

UNIVERZITET U BEOGRADU  
BIOLOŠKI FAKULTET

mr Danijela Miljković

UTICAJ ABIOTIČKIH STRESORA NA  
STABILNOST RAZVIĆA I MORFOLOŠKU  
VARIJABILNOST *Iris pumila* U PRIRODNIM  
I EKSPERIMENTALNIM POPULACIJAMA

-Doktorska disertacija-

Beograd  
2009



**UNIVERZITET U BEOGRADU  
BIOLOŠKI FAKULTET**

**mr Danijela Miljković**

**UTICAJ ABIOTIČKIH STRESORA NA  
STABILNOST RAZVIĆA I MORFOLOŠKU  
VARIJABILNOST *Iris pumila* U PRIRODNIM  
I EKSPERIMENTALNIM POPULACIJAMA**

**Doktorska disertacija**

**Beograd**

**2009**

*Ova doktorska disertacija urađena je u Odeljenju za Evolucionu biologiju Instituta za biološka istraživanja "Siniša Stanković" u Beogradu, u okviru projekta (broj 143033) „Fiziološki i evolucionari aspekti stresnog odgovora u prirodnim i laboratorijskim populacijama” Ministarstva za nauku i tehnološki razvoj Republike Srbije, a pod rukovodstvom mentora dr Branke Tucić i dr Zlatka Gibe. Za pomoć u izradi ove doktorske disertacije zahvaljujem se pre svega mentoru dr Branki Tucić na pomoći tokom izrade ove disertacije. Takođe, veliku zahvalnost dugujem mentoru dr Zlatku Gibi, i dr Jelici Lazarević rukovodiocu projekta, i svim kolegicama i kolegama iz Odeljenja, a posebno, dr Darki Šešliji, dr Dušici Čalić i dr Stevanu Avramovu.*

*Neizmernu zahvalnost dugujem svojim kćerima Neveni i Anji što su imale razumevanja za moj rad i bila jedina motivacija da istrajem. Hvala i mojim roditeljima koji su mi pružili podršku u toku mog istraživačkog rada.*

MENTORI:

**Dr Branka Tucić**, naučni savetnik

Institut za biološka istraživanja „Siniša Stanković”,  
Beograd

**Dr Zlatko Giba**, vanredni profesor,

Biološki fakultet,  
Beograd

ČLAN KOMISIJE:

**Dr Jelica Lazaravić**, viši naučni saradnik,

Institut za biološka istraživanja „Siniša Stanković”,  
Beograd

Datum odbrane doktorske disertacije: 18.09.2009.god

Datum promocije doktorske disertacije: 30.10.2009.god

<b>1 . U V O D</b>	
1.1. STRES	1
1.2. STABILNOST RAZVIĆA	5
1.2.1. POJAM SIMETRIJE	9
1.2.2. NAČINI KVANTIFIKOVANJA STABILNOSTI RAZVIĆA	11
1.2.3. STABILNOST RAZVIĆA BILJAKA	13
1.3. MORFOLOŠKA VARIJABILNOST	15
1.4. FENOTIPSE I GENETIČKE KORELACIJE	18
<b>2 . C I L J</b>	22
<b>3 . M A T E R I J A L I M E T O D E</b>	24
3.1. OBJEKAT ISTRAŽIVANJA <i>Iris pumila</i>	24
3.2. STATISTIČKA OBRADA PODATAKA	34
3.2.1. OSNOVNE STATISTIČKE PROCEDURE	34
3.2.2. STATISTIČKA ANALIZA FLUKTUIRAJUĆE ASIMETRIJE I PRIPREMA PODATAKA	37
3.3. ANALIZA MORFOLOŠKE VARIJABILNOSTI	50
3.4. TESTOVI PROCENE ZNAČAJNOSTI KORELACIONIH ODNOSA OSOBINA CVETA <i>Iris pumila</i>	51
<b>4 . R E Z U L T A T I</b>	52
4.1. STABILNOST RAZVIĆA OSOBINA CVETA <i>I.PUMILA</i> U PRIRODNIM POPULACIJAMA	52
4.1.1. RADIJALNA ASIMETRIJA	52
4.1.1.1. Jednokomponentni indeksi	52
4.1.1.2. Kompozitni indeksi	56
4.1.2. FLUKTUIRAJUĆA ASIMETRIJA	57
4.1.2.1. Jednokomponentni indeksi	57
4.1.2.2. Kompozitni indeksi	59
4.1.3. ANALIZA FENOTIPSE VARIJABILNOSTI RAZLIČITIH TIPOVA ASIMETRIJE OSOBINA CVETA <i>I. pumila</i> U PRIRODNIM POPULACIJAMA	60

4.2. STABILNOST RAZVIĆA OSOBINA CVETA <i>I.PUMILA</i> U EKSPERIMENTALNIM POPULACIJAMA	62
4.2.1. RADIJALNA ASIMETRIJA	62
4.2.1.1. Jednokomponentni indeksi	62
4.2.1.2. Kompozitni indeksi	65
4.2.2. FLUKTUIRAJUĆA ASIMETRIJA	66
4.2.2.1. Jednokomponentni indeksi	66
4.2.2.2. Kompozitni indeksi	67
4.2.3. ANALIZA FENOTIPSKU VARIJABILNOSTI RAZLIČITIH TIPOVA ASIMETRIJE OSOBINA CVETA <i>I.PUMILA</i> U EKSPERIMENTALNIM POPULACIJAMA	68
4.3. MORFOLOŠKA VARIJABILNOST OSOBINA CVETA <i>I. PUMILA</i>	71
4.3.1. ANALIZA POPULACIJA U PRIRODNIM STANIŠTIMA	71
4.3.2. ANALIZA EKSPERIMENTALNIH POPULACIJA U RAZLIČITIM SVETLOSNIH TRETMANIMA	72
4.3.3. ANALIZA FENOTIPSKU VARIJABILNOSTI CVETA <i>IRIS PUMILA</i> U EKSPERIMENTALNIM USLOVIMA	74
4.4. FENOTIPSKU I GENETIČKE KORELACIJE	74
4.4.1. ANALIZA POPULACIJA U PRIRODNIM POPULACIJAMA	74
4.4.2. ANALIZA EKSPERIMENTALNIH POPULACIJA U RAZLIČITIM SVETLOSNIH TRETMANIMA	78
4.5. DODATAK	82
4.5.1. PRIPREMA PODATAKA ZA POPULACIJE POREKLOM SA PRIRODNIH STANIŠTA	82
4.5.2. PRIPREMA PODATAKA ZA EKSPERIMENTALNE POPULACIJE U RAZLIČITIM SVETLOSNIH TRETMANIMA	85

## 5. DISKUSIJA

5.1. STABILNOST RAZVIĆA OSOBINA CVETA <i>I.pumila</i> U SREDINAMA RAZLIČITOG SVETLOSNOG INTENZITETA	90
5.1.1. PRIRODNA STANIŠTA	90
5.1.2. SVETLOSNI TRETMANI U EKSPERIMENTALNOJ BAŠTI	91
5.1.3. STABILNOST RAZVIĆA OSOBINA CVETA <i>IRIS PUMILA</i>	95
5.1.3.1. Stabilitnost razvića dužine i širine cvetnih organa	98
5.1.3.2. Selektivni značaj simetrije cvetnih organa	102
5.2. MORFOLOŠKA VARIJABILNOST OSOBINA CVETA <i>I.PUMILA</i>	103
5.3. FENOTIPSKU I GENETIČKE KORELACIJE	106

<b>6. ZAKLJUČCI</b>	114
<b>7. LITERATURA</b>	118
<b>8. PRILOZI</b>	137
8.1. TABELE	
8.2. HISTOGRAMI	
8.3. DODATAK	
<b>9. IZVOD</b>	199
<b>SUMMARY</b>	201

## 1. U V O D

### 1.1. STRES

U poslednjoj dekadi naučnog rada proučavanje uticaja suboptimalnih, odnosno stresnih uslova životne sredine na stabilnost razvića i morfološku varijabilnost osobina organizama dobija sve više značaja (Graham et al. 1993a; Møller i Swaddle 1997; Palmer 1996; Klingenberg i Nijhout 1999; Houle 2000; Nijhout i Davidowitz 2003; Milligan et al. 2008).

Populacije organizama u prirodi nastanjuju staništa sa prostornim i vremenskim karakteristikama, koje nisu uvek povoljne za organizme, budući da suboptimalni uslovi životne sredine ograničavaju energiju i druge resurse neophodne za njihovo preživljavanje, rast i reprodukciju (Parsons 1991; Hoffmann i Parsons 1991; Imasheva i Loeschcke 2004).

Pojam stresa je prvi uveo Hans Selye (1955) u humanoj fiziologiji, gde je stres definisan kao nespecifičan odgovor individue na nepovoljan spoljni uticaj. Hoffmann i Parsons (1991) definišu sredinski stres kao sredinski faktor koji prouzrokuje promene u biološkom sistemu (individua ili populacija), koje su potencionalno štetne (Hoffmann i Parsons 1991; Puerta-Piñero et al. 2008). Sredinski stres se može okarakterisati i kao faktor koji oblikuje adaptacije i evoluciju organizama u promenljivim uslovima sredine, i koji je istovremeno karakteristika kako stresora tako i stresiranog organizma (Bijlsma i Loeschcke 2005).

Definicija stresa se razlikuje od discipline biologije u okviru koje se sprovodi istraživanje (fiziologija, ekologija, evolucionarna biologija), kao i od biološkog nivoa istraživanja (molekularni, biohemijski, fiziološki, nivo organizma ili populacije) (Bijlsma i Loeschcke 2005). Reakcija na stres zavisi s jedne strane od vrste stresora, tj., nepovoljnog faktora koji deluje na organizam (sredinska komponenta), i s druge strane od odgovora organizma ili populacije na koji taj faktor deluje (biološka komponenta) (Hoffmann i



Parsons 1991; Imasheva i Loeschcke 2004). Tako na primer, na istoj temperaturi od 25°C život polarnog medveda bi bio ugrožen, dok bi za vinsku mušicu to bila optimalna temperatura, dok bi na temperaturi od 0°C situacija bila obrnuta. Biljke su okružene variranjem abiotičkih faktora životne sredine, naročito temperature i svetlosnih uslova, ali su one prilagodjene na njih, stres za njih predstavlja promene sredinskih uslova na koje one nisu adaptirane (Gasper et al. 2002). Stres za biljke predstavlja promene uslova sredine koje mogu redukovati i/ili nepovoljno uticati na rast biljaka i njeno razviće. Na primer, biljke iz umereno-kontinentalnog regiona su osetljivije na visoke temperature i sušu, i takvi uslovi za njih predstavljaju stresne uslove životne sredine, za razliku od biljaka poreklom iz tropskih i subtropskih regiona kojima su to optimalni uslovi sredine. Zato se sredinski stres i nivo stresnog uticaja može definisati samo u odnosu na organizam ili populaciju za koju određujemo uticaj stresora. Naime, za populacije ili organizme je manje stresna sredina ona na koju su adaptirani (uključujući i dnevne ili sezonske promene temperature), dok je stresna sredina ona čiju su uslovi potpuno novi i strani (na primer, ekstremne temperature koje se javljaju sporadično) (Bijlsma and Loeschcke 2005). Primarno sredinski stres podrazumeva odgovor organizma na fizičke karakteristike sredine, bilo abiotičkih faktora (promene temperature, klimatskih faktora, hemijskih komponenti, itd.) (Lindgren i Laurila 2005, Sørensen et al. 2005), ili biotičkih faktora (kompeticija, parazitizam) (Relyea 2005).

Definisanje stresa u evolucionom kontekstu uključuje i sredinsku i biološku komponentu (Bijlsma i Loeschcke 2005). Stres se u evolucionoj biologiji definiše kao smanjenje adaptivne vrednosti organizma u stresnim uslovima životne sredine (Koehn i Bayne 1989; Bijlsma i Loeschcke 2005). U prirodi većina organizama i populacija je pod neprestanim delovanjem stresa bilo slabijeg ili jačeg inteziteta, što onemogućava dostizanje maksimalne adaptivne vrednosti (Hoffmann i Parsons 1991). Stoga mnogi

naučnici pod stresom podrazumevaju onaj intezitet nekog stresnog faktora koji potencijalno ograničava preživljavanje i reprodukciju, i time ugrožava opstanak organizma ili populacije (Bijlsma i Loeschcke 2005). Pri tome treba napomenuti da je zbog velike varijabilnosti sredinskih faktora u prirodnim populacijama, kao i zbog njihovog međusobnog sadejstva, teško utvrditi jasan uticaj pojedinačnih sredinskih faktora na adaptivnu vrednost organizma. Šta više, pošto je promena inteziteta stresora najčešće kontinuirana i pošto se njegov intezitet u praksi obično procenjuje *a posteriori*, veoma je teško definisati nivo inteziteta stresnog faktora iznad koga bi se on nazvalo stresom, a da pri tome ta vrednost bude viša od variranja prirodnih uslova životne sredine (Bijlsma i Loeschcke 2005).

Smatra se da je sredinski stres u osnovi odgovor bioloških sistema na fiziološke karakteristike životne sredine. Ekstremne vrednosti abiotičkih faktora kao što su svetlost, temperatura, vlažnost zemljišta, ili klimatske promene nastale prirodno ili kao posledica antropogenih aktivnosti najčešći su uzroci stresa. Biotički faktori (kompeticija, predatorstvo, parazitizam i sl.) mogu takođe da prouzrokuju stres (Lindgern i Laurila 2005; Sørensen et al. 2005; Relyea 2005). Stresni faktori mogu delovati pojedinačno ili u sadejstvu jedan sa drugim. Tako organizam čija je adaptivna vrednost smanjena pod dejstvom nekog od abiotičkog stresora može biti podložniji uticaju biotičkih stresora kao što su predatori ili paraziti (Bijlsma i Loeschcke 2005).

Sredinski stres igra važnu evolucionu ulogu, utičući na genetičku strukturu prirodnih populacija organizama (Imasheva i Loeschcke 2004; Bijlsma i Loeschcke 2005). Stres ne samo što eliminiše manje prilagođenje individue, već je ujedno i izvor fenotipskih varijacija neophodnih za delovanje prirodne selekcije (Imasheva i Loeschcke 2004). Stres može biti prouzrokovan ne samo spoljnjim (tzv. spoljni stres), već i unutrašnjim faktorima (napr. genetički stres) (Imasheva i Loeschcke 2004). Spoljni stres je rezultat takvih

promena abiotičkih i biotičkih faktora životne sredine čije su vrednosti ispod ili iznad optimuma za određenu biološku vrstu (Bijlsma i Loeschcke 2005). Kombinacije dva ili više različitih abiotičkih stresora nije jednostavna suma njihovih individualnih efekata, već se svaka od kombinacija stresnih faktora može smatrati novim stanjem abiotičkog stresa (Mittler 2006), koji indukuje specifične molekularne, biohemijske i fiziološke odgovore biljaka (Rizhsky 2004; Manitašević et al. 2007). Vrednovanje uticaja spoljnog stresa je direktno povezano sa biologijom stresiranog organizma (unutrašnja komponenta stresa) (Bijlsma i Loeschcke 2005). Promene genetičke arhitekture organizma i populacije, mogu drastično uticati na njihovu osetljivost i reakciju u novonastalim suboptimalnim sredinskim uslovima (Bijlsma et al. 1997, 2000). Genetičke promene organizama ili populacija (inbriding, ili druge promene genetičke strukture u okviru i između populacija) predstavljaju genetički stres, i mogu drastično promeniti osetljivost organizma ili populacije na sredinske uslove (Bijlsma et al. 1997, 2000; Pertoldi et al. 2006). Tako na primer, isti sredinski uslovi za populacije u kojima je došlo do inbridinga mogu biti stresniji u odnosu na populacije kod kojih nema inbridinga. Pored promene genetičke arhitekture (genetički stres, kao jedna od komponenti unutrašnjeg stresa), i epigenetički efekti mogu takođe uticati na stabilnost razvića osobina jedne jedinke (Evans i Marshall 1996). Naime, epigenetički efekti se odnose na sve ono što je povezano sa modifikacijom hromatina, njegovom strukturom, biohemijom i funkcijom. Hromatin je kompleks DNK i proteina(histona) koji ga obavijaju, regulišu i štite. Razviće i sredinski signali mogu indukovati modifikacije histona (metilacijom, acetilacijom, itd), tako da je regulacija ekspresija gena određena i post-translacionom modifikacijom histona. Sredinski i unutrašnji signali mogu suprimirati određene gene preko redukcije nivoa acetilacije histona (Chinnusamy i Zhu 2009). Takođe, pored stresnih stimulusa ekspresiju i modifikaciju histona regulišu i hormonski signali. Primarni signali stresa (suša, temperatura) i

sekundarni signali stresa (hormoni sekundarni metaboliti) indukuju promene u ekspresiji i aktivnosti epigenetičkih regulatora (faktora koji utiču na remodeliranje hromatina, enzima koji modifikuju histone itd.). Neke od tih epigenetičkih promena su nasledne a neke trenutne kratkotrajne. Trenutne epigenetičke promene posreduju u aklimatizaciji organizma kao odgovor na stres. Nasledne epigenetičke promene, obezbeđuju promene unutar generacije ili između generacija kao neka vrsta memorisanja delovanja stresa (Chinnusamy i Zhu 2009).

Nestabilnost razvića kao indikator stresa je osetljiv metod za rano detektovanje oštećenja populacija ili individua nastalih prisustvom genetičkog stresa (Lens et al. 2002 a, b), ili sredinskog stresa, pre nego njihovi efekti postanu štetni (Pertoldi et al. 2006). Sa povećanjem intenziteta stresa i nestabilnost razvića organizma raste, bilo da je reč o genetičkom (Leary et al. 1983; Møller i Swaddle 1997; Thornhill i Møller 1997) ili sredinskom stresu (Alados et al. 1998; Campbell et al. 1998; Lajus i Alekseev 2004).

Sredinski stres ispoljava značajan efekat ne samo na nivou jedinki i populacija već i na sam biodiverzitet u celini (Nevo 1998). Globalne klimatske promene nastale povećanjem ljudske populacije i njene aktivnosti, utiču na promenu abiotičkih i biotičkih faktora životne sredine (Bijlsma i Loeschcke 2005). Globalno zagrevanje i zagađenje dovode do promena karakteristika staništa, što uzrokuje fragmentaciju staništa, a time i formiranje malih izolovanih populacija koje su izložene genetičkom stresu (Frankham 2005).

## 1.2. STABILNOST RAZVIĆA

Pod pojmom stabilnost razvića (engl. *developmental stability*), podrazumeva se svojstvo organizma, da održi stabilno razviće uprkos sredinskim i genetičkim promenama (Rao et al. 2002). Palmer (1994) definiše stabilnost razvića kao sposobnost organizma da

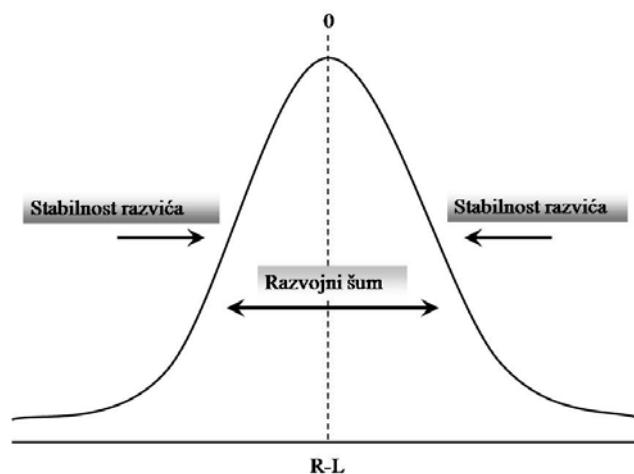
produkuje “idealni” oblik pod određenom kombinacijom uslova životne sredine. Van Dongen and Lens (2000) definišu stabilnost razvića kao sposobnost individue da održi svoje razviće uprkos slučajnim promenama. Debat i David (2001) pod pojmom stabilnosti razvića podrazumevaju grupu mehanizama koji održavaju fenotip konstantnim uprkos malim slučajnim odstupanjima u razviću, a koja su potencijalni uzrok razlika između homologih delova unutar individue.

Suprotno stabilnosti razvića, nestabilnost razvića je rezultat razvojnog šuma (stohastičkog odstupanja u ćelijskim procesima), a stepen asimetrije osobina (radijalna asimetrija, fluktuirajuća asimetrija, translatorna asimetrija i sl), kao posledice nemogućnosti amortizovanja slučajnih odstupanja nastalih tokom razvića, predstavlja fenotipski ishod procesa nestabilnost razvića (Klingenberg 2003; Van Dongen 2006).

Nestabilnosti razvića na individualnom i populacionom nivou se uglavnom procenjuje vrednostima fluktuirajuće asimetrije analiziranih bilateralno simetričnih osobina ili delova organa jedinke. Mala slučajna odstupanja od idealne simetrije bilateralno simetričnih osobina individue predstavlja fluktuirajuću asimetriju (Møller i Swaddle 1997; Palmer i Strobeck 2003). Fluktuirajuća asimetrija predstavlja razliku između desne (R) i leve (L) strane bilateralno simetričnih osobina organizma (R-L). Da bi se fluktuirajuća asimetrija koristila kao mera nestabilnosti razvića neophodno je da je ona rezultat slučajnih promena na ćelijskom ili subćelijskom nivou, i da nije rezultat ni genetičkog ni sredinskog variranja (Zakharov 1992; Palmer 1996). Leva i desna strana organizma ili organa su odvojene kopije iste strukture, koje imaju istu genetičku osnovu, i tokom razvića su bile izložene istim sredinskim uslovima. Mala slučajna odstupanja su posledica slučajnih grešaka u ćelijskim procesima, na vrlo ograničenom prostoru, tako da samo delovi organa mogu biti zahvaćeni tim promenama (Klingenberg 2003). Dakle, unutar-individualna morfološka varijabilnost je fenotipski ishod nestabilnosti razvića određenog genotipa u

određenoj sredini, nastala kao rezultat odstupanja razvića jedne ili više morfoloških osobina od njihovih očekivanih putanja razvića (Van Dongen i Talleon 2007).

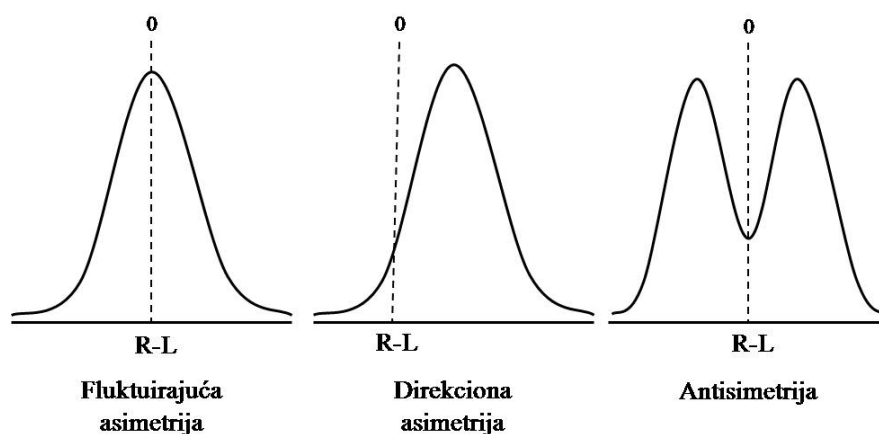
Stresni faktori životne sredine utiču na stepen fluktuirajuće asimetrije, preko povećanja razvojnog šuma, s jedne strane, i njegovog smanjenja mehanizmima stabilnosti razvića, s druge strane. Ova dva procesa imaju suprotne pravce delovanja, i od njihovog uzajamnog delovanja zavisi i veličina fluktuirajuće asimetrije kao mere stabilnosti razvića. Ukoliko je sposobnost organizma da ublaži posledice slučajnih ćelijskih odstupanja tokom razvića veća, utoliko će vrednosti fluktuirajuće asimetrije, kao mere stabilnosti razvića biti niže (Klingenberg 2003; Willmore et al. 2005) (Slika 1).



Slika 1. Fluktuirajuća asimetrija je rezultat dva procesa suprotnih smerova delovanja: razvojnog šuma i stabilnosti razvića.

Fluktuirajuća asimetrija, kao posledica slučajnih odstupanja tokom razvića, predstavlja samo jednu od teorijski mogućih distribucija razlike desne i leve strane kod bilateralno simetričnih osobina. Druge dve moguće distribucije su direkcionalna asimetrija i antisimetrija (Van Valen 1962; Palmer i Strobeck 1986; Zarkharov 1992). Direkcionalna asimetrija ispoljava normalnu distribuciju, ali se njena srednja vrednost razlikuje od nule,

dok antisimetrija ima srednju vrednost razlike desne i leve strane jednaku nuli, ali ima bimodalnu distribuciju (slika 2). Direkciona asimetrija i antisimetrija imaju i genetičku i negenetičku osnovu, i zbog toga se ne mogu koristiti za procenu nestabilnosti razvića (Palmer i Strobeck 1992; Palmer 1994; Klingenberg 2003; Stige et al. 2006; Van Dongen 2006).



Slika 2. Distribucije razlike desne i leve strane (R-L) bilateralno simetričnih osobina.

Tipovi distribucija: fluktuirajuća asimetrija, direkciona asimetrija i antisimetrija.

Stepen fluktuirajuće asimetrije kao mere nestabilnosti razvića jedinke ili populacije, zavisi od intenziteta delovanja biotičkih i abiotičkih stresora (Hoffmann i Woods 2003; Klingenberg 2003; Nijhout i Davidowitz 2003; Siikamaki et al. 2003; Leamy i Klingenberg 2005). Pošto je, fluktuirajuća asimetrija negativno korelisana sa stabilnošću razvića, a pozitivno sa razvojnim šumom, na osnovu toga treba očekivati veće vrednosti indeksa fluktuirajuće asimetrije, tj. veću nestabilnost razvića u stresnijim sredinskim uslovima, što su i pokazale mnoge naučne studije (Pankakoski et al. 1992, Sommer 1996,

Sherry i Lord 1996a i b; Møller i Swadle 1997, Graham et al. 2000). Suprotno očekivanjima, u nekim istraživanjima nije potvrđen uticaj stresnih faktora životne sredine na stabilnost razvića, odnosno na vrednost indeksa fluktuirajuće asimetrije kao mere nestabilnosti razvića (Leamy 1999; Woods et al. 1999).

### 1.2.1. POJAM SIMETRIJE

Najučestaliji vid simetrije u organizaciji živih organizama, bilateralna simetrija nije i jedini oblik simetrije koji se može definisati u biologiji, postoji još radijalna, translatorna simetrija (Mardia et al. 2000; Savriama i Klingenberg 2006). U biologiji, pojam simetrije odnosi se na raspored organa nekog organizma ili njegovih delova oko ose ili ravni simetrije. Broj osa simetrije može da varira od jedne do više. Bilateralna simetrija je tip rasporeda delova ili organa organizma duž jedne ose ili ravni simetrije, koja ih deli na dve identične polovine. Pri čemu to može biti jasno definisana leva i desna strana, ili pak, dorzalna i ventralna strana. Moguće je razlikovati dva tipa simetrije bilateralno simetričnih struktura (Mardia et al. 2000):

1) preklapajuća simetrija (engl. *matching symmetry*) – podrazumeva par ponovljenih struktura koje se odnose jedna prema drugoj kao i lik i njegov odraz u ogledalu. Osa simetrije ili ravan simetrije prolazi između dva objekta (ruke, ekstremiteti, oči, uši);

2) simetrija objekta (engl. *object symmetry*) – osa simetrije prolazi kroz sredinu samog objekta i deli ga na dve identične celine (listovi, laticе, lice).

Raspored delova organa ili organizma sa više osa ili ravni simetrije koje idu iz centra (mesto spajanja delova organa ili organizma) ka krajevima takvog objekta predstavljaju radijalnu asimetriju celina (napr., cvetovi pojedinih biljnih vrsta, meduza, morska zvezda).





Slika 3. A. Bilateralna simetrija (simetrija objekta); B. Radijalna simetrija.

Leva i desna strana nekog bilateralno simetričnog organa, su pod uticajem istog genotipa i istih sredinskih uslova u toku svog razvića, pa stoga predstavljaju nezavisne replike istog razvojnog događaja (Hoffmann i Woods 2003; Klingenberg 2003; Nijhout i Davidowitz 2003; Siikamaki et. al. 2003; Leamy i Klingerberg 2005).

Kod biljaka, većina cvetova pokazuju neki od oblika simetrije. Mogu ih činiti više ponovljenih delova sa više osa simetrije (radijalna simetrija), ili su bilateralno simetrični sa jednom osom simetrije (simetrija objekta). Na osnovu broja osa simetrije cvetovi se dele na aktinomorfne (engl. *star shaped*) i zigomorfne (engl. *yoke shaped*). Aktinomorfni cvetovi imaju više osa simetrije, i latice takvih cvetova su uglavnom iste po obliku i veličini. Ovakvi cvetovi se nazivaju radijalni ili pravilni cvetovi. Neke od familija koje karakterišu ovakvi cvetovi su *Iridaceae*, *Liliaceae*, *Ranunculaceae* itd. Zigomorfni cvetovi imaju jednu osu simetrije koja ih deli u dve identične polovine, kao lik u ogledalu. Njihove latice su različitog oblika i veličine. Ovakvi cvetovi karakterišu predstavnike familija *Orchidaceae*, *Scrophulariaceae*. Postoje cvetovi koje nemaju ni jednu od pomenutih simetrija – asimetrični cvetovi. U većini slučajeva simetrija cvetova je blisko povezana sa vrstom oprašivača i načinom oprašivanja (Neal et al. 1998; Endress 2001).

### 1.2.2. NAČINI KVANTIFIKOVANJA STABILNOSTI RAZVIĆA

Za kvantifikovanje delovanja stresora na stabilnost razvića nekog organizma nisu pogodne sve morfološke osobine. Smatra se da osobine koje nisu direktno vezane za individualnu adaptivnu vrednost imaju niži nivo stabilnosti razvića od osobina koje su direktno korelisane sa individualnom adaptivnom vrednošću (Leary i Allendorf 1989; Clarke 1995).

Pri izboru osobina koje se mogu uzeti za kvantifikovanje nestabilnosti razvića mora se voditi računa o nekoliko uslova: 1) da izabrane osobine ne pokazuju direkcionu asimetriju i antisimetriju; 2) da nemaju izrazitu plastičnost, 3) zbog učestalije upotrebe organa sa leve ili desne strane organizma može se detektovati asimetrije, što ne predstavlja ishod delovanja sredinskog stimulusa i slučajnih ćelijski odstupanja, takve organe i njihove osobine treba izbegavati za analizu nestabilnosti razvića (Bradshaw 1965; Freeman et al. 1993; Tarasijev 1995; Sherry i Lord 1996a; Oleson et al. 2000; Nijhout and Davidowitz 2003; Palmer i Strobeck 2001; Van Dongen 2006). Prednost imaju bilateralno simetrične osobine za koje se smatra da su pod kontrolom istog seta gena, i da se razvijaju istovremeno pod istim sredinskim uslovima, tako da svako slučajno odstupanje od bilaterarne simetrije predstavlja fluktuirajuću asimetriju, koja je posledica razvojnog šuma (Van Valen 1962; Palmer i Strobeck 1986).

Fluktuirajuća asimetrija, kao mera nestabilnosti razvića, posledica je nemogućnosti organizma da spreči nepovoljan uticaj sredinskih faktora na svoj fenotip tokom procesa razvića. Očekivana referentna vrednost fluktuirajuće asimetrije je nula, i svako značajno odstupanje razlike desne i leve strane od nule predstavlja meru nestabilnosti razvića u stresnim uslovima. U slučaju radijalne asimetrije, stabilni fenotip bi trebalo da pokazuje identične fenotipske vrednosti ponovljenih delova organa (npr., dužina i širina ponovljenih delova organa, ili uglova između radijalno postavljenih delova organa) (Freeman et al.

1993; Graham et al. 1993b; Jennions 1996). Radijalna simetrija cvetova, listova, plodova, i sl., odnosno radijalno simetičnih delova organizma, može biti mera stabilnosti razvića (Graham et al. 1993b, Freeman et al. 1993).

#### *Indeksi fluktuirajuće asimetrije*

U literaturi je poznat veći broj indeksa fluktuirajuće asimetrije koji se međusobno razlikuju po tome da li su jednodimenzionalni ili višedimenzionalni, da li su zavisni ili ne od veličine merene osobine, kao i da li sadrže grešku merenja ili ne (Palmer 1994; Palmer i Strobeck 2003; Van Dongen 2006). Svaki od indeksa ima svoje prednosti, a izbor zavisi od tipa osobine koja je izabrana kao indikator sredinskog stresa i njene osetljivosti na stres, odnosa između veličine date osobine i njene fluktuirajuće asimetrije, veličine greške merenja u odnosu na veličinu fluktuirajuće asimetrije, ali takođe i od karakteristika samog stresa (vrsta, intenzitet delovanja, kao i dužina delovanja stresora) (Leung et al. 2000).

Pod određenim sredinskim uslovima se može zapaziti variranje u stepenu nestabilnosti razvića između različitih organa, kao i funkcionalnih celina određenog organizma. Takođe, selekciona istorija neke osobine, kao i sama priroda njenog procesa razvića mogu uticati na veličinu fluktuirajuće asimetrije (Debat i David 2001). Međutim, ako poredimo različite indekse, višedimenzionalni indeksi fluktuirajuće asimetrije osobina sličnih razvojnih puteva i osetljivosti na stres mogu dati bolju procenu uticaja stresa na stabilnost razvića nego jednodimenzionalni, što ukazuje da analize fluktuirajuće asimetrije pojedinačnih osobina nisu uvek pouzdan indikator delovanja stresa (Gangestad i Thronhil 1999; Bjorksten et al. 2000; Leung et al. 2000).

Poređenjem efekata stresora u eksperimentalnim i prirodnim populacijama doprinosi se razumevanju evolucije otpornosti na stres i daje odgovor na pitanje kako prirodna selekcija deluje na osobine koje su uzete za procenjivanje efekata stresora (Møller and Pomiankowski 1993, Badyaev 1998). Statistički, stabilnost razvića se

procenjuje kao varijansa između ponovljenih delova nekog organa, kako na populacionom tako i na individualnom nivou (Palmer i Strobeck 1986; Whitlock 1996; Badyaev et al. 2000), pri čemu se stepen stabilnosti razvića može razlikovati na svakom od navedenih nivoa (Van Dongen et al. 2005). Analiza stabilnosti razvića na individualnom nivou omogućava ispitivanje relativnog kvaliteta određene jedinke u odnosu na druge jedinke iz iste grupe, dok procenjivanje asimetrije na populacionom nivou omogućava poređenje populacijskog odgovora na promene sredinskih uslova u njihovim staništima (Møller i Swaddle 1997).

Da bi se fluktuirajuća asimetrija koristila kao indikator stresa neophodno je da inteziteta stresa bude dovoljno visok, kako bi izazvao promene u biološkom sistemu koje se mogu indirektno detektovati na fenotipskom nivou (Parsons 1992, Retting et al. 1997). Procenjivanje kvaliteta nekog staništa putem fluktuirajuće asimetrije jedinki koje ga nastanjuju je naročito korisno kod biljaka koje imaju širok opseg distribucije i tolerišu različite sredinske uslove (Parsons 1990; Hoffmann i Parsons 1997). Međutim, u naučnim studijima postoje kontradiktorni primeri, gde stepen fluktuirajuće asimetrije nije bio pouzdan pokazatelj stresnih uslova životne sredine (Pankakoski et al. 1992; Palmer 1996; Bjorksten et al. 2000).

### **1.2.3. STABILNOST RAZVIĆA BILJAKA**

Biljke su idealani objekat za proćavanje stabilnosti razvića pre svega zbog sesilnog načina života, svoje modularne strukture (ponovljeni organi ili delovi organa), i širokog opsega fiziološke tolerancije na stresore, te kao takve mogu da budu pouzdan indikator stresnog sredinskog okruženja (Walbot 1996; Møller i Shykoff 1999; Freeman et al. 2003). Ponovljene strukture kao što su listovi, cvetovi ili delovi cveta mogu da ispoljavaju više tipova simetrije (radijalnu, bilateralnu, translatornu simetriju). Na stabilnost razvića

različitih osobina organa određene jedinice stresori imaju različit efekat (Evans i Marshall 1996; Perfectti i Camacho 1999; Roy i Stanton 1999; Andalo et al. 2000), te je za bolju procenu stabilnosti razvića u datim sredinskim uslovima je poželjno koristiti veći broj osobina lociranih na različitim organima iste jedinice (Freeman et al. 2003).

Od svih biljnih organa list i njegovo odstupanje od bilateralne simetrije (fluktuirajuća asimetrija) najčešće su korišćeni kao model u proučavanju uticaja stresa na stabilnost razvića. Takođe, zbog jasno uočljive bilateralne simetrije lista, veći broj analiza je urađen na listovima dikotiledonih biljaka u odnosu na monokotile. Istraživanjima su bili obuhvaćeni efekti kako abiotičkih tako i biotičkih stresora. Od abiotičkih stresora procenjivan je uticaj različitih hemijskih jedinjenja (Freeman et al. 1993; Zvereva et al. 1997), UV radijacije (Midgley et al. 1998), i elektromagnetnog polja (Freeman et al. 1999), dok je od biotičkih faktora ispitivan uticaj kompeticije (Retting et al. 1997; Møller 1999), herbivornosti (Møller i de Lope 1998), parazitizama (Mara i Freeman 1995; Møller 1999), ali i delovanje genetičkog stresa kao što su heterozigotnost (Sherry i Lord 1996a, b), ili hibridizacija između izolovanih populacija (Wilsey et al. 1998). Uočeno je da su asimetrični listovi podložniji infekcijama u odnosu na simetrične, a insekti ih izbegavaju (Møller i Eriksson 1994; West i Laverty 1998; Kozlov et al. 1996; Alados et al. 1998; Møller 1999).

Pored lista, u većem broju studija korišćen je i cvet kao objekat na kome je istraživani uticaj stresora na stabilnost razvića (Møller i Ericsson 1994; Jennions 1996; Fenster and Galloway 1997; Møller and Swaddle 1997; Møller and Shykoff 1999; Perfectti i Camacho 1999; Roy i Stanton 1999; Andalo et al. 2000; Waldmann i Gangestad 2002; Palebon et al. 2005). U stresnijim životnim sredinama cvetovi su odstupali od idealne simetrije uslovljene nestabilnošću razvića, što je dovodilo do smanjenja adaptivne vrednosti biljke nosioca, uslovljene manjom šansom da asimetričan cvet bude izabran od

strane oprašivača. Neke studije ukazuju da polinatori više preferiraju radijalno simetrične cvetove u odnosu na asimetrične cvetove (Møller i Ericsson 1994; Jennions 1996). Takođe, oprašivači se različito ponašaju i u odnosu na tip simetrije cveta, brže pronalaze bilateralne od radijalno simetričnih cvetova (West i Lavery 1998). Međutim, novija istraživanja ukazuju da preferiranje simetričnijim cvetovima varira od jedne do druge biljne vrste (Weeks i Frey 2007). Iako svi cvetni organi potiču od istog meristema, vremenska distanca u pojavi ovih organa može da utiče na stabilnost njihovog razvića zbog variranja sredinskih uslova tokom procesa razvića cveta (Weigel i Mezerowitz 1993; Perfectti i Camacho 1999; Andalo et al. 2000).

### 1.3. MORFOLOŠKA VARIJABILNOST

Evolucija fenotipa je utemeljena na postojanju individualnog variranja, što je preduslov za delovanje prirodne selekcije, kao "medijuma" na koji deluje prirodna selekcija. Proučavanje uzroka fenotipskog variranja, omogućuje bolje razumevanju obrazaca i prirode interakcija između elemenata sistema razvića i ispoljenog fenotipa (Willmore et al. 2005). Suboptimalni uslovi životne sredine mogu da dovedu do promene u fenotipskoj varijansi i/ili asimetriji osobina (Woods et al. 1999; Hoffmann i Woods 2001). Sredinski faktori mogu da menjaju fenotipsku varijansu određenih osobina, a da ne utiču na nivo fluktuirajuće asimetrije tih osobina, kao i obrnuto, mogu da ne utiču na fenotipske razlike osobine između individua, a da menjaju nivo fluktuirajuće asimetrije date osobine (Hoffmann i Woods 2001). Utvrđeno je na primer, da su stresni sredinski uslovi uticali na povećanje nivoa fluktuirajuće asimetrije samo jedne osobine čekinja *Drosophila melanogaster*, dok kod drugih osobina čekinja kao i osobina krila to nije bio slučaj. Međutim, ti isti sredinski uslovi povećavali su individualno fenotipsko variranje osobina krila (Woods et al. 1999), što ukazuje da su promene u variranju unutar ili između

individua pod uticajem sredinskog stresa specifične za osobinu koja se analizira, ali i da fenotipsko variranje između individua nije uvek korelisano sa variranjem unutar individue (Hoffmann i McKenzie 2005).

Stresni uslovi mogu da promene vrednost fenotipske varijanse ( $V_P$ ) utičući na njene dve osnovne komponente genetičku ( $V_G$ ) i sredinsku varijansu ( $V_E$ ) (Falconer i Mackay 1996). Genetičku komponentu fenotipske varijanse čine aditivna varijansa ( $V_A$ ) koja je rezultat aditivnih efekata gena, i neaditivna genetička varijansa ( $V_{NA}$ ) koja nastaje kao rezultat dominantnog i epistatičkog dejstva gena (Falconer i Mackay 1996). Sredinsku varijansu kao komponentu fenotipske varijanse sačinjavaju tri komponente:  $V_E = V_{Em} + V_{Eg} + V_{Es}$ , gde  $V_{Em}$  predstavlja makrosredinsku varijansu, tj. razlike u karakteristikama životnih sredina u kojoj se odvijalo razviće individua (npr. uslovi sredine kao što su temperatura, svetlost, vlažnost, itd.),  $V_{Eg}$  je mikrosredinska varijansa, a odnosi se na razlike između individua u okviru svake od analiziranih sredina i kvantifikuje se koeficijentom varijacije (CV), i treća komponenta sredinske varijanse  $V_{Es}$  je unutar-individualna varijansa koja se meri stepenom asimetrije svake od analiziranih osobina date jedinke (Falconer i Mackay 1996; Vishalakshi i Singh 2008).

Narušavanjem preciznosti razvića, sredinski stres direktno utiče na fenotipsku varijabilnost organizma (Hoffmann i Parsons 1991; Bijlsma i Loeschcke 2005). Dva mehanizma koji smanjuju fenotipsku varijabilnost su kanalisnost (procesi koji smanjuju fenotipsko variranje bez obzira na prisutnost genetičkog i sredinskog variranja) i stabilnost razvića (stabilnost fenotipa uprkos slučajnim odstupanjima koji uključuju male razlike između homologih delova unutar individue) (Debat i David 2001). Kanalisnost se meri vrednošću variranja analiziranog faktora između individua, dok se stabilnost razvića kvantifikuje vrednošću unutarindividualnog variranja (Santos et al. 2005). Sredinski stres

može oslabiti pomenute mehanizme i tako dovesti do povećanja fenotipskih razlika između i unutar individua (Hallgrímsson et al. 2002).

Ukoliko je sposobnost individue da spreči posledice delovanja razvojnog šuma visoka, onda će ta individua ili neka njena osobina neznatno odstupati od očekivanog fenotipa (svojtvenog genotipu individue i sredinskom okruženju). Ukoliko je zbog stresnih uslova oslabljen mehanizam supresije nestabilnosti razvića, fenotipsko variranje unutar jedinki će biti veće (Van Dongen i Lens 2002).

Pored makrosredinskih uslova, i mikrosredinski uslovi doprinose razlikama između individua u stabilnosti razvića, kao i razlikama u stabilnosti razvića unutar jedne jedinke (Evans i Marchall 1996). Osobine zavisno od svoje funkcije, načina delovanja selekcije (direkcina ili stabilizaciona), kao i broju strukturnih komponenti neophodnih za njihovo formiranje se mogu razlikovati u osetljivosti i odgovoru na stresore (Apricario i Bonal 2002). Povećanje nestabilnosti razvića je uglavnom prouzrokovano spoljašnjim uslovima životne sredine, ali je opseg razlika kojim osobine reaguju na sredinske faktore zavisi i od genetičke arhitekture jedinke (Holloway et al. 1997; Hoffmann i Woods 2001). Pošto razlike u stabilnosti razvića osobina ne moraju biti pozitivno korelisane sa povećanjem morfološke varijabilnosti iste osobine u alternativnim životnim sredinama (Badyaev i Foresman 2000), to ukazuje da je stabilnost razvića osobina mnogo osetljivija na promene sredinskih uslova nego sama veličina osobine. Stoga je procena stabilnosti razvića osobina bolji pokazatelj kvaliteta sredine nego individualna varijabilnost morfoloških vrednosti osobina (Leary i Allendorf 1989).

Mnogobrojne studije su dokumentovale povećanje kako fenotipske i genetičke varijabilnosti tako i slučajnog fenotipskog variranja (slučajna razvojna odstupanja) u stresnim okruženjima (Badyaev 2005). U stresnim sredinama slabe regulatorni mehanizmi stabilnosti razvića što dovodi do povećanja ontogenetske varijabilnosti, odnosno variranja



između različitih stadijuma razvića iste jedinke (Schlichting 1989; Waitt i Levin 1993; Tucić i Avramov 1996; Pigliucci i Kolodynska 2002a, 2002b, 2006; Badyaev 2005; Avramov et al. 2007).

U uslovima kada je genetička i sredinska varijabilnost između populacija neznačajna ili se ne može detektovati moguće je uočiti prisustvo rezidualne varijabilnosti (nestabilnost razvića), kao posledice odstupanja očekivanih putanja razvića određenog fenotipa determinisanih njegovim genotipom u datoj sredini (Lajus i Alekseev 2004). Ova varijabilnost je karakteristična za morfološke osobine, i najčeće se meri slučajnim odstupanjem od apsolutne simetrije bilateralno simetričnih osobina, koje se može jednostavno razdvojiti od drugih izvora fenotipske varijabilnosti.

#### **1.4. FENOTIPSKU I GENETIČKE KORELACIJE**

Procena nestabilnosti razvića na osnovu samo dva podatka leve i desne strane zahteva veliki uzorak da bi se procenila njena genetička osnova, kao i procena korelacione zavisnosti između osobina (Van Dongen i Talloen 2007). Kako Van Dongen i Talloen (2007) ukazuju, korelacije između nestabilnosti razvića osobina mogu biti rezultat dva procesa: nestabilnost razvića može biti karakteristika same individue, ili razviće osobina može deliti zajedničke putanje razvića pa se time greške (slučajna odstupanja), koje su nastale na putevima razvića tih osobina, reflektuju kroz njihovu korelacionu zavisnost, što ukazuje na integrisano razviće osobina čija se nestabilnost razvića analizira (Van Dongen i Talloen 2007).

Jedno od najčešćih pitanja koje se postavlja u evolucionoj biologiji je da li je varijabilnost neke osobine adaptivna, odnosno da li je formirana delovanjem selekcije ili je jednostavno rezultat ograničenja razvića (Hansen et al. 2007). Genetičke korelacije između osobina su važne za sagledavanje evolucionog kapaciteta osobine, pre svega jer ukazuju na

ograničenja evolutivnih promena i odraz su delovanja selekcije za određenu kombinaciju osobina (Conner 2002). Većina osobina organizama ne varira nezavisno jedna od druge, i određene kombinacije morfoloških, fizioloških osobina kao i osobina životne istorije su povezanije više nego što bi se očekivalo po principu slučajnosti (Kudoh et al. 2001). Značajne genetičke korelacije između osobina predstavljaju evolucionu (genetičku) ograničenja i određuju smer promena tih osobina. Postojanje određenih obrazaca korelacije između osobina može biti svojstven zajedničkim putevima razvića tih osobina koje onemogućavaju variranje korelacionih obrazaca između osobina, a sa druge strane, selekcija može uticati na korelacione odnose, jer same genetičke korelacije nastaju delovanjem prirodne selekcije, pa se pre mogu smatrati adaptacijama nego ograničenjima (Cheverud 1984).

Svi organizmi su visoko integrisani sistemi koji deluju uzajamno sa svojom sredinom. Olson i Miller (1958) su definisali morfološku integraciju kao međuzavisnost morfoloških osobina koje čine jedan organizovan i funkcionalni organizam. Dakle, morfološka integracija se utvrđuje na osnovu stepena kovariranja osobina. Uprkos integraciji pojedinih delova, mnogi organizmi pokazuju strukturnu i funkcionalnu heterogenosti između delova (Murren 2002). Modularnost predstavlja razlike u stepenu integrisanosti delova unutar i između seta osobina. (Klingenberg 2008). Definicije modula se razlikuju između autora, tako Roff (1996) definiše modul kao deo genoma koji se uključuje u određeno vreme u toku razvića, i hijerarhijski je organizovan i u interakciji je sa drugim modulima. Kirschner i Gerhart (1998) definišu modul kao delimično nezavisne komponente eksprimiranih gena koje grade strukture na ćelijskom nivou. Wagner i Altenberg (1996) definišu modul kao funkcionalni kompleks različitih osobina, unutar kojih je plejotropija gena učestalija nego između drugih funkcionalnih kompleksa. Prema Murren (2002), moduli su fenotipske jedinice funkcionalno povezanih osobina u okviru

kojih očekujemo jače korelacione odnose. Moduli su, dakle, setovi osobina koje su čvrsto integrisani brojnim i obično jakim interakcijama između osobina, ali u isto vreme nezavisne od drugih modula (Wagner et al. 2007; Klingenberg 2008).

Na primer, priroda interakcija koje dovode do formiranja modula može da varira, što rezultira različitim odnosima između fenotipskih karakteristika (Wagner et al. 2007). Prema Wagner-u (2007) variacioni modul bi bio skup osobina koje variraju relativno nezavisno od drugog seta osobina, a prepoznaje se po većem broju korelacija između tih osobina u odnosu na prosečan broj korelacija između analiziranih osobina (Wagner i Altenberg 1996). Funkcionalni modul čine osobine koje deluju zajedno radi obavljanja neke funkcije organizma (West-Eberhard 2003). Razvojni modul bi bio bilo koji od delova embriona koji je skoro autonoman u odnosu na obrazac formiranja i diferencijaciju, ili autonomna signalna kaskada događaja razvića (Carroll et al. 2001).

Modularnost građe nekog organizma se otkriva analizom korelacionih matrica kvantitativnih osobina. Testiranjem funkcionalnih hipoteza korelacionih obrazaca reproduktivnih osobina biljaka Berg (1960) je utvrdila postojanje većeg broja korelacija između osobina cveta (kao seta funkcionalno povezanih osobina), nego između cveta i vegetativnih osobina kao dve funkcionalne celine (Murren 2002).

Smatra se da su fenotipski integrisani delovi organizma, koji se odlikuju značajnim brojem genetičkih korelacija između funkcionalno važnih osobina, rezultat delovanja prirodne selekcije (Lande 1979; Lande i Arnold 1983; Merila i Bjorklund 2004; Brock i Weining 2007).

Međusobna korelisanost osobina i stabilnosti njihovog razvića je specifična za određeno sredinsko okruženje. Stabilnost razvića reflektuje istovremeno i adaptaciju na ekološke uslove kojima je organizam bio izložen tokom procesa razvića, kao i koadaptaciju između genskih lokusa koji kontrolišu njegovo razviće (Graham et al. 2003).

Funkcionalno značajne osobine su obično pod delovanjem stabilizacione selekcije, i razviće takvih osobina je po pravilu preciznije (stabilno), od osobina manje značajnih za individualnu adaptivnu vrednost (Pomiankowski i Møller 1995; Van Dongen 2006).

Kao i druge kvantitativne osobine, fenotipska varijabilnost osobine cveta je determinisana genetičkom arhitekturom i hetreogenošću sredinskih uslova, kao i slučajnim odstupanjima u toku razvića (Falconer i Mackay 1996; Lynch i Walsh 1998; Conner 2002; 2006). Veća fenotipska integrisanost morfoloških osobina cveta u odnosu na vegetativne osobine je posledica pre svega njihovog funkcionalnog značaja i specifičnosti procesa razvića (Oleson i Miller 1958; Berg 1960; Armbruster 1991; Conner i Via 1993; Cheverud 1996; Waitt i Levin 1998; Armbruster et al. 1999; Schwenk i Wagner 2001; Conner 2002; Herrera et al. 2002; Pigliucci 2003; Klingenberg 2004; Schwenk i Wagner 2004; Armbruster et al. 2004; Ashman i Majetic 2006; Conner 2006; Brock i Weining 2007).

## 2. C I L J

Cilj ovog rada je bio istraživanje uticaja različitog intenziteta svetlosti, kao jednog od abiotičkih faktora životne sredine, na stabilnost razvića i morfološku varijabilnost osobina cveta *I. pumila*. Za poređenje nivoa stabilnosti razvića i morfološke varijabilnosti osobina cveta *I. pumila* analizirane su jedinke populacija koje naseljavaju dva prirodna staništa različitog intenziteta i kvaliteta raspoložive svetlosti (otvoreno i zasenčeno stanište), kao i jedinke populacija poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa, koje su bile izložene tretmanima visokog i niskog svetlosnog intenziteta svetlosti u eksperimentalnim uslovima.

Osnovna hipoteza je bila da pod uticajem suboptimalnog intenziteta svetlosti dolazi do smanjenja stabilnosti razvića cvetnih organa što se može utvrditi na osnovu asimetrije radijalno i bilateralno simetričnih cvetnih organa. U cilju testiranja navedene hipoteze pažnja je bila usmerena na davanje odgovora na sledeća pitanja:

- 1. Da li se veličina i obrazac stabilnosti razvića osobina cveta *I. pumila* (kvantifikovana indeksima radijalne i fluktuirajuće asimetrije) razlikuje između alternativnih staništa različitog svetlosnog intenziteta?
- 2. Da li se osobine cveta *I. pumila* međusobno razlikuju u nivou stabilnosti razvića između alternativnih staništa, kao i između populacija u okviru svakog staništa?
- 3. Da li se populacije poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa razlikuju u stabilnosti razvića osobina cveta, unutar tretmana visokog i niskog svetlosnog intenziteta?

- 
- 4. Da li se osobine cveta *I. pumila* međusobno razlikuju u nivou stabilnosti razvića između tretmana, kao i između populacija u okviru svakog od svetlosnih tretmana?
  - 5. Da li se intezitet fenotipske asocijacije između ispitivanih morfoloških osobina cveta *I. pumila* razlikuje između prirodnih staništa različitog inteziteta i kvaliteta svetlosti?
  - 6. Da li se morfološke vrednosti ispitivanih osobina cveta *I. pumila* razlikuju:
    - a) između populacija poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa, u okviru svakog tretmana;
    - b) između tretmana, pojedinačno za svaku populaciju?
  - 7. Da li se korelacioni odnosi između morfoloških osobina cveta *I. pumila* i stepen stabilnosti razvića ovih osobina razlikuju između dva alternativna prirodna staništa ?
  - 8. Da li se korelacioni odnosi između morfoloških osobina cveta *I. pumila* i stepen stabilnosti razvića ovih osobina, razlikuju:
    - a) između populacija poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa, unutar istog svetlosnog tretmana;
    - b) između različitih svetlosnih tretmana, pojedinačno za svaku populaciju ?

### 3. MATERIJAL I METODE

#### 3.1. OBJEKAT ISTRAŽIVANJA *Iris pumila*

*Iris pumila* (Iridaceae) je višegodišnja monokotila koja naseljava nizije centralne i jugoistočne Evrope. U Srbiji je rasprostranjena u peskovitoj regiji - Deliblatske peščare, koja se nalazi 50 km severoistočno od Beograda (44°47'39"N/ 21°20'00"E; 45°13'10"N / 21°26'08"E) u južnom Banatu i zauzima površinu oko 35000 ha. Reljefnu strukturu deliblatskog peščanog platoa karakterišu dine, koje se prostiru od jugoistoka ka severozapadu, kao i cela oblast peščare. Pedološka osnova peščare je takva da tlo brzo propušta atmosfersku vodu, pa površinski slojevi ostaju bez dovoljno vlage, što ovu oblast svrstava u izrazito sušno područje. Klimatski uslovi u ovom regionu su umereno kontinentalnog karaktera. U toku godine najhladniji mesec je januar sa prosekom temperature od -1.4°C, a najtopliji juli sa prosečnom temperaturom od 22°C. Leti temperatura tla može dostići i 60°C. Pored godišnjih temperaturnih razlika, karakteristične su i dnevne promene temperature, jutarnja oko 0°C, do dnevne od 20°C. U toku dana su pored temperaturnih promena karakteristične i dnevne oscilacije vlažnosti. Noću se stvara kondenzaciona vlaga koja nastaje kao posledica kolebanja dnevne temperature. Na vlažnost utiču i vetrovi, od kojih je najučestalija košava, sa jakim isušujućim dejstvom. Relativna godišnja vlaga je od 74% do 79%, sa godišnjim padavinama od 660ml/m<sup>2</sup>. Travni pokrivač, a naročito šume imaju veliki uticaj na ublažavanje mikroklimatskih prilika peščare. Geološka podloga sa malom vodozadrživošću i termičke osobine tla, uslovile su specifične mikroklimatske prilike, kao i specifične vegetacijske tipove uglavnom kserofilne biljne vrste (peščarske, stepske i šumske). *I. pumila* pripada livadsko-stepskoj biljnoj zajednici. Šumske i travne asocijacije su karakteristične za ovo stanište (Gajić 1983).

### ***Prirodne populacije***

Populacije *I. pumila* naseljavaju dva staništa različitog intenziteta svetlosti: otvoreno stanište sa visokim svetlosnim intenzitetom i zasenčeno stanište sa niskim intenzitetom svetlosti. Dinske populacije su na južnim padinama dina koje su obrasle jednogodišnjim i višegodišnjim zeljastim biljkama i niskim žbunjem. Šumske populacije se nalaze u delovima pešcare pošumljene bagremom (*Robinia pseudoacacia*), belim borom (*Pinus silvestris*) i crnim borom (*Pinus nigra*). Naša istraživanja su obuhvatila po tri populacije u okviru svakog staništa. Dinske populacije su označene kao D-A, D-B i D-C, dok su šumske populacije označene kao W-RP (iz sastojine bagrema), W-PS (iz sastojine belog bora) i W-PN (iz sastojine crnog bora).

Staništa se razlikuju u pogledu abiotičkih sredinskih faktora, kao što su intenzitet i kvalitet svetlosti, temperature vazduha i zemljišta, sadržaju vode u podlozi. Pored toga abiotički faktori variraju u zavisnosti od sezone. Opseg variranja temperature je veći na otvorenom ( $19.5 \pm 0.5$  °C do  $29.7 \pm 0.6$  °C prosečna temperatura vazduha;  $14.6 \pm 0.3$  °C do  $42.9 \pm 0.9$  °C prosečna temperatura lista) nego u zasenčenom staništu ( $19.5 \pm 0.5$  °C do  $21.0 \pm 0.1$  °C temperatura vazduha;  $17.5 \pm 0.5$  °C do  $20.2 \pm 0.4$  °C temperatura lista) u toku godine (Manitašević et al. 2007).

Intenzitet svetlosti je meren direktno iznad površine zemlji pored izabranih klonova, po sunčanom danu bez oblačnosti, u periodu od 10.00 do 12.00 časova. Intenzitet svetlosti je predstavljen vrednošću fotosintetičke aktivne radijacije (eng. *photosynthetically active radiation* - PAR) koja je merena Point Quantum senzorom Li-190SA, (Li-Cor Inc, Lincoln, NE, USA). Odnos crvene i daleko crvene svetlosti (R:FR) je registrovan senzorom Skye SKR-110 (Skye Instruments Ltd., Powys, UK). Intenzitet svetlosti (PAR  $\pm$  standardna greška) i koeficijent varijacije (CV%) za otvoreno stanište je iznosio: PAR =  $1173.1 \pm 29.99$   $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  sa CV (%) = 8.48 i R:FR =  $1.025 \pm 0.0057$  sa CV (%) = 1.85. Za zasenčeno stanište podaci su bili sledeći: PAR =  $128.36 \pm 18.27$   $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  sa CV (%)



= 30.12 i R:FR =  $0.78 \pm 0.02$  sa CV (%) = 14.80. Manji CV% ukazuje na veću homogenost ovih svetlosnih uslova na otvorenom u odnosu na zasenčen svetlosni ambijent.



Slika 4. Slike različitih staništa u Deliblatskoj pešćari A) Otvoreno stanište; B) Zasenčeno stanište.

U aprilu 2003. godine, u fazi cvetanja irisa, na osnovu boje cveta determinisani su klonovi (genotipovi) sa kojih su uzeti cvetovi. U periodu od 16. – 23. aprila uzet je uzorak cvetova iz populacija otvorenog staništa, a u periodu od 23. – 29. aprila iz populacija zasenčenog staništa. Cvetovi su uzimani samo u toku jednog dana sa istog klona (2-3 cveta), da bi se izbegla varijabilnost kao posledica vremenske razlike u pojavi cvetova, a samim tim i sredinskog uticaja ukoliko se cvetovi uzorkuju u toku više dana sa istog klona. Otvoreno stanište je bilo predstavljeno sa ukupno 160 cvetova poreklom sa 60 klonova, dok je za zasenčeno stanište u analizi korišćeno ukupno 88 cvetova sa 37 klonova.

### ***Eksperimentalne populacije***

Eksperimentalne populacije, poreklom sa jednog otvorenog i jednog zasenčenog staništa iz Deliblatske pešćare, formirane su 1995.god., direktnim ukrštanjem izabranih klonova *I.pumila* u okviru svakog staništa. Izabrani klonovi su se razlikovali po boji cvetova, koja je korišćena kao genetički marker. Cvetovi koji su cvetali istog dana, ručno

su oprašeni, prenošenjem antere cveta jednog klona (donor polena), na cvet drugog izabranog klona (primalac polena). Potomstvo dobijeno ovim ukrštanjem je u genetičkom smislu predstavljalo rođenu braću i sestre, engl. *full-sib* tj. familije. Iz semena dobijenih familija odgajane su biljke u sobi za rast biljaka pod kontrolisanim uslovima svetlosti i temperature (21°C noću i 26°C danju), kao i dnevnog ritma (8 sati noć i 16 sati dan). Biljke su prenešene u baštu Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković” (Slika 5). Po 12 replika svake familije poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa je slučajnim izborom raspoređeno u tretmane visokog i niskog svetlosnog intenziteta. Svaki tretman je bio zastupljen sa dva bloka (Slika 5A). Smanjenje intenziteta pune svetlosti u eksperimentu je dobijeno korišćenjem zelene plastične mreže. Vrednosti intenziteta i kvaliteta svetlosti ispod mreže (niski intenzitet svetlosti) su bili:  $PAR = 620.32 \pm 6.22 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$   $CV(\%) = 3.88$ , a  $R:FR = 1.030 \pm 0.001$ ,  $CV(\%) = 2.90$ , dok je intezitet svetlosti bez mreže (visok intenzitet svetlosti) iznosio  $PAR=1330.57 \pm 16.42 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$   $CV(\%) = 5.66$ , a  $R:FR= 1.051 \pm 0.001$   $CV(\%) = 2.28$ . Mreža nije menjala kvalitet već samo intenzitet svetlosti koji je bio za 46.62 % manji od inteziteta svetlosti bez mreže, a mali koeficijent varijacije pokazuje homogenost uslova unutar svetlosnih tretmana.

Uzorci iz eksperimentalnih populacija *I. pumila* su takođe uzeti u aprilu 2003. god. Uzimano je 2-3 cveta sa svake replike, potom su cvetovi fiksirani u 50% rastvoru alkohola u plastičnim bocama i čuvani na sobnoj temperaturi do disekovanja. Analizirani uzorak je sačinjavalo 307 cvetova, 210 (ukupno 12 familija) poreklom iz populacije sa otvorenog, i 97 (ukupno 6 familija) iz populacije za zasenčenog staništa.



Slika 5. Izgled eksperimenta u bašti Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković”.

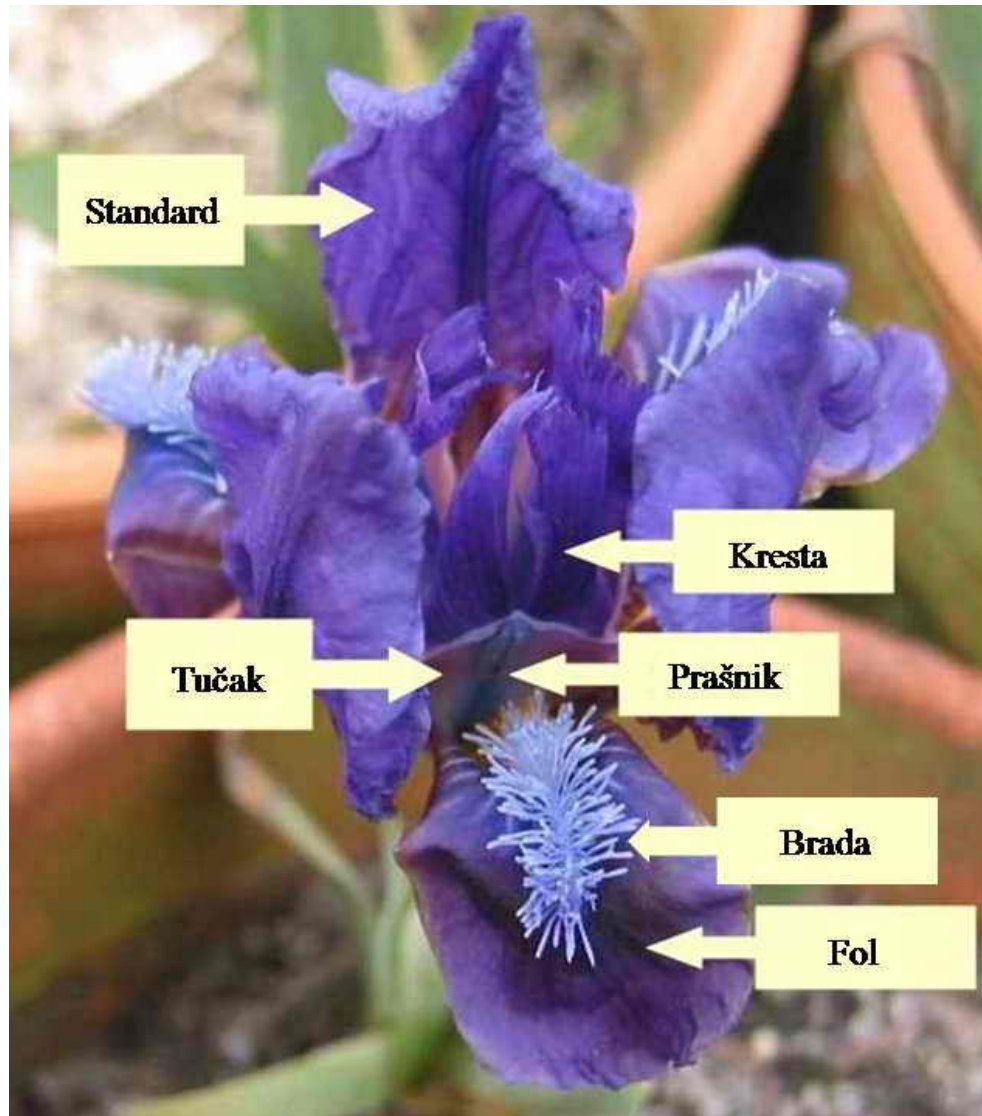


Slika 5A. Shematski prikaz baštenskog eksperimenta.

### **Opis vrste**

Višegodišnja monokotila, bradata patuljasta perunika *I. pumila* (Iridaceae) pripada životnim formama efemeroidnih rizomatoznih geofita (Mousel et al. 1965). Klonove karakteriše radijalni rast rizomskih segmenata od centra ka marginama. Svaki klon ima specifičanu boju cveta (belu, žutu i nijanse plave i ljubičaste), što se može smatrati karakteristikom klona (genotipa). Polimorfizam boja je fenotipska ekspresija segregacije nekoliko genskih lokusa (Tucić et al. 1988).

Cvetovi su pojedinačni, dvopolni, krunastog oblika, sa perijantom koji čine šest radijalno raspoređenih delova cveta: tri standarda (unutrašnji krug perijanta) i tri fola (spoljašnji krug perijanta). Perijant se sastoji iz delova cveta sličnih po boji i veličini, i kao takvi se nazivaju tepali (engl. *tepals*), jer nisu jasno diferencirani u čašične i krunične delove cveta. Ovakva morfološka forma cveta je aktinomorfna (Neal et al. 1998; Kalisz et al. 2006). Tepali su pri osnovi srasli, tako da formiraju cvetnu tubu. Pri dnu tube cveta je smešten plodnik u kome se nalaze semeni zameci. Latice označene kao folovi (engl. *fall*) su orijentisane na dole i predstavljaju platformu na koju insekti sleću prilikom oprašivanja. Duž centralnog nerva fola nalaze se karakteristične „dlake“ po kojima je ova vrsta i dobila ime bradata perunika. Standardi (engl. *standard*) su orijentisani vertikalno gore (slika 6).



Slika 6. Cvet *Iris pumila*

Unutrašnji krug sačinjava ženski deo cveta, tučak (engl. *style*), sa žigom na vrhu (engl. *stigmatic lip*). Na gornjem delu tučka se nastavljaju tzv. kreste (engl. *stylebranch lobes*). Tučak i prašnik su okrenuti ka folu, sa kojim formiraju polinatorski tunel (Slika 7A), te insekt kada dođe sa polenom na leđima oprašuje sam žig, a kada izlazi iz cveta odnosi polen. Sa unutrašnje strane fola pri osnovi je pričvršćen filament prašnika na kome se nalaze antere i zajedno čine prašnik. Svaki cvet ima tri polinatorske jedinice sastavljene od predhodno pomenutih delova.

*I. pumila* je entomofilna vrsta specijalizovana za oprašivanje vrstama rodova *Bombus* i *Apis* (slika 7B i C). Razmnožava se polno i vegetativno. Nakon oplodjenja formira se lokulicidna izdužena čaura. Vegetativno razmnožavanje je omogućeno segmentima rizoma, koji nastaju kako iz apikalnih, tako i iz bočnih meristema podzemnog stabla.



Slika 7. A) Polinarski tunel koji formiraju fol i tučak; B i C) Oprašivači.

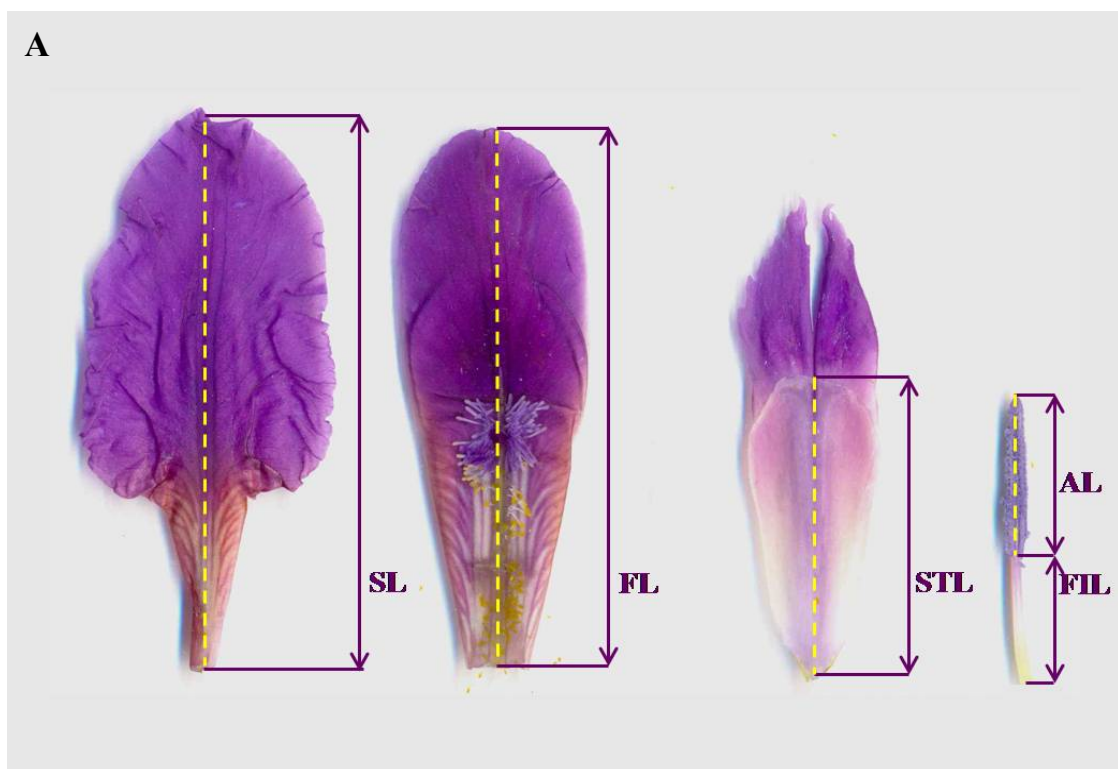
### ***Disekcija cveta***

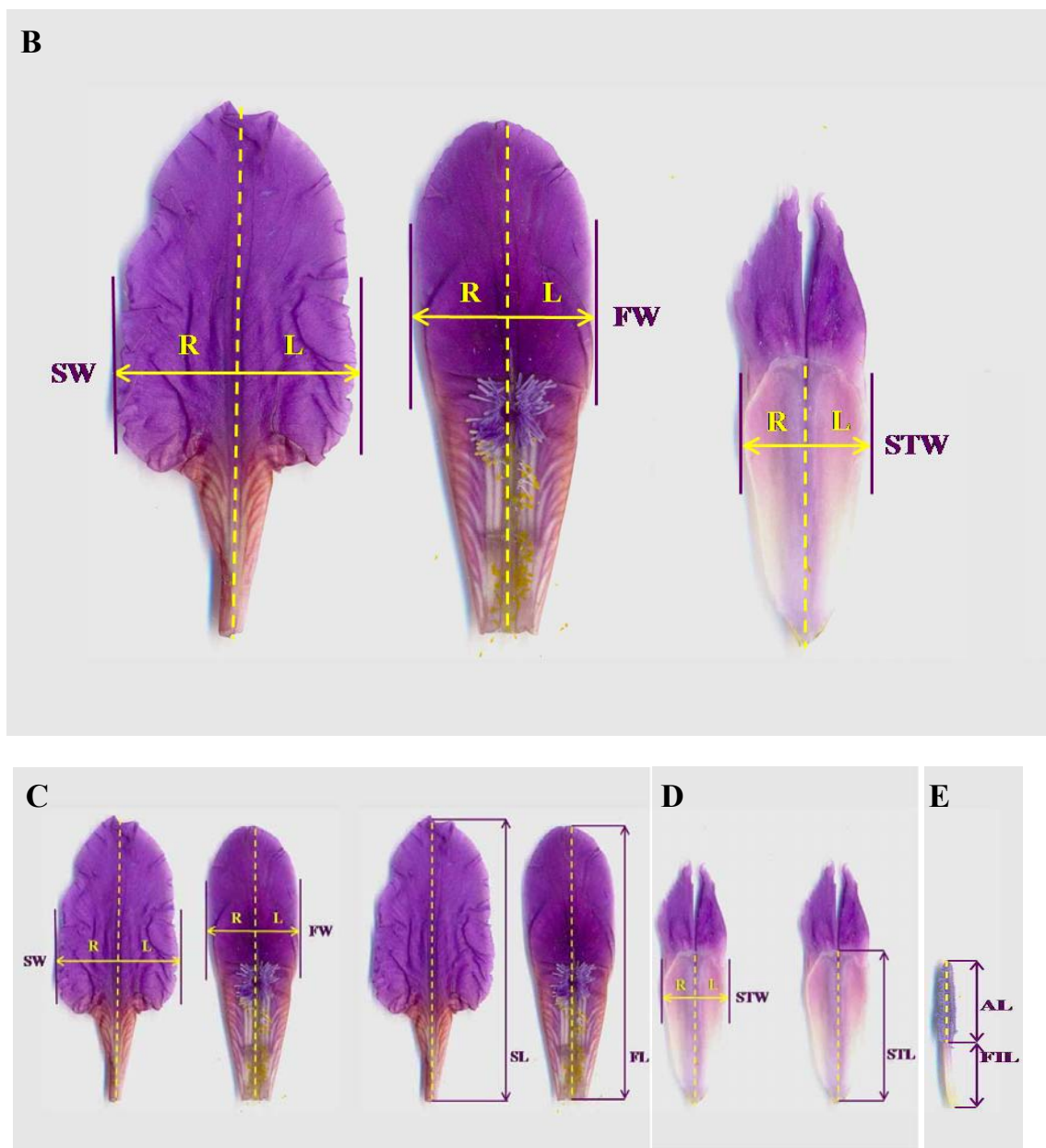
Delovi cveta (fol, standard, tučak i prašnik) su disekovani pri osnovi perijanta i potom postavljeni na staklenu ploču i fiksirani glicerolom. Tako pripremljeni cvetovi su odmah zatim snimljeni na skeneru (Hewlett Packard Jet 3400C) pri rezoluciji od 600 dpi. Pored svakog skeniranog uzorka skeniran je i lenjir zbog kalibracije svake slike prilikom merenja. Sve mere su prikazane u milimetrima. Da bi smanjili grešku prilikom disekovanja, skeniranja i merenja, cvetovi su slučajno izabrani iz svih šest populacija u toku jednog dana. Merenje je vršeno nakon skeniranja svih cvetova po istom principu. Posle završenog prvog merenja celokupnog eksperimentalnog materijala pristupilo se ponovnom merenju po istom principu. Sva merenja su izvršena dva puta od strane iste osobe (D.M.), da bi se izbegla greška merenja eksperimentatora. Delovi cveta su mereni korišćenjem programa za analizu slike (UTHSCSA Image Tools; Version 3.0, San

Antonio, Texas). Merena je leva i desna strana od tačke na sredini glavnog nerva mernog objekta, u najširem delu cvetnih organa fola, standarda i tučka (vidi Sliku 8 B).

### ***Osobine cveta***

Analizirane osobine su opisane u Tabeli 1 i prikazane na Slici 8. Morfološke osobine cveta *I. pumila* su merene direktno na skeniranim slikama i predstavljaju osnovne mere u mm. Takođe i mere desne i leve strane izabranih bilatelarno simetričnih osobina su merene direktno na slici, na osnovu kojih su izračunate vrednosti fluktuirajuće asimetrije. Kao indeks radijalne asimetrije korišćena je standardna devijacija između tri ponovljena dela cveta (a, b i c, Slika 9) za svaku od merenih osobina dužina i osobina širina delova cveta posebno.



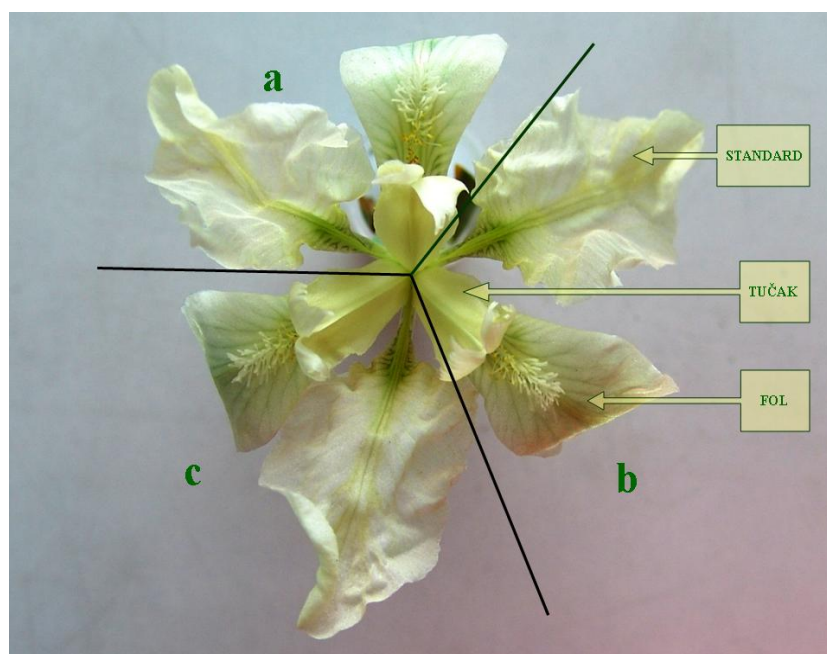


Slika 8. Osobine koje su merene: A) Osobine dužine cvetnih delova; B) Osobine širine cvetnih delova; Osobine funkcije delova cveta C): osobine atraktivnosti (osobine fola i standarda), D) osobine ženskog dela cveta (osobine tučka) i E) osobine muškog dela cveta (osobine prašnika). Objašnjenje skraćenaica dato u Tabeli 1.

Osobine smo podelili na dve grupe: na osobine dužina cvetnih orgna (dužina: fola FL, standarda SL, tučka STL, antere AL i filamenta FIL) (Slika 8A), i osobine širine cvetnih organa (širina: fola FW, standarda SW i tučka STW) (Slika 8B). Posmatrane su



osobine stabilnost razvića osobina cveta i na osnovu njihove funkcionalnosti. Osobine koje su mogle da se definišu kao osobine koje su bitne za privlačenje oprašivača – osobine atraktivnosti (osobine fola i standarda), osobine ženskog dela cveta – osobine tučka, kao i osobine muškog dela cveta – osobine prašnika (Slika 8C). Organi cveta su ponovljeni tako da čine tri identične polinarske jedinice. Svaki ponovljeni deo cveta (a, b i c) čine fol, standard, tučak i prašnik (Slika 9).



Slika 9. Ponovljeni delovi cveta *I. pumila* (a, b i c), koji se sastoje od fola, standarda, tučka i prašnika

### 3.2. STATISTIČKA OBRADA PODATAKA

#### 3.2.1. OSNOVNE STATISTIČKE PROCEDURE

Statistička obrada podataka je urađena uz pomoć odgovarajućih procedura iz programskog paketa SAS 9.1 (SAS Institute, 2002).

Za dobijanje vrednosti radijalne asimetrije osobina cvetnih organa koristili smo osnovne mere morfoloških osobina cveta kao ulazne podatke. Korišćenjem PROC UNIVARIATE procedure dobijene su vrednosti standardnih devijacija između ponovljenih

delova cvetnih organa (a, b i c) koje su korišćene kao mere radijalne simetrije. Kao mera radijalne asimetrije korišćena je standardna devijacija između ponovljenih delova cvetnih organa za svaku merenu osobinu (Tabela 1). Indeksi fluktuirajuće asimetrije su izračunati prema statističkoj proceduri Palmer-a i Strobeck-a 2003, (videti deo „Statistička analiza fluktuirajuće asimetrije”).

Osnovne komponente deskriptivne statistike: srednja vrednost ( $\bar{X}$ ), standardna greška (SE) i koeficijent varijacije CV(%) različitih osobina za alternativne svetlosne tretmane (u prirodnim i eksperimentalnim uslovima) i populacije u okviru njih, dobijeni su korišćenjem PROC MEANS procedure iz SAS programskog paketa. Koeficijent varijacije [CV(%) = standardna devijacija/srednja vrednost) x 100] je mera variranja standardizovana u odnosu na srednju vrednost i kao takva omogućava poređenje varijabilnosti različitih osobina (Sokal & Rohlf 1995). Značajnost razlika između srednjih vrednosti je utvrđivana *t*-testom, a za poređenje koeficijenata varijacije korišćen je *F*-test (engl. *variance ratio test*) (Zar 1984).

Procena statističke značajnosti različitih izvora fenotipskog variranja osobina izvršena je analizom varijanse (ANOVA, procedura PROC GLM u SAS-u). Prirodna staništa različitog svetlosnog inteziteta, kao i tretmani u eksperimentalnim uslovima, su tretirani u modelu ANOVA-e kao fiksirani faktori. Populacije, genotipovi (klonovi u prirodnim staništima), odnosno familije i blokovi (u eksperimentalnim uslovima) su tretirani kao slučajni faktori. Testiranje odabranih faktora variranja je izvršeno *F*-testom, korišćenjem RANDOM opcije u PROC GLM proceduri.

U zavisnosti od uzorka koji je ispitivan razlikovali su se i modeli procene značajnosti doprinosa različitih faktora ukupnom variranju osobina. Model ANOVA-e za prirodne populacije sadržao je tri izvora varijabilnosti: stanište, populacije ugnježdene u stanište, klonovi ugnježdjeni u stanište i u populaciju. Za eksperimentalne populacije model

analiziran je doprinos četiri izvora varijabilnosti: tretman, blok (ugnježđen u tretman), populaciju, familiju (ugnježđenu u populaciju) kao i njihove međusobne interakcije. Rezultati ove analize opisuju statističku značajnost sledećih izvora fenotipskog variranja:

- **staništa** (u prirodnim uslovima) i **tretmana** (u eksperimentalnim uslovima)  
–fenotipsko variranje uslovljeno sredinskim razlikama;
- **populacije** - genetičke razlike između populacija;
- **klonovi** (u prirodnim usloavima), **familije** (u eksperimentalnim uslovima)  
– genetičke razlike unutar populacija.

Procedura PROC UNIVARIATE opcije NORMAL korišćena je za definisanje normalnosti distribucije podataka, kao osnovnog uslova za korišćenje ANOVA-e. Za izbor transformacije, ukoliko su one bile neophodne, da bi se postigla normalna distribucija korišćen je Fernandez-ov program (1992). Izvršene transformacije osnovnih podataka su naznačene u odeljku “Rezultati”.

Korelacije između parova osobina (fenotipske i genetičke) unutar staništa različitog svetlosnog inteziteta su izračunate korišćenjem PROC CORR procedure iz SAS programskog paketa. Pearson-ovi koeficijenti korelacije fenotipskih korelacija su izračunavani na osnovu individualnih vrednosti parova osobina, dok su koeficijenti genetičkih korelacija dobijeni korišćenjem srednjih vrednosti genotipova za svaku osobinu, kao ulaznih podataka.

Utvrđivanje podudarnosti fenotipskih i genetičkih korelacionih matrica u sredinama različitog svetlosnog inteziteta, kao i između fenotipskih vrednosti morfoloških osobina i njima komplementarnih vrednosti indeksa radijalne asimetrije različitih cvetnih organa, unutar ispitivanih svetlosnih sredina, korišćen je Mantel-ov test, opcija MXCOMP iz NTSYS-pc programa (Rohlf 1989).

### 3.2.2. STATISTIČKA ANALIZA FLUKTUIRAJUĆE ASIMETRIJE I PRIPREMA PODATAKA

Richard Palmer i Curtis Strobeck su radi detaljnijeg i relevantnijeg dobijanja vrednosti FA bilateralno simetričnih osobina predložili određene korake koji su neophodni u statističkoj analizi FA (Palmer i Strobek 1986, 1992; Palmer 1994; Palmer i Strobek 2003). Pored predložene procedure postoji i alternativni model Stefana Van Dongena (Van Dongen 1999), koji za statističku analizu FA koristi REML (engl. *Restricted Maximum Likelihood Estimation*). Na prvi pogled ova procedura je manje zahtevna od predloženog metoda Palmer-a i Strobeck-a, ali bolja dokumentovanost u literaturi i mogućnost poređenja rezultata su ipak bili presudni pri opredeljenju za njihov način analize fluktuirajuće asimetrije.

#### ***Greška merenja i ponovljivost***

Odstupanje od simetrije može biti posledica različitih eksperimentalnih grešaka: greške samog merenja (engl. *measurment error* - ME) i greške uzorkovanja (engl. *sampling error*) – kao posledica oštećenja objekata koji je meren, kalibracije, greške u beleženju vrednosti i sl. Odstupanje od bilateralne simetrije može da bude tako malo da je jako slično vrednosti greške merenja (ME) (Palmer i Strobeck 1986). Ako ME predstavlja veliki procenat ukupnog odstupanja između strana bilateralno simetričnih osobina (engl. *between side variation*, Fileds et al. 1995; Van Dongen i Lens 2002), može smanjiti pouzdanost veze između procenjene FA i stabilnosti razvića. Značajnost ME u odnosu na FA se testira da bi se dobila realna potvrda da je razlika desne (R engl. *right*) i leve (L engl. *left*) strane realna mera stabilnosti razvića, a ne samo posledica greške. Povećanje greške, povećava vrednosti FA indeksa (osim za indeksa FA10 iz kojeg je ME odstranjena, Tabela 1). Zbog velike greške merenja se može takođe pogrešno zaključiti o veličini FA neke osobine u odnosu na sredinske uslove.

Meru greške možemo kvantifikovati na više načina :

- **ME1** -  $\sum(|M_2 - M_1|) / N$ ;  $|M_2 - M_1|$  apsolutna razlika između dva ponovljena merenja, N – broj individua u uzorku (prikazuje se u jedinici mere kojom se meri osobina);
- **ME3** -  $100 \times (MS_{ERR} / MS_{SIDE*IND})$  u (%), koja pokazuje prosek razlika između ponovljenih merenja kao procenat prosečne razlike između strana.  $MS_{SIDE*IND}$  predstavlja varijansu interakcije strane i individue, dobijenu iz pomenutog modela dvofaktorske ANOVA-e.
- **ME5** -  $(MS_{SIDE*IND} - MS_{ERR}) / [MS_{SIDE*IND} + ((n-1) \times MS_{ERR})]$  koje ne pokazuju grešku merenja direktno već ukazuju na ponovljivosti (engl. *repeatability*). Ovaj parametar se dobija iz jednofaktorske ANOVA-e sa individuom i ponovljenim merenjem ugnježđenim u individuu, kao faktorima.  $MS_{IND}$  predstavlja srednji kvadrat između individua, dok  $MS_{ERR}$  predstavlja srednji kvadrat ponovljenih merenja jedne strane unutar individue. Veća ponovljivost ( $ME4 \approx 1$ ) ukazuje na manja grešku u odnosu na FA.

ME5 koeficijent predstavlja varijansu između osobina kao proporciju ukupne varijanse uključujući i grešku merenja, pri čemu vrednosti od 0.9 (ili 90%) ukazuju da je 90% od ukupne dobijene varijanse između seta ponovljenih merenja određeno varijabilnošću osobine koju merimo, a 10% određeno greškom. Mora se imati na umu da je ovde osobina razlika između desne i leve strane (R-L), a ne njihova prosečna veličina (Palmer i Strobeck 1986; Fields et al. 1995; Palmer i Strobeck 2003).

Korišćenjem predloženog Grubb-ovog testa (Palmer 1994) odstranjena su moguća odstupanja podataka (engl. *outliers*) u uzorcima. Razlike između ponovljenih merenja i moguća odstupanja su urađena za svaki uzorak (stanište, tretman, populaciju i osobinu). Svako moguće odstupanje prosečnih vrednosti od srednje vrednosti uzorka je testirano Grubb-ovim testom ( $t_G$ ). Grafički prikaz (engl. *scatterplot*) disperzije vrednosti razlika između dva ponovljena merenja ( $M_2 - M_1$ ) jedne u odnosu na razliku ponovljenih merenja

druge osobine omogućava detektovanje mogućih odstupanja koja se dalje testiraju Grubb-ovim testom.

$t_G = (X_i - \bar{X})/SD$ , gde je  $X_i$  razlika između dva ponovljena merenja osobine,  $\bar{X}$  srednja vrednost za uzorak, a  $SD$  je standardna devijacija uzorka. Ukoliko je dobijena vrednost  $t_G$  veća od tablične vrednosti za datu veličinu uzorka onda se podatak odbacuje. Statističkom potvrdom odbačeni su podaci koji se značajno razlikuju, a nastali su greškom merenja. Na isti način su iz analize izbačeni i podaci koji predstavljaju odstupanja u meri FA, s tim što u toj analizi  $X_i$  predstavlja razliku desne i leve strane za podatak i njegovo odstupanje od nule ( $t_G = (0 - X_i)/SD$ ) (Palmer 1994). I za ovu analizu odstranjivanja mogućih odstupanja leve u odnosu na desnu stranu korišćen je grafički prikaz disperzije vrednosti leve u odnosu na desnu stranu za svaku osobinu i populaciju posebno. Uočena moguća odstupanja su potom testirana Grubb-ovim testom.

Za otkrivanje mogućih asimetričnih individua, korišćen je takođe grafički prikaz disperzije vrednosti apsolutne simetrije jedne osobine u odnosu na apsolutnu simetriju druge osobine. Prikaz je urađen za svaku kombinaciju osobina i populacija posebno.

### ***Parametri normalnosti krive distribucije***

Pored fluktuirajuće asimetrije, kao jedne od mogućih distribucija razlike desne i leve strane kod bilateralno simetričnih osobina, postoje direkcionalna asimetrija i antisimetrija (Slika 2). Razlog testiranja normalnosti i prisustva direkcionalne asimetrije i antisimetrije je neophodan, jer ovi tipovi distribucije razlika imaju genetičku i negenetičku osnovu, i ne mogu se koristiti za procenu nestabilnosti razvića. FA i ME treba da pokazuju normalnu distribuciju sa srednjim vrednošću nula ( $\bar{X}=0$ ). Distribucija sa leptokurtičnom (engl. *leptokurtosis*) formom, ne mora biti indikator heterogenosti individua u stabilnosti razvića u okviru uzorka (engl. *within-sample heterogeneity*), već posledica podataka koji odstupaju (engl. *outliers*) u merenju, izazvanih ili samim unosom podataka, kalibracijom, sortiranjem

ili bilo kojim drugim vidom greške (Gangestad i Thronhill 1999). Očekivana distribucija FA je simetrična u odnosu na srednju vrednost koja je jednaka nuli, ali njen oblik nije normalna distribucija već leptokurtična (Graham et al. 2003). Ona predstavlja malo izduženiji oblik krive distribucije, u odnosu na zvonast oblik krive karakterističan za normalnu distribuciju. Normalna distribucija je matematički definisana koeficijentima **izduženosti** - kurtozis (engl. *kurtosis*) i **asimetričnosti** - skjunes (engl. *skweness*) krive normale distribucije.

Mera izduženosti krive normalne distribucije može biti dvojaka: leptokurtična (vrednost kurtozisa  $>3$ ) i platikurtična (vrednost kurtozisa  $<3$ ). U slučaju kada je vrednost kurtozisa  $= 3$  govorimo o normalnoj distribuciji, sa pravilnom zvonastom krivom distribucije. Vrednost kurtozisa se računa po sledećoj formuli:  $kurtozis(X) = [(\sum(X_i - \bar{X})^4) / (N * SD^4)] - 3$ , gde je  $X_i$  vrednost osobine za individuu,  $\bar{X}$  srednja vrednost osobine za uzorak,  $N$  veličina uzorka, a  $SD$  je standardna devijacija uzorka.



Drugi koeficijent koji definiše normalnost distribucije je koeficijent asimetričnosti krive distribucije u odnosu na srednju vrednost. Ukoliko je kriva distribucije asimetrična na levu stranu u odnosu na srednju vrednost govorimo o pozitivno asimetričnoj distribuciji (skjunes  $>0$ ). Negativno asimetrična distribucija je nagnuta na desnu stranu u odnosu na

srednju vrednost (skjunes < 0). Vrednost skjunesa se računa po sledećoj formuli:

$skjunes(X) = (\sum (X_i - \bar{X})^3) / (N * SD^3)$ , gde su parametri isti kao i gore navedeni za *kurtosis(X)*.



### ***Test procene normalnosti, direkcione asimetrije i antisimetrije***

Prema Palmer-u i Strobeck-u (2003), idealna simetrija bilateralno simetričnih osobina se definiše kao obrazac variranja individua u uzorku, koji mora imati normalnu distribuciju (R-L) i srednju vrednost razlike (R-L) jednaku nuli. Interpretacija i validnost analize FA je zasnovana na odsustvu direkcione asimetrije, antisimetrije, i sredne vrednosti razlike (R-L) jednake nuli. Da bi se dobili realni pokazatelji za procenjivanje uticaja stresora na stabilnost razvića, merenu preko FA, potrebno je uraditi par preliminarnih analiza.

Prvi metod, koji smo koristili za utvrđivanje prisustva direkcione simetrije je *t*-test, koji testira da li srednja vrednost razlike (R-L) odstupa značajno od nule kao očekivane vrednosti (Swaddle et al. 1994). Drugi metod je dvofaktorska ANOVA, sa stranom i individuum kao faktorima, gde značajan efekat strane potvrđuje prisustvo direkcione asimetrije.

Prisustvo moguće antisimetrije smo kvantifikovali primenom Shapiro-Wilk-ovog testa. Shapiro-Wilk-ov test procene normalne distribucije je dobijen korišćenjem PROC UNIVARITE opcija NORMAL, programskog paketa SAS. Vrednost *W*, dobijena u Shapiro-Wilk-ovom testu, ima opseg od 0 do 1. Male vrednosti *W* (< 0.05) ukazuju da je neophodno odbacivanje nulte hipoteze o normalnosti distribucije podataka. Takođe i



klasičan skjunes i kurtozis test je primenjen za procenjivanje normalnosti distribucije (Sokal i Rolph 1995). Za svaku populaciju i osobinu analize su urađene posebno.

### ***Procena zavisnosti dobijene fluktuirajuće asimetrije od veličine osobine***

Asimetrija u odnosu na veličinu osobine može biti trojaka: a)- veličina fluktuirajuće asimetrije zavisi od veličine osobine u okviru uzorka (tako da ti uzorci pokazuju veću FA u odnosu na druge uzorke gde FA ne zavisi od veličine osobine); b)- FA zavisi od srednje vrednosti osobine u uzorcima (uzorci sa većim vrednostima osobine pokazuju i nestabilnije razviće tj. veću FA); c) – FA zavisi od veličine same osobine tako da razlike u stabilnosti razvića osobina mogu biti povezani sa veličinom osobine. Eliminisanjem veličine osobine od FA omogućava se dobijanje jasnije slike povezanosti između FA i sredinskih uslova (Palmer and Strobeck 1986). Zbog navedenih razloga potrebno je testirati značajnost korelacije procenjene fluktuirajuće asimetrije i veličine osobine, i to za svaku osobinu pojedinačno, u za svaku od populacija poreklom sa dva prirodna staništa različitog svetlosnog intenziteta.

Fluktuirajuća asimetrija je pozitivno korelisana sa veličinom osobine. Veće individue proporcionalno pokazuju i veću asimetriju nego manje individue (Palmer i Strobeck 1986; Møller i Swadlow 1997; Palmer i Strobeck 2003). Veličina osobine i asimetrija se iz tog razloga ne mogu porediti direktno, već ukoliko je potrebno posle korekcije, gde se dobijena apsolutna razlika desne i leve strane bilatelarno simetričnih osobina podeli sa veličinom osobine  $|R-L|/[(R+L)/2]$ . Pored vizuelnog detektovanja putem grafičkog prikaza disperzije vrednosti asimetrije osobine i njene veličine za svaku populaciju i osobinu posebno, urađeni su i neparametarski testovi značajnosti (Spearman-ova korelaciona analiza, Kendel-ov korelacioni test i linearna regresija, Palmer 1994). Ove testove je poželjno uraditi pre analize FA, jer zavisnost od veličine osobine može pokazati

leptokurtičnu distribuciju R-L, čime može da se maskira moguća antisimetrija (Palmer i Strobeck 2003).

### **Značajnost greške merenja u odnosu na dobijenu fluktuirajuću asimetriju**

Levene-ov test homogenosti varijanse (Levene 1960) testira pretpostavku da svaka grupa (kategorija-faktor) ima istu varijansu. Levene-ov test ima  $H_0$  (nultu hipotezu) da su varijanse uzoraka jednake :  $H_0 \sigma^2_1 = \sigma^2_2 = \sigma^2_3 \dots = \sigma^2_k$  (gde je  $\sigma^2$  - varijansa uzorka, a  $k$  - broj uzoraka). Alternativna hipoteza  $H_a$  je da su varijanse različite ( $\sigma^2_i \neq \sigma^2_j$ ) bar za jedan par poređenja. Ukoliko je Levene-ov test značajan na nivou  $\alpha=0.05$  ili  $\alpha<0.05$  odbacuje se nulta hipoteza da grupe imaju iste varjanse. U Levene-ovom testu se koriste apsolutne vrednosti razlika analiziranih varijabli. Ulazni podaci u modelu su npr.  $|R-L|$  ili  $|M_2-M_1|$ , ili razlika u vrednosti individue i srednje vrednosti grupe iz koje potiče individua. Prednost ovog testa je manja osetljivost u odnosu na normalnu distribuciju analiziranih podataka. Urađen je Levene-ov test hetrogenosti varijanse, trofaktorskom ANOVA-om za ME (na podacima  $|M_2-M_1|$ ). Odsustvo statistički značajne hetrogenosti varijanse greške (za bilo koji od analiziranih faktora), ukazuje na to da nije potrebna korekcija podataka za grešku da bi se poredili uzorci kao i osobine unutar njih.

Testiranje značajnosti direkcione asimetrije kao i veličine greške u odnosu na dobijenu asimetriju, izvršeno je primenom dvofaktorske ANOVA-e sa faktorima stranom (fiksirani faktor) i individuom (pojedinačni cvet) (slučajan faktor) (Swaddle et al. 1994; Palmer i Strobeck 2003). U analizi smo za svaku osobinu cveta koju smo merili, koristili dva ponovljena merenja, kao nezavisne podatke (Palmer 1994). Urađena je analiza za svaku osobinu i populaciju posebno. Na osnovu dobijenih vrednosti srednjih kvadrata iz ove analize moguće je izračunati indekse FA koji su korigovani za grešku merenja (FA10a, FA10b). Rezultati ove analize opisuju sledeće efekte:

- **strane** ( $MS_{SIDE}$ ) – značajan efekat strane ukazuje na postojanje direkcione asimetrije;

- **individue** ( $MS_{IND}$ ) – značajan efekat individue ukazuje na značajne razlike između individua u veličini osobina;
- **interakcija strana x individua** ( $MS_{SIDE \times IND}$ ) – da li je dobijena asimetrija značajno veća od greške merenja;
- **greške** ( $MS_{ERR}$ ) - predstavlja varijansu ponovljenih merenja.

Na osnovu dobijenih srednjih kvadrata (MS) (engl. *mean square*) iz ove analize izračunata je greška merenja ME3, prema već opisanim formulama u delu Greška merenja i ponovljivost. Takođe je izračunat i indeks fluktuirajuće asimetrije FA10b, analiza je urađena na logaritmovanim podacima, kako nalaže procedura Palmer-a i Strobeck-a (2003).

Pomenute analize su primenjene i u pripremi podataka za analizu radijalne asimetrije cvetnih organa uključujući proveru međusobne zavisnosti vrednosti razlika ponovljenih merenja jedne osobine u odnosu na razliku ponovljenog merenja druge osobine (radi vizuelnog detektovanja odstupanja prilikom merenja), međusobne zavisnosti vrednosti jednog dela cveta u odnosu na drugi (a i b, a i c, b i c), zavisnost dobijene radijalne asimetrije osobina cvetnih organa od veličine osobina cvetnih organa, kao i Levene-ov test heterogenosti varijanse za ME, testiranje značajnosti veličine greške u odnosu na dobijenu radijalnu asimetriju, primenom dvofaktorske ANOVA-e sa faktorima deo cvetnog organa (deo = fiksirani faktor) i individuum (pojedinačni cvet) (individua = slučajni faktor).

### ***Indeksi fluktuirajuće asimetrije***

U ovom radu kvantifikovano je nekoliko indeksa fluktuirajuće asimetrije: FA1 – apsolutna razlika desne i leve strane, FA10b vrednost dobijene asimetrije sa odstranjenom greškom; FA8a – vrednost asimetrije nezavisna od veličine osobine koja je analizirana; FA17 višekomponentni indeks; CFA1, CFA2, CRA1 i CRA2 – kompozitni indeksi, koji kao i višekomponentni indeks FA17 povećavaju broj stepeni slobode i pojačavaju snagu

testa. Analiza FA u okviru i između staništa je izvršena na osnovu procenjenih indeksa fluktuirajuće asimetrije koji su definisani kao:

- **FA1** –  $|R-L|$  – apsolutna razlika između desne i leve strane bilaterarno simetričnih osobina,
- **FA10b** –  $0.798\sqrt{2}\sigma_i^2$  – (mera fluktuirajuće asimetrije umanjena za grešku merenja), gde je  $\sigma_i^2 = (MS_{SIDE*IND} - MS_{ERR})/M$ , procenjena varijansa određenih strana individue  $i$ ,  $MS_{SIDE*IND}$  predstavlja srednji kvadrat interakcije strana x individua (varijansa fluktuirajuće asimetrije – intraindividualna varijabilnost),  $MS_{ERR}$  je greška merenja (varijansa između ponovljenih merenja),  $M$  je broj ponovljenih merenja po strani. Podaci su dobijeni iz dvofaktorske ANOVA-e sa stranom i individuum kao interakcijom na logaritmovanim podacima vrednosti leve i desne strane.

Za detektovanje razlika između FA10b indeksa osobina i staništa kao i populacija korišćen je  $F$ -test (Zar 1984).  $F$ -vrednost testa je dobijena deljenjem veće sa manjom varijansom za ispitivani uzorak. Stepenn slobode je određen na osnovu veličine upoređivanih uzoraka ( $V_1 = n_1 - 1$ ;  $V_2 = n_2 - 1$ ).

- **FA8a** –  $|\ln R - \ln L|$  – razlika ln-transformisanih vrednosti desne i leve strane. Indeks FA8a ne zavisi od veličine osobine.
- **FA17** –  $\sum |\ln(R) - \ln(L)|/T$  – gde  $R$  i  $L$  predstavljaju mere strana bilateralno simetrične osobine, a  $T$  broj osobina. FA17 predstavlja adekvatni višekomponentni indeks koji predstavlja sumu indeksa FA8a za sve ispitivane osobine (Palmer 1994).

Da bi se bolje procenila stabilnost razvića cveta, izračunati su kompozitni indeksi fluktuirajuće asimetrije CFA1 i CFA2, kao i kompozitni indeksi radijalne asimetrije CRA1 i CRA2:

- **CFA1** –  $\sum |R_i - L_i|$  – suma apsolutnih vrednosti fluktuirajuće asimetrije svih ispitivanih osobina za individu  $i$ . Predstavlja meru stabilnosti razvića same individue odnosno cveta.
- **CFA2** –  $\sum |R_i - L_i| / (\text{mean}|R_i - L_i|)$  – suma vrednosti  $|R_i - L_i|$  za svaku osobinu podeljena sa srednjom vrednošću ( $\text{mean } |R_i - L_i|$ ) uzorka za tu osobinu. Predstavlja standardizovanu vrednost individualne mere stabilnosti razvića koji otklanja razlike u FA između osobina zavisne od veličine osobine, kao i razlike između FA samih osobina u odnosu na varijabilnost fluktuirajuće asimetrije osobine u okviru uzorka (Leung et al. 2000; Palmer i Strobeck 2003).
- **CRA1** –  $\sum (RA_i)$  – suma vrednosti radijalne asimetrije svih ispitivanih osobina za individu  $i$ . Predstavlja meru stabilnosti razvića same individue odnosno cveta. **CRA1T** predstavlja meru stabilnosti cveta procenjenju na osnovu svih ispitivanih osobina, kompozitni indeks samo sa osobinama dužine **CRA1L** (predstavlja meru stabilnosti razvića unutar ponovljenih delova cveta za osobine dužina cvetnih organa), odnosno samo sa osobinama širine **CRA1W** (predstavlja meru stabilnosti razvića unutar ponovljenih delova cveta za osobine širina cvetnih organa).
- **CRA2** –  $\sum (RA_i / \text{mean}RA_i)$  – sume vrednosti radijalne asimetrije osobine ( $RA_i$ ) pojedinačno podeljenjih sa prosekom radijalne asimetrije pojedinačnih osobina uzorka ( $\text{mean}RA_i$ ). **CRA2T** svih osobina radijalne asimetrije, **CRA2L** samo osobina dužina i **CRA2W** samo osobina širina cvetnih organa.

Dvofaktorskom analizom varijanse sa osobinom i individuum kao slučajnim faktorima, smo procenili individualne razlike (razlike između pojedinačnih cvetova) u stabilnosti razvića osobina cvetnih organa. Osnovni podaci na kojima je analiza zasnovana

je apsolutna razlika logaritmovanih podataka  $|\ln(R) - \ln(L)|$ . Podaci ustvari predstavljaju vrednosti fluktuirajuće asimetrije koji su nezavisni od veličine osobine ( $|\ln(R) - \ln(L)| = \text{FA8}$ ). Rezultati ove analize opisuju sledeće efekte:

- **individue** ( $MS_{IND}$ ) – razlika u stabilnosti razvića između individua (pojedinačnih cvetova);
- **osobine** ( $MS_{TRAIT}$ ) - razlika u stabilnosti razvića između osobina;
- **interakcija individua x osobina** ( $MS_{IND \times TRAIT}$ ) razlika u stabilnosti razvića individua zavisna od osobine;
- **greška** ( $MS_{ERR}$ ) - predstavlja razliku između ponovljenih merenja.

Ova analiza kombinuje informacije više osobina odjednom, i daje bolju procenu individualne razlike stabilnosti razvića jer ima veći broj stepeni slobode što statistički povećava snagu testa.

Testiranje razlika u stabilnosti razvića između različitih svetlosnih staništa, ili svetlosnih tretmana i populacija u okviru ovih tretmana, kao i genotipova u okviru populacija (klonovi-u prirodnim uslovima, familije-u eksperimentalnim uslovima), je izvršeno četvorofaktorskom analizom varijanse. Stabilnost razvića je kvantifikovana indeksima fluktuirajuće asimetrije (FA) i radijalne asimetrije (RA). Stanište (odnosno tretman) i populacija su tretirani kao fiksirani faktori, dok su osobina i genotip (klon ili familija) bili slučajni faktori. Rezultati ove analize opisuju efekte sledećih izvora variranja:

#### **Za prirodne populacije:**

- **stanište** – razliku indeksa FA1 i FA8a između staništa;
- **populacija** – (ugnježđena u stanište) - razliku indeksa FA1 i FA8a između populacija (u okviru staništa);
- **klon** – (ugnježđen u populaciju)– razliku indeksa FA1 i FA8a između genotipova.
- **osobina** – variranje indeksa FA1 i FA8a između osobina.

- **interakcija osobina x stanište** – razlike indeksa FA1 i FA8a osobina zavisna od sredinskih uslova;
- **interakcija osobina x populacija** – razlika indeksa FA1 i FA8a između populacija u okviru staništa.
- **interakcija osobina x klon** – genetička razlika između genotipova za indekse FA1 i FA8a u okviru staništa.
- **greška** – predstavlja razliku indeksa FA1 i FA8a između individua.

#### Za eksperimentalne populacije:

- **tretman** – razliku indeksa FA1 i FA8a između tretmana;
- **blok** - (ugnježđen u tretman)- razlika indeksa FA1 i FA8a između blokova kao posledica mikrosredinskih variranja.
- **populacija** – razlika indeksa FA1 i FA8a između populacija ;
- **osobina** –variranje indeksa FA1 i FA8a između osobina.
- **familija** – (ugnježđena u populaciju)– razliku indeksa FA1 i FA8a između genotipova.
- **interakcija osobina x tretman** – razlike indeksa FA1 i FA8a osobina zavisna od sredinskih uslova ;
- **interakcija osobina x populacija** – razlika indeksa FA1 i FA8a između populacija u okviru staništa.
- **intrakcija tretman x populacija** – razlike između populacija indeksa FA1 i FA8a u okviru tretmana.
- **interakcija osobina x familija** – genetička razlika između genotipova za indekse FA1 i FA8a u okviru tretmana.
- **greška** – predstavlja razliku indeksa FA1 i FA8a između individua.

Višekomponentni indeks F17 predstavlja meru individualne stabilnosti razvića jer uključuje sve osobine, i korišćen je u trofaktorskoj analizi varijanse. U ovoj analizi stanište

i populacija su tretirani kao fiksirani faktori, dok je genotip tretiran kao slučajni faktor.

Rezultati ove analize opisuju efekte sledećih izvora fenotipskog variranja:

#### Za prirodne populacije:

- **stanište** – razliku u FA17 između staništa;
- **populacija** – razliku između populacija (u okviru staništa) u FA17;
- **klon** – razlika u FA17 između genotipova.
- **greška** – razlika u FA17 između individua.

#### Za eksperimentalne populacije

- **tretman** – razlika u FA17 između tretmana;
- **blok** – (ugnježđen u tretman)- razlika u FA17 između blokova kao posledica mikrosredinskih variranja.
- **populacija** – razliku između populacija u FA17;
- **familija** – (ugnježđena u populaciju) – razliku u FA17 između genotipova.
- **intrakcija tretman x populacija** – razlike između populacija indeksa FA17 u okviru tretmana.
- **interakcija tretman x familija** – genetička razlika između familija FA17 u okviru tretmana.
- **greška** – razlika u FA17 između individua.

Isti model su primenjeni i za indekse radijalne asimetrije za svaku od analiziranih osobina posebno ( $RA_{FL}$ ,  $RA_{FW}$ ,  $RA_{SL}$ ,  $RA_{SW}$ ,  $RA_{STL}$ ,  $RA_{STW}$ ,  $RA_{AL}$ ,  $RA_{FIL}$ ), kompozitne indekse radijalne asimetrije ( $CRA1T$ ,  $CRA1L$ ,  $CRA1W$ ,  $CRA2T$ ,  $CRA2L$  i  $CRA2W$ ) i kompozitne indekse fluktuirajuće asimetrije ( $CFA1$  i  $CFA2$ ), za testiranje razlika između staništa (odnosno tretmana), populacija i genotipova.



### 3.3. ANALIZA MORFOLOŠKE VARIJABILNOSTI

Korišćenjem PROC MEANS procedure iz programskog paketa SAS izvršena je procena osnovnih komponenti deskriptivne statistike: srednja vrednost ( $\bar{X}$ ), standardna greška (SE) i koeficijent varijacije CV(%), morfoloških osobina cveta u staništima, odnosno tretmanima različitog svetlosnog inteziteta, i populacija u okviru njih.

Za analizu fenotipskog variranja u različitim prirodnim staništima, kao i u dva tretmana različitog svetlosnog intenziteta (tj. procenu efekata faktora sredine na variranje morfoloških osobina), korišćena je ANOVA (procedura PROC GLM u SAS programskom paketu) sa sledećim izvorima variranja(faktorima)

#### Za prirodne populacije

- **staništa** – fenotipsko variranje uslovljeno sredinskim razlikama staništa;
- **populacije** (ugnježdene u staništa) – razlike između populacija u okviru staništa;
- **genotipovi** – (ugnježdjeni u populaciju) – razlika genotipova unutar populacija;

#### Za eksperimentalne populacije

- **Tretmani** – fenotipsko variranje uslovljeno svetlosnim sredinskim razlikama tretmana;
- **blok** (ugnježđen u tretman) – veličina fenotipske varijabilnosti kao posledica mikrosredinski variranja;
- **populacije** – genetičke razlike između populacija;
- **familije** (ugnježdene u populaciju) – genetička varijabilnost unutar populacija;
- **interakcija tretman x populacija** – razlike između populacija u nivou fenotipskog variranja kao odgovora na sredinske uslove;
- **interakcija tretman x familija** – genetička razlika između familija u nivou fenotipskog variranja kao odgovora na sredinske uslove.

### 3.4. TESTOVI PROCENE ZNAČAJNOSTI RAZVOJNIH I FUNKCIONALNIH ODNOSA OSOBINA CVETA

Upotrebom PROC CORR opcije iz SAS statističkog programa na fenotipskim vrednostima morfoloških osobina i njima komplementarnim vrednostima indeksa radijalne asimetrije organa cveta dobijeni su Pearson-ovi koeficijenti fenotipskih korelacija za populacije poreklom sa otvorenih i zasenčenih prirodnih staništa, kao i u eksperimentalnim tretmanima visokog i niskog svetlosnog inteziteta, za svaku od populacija poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa. Korišćenjem srednjih vrednosti osobina za svaki pojedinačni genotip (klon u prirodnim i familija u eksperimentalnim populacijama), procenjene su genetičke korelacije između analiziranih osobina cveta za svako stanište (otvoreno i zasenčeno), i svaki tretman (visokog i niskog svetlosnog inteziteta). Analize su urađene na osnovnim podacima.

Da bi se utvrdila razlika između obrazaca korelisanosti osobina cveta *I. pumila* u prirodnim staništima i u eksperimentalnim uslovima, urađen je Mantel-ov t-test (Mantel 1967). Nulta hipoteza Mantel-ovog testa je da nema sličnosti između matrica koje se porede. Stepem sličnosti matrica testira se na osnovu distribucije generisane permutacijama Mantel-ove  $Z$  statistike (suma proizvoda nedijagonalnih elemenata dve matrice sa nasumičnom permutacijom; broj permutacija koji je korišćen iznosio je 2000). Ukoliko su dve matrice koje se porede slične, dobijena  $Z$  vrednost će biti veća od one koja se očekuje po principu slučajnosti (engl. *observed Z > Z randomised*). Koeficijent korelacije između osnovne matrice i konstruisane matrice  $r$  ima vrednosti koje se kreću od -1 do +1. Vrednost  $r = -1$  ukazuju na negativnu korelaciju, vrednosti  $r = 0$  ukazuju da nema korelacije, dok  $r = +1$  znači da postoji pozitivna korelacija između dobijene i randomizirane matrice, tj. da su matrice, međusobno slične. Za poređenje parova korelacionih matrica korišćen je NTSYS-pc program, opcija MXCOMP (Rohlf 1989).

## 4. REZULTATI

### 4.1. STABILNOST RAZVIĆA OSOBINA CVETA *Iris*

#### *pumila* U PRIRODNIM POPULACIJAMA

##### 4.1.1. RADIJALNA ASIMETRIJA

###### 4.1.1.1. Jednokomponentni indeksi

###### *Razlike između staništa*

Srednje vrednosti ( $\bar{X}$ ), standardne greške (SE), koeficijenti varijacije (CV%), kao i veličina uzorka (N) indeksa radijalne asimetrije (RA) osam osobina cveta *I. pumila*, poreklom iz dva prirodna staništa (otvorenog i zasenčenog), prikazane su u **Tabeli 2**. Stepenn radijalne asimetrije organa cveta *I. pumila* bio je specifičan za svaku od ispitivanih osobina, ali posmatrano u celini za svih osam osobina cvetnih organa, veću nestabilnost pokazuju individue u zasenčenom staništu, u odnosu na otvoreno stanište ( $RA_{FL+FW+SL+SW+STL+STW+AL+FIL}$ : 0.583 vs. 0.639, respektivno), mada ta razlika nije statistički značajna. Razlike između srednjih vrednosti indeksa radijalne asimetrije osobina cvetnih organa između prirodnih staništa (otvorenog i zasenčenog), poredili smo *t*-testom, čiji su rezultati prikazani u **Tabeli 2**. Statistički značajno veće srednje vrednosti radijalne asimetrije osobina dužine fola ( $RA_{FL}$ ), antere ( $RA_{AL}$ ) i filameta ( $RA_{FIL}$ ) su bile u zasenčenom staništu, u odnosu na otvoreno stanište. CV(%) je bio statistički značajno veći za radijalnu asimetriju dužine tučka ( $RA_{STW}$ ) i dužinu filameta ( $RA_{FIL}$ ) za zasenčeno stanište u odnosu na otvoreno stanište, suprotno, za radijalnu asimetriju dužine standarda ( $RA_{SL}$ ) i dužine antere ( $RA_{AL}$ ) bio značajno veći na otvorenom u odnosu na zasenčeno stanište.

Na otvorenom staništu, najveće vrednosti radijalne asimetrije su pokazale osobine dužina standarda ( $RA_{SL}$ ) i širina standarda ( $RA_{SW}$ ) u odnosu na radijalnu asimetriju ostalih osobina cvetnih organa. Radijalna asimetrija dužine fola ( $RA_{FL}$ ) i širine fola ( $RA_{FW}$ ) je

imala veću vrednost u odnosu na radijalnu asimetriju osobina prašnika i tučka. Najmanju vrednost radijalne asimetrije, a time i najveću stabilnost razvića je pokazala osobina dužine antere ( $RA_{AL}$ ), ova osobina je pokazala i najveći koeficijent varijacije CV(%). Dužine cvetnih organa su pokazale veće vrednosti radijalne asimetrije nego osobine širine za isti cvetni ogran (Tabela 2). CV(%) indeksa RA osobina svih dužina u odnosu na osobine širine cvetnih organa, je bio veći u oba staništa (otvoreno stanište: 65.90 vs. 59.35, respektivno; zasenčeno stanište: 74.67 vs. 62.40, respektivno).

Od osobina dužina delova cvetnih organa, veću nestabilnost je uočena za dužinu standarda ( $RA_{SL}$ ) u odnosu na dužinu filamenta ( $RA_{FL}$ ) i dužinu tučka ( $RA_{STL}$ ) u otvorenom staništu, dok su za zasenčeno stanište dužina fola ( $RA_{FL}$ ) i dužina standarda ( $RA_{SL}$ ) bile nestabilnije od dužine tučka ( $RA_{STL}$ ). Od osobina širina, širina standarda ( $RA_{SW}$ ) je pokazala veću nestabilnost razvića u odnosu na širine fola ( $RA_{FW}$ ) i tučka ( $RA_{STW}$ ), u oba prirodna staništa. Dobijeni rezultati ukazuju da je generalno veća varijabilnost u stabilnosti razvića između cvetova u staništu sa redukovanim svetlosnim intezitetom (kako za osobine dužine tako i za osobine širine organa cveta). Moguć razlog tome su mikrosredinska variranja koja su imala uticaj na stabilnost razvića cveta *I. pumila*. Vrednost CV(%) inteziteta svetlosti je bila veća u zasenčenom staništu (CV%= 30.12) u odnosu na otvoreno stanište (CV%=8.48). Homogenost svetlosnih uslova u otvorenom staništu je bila veća u odnosu na zasenčeno. To može biti razlog zasto stabilnost razvića između cvetova na otvorenom staništu manje varira u odnosu na zatvoreno, za pomenute osobine.

Slični odnosi veličina radijalne asimetrije osobina cvetnih organa su dobijeni i u zasenčenom staništu. Najveća vrednost dobijena je za osobine radijalne asimetrije dužine standarda ( $RA_{SL}$ ), potom dužine fola ( $RA_{FL}$ ), i najmanja za osobinu dužina antere ( $RA_{AL}$ ). Koeficijent varijacije (CV%) je bio približno iste za veličine radijalnu asimetriju osobina

cvetnih organa, s tim što su osobine dužine cvetnih organa pokazale veće individualno variranje u odnosu na osobine širina cvetnih organa (dužine: 74.67 vs. širine: 62.40).

Zabeležen je trend da radijalna asimetrija osobina dužina cvetnih organa pokazuju veće vrednosti u zasenčenom staništu nego na otvorenom, za razliku od radijalne asimetrije osobina širine cvetnih organa koje su bile veće na otvorenom staništu (osim za radijalnu asimetriju širine fola  $RA_{FW}$ ). Na osnovu hipoteze da je nestabilnosti razvića veća u stresnijem sredinskom okruženju, za osobine radijalne asimetrije dužina cvetnih organa se može reći da je stresnije zasenčeno stanište, tj. da nizak intenzitet svetlosti povećava nestabilnost razvića ovog tipa osobina. Suprotno, osobine radijalne asimetrije širine cvetnih organa pokazuju nestabilnije razviće na otvorenom staništu.

Ako uporedimo radijalnu asimetriju osobina cvetnih organa na osnovu njihove funkcije, najveću nestabilnost razvića na otvorenom staništu pokazuju osobine koje imaju funkciju privlačenja insekata, fol i standard ( $RA_{FL+FW+SL+SW}:0.71$ ) u odnosu na osobine tučka ( $RA_{STL+STW}:0.50$ ) i prašnika ( $RA_{AL+FIL}:0.41$ ). CV(%) RA je imao veće vrednosti za osobine prašnika ( $CV\%_{AL+FIL}=78.66$ ), nego za fol, standard ( $CV\%_{FL+FW+SL+SW}=63.89$ ) ili tučak ( $CV\%_{STL+STW}=60.01$ ) (Tabela 2).

Zasenčeno stanište je pokazalo isti obrzac stabilnosti razvića osobina cveta, u odnosu na njihovu funkciju. Veću nestabilnost su pokazale osobine atraktivnosti, fol i standard ( $RA_{FL+FW+SL+SW}:0.78$ ) u odnosu na tučak ( $RA_{STL+STW}: 0.50$ ) i prašnik ( $RA_{AL+FIL}:0.51$ ). Koeficijent varijacije je bio veći za tučak ( $CV\%_{STL+STW}=71.33$ ) u odnosu na prašnik ( $CV\%_{AL+FIL}=68.06$ ) i osobine atraktivnosti ( $CV\%_{FL+FW+SL+SW}=67.14$ ). Prosečne vrednosti radijalne asimetrije osobina atraktivnosti i prašnika su bile veće na otvorenom u odnosu na zasenčeno stanište (osobine atraktivnosti -  $RA_{FL+FW+SL+SW}: 0.71$  vs.  $0.78$ , respektivno; osobine prašnika -  $RA_{AL+FIL}:0.41$  vs.  $0.51$ , respektivno). Radijalna asimetrija osobina tučka nije pokazala razliku između staništa.

**Razlike između populacija u okviru staništa**

U **Tabeli 3** su prikazane vrednosti radijalne asimetrije osobina cveta za populacije D-A, D-B i D-C poreklom sa otvorenog staništa. Populacije se nisu međusobno statistički značajno razlikovale u prosečnim vrednostima radijalne asimetrije osobina cvetnih organa ( $RA_{FL+FW+SL+SW+STL+STW+AL+FIL}$ : D-A:0.589 vs. D-B:0.586 vs. D-C:0.576). Osobine su se međusobno razlikovale u okviru populacija, i obrazac stabilnosti razvića je bio sličan za sve populacije. Najstabilnije razviće, tj. najnižu vrednost indeksa radijalne asimetrije je pokazala osobina dužine antere ( $RA_{AL}$ ) u sve tri populacije, a istovremeno je ova osobina imala i najveći CV(%) (osim za D-B, kod koje je  $RA_{SL}$  imala najveću vrednost). Najveću vrednost radijalne asimetrije su imale osobine dužina standarda ( $RA_{SL}$ ) i širina standarda ( $RA_{SW}$ ) dok se CV(%) za RA osobine cveta razlikovao od populacije do populacije. Vrednosti indeksa radijalne asimetrije dužina cvetnih organa su bile veće u odnosu širine (osim za  $RA_{FL}$  i  $RA_{FW}$ , za populaciju D-B, odnosno  $RA_{SL}$  i  $RA_{SW}$ , za populaciju D-C). Osobine atraktivnosti (fol i standard) su u sve tri populacije imale veće vrednosti radijalne asimetrije u odnosu na osobine tučka i prašnika (D-A: 0.73 vs. 0.49 vs. 0.41, respektivno; D-B: 0.71 vs. 0.48 vs. 0.46, respektivno; D-C: 0.70 vs. 0.53 vs. 0.38, respektivno).

Na zasađenim staništima *L.pumila* analizirane su tri populacije: bagrem (W-RP), beli bor (W-PS) i crni bor (W-PN) (**Tabela 4**). Vrednosti radijalne asimetrije osam osobina cvetnih organa ( $RA_{FL+FW+SL+SW+STL+STW+AL+FIL}$ : W-RP: 0.583 vs. W-PS: 0.720 vs. W-PN: 0.613) su bile statistički značajno različite između populacija (**Tabela 4**). Isti obrazac stabilnosti razvića je zabeležen i kod populacija sa otvorenog staništa. Osobina dužine antere ( $RA_{AL}$ ) imala je najstabilnije razviće, odnosno najmanju vrednost indeksa radijalne asimetrije. S druge strane, najveći stepen vrednost radijalne asimetrije je pokazala osobina dužina standarda,  $RA_{SL}$  (osim za populaciju W-RP, gde je najveću vrednost imala dužina fola  $RA_{FL}$ ). Vrednosti indeksa radijalne asimetrije za dužine cvetnih organa su bile veće od odgovarajućih vrednosti radijalne asimetrije za širine (osim za standard u W-RP i tučak u

W-PS). Nisu uočene razlike između indeksa vrednosti radijalne asimetrije za osobine tučka između populacija ( $RA_{STL+STW}:W-RP: 0.49$  vs.  $W-PS: 0.49$  vs.  $W-PN: 0.51$ ). Osobine atraktivnosti (fol i standard) su imale manje stabilno razviće, tj. veću vrednost indeksa radijalne asimetrije, u odnosu na prašnik, u sve tri šumske populacije ( $W-RP: RA_{FL+FW}: 0.65$  vs.  $RA_{SL+SW}: 0.54$ ;  $W-PS: RA_{FL+FW}: 0.88$  vs.  $RA_{SL+SW}: 0.62$ ;  $W-PN: RA_{FL+FW}: 0.77$  vs.  $RA_{SL+SW}: 0.41$ ). Variranje u individualnim vrednostima radijalne asimetrije osobina cvetnih organa, (između cvetova) u okviru populacije, (CV%), nije imalo pravilnost, i bilo je specifično za svaku od populacija poreklom sa zasenčenog staništa.

#### 4.1.2. Kompozitni indeksi

##### *Razlike između staništa*

Stabilnost razvića osobina cvetnih organa *I.pumila* je kvantifikovana sledećim kompozitnim indeksima radijalne asimetrije: CRA1T, CRA1L i CRA1W, kao i CRA2T, CRA2L i CRA2W (**Tabela 5**). Vrednosti CRA1T i CRA1L su bile veće u zasenčenom staništu, ali neznačajno na osnovu *t*-testu ( $P_{t-test} > 0.05$ , **Tabela 5**). Variranje kompozitnih indeksa radijalne asimetrije između cvetova, mereno CV(%) je bilo najveće za CRA1L. Poređenjem CV(%) između staništa *F*-testom, su dobijene značajne razlike za dva kompozitna indeksa CRA1L i CRA1W ( $P_{CV} = 0.025$ , **Tabela 5**).

Značajna razlika između staništa (otvorenog i zasenčenog) dobijena je za CRA2T i CRA2L ( $P_{t-test} = 0.0148$ ;  $P_{t-test} = 0.0019$ , respektivno, **Tabela 5**). Za indeks CRA2W, CV(%) je bio veći u zasenčenom staništu u odnosu na otvoreno, sa graničnom vrednošću statističke značajnosti ( $P_{CV}=0.05$ , **Tabela 5**).

##### *Razlike unutar staništa*

Na osnovu pregleda srednjih vrednosti kompozitnih indeksa CRA1 i CRA2 za populacije u okviru svakog od prirodnih staništa različitog svetlosnog intenziteta uočena je sledeća pravilnost: populacija D-C sa otvorenog staništa je imala najveću vrednost

kompozitnih indeksa za osobine širine cvetnih organa, CRA1W i CRA2W, u odnosu na druge dve populacije. Suprotno tome, ista populacija D-C imala je manje vrednosti kompozitnih indeksa CRA1T i CRA2T, kao i CRA1L i CRA2L. Najveći CV(%) CRA su imale populacije D-B i D-C za kompozitne indekse RA osobina dužina cvetnih organa, dok je u populaciji D-A najveći CV(%) bio za kompozitne indekse radijalne asimetrije osobina širina, CRA1W i CRA2W. Najmanje individualno variranje kompozitnih indeksa radijalne asimetrije cvetova, mereno (CV%) je imala populacija D-A u odnosu na druge dve populacije (**Tabela 6**).

Vrednosti kompozitnih indeksa radijalne asimetrije su bile veće za populaciju W-PS poreklom iz sastojine belog bora, u odnosu na druge dve populacije W-RP i W-PN. Variranje kompozitnih indeksa radijalne asimetrije između pojedinačnih cvetova CV(%) je bio najveće za populaciju W-PN u odnosu na druge dve populacije, osim za CRA1L, koji je bio najveći za populaciju W-PS (**Tabela 7**).

#### 4.1.2. FLUKTUIRAJUĆA ASIMETRIJA

##### 4.1.2.1. Jednokomponentni indeksi

Procena stabilnosti razvića osobina cvetnih organa je vršena jednokomponentnim indeksima fluktuirajuće asimetrije FA1, FA8a, FA10b i višekomponentnim indeksom FA17. Veličina uzorka, veličina osobine  $(R+L)/2$ , prosečne vrednosti indeksa FA1 i FA8a i njihovih standardnih grešaka (SE), kao i vrednosti grešaka merenja ME1, ME3 i ME5 su date u **Tabeli 8**, za svaku osobinu i populaciju u okviru oba staništa (otvorenog i zasenčenog). Najveću vrednost FA1 indeksa je imala osobina širine standarda (SW) u oba staništa, s tim što je otvoreno stanište imalo veću prosečnu vrednost FA1 od zasenčenog (otvoreno<sub>(D-A)+(D-B)+(D-C)</sub>: 0.252 vs. zasenčeno<sub>(W-RP)+(W-PS)+(W-PN)</sub>: 0.209). Osobina širina tučka (STW) je imala manju prosečnu vrednost indeksa FA1 u zasenčenom staništu u odnosu na otvoreno stanište (otvoreno<sub>(D-A)+(D-B)+(D-C)</sub>:0.213 vs. zasenčeno<sub>(W-RP)+(W-PS)+(W-</sub>



PN):0.194). Indeks FA1 između populacija za svaku od osobina je bio specifičan, te se nije mogao uočiti nikakav trend. Fluktuirajuća asimetrija osobine širine tučka (STW), kvantifikovana indeksom FA8a, je bila skoro duplo veća u odnosu na druge dve osobine, u oba staništa. Opseg prosečne razlike između ponovljenih merenja (ME1) je bio nešto širi za otvoreno (0.014 - 0.017 mm) u odnosu na zasenčeno (0.012 - 0.015 mm) stanište. Isti trend je uočen i za ME3 koji je varirao od 0.22-0.83 % za otvoreno i 0.05-0.83% za zasenčeno stanište. ME5 je imala visoke vrednosti za sve osobine u oba staništa (otvoreno: od 0.984 do 0.996 vs. zasenčeno: od 0.984 do 0.993).

Prosečne vrednosti indeksa FA10b za tri osobine cveta su prikazane na **Histogramu 1**. Prosečne vrednosti FA10b indeksa (uključuje vrednosti FA10b indeksa za sve tri osobine FW, SW i STW) su bile veće za populacije poreklom iz staništa visokog svetlosnog intenziteta u odnosu na populacije poreklom iz zasenčenog staništa (0.034 vs. 0.028, respektivno). Na osnovu F-testa, verovatnoća značajnosti razlika je za sva poređenja između populacija poreklom sa otvorenog (D-A i D-B, D-A i D-C, D-B D-C ) i poreklom sa zasenčenog staništa (W-RP i W-PS, W-RP i W-PN, W-PS i W-PN) bila  $P > 0.08$ , za svaki od indeksa FA10b osobina cvetnih organa FW, SW i STW. Vrednost FA10b indeksa je bila veća za osobinu STW u oba staništa u odnosu na FW i SW (otvoreno: 0.047 vs. 0.0256 vs. 0.0283, respektivno; zasenčeno: 0.041 vs. 0.024 vs. 0.020, respektivno) (**Histogram 1**). Značajne razlike su dobijene između osobina u okviru svake od populacija. Stabilnost razvića merena FA10b indeksom se razlikovala značajno za osobinu FW u odnosu na STW za populacije: (otvoreno stanište: D-A:  $F_{45,45} = 1.72$ ,  $P = 0.0361$ ; D-C:  $F_{69,69} = 2.11$ ,  $P = 0.0116$ ); (zasenčeno stanište. W-PN:  $F_{34,34} = 2.07$ ,  $P = 0.0188$ ). Vrednosti indeksa se nisu statistički značajno razlikovale za indeks FA10b za osobine FW i SW ( $P > 0.05$ ) ni za jednu od populacija poreklom sa oba staništa (otvorenog i zasenčenog). Indeks FA10b se značajno razlikovao između osobina SW i STW za sledeće populacije: (otvoreno

stanište: D-B:  $F_{39,39} = 1.93$ ,  $P = 0.0219$ ; D-C:  $F_{69,69} = 1.67$ ,  $P = 0.0174$ ); (zasenčeno stanište: W-PS:  $F_{26,26} = 2.02$ ,  $P = 0.0396$ ; W-PN:  $F_{34,34} = 2.33$ ,  $P = 0.0079$ ).

#### 4.1.2.2. Kompozitni indeksi

Srednje vrednosti višekomponentnog indeksa FA17 i standardne greške za šest populacija *I. pumila* poreklom iz staništa različitog svetlosnog intenziteta (otvorenog i zasenčenog) su prikazane na **Histogramu 2**. Staništa su se statistički značajno razlikovala u stabilnosti razvića procenjivanoj višekomponentnim indeksom FA17: značajno veće vrednosti su dobijene za otvoreno stanište u odnosu na zasenčeno ( $F_{156,86} = 1.63$ ,  $P = 0.007$ ).

U **Tabeli 9** su prikazane srednje vrednosti kompozitnih indeksa fluktuirajuće asimetrije (CFA), i njihove greške (SE). Kompozitni indeksi fluktuirajuće asimetrije (CFA1 i CFA2) su imali veće vrednosti na otvorenom u odnosu na zasenčeno stanište, ali te razlike nisu bile statistički neznačajne (CFA1: 0.673 vs. 0.610, respektivno;  $t_s = 1.50$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0.2075$ ; CFA2: 3.07 vs. 2.79, respektivno;  $t_s = 1.50$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0.238$ ). Nasuprot tome, variranje kompozitnih indeksa fluktuirajuće asimetrije između individua, mereno CV(%), je bilo manje na otvorenom u odnosu na zasenčeno stanište za oba indeksa, ali ne statistički značajno (CV: CFA1: otvoreno: 46.13 vs. zasenčeno: 46.85;  $t_s = -0.14$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0.8964$ ; CFA2: otvoreno: 45.67 vs. zasenčeno: 47.07;  $t_s = -0.83$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0.4509$ ). Najveću vrednost indeks kompozitnih indeksa radijalne asimetrije (CFA1 i CFA2) su imale populacije D-A, poreklom sa otvorenog staništa, i W-PN, poreklom sa zasenčenog staništa (**Tabela 9**).

### 4.1.3. ANALIZA FENOTIPSKU VARIJABILNOSTI RAZLIČITIH TIPOVA ASIMETRIJE OSOBINA CVETA *Iris pumila* U PRIRODNIM POPULACIJAMA

#### *Radijalna asimetrija*

Rezultati mešanog modela analize varijanse radijalne asimetrije osam osobina cveta *I. pumila* na transformisanim vrednostima su prikazane u **Tabeli 10**. Udeo fenotipske varijabilnosti RA uslovljen sredinskim razlikama, je bio značajna samo za osobinu dužina fola ( $RA_{FL}$ ) ( $P = 0.0023$ ). Genetička razlika između srednjih vrednosti RA cveta različitih populacija ugnježđenih u stanište je jedino bila značajna za osobinu dužina antere ( $RA_{AL}$ ) ( $P = 0.0073$ ). Unutar populacija, razlike između genotipova (tj. kolonova) su bile značajne za sve osobine fola i standarda ( $RA_{FL}$ ,  $RA_{FW}$ ,  $RA_{SL}$ ,  $RA_{SW}$ ). Radijalna asimetrija tučka i prašnika bila je slična između klonova ( $P > 0.05$ ).

Kompozitni indeksi radijalne asimetrije (CRA1T i CRA2T: uključena radijalna asimetrija dužine i širine svih cvetnih organa; CRA1L i CRA2L: uključena radijalna asimetrija dužine fola, standarda, tučka, antere i filamenta; CRA1W i CRA2W: uključena radijalna asimetrija širine fola, standarda i tučka) nisu pokazali statistički značajnu razliku u fenotipskom variranju uslovljeno uslovima staništa (**Tabela 11**). Statistički značajan efekat klona dobijen je za kompozitne indekse CRA1T, CRA2T, i CRA1W, CRA2W, što ukazuje na genetičku varijabilnost u stabilnosti razvića cveta *I. pumila* (**Tabela 11**).

#### *Fluktuirajuća asimetrija*

Rezultati mešanog modela četvorofaktorske analize varijanse sa ugnježđenjima za indekse fluktuirajuće asimetrije FA1 i FA8a, kao i trofaktorske analize varijanse za višekomponentni indeks fluktuirajuće asimetrije FA17 su prikazani u **Tabeli 12**. Nijedan od izvora variranja u ovom četvorofaktorskom modelu analize varijanse nije bio statistički značajan za FA1 indeks fluktuirajuće asimetrije. Značajno variranje u nestabilnosti razvića, merenog FA8a indeksom, je dobijeno između osobina cvetnih organa (značajan efekat

osobina  $P = 0.0097$ ). Za isti indeks je dobijen i značajan efekat interakcije klona i osobine ( $P = 0.0213$ ), što znači da dobijene razlike između osobina zavise od klona. Prema rezultatima Scheffe-ovog testa, fluktuirajuća asimetrija širine tučka (STW) se značajno razlikovala u odnosu na fluktuirajuću asimetriju širina fola (FW) i standarda (SW).

Rezultati trofaktorske analize varijanse sa ugnježđenjem za FA17 indeks su pokazali statistički značajan efekat uslova staništa (najverovatnije različitog svetlosnog režima) (staništa:  $P < 0.0146$ ), kao i statistički značajan efekat klona (tj. genotipa) ugnježđenog u populaciju ( $P < 0.0064$ ). Značajan efekat klona ukazuje na postojanje individualnih genetičkih razlika u stabilnost razvića cveta *I.pumila* (**Tabela 12**).

Mešani model trofaktorske analize varijanse za kompozitne indekse fluktuirajuće asimetrije (CFA1 i CFA2) je potvrdio statistički značajnu genetičku razliku između klonova u okviru populacija za svako stanište (CFA1:  $P < 0.0409$ , CFA2:  $P < 0.0329$ ). Drugi izvori variranja nisu bili statistički značajni (**Tabela 13**).

#### ***Razlike u stabilnost razvića individua (pojedinačnih cvetova)***

Razlike između stabilnosti razvića osobina cvetnih organa pojedinačnih cvetova (individualne razlike) testirane su dvofaktorskom analizom varijanse (Levene-ov test, sa individuom i osobinom kao faktorima), za sve populacije u okviru oba staništa (otvorenog i zasenčenog) (**Tabeli 14**). Efekat individue nije bio značajan ni u jednoj populaciji, što ukazuje na nepostojanje varijabilnosti u stabilnosti razvića između cvetova. statistički značajan efekat osobine za sve populacije (osim za D-A i W-RP) ukazuje da fluktuirajuća asimetrija varira između osobina cveta *I.pumila* (**Tabela 14**).

## 4.2. STABILNOST RAZVIĆA OSOBINA CVETA *I. pumila* U EKSPERIMENTALNIM POPULACIJAMA

### 4.2.1. RADIJALNA ASIMETRIJA

#### 4.2.1.1. Jednokomponentni indeksi

##### *Razlike između tretmana visokog i niskog intenziteta svetlosti*

Veličina uzorka (N), srednja vrednost ( $\bar{X}$ ), standardna greška (SE), kao i koeficijent varijacije CV% za radijalnu asimetriju osam osobina cveta *I. pumila* poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa, gajenih u dva tretmana visokog (A) i niskog svetlosnog intenziteta (B), su prikazani u **Tabeli 15**. Takođe su prikazane i statistički značajne razlike između srednjih vrednosti ( $P_{t-test}$ ) i između koeficijenata varijacije ( $P_{CV}$ ), za populacije poreklom sa otvorenog (A) i zasenčenog staništa (B), u tretmannima, visokog i niskog intenziteta svetlosti. U istoj tabeli su nalaze i vrednosti statistički značajnih razlika između srednjih vrednosti ( $P_{t-test}$ ) i koeficijenata varijacije ( $P_{CV}$ ) populacija poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa, u okviru tretmana visokog i niskog intenziteta svetlosti (**Tabela 15C**). Prosek vrednosti indeksa radijalne asimetrije osam osobina cvetnih organa je bio veći u tretmanu niskog intenziteta svetlosti u odnosu na visoki, za populaciju poreklom sa otvorenog staništa ( $RA_{FL+FW+SL+SW+STL+STW+AL+FIL}$ : 0.597 vs. 0.533, respektivno). Variranje vrednosti radijalne asimetrije osobina cvetnih organa između individua je bilo veće na visokom u odnosu na niski intezitet svetlosti ( $CV_{FL+FW+SL+SW+STL+STW+AL+FIL}$ : 57.33 vs. 56.96, respektivno).

U oba svetlosna tretmana radijalna asimetrija dužine antere ( $RA_{AL}$ ) je imala najmanju vrednost u obe populacije (**Tabele 15A i 15B**). Nestabilnije razviće, tj. veću vrednost radijalne asimetrije su imale dužine i širine fola i standarda ( $RA_{FL}$  i  $RA_{SL}$ ) u oba tretmana, u odnosu na osobine tučka i prašnika (visok intezitet svetlosti: osobine fola i standarda:  $RA_{FL+FW+SL+SW}$ : 0.69 vs. tučak:  $RA_{STL+STW}$ : 0.45 vs. prašnik:  $RA_{AL+FIL}$ : 0.32;

nizak intenzitet svetlosti: standard i fol  $RA_{FL+FW+SL+SW}$ : 0.77 vs. tučak:  $RA_{STL+STW}$ : 0.49 vs. prašnik:  $RA_{AL+FIL}$ : 0.38). Pod visokim intenzitetom svetlosti vrednosti indeksa radijalne asimetrije dužine fola i standarda su bile niže u odnosu na njihove širine, osim za dužinu i širinu tučka ( $RA_{STL}$  = 0.48 vs.  $RA_{STW}$  = 0.41, respektivno). Obrnut trend je uočen za niski intenzitet svetlosti. Osobine dužine i širine fola, standarda i tučka imale su niže vrednosti na visokom u odnosu na niski tretman (radijalna asimetrija osobina dužina organa cveta:  $RA_{FL+SL+STL}$ : 0.59 vs. 0.69; radijalna asimetrija osobina širina organa cveta:  $RA_{FW+SW+STW}$ : 0.62 vs. 0.65) Variranje osobina radijalne asimetrije između cvetova je bilo ujednačeno između osobina (opseg variranja CV% visok intenzitet svetlosti: od 52.39 do 66.21; nizak intenzitet svetlosti: od 49.87 do 65.93). Radijalna asimetrija četiri od osam osobina organa cveta: dužina fola ( $RA_{FL}$ ), dužina standarda ( $RA_{SL}$ ), širina tučka ( $RA_{STW}$ ) i dužina filameta ( $RA_{FIL}$ ) statistički se značajno razlikovala između tretmana u okviru populacije sa otvorenog staništa sve ( $P_{t-test} < 0.05$ ), odnosno, bila je veća na niskom intenzitetu svetlosti u odnosu na visoki intenzitet svetlosti. Koeficijenti varijacije (CV%) su se statistički značajno razlikovao samo za dve osobine dužina standarda ( $RA_{SL}$ ) i dužina filameta ( $RA_{FIL}$ ) ( $P_{CV} < 0.05$ ).

Radijalna asimetrija osam osobina cveta, u populaciji sa zasenčenog staništa ispoljena u dva svetlosna tretmana ukazuju na sličan obrazac variranja kao i za populaciju sa otvorenog staništa (**Tabela 15B**). Neznatno veća prosečna vrednost svih osam vrednosti radijalne asimetrije osobina cvetnih organa je bila na niskom intenzitetu svetlosti, u odnosu na visoki intenzitet svetlosti, ali statistički neznačajno ( $RA_{FL+FW+SL+SW+STL+STW+AL+FIL}$ : 0.586 vs. 0.571, respektivno). Isti trend je pokazao i CV% radijalne asimetrije osobina cvetnih organa ( $CV_{FL+FW+SL+SW+STL+STW+AL+FIL}$ : 69.14 vs. 61.04, respektivno). Poređenjem radijalne asimetrije osobina cvetnih organa prema njihovoj funkciji, dobijeno je da su osobine atraktivnosti dužine i širine (fola i standarda) imale nestabilnije razviće u oba svetlosna tretmana u odnosu na osobine tučka i prašnika, (visok intenzitet svetlosti: osobine fola i

standarda  $RA_{FL+FW+SL+SW}:0.74$  vs. tučka:  $RA_{STL+STW}:0.41$  vs. prašnika:  $RA_{AL+FIL}: 0.41$ ; nizak intenzitet svetlosti: osobine fola i standarda:  $RA_{FL+FW+SL+SW}: 0.76$  vs. tučka  $RA_{STL+STW}: 0.46$  vs. prašnika:  $RA_{AL+FIL}: 0.38$ ). Variranje radijalne asimetrije osobina cvetnih organa između cvetova za populaciju poreklom sa otvorenog staništa u oba svetlosna tretmana (visokom i niskom) je bila veća za osobine prašnika u odnosu na osobine atraktivnosti i osobine tučka (visok intenzitet svetlosti: prašnik  $CV_{AL+FIL}: 70.44$  vs. osobine atraktivnosti:  $CV_{FL+FW+SL+SW}: 59.72$  vs. tučak:  $CV_{STL+STW}: 54.26$ ; nizak intenzitet svetlosti: prašnik  $CV_{AL+FIL}: 84.68$  vs. osobine atraktivnosti  $CV_{FL+FW+SL+SW}: 65.13$  vs. tučak  $CV_{STL+STW}: 61.47$ ). Vrednosti indeksa radijalne asimetrije dužina cvetnih organa su bile veće u visokom u odnosu na niski intenzitet svetlosti (0.66 vs. 0.63, respektivno), dok su vrednosti radijalne asimetrije širina cvetnih organa imale obrnut trend (visok: 0.60 vs. nizak: 0.68). Sve vrednosti radijalne asimetrije osobina dužine cvetnih organa, u odnosu na njihove širine su bile veće u oba tretmana, osim za standard i tučak pod niskim intenzitetom svetlosti.

#### ***Razlike između populacija u okviru svetlosnih tretmana***

Na visokom intenzitetu svetlosti, značajna razlika između srednjih vrednosti  $RA$  populacija je dobijena za osobine dužina standarda  $RA_{SL}$  i filameta  $RA_{FIL}$  ( $P_{t-test}$  0.0164 vs. 0.0253, respektivno) stim što su veće vrednosti dobijene za populaciju poreklom sa zasenčenog staništa. Koeficijent varijacije  $CV(\%)$  za radijalnu asimetriju dužine standarda ( $P_{CV} = 0.0374$ ) je bio statistički značajano veći za populaciju poreklom sa zasenčenog staništa u odnosu na otvoreno stanište (**Tabela 15C**).

Na niskom intenzitetu svetlosti radijalna asimetrija dužine antere ( $RA_{AL}$ ) je statistički značajno veća za populaciju sa zasenčenog staništa, u odnosu na populaciju sa otvorenog staništa ( $P_{t-test}$  0.0122). Populacija poreklom sa zasenčenog staništa je imala statistički značajno veću vrednost koeficijenta varijacije ( $P_{CV}$  0.0141 vs. 0.0293,

respektivno), za vrednosti indeksa radijalne asimetrije dužine standarda i dužine tučka u odnosu na populaciju poreklom sa otvorenog staništa (**Tabela 15C**).

#### 4.2.1.2. Kompozitni indeksi

Kompozitni indeksi radijalne asimetrije CRA1 i CRA2 su prikazani u **Tabeli 16**. Kompozitni indeksi radijalne asimetrije ukupnih i dužinskih osobina cvetnih organa (CRA1T, CRA1L, CRA2T, CRA2L) poreklom sa otvorenog staništa imaju statistički značajno veće vrednosti pod niskom intenzitetu svetlosti (**Tabela 16A**). Kompozitni indeksi radijalne asimetrije osobina širina cvetnih organa se nisu statistički značajno razlikovali između svetlosnih tretmana (**Tabela 16A**). Variranje indeksa radijalne asimetrije, CV(%), je bilo veće za kompozitne indekse radijalne asimetrije osobina širina cvetnih organa u odnosu na njihove dužine u oba tretmana različitog svetlosnog inteziteta, ali uočena razlika između tretmana nije bila statistički značajna (**Tabela 16A**).

Populacija poreklom iz zasenčenog staništa je imala manje prosečne vrednosti kompozitnih indeksa radijalne asimetrije CRA1T, CRA1W, CRA2T i CRA2W, u tretmanu visokog u odnosu na tretman sa niskim svetlosnim intezitetom, dok su prosečne vrednosti kompozitnih indeksa radijalne asimetrije osobina dužina cvetnih organa CRA1L i CRA2L imale manje vrednosti u tretmanu niskog u odnosu na tretman visokog svetlosnog intenziteta (**Tabela 16B**). Statistički značajno veća vrednost kompozitnog indeksa radijalne asimetrije osobina širina cvetnih organa CRA2W, je bila u tretmanu niskog intenziteta svetlosti u odnosu na visok. Značajno variranje indeksa radijalne asimetrije između individua, mereno CV%, je dobijeno za kompozitne indekse radijalne asimetrije svih osobina (CRA2T) i osobina dužina cvetnih organa (CRA1L i CRA2L) (**Tabela 16B**).

Cvetovi irisa poreklom sa otvorenog staništa, koji su tokom svog razvića bili izloženi visokom intenzitetu svetlosti, imali su veće vrednosti kompozitnih indeksa radijalne asimetrije osobina dužina cvetnih organa (CRA1L, CRA2L) u odnosu na cvetove



poreklom sa zasenčenog staništa. Na niskom svetlosnom intenzitetu populacije iz alternativnih prirodnih staništa se nisu razlikovale u stabilnosti razvića cveta, kvantifikovanoj kompozitnim indeksima radijalne asimetrije. Koeficijenti varijacije (CV%) CRA su bili statistički značajno veći za cvetove poreklom sa zasenčenog stanšta u odnosu na otvoreno stanište za kompozitne indekse radijalne asimetrije svih osobina cveta (CRA1T i CRA2T), kao i za kompozitne indekse osobina dužina cveta (CRA1L i CRA2L). (Tabela 16B).

#### 4.2.2. FLUKTUIRAJUĆA ASIMETRIJA

##### 4.2.2.1. Jednokomponentni indeksi

Veličina uzorka i vrednosti indeksa FA1 i FA8, kao i njihove standardne greške (SE), i greške merenja ME1, ME3 i ME4 su date u **Tabeli 17**, za svaku osobinu i populaciju, u dva tretmana visokog i niskog svetlosnog intenziteta. Vrednost indeksa FA1 je bio najveći za širinu standarda (SW) u oba svetlosna tretmana za obe populacije (poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa). Ove vrednosti su imale isti trend i bile su veće u niskom intenzitetu svetlosti u odnosu na visoki intenzitet svetlosti (otvoreno stanište visok: 0.330 vs. nizak: 0.333; zasenčeno stanište visok: 0.330 vs. nizak: 0.382). Isti obrazac je dobijen i za vrednost fluktuirajuće asimetrije širine fola FW, za obe populacije, i osobinu STW za populaciju poreklom sa zasenčenog staništa. Vrednosti fluktuirajuće asimetrije za osobinu STW za populaciju poreklom sa otvorenog staništa je bila manja u niskom, u odnosu na visoki intezitet svetlosti.

Najmanju vrednost FA8a indeksa, u obe populacije i u oba svetlosna tretmana, je imala širina standarda (SW), osim u populaciji sa zasenčenog staništa na visokom intenzitetu svetlosti (**Tabela 17**).

Opseg prosečne razlike između ponovljenih merenja (ME1) je bio sličan u populaciji poreklom sa u zasenčenog (0.0055 to 0.0109 mm) u odnosu na populaciju sa

otvorenog staništa (0.0050 to 0.0113 mm) u oba svetlosna tretmana (**Tabela 17**). Opseg variranja ME3 je bio veći u populaciji poreklom sa zasenčenog staništa (1.20-8.07%) u odnosu na populaciju sa otvorenog (1.87 -5.59%). Vrednosti ME5 su bile visoke za sve osobine u obe populacije (**Tabela 17**). Dobijeni rezultati, kao što su visoka ponovljivost i mala greška merenja, jasno ukazuju da su dobijeni indeksi FA realna mera nestabilnosti razvića cveta *I. pumila* u eksperimentalnim populacijama, izloženm delovanju različitih inteziteta svetlosti.

Vrednosti indeksa FA10b za populacije poreklom sa alternativnih svetlosnih staništa ispoljenih u dva svetlosna tretmana su prikazane na **Histogramu 3**, posebno za svaku od analiziranih osobina FW, SW i STW. U oba tretmana cvetovi irisa su imali veće vrednosti indeksa FA10b osobine FW u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta, za obe populacije poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa. Za druge dve osobine, SW i STW, populacije su imale suprotan trend vrednosti indeksa između tretmana. Za populaciju poreklom sa otvorenog staništa veće vrednosti indeksa FA10b su bile u tretmanu visokog svetlosnog inteziteta u odnosu na tretman niskog svetlosnog inteziteta, za obe osobine, SW i STW. Za populaciju poreklom sa zasenčenog staništa vrednosti indeksa FA10b su bile veće u tretmanu niskog svetlosnog inteziteta u odnosu na tretman visokog inteziteta svetlosti, za obe osobine (**Histogram 3**).

#### 4.2.2.2. Kompozitni indeksi

Srednje vrednosti višekomponentnog FA17 indeksa osobina cveta *I. pumila*, i standardne greške, za dve populacije poreklom iz alternativnih svetlosnih staništa u tretmanima različitog svetlosnog intenziteta, su prikazane na **Histogramu 4**. Vrednosti višekomponentnog indeksa FA17 za populaciju poreklom sa otvorenog staništa su bile niže u tretmanu niskog inteziteta svetlosti, u odnosu na visoki intezitet svetlosti (visok: 0.0400 vs. nizak: 0.0373, respektivno). Veće vrednosti višekomponentnog indeksa FA17 su bile u

tretmanu visokog inteziteta svetlosti u odnosu na niski intezitet svetlosti (visok: 0.0323 vs. nizak: 0.0426, statistički značajno  $P=0.0023$ ) za populaciju poreklom iz zasenčenog staništa. Populacije su se u tretmanu visokog inteziteta svetlosti statistički značajno razlikovale u vrednosti višekomponentnog indeksa FA17 ( $P=0.0110$ ). Statistička značajnost je bila marginalno signifikantna između populacija poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa u tretmanu niskog inteziteta svetlosti ( $P = 0.0571$ ).

Kompozitni indeks fluktuirajuće asimetrije CFA1 je imao značajno veće vrednosti pod niskim odnosu na visoki intenzitet svetlosti (visok: 15.25 vs. nizak: 16.03;  $P_{t\text{-test}}=0.0031$ ), za populaciju sa otvorenog staništa. Isti obrazac je zabeležen i za populaciju poreklom iz zasenčenog staništa samo za indeks CFA2 (visok: 2.60 vs. nizak: 3.51;  $P_{t\text{-test}}=0.0012$ ) (**Tabela 18A**). U tretmanu visokog intenziteta svetlosti, populacije su se značajno razlikovale u prosečnim vrednostima kompozitnog indeksa CFA1 (otvoreno: 15.25 vs. zasenčeno: 16.34;  $P_{t\text{-test}}=0.0005$ ), a u niskom, za prosečne vrednosti kompozitnog indeksa CFA2 (otvoreno: 2.94 vs. zasenčeno: 3.51;  $P_{t\text{-test}}=0.0210$ ) (**Tabela 18A**). Nisu dobijene značajne razlike u individualnom variranju kompozitnih indeksa fluktuirajuće asimetrije (tj. CV%) između populacija sa alternativnih svetlosnih staništa, bilo u okviru tretmana visokog ili niskog inteziteta svetlosti (**Tabela 18B**).

#### 4.2.3. ANALIZA FENOTIPSKE VARIJABILNOSTI RAZLIČITIH TIPOVA ASIMETRIJE OSOBINA CVETA *IRIS PUMILA* U EKSPERIMENTALNIM POPULACIJAMA

##### **Radijalna asimetrija**

U **Tabeli 19** prikazani su rezultati mešanog modela analize varijanse radijalne asimetrije za svaku od osam osobina cveta *I. pumila*. Udeo fenotipske varijabilnosti, RA uslovljen sredinskim razlikama (svetlosni tretman) je bio statistički značajan samo za dve osobine dužinu fola RA<sub>FL</sub> ( $P = 0.0049$ ) i širinu standarda RA<sub>STW</sub> ( $P = 0.0026$ ). Genetička razlika u srednjoj vrednosti RA između populacija je jedino bila statistički značajna za

osobinu dužinu tučka  $RA_{STL}$  ( $P = 0.0258$ ). Statistički značajan efekat familije uočen je za radijalnu asimetriju dužine standarda ( $RA_{SL}$   $P=0.0154$ ). Za istu osobinu je bila značajna interakcija između tretmana i populacije ( $P=0.0178$ ), što ukazuje da ispoljavanje genetičkih razlika između populacija u nestabilnosti razvića dužine standarda zavisi od inteziteta ambijentalne svetlosti.

Veličina kompozitnih indeksa radijalne asimetrije,  $CRA1T$ ,  $CRA1L$ ,  $CRA1W$ ,  $CRA2T$ ,  $CRA2L$ ,  $CRA2W$  je statistički značajno zavisila od svetlosnog tretmana, što su potvrdili rezultati faktorske ANOVA-e (**Tabela 20**). Statistički značajna interakcija između familije i tretmana za indekse  $CRA2T$  i  $CRA2L$  ukazuje da stabilnost razvića pojedinačnih elemenata istog cvetnog organa, posebno u pogledu dužine, zavisi od svetlosnog režima pod kojim se proces razvića cveta odvija (**Tabela 20**).

### ***Fluktuirajuća asimetrija***

Rezultati mešanog modela četvorofaktorske analize varijanse za indekse fluktuirajuće asimetrije  $FA1$  i  $FA8a$ , kao i trofaktorske analize varijanse za višekomponentni indeks fluktuirajuće asimetrije  $FA17$ , su prikazani u **Tabeli 21**. Četvorofaktorskom ANOVA-om utvrđen je statistički značajan efekat osobina za  $FA1$  ( $P = 0.0123$ ), i  $FA8a$  indeks fluktuirajuće asimetrije ( $P = 0.0449$ ), kao mere nestabilnosti razvića osobina cveta *I. pumila*. Prema rezultatima Scheffe-ovog testa prosečne vrednosti  $FA1$  i  $FA8a$  za širinu tučka  $STW$  su bile statistički značajno niže u odnosu na širinu fola i standarda ( $FW$  i  $SW$ ) Rezultati trofaktorske analize varijanse za višekomponentni indeks fluktuirajuće asimetrije  $FA17$  ukazuju jedino na statistički značajan efekat interakcije između populacije i tretmana ( $P < 0.0024$ ), što je takođe utvrđeno za oba jednokomponentna indeksa,  $FA1$  ( $P < 0.0133$ ) i  $FA8a$  ( $P < 0.0023$ ).

Mešanim modelom analize varijanse za kompozitne indekse fluktuirajuće asimetrije  $CFA1$  i  $CFA2$  (**Tabela 22**) je utvrđen značajan efekat svetlosnog tretmana samo za  $CFA2$  ( $P = 0.0101$ ). Iako se populacije poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa nisu statistički

razlikovale u pogledu prosečne veličine radijalne asimetrije procenjene korišćenjem ova dva kompozitna indeksa, rezultati četvorofaktorske ANOVA-e su ukazali na statistički značajne razlike između familija za svaki od primenjenih kompozitnih indeksa radijalne asimetrije (CRA1:  $P = 0.0001$ , CRA2:  $P = 0.0125$ ). Interakcija između tretmana i populacije je bila statistički značajna za CRA2 ( $P = 0.0029$ , **Tabela 22**), što ukazuje na značajne genetičke razlike između populacija u osetljivosti stabilnosti razvića na sredinske uslove.

### ***Razlike u stabilnost razvića individua (pojedinačnih cvetova)***

Razlike u stabilnosti razvića pojedinačnih cvetova, kao i razlike između stabilnosti razvića osobina cvetnih organa, testirane su korišćenjem dvofaktorske analize varijanse (Levene-ov test), sa individuum (pojedinačni cvet) i osobinom kao faktorima, za dve populacije poreklom iz alternativnih staništa, u svakom od dva svetlosna tretmana, na vrednostima apsolutne razlike ln-transformisanih vrednosti desne i leve strane ( $|\ln R - \ln L|$ ) tri cvetna organa (**Tabela 23**). Efekat individue nije bio statistički značajan ni za jednu populaciju, niti tretman, što ukazuje na sličan nivo stabilnosti razvića između pojedinačnih cvetova *I. pumila*. Statistički značajan efekat osobine utvrđen u oba svetlosna tretmana ukazuje da fluktuirajuća asimetrija varira između osobina, ali samo za populaciju poreklom sa otvorenog staništa. Nasuprot tome, u obe populacije i u oba svetlosna tretmana, razlike u FA između osobina cvetnih organa zavisile su od cveta na kome je vršeno merenje (statistički značajna interakcija između individue i osobine) (**Tabela 23**).

### 4.3. MORFOLOŠKA VARIJABILNOST OSOBINA CVETA *I. PUMILA*

#### 4.3.1. ANALIZA POPULACIJA U PRIRODNIM STANIŠTIMA

##### *Razlike između staništa*

Srednje vrednosti ( $\bar{X}$ ), standardna greška (SE), koeficijent varijacije (CV%) kao i veličina uzorka (N), za osam morfoloških osobina cvetnih organa i broj semenih zametaka kod jedinki *I. pumila*, poreklom iz staništa različitog svetlosnog intenziteta, otvorenog i zasenčenog, prikazane su u **Tabeli 24**. Sve prosečne vrednosti osobina cveta, osim dužine tučka (STL), su bile veće u zasenčenom staništu u odnosu na otvoreno, što je potvrđeno korišćenjem *t*-testa ( $P_{t\text{-test}} < 0.01$ ). Vrednosti CV(%) morfoloških osobina cveta su bile statistički značajne za širina standarda (SW) i dužina tučka (STL), u populaciji sa zasenčenog, u poređenju sa otvorenim staništem. Prosečan broj semenih zametaka se nije razlikovao između staništa, kao ni u CV(%) ( $P_{t\text{-test}}$ , i  $P_{CV} > 0.05$ ).

Rezultati mešanog modela analize varijanse za osam morfoloških osobina cveta i broj semenih zametaka kod jedinki *I. pumila*, poreklom sa dva staništa različitog svetlosnog intenziteta, su prikazani u **Tabeli 25**. Udeo fenotipske varijanse uslovljene sredinskim razlikama (efekat staništa) je bio statistički značajan za širinu standarda (SW), širinu tučka (STW) i dužinu antere (AL). Genetičke razlike između populacija u srednjim vrednostima osobina cveta su bile statistički značajne za širinu fola (FW) i dužine tučka (STL). Statistički značajne genetičke razlike između pojedinačnih klonova konstatovane su za sve osobine cveta (**Tabela 25**).

##### *Razlike između populacija unutar staništa*

Populacije u okviru otvorenog staništa se imale slične prosečne vrednosti cvetnih organa osim populacije D-B, koja je imala nešto veću prosečnu vrednost širine fola (**Tabela 26**). Prosečan broj semenih zametaka varirao je između populacija, pri čemu su koeficijenti varijacije CV(%) bili manji za dužine cvetnih organa u odnosu na širine, iako su njihove

pojedinačne vrednosti bile specifične kako za osobinu, tako i za populaciju (**Tabela 26**). Populacija D-C je imala manji broj semenih zametaka u odnosu na druge dve populacije (**Tabela 26**).

Zasenčeno stanište je imalo nešto varijabilnije populacije u pogledu prosečnih vrednosti morfoloških osobina cvetnih organa (**Tabela 27**). Populacija W-RP je imala najniže prosečne vrednosti svih morfoloških osobina cveta u odnosu na druge dve populacije, W-PS i W-PN. Najviše prosečne vrednosti morfoloških osobina cvetnih organa uočene su u populaciji iz sastojine belog bora (W-PS). Veće razlike su bile ispoljene za osobine dužine cvetnih organa u odnosu na osobine širine cvetnih ograna. I u ovom staništu CV(%) je bio takođe manji za dužine cvetnih organa u odnosu na širine (**Tabela 27**).

#### 4.3.2. ANALIZA EKSPERIMENTALNIH POPULACIJA U RAZLIČITIM SVETLOSNI

##### TRETMANIMA

##### *Razlike između tretmana*

Prosečne vrednosti morfoloških osobina cveta kod jedinki *I. pumila* iz populacija poreklom sa otvorenog staništa su bile statistički značajno veće u niskom svetlosnom tretmanu u odnosu na visoki, osim za dužinu i širinu tučka (STL i STW) koje se nisu razlikovale između tretmana ( $P_{t-test} > 0.05$ , **Tabela 28**). Vrednosti CV(%) su bile veće na niskom svetlosnom intenzitetu nego na visokom za osobine širine tučka (STW), dužina antere (AL) i dužina filamenta (FIL) ( $P_{CV} < 0.05$ ). Prosečan broj semenih zametaka je bio niži u tretmanu sa smanjenim svetlosnim intezitetom u odnosu na tretman sa punim intezitetom svetlosti (90.67 vs. 93.68, respektivno). Ova osobina je imala i najveći koeficijent varijacije u odnosu na morfološke osobine cveta, čija je vrednost bila statistički značajno veća u tretmanu sa visokim, u poređenju sa niskim intezitetom svetlosti ( $P_{CV} = 0.0038$ )(**Tabela 28A**).

Populacija poreklom sa zasenčenog staništa je ispoljavala sličan obrazac variranja morfoloških osobina u odnosu na količinu ambijentalne svetlosti (**Tabela 28B**). Prosečne vrednosti osobina organa cveta su bile veće u niskom nego u visokom svetlosnom tretmanu, osim za širinu tučka (STW), čija se prosečna vrednost nije razlikovala između svetlosnih tretmana. Statistički značajne razlike između tretmana utvrđene su za prosečne vrednosti osobina dužine tučka (STL) i antere (AL) ( $P_{t\text{-test}} < 0.05$ ). Iako su vrednosti CV(%) bile veće na niskom svetlosnom intenzitetu u odnosu na visoki, statistički značajna razlika je potvrđena samo za osobinu širine tučka STW ( $P_{CV} = 0.0004$ ). Razlika između prosečnog broja semenih zametaka nije bila statistički značajna između svetlosnih tretmana (92.63 vs. 88.9;  $P_{t\text{-test}} > 0.05$ ), kao i vrednosti CV(%) ovih osobina (**Tabela 28B**).

***Razlike između populacija u okviru tretmana***

Prosečne vrednosti morfoloških osobina cveta su u svakom od svetlosnih tretmana bile veće za populaciju poreklom sa zasenčenog staništa u odnosu na populaciju poreklom sa otvorenog staništa (Tabela 28A i B). U okviru tretmana, populacije su se statistički značajno razlikovale za veći broj osobina u tretmanu visokog intenziteta svetlosti, (širine fola (FW), širine standarda (SW), dužine tučka (STL), širine tučka (STW) i dužine filameta (FIL);  $P_{t\text{-test}} < 0.05$ ), nego u tretmanu niskog intenziteta svetlosti (širina fola (FW) i dužina tučka (STL);  $P_{t\text{-test}} < 0.05$ ). Vrednosti CV(%) osobina cvetnih organa bile su slične između populacija poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa, u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta, osim za AL ( $P_{CV} = 0.0292$ ), dok je u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta variranje između individua u veličini CV(%) uočena za tri osobine STW, AL i broj semenih zametaka ( $P_{CV} < 0.05$ ) (**Tabela 28C**).



### 4.3.3. ANALIZA FENOTIPSKU VARIJABILNOSTI CVETA *IRIS PUMILA* U EKSPERIMENTALNIM USLOVIMA

Fenotipska varijabilnost osam morfoloških osobina cveta i broja semenih zametaka kod jedinki *I. pumila* poreklom iz dva prirodna staništa, ispoljena u tretmanima različitog svetlosnog intenziteta analizirana je primenom mešanog modela analize varijanse (**Tabela 29**). Udeo fenotipske varijanse uslovljen razlikama u intezitetu svetlosti (efekat tretmana) je bio statistički značajan za osobine dužinu i širinu fola (FL i FW). Populacije su se razlikovale samo u pogledu srednjih vrednosti širine fola (FW) ( $P = 0.0155$ ) i dužine standarda (STL) ( $P = 0.0153$ ). Razlike između genotipova (tj. familija) su bile statistički značajne za sve osobine, osim za dužine tučka i filameta (STL i FIL) (**Tabela 29**). Statistički značajan efekat interakcije tretman x familija utvrđen je za sve osobine, osim za širinu fola (FW) i širinu standarda (SW) ( $P > 0.05$ ). Efekt bloka kao posledica mikrosredinskih uslova, je bio statistički značajan za širinu standarda (SW) i dužinu antere (AL) ( $P < 0.05$ ).

## 4.4. FENOTIPSKU I GENETIČKE KORELACIJE

### 4.4.1. ANALIZA POPULACIJA U PRIRODNIM STANIŠTIMA

#### ***Korelacije između parova osobina radijalne asimetrije cvetnih organa (RA)***

Ukupan broj statistički značajnih fenotipskih korelacija između parova radijalne asimetrije osobina cveta *I. pumila* je bio veći u zasenčenom staništu, u odnosu na otvoreno stanište (7 vs. 2, respektivno, **Tabela 30**). Vrednosti koeficijenata korelacije su bile male i kretale se u rasponu od 0.005 do 0.239, u populaciji sa otvorenog staništa, a najveća vrednost koeficijenta korelacije je dobijena između osobina dužine fola (FL) i dužine standarda (SL) ( $r = 0.2386$ ,  $P = 0.0027$ ), kao i za između dužine standarda (SL) i dužine filameta (FIL) ( $r = 0.2325$ ,  $P = 0.0035$ ).

U populaciji sa zasenčenog staništa vrednosti koeficijenata korelacije radijalne asimetrije osobina cvetnih organa su imale opseg vrednosti od 0.081 do 0.462, koji je bio

veći od opsega u populaciji sa otvorenog staništa. Radijalne asimetrije dužine fola ( $RA_{FL}$ ) i tučka ( $RA_{STL}$ ) su statistički značajno korelisane, sa najvećim koeficijentom korelacije od 0.462, čija se statistička značajnost zadržala i nakon Bonferronijeve korekcije, što je bio slučaj i za korelaciju između dužine standarda ( $RA_{SL}$ ) i dužine tučka ( $RA_{STL}$ ) ( $r = 0.3817$ ,  $P < 0.0004$ ).

Genetičke korelacije između parova radijalnih asimetrija parova osobina cvetnih organa, procenjene korišćenjem srednjih vrednosti klonova, prikazane su u **Tabeli 31**. Opseg koeficijenata korelacije za otvoreno stanište bio od 0.038 do 0.368, sa dve statistički značajne korelacije između dužine fola (FL) i širine standarda (SW) ( $r = 0.3617$ ,  $P < 0.0045$ ), kao i dužine standarda (SL) i dužine filamenata prašnika (FIL) ( $r = 0.3169$ ,  $P < 0.0136$ ). Populaciju poreklom sa zasenčenog staništa je karakterisao veći broj statistički značajnih korelacija između radijalne asimetrije parova osobina cvetnih organa, u odnosu na populaciju sa otvorenog staništa (8 vs. 2, respektivno). Opseg vrednosti koeficijenata korelacija radijalne asimetrije osobina cveta (0.035-0.729) je bio veći za populaciju sa zasenčenog, u odnosu na populaciju sa otvorenog. U populaciji poreklom sa zasenčenog staništa nakon Bonferronijeve korekcije, statistička značajnost između parova radijalne asimetrije osobina cveta *I. pumila* se zadržala samo za korelaciju između radijalne asimetrije dužine fola (FL) i dužine standarda (SL), kao i dužine standarda (SL) i dužine tučka (STL) koja je ujedno imala i najveću vrednost korelacionog koeficijenta ( $r = 0.7289$ ,  $P < 0.0001$ ).

#### ***Korelacije između parova morfoloških osobina cvetnih organa***

Fenotipske korelacije između parova morfoloških osobina cvetnih organa su prikazane u **Tabeli 32**. Za populaciju poreklom sa otvorenog staništa opseg vrednosti koeficijenata korelacije je bio od 0.0095 do 0.8841, od kojih je 23 bilo statistički značajno. Nakon Bonferronijeve korekcije 21 korelacija je zadržala statističku značajnost (podvučene vrednosti). Za zasenčeno stanište, opseg korelacionih koeficijenata je bio od 0.0894-0.918.

Nakon Bonferronijeve korekcije od 25 statistički značajnih koeficijenata korelacije, 17 koeficijenata korelacije je zadržalo statističku značajnost. Najveću vrednost korelacionog koeficijenta je imala korelacija između dužine fola (FL) i dužine standarda (STL) u oba staništa (otvoreno:  $r = 0.884$  i zasenčeno:  $r = 0.918$ ).

Genetičke korelacije između parova morfoloških osobina cvetnih organa, procenjene korišćenjem srednjih vrednosti klonova, prikazane su u **Tabeli 33**. Broj statistički značajnih genetičkih korelacija između parova morfoloških osobina cveta je bio manji u odnosu na fenotipske korelacije. Za populaciju poreklom sa otvorenog staništa dobijene su 22 statistički značajne korelacije, sa opsegom koeficijenata korelacije od 0.0251 do 0.8819. Međutim, 13 koeficijenata korelacije je zadržalo statističku značajnost nakon Bonferronijeve korekcije. Poređenjem parova morfoloških osobina cvetnih organa jedinki *I. pumila* poreklom sa zasenčenog staništa dobijeno je 20 statistički značajnih korelacija, sa opsegom vrednosti korelacionih koeficijenata od 0.1497-0.9053. Nakon Bonferronijeve korekcije, statističku značajnost je zadržalo deset koeficijenata korelacije.

Rezultati Mantel-ovog testa poređenja fenotipskih i genetičkih korelacionih matrica u prirodnim staništima različitog svetlosnog inteziteta (otvoreno i zasenčeno) za vrednosti morfoloških osobina cveta i osobina stabilnosti razvića prikazani su u **Tabeli 34**. Poređenjem fenotipskih korelacionih matrica morfoloških osobina cvetnih organa jedinki *I. pumila* poreklom sa otvorenog i zasenčenog pripodnog staništa, ustanovljeno je da se matrice nisu statistički značajno razlikovale, i da su imale visok koeficijent korelisanosti ( $r = 0.8315$ ,  $P < 0.0005$ ). Primenom Mantel-ovog testa poređenja matrica fenotipskih korelacija morfoloških osobina cveta i fenotipskih korelacija radijalne asimetrije osobina cvetnih organa dobijena je statistički značajna potvrda podudarnosti ( $r = 0.5646$ ;  $P < 0.0070$ ) za populaciju poreklom sa zasenčenog staništa.

Genetičke matrice morfoloških osobina cvetnih organa za populaciju poreklom sa otvorenog i populaciju poreklom sa zasenčenog staništa nisu se statistički značajno

razlikovale i imale su visok koeficijent korelisanosti ( $r=0.8003$ ,  $P<0.0005$ ). Za populaciju poreklom sa zasenčenog staništa takođe je dobijena statistički značajna podudarnost između genetičke matrice morfoloških osobina cvetnih organa i matrice radijalne asimetrije osobina cvetnih organa ( $r=0.5406$ ,  $P<0.0060$ ).

Poređenjem fenotipskih korelacionih matrica morfoloških osobina cvetnih organa i njima komplementarnih genetičkih korelacionih matrica morfoloških osobina, dobijena je statistički značajna podudarnost sa visokim koeficijentom korelacije za populaciju sa otvorenog ( $r = 0.9918$ ,  $P < 0.0005$ ) i za populaciju sa zasenčenog prirodnog staništa ( $r = 0.9805$ ,  $P < 0.0005$ ). Visoka podudarnosti matrica je dobijen i kada je izvršeno poređenje fenotipskih matrica radijalne asimetrije osobina cvetnih organa i njima komplementarnih genetičkih matrica za obe populacije sa otvorenog i zasenčenog staništa ( $r = 0.7086$  vs.  $r = 0.8271$ , respektivno) (**Tabela 34**).

Poređenjem fenotipske korelacione matrice morfoloških osobina cvetnih organa, u prirodnim uslovima otvorenog staništa i matrice fenotipskih vrednosti morfoloških osobina cveta populacije poreklom sa otvorenog staništa, gajene u tretmanu visokog svetlosnog inteziteta, dobijena je statistički značajna podudarnost, sa visokim koeficijentom korelisanosti ( $r = 0.8037$ ,  $P < 0.0005$ , **Tabela 34**). Korelacione matrice fenotipskih vrednosti morfoloških osobina cveta biljaka iz populacije sa zasenčenog prirodnog staništa je bila statistički značajno podudarna ( $r = 0.7288$ ,  $P < 0.0005$ ) sa korelacionom matricom fenotipskih vrednosti morfoloških osobina cveta jedinki poreklom iz zasenčenog staništa, gajenih u eksperimentalnim uslovima tretmana niskog inteziteta svetlosti. Isti tipovi poređenja fenotipskih korelacionih matrica između radijalnih asimetrija osobina cvetnih organa nisu utvrdili njihovu statistički značajnu podudarnost.

#### 4.4.2. ANALIZA EKSPERIMENTALNIH POPULACIJA U RAZLIČITIM SVETLOSNIH TRETMANIMA

##### *Korelacije između parova osobina radijalne asimetrije cvetnih organa (RA)*

U **Tabeli 35.** su prikazane vrednosti Pearson-ovih koeficijenta korelacije dobijenih na individualnim vrednostima osam osobina radijalne asimetrije cveta *I. pumila* poreklom iz dva prirodna staništa, otvorenog i zasenčenog, gajenih u dva tretmana različitog svetlosnog intenziteta. Nijedna od korelacija između parova radijalne asimetrije osobina cvetnih organa nije bila statistički značajna za populaciju sa otvorenog staništa na visokom svetlosnom intenzitetu. Vrednosti koeficijenta korelacije su se kretale u rasponu od 0.008 do 0.1648. U tretmanu niskog intenziteta svetlosti, vrednosti koeficijenta korelacije između radijalne asimetrije osobina cvetnih organa su imale opseg od 0.002 do 0.2762. Statistička značajnost korelacija između dužine fola (FL) i dužine standarda (SL), kao i dužine standarda (SL) i širine tučka (STW), se izgubila nakon Bonferronijeve ispravke (**Tabela 35A**).

U populaciji sa zasenčenog staništa je bilo više značajnih korelacija između radijalne asimetrije osobina cvetnih organa na niskom svetlosnom intenzitetu u odnosu na visoki svetlosni (5 vs. 1, respektivno). Nakon Bonferronijeve korekcije nije potvrđena statistička značajnost ni za jednu od korelacija (**Tabela 35B**).

Genetičke korelacije između radijalne asimetrije parova osobina cvetnih organa (korišćenjem srednjih vrednosti klonova) u uslovima visokog i niskog intenziteta svetlosti su prikazane u **Tabeli 36**. Za populaciju poreklom sa otvorenog staništa, broj značajnih korelacija je bio manji pod visokim intenzitetom svetlosti u odnosu na niski intenzitet svetlosti, ali posle Bonferronijeve korekcije su sve korelacije postale statistički neznačajne. Opseg vrednosti koeficijenta korelacije kretao se od 0.0130 do 0.7691 za visok intenzitet svetlosti, i za niski intenzitet svetlosti od 0.0086 do 0.6841 (**Tabela 36A**).

Za populaciju poreklom sa zasenčenog staništa, opseg vrednosti korelacionih koeficijenata za radialnu asimetriju osobina cvetnih organa je bio od 0.1233 do 0.9340 za visoki intezitet svetlosti i za niski intezitet svetlosti od 0.0201 do 0.9820. Nakon Bonferronijeve korekcije statistička značajnost je potvrđena za korelaciju između širine tučka (STW) i dužine antere (FIL) ( $r = 0.9820$ ,  $P < 0.0005$ ) u tretmanu niskog inteziteta svetlosti (**Tabela 36B**).

***Korelacije između parova morfoloških osobina cvetnih organa***

Vrednosti koeficijenta fenotipskih korelacija između morfoloških osobina cveta *I. pumila*, u dva tretmana različitog inteziteta svetlosti (visokom i niskom), za populacije poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa, su prikazane u **Tabelama 37A i 37B**. Za populaciju poreklom sa otvorenog staništa, opseg vrednosti koeficijenata korelacije kretao se od 0.1015 do 0.9470 za visoki intenzitet svetlosti, a za niski intezitet svetlosti od 0.1309 do 0.8913. Broj statistički značajnih korelacija je bio veći u tretmanu visokog inteziteta svetlosti, u odnosu na tretman niskog inteziteta svetlosti (25 vs. 18, respektivno). Najveću vrednost koeficijenta korelacije je imala korelacija između osobina dužine fola (FL) i dužine standarda (SL), u oba svetlosna tretmana ( $r = 0.9470$  vs.  $r = 0.8913$ ,  $P < 0.0001$ , respektivno). U tretmanu visokog inteziteta svetlosti, visoke vrednosti korelacionih koeficijenta su dobijene između osobina širina standarda (SW) i osobina dužina i širina fola (FL i FW), kao i dužine standarda (SL). U niskom intezitetu svetlosti, pored pomenute korelacije između osobina FL i SL, visoku vrednost statistički značajanih koeficijenta korelacija imale su i korelacije između osobina dužina fola (FL) i dužina tučka (STL), kao i dužina standarda (SL) i dužina tučka (STL) (**Tabela 37A**).

Manji broj statistički značajnih korelacija između morfoloških osobina cvetnih organa je dobijen za jedinke poreklom iz zasenčenog staništa, gajenih u dva tretmana visokog i niskog inteziteta svetlosti (14 i 10, respektivno) u odnosu na jedinke poreklom sa otvorenog staništa, takođe gajenih u tretmanima visokog i niskog svetlosnog inteziteta (25 i

18, respektivno). Najveća vrednost korelacionog koeficijenta je dobijena između osobina dužine fola (FL) i dužine standarda (SL), u visokom i u niskom intezitetu svetlosti (0.9521 vs. 0.9406, respektivno, **Tabela 37B**).

Vrednosti genetičkih korelacija morfoloških osobina cvetnih organa procenjenim na srednjim vrednostima genotipova su prikazane u **Tabeli 38**, u dva tretmana različitog svetlosnog inteziteta (visokom i niskom), za populacije poreklom sa otvorenog staništa (**Tabela 39A**), i populaciju poreklom sa zasenčenog staništa (**Tabela 38B**). U populaciji poreklom sa otvorenog staništa, nakon Bonferronijeve korekcije, samo je korelacija između osobina dužine fola (FL) i dužine standarda (SL) zadržala statističku značajnost, a ujedno je i najveća vrednost korelacionog koeficijenta bila za korelaciju između ove dve osobine (0.9611), u tretmanu visokog svetlosnog inteziteta. U tretmanu niskog svetlosnog inteziteta, nakon Bonferronijeve korekcije, statističku značajnost su zadržale korelacije između osobina dužine fola (FL) i dužine standarda (SL) (ujedno sa najvećom vrednošću korelacionog koeficijenta 0.952), potom dužine fola (FL) i dužine tučka (STL), kao i dužine standarda (SL) i dužine tučka (STL) (**Tabela 38A**).

U populaciji poreklom sa zasenčenog staništa veći broj statistički značajnih korelacija je utvrđen u tretmanu niskog inteziteta svetlosti u odnosu na tretman visokog inteziteta svetlosti (7 vs. 1, respektivno, **Tabela 38B**). U oba tretmana, visokog i niskog inteziteta svetlosti, statističku značajnost je zadržala, korelacija između osobina dužine fola (FL) i dužine standarda (SL) i posle Bonferronijeve korekcije sa najvećim vrednostima korelacionih koeficijenata (0.9702 i 0.9682, respektivno, **Tabela 38B**).

U **Tabeli 39**. su prikazani rezultati Mantel-ovog testa poređenja fenotipskih i genetičkih korelacionih matrica za morfološke osobine i radijalnu asimetriju osobina cvetnih organa jedinki *I. pumila*, poreklom iz prirodnih alternativnih staništa različitog svetlosnog inteziteta (otvoreno i zasenčeno), gajenih u dva tretmana različitog svetlosnog inteziteta (visokom i niskom). Korelacione matrice morfoloških osobina cveta, dobijenih u

tretmanima visokog i niskog inteziteta svetlosti su statistički značajno podudarne sa visokim vrednostima koeficijenta korelacije, za obe populacije, poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa ( $r = 0.7829$   $P < 0.0020$  i  $r = 0.8676$   $P < 0.0005$ , respektivno). Korelacione matrice između osobina radijalne asimetrije cvetnih organa, dobijenih u tretmanima visokog i niskog inteziteta svetlosti, za jedinke poreklom iz otvorenog i zasenčenog staništa nisu bile podudarne ( $P > 0.05$ ). Za oba tretmana visokog i niskog svetlosnog inteziteta, potvrđena je statistička značajnost podudarnosti korelacionih matrica morfoloških osobina cvetnih organa između populacija poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa, sa visokom vrednošću korelacionog koeficijenta (visok:  $r = 0.7414$ ,  $P < 0.0015$ , i nizak:  $r = 0.8117$ ,  $P < 0.0005$ ). Korelacione matrice radijalne asimetrije osobina cvetnih organa između populacija poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa, ni u jednom od tretmana nisu bile podudarne ( $P > 0.05$ , **Tabela 39A**).

Poređenjem genetičkih korelacionih matrica morfoloških osobina između dva tretmana visokog i niskog svetlosnog inteziteta, dobijena je statistički značajna ali vrlo niska podudarnost za populaciju poreklom sa zasenčenog staništa, ( $r = 0.2639$ ;  $P = 0.0300$ ). Statistički značajna podudarnost je dobijena za poređenje korelacionih matrica morfoloških osobina između populacija poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa, u tretmanu niskog svetlosnog inteziteta ( $r = 0.7115$ ,  $P = 0.0175$ ) (**Tabela 39B**).

Poređenjem fenotipskih i genetičkih korelacionih matrica morfoloških osobina, kao i fenotipskih i genetičkih korelacionih matrica radijalne asimetrije osobina cvetnih organa, za obe populacije poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa u dva tretmana visokog i niskog svetlosnog inteziteta, dobijena je statistički značajna podudarnost matrica ( $P < 0.0500$ ). Jedino je podudarnost fenotipskih i genetičkih korelacionih matrica radijalne asimetrije osobina cvetnih organa, u tretmanu visokog svetlosnog inteziteta, za populaciju poreklom sa zasenčenog staništa, bila niska i imala graničnu vrednost statističke značajnosti ( $P = 0.0520$ , **Tabela 39C**).



## 4.5. DODATAK

### 4.5.1. PRIPREMA PODATAKA ZA POPULACIJE POREKLOM SA PRIRODNIH STANIŠTA

Proceni stabilnosti razvića indeksima radijalne i fluktuirajuće asimetrije je prethodila priprema podataka koja je doprinela boljoj proceni stabilnosti razvića bilateralno simetričnih osobina cveta *I. pumila*. Korišćenjem Grubb-ovog testa odstranjeni su podaci koji su odstupali u uzorcima više nego što bi se očekivalo po principu slučajnosti. Razlike između ponovljenih merenja i moguća odstupanja su urađena za svaki uzorak (stanište, tretman, populaciju i osobinu). Svako moguće odstupanje izmerene vrednosti od srednje vrednosti uzorka je testirano Grubb-ovim testom ( $t_G$ ), i one individue koje su imale veću vrednost  $t_G$  od tablične  $t_G$ , su odstranjenje iz analize. Uzorak za analizu stabilnosti razvića organa cveta *I. pumila* radijalnom asimetrijom, je imao ukupno 248 cvetova, od toga 160 poreklom iz populacije sa otvorenog staništa i 88 cvetova poreklom iz zasenčenog staništa. U analizi stabilnosti razvića mereno fluktuirajućom asimetrijom, analizirano je ukupno 239 cvetova, 153 cveta sa otvorenog staništa i to sa 60 klonova, i 83 cveta sa 37 klonova iz zasenčenog staništa.

Vizuelni prikaz zavisnosti međuzavisnosti vrednosti razlika između dva ponovljena merenja ( $M_2-M_1$ ) jedne osobine, u odnosu na razliku ponovljenih merenja druge osobine, potvrđuje da u podacima koji su korišćeni u analizi nema odstupanja. Za svaku populaciju u okviru staništa je urađena posebna analiza: radijalna asimetrija (**Dodatak 1**) i fluktuirajuća asimetrija (**Dodatak 2**).

Vizuelni prikazi distribucije vrednosti delova cveta (a, b i c) za radijalnu asimetriju (**Dodatak 3**), kao i distribucije vrednosti leve i desne strane osobina za fluktuirajuću asimetriju (**Dodatak 4**), omogućavaju otkrivanje mogućih odstupanja (grešaka) koje bi mogle uticati na dobijene rezultate stabilnosti razvića. U podacima koji su korišćeni u ovoj analizi nije nađeno takvih nepravilnih merenja i ekstremnih vrednosti za bilo koji osobinu.

Zavisnosti asimetrije jedne osobine u odnosu na asimetriju druge osobine otkrivaju moguće asimetrične individue koje nisu rezultat bilo kojeg od oblika greške. Takve individue mogu doprineti većoj vrednosti asimetrije pa ih treba odstraniti. Vizuelnim prikazom međuzavisnosti vrednosti asimetrije jedne u odnosu na asimetriju druge osobine nije potvrđeno postojanje takvih individua u analiziranim uzorcima (**Dodatak 5**).

Rezultati dvofaktorske analize varijanse, sa faktorima „deo” koji predstavlja repliku identičnih organa cveta (a, b i c), i „individuom” (pojedinačni cvet), je prikazana u **Dodatku 6**. Dobijen neznačajan efekat „dela” ukazuje da nema statistički značajne asimetrije između identičnih replika delova cvetnih organa, dok statistički značajan efekat „individua” potvrđuje razlike između pojedinačnih cvetova u veličini osobina cvetnih organa. Da je dobijena asimetrija veća od greške dva ponovljena merenja potvrđuje dobijena statistički značajna interakcija „individue x dela”.

Jedan od uslova da se FA koristi za procenu stabilnosti razvića, je da dobijena vrednost fluktuirajuće asimetrije mora biti veća od greške merenja (ME). Analizom dvofaktorske ANOVA-e („strana”=fiksiran faktor, „Individua”=slučajan faktor), na logaritamski transformisanim podacima desne i leve strane, potvrđeno je da je mera dobijene asimetrije veća u odnosu na ME (**Dodatak 7**). Analiza ujedno potvrđuje i nepostojanje direkcione asimetrije, (statistički značajan efekat „strana” nije pokazala nijedna od osobina u populacijama poreklom iz dva staništa različitog svetlosnog intenziteta otvorenog (I) i zasenčenog (II)), što je još jedan od preduslova mogućnosti korišćenja fluktuirajuće asimetrije kao indikatora stabilnosti razvića. Procenjena fluktuirajuća asimetrija je značajno veća od greške, što pokazuje dobijen značajan efekat interakcije „individua x strana” ( $P < 0.0001$ ). Varijansa fluktuirajuće asimetrije (interakcija „individua x strana” -  $MS_{SIDE \times IND}$ ) je više od stotinu puta veća od varijanse ponovljenih merenja (srednji kvadrati greške -  $MS_{ERR}$ ). Rezultati ove analize su korišćeni za dobijanje

indeksa FA10b, koji predstavlja meru fluktuirajuće asimetrije umanjenu za grešku merenja, te kao takav daje pravu sliku razlika između uzoraka.

Primenom *t*-testa na odstupanja srednje vrednosti asimetrije  $\bar{X}_{(R-L)}$  od nule, potvrđeno je nepostojanje direkcione simetrije. Shapiro-Wilkovog test normalnosti distribucije razlike desne i leve strane (R-L) je potvrdio nepostojanje antisimetrije analiziranih osobina cveta. Testovi asimetričnosti (skjunes) i izduženosti krive (kurtosis) su potvrdili postojanje normalne distribucije. Dobijena asimetrija je time posledica razvojnog šuma, a ne nekih drugih faktora koji su mogli da dovedu do asimetrije osobina.

U **Dodatku 8** su, pored veličine uzorka, prikazane i značajnosti pomenutih testova za sve osobine i populacije poreklom sa otvorenog (I) i zasenčenog (II) staništa. Srednje vrednosti asimetrije  $\bar{X}_{(R-L)}$  se nisu statistički značajno razlikovale od nule (sve vrednosti  $P_{t\text{-test}} > 0.05$ ). Vrednosti Shapiro-Wilkovog testa normalnosti (*W*) su se kretale u rasponu od 0.942 do 0.988, a vrednosti verovatnoće  $P_W > 0.05$ . Vrednosti koeficijenta asimetričnosti krive normalne distribucije skjunes, sa vrednostima verovatnoće  $P_{skjunes} > 0.05$ , nisu potvrdile nepostojanje leptokurične distribucije ni za jednu od osobina, u svim ispitivanim populacijama. Isti rezultati su dobijeni i za koeficijente izduženosti krive normalne distribucije sa vrednostima verovatnoće kurtosisa  $P_{kurtosis} > 0.05$ .

Rezultati Levene-ovog testa heterogenosti varijanse za greške merenja na apsolutnim razlikama dva nezavisna merenja  $|M2-M1|$ , za osam osobina radijalne asimetrije, prikazani su u **Dodataku 9**. Značajna razlika je potvrđena samo za faktor Osobine. Prema istom testu za fluktuirajuću asimetriju osobina značajna razlika je potvrđena samo za stanište ( $P < 0.0003$ ), te se za procenu razlike između staništa morala odstraniti greška merenja (**Dodatak 10**).

Parametri verovatnoće značajnosti koeficijenta korelacija radijalne asimetrije i veličine osam osobina cveta *I. pumila* su prikazane u **Dodataku 11**. Primenom statističkih

testova: Spearman-ovog, Kendall-ovog i linearne regresije, statistički značajna zavisnost nije dokazana. Za otvoreno stanište, populacija D-B je imala značajnu zavisnost za osobine FL i STL, a populacija D-A za osobine STL i AL. Nakon Bonferronijeve korekcije nijedna značajna korelacija nije statistički potvrđena. U **Dodatku 12** su prikazani rezultati testova značajnosti korelacije dobijene fluktuirajuće asimetrije i veličine osobine cveta *I. pumila*. Za otvoreno stanište su sve vrednosti bile neznačajne ( $P > 0.05$ ). U zasenčenom staništu samo je apsolutna simetrija širine fola  $FA_{FW}$  pokazala značajnu korelaciju dobijene fluktuirajuće asimetrije i veličine osobine ( $P < 0.05$ ), ali posle Bonferronijeve korekcije nije statistički potvrđena. To ukazuje da dobijena razlika u stabilnosti razvića nije zavisna od veličine osobine cveta.

Vizuelni prikaz podataka za svaku populaciju i stanište daje jasniju sliku o zavisnosti radijalne asimetrije i veličine osobine, kao i fluktuirajuće asimetrije i veličine osobine. Dvodimenzionalni vizuelni prikazi međuzavisnosti vrednosti radijalne (ili fluktuirajuće asimetrije) i veličine osobine su potvrdili da dobijene vrednosti RA i FA nisu zavisne od veličine osobine, ni za jednu od analiziranih osobina cveta, u populacijama poreklom iz otvorenog i zasenčenog staništa (**Dodatak 13** i **Dodatak 14**). Vrednosti osobina su imale manje ili više random raspoređene vrednosti asimetrije osobine u odnosu na srednju vrednost veličine osobine za posmatrani set podataka.

#### 4.5.2. PRIPREMA PODATAKA ZA EKSPERIMENTALNE POPULACIJE U RAZLIČITIM SVETLOSNIIM TRETMANIMA

Priprema podataka za analizu stabilnosti razvića cveta *I. pumila* poreklom iz prirodnih staništa (otvorenog i zasenčenog), u eksperimentalnim uslovima visokog i niskog svetlosnog intenziteta, definisala je ukupan uzorak od 307 cvetova, od cega 210 cvetova (ukupno 12 familija) poreklom iz populacije sa otvorenog staništa, i 97 cvetova (ukupno 6 familija) iz populacije iz zasenčenog staništa.

Vizuelni prikaz zavisnosti distribucije vrednosti razlika između dva ponovljena merenja ( $M_2-M_1$ ) jedne u odnosu na razliku ponovljenih merenja druge osobine, potvrđuje da u podacima koji su korišćeni u analizi nema odstupanja. Moguća odstupanja su testirana Grubb-ovim testom, i odstranjena su ukoliko je test pokazao statističku značajnost. Za svaku populaciju u dva svetlosna tretmana (visokom i niskom), je urađena posebna analiza: za osobine radijalne asimetrije (**Dodatak 15**) i osobine fluktuirajuće asimetrije (**Dodatak 16**).

Vizuelni prikaz međuzavisnosti vrednosti kombinacija a, b i c delova (replika organa cveta) za analizu radijalne asimetrije osam osobina cveta (**Dodatak 17**), kao i leve i desne strane bilateralno simetričnih osobina za analizu fluktuirajuće asimetrije (**Dodataku 18**), potvrđuje nepostojanje odstupanja u podacima kao posledice greške ponovljenog merenja. Analize su urađene za svaku populaciju (poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa) u okviru tretmana visokog i niskog svetlosnog intenziteta.

Dvodimenzionalni vizuelni prikaz međuzavisnostu vrednosti asimetrije jedne osobine u odnosu na asimetriju druge osobine otkriva moguće asimetrične individue (**Dodatak 19**). Raspored vrednosti asimetrije jedne osobine u odnosu na asimetriju druge osobine je bio sličan za sve kombinacije osobine cveta *I. pumila*, iz populacija poreklom iz otvorenog i zasenčenog staništa, u dva svetlosna tretmana visokog i niskog svetlosnog intenziteta.

Značajna interakcija „individua x deo“ (deo - replika indentičnih organa cveta), u dvofaktorskoj ANOVA-i, na logaritamski transformisanim podacima osam osobina cveta *I. pumila*, ukazuje da je dobijena asimetrija između delova veća od greške između dva ponovljena merenja (**Dodatak 20**). Dvofaktorskom analizom varijanse („strana“ = fiksiran faktor, „individua“ = slučajan faktor), na logaritamski transformisanim podacima desne i leve strane, je potvrđeno da je mera dobijene asimetrije leve i desne strane bilateralno simetričnih osobina veća u odnosu na ME (**Dodatak 21**), za obe populacije u tretmanima visokog i niskog svetlosnog intenziteta. Jedan od preduslova mogućnosti korišćenja

fluktuirajuće asimetrije kao indikatora stabilnosti razvića je nepostojanje direkcione asimetrije. Značajan efekat „strana“ je dobijen za osobinu širine standarda SW na visokom svetlosnom intenzitetu za obe populacije, što ukazuje na moguću direkcionu asimetriju. Međutim, nakon Bonferronijeve korekcije statistička značajnost se gubi. Značajan efekat „individue“, kao izvora variranja, ukazuje na to da se vrednosti veličine osobina cveta razlikuju između pojedinačnih cvetova ( $P < 0.0001$ ). Ova analiza potvrđuje i da je greška merenja (varijansa između ponovljenih merenja  $MS_{ERR}$ ) znatno manja (preko sto puta) od varijanse razlike između strana ( $MS_{SIDE \times IND}$ ). Srednji kvadrat ( $MS$ ) interakcije „individua x strana“ ( $MS_{SIDE \times IND}$ ), srednji kvadrat „strana“ ( $MS_{SIDE}$ ), kao i srednji kvadrat greške ( $MS_{ERR}$ ), su korišćeni za dobijanje indeksa FA10b.

Rezultati  $t$ -testa za odstupanja srednje vrednosti asimetrije  $\bar{X}_{(R-L)}$  od nule ukazuju na postojanje direkcione asimetrije za osobinu širine standarda SW, jer se srednja vrednost(?) značajno razlikovala od nule (sve vrednosti  $P_{t\text{-test}} < 0.05$ ). Međutim, posle Bonferronijeve korekcije, ova značajnost se gubi. Primenom Shapiro-Willk-ovog testa normalnosti distribucije razlike desne i leve strane (R-L), je potvrđeno odsustvo antisimetrije. Takođe je i testovima asimetričnosti (skjunes) i izduženosti (kurtosis) krive normalne distribucije, statistički potvrđena normalnost distribucije podataka razlike desne i leve strane bilateralno simetričnih osobina cveta. U **Dodatku 22** su pored veličine uzorka, prikazane i značajnosti pomenutih testova za sve osobine i populacije poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa, u dva svetlosna tretmana (visokom i niskom). Vrednosti Shapiro-Willk-ovog testa normalnosti ( $W$ ) su se kretale u rasponu od 0.974 do 0.993, a vrednosti verovatnoće  $P_W > 0.05$ . Vrednosti verovatnoće  $P_{skjunes} > 0.05$  za koeficijent asimetričnosti krive distribucije podataka su potvrdile nepostojanje leptokurtične distribucije za sve osobine u svim ispitivanim populacijama. Vrednosti verovatnoće  $P_{kurtosis}$  su bili značajni ( $< 0.05$ ) za koeficijent izduženosti krive distibucije podataka za širinu tučka

STW, za populaciju iz otvorenog prirodnog staništa, u oba tretmana, što ukazuje na izduženiji oblik krive distribucije. Nakon Bonferronijeve korekcije statistička značajnost odstupanja krivi od normalne distribucije nije potvrđena.

Levene-ov test heterogenosti varijanse na apsolutnim razlikama ponovljenih merenja  $|M_2 - M_1|$ , sa tretmanom, populacijama u okviru tretmana i osobinama kao faktorima, daje odgovor da li se greška merenja razlikuje između izvora varijabilnosti i da li ona može doprineti razlikama prilikom njihovog poređenja. Rezultati ove analize za osam osobina radijalne asimetrije su prikazani u **Dodataku 23**. Statistički značajan efekat je dobijen samo za faktor osobina, koji se značajno razlikuju za grešku merenja. U **Dodatku 24** su prikazani rezultati Levene-ovog testa heterogenosti varijanse za grešku merenja za tri bilateralno simetrične osobine cveta *I. pumila*. Nijedan od faktora varijabilnosti nije bio statistički značajan ( $P > 0.05$ ), tako da na procenu razlike između tretmana i populacija u okviru tretmana, greška nije mogla doprineti razlici u procenjenoj vrednosti stabilnosti razvića osobina cveta *I. pumila*.

Ukoliko je asimetrija zavisna od veličine osobine, dobijen obrazac stabilnosti razvića osobina može biti nerealan. Parametri verovatnoće statističke značajnosti zavisnosti dobijene asimetrije i veličine osobine za populacije poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa u dva svetlosna tretmana su prikazani u **Dodaku 25** za radijalnu asimetriju, i **Dodatku 26** za fluktuirajuću asimetriju. Tri vrste testova: Spearman-ov test, Kendell-ov test i linearna regresija, za svaku osobinu u okviru svetlosnog tretmana, i za svaku populaciju poreklom iz otvorenog i zasenčenog staništa, nisu statistički potvrdili značajnost međusobne zavisnosti dobijene asimetrije i veličine osobine, ni za jedan vid asimetrije (radijalnu i fluktuirajuću), ni za jednu osobinu u ispitivanim uzorcima. Posle Bonferronijeve korekcije nijedna od dobijenih značajnosti korelacije radijalne asimetrije i veličine osobine nije statistički potvrđena (**Dodatak 25**). Za populaciju iz otvorenog staništa u niskom svetlosnom tretmanu je dobijena značajna zavisnost za osobinu širine

standarda STW, u dva testa Spearman-ovom i Kendell-ovom (nakon Bonferronijeve korekcije nema statističku značajnost). Test linearne regresije nije potvrdio statističku značajnost korelacije. Vizuelni prikaz podataka, za svaku populaciju i tretman posebno, u vidu dvodimenzionalnog prikaza međuzavisnosti asimetrije osobine i njene veličine, daje jasniju sliku o zavisnosti. Vrednosti radijalne asimetrije se ne povećavaju sa veličinom osobine, ni za jednu od analiziranih osobina, ni populacija poreklom iz prirodnih staništa, u dva svetlosna tretmana (**Dodatak 27**). Sve osobine su imale manje ili više random raspoređene vrednosti radijalne asimetrije u odnosu na srednju vrednost veličine za posmatrani set podataka. Isti rezultati (**Dodatak 28**) su dobijeni i za fluktuirajuću asimetriju i vrednosti osobine bilateralno simetričnih osobina cveta *I. pumila* poreklom iz prirodnih staništa (otvorenog i zasenčenog), u dva svetlosna tretmana (visokom i niskom).



## 5. DISKUSIJA

### 5.1. STABILNOST RAZVIĆA OSOBINA CVETA *Iris pumila* U SREDINAMA RAZLIČITOG SVETLOSNOG INTENZITETA

Stabilnost razvića osobina cveta *Iris pumila*, kvantifikovana u prirodnim i eksperimentalnim sredinama različitog svetlosnog inteziteta, varirala je u zavisnosti od analizirane osobine, kao i od evolucione istorije istraživanih populacija. Tako na primer, stepen radijalne asimetrije je bio viši u zasenčenom nego u otvorenom staništu, ukazujući da je zasenčeno stanište verovatno stresnija sredina za razviće istovetnih replika različitih cvetnih organa. Nasuprot tome, fluktuirajuća asimetrija kao mera bilateralne simetrije osobina cveta *I.pumila* imala je veće vrednosti u sredinama sa visokim svetlosnim intezitetom u poređenju sa niskim, na osnovu čega bi se moglo zaključiti da je otvoreno stanište stresnije za ovaj tip osobina cveta.

#### 5.1.1. PRIRODNA STANIŠTA

Rezultati istraživanja radijalne asimetrije osobina cveta *I. pumila* su pokazali da abiotički uslovi staništa mogu značajno da utiču na preciznost razvića cvetnih organa ove biljne vrste. Stepem radijalne asimetrije dužine fola ( $RA_{FL}$ ) razlikovao se statistički značajno između alternativnih svetlosnih staništa, dok se radijalna asimetrija dužine antere ( $RA_{AL}$ ) statistički značajano razlikovala između populacija istog staništa. Radijalna asimetrija dužine i širine fola ( $RA_{FL}$ ,  $RA_{FW}$ ) i dužine i širine standarda ( $RA_{SL}$  i  $RA_{SW}$ ), kao i kompozitni indeksi radijalne asimetrije ( $CRA1T$ ,  $CRA2T$ ,  $CRA1W$  i  $CRA2W$ ) su pokazali značajan efekat genotipa (Tabela 10 i 11), što ukazuje na postojanje genetičke varijabilnosti stabilnosti razvića između različitih klonova *I.pumila*.

Dobijeni obrazac stabilnosti razvića je bio specifičan i u odnosu na pojedine indekse fluktuirajuće asimetrije koji su korišćeni za procenu stabilnosti razvića u sredinama različitog svetlosnog intenziteta. Međutim, iako je prema vrednostima indeksa fluktuirajuće asimetrije otvoreno stanište bilo stresnija životna sredina za stabilnost razvića

analiziranih osobina cveta od zasenčenog, jedino je višekomponentni indeks FA17 pokazao značajnu razliku između staništa (Tabela 12). Kompozitni indeksi fluktuirajuće asimetrije (CFA1 i CFA2) su detektovali značajnu razliku između klonova (genotipova) u okviru populacija poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa (Tabela 13).

U Deliblatskoj peščari populacije *I.pumila* naseljavaju staništa različitog svetlosnog intenziteta, i specifičnost ekoloških uslova staništa je uticala na fenotipsku ekspresiju svih osobina biljne vrste uključujući i osobine stabilnosti razvića organa cveta analiziranih u ovom radu. Pošto rezultati analize stabilnosti razvića osobina cvetnih organa *I.pumila* nisu ukazali na postojanje statistički značajnih razlika između alternativnih svetlosnih staništa, to bi mogao da bude rezultat adaptacije ovog biljnog taksona na specifične uslove staništa, ali možda i to da su osobine cveta stabilnijeg razvića u odnosu na vegetativne osobine.

#### 5.1.2. SVETLOSNI TRETMANI U EKSPERIMENTALNOJ BAŠTI

Populacije poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa su ispoljavale različit nivo stabilnosti razvića u različitim svetlosnim tretmanima. Za populaciju poreklom sa otvorenog staništa niži intenzitet svetlosti je bio stresnija sredina od visokog, što se moglo zaključiti na osnovu viših prosečnih vrednosti indeksa radijalne asimetrije pojedinačnih osobina dužine fola, standarda i filameta ( $RA_{FL}$ ,  $RA_{SL}$ ,  $RA_{FIL}$ ) i širine tučka ( $RA_{STW}$ ), kao i kompozitnih indeksa radijalne asimetrije ( $CRA1T$ ,  $CRA2T$ ,  $CRA1L$  i  $CRA2L$ ). Nasuprot tome, za populaciju poreklom sa zasenčenog staništa radijalna asimetrija dužine standarda ( $RA_{SL}$ ), kao i kompozitni indeksi radijalne asimetrije ( $CRA1W$  i  $CRA2W$ ) su bili viši u tretmanu sa punim intenzitetom svetlosti, nego u tretmanu sa redukovanim intenzitetom svetlosti (Tabele 15A, 15B, 16A i 16B).

Populacije poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa su se razlikovale u srednjoj vrednosti indeksa radijalne asimetrije osobina cveta u okviru svakog od svetlosnih tretmana. Populacija poreklom sa otvorenog staništa u tretmanu visokog intenziteta svetlosti je imala statistički značajno niže vrednosti radijalne asimetrije dužine standarda

( $RA_{SL}$ ) i filamenta ( $RA_{FIL}$ ), u odnosu na populaciju poreklom sa zasenčenog staništa (Tabela 15C), kao i kompozitnih indeksa radijalne asimetrije osobina dužina cvetnih organa (CRAL) (Tabela 16C). U tretmanu niskog svetlosnog intenziteta jedino je radijalna asimetrija dužine antere ( $RA_{AL}$ ) imala statistički značajno manju vrednost za cvetove biljaka poreklom sa otvorenog staništa u odnosu na cvetove biljaka poreklom sa zasenčenog staništa (Tabela 16C).

Statistički značajan efekat intenziteta svetlosti u eksperimentalnim uslovima je utvrđen za veličinu radijalne asimetrije dužine fola ( $RA_{FL}$ ) i širine tučka ( $RA_{STW}$ ), kao i za kompozitne indekse radijalne asimetrije koji su obuhvatali sve analizirane osobine (CRA1T i CRA2T), kao i osobine širina cvetnih organa (CRA1W i CRA2W), dok su se populacije u okviru tretmana statistički značajno razlikovale jedino za radijalnu asimetriju dužine tučka ( $RA_{STL}$ ) (Tabele 19 i 20). Značajan efekat genotipa (familije) dobijen je za dužinu standarda ( $RA_{SL}$ ) (Tabela 19). Genotipovi su se statistički značajno razlikovali u okviru tretmana za vrednosti kompozitnih indeksa CRA2T i CRA2L (Tabela 20).

Vrednosti indeksa fluktuirajuće asimetrije (FA1) širine standarda (SW) su bile veće u odnosu na druge dve analizirane osobine širinu fola i širinu tučka (FW i STW), kao biljaka poreklom iz oba alternativna svetlosna staništa (Tabela 17). Prosečne vrednosti FA1 indeksa ( $FA1_{FW+SW+STW}$ ) se nisu statistički značajno razlikovale između tretmana ni za jednu od dve populacije ( $P > 0.05$ ). Veličina indeksa fluktuirajuće asimetrije FA8a za širinu standarda (SW) je imala najmanju vrednost u odnosu na druge dve osobine širinu fola (FW) i širinu tučka (STW), za obe analizirane populacije, i u oba tretmana različitog intenziteta svetlosti (Tabela 17). Za populaciju poreklom sa zasenčenog staništa, prosečna vrednost FA8a indeksa fluktuirajuće asimetrije ( $FA8a_{FW+SW+STW}$ ) je bila veća na tretmanu niskog svetlosnog intenziteta u odnosu na tretman visokog intenziteta svetlosti ( $P = 0.0451$ ).

U tretmanu visokog svetlosnog intenziteta, vrednosti indeksa fluktuirajuće asimetrije FA10b su bile veće za sve tri analizirane osobine (FW, SW, i STW) kod biljaka poreklom

sa otvorenog prirodnog staništa, u odnosu na biljke poreklom sa zasenčenog staništa. Suprotno tome, na tretmanu niskog svetlosnog inteziteta vrednosti indeksa FA10b su bile veće za sve tri analizirane osobine kod biljaka poreklom sa zasenčenog u odnosu na biljke poreklom sa otvorenog staništa (Histogram 3). Prema dobijenim vrednostima višekomponentnog indeksa fluktuirajuće asimetrije FA17 (Histogram 4) biljke poreklom iz zasenčenog prirodnog staništa su imale statistički značajno veće prosečne vrednosti u tretmanu visokog u odnosu na niski intezitet svetlosti ( $P > 0.0023$ ). Populacije su se statistički značajno razlikovale na tretmanu visokog inteziteta svetlosti za višekomponentni indeks FA17 ( $P > 0.0110$ ). Vrednost kompozitnog indeksa CFA1 je bio statistički značajno veći u niskom svetlosnom tretmanu u odnosu na visoki, za populaciju poreklom sa otvorenog staništa, a isti rezultat je dobijen i za vrednost kompozitnog indeksa CFA2 za populaciju poreklom sa zasenčenog staništa (Tabela 18A).

Rezultati mešanog modela analize varijanse na kompozitnim indeksima fluktuirajuće asimetrije nisu pokazali značajan efekat tretmana na stabilnost razvića organa cveta, osim za kompozitni indeks CFA2 (Tabela 22). Osobine cvetnih organa su se značajno razlikovale u stepenu FA, mereno indeksima FA1 i FA8a (Tabela 21). Populacije su se značajno razlikovale u okviru tretmana za većinu indeksa fluktuirajuće asimetrije, jednokomponentne FA1 i FA8a i višekomponentni indeks FA17 (Tabela 21), kao i kompozitni indeks CFA2 (Tabela 22). Značajan efekat genotipa detektovan je korišćenjem jednokomponentnog indeksa FA1 (Tabela 21) i kompozitnih indeksa CFA1 i CFA2 (Tabela 22). Razlike u stabilnosti razvića između pojedinačnih cvetova nisu potvrđene, ali se zato razlikovala stabilnost razvića osobina za populaciju poreklom sa otvorenog prirodnog staništa u oba tretmana različitog svetlosnog inteziteta (Tabela 23).

Razlike u indeksima asimetrije između različitih osobina iste individue utvrđene su i u drugim studijama: za cvetove i listove *Nicotiana tabacum* (Sakai i Shimamoto 1965) i *Clarkia tembloriensis* (Sherry i Lord 1996, a, b), za cvetove listove i plodove *Brassica*

*campestris* (Evans i Marshall 1996), i za plodove *Sinapsis arvensis* (Roy i Stanton 1999). Naši rezultati ukazuju na da fluktuirajuća i radijalna asimetrija jedne osobine ne može reflektovati stepen nestabilnosti razvića u odnosu na intenzitet svetlosti celog organizma (Polak i Stillabower 2004). Jedino je višekomponentni indeks fluktuirajuće asimetrije FA17 pokazao značajni uticaj svetlosti na stabilnost razvića osobina cveta *I.pumila*.

Stabilnost razvića kao mera stresa korišćena je da bi se procenio uticaj različitih stresnih sredinskih uslova. Iako se očekuje da će se nestabilnost razvića povećati ukoliko sredina postaje stresnija (Leung et al. 2000), postoje i suprotni eksperimentalni rezultati (Palmer i Strobeck 1986; Leary i Allendorf 1989). Suprotno očekivanjima da vrednost fluktuirajuće asimetrije raste sa intenzitetom stresa u prirodnim populacijama je dobijena značajno manja vrednost asimetrije u odnosu na izložen stres (Tan-Kristanto et al. 2003).

Vrednost fluktuirajuće asimetrije kao odgovor na određeni stres zavisi i od izabrane osobine (Parsons 1990; Bennett i Hoffman 1998).

Pored inteziteta svetlosti i drugi faktori životne sredine mogu uticati na stabilnost razvića. Smanjenje raspoložive vode povećava stresnost uslova životne sredine utičući na stabilnost procesa razvića lista (Alados et al. 2001). Takođe, kod individua vrbe (*Salix*) koje su rasle u sušnijim staništima zabeležen je viši nivo vrednosti fluktuirajuće asimetrije lista od onih, nastanjenih na vlažnijim mestima (Hochwender i Fritz 1999).

Vodni stres biljke se obično meri vodnim potencijalom, koji meri kapacitet lista ili stabla da zadrži vodu nasuprot vodnom potencijalu zemljišta. Ukoliko je vodni potencijal zemljišta negativniji od vodnog potencijala biljke voda se može izgubiti preko korena što dovodi do sušenja i čak uginuća biljke (Duda et al. 2003). Svetlosna energija absorbovana preko lista pobuđuje centre elektronskog transfera koji upravljaju fotosintetičkim putevima (fotosisteme PSI i PSII), ili odaje energiju u vidu toplote, ili pokazuje određeni nivo fluorescencije. Fotosintetička efikasnost je najveća kada je nivo fluorescence najniži, povećanje fluorescencije (koja je povezana sa smanjenjem fotosinteze), je korelisana sa

sredinskim stresom (Duda et al. 2003). Vodni potencijal i fotosintetička efikasnost imaju glavnu ulogu u rastu i razviću biljke. Kompeticija za svetlost, hranu, vodu utiče na veličinu bilo kog od izabраних индекса стреса (Duda et al. 2003).

### 5.1.3. STABILNOST RAZVIĆA OSOBINA CVETA *IRIS PUMILA*

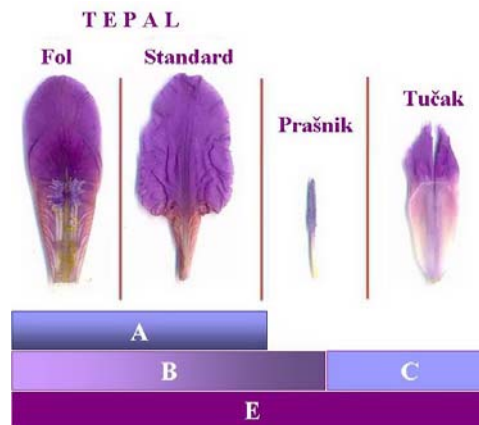
Većina osobina cveta su kvantitativne prirode, što znači da su pod uticajem većeg broja genskih lokusa sa malim aditivnim efektom, kao i pod uticajem različitih sredinskih faktora, uključujući i slučajan razvojni šum (Conner 2002). Sredinska heterogenost je prouzrokovana fluktuacijama u spoljnim sredinskim uslovima, dok je razvojnu šum rezultat stohastičke prirode ćelijskih procesa koji se uobičajeno javljaju i u homologim sredinama.

Cvetovi skrivenosemenica se sastoje od četiri tipa specijalizovanih cvetnih organa čašica, krunica, prašnici i tučak. Molekularni i genetički mehanizmi regulacije razvića cveta su dosta konzervativni, tako da homologe grupe gena kontrolišu razviće primordija cvetnih organa monokotila i dikotila (Weigel i Meyerowitz 1993; Bowman 1997; Ambrose et al. 2000; Ma i de Pamphilis 2000; Lohmann i Weigel 2002; Jack 2004; Krizek i Fletcher 2005). Geni koji kontrolišu specifičnost programa razvića cveta su umnogome slični između dikotiledonih i monokotiledonih cvetnica (Ambrose et al. 2000). Stepен procene ABC modela u razviću organa cveta monokotila je manje definisan u odnosu na dikotile (Ambrose et al. 2000).

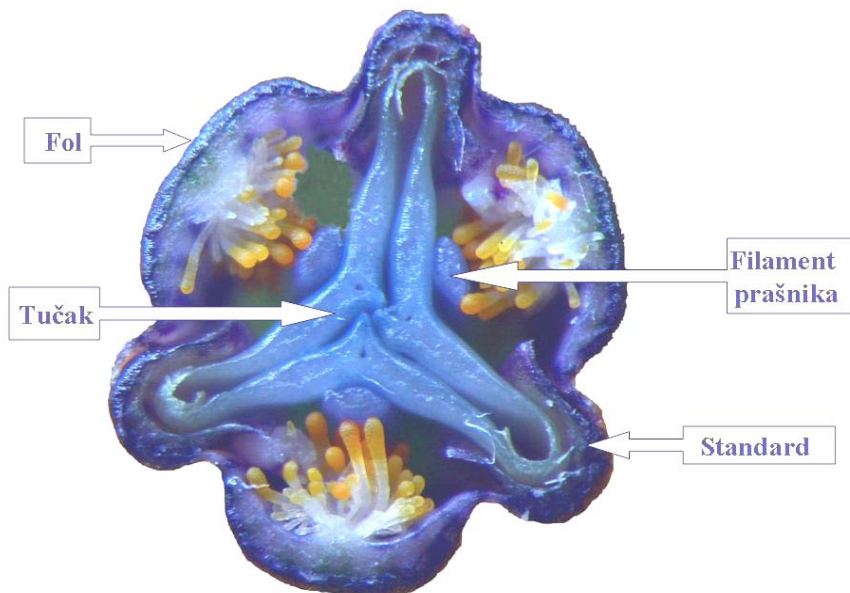
Četri tipa specijalizovanih organa cveta (čašični listići, krunični listići, tučak i prašnici) su organizovani u koncentrične krugove ili prstenove. Identitet organa cveta je pod kontrolom nekoliko klasa regulatornih gena (A, B, C, i E), i svaki od njih (cvetni organ) ima svoju prostornu poziciju unutar cvetnog meristema (Weigel i Meyerowitz 1993; Bowman 1997; Krizek i Fletcher 2005). Klasa E gena kontroliše identitet svih ograna cveta (čašične listiće, krunične listiće, tučak i prašnike), identitet kruničnih listića (spoljni krug -

folovi) i čašičnih listića (unutrašnji krug - standardi) (koji zajedno čine tepal) je pod kontrolom A i B, identitet prašnika je pod kontrolom B i C, dok je identitet tučaka pod kontrolom C klase regulatornih gena (Slika 10) (Weigel i Meyerowitz 1993; Bowman 1997; Lohmann i Weigel 2002; Jack 2004; Krizek i Fletcher 2005, Laitinen et al. 2007).

Sličan obazac građe ima i cvet *I.pumila* (Slika 11). Cvet *I.pumila* je radijalno simetričan i sastoji se iz tri polinarske jedinice koje se sastoje od četiri tipa cvetnih organa: fola, standarda, tučka i prašnika, čiji je svaki element bilateralno simetričan (Neal et al. 1998; Sapir 2004). Ponovljeni delovi cvetnih organa se razvijaju istim razvojnim putanjama, u istom sredinskom okruženju i kordinisane su istim genotipom. Kod monokotila, spoljni krug perijanta čine tzv. tepali formirani od folova (spoljni tepal) i standarda (unutrašnji tepal) (Slika 11). Smatra se da je klasa B gena uključena u regulaciju identiteta ovih organa cveta kod monokotila (Bowman 1997, Kanno et al. 2007). Fol i standard potiču od istog prekursornog tkiva cvetnog meristema, i slično ostalim monokotilama, njihov identitet je determinisan kombinovanim efektom A i B klase regulatornih gena (Bowman 1997).



Slika 10. Klase regulatornih gena koje određuju identitet cvetnih organa: E klasa određuje identitet svih cvetnih organa, A i B klasa gena određuje identitet tepala (fola i standarda), B i C klasa gena određuje identite prašnika, dok je identitet tučka određen C klasom regulatornih gena.



Slika 11. Porečni presek cveta *Irisa pumila* u nivou razdvajanja fola i standarda, na mestu disekovanja cvetnih organa.

Biljke usled svog sesilnog načina života, da bi opstale i prilagodile se promenama uslova u svojim životnim sredinama, moraju brzo i fleksibilno da reaguju na primljene spoljašnje signale i adekvatno modifikuju svoj proces razvića (Laux 2003). U konkurenciji za svetlost, biljke svojim rastom menjaju mikrosredinske uslove (intenzitet i kvalitet svetlosti, odnos crvene i daleko-crvene svetlosti (R:FR)), i na taj način utiču na rast susednih biljaka (Smith i Whithelam 1997; Dorn et al. 2000; Gurevitch et al. 2002; Monro i Poore 2005). Optimalni rast i razviće kao odgovor na kompleksne uslove sredine je rezultat sposobnosti biljaka da mere i kvalitet i kvantitet svetlosnih signala.

Brojni fotoreceptori (fitohromi za percepciju odnosa R:FR, kriptohroni i fototropini za percepciju plavog i ljubičastog dela svetlosnog spektra) primaju svetlosne signale, regulišući razvoj biljke prenosom signala do nukleusa regulišući gensku ekspresiju



adekvatnu primljenim signalima (Pruit et al. 2003). Svetlosni signali (kao i drugi sredinski faktori) iniciraju program diferencijacije i razvića organa pre svega na nivou transkripcije. Kompleks transkripcionih faktora je direktno odgovaran za kontrolu razvića organa biljaka, kao i za stabilnost razvića osobina organa biljke pod delovanjem abiotičkih stresora (Udvardi *et al.* 2007). Fotoreceptori, shodno primljenim svetlosnim signalima, aktiviraju mrežu fitohormona neophodnih za realizaciju razvića biljaka od juvenilnih do reproduktivnog stadijuma svake individue (Franklin et al. 2005, Heggie i Halliday 2005). Fitohromi su detektori spoljnih svetlosnih stimulusa i oni registruju promene svetlosnog kvaliteta (fitohrom *phyA* – fina detekcija R:FR odnosa, *phyB*, *phyD*, *phyE* – utiču na fotomorfogene odgovore). Preko prenosa signala fitohormoni regulišu direktno ćelijske procese koji kontrolišu rast i razviće biljaka u specifičnim sredinskim uslovima (Weining 2000; Gurevitch et al. 2002; Takano et al. 2005; Mathews 2006; Brock i Weining 2007).

#### **5.1.3.1. Stabilnost razvića dužine i širine cvetnih organa**

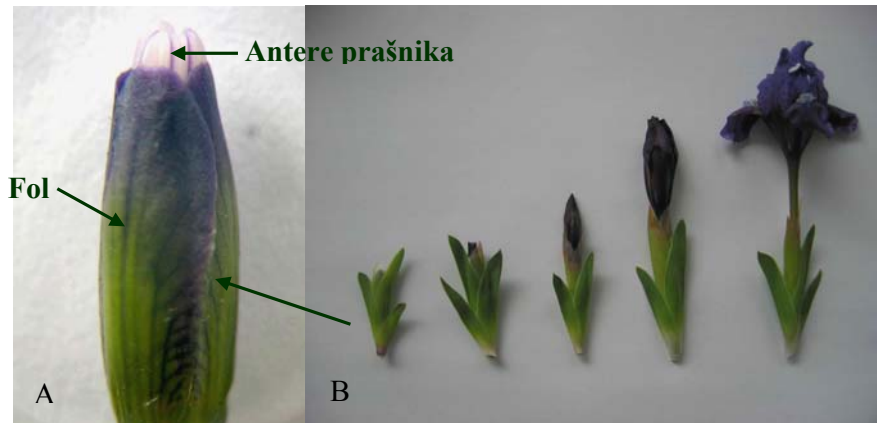
Stabilnost razvića merena fluktuirajućom asimetrijom osobina cveta *I.pumila*, u populaciji poreklom sa otvorenog staništa nije bila statistički značajno različita između tretmana visokog i niskog svetlosnog inteziteta, pri istom odnosu R:FR, tj. u neutralnoj senci, kao i kod populacije poreklom sa zasenčenog staništa, iako je za jedinke ove populacije stresnija sredina je bio tretman visokog inteziteta svetlosti.

Međutim, naši rezultati pokazuju da je osetljivost procesa razvića različitih osobina cvetnih organa *I.pumila* bila različita u svakoj od svetlosnih sredina (Tabele 12, 14, 21 i 23). Na osnovu dobijenih rezultata veličine radijalne asimetrije osobina cveta *I. pumila* u prirodnim uslovima, moglo se zaključiti da je zasenčeno stanište uslovalo nestabilnije razviće dužina organa cveta u odnosu na širine (Tabela 2, 3 i 4). U eksperimentalnoj bašti uočene su takođe razlike u nestabilnosti razvića dužina i širina radijalno simetričnih organa cveta *I.pumila*, unutar svetlosnih tretmana (Tabela 15). Tretman visokog svetlosnog

intenziteta je karakterisalo stabilnije razviće osobina dužina cvetnih organa, a niski svetlosni intenzitet stabilnije razviće njihovih širina (Tabela 15).

Uočno je, takođe, da je uticaj sredinskih faktora na stabilnost razvića cveta *I.pumila* bio specifičan za svaku od analiziranih osobina. Naime, iako je, generalno, radijalna asimetrija bila veća u zasenčenom staništu, to nije bio slučaj za širine cvetnih organa, koje su ispoljavale viši stepen radijalne asimetrije na otvorenom staništu. Isti rezultat je dobijen i za fluktuirajuću asimetriju bilateralno simetričnih organa cveta (Tabela 8), gde je za osobine širina cvetnih organa stresnija sredina bilo otvoreno stanište u odnosu na zasenčeno. Indeksi fluktuirajuće asimetrije (FA1, FA8a i FA10b) težili su ka većim vrednostima na otvorenom staništu u odnosu na zasenčeno.

Od svih analiziranih osobina, jedino se radijalna asimetrija dužine fola statistički značajno razlikovala između alternativnih svetlosnih staništa (Tabela 10). U oba staništa nestabilnije razviće konstantovano je u pogledu dužine u odnosu na širinu istih cvetnih organa, što ukazuje na njihovu različitu osetljivost na sredinske uslove. Radijalna asimetrija dužine antere bila je najniža u oba staništa (Tabele 2, 3 i 4). Slični rezultati su dobijeni i u tretmanima različitih svetlosnih inteziteta u eksperimentalnoj bašti. Najstabilnije razviće u oba tretmana (tj. najmanja asimetrija) utvrđena je za dužinu prašnika (Tabela 15A i B), dok je najviši stepen radijalne asimetrije procenjen za dužinu fola i dužinu standarda. Dobijeni rezultati bi se možda mogli objasniti razlikom u vremenu početka i završetka formiranja prašnika. Naime, primećeno je da su u pupoljku cveta (koji vizuelno detektujemo kao blago zadebljanje na cvetnom rametu, prvi stadijum na slici 12B) prašnici već formirani, i po dužini su veći od fola standarda i tučka (Slika 12A).



Slika 12. A. Pupoljak cveta *Iris pumila* u prvom stadijumu; B. stadijumi razvića pupoljka cveta.

Van Doorn i saradnici (2003) su detektovali aktivnost grupe gena klase A koje kontroliše ćelijski rast tepala u periodu tri dana nakon pojave cvetnog pupoljka *Iris holandica*. U tom periodu veze između epidermalnih ćelija i mezofilnih ćelija još uvek su aktivne preko plazmodezmi, otvore u ćelijskom zidu koji omogućavaju međućelijski transport malih molekula. Dva dana pred otvaranje cveta plazmodezme se gube između mezofilnih ćelija, a još dan nakon otvaranja cveta ostaju između epidermalnih ćelija, i u tom periodu je izražen rast tepalske strukture i to u dužinu i širinu (Van Doorn et al. 2003). Broj plazmodezmi je korelisan za procesom razvića, veliki broj primarnih plazmodezmi se nalazi u apikalnim ćelijama tepalske strukture, gde je aktivna deoba ćelija. Pojava većeg broja sekundarnih plazmodezmi je korelisana sa određenim sredinskim i razvojnim stimulusima. U tom periodu za rast tkiva odgovorne su interakcije između ćelija koje reaguju na spoljne stimulse (Hake 1987).

Kontrolisana deoba ćelija u meristemskom tkivu determiniše oblik i veličinu organa koji se formiraju. Programi razvića su zajednički između različitih organa te je na taj način omogućena i strukturna sličnost između njih (Reale et al. 2002). Sredinski stimulusi indukuju sintezu hormona, koji direktno ili indirektno utiče na deobu ćelija, rast i diferencijaciju organa. Auksin i citokinini su stimulatori ćelijske deobe, za razliku od ABA

(hormona koji se indukuje pod delovanjem stresa) i koji suprimira ćelijsku deobu saglasno primljenim signalima iz spoljnje sredine. Na taj način je ćelijska deoba, iako pod primarnim uticajem sredine, kontrolisana unutrašnjim mehanizmima kontrole razvića (Meyerowitz 1997, Rossi i Varotto 2002). Morfogeneza latica ima dve faze: fazu ćelijskih deoba i fazu ćelijske elongacije (Laitinen et al. 2007). Latice su strukturno slične listovima, tako što su za njihovo izduživanje po glavnoj osi odgovorane apikalne i subapikalne ćelije, dok su za lateralni rast odgovorne marginalne i submarginalne ćelije (Martin and Gerats 1993).

Leva i desna strana nekog organa nastaje određenim brojem i orijentacijom ćelijskih deoba i ekspanzije koja je pod hormonskom kontrolom (Salisbury i Ross 1992). Orijentacija ćelijskih mikrofibrila, kao i produkcija hormonskih receptora je delimično pod genetičkom kontrolom, dok je produkcija hormona pod dvojnomo regulacijom, genetičkom i sredinskih uslova (Holloway et al. 1997). S druge strane, sem hormonske kontrole, za rast ćelija je bitana i dostupnost vode, kao i biljni turgor koji, pak, zavisi od fizioloških mehanizama biljke i dostupne vode u podlozi (Freemann et al. 2003).

Hormoni auksin i giberelin pospešuju ćelijski rast duž longitudinalne ose, dok etilen i citokinin indukuje ekspanziju ćelija duž transferzalne ose (Shiboaka i Nagai 1994, Fukazawa et al. 2000). Uniformnost oblika i veličine organa cveta ukazuje na to da su ove osobine pod strogom kontrolom razvojnih mehanizama, međutim malo je informacija o prirodi te kontrole (Reale et al. 2002). Postoje mnogi nivoi i načini gde rast lista i latice može biti regulisan, te prema tome i mnogo načina kako se leva i desna strana mogu razlikovati (Freeman et al. 2003). Iako je leva i desna strana bilateralno simetričnih struktura delova cveta (fola, standarda i tučka) pod kontrolom istih gena i istih sredinskih uslova, mogu postojati jasna morfološka odstupanja kao posledica malih stohastičkih promena u ćelijskim procesima, što se pripisuje delovanju slučajnih procesa (odstupanjima) u toku razvića organa. Efekat razvojnog šuma se ispoljava lokalno, tj. na

ograničenom prostoru jedne od strana bilateralno simetričnih osobina, te akumulacija tih promena može dovesti do različite morfologije dveju strana koju definišemo kao asimetriju tj. nestabilnost razvića. Ukoliko su odstupanja u procesu razvića organa nastala na pre definisanja strana organa, onda se može očekivati da se greške eksprimiraju na obe strane podjednako (Klingenberg 2003).

### 5.1.3.2. Selektivni značaj simetrije cvetnih organa

Stabilnost razvića organa cveta je bitna za entomofilne biljke, jer ona direktno utiče na relativnu adaptivnu vrednost svake individue (Alados et al. 2001; Alados et al. 2002). Veličina cveta, oblik cveta i simetrija cvetnih organa su vizuelni stimulus za oprašivača, što bi mogao da bude jedan od uzroka njihove manje osetljivosti na stres, kao i veće kanalisnosti razvića nego što je slučaj sa vegetativnim (Møller i Eriksson 1994; Møller 1995; Evans and Marshal 1996; Møller i Shykoff 1999; Alados et al. 2001; Brock i Weining 2007). Međutim, postoje i eksperimentalni podaci koji ukazuju da odnos između simetrije organa cveta i relativne adaptivne vrednosti jedinke nije obavezno pozitivan (Sapir 2004). Tako na primer, u jednom od eksperimenata obavljenih u prirodi, odstranjivanje standarda na cvetu *Iris atrofucosa*, nije smanjilo učestalost posete oprašivača, a time ni relativnu adaptivnu vrednost biljaka sa cvetovima bez standarda, u odnosu na one sa celim cvetovima (Sapir 2004). Suprotno tome, kod vrste *Iris hermona* biljke sa standardima su imale selektivnu prednost u odnosu na privlačenje oprašivača u odnosu na biljke sa cvetovima kojima je odstranjen standard (Sapir 2004). U nekim novijim istraživanjima je pokazano da se preferiranje oprašivača simetričnijim cvetovima ne može uzeti kao generalni zaključak, jer rezultat zavisio od biljne vrste (Weeks i Frey 2007).

## 5.2. MORFOLOŠKA VARIJABILNOST OSOBINA CVETA *IRIS PUMILA*

Varijabilnost morfologije cveta može se uočiti na više hijerarhijskih nivoa (Willams i Conner 2001), unutar iste biljke, između različitih biljaka iz iste, ili različitih populacija, itd. U ovom radu utvrđen je statistički značajan efekat različitog intenziteta svetlosti na ekspresiju morfoloških osobina cvetnih organa *I.pumila*, koje su imale veće fenotipske vrednosti u sredinama sa nižim intenzitetom svetlosti nego sa višim, kako u prirodnim staništima, tako i u eksperimentalnoj bašti (Tabele 24 i 28 A i B).

Razlika između fenotipskih vrednosti morfoloških osobina cveta konstatovane su kako između prirodnih staništa, tako i u eksperimentalnoj bašti između različitih svetlosnih tretmana, gde su se prirodne populacije takođe razlikovale u veličini osobina cveta. Biljke iz populacija poreklom sa zasenčenog staništa su imale veće dimenzije cvetnih organa u odnosu na biljke poreklom iz populacije sa otvorenog staništa, u tretmanu istog svetlosnog intenziteta.

U prirodnim populacijama *I.pumila*, vrednosti sedam analiziranih morfoloških osobina cveta su bile statistički značajno veće u zasenčenom staništu u odnosu na otvoreno (Tabela 24), sa izuzetkom dužine tučka (STL), koja je bila slična između alternativnih svetlosnih staništa. Unutar istog staništa, populacije se nisu statistički značajno razlikovale u pogledu fenotipskih vrednosti osobina cvetnih organa. Rezultati dobijeni u eksperimentalnoj bašti su bili slični onima iz prirodnih staništa, sve vrednosti morfoloških osobina organa cveta su bile veće u niskom svetlosnom tretmanu, osim dužine i širine tučka (STL i STW), koje nisu ispoljile razliku između tretmana. Populacija poreklom sa zasenčenog staništa je imala isti obrazac variranja morfoloških osobina u dva svetlosna tretmana kao i populacija poreklom sa otvorenog staništa. Vrednosti osobina organa cveta su bile veće na niskom svetlosnom tretmanu, osim za širinu tučka (STW) koja se nije razlikovala između tretmana. Populacije poreklom iz dva alternativna svetlosna staništa, su se u okviru tretmana visokog svetlosnog intenziteta razlikovale značajno za pet morfoloških

osobina širinu fola (FW), širinu standarda (SW), dužinu tučka (STL), širinu tučka (STW) i dužinu filamenta (FIL), u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta za širinu fola (FW) i dužinu tučka (STL).

Rezultati mešanog modela analize varijanse za osam morfoloških osobina i broj ovula cveta *I. pumila* kod biljaka poreklom iz dva staništa različitog svetlosnog intenziteta, su potvrdili statistički značjan efekat uslova staništa na fenotipsku ekspresiju za osobine širinu standarda (SW), širinu tučka (STW) i dužinu antere (AL) (Tabele 25). Genetička razlika u srednjim vrednostima između populacija unutar staništa, je bila statistički značajna za dve osobine širinu fola (FW) i dužinu standarda (STL), dok su unutar populacija genetičke razlike između klonova bile statistički značajne za sve analizirane osobine.

U eksperimentalnoj bašti, efekat tretmana bio je statistički značajan za dužinu i širinu fola (FL i FW) i dužinu filamenta (FIL) (Tabela 29), dok su razlike u srednjim vrednostima između populacija unutar istog tretmana jedino bile statistički značajne za osobine širinu fola (FW) i dužinu tučka (STL). Unutar populacija, razlike između genotipova (tj. familija) su bile statistički značajne za osobine dužinu i širinu fola (FL i FW), dužinu i širinu standarda (SL i SW), širinu tučka (STW), dužinu antere (AL), i broj semenih zametaka.

Postoje brojni eksperimentalni podaci koji ukazuju da prirodne populacije mnogih biljnih vrsta ispoljavaju značajnu genetičku varijabilnost za osobine cveta (Shore i Barrett 1990; Schwagerle i Levin 1991; Stanton et al. 1992; Holtsford i Ellstrand 1992; Elle 1998), što je preduslov za njihovu evoluciju pod delovanjem prirodne selekcije (Brock i Weinning 2007).

Kod biljaka koje se oprašuju insektima veličina cveta ima važnu ulogu u privlačenju insekata, budući da polinatori preferiraju veće u odnosu na manje cvetove (Galen 1989; Campbell 1991; Conner i Rush 1996; Vaughton i Ramsey 1998; Galen 1999). Međutim, pored oprašivača kao selekcionog faktora, veličina cveta zavisi i od

sredinskih uslova koji takođe mogu da modeliraju evoluciju veličine cveta. Prema hipotezi cene resursa (engl. *resource-cost hypothesis*), rezultat selekcije u staništima sa ograničenim resursima su manji cvetovi, za razliku od staništa sa optimalnim resursima gde selekcija favorizuje veće cvetove, koji su privlačniji za oprašivača (Galen 1999).

Ova hipoteza (Galen 1999) predpostavlja da smanjenje korole može biti prednost za biljke koje žive u pretežno stresnim uslovima sredine, budući da velika korola ima visoku fiziološku cenu u uslovima nedostatka vode (Galen 1999, 2000). Prema hipotezi ograničenja resursa, manji cvetovi *Rosmarinus officinalis* imaju selektivnu prednost u relativno suvim priobalnim regijama, dok relativno vlažniji planinski predeli omogućavaju produkciju većih cvetova (Herrera 2005).

Naši rezultati potvrđuju da biljke *I.pumila* sa otvorenih staništa imaju manje cvetove, u odnosu biljke poreklom sa zasenčenih staništa, što bi navodilo na zaključak da su otvorena staništa stresnija životna sredina u odnosu ne samo na svetlost, nego i na temperaturu, kao i vodni režim. Međutim, razlika u veličini cveta se zadržala i u eksperimentalnoj bašti na oba svetlosna intenziteta. Naime, biljke poreklom iz zasenčenog staništa su imale veće vrednosti morfoloških osobina cvetova u odnosu na biljke poreklom sa otvorenog staništa (Tabela 28), dok su obe formirale veće cvetove pod niskim u odnosu na visoki svetlosni intenzitet. Dobijeni rezultati ukazuju na postojanje genetičke diferencijacije ove dve populacije u odnosu na prosečnu veličinu cveta, do koje je došlo pod delovanjem različitih selekcionih režima u njihovim prirodnim staništima.

Osobine cveta *I.pumila* koje nisu pokazale statistički značajanu fenotipsku plastičnost u odnosu na lokalne sredinske uslove u prirodnim i eksperimentalnim sredinama su bile dužina tučka i broj ovula. Isti rezultati su dobijeni i za vrstu *Brassica rapa* (Weining 2002), kao i *Arabidopsis thaliana* (Brock i Weining 2007). Naši rezultati potvrđuju da su dužine latica bile veće u sredinama sa smanjenim intezitetom svetlosti, za razliku od osobina tučka koje se nisu menjale u zavisnosti od svetlosnog inteziteta.



### 5.3. FENOTIPSKE I GENETIČKE KORELACIJE

U odnosu na osobine cveta *I.pumila*, većina fenotipskih i genetičkih korelacija je bila slaba, sem jake pozitivne korelacije između dužine fola i standarda. I u prirodnim i u eksperimentalnim životnim sredinama je zabeležen sličan obrazac zavisnosti između osobina. Fol i standard, kao strukture istog spoljnog kruga cveta, pozitivno su korelisane, verovatno zbog zajedničke genetičke kontrole i regulacije razvića (pod kontrolom su A i B klase gena, kao i kod ostalih monokotila) (Bowman 1997).

Koeficijenti korelacije između dužina cvetnih organa su imali veće vrednosti od koeficijenata korelacije između širina istih delova cveta. Veći intenzitet korelacije su pokazale osobine aseksualnih organa (fol i standard) u odnosu na osobine seksualnih organa (tučaka i prašnika). Podudarnost u matrica fenotipskih vrednosti morfoloških osobina cveta između staništa je bila visoka i statistički značajna, dok je podudarnost korelacionih odnosa matrica indeksa radijalne asimetrije osobina cveta bila niska i statistički ne značajna. Aktuelni svetlosni uslovi u alternativnim svetlosnim staništima nisu indukovali statistički značajne razlike u strukturi fenotipskih i genetičkih korelacionih matrica morfoloških osobina cveta *I.pumila*. Sličnost između korelacionih matrica fenotipskih vrednosti morfoloških osobina cveta i korelacionih matrica radijalne asimetrije osobina cveta razlikovala se između staništa. U okviru otvorenog staništa ove matrice su bile nepodudarne ( $r = 0.2728$ ;  $P = 0.1720$ ), dok su u zasenčenom staništu one bile podudarne ( $r = 0.5646$ ;  $P = 0.0070$ ) (Tabela 34). Nedostatak značajne pozitivne korelisanosti između osobina stabilnosti razvića cveta *I.pumila* (u prirodnim ni u eksperimentalnim uslovima) potvrđuje da je detektovana nestabilnost osobina cveta posledica slučajnih događaja tokom procesa razvića koji su se odigrali nakon formiranja cvetnih primordija. Za morfološke osobine cveta *I.pumila* većina fenotipskih i genetičkih korelacija je bila slaba, sem jakih pozitivnih korelacija između dužine fola i standarda ( $\approx 0.9$ ) u oba prirodna alternativna staništa.

Fenotipske korelacione matrice morfoloških osobina cveta *I. pumila* su bile podudarne i ukoliko smo izvršili poređenja korelacione matrice za populaciju sa otvorenog i korelacione matrice populacije poreklom sa otvorenog staništa u visokom svetlosnom tretmanu u eksperimentalnoj bašti ( $r = 0.8037$ ;  $P = 0.0005$ ) (Tabela 34). Isti rezultat podudarnosti smo dobili i za poređenje korelacione matrice za populaciju poreklom sa zasenčenog staništa i korelacione matrice populacije poreklom sa zasenčenog staništa u tretmanu niskog svetlosnog inteziteta u eksperimentalnoj bašti ( $r = 0.7288$ ;  $P = 0.0005$ ). Promena sredinskih uslova nije uslovlila promenu korelacionih odnosa između morfoloških osobina cveta *I.pumila*.

U eksperimentalnoj bašti, za populaciju poreklom sa otvorenog staništa najveću vrednost koeficijenta korelacije je imala korelacija između dužine fola (FL) i dužine standarda (SL), u oba svetlosna tretmana (Tabela 37A). U tretmanu visokog inteziteta svetlosti, visoke vrednosti korelacionih koeficijenta su dobijene između osobina širine standarda (SW) sa osobinama dužine i širine fola (FL i FW), kao i dužine standarda (SL). U niskom intezitetu svetlosti, pored pomenute korelacije između osobina FL i SL, visoku vrednost statistički značajanih koeficijenta korelacija imale su i korelacije između osobina dužine fola (FL) i dužine tučka (STL), kao i dužine standarda (SL) i dužine tučka (STL) (Tabela 37A). Za jedinke poreklom iz zasenčenog staništa najveća vrednost korelacionog koeficijenta je dobijena između osobina dužine fola (FL) i dužine standarda (SL), u visokom i u niskom intezitetu svetlosti (Tabela 37B).

Poređenjem fenotipskih i genetičkih korelacionih matrica morfoloških osobina, kao i fenotipskih i genetičkih korelacionih matrica stepena radijalne asimetrije osobina cvetnih organa, za obe populacije poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa u dva tretmana visokog i niskog svetlosnog inteziteta, dobijena je statistički značajna podudarnost matrica ( $P < 0.05$ ) (Tabela 39).

Za populaciju poreklom sa otvorenog staništa obrazci korelacionih odnosa za morfološke osobine cveta su bili podudarni između tretmana visokog i niskog svetlosnog inteziteta. Isti rezultat je dobijen i za populaciju poreklom sa zasenčenog staništa. Korelacije između stepena radijalne asimetrije osobina cveta nisu bile značajene a korelacione matrice nisu bile podudarne između svetlosnih tretmana ni za jednu od populacije poreklom iz prirodnih alternativnih staništa (Tabela 39).

Poređenjem korelacionih matrica fenotipskih vrednosti morfoloških osobina cveta i korelacionih matrica stepena radijalne asimetrije istih osobina cvetnih organa u okviru prirodnih alternativnih staništa nismo dobili značajnu podudarnost za populaciju poreklom sa otvorenog, dok je podudarnost statistički značajna za populaciju sa zasenčenog staništa (i za fenotipske i genetičke korelacije je dobijen isti rezultat podudarnosti) ( $r = 0.5646$ ;  $P = 0.0070$ ;  $r = 0.5406$ ;  $P = 0.0060$ ) (Tabela 34).

Putevi razvića označavaju skup procesa koji formiraju neku osobinu i oni uključuju mnoštvo interagujućih molekularnih i ćelijskih mehanizama koji se nalaze u osnovi procesa razvića organizma, koji je sam po sebi kompleks interakcija (Alonso 2008). Kovariranje između morfoloških osobina je po poreklu dvojako, nastalo kao rezultat direktnih interakcija između puteva razvića morfoloških osobina ili kao rezultat paralelnih variranja odvojenih puteva razvića osobina bez interakcije između njih (Klingenberg 2003, 2005). U slučaju direktnog puta razvića dve osobine od zajedničkog prekursora, razlike će se odraziti na obe osobine i usloviti pozitivno kovariranje ovih osobina (Riska 1986). Na direktnu interakciju između puteva razvića osobina može uticati i induktivni signal na pitanji razvića jedne osobine koji utiče na deo putanje razvića druge osobine, i na ta način uticati na obe osobine zajedno i indukovati kovariranje između njih (Klingenberg 2008).

Pored direktnog postoji i tip paralelnog variranja puteva razvića koji mogu da dovedu do određenog obrasca kovariranja između osobina. Ukoliko su odvojeni putevi razvića osetljivi na spoljni stimulus, on će istovremeno uzrokovati variranje obe osobine

paralelnih putanja razvića. Ovo je primer kako spoljni sredinski uslovi mogu uticati na mnogostruke procese razvića istovremeno kao i na obrazac kovariranja između osobina različitih putanja razvića. Međutim, variranje u toku razvića u putanji razvića jedne osobine ne može formirati kovariranje između osobina (Klingenberg 2008).

Da bi se tačno odredilo poreklo kovariranja između osobina (direktne ili paralene interakcije puteva razvića), mora se odstraniti udeo genetičke i sredinske varijanse u fenotipskom variranju analiziranih morfoloških osobina. Najbolji način eliminisanja genetičkog i sredinskog variranja između individua i istovremena procena variranja poreklom od direktnih interakcija puteva razvića je analiza fluktuirajuća asimetrije osobina (Klingenberg 2003). Kao što je već rečeno leva i desna strana jedne individue imaju zajednički genom (sem u slučaju somatske mutacije) i razvijaju se u istim uslovima sredine. Fluktuirajuća asimetrija je rezultat slučajnih odstupanja u toku procesa razvića (Klingenberg 2003), odnosno variranja koje potiče od samih puteva razvića. Kovariranje između fluktuirajuće asimetrije različitih osobina je u osnovi kovariranja direktnih puteva razvića (Klingenberg 2003, 2004, 2005).

Poređenjem obrazaca kovariranja fluktuirajuće asimetrije sa obrascem kovariranja između individua, moguće je proceniti direktne interakcije razvića u formiranju kovariranja između individua (Klingenberg 2008). U nekim naučnim studijama je potvrđena podudarnost obrazaca kovariranja fluktuirajuća asimetrije i individualnog variranja što ukazuje na direktne interakcije razvića (Klingenberg i Zaklan 2000; Breuker et al. 2006; Debat et al. 2006), dok druge studije su dobila slabu podudarnost između nivoa variranja (Debat et al. 2000; Hallgrímsson et al. 2002; Willmore et al. 2005).

Korelacije između fenotipskih osobina mogu biti odraz različitih bioloških procesa. Korelacije mogu biti rezultat genetičkih, funkcionalnih i razvojnih odnosa između osobina (Wagner i Altenberg 1996; Schlichting i Pigliucci 1998; Murren 2002).

Sredinski uslovi utiču svojom heterogenošću na postojanje različitih obrazaca korelacija između osobina. Predpostavka je da u stresnijim sredinama fenotip „kompaktniji- integrisaniji”, kao posledica ekspresije većeg broja značajnih korelacija između različitih osobina i adaptivne vrednosti (Schwenk i Wagner 2004; Young i Badayev 2006).

Kod cveta divlje rotkvice *Raphanus raphanistrum* fenotipske i genetičke korelacije između filameta i dužine tube krunice cveta je bila najveća u odnosu na ostale korelacije osobina cveta (Morgan i Conner 2001). Krunica i prašnici (uključujući i filament) su veoma blisko razvojno povezani kod mnogih vrsta (Hill i Lord 1989), što ukazuje da je u osnovi ove korelacije plejotropni efekat gena. Dobijene korelacije koje su posledica plejotropnog efekta gena mogu predstavljati ograničenje za evoluciju osobina cveta divlje rotkvice, naročito za filament i dužinu tube krunice cveta koja je imala najveću korelaciju.

Malo se zna o plastičnosti korelacija unutar različitih vrsta funkcionalnih modula. Nicotra i saradnici (1997) uprkos dobijenim razlikama između staništa za dve vrste *Piper*, dobili iste korelacione obrasce unutar sredina za obe vrste, što potvrđuje hipotezu o visokoj unutar-modularnoj integraciji i generalno maloj korelaciji između modula. Ovi rezultati potvrđuju da je integracija fleksibilna i kordinisana promenama sredine. Iako su se dve vrste roda *Piper* razlikovale u obrascu plastičnosti korelacija, kao i osobina koji pokazuju plastičnost, one su slične u broju značajnih korelacija između modula i imaju zajedničku većinu korelacija u tretmanu visokog svetlosnog inteziteta. To ukazuje da evolutivni obrazac integracije kod biljaka je možda određen zajedničkim poreklom pre nego ekološkim razlikama (Murren 2002).

Prema hipotezi koju je dala Berg (1960), delovi cveta su adaptirani za oprašivanje i manje su korelisani sa vegetativnim delovima biljke kao drugim funkcionalnim sistemom. Na korelisanost osobina u modulu selekcija može delovati i indirektno: naime, ukoliko selekcija deluje na osobinu u modulu koja je direktno vezana za adaptivnu vrednost, bilo

koja genetički korelisana osobina sa tom osobinom će takođe biti pod dejstvom selekcije ali indirektno (Lande 1979).

Veličina (stepen povezanosti osobina) i obrazac (raspored odnosa između osobina) kovariranja između seta određenih osobina daje procenu fenotipske integracije (Pigliucci 2003; Armbruster et al 2004). Fenotipska integracija unutar populacija može biti veća zbog genetičkih korelacija ili funkcionalne povezanosti, dok kovariranje osobina između populacija ili vrsta su rezultat selekcije koja je varirala geografski ili vremenski (Ordano et al. 2008).

Cvet kao modularna struktura predstavlja jasan primer seta povezanih osobina koje pokazuju genetičku, razvojnu i funkcionalnu povezanost (Olson i Miller 1958; Berg 1960; Armbruster 1991; Murren 2002; Armbruster et al. 2004; Pérez et al 2007). Cvet je kompleksni organ sačinjen od nekoliko međusobno povezanih modula koji omogućuju kontakt sa oprašivačem. Oprašivač kao selekциони faktor (Galen 1989) može favorizovati veze između određenih delova cveta (adaptivna integracija cveta) (Ashman i Majetic 2006). Eksperimentalni rezultati ukazuju da je integracija cveta rezultat funkcionalne usaglašenosti između građe cveta i morfologije oprašivača (Muchhala 2006).

Cvet je kompleksna biljna struktura čiji se organi nalaze pod različitim selekcionim režimima, u zavisnosti od funkcije koju obavljaju (privlačenje oprašivača, davanje i primanje polena), i malo stoga je verovatno da su sve osobine cveta optimalne za sve funkcije. Drugim rečima, ukoliko različiti selekциони pritisci deluju na različito važne osobine cveta, prirodna selekcija će favorizovati integraciju unutar cveta, u odnosu na integraciju celog cveta (Orando et al. 2008).

U našim istraživanjima dobijena je najjača vrednost korelacije između dužine fola i standarda u skoro svim uzorcima, bilo da potiču iz alternativnih prirodnih staništa različitog svetlosnog inteziteta i kvaliteta svetlosti, ili u eksperimentalnoj bašti u tretmanima visokog i niskog svetlosnog inteziteta. Pored već pomenute korelacije,

korelacioni odnos koji se mogao okarakterisati kao sledeći po jačini bio je između dužine tučka i dužine fola i standarda Takođe, dobijeni rezultati nisu utvrdili razliku u fenotipskim vrednostima veličine tučka, ni za populacije u prirodnim staništima različitog svetlosnog inteziteta, ni u eksperimentalnoj bašti između dva svetlosna tretmana visokog i niskog svetlosnog inteziteta. Prema već pomenutom ABC modelu građe cveta, identitet ovih cvetnih organa nije pod zajedničkom genetičkom regulacijom, jer su klase gena uključenih u njihovo detrimisanje različite, za fol i standard odgovorne su klase A i B, dok je identitet tučka regulisan C klasom gena, što ukazuje da generisanje jakih fenotipskih asocijacija između osobina nije rezultat koekspresije ovih gena, već pre simultanog delovanja selekcije na ove osobine.

Analizom korelacionih odnosa osobina cveta i kod *Iris gracilipes* (Iridaceae) dobijene su značajne i visoke korelacije između fola i standarda u odnosu na ostale kombinacije osobine cveta (Ishii i Morinaga 2005).

Statistički značajna korelacija između filameta prašnika i dužine tube krunice cveta potvrđuje hipotezu selekcije kao uzroka korelacije između ove dve osobine (Conner i Via 1993; Conner i Sterling 1995). Kod tubularnih cvetova korelacije između filameta i krunice cveta su jače u odnosu na druge osobine cveta, pre svega zbog efikasnijeg prenosa polena na oprašivača (Conner i Sterling 1995). Smatra se da je ovakav korelacioni odnos je nastao delovanjem selekcije indukovane specifičnom vrstom oprašivača, ali i kao rezultat plejotropnih efekata gena, vezanosti gena, kao i zajedničkog razvića navedenih osobina (Conner 2002; Ishii i Morinaga 2005). Proučavanja korelacija između osobina cveta se uglavnom baziraju na fenotipskim razlikama između biljaka (među-individualni nivo korelacija), koje su rezultat delovanja genetičkih i sredinskih faktora (Davis 2001). Unutar-individualne razlike u korelacionim odnosima između osobina cveta, kao i razlike u veličini samog cveta su dokumentovane u naučnim studijama (Diggle 1995).

U zavisnosti od ekspresije gena koji utiču na produkciju hormona za svaki cvet, kombinacija organa cveta koja se razvija pod uticajem istih hormona može biti uzrok jakih korelacionih odnosa i na među- i unutar-individualnom nivou. Takođe, produkcija hormona jednog organa može uticati na hormone drugih organa, što može biti uzrok jakih korelacionih odnosa (Ishii i Morinaga 2005). Nije dobijena značajna razlika između obrazaca među- i unutar-individualnih korelacionih odnosa kod osobina cveta *Iris gracilipes*. Jedno od objašnjenja ukazuje da oprašivač kao selekциони faktor utiče na te dobijene korelacione odnose između osobina cvetnih organa. Veličina tučka i filameta antere je korelisana na oba nivoa, najverovatnije zbog pozicije antere, tučka u ulazu polinatorske jedinice, što je bitno za efikasno primanje polena od oprašivača kao i prenosa polena sa antere na oprašivača (Ishii i Morinaga 2005). Tako na primer, dobijeni rezultati u eksperimentu sa smanjenjem veličine standarda, ukazuju da veličina ove osobine nije važna za prirodnu selekciju jer ne utiče na privlačenje oprašivača i reprodukciju kod vrste *Iris gracilipes* (Ishii i Morinaga 2005). Isecanje jednog od dva tipa kruničnih listića (*Lavandula latifolia*) nije imalo efekta na oprašivanje iako su njihove dužine bile jako korelisane (Herrera 2001). Unutrašnji odnosi razvica su moguć razlog njihovog korelativnog odnosa (Conner 1997; Herrera 2001).

Prema našim rezultatima, veličina morfoloških osobina se razlikovala između sredina različitog svetlosnog inteziteta, ali se korelacioni odnosi između njih nisu menjali. Jaka korelativna veza između veličine fola i standarda na unutar-individualnom nivou u sredinama različitog svetlosnog inteziteta može da ukazuje na njihove bliske veze procesa razvica pomenutih osobina.



## 6. ZAKLJUČCI

Na osnovu rezultata istraživanja uticaja ambijentalne svetlosti, kao jednog od abiotičkih faktora životne sredine, na stabilnost razvića i morfološku varijabilnost osobina cveta *I. pumila* došlo se do sledećih zaključaka:

**1.** Veličina i obrazac stabilnosti razvića osobina cveta *I. pumila* su se razlikovali u zavisnosti od analizirane osobine, kao i od evolucione istorije istraživanih populacija. Prosečne vrednosti indeksa radijalne asimetrije su bile više u zasenčenom nego u otvorenom staništu, ukazujući da je zasenčeno stanište verovatno stresnija sredina za razviće istovetnih replika različitih cvetnih organa. Radijalna asimetrija dužine fola, antere i filamenta bila je statistički značajno veća u zasenčenom nego u otvorenom staništu.

**2.** Populacije poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa su se razlikovale u srednjoj vrednosti indeksa radijalne asimetrije osobina cveta u okviru svakog od svetlosnih tretmana. U tretmanu visokog intenziteta svetlosti, populacija poreklom sa otvorenog staništa je imala statistički značajno niže vrednosti radijalne asimetrije dužine standarda i filamenta (kao i kompozitnih indeksa radijalne asimetrije dužina cvetnih organa) u odnosu na populaciju poreklom sa zasenčenog staništa. U tretmanu niskog svetlosnog intenziteta radijalna asimetrija dužine antere imala statistički značajno nižu vrednost za populaciju poreklom sa otvorenog staništa u odnosu na populaciju poreklom sa zasenčenog staništa. Za populaciju poreklom sa zasenčenog staništa radijalna asimetrija dužine standarda, kao i kompozitni indeksi radijalne asimetrije širine organa cveta su bili viši u tretmanu sa punim intezitetom svetlosti, nego u tretmanu sa redukovanim intezitetom svetlosti. Statistički značajna razlika između ovih populacija utvrđena je samo za prosečne vrednosti radijalne asimetrije dužine tučka, dok je statistički značajna interakcija između tretmana i populacije

dobijena za radijalnu asimetriju dužine standarda, što ukazuje na postojanje razlika između ovih populacija u osetljivosti procesa razvića dužine standarda na intenzitet svetlosti.

**3.** Fluktuirajuća asimetrija, kao mera bilateralne simetrije osobina cveta *I.pumila*, imala je veće vrednosti u prirodnim staništima sa visokim svetlosnim intenzitetom u poređenju sa niskim, na osnovu čega bi se moglo zaključiti da je otvoreno stanište stresnije za ovaj tip osobina cveta. Međutim, statistički značajna razlika u veličini fluktuirajuće asimetrije između staništa utvrđena je isključivo korišćenjem višekomponentnog indeksa FA17, za koji su utvrđene statistički značajne genetičke razlike između klonova u stabilnosti razvića unutar populacija. Analizirane osobine su se statistički značajno razlikovale u stepenu fluktuirajuće asimetrije, kvantifikovano FA8a indeksom.

Populacije poreklom iz različitih svetlosnih staništa nisu se razlikovale u stepenu fluktuirajuće asimetrije u uslovima primenjenih svetlosnih tretmana, bez obzira da li je asimetrija kvantifikovana jednodimenzionalnim, višekomponentnim ili kompozitnim indeksima. Za populaciju poreklom sa otvorenog staništa vrednost kompozitnog indeksa CFA1 je bila statistički značajno veća u niskom svetlosnom tretmanu u odnosu na visoki, dok je za populaciju poreklom sa zasenčenog staništa isti rezultat dobijen za vrednost kompozitnog indeksa CFA2. Statistički značajna interakcija između tretmana i populacije utvrđena je primenom svih indeksa fluktuirajuće asimetrije, i ukazuje da efekat intenziteta ambijentalne svetlosti zavisi od toga da li populacije potiču iz otvorenih ili zasenčenih staništa.

**4.** Utvrđen je statistički značajan efekat ambijentalne svetlosti na ekspresiju morfoloških osobina cvetnih organa *I.pumila*, koje su uglavnom imale veće fenotipske vrednosti u zasenčenim nego u otvorenim prirodnim staništima, sa izuzetkom dužine tučka, čija je prosečna vrednost bila slična između alternativnih svetlosnih staništa. Unutar

staništa, populacije se nisu statistički značajno razlikovale u pogledu fenotipskih vrednosti većine analiziranih osobina cvetnih organa, osim za širinu fola i dužinu tučka.

Rezultati mešanog modela analize varijanse za osam morfoloških osobina i broj ovula cveta *I. pumila* kod biljaka poreklom iz dva staništa različitog svetlosnog intenziteta, su potvrdili fenotipsku diferencijaciju (statistički značajan efekat staništa) za osobine širine standarda i tučka, i dužinu antere. Genetička razlika u srednjim vrednostima između populacija unutar staništa, je bila statistički značajna za osobine širine fola i dužine tučka, dok su unutar populacija genetičke razlike između klonova bile statistički značajne za sve analizirane osobine. Unutar istih svetlosnih tretmana, biljke iz populacija poreklom sa zasenčenog staništa su imale veće dimenzije cvetnih organa, u odnosu na biljke poreklom iz populacije sa otvorenog staništa (u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta su se razlikovale statistički značajno za pet morfoloških osobina širine fola, standarda i tučka, i dužine tučka i filameta, a u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta za dve osobine širinu fola i dužinu tučka). Populacija poreklom sa otvorenog staništa je ispoljila statistički značajne razlike između tretmana za šest osobina širine fola i standarda, i dužine fola, standarda, antere i filameta, dok je populacija poreklom sa zasenčenog staništa ispoljila statistički značajne razlike samo za dve osobine dužine tučka i antere.

**5.** Većina fenotipskih i genetičkih korelacija između morfoloških osobina cveta *I. pumila* je imala niske vrednosti, osim korelacije između dužine fola i standarda koja je imala visoku pozitivnu vrednost u oba prirodna staništa. Koeficijenti korelacije između dužina cvetnih organa su imali veće vrednosti od koeficijenata korelacije između širina istih delova cveta. Veći intenzitet korelacije su pokazale i osobine organa za privlačenje oprašivača (fol i standard) u odnosu na osobine tučka i prašnika. Podudarnost u matricama morfoloških osobina između staništa je bila visoka i statistički značajna. Aktuelni svetlosni

uslovi u alternativnim svetlosnim staništima nisu indukovali statistički značajne razlike u strukturi fenotipskih i genetičkih korelacionih matrica morfoloških osobina cveta *I.pumila*.

**6.** Podudarnost korelacionih matrica indeksa radijalne asimetrije osobina cveta *I.pumila* između različitih prirodnih staništa nije bila statistički značajna.

**7.** Podudarnost korelacionih matrica fenotipskih vrednosti morfoloških osobina i korelacionih matrica radijalne asimetrije istih osobina razlikovala se između staništa. U okviru otvorenog staništa, ove matrice su bile različite dok su u zasenčenom staništu bile međusobno slične.

**8.** Korelacione matrice radijalne asimetrije nisu bile statistički podudarne između svetlosnih tretmana ni za populaciju poreklom sa otvorenog niti za populaciju poreklom sa zasenčenog staništa. Korelacione matrice fenotipskih vrednosti morfoloških osobina cveta *I.pumila* bile su podudarne kako između populacija poreklom iz alternativnih svetlosnih staništa unutar svakog svetlosnog tretmana, tako i za svaku od ovih populacija između različitih svetlosnih tretmana.

**7. L I T E R A T U R A**

- Alados, C. L., Emlen, J. M., Wachocki, B., Freeman, D. C. (1998) Instability of development and fractal architecture in dryland plants as an index of grazing pressure *Journal of Arid Environments* 38(1):63-76.
- Alados, C. L., Navarro, T., Escos, J., Cabezudo, B., Emlen, J. M. (2001) Translational and fluctuating asymmetry as tools to detect stress in stress-adapted and non-adapted plants. *International Journal of Plant Sciences* 162:607-616.
- Alados, C. L., Giner, M. L., Dehesa, L., Escos, J., Barroso, F. G., Emlen, J. M., Freeman, D.C. (2002) Developmental instability and fitness in *Periploca laevigata* experiencing grazing disturbance. *International Journal of Plant Science*. 163(6):969-978.
- Alonso, C. R. (2008) The molecular biology underlying developmental evolution. In *evolving Pathways: Key Themes in evolutionary Developmental biology*, ed. A. Minlli, G. Fusco, pp. 80-99. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Ambrose, B. A., Lerner, D. R., Ciceri, P., Padilla, C. M., Yanofsky, M. F., Schmidt, R. J. (2000) Molecular and genetic analysis of the *Silkyl* gene reveal conservation in floral organ specification between eudicots and monocots. *Molecular Cell* 5:569-579.
- Andalo, C., Bazin, A., Shykoff, J. A. (2000) Is there a genetic basis for fluctuating asymmetry and does it predict fitness in the plant *Lotus corniculatus* grown in different environmental conditions? *International Journal of Plant Sciences* 161:213-220.
- Aparicio, J. M. (2001) Patterns of growth and fluctuating asymmetry: the effects of asymmetrical investment in traits with determine growth. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49:273-282.
- Aparicio, J. M., Bonal, R. (2002) Why do some traits show higher fluctuating asymmetry than others? A test of hypotheses with tail feathers of birds. *Heredity* 89:139-144.
- Armbruster, W. S. (1991) Multilevel analyses of morphometric data from natural plant populations: insights into ontogenetic, genetic, and selective correlations in *Dalechampia scandens*. *Evolution* 45:1229-1244.
- Armbruster, W. S., Di Stilio, V. S., Tuxill, J. D., Flores, T. C., Runk, J. L. V. (1999) Covariance and decoupling of floral and vegetative traits in nine Neotropical plants: a re-evaluation of Berg's correlation-pleiades concept. *American Journal of botany* 86: 39-55.

- Armbruster, W. S., Pélabon, C., Hansen, T. F., Mulder, C. P. H. (2004) Floral integration, modularity, and precision: Distinguishing complex adaptations from genetic constraints, in: M. Pigliucci, K. Preston (Eds.). *Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes*. Oxford University Press, New York, 23-49.
- Ashman, T. L., Majetic, C. J. (2006) Genetic constraints on floral evolution: a review and evaluation of patterns. *Heredity* 96:343-352.
- Avramov, S., Pemac' D., Tucić, B. (2007) Phenotypic plasticity in response to an irradiance gradient in *Iris pumila*: adaptive value and evolutionary constraints. *Plant Ecology* 190(2):275-290.
- Badyaev, A. V. (1998) Environmental stress and developmental stability in denition of Yellowstone grizzly bears. *Behavioral Ecology* 9:339-344.
- Badyaev, A. V., Foresman, K. R. (2000) Extreme environmental change and evolution: stress-induced morphological variation is strongly concordant with patterns of evolutionary divergence in shrew mandibles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267:371-377.
- Badyaev, A. V., Foresman, K. R., Fernandes, M. V. (2000) Rapid environmental change and developmental stability: Vegetation removal causes increased fluctuating asymmetry in a free-living shrew population. *Ecology* 81:336-345.
- Badyaev, A. V. (2005) Role of stress in evolution: From individual adaptability to evolutionary adaptation. Pages 277-302 in *Variation: A Central Concept in Biology*. (eds. B. Hallgrímsson & B. K. Hall). Elsevier Academic Press.
- Bennett, D. M., Hoffman, A. A. (1998) Effects of size and fluctuating asymmetry on field fitness of the parasitoid *Trichogramma carverae* (Hymenoptera : Trichogrammatidae). *Journal of animal ecology* 67 (4):580-591.
- Berg, R. L. (1960) The ecological significance of correlation pleiades. *Evolution* 14: 171-180.
- Bijlsma, R., Bundgaard, J., Boerema, A. C., Van Putten, W. F. (1997) Genetic and enviromental stress, and the persistence of population. In: *Environmental stress, adaptation and evolution* (R.Bijlsma and V.Loeschcke, eds), Birkhauser Vrlag, Basel, CH. pp.193-207.
- Bijlsma, R., Bundgaard, J., Boerema, A. C. (2000) Does inbreeding affect the extinction risk of small populations? Predictions from *Drosorhila*. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 502-514.

- Bijlsma, R., Loeschcke, V. (2005) Environmental stress, adaptation and evolution: an overview. *Journal of Evolutionary biology* 18:744-749.
- Biological reviews 72(4):497-548.
- Bjorksten, T., David, A. P., Pomainkowski, A. (2000) Fluctuating asymmetry of sexual and non-sexual traits in stalk-eyed flies: a poor indicator of developmental stress and genetic quality. *Journal of Evolutionary Biology* 13:89-97.
- Bowman, J. L. (1997) Evolutionary conservation of angiosperm flower development at the molecular and genetic levels. *Journal of Biosciences* 22:515-527.
- Bradshaw, A. D. (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13:115-155.
- Breuker, J. C., Debat, V., Klingenberg, C. P. (2006) Functional evo-devo. *Trends in Ecology and Evolution* 21(9):488-492.
- Brock, M. T., Weinnig, C. (2007) Plasticity and environment-specific covariances: an investigation of floral – vegetative and within flower correlations. *Evolution* 61(12): 2913-2924.
- Campbell, D. R. (1991) Effects of floral traits on Sequential Components of Fitness in *Ipomopsis aggregata*. *American Naturalist* 137(6):713.
- Campbell, W. B., Emlen, J., Hershberger, M., William, K. (1998) Thermally induced chronic developmental stress in coho salmon: integrating measures of mortality, early growth, and developmental instability *Oikos* 81(2):398-410.
- Carroll, S. B., Grenier, J. K., Weatherbee, S. D. (2001) from DNA to diversity: Molecular genetics and the evolution of animal design (Bleekwell Science Malden).
- Cheverud, J. M. (1984) Quantitative genetics and developmental constraints on evolution by selection. *Journal of Theoretical Biology* 110:155-171.
- Cheverud, J. M. (1996) Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *American Zoologist* 36:44-50.
- Chinnusamy, V., Zhu, J. K. (2009) Epigenetic regulation of stress responses in plants. *Current Opinion in Plant Biology* 12:133–139
- Clarke, G. M. (1995) Relationships between developmental stability and fitness: application for conservation biology. *Conservation Biology* 9:18-24.
- Conner, J. K., Via, S. (1993) Patterns of phenotypic and genetic correlations among morphological and life-history traits in wild radish *Raphanus raphanistrum*. *Evolution* 47:704-711.

- Conner, J. K., Sterling, A. (1995) Testing hypotheses of functional relationships: a comparative survey of correlation patterns among floral traits in five insect-pollinated plants. *American Journal of Botany* 82(11): 1399-1406.
- Conner, J. K., Rush, S. (1996) Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* 105:509-516.
- Conner, J. K. (1997) Floral evolution in wild radish: the roles of pollinators, natural selection, and genetic correlations among traits. *International Journal of Plant Science* 158: S108-S120.
- Conner, J. K. (2002) Genetic mechanisms of floral trait correlations in a natural population. *Nature* 420: 407-410.
- Conner, J. K. (2006) Ecological genetics of floral evolution Ch.14 :260-277. In: *Ecology and evolution of flowers* edited by L. D. Harder, S. C. H. Barrett.
- Davis, S. L. (2001) Phenotypic and genetic correlations among floral traits in two species of *Thalictrum*. *Journal of Heredity* 92: 361- 366.
- Debat, V., Alibert, P., David, P., Paradis, E., Auffray, J. C. (2000) Independence between developmental stability and canalization in the skull of the house mouse. *Proceedings of Biological Science* 267(1442):423-430.
- Debat, V., David, P. (2001) Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability. *Trends in Ecology and Evolution* 16(10): 555-561.
- Debat, V., Milton, C. C., Rutherford, S. L., Hoffmann A. A., Klingenberg C. P. (2006) Hsp90 and the quantitative variation of wing shape in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 60(12):2529–2538
- Diggle, P. K. (1995) Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development, *Annual Rev.Ecol.Syst.* 26:531-552.
- Dorn, L. A, Pyle E. H, Schmit, J. (2000) Plasticity to light cues and resources in *Arabidopsis thaliana*: testing for adaptive value and costs. *Evolution* 54:1982–1994.
- Duda, J. J., Freeman, D. C., Brown, M.L., Graham, J.H., Krzysik, A.J., Emelen, J. M., Zak, J.C, and Kovacic, D. A. (2003) Estimating disturbance effects from military training using developmental instability and physiological measures of plant stress. *Ecological Indicators* 3: 251-262.
- Elle, E. (1998) The quantitative genetics of sex allocation in the andromonoecious perennial, *Solanum carolinense* (L.). *Heredity* 80:481-488.
- Endress, P. K. (2001) Evolution of floral symmetry. *Current Opinions in Plant Biology* 4:86-91.



- Evans, A., Marshall, S. M. (1996) Developmental instability in *Brassica campestris* (*Cruciferae*): fluctuating asymmetry of foliar and floral traits. *Journal of Evolutionary Biology* 9:717-736.
- Falconer, D. S., Mackay, T. F. C. (1996) Introduction to quantitative genetics. 4th edn. Longman, New York.
- Fenandez, G. C. J. (1992) Residual analysis and data transformations: Important tools in statistical analysis. *Hort Science* 27:297-300.
- Fenster, C., B., Galloway, L. F. (1997) Developmental homeostasis and floral form: evolutionary consequences and genetic basis. *International Journal of Plant Sciences* 158 (6):S121-S130.
- Fields, S. J., Spiers, M., Herschkovitz, I., Livshits, G. (1995) Reliability of reliability coefficients in the estimation of asymmetry. *American Journal of Physical Anthropology* 96:83-87.
- Frankham R., (2005) Conservation biology - Ecosystem recovery enhanced by genotypic diversity. *Heredity* 95: 183-183.
- Franklin, K. A , Lerner V.S., Whitelam, G. C. (2005) The signal transducing photoreceptors of plants. *International Journal of Developmental Biology* 49:653-664.
- Freeman, D. C., Graham, J. H., Emlen, J. M. (1993) Developmental stability in plants: symmetry, stress and epigenesis. *Genetica* 89:97-119.
- Freeman, D. C, Graham, J. H., Byrd, D.W., McArthur, E. D., Turner, W. A. (1995) Narrow hybrid zone between two subspecies of big sagebrush, *Artemisia tridentata* (Asteraceae) III. Developmental stability. *American Journal of Botany* 82:1144-1152.
- Freeman, C. D., Graham, J. H., Tracy M., Emlen. J. M., Alados, C. L. (1999) Developmental instability as a means of means of assessing stress in plants: a case study using electromagnetic fields and soybeans. *International Journal of Plant Science* 160(6) :S157-166.
- Freeman, C. D., Graham, J. H., Emlen, M. J., Tracy, M., Hough, A. R., Aldos, C. L., Escos, J. (2003) Plant developmental instability: new measures, applications and regulation pp: 367-386 In: M. Polak, (Ed.) *Developmental Instability: Causes and Consequences*, Oxford University Press, Oxford.
- Fukazawa, J., Sakai, T., Ishida, S., Yamaguchi, I., Kamiya, Y., Takahashi, Y. (2000) Repression of shoot growth, a bZIP transcriptional activator, regulates cell elongation by controlling the level of gibberellins. *Plant Cell* 12:901-915.

- Gajić, M. (1983) Flora Deliblatske peščare. Prirodno matematički fakultet OOUR Institut za biologiju, Novi sad.
- Galen, C. (1989) Measuring pollinator-mediated selection on morphometric floral traits: bumble bees and the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution* 43: 882-890.
- Galen, C. (1999) Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *Bioscience* 49:631-640.
- Galen, C. (2000) High and dry: drought stress, sex-allocation trade-offs, and selection on flower size in the alpine wildflower *Polemonium viscosum* (*Polemoniaceae*). *American Naturalist* 156:72-83.
- Gangestad, S. W., Thornhill, R. (1999) Individual differences in developmental precision and fluctuating asymmetry: a model and its implications. *Journal of Evolutionary Biology* 12: 402-416.
- Gaspar, T., Franck, T., Bisbis, B., Kevers, C., Jouve, L., Hausman, J. F., Dommes, J. (2002) Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. *Plant Growth Regulation* 37:263-285.
- Graham, J. H., Freeman, D. C., Emlen, J. M. (1993a) Antisymmetry, directional asymmetry and dynamic morphogenesis. *Genetica* 89: 121-137.
- Graham, J. H., Freeman, D. C., Emlen, J. M. (1993b) Developmental stability: a sensitive indicator of populations under stress. In: Landis, W. G., Hughes, J. S. and Lewis, M. A. (eds) *Environmental Toxicology and Risk Assessment*, pp. 136-158. American Society for Testing and Materials, Philadelphia.
- Graham, J. H., Fletcher, D., Tigu, J., McDonald, M. (2000) Growth and developmental stability of *Drosophila melanogaster* in low frequency magnetic fields. *Bioelektromagnetics* 21:465-72.
- Graham, J. K., Shimizu, K., Emlen, J. M., Freeman, C.D., Merkel, J. (2003) Growth models and expected distribution of fluctuating asymmetry, *Biological Journal of Linnean Society* 80:57-65.
- Gurevitch, J., Scheiner, S. M., Fox, G. L. (2002) *The ecology of plants*. sinauer associates, sunderland, MA.
- Hake, S. C. (1987) Tissue Interactions during leaf development. *BioEssays* 6: 58-60.
- Hallgrímsson, B., Willmore, K., Hall, B. K. (2002) Canalization, developmental stability, and morphological integration in primate limbs. *Yearbook of Physical Anthropology* 119 (S35):131-158.

- Heggie, L., Halliday, K. J. (2005) The highs and lows of plant life: Temperature and light interactions in development. *International Journal of Developmental Biology* 49:675-687.
- Hensen, T. E., Pelabon, C., Ambruster, W. S. (2007) Comparing variational properties of homologous floral and vegetative characteristics in *Dalechampia scandens*: Testing the Berg hypothesis *Evolutionary biology* 34: 86-98.
- Herrera, C. M. (2001) Deconstructing a floral phenotype: do pollinators select for corolla integration in *Lavandula Latifolia*? *Journal of Evolutionary Biology* 14:574-584.
- Herrera, C. M., Cerda, X., Garcia, M. B., Guitian, J., Medrano, M., Rey, P.J., Sanchez-Lafuente, A. M. (2002) Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus*. *Journal of Evolutionary Biology* 15:108-121.
- Herrera, J. (2005) Flower size variation in *Rosmarinus officinalis*: individuals, populations and habitats. *Annals of botany* 95:431-437.
- Hill, J. P., Lord, E. M. (1989) Floral development in *Arabidopsis thaliana*: a comparison of the wild type and homeotic pistillata mutant. *Canadian Journal of Botany* 67: 2922-2936
- Hochwender, C. G., Fritz, R. S. (1999) Fluctuating asymmetry in *Salix hybrid* system: the importance of genetic versus environmental causes. *Evolution* 53:408-416.
- Hoffmann, A. A., Parsons, P. A. (1991) *Evolutionary genetics and environmental stress*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Hoffmann, A. A., Parsons, P. A. (1997) *Extreme environmental change and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hoffmann, A. A., Woods, R. E. (2001) Trait variability and stress: canalisation developmental stability and the need for a broad approach. *Ecology Letters* 4:97-101.
- Hoffmann, A. A., Woods, R. E. (2003) Associating environmental stress with developmental stability: problems and patterns pp.387-401. In: M. Polak (Ed), *Developmental Instability: Causes and Consequences*, Oxford University Press, Oxford.
- Hoffmann, A. A., McKenzie, J. A. (2005) Mutation and phenotypic variation: where is the connection? Capacitors, stressors, phenotypic variability, and evolutionary change. In: *Variation: a central concept in biology*—Hallgrímsson B, Hall BK, eds. Amsterdam (The Netherlands): Elsevier Academic Press 159–189.

- Holloway, G. J., Crocker, H. J., Callaghan, A. (1997) The effects of novel and stressful environments on trait distribution. *Functional Ecology* 11:579-584.
- Holtzford, T. P., Ellstrand, N. C. (1992) Genetic and environmental variation in floral characters which influence the outcrossing rate of *Clarkia tembloriensis*. *Evolution* 46:216-225.
- Houle, D. (2000) A simple model of the relationship between asymmetry and developmental stability. *Journal of Evolutionary Biology* 13:720-730.
- Imasheva, A. G., Loeschcke, V. (2004) Environmental stress and quantitative genetic variation. Pp 136-150 in: *Evolutionary Conservation Genetics* (Ferrière, R., Diekmann, U. and Couvet, D., eds). Cambridge Studies in Adaptive Dynamics, Cambridge Univ. Press.
- Ishii, H.S., Morinaga, Sh-I. (2005) Intra- and inter-plant level correlations among floral traits in *Iris gracilipes* (*Iridaceae*). *Evolutionary Ecology* 19:435-448.
- Jack, T. (2004) Molecular and genetic mechanisms of floral control. *Plant Cell* 16:Pro Quest Agriculture Journals S1.
- Jennions, M. D. (1996) The allometry of fluctuating asymmetry in southern African plants: flowers and leaves. *Biological Journal of the Linnean Society* 59:127-142.
- Journal of Evolutionary Biology 13:326-335
- Kalisz, S., Ree, H. R., Sargent, D. R. (2006) Linking floral symmetry genes to breeding system evolution. *Trends Plant Science* 11:568-573.
- Kanno, A., Nakada, M.; Akita, Y., Hirai, M. (2007) Class B gene expression and the modified ABC model in nongrass monocots TSW. *Development and Embryology* 7:268-279.
- Klingenberg, C. P., Nijhout, H. F. (1999) Genetics of fluctuating asymmetry: a developmental model of developmental instability. *Evolution* 53:358-375.
- Klingenberg, C. P., Zaklan, S. D. (2000). Morphological integration between developmental compartments in the *Drosophila* wing. *Evolution* 54:1273-1285.
- Klingenberg, C. P. (2003) A developmental perspective on developmental instability: theory, models, and mechanisms pp. 14-34; Developmental instability as a research tool: using patterns of fluctuating asymmetry to infer the developthe origins of morphological integration. pp. 427-442. In: M. Polak, (Ed.) *Developmental Instability: Causes and Consequences*, Oxford University Press, Oxford.
- Klingenberg, C. P. (2004) Integration, modules and development: molecules to morphology to evolution, Pages 213-230 in M. Pigliucci, and K. Preston, eds.

- Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. New York, Oxford University Press.
- Klingenberg, C. P. (2005) Developmental constraints, modules and evolvability pp. 219-247 In B. Hallgrímsson and B.K. Hall (eds.). Variation: a central concept in biology. Elsevier, Burlington, MA.
- Klingenberg, P.C. (2008) Morphological integration and developmental modularity. The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 39: 115-132.
- Koehn, R. K., Bayene, R. L. (1989) Towards a physiological and genetical understanding of the energetics of the stress response. Biological Journal of Linnean Society 37:157-171.
- Kozlov, M.V., Wesley, B. J., Koricheva, J., Haukioja, E. (1996) Fluctuating asymmetry of birch leave increases under pollution impact. Journal of Applied Ecology 33:1489-1495.
- Krischner, M., Gerhart, J. (1998) Evolvability. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 95:8420-8427.
- Krizek, B. A., Fletcher, J. C. (2005) Molecular mechanism of flower development: An armchair guide. Nature Reviews: Genetics 6: 688-698.
- Kudoh, H., Sugawara, T., Wu, S., Murata, J. (2001) Morph-specific correlations between floral traits in a distylous *Ophiorrhiza napoensis* (*Rubiaceae*) population in southern China. Journal of Tropical Ecology 17: 719-728.
- Laitinen, R. A. E., Pollanen, T.H., Elomaa, P., Kotilainen, M. (2007) Transcriptional analysis of petal organogenesis in *Gerbera hybrida*. Planta 226:347-360.
- Lajus, L. D. and Alekseev, R.V. (2004) Phenotypic variation and developmental stability of life-history traits: a theory and a case study on within-population variation of resting eggs formation in *Daphnia* Journal of limnology 63 (1): 37-44.
- Lande, R. (1979) Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry. Evolution 33:402-416.
- Lande, R., Arnold, S. J. (1983). The measurement of selection on correlated characters. Evolution 37:1210-1226.
- Laux, T. (2003) The stem cell concept in plants: A matter of debate. Cell 113:281-283.
- Leamy, L. (1999) Heritability of directional and fluctuating asymmetry for mandible characters in random-bred mice. Journal of Evolutionary Biology 12:146-155.
- Leamy, L. J., Klingenberg, C. P. (2005) The genetics and evolution of fluctuating asymmetry. Annual of Review of Evolution, Ecology and Systematics 36:1-21.
- Leary, R.F., Allendorf, F.W., Knudsen, K. L. (1983) Developmental stability and enzyme heterozygoty in rainbow trout. Nature 301: 71-72.

- Leary, R.F., Allendorf, F.W. (1989) Fluctuating asymmetry as an indicator of stress in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 4:214-217.
- Lens, L., Van Dongen, S., Kark, S., Matthysen, E. (2002a) Fluctuating asymmetry as an indicator of fitness: can we bridge the gap between studies? *Biological reviews* 77: 27-38.
- Lens, L., Van Dongen, S., Matthysen, E. (2002b) Fluctuating asymmetry acts as an early warning system in the critically-endangered Taita Thrush. *Conservation biology*, 13: 479-487.
- Leung, B., Forbes, M. R., Houle, D. (2000) Fluctuating asymmetry as a bioindicator of stress: comparing efficacy of analysis involving multiple traits. *American Naturalist* 155:101-115.
- Levene, H. (1960) "Contributions to probability and statistics. essays in honor of Harold Hotelling", I. Olkin, et. al, eds. Stanford University Press, Stanford CA, 278-292.
- Lindgren, B., Laurila, A. (2005) Proximate causes of adaptive growth rates: growth efficiency variation among latitudinal populations of *Rana temporaria*. *Journal Evolutionary Biology* 18:820-828.
- Lohmann, J. U., Weigel, D. (2002) Building beauty. The genetic control of floral patterning. *Developmental Cell* 2:135-142.
- Lynch, M., Walsh, B. (1998) *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Ma, H., dePamphilis, C. (2000) The ABCs of Floral Evolution . *Cell* 101(1):5 - 8.
- Manitašević, S., Dunderski, J., Matić, G., Tucić, B. (2007) Seasonal variation in heat shock proteins Hsp70 and Hsp90 expression in an exposed and a shaded habitat of *Iris pumila*. *Plant, Cell and Environment* 12:479-492.
- Mantel, N. (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27:209-220.
- Mara, R. L., Freeman, D. C. (1995) Developmental stability in *Acer rubrum* (*Aceraceae*) as influenced by *Vasates quadripedes*. MS Thesis, Wayne State University, Detroit.
- Mardia, K. V., Bookstein, F. L., Moreton, I. J., (2000) Statistical assessment of bilateral symmetry of shapes. *Biometrika* 87(2):285-300.
- Martin, C., Gerats, T. (1993) Control of pigment biosynthesis genes during petal development. *Plant Cell* 5(10):1253-1264.
- Mathews, S. (2006) Phytochrome-mediated development in land plants: Red light sensing evolves to meet the challenges of changing light environments. *Molecular Ecology* 15:3483-3503.

- Merilä J., Björklund, M. (2004) Phenotypic integration as a constraint and adaptation. pp 107-129. in M. Pigliucci, and K. Preston, eds. Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. Oxford Univ. Press, New York, New York.
- Meyerowitz, E. M. (1997) Genetic control of cell division pattern in developing plants. Cell 88:299-308.
- Midgley, G.F., Wand, S.J.E., Musil, C.F. (1998) Repeated exposure to enhanced UV-B radiation in successive generations increases developmental. Plant, Cell and Environment 21(4):437-442.
- Milligan, J. R., Krebs, R. A., Mal, T.K. (2008) Separating developmental and environmental effects on fluctuating asymmetry in *Lythrum salicaria* and *Penthorum sedoides*. International Journal of Plant Science 169(5):625-630.
- Mittler, R. (2006) Abiotic stress, the field environment and stress combination. Trends in the Plant Science 11 (1):15-19.
- Møller, A. P., Pomiankowski, A. (1993) Fluctuating asymmetry and sexual selection. Genetica 89:267-279.
- Møller, A. P., Ericsson, M. (1994) A pollinator preference for symmetrical flowers and sexual selection in plants. Oikos 82:246-252.
- Møller, A. P. (1995) Bumblebee preference for symmetrical flowers. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 92:2288-2292.
- Møller, A. P., Swaddle, J. P. (1997) Asymmetry, Developmental stability, and Evolution. Oxford University Press, Oxford.
- Møller, A. P., de Lope, F. (1998) Herbivory affects developmental instability of stone oak, *Quercus rotundifolia*. Oikos 82:246-252.
- Møller, A. P. (1999) Elm, *Ulmus glabra*, leaf asymmetry and Dutch elm disease. Oikos 81:444-448.
- Møller, A. P., Shykoff, J. A. (1999) Morphological developmental stability in plants: Patterns and causes. International Journal of Plant Science 160:S135-S146.
- Monro, K., Poore, A. G. B. (2005) Light quantity and quality induce shade-avoiding plasticity in a marine macroalga. Journal of Evolutionary Biology 18:426-35.
- Morgan, M. T., Conner, J. K. (2001) Using genetic markers to directly estimate male selection gradients. Evolution 55:272-281.
- Mousel, H., Jager, E., Weinert, E. (1965) *Vergleichende chorologie der zentraleuropaischen flora*. VEB Gustav Fisher Verlag, Jena.
- Muchhala, N. (2006) Nectar bat stows huge tongue in its rib cage. Nature 444: 701-702.

- Murren, J.C.(2002) Phenotypic integration in plants. *Plant Species Biology* 17:89-99.
- Neal, P. R., Amonts, D., Giurta, M. (1998) Symmetry and its role in plant-pollinator systems: terminology, distribution, and hypothesis. *Annual Review Ecology and Systematics* 29:345-373.
- Nevo, E. (1998) Environmental stress, adaptation and evolution. *Heredity* 81(5):591-597.
- Nicotra A.B., Chazdon R.L. & Schlichting C.D. (1997) Patterns of genotypic variation and phenotypic plasticity of light response in two tropical *Piper* species. *American Journal of Botany* **84**: 1542–1552.
- Nijhout, H. F., Davidowitz, G. (2003) Developmental perspectives on phenotypic variation: canalization, and fluctuating asymmetry. In: *Developmental Instability: Causes and Consequences* (M. Polak, ed.), pp. 3–13. Oxford University Press, Oxford.
- Oleson, B. R., Reginato, A. M., Wang, W. (2000) Bone development. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*. 16:191-220.
- Olson, E. C., Miller, R. L. (1958) *Morphological Integration*, University of Chicago Press, Chicago.
- Orando, M. Fornoni, J. Boege, K. and Dominguez, A. C. (2008) The adaptive value of floral integration. *New phytologist* 179:1183-1192
- Palebon, C., Hansen, T. F., Carlson, M. L., Armbruster, W. S. (2005) Patterns of asymmetry in the twining vine *Dalechampia scandens* (*Euphorbiaceae*): ontogenetic and hierarchical perspectives. *New phytologist* 170:65-74.
- Palmer, A. R., Strobeck, C. (1986) Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annual Review Ecology and Systematics* 17:391-421.
- Palmer, A. R., Strobeck, C. (1992) Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: implications of non-normal distributions and power of statistical tests. *Acta Zoologica Fennica* 191:57-72.
- Palmer, A. R. (1994) Fluctuating asymmetry analyses: a primer, in: T.A Markow, (Ed.), *Developmental stability: Its Origins and Evolutionary Implications*. Kluwer, Dordrecht, 335-364.
- Palmer, A. R., (1996) Waltzing with asymmetry. *BioScience* 46:518-532.
- Palmer, A. R., Strobeck, C. (2001) *FA Analyses Revisited*. Oxford University Press.
- Palmer, A. R., Strobeck, C. (2003) Fluctuating asymmetry analysis revisited, in: M. Polak, (Ed.) *Developmental Instability: Causes and Consequences*, Oxford University Press, Oxford, pp. 279-319.



- Pankakoski, E., Koivisto, I., Hyvarinen, H. (1992) Reduced developmental stability as an indicator of heavy metal pollution in common shrew *Sorex avensis*. *Acta Zoologica Fennica* 191:137-144.
- Parsons, P. A. (1990) Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biological Reviews* 65:131–145.
- Parsons, P. A. (1991) Evolutionary rates: stress and species boundaries. *Annual Review Ecology and Systematics* 22:1–18.
- Parsons, P. A. (1992) Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress. *Heredity* 65:131-145.
- Pélabon, C., Hensen, T. F., Carlson, M. L. and Ambruster, W.S. (2004) Variational and genetic properties of developmental stability in *Dalechampia scandens*. *Evolution* 58:50-514.
- Pérez, F., Arroyo, M. T. K., Medel, R. (2007) Phylogenetic analysis of floral integration in *Schizanthus* (Solanaceae): does pollination truly integrate corolla traits? *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1730–1738.
- Perfectti, F., Camacho, J. P. M. (1999) Analysis of genotypic differences in developmental stability in *Annona cherimola*. *Evolution* 53(5):1396-1405.
- Pertoldi, C., Kristensen, T.N., Andersen, D. H., Loeschcke, V. (2006) Developmental instability as an estimator of genetic stress. *Heredity* (96):122–127.
- Pigliucci, M., Kolodynska, A. (2002a) Phenotypic plasticity and integration in response to flooded conditions in natural accessions of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh (Brassicaceae). *Annals of Botany* 90:199-207.
- Pigliucci, M., Kolodynska, A. (2002b) Phenotypic plasticity to light intensity in *Arabidopsis thaliana*: invariance of reaction norms and phenotypic integration. *Evolutionary Ecology* 16:27-47.
- Pigliucci, M. (2003) Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes *Ecology Letters* 6:265-272.
- Pigliucci, M., Kolodynska, A. (2006) Phenotypic integration and response to stress in *Arabidopsis thaliana*: a path analytical approach. *Evolutionary Ecology Research* 8: 415-433.
- Polak, M. E., Stillabower, M. (2004) The relationship between genotype, developmental stability and mating performance: disentangling the epigenetic causes. *Proceeding of the Royal Society London B* 271:1815–1821.
- Pomiankowski, A., Møller, A. P (1995) A resolution to the lek paradox. *Proceedings of the Royal Society London B* 260:21–29.

- Pruitt, E. R., Bowman, L. J., Grossniklaus, U. (2003) Plant genetics: a decade of integration nature genetics supplement Nature. Genetics 33:294-304.
- Puerta-Piñero, C, Gomez, J. M., Hódar, J. A. (2008) Shade and herbivory induce fluctuating asymmetry in a Mediterranean oak. International Journal of Plant Sciences 169(5):631-635
- Rao, G. Y., Andersson, S., Widén, B. (2002) Flower and cotyledon asymmetry in *Brassica cretica*: genetic variation and relationships with fitness. Evolution 56:690-698.
- Reale, L., Porceddu, A., Lanfaloni, L., Moretti, C., Zenoni, S., Pezzotti, M., Romano, B., Ferranti, F. (2002) Patterns of cell division and expansion in developing petals of *Petunia hybrida*. Sexual Plant Reproduction 15:123-132.
- Relyea, R. A. (2005) The heritability of inducible defences in tadpoles. Journal of Evolutionary Biology 18:856-866.
- Retting, J. E., Fuller, R. C., Corbet, A. L., Getty, T. (1997) Fluctuating asymmetry indicates levels of competition in an even-aged poplar clone. Oikos 80:123-127.
- Riska, B. (1986) Some models for developmental, growth, and morphometric correlation. Evolution 40:1303-1311.
- Rizhsky, L. (2004) When defense pathways collide: the response of *Arabidopsis* to combination of drought and heat stress. Plant Physiology 134:1683-1969.
- Roff, D. A., (1996) The evolution of threshold traits in animals. Quarterly Review of Biology 71:3-35
- Rohlf, F. J. (1989) NTSYS-pc Numerical taxonomy and multivariate analysis system, Version 1.50
- Rossi, V.S., Varotto, S. (2002) Insights into the G1/S transition in plants. Planta 215:345-356.
- Roy, B. A., Stanton, M. L. (1999) Asymmetry of wild mustard, *Sinapsis arvensis* (*Brassicaceae*), in response to severe physiological stresses. Journal Evolutionary Biology 12:440-449.
- Sakai, K. I. Y. Shimamoto, (1965) Developmental instability in leaves and flowers of *Nicotiana tabacum*. Genetics 51:801-813.
- Salisbury, F. B., Ross, C. W. (1992) Plant Physiology. Belmont, CA: Wadsworth. pp. 357-407.
- Santos, M., Iriarte, P.F., Cespedes, W. (2005) Genetic and geometry of canalisation and developmental stability in *Drosophila melanogaster*. BMC Evolutionary Biology 5:7.

- Sapir, Y. (2004) Pollination ecology of *Oncocylus* irises. PhD thesis, The Hebrew University of Jerusalem.
- SAS Institute, SAS/STAT user's guide, version 9.1.3, SAS Institute Inc., Cary, N.C., 2003.
- Savriama, Y. Klingenberg, C. P. (2006) Geometric morphometrics of complex symmetric structures: Shape analysis of symmetry and asymmetry. *Interdisciplinary Statistics and Bioinformatics* 158-161.
- Schlichting, C. D. (1989) Phenotypic integration and evolutionary change. *BioScience* 39:460-464.
- Schlichting, C. D., Pigliucci, M. (1998) Phenotypic evolution: a reaction norm perspective. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Schwaegerle, K. E., Levin, D. A. (1991) Quantitative genetics of fitness traits in a wild population of Phlox. *Evolution* 45:169-177.
- Schwenk, K., Wagner, G. P. (2001) Function and the Evolution of Phenotypic Stability: Connecting Pattern to Process *American Zoologist* 41(3):552-563.
- Schwenk, K., Wagner, G. P. (2004) The relativism of constraints on phenotypic evolution. In: phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex Phenotypes. (Pigliucci M and Preston K, editors). Oxford Univ. Press, Oxford. 390-408.
- Selye, H. (1955) Stress and disease. *Science* 7 (122): 625-631.
- Sherry, R. A., Lord, E. M (1996a) Developmental stability in leaves of *Clarkia tembloriensis* (Onagraceae) as related to population out crossing rates and heterozygosity. *Evolution* 50:80-91.
- Sherry, R. A., Lord, E. M. (1996b) Developmental stability in flowers of *Clarkia tembloriensis* (Onagraceae). *Journal of Evolutionary Biology* 9:911-930.
- Shiboaka, H., Nagai, R. (1994) The plant cytoskeleton. *Current Opinion in Cell Biology* 6: 10-15.
- Shore, J. S., Barrett, S. C. H. (1990) Quantitative genetics of floral characters in homostylous *Turnera ulmifolia* var. *angustifolia*. *Heredity* 64:105-112.
- Siikamaki, P., Lammi A., Mustajarvi K. (2003) No relationship between fluctuating asymmetry and fitness in *Lychnis viscaria*. *Evolutionary Ecology* 16:567-577.
- Smith, H., Whitelam, G. C. (1997) The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant Cell Environment* 20:840-844
- Sokal, R. R., Rohlf, F. J. (1995) *Biometry*. Freeman Press, San Francisco,
- Sommer, C. (1996) Ecotoxicology and developmental stability as an in situ monitor of adaptation. *Ambio* 25:375-376.

- Sørensen, J.G., Norry, F.M., Scannapieco, A.C., Loeschcke, V. (2005) Altitudinal variation for stress resistance traits and thermal adaptation in adult *Drosophila buzzatii* from the New World. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 829-837.
- Stanton, M. L., Ashman, T. L., Galloway, L. F., Young, H. J. (1992) Estimating male fitness of plants in natural populations. In: Wyatt, R. (ed.) *Ecology and Evolution of Plant Reproduction* 62–90.
- Stige, L. C., David, B., Albert, P. (2006) On hidden heterogeneity in directional asymmetry—can systematic bias be avoided. *Journal of Evolutionary Biology*. 19:492-499.
- Swaddle, J. P., Witter, M. S., Cuthill, I. C. (1994) The analysis of fluctuating asymmetry. *Animal Behaviour* 48:986-989.
- Takano, M., Inagaki, N., Xie, X., Yuzurihara, N., Hihara, F., Ishizuka, T., Yano, M., Nishimura, M., Miyao, Hirochika, A. H., Shinomura, T. (2005) Distinct and cooperative functions of phytochromes A, B, and C in the control of deetiolation and flowering in rice. *Plant Cell* 17:3311-3325.
- Tan-Kristanto, A., Hoffman, A., Woods, R., Batterham, P., Cobbett, C. and Sinclair, C. (2003) Translational asymmetry as a sensitive indicator of cadmium stress in plants: a laboratory test with wild-type and mutant *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist* 159: 471-477.
- Tarasjev, A. (1995) Relationship between phenotypic plasticity and developmental instability in *Iris pumila* L. *Genetika* 31:1655-1663.
- Thornhill, R., Møller, A. P. (1997) Developmental stability, disease and medicine. *Biological Reviews* 72: 497-548.
- Tucić, B., Milojković, S., Vujčić, S. and Tarasjev, A. (1988) Clonal diversity and dispersion in *Iris pumila*. *Acta Oecologica. Oecologica plantarum* 9:211-219.
- Tucić, B., Avramov, S., (1996) Maternal effects on early juvenile traits in *Iris pumila* (Iridaceae). *Plant Systematics and Evolution* 201:179-197.
- Udvardi, M. K., Kakar, K., Wandrey, M., Montanari, O., Murray, J. (2007) Legume transcription factors: global regulators of plant development and response to the environment. *Plant Physiology* 144:538-549.
- Van Dongen, S. (1999) Accuracy and power in the statistical analysis of fluctuating asymmetry: effects of between-individual heterogeneity in developmental instability. *Annual Zoologica Fennici* 36:45-52.
- Van Dongen, S., Lens, L. (2000) The evolutionary potential of developmental instability. *Journal of Evolutionary Biology* 13:326-335.

- Van Dongen, S., (2001) Modeling developmental instability in relation to individual fitness: a fully Bayesian latent variable model approach. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 552-563.
- Van Dongen, S., Lens, L. (2002) Modelling developmental instability as the joint action of noise and stability: a Bayesian approach. *BMC Evolutionary Biology* 2:1-11.
- Van Dongen, S., Talleon, W., Lens, L. (2005) High variation in developmental instability under non-normal developmental error: a Bayesian perspective. *Journal of Theoretical biology* 236:263-275.
- Van Dongen, S. (2006) Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: past, present and future. *Journal of Evolutionary biology* 19:1727-1743.
- Van Dongen, S., Talloen, W. (2007) Phenotypic and genetic variations and correlations in multitrait developmental instability: a multivariate Bayesian model applied to speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*) wing measurements. *Genetics Research Camb.* 89: 155-163.
- Van Doorn, W. G., Balk, P. A., Van Houwelingen, A. M., Hoeberichts, F. A., Hall, R.D., Vorst, O., Van der Schoot, C., Van Wordragen, M. F. (2003) Gene expression during anthesis and senescence in *Iris* flowers *Plant Molecular Biology* 53:845-863.
- Van Valen, L. (1962) A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16:125-142.
- Vaughton, G., Ramsey M. (1998) Sources and consequences of seed mass variation in *Banksia marginata*. *Journal of Ecology* 86:563-573.
- Vishalakshi, C., Singh, B. N. (2008) Effect of mutations on developmental stability and canalization in morphological traits in *Drosophila ananassae*. *Journal of Heredity* 99(5):539-545.
- Waddington, C. H. (1957) *The strategy of genes*. Allen and Unwin, London.
- Wagner, G. P., Altenberg, L. (1996) Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution* 50:967-976.
- Wagner, G. P., Pavlicev, M., Cheverud, J. M. (2007) The road to modularity. *Nature Reviews Genetics* 8:921-931.
- Waite, D. E., Levin, D. A. (1993) Phenotypic integration and plastic correlations in *Phlox drummondii* Hook. (Polemoniaceae). *American Journal of Botany* 80:1224-1233.
- Waite, D. E., Levin, D. A. (1998) Genetic and phenotypic correlations in plants: a botanical test of Cheverud's conjecture. *Heredity* 80:310-319.

- Walbot, V. (1996) Sources and consequences of phenotypic and genotypic plasticity in flowering plants. *Trends in Plant Science* 1:27-32.
- Walldman, P., Gangestad, S. W. (2002) Fluctuating asymmetry in *Scabiosa canescens* and *Scabiosa columbaria*: association with genetic variation and population size. *International Journal of Plant Science* 163:329-334.
- Weeks, E. L., Frey, F. M. (2007) Seed production and insect visitation rates in *Hesperis matronalis* are not affected by floral symmetry. *International Journal of Plant Science* 168(5):611-617.
- Weigel, D., Meyerowitz, E. M. (1993) Activation of floral homeotic genes in Arabidopsis. *Science* 261:1723-1726.
- Weinig, C. (2000) Differing selection in alternative competitive environments: shade-avoidance responses and germination timing. *Evolution* 54:124-136.
- Weinig, C. (2002) Phytochrome photoreceptors mediate plasticity to light quality in flowers of the *Brassicaceae*. *American Journal of Botany* 89:230-235.
- West, E. L., Lavery, T. M. (1998) Effect of floral symmetry on flower choice and foraging behaviour of bumble bees. *Canadian Journal of Zoology* 76(4):730-739.
- West-Eberhard, M. J., (2003) *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Whitlock, M. (1996) The heritability of fluctuating asymmetry and the genetic control of developmental stability. *Proceeding of the Royal Society London B* 263:849-853.
- Williams, J. L., Conner, J. K. (2001) Sources of phenotypic variation in floral traits in wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 88: 1577-1581.
- Willmore, K. E., Klingenberg C. P., Hallgrímsson, B. (2005) The relationship between fluctuating asymmetry and environmental variance in rhesus macaque skulls. *Evolution* 59(4):898-909.
- Wilsey, B. J., Haukioja, E., Koricheva, J., Sulkinoja, M. (1998) Leaf fluctuating asymmetry increases with hybridization and elevation in tree-line birches. *Ecology* 79:2092-2099.
- Woods, R. E., Sgrò, C. M., Hercus, M. J., Hoffman, A. A. (1999) The association between fluctuating asymmetry, trait variability, trait heritability and stress: a multiply-replicated experiment on combined stresses in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 53:493-505.

- 
- Young, R.L., Badyaev, A.V. (2006) Evolutionary persistence of phenotypic integration: Influence of developmental and functional relationships on evolution of complex trait. *Evolution* 60:1291–1299.
- Zakharov, V. M., (1992) Population phenogenetics: analysis of developmental stability in natural populations. *Acta Zoologica Fennica* 191:7-30.
- Zar, J. H. (1984) *Biostatistical Analysis*, 2<sup>nd</sup> ed. Prentice-H, Inc., Englewood Cliffs.
- Zvereva, E. L., Kozlov, M. V., Haukioja, E. (1997) Stress responses of *Salix borealis* to pollution and defoliation. *The Journal of Applied Ecology* 34 (6):1387-1396.

8. PRILOZI



8.1. T A B E L E

**Tabela 1**

Osobine merene na svakom uzorkovanom cvetu.

akronim	engleski termin	srpski termin	jedinica
<b>FOS</b>	<b>Flower organ size</b>	<b>Morfološke osobine cveta<sup>a</sup></b>	mere
FL	fall length	dužina fola od mesta preseka do vrha latice	mm
SL	standard length	dužina standarda od mesta preseka do vrha standarda	mm
STL	style length	dužina tučka od mesta preseka do žiga tučka	mm
FW	fall width	širina fola na najširem delu fola	mm
SW	standard width	širina standarda na najširem delu standarda	mm
STW	style width	širina tučka na najširem delu tučka	mm
AL	anther length	dužina antre	mm
FIL	filament length	dužina filamenta antere	mm
OVN	ovule number	broj semenih zametaka	broj
<b>RA</b>	<b>Radial asymmetry</b>	<b>Radijalna asimetrija</b>	
RA <sub>FL</sub>	STD for FL	STD između dužina tri fola cveta	mm
RA <sub>SL</sub>	STD for SL	STD između dužina tri standarda cveta	mm
RA <sub>STL</sub>	STD for STL	STD između dužina tri tučka cveta	mm
RA <sub>FW</sub>	STD for FW	STD između širina tri fola cveta	mm
RA <sub>SW</sub>	STD for SW	STD između širina tri standarda cveta	mm
RA <sub>STW</sub>	STD for STW	STD između širina tri tučka cveta	mm
RA <sub>AL</sub>	STD for AL	STD između dužina tri antere cveta	mm
RA <sub>FIL</sub>	STD for FIL	STD između dužine tri filamenta antere cveta	mm
<b>CRA</b>	<b>Composite indices (RA)</b>	<b>Kompozitni indeksi radijalne asimetrije</b>	
CRA1	$\sum RA_i^b$	$\sum RA_i^b$	mm
CRA2	$(\sum (RA_i / (\text{mean } RA_i)))^c$	$\sum (RA_i / (\text{mean } RA_i))^c$	mm
<b>FA</b>	<b>Fluctuating asymmetry</b>	<b>Fluktuirajuća asimetrija</b>	
	<b>one-component indices</b>	<b>jednokomponentni indeksi</b>	
FA <sub>FW</sub>	R-L  for FW	Apsolutna razlika desne i leve strane  R-L  fola od glavnog nerva do ruba fola na najširem delu	mm
FA <sub>SW</sub>	R-L  for SW	Apsolutna razlika desne i leve strane  R-L  standarda od glavnog nerva do ruba fola na	mm

Nastavak Tabele 1

FA <sub>STW</sub>	R-L  for STW	Apsolutna razlika desne i leve strane  R-L  tučka od glavnog nerva do ruba fola na najširem delu	mm
FA <sub>8FW</sub>	lnR-lnL  for FW	Razlika logaritamskih vrednosti desne i leve strane  lnR-lnL  fola	mm
FA <sub>8SW</sub>	lnR-lnL  for SW	Razlika logaritamskih vrednosti desne i leve strane  lnR-lnL  standarda	mm
FA <sub>8STW</sub>	lnR-lnL  for STW	Razlika logaritamskih vrednosti desne i leve strane  lnR-lnL  tučka	mm
FA10b <sub>FW</sub>	$(0.798\sqrt{2\sigma_i^2})^d$	$(0.798\sqrt{2\sigma_i^2})^d$	mm
FA10b <sub>SW</sub>	$(0.798\sqrt{2\sigma_i^2})^d$	$(0.798\sqrt{2\sigma_i^2})^d$	mm
FA10b <sub>STW</sub>	$(0.798\sqrt{2\sigma_i^2})^d$	$(0.798\sqrt{2\sigma_i^2})^d$	mm
<b>Multi-component indices</b>		<b>Višekomponentni indeksi</b>	
FA17	$(\sum  \ln(R)-\ln(L) /T)^e$	$(\sum  \ln(R)-\ln(L) /T)^e$	mm
<b>CFA</b>	<b>Composite indices (FA)</b>	<b>Kompozitni indeksi fluktuirajuće asimetrije</b>	
CFA1	$\sum  R_i - L_i ^f$	$\sum  R_i - L_i ^f$	mm
CFA2	$(\sum  R_i - L_i  / (\text{mean} R_i - L_i ))^g$	$\sum  R_i - L_i  / (\text{mean} R_i - L_i )^g$	mm

<sup>a</sup> - Morfološke osobine koje su analizirane na cvetu *I.pumila* prikazane na Slici 8.

<sup>b</sup> - Suma vrednosti radijalne asimetrije  $RA_i$  svih analiziranih osobina cveta *I.pumila* merenih na jednom pojedinačnom cvetu (individui).

<sup>c</sup> - Suma vrednosti vrednosti radijalne asimetrije  $RA_i$  svih analiziranih osobina cveta podeljenje sa prosekom vrednosti za datu osobinu i uzorak ( $RA_i / (\text{mean } RA_i)$ ).

<sup>d</sup> -  $\sigma_i^2 = (MS_{SIDE*IND} - MS_{ERR})/M$ , procenjena varijansa određenih strana individue *i*,  $MS_{SIDE*IND}$  predstavlja srednji kvadrat interakcije strana x individua,  $MS_{ERR}$  je greška merenja (varijansa između ponovljenih merenja),  $M$  je broj ponovljenih merenja po strani. Podaci su dobijeni iz dvofaktorske ANOVA-e sa stranom i individuum kao faktorima, na ln-transformisanim vrednostima desne i leve strane bilateralno simetričnih osobina.

<sup>e</sup> - Suma razlike ln-transformisanih vrednosti desne i leve strane bilateralno simetričnih osobina  $|\ln(R)-\ln(L)|$  podeljenja sa brojem osobina  $T$ .

<sup>f</sup> - Suma apsolutnih razlika desne i leve strane  $|R_i - L_i|$  svih analiziranih bilateralno simetričnih osobina cveta.

<sup>g</sup> - Suma vrednosti apsolutne razlike desne i leve strane  $|R_i - L_i|$  bilateralno simetričnih osobina podeljena sa srednjom vrednošću ( $\text{mean } |R_i - L_i|$ ) uzorka za tu osobinu.

**Tabela 2**

Veličina uzoraka (N), srednje vrednosti ( $\bar{X}$ ), standardna geška (SE) i koeficijent varijacije CV(%) jednokomponentnih indeksa radijalne asimetrije (RA) osam osobina cveta *Iris pumila* poreklom sa dva prirodna staništa, otvorenog i zasenčenog. Prikazane su značajnosti razlika srednjih vrednosti ( $P_{t\text{-test}}$ ) i CV ( $P_{CV}$ ) između staništa.

Indeksi radijalne asimetrije (RA)	Otvoreno (N=160)			Zasenčeno (N=88)			$P_{t\text{-test}}$	$P_{CV}$
	$\bar{X}$	SE	CV(%)	$\bar{X}$	SE	CV(%)		
Dužina fola	0.61	0.03	61.31	0.86	0.07	77.82	0.0001	ns
Širina fola	0.56	0.03	58.97	0.61	0.04	58.88	ns	ns
Dužina standarda	0.84	0.05	79.98	0.86	0.07	73.25	ns	0.0500
Širina standarda	0.83	0.04	55.28	0.77	0.05	58.61	ns	ns
Dužina tučka	0.52	0.02	56.41	0.53	0.04	72.93	ns	0.0010
Širina tučka	0.48	0.02	63.79	0.46	0.03	69.72	ns	ns
Dužina antere	0.29	0.02	89.20	0.37	0.02	58.33	0.0175	0.0500
Dužina filamenta	0.53	0.03	68.11	0.64	0.05	77.79	0.0312	0.0050

**Tabela 3**

Veličina uzoraka (N), srednje vrednosti ( $\bar{X}$ ), standardna geška (SE) i koeficijent varijacije CV(%) jednokomponentnih indeksa radijalne asimetrije (RA) osam osobina cveta *Iris pumila* populacija sa otvorenog staništa (D-A, D-B, D-C).

Indeksi radijalne asimetrije (RA)	D-A (N=46)			D-B (N=42)			D-C (N=72)		
	$\bar{X}$	SE	CV (%)	$\bar{X}$	SE	CV (%)	$\bar{X}$	SE	CV (%)
Dužina fola	0.64	0.05	48.17	0.55	0.06	66.84	0.62	0.05	66.36
Širina fola	0.53	0.04	53.41	0.56	0.05	62.99	0.59	0.04	59.76
Dužina standarda	0.90	0.08	59.01	0.98	0.16	102.91	0.71	0.05	63.48
Širina standarda	0.86	0.06	49.82	0.73	0.07	58.46	0.87	0.06	56.69
Dužina tučka	0.54	0.04	54.79	0.49	0.04	54.86	0.53	0.04	58.63
Širina tučka	0.43	0.04	68.42	0.46	0.05	73.40	0.53	0.04	55.72
Dužina antere	0.31	0.05	100.66	0.33	0.04	85.72	0.26	0.02	78.61
Dužina filamenta	0.50	0.04	56.76	0.59	0.08	83.05	0.50	0.04	60.22

**Tabela 4**

Veličina uzoraka (N), srednje vrednosti ( $\bar{X}$ ), standardna geška (SE) i koeficijent varijacije CV(%) jednokomponentnih indeksa radijalne asimetrije (RA) osam osobina cveta *Iris pumila* populacija sa zasenčenog staništa (W-RP, W-PS, W-PN).

Indeksi radijalne asimetrije (RA)	W-RP (N=23)			W-PS (N=29)			W-PN (N=36)		
	$\bar{X}$	SE	CV (%)	$\bar{X}$	SE	CV (%)	$\bar{X}$	SE	CV (%)
Dužina fola	0.81	0.11	67.28	0.91	0.12	73.92	0.86	0.13	87.82
Širina fola	0.51	0.05	50.32	0.75	0.07	53.48	0.55	0.06	63.08
Dužina standarda	0.62	0.09	66.94	1.00	0.14	75.05	0.91	0.10	67.76
Širina standarda	0.67	0.10	72.80	0.86	0.09	54.31	0.76	0.07	53.95
Dužina tučka	0.51	0.08	73.09	0.48	0.05	54.39	0.59	0.08	81.13
Širina tučka	0.47	0.06	55.66	0.50	0.05	53.04	0.42	0.07	93.08
Dužina antere	0.33	0.03	48.72	0.49	0.04	45.63	0.30	0.03	67.98
Dužina filamenta	0.74	0.13	83.36	0.74	0.10	75.52	0.51	0.05	63.38

**Tabela 5**

Veličina uzorka (N), srednja vrednost ( $\bar{X}$ ) i standardna greška (SE), koeficijent varijacije (CV%) za kompozitne indekse radijalne asimetrije (CRA1T i CRA2T: uključena radijalna asimetrija dužine i širine svih cvetnih organa; CRA1L i CRA2L: uključena radijalna asimetrija dužine fola, standarda, tučka, antere i filamenta; CRA1W i CRA2W: uključena radijalna asimetrija širine fola, standarda i tučka) cveta *I.pumila* na otvorenom i zasenčenom staništu.  $P_{t\text{-test}}$  i  $P_{F\text{-test}}$  predstavlja značajnost razlika između dva staništa u srednjim vrednostima koeficijenata (t-test), kao i CV (F-test).

Kompozitni indeksi radijalne simetrije	Otvoreno (N=160)		Zasenčeno(N=88)		$P_{t\text{-test}}$	$P_{F\text{-test}}$
	$\bar{X} (\pm SE)$	CV %	$\bar{X} (\pm SE)$	CV %		
CRA1T	4.07 ( $\pm 0.029$ )	28.9	4.27 ( $\pm 0.150$ )	33.2	ns	ns
CRA1L	2.19 ( $\pm 0.075$ )	43.5	2.43 ( $\pm 0.118$ )	45.5	ns	0.025
CRA1W	1.88 ( $\pm 0.052$ )	35.0	1.82 ( $\pm 0.090$ )	33.5	ns	0.025
CRA2T	7.73 ( $\pm 0.161$ )	26.4	8.49 ( $\pm 0.296$ )	32.7	0.0148	ns
CRA2L	4.71 ( $\pm 0.136$ )	36.6	5.52 ( $\pm 0.240$ )	40.9	0.0019	ns
CRA2W	3.02 ( $\pm 0.082$ )	34.4	2.97 ( $\pm 0.126$ )	39.9	ns	0.05

**Tabela 6**

Veličina uzorka (N), srednja vrednost ( $\bar{X}$ ) i standardna greška (SE), koeficijent varijacije (CV%) za kompozitne indekse radijalne asimetrije (CRA1T i CRA2T: uključena radijalna asimetrija dužine i širine svih cvetnih organa; CRA1L i CRA2L: uključena radijalna asimetrija dužine fola, standarda, tučka, antere i filamenta; CRA1W i CRA2W: uključena radijalna asimetrija širine fola, standarda i tučka) cveta *I.pumila* populacija sa otvorenog staništa (D-A, D-B, D-C).

Kompozitni indeksi radijalne simetrije	D-A (N=46)		D-B (N=42)		D-C (N=72)	
	$\bar{X}$ ( $\pm$ SE)	CV %	$\bar{X}$ ( $\pm$ SE)	CV %	$\bar{X}$ ( $\pm$ SE)	CV %
CRA1T	4.08 ( $\pm$ 0.137)	22.8	4.17 ( $\pm$ 0.250)	39.3	4.00 ( $\pm$ 0.116)	24.7
CRA1L	2.26 ( $\pm$ 0.101)	30.4	2.41 ( $\pm$ 0.214)	57.6	2.01 ( $\pm$ 0.087)	36.8
CRA1W	1.81 ( $\pm$ 0.090)	33.5	1.76 ( $\pm$ 0.108)	39.8	1.99 ( $\pm$ 0.077)	32.9
CRA2T	7.75 ( $\pm$ 0.246)	21.5	7.83 ( $\pm$ 0.412)	34.2	7.66 ( $\pm$ 0.219)	24.2
CRA2L	4.88 ( $\pm$ 0.208)	28.9	4.99 ( $\pm$ 0.348)	45.2	4.45 ( $\pm$ 0.179)	34.3
CRA2W	2.87 ( $\pm$ 0.141)	33.4	2.84 ( $\pm$ 0.173)	39.6	3.21 ( $\pm$ 0.120)	31.7



**Tabela 7**

Velična uzorka (N), srednja vrednost ( $\bar{X}$ ) i standardna greška (SE), koeficijent varijacije (CV%) za kompozitne indekse radijalne asimetrije (CRA1T i CRA2T: uključena radijalna asimetrija dužine i širine svih cvetnih organa; CRA1L i CRA2L: uključena radijalna asimetrija dužine fola, standarda, tučka, antere i filamenta; CRA1W i CRA2W: uključena radijalna asimetrija širine fola, standarda i tučka) cveta *I.pumila* populacija sa zasenčenog staništa (W-RP, W-PS, W-PN).

Kompozitni indeksi radijalne simetrije	W-RP (N=23)		W-PS (N=29)		W-PN (N=36)	
	$\bar{X}$ ( $\pm$ SE)	CV %	$\bar{X}$ ( $\pm$ SE)	CV %	$\bar{X}$ ( $\pm$ SE)	CV %
CRA1T	3.86 ( $\pm$ 0.196)	24.4	4.84 ( $\pm$ 0.290)	32.1	4.06 ( $\pm$ 0.239)	35.4
CRA1L	2.21 ( $\pm$ 0.192)	41.6	2.73 ( $\pm$ 0.237)	46.6	2.32 ( $\pm$ 0.173)	44.8
CRA1W	1.65 ( $\pm$ 0.114)	33.1	2.11 ( $\pm$ 0.124)	31.5	1.73 ( $\pm$ 0.134)	46.4
CRA2T	7.93 ( $\pm$ 0.385)	23.2	9.54 ( $\pm$ 0.510)	28.8	8.00 ( $\pm$ 0.519)	38.9
CRA2L	5.23 ( $\pm$ 0.365)	33.5	6.13 ( $\pm$ 0.423)	37.2	5.22 ( $\pm$ 0.411)	47.3
CRA2W	2.70 ( $\pm$ 0.177)	31.4	3.41 ( $\pm$ 0.202)	31.9	2.78 ( $\pm$ 0.227)	48.8

**Table 8**

Veličina uzorka (N), veličina osobine ((R+L)/2), vrednosti indeksa fluktuirajuće asimetrije FA (mm) i FA8a (mm), kao i greške merenja (ME1 (mm), ME3 (%) i ME5), tri osobine cveta *Iris pumila* za šest populacija poreklom sa otvorenog (D-A, D-B, D-C) i zasenčenog (W-RP, W-PS, W-PN) staništa.

	N	veličina osobine	FA1 (±SE)	FA8a (±SE)	ME1	ME3	ME5
<b><u>Otvoreno stanište</u></b>							
Širina fola							
D-A	46	8.63	0.182 (±0.02)	0.024 (±0.003)	0.016	0.83	0.984
D-B	40	8.07	0.231 (±0.03)	0.027 (±0.003)	0.016	0.48	0.991
D-C	70	10.44	0.208 (±0.02)	0.026 (±0.002)	0.015	0.55	0.989
Prosek		9.05	0.207	0.026	0.016	0.62	0.988
Širina standarda							
D-A	46	10.73	0.255 (±0.03)	0.027 (±0.003)	0.016	0.38	0.992
D-B	40	9.29	0.207 (±0.03)	0.023 (±0.003)	0.017	0.70	0.986
D-C	70	10.65	0.293 (±0.03)	0.031 (±0.003)	0.015	0.22	0.996
Prosek		10.22	0.252	0.027	0.016	0.43	0.991
Širina tučka							
D-A	46	4.76	0.187 (±0.02)	0.041 (±0.005)	0.014	0.55	0.989
D-B	40	4.37	0.213 (±0.03)	0.046 (±0.005)	0.016	0.56	0.989
D-C	70	4.85	0.239 (±0.02)	0.052 (±0.005)	0.016	0.40	0.992
Prosek		4.66	0.213	0.046	0.016	0.50	0.990
Opšti prosek			0.224	0.033			
<b><u>Zasenčeno stanište</u></b>							
Širina fola							
W-RP	21	9.12	0.223 (±0.04)	0.027 (±0.004)	0.015	0.44	0.991
W-PS	27	6.53	0.216 (±0.04)	0.023 (±0.004)	0.013	0.34	0.993
W-PN	35	9.34	0.171 (±0.03)	0.021 (±0.003)	0.015	0.83	0.984
Prosek		8.34	0.203	0.024	0.014	0.54	0.989
Širina standarda							
W-RP	21	10.98	0.220 (±0.04)	0.021 (±0.004)	0.014	0.35	0.993
W-PS	27	7.09	0.227 (±0.02)	0.021 (±0.003)	0.014	0.45	0.991
W-PN	35	11.35	0.180 (±0.02)	0.017 (±0.006)	0.013	0.51	0.990
Prosek		9.81	0.209	0.020	0.014	0.44	0.991
Širina tučka							
W-RP	21	5.58	0.184 (±0.03)	0.037 (±0.006)	0.012	0.43	0.992
W-PS	27	4.48	0.193 (±0.03)	0.039 (±0.006)	0.015	0.56	0.989
W-PN	35	6.13	0.206 (±0.03)	0.043 (±0.003)	0.015	0.50	0.990
Prosek		5.39	0.194	0.040	0.014	0.50	0.990
Opšti prosek			0.202	0.028			

**Tabela 9**

Veličina uzorka (N), i srednje vrednosti ( $\bar{X}$ ), standardna greška za kompozitne indekse fluktuirajuće asimetrije (CFA1 i CFA2) tri bilateralno simetrične osobine cveta *Iris pumila* za šest populacija sa otvorenog i zasenčenog staništa. Prikazane su značajnosti razlika srednjih vrednosti ( $P_{t-test}$ ) i CV ( $P_{CV}$ ) između otvorenog i zasenčenog staništa.

	N	CFA1			CFA2		
		$\bar{X}$	SE	CV(%)	$\bar{X}$	SE	CV(%)
<u>Otvoreno stanište</u>							
D-A	46	0.63	0.04	39.15	2.84	0.16	38.38
D-B	40	0.65	0.05	44.03	3.01	0.21	44.30
D-C	70	0.74	0.05	55.20	3.37	0.22	54.32
<u>Zasenšeno stanište</u>							
W-RP	21	0.63	0.07	47.93	2.87	0.30	47.20
W-PS	27	0.64	0.05	42.79	2.93	0.25	44.25
W-PN	35	0.56	0.05	49.82	2.57	0.22	49.76
$P_{t-test}$		ns			ns		
$P_{CV}$		ns			ns		

**Tabela 10**

Rezultati mešanog modela ANOVA-e radijalne asimetrije osam osobina cveta *Iris pumila* poreklom iz prirodnih staništa (otvorenog i zasenčenog) urađene na transformisanim vrednostima indeksima radijalne asimetrije, osim za osobine RA<sub>SL</sub> i RA<sub>AL</sub> koje su transformisane kubnim korenom i logaritmovne vrednost RA<sub>FIL</sub>.

Izvor varijabilnosti	df	RA <sub>FL</sub>			RA <sub>FW</sub>			RA <sub>SL</sub>			RA <sub>SW</sub>		
		MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Stanište (S)	1	0.82	22.17	<b>0.0023</b>	0.02	0.24	0.6494	0.01	0.14	0.7299	0.06	0.69	0.4452
Populacija (P(S))	4	0.03	0.33	0.8601	0.09	1.58	0.1847	0.17	2.07	0.0903	0.09	1.02	0.4027
Klon (K(S P))	91	0.10	1.53	<b>0.0110</b>	0.06	1.40	<b>0.0337</b>	0.06	1.45	<b>0.0224</b>	0.09	1.58	<b>0.0063</b>
Greška	151	0.06			0.04			0.04			0.06		

Izvor varijabilnosti	df	RA <sub>STL</sub>			RA <sub>STW</sub>			RA <sub>AL</sub>			RA <sub>FIL</sub>		
		MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Stanište (S)	1	0.01	0.37	0.5645	0.00	0.06	0.8144	0.21	2.46	0.1877	0.65	1.48	0.2747
Populacija (P(S))	4	0.03	0.46	0.7629	0.06	1.14	0.3410	0.09	3.71	<b>0.0073</b>	0.42	0.66	0.6196
Klon (K(S P))	91	0.06	1.35	0.0501	0.05	1.21	0.1468	0.02	1.12	0.2664	0.64	1.14	0.2350
Greška	151	0.04			0.04			0.02			0.56		

**Tabela 11**

Rezultati mešanog modela ANOVA-e kompozitnih indeksa radialne asimetrije (CRA1T, CRA1L, CRA1W, CRA2T, CRA2L, i CRA2W) osobina cvetnih organa *Iris pumila* sa otvorenog i zasenčenog staništa.

Izvor varijabilnosti	df	CRA1T			CRA1L			CRA1W		
		MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Stanište (S)	1	0.7737	0.27	0.6271	1.0192	0.61	0.4732	0.01688	0.02	0.9009
Populacija (P(S))	4	2.9607	1.44	0.2250	1.7306	1.51	0.2046	1.01792	1.76	0.1435
Klon (K(S P))	91	2.0979	1.69	<b>0.0021</b>	1.1598	1.29	0.0835	0.59194	1.63	<b>0.0042</b>
Greška	151	1.2389			0.8991			0.36417		

Izvor varijabilnosti	df	CRA2T			CRA2L			CRA2W		
		MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Stanište (S)	1	21.237	2.68	0.1661	22.2259	5.07	0.0760	0.0113	0.00	0.9502
Populacija (P(S))	4	8.0878	1.21	0.3106	4.4161	1.04	0.3904	2.7018	1.85	0.1253
Klon (K(S P))	91	6.8072	1.54	<b>0.0098</b>	4.3024	1.31	0.0743	1.4901	1.55	<b>0.0084</b>
Greška	151	4.4295			3.2968			0.9594		

**Tabela 12**

Rezultati mešanog modela ANOVA-e (sa faktorima stanište, populacija, klon i osobina) za fluktuirajuću asimetriju prikazane FA1 i FA8 indeksom, kao i za više komponentni indeks FA17 (sa faktorima stanište, populacija i klon) za populacije poreklom iz prirodnih staništa otvorenog i zatvorenog. Objašnjenje svih simbola je dato u odeljku Materijal i Metode

Izvor varijabilnosti	df	$MS(*10^{-2})$	<i>F</i>	<i>P</i>
<b>FA1</b>				
Stanište (S)	1	0.715	3.50	0.3649
Populacija (P(S))	4	0.364	0.83	0.5338
Klon (K(S P))	91	0.311	1.32	0.0582
Osobina (O)	2	0.407	2.25	0.3094
O x S	2	0.181	0.53	0.6047
O x (P(S))	8	0.348	1.12	0.3499
O x (K(S P))	182	0.311	1.03	0.3984
Greška	426	0.302		
<b>FA8</b>				
Stanište (S)	1	0.038	11.27	0.1999
Populacija (P(S))	4	0.006	0.93	0.4859
Klon (K(S P))	91	0.009	1.22	0.1286
Osobina (O)	2	0.241	108.73	<b>0.0097</b>
O x S	2	0.002	0.42	0.6678
O x (P(S))	8	0.005	0.68	0.7110
O x (K(S P))	182	0.008	1.28	<b>0.0213</b>
Greška	426	0.006		
<b>FA17</b>				
Stanište (S)	1	0.013	6.11	<b>0.0146</b>
Populacija (P(S))	4	0.002	0.68	0.6056
Klon (K(S P))	91	0.003	1.59	<b>0.0064</b>
Greška	142	0.002		

**Tabela 13**

Rezultati mešanog modela ANOVA-e (sa staništem, populacijom i klonom kao faktorima) za kompozitne indekse fluktuirajuće asimetrije CFA1 i CFA2, za populacije poreklom iz prirodnih staništa (otvorenog i zasenčenog). Objašnjenje svih simbola je dato u odeljku Materijal i Metode

Izvor varijabilnosti	df	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
<b>CFA1</b>				
Stanište (S)	1	0.222	1.86	0.176
Populacija(P(S))	4	0.106	0.88	0.478
Klon (K(S P))	91	0.123	1.38	<b>0.041</b>
Greška	142	0.089		
<b>CFA2</b>				
Stanište (S)	1	4.238	1.71	0.194
Populacija (P(S))	4	2.090	0.84	0.503
Klon (K(S P))	91	2.561	1.41	<b>0.033</b>
Greška	142	1.816		

**Tabela 14**

Rezultati dvofaktorske ANOVA-e (sa individuaom i osobinom kao faktorima) na apsolutnoj razlici ln-transformisanih vrednosti desne i leve  $|\ln R - \ln L|$  strane bilateralno simetričnih osobina cveta *I.pumila* poreklom iz prirodnih staništata (otvorenog i zasenčenog). ns – statistički neznačajno, \*  $P < 0.05$ , \*\*\*  $P < 0.0001$ .

	Individua			Osobina			Individua x Osobina			Greška	
	df	MS (x10 <sup>-3</sup> )	F	df	MS (x10 <sup>-3</sup> )	F	df	MS (x10 <sup>-3</sup> )	F	df	MS (x10 <sup>-3</sup> )
<u>Otvoreno stanište</u>											
D-A	45	0.915	0.71 <sup>ns</sup>	2	7.064	5.47 <sup>ns</sup>	90	1.291	79.11***	138	0.016
D-B	39	1.375	1.19 <sup>ns</sup>	2	1.148	9.96***	78	1.152	100.15***	120	0.012
D-C	69	2.498	1.28 <sup>ns</sup>	2	24.899	12.78***	138	1.949	168.05***	210	0.012
<u>Zasenčeno stanište</u>											
W-RP	20	0.873	0.87 <sup>ns</sup>	2	2.804	2.79 <sup>ns</sup>	40	1.005	132.08***	63	0.008
W-PS	26	0.954	0.78 <sup>ns</sup>	2	5.406	4.43*	52	1.220	146.13***	81	0.008
W-PN	34	1.359	1.21 <sup>ns</sup>	2	12.501	11.14***	68	1.122	110.39***	105	0.010



**Tabela 15**

Veličina uzoraka (N), srednje vrednosti ( $\bar{X}$ ), standardna geška (SE) i koeficijent varijacije CV(%) radijalne asimetrije osam osobina cveta *Iris pumila* u populacijama poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa, ispoljene u visokom i niskom svetlosnom tretmanu. Prikazane su značajnosti razlika srednjih vrednosti (RA)( $P_{t-test}$ ) i CV(RA) ( $P_{CV}$ ) između tretmana za populaciju poreklom sa otvorenog staništa (A) i populaciju poreklom sa zasenčenog staništa (B), kao i između populacija u okviru svakog svetlosnog tretmana (C).

**A** Populacija sa otvorenog staništa (N=210)

Indeksi radijalne asimetrije (RA)	Intenzitet svetlosti						$P_{t-test}$	$P_{CV}$
	Visok (N=106)			Nizak (N=104)				
	$\bar{X}$	SE	CV(%)	$\bar{X}$	SE	CV(%)		
Dužina fola	0.61	0.03	52.39	0.76	0.05	60.78	0.0075	ns
Širina fola	0.68	0.04	53.27	0.65	0.04	65.93	ns	ns
Dužina standarda	0.68	0.04	55.74	0.84	0.04	51.97	0.0043	0.0171
Širina standarda	0.77	0.05	66.21	0.81	0.04	49.87	ns	ns
Dužina tučka	0.48	0.03	61.74	0.48	0.02	51.70	ns	ns
Širina tučka	0.41	0.02	53.32	0.50	0.03	52.51	0.0093	ns
Dužina antere	0.20	0.01	55.94	0.21	0.01	61.83	ns	ns
Dužina filamenta	0.44	0.03	60.07	0.54	0.03	61.04	0.0134	0.0264

Nastavak Tabele 15

**B** Populacija sa zasenčenog staništa (N=97)

Indeksi radijalne asimetrije (RA)	Visok (N=49)			Nizak (N=48)			P <sub>t-test</sub>	P <sub>CV</sub>
	Intenzitet svetlosti							
	$\bar{X}$	SE	CV(%)	$\bar{X}$	SE	CV(%)		
Dužina fola	0.67	0.07	68.43	0.75	0.07	70.63	ns	ns
Širina fola	0.59	0.05	62.44	0.67	0.06	66.64	ns	ns
Dužina standarda	0.88	0.07	57.16	0.68	0.06	65.93	0.0426	ns
Širina standarda	0.81	0.06	50.86	0.92	0.08	57.66	ns	ns
Dužina tučka	0.42	0.03	50.24	0.45	0.04	69.38	ns	ns
Širina tučka	0.39	0.03	58.28	0.47	0.04	53.55	ns	ns
Dužina antere	0.22	0.02	65.77	0.26	0.03	86.25	ns	ns
Dužina filamenta	0.59	0.06	75.10	0.49	0.06	83.11	ns	ns

**C** Razlike između populacija poreklom sa  
otvorenog i zasenčenog staništa.

Otvoreno-Zasenčeno			
Intenzitet svetlosti			
Visok		Nizak	
P <sub>t-test</sub>	P <sub>CV</sub>	P <sub>t-test</sub>	P <sub>CV</sub>
ns	ns	ns	ns
ns	ns	ns	ns
0.0164	0.0374	ns	0.0141
ns	ns	ns	ns
ns	ns	ns	0.0293
ns	ns	ns	ns
ns	ns	0.0122	ns
0.0253	ns	ns	ns

**Tabela 16**

Veličina uzoraka (N), srednje vrednosti ( $\bar{X}$ ), standardna geška (SE) i koeficijent varijacije CV(%) za kompozitne indekse radijalne asimetrije osam osobina cveta *Iris pumila* u populacijama poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa ispoljene u visokom i niskom svetlosnom tretmanu Prikazane su značajnosti razlika srednjih vrednosti kompozitnih indeksa ( $P_{t-test}$ ) i CV kompozitnih indeksa ( $P_{CV}$ ) između tretmana za populaciju poreklom sa otvorenog staništa (A) i zasenčenog staništa (B), kao i između populacija u okviru svakog svetlosnog tretmana (C).

**A** Populacija sa otvorenog staništa (N=210)

Kompozitni indeksi radijalne asimetrije	Visok (N=106)			Nizak (N=104)			$P_{t-test}$	$P_{CV}$
	Intenzitet svetlosti							
	$\bar{X}$	SE	CV(%)	$\bar{X}$	SE	CV(%)		
CRA1T	4.27	0.09	22.39	4.79	0.11	22.76	0.0003	ns
CRA1L	2.40	0.06	27.77	2.84	0.09	30.68	0.0001	ns
CRA1W	1.86	0.07	36.92	1.95	0.07	34.78	ns	ns
CRA2T	7.48	0.15	20.86	8.39	0.17	21.16	0.0001	ns
CRA2L	4.57	0.12	27.58	5.29	0.14	27.85	0.0002	ns
CRA2W	2.91	0.10	33.94	3.10	0.10	34.49	ns	ns

Nastavak Tabele 16

**B** Populacija sa zasenčenog staništa (N=97)

Kompozitni indeksi radijalne asimetrije	Visok (N=49)			Nizak (N=48)			P <sub>t-test</sub>	P <sub>CV</sub>
	Intenzitet svetlosti							
	$\bar{X}$	SE	CV(%)	$\bar{X}$	SE	CV(%)		
CRA1T	4.57	0.16	24.27	4.69	0.21	31.69	ns	ns
CRA1L	2.79	0.12	30.79	2.64	0.17	43.82	ns	0.0258
CRA1W	1.79	0.09	35.94	2.06	0.11	36.41	ns	ns
CRA2T	7.98	0.26	22.57	8.33	0.40	33.66	ns	0.0240
CRA2L	5.22	0.21	27.84	5.11	0.34	45.67	ns	0.0050
CRA2W	2.77	0.14	36.01	3.21	0.16	35.44	0.0434	ns

**C** Razlike između populacija poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa u tretmanima visokog i niskog svetlosnog intenziteta.

Otvoreno-Zasenčeno			
Intenzitet svetlosti			
Visok		Nizak	
P <sub>t-test</sub>	P <sub>CV</sub>	P <sub>t-test</sub>	P <sub>CV</sub>
ns	ns	ns	0.0144
0.0070	ns	ns	0.0370
ns	ns	ns	ns
ns	ns	ns	0.0024
0.0087	ns	ns	0.0137
ns	ns	ns	ns

**Table 17**

Veličina uzorka (N), veličina osobine ((R+L)/2), vrednosti indeksa fluktuirajuće asimetrije FA1 (mm) i FA8a (mm), kao i greške merenja (ME1 (mm), ME3 (%) i ME5), tri osobine cveta *Iris pumila* za populacije poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa u dva svetlosna tretmana (visokom i niskom). Objašnjenje svih simbola je dato u odeljku Materijal i Metode

	N	veličina osobine	FA1 ( $\pm$ SE)	FA8a ( $\pm$ SE)	ME1	ME3	ME5
<u>Populacija sa otvorenog staništa</u>							
Visok svetlosni intezitet							
Širina fola	106	7.14	0.295 ( $\pm$ 0.02)	0.042 ( $\pm$ 0.003)	0.008	2.77	0.946
Širina standarda	106	9.84	0.330 ( $\pm$ 0.03)	0.034 ( $\pm$ 0.003)	0.006	1.87	0.963
Širina tučka	106	5.13	0.226 ( $\pm$ 0.02)	0.044 ( $\pm$ 0.004)	0.009	4.01	0.923
Prosek			0.284	0.040			0.944
Nizak svetlosni intezitet							
Širina fola	104	7.57	0.324 ( $\pm$ 0.02)	0.042 ( $\pm$ 0.003)	0.007	1.95	0.962
Širina standarda	104	10.58	0.333 ( $\pm$ 0.02)	0.032 ( $\pm$ 0.002)	0.006	1.98	0.961
Širina tučka	104	5.14	0.192 ( $\pm$ 0.01)	0.038 ( $\pm$ 0.003)	0.011	5.59	0.894
Prosek			0.283	0.037			0.939
<u>Populacija sa zasenčenog staništa</u>							
Visok svetlosni intezitet							
Širina fola	49	7.91	0.273 ( $\pm$ 0.03)	0.035 ( $\pm$ 0.004)	0.007	2.75	0.946
Širina standarda	49	10.73	0.330 ( $\pm$ 0.04)	0.031 ( $\pm$ 0.004)	0.005	1.91	0.963
Širina tučka	49	5.34	0.162 ( $\pm$ 0.02)	0.031 ( $\pm$ 0.004)	0.011	8.07	0.851
Prosek			0.255	0.032			0.920
Nizak svetlosni intezitet							
Širina fola	48	8.16	0.367 ( $\pm$ 0.04)	0.046 ( $\pm$ 0.005)	0.006	1.29	0.975
Širina standarda	48	10.90	0.382 ( $\pm$ 0.02)	0.036 ( $\pm$ 0.005)	0.005	1.20	0.976
Širina tučka	48	5.13	0.237 ( $\pm$ 0.05)	0.046 ( $\pm$ 0.005)	0.010	3.35	0.935
Prosek			0.329	0.043			0.962

**Tabela 18**

Veličina uzoraka (N), srednje vrednosti ( $\bar{X}$ ), standardna geška (SE) i koeficijent varijacije CV(%) za kompozitne indekse fluktuirajuće asimetrije tri bilateralno simetrične osobine cveta *Iris pumila* (CFA1, CFA2) u populacijama poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa, ispoljenih u visokom i niskom svetlosnom tretmanu. Prikazane su značajnosti razlika srednjih vrednosti ( $P_{t-test}$ ) i CV ( $P_{CV}$ ) između tretmana za svaku populaciju (A), kao i između populacija poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa u okviru svakog svetlosnog tretmana (visokog i niskog) (B). ns – statistički neznačajno.

**A** Razlike između tretmana za populacije poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa.

	Intenzitet svetlosti						$P_{t-test}$	$P_{CV}$
	Visok (N=106)			Nizak (N=104)				
	$\bar{X}$	SE	CV(%)	$\bar{X}$	SE	CV(%)		
<u>Populacija sa otvorenog staništa</u> (N=210)								
CFA1	15.25	0.18	12.00	16.03	0.19	12.09	0.0031	ns
CFA2	3.01	0.14	49.36	2.94	0.13	46.58	ns	ns
<u>Populacija sa zasenčenog staništa</u> (N=97)								
CFA1	16.34	0.23	9.96	16.4	0.27	11.17	ns	ns
CFA2	2.60	0.18	48.50	3.51	0.21	41.48	0.0012	ns

**B** Razlike između populacija poreklom iz otvorenog i zasenčenog staništa u visokom i niskom svetlosnom tretmanu.

Kompozitni indeksi fluktuirajuće asimetrije	Otvoreno-zasenčeno Intenzitet svetlosti			
	Visok		Nizak	
	$P_{t-test}$	$P_{CV}$	$P_{t-test}$	$P_{CV}$
CFA1	0.0005	ns	ns	ns
CFA2	ns	ns	0.0210	ns

**Tabela 19**

Rezultati mešanog modela ANOVA-e radijalne asimetrije osam osobina cveta *Iris pumila* u populacijama poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa u dva svetlosna tretmana (visoki i niski svetlosni intenzitet). Rezultati su dobijeni na transformisanim vrednosti radijalne asimetrije. Objasnjenje svih simbola i tipa transformacije podataka je dato u odeljku Materijal i Metode.

Izvor varijabilnosti	df	RA <sub>FL</sub>			RA <sub>FW</sub>			RA <sub>SL</sub>			RA <sub>SW</sub>		
		MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Tretman (T)	1	0.40	9.13	<b>0.0049</b>	0.08	1.39	0.2495	0.01	0.29	0.5967	0.22	2.86	0.1038
Blok B(T)	2	0.60	0.98	0.3770	0.00	0.06	0.9442	0.03	0.49	0.6106	0.31	4.68	<b>0.0100</b>
Populacija (P)	1	0.01	0.15	0.6991	0.02	0.21	0.6538	0.11	1.09	0.3079	0.24	3.65	0.0668
Familija (F) (F(P))	16	0.06	1.42	0.2460	0.10	1.71	0.1459	0.12	3.08	<b>0.0154</b>	0.07	0.83	0.6407
T x P	1	0.01	0.16	0.6881	0.13	2.36	0.1365	0.28	6.21	<b>0.0178</b>	0.06	0.74	0.3981
T x F(P)	16	0.04	0.63	0.8576	0.06	1.09	0.3597	0.04	0.66	0.8336	0.08	1.22	0.2519
Greška	269	0.06			0.05			0.06			0.07		

Izvor varijabilnosti	df	RA <sub>STL</sub>			RA <sub>STW</sub>			RA <sub>AL</sub>			RA <sub>FIL</sub>		
		MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Tretman (T)	1	0.01	0.02	0.6786	0.28	10.86	<b>0.0026</b>	0.07	3.71	0.0646	0.01	0.12	0.7302
Blok B(T)	2	0.01	0.39	0.0725	0.01	0.44	0.6442	0.03	1.47	0.2321	0.01	0.13	0.8800
Populacija (P)	1	0.23	5.60	<b>0.0258</b>	0.04	0.97	0.3359	0.05	2.34	0.1379	0.07	1.75	0.1967
Familija (F) (F(P))	16	0.04	0.73	0.7349	0.05	1.98	0.0916	0.02	1.32	0.2906	0.10	0.75	0.7152
T x P	1	0.01	0.15	0.7048	0.02	0.79	0.3804	0.04	2.41	0.1309	0.06	3.99	0.0574
T x F(P)	16	0.06	1.58	0.0725	0.02	0.77	0.7180	0.02	0.83	0.6533	0.27	1.39	0.1446
Greška	269	0.04			0.03			0.02			0.05		

**Tabela 20**

Rezultati mešanog modela četvorofaktorske ANOVE za kompozitne indekse radijalne asimetrije CRA1T, CRA1L, CRA1W, CRA2T, CRA2L i CRA2W za populacije poreklom sa prirodnih staništa (otvorenog i zasenčenog) u dva svetlosna tremana (visokom i niskom svetlosnom intenzitetu).

Izvor varijabilnosti	df	CRA1T			CRA1L			CRA1W		
		<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Tretman (T)	1	9.42	5.59	<b>0.0272</b>	0.93	1.08	0.3103	4.43	7.15	<b>0.0137</b>
Blok B(T)	2	2.25	1.87	0.1556	0.39	0.57	0.5681	0.83	1.85	0.1598
Populacija (P)	1	3.46	1.89	0.1826	2.06	1.58	0.2222	0.19	0.31	0.5837
Familija (F)(F(P))	16	2.02	1.11	0.4183	1.49	1.62	0.1718	0.65	0.97	0.5204
T x P	1	0.00	0.00	0.9959	2.15	2.40	0.1280	2.19	3.56	0.0718
T x F(P)	16	1.82	1.51	0.0950	0.92	0.32	0.1853	0.67	1.48	0.1046
Greška	269	1.20			0.70			0.45		

Izvor varijabilnosti	df	CRA2T			CRA2L			CRA2W		
		<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Tretman (T)	1	30.92	5.29	<b>0.0319</b>	4.46	1.17	0.2908	11.92	8.64	<b>0.0075</b>
Blok B(T)	2	5.43	159	0.2068	1.51	0.66	0.0788	1.28	1.25	0.2877
Populacija (P)	1	9.36	1.71	0.2050	8.24	1.99	0.1731	0.03	0.02	0.8818
Familija (F)(F(P))	16	6.12	0.94	0.5487	47	1.12	0.4112	1.66	1.12	0.4086
T x P	1	0.12	0.02	0.8880	3.27	0.87	0.3610	4.63	3.38	0.0788
T x F(P)	16	6.51	1.90	<b>0.0203</b>	4.20	1.83	<b>0.0277</b>	1.48	1.45	0.1191
Greška	269	3.42			2.29			1.02		



**Tabela 21**

Rezultati mešanog modela ANOVA-e (sa tretmanom, populacijom, osobinom i familijom kao faktorima) za fluktuirajuću asimetriju osobina cveta procenjenih indeksima FA1, FA8a i FA17, u dve populacije poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa ispoljenih u dva svetlosna tretmana (visokom i niskom).

Izvor varijabilnosti	df	<i>MS(*10)</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
<b>FA1</b>				
Tretman (T)	1	1.754	0.90	0.5194
Blok B(T)	2	0.118	0.24	0.7894
Populacija (P)	1	0.215	0.11	0.7927
Osobine (O)	2	14.260	79.89	<b>0.0123</b>
Familija (F)(F(P))	16	0.694	3.23	<b>0.0123</b>
T x O	2	0.453	0.91	0.4045
P x O	2	0.178	0.36	0.7000
TxP	1	1.869	6.63	<b>0.0133</b>
TxF(P)	16	0.215	0.43	0.9750
Greška	877	0.500		
<b>FA8</b>				
Tretman (T)	1	0.021	0.32	0.6720
Blok B(T)	2	0.002	0.20	0.8160
Populacija (P)	1	0.000	0.00	0.9578
Osobine (O)	2	0.047	21.25	<b>0.0449</b>

Familija (F)(F(P))	16	0.009	1.84	0.1162
T x O	2	0.004	0.42	0.6599
P x O	2	0.002	0.26	0.7712
TxP	1	0.062	10.67	<b>0.0023</b>
TxF(P)	16	0.005	0.58	0.8988
Greška	877	0.009		

**FA17**

Tretman (T)	1	0.007	0.32	0.6720
Blok B(T)	2	0.001	0.20	0.8159
Populacija (P)	1	0.000	0.00	0.9581
Familija (F)(F( P))	16	0.003	1.84	0.1162
TxP	1	0.021	10.68	<b>0.0024</b>
TxF(P)	16	0.002	0.58	0.8957
Greška	269	0.003		

---

**Tabela 22**

Rezultati mešanog modela ANOVA-e (sa tretmanom, blokom, populacijom i familijom kao faktorima) za kompozitne indekse fluktuirajuće asimetrije (CFA1, CFA2) tri bilateralno simetričnih osobine cveta *Iris pumila* u populacijama poreklom iz prirodnih staništa (otvorenog i zasenčenog) u dva svetlosna tretmana (visokom i niskom).  
Objašnjenje svih simbola je dato u odeljku Materijal i Metode.

Izvor varijabilnosti	df	CFA1			CFA2		
		MS	F	P	MS	F	P
Tretman (T)	1	5.39	2.49	0.1249	8.70	7.33	<b>0.0101</b>
Blok B(T)	2	10.71	3.97	<b>0.0200</b>	0.81	0.41	0.6665
Populacija (P)	1	28.20	2.24	0.1517	1.20	0.42	0.5236
Familija (F)(F(P))	16	15.59	7.74	<b>0.0001</b>	3.12	3.22	<b>0.0125</b>
T x P	1	8.08	3.71	0.0630	12.14	10.05	<b>0.0029</b>
T x F(P)	16	2.01	0.75	0.7445	0.97	0.49	0.9511
Greška	269	2.70			1.98		

**Tabela 23**

Rezultati dvofaktorske ANOVA-e na ln-transformisanim vrednostima desne i leve strane bilateralno simetričnih osobina ( $|\ln R - \ln L|$ ) cveta *Iris pumila* u populacijama poreklom iz prirodnih staništa (otvorenog i zasenčenog) ispoljenih u dva svetlosna tretmana (visokom i niskom intenzitetu svetlosti).ns – neznačajno, \*  $P < 0.05$ , \*\*\*  $P < 0.0001$ .

	Individua			Osobina			Individua x Osobina			Greška	
	df	MS ( $\times 10^{-3}$ )	F	df	MS ( $\times 10^{-3}$ )	F	df	MS ( $\times 10^{-3}$ )	F	df	MS ( $\times 10^{-4}$ )
<u>Populacija iz otvorenog staništa</u>											
Visok	105	0.003	1.14 <sup>ns</sup>	2	0.091	3.39*	210	0.003	13.62***	636	0.002
Nizak	103	0.002	0.94 <sup>ns</sup>	2	0.009	4.18*	206	0.002	14.06***	624	0.002
<u>Populacija iz zasenčenog staništa</u>											
Visok	48	0.002	0.84 <sup>ns</sup>	2	0.002	0.33 <sup>ns</sup>	96	0.002	14.85***	294	0.008
Nizak	47	0.003	0.83 <sup>ns</sup>	2	0.005	1.35 <sup>ns</sup>	94	0.003	23.13***	288	0.001

**Tabela 24**

Veličina uzoraka (N), srednje vrednosti ( $\bar{X}$ ), standardna greška (SE) i koeficijent varijacije CV(%) za osam morfoloških osobina i broj semenih zametaka cveta *Iris pumila* iz sa dva prirodna staništa (otvorenog i zasenčenog). Prikazane su značajnosti razlika srednjih vrednosti ( $P_{t-test}$ ) i koeficijenta varijacije ( $P_{CV}$ ) između staništa.

Osobine	Populacija sa otvorenog staništa (N=160)			Populacija sa zasenčenog staništa (N=88)			$P_{t-test}$	$P_{CV}$
	$\bar{X}$	SE	CV(%)	$\bar{X}$	SE	CV(%)		
Dužina fola	48.33	0.35	9.12	51.47	0.49	8.97	0.0001	ns
Širina fola	15.91	0.16	13.12	16.95	0.26	14.17	0.0004	ns
Dužina standarda	48.32	0.30	7.82	50.25	0.46	8.63	0.0003	ns
Širina standarda	18.48	0.19	13.05	21.22	0.35	15.61	0.0001	0.0145
Dužina tučka	28.38	0.15	6.87	28.91	0.25	8.18	ns	0.0324
Širina tučka	9.44	0.08	10.94	9.86	0.12	11.08	0.0028	ns
Dužina antere	14.16	0.10	9.18	15.36	0.16	9.98	0.0001	ns
Dužina filameta	10.50	0.09	11.36	11.16	0.14	11.89	0.0002	ns
Broj semenih zametaka	76.07	0.84	13.93	77.63	1.01	12.21	ns	ns

**Tabela 25**

Rezultati mešanog modela ANOVA-e osam morfoloških osobina i broj semenih zametaka cveta *Iris pumila* poreklom iz prirodnih staništa (otvorenog i zasenčenog). Rezultati su prikazani za netransformisane vrednosti, osim za osobinu dužinu fola koja je ln- transformisana.

Izvor varijabilnosti	df	Dužina fola (ln)			Širina fola			Dužina standarda		
		MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Stanište (S)	1	0.150	5.19	0.0792	36.38	1.16	0.3392	135.67	2.56	0.1787
Populacija (P(S))	4	0.003	2.05	0.0942	33.85	3.66	<b>0.0082</b>	56.1	2.06	0.0929
Klon (K(S P))	91	0.016	5.54	<b>0.0001</b>	9.75	9.25	<b>0.0001</b>	28.56	4.57	<b>0.0001</b>
Greška	151	0.003			1.06			6.25		

Izvor varijabilnosti	df	Širina standarda			Dužina tučka			Širina tučka		
		MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Stanište (S)	1	378.73	16.8	<b>0.0118</b>	3.93	0.16	0.7075	11.75	9.27	<b>0.0246</b>
Populacija (P(S))	4	23.58	1.57	0.1894	26.25	3.23	<b>0.0158</b>	1.18	0.49	0.7426
Klon (K(S P))	91	15.82	7.71	<b>0.0001</b>	8.55	7.26	<b>0.0001</b>	2.54	10.18	<b>0.0001</b>
Greška	151	2.05			1.18			0.25		

Izvor varijabilnosti	df	Dužina antere			Dužina filamanta			Broj semenih zametaka		
		MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Stanište (S)	1	6.13	8.23	<b>0.0410</b>	18.68	3.97	0.1106	25.96	0.06	0.8112
Populacija (P(S))	4	8.13	2.03	0.0962	4.97	1.88	0.1196	428.07	2.20	0.0749
Klon (K(S P))	91	4.22	12.83	<b>0.0001</b>	2.75	3.84	<b>0.0001</b>	204.16	5.83	<b>0.0001</b>
Greška	151	0.33			0.72			34.99		

**Tabela 26**

Veličina uzoraka (N), srednje vrednosti ( $\bar{X}$ ), standardna greška (SE) i koeficijent varijacije CV(%) za osam morfoloških osobina i broj semenih zametaka cveta *Iris pumila* u populacijama sa otvorenog staništa (D-A, D-B, D-C).

Osobine	D-A (N=46)			D-B (N=42)			D-C (N=72)		
	$\bar{X}$	SE	CV (%)	$\bar{X}$	SE	CV (%)	$\bar{X}$	SE	CV (%)
Dužina fola	48.58	0.64	8.98	48.46	0.85	11.31	48.10	0.44	7.79
Širina fola	15.39	0.25	10.99	16.81	0.38	14.64	15.72	0.23	12.31
Dužina standarda	47.72	0.56	7.95	48.15	0.70	9.37	48.81	0.38	6.68
Širina standarda	17.95	0.39	14.67	18.32	0.40	14.18	18.91	0.25	11.04
Dužina tučka	28.50	0.22	5.19	28.74	0.37	8.27	28.10	0.23	6.85
Širina tučka	9.22	0.16	11.42	9.54	0.15	10.28	9.52	0.12	10.95
Dužina antere	14.72	0.20	9.39	13.74	0.18	8.27	14.06	0.15	8.76
Dužina filamenta	10.05	0.19	12.98	10.98	0.16	9.27	10.51	0.13	10.63
Broj semenih zametaka	78.87	1.67	14.39	79.00	1.58	12.97	72.57	1.10	12.82

**Tabela 27**

Veličina uzoraka (N), srednje vrednosti ( $\bar{X}$ ), standardna greška (SE) i koeficijent varijacije CV(%) za osam morfoloških osobina i broj semenih zametaka cveta *Iris pumila* u populacijama iz zasenčenih staništa (W-RP,W-PS,W-PN).

Objašnjenje svih simbola je dato u odeljku Materijal i Metode.

Osobine	W-RP (N=23)			W-PS (N=29)			W-PN (N=36)		
	$\bar{X}$	SE	CV (%)	$\bar{X}$	SE	CV (%)	$\bar{X}$	SE	CV (%)
Dužina fola	48.34	0.97	9.58	54.15	0.80	7.98	51.30	0.58	6.78
Širina fola	15.78	0.42	12.88	18.39	0.44	12.85	16.55	0.35	12.81
Dužina standarda	47.38	0.88	8.86	52.44	0.71	7.34	50.32	0.63	7.55
Širina standarda	20.05	0.64	15.29	22.71	0.66	15.64	20.77	0.48	13.88
Dužina tučka	27.34	0.34	5.91	30.41	0.45	7.89	28.69	0.34	7.07
Širina tučka	9.68	0.19	9.43	10.03	0.17	8.88	9.85	0.22	13.49
Dužina antere	14.62	0.32	10.45	15.57	0.25	8.50	15.66	0.26	10.05
Dužina filamenta	10.97	0.21	8.97	11.38	0.25	11.66	11.09	0.25	13.64
Broj semenih zametaka	75.52	1.84	11.70	79.45	2.16	14.61	77.50	1.30	10.05



**Tabela 28**

Veličina uzoraka (N), srednje vrednosti ( $\bar{X}$ ), standardna geška (SE) i koeficijent varijacije CV(%) za osam morfoloških osobina i broj semenih zametaka cveta *Iris pumila* poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa, u visokom i niskom svetlosnom tretmanu. Prikazane su značajnosti razlika srednjih vrednosti ( $P_{t-test}$ ) i CV ( $P_{CV}$ ) između tretmana za svaku populaciju (A-otvoreno stanište, B-zatvoreno stanište), kao i između populacija poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa u tretmanima visokog i niskog svetlosnog intenziteta. (C). Objašnjenje svih simbola je dato u odeljku Materijal i Metode.

**A** Populacija sa otvorenog staništa (N=210)

Osobine	Visok (N=106)			Nizak (N=106)			$P_{t-test}$	$P_{CV}$
	$\bar{X}$	SE	CV(%)	$\bar{X}$	SE	CV(%)		
Dužina fola	43.66	0.54	12.81	47.09	0.57	12.41	0.0001	ns
Širina fola	7.14	0.08	11.72	7.57	0.10	13.03	0.0007	ns
Dužina standarda	43.53	0.48	11.47	46.59	0.59	12.82	0.0001	ns
Širina standarda	9.83	0.15	15.27	10.58	0.16	15.03	0.0006	ns
Dužina tučka	25.44	0.19	7.70	25.74	0.21	8.26	ns	ns
Širina tučka	5.13	0.05	9.64	5.14	0.06	12.88	ns	0.0004
Dužina antere	14.89	0.14	9.71	15.67	0.20	13.30	0.0019	0.0002
Dužina filamenta	9.62	0.14	14.72	10.31	0.12	12.07	0.0002	0.0252
Broj semenih zametaka	93.68	1.75	19.24	90.67	1.44	16.22	ns	0.0383

Nastavak Tabele 28

**C** Razlike između populacija poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa u tretmanima visokog i niskog svetlosnog intenziteta.

**B** Populacija sa zasenčenog staništa (N=97)

Osobine	Visok (N=49)			Nizak (N=48)			P <sub>t-test</sub>	P <sub>CV</sub>	Otvoreno-Zasenčeno			
	$\bar{X}$	SE	CV(%)	$\bar{X}$	SE	CV(%)			Visok		Nizak	
									P <sub>t-test</sub>	P <sub>CV</sub>	P <sub>t-test</sub>	P <sub>CV</sub>
Dužina fola	45.20	0.68	10.64	47.34	0.85	12.42	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Širina fola	7.91	0.14	12.48	8.16	0.16	13.25	ns	ns	0.0001	ns	0.0012	ns
Dužina standarda	45.19	0.67	10.38	45.88	0.73	11.07	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Širina standarda	10.73	0.19	12.51	10.90	0.23	14.42	ns	ns	0.0005	ns	ns	ns
Dužina tučka	26.43	0.35	9.36	27.54	0.34	8.62	0.0253	ns	0.0086	ns	0.0001	ns
Širina tučka	5.34	0.06	7.95	5.22	0.08	11.20	ns	0.0004	0.0078	0.0237	ns	ns
Dužina antere	15.20	0.28	12.68	15.92	0.23	10.14	0.0490	ns	ns	0.0034	ns	0.0292
Dužina filamenta	10.20	0.18	12.07	10.50	0.17	12.27	ns	ns	0.0103	ns	ns	ns
Broj semenih zametaka	92.63	0.19	14.68	88.90	1.72	13.44	ns	ns	ns	0.0198	ns	ns

**Tabela 29**

Rezultati mešanog modela ANOVA-e osam morfoloških osobina i broja ovula cveta *Iris pumila* poreklom iz prirodnih (otvorenog i zasenčenog) staništa u dva svetlosna tretmana (visokom i niskom). Rezultati su prikazani za ln-transformisane vrednosti osobina SL, SW, STL, FIL i broj semenih zametka.

Izvor varijabilnosti	df	Dužina fola			Širina fola			Dužina standarda (ln)		
		MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Tretman (T)	1	328.75	8.91	<b>0.0071</b>	11.61	16.59	<b>0.0004</b>	0.04	1.48	0.2384
Blok B(T)	2	13.87	0.64	0.5292	0.31	0.42	0.6593	0.03	2.83	0.0607
Populacija (P)	1	29.41	0.19	0.6660	22.17	7.14	<b>0.0155</b>	0.00	0.03	0.8607
Familija (F(P))	16	192.69	4.69	<b>0.0018</b>	3.83	5.58	<b>0.0007</b>	0.09	3.33	<b>0.0107</b>
T x P	1	8.24	0.23	0.6394	0.02	0.03	0.8697	0.03	1.39	0.2525
T x F(P)	16	41.05	1.89	<b>0.0217</b>	0.68	0.91	0.5581	0.03	3.21	<b>0.0001</b>
Greška	269	21.75			0.75			0.01		

Izvor varijabilnosti	df	Širina standarda (ln)			Dužina tučka (ln)			Širina tučka		
		MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Tretman (T)	1	0.04	1.99	0.1721	0.02	1.40	0.2514	0.23	0.53	0.4747
Blok B(T)	2	0.09	5.37	<b>0.0052</b>	0.01	1.03	0.3586	0.60	2.61	0.0757
Populacija (P)	1	0.21	2.25	0.1517	0.14	7.17	<b>0.0153</b>	0.50	0.48	0.4954
Familija (F(P))	16	0.11	5.00	<b>0.0013</b>	0.03	1.59	0.1803	1.29	2.69	<b>0.0280</b>
T x P	1	0.08	3.65	0.0682	0.02	1.19	0.2887	0.16	0.39	0.5396
T x F(P)	16	0.02	1.36	0.1636	0.02	2.88	<b>0.0002</b>	0.47	2.10	<b>0.0089</b>
Greška	269	0.01			0.05			0.22		

Nastavak Tabele 29

Izvor varijabilnosti	df	Dužina antere			Dužina filament (ln)			Broj semenih zametaka (ln)		
		<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Tretman (T)	1	28.33	4.34	0.0518	0.24	7.86	<b>0.0111</b>	0.00	0.00	0.9988
Blok B(T)	2	10.97	6.42	<b>0.0019</b>	0.03	2.29	0.1034	0.03	1.82	0.1644
Populacija (P)	1	0.18	0.01	0.9190	0.09	1.70	0.2084	0.06	0.43	0.5210
Familija (F(P))	16	21.71	2.77	<b>0.0248</b>	0.07	1.83	0.1180	0.16	2.50	<b>0.0400</b>
T x P	1	0.47	0.07	0.7890	0.00	0.04	0.8397	0.00	0.00	0.9715
T x F(P)	16	7.85	4.59	<b>0.0001</b>	0.04	2.55	<b>0.0011</b>	0.07	4.27	<b>0.0001</b>
Greška	269	1.71			0.01			0.02		

**Tabela 30**

Fenotipske korelacije između radijalnih asimetrija osam osobina cveta biljaka *Iris pumila* sa otvorenog (iznad dijagonale; N=156) i zasenčenog (ispod dijagonale; N=83) staništa. Podvučene vrednosti označavaju korelacije statistički značajne nakon Bonferoni-jeve korekcije za multipna merenja.

Radijalna asimetrija	Dužina fola	Širina fola	Dužina standarda	Širina standarda	Dužina tučka	Širina tučka	Dužina antere	Dužina filamenta
Dužina fola <i>P</i>		0.0052 0.9479	<b>0.2386</b> 0.0027	0.1080 0.1795	-0.0260 0.7466	0.0264 0.7431	0.0725 0.3678	0.1247 0.1208
Širina fola <i>P</i>	<b>0.2764</b> 0.0114		0.1040 0.1961	0.1277 0.1119	0.0288 0.7207	-0.0770 0.3390	-0.0307 0.7035	0.0541 0.5017
Dužina standarda <i>P</i>	<b>0.3525</b> 0.0011	0.1923 0.0815		0.0791 0.3259	0.0646 0.4229	0.0161 0.8410	0.1088 0.1763	<b>0.2325</b> 0.0035
Širina standarda <i>P</i>	0.0095 0.9316	0.0517 0.6423	-0.0129 0.9073		-0.0983 0.2219	-0.0345 0.6686	-0.0783 0.3310	-0.0174 0.8285
Dužina tučka <i>P</i>	<b>0.4620</b> <.0001	0.1268 0.2530	<b>0.3817</b> 0.0004	0.1522 0.1693		-0.0322 0.6898	-0.0351 0.6632	-0.0853 0.2893
Širina tučka <i>P</i>	0.2084 0.0586	<b>0.2564</b> 0.0193	0.0509 0.6473	0.0391 0.7256	0.1254 0.2585		0.0935 0.2457	-0.0622 0.4399
Dužina antere <i>P</i>	0.0103 0.9260	0.1356 0.2214	<b>0.2565</b> 0.0192	0.1022 0.3578	0.0310 0.7804	0.1157 0.2973		0.0312 0.6983
Dužina filamenta <i>P</i>	0.0635 0.5684	0.1171 0.2915	<b>0.2409</b> 0.0282	-0.0293 0.7922	-0.0683 0.5394	-0.0648 0.5604	-0.0080 0.9422	

**Tabela 31**

Genetičke korelacije između radijalnih asimetrija osam osobina cveta biljaka *Iris pumila* sa otvorenog (iznad dijagonale; N=60) i zasenčenog (ispod dijagonale; N=37) staništa, procenjene na srednjim vrednostima klonova. Podvučene vrednosti označavaju korelacije statistički značajne nakon Bonferoni-jeve korekcije za multipna merenja.

Radialna asimetrija	Dužina fola	Širina fola	Dužina standarda	Širina standarda	Dužina tučka	Širina tučka	Dužina antere	Dužina filamenta
Dužina fola		-0.1457	0.2235	<b>0.3617</b>	-0.0458	0.1620	0.0961	0.0847
<i>P</i>		0.2665	0.0860	0.0045	0.7278	0.2160	0.4648	0.5195
Širina fola	<b>0.4500</b>		0.1258	0.1386	0.1851	-0.1026	-0.1679	0.1952
<i>P</i>	0.0052		0.3382	0.2909	0.1567	0.4350	0.1996	0.1350
Dužina standarda	<b>0.5902</b>	<b>0.3970</b>		0.2299	0.1414	-0.1043	0.1590	<b>0.3169</b>
<i>P</i>	0.0001	0.0150		0.0771	0.2811	0.4274	0.2249	0.0136
Širina standarda	0.1198	0.1219	0.1839		-0.0571	0.1120	0.0308	0.0732
<i>P</i>	0.4800	0.4721	0.2758		0.6648	0.3940	0.8152	0.5782
Dužina tučka	<b>0.7289</b>	<b>0.4044</b>	<b>0.5973</b>	<b>0.3248</b>		-0.0384	-0.1235	0.0457
<i>P</i>	<.0001	0.0130	<.0001	0.0498		0.7708	0.3471	0.7285
Širina tučka	0.2471	0.2466	0.1098	0.1095	0.3020		0.2378	-0.0434
<i>P</i>	0.1403	0.1412	0.5176	0.5186	0.0693		0.0673	0.7416
Dužina antere	0.0517	0.1151	0.1290	<b>0.4340</b>	0.0836	0.1019		0.2171
<i>P</i>	0.7611	0.4974	0.4465	0.0073	0.6224	0.5481		0.0956
Dužina filamenta	-0.0512	0.0346	0.1308	-0.0819	-0.1163	-0.1011	0.0485	
<i>P</i>	0.7630	0.8387	0.4401	0.6299	0.4927	0.5513	0.7753	

**Tabela 32**

Fenotipske korelacije između morfoloških osobina osam osobina cveta biljaka *Iris pumila* sa otvorenog (iznad dijagonale; N=156) i zasenčenog (ispod dijagonale; N=83) staništa. Podvučene vrednosti označavaju korelacije statistički značajne nakon Bonferoni-jeve korekcije za multipna merenja.

Morfološke osobine	Dužina fola	Širina fola	Dužina standarda	Širina standarda	Dužina tučka	Širina tučka	Dužina antere	Dužina filamenta
Dužina fola <i>P</i>		<u><b>0.5951</b></u> <.0001	<u><b>0.8841</b></u> <.0001	<u><b>0.4051</b></u> <.0001	<u><b>0.6426</b></u> <.0001	<u><b>0.2880</b></u> 0.0003	<u><b>0.4070</b></u> <.0001	<u><b>0.3194</b></u> <.0001
Širina fola <i>P</i>	<u><b>0.5588</b></u> <.0001		<u><b>0.4423</b></u> <.0001	<u><b>0.5729</b></u> <.0001	<u><b>0.5104</b></u> <.0001	<u><b>0.4859</b></u> <.0001	0.1560 0.0517	<u><b>0.2340</b></u> 0.0033
Dužina standarda <i>P</i>	<u><b>0.9183</b></u> <.0001	<u><b>0.5856</b></u> <.0001		<u><b>0.4483</b></u> <.0001	<u><b>0.5843</b></u> <.0001	<u><b>0.3322</b></u> <.0001	<u><b>0.3068</b></u> <.0001	<u><b>0.2496</b></u> 0.0017
Širina standarda <i>P</i>	<u><b>0.3924</b></u> 0.0002	<u><b>0.7515</b></u> <.0001	<u><b>0.4777</b></u> <.0001		<u><b>0.4197</b></u> <.0001	<u><b>0.4604</b></u> <.0001	-0.0035 0.9647	<u><b>0.1670</b></u> 0.0371
Dužina tučka <i>P</i>	<u><b>0.7588</b></u> <.0001	<u><b>0.5450</b></u> <.0001	<u><b>0.6761</b></u> <.0001	<u><b>0.3671</b></u> 0.0006		<u><b>0.2702</b></u> 0.0006	<u><b>0.2916</b></u> 0.0002	<u><b>0.3986</b></u> <.0001
Širina tučka <i>P</i>	<u><b>0.3255</b></u> 0.0027	<u><b>0.6004</b></u> <.0001	<u><b>0.3925</b></u> 0.0002	<u><b>0.5036</b></u> <.0001	<u><b>0.3321</b></u> 0.0022		0.0549 0.4958	0.0493 0.5410
Dužina antere <i>P</i>	<u><b>0.4803</b></u> <.0001	0.1379 0.2137	<u><b>0.4504</b></u> <.0001	<u><b>0.0894</b></u> 0.4215	<u><b>0.2520</b></u> 0.0215	<u><b>0.2909</b></u> 0.0076		0.0095 0.9061
Dužina filamenta <i>P</i>	<u><b>0.3207</b></u> 0.0031	<u><b>0.3116</b></u> 0.0041	<u><b>0.3852</b></u> 0.0003	<u><b>0.2649</b></u> 0.0155	0.2093 0.0575	<u><b>0.4602</b></u> <.0001	<u><b>0.2535</b></u> 0.0207	

**Tabela 33**

Genetičke korelacije između morfoloških osobina cveta biljaka *Iris pumila* sa otvorenog (iznad dijagonale; N=60) i zasenčenog (ispod dijagonale; N=37) staništa, procenjene na srednjim vrednostima klonova. Podvučene vrednosti označavaju korelacije statistički značajne nakon Bonferoni-jeve korekcije za multipna merenja.

Morfološke osobine	Dužina fola	Širina fola	Dužina standarda	Širina standarda	Dužina tučka	Širina tučka	Dužina antere	Dužina filamenta
Dužina fola <i>P</i>		<u><b>0.5820</b></u> <.0001	<u><b>0.8819</b></u> <.0001	<u><b>0.3783</b></u> 0.0029	<u><b>0.6644</b></u> <.0001	<u><b>0.2763</b></u> 0.0325	<u><b>0.4122</b></u> 0.0011	<u><b>0.3554</b></u> 0.0053
Širina fola <i>P</i>	<u><b>0.5309</b></u> 0.0007		<u><b>0.4054</b></u> 0.0013	<u><b>0.5886</b></u> <.0001	<u><b>0.5261</b></u> <.0001	<u><b>0.4826</b></u> <.0001	0.0860 0.5133	0.2433 0.0610
Dužina standarda <i>P</i>	<u><b>0.9052</b></u> <.0001	<u><b>0.5569</b></u> 0.0003		<u><b>0.4040</b></u> 0.0014	<u><b>0.5984</b></u> <.0001	<u><b>0.3230</b></u> 0.0118	<u><b>0.3011</b></u> 0.0194	<u><b>0.2993</b></u> 0.0201
Širina standarda <i>P</i>	<u><b>0.3361</b></u> 0.0420	<u><b>0.7282</b></u> <.0001	<u><b>0.4173</b></u> 0.0102		<u><b>0.4129</b></u> 0.0010	<u><b>0.4532</b></u> 0.0003	-0.0412 0.7544	0.1741 0.1832
Dužina tučka <i>P</i>	<u><b>0.7499</b></u> <.0001	<u><b>0.5364</b></u> 0.0006	<u><b>0.6563</b></u> <.0001	<u><b>0.3274</b></u> 0.0479		<u><b>0.2774</b></u> 0.0319	0.2513 0.0527	<u><b>0.4480</b></u> 0.0003
Širina tučka <i>P</i>	<u><b>0.3262</b></u> 0.0487	<u><b>0.6081</b></u> <.0001	<u><b>0.4119</b></u> 0.0113	<u><b>0.4766</b></u> 0.0029	<u><b>0.3795</b></u> 0.0205		-0.0826 0.5304	0.0420 0.7499
Dužina antere <i>P</i>	<u><b>0.5614</b></u> 0.0003	0.1497 0.3764	<u><b>0.5388</b></u> 0.0006	0.1480 0.3819	0.2550 0.1276	0.3063 0.0652		0.0250 0.8493
Dužina filamenta <i>P</i>	<u><b>0.3350</b></u> 0.0426	<u><b>0.3363</b></u> 0.0418	0.43517 0.0710	0.2673 0.1097	0.2786 0.0949	<u><b>0.4921</b></u> 0.0020	0.2896 0.0820	



**Tabela 34**

Rezultati Mantelovog testa poređenja fenotipskih i genetičkih korelacionih matrica u prirodnim staništima različitog svetlosnog inteziteta (otvorenom i zasenčenom) za vrednosti morfoloških osobina cveta i radijalnu asimetriju osobina cvetnih organa. Poređenje korelacionih matrica između prirodnih staništa i odgovarajućih svetlosnih tretmana u eksperimentalnim uslovima (Peščara-Bašta).

Broj poređenja, N=28	<i>r</i>	<i>P</i>
<b><u>Fenotipske</u></b>		
<u>Otvoreno–zasenčeno stanište</u>		
morfološke osobine cveta	0.8315	<b>0.0005</b>
radijalna asimetrija cvetnih organa	0.2473	0.1670
<u>Morfološke osobine- Radijalna asimetrija</u>		
Otvoreno stanište	0.2728	0.1720
Zasenčeno stanište	0.5646	<b>0.0070</b>
<b><u>Genetičke</u></b>		
<u>Otvoreno–zasenčeno stanište</u>		
morfološke osobine cveta	0.8003	<b>0.0005</b>
radijalna asimetrija cvetnih organa	-0.0736	0.3915
<u>Morfološke osobine- Radijalna asimetrija</u>		
Otvoreno stanište	0.0344	0.4370
Zasenčeno stanište	0.5406	<b>0.0060</b>
<b><u>Fenotipske-Genetičke</u></b>		
<u>Otvoreno stanište</u>		
morfološke osobine cveta	0.9919	<b>0.0005</b>
radijalna asimetrija cvetnih organa	0.7086	<b>0.0005</b>
<u>Zasenčeno stanište</u>		
morfološke osobine cveta	0.9805	<b>0.0005</b>
radijalna asimetrija cvetnih organa	0.8271	<b>0.0005</b>
<b><u>Peščara-Bašta</u></b>		
<u>Fenotipske</u>		
<u>Otvoreno stanište</u>		
morfološke osobine cveta	0.8037	<b>0.0005</b>
radijalna asimetrija cvetnih organa	0.0417	0.4065
<u>Zasenčeno stanište</u>		
morfološke osobine cveta	0.7288	<b>0.0005</b>
radijalna asimetrija cvetnih organa	-0.3180	0.0595
<u>Genetičke</u>		
<u>Otvoreno stanište</u>		
morfološke osobine cveta	0.2811	0.1930
radijalna asimetrija cvetnih organa	0.0062	0.4745
<u>Zasenčeno stanište</u>		
morfološke osobine cveta	0.2470	0.2185
radijalna asimetrija cvetnih organa	-0.3089	0.0880

**Tabela 35**

Fenotipske korelacije između radijalne asimetrije osam osobina cveta biljaka *Iris pumila* populacija poreklom sa prirodnih staništa otvorenog (A) i zasenčenog staništa (B), u dva svetlosna tretmana (visokom iznad dijagonale; i niskom ispod dijagonale).

**A Populacija poreklom sa otvorenog staništa** (Visok N=106, Nizak N=104)

Radijalna asimetrija	Dužina fola	Širina fola	Dužina standarda	Širina standarda	Dužina tučka	Širina tučka	Dužina antere	Dužina filamenta
Dužina fola		0.1178	0.1233	-0.0726	0.0320	-0.1319	0.0815	-0.0785
<i>P</i>		0.2290	0.2077	0.4592	0.7444	0.1777	0.4060	0.4238
Širina fola	0.1483		0.0201	0.1259	-0.1542	-0.1348	-0.1024	-0.0959
<i>P</i>	0.1328		0.8378	0.1981	0.1145	0.1683	0.2962	0.3279
Dužina standarda	<b>0.2762</b>	0.0323		0.1299	0.1137	0.0120	0.0285	-0.1647
<i>P</i>	0.0045	0.7444		0.1842	0.2455	0.9021	0.7715	0.0915
Širina standarda	-0.1345	0.0738	-0.0356		-0.0085	0.0288	-0.0188	0.0133
<i>P</i>	0.1732	0.4566	0.7193		0.9307	0.7690	0.8480	0.8924
Dužina tučka	-0.0837	-0.1252	0.1394	0.0149		-0.0203	0.1437	-0.0564
<i>P</i>	0.3982	0.2054	0.1581	0.8805		0.8358	0.1417	0.5652
Širina tučka	-0.0174	0.1075	<b>0.2251</b>	-0.0049	0.0131		-0.0081	0.1237
<i>P</i>	0.8603	0.2772	0.0216	0.9600	0.8946		0.9336	0.2064
Dužina antere	0.0249	0.0108	-0.0535	-0.0791	0.0471	-0.1696		0.1430
<i>P</i>	0.8018	0.9133	0.5894	0.4244	0.6348	0.0851		0.1434
Dužina filamenta	0.0967	-0.0595	0.0493	-0.0927	0.0453	-0.0025	-0.1119	
<i>P</i>	0.3284	0.5482	0.6187	0.3490	0.6476	0.9798	0.2580	

Nastavak Tabele 35

**B** Populacija poreklom sa zasenčenog staništa (Visok N=49, Nizak N=47)

Radijalna asimetrija	Dužina fola	Širina fola	Dužina standarda	Širina standarda	Dužina tučka	Širina tučka	Dužina antere	Dužina filamenta
Dužina fola		0.1017	-0.0922	0.1128	0.0872	0.0008	-0.1431	0.0607
<i>P</i>		0.4866	0.5284	0.4401	0.5511	0.9956	0.3264	0.6785
Širina fola	-0.2708		-0.0079	0.0216	-0.0638	0.0923	-0.0686	-0.0118
<i>P</i>	0.0626		0.9570	0.8825	0.6628	0.5280	0.6395	0.9356
Dužina standarda	0.1957	-0.0744		0.0549	0.1538	-0.1690	<b>-0.3993</b>	0.1259
<i>P</i>	0.1824	0.6149		0.7075	0.2911	0.2456	0.0045	0.3886
Širina standarda	<b>0.3029</b>	-0.0304	<b>0.3400</b>		0.0836	0.1873	-0.1246	-0.0285
<i>P</i>	0.0363	0.8373	0.0180		0.5677	0.1973	0.3933	0.8459
Dužina tučka	0.0782	-0.1447	-0.0391	-0.2623		0.0180	-0.0317	-0.0386
<i>P</i>	0.5973	0.3263	0.7919	0.0717		0.9020	0.8285	0.7919
Širina tučka	0.1852	0.1248	0.0701	0.0196	0.1394		-0.0089	0.2692
<i>P</i>	0.2076	0.3979	0.6359	0.8946	0.3444		0.9516	0.0614
Dužina antere	0.2582	0.1055	0.0952	0.1280	<b>0.3178</b>	0.1942		0.0424
<i>P</i>	0.0763	0.4752	0.5198	0.3857	0.0277	0.1859		0.7723
Dužina filamenta	<b>0.3609</b>	-0.0112	0.2229	0.1088	0.0571	<b>0.3099</b>	0.2573	
<i>P</i>	0.0117	0.9395	0.1278	0.4617	0.6995	0.0320	0.0774	

**Tabela 36**

Genetičke korelacije između radijalne asimetrije osam osobina cveta *Iris pumila* populacija poreklom sa otvorenog (A) i zasenčenog staništa (B), u dva svetlosna tretmana (visokom; iznad dijagonale; i niskom; ispod dijagonale). procenjene na srednjim vrednostima klonova.

**A Populacija poreklom sa otvorenog staništa (Visok N=12, Nizak N=12)**

Radijalna asimetrija	Dužina fola	Širina fola	Dužina standarda	Širina standarda	Dužina tučka	Širina tučka	Dužina antere	Dužina filamenta
Dužina fola		-0.0637	0.1307	-0.3965	-0.0416	-0.1833	0.0933	0.3798
<i>P</i>		0.8439	0.6855	0.2019	0.8977	0.5684	0.7730	0.2233
Širina fola	0.2468		-0.2344	0.0827	-0.5641	-0.2434	<b>-0.7667</b>	-0.4231
<i>P</i>	0.4392		0.4634	0.7981	0.0561	0.4459	0.0036	0.1706
Dužina standarda	<b>0.6403</b>	0.2871		-0.0061	0.1369	0.5158	0.3514	0.4342
<i>P</i>	0.0249	0.3654		0.9850	0.6713	0.0866	0.2626	0.1583
Širina standarda	-0.2494	0.1397	-0.4390		-0.0489	0.4567	-0.0130	-0.4276
<i>P</i>	0.4343	0.6650	0.1534		0.8798	0.1355	0.9679	0.1655
Dužina tučka	-0.2707	-0.0659	-0.3211	0.0360		0.1423	<b>0.7691</b>	0.3238
<i>P</i>	0.3947	0.8387	0.3088	0.9114		0.6589	0.0035	0.3045
Širina tučka	0.2071	0.4074	0.3607	-0.4071	-0.5673		0.3203	0.2395
<i>P</i>	0.5184	0.1886	0.2493	0.1890	0.0544		0.3100	0.4534
Dužina antere	0.0827	-0.4131	0.0999	-0.0288	0.0086	-0.1991		0.5273
<i>P</i>	0.7981	0.1820	0.7574	0.9291	0.9786	0.5350		0.0781
Dužina filamenta	0.5256	0.1720	0.4985	-0.4146	<b>-0.6757</b>	<b>0.6841</b>	-0.1019	
<i>P</i>	0.0793	0.5928	0.0990	0.1801	0.0159	0.0141	0.7525	

Nastavak Tabele 36

**B** Populacija poreklom sa zasenčenog staništa (Visok N=6, Nizak N=6)

Radijalna asimetrija	Dužina fola	Širina fola	Dužina standarda	Širina standarda	Dužina tučka	Širina tučka	Dužina antere	Dužina filamenta
Dužina fola		0.6892	<b>-0.8608</b>	0.3829	0.1482	0.6254	-0.2295	<b>-0.8804</b>
<i>P</i>		0.1298	0.0277	0.4537	0.7792	0.1842	0.6618	0.0206
Širina fola	-0.3267		-0.6446	0.5606	0.4260	0.5437	-0.6095	<b>-0.8914</b>
<i>P</i>	0.5273		0.1670	0.2472	0.3995	0.2645	0.1989	0.0170
Dužina standarda	0.4950	-0.2898		-0.4906	-0.3692	-0.6873	0.1233	0.6651
<i>P</i>	0.3181	0.5774		0.3231	0.4713	0.1313	0.8159	0.1494
Širina standarda	0.4752	-0.4354	<b>0.8358</b>		<b>0.8385</b>	<b>0.9340</b>	-0.5173	-0.5246
<i>P</i>	0.3408	0.3882	0.0382		0.0370	0.0062	0.2933	0.2852
Dužina tučka	0.4671	-0.1601	-0.3270	-0.0702		0.7012	-0.7009	-0.2849
<i>P</i>	0.3502	0.7619	0.5269	0.8948		0.1206	0.1208	0.5841
Širina tučka	0.6350	0.3818	-0.1586	-0.1522	0.6091		-0.3633	-0.6266
<i>P</i>	0.1755	0.4550	0.7640	0.7734	0.1993		0.4789	0.1831
Dužina antere	0.6330	0.3656	-0.0201	0.1032	0.6640	<b>0.9329</b>		0.5477
<i>P</i>	0.1773	0.4760	0.9698	0.8457	0.1503	0.0066		0.2606
Dužina filamenta	0.6520	0.2550	-0.2369	-0.2186	0.6734	<b>0.9820</b>	<b>0.8770</b>	
<i>P</i>	0.1606	0.6257	0.6513	0.6773	0.1425	0.0005	0.0217	

**Tabela 37**

Fenotipske korelacije između morfoloških osobina cveta biljaka *Iris pumila* populacija poreklom sa otvorenog (A) i zasenčenog staništa (B), u dva svetlosna intenziteta (visokom iznad dijagonale i niskom ispod dijagonale). Podvučene vrednosti označavaju korelacije statistički značajne nakon Bonferoni-jeve korekcije za multipna merenja.

**A** Populacije poreklom sa otvorenog staništa (Visok N=106, Nizak N=104)

Morfološke osobine	Dužina fola	Širina fola	Dužina standarda	Širina standarda	Dužina tučka	Širina tučka	Dužina antere	Dužina filameta
Dužina fola <i>P</i>		<u>0.6735</u> <.0001	<u>0.9470</u> <.0001	<u>0.7359</u> <.0001	<u>0.6148</u> <.0001	<u>0.4106</u> <.0001	<u>0.4763</u> <.0001	<u>0.3095</u> 0.0012
Širina fola <i>P</i>	<u>0.6066</u> <.0001		<u>0.5786</u> <.0001	<u>0.6351</u> <.0001	<u>0.3389</u> 0.0004	<u>0.3720</u> <.0001	<u>0.3774</u> <.0001	0.1834 0.0598
Dužina standarda <i>P</i>	<u>0.8913</u> <.0001	<u>0.4670</u> <.0001		<u>0.7384</u> <.0001	<u>0.6398</u> <.0001	<u>0.4115</u> <.0001	<u>0.3984</u> <.0001	<u>0.3860</u> <.0001
Širina standarda <i>P</i>	<u>0.5506</u> <.0001	<u>0.6383</u> <.0001	<u>0.6207</u> <.0001		<u>0.5143</u> <.0001	<u>0.5238</u> <.0001	<u>0.3015</u> 0.0017	<u>0.3715</u> <.0001
Dužina tučka <i>P</i>	<u>0.7489</u> <.0001	<u>0.4567</u> <.0001	<u>0.6814</u> <.0001	<u>0.4126</u> <.0001		<u>0.4089</u> <.0001	<u>0.3386</u> 0.0004	<u>0.4079</u> <.0001
Širina tučka <i>P</i>	<u>0.2883</u> 0.0030	<u>0.3784</u> <.0001	<u>0.2354</u> 0.0161	<u>0.2571</u> 0.0084	<u>0.3494</u> 0.0003		<u>0.2935</u> 0.0023	<u>0.3270</u> 0.0006
Dužina antere <i>P</i>	<u>0.4132</u> <.0001	<u>0.2149</u> 0.0285	<u>0.3287</u> 0.0007	0.1309 0.1853	<u>0.4106</u> <.0001	<u>0.2568</u> 0.0085		0.1015 0.3003
Dužina filameta <i>P</i>	<u>0.4591</u> <.0001	0.1250 0.2061	<u>0.3863</u> <.0001	0.1462 0.1386	<u>0.4205</u> <.0001	-0.0722 0.4662	<u>0.2960</u> 0.0023	

Nastavak Tabele 37

**B** Populacija porekom sa zasenčenog staništa (Visok N=49 Nizak N=48)

Morfološke osobine	Dužina fola	Širina fola	Dužina standarda	Širina standarda	Dužina tučka	Širina tučka	Dužina antere	Dužina filamenta
Dužina fola <i>P</i>		<b><u>0.5709</u></b> <.0001	<b><u>0.9521</u></b> <.0001	<b><u>0.5782</u></b> <.0001	<b><u>0.6104</u></b> <.0001	0.1478 0.3108	<b><u>0.4141</u></b> 0.0031	<b><u>0.4608</u></b> 0.0009
Širina fola <i>P</i>	<b><u>0.6263</u></b> <.0001		<b><u>0.4648</u></b> 0.0008	<b><u>0.7096</u></b> <.0001	<b><u>0.5251</u></b> 0.0001	<b><u>0.3591</u></b> 0.0113	0.2662 0.0644	<b><u>0.3121</u></b> 0.0290
Dužina standarda <i>P</i>	<b><u>0.9406</u></b> <.0001	<b><u>0.6043</u></b> <.0001		<b><u>0.5534</u></b> <.0001	<b><u>0.6669</u></b> <.0001	0.2390 0.0981	<b><u>0.4790</u></b> 0.0005	<b><u>0.4375</u></b> 0.0017
Širina standarda <i>P</i>	<b><u>0.5741</u></b> <.0001	<b><u>0.7064</u></b> <.0001	<b><u>0.5870</u></b> <.0001		<b><u>0.5837</u></b> <.0001	<b><u>0.4716</u></b> 0.0006	0.1724 0.2360	0.2557 0.0762
Dužina tučka <i>P</i>	<b><u>0.7830</u></b> <.0001	<b><u>0.4787</u></b> 0.0006	<b><u>0.7810</u></b> <.0001	<b><u>0.4937</u></b> 0.0004		0.2772 0.0538	<b><u>0.5611</u></b> <.0001	0.2132 0.1413
Širina tučka <i>P</i>	0.0366 0.8049	<b><u>0.3410</u></b> 0.0177	-0.0344 0.8163	<b><u>0.3379</u></b> 0.0188	-0.0335 0.8207		0.1819 0.2108	<b><u>0.3291</u></b> 0.0209
Dužina antere <i>P</i>	0.2398 0.1006	0.2396 0.1009	0.2261 0.1221	<b><u>0.3692</u></b> 0.0098	<b><u>0.3484</u></b> 0.0152	-0.0929 0.5297		<b><u>0.3451</u></b> 0.0152
Dužina filamenta <i>P</i>	<b><u>0.3013</u></b> 0.0374	0.1424 0.3342	<b><u>0.3435</u></b> 0.0168	0.1061 0.4725	0.1832 0.2126	0.1214 0.4110	-0.0239 0.8715	

**Tabela 38**

Genetičke korelacije između morfoloških osobina cveta biljaka *Iris pumila* populacija poreklom sa otvorenog (A) i zasenčenog staništa (B), u dva svetlosna inteziteta (visokom iznad dijagonale i niskom ispod dijagonale), procenjene na srednjim vrednostima familija. Podvučene vrednosti označavaju korelacije statistički značajne nakon Bonferoni-jeve korekcije za multipna merenja.

**A Populacija poreklom sa otvorenog staništa** (visokom N=12 i niskom N=12 )

Morfološke osobine	Dužina fola	Širina fola	Dužina standarda	Širina standarda	Dužina tučka	Širina tučka	Dužina antere	Dužina filamenta
Dužina fola <i>P</i>		<b>0.6747</b> 0.0161	<b>0.9611</b> <.0001	<b>0.7772</b> 0.0029	0.0678 0.8340	0.2286 0.4747	<b>0.6466</b> 0.0231	-0.1051 0.7450
Širina fola <i>P</i>	<b>0.6606</b> 0.0194		0.5721 0.0519	<b>0.6222</b> 0.0307	0.0078 0.9806	0.0842 0.7946	0.5328 0.0745	-0.2676 0.4003
Dužina standarda <i>P</i>	<b>0.9518</b> <.0001	0.4598 0.1326		<b>0.7183</b> 0.0085	0.0991 0.7593	0.1836 0.5678	0.4987 0.0988	0.0850 0.7926
Širina standarda <i>P</i>	<b>0.6705</b> 0.0170	<b>0.6404</b> 0.0249	<b>0.6310</b> 0.0278		0.1787 0.5784	0.2262 0.4795	0.5345 0.0734	-0.0277 0.9317
Dužina tučka <i>P</i>	<b>0.8042</b> 0.0016	0.4732 0.1202	<b>0.8039</b> 0.0016	<b>0.5937</b> 0.0418		0.2275 0.4768	0.2366 0.4590	0.3397 0.2799
Širina tučka <i>P</i>	0.1276 0.6927	0.1655 0.6072	0.0482 0.8813	-0.0447 0.8901	0.3809 0.2219		0.4489 0.1432	-0.0237 0.9417
Dužina antere <i>P</i>	<b>0.6678</b> 0.0176	0.5713 0.0523	0.5703 0.0528	0.5332 0.0742	<b>0.6025</b> 0.0381	0.4815 0.1129		-0.0998 0.7576
Dužina filamenta <i>P</i>	0.7073 0.0101	0.3080 0.3300	0.6898 0.0130	0.3868 0.2142	0.4000 0.1975	-0.3896 0.2106	0.0727 0.8221	



Nastavak Tabele 38

**B** Populacija poreklom sa zasenčenog staništa (visokom N=6 i niskom N=6).

Morfološke osobine	Dužina fola	Širina fola	Dužina standarda	Širina standarda	Dužina tučka	Širina tučka	Dužina antere	Dužina filamenta
Dužina fola		0.4143	<b>0.9702</b>	-0.0403	0.5046	-0.0367	0.6518	0.4885
<i>P</i>		0.4140	0.0013	0.9395	0.3073	0.9449	0.1607	0.3255
Širina fola	<b>0.8516</b>		0.3099	0.5414	0.2082	0.7094	0.1767	0.8065
<i>P</i>	0.0314		0.5500	0.2672	0.6922	0.1144	0.7377	0.0525
Dužina standarda	<b>0.9689</b>	0.7689		-0.0353	0.6152	-0.0416	0.8068	0.3866
<i>P</i>	0.0014	0.0739		0.9470	0.1936	0.9376	0.0524	0.4490
Širina standarda	0.5943	0.3538	0.7463		0.5693	0.7568	0.0682	0.0265
<i>P</i>	0.2135	0.4914	0.0884		0.2383	0.0815	0.8977	0.9602
Dužina tučka	<b>0.8722</b>	0.7062	<b>0.8967</b>	<b>0.8219</b>		0.1714	0.7096	-0.1653
<i>P</i>	0.0234	0.1167	0.0154	0.0447		0.7454	0.1142	0.7542
Širina tučka	-0.7922	-0.7040	<b>-0.8141</b>	-0.7468	<b>-0.9631</b>		0.1166	0.5191
<i>P</i>	0.0603	0.1184	0.0486	0.0880	0.0020		0.8258	0.2912
Dužina antere	0.5415	0.1530	0.6240	0.6003	0.6761	-0.6923		0.2154
<i>P</i>	0.2671	0.7723	0.1854	0.2077	0.1403	0.1274		0.6818
Dužina filamenta	0.5804	0.5291	0.6044	0.3804	0.3047	-0.1152	-0.1280	
<i>P</i>	0.2271	0.2804	0.2038	0.4569	0.5571	0.8279	0.8089	

**Tabela 39**

Rezultati Mantelovog testa poređenja fenotipskih (A) i genetičkih (B) korelacionih matrica u eksperimentalnim uslovima dva svetlosna intenziteta (visokom i niskom) za populacije poreklom sa staništa različitog svetlosnog inteziteta (otvorenog i zasenčenog), za morfološke osobine cveta i radijalnu asimetriju osobina cvetnih organa. Poređenje fenotipskih i genetičkih martrica (C) morfoloških osobina cveta i radijalne asimetrije osobina cvetnih organa u tretmanima visokog i niskog svetlosnog inteziteta, za populacije poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa.

**A Fenotipske**

Broj poređenja (N=28)	<i>r</i>	<i>P</i>
<b><u>Populacija poreklom sa otvorenog staništa</u></b>		
<u>Poređenje tretmana visokog i niskog svetlosnog intenziteta</u>		
morfološke osobine cveta	0.7829	<b>0.0020</b>
radijalne asimetrije cvetnih organa	0.2329	0.0960
<u>Poređenje morfoloških osobina i radijalne asimetrije</u>		
u tretmanu visokog svetlosnog inteziteta	-0.0893	0.4005
u tretmanu niskog svetlosnog inteziteta	0.3845	<b>0.0475</b>
<b><u>Populacija poreklom sa zasenčenog staništa</u></b>		
<u>Poređenje tretmana visokog i niskog svetlosnog intenziteta</u>		
morfološke osobine cveta	0.8676	<b>0.0005</b>
radijalne asimetrije cvetnih organa	0.0105	0.4505
<u>Poređenje morfoloških osobina i radijalne asimetrije</u>		
u tretmanu visokog svetlosnog inteziteta	0.1454	0.2920
u tretmanu niskog svetlosnog inteziteta	-0.2905	0.1330
<b><u>Tretman visokog svetlosnog inteziteta</u></b>		
<u>Poređenje populacija sa otvorenog i zasenčenog staništa</u>		
morfoloških osobina cveta	0.7414	<b>0.0015</b>
radijalne asimetrije cvetnih organa	0.0559	0.3745
<b><u>Tretman niskog svetlosnog inteziteta</u></b>		
<u>Poređenje populacija sa otvorenog i zasenčenog staništa</u>		
morfološke osobine cveta	0.8117	<b>0.0005</b>
radijalne asimetrije cvetnih organa	-0.1365	0.2690

**B Genetičke****Populacija poreklom sa otvorenog staništa**

<u>Poređenje tretmana visokog i niskog svetlosnog intenziteta</u>		
morfoloških osobina cveta	0.4629	0.0505
radijalne asimetrije cvetnih organa	0.1631	0.2010
<u>Poređenje morfoloških osobina i radijalne asimetrije</u>		
u tretmanu visokog svetlosnog inteziteta	-0.0893	0.4090
u tretmanu niskog svetlosnog inteziteta	-0.1009	0.3930

**Populacija poreklom sa zasenčenog staništa**

<u>Poređenje tretmana visokog i niskog svetlosnog intenziteta</u>		
morfološke osobine cveta	0.2639	<b>0.0300</b>
radijalne asimetrije cvetnih organa	-0.2508	0.0605
<u>Poređenje morfoloških osobina i radijalne asimetrije</u>		
u tretmanu visokog svetlosnog inteziteta	-0.0102	0.4065
u tretmanu niskog svetlosnog inteziteta	-0.2656	0.1430

**Tretman visokog svetlosnog inteziteta**

<u>Poređenje populacija sa otvorenog i zasenčenog staništa</u>		
morfološke osobine cveta	-0.0618	0.3920
radijalne asimetrije cvetnih organa	0.0036	0.4195

**Tretman niskog svetlosnog inteziteta**

<u>Poređenje populacija sa otvorenog i zasenčenog staništa</u>		
morfološke osobine cveta	0.7115	<b>0.0175</b>
radijalne asimetrije cvetnih organa	-0.0727	0.4235

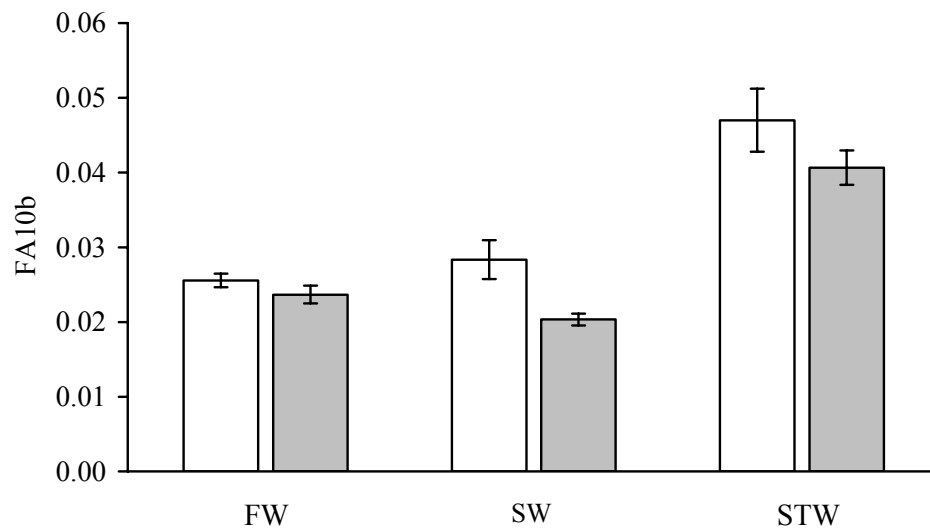
**C Fenotipske i genetičke****Populacija poreklom sa otvorenog staništa**

<u>Tretman visokog svetlosnog inteziteta</u>		
morfološke osobine cveta	0.7031	<b>0.0035</b>
radijalne asimetrije cvetnih organa	0.4427	<b>0.0070</b>
<u>Tretman niskog svetlosnog inteziteta</u>		
morfološke osobine cveta	0.7513	<b>0.0005</b>
radijalne asimetrije cvetnih organa	0.4633	<b>0.0125</b>

**Populacija poreklom sa zasenčenog staništa**

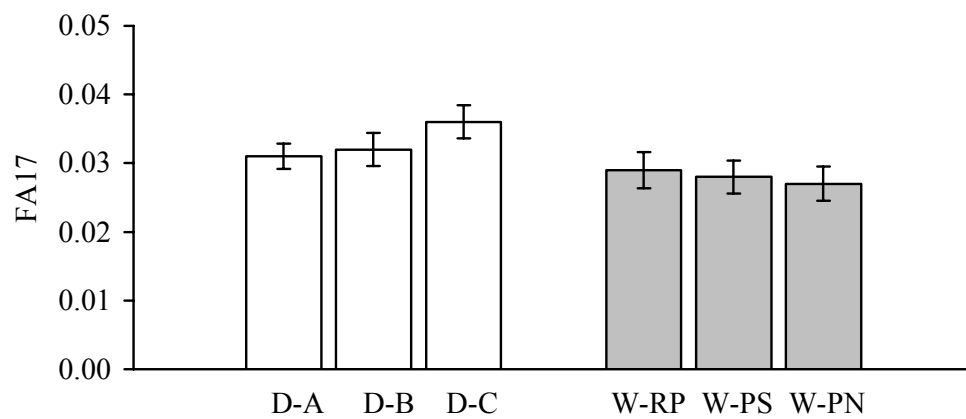
<u>Tretman visokog svetlosnog inteziteta</u>		
morfološke osobine cveta	0.5714	<b>0.0005</b>
radijalne asimetrije cvetnih organa	0.2744	0.0520
<u>Tretman niskog svetlosnog inteziteta</u>		
morfološke osobine cveta	0.7119	<b>0.0005</b>
radijalne asimetrije cvetnih organa	0.7235	<b>0.0010</b>

## 8.2. HISTOGRAMI



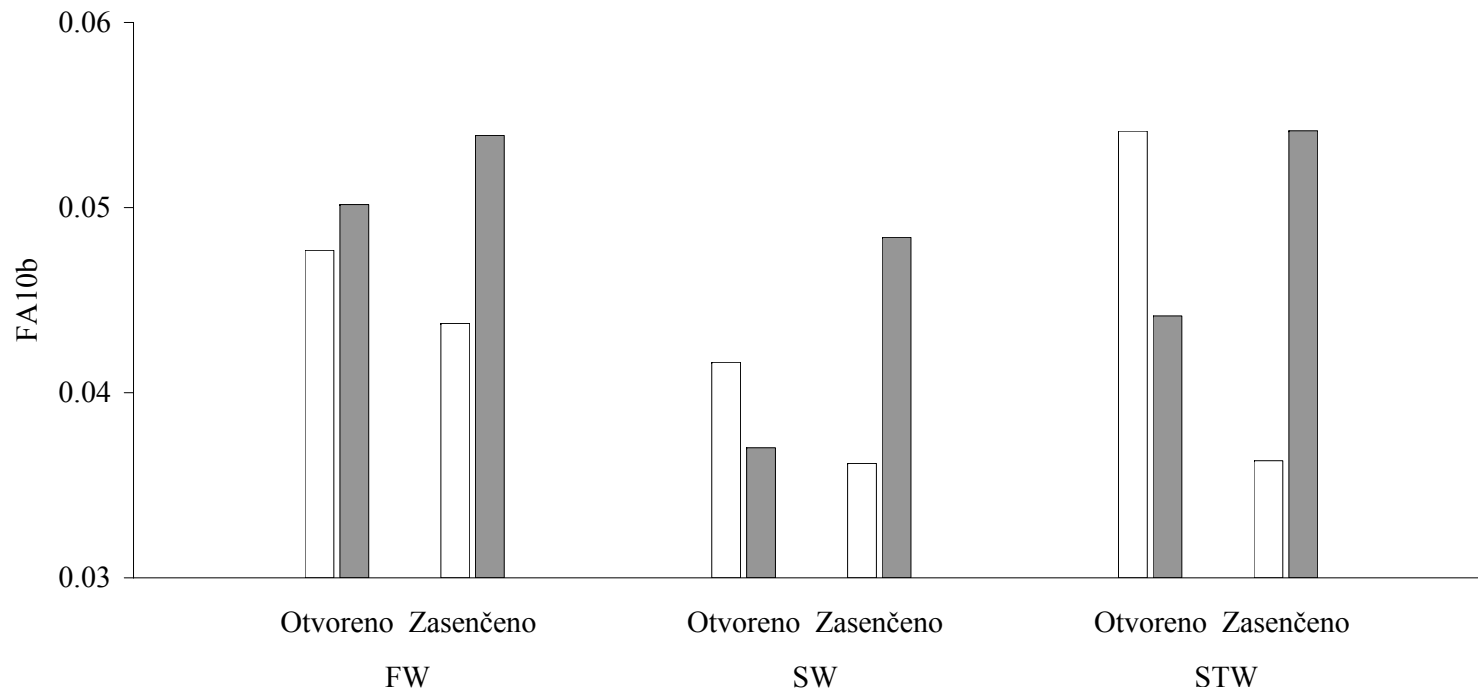
### **Histogram 1**

Histogramski prikaz srednjih vrednosti i standardne greške, indeksa FA10b dobijenog za tri osobine cveta *Iris pumila* (FW – širina fola, SW – širina standarda, STW – širina tučka). Svetli stubići predstavljaju vrednosti proseka FA10b indeksa za sve tri populacije poreklom sa otvorenog staništa, dok tamniji stubići predstavljaju vrednosti proseka FA10b indeksa za sve tri populacije poreklom sa zasenčenog staništa.



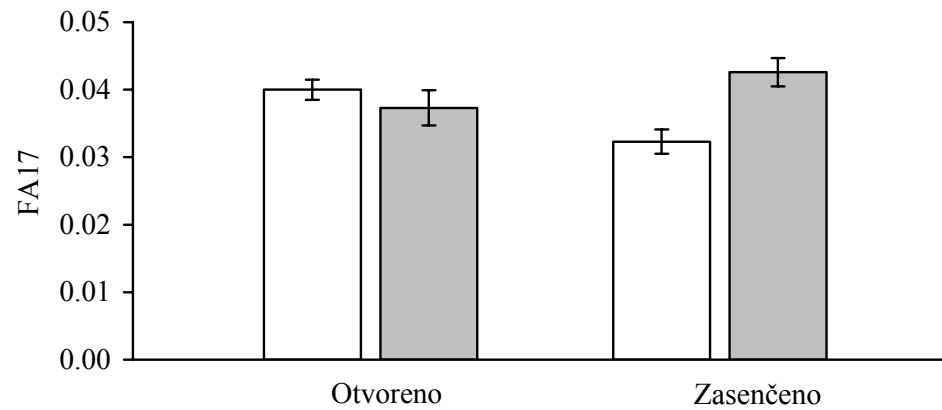
### **Histogram 2**

Histogramski prikaz srednjih vrednosti i standardne greške, višekomponentnog indeksa FA17 osobina cveta *Iris pumila*, za šest populacija poreklom sa otvorenog (D-A, D-B, D-C; svetli stubići) i zasenčenog (W-RP, W-PS, W-PN; tamniji stubići) staništa.



### **Histogram 3**

Histogramski prikaz srednjih vrednosti indeksa FA10b dobijenog za tri osobine cveta *Iris pumila* (širna fola FW, širina standarda SW, širina tučka STW) sa otvorenog i zasenčenog staništa u tretmanima visokog i niskog svetlosnog intenziteta. Svetli stubići predstavljaju vrednosti za tretman visokog svetlosnog intenziteta, dok tamniji predstavljaju vrednosti za tretman niskog svetlosnog intenziteta.



#### **Histogram 4**

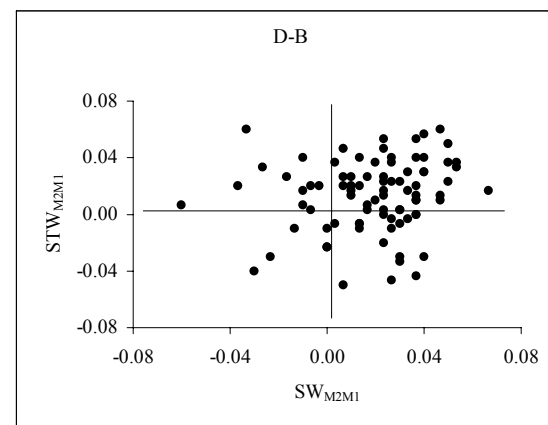
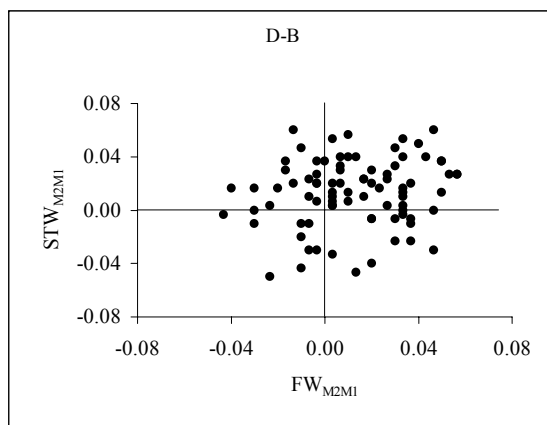
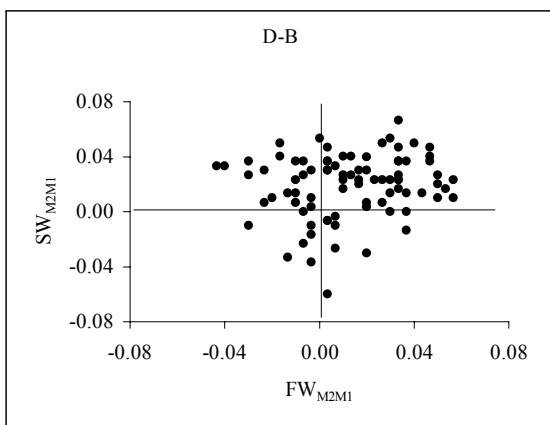
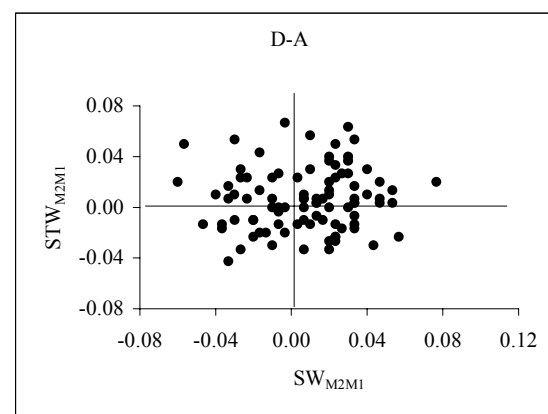
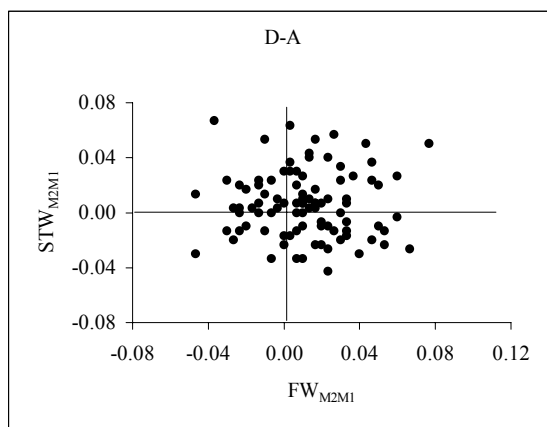
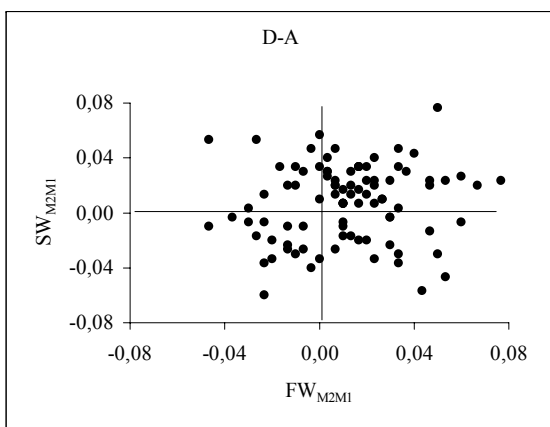
Histogramski prikaz srednjih vrednosti i standardne greške, višekomponentnog indeksa FA17 osobina cveta *Iris pumila*, u tretmanu visokog (svetli stubići) i niskog (tamniji stubići) inteziteta svetlosti za populacije poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa.



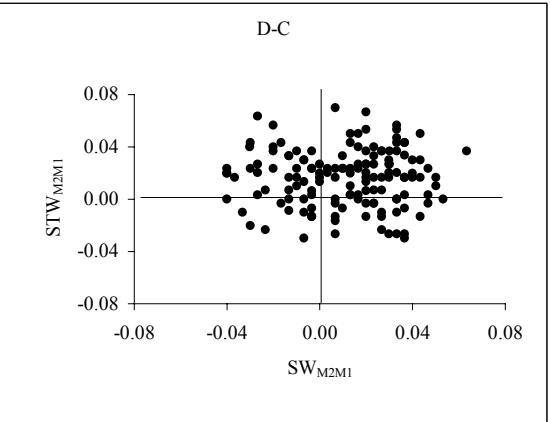
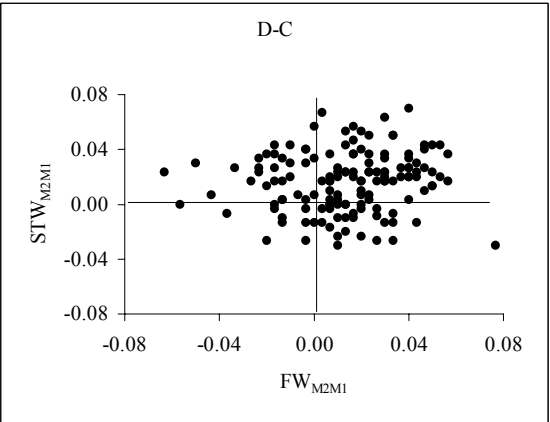
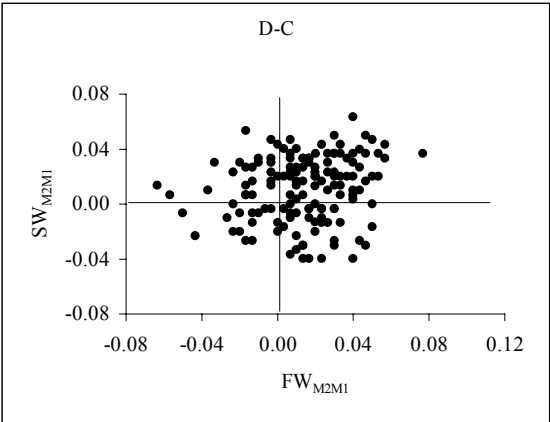
### 8.3. D O D A T A K

## Dodatak 1

Vizuelni prikazi međuzavisnosti razlika između dva ponovljena merenja (M2-M1) u cilju detektovanja mogućih odstupanja (grešaka) u merenju, za kombinaciju osobina  $FW_{M2M1}$  i  $SW_{M2M1}$ ,  $FW_{M2M1}$  i  $STW_{M2M1}$ , kao i  $SW_{M2M1}$  i  $STW_{M2M1}$ , cveta *I. pumila* iz populacija D-A, D-B i D-C sa otvorenog staništa.

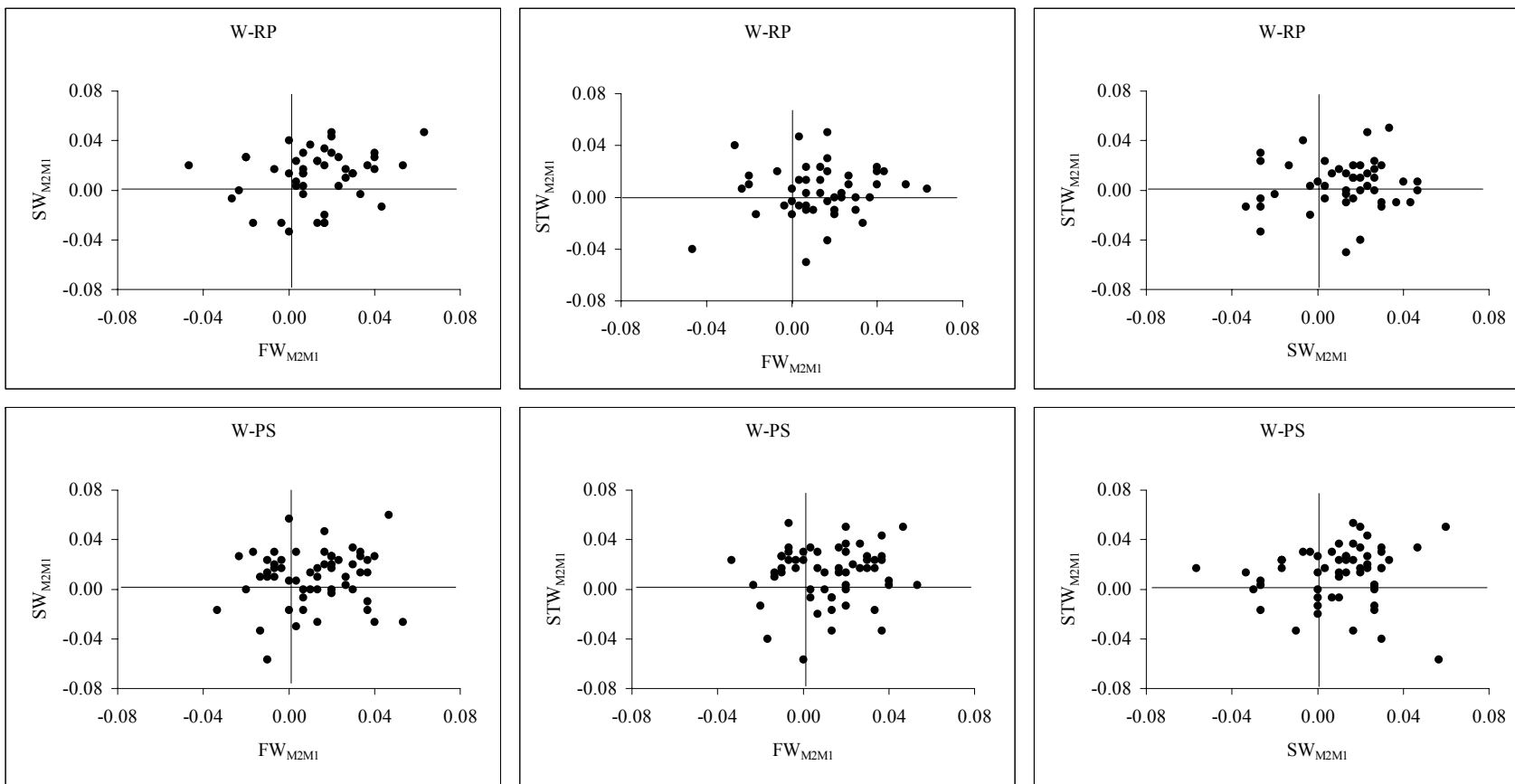


Nastavak dodatka 1

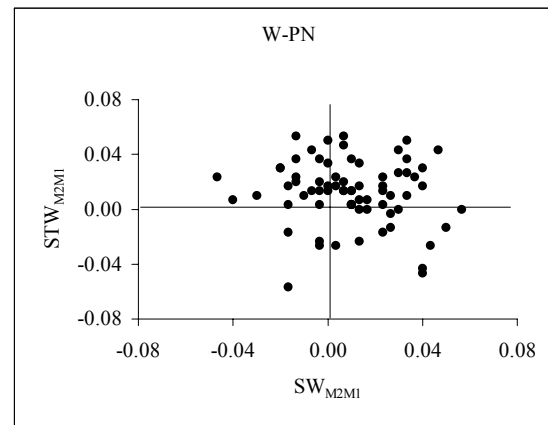
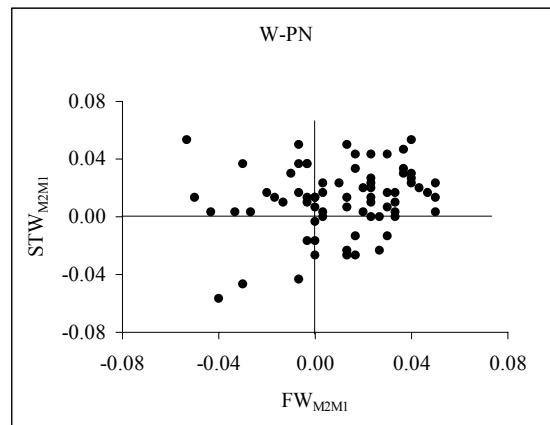
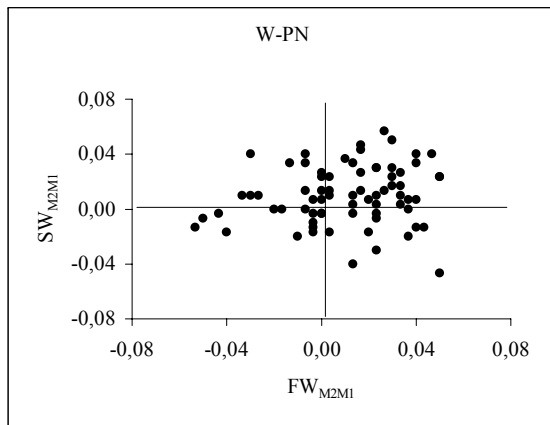


## Dodatak 2

Vizuelni prikazi međuzavisnosti razlika između dva ponovljena merenja (M2-M1) u cilju detektovanja mogućih odstupanja (grešaka) u merenju, za kombinaciju osobina  $FW_{M2M1}$  i  $SW_{M2M1}$ ,  $FW_{M2M1}$  i  $STW_{M2M1}$ , kao i  $SW_{M2M1}$  i  $STW_{M2M1}$ , cveta *I. pumila* iz populacija W-RP, W-PS i W-PN sa zasenčenog staništa.



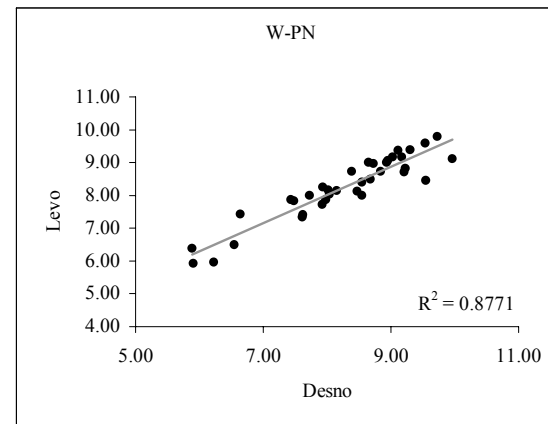
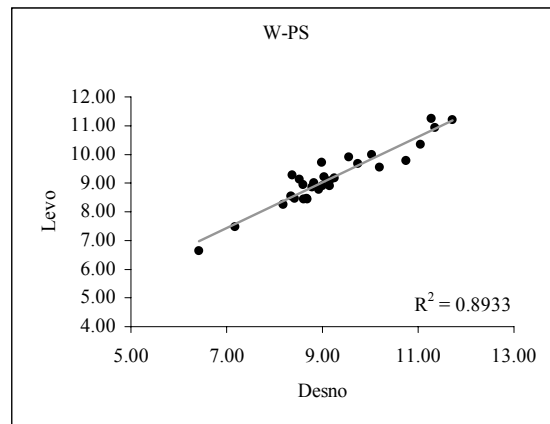
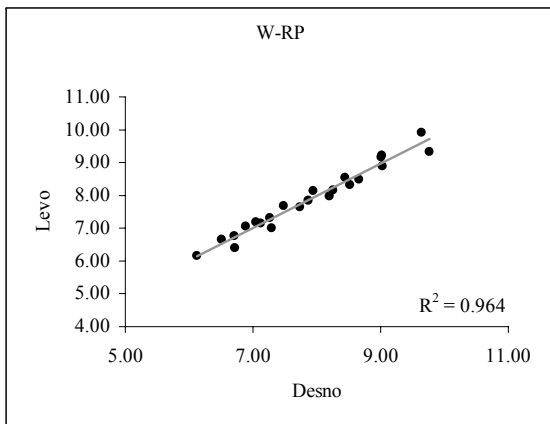
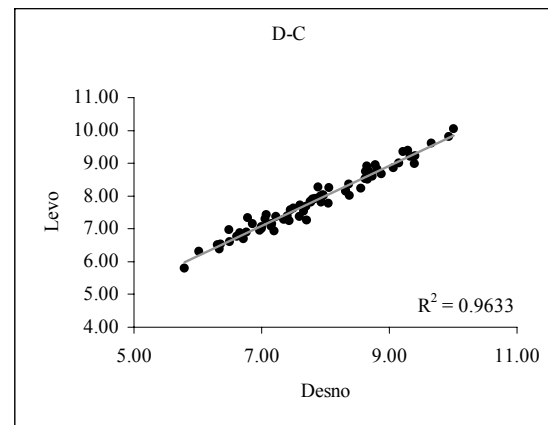
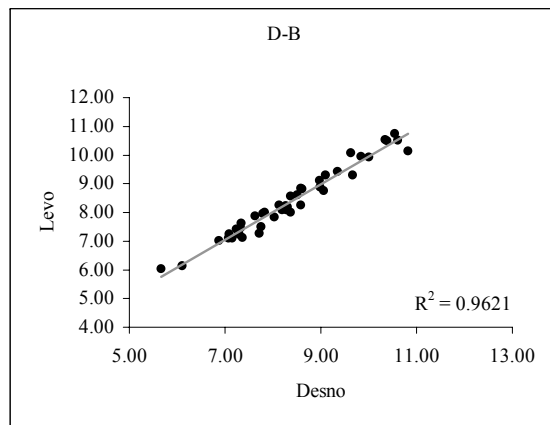
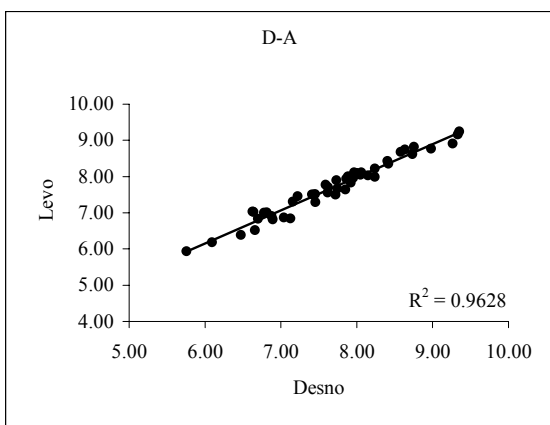
Nastavak dodatka 2



### Dodatak 3

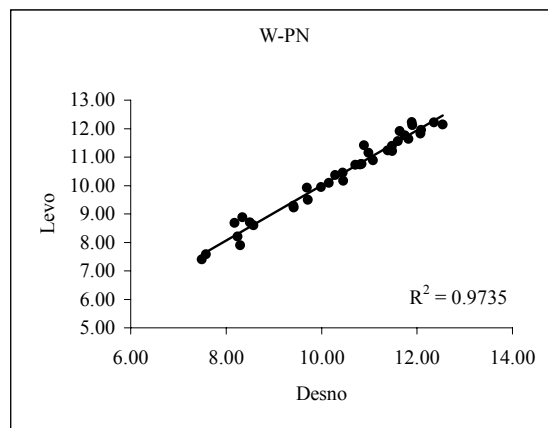
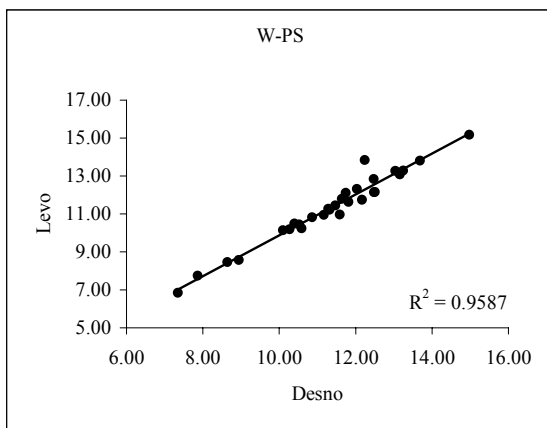
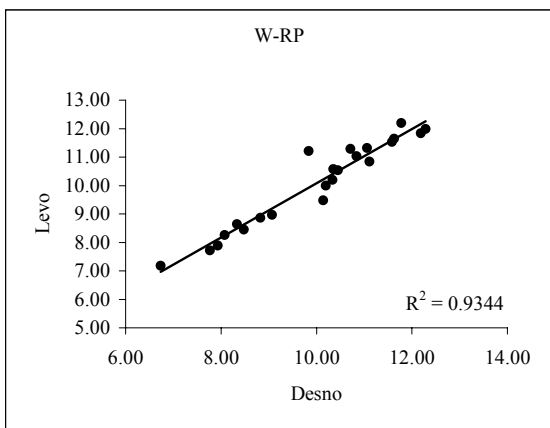
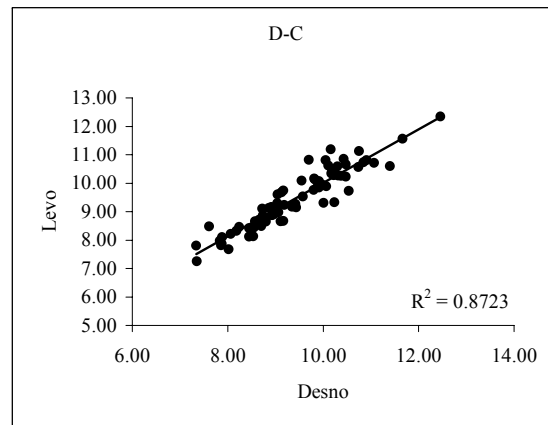
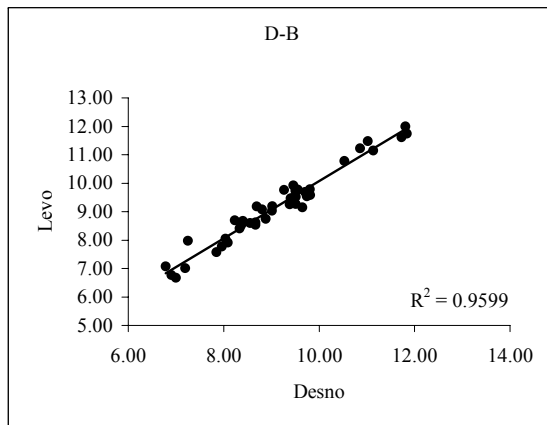
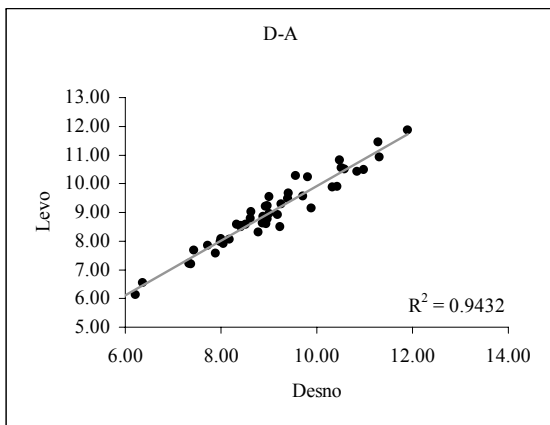
Vizuelni prikazi korelacije desne i leve strane bilatelarno simetičnih osobina FW (I), SW (II) i STW (III) cveta *I. pumila* prikazane za šest prirodnih populacija sa otvorenog (D-A, D-B, D-C) i zasenčenog (W-RP, W-PS i W-PN) staništa.

#### I.



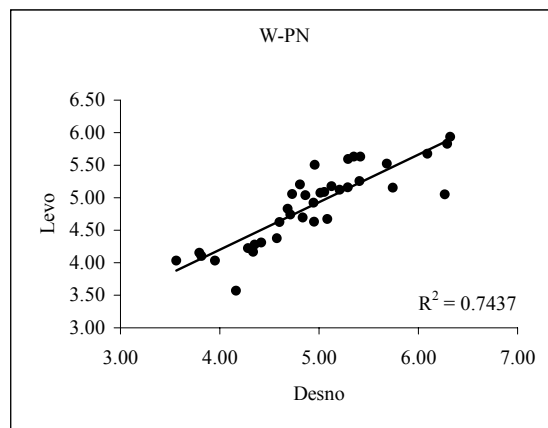
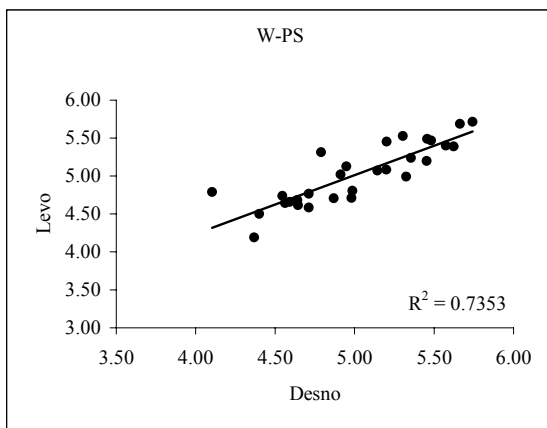
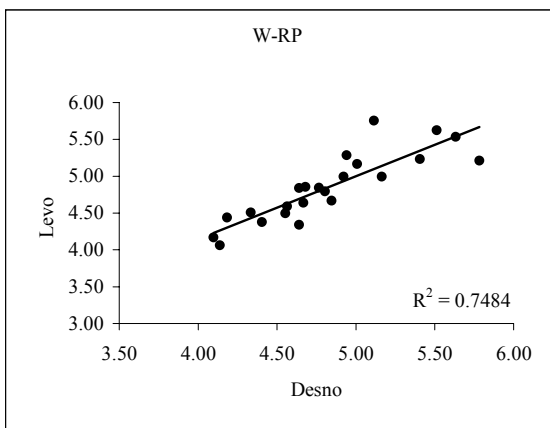
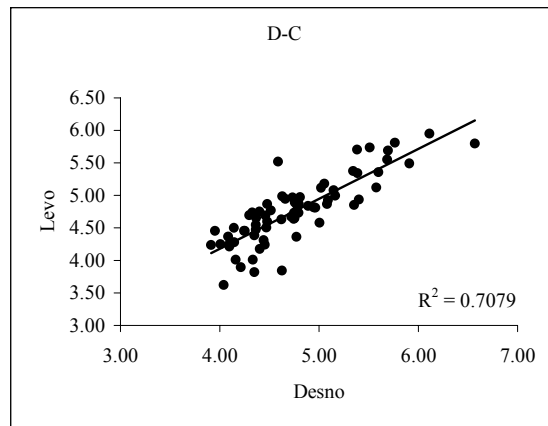
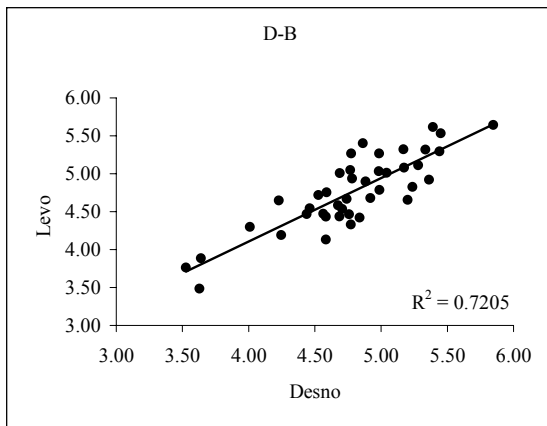
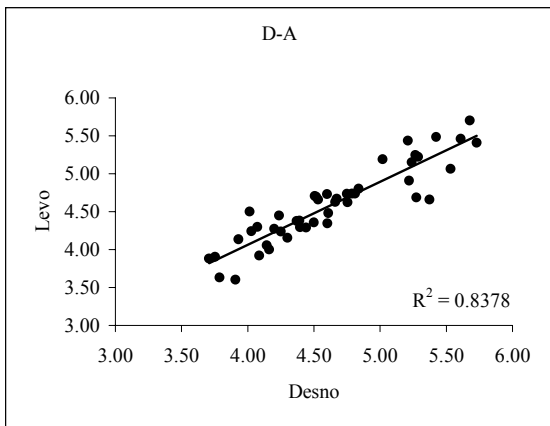
Nastavak dodataka 3

**II**



Nastavak Dodatka 3.

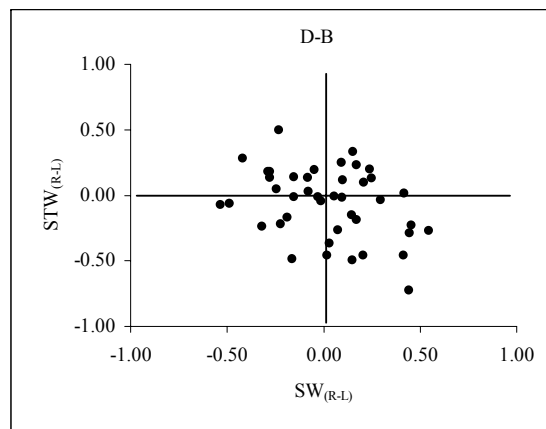
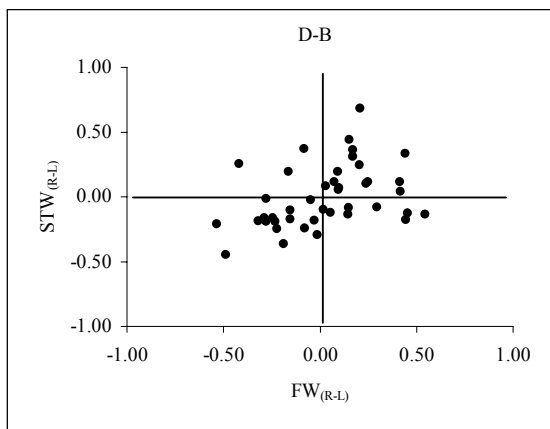
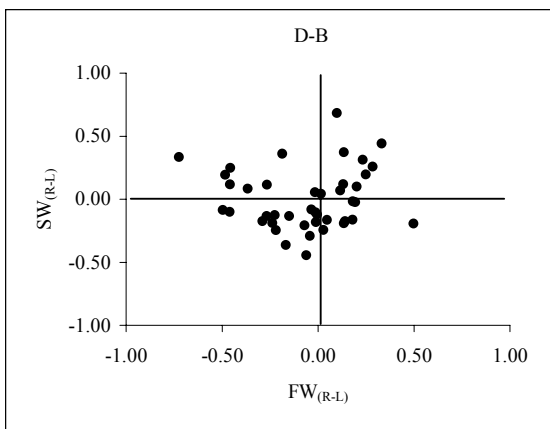
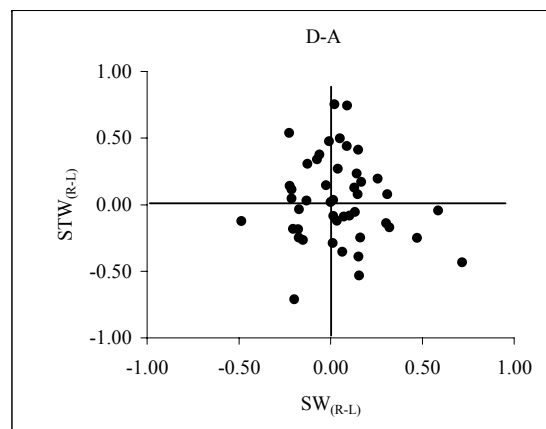
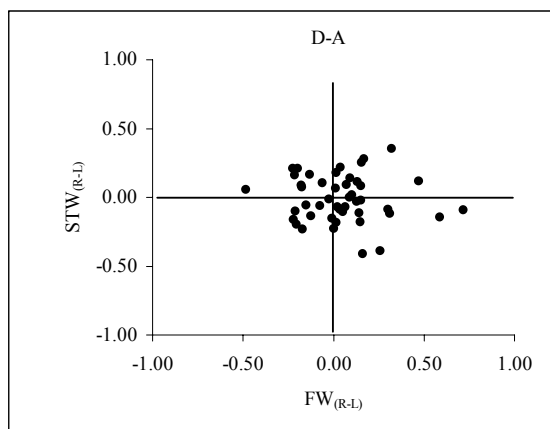
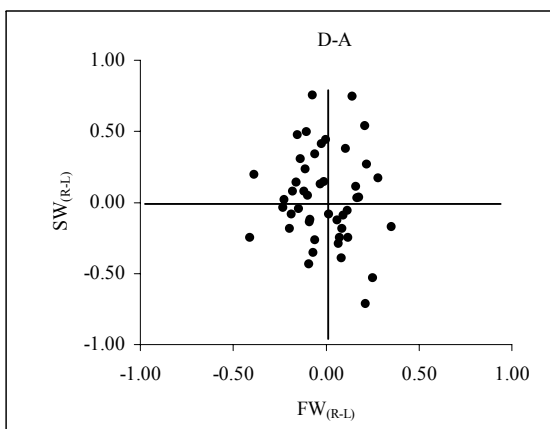
**III**



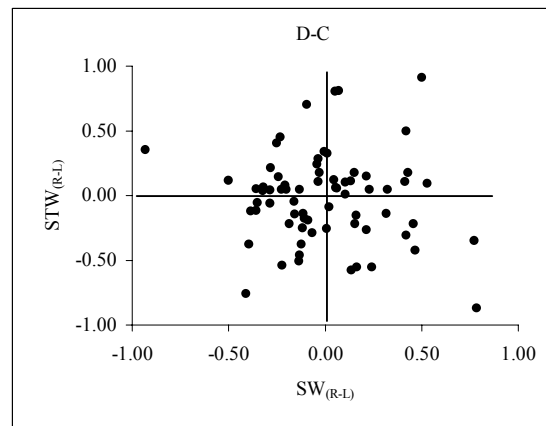
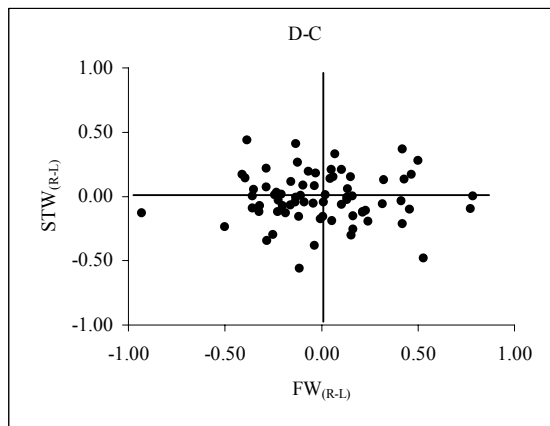
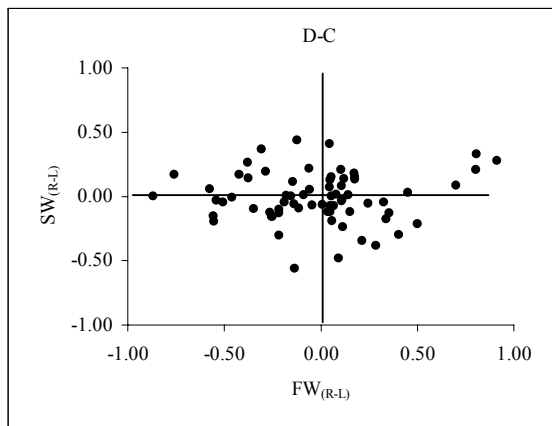


#### Dodatak 4

Vizuelni prikazi zavisnosti simetrije bilateralno simetričnih osobina cveta *Iris pumila* za kombinacije  $FW_{(R-L)}$  i  $SW_{(R-L)}$ ,  $FW_{(R-L)}$   $STW_{(R-L)}$ , kao i  $SW_{(R-L)}$   $STW_{(R-L)}$  za populacije D-A, D-B i D-C sa otvorenog staništa.

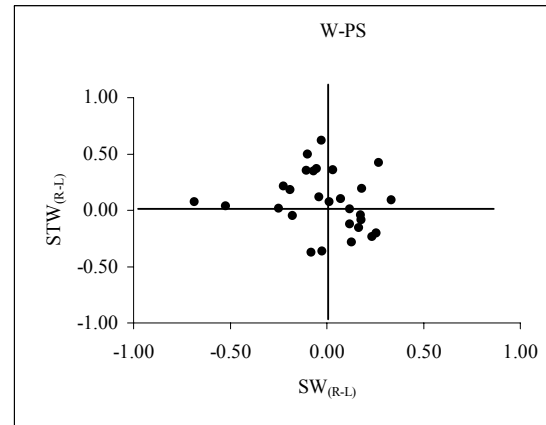
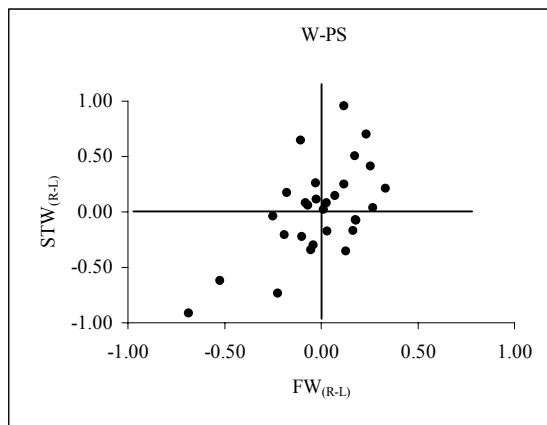
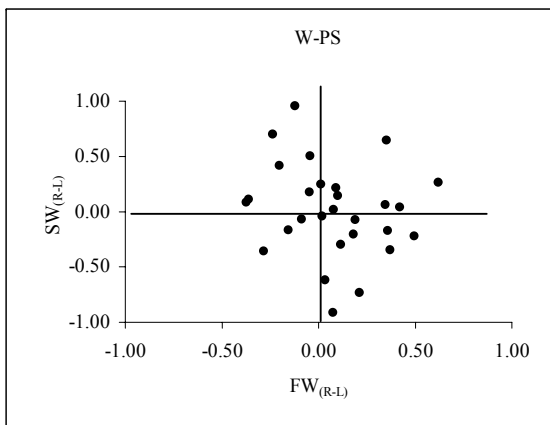
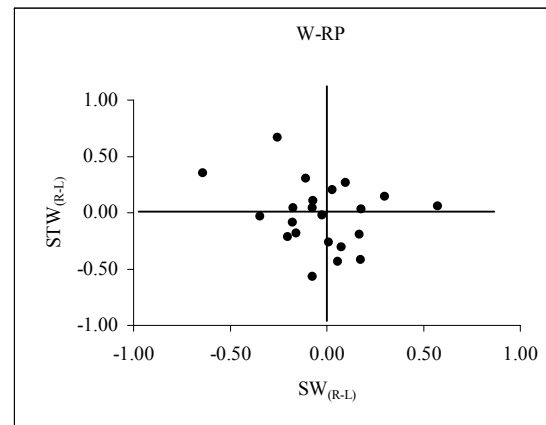
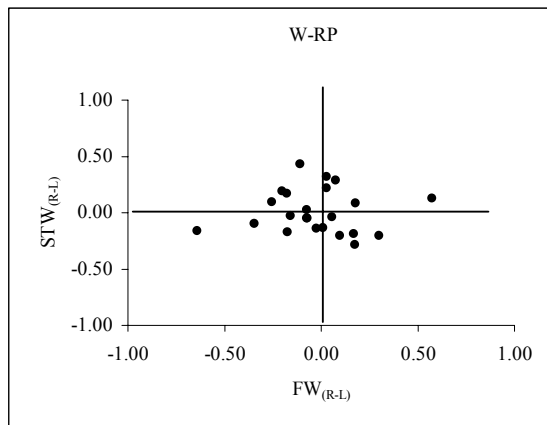
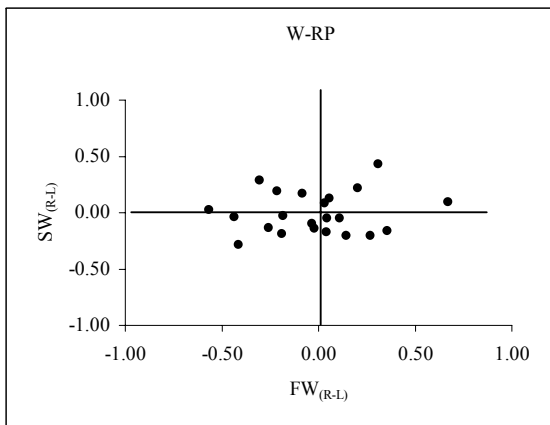


Nastavak dodatka 4

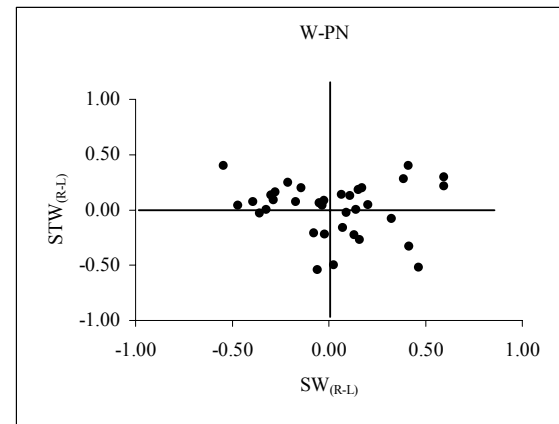
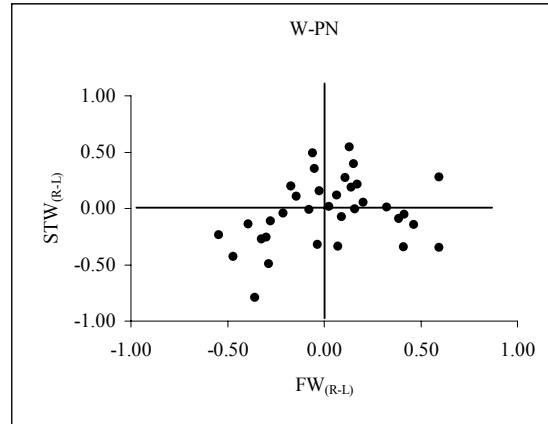
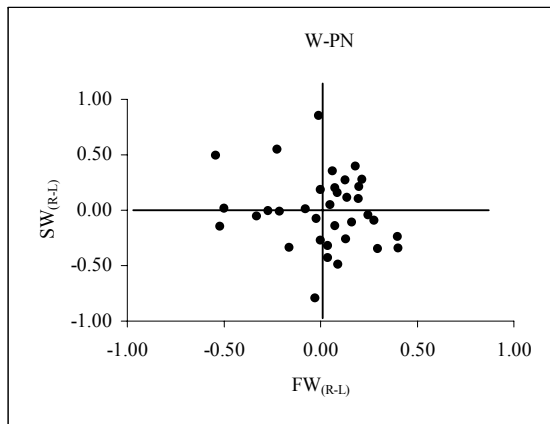


## Dodatak 5

Vizuelni prikazi zavisnosti asimetrije bilateralno simetričnih osobina cveta *Iris pumila* za kombinacije  $FW_{(R-L)}$  i  $SW_{(R-L)}$ ,  $FW_{(R-L)}$   $STW_{(R-L)}$ , kao i  $SW_{(R-L)}$   $STW_{(R-L)}$  za populacije W-RP, W-PS i W-PN sa zasenčenog staništa.



Nastavak dodatka 5



## **Dodatak 6**

Dvofaktorska ANOVA (strana = fiksirani faktor, individua = slučajni faktor) na ln-transformisanim podacima za desnu (R) i levu (L) stranu tri bilateralno simetrične osobine cveta *Iris pumila* poreklom iz prirodnih populacija sa otvorenog (A) i zasenčenog (B) staništa. ns-statistički neznačajno, \*\*\* P<0.0001.

### **A Populacija sa otvorenog staništa**

	Strana		Individua			Individua x Strana			Greška	
	(df=1)MS(*10 <sup>-2</sup> )	F	df	MS	F	df	MS(*10 <sup>-2</sup> )	F	df	MS(*10 <sup>-4</sup> )
Širina fola										
D-A	0.03	0.33 <sup>ns</sup>	45	0.05	55.15 <sup>***</sup>	45	0.09	115.31 <sup>***</sup>	92	0.08
D-B	0.06	0.58 <sup>ns</sup>	39	0.09	82.14 <sup>***</sup>	39	0.01	194.56 <sup>***</sup>	80	0.06
D-C	0.02	1.97 <sup>ns</sup>	69	0.06	57.14 <sup>***</sup>	69	0.01	175.21 <sup>***</sup>	140	0.06
Širina standarda										
D-A	0.04	0.31 <sup>ns</sup>	45	0.09	77.05 <sup>***</sup>	45	0.01	232.75 <sup>***</sup>	92	0.05
D-B	0.02	2.55 <sup>ns</sup>	39	0.08	88.16 <sup>***</sup>	39	0.09	161.48 <sup>***</sup>	80	0.05
D-C	0.02	0.97 <sup>ns</sup>	69	0.05	29.45 <sup>***</sup>	69	0.02	423.04 <sup>***</sup>	140	0.04
Širina tučka										
D-A	0.04	1.50 <sup>ns</sup>	45	0.05	19.50 <sup>***</sup>	45	0.03	173.80 <sup>***</sup>	92	0.15
D-B	0.09	0.26 <sup>ns</sup>	39	0.05	15.04 <sup>***</sup>	39	0.03	169.97 <sup>***</sup>	80	0.19
D-C	0.01	0.03 <sup>ns</sup>	69	0.05	10.03 <sup>***</sup>	69	0.05	257.79 <sup>***</sup>	140	0.18

Nastavak dodatka 6

**B Populacija sa zasenčenog staništa**

	Strana		Individua			Individua x Strana			Greška	
	(df=1)MS(*10 <sup>-2</sup> )	F	df	MS	F	df	MS(*10 <sup>-2</sup> )	F	df	MS(*10 <sup>-4</sup> )
Širina fola										
W-RP	0.11	1.32 <sup>ns</sup>	20	0.05	50.86 <sup>***</sup>	20	0.11	205.60 <sup>***</sup>	42	0.05
W-PS	0.33	3.99 <sup>ns</sup>	26	0.07	86.83 <sup>***</sup>	26	0.08	252.64 <sup>***</sup>	54	0.03
W-PN	0.01	0.09 <sup>ns</sup>	34	0.08	103.18 <sup>***</sup>	34	0.07	132.60 <sup>***</sup>	70	0.06
Širina standarda										
W-RP	0.02	0.03 <sup>ns</sup>	20	0.09	109.20 <sup>***</sup>	20	0.08	266.31 <sup>***</sup>	42	0.03
W-PS	0.25	4.00 <sup>ns</sup>	26	0.12	186.76 <sup>***</sup>	26	0.06	242.25 <sup>***</sup>	54	0.03
W-PN	0.01	0.22 <sup>ns</sup>	34	0.09	151.32 <sup>***</sup>	34	0.06	214.31 <sup>***</sup>	70	0.03
Širina tučka										
W-RP	0.21	0.96 <sup>ns</sup>	20	0.04	17.56 <sup>***</sup>	20	0.21	209.33 <sup>***</sup>	42	0.10
W-PS	0.05	0.21 <sup>ns</sup>	26	0.03	11.88 <sup>***</sup>	26	0.25	177.03 <sup>***</sup>	54	0.15
W-PN	0.11	0.34 <sup>ns</sup>	34	0.07	23.26 <sup>***</sup>	34	0.31	194.11 <sup>***</sup>	70	0.16

## **Dodatak 7**

Test direkcione asimetrije (*t*-test), test anti-simetrije (Shapiro-Wilk-ov test, *W*), koeficijent asimetričnosti krive distribucije skjunes (engl. *skewness*) i koeficijent spljoštenosti krive distribucije kurtozis (engl. *kurtosis*) za razliku desne i leve strane (R-L) tri bilateralno simetrične osobine cveta *Iris pumila* iz prirodnih staništa. Populacije D-A, D-B, D-C sa otvorenog (A), i W-RP, W-PS, W-PN sa zasenčenog staništa (B).

### **A Populacija sa otvorenog staništa**

	<i>N</i>	<i>t</i> (mean=0)	<i>P</i>	<i>W</i>	<i>P</i>	Skjunes	<i>t<sub>S</sub></i>	<i>P</i>	Kurtozis	<i>t<sub>S</sub></i>	<i>P</i>
<b><u>Otvoreno stanište</u></b>											
Širina fola											
D-A	46	-0.51	0.614	0.983	0.769	0.001	0.004	0.997	-0.639	-0.929	0.353
D-B	40	-0.78	0.439	0.981	0.728	0.000	-0.001	0.999	-0.452	-0.617	0.537
D-C	70	-1.16	0.249	0.988	0.738	0.068	0.238	0.812	0.045	0.079	0.937
Širina standarda											
D-A	46	0.64	0.525	0.987	0.888	0.190	0.543	0.587	-0.033	-0.048	0.962
D-B	40	-1.71	0.096	0.973	0.435	-0.438	-1.172	0.241	-0.122	-0.167	0.867
D-C	70	-0.97	0.337	0.972	0.112	-0.194	-0.677	0.498	0.881	1.556	0.120
Širina tučka											
D-A	46	1.30	0.202	0.982	0.699	0.214	0.610	0.542	1.170	1.701	0.089
D-B	40	0.48	0.633	0.978	0.634	0.049	0.130	0.896	-0.501	-0.635	0.494
D-C	70	0.19	0.853	0.983	0.445	0.294	1.026	0.305	0.838	1.479	0.139

Nastavak dodatka 7

**B Populacija sa zasenčenog staništa**

	<i>N</i>	<i>t</i> (mean=0)	<i>P</i>	<i>W</i>	<i>P</i>	Skujnes	<i>t<sub>S</sub></i>	<i>P</i>	Kurtozis	<i>t<sub>S</sub></i>	<i>P</i>
<u>Zasenčeno stanište</u>											
Širina fola											
W-RP	21	-0.91	0.375	0.943	0.251	0.912	1.820	0.069	0.864	0.889	0.374
W-PS	27	0.06	0.049	0.967	0.525	0.194	0.433	0.665	1.092	1.252	0.211
W-PN	35	0.11	0.907	0.981	0.800	0.296	0.744	0.457	0.019	0.024	0.981
Širina standarda											
W-RP	21	-0.13	0.865	0.986	0.997	-0.156	-0.312	0.755	0.886	0.912	0.362
W-PS	27	1.68	0.106	0.973	0.686	0.121	0.270	0.787	-0.761	-0.872	0.383
W-PN	35	0.60	0.549	0.964	0.301	-0.621	-1.562	0.118	0.364	0.469	0.639
Širina tučka											
W-RP	21	-0.92	0.369	0.963	0.576	-0.647	-1.291	0.197	0.839	0.863	0.388
W-PS	27	0.39	0.699	0.963	0.431	-0.570	-1.273	0.203	1.228	1.408	0.159
W-PN	35	0.62	0.539	0.942	0.065	0.565	1.420	0.156	-0.470	-0.604	0.546



### **Dodatak 8**

Rezultati Levene-ovog testa heterogenosti varijanse za grešku merenja na apsolutnoj razlici dva nezavisna merenja  $|M2-M1|$ . Faktori trofaktorske analize varijanse su stanište (fiksirani faktor), populacija (ugnježdjena u stanište) i osobina (slučajan faktor). Analizirane su tri bilateralno simetrične osobine cveta *Iris pumila* koji potiče poreklom iz prirodnih populacija sa otvorenog i zasenčenog staništa.

Izvori variranja	df	MS (*100)	F	P
Stanište (S)	1	0.302	12.88	0.000
Osobina (O)	2	0.029	1.25	0.287
Populacija (P(S))	4	0.016	0.69	0.596
O x S	2	0.013	0.54	0.584
O x (P(S))	8	0.036	1.54	0.138
Greška	1470	0.023		

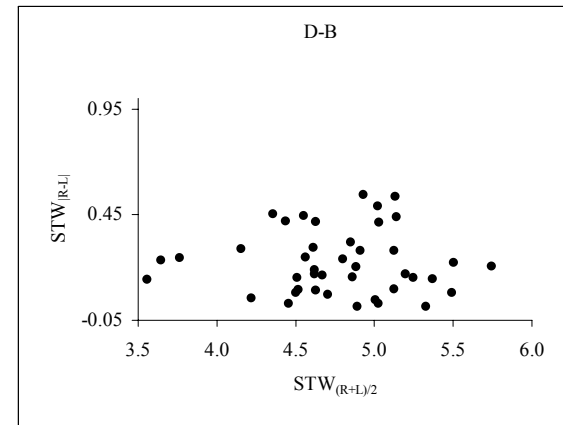
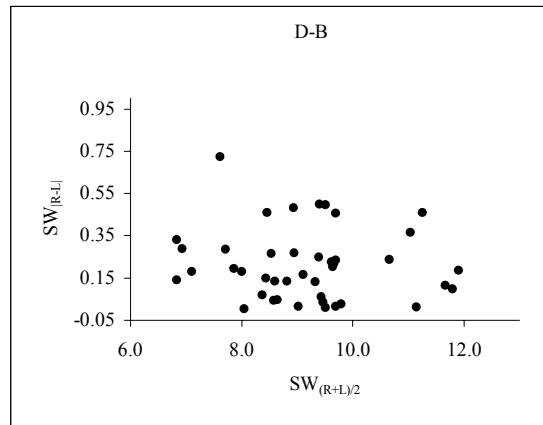
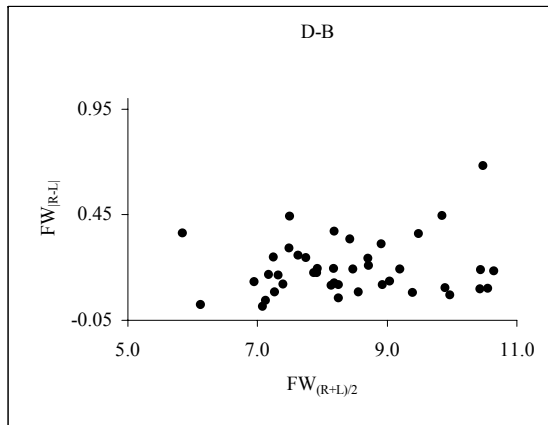
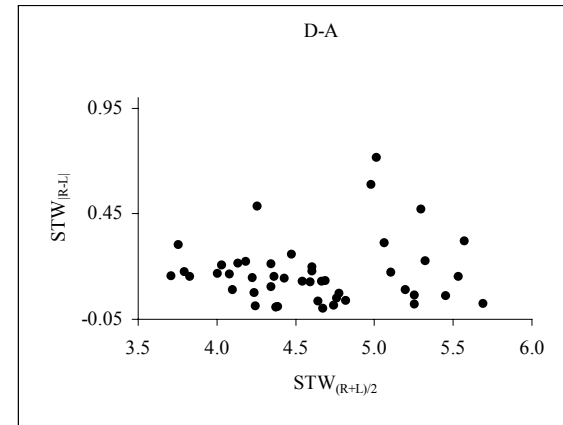
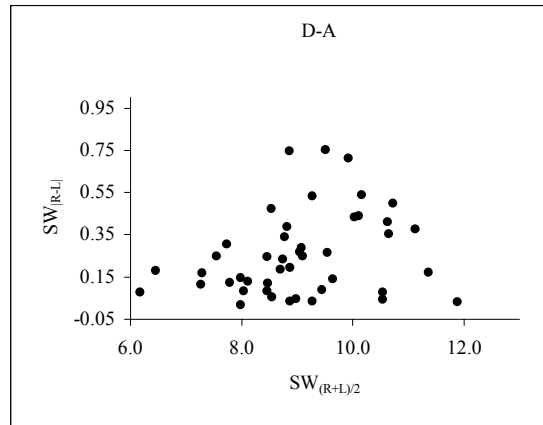
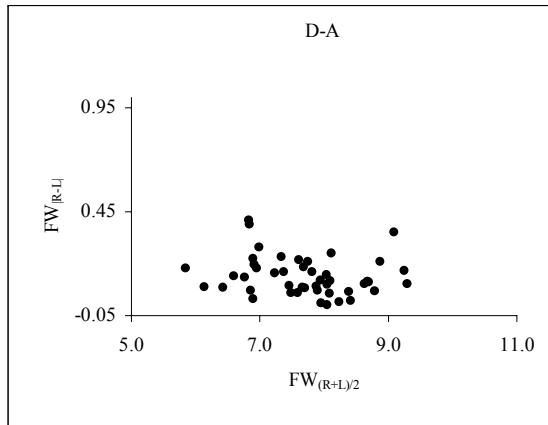
## Dodatak 9

Rezultati testova (Spearman-ov, Kendall-ov i linearna regresija) značajnosti korelacija dobijene apsolutne fluktuirajuće asimetrije  $|R-L|$  i veličine osobine  $(R+L)/2$ , za populacije sa otvorenog i zasenčenog staništa.

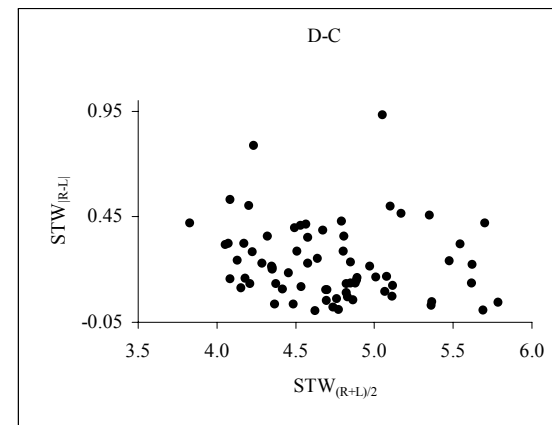
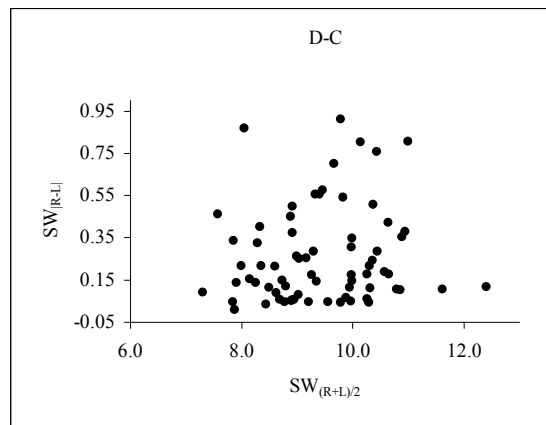
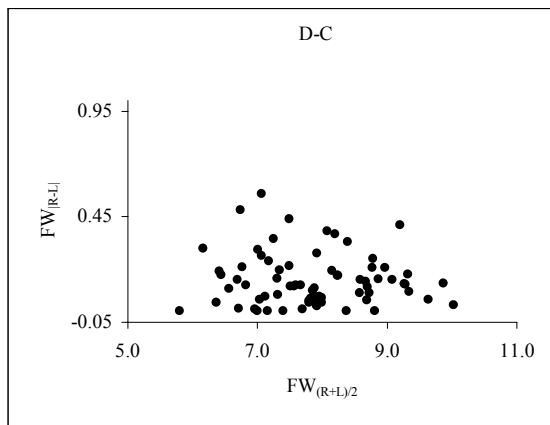
Osobine	N	Spearman		Kendall		Linerna regresija	
		r	P	$\tau$	P	r	P
<u>Populacija sa otvorenog staništa</u>							
Širina fola							
D-A	46	-0.229	0.1266	-0.152	0.1416	-0.027	0.2284
D-B	40	0.138	0.3944	0.096	0.3878	0.017	0.4089
D-C	70	0.083	0.4972	0.055	0.5061	0.021	0.2844
Širina standarda							
D-A	46	0.230	0.0452	0.196	0.0568	0.043	0.1562
D-B	40	-0.055	0.7368	-0.039	0.7264	-0.010	0.6573
D-C	70	0.172	0.1548	0.123	0.1371	0.040	0.1902
Širina tučka							
D-A	46	-0.013	0.9328	-0.013	0.9019	0.019	0.6640
D-B	40	-0.192	0.2355	-0.114	0.3045	-0.030	0.5651
D-C	70	-0.138	0.2537	-0.082	0.3176	-0.038	0.4156
<u>Populacija sa zasenčenog staništa</u>							
Širina fola							
W-RP	21	0.303	0.1817	0.207	0.1931	0.075	0.0522
W-PS	27	-0.157	0.3673	-0.095	0.4256	-0.018	0.3676
W-PN	35	0.503	<b>0.0075</b>	0.353	<b>0.0113</b>	0.081	<b>0.0101</b>
Širina standarda							
W-RP	21	0.344	0.1258	0.254	0.1090	0.043	0.1746
W-PS	27	0.012	0.9523	0.009	0.9500	-0.011	0.5055
W-PN	35	0.123	0.4799	-0.095	0.4256	-0.002	0.8945
Širina tučka							
W-RP	21	0.167	0.4694	0.117	0.4660	0.079	0.2622
W-PS	27	0.029	0.8844	0.020	0.8837	0.010	0.8954
W-PN	35	0.207	0.2328	0.151	0.2054	0.043	0.3465

## Dodatak 10

Vizuelni prikazi zavisnosti dobijene asimetrije osobine  $|R-L|$  u odnosu na veličinu osobine  $(R+L)/2$ . Prikazane su kombinacije  $FW_{|R-L|}$   $FW_{(R+L)/2}$  i  $SW_{|R-L|}$   $SW_{(R+L)/2}$  i  $STW_{|R-L|}$   $STW_{(R+L)/2}$ : za populacije sa otvorenog staništa (D-A, D-B, D-C).

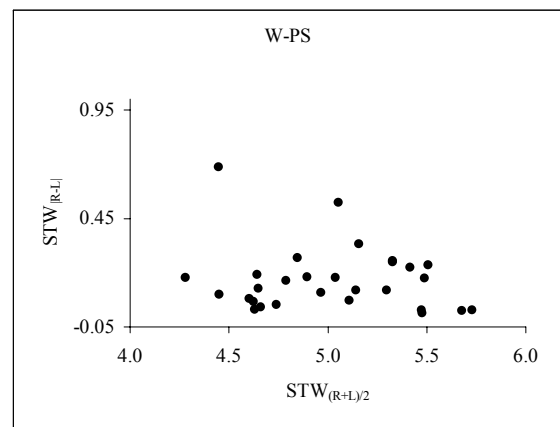
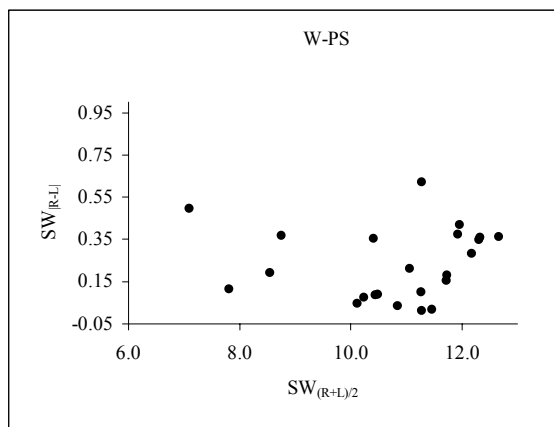
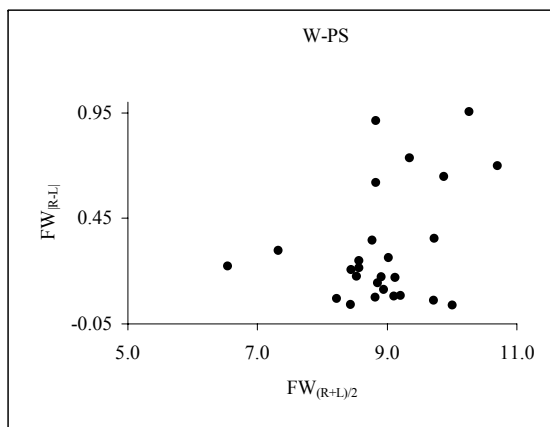
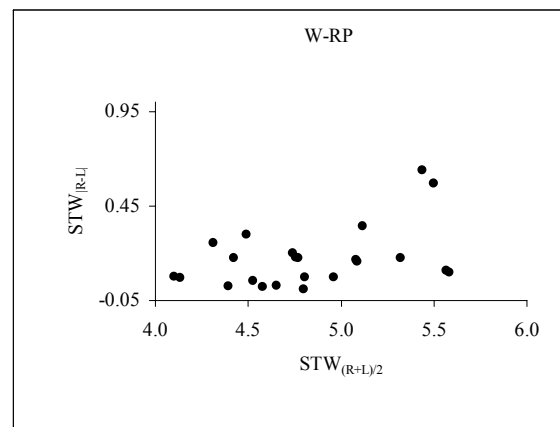
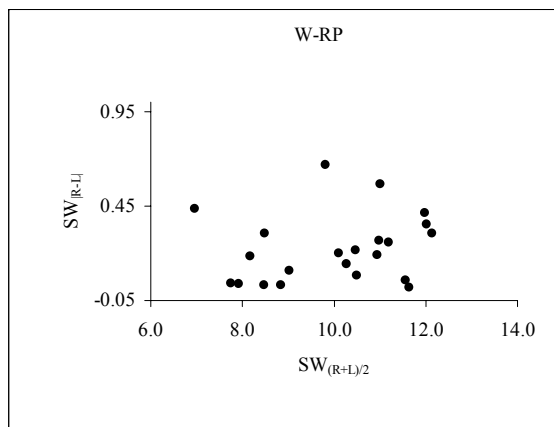
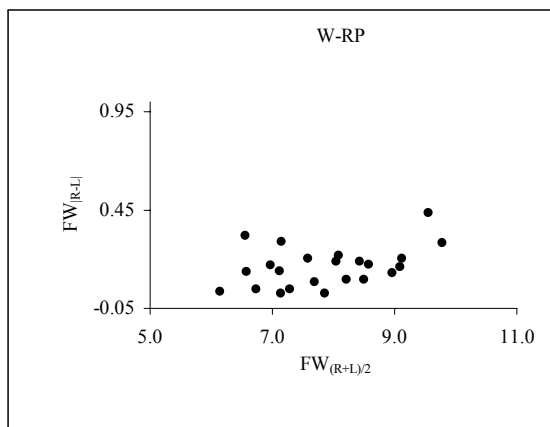


Nastavak dodatka 10

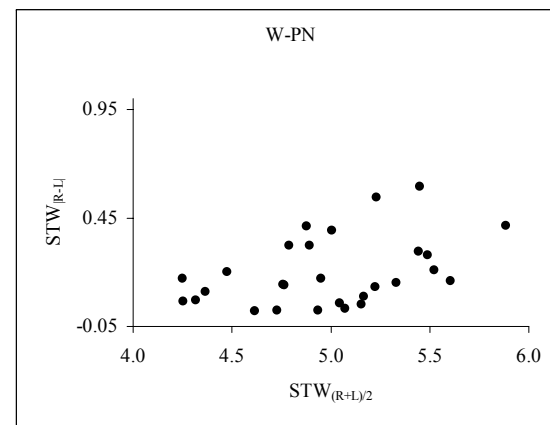
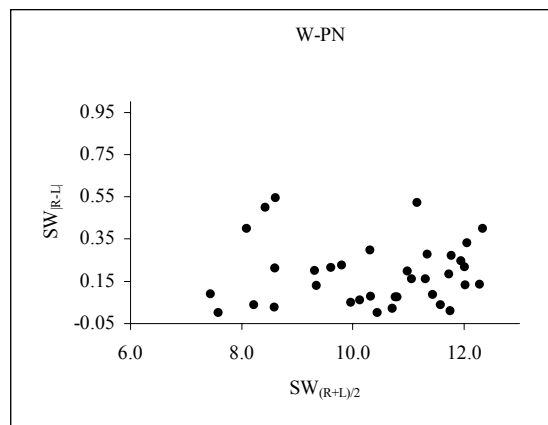
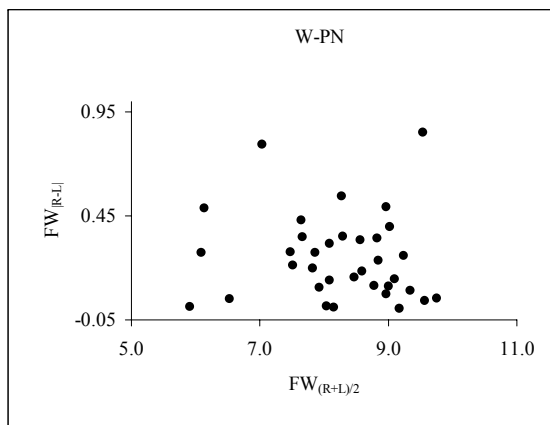


## **Dodatak 11**

Vizuelni prikazi zavisnosti dobijene asimetrije osobine  $|R-L|$  u odnosu na veličinu osobine  $(R+L)/2$ . Prikazane su kombinacije  $FW_{|R-L|}$   $FW_{(R+L)/2}$  i  $SW_{|R-L|}$   $SW_{(R+L)/2}$  i  $STW_{|R-L|}$   $STW_{(R+L)/2}$ : za populacije sa zasenjenog staništa (W-RP, W-PS, W-PN).



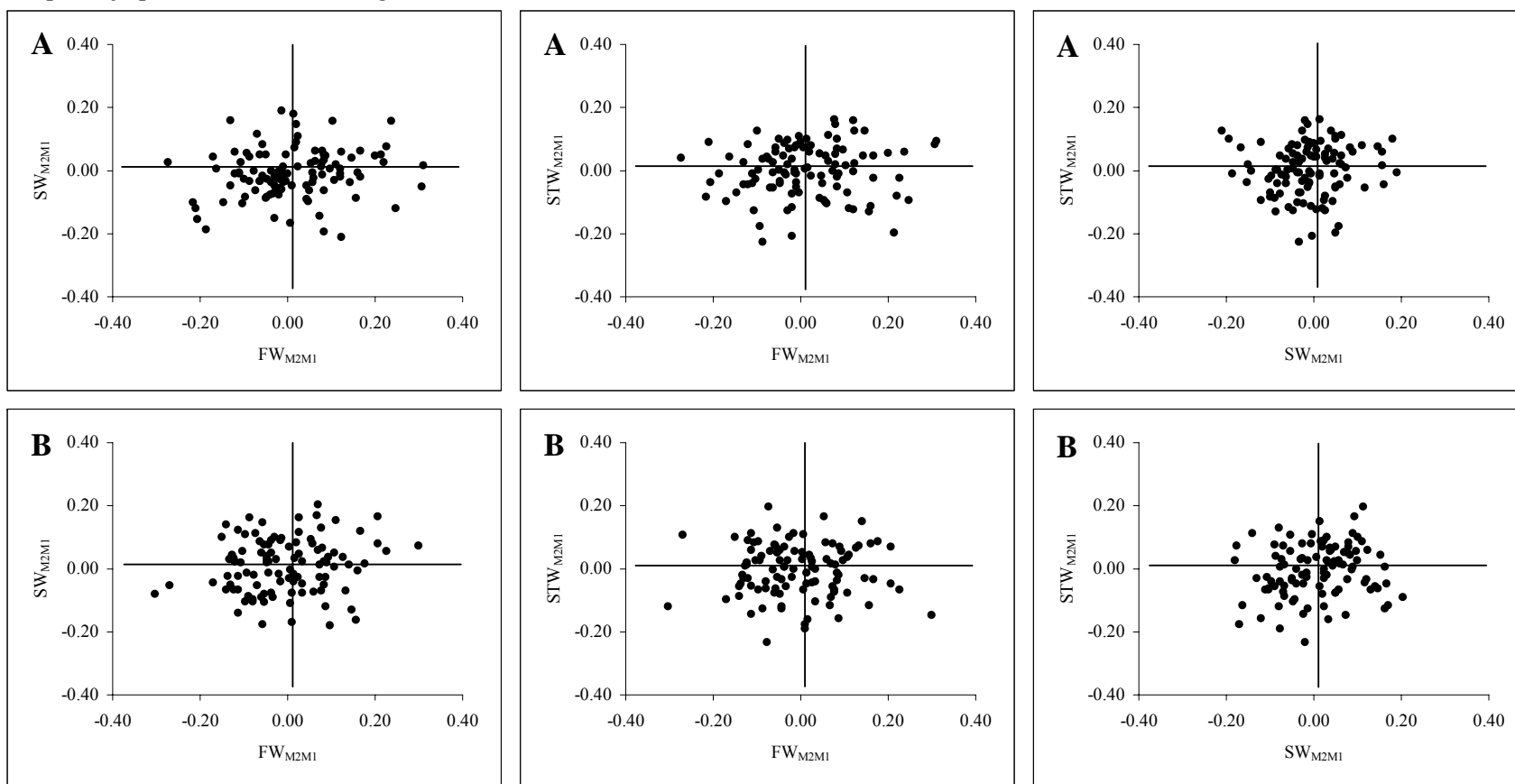
Nastavak dodatka 11



## Dodatak 12

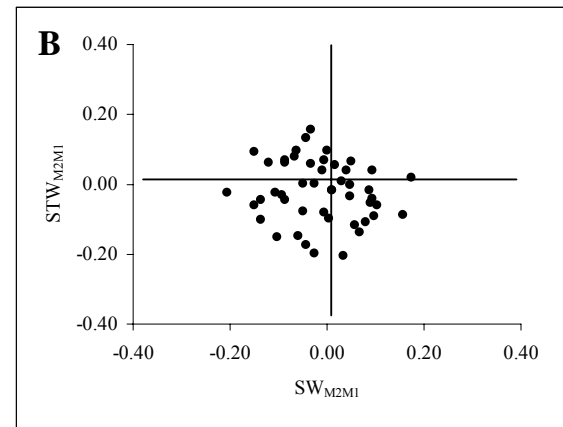
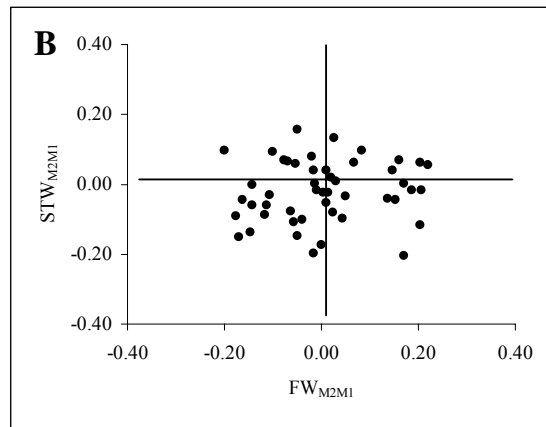
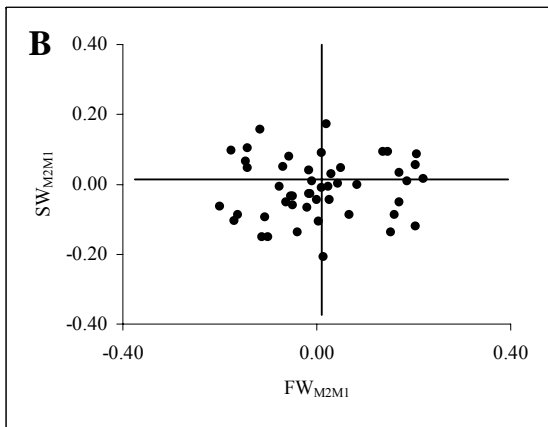
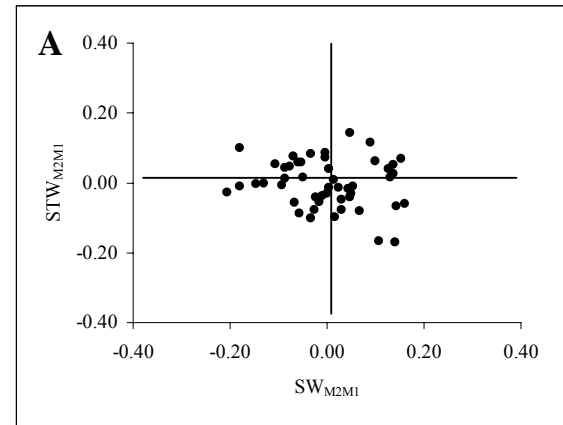
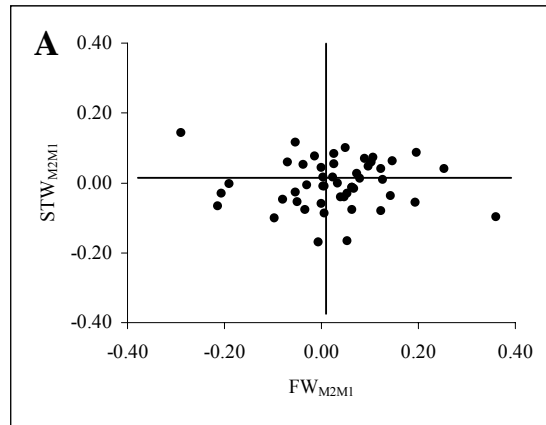
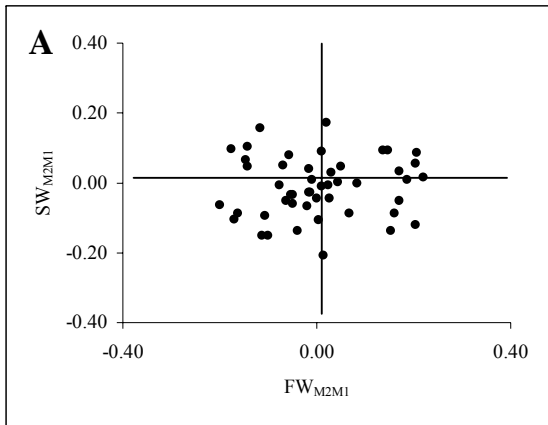
Vizuelni prikazi razlike između dva ponovljena merenja (M2-M1) za kombinaciju osobina  $FW_{M2M1}$  i  $SW_{M2M1}$ ,  $FW_{M2M1}$  i  $STW_{M2M1}$ , kao i  $SW_{M2M1}$  i  $STW_{M2M1}$  za populacije poreklom sa otvorenog (I) i zasenčenog staništa (II) u tretmanima visokog (A) i niskog (B) svetlosnog inteziteta.

### I Populacija poreklom sa otvorenog staništa



Nastavak dodatka 12

**II** Populacija preklom sa zasenčenog staništa

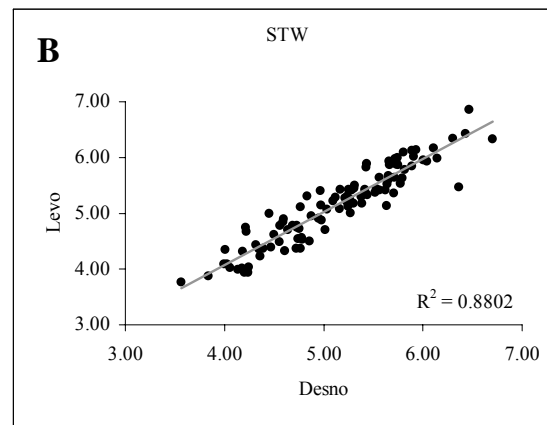
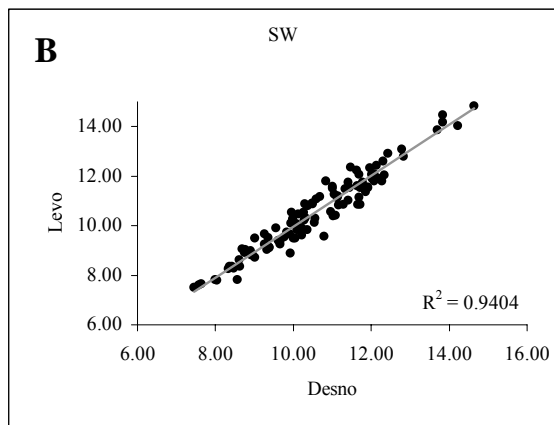
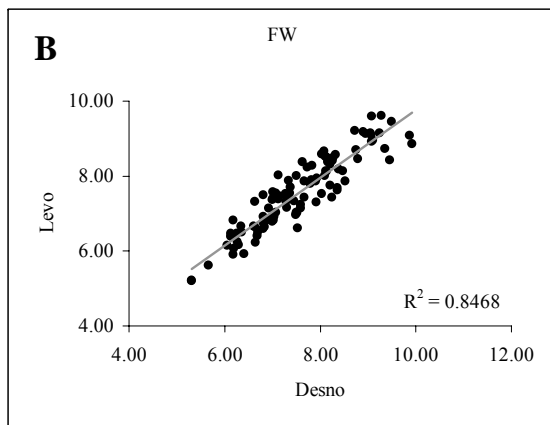
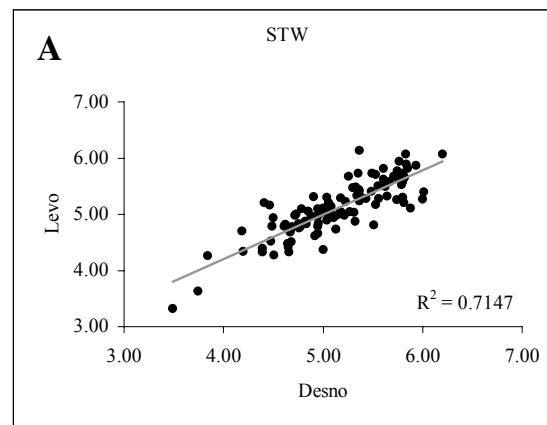
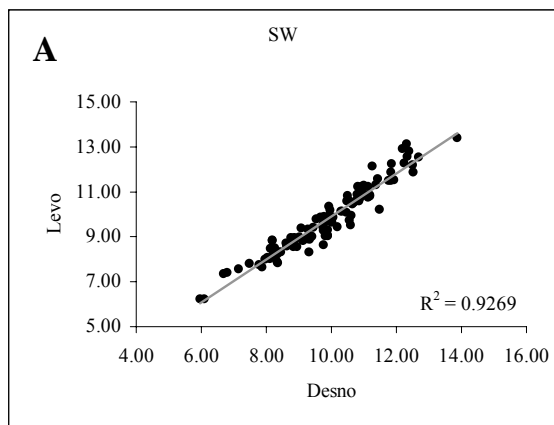
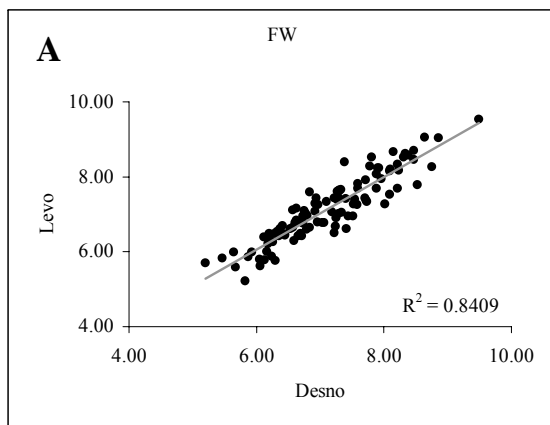




### Dodatak 13

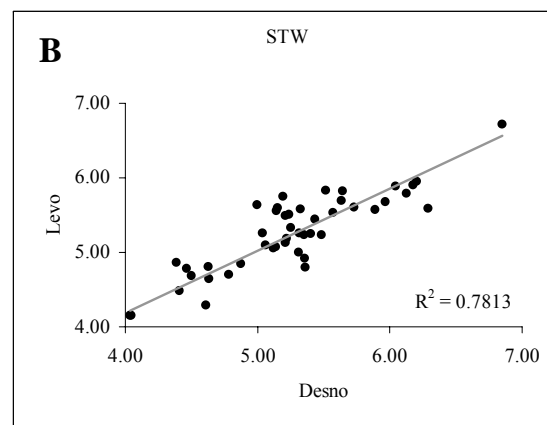
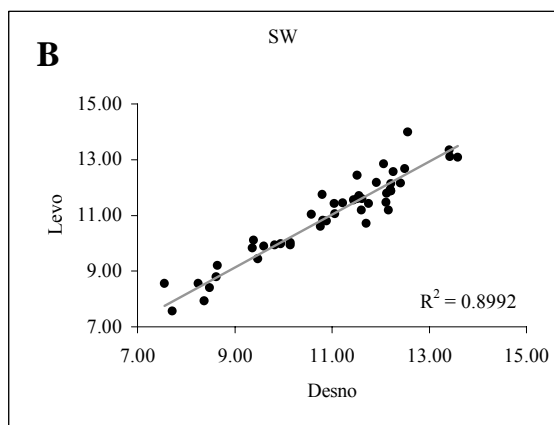
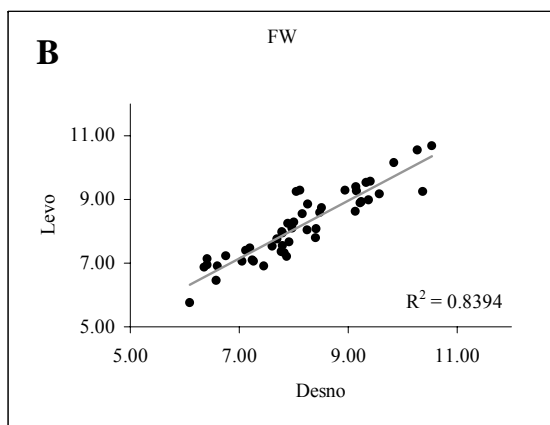
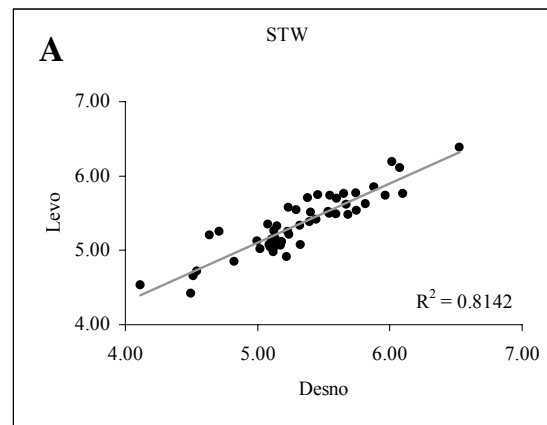
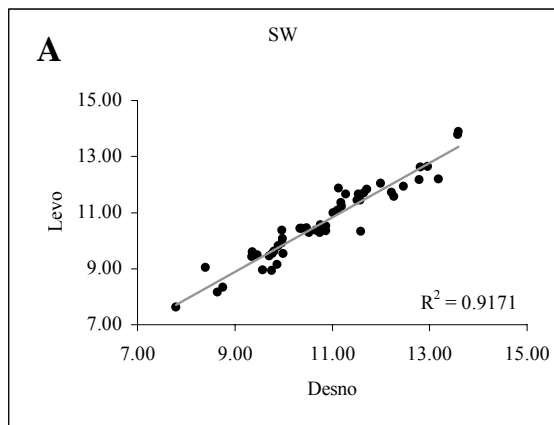
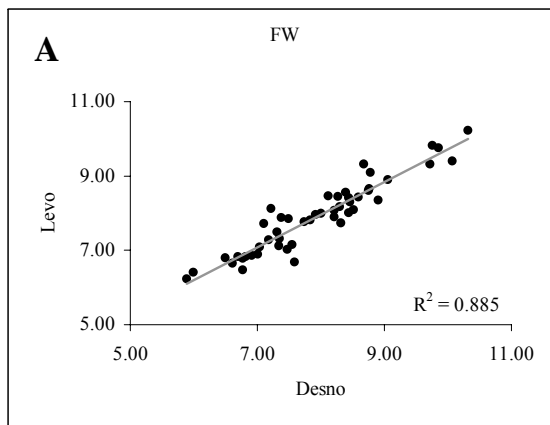
Vizuelni prikazi zavisnosti desne i leve strane bilaterarno simetričnih sobina FW, SW, STW cveta *Iris pumila* poreklom sa otvorenog (I) i zasenčenog (II) staništa u visokom (A) i niskom (B) svetlosnom tretmanu.

#### I Populacija poreklom sa otvorenog staništa



Nastavak dodatka 13

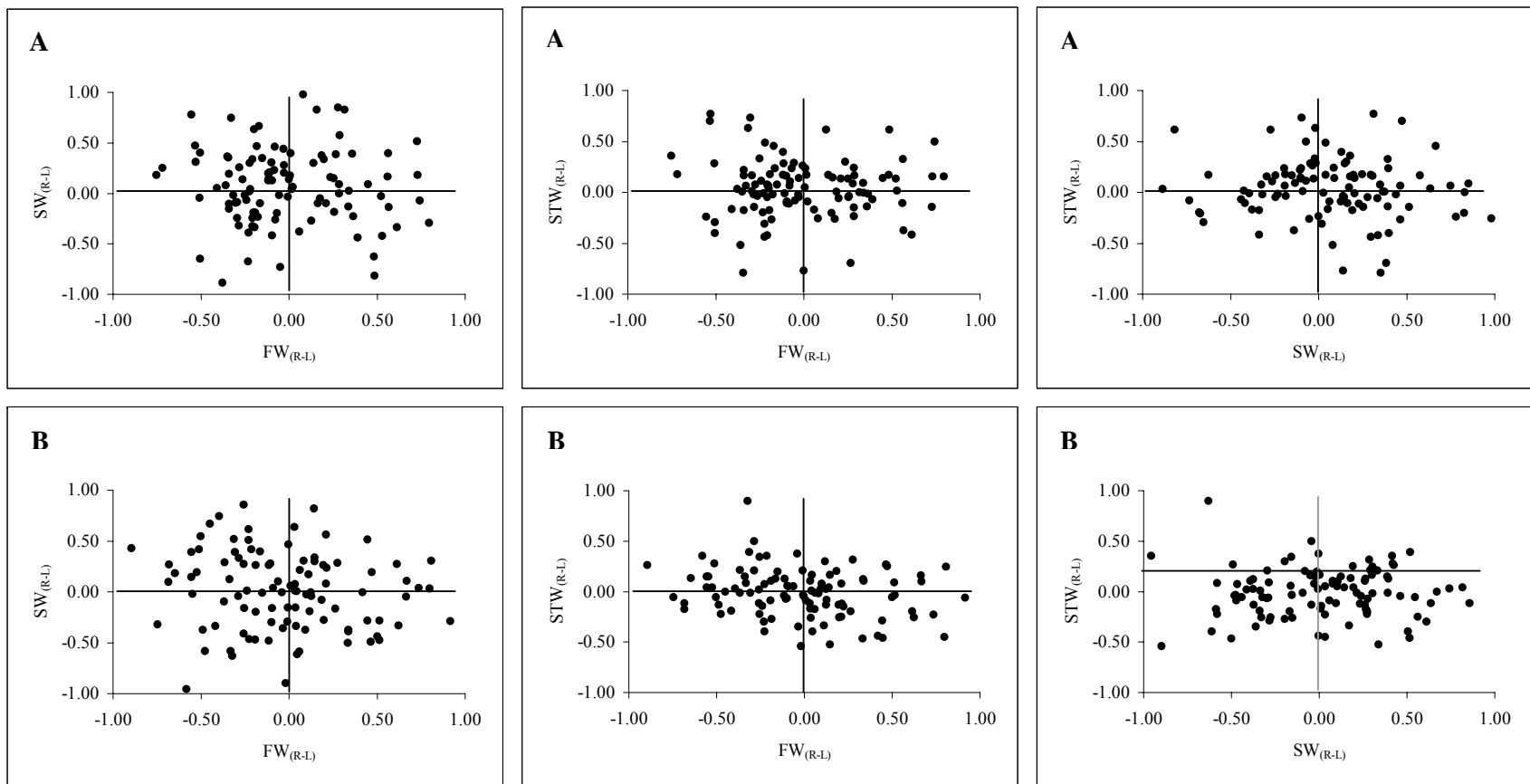
**II** Populacija poreklom sa zasenčenog staništa



## **Dodatak 14**

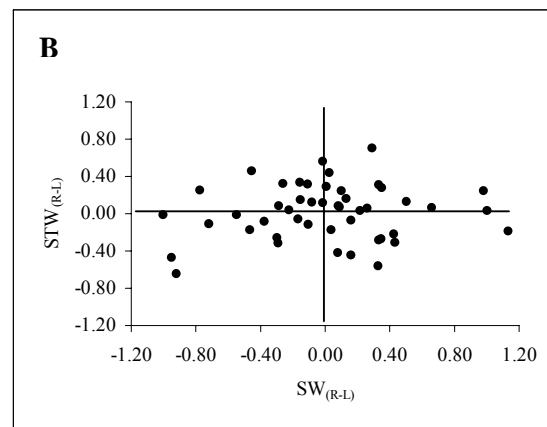
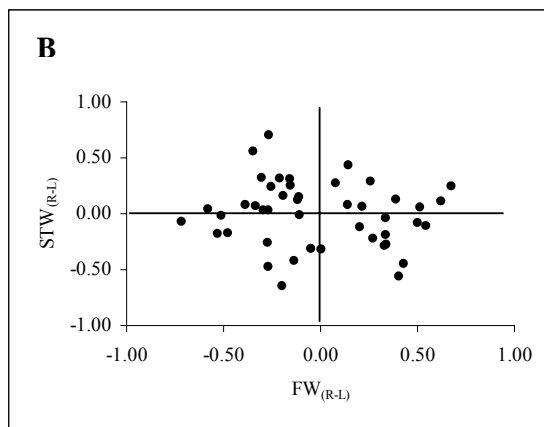
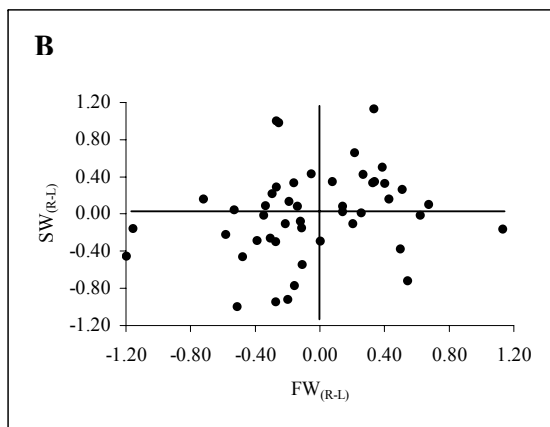
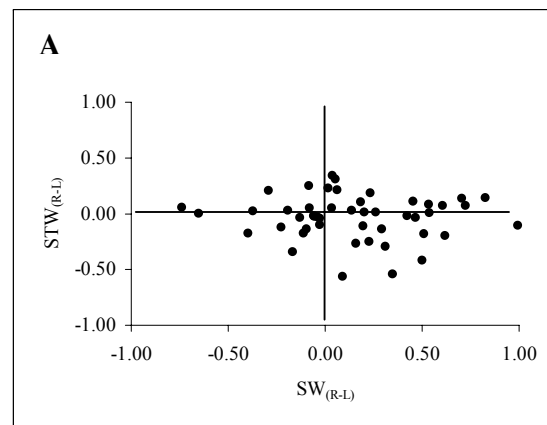
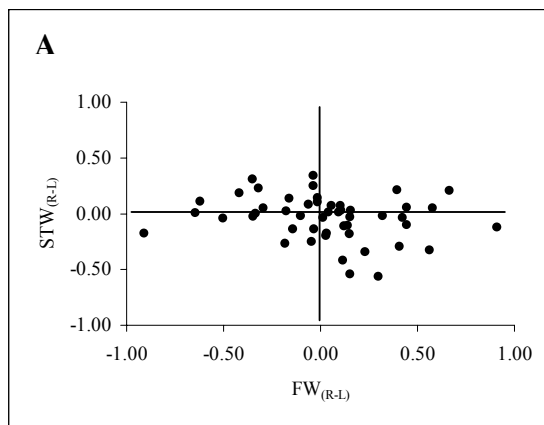
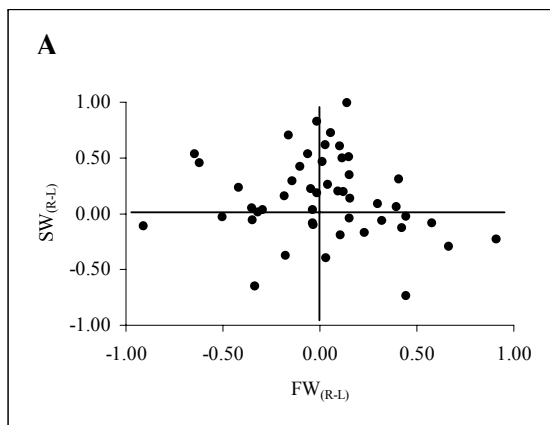
Vizuelni prikazi zavisnosti simetrije bilateralno simetričnih osobina cveta *Iris pumila* za kombinacije  $FW_{(R-L)}$  i  $SW_{(R-L)}$ ,  $FW_{(R-L)}$   $STW_{(R-L)}$ , kao i  $SW_{(R-L)}$   $STW_{(R-L)}$  za prirodne populacije sa otvorenog (I) i zasenčenog (II) u dva svetlosna intenziteta visoki (A) i niski (B).

### **I** Populacija poreklom sa otvorenog staništa



Nastavak dodatka 14

**II** Populacija poreklom sa zasenčenog staništa



**Dodatak 15**

Dvofaktorska ANOVA (strana = fiksirani faktor, individua = slučajni faktor) na ln-transformisanim podacima desne (R) i leve (L) strane tri bilateralno simetrične osobine cveta *Iris pumila* poreklom iz prirodnih populacija sa otvorenog i zasenčenog staništa na visokom i niskom svetlosnom tretmanu.  
 ns- statistički neznačajno, \* P<0.05, \*\* P<0.01, \*\*\* P<0.001.

	Strana		Individua			Individua x Strana			Greška	
	(df=1)MS (*10 <sup>-2</sup> )	F	df	MS	F	df	MS	F	df	MS(*10 <sup>-4</sup> )
<u>Populacija poreklom sa otvorenog staništa</u>										
Visok svetlosni intenzitet										
Širina fola	0.071	0.19 <sup>ns</sup>	105	0.082	22.42 <sup>***</sup>	105	0.004	34.84 <sup>***</sup>	424	0.106
Širina standarda	1.244	4.48*	105	0.147	52.78 <sup>***</sup>	105	0.003	50.98 <sup>***</sup>	424	0.050
Širina tučka	0.590	1.23 <sup>ns</sup>	105	0.061	12.67 <sup>***</sup>	105	0.005	24.49 <sup>***</sup>	424	0.196
Nizak svetlosni intenzitet										
Širina fola	0.001	0.00 <sup>ns</sup>	103	0.105	26.05 <sup>***</sup>	103	0.004	46.94 <sup>***</sup>	416	0.080
Širina standarda	0.343	1.56 <sup>ns</sup>	103	0.135	61.45 <sup>***</sup>	103	0.002	46.66 <sup>***</sup>	416	0.047
Širina tučka	0.106	0.33 <sup>ns</sup>	103	0.103	31.86 <sup>***</sup>	103	0.003	17.44 <sup>***</sup>	416	0.186
<u>Populacija poreklom sa zasenčenog staništa</u>										
Visok svetlosni intenzitet										
Širina fola	0.045	0.15 <sup>ns</sup>	48	0.092	29.93 <sup>***</sup>	48	0.003	37.62 <sup>***</sup>	196	0.080
Širina standarda	1.905	9.09**	48	0.096	45.56 <sup>***</sup>	48	0.002	51.96 <sup>***</sup>	196	0.040
Širina tučka	0.499	2.22 <sup>ns</sup>	48	0.039	17.21 <sup>***</sup>	48	0.002	12.77 <sup>***</sup>	196	0.200
Nizak svetlosni intenzitet										
Širina fola	0.1620	0.35 <sup>ns</sup>	47	0.106	22.85 <sup>***</sup>	47	0.005	72.51 <sup>***</sup>	192	0.006
Širina standarda	0.0390	0.11 <sup>ns</sup>	47	0.141	38.00 <sup>***</sup>	47	0.004	84.42 <sup>***</sup>	192	0.044
Širina tučka	0.0320	0.07 <sup>ns</sup>	47	0.079	16.56 <sup>***</sup>	47	0.005	29.99 <sup>***</sup>	192	0.159

## **Dodatak 16**

Test direkcionne asimetrije (*t*-test), test anti-simetrije (Shapiro-Wilk-ov test, *W*), koeficijent asimetričnosti krive distribucije skujnes (engl. *skewness*) i koeficijent spljoštenosti krive distribucije kurtozis (engl. *kurtosis*), za razliku desne i leve strane (R-L) tri bilateralno simetrične osobine cveta *Iris pumila* iz prirodnih staništa. Populacije poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa u dva svetlosna tretmana visokom i niskom svetlosnom intenzitetu.

	<i>N</i>	<i>t</i> (mean=0)	<i>P</i>	<i>W</i>	<i>P</i>	Skujnes	<i>t<sub>s</sub></i>	<i>P</i>	Kurtozis	<i>t<sub>s</sub></i>	<i>P</i>
<b><u>Populacija poreklom sa otvorenog staništa</u></b>											
Visok svetlosni intenzitet											
Širina fola	106	-0.59	0.556	0.979	0.098	0.1920	0.8181	0.413	-0.0579	-0.124	0.901
Širina standarda	106	2.26	<b>0.026</b>	0.986	0.351	0.2688	1.1458	0.252	0.4514	0.970	0.332
Širina tučka	106	1.21	0.221	0.976	0.054	-0.0863	-0.0367	0.713	0.9874	2.123	0.340
Nizak svetlosni intenzitet											
Širina fola	104	-0.01	0.992	0.985	0.275	0.388	1.638	0.102	-0.014	-0.029	0.977
Širina standarda	104	0.89	0.375	0.991	0.733	0.155	0.656	0.512	0.049	0.104	0.917
Širina tučka	104	-0.63	0.533	0.982	0.159	0.324	1.369	0.171	1.269	2.704	<b>0.007</b>
<b><u>Populacija poreklom sa zaasenčenog staništa</u></b>											
Visok svetlosni intenzitet											
Širina fola	49	0.56	0.581	0.986	0.823	-0.136	-0.399	0.690	0.580	0.869	0.385
Širina standarda	49	2.98	<b>0.005</b>	0.985	0.789	0.299	0.880	0.379	0.520	0.778	0.436
Širina tučka	49	-1.37	0.176	0.969	0.230	-0.599	-1.763	0.078	0.460	0.689	0.491
Nizak svetlosni intenzitet											
Širina fola	48	-0.565	0.575	0.974	0.350	-0.153	-0.447	0.655	0.660	0.979	0.328
Širina standarda	48	-0.376	0.709	0.976	0.407	-0.266	-0.774	0.439	0.710	1.053	0.293
Širina tučka	48	0.321	0.749	0.993	0.993	-0.075	-0.219	0.826	-0.120	-0.178	0.589

### **Dodatak 17**

Rezultati Levene-ovog testa heterogenosti varijanse za grešku merenja, rađenog na apsolutnoj razlici dva nezavisna merenja  $|M2-M1|$ . Faktori trofaktorske analize varijanse su tretman (fiksirani faktor), populacija (ugnježđena u tretman, fiksiran faktor) i osobina (slučajni faktor). Analizirane su tri bilateralno simetrične osobine cveta *Iris pumila*, poreklom sa prirodnih staništa (otvorenog i zasenčenog) u dva svetlosna tretmana (visokom i niskom).

Izvori variranja	df	MS (*100)	F	P
Tretman (T)	1	0.149	0.34	0.559
Populacija (P(T))	2	0.279	0.64	0.529
Osobina (O)	2	0.843	1.93	0.146
O x T	2	0.101	0.23	0.794
O x (P(T))	4	0.794	1.81	0.124
Greška	909	0.438		

**Dodatak 18**

Rezultati testova (Spearman-ov, Kendall-ov i linearna regresija) značajnosti korelacija dobijene apsolutne fluktuirajuće asimetrije  $|R-L|$  i veličine osobine  $(R+L)/2$ , za populacije poreklom iz prirodnih staništa (otvoreno i zasenčeno) u dva svetlosna intenziteta (visokom i niskom) svetlosnom intenzitetu.

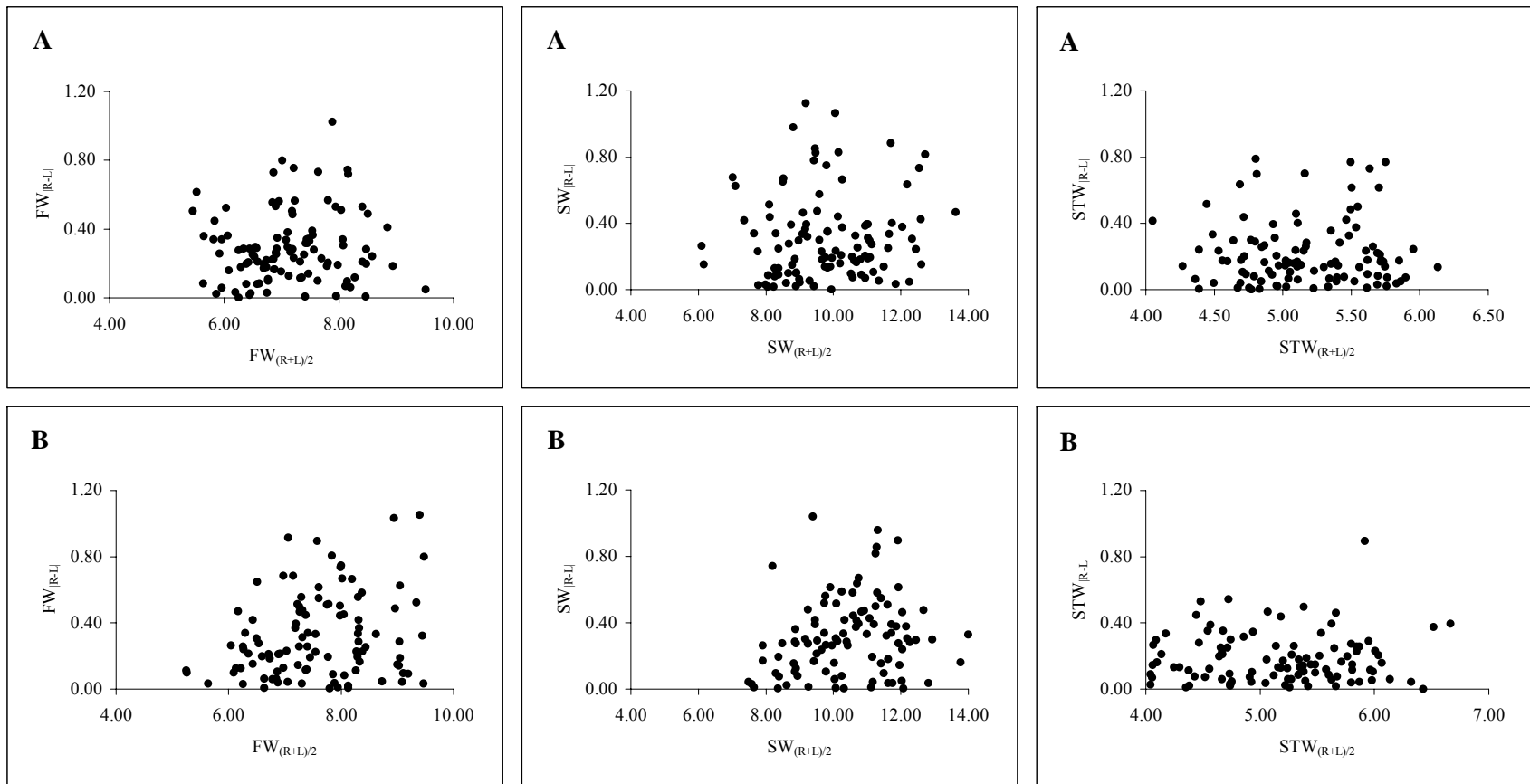
Osobine	N	Spearman		Kendall		Linerna regresija	
		r	P	$\tau$	P	r	P
<u>Populacija poreklom sa otvorenog staništa</u>							
Visok svetlosni intezitet							
Širina fola	106	0.0777	0.4218	0.0548	0.4050	0.0153	0.4994
Širina standarda	106	0.0991	0.3120	0.0713	0.2785	0.0138	0.4286
Širina tučka	106	0.0009	0.9926	0.0050	0.9391	0.0139	0.7056
Nizak svetlosni intezitet							
Širina fola	104	0.1970	0.0450	0.1309	<b>0.0490</b>	0.0586	<b>0.0137</b>
Širina standarda	104	0.2225	<b>0.0232</b>	0.1584	<b>0.0172</b>	0.0243	0.0934
Širina tučka	104	0.0137	0.8903	0.0121	0.8551	0.0113	0.5985
<u>Populacija poreklom sa zasenčenog staništa</u>							
Visok svetlosni intezitet							
Širina fola	49	0.1240	0.3960	0.0765	0.4379	0.0088	0.7905
Širina standarda	49	-0.0074	0.9600	-0.0102	0.9176	0.0032	0.9157
Širina tučka	49	0.0407	0.7812	0.0196	0.8428	-0.0320	0.4612
Nizak svetlosni intezitet							
Širina fola	48	-0.0309	0.8346	-0.0248	0.8035	0.0115	0.7501
Širina standarda	48	0.0607	0.6820	0.0266	0.7897	0.0026	0.9354
Širina tučka	48	0.1423	0.3346	0.0869	0.3837	0.0263	0.5355



## Dodatak 19

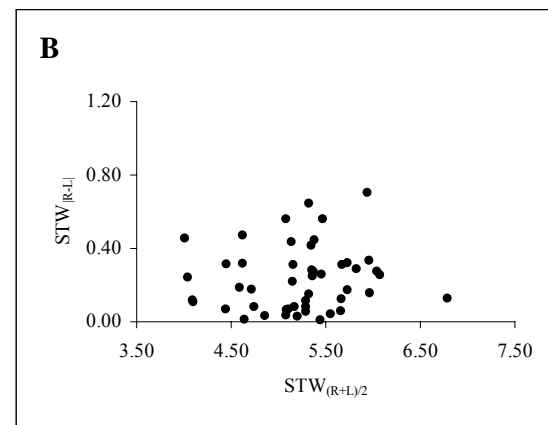
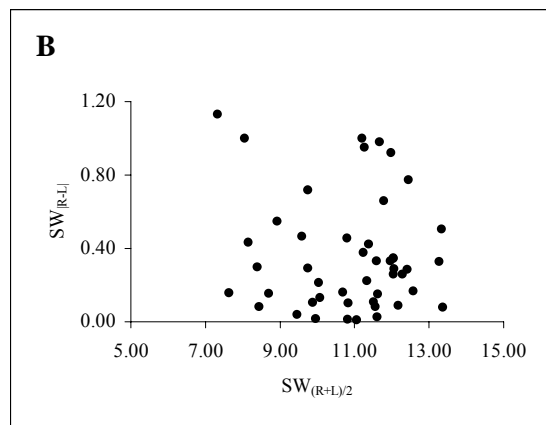
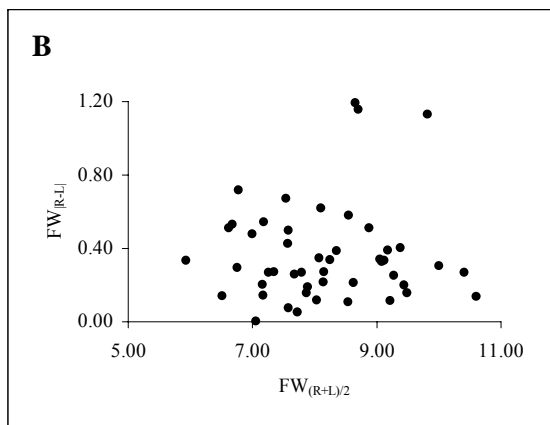
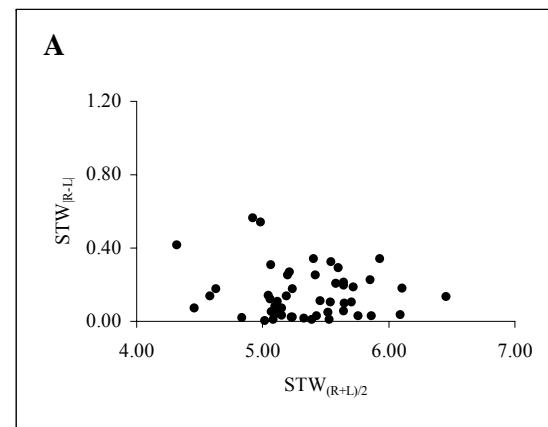
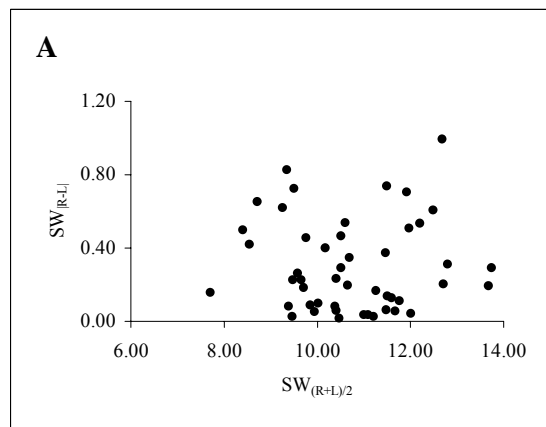
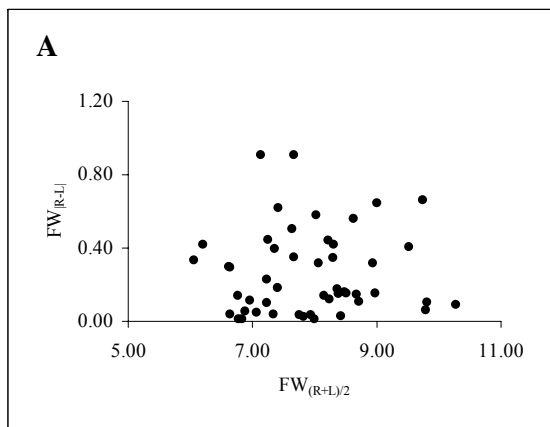
Vizuelni prikazi zavisnosti dobijene asimetrije osobine |R-L| u odnosu na veličinu osobine (R+L)/2. Prikazane su kombinacije  $FW_{|R-L|}$   $FW_{(R+L)/2}$ ,  $SW_{|R-L|}$   $SW_{(R+L)/2}$  i  $STW_{|R-L|}$   $STW_{(R+L)/2}$ : za populacije poreklom sa otvorenog (I) i zasenčenog (II) staništa, u dva svetlosna intenziteta-visokom (A) i niskom (B).

### I Populacija poreklom sa otvorenog staništa



Nastavak dodatka 19

II Populacija poreklom sa zasenčenog staništa



## 9. I Z V O D

Utjecaj različitog inteziteta svetlosti, kao jednog od abiotičkih faktora životne sredine, na nivo stabilnosti razvića i morfološku varijabilnost osobina cveta *I. pumila* ispitan je na jedinkama populacija koje naseljavaju dva prirodna staništa različitog inteziteta i kvaliteta raspoložive svetlosti (otvoreno i zasenčeno stanište), kao i na jedinkama populacija poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa, koje su bile izložene tretmanima visokog i niskog svetlosnog inteziteta svetlosti u eksperimentalnim uslovima.

Osnovna hipoteza je bila da pod uticajem suboptimalnog intenziteta svetlosti dolazi do smanjenja stabilnosti razvića cvetnih organa što se može utvrditi na osnovu stepena asimetrije radijalno i bilateralno simetričnih cvetnih organa. Stepenu fluktuirajuće asimetrije i radijalne asimetrije kao mere nestabilnosti razvića jedinke ili populacije, zavisi od intenziteta delovanja biotičkih i abiotičkih stresora, a pošto je stepen asimetrije negativno korelisan sa stabilnošću razvića, a pozitivno sa razvojnim šumom, na osnovu toga treba očekivati veće vrednosti indeksa asimetrije, tj. veću nestabilnost razvića u stresnijim sredinskim uslovima. Veličina i obrazac stabilnosti razvića osobina cveta *I.pumila* su se razlikovali u zavisnosti od analizirane osobine, kao i od evolucione istorije istraživanih populacija.

Prosečne vrednosti indeksa radijalne asimetrije su bile više u zasenčenom nego u otvorenom staništu, ukazujući da je zasenčeno stanište verovatno stresnija sredina za razviće istovetnih replika različitih cvetnih organa. Populacije poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa su se razlikovale u srednjoj vrednosti indeksa radijalne asimetrije osobina cveta u okviru svakog od svetlosnih tretmana.

Fluktuirajuća asimetrija, kao mera bilateralne simetrije osobina cveta *I.pumila*, imala je veće vrednosti u prirodnim staništima sa visokim svetlosnim intezitetom u poređenju sa niskim, na osnovu čega bi se moglo zaključiti da je otvoreno stanište stresnije za ovaj tip osobina cveta. Populacije poreklom iz različitih svetlosnih staništa nisu se razlikovale u stepenu fluktuirajuće asimetrije u uslovima primenjenih svetlosnih tretmana, bez obzira da li

je asimetrija kvantifikovana jednodimenzionalnim, višedimenzionalnim ili kompozitnim indeksima.

Statistički značajna interakcija između tretmana i populacije dobijena za radijalnu asimetriju dužine standarda, kao i za sve indekse fluktuirajuće asimetrije, ukazuje da efekat intenziteta ambijentalne svetlosti na osetljivost stabilnosti razvika analiziranih osobina cveta *I.pumila* zavisi od toga da li populacije potiču iz otvorenih ili zasenčenih staništa.

Utvrđen je statistički značajan efekat ambijentalne svetlosti na ekspresiju morfoloških osobina cvetnih organa *I.pumila*, koje su uglavnom imale veće fenotipske vrednosti u zasenčenim nego u otvorenim prirodnim staništima, sa izuzetkom dužine tučka, čija je prosečna vrednost bila slična između alternativnih svetlosnih staništa. Unutar istih svetlosnih tretmana, biljke iz populacija poreklom sa zasenčenog staništa su imale veće dimenzije cvetnih organa, u odnosu na biljke poreklom iz populacije sa otvorenog staništa (u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta su se razlikovale statistički značajno za pet, a u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta za dve osobine cveta).

Aktuelni svetlosni uslovi u alternativnim svetlosnim staništima nisu indukovali statistički značajne razlike u strukturi fenotipskih i genetičkih korelacionih matrica morfoloških osobina cveta *I.pumila*. Većina fenotipskih i genetičkih korelacija između morfoloških osobina cveta *I.pumila* je imala niske vrednosti, osim korelacije između dužine fola i standarda koja je imala visoku pozitivnu vrednost u oba prirodna staništa. Korelacione matrice morfoloških osobina cveta *I.pumila* bile su podudarne kako između populacija poreklom iz alternativnih svetlosnih staništa unutar svakog svetlosnog tretmana, tako i za svaku od ovih populacija između različitih svetlosnih tretmana. Jaka korelativna veza između veličine fola i standarda na unutar-individualnom nivou u sredinama različitog svetlosnog intenziteta može da ukazuje na bliske veze procesa razvika pomenutih osobina.

**Ključne reči:** *Iris pumila*, radijalna asimetrija cveta, fluktuirajuća asimetrija cveta, stabilnost razvika, sredinski stres, korelacioni odnosi osobina cveta.

---

## 9. SUMMARY

The main goal of my thesis was to examine the influence of an abiotic environmental factor, such as light intensity, on the developmental stability level and morphological variability of *I. pumila* floral traits. I studied individuals from natural habitat populations which located different light condition habitats (exposed and shaded one), as well as the individuals of populations derived from natural habitat but raised in experimental light conditions of low and high intensity.

The basic hypothesis I tested was whether suboptimal light intensity decreased developmental stability of floral traits. This decrease can be detected by the asymmetry level of radial and bilaterally symmetrical floral traits. The level of fluctuating and radial asymmetry, as the measure of developmental instability of an individual or a population, depends on the intensity of biotic and abiotic stressors action. Since the level of asymmetry is in negative correlation with developmental stability, but is positively correlated with developmental noise, the larger values of asymmetry index are to be expected in more stressful conditions. The developmental stability size and pattern of *I. pumila* floral traits differed depending on analyzed trait, as well as on the evolutionary history of analyzed populations.

The radial asymmetry index showed higher average values in shaded habitat comparing to the exposed one, meaning that the exposed location is more stressful environment for development of the identical replicas of different floral organs. On the other hand, the opposite trend was noticed for the average values of fluctuating asymmetry of bilateral *Iris pumila* floral traits. Populations derived from open and shaded habitat differed in an average value of radial asymmetry index of floral traits inside each light intensity treatments, but didn't differ in fluctuating asymmetry level.

Statistically significant interaction between treatment and population, that we got for the radial asymmetry of the standard length and all the indices of fluctuating asymmetry,

indicate that the effect of the light intensity on the sensitivity of developmental stability of *Iris pumila* floral traits depends on the population origin: whether they originated from an open or a shaded habitat.

Also, statistically significant effect of ambient light on the expression of morphological traits of *Iris pumila* floral organs was received. Those traits displayed larger phenotypic values in shaded than in open habitats (with an exception of style length). Within the same light treatments, plants derived from shaded habitat populations had larger floral organ dimensions, comparing with the exposed habitat populations.

The actual light regimes in different habitats did not create statistically significant differences in phenotypic and genetical correlation matrices' structures of morphological *Iris pumila* floral traits. The correlation matrices of morphological *Iris pumila* floral traits coincided within and between populations derived from alternative light intensity treatments.

**key words:** *Iris pumila*, radial asymmetry, fluctuating asymmetry, developmental stability, environmental stress, correlation relationship between floral traits.