

UNIVERZITET U BEOGRADU

BIOLOŠKI FAKULTET

Uroš Živković

**Fenotipska plastičnost ekofizioloških,
morfoloških i fenoloških osobina *Iris
variegata* L. (Iridaceae) i diferencijacija
genotipova poreklom iz staništa sa
različitim svetlosnim karakteristikama**

doktorska disertacija

Beograd, 2017

UNIVERSITY OF BELGRADE

FACULTY OF BIOLOGY

Uroš Živković

**Phenotypic plasticity of
ecophysiological, morfological and
phenological traits of *Iris variegata* L.
(Iridaceae) and differentiation of
genotypes originating from contrasting
light habitats**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2017

Mentori:

dr Stevan Avramov, viši naučni saradnik

Univerzitet u Beogradu

Institut za biološka istraživanja "Siniša Stanković"

dr Dragana Cvetković, vanredni profesor

Univerzitet u Beogradu

Biološki fakultet

Članovi komisije:

dr Slobodan Jovanović, vanredni profesor

Univerzitet u Beogradu

Biološki fakultet

dr Branislav Šiler, viši naučni saradnik

Univerzitet u Beogradu

Institut za biološka istraživanja "Siniša Stanković"

dr Nataša Barišić Klisarić, naučni saradnik

Univerzitet u Beogradu

Institut za biološka istraživanja "Siniša Stanković"

Datum odbrane:

Eksperimentalni deo doktorske disertacije realizovan je u okviru projekta osnovnih istraživanja Ministarstva prosvete i nauke republike Srbije (173025), u Institutu za biološka istraživanja "Siniša Stanković", Univerziteta u Beogradu.

Posebnu zahvalnost dugujem mentoru dr Stevanu Avramovu na pruženoj šansi i ukazanom poverenju, bez čije ideje, ogromnog znanja i iskustva ova disertacija ne bi bila moguća. Na sveukupnom angažovanju tokom izrade doktorske disertacije kao i na nesebičnoj podeli svog znanja zahvaljujem se svojim koleginicama i kolegi iz grupe za evolucionu ekologiju i ekološku genetiku biljaka: dr Danijeli Miljković, dr Nataši Barišić Klisarić i dr Alekseju Tarasjevu. Takođe, zahvalnost dugujem dr Dragani Cvetković, dr Slobodanu Jovanoviću i dr Branislavu Šileru koji su svojim idejama i korisnim savetima doprineli kvalitetu ovog rada.

Zahvaljujem se svojim koleginicama i kolegi: dr Ljiljani Tubić, dr Tanji Adnađević, dr Vukici Vujić i dr Marku Laziću na pozitivnoj energiji i pruženoj podršci. Zahvaljujem se takođe svima koji su na posredan ili neposredan način pomogli u izradi ove disertacije.

Najzad, izražavam posebnu zahvalnost supruzi Ireni i svojoj porodici zbog pokazanog razumevanja, optimizma i strpljenja. Nadam se da ću biti kadar da vam sve nadoknadim.

Fenotipska plastičnost ekofizioloških, morfoloških i fenoloških osobina *Iris variegata* L. (Iridaceae) i diferencijacija genotipova poreklom iz staništa sa različitim svetlosnim karakteristikama

Rezime

Osnovni ciljevi ovog istraživanja bili su proučavanje efekata heterogenih uslova svetlosti na veličinu i obrazac fenotipske plastičnosti morfoloških, ekofizioloških, fenoloških osobina i njihov uticaj na reproduktivni potencijal kod genotipova *Iris variegata* u kontrolisanim eksperimentalnim uslovima.

Iris variegata kao i kongenerična vrsta *Iris pumila* su se u dosadašnjim istraživanjima pokazale kao pogodni model sistemi za istraživanja u oblasti evolucione biologije biljaka. Prirodna staništa *Iris variegata*, mađarskog ili žutog irisa, na teritoriji Srbije se nalaze u severnom, istočnom i južnom delu. U ovo istraživanje uključene su biljke *Iris variegata* iz specijalnog rezervata prirode "Deliblatska peščara". Izabrani su genotipovi koji su u svojim prirodnim staništima izloženi heterogenim uslovima svetlosti: otvorena staništa u kojima su izloženi punom sunčevom zračenju, i zasenčena staništa u okviru sprata zeljastih biljaka različitih šumskih sastojina sa smanjenim intenzitetom i promenjenim kvalitetom svetlosti (vegetacijska senka). Delovi genotipova su transplantirani na eksperimentalnu površinu sa jasno definisanim intenzitetima i kvalitetima svetlosti. Eksperimentalna površina se sastojala od dva svetlosna tretmana: jednog sa višim intenzitetom svetlosti i višim odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti i drugog sa nižim intenzitetom i nižim odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti. Eksperiment je trajao dve godine, a vrednosti morfoloških i ekofizioloških osobina su merene tri puta tokom godine - u proleće, leto i jesen. Osobine cvetanja i plodonošenja su praćene tokom perioda cvetanja i formiranja plodova (maj, juni).

Varijabilnost praćenih osobina *Iris variegata* procenjena je analizom varijanse ponovljenih merenja, dok su međusobni odnosi osobina procenjeni korelacionom analizom.

Na osnovu rezultata ovog istraživanja utvrđeno je da morfološke i ekofiziološke osobine lista *Iris variegata* manifestuju značajnu fenotipsku plastičnost prouzrokovanu promenom intenziteta i kvaliteta svetlosti. Veličina i pravac fenotipske promene bili su specifični kako za osobinu, tako i za svetlosni tretman. U uslovima višeg intenziteta i odnosa crvene i tamnocrvene svetlosti dobijene su veće vrednosti gustine stoma. Specifična površina lista je povećana u tretmanu niskog intenziteta i odnosa crvene i tamnocrvene svetlosti. Koncentracije fotosintetičkih pigmenata listova su takođe povećane u delu svetlosnog gradijenta sa nižim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti.

Fenotip *Iris variegata* se značajno menjao kako tokom vegetacionih sezona tako i tokom dve eksperimentalne godine, a veličina i pravac tih promena su bili specifični za pojedinačne osobine. Značajno različiti obrasci variranja između dve eksperimentalne godine su potvrđeni za sve morfološke i ekofiziološke osobine osim za koncentraciju karotenoida.

Promena intenziteta i kvaliteta svetlosti tokom eksperimenta nije značajno uticala na osobine cvetanja i reproduktivni potencijal biljaka *Iris variegata*. Kod gotovo svih osobina cvetanja i plodonošenja u ovom eksperimentu nije dobijena značajna fenotipska plastičnost, genetička varijabilnost i genetička varijabilost fenotipske plastičnosti. Osobine cvetanja su značajno varirale između eksperimentalnih godina, dok su osobine plodonošenja imale relativno slične vrednosti u dve godine trajanja eksperimenta.

Statistički značajne razlike između genotipova utvrđene su za manji broj osobina cvetanja i plodonošenja. Genotipovi *Iris variegata* različitog porekla su se značajno razlikovali u srednjim vrednostima broja cvetova i masi semena, dok su se genotipovi sa istog prirodnog staništa značajno razlikovali u prosečnom trajanju vremena cvetanja.

Koeficijenti heritabilnosti osobina *Iris variegata* su imale relativno niske vrednosti i bili su specifični za osobinu i svetlosni tretman, vegetacionu sezonu i godinu izvođenja eksperimenta. Heritabilnosti osobina cvetanja i plodonošenja su uglavnom imale veće vrednosti u poređenju sa morfološkim i ekofiziološkim osobinama vrste *Iris*

variegata. Gustina stoma je imala najveće vrednosti heritabilnosti među morfološkim i fiziološkim osobinama.

Korelacije između ekofizioloških osobina su gotovo u svim slučajevima bile značajne i pozitivne. Uprkos razlikama u svetlosnom okruženju i poreklu biljaka, korelacioni odnosi između osobina cvetanja i plodonošenja su se pokazali stabilnim u obe godine izvođenja eksperimenta. Mantelovim testom nisu potvrđene značajne razlike korelacionih matrica između eksperimentalnih godina, tretmana, kao i vegetacionih sezona.

Poređenjem dobijenih rezultata za *Iris variegata* i rezultata prethodnih eksperimenata na kongeneričnoj vrsti *Iris pumila* utvrđeno je da postoje slični obrasci variranja morfoloških i ekofizioloških osobina, ali i značajno različiti obrasci cvetanja i plodonošenja.

Eksperiment je izveden na velikom broju genotipova *Iris variegata* i upućuje na potrebu uključivanja većeg broja faktora u ekološko-evolucionu istraživanja. Značajni efekti godine u kojoj su vršeni ovi eksperimenti, kao i značajne razlike vrednosti osobina između proleća, leta i jeseni, jasno pokazuju da je u istraživanjima evoluciono značajnih odgovora neophodno pratiti, pored prostorne, i vremensku heterogenost sredine. Značajno različiti odgovori određenih tipova osobina na promenu istog sredinskog faktora (svetlost), kod *Iris variegata* i srodne *Iris pumila* ukazuju na značaj komparativnog pristupa i neophodnost praćenja različitih tipova osobina u budućim eksperimentima.

Ključne reči: heterogeni uslovi svetlosti, fenotipska plastičnost, *Iris variegata*, varijabilnost vegetativnih i reproduktivnih osobina, analiza varijanse ponovljenih merenja, korelacije.

Naučna oblast: Biologija

Uža naučna oblast: Evolucionu biologija

UDK broj:

Phenotypic plasticity of ecophysiological, morfological and phenological traits of *Iris variegata* L. (Iridaceae) and differentiation of genotypes originating from contrasting light habitats

Summary

The main aims of this research were to study the effects of heterogeneous light conditions on the amount and pattern of phenotypic plasticity of morphological, ecophysiological and phenological traits as well as their influence on the reproductive potential in genotypes of *Iris variegata* growing in controlled experimental conditions.

It has been shown in the previous research, that *Iris variegata* as well as the congeneric *Iris pumila* are good model systems for research in evolutionary studies of the plants. The natural habitats of *Iris variegata*, hungarian or yellow iris, are on the territory of Serbia in the north, east and south parts. This research included plants of *Iris variegata* from the protected natural reserve of the Deliblato Sands. We have selected genotypes which are in their natural habitats exposed to heterogeneous light conditions: open habitats where they are exposed to full sun light, and the shade habitats under a cover of green plants of different forest stands with less intensity and changeable light quality (vegetative shade). The parts of genotypes have been transplanted to the experimental garden with clearly defined light intensities and qualities. The experimental garden consisted of two light treatments: one with higher light intensity and higher red/far-red ratio and the other with lower intensity and lower red/far-red ratio. The experiment lasted two years, and the values of morphological and ecophysiological traits were measured three times during a year - in spring, summer and autumn. Flowering and fruiting output were recorded during the flowering time and fruit forming (May and June).

The variability of researched traits of *Iris variegata* has been evaluated by the analysis of the variance of repeated measurements, and the mutual relation of traits by correlation analysis.

Referring to the results of this research it was noted that morphological and ecophysiological leaf traits of *Iris variegata* show significant phenotypic plasticity caused by light intensity and quality change. The amount and direction of phenotypic change were specific for the trait as well as for the light treatment. During higher intensity conditions and red/far-red ratio there were higher values of stomatal density. Specific leaf area was larger under low intensity treatment and red/far-red ratio. The concentration of photosynthetic leaves pigments was higher in the part of light gradient with lower intensity and red/far-red ratio.

The phenotype of *Iris variegata* has significantly changed during the vegetative seasons as well as during two experimental years, and the amount and direction of those changes were specific for individual traits. Significantly different patterns of variation between two experimental years were confirmed for all morphological and ecophysiological traits except for the concentration of carotenoids.

Effects of different intensity and quality of light on flowering phenology and various reproductive traits were not detected. Absence of plasticity, genetic variability and genetic variability of phenotypic plasticity was uncovered for almost all phenological and reproductive traits. Flowering traits significantly varied between the experimental years, and the fruiting traits had relatively similar values in two years of the experiment.

Significant differences between genotypes were found for a small number of flowering traits and for traits describing fruiting success. Significant differences in mean values were observed between genotypes from different habitat types in *Iris variegata* regarding number of flowers and seed mass per capsule. Plants originating from same habitat differed significantly in average duration of flowering time.

Heritability estimates had a low range of variation and were -trait, treatment, year and seasonal specific. Heritability coefficients of flowering and fruiting traits were mainly with higher values comparing with morphological and ecophysiological traits of *Iris variegata*. Stomatal density had the highest individual values of heritability among morphological and ecophysiological traits.

The correlations between ecophysiological traits were in almost all cases significant and positive. In spite of the differences in light environment and the plant

origin, the correlational relations between flowering and fruiting traits were stable in both years of the experiment. Mantel's test did not show significant difference of correlational matrix among the experimental years, treatments as well as the vegetative seasons.

Comparing the results of research carried out at two congeneric species (*I. variegata* and *I. pumila*), it was noted that there are similar responses for some traits (morphological and ecophysiological), but also significant differences in some components of flowering and fruiting success.

The experiment was conducted on a large number of genotypes of *Iris variegata* and points to the need of involving a number of factors in ecological and evolutionary research. Significantly different patterns of variation between two experimental years, as well as significant change in trait values during spring, summer and autumn, clearly show necessity of monitoring spatial as well as temporal environmental heterogeneity. Considering that genotypes of *Iris variegata* and *Iris pumila* display a significant variability in response to variation in the light conditions, indicate the importance of the comparative approach and the need of following different types of traits in future experiments.

Key words: heterogeneous light conditions, phenotypic plasticity, *Iris variegata*, variability of vegetative and reproductive traits, repeated measures analyses, correlations.

Scientific field: Biology

Specific scientific field: Evolutionary biology

UDK number:

Sadržaj:

1. Uvod	1
1.1. Fenotipska plastičnost	1
<i>Koncept fenotipske plastičnosti u evolucionoj teoriji</i>	1
<i>Ograničenja i cena fenotipske plastičnosti</i>	4
<i>Fenotipska varijabilnost</i>	5
<i>Načini opisivanja fenotipske plastičnosti - norme reakcije i komponente fenotipske varijanse</i>	6
<i>Uticaj sredinske varijabilnosti na heritabilnost i korelacije</i>	12
1.2. Fenotipska plastičnost kod biljaka	13
<i>Svetlosni stres kod biljaka</i>	16
<i>Eksperimentalni pristup u analizi varijabilnosti osobina Iris variegata</i>	20
2. Ciljevi istraživanja	23
3. Materijal i metode	25
3.1. Objekat istraživanja	25
3.2. Prirodna staništa <i>Iris variegata</i> na području Deliblatske peščare	28
3.3. Eksperimentalna postavka	30
3.4. Analiza osobina biljaka <i>Iris variegata</i>	33
<i>Morfološke i anatomske osobine biljaka <i>Iris variegata</i></i>	33
<i>Ekofiziološke osobine biljaka <i>Iris variegata</i></i>	35
<i>Osobine cvetanja i plodonošenja biljaka <i>Iris variegata</i></i>	36
3.5. Statistička obrada podataka	37
<i>Statistička analiza morfoloških i ekofizioloških osobina</i>	37
<i>Statistička analiza osobina cvetanja i osobina plodonošenja</i>	40
4. Rezultati	42
4.1. Fenotipski odgovori morfoloških i ekofizioloških osobina na promenu intenziteta i kvaliteta svetlosti	42
<i>Varijabilnost gustine stoma</i>	42

<i>Varijabilnost specifične površine lista</i>	45
<i>Varijabilnost ukupne koncentracije hlorofila</i>	48
<i>Varijabilnost odnosa koncentracija hlorofila A i hlorofila B</i>	51
<i>Varijabilnost ukupne koncentracije karotenoida</i>	54
<i>Varijabilnost odnosa koncentracija hlorofila A i karotenoida</i>	57
4.2. Fenotipski odgovori osobina cvetanja i osobina plodonošenja na promenu intenziteta i kvaliteta svetlosti	59
<i>Varijabilnost početka cvetanja</i>	59
<i>Varijabilnost dužine trajanja cvetanja</i>	60
<i>Varijabilnost ukupnog broja cvetova</i>	60
<i>Varijabilnost prosečnog vremena cvetanja</i>	61
<i>Varijabilnost ukupnog broja čaura</i>	62
<i>Varijabilnost odnosa broja čaura i broja cvetova</i>	63
<i>Varijabilnost broja semena po čauri</i>	63
<i>Varijabilnost mase semena po čauri</i>	64
<i>Varijabilnost prosečne mase semena</i>	64
4.3. Fenotipske korelacije i heritabilnost morfoloških i ekofizioloških osobina	65
4.4. Fenotipske korelacije i heritabilnost osobina cvetanja i osobina plodonošenja	70
5. Diskusija	75
5.1. Plastičnost morfoloških i ekofizioloških osobina	75
5.2. Plastičnost osobina cvetanja i plodonošenja	83
6. Zaključci	90
Literatura	93
Prilozi	118
Biografija autora	209

1. Uvod

1.1. Fenotipska plastičnost

Fenotipska plastičnost predstavlja sposobnost jednog genotipa da u heterogenim sredinskim uslovima formira alternativne fenotipove (Bradshaw 1965). Plastični odgovori poput promena u razviću, ponašanju, fiziologiji, morfologiji, alokaciji resursa, dinamici rasta ili osobinama životne istorije potencijalno omogućavaju individuama da usklade svoje fenotipove sa vremenskim i prostornim varijacijama u svom neposrednom biotičkom i abiotičkom okruženju (Bradshaw 1965; Scheiner 1993; Gotthard i Nylind 1995; Schlichting i Pigliucci 1998; Sultan 2003).

Koncept fenotipske plastičnosti u evolucionoj teoriji

Iako je u protekle dve decenije intenzivirano interesovanje za ulogu fenotipske plastičnosti u evolucionim procesima (Agrawal 2001; Pigliucci i Murren 2003; Price i sar. 2003; West-Eberhard 2003; Schlichting 2004; Scheiner i De Witt 2004; Ghalambor i sar. 2007; Pigliucci 2007; Lande 2009; Matesanz i sar. 2010; Pfennig i sar. 2010; Moczek i sar. 2011; Hendry 2015), značaj ovog fenomena u evolucionoj teoriji se bitno menjao tokom dužeg vremenskog perioda.

Tokom XX veka najveći napredak ka koherentnoj teoriji evolucije je počivao na tumačenju evolucionih fenomena poznatim genetičkim mehanizmima. To je uzrokovalo da sredinski uslovljene promene na različitim nivoima biološke organizacije budu odbačene kao razvojne anomalije ili makromutacije (West-Eberhard 2003) i rezultiralo je u poistovećivanju fenotipske plastičnosti sa spoljnjim, "sredinskim šumovima", ne toliko važnim za dalja istraživanja (Sang 1961; Kirkpatrick 1996; McWilliams i sar. 1997).

Takođe, u različitim kladističkim studijama su izvođeni posredni zaključci koji su objašnjenje za alternativne fenotipske ekspresije nalazili u sinapomorfnim osobinama. Paralela sa zajedničkim i izvedenim setom osobina počivala je na nasleđenom razvojnom potencijalu koji je uzrokovao slično stanje karaktera, ali koji se nije morao javiti kod svih potomaka u okviru jedne monofiletske grupe. Stoga je ovaj

osoben model promene osobina poslužio za bliže opisivanje specifičnog oblika odnosa životne sredine i fenotipa (Saether 1979).

Problem opisivanja polimorfizma koji je podrazumevao diskretne (diskontinuirane) varijacije kvalitativnih osobina je bio još izraženiji u paleontologiji nego u filogenetskim analizama. Pojavljivanje više od jedne forme ili morfe u fosilnom materijalu činilo je komplikovanim njihovo pozicioniranje u odnosu na različite taksonomske kategorije. Zbog svega navedenog ne iznenađuje odsustvo fenomena fenotipske plastičnosti, tj. njegova percepcija kao suvišnog, u analizama onih naučnih grana (genetika, sistematika, paleontologija) koje su činile osnovu moderne sinteze (West-Eberhard 2003).

Dok pokušaji teorijskog sagledavanja diferencijalne fenotipske ekspresije (Woltereck, Schmalhausen, Goldschmidt) datiraju sa početka prošlog veka (Schlichting i Pigliucci 1998), tek je u drugoj polovini XX veka napravljen značajan konceptualni napredak u oblasti fenotipske evolucije, uključivanjem fenotipske plastičnosti u postojeće evolucione modele (Bradshaw 1965; Schlichting 1986; Scheiner 1993; Sultan 1995; Schlichting i Pigliucci 1998). Tokom prve faze, fenomen plastičnosti je uglavnom bio analiziran na pojedinačnim nivoima razvića i na nivou odvojenih osobina. Istovremeno, fokus je bio i na korelacionoj strukturi plastičnosti (Cheverud i sar. 1983; Schlichting 1989; Cheplick 1995; Tucić i Avramov 1996; Donohue i sar. 2000).

Dalja teorijska razmatranja o značaju fenotipa u evolucionim procesima su se ticala pitanja da li fenotipska promena može prethoditi genetičkoj promeni, tj. da li je fenotipska promena povezana sa promenama u frekvenciji gena (West-Eberhard 2003). Posebno su istraživanja i teorijske koncepcije evolucione ekologije i evolucione biologije razvića donele drugačiji pogled na ulogu fenotipske plastičnosti u evolucionim promenama osobina u populacijama. Pored genetičkih razlika između jedinki, pokazano je da fenotipsku varijabilnost determinišu i sredinski indukovane promene osobina tokom razvića (sredinski zavisna razvojna plastičnost). Ova dihotomija svedoči o postojanju dva modela fenotipske evolucije. Prema klasičnom genetičkom konceptu, polimorfna genetička osnova neke osobine organizma se tokom vremena može naći pod većom sredinskom kontrolom. Ovaj model podrazumeva da su geni predvodnici u fenotipskoj evoluciji i prema njemu su fenotipska stanja prevashodno genetički determinisana (Schwander i Leimar 2011). Nasuprot pomenutom modelu, definisan je i alternativni scenario po kojem su različite fenotipske forme u populaciji primarno sredinski determinisane, a kasnije tokom evolucije postaju genetički kontrolisane.

Prema ovoj koncepciji, geni su pratioci u evolucionim procesima, a plastične promene strukture (morfologije, anatomije, fiziologije, itd.) indukovane sredinskim stimulusima prethode genetičkoj promeni (West-Eberhard 1989, 2003).

Skorašnji razvoj integralnog dela Proširene sinteze (West-Eberhard 1989; Schlichting i Pigliucci 1998; Novoplansky 2002; West-Eberhard 2003; Müller 2007; Pigliucci 2007, 2010; Pigliucci i Müller 2010; Müller i Pigliucci 2011; Fischer i sar. 2014) označen kao "Eko-Evo-Devo", pomogao je u uspostavljanju teorijskih modela koji su se direktno odnosili na razvojni aspekt plastičnosti i korelacione odnose osobina u odgovarajućim sredinama. Zaključeno je da bi savremeni konceptualni okvir u istraživanju fenotipske evolucije morao, pored pitanja stabilnosti osobina, njihove genetičke varijabilnosti i korelacione strukture, da obuhvati i analizu uticaja odgovarajućih sredinskih činioca u svim razvojnim fazama modela koji je predmet empirijske evaluacije.

Sa aspekta razvića, osnovna pretpostavka fenotipske plastičnosti je pluralitet koji se bazira na skupu multivarijantnih trajektorija ontogenije. Stoga su konačni fenotipski oblici rezultat selekcije specifičnih razvojnih puteva koje produkuje jedan genotip kao odgovor na sredinsko variranje. Prema savremenom stanovištu, izbor između alternativnih fenotipova jeste univerzalni princip ontogenije (Coleman i sar. 1994), a koji će od mogućih obrazaca fenotipskog razvića biti odabran iz repertoara jednog genotipa određuju različiti signali iz spoljašnje i unutrašnje sredine organizma (Stearns i sar. 1983).

Fenotipska ekspresija datog genotipa u određenoj sredini će biti posledica unutrašnjih razvojnih procesa koji su direktno povezani sa diferencijalnom genskom ekspresijom, aktivnošću hormona i regulatornim proteinima (West-Eberhard 2003; Griffiths i Gray 2004; Avramov i sar. 2007; Hunt i sar. 2011).

Modularna organizacija razvojnih regulatornih mreža ima važnu ulogu u razvojnom okviru fenotipske plastičnosti i evoluciji odgovora organizma na fluktuirajuće sredinske činioce (Riedl 1977, 1978; Espinosa-Soto i sar. 2004; Li i sar. 2006). Precizna definicija modularnosti bi podrazumevala postojanje polu-autonomnih organizacionih jedinica (geni, proteini, osobine), gde su interakcije unutar samih modula čvršće korelisane međusobno nego između njih. Iz perspektive biologije razvića, modularnost naglašava kako regulacija transkripcije može rezultirati u nezavisnoj ekspresiji različitih setova gena tokom razvića.

U poslednjih nekoliko decenija fokus analize fenomena plastičnosti kod biljaka se takođe usmerava ka njenoj genetičkoj osnovi. Može se reći da je pitanje genetičke osnove fenotipske plastičnosti postalo važan predmet proučavanja molekularne biologije i kvantitativnih genetičkih metoda koje analiziraju molekularne puteve signalne transdukcije u svakom konkretnom tipu plastičnog odgovora (Pigliucci 2005).

Budući da se individua tokom života mora prilagođavati spektru različitih uslova životne sredine, brojni aspekti fenotipa jedinke, kao što su reprodukcija, razviće, korišćenje resursa, itd. "zahtevaju" promene u funkcijama gena. Porast varijabilnosti u ekspresiji gena, način transformacije slučajnih genetičkih varijacija u fenotipske varijacije (Gerhart i Kirschner 2007), redundantnost regulatornih ćelijskih mehanizama, a samim tim i sticanje novih funkcija, obezbeđuju jedinki izuzetno osetljiv mehanizam odgovora što za posledicu može imati povećanje vijabilnosti i brže adaptacije na izmenjene uslove sredine.

Razmatranje uloge i značaja heterozigotnosti, epistaze i regulatornih gena bili su sastavni deo naučnog diskursa o fenotipskoj plastičnosti u poslednjoj deceniji dvadesetog veka (Pigliucci 2001). Proučavanja molekularne osnove fenotipske plastičnosti bazirala su se na analizi diferencijalne regulacije ekspresije članova multigenskih familija i divergenciji nizova nukleotida u sastavu gena koji kodiraju širok spektar biljnih enzima i regulatornih proteina (Smith i Whitelam 1990). Varijabilnost u ekspresiji regulatornih elemenata ima i značajnu ulogu u očuvanju fenotipa od sredinske heterogenosti (Wagner i sar. 1997; Beldade i sar. 2011).

Ograničenja i cena fenotipske plastičnosti

U formiranje plastičnog odgovora su između ostalog uključena i određena ograničenja (DeWitt i sar. 1998; DeWitt i Scheiner 2004; van Kleunen i Fischer 2005; Snell-Rood i sar. 2010; Murren i sar. 2015). U poslednje dve decenije, nastalo je nekoliko modela u kojima je pokušano da se odgovori na pitanje zašto fenotipska plastičnost nije uvek selektivno favorizovana (Padilla i Adolph 1996; van Tienderen 1997; Tufto 2000; Sultan i Spencer 2002; Ernande i Dieckman 2004; Tonsor i sar. 2013). Analizirana su ograničenja koja ne dozvoljavaju nastanak visoko plastičnih generalista sposobnih da zauzmu većinu ekoloških niša poput npr. Haćinsovog demona (Kneitel i Chase 2004).

Sposobnost organizama da plastično odgovori na uslove koji vladaju u prostorno i vremenski heterogenom staništu može biti veoma "skupa" i kao takva može opstati u prirodnim populacijama jedino ako dovodi do povećanja adaptivne vrednosti organizma. Cena plastičnosti bi u osnovi predstavljala smanjenje adaptivne vrednosti plastičnog genotipa u odnosu na fiksirani (kanalisani) ontogenetski put razvića neplastičnog genotipa sa prosečnim fenotipom u datom staništu. S druge strane, limitiranost fenotipske plastičnosti je moguća posledica neefikasnosti senzornih sistema organizma u načinu akvizicije i interpretacije stohastičkih sredinskih signala (Tufto 2000).

Takođe, nedostatak genetičke varijabilnosti (usled male veličine populacije ili genetičkog drifta), intenzivan protok gena i genetičke korelacije, mogu za posledicu imati ograničenje fenotipske evolucije i evolucije plastičnosti (Schlichting i Pigliucci 1998).

Zbog neusaglašenosti empirijskih podataka ne postoji sveobuhvatno važeći teorijski prikaz svih modela cena i limita u adaptivnoj fenotipskoj evoluciji. Jedan od opštih zaključaka odnosio bi se na zavisnost cena i limita fenotipske plastičnosti od konteksta u kojem se ova ograničenja ispoljavaju. Dve su mogućnosti i one govore da je cena plastičnosti izraženija kada su sami plastični odgovori veći i kada su sredinski uslovi stresniji po objekat istraživanja. Merila i saradnici (2004) su u svojim istraživanjima potvrdili postojanje povezanosti između cene plastičnosti i veličine plastičnog odgovora, dok su van Buskirk i Steiner (2009) utvrdili da cena plastičnosti raste sa intenzitetom stresa. Teško je pouzdano razlikovati limite, cene i koristi od plastičnih odgovora iz razloga što su sadržajno zavisni i zbog toga što međusobno interaguju (Auld i sar. 2010), pa na pitanje - koliko su važna i preovlađujuća pomenuta ograničenja, još nije dat konačan odgovor.

Fenotipska varijabilnost

Prema novijim teorijskim razmatranjima, linearni model povezanosti genotipa i fenotipa (koji se bazirao na genetičkoj promeni kao jedinom indikatoru fenotipske varijacije) više nije dovoljan (Davila-Velderrain i Alvarez-Buylla 2014). Pokazalo se da je eksplanatorna moć jednostranog genocentričnog pristupa ograničena u opisivanju načina geneze složenih osobina. I pored sekvenciranja čitavih genoma određenih model organizama, to još uvek nije dovoljno za predviđanje konačnih fenotipskih

manifestacija. Šema linearne uzročnosti predstavljena kroz unidirekcionu tok: gen - protein - osobina ne može objasniti prirodu fenotipske varijabilnosti. Razlog tome leži u činjenici da su svi procesi koji dovode do biološke forme i funkcije u osnovi nelinearni (brzine biohemijskih reakcija, povratni mehanizmi, transportni mehanizmi, brzina puteva signalne transdukcije, procesi rastenja i sl.). Drugim rečima, svi regulatorni procesi su sami po sebi nelinearni i formiraju nelinearnu genotip-fenotip mapu (Pigliucci 2010; Felix 2012). Pomenute mape definišu teorijski moguću distribuciju fenotipskih varijacija koju produkuje određeni set genotipova (Wagner i Altenberg 1996).

Proučavanje fenotipova van uskog konteksta individualnih gena i struktura njihovih proteinskih produkata predstavlja oblast delovanja evolucione sistemske biologije (Soyer 2012). Fokus ove istraživačke oblasti je usmeren ka signalnim, regulatornim i metaboličkim ćelijskim interakcijama, koje se posmatraju kroz nelinearnu dinamičnu mrežu interaktivnih komponenata čija se aproksimacija ne može izvesti na osnovu analize izolovanih pojedinačnih komponenata.

Mrežni sistemi ćelijskih interakcija su podložni evolucionim promenama i na različite načine doprinose evolucionom kursu samog organizma. Tokom razvijanja sistemskog pristupa u evolucionoj biologiji, predloženo je nekoliko modela koji razmatraju ontogenetske izvore fenotipske varijabilnosti i u kojima se dinamični mrežni sistemi ekstrapoliraju na genotip-fenotip mape u kojima bi svaki genotip ili element mrežne strukture bio definisan geometrijom dela tog apstraktnog prostora tzv. faznim portretom koji određuje vezu genotipa sa fenotipom (Jaeger i Crombach 2012; Jaeger i Monk 2014).

Za integrativno razumevanje evolucionih procesa, a samim tim i fenotipske plastičnosti, nedostaje sveobuhvatna sistemska teorija dinamičkih mehanizama koji definišu prirodu fenotipske varijabilnosti.

Načini opisivanja fenotipske plastičnosti - norme reakcije i komponente fenotipske varijanse

Fenotipska plastičnost se može vizuelno predstaviti preko normi reakcija koje su u suštini grafički prikaz vrednosti određene fenotipske osobine u dva ili više sredinska okruženja ili tretmana (Schlichting i Pigliucci 1998; Sarkar 2003). Pojam *norma reakcije* prvi je uveo Volterek (Woltereck 1909) kako bi opisao različita fenotipska

stanja istog genotipa u različitim sredinama. Prema savremenoj definiciji, norma reakcije predstavlja funkciju koja povezuje životne sredine kojima je genotip izložen i adekvatne fenotipove koje može proizvesti u datim sredinama (Schlichting i Pigliucci 1998). Istovremeno, veličina fenotipske promene neke osobine, koja je generisana u različitim sredinama, predstavlja meru plastičnosti te osobine u konkretnim životnim uslovima (Bradshaw 1965). Vrednost sredinske varijable se prikazuje na apcisi (x-osi) dok se odgovarajuća prosečna fenotipska vrednost osobine jednog genotipa predstavlja na ordinati (y-osi). Istovremeno, srednje fenotipske vrednosti svakog od genotipova u dve sredine su povezane linijom. Za interpretaciju fenotipske plastičnosti bitna je analiza odnosa normi reakcija različitih genotipova. Stepennagiba norme reakcije svedoči o postojanju razlike između fenotipskih vrednosti istog genotipa u različitim sredinama i ukazuje na veličinu plastičnosti analizirane osobine. Istovremeno, pravac funkcionalne zavisnosti (pozitivan ili negativan nagib) osobine od sredinskih faktora determiniše obrazac plastičnosti svakog genotipa. U slučaju da su načini odgovora genotipova na različite sredinske uslove identični tj. da su elementi regulacije fenotipskog odgovora isti, norme reakcija različitih genotipova će biti paralelne. Stoga će samo prikazivanje više od jedne norme reakcija omogućiti razumevanje potencijala za evolucione promene fenotipske plastičnosti. Ukoliko norme reakcija nisu paralelne i ukoliko postoji razlika u stepenu plastičnosti tj. nagibu i pravcu funkcionalne zavisnosti, tada se može zaključiti da između genotipova postoje razlike u načinu primanja i obrade sredinskih informacija tj. može se zaključiti da za analiziranu osobinu u grupi genotipova postoji genetička varijabilnost, fenotipska plastičnost i genetička varijabilnost fenotipske plastičnosti. Suštinski, ako u populaciji postoji genetička varijabilnost fenotipske plastičnosti to znači da se funkcije njihovih normi reakcija međusobno ukrštaju ili bi se ukrstile u nekom delu opsega variranja sredinskih faktora (genotipovi na različite načine reaguju na sredinske perturbacije promenom vrednosti osobine). Norma reakcije se odnosi na specifičan oblik odnosa između životne sredine i fenotipa i u praksi, zavisno od nivoa analize, može se meriti kao prosečan odgovor genotipa, ali i populacije ili vrste na promenu sredinskih uslova.

Pored grafičkog prikaza, potrebno je odrediti veličinu fenotipske plastičnosti da bismo mogli da poredimo, kako plastičnost različitih osobina, tako i plastičnost u odnosu na različite sredinske ili eksperimentalne faktore, i da utvrdimo njen evolucionu značaj. Za kvantifikovanje fenotipske plastičnosti postoje brojni parametri. U literaturi je prikazan veći broj, relativno jednostavnih numeričkih metoda koje opisuju

plastičnost: opseg, varijansa i koeficijent varijacije određene osobine između sredina (Schlichting 1986), indeks fenotipske plastičnosti, koeficijent varijacije indeksa fenotipske plastičnosti (Cheplick 1995) itd.

Fenotipska plastičnost predstavlja merljivu varijaciju koja se može izraziti kroz analizu varijanse (Pigliucci 2001). Varijansa fenotipske osobine može biti podeljena na sledeći način:

$$V_p = V_G + V_E + V_{G \times E} + V_{\text{Error}}$$

V_p = Ukupna fenotipska varijansa

V_G = Genetička varijansa (komponenta varijanse uzrokovana razlikama između genotipova nezavisno od sredinskog variranja)

V_E = Sredinska varijansa (komponenta fenotipske varijanse uslovljena efektom sredinskih razlika na genotip)

$V_{G \times E}$ = Interakcija genotipa i sredine (interakciona komponenta varijanse, što podrazumeva različite plastične odgovore genotipova na promenu sredinskih uslova)

V_{Error} = Reidualna varijansa (uključuje eksperimentalnu grešku, mikrosredinski uzrokovanu fenotipsku varijabilnost i sve ostalo što se ne može pripisati glavnom ili interakcionom efektu)

Ekspresija genetičke varijanse (predstavlja meru prosečnog rastojanja normi reakcija između genotipova) je često podeljena na više komponenti, zavisno od tipa eksperimentalnog dizajna (Debat i David 2001; Piersma i Drent 2003). Eksperimentalni dizajni koji sadrže neku formu genetičke strukture npr. klonalni genotipovi, braća i sestre (engl. *full-sibs*) ili polubraća i polusestre (engl. *halfsibs*), populacije itd. zajedno sa sredinskim tretmanima predstavljaju glavno sredstvo za analizu fenotipske plastičnosti. Ukoliko se norme reakcija ne preklapaju u bilo kojoj sredini ili eksperimentalnom tretmanu, u analizi varijanse će se dobiti značajna V_G komponenta. Ipak, za analizu fenotipske plastičnosti nisu uvek potrebne genetički kohezivne grupe.

Tako je za robusnu procenu plastičnosti dovoljna jednostavna eksperimentalna postavka koja se sastoji od nekoliko individua iste vrste koje su po principu slučajnosti raspoređene u različitim sredinama ili tretmanima. Kako su u tom slučaju komponente V_G i $V_{G \times E}$ nepoznate, ukupna fenotipska varijansa može biti predstavljena kroz sredinsku varijansu V_E koja će biti statistički značajna kada neki genotipovi ispoljavaju različite fenotipove u različitim sredinama.

Interakciona komponenta varijanse $V_{G \times E}$, ukazuje na stepen značajnosti genetičke varijabilnosti plastičnosti. Početni korak u analizi genetičke varijabilnosti fenotipske plastičnosti je šematsko prikazivanje promene prosečne fenotipske vrednosti osobine duž sredinskog gradijenta kod različitih genotipova. Potencijal za evolucione promene fenotipske plastičnosti (u modelu norme reakcije genotipova) za neku fenotipsku karakteristiku prepoznaje se, između ostalog, kroz razlike u pravcu funkcionalne zavisnosti normi reakcija dva ili više genotipova. Značaj koji bi genetička varijabilnost fenotipske plastičnosti, merena preko interakcije $G \times E$, mogla imati u evolucionom kontekstu, među prvima je prepoznao Bredšo (Bradshaw 1965).

Polazna tačka kvantitativnih studija genetičke varijabilnosti je "*common garden*" eksperiment u kojem se varijeteti, klonovi ili genotipovi odabranog model sistema izlažu različitim sredinskim uslovima. Interakcija između genotipa i sredine tj. sposobnost genotipova da plastično odgovore (promene fenotip) na promenu uslova životne sredine, će se u tom slučaju detektovati ili kroz dodatno otkrivanje akumulirane skrivene varijabilnosti (tzv. konvergencija plastičnosti) ili kroz promene ranga genotipova u ispoljenim vrednostima fenotipske karakteristike (Des Marais 2013). Promene relativnog ranga genotipova u određenom opsegu sredinskih uslova, sugeriše da se genotipovi razlikuju u načinu primanja i obrade sredinskih informacija što se često interpretira aditivnim efektima.

U kvantitativnoj genetici efekti prirodne selekcije zavise od veličine takozvane aditivne komponente genetičke varijanse tj. od zbira proizvoda učestalosti genskih alela i kvadrata razlika genskih vrednosti svih gena koji kontrolišu datu osobinu (Lynch i Walsh 1998). Aditivni efekti, koji menjaju varijabilnost dostupnu delovanju prirodne selekcije (samim tim dostupnu za promene srednje vrednosti fenotipa kroz generacije), se prema obrascima mapiranja lokusa kvantitativnih osobina (QTL) dele u tri kategorije: antagonistička plejotropija, diferencijalna osetljivost i uslovna neutralnost (Des Marais 2013).

Antagonistička plejotropija je primer genetičkog uzajamnog ograničenja (engl. *trade off*) u kojem se aditivni efekti alela razlikuju između sredina, tako da u jednoj sredini doprinose povećanju dok u drugoj utiču na smanjenje fenotipske vrednosti osobine. Diferencijalna osetljivost je rezultat promena u veličini aditivnih efekata gena tj. diferencijalna osetljivost ukazuje da je fenotipski efekat gena sredinski zavisna. Uslovna neutralnost je krajnji slučaj diferencijalne osetljivosti u kojem se fenotipski efekat alela javlja isključivo u jednoj sredini dok je u drugoj odsutan. Mogući primer navedenog aditivnog efekta bi se odnosio na gen čija je ekspresija regulisana sredinski specifičnim promotorom (regulatornim elementom samog gena) do čije transkripcije dolazi isključivo u uslovima, na primer, visokog intenziteta svetlosti (Des Marais 2013).

Od gotovo 700 studija mapiranja hromozomskih regiona koji doprinose ekspresiji kompleksnih osobina biljaka, tek nekoliko procenata njih je uključivalo eksperimentalno manipulisanje abiotičkim sredinskim varijablama (Des Marais 2013). Na ovom suženom izboru studija QTL i studija molekularnih analiza transkriptoma (tipa gena i intenziteta njihove transkripcije), identifikovano je da u ukupnom stepenu kovarijanse između polimorfnih molekularnih markera i fenotipske osobine, 60% asocijacija pokazuju tip interakcije $G \times E$ u čijoj osnovi leži antagonistička plejotropija ili sredinski specifična uslovna neutralnost. U odnosu na genetičku strukturu najveći stepen plastičnosti su pokazale one fenotipske osobine čijoj ekspresiji doprinose antagonistički plejotropni efekti, dok je najmanji stepen plastičnosti vezan za one osobine na čije ispoljavanje utiču sredinski zavisni aditivni efekti gena (diferencijalna osetljivost) (Des Marais 2013).

Brojna su razmatranja normi reakcija i načina njihovih procena (Schlichting i Pigliucci 1998). Prvo, norme reakcija mogu da budu kvantifikovane kako za bilo koji broj sredinskih uslova tako i za kontinuirane sredinske varijable (iako su teorijski koncepti predviđeni za dva različita seta sredinskih uslova). Drugo, norme reakcija mogu da imaju bilo koji oblik iako se tipično predstavljaju linearnom funkcijom. Treće, norme reakcija mogu da odlikavaju ustaljene fenotipske obrasce koji obuhvataju fiziološke i morfološke karakteristike ili komponente životne istorije ili različite pokazatelje fitnesa. Istovremeno, fenotipski odgovori (norme reakcija) mogu da budu procenjeni za one varijable koje su vezane za ekspresiju gena (Swindell i sar. 2007; McCairns i Bernatchez 2010) ili proteina (Tomanek 2008; Martinez-Fernandez i sar. 2010). Četvrto, izgledno je da su norme reakcija indukovane određenom sredinskom varijablom takođe zavisne i od nivoa drugih sredinskih promenljivih ($G \times E$ postaje $G \times$

E × E), to jest uvodi se treća dimenzija u prikazu normi reakcija. Treća dimenzija postoji i kod prikaza takozvanih ontogenetskih normi reakcija koje uz sredinski odgovor uključuju i razvojnu komponentu. U nekim slučajevima je moguće istraživati određene gene ili genske regione koji leže u osnovi različitih aspekata plastičnosti (npr. proteini toplotnog stresa i obrasci DNK metilacije) (Gutteling i sar. 2007).

Složenost fenomena plastičnosti podrazumeva različite interpretacije njenog uticaja na kvantitativnu evoluciju fenotipske osobine. Prema modelu norme reakcije implicirano je postojanje gena za fenotipsku plastičnost, čija bi funkcija bila sadržana u sredinski zavisnoj kontroli ekspresije strukturnih gena (Schlichting i Pigliucci 1993). U ovom pristupu, oblik i opseg sredinski uzrokovanih fenotipskih odgovora (norma reakcije) bili bi objekat selekcije i predstavljali bi adaptaciju koja se razvila pod delovanjem prirodne selekcije. Drugim rečima, prirodna selekcija bi favorizovala onu regulatornu kontrolu fenotipske plastičnosti koja može stvoriti optimalan fenotip u većini kombinacija sredinskih okolnosti kojima je genotip izložen tokom razvića u datoj populaciji. Prema tome, nezavisno od evolucione promene srednje vrednosti osobine, objekat selekcije bi bila varijabilnost gena koji su uključeni u mrežu regulatornih interakcija. Na ovaj način posmatrana norma reakcije je osobina genotipa i poput ostalih osobina će moći da evoluiraju zbog delovanja direkcione selekcije na aditivnu genetičku varijabilnost za plastičnost (Doughty i Reznick 2004). U radovima više autora pokazano je da se norme reakcija menjaju pod delovanjem prirodne selekcije (Hairston i sar. 2001; Scheiner 2002; Bradshaw i Holzapfel 2006; Parsons i Robinson 2006) i veštačke selekcije (Scheiner 2002, Suzuki i Nijhout 2006), pokazujući da plastičnost može evoluirati.

Postoji i drugo viđenje koje podrazumeva da plastičnost i osobina zajednički evoluiraju i da se plastičnost može izraziti i preko korelacije iste osobine u dva ili više tretmana. Tako bi prilikom objašnjenja promena fenotipskih vrednosti neke osobine u različitim životnim sredinama ili u različitim eksperimentalnim tretmanima bilo suvišno pozivanje na postojanje posebnih gena za fenotipsku plastičnost. Stoga je fenotipska plastičnost u ovom modelu (model "stanja karakteristike") (Via i Lande 1985; Via 1993), predstavljena kao posledica diferencijalne "alelske osetljivosti" tj. kao posledica različite ekspresije istih gena u različitim životnim sredinama. U navedenom prikazu evolucije fenotipske plastičnosti, ekspresija iste osobine u dve ili više sredina smatra se različitim osobinama koje su genetičke korelisane. U meri u kojoj su aleli ispoljeni u

dve različite sredine zajednički za oba tipa sredinskih uslova, evolucija fenotipa će zavisiti od korelativnih odgovora na selekciju u oba staništa.

Uticaj sredinske varijabilnosti na heritabilnost i korelacije

Kako prostorna i vremenska heterogenost sredine utiče na veličinu genetičke varijanse i kovarijanse (Charmantier i Garant 2005), tako je i udeo variranja osobine koji se pripisuje nasleđenim razlikama između jedinki takođe sredinski determinisan. U analizi kvantitativnih osobina, osnovno pitanje je da li je i u kom stepenu uočena fenotipska varijabilnost pod uticajem gena. Ovaj uticaj, u kontrolisanim uslovima gajenja i ukrštanja, opisujemo heritabilnošću osobine koja procenjuje udeo genetičke varijanse u ukupnoj fenotipskoj varijansi. Heritabilnost se odnosi samo na određenu grupu jedinki u određenim sredinskim uslovima te je moguće dobiti razlike u heritabilnosti iste fenotipske karakteristike kako između različitih populacija iste vrste tako i između jedinki iste populacije u različitim periodima vremena ili različitim staništima (Falconer 1981; Visscher i sar. 2008). Na osnovu heritabilnosti se može proceniti koliki je očekivan odgovor na selekciju, tj. kolika je brzina promene učestalosti genotipova i fenotipova između generacija (Falconer 1981; Lande i Arnold 1983).

Postojanje genetičke varijanse je neophodan preduslov za delovanje selekcije, tj. za evoluciju osobine, ali nije jedini faktor koji određuje intenzitet i pravac evolucione promene. Korelacije između osobina su takođe jedan od faktora koji može značajno da utiče na evolucione trajektorije poligenih osobina (Roff 2012). Kako se u novom ili promenjenom sredinskom kontekstu organizmi suočavaju sa koordinisanim adaptivnim promenama mnogih fenotipskih osobina (Fischer i sar. 2016), tako se predviđanja evolucionog potencijala korelacione strukture osobina zasnivaju na pretpostavci da su korelacije stabilne kroz prostor i vreme (Lynch i Walsh 1998).

Međutim, podaci iz novijih eksperimentalnih istraživanja ukazuju da postoje odstupanja (Sgro i Hoffmann 2004; Dingemanse i sar. 2012; Handelsman i sar. 2014). Naime, matrice genetičkih i fenotipskih varijansi-kovarijansi se mogu razlikovati u zavisnosti od sredinskih uslova (fenotipska plastičnost) i uprkos dugom interesovanju za ulogu fenotipske plastičnosti u evolucionim procesima (Pigliucci 1996; West-Eberhard 2003; Ghalambor i sar. 2007) svega nekoliko studija u obzir je uzelo način na koji

plastičnost u odnosima između osobina utiče na evolucione putanje (Spitze i Sadler 1996; Sgro i Hoffmann 2004).

Korelacija određuje u kojoj meri fenotipske ekspresije različitih osobina imaju istu genetičku osnovu, uslovljenu ili plejotropnim efektima gena ili gametskim disekvilibriranjem alela različitih genskih lokusa (vezano nasleđivanje gena). Visoka genetička korelacija (+1) govori da isti aleli ili grupa alela jednako doprinose fenotipskim vrednostima različitih osobina. Suprotno tome, ako genetičke korelacije imaju vrednost između +1 i -1 onda je ekspresija osobina određena delimično različitim alelima ili istim alelima sa različitim delovanjem na date osobine.

Veliki broj eksperimentalnih dokaza da je evolucija fenotipa zavisna od korelacija između osobina su pomerili fokus istraživanja sa nivoa plastičnih promena pojedinačnih osobina na korelacionu strukturu plastičnosti koja definiše multivarijantne evolucione trajektorije (Schlichting 1986; Pigliucci i sar. 1995; Avramov i sar. 2007; Loranger i Shipley 2010; Gianoli i Valladares 2012).

Promena korelacione strukture osobina biljaka uzrokovana promenom sredinskih uslova je potvrđena kod velikog broja vrsta (Schlichting 1989; Tucić i sar. 1990; Hebert i sar. 1994; Donohue i sar. 2000; Stinchcombe 2002; Sgro i Hoffmann 2004; Gratani 2014), a takođe se može značajno menjati tokom raznih faza razvića (Cheplick 1995; Avramov 2008). Postojanje složenog odnosa razvića i varijabilne sredine u formiranju korelacija značajno utiče na formiranje kompleksnog fenotipa u kasnijim fazama razvića. Jačina korelacija između parova osobina može biti zavisna takođe i od veličine uzorka (Stearns i sar. 1991), kao i od promene u učestalostima gena (Falconer 1981).

1.2. Fenotipska plastičnost kod biljaka

Biljke su sesilni modularni organizmi (ukoliko se u obzir ne uzima pasivno prenošenje propagula tokom procesa reprodukcije) koji su veoma osetljivi na uslove koji vladaju u heterogenoj životnoj sredini. U interakciji sa životnom sredinom kod biljaka se javljaju mnogobrojne promene na fiziološkom, morfološkom i ostalim nivoima organizacije. Često se pretpostavlja da je ispoljena fenotipska plastičnost adaptivnog karaktera. Ipak, specifična morfološka i fiziološka stanja biljaka ne moraju nužno predstavljati adaptivni odgovor genotipova, već se mogu, na primer, javiti kao

rezultat pasivnog smanjenja rasta nastalog usled limitiranih resursa (Dorn i sar. 2000; van Kleunen i sar. 2000). Zbog toga je važno pored kvantifikacije plastičnosti uraditi procenu njene adaptivne vrednosti, što se postiže kroz eksperimentalne postavke u kojima se indukuje plastičan odgovor i istovremeno se prate promene u komponentama fitnesa određenog model organizma (Hendry 2015).

Fenotipska plastičnost će biti favorizovana u slučaju kada rezultira višom adaptivnom vrednošću (fitnesom) genotipa u odnosu na fiksiranu strategiju u svim sredinama (Berrigan i Scheiner 2003). Prema različitim tumačenjima, postoje brojni faktori koji favorizuju ili ograničavaju evoluciju plastičnosti, ili daju prednost jednom obliku plastičnosti u odnosu na drugi (De Jong i Behera 2002; Scheiner 2002; Sultan i Spencer 2002; Berrigan i Scheiner 2003; De Jong 2005; Gabriel 2005; Gabriel i sar. 2005; van Kleunen i Fischer 2005; Garland i Kelly 2006). Adaptivni aspekt fenotipske plastičnosti u ekološkoj dinamici i evoluciji populacija biljaka je potvrđen kod manjeg broja karakteristika čije plastične promene utiču na promenu adaptivne vrednosti organizma tj. utiču na verovatnoću preživljavanja i reprodukcije genotipova izloženih izmenjenim uslovima životne sredine (Tucić i sar. 1998; van Kleunen i Fisher 2005; Avramov i sar. 2007).

Heterofilija je često navođen primer adaptivne fenotipske plastičnosti, koju nalazimo kod biljaka koje su izložene različitim kombinacijama sredinskih uslova, pre svega različitom stepenu potopljenosti listova (van Kleunen i Fisher 2005). Anatomske i morfološke promene na nivou listova su kod nekih vrsta roda *Ranunculus* i genetički uslovljene (Van Kleunen i sar. 2000). Adaptivni značaj plastičnosti je potvrđen i u slučaju indukovane rezistencije na prisustvo herbivora i patogena (Karban i sar. 1999). Za fenotipsku varijabilnost u morfologiji korena, uslovljenu koncentracijama nutrijenata u zemljištu, za sada se samo pretpostavlja da ima adaptivnu osnovu (Hodge 2004).

Na osnovu istraživanja (Roff 1992; Chazdon i Kaufmann 1993; Lortie i Aarssen 1996; Oguchi i sar. 2005), došlo se do hipoteze o adaptivnoj fenotipskoj plastičnosti koja predviđa veću plastičnost genotipova u populacijama i vrstama koje naseljavaju prostorno i vremenski heterogenija staništa. Tako je analiza funkcionalno-adekvatne promene fenotipa kao odgovor na različite svetlosne uslove pokazala da je prosečna veličina fenotipske plastičnosti genotipova *Iris pumila* iz zasenčenih staništa veća u odnosu na genotipove iz populacije koje naseljavaju otvorena staništa u kojima su izloženi punom ambijentalnom zračenju (Avramov i sar. 2007). Razlike u pomenutim nivoima plastičnosti jesu rezultat različitih selektivnih pritisaka kojima su bile izložene

populacije u svojim prirodnim staništima. U otvorenim staništima, svetlosni uslovi su homogeniji u odnosu na prizemni sprat različitih šumskih sastojina, te se očekuje da ovakva sredina favorizuje genetičku diferencijaciju u odnosu na plastičnost (Martinez-Ferri i sar. 2001; Bell i Galloway 2007, 2008). U šumi crnog i belog bora, zasenčenom staništu, postoji značajna vremenska i prostorna heterogenost sunčevog zračenja koja je, preko razlika u selektivnim pritiscima na vrednost osobina i njihovu plastičnost, dovela do značajne diferencijacije ovih populacija u odnosu na populacije sa otvorenih staništa. Postoje i druge studije koje govore o sličnoj diferencijaciji biljaka poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa (Dudley i Schmitt 1996; Donohue i sar. 2000; Von Wettberg i Schmitt 2005; Hovenden i Vander Schoor 2006).

Kako bi fenotipska plastičnost imala efekta, organizmi često koriste indirektno signale u cilju preciznog predviđanja sredinskih promena koje utiču na različite komponente fitnesa (Tufto 2000; Lande 2009). Na primer, vegetacijske sezone kod biljaka su određene predvidljivim nizovima promena sredinskih varijabli poput fotoperioda (određuje kapacitet biljaka da "mere vreme", tj. da razlikuju svetlo od tame) ili temperature (definiše vremenski okvir, na primer, početka cvetanja). Mogućnost "anticipiranja" obrazaca sredinskog variranja pruža mogućnost organizmima da kroz različite fenotipske manifestacije odgovore na očekivane sredinske uslove (Wennersten i Forsman 2012; Snell-Rood 2013).

Adaptivni efekti plastičnosti su veoma zavisni od pouzdanosti sredinskih signala (engl. *cue reliability*). Tako na primer, verovatnoća izumiranja je veća u slučaju visokih nivoa sredinske stohastičnosti i niskih nivoa pouzdanosti sredinskih informacija, dok rizik od ekstinkcije naglo pada u plastičnim populacijama sa povećanjem pouzdanosti signala koji dolaze iz neposrednog okruženja. Drugim rečima, pokazalo se da su efekti sredinske stohastičnosti na populacionu dinamiku regulisani amortizujućim potencijalom fenotipske plastičnosti, koji na osnovu postojanja pouzdanih sredinskih signala omogućava usklađivanje fenotipova sa uslovima sredine u kojima se ispoljavaju (Reed i sar. 2010; Tarasjev 2015).

Često sveukupan adaptivni značaj fenotipske plastičnosti ostaje neodređen. Razlog leži u tome što se većina studija o adaptivnoj prirodi fenotipske plastičnosti sprovodi u homogenim i kontrolisanim eksperimentalnim uslovima (engl. *common garden*) koji ne obuhvataju sve selekzione pritiske.

Veliki broj istraživanja upućuje na zaključak da su promene u strukturnim i funkcionalnim svojstvima biljaka posledica izlaganja određenim stresnim suboptimalnim uslovima (Badyaev 2005; Valladares i sar. 2007; Matesanz i sar. 2010). Postojanje fenotipske varijabilnosti različitih osobina omogućava biljkama adaptaciju na heterogene uslove u novim sredinama čak i kada su uslovi sredine suboptimalni (Ghalambor i sar. 2007).

Zbog konceptijski različitih pristupa, ne postoji jedinstvena definicija stresa. Stres je bio posmatran kao nespecifičan odgovor organizma na bilo koju vrstu spoljašnjeg poremećaja (Selye 1973). Istovremeno je među biljnim fiziolozima i ekolozima bila prihvaćena definicija po kojoj se stres poistovećivao sa svakim sredinskim pritiskom na organizam, koji može biti potpuno reverzibilan, delimično reverzibilan ili trajan (Levitt 1972). Drugi autori (Lichtenthaler 1996) su stres opisivali kao bilo koji štetni uticaj na metabolizam i rast biljaka.

U evolucionom kontekstu, stres se definiše kao smanjenje adaptivne vrednosti organizma u stresnim sredinskim uslovima, pa uključuje i sredinsku i biološku komponentu (Bijlsma i Loeschcke 2005). U najvećem broju evoluciono-ekoloških istraživanja, fluktuacije sredinskih uslova se smatraju stresnim faktorima. U slučaju poremećaja u spoljašnjoj sredini nužno je razmotriti različite nivoe odgovora biljaka. Odgovor čitavog sistema na sredinska ograničenja zavisio bi od načina na koji bi različiti nivoi organizacije odgovorili na sredinske promene. Na primer, periferni podsistemi (koji su u kontaktu sa spoljašnjom sredinom) bi ublažili sredinske poremećaje i mogli bi da umanje uticaj na ceo sistem (Ahl i Allen 1996). Stoga objašnjenje promena fenotipskih vrednosti neke osobine u heterogenoj životnoj sredini zahteva analizu na različitim nivoima biološke hijerarhije (organizacije) - od molekularne regulacije individualnog razvića do fenotipske varijabilnosti i varijabilnosti u adaptivnim vrednostima organizama na nivou populacije. Posledice plastičnosti na populacijskom nivou su samo naizgled odvojene od ćelijske dinamike tj. regulacije genetičkih mehanizama koji leže u osnovi razvića fenotipa. Postoji nesumnjiva veza između nivoa fenotipske plastičnosti i genetičke varijabilnosti jedinki ili populacija.

Ekološki bitni razvojni odgovori biljaka na varijabilne uslove sredine uključuju prilagođavanja u svim aspektima njihovog fenotipa: morfologiji, anatomiji, fiziologiji i fenologiji kako vegetativnih tako i reproduktivnih organa (Halliday i sar. 1994; Tarasjev

1997; Valladares i Pearcy 1998; Poorter 2001; Mattson i Erwin 2005; Avramov i sar. 2007; Tarasjev i sar. 2009). Ovi različiti odgovori mogu da dovedu do povećanja njihovog individualnog uspeha (Bradshaw 1965; Schlichting 1986; Antonovicsi sar. 1987; Sultan 1987; Bell i Lechowicz 1991; Pigliucci 2001). Uzimajući u obzir različite komponente fenotipa biljaka, najmanji stepen plastičnosti su pokazale fenološke osobine, dok je klasa osobina vezana za akumulaciju nutritijenata demonstrirala najveći stepen plastičnosti (Des Marais i sar. 2013).

Pomenute plastične promene mogu biti indukovane različitim klimatskim, edafskim, hidrološkim i biotičkim uslovima (Wullschleger i sar, 2009; Heil 2010). Varijacije u intenzitetu i kvalitetu svetlosti su verovatno najčešće prepoznat faktor koji dovodi do plastičnih promena kod biljaka (Valladares i sar. 2000; Gratani 2014; Scoffoni 2015). Svetlost je ograničavajući faktor u fotosintezi i ima značajne efekte na razviće i izgled biljaka i stoga značajno utiče na njihovu adaptivnu vrednost (Schmitt i Wulff 1993). Takođe, kao uslov i resurs sredine, svetlost, pored vode, ima bitan uticaj na realizaciju oblika biljke i adekvatnu morfološku diferencijaciju biljnih organa, u čemu se ogleda njeno formativno delovanje. Fotomorfogenetske promene tokom rastenja i razvića biljaka mogu biti izazvane svetlošću sasvim slabog intenziteta. To je izuzetno važno za biljke koje ostaju u vegetacijskoj senci u svojim prirodnim staništima. Prema tome, količina dostupne svetlosne energije predstavlja ograničavajući faktor za stopu fotosinteze i rast biljaka.

Kod velikog broja vrsta potvrđena je diferencijacija između populacija sa otvorenih i zasenčenih svetlosnih staništa (Dudley i Schmitt 1996; Cheplick 2005; de Casas i sar. 2011; Cheplick 2015). Ova dva tipa staništa se razlikuju kako po količini biljkama dostupne svetlosti tako i po kvalitetu, tj. sadržaju određenih talasnih dužina. Za životne procese biljaka najveći značaj ima kratkotalasna radijacija koja se može podeliti na ultraljubičasto zračenje $\lambda = 300-390$ nm (9%), vidljivi deo spektra $\lambda = 390-760$ nm (40%) i blisku infracrvenu radijaciju $\lambda = 760-1100$ nm (51%). Frakcija ukupne solarne radijacije koja leži u opsegu između 390 i 710 nm odnosi se na fotosintetički aktivnu radijaciju (PAR). U ovom intervalu talasnih dužina apsorbuje se 70-90%, reflektuje 5-12% dok se propušta 5-8% svetlosti (McCree 1981).

Različiti aspekti svetlosti (količina, spektralni kvalitet, ugao pod kojim dolazi, dužina dana) registruju se specijalizovanim receptorima, pre svega različitim pigmentima (Ballare 1999; Lin 2000; Morelli i Ruberti 2002) i indukuju promene fenotipa biljaka koje se najčešće mogu smatrati adaptivnim (Smith i Whitelam 1997).

Na taj način, oni postaju fotohemijski aktivna jedinjenja sa specifičnim apsorpcionim spektrom i značajnom ulogom u fotobiološkim reakcijama. Modifikacija procesa fotosinteze, kao izvora energije i ugljenika za biljku, se može smatrati senzorom sredinskog stresa i predstavlja složeni proces koji uključuje brojna funkcionalna svojstva lista (Lichtenthaler i sar. 2007). Različiti intenziteti svetlosti dovode do ćelijskog energetskeg disbalansa što se manifestuje u promenama reakcija koje se odvijaju na tilakoidnim membranama hloroplasta. Uticaj stresa na proces fotosinteze se detektuje promenama u strukturnoj organizaciji, fotohemijskim reakcijama i fiksaciji ugljen dioksida (Allakhverdiev i sar. 2008; Lawlor 2009; Li i sar. 2009).

U suboptimalnim svetlosnim uslovima, plastične promene se javljaju na svim nadzemnim delovima biljaka i uključuju kako modifikacije u anatomiji, morfologiji i fiziologiji, tako i promene u osobinama cvetanja i plodonošenja (ubrzano cvetanje, smanjenje produkcije semena, promene u razvitku ploda, značajno smanjenje klijavosti semena, itd.) (Smith i Whitelam 1997).

Veličina i pravac plastičnog odgovora, kao i tip osobina različitih delova biljaka, koji su rezultat izloženosti različitim svetlosnim uslovima mogu se značajno razlikovati između vrsta (Sultan 2003; Gratani 2014) ili konspecijskih populacija sa različitom sredinskom distribucijom (Pemac i Tucić 1998), što može da rezultira različitim obrascima adaptacija. Zbog toga je važno odrediti koja je komponenta fenotipa najznačajnija za plastično prilagođavanje u specifičnim ambijentalnim-svetlosnim uslovima date vrste (Gianoli i Valladares 2012; Ballare 2014).

Primer temeljno opisanog i funkcionalno značajnog modela morfološke, anatomske i fiziološke adaptacije biljaka na sredinsko variranje je model izbegavanja vegetacijske senke (engl. *shade avoidance syndrome*) koji je posredovan aktivošću više grupa fotoreceptora (Smith i Whitelam 1997; Smith 2000). Fiziološki odgovor biljaka na prirodno nametnutu vegetacijsku senku iniciran je odnosom količine svetlosti različitih delova spektra, pre svega crvene i tamnocrvene koji će dalje pokrenuti čitavu kaskadu transdukcije signala, odnosno podrazumevaće uključivanje ili isključivanje različitih grupa gena, menjanje struktura i funkcija različitih proteina, ćelijskih funkcija, itd. (Murase i sar. 2008; Sultan 2010).

S obzirom da su količina i kvalitet dostupne svetlosne energije ograničavajući faktori za stopu fotosinteze i rast biljaka, tako će se, u subotimalnim svetlosnim uslovima, plastične promene ispoljavati najsnažnije na nivou listova kao najvažnijih fotosintetičkih organa. Reč je o modifikacijama u morfo-anatomskim strukturama i

fiziologiji koje dovode do formiranja tzv. "listova senke" (Lichtenthaler 1996; Ruberti 2012; Ciolfi i sar. 2013). Listovi senke su očekivani adaptivni odgovor biljaka na smanjenje intenziteta svetlosti i (ili) promenu kvaliteta svetlosti u lokalnom staništu, a podrazumevaju povećanu alokaciju biomase u listove kao organe koji "hvataju" svetlosnu energiju (Evans 1972; Wild i Wolf 1980; Sultan i Bazzaz 1993; Nicotra i sar. 1997; Tarasjev 1997; Tucić i sar. 1998; Oguchi i sar. 2003; Tarasjev i sar. 2009), kao i odgovarajuće anatomske i fiziološke promene listova (debljina lista, gustina stoma, količina sklerenhima i broj provodnih snopića, itd.) koje povećavaju efikasnost u apsorpciji svetlosne energije (Björkman 1980; Avramov 2008).

Kod ovog tipa plastičnog odgovora moguće je uočiti istovremeno i adaptivnu i neadaptivnu plastičnost (Sultan 1995). Adaptivna fenotipska plastičnost je nesumnjivo uočljiva kod izduživanja stabla u uslovima vegetacijske senke. Međutim, u kompeticiji za pristup svetlosti, navedeni plastični odgovor može istovremeno biti i pasivno smanjen usled ograničenih resursa (van Kleunen i Fischer 2005). U istovetnim sredinskim okolnostima, smanjenje stope fotosinteze je izvesno plastičan odgovor, ali kako se u uslovima bez dovoljno svetla stvara manje biomase nego na punoj svetlosti, nije izgledno da će tako smanjena stopa fotosinteze povećati verovatnoću preživljavanja i reprodukcije biljaka (Sultan 2000). Tako su rezultati eksperimenta koji je uključivao praćenje niza fenotipskih odgovora (osobine vezane za proces fotosinteze i osobine vezane za nadzemne organe – specifična površina lista (SPL) i provodljivost stoma, kod dve višegodišnje zeljaste biljke - *Lobelia cardinalis* i *Lobelia siphilitica*) na promenu vlažnosti staništa, pokazali da postoje visoko varijabilni nivoi plastičnosti za različite osobine koji su se kretali u rasponu od adaptivnih preko neutralnih do maladaptivnih (Caruso i sar. 2006).

Neke osobine, kao što su, na primer, gustina stoma, specifična površina lista, koncentracije hlorofila i drugih biljnih pigmenata, značajno doprinose fotosintetičkom kapacitetu lista i smatraju se važnim determinantama fenotipske selekcije (Gratani 2014). I pored nesumnjivog značaja, trend promena navedenih osobina u heterogenim svetlosnim uslovima se značajno razlikuje u istraživanjima većeg broja autora (Niinemets 1997; Murchie i Horton 1997; Krause i sar. 2001; Hanba i sar. 2002; Baltzer i Thomas 2005; Matsubara i sar. 2008; Matsubara i sar. 2009).

Fenološki obrasci različitih vrsta biljaka u uslovima promenjenog intenziteta i kvaliteta svetlosti takođe nisu jednobrazni. Na primer, promena intenziteta ili odnosa crvene i tamnocrvene svetlosti u različitim eksperimentima ima različit uticaj na početak

cvetanja (Ahmed i sar. 1993; Halliday i sar. 1994; Steinger i sar. 2003; Cai 2011; Brownsey i sar. 2014) .

Rezultati analiza promena određenih komponenata reproduktivnog ishoda (npr. prosečna masa semena), kao odgovor na promenjene svetlosne uslove, takođe se značajno razlikuju od eksperimenta do eksperimenta (Brock i sar. 2005; Avramov 2008).

Eksperimentalni pristup u analizi varijabilnosti osobina Iris variegata

Prema Mazeru i LeBunu (Mazer i LeBuhn 1999), postoji nekoliko eksperimentalnih pristupa ili postavki za određivanje genetičke diferencijacije na nivou populacija biljaka. Kako bi se utvrdili statistički značajni nivoi genetičke varijabilnosti neophodno je da u početnom modelu objekti istraživanja budu izloženi što homogenijim uslovima koji se po pravilu definišu u "zajedničkoj bašti" (engl. *common garden*). Ono što je u osnovi zajedničko za većinu eksperimentalnih pristupa jeste mogućnost provere diferencijacije između bilo kojih genetički udaljenih grupa na način koji podrazumeva da su pomenute grupe izložene srazmerno homogenom eksperimentalnom okruženju. Kvantifikovanje genetičke varijabilnosti podrazumeva takav eksperimentalni dizajn u kome se genetički različite (srodne) grupe, npr. klonalni genotipovi, inbred linije, braća i sestre (engl. *full-sibs*) ili polubraća i polusestre (engl. *halfsibs*), populacije, ekotipovi, varijeteti, sorte, podvrste ili hibridi gaje u istim tretmanima.

Eksperimentalni dizajn bi podrazumevao da se kao izvorni ili početni materijal za rast u homogenim sredinskim tretmanima koriste semena, juvenilne ili adultne biljke iz gore navedenih grupa. Propozicije takvog modela bi zahtevale odsustvo eksperimentalne manipulacije sredinskih činilaca koji bi mogli biti selektivno odgovorni za genetičke razlike. Samo u tom slučaju, svi zabeleženi koeficijenti varijacije kvantitativnih osobina bi bili rezultat (dokaz) varijabilnosti između genotipova, populacija ili drugih (genetički) kohezivnih eksperimentalnih jedinica koje bi pokazivale genetičku diferencijaciju. Ovaj tip eksperimenta važan je za preliminarno izdvajanje mogućih nivoa varijacija na intra- ili interpopulacionom nivou. Interpretacijom tih podataka bilo bi moguće potpunije sagledavanje recentne evolucione istorije populacija kao i potencijala za buduće evolucione promene (Mazer i LeBuhn 1999; Conner i Hartl 2004). Pored toga što na jednostavan način otkriva genetičku diferencijaciju između divergentnih grupa, "*common garden*" model eksperimenta se

koristi i za detekciju lokalnih adaptacija (Rutter i Fenster 2007; Climent i sar. 2008) poredeći razlike u ostvarenom fitnessu između populacija poreklom iz prirodnih staništa i iz eksperimentalnih postavki.

Jedna od pogodnih vrsta za ovakva istraživanja je *Iris pumila*. Ova srodna vrsta (naseljava slična staništa sa donekle različitim ekološkim uslovima u odnosu na *Iris variegata*) se pokazala kao dobar model sistem u različitim genetičkim, ekološkim i evolucionim studijama (Tucić i sar. 1998; Avramov i sar. 2007; Tarasjev i sar. 2012). Genotipovi *Iris pumila* pokazuju značajnu varijabilnost u odgovoru na varijacije u svetlosnim uslovima. Za razliku od pomenute kongenerične vrste koja se javlja uglavnom na otvorenim staništima, a manje u svetlim šumama belog i crnog bora i koja se opisuje kao vrsta koja izbegava senku, *Iris variegata* se podjednako često javlja kako na otvorenim terenima, tako i u svetlim i gušćim šumama na području Deliblatske Peščare (Živković i sar. 2015).

Različiti ekološki uslovi u pogledu svetlosnog gradijenta koji vladaju u njihovom prirodnom staništu upravljali su našim eksperimentalnim dizajnom na način koji je podrazumevao da klonalne genotipove izložimo različitim eksperimentalnim uslovima u pogledu intenziteta i kvaliteta svetlosti. Cilj je bio da se pomoću "common garden" eksperimenta ustanovi da li postoji jasna diferencijacija u morfološkim, ekofiziološkim i fenološkim osobinama između grupe genotipova poreklom sa staništa sa različitim svetlosnim karakteristikama. Potencijalno statistički značajni efekti sredine (eksperimentalnog tretmana), genotipa i interakcije genotipa i sredine, koja opisuje genetičku varijabilnost fenotipske plastičnosti, mogu se u modelu "common garden" eksperimenta detektovati kroz postavku koja je podrazumevala da se genetički različite grupe izlože kako istim tako i drugačijim svetlosnim uslovima od onih koji vladaju u njihovim prirodnim staništima (visok intenzitet svetlosti i visok odnos crvene i tamnocrvene svetlosti, kao i nizak intenzitet svetlosti i nizak odnos crvene i tamnocrvene svetlosti).

Kako se svetlosno okruženje fotoautotrofnih biljaka prostorno i vremenski kontinuirano menja (Smith 1982), u naš eksperimentalni dizajn je integrisana i vremenska varijabla koja je podrazumevala praćenje morfoloških, ekofizioloških i fenoloških osobina tokom tri različite vegetacijske sezone u dve uzastopne godine.

Plastičnost u odgovoru na variranje svetlosne sredine predstavlja značajan aspekt evolucije biljaka, kao sedentarnih fotoautotrofnih organizama. Očekuje se da će rezultati ovog istraživanja pružiti uvid u to da li postoji značajan uticaj intenziteta i

kvaliteta svetlosti na razviće većine komponenti fenotipa biljaka *Iris variegata* (morfološke, ekofiziološke i fenološke karakteristike).

2. Ciljevi istraživanja

U ovom radu su proučavani veličina i obrazac fenotipske plastičnosti morfoloških, ekofizioloških, fenoloških i osobina plodonošenja kod genotipova *Iris variegata* kao odgovor na promenu intenziteta i kvaliteta svetlosti u kontrolisanim eksperimentalnim uslovima. Analizom su bile obuhvaćene dve grupe genotipova *Iris variegata* koje naseljavaju dva različita tipa staništa: otvorena staništa - izložena punom sunčevom zračenju i zasenčena staništa - prizemne delove različitih šumskih sastojina sa smanjenim intenzitetom i promenjenim kvalitetom svetlosti (vegetacijska senka). Pretpostavlja se da je sposobnost ove vrste da odgovori funkcionalno adekvatnom promenom fenotipa na razlike u svetlosnim uslovima koji su formirani tokom trajanja eksperimenta, značajna za njen uspeh u pogledu preživljavanja i reprodukcije u datim eksperimentalnim okolnostima. U okviru osnovnog cilja ovog rada bilo je neophodno ispitati:

1. Da li postoje značajne razlike morfoloških i ekofizioloških osobina lista vrste *Iris variegata* kod biljaka gajenih na različitim svetlosnim tretmanima (visok intenzitet i odnos crvene/tamnocrvene svetlosti vs. nizak intenzitet i odnos crvene/tamnocrvene svetlosti)?
2. Da li se obrasci variranja morfoloških i ekofizioloških osobina lista vrste *Iris variegata* značajno razlikuju između genotipova poreklom kako sa istih, tako i sa različitih prirodnih staništa?
3. Da li godina izvođenja eksperimenta, kao i deo vegetacijskog perioda (vegetacijske sezone: proleće, leto i jesen) značajno utiču na obrasce variranja morfoloških i ekofizioloških osobina lista vrste *Iris variegata*?
4. Da li postoje značajne razlike osobina cvetanja i plodonošenja vrste *Iris variegata* kod biljaka gajenih na različitim svetlosnim tretmanima (visok intenzitet i odnos crvene/tamnocrvene svetlosti vs. nizak intenzitet i odnos crvene/tamnocrvene svetlosti) i da li su ove razlike zavisne od godine izvođenja eksperimenta?

5. Da li se obrasci variranja osobina cvetanja i plodonošenja kod vrste *Iris variegata* značajno razlikuju između genotipova poreklom kako sa istih, tako i sa različitih prirodnih staništa, kao i da li se ti obrasci značajno razlikuju između eksperimentalnih godina?

6. Da li se veličine osnovnih kvantitativno-genetičkih parametara (heritabilnost i korelacije) vrste *Iris variegata* menjaju i na koji način u zavisnosti od svetlosnih tretmana? Da li se ovi kvantitativno-genetički parametri značajno menjaju u zavisnosti od godine izvođenja eksperimenta, dela vegetacijskog perioda, kao i porekla genotipova?

7. Na koji način i u kojoj meri su rezultati na vrsti *Iris variegata* različiti, ili slični, od rezultata na srodnoj vrsti *Iris pumila* koja naseljava isti lokalitet, ali koja ima nešto drugačije ekološke zahteve?

3. Materijal i metode

3.1. Objekat istraživanja

Porodica *Iridaceae* (porodica perunika, šafrana i gladiola) broji 70 rodova i blizu 1800 vrsta koje imaju kosmopolitsko rasprostranjenje. Od ukupnog broja, 33 roda sa 1133 vrste su poreklom iz južne Afrike (Kapska floristička oblast), regiona sa najvećim diverzitetom ove familije (Kreft i Jetz 2007). Ime roda *Iris*, najbrojnijeg roda ove familije potiče ili od grčke reči "*iris*" - duga, jer cvet ima više boja ili od grčkog "*eris*" - proleće, jer cveta u proleće. Svakako, ime je u vezi i sa grčkom boginjom Iridom, glasnicom bogova.

Prema trenutno važećoj sistematici, familiju *Iridaceae* čine četiri subfamilije: *Isophysidoidae*, *Nivenioidae*, *Iridoideae* i *Ixioideae*. Rezultati molekularnih analiza upućuju na još nekoliko subfamilija za koje se očekuje da budu prepoznate kao deo familije *Iridaceae* (Goldblatt i sar. 2008).

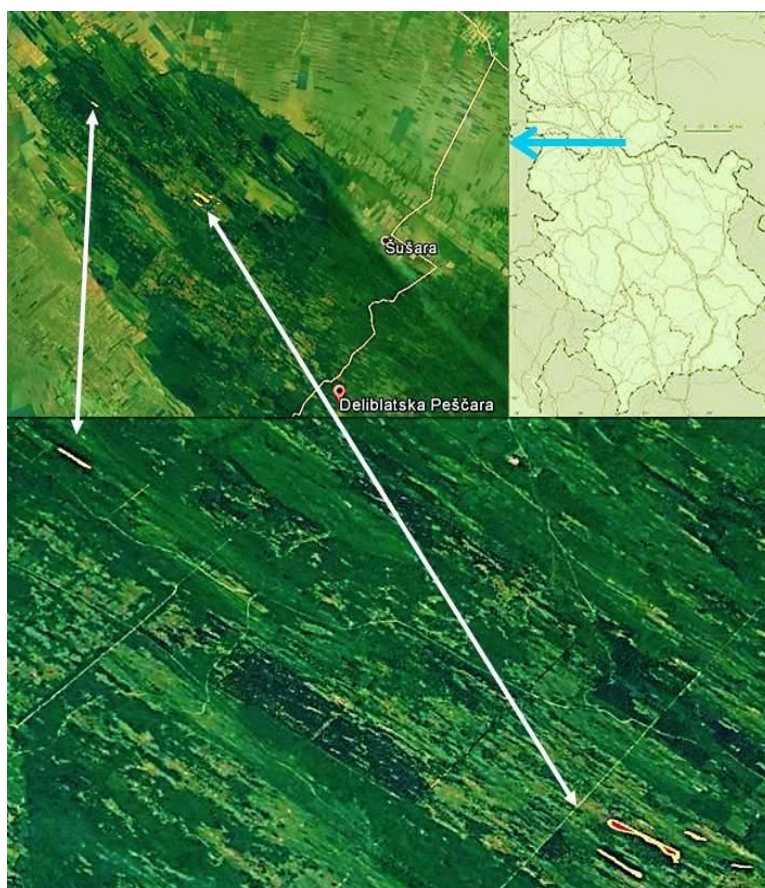
Za model sistem na kojem je analiziran uticaj heterogene abiotičke sredine na varijabilnost morfoloških, ekofizioloških i fenoloških osobina izabrana je vrsta *Iris variegata* (Slika 1).



Slika 1. *Iris variegata* L.

Mađarski, ili žuti iris (engl. *Hungarian, variegated or multicolored iris*) pripada grupi bradatih irisa čiji su cvetovi dvobojni. *Iris variegata* je predačka vrsta većine savremenih bradatih irisa čiji se varijeteti često gaje kao ukrasne biljke. Ova vrsta je široko rasprostranjena u livadsko-stepskim zajednicama centralne i jugoistočne Evrope i prvi put se pominje u drugoj polovini XVI veka (Kew Garden 2016).

Teritorija Ukrajine predstavlja granicu areala na istoku, dok je vrsta prisutna još i u jugozapadnoj Nemačkoj, južnoj Češkoj, Austriji, južnoj Slovačkoj, Mađarskoj, Bugarskoj i južnoj Rumuniji. U Češkoj i Slovačkoj ima status ugrožene i zaštićene vrste. Prema Pravilniku o proglašenju i zaštiti strogo zaštićenih i zaštićenih divljih vrsta biljaka, životinja i gljiva ("Službeni glasnik RS", br. 5/2010 i 47/2011), *Iris variegata* se ne nalazi na listi strogo zaštićenih ili zaštićenih vrsta. Njena prirodna staništa se nalaze u severnoj, istočnoj i južnoj Srbiji, pre svega na području Deliblatske peščare (Stjepanović-Veseličić 1976) (Slika 2).



Slika 2. Mapa istraživanih prirodnih staništa *Iris variegata* u Deliblatskoj peščari.

Žuti iris pripada životnoj formi efemeroidnih rizomatoznih geofita (Meusel i sar. 1965). Zastupljena je u termofilnim listopadnim šumama i šikarama na blago humoznim, peskovitim ili kamenitim zemljištima od nizija pa do brdskog vegetacijskog pojasa (Biološka raznovrsnost Srbije 2016). U prirodnim staništima se nalazi u uslovima širokog gradijenta svetlosnih intenziteta. Tako da se staništa mogu podeliti na: otvorena staništa - gde su izložene punom sunčevom zračenju; zasenčena staništa - u prizemnom delu različitih šumskih sastojina sa smanjenim intenzitetom i promenjenim kvalitetom svetlosti i na staništa koja predstavljaju prelazni tip u smislu napred pomenutih svetlosnih uslova (Slika 3).



Slika 3. Prikaz prirodnih staništa *Iris variegata*: A - otvoreno stanište; B - zasenčeno stanište.

Kariotip klonalne biljke *Iris variegata* sastoji od istog broja hromozoma (24) kao i kariotipovi srodnih vrsta bradatih irisa (*I. aphylla*, *I. germanica*, *I. lutescens*, *I. pumila*), ali se razlikuje u pogledu specifičnih hromozomskih rearanžmana. Na osnovu podataka o mejotičkim asocijacijama i morfologiji somatskih hromozoma ustanovljeno je da je pomenuta heteromorfnost rezultat translokacije koja se u datom slučaju manifestuje na nivou četiri heteromorfna hromozoma. Pored translokacija, utvrđena je i

paracentrična inverzija kao druga forma hromozomskih rearanžmana (Karihaloo i sar. 1993).

Iris variegata je višegodišnja biljna vrsta koju odlikuje debeo i granat rizom. Stabljika je snažna, mnogocvetna i granata od gornje polovine. Listovi ove zeljaste biljke su izrazito zelene boje, sabljastog oblika, jake nervature, blago zakrivljeni, širine 1-3cm i dužine do 30cm. Priperci su lancetasti, naduveni i zeljasti.

Cvetne drške su visoke od 20 do 60 cm i višestruko se granaju. Pojedinačne grane mogu imati od 1 do 9 cvetova. Dijametar pojedinačnih cvetova je od 5 do 7 cm. Cvetovi su krupni, dvopolni i pravilni (aktinomorfni). Terminalni cvetovi su na kraćoj, a bočni na dužoj cvetnoj dršci. Unutrašnji listići perigona su zlatnožuti dok su spoljnji beli ili svetložuti sa ljubičastom nervaturom (diferencirajuća odlika vrste). Latice označene kao folovi su orijentisane na dole, dok su standardi orijentisani vertikalno na gore. Centralni krug čine tri tučka sa žigom na vrhu, dok se iznad žiga nalaze tzv. kresta. Tučak i prašnik su okrenuti ka folu sa kojim formiraju polinatorski tunel. Filament prašnika na kome se nalaze antere pričvršćen je pri osnovi fola sa unutrašnje strane (Biološka raznovrsnost Srbije 2016).

Iris variegata je stranooplodna, entomofilna vrsta specijalizovana za oprašivanje bumbarima (*Bombus* sp.), mada je oprašuju i neke vrste iz roda *Apis*. Sezona cvetanja joj traje relativno kratko, 20-30 dana, u periodu od maja do juna.

Plod je lokulicidna čaura, izduženo valjkasta, krupna i duga. Sazreva tokom maja i juna i sadrži nekoliko desetina semena. Seme je jajasto sa naboranom semenjačom, a rasejava se u neposrednoj blizini majke-biljke (Biološka raznovrsnost Srbije 2016). Klijanci se pojavljuju u jesen i potrebno im je nekoliko godina da procvetaju. *Iris variegata* se razmnožava i vegetativnim putem (rizomima) pa je lako dobiti veći broj replika istog klona, dok se kontrolisanim ukrštanjem putem semena mogu dobiti potomci različitog stepena srodstva što je čini dobrim model sistemom u evoluciono-ekološkim istraživanjima (Tarasjev i sar. 2012).

3.2. Prirodna staništa *Iris variegata* na području Deliblatske pešcare

U jugoistočnom delu Panonske nizije, u južnom Banatu, u pravcu jugoistok-severozapad pruža se plato dužine 60 i širine 25 km. Pomenuti plato nadvisuje okolni teren i odlikuje ga lesni i peskoviti geološki sastav. U njegovom jugoistočnom delu se

nalazi najveća evropska kontinentalna pešćara dimenzija 35 km sa 20 km. Veći deo ovog područja zahvata specijalni rezervat prirode "Deliblatska pešćara" (Deliblatska pešćara 2016).

Deliblatska pešćara je geomorfološka formacija eolskog porekla, nastala tokom ledenog doba deluvijalnim procesom i predstavlja redak prirodni fenomen. Nevezani pesak se pod dejstvom košave razvejavao širokim prostorima Panonske nizije (Antić i sar. 1969; Ducić i Milovanović 2004). Deliblatska pešćara ili Banatski pesak je nastala od silikatno-karbonatnog peska, plavina banatskih reka i nanosa Dunava, koje su vetrovi ledenog doba, sa njihovih obala razneli u pravcu severozapada i zasuli prethodno formirani lesni plato. Klima područja je umereno-kontinentalna, sa izraženijim uticajem kontinentalnosti i sa specifičnom mezoklimom koju odlikuju rani i kasni mrazevi i velike razlike u temperaturi vazduha (između -25°C i $+45^{\circ}\text{C}$). Specifičnost Deliblatske pešćare se ogleda u njenoj šumsko-stepskoj vegetaciji koja je mozaično raspoređena na izraženom dinskom reljefu.

Biljni svet Deliblatske pešćare čine: stepske, pešćarske, šumske, močvarne i vodene zajednice. Flora od blizu 1000 vaskularnih biljnih vrsta, podvrsta i varijeteta obiluje raritetima, stepskim reliktima, panonskim i pontskim endemitima i subendemitima kao što su: banatski božur (*Paeonia officinalis* subsp. *banatica*), uskolisni stepski božur (*Paeonia tenuifolia*), bademić (*Prunus tenella*) i dr. Kleka (*Juniperus communis*) je jedini samonikli četinar, dok u malobrojnim autohtonim šumama dominiraju virgilijski hrast (*Quercus pubescens*), stepski lužnjak (*Quercus robur* ssp. *pedunculiflora*) i bela lipa (*Tilia tomentosa*). Više od polovine površine Deliblatske pešćare danas obrastaju sađene šume bagrema (*Robinia pseudoacacia*), crnog (*Pinus nigra*) i belog bora (*Pinus sylvestris*) (Deliblatska pešćara 2016).

Dva osnovna tipa prirodnih staništa vrste *Iris variegata* na području Deliblatske pešćare odnose se, pre svega, na otvorene stepske zajednice iz sveze *Festucion rupicola* ili livado-stepske zajednice iz sveze *Chrysopogono-Danthonion calycinae*, kao i na prirodne šumo-stepske ekosisteme iz sveze *Aceri tatarici-Quercion*, ili sađene šumske kulture belog i crnog bora.

3.3. Eksperimentalna postavka

U specijalnom rezervatu prirode "Deliblatska peščara" u jesen 2011. godine je vidno, kočićima, obeleženo više od 100 genotipova *Iris variegata*. Genotipovi su selektovani prema tipovima staništa koja naseljavaju, a koja se odlikuju različitim svetlosnim uslovima. Rizomi su sa pomenutog područja uzimani s ciljem transplantacije u za tu svrhu predviđenu eksperimentalnu površinu u Institutu za biološka istraživanja "Siniša Stanković" u Beogradu. Za eksperiment su od obeleženih biljaka u Deliblatskoj Peščari uzorkovani rizomi 97 genotipova *Iris variegata* i to: 47 genotipova sa otvorenog staništa i 50 genotipova sa zasenčenog staništa.

Uzimani su segmenti rizoma od svakog genotipa dovoljni za postavljanje 4 klonalne replike u daljoj eksperimentalnoj postavci. U cilju utvrđivanja odgovora genotipova izabranog model sistema na različite uslove ambijentalne svetlosti, svaka od pomenute četiri klonalne replike je po principu slučajnosti raspoređena u dva posebno dizajnirana bloka. Svaki pojedinačni blok se sastojao od potpuno otvorenog tretmana (izloženog punom intenzitetu dnevne svetlosti), kao i od zasenčenog tretmana (natkrivenog mrežom koja modifikuje kvalitet i kvantitet ambijentalne svetlosti na način da simulira vegetacijsku senku) (Slika 4). Intenzitet i kvalitet svetlosti su mereni aparatom LiCor 1000(D)datalogger-a uz upotrebu Li190SA i Skye SKR110 senzora.



Slika 4. Eksperimentalna postavka gajenja 97 genotipova *Iris variegata* u dva svetlosna režima u bašti Instituta za biološka istraživanja "Siniša Stanković".

Utvrđivanje obrazaca variranja morfoloških, ekofizioloških i fenoloških osobina kod *Iris variegata* usledilo je nakon godinu dana od presađivanja (period aklimatizacije), a prikupljanje materijala za dalju analizu vršeno je na klonalnim replikama 97 genotipova poreklom sa dva različita tipa prirodnih staništa raspoređenih u dva bloka, pri čemu se svaki blok sastojao iz dva svetlosna tretmana (Šema 1). Otvoreni tretman je bio predstavljen visokim intenzitetom svetlosti (1264-1283 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) i visokim odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti (1.01-1.02). Zasenčeni tretman je bio predstavljen niskim intenzitetom svetlosti (756-815 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) i niskim odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti (0.80).

Šema 1. Aktivnosti sprovedenih istraživanja na biljkama *Iris variegata* odgajanim u eksperimentalnoj postavci.

	2011.	2012.	2013.	2014.
Prvi deo eksperimenta	Transplantacija genotipova iz specijalnog rezervata prirode "Deliblatska peščara"	Aklimatizacija transplantiranih biljaka	Analiza morfoloških i ekofiziološki osobina listova	Analiza morfoloških i ekofizioloških osobina listova
Drugi deo eksperimenta	Transplantacija genotipova iz specijalnog rezervata prirode "Deliblatska peščara"	Aklimatizacija transplantiranih biljaka	Analiza osobina cvetanja i osobina plodonošenja	Analiza osobina cvetanja i osobina plodonošenja

U prvom delu eksperimenta praćeni su obrasci variranja morfoloških i ekofizioloških osobina lista (nakon godinu dana, koliko je bilo potrebno da se kod biljaka prevaziđe stres nastao usled presađivanja) u periodu od dve godine (Šema 2).

U definisanim eksperimentalnim uslovima - kontrolisanim svetlosnim tretmanima praćeni su pomenuti obrasci variranja tokom vremena i to u:

1. prolećnoj sezoni - maj 2013. i 2014. godine
2. letnjoj sezoni - jul 2013. i 2014. godine
3. jesenjoj sezoni - septembar 2013. i 2014. godine

Šema 2. Morfološke i ekofiziološke osobine listova uključene u analizu.

Akronim	Opis osobine
GS	Gustina stoma
SPL	Specifična površina lista
Chl	Ukupna koncentracija hlorofila
ChlA/B	Odnos koncentracija hlorofila A i hlorofila B
Car	Koncentracija karotenoida
ChlA/Car	Odnos koncentracija hlorofila A i koncentracije karotenoida

U drugom delu eksperimenta analizirani su fenotipski odgovori karakteristika cvetanja i plodonošenja na već transplantiranim biljkama žutog irisa u kontrolisanim svetlosnim tretmanima (Šema 3). Analize su vršene tokom dve sezone cvetanja:

1. maja i juna meseca 2013. godine
2. maja i juna meseca 2014. godine

Šema 3. Osobine cvetanja i plodonošenja uključene u analizu.

Akronim	Opis osobine
PC	Broj dana od početka cvetanja - u odnosu na pojavu prvog cveta u celom eksperimentu
DC	Dužina trajanja cvetanja - broj dana od pojave prvog do pojave poslednjeg cveta
BC	Ukupan broj cvetova po biljci
PVC	Prosečno vreme cvetanja po biljci
BČ	Ukupan broj čaura po biljci
BČ/BC	Odnos broja čaura i broja cvetova
BS	Broj semena po čauri
MS	Masa semena po čauri
PMS	Prosečna masa semena

3.4. Analiza osobina biljaka *Iris variegata*

Ispitivana je fenotipska varijabilnost osobina vegetativnih (listovi) i reproduktivnih (cvetovi) organa kod vrste *Iris variegata* u cilju definisanja obrazaca promena populaciono-genetičkih parametara tokom razvića u različitim eksperimentalnim uslovima. Ispitivane su morfološke (specifična površina lista), anatomske (gustina stoma) i ekofiziološke osobine (koncentracija fotosintetičkih pigmenata) lista *Iris variegata*. Predmet analize su bile i fenološke osobine - osobine cvetanja: početak cvetanja, dužina trajanja cvetanja, broj cvetova i prosečno vreme cvetanja. Reproductivni potencijal smo analizirali merenjem sledećih osobina plodonošenja: broj čaura, odnos broja čaura i broja cvetova, broj semena po čauri, masa semena po čauri i prosečnu masa semena.

Morfološke i anatomske osobine biljaka Iris variegata

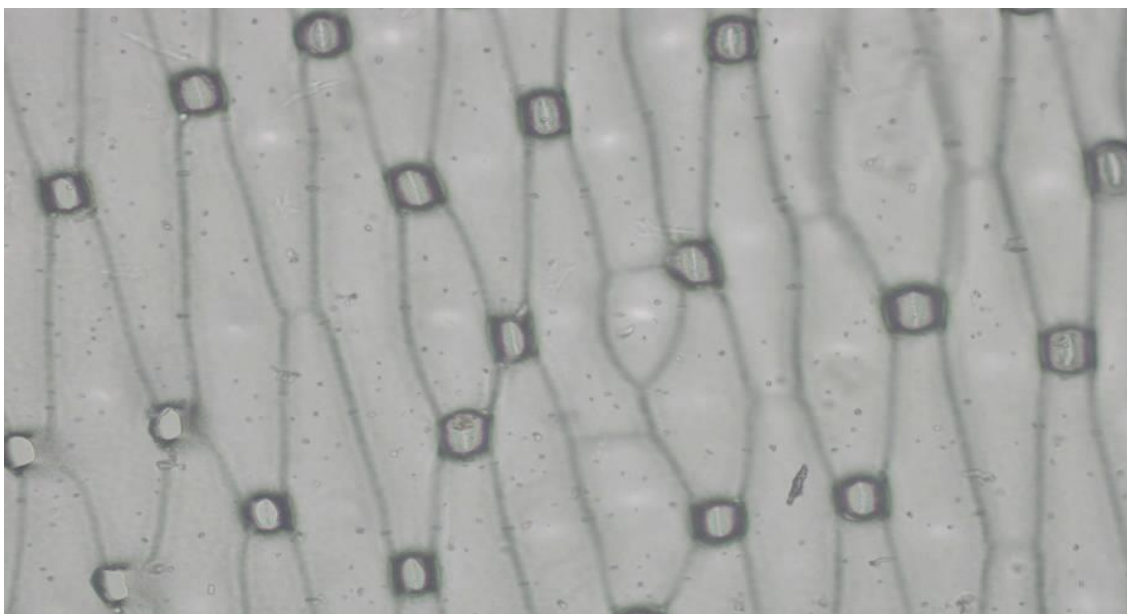
Sa svake klonalne replike iz dva eksperimentalna tretmana, uziman je poslednji potpuno razvijen list. List je zatim postavljan i sniman na skeneru (CanoScan 5200F, Canon), u rezoluciji od 200 ppi (Slika 5). Pored svakog lista, skeniran je kvadrat

stranice 1 cm, što je bila vrednost kojom je vršena kalibracija dobijenih linearnih dimenzija. Slike su analizirane u programu "UTHSCSA Image tool" *IT Version 3* (Wilcox 2002). Sve slike je obeležavala jedna osoba da bi se izbegla greška merenja eksperimentatora. Ovakav princip je primenjen i na svim ostalim merenjima. Listovi su zatim sušeni na temperaturi od 60 °C tokom 48 h. Masa tako osušenih listova je merena na vagi (Chyo JL-200), a dobijene vrednosti su korišćene za izračunavanje specifične površine lista iskazane kroz odnos površine i mase osušenog lista (cm^2/g).



Slika 5. Skenirani uzorci listova *Iris variegata*, korišćeni za izračunavanje specifične površine lista.

Providni lak za nokte se nanosio po širini srednjeg dela svakog pojedinačnog lista. Površina lista sa nalakiranim nanosom širine od 0.5 cm je nakon kratkog sušenja korišćena za izradu kopije pomoću lepljive trake, koja se zatim prenosila na već obeležene mikroskopske pločice. Ovako pripremljeni preparati su kasnije posmatrani pod mikroskopom na uveličanju 40x (Slika 6), a broj stoma je računat na osnovu deset slučajno odabranih i fotografisanih mikroskopskih polja po jednoj pločici. Sama gustina stoma je u konačnom obliku predstavljena kao prosečan broj stoma po jedinici površine (br.st./mm^2).



Slika 6. Fotografija stoma na listovima *Iris variegata* zabeleženih u jednom mikroskopskom polju

Ekofiziološke osobine biljaka Iris variegata

Na listovima *Iris variegata* su proučavane ekofiziološke osobine - koncentracija hlorofila i karotenoida. Uzorkovan je po jedan poslednji potpuno razvijen list sa svake od ukupno 428 klonalnih replika, raspoređenih u okviru dva svetlosna tretmana u dva eksperimentalna bloka.

Za izolaciju hlorofila i karotenoida u ovom eksperimentu je korišćen dimetilsulfoksid (DMSO). Ovaj rastvarač se upotrebljava za ekstrakciju pomenutih pigmenta kako kod viših biljaka (Hiscox i Israelstam 1979; Avramov i sar. 2007), tako i kod algi (Shoaf i Lium 1976) i mahovina (Alpert 1984). Sama izolacija ne zahteva usitnjavanje i dalju obradu biljnog materijala, a efikasnost ekstrakcije je ista ili čak i bolja nego u slučaju korišćenja acetonskog rastvora (Arnon 1949). Ukoliko se čuva u frižideru na temperaturi od 0 do 4 °C ovako izdvojen pigment je stabilan tokom dužeg vremenskog perioda (do 24 h) (Hiscox i Israelstam 1979). Negativna strana ovog postupka je to što DMSO rastvara i druge pigmente (npr. tanine) koji se nalaze u biljnom materijalu, pa se ne može primeniti na sve vrste (Minocha i sar. 2009), ali kod *Iris variegata* nije došlo do ovog vida ekstrakcije i svi rastvori su bili zeleno-žute boje. Za eksperiment smo koristili modifikovani metod Minoče i saradnika (Minocha i sar. 2009). Krugovi prečnika 0.5 cm su isecani iz gornje trećine prvog potpuno razvijenog

lista, zatim im je merena masa (na vagi Chyo JL-200) i odlagani su u mikrotube zapremine 2 ml (Eppendorf Safe Lock) u zamrzivač (-17 °C) do kasnije obrade. U svaku mikrotubu je sipan 1.5 ml DMSO-a, a zatim su uzorci stavljeni u termostat na 65 °C u periodu od 6h. Tokom ovog perioda došlo je do izdvajanja pigmenata što se videlo kao zeleno-žuti obojeni rastvor, dok su delovi listova obezbojeni što je i pokazatelj uspešne ekstrakcije. Zatim su stalci sa uzorcima odlagani na sobnoj temperaturi da se ohlade. Usledilo je sipanje 200 µl (mikropipetom) u *microplate*-ove za spektrofotometriju (Sarstedt 96/F wells) i to po dve replike za svaki uzorak plus kontrola koja se sastojala od 200 µl čistog DMSO rastvora.

Optička gustina (predstavljena koeficijentima apsorpcije) kao mera količine ekstrahovanih pigmenata je određivana na spektrofotometru (Multiskan Spectrum v1.2, SkanIt Software 2.2) na 649, 665 i 480 nm i iz ovih vrednosti su izračunavane koncentracije hlorofila A, hlorofila B, ukupnog hlorofila i ukupnih karotenoida po sledećim formulama koje su u osnovi formule po Arnonu (Arnon 1949), ali modifikovane od strane Minoče i saradnika (Minocha i sar. 2009) po Velburnu (Wellburn 1994):

$$C_a = 12.47A_{665} - 3.62A_{649}$$

$$C_b = 25.06A_{649} - 6.5A_{665}$$

$$C_{x+c} = (1000A_{480} - 1.29C_a - 53.78C_b) / 220, \text{ gde su:}$$

C_a -koncentracija hlorofila A (mg/g)

C_b -koncentracija hlorofila B (mg/g)

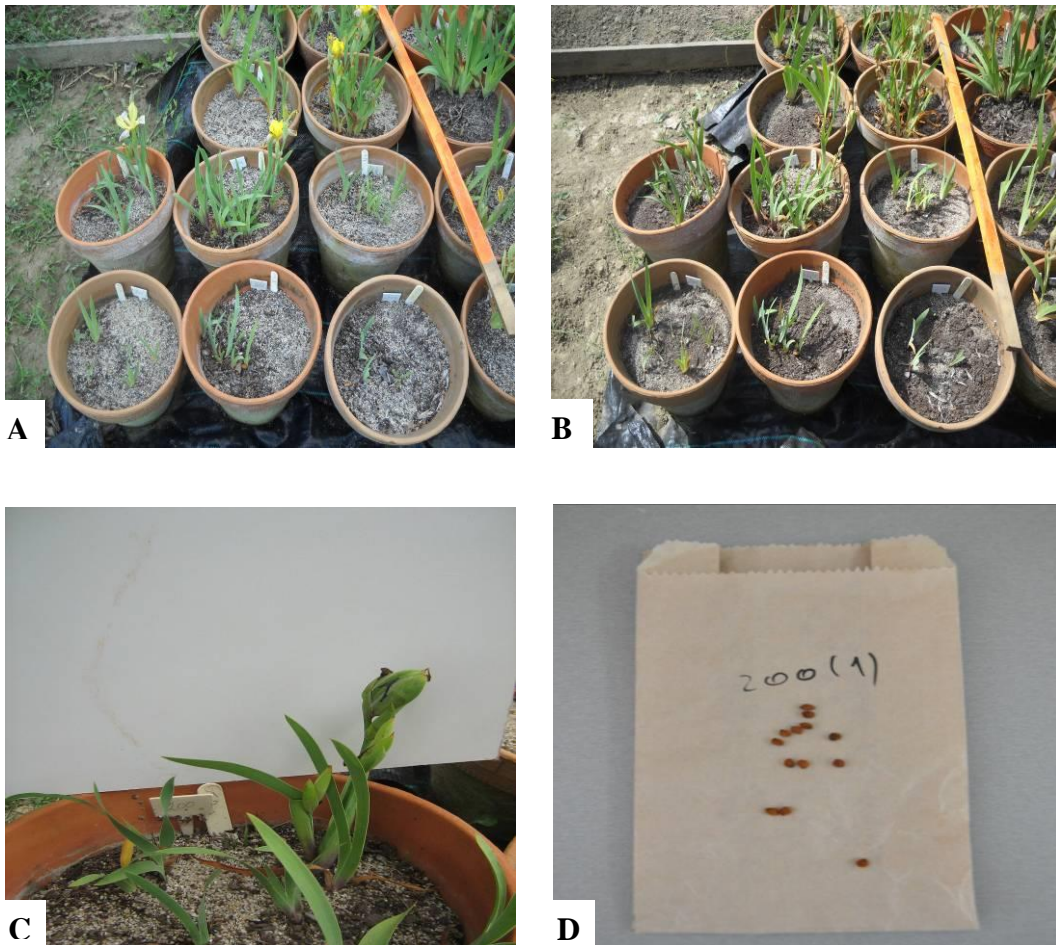
C_{x+c} -koncentracija ksantofila i karotenoida (mg/g)

Osobine cvetanja i plodonošenja biljaka Iris variegata

Drugi deo eksperimenta je počeo sa pojavom prvog cveta u jednom od dva eksperimentalna tretmana. Radi detaljnog opisa procesa cvetanja i plodonošenja kod odabranog model sistema, tokom 2013. i 2014. godine, praćeni su parametri navedeni u Šemi 3.

Praćenje cvetanja je vršeno izlaskom na eksperimentalnu površinu (svaki drugi dan) u toku čitave sezone cvetanja (maj-jun mesec) (Slika 7). Kod cvetova koji su bili

oprašeni, čaure su korišćene u daljoj analizi. U svakoj čauri izbrojana su semena, a masa semena je merena na vagi (Chyo JL-200).



Slika 7. Praćenje parametara u periodima cvetanja i plodonošenja: A-B - cvetanje i plodonošenje; C - čaure; D - semena

3.5. Statistička obrada podataka

Da bismo procenili značaj različitih svetlosnih efekata na fenotipsko variranje osobina *Iris variegata*, koristili smo nekoliko statističkih modela i statističkih softvera.

Statistička analiza morfoloških i ekofizioloških osobina

Početna statistička obrada rezultata dobijenih u eksperimentu u kom su se istraživali efekti različitih svetlosnih tretmana na fenotipsko variranje morfoloških i ekofizioloških osobina *Iris variegata*, vršena je korišćenjem *MEANS* procedure statističkog paketa SAS (SAS Institute 2010). Kao meru centralne tendencije koristili

smo aritmetičku sredinu (srednja vrednost), dok su standardna greška i koeficijent varijacije prikazani kao kvantitativni pokazatelji disperzije ili varijabiliteta.

Norme reakcije za sve navedene osobine prikazane su posebno za svaku grupu genotipova poreklom sa različitih svetlosnih staništa, korišćenjem srednjih vrednosti ispoljenih osobina pod datim uslovima eksperimentalnog tretmana.

Pošto su sve osobine listova: gustina stoma, specifična površina lista, koncentracija ukupnog hlorofila, odnos koncentracija hlorofila A i hlorofila B, koncentracije karotenoida i odnosa koncentracije hlorofila A i karotenoida iznova merene na istim biljkama u sukcesivnim intervalima, na njih nije bilo moguće primeniti klasičan model analize varijanse (ANOVA), čiji je glavni preduslov nezavisnost merenja. Stoga, u konkretnom slučaju je bilo nužno primeniti analizu varijanse ponovljenih merenja (eng. *Repeated measures analysis of variance*). Strukturu dizajna ponovljenih merenja čine višestruka merenja na istim eksperimentalnim jedinicama u više vremenskih tačaka, pri čemu su merenja potencijalno korelisana među sobom.

Da bi se ispunili osnovni zahtevi neophodni za primenu analize varijanse kao što su homogenost varijansi i normalna distribucija, bilo je neophodno transformisati deo podataka. Izbor najpovoljnije transformacije je sačinjen prema metodi koji su opisali Box i saradnici (1978), a program za SAS napisao Fernandez (1992). Primenom navedenog programa izvršene su sledeće transformacije: GSproleće, GSleto, GSjesen i Carjesen transformisani u kubne korene originalnih vrednosti, dok su SPLproleće, SPLleto, Chlproleće, Chlleto i Carleto transformisane u kvadratne korene originalnih vrednosti, a za Chljesen je urađena logaritamska transformacija.

Analiza varijanse ponovljenih merenja pripada kategoriji analize varijanse u kojoj se analizira variranje između eksperimentalnih jedinica (engl. *between-subjects*) i variranje unutar eksperimentalnih jedinica (engl. *within-subjects*) (von Ende 1993). Variranje između jedinica ukazuje na razlike u nivoima između prosečnih krivih promena (normi reakcija) dve ili više grupa za određenu karakteristiku, dok variranje unutar eksperimentalnih jedinica opisuje oblik date krive. Analiza je urađena korišćenjem *REPEATED* opcije GLM procedure (SAS Institute 2010).

U ovoj analizi, variranje između eksperimentalnih jedinica uključivalo je pet faktora: tretmane, blokove, godine, staništa i genotipove ugneždene u stanište. Tako je za svaku osobinu procenjen doprinos sledećih izvora variranja: Tretman (veličina fenotipske plastičnosti); Blok (mikrosredinski efekti); Godina (obrazac promena između dva vremenska intervala); Stanište (varijabilnost između genotipova poreklom iz

različitih staništa); Genotip ugnežđen u stanište (genetička varijabilnost unutar staništa); interakcija Tretman \times Godina (vremenska varijabilnost fenotipske plastičnosti); interakcija Tretman \times Stanište (varijabilnost fenotipske plastičnosti između genotipova koji vode poreklo iz različitih staništa); interakcija Tretman \times Genotip(stanište) (genetička varijabilnost za fenotipsku plastičnost unutar staništa); interakcija Godina \times Stanište (obrazac promena u okviru dva vremenska intervala između genotipova poreklom iz različitih staništa).

Variranje unutar eksperimentalnih jedinica odnosilo se na bilo koju promenu koja je uočena tokom vremena u jednoj eksperimentalnoj grupi (Tretmanu, Bloku, Godini, Staništu ili Genotipu ugnežđenom u stanište). Stoga je urađena procena značajnosti uticaja sledećih faktora variranja: Sezona (ukazuje na postojanje razlika u obrascima variranja osobina u različitim vegetacijskim sezonama); interakcija Sezona \times Tretman (ukazuje na varijabilnost plastičnosti osobina tokom posmatranih sezona); Sezona \times Blok (ukazuje na različite obrasce variranja osobina tokom posmatranih sezona usled mikrosredinskih efekata); interakcija Sezona \times Godina (ukazuje na različite obrasce variranja osobina tokom posmatranih sezona između dve analizirane godine); interakcija Sezona \times Stanište (ukazuje na zavisnost sezonskog variranja od porekla genotipova); interakcija Sezona \times Genotip(stanište) (ukazuje na zavisnost sezonskog variranja od genotipa biljaka); interakcija Sezona \times Tretman \times Godina (ukazuje da li je varijabilnost plastičnosti između sezona zavisna od godine u kojoj se meri); Sezona \times Tretman \times Stanište (ukazuje da li je varijabilnost plastičnosti između sezona zavisna od tipa staništa); Sezona \times Tretman \times Genotip(stanište) (ukazuje da li genetička varijabilnost plastičnosti zavisi od sezone u kojoj se meri); Sezona \times Godina \times Stanište (ukazuje da li varijabilnost osobina koja je rezultat interakcije tipa staništa i godine zavisna od vegetacijske sezone).

Dalje su, radi detaljnije analize navedenih osobina, urađene analize varijanse ponovljenih merenja odvojeno za svaku godinu trajanja eksperimenta tokom kojih je uzorkovan biljni materijal, tj. za 2013. i 2014. godinu.

Da bismo testirali značajnost multivarijantnog odgovora urađena je *PROFILE* analiza (*REPEATED/PROFILE* opcije u GLM procedure) (SAS Institute 2010). Testirali smo da li su značajne promene praćenih morfoloških i ekofizioloških osobina dobijene između proleća i leta, između leta i jeseni i (ili) između proleća i jeseni.

Procedura CORR iz SAS programskog paketa (SAS Institute 2010) je korišćena za procenu fenotipskih korelacija između parova osobina unutar svakog svetlosnog

tretmana. Fenotipske korelacije između parova osobina su procenjene na osnovu veličine Pearsonovih korelacionih koeficijenata. Takođe, korelacije su izračunate u svakoj vegetacijskoj sezoni u obe godine trajanja eksperimenta.

Da bi se utvrdila korespondencija između fenotipskih korelacionih matrica unutar i između svetlosnih režima urađen je Mantelov t-test za sve parove korelacionih matrica, korišćenjem MXCOMP opcije iz NTSYS-pc programa (Rolf 1989). Za svaki par korelacionih matrica izračunata je Mantelova Z statistika koja je upoređena sa svojom permutovanom distribucijom. Broj slučajnih permutacija redova i kolona jedne matrice u odnosu na drugu iznosio je 2000 po svakom poređenju.

Procena heritabilnosti u širem smislu urađena je za svaku osobinu unutar oba svetlosna tretmana u svakoj od tri vegetacijske sezone za obe godine trajanja eksperimenta. Za procenu je korišćen metod maksimalne verodostojnosti sa ograničenjima (engl. *Restricted maximum likelihood*). Primenjena je REML opcija iz VARCOMP procedure (SAS Institute 2010). Komponenta varijanse objašnjena efektima genotipova podeljena sa ukupnom fenotipskom varijansom upotrebljena je za procenu heritabilnosti u širem smislu.

Statistička analiza osobina cvetanja i osobina plodonošenja

MEANS procedura statističkog paketa SAS (PROC MEANS, SAS Institute 2010) je korišćena kao deskriptivna metoda analize pojedinačnih karakteristika cvetanja i osobina plodonošenja genotipova koji su poreklom sa prirodnih staništa sa različitim svetlosnim režimom i koji su bili izloženi različitim svetlosnim eksperimentalnim tretmanima. Norme reakcija svih devet praćenih osobina su grafički predstavljene pomoću srednjih vrednosti genotipova iz dva pomenuta tretmana (visok i nizak intenzitet svetlosti, kao i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti), a koji su poreklom iz različitih prirodnih staništa (otvoreno i zasenčeno stanište).

Deo podataka je transformisan pre analize varijanse: PCproleće, DCproleće, BCproleće, BCleto, BSpoleće su transformisane u kvadratne korene originalnih vrednosti, dok su: PVCproleće, PVCleto, BČ/BCproleće, BČ/BCleto transformisane u kubne korene originalnih vrednosti, a za BČproleće i MSproleće je urađena logaritamska transformacija.

Kako su osobine cvetanja i plodonošenja bile merene u dva vremenska intervala (2013. i 2014), bilo je nužno primeniti analizu varijanse ponovljenih merenja (eng.

Repeated measures analysis of variance). Analizom variranja između eksperimentalnih jedinica (engl. *between-subjects*) procenjeni su sledeći izvori fenotipskog variranja za svih devet osobina cvetanja i plodonošenja: Tretman (veličina fenotipske plastičnosti); Blok (mikrosredinski efekti); Stanište (varijabilnost između genotipova poreklom iz različitih staništa); Genotip ugnežđen u stanište (genetička varijabilnost unutar staništa); interakcija Tretman \times Genotip(stanište) (genetička varijabilnost za fenotipsku plastičnost unutar staništa).

Variranje unutar eksperimentalnih jedinica odnosilo se na bilo koju promenu koja se uočava tokom vremena u svakoj eksperimentalnoj grupi: Godina (ukazuje na postojanje razlika u obrascima variranja osobina u različitim vegetacijskim periodima); interakcija Godina \times Tretman (ukazuje na varijabilnost plastičnosti osobina tokom posmatranih godina); interakcija Godina \times Blok (ukazuje na različite obrasce variranja osobina tokom posmatranih godina usled mikrosredinskih efekata); interakcija Godina \times Stanište (ukazuje na zavisnost godišnjeg variranja od porekla genotipova); interakcija Godina \times Genotip(stanište) (ukazuje na zavisnost godišnjeg variranja od genotipa biljaka); interakcija Godina \times Tretman \times Genotip(stanište) (ukazuje da li genetička varijabilnost plastičnosti zavisi od godine u kojoj se meri);

Fenotipske korelacije između parova osobina cvetanja i osobina plodonošenja u okviru eksperimentalnih tretmana su računati pomoću CORR procedure statističkog paketa SAS (SAS Institute 2010). Pearsonov koeficijent korelacije je izračunat posebno za genotipove poreklom sa otvorenog staništa i posebno za genotipove poreklom sa zasenčenog staništa.

Kako bi se utvrdila korespondencija između fenotipskih korelacionih matrica unutar i između svetlosnih režima urađen je Mantelov t-test za sve parove korelacionih matrica, korišćenjem MXCOMP opcije iz NTSYS-pc programa (Rolf 1989). Za svaki par korelacionih matrica izračunata je Mantelova Z statistika koja je upoređena sa svojom permutovanom distribucijom. Broj slučajnih permutacija redova i kolona jedne matrice u odnosu na drugu iznosio je 2000 po svakom poređenju.

Procena heritabilnosti u širem smislu urađena je za svaku osobinu unutar oba svetlosna tretmana za obe godine trajanja eksperimenta. Kao i kod osobina cvetanja, procena heritabilnosti u širem smislu osobina plodonošenja urađena je tako što je komponenta varijanse objašnjena efektima genotipova podeljena sa ukupnom fenotipskom varijansom (VARCOMP procedura, SAS Institute 2010).

4. Rezultati

4.1. Fenotipski odgovori morfoloških i ekofizioloških osobina na promenu intenziteta i kvaliteta svetlosti

Eksperimentalni tretmani različitog intenziteta i kvaliteta svetlosti značajno su uticali na fenotipske vrednosti morfoloških i ekofizioloških osobina listova biljaka *Iris variegata*, za svaku od analiziranih godina (2013. i 2014), kao i za svaku od vegetacijskih sezona u okviru godina (proleće, leto i jesen). Procena statističke značajnosti udela izvora fenotipskog variranja između eksperimentalnih jedinica i unutar eksperimentalnih jedinica je dobijena primenom adekvatnih modela analize varijanse ponovljenih merenja. Primenom *PROFILE* analize testirani su nagibi kriva dobijenih fenotipskih odgovora za svaku od vegetacijskih sezona - proleće, leto i jesen.

Varijabilnost gustine stoma

Između dve sukcesivne godine posmatranja - Poređenjem vrednosti gustine stoma između eksperimentalnih jedinica dobijeno je da su prosečne vrednosti gustine stoma bile značajno niže u tretmanu sa nižim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti (Tabele 1-12), a fenotipska plastičnost ove osobine je potvrđena rezultatima analize varijanse ponovljenih merenja (efekat Tretmana, $P=0.0042$) (Tabela 13). U istom modelu analize varijanse utvrđen je i značajan uticaj varijabilnosti mikrosredinskih uslova (efekat Bloka, $P<0.0001$). Analiza odabranog modela pokazala je da postoji i značajna varijabilnost između genotipova unutar staništa (efekat Genotip(stanište), $P<0.0001$). Razlike u srednjim vrednostima gustine stoma za biljke poreklom iz otvorenog i zasenčenog staništa su bile statistički značajne (efekat Staništa, $P=0.0380$) dok razlike između dve analizirane godine nisu bile statistički značajne.

Statistički značajna interakcija Tretman \times Godina ($P=0.0043$) upućuje na to da je zavisnost gustine stoma od promene svetlosnog tretmana značajno različita između dve godine. Statistički značajna interakcija Tretman \times Genotip(stanište) ($P=0.0207$) ukazuje na to da se genetička varijabilnost biljaka *I. variegata* razlikuje između eksperimentalnih tretmana tj. postoji značajna varijabilnost fenotipske plastičnosti.

Statistički značajna interakcija Godina \times Stanište ($P=0.0379$) znači da razlike u srednjim vrednostima gustine stoma između staništa značajno variraju od godine do godine. Interakcija Tretman \times Stanište nije bila statistički značajna .

Deo analize varijanse ponovljenih merenja koji se odnosi na varijabilnost unutar eksperimentalnih jedinica pokazao je da postoji značajan efekat Sezone ($P<0.0001$) tj. značajna razlika gustine stoma merene u tri različite vremenska tačke.

PROFILE analizom potvrđeno je da ne postoje značajne razlike u gustini stoma letnjih i jesenjih listova ali se prolećni listovi značajno razlikuju u gustini stoma i od letnjih i jesenjih listova (Proleće-Leto, $P<0.0001$; Proleće-Jesen, $P=0.0016$). Značajna interakcija Sezona \times Tretman ($P<0.0001$) upućuje na to da se promene gustine stoma biljaka *I. variegata* izazvane variranjem svetlosnih uslova značajno razlikuju između vegetacijskih sezona. Statistički značajna interakcija Sezona \times Godina ($P<0.0001$) ukazuje na to da se variranje u srednjim vrednostima gustine stoma između vegetacijskih sezona značajno razlikuje od godine do godine. Statistički značajna interakcija Sezona \times Tretman \times Godina ($P<0.0001$) potvrđuje da se plastični odgovori biljaka *I. variegata* izazvani promenom svetlosnog tretmana razlikuju između različitih vegetacijskih sezona tokom dve godine za praćenu osobinu.

Unutar svake od dve sukcesivne godine posmatranja - Na dobijenim podacima su takođe urađene odvojene analize varijanse za obe godine izvođenja eksperimenta, 2013. (Tabela 14) i 2014. (Tabela 15). Prikazani su rezultati analize varijanse ponovljenih merenja unutar i između eksperimentalnih jedinica, kao i rezultati *PROFILE* analize odnosno testiranja nagiba fenotipskog odgovora gustine stoma između vegetacijskih sezona svake od dve sukcesivne godine posmatranja.

Tokom 2013. godine svetlosni tretmani različitog intenziteta i kvaliteta svetlosti značajno su uticali na fenotipsku ekspresiju gustine stoma (efekat Tretmana, $P<0.0001$) (Tabela 14), što upućuje na postojanje fenotipske plastičnosti tj. sposobnosti genotipova da menjaju gustinu stoma u zavisnosti od svetlosnih uslova koji vladaju u njihovom okruženju. U sve tri vegetacijske sezone, listovi biljaka na višem intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti imali su veću gustinu stoma (Grafik 1, Tabele 1-6). Utvrđen je statistički značajan efekat Genotip(stanište) koji potvrđuje postojanje genetičke varijabilnosti unutar staništa za vrednost gustine stoma ($P<0.0001$). Ova genetička varijabilnost ilustrovana je ukrštanjima normi reakcija genotipova tj. njihovim srednjim vrednostima merenim u oba eksperimentalna svetlosna tretmana tokom tri dela

vegetacijskog perioda u 2013. godini (Grafik 1). Statističkom analizom nije utvrđeno postojanje značajnih mikrosredinskih razlika niti je potvrđena diferencijacija srednjih vrednosti gustine stoma u zavisnosti od staništa. Rezultati su pokazali da interakcije: Tretman \times Stanište i Tretman \times Genotip(stanište) nisu značajno doprinele fenotipskom variranju gustine stoma.

Rezultati analize unutar eksperimentalnih jedinica prikazani u Tabeli 14. potvrđuju postojanje statistički značajne varijabilnost gustine stoma između vegetacijskih sezona: proleća, leta i jeseni (efekat Sezone, $P < 0.0001$).

Rezultati *PROFILE* analize ukazuju na to da se obrasci promene prosečnih vrednosti gustine stoma biljaka *I. variegata* značajno razlikuju između proleća i leta, leta i jeseni i proleća i jeseni ($P < 0.0001$). Tokom 2013. godine gustina stoma opada od proleća ka jeseni pri čemu su ove razlike izraženije kod biljaka gajenih na nižem intenzitetu svetlosti (Grafik 1, Tabele 1-6). Jedina interakcija koja je značajno doprinela fenotipskom variranju gustine stoma bila je Sezona \times Tretman ($P < 0.0001$) što ukazuje na to da se plastični odgovori genotipova *I. variegata* na promenu svetlosnog tretmana razlikuju između vegetacijskih sezona tokom 2013. godine. Preostali izvori variranja iz Tabele 14. nisu bili statistički značajni.

U 2014. godini gustina stoma je ispoljila značajnu fenotipsku plastičnost indukovanu promenom svetlosnog okruženja (efekat Tretmana, $P < 0.0001$) (Tabela 15) u delu analize između eksperimentalnih jedinica. Slično podacima iz 2013. godine, gustina stoma je značajno veća na listovima biljaka gajenih na visokom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti. Razlika u odnosu na 2013. godinu je da je efekat Tretmana izražen samo u toku letnje i jesenje vegetacijske sezone (Grafik 2, Tabele 7-12). Analiza varijanse je pokazala da je efekat Bloka takođe bio statistički značajan u 2014. godini ($P < 0.0001$), što znači da je bilo značajnih mikrosredinskih variranja. Statistički značajan efekat Staništa upućuje da postoji diferencijacija srednjih vrednosti gustine stoma u zavisnosti od staništa ($P = 0.0228$). Biljke *I. variegata* poreklom sa zasenčenog staništa, gajene na visokom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti, imaju više vrednosti gustine stoma u dve od tri vegetacijske sezone (Grafik 2, Tabele 7-12). Statistički značajan efekat Genotip(stanište) potvrđuje postojanje genetičke varijabilnosti unutar staništa za vrednost gustine stoma ($P < 0.0001$). Ova genetička varijabilnost je vizuelno (grafički) potvrđena ukrštanjima normi reakcija genotipova tj. njihovim srednjim vrednostima merenim u oba eksperimentalna tretmana tokom tri dela vegetacijskog perioda (2014. godine) (Grafik 2).

Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja unutar eksperimentalnih jedinica za 2014. godinu potvrđuju postojanje značajne varijabilnosti gustine stoma tokom tri vegetacijske sezone (efekat Sezone, $P < 0.0001$).

PROFILE analiza je pokazala da postoje značajne razlike između sve tri kontrastne varijable: prve i druge (Proleće-Leto, $P < 0.0001$), druge i treće (Leto-Jesen, $P = 0.0350$) i prve i treće (Proleće-Jesen, $P < 0.0001$). Statistički značajna interakcija Sezona \times Tretman ($P < 0.0001$) ukazuje da se način ili veličina promene gustine stoma genotipova *I. variegata* kao odgovor na promenu svetlosnog tretmana razlikuje između vegetacijskih sezona tokom 2014. godine. Statistički značajna je bila i interakcija Sezona \times Blok ($P = 0.0456$), dok preostali izvori variranja unutar eksperimentalnih jedinica nisu značajno doprineli fenotipskom variranju praćene osobine.

Varijabilnost specifične površine lista

Između dve sukcesivne godine posmatranja - Poređenjem vrednosti SPL između eksperimentalnih jedinica, utvrdilo se da su srednje vrednosti niže na visokom intenzitetu i visokom odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti (Tabele 1-12), dok su više vrednosti zabeležene u tretmanu sa nižim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti. Statistička značajnost ovih razlika potvrđena je rezultatima modela analize varijanse ponovljenih merenja za SPL gde je dobijen značajan efekat Tretmana ($P < 0.0001$) (Tabela 16). Numerička mera fenotipske varijabilnosti predstavljena kroz koeficijent varijacije je za praćenu osobinu najviša u leto 2013. godine za genotipove poreklom sa zasenčenog staništa i izloženim niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti. Suprotno, tokom leta 2014. godine zabeležen je najniži koeficijent varijacije kod istih genotipova.

Koeficijenti varijacije za SPL su manji tokom 2014. u odnosu na 2013. godinu kod biljaka *I. variegata* gajenih na oba svetlosna tretmana i poreklom sa oba staništa. Ove razlike možemo da uočimo i sa grafika gde su norme reakcija za SPL tokom 2014. godine znatno sličnije između genotipova, tj. imaju veći stepen preklapanja, nego tokom 2013. godine (Grafici 3 i 4).

Zabeležene su statistički značajne razlike u variranju srednjih vrednosti SPL između dve sukcesivne godine (efekat Godine, $P < 0.0001$). Tokom 2014. godine izmerene su veće vrednosti SPL nego tokom 2013. godine. Analiza odabranog modela pokazala je da postoji i značajna genetička varijabilnost unutar staništa (efekat

Genotip(stanište), $P=0.0012$). Nije utvrđen ni značajan uticaj varijabilnosti u mikrosredinskim uslovima između blokova (efekat Bloka) niti statistički značajan efekat Staništa.

Tumačenjem rezultata analize varijanse ponovljenih merenja ustanovljeno je da efekat sledećih interakcija nije bio statistički značajan za fenotipsko variranje SPL: Tretman \times Godina, Tretman \times Stanište, Tretman \times Genotip(stanište) i Godina \times Stanište.

Specifična površina lista je iznova merena na istim biljkama *I. variegata* tokom tri sezone (proleće, leto, jesen) u dve godine. Deo analize varijanse ponovljenih merenja koji se odnosi na varijabilnost unutar eksperimentalnih jedinica pokazao je da postoji značajan efekat Sezone ($P<0.0001$), što upućuje na to da postoji značajna razlika između srednjih vrednosti SPL u tri različite vremenska tačke.

Tokom 2013. godine najveće vrednosti SPL uglavnom imaju listovi formirani tokom letnjih meseci (Tabele 1-6) dok tokom 2014. godine uočavamo uglavnom smanjenje vrednosti SPL od proleća ka jeseni (Tabele 7-12). Dobijeni trend promena ove morfološke osobine *I. variegata* izražen je kroz statistički značajne razlike između prvog i drugog merenja (Proleće-Leto), drugog i trećeg (Leto-Jesen), kao i prvog i trećeg merenja (Proleće-Jesen) ($P<0.0001$) za ceo uzorak. Dobijena je statistički značajna interakcija Sezona \times Tretman ($P<0.0001$) koja govori da se način ili veličina promene SPL genotipova *I. variegata* kao odgovor na promenu svetlosnog tretmana razlikuje između različitih vegetacijskih sezona. Dobijena statistički značajna interakcija Sezona \times Godina ($P<0.0001$) upućuje na to da postoje značajne razlike u srednjim vrednostima SPL između godina za pojedinačne vegetacijske sezone. Dobijena statistički značajna interakcija Sezona \times Genotip(stanište) ($P<0.0001$), znači da se genetička varijabilnost biljaka *I. variegata* značajno razlikuje između vegetacijskih sezona, tj. da postoji značajna varijabilnost fenotipske plastičnosti SPL zavisna od vegetacijske sezone. Preostali izvori variranja iz Tabele 16. nisu bili statistički značajni.

Unutar svake od dve sukcesivne godine posmatranja - Na dobijenim podacima su urađene odvojene analize varijanse za svaku godinu izvođenja eksperimenta: 2013. godina (Tabela 17) i 2014. godina (Tabela 18). Prikazani su rezultati analize varijanse ponovljenih merenja unutar i između eksperimentalnih jedinica, kao i rezultati *PROFILE* analize odnosno testiranja nagiba fenotipskog odgovora SPL između vegetacijskih sezona svake od dve sukcesivne godine posmatranja.

Korišćenjem analize varijanse ponovljenih merenja za 2013. godinu testirane su značajnosti razlika između eksperimentalnih jedinica. Testiran je efekat: Tretmana, Bloka, Staništa i Genotip(stanište). Intenzitet i kvalitet svetlosti kojem su bili izloženi genotipovi tokom 2013. godine značajno je uticao na fenotipsku ekspresiju SPL (efekat Tretmana, $P < 0.0001$) (Tabela 17), što ukazuje na postojanje fenotipske plastičnosti tj. sposobnosti genotipova da menjaju SPL u zavisnosti od svetlosnih uslova koji vladaju u njihovom okruženju. U sve tri vegetacijske sezone biljke gajene na niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti su imale veće vrednosti SPL (Grafik 3, Tabele 1-6). Nije utvrđen značajan uticaj varijabilnosti u mikrosredinskim uslovima (efekat Bloka) niti statistički značajan efekat Staništa. Potvrđen je statistički značajan efekat Genotip(stanište) ($P = 0.0253$) koji upućuje na postojanje genetičke varijabilnosti unutar staništa za SPL. Rezultati su pokazali da interakcije: Tretman \times Stanište i Tretman \times Genotip(stanište) nisu značajno doprineli fenotipskom variranju SPL.

Rezultati analize unutar eksperimentalnih jedinica prikazani u Tabeli 17. upućuju na to da postoji statistički značajna varijabilnost SPL između proleća, leta i jeseni (efekat Sezone, $P < 0.0001$).

Transformisani podaci ponovljenih merenja su testirani u *PROFILE* analizi, kojom je potvrđena značajna razlika između prvog i drugog merenja (Proleće-Leto), drugog i trećeg (Leto-Jesen), i prvog i trećeg merenja (Proleće-Jesen) ($P < 0.0001$). Ustanovljeno je da postoji statistički značajan efekat interakcije Sezona \times Tretman ($P < 0.0001$). Ovaj efekat ukazuje na to da se plastični odgovori biljaka *I. variegata* na promenu svetlosnog tretmana izraženu kroz promenu srednje vrednosti specifične površine lista, razlikuju između različitih vegetacijskih sezona tokom 2013. godine. Dobijena statistički značajna interakcija Sezona \times Genotip(stanište) ($P = 0.0032$) znači da se genetička varijabilnost biljaka *I. variegata* značajno razlikuje između vegetacijskih sezona. Ostale interakcije nisu bile statistički značajne.

U delu analize između eksperimentalnih jedinica utvrđeno je da je promena intenziteta i kvaliteta svetlosti uticala na vrednosti SPL u 2014. godini (efekat Tretmana, $P < 0.0001$) (Tabela 18) i to tako što su biljke gajene na nižem intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti (uslovi vegetacijske senke) imali veće vrednosti SPL u sve tri vegetacijske sezone (Tabele 7-12 i Grafik 4). Nije utvrđen značajan uticaj varijabilnosti u mikrosredinskim uslovima (efekat Bloka) niti da postoji značajna diferencijacija staništa za srednju vrednost SPL (efekat Staništa).

Nije potvrđena ni diferencijacija genotipova unutar dva staništa za datu osobinu (efekat Genotip(stanište)). Analizom varijanse ponovljenih merenja za 2014. godinu ustanovljeno je da efekti sledećih interakcija nisu bili statistički značajni za fenotipsko variranje specifične površine lista: Tretman × Stanište, Tretman × Genotip(stanište).

Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja unutar eksperimentalnih jedinica za 2014. godinu, upućuju na to da postoji statistički značajna varijabilnost SPL tokom proleće, leta i jeseni (efekat Sezone, $P < 0.0001$) (Tabela 18, Grafik 4).

PROFILE analiza je pokazala da postoje značajne razlike između sve tri kontrastne varijable tj. između sva tri dela vegetacijskog perioda. Ostale interakcije u analizi modela za SPL nisu bile statistički značajne. Rezultati ukazuju i na značajnu interakciju Sezona × Tretman, koja govori da se odgovori biljaka *I. variegata* na promenu svetlosnih uslova razlikuju između vegetacijskih sezona u 2014. godini ($P < 0.0001$) dok ostale interakcije nisu bile statistički značajne.

Varijabilnost ukupne koncentracije hlorofila

Između dve sukcesivne godine posmatranja - Srednje vrednosti ukupne koncentracije hlorofila niže su na tretmanu sa višim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti, dok su više vrednosti zabeležene na tretmanu sa nižim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti (Grafici 5-6, Tabele 1-12). Analizom varijanse ponovljenih merenja između eksperimentalnih jedinica utvrđen je značajan efekat Tretmana u fenotipskoj ekspresiji ukupne koncentracije hlorofila ($P < 0.0001$) (Tabela 19). Utvrđen je i značajan uticaj varijabilnosti mikrosredinskih uslova (efekat Bloka, $P < 0.0001$) na variranje Chl. Fenotipsko variranje praćene osobine se značajno statistički razlikuje između dve analizirane godine ($P < 0.0001$). Tokom 2014. godine izmerene su veće koncentracije hlorofila nego tokom 2013. godine (Grafici 5-6, Tabele 1-12). Razlike srednjih vrednosti Chl biljkaka poreklom iz otvorenog i zasenčenog staništa nisu bile statistički značajne. Analiza varijanse ponovljenih merenja pokazala je da postoji značajna genetička varijabilnost unutar staništa (efekat Genotip(stanište), $P < 0.0001$).

Rezultatima nije potvrđena statistička značajnost sledećih interakcija: Tretman × Godina; Tretman × Stanište; Tretman × Genotip(stanište); Godina × Stanište.

Analizom varijanse ponovljenih merenja praćeni su i obrasci variranja unutar eksperimentalnih jedinica tokom tri sezone (proleće, leto, jesen) u dve godine. Utvrđeno

je da postoji statistički značajan efekat Sezone ($P < 0.0001$), što upućuje da postoji značajna razlika između srednjih vrednosti Chl merene tri različite vremenska tačke.

PROFILE analiza za Chl je potvrdila statistički značajne razlike između prvog i drugog (Proleće-Leto), drugog i trećeg (Leto-Jesen), i prvog i trećeg merenja (Proleće-Jesen) ($P < 0.0001$). Značajna interakcija Sezona \times Tretman govori da se plastični odgovori biljaka *I. variegata* na promenu svetlosnih uslova razlikuju između vegetacijskih sezona ($P < 0.0001$). Značajna interakcija Sezona \times Blok za Chl ($P < 0.0001$) ukazuje da se veličine mikrosredinskog variranja razlikuju između pojedinih vegetacijskih sezona. Statistički značajna interakcija Sezona \times Godina ($P < 0.0001$) znači da postoje značajne razlike u srednjim vrednostima Chl između godina za pojedinačne vegetacijskih sezone. Statistički značajna interakcija Sezona \times Stanište ($P = 0.0003$) znači da su tokom eksperimenta način i veličina promene Chl između vegetacijskih sezona značajno zavisile od porekla biljaka (različita staništa). Dobijena statistički značajna interakcija Sezona \times Genotip(stanište) ($P = 0.0182$) znači da se genetička varijabilnost biljaka *I. variegata* značajno razlikuje između vegetacijskih sezona. Statistički značajna dvostruka interakcija Sezona \times Tretman \times Godina ($P = 0.0022$) govori da je sezonska varijabilnost plastičnosti sadržaja Chl kod biljaka *I. variegata* bila različita tokom dve godine.

Unutar svake od dve sukcesivne godine posmatranja - Kako se efekat Godine za Chl pokazao značajnim na dobijenim podacima su urađene dodatne analize varijanse za svaku pojedinačnu godinu (Tabele 20-21). Prikazani su rezultati analize varijanse ponovljenih merenja unutar i između eksperimentalnih jedinica, kao i rezultati *PROFILE* analize odnosno testiranja nagiba fenotipskog odgovora Chl između vegetacijskih sezona svake od dve sukcesivne godine posmatranja.

Intenzitet i kvalitet svetlosti kojem su bili izloženi genotipovi tokom 2013. godine značajno je uticao na fenotipsku ekspresiju ukupne koncentracije hlorofila (efekat Tretmana, $P < 0.0001$) (Grafik 5, Tabela 20), što ukazuje na postojanje fenotipske plastičnosti tj. sposobnosti genotipova da menjaju svoje fenotipske vrednosti u zavisnosti od svetlosnih uslova. Utvrđene su i statistički značajne mikrosredinske razlike u ekspresiji date ekofiziološke osobine (efekat Bloka, $P < 0.0001$). Nije potvrđena diferencijacija staništa za srednju vrednost ukupne koncentracije hlorofila dok je potvrđen statistički značajan efekat Genotip(stanište) ($P = 0.0039$) koji upućuje na

postojanje genetičke varijabilnosti unutar staništa za Chl. Preostale interakcije: Tretman \times Stanište i Tretman \times Genotip(stanište) nisu bile statistički značajne.

Rezultati analize unutar eksperimentalnih jedinica sumirani u Tabeli 20. upućuju na to da postoji statistički značajna varijabilnost Chl tokom proleća, leta i jeseni (efekat Sezone, $P < 0.0001$) (Tabela 20 i Grafik 5).

PROFILE analiza je pokazala da postoje značajne razlike između sve tri kontrastne varijable: prve i druge (Proleće-Leto), druge i treće (Leto-Jesen) i prve i treće (Proleće-Jesen) ($P < 0.0001$). Tokom 2013. godine Chl opada od proleća ka jeseni i to je izraženije kod biljaka gajenih na nižem intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti (Grafik 5, Tabele 1-6). Analizom varijanse ponovljenih merenja Chl ustanovljeno je da postoji značajan efekat sledećih interakcija: Sezona \times Tretman, Sezona \times Blok i Sezona \times Stanište. Ovo ukazuje da razlike između tretmana, blokova i staništa značajno zavise od toga u kojoj vegetacijskoj sezoni je meren Chl. Statistički značajna interakcija Sezona \times Tretman ($P < 0.0001$) govori da se plastični odgovori genotipova *I. variegata* na promenu svetlosnog tretmana razlikuju između delova vegetacijskog perioda tokom 2013. godine. Takođe, statistički značajna interakcija Sezona \times Blok ($P < 0.0001$) ukazuje da varijabilnost mikrosredinskih faktora značajno zavisi od vegetacijske sezone. Statistički značajna interakcija Sezona \times Stanište ($P = 0.0036$) govori da su razlike srednjih vrednosti Chl između biljaka poreklom iz različitih staništa zavisne od sezone kada su merene. Dvostruke interakcije: Sezona \times Tretman \times Stanište; Sezona \times Tretman \times Genotip(stanište) nisu bile statistički značajne.

Korišćenjem analize varijanse ponovljenih merenja za 2014. godinu testirane su značajnosti razlika između eksperimentalnih jedinica. I u drugoj analiziranoj godini, biljke *I. variegata* su ispoljile značajnu fenotipsku plastičnost za Chl indukovanu promenom intenziteta i kvaliteta svetlosti (efekat Tretmana, $P < 0.0001$) (Grafik 6, Tabela 21). Pokazalo se da Chl ima više vrednosti na nižem intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti. Efekat Bloka je takođe bio statistički značajan ($P = 0.0082$). Statistički značajan efekat Genotip(stanište) ($P = 0.0044$) upućuje na postojanje značajne genetičke varijabilnosti unutar staništa za Chl. Rezultati nisu potvrdili postojanje diferencijacije staništa za srednju vrednost Chl u 2014. godini, niti je potvrđeno da su efekti interakcija Tretman \times Stanište kao i Tretman \times Genotip(stanište) značajno doprineli fenotipskom variranju Chl.

Rezultati analize varijanse za 2014. godinu govore da postoji statistički značajna varijabilnost Chl između vegetacijskih sezona (efekat Sezone, $P < 0.0001$) (Tabela 21, Grafik 6).

PROFILE analiza je pokazala da se obrasci promene prosečnih vrednosti Chl kod biljaka *I. variegata* značajno razlikuju između proleća i leta, ($P < 0.0001$) i proleća i jeseni u 2014. godini ($P < 0.0001$). Testiran je svaki izvor variranja koji uključuje vremensku komponentu. Statistički značajna interakcija Sezona \times Tretman ($P < 0.0001$) pokazuje da postoji značajna varijabilnost između vegetacijskih sezona za razlike između tretmana. Značajna interakcija Sezona \times Blok ($P < 0.0001$) ukazuje da veličina mikrosredinskih razlika zavisi od sezone kada je merena ukupna koncentracija hlorofila. Statistički značajna interakcija Sezona \times Genotip(stanište) ($P = 0.0018$) znači da se genetička varijabilnost biljaka *I. variegata* značajno razlikuje između vegetacijskih sezona, tj. da postoji značajna varijabilnost fenotipske plastičnosti Chl zavisna od vegetacijske sezone. Preostali izvori variranja unutar eksperimentalnih jedinica nisu značajno doprineli fenotipskom variranju praćene ekofiziološke osobine osobine.

Varijabilnost odnosa koncentracija hlorofila A i hlorofila B

Između dve sukcesivne godine posmatranja - U datom eksperimentalnom dizajnu, ustanovljeno je da postoje razlike u odnosu koncentracija hlorofila A i hlorofila B kod biljaka gajenih na različitim intenzitetima i kvalitetima dostupne svetlosti. Poređenjem vrednosti ChlA/B između eksperimentalnih jedinica potvrđeno je da su prosečne vrednosti ChlA/B bile značajno više na tretmanu sa nižim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti, u poređenju sa tretmanom sa višim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti i to tokom prolećnog i letnjeg perioda dok je tokom jesenjeg perioda ovaj odnos obrnut (efekat Tretmana, $P < 0.0001$) (Grafici 7-8, Tabele 1-12. i 22). Ukoliko uporedimo koeficijente varijacije, možemo uočiti da je varijabilnost ChlA/B veća kod biljaka koje su izložene tretmanu sa višim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti tokom svih sezona u obe godine.

Utvrđen je i značajan uticaj varijabilnosti u mikrosredinskim uslovima između blokova (efekat Bloka, $P = 0.0073$) na variranje ChlA/B. Rezultati analize ukazuju i da se fenotipsko variranje pomenute ekofiziološke osobine značajno razlikuje u dva vremenska intervala (efekat Godine, $P < 0.0001$). Analiza varijanse je pokazala da postoji genetička varijabilnost unutar staništa (efekat Genotip(stanište), $P < 0.0001$). Takođe,

analiza varijanse je potvrdila da ne postoji diferencijacija staništa za srednju vrednost ChlA/B.

Analizom varijanse ponovljenih merenja ustanovljen je neznačajan efekat sledećih interakcija na variranje ChlA/B: Tretman \times Godina, Tretman \times Stanište, Tretman \times Genotip(stanište) i Godina \times Stanište.

Deo analize varijanse ponovljenih merenja koji se odnosi na varijabilnost unutar eksperimentalnih jedinica pokazao je da postoji značajan efekat Sezone ($P < 0.0001$) tj. da postoji značajna razlika između srednjih vrednosti ChlA/B u tri različite vremenska tačke.

Detaljnijom analizom (*PROFILE* analiza) potvrđeno je da postoje značajne razlike u ChlA/B između prolećnih i letnjih listova ali i da se jesenji listovi značajno razlikuju u ChlA/B od prolećnih listova (Proleće-Leto, $P < 0.0001$; Proleće-Jesen, $P < 0.0001$). Dobijena značajna interakcija Sezona \times Tretman ($P < 0.0001$) govori da se promene ChlA/B izazvane variranjem svetlosnih uslova značajno razlikuju između vegetacijskih sezona. Statistički značajna interakcija Sezona \times Godina ($P < 0.0001$) upućuje da se variranje u srednjim vrednostima ChlA/B između vegetacijskih sezona značajno razlikuje od godine do godine. Takođe je dobijena i statistički značajna interakcija Sezona \times Stanište ($P = 0.0309$) koja upućuje da su tokom eksperimenta način i veličina promene ChlA/B između vegetacijskih sezona značajno zavisile od porekla biljaka (različita staništa). Statistički značajna interakcija Sezona \times Genotip(stanište) ($P = 0.0021$) ukazuje da se genetička varijabilnost biljaka *I. variegata* značajno razlikuje između analiziranih vegetacijskih sezona. Potvrđena je i statistički značajna dvostruka interakcija Sezona \times Tretman \times Godina ($P = 0.0014$) koja upućuje na to da je sezonska varijabilnost plastičnosti ChlA/B bila različita tokom dve godine. Ostale interakcije u analizi statističkog modela za ChlA/B nisu bile statistički značajne.

Unutar svake od dve sukcesivne godine posmatranja - Na dobijenim podacima su urađene dodatne analize varijanse za svaku pojedinačnu godinu izvođenja eksperimenta, za 2013. godinu (Tabela 23) i 2014. godinu (Tabela 24). Prikazani su rezultati analize varijanse ponovljenih merenja unutar i između eksperimentalnih jedinica, kao i rezultati *PROFILE* analize odnosno testiranja nagiba fenotipskog odgovora ChlA/B između vegetacijskih sezona.

Analizom podataka iz 2013. godine, utvrđeno je da su intenzitet i kvalitet svetlosti imali značajan uticaj na fenotipsku vrednost osobine (efekat Tretmana,

$P < 0.0001$) (Tabela 23), što upućuje na postojanje fenotipske plastičnosti tj. sposobnosti genotipova da menjaju ChlA/B u zavisnosti od svetlosnih uslova u okruženju. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja za 2013. godinu nisu potvrdili postojanje diferencijacije staništa za srednju vrednost ChlA/B. Potvrđen je statistički značajan efekat Genotip(stanište) ($P = 0.0122$) koji upućuje na postojanje genetičke varijabilnosti unutar staništa za ChlA/B, dok nije utvrđen značajan uticaj varijabilnosti mikrosredinskih uslova. Efekti interakcija Tretman \times Stanište kao i Tretman \times Genotip(Stanište) nisu bili statistički značajni.

Deo analize varijanse koji se odnosi na varijabilnost unutar eksperimentalnih jedinica pokazao je da postoji značajan efekat Sezone ($P < 0.0001$) tj. da postoji značajna razlika ChlA/B u tri različite vremenska tačke. Detaljnijom analizom (*PROFILE* analiza) utvrđeno je da ne postoje značajne razlike u ChlA/B između letnjih i jesenjih listova ali se prolećni listovi značajno razlikuju i od letnjih i od jesenjih listova (Proleće-Leto, $P < 0.0001$; Proleće-Jesen, $P < 0.0001$). Interakcija koja je značajno doprinela fenotipskom variranju praćene osobine bila je Sezona \times Tretman ($P < 0.0001$) što ukazuje da se plastični odgovori genotipova *I. variegata* na promenu svetlosnog tretmana razlikuju između različitih delova vegetacijskog perioda tokom 2013. godine. Druga statistički značajna interakcija Sezona \times Stanište ($P = 0.0301$) govori da su razlike srednjih vrednosti ChlA/B između biljaka poreklom iz različitih staništa zavisne od sezone kada su merene. Ostale interakcije nisu bile statistički značajne.

Korišćenjem analize varijanse ponovljenih merenja za 2014. godinu testirane su značajnosti razlika između eksperimentalnih jedinica. Ustanovljeno je da postoje statistički značajni efekti: Tretmana ($P < 0.0001$), Bloka ($P = 0.0077$) i Genotip(stanište) ($P < 0.0001$) (Tabela 24). Rezultati nisu potvrdili postojanje diferencijacije staništa u 2014. godini. Efekti interakcija Tretman \times Stanište i Tretman \times Genotip(Stanište) nisu značajno doprineli fenotipskom variranju ove osobine.

Rezultati *PROFILE* analize za 2014. godinu ukazuju da se obrasci promene prosečnih vrednosti odnosa koncentracija hlorofila A i hlorofila B ne razlikuju između sezona. Testiran je svaki izvor variranja koji uključuje vremensku komponentu. Statistički značajna interakcija Sezona \times Tretman ($P < 0.0001$) pokazuje da razlike između vegetacijskih sezona zavise od svetlosnog tretmana u kome su biljke gajene. Interakcija Sezona \times Genotip(Stanište) je na granici značajnosti ($P = 0.0520$) i pokazuje da se genetička varijabilnost biljaka *I. variegata* značajno razlikuje između analiziranih

vegetacijskih sezona. Efekti preostalih interakcija nisu značajno doprineli fenotipskom variranju analizirane ekofiziološke osobine.

Varijabilnost ukupne koncentracije karotenoida

Između dve sukcesivne godine posmatranja - Na osnovu rezultata analize varijanse ponovljenih merenja između eksperimentalnih jedinica, zaključeno je da četiri faktora variranja: Tretman, Blok, Godina, Genotip(stanište) značajno doprinose fenotipskom variranju ukupne koncentracije karotenoida. Statistički značajan efekat Tretmana ($P < 0.0001$) (Tabela 25) ukazuje na postojanje fenotipske plastičnosti za Car. Svetlosni tretmani su značajno uticali na fenotipske vrednosti koncentracije karotenoida u uzorcima listova biljaka *I. variegata*. Koncentracije karotenoida niže su na tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti, dok su više vrednosti zabeležene na tretmanu sa nižim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti (Grafici 9-10, Tabele 1-12). U analizi varijanse utvrđen je i značajan uticaj varijabilnosti u mikrosredinskim uslovima (efekat Bloka, $P = 0.0001$). Statistički značajan efekat Godine ($P < 0.0001$) potvrđuje značajne razlike u variranju Car između 2013. i 2014. godine pri čemu su u oba tretmana kod biljaka poreklom sa oba staništa veće koncentracije karotenoida izmerene tokom 2014. godine. Razlike Car između biljaka poreklom iz otvorenog i zasenčenog staništa nisu bile statistički značajne. Analiza je pokazala da postoji značajna genetička varijabilnost unutar staništa (efekat Genotip(stanište), $P < 0.0001$).

Dobijeni rezultati za Car nisu potvrdili postojanje značajnih interakcija: Tretman \times Godina, Tretman \times Stanište, Tretman \times Genotip(stanište) i Godina \times Stanište.

Analizom varijanse ponovljenih merenja praćeni su i obrasci variranja unutar eksperimentalnih jedinica tokom tri vegetacijske sezone (proleće, leto, jesen) u dve godine. Utvrđeno je da postoji statistički značajan efekat Sezone ($P < 0.0001$), što upućuje na značajnu razliku između koncentracije karotenoida merene u tri različite vremenske tačke.

PROFILE analizom su prikazane statistički značajne razlike između: prvog i drugog (Proleće-Leto), drugog i trećeg (Leto-Jesen), i prvog i trećeg merenja (Proleće-Jesen) ($P < 0.0001$). Značajna interakcija Sezona \times Tretman ($P < 0.0001$) govori da se odgovori biljaka *I. variegata* na promenu svetlosnih uslova razlikuju između vegetacijskih sezona, tj. da postoji sezonska varijabilnost plastičnosti Car. Značajna

interakcija Sezona \times Blok ($P < 0.0001$) ukazuje da razlike Car između sezona nisu iste u svim blokovima. Nije utvrđena značajna interakcija Sezona \times Godina. Statistički značajna interakcija Sezona \times Stanište ($P = 0.0065$) potvrđuje da promene u koncentraciji karotenoida tokom vegetacijskog perioda značajno zavise od porekla biljaka. Interakcija Sezona \times Genotip(Stanište) je bila statistički značajna ($P = 0.0316$) i ukazuje da se genetička varijabilnost biljaka *I. variegata* značajno razlikuje između analiziranih vegetacijskih sezona. Statistički značajna dvostruka interakcija Sezona \times Tretman \times Godina ($P = 0.0032$) govori da je sezonska varijabilnost plastičnosti Car biljaka *I. variegata* bila različita tokom dve godine. Dvostruke interakcije: Sezona \times Tretman \times Stanište, Sezona \times Tretman \times Genotip(Stanište) i Sezona \times Godina \times Stanište nisu bile statistički značajne za Car.

Unutar svake od dve sukcesivne godine posmatranja - Zbog utvrđenog značajnog efekta Godine na variranje koncentracije karotenoida, urađene su dodatne analize varijanse za: 2013. godinu (Tabela 26) i 2014. godinu (Tabela 27). Prikazani su rezultati analize varijanse ponovljenih merenja unutar i između eksperimentalnih jedinica, kao i rezultati *PROFILE* analize odnosno testiranja nagiba fenotipskog odgovora Car između vegetacijskih sezona svake od dve sukcesivne godine posmatranja.

Korišćenjem analize varijanse ponovljenih merenja za 2013. godinu analizirane su značajnosti razlika između eksperimentalnih jedinica koje su uključivalo četiri faktora: Tretman, Blok, Stanište i Genotip(stanište). Svetlosni tretmani kojima su bili izloženi genotipovi tokom 2013. godine značajno su uticali na fenotipsku ekspresiju koncentracije karotenoida (efekat Tretmana, $P < 0.0001$) (Tabela 26), što upućuje na postojanje fenotipske plastičnosti tj. sposobnost genotipova *I. variegata* da menjaju sadržaj karotenoida u zavisnosti od svetlosnih uslova koji vladaju u njihovom okruženju. Utvrđeno je da su mikrosredinske razlike značajno uticale na ekspresiju date osobine (efekat Bloka, $P < 0.0001$). Nije utvrđena diferencijacija staništa za koncentraciju karotenoida. Rezultati su pokazali da je postojala značajna genetička varijabilnost unutar staništa (efekat Genotip(stanište), $P = 0.0008$). Efekti interakcija: Tretman \times Stanište i Tretman \times Genotip(Stanište) nisu bili statistički značajni.

Rezultati analize unutar eksperimentalnih jedinica prikazani u Tabeli 26. potvrđuju postojanje statistički značajne varijabilnost Car između vegetacijskih sezona proleća, leta i jeseni (efekat Sezone, $P < 0.0001$).

PROFILE analiza ukazuje na to da postoje značajne razlike Car u listovima između proleća i leta, leta i jeseni, i proleća i jeseni ($P < 0.0001$). Statistički značajna interakcija Sezona \times Tretman ($P < 0.0001$) upućuje da su se plastični odgovori genotipova *I. variegata* na promenu svetlosnog tretmana razlikovali između različitih delova vegetacijskog perioda tokom 2013. godine. Značajna interakcija Sezona \times Blok ($P = 0.0165$) ukazuje da veličina mikrosredinskih razlika zavisi i od sezone kada je merena koncentracija karotenoida. Statistički značajna interakcija Sezona \times Stanište ($P = 0.0450$) znači da su tokom eksperimenta način i veličina promene Car između vegetacijskih sezona značajno zavisile od porekla biljaka (različita staništa). Ostale interakcije nisu bile statistički značajne.

I u drugoj godini eksperimenta (2014), Car je ispoljila značajnu fenotipsku plastičnost indukovanu promenom intenziteta i kvaliteta svetlosti (efekat Tretmana, $P < 0.0001$) (Tabela 27) u delu analize između eksperimentalnih jedinica. Analiza varijanse ponovljenih merenja je pokazala da efekat Bloka nije bio statistički značajan. Statistički značajan efekat Genotip(stanište) ($P = 0.0142$) upućuje na postojanje značajne genetičke varijabilnosti za Car. Pomenuta varijabilnost može se uočiti ukrštanjima normi reakcija genotipova u oba eksperimentalna svetlosna tretmana tokom tri dela vegetacijskog perioda u 2014. godini (Grafik 10). Rezultati nisu potvrdili postojanje značajnih razlika između staništa za koncentraciju karotenoida u 2014. godini. Efekti interakcija Tretman \times Stanište i Tretman \times Genotip(Stanište) nisu značajno doprineli fenotipskom variranju Car.

Rezultati upućuju na postojanje statistički značajne varijabilnost koncentracije karotenoida tokom proleća, leta i jeseni (efekat Sezone, $P < 0.0001$).

PROFILE analizom su dobijene značajne razlike u koncentraciji karotenoida između sva tri dela vegetacijskog perioda u 2014. godini. Interakcija Sezona \times Tretman nije bila statistički značajna. Značajna interakcija Sezona \times Blok ($P = 0.0013$) ukazuje da veličina mikrosredinskih razlika zavisi od sezone kada je merena koncentracija karotenoida u 2014. godini. Statistički značajna interakcija Sezona \times Genotip(Stanište) ($P = 0.0011$) upućuje da se genetička varijabilnost biljaka *I. variegata* razlikuje između pojedinačnih vegetacijskih sezona u 2014. godini. Ostali izvori variranja, unutar eksperimentalnih jedinica nisu bili statistički značajni.

Varijabilnost odnosa koncentracija hlorofila A i karotenoida

Između dve sukcesivne godine posmatranja - Izlaganje biljaka *I. variegata* različitim svetlosnim tretmanima dovelo je do promena u odnosu koncentracija hlorofila A i karotenoida. Poređenjem vrednosti ChlA/Car između eksperimentalnih jedinica dobijeno je da su srednje vrednosti ChlA/Car bile više na tretmanu sa nižim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti, u poređenju sa tretmanom sa višim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti (efekat Tretmana, $P < 0.0001$) (Grafici 11-12, Tabele 1-12. i 28). Utvrđen je i značajan uticaj varijabilnosti u mikrosredinskim uslovima (efekat Bloka, $P < 0.0001$) na variranje ChlA/Car. Rezultati analize ukazuju i da se fenotipsko variranje pomenute ekofiziološke osobine značajno razlikuje između dve eksperimentalne godine (efekat Godine, $P < 0.0001$). Analiza varijanse je pokazala da postoji genetička varijabilnost unutar staništa (efekat Genotip(stanište), $P = 0.0047$). Ustanovljeno je da ne postoji diferencijacija staništa za srednju vrednost ChlA/Car.

Rezultatima je pokazano da postoji samo jedna statistički značajna interakcija Tretman \times Godina ($P = 0.0059$), što ukazuje da veličina i (ili) oblik plastičnosti zavisi od godine u kojoj je merena.

Deo analize varijanse ponovljenih merenja koji se odnosi na varijabilnost unutar eksperimentalnih jedinica pokazao je da postoji značajna razlika ChlA/Car u različitim vremenskim tačkama (efekat Sezone) ($P < 0.0001$).

Detaljnijom analizom (*PROFILE* analiza) pokazano je da postoje značajne razlike u ChlA/Car između prolećnih i letnjih listova ali i da se jesenji listovi značajno razlikuju u ChlA/Car od prolećnih listova (Proleće-Leto, $P < 0.0001$; Proleće-Jesen, $P < 0.0001$). Utvrđena je značajna interakcija Sezona \times Tretman ($P < 0.0001$), što govori da se plastični odgovori biljaka *I. variegata* na promenu svetlosnih uslova razlikuju između vegetacijskih sezona. Dobijena značajna interakcija Sezona \times Godina ($P < 0.0001$) upućuje da se variranje u srednjim vrednostima ChlA/Car između vegetacijskih sezona značajno razlikuje od godine do godine. Statistički značajna interakcija Sezona \times Stanište ($P = 0.0084$) govori da su razlike srednjih vrednosti ChlA/Car između biljaka poreklom iz različitih staništa zavisne od sezone kada su merene. Statistički značajna interakcija Sezona \times Tretman \times Godina ($P = 0.0021$) govori da je sezonska varijabilnost plastičnosti ChlA/Car bila različita tokom dve godine. Ostale interakcije nisu bile statistički značajne.

Unutar svake od dve sukcesivne godine posmatranja - Dodatne analize varijanse su urađene za svaku godinu izvođenja eksperimenta, za 2013. godinu (Tabela 29), odnosno za 2014. godinu (Tabela 30). U tabelama su prikazani rezultati analize varijanse ponovljenih merenja unutar i između eksperimentalnih jedinica, kao i rezultati *PROFILE* analize odnosno testiranja nagiba fenotipskog odgovora ChlA/Car između vegetacijskih sezona svake od dve sukcesivne godine posmatranja.

Eksperimentalni tretmani kojima su bili izloženi genotipovi tokom 2013. godine su značajno uticali na fenotipsku ekspresiju odnosa ChlA/Car (efekat Tretmana, $P < 0.0001$) (Tabela 29), što upućuje na postojanje fenotipske plastičnosti tj. sposobnosti genotipova da menjaju ChlA/Car u zavisnosti od svetlosnih uslova koji vladaju u njihovom okruženju. Utvrđen je i značajan uticaj varijabilnosti mikrosredinskih uslova (efekat Bloka, $P = 0.0123$). Pokazalo se da ne postoji značajan efekat Genotip(stanište). Vrednosti koncentracija ChlA/Car u celom uzorku su pokazale da efekat Staništa nije bio statistički značajan. Interakcije Tretman \times Stanište kao i Tretman \times Genotip(stanište) takođe nisu bile statistički značajne.

Rezultati dela analize varijanse koji se odnosi na varijabilnost unutar eksperimentalnih jedinica upućuju na to da postoji statistički značajne razlike ChlA/Car tokom proleće, leta i jeseni (efekat Sezone, $P < 0.0001$).

PROFILE analiza potvrdila je značajne razlike ChlA/Car u listovima između sva tri dela vegetacijskog perioda ($P < 0.0001$). Utvrđena je značajna interakcija Sezona \times Tretman ($P < 0.0001$), što govori da se plastični odgovori biljaka *I. variegata* na promenu svetlosnih uslova razlikuju između vegetacijskih sezona u 2013. godini. Statistički značajna interakcija Sezona \times Stanište ($P = 0.0276$) znači da su tokom eksperimenta način i veličina promene ChlA/Car između vegetacijskih sezona u 2013. godini, značajno zavisile od porekla biljaka (različita staništa). Ostale interakcije nisu bile statistički značajne.

Deo analize između eksperimentalnih jedinica (2014. godina) potvrdio je da su: promena intenziteta i kvaliteta svetlosti (efekat Tretmana, $P < 0.0001$) (Tabela 30), varijabilnost u mikrosredinskim uslovima (efekat Bloka, $P < 0.0001$) i genetička varijabilnost unutar staništa (efekat Genotip(stanište), $P = 0.0071$) uticali na razlike u srednjim vrednostima praćene osobine. Nije utvrđena diferencijacija staništa za srednju vrednost ChlA/Car, a preostale dve interakcije: Tretman \times Stanište i Tretman \times Genotip(stanište) nisu bile statistički značajne.

Rezultati potvrđuju da postoji statistički značajna varijabilnost ChlA/Car tokom proleće, leta i jeseni (efekat Sezone, $P < 0.0001$).

PROFILE analiza potvrdila je značajne razlike ChlA/Car u listovima između leta i jeseni ($P < 0.0001$) i proleća i jeseni ($P < 0.0001$). Statistički značajna interakcija Sezona \times Tretman ($P < 0.0001$) ukazuje da su se plastični odgovori genotipova *I. variegata* na promenu svetlosnog tretmana razlikovali između različitih delova vegetacijskog perioda tokom 2014. godine. Istovremeno, značajna interakcija Sezona \times Blok ($P = 0.0238$) za ChlA/Car ukazuje da se veličine mikrosredinskog variranja razlikuju između pojedinih vegetacijskih sezona. Preostali izvori variranja unutar eksperimentalnih jedinica nisu značajno doprineli fenotipskom variranju praćene ekofiziološke osobine.

4.2. Fenotipski odgovori osobina cvetanja i osobina plodonošenja na promenu intenziteta i kvaliteta svetlosti

Varijabilnost početka cvetanja

U našoj eksperimentalnoj postavci, ustanovljeno je da ne postoje razlike u početku cvetanja svake biljke *I. variegata* (pojava prvog cveta u odnosu na pojavu prvog cveta u eksperimentu) indukovane različitim intenzitetom i kvalitetom dostupne svetlosti (Tabele 31-34. i 35). Poređenjem vrednosti PC između eksperimentalnih jedinica nije utvrđen značajan uticaj varijabilnosti mikrosredinskih uslova (efekat Bloka). Efekat Staništa, koji je potvrda postojanja diferencijacije staništa za srednju vrednost praćene osobine, nije bio značajan. U istom modelu analize varijanse, koji kao jedan od izvora variranja uključuje Genotip(stanište), pokazalo se da ne postoji značajna genetička varijabilnost unutar staništa. Interakcija Tretman \times Genotip (stanište) nije bila statistički značajna.

Analizom varijanse ponovljenih merenja praćeni su i obrasci variranja unutar eksperimentalnih jedinica tokom dve godine. Utvrđen je statistički značajan efekat Godine ($P < 0.0001$) (Tabela 35), što upućuje na to da postoji značajna razlika između PC merenog u dve eksperimentalne godine. Razlika se posebno uočava kod genotipova koji su bili izloženi niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti (Grafik 13) kod kojih je pojava prvog cveta bila sedam do devet dana ranije tokom 2013. u odnosu na 2014. godinu. Od ostalih izvora variranja jedino je interakcija Godina \times

Tretman ($P=0.0065$), bila statistički značajna. Ovo ukazuje da razlike između tretmana značajno zavise od godine izvođenja eksperimenta.

Varijabilnost dužine trajanja cvetanja

Norme reakcija na Grafiku 14. prikazuju varijabilnost dužine trajanja cvetanja genotipova *I. variegata* tokom dve godine.

Procenom statističke značajnosti udela izvora fenotipskog variranja između eksperimentalnih jedinica utvrđeno je da uprkos postojanju razlika u dužini cvetanja (Tabele 31-34. i 36), svetlosni tretmani korišćeni u ovoj eksperimentalnoj postavci nisu značajno uticali na dužinu trajanja cvetanja kod biljaka *I. variegata* što se vidi iz neznačajnog efekta Tretmana (Tabela 36). U istom modelu analize varijanse koja je obuhvatala dve eksperimentalne godine nije potvrđen značajan uticaj varijabilnosti mikrosredinskih uslova na variranje srednjih vrednosti ove osobine. Analiza odabranog modela pokazala je da ne postoji značajna genetička varijabilnost unutar staništa tj. da ne postoji značajan efekat Genotip(stanište). Interakcija Tretman \times Genotip (stanište) nije bila statistički značajna.

Analiza varijanse ponovljenih merenja unutar eksperimentalnih jedinica odnosila se na bilo koju promenu uočenu tokom vremena u jednoj od eksperimentalnih grupa: Tretman, Blok, Stanište, Genotip(stanište). Rezultati ovog modela su pokazali da postoji značajan efekat Godine ($P<0.0001$), što upućuje na značajnu razliku opsega trajanja cvetanja. Genotipovi *I. variegata* poreklom sa oba staništa i gajeni na oba svetlosna tretmana imali su manje opsege cvetanja tj. cvetanje im je kraće trajalo tokom 2014. godine (Grafik 14). Daljom analizom podataka dobijena je samo statistički značajna interakcija Godina \times Tretman ($P=0.0104$). Ovo ukazuje na to da se plastični odgovori biljaka *I. variegata* na promenu svetlosnog tretmana razlikuju između prve i druge godine. Ostale interakcije nisu bile statistički značajne.

Varijabilnost ukupnog broja cvetova

U Tabelama 31-34. prikazane su srednje vrednosti ukupnog broja cvetova biljaka *I. variegata* izloženih različitim svetlosnim tretmanima, dok su na Grafiku 15. prikazane vrednosti broja cvetova pojedinačnih genotipova tokom 2013. i 2014. godine.

Poređenjem vrednosti BC između eksperimentalnih jedinica ustanovljeno je da promena intenziteta i kvaliteta svetlosti nije značajno uticala na ukupan broj cvetova tj. nije utvrđen značajan efekat Tretmana (Tabela 37). Rezultati su pokazali da ne postoji značajan uticaj varijabilnosti u mikrosredinskim uslovima (efekat Bloka) kao ni značajna genetička varijabilnost tj. efekat Genotipa (Stanište). Jedino je poreklo genotipova (efekat Staništa) ($P=0.0302$) značajno uticalo na variranje ukupnog broja cvetova biljaka *I. variegata* tj. u istom modelu analize varijanse utvrđeno je da su razlike u BC između biljaka poreklom iz otvorenog i zasenčenog staništa bile statistički značajne. Genotipovi *I. variegata* poreklom sa zasenčenog staništa, gajeni bilo na visokom ili niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti, imali su veći broj cvetova i ta razlika je veća tokom 2013. godine (Grafik 15, Tabele 31-34). Interakcija Tretman \times Genotip (stanište) nije bila statistički značajna.

Analizom varijanse ponovljenih merenja praćeni su i obrasci variranja unutar eksperimentalnih jedinica tokom dve godine. Utvrđeno je da postoje značajne razlike BC tokom dve eksperimentalne godine (efekat Godine, $P=0.0347$). Dobijene su statistički značajne interakcije Godina \times Tretman ($P=0.0172$) (Tabela 37) i Godina \times Stanište ($P=0.0146$). Ovo ukazuje da razlike između tretmana i razlike između staništa značajno zavise od toga u kom vegetacijskom periodu (godina eksperimenta) je evidentiran ukupan broj cvetova.

Varijabilnost prosečnog vremena cvetanja

U datoj eksperimentalnoj postavci, ustanovljeno je da ne postoje značajne razlike u srednjim vrednostima između eksperimentalnih tretmana za prosečno vreme cvetanja (PVC) (Tabele 31-34. i Tabela 38). Procenom statističke značajnosti udela ostalih izvora fenotipskog variranja između eksperimentalnih jedinica utvrđeno je da varijabilnost u mikrosredinskim uslovima (efekat Bloka) takođe nije imala značajnog efekta na variranje srednje vrednosti posmatrane osobine. Razlike prosečnog vremena cvetanja biljaka poreklom iz otvorenog i zasenčenog staništa nisu bile statistički značajne. Analiza varijanse je pokazala da postoji značajna genetička varijabilnost unutar staništa (efekat Genotip(stanište), $P=0.0064$) tj. detektovane su značajne razlike između genotipova u prosečnom vremenu cvetanja. Interakcija Tretman \times Genotip(stanište) nije bila statistički značajna.

Deo analize varijanse ponovljenih merenja koji se odnosi na varijabilnost unutar eksperimentalnih jedinica pokazao je da postoji značajna razlika između srednjih vrednosti PVC u dva različita vremenska intervala (efekat Godine, $P=0.0005$). Kod biljaka gajenih na visokom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti razlike prosečnog vremena cvetanja između 2013. i 2014. godine su bile manje od jednog dana. Za razliku od ovog tretmana grafički prikaz normi reakcija ukazuje da su genotipovi koji su gajeni na niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti, u proseku ranije cvetali (4 do 7 dana) tokom 2013. godine (Grafik 16, Tabele 31-34). Tumačenjem interakcija Godine i drugih eksperimentalnih faktora variranja utvrđeno je da se plastični odgovori biljaka *I. variegata* na promenu svetlosnog tretmana razlikuju između između prve i druge godine eksperimenta (značajna interakcija Godina \times Tretman, $P=0.0015$). Interakcija Godina \times Blok, Godina \times Stanište, Godina \times Genotip(stanište), Godina \times Tretman \times Genotip(stanište) nisu bile statistički značajne.

Varijabilnost ukupnog broja čaura

Pošto tokom 2013. kao i tokom 2014. godine nisu sve biljke formirale čaure, u analizu su ušle samo biljke za koje je postojao podatak o broja čaura u obe eksperimentalne godine, tako da je veličina uzorka manja za ovu osobinu plodonošenja u odnosu na osobine cvetanja.

Rezultati su pokazali da ne postoje značajne razlike u srednjim vrednostima ukupnog broja čaura za genotipove *I. variegata* izložene različitim svetlosnim tretmanima (efekat Tretmana, $P>0.05$) (Grafik 17, Tabele 31-34. i 39). Poređenjem prosečnih vrednosti BČ između eksperimentalnih jedinica dobijeno je da niti jedna od preostalih varijabli u modelu analize varijanse nije imala statistički značajan efekat na variranje ukupnog broja čaura.

Korišćenjem analize varijanse ponovljenih merenja analizirano je variranje unutar eksperimentalnih jedinica koje je podrazumevalo praćenje obrazaca variranja niza eksperimentalnih faktora: Tretman, Blok, Stanište, Genotip(stanište), tokom dve godine. Rezultati su pokazali da se pomenuti obrasci variranja statistički značajno ne razlikuju tokom posmatranih vremenskih intervala. Efekat Godine kao i interakcije: Godina \times Tretman; Godina \times Blok; Godina \times Stanište i Godina \times Genotip(stanište) i Godina \times Tretman \times Genotip(stanište) nisu bili statistički značajni za variranje broja čaura.

Varijabilnost odnosa broja čaura i broja cvetova

Jedna od karakteristika cvetanja genotipova *I. variegata* praćena u opisanom eksperimentu bila je odnos broja čaura i broja cvetova - udeo oprašenih cvetova. Norme reakcija za navedenu osobinu prikazane su posebno za svaku grupu genotipova (poreklom sa različitih svetlosnih staništa) u dva različita eksperimentalna tretmana (Grafik 18). Pošto nisu sve biljke formirale čaure, analizirane su samo biljke za koje je postojao podatak o odnosu broja čaura i broja cvetova u obe eksperimentalne godine, pa je veličina uzorka manja za ovu osobinu.

Analizom varijanse ponovljenih merenja nije utvrđeno da postoji fenotipska plastičnost, tj. sposobnost genotipova da menjaju BČ/BC u zavisnosti od svetlosnih uslova (Tabela 40). Procenom statističke značajnosti udela ostalih izvora fenotipskog variranja između eksperimentalnih jedinica utvrđeno je da ne postoji značajan uticaj mikrosredinskih uslova na uspešnost oprašivanja cvetova *I. variegata* kao ni efekat Staništa koji bi ukazao da postoji diferencijacija staništa za srednju vrednost BČ/BC. Rezultati nisu potvrdili postojanje genetičke varijabilnosti unutar staništa. Interakcija Tretman × Genotip(stanište) nije bila statistički značajna.

Analizom varijanse ponovljenih merenja praćeni su i obrasci variranja unutar eksperimentalnih jedinica tokom dve godine. Utvrđeno je da ne postoji statistički značajan efekat Godine niti da su ostale interakcije u analizi ovog dela modela varijanse bile statistički značajne.

Varijabilnost broja semena po čauri

U cilju ispitivanja strukture fenotipske varijabilnosti osobina reproduktivnog uspeha, analizirana je varijabilnost broja semena po čauri. Opisana je varijabilnost broja formiranih semena po čauri (BS) kod genotipova izloženih različitim svetlosnim tretmanima i poreklom iz različitih staništa (Tabele 31-34, Grafik 19).

Pored toga što promena intenziteta i kvaliteta svetlosti nije indukovala značajne razlike u fenotipskoj plastičnosti za BS (efekat Tretmana, $P > 0.05$, Tabela 41), slični rezultati dobijeni su i za ostale izvore variranja između eksperimentalnih jedinica uključene u opisani model. Analiza varijanse ponovljenih merenja koja kao faktor uključuje Genotip(stanište), pokazala je da ne postoji značajna genetička varijabilnost

unutar staništa za datu osobinu, kao ni da je interakcija Tretman \times Genotip(stanište) statistički značajna..

Rezultati nisu potvrdili da variranje broja semena značajno zavisi od godine uključene u eksperiment. Takođe, variranje BS između tretmana, blokova, staništa ili genotipova nije značajno različit između 2013. i 2014. godine (efekat interakcija Godine sa Tretmanima, Blokovima, Staništima i Genotipovima, $P > 0.05$).

Varijabilnost mase semena po čauri

U datoj eksperimentalnoj postavci, ustanovljeno je da ne postoje značajne razlike između biljaka gajenih u različitim svetlosnim tretmanima za masu semena po čauri (MS) (efekat Tretmana, $P > 0.05$). Od uključenih faktora variranja između eksperimentalnih jedinica, jedino je poreklo genotipova (efekat Staništa) ($P = 0.0298$) (Tabela 42, Grafik 20) značajno uticalo na variranje MS tj. analizom varijanse ponovljenih merenja utvrđeno je da su razlike u MS između biljaka poreklom iz otvorenog i zasenčenog staništa bile statistički značajne. U 2013. godini u oba svetlosna tretmana značajno veću ukupnu masu semena po čauri imale su biljke poreklom sa zasenčenog staništa, dok je ovaj obrazac u 2014. godini bio prisutan kod biljaka gajenih na niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti. Uticaj varijabilnosti u mikrosredinskim uslovima nije imao statistički značajnog efekta na variranje srednje vrednosti MS. Analiza odabranog modela je pokazala da ne postoji značajna genetička varijabilnost unutar staništa, tj. efekat Genotip(Stanište), kao ni značajna interakcija Tretman \times Genotip(stanište).

Analizom varijanse ponovljenih merenja praćeni su i obrasci variranja unutar eksperimentalnih jedinica tokom dve godine. Iako je ukupna masa semena po čauri bila veća tokom druge godine kod biljaka gajenih na oba eksperimentalna tretmana (Grafik 20, Tabele 31-34), ipak analiza varijanse nije potvrdila da su ove razlike statistički značajne (efekat Godine, $P > 0.05$). Takođe je pokazano da efekat godine na ostale izvore variranja uključene u model nije bio statistički značajan.

Varijabilnost prosečne mase semena

Prosečna masa semena (PMS) je takođe korišćena kao mera fekunditeta u ovom eksperimentu. Iako su semena biljaka gajenih na niskom intenzitetu i odnosu

crvene/tamnocrvene svetlosti bila manja tokom obe godine (Grafik 21, Tabele 31-34), ipak ove razlike nisu bile statistički značajne (efekat Tretmana, $P > 0.05$, Tabela 43).

Nijedan od preostalih izvora variranja u modelu analize varijanse ponovljenih merenja između eksperimentalnih jedinica nije imao statistički značajan efekat na variranje srednje vrednosti PMS. Analiza varijanse ponovljenih merenja koja kao faktor uključuje Genotip(stanište), pokazala je da ne postoji značajna genetička varijabilnost za datu osobinu. Interakcija Tretman \times Genotip(stanište) takođe nije bila statistički značajna.

Analize varijanse ponovljenih merenja unutar eksperimentalnih jedinica pokazala je da ne postoje značajne razlike između prosečne mase semena merene tokom 2013. i 2014. godine. Rezultati analize varijanse su takođe pokazali da pomenuti obrasci variranja koji su uključivali interakciju Godine i ostalih klasifikacionih faktora nisu bili statistički značajni, tj. efekti ovih klasifikacionih faktora se nisu značajno razlikovali između dve eksperimentalne godine kada je u pitanju njihov uticaj na prosečnu masu semena.

4.3. Fenotipske korelacije i heritabilnost morfoloških i ekofizioloških osobina

Analize fenotipskih korelacija između 6 morfoloških i ekofizioloških osobina biljaka *I. variegata* pokazale su velike razlike u statističkoj značajnosti, veličini i znaku koeficijenata korelacije, kako između svetlosnih tretmana, tako i između grupa genotipova različitog porekla (Tabele 44-55). Udeo statistički značajnih fenotipskih korelacija takođe se razlikuje između posmatranih vegetacijskih sezona i između analiziranih godina.

Tokom dve godine, na niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti ustanovljen je veći (112), a na visokom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti manji broj statistički značajnih fenotipskih korelacija (93). Razlika u broju značajnih fenotipskih korelacija između tretmana je uglavnom posledica povećanja broja značajnih korelacija u grupi genotipova poreklom sa otvorenih staništa na niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti. Tokom dve sukcesivne godine i u tretmanu u kojem su izloženi niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti, grupa genotipova poreklom sa otvorenog staništa ima veći broj značajnih fenotipskih

korelacija od grupe genotipova koji vode poreklo sa zasenčenog staništa. Istovremeno, u tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti, odnos broja značajnih fenotipskih korelacija je u korist grupe genotipova koji su poreklom sa zasenčenog staništa (Tabele 44-55).

U 2013. godini, od ukupno 112 statistički značajnih korelacija, njih 59 (53 pozitivnih i 6 negativnih) je identifikovano u tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti, dok su 53 (50 pozitivnih i 3 negativne) ustanovljeno u tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti (Tabele 44-49). Ujednačen je odnos broja značajnih korelacija u istoj godini između grupe genotipova poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa: 56 (52 pozitivne i 4 negativne između osobina genotipova poreklom sa otvorenog staništa i 56 (51 pozitivna i 5 negativnih) između osobina genotipova poreklom sa zasenčenog staništa.

U 2014. godini, od ukupno 93 statistički značajnih korelacija, njih 53 (47 pozitivnih i 6 negativnih) je identifikovano u tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti. Istovremeno, u tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti je ustanovljeno 40 (37 pozitivnih i 3 negativne) statistički značajnih korelacija (Tabele 50-55). Odnos broja značajnih korelacija u istoj godini između grupe genotipova poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa je: 51 (45 pozitivnih i 6 negativnih) statistički značajna korelacija između osobina genotipova poreklom sa otvorenog staništa i 42 (39 pozitivnih i 3 negativne) kod genotipova poreklom sa zasenčenog staništa.

Vrednosti koeficijenta korelacija variraju između različitih parova osobina. Udeo statistički značajnih negativnih korelacija u ukupnom broju korelacija je mali (11.4%). U oba svetlosna tretmana, kod obe grupe genotipova utvrđeno je 18 statistički značajnih negativnih korelacija i to 9 u 2013. godini i 9 u 2014. godini (Tabele 44-55). Reč je o statistički značajnim negativnim korelacijama između SPL i Ch1A/B (9) kao i između SPL i GS (9) uz jednu značajnu negativnu korelaciju između GS i Ch1.

Rezultati analize u obe godine jasno pokazuju da je kovariranje gustine stoma listova i specifične površine lista izraženije kod biljaka izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti (7), u odnosu na biljke izložene tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti (2) (Tabele 44-55). Dobijene korelacije ukazuju na negativnu zavisnost (8) izuzev jednog slučaja (pozitivna korelacija), koji je zabeležen tokom jeseni 2013. godine kod grupe genotipova poreklom sa otvorenog staništa u tretmanu sa visokim intenzitetom i

odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti. Izjednačen broj negativnih korelacija između pomenutih osobina je utvrđen u grupi genotipova poreklom sa otvorenog (4) i zasenčenog staništa (4).

Osam od devet statistički značajnih korelacija između GS i Chl bilo je pozitivno. Samo u jednom slučaju dobijena je negativna značajna korelacija GS i Chl - u uzorku uzetom tokom proleća 2014. godine u grupi biljaka poreklom sa otvorenog staništa gajenih na visokom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti (Tabele 44-55). Kovariranje GS i Chl izraženije je kod biljaka izloženih tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti (6), u odnosu na uzorak izložen tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti (3). Uzimajući u obzir broj korelacija u pojedinačnim godinama, dobijen je veći broj značajnih korelacija u 2013. (6) u odnosu na 2014. godinu (3). Dvostruko veći broj korelacija dobijen je u grupi genotipova poreklom sa otvorenog (6) u odnosu na grupu genotipova poreklom sa zasenčenog staništa (3). Fenotipske korelacije između GS i ChlA/B su pozitivne. Pozitivna zavisnost je utvrđena između osobina genotipova poreklom sa otvorenog staništa izloženih niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti i to u proleće 2013. i u jesen 2014. godine. U oba svetlosna tretmana, zabeleženo je ukupno 9 statistički značajnih pozitivnih korelacija između GS i Car. Utvrđeno je pet značajnih korelacija u grupi genotipova poreklom sa otvorenog i tri značajne korelacije u grupi genotipova poreklom sa zasenčenog staništa (2013. i 2014. godina). U slučaju preostalog para osobina (GS i ChlA/Car), ustanovljene su statistički značajne pozitivne korelacije i to u uzorku genotipova poreklom sa otvorenog staništa izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti. Jedna statistički značajna korelacija je zabeležena tokom proleća 2013. godine, a preostale dve tokom leta i jeseni 2014. godine.

Fenotipske korelacije između SPL i Chl su pozitivne u obe godine (10) (Tabele 44-55). Primetan je veći broj statistički značajnih korelacija u prvoj analiziranoj godini (7) u odnosu na drugu (3). U ukupnom broju korelacija više je onih koje su zabeležene u uzorku izloženom tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti (7) u odnosu na grupu genotipova izloženih tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti (3). Različit je broj statistički značajnih korelacija zabeleženih u grupi genotipova poreklom sa otvorenog (6) kao i u grupi genotipova poreklom sa zasenčenog staništa (4). Analizom fenotipskih korelacija ustanovljeno je da postoji 10 statistički značajnih korelacija između SPL i ChlA/B od

kojih je 9 negativnih. Isti broj značajnih korelacija (po 5) je utvrđen u 2013. i u 2014. godini. Više značajnih korelacija je utvrđeno između osobina genotipova izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti (6). Odnos broja značajnih korelacija između osobina genotipova poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa je bio 6 prema 4. Kovariranje SPL i Car (8) pokazalo je da više značajnih korelacija postoji kod genotipova izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti (5) u poređenju sa biljkama izloženim tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti (3). Sve utvrđene korelacije ukazuju na pozitivnu zavisnost između pomenutih osobina. Odnos broja korelacija između osobina genotipova poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa je bio izjednačen - četiri prema četiri. Rezultati su pokazali pet pozitivnih i značajnih korelacija između SPL i ChlA/Car (tri u 2013. i dve u 2014. godini). U grupi genotipova poreklom sa zasenčenog staništa, gajenih na visokom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti zabeležene su tri značajne korelacije dok su u grupi genotipova poreklom sa otvorenog staništa gajenih na niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti zabeležene dve značajne korelacije.

Na osnovu 12 korelacionih matrica ustanovljeno je da u oba tretmana, kod biljaka poreklom sa oba staništa i tokom obe godine, najveći broj (140) pozitivnih fenotipskih korelacija pripada korelacijama ekofizioloških osobina (Tabele 44-55). Pozitivna funkcionalna zavisnost između Chl i ChlA/B je utvrđena kod biljaka poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa izloženih niskom i visokom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti i to tokom svih vegetacijskih sezona (proleće, leto, jesen) u obe analizirane godine. Visoke vrednosti koeficijenata korelacija utvrđene su između Chl i Car. Pokazalo se da su ove dve osobine pozitivno zavisne u slučaju genotipova poreklom sa otvorenog i sa zasenčenog staništa izloženih bilo visokom bilo niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti. Obrazac ovih pozitivno zavisnih osobina ponavljao se tokom svih posmatranih vegetacijskih sezona u dve sukcesivne godine. Iđentičan obrazac prirode korelacionih odnosa primećen je između još jednog para ekofizioloških osobina - Chl i ChlA/Car. Jedino u slučaju genotipova poreklom sa otvorenog staništa i izloženih visokom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti (proleće 2013. godine), nije utvrđena statistički značajna korelacija.

Fenotipske korelacije između ChlA/B i Car su pozitivne u svim već predstavljenim slučajevima (Tabele 44-55). Rezultati korelacionih matrica potvrđuju

pozitivnu zavisnost između ChlA/B i ChlA/Car u svim do sada navedenim primerima (genotipovi poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa izloženi visokom i niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti u 2013. i 2014. godini).

Za preostali par ekofizioloških osobina (Car i ChlA/Car), utvrđena je pozitivna funkcionalna zavisnost u svim slučajevima (genotipovi poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa izloženi visokom i niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti u 2013. i 2014. godini) osim za grupu genotipova poreklom sa otvorenog staništa izloženu visokom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti tokom proleća i leta 2013. godine kao i za istu grupu genotipova izloženu niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti tokom leta 2013. (Tabele 44-55).

I pored opisanih razlika između korelacija u različitim tretmanima i godinama, kao i biljaka različitog porekla, Mantelov t-test je pokazao visoke vrednosti statistike za sva poređenja korelacionih matrica morfoloških i ekofizioloških osobina (0.9767-0.9976) (Tabele 56-58). Mantelov t-test nije pokazao značajne razlike između korelacionih matrica osobina biljaka gajenih na različitim tretmanima ($P > 0.05$, Tabela 56), dok upoređivanjem strukture fenotipskih korelacionih matrica između genotipova poreklom sa različitih staništa nisu dobijene statistički značajne razlike u svim poređenjima ($P > 0.05$, Tabela 57) i različitim eksperimentalnim godinama ($P > 0.05$, Tabela 58), tokom proleća, leta i jeseni.

Koeficijenti heritabilnosti su se u prvoj godini kretali u rasponu od 0.00 do 0.29 (Tabela 59). Upravo je tokom tokom proleća i leta 2013. zabeležen najviši koeficijent heritabilnosti (gustina stoma i ChlA/B). Uopšteno gledano, varijansa koju pripisujemo genetičkim razlikama između jedinki je bila niska za sve posmatrane osobine tokom vegetacijskih sezona u 2013. godini. Tako je raspon koeficijenata heritabilnosti (2013. godina) za ekofiziološke osobine bio između 0.00 (ChlA/Car) i 0.29 (ChlA/B). Vrednosti za specifičnu površinu lista su se kretale u rasponu od 0.00 do 0.23, a za gustinu stoma od 0.11 do 0.29.

Najveći koeficijent heritabilnosti u 2014. godini (proleće) zabeležen je ponovo za anatomsku osobinu (gustina stoma) - 0.27 (Tabela 60). Koeficijenti heritabilnosti za ekofiziološke osobine su se kretali u opsegu od 0.00 do 0.26. Najviša vrednost (0.26) zabeležena je tokom leta za osobinu Chl. Vrednosti za specifičnu površinu lista su se kretale u rasponu od 0.00 do 0.22, a za gustinu stoma od 0.00 do 0.27.

4.4. Fenotipske korelacije i heritabilnost osobina cvetanja i osobina plodonošenja

Analiza korelacionih matrica devet osobina cvetanja i osobina plodonošenja biljaka *I. variegata*, pokazala je da postoje razlike u statističkoj značajnosti, veličini i znaku koeficijenta korelacije, kako između svetlosnih tretmana i eksperimentalnih godina, tako i između grupa genotipova različitog porekla (Tabele 61-64). Rezultati analize fenotipskih korelacija pokazali su da postoje razlike u broju statistički značajnih korelacija između analiziranih godina. Na visokom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti ustanovljen je veći broj (52), a na niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti manji broj statistički značajnih fenotipskih korelacija (44). Razlika u broju značajnih korelacija između tretmana je uglavnom posledica povećanja broja značajnih korelacija u grupi genotipova poreklom sa otvorenih staništa na visokom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti. Niti za jedno od četiri poređenja nije dobijena statistički značajna razlika između korelacionih matrica, što ukazuje da se obrazac povezanosti između osobina cvetanja i osobina plodonošenja nije značajno menjao sa promenom svetlosnih uslova kojima su biljke bile izložene (Tabela 65). Udeo statistički značajnih negativnih korelacija u ukupnom broju korelacija je 47.9%. Kod obe grupe genotipova utvrđeno je 46 statistički značajnih negativnih korelacija. Zabeleženo je 14 značajnih negativnih korelacija između osobina koje se odnose na procese plodonošenja kao i 14 statistički značajnih negativnih korelacija između osobina koje opisuju procese cvetanja. Na osnovu 4 korelacione matrice ustanovljeno je da u oba tretmana, kod genotipova sa oba staništa i tokom obe eksperimentalne godine, najveći broj značajnih pozitivnih korelacija između osobina ne pripada istom tipu. Fenotipske korelacije između početka cvetanja (PC) i dužine cvetanja (DC) su negativne u obe posmatrane godine. Rezultati su pokazali da je odnos PC i DC isti u oba svetlosna tretmana kao i kod genotipova poreklom sa oba prirodna staništa. Drugim rečima, što kasnije počinje cvetanje u odnosu na pojavu prvog cveta u eksperimentu, tada će dužina trajanja cvetanja (opseg cvetanja) biti kraća, i obrnuto. Jedino kod grupe genotipova poreklom sa otvorenog staništa izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti tokom 2013. godine nije zabeležena statistički značajna korelacija između PC i DC iako je i ovde negativnog predznaka.

Odnos početka cvjetanja (PC) i broja cvetova (BC) pokazuje isti obrazac zavisnosti. Veći ukupan broj cvetova se nalazi kod biljaka koje su ranije počele da cvjetaju (Tabele 61-64).

Korelacije između početka cvjetanja i prosečnog vremena cvjetanja su statistički značajne, pozitivno korelisane i visoke (0.65-0.95) kod obe grupe genotipova u oba tretmana i obe eksperimentalne godine. Ovakav rezultat se mogao očekivati, jer se kod biljaka kod kojih je cvjetanje počinjalo ranije, najveći broj cvetova otvorio ranije, tj. cvjetanje se ranije završavalo, mereno od početka cvjetanja čitavog eksperimenta.

Statistički značajne i pozitivne korelacije između PC i odnosa broja čaura i broja cvetova (udeo oprašenih cvetova, BČ/BC) dobijene su tokom 2013. godine, dok tokom 2014. godine nije bilo značajnih korelacija ove dve osobine (Tabele 61-64). Nisu zabeležene statistički značajne korelacije u slučaju odnosa PC i BS. Jedina statistički značajna i negativna korelacija koja opisuje odnos početka cvjetanja i masu semena u čauri (MS) zabeležena je kod genotipova poreklom sa zasenčenog staništa i izloženih tretmanu sa visokom intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti u 2014. godini. Korelacije PC i prosečne mase semena (PMS) značajno su zavisile od eksperimentalnih tretmana kao i od godine izvođenja eksperimenta. Tako su navedene osobine negativno korelisane kod genotipova poreklom sa oba prirodna staništa u tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti tokom 2013. godine, dok su pozitivno korelisane kod grupe genotipova poreklom sa zasenčenog staništa izloženoj visokom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti tokom 2014. godine.

Dužina cvjetanja i broj cvetova su pozitivno korelisani kod biljaka gajenih u oba svetlosna tretmana, bez obzira na poreklo genotipova. Ovakav obrazac korelisanosti je registrovan u obe eksperimentalne godine (Tabele 61-64). Ovakvi rezultati znače da su biljke koje su duže cvetale imale i veći broj cvetova. Dužina cvjetanja je pozitivno korelisana sa prosečnim vremenom cvjetanja kod genotipova poreklom sa otvorenog staništa izloženih tretmanu visokog intenziteta i odnosa crvene/tamnocrvene svetlosti, dok je negativno korelisana kod genotipova poreklom sa zasenčenog staništa izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti. Odnos DC i BČ je samo u prvoj godini eksperimenta bio statistički značajan i pozitivan u oba svetlosna tretmana. Rezultati za DC i BČ/BC pokazuju isti obrazac zavisnosti - negativni predznak koeficijenta korelacije. U 6 od 8 prikazanih korelacija dobijene su

statistički značajne negativne korelacije, tj. biljke kod kojih je cvjetanje duže trajalo u proseku su imale manji udeo oprашenih cvetova.

Značajne korelacije između BC i PVC su dobijene samo tokom 2013. godine. Značajne negativne korelacije kod biljaka poreklom sa otvorenog staništa gajenih u tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti kao i kod biljaka poreklom sa zasenčenog staništa izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti znače da su u ovim situacijama biljke koje su kasnije cvetale imale manji broj cvetova (Tabele 61-64). Korelacije broja cvetova i broja čaura su uglavnom statistički značajne i pozitivne, što znači da su biljke sa većim brojem cvetova u proseku imale i veći broj čaura. Jedino kod biljaka poreklom sa zasenčenog prirodnog staništa izloženih niskom svetlosnom tretmanu tokom 2014. godine korelacija ove dve osobine nije bila značajna. Statistički značajna negativna korelacija između BC i BČ/BC, utvrđena je u obe analizirane godine, bez obzira na poreklo genotipova i tretman kojem su izloženi. To znači da se kod biljaka koje su imale veći broj cvetova u proseku oprashi manji procenat istih. Izuzetak je grupa biljaka poreklom sa otvorenog staništa gajenih na tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti, kod kojih tokom 2014. godine nije potvrđena statistička značajna korelacija. Pozitivna zavisnost između BC i MS je utvrđena jedino kod genotipova poreklom sa otvorenog staništa i izloženih tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti tokom 2013. godine.

Prosečno vreme cvetanja je negativno korelisano sa brojem čaura kod genotipova poreklom sa zasenčenog staništa izloženih visokom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti tokom 2013. godine. Pozitivna korelacija između prosečnog vremena cvetanja i odnosa BČ/BC uočena je kod genotipova poreklom sa zasenčenog staništa i izloženim niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti tokom 2013. godine.

Značajne korelacije između broja čaura i mase semena u čauri su dobijene u 3 od 8 korelacionih matrica i u sva tri slučaja su bile negativne. Ovaj *trade-off* znači da su biljke koje su formirale veći broj čaura imale manju masu semena u tim čaurama. Ovakav odnos je potvrđen u prvoj eksperimentalnoj godini, za biljke poreklom sa zasenčenog staništa u tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti kao i za biljke analizirane u drugoj godini eksperimenta poreklom sa zasenčenog staništa u tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti i biljke poreklom sa otvorenog staništa u tretmanu sa niskim intenzitetom i

odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti (Tabele 61-64). Jedina negativna značajna korelacija između BČ i PMS dobijena je kod genotipova poreklom sa zasenčenog staništa u tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti u 2014. godini.

Značajne korelacije između BČ/BC i MS su dobijene uglavnom u 2013. godini i uvek su negativne. To znači da u ovim situacijama veći udeo oprušenih cvetova znači i manju masu semena u čaurama tih biljaka (Tabele 61-64). Značajna negativna korelacija između BČ/BC i BS je registrovana u 2013. godini kod genotipova poreklom sa oba prirodna staništa na niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti kao i kod genotipova poreklom sa zasenčenog staništa ali na visokom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti. U 2014. godini ova negativna zavisnost je primećena samo kod biljaka poreklom sa otvorenog staništa gajenih na tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti. Statistički značajna negativna korelacija između BČ/BC i PMS zabeležena je samo u 2013. godini kod genotipova sa otvorenog staništa izloženim visokom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti.

Korelacije između broja semena u čauri i ukupne mase semena u čauri pokazuju isti obrazac zavisnosti - statistički značajne, pozitivne i visoke u obe grupe genotipova izloženim tretmanima sa visokim i niskim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti tokom obe eksperimentalne godine. Statistički značajne pozitivne korelacije između MS i PMS su dobijene tokom 2013. godine (Tabele 61-64).

Odnos između BS i PMS je bio statistički značajan i negativan kod genotipova poreklom sa otvorenog staništa izloženih tretmanu sa visokim i niskim intenzitetu i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti tokom 2013. godine.

Poređenje fenotipskih korelacionih matrica između svetlosnih tretmana, između eksperimentalnih godina i između genotipova poreklom sa različitih prirodnih staništa je urađeno Mantelovim t-testom. I pored napred opisanih razlika, prilikom bilo koja od ova tri poređenja nisu potvrđene značajne razlike ove statistike (Tabele 65-67).

Koeficijenti heritabilnosti su se u prvoj eksperimentalnoj godini kretali u rasponu od 0.00 do 0.80 (Tabela 68). Upravo je tokom 2013. godine zabeležen najviši koeficijent heritabilnosti (DC) (Tabela 68). Raspon koeficijenata heritabilnosti za osobine cvetanja je bio između 0.3 (BC) i 0.8 (DC). Vrednosti koeficijenta heritabilnosti za osobine plodonošenja su se kretale u rasponu od 0.00 do 0.72.

Najveći koeficijent heritabilnosti u 2014. godini zabeležen je ponovo za odnos broja čaura i broja cvetova 0.99 (Tabela 69). Raspon koeficijenata heritabilnosti za osobine cvetanja se kretao u rasponu između kretali u opsegu od 0.42 do 0.83. Najviša vrednost (0.83) zabeležena je za osobinu BC. Vrednosti koeficijenta heritabilnosti za osobine plodonošenja su se kretale u rasponu od 0.00 do 0.99.

5. Diskusija

5.1. Plastičnost morfoloških i ekofizioloških osobina

Gustina stoma - Stome su anatomske strukture lista koje kontrolišu ulazak ugljen-dioksida i izlazak vode i kao takve su od presudne važnosti za preživljavanje kopnenih biljaka u heterogenim sredinskim uslovima (Gay i Hurd 1975; Nadeau i Sack 2002). Pošto kontrolišu procese fotosinteze i respiracije, i na taj način značajno utiču na procese rasta, razvića i razmnožavanja, smatra se da mogu da daju značajan doprinos evolucionim promenama i procesima specijacije (Beerling i Woodward 1997).

Biljke su tokom svog rasta izložene različitim svetlosnim uslovima koji značajno utiču i na osobine stoma (Afas i sar. 2007; Poorter i sar. 2009; Loranger i Shipley 2010). Slično kao i kod drugih vrsta (Cao i Booth 2001; Cai i sar. 2004; Baltzer i Thomas 2005; Hovenden i Vander Schoor 2006; Loranger i Shipley 2010; Catoni i sar. 2015), gustina stoma kod *I. variegata* se povećava sa povećanjem intenziteta svetlosti. Mnogi delovi fotosintetičkog sistema (citohromi, pigmenti i membrane) funkcionišu u dosta uskom temperaturnom opsegu. U nekim slučajevima povišena temperatura prati izlaganja visokom intenzitetu svetlosti pa dolazi do procesa fosforilacije i ubrzane denaturacije. Stoga bi mogućnost variranja gustine stoma (u ovom slučaju povećanje njihove gustine) kod listova *I. variegata* koji su izloženi visokom intenzitetu svetlosti i potencijalno visokim temperaturama doprinela smanjenju temperature listova preko evaporacije vode kroz veći broj otvorenih stoma.

Takođe, poređenjem gustine stoma biljaka *I. variegata* u Deliblatskoj peščari i biljaka gajenih na eksperimentalnoj površini u Beogradu uočili smo postojanje značajnih razlika - više vrednosti su zabeležene kod genotipova u čijem neposrednom okruženju nije bilo emisije štetnih gasova (Deliblatska peščara) (Živković i sar. 2015). Ovo je verovatno moguće objasniti negativnom funkcionalnom zavisnošću koncentracije atmosferskog ugljen-dioksida i broja stoma (Royer 2001).

Rezultati pojedinih radova (npr. Willmer i Sexton 1979) sugerišu da se stome usled izolacije simplastičnih puteva (preko kojih se vrši difuzija molekula vode i drugih nutritijenata duž gradijenta koncentracije) mogu posmatrati kao poluautonomne jedinice od značajnog fiziološkog uticaja. Drugim rečima, rezultati upućuju da skupine stoma pokazuju koordinirane obrasce ponašanja lokalnog karaktera od koristi za biljku, koji se

u literaturi opisuju fenomenom "*patchiness*". Ovaj fenomen je najizraženiji kod biljaka u prizemnim delovima različitih šumskih sastojina sa smanjenim intenzitetom i promenjenim kvalitetom svetlosti (staništa sa vegetacijskom senkom). Upravo će se ograničena i neujednačena dostupnost svetlosti (zbog povremenih sunčevih pega-proboja), pored adaptivnih promena u morfologiji listova, npr. specifična površina lista, manifestovati u različitom broju otvorenih stoma i njihovoj gustini. Biljke *I. variegata* u svojim prirodnim staništima se nalaze upravo u uslovima širokog gradijenta svetlosnih intenziteta i rezultati naših ranijih analiza (Živković i sar. 2015) u skladu su sa teorijskim predviđanjima i radovima drugih autora (Cao i Booth 2001; Cai i sar. 2004; Baltzer i Thomas 2005; Hovenden i Vander Schoor 2006; Loranger i Shipley 2010; Catoni 2015).

Obrazac promena vrednosti ove anatomske osobine tokom vegetacijskih sezona bio je identičan promenama zabeleženim kod *Dactylis glomerata* L. (Peri i sar. 2007). Naime, u toku dve godine trajanja eksperimenta, vrednosti gustine stoma kod *D. glomerata* bile su najviše tokom proleća da bi usledio pad tokom leta i jeseni. Istovetno kao i kod *I. variegata*, sezonske fluktuacije anatomskih parametara ove vrste iz familije Poaceae bile su uslovljene promenom svetlosnih uslova. Interesantno je da su svetlosni tretmani ali i godina u kojoj je izveden eksperiment značajno uticali na sezonske fluktuacije gustine stoma *I. variegata* što pokazuje da osim svetlosti i neki drugi sredinski faktori mogu značajno da doprinesu sezonskim razlikama anatomskih osobina.

Komparativna analiza je pokazala da su obrasci fenotipskih odgovora *I. variegata*, u uslovima promenjenog svetlosnog okruženja, isti obrascima promena kod *I. pumila*. Kao i kod *I. variegata*, redukcija gustine stoma je kod *I. pumila* zabeležena u listovima izloženim niskom intenzitetu i odnosu crvene i tamnocrvene svetlosti (Avramov i sar. 2007).

Specifična površina lista - Jedna od važnih osobina biljaka koja određuje razlike u stopama rasta, a samim tim i verovatnoće preživljavanja u različitim svetlosnim tretmanima jeste specifična površina lista (Villar i Merino 2001; Baltzer i Thomas 2005; Poorter i Bongers 2006).

Kao i u slučaju promene gustine stoma, specifična površina lista kod *I. variegata* prati promene u svetlosnom okruženju. Fenotipski odgovori na promenu intenziteta i kvaliteta svetlosti podržali su teorijska predviđanja tj. došlo je do povećanja površine fotosintetičkog tkiva u odnosu na masu kod genotipova izloženih tretmanu sa niskim

intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti u obe godine izvođenja eksperimenta. Slični rezultati su zabeleženi kod brojnih drugih biljnih vrsta (Fitter i Hay 1981; Tucić i sar. 1998; Vandenbussche i sar. 2005; Avramov i sar. 2007; Franklin 2008).

Sličan odgovor biljaka *I. variegata* uočen je i u prirodnim staništima (Deliblatska peščara) koja se razlikuju u svetlosnim karakteristikama - biljke koje su rasle u šumi, u uslovima vegetacijske senke (smanjen intenzitet i smanjen odnos crvene i tamnocrvene svetlosti), razvijale su veće listove, sa većom specifičnom površinom u odnosu na jedinice iz otvorenog staništa (Živković i sar. 2015). Povećanje fotosintetički aktivne lisne površine nadoknađuje neizbežnu redukciju stope fotosinteze uzrokovane niskim intenzitetom svetlosti, budući da stopa fotosinteze po jedinici površine direktno zavisi od količine svetlosne energije (Wild i Wolf 1980; Sultan 1995; Sultan i Bazzaz 1993; Nicotra i sar. 1997; Tucić i sar. 1998; Poorter i Bongers 2006).

Može se uočiti da su norme reakcija genotipova *I. variegata* za specifičnu površinu lista znatno zbijenije u odnosu na gustinu stoma i ekofiziološke osobine (Grafici 3 i 4). Ovakvi uniformni fenotipski odgovori različitih genotipova na sredinski stres se često uočavaju kod osobina koje direktno doprinose funkcionalnoj prilagođenosti na ograničene sredinske uslove (Sultan 1987; Sultan i Bazzaz 1993, Avramov 2008).

Poredeći dobijene rezultate na *I. variegata* sa srednjim vrednostima specifične površine lista kod *I. pumila*, ustanovljen je isti pravac promena. Naime, SPL se kod *I. pumila* postepeno povećavala sa smanjenjem dostupne svetlosti što je ukazivalo na sposobnost genotipova *I. pumila* da menjaju morfologiju listova u skladu sa preovlađujućim svetlosnim uslovima (Avramov i sar. 2007).

Koncentracija fotosintetičkih pigmenata - Determinacija sadržaja pigmenata u listovima je značajno za razumevanje fiziološke i biohemijske funkcije listova biljaka (Sims i Gamon 2002). Pri svetlosnom stresu dolazi do diferencijalnih promena koncentracije hlorofila A i hlorofila B, kao i karotenoida i ksantofila (Murchie i Horton 1997; Oguchi i sar. 2003; Baltzer i Thomas 2005; Biswal i sar. 2011), iako u nekim studijama ova zavisnost sadržaja pigmenata od dostupne svetlosti nije bila konstatovana (Niinemets 1997; Hanba i sar. 2002). Kod *I. variegata*, svetlosni tretmani su uticali na promenu koncentracije hlorofila izraženu po jedinici lisne površine, tj. došlo je do povećanja koncentracije hlorofila kod biljaka koje su rasle na niskom intenzitetu

svetlosti. Dobijeni rezultati potvrđuju teorijska očekivanja (Lei i sar. 1996; Lei i Lechowicz, 1997; Souza i Valio 2003; Dias i sar. 2007) po kojima se povećanje sadržaja hlorofila smatra adaptivnim odgovorom u uslovima niskog intenziteta i kvaliteta svetlosti čime se obezbeđuje veći kapacitet za fotosintezu. Isti obrazac fizioloških odgovora identifikovan je kod genotipova *I. variegata* u njihovom prirodnom staništu (Živković i sar. 2015). Ovaj odgovor kod *I. variegata* može predstavljati način adaptiranja, odnosno rezultirati povećanjem stope fotosinteze u čitavoj biljci u datim specifičnim sredinskim uslovima (Avramov 2008).

Ibrahim i Jaafar (2012) su, suprotno rezultatima na *I. variegata*, dobili povećanje koncentracije hlorofila u uslovima povećanja intenziteta svetlosti (od 225 do 900 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) što su tumačili negativnom funkcionalnom zavisnošću navedenih pigmenata u odnosu na puteve sinteze sekundarnih metabolita. U eksperimentu sa *I. pumila*, koncentracija ukupnog hlorofila se nije statistički značajno menjala sa redukcijom intenziteta i kvaliteta svetlosti (Avramov i sar. 2007).

U eksperimentu na *I. variegata* pokazan je statistički značajan efekat Tretmana tokom obe godine izvođenja eksperimenta, tj. zabeležene su više vrednosti ChlA/B kod genotipova izloženih niskom intenzitetu i odnosu crvene i tamnocrvene svetlosti. Poređenjem sa rezultatima analize na biljkama *I. variegata* koje su rasle na prirodnom staništu (Deliblatska peščara), uočava se isti obrazac razlika odnosa ova dva pigmenta između klonalnih replika izloženih punom intenzitetu svetlosti i onih u vegetacijskoj senci (Živković i sar. 2015).

Ovakva promena odnosa pigmenata može da predstavlja adaptaciju (u uslovima vegetacijske senke) koja poboljšava apsorbciju u crvenom spektralnom području i služi za održavanje energetske bilansa (Boardman 1977; Evans 1996).

Postoje različiti podaci kada je reč o plastičnim odgovorima biljaka koji se tiču odnosa koncentracija hlorofila A i B u uslovima svetlosnog stresa. Murchie i saradnici (2005) govore o odsustvu promene odnosa hlorofila A i B sa promenom intenziteta svetlosti. Takođe, diferencijalni nivoi dostupne svetlosti nisu značajno uticali na promenu odnosa hlorofila A i hlorofila B kod *I. pumila* (Avramov i sar. 2007). Matsubara i saradnici (2009), kao i Godoy i saradnici (2011) su dobili viši odnos sadržaja ova dva pigmenta u listovima izloženim punom intenzitetu svetlosti.

Plastičnost u odgovoru biljaka na variranje svetlosne sredine je bila predmet novih integrativnih istraživanja zasnovanih na formiranju baze podataka (Metaphenomics 2016) koju čine ponderisani rezultati velikog broja studija.

Sumirani rezultati meta-analize za tri fenotipske osobine koje su bile tema prethodnog dela diskusije (SPL, Chl i ChlA/B), u uslovima različitih intenziteta i kvaliteta svetlosti su sledeći: vrednosti specifične površine lista su pokazale značajan pad (do tri puta) duž celokupnog opsega intenziteta svetlosti uzetog u obzir. Kriva prosečnih srednjih vrednosti ukupne koncentracije hlorofila ukazuje da postoji i smanjenje i povećanje srednjih vrednosti ove osobine duž gradijenta posmatranog sredinskog faktora, a trend promena posmatrane fiziološke osobine nije bio značajan. Za odnos koncentracija hlorofila A i hlorofila B je utvrđeno da postoje fluktuacije krive prosečnih vrednosti date fiziološke osobine ali se takav rezultat uglavnom objašnjava malim brojem opservacija (Poorter 2012).

Pored hlorofila, biljke sadrže i karotenoide koji imaju ulogu pomoćnih fotosintetskih pigmenata. Karotenoidi su po hemijskom sastavu terpeni (tetraterpeni) ili derivati terpena čija narandžasta ili crvena boja potiče od brojnih konjugovanih dvostrukih veza u njihovim lipofilnim molekulima.

Karotenoidi pored ekološke uloge (daju boju cvetu, listu i plodu) imaju i zaštitnu ulogu, tako što štite hlorofil od oštećenja koja mogu nastati u uslovima visokog intenziteta svetlosti. U takvim okolnostima hlorofil apsorbuje veću količinu energije od one koja mu je potrebna za fotosintezu, a višak te energije prenosi na kiseonik što rezultira stvaranjem jako reaktivnog, ekscitiranog stanja kiseonika. Kako bi se izbegla oštećenja koja takav kiseonik uzrokuje, karotenoidi preuzimaju višak energije od hlorofila čime prelaze u pobuđeno stanje. Karotenoidi se zbog nedovoljne energije za nastajanje singletnog kiseonika brzo vraćaju iz pobuđenog u osnovno stanje pri čemu se višak energije oslobađa u vidu toplote (Pevalek-Kozlina 2003).

Rezultati istraživanja na *I. variegata* su pokazali da je sadržaj karotenoida u obe eksperimentalne godine viši kod genotipova, poreklom sa oba staništa, izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti. Obrazac fenotipskog odgovora na promenu intenziteta i kvaliteta ambijentalne svetlosti kod biljaka *I. variegata* koje su rasle na prirodnom staništu, u Deliblatskoj peščari, a izražen kroz različite koncentracije karotenoida, je bio isti kao u našem eksperimentalnom tretmanu (Živković i sar. 2015). Takav obrazac varijabilnosti koncentracije pigmenata kod biljaka *I. variegata* možemo tumačiti njihovom ulogom u akumulaciji što veće količine energije u okruženju niskog intenziteta svetlosti. Karotenoidi proširuju spektar fotosintetski upotrebljive svetlosti tako što vrše apsorpciju svetlosti u zelenom delu spektra koji je nedostupan hlorofilu (Alkena i Seager 1982; von Denffer i Ziegler 1982).

Podaci koji se odnose na promene koncentracija karotenoida kod većeg broja vrsta u uslovima promenjenih intenziteta i kvaliteta svetlosti su različiti, verovatno zbog različitih uloga koje karotenoidi preuzimaju u datim sredinskim uslovima (Johnson i sar. 1982; Sarracino i sar. 1992; Souza i Valio, 2003; Dias i sar. 2007). Tako je kod mnogih vrsta biljaka koje su razvile toleranciju na nizak intenzitet svetlosti, utvrđen visok sadržaj α -karotena, jedinjenja koje nastaje u sintezi karotenoida (Siefermann-Harms 1994; Demmig-Adams i Adams 1992, 1996; Krause i sar. 2001; Matsubara i sar. 2005, 2007, 2008). Na osnovu podataka o visokoj akumulaciji α -karotena u okruženju niskog svetlosnog intenziteta, izneta je pretpostavka o njegovoj funkciji kao pigmenta koji povećava mogućnost korišćenja veće količine svetlosne energije (Krause i sar. 2001).

Rezultati pokazuju da su se srednje vrednosti koncentracija analiziranih biohemijskih konstituenata listova *I. variegata* razlikovale između posmatranih vegetacijskih perioda, vegetacijskih sezona, kao i između genotipova unutar godina i sezona. Sezonsko variranje u sadržaju pigmenta je detektovana u više istraživanja (Stylinski i sar. 2002; Guo i Trotter 2004; Chen i sar. 2006; Filella i sar. 2009). Pretpostavlja se da se objašnjenje za sezonske promene u vrednostima fotosintetskih pigmenta može naći u razlikama u količini zračenja osobenih za različite vegetacijske sezone (dužine trajanja raspoloživog svetlosnog stimulusa u spoljašnjoj sredini). Varijabilnost u sadržaju pigmenta (kroz sezone) može biti povezana i sa fenološkim fazama kao što su cvetanje i formiranje izdanaka (Arthur i sar. 1987). Druge studije su pokazale da do gubitka u sadržaju pigmenta može doći usled drugih razloga, kao što su redukcije azota u tkivima lista ili zbog alteracija u aktivnostima enzimskih sistema (Morilla i sar. 1973). U cilju identifikacije mehanizama koji dovode do povećanja ili smanjenja koncentracije pigmenta, u obzir se moraju uzeti i drugi sredinski uslovi koji se menjaju tokom sezona. Na primer, rezultati Kyparissis i saradnika (1995) kod *Phlomis fruticosa* upućuju na zaključak da sezonske promene temperature i intenziteta svetlosti dovode do adaptivnih odgovora (smanjenje koncentracije hlorofila i kapaciteta za transport elektrona) čime se zadržava odgovarajuća fotoprotektivna sposobnost u datim sredinskim okolnostima.

Dinamika rasta i starost listova takođe mogu imati uticaja na varijabilnost koncentracije fotosintetičkih pigmenta (Gitelson i Merzlyak 1994; Gamon i Surfus 1999; Carter i Knapp 2001).

Korelacioni odnosi morfoloških i ekofizioloških osobina – Međuzavisnost ispoljavanja fenotipskih plastičnosti više osobina dovela je do pomeranja fokusa istraživanja sa nivoa promena pojedinačnih osobina na korelacionu strukturu plastičnosti koja definiše koordinirane evolucione trajektorije preko korelisanih odgovora na selekciju (Falconer 1981; Lande i Arnold 1983; Cheverud 1988). U nekoliko prethodnih decenija, međupovezanost fenotipskih karakteristika biljaka bila je predmet interesovanja mnogih biljnih ekologa i evolucionista (Murren 2002). Istraživanje fenotipske integracije je u velikoj meri usmereno na utvrđivanje značajnih korelacionih matrica između osobina koje se smatraju delovima istih funkcionalnih jedinica ili modula (vegetativni, reproduktivni, itd.).

Korelacije između gustine stoma i specifične površine lista su uglavnom neznačajne. Zanimljivo je da kada su korelacije ove dve osobine bile značajne, u gotovo svim slučajevima su imale negativan predznak. Ovakav odnos može da ukazuje na način promene specifične površine lista kod vrste *I. variegata* u specifičnim eksperimentalnim uslovima. Prema podacima Avramova i Tucić (neobjavljeni podaci) na srodnoj vrsti *I. pumila*, broj epidermalnih ćelija po jedinici lisne površine se smanjivao sa smanjenjem intenziteta svetlosti. Na osnovu toga se može zaključiti da je promena specifične površine lista na ovoj vrsti bar delimično povezana sa promenom veličine ćelija. Ukoliko se SPL kod *I. variegata* menja na isti način, onda je očekivano da sa povećanjem veličine epidermalnih ćelija dolazi do smanjenja broja stoma jer se smanjuje ukupan broj ćelija po jedinici površine.

Korelacione matrice ekofizioloških osobina *I. variegata* su pokazale da su, uprkos različitom poreklu biljaka, odnosi između svih praćenih fizioloških osobina bili stabilni tokom obe analizirane godine. Korelacije između ukupne koncentracije hlorofila, odnosa hlorofila A i B, koncentracije karotenoida i odnosa hlorofila A i karotenoida su u najvećem broju slučajeva značajne, sve su pozitivne, a veličina je uglavnom preko 0.5. Odsustvo značajnih razlika, testirana Mantel-ovim testom, ukazuje da u ovom eksperimentu promena sredinskih uslova nije imala značajan uticaj na varijabilnost obrazaca fenotipske integracije fizioloških osobina *I. variegata*.

Heritabilnost morfoloških i ekofizioloških osobina - u ovom istraživanju, između ostalog, pokazale prisustvo potencijala za delovanje prirodne selekcije na praćene osobine. Za razumevanje potencijala i ograničenja adaptivnih evolucionih promena neophodno je istražiti genetičku osnovu morfološke i ekofiziološke varijabilnosti (Ackerly i sar. 2000). Kako bi došlo do evolucionih promena u osobinama, nužno je

postojanje dovoljne genetičke varijabilnosti koja će dozvoliti divergentne odgovore na selekzione pritiske i dovesti do adaptivne diferencijacije između populacija (Ackerly i sar. 2000). Kako bismo ustanovili proporciju fenotipske varijanse koja odgovara genetičkoj varijansi, uradili smo procenu heritabilnosti u širem smislu, koja nam je ukazala koliki je potencijal odgovora na selekciju morfoloških i ekofizioloških osobina *I. variegata*. Heritabilnosti u širem smislu pokazivale su relativno niske vrednosti i bile su specifične za osobinu i svetlosni tretman, a takođe i godinu u kojoj su izvođeni eksperimenti. Generalno, najviše vrednosti koeficijenta heritabilnosti su zabeležene za osobinu gustina stoma (Tabele 66-67). Iako procena heritabilnosti ekofizioloških osobina nije često prisutna u istraživanjima ovog tipa, naši rezultati na *I. variegata* upućuju na to da je varijansa koju pripisujemo genetičkim razlikama između jedinki niža za izmerene ekofiziološke osobine u odnosu na osobine koje prikazuju integrisane ekofiziološke procese tokom vremena (Schuster i sar. 1992, Donovan i Ehleringer 1994). Ova razlika verovatno odlikava povećanu varijabilnost trenutno izmerenih osobina koja je uzrokovana sredinskim fluktuacijama i razvojnim efektima (starost lista) u odnosu na integrisane ekofiziološke procese tokom vremena. Pretpostavlja se da bi razlike između genotipova bile jasnije ukoliko bi postojala mogućnost merenja integrisane stope fotosinteze vegetativnih organa tokom čitavog životnog ciklusa biljke (Ackerly i sar. 2000). U obzir se mora uzeti i činjenica da niska heritabilnost može biti rezultat prethodnog delovanja selekcije koja je smanjila genetičku varijabilnost praćene osobine. Nepostojanje jasnog trenda veličine ovog populacionog parametra tokom dve godine i više vegetacijskih sezona u ovim eksperimentalnim uslovima potvrđuje da bi za određivanje pravca i intenziteta delovanja selekcije trebalo uzeti u obzir specifičnost određenog dela vegetacijskog perioda kao i više tretmana, tj, veći deo opsega prirodnog variranja sredinskog faktora (Pigliucci 2001; Charmantier i Garant 2005). Kod vrste *I. pumila* takođe su konstatovane niske vrednosti heritabilnosti morfoloških i ekofizioloških osobina kao i značajno variranje ovog parametra u različitim svetlosnim tretmanima (Avramov 2008). Ako uzmemo u obzir da su u procenu heritabilnosti u širem smislu uključene aditivne i neaditivne komponente, kao i materinski efekti, to bi moglo da znači da pod delovanjem selekcije ove osobine imaju uglavnom ograničenu mogućnost promene.

5.2. Plastičnost osobina cvetanja i plodonošenja

Procena reproduktivnog uspeha biljaka najčešće se vrši određivanjem ukupnog broja preživelih potomaka koji su u stanju da se reprodukuju u narednim generacijama. Jedan od načina da izmerimo fitnes biljaka je analiza osobina koje su blisko povezane sa fitnesom, kao što su broj plodova ili broj semena, u kontrolisanim eksperimentalnim uslovima.

U literaturi se mogu naći eksperimentalne potvrde efekata različitih intenziteta i kvaliteta svetlosti na reproduktivne fenološke osobine mnogih vrsta biljaka (Steinger i sar. 2003; Quinet i sar. 2004; Mattson i Erwin 2005; Thomas 2006; Johnson 2007; Živković i sar. 2015). Kada je reč o vrstama iz familije *Iridaceae*, rezultati prethodnih istraživanja kod srodne vrste *Iris pumila* L. (naseljava istu teritoriju ali u određenom stepenu drugačija staništa od našeg odabranog model sistema), pokazali su da kvalitet i kvantitet svetlosti značajno utiču kako na osobine cvetanja tako i na osobine plodonošenja (Tarasjev 1997; Tarasjev i sar. 2009; Klisarić i sar. 2012).

Početak cvetanja - Praćenjem fenoloških obrazaca u ovom eksperimentu, utvrđeno je da se početak cvetanja (definisano u odnosu na pojavu prvog cveta u čitavom eksperimentu) statistički značajno razlikuje između eksperimentalnih godina ali da nema statistički značajnih razlika između dva svetlosna tretmana. Podaci o uticaju promene intenziteta i kvaliteta svetlosti na početak cvetanja su različiti. Halliday i saradnici (1994) su otkrili da smanjenje odnosa crvene i tamnocrvene svetlosti ubrzava početak cvetanja kod *Arabidopsis thaliana*. S druge strane, eksperimentalna manipulacija spektrom svetlosti na primeru *Vigna unguiculata* je pokazala da ne postoje značajne razlike u ovom tipu fenotipskog odgovora (Ahmed i sar. 1993). Brownsey i saradnici (2014) su zaključili da je fotoperiod, a ne intenzitet svetlosti, primarni signal u inicijaciji reprodukcije. Drugi podaci iz literature govore da povećanje intenziteta svetlosti skraćuje vreme do pojave prvog cveta, na primer kod vrsta: *Limnanthes volubilis* (Seddigh i Joliff 1994), *Sinapis arvensis* (Steinger i sar. 2003) i *Plukenetia volubilis* (Cai 2011). Što se tiče srodne vrste *I. pumila* (Tarasjev 1997), genotipovi izloženi punom intenzitetu svetlosti pokazali su sklonost da ranije cvetaju. Pretpostavlja se da iza razlika između ove dve srodne vrste irisa stoje drugačiji selekcionistički pritisci kojima su izloženi genotipovi vrste *I. pumila* u vreme početka cvetanja (rano proleće) tj.

I. variegata (rano leto). Zanimljivo je da je samo tokom 2014. godine početak cvetanja na niskom intenzitetu svetlosti bio odložen 5-10 dana u odnosu na svetli tretman, slično podacima na *I. pumila*. Ove značajne razlike između svetlosnih tretmana koje se pojavljuju samo u nekim godinama, tj. periodima vegetacije, ukazuje na verovatni uticaj i drugih sredinskih faktora koji su u interakciji sa svetlosnim uslovima, što je pokazano značajnom interakcijom Godina × Tretman.

Dužina trajanja cvetanja – Prethodna istraživanja su pokazala da dužina trajanja cvetanja varira na različite načine u zavisnosti od vrste i uslova sredine (Lacey i sar. 2003; Tarayre i sar. 2007). Naši rezultati ukazuju da ne postoji značajna fenotipska plastičnosti tj. sposobnost genotipova da menjaju vremenski opseg cvetanja u zavisnosti od eksperimentalnih svetlosnih uslova. Takođe nije bilo značajnih razlika između biljaka različitog porekla iako su razlike bile nešto veće na visokom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti - kod biljaka poreklom sa otvorenog staništa na visokom intenzitetu cvetanje je trajalo dva dana kraće. Seddigh i Joliff (1994) su npr. dobili značajno skraćanje dužine trajanja cvetanja sa povećanjem fotosintetskog aktivnog zračenja kod biljke *Limnanthes alba*. Tokom 2014. godine cvetanje je značajno kraće trajalo u odnosu na 2013. godinu u oba svetlosna tretmana što ukazuje da još neki sredinski faktori značajno utiču na vremenski opseg cvetanja kod *I. variegata*. Za razliku od eksperimenta na *I. variegata* gde nije utvrđen značajan efekat Tretmana i Staništa, kod srodne vrste *I. pumila* dobijena je statistički značajna razlika u prosečnoj dužini trajanja cvetanja (Tarasjev 1997).

Ukupan broj cvetova - Broj cvetova značajno određuje, pored nekih drugih karakteristika, u kojoj meri će biljka biti atraktivna oprašivačima i istovremeno ukazuje na potencijalan broj čaura. Zanimljivo je da iako biljke *I. variegata* ne pokazuju značajnu plastičnost u odnosu na korišćene eksperimentalne svetlosne tretmane tokom 2013. godine ipak je više cvetova bilo na niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti. Takođe u oba tretmana tokom 2013. godine veći broj cvetova imale su biljke poreklom sa zasenčenog staništa i ove razlike su bile statistički značajne (značajan efekat Staništa). Ovi rezultati su u suprotnosti sa rezultatima studije na *I. pumila* u kojoj se pokazalo da biljke koje su rasle na otvorenom staništu imaju značajno veći broj cvetova bez obzira na poreklo (Tarasjev i sar. 2009). Ovo bi moglo da znači da su genotipovi *I. variegata* više prilagođeni zasenčenom u odnosu na

otvoreno stanište. Na ovo ukazuje i podatak da biljke *I. variegata* nalazimo i u gušćim šumskim sastojinama u kojima *I. pumila* ne raste. Izostanak sličnog obrasca u broju cvetova tokom 2014. godine i značajna interakcija Godina × Tretman ukazuju da ova osobina značajno zavisi i od nekih drugih sredinskih faktora.

Prosečno vreme cvetanja - je jedina osobina cvetanja i plodonošenja biljaka *I. variegata* kod koje je konstatovan značajan efekat Genotipa (Tabela 38). Značajan efekat Godine i interakcije Godina × Tretman u ovom eksperimentu potiče najvećim delom od razlika kod biljaka gajenih na niskom intenzitetu i odnosu crvene/tamnocrvene svetlosti. To ukazuje da biljke ove vrste ispoljavaju veću plastičnost i varijabilnost plastičnosti u prosečnom vremenu cvetanja u uslovima vegetacijske senke.

Ukupan broj čaura - U eksperimentu na *I. variegata* utvrđeno je odsustvo statistički značajnih razlika između svetlosnih tretmana za ukupan broj čaura, kao jedan od indikatora uspešnosti oprašivanja. Identični ishod zabeležen je i kod višegodišnje klonalne biljke *Smilacina japonica* (Ida i Kudo 2009). Drugačiji rezultati su dobijeni za srodnu vrstu *I. pumila* za koju je dobijen značajno veći broj čaura kod biljaka gajenih na većem intenzitetu svetlosti (Tarasjev i sar. 2009).

Odnos broja čaura i broja cvetova - Slično kao i kod ukupnog broja čaura tako je i odnos broja čaura i broja cvetova kod *I. variegata* bio veći tokom 2013. godine, ali ni ove razlike nisu bile statistički značajne. Efekat Tretmana na ovu osobinu nije bio značajan kod *I. variegata*, za razliku od *I. pumila* kod koje su Tarasjev i saradnici (2009) dobili značajno veći procenat oprašenih cvetova kod biljaka gajenih na zasenčenom (šumskom) staništu. Razlike u odgovoru ove dve vrste na promenu svetlosnih uslova najverovatnije potiču od toga što je eksperiment na *I. pumila* rađen na prirodnim staništima na kojima broj i vrsta oprašivača kao i neki drugi sredinski uslovi mogu da se razlikuju između lokacija na kojima su gajene biljke dok u "*common garden*" eksperimentu to nije slučaj.

Broj semena po čauri - Promena svetlosnog okruženja nije indukovala statistički značajne razlike u broju semena po čauri kod biljaka *I. variegata*. Rezultati ovog istraživanja se razlikuju od rezultata sličnih eksperimentalnih postavki. Tako je studija

Steinger-a i saradnika (2003) na jednogodišnjoj biljci iz familije *Brassicaceae* (*Sinapis arvensis*), pokazala da biljke formiraju do 76% manje semena kada su izložene tretmanu sa niskim intenzitetom i kvalitetom svetlosti. Istaživanje na *Gagea lutea* (*Liliaceae*) je pokazalo da biljke izložene punom intenzitetu i kvalitetu svetlosti imaju značajno veću produkciju semena od onih koje su bile u vegetacijskoj senci (Sunmonu 2014). U radu Hanzi He i saradnika (2014) potvrđen je efekat različitih intenziteta svetlosti na pomenutu osobinu kod *Arabidopsis thaliana*, tj. ustanovljeno je da tretman sa niskim intenzitetom svetlosti značajno umanjuje broj semena po ljusci (plod). Tarasjev i saradnici (2009) nisu dobili razlike između ukupnog broja semena kod biljaka *I. pumila* koje su rasle u alternativnim svetlosnim uslovima. Iako ovi podaci nisu potpuno uporedivi sa podacima na *I. variegata* jer se odnose na ukupan broj semena po biljci, s obzirom da nije bilo značajnih razlika u broju čaura kod *I. variegata*, možemo reći da ove dve vrste na sličan način reaguju na promenu svetlosnih uslova.

Masa semena po čauri - Za ovu osobinu nisu dobijene značajne razlike između tretmana iako su biljke gajene na niskom intenzitetu svetlosti u obe eksperimentalne godine imale veću masu semena u svojim čaurama. Ovo potvrđuje da eksperimentalni uslovi smanjene količine svetlosne energije nisu predstavljali ograničenje biljkama *I. variegata* za ulaganje u ukupnu masu semena u čauri. Zanimljivo je da je jedino ovde, od svih osobina koje opisuju reproduktivni potencijal *I. variegata*, bio statistički značajan efekat Staništa, tj. genotipovi poreklom sa zasenčenog staništa su imali veće seme.

Prosečna masa semena - Veličina tj. masa semena je jedna od najvažnijih osobina koje utiču na početne faze životnog ciklusa biljaka, uključujući procese isključavanja, rasta i preživljavanja klijanaca (Susko i Lovett-Doust 2000, Quero i sar. 2007, Avramov 2008). Stoga je alokacija dostupnih resursa presudna kako za procese cvetanja tako i kasnije za procese plodonošenja.

Kako je masa semena posebno važna komponenta adaptacije biljaka na uslove senke (Galloway 2001, Poorter i Rose 2005), očekivalo se da u slučaju *I. variegata*, vrednosti prosečne mase semena budu značajno više u uslovima niskog intenziteta i odnosa crvene i tamnocrvene svetlosti. Nasuprot teorijskim očekivanjima, svetlosni tretmani kojima su bile izložene biljke *I. variegata*, nisu značajno doprineli razlikama u prosečnoj masi semena. Rezultati naših istraživanja su u skladu sa rezultatima

istraživanja obrazaca plastičnosti reproduktivnih osobina biljaka iz roda *Taraxacum* (*Asteraceae*) (Brock i sar. 2005). U tretmanu koji je oponašao vegetacijsku senku (nizak svetlosni intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti) nije registrovan značajan uticaj na masu semena. Takođe, suprotno od teorijskih predviđanja, kod genotipova *Arabidopsis thaliana* izloženih visokom intenzitetu svetlosti, ustanovljeno je da su semena veća i teža (He i sar. 2014). Podaci o masi semena na kongeneričnoj vrsti *I. pumila* su kontradiktorni. Avramov (2008) je dobio da su biljke *I. pumila* koje su rasle u Deliblatskoj peščari u šumskim sastojinama formirale značajno veća semena u poređenju sa biljkama koje su rasle na dinamama. Tarasjev i saradnici (2009) su na istoj vrsti dobili suprotne rezultate - značajno teža semena formirale su biljke koje su rasle na dinamama.

Ovaj eksperiment na *I. variegata* pokazuje da na sve osobine cvetanja i plodonošenja promena svetlosnog tretmana relativno slabo utiče, tj. nije bilo značajnih efekata Tretmana. Za razliku od osobina plodonošenja koje su imale relativno slične vrednosti tokom obe eksperimentalne godine, osobine cvetanja su značajno varirale između eksperimentalnih godina. Može se zaključiti da iako na osobine cvetanja utiču i neki drugi abiotički ili biotički faktori koje nismo kontrolisali u eksperimentu, samo formiranje plodova i semena tj. reproduktivni potencijal *I. variegata* je relativno stabilan u različitim sredinskim uslovima. Izostanak značajne genetičke varijabilnosti (efekat Genotipa), plastičnosti (efekat Tretmana) i genetičke varijabilnosti plastičnosti (efekat interakcije Genotip \times Tretman) kod gotovo svih osobina cvetanja i plodonošenja u ovom eksperimentu ukazuje na ograničenu mogućnost evolucije reproduktivnog fenotipa kao odgovor na neke od selekcionih pritisaka.

Korelacioni odnosi osobina cvetanja i plodonošenja - Genetičke korelacije mogu ograničiti evoluciju optimalnog fenotipa, jer će evolucione promene jedne osobine biti zavisne od genetičkih promena druge osobine, pa nijedna od njih neće dostići adaptivni maksimum (Pigliucci 2001). Brojni su dokazi da korelacije između osobina utiču na evoluciju fenotipa (Schlichting 1989, Pigliucci i sar. 1995, Bawa i sar. 2003, Avramov i sar. 2007, Bolmgren i Cowan 2008).

Što se fenotipskih korelacija tiče, iako Mantelovim testom nisu potvrđene statistički značajne razlike korelacionih odnosa između dva tretmana, dva staništa ili dve eksperimentalne godine, ipak je moguće uočiti određene specifičnosti u korelacionim obrascima.

Identičan broj značajnih korelacija u oba tretmana tokom 2013. godine kod genotipova *I. variegata* potvrda je sličnog nivoa integracije i potencijalno sličnog nivoa selekcionih pritisaka. Opisani obrazac se nije zadržao u narednoj eksperimentalnoj godini (2014) u kojoj je zabeležen znatno veći broj korelacija u tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti. Slični efekti sredine su zabeleženi i u istraživanjima drugih autora (Seddigh i Joliff 1994; Galloway i Burgess 2012). Razlike u broju dobijenih statistički značajnih korelacija između dva eksperimentalna tretmana ukazuju na snažniju integraciju fenotipa u uslovima visokog intenziteta i odnosa crvene/tamnocrvene svetlosti. Takođe odsustvo ovog korelacionog obrasca tokom 2013. godine ukazuje na moguće odsustvo stabilnosti matrice varijanse-kovarijanse između vegetacijskih sezona.

Uprkos različitom poreklu biljaka i indukovanim promenama u svetlosnom okruženju, odnosi između nekih osobina pokazale su se stabilnim u obe eksperimentalne godine. Zanimljivo je, na primer, da su dobijene značajne negativne korelacije početka i trajanja cvetanja u skoro svim korelacionim matricama, što znači da biljke koje rano počnu da cvetaju u proseku imaju duži period cvetanja. Očekivano su dobijene značajne pozitivne korelacije između početka i prosečnog vremena cvetanja. Takođe je zanimljivo da su snažne značajne, ali pozitivne korelacije dobijene između broja semena po čauri i mase semena po čauri, što ukazuje na to da povećan broj semena u čauri nije praćen i smanjenjem pojedinačne mase semena. Iako manifestovanje negativnih fenotipskih korelacija između broja i veličine semena ima svoju čvrstu teorijsku osnovu (Smith i Fretwell 1974, Lloyd 1987) i eksperimentalnu potvrdu (Jakobsson i Eriksson 2000, Aarssen i Jordan 2001) u našem eksperimentu nije zabeleženo uzajamno ograničenje između mase semena i broja semena po čauri. Jedan od razloga za ovo neslaganje sa teorijskim očekivanjima može da bude to što nije uzeto u obzir veličina biljke (Jakobsson i Eriksson 2000). *Iris variegata* je klonalna vrsta kod koje veliki deo ukupne mase čini podzemni rizom čija veličina nije merena u eksperimentu, a mogla bi značajno da utiče na ovaj odnos. Ustanovljen je specifičan obrazac negativne zavisnosti između početka cvetanja i broja cvetova. Statistički značajne korelacije se kod genotipova poreklom sa zasenčenog staništa javljaju isključivo na niskom intenzitetu svetlosti dok se kod genotipova koji vode poreklo sa otvorenog staništa značajne korelacije javljaju u tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene/tamnocrvene svetlosti. Za razliku od naših rezultata, neki autori (Schmitt 1983) nisu dobili značajne korelacije dok su neki (Seddigh i Joliff 1994) registrovali pozitivne korelacije između

navedenih osobina. Jedan od razloga razlika u ovim korelacijama može da bude specifična zavisnost ovih korelacija od porekla genotipova uključenih u analize što je dobijeno u eksperimentu na *I. variegata*. Naime, značajne korelacije početka cvetanja i broja cvetova dobijene su samo kod genotipova *I. variegata* poreklom sa zasenčenog staništa i to u obe godine izvođenja eksperimenta i u oba svetlosna tretmana, dok kod genotipova poreklom sa otvorenog staništa to nije uočeno.

Heritabilnosti osobina cvetanja i plodonošenja - Heritabilnosti osobina cvetanja i plodonošenja su uglavnom imale veće vrednosti (većina ima vrednost preko 0.40) u poređenju sa ekofiziološkim i morfološkim osobinama (većina ima vrednost ispod 0.20). Može se primetiti variranje koeficijenta heritabilnosti kako između eksperimentalnih tretmana tako i između eksperimentalnih godina. Slično rezultatima ovog eksperimenta podaci mnogih drugih autora ukazuju da prostorna i vremenska heterogenost sredine može promeniti veličinu genetičke varijanse i kovarijanse i tako uticati na veličinu heritabilnosti (Mazer i Schick 1991; Simons i Roff 1994; Hoffmann i Merila 1999; Charmantier i Garant 2005, Zhang i sar. 2012). U procenu heritabilnosti u širem smislu uključeni su aditivni efekti gena ali i dominansa, epistaza, materinski efekti i dr. Zbog toga i pored visokih vrednosti ovog važnog populacionog parametra u eksperimentu na *I. variegata* nije moguće precizno odrediti brzinu promene učestalosti genotipova i fenotipova, tj. precizno predvideti evolucioni odgovor.

Ovaj eksperiment izveden na velikom broju genotipova *I. variegata* pokazuje potrebu uključivanja većeg broja faktora u ekološko-evoluciono istraživanje. Značajni efekti godine u kojoj su vršeni ovi eksperimenti, kao i značajne razlike vrednosti osobina između različitih vegetacijskih sezona, jasno pokazuju da je u istraživanjima evoluciono značajnih odgovora neophodno pratiti, pored prostorne, i vremensku heterogenost sredine. Takođe, značajno različiti odgovori određenih tipova osobina na promenu istog sredinskog faktora (svetlost), kod *I. variegata* i srodne *I. pumila* ukazuju na značaj komparativnog pristupa i neophodnost praćenja različitih tipova osobina u eksperimentima na drugim biljnim vrstama.

6. Zaključci

U ovom radu analizirani su obrasci i veličina fenotipske plastičnosti većeg broja morfoloških i ekofizioloških osobina, kao i osobina cvetanja i plodonošenja vrste *Iris variegata* u odnosu na variranje intenziteta i kvaliteta svetlosti. Istraživanja su zasnovana na eksperimentima sa genotipovima poreklom sa dva značajno različita tipa prirodnih staništa. Eksperimentalni dizajn obuhvatao je dva svetlosna tretmana (visok intenzitet i odnos crvene/tamnocrvene svetlosti kao i nizak intenzitet i odnos crvene/tamnocrvene svetlosti), kojima su biljke bile izložene tokom dve godine. Na osnovu analize variranja ispitivanih osobina dobijeni su sledeći zaključci:

1. Morfološke i ekofiziološke osobine lista vrste *Iris variegata* manifestuju značajnu fenotipsku plastičnost prouzrokovanu promenom intenziteta i kvaliteta svetlosti. Pored značajnog potencijala genotipova *Iris variegata* da odgovore promenom fenotipa na uslove izmenjenog svetlosnog okruženja, veličina i pravac tih fenotipskih promena bili specifični za svaku osobinu. Povećanje intenziteta i promena kvaliteta svetlosti (visok odnos crvene/tamnocrvene svetlosti) dovelo je do povećanja gustine stoma. Ovakav odgovor biljaka mogao bi da predstavlja način zaštite listova od pregrevanja u uslovima gde su visoke temperature povezane sa visokim intenzitetima svetlosti. Dobijeni rezultati pokazuju da su se specifična površina lista, kao i koncentracije fotosintetičkih pigmenata listova povećavali u delu svetlosnog gradijenta sa nižim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti, što bi moglo biljkama da omogući povećanje stope fotosinteze direktnim povećanjem količine apsorbovane svetlosti.

2. Genotipovi *Iris variegata* poreklom iz Deliblatske peščare su ispoljili nizak nivo diferencijacije morfoloških i ekofizioloških osobina u odnosu na tip staništa koji naseljavaju - otvorena ili zasenčena. Značajne razlike u srednjim vrednostima genotipova poreklom sa različitih staništa su uočene samo za osobinu gustina stoma. Dobijeni rezultati pokazuju da genotipovi *Iris variegata* poreklom sa istog svetlosnog staništa imaju značajno različite srednje vrednosti svih proučavanih morfoloških i ekofizioloških osobina, što se vidi i iz brojnih ukrštanja normi reakcija. Značajna

genetička varijabilnost fenotipske plastičnosti utvrđena je samo za gustinu stoma u listovima *Iris variegata*.

3. Eksperimentalne biljke su značajno menjale svoj fenotip kako tokom vegetacijskih sezona tako i tokom dve godine izvođenja eksperimenta. Vrednosti specifične površine lista i svih ekofizioloških osobina lista su se značajno razlikovali između dve godine izvođenja eksperimenta, a takođe i između vegetacijskih sezona. Sezonska varijabilnost ovih osobina značajno je zavisila od porekla genotipova. Ovakvi rezultati pokazuju eksperimentalni značaj praćenja kako prostorne tako i vremenske heterogenosti sredine. Značajna varijabilnost plastičnosti između vegetacijskih sezona je utvrđena za sve proučavane morfološke i ekofiziološke osobine što ukazuje na mogućnost različitih plastičnih odgovora tokom proleća, leta ili jeseni.

4. Promena svetlosnog tretmana nije značajno uticala na osobine cvetanja i plodonošenja genotipova *Iris variegata*. Niske vrednosti plastičnosti, genetičke varijabilnosti i genetičke varijabilnosti fenotipske plastičnosti kod gotovo svih osobina cvetanja i plodonošenja ukazuje na ograničenu mogućnost evolucije reproduktivnog fenotipa kao odgovor na ovaj tip selekcionog pritiska. Osobine plodonošenja su imale relativno slične vrednosti u dve godine trajanja eksperimenta što upućuje na zaključak da je proces formiranja plodova i semena (reproduktivni potencijal *Iris variegata*) relativno stabilan u heterogenim svetlosnim uslovima. Istovremeno, osobine cvetanja su značajno varirale između eksperimentalnih godina što pokazuje da osim svetlosti i drugi sredinski faktori mogu značajno uticati na razlike između ovih osobina.

5. Genotipovi *Iris variegata* različitog porekla su se značajno razlikovali u srednjim vrednostima broja cvetova i masi semena, dok su se genotipovi sa istog prirodnog staništa značajno razlikovali u prosečnom trajanju vremena cvetanja. Jedina zavisnost u ispoljavanju razlika između genotipova od godine izvođenja eksperimenta dobijena je za ukupan broj cvetova.

6. Prostorna i vremenska heterogenost sredine uticala je na veličinu proučavanih kvantitativno-genetičkih parametara. Korelacije između praćenih fizioloških osobina lista su bile stabilne tokom obe godine izvođenja eksperimenta i u oba svetlosna tretmana - u gotovo svim slučajevima bile su značajne i pozitivne. Kod genotipova

poreklom iz oba prirodna staništa kao i kod klonalnih replika gajenih u oba svetlosna tretmana, korelacioni odnosi između osobina cvetanja i plodonošenja su se pokazali stabilnim u obe godine izvođenja eksperimenta. Gustine stoma pokazale su najviše vrednosti koeficijenta heritabilnosti. Koeficijenti heritabilnosti osobina cvetanja i plodonošenja su uglavnom imale veće vrednosti u poređenju sa morfološkim i ekofiziološkim osobinama biljaka *Iris variegata*.

7. Komparativna analiza rezultata dobijenih na *Iris variegata* i ranijih rezultata na kongeneričnoj vrsti *Iris pumila* pokazala je da postoje slični obrasci variranja morfoloških i ekofizioloških osobina, ali i značajno različiti obrasci cvetanja i plodonošenja. Obrasci odgovora svojstveni za *Iris variegata* u delu svetlosnog gradijenta sa niskim intenzitetom i kvalitetom svetlosti identični su odgovorima kod *Iris pumila*. Kod obe vrste, smanjenje intenziteta i odnosa crvene i tamnocrvene svetlosti je dovelo do smanjenja gustine stoma i povećanja specifične površine lista što je odgovor karakterističan za slučaj “sindroma izbegavanja vegetacijske senke”. Ustanovljen trend promena fenotipskih vrednosti ekofizioloških osobina *Iris variegata* može da predstavlja način adaptiranja u datim specifičnim svetlosnim uslovima (vegetacijska senka), što upućuje da su genotipovi *Iris variegata* više prilagođeni zasenčenom staništu. Obrasci cvetanja i plodonošenja svojstveni za *Iris pumila*, koja uglavnom naseljava otvorena staništa i pokazuje mnoge odgovore koji se i očekuju u slučaju “sindroma izbegavanja senke“, u manjoj meri su prisutni kod *Iris variegata*. Pomenute razlike odudaraju od filogenetskog konzervativizma u fenologiji cvetanja, tj. od tendencije da bliske vrste dele slične ekološke i biološke osobine.

Literatura:

- Aarssen, L.W. and Jordan, C.Y., 2001. Between-species patterns of covariation in plant size, seed size and fecundity in monocarpic herbs. *Ecoscience*, 8(4): 471-477.
- Ackerly, D.D., Dudley, S.A., Sultan, S.E., Schmitt, J., Coleman, J.S., Linder, C.R., Sandquist, D.R., Geber, M.A., Evans, A.S., Dawson, T.E. and Lechowicz, M.J., 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions new research addresses natural selection, genetic constraints, and the adaptive evolution of plant ecophysiological traits. *Bioscience*, 50(11): 979-995.
- Afas, N.A., Marron, N. and Ceulemans, R., 2007. Variability in *Populus* leaf anatomy and morphology in relation to canopy position, biomass production, and varietal taxon. *Annals of forest science*, 64(5): 521-532.
- Agrawal, A.A., 2001. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, 294(5541): 321-326.
- Ahl, V. and Allen, T.F., 1996. *Hierarchy theory: a vision, vocabulary, and epistemology*. Columbia University Press.
- Ahmed, F.E., Muters, R.G. and Hall, A.E., 1993. Interactive effects of high temperature and light quality on floral bud development in cowpea. *Functional Plant Biology*, 20(6): 661-667.
- Alkena J., Seager S., 1982. The Chemical Pigments of Plants. *Journal of Chemical Education*, 59: 183-186.
- Allakhverdiev, S.I., Kreslavski, V.D., Klimov, V.V., Los, D.A., Carpentier, R. and Mohanty, P., 2008. Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis. *Photosynthesis research*, 98(1-3): 541-550.
- Alpert, P., 1984. Analysis of chlorophyll content in mosses through extraction in DMSO. *Bryologist*, 87(4): 363-365.
- Antić, M., Avdalović, V. and Jović, N., 1969. Evolucija, genetička povezanost i ekološka vrednost pojedinih vrsta peskova Deliblatske peščare. Jugoslovenski poljoprivredni kombinat-Šumarski centar i Šumsko-industrijski kombinat Pančevo, Zbornik radova, 1: 47-66.
- Antonovics, J., Clay, K. and Schmitt, J., 1987. The measurement of small-scale environmental heterogeneity using clonal transplants of *Anthoxanthum odoratum* and *Danthonia spicata*. *Oecologia*, 71(4): 601-607.

- Arnon, D.I., 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant physiology*, 24(1): 1-15.
- Arthur E.D., Tiedemann, A.R. and Freeman, D.C., 1987. Variations in physiological metabolites and chlorophyll in sexual phenotypes of 'Rincon' four wing saltbush. *Journal of Range Management*, 40(2): 151-155.
- Auld, J.R., Agrawal, A.A. and Relyea, R.A., 2010. Re-evaluating the costs and limits of adaptive phenotypic plasticity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb.2009.1355.
- Avramov, S., Pemac, D. and 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.
- Avramov, S., 2008. Ontogenetska fenotipska plastičnost i materinski efekti tokom ranih stupnjeva razvića *Iris pumila* L. (Iridaceae). Doktorska disertacija.
- Badyaev, A.V., 2005. Role of stress in evolution: from individual adaptability to evolutionary adaptation. In Hallgrímsson, B. and Hall, B. K. (Eds.), *Variation: a central concept in biology* (277-302). Elsevier Academic Press, Burlington.
- Ballare, C.L., 1999. Keeping up with the neighbours: phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends in plant science*, 4(3): 97-102.
- Ballare, C.L., 2014. Light regulation of plant defense. *Annual Review of Plant Biology*, 65: 335-363.
- Baltzer, J.L. and Thomas, S.C., 2005. Leaf optical responses to light and soil nutrient availability in temperate deciduous trees. *American Journal of Botany*, 92(2): 214-223.
- Bawa, K.S., Kang, H. and Grayum, M.H., 2003. Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany*, 90(6): 877-887.
- Beerling, D.J. and Woodward, F.I., 1997. Changes in land plant function over the Phanerozoic: reconstructions based on the fossil record. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 124(2): 137-153.
- Beldade, P., Mateus, A.R.A. and Keller, R.A., 2011. Evolution and molecular mechanisms of adaptive developmental plasticity. *Molecular Ecology*, 20(7): 1347-1363.

- Bell, G. and Lechowicz, M.J., 1991. The ecology and genetics of fitness in forest plants. I. Environmental heterogeneity measured by explant trials. *The Journal of Ecology*, 79(3): 663-685.
- Bell, D.L. and Galloway L.F., 2007. Plasticity to neighbour shade: fitness consequences and allometry. *Functional Ecology*, 21: 1146–1153.
- Bell, D.L. and Galloway, L.F., 2008. Population differentiation for plasticity to light in an annual herb: Adaptation and cost. *American Journal of Botany*, 95(1): 59–65.
- Berrigan, D. and Scheiner, S.M., 2003. Modeling the evolution of phenotypic plasticity. In DeWitt, T.J. and Scheiner, S.M. (Eds.), *Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches* (82-97). Oxford University Press, New York.
- Bijlsma, R. and Loeschcke, V., 2005. Environmental stress, adaptation and evolution: an overview. *Journal of evolutionary biology*, 18(4): 744-749.
- Biološka raznovrsnost Srbije 2016. <http://www.bioras.petnica.rs/vrsta.php?id=27940>.
- Biswal, B., Joshi, P.N., Raval, M.K. and Biswal, U.C., 2011. Photosynthesis, a global sensor of environmental stress in green plants: stress signalling and adaptation. *Current Science*(Bangalore), 101(1): 47-56.
- Björkman, O., 1980. Responses to different quantum flux densities. In *Physiological plant ecology I* (57-107). Springer Berlin Heidelberg.
- Boardman, N.K., 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual review of plant physiology*, 28(1): 355-377.
- Bolmgren, K. and D Cowan, P., 2008. Time-size tradeoffs: a phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north-temperate flora. *Oikos*, 117(3): 424-429.
- Box, G.E.P., Hunter, W.G. and Hunter, J.S., 1978. *Statistics for experimenters: an introduction to design, data analysis and model building*. Wiley, New York.
- Bradshaw, A.D., 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics*, 13(1): 115-155.
- Bradshaw, W.E. and Holzapfel, C.M., 2006. Evolutionary response to rapid climate change. *Science* (Washington), 312(5779): 1477-1478.
- Brock, M.T., Weinig, C. and Galen, C., 2005. A comparison of phenotypic plasticity in the native dandelion *Taraxacum ceratophorum* and its invasive congener *T. officinale*. *New Phytologist*, 166(1): 173-183.

- Brownsey, R.N., Kyser, G.B. and DiTomaso, J.M., 2014. Growth and phenology of *Dittrichia graveolens*, a rapidly spreading invasive plant in California. *Biological Invasions*, 16(1): 43-52.
- Cai, Z., Qi, X. and Cao, K., 2004. Response of stomatal characteristics and its plasticity to different light intensities in leaves of seven tropical woody seedlings. *The Journal of Applied Ecology*, 15(2): 201-204.
- Cai, Z.Q., 2011. Shade delayed flowering and decreased photosynthesis, growth and yield of Sacha Inchi (*Plukenetia volubilis*) plants. *Industrial Crops and Products*, 34(1): 1235-1237.
- Cao, K.F. and Booth, E.W., 2001. Leaf anatomical structure and photosynthetic induction for seedlings of five dipterocarp species under contrasting light conditions in a Bornean heath forest. *Journal of Tropical Ecology*, 17(2): 163-175.
- Carter, G.A. and Knapp, A.K., 2001. Leaf optical properties in higher plants: linking spectral characteristics to stress and chlorophyll concentration. *American Journal of Botany*, 88(4): 677-684.
- Caruso, C.M., Maherali, H. and Sherrard, M., 2006. Plasticity of physiology in *Lobelia*: testing for adaptation and constraint. *Evolution*, 60(5): 980-990.
- Catoni, R., Granata, M.U., Sartori, F., Varone, L. and Gratani, L., 2015. *Corylus avellana* responsiveness to light variations: morphological, anatomical, and physiological leaf trait plasticity. *Photosynthetica*, 53(1): 35-46.
- Charmantier, A. and Garant, D., 2005. Environmental quality and evolutionary potential: lessons from wild populations. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272(1571): 1415-1425.
- Chazdon, R.L. and Kaufmann, S., 1993. Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. *Functional Ecology*, 7(4): 385-394.
- Chen, W., Zhou, Q. and Huang, J., 2006. Estimating pigment contents in leaves and panicles of rice after milky ripening by hyperspectral vegetation indices. *Chinese Journal of Rice Science*, 20: 434-439.
- Cheplick, G.P., 1995. Genotypic variation and plasticity of clonal growth in relation to nutrient availability in *Amphibromus scabrivalis*. *Journal of Ecology*, 83: 459-468.

- Cheplick, G.P., 2005. Biomass partitioning and reproductive allocation in the invasive, cleistogamous grass *Microstegium vimineum*: influence of the light environment. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 132(2): 214-224.
- Cheplick, G.P., 2015. Population differentiation in the tiller architecture of *Microstegium vimineum* (Poaceae) in relation to habitat. *Plant Species Biology*, 30(1): 16-27.
- Cheverud, J.M., Rutledge, J.J., Atchley, W.R., 1983. Quantitative genetics of development: genetic correlations among age-specific trait values and the evolution of ontogeny. *Evolution*, 37(5): 895-905.
- Cheverud, J.M., 1988. A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution*, 43(5): 958-968.
- Ciolfi, A., Sessa, G., Sassi, M., Possenti, M., Salvucci, S., Carabelli, M., Morelli, G. and Ruberti, I., 2013. Dynamics of the shade-avoidance response in *Arabidopsis*. *Plant physiology*, 163(1): 331-353.
- Climent, J., Prada, M.A., Calama, R., Chambel, M.R., Sanchez de Ron, D. and Alia, R., 2008. To grow or to seed: ecotypic variation in reproductive allocation and cone production by young female Aleppo pine (*Pinus halepensis*, Pinaceae). *American Journal of Botany*, 95(7): 833-842.
- Coleman, J.S., McConnaughay, K.D. and Ackerly, D.D., 1994. Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(5): 187-191.
- Conner, J.K. and Hartl, D.L., 2004. *A Primer of Ecological Genetics*. Sinauer Associates Incorporated, Sunderland.
- Davila-Velderrain, J. and Alvarez-Buylla, E.R., 2014. Bridging genotype and phenotype. In Benitez, M., Miramontes, O. and Valiente-Banuet, A. (Eds.), *Frontiers in Ecology, Evolution and Complexity* (144-154). CopIt ArXives, Mexico City.
- De Casas, R.R., Vargas, P., Pérez-Corona, E., Manrique, E., García-Verdugo, C. and Balaguer, L., 2011. Sun and shade leaves of *Olea europaea* respond differently to plant size, light availability and genetic variation. *Functional Ecology*, 25(4): 802-812.
- De Jong, G. and Behera, N., 2002. The influence of life-history differences on the evolution of reaction norms. *Evolutionary Ecology Research*, 4(1): 1-25.
- De Jong, G., 2005. Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytologist*, 166(1): 101-118.

- Debat, V. and David, P., 2001. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(10): 555-561.
- Deliblatska pešćara 2016. <http://www.deliblatskapescara.rs/>.
- Demmig-Adams, B. and Adams, W.W., 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual review of plant biology*, 43(1): 599-626.
- Demmig-Adams, B. and Adams, W.W., 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant science*, 1(1): 21-26.
- von Denffer, D. and Ziegler, H., 1982. *Botanika: morfologija i fiziologija* (64-70; 243-265). Školska knjiga, Zagreb.
- Des Marais, D.L., Hernandez, K.M. and Juenger, T.E., 2013. Genotype-by-environment interaction and plasticity: exploring genomic responses of plants to the abiotic environment. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44: 5-29.
- DeWitt, T.J., Sih, A. and Wilson, D.S., 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in ecology & evolution*, 13(2): 77-81.
- DeWitt, T.J. and Scheiner, S.M., 2004. *Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches* (44). Oxford University Press.
- Dias, J., Pimenta, J.A., Medri, M.E., Boeger, M.R.T. and Freitas, C.T.D., 2007. Physiological aspects of sun and shade leaves of *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl.(Anacardiaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 50(1): 91-99.
- Dingemanse, N.J., Barber, I., Wright, J. and Brommer, J.E., 2012. Quantitative genetics of behavioural reaction norms: genetic correlations between personality and behavioural plasticity vary across stickleback populations. *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 485–496.
- Donohue, K., Messiqua, D., Pyle, H.E., Heschel, S.M., Schmitt, J., 2000. Evidence of adaptive divergence in plasticity: density- and site-dependent selection on shade-avoidance responses in *Impatiens capensis*. *Evolution* 54(6): 1956-1968.
- Donovan, L.A. and Ehleringer, J.R., 1994. Potential for selection on plants for water-use efficiency as estimated by carbon isotope discrimination. *American Journal of Botany*, 81(7): 927-935.
- Dorn, L.A., Pyle, E.H. and Schmitt, J., 2000. Plasticity to light cues and resources in *Arabidopsis thaliana*: testing for adaptive value and costs. *Evolution*, 54(6): 1982-1994.

- Doughty, P. and Reznick, D.N. 2004. Patterns and analysis of adaptive phenotypic plasticity in animals. In DeWitt, T. J. and Scheiner, S.M. (Eds.), *Phenotypic plasticity: Functional and conceptual approaches* (126-150). Oxford University Press.
- Ducić, V. and Milovanović, B., 2004. Termičke specifičnosti Deliblatske (Banatske) pešcare. *Zbornik radova Geografskog fakulteta*, 51: 1-12.
- Dudley, S.A. and Schmitt, J., 1996. Genetic differentiation in morphological responses to simulated foliage shade between populations of *Impatiens capensis* from open and woodland sites. *Functional Ecology*, 9(4): 655-666.
- Ernande, B. and Dieckmann, U., 2004. The evolution of phenotypic plasticity in spatially structured environments: implications of intraspecific competition, plasticity costs and environmental characteristics. *Journal of evolutionary biology*, 17(3): 613-628.
- Espinosa-Soto, C., Padilla-Longoria, P. and Alvarez-Buylla, E.R., 2004. A gene regulatory network model for cell-fate determination during *Arabidopsis thaliana* flower development that is robust and recovers experimental gene expression profiles. *The Plant Cell*, 16(11): 2923-2939.
- Evans, G.C., 1972. *The quantitative analysis of plant growth* (Vol. 1). University of California Press.
- Evans, J.R., 1996. Developmental constraints on photosynthesis: effects of light and nutrition. In *Photosynthesis and the Environment* (281-304). Springer Netherlands.
- Falconer, D.S., 1981. *Introduction to Quantitative Genetics*, 2nd. ed. Longman, London.
- Felix, M.A., 2012. Evolution in developmental phenotype space. *Current opinion in genetics & development*, 22(6): 593-599.
- Fernandez, G.C., 1992. Residual analysis and data transformations: important tools in statistical analysis. *HortScience*, 27(4): 297-300.
- Filella, I., Porcar-Castell, A., Munné-Bosch, S., Bäck, J., Garbulsky, M.F. and Peñuelas, J., 2009. PRI assessment of long-term changes in carotenoids/chlorophyll ratio and short-term changes in de-epoxidation state of the xanthophyll cycle. *International Journal of Remote Sensing*, 30(17): 4443-4455.
- Fischer, B.G., Doorn, S., Dieckmann, U., Taborsky, B., 2014. The Evolution of Age-Dependent Plasticity. *The American Naturalist*, 183(1): 108-125.

- Fischer, E.K., Ghalambor, C.K. and Hoke, K.L., 2016. Plasticity and evolution in correlated suites of traits. *Journal of evolutionary biology*, 29(5): 991-1002.
- Fitter, A.H. and Hay, R.K.M., 1981. *Environmental physiology of plants*. Academic Press.
- Franklin, K.A., 2008. Shade avoidance. *New Phytologist*, 179(4): 930-944.
- Gabriel, W., 2005. How stress selects for reversible phenotypic plasticity. *Journal of evolutionary biology*, 18(4): 873-883.
- Gabriel, W., Luttbeg, B., Sih, A. and Tollrian, R., 2005. Environmental tolerance, heterogeneity, and the evolution of reversible plastic responses. *The American Naturalist*, 166(3): 339-353.
- Galloway, L.F., 2001. The effect of maternal and paternal environments on seed characters in the herbaceous plant *Campanula americana* (Campanulaceae). *American Journal of Botany*, 88(5): 832-840.
- Galloway, L.F. and Burgess, K.S., 2012. Artificial selection on flowering time: influence on reproductive phenology across natural light environments. *Journal of Ecology*, 100(4): 852-861.
- Gamon, J.A. and Surfus, J.S., 1999. Assessing leaf pigment content and activity with a reflectometer. *New Phytologist*, 143(1): 105-117.
- Garland, T. and Kelly, S.A., 2006. Phenotypic plasticity and experimental evolution. *Journal of Experimental Biology*, 209(12): 2344-2361.
- Gay, A.P. and Hurd, R.G., 1975. The influence of light on stomatal density in the tomato. *New Phytologist*, 75(1): 37-46.
- Gerhart, J. and Kirschner, M., 2007. The theory of facilitated variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(1): 8582-8589.
- Ghalambor, C.K., McKay, J.K., Carroll, S.P. and Reznick, D.N., 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional ecology*, 21(3): 394-407.
- Gianoli, E. and Valladares, F., 2012. Studying phenotypic plasticity: the advantages of a broad approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105(1): 1-7.
- Gitelson, A. and Merzlyak, M.N., 1994. Spectral reflectance changes associated with autumn senescence of *Aesculus hippocastanum* L. and *Acer platanoides* L. leaves. Spectral features and relation to chlorophyll estimation. *Journal of Plant Physiology*, 143(3): 286-292.

- Godoy, O., Saldana, A., Fuentes, N., Valladares, F. and Gianoli, E., 2011. Forests are not immune to plant invasions: phenotypic plasticity and local adaptation allow *Prunella vulgaris* to colonize a temperate evergreen rainforest. *Biological Invasions*, 13(7): 1615-1625.
- Goldblatt, P., Rodriguez, A., Powell, M.P., Davies, J.T., Manning, J.C., Van der Bank, M. and Savolainen, V., 2008. Iridaceae 'Out of Australasia'? Phylogeny, Biogeography, and Divergence Time Based on Plastid DNA Sequence. *Systematic Botany*, 33(3): 495–508.
- Gotthard, K. and Nylin, S., 1995. Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation: a selective review of plasticity in animal morphology and life history. *Oikos*, 74(1): 3-17.
- Gratani, L., 2014. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in botany*, ID 208747.
- Griffiths, P.E. and Gray, R.D., 2004. The developmental systems perspective: organism-environment systems as units of evolution. In Preston, K. and Pigliucci M. (Eds.), *The Evolutionary Biology of Complex Phenotypes*. Oxford University Press, Oxford and New York.
- Guo, J. and Trotter, C.M., 2004. Estimating photosynthetic light-use efficiency using the photochemical reflectance index: variations among species. *Functional Plant Biology*, 31(3): 255-265.
- Gutteling, E.W., Riksen, J.A.G., Bakker, J. and Kammenga, J.E., 2007. Mapping phenotypic plasticity and genotype–environment interactions affecting life-history traits in *Caenorhabditis elegans*. *Heredity*, 98(1): 28-37.
- Hairston, N.G., Holtmeier, C.L., Lampert, W., Weider, L.J., Post, D.M., Fischer, J.M., Caceres, C.E., Fox, J.A. and Gaedke, U., 2001. Natural selection for grazer resistance to toxic cyanobacteria: evolution of phenotypic plasticity?. *Evolution*, 55(11): 2203-2214.
- Halliday, K.J., Koornneef, M. and Whitelam, G.C., 1994. Phytochrome B and at least one other phytochrome mediate the accelerated flowering response of *Arabidopsis thaliana* L. to low red/far-red ratio. *Plant Physiology*, 104(4): 1311-1315.
- Hanba, Y.T., Kogami, H. and Terashima, I., 2002. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. *Plant, Cell & Environment*, 25(8): 1021-1030.

- Handelsman, C.A., Ruell, E.W., Torres-Dowdall, J. and Ghalambor, C.K. 2014. Phenotypic plasticity changes correlations of traits following experimental introductions of Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Integrative and Comparative Biology*, 54: 794–804.
- He, H., de Souza Vidigal, D., Snoek, L.B., Schnabel, S., Nijveen, H., Hilhorst, H. and Bentsink, L., 2014. Interaction between parental environment and genotype affects plant and seed performance in *Arabidopsis*. *Journal of experimental botany*, 65(22): 6603-6615.
- Hebert, D., Fauré, S. and Olivieri, I., 1994. Genetic, phenotypic, and environmental correlations in black medic, *Medicago lupulina* L., grown in three different environments. *Theoretical and Applied Genetics*, 88(5): 604-613.
- Heil, M., 2010. Plastic defence expression in plants. *Evolutionary Ecology*, 24(3): 555-569.
- Hendry, A.P., 2015. Key Questions on the Role of Phenotypic Plasticity in Eco-Evolutionary Dynamics. *Journal of Heredity*, Symposium Article, 25-41.
- Hiscox, J.T. and Israelstam, G.F., 1979. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. *Canadian Journal of Botany*, 57(12): 1332-1334.
- Hodge, A., 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New phytologist*, 162(1): 9-24.
- Hoffmann, A.A. and Merila, J., 1999. Heritable variation and evolution under favourable and unfavourable conditions. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(3): 96–101.
- Hovenden, M.J. and Vander Schoor, J.K., 2006. The response of leaf morphology to irradiance depends on altitude of origin in *Nothofagus cunninghamii*. *New Phytologist*, 169(2): 291-297.
- Hunt, B.G., Ometto, L., Wurm, Y., Shoemaker, D., Soojin, V.Y., Keller, L. and Goodisman, M.A., 2011. Relaxed selection is a precursor to the evolution of phenotypic plasticity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(38): 15936-15941.
- Ibrahim, M.H. and Jaafar, H.Z., 2012. Primary, secondary metabolites, H₂O₂, malondialdehyde and photosynthetic responses of *Orthosiphon stamineus* Benth. to different irradiance levels. *Molecules*, 17(2): 1159-1176.

- Ida, T.Y. and Kudo, G., 2009. Comparison of light harvesting and resource allocation strategies between two rhizomatous herbaceous species inhabiting deciduous forests. *Journal of plant research*, 122(2): 171-181.
- Jaeger, J. and Crombach, A., 2012. Life's attractors. In *Evolutionary systems biology* (93-119). Springer New York.
- Jaeger, J. and Monk, N., 2014. Bioattractors: dynamical systems theory and the evolution of regulatory processes. *The Journal of physiology*, 592(11): 2267-2281.
- Jakobsson, A. and Eriksson, O., 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos*, 88(3): 494-502.
- Johnson, C.R., Nell, T.A., Rosenbaum, S.E. and Lauritis, J.A., 1982. Influence of light intensity and drought stress on *Ficus benjamina* L. *Journal American Society for Horticultural Science*, 181:147-153.
- Johnson, M.T.J., 2007. Genotype-by-environment interactions leads to variable selection on life-history strategy in common evening primrose (*Oenothera biennis*). *Journal of evolutionary biology*, 20(1): 190-200.
- Karban, R., Agrawal, A.A., Thaler, J.S. and Adler, L.S., 1999. Induced plant responses and information content about risk of herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(11): 443-447.
- Karihaloo, V., Karihaloo, J.L. and Koul, A.K., 1993. Structural heterozygosity in *Iris variegata* L. *Caryologia*, 46(1): 77-85.
- Kew Garden 20016. <http://www.kew.org/science-conservation/plants-fungi/iris-variegata-hungarian-iris>.
- Kirkpatrick, M., 1996. Genes and adaptation: a pocket guide to the theory. In *Adaptation*, (125-146). Academic Press, San Diego.
- Klisarić, N.B., Avramov, S., Miljković, D., Živković, U. and Tarasjev, A., 2012. Ontogeny of flower parts on naturally growing *Iris pumila* clones: Implications for population differentiation and phenotypic plasticity studies. *Russian Journal of Genetics*, 48(4): 468-472.
- Kneitel, J.M. and Chase, J.M., 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*, 7(1): 69-80.
- Krause, G.H., Koroleva, O.Y., Dalling, J.W. and Winter, K., 2001. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant, Cell & Environment*, 24(12): 1345-1352.

- Kreft, H. and Jetz, W., 2007. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceeding of the National Academy of Science*, 104 (14): 5925-5930.
- Kyparissis, A., Petropoulou, Y. and Manetas, Y., 1995. Summer survival of leaves in a soft-leaved shrub (*Phlomis fruticosa* L., Labiatae) under Mediterranean field conditions: avoidance of photoinhibitory damage through decreased chlorophyll contents. *Journal of Experimental Botany*, 46(12): 1825-1831.
- Lacey, E.P., Roach, D.A., Herr, D., Kincaid, S. and Perrott, R., 2003. Multigenerational effects of flowering and fruiting phenology in *Plantago lanceolata*. *Ecology*, 84(9): 2462-2475.
- Lande, R. and Arnold, S.J., 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*, 37(6): 1210-1226.
- Lande, R., 2009. Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *Journal of evolutionary biology*, 22(7): 1435-1446.
- Lawlor, D.W., 2009. Musings about the effects of environment on photosynthesis. *Annals of botany*, 103(4): 543-549.
- Lei, T.T. and Lechowicz, M.J., 1997. Functional responses of Acer species to two simulated forest gap environments: leaf-level properties and photosynthesis. *Photosynthetica*, 33(2): 277-289.
- Lei, T.T., Tabuchi, R., Kitao, M. and Koike, T., 1996. Functional relationship between chlorophyll content and leaf reflectance, and light - capturing efficiency of Japanese forest species. *Physiologia Plantarum*, 96(3): 411-418.
- Levitt, J., 1972. Responses of plants to environmental stresses. In *Volume 2. Water, radiation, salt, and other stresses* (607). Academic Press, London.
- Li, S., Assmann, S.M. and Albert, R., 2006. Predicting essential components of signal transduction networks: a dynamic model of guard cell abscisic acid signaling. *PLoS Biol*, 4(10): e312.
- Li, Z., Wakao, S., Fischer, B.B. and Niyogi, K.K., 2009. Sensing and responding to excess light. *Annual review of plant biology*, 60: 239-260.
- Lichtenthaler, H.K., 1996. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *Journal of plant physiology*, 148(1): 4-14.
- Lichtenthaler, H.K., Ač, A., Marek, M.V., Kalina, J. and Urban, O., 2007. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence

- images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant Physiology and Biochemistry*, 45(8): 577-588.
- Lin, C., 2000. Plant blue-light receptors. *Trends in plant science*, 5(8): 337-342.
- Lloyd, D.G., 1987. Selection of offspring size at independence and other size-versus-number strategies. *American Naturalist*, 129(6): 800-817.
- Loranger, J. and Shipley, B., 2010. Interspecific covariation between stomatal density and other functional leaf traits in a local flora. *Botany*, 88(1): 30-38.
- Lortie, C.J. and Aarssen, L.W., 1996. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *International Journal of Plant Sciences*, 157(4): 484-487.
- Lynch, M. and Walsh, B., 1998. *Genetics and analysis of quantitative traits (Volume 1)*. MA: Sinauer, Sunderland.
- Martinez-Fernandez, M., de la Cadena, M.P. and Rolán-Alvarez, E., 2010. The role of phenotypic plasticity on the proteome differences between two sympatric marine snail ecotypes adapted to distinct micro-habitats. *BMC evolutionary biology*, 10(1): 65.
- Martinez-Ferri, E., Valladares, F., Pérez-Corona, M.E., Baquedano, F.J., Castillo, F.J. and Manrique, E., 2001. Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. *Functional Ecology*, 15(1): 124-135.
- Matesanz, S., Gianoli, E. and Valladares, F., 2010. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1206(1): 35-55.
- Matsubara, S., Naumann, M., Martin, R., Nichol, C., Rascher, U., Morosinotto, T., Bassi, R. and Osmond, B., 2005. Slowly reversible de-epoxidation of lutein-epoxide in deep shade leaves of a tropical tree legume may 'lock-in' lutein-based photoprotection during acclimation to strong light. *Journal of Experimental Botany*, 56(411): 461-468.
- Matsubara, S., Morosinotto, T., Osmond, C.B. and Bassi, R., 2007. Short-and long-term operation of the lutein-epoxide cycle in light-harvesting antenna complexes. *Plant Physiology*, 144(2), pp.926-941.
- Matsubara, S., Krause, G.H., Seltmann, M., Virgo, A., Kursar, T.A., Jahns, P. and Winter, K., 2008. Lutein epoxide cycle, light harvesting and photoprotection in species of the tropical tree genus *Inga*. *Plant, cell & environment*, 31(4): 548-561.

- Matsubara, S., Krause, G.H., Aranda, J., Virgo, A., Beisel, K.G., Jahns, P. and Winter, K., 2009. Sun-shade patterns of leaf carotenoid composition in 86 species of neotropical forest plants. *Functional Plant Biology*, 36(1): 20-36.
- Mattson, N.S. and Erwin, J.E., 2005. The impact of photoperiod and irradiance on flowering of several herbaceous ornamentals. *Scientia horticultrae*, 104(3): 275-292.
- Mazer S.J. and Schick C.T., 1991. Constancy of population parameters for life-history and floral traits in *Raphanus sativus* L. II. Effects of planting density on phenotype and heritability estimates. *Evolution* 45(8): 1888-1907.
- Mazer, S.J. and LeBuhn, G., 1999. Genetic variation in life-history traits: heritability estimates within and genetic differentiation among populations. In T.O. Vuorisalo and P.K. Mutikainen (Eds.), *Life History Evolution in Plants* (85–171). Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands.
- McCairns, R.J. and Bernatchez, L., 2010. Adaptive divergence between freshwater and marine sticklebacks: insights into the role of phenotypic plasticity from an integrated analysis of candidate gene expression. *Evolution*, 64(4): 1029-1047.
- McCree, K.J., 1981. Photosynthetically active radiation. In *Physiological Plant Ecology I* (41-55). Springer Berlin Heidelberg.
- McWilliams, S.R., Afik, D. and Secor, S., 1997. Patterns and processes in the vertebrate digestive system. *Trends in ecology & evolution*, 12(11): 420-422.
- Merila, J., Laurila, A. and Lindgren, B., 2004. Variation in the degree and costs of adaptive phenotypic plasticity among *Rana temporaria* populations. *Journal of evolutionary biology*, 17(5): 1132-1140.
- Metaphenomics 2016. <http://www.metaphenomics.org/>.
- Meusel, H., Jager, E. and Weinert, E., 1965. Vergleichende Chorologieder Zentral-europaischen Flora 1–2. VEB G.
- Minocha, R., Martinez, G., Lyons, B. and Long, S., 2009. Development of a standardized methodology for quantifying total chlorophyll and carotenoids from foliage of hardwood and conifer tree species. *Canadian journal of forest research*, 39(4): 849-861.
- Moczek, A.P., Sultan, S., Foster, S., Ledón-Rettig, C., Dworkin, I., Nijhout, H.F., Abouheif, E. and Pfennig, D.W., 2011. The role of developmental plasticity in evolutionary innovation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1719): 2705-2713.

- Morelli, G. and Ruberti, I., 2002. Light and shade in the photocontrol of Arabidopsis growth. *Trends in plant science*, 7(9): 399-404.
- Morilla, C.A., Boyer, J.S. and Hageman, R.H., 1973. Nitrate reductase activity and polyribosomal content of corn (*Zea mays* L.) having low leaf water potentials. *Plant Physiology*, 51(5): 817-824.
- Müller, G.B., 2007. Evo-devo: extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews Genetics*, 8(12): 943-949.
- Müller, G.B. and Pigliucci, M., 2011. Extended Synthesis: Theory expansion or alternative? *Biological Theory*, 5(3): 275-276.
- Murase, K., Hirano, Y., Sun, T.P. and Hakoshima, T., 2008. Gibberellin-induced DELLA recognition by the gibberellin receptor GID1. *Nature*, 456(7221): 459-463.
- Murchie, E.H. and Horton, P., 1997. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. *Plant, Cell & Environment*, 20(4): 438-448.
- Murchie, E.H., Hubbart, S., Peng, S. and Horton, P., 2005. Acclimation of photosynthesis to high irradiance in rice: gene expression and interactions with leaf development. *Journal of Experimental Botany*, 56(411): 449-460.
- Murren, C.J., Pendleton, N. and Pigliucci, M., 2002. Evolution of phenotypic integration in Brassica (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 89(4): 655-663.
- Murren, C.J., Auld, J.R., Callahan, H., Ghalambor, C.K., Handelsman, C.A., Heskell, M.A., Kingsolver, J.G., Maclean, H.J., Masel, J., Maughan, H. and Pfennig, D.W., 2015. Constraints on the evolution of phenotypic plasticity: limits and costs of phenotype and plasticity. *Heredity*, 115(4): 293-301.
- Nadeau, J.A. and Sack, F.D., 2002. Control of stomatal distribution on the Arabidopsis leaf surface. *Science*, 296(5573): 1697-1700.
- Nicotra, A., Chazdon, R. and Schlichting, C., 1997. Patterns of genotypic variation and phenotypic plasticity of light response in two tropical Piper (Piperaceae) species. *American Journal of Botany*, 84(11): 1542-1552.
- Niinemets, Ü., 1997. Role of foliar nitrogen in light harvesting and shade tolerance of four temperate deciduous woody species. *Functional Ecology*, 11(4): 518-531.
- Novoplansky, A., 2002. Developmental plasticity in plants: implications of noncognitive behavior. *Evolutionary Ecology*, 16(3): 177-188.

- Oguchi, R., Hikosaka, K. and Hirose, T., 2003. Does the photosynthetic light - acclimation need change in leaf anatomy?. *Plant, Cell & Environment*, 26(4): 505-512.
- Oguchi, R., Hikosaka, K. and Hirose, T., 2005. Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. *Plant, Cell & Environment*, 28(7): 916-927.
- Padilla, D.K. and Adolph, S.C., 1996. Plastic inducible morphologies are not always adaptive: the importance of time delays in a stochastic environment. *Evolutionary Ecology*, 10(1): 105-117.
- Parsons, K.J. and Robinson, B.W., 2006. Replicated evolution of integrated plastic responses during early adaptive divergence. *Evolution*, 60(4): 801-813.
- Pemac, D. and Tucić, B., 1998. Reaction norms of juvenile traits to light intensity in *Iris pumila* (Iridaceae): A comparison of populations from exposed and shaded habitats. *Plant systematics and evolution*, 209(3-4): 159-176.
- Peri, P.L., Lucas, R.J. and Moot, D.J., 2007. Dry matter production, morphology and nutritive value of *Dactylis glomerata* growing under different light regimes. *Agroforestry systems*, 70(1): 63-79.
- Pevalek-Kozlina, B. and Boban, B., 2003. *Fiziologija bilja*. Profil international.
- Pfennig, D.W., Wund, M.A., Snell-Rood, E.C., Cruickshank, T., Schlichting, C.D. and Moczek, A.P., 2010. Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. *Trends in ecology & evolution*, 25(8): 459-467.
- Piersma, T. and Drent, J., 2003. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(5): 228-233.
- Pigliucci, M., Whitton, J. and Schlichting, C.D., 1995. Reaction norms of Arabidopsis. I. Plasticity of characters and correlations across water, nutrient and light gradients. *Journal of Evolutionary Biology*, 8(4): 421-438.
- Pigliucci, M., 1996. How organisms respond to environmental changes: from phenotypes to molecules (and vice versa). *Trends in Ecology & Evolution*, 11(4): 168-173.
- Pigliucci, M., 2001. *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. JHU Press.
- Pigliucci, M. and Murren, C.J., 2003. Perspective: Genetic assimilation and a possible evolutionary paradox: can macroevolution sometimes be so fast as to pass us by?. *Evolution*, 57(7):1455-1464.

- Pigliucci, M., 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now?. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(9): 481-486.
- Pigliucci, M., 2007. Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution*, 61(12): 2743-2749.
- Pigliucci, M. and Müller, G.B., 2010. Elements of an extended evolutionary synthesis. In Pigliucci, M. and Müller, G.B. (Eds.), *Evolution - The Extended Synthesis* (3-17). MIT Press, Cambridge.
- Pigliucci, M., 2010. Phenotypic plasticity. In Pigliucci, M. and Müller, G.B. (Eds.), *Evolution - The Extended Synthesis* (355-378). MIT Press, Cambridge.
- Pigliucci, M., 2010. Genotype–phenotype mapping and the end of the ‘genes as blueprint’ metaphor. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1540): 557-566.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J. and Villar, R., 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182(3): 565-588.
- Poorter, H., 2012. October. Meta-Phenomics, Horticulture and the Value of Plant Trait Databases. In *VII International Symposium on Light in Horticultural Systems* 956 (317-325).
- Poorter, L., 2001. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology*, 15(1): 113-123.
- Poorter, L. and Rose, S.A., 2005. Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia*, 142(3): 378-387.
- Poorter, L. and Bongers, F., 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87(7): 1733-1743.
- Price, T.D., Qvarnström, A. and Irwin, D.E., 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1523): 1433-1440.
- Quero, J.L., Villar, R., Marañón, T., Zamora, R. and Poorter, L., 2007. Seed-mass effects in four Mediterranean *Quercus* species (Fagaceae) growing in contrasting light environments. *American Journal of Botany*, 94(11): 1795-1803.
- Quinet, M., Cawoy, V., Lefèvre, I., Van Mieghroet, F., Jacquemart, A.L. and Kinet, J.M., 2004. Inflorescence structure and control of flowering time and duration by light

- in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *Journal of experimental botany*, 55(402): 1509-1517.
- Reed, T.E., Waples, R.S., Schindler, D.E., Hard, J.J. and Kinnison, M.T., 2010. Phenotypic plasticity and population viability: the importance of environmental predictability. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1699): 3391-3400.
- Riedl, R., 1977. A systems-analytical approach to macro-evolutionary phenomena. *Quarterly Review of Biology*, 52(4): 351-370.
- Riedl, R., 1978. *Order in living systems: A systems analysis of evolution*. John Wiley & Sons.
- Rodionenko, G.I., 1987. *The genus Iris L. (questions of morphology, biology, evolution and systematics)*. British Iris Society, London.
- Roff, D.A., 1992. *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. Chapman & Hall, New York.
- Roff, D., 2012. *Evolutionary quantitative genetics*. Springer Science & Business Media.
- Rolf, F.J., 1989. NTSYS-PC. Numerical taxonomy and multivariate analysis system, Version 1.50. Exeter Publishing, LTD., New York.
- Royer, D.L., 2001. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO₂ concentration. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 114(1): 1-28.
- Ruberti, I., Sessa, G., Ciolfi, A., Possenti, M., Carabelli, M. and Morelli, G., 2012. Plant adaptation to dynamically changing environment: the shade avoidance response. *Biotechnology advances*, 30(5): 1047-1058.
- Rutter, M.T. and Fenster, C.B., 2007. Testing for adaptation to climate in *Arabidopsis thaliana*: a calibrated common garden approach. *Annals of Botany*, 99(3): 529–536.
- Saether, O.A., 1979. Underlying synapomorphies and anagenetic analysis. *Zoologica Scripta*, 8(1-4): 305-312.
- Sang, J.H., 1961. Environmental control of mutant expression. In Kennedy, J.S., (Eds.), *Insect polymorphism* (91-102). Symposium No. 1. of the Royal Entomological Society, London.
- Sarkar, S., 2003. From the reaktionsnorm to the evolution of adaptive plasticity a historical sketch, 1909-1999. In DeWitt T.J. and Scheiner S.M., *Phenotypic*

- plasticity: functional and conceptual approaches* (10-30). Oxford University Press, New York.
- Sarracino, J.M., Merritt, R. and Chin, C.K., 1992. Morphological and physiological characteristics of *Leea coccinia* and *Leea rubra* in response to light flux. *HortScience*, 27(5): 400-403.
- Scheiner, S.M., 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual review of ecology and systematics*, 24: 35-68.
- Scheiner, S.M., 2002. Selection experiments and the study of phenotypic plasticity. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(6): 889-898.
- Scheiner, S.M. and De Witt, T.J. 2004. *Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches* (201–205). Oxford University Press.
- Schlichting, C.D., 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual review of ecology and systematics*, 17: 667-693.
- Schlichting, C.D., 1989. Phenotypic plasticity in Phlox. II Plasticity of character correlations. *Oecologia*, 78(4): 496-501.
- Schlichting, C.D., 1989. Phenotypic integration and environmental changes. *BioScience*, 39(7): 460-464.
- Schlichting, C.D. and Pigliucci, M., 1993. Control of phenotypic plasticity via regulatory genes. *The American Naturalist*, 142(2): 366-370.
- Schlichting, C.D. and Pigliucci, M., 1998. *Phenotypic evolution: A reaction Norm Perspective*. Sinauer Associates Incorporated., Sunderland.
- Schlichting, C. D., 2004. The role of phenotypic plasticity in diversification. In DeWitt, T. J. and Scheiner, S. M. (Eds.), *Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches* (191-200). Oxford University Press.
- Schmitt, J., 1983. Individual flowering phenology, plant size, and reproductive success in *Linanthus androsaceus*, a California annual. *Oecologia*, 59(1): 135-140.
- Schmitt, J. and Wulff, R.D., 1993. Light spectral quality, phytochrome and plant competition. *Trends in Ecology & Evolution*, 8(2): 47-51.
- Schuster, W.S., Phillips, S.L., Sandquist, D.R. and Ehleringer, J.R., 1992. Heritability of carbon isotope discrimination in *Gutierrezia microcephala* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 79(2): 216-221.
- Schwander, T. and Leimar, O., 2011. Genes as leaders and followers in evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(3): 143-151.

- Scoffoni, C., Kunkle, J., Pasquet - Kok, J., Vuong, C., Patel, A.J., Montgomery, R.A., Givnish, T.J. and Sack, L., 2015. Light-induced plasticity in leaf hydraulics, venation, anatomy, and gas exchange in ecologically diverse Hawaiian lobeliads. *New Phytologist*, 207(1): 43-58.
- Seddigh, M. and Jolliff, G.D., 1994. Light intensity effects on meadowfoam growth and flowering. *Crop science*, 34(2): 497-503.
- Selye, H., 1973. The Evolution of the Stress Concept: The originator of the concept traces its development from the discovery in 1936 of the alarm reaction to modern therapeutic applications of syntoxic and catatoxic hormones. *American scientist*, 61(6): 692-699.
- Sgro, C.M. and Hoffmann, A.A., 2004. Genetic correlations, tradeoffs and environmental variation. *Heredity*, 93(3): 241–248.
- Shoaf, W.T. and Lium, B.W., 1976. Improved extraction of chlorophyll a and b from algae using dimethyl sulfoxide. *Limnology and Oceanography*, 21(6): 926-928.
- Siefermann-Harms, D., 1994. Light and temperature control of season-dependent changes in the α -and β -carotene content of spruce needles. *Journal of plant physiology*, 143(4-5): 488-494.
- Simons, A.M. and Roff, D.A., 1994. The effect of environmental variability on the heritabilities of traits of a field cricket. *Evolution* 48(5): 1637-1649.
- Sims, D.A. and Gamon, J.A., 2002. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote sensing of environment*, 81(2): 337-354.
- Smith, C.C. and Fretwell, S.D., 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist*, 108(962): 499-506.
- Smith, H., 1982. Light quality, photoperception, and plant strategy. *Annual review of plant physiology*, 33(1): 481-518.
- Smith, H. and Whitelam, G.C., 1990. Phytochrome, a family of photoreceptors with multiple physiological roles. *Plant, Cell & Environment*, 13(7): 695-707.
- Smith, H. and Whitelam, G.C., 1997. The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant, Cell & Environment*, 20(6): 840-844.
- Smith, H., 2000. Phytochromes and light signal perception by plants-an emerging synthesis. *Nature*, 407(6804): 585-591.

- Snell-Rood, E.C., Van Dyken, J.D., Cruickshank, T., Wade, M.J. and Moczek, A.P., 2010. Toward a population genetic framework of developmental evolution: the costs, limits, and consequences of phenotypic plasticity. *Bioessays*, 32(1): 71-81.
- Snell-Rood, E.C., 2013. An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. *Animal Behaviour*, 85(5): 1004-1011.
- Souza, R.P. and Válio, I.F., 2003. Leaf optical properties as affected by shade in saplings of six tropical tree species differing in successional status. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 15(1): 49-54.
- Soyer, O.S., 2012. *Evolutionary systems biology*. Springer Science & Business Media.
- Spitze, K. and Sadler, T.D., 1996. Evolution of a generalist genotype: multivariate analysis of the adaptiveness of phenotypic plasticity. *American Naturalist*, 148: S108-S123.
- Statistical Analysis System Institute, Inc., 2010. The SAS System for Windows, release 9.3., Cary (NC): SAS Institute.
- Stearns, S.C., Raff, R.A. and Kaufman, T.C., 1983. The role of development in macroevolution. 68(2): 219-224.
- Stearns, S., de Jong, G., Newman, B., 1991. The effects of phenotypic plasticity on genetic correlations. *Trends in ecology & evolution*. 6(4): 122-126.
- Steinger, T., Roy, B.A. and Stanton, M.L., 2003. Evolution in stressful environments II: adaptive value and costs of plasticity in response to low light in *Sinapis arvensis*. *Journal of evolutionary biology*, 16(2): 313-323.
- Stinchcombe, J.R., 2002. Environmental dependency in the expression of costs of tolerance to deer herbivory. *Evolution*, 56(5): 1063-1067.
- Stjepanović-Veseličić, L., 1976. *Flora SR Srbije VIII*: 22. Srpska akademija nauka i umetnosti, Beograd.
- Stylinski, C., Gamon, J. and Oechel, W., 2002. Seasonal patterns of reflectance indices, carotenoid pigments and photosynthesis of evergreen chaparral species. *Oecologia*, 131(3): 366-374.
- Sultan, S.E., 1987. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *In Evolutionary biology* (127-178). Springer US.
- Sultan, S.E. and Bazzaz, F.A., 1993. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution*, 47(4): 1009-1031.

- Sultan, S.E., 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica*, 44(4): 363-383.
- Sultan, S.E., 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in plant science*, 5(12): 537-542.
- Sultan, S.E. and Spencer, H.G., 2002. Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. *The American Naturalist*, 160(2): 271-283.
- Sultan, S.E., 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution & development*, 5(1): 25-33.
- Sultan, S.E., 2010. Plant developmental responses to the environment: eco-devo insights. *Current Opinion in Plant Biology*, 13(1): 96-101.
- Sunmonu, N. and Kudo, G., 2014. How do sink and source activities influence the reproduction and vegetative growth of spring ephemeral herbs under different light conditions?. *Journal of plant research*, 127(4): 503-511.
- Susko, D.J. and Lovett-Doust, L., 2000. Patterns of seed mass variation and their effects on seedling traits in *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 87(1): 56-66.
- Suzuki, Y. and Nijhout, H.F., 2006. Evolution of a polyphenism by genetic accommodation. *Science*, 311(5761): 650-652.
- Swindell, W.R., Huebner, M. and Weber, A.P., 2007. Plastic and adaptive gene expression patterns associated with temperature stress in *Arabidopsis thaliana*. *Heredity*, 99(2): 143-150.
- Tarasjev, A., 1997. Flowering phenology in natural populations of *Iris pumila*. *Ecography*, 20(1): 48-54.
- Tarasjev, A., Klisarić, N.B., Stojković, B. and Avramov, S., 2009. Phenotypic plasticity and between population differentiation in *Iris pumila* transplants between native open and anthropogenic shade habitats. *Russian journal of genetics*, 45(8): 944-952.
- Tarasjev, A., Avramov, S. and Miljković, D., 2012. Evolutionary biology studies on the *Iris pumila* clonal plant: Advantages of a good model system, main findings and directions for further research. *Archives of Biological Sciences*, 64(1): 159-174.
- Tarasjev, A., 2015. Population scale multi-year monitoring of *Iris pumila* in Deliblato Sand: flowering phenology. *2nd International Conference on Plant Biology*, Petnica.

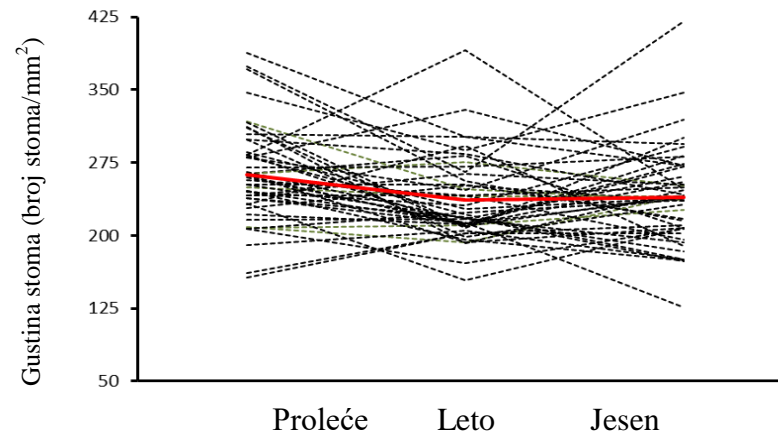
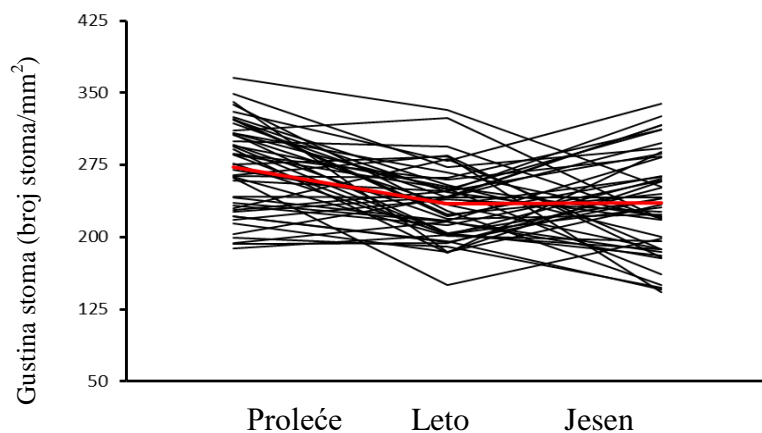
- Tarayre, M., Bowman, G., Schermann-Legionnet, A., Barat, M. and Atlan, A., 2007. Flowering phenology of *Ulex europaeus*: ecological consequences of variation within and among populations. *Evolutionary Ecology*, 21(3): 395-409.
- Thomas, B., 2006. Light signals and flowering. *Journal of experimental botany*, 57(13): 3387-3393.
- Tomanek, L., 2008. The importance of physiological limits in determining biogeographical range shifts due to global climate change: the heat-shock response. *Physiological and Biochemical Zoology*, 81(6): 709-717.
- Tonsor, S.J., Elnaccash, T.W., and Scheiner, S.M., 2013. Developmental instability is genetically correlated with phenotypic plasticity, constraining heritability, and fitness. *Evolution*, 67(10): 2923-2935.
- Tucić B., Tarasjev, A. and Vujčić, S., 1990. The quantitative genetics of seedling traits in a natural population of *Picea omorika* Panč. *Archives des sciences biologiques*. 42 (3-4): 195-206.
- Tucić, B. and Avramov, S., 1996. Maternal effects on early juvenile traits in *Iris pumila* (Iridaceae). *Plant systematics and evolution*, 201(1-4): 179-197.
- Tucić, B., Tomić, V., Avramov, S. and Pemac, D. 1998. Testing the adaptive plasticity of *Iris pumila* leaf traits to natural light conditions using phenotypic selection analysis. *Acta Oecologica*, 19(6): 473-481.
- Tufto, J., 2000. The evolution of plasticity and nonplastic spatial and temporal adaptations in the presence of imperfect environmental cues. *The American Naturalist*, 156(2): 121-130.
- Valladares, F. and Pearcy, R.W., 1998. The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. *Oecologia*, 114(1): 1-10.
- Valladares, F., Wright, S.J., Lasso, E., Kitajima, K. and Pearcy, R.W., 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, 81(7): 1925-1936.
- Valladares, F., Gianoli, E. and Gómez, J.M., 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176(4): 749-763.
- Van Buskirk, J. and Steiner, U.K., 2009. The fitness costs of developmental canalization and plasticity. *Journal of evolutionary biology*, 22(4): 852-860.

- Van Kleunen, M., Fischer, M. and Schmid, B., 2000. Costs of plasticity in foraging characteristics of the clonal plant *Ranunculus reptans*. *Evolution*, 54(6): 1947-1955.
- Van Kleunen, M. and Fischer, M., 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166(1): 49-60.
- Van Tienderen, P.H., 1997. Generalists, specialists, and the evolution of phenotypic plasticity in sympatric populations of distinct species. *Evolution*, 51(5): 1372-1380.
- Vandenbussche, F., Pierik, R., Millenaar, F.F., Voesenek, L.A. and Van Der Straeten, D., 2005. Reaching out of the shade. *Current opinion in plant biology*, 8(5): 462-468.
- Via, S. and Lande, R., 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, 39(3): 505-522.
- Via, S., 1993. Adaptive phenotypic plasticity: target or by-product of selection in a variable environment?. *The American Naturalist*, 142(2): 352-365.
- Villar, R. and Merino, J., 2001. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist*, 151(1): 213-226.
- Visscher, P.M., Hill, W.G. and Wray, N.R., 2008. Heritability in the genomics era—concepts and misconceptions. *Nature Reviews Genetics*, 9(4): 255-266.
- Von Ende, C., 1993. Repeated-measures analysis: growth and other time-dependent measures. In Scheiner, S.M. and Gurevitch, J. (Eds). *Design and analysis of ecological experiments* (113–137). Chapman & Hall, New York.
- Von Wettberg, E.J. and Schmitt, J., 2005. Physiological mechanism of population differentiation in shade-avoidance responses between woodland and clearing genotypes of *Impatiens capensis*. *American journal of botany*, 92(5): 868-874.
- Wagner, G.P. and Altenberg, L., 1996. Perspective: complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution*, 50(3): 967-976.
- Wagner, G.P., Booth, G. and Bagheri-Chaichian, H., 1997. A population genetic theory of canalization. *Evolution*, 51(2): 329-347.
- Wellburn, A.R., 1994. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of plant physiology*, 144(3): 307-313.

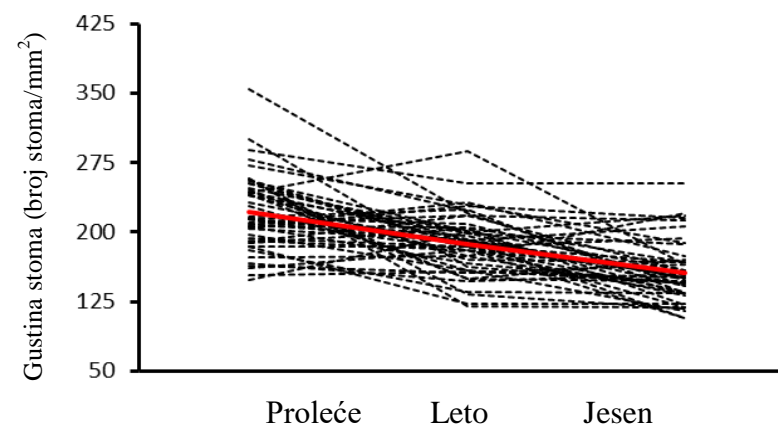
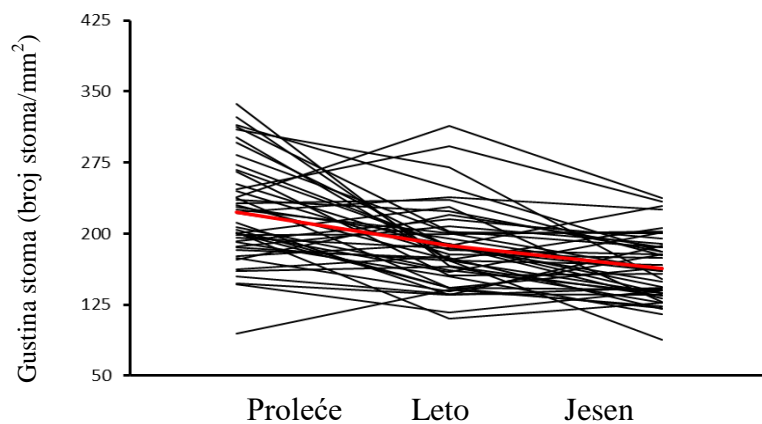
- Wennersten, L. and Forsman, A., 2012. Population-level consequences of polymorphism, plasticity and randomized phenotype switching: a review of predictions. *Biological Reviews*, 87(3): 756-767.
- West-Eberhard M.J., 1989. Phenotypic plasticity and the origin of diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 20: 249-278.
- West-Eberhard, M.J., 2003. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press.
- Wilcox, C.D., Dove, S.B., McDavid, W.D. and Greer, D.B., 2002. UTHSCSA Image tool. *IT Version*, 3.
- Wild, A. and Wolf, G., 1980. The effect of different light intensities on the frequency and size of stomata, the size of cells, the number, size and chlorophyll content of chloroplasts in the mesophyll and the guard cells during the ontogeny of primary leaves of *Sinapis alba*. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 97(4):325-342.
- Willmer, C.M. and Sexton, R., 1979. Stomata and plasmodesmata. *Protoplasma*, 100(1): 113-124.
- Woltereck, R., 1909. Weitere experimentelle Untersuchungen i. über Artveränderung, spezielle über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. *Verh. Deutsch. Zool. Gesell*, 1.
- Wullschlegel, S.D., Weston, D.J. and Davis, J.M., 2009. Populus responses to edaphic and climatic cues: emerging evidence from systems biology research. *Critical Reviews in Plant Science*, 28(5): 368-374.
- Zhang, X., Hause, R.J., Borevitz, J.O., 2012. Natural genetic variation for growth and development revealed by high-throughput phenotyping in *Arabidopsis thaliana*. *G3: Genes/ Genomes/ Genetics*, 2(1): 29–34.
- Živković, U., Miljković, D., Barišić-Klisarić, N., Tarasjev, A. and Avramov, S., 2015. Seasonal variation of leaf ecophysiological traits of *Iris variegata* observed in two consecutive years in natural habitats with contrasting light conditions. *Archives of biological science*, 67(4): 1227-1236.
- Živković, U., Miljković, D., Barišić-Klisarić, N., Tarasjev, A. and Avramov, S., 2015. Performance of *Iris variegata* genotypes in different light conditions: flowering phenology and reproductive output. *Genetika*, 47(2): 679-694.

Prilozi:

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

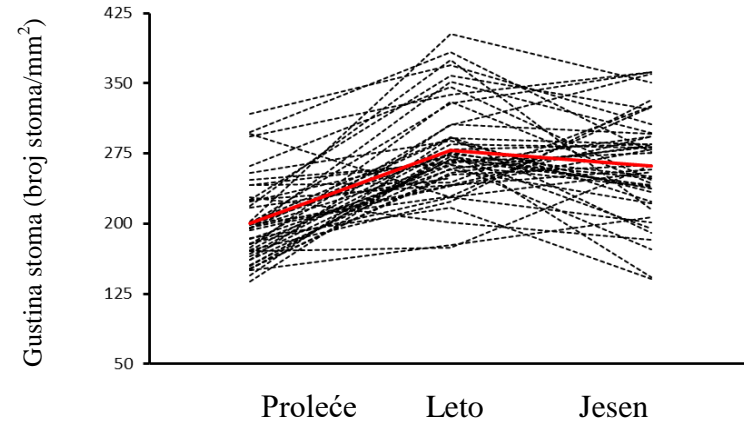
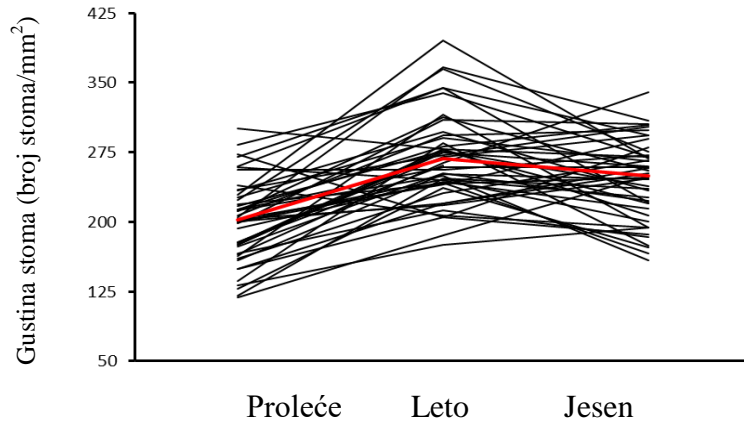


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

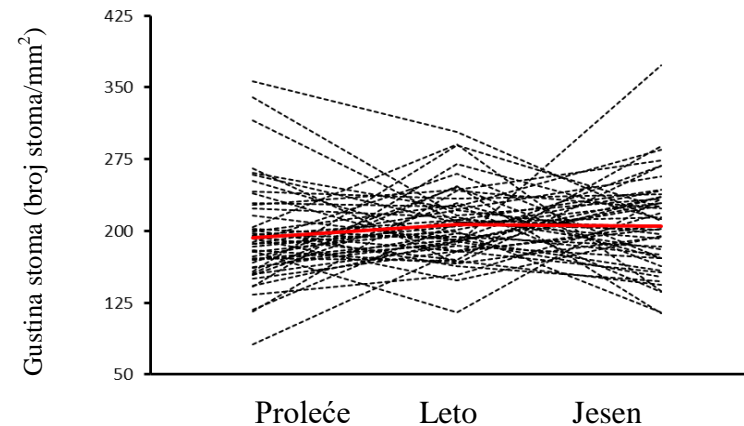
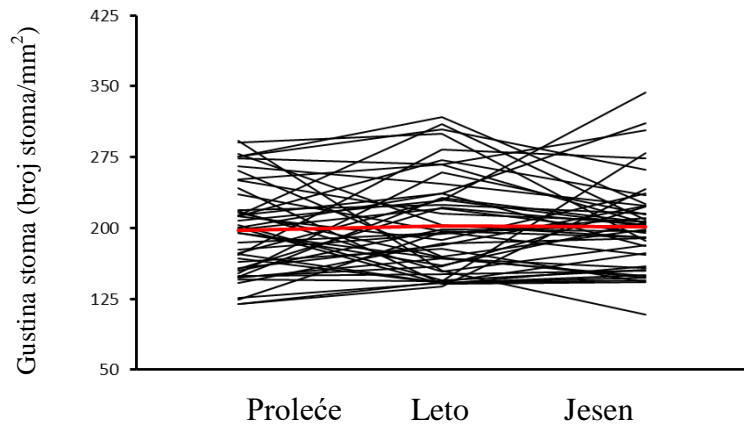


Grafik 1. Norme reakcija za gustinu stoma genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih visokom ili niskom intenzitetu i odnosu crvene i tamnocrvene svetlosti u 2013. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

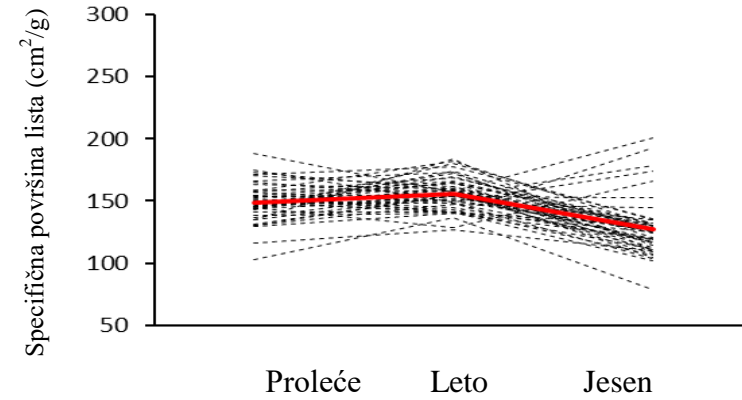
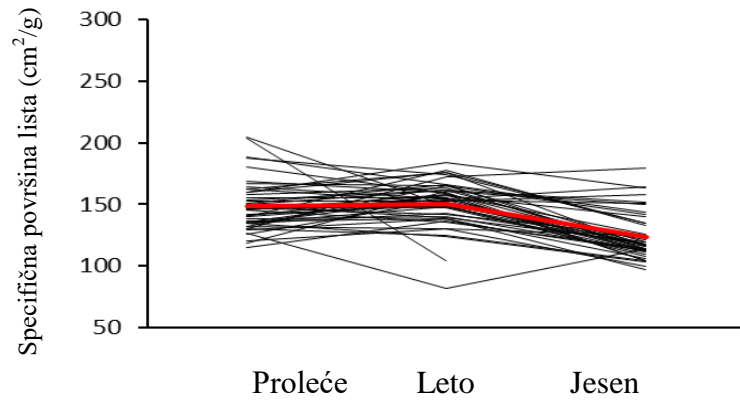


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

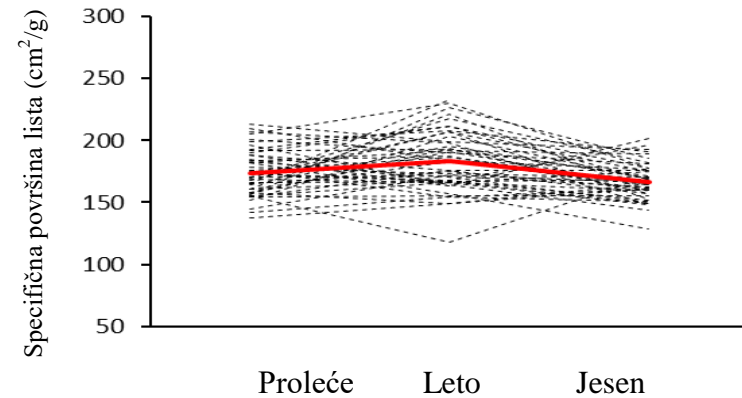
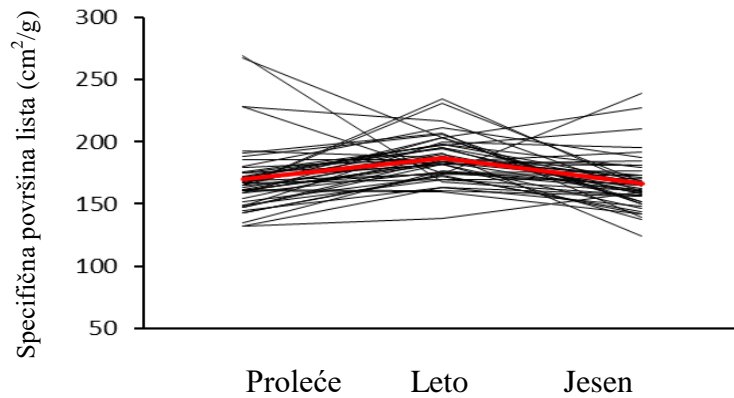


Grafik 2. Norme reakcija za gustinu stoma genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih visokom ili niskom intenzitetu i odnosu crvene i tamnocrvene svetlosti u 2014. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

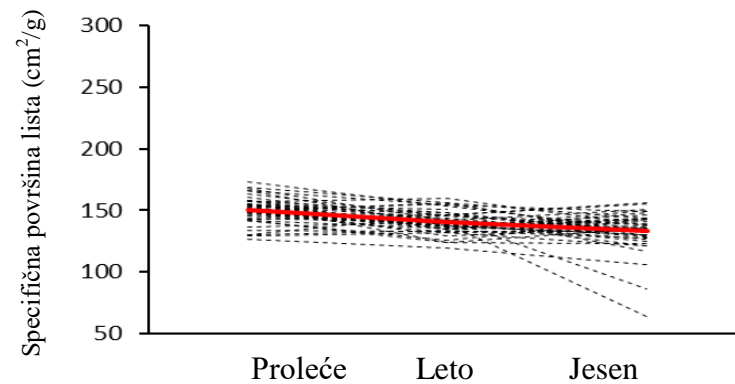
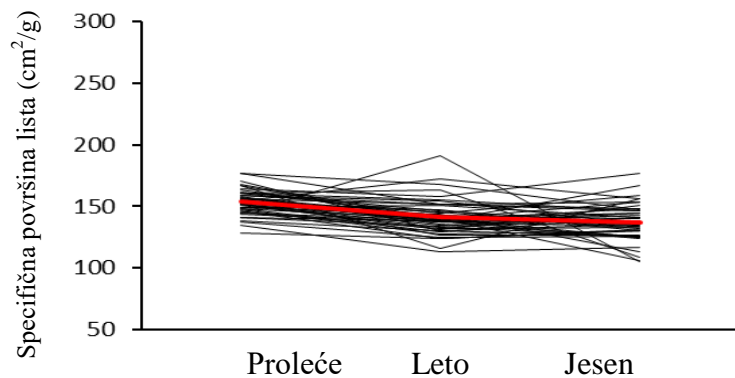


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

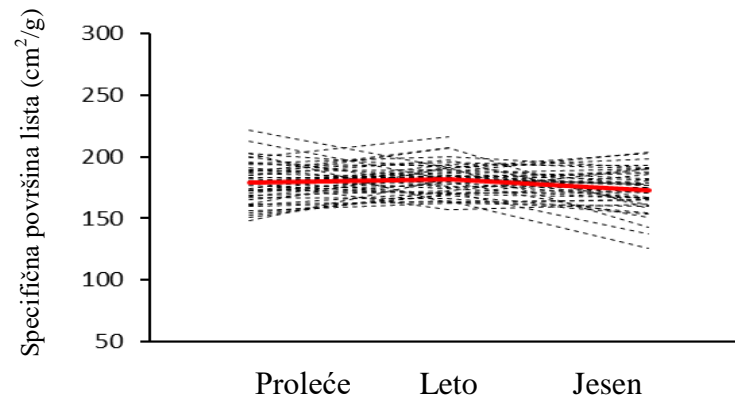
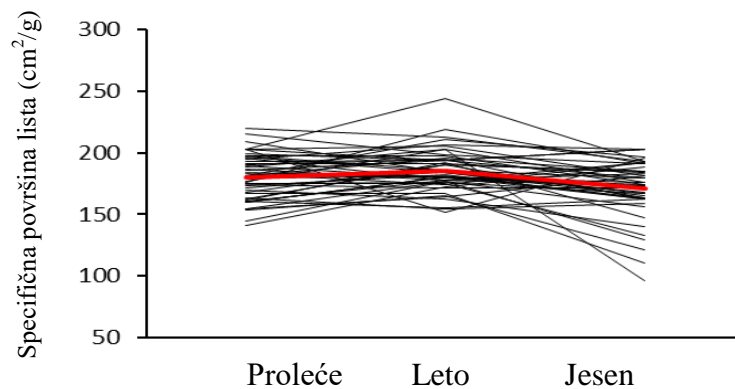


Grafik 3. Norme reakcija za specifičnu površinu lista genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih visokom ili niskom intenzitetu i odnosu crvene i tamnocrvene svetlosti u 2013. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

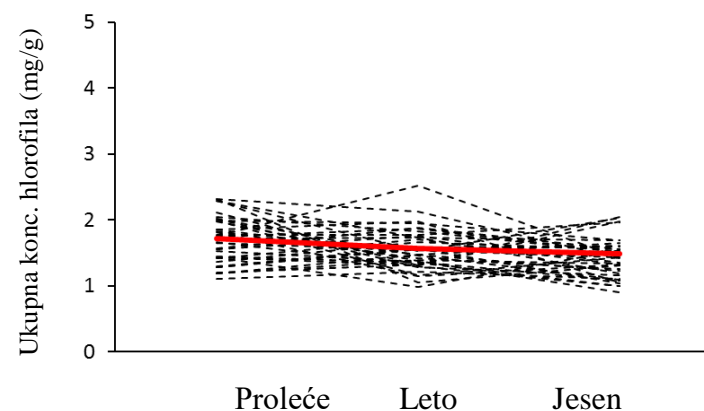
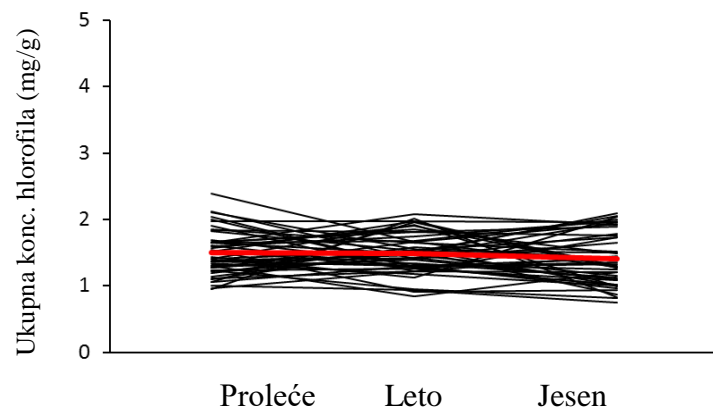


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

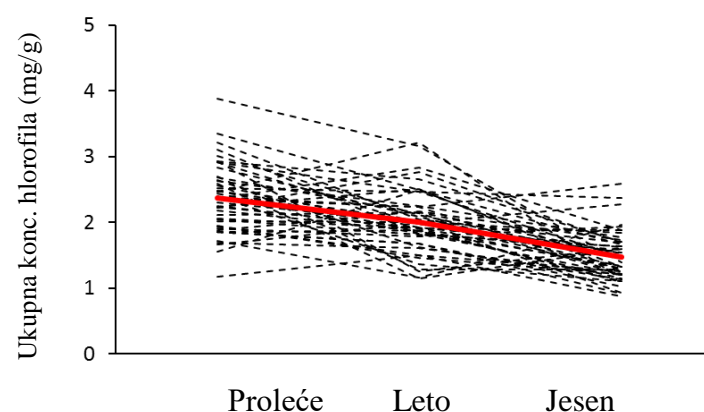
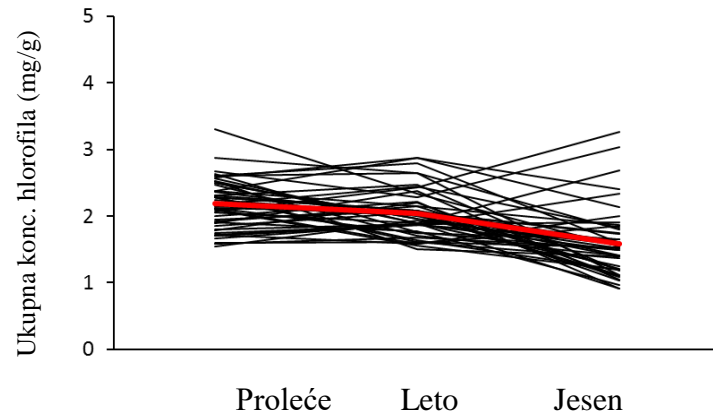


Grafik 4. Norme reakcija za specifičnu površinu lista genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih visokom ili niskom intenzitetu i odnosu crvene i tamnocrvene svetlosti u 2014. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

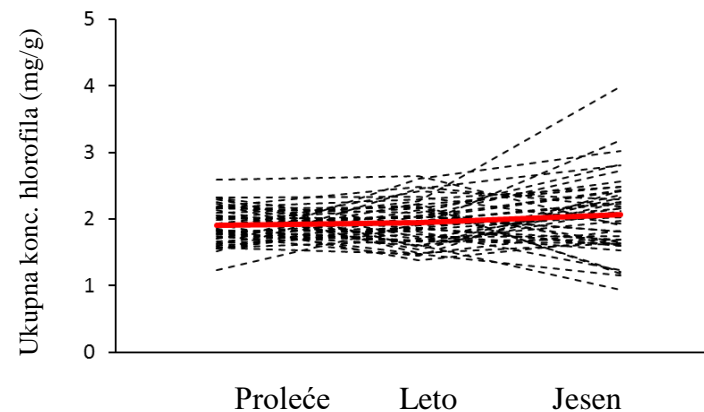
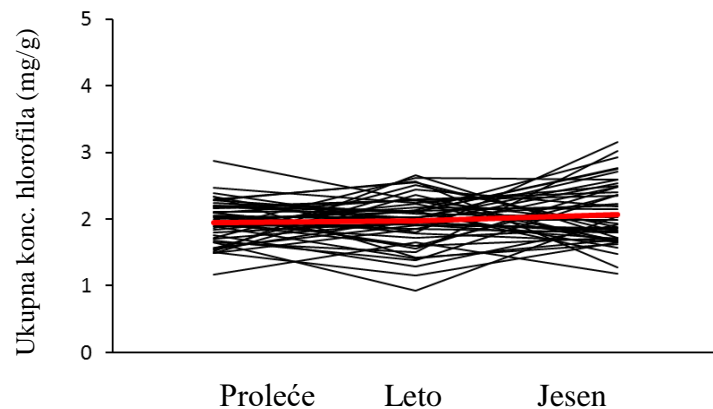


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

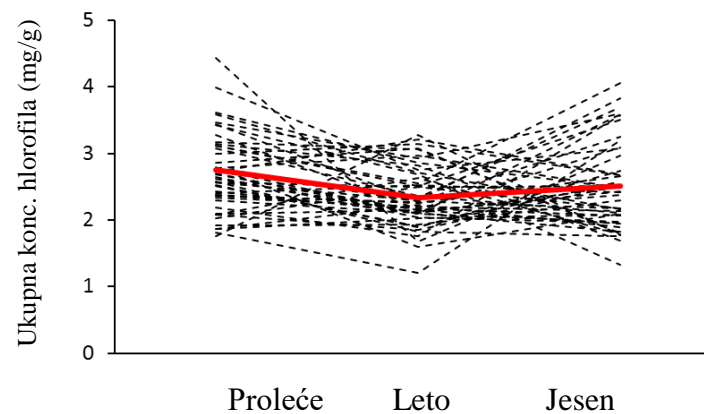
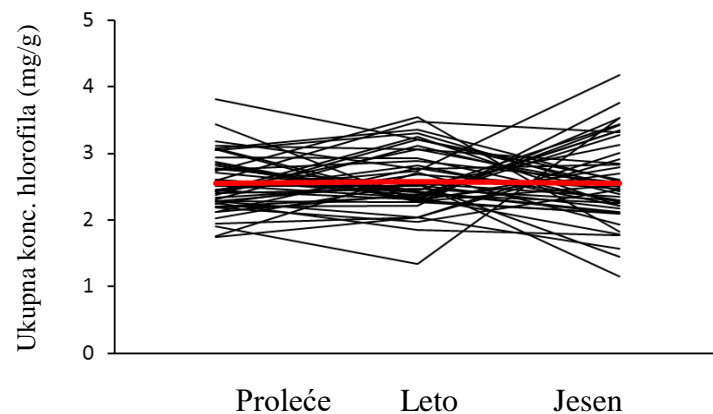


Grafik 5. Norme reakcija za ukupnu koncentraciju hlorofila genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih visokom ili niskom intenzitetu i odnosu crvene i tamnocrvene svetlosti u 2013. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

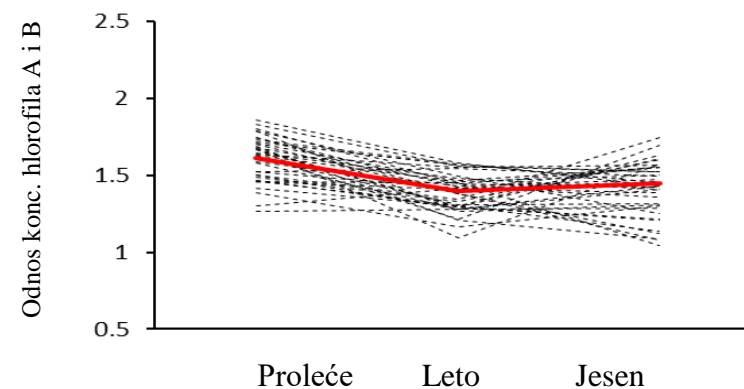
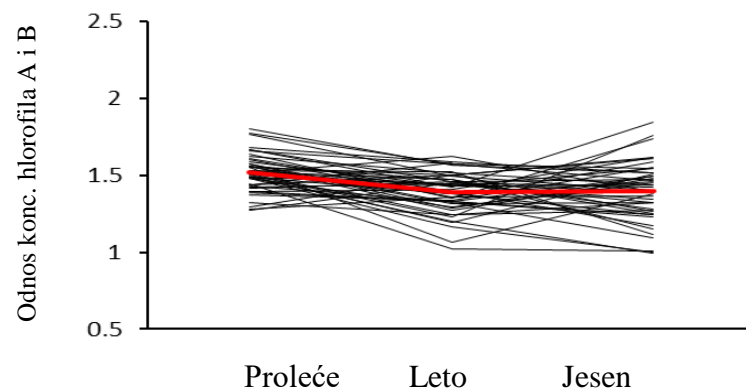


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

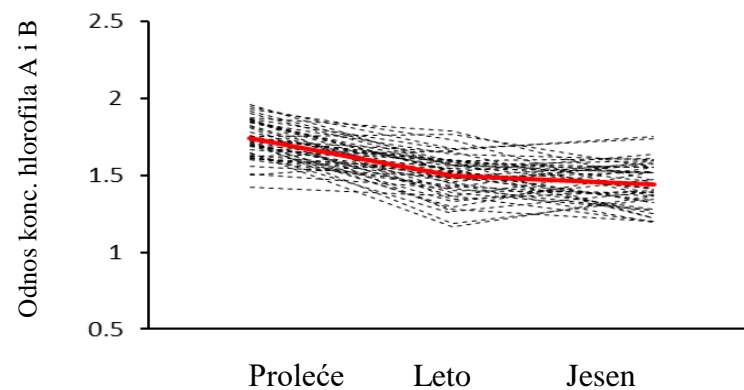
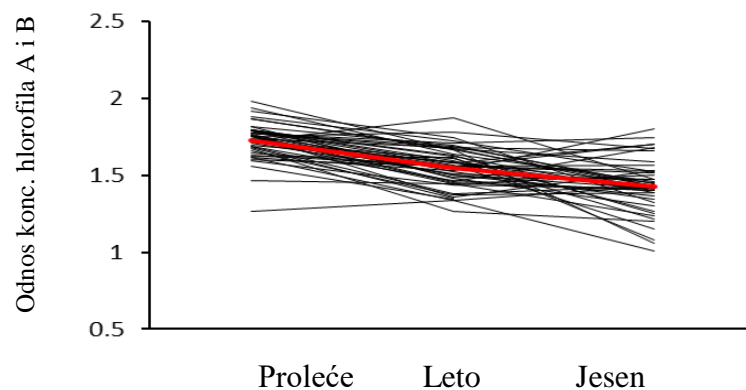


Grafik 6. Norme reakcija za ukupnu koncentraciju hlorofila genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih visokom ili niskom intenzitetu i odnosu crvene i tamnocrvene svetlosti u 2014. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

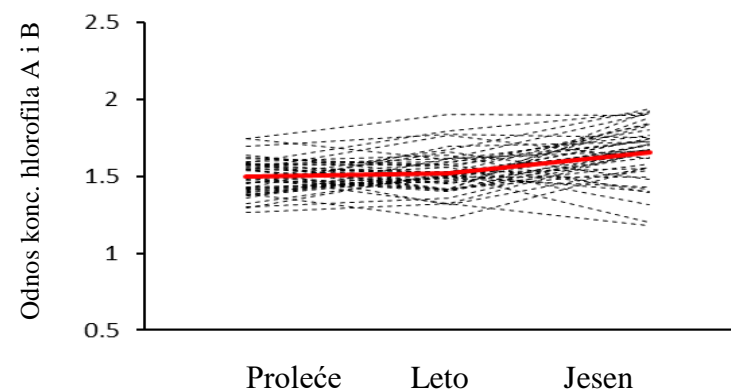
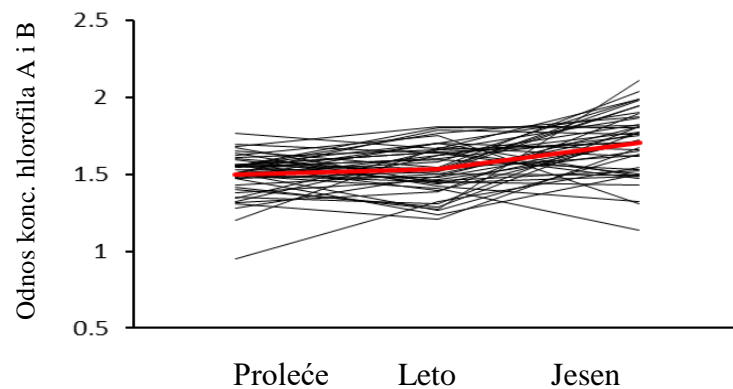


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

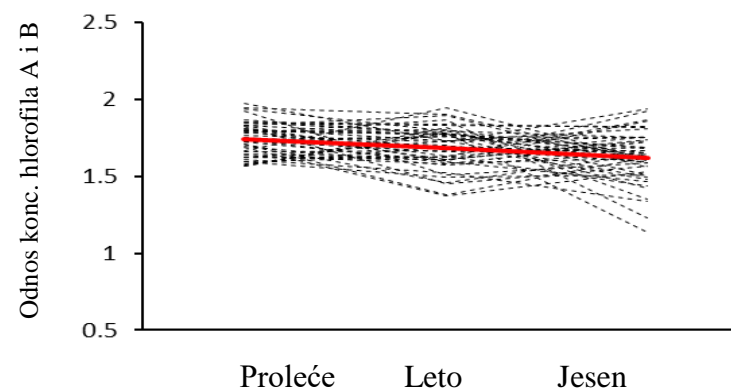
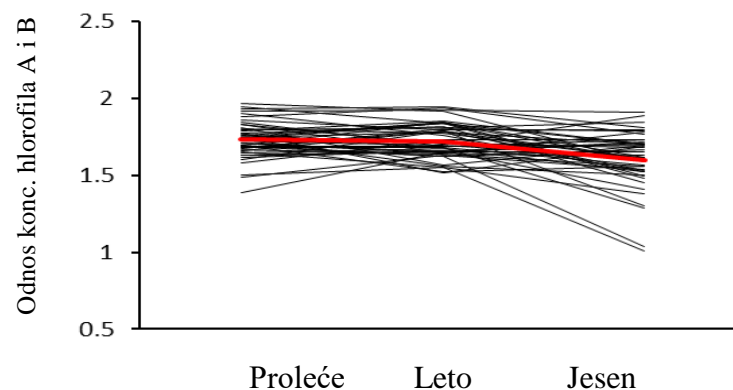


Grafik 7. Norme reakcija za odnos koncentracija hlorofila A i B genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih visokom ili niskom intenzitetu i odnosu crvene i tamnocrvene svetlosti u 2013. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

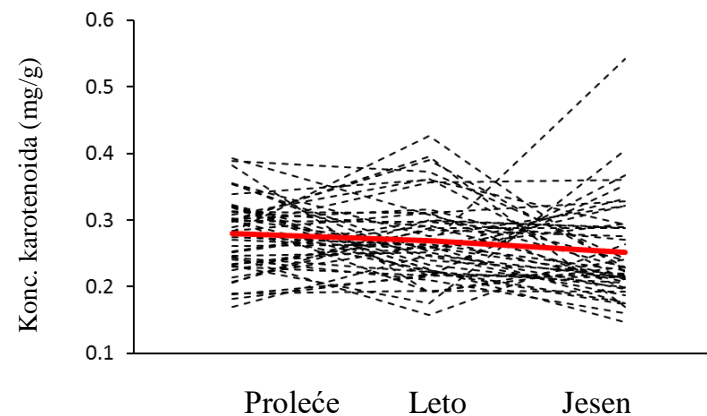
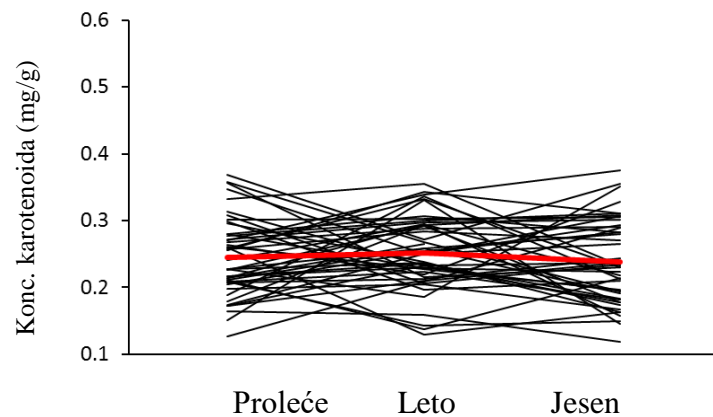


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

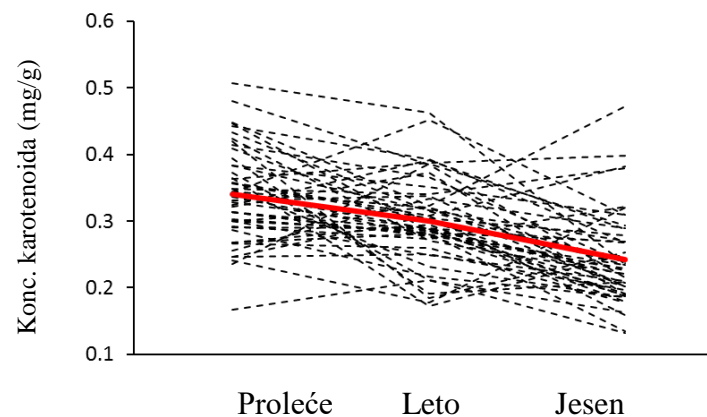
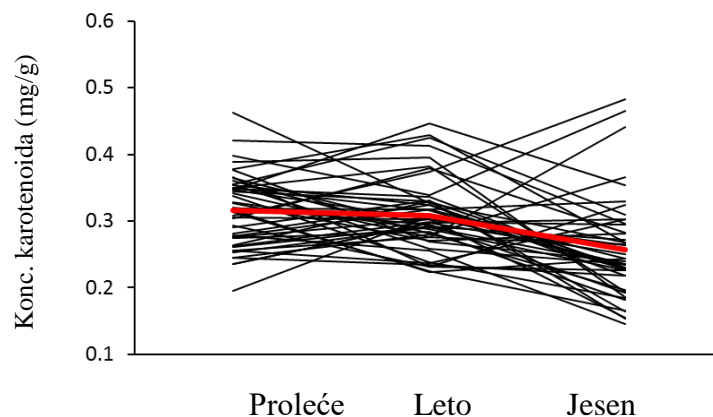


Grafik 8. Norme reakcija za odnos koncentracija hlorofila A i B genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih visokom ili niskom intenzitetu i odnosu crvene i tamnocrvene svetlosti u 2014. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

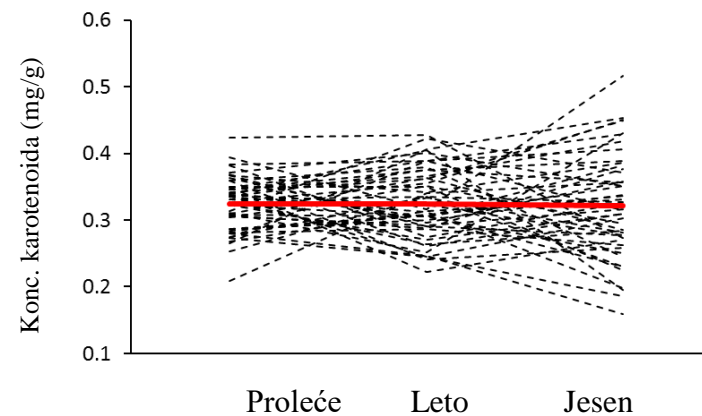
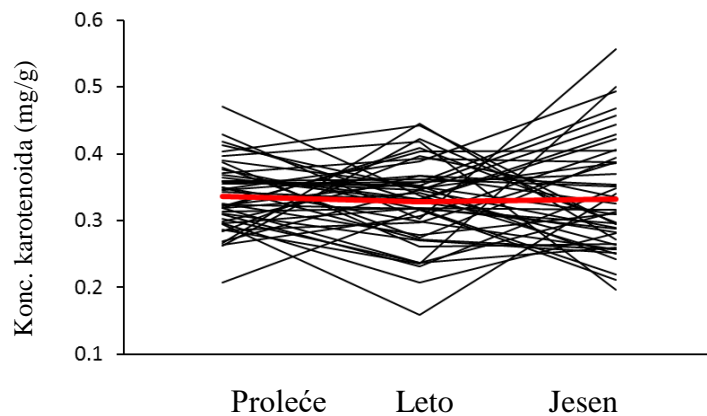


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

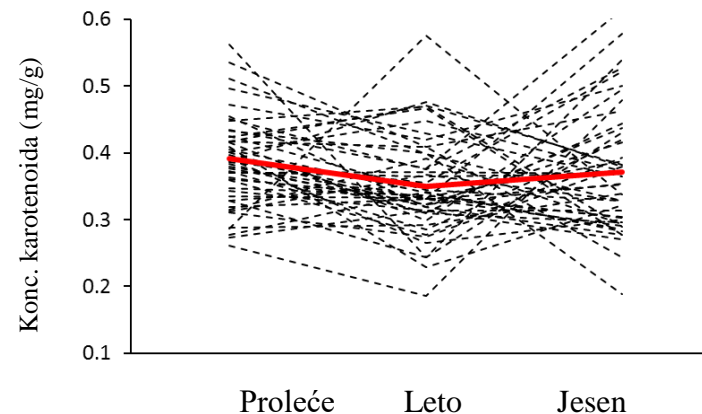
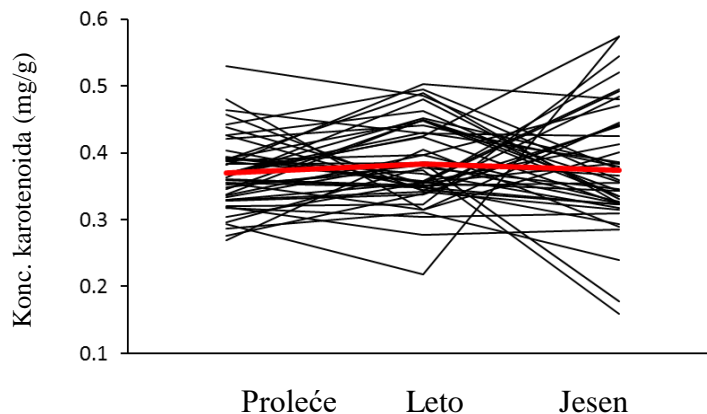


Grafik 9. Norme reakcija za konc. karotenoida genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih visokom ili niskom intenzitetu i odnosu crvene i tamnocrvene svetlosti u 2013. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

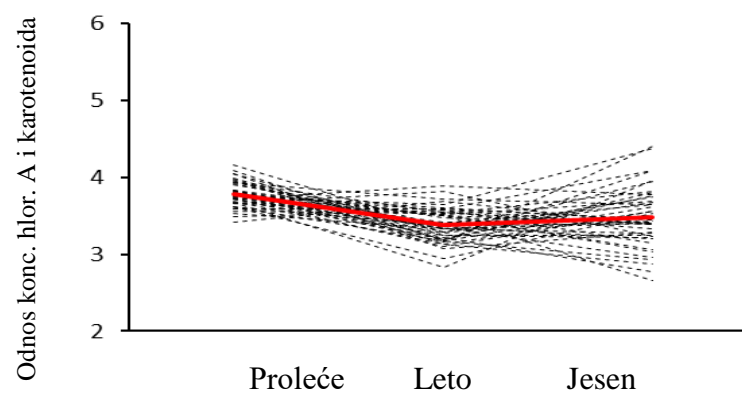
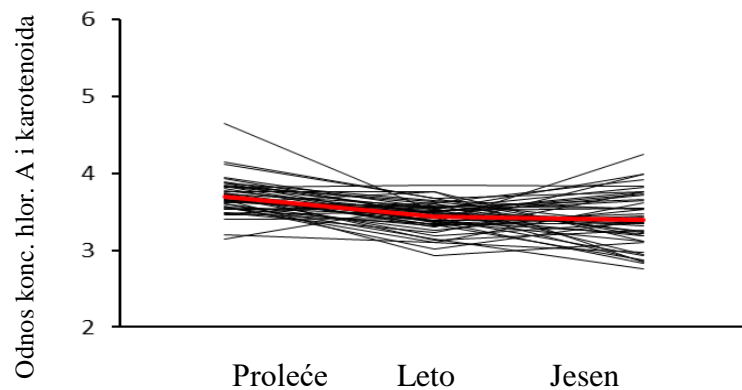


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

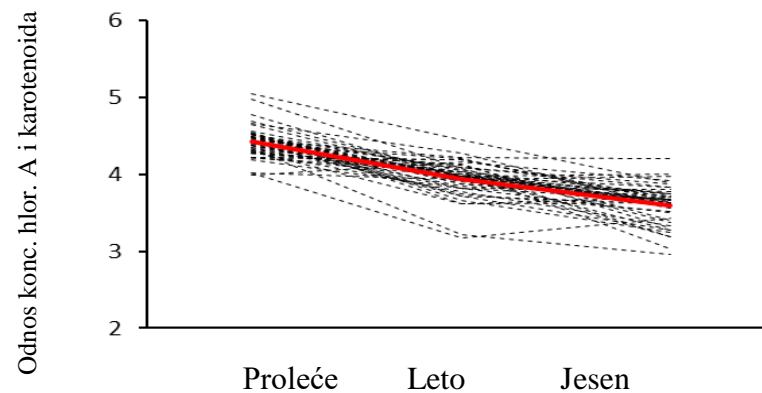
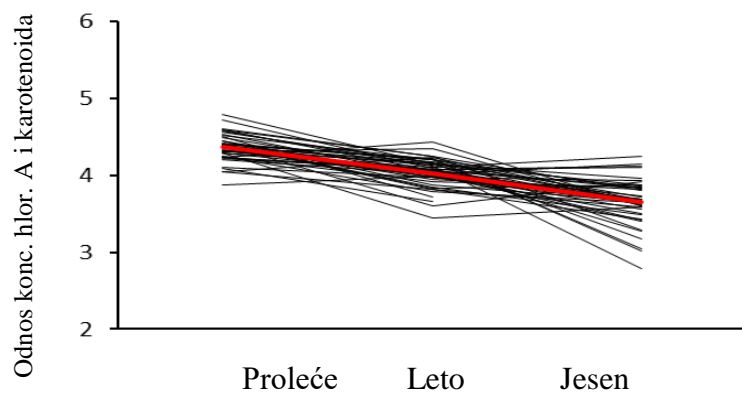


Grafik 10. Norme reakcija za konc. karotenoida genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih visokom ili niskom intenzitetu i odnosu crvene i tamnocrvene svetlosti u 2014. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

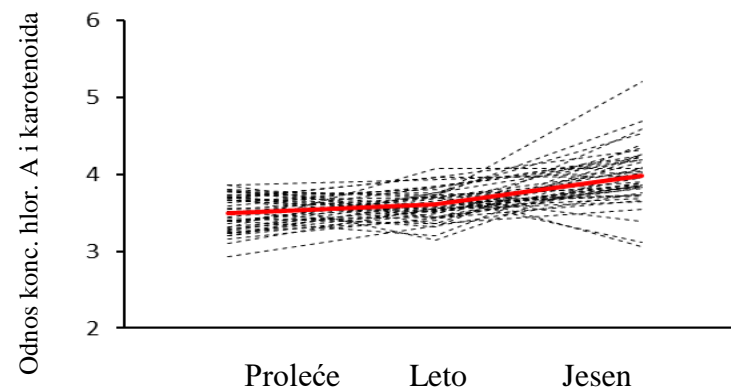
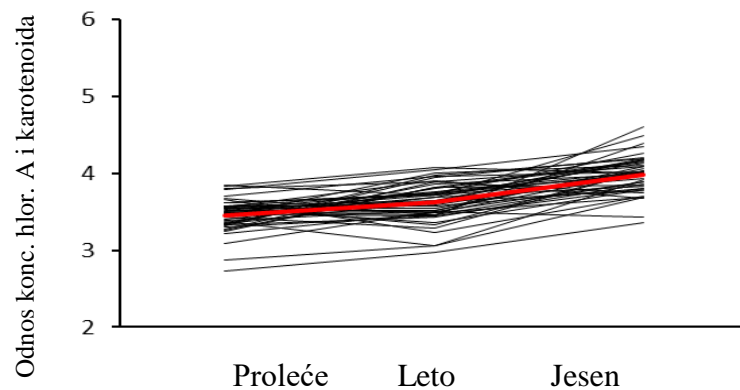


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

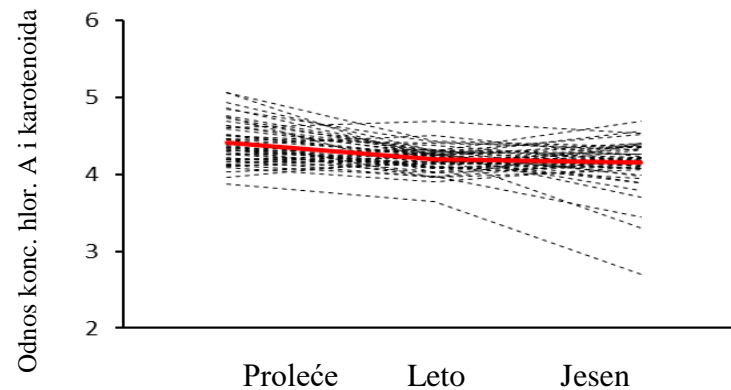
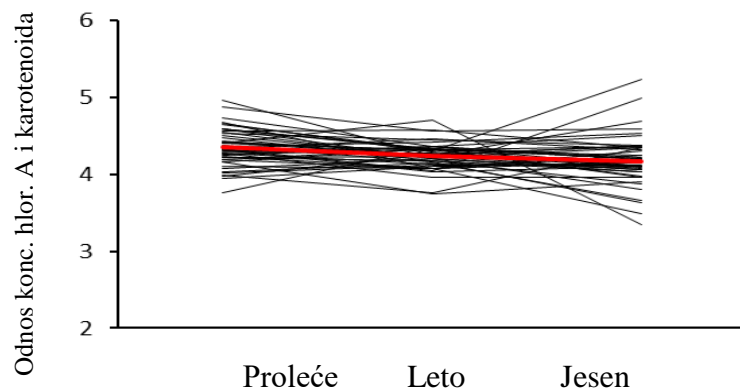


Grafik 11. Norme reakcija odnos konc. hlorofila A i karotenoida genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih visokom ili niskom intenzitetu i odnosu crvene i tamnocrvene svetlosti u 2013. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

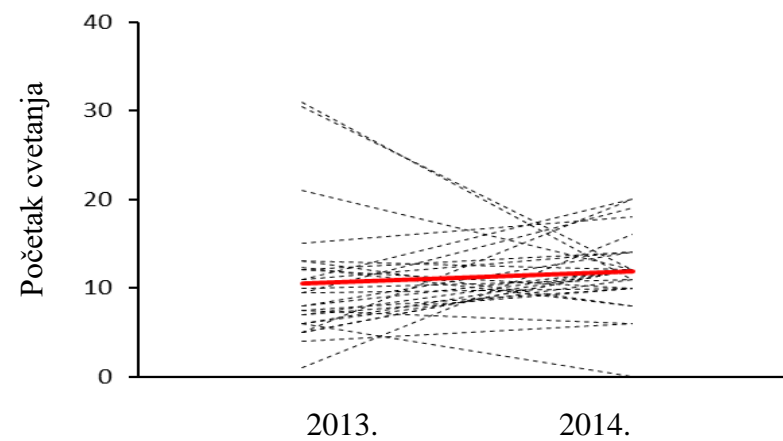
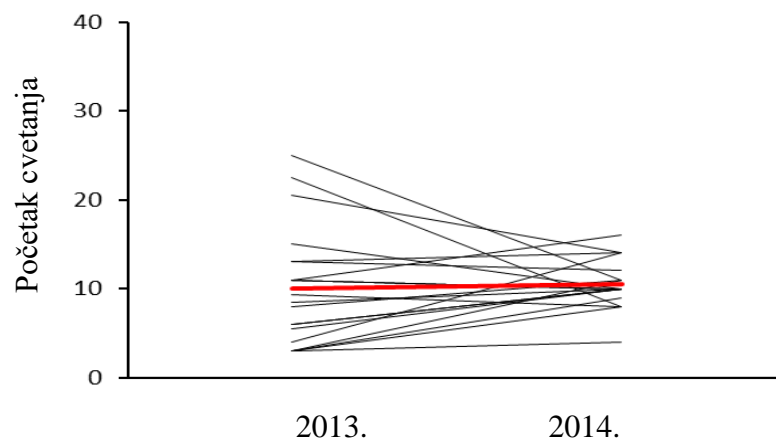


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

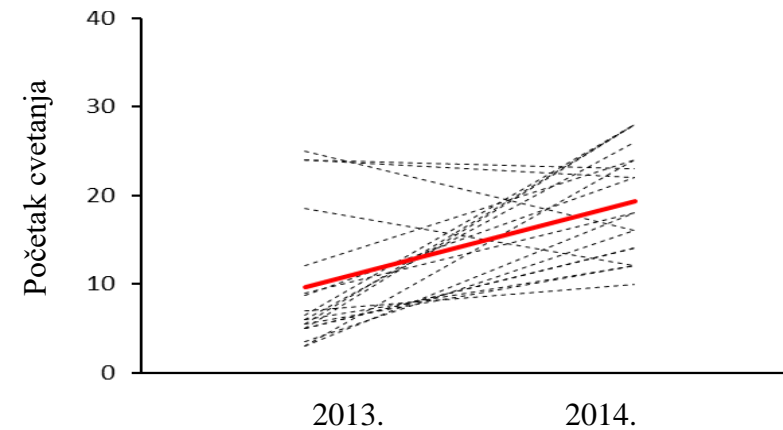
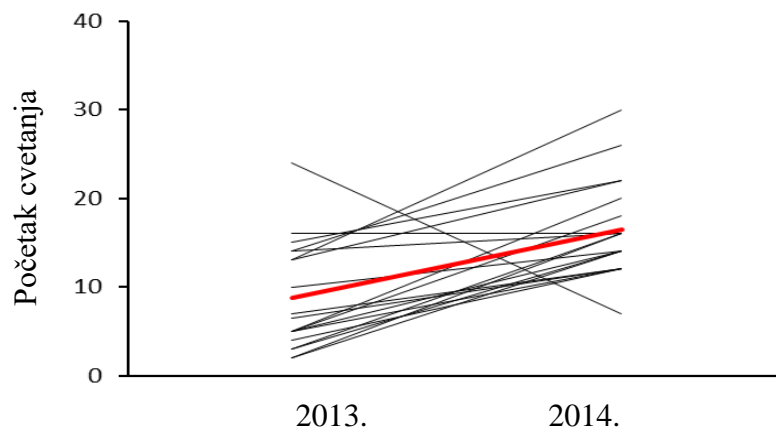


Grafik 12. Norme reakcija odnos konc. hlorofila A i karotenoida genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih visokom ili niskom intenzitetu i odnosu crvene i tamnocrvene svetlosti u 2014. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

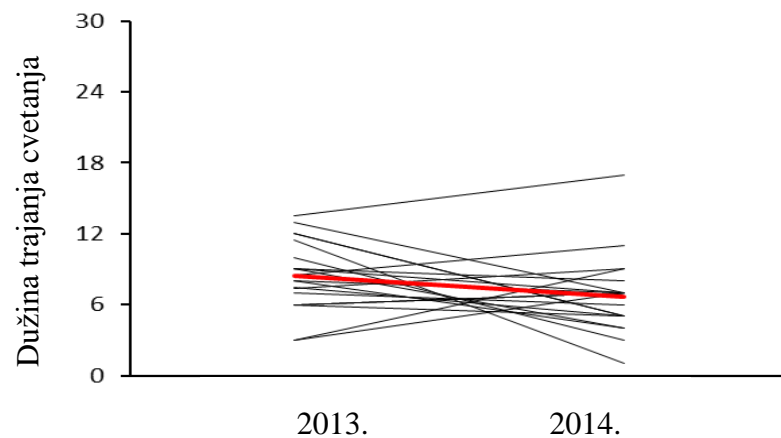


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

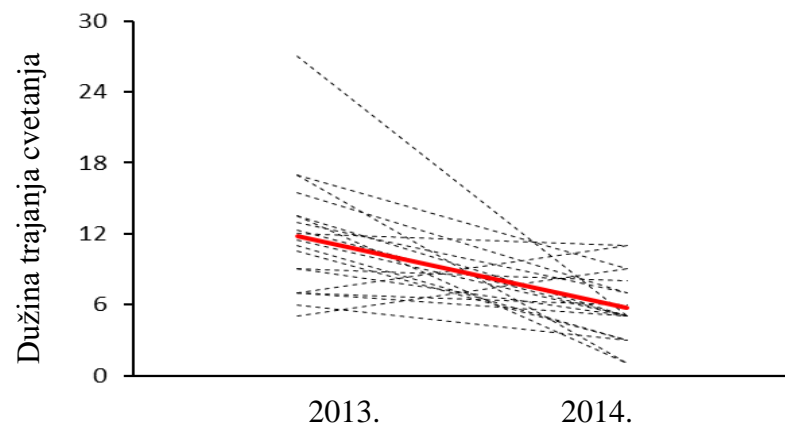
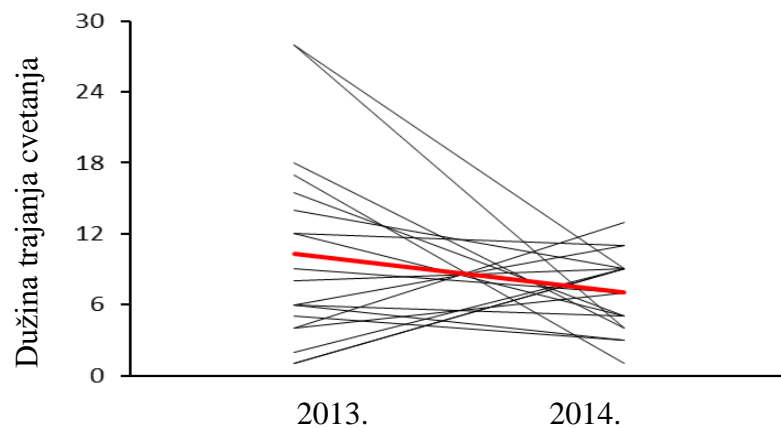


Grafik 13. Norme reakcija za početak cvjetanja genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih tretmanu sa visokim ili niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti u 2013. i 2014. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

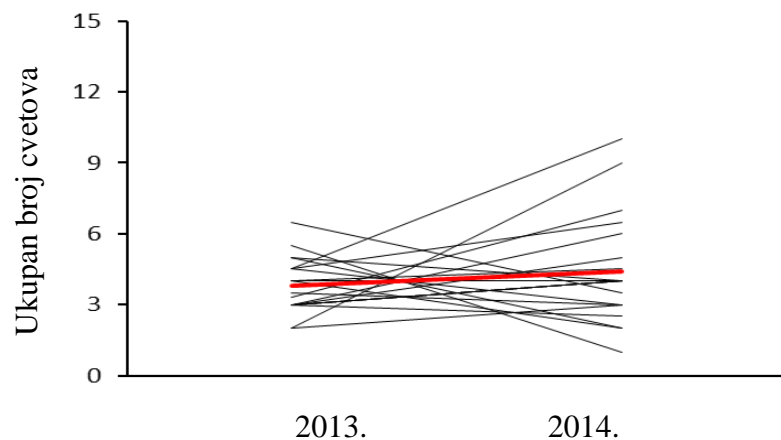


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

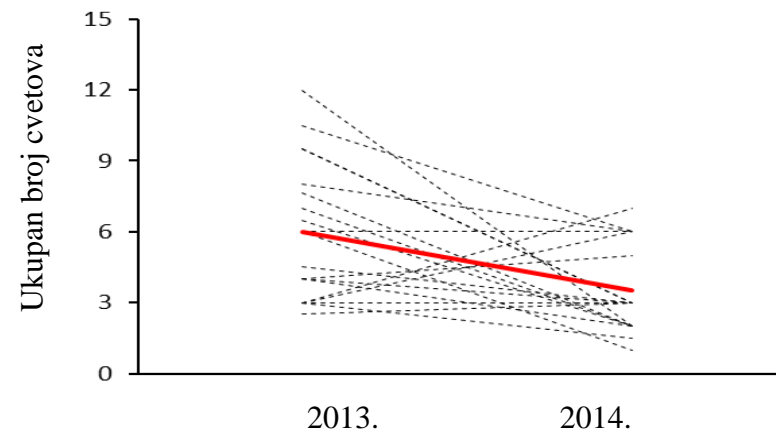
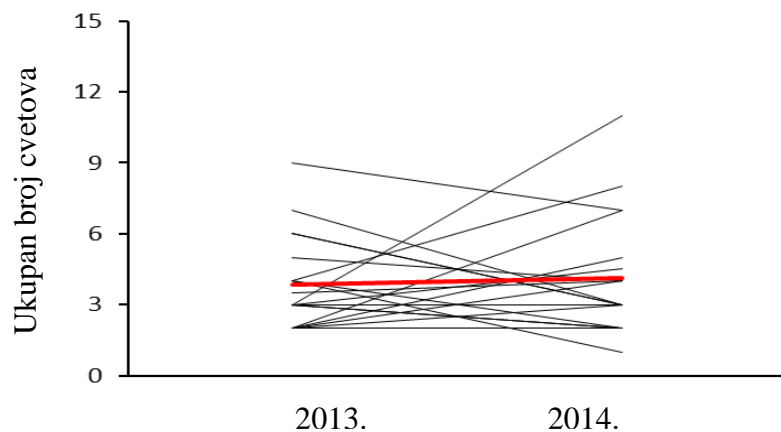


Grafik 14. Norme reakcija za dužinu trajanja cvetanja genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih tretmanu sa visokim ili niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti u 2013. i 2014. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

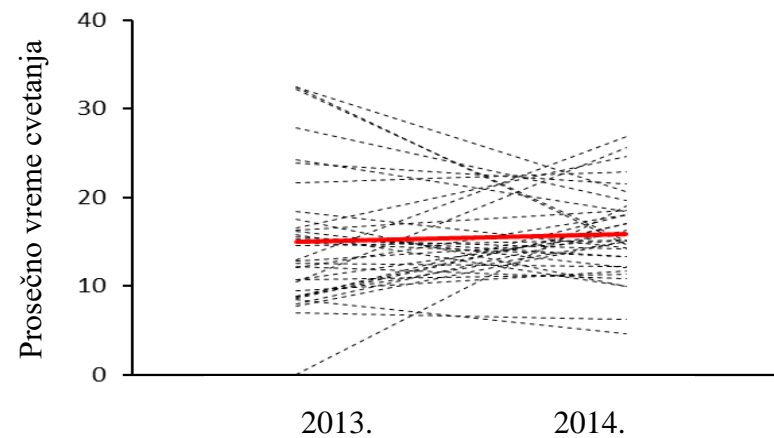
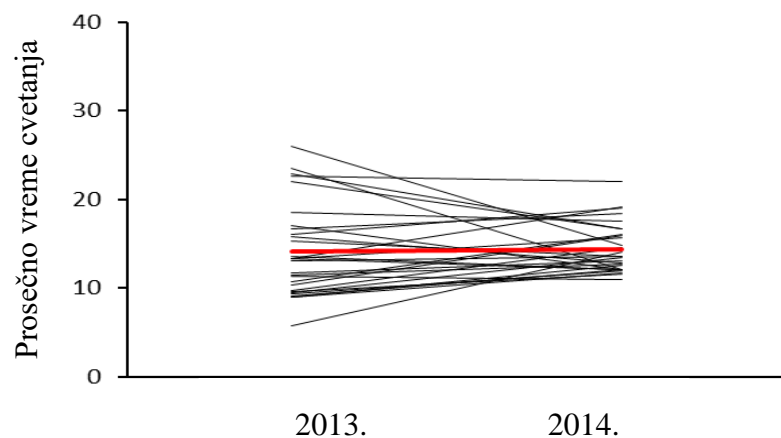


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

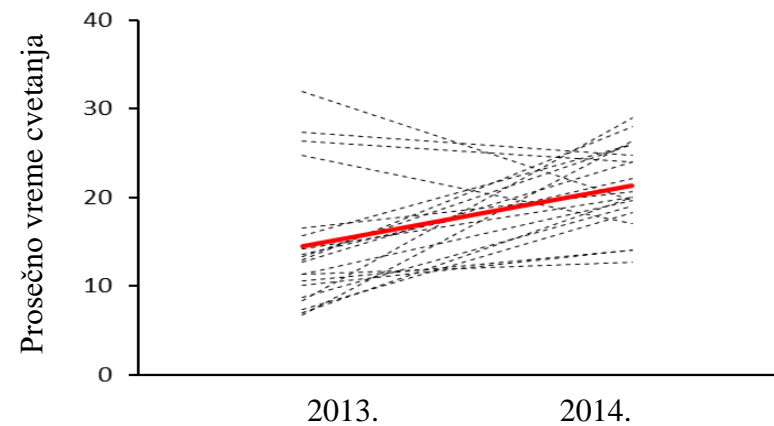
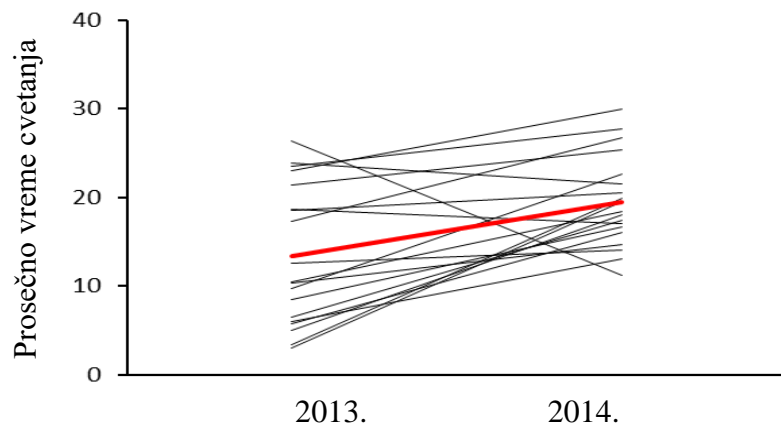


Grafik 15. Norme reakcija za ukupan broj cvetova genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih tretmanu sa visokim ili niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti u 2013. i 2014. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

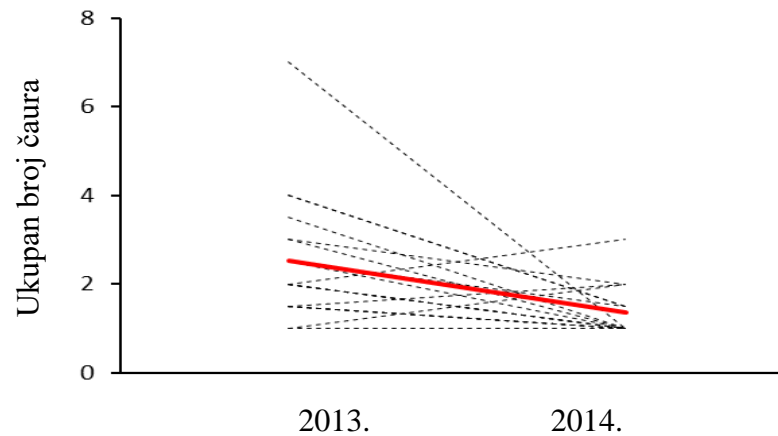
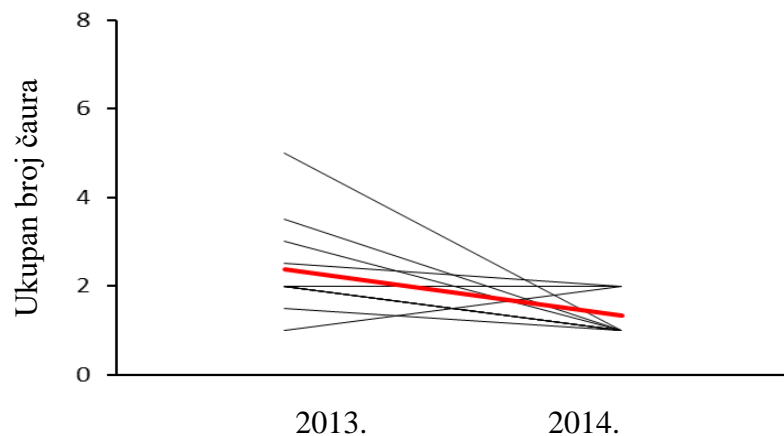


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

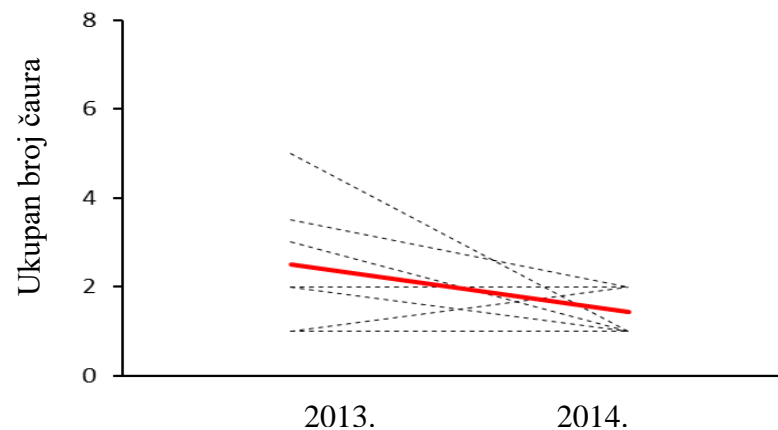
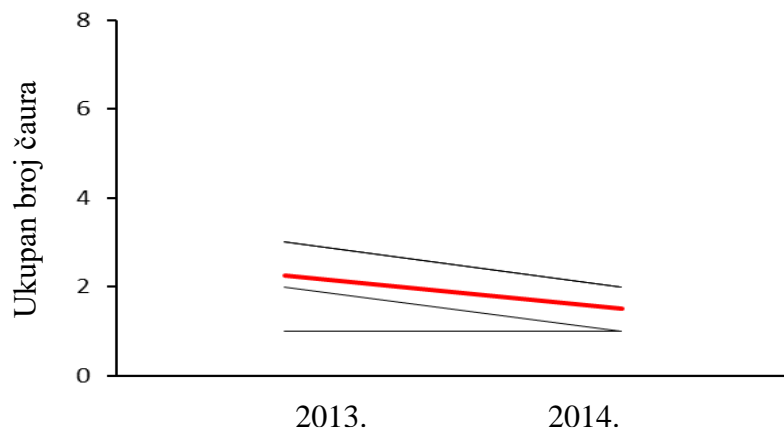


Grafik 16. Norme reakcija za prosečno vreme cvetanja genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih tretmanu sa visokim ili niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti u 2013. i 2014. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

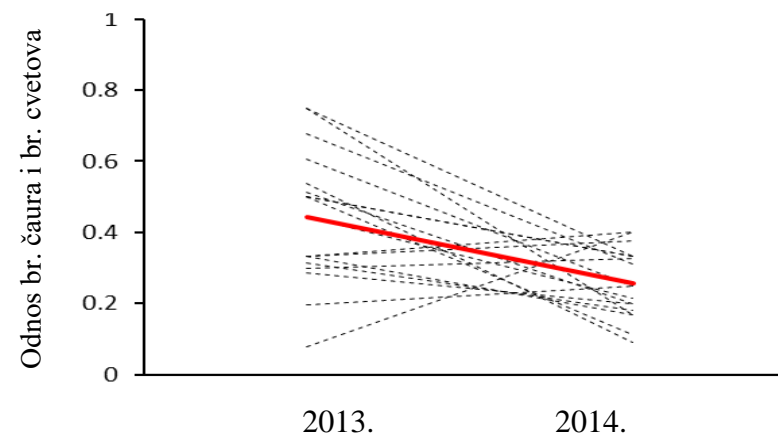
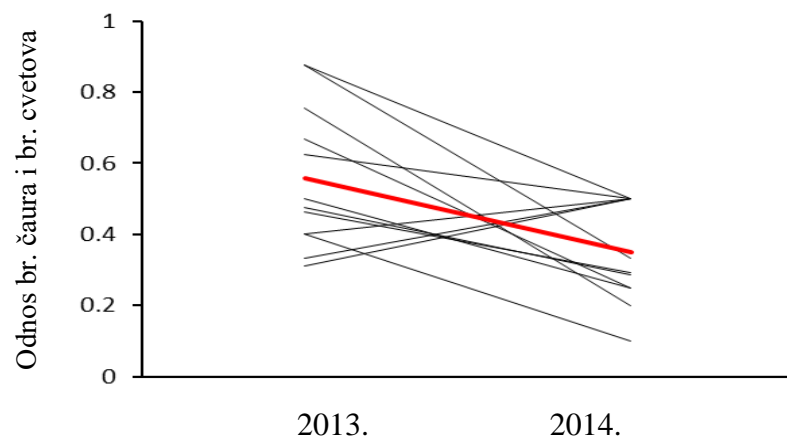


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

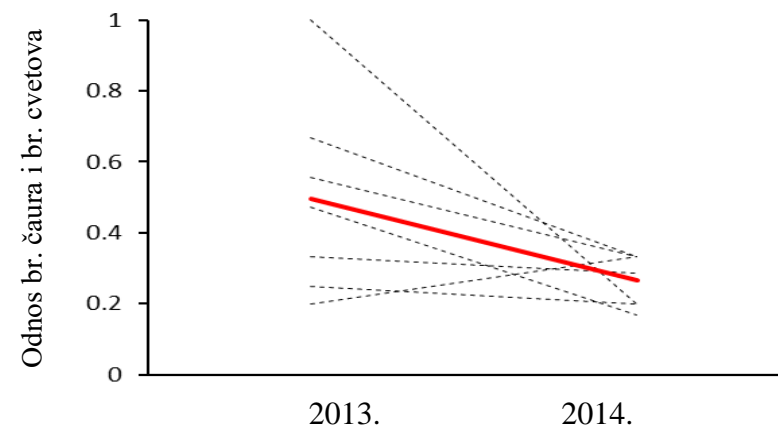
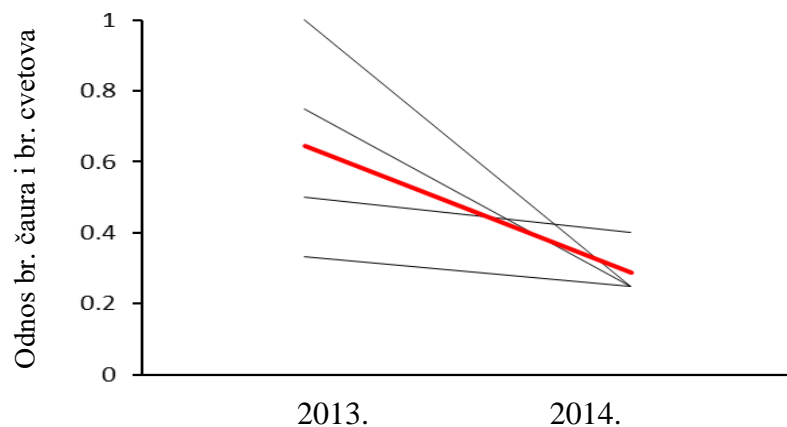


Grafik 17. Norme reakcija za ukupan broj čaura genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih tretmanu sa visokim ili niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti u 2013. i 2014. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

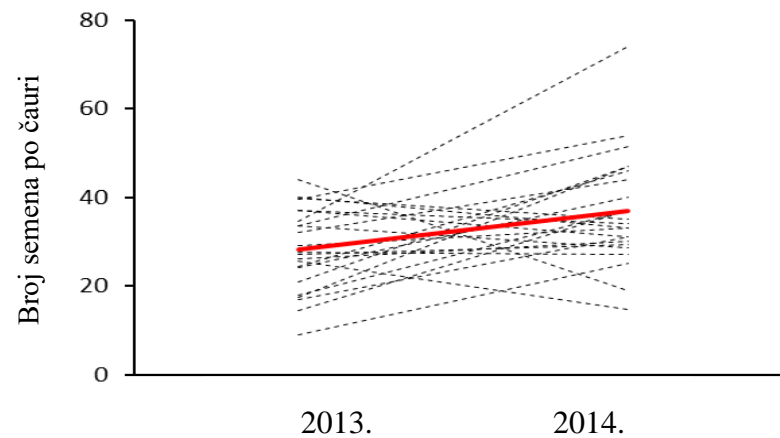
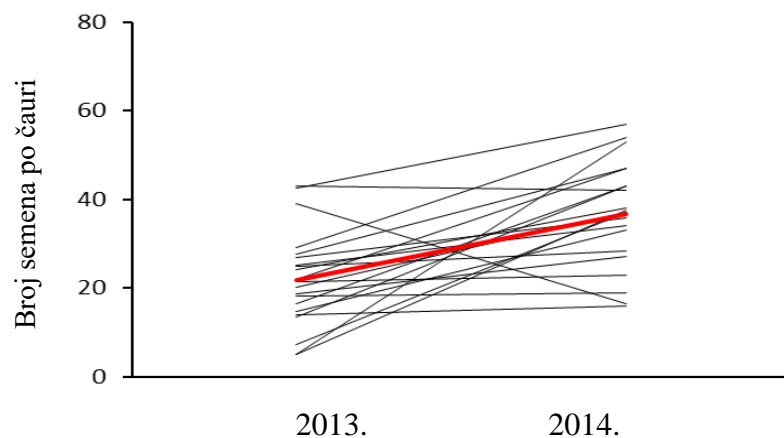


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

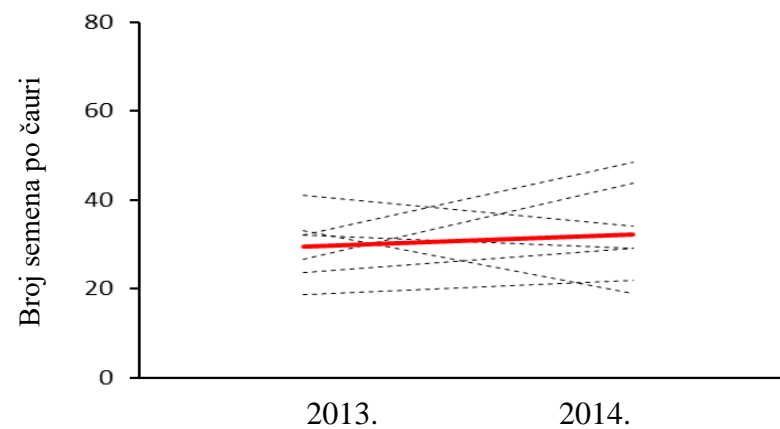
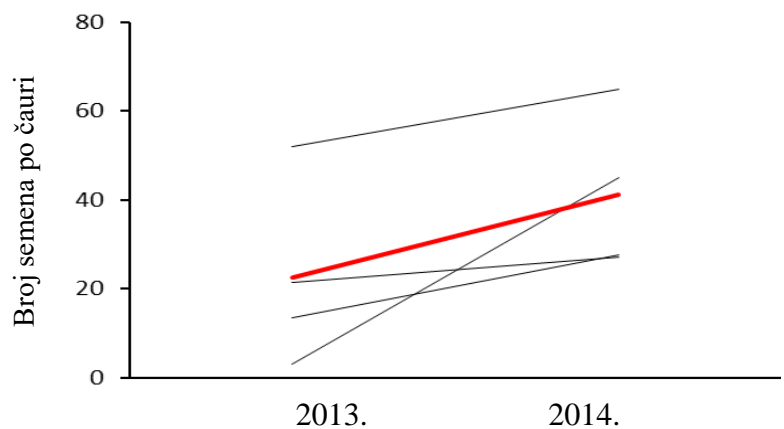


Grafik 18. Norme reakcija za odnos broja čaura i broja cvetova genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih tretmanu sa visokim ili niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti u 2013. i 2014. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

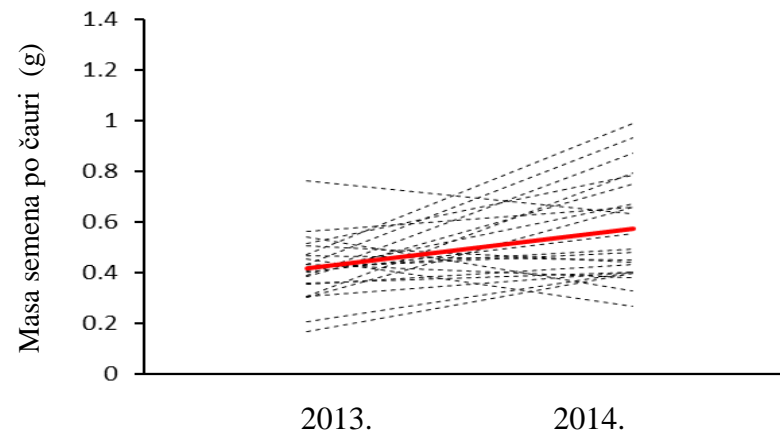
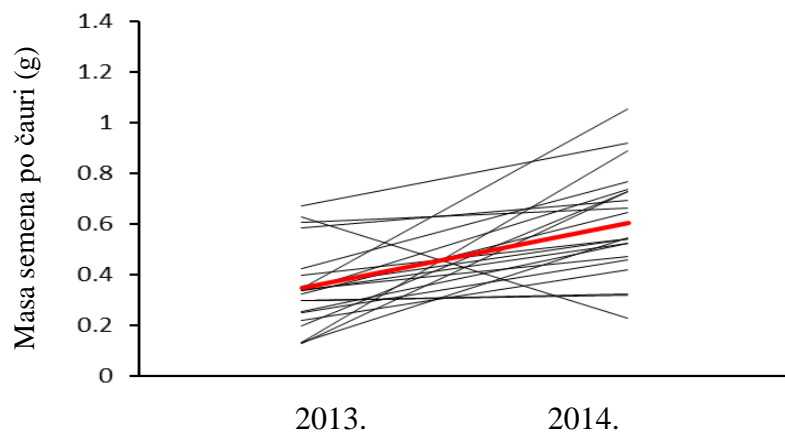


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

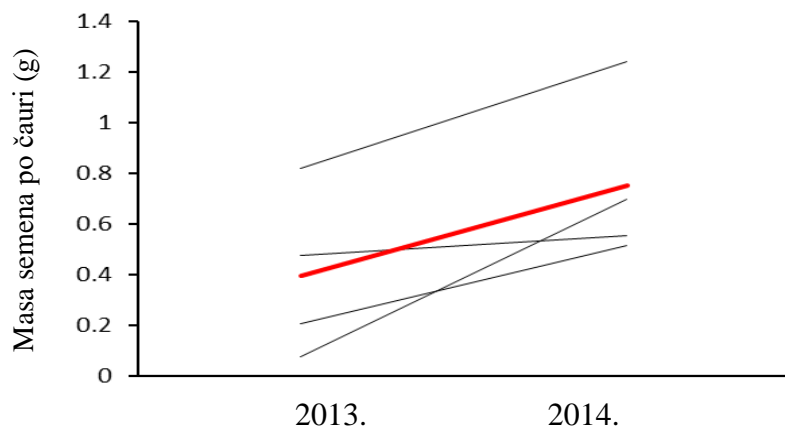


Grafik 19. Norme reakcija za broj semena po čauri genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih tretmanu sa visokim ili niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti u 2013. i 2014. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

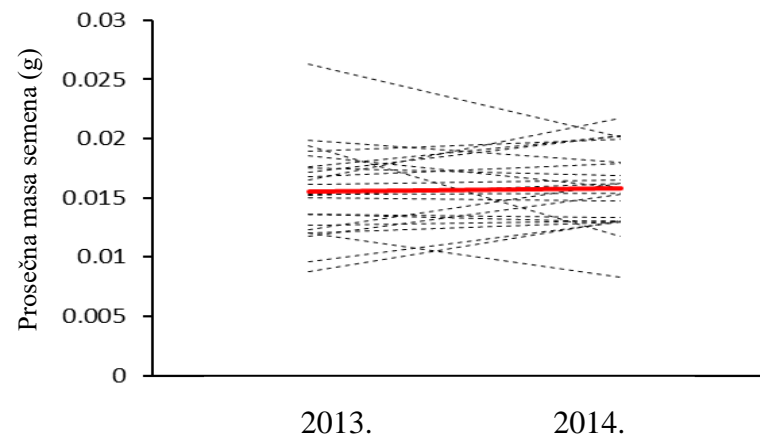
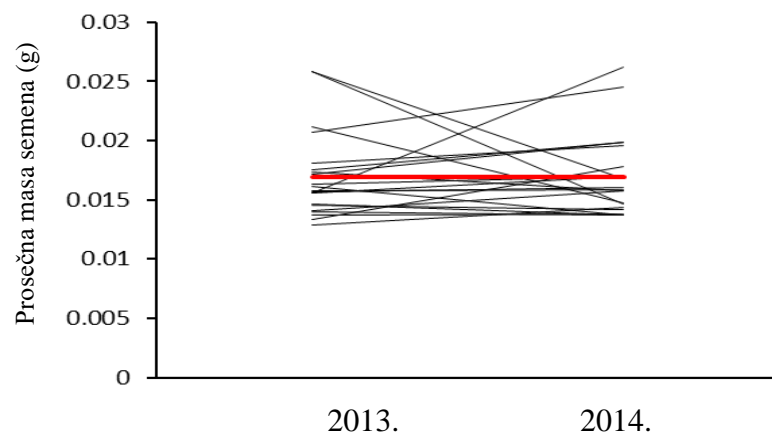


Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti

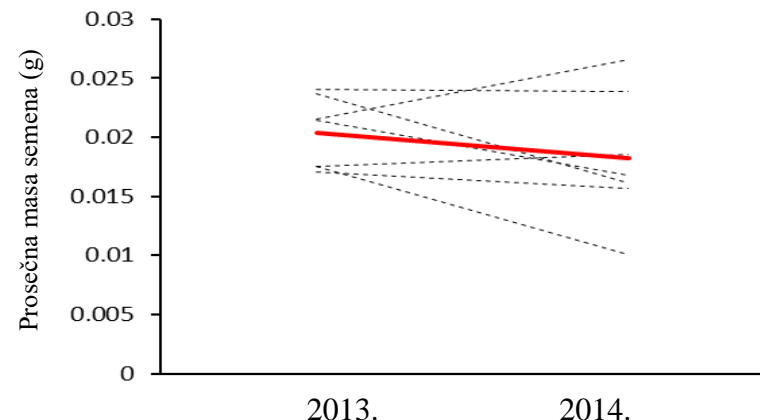
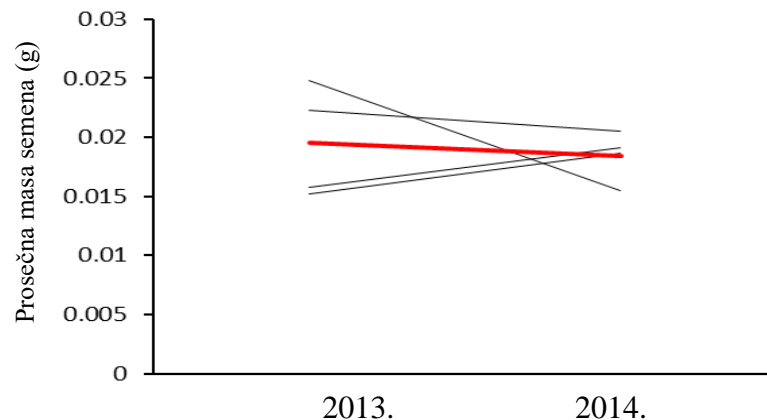


Grafik 20. Norme reakcija za masu semena po čauri genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih tretmanu sa visokim ili niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti u 2013. i 2014. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti



Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti



Grafik 21. Norme reakcija za prosečnu masu semena po čauri genotipova biljaka *I. variegata* poreklom sa otvorenog (cela linija) i zasenčenog staništa (isprekidana linija) izloženih tretmanu sa visokim ili niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti u 2013. i 2014. godini. Crvena linija predstavlja prosečnu vrednost svih analiziranih genotipova.

Tabela 1. Veličina uzorka (N), srednja vrednost (\bar{X}), standardna greška srednje vrednosti (SE) i koeficijent varijacije (CV%) za 6 osobina listova genotipova *I. variegata* poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa izloženih tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti posmatrano tokom prve vegetacijske sezone (Proleće) u 2013. godini.

Osobina	Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti											
	Otvoreno stanište						Zasenčeno stanište					
	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%
Gustina stoma	91	271.87	147.19	424	6.22	21.83	92	265.49	152	467	6.51	23.54
Specifična površina lista	90	148.44	80.60	260.12	3.18	20.34	92	148.28	57.91	213.09	2.06	13.36
Ukupna koncentracija hlorofila	90	1.49	0.56	3.07	0.05	32.31	92	1.71	0.82	2.92	0.04	27.64
Odnos koncentracija hlorofila A i B	90	1.51	0.92	1.85	0.01	11.45	92	1.61	1.07	2.00	0.01	10.60
Koncentracija karotenoida	90	0.24	0.08	0.56	0.008	33.81	92	0.28	0.14	0.49	0.008	27.44
Odnos koncentracija hlorofila A i karotenoida	90	3.70	3.04	5.73	0.03	9.07	92	3.77	3.17	4.42	0.02	6.53

Tabela 2. Veličina uzorka (N), srednja vrednost (\bar{X}), standardna greška srednje vrednosti (SE) i koeficijent varijacije (CV%) za 6 osobina listova genotipova *I. variegata* poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa izloženih tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti posmatrano tokom druge vegetacijske sezone (Leto) u 2013. godini.

Osobina	Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti											
	Otvoreno stanište						Zasenčeno stanište					
	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%
Gustina stoma	91	235.48	150.39	380.80	5.01	20.33	95	236.44	140.80	500.80	5.36	22.13
Specifična površina lista	90	152.38	68.70	204.16	2.07	12.91	94	155.82	104.14	199.33	1.75	10.94
Ukupna koncentracija hlorofila	92	1.51	0.71	2.99	0.04	28.92	93	1.56	0.59	3.06	0.04	29.35
Odnos koncentracija hlorofila A i B	92	1.38	0.91	1.76	0.01	12.61	93	1.39	0.82	1.79	0.01	13.30
Koncentracija karotenoida	92	0.25	0.12	0.48	0.007	28.53	93	0.26	0.10	0.53	0.008	29.97
Odnos koncentracija hlorofila A i karotenoida	92	3.43	2.85	3.99	0.02	7.37	93	3.38	2.62	3.98	0.02	8.07

Tabela 3. Veličina uzorka (N), srednja vrednost (\bar{X}), standardna greška srednje vrednosti (SE) i koeficijent varijacije (CV%) za 6 osobina listova genotipova *I. variegata* poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa izloženih tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti posmatrano tokom treće vegetacijske sezone (Jesen) u 2013. godini.

Osobina	Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti											
	Otvoreno stanište						Zasenčeno stanište					
	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%
Gustina stoma	80	235.64	135.99	414.40	6.66	25.30	85	238.34	108.80	420.80	6.52	25.25
Specifična površina lista	77	125.02	96.62	188.22	2.55	17.90	82	127.51	84.50	276.24	3.37	23.97
Ukupna koncentracija hlorofila	79	1.43	0.62	3.09	0.06	41.97	85	1.49	0.63	3.83	0.06	39.87
Odnos koncentracija hlorofila A i B	79	1.40	0.84	2.04	0.03	20.02	87	1.44	0.70	2.26	0.03	21.76
Koncentracija karotenoida	79	0.24	0.08	0.49	0.01	38.72	85	0.25	0.10	0.58	0.01	38.46
Odnos koncentracija hlorofila A i karotenoida	79	3.43	2.13	4.79	0.05	15.26	87	3.48	2.30	4.97	0.05	14.63

Tabela 4. Veličina uzorka (N), srednja vrednost (\bar{X}), standardna greška srednje vrednosti (SE) i koeficijent varijacije (CV%) za 6 osobina listova genotipova *I. variegata* poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti posmatrano tokom prve vegetacijske sezone (Proleće) u 2013. godini.

Osobina	Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti											
	Otvoreno stanište						Zasenčeno stanište					
	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%
Gustina stoma	91	222.45	94.39	385.59	6.50	27.87	91	223.01	92.79	390.40	5.69	24.33
Specifična površina lista	91	169.23	117.88	380.38	3.90	21.99	89	173.08	116.34	235.81	2.59	14.14
Ukupna koncentracija hlorofila	91	2.18	1.03	4.30	0.06	26.43	91	2.36	0.97	4.05	0.07	26.58
Odnos koncentracija hlorofila A i B	91	1.73	1.23	2.05	0.01	7.98	91	1.74	1.31	2.05	0.01	8.73
Koncentracija karotenoida	91	0.31	0.15	0.63	0.008	25.64	91	0.33	0.14	0.58	0.009	25.85
Odnos koncentracija hlorofila A i karotenoida	91	4.35	3.21	4.88	0.02	5.90	91	4.41	3.82	5.10	0.02	5.56

Tabela 5. Veličina uzorka (N), srednja vrednost (\bar{X}), standardna greška srednje vrednosti (SE) i koeficijent varijacije (CV%) za 6 osobina listova genotipova *I. variegata* poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti posmatrano tokom druge vegetacijske sezone (Leto) u 2013. godini.

Osobina	Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti											
	Otvoreno stanište						Zasenčeno stanište					
	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%
Gustina stoma	94	187.30	99.20	409.59	5.81	30.11	93	186.87	89.60	356.80	5.04	26.04
Specifična površina lista	94	186.29	133.09	278.35	2.69	14.03	93	182.71	86.23	260.29	2.97	15.71
Ukupna koncentracija hlorofila	93	2.03	1.17	3.91	0.05	24.82	92	2.01	0.87	4.45	0.06	32.66
Odnos koncentracija hlorofila A i B	93	1.54	1.05	1.87	0.01	9.82	92	1.50	0.83	2.00	0.01	12.28
Koncentracija karotenoida	93	0.30	0.14	0.56	0.007	24.88	91	0.30	0.13	0.66	0.009	30.44
Odnos koncentracija hlorofila A i karotenoida	93	4.02	2.93	4.55	0.02	6.11	92	3.93	2.39	4.66	0.03	7.99

Tabela 6. Veličina uzorka (N), srednja vrednost (\bar{X}), standardna greška srednje vrednosti (SE) i koeficijent varijacije (CV%) za 6 osobina listova genotipova *I. variegata* poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti posmatrano tokom treće vegetacijske sezone (Jesen) u 2013. godini.

Osobina	Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti											
	Otvoreno stanište						Zasenčeno stanište					
	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%
Gustina stoma	81	164	83.19	297.59	4.78	26.25	81	155.35	94.39	252.80	4.01	23.28
Specifična površina lista	84	166.51	118.37	261.74	2.60	14.35	86	166.86	124.26	260.19	2.41	13.42
Ukupna koncentracija hlorofila	87	1.57	0.60	3.99	0.06	41.37	87	1.49	0.49	3.73	0.06	37.87
Odnos koncentracija hlorofila A i B	87	1.42	0.60	2.01	0.02	18.83	85	1.43	0.78	1.96	0.02	14.88
Koncentracija karotenoida	87	0.25	0.10	0.59	0.01	36.80	87	0.24	0.10	0.60	0.009	37.20
Odnos koncentracija hlorofila A i karotenoida	84	3.64	1.91	4.62	0.04	12.14	86	3.61	2.03	4.58	0.04	10.52

Tabela 7. Veličina uzorka (N), srednja vrednost (\bar{X}), standardna greška srednje vrednosti (SE) i koeficijent varijacije (CV%) za 6 osobina listova genotipova *I. variegata* poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa izloženih tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti posmatrano tokom prve vegetacijske sezone (Proleće) u 2014. godini.

Osobina	Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti											
	Otvoreno stanište						Zasenčeno stanište					
	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%
Gustina stoma	90	200.87	107.2	433.6	6.18	29.18	92	200.15	113.6	380.79	6.25	29.95
Specifična površina lista	90	153.88	114.15	196.53	1.67	10.33	92	150.38	106.71	181.41	1.40	8.98
Ukupna koncentracija hlorofila	91	1.96	1.13	3.21	0.04	22.21	93	1.90	1.04	3.09	0.04	20.34
Odnos koncentracija hlorofila A i B	91	1.50	0.95	1.91	0.01	10.69	93	1.49	1.08	1.80	0.01	10.81
Koncentracija karotenoida	91	0.33	0.19	0.52	0.007	20.16	93	0.32	0.18	0.47	0.005	17.71
Odnos koncentracija hlorofila A i karotenoida	91	3.46	2.73	4.02	0.02	7.63	93	3.49	2.84	4.37	0.03	8.95

Tabela 8. Veličina uzorka (N), srednja vrednost (\bar{X}), standardna greška srednje vrednosti (SE) i koeficijent varijacije (CV%) za 6 osobina listova genotipova *I. variegata* poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa izloženih tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti posmatrano tokom druge vegetacijske sezone (Leto) u 2014. godini.

Osobina	Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti											
	Otvoreno stanište						Zasenčeno stanište					
	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%
Gustina stoma	86	266.19	148.79	481.59	6.61	23.03	90	278.56	132.8	438.39	6.77	23.06
Specifična površina lista	88	142.07	113.08	266.00	2.18	14.39	94	140.33	112.46	174.83	1.23	8.52
Ukupna koncentracija hlorofila	85	2.03	1.12	3.58	0.05	23.79	91	1.94	0.62	3.27	0.04	23.08
Odnos koncentracija hlorofila A i B	85	1.53	0.95	1.95	0.02	12.52	91	1.52	0.86	2.01	0.01	12.04
Koncentracija karotenoida	85	0.33	0.18	0.59	0.008	22.93	91	0.32	0.08	0.54	0.007	23.18
Odnos koncentracija hlorofila A i karotenoida	85	3.65	2.63	4.17	0.03	8.39	91	3.60	2.97	4.25	0.02	7.92

Tabela 9. Veličina uzorka (N), srednja vrednost (\bar{X}), standardna greška srednje vrednosti (SE) i koeficijent varijacije (CV%) za 6 osobina listova genotipova *I. variegata* poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa izloženih tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti posmatrano tokom treće vegetacijske sezone (Jesen) u 2014. godini.

Osobina	Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti											
	Otvoreno stanište						Zasenčeno stanište					
	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%
Gustina stoma	81	248.41	124.8	464	7.16	25.96	81	266.17	136	460.8	7.09	23.99
Specifična površina lista	89	136.70	53.95	219.19	2.13	14.70	89	137.98	104.29	299.05	2.47	16.95
Ukupna koncentracija hlorofila	88	2.07	0.96	3.76	0.06	31.55	90	2.04	0.54	4.29	0.07	32.66
Odnos koncentracija hlorofila A i B	90	1.70	0.95	2.26	0.02	14.90	91	1.66	0.82	2.20	0.02	15.12
Koncentracija karotenoida	90	0.33	0.15	0.73	0.01	34.00	90	0.32	0.09	0.65	0.01	31.05
Odnos koncentracija hlorofila A i karotenoida	90	3.99	2.97	5.48	0.03	8.86	91	3.96	2.58	5.77	0.04	11.24

Tabela 10. Veličina uzorka (N), srednja vrednost (\bar{X}), standardna greška srednje vrednosti (SE) i koeficijent varijacije (CV%) za 6 osobina listova genotipova *I. variegata* poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti posmatrano tokom prve vegetacijske sezone (Proleće) u 2014. godini.

Osobina	Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti											
	Otvoreno stanište						Zasenčeno stanište					
	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%
Gustina stoma	92	198.1	95.99	361.59	6.51	31.53	94	194.46	75.19	379.2	6.78	33.84
Specifična površina lista	93	180.48	127.88	252.52	2.29	12.28	93	178.35	115.42	255.94	2.27	12.27
Ukupna koncentracija hlorofila	93	2.55	1.36	4.16	0.05	21.48	94	2.73	1.30	5.32	0.08	28.43
Odnos koncentracija hlorofila A i B	93	1.73	1.13	2.05	0.01	8.48	94	1.74	1.20	2.04	0.01	9.15
Koncentracija karotenoida	93	0.36	0.21	0.58	0.007	19.05	94	0.38	0.20	0.68	0.009	23.52
Odnos koncentracija hlorofila A i karotenoida	93	4.35	3.41	5.58	0.03	7.32	94	4.41	3.45	5.56	0.03	8.73

Tabela 11. Veličina uzorka (N), srednja vrednost (\bar{X}), standardna greška srednje vrednosti (SE) i koeficijent varijacije (CV%) za 6 osobina listova genotipova *I. variegata* poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti posmatrano tokom druge vegetacijske sezone (Leto) u 2014. godini.

Osobina	Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti											
	Otvoreno stanište						Zasenčeno stanište					
	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%
Gustina stoma	90	204.12	103.99	443.2	7.03	32.69	86	208.72	88	465.6	6.22	27.66
Specifična površina lista	91	185.72	135.28	243.92	2.22	11.43	91	181.61	134.80	229.48	1.77	9.32
Ukupna koncentracija hlorofila	92	2.57	0.97	4.15	0.06	24.43	92	2.38	1.20	3.98	0.06	25.46
Odnos koncentracija hlorofila A i B	92	1.72	1.11	2.03	0.01	9.35	92	1.69	1.26	2.06	0.01	10.31
Koncentracija karotenoida	92	0.38	0.16	0.59	0.009	22.71	93	0.35	0.18	0.71	0.009	26.21
Odnos koncentracija hlorofila A i karotenoida	92	4.23	3.49	4.86	0.02	5.63	92	4.19	3.55	4.70	0.02	5.52

Tabela 12. Veličina uzorka (N), srednja vrednost (\bar{X}), standardna greška srednje vrednosti (SE) i koeficijent varijacije (CV%) za 6 osobina listova genotipova *I. variegata* poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti posmatrano tokom treće vegetacijske sezone (Jesen) u 2014. godini.

Osobina	Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti											
	Otvoreno stanište						Zasenčeno stanište					
	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%	N	\bar{X}	Min	Max	SE	CV%
Gustina stoma	87	203.29	67.2	452.8	7.05	32.36	81	210.94	89.6	548.8	8.31	35.45
Specifična površina lista	83	174.98	105.37	274.11	3.05	15.91	76	174.16	85.36	225.58	2.69	13.47
Ukupna koncentracija hlorofila	89	2.55	0.55	5.30	0.09	35.78	86	2.49	0.69	4.95	0.08	33.26
Odnos koncentracija hlorofila A i B	89	1.59	0.95	2.05	0.02	14.70	88	1.61	0.89	1.98	0.02	14.14
Koncentracija karotenoida	89	0.37	0.08	0.79	0.01	33.36	86	0.37	0.11	0.66	0.01	30.81
Odnos koncentracija hlorofila A i karotenoida	89	4.15	2.30	5.52	0.05	12.73	88	4.13	2.09	5.41	0.05	11.97

Tabela 13. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja i *PROFILE* analize za gustinu stoma lista genotipova *I.variegata* u tri vegetacijske sezone tokom 2013. i 2014. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti (P<0.05).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	2.14	8.26	0.0042
Blok	1	6.00	23.06	<0.0001
Godina	1	0.05	0.23	0.6355
Stanište	1	1.12	4.33	0.0380
Genotip(stanište)	92	1.01	3.88	<0.0001
Tretman × Godina	1	2.14	8.24	0.0043
Tretman × Stanište	1	0.35	1.37	0.2422
Tretman × Genotip(stanište)	92	0.35	1.37	0.0207
Godina × Stanište	1	1.12	4.33	0.0379
Error	432	0.26		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Sezona	2	22.64	109.54	<0.0001
Sezona × Tretman	2	2.39	11.60	<0.0001
Sezona × Blok	2	0.29	1.41	0.2451
Sezona × Godina	2	22.64	109.53	<0.0001
Sezona × Stanište	2	0.19	0.94	0.3892
Sezona × Genotip(stanište)	184	0.22	1.08	0.2433
Sezona × Tretman × Godina	2	2.39	11.61	<0.0001
Sezona × Tretman × Stanište	2	0.22	1.09	0.3380
Sezona × Tretman × Genotip(stanište)	184	0.19	0.93	0.7114
Sezona × Godina × Stanište	2	0.19	0.94	0.3892
Error	864	0.20		
Profile analiza				
Profile analiza	df	MS	F	P
Proleće-Leto	1	62.34	164.81	<0.0001
Leto-Jesen	1	0.42	1.15	0.2850
Proleće-Jesen	1	4.91	10.07	0.0016

Tabela 14. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja i *PROFILE* analize za gustinu stoma lista genotipova *I. variegata* u tri vegetacijske sezone tokom 2013. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti ($P < 0.05$).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	57.21	268.28	<0.0001
Blok	1	0.13	0.62	0.4316
Stanište	1	0.02	0.13	0.7230
Genotip(stanište)	92	0.60	2.85	<0.0001
Tretman × Stanište	1	0.02	0.12	0.7295
Tretman × Genotip(stanište)	85	0.28	1.32	0.0728
Error	135	0.21		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Sezona	2	14.34	85.66	<0.0001
Sezona × Tretman	2	2.38	14.26	<0.0001
Sezona × Blok	2	0.02	0.17	0.8443
Sezona × Stanište	2	0.08	0.51	0.6015
Sezona × Genotip(stanište)	184	0.19	1.16	0.1290
Sezona × Tretman × Stanište	2	0.41	2.45	0.0883
Sezona × Tretman × Genotip(stanište)	170	0.15	0.95	0.6363
Error	270	0.16		
Profile analiza				
	df	MS	F	P
Proleće-Leto	1	26.70	70.99	<0.0001
Leto-Jesen	1	4.89	17.29	<0.0001
Proleće-Jesen	1	54.46	157.65	<0.0001

Tabela 15. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja i *PROFILE* analize za gustinu stoma lista genotipova *I. variegata* u tri vegetacijske sezone tokom 2014. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti (P<0.05).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	30.41	101.23	<0.0001
Blok	1	9.21	30.67	<0.0001
Stanište	1	1.59	5.32	0.0228
Genotip(stanište)	92	0.72	2.42	<0.0001
Tretman × Stanište	1	0.08	0.27	0.6022
Tretman × Genotip(stanište)	84	0.27	0.92	0.6605
Error	126	0.30		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Sezona	2	8.43	35.02	<0.0001
Sezona × Tretman	2	5.38	22.38	<0.0001
Sezona × Blok	2	0.75	3.13	0.0456
Sezona × Stanište	2	0.08	0.36	0.6979
Sezona × Genotip(stanište)	184	0.23	0.97	0.5712
Sezona × Tretman × Stanište	2	0.04	0.19	0.8290
Sezona × Tretman × Genotip(stanište)	168	0.25	1.06	0.3302
Error	252	0.24		
Profile analiza				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Proleće-Leto	1	31.34	87.86	<0.0001
Leto-Jesen	1	2.14	4.54	0.0350
Proleće-Jesen	1	17.08	27.79	<0.0001

Tabela 16. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja i *PROFILE* analize za spec. površinu lista genotipova *I.variegata* u tri vegetacijske sezone tokom 2013. i 2014. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti (P<0.05).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	75976.569	418.71	<0.0001
Blok	1	245.738	1.35	0.2451
Godina	1	4474.721	24.66	<0.0001
Stanište	1	15.335	0.08	0.7714
Genotip(stanište)	92	288.083	1.59	0.0012
Tretman × Godina	1	39.045	0.22	0.6430
Tretman × Stanište	1	155.514	0.86	0.3551
Tretman × Genotip(stanište)	92	188.645	1.04	0.3909
Godina × Stanište	1	133.851	0.74	0.3909
Error	453	181.451		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Sezona	2	4198737.540	23241.5	<0.0001
Sezona × Tretman	2	72769.754	402.81	<0.0001
Sezona × Blok	2	235.763	1.31	0.2717
Sezona × Godina	2	4528.556	25.07	<0.0001
Sezona × Stanište	2	16.704	0.09	0.9117
Sezona × Genotip(stanište)	184	282.265	1.56	<0.0001
Sezona × Tretman × Godina	2	51.623	0.29	0.7515
Sezona × Tretman × Stanište	2	150.616	0.83	0.4348
Sezona × Tretman × Genotip(stanište)	184	187.423	1.04	0.3640
Sezona × Godina × Stanište	2	162.652	0.70	0.4963
Error	906	180.657		
Profile analiza				
Profile analiza	df	MS	F	P
Proleće-Leto	1	91.234	2098.83	<0.0001
Leto-Jesen	1	12562267.18	23190.7	<0.0001
Proleće-Jesen	1	12630066.83	23293.9	<0.0001

Tabela 17. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja i *PROFILE* analize za spec. površinu lista genotipova *I. variegata* u tri vegetacijske sezone tokom 2013. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti ($P < 0.05$).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	39949.932	212.40	<0.0001
Blok	1	7.357	0.04	0.8435
Stanište	1	162.155	0.86	0.3548
Genotip(stanište)	92	272.220	1.45	0.0253
Tretman × Stanište	1	6.569	0.03	0.8520
Tretman × Genotip(stanište)	86	179.099	0.95	0.5930
Error	134	188.087		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Sezona	2	1917883.475	10272.0	<0.0001
Sezona × Tretman	2	38579.134	206.63	<0.0001
Sezona × Blok	2	6.528	0.03	0.9656
Sezona × Stanište	2	160.787	0.086	0.4238
Sezona × Genotip(stanište)	184	269.020	1.44	0.0032
Sezona × Tretman × Stanište	2	5.340	0.03	0.9718
Sezona × Tretman × Genotip(stanište)	172	177.479	0.95	0.6390
Error	268	186.711		
Profile analiza				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Proleće-Leto	1	60.23945439	1149.4	<0.0001
Leto-Jesen	1	5735003.268	10248.9	<0.0001
Proleće-Jesen	1	5772237.341	10295.8	<0.0001

Tabela 18. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja i *PROFILE* analize za spec. površinu lista genotipova *I. variegata* u tri vegetacijske sezone tokom 2014. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti ($P < 0.05$).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	34380.854	184.04	<0.0001
Blok	1	73.191	0.39	0.5323
Stanište	1	45.856	0.25	0.6210
Genotip(stanište)	92	210.646	1.13	0.2567
Tretman × Stanište	1	115.844	0.62	0.4323
Tretman × Genotip(stanište)	85	145.185	0.78	0.8981
Error	146	186.807		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Sezona	2	2276657.723	12242.8	<0.0001
Sezona × Tretman	2	32614.786	175.39	<0.0001
Sezona × Blok	2	63.161	0.34	0.7123
Sezona × Stanište	2	41.922	0.23	0.7983
Sezona × Genotip(stanište)	184	207.983	1.12	0.1967
Sezona × Tretman × Stanište	2	113.161	0.61	0.5448
Sezona × Tretman × Genotip(stanište)	170	144.880	0.78	0.9636
Error	292	185.959		
Profile analiza				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Proleće-Leto	1	33.6049	993.05	<0.0001
Leto-Jesen	1	6814806.749	12216.8	<0.0001
Proleće-Jesen	1	6845106.281	12269.5	<0.0001

Tabela 19. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja i *PROFILE* analize za ukupnu konc. hlorofila genotipova *I.variegata* u tri vegetacijske sezone tokom 2013. i 2014. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti ($P < 0.05$).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	7.73	310.05	<0.0001
Blok	1	0.98	39.61	<0.0001
Godina	1	8.42	337.83	<0.0001
Stanište	1	0.02	0.82	0.3657
Genotip(stanište)	92	0.05	2.21	<0.0001
Tretman × Godina	1	0.03	1.59	0.2077
Tretman × Stanište	1	0.04	1.62	0.2031
Tretman × Genotip(stanište)	92	0.02	1.04	0.3790
Godina × Stanište	1	0.07	2.85	0.0919
Error	472	0.02		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Sezona	2	8.42	472.11	<0.0001
Sezona × Tretman	2	1.31	73.95	<0.0001
Sezona × Blok	2	0.43	24.12	<0.0001
Sezona × Godina	2	0.18	10.59	<0.0001
Sezona × Stanište	2	0.14	8.29	0.0003
Sezona × Genotip(stanište)	184	0.02	1.26	0.0182
Sezona × Tretman × Godina	2	0.10	6.15	0.0022
Sezona × Tretman × Stanište	2	0.04	2.33	0.0978
Sezona × Tretman × Genotip(stanište)	184	0.01	0.96	0.6430
Sezona × Godina × Stanište	2	0.005	0.31	0.7331
Error	944	0.01		
Profile analiza				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Proleće-Leto	1	21.29	605.99	<0.0001
Leto-Jesen	1	0.55	20.46	<0.0001
Proleće-Jesen	1	28.70	639.22	<0.0001

Tabela 20. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja i *PROFILE* analize za ukupnu konc. hlorofila lista genotipova *I. variegata* u tri vegetacijske sezone tokom 2013. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti ($P < 0.05$).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	3.30	132.37	<0.0001
Blok	1	1.01	40.48	<0.0001
Stanište	1	0.04	1.71	0.1928
Genotip(stanište)	91	0.04	1.64	0.0039
Tretman × Stanište	1	0.02	1.08	0.2999
Tretman × Genotip(stanište)	86	0.02	1.16	0.2179
Error	144	0.02		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Sezona	2	4.64	245.17	<0.0001
Sezona × Tretman	2	0.87	46.24	<0.0001
Sezona × Blok	2	0.22	11.69	<0.0001
Sezona × Stanište	2	0.10	5.74	0.0036
Sezona × Genotip(stanište)	182	0.02	1.09	0.2672
Sezona × Tretman × Stanište	2	0.02	1.14	0.3217
Sezona × Tretman × Genotip(stanište)	172	0.01	0.94	0.6751
Error	288	0.01		
Profile analiza				
	df	MS	F	P
Proleće-Leto	1	9.00	219.28	<0.0001
Leto-Jesen	1	1.39	50.92	<0.0001
Proleće-Jesen	1	17.49	386.23	<0.0001

Tabela 21. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja i *PROFILE* analize za ukupnu konc. hlorofila lista genotipova *I.variegata* u tri vegetacijske sezone tokom 2014. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti ($P < 0.05$).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	4.56	196.41	<0.0001
Blok	1	0.16	7.19	0.0082
Stanište	1	0.008	0.39	0.5353
Genotip(stanište)	92	0.03	1.62	0.0044
Tretman × Stanište	1	0.00004	0.00	0.9658
Tretman × Genotip(stanište)	88	0.02	1.09	0.3236
Error	153	0.02		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Sezona	2	4.07	265.76	<0.0001
Sezona × Tretman	2	0.49	32.34	<0.0001
Sezona × Blok	2	0.16	10.64	<0.0001
Sezona × Stanište	2	0.02	1.81	0.1646
Sezona × Genotip(stanište)	184	0.02	1.46	0.0018
Sezona × Tretman × Stanište	2	0.02	1.90	0.1518
Sezona × Tretman × Genotip(stanište)	176	0.01	1.15	0.1396
Error	306	0.01		
Profile analiza				
	df	MS	F	P
Proleće-Leto	1	12.45	419.86	<0.0001
Leto-Jesen	1	0.004	0.18	0.6737
Proleće-Jesen	1	11.99	315.79	<0.0001

Tabela 22. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja i *PROFILE* analize za odnos konc. hlorofila A i B lista genotipova *I.variegata* u tri vegetacijske sezone tokom 2013. i 2014. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti ($P < 0.05$).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	5.79	130.35	<0.0001
Blok	1	0.32	7.26	0.0073
Godina	1	6.32	142.34	<0.0001
Stanište	1	0.00068	0.02	0.9009
Genotip(stanište)	92	0.10	2.36	<0.0001
Tretman × Godina	1	0.04	0.97	0.3257
Tretman × Stanište	1	0.04	1.07	0.3017
Tretman × Genotip(stanište)	92	0.04	0.94	0.6266
Godina × Stanište	1	0.05	1.18	0.2779
Error	476	0.04		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Sezona	2	2.09	64.02	<0.0001
Sezona × Tretman	2	2.32	71.12	<0.0001
Sezona × Blok	2	0.03	1.00	0.3684
Sezona × Godina	2	2.73	83.69	<0.0001
Sezona × Stanište	2	0.11	3.49	0.0309
Sezona × Genotip(stanište)	184	0.04	1.37	0.0021
Sezona × Tretman × Godina	2	0.21	6.64	0.0014
Sezona × Tretman × Stanište	2	0.04	1.30	0.2719
Sezona × Tretman × Genotip(stanište)	184	0.03	1.02	0.4285
Sezona × Godina × Stanište	2	0.03	0.96	0.3826
Error	952	0.03		
Profile analiza				
	df	MS	F	P
Proleće-Leto	1	6.054	155.43	<0.0001
Leto-Jesen	1	0.008	0.11	0.7425
Proleće-Jesen	1	6.506	79.01	<0.0001

Tabela 23. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja i *PROFILE* analize za odnos konc. hlorofila A i B lista genotipova *I.variegata* u tri vegetacijske sezone tokom 2013. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti (P<0.05).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	1.97	39.64	<0.0001
Blok	1	0.09	1.91	0.1695
Stanište	1	0.02	0.52	0.4714
Genotip(stanište)	92	0.07	1.52	0.0122
Tretman × Stanište	1	0.13	2.71	0.1017
Tretman × Genotip(stanište)	84	0.04	0.89	0.7102
Error	145	0.04		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Sezona	2	4.34	116.44	<0.0001
Sezona × Tretman	2	0.48	13.07	<0.0001
Sezona × Blok	2	0.07	1.98	0.1398
Sezona × Stanište	2	0.13	3.55	0.0301
Sezona × Genotip(stanište)	184	0.03	1.03	0.4053
Sezona × Tretman × Stanište	2	0.007	0.21	0.8116
Sezona × Tretman × Genotip(stanište)	168	0.03	0.84	0.9002
Error	290	0.03		
Profile analiza				
	df	MS	F	P
Proleće-Leto	1	11.24	303.05	<0.0001
Leto-Jesen	1	0.22	2.61	0.1083
Proleće-Jesen	1	14.63	143.54	<0.0001

Tabela 24. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja i *PROFILE* analize za odnos konc. hlorofila A i B lista genotipova *I.variegata* u tri vegetacijske sezone tokom 2014. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti (P<0.05).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	3.5017	92.23	<0.0001
Blok	1	0.2770	7.30	0.0077
Stanište	1	0.0216	0.57	0.4512
Genotip(stanište)	92	0.0760	2.00	<0.0001
Tretman × Stanište	1	0.0343	0.90	0.3430
Tretman × Genotip(stanište)	89	0.0381	1.00	0.4848
Error	156	0.0379		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Sezona	2	0.0459	1.54	0.2165
Sezona × Tretman	2	1.9344	64.74	<0.0001
Sezona × Blok	2	0.0022	0.07	0.9281
Sezona × Stanište	2	0.0158	0.53	0.5887
Sezona × Genotip(stanište)	184	0.0368	1.23	0.0520
Sezona × Tretman × Stanište	2	0.0404	1.35	0.2599
Sezona × Tretman × Genotip(stanište)	178	0.0321	1.08	0.2834
Error	312	0.0298		
Profile analiza				
Profile analiza	df	MS	F	P
Proleće-Leto	1	0.00002671	0.01	0.9361
Leto-Jesen	1	0.13165357	1.98	0.1616
Proleće-Jesen	1	0.14378193	2.02	0.1574

Tabela 25. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja i *PROFILE* analize za konc. karotenoida lista genotipova *L.variegata* u tri vegetacijske sezone tokom 2013. i 2014. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti (P<0.05).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	0.65	104.14	<0.0001
Blok	1	0.13	21.47	<0.0001
Godina	1	2.11	334.16	<0.0001
Stanište	1	0.0004	0.06	0.7992
Genotip(stanište)	92	0.01	2.34	<0.0001
Tretman × Godina	1	0.001	0.30	0.5847
Tretman × Stanište	1	0.01	1.75	0.1866
Tretman × Genotip(stanište)	92	0.006	1.00	0.4830
Godina × Stanište	1	0.01	2.84	0.0927
Error	473	0.006		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Sezona	2	17.80	3824.53	<0.0001
Sezona × Tretman	2	0.05	11.82	<0.0001
Sezona × Blok	2	0.05	12.29	<0.0001
Sezona × Godina	2	0.01	2.44	0.0880
Sezona × Stanište	2	0.02	5.07	0.0065
Sezona × Genotip(stanište)	184	0.005	1.23	0.0316
Sezona × Tretman × Godina	2	0.02	5.78	0.0032
Sezona × Tretman × Stanište	2	0.01	2.53	0.0804
Sezona × Tretman × Genotip(stanište)	184	0.003	0.83	0.9426
Sezona × Godina × Stanište	2	0.0005	0.13	0.8795
Error	946	0.004		
Profile analiza				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Proleće-Leto	1	32.78	3681.94	<0.0001
Leto-Jesen	1	6.28	707.78	<0.0001
Proleće-Jesen	1	67.76	6673.72	<0.0001

Tabela 26. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja i *PROFILE* analize za konc. karotenoida lista genotipova *L.variegata* u tri vegetacijske sezone tokom 2013. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti ($P < 0.05$).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	0.28	42.63	<0.0001
Blok	1	0.17	26.40	<0.0001
Stanište	1	0.005	0.86	0.3554
Genotip(stanište)	91	0.01	1.80	0.0008
Tretman × Stanište	1	0.01	1.62	0.2052
Tretman × Genotip(stanište)	86	0.006	1.04	0.4110
Error	144	0.006		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Sezona	2	8.58	1775.91	<0.0001
Sezona × Tretman	2	0.06	13.27	<0.0001
Sezona × Blok	2	0.02	4.16	0.0165
Sezona × Stanište	2	0.01	3.14	0.0450
Sezona × Genotip(stanište)	182	0.005	1.04	0.3755
Sezona × Tretman × Stanište	2	0.004	1.03	0.3571
Sezona × Tretman × Genotip(stanište)	172	0.004	0.93	0.7003
Error	288	0.004		
Profile analiza				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Proleće-Leto	1	16.29	1681.75	<0.0001
Leto-Jesen	1	2.75	305.81	<0.0001
Proleće-Jesen	1	32.44	3150.73	<0.0001

Tabela 27. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja i *PROFILE* analize za za konc. karotenoida lista genotipova *I.variegata* u tri vegetacijske sezone tokom 2014. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti ($P < 0.05$).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	0.36	61.69	<0.0001
Blok	1	0.01	2.65	0.1054
Stanište	1	0.007	1.24	0.2665
Genotip(stanište)	92	0.008	1.49	0.0142
Tretman × Stanište	1	0.0001	0.02	0.8956
Tretman × Genotip(stanište)	88	0.006	1.04	0.4100
Error	154	0.005		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Sezona	2	9.55	2345.21	<0.0001
Sezona × Tretman	2	0.007	1.83	0.1622
Sezona × Blok	2	0.02	6.78	0.0013
Sezona × Stanište	2	0.006	1.66	0.1911
Sezona × Genotip(stanište)	184	0.006	1.49	0.0011
Sezona × Tretman × Stanište	2	0.07	1.94	0.1448
Sezona × Tretman × Genotip(stanište)	176	0.004	1.01	0.4677
Error	308	0.004		
Profile analiza				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Proleće-Leto	1	17.10	2112.39	<0.0001
Leto-Jesen	1	3.65	486.28	<0.0001
Proleće-Jesen	1	36.56	4138.62	<0.0001

Tabela 28. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja i *PROFILE* analize za odnos konc. hlorofila A i karotenoida lista genotipova *I.variegata* u tri vegetacijske sezone tokom 2013. i 2014. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti ($P < 0.05$).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	119.05	861.39	<0.0001
Blok	1	3.71	26.86	<0.0001
Godina	1	19.23	139.19	<0.0001
Stanište	1	0.01	0.12	0.7247
Genotip(stanište)	92	0.20	1.49	0.0047
Tretman × Godina	1	1.05	7.64	0.0059
Tretman × Stanište	1	0.32	2.36	0.1255
Tretman × Genotip(stanište)	92	0.14	1.02	0.4309
Godina × Stanište	1	0.00003	0.00	0.9876
Error	474	0.13		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Sezona	2	7.74	71.23	<0.0001
Sezona × Tretman	2	15.85	145.77	<0.0001
Sezona × Blok	2	0.24	2.21	0.1097
Sezona × Godina	2	16.06	147.73	<0.0001
Sezona × Stanište	2	0.52	4.8	0.0084
Sezona × Genotip(stanište)	184	0.10	1.01	0.4720
Sezona × Tretman × Godina	2	0.67	6.18	0.0021
Sezona × Tretman × Stanište	2	0.13	1.2	0.3026
Sezona × Tretman × Genotip(stanište)	184	0.11	1.08	0.2299
Sezona × Godina × Stanište	2	0.13	1.25	0.2879
Error	948	0.10		
Profile analiza				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Proleće-Leto	1	24.26	195.05	<0.0001
Leto-Jesen	1	0.04	0.17	0.6760
Proleće-Jesen	1	22.17	85.89	<0.0001

Tabela 29. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja i *PROFILE* analize za odnos konc. hlorofila A i karotenoida lista genotipova *I.variegata* u tri vegetacijske sezone tokom 2013. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti ($P < 0.05$).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	48.16	353.89	<0.0001
Blok	1	0.87	6.43	0.0123
Stanište	1	0.03	0.26	0.6132
Genotip(stanište)	92	0.13	0.99	0.5160
Tretman × Stanište	1	0.16	1.2	0.2761
Tretman × Genotip(stanište)	85	0.13	1.03	0.4386
Error	142	0.13		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Sezona	2	21.25	171.96	<0.0001
Sezona × Tretman	2	4.64	37.60	<0.0001
Sezona × Blok	2	0.27	2.19	0.1136
Sezona × Stanište	2	0.44	3.64	0.0276
Sezona × Genotip(stanište)	184	0.10	0.89	0.8117
Sezona × Tretman × Stanište	2	0.08	0.69	0.5006
Sezona × Tretman × Genotip(stanište)	170	0.10	0.81	0.9302
Error	284	0.12		
Profile analiza				
	df	MS	F	P
Proleće-Leto	1	40.20	310.81	<0.0001
Leto-Jesen	1	6.90	21.70	<0.0001
Proleće-Jesen	1	80.43	273.51	<0.0001

Tabela 30. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja i *PROFILE* analize za odnos konc. hlorofila A i karotenoida lista genotipova *I.variegata* u tri vegetacijske sezone tokom 2014. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti ($P < 0.05$).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	73.23	526.80	<0.0001
Blok	1	2.73	19.68	<0.0001
Stanište	1	0.0006	0.00	0.9447
Genotip(stanište)	92	0.21	1.56	0.0071
Tretman × Stanište	1	0.02	0.18	0.6704
Tretman × Genotip(stanište)	89	0.13	0.97	0.5587
Error	156	0.13		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Sezona	2	2.06	18.01	<0.0001
Sezona × Tretman	2	10.69	93.42	<0.0001
Sezona × Blok	2	0.43	3.78	0.0238
Sezona × Stanište	2	0.17	1.5	0.2242
Sezona × Genotip(stanište)	184	0.08	0.77	0.9725
Sezona × Tretman × Stanište	2	0.03	0.29	0.7501
Sezona × Tretman × Genotip(stanište)	178	0.10	0.93	0.7066
Error	312	0.11		
Profile analiza				
	df	MS	F	P
Proleće-Leto	1	0.11	0.83	0.3645
Leto-Jesen	1	6.94	24.69	<0.0001
Proleće-Jesen	1	5.31	19.50	<0.0001

Tabela 31. Veličina uzorka (N), srednja vrednost (\bar{X}), standardna greška srednje vrednosti (SE) za 9 osobina cvetanja i plodonošenja genotipova *I. variegata* poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa izloženih tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti posmatrano tokom sezone cvetanja u 2013. godini.

Osobina	Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti									
	Otvoreno stanište					Zasenčeno stanište				
	N	\bar{X}	Min	Max	SE	N	\bar{X}	Min	Max	SE
Početak cvetanja	62	10.1935	0	26	7.4522	78	10.7564	1	31	7.1663
Dužina trajanja cvetanja	62	8.0806	1	27	5.2364	78	11.0128	1	24	5.8454
Ukupan broj cvetova	63	3.4127	1	9	1.9397	78	5.4359	1	17	3.1275
Prosečno vreme cvetanja	93	13.6830	0	28	6.8773	151	16.1323	0	34.5	7.7433
Ukupan broj čaura	50	1.9400	1	5	0.9564	71	2.1972	1	7	1.3269
Odnos broja čaura i broja cvetova	50	0.5875	0.2	1	0.2571	71	0.4576	0.0769	1	0.2465
Broj semena po čauri	72	21.2245	5	43	8.8270	102	24.7915	2	68	12.8389
Masa semena po čauri	72	0.3226	0.0923	0.6994	0.1479	101	0.3794	0.0242	1.2824	0.2097
Prosečna masa semena	72	0.0158	0.0036	0.0342	0.0047	101	0.0156	0.0032	0.0263	0.0040

Tabela 32. Veličina uzorka (N), srednja vrednost (\bar{X}), standardna greška srednje vrednosti (SE) za 9 osobina cvetanja i plodonošenja genotipova *I. variegata* poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene posmatrano tokom sezone cvetanja u 2013. godini.

Osobina	Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti									
	Otvoreno stanište					Zasenčeno stanište				
	N	\bar{X}	Min	Max	SE	N	\bar{X}	Min	Max	SE
Početak cvetanja	45	8.7778	0	26	6.3170	65	10.5385	0	35	8.8106
Dužina trajanja cvetanja	45	10.8000	1	58	10.1233	66	10.9697	1	28	5.8886
Ukupan broj cvetova	45	3.9778	1	15	2.4633	67	5.7761	1	15	3.6090
Prosečno vreme cvetanja	63	14.8640	1	31	8.4802	121	14.9723	0	35.5	8.3932
Ukupan broj čaura	29	1.6552	1	5	0.9738	52	2.1538	1	6	1.2585
Odnos broja čaura i broja cvetova	29	0.4185	0.125	1	0.2022	52	0.4004	0.0833	1	0.2255
Broj semena po čauri	35	26.8143	3	52	12.9525	80	27.2479	1	66	13.1415
Masa semena po čauri	35	0.4391	0.0743	0.881	0.1949	80	0.4788	0.0084	1.1681	0.2293
Prosečna masa semena	35	0.0173	0.0081	0.0251	0.0040	80	0.0180	0.0065	0.0311	0.0044

Tabela 33. Veličina uzorka (N), srednja vrednost (\bar{X}), standardna greška srednje vrednosti (SE) za 9 osobina cvetanja i plodonošenja genotipova *I. variegata* poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa izloženih tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene posmatrano tokom sezone cvetanja u 2014. godini.

Osobina	Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti									
	Otvoreno stanište					Zasenčeno stanište				
	N	\bar{X}	Min	Max	SE	N	\bar{X}	Min	Max	SE
Početak cvetanja	39	10.7692	4	16	2.6995	42	11.3810	0	26	5.1795
Dužina trajanja cvetanja	39	7.2821	1	17	3.0860	42	8.6190	1	17	3.6489
Ukupan broj cvetova	39	5.1538	1	12	2.8241	42	5.3333	1	12	2.9522
Prosečno vreme cvetanja	72	14.5809	8	22	3.3557	79	15.9539	4.5714	27.5	5.2449
Ukupan broj čaura	30	1.6000	1	4	0.7701	27	1.3704	1	3	0.5649
Odnos broja čaura i broja cvetova	30	0.3208	0.1	0.6667	0.1378	27	0.2503	0.0833	0.4	0.0971
Broj semena po čauri	48	35.6076	11	64	13.4898	42	34.1746	9	74	14.2559
Masa semena po čauri	48	0.5796	0.1639	1.0524	0.2303	42	0.5389	0.129	1.0693	0.2199
Prosečna masa semena	48	0.0167	0.0099	0.0281	0.0042	42	0.0162	0.0083	0.0261	0.0040

Tabela 34. Veličina uzorka (N), srednja vrednost (\bar{X}), standardna greška srednje vrednosti (SE) za 9 osobina cvetanja i plodonošenja genotipova *I. variegata* poreklom sa otvorenog i zasenčenog staništa izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti posmatrano tokom sezone cvetanja u 2014. godini.

Osobina	Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti									
	Otvoreno stanište					Zasenčeno stanište				
	N	\bar{X}	Min	Max	SE	N	\bar{X}	Min	Max	SE
Početak cvetanja	30	16.1333	2	30	6.0784	31	19.8710	10	30	5.6317
Dužina trajanja cvetanja	30	6.5667	1	13	3.2343	31	6.0968	1	13	3.4579
Ukupan broj cvetova	30	4.0333	1	11	2.3265	31	3.6452	1	7	1.9416
Prosečno vreme cvetanja	39	19.4443	6	30	5.4332	52	21.8189	12.6667	33	5.0728
Ukupan broj čaura	10	1.6000	1	3	0.8433	11	1.3636	1	2	0.5045
Odnos broja čaura i broja cvetova	10	0.3018	0.1667	0.5	0.1041	11	0.2753	0.1429	0.6667	0.1488
Broj semena po čauri	12	35.7083	17	65	13.9942	16	35.7500	19	66	15.7501
Masa semena po čauri	12	0.5996	0.25675	1.2395	0.2534	16	0.6431	0.2206	1.3318	0.3081
Prosečna masa semena	12	0.0171	0.0073	0.0210	0.0041	16	0.0181	0.0100	0.0266	0.0042

Tabela 35. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja za osobinu početak cvetanja genotipova *I. variegata* u sezoni cvetanja tokom 2013. i 2014. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti ($P < 0.05$).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	0.44	0.76	0.4011
Blok	1	0.79	1.36	0.2667
Stanište	1	0.15	0.26	0.6163
Genotip(stanište)	49	0.91	1.56	0.2015
Tretman × Genotip(stanište)	14	0.75	1.29	0.3349
Error	12	0.58		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Godina	1	21.27	30.14	<0.0001
Godina × Tretman	1	7.62	10.80	0.0065
Godina × Blok	1	0.14	0.20	0.6619
Godina × Stanište	1	2.05	2.91	0.1138
Godina × Genotip(stanište)	49	0.85	1.21	0.3801
Godina × Tretman × Genotip(stanište)	14	0.74	1.06	0.4673
Error	12	0.70		

Tabela 36. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja za osobinu dužina trajanja cvetanja genotipova *I. variegata* u sezoni cvetanja tokom 2013. i 2014. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti ($P < 0.05$).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	0.41	0.99	0.3388
Blok	1	0.00001	0.00	0.9958
Stanište	1	0.44	1.07	0.3209
Genotip(stanište)	49	0.68	1.63	0.1784
Tretman × Genotip(stanište)	14	0.75	1.81	0.1553
Error	12	0.41		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Godina	1	15.19	41.08	<0.0001
Godina × Tretman	1	3.40	9.20	0.0104
Godina × Blok	1	0.0003	0.00	0.9760
Godina × Stanište	1	0.53	1.44	0.2538
Godina × Genotip(stanište)	49	0.65	1.78	0.1378
Godina × Tretman × Genotip(stanište)	14	0.72	1.95	0.1264
Error	12	0.36		

Tabela 37. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja za osobinu ukupan broj cvetova genotipova *I. variegata* u sezoni cvetanja tokom 2013. i 2014. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti ($P < 0.05$).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	0.04	0.23	0.6398
Blok	1	0.32	1.81	0.2032
Stanište	1	1.09	6.03	0.0302
Genotip(stanište)	49	0.37	2.07	0.0843
Tretman × Genotip(stanište)	14	0.45	2.49	0.0608
Error	12	0.18		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Godina	1	0.99	5.67	0.0347
Godina × Tretman	1	1.33	7.62	0.0172
Godina × Blok	1	0.17	0.99	0.3400
Godina × Stanište	1	1.42	8.12	0.0146
Godina × Genotip(stanište)	49	0.26	1.52	0.2175
Godina × Tretman × Genotip(stanište)	14	0.28	1.63	0.2012
Error	12	0.17		

Tabela 38. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja za osobinu prosečno vreme cvetanja genotipova *I. variegata* u sezoni cvetanja tokom 2013. i 2014. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti ($P < 0.05$).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	0.16	0.47	0.5071
Blok	1	0.08	2.49	0.1408
Stanište	1	0.02	0.83	0.3813
Genotip(stanište)	51	0.13	3.94	0.0064
Tretman × Genotip(stanište)	14	0.06	1.93	0.1302
Error	12	0.03		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Godina	1	1.00	21.78	0.0005
Godina × Tretman	1	0.77	16.82	0.0015
Godina × Blok	1	0.009	0.22	0.6503
Godina × Stanište	1	0.18	3.93	0.0707
Godina × Genotip(stanište)	51	0.08	1.87	0.1185
Godina × Tretman × Genotip(stanište)	14	0.08	1.87	0.1425
Error	12	0.04		

Tabela 39. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja za osobinu ukupan broj čaura genotipova *I. variegata* u sezoni cvetanja tokom 2013. i 2014. godine.

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	0.00005	0.00	0.9568
Blok	1	0.05	4.00	0.1835
Stanište	1	0.15	11.12	0.0794
Genotip(stanište)	27	0.17	12.86	0.0746
Tretman × Genotip(stanište)	2	0.07	5.38	0.1568
Error	2	0.01		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Godina	1	1.63	6.11	0.1320
Godina × Tretman	1	0.02	0.10	0.7810
Godina × Blok	1	0.75	2.82	0.2352
Godina × Stanište	1	0.16	0.62	0.5130
Godina × Genotip(stanište)	27	0.31	1.18	0.5590
Godina × Tretman × Genotip(stanište)	2	0.91	3.44	0.2254
Error	2	0.26		

Tabela 40. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja za osobinu odnos broja čaura i broja cvetova genotipova *I. variegata* u sezoni cvetanja tokom 2013. i 2014. godine.

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	0.005	2.77	0.2382
Blok	1	0.0003	0.15	0.7329
Stanište	1	0.017	8.74	0.0979
Genotip(stanište)	27	0.003	1.61	0.4545
Tretman × Genotip(stanište)	2	0.001	0.88	0.5308
Error	2	0.002		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Godina	1	0.014	2.13	0.2816
Godina × Tretman	1	0.011	1.62	0.3311
Godina × Blok	1	0.006	1.02	0.4185
Godina × Stanište	1	0.002	0.44	0.5766
Godina × Genotip(stanište)	27	0.003	0.56	0.8111
Godina × Tretman × Genotip(stanište)	2	0.006	0.97	0.5072
Error	2	0.006		

Tabela 41. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja za osobinu broj semena po čauri genotipova *I. variegata* u sezoni cvetanja tokom 2013. i 2014. godine.

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	0.21	0.56	0.5325
Blok	1	1.65	4.34	0.1726
Stanište	1	6.39	16.75	0.0548
Genotip(stanište)	28	1.73	4.54	0.1962
Tretman × Genotip(stanište)	2	1.80	4.72	0.1748
Error	2	0.38		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Godina	1	1.41	0.87	0.4502
Godina × Tretman	1	2.80	1.72	0.3199
Godina × Blok	1	0.66	0.41	0.5890
Godina × Stanište	1	2.21	1.35	0.3645
Godina × Genotip(stanište)	28	1.27	0.78	0.7067
Godina × Tretman × Genotip(stanište)	2	0.45	0.28	0.7831
Error	2	1.63		

Tabela 42. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja analize za osobinu masa semena po čauri genotipova *I. variegata* u sezoni cvetanja tokom 2013. i 2014. godine. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne vrednosti ($P < 0.05$).

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	0.15	4.96	0.1557
Blok	1	0.05	1.75	0.3164
Stanište	1	0.97	32.01	0.0298
Genotip(stanište)	28	0.22	7.49	0.1244
Tretman × Genotip(stanište)	2	0.24	8.13	0.1095
Error	2	0.03		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Godina	1	0.14	0.36	0.6092
Godina × Tretman	1	0.73	1.82	0.3099
Godina × Blok	1	0.42	1.04	0.4159
Godina × Stanište	1	0.60	1.48	0.3479
Godina × Genotip(stanište)	28	0.19	0.49	0.8506
Godina × Tretman × Genotip(stanište)	2	0.04	0.11	0.8974
Error	2	0.40		

Tabela 43. Rezultati analize varijanse ponovljenih merenja za osobinu prosečna masa semena genotipova *I. variegata* u sezoni cvetanja tokom 2013. i 2014. godine.

Između eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Tretman	1	0.00000543	0.19	0.7074
Blok	1	0.00004014	1.38	0.3606
Stanište	1	0.00000140	0.05	0.8466
Genotip(stanište)	28	0.00070546	0.87	0.6694
Tretman × Genotip(stanište)	2	0.00003344	0.58	0.6344
Error	2	0.00005804		
Unutar eksperimentalnih jedinica				
Izvor varijabilnosti	df	MS	F	P
Godina	1	0.00001193	1.05	0.4124
Godina × Tretman	1	0.00001732	1.53	0.3414
Godina × Blok	1	0.00002744	2.43	0.2596
Godina × Stanište	1	0.00000013	0.01	0.9255
Godina × Genotip(stanište)	28	0.00000817	0.72	0.7327
Godina × Tretman × Genotip(stanište)	2	0.00000320	0.28	0.7794
Error	2	0.00001131		

Tabela 44. Fenotipske korelacije između morfoloških i ekofizioloških osobina biljaka *I. variegata* izloženih tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti tokom prve vegetacijske sezone (Proleće) u 2013. godini. Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za genotipove poreklom sa zasenčenog staništa, a ispod dijagonale za genotipove poreklom sa otvorenog staništa. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

	GS	SPL	Chl	ChlA/B	Car	ChlA/Car
GS		-0.21497	0.21670	0.04191	0.21342	-0.02658
SPL	-0.16385		0.14516	-0.20578	0.11493	0.04850
Chl	0.00506	0.27938		0.53044	0.97704	0.49416
ChlA/B	0.03196	-0.20796	0.54681		0.57041	0.45881
Car	0.03150	0.28103	0.97949	0.54507		0.33297
ChlA/Car	-0.16133	-0.12207	0.16626	0.31192	0.00184	

Tabela 45. Fenotipske korelacije između morfoloških i ekofizioloških osobina biljaka *I. variegata* izloženih tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti tokom druge vegetacijske sezone (Leto) u 2013. godini. Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za genotipove poreklom sa zasenčenog staništa, a ispod dijagonale za genotipove poreklom sa otvorenog staništa. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

	GS	SPL	Chl	ChlA/B	Car	ChlA/Car
GS		-0.07580	0.40622	0.12172	0.38199	0.13441
SPL	-0.15819		0.10582	-0.20437	0.02510	0.12412
Chl	0.22513	0.16768		0.50885	0.96461	0.39829
ChlA/B	0.18821	-0.29456	0.39827		0.56838	0.46134
Car	0.27258	0.09044	0.95150	0.54266		0.20547
ChlA/Car	-0.00939	0.06510	0.42629	0.21659	0.19930	

Tabela 46. Fenotipske korelacije između morfoloških i ekofizioloških osobina biljaka *I. variegata* izloženih tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti tokom treće vegetacijske sezone (Jesen) u 2013. godini. Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za genotipove poreklom sa zasenčenog staništa, a ispod dijagonale za genotipove poreklom sa otvorenog staništa. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

	GS	SPL	Chl	ChlA/B	Car	ChlA/Car
GS		0.14575	0.24191	0.07772	0.19310	0.19379
SPL	0.33198		0.47212	0.16274	0.41298	0.24443
Chl	0.24539	0.39993		0.71848	0.96031	0.55980
ChlA/B	0.02074	-0.00408	0.74050		0.72983	0.59139
Car	0.25374	0.35596	0.96013	0.70237		0.34931
ChlA/Car	0.03818	0.16802	0.61426	0.71656	0.40626	

Tabela 47. Fenotipske korelacije između morfoloških i ekofizioloških osobina biljaka *I. variegata* izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti tokom prve vegetacijske sezone (Proleće) u 2013. godini. Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za genotipove poreklom sa zasenčenog staništa, a ispod dijagonale za genotipove poreklom sa otvorenog staništa. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

	GS	SPL	Chl	ChlA/B	Car	ChlA/Car
GS		-0.42841	-0.17367	0.04518	-0.14094	-0.13608
SPL	-0.20836		0.26334	-0.23021	0.21934	0.11441
Chl	0.36450	0.05569		0.34685	0.97751	0.44398
ChlA/B	0.40804	-0.17578	0.50565		0.40876	0.33407
Car	0.37566	0.02545	0.98198	0.54510		0.28149
ChlA/Car	0.22895	0.06185	0.52774	0.43487	0.38517	

Tabela 48. Fenotipske korelacije između morfoloških i ekofizioloških osobina biljaka *I. variegata* izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti tokom druge vegetacijske sezone (Leto) u 2013. godini. Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za genotipove poreklom sa zasenčenog staništa, a ispod dijagonale za genotipove poreklom sa otvorenog staništa. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

	GS	SPL	Chl	ChlA/B	Car	ChlA/Car
GS		-0.35224	0.11334	0.16294	0.21467	-0.00002
SPL	-0.32096		0.15397	-0.18222	0.02379	-0.06052
Chl	0.04005	0.36011		0.66692	0.98067	0.43614
ChlA/B	0.11184	-0.26894	0.43328		0.68819	0.61998
Car	0.06833	0.29648	0.97038	0.51960		0.40434
ChlA/Car	-0.02446	0.06499	0.36216	0.26147	0.17044	

Tabela 49. Fenotipske korelacije između morfoloških i ekofizioloških osobina biljaka *I. variegata* izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti tokom treće vegetacijske sezone (Jesen) u 2013. godini. Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za genotipove poreklom sa zasenčenog staništa, a ispod dijagonale za genotipove poreklom sa otvorenog staništa. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

	GS	SPL	Chl	ChlA/B	Car	ChlA/Car
GS		-0.07181	0.15811	0.15520	0.22581	0.08659
SPL	-0.16362		0.43974	0.04968	0.27709	0.37795
Chl	0.18124	0.41675		0.56181	0.94836	0.55751
ChlA/B	0.16789	0.23316	0.73616		0.61171	0.56729
Car	0.23159	0.31004	0.96403	0.70211		0.42822
ChlA/Car	0.18561	0.36792	0.64774	0.67350	0.50821	

Tabela 50. Fenotipske korelacije između morfoloških i ekofizioloških osobina biljaka *I. variegata* izloženih tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti tokom prve vegetacijske sezone (Proleće) u 2014. godini. Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za genotipove poreklom sa zasenčenog staništa, a ispod dijagonale za genotipove poreklom sa otvorenog staništa. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

	GS	SPL	Chl	ChlA/B	Car	ChlA/Car
GS		0.10798	0.13038	0.08419	0.08491	0.15191
SPL	0.07898		0.15131	-0.19543	0.11574	0.03129
Chl	-0.22061	0.08529		0.57807	0.93581	0.66956
ChlA/B	-0.08344	-0.13970	0.41599		0.58107	0.63579
Car	-0.19661	0.03612	0.95329	0.49069		0.40879
ChlA/Car	-0.17641	0.08214	0.62585	0.54753	0.43055	

Tabela 51. Fenotipske korelacije između morfoloških i ekofizioloških osobina biljaka *I. variegata* izloženih tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti tokom druge vegetacijske sezone (Leto) u 2014. godini. Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za genotipove poreklom sa zasenčenog staništa, a ispod dijagonale za genotipove poreklom sa otvorenog staništa. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

	GS	SPL	Chl	ChlA/B	Car	ChlA/Car
GS		-0.19068	-0.01373	-0.02446	0.01301	-0.06678
SPL	-0.03496		-0.06902	-0.29958	-0.12287	-0.01850
Chl	0.06305	0.00549		0.73058	0.95741	0.52744
ChlA/B	-0.00349	-0.21727	0.65230		0.72527	0.56318
Car	0.07131	-0.05270	0.96102	0.68189		0.28791
ChlA/Car	-0.00552	0.05958	0.59062	0.57949	0.38656	

Tabela 52. Fenotipske korelacije između morfoloških i ekofizioloških osobina biljaka *I. variegata* izloženih tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti tokom treće vegetacijske sezone (Jesen) u 2014. godini. Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za genotipove poreklom sa zasenčenog staništa, a ispod dijagonale za genotipove poreklom sa otvorenog staništa. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

	GS	SPL	Chl	ChlA/B	Car	ChlA/Car
GS		-0.08863	0.13043	0.19870	0.17187	0.09045
SPL	-0.05025		0.16916	-0.00669	0.02022	0.56197
Chl	-0.06244	0.19246		0.52726	0.94659	0.57581
ChlA/B	-0.01680	0.08186	0.58815		0.64457	0.38152
Car	-0.07420	0.18958	0.94248	0.74043		0.35982
ChlA/Car	0.05369	0.12302	0.55356	0.29275	0.42556	

Tabela 53. Fenotipske korelacije između morfoloških i ekofizioloških osobina biljaka *I. variegata* izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti tokom prve vegetacijske sezone (Proleće) u 2014. godini. Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za genotipove poreklom sa zasenčenog staništa, a ispod dijagonale za genotipove poreklom sa otvorenog staništa. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

	GS	SPL	Chl	ChlA/B	Car	ChlA/Car
GS		-0.27424	-0.02971	0.08682	0.02143	-0.10213
SPL	-0.31945		0.17392	-0.30418	0.15645	0.01881
Chl	-0.02130	0.23603		0.27471	0.96257	0.73572
ChlA/B	-0.06535	-0.27405	0.48779		0.34023	0.43941
Car	-0.01814	0.17653	0.96485	0.48710		0.57080
ChlA/Car	-0.05100	0.14080	0.63402	0.59952	0.43837	

Tabela 54. Fenotipske korelacije između morfoloških i ekofizioloških osobina biljaka *I. variegata* izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti tokom druge vegetacijske sezone (Leto) u 2014. godini. Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za genotipove poreklom sa zasenčenog staništa, a ispod dijagonale za genotipove poreklom sa otvorenog staništa. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

	GS	SPL	Chl	ChlA/B	Car	ChlA/Car
GS		-0.11900	-0.01140	0.08681	-0.03402	0.16867
SPL	-0.33828		0.14643	-0.07959	0.09223	0.18502
Chl	0.21301	0.19088		0.65089	0.97843	0.48116
ChlA/B	0.11963	-0.22663	0.52113		0.66818	0.59006
Car	0.18554	0.12532	0.97678	0.60200		0.33215
ChlA/Car	0.21201	0.19774	0.70615	0.47745	0.58009	

Tabela 55. Fenotipske korelacije između morfoloških i ekofizioloških osobina biljaka *I. variegata* izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti tokom treće vegetacionog sezone (Jesen) u 2014. godini. Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za genotipove poreklom sa zasenčenog staništa, a ispod dijagonale za genotipove poreklom sa otvorenog staništa. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

	GS	SPL	Chl	ChlA/B	Car	ChlA/Car
GS		0.08643	0.12916	0.03744	0.19196	-0.08784
SPL	0.13443		0.30696	0.05936	0.29783	0.13047
Chl	0.30208	0.24151		0.66552	0.97028	0.56791
ChlA/B	0.34768	-0.20882	0.56712		0.62121	0.73457
Car	0.28637	0.10446	0.95435	0.59241		0.38267
ChlA/Car	0.25279	0.29728	0.55263	0.52629	0.32547	

Tabela 56. Poređenje korelacionih matrica morfoloških i ekofizioloških osobina biljaka *I.variegata* gajenih na dva svetlosna tretmana (visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti i nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti) tokom dve godine.

	2013.		2014.	
	Mantelov t-test	P	Mantelov t-test	P
Proleće				
Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti	2.401	0.9918	2.820	0.9976
Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti	2.038	0.9792	2.474	0.9933
Leto				
Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti	2.640	0.9959	2.788	0.9973
Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti	2.370	0.9911	2.399	0.9918
Jesen				
Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti	2.824	0.9976	2.328	0.9901
Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti	2.448	0.9928	2.225	0.9870

Tabela 57. Poređenje korelacionih matrica morfoloških i ekofizioloških osobina biljaka *I. variegata* koje su poreklom sa dva staništa (otvorenog i zasenčenog) tokom dve godine.

	2013.		2014.	
	Mantelov t-test	P	Mantelov t-test	P
Proleće				
Otvoreno stanište	1.989	0.9767	2.617	0.9956
Zasenčeno stanište	2.371	0.9911	2.509	0.9939
Leto				
Otvoreno stanište	2.413	0.9921	2.405	0.9919
Zasenčeno stanište	2.407	0.9920	2.756	0.9971
Jesen				
Otvoreno stanište	2.142	0.9839	2.142	0.9839
Zasenčeno stanište	2.510	0.9940	2.273	0.9885

Tabela 58. Poređenje korelacionih matrica morfoloških i ekofizioloških osobina biljaka *I. variegata* gajenih tokom dve godine (2013. i 2014).

	Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti		Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti	
	Mantelov t-test	P	Mantelov t-test	P
Proleće				
Otvoreno stanište	2.308	0.9895	2.045	0.9796
Zasenčeno stanište	2.545	0.9945	2.495	0.9937
Leto				
Otvoreno stanište	2.555	0.9947	2.299	0.9892
Zasenčeno stanište	2.483	0.9935	2.539	0.9944
Jesen				
Otvoreno stanište	2.540	0.9945	2.155	0.9844
Zasenčeno stanište	2.185	0.9856	2.533	0.9943

Tabela 59. Koeficijenti heritabilnosti morfoloških i ekofizioloških osobina biljaka *I. variegata* tokom sve tri vegetacijske sezone u 2013. godini gajenih na visokom i niskom intenzitetu svetlosti i odnosu crvene i tamnocrvene svetlosti svetlosti. Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

	Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti					
	GS	SPL	Chl	ChlA/B	Car	ChlA/Car
Proleće	0.29	0.00	0.05	0.09	0.03	0.00
Leto	0.29	0.23	0.22	0.18	0.21	0.23
Jesen	0.16	0.06	0.03	0.02	0.02	0.00
	Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti					
	GS	SPL	Chl	ChlA/B	Car	ChlA/Car
Proleće	0.23	0.05	0.14	0.19	0.12	0.11
Leto	0.11	0.19	0.09	0.29	0.10	0.11
Jesen	0.29	0.10	0.08	0.00	0.15	0.00

Tabela 60. Koeficijenti heritabilnosti morfoloških i ekofizioloških osobina biljaka *I. variegata* tokom sve tri vegetacijske sezone u 2014. godini gajenih na visokom i niskom intenzitetu svetlosti i odnosu crvene i tamnocrvene svetlosti svetlosti. Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 1.

	Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti					
	GS	SPL	Chl	ChlA/B	Car	ChlA/Car
Proleće	0.14	0.04	0.08	0.13	0.07	0.16
Leto	0.24	0.00	0.00	0.14	0.00	0.08
Jesen	0.12	0.02	0.11	0.14	0.12	0.08
	Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti					
	GS	SPL	Chl	ChlA/B	Car	ChlA/Car
Proleće	0.27	0.22	0.26	0.11	0.21	0.10
Leto	0.09	0.11	0.06	0.14	0.09	0.15
Jesen	0.00	0.13	0.04	0.08	0.11	0.00

Tabela 61. Fenotipske korelacije između osobina cvetanja i osobina plodonošenja biljaka *I. variegata* izloženih tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti posmatrano tokom sezone cvetanja u 2013. godini. Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za genotipove poreklom sa zasenčenog staništa, a ispod dijagonale za genotipove poreklom sa otvorenog staništa. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 31.

	PC	DC	BC	PVC	BČ	BČ/BC	BS	MS	PMS
PC		-0.38284	-0.15566	0.75526	-0.15714	0.22327	-0.06447	-0.01843	-0.05197
DC	-0.30228		0.42832	0.07095	0.13317	-0.36204	0.00392	0.00312	-0.02874
BC	-0.48213	0.74407		-0.04787	0.44095	-0.45786	0.12315	0.08485	0.03025
PVC	0.84745	-0.04081	-0.21458		-0.19284	0.01349	-0.01845	-0.00795	0.01712
BČ	-0.19944	0.57727	0.67007	-0.05148		0.45082	0.01759	-0.03657	0.03492
BČ/BC	0.27939	-0.26555	-0.48727	0.05274	0.22362		-0.19310	-0.21246	0.00715
BS	-0.16596	0.18917	0.27172	-0.01646	0.00474	-0.32287		0.87815	0.25037
MS	-0.07994	0.09939	0.19976	-0.08738	0.12038	-0.14063	0.72783		-0.18844
PMS	-0.13836	0.22826	0.18954	0.13325	-0.04554	-0.28985	0.33569	-0.31738	

Tabela 62. Fenotipske korelacije između osobina cvetanja i osobina plodonošenja biljaka *I. variegata* izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti posmatrano tokom sezone cvetanja u 2013. godini. Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za genotipove poreklom sa zasenčenog staništa, a ispod dijagonale za genotipove poreklom sa otvorenog staništa. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 31.

	PC	DC	BC	PVC	BČ	BČ/BC	BS	MS	PMS
PC		-0.42173	-0.43904	0.87254	-0.14717	0.37272	-0.14063	0.03017	-0.24405
DC	-0.18751		0.58614	-0.15022	0.37392	-0.25636	0.05847	0.03739	0.08947
BC	-0.23973	0.87912		-0.25094	0.60305	-0.43374	0.01124	0.10325	-0.12903
PVC	0.67359	0.23063	0.11298		0.01971	0.23493	-0.09832	0.05078	-0.16902
BČ	-0.21648	0.77624	0.73138	0.00752		0.30757	-0.26625	-0.19701	-0.08779
BČ/BC	-0.07795	-0.24495	-0.33085	-0.24725	0.34319		-0.37417	-0.35925	-0.06405
BS	0.06036	0.26238	0.21699	0.11435	0.03374	-0.39325		0.85009	0.25322
MS	0.23208	0.14976	0.11482	0.12958	-0.12661	-0.48322	0.86443		-0.21432
PMS	-0.40679	0.09956	0.11316	-0.08768	0.26798	0.33317	-0.01901	-0.47175	

Tabela 63. Fenotipske korelacije između osobina cvetanja i osobina plodonošenja biljaka *I. variegata* izloženih tretmanu sa visokim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti posmatrano tokom sezone cvetanja u 2014. godini. Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za genotipove poreklom sa zasenčenog staništa, a ispod dijagonale za genotipove poreklom sa otvorenog staništa. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 31.

	PC	DC	BC	PVC	BČ	BČ/BC	BS	MS	PMS
PC		-0.23834	-0.10837	0.85266	-0.14506	-0.10739	-0.23174	-0.30456	0.31221
DC	-0.35805		0.60048	0.14474	0.25879	-0.42977	0.10187	0.18702	-0.26842
BC	-0.24641	0.68928		0.08672	0.41504	-0.68116	-0.11078	-0.02088	-0.22429
PVC	0.69417	0.25386	0.19094		-0.06762	-0.21655	-0.15651	-0.20063	0.20961
BČ	-0.12522	0.22021	0.57119	-0.04415		0.31947	-0.40187	-0.18902	-0.42062
BČ/BC	0.17086	-0.57772	-0.65138	-0.25349	0.14252		-0.21404	-0.15371	-0.12962
BS	0.24956	0.05216	0.11161	0.21261	-0.22811	-0.40519		0.83637	0.21932
MS	0.13699	0.09787	0.11597	0.17502	-0.16672	-0.33755	0.85036		-0.28955
PMS	0.27961	-0.06183	0.01788	0.14955	-0.15074	-0.22466	0.22203	-0.27421	

Tabela 64. Fenotipske korelacije između osobina cvetanja i osobina plodonošenja biljaka *I. variegata* izloženih tretmanu sa niskim intenzitetom i odnosom crvene i tamnocrvene svetlosti posmatrano tokom sezone cvetanja u 2014. godini. Iznad dijagonale prikazane su vrednosti za genotipove poreklom sa zasenčenog staništa, a ispod dijagonale za genotipove poreklom sa otvorenog staništa. Podebljanim brojevima označene su statistički značajne korelacije ($P < 0.05$). Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 31.

	PC	DC	BC	PVC	BČ	BČ/BC	BS	MS	PMS
PC		-0.55058	-0.40096	0.94774	-0.35212	-0.02071	-0.14764	-0.31123	0.39479
DC	-0.46914		0.90245	-0.29744	0.25621	-0.37641	-0.09596	-0.17194	-0.10329
BC	-0.29321	0.58031		-0.15368	0.20645	-0.56444	-0.17629	-0.30531	0.09082
PVC	0.94828	-0.23016	-0.12418		-0.32773	-0.11758	-0.22039	-0.41484	0.39004
BČ	-0.28311	0.08373	0.79516	-0.14944		0.64425	-0.27596	-0.25421	-0.03866
BČ/BC	-0.25838	-0.64169	-0.33383	-0.48453	0.24826		-0.06069	0.04575	-0.13464
BS	0.01366	0.45011	-0.39224	0.06245	-0.60724	-0.44764		0.90798	0.34578
MS	-0.02457	0.50396	-0.36396	0.13192	-0.53914	-0.42504	0.79708		-0.04055
PMS	0.10708	-0.04676	-0.08754	-0.02302	-0.19999	-0.12937	0.38503	-0.22995	

Tabela 65. Poređenje korelacionih matrica osobina cvetanja i osobina plodonošenja biljaka *I. variegata* gajenih na dva svetlosna tretmana (visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti i nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti) tokom dve godine.

	2013.		2014.	
	Mantelov t-test	P	Mantelov t-test	P
Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti	5.023	1.0000	5.170	1.0000
Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti	4.817	1.0000	4.057	1.0000

Tabela 66. Poređenje korelacionih matrica osobina cvetanja i osobina plodonošenja biljaka *I. variegata* koje su poreklom sa dva staništa (otvorenog i zasenčenog) tokom dve godine.

	2013.		2014.	
	Mantelov t-test	P	Mantelov t-test	P
Otvoreno stanište	4.746	1.0000	4.944	1.0000
Zasenčeno stanište	5.026	1.0000	4.700	1.0000

Tabela 67. Poređenje korelacionih matrica osobina cvetanja i osobina plodonošenja biljaka *I. variegata* gajenih tokom dve godine (2013. i 2014).

	Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti		Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti	
	Mantelov t-test	P	Mantelov t-test	P
Otvoreno stanište	4.808	1.0000	4.289	1.0000
Zasenčeno stanište	4.737	1.0000	3.989	1.0000

Tabela 68. Koeficijenti heritabilnosti osobina cvetanja i plodonošenja biljaka *I. variegata* u 2013. godini gajenih na visokom i niskom intenzitetu svetlosti i odnosu crvene i tamnocrvene svetlosti svetlosti. Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 31.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti								
PC	DC	BC	PVC	BČ	BČ/BC	BS	MS	PMS
0.60	0.47	0.30	0.43	0.51	0.34	0.06	0.00	0.39
Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti								
PC	DC	BC	PVC	BČ	BČ/BC	BS	MS	PMS
0.73	0.80	0.49	0.44	0.57	0.72	0.00	0.00	0.08

Tabela 69. Koeficijenti heritabilnosti osobina cvetanja i plodonošenja biljaka *I. variegata* u 2014. godini gajenih na visokom i niskom intenzitetu svetlosti i odnosu crvene i tamnocrvene svetlosti svetlosti. Puni nazivi osobina prikazani su u Tabeli 31.

Visok intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti								
PC	DC	BC	PVC	BČ	BČ/BC	BS	MS	PMS
0.72	0.56	0.83	0.61	0.78	0.66	0.50	0.44	0.28
Nizak intenzitet i odnos crvene i tamnocrvene svetlosti								
PC	DC	BC	PVC	BČ	BČ/BC	BS	MS	PMS
0.50	0.42	0.71	0.47	0.83	0.99	0.00	0.01	0.51

Biografija autora

Uroš Živković rođen je 17. decembra 1980. godine u Beogradu, Srbija, gde je završio osnovnu i srednju školu. Maturirao je 1999. godine u X beogradskoj gimnaziji i iste godine upisuje Biološki fakultet Univerziteta u Beogradu, studijska grupa Ekologija i zaštita životne sredine. Studije je završio 2008. godine, sa prosečnom ocenom 8,4. Doktorske studije na Biološkom fakultetu Univerziteta u Beogradu, u okviru studijskog programa Biologija, modul Evolucionarna biologija, upisao je školske 2009/2010. godine.

Od 01.01.2011. godine je zaposlen kao istraživač pripravnik u okviru odeljenja za Evolucionu biologiju, Instituta za biološka istraživanja "Siniša Stanković". U zvanje istraživač saradnik izabran je jula 2012. godine. Svoj naučno-istraživački rad dipl. biolog Uroš Živković ostvaruje kroz nacionalni projekat 173025, finansiran od strane Ministarstva za nauku i tehnološki razvoj Republike Srbije.

Uroš Živković je član Evropskog društva za evolucionu biologiju, Društva za fiziologiju biljaka Srbije, Društva genetičara Srbije i Srpskog biološkog društva.

Изјава о ауторству

Име и презиме аутора _____ Урош Живковић _____

Број индекса _____ Е3601/2009 _____

Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

Фенотипска пластичност екофизиолошких, морфолошких и фенолошких особина *Iris variegata* L. (Iridaceae) и диференцијација генотипова пореклом из станишта са различитим светлосним карактеристикама

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

Потпис аутора

У Београду, _____

Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора _____ Урош Живковић _____

Број индекса _____ Е3601/2009 _____

Студијски програм _____ Биологија _____

Наслов рада Фенотипска пластичност екофизиолошких, морфолошких и фенолошких особина *Iris variegata* L. (Iridaceae) и диференцијација генотипова пореклом из станишта са различитим светлосним карактеристикама

Ментор _____ Др Стеван Аврамов _____

Изјављујем да је штампана верзија мог докторског рада истоветна електронској верзији коју сам предао/ла ради похрањена у **Дигиталном репозиторијуму Универзитета у Београду**.

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

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

Потпис аутора

У Београду, _____

Изјава о коришћењу

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

Фенотипска пластичност екофизиолошких, морфолошких и фенолошких особина *Iris variegata* L. (Iridaceae) и диференцијација генотипова пореклом из станишта са различитим светлосним карактеристикама

која је моје ауторско дело.

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

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

1. Ауторство (CC BY)

2. Ауторство – некомерцијално (CC BY-NC)

3. Ауторство – некомерцијално – без прерада (CC BY-NC-ND)

4. Ауторство – некомерцијално – делити под истим условима (CC BY-NC-SA)

5. Ауторство – без прерада (CC BY-ND)

6. Ауторство – делити под истим условима (CC BY-SA)

(Молимо да заокружите само једну од шест понуђених лиценци.

Кратак опис лиценци је саставни део ове изјаве).

Потпис аутора

У Београду, _____

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

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

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

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

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

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