

PA 18464

ANTONETA S. STOKIĆ  
DOKTOR NAUKA  
N. Br. N

Univerzitet u Beogradu

Biološki fakultet

Tatjana T. Savić

Adaptivan ili stabilan odgovor *Amy* – genotipova *Drosophila subobscura* u uslovima diskretnih i naglih promena sredine

Doktorska disertacija

Beograd, 2004.

УНИВЕРЗИТЕТСКА БИБЛИОТЕКА  
"СВЕТОЗАР МАРКОВИЋ" БЕОГРАД  
и. Бр. 131813

18467

Универзитет у Београду  
Биолошки факултет

Tajana T. Savić



Abstrak ili sažetak od ... - genotipova i rasprostranjenosti  
zobozrca u uslovnim diskriminiranim i nekim drugim sredinama

Doktorska disertacija

Beograd, 2004

---

*MENTOR:* *dr Marko Andjelković*  
Redovni profesor Biološkog fakulteta,  
Naučni savetnik i dopisni član SANU  
Biološki fakultet  
Beograd

*KOMISIJA:* *dr Marko Andjelković*  
Redovni profesor Biološkog fakulteta,  
Naučni savetnik i dopisni član SANU  
Biološki fakultet  
Beograd

*dr Mile Ivanović*  
Naučni savetnik i redovni profesor Biološkog fakulteta  
Naučni institut za ratarstvo i povrtarstvo  
Novi Sad

*akademik Dragoslav Marinković*  
Beograd

*dr Marina Stamenković-Radak*  
Docent Biološkog fakulteta  
Beograd

Datum odbrane: 2004. godina

DOKTORAT NAUKA

Adaptivan ili stabilan odgovor *Amy* – genotipova *Drosophila subobscura* u uslovima diskretnih i naglih promena sredine

Abstrakt

*Ključne reči: Drosophila subobscura,  $\alpha$ -amilaza, adaptivan i stabilan odgovor, fenotipska plastičnost, norma reakcije*

U savremenoj biologiji opšte je prihvaćen stav da se organizmi i populacije ne mogu posmatrati izvan svojih sredina. U dinamici genofonda populacije značajan je stepen uspešnosti odgovora različitih genotipova na promene uslova sredine. Stoga je sagledavanje mogućih vidova interakcije različitih genotipova i sredina značajno za razumevanje mikroevolucionih procesa koji se odigravaju u okviru prirodnih populacija.

Fenotipska promena, za određeni genotip, uzrokovana jedino promenama u sredini naziva se fenotipska plastičnost. Plastičnost obuhvata brojne reverzibilne i ireverzibilne procese. Reverzibilni procesi obuhvataju promene u fiziološkim procesima kao što je promena u stepenu metabolizma kod životinja u odgovoru na sredinske uslove ali i veoma složeni procesi prilagođavanja na uslove sredine kao što je fiziološki stres. Ireverzibilni procesi obuhvataju promene tokom razvića. Takav jedan primer su i dormantni stupnjevi životnog ciklusa kod insekata.

Jedinke iste vrste, čije je razviće u različitim sredinama, mogu se značajno razlikovati po fenotipskim karakterima. Ovakva fenotipska diferencijacija između grupa jedinki čije se razviće odvijalo u različitim staništima, može biti uzrokovana genetičkim razlikama između grupa, ili isključivo efektima sredine na fenotip jedinki.

Postojanje jasne biohemijsko – fiziološke uloge  $\alpha$ -amilaze i jasno definisanog supstrata njenog delovanja pruža mogućnosti da se sagledaju mogući vidovi interakcije različitih genotipova i sredine, što može biti od značaja za razumevanje mikroevolucionih procesa koji se odigravaju u okviru prirodnih populacija. Polimorfizam *Amy*-lokusa kod *Drosophila subobscura* uzet je kao model sistem za eksperimentalno populaciono – genetičko razmatranje stepena uspešnosti odgovora različitih genotipova na vrstu i brzinu promene sredine, kako bi se razmatrali oblici, pravci i efekti interakcije genotip/sredina.

U našim istraživanjima analiziran je uticaj različitih koncentracija skroba kao i uticaj postepenih i naglih promena koncentracije skroba na komponente adaptivne vrednosti. Dužina razvića i preživljavanje, pored specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze kod jedinki *Drosophila subobscura* homozigotnih ili heterozigotnih za “spori” ili “brzi” amilazni alel, mogu biti takodje validni pokazatelji načina odgovora na različite koncentracije skroba u medijumu na kome jedinke kompletiraju životni ciklus.

U cilju analize fenotipske varijabilnosti, koja se odnosi na procenu odgovora različitih genotipova za *Amy*-lokus kod *Drosophila subobscura*, odnosno potomaka iz različitih tipova ukrštanja, na varijabilne uslove sredine (koncentracije skroba) korišćeno je nekoliko statističkih metoda. Primena različitih metoda omogućava preciznije definisanje načina odgovora genotipova na različite sredinske uslove. Srednje vrednosti analiziranih komponenti adaptivne vrednosti, svakog tipa ukrštanja izmedju svake dve posmatrane sredine prikazane su normom reakcije. Fenotipska plastičnost jedinki *Drosophila subobscura* za analizirane komponente adaptivne vrednosti za pojedini tip ukrštanja izmedju svake dve koncentracije skroba je determinisana izračunatim indeksom fenotipske plastičnosti.

Prosečne vrednosti za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvića i preživljavanje u uslovima različite koncentracije skroba, kao i u uslovima postepenih i naglih promena koncentracije skroba, analizirane su dvofaktorijalnom analizom varijanse. Dobijeni rezultati ukazuju da je opšta prosečna genetička varijabilnost fenotipova pod značajnim uticajem sredine (različita koncentracija skroba). Posmatrane karakteristike su fenotipski plastične.

Prema analiziranim prosečnim indeksima fenotipske plastičnosti između svake dve sredine za F<sub>1</sub> generaciju *Drosophila subobscura* u slučaju standardnog supstrata, 2% i 5% skrobnog supstrata i 5% maltoznog supstrata, može se reći da su dužina razvića i preživljavanje plastičnije karakteristike nego što je to specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze. U osnovi fenotipske plastičnosti dužine razvića i preživljavanja značajan efekat bi mogli imati genetički faktori, pa je stoga i odgovor stabilniji u uslovima različite koncentracije skroba, dok bi se kod fenotipske plastičnosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze moglo reći da su značajniji sredinski efekti i odgovor genotipova je adaptabilniji, što se uočava i u naglim promenama sredine (standard  $\rightarrow$  9% skrobni supstrat).

Pri postepenom povećanju koncentracije skroba tokom više generacija, vrednosti prosečnih indeksa fenotipske plastičnosti za specifičnu aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvića i preživljavanje opadaju, osim u slučaju povećanja koncentracije skroba sa 3% na 6% gde je veći prosečan indeks fenotipske plastičnosti za preživljavanje. Ovako dobijeni rezultati mogu navesti na zaključak da jedinke *Drosophila subobscura* u svakoj sledećoj generaciji, odnosno sa povećanjem skroba u hranljivom supstratu, adaptabilno odgovaraju u pogledu preživljavanja za razliku od specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze i dužine razvića čiji prosečni indeksi fenotipske plastičnosti ukazuju na stabilniji odgovor.

Kvantitativne fenotipske promene nastale kao rezultat interakcije genotipa u više sredina definišu se i "normom reakcije". Koncept norme reakcije podrazumeva rangiranje fenotipa koje pojedini genotip ekspirira u zavisnosti od uslova sredine i od značaja su za razumevanje uzroka fenotipske varijabilnosti. Norme reakcija za prosečne vrednosti analiziranih karakteristika ukazuju na postojanje značajnog sredinskog uticaja kao i da je u njihovoj osnovi genetička varijabilnost jedinki *Drosophila subobscura*.

Rezultati regresione analize *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* u uslovima različitih koncentracija skroba ukazuju na smanjenje specifične aktivnosti amilaze sa povećanjem ili odsustvom skroba (5% maltoza) u hranljivom medijumu, ali samo kod potomstva pojedinih tipova ukrštanja i sa statističkom značajnošću, što može biti indikacija za adaptabilni odgovor, odnosno da su pojedinačno dobro adaptirani na pojedine uslove sredine. Kod većine potomstva različitog tipa ukrštanja u pogledu dužine razvića i preživljavanja

prema koeficijentima regresije može se govoriti o stabilnom odgovoru na različite koncentracije skroba.

Regresiona analiza potomstva različitih tipova ukrštanja tokom četiri generacije i pri postepenim promenama koncentracije skroba ukazuje da sa povećanjem koncentracije skroba svakoj narednoj generaciji većina potomstva stabilno odgovara u pogledu specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze i preživljavanja za razliku od dužine razvića gde je odgovor potomstva iz pojedinih tipova ukrštanja adaptabilan.

Abstract

*Key words: Drosophila melanogaster,  $\alpha$ -amylase, adaptive and stable response.*

*Drosophila melanogaster,  $\alpha$ -amylase, adaptive and stable response.*

In modern biology, the generally approved attitude is that organisms in populations can not be regarded separately from their environments. The degree in success of responses of different genotypes in environmental changes is of significance for the dynamics of population gene pool. The individuals of the same species, developing in different environments, can significantly differ phenotypically.

Phenotypic changes, for particular genotype, caused by environmental conditions only, is called phenotypic plasticity. Plasticity includes numerous reversible and irreversible processes. The reversible are changes in physiological processes, such as degree of metabolism in animals in response to environmental conditions, but the very complex processes of adaptation to stressful conditions as well. Irreversible processes include developmental changes, such as dormancy in insects.

The individuals of the same species, developing in different environments, can significantly differ phenotypically. Such phenotypic differentiation among the groups of individuals in different habitats can be caused either by genetic differences between the groups, or exclusively by the environmental effects.

Adaptive or stable response of *Amy* - genotypes of *Drosophila subobscura* in the conditions of discrete and abrupt changes of environment

Abstract

*Key words: Drosophila subobscura,  $\alpha$ -amylase, adaptive and stable response, phenotypic plasticity, reaction norm*

In modern biology, the generally approved attitude is that organisms in populations can not be regarded separately from their environments. The degree in success of responses of different genotypes to environmental changes is of significance for the dynamics of population gene pool. The individuals of the same species, developing in different environments, can significantly differ phenotypically.

Phenotypic change, for particular genotype, caused by environmental variations only, is called phenotypic plasticity. Plasticity includes numerous reversible and irreversible processes. The reversible are changes in physiological processes, such as degree of metabolism in animals in response to environmental conditions, but the very complex processes of adaptation to stressful conditions, as well. Irreversible processes include developmental changes, such as dormancy in insects.

The individuals of the same species, developing in different environments, can significantly differ phenotypically. Such phenotypic differentiation among the groups of individuals in different habitats can be caused either by genetic differences between the groups, or exclusively by the environmental effects.



The existence of clear biochemical - physiological role of  $\alpha$ -amylase and its clearly defined substrate gives the opportunity to analyze all possible interactions between different genotypes and environment, which can be of significance for understanding of microevolutionary processes occurring within natural populations. Polymorphism of *Amy*-locus in *Drosophila subobscura* is taken as a model system for the experimental, population genetic study of the degree in the response of different genotypes to type and dynamic of environmental changes, so that the shapes, directions and effects of genotype/environment interactions can be determined.

Our research includes the study of effects of discrete and immediate changes of starch concentrations on fitness components. Development time, viability and specific activity of  $\alpha$ -amylase in *Drosophila subobscura* flies, which are homozygous or heterozygous for "slow" or "fast" amylase allele, can serve as indicators of the mode of response to different concentrations of starch in substrate on which life cycle is completed.

Aiming to define genotypic responses to various environmental conditions and to analyze the phenotypic variability related to the estimation of response of the progeny of different genotypes of *Amy*-locus in *Drosophila subobscura* to changes in starch concentrations, several statistical methods are used. The mean values for fitness components for the particular crosses, between pairs of the observed environments, are represented with norms of reaction. The phenotypic plasticity of *Drosophila subobscura* for the analyzed fitness components for the particular crosses, between starch concentrations is determined by indices of plasticity.

The mean values for specific activity of  $\alpha$ -amylase, development time and viability in the conditions of different, as well as discrete or immediate changes in starch concentration are analyzed with two-way ANOVA. The results indicate that general phenotypic variability is under significant environmental influence and analyzed traits are phenotypically plastic.

According to the analyzed average indices of phenotypic plasticity between each of the two environments in  $F_1$  generation of *Drosophila subobscura* (on standard substrate, 2% and 5% starch and 5% maltose substrate), development time and viability are more plastic

characters than the specific activity of  $\alpha$ -amylase. For the phenotypic plasticity of development time and viability, the significant effect can be due to genetic factors, thus the response is more stable in the conditions of different starch concentrations, while the environmental effects seem to be predominant for the plasticity of specific enzyme activity, which is reflected in more adaptable genotypic response in immediate environmental changes (standard  $\rightarrow$  9% starch).

With gradual increase of starch concentration during several generations, the mean values of phenotypic plasticity indices for development time, viability and specific activity of  $\alpha$ -amylase decrease, except in the change of concentration of starch from 3% to 6% where the index increases for viability. The obtained results suggest that individuals of *Drosophila subobscura*, with the increase of starch concentrations through generations, respond adaptively regarding viability, while the response is more stable for specific activity of the enzyme and development time.

Quantitative phenotypic changes, resulting from interactions of genotype and environments are defined by "norms of reaction". This concept comprises ranking of phenotypes expressed by certain genotype in various environments and is important for understanding the causes of phenotypic variability. Norms of reactions obtained in our experiments, for the mean values of analyzed characters, indicate the significant environmental effect, but also the present genetic variability of *Drosophila subobscura*.

The results of regression analysis of *Amy*-genotypes of *Drosophila subobscura* on different starch concentrations, point to significant decrease of the specific amylase activity with the increase or absence of starch (5% maltose) only in the progeny of certain crosses, which suggests the adaptive response of individual genotypes to particular environmental conditions. In majority of crosses, regarding development time and viability, the stable response prevails.

The regression analysis of the mean trait values, for the progeny of different crosses during four generations on discrete increase of starch concentration, also shows stable

response regarding specific activity of  $\alpha$ -amylase and viability, while for development time the response was partly adaptable.

*Deda ne nastaje koma, ona se kroz različit nivo odgovora  
na sredinom koje naj otkriva. Nje koma nastaje od sebe,  
ona nikad nije sama nala.*

*U prevaziđenju svih teškoća i postizanju cilja koje sobom nose nastala rad je punom  
zahvalnošću svima onima koji su pomogli da se ovaj rad uspješno završi.*

*Stručnim sugrađanima, kolegama saradnicima i svestraniom pomoći pri izradi, pregledu i  
konačnom oblikovanju rada posebna je doprinosa Prof. dr Marko Anđelković.*

*Dr Miro Ivanović pokazao je veliku strpljenja i stručnu pomoć prilikom stručnog  
dela statističke obrade podataka i time doprineo da mnogi delovi rada budu potpunije i  
preciznije dati.*

*U realizaciji sadržajnosti pomogla je i dr Marina Stamenković-Radak, kao i Prof. dr  
Dragoslav Marinković koji je svojim interesovanjem za tok izrade ovoga rada dao poseban  
vid podrške.*

*U eksperimentalnom delu rada sve teškoće prevaziđene su dugogodišnjim iskustvom  
prekvalifikovanih saradnika, priznanjem i drugostraniom pomoći Bojane Jelićević.*

*Najiskrenije se posebno zahvaljujem magistru Branku Jancu bez čije podrške, u  
izradjivom laudare, oblikovanja i konačnoj izradi rada, ovaj rad ne bi imao ovu formu.*

*Zahvaljujem se i svojim najbližim saradnicima Ivani Tomić-Kasić, Predragu  
Kulogriću i Goranu Latiću za iskrenu podršku da se izradi i stručnom zapošljavanju  
konačnog izgleda rada.*

*Ovaj doktorska disertacija urađena je u okviru projekta "Ekološko-genetske studije  
varijabilnosti populacija *Drosophila*", pod neposrednim rukovodstvom Prof. dr Marko  
Anđelkovića, a finansirana od strane Ministarstva nauke i zaštite životne sredine Republike  
Srbije.*

*U Beogradu, 2004. godine.*

## *Izjave zahvalnosti*

*Dela ne nastaju sama, ona su uvek rezultat našeg odnosa sa sredinom koja nas okružuje. Ma koliko davali od sebe, ona nikad nisu samo naša.*

*U prevazilaženju svih teškoća i postizanju cilja koje sobom nosi naučni rad dugujem zahvalnost svima onima koji su pomogli da se ovaj rad uspesno završi.*

*Stručnim sugestijama, korisnim savetima i svesrdnom pomoći pri izradi, pregledu i konačnom uobličavanju rada posebno je doprineo Prof. dr Marko Andjelković*

*dr Mile Ivanović pokazao je veliko strpljenje i nesebičnu pomoć prilikom stručnog dela statističke obrade podataka i time doprineo da mnogi delovi rada budu potpunije i preciznije dati.*

*U realizaciji sadržajnosti pomogla je i dr Marina Stamenković-Radak , kao i Prof. dr Dragoslav Marinković koji je svojim interesovanjem za tok izrade ovoga rada dao poseban vid podrške.*

*U eksperimentalnom delu rada sve teškoće prevaziđjene su dugogodišnjim iskustvom, praktičnim savetima, prisustvom i dragocenom pomoći Bojane Jelisavčić.*

*Najiskrenije se posebno zahvaljujem magistru Branki Janać bez čije podrške, u sredjivanju literature, oblikovanju i konačnoj izradi rada, ovaj rad ne bi imao ovu formu.*

*Zahvaljujem se i svojim najbližim saradnicima Ivani Tomišić-Kosić, Predragu Kalajdžiću i Gordani Rašić na iskrenoj podršci da se istraje i kritičkom sagledavanju konačnog izgleda rada.*

*Ova doktorska disertacija uradjena je u okviru projekta "Ekološko-genetičke studije varijabilnosti populacija Drosophila" pod neposrednim rukovodstvom Prof. dr Marka Andjelkovića, a finansiran od strane Ministarstva nauke i zaštite životne sredine Republike Srbije.*

*U Beogradu, 2004. godine*

# Sadržaj

1. Uvod.....	1
1.1. Različitost uslova sredine, prirodna selekcija i adaptacija.....	1
1.2. Fenotipska plastičnost i norme reakcija .....	4
1.3. <i>Drosophila subobscura</i> .....	10
1.4. $\alpha$ – amilaza .....	12
1.5. Cilj istraživanja .....	14
2. Materijal i metode .....	15
2.1. Biološki materijal i selekcija .....	15
2.2. Uslovi laboratorijskog gajenja jedinki <i>Drosophila subobscura</i> .....	16
2.3. Dizajn eksperimenta .....	17
2.4. Analitičke metode .....	18
2.4.1. Elektroforeza na poliakrilamidnom gelu .....	18
2.4.1.1 Pripremanje filma od skroba i akrilamida .....	19
2.4.1.2 Identifikacija $\alpha$ -amilaze sa gela na filmu od skroba i akrilamida .....	20
2.4.2. Odredjivanje specifične aktivnosti $\alpha$ -amilaze .....	20
2.4.3. Odredjivanje koncentracije proteina .....	22
2.5. Odredjivanje specifične aktivnosti $\alpha$ -amilaze, dužine i dinamike razvića i preživljavanja kod potomaka iz homogamnih i heterogamnih ukrštanja selekcionisanih linija na supstratima različite koncentracije skroba .....	22
2.6. Statistička obrada rezultata .....	23

---

3. <i>Rezultati</i> .....	25
3.1. Uticaj različite koncentracije skroba na specifičnu aktivnost $\alpha$ -amilaze, dinamiku razvića i preživljavanje .....	25
3.1.1. Specifična aktivnost $\alpha$ -amilaze .....	25
3.1.2. Dinamika razvića .....	31
3.1.3. Preživljavanje jaje - adult .....	34
3.1.4. Prosečan indeks plastičnosti i norme reakcije .....	39
3.1.5. Regresiona analiza fenotipske plastičnosti .....	43
3.2. Uticaj kontinuirane i nagle promene sredine na specifičnu aktivnost $\alpha$ -amilaze, dinamiku razvića i preživljavanje jedinki <i>Drosophila suboscuro</i> .....	46
3.2.1. Specifična aktivnost $\alpha$ -amilaze u kontinuiranim i naglim promenama .....	46
3.2.2. Dinamika razvića u kontinuiranim i naglim promenama sredine .....	53
3.2.3. Preživljavanje pri kontinuiranim i naglim promenama sredine .....	57
3.2.4. Prosečan indeks plastičnosti i norme reakcija u kontinuiranim i naglim promenama sredine .....	61
3.2.5. Regresiona analiza fenotipske plastičnosti u kontinuiranim promenama sredine .....	67
4. <i>Diskusija</i> .....	69
5. <i>Zaključci</i> .....	79
6. <i>Literatura</i> .....	83



# 1. Uvod

## 1.1. Različnost uslova sredine, prirodna selekcija i adaptacija

Organizmi žive u složenim sredinama koje se menjaju u raznim vremenskim periodima i prostorima. Složenost sredine i njene promenljivost može uzrokovati delovanje različitih vidova prirodne selekcije (Schlauer i sar., 1999). Istraživanja populacione genetike i ekološke imaju za cilj sagledavanje genetičke varijabilnosti populacija različitih vrsta organizama i funkcionalno povezivanje sa fenotipskom raznovrsnošću. Od momenta objavljivanja Darvinove publikacije "Porijeklo vrsta" populacioni i evolucionni biolozi posebnu pažnju pridaju tome kako prirodna selekcija doprinosi evoluciji organizama. Stidije o adaptacijama često uključuju uporednu i funkcionalnu morfološku i fiziološku. U poslednjih 140 godina brojni su radovi koji analiziraju mehanizme prirodne selekcije i adaptacije. Ova veoma opsežna literatura opisuje opstanak pojedinih organizama u raznim sredinama i uslovima. Mnoge vrste organizama su se adaptirale na uslove koji su im nepovoljni i zbog nepovoljnosti organizama na određene uslove, ali je zbog složenosti sredine i uslova, genetička osnovna može samo opstati kao poligenika (MacIntyre, 1982).

# Uvod

Kvantifikovanje različitih vidova prirodne selekcije je neophodno za razumevanje procesa adaptacije. Adaptacije u složenim sredinama mogu imati nekoliko vidova (Schlauer i sar., 1999):

- jedinice mogu biti specializovane za različite sredinske uslove;
- jedinice mogu razvijati plastične fenotipove koji se optimalno prilagođavaju različitim sredinskim uslovima;
- jedinice mogu obrazovati populacione fenotipove koji imaju visoku prosečnu prilagodljivost u svim sredinskim uslovima.



# 1. Uvod

## 1.1. Različitošć uslova sredine, prirodna selekcija i adaptacija

Organizmi žive u složenim sredinama koje se menjaju u raznolikom opsegu prostora i vremena. Složenost sredine i njena promenljivost može uzrokovati delovanje raznih vidova prirodne selekcije (Scheiner i sar., 1999). Istraživanja populacione genetike i ekologije imaju za cilj sagledavanje genetičke varijabilnosti populacija različitih vrsta organizama i funkcionalno povezivanje sa fenotipskom raznovršnošću. Od momenta objavljivanja Darwinove publikacije "Postanak vrsta" populacioni i evolucionari biolozi posebnu pažnju pridaju tome kako prirodna selekcija doprinosi adaptaciji organizama. Studije o adaptacijama često uključuju uporednu i funkcionalnu morfologiju i fiziologiju. U poslednjih 140 godina brojni su radovi koji analiziraju uticaj morfoloških karaktera i metaboličkih sistema na opstanak pojedinih organizama u raznovrsnim uslovima sredine. Genetička osnova većine adaptacija koje su opisane nije sasvim razjašnjena, često i zbog nepogodnosti organizma za genetičku analizu, ili pak zbog složenosti karakteristika čija se genetička osnova može samo opisati kao poligena (Macintyre, 1982).

Kvantifikovanje raznih vidova delovanja prirodne selekcije je neophodno za razumevanje procesa adaptacija. Adaptacije u složenim sredinama mogu imati nekoliko vidova (Scheiner i sar., 1999):

- jedinke mogu biti specijalizovane za različite sredinske uslove;
- jedinke mogu razvijati plastične fenotipove koji se optimalno prilagođavaju različitim sredinskim uslovima i
- jedinke mogu obrazovati pojedinačne fenotipove koji imaju visoku prosečnu prilagodjenost u svim sredinskim uslovima.





Populacioni i evolucionari biolozi, u cilju boljeg razumevanja procesa koji vode adaptaciji organizama u složenim sredinama, najčešće teže postavljanju odgovarajućih teorijskih modela koji se eksperimentalno testiraju i potom potvrđuju u prirodnim sredinama (Scheiner i Lyman, 1991). Stoga je neophodno da teorijski modeli i eksperimentalna istraživanja počivaju na pojednostavljeno postavljenim uslovima koji se usložnjavaju, sa konačnim ciljem istraživanja prirodnih uslova. Savremeni razvoj teorijskih modela prikazan je u brojnim radovima (Caswell, 1983; Via i Lande, 1985, 1987; Lynch i Gabriel, 1987; Castillo-Chavez i sar., 1988; Gillespie i Turelli, 1989), kao i u eksperimentalnim istraživanjima višestrukih efekata sredine u procesima adaptacije (Gebhart i Stearns, 1988; Groeters i Dingle, 1988; Kuiper i Kuiper, 1988; Lechowicz i Blais, 1988; Macdonald i sar., 1988; Newman, 1988; Schlichting i Levin, 1988; Taylor i Aarssen, 1988). Ovakva interesovanja imaju dugi istorijat (Wright, 1931; Schmalhausen, 1949; Johnson i sar., 1955; Falconer, 1960; Tantawy i Mallah, 1961; Levins, 1963; Bradshaw, 1965).

Procesi evolucije pod delovanjem prirodne selekcije mogli bi se razdvojiti na dve komponente (Fisher, 1930):

- fenotipsku selekciju unutar jedne generacije i
- genetički odgovor kroz više generacija.

U pogledu evolucionih promena u složenim sredinama primarna pažnja primenjenih analiza i teorijskih modela usmerena je na genetički odgovor. U većini radova prikazani su rezultati merenja genetičke varijabilnosti za fenotipsku plastičnost (Schlichting, 1986; Scheiner, 1993). Ovakva istraživanja pružaju neophodne informacije o mogućim ishodima specijalizacije i plastičnosti. Sa druge strane, pojedina istraživanja razmatraju ishode prirodne selekcije poredeći specijalizaciju i plastičnost između populacija (Scheiner, 1993). Relativno je vrlo mali broj istraživanja koji se bavi merenjem fenotipske selekcije između dve sredine (Scheiner, 1989; Kingsolver, 1995; Dudley i Schmitt, 1996). Primenjene analize u svim ovim istraživanjima polaze od pretpostavke da su fenotipovi organizama konstantni tokom delovanja selekcije. Ovakva pretpostavka je nerealna za većinu organizama. Tokom života, ontogenetski razvoj rezultira promenama kao što su morfološke karakteristike. Kao primer mogu poslužiti i holometabolni insekti koji se u potpunosti menjaju od larve do adulta. Mnoge od ovih promena su u zavisnosti i od sredinskih uslova.

U složenom životnom ciklusu, kao što je kod holometabolnih insekata, selekcija deluje na jednu fazu životnog ciklusa, a samim tim, posredno može poremetiti i drugu fazu, čime se prekidaju kratki razmaci životnog stupnja (Chippindale i sar., 1996). Jedan od primera je i veličina tela kod *Drosophila* gde su uspostavljene jake veze između adultnog i larvalnog stupnja i zavise od sredinskih uslova. Takodje, razvoj larve može imati značajan efekat na karakteristike adulta kao što je fekunditet i uspešnost u parenju (Robertson, 1957; Ewing, 1961; Roff, 1992; Stearns, 1992).

Evoluciona istraživanja u pogledu otpornosti na stresne uslove sredine prvenstveno uključuju međjuvrstne i međjupopulacijske metode poredjenja kada se sagledavaju morfološke i fiziološke adaptacije sa promenljivošću sredine (Hoffmann i Parsons, 1991). Procesi selekcije, stepen inbridinga, interakcija genotip – sredina i složenost sredine otežavaju definisanje mehanizama koji učestvuju u odgovoru na različite uslove sredine kao i definisanje posledica delovanja ovih mehanizama na životni ciklus.

Razmatrajući razviće od zigota do adulta kod višćelijskih organizama zapaža se da je na svakom od stupnjeva organizacije organizama uključen ogroman broj komponenti i interakcija. Veliki je broj gena koji mogu jasno eksprimirati brojne biološki aktivne molekule. Regulatorne interakcije između ovih molekula, koji ujedno predstavljaju i osnovu u ćelijskoj organizaciji, kao i brojni procesi međjućelijskih interakcija, predstavljaju složeni koordinisani sistem koji rezultira u kompletno formiran (integrisan) odrasli organizam. Sagledavajući ih zajedno oni čine epigenetski sistem (Wagner, 1996). Samim tim nameće se pitanje koje se promene, na nižim nivoima razvića, mogu objasniti na nivou fenotipa. U osnovi razmatranja odnosa fenotip – genotip od strane West–Eberhard (2003) je definicija delovanja selekcije. Po jednoj grupi autora (Lewontin, 1970, 1974; Futuyma, 1986) selekcija deluje na nivou fenotipa sa razlikama u reprodukciji ili efektima fitnesa dok druga grupa autora (Dawkins, 1982; Williams, 1966, 1992; Endler, 1986) smatra da selekcija deluje na nivou gena ili genetičkih razlika. Prihvatajući dvojnu prirodu fenotipa i neospornu činjenicu da je fenotip rezultat interakcije genotipa i sredine, kao i to da se fenotip evolutivno razvija, ne može se prenebregnuti zaključak da je za većinu organizama tokom evolucije neophodna i genetička promena. Iz tog razloga većina biologa razmatra i nastoji da objasni evoluciju fenotipa koji je rezultat interakcije genotipa i sredine.

Adaptacije na sredinske uslove u laboratorijskim uslovima pretežno su sagledavane na fenotipskom nivou i u odnosu na promene prosečnih vrednosti karakteristika životnog ciklusa. Do pojedinih rezultata došlo se samo kroz par eksperimentalnih generacija pa se tvrdnje ne mogu bezrezervno prihvatiti (de Souza i sar., 1988; Harris i Okamoto, 1991; Economopoulos, 1992; Thomas, 1993; Cacoyianni i sar., 1995). Višegeneracijske adaptacije u laboratorijskim uslovima nisu razmatrane kod *Drosophila*. Pojedini radovi koji su objavljeni baziraju se na nekoliko generacija, ili na uporednim istraživanjima ne upuštajući se u odlike evolucionih pravaca genetičkih parametara (Dobzhansky i sar., 1964; Tantawy i El-Helw, 1970; Pascual i sar., 1990; Fujimoto i sar., 1999) ili pak uključuju paralelna selektivna delovanja koja ometaju tumačenje adaptacija (Tantawy i El-Helw, 1966).

Kod *Drosophila* selekcija je glavni nosilac objašnjenja evolucionih procesa u eksperimentima različitih sredinskih uslova. Brojni su eksperimentalni modeli koji analiziraju adaptacije u neispitanim sredinskim uslovima kao što su velika gustina (Mueller i Ayala, 1981; Mueller i sar., 1993), uticaj starenja na reprodukciju (Luckinbill i sar., 1984; Rose, 1984), efekat izgladnjavanja (Rose i sar., 1992), uticaj temperature (Huey i sar., 1991) i drugi. Većina ovih eksperimenata je na fenotipskom nivou. Promene u genetičkoj strukturi populacija *Drosophila* većinom su analizirane sa stanovišta promena u genskoj učestalosti a ne u odnosu na kvantitativno genetičke parametre (Buzzati-Traverso, 1955; McKenzie i sar., 1992, 1994).

Matos i saradnici (2000) su istraživanjima komponenti životnog ciklusa prirodnih i laboratorijskih populacija *Drosophila subobscura* ukazali na neophodnost analiziranja većeg broja generacija kako bi se u potpunosti sagledale karakteristike adaptacija u nepoznatim uslovima sredine.

## 1.2. Fenotipska plastičnost i norme reakcija

Jedinke iste vrste, čije se razviće odvija u različitim sredinama, mogu se značajno razlikovati po važnim fenotipskim karakterima. Ovakva fenotipska diferencijacija između grupa različitih staništa može biti uzrokovana genetičkim razlikama između grupa ili

isključivo efektima sredine na fenotip jedinki. Za određeni genotip, fenotipska promena uzrokovana jedino promenama u sredini naziva se fenotipska plastičnost.

Fenotipska plastičnost je najčešće definisana kao sposobnost organizama da reaguju na sredinske uslove sa promenom u obliku, stanju, pokretljivosti ili stepenu aktivnosti (West-Eberhard, 2003). Često se plastičnost definiše kao odgovarajući fenotip pojedinačnog genotipa koji je pod uticajem različitih sredinskih uslova. Ova se definicija ne može u potpunosti prihvatiti. Naime, sposobnost genotipa jedinke da odgovara na različite uslove sredine je obezbeđena od strane parentalnih genotipova pre nego što se genotip same jedinke ostvari kroz fenotip. Dakle jedinke nisu proizvod pojedinačnog genotipa (izuzev kod klonova) već nastaju kombinacijom delova roditeljskih genotipova.

Plastičnost obuhvata brojne:

- reverzibilne procese - promene u fiziološkim procesima kao što je promena u stepenu metabolizma kod životinja u odgovoru na sredinske uslove, ali i veoma složeni procesi prilagođavanja na uslove sredine kao što je fiziološki stres i
- ireverzibilne procese – promene tokom razvića kao što su na primer dormantni stupnjevi životnog ciklusa kod insekata.

Genetička varijabilnost i fenotipska plastičnost su široko korišćeni u analizi evolucionih strategija organizama (Bradshaw, 1965), bilo kao komplementarne, ili eventualno alternativne karakteristike. Fenotipska različitost u sredinskim uslovima može biti uzrok genetičke varijabilnosti i samim tim imati i efekat na adaptaciju u sredini (Hamrick i Holden, 1979). Isto tako može biti i uzrok adaptivne fenotipske plastičnosti (Scheiner i Teeri, 1986). Genetička različitost i fenotipska plastičnost (Berven i sar., 1979) mogu predstavljati strategiju vrsta u odgovoru na varijabilne sredinske uslove. Značaj izbora strategije u evolucionim promenama još uvek nije poznat. U razmatranju fenotipske varijabilnosti navode se pojmovi: kanalisano razviće, plastičnost i razvojna stabilnost kao tri ključna procesa u kontroli fenotipske varijabilnosti (Debat i David, 2001). Većina autora ove procese razmatra odvojeno iako se njihova podela može smatrati uslovnom (Schlichting i Pigliucci, 1998).

Fenotipska plastičnost bi mogla biti adaptivna strategija koja zahteva postojanje genetičke varijabilnosti ali se može razmatrati i kao dopuna genetičkoj varijabilnosti. Schlichting (1986) i Sultan (1987) u svojim razmatranjima evolucione značajnosti fenotipske plastičnosti nisu u potpunosti uspeali da razjasne koja od komponenti (genetička varijabilnost ili fenotipska plastičnost) preovladjuje. Osim toga, genetička varijabilnost u fenotipskoj plastičnosti postoji sama za sebe (Via, 1984; Scheiner i Goodnight, 1984; Scheiner i Lyman, 1989) što ima za posledicu da plastičnost može biti predmet delovanja selekcije (Via i Lande, 1985).

Stebbins (1950) smatra da postoje dovoljno dobri razlozi da se veruje da kod pojedinih vrsta prirodna selekcija favorizuje visok stepen fenotipske plastičnosti u odnosu na sredinsku modifikaciju. U tom slučaju, plastičnost redukuje uticaj prirodne selekcije na genetičku strukturu populacije umanjujući selekcionu razliku između genotipova čime usporava stopu evolucione promene (Levin, 1988). Ukoliko je plastičnost osobina, sama po sebi, pod selekcijom i ako u osnovi postoji genetička varijabilnost u plastičnosti, tada populacija sa različitim srednjim vrednostima plastičnosti može evoluirati.

Pandam fenotipskoj plastičnosti koja se odnosi na jedinke i njihovoj normi reakcije jeste evoluciona plastičnost i adaptivna norma reakcije koja se odnosi na populacije (Schmalhausen, 1949). Koncept adaptivne norme zasniva se na činjenici da različiti genotipovi, zbog fenotipske plastičnosti, ili kanalisanja razvića, mogu biti jednako dobro prilagođeni na date uslove sredine.

Brojna istraživanja ukazuju i na naslednu prirodu fenotipske plastičnosti (Bradshaw, 1965; Khan i sar., 1976; Jain, 1978). Sve je više dokaza da plastičnost kao osobina može evoluirati nezavisno od srednje vrednosti osobina (Schlichting i Levine, 1990; Macdonald i sar., 1988). Prisustvo nasledne plastičnosti može se kvantifikovati u odnosu na nasledno svojstvo srednje vrednosti određene osobine (Scheiner i Lyman, 1991).

U poslednjih nekoliko godina veliko je teoretsko interesovanje pod kojim uslovima plastičnost može evoluirati. Nekoliko je različitih tipova analitičkih modela koji daju odgovor na pitanje koji uslovi favorizuju evolucionu strategiju generalista ili specijalista u heterogenim

sredinama odnosno koliko sporo ili brzo genotipovi mogu modifikovati svoje fenotipove u odgovoru na prirodnu selekciju u heterogenim staništima.

1. Model Via i Lande (1985, 1987) pokazuje da samo genetička korelacija od +1 ili -1 između karaktera (jedan karakter ispoljen u dve sredine) može ometati evoluiranje plastičnosti. Njihov prilaz podrazumeva da je plastičnost funkcija različite ekspresije pojedinog gena u različitim sredinama i selekcija je stabilizaciona u okviru staništa. Karakteristike čija je genetička korelacija u opsegu  $\pm 1$  mogu igrati važnu ulogu u evoluciji plastičnosti.

2. Gillespie i Turelli (1989) model zasniva se na prilazu kako plastičnost može održavati genetičku varijabilnost populacije. Po ovom modelu fenotipska varijabilnost kroz staništa je opadajuća funkcija broja heterozigotnih lokusa odnosno plastičnost je funkcija homozigotnosti tako da ne postoji pojedinačni genotip koji je superioran u svim sredinama.

3. Sledeći tip modela (Scheiner i Lyman, 1991) podrazumeva da geni koji kontrolišu stepen plastičnosti stoje u interakciji sa genima koji kontrolišu prosečnu ekspresiju određene osobine. Ovakav prilaz ukazuje na to da bi se genetička varijabilnost u tom slučaju održavala samo ukoliko postoji cena plastičnosti. Eksperimenti Scheiner i Lyman (1991) kroz odgovor na veštačku selekciju kod *Drosophila*, pokazuju plastičnost kao odgovor na selekciju na način koji je delimično nezavistan od prosečne vrednosti svojstva bez smanjenja genetičke varijabilnosti. U osnovi plastičnosti je složena epistatička interakcija između različitih gena.

4. Četvrta teorija je teorijsko poredjenje relativnog evolucionog uspeha varijabilne i nevarijabilne reproduktivne strategije (Kaplan i Cooper, 1984). Ovakav prilaz podrazumeva postojanje jedne od dve strategije u veličini potomstva. Jedna od strategija podrazumeva jednu i konstantnu brojnost potomstva (čista strategija), a druga varijabilnu brojnost potomstva (mešana strategija). Simulacijom je pokazano da je u heterogenim sredinama varijansa u adaptivnoj vrednosti mešane reproduktivne strategije manja nego u čistoj. Ovakva slučajna individualna varijabilnost u reproduktivnoj strategiji može imati ulogu u održavanju varijabilnosti, ali ostaje nejasan rezultat evolucionarne promene preko normi reakcija.

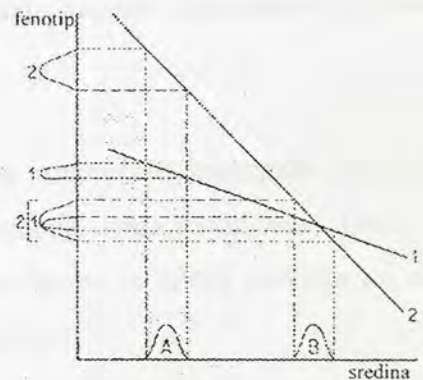


Plastičnost je prisutna kod mnogih osobina ponašanja, fizioloških i biohemijskih karakteristika (Hochachka i Somero, 1984; Atkinson i Walden, 1985). Kvantitativne fenotipske promene, nastale kao rezultat interakcije genotipa u više sredina definišu se “normom reakcije” koja predstavlja jedan od prvih koraka u razumevanju nastajanja plastičnosti. Koncept norme reakcija razvio je Woltereck (1909) analizirajući laboratorijske klonove *Daphnia* u izmenjenim hranljivim uslovima sredine, a de-Jong (1990) je dao detaljan opis koncepta normi reakcija. Koncept normi reakcija podrazumeva rangiranje fenotipova koje pojedini genotip ekspirira u zavisnosti od uslova sredine. Za razumevanje uzroka fenotipske varijabilnosti distribucija fenotipova se objašnjava preko distribucije sredina (Thompson, 1991) i najznačajniju ulogu u tome imaju norme reakcija.

Thompson (1991) razmatrajući norme reakcija dva genotipa (slika 1) u različitim sredinskim uslovima, ukazuje da u regionu gde se norme reakcija presecaju distribucija fenotipova pokazuje odsustvo genetičkih razlika. U regionima gde su norme reakcija udaljenije može se govoriti o prisustvu genetičkih razlika.

Slika 1

*Dijagramski prikaz normi reakcija dva genotipa (1 i 2) u dve sredine (A i B) kao distribucija fenotipova*



Iz ovoga bi se moglo zaključiti da razlike između genotipova sa različitim normama reakcije ne nastaju samo zbog genetičke varijabilnosti već i zbog variranja u sredinskim uslovima. Na ovaj način se može ustanoviti genetička varijabilnost u pojedinim sredinama, ali ne i u drugim kao i sagledati različitost relativne brojnosti genotipova sa različitim normama reakcije koje se ne menjaju samo sa genetičkom već i sa sredinskom varijabilnošću.

Kako plastičnost nije karakteristika sama po sebi u celini (Bradshaw, 1965) već svojstvo specifično za pojedinačne osobine u odnosu na specifične uslove sredine, važno je definisati način merenja plastičnosti.

U razumevanju plastičnosti od značaja je razlikovanje dva vida fenotipskog odgovora na sredinske uslove:

1. "norme reakcija" kao najčešće razmatrane predstavljaju sistematski i ponovljiv odgovor na variranje sredine

2. "razvojni šum" ("developmental noise") koji predstavlja fenotipsko variranje koje nije korelisano sa sredinom i koji je rezultat greške tokom razvića (Bull, 1987), ili se javlja kao odgovor na naizgled slučajno variranje sredine. Ovaj vid fenotipskog odgovora sreće se u slučaju nepredvidljivih variranja uslova sredine (najčešće u mikrosredinama).

Po Bradshaw (1965) fenotipska plastičnost je specifična za genotip, osobinu i sredinski gradijent u kome se vrši procena. Iz ovoga proizilazi da i različite osobine istog genotipa mogu imati različitu plastičnost. Plastičnosti različitih osobina se razmatraju kao nezavisne veličine ali one mogu biti i međusobno korelisane (Perkins i Jinks, 1973; Morishima i Oka, 1975). Schlichting (1986) je za korelacije između fenotipskih plastičnosti različitih osobina uveo termin "plastična korelacija".

Norme reakcije različitih osobina povezane su sa konceptom fenotipske plastičnosti (Stearns i Koella, 1986) i mogu jasno varirati unutar i između vrsta (Bradshaw, 1965; Via, 1984; Schlichting, 1986; Scheiner i Lyman, 1989). Ono što se iz normi reakcija ne može zaključiti je stepen u kome je neka od normi reakcija adaptivna.

Analizirajući bilo koju populaciju jedinki zapaža se prosečan odgovor u nekom rasponu različitih sredina koji je definisan prosečnom normom reakcije. U okviru ove prosečne reakcije postoji izvesna varijabilnost u normama reakcije između genotipova. Ova genetička varijabilnost u plastičnosti predstavlja materijal koji se može menjati pod uticajem sredine stvarajući nove optimalne fenotipove (Via i Lande, 1985; Via, 1987). Prosek i genetička varijabilnost normi reakcija genotipova testira se u opsegu više sredina za određenu karakteristiku. Jedna od često korišćenih metoda koja testira norme reakcija je



dvofaktorijalna analiza varijanse kojom se testira značajnost interakcije genotip – sredina. U kvantitativnoj genetici interakcija genotip – sredina opisuje rezultate kvantitativne analize uzroka fenotipske varijabilnosti u populaciji koja je uslovljena genetičkom varijansom i sredinskim - negenetičkim faktorima. Pigliucci i sar. (1995) ovu interakciju razmatraju i kao “genetičku varijabilnost za plastičnost”.

U razmatranju plastičnosti kao normi reakcija genetički determinisanih genotipova u različitim sredinskim uslovima genetička varijabilnost za plastičnost je odraz razlika u normama reakcije između genotipova ili u statističkom smislu odraz je interakcije genotip – sredina (Groeters i Dingle, 1988). Stepenn interakcije genotip – sredina se kvantifikuje (određuje) kao genetička korelacija između odgovora u različitim sredinskim uslovima (Falconer, 1981; Via, 1984). Sa povećanjem stepena interakcije korelacija opada.

Brojni su i eksperimenti sa *Drosophila* u kojima se ukazuje na značajnu fenotipsku plastičnost komponenti životnog ciklusa pod delovanjem sredine (Partridge i Farquar, 1981; Partridge, 1987; Partridge i sar., 1986, 1987; Luckinbill i sar., 1988; Service, 1989).

Pojedina istraživanja razmatraju i genetičku varijabilnost normi reakcija komponenti životnog ciklusa (Schlichting i Levin, 1986; Sultan, 1987). Na kvalitativnom nivou norme reakcija često pokazuju adaptivan odgovor (Calow i Woolhead, 1977; Schlichting, 1986) dok fenotipska varijansa uzrokovana sredinskim uslovima može ukazivati pre na gubitak ili narušavanje homeostazisa nego na adaptivan odgovor (Partridge i Harvey, 1988).

### 1.3. *Drosophila subobscura*

Jedinke vrste *Drosophila subobscura* koje pripadaju *obscura* grupi, podroda *Sophophora*, roda *Drosophila* imaju areal rasprostranjenja kako na kontinentalnom delu tako i na ostrvskom delu Mediterana i Atlantskog okeana. Vrsta naseljava areal na severu od juga Skandinavije, na jugu do Sahare i Kanarskih ostrva, na zapadu do Atlantika i na istoku do Irana. Ova vrsta je kolonizirala Severnu i Južnu Ameriku. Rasprostranjenje vrste u Severnoj Americi je od Britanske Kolumbije do grada Ojai u Kaliforniji. Istočne granice

rasprostranjenja su Kanadske planine i istočne padine Siera Nevade (Krimbas i Lukas, 1980). U odnosu na visinski gradijent vrsta se prostire od nivoa mora do gornje šumske granice.

U prirodi jedinke vrste *Drosophila subobscura* najčešće se sreću na ivicama šuma, u polusenci, gde ne dopire direktna sunčeva svetlost i gde je vlažnost relativno visoka. Ishrana *Drosophila subobscura* je vezana za mesta gde dolazi do vrenja plodova.

U laboratorijskim uslovima vrsta se dosta dobro gaji pod kontrolisanim optimalnim uslovima: temperaturi od 19°C, vlažnosti vazduha između 60% i 90% i na svetlosti od 300 – 1000 lux-a. Pod ovakvim uslovima kompletno razviće traje oko 25 dana. Jedinke uspešno kompletiraju svoje razviće na standardnom supstratu kukuruznog griza za *Drosophila*.

Od svih evropskih vrsta *Drosophila*, *Drosophila subobscura* je genetički i ekološki najbolje upoznata i intenzivno korišćena u mnogim studijama populacione genetike.

*Drosophila subobscura* je vrsta poznata po bogatom inverzionom polimorfizmu (Krimbas i Lukas, 1980; Krimbas, 1993). Poznato je da genski aranžmani, konstatovani u prirodnim populacijama, pokazuju sezonske promene koje se ne mogu objasniti genetičkim driftom (Fontdevila i sar., 1983). Variranje učestalosti genskih aranžmana, u slučaju hromozomskog polimorfizma, nije isto za različite populacije i ima klinalni raspored u odnosu na visinski gradijent (Dobzhansky, 1970; Sperlich, 1973; Pinsker i Sperlich 1979; 1982; Andjelković i sar., 2003; Savković i sar., 2004). Kao i većina vrsta *Drosophila*, polimorfna je za većinu analiziranih lokusa koji inače određuju gradju različitih enzimskih sistema. Za neke enzimske sisteme određena je i lokalizacija strukturnog gena na hromozomu (Zouros i Krimbas, 1973; Zouros i sar., 1974; Sperlich i sar., 1976; Loukas i Krimbas, 1975, 1979a, 1979b).

Pored inverzionog polimorfizma, kao jednog od dobro proučenih vidova hromozomskog polimorfizma, populacije *Drosophila subobscura* odlikuju se i postojanjem alozimskog polimorfizma (Gonzales-Duarte i sar., 1973; Saura i sar., 1973; Lankien i Pinsker, 1977; Lakovaara i sar., 1977; Marinković i sar., 1978; Pinsker i sar., 1978; Cabrera i sar., 1980; Prevosti i sar., 1983). Pinsker i Sperlich (1979) su u sedam populacija ove vrste, duž



gradijenta sever-jug od Švedske do severne Afrike, otkrili postojanje alozimskog polimorfizma za 17 lokusa. Otkriveno je i postojanje izvesnog stepena korelacije između učestalosti promena u inverzijama i učestalosti alela za enzimski lokus istog hromozoma.

Navedeni vidovi polimorfizma, nastali kao posledica promena u genetičkom materijalu (promene u strukturnim genima, u aranžmanu gena na hromozomima i u regulaciji genske ekspresije) u populacijama jedinki *Drosophila subobscura* imaju značajnu ulogu u boljem upoznavanju procesa adaptacije i evolucije.

#### 1.4. $\alpha$ – amilaza

$\alpha$ -amilaza je jedan od najčešće analiziranih gensko-enzimskih model-sistema kod *Drosophila* zbog svoje strukturne i regulatorne polimorfности i relativno jasne biohemijske fenotipske ekspresije i fiziološke uloge. Kod različitih vrsta *Drosophila* i između genotipova iste vrste na različitim supstratima razlike u enzimskim karakteristikama amilaze odražavaju se na adaptivni značaj amilaznog sistema (Powell, 1997). Adaptivna značajnost, kroz ekološki i evolucioni aspekt, amilaznog polimorfizma kao i sistem metaboličke aktivnosti između različitih vrsta *Drosophila* razmatrana je od strane većine autora (Milanović i sar., 1989; Shibata i Yamazaki, 1994; Eguchi i Matsuo, 1999; Fujimoto i sar., 1999; Matsuo i sar., 1999). Svakako da su značajna i istraživanja između različitih vrsta *Drosophila* koje pripadaju podgrupi *obscura* (Stamenković-Radak i sar., 2002) a u cilju boljeg razumevanja procesa adaptacija na promene sredinskih uslova.

Posebnu pažnju u istraživanjima polimorfности enzimskih sistema ima i analiza polimorfности  $\alpha$ -amilaze kod *Drosophila subobscura* (Powell i sar., 1980; Larruga i sar., 1983; Andjelković i sar., 1984). *Amy*-lokus smešten je na E hromozomu u regionu hromozomskog aranžmana  $E_{1+2+9}$  (Pinsker, usm.inf.). Kod odraslih jedinki *Drosophila* enzim amilaza aktivan je u srednjem crevu i hemolimfi i osnovna funkcija je razgradnja skroba (Doane, 1969). Analizom različitih populacija *Drosophila subobscura* za polimorfizam  $\alpha$ -amilaze konstatovano je postojanje četiri alela strukturnog gena za amilazni enzim  $\alpha$ -amilazu. Neke biohemijske karakteristike enzima  $\alpha$ -amilaze razlikuju se između genotipova homozigotnih za “spori” odnosno “brzi” alel *Amy*-lokusa. Jedinke S/S genotipa u proseku

imaju višu aktivnost amilaze od jedinki B/B genotipa. Analizirajući aktivnost  $\alpha$ -amilaze u zavisnosti od koncentracije supstrata (skroba) ustanovljeno je da jedinke S/S genotipa imaju veću vrednost Mihajlisove konstante od jedinki B/B genotipa, kao i to da je ovaj enzim manje termostabilan u slučaju S/S genotipa (Milanović, 1986).

Pored strukturnog polimorfizma amilaznog lokusa otkriveno je i postojanje varijabilnosti u tkivno-specifičnoj ekspresiji gena  $\alpha$ -amilaze odnosno u genskoj regulaciji (Powell i sar., 1980; Andjelković i sar., 1987) što može predstavljati model-sistem za razjašnjavanje značaja genske regulacije u toku procesa adaptacije i specijacije. Uočena je i razlika u brzini preadultnog razvića, preživljavanja i dužini života imaga kao i aktivnosti amilaze na skrobnom i maltoznom supstratu. Prema podacima Milanović (1986) jedinke selekcionisane za "spori" amilazni alel bolje preživljavaju na skrobnom supstratu a na oba supstrata im je brže preadultno razviće u odnosu na B/B genotip. U proseku jedinke S/S genotipa kraće žive na oba supstrata. Kod obe selekcionisane grupe najmanja dužina života adulta ustanovljena je na skrobnom supstratu. U slučaju aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, u zavisnosti od sastava supstrata, obe selekcionisane linije imaju najmanju aktivnost na maltoznom supstratu.

Korelisanost adaptivne značajnosti i genetičke varijabilnosti sa promenama u uslovima sredine se odražava na dobro poznati polimorfizam amilaznog lokusa kod nekoliko vrsta *Drosophila*. Intra- i interpopulacijska varijabilnost postoji u velikoj meri kako za alozimski polimorfizam tako i za regulaciju genske ekspresije. Varijabilnost genske ekspresije ogleda se u tkivno-specifičnoj ekspresiji  $\alpha$ -amilaze u srednjem crevu adulta *Drosophila* i u specifičnoj aktivnosti  $\alpha$ -amilaze (Milanović i Andjelković, 1993).

$\alpha$ -amilaza je enzim koji raskida  $\alpha$ -1,4 glukozydne veze u polisaharidima kao što je skrob (Doane, 1969; Milanović i Andjelković, 1993). Kada je izvor karbohidrata u medijumu samo skrob amilaza postaje ograničavajući ali i veoma važan enzim za stvaranje energetskog potencijala jedinki. Ekspresija amilaze kod *Drosophila* je genetički regulisana u zavisnosti od stadijuma razvića i sastava hranljivog supstrata (Doane, 1969; Matsuo i Yamazaki, 1986). Stepem povećanja aktivnosti amilaze na skrobnim medijumima, u poredjenju sa onima koji ga ne sadrže, odraz je efekta regulatornih faktora. Radovi na *Drosophila melanogaster* pokazuju da je postojanje genetičke različitosti u aktivnosti amilaze odgovorno za razliku u fitnes

komponentama između jedinki čije je razviće na skrobnom medijumu (Chippindale i sar., 1993).

### 1.5. Cilj istraživanja

Cilj ove doktorske disertacije je da se analizom fenotipske varijabilnosti *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na različitim koncentracijama skroba tokom jedne i više generacija bolje sagledaju oblici, pravci i efekti interakcije genotip – sredina, obzirom na činjenicu da je mali broj radova koji razmatra načine odgovora *Amy*-genotipova na različite sredinske uslove.

Pri postavljanju cilja ovog rada pošlo se od činjenice da razmatranje interakcije različitih genotipova i sredine predstavlja još uvek nedorečen fenomen populacione biologije. Polimorfizam *Amy*-lokusa kod *Drosophila subobscura* uzet je kao model sistem za eksperimentalno populaciono – genetičko razmatranje stepena uspešnosti odgovora različitih genotipova na promenu sredine. Postojanje jasne biohemijsko – fiziološke uloge  $\alpha$ -amilaze i jasno definisanog supstrata njenog delovanja pruža mogućnosti da se sagledaju mogući vidovi interakcije različitih genotipova i sredine što može biti od značaja za razumevanje mikроеvolucionih procesa koji se odigravaju u okviru prirodnih populacija.

Smatrajući da će se specifičnije informacije dobiti i sagledavanjem komponenti adaptivne vrednosti u rasponu koncentracija skroba razmatran je i efekat supstrata na dužinu razvića, dinamiku izleganja i preživljavanje, kao komponenti adaptivne vrednosti. Stepenn uspešnosti odgovora različitih genotipova na promene sredine različitog obima i brzine može imati značajnu ulogu u dinamici genofonda populacije.



## Materijal i metode

### Biološki materijal i selekcija

Osnovni metoduološki pristup u ovom radu bio je sprovođenje selekcije za dvostruki homozigotni liniji sa S – "sporiti" amilaznim alelom i liniji sa B – "brzi" amilazni alelom kod ječme *Drosophila melanogaster*.

Selekcija je započeta sa 300 jedinki iz prirodne potomaka populacije *D. melanogaster* sakupljene na planini Gosuša 1975. godine, tako što je ukršteno 200 nepodjenih ženki F<sub>1</sub> generacije, posredstvom križanja. U ovom radu, pošto su ženke položile jaja, parovi su razdvojeni i odvojeni. Selekcija je nužna genotip za amilazni lokus. Prvo je bilo sa oba roditelja bila homozigotna za "sporiti", odnosno "brzi" amilazni alel sa oba roditelja ukrštena iz generacije u generaciju. Potomstvo koje nije bilo homozigotno za bilo koji od dva alela je bilo uklonjeno. Za drugo križanje odabrani su parovi potomstva čiji je jedan roditelj bio homozigotan za "sporiti" odnosno "brzi" amilazni alel. Nakon po 10 nepodjenih ženki potomaka takvog jednog roditeljskog para, vrstomabito je ukršteno sa mužjocima iz istog potomstva. Na ovaj način izvršeno je ukršteno 300 parova jedinki. Nakon provjere novih roditeljskih parova urađeno je, na isti način, još jedno ukrštenje sa 210 parova jedinki.

Nako je u prirodnoj populaciji *Drosophila melanogaster* oprečniji "sporiti" alel za amilazu dobijeno je 32 linije, a za "brzi" 15 linija nakon dva tri ukrštenja. U ovoj dobijenoj velik broj linija sa "brzim" amilaznim alelom urađeno je, na gore opisan način, četvrto ukrštenje sa 100 parova jedinki. U tom postupku je dobijeno još 11 homozigotnih linija sa "brzim" amilaznim alelom.

## Materijal i metode

## 2. Materijal i metode

### 2.1. Biološki materijal i selekcija

Osnovni metodološki pristup u ovom radu bio je sprovođenje selekcije za dobijanje homozigotnih linija sa S – “sporim” amilaznim alelom i linija sa B – “brzim” amilaznim alelom kod jedinki *Drosophila subobscura*.

Selekcija je započeta sa 500 jedinki treće generacije potomaka populacije *Drosophila subobscura* sakupljene na planini Goč, juna 1995. godine, tako što je ukršteno 250 neoplodjenih ženki F<sub>3</sub> generacije pojedinačno sa mužjacima iste generacije. Nakon sedam dana, pošto su ženke položile jaja, parovi su izdvajani i elektroforetskom analizom utvrđivan je njihov genotip za amilazni lokus. Potomci, čija su oba roditelja bila homozigotna za “spori”, odnosno “brzi” amilazni alel su dalje međusobno ukršteni iz generacije u generaciju. Potomstvo koje nije bilo homozigotno za bilo koja od dva pomenuta alela ukršteno je po drugi put. Za drugo ukrštanje odabrana su ona potomstva čiji je jedan roditelj bio homozigotan za “spori” odnosno “brzi” amilazni alel. Naime, po 10 neoplodjenih ženki potomaka takvog jednog roditeljskog para pojedinačno je ukršteno sa mužjacima iz istog potomstva. Na ovaj način izvršeno je ukrštanje 300 parova jedinki. Nakon provere novih roditeljskih parova uradjeno je, na isti način, još jedno ukrštanje sa 210 parova jedinki.

Kako je u prirodnoj populaciji *Drosophila subobscura* najučestaliji “spori” alel za amilazu dobijeno je 32 linije, a za “brzi” 13 linija nakon ova tri ukrštanja. U cilju dobijanja većeg broja linija sa “brzim” amilaznim alelom uradjeno je, na gore opisani način, četvrto ukrštanje sa 100 parova jedinki i tom prilikom je dobijeno još 8 homozigotnih linija sa “brzim” amilaznim alelom.

Ovako selekcionisane homozigotne linije sa “sporim” (32) i “brzim” (21) amilaznim alelom gajene su na supstratu za *Drosophila* i kontrolisanim optimalnim uslovima tokom 10 generacija. Svaka generacija je proveravana elektroforetskom analizom i to sa grupnim homogenatima od 50 jedinki od svake selekcionisane linije, koje su po principu slučajnosti uzete iz tegle. Ovako dobijenim homozigotnim linijama je, potom, određena amilazna aktivnost.

Na osnovu amilolitičke aktivnosti odabrane su po tri selekcionisane homozigotne linije. Linije su odabrane tako što su za “spori” amilazni alel uzeti homozigoti čija je amilazna aktivnost pokazivala najveće vrednosti a od “brzih” odabrane su one linije koje su pokazivale najmanju aktivnost amilaze (tabela 1).

Tabela 1

*Vrednosti specifične enzimске aktivnosti kod odabranih selekcionisanih homozigotnih linija nakon sprovedene selekcije i određivanja amilazne aktivnosti (aktivnost enzima je izražena u specifičnoj aktivnosti – enzimska aktivnost po mg proteina) kod jedinki *Drosophila subobscura**

genotipovi	S <sub>57/8</sub>	S <sub>131/3</sub>	S <sub>218/4/1</sub>	B <sub>69/6/8</sub>	B <sub>80</sub>	B <sub>139/8</sub>
amilazna aktivnost	3,65	3,61	3,62	3,02	2,7	3,08

Sa ovako dobijenim i odabranim homozigotnim linijama pristupilo se daljem eksperimentalnom radu.

## 2.2. Uslovi laboratorijskog gajenja jedinki *Drosophila subobscura*

U laboratorijskim uslovima dobijene homozigotne linije jedinki *Drosophila subobscura* gajene su pod kontrolisanim optimalnim uslovima: temperaturi od 19°C, vlažnosti vazduha između 60% i 90% i na svetlosti od 300 lux-a. Jedinke uspešno kompletiraju svoje razviće na standardnom supstratu (ST) za *Drosophila* sledećeg sastava: 9% šećera, 10%



kukuruznog griza, 2% agara i 2% kvasca uz dodatak inhibitora budji (nipagina rastvorenog u 96% etanolu).

Za sam eksperimentalni dizajn u analizi odgovora kao i efekta postepenih i naglih sredinskih promena korišćeni su i supstrati sa različitom koncentracijom skroba. Razviće homozigotnih jedinki na ovim supstratima odvijalo se pod istim kontrolisanim optimalnim uslovima na kojima se *Drosophila subobscura* gaji. Skrobni supstrati (SK) sastojali su se od 2% odnosno 3%, 5%, 6% ili 9% skroba, 5% kvasca i 1,5% agara. Korišćeni maltozni supstrat (M) umesto skroba sadrži 5% maltozu.

### 2.3. Dizajn eksperimenta

U cilju sagledavanja načina odgovora u različitim sredinskim uslovima eksperiment se sastojao iz dva dela. Za oba eksperimentalna dela korišćene su gore odabrane selekcionisane linije. Jedinke su homogamno ukrštane u okviru svoje homozigotne linije ( $S_{\square}S_{\square}$  i  $F_{\square}F_{\square}$ ). U cilju dobijanja poznatih heterozigota, po principu slučajnosti odabrani su parovi homozigotnih linija za “spori” i “brzi” alel koji su heterogamno ukrštani ( $S_{\square}F_{\square}$  i  $F_{\square}S_{\square}$ ).

U prvom delu analiziran je efekat različitih koncentracija skroba kao i njegovo odsustvo u hranljivom medijumu na neke komponente adaptivne vrednosti. Tom prilikom korišćeni su 2% i 5% skrobni supstrat, standardni supstrat za *Drosophila* i 5% maltozni supstrat.

U drugom eksperimentalnom delu analiziran je efekat kontinuirane i nagle promene sredine na neke komponente adaptivne vrednosti. Kontinuirana promena sredine podrazumeva da se razviće svake sledeće generacije odvija na supstratu povećane koncentracije skroba. Supstrati koji su tom prilikom korišćeni su: standardni supstrat za *Drosophila*, 3%, 6% i 9% skrobni supstrat. Za nagle promene sredine, uzeto je potomstvo sa standardnog supstrata za *Drosophila*, kao roditeljska generacija potomstva čije se razviće odvijalo na 9% skrobnom supstratu. Opšta, objedinjena, šema za oba eksperimentalna dela data je u tabeli 2.

Tabela 2

## Šema dizajna eksperimenta

komp. adapt. vred.		SAA, dužina razvića, preživljavanje			
I eksperimentalni deo		ST	2% SK	5% SK	5% M
II eksperimentalni deo		ST → 3% SK	3% SK → 6% SK	6% SK → 9% SK	ST → 9% SK
ukrštanja (genotipovi)	$B_{69/6/8\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$				
	$B_{69/6/8\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$				
	$S_{218/4/1\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$				
	$S_{218/4/1\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$				
	$B_{139/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$				
	$B_{139/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$				
	$S_{57/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$				
	$S_{57/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$				
	$B_{80\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$				
	$B_{80\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$				
	$S_{131/3\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$				
	$S_{131/3\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$				

SAA – specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze; ST – standardni supstrat;  
SK – skrobni supstrat; M – maltozni supstrat; ♀ - ženke; ♂ - mužjaci

## 2.4. Analitičke metode

## 2.4.1. Elektroforeza na poliakrilamidnom gelu

Elektroforeza na gelovima od poliakrilamida danas predstavlja jednu od boljih metoda za razdvajanje proteina. Ova analitička metoda omogućava otkrivanje varijabilnosti samih strukturnih genskih lokusa (Lewontin i Hubby, 1966)

Metoda se zasniva na elektropokretljivosti proteina tj. enzima. Njihova mobilnost ili razdaljina do koje će migrirati u gelu zavisi od njihovog ukupnog naelektrisanja kao i od molekulske težine. Elektroforetski postupak koji je primenjen u ovom radu opisan je detaljno od strane Doane (1967) i ovde će biti izložen u kraćim crtama.

Za pravljenje gelova koriste se osnovni rastvori koji se duže vreme mogu čuvati na niskim temperaturama (+4°C) i u tamnim bocama. Gelovi za razdvajanje proteina pravljeni su od 7,5% akrilamida i njihova polimerizacija je vršena na dnevnoj svetlosti oko 45 minuta u cevčicama prečnika 0,6 × 7,0 cm. Dužina gelova za razdvajanje iznosila je 5 cm. Po završenoj polimerizaciji gornji gelovi su pokriveni novim slojem gela od 2,5% akrilamida (gel za koncentrisanje uzorka), čija je dužina iznosila 1 cm. Ovi gelovi su se polimerizovali pod dejstvom neonske svetlosti oko 30 minuta. Gelovi se pre nanošenja uzorka ispiraju puferom pH vrednosti 8,4 (Tris - glicin razblažen 1:10) koji se inače koristi u elektroforezi za uspostavljanje strujnog "mosta". Na pripremljene gelove nanosi se zasićeni rastvor saharoze rastvorene u Tris – glicinu i u nju se uranja komadić filter papira (Watman 1, Ø 0,5 cm) koji je natopljen homogenatom ispitivanog uzorka.

Homogenat je pravljen od jedinki *Drosophila subobscura* koje su pojedinačno stavljane u komorice za homogenizovanje. Zajedno sa ispitivanom jedinkom u komoricu je stavljana i po jedna mušica *Drosophila willistoni*. Jedinke ove vrste su homozigotne za ispitivani amilazni lokus a i mobilnost kroz gel joj je veća nego kod naše ispitivane vrste pa je korišćena kao kontrola. U komoricu sa ispitivanom i kontrolnom jedinkom dodavana je kap pufera (20 µl) i homogenizacija je vršena pomoću tučka. Posle postavljanja uzorka u pufer koji se naliva preko gelova stavljana je i kap bromfenol plavog koji je služio kao dopunska kontrola. Vreme trajanja elektroforeze je oko 90 minuta pri jačini struje od 2 – 3 mA po gelu i naponu ne većem od 200 V. Prvih 15 minuta jačina struje je 1 mA po gelu za koje vreme se izvrši koncentracija proteina u gornjem gelu. Gelovi su tokom elektroforeze svo vreme držani na temperaturi od oko +4°C kako bi se sprečilo pregrejavanje gelova a samim tim i denaturacija enzima.

#### 2.4.1.1 Pripremanje filma od skroba i akrilamida

Film od skroba i akrilamida priprema se na staklenim pločama po metodi Doane (1967). Sastoji se od 2% skroba, koji se kuva oko 5 minuta u optimalnom puferu za amilazu (Tris – HCl, pH = 7,8) i akrilamida za čiju je polimerizaciju neophodan amonijum persulfat. Polimerizacija ploča sa razlivenim tankim filmom skroba i akrilamida vršena je na dnevnom

svetlu oko 40 minuta. Pripremljene ploče se čuvaju na hladnom (+4°C) u standardnom puferu do korišćenja.

#### 2.4.1.2 Identifikacija $\alpha$ -amilaze sa gela na filmu od skroba i akrilamida

Amilaza je identifikovana nešto izmenjenom i prilagodjenom (optimizacija uslova) metodom za amilazni enzim kod *Drosophila subobscura* koju je opisala Doane (1967).

Posle elektroforetskog razdvajanja proteina gelovi se postavljaju u posebne kalupe. Preko postavljenih gelova naslanja se staklena ploča sa filmom od skroba i akrilamida i ceo sistem se inkubira u vlažnoj komori 120 minuta na temperaturi od 35°C. Po isteku vremena inkubacije ploča sa filmom od skroba i akrilamida se skida sa gelova i boji oko 1 minut u rastvoru J – KJ. Film se potom ispere vodom i 7% CH<sub>3</sub>COOH, i poklapa drugom praznom staklenom pločom. Ovako pripremljen i obojen film, na kome se jasno uočavaju prosvetljena mesta delovanja amilaze iz gela usled hidrolize skroba, može se duže vreme čuvati na oko +4°C.

Na prosvetljenim pločama se očitava, lenjirom, predjeni put amilaznog enzima u odnosu na kontrolu. Na osnovu utvrđenih (ko)ordinata *Amy* alela definiše se genotip jedinki *Drosophila subobscura* – homo ili heterozigot za “spori” i/ili “brzi” amilazni alel.

#### 2.4.2. Odredjivanje specifične aktivnosti $\alpha$ -amilaze

Amilolitička aktivnost  $\alpha$ -amilaze odredjivana je po metodi Bernfeld (1955) uz modifikaciju koju je dala Doane (1967). Aktivnost enzima je odredjivana u reakcionoj smeši u čijem je sastavu uvek bilo po 0,1 ml supstrata (2% skroba) i 0,1 ml enzimskog ekstrakta (homogenizovane jedinke *Drosophila subobscura*). 2% skrob se rastvara i prokuvava 5 minuta u Tris – HCl puferu pH vrednosti 7,8 i koji sadrži aktivator amilaze CaCl<sub>2</sub> u koncentraciji od 0,003 M. Nakon kuvanja filtrira se kroz tanak sloj vate. Uzorci odraslih jedinki *Drosophila subobscura*, starosti 4 – 5 dana, u zapremini od 50 jedinki na 1 ml hladnog pufera (Tris – HCl, pH = 7,8 sa aktivatorom amilaze) su homogenizovani oko 1 minut u homogenizeru pri brzini od oko 8000 obrtaja u minuti. Nakon izvršene homogenizacije uzorci

su centrifugirani 10 minuta na 12000 rpm. Homogenizovanje i centrifugiranje uzoraka vršeno je na hladnom (0 – 4°C) kako bi se izbegla denaturacija enzima. Ekstrakti koji se nisu odmah koristili za ispitivanje amilaze čuvani su na –20°C.

Amilazna aktivnost se određuje tako što se najpre određena količina ekstrakta – enzima inkubira 10 minuta u vodenom kupatilu na temperaturi od 35°C a potom dodaje skrob čime otpočinje enzimska reakcija. Vreme trajanja reakcije je 60 minuta. Posle isteka ovog vremena enzimska reakcija se prekida dodavanjem 0,2 ml Samner–ovog reagensa. Komponenta, 3,5 – dinitrosalicilna kiselina, Samner–ovog reagensa reaguje sa maltozom nastalom hidrolizom skroba pod delovanjem amilaze. Nakon zaustavljene reakcije smeša se 5 minuta kuva u vrijućem kupatilu i tom prilikom se dobijaju različiti intenziteti crveno – mrke boje koja je u korelaciji sa količinom oslobodjene maltoze. Svaki uzorak u eksperimentu je imao po tri probe kako bi se izbegle tehničke i subjektivne greške. Istovremeno su radjene i probe bez enzima, samo sa skrobom i puferom, kako bi se izvršila korekcija za količinu maltoze koja se nalazi u korišćenom skrobu. Merenje aktivnosti amilaze vršeno je spektrofotometrijski na talasnoj dužini od 550 nm (Shimatzu).

Enzimska aktivnost je izražavana u mmol–ima maltoze koju oslobadja 0,1 ml enzimskog ekstrakta pod optimalnim uslovima za 60 minuta. Količina oslobodjene maltoze dobijana je preračunavanjem u jednačini za fitovanu (regresionu) kalibracionu pravu za maltozu. Kalibraciona prava za maltozu dobijena je pomoću serije rastvora maltoze od 0,1 – 20 mmol–a, istim postupkom kojim je vršeno kvantitativno određivanje amilaze. Specifična aktivnost amilaze izražavana je enzimskom aktivnošću po mg proteina pa je neophodno i određivanje proteina u uzorku.

### 2.4.3. Određivanje koncentracije proteina

Koncentracija proteina u uzorcima određivana je po metodi Lowry i sar. (1951). Korišćena je makro metoda određivanja koncentracije proteina (50 – 500 µg/ml). Homogenati uzoraka razblaživani su 10 puta. Pored homogenata smeša je sadržala II<sub>D</sub> rastvor (4% K – Na – tartarat + 1% CuSO<sub>4</sub> × 5 H<sub>2</sub>O + 4% Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> rastvoren u 2N NaOH + H<sub>2</sub>O) i Folin reagens razblažen u odnosu 1:1 koji stupa u reakciju sa proteinima i boji smešu u plavo.

Merenje količine proteina u smeši vršeno je spektrofotometrijski na talasnoj dužini od 750 nm (Shimatzu). Koncentracija proteina dobijana je preračunavanjem u jednačini za fitovanu (regresionu) kalibracionu pravu za proteine i izražavana je u  $\mu\text{g/ml}$  proteina. Kalibraciona prava za proteine dobijena je pomoću serije rastvora albumina govedjeg seruma od 50 – 500  $\mu\text{g/ml}$ , istim postupkom kojim je vršeno kvantitativno određivanje proteina u uzorcima.

## 2.5. Određivanje specifične aktivnosti $\alpha$ -amilaze, dužine i dinamike razvića i preživljavanja kod potomaka iz homogamnih i heterogamnih ukrštanja selekcionisanih linija na supstratima različite koncentracije skroba

U oba eksperimentalna dela, prema gore opisanom dizajnu, za sve tipove ukrštanja merena je specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužina razvića (prosečno vreme embrionalnog i postembrionalnog razvića), dinamika izleganja, i preživljavanje.

U okviru svakog tipa ukrštanja 30 ženki je polagalo jaja na standardnom supstratu kukuruznog griza za *Drosophila subobscura* koja su nakon 24 časa u određenom broju (60) prebacivana na supstrate određene koncentracije skroba. Za svako ukrštanje i koncentraciju skroba, u oba eksperimentalna dela, radjena su po tri ponavljanja.

Nakon postavljanja jaja beleženo je vreme pojave prvog adulta kao i dinamika izleganja jedinki svakog narednog dana. Po završetku izleganja jedinke su sakupljane za svako ukrštanje i koncentraciju skroba i zamrzavane do momenta određivanja aktivnosti  $\alpha$ -amilaze. Prosečno preživljavanje izračunato je kao odnos izleženih adulta i broja jaja.

Svi parametri dobijeni su u prvoj generaciji potomaka jedinki *Drosophila subobscura* za eksperimentalni deo uticaja standardnog supstrata za *Drosophila*, 2% i 5% skrobnog supstrata i 5% maltoznog supstrata i naglih promena uslova sredine (standardni supstrat  $\rightarrow$  9% skrobni supstrat). U proceni odgovora na kontinuirane promene sredine parametri su određivani tokom četiri sukcesivne generacije. Naime, jedinke čije se razviće odvijalo u uslovima nižih koncentracija skroba, uzimane su kao roditeljska generacija potomstva čije se razviće odvijalo na višoj koncentraciji skroba.

## 2.6. Statistička obrada rezultata

U cilju analize eksperimentalnih rezultata koji se odnose na procenu odgovora različitih genotipova (tipova ukrštanja) za *Amy*-lokus kod *Drosophila subobscura* na različite uslove sredine (koncentracije skroba) korišćeno je nekoliko statističkih metoda. Primena različitih metoda omogućava preciznije definisanje načina odgovora genotipova na različite sredinske uslove.

Najčešće korišćena statistička metoda za procenu značajnosti pojedinih faktora kao i procene tih faktora u ukupnoj varijabilnosti za fenotipsku plastičnost jedinki *Drosophila subobscura* za posmatrane komponente adaptivne vrednosti korišćen je mešani (mixed) model dvofaktorijalne analize varijanse. U razmatranju rezultata analize varijanse primenjen je test najmanje značajne razlike, LSD (least significant difference test) između bilo kog para srednjih vrednosti za stepen značajnosti 0,05. Za bilo koje dve srednje vrednosti koje se razlikuju LSD test će dati značajnu vrednost  $t_s$  u odnosu na koju se posmatra bilo koji par srednjih vrednosti (Sokal i Rohlf, 1981).

Srednje vrednosti analiziranih komponenti adaptivne vrednosti, svakog tipa ukrštanja, za svaku od dve posmatrane sredine prikazane su normom reakcije kako bi se bolje uočila interakcija genotipa (potomstvo različitih tipova ukrštanja) i sredinskih uslova u kojima su kompletirali razviće (različite koncentracije skroba). U cilju boljeg sagledavanja statističke značajnosti interakcije genotip – sredina računat je i koeficijent varijacije genetičke varijanse.

Korišćena je i kontrastna analiza koja omogućava testiranje statističke značajnosti pojedinih srednjih vrednosti koje se odabiraju u zavisnosti od našeg eksperimentalnog dizajna. Jedna je od osnovnih i neophodnih komponenti analize u slučaju složenijih poredjenja nego što to omogućava korišćeni dizajn dvofaktorijalne analize varijanse. Na ovaj način testirane su srednje vrednosti komponenti adaptivne vrednosti pojedinačnih homogamnih ( $S_{\varphi}S_{\delta}$  i  $B_{\varphi}B_{\delta}$ ) ukrštanja u odnosu na srednje vrednosti svoja oba heterogamna ( $S_{\varphi}B_{\delta}$  i  $B_{\varphi}S_{\delta}$ ) ukrštanja.

Fenotipska plastičnost jedinki *Drosophila subobscura*, za analizirane komponente adaptivne vrednosti, za pojedino ukrštanje između svake dve koncentracije skroba je determinisana izračunatim indeksom fenotipske plastičnosti ( $PP_G$ ; Cheplick, 1995):

$$PP_G = \frac{\bar{X}_{c1} - \bar{X}_{c2}}{\bar{X}_{c1}} \times 100$$

gde je  $\bar{X}_{c1}$  srednja vrednost komponente adaptivne vrednosti potomstva jednog tipa ukrštanja na jednoj koncentraciji skroba i  $\bar{X}_{c2}$  srednje vrednosti istog tipa ukrštanja ali na drugoj koncentraciji skroba. Indeks fenotipske plastičnosti meri procentualnu promenu u komponenti adaptivne vrednosti u uslovima različite koncentracije skroba.

Mann – Withney U test je korišćen kao neparametarska metoda za poredjenje dobijenih prosečnih indeksa fenotipske plastičnosti. Na taj način je bolje definisana plastičnost svake analizirane karakteristike u okviru svakog tipa ukrštanja, ali i plastičnost pojedinačnih tipova ukrštanja.

Regresiona analiza (preciznije Joint linear regression), analiza varijanse regresionih pravih i poredjenje nagiba regresionih pravih jedna je od statističkih metoda, korišćena u ovom radu, koja može pomoći u sagledavanju fenotipske plastičnosti i načina odgovora potomstva različitih tipova ukrštanja na različite koncentracije skroba. Regresiona analiza testira linearnu zavisnost različitih koncentracija skroba i komponenti adaptivne vrednosti za svako ukrštanje. Regresione analiza sa koeficijentom determinacije ( $r^2$ ), koji definiše proporciju ukupne varijacije karakteristika, manjim od 50% nisu uzete u razmatranje jer ne daju relevantnu vrednost regresije.

U obradi podataka, kada pretpostavke za parametarsku analizu nisu ispunjene (aditivnost, homogenost varijansi, normalnost raspodele) podaci su se morali transformisati (Zar, 1984). Vrednosti za specifičnu aktivnost amilaze su transformisane logaritmovanjem a za procene (preživljavanje) primenjena je ugaona (arcsin) transformacija.

Za primenu parametarskih i neparametarskih analiza u obradi rezultata korišćen je paket program Statistika (release 4.5, Copyright StatSoft, Inc. 1993).





# 3.

## 3. Rezultati

### 3.1. Uticaj različitih koncentracija skroba na specifičnu aktivnost $\alpha$ -amilaze, dinamiku razvika i preživljavanje

Jedan od prvih koraka u analizi učinka odgovora *Amv*-genotipove *Drosophila melanogaster* u uslovinu različite koncentracije skroba je određivanje prosječnih vrednosti komponenti adaptivne vrednosti.

U našem istraživanju na malom i velikom standardnoj aparatu 2% i 5% skrobnog supstrata i 3% maltoznog supstrata, heterozimna (*S* i *B*), homozimna (*S-S* i *B-B*) i heterozimna (*S-B* i *B-S*) alelarni genotipovi su uzgajani na "spor" (*S*) i "brzi" (*B*) medijama alel-*S*u i alel-*B*u. Sve genotipove uzgajamo u prvoj generaciji potkusaka iz tih ukrsta.

#### 3.1.1. Specifična aktivnost $\alpha$ -amilaze

Specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze kao važni biohemijski fenotipski znak od značajnih komponenti adaptivne vrednosti kada se analizira uticaj različitih koncentracija skroba na genotipove selekcionisane na *Amv*-lokalu. Supstrati bogati skrobom mogu ograničavajući ali i stimulirajući faktori za analizu dok odsustvo skroba u supstratu uključuje druge enzimske sisteme. U tabeli 1 dati su prosječne vrednosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze izražene kao OD mg proteina ml supstrata. Aktivnost  $\alpha$ -amilaze izraženo u specifičnoj aktivnosti (kvalitet) na različitim supstratima varira od vrednosti 3,64–9,18, a na 2% skrobnom supstratu od vrednosti 1,09–6,11. Vrednosti amilazne aktivnosti izražene u specifičnoj aktivnosti (kvalitet) na različitim supstratima varira od vrednosti 1,09–5,11 kao i vrednosti amilazne

### 3. Rezultati

#### 3.1. Uticaj različite koncentracije skroba na specifičnu aktivnost $\alpha$ -amilaze, dinamiku razvića i preživljavanje

Jedan od prvih koraka u analizi načina odgovora *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* u uslovima različite koncentracije skroba je sagledavanje prosečnih vrednosti komponenti adaptivne vrednosti.

U našim istraživanjima analiziran je uticaj standardnog supstrata, 2% i 5% skrobnog supstrata i 5% maltoznog supstrata na potomstvo iz homogamnog ( $S_{\square}S_{\square}$  i  $B_{\square}B_{\square}$ ) i heterogamnog ( $S_{\square}B_{\square}$  i  $B_{\square}S_{\square}$ ) ukrštanja jedinki *Drosophila subobscura* selekcionisanih za “spori” (S) i “brzi” (B) amilazni alel. Svi dobijeni parametri, u proceni odgovora, dobijeni su u prvoj generaciji potomaka iz tih ukrštanja.

##### 3.1.1. Specifična aktivnost $\alpha$ -amilaze

Specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze kao vid biohemijskog fenotipa može biti jedna od značajnih komponenti adaptivne vrednosti kada se analizira uticaj različitih koncentracija skroba na genotipove selekcionisane za *Amy*-lokus. Supstrati bogati skrobom mogu biti ograničavajući ali i stimulišući faktor za amilazu dok odsustvo skroba u supstratu uključuje druge enzimske sisteme. U tabeli 3 date su srednje vrednosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze izražene kao OD mg proteina/0,1 ml homogenata. Aktivnost  $\alpha$ -amilaze (izražene u specifičnoj aktivnosti) kod jedinki na standardnom supstratu varira od vrednosti 3,64 – 9,18, a na 2% skrobnom supstratu od vrednosti 3,09 – 6,31. Vrednosti amilazne aktivnosti jedinki na 5% skrobnom supstratu variraju u manjem opsegu od 3,09 – 5,11 kao i vrednosti amilazne

Tabela 3

Srednje vrednosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* gajenih na različitim supstratima

genotipovi	specifična aktivnost $\alpha$ -amilaze			
	standard	2% skrob	5% skrob	5% maltoza
$S_{57/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$	8.15 $\pm$ 1,41	6.25 $\pm$ 1,29	3.88 $\pm$ 0,34	3.68 $\pm$ 0,42
$S_{131/3\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$	5.09 $\pm$ 0,92	4.01 $\pm$ 0,55	3.09 $\pm$ 0,23	2.88 $\pm$ 0,17
$S_{218/4/1\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$	6.67 $\pm$ 1,10	6.31 $\pm$ 0,87	4.64 $\pm$ 0,21	4.04 $\pm$ 0,57
$B_{69/6/8\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$	4.20 $\pm$ 0,45	3.09 $\pm$ 0,67	3.76 $\pm$ 0,56	3.36 $\pm$ 0,46
$B_{80\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$	4.45 $\pm$ 0,28	6.22 $\pm$ 0,42	3.46 $\pm$ 0,64	4.39 $\pm$ 0,94
$B_{139/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$	3.64 $\pm$ 0,14	4.62 $\pm$ 0,23	3.47 $\pm$ 0,43	3.23 $\pm$ 0,57
$S_{57/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$	4.00 $\pm$ 0,32	4.09 $\pm$ 0,57	3.39 $\pm$ 0,19	4.31 $\pm$ 0,38
$S_{131/3\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$	9.18 $\pm$ 1,24	4.18 $\pm$ 0,48	4.87 $\pm$ 0,66	3.39 $\pm$ 0,33
$S_{218/4/1\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$	5.19 $\pm$ 0,21	5.36 $\pm$ 0,13	4.81 $\pm$ 0,67	4.13 $\pm$ 0,21
$B_{69/6/8\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$	5.32 $\pm$ 0,62	4.76 $\pm$ 0,33	5.11 $\pm$ 0,88	3.92 $\pm$ 0,31
$B_{80\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$	9.03 $\pm$ 1,61	4.50 $\pm$ 0,71	4.45 $\pm$ 0,71	3.44 $\pm$ 0,45
$B_{139/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$	8.13 $\pm$ 0,85	5.24 $\pm$ 0,97	4.48 $\pm$ 1,61	5.12 $\pm$ 0,13

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

aktivnosti na 5% maltoznom supstratu (2,88 – 5,12). Najveću specifičnu aktivnost amilaze (9,18) pokazuje potomstvo iz heterogamnog ukrštanja homozigotnih genotipova  $S_{131/3\varphi} \times B_{80\delta}$  na standardnom supstratu a najmanju (2,88) potomstvo iz homogamnog ukrštanja homozigotnog genotipa  $S_{131/3}$  ( $S_{131/3\varphi} \times S_{131/3\delta}$ ) na maltoznom supstratu. Uočava se da, u uslovima izmenjene sredine, potomstvo iz homogamnih ukrštanja genotipova homozigotnih za “spori” amilazni alel zadržavaju svojstvo da imaju višu amilaznu aktivnost (izražena u specifičnoj aktivnosti amilaze) u odnosu na potomstvo homogamnih ukrštanja homozigotnih genotipova za “brzi” amilazni alel čija je amilazna aktivnost manja. Potomstvo homogamnog ukrštanja homozigota za “spori” amilazni alel zadržavaju svojstvo da imaju veće vrednosti amilazne aktivnosti na standardnom i 2% skrobnom supstratu u odnosu na vrednosti za amilaznu aktivnost dobijenih prilikom odabiranja definisanih homozigotnih genotipova za “brzi” i “spori” amilazni alel. Na 5% skrobnom i 5% maltoznom supstratu potomstvo ostaje na nivou vrednosti za amilaznu aktivnost koje su dobijene prilikom odabiranja definisanih genotipova. Potomstvo iz homogamnih ukrštanja homozigota za “brzi” amilazni alel, koji se karakterišu manjom specifičnom aktivnošću amilaze, ima nešto veće vrednosti za amilaznu aktivnost na svim posmatranim supstratima ali su one manje u odnosu na potomstvo iz homogamnih ukrštanja homozigota za “spori” amilazni alel koje se karakteriše većom specifičnom aktivnošću amilaze. Za potomstvo iz heterogamnih ukrštanja ( $S_{\varphi}B_{\delta}$  i  $B_{\varphi}S_{\delta}$ ) na standardnom supstratu karakteristične su veće srednje vrednosti amilazne aktivnosti. Statistički značajno veću aktivnost amilaze ima potomstvo heterogamnog ukrštanja  $B_{\varphi}S_{\delta}$  u odnosu na prosečne vrednosti specifične aktivnosti amilaze potomstva iz homogamnih ukrštanja ( $S_{\varphi}S_{\delta}$  i  $B_{\varphi}B_{\delta}$ ) na standardnom supstratu odredjivanih prilikom odabiranja definisanih genotipova ( $t_{SS:BS} = -3,46$  i  $t_{BB:BS} = -4,07$ ;  $p < 0,05$ ).

Osim statistički značajnih razlika u aktivnosti  $\alpha$ -amilaze izmedju potomstva homo- i heterogamnih ukrštanja, uslovljenih genetičkim razlikama dvofaktorijalna analiza varijanse (tabela 4) ukazuje i na statistički značajan uticaj sredinskih faktora, kao i interakcije genetičkih i sredinskih faktora, što omogućava i bolje sagledavanje odgovora jedinki u posmatranim sredinskim uslovima. Dvofaktorijalna analiza varijanse prosečnih vrednosti aktivnosti amilaznog enzima ukazuje na postojanje fenotipske plastičnosti. Sredina kao izvor varijabilnosti fenotipske plastičnosti za specifičnu aktivnost amilaze statistički značajno utiče na odgovor fenotipa u različitim sredinskim uslovima. Statistički značajna razlika za

interakciju genotip – sredina govori u prilog postojanja značajne varijabilnosti u fenotipskoj plastičnosti potomstva iz posmatranih ukrštanja. Koeficijent varijacije genetičke varijanse ukazuje na oko 16% relativnog variranja specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze.

Tabela 4

Dvofaktorijalna analiza varijanse specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na različitim supstratima

	df	MS	F	
Genotip	11	0,054	4,843	***
Supstrat	3	0,244	21,786	***
G×S	33	0,021	1,885	***
Error	96	0,011		

\*\*\*  $p < 0,001$

U daljem razmatranju rezultata analize varijanse uradjen je LSD – test za faktore koji imaju uticaja na specifičnu aktivnost amilaze.

U tabeli 5 prikazano je prisustvo odnosno odsustvo statistički značajnih razlika u amilaznoj aktivnosti potomstva, svakog od posmatranih homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih genotipova za “spori” i “brzi” amilazni alel, izmedju supstrata dobijenih iz interakcije genotip – sredina.

Za par genotipova  $B_{69/6/8}$  i  $S_{218/4/1}$  uočava se odsustvo razlika za prosečne vrednosti u specifičnoj aktivnosti amilaze izmedju svakog od supstrata osim u slučaju homogamnog ukrštanja homozigota  $S_{218/4/1}$  gde se uočavaju razlike u aktivnosti amilaze jedinki izleženih na 2% skrobnom i 5% maltoznom supstratu kao i izmedju jedinki sa standardnog i 5% maltoznog supstrata. Jedinke koje su svoje razviće kompletirale na standardnom i 2% skrobnom supstratu imaju statistički značajno veće prosečne vrednosti za specifičnu aktivnost amilaze.

Statistički značajne razlike u specifičnoj aktivnosti amilaze jedinki izleženih na standardnom, 2% i 5% skrobnom i 5% maltoznom supstratu prisutne su u slučaju potomstva iz heterogamnog ukrštanja homozigota  $B_{139/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$ ,  $B_{80\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$  i  $S_{131/3\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$ .

Tabela 5

LSD test efekta interakcije genotip - sredina za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze kod potomaka iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* gajenih na različitim supstratima

	$B_{69/6/8\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$			$B_{69/6/8\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$			$S_{218/4/1\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$			$S_{218/4/1\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$		
	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoz	2% skrob	5% skrob	5% maltoza
5% skrob	n.s.			n.s.			n.s.			n.s.		
5% maltoza	n.s.	n.s.		n.s.	n.s.		*	n.s.		n.s.	n.s.	
standard	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.

	$B_{139/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$			$B_{139/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$			$S_{57/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$			$S_{57/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$		
	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoz	2% skrob	5% skrob	5% maltoza
5% skrob	n.s.			n.s.			*			n.s.		
5% maltoza	*	n.s.		n.s.	n.s.		*	n.s.		n.s.	n.s.	
standard	n.s.	n.s.	n.s.	*	*	*	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	n.s.

	$B_{80\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$			$B_{80\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$			$S_{131/3\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$			$S_{131/3\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$		
	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoz	2% skrob	5% skrob	5% maltoza
5% skrob	*			n.s.			n.s.			n.s.		
5% maltoza	*	n.s.		n.s.	n.s.		n.s.	n.s.		n.s.	n.s.	
standard	n.s.	n.s.	n.s.	*	*	*	n.s.	*	*	*	*	*

\*  $p < 0,05$ 

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Potomstvo navedenih parova ima statistički značajno veću prosečnu specifičnu aktivnost amilaze na standardnom medijumu. Potomstvo ukrštenih parova  $S_{57/8} \times B_{139/8}$  statistički se značajno ne razlikuje u prosečnim vrednostima aktivnosti amilaze na posmatranim supstratima. Potomstvo iz homogamnog ukrštanja homozigota  $B_{139/8}$  ima statistički značajno različitu prosečnu amilaznu aktivnost na 2% skrobnom supstratu u odnosu na potomstvo sa 5% maltoznog supstrata ali i u odnosu na 5% skrobni supstrat što je slučaj za potomstvo iz homogamnih ukrštanja homozigota  $S_{57/8}$  i  $B_{80}$ . Amilazna aktivnost na standardnom supstratu, potomstva iz homogamnih ukrštanja homozigota  $S_{57/8}$  i  $S_{131/3}$  statistički je značajno veća od aktivnosti na 5% skrobnom i 5% maltoznom supstratu.

Statistički značajne razlike (LSD – test interakcije genotip - sredina) između potomstva svih ukrštanja na svakom pojedinačnom supstratu prikazane su u tabeli 6. Na standardnom supstratu razlike u amilaznoj aktivnosti između potomstva ukrštenih genotipova zastupljene su u 48,48% slučajeva a najmanje prisustvo razlika u aktivnosti amilaze pokazuje potomstvo analiziranih ukrštanja čije se razviće odvijalo na 5% maltoznom supstratu.

Hranljivi supstrati bi se, prema prisutnim statistički značajnim razlikama između potomstva različitih ukrštanja za prosečne vrednosti specifične aktivnosti amilaze, mogli prikazati sledećim redosledom:

standardni medijum > 2% skrob > 5% skrob > 5% maltoza

Dvofaktorijalna analiza varijanse za srednje vrednosti specifične aktivnosti amilaze potomstva homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih genotipova (tabela 7) pokazuje da je uticaj pojedinačnih faktora: genetičkih (različiti genotipovi) i sredinskih (različiti sastav hranljivog medijuma) statistički značajan a samim tim da je posmatrana karakteristika fenotipski plastična.

Tabela 6

LSD test efekta interakcije genotip - sredina za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze izmedju potomaka iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na određenim supstratima

	standard										
	$B_{69/6/8\varnothing} \times B_{69/6/8\sigma}$	$B_{69/6/8\varnothing} \times S_{218/4/1\sigma}$	$S_{218/4/1\varnothing} \times S_{218/4/1\sigma}$	$S_{218/4/1\varnothing} \times B_{69/6/8\sigma}$	$B_{139/8\varnothing} \times B_{139/8\sigma}$	$B_{139/8\varnothing} \times S_{57/8\sigma}$	$S_{57/8\varnothing} \times S_{57/8\sigma}$	$S_{57/8\varnothing} \times B_{139/8\sigma}$	$B_{80\varnothing} \times B_{80\sigma}$	$B_{80\varnothing} \times S_{131/3\sigma}$	$S_{131/3\varnothing} \times S_{131/3\sigma}$
$B_{69/6/8\varnothing} \times S_{218/4/1\sigma}$	n.s.										
$S_{218/4/1\varnothing} \times S_{218/4/1\sigma}$	*	n.s.									
$S_{218/4/1\varnothing} \times B_{69/6/8\sigma}$	n.s.	n.s.	n.s.								
$B_{139/8\varnothing} \times B_{139/8\sigma}$	n.s.	n.s.	*	n.s.							
$B_{139/8\varnothing} \times S_{57/8\sigma}$	*	*	n.s.	*	*						
$S_{57/8\varnothing} \times S_{57/8\sigma}$	*	*	n.s.	*	*	n.s.					
$S_{57/8\varnothing} \times B_{139/8\sigma}$	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	*	*				
$B_{80\varnothing} \times B_{80\sigma}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	*	n.s.			
$B_{80\varnothing} \times S_{131/3\sigma}$	*	*	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	*	*		
$S_{131/3\varnothing} \times S_{131/3\sigma}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	*	
$S_{131/3\varnothing} \times B_{80\sigma}$	*	*	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	*

	2% skrob										
	$B_{69/6/8\varnothing} \times B_{69/6/8\sigma}$	$B_{69/6/8\varnothing} \times S_{218/4/1\sigma}$	$S_{218/4/1\varnothing} \times S_{218/4/1\sigma}$	$S_{218/4/1\varnothing} \times B_{69/6/8\sigma}$	$B_{139/8\varnothing} \times B_{139/8\sigma}$	$B_{139/8\varnothing} \times S_{57/8\sigma}$	$S_{57/8\varnothing} \times S_{57/8\sigma}$	$S_{57/8\varnothing} \times B_{139/8\sigma}$	$B_{80\varnothing} \times B_{80\sigma}$	$B_{80\varnothing} \times S_{131/3\sigma}$	$S_{131/3\varnothing} \times S_{131/3\sigma}$
$B_{69/6/8\varnothing} \times S_{218/4/1\sigma}$	*										
$S_{218/4/1\varnothing} \times S_{218/4/1\sigma}$	*	n.s.									
$S_{218/4/1\varnothing} \times B_{69/6/8\sigma}$	*	n.s.	n.s.								
$B_{139/8\varnothing} \times B_{139/8\sigma}$	*	n.s.	n.s.	n.s.							
$B_{139/8\varnothing} \times S_{57/8\sigma}$	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
$S_{57/8\varnothing} \times S_{57/8\sigma}$	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
$S_{57/8\varnothing} \times B_{139/8\sigma}$	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	*				
$B_{80\varnothing} \times B_{80\sigma}$	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*			
$B_{80\varnothing} \times S_{131/3\sigma}$	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
$S_{131/3\varnothing} \times S_{131/3\sigma}$	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	
$S_{131/3\varnothing} \times B_{80\sigma}$	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.

\*  $p < 0,05$ 

♀ - ženke; ♂ - mužjaci



Tabela 6 (nastavak)

LSD test efekta interakcije genotip - sredina za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze izmedju potomaka iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na određenim supstratima

	5% skrob										
	B <sub>69/68♀</sub> × B <sub>69/68♂</sub>	B <sub>69/68♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	S <sub>218/41♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	S <sub>218/41♀</sub> × B <sub>69/68♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	S <sub>131/3♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>
B <sub>69/68♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	n.s.										
S <sub>218/41♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	n.s.	n.s.									
S <sub>218/41♀</sub> × B <sub>69/68♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.								
B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
S <sub>131/3♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	*	*	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
S <sub>131/3♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*

	5% maltoza										
	B <sub>69/68♀</sub> × B <sub>69/68♂</sub>	B <sub>69/68♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	S <sub>218/41♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	S <sub>218/41♀</sub> × B <sub>69/68♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	S <sub>131/3♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>
B <sub>69/68♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	n.s.										
S <sub>218/41♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	n.s.	n.s.									
S <sub>218/41♀</sub> × B <sub>69/68♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.								
B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	*	n.s.	n.s.	n.s.	*						
S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.		
S <sub>131/3♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	n.s.	
S <sub>131/3♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

\* p &lt; 0,05

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 7

Dvofaktorijalna analiza varijanse specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze kod potomaka iz homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih genotipova *Drosophila subobscura* na različitim supstratima

	df	MS	F
Genotip	3	0,079	5,236 **
Supstrat	3	0,244	16,112 ***
G×S	9	0,021	1,411
Error	128	0,015	

\*\* p < 0,01

\*\*\* p < 0,001

Potomstvo iz homogamnih ukrštanja homozigota BB ima manje prosečne vrednosti za aktivnost amilaze u odnosu na potomstvo homogamnih ukrštanja homozigota SS ali i u odnosu na potomstvo heterogamnih ukrštanja  $S_{\square}B_{\square}$  i  $B_{\square}S_{\square}$  (tabela 8).

Tabela 8

LSD test pojedinačnih efekata genotipa i supstrata na specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze kod potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na različitim supstratima

genotipovi	$B_{\square}B_{\square}$	$S_{\square}S_{\square}$	$B_{\square}S_{\square}$
$S_{\square}S_{\square}$	*		
$B_{\square}S_{\square}$	*	n.s.	
$S_{\square}B_{\square}$	*	n.s.	n.s.

supstrat	2% skrob	5% skrob	5% maltoza
5% skrob	*		
5% maltoza	*	n.s.	
standard	*	*	*

\* p < 0,05

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

U tabeli 9 prikazane su statistički značajne razlike u aktivnosti amilaze između potomstva čije se razviće odvijalo na različitim supstratima za sva ukrštanja. Amilazna aktivnost homogamnih ukrštanja homozigota za "brzi" amilazni alel nije statistički značajno različita između potomstva čije se razviće odvijalo na različitim supstratima. Za homogamna

Tabela 9

LSD test efekta interakcije genotip - supstrat na specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze kod potomstva iz homo- i heterogamnih tipova ukrštanja *Amy*- genotipova *Drosophila subobscura* izmedju različitih supstrata

$B_{\square}B_{\delta}$			
	2% skrob	5% skrob	5% maltoza
5% skrob	n.s.		
5% maltoza	n.s.	n.s.	
standard	n.s.	n.s.	n.s.
$S_{\square}S_{\delta}$			
	2% skrob	5% skrob	5% maltoza
5% skrob	*		
5% maltoza	*	n.s.	
standard	n.s.	*	*
$B_{\square}S_{\delta}$			
	2% skrob	5% skrob	5% maltoza
5% skrob	n.s.		
5% maltoza	n.s.	n.s.	
standard	*	*	*
$S_{\square}B_{\delta}$			
	2% skrob	5% skrob	5% maltoza
5% skrob	n.s.		
5% maltoza	n.s.	n.s.	
standard	n.s.	*	*

\*  $p < 0,05$ 

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

ukrštanja homozigota SS razlike odsustvuju samo u slučaju poredjenja potomstva sa standardnog i 2% skrobnog supstrata kao i izmedju potomstva sa 5% skrobnog i 5% maltoznog supstrata. Potomstvo homogamnog ukrštanja homozigota SS i potomstvo heterogamnog ukrštanja  $S_{\varphi}B_{\delta}$  imaju statistički značajno veću prosečnu aktivnost amilaze na standardnom supstratu u odnosu na potomstvo sa 5% skrobnog i 5% maltoznog supstrata. Na standardnom supstratu potomstvo heterogamnog ukrštanja  $B_{\varphi}S_{\delta}$  ima statistički značajno veću aktivnost amilaze nego potomstvo sa 2% i 5% skrobnog supstrata i 5% maltoznog supstrata.

LSD – test interakcije genotip – sredina za svaki pojedinačni supstrat (tabela 10) pokazuje da su razlike u prosečnoj specifičnoj aktivnosti amilaze izmedju potomstva homo- i heterogamnog ukrštanja statistički značajno različite samo u slučaju standardnog supstrata za potomstvo iz homogamnog ukrštanja homozigota BB u odnosu na potomstvo homogamnog ukrštanja homozigota SS i heterogamnih ukrštanja  $B_{\varphi}S_{\delta}$  i  $S_{\varphi}B_{\delta}$ .

Test planirano poredjenje prosečnih vrednosti specifične aktivnosti amilaze potomstva iz pojedinačnih homogamnih ukrštanja homozigota u odnosu na svoja heterogamna ukrštanja, pokazuje da se prosečna specifična aktivnost amilaze potomstva iz ukrštanja  $B_{69/6/8\varphi} \times B_{69/6/8\delta}$  statistički značajno razlikuje od prosečne specifične aktivnosti svojih heterogamnih ukrštanja ( $B_{69/6/8\varphi} \times S_{218/4/1\delta}$  i  $S_{218/4/1\varphi} \times B_{69/6/8\delta}$ ) samo na 2% skrobnom supstratu kao i homogamno ukrštanje  $B_{80\varphi} \times B_{80\delta}$  u odnosu na svoja heterogamna ukrštanja  $B_{80\varphi} \times S_{131/3\delta}$  i  $S_{131/3\varphi} \times B_{80\delta}$ . Na standardnom supstratu statistički značajne razlike u amilaznoj aktivnosti su izmedju potomstva homogamnih ukrštanja  $B_{139/8\varphi} \times B_{139/8\delta}$ ,  $B_{80\varphi} \times B_{80\delta}$ ,  $S_{131/3\varphi} \times S_{131/3\delta}$  i potomstva svojih heterogamnih ukrštanja. Prosečna specifična aktivnost amilaze homogamnog ukrštanja homozigota  $S_{131/3\varphi} \times S_{131/3\delta}$  na 5% skrobnom supstratu statistički se značajno razlikuje u odnosu na amilaznu aktivnost potomstva njegovih heterogamnih ukrštanja ( $B_{80\varphi} \times S_{131/3\delta}$  i  $S_{131/3\varphi} \times B_{80\delta}$ ) koji imaju veću prosečnu amilaznu aktivnost. Potomstvo iz homogamnog ukrštanja  $B_{139/8\varphi} \times B_{139/8\delta}$  ima statistički značajno manju prosečnu aktivnost amilaze u odnosu na potomstvo svojih heterogamnih ukrštanja ( $B_{139/8\varphi} \times S_{57/8\delta}$  i  $S_{57/8\varphi} \times B_{139/8\delta}$ ) na standardnom i 5% maltoznom supstratu (tabela 11).

Tabela 10

LSD test efekta interakcije genotip - supstrat na specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze izmedju potomstva homo- i heterogamnih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na različitim supstratima

standard			
	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	*		
B♀S♂	*	n.s.	
S♀B♂	*	n.s.	n.s.
2% skrob			
	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	n.s.		
B♀S♂	n.s.	n.s.	
S♀B♂	n.s.	n.s.	n.s.
5% skrob			
	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	n.s.		
B♀S♂	n.s.	n.s.	
S♀B♂	n.s.	n.s.	n.s.
5% maltoza			
	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	n.s.		
B♀S♂	n.s.	n.s.	
S♀B♂	n.s.	n.s.	n.s.

\* p &lt; 0,05

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 11

Test planirano poredjenje prosečnih vrednosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze potomstva *Drosophila subobscura* iz pojedinačnih homogamnih ukrštanja homozigota u odnosu na svoja heterogamna ukrštanja

genotip		B <sub>69</sub> i njegovi heterozigoti		B <sub>139</sub> i njegovi heterozigoti		B <sub>80</sub> i njegovi heterozigoti	
supstrat	df	MS	F	MS	F	MS	F
standard	1	0.0196	1.7507	0.0736	6.5715 *	0.1820	16.24487 ***
2% skrob	1	0.1112	9.9246 **	0.000202	0.0180	0.0535	4.771802 *
5% skrob	1	0.0289	2.5829	0.0019	0.1728	0.037304	3.3288
5% maltoza	1	0.0139	1.241903	0.0609	5.4366 *	0.0184	1.6390
Error	96	0.0112					

genotip		S <sub>218</sub> i njegovi heterozigoti		S <sub>57</sub> i njegovi heterozigoti		S <sub>131</sub> i njegovi heterozigoti	
supstrat	df	MS	F	MS	F	MS	F
standard	1	0.0184	1.6452	0.0421	3.7555	0.1328	11.84753 ***
2% skrob	1	0.0159	1.4232	0.0289	2.5765	0.0022	0.1932
5% skrob	1	0.0008	0.0701	0.0008	0.0750	0.0582	5.1925 *
5% maltoza	1	0.0000	0.0030	0.0240	2.1425	0.0096	0.8594
Error	96	0.0112					

\* p &lt; 0,05

\*\* p &lt; 0,01

\*\*\* p &lt; 0,001

### 3.1.2. Dinamika razvića

Postavljeni eksperimentalni dizajn omogućava analizu uticaja supstrata, standardnog supstrata, 2% i 5% skrobnog supstrata i 5% maltoznog supstrata, na ukupno vreme embrionalnog i postembrionalnog razvića tj. dužinu razvića kod jedinki *Drosophila subobscura* selekcionisanih za “spori” i “brzi” amilazni alel. Analizirana je i sama dinamika izleganja jedinki. Vrednosti za dinamiku formiranja adulta i dužinu razvića na pomenutim supstratima date su u tabeli 12.

Razlike u dinamici formiranja adulta u različitim sredinskim uslovima nisu velike, ali su statistički značajne, kako između supstrata tako i između ukrštanja (tabela 13).

Tabela 13

Dvofaktorijalna analiza varijanse dužine razvića *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na različitim supstratima

	df	MS	F
Genotip	11	4,168	41,862 ***
Supstrat	3	0,768	7,717 ***
G×S	33	0,134	1,342
Error	96	0,100	

\*\*\*  $p < 0,001$

Prosečna dužina razvića potomstva najkraća je na 5% skrobnom supstratu (22,64 dana) gde je i dinamika izleganja statistički značajno ubrzana (tabela 14, LSD – test). Na standardnom supstratu, 2% skrobnom i 5% maltoznom supstratu dužina razvića genotipova je u proseku oko 22,9 dana. Prema brzini formiranja adulta supstrati se mogu rangirati sledećim redosledom:

5% maltoza > 2% skrob > standard > 5% skrob

Tabela 12

Dinamika izleganja i srednje vrednosti dužine razvika potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova jedinki *Drosophila subobscura* na supstratima sa različitim koncentracijom skroba

B <sub>6916/8♀</sub> × B <sub>6916/8♂</sub>																
standard				2% skrob				5% skrob				5% maltoza				
dani	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%
21	1	0.66	1	0.66	-	-	-	-	4	2.56	4	2.56	-	-	-	-
22	24	15.89	25	16.56	23	16.31	23	16.31	68	43.59	72	46.15	25	17.12	25	17.12
23	95	62.91	120	79.47	95	67.38	118	83.69	68	43.59	140	89.74	77	52.74	102	69.86
24	26	17.22	146	96.69	22	15.60	140	99.29	16	10.26	156	100.00	40	27.40	142	97.26
25	2	1.32	148	98.01	-	-	-	-	-	-	-	-	3	2.05	145	99.32
26	3	1.99	151	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.68	146	100.00
28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	1	0.71	141	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-
sr. vred.	23.086 ±0,062				23.035 ±0,064				22.615 ±0,056				23.171 ±0,065			

B <sub>6916/8♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>																
standard				2% skrob				5% skrob				5% maltoza				
dani	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%
21	3	1.76	3	1.76	-	-	-	-	5	3.33	5	3.33	-	-	-	-
22	78	45.88	81	47.65	44	32.12	44	32.12	88	58.67	93	62.00	12	8.33	12	8.33
23	77	45.29	158	92.94	80	58.39	124	90.51	53	35.33	146	97.33	87	60.42	99	68.75
24	11	6.47	169	99.41	12	8.76	136	99.27	4	2.67	150	100.00	40	27.78	139	96.53
25	1	0.59	170	100.00	1	0.73	137	100.00	-	-	-	-	2	1.39	141	97.92
26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1.39	143	99.31
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.69	144	100.00
sr. vred.	22.582 ±0,051				22.781 ±0,054				22.373 ±0,049				23.306 ±0,070			

S <sub>218/41♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>																
standard				2% skrob				5% skrob				5% maltoza				
dani	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%
21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22	-	-	-	-	1	0.80	1	0.80	6	4.72	6	4.72	-	-	-	-
23	27	16.67	27	16.67	38	30.40	39	31.20	52	40.94	58	45.67	64	42.95	64	42.95
24	82	50.62	109	67.28	59	47.20	98	78.40	61	48.03	119	93.70	77	51.68	141	94.63
25	32	19.75	141	87.04	17	13.60	115	92.00	3	2.36	122	96.06	7	4.70	148	99.33
26	12	7.41	153	94.44	8	6.40	123	98.40	1	0.79	123	96.85	1	0.67	149	100.00
27	4	2.47	157	96.91	2	1.60	125	100.00	2	1.57	125	98.43	-	-	-	-
28	4	2.47	161	99.38	-	-	-	-	1	0.79	126	99.21	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30	1	0.62	162	100.00	-	-	-	-	1	0.79	127	100.00	-	-	-	-
sr. vred.	24.383 ±0,092				23.992 ±0,084				23.654 ±0,093				23.631 ±0,050			

S <sub>218/41♀</sub> × B <sub>6916/8♂</sub>																
standard				2% skrob				5% skrob				5% maltoza				
dani	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%
21	-	-	-	-	-	-	-	-	4	3.05	4	3.05	1	0.68	1	0.68
22	10	6.49	10	6.49	18	15.79	18	15.79	32	24.43	36	27.48	85	57.43	86	58.11
23	109	22.08	119	77.27	65	57.02	83	72.81	65	49.62	101	77.10	60	40.54	146	98.65
24	34	0.65	153	99.35	30	26.32	113	99.12	27	20.61	128	97.71	2	1.35	148	100.00
25	1	0.00	154	100.00	1	0.88	114	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-
26	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1.53	130	99.24	-	-	-	-
27	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.76	131	100.00	-	-	-	-
28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sr. vred.	23.169 ±0,043				23.123 ±0,062				22.977 ±0,080				22.426 ±0,044			

♀ - ženke, ♂ - mužjaci



Tabela 12 (nastavak)

Dinamika izleganja i srednje vrednosti dužine razvića potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova jedinki *Drosophila subobscura* na supstratima sa različitim koncentracijom skroba

B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>																
dani	standard				2% skrob				5% skrob				5% maltoza			
	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%
21	-	-	-	-	-	-	-	-	10	10.10	10	9.26	-	-	-	-
22	1	0.78	1	0.78	1	1.20	1	1.20	7	6.48	17	15.74	1	1.19	1	1.19
23	48	37.21	49	37.98	37	44.58	38	45.78	64	59.26	81	75.00	42	50.00	43	51.19
24	59	45.74	108	83.72	27	32.53	65	78.31	18	16.67	99	91.67	34	40.48	77	91.67
25	13	10.08	121	93.80	11	13.25	76	91.57	6	5.56	105	97.22	3	3.57	80	95.24
26	8	6.20	129	100.00	2	2.41	78	93.98	1	0.93	106	98.15	1	1.19	81	96.43
27	-	-	-	-	5	6.02	83	100.00	2	1.85	108	100.00	3	3.57	84	100.00
28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sr. vred.	23.837 ±0,075				23.892 ±0,124				23.130 ±0,105				23.643 ±0,100			

B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>																
dani	standard				2% skrob				5% skrob				5% maltoza			
	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%
21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22	22	16.30	22	16.30	12	10.53	12	10.53	43	38.05	43	38.05	9	10.34	9	10.34
23	88	65.19	110	81.48	86	75.44	98	85.96	63	55.75	106	93.81	59	67.82	68	78.16
24	16	11.85	126	93.33	11	9.65	109	95.61	7	6.19	113	100.00	16	18.39	84	96.55
25	3	2.22	129	95.56	1	0.88	110	96.49	-	-	-	-	2	2.30	86	98.85
26	1	0.74	130	96.30	2	1.75	112	98.25	-	-	-	-	1	1.15	87	100.00
27	1	0.74	131	97.04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	2	1.48	133	98.52	2	1.75	114	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-
29	2	1.48	135	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sr. vred.	23.215 ±0,103				23.149 ±0,085				22.681 ±0,055				23.161 ±0,073			

S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>																
dani	standard				2% skrob				5% skrob				5% maltoza			
	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%
21	-	-	-	-	-	-	-	-	6	4.88	6	4.88	-	-	-	-
22	32	25.40	32	25.40	20	19.61	20	19.61	51	41.46	57	46.34	19	16.81	19	16.81
23	87	69.05	119	94.44	59	57.84	79	77.45	59	47.97	116	94.31	73	64.60	92	81.42
24	7	5.56	126	100.00	21	20.59	100	98.04	7	5.69	123	100.00	20	17.70	112	99.12
25	-	-	-	-	1	0.98	101	99.02	-	-	-	-	1	0.88	113	100.00
26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	-	-	-	-	1	0.98	102	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sr. vred.	22.802 ±0,046				23.078 ±0,082				22.545 ±0,061				23.027 ±0,058			

S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>																
dani	standard				2% skrob				5% skrob				5% maltoza			
	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%
21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22	14	7.95	14	7.95	39	23.49	39	23.49	12	7.89	12	7.89	10	7.04	10	7.04
23	137	77.84	151	85.80	114	68.67	153	92.17	125	82.24	137	90.13	108	76.06	118	83.10
24	24	13.64	175	99.43	12	7.23	165	99.40	15	9.87	152	100.00	21	14.79	139	97.89
25	-	-	-	-	1	0.60	166	100.00	-	-	-	-	2	1.41	141	99.30
26	1	0.57	176	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.70	142	100.00
28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sr. vred.	23.074 ±0,039				22.849 ±0,043				23.020 ±0,034				23.134 ±0,051			

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 12 (nastavak)

Dinamika izleganja i srednje vrednosti dužine razvića potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova jedinki *Drosophila subobscura* na supstratima sa različitim koncentracijom skroba

B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>																
dani	standard				2% skrob				5% skrob				5% maltoza			
	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%
21	1	0.83	1	0.83	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1.27	1	1.27
22	64	53.33	65	54.17	12	17.14	12	17.14	30	44.78	30	44.78	30	37.97	31	39.24
23	49	40.83	114	95.00	46	65.71	58	82.86	34	50.75	64	95.52	39	49.37	70	88.61
24	6	5.00	120	100.00	11	15.71	69	98.57	2	2.99	66	98.51	8	10.13	78	98.73
25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1.27	79	100.00
26	-	-	-	-	1	1.43	70	100.00	1	1.49	67	100.00	-	-	-	-
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
st. vred.	22.500 ±0,056				23.029 ±0,081				22.6269 ±0,085				22.722 ±0,080			

B <sub>80♀</sub> × S <sub>131♂</sub>																
dani	standard				2% skrob				5% skrob				5% maltoza			
	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%
21	9	5.11	9	5.11	16	11.51	16	11.51	14	9.52	14	9.52	-	-	-	-
22	138	78.41	147	83.52	103	74.10	119	85.61	91	61.90	105	71.43	102	80.31	102	80.31
23	23	13.07	170	96.59	20	14.39	139	100.00	39	26.53	144	97.96	23	18.11	125	98.43
24	5	2.84	175	99.43	-	-	-	-	2	1.36	146	99.32	1	0.79	126	99.21
25	1	0.57	176	100.00	-	-	-	-	1	0.68	147	100.00	-	-	-	-
26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.79	127	100.00
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
st. vred.	22.153 ±0,043				22.029 ±0,043				22.218 ±0,054				22.228 ±0,048			

S <sub>131♀</sub> × S <sub>131♂</sub>																
dani	standard				2% skrob				5% skrob				5% maltoza			
	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%
21	20	13.07	20	13.07	2	1.44	2	1.44	38	28.57	38	28.57	23	15.44	23	15.44
22	101	66.01	121	79.08	81	58.27	83	59.71	83	62.41	121	90.98	95	63.76	118	79.19
23	26	16.99	147	96.08	46	33.09	129	92.81	9	6.77	130	97.74	25	16.78	143	95.97
24	3	1.96	150	98.04	9	6.47	138	99.28	3	2.26	133	100.00	4	2.68	147	98.66
25	1	0.65	151	98.69	1	0.72	139	100.00	-	-	-	-	1	0.67	148	99.33
26	1	0.65	152	99.35	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.67	149	100.00
27	1	0.65	153	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
st. vred.	22.157 ±0,067				22.468 ±0,057				21.827 ±0,056				22.114 ±0,063			

S <sub>131♀</sub> × B <sub>80♂</sub>																
dani	standard				2% skrob				5% skrob				5% maltoza			
	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%
21	45	35.16	45	35.16	9	7.96	9	7.96	14	11.97	14	11.97	21	20.00	21	20.00
22	77	60.16	122	95.31	91	80.53	100	88.50	87	74.36	101	86.32	72	68.57	93	88.57
23	4	3.13	126	98.44	11	9.73	111	98.23	13	11.11	114	97.44	9	8.57	102	97.14
24	1	0.78	127	99.22	1	0.88	112	99.12	3	2.56	117	100.00	2	1.90	104	99.05
25	1	0.78	128	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.95	105	100.00
26	-	-	-	-	1	0.88	113	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
st. vred.	21.719 ±0,056				22.071 ±0,056				22.043 ±0,053				21.952 ±0,065			

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 14

LSD test efekta supstrata na dužinu razvića jedinki iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura*

supstrat	2% skrob	5% skrob	5% maltoza
5% skrob	*		
5% maltoza	n.s.	*	
standard	n.s.	*	n.s.

\*  $p < 0,05$

U pogledu same dinamike izleganja najveći procenat izleženih jedinki je drugog dana od momenta izleganja prvog adulta (22. – 24. dan nakon polaganja jaja). U proseku izleganje se završava 10 – og dana (29. – 30. dan nakon polaganja jaja).

U tabeli 15 LSD – testom pokazano je da potomstvo homogamnih ukrštanja homozigota  $B_{80♀} \times B_{80♂}$  i  $S_{131/3♀} \times S_{131/3♂}$  kao i potomstvo njihovih heterogamnih ukrštanja ( $B_{80♀} \times S_{131/3♂}$  i  $S_{131/3♀} \times B_{80♂}$ ) ima statistički značajno kraću dužinu razvića na svim supstratima u odnosu na ostala homo- i heterogamna ukrštanja. Potomstvo homogamnih ukrštanja  $B_{139/8♀} \times B_{139/8♂}$  i  $B_{80♀} \times B_{80♂}$  ima prosečnu dužinu razvića statistički značajno dužu na svim supstratima u odnosu na potomstvo iz svojih heterogamnih ukrštanja i potomstvo iz homogamnog ukrštanja svog parnjaka ( $S_{57/8}$  i  $S_{131/3}$ ) selekcionisanog za “spori” amilazni alel.

Iz dvofaktorijalne analize varijanse (tabela 13) i LSD – testom (tabela 16) može se zaključiti da je potomstvo iz posmatranih homo- ( $B♀B♂$  i  $S♀S♂$ ) i heterogamnih ( $B♀S♂$  i  $S♀B♂$ ) ukrštanja, u pogledu fenotipske plastičnosti za dinamiku i dužinu razvića slično (statistički značajan efekat uticaja sredinskih faktora na srednju vrednost dužine razvića fenotipova). Zapaža se odsustvo statistički značajne razlike za interakciju genotip – sredina a samim tim i odsustvo značajne varijabilnosti u fenotipskoj plastičnosti za dinamiku i dužinu razvića. Pojedinačni faktori (ukrštanja i različita koncentracija skroba u sredinskim uslovima) ključni su za statistički značajnu razliku u prosečnim vrednostima dinamike i dužine razvića. Razlike izmedju potomstva različitih ukrštanja u prosečnoj dužini razvića na standardnom medijumu zastupljene su sa oko 67%, na 2% skrobnom supstratu sa 58%, na 5% skrobnom supstratu sa 50% i na 5% maltoznom supstratu sa oko 59% slučajeva. Relativni pokazatelj variranja svojstva je koeficijent varijacije za genetičku varijansu pa prosečno vreme

Tabela 15

LSD test efekta genotipa izmedju potomstva *Drosophila subobscura* iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova na dužinu razvića

genotipovi	B <sub>69/6/8♀</sub> × B <sub>69/6/8♂</sub>	B <sub>69/6/8♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> × B <sub>69/6/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	S <sub>131/3♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>
B <sub>69/6/8♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	n.s.										
S <sub>218/4/1♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	*	*									
S <sub>218/4/1♀</sub> × B <sub>69/6/8♂</sub>	n.s.	*	*								
B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	*	*	*	*							
B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	*	*	n.s.	*						
S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	*	*	*	n.s.					
S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	*	*	n.s.	*	n.s.	n.s.				
B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	*	n.s.	*	*	*	*	n.s.	*			
B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	*	*	*	*	*	*	*	*	*		
S <sub>131/3♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	n.s.	
S <sub>131/3♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	n.s.	n.s.

\* p &lt; 0,05

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 16

LSD test efekta interakcije genotip - sredina za dužinu razvića potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* gajenih na različitim supstratima

	$B_{69/6/8♀} \times B_{69/6/8♂}$			$B_{69/6/8♀} \times S_{218/4/1♂}$			$S_{218/4/1♀} \times S_{218/4/1♂}$			$S_{218/4/1♀} \times B_{69/6/8♂}$		
	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoza
5% skrob	n.s.			n.s.			n.s.			n.s.		
5% maltoza	n.s.	*		*	*		n.s.	n.s.		n.s.	n.s.	
standard	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	n.s.

	$B_{139/8♀} \times B_{139/8♂}$			$B_{139/8♀} \times S_{57/8♂}$			$S_{57/8♀} \times S_{57/8♂}$			$S_{57/8♀} \times B_{139/8♂}$		
	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoza
5% skrob	*			n.s.			*			n.s.		
5% maltoza	n.s.	*		n.s.	n.s.		n.s.	n.s.		n.s.	n.s.	
standard	n.s.	*	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

	$B_{80♀} \times B_{80♂}$			$B_{80♀} \times S_{131/3♂}$			$S_{131/3♀} \times S_{131/3♂}$			$S_{131/3♀} \times B_{80♂}$		
	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoza
5% skrob	n.s.			n.s.			*			n.s.		
5% maltoza	n.s.	n.s.		n.s.	n.s.		n.s.	n.s.		n.s.	n.s.	
standard	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

\* p &lt; 0,05

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

formiranja adulta u posmatranim sredinskim uslovima varira u opsegu od oko 5% genetičke varijabilnosti.

Generalno posmatrajući i analizirajući prosečnu dužinu razvića potomstva homo- i heterogamnih ukrštanja dvofaktorijalnom analizom varijanse (tabela 17) uočava se statistički značajan efekat genotipa. Potomstvo homogamnih ukrštanja homozigota BB u pogledu prosečne dužine razvića (23,09 dana) statistički se značajno razlikuje u odnosu na prosečnu dužinu razvića potomstva iz heterogamnih ukrštanja ( $B_{\square}S_{\delta}$  i  $S_{\square}B_{\delta}$ ) čije je razviće u proseku kraće (22,65 i 22,71 dan). Prosečna dužina razvića potomstva iz homogamnog ukrštanja homozigota SS statistički je značajno duža (22,9 dana) u odnosu na prosečnu dužinu razvića potomstva heterogamnog ukrštanja  $B_{\square}S_{\delta}$  (22,7 dana) na svim posmatranim supstratima. Prosečna dužina razvića potomstva homo- i heterogamnih ukrštanja statistički je značajno kraća na 5% skrobnom supstratu (22,64 dana) u odnosu na potomstvo čije se razviće odvijalo na 5% maltoznom supstratu (22,96 dana) što je prikazano u tabeli 18.

Tabela 17

Dvofaktorijalna analiza varijanse dužine razvića kod potomaka iz homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih genotipova *Drosophila subobscura* na različitim supstratima

	df	MS	F
Genotip	3	1,529	3,627 *
Supstrat	3	0,768	1,822
G×S	9	0,140	0,332
Error	128	0,422	

\*  $p < 0,05$

LSD – test interakcije genotip – sredina za prosečnu dužinu razvića potomstva homo- i heterogamnih ukrštanja ukazuje na odsustvo razlika u odgovoru na različite koncentracije skroba kako između supstrata za sva ukrštanja tako i između ukrštanja za svaku posmatranu koncentraciju skroba.

Tabela 18

LSD test pojedinačnih efekata genotipa i supstrata na dužinu razvića potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na različitim supstratima

genotipovi	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	n.s.		
B♀S♂	*	*	
S♀B♂	*	n.s.	n.s.

supstrat	2% skrob	5% skrob	5% maltoza
5% skrob	n.s.		
5% maltoza	n.s.	*	
standard	n.s.	n.s.	n.s.

\*  $p < 0,05$

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Test planirano poredjenje (tabela 19) svakog pojedinačnog homogamnog ukrštanja homozigota BB i SS u odnosu na svoja heterogamna ukrštanja ukazuje na postojanje statistički značajnih razlika u prosečnoj dužini razvića. Potomstvo iz homogamnog parenja homozigota  $S_{218/4/1♀} \times S_{218/4/1♂}$  na standardnom supstratu, 2% i 5% skrobnom supstratu i potomstvo homogamnog ukrštanja  $B_{139/8♀} \times B_{139/8♂}$  na standardnom supstratu, 2% skrobnom i 5% maltoznom supstratu ima u proseku statistički značajno duže razviće u odnosu na potomstvo svojih heterogamnih ukrštanja. Potomstvo homogamnih ukrštanja  $B_{80♀} \times B_{80♂}$  i  $S_{131/3♀} \times S_{131/3♂}$  na svim posmatranim supstratima statistički se značajno razlikuje u prosečnoj dužini razvića u odnosu na potomstvo iz svojih heterogamnih ukrštanja čije je razviće u proseku kraće.

### 3.1.3. Preživljavanje jaje - adult

U tabeli 20 prikazane su prosečne vrednosti preživljavanja iz tri ponavljanja u okviru svih ukrštanja na standardnom supstratu, 2% i 5% skrobnom i 5% maltoznom supstratu. Preživljavanje, kao karakteristika koja oslikava kompletirano razviće, definisano je kao odnos izleženih adulta i broja položenih jaja u posmatranim sredinskim uslovima.

Tabela 19

Test planirano poredjenje prosečnih vrednosti dužine razvića potomstva *Drosophila subobscura* iz pojedinačnih homogamnih ukrštanja homozigota u odnosu na svoja heterogamna ukrštanja

genotip		B <sub>69</sub> i njegovi heterozigoti		B <sub>139</sub> i njegovi heterozigoti		B <sub>80</sub> i njegovi heterozigoti	
supstrat	df	MS	F	MS	F	MS	F
standard	1	0.0797	0.8008	0.9540	9.5818 **	0.7438	7.4702 **
2% skrob	1	0.0182	0.1826	1.8050	18.1284 ***	0.8010	8.0443 **
5% skrob	1	0.0110	0.1105	0.1632	1.6392	0.5366	5.3898 *
5% maltoza	1	0.0759	0.7625	0.6028	6.0542 *	0.6701	6.7301 *
Error	96	0.0996					

genotip		S <sub>218</sub> i njegovi heterozigoti		S <sub>57</sub> i njegovi heterozigoti		S <sub>131</sub> i njegovi heterozigoti	
supstrat	df	MS	F	MS	F	MS	F
standard	1	4.3907	44.0973 ***	0.2525	2.5362	4356.088	43750.00 ***
2% skrob	1	2.1218	21.3101 ***	0.0038	0.0383	4435.516	44547.72 ***
5% skrob	1	2.1667	21.7607 ***	0.1844	1.8523	4365.906	43848.60 ***
5% maltoza	1	0.1496	1.5025	0.0274	0.2750	4398.608	44177.04 ***
Error	96	0.0996					

\* p &lt; 0,05

\*\* p &lt; 0,01

\*\*\* p &lt; 0,001



Tabela 20

Srednje vrednosti preživljanja potomstva različnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na različitim supstratima

genotip	supstrat	preživljanje $\pm$ S.E.
$S_{57/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$	standard	56.000 $\pm$ 3,849
	2% skrob	56.667 $\pm$ 5,092
	5% skrob	68.333 $\pm$ 2,546
	5% maltoza	62.778 $\pm$ 1,111
$S_{131/3\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$	standard	68.000 $\pm$ 6,110
	2% skrob	77.222 $\pm$ 1,470
	5% skrob	73.889 $\pm$ 4,547
	5% maltoza	82.778 $\pm$ 2,222
$S_{218/4/1\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$	standard	72.000 $\pm$ 4,073
	2% skrob	69.444 $\pm$ 3,643
	5% skrob	70.556 $\pm$ 7,093
	5% maltoza	82.778 $\pm$ 7,349
$B_{69/6/8\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$	standard	67.111 $\pm$ 2,475
	2% skrob	78.333 $\pm$ 4,194
	5% skrob	86.667 $\pm$ 4,410
	5% maltoza	81.111 $\pm$ 3,379
$B_{80\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$	standard	53.333 $\pm$ 6,158
	2% skrob	38.889 $\pm$ 1,470
	5% skrob	37.222 $\pm$ 4,339
	5% maltoza	43.889 $\pm$ 9,639
$B_{139/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$	standard	57.333 $\pm$ 7,813
	2% skrob	46.111 $\pm$ 6,550
	5% skrob	60.000 $\pm$ 0,000
	5% maltoza	46.667 $\pm$ 4,194
$S_{57/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$	standard	78.222 $\pm$ 4,240
	2% skrob	92.222 $\pm$ 3,379
	5% skrob	84.444 $\pm$ 3,889
	5% maltoza	78.889 $\pm$ 11,111
$S_{131/3\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$	standard	56.889 $\pm$ 3,205
	2% skrob	62.778 $\pm$ 4,938
	5% skrob	65.000 $\pm$ 3,849
	5% maltoza	58.333 $\pm$ 4,811
$S_{218/4/1\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$	standard	68.444 $\pm$ 3,471
	2% skrob	63.333 $\pm$ 0,962
	5% skrob	72.778 $\pm$ 2,778
	5% maltoza	82.222 $\pm$ 4,747
$B_{69/6/8\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$	standard	75.556 $\pm$ 3,111
	2% skrob	76.111 $\pm$ 3,379
	5% skrob	83.333 $\pm$ 5,774
	5% maltoza	80.000 $\pm$ 1,667
$B_{80\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$	standard	78.222 $\pm$ 2,703
	2% skrob	77.222 $\pm$ 4,843
	5% skrob	81.667 $\pm$ 4,194
	5% maltoza	70.556 $\pm$ 3,093
$B_{139/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$	standard	60.000 $\pm$ 2,037
	2% skrob	63.333 $\pm$ 8,221
	5% skrob	62.778 $\pm$ 7,474
	5% maltoza	48.333 $\pm$ 5,358

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Broj izleženih jedinki za sva ukrštanja na standardnom supstratu je od 120 – 176, na 2% skrobnom supstratu je od 70 – 166, na 5% skrobnom supstratu od 67 – 156 i na 5% maltoznom supstratu od 79 – 149. Potomstvo iz svih ukrštanja na 2% skrobnom supstratu u proseku preživljava sa oko  $66,81\% \pm 2,64\%$  a na 5% maltoznom supstratu sa oko  $68,19\% \pm 2,85\%$ .

Zapaža se da se prosečno preživljavanje potomstva različitih ukrštanja u različitim sredinama statistički značajno ne razlikuje osim u slučaju 5% skrobnog supstrata u poredjenju sa standardnim supstratom (LSD – test;  $p < 0,05$ ). Potomstvo na 5% skrobnom supstratu preživljava sa oko  $70,56\% \pm 2,49\%$  a na standardnom supstratu sa  $65,93\% \pm 1,80\%$ .

Analiza varijanse (tabela 21) efekta ukrštanja (genetički faktor) i interakcije ukrštanja i supstrata ( $G \times S$ ) na prosečno preživljavanje jedinki *Drosophila subobscura* ukazuje na statistički značajnu razliku u preživljavanju potomstva između različitih ukrštanja (u oko 28,78% slučajeva razlike u preživljavanju odsustvuju – LSD – test;  $p < 0,05$ ) ali i na odsustvo uticaja različite koncentracije skroba kao sredinskog faktora na prosečno preživljavanje jedinki.

Tabela 21

Dvofaktorijalna analiza varijanse preživljavanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na različitim supstratima

	df	MS	F
Genotip	11	739,520	23,513 ***
Supstrat	3	70,330	2,236
G×S	33	54,231	1,724 **
Error	96	31,452	

\*\*  $p < 0,01$

\*\*\*  $p < 0,001$

Interakcija genotip – sredina statistički značajno ima efekat na prosečno preživljavanje jedinki i govori u prilog postojanja varijabilnosti u fenotipskoj plastičnosti za preživljavanje. U opsegu od oko 27% genetičke varijanse relativno varira prosečno preživljavanje jedinki iz analiziranih homo- i heterogamnih ukrštanja. Detaljnijim

poredjenjem pojedinačnih ukrštanja u pogledu prosečnog preživljavanja potomstva LSD – test za  $p < 0,05$  u interakciji genotip – sredina u svakoj od analiziranih sredina ukazuje na najmanji procenat prisutnih razlika u preživljavanju potomstva na standardnom supstratu (28,78% slučajeva). Supstrati se prema prisutnim razlikama u prosečnom preživljavanju izmedju ukrštanja mogu prikazati sledećim redosledom:

2% skrob (57,58%) > 5% maltoza (54,54%) > 5% skrob (48,48%) > standard (28,78%).

Prosečno preživljavanje izmedju supstrata poredjeno je i za svako pojedinačno ukrštanje (tabela 22). Razlike u prosečnom preživljavanju na različitim supstratima za sva ukrštanja odsustvuju kod potomstva homogamnog ukrštanja homozigota  $B_{139/8}$  i  $S_{57/8}$  kao i kod potomstva iz heterogamnog ukrštanja  $B_{69/6/8\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$ ,  $B_{80\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$ ,  $S_{131/3\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$ . U ostalim ukrštanjima razlike izmedju supstrata nisu uniformne. Za potomstvo iz ukrštanja  $B_{69/6/8\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$  statistički značajne razlike u prosečnom preživljavanju postoje izmedju standardnog i 5% skrobnog supstrata ali i izmedju standardnog i 5% maltoznog supstrata. Potomstvo na 5% skrobnom i 5% maltoznom supstratu za oko 20% bolje preživljava od potomstva na standardnom supstratu. Potomstvo homogamnog ukrštanja homozigota  $S_{218/4/1}$  bolje preživljava na 5% maltoznom supstratu (82,78%) nego što je to u slučaju potomstva na 5% skrobnom supstratu (70,56%) i 2% skrobnom supstratu (69,44%) gde su i konstatovane statistički značajne razlike. Statistički značajne razlike u preživljavanju izmedju potomstva na 5% maltoznom supstratu (82,22%) i 2% skrobnom supstratu (63,33%) kao i izmedju potomstva sa standardnog supstrata (68,44%) i 5% maltoznog supstrata (82,22%) uočavaju se kod heterogamnog ukrštanja  $S_{218/4/1\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$ .

U slučaju heterogamnog ukrštanja  $B_{139/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$  potomstvo gajeno na 2% skrobnom supstratu statistički značajno bolje preživljava u odnosu na potomstvo sa 5% maltoznog supstrata. U slučaju heterogamnog ukrštanja  $S_{57/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$  ustanovljeno je statistički značajno bolje prosečno preživljavanje na 2% skrobnom supstratu u odnosu na standardni i 5% maltozni supstrat. Na standardnom supstratu u odnosu na 5% skrobni supstrat statistički značajno bolje preživljava potomstvo homogamnog ukrštanja homozigota  $B_{80}$ , dok potomstvo homogamnog ukrštanja homozigota  $S_{131/3}$  statistički značajno bolje preživljava na 5% maltozi (82,78%) u odnosu na potomstvo sa standardnog supstrata (68%).

Tabela 22

LSD test efekta interakcije genotip - sredina na preživljavanje potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* gajenih na različitim supstratima

	$B_{69/6/8\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$			$B_{69/6/8\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$			$S_{218/4/1\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$			$S_{218/4/1\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$		
	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoz	2% skrob	5% skrob	5% maltoza
5% skrob	n.s.			n.s.			n.s.			n.s.		
5% maltoza	n.s.	n.s.		n.s.	n.s.		*	*		*	n.s.	
standard	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*

	$B_{139/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$			$B_{139/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$			$S_{57/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$			$S_{57/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$		
	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoz	2% skrob	5% skrob	5% maltoza
5% skrob	n.s.			n.s.			n.s.			n.s.		
5% maltoza	n.s.	n.s.		*	n.s.		n.s.	n.s.		*	n.s.	
standard	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.

	$B_{80\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$			$B_{80\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$			$S_{131/3\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$			$S_{131/3\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$		
	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoza	2% skrob	5% skrob	5% maltoz	2% skrob	5% skrob	5% maltoza
5% skrob	n.s.			n.s.			n.s.			n.s.		
5% maltoza	n.s.	n.s.		n.s.	n.s.		n.s.	n.s.		n.s.	n.s.	
standard	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.

\* p &lt; 0,05

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Prosečne vrednosti preživljavanja potomstva iz homogamnih ( $S_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$  i  $B_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$ ) i heterogamnih ( $S_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$  i  $B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$ ) ukrštanja analizirane su dvofaktorijalnom analizom varijanse u uslovima različite koncentracije skroba (tabela 23). Prema dobijenim rezultatima analize varijanse uočava se da se srednje vrednosti preživljavanja statistički značajno razlikuju izmedju ukrštanja. Potomstvo homogamnog ukrštanja homozigota BB statistički značajno slabije preživljava ( $58,06\% \pm 3,01\%$ ) u odnosu na potomstvo iz homogamnih ukrštanja homozigota SS ( $70,04\% \pm 1,78\%$ ) i heterogamnih ukrštanja  $B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$  ( $71,43\% \pm 2,06\%$ ) i  $S_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$  ( $71,96\% \pm 2,16$ ) što je prikazano u tabeli 24.

Tabela 23

Dvofaktorijalna analiza varijanse preživljavanja kod potomaka iz homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih genotipova *Drosophila subobscura* na različitim supstratima

	df	MS	F
Genotip	3	0,179	7,024 ***
Supstrat	3	0,021	0,841
G×S	9	0,016	0,633
Error	128	0,025	

\*\*\*  $p < 0,001$

Tabela 24

LSD test efekta genotipa na preživljavanje potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* gajenih na različitim supstratima

genotipovi	$B_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$	$S_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$	$B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$
$S_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$	*		
$B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$	*	n.s.	
$S_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$	*	n.s.	n.s.

\*  $p < 0,05$

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Različita koncentracija skroba u hranljivom medijumu značajno ne utiče na srednje vrednosti preživljavanja potomstva homo- i heterogamnih ukrštanja. Potomstvo, u proseku, za svako ukrštanje na svim supstratima ima slične vrednosti preživljavanja (tabela 25).

Posmatrane i analizirane prosečne vrednosti preživljavanja potomstva LSD – testom (tabela 26) za svaki supstrat izmedju ukrštanja ukazuju na postojanje statistički značajnih razlika u slučaju 2% skrobnog supstrata za homogamno ukrštanje homozigota BB u odnosu

Tabela 25

Prosečno preživljavanje potomstva iz homogamnih i heterogamnih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* gajenih na različitim supstratima

genotip	supstrat	preživljavanje (%)	S.E.(%)
B <sub>♀</sub> B <sub>♂</sub>	standard	59.26	±3,60
	2% skrob	54.44	±6,48
	5% skrob	61.30	±7,36
	5% maltoza	57.22	±6,78
S <sub>♀</sub> S <sub>♂</sub>	standard	65.33	±3,39
	2% skrob	67.78	±3,52
	5% skrob	70.93	±2,67
	5% maltoza	76.11	±4,02
B <sub>♀</sub> S <sub>♂</sub>	standard	71.26	±3,14
	2% skrob	72.22	±3,67
	5% skrob	75.93	±4,45
	5% maltoza	66.30	±5,04
S <sub>♀</sub> B <sub>♂</sub>	standard	67.85	±3,59
	2% skrob	72.78	±5,17
	5% skrob	74.07	±3,33
	5% maltoza	73.15	±5,30

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 26

LSD test efekta interakcije genotip - supstrat na preživljavanje potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* gajenih na različitim supstratima

supstrat	standard		
tip ukrštanja	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	n.s.		
B♀S♂	n.s.	n.s.	
S♀B♂	n.s.	n.s.	n.s.
supstrat	2% skrob		
tip ukrštanja	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	n.s.		
B♀S♂	*	n.s.	
S♀B♂	*	n.s.	n.s.
supstrat	5% skrob		
tip ukrštanja	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	n.s.		
B♀S♂	*	n.s.	
S♀B♂	n.s.	n.s.	n.s.
supstrat	5% maltoza		
tip ukrštanja	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	*		
B♀S♂	n.s.	n.s.	
S♀B♂	*	n.s.	n.s.

\* p &lt; 0,05

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

na potomstvo heterogamnih ukrštanja  $S_{\varphi}B_{\delta}$  i  $B_{\varphi}S_{\delta}$ . Na 5% skrobnom supstratu statistički značajne razlike u preživljavanju su prisutne između potomstva  $B_{\varphi}B_{\delta}$  i  $B_{\varphi}S_{\delta}$  ukrštanja i za 5% maltozni supstrat između potomstva  $B_{\varphi}B_{\delta}$  i  $S_{\varphi}S_{\delta}$  ukrštanja kao i između potomstva  $B_{\varphi}B_{\delta}$  i  $S_{\varphi}B_{\delta}$  ukrštanja. Uočava se da je prosečno preživljavanje potomstva  $B_{\varphi}B_{\delta}$  ukrštanja, u svim posmatranim slučajevima, statistički značajno manje na pomenutim supstratima.

Test planirano poredjenje (tabela 27) za svako pojedinačno homogamno ukrštanje u odnosu na svoja heterogamna ukrštanja pokazuje odsustvo razlika u prosečnom preživljavanju za homogamna ukrštanja homozigota  $B_{69/6/8}$  i  $S_{218/4/1}$  na svim hranljivim medijumima. Potomstvo homogamnog ukrštanja homozigota  $B_{139/8}$  statistički značajno manje preživljava na 2% i 5% skrobnom supstratu i 5% maltoznom supstratu u odnosu na svoja heterogamna ukrštanja ( $B_{139/8\varphi} \times S_{57/8\delta}$  i  $S_{57/8\varphi} \times B_{139/8\delta}$ ). Za potomstvo homogamnog ukrštanja homozigota  $S_{57/8}$  karakteristično je takodje statistički značajno manje preživljavanje u odnosu na svoja heterogamna ukrštanja ( $B_{139/8\varphi} \times S_{57/8\delta}$  i  $S_{57/8\varphi} \times B_{139/8\delta}$ ) ali na standardnom supstratu i 2% skrobnom supstratu. Statistički značajne razlike u prosečnim vrednostima preživljavanja u svim posmatranim sredinskim uslovima uočavaju se u slučaju potomstva homogamnog ukrštanja homozigota  $B_{80}$  u odnosu na svoja heterogamna ukrštanja ( $B_{80\varphi} \times S_{131/3\delta}$  i  $S_{131/3\varphi} \times B_{80\delta}$ ). Na 5% maltozi statistički značajno bolje preživljava potomstvo homogamnog ukrštanja homozigota  $S_{131/3}$  (82,78%) u odnosu na svoja heterogamna ukrštanja (64,45%).

Iz svega navedenog može se zaključiti da se prosečne vrednosti preživljavanja potomstva homogamnih ukrštanja  $B_{139/8}$ ,  $S_{57/8}$ ,  $B_{80}$  i  $S_{131/3}$  statistički značajno razlikuju u odnosu na prosečne vrednosti preživljavanja potomstva svojih heterogamnih ukrštanja u uslovima različite koncentracije skroba. U većini slučajeva potomstvo heterogamnih ukrštanja statistički značajno bolje preživljava u uslovima različitog prisustva skroba u hranljivom medijumu.



Tabela 27

Test planirano poredjenje prosečnih vrednosti dužine razvića potomstva *Drosophila subobscura* iz pojedinačnih homogamnih ukrštanja homozigota u odnosu na svoja heterogamna ukrštanja

genotip		B <sub>69</sub> i njegovi heterozigoti		B <sub>139</sub> i njegovi heterozigoti		B <sub>80</sub> i njegovi heterozigoti	
supstrat	df	MS	F	MS	F	MS	F
standard	1	19.7069	0.6266	105.9182	3.3676	150.6320	4.7892 *
2% skrob	1	63.9324	2.0327	897.7942	28.5448 ***	687.0774	21.8452 ***
5% skrob	1	87.8528	2.7932	164.7930	5.2395 *	951.2492	30.2444 ***
5% maltoza	1	0.0172	0.0005	239.5189	7.6154 **	299.9255	9.5359 **
Error	96	31.452					

genotip		S <sub>218</sub> i njegovi heterozigoti		S <sub>57</sub> i njegovi heterozigoti		S <sub>131</sub> i njegovi heterozigoti	
supstrat	df	MS	F	MS	F	MS	F
standard	1	0.0005	0.0000	131.8209	4.1912 *	0.0498	0.0016
2% skrob	1	0.1425	0.0045	450.9788	14.3386 ***	38.8482	1.2352
5% skrob	1	53.9264	1.7146	32.9437	1.0474	0.0132	0.0004
5% maltoza	1	11.6651	0.3709	5.1563	0.1639	289.8615	9.2160 **
Error	96	31.452					

\* p &lt; 0,05

\*\* p &lt; 0,01

\*\*\* p &lt; 0,001

### 3.1.4. Prosečan indeks plastičnosti i norme reakcije

Pored često korišćenih matematičkih modela u analizi odgovora različitih genotipova *Drosophila subobscura* značajan je i prosečan indeks fenotipske plastičnosti koji govori o procentualnoj promeni karakteristike iz jedne u odnosu na drugu sredinu.

Za sva homo- i heterogamna ukrštanja genotipova selekcionisanih za “spori” i “brzi” amilazni alel izračunati su prosečni indeksi fenotipske plastičnosti ( $PP_G$ ) za svaku komponentu adaptivne vrednosti izmedju svake dve posmatrane sredine (tabela 28). Srednje vrednosti izračunatih prosečnih indeksa plastičnosti najveće su za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze (oko 24%) u svakoj od dve posmatrane sredine. Za preživljavanje prosečni indeks plastičnosti je oko 11,76% a najmanji je za dužinu razvića (oko 1,4%) što bi značilo da se ova karakteristika procentualno manje menja sa promenom koncentracije skroba u supstratu. Srednje vrednosti prosečnog indeksa plastičnosti računata su za svako ukrštanje pojedinačno uzimajući u obzir prosečne indekse plastičnosti karakteristika u svakoj od dve analizirane koncentracije skroba. Mann – Whitney U test je korišćen kao neparametarska metoda kojom se mogu porediti srednje vrednosti prosečnog indeksa plastičnosti svake od analiziranih komponenti adaptivne vrednosti, ali i srednje vrednosti prosečnih indeksa plastičnosti izmedju sprovedenih ukrštanja.

Prosečan indeks plastičnosti statistički se značajno razlikuje za svaku od analiziranih komponenti adaptivne vrednosti u svakoj od dve posmatrane koncentracije skroba osim u slučaju preživljavanja i specifične aktivnosti amilaze za 5% skrobni i 5% maltozni supstrat (tabela 29). Srednje vrednosti prosečnog indeksa plastičnosti, računata kao prosek prosečnog indeksa plastičnosti sve tri komponente adaptivne vrednosti, različitih homo- i heterogamnih ukrštanja (tabela 30) medjusobno se statistički značajno ne razlikuju u svakoj od dve sredine. Pulovanjem vrednosti prosečnog indeksa plastičnosti za sredinske uslove i njihovo poredjenje za svaku pojedinačnu karakteristiku Mann – Whitney U testom (tabela 31) uočava se postojanje statistički značajne razlike izmedju pojedinih ukrštanja. U oko 15% slučajeva statistički značajne razlike u prosečnom indeksu plastičnosti izmedju ukrštanja prisutno je za specifičnu aktivnost amilaze i dužinu razvića dok je u samo 6% slučajeva za prosečni indeks

Tabela 28

Prosečni indeksi fenotipske plastičnosti za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvicia i preživljavanje potomstva iz različitih tipova ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* između različitih koncentracija skroba

	genotipovi													srednja vrednost
	$B_{69/68}♀ \times B_{69/68}♂$	$B_{69/68}♀ \times S_{218/41}♂$	$S_{218/41}♀ \times S_{218/41}♂$	$S_{218/41}♀ \times B_{69/68}♂$	$B_{139/8}♀ \times B_{139/8}♂$	$B_{139/8}♀ \times S_{57/8}♂$	$S_{57/8}♀ \times S_{57/8}♂$	$S_{57/8}♀ \times B_{139/8}♂$	$B_{80}♀ \times B_{80}♂$	$B_{80}♀ \times S_{131/3}♂$	$S_{131/3}♀ \times S_{131/3}♂$	$S_{131/3}♀ \times F_{80}♂$		
st→2% sk														
dužina razvicia	0.22	0.88	1.70	4.30	0.23	0.28	1.27	0.98	2.35	0.56	1.40	1.62	1.32	
preživljavanje	16.72	0.74	3.55	7.47	19.57	5.56	1.19	17.90	27.08	1.28	13.56	10.35	10.41	
SAA	26.37	10.56	5.36	3.22	26.96	35.52	23.31	2.23	39.88	50.15	21.18	54.48	24.94	
srednja vrednost	14.44	4.06	3.54	5.00	15.59	13.79	8.59	7.03	23.11	17.33	12.05	22.15		
st→5% sk														
dužina razvicia	2.04	0.93	3.11	3.64	2.97	2.30	0.82	0.23	0.56	0.29	1.49	1.49	1.66	
preživljavanje	29.14	10.29	2.01	6.33	4.65	4.63	22.02	7.95	30.21	4.40	8.66	14.26	12.05	
SAA	10.52	3.89	30.33	7.29	4.72	44.92	52.44	15.08	22.15	50.72	39.27	46.88	27.35	
srednja vrednost	13.90	5.04	11.82	5.76	4.11	17.28	25.09	7.76	17.64	18.47	16.47	20.87		
st→5% M														
dužina razvicia	0.37	3.21	3.24	1.16	0.81	0.23	1.03	0.26	0.99	0.34	0.19	1.07	1.08	
preživljavanje	20.86	5.88	14.97	20.13	18.60	19.44	12.10	0.85	17.71	9.80	21.73	2.54	13.72	
SAA	19.91	26.26	39.41	20.43	11.34	37.02	54.81	7.76	1.21	61.93	43.46	63.11	32.22	
srednja vrednost	13.71	11.78	19.21	13.91	10.25	18.90	22.65	2.96	6.64	24.02	21.79	22.24		
2% sk→5% sk														
dužina razvicia	1.82	1.79	1.44	0.63	3.19	2.02	2.06	0.75	1.75	0.86	2.85	0.13	1.61	
preživljavanje	10.64	9.49	1.60	14.91	30.12	0.88	20.59	8.43	4.29	5.76	4.32	3.54	9.55	
SAA	21.52	7.47	26.38	10.18	24.95	14.59	37.99	16.93	44.35	1.14	22.95	16.71	20.43	
srednja vrednost	11.33	6.25	9.81	8.58	19.42	5.83	20.21	8.71	16.79	2.58	10.04	6.79		
2% sk→5% M														
dužina razvicia	0.59	2.30	1.57	3.01	1.04	0.05	0.23	1.25	1.33	0.90	1.58	0.54	1.20	
preživljavanje	3.55	5.11	19.20	29.82	1.20	23.68	10.78	14.46	12.86	8.63	7.19	7.08	11.96	
SAA	8.77	17.54	35.98	22.91	30.17	2.33	41.07	5.41	29.38	23.62	28.26	18.95	22.03	
srednja vrednost	4.30	8.32	18.92	18.58	10.80	8.69	17.36	7.04	14.52	11.05	12.34	8.86		
5% sk→5% M														
dužina razvicia	2.46	4.17	0.13	2.40	2.22	2.12	1.86	0.50	0.42	0.05	1.31	0.41	1.50	
preživljavanje	6.41	4.00	17.32	12.98	22.22	23.01	8.13	6.58	17.91	13.61	12.03	10.26	12.87	
SAA	10.50	23.27	13.03	14.17	6.95	14.36	4.97	26.90	26.89	22.74	6.90	30.56	16.77	
srednja vrednost	6.45	10.48	10.16	9.85	10.46	13.16	4.99	11.32	15.07	12.13	6.75	13.74		

SAA - specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 29

Mann-Whitney U test za srednje vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti između posmatranih karakteristika *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* gajenih na različitim koncentracijama skroba

standardni→2% skrobni supstrat		
	dužina razvića	preživljavanje
preživljavanje	2.682E-03 ***	
SAA	6.800E-05 ***	0.033 *
standardni→5% skrobni supstrat		
	dužina razvića	preživljavanje
preživljavanje	1.098E-04 ***	
SAA	3.234E-05 ***	0.033 *
standardni→5% maltozni supstrat		
	dužina razvića	preživljavanje
preživljavanje	2.202E-04 ***	
SAA	5.325E-05 ***	0.024 *
2% skrobni→5% skrobni supstrat		
	dužina razvića	preživljavanje
preživljavanje	9.998E-04 ***	
SAA	2.202E-04 ***	0.021 *
2% skrobni→5% maltozni supstrat		
	dužina razvića	preživljavanje
preživljavanje	1.389E-04 ***	
SAA	4.156E-05 ***	0.050 *
5% skrobni→5% maltozni supstrat		
	dužina razvića	preživljavanje
preživljavanje	4.156E-05 ***	
SAA	3.234E-05 ***	0.204

\*  $p < 0,05$  SAA - specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze

\*\*\*  $p < 0,001$

Tabela 30

Mann-Whitney U test za srednje vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, dužine razvića i preživljavanja između potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* gajenih na različitim koncentracijama skroba

standardni → 2% skrobni supstrat												
genotipovi	$B_{6916/89} \times B_{6916/8d}$	$B_{6916/89} \times S_{218/4/1d}$	$S_{218/4/19} \times S_{218/4/1d}$	$S_{218/4/19} \times B_{6916/8d}$	$B_{139/89} \times B_{139/8d}$	$B_{139/89} \times S_{57/8d}$	$S_{57/89} \times S_{57/8d}$	$S_{57/89} \times B_{139/8d}$	$B_{809} \times B_{80d}$	$B_{809} \times S_{131/7d}$	$S_{131/79} \times S_{131/7d}$	
$B_{6916/89} \times S_{218/4/1d}$	n.s.											
$S_{218/4/19} \times S_{218/4/1d}$	n.s.	n.s.										
$S_{218/4/19} \times B_{6916/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.									
$B_{139/89} \times B_{139/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.								
$B_{139/89} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
$S_{57/89} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
$S_{57/89} \times B_{139/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
$B_{809} \times B_{80d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
$B_{809} \times S_{131/7d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
$S_{131/79} \times S_{131/7d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
$S_{131/79} \times B_{80d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
standardni → 5% skrobni supstrat												
genotipovi	$B_{6916/89} \times B_{6916/8d}$	$B_{6916/89} \times S_{218/4/1d}$	$S_{218/4/19} \times S_{218/4/1d}$	$S_{218/4/19} \times B_{6916/8d}$	$B_{139/89} \times B_{139/8d}$	$B_{139/89} \times S_{57/8d}$	$S_{57/89} \times S_{57/8d}$	$S_{57/89} \times B_{139/8d}$	$B_{809} \times B_{80d}$	$B_{809} \times S_{131/7d}$	$S_{131/79} \times S_{131/7d}$	
$B_{6916/89} \times S_{218/4/1d}$	n.s.											
$S_{218/4/19} \times S_{218/4/1d}$	n.s.	n.s.										
$S_{218/4/19} \times B_{6916/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.									
$B_{139/89} \times B_{139/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.								
$B_{139/89} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
$S_{57/89} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
$S_{57/89} \times B_{139/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
$B_{809} \times B_{80d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
$B_{809} \times S_{131/7d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
$S_{131/79} \times S_{131/7d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
$S_{131/79} \times B_{80d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
standardni → 5% maltozni supstrat												
genotipovi	$B_{6916/89} \times B_{6916/8d}$	$B_{6916/89} \times S_{218/4/1d}$	$S_{218/4/19} \times S_{218/4/1d}$	$S_{218/4/19} \times B_{6916/8d}$	$B_{139/89} \times B_{139/8d}$	$B_{139/89} \times S_{57/8d}$	$S_{57/89} \times S_{57/8d}$	$S_{57/89} \times B_{139/8d}$	$B_{809} \times B_{80d}$	$B_{809} \times S_{131/7d}$	$S_{131/79} \times S_{131/7d}$	
$B_{6916/89} \times S_{218/4/1d}$	n.s.											
$S_{218/4/19} \times S_{218/4/1d}$	n.s.	n.s.										
$S_{218/4/19} \times B_{6916/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.									
$B_{139/89} \times B_{139/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.								
$B_{139/89} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
$S_{57/89} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
$S_{57/89} \times B_{139/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
$B_{809} \times B_{80d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
$B_{809} \times S_{131/7d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
$S_{131/79} \times S_{131/7d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
$S_{131/79} \times B_{80d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	

♀ - ženke, ♂ - mužjaci

Tabela 30 (nastavak)

Mann-Whitney U test za srednje vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, dužine razvika i preživljavanja između potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* gajenih na različitim koncentracijama skroba

2% skrobni → 5% skrobni supstrat											
genotipovi	B <sub>69/68♀</sub> × B <sub>69/68♂</sub>	B <sub>69/68♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	S <sub>218/41♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	S <sub>218/41♀</sub> × B <sub>69/68♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/2♂</sub>	S <sub>131/2♀</sub> × S <sub>131/2♂</sub>
B <sub>69/68♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	n.s.										
S <sub>218/41♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	n.s.										
S <sub>218/41♀</sub> × B <sub>69/68♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.								
B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/2♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
S <sub>131/2♀</sub> × S <sub>131/2♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
S <sub>131/2♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
2% skrobni → 5% maltozni supstrat											
genotipovi	B <sub>69/68♀</sub> × B <sub>69/68♂</sub>	B <sub>69/68♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	S <sub>218/41♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	S <sub>218/41♀</sub> × B <sub>69/68♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/2♂</sub>	S <sub>131/2♀</sub> × S <sub>131/2♂</sub>
B <sub>69/68♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	n.s.										
S <sub>218/41♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	n.s.	n.s.									
S <sub>218/41♀</sub> × B <sub>69/68♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.								
B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/2♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
S <sub>131/2♀</sub> × S <sub>131/2♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
S <sub>131/2♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
5% skrobni → 5% maltozni supstrat											
genotipovi	B <sub>69/68♀</sub> × B <sub>69/68♂</sub>	B <sub>69/68♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	S <sub>218/41♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	S <sub>218/41♀</sub> × B <sub>69/68♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/2♂</sub>	S <sub>131/2♀</sub> × S <sub>131/2♂</sub>
B <sub>69/68♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	n.s.										
S <sub>218/41♀</sub> × S <sub>218/41♂</sub>	n.s.	n.s.									
S <sub>218/41♀</sub> × B <sub>69/68♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.								
B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/2♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
S <sub>131/2♀</sub> × S <sub>131/2♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
S <sub>131/2♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

♀ - ženke, ♂ - mužjaci

Tabela 31

Mann-Whitney U test srednjih vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, dužine razvicia i preživljavanja izmedju potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* gajenih na različitim koncentracijama skroba

genotipovi	specifična aktivnost $\alpha$ -amilaze										
	$B_{69/689} \times B_{69/68d}$	$B_{69/689} \times S_{218/4/1d}$	$S_{218/4/19} \times S_{218/4/1d}$	$S_{218/4/19} \times B_{69/68d}$	$B_{139/89} \times B_{139/8d}$	$B_{139/89} \times S_{57/8d}$	$S_{57/89} \times S_{57/8d}$	$S_{57/89} \times B_{139/8d}$	$B_{809} \times B_{80d}$	$B_{809} \times S_{131/7d}$	$S_{131/79} \times S_{131/7d}$
$B_{69/689} \times S_{218/4/1d}$	n.s.										
$S_{218/4/19} \times S_{218/4/1d}$	n.s.										
$S_{218/4/19} \times B_{69/68d}$	n.s.	n.s.	n.s.								
$B_{139/89} \times B_{139/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
$B_{139/89} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
$S_{57/89} \times S_{57/8d}$	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	n.s.					
$S_{57/89} \times B_{139/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*				
$B_{809} \times B_{80d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
$B_{809} \times S_{131/7d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
$S_{131/79} \times S_{131/7d}$	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	
$S_{131/79} \times B_{80d}$	*	*	*	n.s.	*	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.
genotipovi	dužina razvicia										
$B_{69/689} \times B_{69/68d}$	$B_{69/689} \times S_{218/4/1d}$	$S_{218/4/19} \times S_{218/4/1d}$	$S_{218/4/19} \times B_{69/68d}$	$B_{139/89} \times B_{139/8d}$	$B_{139/89} \times S_{57/8d}$	$S_{57/89} \times S_{57/8d}$	$S_{57/89} \times B_{139/8d}$	$B_{809} \times B_{80d}$	$B_{809} \times S_{131/7d}$	$S_{131/79} \times S_{131/7d}$	
$B_{69/689} \times S_{218/4/1d}$	n.s.										
$S_{218/4/19} \times S_{218/4/1d}$	n.s.	n.s.									
$S_{218/4/19} \times B_{69/68d}$	n.s.	n.s.	n.s.								
$B_{139/89} \times B_{139/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
$B_{139/89} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.						
$S_{57/89} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
$S_{57/89} \times B_{139/8d}$	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	n.s.				
$B_{809} \times B_{80d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
$B_{809} \times S_{131/7d}$	n.s.	*	*	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*		
$S_{131/79} \times S_{131/7d}$	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	*	
$S_{131/79} \times B_{80d}$	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
genotipovi	preživljavanje										
$B_{69/689} \times B_{69/68d}$	$B_{69/689} \times S_{218/4/1d}$	$S_{218/4/19} \times S_{218/4/1d}$	$S_{218/4/19} \times B_{69/68d}$	$B_{139/89} \times B_{139/8d}$	$B_{139/89} \times S_{57/8d}$	$S_{57/89} \times S_{57/8d}$	$S_{57/89} \times B_{139/8d}$	$B_{809} \times B_{80d}$	$B_{809} \times S_{131/7d}$	$S_{131/79} \times S_{131/7d}$	
$B_{69/689} \times S_{218/4/1d}$	n.s.										
$S_{218/4/19} \times S_{218/4/1d}$	n.s.	n.s.									
$S_{218/4/19} \times B_{69/68d}$	n.s.	*	n.s.								
$B_{139/89} \times B_{139/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
$B_{139/89} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
$S_{57/89} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
$S_{57/89} \times B_{139/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
$B_{809} \times B_{80d}$	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
$B_{809} \times S_{131/7d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*		
$S_{131/79} \times S_{131/7d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
$S_{131/79} \times B_{80d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	

\* p &lt; 0,05

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

plastičnosti preživljavanja ustanovljeno postojanje razlika između različitih ukrštanja. Između svake od dve sredine, za svaku od komponenti adaptivne vrednosti, pulovanjem prosečnih indeksa plastičnosti svih ukrštanja (tabela 32), ne uočava se postojanje statistički značajnih razlika u prosečnom indeksu plastičnosti. Prosečni indeksi plastičnosti za sva ukrštanja u svim posmatranim sredinskim uslovima su slični. Za svaku pojedinačnu komponentu adaptivne vrednosti potomstvo svih ukrštanja na sličan način odgovara na promenu koncentracije skroba u supstratu.

U cilju lakšeg razmatranja postojanja statistički značajnih razlika u prosečnom indeksu fenotipske plastičnosti Mann – Whitney U testom poredjene su srednje vrednosti prosečnog indeksa plastičnosti homo- i heterogamnih parenja. Prosečni indeksi fenotipske plastičnosti dati su u tabeli 33. U tabeli 34 i 35 prikazane su statistički značajne razlike u prosečnom indeksu plastičnosti homo- i heterogamnih ukrštanja ( $B_{\varphi}B_{\sigma}$ ,  $S_{\varphi}S_{\sigma}$ ,  $B_{\varphi}S_{\sigma}$  i  $S_{\varphi}B_{\sigma}$ ) i to kako između ukrštanja za svaku analiziranu komponentu adaptivne vrednosti tako i između samih komponenti adaptivne vrednosti za svako ukrštanje. Analizirane komponente adaptivne vrednosti se prema prosečnom indeksu plastičnosti mogu prikazati sledećim redosledom:

dužina razvića < preživljavanje < specifična aktivnost amilaze

i to za sve posmatrane sredinske uslove u pogledu zastupljenosti skroba. Za svake dve sredine i svako ukrštanje uočljive su razlike između dužine razvića i druge dve komponente adaptivne vrednosti: specifične aktivnosti amilaze i preživljavanja. Razlike između ukrštanja najbrojnije su za homogamno ukrštanje homozigota BB u pogledu specifične aktivnosti amilaze u odnosu na druga ukrštanja. Prosečni indeks fenotipske plastičnosti za specifičnu aktivnost amilaze kod heterogamnog ukrštanja  $B_{\varphi}S_{\sigma}$  statistički se značajno razlikuje u odnosu na prosečni indeks plastičnosti homogamnog ukrštanja  $S_{\varphi}S_{\sigma}$ . Prosečni indeks fenotipske plastičnosti za specifičnu aktivnost amilaze kod heterogamnog ukrštanja  $S_{\varphi}B_{\sigma}$  statistički se značajno razlikuje u odnosu na indeks fenotipske plastičnosti kod  $S_{\varphi}S_{\sigma}$  ukrštanja.

Za dužinu razvića prosečan indeks fenotipske plastičnosti između ukrštanja statistički se značajno razlikuje u okviru sredina standardni  $\rightarrow$  2% skrobni supstrat i 2%  $\rightarrow$



Tabela 32

Mann-Whitney U test za srednje vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, dužine razvića i preživljavanja potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* gajenih na različitim koncentracijama skroba

specifična aktivnost $\alpha$ -amilaze					
tretmani	ST→2% sk	ST→5% sk	ST→5% M	2% SK→5% sk	2% SK→5% M
ST→5% sk	n.s.				
ST→5% M	n.s.	n.s.			
2% SK→5% sk	n.s.	n.s.	n.s.		
2% SK→5% M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
5% SK→5% M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
dužina razvića					
tretmani	ST→2% sk	ST→5% sk	ST→5% M	2% SK→5% sk	2% SK→5% M
ST→5% sk	n.s.				
ST→5% M	n.s.	n.s.			
2% SK→5% sk	n.s.	n.s.	n.s.		
2% SK→5% M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
5% SK→5% M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
preživljavanje					
tretmani	ST→2% sk	ST→5% sk	ST→5% M	2% SK→5% sk	2% SK→5% M
ST→5% sk	n.s.				
ST→5% M	n.s.	n.s.			
2% SK→5% sk	n.s.	n.s.	n.s.		
2% SK→5% M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
5% SK→5% M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

ST - standardni supstrat; SK - skrobni supstrat; M - maltozni supstrat

Tabela 33

Prosečni indeksi fenotipske plastičnosti potomstva iz homogamnih i heterogamnih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvića i preživljavanje između dve sredine

ST→2% SK	tipovi ukrštanja				srednja vrednost
	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂	S♀B♂	
SAA	31.07	16.62	32.08	19.98	24.94
dužina razvića	0.93	1.46	0.58	2.30	1.32
preživljavanje	21.13	6.10	2.52	11.91	10.41
srednja vrednost	17.71	8.06	11.73	11.39	12.22
ST→5% SK					
SAA	12.46	40.68	33.18	23.08	27.35
dužina razvića	1.86	1.81	1.17	1.79	1.66
preživljavanje	21.33	10.90	6.44	9.51	12.05
srednja vrednost	11.88	17.79	13.60	11.46	13.68
ST→5% M					
SAA	10.82	45.89	41.73	30.43	32.22
dužina razvića	0.72	1.49	1.26	0.83	1.08
preživljavanje	19.06	16.27	11.71	7.84	13.72
srednja vrednost	10.20	21.22	18.23	13.03	15.67
2% SK→5% SK					
SAA	30.27	29.11	7.73	14.61	20.43
dužina razvića	2.25	2.12	1.56	0.50	1.61
preživljavanje	15.01	8.83	5.37	8.96	9.55
srednja vrednost	15.85	13.35	4.89	8.02	10.53
2% SK→5% M					
SAA	22.77	35.10	14.50	15.76	22.03
dužina razvića	0.99	1.13	1.09	1.60	1.20
preživljavanje	5.87	12.39	12.48	17.12	11.96
srednja vrednost	9.88	16.21	9.35	11.49	11.73
5% SK→5% M					
SAA	14.78	8.30	20.12	23.88	16.77
dužina razvića	1.70	1.10	2.11	1.10	1.50
preživljavanje	15.51	12.49	13.54	9.94	12.87
srednja vrednost	10.66	7.30	11.92	11.64	10.38

SAA - specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze; ST - standardni supstrat; SK - skrobni supstrat; M - maltozni supstrat; ♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 34

Mann-Whitney U test pri poredjenju prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti analiziranih karakteristika između potomstva homo- i heterogamnih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* gajenih na različitim koncentracijama skroba

tretman	karakteristika genotipovi	SAA			dužina razvika			preživljavanje		
		B♀B♂	B♀S♂	S♀S♂	B♀B♂	B♀S♂	S♀S♂	B♀B♂	B♀S♂	S♀S♂
ST→2% SK	B♀S♂	n.s.			n.s.			*		
	S♀S♂	*	n.s.		n.s.	*		*	n.s.	
	S♀B♂	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	*	n.s.
ST→5% SK	B♀S♂	n.s.			n.s.			n.s.		
	S♀S♂	*	n.s.		n.s.	n.s.		n.s.	n.s.	
	S♀B♂	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
ST→5% M	B♀S♂	*			n.s.			n.s.		
	S♀S♂	*	n.s.		n.s.	n.s.		n.s.	n.s.	
	S♀B♂	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
2% SK→5% SK	B♀S♂	*			n.s.			n.s.		
	S♀S♂	n.s.	*		n.s.	n.s.		n.s.	n.s.	
	S♀B♂	*	n.s.	*	*	*	*	n.s.	n.s.	n.s.
2% SK→5% M	B♀S♂	n.s.			n.s.			n.s.		
	S♀S♂	n.s.	*		n.s.	n.s.		n.s.	n.s.	
	S♀B♂	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
5% SK→5% M	B♀S♂	n.s.			n.s.			n.s.		
	S♀S♂	n.s.	*		n.s.	n.s.		n.s.	n.s.	
	S♀B♂	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

\*  $p < 0,05$

SAA - specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze; ST - standardni supstrat; SK - skrobni supstrat;

M - maltozni supstrat; ♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 35

Mann-Whitney U test pri poredjenju prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti analiziranih karakteristika kod potomstva iz homo- i heterogamnih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura gajenih* na različitim koncentracijama skroba

	genotip	B <sub>♀</sub> B <sub>♂</sub>		B <sub>♀</sub> S <sub>♂</sub>		S <sub>♀</sub> S <sub>♂</sub>		S <sub>♀</sub> B <sub>♂</sub>	
tretman	karakteristika	dužina razvića preživljavanje		dužina razvića preživljavanje		dužina razvića preživljavanje		dužina razvića preživljavanje	
ST→2% SK	preživljavanje	*		n.s.		n.s.		n.s.	
	SAA	*	n.s.	*	*	*	n.s.	*	n.s.
ST→5% SK	preživljavanje	*		*		n.s.		*	
	SAA	*	n.s.	*	n.s.	*	*	n.s.	n.s.
ST→5% M	preživljavanje	*		*		*		*	
	SAA	*	n.s.	*	*	*	*	*	n.s.
2% SK→5% SK	preživljavanje	*		n.s.		n.s.		*	
	SAA	*	n.s.	n.s.	n.s.	*	*	*	n.s.
2% SK→5% M	preživljavanje	n.s.		*		*		*	
	SAA	*	n.s.	*	n.s.	*	*	*	n.s.
5% SK→5% M	preživljavanje	*		n.s.		*		*	
	SAA	*	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	*	*

\*  $p < 0,05$

SAA - specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze; ST - standardni supstrat; SK - skrobni supstrat; M - maltozni supstrat; ♀ - ženke; ♂ - mužjaci

5% skrobni supstrat. Prosečni indeksi plastičnosti heterogamnih ukrštanja  $B_{\varphi}S_{\delta}$  i  $S_{\varphi}B_{\delta}$ , za ove sredinske uslove, su u proseku najmanji.

Srednje vrednosti prosečnog indeksa plastičnosti za preživljavanje statistički se značajno razlikuju samo u slučaju sredina standardni  $\rightarrow$  2% skrobni supstrat. Potomstvo iz homogamnog ukrštanja homozigota BB ima statistički značajno veći prosečan indeks fenotipske plastičnosti u odnosu na potomstvo  $S_{\varphi}S_{\delta}$  i  $B_{\varphi}S_{\delta}$  ukrštanja. Potomstvo iz  $B_{\varphi}S_{\delta}$  ukrštanja ima statistički značajno manji prosečni indeks fenotipske plastičnosti u odnosu na potomstvo  $S_{\varphi}B_{\delta}$  ukrštanja.

Prema analiziranim prosečnim indeksima fenotipske plastičnosti može se reći da jedinke *Drosophila subobscura* plastičnije odgovaraju u pogledu dužine razvića (najmanji prosečan indeks plastičnosti) nego u pogledu specifične aktivnosti amilaze (najveći prosečan indeks fenotipske plastičnosti). Iz ovoga bi se mogao izvući zaključak da nepovoljne uslove sredine jedinke najverovatnije najpre izbegavaju regulisanjem dužine razvića a ne, bar primarno, promenom specifične aktivnosti amilaze. Prema prosečnim indeksima plastičnosti za svako ukrštanje teško se može zaključiti koje je potomstvo plastičnije (iz homo- ili heterogamnih ukrštanja) jer je  $PP_G$  dosta varijabilan u odnosu na sredine za koje se izračunava. Prosečni indeksi plastičnosti jedinki iz različitih ukrštanja između svake dve sredine, a u okviru svake od komponenti adaptivne vrednosti zadržavaju se u istim opsezima (najmanji za dužinu razvića, a najveći za specifičnu aktivnost amilaze).

Specifična aktivnost amilaze kao komponenta sa najvećim prosečnim indeksom fenotipske plastičnosti navodi na zaključak da genotipovi adaptabilno odgovaraju na različite koncentracije skroba u hranljivom supstratu za razliku od dužine razvića i preživljavanja čiji indeksi prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti ukazuju na stabilniji odgovor na izmenjene uslove sredine.

Fenotipska plastičnost bi mogla biti adaptivan odgovor na prostorno heterogene i/ili privremeno varijabilne sredine. Pojedinačni plastični genotip može proizvoditi nekoliko fenotipova, koji su specifično adaptirani na različite uslove sredine. Prikaz fenotipova svakog pojedinačnog genotipa u zatom opsegu sredinskih uslova naziva se "norma reakcije".

Njima su definisane kvantitativne fenotipske promene nastale kao rezultat interakcija genotipa u više sredina. Koncept norme reakcija podrazumeva rangiranje fenotipa koje pojedini genotip eksprimira u zavisnosti od uslova sredine i od značaja su za razumevanje uzroka fenotipske varijabilnosti. U populaciji koju sačinjavaju genotipovi sa приметnim odgovorom na promenu sredine distribucija fenotipova će biti šireg opsega nego što je to slučaj sa genotipovima koji daju manji odgovor. U sredinama gde se norme reakcija presecaju distribucija fenotipova ukazuje da ne postoji genetička razlika. Sa druge strane ukoliko su opsezi analiziranih sredina u regionima gde su norme reakcija nezavisno udaljene od drugih fenotipova uočava se genetička varijabilnost.

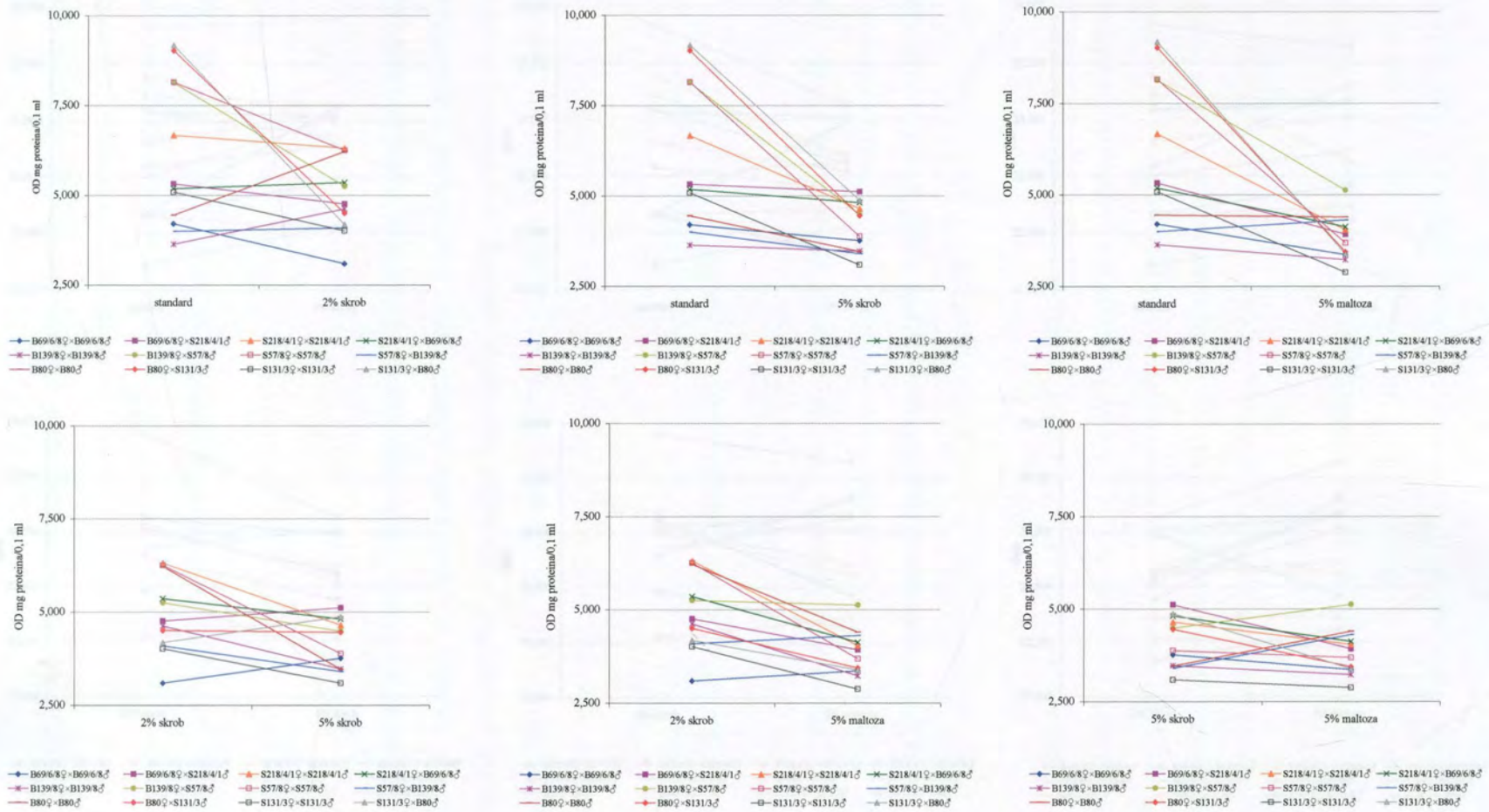
Prikazane norme reakcija za prosečne vrednosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze (slika 2) upućuju na postojanje značajnog sredinskog uticaja. Najveće variranje u amilaznoj aktivnosti potomstva različitih ukrštanja je u uslovima standardnog i 2% skrobnog supstrata. Sa povećanjem koncentracije skroba varijabilnost u aktivnosti amilaze opada i potomstvo različitih ukrštanja odgovara sa smanjenjem amilazne aktivnosti. Najmanja specifična aktivnost amilaze uočava se na 5% skrobnom i 5% maltoznom supstratu gde je opseg variranja za svaku od sredina sličan. Kako se između 5% skrobnog i 5% maltoznog supstrata norme reakcija presecaju one ukazuju na plastičnost u specifičnoj aktivnosti amilaze, odsustvo genetičke varijanse u "srednjoj" sredini ali i na postojanje genetičke varijanse u fenotipskoj plastičnosti.

U našem slučaju genotipovi se za svaku od dve posmatrane sredine razlikuju u odgovoru. Ova genetička varijabilnost u plastičnosti iskazana je interakcijom genotip – sredina čiji je efekat statistički značajan u dvofaktorijalnoj analizi varijanse.

Na slici 3 prikazane su norme reakcija za prosečnu dužinu razvića između svake od dve sredine. Kao što je i dvofaktorijalnom analizom varijanse ustanovljeno postoji plastičnost za prosečnu dužinu razvića, kao i statistički značajna genetička varijansa ali ne i postojanje genetičke varijanse u plastičnosti što pokazuje i odsustvo statističke značajnosti za interakciju genotip – sredina. Norme reakcija pojedinih ukrštanja ( $B_{139/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$ ,  $S_{131/3\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$ ,  $S_{131/3\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$  i  $B_{80\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$ ) nezavisno su udaljene od normi reakcija drugih ukrštanja što ukazuje na postojanje genetičke varijabilnosti.

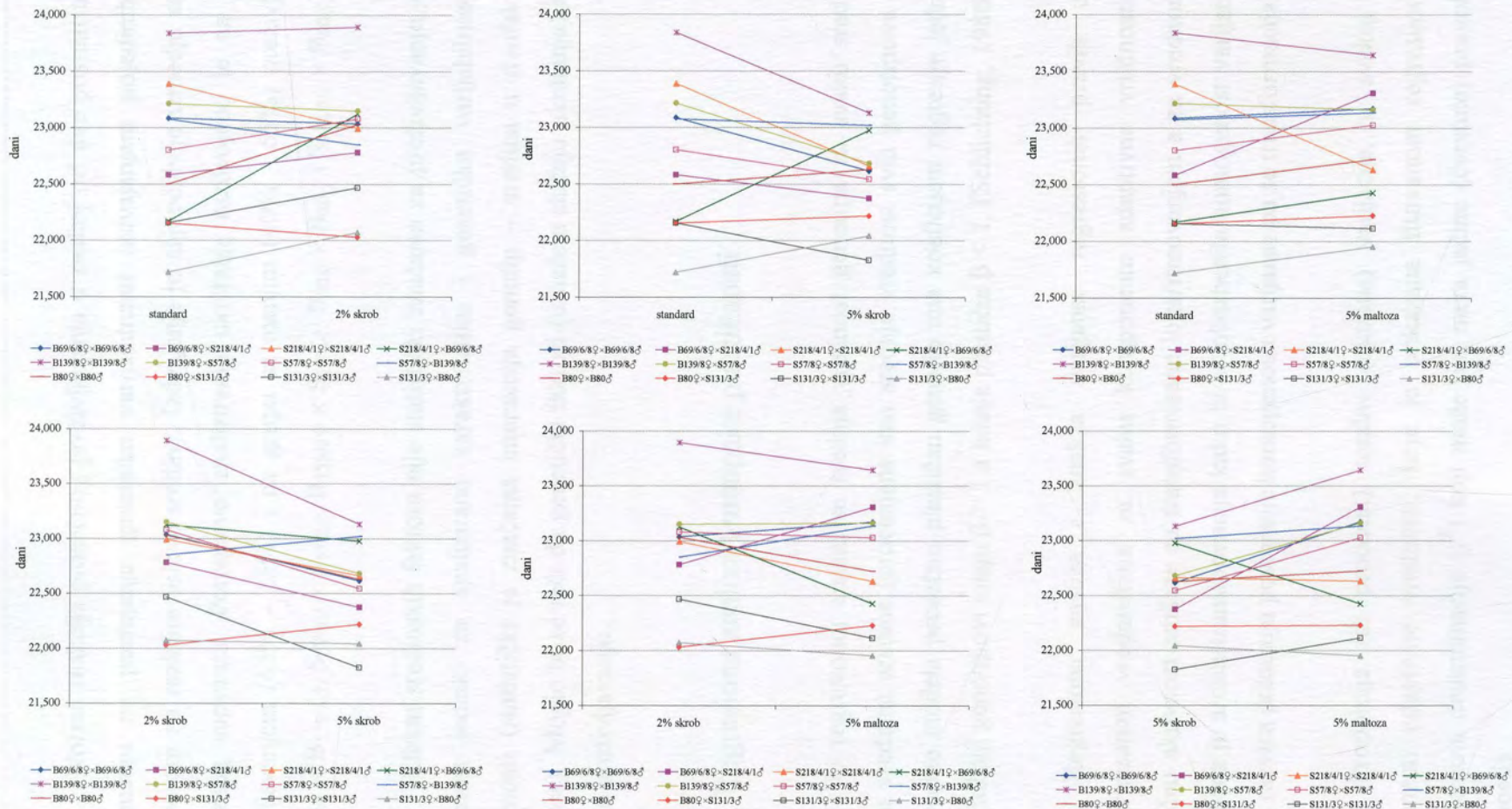
Slika 2

Norme reakcija za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na dve različite koncentracije skroba



Slika 3

Norme reakcija za dužinu razvića potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na dve različite koncentracije skroba





Norme reakcija prosečnog preživljavanja u svakoj od dve posmatrane sredine (slika 4) upućuju na postojanje genetičke varijabilnosti izdvajanjem pojedinih genotipova sa odgovorom na različite uslove sredine. Izdvajanje je najuočljivije između standardnog i 5% maltoznog supstrata. Potomstvo analiziranih ukrštanja razdvojeno je na grupu sa većim preživljavanjem (65% - 85%) i na grupu sa manjim (40% - 65%) preživljavanjem jedinki ( $B_{139/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$ ,  $S_{57/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$ ,  $B_{139/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$ ,  $B_{80\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$  i  $S_{131/3\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$ ).

Efekat sredinskih faktora nije statistički značajan za preživljavanje jedinki ali postoji plastičnost jedinki za analiziranu karakteristiku i genetička varijabilnost u fenotipskoj plastičnosti (statistički je značajna interakcija genotip – sredina u dvofaktorijalnoj analizi varijanse). Moglo bi se reći da genetički faktori (u našem slučaju ukrštanja) imaju odlučujuću ulogu u preživljavanju.

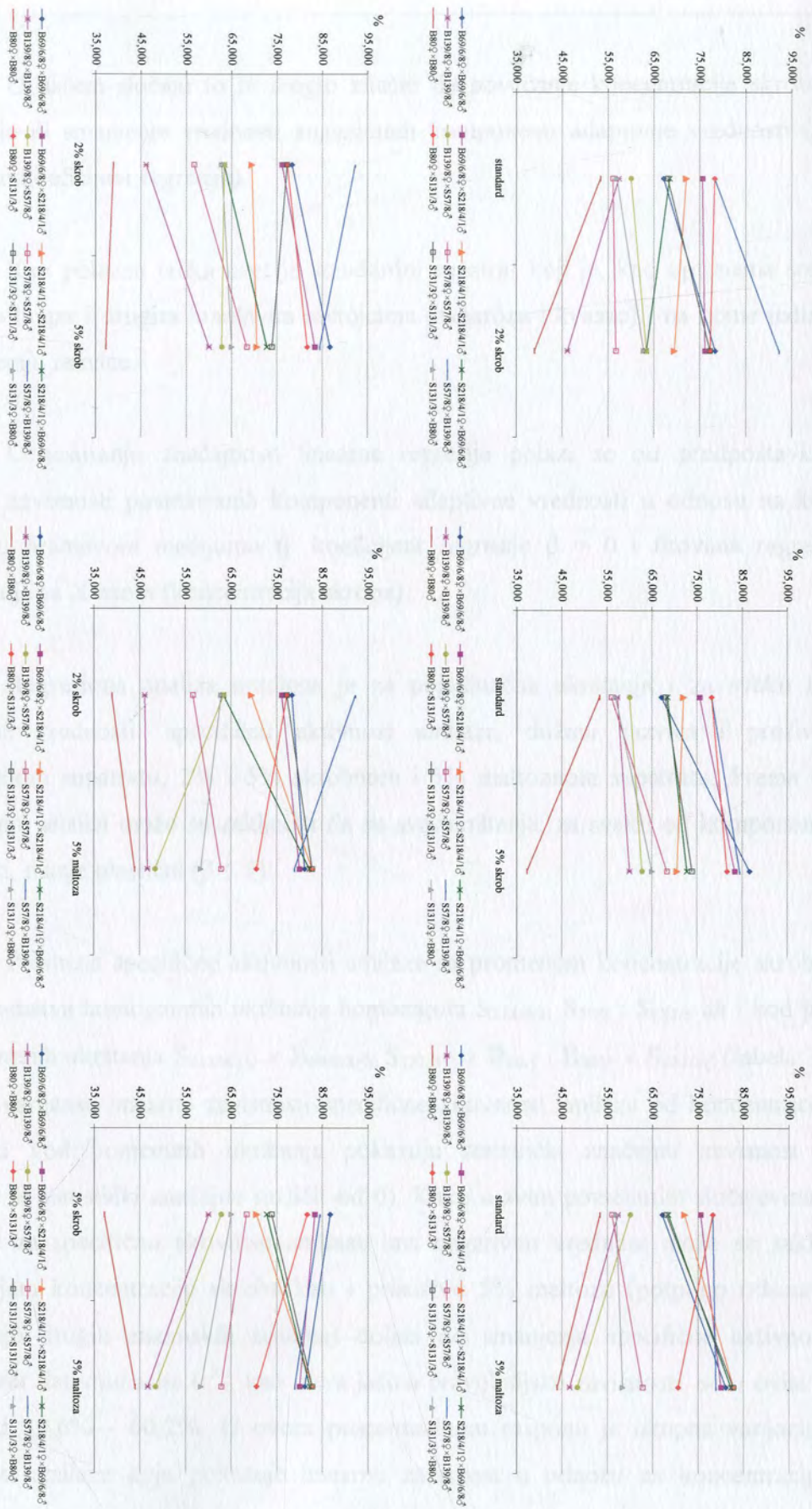
### 3.1.5. Regresiona analiza fenotipske plastičnosti

U regresionoj analizi se srednja vrednost genotipa za svaku sredinu regresira na srednju vrednost sredine (procenjene kao srednja vrednost svih genotipova u datoj sredini). Kod većine modela prosečno plastičan genotip ima koeficijent regresije jednak jedinici ( $\beta = 1$ ), plastičniji genotipovi imaju  $\beta > 1$  a manje plastični  $\beta < 1$ . (Schlichting, 1986).

Regresiona analiza i analiza varijanse regresionih pravih uradjena je sa transformisanim vrednostima za svaku komponentu adaptivne vrednosti. Vrednosti za specifičnu aktivnost amilaze su transformisane logaritmovanjem a za vrednosti preživljavanja primenjena je arcsin transformacija kako bi se obezbedila homogenost varijansi. Vrednosti za dužinu razvića pokazuju postojanje homogenosti varijanse pa se transformacija nije radila.

Proporcija (ili procenat) totalne (ukupne) varijacije, u svakoj od analiziranih komponenti adaptivne vrednosti, koja je prikazana fitovanom regresijom definisana je koeficijentom determinacije ( $r^2$ ) koji može biti mera jačine (čvrstine) pravolinijskog odnosa (zavisnosti).

Norme reakcija za preživljavanje potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na dve različite koncentracije skroba



U našem slučaju to bi moglo značiti da povećanje koncentracije skroba uslovljava povećanje ili smanjenje vrednosti analiziranih komponenti adaptivne vrednosti (pozitivan ili negativan koeficijent regresije).

Kao polazna tačka uzet je standardni supstrat koji je, kao optimalna sredina, pored skrobom bogat i drugim hranljivim sastojcima (saharoza i kvasac) i na kome jedinke uspešno kompletiraju razviće.

U testiranju značajnosti linearne regresije polazi se od pretpostavke da nema linearne zavisnosti posmatranih komponenti adaptivne vrednosti u odnosu na koncentraciju skroba u hranljivom medijumu tj. koeficijent regresije  $\beta = 0$  i fitovana regresiona prava paralelna je sa X osom (koncentracija skroba).

Regresiona analiza uradjena je za pojedinačna ukrštanja i za svaku komponentu adaptivne vrednosti: specifičnu aktivnost amilaze, dužinu razvića i preživljavanje na standardnom supstratu, 2% i 5% skrobnom i 5% maltoznom supstratu. Prema sprovedenoj regresionoj analizi može se zaključiti da su sva ukrštanja, za svaku od komponenti adaptivne vrednosti, manje plastični ( $\beta < 1$ ).

Promena specifične aktivnosti amilaze sa promenom koncentracije skroba zapaža se kod potomstva homogamnih ukrštanja homozigota  $S_{218/4/1}$ ,  $S_{57/8}$  i  $S_{131/3}$  ali i kod potomstva iz heterogamnih ukrštanja  $S_{218/4/1\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$ ,  $S_{131/3\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$  i  $B_{80\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$  (tabela 36 i slika 5). Analize varijanse linearne zavisnosti specifične aktivnosti amilaze od koncentracije skroba u supstratu kod pomenutih ukrštanja pokazuju statistički značajnu zavisnost (koeficijent regresije je statistički značajno različit od 0). Kako u svim pomenutim slučajevima koeficijent regresije za specifičnu aktivnost amilaze ima negativnu vrednost može se zaključiti da sa povećanjem koncentracije skroba kao i prisustvo 5% maltoze (potpuno odsustvo skroba i aktiviranje drugih enzimskih sistema) dolazi do smanjenja specifične aktivnosti amilaze. Koeficijent determinacije ( $r^2$ ), kao mera jačine pravolinijske zavisnosti, se u ovim slučajevima kreće od 38,6% - 60,2%. U ovom procentualnom rasponu je ukupna varijacija specifične aktivnosti amilaze koja pokazuje linearnu zavisnost u odnosu na koncentraciju skroba u hranljivom supstratu.

Tabela 36

Regresiona analiza specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, dužine razvića i preživljavanja potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na hranljivim supstratima različite koncentracije skroba

SAA	$\beta$	b	dužina razvića	$\beta$	b	preživljavanje	$\beta$	b
$B_{69/6/8\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$	-0.187	-0.020	$B_{69/6/8\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$	-0.046	-0.017	$B_{69/6/8\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$	0.597	3.491 *
$B_{69/6/8\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$	-0.474	-0.037	$B_{69/6/8\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$	0.455	0.174	$B_{69/6/8\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$	0.349	1.480
$S_{218/4/1\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$	-0.725	-0.077 **	$S_{218/4/1\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$	-0.679	-0.243 *	$S_{218/4/1\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$	0.413	2.717
$S_{218/4/1\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$	-0.622	-0.035 *	$S_{218/4/1\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$	0.227	0.064	$S_{218/4/1\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$	0.669	3.480 *
$B_{139/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$	-0.393	-0.032	$B_{139/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$	-0.290	-0.126	$B_{139/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$	-0.205	-1.066
$B_{139/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$	-0.465	-0.069	$B_{139/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$	-0.263	-0.074	$B_{139/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$	-0.362	-2.066
$S_{57/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$	-0.776	-0.120 **	$S_{57/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$	0.067	0.019	$S_{57/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$	0.506	1.873
$S_{57/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$	0.034	0.002	$S_{57/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$	0.271	0.039	$S_{57/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$	-0.039	-0.289
$B_{80\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$	-0.280	-0.034	$B_{80\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$	0.137	0.037	$B_{80\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$	-0.319	-1.803
$B_{80\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$	-0.761	-0.125 **	$B_{80\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$	0.167	0.040	$B_{80\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$	-0.290	-1.203
$S_{131/3\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$	-0.739	-0.081 **	$S_{131/3\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$	-0.308	-0.072	$S_{131/3\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$	0.595	2.726 *
$S_{131/3\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$	-0.768	-0.122 **	$S_{131/3\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$	0.373	0.076	$S_{131/3\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$	0.108	0.392

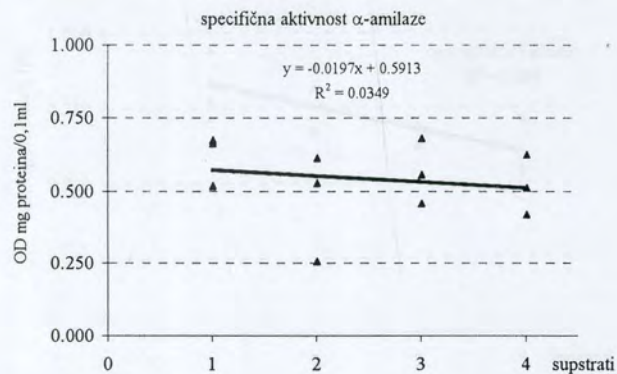
\* p &lt; 0,05

\*\* p &lt; 0,01

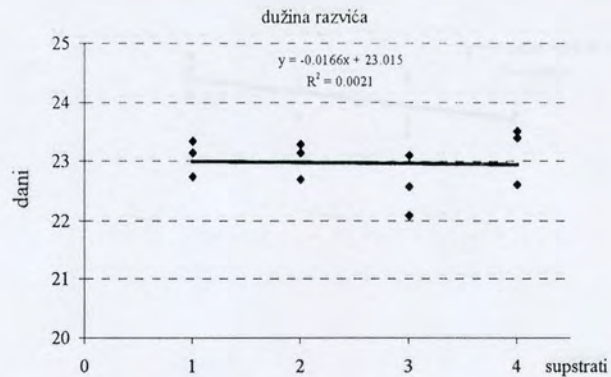
SAA - specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze; ♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Slika 5

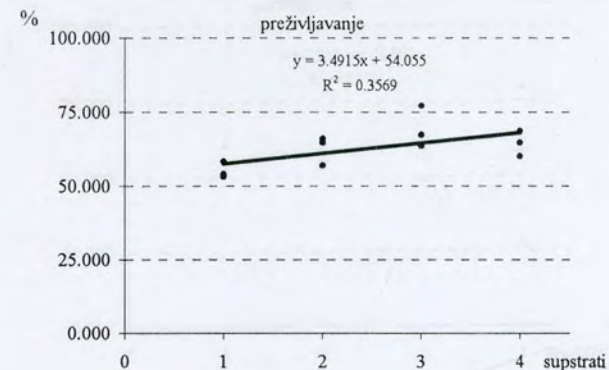
Grafički prikaz linearne regresije za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvića i preživljavanje potomstva iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na supstratima različite koncentracije skroba



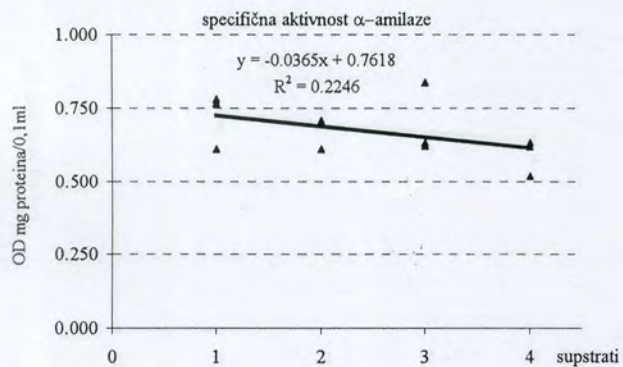
▲ B69/6/8♀ × B69/6/8♂



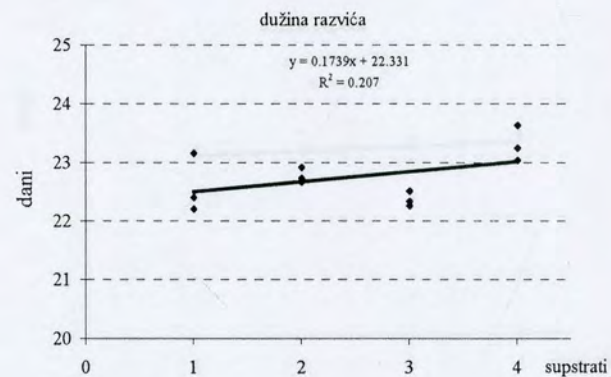
◆ B69/6/8♀ × B69/6/8♂



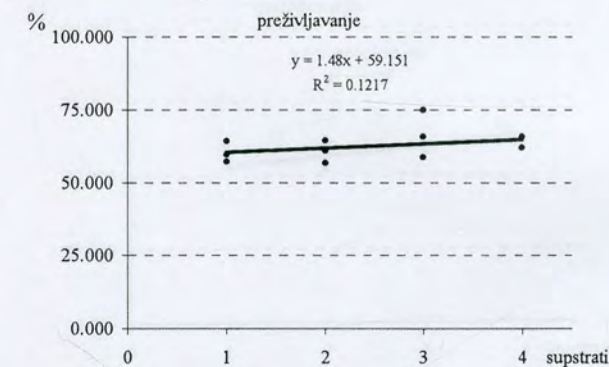
● B69/6/8♀ × B69/6/8♂



▲ B69/6/8♀ × S218/4/1♂



◆ B69/6/8♀ × S218/4/1♂

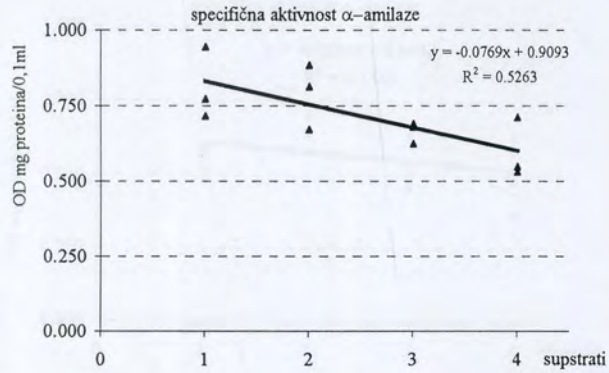


● B69/6/8♀ × S218/4/1♂

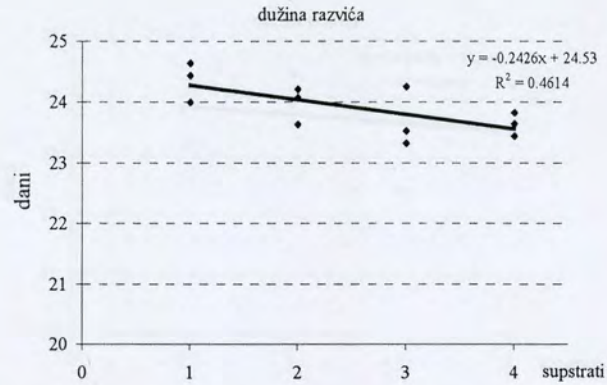
1 - standardni supstrat; 2 - 2% skrobni supstrat; 3 - 5% skrobni supstrat; 4 - 5% maltozni supstrat

Slika 5 (nastavak)

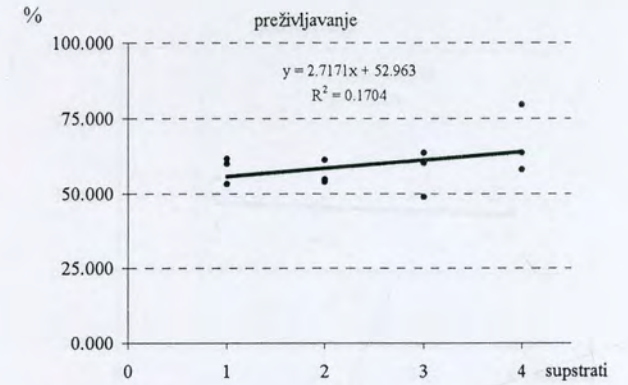
Grafički prikaz linearne regresije za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvića i preživljavanje potomstva iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na supstratima različite koncentracije skroba



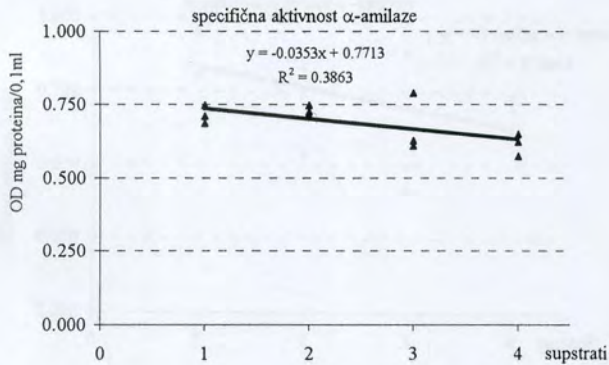
▲ S218/4/1♀×S218/4/1♂



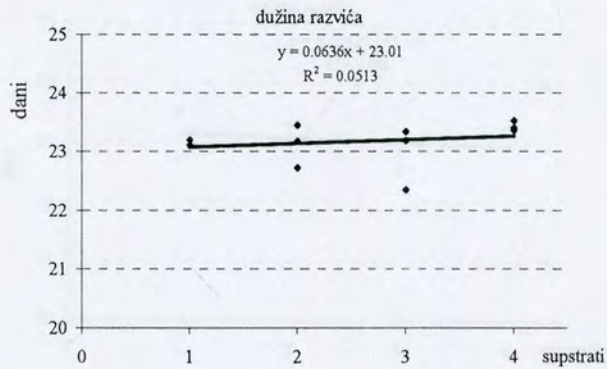
◆ S218/4/1♀×S218/4/1♂



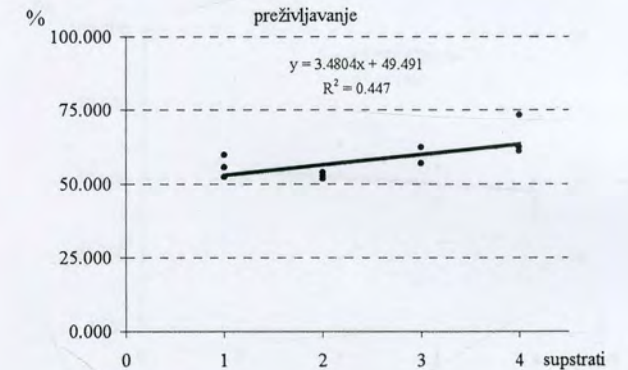
● S218/4/1♀×S218/4/1♂



▲ S218/4/1♀×B69/6/8♂



◆ S218/4/1♀×B69/6/8♂

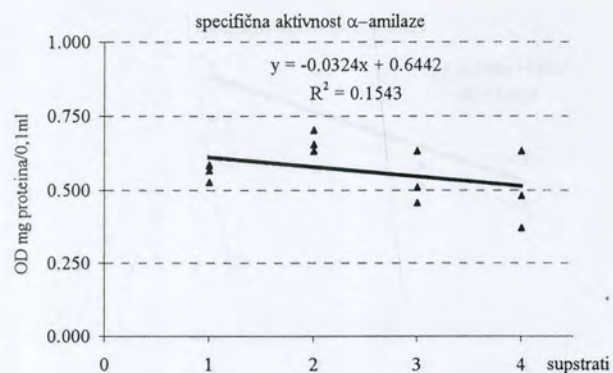


● S218/4/1♀×B69/6/8♂

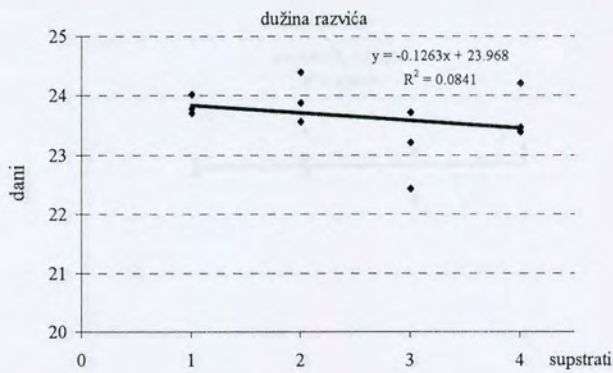
1 - standardni supstrat; 2 - 2% skrobni supstrat; 3 - 5% skrobni supstrat; 4 - 5% maltozni supstrat

Slika 5 (nastavak)

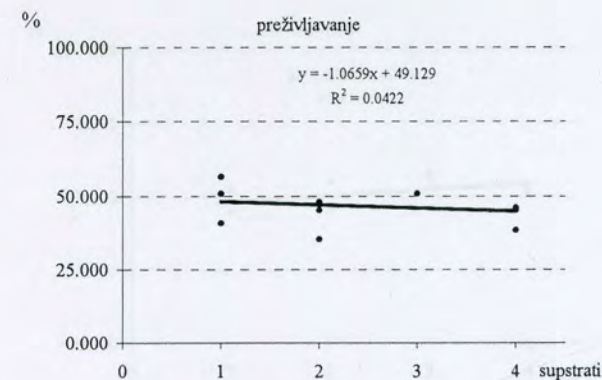
Grafički prikaz linearne regresije za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvića i preživljavanje potomstva iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na supstratima različite koncentracije skroba



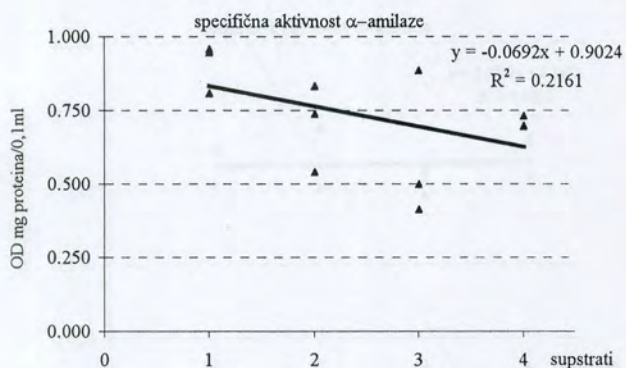
▲ B139/8♀×B139/8♂



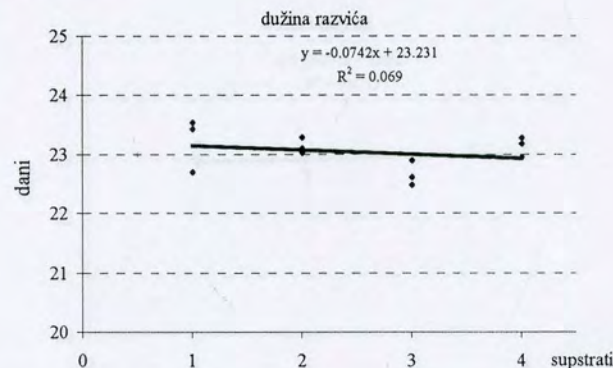
● B139/8♀×B139/8♂



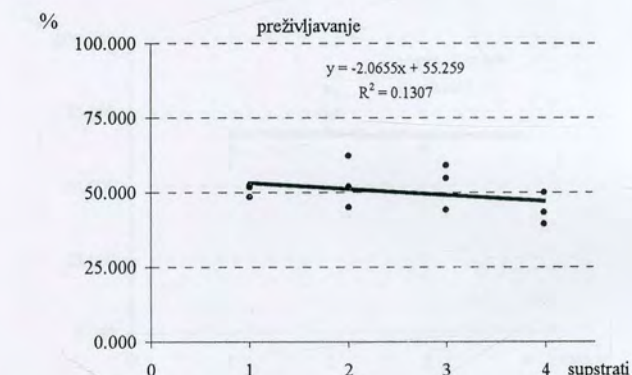
● B139/8♀×B139/8♂



▲ B139/8♀×S57/8♂



● B139/8♀×S57/8♂

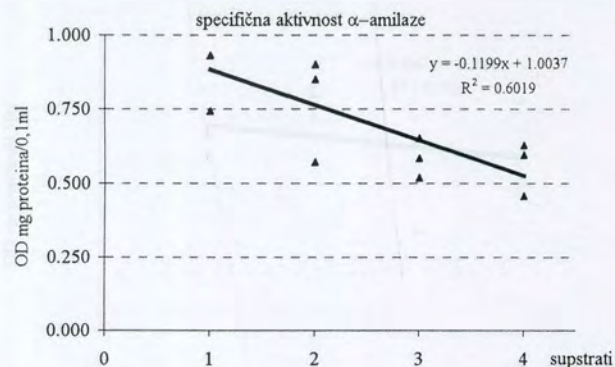


● B139/8♀×S57/8♂

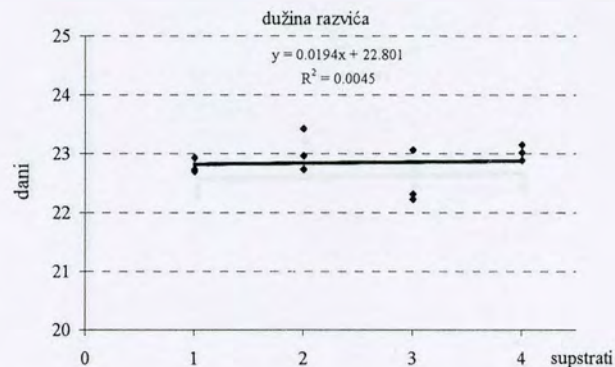
1 - standardni supstrat; 2 - 2% skrobni supstrat; 3 - 5% skrobni supstrat; 4 - 5% maltozni supstrat

Slika 5 (nastavak)

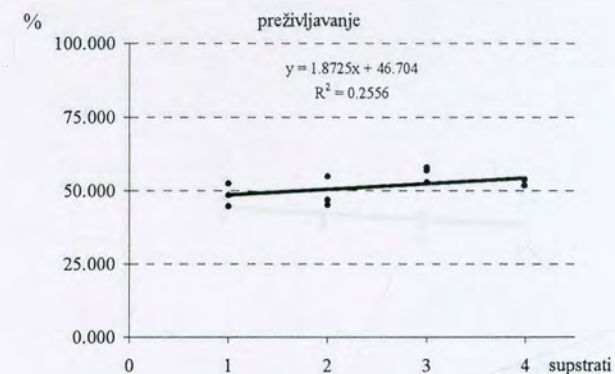
Grafički prikaz linearne regresije za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvića i preživljavanje potomstva iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na supstratima različite koncentracije skroba



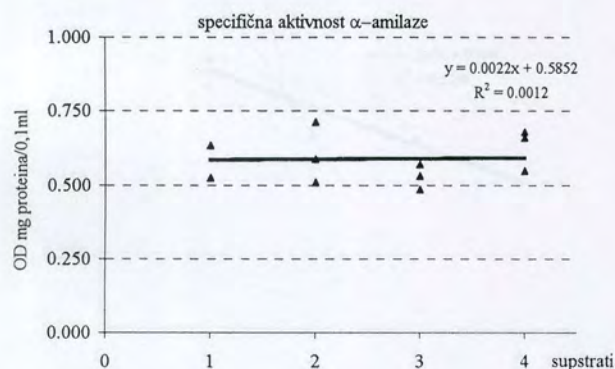
▲ S57/8♀ × S57/8♂



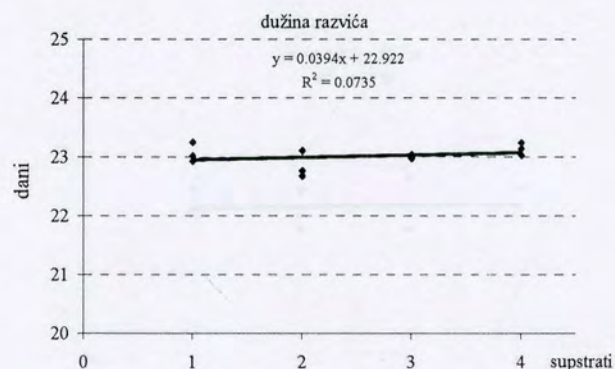
◆ S57/8♀ × S57/8♂



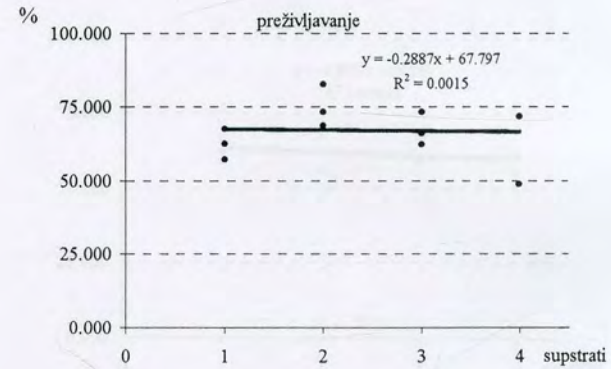
● S57/8♀ × S57/8♂



▲ S57/8♀ × B139/8♂



◆ S57/8♀ × B139/8♂



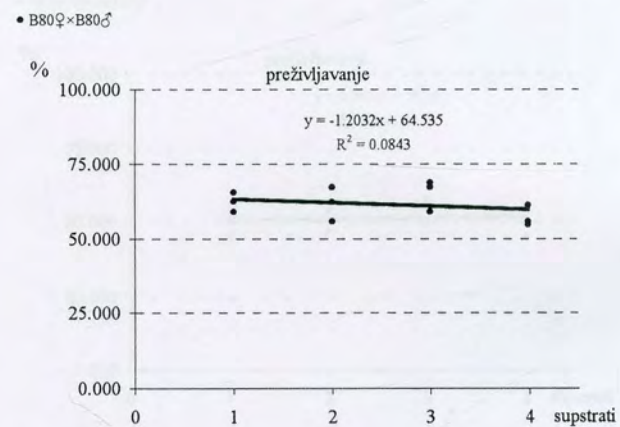
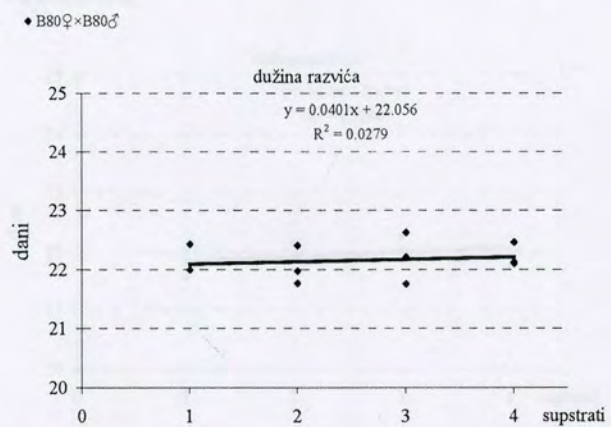
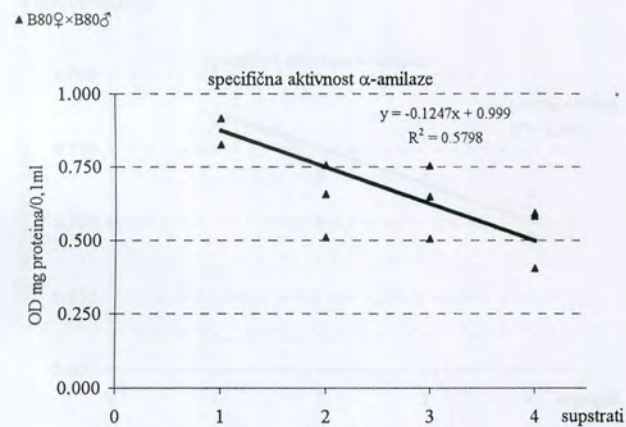
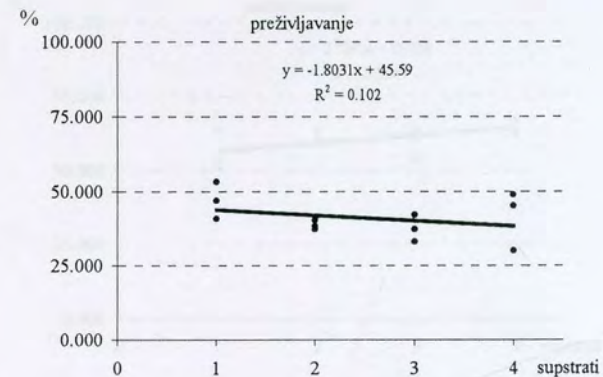
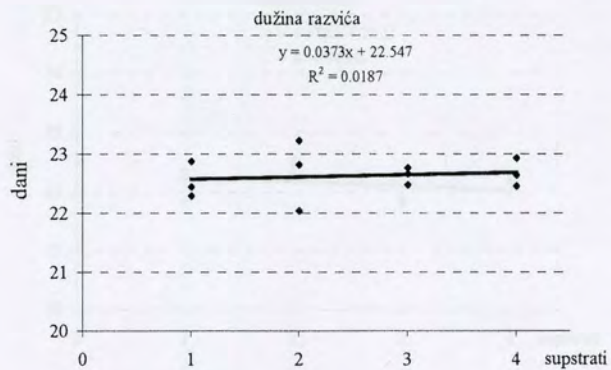
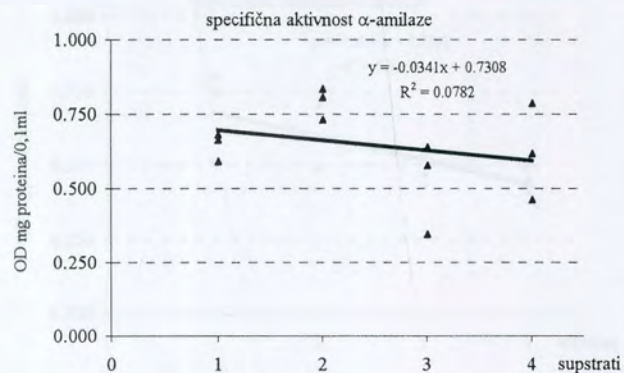
● S57/8♀ × B139/8♂

1 - standardni supstrat; 2 - 2% skrobni supstrat; 3 - 5% skrobni supstrat; 4 - 5% maltozni supstrat



Slika 5 (nastavak)

Grafički prikaz linearne regresije za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvića i preživljavanje potomstva iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na supstratima različite koncentracije skroba



▲ B80♀ x S131/3♂

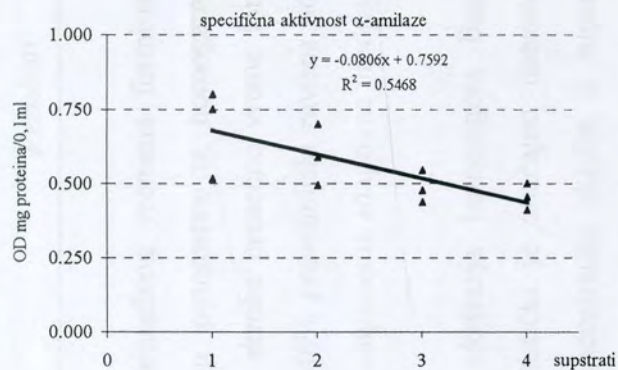
◆ B80♀ x S131/3♂

◆ B80♀ x S131/3♂

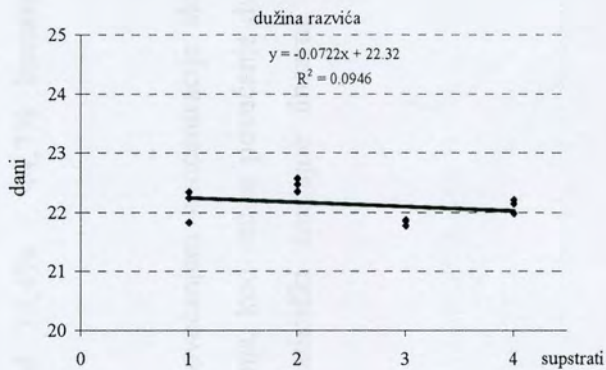
1 - standardni supstrat; 2 - 2% skrobni supstrat; 3 - 5% skrobni supstrat; 4 - 5% maltozni supstrat

Slika 5 (nastavak)

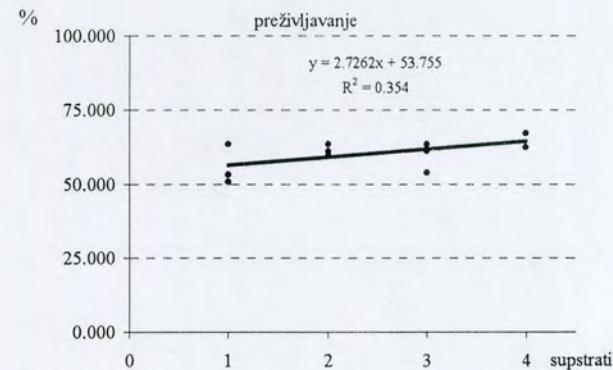
Grafički prikaz linearne regresije za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvića i preživljavanje potomstva iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na supstratima različite koncentracije skroba



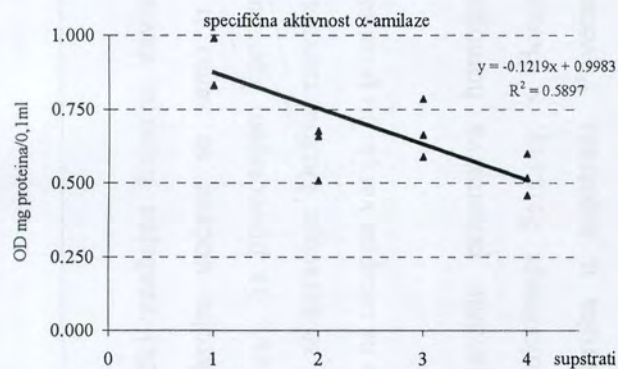
▲ S131/3♀×S131/3♂



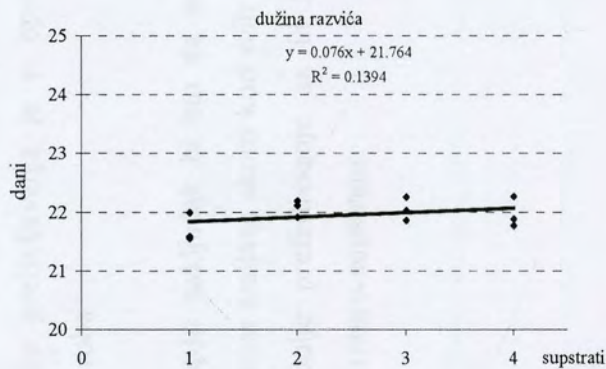
◆ S131/3♀×S131/3♂



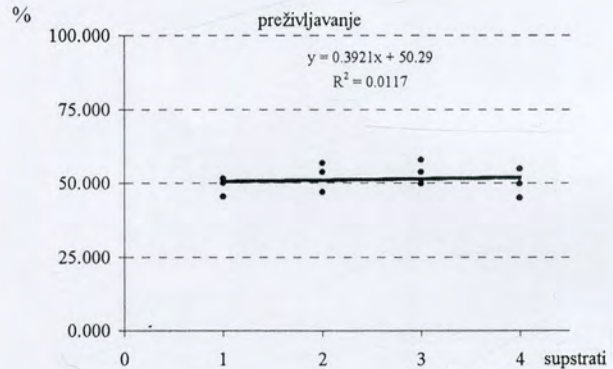
◆ S131/3♀×S131/3♂



▲ S131/3♀×B80♂



◆ S131/3♀×B80♂



◆ S131/3♀×B80♂

1 - standardni supstrat; 2 - 2% skrobni supstrat; 3 - 5% skrobni supstrat; 4 - 5% maltozni supstrat

Statistički značajna linearna zavisnost prosečnog vremena formiranja adulta od koncentracije skroba uočava se samo u slučaju potomstva iz homogamnog ukrštanja homozigota  $S_{218/4/1}$ . Sa povećanjem koncentracije skroba prosečno vreme formiranja adulta (dužina razvića) se skraćuje. Dužina razvića je sa 46% pravolinijski zavisna od koncentracije skroba u odnosu na ukupnu varijaciju posmatrane komponente adaptivne vrednosti.

Preživljavanje potomstva homogamnih ukrštanja homozigota  $B_{69/6/8}$  i  $S_{131/1}$  i heterogamnog ukrštanja  $S_{218/4/1} \times B_{69/6/8}$  statistički je značajno linearno zavisno od koncentracije skroba u supstratu. Povećanje koncentracije skroba u supstratu uzrokuje procentualno bolje preživljavanje potomstva navedenih ukrštanja. Proporcija (procenat) ukupne varijacije preživljavanja je u opsegu od 35,4% - 44,7% linearno zavisna od koncentracije skroba.

Neki opšti zaključak bi bio da se sa povećanjem koncentracije skroba smanjuje specifična aktivnost amilaze skoro kod svih ukrštanja, kod većine povećanje dužine razvića a samim tim i bolje preživljavanje sa ili bez statistički značajne linearne zavisnosti od koncentracije skroba u supstratu.

### 3.2. Uticaj kontinuirane i nagle promene sredine na specifičnu aktivnost $\alpha$ -amilaze, dinamiku razvića i preživljavanje jedinki *Drosophila subobscura*

Kontinuirana promena sredine podrazumeva da svaka sledeća generacija potomstva jedinki *Drosophila subobscura* kompletira razviće na većoj koncentraciji skroba u supstratu u odnosu na roditeljsku generaciju. U takvim uslovima sredine analiziran je odgovor na postepene promene koncentracije skroba u supstratu tokom četiri generacije.

Odgovor u naglim promenama uslova sredine analiziran je u generaciji potomstva roditelja čije je razviće kompletirano u optimalnim uslovima sredine, u smislu hranljivog sastava supstrata. Za nagle promene uslova sredine uzeta je koncentracija skroba na kojoj su jedinke četvrte generacije u kontinuiranim uslovima sredine kompletirale svoje razviće (9% skrobni supstrat).

#### 3.2.1. Specifična aktivnost $\alpha$ -amilaze u kontinuiranim i naglim promenama sredine

Prosečne vrednosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze prikazane u tabeli 37 pokazuju da potomstvo koje je kompletiralo razviće u optimalnim uslovima sredine (standardni supstrat) ima najveću aktivnost amilaze. Njihove vrednosti variraju u rasponu od 3,64 – 9,18 (specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze izražena kao OD mg proteina/0,1 ml homogenata). Potomstvo jedinki sa standardnog supstrata čije se razviće odvijalo na 3% skrobnom supstratu kontinuiranih promena koncentracije skroba i 9% skrobnom supstratu naglih promena koncentracije skroba u hranljivom medijumu pokazuje smanjenje amilazne aktivnosti. Na 3% skrobnom supstratu aktivnost  $\alpha$ -amilaze potomstva varira od vrednosti 2,70 – 4,04. U uslovima naglih promena koncentracije skroba (9% skrobni supstrat) potomstvo pokazuje variranje vrednosti za specifičnu aktivnost amilaze u rasponu od 2,21 – 3,53. Najveću specifičnu aktivnost amilaze (9,18) pokazuje potomstvo parentalne generacije na standardnom supstratu iz heterogamnog ukrštanja homozigotnih genotipova  $S_{131/3\varphi}$  i  $B_{80\delta}$  a najmanju (3,64) potomstvo iz homogamnog ukrštanja homozigotnog genotipa  $B_{139/8}$ .

Tabela 37

Srednje vrednosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* u postepenim i naglim promenama koncentracije skroba

genotip	supstrat	SAA $\pm$ S.E.
$S_{57/8\varphi} \times S_{57/8\delta}$	standard	8.15 $\pm$ 1,41
	standard $\rightarrow$ 3% SK	4.04 $\pm$ 0,44
	3% SK $\rightarrow$ 6% SK	4.76 $\pm$ 0,22
	6% SK $\rightarrow$ 9% SK	4.27 $\pm$ 0,43
	standard $\rightarrow$ 9% SK	3.49 $\pm$ 0,11
$S_{131/3\varphi} \times S_{131/3\delta}$	standard	5.09 $\pm$ 0,92
	standard $\rightarrow$ 3% SK	3.65 $\pm$ 0,23
	3% SK $\rightarrow$ 6% SK	4.00 $\pm$ 0,35
	6% SK $\rightarrow$ 9% SK	2.69 $\pm$ 0,19
	standard $\rightarrow$ 9% SK	2.47 $\pm$ 0,06
$S_{218/4/1\varphi} \times S_{218/4/1\delta}$	standard	6.67 $\pm$ 1,10
	standard $\rightarrow$ 3% SK	3.65 $\pm$ 0,28
	3% SK $\rightarrow$ 6% SK	4.99 $\pm$ 0,29
	6% SK $\rightarrow$ 9% SK	3.60 $\pm$ 0,22
	standard $\rightarrow$ 9% SK	3.47 $\pm$ 0,54
$B_{69/6/8\varphi} \times B_{69/6/8\delta}$	standard	4.20 $\pm$ 0,45
	standard $\rightarrow$ 3% SK	2.72 $\pm$ 0,01
	3% SK $\rightarrow$ 6% SK	3.24 $\pm$ 0,29
	6% SK $\rightarrow$ 9% SK	3.04 $\pm$ 0,05
	standard $\rightarrow$ 9% SK	2.87 $\pm$ 0,35
$B_{80\varphi} \times B_{80\delta}$	standard	4.45 $\pm$ 0,28
	standard $\rightarrow$ 3% SK	3.79 $\pm$ 0,12
	3% SK $\rightarrow$ 6% SK	4.81 $\pm$ 0,54
	6% SK $\rightarrow$ 9% SK	2.97 $\pm$ 0,16
	standard $\rightarrow$ 9% SK	2.41 $\pm$ 0,44
$B_{139/8\varphi} \times B_{139/8\delta}$	standard	3.64 $\pm$ 0,14
	standard $\rightarrow$ 3% SK	2.70 $\pm$ 0,10
	3% SK $\rightarrow$ 6% SK	3.34 $\pm$ 0,39
	6% SK $\rightarrow$ 9% SK	2.72 $\pm$ 0,21
	standard $\rightarrow$ 9% SK	2.70 $\pm$ 0,40
$S_{57/8\varphi} \times B_{139/8\delta}$	standard	4.00 $\pm$ 0,32
	standard $\rightarrow$ 3% SK	2.77 $\pm$ 0,25
	3% SK $\rightarrow$ 6% SK	3.04 $\pm$ 1,03
	6% SK $\rightarrow$ 9% SK	2.54 $\pm$ 0,14
	standard $\rightarrow$ 9% SK	3.05 $\pm$ 0,38
$S_{131/3\varphi} \times B_{80\delta}$	standard	9.18 $\pm$ 1,24
	standard $\rightarrow$ 3% SK	3.36 $\pm$ 0,24
	3% SK $\rightarrow$ 6% SK	2.31 $\pm$ 0,20
	6% SK $\rightarrow$ 9% SK	2.91 $\pm$ 0,34
	standard $\rightarrow$ 9% SK	2.74 $\pm$ 0,28
$S_{218/4/1\varphi} \times B_{69/6/8\delta}$	standard	5.19 $\pm$ 0,21
	standard $\rightarrow$ 3% SK	3.68 $\pm$ 0,51
	3% SK $\rightarrow$ 6% SK	2.59 $\pm$ 0,10
	6% SK $\rightarrow$ 9% SK	3.68 $\pm$ 0,27
	standard $\rightarrow$ 9% SK	3.18 $\pm$ 0,03
$B_{69/6/8\varphi} \times S_{218/4/1\delta}$	standard	5.32 $\pm$ 0,62
	standard $\rightarrow$ 3% SK	3.63 $\pm$ 0,05
	3% SK $\rightarrow$ 6% SK	3.23 $\pm$ 0,49
	6% SK $\rightarrow$ 9% SK	2.96 $\pm$ 0,09
	standard $\rightarrow$ 9% SK	3.53 $\pm$ 0,19
$B_{80\varphi} \times S_{131/3\delta}$	standard	9.03 $\pm$ 1,61
	standard $\rightarrow$ 3% SK	2.92 $\pm$ 0,23
	3% SK $\rightarrow$ 6% SK	3.98 $\pm$ 1,05
	6% SK $\rightarrow$ 9% SK	2.89 $\pm$ 0,16
	standard $\rightarrow$ 9% SK	2.21 $\pm$ 0,23
$B_{139/8\varphi} \times S_{57/8\delta}$	standard	8.13 $\pm$ 0,85
	standard $\rightarrow$ 3% SK	3.29 $\pm$ 0,49
	3% SK $\rightarrow$ 6% SK	2.97 $\pm$ 0,25
	6% SK $\rightarrow$ 9% SK	3.46 $\pm$ 0,31
	standard $\rightarrow$ 9% SK	3.49 $\pm$ 0,26

SAA - specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze; SK - skrobni supstrat;  
 $\varphi$  - ženke;  $\delta$  - mužjaci

Potomstvo, parentalne generacije sa standardnog supstrata, na 3% skrobnom supstratu ima najveću (4,04) amilaznu aktivnost u slučaju homogamnog ukrštanja homozigota  $S_{57/8}$  a najmanju aktivnost amilaze u slučaju jedinki iz homogamnog ukrštanja homozigotnog genotipa  $B_{139/8}$ .

U naglim promenama uslova sredine (9% skrobni supstrat) potomstvo parentalne generacije sa standardnog supstrata ima najveću amilaznu aktivnost (3,53) kod jedinki iz heterogamnog ukrštanja  $B_{69/6/8\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$ . Najmanja amilazna aktivnost (2,21) uočava se kod heterogamnog ukrštanja homozigotnih genotipova  $B_{80\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$ .

Razmatrajući promenu specifične aktivnosti amilaze u uslovima postepene promene koncentracije skroba u hranljivom supstratu analizirano je i potomstvo  $F_2$  i  $F_3$  generacije čije su parentalne generacije kompletirale razviće na 3% i 6% skrobnom supstratu.

Vrednosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze u slučaju  $F_2$  potomstva na 6% skrobnom supstratu varira od 2,31 – 4,99 a za  $F_3$  potomstvo na 9% skrobnom supstratu vrednosti variraju od 2,54 – 4,27. U odnosu na parentalnu generaciju sa 3% skrobnog supstrata potomstvo  $F_2$  generacije na 6% skrobnom supstratu reaguje na promenu koncentracije skroba u supstratu sa povećanjem amilazne aktivnosti. Sa druge strane, njihovo potomstvo,  $F_3$  generacija, na 9% skrobnom supstratu pokazuje nisku amilaznu aktivnost.

Potomstvo homogamnih ukrštanja homozigota  $S_{218/4/1}$  i  $S_{57/8}$  u  $F_3$  generaciji ima najveću amilaznu aktivnost (4,99 i 4,27). Najmanje specifične aktivnosti na 6% skrobnom supstratu ima potomstvo  $F_2$  iz heterogamnog ukrštanja  $S_{131/3\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$  (2,31) a na 9% skrobnom supstratu potomstvo iz heterogamnog ukrštanja  $S_{57/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$  (2,54).

Dvofaktorijalna analiza varijanse prosečnih vrednosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze različitih homo- i heterogamnih ukrštanja u uslovima različite koncentracije skroba (tabela 38) ukazuje na statistički značajan efekat genetičkih i sredinskih faktora kao i na značajan efekat njihove interakcije. Na osnovu dobijenih rezultata može se reći da je potomstvo, kako u kontinuiranim tako i u naglim promenama uslova sredine fenotipski plastično u pogledu amilazne aktivnosti. Statistička značajnost za interakciju genotipa i

sredine govori u prilog postojanja značajne varijabilnosti u fenotipskoj plastičnosti potomstva iz posmatranih ukrštanja. Koeficijent varijacije genetičke varijanse ukazuje na oko 16% relativnog variranja specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze.

Tabela 38

Dvofaktorijalna analiza varijanse specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama sredine

	df	MS	F
Genotip	11	0,051	6,942 ***
Supstrat	4	0,491	66,761 ***
G×S	44	0,021	2,905 ***
Error	120	0,007	

\*\*\*  $p < 0,001$

Detaljnija analiza uticaja pojedinačnih faktora i njihove interakcije na amilaznu aktivnost uradjena je LSD testom. Prosečna specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze potomstva različitih ukrštanja u kontinuiranim i naglim promenama uslova sredine statistički se značajno razlikuje u 50% slučajeva (tabela 39). Potomstvo različitih ukrštanja čije se razviće odvijalo na standardnom supstratu, u pogledu prosečne amilazne aktivnosti statistički se značajno razlikuje u odnosu na potomstva iz kontinuiranih (3% skrobni supstrat) i naglih promena (9% skrobni supstrat) uslova sredine (tabela 40). U okviru postepene promene koncentracije skroba u supstratu razlike u amilaznoj aktivnosti uočavaju se između potomstva sa 6% i 9% skrobnog supstrata.

Tabela 40

LSD test efekta supstrata na dužinu razvića jedinki iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura*

	ST	ST → 3% SK	3% ST → 6% SK	6% SK → 9% SK
ST → 3% SK	*			
3% SK → 6% SK		n.s.		
6% SK → 9% SK			*	
ST → 9% SK	*			n.s.

\*  $p < 0,05$

ST – standardni supstrat; SK – skrobni supstrat

Tabela 39

LSD test efekta genotipa na dužinu razvića potomstva *Drosophila subobscura* iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova

genotipovi	B <sub>69/6/8♀</sub> × B <sub>69/6/8♂</sub>	B <sub>69/6/8♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> × B <sub>69/6/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	S <sub>131/3♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>
B <sub>69/6/8♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	n.s.										
S <sub>218/4/1♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	*	*									
S <sub>218/4/1♀</sub> × B <sub>69/6/8♂</sub>	n.s.	n.s.	*								
B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	*	*	*							
B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	*	n.s.	n.s.	n.s.	*						
S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	*	*	n.s.	*	*	*					
S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	*	*	*	n.s.	*	*				
B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	*	*			
B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	*	*	n.s.		
S <sub>131/3♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	
S <sub>131/3♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	n.s.

\* p&lt;0,05

♀ - ženke; ♂ - mužjaci



U tabeli 41 prikazano je prisustvo statistički značajnih razlika u prosečnoj aktivnosti amilaze potomstva homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih genotipova za “spori” i “brzi” amilazni alel za svaku koncentraciju skroba u supstratu dobijenih iz interakcije genotip – sredina.

Za par genotipova  $B_{69/6/8}$  i  $S_{218/4/1}$ , u pogledu kontinuirane promene sredine, specifična aktivnost amilaze potomstva sa standarda statistički je značajno veća u odnosu na potomstvo sa 3% skrobnog supstrata za sva ukrštanja osim za  $B_{69/6/8}\text{♀} \times S_{218/4/1}\text{♂}$  ukrštanje. Prosečna specifična aktivnost amilaze potomstva na 3% skrobnom supstratu iz  $S_{218/4/1}\text{♀} \times B_{69/6/8}\text{♂}$  ukrštanja značajno je veća u odnosu na prosečnu amilaznu aktivnost potomstva iz istog ukrštanja na 6% skrobnom supstratu. Analizirajući aktivnost amilaze između potomstva na 6% i 9% skrobnom supstratu uočava se značajno veća amilazna aktivnost na 6% skrobnom supstratu za homogamno ukrštanje homozigota  $S_{218/4/1}$  ali i značajno manja u slučaju heterogamnog ukrštanja  $S_{218/4/1}\text{♀} \times B_{69/6/8}\text{♂}$ . Statistički značajno veća prosečna specifična aktivnost amilaze potomstva (parentalna generacija) na standardnom supstratu u odnosu na potomstvo ( $F_1$  generacija) sa 3% skrobnog supstrata uočava se kod svih homo- i heterogamnih ukrštanja genotipova  $B_{139/8}$  i  $S_{57/8}$  osim u slučaju homogamnog ukrštanja homozigota  $B_{139/8}$ .

Prosečna specifična aktivnost amilaze potomstva iz heterogamnih ukrštanja za  $B_{80}\text{♀} \times S_{131/3}\text{♂}$  i  $S_{131/3}\text{♀} \times B_{80}\text{♂}$  značajno je veća na standardnom supstratu u odnosu na 3% skrobnog supstrat. Potomstvo iz  $S_{131/3}\text{♀} \times B_{80}\text{♂}$  ukrštanja ima značajno veću amilaznu aktivnost na 6% skrobnom supstratu u odnosu na potomstvo istog ukrštanja na 3% skrobnom supstratu. Potomstvo  $F_2$  generacije homogamnih ukrštanja homozigota  $B_{80}$  i  $S_{131/3}$  na 6% skrobnom supstratu ima značajno veću amilaznu aktivnost u odnosu na homozigotno potomstvo  $F_3$  generacije na 9% skrobnom supstratu.

U naglim promenama uslova sredine parentalna generacija na standardnom supstratu ima statistički značajno veću amilaznu aktivnost u odnosu na svoje potomstvo sa 9% skrobnog supstrata za sva ukrštanja osim u slučaju heterogamnog ukrštanja  $S_{57/8}\text{♀} \times B_{139/8}\text{♂}$ .

Tabela 41

LSD test efekta interakcije genotip - sredina za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze kod potomaka iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promjenama koncentracije skroba

	$B_{69/6/8\varnothing} \times B_{69/6/8\sigma}$				$B_{69/6/8\varnothing} \times S_{218/4/1\sigma}$				$S_{218/4/1\varnothing} \times S_{218/4/1\sigma}$				$S_{218/4/1\varnothing} \times B_{69/6/8\sigma}$			
	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK
ST→3% SK	*				*				*				*			
3% SK→6% SK		n.s.				n.s.				n.s.				*		
6% SK→9% SK			n.s.				n.s.				*				*	
ST→9% SK	*			n.s.	*			n.s.	*			n.s.	*			n.s.

	$B_{139/8\varnothing} \times B_{139/8\sigma}$				$B_{139/8\varnothing} \times S_{57/8\sigma}$				$S_{57/8\varnothing} \times S_{57/8\sigma}$				$S_{57/8\varnothing} \times B_{139/8\sigma}$			
	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK
ST→3% SK	n.s.				*				*				*			
3% SK→6% SK		n.s.				n.s.				n.s.				n.s.		
6% SK→9% SK			n.s.				n.s.				n.s.				n.s.	
ST→9% SK	*			n.s.	*			n.s.	*			n.s.	n.s.			n.s.

	$B_{80\varnothing} \times B_{80\sigma}$				$B_{80\varnothing} \times S_{131/3\sigma}$				$S_{131/3\varnothing} \times S_{131/3\sigma}$				$S_{131/3\varnothing} \times B_{80\sigma}$			
	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK
ST→3% SK	n.s.				*				n.s.				*			
3% SK→6% SK		n.s.				n.s.				n.s.				*		
6% SK→9% SK			*				n.s.				*				n.s.	
ST→9% SK	*			n.s.	*			n.s.	*			n.s.	*			n.s.

\* p&lt;0,05

ST - standardni supstrat; SK - skrobni supstrat; ♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Statistički značajne razlike (LSD test interakcije genotip – sredina) u specifičnoj aktivnosti  $\alpha$ -amilaze izmedju potomstva svih ukrštanja na svakom od supstrata kontinuirane i nagle promene sredine prikazane su u tabeli 42. Najveći procenat (53,03%) prisutnih razlika u amilaznoj aktivnosti izmedju potomstva različitih ukrštanja zapaža se na standardnom supstratu a najmanje prisustvo razlika (9%) u aktivnosti amilaze uočava se izmedju potomstva čije se razviće odvijalo na 3% skrobnom supstratu.

Na 9% skrobnom supstratu u slučaju postepenih promena koncentracije skroba razlike u pogledu amilazne aktivnosti izmedju potomstva različitih ukrštanja prisutne su oko 15% slučajeva što je slučaj i sa potomstvom čije se razviće odvijalo na 9% skrobnom supstratu u uslovima naglih promena skroba u hranljivom supstratu (oko 18%). Iz ovoga bi se moglo zaključiti da potomstvo posmatranih ukrštanja slično reaguje na promenu koncentracije skroba u pogledu specifične aktivnosti amilaze. U sredinskim uslovima gde su razlike u aktivnosti amilaze potomstva zastupljenije (standardni supstrat sa 53,05% i 6% skrobni supstrat sa 42,42%) moguće je da se radi o boljoj prilagodjenosti na optimalne uslove sredine kao i na sredinu sa povećanom koncentracijom skroba koji indukuje amilaznu aktivnost.

Dvofaktorijalna analiza varijanse homo- i heterogamnih ukrštanja (tabela 43) za srednje vrednosti specifične aktivnosti amilaze govori u prilog statistički značajnog uticaja pojedinačnih faktora: genetičkih (različita ukrštanja genotipova) i sredinskih (različita koncentracija skroba u hranljivom medijumu) kao i njihove interakcije. Konstatovane razlike govore u prilog postojanja fenotipske plastičnosti analiziranog potomstva za specifičnu aktivnost amilaze. Posmatrano svojstvo homo- i heterogamnih ukrštanja u kontinuiranim i naglim promenama uslova sredine varira u opsegu od oko 24% genetičke varijabilnosti.

Tabela 42

LSD test efekta interakcije genotip - sredina za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze izmedju potomaka iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promjenama koncentracije skroba

	standard										
	B <sub>69/6/8♀</sub> ×B <sub>69/6/8♂</sub>	B <sub>69/6/8♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> ×B <sub>69/6/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>80♀</sub> ×B <sub>80♂</sub>	B <sub>80♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>	S <sub>131/3♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>
B <sub>69/6/8♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	n.s.										
S <sub>218/4/1♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	*	n.s.									
S <sub>218/4/1♀</sub> ×B <sub>69/6/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.								
B <sub>139/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	*	*	*							
B <sub>139/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	*	*	n.s.	*	*						
S <sub>57/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	*	*	n.s.	*	*	n.s.					
S <sub>57/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	*	*				
B <sub>80♀</sub> ×B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	*	*	n.s.			
B <sub>80♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>	*	*	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	*	*		
S <sub>131/3♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	n.s.		
S <sub>131/3♀</sub> ×B <sub>80♂</sub>	*	*	*	*	*	n.s.	n.s.	*	*	*	*

	standard → 3% skrob										
	B <sub>69/6/8♀</sub> ×B <sub>69/6/8♂</sub>	B <sub>69/6/8♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> ×B <sub>69/6/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>80♀</sub> ×B <sub>80♂</sub>	B <sub>80♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>	S <sub>131/3♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>
B <sub>69/6/8♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	n.s.										
S <sub>218/4/1♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	n.s.	n.s.									
S <sub>218/4/1♀</sub> ×B <sub>69/6/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.								
B <sub>139/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
B <sub>139/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
S <sub>57/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	*	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.					
S <sub>57/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*				
B <sub>80♀</sub> ×B <sub>80♂</sub>	*	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	*			
B <sub>80♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
S <sub>131/3♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
S <sub>131/3♀</sub> ×B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

	3% skrob → 6% skrob										
	B <sub>69/6/8♀</sub> ×B <sub>69/6/8♂</sub>	B <sub>69/6/8♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> ×B <sub>69/6/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>80♀</sub> ×B <sub>80♂</sub>	B <sub>80♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>	S <sub>131/3♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>
B <sub>69/6/8♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	n.s.										
S <sub>218/4/1♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	*	*									
S <sub>218/4/1♀</sub> ×B <sub>69/6/8♂</sub>	n.s.	n.s.	*								
B <sub>139/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	*	n.s.							
B <sub>139/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.						
S <sub>57/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	*	*	n.s.	*	*	*					
S <sub>57/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	*				
B <sub>80♀</sub> ×B <sub>80♂</sub>	*	*	n.s.	*	*	*	n.s.	*			
B <sub>80♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
S <sub>131/3♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	
S <sub>131/3♀</sub> ×B <sub>80♂</sub>	*	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	*	*	*

p&lt;0,05

♀ - ženke, ♂ - mužjaci

Tabela 42

LSD test efekta interakcije genotip - sredina za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze izmedju potomaka iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama koncentracije skroba

6% skrob → 9% skrob											
	B <sub>69/6/8♀</sub> × B <sub>69/6/8♂</sub>	B <sub>69/6/8♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> × B <sub>69/6/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	S <sub>131/3♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>
B <sub>69/6/8♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	n.s.										
S <sub>218/4/1♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	n.s.	n.s.									
S <sub>218/4/1♀</sub> × B <sub>69/6/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.								
B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	*	*	n.s.	n.s.	*	n.s.					
S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	*				
B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.			
B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.		
S <sub>131/3♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	
S <sub>131/3♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

standard → 9% skrob											
	B <sub>69/6/8♀</sub> × B <sub>69/6/8♂</sub>	B <sub>69/6/8♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> × B <sub>69/6/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	S <sub>131/3♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>
B <sub>69/6/8♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	n.s.										
S <sub>218/4/1♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	n.s.	n.s.									
S <sub>218/4/1♀</sub> × B <sub>69/6/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.								
B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	*	*	n.s.			
B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	*	*	*	n.s.	*	*	n.s.	n.s.		
S <sub>131/3♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	n.s.	
S <sub>131/3♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

\*p&lt;0,05

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 43

Dvofaktorijalna analiza varijanse specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze kod potomaka homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama sredine

	df	MS	F
Genotip	3	0,101	9,607 ***
Supstrat	4	0,491	46,865 ***
G×S	12	0,034	3,230 ***
Error	160	0,010	

\*\*\*  $p < 0,001$

Potomstvo homogamnih ( $B_{\varphi}B_{\sigma}$  i  $S_{\varphi}S_{\sigma}$ ) i heterogamnih ( $B_{\varphi}S_{\sigma}$  i  $S_{\varphi}B_{\sigma}$ ) ukrštanja u kontinuiranim i naglim promenama sredinskih uslova statistički se značajno razlikuje u pogledu specifične aktivnosti amilaze osim u slučaju potomstva iz ukrštanja  $B_{\varphi}B_{\sigma}$  i  $S_{\varphi}B_{\sigma}$  (tabela 44).

Tabela 44

LSD test pojedinačnog efekta genotipa na specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze kod potomstva iz homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama sredine

genotipovi	$B_{\varphi}B_{\sigma}$	$S_{\varphi}S_{\sigma}$	$B_{\varphi}S_{\sigma}$
$S_{\varphi}S_{\sigma}$	*		
$B_{\varphi}S_{\sigma}$	*	*	
$S_{\varphi}B_{\sigma}$	n.s.	*	*

\*  $p < 0,05$

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Značajna razlika u amilaznoj aktivnosti u uslovima postepene promene koncentracije skroba uočava se izmedju parentalne generacije homo- i heterogamnih ukrštanja na standardnom supstratu i njihovog potomstva na 3% skrobnom supstratu čija je prosečna amilazna aktivnost manja.

Na standardnom supstratu potomstvo analiziranih ukrštanja ima značajno veće vrednosti za aktivnost amilaze i u odnosu na potomstvo čije se razviće odvijalo u uslovima nagle promene sredine (9% skrobni supstrat, tabela 45).

Tabela 45

LSD test pojedinačnog efekta supstrata na specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze kod potomstva iz homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* u uslovima postepenih i naglih promena sredine

	ST	ST → 3% SK	3% ST → 6% SK	6% SK → 9% SK
ST → 3% SK	*			
3% SK → 6% SK		n.s.		
6% SK → 9% SK			n.s.	
ST → 9% SK	*			n.s.

\*  $p < 0,05$

ST – standardni supstrat; SK – skrobni supstrat

U uslovima postepene promene koncentracije skroba u hranljivom medijumu parentalna generacija homo- i heterogamnih ukrštanja na standardnom supstratu ima statistički značajno veće vrednosti za specifičnu aktivnost amilaze u odnosu na svoje potomstvo,  $F_1$  generacija, čije se razviće odvijalo na 3% skrobnom supstratu (tabela 46). Potomstvo ( $F_2$  generacija) homogamnih ukrštanja ( $B_{\varphi}B_{\delta}$  i  $S_{\varphi}S_{\delta}$ ) na 6% skrobnom supstratu ima statistički značajno veću aktivnost amilaze u odnosu na svoje potomstvo ( $F_3$  generacija) sa 9% skrobnog supstrata. Značajne razlike su prisutne i između potomstva heterogamnog ukrštanja ( $S_{\varphi}B_{\delta}$ ) čije se razviće odvijalo na 3% i 6% skrobnom supstratu. Jedinke iz ovog ukrštanja imaju veću prosečnu specifičnu aktivnost amilaze na 3% skrobnom supstratu.

LSD test interakcije genotip – sredina za svaku posmatranu promenu koncentracije skroba u supstratu (tabela 47) pokazuje da statistički značajne razlike u prosečnoj specifičnoj aktivnosti  $\alpha$ -amilaze u slučaju standardnog supstrata postoje između potomstva svih analiziranih ukrštanja osim između potomstva  $S_{\varphi}S_{\delta}$  homogamnog ukrštanja i potomstva heterogamnih ukrštanja ( $B_{\varphi}S_{\delta}$  i  $S_{\varphi}B_{\delta}$ ). Statistički značajna razlika se uočava i u slučaju potomstva heterogamnog ukrštanja  $S_{\varphi}B_{\delta}$  u odnosu na potomstvo ostalih ukrštanja na 6% skrobnom supstratu i kod  $B_{\varphi}S_{\delta}$  heterogamnog ukrštanja ali samo u odnosu na potomstvo  $S_{\varphi}S_{\delta}$  homogamnog ukrštanja.

Test planirano poredjenje (tabela 48) prosečnih vrednosti specifične aktivnosti amilaze potomstva iz pojedinačnih homogamnih ukrštanja homozigota pokazuje statistički značajnu razliku u odnosu na potomstvo svojih heterogamnih ukrštanja u kontinuiranim

Tabela 46

LSD test efekta interakcije genotip - supstrat na specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze kod potomstva iz homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* između supstrata u uslovima postepenih i naglih promena sredine

$B_{\square}B_{\delta}$				
	standard	standard → 3% skrob	3% skrob → 6% skrob	6% skrob → 9% skrob
standard → 3% skrob	*			
3% skrob → 6% skrob		n.s.		
6% skrob → 9% skrob			*	
standard → 9% skrob	*			n.s.

$S_{\square}S_{\delta}$				
	standard	standard → 3% skrob	3% skrob → 6% skrob	6% skrob → 9% skrob
standard → 3% skrob	*			
3% skrob → 6% skrob		n.s.		
6% skrob → 9% skrob			*	
standard → 9% skrob	*			n.s.

$B_{\square}S_{\delta}$				
	standard	standard → 3% skrob	3% skrob → 6% skrob	6% skrob → 9% skrob
standard → 3% skrob	*			
3% skrob → 6% skrob		n.s.		
6% skrob → 9% skrob			n.s.	
standard → 9% skrob	*			n.s.

$S_{\square}B_{\delta}$				
	standard	standard → 3% skrob	3% skrob → 6% skrob	6% skrob → 9% skrob
standard → 3% skrob	*			
3% skrob → 6% skrob		*		
6% skrob → 9% skrob			n.s.	
standard → 9% skrob	*			n.s.

\*  $p < 0,05$ 

♀ - ženke; ♂ - mužjaci



Tabela 47

LSD test efekta interakcije genotip - supstrat na specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze izmedju potomstva iz homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* u uslovima postepenih i naglih promena sredine

standard			
	$B_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$	$S_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$	$B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$
$S_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$	*		
$B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$	*	n.s.	
$S_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$	*	n.s.	*
standard → 3% skrob			
	$B_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$	$S_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$	$B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$
$S_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$	n.s.		
$B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$	n.s.	n.s.	
$S_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$	n.s.	n.s.	n.s.
3% skrob → 6% skrob			
	$B_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$	$S_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$	$B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$
$S_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$	n.s.		
$B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$	n.s.	*	
$S_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$	*	*	*
6% skrob → 9% skrob			
	$B_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$	$S_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$	$B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$
$S_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$	n.s.		
$B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$	n.s.	n.s.	
$S_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$	n.s.	n.s.	n.s.
standard → 9% skrob			
	$B_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$	$S_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$	$B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$
$S_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$	n.s.		
$B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$	n.s.	n.s.	
$S_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$	n.s.	n.s.	n.s.

\*  $p < 0,05$ 

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 48

Test planirano poredjenje prosečnih vrednosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze potomstva *Drosophila subobscura* iz pojedinačnih homogamnih ukrštanja homozigota u odnosu na svoja heterogamna ukrštanja u postepenim i naglim promenama sredine

supstrat	genotip	B <sub>69</sub> i njegovi heterozigoti		B <sub>139</sub> i njegovi heterozigoti		B <sub>80</sub> i njegovi heterozigoti		
		df	MS	F	MS	F	MS	F
standard		1	0.0196	2.6676	0.0736	10.0134 ***	0.1820	24.7534 ***
standard → 3% skrob		1	0.0304	4.1403 *	0.0035	0.4792	0.0144	1.9595
3% skrob → 6% skrob		1	0.0055	0.7482	0.0083	1.1243	0.0899	12.2304 ***
6% skrob → 9% skrob		1	0.0023	0.3170	0.0027	0.3659	0.0003	0.0451
standard → 9% skrob		1	0.0106	1.4386	0.0155	2.1101	0.0007	0.1014
Error		120	0.0070					

supstrat	genotip	S <sub>218</sub> i njegovi heterozigoti		S <sub>57</sub> i njegovi heterozigoti		S <sub>131</sub> i njegovi heterozigoti		
		df	MS	F	MS	F	MS	F
standard		1	0.0184	2.5069	0.0421	5.7225 *	0.1328	18.0529 ***
standard → 3% skrob		1	0.0000	0.0001	0.0323	4.3872 *	0.0092	1.2575
3% skrob → 6% skrob		1	0.1168	15.8834 ***	0.0996	13.5410 ***	0.0358	4.8687 *
6% skrob → 9% skrob		1	0.0028	0.3863	0.0491	6.6816 *	0.0019	0.2530
standard → 9% skrob		1	0.0000	0.0050	0.0023	0.3131	0.0001	0.0084
Error		120	0.0070					

\* p < 0,05

\*\*\* p < 0,001

promenama sredine. Statistički značajne razlike postoje u slučaju standardnog supstrata između potomstva homogamnih ukrštanja homozigotnih genotipova  $B_{139/8}$ ,  $S_{57/8}$ ,  $B_{80}$  i  $S_{131/3}$  i njihovih heterozigota. Na 3% skrobnom supstratu značajne razlike u amilaznoj aktivnosti postoje između potomstva homogamnih ukrštanja  $B_{69/6/8\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$  i  $S_{57/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$  i potomstva njihovih heterogamnih ukrštanja. Značajne razlike u prosečnoj specifičnoj aktivnosti amilaze na 6% skrobnom supstratu između potomstva uočavaju se u slučaju homogamnih ukrštanja homozigotnih genotipova  $B_{80}$ ,  $S_{218/4/1}$ ,  $S_{57/8}$ , i  $S_{131/3}$  i njihovih heterozigota. Na 9% skrobnom supstratu ( $F_3$  generacija) značajno veću amilaznu aktivnost ima potomstvo homogamnog ukrštanja  $S_{57/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$  u odnosu na potomstvo svojih heterogamnih ukrštanja.

### 3.2.2. Dinamika razvića u kontinuiranim i naglim promenama sredine

Dinamika embrionalnog i postembrionalnog razvića jedna je od komponenti adaptivne vrednosti koja je zbog svog značaja za jedinke tj. genotipove, vrlo ilustrativna za sagledavanje efekta postepene i nagle promene sredine u pogledu različite koncentracije skroba u hranljivom medijumu. Prosečne vrednosti za dinamiku izleganja adulta i dužinu razvića u razmatranim uslovima sredine (standardni supstrat  $\rightarrow$  3%  $\rightarrow$  6%  $\rightarrow$  9% skrobni supstrat i standardni supstrat  $\rightarrow$  9% skrobni supstrat) prikazane su u tabeli 49.

Prosečna dužina razvića potomstva najkraća je na 3% skrobnom supstratu (19,23 dana) a najduža na standardnom supstratu (22,89 dana). Na 6% i 9% skrobnom supstratu kontinuiranih promena sredine prosečna dužina razvića potomstva je u proseku 20,98 dana. U naglim promenama sredine prosečna dužina razvića potomstva je 22,28 dana.

Za sva ukrštanja u pogledu dinamike izleganja adulta u kontinuiranim promenama sredine izleganje najranije počinje na 3% skrobnom supstratu (oko 18. dana od momenta polaganja jaja), zatim na 6% i 9% skrobnom supstratu (oko 19. i 20. dana od momenta polaganja jaja). Najkasnije počinje na standardnom supstratu (20. i 21. dana od momenta polaganja jaja). U nagloj promeni sredine izleganje adulta, za sva ukrštanja, u proseku počinje 20. i 21. dana od momenta polaganja jaja.

Tabela 49

Dinamika izleganja i srednje vrednosti dužine razvića potomstva različitih ukrštanja *Amy*-genotipova jedinki *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama koncentracije skroba

B <sub>69/6/8♀</sub> × B <sub>69/6/8♂</sub>																					
standard				standard → 3% skrob				3% skrob → 6% skrob				6% skrob → 9% skrob				standard → 9% skrob					
dani	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	
17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19	-	-	-	-	9	10.00	9	10.00	44	32.12	44	32.12	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20	-	-	-	-	44	48.89	53	58.89	88	64.23	132	96.35	17	12.32	17	12.32	-	-	-	-	-
21	1	0.66	1	0.66	29	32.22	82	91.11	5	3.65	137	100.00	78	56.52	95	68.84	7	7.29	7	7.29	-
22	24	15.89	25	16.56	4	4.44	86	95.56	-	-	-	-	42	30.43	137	99.32	28	29.17	35	36.46	-
23	95	62.91	120	79.47	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.72	138	100.00	52	54.17	87	90.63	-
24	26	17.22	146	96.69	4	4.44	90	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-	7	7.29	94	97.92	-
25	2	1.32	148	98.01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2.08	96	100.00	-
26	3	1.99	151	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sr. vred.	23.086 ± 0,062				20.489 ± 0,110				19.715 ± 0,045				21.196 ± 0,055				22.677 ± 0,082				

B <sub>69/6/8♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>																					
standard				standard → 3% skrob				3% skrob → 6% skrob				6% skrob → 9% skrob				standard → 9% skrob					
dani	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	
17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	-	-	-	-	11	18.6441	11	18.6441	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19	-	-	-	-	46	77.97	57	96.61	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20	-	-	-	-	1	1.69	58	98.31	3	2.07	3	2.07	32	23.88	32	23.88	-	-	-	-	-
21	3	1.76	3	1.76	-	-	-	-	56	38.62	59	40.69	89	66.42	121	90.30	-	-	-	-	-
22	78	45.88	81	47.65	-	-	-	-	58	40	117	80.69	12	8.96	133	99.25	44	50.57	44	50.57	-
23	77	45.29	158	92.94	-	-	-	-	27	18.62	144	99.31	-	-	-	-	39	44.83	83	95.40	-
24	11	6.47	169	99.41	1	1.69	59	100.00	-	-	-	-	1	0.74627	134	100	2	2.30	85	97.70	-
25	1	0.59	170	100.00	-	-	-	-	1	0.69	145	100	-	-	-	-	1	1.15	86	98.85	-
26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1.15	87	100	-
30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1.15	88	100	-
31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sr. vred.	22.582 ± 0,051				18.915 ± 0,103				21.786 ± 0,071				20.873 ± 0,053				22.693 ± 0,129				

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 49 (nastavak)

Dinamika izleganja i srednje vrednosti dužine razvića potomstva različitih ukrštanja *Amy*-genotipova jedinki *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama koncentracije skroba

$S_{218/4/1\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$																					
standard					standard → 3% skrob				3% skrob → 6% skrob				6% skrob → 9% skrob				standard → 9% skrob				
dani	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	
17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19	-	-	-	-	29	19.73	29	19.73	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20	-	-	-	-	111	75.51	140	95.24	-	-	-	-	4	2.86	4	2.86	-	-	-	-	-
21	-	-	-	-	2	1.36	142	96.60	9	9.18	9	9.18	63	45.00	67	47.86	1.00	0.74	1.00	0.74	-
22	-	-	-	-	3	2.04	145	98.64	30	30.61	39	39.80	68	48.57	135	96.43	28.00	20.74	29.00	21.48	-
23	27	16.67	27	16.67	2	1.36	147	97.35	40	40.82	79	80.61	3	2.14	138	98.57	76.00	56.30	105.00	77.78	-
24	82	50.62	109	67.28	-	-	-	-	13	13.27	92	93.88	-	-	-	-	20.00	14.81	125.00	92.59	-
25	32	19.75	141	87.04	-	-	-	-	2	2.04	94	95.92	-	-	-	-	3.00	2.22	128.00	94.81	-
26	12	7.41	153	94.44	-	-	-	-	3	3.06	97	98.98	-	-	-	-	1.00	0.74	129.00	95.56	-
27	4	2.47	157	96.91	-	-	-	-	1	1.02	98	100.00	2	1.43	140	100.00	1.00	0.74	130.00	96.30	-
28	4	2.47	161	99.38	4	2.72	151	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.00	0.74	131.00	97.04	-
30	1	0.62	162	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.00	0.74	132.00	97.78	-
31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.00	2.22	135.00	100.00	-
sr. vred.	<b>24.389 ± 0,092</b>				<b>20.113 ± 0,118</b>				<b>22.816 ± 0,115</b>				<b>21.586 ± 0,074</b>				<b>23.319 ± 0,149</b>				

$S_{218/4/1\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$																					
standard					standard → 3% skrob				3% skrob → 6% skrob				6% skrob → 9% skrob				standard → 9% skrob				
dani	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	
17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	-	-	-	-	3	2.11	3	2.11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19	-	-	-	-	120	84.51	123	86.62	-	-	-	-	15	12.61	15	12.61	-	-	-	-	-
20	-	-	-	-	13	9.15	136	95.77	-	-	-	-	81	68.07	96	80.67	-	-	-	-	-
21	-	-	-	-	4	2.82	140	98.59	26	17.69	26	17.69	22	18.49	118	99.16	1.00	1.61	1.00	1.61	-
22	10	6.49	10	6.49	-	-	-	-	81	55.10	107	72.79	1	0.84	119	100.00	29.00	46.77	30.00	48.39	-
23	109	70.78	119	77.27	2	1.41	142	100.00	40	27.21	147	100.00	-	-	-	-	31.00	50.00	61.00	98.39	-
24	34	22.08	153	99.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25	1	0.65	154	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.00	1.61	62.00	100.00	-
26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sr. vred.	<b>23.169 ± 0,043</b>				<b>19.183 ± 0,054</b>				<b>22.095 ± 0,055</b>				<b>20.076 ± 0,054</b>				<b>22.532 ± 0,079</b>				

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 49 (nastavak)

Dinamika izleganja i srednje vrednosti dužine razvića potomstva različitih ukrštanja *Amy*-genotipova jedinki *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama koncentracije skroba

B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>																				
standard					standard → 3% skrob				3% skrob → 6% skrob				6% skrob → 9% skrob				standard → 9% skrob			
dani	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%
17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19	-	-	-	-	27	31.40	27	31.40	16	24.62	16	24.62	-	-	-	-	-	-	-	-
20	-	-	-	-	37	43.02	64	74.42	32	49.23	48	73.85	8	9.88	8	9.88	-	-	-	-
21	-	-	-	-	12	13.95	76	88.37	10	15.38	58	89.23	39	48.15	47	58.02	-	-	-	-
22	1	0.78	1	0.78	4	4.65	80	93.02	3	4.62	61	93.85	16	19.75	63	77.78	8	14.04	8	14.04
23	48	37.21	49	37.98	6	6.98	86	100.00	1	1.54	62	95.38	10	12.35	73	90.12	23	40.35	31	54.39
24	59	45.74	108	83.72	-	-	-	-	1	1.54	63	96.92	4	4.94	77	95.06	12	21.05	43	75.44
25	13	10.08	121	93.80	-	-	-	-	1	1.54	64	98.46	3	3.70	80	98.77	6	10.53	49	85.96
26	8	6.20	129	100.00	-	-	-	-	1	1.54	65	100.00	-	-	-	-	8	14.04	57	100.00
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1.23	81	100.00	-	-	-	-
30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sr. vred.	23.837 ± 0,075				20.128 ± 0,121				20.277 ± 0,169				21.741 ± 0,161				23.702 ± 0,166			

B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>																				
standard					standard → 3% skrob				3% skrob → 6% skrob				6% skrob → 9% skrob				standard → 9% skrob			
dani	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%
17	-	-	-	-	1	2.22	1	2.22	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	-	-	-	-	35	77.78	36	80.00	67	45.8904	67	45.89	-	-	-	-	-	-	-	-
19	-	-	-	-	8	17.78	44	97.78	55	37.67	122	83.56	-	-	-	-	2	2.47	2	2.47
20	-	-	-	-	1	2.22	45	100.00	19	13.01	141	96.58	73	57.94	73	57.94	37	45.68	39	48.15
21	-	-	-	-	-	-	-	-	4	2.74	145	99.32	46	36.51	119	94.44	35	43.21	74	91.36
22	22	16.30	22	16.30	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1.59	121	96.03	3	3.70	77	95.06
23	88	65.19	110	81.48	-	-	-	-	1	0.68	146	100.00	1	0.79	122	96.83	-	-	-	-
24	16	11.85	126	93.33	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.79	123	97.62	2	2.47	79	97.53
25	3	2.22	129	95.56	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.79	124	98.41	-	-	-	-
26	1	0.74	130	96.30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27	1	0.74	131	97.04	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.79	125	99.21	-	-	-	-
28	2	1.48	133	98.52	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.79	126	100.00	2	2.47	81	100.00
29	2	1.48	135	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sr. vred.	23.215 ± 0,103				18.200 ± 0,075				18.753 ± 0,072				20.611 ± 0,104				20.753 ± 0,143			

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 49 (nastavak)

Dinamika izleganja i srednje vrednosti dužine razvića potomstva različitih ukrštanja *Amy*-genotipova jedinki *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama koncentracije skroba

$S_{57/8♀} \times S_{57/8♂}$																				
standard					standard → 3% skrob				3% skrob → 6% skrob				6% skrob → 9% skrob				standard → 9% skrob			
dani	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%
17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	-	-	-	-	1	1.35	1	1.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19	-	-	-	-	35	47.30	36	48.65	22	17.46	22	17.46	-	-	-	-	-	-	-	-
20	-	-	-	-	29	39.19	65	87.84	47	37.30	69	54.76	3	3.26	3	3.26	-	-	-	-
21	-	-	-	-	5	6.76	70	94.59	45	35.71	114	90.48	53	57.61	56	60.87	3	2.44	3	2.44
22	32	25.40	32	25.40	1	1.35	71	95.95	12	9.52	126	100	26	28.26	82	89.13	66	53.66	69	56.10
23	87	69.05	119	94.44	-	-	-	-	-	-	-	-	7	7.61	89	96.74	47	38.21	116	94.31
24	7	5.56	126	100.00	2	2.70	73	98.65	-	-	-	-	3	3.26	92	100	6	4.88	122	99.19
25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	-	-	-	-	1	1.35	74	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.81	123	100.00
30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sr. vred.	<b>22.802 ± 0,046</b>				<b>19.811 ± 0,162</b>				<b>20.373 ± 0,079</b>				<b>21.500 ± 0,085</b>				<b>22.512 ± 0,078</b>			

$S_{57/8♀} \times B_{139/8♂}$																				
standard					standard → 3% skrob				3% skrob → 6% skrob				6% skrob → 9% skrob				standard → 9% skrob			
dani	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%
17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	-	-	-	-	58	59.79	58	59.79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19	-	-	-	-	3	31.96	89	91.75	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20	-	-	-	-	5	5.15	94	96.91	2	1.33	2	1.33	68	54.40	68	54.40	-	-	-	-
21	-	-	-	-	2	2.06	96	98.97	104	69.33	106	70.67	56	44.80	124	99.20	-	-	-	-
22	14	7.95	14	7.95	1	1.03	97	100.00	42	28.00	148	98.67	-	-	-	-	35	56.45	35	56.45
23	137	77.84	151	85.80	-	-	-	-	1	0.67	149	99.33	-	-	-	-	24	38.71	59	95.16
24	24	13.64	175	99.43	-	-	-	-	1	0.67	150	100.00	1	0.80	125	100.00	2	3.23	61	98.39
25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26	1	0.57	176	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sr. vred.	<b>23.074 ± 0,039</b>				<b>18.526 ± 0,079</b>				<b>21.300 ± 0,044</b>				<b>20.480 ± 0,053</b>				<b>22.532 ± 0,102</b>			

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 49 (nastavak)

Dinamika izleganja i srednje vrednosti dužine razvića potomstva različitih ukrštanja *Amy*-genotipova jedinki *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama koncentracije skroba

$B_{80♀} \times B_{80♂}$																				
standard					standard → 3% skrob				3% skrob → 6% skrob				6% skrob → 9% skrob				standard → 9% skrob			
dani	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%
17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19	-	-	-	-	50	67.57	50	67.57	86	64.18	86	64.18	-	-	-	-	-	-	-	-
20	-	-	-	-	20	27.03	70	94.59	46	34.33	132	98.51	1	1.59	1	1.59	-	-	-	-
21	1	0.83	1	0.83	4	5.41	74	100.00	2	1.49	134	100.00	9	14.29	10	15.87	6	6.45	6	6.45
22	64	53.33	65	54.17	-	-	-	-	-	-	-	-	43	68.25	53	84.13	43	46.24	49	52.69
23	49	40.83	114	95.00	-	-	-	-	-	-	-	-	8	12.70	61	96.83	39	41.94	88	94.62
24	6	5.00	120	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1.59	62	98.41	5	5.38	93	100.00
25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1.59	63	100.00	-	-	-	-
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sr. vred.	22.500 ± 0,056    120				19.378 ± 0,069    74				19.373 ± 0,045				22.048 ± 0,102				22.462 ± 0,073			

$B_{80♀} \times S_{131/3♂}$																				
standard					standard → 3% skrob				3% skrob → 6% skrob				6% skrob → 9% skrob				standard → 9% skrob			
dani	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%	priraštaj (d)	d (%)	broj adulta	%
17	-	-	-	-	2	2.47	2	2.47	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	-	-	-	-	61	75.31	63	77.78	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19	-	-	-	-	17	20.99	80	98.77	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1.09	1	1.09	-	-	-	-
21	9	7.50	9	5.11	1	1.23	81	100.00	3	3.09	3	3.09	18	19.57	19	20.65	2	4.26	2	4.26
22	138	115.00	147	83.52	-	-	-	-	31	31.96	34	35.05	53	57.61	72	78.26	12	25.53	14	29.79
23	23	19.17	170	96.59	-	-	-	-	54	55.67	88	90.72	17	18.48	89	96.74	21	44.68	35	74.47
24	5	4.17	175	99.43	-	-	-	-	7	7.22	95	97.94	2	2.17	91	98.91	6	12.77	41	87.23
25	1	0.83	176	100.00	-	-	-	-	1	1.03	96	98.97	1	1.09	92	100.00	2	4.26	43	91.49
26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	6.38	46	97.87
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2.13	47	100.00
30	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1.03	97	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-
31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sr. vred.	22.153 ± 0,043				18.222 ± 0,061				22.784 ± 0,103				22.043 ± 0,082				23.191 ± 0,210			

♀ - ženke; ♂ - mužjaci



U kontinuiranoj kao i u nagloj promeni sredine najveći procenat izleženih jedinki je drugog i trećeg dana od momenta izleganja prvog adulta. U proseku izleganje se završava šestog dana od momenta izleganja prvog adulta.

Dvofaktorijalna analiza varijanse dužine razvića (tabela 50) ukazuje na postojanje statistički značajnog uticaja pojedinačnih faktora (ukrštanje i koncentracije skroba). Samim tim ukazuje i na postojanje fenotipske plastičnosti potomstva iz različitih ukrštanja u pogledu dinamike i dužine razvića u posmatranim sredinskim uslovima. Zapaža se i statistički značajan efekat interakcije genotip – sredina što govori u prilog postojanja varijabilnosti u fenotipskoj plastičnosti za dinamiku i dužinu razvića.

Tabela 50

Dvofaktorijalna analiza varijanse dužine razvića *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama sredine

	df	MS	F
Genotip	11	6,387	57,009 ***
Supstrat	4	72,230	644,753 ***
G×S	44	2,228	19,884 ***
Error	120	0,112	

\*\*\*  $p < 0,001$

LSD test za pojedinačni faktor genotip (ukrštanje) ukazuje na postojanje statistički značajnih razlika između potomstva svih ukrštanja u pogledu dužine razvića. Analiza LSD testom ( $p < 0,05$ ) interakcije genotip - sredina pokazuje da su statistički značajne razlike u dužini razvića između potomstva različitih ukrštanja na standardnom supstratu zastupljene sa oko 64%, na 3% skrobnom supstratu sa 68%, na 6% skrobnom supstratu sa 86% i na 9% skrobnom supstratu sa oko 64% slučajeva. Značajne razlike u dužini razvića potomstva analiziranih ukrštanja u naglim promenama sredine (9% skrobni supstrat) zastupljene su sa oko 66% slučajeva. Dužina razvića potomstva svakog posmatranog genotipa statistički se značajno razlikuje između svake dve kontinuirane promene koncentracije skroba ali i između potomstva optimalnih i naglih promena uslova sredine (standardni supstrat → 9% skrobni supstrat) što je potvrđeno LSD testom i prikazano u tabeli 51. Zapaža se i statistički značajna razlika u dužini razvića potomstva sa 9% skrobnog supstrata iz postepenih promena

Tabela 51

LSD test efekta interakcije genotip - sredina za dužinu razvića kod potomaka iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama koncentracije skroba

	$B_{69/6/8\varnothing} \times B_{69/6/8\sigma}$				$B_{69/6/8\varnothing} \times S_{218/4/1\sigma}$				$S_{218/4/1\varnothing} \times S_{218/4/1\sigma}$				$S_{218/4/1\varnothing} \times B_{69/6/8\sigma}$			
	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK
ST→3% SK	*				*				*				*			
3% SK→6% SK		*				*				*				*		
6% SK→9% SK			*				*				*				*	
ST→9% SK	*			*	n.s.			*	*			*	*			*

	$B_{139/8\varnothing} \times B_{139/8\sigma}$				$B_{139/8\varnothing} \times S_{57/8\sigma}$				$S_{57/8\varnothing} \times S_{57/8\sigma}$				$S_{57/8\varnothing} \times B_{139/8\sigma}$			
	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK
ST→3% SK	*				*				*				*			
3% SK→6% SK		n.s.				*				n.s.				*		
6% SK→9% SK			*				*				*				*	
ST→9% SK	n.s.			*	*			n.s.	n.s.			*	*			*

	$B_{80\varnothing} \times B_{80\sigma}$				$B_{80\varnothing} \times S_{131/3\sigma}$				$S_{131/3\varnothing} \times S_{131/3\sigma}$				$S_{131/3\varnothing} \times B_{80\sigma}$			
	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK
ST→3% SK	*				*				*				*			
3% SK→6% SK		n.s.				*				n.s.				*		
6% SK→9% SK			*				*				*				*	
ST→9% SK	n.s.			n.s.	*			*	n.s.			*	*			*

\* p&lt;0,05

ST - standardni supstrat; SK - skrobni supstrat; ♀ - ženke; ♂ - mužjaci

koncentracije skroba i potomstva sa 9% skrobnog supstrata iz naglih promena sredine u pogledu koncentracije skroba. Potomstvo sa 9% skrobnog supstrata iz kontinuiranih promena sredine ima značajno kraće razviće (21,05 dana) u odnosu na potomstvo sa 9% skrobnog supstrata iz naglih promena sredine (22,28 dana). Relativni pokazatelj variranja svojstva je koeficijent varijacije za genetičku varijansu pa prosečno vreme embrionalnog i postembrionalnog razvića u posmatranim sredinskim uslovima varira u opsegu od oko 5% genetičke varijabilnosti.

Kao i za svako ukrštanje pojedinačno tako i analiza varijanse dužine razvića potomstva homogamnih ( $B_{\square}B_{\delta}$  i  $S_{\square}S_{\delta}$ ) i heterogamnih ( $B_{\square}S_{\delta}$  i  $S_{\square}B_{\delta}$ ) ukrštanja ukazuje na statistički značajan uticaj pojedinačnih faktora (genotipa i sredine) i njihove interakcije (tabela 52). Prosečna dužina razvića potomstva homogamnih ukrštanja homozigota  $B_{\square}B_{\delta}$  (21,48 dana) i  $S_{\square}S_{\delta}$  (21,51 dan) statistički se značajno razlikuje u odnosu na prosečnu dužinu razvića potomstva iz heterogamnog ukrštanja  $S_{\square}B_{\delta}$  čije je razviće u proseku kraće i traje oko 20,93 dana (tabela 53).

Tabela 52

Dvofaktorijalna analiza varijanse (specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze) kod potomaka homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama sredine

	df	MS	F	
Genotip	4	72,230	89,984	***
Supstrat	3	3,422	4,263	**
G×S	12	3,584	4,465	***
Error	160	0,803		

\*\* p < 0,01

\*\*\* p < 0,001

Tabela 53

LSD test pojedinačnog efekta genotipa na dužinu razvića kod potomstva iz homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama sredine

genotipovi	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	n.s.		
B♀S♂	n.s.	n.s.	
S♀B♂	*	*	n.s.

\* p&lt;0,05

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Statistički značajne razlike u prosečnoj dužini razvića između potomstva, sa svake dve sukcesivne koncentracije skroba u supstratu, prisutne su za svako homogamno i heterogamno ukrštanje osim u slučaju F<sub>2</sub> i F<sub>3</sub> generacije odnosno između dužina razvića potomstva na 6% i 9% skrobnom supstratu iz S♀S♂ i B♀S♂ ukrštanja.

Prosečna dužina razvića potomstva na standardnom supstratu statistički je značajno duža (22,65 dana) u odnosu na dužinu razvića potomstva na 9% skrobnom supstratu (nagla promena uslova sredine) samo u slučaju S♀B♂ ukrštanja. Značajne razlike u dužini razvića između potomstva sa 9% skrobnog supstrata kontinuirane i nagle promene sredine prisutne su između svih homogamnih i heterogamnih ukrštanja. Potomstvo u naglim promenama uslova sredine ima u proseku duže razviće (22,28 dana) u odnosu na potomstvo iz kontinuiranih promena sredine (21,04 dana) na 9% skrobnom supstratu (tabela 54).

U tabeli 55 prikazane su statistički značajne razlike u dužini razvića između potomstva homogamnih i heterogamnih ukrštanja u svakoj od posmatranih sredina (LSD test). Na 3% skrobnom supstratu potomstvo iz homogamnih (B♀B♂ i S♀S♂) ukrštanja ima statistički značajno kraće razviće u odnosu na prosečnu dužinu razvića potomstva iz heterogamnih ukrštanja (B♀S♂ i S♀B♂). Prosečna dužina razvića potomstva homogamnog ukrštanja B♀B♂ je značajno kraća u odnosu na prosečnu dužinu razvića potomstva ostalih ukrštanja na 6% skrobnom supstratu. Potomstvo F<sub>3</sub> generacije (9% skrobni supstrat kontinuirane promene sredinskih uslova) iz S♀B♂ ukrštanja ima značajno kraću dužinu razvića u odnosu na ostala ukrštanja (B♀B♂, S♀S♂, B♀S♂).

Tabela 54

LSD test efekta interakcije genotip - supstrat na dužinu razvića kod potomstva iz homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* između supstrata pri uslovima postepenih i naglih promena sredine

$B_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$				
	standard	standard → 3% skrob	3% skrob → 6% skrob	6% skrob → 9% skrob
standard → 3% skrob	*			
3% skrob → 6% skrob		n.s.		
6% skrob → 9% skrob			*	
standard → 9% skrob	n.s.			*
$S_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$				
	standard	standard → 3% skrob	3% skrob → 6% skrob	6% skrob → 9% skrob
standard → 3% skrob	*			
3% skrob → 6% skrob		*		
6% skrob → 9% skrob			n.s.	
standard → 9% skrob	n.s.			*
$B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$				
	standard	standard → 3% skrob	3% skrob → 6% skrob	6% skrob → 9% skrob
standard → 3% skrob	*			
3% skrob → 6% skrob		*		
6% skrob → 9% skrob			n.s.	
standard → 9% skrob	n.s.			*
$S_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$				
	standard	standard → 3% skrob	3% skrob → 6% skrob	6% skrob → 9% skrob
standard → 3% skrob	*			
3% skrob → 6% skrob		*		
6% skrob → 9% skrob			*	
standard → 9% skrob	*			*

\*  $p < 0,05$ 

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 55

LSD test efekta interakcije genotip - supstrat na dužinu razvića između potomstva iz homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri uslovima postepenih i naglih promena sredine

standard			
	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	n.s.		
B♀S♂	n.s.	n.s.	
S♀B♂	n.s.	n.s.	n.s.
standard → 3% skrob			
	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	n.s.		
B♀S♂	*	*	
S♀B♂	*	*	n.s.
3% skrob → 6% skrob			
	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	*		
B♀S♂	*	n.s.	
S♀B♂	*	n.s.	n.s.
6% skrob → 9% skrob			
	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	n.s.		
B♀S♂	n.s.	n.s.	
S♀B♂	*	*	*
standard → 9% skrob			
	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	n.s.		
B♀S♂	n.s.	n.s.	
S♀B♂	*	*	n.s.

\* p&lt;0,05

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Na 9% skrobnom supstratu naglih promena sredine prosečna dužina razvića potomstva iz  $B_{\varphi}B_{\delta}$  (22,85 dana) i  $S_{\varphi}S_{\delta}$  (22,60 dana) ukrštanja je značajno duža u odnosu na prosečnu dužinu razvića potomstva iz  $S_{\varphi}B_{\delta}$  ukrštanja (21,44 dana).

Test planirano poredjenje (tabela 56) svakog pojedinog homogamnog ukrštanja homozigota za “brzi” i “spori” amilazni alel u odnosu na svoja heterogamna ukrštanja ukazuje na postojanje statistički značajnih razlika u prosečnoj dužini razvića potomstva na svakom od posmatranih supstrata postepenih i naglih promena koncentracije skroba u supstratu.

### 3.2.3. Preživljavanje pri kontinuiranim i naglim promenama sredine

Prosečne vrednosti preživljavanja potomstva svakog ukrštanja prikazane su u tabeli 57. Broj izleženih jedinki za kontinuiranu promenu sredine kod svih ukrštanja na standardnom supstratu je od 120 – 176, na 3% skrobnom supstratu od 45 – 153, 6% skrobnom supstratu od 65 – 120 i na 9% skrobnom supstratu od 63 – 142. U pogledu naglih promena sredine (koncentracije skroba u supstratu) broj izleženih jedinki je od 47 – 135.

U postepeno izmenjenim uslovima sredine u pogledu koncentracije skroba u supstratu prosečno preživljavanje potomstva svih ukrštanja na standardnom supstratu iznosi  $65,93\% \pm 1,8\%$ , na 3% skrobnom supstratu  $53,63\% \pm 3,52\%$ , na 6% skrobnom supstratu  $68,65\% \pm 2,71\%$  i na 9% skrobnom supstratu  $60,93\% \pm 2,87\%$ . U nagloj promeni sredine (9% skrobni supstrat) potomstvo svih ukrštanja preživljava sa oko  $50,19\% \pm 3,73\%$ .

Pojedinačni efekti ukrštanja (genetički faktor) i supstrata u pogledu zastupljenosti skroba (sredinski faktor) kao i njihova interakcija statistički značajno utiču na preživljavanje potomstva što potvrđuju rezultati dvofaktorijalne analize varijanse (tabela 58). Interakcija genotip – sredina značajno utiče na prosečno preživljavanje jedinki i govori u prilog postojanja varijabilnosti u fenotipskoj plastičnosti za preživljavanje. U opsegu od oko 17% genetičke varijanse relativno varira prosečno preživljavanje jedinki iz analiziranih homogamnih i heterogamnih ukrštanja.

Tabela 56

Test planirano poredjenje prosečnih vrednosti dužine razvića potomstva *Drosophila subobscura* iz pojedinačnih homogamnih ukrštanja homozigota u odnosu na svoja heterogamna ukrštanja pri postepenim i naglim promenama sredine

genotip		B <sub>69</sub> i njegovi heterozigoti		B <sub>139</sub> i njegovi heterozigoti		B <sub>80</sub> i njegovi heterozigoti	
supstrat	df	MS	F	MS	F	MS	F
standard	1	0.080	0.712	0.954	8.516 **	0.744	6.639 *
standard → 3% skrob	1	4.210	37.579 ***	6.196	55.311 ***	1.657	14.795 ***
3% skrob → 6% skrob	1	10.019	89.431 ***	0.112	0.997	15.867	141.637 ***
6% skrob → 9% skrob	1	0.950	8.483 **	2.955	26.376 ***	1.557	13.899 ***
standard → 9% skrob	1	0.147	1.308	8.596	76.731 ***	2.892	25.815 ***
Error	120	0.112					

genotip		S <sub>218</sub> i njegovi heterozigoti		S <sub>57</sub> i njegovi heterozigoti		S <sub>131</sub> i njegovi heterozigoti	
supstrat	df	MS	F	MS	F	MS	F
standard	1	4.391	39.193 ***	0.253	2.254	0.091	0.811
standard → 3% skrob	1	2.410	21.517 ***	5.650	50.438 ***	0.782	6.981 **
3% skrob → 6% skrob	1	1.558	13.904 ***	0.237	2.113	14.333	127.939 ***
6% skrob → 9% skrob	1	2.783	24.844 ***	1.857	16.573 ***	0.869	7.761 **
standard → 9% skrob	1	0.817	7.297 **	1.637	14.616 ***	1.064	9.501 **
Error	120	0.112					

\* p &lt; 0,05

\*\* p &lt; 0,01

\*\*\* p &lt; 0,001



Tabela 57

Srednje vrednosti preživljavanja potomstva *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama koncentracije skroba

genotip	supstrat	preživljavanje±S.E.
$S_{57/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$	standard	56.000 ±3,849
	standard → 3% SK	42.222 ±6,261
	3% SK → 6% SK	70.000 ±0,000
	6% SK → 9% SK	51.111 ±5,879
	standard → 9% SK	68.333 ±3,469
$S_{131/3\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$	standard	68.000 ±6,110
	standard → 3% SK	85.000 ±4,410
	3% SK → 6% SK	78.889 ±1,470
	6% SK → 9% SK	77.778 ±4,843
	standard → 9% SK	71.111 ±7,093
$S_{218/4/1\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$	standard	72.000 ±4,073
	standard → 3% SK	83.889 ±4,340
	3% SK → 6% SK	54.444 ±5,300
	6% SK → 9% SK	78.889 ±6,407
	standard → 9% SK	75.000 ±5,092
$B_{69/6/8\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$	standard	67.111 ±2,475
	standard → 3% SK	50.279 ±8,198
	3% SK → 6% SK	76.111 ±0,556
	6% SK → 9% SK	76.667 ±5,092
	standard → 9% SK	53.333 ±24,286
$B_{80\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$	standard	53.333 ±6,158
	standard → 3% SK	41.111 ±10,643
	3% SK → 6% SK	74.444 ±4,006
	6% SK → 9% SK	35.000 ±9,179
	standard → 9% SK	51.667 ±6,736
$B_{139/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$	standard	57.333 ±7,813
	standard → 3% SK	47.778 ±3,643
	3% SK → 6% SK	37.572 ±3,268
	6% SK → 9% SK	45.000 ±2,546
	standard → 9% SK	31.66667 ±2,546
$S_{57/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$	standard	78.222 ±4,240
	standard → 3% SK	53.889 ±2,940
	3% SK → 6% SK	83.333 ±3,849
	6% SK → 9% SK	69.444 ±2,003
	standard → 9% SK	34.444 ±6,111
$S_{131/3\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$	standard	56.889 ±3,205
	standard → 3% SK	42.778 ±6,550
	3% SK → 6% SK	51.829 ±4,494
	6% SK → 9% SK	35.000 ±7,265
	standard → 9% SK	62.222 ±18,667
$S_{218/4/1\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$	standard	68.444 ±3,471
	standard → 3% SK	78.889 ±6,186
	3% SK → 6% SK	81.667 ±0,962
	6% SK → 9% SK	66.111 ±2,222
	standard → 9% SK	34.444 ±12,184
$B_{69/6/8\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$	standard	75.556 ±3,111
	standard → 3% SK	32.778 ±7,837
	3% SK → 6% SK	80.556 ±6,261
	6% SK → 9% SK	74.444 ±5,472
	standard → 9% SK	48.889 ±10,556
$B_{80\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$	standard	78.222 ±2,703
	standard → 3% SK	60.000 ±2,546
	3% SK → 6% SK	53.889 ±9,246
	6% SK → 9% SK	51.111 ±4,006
	standard → 9% SK	26.111 ±5,800
$B_{139/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$	standard	60.000 ±2,037
	standard → 3% SK	25.000 ±5,092
	3% SK → 6% SK	81.111 ±6,759
	6% SK → 9% SK	70.556 ±4,006
	standard → 9% SK	45.000 ±4,410

SAA - specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze; SK - skrobni supstrat;  
♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 58

Dvofaktorijalna analiza varijanse preživljavanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama sredine

	df	MS	F
genotip	11	519,358	9,294 ***
supstrat	4	821,010	14,692 ***
G×S	44	227,717	4,075 ***
Error	120	55,883	

\*\*\* p<0,001

Detaljnije poredjenje prosečnog preživljavanja potomstva pojedinačnih ukrštanja u svakoj analiziranoj sredini LSD testom ( $p < 0,05$ ) u interakciji genotip – sredina (tabela 59) ukazuje na najmanji broj prisutnih razlika u slučaju standardnog supstrata (13,63% slučajeva). Prosečno preživljavanje potomstva između potomstva pojedinačnih ukrštanja na 3% skrobnom supstratu razlikuje se u oko 50% slučajeva. Na 6% i 9% skrobnom supstratu kontinuiranih promena sredine razlike su prisutne u 43,94% slučajeva.

Prosečno preživljavanje u uslovima kontinuiranih i naglih promena koncentracije skroba u supstratu poredjeno je za svako pojedinačno ukrštanje (tabela 60). Zapaža se da su razlike u prosečnom preživljavanju između potomstva na standardnom supstratu i 3% skrobnom supstratu (prosečno slabije preživljavanje) prisutne samo u slučaju heterogamnih ukrštanja  $B_{69/6/8♀} \times S_{218/4/1♂}$ ,  $B_{139/8♀} \times S_{57/8♂}$  i  $S_{57/8♀} \times B_{139/8♂}$ . Za potomstvo  $B_{80♀} \times B_{80♂}$ ,  $B_{69/6/8♀} \times S_{218/4/1♂}$ ,  $B_{139/8♀} \times S_{57/8♂}$ ,  $S_{57/8♀} \times B_{139/8♂}$ ,  $S_{57/8♀} \times S_{57/8♂}$ ,  $S_{218/4/1♀} \times S_{218/4/1♂}$  ukrštanja razlike u prosečnom preživljavanju uočavaju se između 3% i 6% skrobnog supstrata. Potomstvo navedenih ukrštanja značajno bolje preživljava na 6% skrobnom supstratu osim potomstva  $S_{218/4/1♀} \times S_{218/4/1♂}$  ukrštanja čije je preživljavanje bolje na 3% skrobnom supstratu. Za homogamna ukrštanja  $B_{80♀} \times B_{80♂}$  i  $S_{218/4/1♀} \times S_{218/4/1♂}$  prosečno preživljavanje potomstva značajno je različito između 6% (bolje preživljavanje potomstva iz  $B_{80♀} \times B_{80♂}$  ukrštanja) i 9% (bolje preživljavanje potomstva iz  $S_{218/4/1♀} \times S_{218/4/1♂}$  ukrštanja) skrobnog supstrata.

U naglim promenama uslova sredine potomstvo  $B_{69/6/8♀} \times S_{218/4/1♂}$ ,  $S_{218/4/1♀} \times B_{69/6/8♂}$ ,  $B_{139/8♀} \times B_{139/8♂}$ ,  $S_{57/8♀} \times B_{139/8♂}$  i  $B_{80♀} \times S_{131/3♂}$  ukrštanja ima značajno slabije preživljavanje

Tabela 59

LSD test efekta interakcije genotip - sredina za preživljavanje potomaka iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama koncentracije skroba

	standard										
	$B_{6916/89} \times B_{6916/8d}$	$B_{6916/89} \times S_{218/41d}$	$S_{218/419} \times S_{218/41d}$	$S_{218/419} \times B_{6916/8d}$	$B_{139/89} \times B_{139/8d}$	$B_{139/89} \times S_{57/8d}$	$S_{57/89} \times S_{57/8d}$	$S_{57/89} \times B_{139/8d}$	$B_{809} \times B_{80d}$	$B_{809} \times S_{131/3d}$	$S_{131/39} \times S_{131/3d}$
$B_{6916/89} \times S_{218/41d}$	n.s.										
$S_{218/419} \times S_{218/41d}$	n.s.	n.s.									
$S_{218/419} \times B_{6916/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.								
$B_{139/89} \times B_{139/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
$B_{139/89} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
$S_{57/89} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
$S_{57/89} \times B_{139/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	*				
$B_{809} \times B_{80d}$	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*			
$B_{809} \times S_{131/3d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	*		
$S_{131/39} \times S_{131/3d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
$S_{131/39} \times B_{80d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	*	n.s.

	standard → 3% skrob										
	$B_{6916/89} \times B_{6916/8d}$	$B_{6916/89} \times S_{218/41d}$	$S_{218/419} \times S_{218/41d}$	$S_{218/419} \times B_{6916/8d}$	$B_{139/89} \times B_{139/8d}$	$B_{139/89} \times S_{57/8d}$	$S_{57/89} \times S_{57/8d}$	$S_{57/89} \times B_{139/8d}$	$B_{809} \times B_{80d}$	$B_{809} \times S_{131/3d}$	$S_{131/39} \times S_{131/3d}$
$B_{6916/89} \times S_{218/41d}$	n.s.										
$S_{218/419} \times S_{218/41d}$	*	*									
$S_{218/419} \times B_{6916/8d}$	*	*	n.s.								
$B_{139/89} \times B_{139/8d}$	n.s.	n.s.	*	*							
$B_{139/89} \times S_{57/8d}$	*	n.s.	*	*	*						
$S_{57/89} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	n.s.					
$S_{57/89} \times B_{139/8d}$	n.s.	*	*	*	n.s.	*	n.s.				
$B_{809} \times B_{80d}$	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
$B_{809} \times S_{131/3d}$	n.s.	*	*	*	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.		
$S_{131/39} \times S_{131/3d}$	*	*	n.s.	n.s.	*	*	*	*	*	*	
$S_{131/39} \times B_{80d}$	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*

	3% skrob → 6% skrob										
	$B_{6916/89} \times B_{6916/8d}$	$B_{6916/89} \times S_{218/41d}$	$S_{218/419} \times S_{218/41d}$	$S_{218/419} \times B_{6916/8d}$	$B_{139/89} \times B_{139/8d}$	$B_{139/89} \times S_{57/8d}$	$S_{57/89} \times S_{57/8d}$	$S_{57/89} \times B_{139/8d}$	$B_{809} \times B_{80d}$	$B_{809} \times S_{131/3d}$	$S_{131/39} \times S_{131/3d}$
$B_{6916/89} \times S_{218/41d}$	n.s.										
$S_{218/419} \times S_{218/41d}$	*	*									
$S_{218/419} \times B_{6916/8d}$	n.s.	n.s.	*								
$B_{139/89} \times B_{139/8d}$	*	*	n.s.	*							
$B_{139/89} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	*	n.s.	*						
$S_{57/89} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.					
$S_{57/89} \times B_{139/8d}$	n.s.	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	n.s.				
$B_{809} \times B_{80d}$	n.s.	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.			
$B_{809} \times S_{131/3d}$	*	*	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	*	*		
$S_{131/39} \times S_{131/3d}$	n.s.	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	
$S_{131/39} \times B_{80d}$	*	*	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	*	*	n.s.	*

\* p&lt;0,05

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 59 (nastavak)

LSD test efekta interakcije genotip - sredina za preživljavanje potomaka iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama koncentracije skroba

	6% skrob → 9% : skrob											
	B <sub>6916/8♀</sub> × B <sub>6916/8♂</sub>	B <sub>6916/8♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> × B <sub>6916/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	S <sub>131/3♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	
B <sub>6916/8♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	n.s.											
S <sub>218/4/1♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	n.s.	n.s.										
S <sub>218/4/1♀</sub> × B <sub>6916/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.									
B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	*	*	*	*								
B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*							
S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	*	*	*	n.s.	n.s.	n.s.						
S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.					
B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	*	*	*	*	n.s.	*	n.s.	*				
B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	*	*	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
S <sub>131/3♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	*	*	n.s.	n.s.		
S <sub>131/3♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	*	*	*	*	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	*

	standard → 9% skrob											
	B <sub>6916/8♀</sub> × B <sub>6916/8♂</sub>	B <sub>6916/8♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> × B <sub>6916/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	S <sub>131/3♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	
B <sub>6916/8♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	n.s.											
S <sub>218/4/1♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	*	*										
S <sub>218/4/1♀</sub> × B <sub>6916/8♂</sub>	n.s.	n.s.	*									
B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	*	n.s.	*	n.s.								
B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.							
S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	*	*	*						
S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	*					
B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	*	*	*	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	*			
S <sub>131/3♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	*	n.s.	*	*	*	n.s.	*	*	n.s.		
S <sub>131/3♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	

\* p &lt; 0,05

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 60

LSD test efekta interakcije genotip - sredina za preživljavanje potomaka iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama koncentracije skroba

	$B_{69/6/8\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$				$B_{69/6/8\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$				$S_{218/4/1\text{♀}} \times S_{218/4/1\text{♂}}$				$S_{218/4/1\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$			
	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK
ST→3% SK	n.s.				*				n.s.				n.s.			
3% SK→6% SK		*				*				*				n.s.		
6% SK→9% SK			n.s.				n.s.				*				n.s.	
ST→9% SK	n.s.			*	*			*	n.s.			n.s.	*			*

	$B_{139/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$				$B_{139/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$				$S_{57/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$				$S_{57/8\text{♀}} \times B_{139/8\text{♂}}$			
	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK
ST→3% SK	n.s.				*				n.s.				*			
3% SK→6% SK		n.s.				*				*				*		
6% SK→9% SK			n.s.				n.s.				n.s.				n.s.	
ST→9% SK	*			n.s.	n.s.			*	n.s.			n.s.	*			*

	$B_{80\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$				$B_{80\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$				$S_{131/3\text{♀}} \times S_{131/3\text{♂}}$				$S_{131/3\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$			
	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK	ST	ST→3% SK	3% SK→6% SK	6% SK→9% SK
ST→3% SK	n.s.				n.s.				n.s.				n.s.			
3% SK→6% SK		*				n.s.				n.s.				n.s.		
6% SK→9% SK			*				n.s.				n.s.				n.s.	
ST→9% SK	n.s.			n.s.	*			*	n.s.			n.s.	n.s.			*

\* p&lt;0,05

ST - standardni supstrat; SK - skrobni supstrat; ♀ - ženke; ♂ - mužjaci

na 9% skrobnom supstratu u odnosu na prosečno preživljavanje potomstva na standardnom supstratu.

Poredjenje prosečnog preživljavanja potomstva sa 9% skrobnog supstrata kontinuiranih promena sredine i prosečnog preživljavanja potomstva sa 9% skrobnog supstrata naglih promena sredine ukazuje na značajno bolje preživljavanje potomstva iz kontinuiranih promena sredine i to u slučaju potomstva  $B_{69/6/8\text{♀}} \times B_{69/6/8\text{♂}}$  ukrštanja i svih heterogamnih ukrštanja osim u slučaju heterogamnog ukrštanja  $S_{131/3\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$  čije potomstvo bolje preživljava u slučaju naglih promena uslova sredine.

Prosečne vrednosti preživljavanja potomstva iz homogamnih ( $B_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$  i  $S_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$ ) i heterogamnih ( $B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$  i  $S_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$ ) ukrštanja analizirane su dvofaktorijalnom analizom varijanse u uslovima različite koncentracije skroba (tabela 61). Prema dobijenim rezultatima analize varijanse statistički značajan je uticaj pojedinačnih faktora kao i njihova interakcija na prosečno preživljavanje potomstva. Prosečno preživljavanje potomstva iz homogamnih ukrštanja  $S_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$  ( $68,84\% \pm 2,11\%$ ) statistički se značajno razlikuje u odnosu na prosečno preživljavanje potomstva iz homogamnih ukrštanja  $B_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$  ( $53,21\% \pm 2,81\%$ ) i potomstva iz heterogamnih ukrštanja  $B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$  ( $57,55\% \pm 3,08\%$ ) i  $S_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$  ( $59,85\% \pm 2,96\%$ ) što je prikazano u tabeli 62.

Tabela 61

Dvofaktorijalna analiza varijanse preživljavanja kod potomaka homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama sredine

	df	MS	F
Genotip	3	743,233	6,913 ***
Supstrat	4	821,010	7,637 ***
G×S	12	250,636	2,331 **
Error	160	107,507	

\*\* p<0,01

\*\*\* p<0,001

Tabela 62

LSD test pojedinačnog efekta genotipa na preživljavanje kod potomstva iz homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama sredine

genotipovi	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	*		
B♀S♂	n.s.	*	
S♀B♂	n.s.	*	n.s.

\*  $p < 0,05$

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Različita koncentracija skroba u hranljivom medijumu značajno utiče na prosečne vrednosti preživljavanja potomstva kako u kontinuiranim tako i u naglim promenama sredine (tabela 63). Potomstvo iz kontinuiranih promena sredine u proseku ima bolje preživljavanje na 6% skrobnom supstratu ( $68,65\% \pm 2,71\%$ ) u odnosu na potomstvo sa 3% skrobnog supstrata ( $53,63\% \pm 3,52\%$ ) i sa 9% skrobnog supstrata ( $60,93\% \pm 2,97\%$ ). Potomstvo na standardnom supstratu ( $65,93\% \pm 1,80\%$ ) značajno bolje preživljava u odnosu na potomstvo sa 3% skrobnog supstrata i potomstvo iz naglih promena sredine sa 9% skrobnog supstrata ( $50,19\% \pm 3,73\%$ ). Razlike u preživljavanju se uočavaju i izmedju potomstva sa 9% skrobnog supstrata iz kontinuiranih promena sredine i potomstva sa 9% skrobnog supstrata naglih promena sredine.

Tabela 63

LSD test pojedinačnog efekta supstrata na preživljavanje kod potomstva iz homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama sredine

	ST	ST → 3% SK	3% ST → 6% SK	6% SK → 9% SK
ST → 3% SK	*			
3% SK → 6% SK		*		
6% SK → 9% SK			*	
ST → 9% SK	*			*

\*  $p < 0,05$

ST – standardni supstrat; SK – skrobni supstrat

Detaljnije analizirane prosečne vrednosti preživljavanja potomstva LSD testom (tabela 64) za svako ukrštanje ukazuju na statistički značajno različito preživljavanje potomstva čije se razviće odvijalo u kontinuiranim i naglim uslovima sredine. Značajne razlike u prosečnom preživljavanju prisutne su i između potomstva različitih ukrštanja u okviru svakog posmatranog supstrata (tabela 65). Na 3% skrobnom supstratu potomstvo iz  $S_{\varphi}S_{\delta}$  ukrštanja značajno bolje preživljava u odnosu na potomstvo  $B_{\varphi}B_{\delta}$  i  $B_{\varphi}S_{\delta}$  ukrštanja. Na 9% skrobnom supstratu kontinuirane promene sredine potomstvo homogamnog ukrštanja  $B_{\varphi}B_{\delta}$  značajno slabije preživljava u odnosu na potomstvo  $S_{\varphi}S_{\delta}$  i  $S_{\varphi}B_{\delta}$  ukrštanja. U naglim uslovima sredine na 9% skrobnom supstratu statistički značajno bolje preživljava potomstvo iz  $S_{\varphi}S_{\delta}$  ukrštanja u odnosu na potomstvo iz  $B_{\varphi}B_{\delta}$ ,  $B_{\varphi}S_{\delta}$  i  $S_{\varphi}B_{\delta}$  ukrštanja.

Test planirano poredjenje (tabela 66) prosečnog preživljavanja potomstva svakog pojedinačnog homogamnog ukrštanja u odnosu na preživljavanje potomstva svojih heterogamnih ukrštanja pokazuje prisustvo značajnih razlika za potomstvo homogamnih ukrštanja homozigota  $S_{218/4/1}$  na 3% i 6% skrobnom supstratu kontinuiranih promena sredine kao i na 9% skrobnom supstratu naglih promena sredine.

Na 6% skrobnom supstratu razlike u prosečnom preživljavanju potomstva prisutne su između potomstva homogamnih ukrštanja  $B_{139/8}$  i  $B_{80}$  i potomstva njihovih heterogamnih ukrštanja. Razlike u prosečnom preživljavanju potomstva homogamnih ukrštanja  $B_{139/8}$  i  $S_{57/8}$  i potomstva njihovih heterogamnih ukrštanja prisutne su na 9% skrobnom supstratu kontinuirane promene sredine ali i na 9% skrobnom supstratu nagle promene sredine za potomstvo homogamnog ukrštanja  $S_{57/8}$ . Potomstvo homogamnog ukrštanja homozigota  $S_{131/3}$  kako u uslovima kontinuirane tako i u uslovima naglih promena sredine statistički značajno bolje preživljava u odnosu na potomstvo svojih heterogamnih ukrštanja.

### 3.2.4. Prosečan indeks plastičnosti i norme reakcija u kontinuiranim i naglim promenama sredine

U analizi odgovora na kontinuirane i nagle promene sredine, u pogledu koncentracije skroba u hranljivom supstratu, genotipova selekcionisanih za "spori" i "brzi" amilazni alel kod *Drosophila subobscura* izračunati su prosečni indeksi fenotipske plastičnosti ( $PP_G$ ) za



Tabela 64

LSD test efekta interakcije genotip - supstrat na preživljavanje kod potomstva iz homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* između supstrata pri postepenim i naglim promenama sredine

$B_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$				
	standard	3% skrob → 6% skrob	6% skrob → 9% skrob	standard → 9% skrob
standard → 3% skrob	n. s.			
3% skrob → 6% skrob		*		
6% skrob → 9% skrob			n. s.	
standard → 9% skrob	n. s.			n. s.
$S_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$				
	standard	3% skrob → 6% skrob	6% skrob → 9% skrob	standard → 9% skrob
standard → 3% skrob	n. s.			
3% skrob → 6% skrob		n. s.		
6% skrob → 9% skrob			n. s.	
standard → 9% skrob	n. s.			n. s.
$B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$				
	standard	3% skrob → 6% skrob	6% skrob → 9% skrob	standard → 9% skrob
standard → 3% skrob	*			
3% skrob → 6% skrob		*		
6% skrob → 9% skrob			n. s.	
standard → 9% skrob	*			*
$S_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$				
	standard	3% skrob → 6% skrob	6% skrob → 9% skrob	standard → 9% skrob
standard → 3% skrob	n. s.			
3% skrob → 6% skrob		n. s.		
6% skrob → 9% skrob			*	
standard → 9% skrob	*			n. s.

\*  $p < 0,05$ 

♀ - ženke; ♂ - mušjaci

Tabela 65

LSD test efekta interakcije genotip - supstrat na preživljavanje između potomstva iz homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipov *Drosophila subobscura* pri postepenim i naglim promenama sredine

standard			
	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	n.s.		
B♀S♂	n.s.	n.s.	
S♀B♂	n.s.	n.s.	n.s.
standard → 3% skrob			
	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	*		
B♀S♂	n.s.	*	
S♀B♂	n.s.	n.s.	*
3% skrob → 6% skrob			
	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	n.s.		
B♀S♂	n.s.	n.s.	
S♀B♂	n.s.	n.s.	n.s.
6% skrob → 9% skrob			
	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	*		
B♀S♂	n.s.	n.s.	
S♀B♂	*	n.s.	n.s.
standard → 9% skrob			
	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂
S♀S♂	*		
B♀S♂	n.s.	*	
S♀B♂	n.s.	*	n.s.

\* p&lt;0,05

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 66

Test planirano poredjenje prosečnih vrednosti preživljavanja potomstva *Drosophila subobscura* iz pojedinačnih homogamnih ukrštanja homozigota za *Amy*-lokus u odnosu na svoja heterogamna ukrštanja pri postepenim i naglim promenama sredine

supstrat	genotip	B <sub>69</sub> i njegovi heterozigoti			139 i njegovi heterozigoti		B <sub>80</sub> i njegovi heterozigoti	
		df	MS	F	MS	F	MS	F
	standard	1	19.707	0.353	105.918	1.895	150.632	2.696
	standard → 3% skrob	1	27.438	0.491	54.894	0.982	76.870	1.376
	3% skrob → 6% skrob	1	29.316	0.525	1566.91	28.039 ***	339.596	6.077 *
	6% skrob → 9% skrob	1	36.173	0.647	434.253	7.771 **	48.464	0.867
	standard → 9% skrob	1	105.786	1.893	45.020	0.806	38.856	0.695
	Error	120	55.883					
supstrat	genotip	S <sub>218</sub> i njegovi heterozigoti			S <sub>57</sub> i njegovi heterozigoti		S <sub>131</sub> i njegovi heterozigoti	
		df	MS	F	MS	F	MS	F
	standard	1	0.001	0.000	131.821	2.359	0.050	0.001
	standard → 3% skrob	1	638.889	11.433 ***	7.755	0.139	964.900	17.267 ***
	3% skrob → 6% skrob	1	576.697	10.320 **	156.486	2.800	508.349	9.097 **
	6% skrob → 9% skrob	1	71.111	1.273	251.771	4.505 *	908.358	16.255 ***
	standard → 9% skrob	1	845.574	15.131 ***	569.144	10.185 **	532.078	9.521 **
	Error	120	55.883					

\* p &lt; 0,05

\*\* p &lt; 0,01

\*\*\* p &lt; 0,001

svaku komponentu adaptivne vrednosti izmedju svake dve posmatrane sredine u kontinuitetu (tabela 67).

Srednje vrednosti izračunatih prosečnih indeksa plastičnosti najveće su za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze kako za kontinuirane tako i za nagle promene uslova sredine a zatim za preživljavanje i dužinu razvića.

U kontinuiranim uslovima sredine prosečan indeks fenotipske plastičnosti za specifičnu aktivnost amilaze najveći je za potomstva izmedju standardnog supstrata i 3% skrobnog supstrata (40,16%) kao i u slučaju naglih promena uslova sredine (standardni supstrat i 9% skrobni supstrat 46,59%). Aktivnost amilaze izmedju potomstva ( $F_1$  i  $F_2$  generacija) sa 3% i 6% skrobnog supstrata menja se za oko 18,81% a izmedju potomstva ( $F_2$  i  $F_3$  generacija) sa 6% i 9% skrobnog supstrata za oko 22,52%. U slučaju naglih promena uslova sredine karakteristika se menja za oko 28,43%.

Dužina razvića se u postepenim promenama sredine procentualno najmanje menja u slučaju izmedju potomstva sa 6% i 9% skrobnog supstrata (6,81%) a najviše u slučaju potomstva sa standardnog supstrata i 3% skrobnog supstrata (15,29%). U uslovima naglih promena koncentracije skroba (standardni supstrat i 9% skrobni supstrat) dužina razvića se menja za oko 3,64%.

Zapaža se da indeks fenotipske plastičnosti za dužinu razvića sa postepenim povećanjem koncentracije skroba ima niže vrednosti. U pogledu preživljavanja i specifične aktivnosti amilaze kada se razviće jedinki odvija u kontinuitetu: standardni supstrat  $\rightarrow$  3%  $\rightarrow$  6%  $\rightarrow$  9% skrobni supstrat povećanje koncentracije skroba sa 3% na 6% utiče na veću promenu vrednosti indeksa fenotipske plastičnosti za preživljavanje ( $PP_G$  je oko 60%) i specifičnu aktivnost amilaze čiji je indeks za oko 55% manji nego što je u slučaju standardni supstrat  $\rightarrow$  3% skrobni supstrat.

Za 9% skrobni supstrat iz kontinuiranih promena sredine i 9% skrobni supstrat naglih promena sredine indeks fenotipske plastičnosti najveći je za preživljavanje (37,53%) a najmanji za dužinu razvića (6,53%). Neparаметarskim Mann – Whitney U testom poredjene

Tabela 67

Prosečni indeksi fenotipske plastičnosti za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvicia i preživljavanje iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* izmedju različitih koncentracija skroba pri postepenim i naglim promenama sredine

genotipovi														
KONTINUITET	$B_{63/68\text{♀}} \times B_{63/68\text{♂}}$	$B_{63/68\text{♀}} \times S_{218/41\text{♂}}$	$S_{218/41\text{♀}} \times S_{218/41\text{♂}}$	$S_{218/41\text{♀}} \times B_{63/68\text{♂}}$	$B_{139/82} \times B_{139/82}$	$B_{139/82} \times S_{57/82}$	$S_{57/82} \times S_{57/82}$	$S_{57/82} \times B_{139/82}$	$B_{80\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$	$B_{80\text{♀}} \times S_{131/32}$	$S_{131/32} \times S_{131/32}$	$S_{131/32} \times B_{80\text{♂}}$	srednja vrednost	
ST : ST → 3% SK														
SAA	35.12	31.71	45.33	29.08	25.75	59.48	50.49	30.8	14.85	67.68	28.19	63.39	40.16	
dužina razvicia	11.25	16.24	14.01	13.47	13.94	21.6	13.12	19.71	13.88	17.74	13.95	14.55	15.29	
preživljavanje	25.08	56.62	16.51	15.26	16.67	58.33	24.6	31.11	22.92	23.3	25	24.8	28.35	
srednja vrednost	23.82	34.86	25.28	19.27	18.79	46.47	29.40	27.21	17.22	36.24	22.38	34.25		
ST → 3% SK : 3% SK → 6% SK														
SAA	19.04	11.10	36.94	29.68	23.57	9.77	18.03	9.88	26.84	36.30	9.34	31.26	21.81	
dužina razvicia	3.78	15.18	13.44	15.18	0.74	3.13	2.84	14.97	0.03	25.04	2.32	16.20	9.40	
preživljavanje	51.38	145.76	35.10	3.52	21.36	224.44	65.79	54.64	81.08	10.19	7.19	21.16	60.13	
srednja vrednost	24.73	57.35	28.49	16.13	15.22	79.11	28.88	26.50	35.98	23.84	6.28	22.88		
3% SK → 6% SK : 6% SK → 9% SK														
SAA	6.21	8.30	27.84	42.19	18.45	16.29	10.29	16.57	38.27	27.40	32.69	25.77	22.52	
dužina razvicia	7.51	4.12	5.39	9.14	7.22	9.81	5.53	3.85	13.81	3.25	4.51	7.62	6.81	
preživljavanje	0.73	7.59	44.90	19.05	19.77	13.01	26.98	16.67	52.99	5.15	1.41	32.47	20.06	
srednja vrednost	4.82	6.67	26.04	23.46	15.15	13.04	14.27	12.36	35.02	11.94	12.87	21.95		
NAGLA PROMENA														
ST : ST → 9% SK														
SAA	31.67	33.61	47.99	38.77	25.93	57.09	57.17	23.75	45.79	75.52	51.57	70.19	46.59	
dužina razvicia	2.00	0.59	0.35	1.89	1.56	13.53	1.46	2.93	0.2	5.7	0.66	12.78	3.64	
preživljavanje	20.53	35.29	4.17	49.67	44.77	25	22.02	55.97	3.12	66.62	4.58	9.37	28.43	
srednja vrednost	18.07	23.16	17.50	30.11	24.09	31.87	26.88	27.55	16.37	49.28	18.94	30.78		
6% SK → 9% SK : ST → 9% SK														
SAA	5.68	19.27	3.73	13.65	1.00	0.93	18.31	20.20	18.69	23.47	8.36	5.80	11.59	
dužina razvicia	6.99	8.64	8.03	12.23	9.02	0.69	4.71	10.02	1.88	5.21	8.07	2.88	6.53	
preživljavanje	30.43	34.33	4.93	47.90	29.63	36.22	33.70	50.40	47.62	48.91	8.57	77.78	37.53	
srednja vrednost	14.37	20.75	5.56	24.60	13.22	12.61	18.91	26.87	22.73	25.86	8.34	28.82		

SAA - specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze; ST - standardni supstrat; SK - skrobni supstrat; ♀ - ženke; ♂ - mužjaci

su srednje vrednosti prosečnog indeksa plastičnosti potomstva između različitih ukrštanja za svaku analiziranu komponentu adaptivne vrednosti kako za postepene tako i za nagle promene koncentracije skroba u supstratu.

Pulovanjem srednjih vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti potomstva iz svih kontinuiranih sredinskih uslova za svako ukrštanje može se sagledati opšti odgovor određenog genotipa i plastičnost analiziranog karaktera. Mann - Whitney U test (tabela 68) ukazuje na postojanje statistički značajnih razlika u prosečnom indeksu fenotipske plastičnosti preživljavanja potomstva u 9% slučajeva i specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze u 6% slučajeva.

Srednje vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti, računane kao prosek prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti sve tri komponente adaptivne vrednosti, između potomstva različitih ukrštanja (tabela 69) razlikuju se za sredinske uslove 3% i 6% skrobni supstrat u 7,50% slučajeva i za 6% i 9% skrobni supstrat u 10,60% slučajeva.

Poredjenje srednjih vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti između potomstva svake dve sredine u kontinuitetu prikazano u tabeli 70 ukazuje na statistički značajne razlike u prosečnom indeksu plastičnosti za preživljavanje između 3% → 6% i 6% → 9% skrobnog supstrata. Značajne razlike se uočavaju i za amilaznu aktivnost između standardnog supstrata → 3% skrobni supstrat i 3% → 6% skrobni supstrat.

Statistički značajne razlike u srednjim vrednostima prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti između komponenti adaptivne vrednosti za svaku postepenu promenu koncentracije skroba u hranljivom medijumu prikazane su u tabeli 71.

Srednje vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti između potomstva različitih ukrštanja u uslovima naglih promena sredinskih uslova statistički se značajno razlikuju samo u slučaju preživljavanja u 21,21% slučajeva (tabela 72).

U 10,60% slučajeva prisutne su značajne razlike između potomstva različitih ukrštanja u srednjim vrednostima prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti za sve analizirane

Tabela 68

Mann-Whitney U test za srednje vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, dužine razvića i preživljavanja izmedju potomstva iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim promenama koncentracije skroba

specifična aktivnost amilaze											
genotipovi	B <sub>696/69♀</sub> ×B <sub>696/69♂</sub>	B <sub>696/69♀</sub> ×S <sub>2118/41♂</sub>	S <sub>2118/41♀</sub> ×S <sub>2118/41♂</sub>	S <sub>2118/41♀</sub> ×B <sub>696/69♂</sub>	B <sub>1398/9♀</sub> ×B <sub>1398♂</sub>	B <sub>1398/9♀</sub> ×S <sub>5798♂</sub>	S <sub>5798♀</sub> ×S <sub>5798♂</sub>	S <sub>5798♀</sub> ×B <sub>1398♂</sub>	B <sub>402♀</sub> ×B <sub>402♂</sub>	B <sub>402♀</sub> ×S <sub>1317♂</sub>	S <sub>1317♀</sub> ×S <sub>1317♂</sub>
B <sub>696/69♀</sub> ×S <sub>2118/41♂</sub>	n.s.										
S <sub>2118/41♀</sub> ×S <sub>2118/41♂</sub>	n.s.	n.s.									
S <sub>2118/41♀</sub> ×B <sub>696/69♂</sub>	n.s.	n.s.	*								
B <sub>1398/9♀</sub> ×B <sub>1398♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	*							
B <sub>1398/9♀</sub> ×S <sub>5798♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
S <sub>5798♀</sub> ×S <sub>5798♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
S <sub>5798♀</sub> ×B <sub>1398♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
B <sub>402♀</sub> ×B <sub>402♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
B <sub>402♀</sub> ×S <sub>1317♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
S <sub>1317♀</sub> ×S <sub>1317♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
S <sub>1317♀</sub> ×B <sub>402♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
dužina razvića											
genotipovi	B <sub>696/69♀</sub> ×B <sub>696/69♂</sub>	B <sub>696/69♀</sub> ×S <sub>2118/41♂</sub>	S <sub>2118/41♀</sub> ×S <sub>2118/41♂</sub>	S <sub>2118/41♀</sub> ×B <sub>696/69♂</sub>	B <sub>1398/9♀</sub> ×B <sub>1398♂</sub>	B <sub>1398/9♀</sub> ×S <sub>5798♂</sub>	S <sub>5798♀</sub> ×S <sub>5798♂</sub>	S <sub>5798♀</sub> ×B <sub>1398♂</sub>	B <sub>402♀</sub> ×B <sub>402♂</sub>	B <sub>402♀</sub> ×S <sub>1317♂</sub>	S <sub>1317♀</sub> ×S <sub>1317♂</sub>
B <sub>696/69♀</sub> ×S <sub>2118/41♂</sub>	n.s.										
S <sub>2118/41♀</sub> ×S <sub>2118/41♂</sub>	n.s.	n.s.									
S <sub>2118/41♀</sub> ×B <sub>696/69♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.								
B <sub>1398/9♀</sub> ×B <sub>1398♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
B <sub>1398/9♀</sub> ×S <sub>5798♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
S <sub>5798♀</sub> ×S <sub>5798♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
S <sub>5798♀</sub> ×B <sub>1398♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
B <sub>402♀</sub> ×B <sub>402♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
B <sub>402♀</sub> ×S <sub>1317♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
S <sub>1317♀</sub> ×S <sub>1317♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
S <sub>1317♀</sub> ×B <sub>402♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
preživljavanje											
genotipovi	B <sub>696/69♀</sub> ×B <sub>696/69♂</sub>	B <sub>696/69♀</sub> ×S <sub>2118/41♂</sub>	S <sub>2118/41♀</sub> ×S <sub>2118/41♂</sub>	S <sub>2118/41♀</sub> ×B <sub>696/69♂</sub>	B <sub>1398/9♀</sub> ×B <sub>1398♂</sub>	B <sub>1398/9♀</sub> ×S <sub>5798♂</sub>	S <sub>5798♀</sub> ×S <sub>5798♂</sub>	S <sub>5798♀</sub> ×B <sub>1398♂</sub>	B <sub>402♀</sub> ×B <sub>402♂</sub>	B <sub>402♀</sub> ×S <sub>1317♂</sub>	S <sub>1317♀</sub> ×S <sub>1317♂</sub>
B <sub>696/69♀</sub> ×S <sub>2118/41♂</sub>	n.s.										
S <sub>2118/41♀</sub> ×S <sub>2118/41♂</sub>	n.s.	n.s.									
S <sub>2118/41♀</sub> ×B <sub>696/69♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.								
B <sub>1398/9♀</sub> ×B <sub>1398♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
B <sub>1398/9♀</sub> ×S <sub>5798♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
S <sub>5798♀</sub> ×S <sub>5798♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	*	n.s.				
S <sub>5798♀</sub> ×B <sub>1398♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
B <sub>402♀</sub> ×B <sub>402♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	n.s.		
B <sub>402♀</sub> ×S <sub>1317♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	
S <sub>1317♀</sub> ×S <sub>1317♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
S <sub>1317♀</sub> ×B <sub>402♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

\* p&lt;0,05

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 69

Mann-Whitney U test za srednje vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, dužine razvića i preživljavanja između potomstva iz različitih ukrstanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim promenama koncentracije skroba

standard : st→3% sk											
genotipovi	B <sub>6916/89♀</sub> ×B <sub>6916/8♀</sub>	B <sub>6916/89♀</sub> ×S <sub>218/41/♀♂</sub>	S <sub>218/41/♀</sub> ×S <sub>218/41/♂</sub>	S <sub>218/41/♀</sub> ×B <sub>6916/8♀</sub>	B <sub>139/89♀</sub> ×B <sub>139/8♀</sub>	B <sub>139/89♀</sub> ×S <sub>57/8♀</sub>	S <sub>57/89♀</sub> ×S <sub>57/8♀</sub>	S <sub>57/89♀</sub> ×B <sub>139/8♀</sub>	B <sub>80♀</sub> ×B <sub>80♀</sub>	B <sub>80♀</sub> ×S <sub>131/7♀♂</sub>	S <sub>131/7♀</sub> ×S <sub>131/7♀♂</sub>
B <sub>6916/89♀</sub> ×S <sub>218/41/♀♂</sub>	n.s.										
S <sub>218/41/♀</sub> ×S <sub>218/41/♂</sub>	n.s.	n.s.									
S <sub>218/41/♀</sub> ×B <sub>6916/8♀</sub>	n.s.	n.s.	n.s.								
B <sub>139/89♀</sub> ×B <sub>139/8♀</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
B <sub>139/89♀</sub> ×S <sub>57/8♀</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
S <sub>57/89♀</sub> ×S <sub>57/8♀</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
S <sub>57/89♀</sub> ×B <sub>139/8♀</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
B <sub>80♀</sub> ×B <sub>80♀</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
B <sub>80♀</sub> ×S <sub>131/7♀♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
S <sub>131/7♀</sub> ×S <sub>131/7♀♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
S <sub>131/7♀</sub> ×B <sub>80♀</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
st → 3% sk : 3% sk → 6% sk											
genotipovi	B <sub>6916/89♀</sub> ×B <sub>6916/8♀</sub>	B <sub>6916/89♀</sub> ×S <sub>218/41/♀♂</sub>	S <sub>218/41/♀</sub> ×S <sub>218/41/♂</sub>	S <sub>218/41/♀</sub> ×B <sub>6916/8♀</sub>	B <sub>139/89♀</sub> ×B <sub>139/8♀</sub>	B <sub>139/89♀</sub> ×S <sub>57/8♀</sub>	S <sub>57/89♀</sub> ×S <sub>57/8♀</sub>	S <sub>57/89♀</sub> ×B <sub>139/8♀</sub>	B <sub>80♀</sub> ×B <sub>80♀</sub>	B <sub>80♀</sub> ×S <sub>131/7♀♂</sub>	S <sub>131/7♀</sub> ×S <sub>131/7♀♂</sub>
B <sub>6916/89♀</sub> ×S <sub>218/41/♀♂</sub>	n.s.										
S <sub>218/41/♀</sub> ×S <sub>218/41/♂</sub>	n.s.	n.s.									
S <sub>218/41/♀</sub> ×B <sub>6916/8♀</sub>	n.s.	n.s.	n.s.								
B <sub>139/89♀</sub> ×B <sub>139/8♀</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
B <sub>139/89♀</sub> ×S <sub>57/8♀</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
S <sub>57/89♀</sub> ×S <sub>57/8♀</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
S <sub>57/89♀</sub> ×B <sub>139/8♀</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
B <sub>80♀</sub> ×B <sub>80♀</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
B <sub>80♀</sub> ×S <sub>131/7♀♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
S <sub>131/7♀</sub> ×S <sub>131/7♀♂</sub>	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	*	
S <sub>131/7♀</sub> ×B <sub>80♀</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*
3% → 6% sk : 6% sk → 9% sk											
genotipovi	B <sub>6916/89♀</sub> ×B <sub>6916/8♀</sub>	B <sub>6916/89♀</sub> ×S <sub>218/41/♀♂</sub>	S <sub>218/41/♀</sub> ×S <sub>218/41/♂</sub>	S <sub>218/41/♀</sub> ×B <sub>6916/8♀</sub>	B <sub>139/89♀</sub> ×B <sub>139/8♀</sub>	B <sub>139/89♀</sub> ×S <sub>57/8♀</sub>	S <sub>57/89♀</sub> ×S <sub>57/8♀</sub>	S <sub>57/89♀</sub> ×B <sub>139/8♀</sub>	B <sub>80♀</sub> ×B <sub>80♀</sub>	B <sub>80♀</sub> ×S <sub>131/7♀♂</sub>	S <sub>131/7♀</sub> ×S <sub>131/7♀♂</sub>
B <sub>6916/89♀</sub> ×S <sub>218/41/♀♂</sub>	n.s.										
S <sub>218/41/♀</sub> ×S <sub>218/41/♂</sub>	n.s.	n.s.									
S <sub>218/41/♀</sub> ×B <sub>6916/8♀</sub>	*	*	n.s.								
B <sub>139/89♀</sub> ×B <sub>139/8♀</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
B <sub>139/89♀</sub> ×S <sub>57/8♀</sub>	*	*	n.s.	n.s.	n.s.						
S <sub>57/89♀</sub> ×S <sub>57/8♀</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
S <sub>57/89♀</sub> ×B <sub>139/8♀</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
B <sub>80♀</sub> ×B <sub>80♀</sub>	*	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
B <sub>80♀</sub> ×S <sub>131/7♀♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
S <sub>131/7♀</sub> ×S <sub>131/7♀♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
S <sub>131/7♀</sub> ×B <sub>80♀</sub>	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

\* p &lt; 0,05

♀ - ženke, ♂ - mužjaci



Tabela 70

Mann-Whitney U test pri poredjenju srednjih vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, dužine razvića i preživljavanja potomstva iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* izmedju različitih koncentracija skroba pri postepenim promenama sredine

specifična aktivnost amilaze		
tretmani	ST : ST → 3% SK	3% SK → 6% SK : 6% SK → 9% SK
ST → 3% SK : 3% SK → 6% SK	0.011 *	0.954
dužina razvića		
tretmani	ST : ST → 3% SK	3% SK → 6% SK : 6% SK → 9% SK
ST → 3% SK : 3% SK → 6% SK	0.133	1.000
preživljavanje		
tretmani	ST : ST → 3% SK	3% SK → 6% SK : 6% SK → 9% SK
ST → 3% SK : 3% SK → 6% SK	0.488	0.050 *

\*  $p < 0,05$ 

ST - standardni supstrat; SK - skrobni supstrat

Tabela 71

Mann-Whitney U test pri poredjenju srednjih vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, dužine razvića i preživljavanja potomstva iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri uslovima postepenih promena koncentracije skroba

ST : ST $\rightarrow$ 3% SK		
	dužina razvića	preživljavanje
preživljavanje	3.450E-04 ***	
SAA	8.700E-05 ***	0.021 *
ST $\rightarrow$ 3% SK : 3% SK $\rightarrow$ 6% SK		
	dužina razvića	preživljavanje
preživljavanje	0.003 ***	
SAA	0.009 ***	0.149 *
3% SK $\rightarrow$ 6% SK : 6% SK $\rightarrow$ 9% SK		
	dužina razvića	preživljavanje
preživljavanje	0.043 ***	
SAA	3.000E-04 ***	0.525 *

\*  $p < 0,05$  SAA - specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze; ST - standardni supstrat; SK - skrobni supstrat

\*\*\*  $p < 0,001$

Tabela 72

Mann-Whitney U test za srednje vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, dužine razvicia i preživljavanja izmedju potomstva iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri naglim promenama koncentracije skroba

specifična aktivnost amilaze											
genotipovi	$B_{69/68q} \times B_{69/68d}$	$B_{69/68q} \times S_{218/41d}$	$S_{218/41q} \times S_{218/41d}$	$S_{218/41q} \times B_{69/68d}$	$B_{139/89q} \times B_{139/89d}$	$B_{139/89q} \times S_{57/8d}$	$S_{57/8q} \times S_{57/8d}$	$S_{57/8q} \times B_{139/8d}$	$B_{80q} \times B_{80d}$	$B_{80q} \times S_{131/3d}$	$S_{131/3q} \times S_{131/3d}$
$B_{69/68q} \times S_{218/41d}$	n.s.										
$S_{218/41q} \times S_{218/41d}$	n.s.	n.s.									
$S_{218/41q} \times B_{69/68d}$	n.s.	n.s.	n.s.								
$B_{139/89q} \times B_{139/89d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
$B_{139/89q} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
$S_{57/8q} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
$S_{57/8q} \times B_{139/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
$B_{80q} \times B_{80d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
$B_{80q} \times S_{131/3d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
$S_{131/3q} \times S_{131/3d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
$S_{131/3q} \times B_{80d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
dužina razvicia											
genotipovi	$B_{69/68q} \times B_{69/68d}$	$B_{69/68q} \times S_{218/41d}$	$S_{218/41q} \times S_{218/41d}$	$S_{218/41q} \times B_{69/68d}$	$B_{139/89q} \times B_{139/89d}$	$B_{139/89q} \times S_{57/8d}$	$S_{57/8q} \times S_{57/8d}$	$S_{57/8q} \times B_{139/8d}$	$B_{80q} \times B_{80d}$	$B_{80q} \times S_{131/3d}$	$S_{131/3q} \times S_{131/3d}$
$B_{69/68q} \times S_{218/41d}$	n.s.										
$S_{218/41q} \times S_{218/41d}$	n.s.	n.s.									
$S_{218/41q} \times B_{69/68d}$	n.s.	n.s.	n.s.								
$B_{139/89q} \times B_{139/89d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
$B_{139/89q} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
$S_{57/8q} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
$S_{57/8q} \times B_{139/8d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
$B_{80q} \times B_{80d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
$B_{80q} \times S_{131/3d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
$S_{131/3q} \times S_{131/3d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
$S_{131/3q} \times B_{80d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
preživljavanje											
genotipovi	$B_{69/68q} \times B_{69/68d}$	$B_{69/68q} \times S_{218/41d}$	$S_{218/41q} \times S_{218/41d}$	$S_{218/41q} \times B_{69/68d}$	$B_{139/89q} \times B_{139/89d}$	$B_{139/89q} \times S_{57/8d}$	$S_{57/8q} \times S_{57/8d}$	$S_{57/8q} \times B_{139/8d}$	$B_{80q} \times B_{80d}$	$B_{80q} \times S_{131/3d}$	$S_{131/3q} \times S_{131/3d}$
$B_{69/68q} \times S_{218/41d}$	*										
$S_{218/41q} \times S_{218/41d}$	n.s.	*									
$S_{218/41q} \times B_{69/68d}$	n.s.	n.s.	*								
$B_{139/89q} \times B_{139/89d}$	n.s.	n.s.	*	n.s.							
$B_{139/89q} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.						
$S_{57/8q} \times S_{57/8d}$	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.					
$S_{57/8q} \times B_{139/8d}$	*	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
$B_{80q} \times B_{80d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
$B_{80q} \times S_{131/3d}$	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
$S_{131/3q} \times S_{131/3d}$	n.s.	*	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	*	n.s.	*	
$S_{131/3q} \times B_{80d}$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

p &lt; 0,05

♀ - ženke, ♂ - mužjaci

komponente adaptivne vrednosti za 9% skrobni supstrat iz postepenih i naglih promena sredine (tabela 73).

Srednje vrednosti indeksa fenotipske plastičnosti za komponente adaptivne vrednosti se značajno razlikuju sa naglom promenom sredine. Poređenje srednjih vrednosti indeksa fenotipske plastičnosti karakteristika na 9% skrobnom supstratu iz kontinuiranih promena sredine i 9% skrobnog supstrata naglih promena sredine ukazuje na statistički značajnu razliku u procentualnoj promeni dužine razvića i preživljavanja kao i preživljavanja i specifične aktivnosti amilaze (tabela 74).

U cilju lakšeg razmatranja postojanja statistički značajnih razlika u prosečnom indeksu fenotipske plastičnosti Mann – Whitney U testom poredjene su srednje vrednosti homogamnih i heterogamnih ukrštanja. Prosečni indeksi fenotipske plastičnosti dati su u tabeli 75 za sva posmatrane sredinske uslove.

Za postepene promene koncentracije skroba svakoj narednoj generaciji potomstva u tabelama 76 i 77 prikazane su statistički značajne razlike u prosečnom indeksu fenotipske plastičnosti potomstva homogamnih i heterogamnih ukrštanja i to kako između potomstva različitih ukrštanja za svaku komponentu adaptivne vrednosti tako i između samih komponenti adaptivne vrednosti za svako ukrštanje. Ista poredjenja ali za nagle promene sredine prikazana su u tabelama 78 i 79.

Prosečni indeksi fenotipske plastičnosti za standardni supstrat → 3% skrobni supstrat iz postepenih promena sredine i za standardni supstrat → 9% skrobni supstrat iz naglih promena sredine najmanji su za dužinu razvića a najveći za specifičnu aktivnost amilaze za sva homogamna i heterogamna ukrštanja. Sa postepenim povećanjem skroba u supstratu svakoj narednoj generaciji procentualno veća promena uočava se u pogledu preživljavanja dok se prosečni indeksi fenotipske plastičnosti za dužinu razvića i specifičnu aktivnost amilaze smanjuju. Sličan trend se uočava i u slučaju prosečnih indeksa fenotipske plastičnosti homogamnih i heterogamnih ukrštanja kada se posmatraju komponente adaptivne vrednosti između potomstva na 9% skrobnom supstratu postepenih i naglih promena sredine.

Tabela 73

Mann-Whitney U test za srednje vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, dužine razvića i preživljavanja između potomstva iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri naglim promenama koncentracije skroba

genotipovi	standard : st→9% sk										
	B <sub>69/6/8♀</sub> ×B <sub>69/6/8♂</sub>	B <sub>69/6/8♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> ×B <sub>69/6/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>80♀</sub> ×B <sub>80♂</sub>	B <sub>80♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>	S <sub>131/3♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>
B <sub>69/6/8♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	n.s.										
S <sub>218/4/1♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	n.s.	n.s.									
S <sub>218/4/1♀</sub> ×B <sub>69/6/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.								
B <sub>139/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
B <sub>139/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
S <sub>57/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
S <sub>57/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
B <sub>80♀</sub> ×B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
B <sub>80♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
S <sub>131/3♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
S <sub>131/3♀</sub> ×B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

genotipovi	6% sk → 9% sk :st → 9% sk										
	B <sub>69/6/8♀</sub> ×B <sub>69/6/8♂</sub>	B <sub>69/6/8♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	S <sub>218/4/1♀</sub> ×B <sub>69/6/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>139/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	S <sub>57/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	B <sub>80♀</sub> ×B <sub>80♂</sub>	B <sub>80♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>	S <sub>131/3♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>
B <sub>69/6/8♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	n.s.										
S <sub>218/4/1♀</sub> ×S <sub>218/4/1♂</sub>	n.s.	*									
S <sub>218/4/1♀</sub> ×B <sub>69/6/8♂</sub>	n.s.	n.s.	*								
B <sub>139/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.							
B <sub>139/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
S <sub>57/8♀</sub> ×S <sub>57/8♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.					
S <sub>57/8♀</sub> ×B <sub>139/8♂</sub>	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
B <sub>80♀</sub> ×B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
B <sub>80♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
S <sub>131/3♀</sub> ×S <sub>131/3♂</sub>	n.s.	*	*	*	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	
S <sub>131/3♀</sub> ×B <sub>80♂</sub>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

\* p &lt; 0,05

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 74

Mann-Whitney U test pri poredjenju srednjih vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, dužine razvića i preživljavanja potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim promenama koncentracije skroba

ST : ST → 9% SK		
	dužina razvića	preživljavanje
preživljavanje	4.290E-04 ***	
SAA	3.200E-05 ***	0.033 *
6% SK → 9% SK : ST → 9% SK		
	dužina razvića	preživljavanje
preživljavanje	5.330E-04 ***	
SAA	0.184 ***	0.001 ***

\* p < 0,05

SAA - specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze; ST - standardni supstrat; SK - skrobni supstrat

\*\*\* p < 0,001

dužina razvića	9,51	8,14	7,73	6,87	6,91
preživljavanje	24,45	24,43	23,31	21,73	20,06
specifična aktivnost	18,12	17,75	10,53	10,26	10,47
ST : ST → 9% SK					
SAA	29,46	22,24	23,41	44,24	46,29
dužina razvića	1,25	4,82	3,61	1,37	3,64
preživljavanje	22,81	10,16	42,36	23,34	28,43
specifična aktivnost	19,31	21,11	34,72	29,49	28,22
6% SK → 9% SK : ST → 9% SK					
SAA	8,46	10,17	18,51	23,22	11,09
dužina razvića	5,96	7,56	4,45	4,23	6,53
preživljavanje	25,69	13,23	29,82	34,43	27,33
specifična aktivnost	13,77	18,97	17,74	24,73	18,11

SAA - specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze; ST - standardni supstrat; SK - skrobni supstrat

U - Mann-Whitney U test

Tabela 75

Prosečni indeksi fenotipske plastičnosti za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvića i preživljavanje potomstva iz homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* između različitih koncentracija skroba pri postepenim i naglim promenama sredine

	genotipovi				
	B♀B♂	S♀S♂	B♀S♂	S♀B♂	sr. vred.
ST : ST → 3% SK					
SAA	25.24	41.34	52.96	41.09	40.16
dužina razvića	13.02	13.69	18.53	15.91	15.29
preživljavanje	21.56	22.04	46.08	23.72	28.35
srednja vrednost	19.94	25.69	39.19	26.91	27.93
ST → 3% SK : 3% SK → 6% SK					
SAA	23.15	21.44	19.06	23.61	21.81
dužina razvića	1.51	6.20	14.45	15.45	9.40
preživljavanje	51.27	36.03	126.80	26.44	60.13
srednja vrednost	25.31	21.22	53.43	21.83	30.45
3% SK → 6% SK : 6% SK → 9% SK					
SAA	20.98	23.60	17.33	28.18	22.52
dužina razvića	9.51	5.14	5.73	6.87	6.81
preživljavanje	24.49	24.43	8.58	22.73	20.06
srednja vrednost	18.33	17.73	10.55	19.26	16.47
ST : ST → 9% SK					
SAA	34.46	52.24	55.41	44.24	46.59
dužina razvića	1.25	0.82	6.61	5.87	3.64
preživljavanje	22.81	10.26	42.30	38.34	28.43
srednja vrednost	19.51	21.11	34.77	29.48	26.22
6% SK → 9% SK : ST → 9% SK					
SAA	8.46	10.13	14.55	13.22	11.59
dužina razvića	5.96	6.93	4.85	8.38	6.53
preživljavanje	35.89	15.73	39.82	58.69	37.53
srednja vrednost	16.77	10.93	19.74	26.76	18.55

SAA - specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze; ST - standardni supstrat; SK - skrobni supstrat;

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 76

Mann-Whitney U test za srednje vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, dužine razvića i preživljavanja između potomstva iz homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* gajenih u uslovima postepenih promena koncentracije skroba

tretman	karakteristika genotipovi	SAA			dužina razvića			preživljavanje		
		B♀B♂	B♀S♂	S♀S♂	B♀B♂	B♀S♂	S♀S♂	B♀B♂	B♀S♂	S♀S♂
ST : ST → 3% SK	B♀S♂	n.s.			*			n.s.		
	S♀S♂	n.s.	n.s.		n.s.	*		n.s.	n.s.	
	S♀B♂	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
ST → 3% SK : 3% SK → 6% SK	B♀S♂	n.s.			n.s.			n.s.		
	S♀S♂	n.s.	n.s.		n.s.	n.s.		n.s.	n.s.	
	S♀B♂	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	*		n.s.	n.s.
3% SK → 6% SK : 6% SK → 9% SK	B♀S♂	n.s.			n.s.			n.s.		
	S♀S♂	n.s.	n.s.		n.s.	n.s.		n.s.	n.s.	
	S♀B♂	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.

\*  $p < 0,05$

SAA - specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze; ST - standardni supstrat; SK - skrobni supstrat; ♀ - ženke; ♂ - mužjaci



Tabela 77

Mann-Whitney U test izmedju srednjih vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, dužine razvića i preživljavanja potomstva iz homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim promenama koncentracije skroba

tretman	genotip	B <sub>♀</sub> B <sub>♂</sub>		B <sub>♀</sub> S <sub>♂</sub>		S <sub>♀</sub> S <sub>♂</sub>		S <sub>♀</sub> B <sub>♂</sub>	
		DR	preživljavanje	DR	preživljavanje	DR	preživljavanje	DR	preživljavanje
ST : ST → 3% SK	karakteristika								
	preživljavanje	*		*		*		n.s.	
ST → 3% SK : 3% SK → 6% SK	SAA	*	n.s.	*	n.s.	*	*	*	n.s.
	preživljavanje	*		n.s.		n.s.		n.s.	
3% SK → 6% SK : 6% SK → 9% SK	SAA	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	preživljavanje	n.s.		n.s.		n.s.		*	
3% SK → 6% SK : 6% SK → 9% SK	SAA	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	*	n.s.
	preživljavanje	n.s.		n.s.		n.s.		*	

\* p &lt; 0,05

ST - standardni supstrat

SK - skrobni supstrat

SAA - specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze

DR - dužina razvića

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 78

Mann-Whitney U test za srednje vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, dužine razvića i preživljavanja između potomstva iz homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri naglim promenama koncentracije skroba

tretman	karakteristika genotipovi	SAA			dužina razvića			preživljavanje		
		B♀B♂	B♀S♂	S♀S♂	B♀B♂	B♀S♂	S♀S♂	B♀B♂	B♀S♂	S♀S♂
ST : ST → 9% SK	B♀S♂	n.s.			n.s.			*		
	S♀S♂	*	n.s.		n.s.	n.s.		n.s.	*	
	S♀B♂	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.
6% SK → 9% SK : ST → 9% SK	B♀S♂	n.s.			n.s.			n.s.		
	S♀S♂	n.s.	n.s.		n.s.	n.s.		n.s.	*	
	S♀B♂	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	*

\* p < 0,05

SAA - specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze; ST - standardni supstrat; SK - skrobni supstrat; ♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Tabela 79

Mann-Whitney U test izmedju srednjih vrednosti prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, dužine razvića i preživljavanja potomstva iz homo- i heterogamnih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri naglim promenama koncentracije skroba

	genotip	$B_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$		$B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$		$S_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$		$S_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$	
		DR	preživljavanje	DR	preživljavanje	DR	preživljavanje	DR	preživljavanje
ST : ST → 9% SK	preživljavanje	*		*		*		n.s.	
	SAA	*	n.s.	*	n.s.	*	*	*	n.s.
6% SK → 9% SK : ST → 9% SK	preživljavanje	*		*		n.s.		*	
	SAA	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	*

\* p &lt; 0,05

ST - standardni supstrat

SK - skrobni supstrat

SAA - specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze

DR - dužina razvića

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

Procentualna promena prosečnog preživljavanja je između ovih uslova sredine značajno veća u odnosu na procentualnu promenu dužine razvića i specifične aktivnosti amilaze.

Prema analiziranim prosečnim indeksima fenotipske plastičnosti u kontinuiranim promenama sredine može se reći da jedinke *Drosophila subobscura* plastičnije odgovaraju u pogledu dužine razvića. U pogledu preživljavanja sa povećanjem koncentracije skroba odgovor potomstva pojedinih ukrštanja ( $B_{\text{♀}}B_{\text{♂}}$ ,  $S_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$  i  $B_{\text{♀}}S_{\text{♂}}$ ) je manje plastičan (povećanje prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti) i to na 6% skrobnom supstratu. Sa povećanjem koncentracije skroba (9%) narednoj generaciji potomstvo plastično odgovara u smislu smanjenja prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti za sve tri analizirane komponente adaptivne vrednosti.

U naglim promenama koncentracije skroba u hranljivom supstratu (standardni supstrat → 9% skrobni supstrat), posmatrano samo u toku jedne generacije, potomstvo posmatranih homogamnih i heterogamnih ukrštanja je najplastičnije u pogledu dužine razvića a samim tim i stabilnije odgovara na nagle promene sredine. U pogledu preživljavanja i specifične aktivnosti amilaze potomstvo adaptabilnije odgovara na nagle promene sredine.

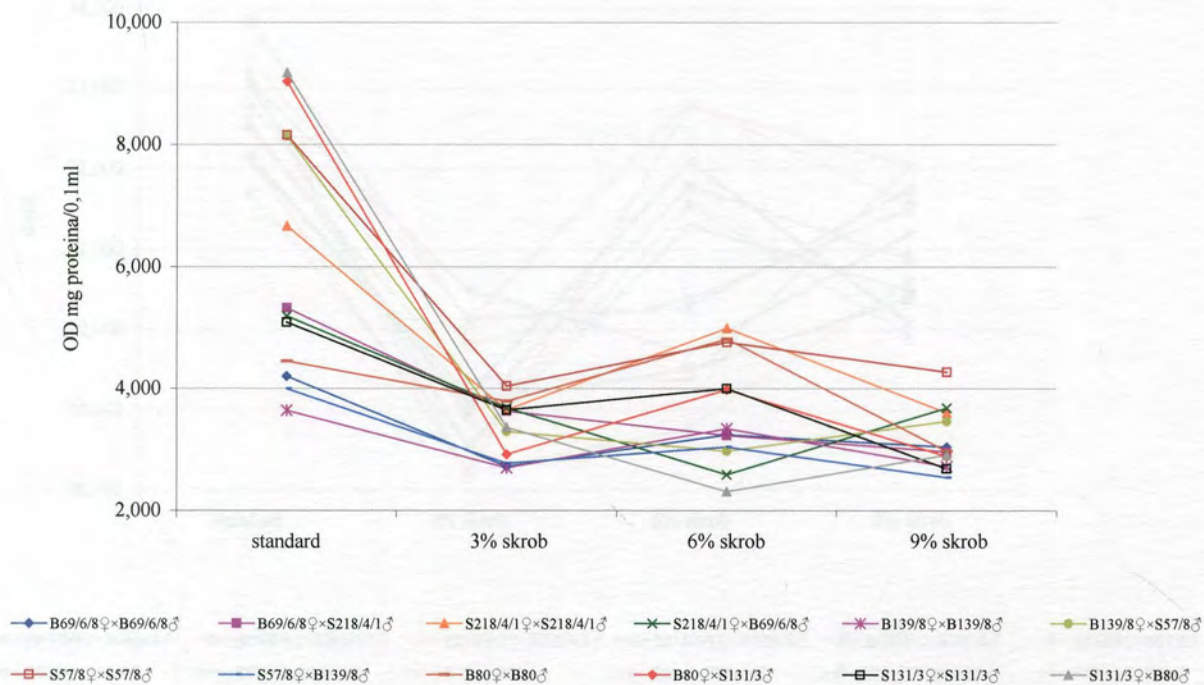
Posmatrajući indeks fenotipske plastičnosti za potomstva sa 9% skrobnog supstrata kontinuiranih i naglih promena sredine uočava se stabilniji odgovor u pogledu dužine razvića i specifične aktivnosti amilaze a adaptabilniji u pogledu preživljavanja.

Norme reakcija za prosečne vrednosti specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze (slika 6), dužine razvića (slika 7) i preživljavanja (slika 8) ukazuju na postojanje značajnog sredinskog uticaja na potomstvo tokom četiri generacije čije se razviće odvijalo na četiri različite koncentracije skroba.

Sa povećanjem koncentracije skroba (standardni supstrat → 3% skrobni supstrat) opsezi analiziranih sredinskih uslova su grupisaniji i genotipovi odgovaraju sa smanjenjem kako amilazne aktivnosti tako i sa skraćanjem dužine razvića. Potomstvo na 6% skrobnom supstratu odgovara sa povećanjem vrednosti pomenutih karakteristika. Na 9% skrobnom supstratu potomstvo ima manje vrednosti za amilaznu aktivnost i dužinu razvića u odnosu na potomstvo sa 6% skrobnog supstrata. Kako se norme reakcija između svake dve posmatrane

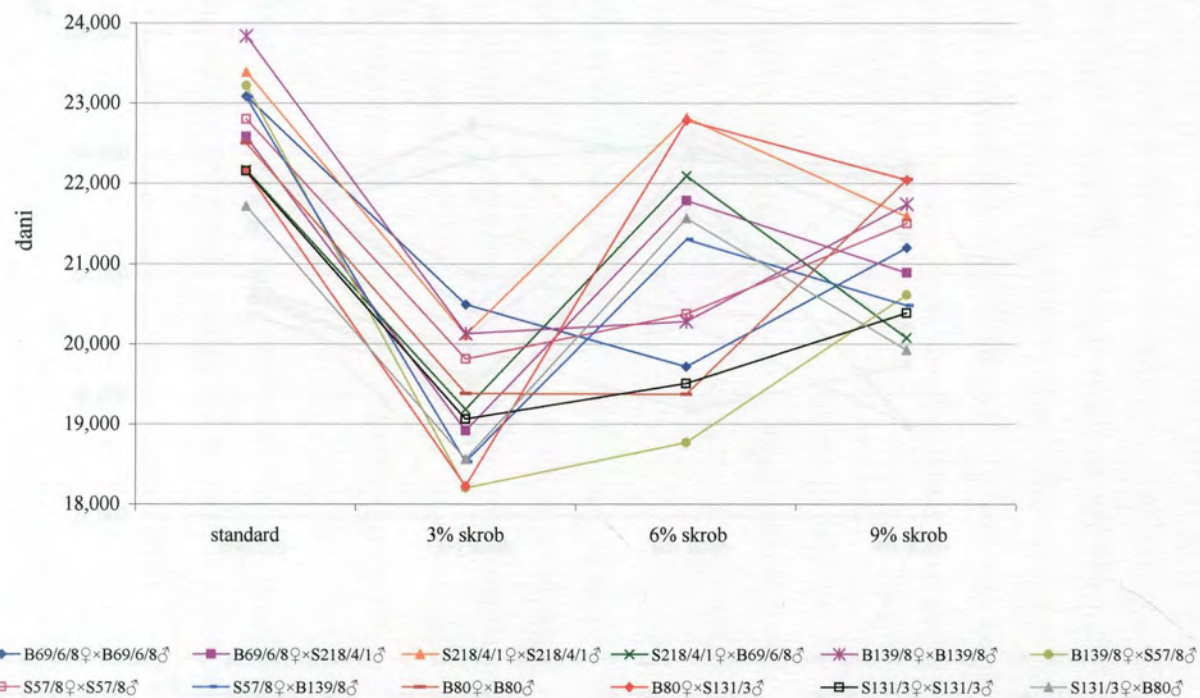
Slika 6

Norme reakcija za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na dve različite koncentracije skroba pri kontinuiranoj promeni sredine



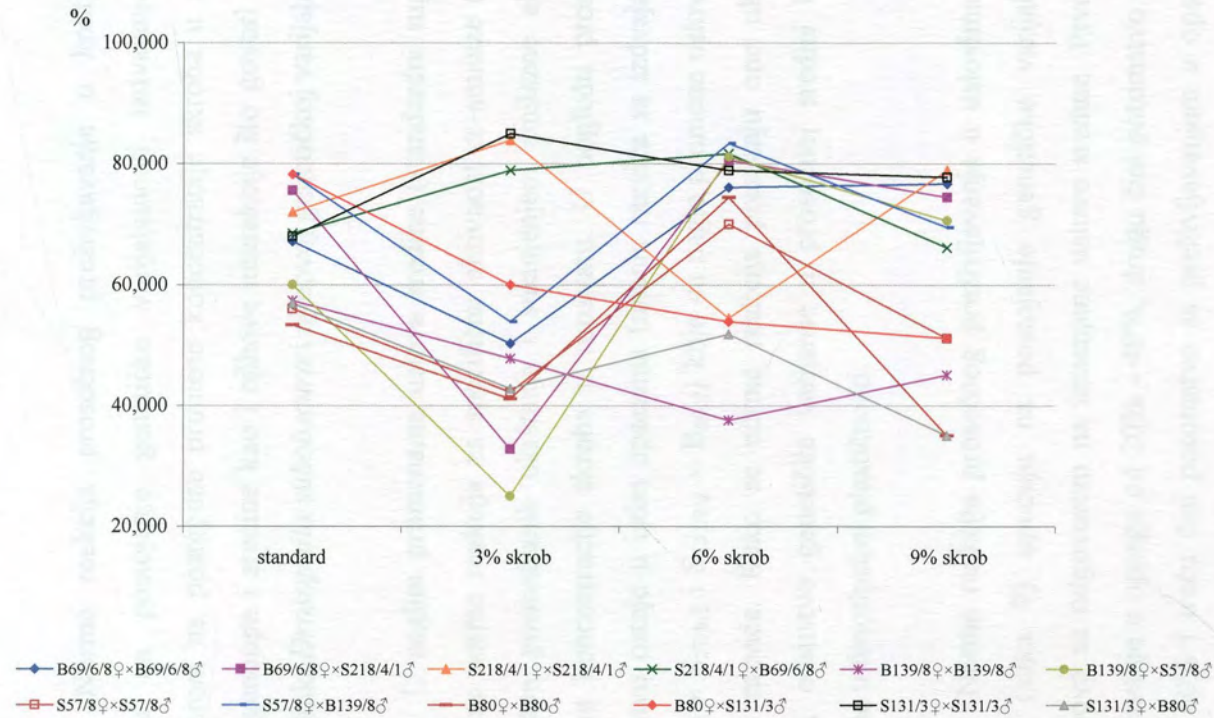
## Slika 7

Norme reakcija za dužinu razvića potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na dve različite koncentracije skroba pri kontinuiranoj promeni sredine



Slika 8

Norme reakcija za preživljavanje potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na dve različite koncentracije skroba pri kontinuiranoj promeni sredine



sredine u kontinuitetu presecaju one ukazuju na plastičnost u specifičnoj aktivnosti amilaze i dužini razvića.

Norme reakcija prosečnog preživljavanja u kontinuiranim promenama sredine upućuju na postojanje genetičke varijabilnosti izdvajanjem pojedinih genotipova sa odgovorom na postepene promene koncentracije skroba u supstratu. Uočava se značajan efekat genotipa i sredine kao i njihove interakcije što govori u prilog fenotipske plastičnosti kod jedinki *Drosophila subobscura* i njihovoj genetičkoj varijabilnosti za preživljavanje.

U naglim promenama uslova sredine (standardni supstrat → 9% skrobni supstrat) prikazane norme reakcija za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze (slika 9) ukazuju na grupisanje potomstva posmatranih ukrštanja i smanjenjem amilazne aktivnosti odgovaraju na nagle promene koncentracije skroba u supstratu. U pogledu prosečne dužine razvića (slika 9) potomstvo ostaje u istim opsezima trajanja razvića sa izdvajanjem potomstva dva ukrštanja ( $B_{139/8\text{♀}} \times S_{57/8\text{♂}}$  i  $S_{131/3\text{♀}} \times B_{80\text{♂}}$ ) koje na nagle promene uslova sredine odgovara skraćanjem trajanja razvića. Kako se norme reakcija presecaju one ukazuju na plastičnost u dužini razvića, odsustvo genetičke varijanse u prosečnoj sredini kao i na postojanje genetičke varijanse u fenotipskoj plastičnosti.

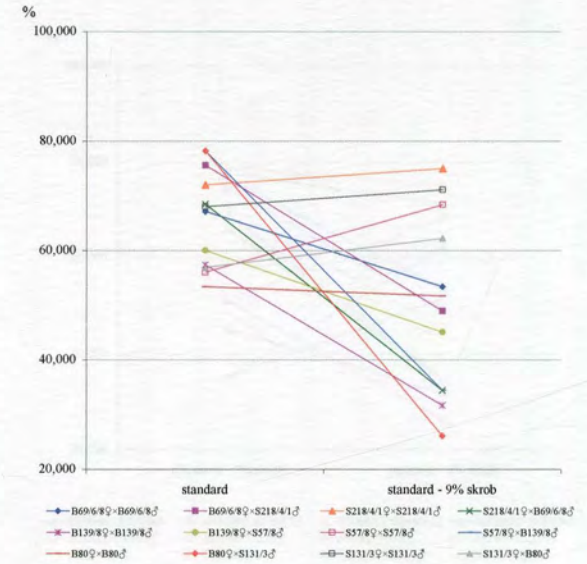
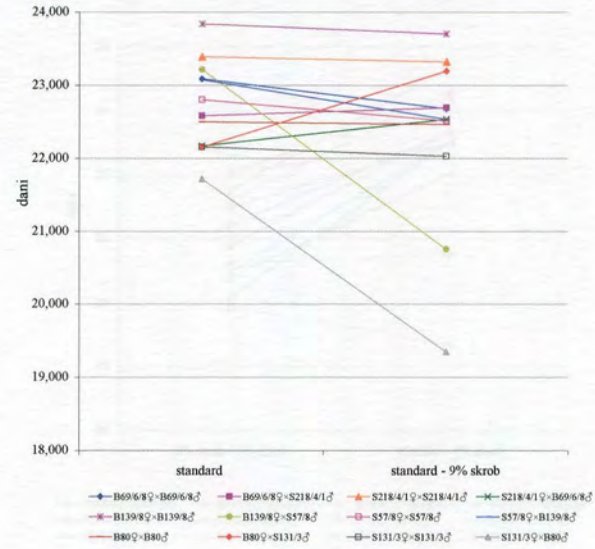
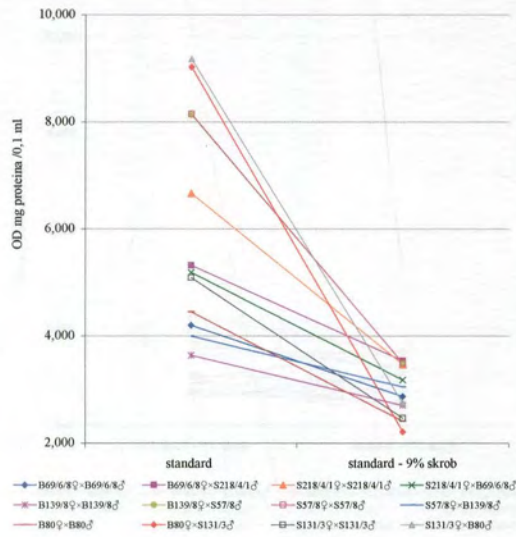
Norme reakcija prosečnog preživljavanja u uslovima naglih promena koncentracije skroba (slika 9) upućuju na postojanje genetičke varijabilnosti izdvajanjem pojedinih genotipova sa odgovorom na izmenjene uslove sredine. Prvu grupu čini potomstvo čije je preživljavanje u opsegu od 20% - 40%, drugu čini potomstvo sa preživljavanjem u opsegu od 40% - 60% i treću čini potomstvo sa preživljavanjem u opsegu od 60% - 80%. Kao i za amilaznu aktivnost i dužinu razvića tako i za preživljavanje se može reći da je plastična komponenta adaptivne vrednosti kada se analiziraju nagle promene uslova sredine.

Analiziran je i odgovor potomstva različitih ukrštanja na 9% skrobnom supstratu iz postepenih promena sredine i odgovor potomstva na 9% skrobnom supstratu naglih promena sredine za sve tri posmatrane karakteristike (slika 10). Uočava se da je stepen odgovora oba posmatrana potomstva sličan u pogledu amilazne aktivnosti i preživljavanja. U pogledu specifične aktivnosti amilaze potomstvo je grupisanije nego što je to slučaj sa potomstvom u



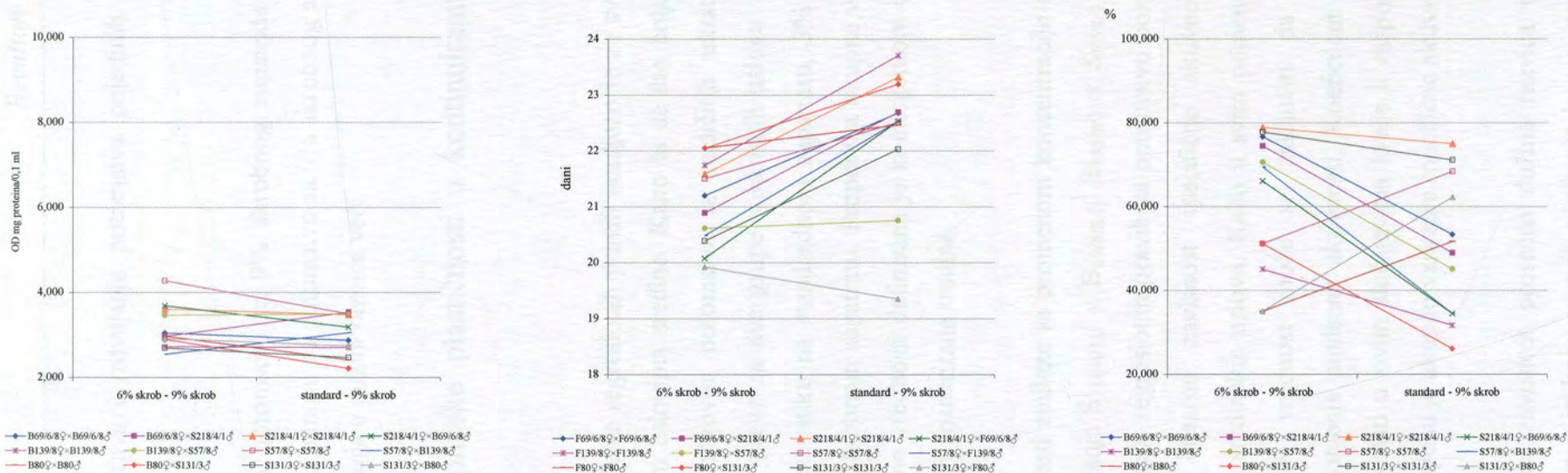
Slika 9

Norme reakcija za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvića i preživljavanje potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na dve različite koncentracije skroba pri nagloj promeni sredine



Slika 10

Norme reakcija za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvića i preživljavanje potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na dve različite koncentracije skroba pri kontinuiranoj i nagloj promeni sredine



pogledu preživljavanja gde se uočava i izdvajanje potomstva pojedinih ukrštanja u obe posmatrane sredine.

U pogledu dužine razvića potomstvo sa 9% skrobnog supstrata iz kontinuiranih promena sredine ima kraće razviće u odnosu na potomstvo sa 9% skrobnog supstrata iz naglih promena sredine čiji je i opseg variranja u dužini razvića veći.

### 3.2.5. Regresiona analiza fenotipske plastičnosti u kontinuiranim promenama sredine

Regresiona analiza i poredjenje regresionih pravih uradjeno je za svaku komponentu adaptivne vrednosti u kontinuiranim uslovima sredine. Kako bi se što bolje sagledao uticaj postepenih promena sredine na odgovor potomstva iz različitih ukrštanja genotipova poredjeni su nagibi dve regresione prave za dve grupe sredinskih uslova. Jedna regresiona prava obuhvata vrednosti za karakteristike na standardnom supstratu, 3% i 6% skrobnom supstratu a druga na 3%, 6% i 9% skrobnom supstratu. Proporcija ukupne varijacije u svakoj od analiziranih komponenti adaptivne vrednosti definisana je koeficijentom determinacije ( $r^2$ ) fitovane regresione prave za sve četiri posmatrane sredine.

Promena specifične aktivnosti amilaze sa promenom koncentracije skroba zapaža se kod potomstva heterogamnih ukrštanja  $S_{218/4/1♀} \times B_{69/6/8♂}$ ,  $B_{139/8♀} \times S_{57/8♂}$  i  $S_{131/3♀} \times B_{80♂}$  (tabela 80, slika 11). Poredjenje nagiba regresionih pravih za potomstvo pomenutih ukrštanja ukazuje na statistički značajnu linearnu zavisnost specifične aktivnosti amilaze od koncentracije skroba u prvoj grupi sredinskih uslova. Kako u svim pomenutim slučajevima koeficijent regresije ima negativnu vrednost može se zaključiti da sa povećanjem koncentracije skroba dolazi do smanjenja amilazne aktivnosti. Koeficijent determinacije se kao mera jačine pravolinijske zavisnosti u ovim slučajevima kreće u rasponu od 31,59% - 61,09%. U ovom procentualnom rasponu je ukupno variranje specifične aktivnosti amilaze.

Statistički značajna linearna zavisnost prosečne dužine razvića od koncentracije skroba uočava se u slučaju potomstva iz homogamnih ukrštanja homozigota  $B_{69/6/8}$ ,  $B_{139/8}$ ,  $S_{57/8}$ ,  $B_{80}$  i  $S_{131/3}$  ali i kod heterogamnog ukrštanja  $B_{139/8♀} \times S_{57/8♂}$ . Sa povećanjem

Tabela 80

Regresiona analiza specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, dužine razvića i preživljavanja potomstva iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pri postepenim promenama koncentracije skroba

karakteristika ukrštanja	SAA			dužina razvića			preživljavanje		
	b <sub>123</sub>	b <sub>234</sub>	t-test	b <sub>123</sub>	b <sub>234</sub>	t-test	b <sub>123</sub>	b <sub>234</sub>	t-test
B <sub>69/6/8♀</sub> × B <sub>69/6/8♂</sub>	-0.055	0.024	-1.935	-1.683	0.344	-6.133 ***	2.853	8.128	-1.208
B <sub>69/6/8♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	-0.111	-0.045	-1.467	-0.393	0.986	-1.594	2.009	12.628	-1.303
S <sub>218/4/1♀</sub> × S <sub>218/4/1♂</sub>	-0.058	-0.002	-0.883	-0.764	0.766	-1.725	-5.284	-1.805	-0.601
S <sub>218/4/1♀</sub> × B <sub>69/6/8♂</sub>	-0.151	0.003	-3.156 **	-0.535	0.463	-1.071	4.387	-4.328	3.036 **
B <sub>139/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	-0.021	0.001	-0.507	-1.787	0.835	-5.403 ***	-5.832	-0.801	-1.911
B <sub>139/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	-0.180	0.014	-3.173 **	-2.249	1.233	-5.271 ***	7.203	13.758	-0.769
S <sub>57/8♀</sub> × S <sub>57/8♂</sub>	-0.110	0.013	-1.956	-1.210	0.749	-4.408 ***	4.161	2.592	0.333
S <sub>57/8♀</sub> × B <sub>139/8♂</sub>	-0.081	-0.018	-0.793	-0.884	0.982	-2.067	1.901	4.615	-0.508
B <sub>80♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	0.015	-0.054	1.421	-1.585	1.284	-6.039 ***	6.410	-1.820	1.140
B <sub>80♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	-0.187	-0.002	-1.866	0.346	1.846	-1.374	-7.491	-2.574	-1.482
S <sub>131/3♀</sub> × S <sub>131/3♂</sub>	-0.046	-0.067	0.400	-1.317	0.656	-4.976 ***	3.448	-2.785	1.801
S <sub>131/3♀</sub> × B <sub>80♂</sub>	-0.272	-0.034	-4.471 ***	-0.033	0.750	-0.902	-2.085	-2.343	0.066

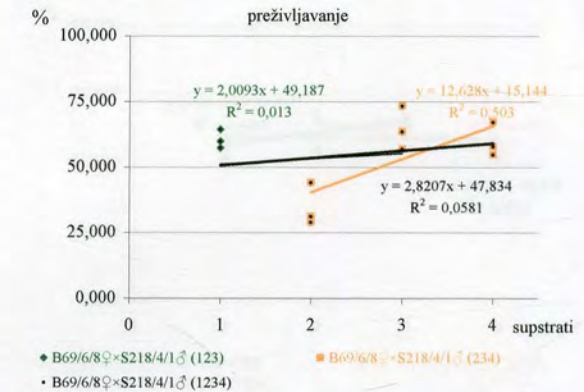
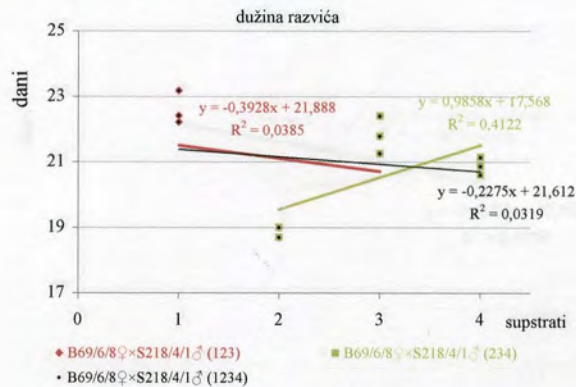
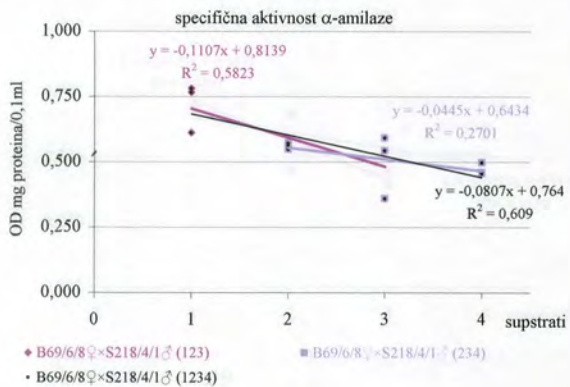
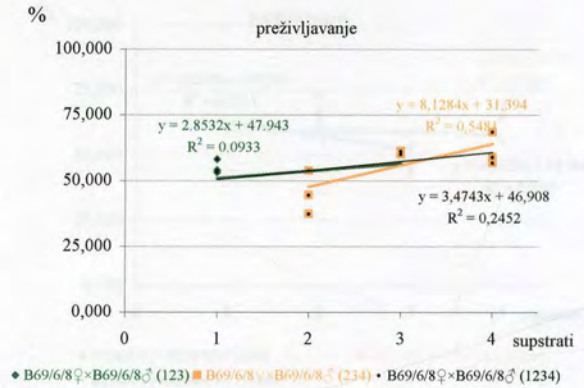
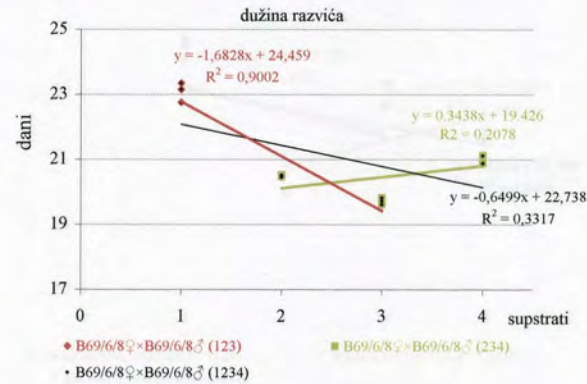
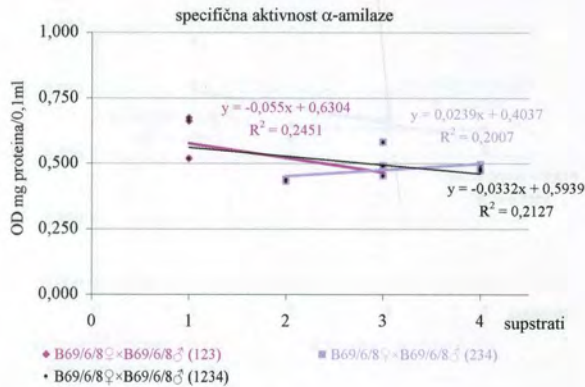
\*\*  
p < 0,01SAA - specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze

♀ - ženke; ♂ - mužjaci

\*\*\*  
p < 0,001

Slika 11

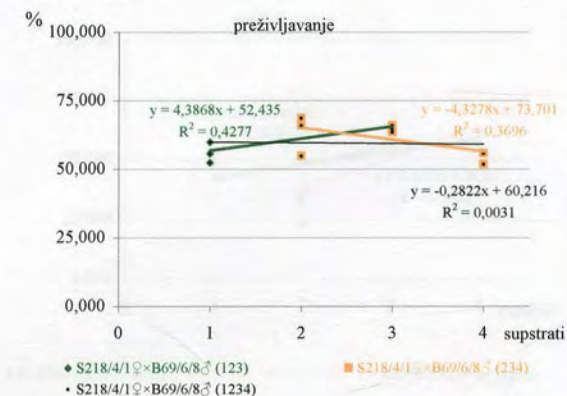
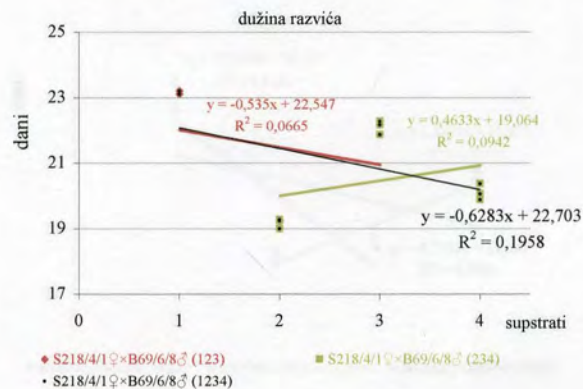
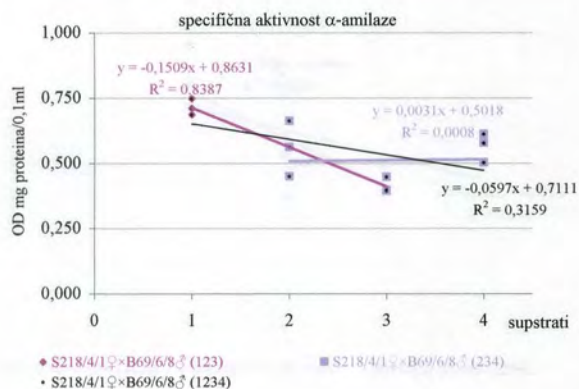
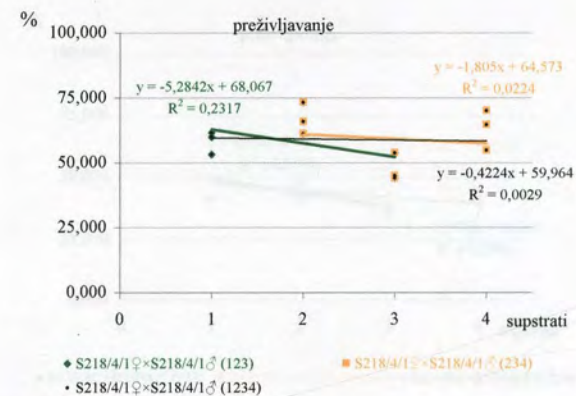
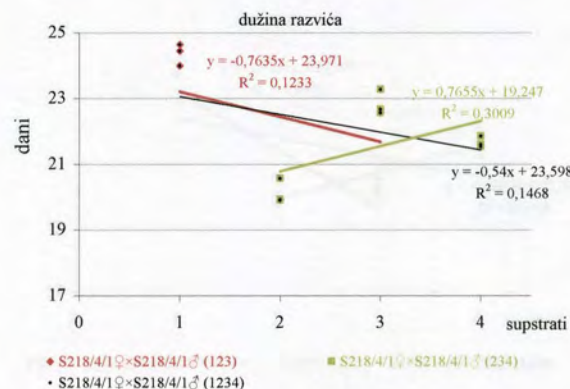
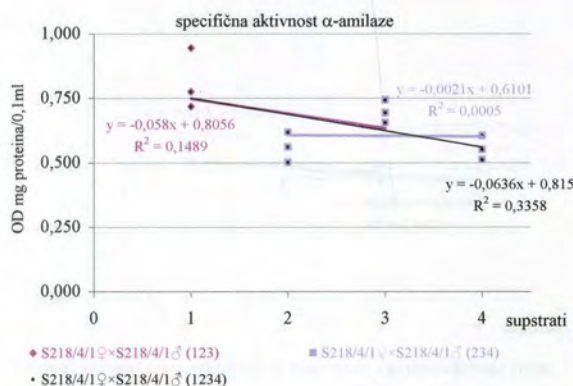
Grafički prikaz linearne regresije za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvića i preživljavanje potomstva iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na supstratima različite koncentracije skroba pri kontinuiranoj promeni sredine



1 - standardni supstrat; 2 - 2% skrobni supstrat; 3 - 5% skrobni supstrat; 4 - 5% maltozni supstrat

Slika 11 (nastavak)

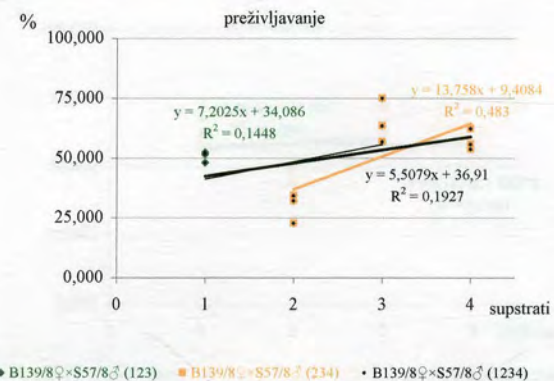
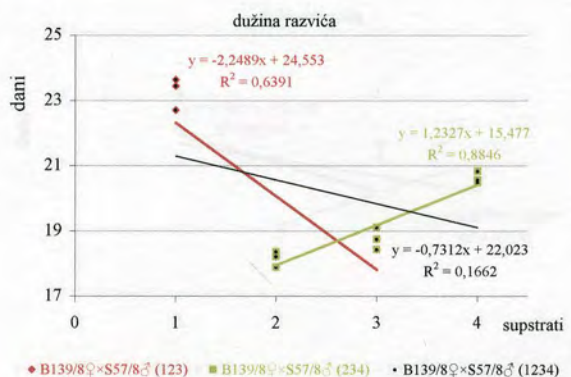
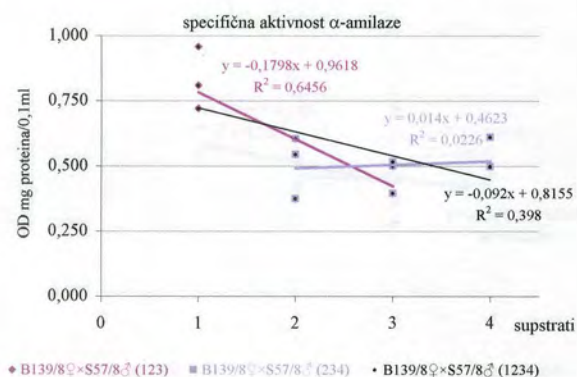
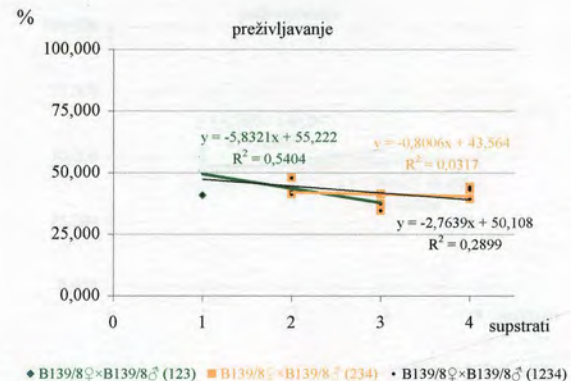
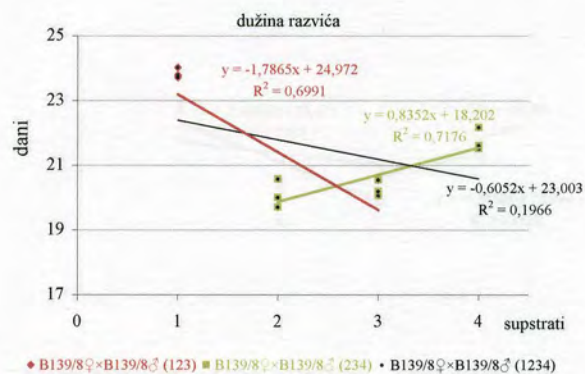
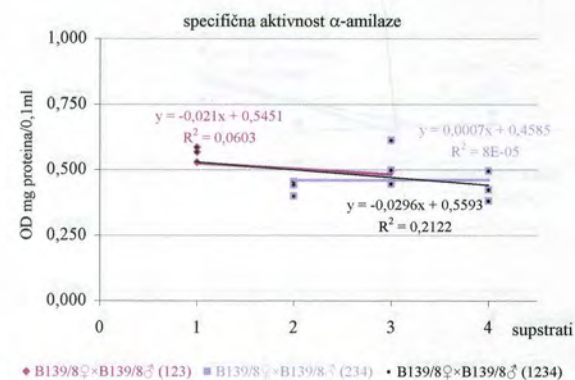
Grafički prikaz linearne regresije za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvića i preživljavanje potomstva iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na supstratima različite koncentracije skroba pri kontinuiranoj promeni sredine



1 - standardni supstrat; 2 - 2% skrobni supstrat; 3 - 5% skrobni supstrat; 4 - 5% maltozni supstrat

Slika 11 (nastavak)

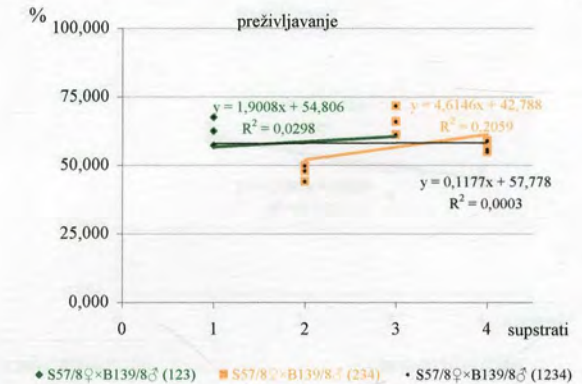
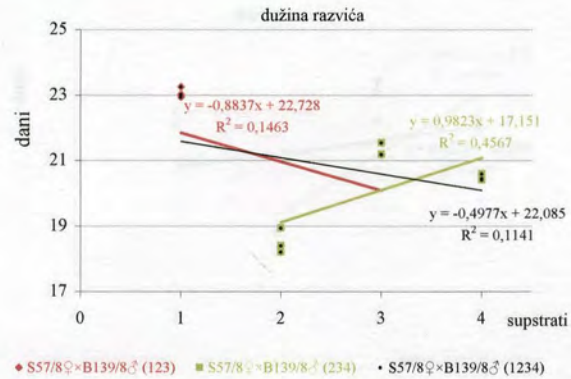
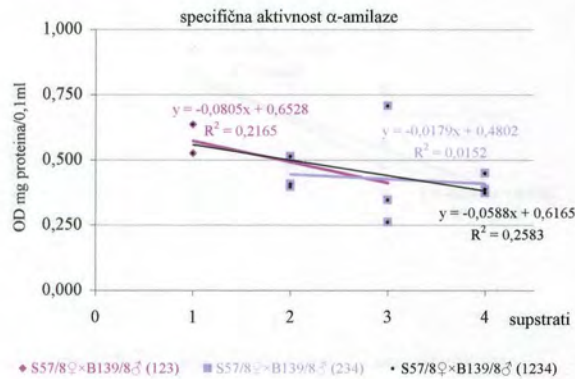
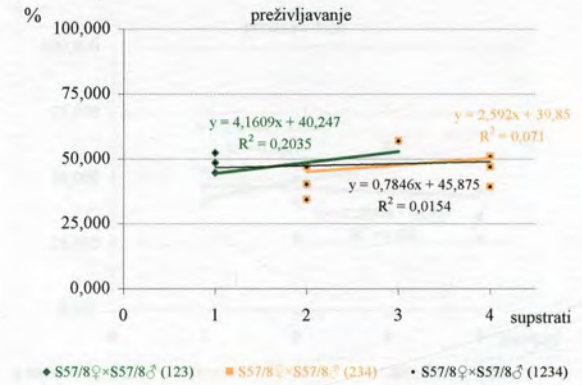
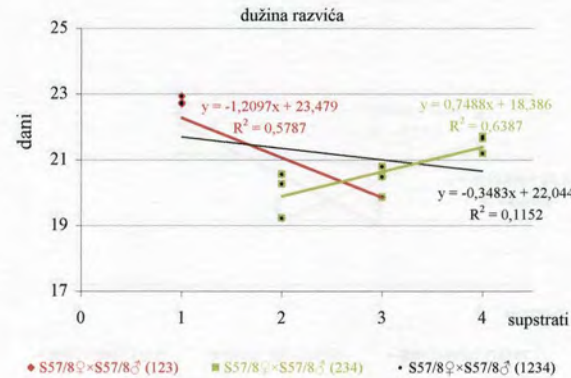
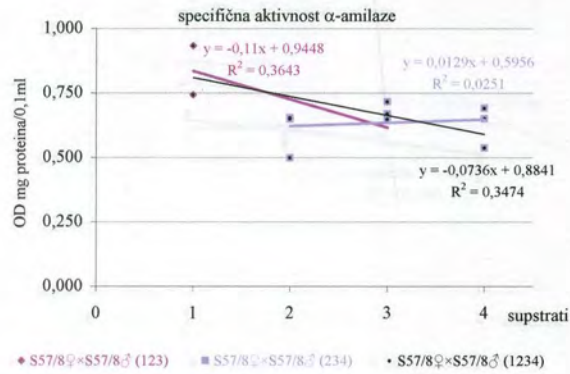
Grafički prikaz linearne regresije za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvića i preživljavanje potomstva iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na supstratima različite koncentracije skroba pri kontinuiranoj promeni sredine



1 - standardni supstrat; 2 - 2% skrobni supstrat; 3 - 5% skrobni supstrat; 4 - 5% maltozni supstrat

Slika 11 (nastavak)

Grafički prikaz linearne regresije za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvića i preživljavanje potomstva iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na supstratima različite koncentracije skroba pri kontinuiranoj promeni sredine

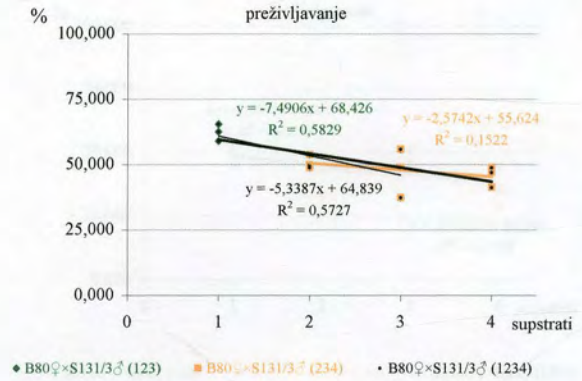
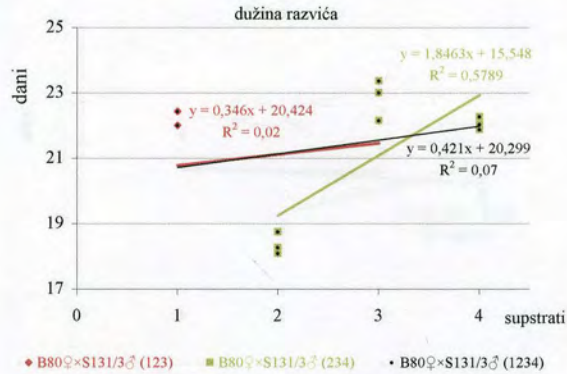
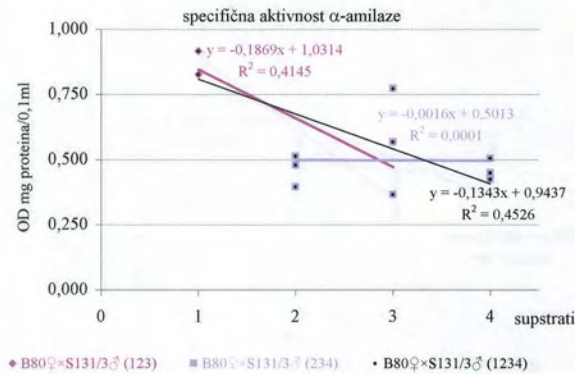
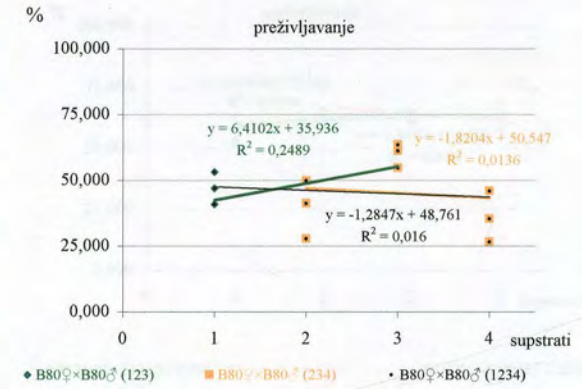
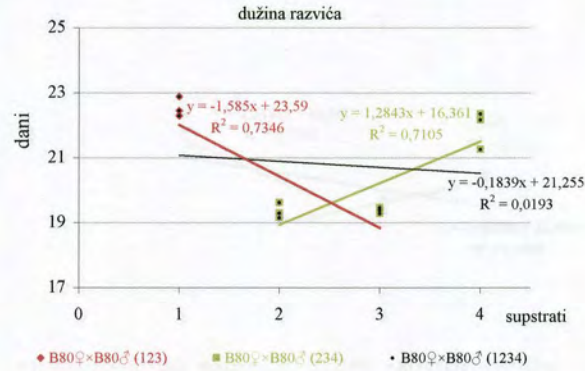
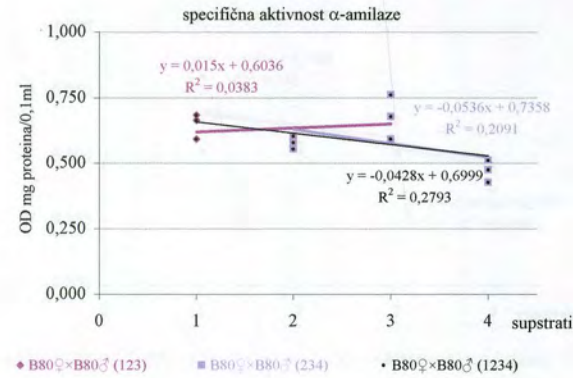


1 - standardni supstrat; 2 - 2% skrobni supstrat; 3 - 5% skrobni supstrat; 4 - 5% maltozni supstrat



Slika 11 (nastavak)

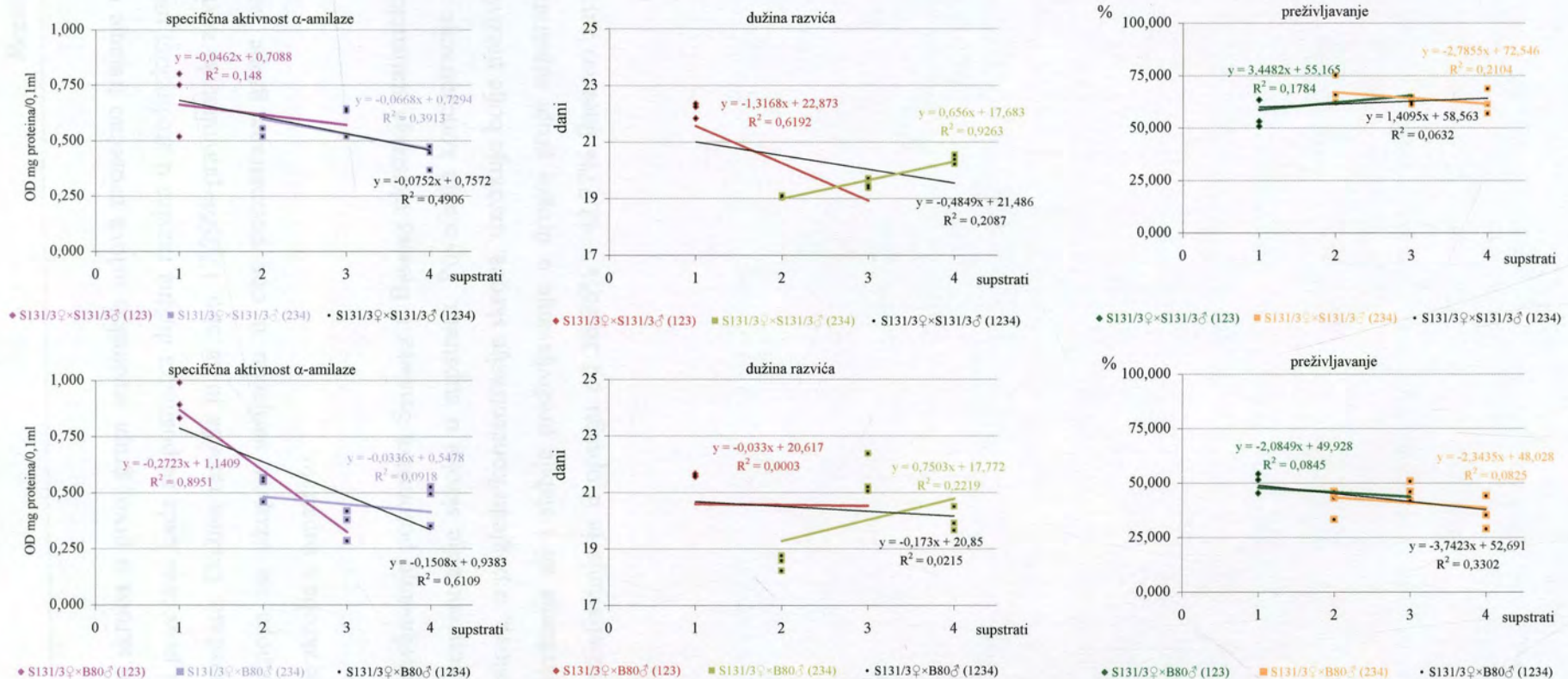
Grafički prikaz linearne regresije za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvića i preživljavanje potomstva iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na supstratima različite koncentracije skroba pri kontinuiranoj promeni sredine



1 - standardni supstrat; 2 - 2% skrobni supstrat; 3 - 5% skrobni supstrat; 4 - 5% maltozni supstrat

Slika 11 (nastavak)

Grafički prikaz linearne regresije za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvića i preživljavanje potomstva iz različitih ukrštanja homozigotnih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* na supstratima različite koncentracije skroba pri kontinuiranoj promeni sredine



1 - standardni supstrat; 2 - 2% skrobni supstrat; 3 - 5% skrobni supstrat; 4 - 5% maltozni supstrat

koncentracije skroba u prvoj grupi sredinskih uslova prosečno trajanje razvića potomstva se skraćuje ali i povećava kada se posmatra dužina razvića u sredinskim uslovima 3%, 6% i 9% skrobnog supstrata. Dužina razvića je za oko 17,29% pravolinijski zavisna od koncentracije skroba u odnosu na ukupnu varijaciju u obe posmatrane grupe kontinuiranih promena koncentracije skroba u supstratu.

Preživljavanje potomstva  $S_{218/4/1♀} \times B_{69/6/8♂}$  ukrštanja statistički značajno je linearno zavisno od koncentracije skroba u supstratu. Povećanje koncentracije skroba u prvoj grupi sredinskih uslova, u pogledu koncentracije skroba, uzrokuje bolje preživljavanje potomstva za pomenuta ukrštanja ali i slabije preživljavanje u drugoj grupi supstrata. Proporcija ukupne varijacije preživljavanja je u opsegu od 36,96% - 42,77% linearno zavisna od koncentracije skroba.

*Diskusija*



## 4. Diskusija

Osnovni cilj evolucione biologije je bolje razumevanje odnosa izmedju fenotipske varijabilnosti organizama i varijabilnosti sredina u kojima žive. Da je fenotipska varijabilnost doprinos genotipa i sredine isticano je tokom dužeg vremena (Woltereck, 1909; Schmalhausen, 1938, 1946; Gause, 1947; Bradshaw, 1965; Levins, 1968; Gupta i Lewontin, 1982). Poslednjih 20–ak godina interesovanje za odnos genotipa i sredine postaje aktuelno u teorijskim razmatranjima fenotipske evolucije i njenoj povezanosti sa populacionom genetikom i ekologijom (Zhivotovsky i sar., 1996).

Fenotipska plastičnost, kao potencijal genotipa da eksprimira različite fenotipove u različitim sredinskim uslovima, u centru je razmatranja ovih teorijskih modela. Često se fenotipska plastičnost razmatra kako u okviru pojma interakcije genotip – sredina, jednostavno prikazane kao opseg fenotipova određenog genotipa određivanih u različitim sredinama, tako i u okviru pojma normi reakcija definisanih kao srednja fenotipska vrednost određenog genotipa, ili populacije u različitim uslovima sredine. Različiti odgovor na selekciju zavisi od uslova sredine za parentalnu generaciju, ali i za njihovo potomstvo (Falconer, 1989). Odgovori na direkcionu selekciju mogu biti: povratni (Gimelfarb, 1986), zatim promene u fenotipskoj i genetičkoj korelaciji izmedju karakteristika u više sredina (Nechiporenko i Dragavtsev, 1986; Schlichting, 1989; de Jong, 1990), genetički homeostazis (Gillespie i Turelli, 1989) kao i koevolucija grupe gena pod uticajem bliskih sredina (Cavalli–Sforza i Feldman, 1981). Fenotipska plastičnost je pod genetičkom kontrolom i odgovara na selekciju (Falconer, 1952; Waddington, 1959; Robertson, 1960; Perkins i Jinks, 1973; Weber i Scheiner, 1992). Najverovatnije je i bitno svojstvo prirodnih populacija (Glotov i Tarakanov, 1988) i, kao što Scharlloo (1989) ističe, može dati opštu povezanost izmedju studija molekularne i fenotipske varijabilnosti.

Populacije koje naseljavaju konstantno prostrane ili privremeno heterogene sredine mogu razviti genetičku konstituciju koja dopušta fenotipsku varijabilnost uskladjujući se sa različitim uslovima sredine povećanjem adaptivne vrednosti odnosno boljim preživljavanjem i reprodukcijom u promenljivim uslovima sredine. Što su veze između oskudnih sredina i fenotipske ekspresije karakteristika jače to je i ukupna adaptivna vrednost populacije veća. U genetički varijabilnim populacijama svaki genotip može imati karakterističnu grupu sredina (kombinaciju sredinskih faktora) koje bolje prihvata. Za određenu grupu genotipova ova grupa sredina se može delimično preklapati. Pod ovim uslovima genetička struktura populacije može da rezultira u razvijanju fenotipova koji su rezultat kompromisa između genetičkih i sredinskih razlika (Zhivotovsky i sar., 1996).

*Amy*-lokus *Drosophila* predstavlja jedan od viših eukariotskih gensko-enzimskih sistema koji je bogat u varijabilnosti strukturnih i regulatornih gena. Regulatorni sistem se razmatra sa stanovišta koja su karakteristična za "sistematsku" i "povremenu" regulaciju, ali i kao prilagodjavanje enzimskih nivoa u odgovoru na sredinske (hranljive) faktore. Mnogi aspekti regulatornog sistema mogu se opisati i u pojmu adaptacija organizama na uslove sredine (Hickey i Benkel, 1987).

Specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze, kao vid biohemijskog fenotipa može biti jedna od značajnih komponenti adaptivne vrednosti u uslovima različite koncentracije skroba kod jedinki *Drosophila subobscura*. Samim tim predstavljaju i pogodan model sistem u razmatranju odgovora jedinki u promenljivim uslovima sredine u pogledu sastava hranljivog supstrata. Komponente adaptivne vrednosti, dužina razvicia, dinamika izleganja i preživljavanje kao dopuna amilaznoj aktivnosti mogu biti jedan od pokazatelja načina odgovora na različite koncentracije skroba kod *Drosophila subobscura*.

Primenjena istraživanja fenotipske plastičnosti kvantifikuju genetičku varijabilnost za plastičan odgovor na jedan od dva moguća načina:

1. Prvi metod koristi analizu varijanse kojom se ukupna fenotipska varijabilnost može izraziti preko tri osnovna izvora varijabilnosti: genotipa, sredine i interakcije genotip - sredina (Falconer, 1990);

2. Drugi metod koristi koncept medjusredinske genetičke korelacije gde izrazito pozitivna ili negativna korelacija izmedju ekspresija iste karakteristike u dve sredine ukazuje na značajne pritiske na evoluciju plastičnosti dok se korelacija bliska nuli podudara sa velikim evolucionim stepenom slobode za posmatrani sistem (metod je uveden od strane Falconer, 1952 a detaljno ga je razradio Yamada, 1962).

Obe metode ne uzimaju u obzir detaljniju genetičku strukturu koja je u osnovi plastičnog odgovora (Pigliucci, 1996).

Vrednosti za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze u ovom radu analizirane su dvofaktorijalnom analizom varijanse u uslovima različite koncentracije skroba (standardni supstrat, 2% i 5% skrobni supstrat i 5% maltoza). Rezultati ukazuju na opštu prosečnu genetičku varijabilnost fenotipa koji je pod značajnim uticajem sredine (skroba) i posmatrana biohemijska karakteristika je fenotipski plastična. Genetička varijabilnost fenotipova je šireg opsega na standardnom supstratu. Sa povećanjem, ili odsustvom skroba u supstratu genetička varijabilnost fenotipova je užeg opsega. Standardni supstrat je najbogatiji skrobom, ali i drugim hranljivim sastojcima pa se može očekivati velika varijabilnost u ekspresiji amilazne aktivnosti jedinki. U standardnom supstratu prisutna je saharoza koja je disaharid sastavljen iz fruktoze i glukoze. Značajno je da se fruktoza nalazi u furanskoj, manje postojanoj cikličnoj formi pa se saharoza lako cepa sa vrlo razredjenim kiselinama na glukoze i fruktoze. Hickey i Benkel (1982) su u svojim eksperimentima određivanja aktivnosti amilaze u zavisnosti od sastava supstrata utvrdili višu aktivnost amilaze na skrobnom supstratu, a nižu na supstratu čiji je osnovni sastav činila glukoza ili saharoza. Na supstratima koji su pored glukoze i saharoze sadržali i skrob, aktivnost amilaze je bila niža. Na osnovu ovih istraživanja došli su do zaključka da glukoza suzbija amilaznu aktivnost bez obzira na prisustvo skroba koji može podsticati amilaznu aktivnost. Prosečno najniže vrednosti aktivnosti amilaze na 5% skrobu i 5% maltozi, koja ima istu nutritivnu vrednost kao i skrob (de Jong i Scharloo, 1976), mogu se objasniti dugim delovanjem  $\alpha$ -amilaze, tokom razvića, kada se oligosaharidi razgrađuju do maltoze i izomaltoze, a uz disaharide može nastati i slobodna glukoza koja suzbija aktivnost amilaze.

U poredjenju amilazne aktivnosti potomstva iz različitih ukrštanja genotipova homozigotnih za “brzi” i “spori” amilazni alel kod *Drosophila subobscura* ne uočava se pravilnost u porastu ili smanjenju amilazne aktivnosti, pa se može govoriti o odgovoru koji je specifičan za potomstvo određenog ukrštanja specifičnih genotipova. Hickey i Benkel (1987) su kod larvi *Drosophila melanogaster* uočili značajno suzbijanje amilazne aktivnosti sa dodatkom šećera u supstrat koje je prema stepenu odgovora bilo specifično za liniju.

Inhibicija amilazne aktivnosti bi se mogla posmatrati i kao nutritivni stres koji može imati efekta na komponente adaptivne vrednosti (dužinu razvića i preživljavanje). Povezanost regulacije amilazne aktivnosti i preživljavanja, kao jedne od osnovnih komponenti adaptivne vrednosti, analizirana je kod šest vrsta roda *Drosophila* (Fujimoto i sar., 1999). Različita adaptacija na skrobni supstrat preko dužine razvića i preživljavanja kod *Drosophila* mogla bi se objasniti promenama u amilaznoj aktivnosti. Amilaza, razgradjujući skrob do monosaharida i disaharida može biti “rate-limiting” enzim (Hoorn i Scharloo, 1981) i na taj način može imati uticaja na efikasnost kompletnog energetskog metabolizma (Hoorn i Scharloo, 1978, 1981).

Dužina razvića i preživljavanje potomstva *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* pokazuju da postoji opšta prosečna genetička varijabilnost fenotipa. Na dužinu razvića, kao fenotipski plastičnu karakteristiku, uticaj sredine je značajan dok kod preživljavanja ovaj uticaj nije od značaja za fenotipsku plastičnost. Na 5% skrobnom supstratu zapaža se najkraće prosečno razviće potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* ali i značajno bolje prosečno preživljavanje. Razlog boljeg preživljavanja jedinki *Drosophila subobscura* na 5% skrobnom supstratu mogao bi se objasniti uključivanjem drugih enzima koji učestvuju u katabolizmu karbohidrata i od značaja su za odgovor na posmatrane uslove sredine. Haj-Ahmad i Hickey (1982) razmatrali su pitanje da li je amilazna aktivnost važna komponenta fitnesa i koliko je zavisna od zastupljenosti karbohidrata u hranljivom medijumu. U svojim istraživanjima ustanovili su da genotipovi kod kojih se ne detektuje amilazna aktivnost u bilo kojim sredinskim uslovima, bolje preživljavaju na minimalnom medijumu glukoze, a recesivni su letali kada umesto glukoze medijum sadrži skrob. Ono što je u njihovim eksperimentima kompeticije genotipova sa i bez amilazne aktivnosti utvrđeno je da oba genotipa relativno dobro preživljavaju na skrobnom supstratu. To bi se moglo objasniti



“unakrsnom ishranom” (“cross-feeding”). Verovatno da se sličan stepen “unakrsne ishrane” može uočiti i u eksperimentima gde su u kompeticiji genotipovi sa većom ili manjom amilaznom aktivnošću. Potomstvo različitih ukrštanja na standardnom supstratu u proseku slabije preživljava u odnosu na potomstvo čije se razviće odvijalo na 5% skrobnom supstratu. Bolje preživljavanje potomstva na 5% skrobnom supstratu može biti uslovljeno i efektom “unakrsne ishrane”. Slabije preživljavanje potomstva na standardnom supstratu, i pored širokog opsega variranja amilazne aktivnosti, moglo bi se objasniti inhibicijom amilazne aktivnosti zbog eventualno zastupljenije glukoze u hranljivom supstratu pa efekat “unakrsne ishrane” izostaje.

Pri kontinuiranim i naglim promenama koncentracije skroba uočava se značajan efekat genetičke varijabilnosti u opštoj srednjoj vrednosti fenotipa kao i značajan efekat sredine na prosečne vrednosti genotipa pa samim tim i na fenotipsku plastičnost analiziranih karakteristika kroz više generacija.

Specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze parentalne generacije na standardnom supstratu ima širi opseg variranja. Potomstvo naredne tri generacije na 3%, 6% i 9% skrobnom supstratu pokazuje smanjenje amilazne aktivnosti i uži opseg variranja. Optimalni uslovi (standardni supstrat) omogućavaju iskazivanje veće fenotipske raznolikosti.

Fenotipska raznolikost u pogledu dužine razvića najveća je kod  $F_2$  generacije na 6% skrobnom supstratu, a u pogledu preživljavanja kod genotipova  $F_1$  generacije na 3% skrobnom supstratu. Pri naglim promenama sredine (standard  $\rightarrow$  9% skrobni supstrat) genotipovi odgovaraju smanjenjem amilazne aktivnosti i širim opsegom fenotipskog variranja za dužinu razvića i preživljavanje sa izdvajanjem pojedinih genotipova (fenotipova). U osnovi ovakvih odgovora genotipova pri postepenim i naglim promenama može biti specifičnost linija (genotipova) ali i postepeno prilagodjavanje na veće koncentracije skroba tokom generacija i medjusobna ishrana (“cross-feeding”) genotipova (fenotipova). Homozigotno stanje “sporog” alela, čija je prosečna aktivnost amilaze veća u odnosu na “brzi” alel, dovodi do boljeg iskorišćenja skroba, pa i boljeg preživljavanja. Potvrda ovakvom sagledavanju fenotipske varijabilnosti može biti i relativno isti trend fenotipske raznovrsnosti kada se

razmatraju karakteristike na 9% skrobnim supstratima iz postepenih odnosno naglih promena sredine.

U sredinama koje široko ili privremeno variraju komponente adaptivne vrednosti će zavisiti od uslova sredine, ali evolutivni ishod neće biti sasvim jasan (Reques i Tejedo, 1997). Alternative su u očuvanju brojnih genotipova koji ispoljavaju fenotip sa izrazito visokim vrednostima komponenti adaptivne vrednosti u svakoj pojedinačnoj sredini (specijalisti) ili u selekciji genotipova koji u nizu različitih uslova sredine daju niz fenotipova koji su najbolje prilagodjeni (generalisti). Ovakvo prilagodjavanje različitim uslovima sredine može podrazumevati fenotipsku promenu izmedju sredina – fenotipsku plastičnost (Via i Lande, 1985; van Tienderen, 1991). Adaptivna plastičnost, kao odgovor na heterogenu selekciju, podrazumeva da genotipovi unutar populacije moraju varirati u normama reakcije, a koje su fenotipski odgovor u posmatranom opsegu sredina. Ovakva genetička varijabilnost u fenotipskoj plastičnosti je poznata kao interakcija genotip - sredina (Via i Lande, 1985; Gomulkiewicz i Kirkpatrick, 1992). Smanjenje genetičke varijabilnosti unutar jedne ili dve sredine ili smanjenje zavisnosti različitih oblika karaktera može ograničiti razvoj adaptivne norme reakcija (Falconer, 1952; Yamada, 1962; Via i Lande, 1985, 1987; Via, 1987; Via i sar., 1995). Drugi mogući genetički pritisak je postojanje genetičkog trade-off-a koji ograničava ispoljavanje korelisanih karaktera. Razvoj adaptivne plastičnosti može biti ograničen u slučaju genetički zavisne adaptivne vrednosti povezanih karaktera (Scheiner i Goodnight, 1984; Blouin, 1992; Semlitsch, 1993; Newman, 1994).

Prema dobijenim rezultatima za *Amy*-genotipove *Drosophila subobscura* u uslovima različitih koncentracija skroba i pri kontinuiranim i naglim promenama koncentracije skroba u hranljivom supstratu značajna genetička varijabilnost u fenotipskoj plastičnosti svih analiziranih karakteristika (interakcija genotip - sredina) može biti odgovor na činjenicu da je razvoj norme reakcija u napredovanju i da ne dostižu optimalne norme reakcija u ravnoteži (Via i Lande, 1985). Značajnost interakcije genotip - sredina mogla bi se objasniti i specijalizacijom genotipova na posmatrane uslove sredine što doprinosi genetičkoj varijabilnosti fenotipske plastičnosti (Levene, 1953).

Norme reakcija za dužinu razvića (developmental time) i težinu nakon izleganja u različitim hranljivim medijumima razmatrane su kod *Drosophila mercatorum* (Gebhardt i Stearns, 1988) kao i u slučaju *Drosophila melanogaster* za dužinu toraksa i krila u zavisnosti od temperature (Petavy i sar., 1997). U diskusijama ovih istraživanja autori se slažu da je u osnovi norme reakcija genetička varijabilnost organizma i da nepoznati selektivni mehanizmi favorizuju fenotipsku plastičnost analiziranih karakteristika. Fenotipska plastičnost za veličinu tela kod *Drosophila* češće je pasivna nego adaptivna i prikazuju je najčešće kao interakciju između temperatura i nekih nepoznatih razvojnih pritisaka (Petavy i sar., 1997). Norme reakcija specifičnih karakteristika su povezane sa fenotipskom plastičnošću (Stearns i Koella, 1986) i mogu jasno varirati u okviru i između vrsta (Bradshaw, 1965; Via, 1984; Schlichting, 1986; Scheiner i Lyman, 1989). Veoma se malo zna o stepenu u kome su norme reakcija adaptivne. Postoje i neki neadaptivni sredinski nusprodukti u odgovorima razvojnih, fizioloških i biohemijskih svojstava (Gabriel i Lynch, 1992).

Pri razmatranju interakcije genotip - sredina koriste se dva pojma:

1. stabilnost – kao sposobnost genotipova da ujednačeno odgovore bez obzira na delovanje spoljne sredine i
2. adaptabilnost – kao sposobnost genotipova da promenom određenih karakteristika odgovore na promenu uslova spoljne sredine.

Prosečan indeks fenotipske plastičnosti ( $PP_G$ ), često korišćen u analizi fenotipske plastičnosti biljnih modela (Cheplick, 1995; Pamac i sar., 1998; Schlichting, 1989; Ellstrand i Roose, 1987) može pomoći u definisanju načina odgovora različitih *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* u uslovima različite koncentracije skroba i pri kontinuiranim i naglim promenama koncentracije skroba u hranljivom medijumu.

Prema analiziranim prosečnim indeksima fenotipske plastičnosti između svake dve sredine za  $F_1$  generaciju *Drosophila subobscura* u slučaju standardnog supstrata, 2% i 5% skrobnog supstrata i 5% maltoznog supstrata može se reći da su dužina razvića i preživljavanje plastičnije karakteristike nego što je to specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze. U osnovi fenotipske plastičnosti dužine razvića i preživljavanja značajan efekat bi mogli imati genetički faktori pa je i odgovor stabilniji u uslovima različite koncentracije skroba dok bi se

za fenotipsku plastičnost specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze moglo reći da su značajniji sredinski efekti i odgovor genotipova je adaptabilniji što se uočava i u naglim promenama sredine (standard  $\rightarrow$  9% skrobni supstrat).

Pri postepenom povećanju koncentracije skroba tokom više generacija vrednosti prosečnih indeksa fenotipske plastičnosti za specifičnu aktivnosti  $\alpha$ -amilaze, dužinu razvića i preživljavanje opadaju osim u slučaju povećanja koncentracije skroba sa 3% na 6% gde je veći prosečan indeks fenotipske plastičnosti za preživljavanje. Ovako dobijeni rezultati mogu navesti na zaključak da jedinke *Drosophila subobscura* u svakoj sledećoj generaciji, odnosno sa povećanjem koncentracije skroba u hranljivom supstratu, adaptabilno odgovaraju u pogledu preživljavanja za razliku od specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze i dužine razvića čiji prosečni indeksi fenotipske plastičnosti ukazuju na stabilniji odgovor.

Poredjenje prosečnih indeksa fenotipske plastičnosti karakteristika na 9% skrobnim supstratima pri kontinuiranim i naglim promenama koncentracije skroba ukazuju na različit uticaj iste koncentracije skroba u pogledu adaptabilnog odgovora jedinki kada se analizira preživljavanje ali i sličan uticaj sredine na dužinu razvića i specifičnu aktivnost amilaze i jedinke u pogledu ovih karakteristika stabilnije odgovaraju u sredini sa 9% skrobnim supstratom. Iz ovoga bi se moglo zaključiti da genetički faktori u interakciji sa sredinskim faktorima, bilo da se oni postepeno ili naglo menjaju, slično utiču na promenu vrednosti specifične aktivnosti amilaze i dužine razvića. U osnovi najvećeg prosečnog indeksa fenotipske plastičnosti preživljavanja mogao bi biti široki opseg ukupne genetičke varijabilnosti.

Interakcija genotip - sredina je posledica usavršavanja biljnih i životinjskih organizama samo ukoliko uključuje promene u opsegu genotipova u različitim sredinskim uslovima. Statističke metode koje detektuju značajnu promenu u opsegu nisu sasvim dobro razvijene.

Kada se zapažaju promene u rangiranju priroda interakcije može biti sagledana sa tri moguća aspekta (Baker, 1988):

1. karakteristika koja interaguje sa sredinom može različito odgovarati zbog dva ili više ograničavajućih faktora sredine. U ovom slučaju će biti očekivani genotipovi sa optimalnim odgovorima na sve sredinske uslove.

2. karakteristika koja interaguje može biti funkcija dve ili više neinteragujućih karakteristika. Step en naizmeničnog uticaja neinteragujućih komponenti može rezultirati u ravnoteži kojoj se daje prednost u svim sredinama.

3. karakteristika koja interaguje može pokazati razlike u odgovoru genotipa na stresne uslove sredine a koji je različit u odnosu na odgovore između dve sredine. Saznanja o interakciji ovog tipa mogu biti korišćena samo ukoliko se mogu jasno definisati razlike u odgovoru genotipa i razlike u sredinskom stresu tokom vremena.

Rezultati regresione analize *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* u uslovima različitih koncentracija skroba ukazuju na smanjenje specifične aktivnosti amilaze sa povećanjem ili odsustvom skroba (5% maltoza) u hranljivom medijumu, ali samo kod potomstva pojedinih ukrštanja i sa statističkom značajnošću, što može biti indikacija za adaptabilni odgovor odnosno da su pojedinačno dobro adaptirani na pojedine uslove sredine. Kod većine potomstva različitog ukrštanja u pogledu dužine razvića i preživljavanja prema koeficijentima regresije može se govoriti o stabilnom odgovoru na različite koncentracije skroba.

Regresiona analiza potomstva različitih ukrštanja tokom četiri generacije i pri postepenim promenama koncentracije skroba ukazuje da sa povećanjem koncentracije skroba svakoj narednoj generaciji većina potomstva stabilno odgovara u pogledu specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze i preživljavanja za razliku od dužine razvića gde je odgovor potomstva iz pojedinih ukrštanja adaptabilan.

Nemogućnost jasnog razdvajanja genetičkih i sredinskih faktora i primena odgovarajućih statističkih metoda predstavljaju teškoću kako bi se u potpunosti definisao odgovor na različite sredinske uslove i samim tim bolje razumeli mikroevolucionari procesi koji se odigravaju u okviru prirodnih populacija.

Različiti aspekti stabilnosti ili adaptabilnosti razmatrani su još u radovima Finlay i Wilkinson (1963), Eberhard i Russell (1966) i Perkins i Jinks (1968). Finlay i Wilkinson (1963) su u razmatranju koncepta adaptabilnosti i stabilnosti opštu adaptabilnost definisali kao sposobnost genotipa da se dobro prilagodi širokom opsegu sredina. Na osnovu ove definicije može se očekivati da genotipovi sa opštom adaptabilnošću imaju visok prosečan doprinos. U cilju boljeg razjašnjenja "dinamičnog odgovora na različite sredine" Finlay i Wilkinson (1963) koristili su regresionu analizu promene pojedinačnog genotipa u odnosu na prosečnu promenu svih genotipova kao meru za fenotipsku stabilnost. Genotipovi sa koeficijentom regresije većim od prosečnog koeficijenta regresije varijabilniji su kroz različite sredine nego što su genotipovi sa nižim koeficijentom regresije.

Razlike u odgovoru na sredinski stres mogu biti odraz razlika u osetljivosti na stres ili pak usled nespecifičnih sredinskih elemenata. Zbog toga je neophodno da se kritički i pažljivo prihvate definicije efikasnosti, tolerancije, adaptabilnosti i stabilnosti (Baker, 1988). Varijabilnost u različitim sredinskim uslovima često je pozitivno korelisana sa prosečnim vrednostima ostvarenih genotipova pa je i to jedan od razloga da se pažljivo definiše stabilnost i adaptabilnost. Ukoliko ne postoji promena u opsegu genotipova tada genotip sa visokim prosečnim karakteristikama i visokom varijabilnošću u različitim sredinama može biti definisan kao nestabilan i specifično adaptiran na povoljne sredinske uslove.

U ovom radu na osnovu primenjenih statističkih metoda analize odgovora *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* može se zaključiti da su genotipovi prosečno fenotipski plastični za analizirane komponente adaptivne vrednosti (i specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze) u svim analiziranim sredinskim uslovima. Ostaje otvoreno pitanje da li se sa sigurnošću može govoriti o adaptabilnom ili stabilnom odgovoru kada su u pitanju analizirane karakteristike i uslovi sredine.



## 5. Zaključci

U ovom radu nastupala je molekularna aktivnost  $\alpha$ -amylaze koja kao vid biološkog odgovora može biti određena zbog u adaptivni procesima u specifičnim okolnostima. Glavna nalaza je u određivanje kao što vrsta *Amy-genotipa* *Drosophila melanogaster* u različitim razinama koncentracije šećera u hranjivom mediju, ali i u uslovima postojanja i nagla promena koncentracije šećera.

Na osnovu rezultata dobijenih u ovom radu i u druge kompleksne molekularne analize može se do sledećih zaključaka:

\* Utvrđeno je specifično aktivno mesto  $\alpha$ -amylaze u različitim genotipima *Amy-genotipa* u različitim razinama koncentracije šećera u hranjivom mediju, ali i u uslovima postojanja i nagla promena koncentracije šećera, dokazani su postojanje različitih genotipskih varijanti ovog enzima koja se pojavljuju u različitim sredinama. Koeficijent varijacije genotipske varijante ukazuje na veliku razliku između različitih specifičnih aktivnosti  $\alpha$ -amylaze. Postojanje heterotipske kvantitativne i funkcionalne razlike u određenoj vrsti (stabilizirani medijum) omogućavaju različite vrste enzima da razlikuju.

# Zaključci

\* Prema rezultatima, postojanje uočljivih funkcionalnih razlika između različitih vrsta i različitih razina, kao i postojanje i nagla promena koncentracije šećera, utvrđeno je određeno određeno se postojanje nagla promena (preko 40%) i ukazuje na adaptivni odgovor organizma na različite uslove. Amy-genotip *Drosophila melanogaster* se postojanje određene koncentracije šećera tokom nekoliko generacija, postojanje molekularne kvantitativne razlike na stabilizirani medijum u pogledu aktivnosti  $\alpha$ -amylaze.

## 5. Zaključci

U ovoj tezi analizirana je specifična aktivnost  $\alpha$ -amilaze, koja kao vid biohemijskog fenotipa može igrati određenu ulogu u adaptivnim procesima u specifičnim okolnostima, dužina razvića i preživljavanje kod tri vrste *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* u uslovima različite koncentracije skroba u hranljivom supstratu, ali i u uslovima postepenih i naglih promena koncentracije skroba.

Na osnovu rezultata iznetih u ovom radu i njihove kompleksne statističke analize došlo se do sledećih zaključaka:

- Vrednosti za specifičnu aktivnost  $\alpha$ -amilaze kod potomstva homogamnih i heterogamnih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* u uslovima različite koncentracije skroba u hranljivom supstratu, ali i u uslovima postepenih i naglih promena koncentracije skroba, pokazuju da postoji opšta prosečna genetička varijabilnost fenotipa koja je pod značajnim uticajem sredine. Koeficijent varijacije genetičke varijanse ukazuje na oko 16% relativnog variranja specifične aktivnosti  $\alpha$ -amilaze. Posmatrana biohemijska karakteristika je fenotipski plastična i optimalni uslovi (standardni supstrat) omogućavaju iskazivanje veće fenotipske raznolikosti.
- Prema analiziranim prosečnim indeksima fenotipske plastičnosti između svake dve sredine u uslovima različite, kao i postepene i nagle promene koncentracije skroba, vrednosti za amilaznu aktivnost se procentualno najviše menjaju (preko 40%) i ukazuju na adaptabilan odgovor potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura*. Sa postepenom promenom koncentracije skroba tokom nekoliko generacija, prosečan indeks fenotipske plastičnosti ukazuje na stabilniji odgovor u pogledu amilazne aktivnosti.



- Norme reakcija za prosečne vrednosti specifične aktivnosti amilaze u svim posmatranim sredinskim uslovima ukazuju na postojanje značajnog sredinskog uticaja. Sa povećanjem koncentracije skroba varijabilnost u aktivnosti amilaze opada.

- Regresiona analiza *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* u uslovima različitih koncentracija skroba, ukazuje na smanjenje specifične aktivnosti amilaze sa povećanjem ili odsustvom skroba u hranljivom supstratu. Medjutim samo kod potomstva pojedinih ukrštanja smanjenje amilazne aktivnosti je statistički značajno što može biti indikacija za adaptabilan odgovor. Prema dobijenim koeficijentima regresije u uslovima postepenog povećanja koncentracije skroba u svakoj narednoj generaciji, većina potomstva različitih ukrštanja stabilno odgovara smanjenjem amilazne aktivnosti.

- U pogledu dinamike i dužine razvića, potomstvo homogamnih i heterogamnih ukrštanja u posmatranim uslovima sredine, pokazuje fenotipsku plastičnost. Rezultati ukazuju na opštu prosečnu genetičku varijabilnost fenotipa koji je pod značajnim uticajem skroba u supstratu. Nema značajne varijabilnosti u fenotipskoj plastičnosti za dinamiku i dužinu razvića, ali je ima u postepenim i naglim promenama koncentracije skroba u supstratu. Fenotipska raznolikost u pogledu dužine razvića najveća je kod F<sub>2</sub> generacije na 6% skrobnom supstratu. Prosečno vreme embrionalnog i postembrionalnog razvića u posmatranim uslovima sredine varira u opsegu od oko 5% genetičke varijabilnosti.

- Prema analiziranim prosečnim indeksima fenotipske plastičnosti između svake dve sredine u svim posmatranim sredinskim uslovima u pogledu koncentracije skroba i njene promene dužina razvića se procentualno najmanje menja (do 20%) i odgovor potomstva je stabilniji.

- Norme reakcija za prosečnu dužinu razvića u uslovima različite koncentracije skroba ukazuju na postojanje statistički značajne genetičke varijabilnosti u postepenim i naglim promenama koncentracije skroba. Opsezi analiziranih sredinskih uslova su uži i genotipovi odgovaraju sa skraćanjem dužine razvića.

▪ Regresiona analiza dužine razvića potomstva različitih ukrštanja *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* u uslovima različitih koncentracija skroba, ukazuje na skraćenje dužine razvića povećanjem koncentracije skroba. Dužina razvića je sa oko 46% linearno zavisna od koncentracije skroba u odnosu na ukupnu varijaciju posmatrane karakteristike i većina potomstva stabilno odgovara. U uslovima postepenih promena koncentracije skroba (standardni supstrat, 3% i 6% skrobni supstrat) prosečno trajanje razvića potomstva se skraćuje, ali i produžava kada se posmatra dužina razvića u sredinskim uslovima 3%, 6% i 9% skrobnog supstrata. Dužina razvića je sa oko 17% linearno zavisna od koncentracije skroba i odgovor potomstva u pogledu dužine razvića iz pojedinih ukrštanja je adaptabilan.

▪ Postoji opšta genetička varijabilnost prosečnih vrednosti preživljavanja potomstva *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* u uslovima različitih koncentracija skroba. Uticaj sredine nije od značaja za fenotipsku plastičnost analizirane karakteristike. Pri kontinuiranim i naglim promenama koncentracije skroba uočava se značajan efekat genetičke varijabilnosti u opštoj srednjoj vrednosti fenotipa, kao i značajan efekat sredine na prosečne vrednosti genotipa, pa samim tim i na fenotipsku plastičnost. Fenotipska raznolikost u pogledu preživljavanja najveća je kod genotipova  $F_1$  generacije na 3% skrobnom supstratu.

▪ Prosečan indeks fenotipske plastičnosti za preživljavanje u uslovima različite koncentracije skroba ukazuje na stabilan odgovor potomstva iz različitih ukrštanja *Amy*-genotipova. Pri postepenom povećanju koncentracije skroba tokom nekoliko generacija vrednosti prosečnih indeksa fenotipske plastičnosti za preživljavanje opadaju osim u slučaju povećanja koncentracije skroba sa 3% na 6%, što navodi na zaključak da jedinke *Drosophila subobscura* u svakoj narednoj generaciji, sa povećanjem koncentracije skroba u hranljivom supstratu, adaptabilno odgovaraju u pogledu preživljavanja.

▪ Norme reakcija prosečnog preživljavanja u svim posmatranim uslovima sredine i njihovim promenama upućuju na postojanje genetičke varijabilnosti izdvajanjem pojedinih genotipova. U osnovi ovakvih odgovora genotipova može biti specifičnost linija

(genotipova), ali i postepeno prilagodjavanje na veće koncentracije skroba tokom generacija kao i medjusobna ishrana genotipova (fenotipova).

- Kod većine potomstva različitih ukrštanja u pogledu preživljavanja prema koeficijentima regresije može se govoriti o stabilnom odgovoru na različite koncentracije skroba, kao i u uslovima postepenog povećanja koncentracije skroba u svakoj narednoj generaciji.

- Na osnovu rezultata analize odgovora *Amy*-genotipova *Drosophila subobscura* može se zaključiti da su genotipovi prosečno fenotipski plastični za analizirane komponente adaptivne vrednosti u svim posmatranim sredinskim uslovima.

Literatura



6. Literatum

- ✓ Andriukaitis, M., Kriaučiūnaitis, E. and Šturmaitienė-Stadke, M. (1984) Genetic variability and natural populations of *Chrysanthemum leucanthemum* from Slavonia (Yugoslavia). *Archiv Biol. Sci.*, **36**, 71-79.
- ✓ Andriukaitis, M., Mikulskis, M. and Šturmaitienė-Stadke, M. (1987) Evolutionary significance of allozyme polymorphism in *Drosophila*. I. The geographical pattern of allozyme polymorphism in the species living in the middle and southern Lithuania. *Genetica* **74**, 263-271.
- ✓ Andriukaitis, M., Šturmaitienė, M. and Mikulskis, M. (1988) Evolutionary significance of allozyme polymorphism from two different regions of the middle and southern Lithuania. *Genetica* **74**, 271-280.
- ✓ Anderson, D.C. and Wolsten, D.B. (1982) Genetic variability and response to selection in a population of *Oniscus asper*. *Ontario Journal of Science* **34**, 1-10.
- ✓ Baker, R.L. (1968) Differential response to selection. *Evolution* **22**, 1-11.
- ✓ Brown, R.A., Gill, D.W. and Smith-Gill, S.J. (1977) Geographical variation in the giant frog *Rana maculipes*. *Evolution* **31**, 199-221.
- ✓ Brown, M.S. (1962) Genetic variability among populations of *Drosophila* and its role in genetic and developmental evolution. *Evolution* **16**, 15-24.
- ✓ Bruns, A.D. (1948) The evolutionary significance of phylogenetic plasticity in plants. *Adv. Genet.* **23**, 125-155.
- ✓ Hall, J.J. (1967) Evolution of allozyme polymorphism. *Evolution* **21**, 301-313.
- ✓ Huxley-Tewari, A.A. (1955) Evolutionary relatedness of *Drosophila* and other organisms from the *Drosophila melanogaster* population. *Genetics* **20**, 17-26.

*Literatura*



## 6. Literatura

- ✓ Andelković, M., Franekić, J. and Stamenković-Radak, M. 1984. Genetic loads in two natural population of *Drosophila melanogaster* from Slovenia (Yugoslavia). *Archiv Biol. Nauka* 36: 31-39.
- ✓ Andelković, M., Milanović, M. and Stamenković-Radak, M. 1987. Adaptive significance of amylase polymorphism in *Drosophila*. I. The geographical pattern of allozyme polymorphism at the amylase locus in *Drosophila subobscura*. *Genetica* 74: 161-171.
- ✓ Andelković, M., Savković, V. and Kalajdžić, P. 2003. Inversion polymorphism in *Drosophila subobscura* from two different habitats from the mountain of Goč. *Hereditas* 138: 241-243.
- ✓ Atkinson, B.G. and Walden, D.B. 1985. Changes in eukaryotic gene expression in response to environmental stress. Orlando, Academic Press.
- ✓ Baker, R.J. 1988. Differential response to environmental stress. In: II Prog. Conf. Quant. Gen. 492-504.
- ✓ Berven, K.A., Gill, D.E. and Smith-Gill, S.J. 1979. Countergradient selection in the green frog, *Rana clamitans*. *Evolution* 33: 609-623.
- ✓ Blouin, M.S. 1992. Genetic correlations among morphometric traits and rates of growth and differentiation in the green tree frog, *Hyla cinerea*. *Evolution* 46: 735-744.
- ✓ Bradshaw, A.D. 1965. The evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* 13: 115-155.
- ✓ Bull, J.J. 1987. Evolution of phenotypic variance. *Evolution* 41: 303-315.
- ✓ Buzzati-Traverso, A.A. 1955. Evolutionary changes in components of fitness and other polygenic traits in *Drosophila melanogaster* populations. *Heredity* 9: 153-186.

- 
- ✓ Cabrera, V.M., Gonzalez, A.M. and Gullon, A. 1980. Enzymatic polymorphism in *Drosophila subobscura* populations from the Canary Islands. *Evolution* 34: 875-887.
  - ✓ Cacoyianni, Z., Kovacs, I.V. and Hoffmann, A.A. 1995. Laboratory adaptation and inbreeding in *Helicoverpa punctigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Aust. J. Zool.* 43: 83-90.
  - ✓ Callow, P. and Woolhead, A.S. 1977. The relationship between ration, reproductive effort and age-specific mortality in the evolution of life history strategies - some observations in freshwater triclads. *J. Anim. Ecol.* 46: 765-782.
  - ✓ Castillo-Chavez, C., Levin, S.A. and Gould, F. 1988. Physiological and behavioral adaptation to varying environments: a mathematical model. *Evolution* 42: 986-994.
  - ✓ Caswell, H. 1983. Phenotypic plasticity in life-history traits: Demographic effects and evolutionary consequences. *Am. Zool.* 23: 35-46.
  - ✓ Cavalli-Sforza, L.L. and Feldman, M.W. 1981. Cultural transmission and evolution: a quantitative approach. Princeton Univ. Press, Princeton.
  - ✓ Cheplick, G.P. 1995. Genotypic variation and plasticity of clonal growth in relation to nutrient availability in *Amphibromus scabrivalvis*. *Journal of Ecology* 83: 459-468.
  - ✓ Chippindale, A.K., Leroi, A.M., Kim, S.B. and Rose, M.R. 1993. Phenotypic plasticity and selection in *Drosophila* life-history evolution. I. Nutrition and the cost of reproduction. *J. Evol. Biol.* 6: 171-193.
  - ✓ Chippindale, A.K., Terence, J.F.C. and Michael, R.R. 1996. Complex trade-offs and the evolution of starvation resistance in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 50: 753-766.
  - ✓ Dawkins, R. 1982. *The Extended Phenotype*. W.H. Freeman and Company, Oxford.
  - ✓ De Jong, G. and Scharloo, W. 1976. Environmental determination of selective significance or neutrality of amylase variants in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 84: 77-94.
  - ✓ de Jong, G. 1990. Genotype-by-environment interaction and the genetic covariance between environments: multilocus genetics. *Genetica* 81: 171-177.
  - ✓ de-Jong, G. 1990. Quantitative genetics of reaction norms. *J. Evol. Biol.* 3: 447-468.

- 
- ✓ de Souza, H.M.L., Matioli, S.R. and de Souza, W.N. 1988. The adaptation process of *Ceratitits capitata* to the laboratory analysis of life-history traits. *Entomol. Expt. Appl.* 49: 195-201.
  - ✓ Debat, V. and David, P. 2001. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 555-561.
  - ✓ Doane, W.W. 1969. *Drosophila* amylase and problems in cellular differentiation. In: Hanley, E.W. ed., *RNA in Development*, University of Utah Press, Salt Lake City.
  - ✓ Dobzhansky, T. 1970. *Genetics of the Evolutionary Process*. 1<sup>st</sup> ed. New York Columbia University Press, New York.
  - ✓ Dobzhansky, T., Lewontin, R.C. and Pavlovsky, O. 1964. The capacity for increase in chromosomally polymorphic and monomorphic populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Heredity* 19: 597-614.
  - ✓ Dudley, S.A. and Schmitt, J. 1996. Testing the adaptive plasticity hypothesis: density-dependent selection on manipulated stem length in *Impatiens capensis*. *Am. Nat.* 147: 445-465.
  - ✓ Eberhard, S.A. and Russell, W.A. 1966. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Sci.* 6: 36-40.
  - ✓ Economopoulos, A.P. 1992. Adaptation of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) to artificial rearing. *J. Econ. Entomol.* 85: 753-758.
  - ✓ Eguchi, Y. and Matsuo, Y. 1999. Divergence of the regulation of  $\alpha$ -amylase activity in *Drosophila melanogaster*, *Drosophila funebris* and *Drosophila saltans*. *Biochemical Genetics* 37: 41-52.
  - ✓ Ellstrand, N.C. and Roose, M.L. 1987. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *American Journal of Botany* 74: 123-131.
  - ✓ Endler, J.A. 1986. *Natural selection in the Wild*, 2<sup>nd</sup> ed. Princeton Univ. Press, Princeton.
  - ✓ Ewing, A.W. 1961. Body size and courtship behaviour in *Drosophila melanogaster*. *Anim. Behav.* 9: 93-99.
  - ✓ Falconer, D.S. 1952. The problem of environment and selection. *Am. Nat.* 86: 293 -298.
  - ✓ Falconer, D.S. 1960. Selection of mice for growth on high and low planes of nutrition. *Genet. Res.* 1: 91-113.
  - ✓ Falconer, D.S. 1981. *Introduction to quantitative genetics*, 2<sup>nd</sup> ed. Longmann, London.

- 
- ✓ Falconer, D.S. 1989. Introduction to quantitative genetics, 3<sup>rd</sup> ed. Longman, London.
  - ✓ Falconer, D.S. 1990. Selection in different environments: effects on environmental sensitivity (reaction norm) and on mean performance. *Genet. Res.* 56: 57-70.
  - ✓ Finlay, K.W. and Wilkinson, G.N. 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding programme. *Aust. J. Agric. Res.* 14: 742-754.
  - ✓ Fisher, R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford Univ. Press, Oxford.
  - ✓ Fontdevila, A., Zapata, C., Alvarez, G., Sanchez, L., Méndez, J. and Enriquez, I. 1983. Genetic coadaptation in the chromosomal polymorphism of *Drosophila subobscura*. I. Seasonal changes of gametic disequilibrium in a natural population. *Genetics* 105: 935-955.
  - ✓ Fujimoto, J., Kanou, Ch., Eguchi, Y. and Matsuo, Y. 1999. Adaptation to a starch environment and regulation of  $\alpha$ -amylase in *Drosophila*. *Biochemical Genetics* 37: 53-62.
  - ✓ Futuyma, D. 1986. Evolutionary biology, 2<sup>nd</sup> ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
  - ✓ Gabriel, W. and Lynch, M. 1992. The selective advantage of reaction norms for environmental tolerance. *J. Evol. Biol.* 5: 41-59.
  - ✓ Gause, G.F. 1947. Problems of evolution. *Trans. Conn. Acad. Sci.* 37: 17-68.
  - ✓ Gebhardt, M.D. and Stearns, S.C. 1988. Reaction norms for developmental time and weight at eclosion in *Drosophila mercatorum*. *J. Evol. Biol.* 1: 335-354.
  - ✓ Gillespie, J.H. and Turelli, M. 1989. Genotype-environment interaction and the maintenance of polygenic variation. *Genetics* 121: 129-138.
  - ✓ Gimelfarb, A. 1986. Multiplicative genotype-environment interaction as a cause of reversed response to directional selection. *Genetics* 114: 333-343.
  - ✓ Glotov, N.V. and Tarakanov, V.V. 1988. Reaction norm of a genotype and genotype-environment interaction in a natural population. *Zhurnal Obshchey Biologii (Moscow)* 46: 760-770 (in Russian).
  - ✓ Gomulkiewicz, R. and Kirkpatrick, M. 1992. Quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *Evolution* 46: 390-411.



- 
- ✓ González-Duarte, R., González Izquierdo, M.C. and Prevosti, A. 1993. Polymorphism for esterases and alcohol dehydrogenases in natural populations of *Drosophila subobscura*. *Atti Accad. Sci. Ist. Bologna Rc. Cl. Sci. Fis.* 201, III/1: 63-70.
  - ✓ Groeters, F.R. and Dingle, H. 1988. Genetic and maternal influences of life history plasticity in milkweed bugs (*Oncopeltus*): response to temperature. *J. Evol. Biol.* 1: 317-333.
  - ✓ Gupta, A.P. and Lewontin, R.C. 1982. A study of reaction norms in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution* 36: 934-948.
  - ✓ Haj-Ahmad, Y. and Hickey, D.A. 1982. A molecular explanation of frequency-dependent selection in *Drosophila*. *Nature (London)* 299: 350-352.
  - ✓ Hamrick, J.L. and Holden, L.R. 1979. The influence of microhabitat heterogeneity on gene frequency distribution and gametic phase disequilibrium in *Avena barbata*. *Evolution* 33: 521-533.
  - ✓ Harris, E.J. and Okamoto Cyo, R.Y. 1991. A method of rearing *Biosteres arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) in the laboratory. *J. Econ. Entomol.* 84: 417-422.
  - ✓ Hickey, D.A. and Benkel, B.F. 1982. Regulation of amylase activity in *Drosophila melanogaster*: effects of dietary carbohydrate. *Biochem. Genet.* 20: 1117-1129.
  - ✓ Hickey, D.A. and Benkel, B.F. 1987. Regulation of amylase gene-expression: *Drosophila* amylases as a model experimental system. *Critical Reviews in Biotechnology* 5: 229-241.
  - ✓ Hochachka, P.W. and Somero, G.N. 1984. *Biochemical adaptation*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
  - ✓ Hoffmann, A.A. and Parsons, P.A. 1991. *Evolutionary genetics and environmental stress*. Oxford Univ. Press, New York.
  - ✓ Hoorn, A.J.W. and Scharloo, W. 1978. The functional significance of amylase polymorphism in *Drosophila melanogaster*. V. The effect of food components on amylase and  $\alpha$ -glucosidase activity. *Genetica* 49: 181-187.
  - ✓ Hoorn, A.J.W. and Scharloo, W. 1981. The functional significance of amylase polymorphism in *Drosophila melanogaster*. VI. Duration of development and amylase activity in larvae when starch is limiting factor. *Genetica* 55: 195-201.

- 
- ✓ Huey, R.B., Partridge, L. and Fowler, K. 1991. Thermal sensitivity of *Drosophila melanogaster* responds rapidly to laboratory natural selection. *Evolution* 45: 751-756.
  - ✓ Jain, S.K. 1978. Inheritance of phenotypic plasticity in soft chess, *Bromus mollis* L. Gramineae. *Experientia* 34: 835-836.
  - ✓ Johnson, H.W., Robinson, H.F. and Comstock, R.E. 1955. Estimates of genetic and environmental variability in soybeans. *Agron. J.* 47: 314-318.
  - ✓ Kaplan, R.H. and Cooper, W.S. 1984. The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics: An application of the "adaptive coin-flipping" principle. *Am. Nat.* 123: 393-410.
  - ✓ Khan, M.A., Antonovics, J. and Bradshaw, A.D. 1976. Adaptation to heterogeneous environments. III. The inheritance of response to spacing in flax and linseed (*Linum usitatissimum*). *Aust. J. Agric. Res.* 27: 649-659.
  - ✓ Kingsolver, J.G. 1995. Viability selection on seasonally polyphenic traits: wing melanin pattern in western white butterflies. *Evolution* 49: 932-941.
  - ✓ Krimbas, C. B. 1993. *Drosophila subobscura*: Biology, Genetics and Inversion Polymorphism. Verlag Dr. Kovač, Hamburg.
  - ✓ Krimbas, C.B. and Loukas, K. 1980. The inversion polymorphism in *Drosophila subobscura*. *Evol. Biol.* 12: 163-234.
  - ✓ Kuiper, D. and Kuiper, P.J.C. 1988. Phenotypic plasticity in a physiological perspective. *acta Oecologica/Oecol. Plant.* 9: 43-59.
  - ✓ Lakovaara, S., Saura, A. and Lankinen, P. 1977. Evolution at the  $\alpha$ -GPDH locus in *Drosophilidae*. *Evolution* 31: 319-330.
  - ✓ Lankinen, P. and Pinsker, W. 1977. Allozyme constitution of two standard strains of *Drosophila subobscura*. *Experientia* 33: 1301-1302.
  - ✓ Larruga, J.M., Cabrera, V.M., González, A.M. and Gullón, A. 1983. Molecular and chromosomal polymorphism in continental and insular populations from the south-western range of *D. subobscura*. *Genetica* 60: 191-205.

- 
- ✓ Lechowicz, M.J. and Blais, P.A. 1988. Assessing the contributions of multiple interacting traits to plant reproductive success: environmental dependence. *J. Evol. Biol.* 1: 255-273.
  - ✓ Levene, H. 1953. Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available. *The American Naturalist* 87: 331-333.
  - ✓ Levin, D.A. 1988. Plasticity, canalization and evolutionary stasis in plants. Plasticity, canalization and evolutionary stasis in plants. In Davy, A.J., Hutchings, M.J., and Watkinson, A.R. (eds.) *Plant Population Ecology*. Pp. 35-45. The 28th Symposium of the British Ecological Society, Sussex, 1987. Blackwell Scientific Publications, England.
  - ✓ Levins, R. 1963. Theory of fitness in a heterogeneous environment. II. Developmental flexibility and niche selection. *Am. Nat.* 47: 75-90.
  - ✓ Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton Univ. Press, Princeton.
  - ✓ Lewontin, R.C. 1970. The units of selection. *Annual Rev. of Ecol. and Syst.* 1: 1-18.
  - ✓ Lewontin, R.C. 1974. *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia Univ. Press, New York.
  - ✓ Loukas, M. and Krimbas, C.B. 1975. The genetics of *Drosophila subobscura* populations. V. A study of linkage disequilibrium in natural populations between genes and inversions of the E chromosome. *Genetics* 80: 331-347.
  - ✓ Loukas, M., Krimbas, C.B. and Vergini, Y. 1979b. The genetics of *Drosophila subobscura* populations. IX. Studies on linkage disequilibrium in four natural populations. *Genetics* 93: 497-523.
  - ✓ Loukas, M., Krimbas, C.B., Mavragani-Tsipidou, P. and Kastritsis, C.D. 1979a. Genetics of *Drosophila subobscura* populations. VIII. Allozyme loci and their chromosome maps. *J. Hered.* 70: 17-26.
  - ✓ Luckinbill, L.S., Arking, R., Clare, M.J., Cirocco, W.C. and Buck, S.A. 1984. Selection for delayed senescence in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 38: 996-1003.
  - ✓ Luckinbill, L.S., Graves, J.L., Reed, A.H. and Koetsawang, S. 1988. Localizing genes that defer senescence in *Drosophila melanogaster*. *Heredity* 60: 367-374.
  - ✓ Lynch, M. and Gabriel, W. 1987. Environmental tolerance. *Am. Nat.* 129: 283-303.

- 
- ✓ Macdonald, S.E., Chinnappa, C.C. and Reid, D.M. 1988. Evolution of phenotypic plasticity in the *Stellaria longipes* complex: Comparisons among cytotypes and habitats. *Evolution* 42: 1036-1046.
  - ✓ Macintyre, R.J. 1982. Regulatory genes and adaptation. Past, present and future. *Evolutionary Biology* 15: 247-285.
  - ✓ Marinković, D., Ayala, F.J. and Andelković, M. 1978. Genetic polymorphism and phylogeny of *Drosophila subobscura*. *Evolution* 32: 164-173.
  - ✓ Matos, M., Rose, M.R., Pite, M.T.R., Rego, C. and Avelar, T. 2000. Adaptation to the laboratory environment in *Drosophila subobscura*. *J. Evol. Biol.* 13: 9-19.
  - ✓ Matsuo, Y. and Yamazaki, T. 1986. Genetic analysis of natural populations of *Drosophila melanogaster* in Japan. VI. Differential regulation of duplicated amylase loci and degree of dominance of amylase activity in different environments. *Jpn. J. Genet.* 61: 543-558.
  - ✓ Matsuo, Y., Inomata, N. and Yamazaki, T. 1999. Evolution of the amylase isozymes in the *Drosophila melanogaster* species subgroup. *Biochemical genetics* 37: 289-300.
  - ✓ McKenzie, J.A., McKechnie, S.W. and Batterham, P. 1994. Perturbation of gene frequencies in a natural population of *Drosophila melanogaster*. *Genetica* 92: 187-196.
  - ✓ McKenzie, J.A., Parker, A.G. and Yen, J.L. 1992. Polygenic and single gene responses to selection for resistance to diazinon in *Lucilia cuprina*. *Genetics* 130: 613-620.
  - ✓ Milanović, M. and Andelković, M. 1993. Biochemical and genetic diversity of alpha-amylase in *Drosophila*. *Arch. Biol. Sci. Belgrade* 45: 63-82.
  - ✓ Milanović, M. 1986. Biochemical and genetic polymorphism of alpha-amylase in *Drosophila subobscura* and its adaptive significance. Ph.D., Faculty of Science, University of Belgrade (in Serbian), (Summary in English).
  - ✓ Milanović, M., Andjelković, M. and Stamenković-Bojić, G. 1989. Adaptive significance of amylase polymorphism in *Drosophila*. IV. A comparative study of biochemical properties of the alpha-amylase in *D. melanogaster*, *D. hydei*, *D. subobscura* and *D. busckii*. *Comp. Biochem. Physiol.* 93: 629-634.
  - ✓ Morishima, H. and Oka, H.I. 1975. Phenotypic plasticity growth pattern and yield stability. In: *Adaptability in plants*, ed. Masuo T., Univ. Tokyo Press, Tokyo.

- 
- ✓ Mueller, L.D. and Ayala, F.J. 1981. Trade-off between r-selection and K-selection in *Drosophila* populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 78: 1303–1305.
  - ✓ Mueller, L.D., Graves, J.L. and Rose, M.R. 1993. Interactions between density-dependent and age-specific selection in *Drosophila melanogaster*. *Funct. Ecol.* 7: 469-479.
  - ✓ Nechiporenko, N.N. and Dragavtsev, B.A. 1986. Possibility of predicting the levels and signs of ecological correlation coefficients. *Genetika* 22: 616-623 (in Russian).
  - ✓ Newman, R.A. 1988. Adaptive plasticity in development of *Scaphiopus couchii* tadpoles in desert ponds. *Evolution* 42: 774-783.
  - ✓ Newman, R.A. 1994. Genetic variation for phenotypic plasticity in the larval life history of spadefoot toads (*Scaphiopus couchii*). *Evolution* 48: 1773-1785.
  - ✓ Partridge, L. and Farquhar, M. 1981. Sexual activity reduces lifespan of male fruitflies. *Nature* 294: 580-581.
  - ✓ Partridge, L. and Harvey, P.H. 1988. The ecological context of life history evolution. *Science* 241, 1449-1455.
  - ✓ Partridge, L. 1987. Is accelerated senescence a cost of reproduction? *Funct. Ecol.* 1: 317 – 320.
  - ✓ Partridge, L., Fowler, K., Trevitt, S. and Sharp, W. 1986. An examination of the effects of males on the survival and egg-production rates of female *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.* 32: 925-929.
  - ✓ Partridge, L., Green, A. and Fowler, K. 1987. Effects of egg-production and of exposure to males on female survival in *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.* 33: 745–749.
  - ✓ Pascual, M., Constantí, M., Ribó, G. and Prevosti, A. 1990. Genetic changes in mating activity in laboratory strains of *Drosophila subobscura*. *Genetica* 80: 39-43.
  - ✓ Pemac, D. and Tucic, B. 1998. Reaction norms of juvenile traits to light intensity in *Iris pumila* (Iridaceae): a comparison of populations from exposed and shaded habitats. *Pl. Syst. Evol.* 209: 159-176.
  - ✓ Perkins, J.M. and Jinks, J.L. 1968. Environmental and genotype- environmental components of variability variance. III. Multiple lines and crosses. *Heredity* 23: 339-356.

- 
- ✓ Perkins, J.M. and Jinks, J.L. 1973. The assessment and specificity of environmental and genotype-environment components of variability. *Heredity* 30: 111-126.
  - ✓ Pétavy, G., Morin, J.P., Moreteau, B. and David, J.R. 1997. Growth temperature and phenotypic plasticity in two *Drosophila* sibling species: probable adaptive changes in flight capacities. *J. Evol. Biol.* 10: 875-887.
  - ✓ Pigliucci, M. 1996. Modelling phenotypic plasticity. II. Do genetic correlations matter? *Heredity* 77: 453-460.
  - ✓ 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. *J. Evol. Biol.* 8: 421-438.
  - ✓ Pinsker, W. and Sperlich, D. 1979. Allozyme variation in natural populations of *Drosophila subobscura* along a north-south gradient. *Genetica* 50: 207-219.
  - ✓ Pinsker, W. and Sperlich, D. 1982. MDH-polymorphism in *Drosophila subobscura*. II. Non-random associations between alleles and chromosomal inversions in natural populations. *Sonderdruck ans Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung* Bd. 20: 161-170.
  - ✓ Pinsker, W., Lankinen, P. and Sperlich, D. 1978. Allozyme and inversion polymorphism in a central european population of *Drosophila subobscura*. *Genetica* 48: 207-214.
  - ✓ Powell, J.R. 1997. "Progress and Prospects in Evolutionary Biology: The *Drosophila* model". Oxford University Press, N.Y.
  - ✓ Powell, J.R., Rico, M. and Andelković, M. 1980. Population genetics of *Drosophila* amylase. III. Interspecific variation. *Evolution* 34: 209-213.
  - ✓ Prevosti, A., Garcia, M.P., Serra, L., Aguade, M., Ribo, G. and Sagarra, E. 1983. Association between allelic isozyme alleles and chromosomal arrangements in European populations and Chilean colonizers of *Drosophila subobscura*. In: *Isozymes: current topics in biological and medical research* 10. *Genetics and Evolution* 88: 171-191 (eds: M.C. Rattazzi, J.G. Scandalios and G.S. Whitt). Alan R. Liss, New York.
  - ✓ Reques, R. and Tejedo M., 1997. Reaction norms for metamorphic traits in natterjack toads to larval density and pond duration. *J. Evol. Biol.* 10: 829-851.

- 
- ✓ Robertson, F.W. 1957. Studies in quantitative inheritance. XI. Genetic and environmental correlations between body size and egg production in *D. melanogaster*. *J. Genet.* 55: 428-443.
  - ✓ Robertson, F.W. 1960. The ecological genetics of growth in *Drosophila*. 1. Body size and development time on different diets. *Genetic. Res.* 1: 288-304.
  - ✓ Roff, D.A. 1992. The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman and Hall, New York.
  - ✓ Rose, M.R., 1984. Laboratory evolution of postponed senescence in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 38: 1004-1010.
  - ✓ Rose, M.R., Vu, L.N., Park, S.U. and Graves, J.L. 1992. Selection for stress resistance increases longevity in *Drosophila melanogaster*. *Exp. Gerontol.* 27: 241-250.
  - ✓ Saura, A., Lakovaara, S., Lokki, J. and Lankinen, P. 1973. Genetic variation in central and marginal populations of *Drosophila subobscura*. *Hereditas* 75: 33-46.
  - ✓ Savković, V., Stamenković-Radak, M. and Andjelković, M. 2004. Diurnal variability of gene arrangement frequencies in *Drosophila subobscura* populations from two habitats. *J. Zool. Syst. Evol. Research* 42: 1-7.
  - ✓ Scharloo, W. 1989. Developmental and physiological aspects of reaction norms. *BioScience* 39:465-471.
  - ✓ Scheiner, S.M. and Callahan, H.S. 1999. Measuring natural selection on phenotypic plasticity. *Evolution* 53: 1704-1713.
  - ✓ Scheiner, S.M. and Goodnight, C.J. 1984. The comparison of phenotypic plasticity and genetic variation in populations of the grass *Danthonia spicata*. *Evolution* 38: 845-855.
  - ✓ Scheiner, S.M. and Lyman, R.F. 1989. The genetics of phenotypic plasticity. I. Heritability. *J. Evol. Biol.* 2: 95-107.
  - ✓ Scheiner, S.M. and Lyman, R.F. 1991. The genetics of phenotypic plasticity. II. Response to selection. *J. Evol. Biol.* 4: 23-50.
  - ✓ Scheiner, S.M. and Teeri, J.A. 1986. Phenotypic flexibility and genetic adaptation along a gradient of secondary forest succession in the grass *Danthonia spicata*. *Can. J. Bot.* 64: 739-747.
  - ✓ Scheiner, S.M. 1989. Variable selection along a successional gradient. *Evolution* 43: 548-562.

- 
- ✓ Scheiner, S.M. 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 35-68.
  - ✓ Schlichting, C.D. and Levin, D.A. 1986. Phenotypic plasticity: an evolving plant character. *Biol. J. Linn. Soc.* 29: 37-47.
  - ✓ Schlichting, C.D. and Levin, D.A. 1988. Phenotypic plasticity in *Phlox*. I. Wild and cultivated populations of *P. drummondii*. *Am. J. Bot.* 75: 161-169.
  - ✓ Schlichting, C.D. and Levin, D.A. 1990. Phenotypic plasticity in *Phlox*. III. Variation among natural populations of *P. drummondii*. *J. Evol. Biol.* 3: 411-428.
  - ✓ Schlichting, C.D. and Pigliucci, M. 1998. Phenotypic evolution. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
  - ✓ Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 667-693.
  - ✓ Schlichting, C.D. 1989. Phenotypic integration and environmental change. *BioScience* 39: 460-464.
  - ✓ Schmalhausen, I.I. 1938. The organism as a whole in development and evolution. Moscow (in Russian), Izd. Acad. Nauk. SSSR.
  - ✓ Schmalhausen, I.I. 1946. *Faktery evoljucii: Teorija stabilizirujuscego otbora* (Akademii Nauk Sojus SSR, Moscow, Leningrad). Engl. transl. ed. by T. Dobzhansky; *Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection* (Chicago Univ. Press, Chicago and London, 1949, reprinted 1986).
  - ✓ Schmalhausen, I.I. 1949. Factors of evolution: the theory of stabilizing selection. Blakiston, Philadelphia, PA. (ili Schmalhausen, I.I., 1986. Factors of Evolution. Univ. of Chicago Press, Chicago.)
  - ✓ Semlitsch, R.D. 1993. Adaptive genetic variation in growth and development of tadpoles of the hybridogenetic *Rana esculenta* complex. *Evolution* 47: 1805-1818.
  - ✓ Service, P.M. 1989. The effect of mating status on lifespan, egg laying, and starvation resistance in *Drosophila melanogaster* in relation to selection on longevity. *J. Insect Physiol.* 35: 447-452.
  - ✓ Shibata, H. and Yamazaki, T. 1994. A comparative study of the enzymological features of  $\alpha$ -amylase *Drosophila melanogaster* species subgroup. *Japan. J. Genet.* 69: 251.
  - ✓ Sperlich, D. 1973. Populationsgenetik. G. Fischer Verlag, Stuttgart.



- 
- ✓ Sperlich, D., Pinsker, W. and El-Abidin Salam, A.Z. 1976. A stable enzyme polymorphism associated with inversion polymorphism in a laboratory strain of *Drosophila subobscura*. Egypt. J. Genet. Cytol. 5: 153-163.
  - ✓ Stamenković-Radak, M., Milanović, M., Savić, T. and Andjelković, M. 2002. Adaptive significance of amylase polymorphism in *Drosophila* XIII. Old world obscura species subgroup divergence according to biochemical properties of  $\alpha$ -amylase. Genes Genet. Syst. 77: 151-163.
  - ✓ Stearns, S.C. and Koella, J.C. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: prediction of reaction norms for age and size at maturity. Evolution 40: 893-913.
  - ✓ Stearns, S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford Univ. Press, New York.
  - ✓ Stebbins, G.L. 1950. Variation and evolution in plants. Columbia Univ. Press, New York.
  - ✓ Sultan, S.E. 1987. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. Evol. Biol. 21: 127-178.
  - ✓ Tantawy, A.O. and El-Helw, M.R. 1966. Studies of natural populations of *Drosophila*. V. Correlated response to selection in *Drosophila melanogaster*. Genetics 53: 97-110.
  - ✓ Tantawy, A.O. and El-Helw, M.R. 1970. Studies of natural populations of *Drosophila*. IX. Some fitness component and their heritabilities in natural and mutant populations of *Drosophila melanogaster*. Genetics 64: 79-91.
  - ✓ Tantawy, A.O. and Mallah, G.S. 1961. Studies of natural populations of *Drosophila*. I. Heat resistance and geographical variation in *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. Evolution 15: 1-14.
  - ✓ Taylor, D.R. and Aarssen, L.W. 1988. An interpretation of phenotypic plasticity in *Agropyron repens* (Graminae). Am. J. Bot. 75: 401-413.
  - ✓ Thomas, G.B. 1993. Fecundity and oviposition in laboratory colonies of the screwworm fly (Diptera: Calliphoridae). J. Econ. Entomol. 86: 1464-1472.
  - ✓ Thompson, J.D. 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. Trends in Ecology and Evolution 6: 246-249.
  - ✓ van Tienderen, P.H. 1991. Evolution of generalists and specialists in spatially heterogeneous environments. Evolution 45: 1317-1331.

- 
- ✓ Via, S. and Lande, R. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39: 505-522.
  - ✓ Via, S. and Lande, R. 1987. Evolution of genetic variability in a spatially heterogeneous environment: Effects of genotype-environment interaction. *Genet. Res. Camb.* 49: 147-156.
  - ✓ Via, S. 1984. The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. II. Genetic correlations in larval performance within and among host plants. *Evolution* 38: 896-905.
  - ✓ Via, S. 1987. Genetic constraints on the evolution of phenotypic plasticity. In: V. Loeschke (ed.), *Genetic constraints on adaptive evolution*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
  - ✓ Via, S., Gomulkiewicz, R., de Jong, G., Scheiner, S.M., Schlichting, C.D. and van Tienderen, P. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: Consensus and controversy. *TREE* 10: 212-217.
  - ✓ Waddington, C.H. 1959. Canalisation of development and genetic assimilation of acquired characters. *Nature* 183: 1654-1655.
  - ✓ Wagner, A. 1996. Does evolutionary plasticity evolve? *Evolution* 50: 1008-1023.
  - ✓ Weber, S.L. and Scheiner, S.M. 1992. The genetics of phenotypic plasticity. IV. Chromosomal localization. *J. Evol. Biol.* 5: 109-120.
  - ✓ West-Eberhard, M.J. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford Univ. Press, New York.
  - ✓ Williams, G.C. 1966. *Adaptation and natural selection*. Princeton Univ. Press, Princeton.
  - ✓ Williams, G.C. 1992. *Natural selection: domains, levels and challenges*. Oxford Univ. Press, Oxford.
  - ✓ Woltereck, R. 1909. Weiterer experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 19: 110-172.
  - ✓ Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.
  - ✓ Yamada, Y. 1962. Genotype by environment interaction and genetic correlation of the same trait under different environments. *Jap. J. Genet.* 37: 498-509.
  - ✓ Zar, H.J. 1984. *Biostatistical Analysis*, 2<sup>nd</sup> ed. Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice Hall Inc.

- 
- ✓ Zhivotovsky, L.A., Feldman, M.W. and Bergman, A. 1996. On the evolution of phenotypic plasticity in a spatially heterogeneous environment. *Evolution* 50: 547-558.
  - ✓ Zouros, E. and Krimbas, C.B. 1973. Evidence for linkage disequilibrium maintained by selection in two natural populations of *Drosophila subobscura*. *Genetics* 73: 659-674.
  - ✓ Zouros, E., Krimbas, C.B., Tsakas, S. and Loukas, M. 1974. Genic versus chromosomal variation in natural populations of *Drosophila subobscura*. *Genetics* 78: 1223-1244.



Прилог 1.

## Изјава о ауторству

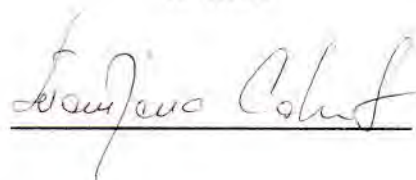
Изјављујем да је докторска дисертација под насловом

**Адаптиван или стабилан одговор *Amy* – генотипова *Drosophila subobscura* у условима дискретних и наглих промена средине**

- резултат сопственог истраживачког рада,
- да нисам кршио/ла ауторска права и користио интелектуалну својину других лица.

Потпис

У Београду, 06.03.2014. године



Sanja Colic

Прилог 2.

## Изјава о коришћењу

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

Адаптиван или стабилан одговор *Amy* – генотипова *Drosophila subobscura* у условима дискретних и наглих промена средине

која је моје ауторско дело.

Сагласан/на сам да електронска верзија моје дисертације буде доступна у отвореном приступу.

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

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

(Молимо да заокружите само једну од шест понуђених лиценци. Кратак опис лиценци дат је на следећој страници.)

Потпис



У Београду, 06.03.2014. године