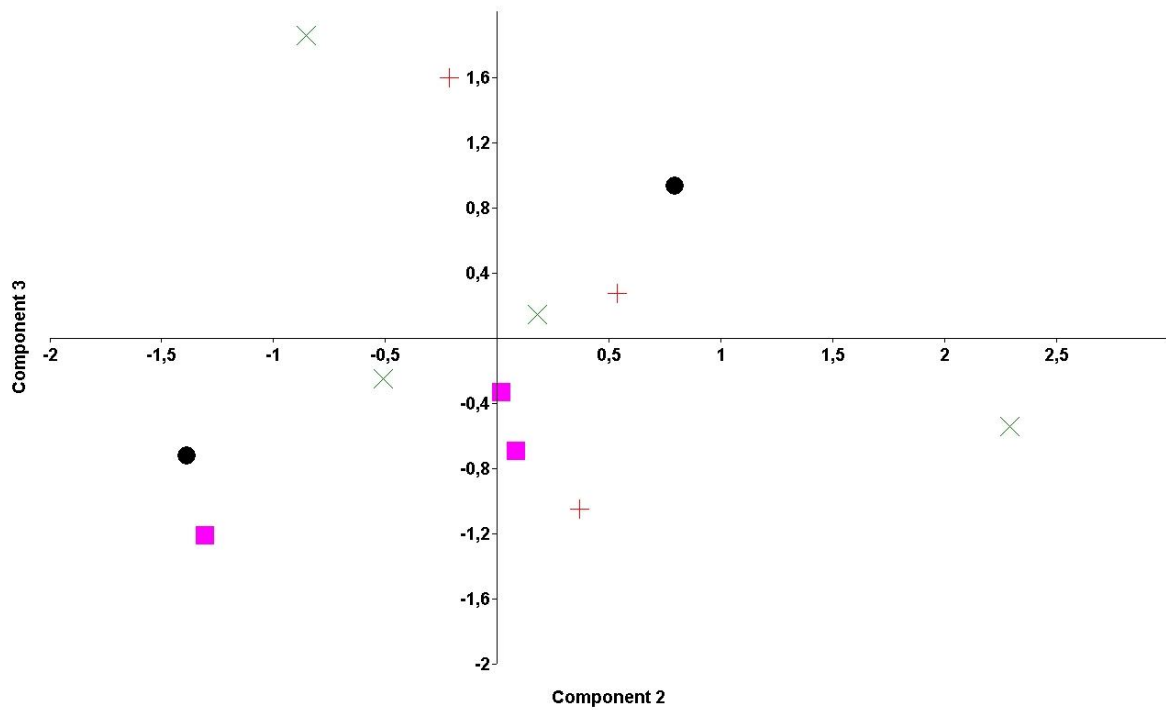
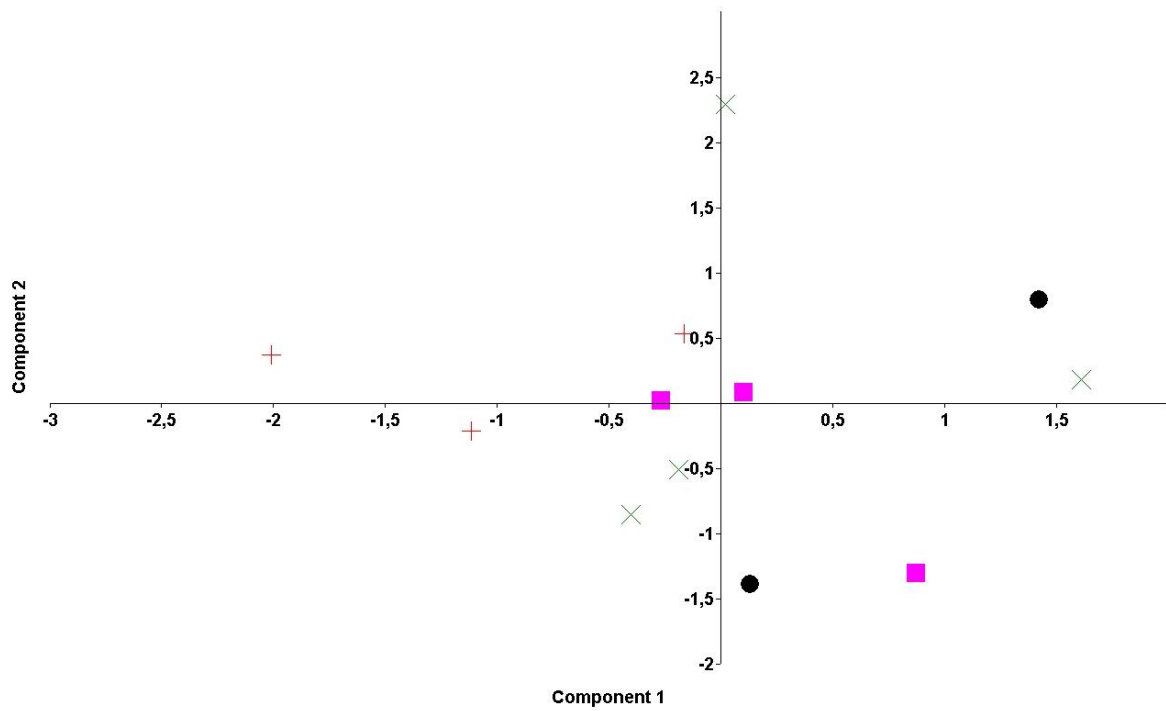
IV. ábra A „fuscicornis-victrix” csoport csáphosszának főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben).



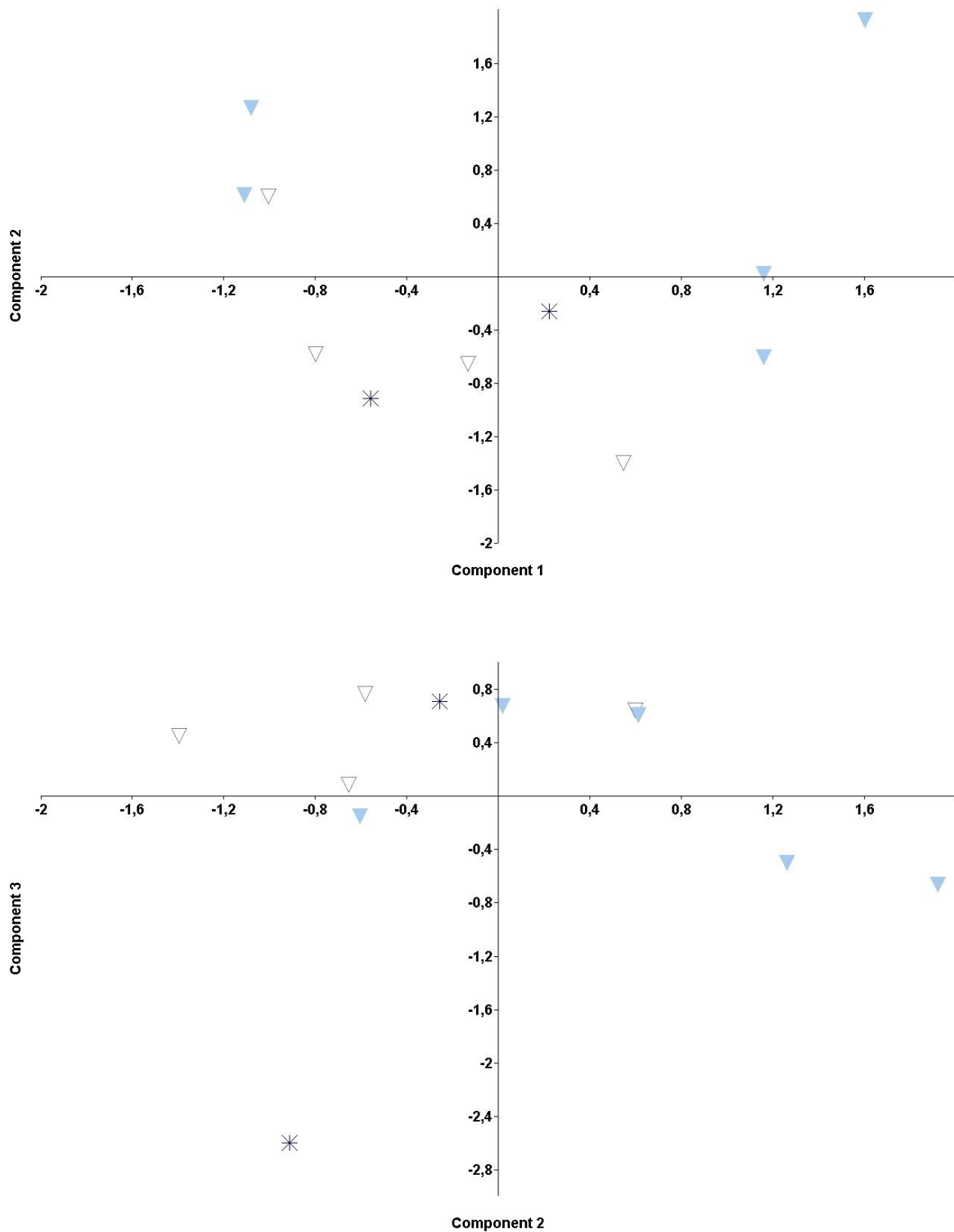
V. ábra D2 kládok csápszélességének főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben).



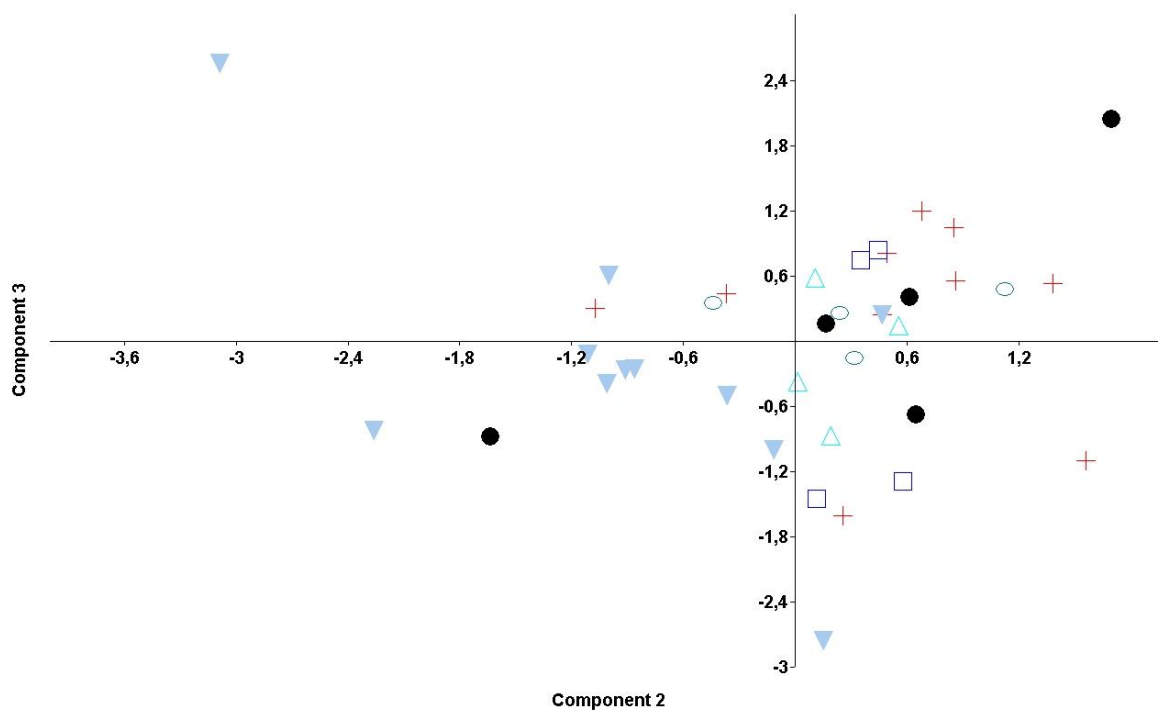
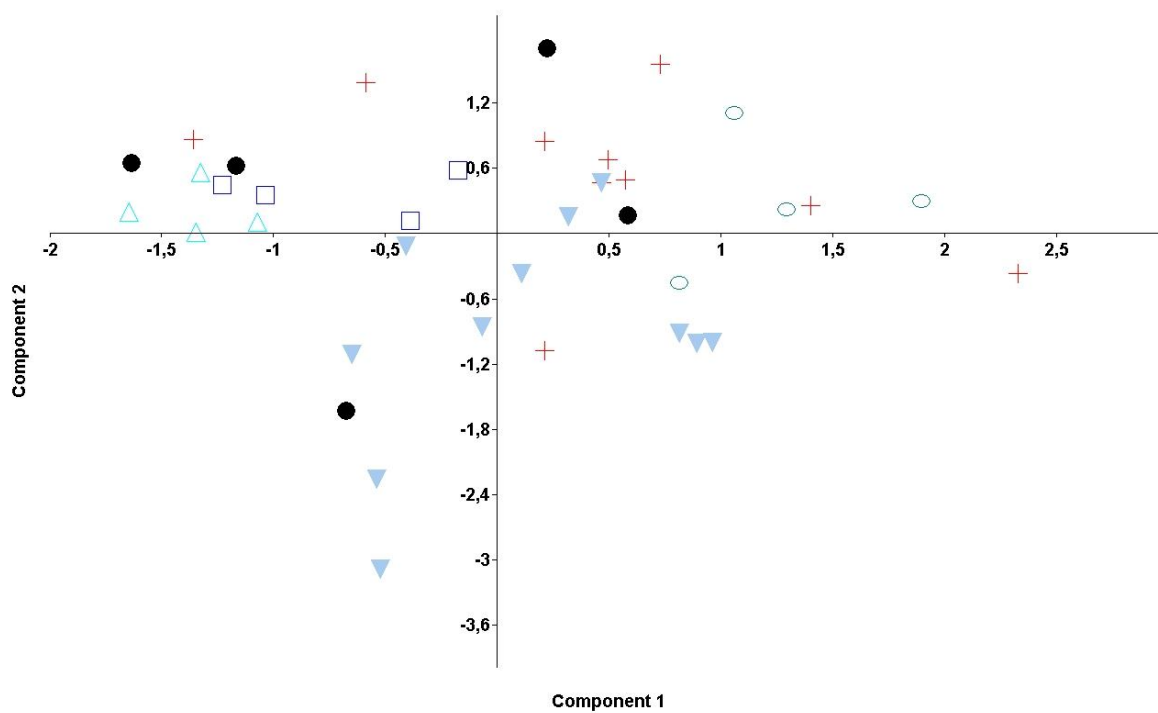
VI. ábra COI kládok csápszélességének főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben).



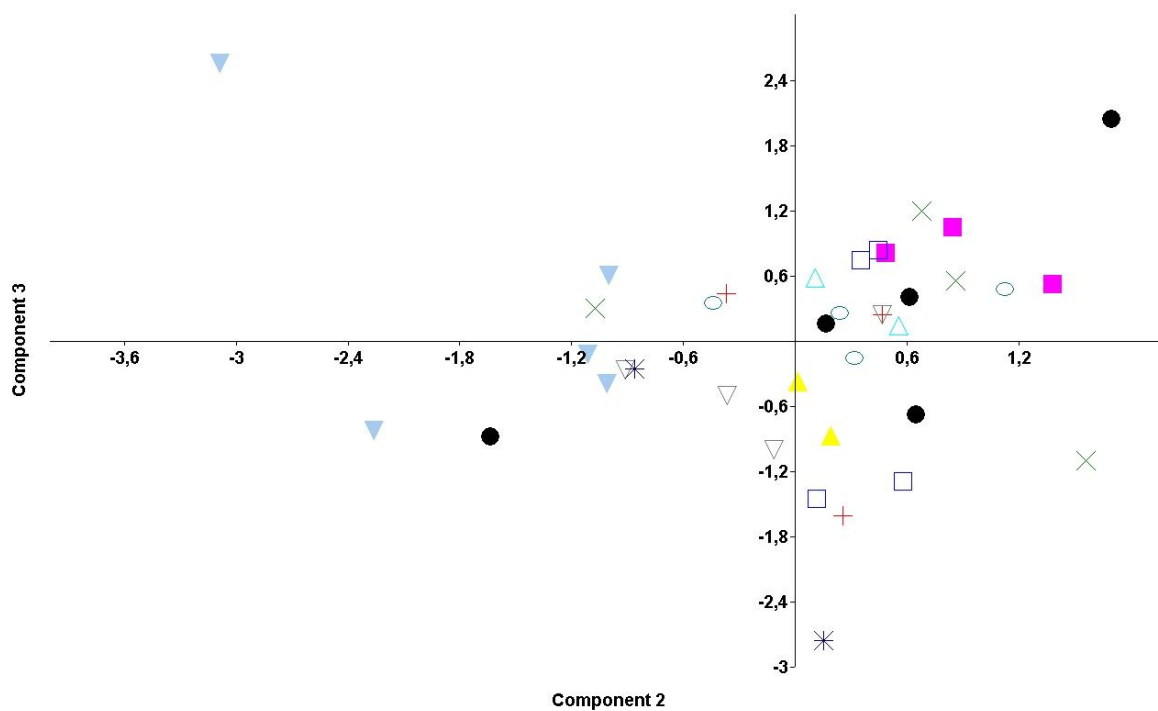
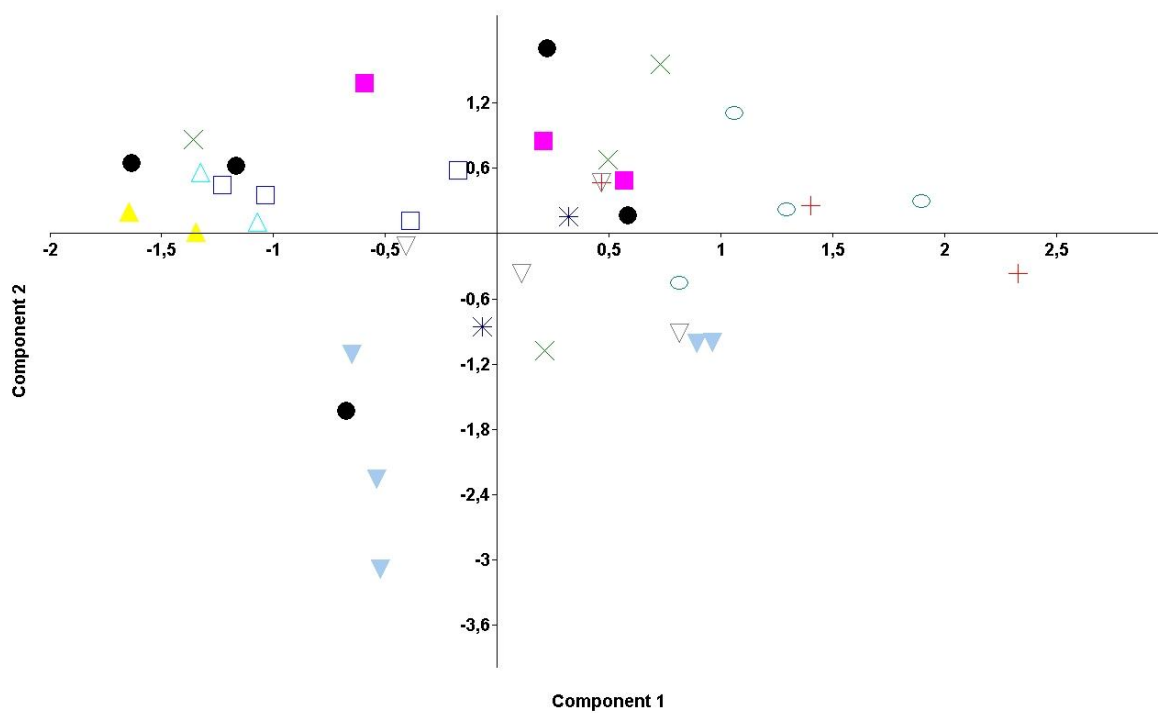
VII. ábra A „fulviceps” csoport csápszélességének főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben).



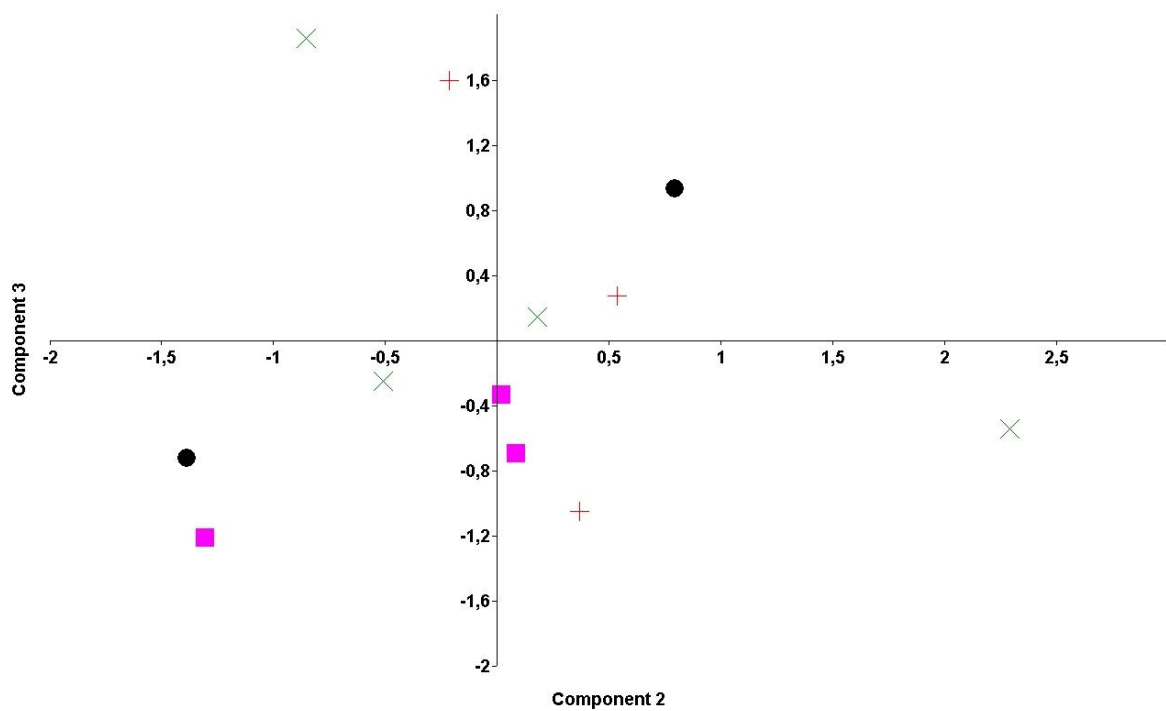
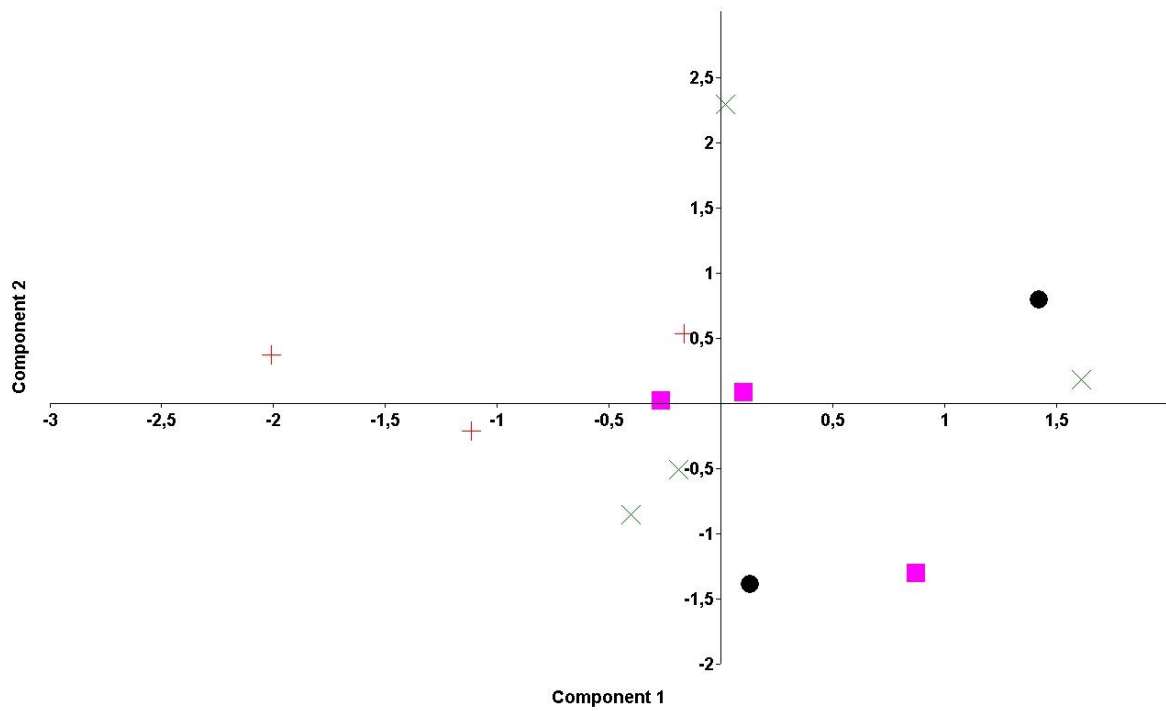
VIII. ábra. A „fuscicornis-victrix” csoport csápszélességének főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben).



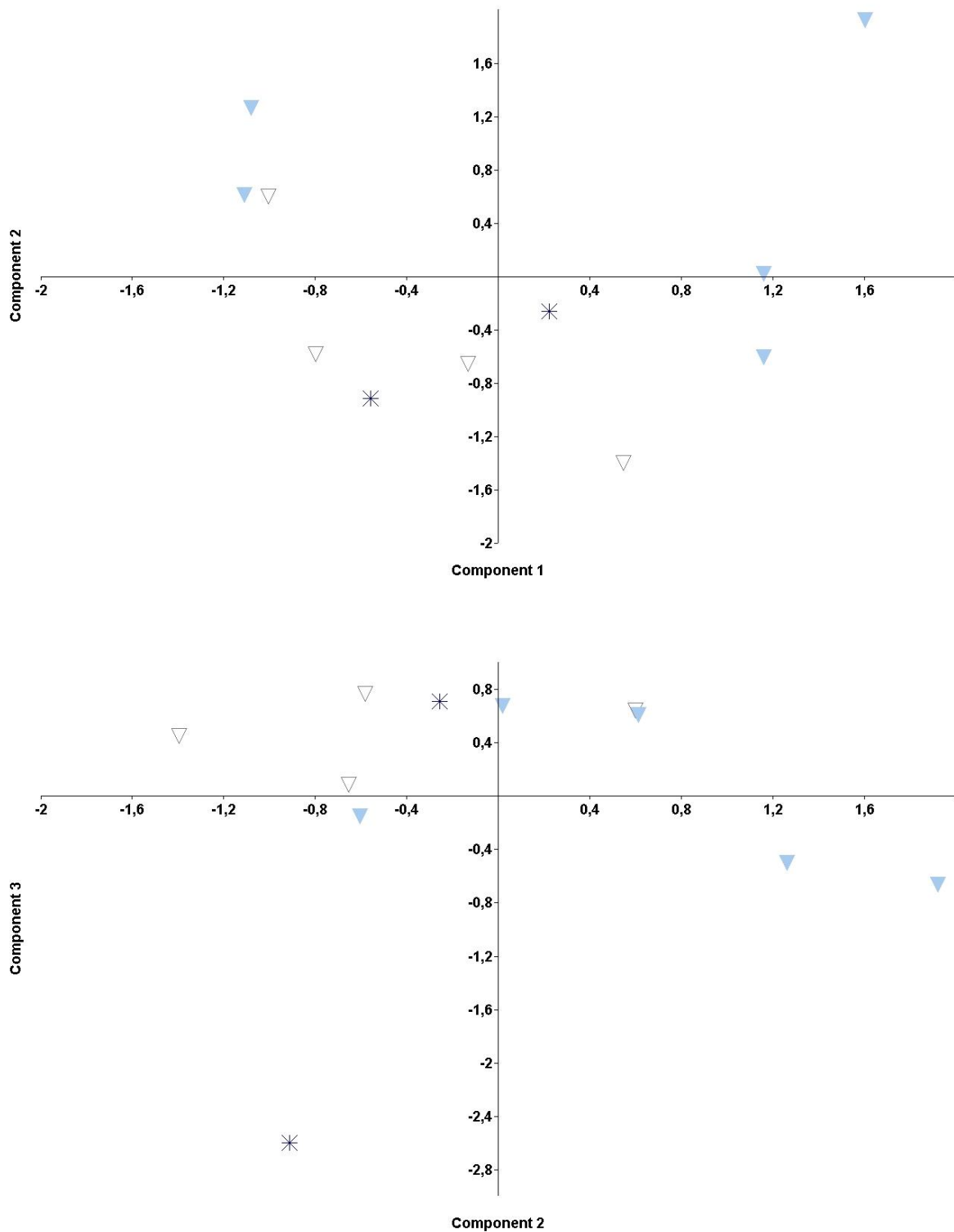
IX. ábra. A D2 kládok csáphossz/szélesség főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben).



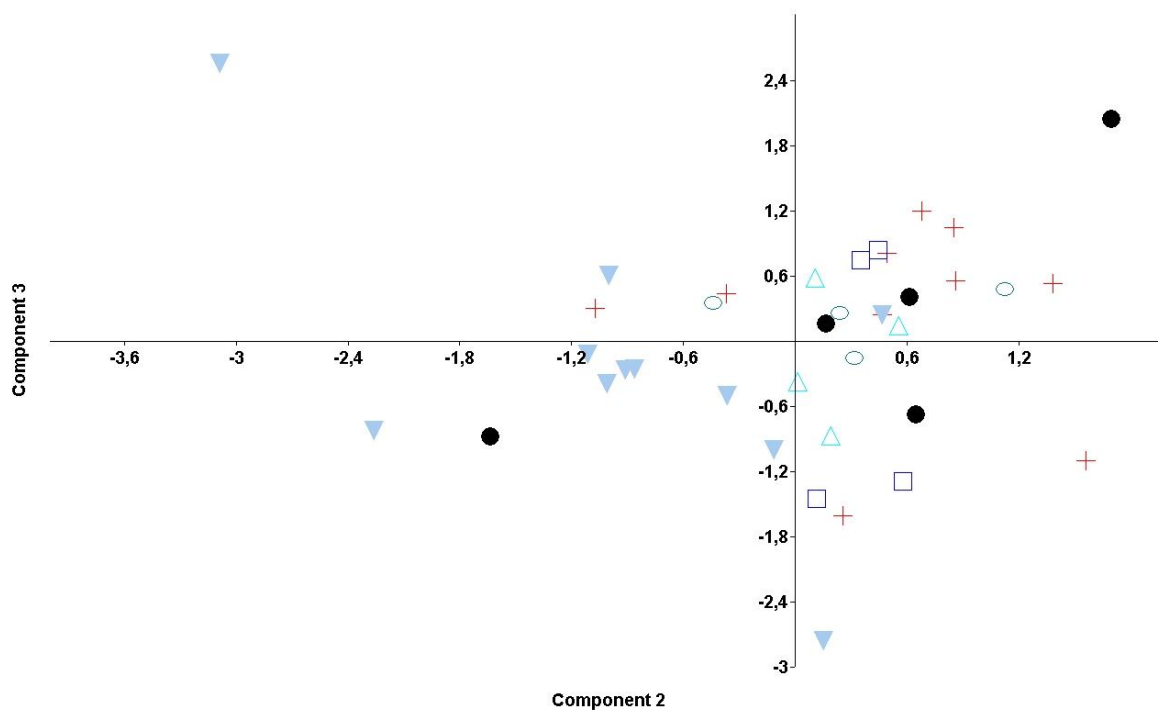
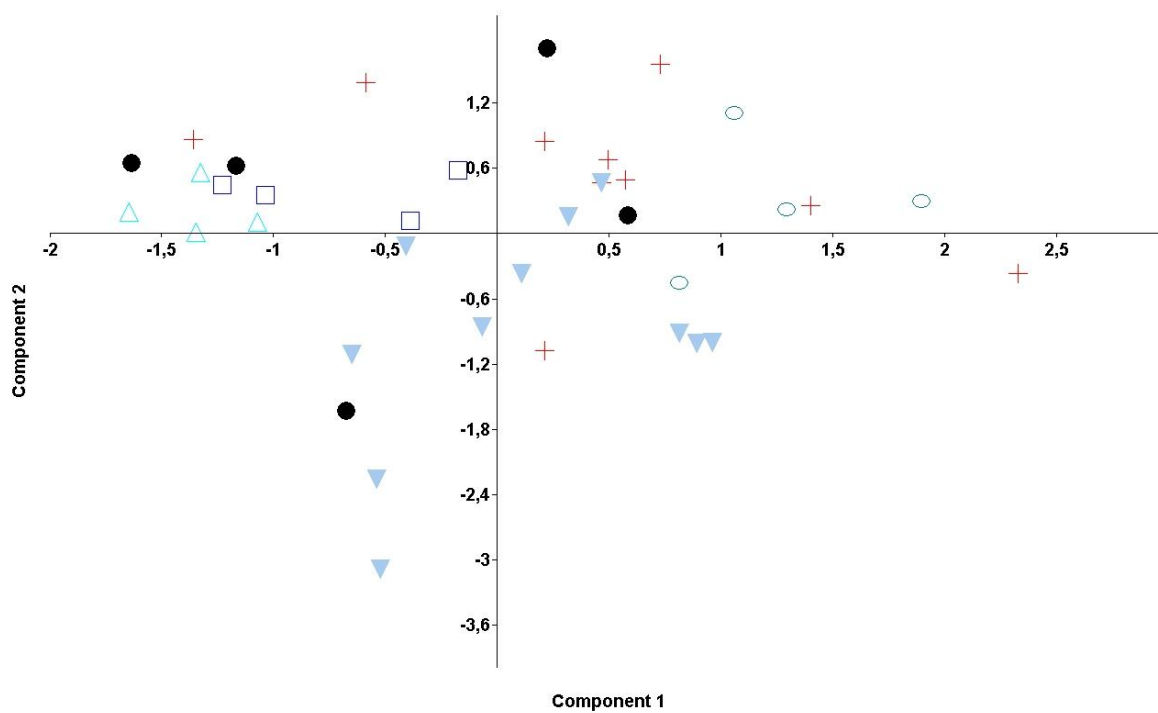
X. ábra. A COI kládok csáphossz/szélesség főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben).



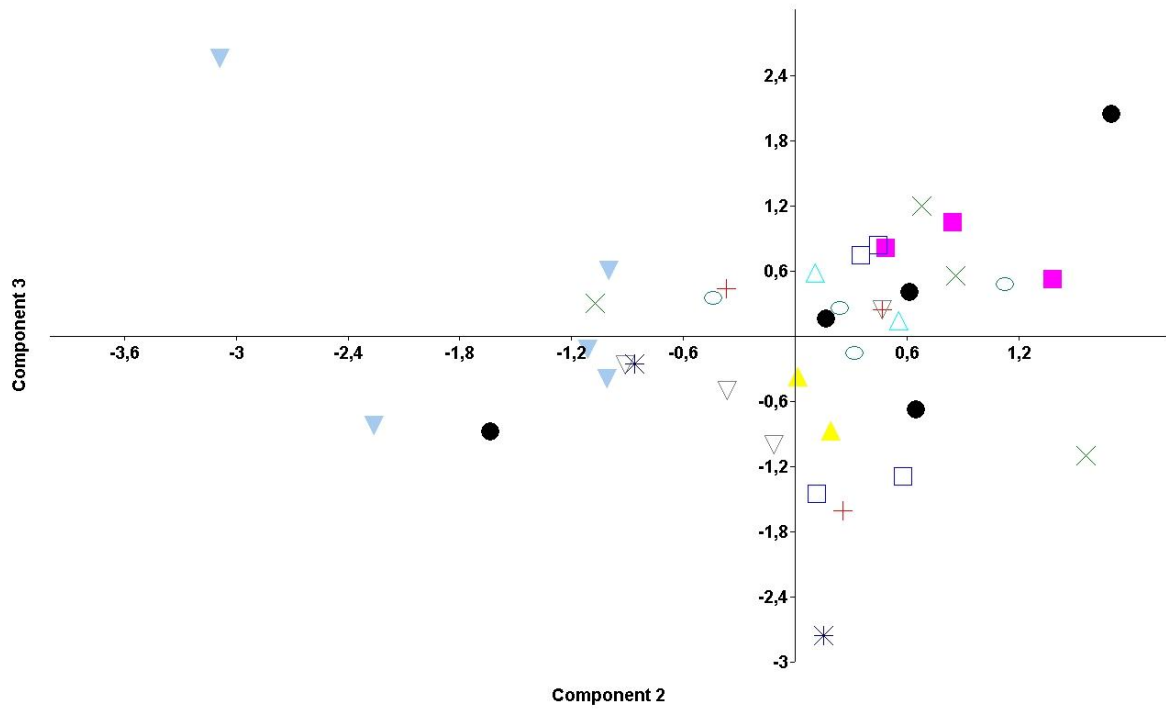
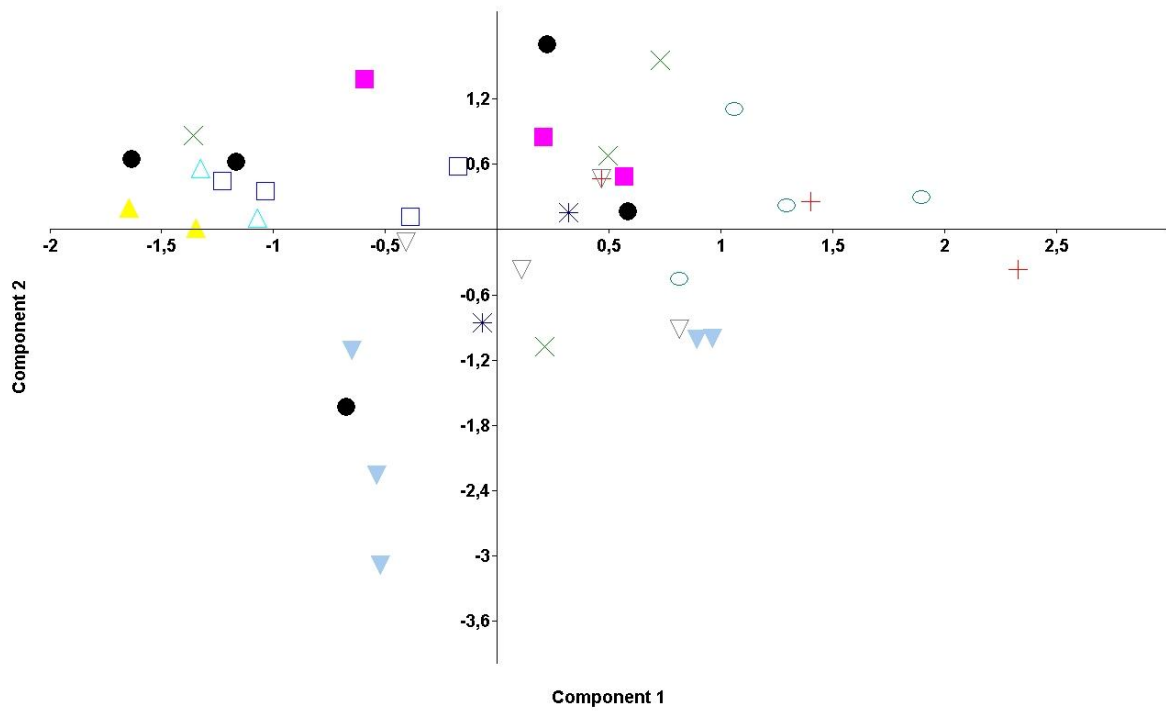
XI. ábra. A „fulviceps” csoport csáphossz/szélesség főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben).



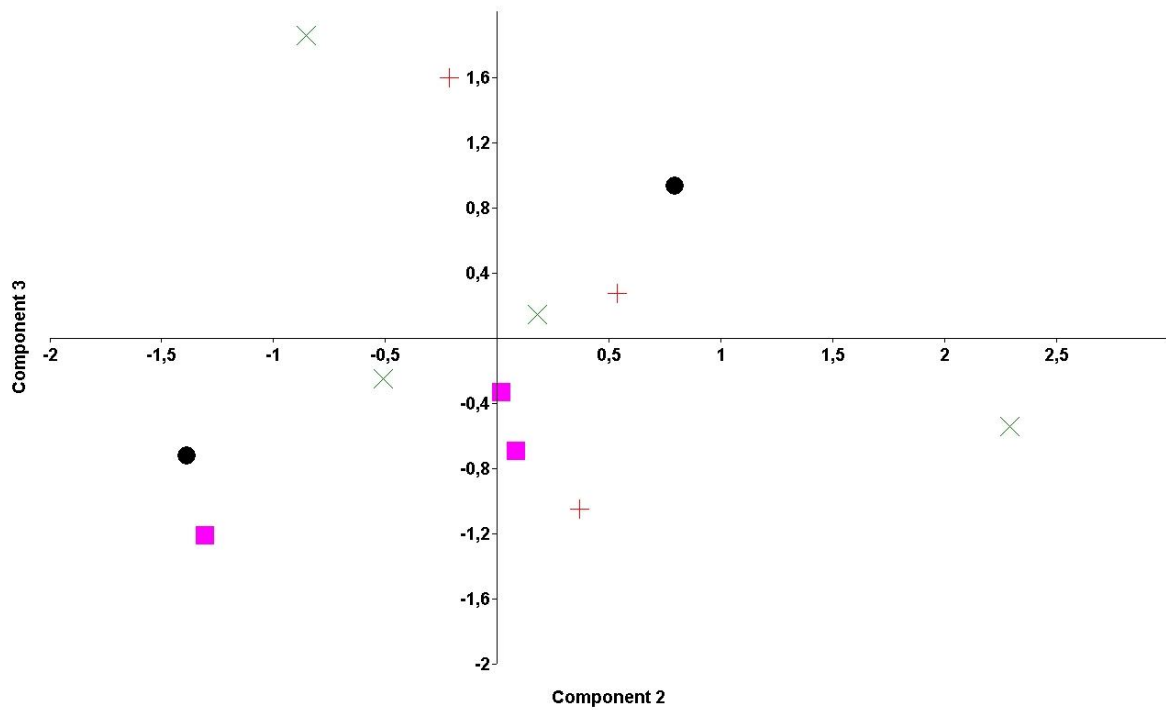
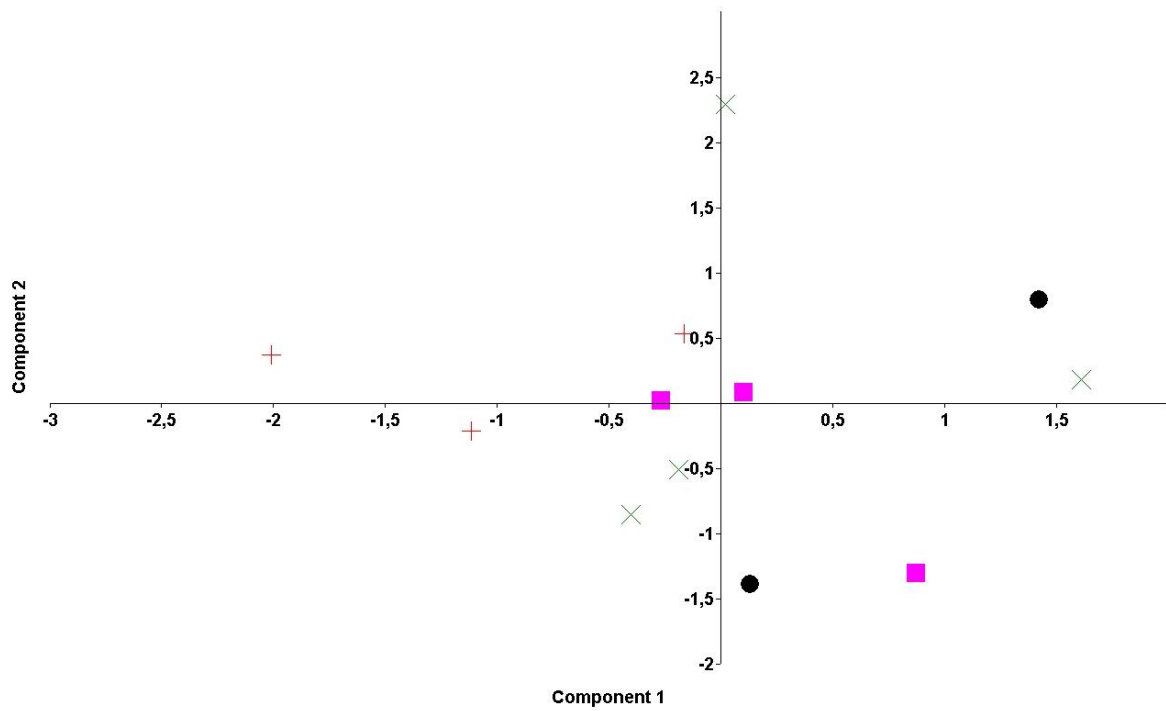
XII. ábra. A „fuscicornis-victrix” csoport csáphossz/szélesség főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben).



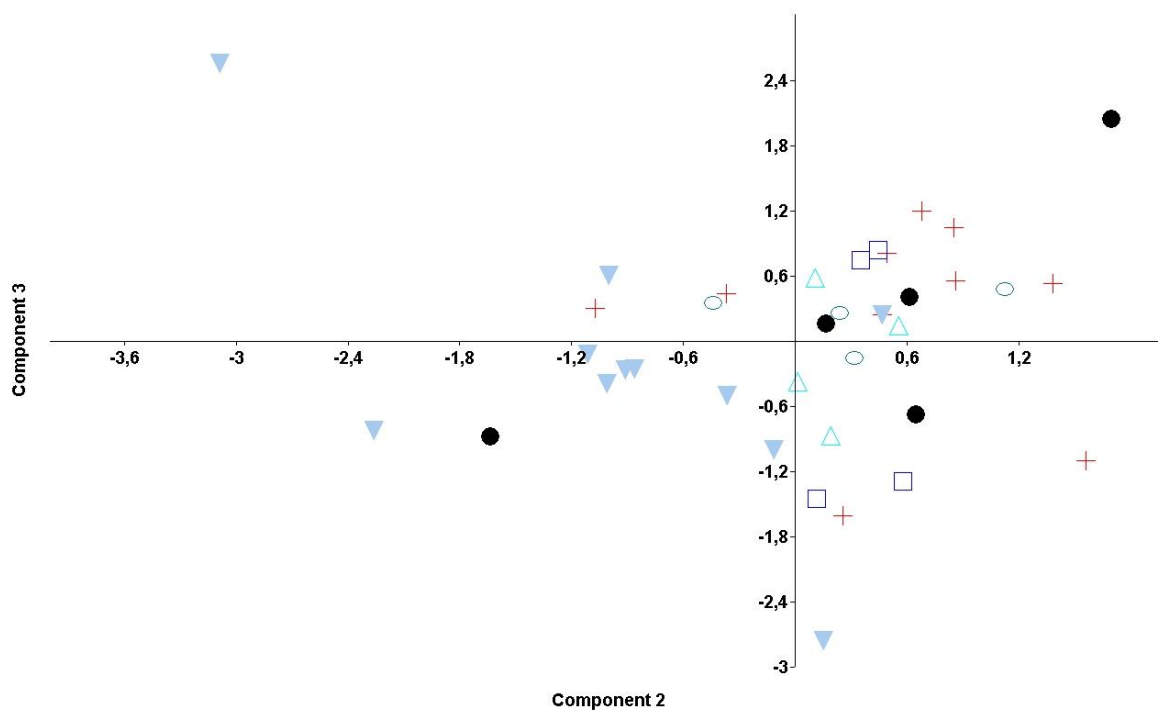
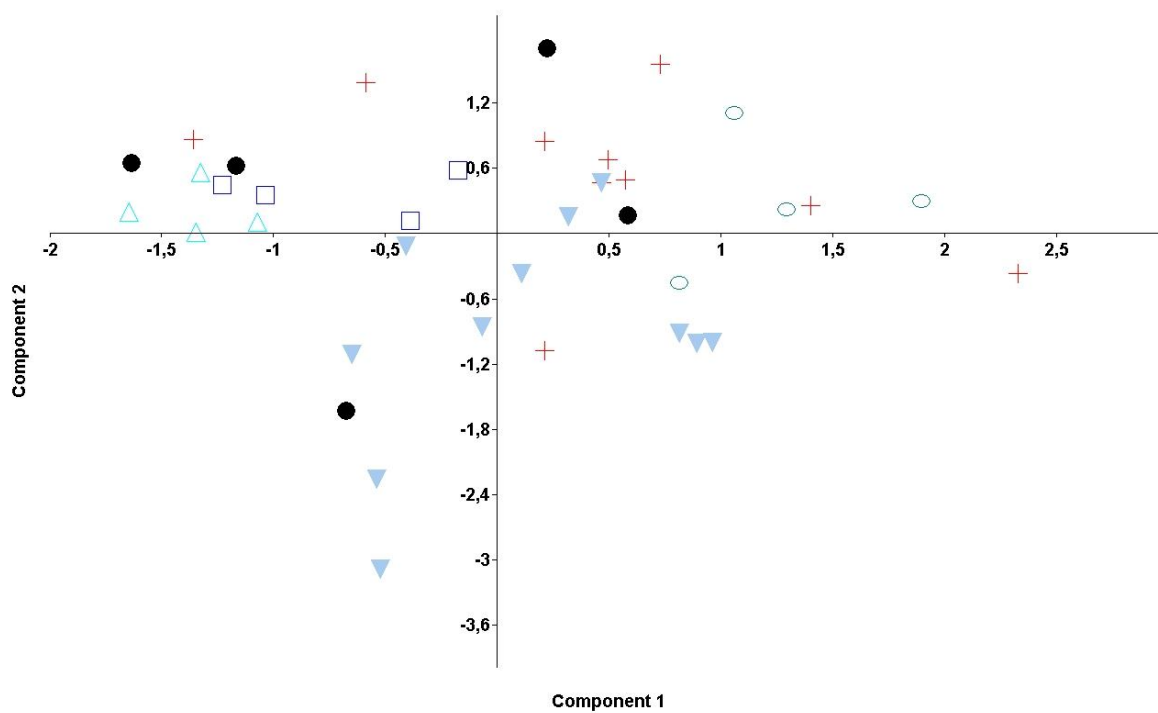
XIII. ábra. A D2 kládok szárnyérhosszainak főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben).



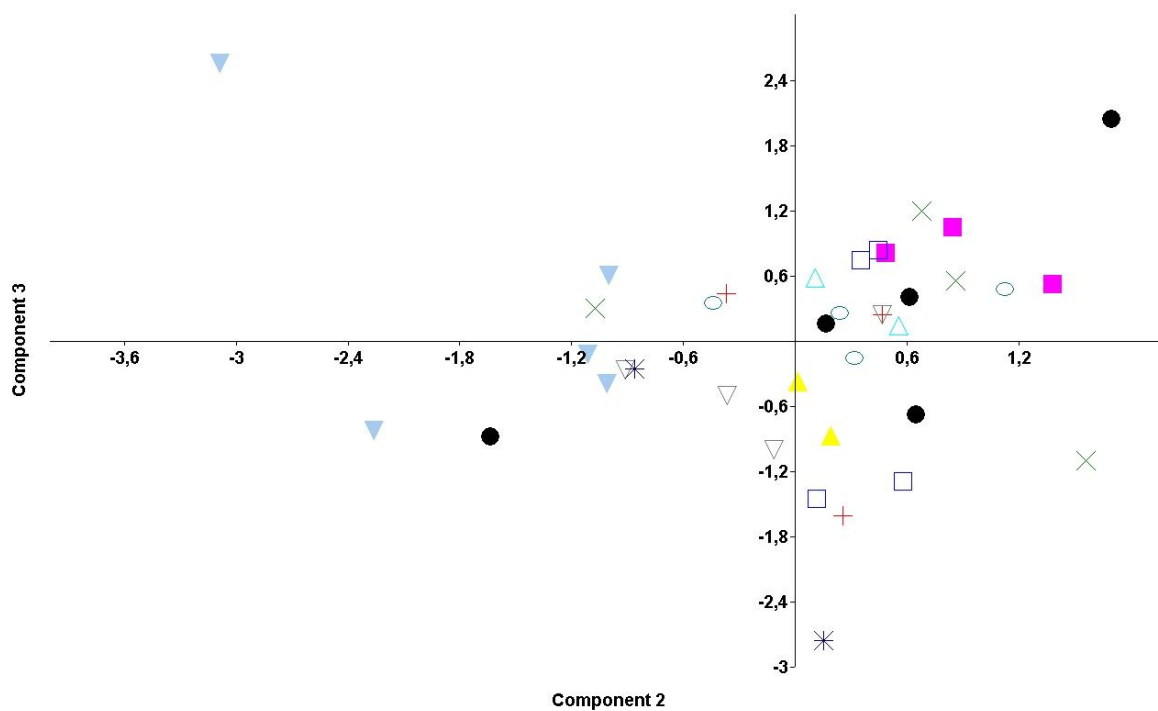
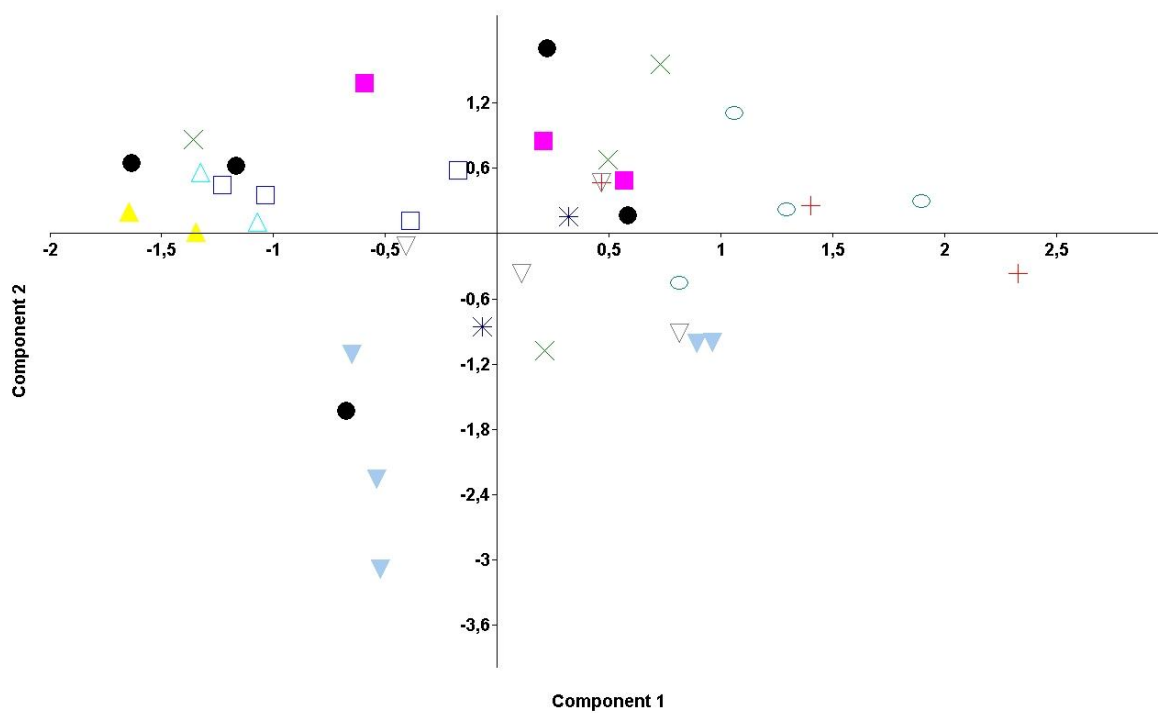
XIV. ábra. A COI kládok szárnyérhosszainak főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben).



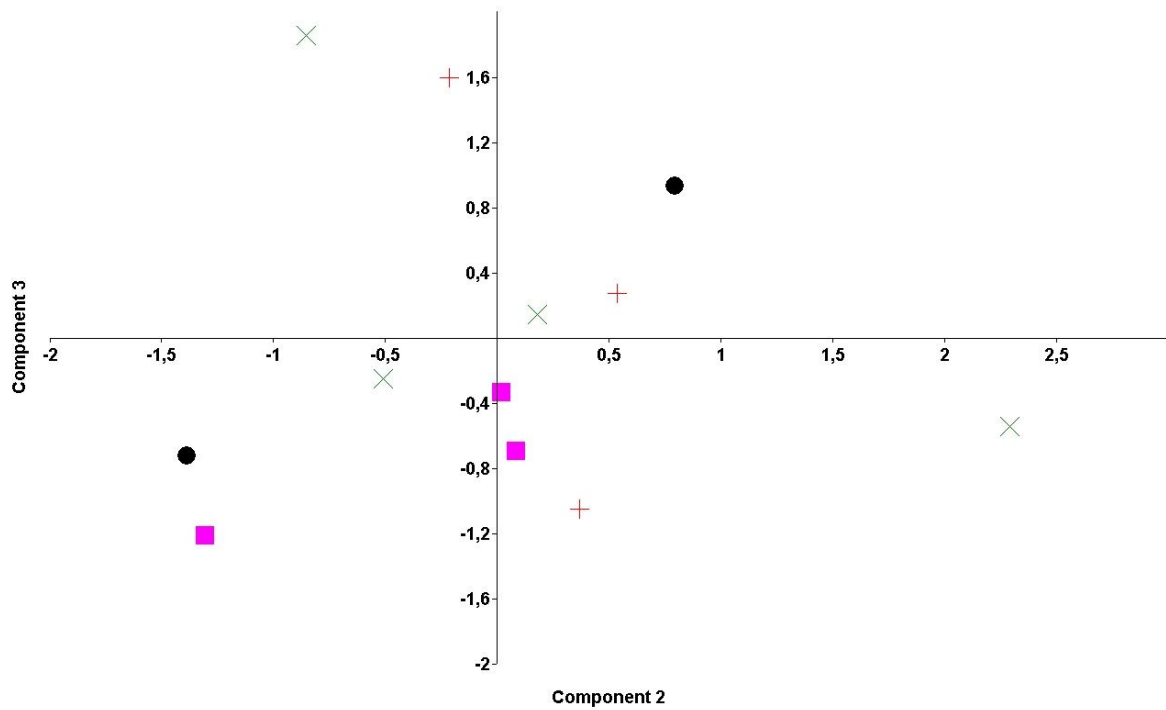
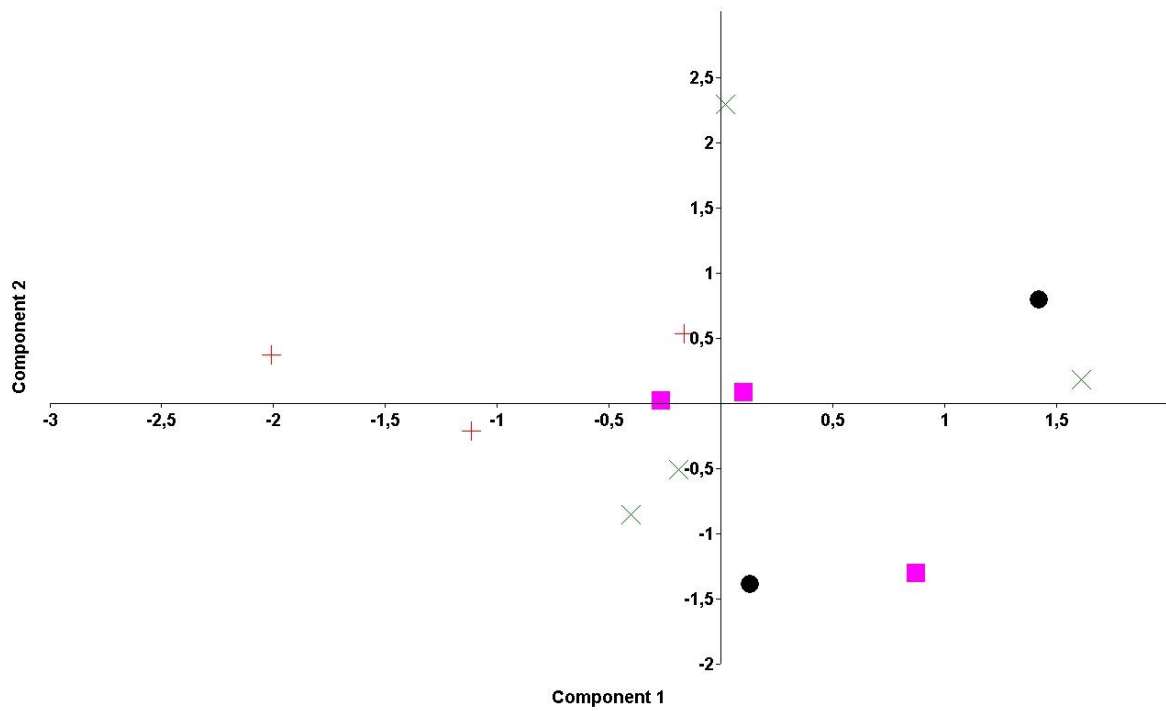
XV. ábra. A „fulviceps” csoport szárnyérhosszainak főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben).



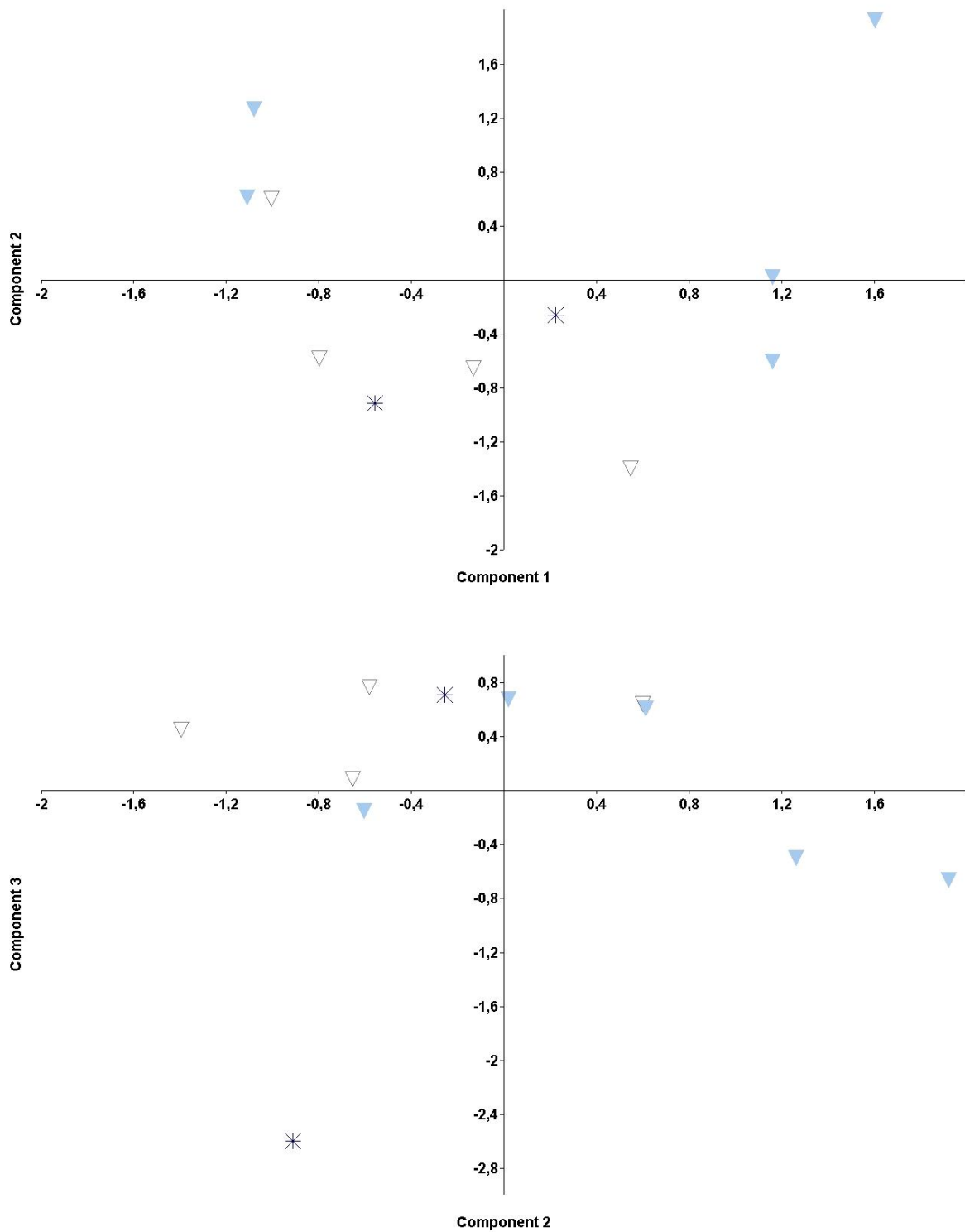
XVII. ábra A D2 kládok kombinált adatokon alapuló főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben).



XVIII. ábra A COI kládok kombinált adatokon alapuló főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben).



XIX. ábra A „fulviceps” csoport kombinált adatokon alapuló főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben).



XX. ábra A „fuscicornis-victrix” csoport s kombinált adatokon alapuló főkomponens analízise. (jelmagyarázatot lásd a szövegben).

Appendix B. COI illesztése

```
[
      111111111122222222223333333333444444444455555555556666666666]
[
      12345678901234567890123456789012345678901234567890123456789]
gi_68265979 GGATAATTGGGTCAGCTTTAAGTATAATTATTCGAATAGAATTAGGCACCCCATCTCAATTAATTGGAA
AT102      GAATAATTGGTTCAGCTCTAAGAATAATTATTCGAATAGAATTAGGTACTCCATCTCAATTAATTGGAA
AT53       GAATAATCGGATCGGCTCTAAGAATAATTATTCGAATAGAATTAGGAACCCCTCACAATTAATTGGAA
AT120      GAATAATTGGGTCAGCTTTAAGTATAATTATTCGAATAGAATTGGGAACCCCATCCCAATTAATTGGAA
ACS02      GGATAATTGGATCAGCTTTAAGAATAATTATTCGTATAGAATTAGGGACCCCATCCCAATTAATTGGTA
ASZ03      GAATAATTGGATCAGCATTAAGTATAATTATTCGAATAGAATTAGGTACTCCTTCTCAATTAATTGGAA
AT36       GGATAATTGGGTCAGCTTTAAGAATAATTATTCGAATAGAATTAGGGACCCCTCCTCAATTAATTGGGA
AT32       GAATGATTGGGTCAGCTTTAAGTATAATTATTCGAATAGAATTAGGGACCCCTCCTCAATTAATTGGGA
AT86       GAATAATTGGGTCAGCTTTAAGAATAATTATTCGAATAGAATTAGGAACCCCTCCTCAATTAATTGGTA
AT84       GGATAATTGGGTCAGCTTTAAGAATAATTATTCGTATAGAATTAGGAACCCCATCTCAATTAATCGGTA
AT81       GGATGGTCGGGTCAGCTTTAAGGATGATTATTCGAATAGAATTGGGACTCCTTCTCAGTTAATTGGAA
AT79       GAATAATTGGGTCAGCTTTAAGTATAATTATTCGAATAGAATTAGGGACTCCTTCAATTAATTGGAA
AT78       GAATAATTGGGTCAGCTTTAAGTATAATTATTCGAATAGAATTAGGGACTCCTTCAATTAATTGGAA
AT75       GAATAATTGGCTCTGCATTAAGAATAATTATTCGTATAGAATTAGGGACTCCTTCAATTTATTGGGA
AT70       GGATAATTGGGTCAGCTTTAAGAATAATTATTCGAATAGAATTAGGGACCCCTCCTCAATTAATTGGGA
AT45       GAATAATCGGATCGGCTCTAAGAATAATTATTCGAATAGAATTAGGAACCCCTCACAATTAATTGGAA
AT41       GGATAATTGGGTCAGCTTTAAGAATAATTATTCGGATAGAATTAGGTACCCCTCCAGTTGATCGGCA
ACS04      GAATAATTGGATCAGCATTAAGAATAATTATTCGAATAGAATTAGGGACTCCTTCAATTAATTGGAA
AT109      GGATAATTGGGTCAGCTTTAAGAATAATTATTCGAATAGAATTAGGGACCCCTCCTCAATTAATTGGGA
AT85       GAATAATCGGGTCAGCTTTAAGTATAATTATTCGAATAGAATTAGGAACCCCTTCTCAATTAATTGGGA
AT51       GAATAATCGGATCGGCTCTAAGAATAATTATTCGAATAGAATTAGGAACCCCTCACAATTAATTGGAA
AT107      GAATAATTGGGTCAGCTTTAAGAATAATTATTCGAATAGAATTGGGAACCCCATCTCAATTAATTGGGA
ASZ07      GAATAATTGGATCGGCTTTAAGTATAATTATTCGAATAGAATTGGGACTCCATCCCAATTAATTGGAA
AT38       GAATAATTGGGTCAGCTTTAAGAATAATTATTCGTATAGAATTAGGAACCCCATCTCAATTAATTGGTA
AT35       GGATGATCGGGTCAGCTTTAAGGATAATTATTCGAATAGAATTAGGGACTCCTTCTCAGTTAATTGGAA
AT29       GGATGATCGGGTCAGCTTTAAGGATAATTATTCGAATAGAATTAGGGACTCCTTCTCAGTTAATTGGAA
AT83       GGATGGTCGGGTCAGCTTTAAGGATGATTATTCGAATAGAATTAGGGACTCCTTCTCAGTTAATTGGAA
AT80       GGATAATTGGGTCAGCTTTAAGTATAATTATTCGAATAGAATTGGGAACCCCATCTCAATTAATTGGGA
AT77       GAATAATTGGGTCAGCTTTAAGAATAATTATTCGTATAGAATTAGGAACCCCATCTCAATTAATTGGTA
AT72       GAATAATTGGATCGGCTTTAAGTATAATTATTCGAATAGAATTGGGCACCTCCATCCCAATTAATTGGAA
AT46       GAATAATTGGGTCAGCTTTAAGAATAATTATTCGAATAGAATTGGGAACCCCATCTCAATTAATTGGGA
AT23       GAATGATTGGGTCAGCTTTAAGTATAATTATTCGGATAGAATTAGGAACCCCTCCTCAATTAATCGGGA
AT20       GAATAATTGGGTCAGCTTTAAGAATAATTATTCGTATAGAATTAGGAACCCCATCTCAATTAATTGGTA
AT16       GAATAATTGGGTCAGCTTTAAGAATAATTATTCGAATAGAATTGGGAACCCCATCTCAATTAATTGGGA
AT12       GCATAGTTGGGTCAGCTTTAAGAATAATTATTCGTATAGAATTAGGGACCCCTTCTCATTAATTGGAA
AT11       GGATAATTGGGTCAGCTTTAAGTATAATTATTCGAATAGAATTAGGCACCCCATCTCAATTAATTGGGA
AT6        GGATAATTGGGTCAGCTTTAAGTATAATTATTCGAATAGAATTGGGAACCCCATCTCAATTAATTGGGA
AT5        GAATAATTGGATCTGCATTAAGAATAATTATTCGAATAGAATTAGGTACACCTTCTCAATTAATTGGAA
AT3        GGATGATCGGGTCAGCTTTAAGGATAATTATTCGAATAGAATTAGGGACCCCTTCTCAGTTAATTGGAA
AT2        GGATGATTGGGTCAGCTTTAAGAATAATTATTCGAATAGAATTAGGGACCCCTTCTCAGTTAATTGGAA
AT1        GGATGATCGGGTCAGCTTTAAGGATAATTATTCGAATAGAATTAGGGACCCCTTCTCAGTTAATTGGAA
```

```

[
[
[
gi_68265979 ATGATCAAATTTATAATTCAATTGTTACAGCCCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTAAATACCTA
AT102 ATGATCAAATTTATAATTCAATTGTTACAGCCCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT53 ATGATCAAATTTATAATTCCATTGTTACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT120 ATGATCAAATTTATAATTCAATTGTTACGGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTGATACCTA
ACS02 ATGACCAAATTTATAATTCTATTGTTACTGCTCATGCATTTATTATAATTTTTTTTATAGTAATACCTA
ASZ03 ATGATCAAATTTATAATTCAATTGTTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT36 ATGATCAAATTTATAACTCTATTGTTACAGCCCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT32 ATGATCAAATTTATAATTCTATTGTTACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT86 ATGATCAAATTTATAATTCAATTGTTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCAA
AT84 ATGACCAAATTTATAATTCTATTGTTACTGCTCATGCATTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT81 ATGACCAAATTTATAATTCTATTGTTACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT79 ATGATCAAATTTATAATTCTATTGTTACAGCCCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT78 ATGATCAAATTTATAATTCTATTGTTACAGCCCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT75 ATGATCAAATTTATAATTCAATTGTTACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT70 ATGATCAAATTTATAATTCTATTGTTACAGCCCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT45 ATGATCAAATTTATAATTCCATTGTTACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT41 ATGATCAAATTTATAATTCAATTGTTACAGCTCATGCATTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
ACS04 ATGATCAAATTTATAATTCTATTGTTACGGCTCATGCATTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT109 ATGATCAAATTTATAATTCTATTGTTACAGCCCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT85 ATGATCAAATTTATAATTCAATTGTTACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTGATGCCAA
AT51 ATGATCAAATTTATAATTCCATTGTTACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT107 ATGATCAAATTTATAATTCAATTGTTACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTAATACCTA
ASZ07 ATGATCAAATTTATAATTCAATTGTTACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTAATACCTA
AT38 ATGACCAAATTTATAATTCTATTGTTACTGCTCATGCATTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT35 ATGATCAAATTTATAATTCTATTGTTACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT29 ATGATCAAATTTACAATTCTATTGTTACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT83 ATGACCAAATTTATAATTCTATTGTTACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT80 ATGATCAAATTTATAATTCAATTGTTACGGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTGATACCTA
AT77 ATGACCAAATTTATAATTCTATTGTTACTGCTCATGCATTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT72 ATGATCAAATTTATAATTCAATTGTTACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTAATACCTA
AT46 ATGATCAAATTTATAATTCAATTGTTACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTAATACCTA
AT23 ACGATCAAATTTATAATTCTATTGTTACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT20 ATGACCAAATTTATAATTCTATTGTTACTGCTCATGCATTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT16 ATGATCAAATTTATAATTCAATTGTTACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTAATACCTA
AT12 ATGATCAGATTTATAATTCTATTGTTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGGTCATACCCA
AT11 ATGATCAAATTTATAATTCAATTGTTACAGCCCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTAATGCCTA
AT6 ATGATCAAATTTATAATTCAATTGTTACGGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTGATACCTA
AT5 ATGACCAAATTTATAACTCAATTGTTAACAGCTCATGCATTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCAA
AT3 ATGATCAAATTTACAATTCTATTGTTACAGCCCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT2 ATGATCAAATTTATAATTCTATTGTTACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA
AT1 ATGATCAAATTTATAATTCTATTGTTACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTA

```


Appendix C. A 28S D2 régiójának illesztése

	D1:H375	H406	H413	H406'	H265'	cons	H35'	cons
		111 11	111112	22222	22 2233	333333	334444444445	55555555566
	12 34567	89012 34	567890	12345 67	8901 234567	8901234567	890123457890	12345678901
obscur	UC UAAGU	GGGUG GU	AAACUC CAUCU	AA GGCU	AAAUAU AACCACGAGACC	GAUAGCGAACA		
fulvi4_acs05	UC UAAGU	GGGUG GU	AAACUC CAUCU	AA GGCU	AAAUAU AACCACGAGACC	GAUAGCGAACA		
AY675706	UC UAAGU	GGGUG GU	AAACUC CAUCU	AA GGCU	AAAUAU AACCACGAGACC	GAUAGCGAACA		
AlloxSP_at41	UC UAAGU	GGGUG GU	AAACUC CAUCU	AA GGCU	AAAUAU AACCACGAGACC	GAUAGCGAACA		
citripes	UC UAAGU	GGGUG GU	AAACUC CAUCU	AA GGCU	AAAUAU AACCACGAGACC	GAUAGCGAACA		
fulvi2_asz03	UC UAAGU	GGGUG GU	AAACUC CAUCU	AA GGCU	AAAUAU GACCACGAGACC	GAUAGCGAACA		
AY675705	UC UAAGU	GGGUG GU	AAACUC CAUCU	AA GGCU	AAAUAU GACCACGAGACC	GAUAGCGAACA		
brevis_at05	UC UAAGU	GGGUG GU	AAACUC CAUCU	AA GGCU	AAAUAU GACCACGAGACC	GAUAGCGAACA		
fulvi_rufi	UC UAAGU	GGGUG GU	AAACUC CAUCU	AA GGCU	AAAUAU GACCACGAGACC	GAUAGCGAACA		
DQ012577	UC UAAGU	GGGUG GU	AAACUC CAUCU	AA GGCU	AAAUAU GACCACGAGACC	GAUAGCGAACA		
minuta	UC UAAGU	GGGUG GU	AAACUC CAUCU	AA GGCU	AAAUAU AACCACGAGACC	GAUAGCGAACA		
fusci_vitrix	UC UAAGU	GGGUG GU	AAACUC CAUCU	AA GGCU	AAAUAU AACCACGAGACC	GAUAGCGAACA		
acs_04	UC UAAGU	GGGUG GU	AAACUC CAUCU	AA GGCU	AAAUAU GACCACGAGACC	GAUAGCGAACA		
at75phen	UC UAAGU	GGGUG GU	AAACUC CAUCU	AA GGCU	AAAUAU AACCACGAGACC	GAUAGCGAACA		
PK01phen	UC UAAGU	GGGUG GU	AAACUC CAUCU	AA GGCU	AAAUAU AACCACGAGACC	GAUAGCGAACA		
at86phen	UC UAAGU	GGGUG GU	AAACUC CAUCU	AA GGCU	AAAUAU AACCACGAGACC	GAUAGCGAACA		
at12phen	UC UAAGU	GGGUG GU	AAACUC CAUCU	AA GGCU	AAAUAU AACCACGAGACC	GAUAGCGAACA		

	H461	cons	H461'	cons	H484	cons	H484'	H15'	
								11111111111111111111111111111111	
	6666	66	6677	77	7777778888888888	8999	9999	9990	000000001111111111122
	2345	67	8901	23	456789012345678	9012	3456	7890	123456789012345678901
obscur	AGUA	CC	GUGA	GG	GAAAGUUGAAAAGAA	CUUU	GAAG	AGAG	AGUUCAAGAGUACGUGAAACC
fulvi4_acs05	AGUA	CC	GUGA	GG	GAAAGUUGAAAAGAA	CUUU	GAAG	AGAG	AGUUCAAGAGUACGUGAAACC
AY675706	AGUA	CC	GUGA	GG	GAAAGUUGAAAAGAA	CUUU	GAAG	AGAG	AGUUCAAGAGUACGUGAAACC
AlloxSP_at41	AGUA	CC	GUGA	GG	GAAAGUUGAAAAGAA	CUUU	GAAG	AGAG	AGUUCAAGAGUACGUGAAACC
citripes	AGUA	CC	GUGA	GG	GAAAGUUGAAAAGAA	CUUU	GAAG	AGAG	AGUUCAAGAGUACGUGAAACC
fulvi2_asz03	AGUA	CC	GUGA	GG	GAAAGUUGAAAAGAA	CUUU	GAAG	AGAG	AGUUCAAGAGUACGUGAAACC
AY675705	AGUA	CC	GUGA	GG	GAAAGUUGAAAAGAA	CUUU	GAAG	AGAG	AGUUCAAGAGUACGUGAAACC
brevis_at05	AGUA	CC	GUGA	GG	GAAAGUUGAAAAGAA	CUUU	GAAG	AGAG	AGUUCAAGAGUACGUGAAACC
fulvi_rufi	AGUA	CC	GUGA	GG	GAAAGUUGAAAAGAA	CUUU	GAAG	AGAG	AGUUCAAGAGUACGUGAAACC
DQ012577	AGUA	CC	GUGA	GG	GAAAGUUGAAAAGAA	CUUU	GAAG	AGAG	AGUUCAAGAGUACGUGAAACC
minuta	AGUA	CC	GUGA	GG	GAAAGUUGAAAAGAA	CUUU	GAAG	AGAG	AGUUCAAGAGUACGUGAAACC
fusci_vitrix	AGUA	CC	GUGA	GG	GAAAGUUGAAAAGAA	CUUU	GAAG	AGAG	AGUUCAAGAGUACGUGAAACC
acs_04	AGUA	CC	GUGA	GG	GAAAGUUGAAAAGAA	CUUU	GAAG	AGAG	AGUUCAAGAGUACGUGAAACC
at75phen	AGUA	CC	GUGA	GG	GAAAGUUGAAAAGAA	CUUU	GAAG	AGAG	AGUUCAAGAGUACGUGAAACC
PK01phen	AGUA	CC	GUGA	GG	GAAAGUUGAAAAGAA	CUUU	GAAG	AGAG	AGUUCAAGAGUACGUGAAACC
at86phen	AGUA	CC	GUGA	GG	GAAAGUUGAAAAGAA	CUUU	GAAG	AGAG	AGUUCAAGAGUACGUGAAACC
at12phen	AGUA	CC	GUGA	GG	GAAAGUUGAAAAGAA	CUUU	GAAG	AGAG	AGUUCAAGAGUACGUGAAACC

	H531'	D2-1a		D2-1b	cons	2	cons	2a	2b
	1111111	1111111	11	1111111	11111111111	1111111	111111	1111111111	11
	2222222	2333333	3333344	44	4444444	55555555555	6666666	66667	777777777
	2345678	901234	5678901	23	456789	0123456789	012345	67890	123456789
obscur	GUUCAGG	GGUAAA	CCUGAGA	AA	CCCAAA	AGAUCGAAUG	GGGAGA	UUCAU	CGUCAGCGG
fulvi4_acs05	GUUCAGG	GGUAAA	CCUGAGA	AA	CCCAAA	AGAUCGAAUG	GGGAGA	UUCAU	CGUCAGCGG
AY675706	GUUCAGG	GGUAAA	CCUGAGA	AA	CCCAAA	AGAUCGAAUG	GGGAGA	UUCAU	CGUCAGCGG
AlloxSP_at41	GUUCAGG	GGUAAA	CCUGAGA	AA	CCCAAA	AGAUCGAAUG	GGGAGA	UUCAU	CGUCAGCGG
citripes	GUUCAGG	GGUAAA	CCUGAGA	AA	CCCAAA	AGAUCGAAUG	GGGAGA	UUCAU	CGUCAGCGA
fulvi2_asz03	GUUCAGG	GGUAAA	CCUGAGA	AA	CCCAAA	AGAUCGAAUG	GGGAGA	UUCAU	CGUCAGCGA
AY675705	GUUCAGG	GGUAAA	CCUGAGA	AA	CCCAAA	AGAUCGAAUG	GGGAGA	UUCAU	CGUCAGCGA
brevis_at05	GUUCAGG	GGUAAA	CCUGAGA	AA	CCCAAA	AGAUCGAAUG	GGGAGA	UUCAU	CGUCAGCGA
fulvi_rufi	GUUCAGG	GGUAAA	CCUGAGA	AA	CCCAAA	AGAUCGAAUG	GGGAGA	UUCAU	CGUCAGCGA
DQ012577	GUUCAGG	GGUAAA	CCUGAGA	AA	CCCAAA	AGAUCGAAUG	GGGAGA	UUCAU	CGUCAGCGA
minuta	GUUCAGG	GGUAAA	CCUGAGA	AU	CCCAAA	AGAUCGAAUG	GGGAGA	UUCAU	CGUCAGCGA
fusci_vitrix	GUUCAGG	GGUAAA	CCUGAGA	AA	CCCAAA	AGAUCGAAUG	GGGAGA	UUCAU	CGUCAGCGG
acs_04	GUUCAGG	GGUAAA	CCUGAGA	AA	CCCAAA	AGAUCGAAUG	GGGAGA	UUCAU	CGUCAGCGA
at75phen	GUUCAGG	GGUAAA	CCUGAGA	AA	CCCAAA	AGAUCGAAUG	GGGAGA	UUCAU	CGUCAGCGG
PK01phen	GUUCAGG	GGUAAA	CCUGAGA	AA	CCCAAA	AGAUCGAAUG	GGGAGA	UUCAU	CGUCAGCGG
at86phen	GUUCAGG	GGUAAA	CCUGAGA	AA	CCCAAA	AGAUCGAAUG	GGGAGA	UUCAU	CGUCAGCGA
at12phen	GUUCAGG	GGUAAA	CCUGAGA	AA	CCCAAA	AGAUCGAAUG	GGGAGA	UUCAU	CGUCAGCGG

	2c	2d	2e	RA1	2f	RA2	RAA	RA3	RAA	2e'	cons							
	((((((((((2e	RAA	2f	RAA	2g	RAA	2g'	RAA	2f'	RAA	2e'				
	1111	111	11111	1111	112	222	2	2222	22	222222	2222	222222	22	2222	222	2	2222	2
	8888	888	89999	9999	990	000	0	0000	01	111111	1112	222222	22	2333	333	3	3334	4
	2345	678	90123	4567	890	123	4	5678	90	123456	7890	123456	78	9012	345	6	7890	1
obscur	UUGG	CUU	UCGUG	UGGU	UUU	GUG	A	UGUU	--	CGGGAU	UUCG	AUCUUG	-U	AGCA	CGC	A	GCCG	C
fulvi4_acs05	UUGG	CUU	UCGUG	UGGU	UUU	GUG	A	UGUU	--	CGGGAU	UUCG	AUCUUG	-U	AGCA	CGC	A	GCCA	C
AY675706	UUGG	CUU	UCGUG	UGGU	UUU	GUG	A	UGUU	--	CGGGAU	UUCG	AUCUUG	-U	AGCA	CGC	A	ACCA	C
AlloxSP_at41	UUGG	CUU	UCGUG	UGGU	UUU	GUG	A	UGUU	--	CGGGAU	UUCG	GUCUUG	-U	AGCA	CGC	A	GCCA	C
citripes	UUGG	CUU	UCGUG	UGGU	UUU	GUG	A	UGUU	--	CGGGAU	UUCG	AUCUUG	-U	AGCA	CGC	A	GCCA	C
fulvi2_asz03	UUGG	CUU	UCGUG	UGGU	UUU	GUG	A	UGUU	--	CAGGAU	UUCG	GUCUUG	-U	AGCA	CGC	A	GCCA	C
AY675705	UUGG	CUU	UCGUG	UGGU	UUU	GUG	A	UGUU	--	CAGGAU	UUCG	AUCUUG	-U	AGCA	CGC	A	GCCA	C
brevis_at05	UUGG	CUU	UCGUG	UGGU	CUU	GUG	A	UGUU	--	CAGGAU	UUCG	AUCUUG	-U	AGCA	CGC	A	GCCA	C
fulvi_rufi	UUGG	CUU	UCGUG	UGGU	UUU	GUG	A	UGUU	--	CAGGAU	UUCG	AUCUUG	-U	AGCA	CGC	A	GCCA	C
DQ012577	UUGG	CUU	UCGUG	UGGU	UUU	GUG	A	UGUU	--	CAGGAU	UUCG	AUCUUG	-U	AGCA	CGC	A	GCCA	C
minuta	UUGG	CUU	UCGUG	UGGU	UUU	GUG	A	UGUU	--	CAGGAU	UUCG	AUCUUG	-U	AGCA	CGC	A	GCCA	C
fusci_vitrix	UUGG	CUU	UCGUG	UGGU	-UU	GUG	A	UGUU	--	CAGGAU	UUCG	AUCUUG	-U	AGCA	CGC	A	GCCA	C
acs_04	UUGG	CUU	UCGUG	UGGU	UUU	GUG	A	UGUU	--	CAGGAU	UUCG	AUCUUG	-U	AGCA	CGC	A	GCCA	C
at75phen	UUGG	CUU	UCGUG	UGGU	UCU	GUG	A	UGUC	U-	CAGGAU	UUCG	GUCUUG	AU	GGCA	CAC	G	AUCA	C
PK01phen	UUGG	CUU	UCGUG	UGAU	UUU	GUG	A	UGUC	UC	CAAGAC	UUCG	GUUUUG	GU	GGCA	CAC	U	AUCA	C
at86phen	UUGG	CUU	UCGUG	UAGU	UAU	GUG	A	UGUC	UG	CAAGAC	UUUG	GUUUUG	-U	GGCA	CAC	U	GCUA	C
at12phen	UUGG	CUU	ACGUG	UGGU	UAU	GUG	A	UGUU	UA	CAGGAU	UUCG	GUCUUG	-U	GGCA	CAC	U	GCUA	C

	2d'	2c'	2b'	2a'	cons	2'	cons	3	cons	3a
	22222	2 222	2 222222	222222222	222222	222222	222222222	222222	222	22233
	44444	4 445	5 555555	556666666	666777	777777	788888888	889999	999	99900
	23456	7 890	1 234567	890123456	789012	345678	901234567	890123	456	78901
obscur	UGCGG	U AUG	U CUGAAG	UCGUCGGCG	UGCACU	UCUCCC	CUAGUAGGA	CGUCGC	GAC	CCGUU
fulvi4_acs05	UGCGG	U AUG	U CUAAGG	UCGUCGGCG	UGCACU	UCUCCC	CUAGUAGGA	CGUCGC	GAC	CCGUU
AY675706	UGCGG	U AUG	U CUGAGG	UCGUCGGCG	UGCACU	UCUCCC	CUAGUAGGA	CGUCGC	GAC	CCGUU
AlloxSP_at41	UGCGG	U AUG	U CUGAGG	UCGUCGGCG	UGCACU	UCUCCC	CUAGUAGGA	CGUCGC	GAC	CCGUU
citripes	UGCGG	U AUG	U CUGAGG	UCGUCGGCG	UGCACU	UCUCCC	CUAGUAGGA	CGUCGC	GAC	CCGUU
fulvi2_asz03	UGCGG	U AUG	U CUGAGG	UCGUCGGCG	UGCACU	UCUCCC	CUAGUAGGA	CGUCGC	GAC	CCGUU
AY675705	UGCGG	U AUG	U CUGAGG	UCGUCGGCG	UGCACU	UCUCCC	CUAGUAGGA	CGUCGC	GAC	CCGUU
brevis_at05	UGCGG	U AUG	U CUGAGG	UCGUCGGCG	UGCACU	UCUCCC	CUAGUAGGA	CGUCGC	GAC	CCGUU
fulvi_rufi	UGCGG	U AUG	U CUGAGG	UCGUCGGCG	UGCACU	UCUCCC	CUAGUAGGA	CGUCGC	GAC	CCGUU
DQ012577	UGCGG	U AUG	U CUGAGG	UCGUCGGCG	UGCACU	UCUCCC	CUAGUAGGA	CGUCGC	GAC	CCGUU
minuta	UGCGG	U AUG	U CUGAGG	UCGUCGGCG	UGCACU	UCUCCC	CUAGUAGGA	CGUCGC	GAC	CCGUU
fusci_vitrix	UGCGG	U AUG	U CUGAGG	UCGUCGGCG	UGCACU	UCUCCC	CUAGUAGGA	CGUCGC	GAC	CCGUU
acs_04	UGCGG	U AUG	U CUGAGG	UCGUCGGCG	UGCACU	UCUCCC	CUAGUAGGA	CGUCGC	GAC	CCGUU
at75phen	UGCGG	U AUG	U CUCGAG	UCGUCGGCG	UGCACU	UCUCCC	CUAGUAGGA	CGUCGC	GAC	CCGUU
PK01phen	UGCGG	U AUG	U CUGGAG	UCGUCGGCG	UGCACU	UCUCCC	CUAGUAGGA	CGUCGC	GAC	CCGUU
at86phen	UAUGU	U AUG	U CCAGAG	UUGUCGGCG	UGCACU	UCUCCC	CUAGUAGAA	CGUCGC	GAC	CCGUU
at12phen	UAUGU	U AUG	U CCAGAG	UUGUCGGCG	UGCACU	UCUCCC	CUAGUAGGA	CGUCGC	GAC	CCGUU

	3b	3c	cons	3d	3e	RA4				3f2	3f3	RA5	RA6	3f2'	
	((((((3d	3e	RAA	3f1	RAA	3f2	3f3		3f3'	RAA	3f2'	
	3	3333	333333	333	333	33333	333	3333	3333	33333333	33333	33333	33	33333333	
	0	0000	000111	111	111	12222	222	2223	3333	33333444	44444	44555	55555	55	66666666
	2	3456	789012	345	678	90123	456	7890	1234	56789012	34567	89012	34567	89	01234567
obscur	G	GGUG	UUGGUU	UAC	GAU	CUAGG	GUU	AAUG	--UU	UGCUCUGU	CGCAU	UUCG-	GUGUG	U-	ACAGGGCA
fulvi4_acs05	G	GGUG	UUGGUU	UAC	GAU	CUAGG	GUU	AAUG	--UU	UGCUCUGU	CGCAU	UUGU-	GUGUg	--	ACAGGGCA
AY675706	G	GGUG	UUGGUU	UAC	GAU	CUAGG	-UU	AAUG	--UU	UGCUCUGU	CGCAU	UUCG-	GUGUG	U-	ACAGGGCA
AlloxSP_at41	G	GGUG	UUGGUU	UAC	GAU	CUAGG	GUU	AAUG	--UU	UGCUCUGU	CGCAU	UUCG-	GUGUG	UU	ACAGGGCA
citripes	G	GGUG	UUGGUU	UAC	GAU	CUAGG	--U	GGUU	-GUC	UGUUCUGU	CGCAU	UUCG-	GUGUG	U-	ACGGGGCA
fulvi2_asz03	G	GGUA	UUGGUU	UAC	GAU	CUAGG	--U	GGUU	-GUC	UGUUCUGU	CGCAU	UUCG-	GUGUG	U-	ACGGGGCA
AY675705	G	GGUA	UUGGUU	UAC	GAU	CUAGG	--U	GGUU	-GUC	UGUUCUGU	CGCAU	UUCG-	GUGUG	U-	ACGGGGCA
brevis_at05	G	GGUA	UUGGUU	UAC	GAU	CUAGG	--U	GGUU	-GUC	UGUUCUGU	CGCAC	UUCG-	GUGUG	U-	ACGGGGCA
fulvi_rufi	G	GGUA	UUGGUU	UAC	GAU	CUAGG	--U	GGUU	-GUC	UGUUCUGU	CGCAU	UUCG-	GUGUG	U-	ACGGGGCA
DQ012577	G	GGUA	UUGGUU	UAC	GAU	CUAGG	--U	GGUU	-GUC	UGUUCUGU	CGCAU	UUCG-	GUGUG	U-	ACGGGGCA
minuta	G	GGUG	UUGGUU	UAC	GAU	CUAGG	--U	GGUU	UGUC	UGUUCUGU	CGCAU	UUCG-	GUGUG	G-	ACGGGGCA
fusci_vitrix	G	GGUG	UUGGUU	UAC	GGG	CUAGG	--U	GGUU	-GUC	UGUUCUGU	CGCAU	UUCG-	GUGUG	U-	ACGGGGCA
acs_04	G	GGUA	UUGGUU	UAC	GAU	CUAGG	--U	GGUU-	GUC	UGUUCUGU	CGCAU	UUCG-	GUGUG	U-	ACGGGGCA
at75phen	G	GGUG	UUGGUU	UAC	GGU	CCAGG	--U	GGUU	-GCC	UGUAUUGU	CGCAU	UCAC-	GUGUG	U-	ACGAUGCA
PK01phen	G	GGUG	UCGGUU	UAC	GGU	CCGGG	--U	GGUU	-GCC	UGUAUUGU	CGCAU	UUAC-	GUGCG	U-	ACGAUGCA
at86phen	G	GGUG	UCGGUU	UAC	GGU	CUGGG	--U	GGUU	-GAC	UGUUUUGU	CACAU	UCAAA	GUGUG	U-	AUAAGGCA
at12phen	G	GGUG	UCGGUU	UAC	GGU	CUGGG	--U	GGUU	-GCC	UGUUCUGU	CACAU	UUAC-	GUGUG	U-	AUGGAGCA

	RA7														
	3f1'	3e'	RAA	3d'	3c'	3b'	3a'		3g		3h	3i			
))))))))	GG))))))))))))))		(((((((((
	3333	33333	333	333	3	3333	333334	4444444444	4444	4	4	44444	44		
	6677	77777	777	888	8	888888	9	9999	999990	000000000	1111	1	1	11112	22
	8901	23456	789	012	3	456789	0	1234	567890	123456789	0123	4	5	67890	12
obscur	UAUU	CCUGG	U--	AUC	U	GACCAA	C	UGCC	CGGCGG	UACACGUAC	GGUA	U	A	GGGCC	GC
fulvi4_acs05	UAUU	CCUGG	U--	AUC	U	GACCAA	C	UGCC	CGGCGG	UACACGUAC	GGUA	U	A	GGGCC	GC
AY675706	UAUU	CCUGG	U--	AUC	U	GACCAA	C	UGCC	CGGCGG	UACACGUAC	GGUA	U	A	GGGCC	GC
AlloxSP_at41	UAUU	CCUUG	U--	AUC	U	GACCAA	C	UGCC	CGGCGG	UACACGUAC	GGUA	U	A	GGGCC	GC
citripes	UACC	CCUGG	CU-	AUC	U	GACCAA	C	UGCC	CGGCGG	UACACGUAA	GGUA	U	A	GGGCC	GC
fulvi2_asz03	UACC	CCUGG	UU-	AUC	U	GACCAA	U	UGCC	CGGCGG	UACACGUAC	GGUA	U	A	GGGCC	GC
AY675705	UACC	CCUGG	UU-	AUC	U	GACCAA	U	UGCC	CGGCGG	UACACGUAC	GGUA	U	A	GGGCC	GC
breviis_at05	UACC	CCUGG	UU-	AUC	U	GACCAA	U	UGCC	CGGCGG	UACACGUAC	GGUA	U	A	GGGCC	GC
fulvi_rufi	UACC	CCUGG	UU-	AUC	U	GACCAA	U	UGCC	CGGCGG	UACACGUAC	GGUA	U	A	GGGCC	GC
DQ012577	UACC	CCUGG	UU-	AUC	U	GACCAA	U	UGCC	CGGCGG	UACACGUAC	GGUA	U	A	GGACC	GC
minuta	UACC	CCUGG	UU-	AUC	U	GACCAA	C	UGCC	CGGCGG	UACACGUAC	GGUA	U	A	GGGCC	GC
fusci_vitrix	UACC	CCUGG	UUU	UAC	U	GACCAA	C	UGCC	CGGCGG	UACACGUAC	GGUA	U	A	GGGCC	GC
acs_04	UACC	CCUGG	UU-	AUC	U	GACCAA	U	UGCC	CGGCGG	UACACGUAC	GGUA	U	A	GGGCC	GC
at75phen	GACC	CCUGG	UU-	UCC	U	GACCAA	C	UGCC	CGGCGG	UACUCGCAC	GGUA	U	C	GGGCC	GC
PK01phen	GACC	CCUGG	UU-	ACC	U	GACCGA	C	UGCU	CGGCGG	UACUCGCAC	GGUA	U	C	GGGCC	GC
at86phen	UACC	CCCAG	AU-	ACC	U	GACCGA	C	UGCC	UGGCGG	UACUCGUAC	GGUA	U	A	GGGCC	GC
at12phen	GACC	CCUGG	UU-	ACC	U	AACCGA	C	UGCC	UGGCGG	UACUCGUAU	GGUA	U	A	AAGCC	GC

		3i'	3j	3k1	3k2	3l	3m	RAA	3n	RAA	3o	3p	RAA	3p'					
	(())))	((((((((((((((((((((((((
	44	444	4444	444	4	444	4444	44	44	4444	4	444444	444444	444444	444444	444	44	444	4
	22	222	2233	333	3	333	3444	44	44	4445	5	555555	556666	66666	67777	777	77	788	8
	34	567	8901	234	5	678	9012	34	56	7890	1	234567	890123	45678	90123	456	78	901	2
obscur	AC	UUU	GUGC	GUC	G	GGC	CCGC	UG	CA	AGCA	A	GAUCAG	UGUAA-	CCUGG	AUGUG	CGG	AC	CUA	G
fulvi4_acs05	AC	UUU	GUGC	GUC	G	GGC	CCGU	CG	CA	AGCA	A	GAUCAG	UGUAA-	CCUGG	AUGUG	CGG	AC	CUA	G
AY675706	AC	UUU	GUGC	GUC	G	GGC	CCGC	UG	CA	AGCA	A	GAUCAG	UGUAA-	CCUGG	AUGUG	CGG	AC	CUA	G
AlloxSP_at41	AC	UUU	GUGC	GUC	G	GGC	CCGC	UG	CA	AGCA	A	GAUCAG	UGUAA-	CCUGG	AUGUG	CGG	AC	CUA	G
citripes	AC	UUU	GUGC	GUC	G	GGC	CCGC	UG	CA	AGCA	A	GAUCAG	UGUAA-	CCUGG	AUGUG	CGG	AC	CUA	G
fulvi2_asz03	AC	UUU	GUGC	GUC	G	GGC	CCGC	UG	CA	AGCA	A	GAUCAG	UGAAA-	CCUGG	AUGUG	CGG	AC	CUA	G
AY675705	AC	UUU	GUGC	GUC	G	GGC	CCGC	UG	CA	AGCA	A	GAUCAG	UGAAA-	CCUGG	AUGUG	CGG	AC	CUA	G
brevis_at05	AC	UUU	GUGC	GUC	G	GGC	CCGC	UG	CA	AGCA	A	GAUCAG	UGUAA-	CCUGG	AUGUG	CGG	AC	CUA	G
fulvi_rufi	AC	UUU	GUGC	GUC	G	GGC	CCGC	UG	CA	AGCA	A	GAUCAG	UGUAA-	CCUGG	AUGUG	CGG	AC	CUA	G
DQ012577	AC	UUU	GUGC	GUC	G	GGC	CCGC	UG	CA	AGCA	A	GAUCAG	UGUAA-	CCUGG	AUGUG	CGG	AC	CUA	G
minuta	AC	UUU	GUGC	GUC	G	GGC	CCGC	UG	CA	AGCA	A	GAUCAG	UGUAA-	CCUGG	AGGUG	CGG	AC	CUA	G
fusci_vitrix	AC	UUU	GUGC	GUC	G	GGC	CCGC	UG	CA	AGCA	A	GAUCAG	UGUAA-	CCUGG	AUGUG	CGG	AC	CUA	G
acs_04	AC	UUU	GUGC	GUC	G	GGC	CCGC	UG	CA	AGCA	A	GAUCAG	UGUAA-	CCUGG	AUGUG	CGG	AC	CUA	G
at75phen	AC	UUU	GUGC	GUC	G	GGC	CCGC	CG	CA	AGCA	U	GAACAG	UGAUA-	CCUGG	AGGUA	CGG	AC	CUA	G
PK01phen	AC	UUU	GUGC	GUC	G	GGC	CCGC	CG	CA	AGCA	A	GAUCAG	UGAUA-	CCUGG	AGGUA	CGG	AC	CUA	G
at86phen	AC	UUU	GUGC	GUC	G	GGC	CCGU	CG	CA	AGCA	A	GAUAAG	UGUUA	CCUGG	AUGUU	CGG	AC	CAA	G
at12phen	AC	UUU	GUGC	GUC	G	GGC	CCAC	UG	CA	AGCA	A	GAACAG	UGAUA-	CCUGG	AUUGU	CGG	AC	CUA	G

	3p'	3o'	RAA	3n'	RAA	3m'	3l'		3k2'	3k1'	3j'	3h'
)))))))))))))))))))
	4	4	444	444	444444	4	444555	5555	555555	5	5555	5
	8	8	888	889	999999	9	999000	0000	000111	1	1111	1
	3	4	567	890	12345	6	789012	3456	789012	34	5678	9
obscur	U	G	CCG	UCA	CCAGG	C	CUGGUC	UGC	GUUGGU	CG	GCGG	U
fulvi4_acs05	U	G	CCG	UCA	CCAGG	C	CUGGUC	UGC	GUUGGU	CG	GCGG	U
AY675706	U	G	CCG	UCA	CCAGG	C	CUGGUC	UGC	GUUGGU	CG	GCGG	U
AlloxSP_at41	U	G	CCG	UCA	CCAGG	C	CUGGUC	UGC	GUUGGU	CG	GCGG	U
citripes	U	G	CCG	UCA	CCAGG	C	CUGGUC	UGC	GUUGGU	CG	GCGG	U
fulvi2_asz03	U	G	CCG	UCG	CCAGG	C	CUGAUC	UGC	GUUGGU	CG	GCGG	U
AY675705	U	G	CCG	UCA	CCAGG	C	CUGAUC	UGC	GUUGGU	CG	GCGG	U
breviis_at05	U	G	CCG	UCA	CCAGG	C	CUGAUC	UGC	GUUGGU	CA	GCGG	U
fulvi_rufi	U	G	CCG	UCA	CCAGG	C	CUGAUC	UGC	GUUGGU	CG	GCGG	U
DQ012577	U	G	CCG	UCA	CCAGG	C	CUGAUC	UGC	GUUGGU	CG	GCGG	U
minuta	U	G	CCG	UCC	CCAGG	C	CUGAUC	UGC	GUUGGU	CG	GCGG	U
fusci_vitrix	U	G	CCG	UCG	CUAGG	C	CUGGUC	UGC	GUUGGU	CA	GCGG	U
acs_04	U	G	CCG	UCA	CCAGG	C	CUGAUC	UGC	GUUGGU	CA	GCGG	U
at75phen	C	G	CCG	UUU	CUAGG	C	CUGUUC	AGCU	GUUGGU	CG	GCGG	U
PK01phen	U	G	CCG	UUU	CUAGG	C	CUGAUC	AGCU	GUUGGU	CG	GCGG	U
at86phen	U	G	CCG	UCG	CUAGG	C	CUUAUC	UGC	GUUGGU	CG	ACGG	U
at12phen	U	G	CCG	UCA	CCAGG	C	CUGUUC	AGCU	GUUGGU	CA	GUGG	U

	3q				3q'	3g'		3'	cons	D2-1b
	GGGGGG	((()))	G)))))))))))
	RAA	3q	REC	RAA	REC	3q'	RAA			
	555555	555	5555	555555	5555	555	555	5555	555555	555555
	333344	444	4444	455555	5555	566	666	6666	67777	777777
	678901	234	5678	901234	5678	901	234	5678	90123	456789
obscur	AUUU--	CAA	----	UUAU--	----	UUG	AA-	UACC	GGUCA	GCGACG
fulvi4_acs05	AUUU--	CAA	----	UUAU--	----	UUG	AA-	UACC	GGUCA	GCGACG
AY675706	AUUU--	CAA	----	UUAU--	----	UUG	AA-	UACC	GGUCA	GCGACG
AlloxSP_at41	AUUU--	CAA	----	UUAU--	----	UUG	AA-	UACC	GGUCA	GCGACG
citripes	AUUU--	CAA	----	UUAU--	----	UUG	AA-	UACC	GGUCG	GCGACG
fulvi2_asz03	AUUU--	CAA	----	UUUA--	----	UUG	AA-	UACC	GGUCG	GCGACG
AY675705	AUUU--	CAA	----	UUUA--	----	UUG	AA-	UACC	GGUCG	GCGACG
breviis_at05	AUUU--	CAA	----	UUAA--	----	UUG	AA-	UACC	GGUCG	GCGACG
fulvi_rufi	AUUU--	CAA	----	UUAA--	----	UUG	AA-	UACC	GGUCG	GCGACG
DQ012577	AUUU--	CAA	----	UUAA--	----	UUG	AA-	UACC	GGUCG	GCGACG
minuta	AUUU--	CAA	----	UUAA--	----	UUG	AA-	UACC	GGUCG	GCGACG
fusci_vitrix	AUUU--	CAA	----	UUAU--	----	UUG	AA-	UACC	GGUCG	GCGACG
acs_04	AUUU--	CAA	----	UUAA--	----	UUG	AA-	UACC	GGUCG	GCGACG
at75phen	AUUUU-	CAA	U---	UUUAUU	---A	UUG	AA-	UACC	GGUCG	GCGACG
PK01phen	AUUUU-	CAA	UU--	UUU---	--AA	UUG	AA-	UACC	GGUCG	GCGACG
at86phen	AUUA--	CAA	AUAA	UUUAU-	UUAU	UUG	AU-	UACC	GGUCG	GCGACG
at12phen	AAAAAA	CAA	AUU-	UUCG--	-AAU	UUG	UAA	UACC	GGUCG	GCGACG

Appendix D. A COI haplotípusok p-távolsága

I. táblázat A COI haplotípusok p-távolsága (MEGA 5 szoftver)

Sorszám	Haplotípus	1	2	3	4	5	6	7	8
1	AT1fusvic								
2	AT2fusvic	0.017							
3	AT3fusvic	0.017	0.023						
4	AT5brev	0.113	0.111	0.123					
5	AT6fulvi	0.130	0.130	0.131	0.118				
6	AT09fusvic	0.080	0.077	0.078	0.128	0.131			
7	AT11fulvi	0.130	0.128	0.128	0.110	0.067	0.128		
8	AT16fulvi	0.123	0.125	0.126	0.108	0.058	0.126	0.060	
9	AT20obs	0.110	0.106	0.116	0.106	0.130	0.115	0.130	0.118
10	AT23fusvic	0.043	0.042	0.048	0.126	0.126	0.070	0.133	0.128
11	AT29fusvic	0.023	0.030	0.013	0.125	0.133	0.085	0.133	0.130
12	AT32fusvic	0.053	0.048	0.053	0.135	0.131	0.077	0.141	0.128
13	AT35fusvic	0.012	0.022	0.018	0.120	0.133	0.082	0.133	0.125
14	AT36fusvic	0.082	0.078	0.080	0.126	0.133	0.002	0.130	0.128
15	AT38obs	0.110	0.106	0.116	0.105	0.128	0.111	0.128	0.116
16	AT41	0.118	0.116	0.125	0.125	0.121	0.131	0.130	0.126
17	AT45citr	0.103	0.108	0.106	0.116	0.115	0.110	0.126	0.118
18	AT46fulvi	0.126	0.128	0.128	0.110	0.048	0.130	0.058	0.037
19	AT51citr	0.106	0.111	0.110	0.118	0.120	0.111	0.128	0.118
20	AT53citr	0.103	0.108	0.106	0.115	0.116	0.108	0.128	0.118
21	AT70fusvic	0.078	0.078	0.077	0.126	0.133	0.002	0.126	0.125
22	AT72fulvi	0.128	0.126	0.130	0.113	0.055	0.128	0.058	0.062
23	AT77obs	0.108	0.105	0.115	0.105	0.128	0.113	0.128	0.116
24	AT78citr	0.108	0.105	0.108	0.105	0.116	0.113	0.116	0.118
25	AT79citr	0.111	0.108	0.111	0.105	0.116	0.108	0.113	0.118
26	AT80fulvi	0.118	0.121	0.123	0.101	0.023	0.131	0.060	0.050
27	AT81fusvic	0.023	0.030	0.032	0.126	0.143	0.090	0.141	0.126
28	AT83fusvic	0.023	0.030	0.032	0.123	0.141	0.092	0.136	0.131
29	AT84obs	0.110	0.106	0.116	0.110	0.130	0.115	0.130	0.121
30	AT85fulvi	0.121	0.128	0.121	0.111	0.057	0.135	0.057	0.047
31	AT102min	0.125	0.121	0.126	0.116	0.116	0.125	0.116	0.111
32	AT107fulvi	0.126	0.128	0.128	0.110	0.050	0.133	0.058	0.033
33	AT120fulvi	0.121	0.121	0.126	0.108	0.027	0.133	0.073	0.052
34	ACS02fulvi4	0.123	0.118	0.128	0.111	0.131	0.121	0.138	0.131
35	ACS04	0.113	0.108	0.113	0.078	0.111	0.121	0.115	0.115
36	ASZ03fulvi2	0.113	0.110	0.120	0.090	0.101	0.121	0.106	0.103
37	GI682659	0.125	0.123	0.123	0.101	0.057	0.133	0.027	0.057
38	AT12phaeno	0.128	0.128	0.131	0.123	0.150	0.141	0.155	0.148
39	AT75phaeno	0.115	0.108	0.115	0.115	0.155	0.118	0.146	0.145
40	AT86phaeno	0.100	0.098	0.103	0.121	0.138	0.115	0.140	0.133

(folytatás a következő oldalon)

I. táblázat (folytatás)

Sorszám	Haplotípus	9	10	11	12	13	14	15	16
1	AT1fusvic								
2	AT2fusvic								
3	AT3fusvic								
4	AT5brev								
5	AT6fulvi								
6	AT09fusvic								
7	AT11fulvi								
8	AT16fulvi								
9	AT20obs								
10	AT23fusvic	0.120							
11	AT29fusvic	0.121	0.047						
12	AT32fusvic	0.125	0.040	0.055					
13	AT35fusvic	0.113	0.047	0.023	0.050				
14	AT36fusvic	0.116	0.072	0.087	0.078	0.083			
15	AT38obs	0.003	0.120	0.121	0.125	0.113	0.113		
16	AT41	0.087	0.126	0.130	0.138	0.125	0.133	0.085	
17	AT45citr	0.105	0.108	0.110	0.115	0.108	0.111	0.101	0.125
18	AT46fulvi	0.125	0.126	0.131	0.128	0.128	0.131	0.123	0.121
19	AT51citr	0.106	0.110	0.113	0.118	0.111	0.113	0.103	0.123
20	AT53citr	0.103	0.106	0.110	0.115	0.108	0.110	0.100	0.123
21	AT70fusvic	0.113	0.068	0.083	0.078	0.080	0.003	0.110	0.131
22	AT72fulvi	0.131	0.131	0.130	0.138	0.126	0.130	0.130	0.131
23	AT77obs	0.002	0.118	0.120	0.123	0.111	0.115	0.002	0.085
24	AT78citr	0.110	0.118	0.115	0.115	0.106	0.115	0.106	0.116
25	AT79citr	0.111	0.118	0.118	0.115	0.110	0.110	0.108	0.120
26	AT80fulvi	0.116	0.121	0.123	0.125	0.123	0.133	0.115	0.123
27	AT81fusvic	0.126	0.053	0.035	0.065	0.020	0.092	0.123	0.133
28	AT83fusvic	0.126	0.055	0.035	0.063	0.018	0.093	0.123	0.133
29	AT84obs	0.007	0.120	0.121	0.128	0.113	0.116	0.007	0.083
30	AT85fulvi	0.130	0.123	0.125	0.128	0.125	0.136	0.128	0.128
31	AT102min	0.120	0.130	0.130	0.143	0.130	0.126	0.116	0.125
32	AT107fulvi	0.125	0.128	0.131	0.130	0.128	0.135	0.123	0.118
33	AT120fulvi	0.118	0.123	0.128	0.126	0.126	0.135	0.116	0.125
34	ACS02fulvi4	0.052	0.130	0.133	0.140	0.126	0.123	0.052	0.095
35	ACS04	0.110	0.115	0.118	0.121	0.113	0.123	0.106	0.120
36	ASZ03fulvi2	0.105	0.120	0.121	0.128	0.116	0.123	0.101	0.113
37	GI682659	0.121	0.135	0.128	0.138	0.126	0.135	0.121	0.131
38	AT12phaeno	0.131	0.135	0.138	0.146	0.135	0.143	0.128	0.143
39	AT75phaeno	0.133	0.116	0.120	0.125	0.111	0.120	0.130	0.140
40	AT86phaeno	0.115	0.105	0.110	0.106	0.103	0.116	0.115	0.128

(folytatás a következő oldalon)

I. táblázat (folytatás)

	Haplotípus								
Sorszám		17	18	19	20	21	22	23	24
1	AT1fusvic								
2	AT2fusvic								
3	AT3fusvic								
4	AT5brev								
5	AT6fulvi								
6	AT09fusvic								
7	AT11fulvi								
8	AT16fulvi								
9	AT20obs								
10	AT23fusvic								
11	AT29fusvic								
12	AT32fusvic								
13	AT35fusvic								
14	AT36fusvic								
15	AT38obs								
16	AT41								
17	AT45citr								
18	AT46fulvi	0.120							
19	AT51citr	0.005	0.125						
20	AT53citr	0.002	0.121	0.003					
21	AT70fusvic	0.108	0.128	0.110	0.106				
22	AT72fulvi	0.120	0.060	0.125	0.121	0.130			
23	AT77obs	0.103	0.123	0.105	0.101	0.111	0.130		
24	AT78citr	0.075	0.118	0.077	0.073	0.115	0.106	0.108	
25	AT79citr	0.073	0.120	0.075	0.072	0.110	0.103	0.110	0.008
26	AT80fulvi	0.116	0.045	0.121	0.118	0.130	0.062	0.115	0.118
27	AT81fusvic	0.118	0.138	0.118	0.118	0.088	0.133	0.125	0.116
28	AT83fusvic	0.118	0.136	0.121	0.118	0.090	0.135	0.125	0.113
29	AT84obs	0.108	0.128	0.110	0.106	0.113	0.135	0.005	0.113
30	AT85fulvi	0.123	0.045	0.125	0.121	0.133	0.067	0.128	0.115
31	AT102min	0.115	0.110	0.116	0.113	0.125	0.103	0.118	0.105
32	AT107fulvi	0.121	0.003	0.123	0.123	0.131	0.060	0.123	0.120
33	AT120fulvi	0.115	0.048	0.118	0.116	0.135	0.053	0.116	0.113
34	ACS02fulvi4	0.111	0.126	0.116	0.113	0.123	0.128	0.050	0.111
35	ACS04	0.113	0.110	0.113	0.111	0.123	0.103	0.108	0.105
36	ASZ03fulvi2	0.111	0.103	0.116	0.113	0.123	0.093	0.103	0.103
37	GI682659	0.125	0.057	0.126	0.126	0.131	0.058	0.120	0.111
38	AT12phaeno	0.120	0.148	0.118	0.118	0.140	0.145	0.130	0.110
39	AT75phaeno	0.130	0.146	0.128	0.128	0.118	0.143	0.131	0.123
40	AT86phaeno	0.118	0.133	0.123	0.120	0.116	0.133	0.113	0.130

(folytatás a következő oldalon)

I. táblázat (folytatás)

	Haplotípus								
Sorszám		25	26	27	28	29	30	31	32
1	AT1fusvic								
2	AT2fusvic								
3	AT3fusvic								
4	AT5brev								
5	AT6fulvi								
6	AT09fusvic								
7	AT11fulvi								
8	AT16fulvi								
9	AT20obs								
10	AT23fusvic								
11	AT29fusvic								
12	AT32fusvic								
13	AT35fusvic								
14	AT36fusvic								
15	AT38obs								
16	AT41								
17	AT45citr								
18	AT46fulvi								
19	AT51citr								
20	AT53citr								
21	AT70fusvic								
22	AT72fulvi								
23	AT77obs								
24	AT78citr								
25	AT79citr								
26	AT80fulvi	0.118							
27	AT81fusvic	0.120	0.133						
28	AT83fusvic	0.116	0.131	0.008					
29	AT84obs	0.115	0.116	0.126	0.126				
30	AT85fulvi	0.113	0.050	0.133	0.131	0.133			
31	AT102min	0.103	0.115	0.135	0.136	0.123	0.115		
32	AT107fulvi	0.121	0.045	0.135	0.136	0.128	0.045	0.110	
33	AT120fulvi	0.113	0.017	0.135	0.138	0.121	0.057	0.110	0.047
34	ACS02fulvi4	0.110	0.131	0.133	0.135	0.052	0.146	0.118	0.126
35	ACS04	0.106	0.105	0.120	0.123	0.113	0.118	0.098	0.111
36	ASZ03fulvi2	0.101	0.098	0.123	0.125	0.108	0.108	0.090	0.103
37	GI682659	0.108	0.050	0.140	0.131	0.121	0.063	0.106	0.057
38	AT12phaeno	0.113	0.140	0.138	0.138	0.133	0.148	0.143	0.148
39	AT75phaeno	0.125	0.148	0.115	0.120	0.136	0.148	0.123	0.143
40	AT86phaeno	0.131	0.126	0.116	0.118	0.118	0.135	0.118	0.133

(folytatás a következő oldalon)

I. táblázat (folytatás)

	Haplotípus								
Sorszám		33	34	35	36	37	38	39	40
1	AT1fusvic								
2	AT2fusvic								
3	AT3fusvic								
4	AT5brev								
5	AT6fulvi								
6	AT09fusvic								
7	AT11fulvi								
8	AT16fulvi								
9	AT20obs								
10	AT23fusvic								
11	AT29fusvic								
12	AT32fusvic								
13	AT35fusvic								
14	AT36fusvic								
15	AT38obs								
16	AT41								
17	AT45citr								
18	AT46fulvi								
19	AT51citr								
20	AT53citr								
21	AT70fusvic								
22	AT72fulvi								
23	AT77obs								
24	AT78citr								
25	AT79citr								
26	AT80fulvi								
27	AT81fusvic								
28	AT83fusvic								
29	AT84obs								
30	AT85fulvi								
31	AT102min								
32	AT107fulvi								
33	AT120fulvi								
34	ACS02fulvi4	0.126							
35	ACS04	0.097	0.103						
36	ASZ03fulvi2	0.088	0.101	0.083					
37	GI682659	0.057	0.130	0.106	0.100				
38	AT12phaeno	0.143	0.135	0.125	0.138	0.148			
39	AT75phaeno	0.145	0.121	0.110	0.113	0.148	0.135		
40	AT86phaeno	0.126	0.130	0.110	0.111	0.136	0.123	0.121	