

UNIVERZITET U BEOGRADU  
BIOLOŠKI FAKULTET

Vukica D. Vujić

Inter- i intrapopulaciona varijabilnost oblika  
lista *Mercurialis perennis* L. i delova cveta *Iris  
pumila* L.: uticaj heterogenih uslova svetlosti i  
antropogeno indukovanog stresa

doktorska disertacija

Beograd, 2016

UNIVERSITY OF BELGRADE  
FACULTY OF BIOLOGY

Vukica D. Vujić

Inter- and intrapopulation variability in leaf  
shape in *Mercurialis perennis* L. and flower  
parts in *Iris pumila* L.: the impact of  
heterogeneous light conditions and  
anthropogenically induced stress

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2016

Mentori:

dr Dragana Cvetković, vanredni profesor  
Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu

dr Danijela Miljković, viši naučni saradnik  
Institut za biološka istraživanja „Siniša Stanković“, Univerzitet u Beogradu

Članovi komisije:

dr Slobodan Jovanović, vanredni profesor  
Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu

dr Tanja Vukov, viši naučni saradnik  
Institut za biološka istraživanja „Siniša Stanković“, Univerzitet u Beogradu

dr Stevan Avramov, viši naučni saradnik  
Institut za biološka istraživanja „Siniša Stanković“, Univerzitet u Beogradu

Datum odbrane doktorske disertacije: \_\_\_\_\_

*Istraživanje je sprovedeno u okviru projekta „Evolucija u heterogenim sredinama: mehanizmi adaptacija, biomonitoring i konzervacija biodiverziteta“ (173025) Ministarstva za nauku i tehnološki razvoj Republike Srbije.*

*Zahvaljujem se svojim mentorima prof. dr Dragani Cvetković i dr Danijeli Miljković na ukazanoj pomoći i strpljenju tokom izrade ove doktorske disertacije. Njihovo istraživačko iskustvo je u značajnoj meri doprinelo kvalitetu ove doktorske disertacije. Dr Danijeli Miljković se zahvaljujem na ukazanim smernicama tokom istraživanja i na savetima koji su mi dosta pomogli tokom izrade doktorske disertacije.*

*Zahvaljujem se i prof. dr Slobodanu Jovanoviću, dr Stevanu Avramovu i dr Tanji Vukov na korisnim sugestijama.*

*Zahvalnost dugujem i svojim prijateljima koji su korisnim savetima pomogli da istrajem do kraja. Hvala Sari Selaković na pruženoj podršci i pomoći u momentima kada je to bilo neophodno.*

*Posebnu i veliku zahvalnost dugujem svojoj porodici na pruženoj ljubavi i ukazanom poverenju.*

*Posvećeno Lazi i Bubi*

Inter- i intrapopulaciona varijabilnost oblika lista *Mercurialis perennis* L. i delova cveta *Iris pumila* L.: uticaj heterogenih uslova svetlosti i antropogeno indukovanog stresa

## Rezime

Uticaj heterogenih uslova svetlosti i antropogeno indukovanog stresa (gaženja i aerozagađenja) na oblik i veličinu lista *Mercurialis perennis* i delova cveta *Iris pumila*, procenjen je primenom geometrijske morfometrije. Takođe je proučavan i uticaj navedenih faktora na varijabilnost osobina izdanaka *M. perennis* (visine biljke, broja listova i broja internodija). S obzirom na to da je *M. perennis* dvodoma biljka, analizirano je i prisustvo polnog dimorfizma i potencijalnih polno-specifičnih reakcija na suboptimalne uslove staništa. Uticaj heterogenih uslova svetlosti i aerozagađenja na stepen integracije oblika različitih delova cveta *I. pumila* procenjivan je na osnovu obrazaca korelacionih odnosa.

Biljne vrste *M. perennis* i *I. pumila* su se u dosadašnjim istraživanjima pokazale kao pogodni model-sistemi za istraživanja u oblasti evolucione biologije biljaka. Šumski prosinac, *Mercurialis perennis* L. (Euphorbiaceae), je dvodoma višegodišnja zeljasta biljka, karakteristična pre svega za stara šumska staništa, primarna ili manje narušena, ali se može naći i na otvorenim, kao i na staništima pod jakim antropogenim uticajem. Kao dvodoma vrsta, predstavlja atraktivan objekat za proučavanje različitih aspekata polnog dimorfizma kod biljaka. Patuljasta perunika, *Iris pumila* L. (Iridaceae), je višegodišnja monokotila iz grupe geofita, karakteristična je pre svega za otvorena, uglavnom suva nizijska do brdska staništa.

U ovo istraživanje uključene su populacije *M. perennis* sa lokaliteta Avala i Bele stene (Kopaonik), kao i populacije *I. pumila* sa lokaliteta Deliblatska peščara i Beograd. Pored toga, analizirani su i cvetovi *I. pumila* gajeni u eksperimentalnim uslovima jasno definisanog intenziteta i kvaliteta svetlosti. Analizirano je 90 biljaka *M. perennis* i 120 biljaka (ukupno 60 genotipova) *I. pumila* sa prirodnih staništa izloženih heterogenim uslovima svetlosti, 170 biljaka (33 genotipa) *I. pumila* gajenih u eksperimentalnim uslovima pod različitim svetlosnim tretmanima, kao i 119 biljaka *M. perennis* i 120 biljaka (41 genotip) *I. pumila* sa staništa izloženih različitom nivou antropogeno indukovanog stresa.

Na osnovu rezultata ovog istraživanja utvrđeno je da su oblik i veličina listova *M. perennis* sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom pokazali statistički značajnu varijabilnost. Listovi sa staništa pune dnevne svetlosti bili su širi i kraći, sa manjim vrednostima veličine centroida, nego listovi sa staništa pod vegetacijskom senkom. Biljke izložene antropogeno indukovanom stresu (gaženju usled rekreativnih aktivnosti) imale su kraće i šire listove, sa manjim vrednostima veličine centroida, u odnosu na biljke koje nisu bile izložene tom stresu.

Značajan uticaj suboptimalnih uslova sredine uočen je za neke od analiziranih osobina izdanka. Biljke na staništu izloženom punoj dnevnoj svetlosti bile su značajno niže u odnosu na biljke na staništu pod vegetacijskom senkom, dok se broj listova i broj internodija nisu značajno razlikovali između staništa. S druge strane, biljke izložene antropogeno indukovanom stresu (gaženju) bile su značajno niže, ali sa većim brojem listova u poređenju sa biljkama koje nisu bile izložene tom stresu.

Značajan polni dimorfizam kod *M. perennis* nije utvrđen za osobine oblik i veličina lista, kao ni značajna interakcija pola i staništa. Kada su u pitanju osobine izdanka, muške i ženske biljke sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom značajno su se razlikovale u broju internodija (muške biljke su imale veći broj internodija na oba staništa), ali ne i u visini. Broj listova bio je značajno veći kod muških biljaka u odnosu na ženske na staništu pod vegetacijskom senkom. U uslovima različitog prisustva antropogeno indukovanog stresa (gaženja) značajan polni dimorfizam je dobijen za sve osobine izdanka *M. perennis* – ženske biljke bile su niže, i imale su manji broj listova i internodija na oba staništa.

Heterogeni uslovi svetlosti na staništima su uticali na fenotipsku varijabilnost osobina oblika i veličine centroida delova cveta *I. pumila* (spoljašnjih listova perijanta – folova, unutrašnjih listova perijanta – standarda, i tučka). Na staništu pod vegetacijskom senkom, analizirani cvetovi su bili veći, imali su šire i kraće standarde i tučkove, a uže folove, u poređenju sa cvetovima sa staništa pune dnevne svetlosti. Različiti mikrosredinski uslovi unutar staništa su doprineli razlikama između populacija.

U eksperimentalnim uslovima (niskog i visokog inteziteta svetlosti), veće vrednosti veličine centroida folova su dobijene za biljke poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom, u odnosu na biljke sa staništa pune dnevne svetlosti. Tučkovi poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom, u tretmanu niskog svetlosnog

intenziteta imali su manje vrednosti veličine centroida, nego tučkovi poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti. U oba tretmana, kraći i širi folovi i standardi, i uži tučkovi dobijeni su za populaciju poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u poređenju sa delovima cvetova biljaka poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti.

Fenotipska varijabilnost oblika delova cvetova se razlikovala za svaku od populacija između svetlosnih tretmana. U tretmanu visokog svetlosnog intenziteta folovi poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti imali veće vrednosti veličine centroida, nego u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta, dok je kod standarda u istom poređenju dobijen suprotan obrazac. Cvetovi poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta imaju kraće i šire folove i tučkove, i kraće standarde, u odnosu na delove cveta u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta.

U tretmanu visokog svetlosnog intenziteta, standardi poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom, imali su manje vrednosti veličine centroida, u odnosu na tretman niskog svetlosnog intenziteta, dok je kod tučkova u istom poređenju uočeno postojanje suprotnog obrasca. Cvetovi biljaka poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom, u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta imali su kraće i šire folove i tučkove, i uže i duže standarde, u poređenju sa tretmanom niskog svetlosnog intenziteta. Razlike svetlosnih intenziteta nisu dovele do promena obrazaca korelacionih odnosa delova cveta, bili su slični dobijenim u prirodnim staništima i eksperimentalnim uslovima.

Obrasci korelacionih odnosa između oblika delova cveta *I. pumila* zavisili su od heterogenih uslova svetlosti, kao i od prisustva antropogeno indukovano stresa (aerozagadenja). Oblik folova i standarda je bio statistički značajno korelisan, kao i oblik folova i tučkova, unutar svakog od prirodnih staništa, u eksperimentalnim uslovima, kao i u urbanoj sredini izloženoj antropogenom stresu (aerozagadenju). Dobijeni rezultati ukazuju da se strukturni i funkcionalni odnosi između ovih delova cveta nisu značajno menjali u suboptimalnim uslovima sredine.

**Ključne reči:** heterogeni uslovi svetlosti, antropogeno indukovani stres, oblik i veličina lista, oblik i veličina delova cveta, *Mercurialis perennis*, *Iris pumila*, geometrijska morfometrija, polni dimorfizam, integracije oblika delova cveta.

**Naučna oblast:** Biologija

**Uža naučna oblast:** Evolucionarna biologija

**UDK broj:**

Inter- and intrapopulation variability in leaf shape in *Mercurialis perennis* L. and flower parts in *Iris pumila* L.: the impact of heterogeneous light conditions and anthropogenically induced stress

Summary

Impact of heterogeneous light conditions and anthropogenically induced stress (trampling and air pollution) on shape and size of leaves in *Mercurialis perennis* and flower parts in *Iris pumila*, was assessed by means of geometric morphometrics. The effect of mentioned factors on variability of shoot traits in *M. perennis* (plant height, number of leaves and internodes) was also explored. Since *M. perennis* is a dioecious plant, presence of sexual dimorphism and potential sex-specific reaction to suboptimal habitat conditions was investigated. The effect of heterogeneous light conditions and air pollution on degree of integration of shape of different floral parts of *I. pumila* was determined based on changes in patterns of covariation among mentioned structures.

*Mercurialis perennis* and *Iris pumila* have proved themselves to be suited model systems in plant evolutionary biology research. Dog's mercury, *Mercurialis perennis* L. (Euphorbiaceae), is a dioecious perennial forb, typical of ancient undisturbed woodlands, but it can also occur in open conditions and under strong antropogenic disturbance. As a dioecious herb, it represents an attractive object for research of different aspects of sexual dimorphism in plants. Dwarf iris, *Iris pumila* L. (Iridaceae), is monocot, perennial, geophyte typically inhabiting open, dry lowlands.

This research included *M. perennis* populations from Avala and Bele stene (Kopaonik) as well as *I. pumila* populations from Deliblato Sands and Belgrade. Additionally, flowers of *I. pumila* grown under experimentally explicitly manipulated light intensity and quality conditions were analyzed. The study included a total of 90 *M. perennis* and 120 *I. pumila* plants (sum 60 genotypes) from natural habitat exposed to heterogeneous light conditions, 170 *I. pumila* plants (33 genotypes) grown under different light experimental treatments, as well as 119 *M. perennis* and 120 *I. pumila* plants (41 genotypes) from sites exposed to different levels of anthropogenically induced stress.



Results show statistically significant difference in shape and size of *M. perennis* leaves from the open site and from the shade. The leaves from the open site were wider and shorter, with lower centroid size value compared to leaves from the shade. Plants exposed to anthropogenically induced stress (trampling during recreational activities) had shorter and wider leaves with lower centroid size value compared to leaves of plants that were not stressed.

Suboptimal environmental conditions affected some of the analyzed shoot traits. Light exposed plants were significantly shorter compared to the plants from the shade, whilst number of leaves and internodes did not differ. On the other hand, plants subjected to anthropogenically induced stress (trampling) were significantly shorter with higher number of leaves compared to the plants that were not exposed to the same stress.

Sexual dimorphism was not detected in shape and size of leaves in *M. perennis*, nor was sex and site interaction significant. Male plants from both open and shade had significantly higher number of internodes compared to the females, however they were not higher. Number of leaves was higher in males from the shade compared to the females from the same site. Under the influence of trampling all shoot traits in *M. perennis* exhibited sexual dimorphism – the females had shorter stems with lower number of leaves and internodes.

Phenotypic variability of shape and centroid size of flower parts of *I. pumila* (outer tepals – falls, inner tepals – standards, styles) was affected by heterogeneous habitat light conditions. Under vegetation shade the flowers were bigger, with wider and shorter standards and styles; and narrow falls compared to flowers from light exposed site. Microhabitat variances in conditions contributed to interpopulation differences.

Plants grown under vegetation shade had higher centroid size of falls under both experimental treatments (low and high light conditions) compared to the falls of plants grown exposed to sunlight. Styles from plants grown under vegetation shade in low light treatment had lower centroid size value than styles from plants grown under full sunlight. In both treatments plants from vegetation shade had shorter and wider falls and standards with narrower styles compared to corresponding parts of plants grown under full sunlight.

Phenotypic variability of shape of floral parts differed in each populations between light treatments. In high light treatment falls of flowers of plants grown in full daylight had higher centroid size values compared to the low light treatment, whilst in the same comparison for the standards the opposite pattern emerged. Flowers of plants grown under full daylight in high light treatment had shorter and wider falls and styles with shorter standards, compared to corresponding flower parts of plants under low light treatment.

In high light treatment, standards of flowers from plants grown under vegetation shade had lower centroid size values compared to the low light treatments, whilst the same comparison showed the opposite pattern in styles. Flowers of plants grown under vegetation shade in high light treatment had shorter and wider falls and styles with narrower and longer standards compared to low light treatment. Light intensity differences did not cause change in pattern of correlations among flower parts, which were similar under both natural and experimental condition.

Patterns of covariations among shape of flower parts *I. pumila* were influenced by heterogenous light conditions as well as anthropogenically induced stress (air pollution). Falls and standard shapes were statically correlated, same applied to falls and styles at natural habitats and urban habitat exposed to anthropogenically induced stress (air pollution) as well as in experimental conditions. These results indicate that structural and functional relations among flower parts did not suffer significant alterations under suboptimal environmental conditions.

**Key words:** heterogeneous light conditions, anthropogenically induced stress, leaf shape and size, shape and size of flower parts, *Mercurialis perennis*, *Iris pumila*, geometric morphometrics, sexual dimorphism, shape integration of flower parts

**Scientific field:** Biology

**Specific scientific field:** Evolutionary biology

**UDC number:**

## Sadržaj:

<b>I Uvod</b> .....	1
<b>1.1. Fenotipska varijabilnost</b> .....	2
1.1.1. <i>Variranje oblika i veličine vegetativnih i reproduktivnih organa biljaka</i> ...	4
1.1.2. <i>Polni dimorfizam</i> .....	6
1.1.3. <i>Morfološka integracija i modularnost</i> .....	7
<b>1.2. Stres</b> .....	8
1.2.1. <i>Abiotički stres</i> .....	9
1.2.2. <i>Antropogeno indukovani stres</i> .....	11
<b>1.3. Procena morfološke varijabilnosti primenom geometrijske morfometrije</b> .....	14
<b>II Ciljevi istraživanja</b> .....	19
<b>III Materijal i metode</b> .....	22
<b>3.1. Objekti istraživanja</b> .....	23
3.1.1. <i>Mercurialis perennis</i> .....	23
3.1.2. <i>Iris pumila</i> .....	29
<b>3.2. Priprema materijala za analizu i veličina uzorka</b> .....	35
3.2.1. <i>Mercurialis perennis</i> .....	35
3.2.2. <i>Iris pumila</i> .....	36
<b>3.3. Morfometrijska analiza</b> .....	37

3.4. Statistička obrada podataka.....	42
<b>IV Rezultati.....</b>	<b>46</b>
4.1. Uticaj heterogenih uslova svetlosti na varijabilnost oblika i veličine lista i osobina izdanka <i>Mercurialis perennis</i> .....	47
4.2. Uticaj antropogeno indukovanog stresa (gaženja) na varijabilnost oblika i veličine lista i osobina izdanka <i>Mercurialis perennis</i> .....	49
4.3. Uticaj heterogenih uslova svetlosti na varijabilnost oblika i veličine delova cveta <i>Iris pumila</i> .....	51
4.3.1. Prirodna staništa.....	51
4.3.2. Eksperimentalni uslovi.....	54
4.4. Uticaj antropogeno indukovanog stresa (aerozagadenja) na varijabilnost oblika i veličine delova cveta <i>Iris pumila</i> .....	61
4.5. Analiza morfološke integracije.....	62
<b>V Diskusija.....</b>	<b>64</b>
5.1. Uticaj heterogenih uslova svetlosti na varijabilnost osobina vegetativnih organa <i>Mercurialis perennis</i> .....	66
5.2. Uticaj antropogeno indukovanog stresa (gaženja) na varijabilnost osobina vegetativnih organa <i>Mercurialis perennis</i> .....	67
5.3. Polni dimorfizam kod <i>Mercurialis perennis</i> .....	71
5.4. Uticaj heterogenih uslova svetlosti na varijabilnost oblika i veličine delova cveta <i>Iris pumila</i> .....	73

5.4.1. Prirodna staništa.....	74
5.4.2. Eksperimentalni uslovi.....	77
<b>5.5. Uticaj antropogeno indukovanog stresa (aerozagadenja) na varijabilnost oblika i veličine delova cveta <i>Iris pumila</i>.....</b>	<b>82</b>
<b>5.6. Morfološka i funkcionalna integracija oblika delova cveta <i>Iris pumila</i>.....</b>	<b>83</b>
<b>VI Zaključci.....</b>	<b>86</b>
<b>VII Literatura.....</b>	<b>89</b>
<b>VIII Prilozi.....</b>	<b>106</b>
<b>IX Biografija autora.....</b>	<b>170</b>
<b>Prilog 1. Izjava o autorstvu.....</b>	<b>172</b>
<b>Prilog 2. Izjava o istovetnosti štampane i elektronske verzije doktorskog rada....</b>	<b>173</b>
<b>Prilog 3. Izjava o korišćenju.....</b>	<b>174</b>

## ***I Uvod***

Jedno od osnovnih pitanja u biologiji je kako se organizmi prilagođavaju na ekološke karakteristike okruženja u kome se nalaze, razvijaju, rastu i razmnožavaju. Njihovo prilagođavanje može dovesti do promene (varijabilnosti) osobina organizma, što zavisi od heterogenosti ekoloških faktora u životnoj sredini, kao i organa koji je pod direktnim ili indirektnim uticajem tih faktora. Na taj način u prirodi postoji veliki spektar prirodne varijabilnosti osobina jedinki iste vrste što je i osnova Darwinove teorije i temelj evolucije fenotipa. Sposobnost organizma da uprkos sredinskim i genetičkim promenama produkuje određeni fenotip i stabilnost razvića, koja doprinosi postojanju neizmenjenih puteva tokom razvića u konstantnim sredinskim i genetičkim uslovima (kanalisanost razvića), definišu fenotipsku varijabilnost (Waddington, 1957; Willmore i sar., 2005). Morfološka varijabilnost organa ili njihovih delova u optimalnim i suboptimalnim uslovima je jedna od bitnih tema istraživanja u oblasti evolucione ekologije biljaka.

### **1.1. Fenotipska varijabilnost**

Biljke kao sesilni organizmi moraju se prilagoditi na uslove staništa određenim mehanizmima varijabilnosti osobina u cilju preživljavanja i reprodukcije u heterogenim uslovima životne sredine (Rozendaal i sar., 2006). Postojanje fenotipske varijabilnosti osobina biljaka omogućava adaptaciju na heterogene uslove u novim sredinama sa stresnim faktorima ili suboptimalnim uslovima životne sredine (Anderson i sar., 2012).

Uslovi u spoljašnjoj sredini, pre svega suboptimalni uslovi (npr. svetlost, vlažnost itd.) mogu usloviti različit nivo fenotipske varijabilnosti. Takođe, genetička osnova, u sadejstvu sa uslovima spoljašnje sredine, reguliše i produkuje fenotipsku varijabilnost (Woods i sar. 1999; Møller, 2000; Hoffmann i Woods, 2001). Na povećanje fenotipske varijabilnosti organizama utiču uslovi u spoljašnjoj sredini tokom razvića sa jedne strane, potom genetička struktura, kao i greške u toku razvića sa druge strane. Prirodna selekcija i regulatorni mehanizmi tokom razvića doprinose održavanju fenotipske varijabilnosti.

Biljke poseduju različite strategije i mehanizme pomoću kojih se adaptiraju na stresne uslove u prirodnim uslovima (Flexas i sar., 2002, 2004; Tucić i Miljković, 2010), ali i na antropogeno indukovani stres (Vujić i sar., 2015, 2016). Postoje

evolucione i ekološke strategije pomoću kojih jedinke mogu da opstanu u promenljivim uslovima spoljašnje sredine. Kombinacijom ovih strategija moguć je opstanak jedinki u datim uslovima sredinskog okruženja, čiji pojedinačni doprinos zavisi od nekoliko faktora: načina ukrštanja, intenziteta i pravca delovanja selekcije na određene osobine, postojanja genetičke varijabilnosti koja će omogućiti ekološki relevantni adaptivni odgovor i genetičkih korelacija između osobina (ograničenja)(Anderson i sar., 2012).

Fenotipska varijabilnost se može proceniti na osnovu komponenti fenotipske varijanse (Zhang, 2005; Teder i sar., 2008). Fenotipska varijansa rezultat je sadejstva osnovnih komponenti genetičke i sredinske varijanse kao i njihovih interakcija. Genetička varijansa sastoji se od aditivne ( $V_A$ ), dominantne ( $V_D$ ) i epistatičke genetičke varijanse ( $V_I$ ). Aditivna genetička varijansa je rezultat aditivnog efekta gena, dominantna ( $V_D$ ) je rezultat interakcije alela na određenom lokusu, dok je epistatička genetička varijansa ( $V_I$ ) posledica interakcija alela sa različitih lokusa.

Podkomponente sredinske varijanse ( $V_E$  – *makrosredinska* varijansa) su: sredinska varijansa interakcije genotipa i uslova u spoljašnjoj sredini ( $V_{G \times E}$ ), generalna sredinska varijansa ( $V_{EG}$ ) i specifična sredinska varijansa ( $V_{ES}$ ). Sredinska varijansa interakcije genotipa i uslova u spoljašnjoj sredini ( $V_{G \times E}$ ) ukazuje na odgovore jedinki različitih genotipova na uslove u spoljašnjoj sredini. Generalna sredinska varijansa ( $V_{EG}$  – *mikrosredinska* varijansa), predstavlja značajnu komponentu sredinske varijanse i opisuje razlike između jedinki unutar populacije koje nastanjuju određeno stanište i predstavlja *interindividualnu* varijabilnost. Specifična sredinska varijansa ( $V_{ES}$ ) opisuje varijabilnost unutar jedinke – *intraindividualnu* varijabilnost (razlika između istih delova jednog organa, npr. između latica jednog cveta)(Byers, 2008).

Sposobnost genotipa da u različitim uslovima spoljašnje sredine produkuje različite fenotipove (fenotipska plastičnost) je jedan od načina kojima se biljke prilagođavaju heterogenim uslovima staništa (Xu i sar., 2008; Huber i sar., 2012). Najčešće je fenotipska plastičnost adaptivna strategija koja se razvija u prostorno ili vremenski heterogenim uslovima (Huber i sar., 2012), koja može u dužem vremenskom razdoblju dovesti do evolucije fenotipa (Weinig, 2002). Međutim, fenotipska plastičnost ne mora uvek da bude adaptivna (Kleunen i Fischer, 2005).



### *1.1.1. Variranje oblika i veličine vegetativnih i reproduktivnih organa biljaka*

Biljke su pogodni objekti za istraživanje obrazaca variranja osobina individua, populacija i indikaciju stresnog sredinskog okruženja, jer su sesilni organizmi koji poseduju modularnu strukturu i zato što poseduju širok opseg tolerancije na stresore (de Kroon i sar., 2005).

Odgovori biljaka na uslove u spoljašnjoj sredini, kao npr. količinu i kvalitet svetlosti, mogu se posmatrati na različitim nivoima – nivou cele biljke, biljnih organa (vegetativnih i reproduktivnih), nivou modula ili ćelijskom nivou (Bazzaz, 1996). Imajući u vidu funkciju vegetativnih i reproduktivnih struktura biljaka, očekivano je da postoji veća varijabilnost vegetativnih osobina u odnosu na reproduktivne (Brock i Weinig, 2007).

#### *Fenotipska varijabilnost lista*

Fenotipska varijabilnost vegetativnih organa biljaka – listova je velika, čak i kada se posmatraju listovi iste biljke, na šta utiče heterogenost makrosredinskih i mikrosredinskih uslova u kojima se listovi razvijaju i rastu (Jones, 1992; Tsukaya, 2005; Bensmihen i sar., 2008; Royer i sar., 2009; Klingenberg i sar., 2012). Morfologija listova (veličina i oblik) je izuzetno značajna u botaničkim istraživanjima. Uprkos toj činjenici, u malom broju botaničkih istraživanja rađene su genetičke i morfometrijske analize, kako bi se utvrdio odnos između veličine i oblika listova (Viscosi i sar., 2012). Postoji uzročna veza između uslova u spoljašnjoj (životnoj) sredini (kao što su intenzitet svetlosti, vlažnost zemljišta i temperatura) i osobina lista (Roche i sar., 2004; Liao i sar., 2007; Xu i sar., 2008). Veličina listova je, po pravilu, manja u prisustvu visokog svetlosnog intenziteta, smanjene vlažnosti, povećane temperature i antropogeno indukovano stresa (npr. gaženja) (Whitman i Aarssen, 2010; Vujić i sar., 2016). Jefferson (2008) navodi da su veličina i broj listova *Mercurialis perennis* manji na staništima sa većim svetlosnim intenzitetom. Rezistencija biljaka na antropogeno indukovani stres (gaženje) u najvećoj meri zavisi od morfologije listova (veličine), visine biljke i morfologije biljake (životne forme) (Sun i Liddle, 1993). Pokazano je da antropogeno indukovani stres (gaženje) utiče na veličinu lista *M. perennis*. Uočeno je

prisustvo manjih listova *M. perennis* u prisustvu antropogeno indukovanog stresa (gaženja), u poređenju sa listovima sa staništa bez antropogeno indukovanog stresa (gaženja)(Vujić i sar., 2016).

Pokazano je da svetlost i vlažnost zemljišta utiču na varijabilnost oblika lista. Kod *Quercus acutissima* listovi biljaka sa staništa pod vegetacijskom senkom su širi u poređenju sa listovima biljaka sa staništa pune dnevne svetlosti (Xu i sar., 2008). U uslovima smanjene vlažnosti zemljišta, listovi *Quercus acutissima* su uži u poređenju sa listovima biljaka u uslovima povećane vlažnosti zemljišta (Xu i sar., 2008). Antropogeno indukovani stres (gaženje) takođe može uticati na varijabilnost oblika lista. Listovi *M. perennis* izloženi antropogeno indukovanom stresu (gaženju) su širi i kraći u poređenju sa listovima koji nisu izloženi antropogeno indukovanom stresu (gaženju)(Vujić i sar., 2016).

#### *Fenotipska varijabilnost cveta*

Najvažniji faktori koji utiču na morfološku varijabilnost cvetova su intenzitet svetlosti, vlažnost zemljišta, aerozagađenje i oprašivači. Veličina latica je manje fenotipski varijabilna u poređenju sa osobinama na nivou cele biljke npr. broj cvetova (Dorken i Barrett, 2004; Wolfe i Mazer, 2005; Caruso, 2006). Prethodnim studijama je pokazano da svetlost utiče na morfološku varijabilnost cvetova *Iris pumila* (Tucić i Miljković, 2010) i *Arabidopsis thaliana* (Brock i Weinig, 2007). Pokazano je i da vlažnost zemljišta utiče na morfološku varijabilnost cvetova kod *Lobelia siphilitica* (Caruso, 2006) i *Lythrum salicaria* (Mal i Lovett–Doust, 2005). Pored prirodnih faktora koji uzrokuju nastanak stresa (svetlosti i vlažnosti zemljišta), i antropogeno indukovani stres (aerozagađenje) utiče na morfološku varijabilnost cvetova *I. pumila* (Vujić i sar., 2015).

Među cvetnicama, oprašivanje insektima je učestaliji vid oprašivanja u poređenju sa oprašivanjem vetrom (Ollerton i sar., 2011). Verovatnoća oprašivanja cvetova većine hermafroditnih biljaka, koji se oprašuju pomoću insekata, zavisi od osobina atraktivnosti cveta, obojenosti latica i količine nektara. Oprašivačima su privlačniji cvetovi koji poseduju jaču obojenost latica i veću količinu nektara, usled čega takvi cvetovi imaju veću adaptivnu vrednost (Carvallo i Medel, 2005). Proučavanjem nekoliko vrsta unutar roda *Mimulus*, pokazano je da broj poseta

oprašivača zavisi od količine proizvedenog nektara unutar cveta, ali i od oblika latica (Cooley i sar., 2008). Insekti oprašivači mogu vršiti selekciju unutar biljnih populacija, oprašujući pretežno cvetove sa određenim karakteristikama (npr. jače obojene cvetove). Na taj način, insekti oprašivači utiču na smanjivanje fenotipske varijabilnosti cvetova unutar biljnih populacija.

### *1.1.2. Polni dimorfizam*

Polni dimorfizam je značajan izvor fenotipske varijabilnosti koji privlači pažnju mnogih istraživača, ali je za sada slabije proučen kod biljaka nego kod životinja. Polni dimorfizam (*engl.* sex dimorphism – SD) predstavlja razlike u primarnim i sekundarnim polnim karakteristikama (morfološkim, fiziološkim, itd.) između polova (Barrett i Hough, 2013).

Biljke mogu biti jednodome (monecke) ili dvodome (diecke). Jednodome ili monecke biljke poseduju muške i ženske cvetove, čija brojnost na biljci varira (Barrett, 2002). Postoji ginojednodomost (ginomonecija) kada se na biljci nalaze hermafroditni (potpuni cvetovi, sa tučkovima i prašnicima) i ženski cvetovi, kao i androjednodomost (andromonecija) kada se na biljci nalaze hermafroditni i muški cvetovi.

Dvodome ili diecke biljke poseduju muške cvetove na jednim, a ženske cvetove na drugim individuama. Reproductivni organi kod biljaka (cvetovi) se mogu razlikovati prema polu. Postoji dvodomost (diecija) kada su cvetovi isključivo jednopolni, ginodvodomost (ginodiecija) kada su cvetovi hermafroditni ili ženski, i androdvodomost (androdiecija) kada su cvetovi hermafroditni ili muški (Barrett, 2002). Varijabilnost oblika morfoloških struktura može biti posledica postojanja polnog dimorfizma, kada su prisutne polno specifične razlike oblika. Međutim, na varijabilnost oblika morfoloških struktura organa može uticati i alometrija, kada oblik zavisi od veličine morfološke strukture (Klingenberg, 2010).

Dvodome biljke su pogodan objekat za proučavanje polnog dimorfizma (Cvetković i Jovanović, 2007; Vujić i sar., 2016). U prethodnim studijama o polnom dimorfizmu analizirane su razlike u veličini biljaka, obliku listova i fiziološkim osobinama, dok su ređe analizirane osobine semena (Barrett i Hough, 2013).

Posledice postojanja polnog dimorfizma mogu biti: prisustvo različitih selektivnih pritisaka na muške i ženske biljke (Sánchez–Vilas i Pannell, 2010), razlike u reproduktivnoj alokaciji (Bazzaz i sar., 1987), različite reakcije na uslove u spoljašnjoj sredini (npr. različita podložnost herbivorima)(Cornelissen i Stiling, 2005; Rubinjoni i sar., 2015) i različite strategije pomoću kojih dolaze do resursa (Sánchez–Vilas i Pannell, 2010).

### *1.1.3. Morfološka integracija i modularnost*

Morfološka integracija povezana je sa konceptom modularnosti (Klingenberg, 2008, 2014) i predstavlja kovariranje morfoloških struktura organizma ili delova strukture, nastalih usled postojanja funkcionalnih interakcija ili interakcija tokom razvića između osobina (Klingenberg, 2010).

Biljke imaju modularnu građu i predstavljaju skup, često hijerarhijski umreženih, modularnih jedinica (de Kroon i sar., 2005).

Integracije između različitih struktura listova ili cvetova kod biljaka, moguće je proučavati na interindividualnom nivou (interindividualna varijabilnost – posledica mikrosredinskih variranja), ali i na intraindividualnom nivou (intraindividualna varijabilnost – rezultat nestabilnosti razvića) (Klingenberg, 2014) kada se posmatra prisustvo integracija između istih organa npr. cveta koji su prisutni u nekoliko „kopija“.

Postoje različiti nivoi na kojima se integracije mogu posmatrati (Klingenberg, 2014):

- razvojne integracije (između procesa razvića kojima nastaju različite osobine, zajednički ili paralelni putevi razvića),
- funkcionalne integracije (integracija između funkcionalno važnih struktura u okviru modula),
- genetičke integracije (postojanje korelacionih odnosa između delova strukture; kada se delovanjem selekcije na jedan deo strukture pojavljuju odgovori u drugim delovima strukture),
- sredinske integracije (integracija različitih fenotipskih osobina nastalih usled prisustva različitih uslova u spoljašnjoj sredini),

- ontogenetske integracije (integracija osobina kroz ontogenetske stadijume unutar populacije),
- statičke integracije (između jedinki koje pripadaju istoj vrsti i na istom su ontogenetskom stadijumu),
- evolucione integracije (kovariranje evolucionih promena različitih osobina, nastalih delovanjem genetičkog drifta, mutacija, selekcije i protoka gena).

Biljke se sastoje od ponovljivih jedinica (modula – strukturnih, funkcionalnih razvojnih, genetičkih, itd.) koje se mogu označiti kao strukturne i funkcionalne subjedinice biljaka (de Kroon i sar., 2005). Morfološka modularnost se definiše kao prisustvo visokog stepena integrisanosti unutar strukturnih jedinica i slabog stepena integrisanosti između strukturnih jedinica (Klingenberg, 2009, 2010, 2014).

Modularnost se može posmatrati u različitim kontekstima. Tako postoje razvojni moduli koji nastaju usled postojanja razvojnih interakcija lokalizovanih unutar specifičnih regiona, koje uslovljavaju nastanak jakih integracija (delovi organa ili organi koji imaju iste puteve razvića)(Caroll i sar., 2001; Klingenberg, 2010). Genetički moduli nastaju usled plejotropnog efekta gena sa jednog lokusa ili usled postojanja vezanih gena sa različitih lokusa koji utiču na determinaciju različitih delova. Interakcijom delova koji zajedno obavljaju neku funkciju nastaje funkcionalni modul, dok evolucionni modul predstavlja posledicu integrisane evolucije različitih kompleksa osobina (Klingenberg, 2010).

## **1.2. Stres**

Termin stres definisan je različito u zavisnosti od naučne oblasti u kojoj se proučava kao faktor (npr. evoluciji, ekologiji, biomedicini, itd), objekta na koji deluje stres (biljke, životinje, itd), kao i nivoa istraživanja (morfološki, fiziološki, biohemijski, molekularni itd.)(Bijlsma i Loeschcke, 2005).

Postoje različite definicije stresa kod biljaka. Stres se može definisati kao prisustvo nepovoljnih uslova ili substanci koje utiču na metabolizam, rast ili razviće biljaka, ili kao prisustvo nepovoljnih uslova koji utiču na nastanak fizioloških promena (Gaspar i sar., 2002; Kranter i sar., 2010).

U oblasti evolucione biologije stres se definiše kao faktor u spoljašnjoj sredini koji utiče na komponente fitnesa (preživljavanje i reprodukciju) jedinki. Stres nije samo karakteristika stresora (sredinska komponenta), već i organizma (biološka komponenta) (Bijlsma i Loeschke, 2005; Miljković, 2009).

U ekološkim istraživanjima ne postoji unuverzalna definicija stresa. Jedna od mogućih definicija stresa je da delovanjem jednog ili većeg broja ekoloških faktora nastaje određeno stanje organizama usled čega će oni biti blizu ili izvan granica svoje ekološke niše (Straalen, 2003). Generalno, faktori koji mogu prouzrokovati nastanak stresa (bilo akutnog ili hroničnog) mogu biti biotički i abiotički, odnosno prirodni i antropogeno indukovani. Odgovor biljaka (kao i ostalih organizama) zavisi od tkiva ili organa koji je pod stresom (Cramer i sar., 2011), dužine i intenziteta delovanja stresora (Kranner i sar., 2010).

Poters i saradnici (2007) su opisali generalno slične morfološke odgovore na različite vrste stresora. Takvi, stresom indukovani morfološki odgovori (*engl.* stress-induced morphogenic response – SIMR) se na nivou organizma, ogledaju u inhibiciji izduživanja stabla i korena i preraspodeli rasta, i povezani su sa brojnim hroničnim stresorima, uključujući i mehanički stres (Potters i sar., 2007, 2009). Proučavanja SIMR mogu da olakšaju razumevanje uočenih morfoloških promena u uslovima suboptimalnih stresnih uslova sredine.

### *1.2.1. Abiotički stres*

Abiotički stres se definiše kao negativan efekat abiotičkih (fizičkih) faktora u životnoj sredini na rast, metabolizam (Reddy i sar., 2004), preživljavanje i/ili fekunditet biljaka (Grime, 1979; Welden i Slauson, 1986; Maestre i sar., 2005), stabilnost razvića i intraindividualnu varijabilnost biljaka (Tucić i Miljković, 2010; Miljković, 2012). U abiotičke faktore koji utiču na rast biljaka i koji mogu biti stresni faktori za biljke, spadaju: svetlost, temperatura, dostupnost vode, nutrijenti i sastav zemljišta, teški metali, aerozagađenje itd. (Reddy i sar., 2004; Tucić i Miljković, 2010; Klisarić i sar., 2014; Miljković i sar., 2014; Vujić i sar., 2015).

## *Heterogeni uslovi svetlosti*

Uslovi svetlosti kvantitativno i kvalitativno variraju u prostoru i vremenu. Iako je jasno da kvalitet svetlosti utiče na pojedinačne biljke, kao i na ekosistem u celini, proučavanje efekta svetlosti nije jednostavno sprovesti zbog postojanja kompleksnih interakcija biljaka sa uslovima u spoljašnjoj sredini (Valladares, 2003).

Količina iskorišćene svetlosti i stopa fotosinteze na nivou cele biljke zavisi od osobina listova, obrasca grananja biljke i rasporeda listova. Lisna površina biljaka i pozicija listova na biljci važni su za maksimalno iskorišćavanje dostupne svetlosti, tako da će listovi sa većom lisnom površinom i više pozicionirani listovi na biljci maksimalno iskoristiti dostupnu svetlosti (Valladares, 2003).

Biljke se morfološki i fiziološki prilagođavaju na uslove svetlosti na staništu, ali odgovor biljaka može biti ili dosta brz *fiziološki* u vidu brzog premeštanja proteina i pigmenata između dva fotosistema ili relativno spor *morfološki* u vidu postepenih promena u izgledu biljaka koje su deo plastičnog odgovora biljke. Biljke se mogu prilagoditi na uslove svetlosti na staništu promenom odnosa potpornih i ne-potpornih tkiva, obrascem grananja i položajem listova, specifičnom lisnom površinom listova, stopom fotosinteze i respiracije itd. (Valladares, 2003). Listovi senke, odnosno listovi biljaka sa staništa pod vegetacijskom senkom, razlikuju se od listova biljaka sa staništa pune dnevne svetlosti i po tome što imaju veću lisnu površinu i manju gustinu stoma, povećanu specifičnu površinu lista (*engl.* specific leaf area – SLA) i smanjenu koncentraciju hlorofila (Avramov i sar., 2007).

Pokazano je da usled prisustva heterogenih uslova svetlosti na staništu, kod vrste *I. pumila* ne dolazi samo do nastanka morfoloških promena listova kao vegetativnih struktura, već se morfološki menjaju i reproduktivne strukture (cvetovi). Cvetovi na staništu pod vegetacijskom senkom su veći u poređenju sa cvetovima na staništu pune dnevne svetlosti (Miljković, 2009, 2012). Takođe, prisustvo heterogenih uslova svetlosti utiče na stabilnost razvića delova cveta *I. pumila* koja je kvantifikovana indeksima fluktuirajuće asimetrije (Tucić i Miljković, 2010).

Abiotički faktori se razlikuju između staništa na rubovima šume i staništa u unutrašnjosti šume (Xu i sar., 2008). Unutar gustih šuma je smanjen intenzitet svetlosti, a tokom perioda suše u uslovima smanjene vlažnosti, nastaju fiziološke promene kod

biljaka: niža stopa fotosinteze, slabije usvajanje ugljenika i negativan uticaj na osmotsku regulaciju i efikasno korišćenje vode. Po hipotezi uzajamnih ograničenja između suše i smanjene količine svetlosti, u sušnim uslovima biljke više ulažu u biomasu korena nego u biomasu nadzemnih delova. Biljke su manje tolerantne na smanjenu količinu svetlosti u uslovima suše, odnosno manje su tolerantne na sušu u uslovima smanjene količine svetlosti. Intenzitet svetlosti i temperatura su sa vlažnošću negativno korelisani (Holmgren i sar., 2012), tako da se svetlije i toplije sredine odlikuju manjom vlažnošću.

### *1.2.2. Antropogeno indukovani stres*

U antropogeno indukovani stres koji, generalno, negativno utiče na šumsku vegetaciju, pa i na onu koja se razvija u urbanim i suburbanim uslovima, spadaju npr. prisustvo polutanata u vazduhu (aerozagađenje), fragmentacija staništa (Malmivaara–Lämsä i sar., 2008), seča drveća i gaženje (Kutiel i Zhevelev, 2001; Amrein i sar., 2005; Guirado i sar., 2006; Bernhardt–Römermann i sar., 2011).

### *Aerozagađenje*

Zagađenje se definiše kao nastanak štetnih ili neželjenih promena u fizičkom, hemijskom ili biološkom kvalitetu vazduha, vode ili zemljišta. Zagađenje može nastati prisustvom antropogenih aktivnosti, koje imaju štetno dejstvo na kvalitet životne sredine i zdravlje ljudi (Yanga i Omaye, 2009).

Antropogene aktivnosti (industrija, saobraćaj itd.) utiču na promenu uslova u spoljašnjoj sredini i na promenu u produkciji, sastavu i diverzitetu terestričnih ekosistema jer, između ostalog, dovode do promene u količini glavnih nutrijenata (azot, fosfor, CO<sub>2</sub>, Ca<sup>2+</sup>) (Tilman i Lehman, 2001). Povećana koncentracija CO<sub>2</sub>, kao i drugih gasova staklene bašte, utiče na povećanje globalne prosečne temperature vazduha, što uslovljava izmenu režima padavina i formiranje ekstremnih vremenskih uslova, kao i na povećanu stopu fotosinteze i rast biljaka (Ziska i Beggs, 2012).

Zagađujuće materije u vazduhu su bilo koje supstance koje mogu imati nepovoljan uticaj na ljude, životinje ili vegetaciju. Pretežno su prisutne u vazduhu usled postojanja antropogenih aktivnosti, zbog čega se te aktivnosti smatraju glavnim



uzrokom zagađenja. Zagađujuće supstance u vazduhu se mogu grupisati u četiri kategorije. U prvu kategoriju spadaju zagađujuće supstance u vidu gasova, kao što su SO<sub>2</sub>, NO (interaguje sa ozonom ili radikalima u atmosferi i formira se NO<sub>2</sub>), CO, ozon i isparljiva organska jedinjenja, koja nastaju usled sagorevanja fosilnih goriva. U drugu grupu zagađujućih supstanci spadaju toksične grupe hemikalija koje opstaju duže u vazduhu (npr. dioksidi, pesticidi). Teški metali su grupisani unutar zasebne grupe (Kampa i Castanas, 2008) i tu spadaju metali i metaloidi sa relativno visokom atomskom gustinom (većom od 4 g/cm<sup>3</sup>), olovo, kadmijum, nikl, kobalt, fvožde, cink, hronijum, arsenik, srebro i grupa platinastih elemenata (Nagajyoti i sar., 2010; Miljković i sar., 2014). Čestice čađi, kompleksne i raznovrsne smeše čestica u vazduhu koje variraju u veličini i sastavu, spadaju u četvrtu kategoriju. One nastaju kao rezultat prirodnih i antropogeno indukovanih aktivnosti (Kampa i Castanas, 2008). Puno pažnje posvećeno je proučavanju uticaja zagađenja na pojedinačne biljne vrste urbanih staništa (Gajić i sar., 2009; Bell i sar., 2011) i pokazano je da dolazi do redukcije u veličini organa biljaka na zagađenim staništima. Biljke mogu odgovoriti na uslove u urbanim sredinama, promenama morfoloških osobina, npr. promenom SLA (Balasooriya i sar., 2009).

Međutim, za sada postoji mali broj istraživanja u kojima je objašnjen direktan uticaj zagađenja na promenu oblika biljnih organa. Kompleksne mešavine polutanata u vazduhu, koje su karakteristične za urbane lokacije, potencijalno i realno imaju štetan uticaj na floru i vegetaciju. Taj štetan uticaj ogleda se u nastanku promena na morfološkom i fiziološkom nivou, kao i u promenama fotosinteze, rasta i razvića biljaka, fenologije cvetanja i uspešnosti reprodukcije (Gratani i sar., 2000; Viskari i sar., 2000; Honour i sar., 2009; Bell i sar., 2011; Miljković i sar., 2014). Cvetovi kao reproduktivni organi biljaka (npr. njihov broj, veličina delova cveta, veličina polena i vijabilnost, fenologija), jedan su od pogodnih biomonitring sistema za detekciju zagađenja u životnoj sredini koja je nastala usled antropogenih aktivnosti (Dubey, 1991; Neil i Wu, 2006; Syed i sar., 2008). Redukcija u veličini reproduktivnih organa biljaka u zagađenim staništima može uticati na promenu odnosa između oprašivača i cvetova (Bell i sar., 2011; Sun i sar., 2014; Vujić i sar., 2015).

## *Gaženje*

Ljudske aktivnosti kao što su seča drveća, košenje i gaženje, takođe imaju veliki uticaj na kompoziciju biljne zajednice, dinamiku populacija pojedinih vrsta, kao i na njihovu fiziologiju, razviće i morfologiju (Kutiel i Zhevelev, 2001; Amrein i sar., 2005; Guirado i sar., 2006; Bernhardt–Römermann i sar., 2011).

Antropogeno indukovani stres izazvan rekreativnim aktivnostima ima nepovoljan uticaj na prirodna staništa i zajednice (Pescott i Stewart, 2014). Rekreativne aktivnosti mogu prouzrokovati ozbiljne probleme u održivom upravljanju zaštićenih predela u suburbanim područjima (Kissling i sar., 2009). U urbanim i suburbanim predelima, mali šumski fragmenti su lako pristupačni velikom broju posetilaca i stoga su pogodni za njihove rekreativne aktivnosti koje imaju nepovoljan uticaj na te ekosisteme (Kutiel i Zhevelev, 2001; Amrein i sar., 2005; Kissling i sar., 2009). U prethodnim studijama (u prirodnim uslovima i eksperimentima) pokazano je da su glavni faktori koji utiču na distribuciju vrsta, sastav i raznovrsnost vegetacije u urbanim šumskim staništima postojanje naglih granica staništa i guste mreže staza (Guirado i sar., 2006; Malmivaara–Lämsä i sar., 2008; Hamberg i sar., 2010). Gaženje kao oblik antropogeno indukovanoг stresa se sve više proučava poslednjih godina (npr. Bernhardt–Römermann i sar., 2011; Pescott i Stewart, 2014). Direktni i indirektni uticaj gaženja je tema koja je privukla pažnju mnogih istraživača, uključujući uticaj na strukturu vegetacije i karakteristike zemljišta, promene osobina životne istorije i reproduktivne obrasce pojedinih vrsta (Malmivaara–Lämsä i sar., 2008; Rusterholz i sar., 2009; Kissling i sar., 2009; Hamberg i sar., 2010; Bernhardt–Römermann i sar., 2011; Oral i sar., 2013; Pescott i Stewart, 2014). Mnoge studije bazirane su na proučavanju osobina koje su povezane sa tolerancijom biljaka i morfološkim odgovorima na antropogeno indukovani stres, na nivou vegetacije i na nivou pojedinačnih vrsta (pregled u Bernhardt–Römermann i sar., 2011).

### 1.3. Procena morfološke varijabilnosti primenom geometrijske morfometrije

Morfologija listova se pretežno proučavala primenom tradicionalne morfometrije, ali se poslednjih decenija sve više koristi geometrijska morfometrija (Viscosi i Cardini, 2011) čija se prednost ogleda u mogućnosti direktnog prikazivanja razlika u obliku objekta u vidu ilustracija ili kompjuterskih animacija (Klingenberg, 2013).

Geometrijska morfometrija se primenjuje u različitim oblastima biologije. Upotrebom GM se proučava morfološka varijabilnost životinja (npr. Drake i Klingenberg, 2008; Jojić i sar., 2012; Sherratt i sar., 2014; Lazić i sar., 2015), ali se poslednjih decenija GM sve više koristi za proučavanje morfološke varijabilnosti oblika cvetova i listova biljaka (npr. Savriama i sar., 2012; Viscosi i sar., 2012). Tako je GM korišćena prilikom proučavanja oblika cveta *Erysimum mediohispanicum* (Savriama i sar., 2012), *Geoblasta penniculata* (Benitez–Vieyra i sar., 2009), *Iris pumila* (Vujić i sar., 2015), Mokara orhideja (Dalayap i sar., 2011), vrsta iz roda *Dactyloriza* (Shipunov i Bateman, 2005), vrsta iz roda *Antirrhinum* (Feng i sar., 2009). Pored toga, isti metod je korišćen prilikom proučavanja oblika lista na vrstama iz roda *Quercus* (Viscosi i sar., 2010, 2012), *Acer* (Jensen i sar., 2002), na vrstama *Montrichardia linifera* (Silva i sar., 2012), *Mercurialis perennis* (Vujić i sar., 2016) i *Nymphaea alba* (Volkova i sar., 2007). Pored proučavanja oblika prostih listova, u poslednje vreme se proučava i variranje oblika složenih listova (Klingenberg i sar., 2012).

Morfološke osobine mogu biti kvantifikovane pomoću pojedinačnih linearnih mera (Klingenberg, 2010) npr. dužine i širine delova cveta kod nekih biljaka (Perfectti i Camacho, 1999; Herrera i sar., 2002; Caruso, 2006; Tarasjev i sar., 2009; Tucić i Miljković, 2010; Vujić i sar., 2015). Ipak, mnoge kompleksne osobine se ne mogu efikasno opisati samo pomoću linearnih veličina objekta i tada je neophodno definisati proporcije i relativne pozicije delova analiziranog objekta kako bi se dobile preciznije informacije o obliku morfoloških struktura (Klingenberg, 2010).

Oblik se definiše kao celokupna geometrijska informacija o konfiguraciji tačaka isključujući veličinu, poziciju i orijentaciju (Dryden i Mardia, 1998). Veličina, pozicija i orijentacija nisu delovi oblika i oni mogu varirati bez uticaja na informaciju o obliku.

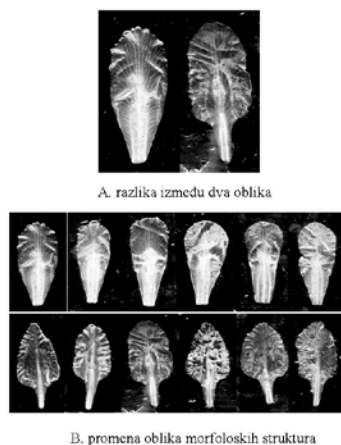
Stoga se prilikom proučavanja oblika uklanjaju informacije o veličini, poziciji i orijentaciji objekta.

Primenom GM, promene oblika morfoloških struktura organizama se mogu vizuelno predstaviti (Klingenberg, 2013). Primenom različitih multivarijantnih metoda npr. regresijom, analizom parcijalnih najmanjih kvadrata, statistički se kvantifikuju promene oblika. Multivarijantna regresija se koristi za analiziranje alometrije, dok se analiza parcijalnih najmanjih kvadrata (*engl.* Partial Least Squares – PLS) koristi za ispitivanje kovariranja oblika (Klingenberg, 2010).

Prema Klingenberg-u (2013) treba praviti razliku između koncepta promene oblika i koncepta razlika između morfoloških struktura organizama (Slika 1).

– razlika između dva oblika odnosi se na to da dva oblika nisu ista i da nisu međusobno povezana (ne postoji vremenski određeni početak i kraj);

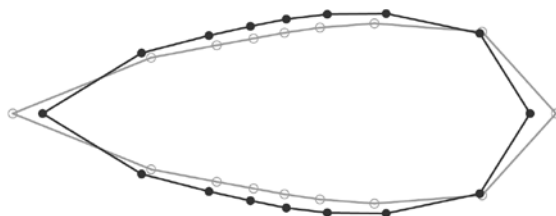
– promena oblika morfoloških struktura se odnosi na promene od početnog do konačnog oblika (postoji vremenski određeni početak i kraj).



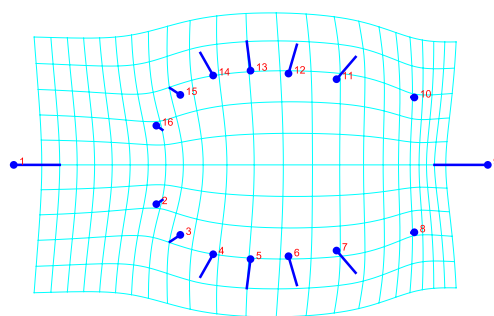
Slika 1. Koncept promene i razlike u obliku (fotografija: D. Miljković ).

Na osnovu vizuelnog predstavljanja oblika neke strukture mogu se uočiti kako morfološke razlike u anatomskom kontekstu, tako i pravac razlika oblika organa ili delova organa (Slika 2). Primenom GM analiziraju se promene oblika i na taj način se kvantifikuju morfološko variranje organa ili delova organa, zbog čega se GM sve više primenjuje u proučavanju morfološke varijabilnosti organizama u različitim oblastima biologije (Klingenberg, 2010).

Prikazivanja oblika i promene oblika u GM je moguće pomoću relativne pozicije odgovarajućih tačaka (Slika 2), kao i pomoću deformativnih mreža, kontura ili površina u kojima su sadržane informacije o promenama oblika (Slika 3) (Klingenberg, 2013).



Slika 2. Vizuelno prikazivanje oblika dela cveta *I. pumila*. Sivom linijom označen je početni, a crnom krajnji oblik strukture (MorphoJ, [http://www.flywings.org.uk/morphoj\\_page.htm](http://www.flywings.org.uk/morphoj_page.htm))



Slika 3. Deformacija „neograničene beskonačno tanke metalne ploče“ (MorphoJ, [http://www.flywings.org.uk/morphoj\\_page.htm](http://www.flywings.org.uk/morphoj_page.htm)).

Grafičko predstavljanje promene oblika se kvantifikuje energijom transformacija „neograničene beskonačno tanke metalne ploče“ (*engl.* thin plate spine), kada usled promena koordinata homolognih anatomskih tačaka morfološke strukture dolazi do deformacije te „ploče“ (Klingenberg, 2013)(Slika 3).

Primenljivost gore navedene metodologije je raznovrsna, tako na primer kod vrsta gde je potvrđeno postojanje polnog dimorfizma, mogu se posmatrati razlike oblika morfoloških struktura između individua različitih polova. Takođe je moguće praćenje

promene oblika morfoloških struktura tokom ontogenetskog razvića u toku životnog ciklusa između juvenilnih i adultnih formi morfoloških struktura (generacijska vremenska skala), kao i kvantifikovanje promene oblika morfoloških struktura u toku filogenije (evoluciona vremenska skala) (Klingenberg, 2013).

#### *Vrste tačaka na morfološkim strukturama*

Specifične tačke se definišu kao jasne anatomske tačke, te ih je moguće precizno postaviti na svakom od objekata u uzorku. Prema Bookstein-u (1991) postoje tri tipa specifičnih tačaka. Prvom tipu specifičnih tačaka pripadaju one koje se postavljaju na mestima gde se različite morfološke celine „dodiruju“ (npr. mesto gde se dva ili više skeletnih elemenata u glavenom regionu spajaju) (Klingenberg, 2002). Postavljanjem tačaka na npr. suturama lobanje fosilnih ostataka organizama, dobijaju se koordinate tačaka u dve dimenzije u vidu digitalnih slika, što čini ovaj pristup izuzetno korisnim u evolucionom kontekstu (Klingenberg, 2002). Tačke postavljene na mestu najvećeg zakrivljenja (udubljenja, ispupčenja) anatomske strukture (npr. nastavak nekog skeletnog elementa) pripadaju drugom tipu specifičnih tačaka. Drugi i treći tip specifičnih tačaka se postavlja na ekstremnim delovima objekata, ali se treći tip specifičnih tačaka u odnosu na specifične tačke tipa II može definisati samo u kontekstu celokupne anatomske strukture objekta koji se proučava (Bookstein, 1991).

Osnovni kriterijum za odabir tačaka je da se na osnovu njih jasno može proučavati oblik čitave strukture, iako je u praksi broj i distribucija tačaka često ograničena (Klingenberg, 2010).

#### *Tipovi simetrije*

Simetričnost objekta (*engl.* object symmetry) postoji ukoliko kroz simetričnu strukturu (npr. lobanja čoveka) prolazi medijalna ravan tako da su leva i desna strana odraz i lik u ogledalu. Međutim, ukoliko postoje dve kopije strukture koje se nalaze na suprotnim stranama tela jedinke, koje predstavljaju odraz i lik u ogledalu, tada postoji preklapajuća simetrija (*engl.* matching symmetry)(Mardia i sar., 2000; Klingenberg i sar., 2002). Ukoliko postoji simetrija objekta na njemu se postavlja jedna konfiguracija

tačkaka (Klingenberg i sar., 2002) i tada je moguće razdvojiti asimetričnu od simetrične komponente (Mardia i sar., 2000; Klingenberg i sar., 2002; Lazić i sar., 2015) pomoću MorphoJ programa (opcija: Generate Covariance Matrix). Simetrična komponenta ukazuje na promenu oblika određene strukture između jedinki (interindividualna varijabilnost)(Klingenberg, 2011). Interindividualna varijabilnost se u slučaju postojanja preklapajuće simetrije posmatra poređenjem prosečnih konfiguracija tačkaka zasebno pozicioniranih sa leve i desne strane tela (Savriama i Klingenberg, 2011), dok se asimetrija procenjuje na osnovu razlika u konfiguracijama na prostorno suprotno pozicioniranim strukturama (Klingenberg i sar., 2002).

## *II Ciljevi istraživanja*



Ciljevi ove doktorske disertacije su proučavanje uticaja heterogenih uslova svetlosti i antropogeno indukovano g stresa, na morfološku varijabilnost oblika i veličine lista *Mercurialis perennis* i delova cveta *Iris pumila*.

Analizirane su biljke iz prirodnih populacija na staništima koja su izložena punoj dnevnoj svetlosti i vegetacijskoj senci, kao i na staništima sa antropogeno indukovanim stresom (gaženje usled intenzivnih rekreativnih aktivnosti ili aerozagadenje usled intenzivnog saobraćaja) i staništima bez antropogeno indukovano g stresa. Pored toga, analizirane su i biljke u eksperimentalnim uslovima koje su bile izložene jasno definisanim intenzitetima svetlosti.

U cilju testiranja na koji način stresni/suboptimalni uslovi životne sredine menjaju obrasce variranja oblika i veličine lista, kao i osobina izdanka (visina biljke, broj listova i broj internodija) *M. perennis* i delova cveta *I. pumila*, ova studija je usmerena na davanje odgovora na sledeća pitanja:

- Da li postoji značajna razlika oblika i veličine lista *Mercurialis perennis* u prirodnim populacijama sa staništa izloženih različitim uslovima svetlosti (punoj dnevnoj svetlosti, odnosno vegetacijskoj senci)?
- Da li se oblik i veličina listova *M. perennis* na staništima izloženim različitom nivou antropogenih uticaja (gaženja) značajno razlikuje?
- Da li se pored oblika i veličine lista, kod *M. perennis* značajno razlikuju i osobine izdanka (visina biljke, broj listova i broj internodija) na staništima koja su izložena heterogenim uslovima svetlosti i različitom nivou antropogenog stresa?
- S obzirom na to da je *M. perennis* dvodoma biljka, da li postoji značajan polni dimorfizam u analiziranim osobinama, kao i polno–specifične reakcije na suboptimalne uslove staništa?
- Da li postoji značajna varijabilnost oblika i veličine delova cveta *I. pumila* (fola, standarda i tučka) u prirodnim populacijama sa šumskih staništa (pod vegetacijskom senkom) i otvorenih staništa izloženih punoj dnevnoj svetlosti?

- Da li suboptimalni intenzitet svetlosti značajno utiče na oblik i veličinu delova cveta *I. pumila* u eksperimentalnim uslovima jasno definisanog intenziteta svetlosti?
- Da li antropogeno indukovani stres utiče na variranje oblika i veličine delova cveta *I. pumila* između ruralnog nezagađenog staništa (zaštićen rezervat prirode) i urbanog staništa izloženog aerozagađenju?
- Da li intenzitet svetlosti i aerozagađenje utiču na promenu korelacionih odnosa između oblika različitih delova cveta *I. pumila*?

### ***III Materijal i metode***

### 3.1. Objekti istraživanja

#### 3.1.1. *Mercurialis perennis*

*Mercurialis perennis* L. (Euphorbiaceae) ili šumski prosinac je dvodoma, klonalna, višegodišnja skrivenosemenica (Slika 4), sa arealom u Evropi (Skandinavija, Norveška, Mediteran i centralna Evropa), Africi (severna Afrika) i Aziji (Kavkaz do Irana i granice Rusije na istoku). Šumski prosinac je introdukovan u Australiji (Jefferson, 2008)(Slika 5).

U Srbiji, *M. perennis* je veoma rasprostranjena vrsta koja se nalazi u širokom rasponu nadmorskih visina (Janković i Nikolić, 1972; Cvetković i Jovanović, 2007). Tokom ovog istraživanja proučavane su populacije koje su se nalazile na 190m i 1700m nadmorske visine.



Slika 4. *Mercurialis perennis* – šumski prosinac; muška biljka (levo) i ženska biljka (desno).

Šumski prosinac se nalazi u različitim tipovima šuma, a dominantnu zeljastu biljku predstavlja u bukovim i hrastovim šumama (Jefferson, 2008). Izdanci muških i ženskih biljaka (Slika 4) rastu u odvojenim grupama, ali se mogu naći i izmešani (Vandepitte i sar., 2009). Postoje podaci da intenzitet i kvalitet dostupne svetlosti na staništu utiču na pojavu neslučajne distribucije polova, odnosno prostorne segregacije polova ili separacije niše, kada na osvetljenim staništima muške biljke brojčano dominiraju u odnosu na ženske (Vandepitte i sar., 2009).



Slika 5. Areal vrste *Mercurialis perennis* (Jefferson, 2008).

Prema karakteristikama staništa na kojima se nalazi, *Mercurialis perennis* predstavlja skiofitnu ili poluskiiofitnu biljnu vrstu, tolerantnu na smanjen intenzitet svetlosti. Međutim, iako uglavnom raste u uslovima smanjenog svetlosnog intenziteta, zastupljen je i na staništima pune dnevne svetlosti. *Mercurialis perennis* se razvija u formi klonova koji su često međusobno odvojeni, unutar kojih je prisutan nezanemarljiv broj sterilnih izdanaka (Jefferson, 2008). Podzemno stablo je u vidu razgranatog višegodišnjeg rizoma. Visina fertilnih jednogodišnjih nadzemnih izdanaka (rameta) je između 15 i 45 cm (Vandepitte i sar., 2009), dok je visina sterilnih izdanaka 8-10cm. Dužina internodija stabla rameta se skraćuje idući od korena ka apikalnom delu biljke, a na svakom nodusu nalaze se po dva naspramna lista nastala od istog meristemskog tkiva. Mali rudimentirani listovi nalaze se na donjim internodijama, a pravilnost u veličini listova u odnosu na poziciju na biljci ne postoji (Slika 6). Šire listove poseduju biljke koje se nalaze na staništu pod vegetacijskom senkom, dok su uži listovi prisutni na biljkama koje se nalaze na staništu pune dnevne svetlosti (Jefferson, 2008). U pazuhu gornjih listova razvijaju se reproduktivni pupoljci.



Slika 6. Izgled biljke *Mercurialis perennis*.

Klonalna reprodukcija je osnovni vid razmnožavanja ove vrste. Rizomi koji se prostiru u svim pravcima čine razgranati rizomski sistem pomoću kojeg su izdanci međusobno povezani. Godišnji porast rizoma je od 10-15cm. Na svakom od nodusa rizoma produkuju se izdanci i adventivni korenovi, usled čega nastaju guste monocentrične ili policentrične rizomske mreže ispod zemlje kao i gusta masa izdanaka iznad zemlje (Jefferson, 2008).

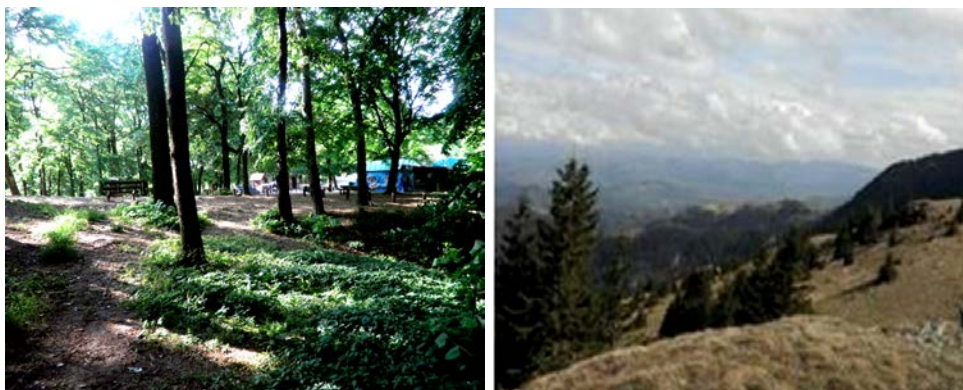
Muške i ženske cvasti nalaze se u pazuhu gornjih listova. Muške cvasti duže su od ženskih, i na njima se nalazi veći broj cvetova u odnosu na ženske cvasti (Slika 7). Dva semena zametka nalaze se unutar dve karpele (gineceuma) ženskih cvetova, od kojih unutar ploda nastaju semena koja su velika (3mm) i teška (6-9mg). Oprašivanje je uglavnom pomoću vetra, a broj semena po izdanku generalno varira od 2 do 30.



Slika 7. Cvast i cvetovi muških biljaka *M. perennis* (A) i cvast i plod ženskih biljaka *M. perennis* (B).

## Lokaliteti

Istraživanje morfološke varijabilnosti veličine i oblika lista, kao i osobina izdanka (visina biljke, broj listova i broj internodija) je sprovedeno na biljkama *M. perennis* sa dva lokaliteta na teritoriji Srbije (Kopaonik – Bele stene N 43° 18'42"/ E 20° 50'32'', i Avala N 44° 41'38"/ E20° 30'47'')(Slika 8).

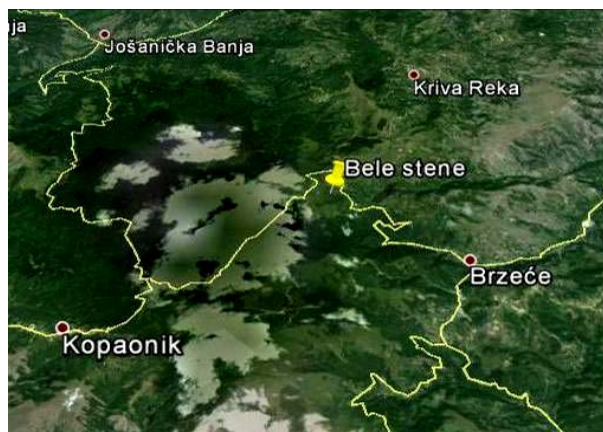


Slika 8. Lokaliteti – *Mercurialis perennis*. Lokalitet Avala (452 m nadmorske visine) (levo) i lokalitet Bele stene (1700 m nadmorske visine) (desno).

Lokalitet Bele stene nalazi se unutar Nacionalnog parka Kopaonik na nadmorskoj visini od 1700m (Slika 9). Kopaonik je geografski pozicioniran u zoni umereno-kontinentalne klime (na prelazu između submediteranske, kontinentalnoj klimi), sa prosečnom godišnjom temperaturom planinske površi Ravnog Kopaonika od 3.7°C (<http://npkopaonik.com/priroda/prirodne-odlike/>). S obzirom da se radi o planini sa velikim visinskim gradijentom od podnožja do najviših vrhova, na vertikalnom profilu Kopaonika se pravilno smenjuju različiti klimatski pojasevi od zone tople brdske klime submediteranskog karaktera (u najnižim delovima planine), do zone surove predalpijske klime, na najvišim vrhovima (Lakušić, 1996). Na većim nadmorskim visinama najtopliji mesec je avgust, a najhladniji januar sa prosečnom temperaturom od -6.7°C (Šehovac, 2011).

U analizu su uključene biljke *M. perennis* uzorkovane unutar zeljastih biljnih zajednica vegetacije visokoplaninskih rudina na krečnjacima iz klase *Festuco–Seslerietea* (koje su izložene punoj dnevnoj svetlosti), kao i biljke *M. perennis* unutar

vegetacije četinarskih šuma smrče (borealnog tipa), iz klase *Vaccinio-Piceetea* (izložene uslovima vegetacijske senke).



Slika 9. Geografski položaj lokaliteta Bele stene sa kojih su uzorkovane biljke *Mercurialis perennis*.

Avala je planina koja se nalazi na 16. kilometru južno od Beograda, između  $20^{\circ}30'10''$  i  $20^{\circ}34'15''$  E i  $44^{\circ}38'17''$  i  $44^{\circ}42'0,3''$  N, sa nadmorskom visinom od 506m. Proglašena je zaštićenim prirodnim dobrom u kategoriji „Predeo izuzetnih odlika“ i od 2004. godine poverena na upravljanje Javnom preduzeću „Srbijašume“ (Glišić i sar., 2014). Na Avali postoje rekreativne zone i unutar jedne od njih nalazi se lokacija na nadmorskoj visini od 452m koja je proučavana tokom ovog istraživanja (Slika 10A). Avalu karakteriše umereno-kontinentalna klima, sa prosečnom godišnjom temperaturom od  $9.2^{\circ}\text{C}$ . Najtopliji mesec je jul sa temperaturom od  $18.8^{\circ}\text{C}$ , a najhladniji januar ( $-1.8^{\circ}\text{C}$ ). Prosečna suma godišnjih padavina iznosi 712.6 mm, sa maksimumom u maju i junu (77.1 mm, 88.7 mm)(Jovović, 2004).

U analizu su uključene biljke sa dva susedna staništa unutar mešovite brdske bukove šume sa hrastom kitnjakom i običnim grabom (podsveza *Fagenion submontanum mixtum*), koja su izložena različitom stepenu antropogenog uticaja (gaženju).

Stanište izloženo gaženju se nalazi u neposrednoj blizini prometnog puta gde veliki broj posetilaca i upotreba prostora u rekreativne svrhe negativno utiču na prirodne populacije biljaka. Biljke na ovom staništu izložene su velikom stepenu antropogeno





### 3.1.2. *Iris pumila*

*Iris pumila* L. (Iridaceae) ili patuljasta perunika je višegodišnja monokotila sa arealom u centralnom i jugoistočnom delu Evrope, na severu od južne Moravske preko Austrije, Mađarske, Srbije, Rumunije i Bugarske – do severne Anatolije na jugu (Avramov, 2008; Tucić i Miljković, 2010)(Slika 11).

Prirodna staništa *I. pumila* prisutna su u određenim delovima specijalnog rezervata prirode Deliblatska peščara, unutar koga se nalaze staništa koja su po Evropskoj agenciji za zaštitu životne sredine (*engl.* European Environmental Agency – EEA) pod prvom kategorijom zaštite (EoI)(Vujić i sar., 2015). To je stepska i šumostepska regija sa kombinacijom travnih, žbunastih i šumskih staništa, koja se nalazi u južnom Banatu, od Beograda udaljena 50km severnoistočno (44°47'39"N / 21°20'00"E; 45°13'10"N / 21°26'08"E).



Slika 11. Opšte rasprostranjenje *I. pumila* i položaj istraživanog lokaliteta u Srbiji (Deliblatska peščara). Ilustracija D. Miljković, na osnovu [https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/e4/Statistic\\_Regions\\_of\\_Serbia\\_Map\\_%28blanko%29.png](https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/e4/Statistic_Regions_of_Serbia_Map_%28blanko%29.png)

*Iris pumila* naseljava staništa sa različitom kombinacijom abiotičkih faktora. Primarno naseljava stepska staništa izložena punoj dnevnoj svetlosti (južne padine dina), ali se razvija i na staništima sa vegetacijskom senkom (pre svega sađene sastojine borovih i bagremovih šuma). Pored razlike u intenzitetu svetlosti, ova staništa se razlikuju i u temperaturi vazduha i zemljišta, sadržaju vode u podlozi itd. Klima na

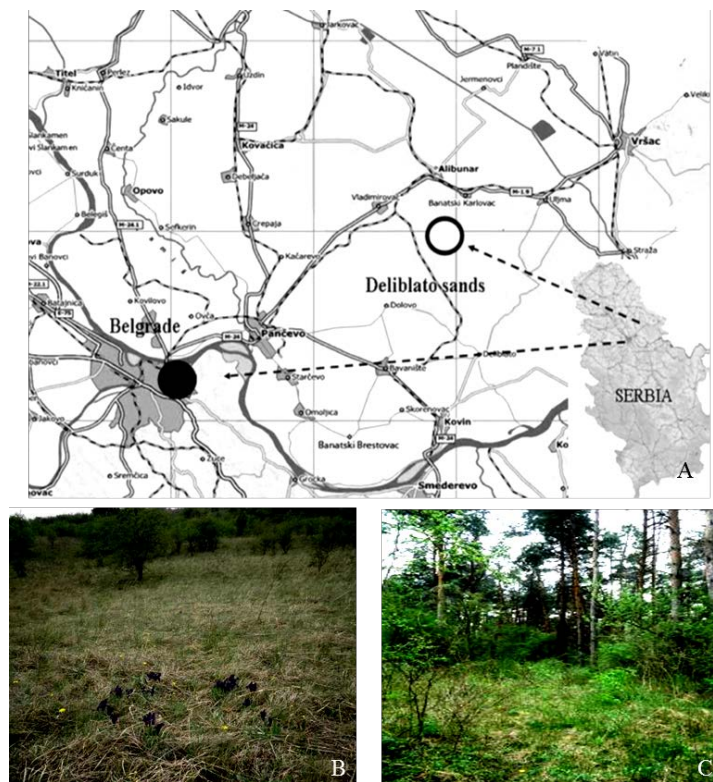
području Deliblatske pešcare je kontinentalnog karaktera. Leta su topla i sušna, dok su zime duge i hladne sa velikom količinom snega. Najhladniji mesec je januar sa prosečnom temperaturom od  $-1.4^{\circ}\text{C}$ , a najtopliji je juli sa prosečnom temperaturom od  $22^{\circ}\text{C}$  (Gajić, 1983). Od velikog je značaja sporadično prisustvo prirodnih mešovityh šuma hrasta medunca (*Quercus pubescens*), stepskog javora (*Acer tataricum*) i srebrne lipe (*Tilia tomentosa*) iz sveze *Aceri tatarici-Quercion*, kao i veštački podignutih plantažnyh sastojina belog bora (*Pinus sylvestris*), crnog bora (*Pinus nigra*) i bagrema (*Robinia pseudoacacia*), jer bitno utiču na vezivanje peska, ublažavanje mezoklimatskih i modifikaciju mikroklimatskih uslova koje postoje u peščari (Miljković, 2009).

### Lokaliteti

Unutar Deliblatske pešcare (Slika 12A) razlikuju se dinske populacije *I. pumila*, okružene zeljastim biljkama i niskim žbunjem, koje su izložene punoj dnevnoj svetlosti (Slika 12B). Šumske populacije se nalaze u delovima pešcare koji su pošumljeni belim borom (*Pinus sylvestris*) i crnim borom (*Pinus nigra*), te su stoga izložene smanjenom intenzitetu svetlosti (Slika 12C).

Vrednost fotosintetičke aktivne radijacije (*engl.* photosynthetically active radiation – PAR) – intenzitet svetlosti je iznosio za stanište izloženo punoj dnevnoj svetlosti:  $\text{PAR} = 1190 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , dok je za stanište izloženo vegetacijskoj senci vrednost intenziteta svetlosti bila skoro deset puta manja i iznosila je:  $\text{PAR} = 115 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Intenzitet svetlosti je meren Point Quantum senzorom Li-190SA (Li-Cor Inc, Lincoln, NE, USA).

Biljke *I. pumila* gajene u eksperimentalnim uslovima sa jasno definisanim intenzitetom svetlosti su korišćene za procenu uticaja intenziteta svetlosti na veličinu i oblik delova cveta. Biljke su gajene u dva svetlosna tretmana, na punoj dnevnoj svetlosti (visok intenzitet,  $\text{PAR} = 1217 \pm 11.4 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), a biljke prekrivene mrežom su bile u tamnijem tretmanu (nizak intenzitet svetlosti,  $\text{PAR} = 580 \pm 4.7 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ).



Slika 12. Staništa biljke *Iris pumila* – Deliblatska peščara (A) (Vujić i sar., 2015).  
 Stanište izloženo punoj dnevnoj svetlosti – dina (B); Stanište izloženo vegetacijskoj senci – šuma (C).

Uticaj antropogeno indukovano g stresa je praćen na biljkama unutar Deliblatske peščare, koje nisu izložene antropogeno indukovanom stresu (Slika 13A), kao i na biljkama koje su izložene antropogeno indukovanom stresu (Slika 13B). Biljke koje su izložene antropogeno indukovanom stresu (aerozagađenju, kao posledice prisustva intenzivnog saobraćaja) nalazile su se u bašti Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ u Beogradu (44°99'03" N, 20°29'14" E), udaljene oko 25m od glavnog puta koji vodi do mosta Beograd – Pančevo sa dnevnim protokom od preko 60.000 vozila (Transport master plan Beograda, 2012). Po podacima iz 2012. godine, Beograd se nalazi u trećoj kategoriji zagađenosti vazduha sa visokom koncentracijom NO<sub>2</sub> (57.7 µg/m<sup>3</sup>) i PM<sub>10</sub> (70.8 µg/m<sup>3</sup>)(Godišnji izveštaj kvaliteta vazduha Republike Srbije, 2012).





Slika 13. Stanište bez antropogenog uticaja – Deliblatska peščara (A) i stanište sa antropogeno indukovanim stresom – aerozagađenje (B)(Miljković i sar., 2014).

#### *Izgled biljke Iris pumila*

*Iris pumila* je višegodišnja klonalna biljka koja je odličan model sistem u evolucionim istraživanjima, jer se isti genotipovi mogu proučavati tokom različitih godina i replike istog genotipa iz prirodnih populacija se mogu koristiti za proučavanja u eksperimentalnim uslovima (Tarašjev i sar., 2012) (Slika 14).



Slika 14. Izgled biljke *Iris pumila* (fotografija D. Miljković).

Klonovi biljaka se odlikuju istom bojom cveta pa se stoga lako razlikuju u prirodnim staništima (Slika 15). Polimorfizam u boji cvetova *I. pumila*, koji se ogleda u prisustvu određenih boja cvetova (bela, nijanse žute, plave ili ljubičaste) kao karakteristike klona, nastao je kao fenotipska ekspresija segregacije gena nekoliko genskih lokusa (Pemac i Tucić, 1998).



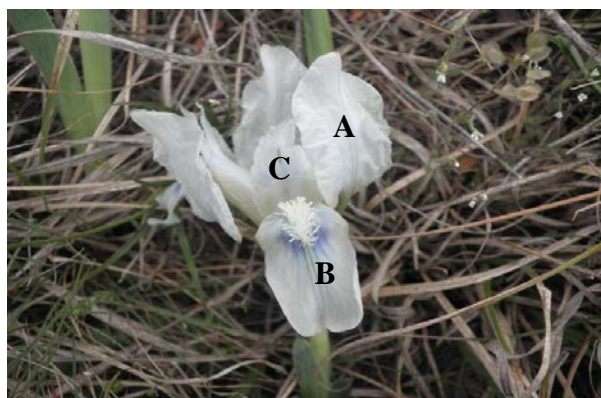
Slika 15. Klonovi *Iris pumila*.

Vegetativno razmnožavanje je putem podzemnih stabala – rizoma koji nastaju iz apikalnih i iz bočnih meristema podzemnog stabla. Rastom rizoma formiraju se klonovi kružnog oblika, jer se segmenti rizoma šire radijalno od centra klona prema njegovoj ivici i ostaju povezani tokom dužeg niza godina. Stariji segmenti u centru klona izumiru i formira se prstenast oblik klonova.

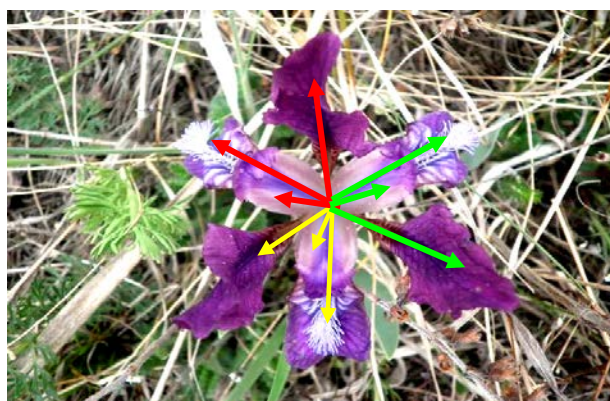
*Iris pumila* je stranooplodna i entomofilna biljna vrsta, koju oprašuju insekti kao što su bumbari (*Bombus sp.*) i drugi insekti iz roda *Apis*. Sezona cvetanja traje između 20-30 dana u periodu od kraja marta do početka maja. Plod je lokulicidna čaura unutar koje se nalazi nekoliko desetina semena koja su jajasta sa naboranom semenjačom.

Dvopolni cvetovi *I. pumila* nemaju diferencirane čašične i krunične listiće, već je cvetni omotač (perijant) sačinjen od tri spoljašnja („folovi“) i tri unutrašnja („standardi“) lista perijanta koji su pri osnovi srasli i formiraju cvetnu tubu tzv. tepal. Svaki cvet se sastoji od tri polinarske jedinice koje se sastoje od fola, standarda, tučka i prašnika. Unutrašnji delovi perijanta služe za prepoznavanje cvetova od strane oprašivača, dok spoljašnji delovi perijanta, koji duž centralnog nerva imaju obojene i dosta uočljive „dlake“, predstavljaju platformu na koju sleću oprašivači prilikom oprašivanja. Tučkovi i prašnici nalaze se u unutrašnjosti cveta, plodnik je pri dnu cvetne

tube i u njemu se nalaze semeni zameci. Unutar cveta nalaze se tri tučka, na čijim vrhovima se nalaze žigovi tzv. kreste, kao i tri prašnika koji se sastoje od filameta prašnika i antere (Slika 16). U polinatorski tunel, izgrađen od tučkova i prašnika okrenutih ka folu, ulaze oprašivači i vrše oprašivanje (Slika 17).



Slika 16. Delovi cveta *Iris pumila* A. standard, B. fol, C. tučak.



Slika 17. Polinatorske jedinice sačinjene od standarda, folova i tučkova *I. pumila*. (svaka boja predstavlja jednu polinatorsku jedinicu)(fotografija D. Miljković)

## 3.2. Priprema materijala za analizu i veličina uzorka

### 3.2.1. *Mercurialis perennis*

Biljke *Mercurialis perennis* su sakupljene tokom aprila 2013. godine nakon čega je svežim biljkama merena visina, a zatim su izbrojani listovi i internodije. Nakon toga biljke su osušene i skenirane pomoću skenera (Hewlett–Packard Scanjet G4010) pri rezoluciji od 600 dpi. Na svakoj slici je pored listova biljaka skeniran i lenjir zbog kalibracije slike i kasnijih merenja veličine listova. Nakon skeniranja, na dobijenim slikama objekata postavljane su specifične tačke (*engl.* landmarks – LM) na listovima u programu MakeFan6, kao i polu-specifične tačke (*engl.* semi-landmarks – SLM) u programu TpsDig (Rohlf, 2008; <http://life.bio.sunysb.edu/morph/soft-dataacq.html>). Analizirana su po dva lista sa svake biljke i to prvi par potpuno razvijenih listova, jer je zapaženo tokom ranijih istraživanja da broj listova biljaka sa različitih lokaliteta značajno varira. Takođe je zapaženo, kao što je ranije navedeno, da ne postoji pravilnost u veličini listova u zavisnosti od njihove pozicije. Zbog toga je bilo bitno odabrati pouzdane strukture za odgovor na pitanja koja su od interesa za ovo proučavanje.

Svaki par listova koji je uključen u analizu je dva puta istačkan od strane iste osobe (V. V.) kako bi se izbegla greška pozicioniranja tačaka tj. da bi se povećala preciznost daljih analiza. Rezultati jednofaktorskog ANOVA testa na uzorku listova biljaka sa staništa izloženog punoj dnevnoj svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom su potvrdili da ne postoji razlika između dva tačkanja (efekat ponavljanja,  $F_{1,172} = 0.11$ ;  $p = 0.7398$ ), odnosno da ne postoji subjektivna greška pozicioniranja tačaka na uzorku. Koristeći isti test potvrđeno je i da na uzorku listova biljaka sa staništa bez, i sa antropogeno indukovanim stresom ne postoji razlika između dva tačkanja (efekat ponavljanja,  $F_{1,236} = 0.16$ ;  $p = 0.6930$ ).

Za procenu uticaja svetlosti na analizirane osobine, sa lokaliteta Bele stene uzorkovano je 90 biljaka, po 20 biljaka oba pola sa staništa pune dnevne svetlosti i 25 biljaka oba pola sa staništa pod vegetacijskom senkom.

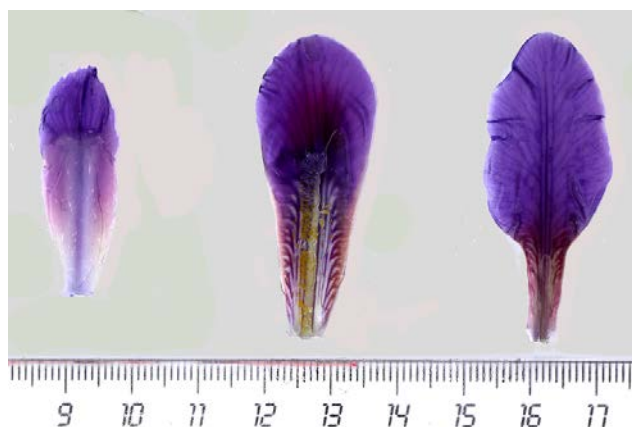
Uticaj antropogenog stresa (gaženja) na analizirane osobine je praćen na uzorku od 119 biljaka sa lokaliteta Avala, od čega je 59 biljaka (30 muških i 29 ženskih)



uzorkovano sa staništa sa antropogeno indukovanim stresom, a 60 biljaka (30 muških i 30 ženskih) sa staništa bez antropogeno indukovano g stresa.

### 3.2.2. *Iris pumila*

Svaki cvet *I. pumila* je disekovan u osnovi perijanta na mestu spajanja fola i standarda. Nakon toga su delovi svakog pojedinačnog cveta (standardi, folovi i tučkovi), fiksirani na staklenoj ploči pomoću glicerola i skenirani na skeneru (Hewlett Packard Jet 3400C) pri rezoluciji od 600 dpi. Dobijene slike su sačuvane u JPG formatu veličine 4386 x 5550. Pored delova cveta koji su skenirani, postavljen je i lenjir za kalibraciju svake slike (Slika 18). Nakon toga, pozicionirane su LM na različitim delovima cveta u programu MakeFan6 i SLM u programu TpsDig (Rohlf, 2008; <http://life.bio.sunysb.edu/morph/soft-dataacq.html>). Delovi cveta su dva puta istačkani od strane iste osobe (V. V.) slučajnim uzorkovanjem slika iz celokupnog uzorka da bi se izbegla greška prilikom pozicioniranja tačaka tj. da bi se povećala preciznost daljih analiza. Rezultati jednofaktorskog ANOVA testa su potvrdili da ne postoji statistički značajna razlika između dva tačkanja (efekat ponavljanja,  $F_{1,263} = 0.02$ ;  $p = 0.8755$ ).



Slika 18. Skenirani delovi cveta *I. pumila*.

Tokom ovog istraživanja analizirani su cvetovi jasno definisanih klonova (definisani po boji cveta) sa prirodnih staništa u Deliblatskoj peščari sa različitim svetlosnim intenzitetom, 120 cvetova (60 cvetova sa staništa pune dnevne svetlosti i 60

cvetova sa staništa pod vegetacijskom senkom), odnosno 60 genotipova (30 sa staništa pune dnevne svetlosti i 30 sa staništa pod vegetacijskom senkom).

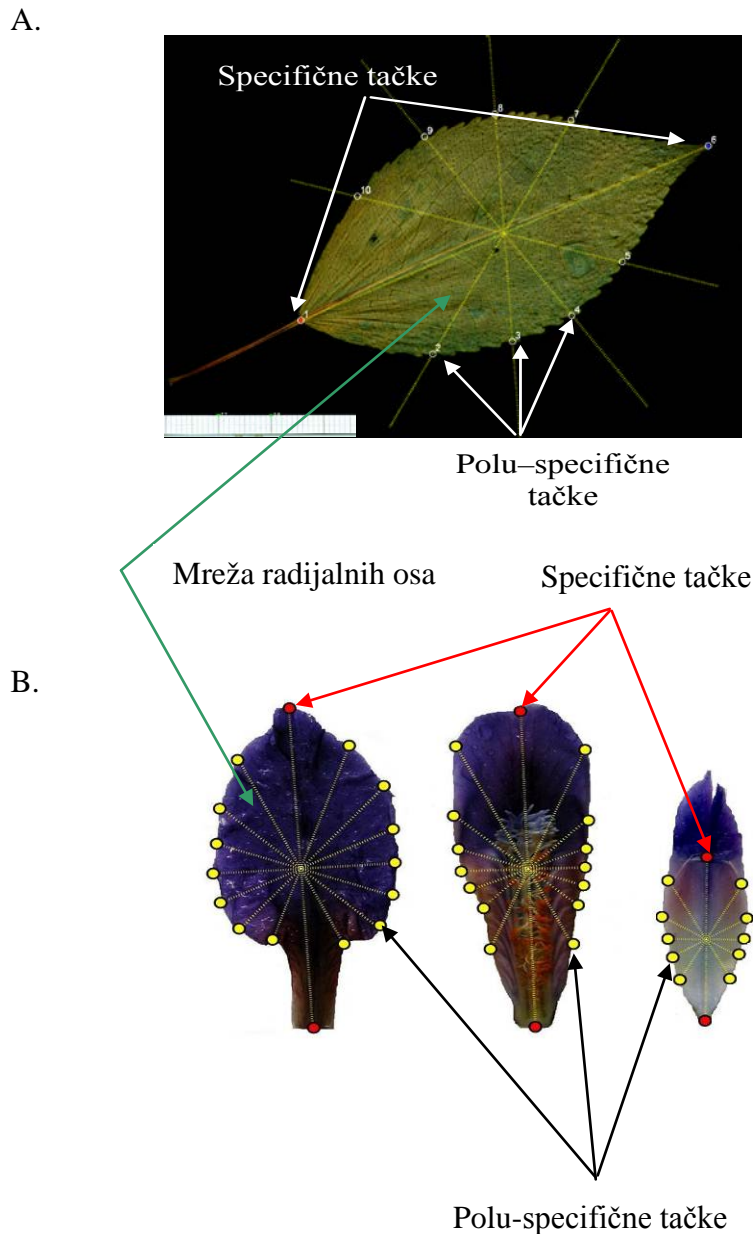
Drugi deo istraživanja se odnosio na cvetove klonova biljaka koje su gajene u eksperimentalnim uslovima sa jasno definisanim svetlosnim intenzitetom (visok i nizak). Analizirano je 170 cvetova, poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i sa staništa pod vegetacijskom senkom, odnosno 33 genotipa u eksperimentalnim uslovima sa jasno definisanim intenzitetom svetlosti (niskim i visokim).

Za procenu uticaja antropogeno indukovano g stresa analizirano je 50 cvetova (25 genotipova) sa staništa bez antropogeno indukovano g stresa i 60 cvetova (11 genotipova) sa staništa izloženog aerozagađenju.

### 3.3. Morfometrijska analiza

U izradi ove doktorske disertacije korišćeni su programi iz IMP (*engl.* Integrated Morphometrics Package) programskog paketa (Sheets, 2003; <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>). U programu MakeFan6 su postavljene LM, a potom je korišćena opcija koja omogućava formiranje mreže radijalnih osa (*engl.* radial fan). Na ovaj način su uniformno postavljene SML na svim analiziranim objektima – listovima i delovima cveta (Sheets, 2003) (Slika 19A i B).

Postavljene su specifične tačke (LM) tipa II u kombinaciji sa polu-specifičnim tačkama SML koje opisuju zakrivljenje morfoloških struktura između dve specifične tačke kako bi se analizirao oblik listova *M. perennis* i oblik delova cveta *I. pumila*. Po dve specifične tačke LM su postavljene na svakom od analiziranih objekata (tačke crveno i plavo obojene, slika 19A i B). Broj SML (žute tačke, slika 19A i B) na listovima *M. perennis* je 10, na standardima i folovima po 16, odnosno 12 na tučkovima *I. pumila*. Na slici 19A i B se takođe može videti i “mreža” radijalno postavljenih osa (isprekidane linije) za list (pet) (Slika 19A), za standard i fol (osam) i za tučak (šest) (Slika 19B).



Slika 19. Pozicija LM i SML na listu *M. perennis* (A.) i delovima cveta *I. pumila* (B.).

List: crvena i plava tačka – LM (*engl.* landmarks– specifične tačke), žute tačke – SML (*engl.* semilandmarks – polu-specifične tačke); delovi cveta: crvene tačke – LM, žute tačke – SML (fotografija D. Miljković).

Ose radijalno postavljene “mreže” presecaju spoljašnje zakrivljene ivice objekta (lista i cveta) na tačno određenim mestima na osnovu pozicije LM. Na mestu presecanja osa radijalne mreže i spoljne ivice objekta pozicionirane su SML čime je zagarantovana

uniformnost analize svih objekata čija se razlika oblika poredi. Fotografije sa pozicioniranim LM i SML korišćene su kao ulazni podaci za MorphoJ program.

U programu CoordGen6 (Sheets, 2003), koji se nalazi u okviru IMP programskog paketa, izračunate su vrednosti Prokrustovih koordinata i vrednost veličine centroida, koja u GM ukazuje na geometrijsku meru veličine nekog objekta (*engl.* Centroid Size – CS). Za rad u ovom programu, pored pozicioniranih tačaka na objektu, neophodno je izvršiti skaliranje svake slike što se postiže preciznim tačkanjem određenog rastojanja na lenjiru.

Veličina centroida predstavlja kvadratni koren sume kvadratnog rastojanja svake tačke od težišta date konfiguracije tačaka (Klingenberg, 2010). Formula za izračunavanje veličine centroida je:

$$CS(X) = \sqrt{\sum_{i=1}^K \sum_{j=1}^M (X_{ij} - C_j)^2}$$

gde je  $X_{ij}$  specifična vrednost određenog  $i$ -og reda i  $j$ -te kolone u matrici  $X$ ,  $C_j$  je vrednost centroida  $j$ -te komponente,  $K$  je broj tačaka, a  $M$  je broj koordinata (Zelditch i sar., 2004).

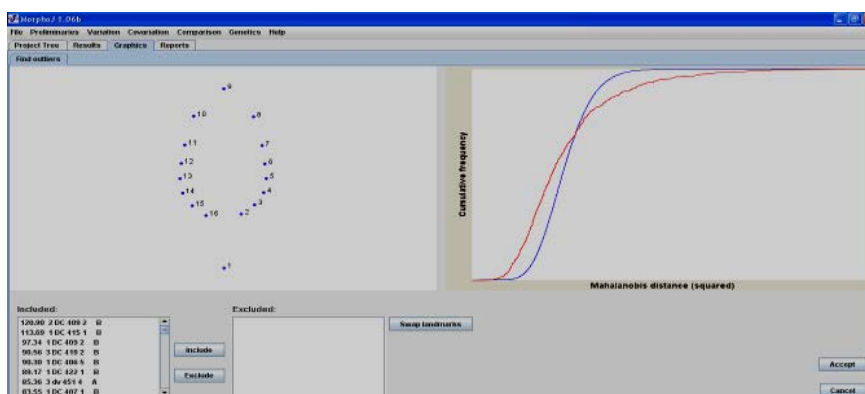
Posle unosa podataka u MorphoJ program, najpre su uklonjeni podaci sa netipičnim vrednostima (*engl.* outliers) korišćenjem opcije Find Outliers u programu MorphoJ (Slika 20). Grafički se prikazuje kumulativna distribucija Prokrustovih ili kvadriranih Mahalonobisovih distanci svake pojedinačne strukture u odnosu na prosečan oblik strukture u uzorku (Slika 20A). Plava linija predstavlja očekivanu distribuciju distanci u uzorku, dok je crvenom linijom predstavljena dobijena distribucija distanci u uzorku. Nakon uklanjanja podataka sa netipičnim vrednostima crvena i plava linija se skoro preklapaju (Slika 20B).

Na uzorcima sa lokaliteta Bele stene sa staništa pune dnevne svetlosti, dve biljke *M. perennis* su imale netipične vrednosti, dok je sa staništa pod vegetacijskom senkom to samo jedna biljka. Među biljkama *M. perennis* unutar lokaliteta Avala nisu pronađeni podaci sa odstupanjem od tipičnih vrednosti.

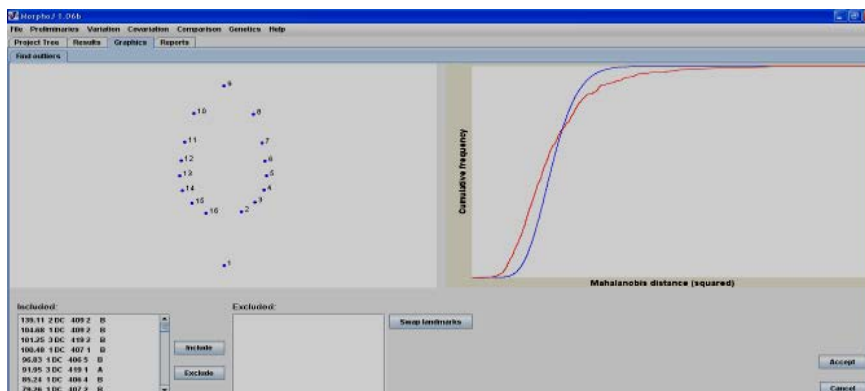
Proučavanje uticaja heterogenih uslova svetlosti na oblik delova cveta *Iris pumila* u prirodnim populacijama je sprovedeno nakon uklanjanja po četiri biljke sa

netipičnim vrednostima za delove cveta standard i fol. Uticaj heterogenih uslova svetlosti na oblik delova cveta *Iris pumila* u eksperimentu pod tretmanima niskog i visokog svetlosnog intenziteta, je procenjen nakon što je uklonjeno po 12 biljaka sa netipičnim vrednostima standarda i folova, odnosno 6 biljaka sa netipičnim vrednostima tučkova. Proučavanje uticaja antropogeno indukovano stresa (efekat aerozagađenja) na oblik delova cveta *Iris pumila* je sprovedeno nakon uklanjanja 10 biljaka sa netipičnim vrednostima standarda i folova iz uzorka.

A.



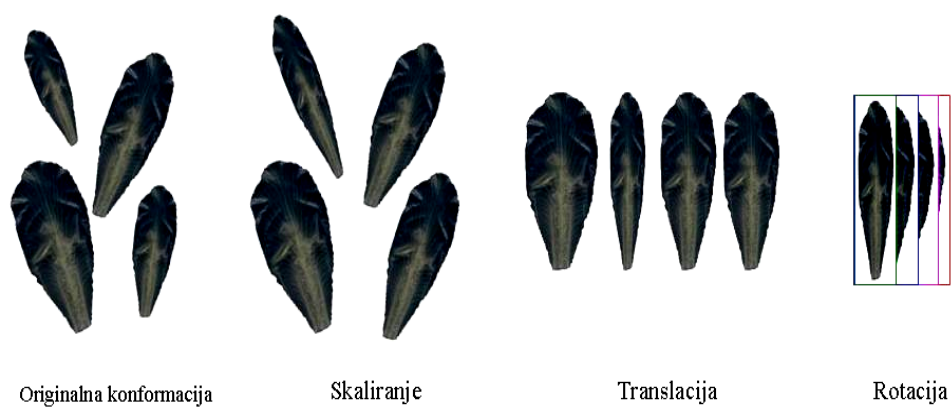
B.



Slika 20. Ukupni uzorak (A) i uzorak bez podataka sa netipičnim vrednostima (B).

Prokrustovom superimpozicijom, korišćenjem opcije generalizovane Prokrustove analize (*engl.* Generalized Procrustes Analysis – GPA) u MorphoJ programu, izdvojena je informacija o obliku tako što su uklonjene informacije o veličini, poziciji i orijentaciji uzoraka (Slika 21). Na osnovu konfiguracije tačaka

dobijaju se sirove vrednosti CS kao i log transformisane vrednosti CS ( $\log CS$ ) (informacija o veličini objekta), koje se koriste u daljim analizama (Dryden i Mardia, 1998; Klingenberg, 2011).



Slika 21. Skaliranje, rotacija i orijentacija spoljašnjih delova perijanta (folova) *I. pumila* u uzorku (fotografija D. Miljković).

### 3.4. Statistička obrada podataka

Analizom varijanse (ANOVA) procenjen je relativan značaj faktora fenotipskog variranja veličine lista *M. perennis* (korišćenjem programa STATISTICA) i veličine delova cveta *I. pumila* (procedura PROC GLM u SAS-u). Testiranje odabranih faktora variranja je izvršeno *F*-testom, korišćenjem RANDOM opcije u PROC GLM proceduri.

Faktori koji su predstavljali izvor varijabilnosti ispitivanih osobina u analizi varijanse za prirodne populacije *M. perennis* su: stanište (fenotipske razlike uslovljene sredinskim uslovima staništa), pol (fenotipske razlike između polova unutar staništa), interakcija stanište i pol (fenotipske razlike između polova u zavisnosti od uslova staništa).

Izvori fenotipskog variranja veličine delova cveta u modelima ANOVA-e za prirodne populacije *I. pumila*, i one u eksperimentalnim uslovima su se razlikovali.

#### Izvori fenotipskog variranja delova cvetova za prirodne populacije

Fiksirani faktori su:

- stanište (uticaj sredinskih uslova na fenotipsko variranje),
  - populacije (procena razlika između populacija unutar staništa),
- slučajni faktori su:

- klonovi (ugnežđeni u populaciju i stanište; procena razlika između klonova unutar populacije i staništa; genetička varijabilnost),
- cvetovi (ugnežđeni u klon, populaciju i stanište; interindividualno fenotipsko variranje),
- delovi cveta (ugnežđeni u cvetove; procena intraindividualne varijabilnosti).

#### Izvori fenotipskog variranja delova cveta u eksperimentalnim uslovima

Vrednosti veličine delova cveta na biljkama *I. pumila* gajenim u eksperimentalnim uslovima visokog i niskog svetlosnog intenziteta, su korišćene kao osnovni podaci u modelu analize varijanse (ANOVA) kojim je procenjen relativan značaj sledećih faktora fenotipskog variranja.

Fiksirani faktori su:

- tretman (fenotipsko variranje kao rezultat različitog svetlosnog intenziteta u tretmanima; fenotipska varijabilnost),
- populacije (ugnježđenje u tretman; genetička varijabilnost između populacija u okviru tretmana),

slučajni faktori su:

- genotipovi (ugneždene u populaciju i tretman; genetičke razlike unutar populacija u okviru tretmana),
- cvetovi (ugneždjeni u genotipove; procena interindividualne varijabilnosti),
- delovi cveta (ugneždjeni u cvetove; procena intraindividualne varijabilnosti).

Proučavanje varijabilnosti veličine lista *M. perennis* i cveta *I. pumila*, sa staništa koja su izložena heterogenim uslovima svetlosti i različitom intenzitetu antropogenog stresa, vršeno je pomoću analize varijanse. Korišćena je prosečna vrednost CS svakog para listova *M. perennis* i prosečna vrednost CS po cvetu *I. pumila* iz oba tačkanja.

Analiza varijanse (ANOVA) je korišćena i da bi se analizirala visina biljaka *M. perennis* sa staništa koja su izložena različitom stepenu antropogenog uznemiravanja (gaženju) i različitom svetlosnom intenzitetu. Za proučavanje varijabilnosti broja listova i broja internodija *M. perennis* sa staništa koja su izložena različitom stepenu antropogenog uznemiravanja (gaženju) i različitom svetlosnom intenzitetu, korišćen je neparametarski Mann–Whitney test, jer uobičajenim transformacijama podataka nisu ispunjeni uslovi za korišćenje parametarskog testa.

Multivarijantnom analizom varijanse (MANOVA) procenjen je efekat antropogenog stresa (gaženja) i heterogenih uslova svetlosti na fenotipsko variranje oblika lista *M. perennis*.

Procena udela različitih intenziteta svetlosti na fenotipsko variranje oblika delova cveta *I. pumila* u različitim prirodnim staništima i u dva tretmana različitog svetlosnog intenziteta, procenjena je takođe primenom modela multivarijantne analize (MANOVA).

U modelima MANOVA testa korišćeni su isti izvori fenotipskog variranja kao i u modelu ANOVA-e i za oblik lista *M. perennis* i za delove cveta *I. pumila*.



U multivarijantnoj analizi (MANOVA) korišćene su vrednosti Prokrustovih koordinati (varijable oblika) listova *M. perennis*, u odnosu na izvore varijabilnosti stanište, pol i interakcija stanište x pol, odnosno vrednosti Prokrustovih koordinati (varijable oblika) različitih delova cveta *I. pumila* u odnosu na izvore varijabilnosti stanište (u prirodnim staništima) ili tretman (u eksperimentalnim uslovima), populacija, genotip, cvet i deo cveta.

Tokom istraživanja korišćene su multivarijante metode kojima se istovremeno razmatra kovariranje svih kordinata tačaka (Klingenberg, 2010). Multivarijantna regresija se koristi za analiziranje alometrije (Klingenberg, 2010, 2011), dok se analiza parcijalnih najmanjih kvadrata (*engl.* Partial Least Squares – PLS) koristi za ispitivanje kovariranja oblika (Klingenberg, 2010).

Multivarijantnom regresijom Prokrustovih kordinata na CS je proučavan uticaj veličine na promenu oblika lista *M. perennis*, kao i prilikom proučavanja efekta veličine na oblik različitih delova cveta *I. pumila*. Korišćena je prosečna vrednost Prokrustovih kordinata i CS po paru listova *M. perennis*, odnosno prosečna vrednost Prokrustovih kordinata i CS po cvetu *I. pumila*. Primenjen je permutacioni test od 10,000 iteracija kako bi se izračunala statistička značajnost odnosa između varijabli oblika i veličine centroida (CS) (Drake i Klingenberg, 2008). Dalje analize urađene su na rezidualima, a izvori fenotipskog variranja su bili stanište, pol i interakcija stanište x pol kod listova biljke *M. perennis*, i stanište/tretman kod cvetova *I.pumila*.

#### *Analiza osnovnih komponenti (PCA) i kanonijska varijantna analiza (CVA)*

U multivarijantne analize spadaju i analiza osnovnih komponenti (*engl.* Principal Component Analysis – PCA) koja se koristi za ispitivanje glavnih obrazaca variranja u setu podataka, kao i kanonijska varijantna analiza (*engl.* Canonical Variate Analysis – CVA) kojom se vrši razdvajanje grupa (Klingenberg, 2010). Za prikazivanje razlika u obliku lista *M. perennis* ili obliku delova cveta *I. pumila* koji su izloženi različitom intenzitetu svetlosti ili antropogenom uticaju korišćen je program MorphoJ.

Iako se analiza osnovnih komponenti koristi za procenu variranja oblika u uzorku (Klingenberg, 2011), prva osnovna komponenta (PC1) je zapravo mera veličine koja u sebi sadrži i informacije o promeni oblika struktura do kojih je došlo

alometrijskim rastom, dok ostale osnovne komponente opisuju promenu oblika morfoloških struktura usled promene stope rasta (Ivanović i Kalezić, 2009). Važno je naglasiti i da PC1 opisuje najveći deo varijabilnosti u uzorku u poređenju sa ostalim osnovnim komponentama (Ivanović i Kalezić, 2009).

Pomoću PCA analize uočava se ukupna varijabilnost veličine i oblika listova *M. perennis* sa staništa pod različitim svetlosnim intenzitetom i različitim stepenom antropogenog uticaja (gaženja).

Takođe, pomoću ove analize prikazana je varijabilnost veličine i oblika standarda, folova i tučkova *I. pumila* u eksperimentalnim i prirodnim populacijama u različitim sredinskim uslovima (različiti svetlosni intenzitet) i pod različitim antropogenim uticajem (različiti stepen aerozagađenja).

U ovoj studiji, CVA analizom je prikazano koliko se oblik listova *M. perennis* sa staništa pod različitim svetlosnim intenzitetom i staništa pod različitim stepenom antropogenog stresa (gaženja) međusobno razlikuju.

Sa druge strane, istu analizu koristili smo za prikazivanje varijabilnosti oblika standarda, folova i tučkova *I. pumila* u eksperimentalnim i prirodnim populacijama koje su pod različitim svetlosnim tretmanom i antropogenim uticajem (aerozagađenjem).

Da bi se ispitali integracioni odnosi između oblika različitih delova cveta *I. pumila*, urađen je PLS između odvojenih blokova u MorphoJ programu. Samojoj analizi su prethodile procedure: Prokrustova superimpozicija, generisanje matrice, formiranje setova podataka sa prosečnim vrednostima CS i Prokrustovih koordinata po cvetu i međusobno povezivanje setova podataka (opcija: Link Datasets).

Statistička obrada podataka je rađena u programima STATISTICA (verzija 8) (StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA), SAS 9.1.3 (SAS Institute, 2011), dok su za grafike korišćeni MorphoJ i R 3.0.2 (R Core Team, 2013).

## ***IV Rezultati***

#### 4.1. Uticaj heterogenih uslova svetlosti na varijabilnost oblika i veličine lista i osobina izdanka *Mercurialis perennis*

Uticaj heterogenih uslova svetlosti (puna dnevna svetlost i vegetacijska senka) na varijabilnost oblika i veličine lista, kao i na osobine izdanka (visinu biljke, broj listova i broj internodija), proučavan je na biljkama *Mercurialis perennis*.

Veličina centroida (CS) lista *M. perennis* se statistički značajno razlikovala između staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom. Listovi sa staništa pod vegetacijskom senkom su imali veće vrednosti CS u poređenju sa listovima biljaka sa staništa pune dnevne svetlosti (24.8 vs. 22.1)(Tabela 1, Slika 22). Rezultati dvofaktorske analize varijanse su ukazali na statistički značajan udeo fenotipske varijabilnosti CS listova *M. perennis* koja je uslovljena svetlosnim uslovima staništa (efekat staništa,  $p = 0.0162$ )(Tabela 2).

Oblik listova biljaka sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom se statistički značajno razlikuje ( $p < 0.0001$ )(Tabela 3). Na grafikonu osnovnih komponenti prikazana je varijabilnost veličine i oblika listova biljaka sa oba staništa. Prvom osnovnom komponentom (PC1) opisano je 83.67% ukupne varijanse veličine i oblika listova, odnosno 14.12% ukupne varijanse oblika pomoću druge osnovne komponente (Slika 23A). Razlike u obliku su vizuelno prikazane pomoću deformacionih mreža (*engl.* thin plate spine) koje opisuju varijabilnost oblika listova u uzorku duž PC1 i PC2 ose (Slika 23B). Prisustvo varijabilnosti veličine i oblika listova sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom, opisano je prvom osnovnom komponentom (Slika 23B). Razlike u obliku listova biljaka koje se nalaze na staništima sa različitim kvalitetom svetlosti, prikazane su pomoću grafikona dobijenih primenom kanonijske diskriminantne analize (CVA). Listovi biljaka sa staništa pune dnevne svetlosti su širi i kraći u poređenju sa listovima biljaka sa staništa pod vegetacijskom senkom. Razlike u obliku listova prikazane su pomoću deformacionih mreža duž prve kanonijske ose (Slika 24).

Multifaktorskom regresijom Prokrustovih koordinata na CS i visinu biljke, pokazano je da postoji značajna alometrija ( $p = 0.0004$ ) i da veličina doprinosi sa 13.51% varijabilnosti u obliku lista (Slika 25). Zato su u multifaktorskoj analizi

varijanse (MANOVA) korišćene vrednosti reziduala biljaka sa različitih staništa, kao faktora varijabilnosti, i dobijene su statistički značajne razlike ( $p = 0.0289$ )(Tabela 4).

Vrednosti visine biljaka su bile statistički značajno različite između staništa sa heterogenim uslovima svetlosti, dok se vrednosti broja internodija i broja listova nisu statistički značajno razlikovale između staništa. Biljke sa staništa pune dnevne svetlosti su niže u odnosu na biljke koje su rasle u uslovima vegetacijske senke (189.2 mm vs. 249.8 mm) (Tabela 1, Slika 26A). Statistički značajan udeo fenotipske varijabilnosti visine biljke, uslovljen je heterogenim uslovima svetlosti (efekat staništa,  $p < 0.0001$ ) (Tabela 5).

Kod dvodomih biljaka, polni dimorfizam doprinosi fenotipskoj varijabilnosti biljaka sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom. Broj listova i broj internodija biljaka *M. perennis* je statistički značajno različit između polova na staništu pune dnevne svetlosti i staništu pod vegetacijskom senkom. Ostale analizirane osobine: veličina lista (CS), oblik lista i visina biljaka se nisu razlikovale između polova na staništu pune dnevne svetlosti i staništu pod vegetacijskom senkom.

Broj internodija je statistički značajno različit između polova na staništu pune dnevne svetlosti i staništu pod vegetacijskom senkom. Muške biljke imaju veću srednju vrednost broja internodija u odnosu na ženske biljke na oba staništa (stanište pune dnevne svetlosti: 5.5 vs. 4.6; stanište pod vegetacijskom senkom: 5.9 vs. 4.4)(Tabela 1, Slika 26C). Rezultati primenjenog neparametarskog Mann–Withney testa su pokazali statistički značajan udeo pola u fenotipskoj varijabilnosti broja listova (efekat pola,  $p = 0.0104$ ) i broja internodija (efekat pola,  $p < 0.0001$ ) (Tabela 6).

#### **4.2. Uticaj antropogeno indukovanog stresa (gaženja) na varijabilnost oblika i veličine lista i osobina izdanka *Mercurialis perennis***

Uticaj antropogeno indukovanog stresa (gaženja) procenjen je na varijabilnost oblika i veličine lista, kao i na osobine izdanka *Mercurialis perennis*: visinu biljke, broj listova i broj internodija.

Oblik i veličina listova *M. perennis* su statistički značajno različiti između staništa bez, i sa antropogeno indukovanim stresom. Listovi biljaka unutar staništa bez antropogeno indukovanog stresa imali su veće vrednosti CS u poređenju sa listovima biljaka unutar staništa sa antropogeno indukovanim stresom (29.0 vs. 24.8)(Tabela 7, Slika 27). Analizom varijanse dobijena je statistički značajna razlika u veličini listova na staništima sa, i bez antropogeno indukovanog stresa (efekat staništa,  $p = 0.0002$ )(Tabela 8). Multivarijantnom analizom varijanse je utvrđen uticaj antropogeno indukovanog stresa na oblik listova biljaka ( $p < 0.0001$ )(Tabela 9). Ukupna varijabilnost veličine i oblika listova biljaka unutar staništa bez, i sa antropogeno indukovanim stresom prikazana je na grafikonima dobijenim primenom analize osnovnih komponenti. Prva osnovna komponenta opisuje 80.72% varijabilnosti veličine i oblika listova u uzorku, dok druga osnovna komponenta opisuje 15.4% varijabilnosti oblika listova (Slika 28A). Varijabilnost oblika listova biljaka unutar staništa sa različitim stepenom antropogeno indukovanog stresa prikazana je pomoću deformacionih mreža duž prve PC1 i druge ose PC2 (Slika 28B). Prisustvo značajne varijabilnosti veličine i oblika listova sa staništa sa, i bez antropogenog uticaja, opisano je prvom osnovnom komponentom. Na grafikonima dobijenim primenom kanonijske diskriminantne analize (CVA) uočena je razlika u obliku listova između staništa. Listovi biljaka unutar staništa sa antropogeno indukovanim stresom su širi i kraći u poređenju sa listovima biljaka unutar staništa bez antropogeno indukovanog stresa (Slika 29).

Multifaktorskom regresijom Prokrustovih koordinata na CS listova i visinu biljke, pokazano je da alometrija postoji ( $p = 0.0055$ ) i da veličina doprinosi sa 5.2% razlici u obliku (Slika 30). Zato su u multifaktorskoj analizi varijanse (MANOVA) korišćene vrednosti reziduala biljaka sa staništa bez i sa antropogeno indukovanim stresom, kao izvorima varijabilnosti, i dobijene su statistički značajne razlike ( $p = 0.0373$ )(Tabela 10).

Visina biljaka i broj listova *M. perennis* se statistički značajno razlikuju između staništa sa različitim stepenom antropogeno indukovanoog stresa. Veća srednja vrednost visine (216.8 mm vs. 184.8 mm) (Slika 31A) i manja srednja vrednost broja listova (9.6 vs. 10.2) (Slika 31B) dobijena je kod biljaka na staništu bez antropogeno indukovanoog stresa, u poređenju sa biljkama na staništu sa prisutnim antropogeno indukovanim stresom (Tabela 7). Analizom varijanse dobijen je statistički značajan efekat staništa na visinu biljaka ( $p < 0.0001$ )(Tabela 11), dok je Mann–Whitney testom dobijen statistički značajan efekat staništa na broj listova ( $p = 0.0045$ )(Tabela 12).

Polni dimorfizam doprineo je fenotipskoj varijabilnosti biljaka koje su izložene različitom stepenu antropogeno indukovanoog stresa. Visina biljaka, broj listova i broj internodija se statistički značajno razlikuju između polova na staništu bez i sa antropogeno indukovanim stresom.

Visina biljaka, broj listova i broj internodija su statistički značajno različiti između polova na staništu bez i sa antropogeno indukovanim stresom. Muške biljke imaju veće srednje vrednosti analiziranih osobina u poređenju sa ženskim biljkama, visine (230.5 mm vs. 203.1 mm; 196.6 mm vs. 172.9 mm)(Tabela 7, Slika 31A), broja listova (10.3 vs. 8.9; 10.6 vs. 9.9)(Tabela 7, Slika 31B) i broja internodija (6.3 vs. 5.3; 6.0 vs. 5.3)(Tabela 7, Slika 31C). Rezultati analize varijanse su pokazali statistički značajan udeo pola u fenotipskoj varijabilnosti visine biljaka (efekat pola,  $p < 0.0001$ )(Tabela 11) na staništu bez i sa antropogeno indukovanim stresom (gaženjem). Neparametarskim Mann–Whitney testom dobijena je statistički značajna razlika u broju listova (efekat pola,  $p < 0.0001$ ) (Tabela 12) i broju internodija (efekat pola,  $p < 0.0001$ )(Tabela 12) između polova na staništu bez i sa antropogeno indukovanim stresom (gaženjem).

### 4.3. Uticaj heterogenih uslova svetlosti na varijabilnost oblika i veličine delova cveta *Iris pumila*

#### 4.3.1. Prirodna staništa

Veličina centroida (CS) i oblik različitih delova cveta (folova, standarda, tučkova) *I. pumila* se statistički značajno razlikovala između staništa sa punom dnevnim svetlošću i vegetacijskom senkom (prisustvo interpopulacione varijabilnosti, značajan efekat staništa). Uočeno je prisustvo genetičke varijabilnosti veličine i oblika delova cveta biljaka unutar prirodnih staništa izloženim punoj dnevnoj svetlosti i vegetacijskoj senci. Rezultati statističkih analiza su ukazali na postojanje interindividualne varijabilnosti (značajan efekat cveta) veličine (CS) i oblika folova, standarda i tučkova *I. pumila* iz prirodnih populacija koje su izložene heterogenim uslovima svetlosti. Prisutna je i intraindividualna varijabilnost (značajan efekat deo cveta) CS folova i standarda, što znači da se veličina tri fola, odnosno tri standarda, unutar cveta statistički značajno razlikuje. Razlike u obliku folova unutar cveta bile su statistički značajno različite (prisustvo intraindividualne varijabilnosti). Utvrđeno je i prisustvo intraindividualne varijabilnosti oblika standarda i tučkova *I. pumila*.

Srednja vrednost CS folova, standarda i tučkova *I. pumila* se razlikovala između prirodnih populacija na staništima izloženim punoj dnevnoj svetlosti i vegetacijskoj senci (folovi: 54.3 vs. 57.5; standardi: 55.3 vs. 60; tučkovi: 27.8 vs. 29). Delovi cveta sa staništa pod vegetacijskom senkom bili su krupniji sa većom srednjom vrednošću veličine centroida (CS) u poređenju sa cvetovima biljaka koji su izloženi punoj dnevnoj svetlosti (Slika 32). Analizom varijanse utvrđeno je postojanje statistički značajnog efekta staništa (interpopulaciona varijabilnost) za CS analiziranih delova cveta folova, standarda i tučkova biljaka (folovi  $p = 0.0223$ , standardi  $p = 0.0009$ , tučkovi  $p = 0.0358$ )(Tabela 13).

Udeo fenotipske varijabilnosti uslovljen razlikama između genotipova unutar staništa (genetička varijabilnost) veličine folova, standarda i tučkova utvrđen je dobijenim statističkim značajnim efektom genotipa (sve  $p < 0.0001$ ). Na postojanje interindividualne fenotipske varijabilnosti (razlike između cvetova u okviru jednog klona) veličine fola, standarda i tučka, ukazuje dobijen statistički značajan efekat cveta



(sve  $p < 0.0001$ ), a na postojanje intraindividualne varijabilnosti CS folova i standarda ukazuju dobijeni rezultati statistički značajnog efekta – deo cveta (sve  $p < 0.0001$ ) (Tabela 13).

Multivarijantnom analizom (MANOVA) je pored statistički značajnog udela staništa na fenotipsku varijabilnost oblika delova cveta uočeno i postojanje genetičke varijabilnosti (efekat genotipa), kao i postojanje inter- i intraindividualne varijabilnosti oblika cveta *I. pumila* (efekat cveta i efekat deo cveta)(sve  $p < 0.0001$  )(Tabela 14, Tabela 15, Tabela 16).

Analizom osnovnih komponenti predstavljena je varijabilnost veličine i oblika folova, standarda i tučkova, na osnovu individulanih vrednosti CS i Prokrustovih koordinata cvetova, biljaka sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom. U analizi osnovnih komponenti, urađenoj na osnovu individulanih vrednosti veličine centroida (CS) i Prokrustovih koordinata cvetova, prva osnovna komponenta opisuje 71.87% varijabilnosti veličine i oblika folova (Slika 33A), 71.53% varijabilnosti veličine i oblika standarda (Slika 33B), odnosno 77.12% varijabilnosti veličine i oblika tučkova (Slika 33C). Deformacione mreže duž prve i druge osnovne komponente opisuju varijabilnost oblika folova, standarda i tučkova *I. pumila* iz prirodnih populacijama koje su izložene heterogenim uslovima svetlosti (Slika 34).

Kanonijskom diskriminantnom analizom folova, standarda i tučkova *I. pumila*, na osnovu individulanih vrednosti CS i Prokrustovih koordinata cvetova, utvrđeno je jasno razdvajanje populacija sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom. Razlike u obliku folova, standarda i tučkova biljaka, uočene na osnovu individulanih vrednosti CS i Prokrustovih koordinata cvetova, sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom se uočavaju na osnovu deformacione mreže duž prve kanonijske ose (CV1). Folovi biljaka sa staništa pod vegetacijskom senkom su uži u odnosu na folove biljaka sa staništa pune dnevne svetlosti (Slika 35A). Standardi i tučkovi biljaka sa staništa pod vegetacijskom senkom su širi i kraći u odnosu na standarde (Slika 35B) i tučkove biljaka sa staništa pune dnevne svetlosti (Slika 35C).

Multifaktorskom regresijom Prokrustovih kordinata na CS folova, standarda i tučkova sa staništa koja su izložena heterogenim uslovima svetlosti, nije pokazano

prisustvo alometrije ( $p = 0.1877$ ,  $p = 0.5820$ ,  $p = 0.6656$ ). Dobijeni rezultati pokazuju da uočene razlike u obliku folova, standarda i tučkova sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom (Slika 35), nisu posledica razlika u njihovoj veličini već da intenzitet svetlosti jeste faktor koji doprinosi morfološkoj varijabilnosti oblika cveta.

Interpopulaciona varijabilnost delova cveta biljaka iz različitih prirodnih populacija (V1, V2 i V3) na staništima pune dnevne svetlosti, je dobijena za veličinu tučkova i oblik sva tri dela cveta *I. pumila* (folova, standarda i tučkova). Rezultatima analize varijanse je pokazano prisustvo genetičke varijabilnosti veličine centroida i oblika folova, standarda i tučkova unutar populacija. Postojanje interindividualne varijabilnosti CS i oblika folova, standarda, tučkova, kao i intraindividualne varijabilnosti CS folova i standarda, utvrđeno je rezultatima primenjenog modela analize varijanse. Na intraindividualnom nivou uočeno je prisustvo varijabilnosti oblika folova, standarda i tučkova.

Najmanju vrednost CS imali su tučkovi unutar populacije V1, dok su cvetovi iz populacije V3 imali najkrupnije tučkove (efekat populacije,  $p = 0.0034$ ) (Slika 36). Rezultati su ukazali i na prisustvo statistički značajnih razlika CS folova, standarda, tučkova između genotipova unutar populacija (efekat genotipa, sve  $p < 0.0001$ ), kao i prisustvo interindividualne varijabilnosti CS folova, standarda, tučkova (efekat cveta,  $p < 0.0001$ ,  $p < 0.0001$ ,  $p = 0.0114$ ) i intraindividualne varijabilnosti CS folova i standarda (efekat deo cveta, sve  $p < 0.0001$ ) (Tabela 17).

Interpopulaciona varijabilnost oblika folova, standarda i tučkova utvrđena je rezultatima multifaktorske analize varijanse (efekat populacije,  $p < 0.0001$ ). Pored toga što je oblik različitih delova cveta statistički značajno različit između genotipova unutar populacija (efekat genotipa,  $p < 0.0001$ ), pokazano je da postoji i inter- i intraindividualna varijabilnost oblika folova, standarda, i tučkova (efekat cveta i efekat deo cveta, sve  $p < 0.0001$ ) (Tabela 18, Tabela 19, Tabela 20). Standardi i tučkovi biljaka iz populacije V1 bili su uži i duži u odnosu na standarde i tučkove iz populacije V2 i V3 (Slika 37B, Slika 37C), dok su folovi iz populacije V3 bili širi i kraći u odnosu na folove iz populacije V1 i V2 (Slika 37A).

Populacije sa staništa pod vegetacijskom senkom crnog i belog bora (W1 i W2), su se statistički značajno razlikovale za vrednosti osobina veličine i oblika delova cveta

*I. pumila*. Utvrđeno je prisustvo genetičke varijabilnosti CS i oblika folova, standarda i tučkova biljaka između prirodnih populacija na staništima pod vegetacijskom senkom (značajan efekat populacija i efekat genotipa). Osim toga, postoji i inter- i intraindividualna varijabilnost CS i oblika različitih delova cveta između prirodnih populacija na staništima pod vegetacijskom senkom (efekat cveta i efekat deo cveta).

Folovi, standardi i tučkovi biljaka unutar populacije W1 bili su krupniji (veća vrednost CS) u poređenju sa cvetovima biljaka iz populacije W2 (Slika 38). Standardi biljaka iz populacije W2 bili su už i duži u poređenju sa standardima iz populacije W1 (Slika 39B). Isti obrazac variranja u obliku uočen je u slučaju folova (Slika 39A) i tučkova (Slika 39C).

Rezultatima analize varijanse dobijena je statistički značajna varijabilnosti CS i oblika folova, standarda i tučkova na različitim nivoima fenotipskog variranja: interpopulacionom (efekat populacija, CS:  $p = 0.0039$ ,  $p = 0.0020$ ,  $p = 0.0047$ ; oblik: sve  $p < 0.0001$ ), genetičkom (efekat genotipa, CS: sve  $p < 0.0001$ , oblik: sve  $p < 0.0001$ ), inter- i intraindividualnom (efekat cveta i efekat deo cveta, CS: sve  $p < 0.0001$ , oblik: sve  $p < 0.0001$ ) (Tabela 21; Tabela 22, Tabela 23, Tabela 24).

#### 4.3.2. Eksperimentalni uslovi

##### *Unutar tretmana*

Veličina folova između prirodnih populacija poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i vegetacijske senke u tretmanu visokog intenziteta svetlosti bila je statistički značajno različita, dok je u tretmanu niskog intenziteta svetlosti veličina folova i tučkova bila statistički značajno različita. Genetička varijabilnost veličine centroida (CS) standarda i tučkova je dobijena za obe populacije u oba tretmana visokog i niskog svetlosnog intenziteta. Utvrđeno je da postoje interindividualne razlike u CS folova, standarda i tučkova za obe populacije gajene na oba tretmana različitog svetlosnog intenziteta. U tretmanu niskog svetlosnog intenziteta, prisutna je intraindividualna varijabilnost veličine tučka.

U tretmanu visokog intenziteta svetlosti prisutna je interpopulaciona varijabilnost CS folova i oblika folova, standarda i tučkova poreklom iz populacija sa

prirodnih staništa koja su izložena različitom svetlosnom intenzitetu. U oba tretmana sa definisanim svetlosnim intenzitetom, dobijena je statistički značajna genetička varijabilnost veličine standarda i tučkova, i oblika folova, standarda i tučkova. Prisutna je i interindividualna varijabilnost CS i oblika folova, standarda i tučkova poreklom iz populacija sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta.

U tretmanu niskog intenziteta svetlosti je ustanovljeno prisustvo interpopulacione varijabilnosti CS folova i tučkova, kao i oblika sva tri dela cveta. Postojanje interindividualne varijabilnosti CS i oblika folova, standarda, i tučkova za obe populacije unutar tretmana utvrđeno je rezultatima ovog istraživanja. Na intraindividualnom nivou uočena je varijabilnost CS tučkova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i vegetacijske senke u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta, kao i varijabilnost oblika različitih delova cveta za obe populacije u oba tretmana.

U tretmanu visokog intenziteta svetlosti srednje vrednosti CS folova su se razlikovale između populacija (48.7 vs. 53.5). Uočeno je i postojanje razlika srednjih vrednosti CS folova i tučkova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i vegetacijske senke u tretmanima niskog intenziteta svetlosti (folovi: 36.4 vs. 56; tučkovi: 26.5 vs. 19.3). Veće vrednosti veličine folova su bile u oba tretmana za populaciju poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom (Slika 40; Slika 41). Za razliku od folova, veće vrednosti veličine tučkova su imale biljke poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta u odnosu na tučkove biljaka sa staništa pod vegetacijskom senkom u istom svetlosnom tretmanu (Slika 41).

U tretmanu visokog intenziteta svetlosti, rezultatima analize varijanse je utvrđeno prisustvo interpopulacione varijabilnosti CS folova (efekat populacija,  $p = 0.0013$ ) (Tabela 25) i oblika folova, standarda, i tučkova (efekat populacija,  $p < 0.0001$ ) (Tabela 26, Tabela 27, Tabela 28).

Postojanje interpopulacione varijabilnosti CS folova i tučkova (efekat populacija,  $p < 0.0001$ ), i oblika folova, standarda u tretmanu niskog intenziteta svetlosti utvrđeno je rezultatima analize varijanse (efekat populacija,  $p < 0.0001$ ) (Tabela 29, Tabela 30, Tabela 31, Tabela 32).

Genetička varijabilnost CS standarda i tučkova je dobijena za za obe populacije i u oba tretmana (visok svetlosni intenzitet: efekat genotipa,  $p < 0.0001$ ,  $p = 0.0082$ ; nizak

svetlosni intenzitet: efekat genotipa,  $p = 0.0088$ ,  $p < 0.0001$ )(Tabela 25; Tabela 29). Prisutne su i statistički značajne razlike oblika delova cveta između genotipova u okviru populacija poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i vegetacijske senke u tretmanu visokog i niskog intenziteta (sve  $p < 0.0001$ )(Slika 26, Slika 27, Slika 28, Slika 30, Slika 31, Slika32).

Rezultati analize varijanse i MANOVA testa ukazuju na postojanje interindividualne varijabilnosti CS i oblika folova, standarda i tučkova biljaka poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i vegetacijske senke u tretmanu visokog (efekat cveta,  $p < 0.0001$ )(Tabela 25; Tabela 26, Tabela 27, Tabela 28) i niskog intenziteta svetlosti (efekat cveta,  $p < 0.0001$ )(Tabela 29, Tabela 30, Tabela 31, Tabela 32). Pored svega navedenog, rezultati analize varijanse i MANOVA testa ukazuju i na postojanje intraindividualne varijabilnosti CS tučkova u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta (efekat deo cveta,  $p < 0.0001$ )(Tabela 29), kao i na postojanje intraindividualne varijabilnosti oblika delova cveta biljaka poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i vegetacijske senke u tretmanu visokog i niskog intenziteta svetlosti (efekat deo cveta, sve  $p < 0.0001$ )(Tabela 26, Tabela 27, Tabela 28, Tabela 30, Tabela 31, Tabela 32).

U analizi osnovnih komponenti, prva osnovna komponenta opisuje 69.73% procenata varijabilnosti veličine i oblika folova, 52.99% varijabilnosti veličine i oblika standarda i 79.74% varijabilnosti veličine i oblika tučkova (Slika 42) Analizom osnovnih komponenti vizuelno je prikazana varijabilnost u veličini i obliku folova, standarda i tučkova biljaka poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta (Slika 43). Folovi i standardi biljaka poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta su kraći i širi u odnosu na folove i standarde biljaka poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti pod istim tretmanom (Slika 44A i B).

Tučkovi poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta su uži u odnosu na tučkove biljaka poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti koje su pod istim tretmanom (Slika 44C).

Prva osnovna komponenta opisuje 73.95% varijabilnosti veličine i oblika folova, 60.28% varijabilnosti veličine i oblika standarda i 85.45% varijabilnosti veličine i oblika tučkova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta (Slika 45). Analizom osnovnih

komponenti vizuelno je prikazana i varijabilnost u veličini i obliku folova, standarda i tučkova biljaka poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta (Slika 46).

Kanonijskom analizom urađenom korišćenjem individualnih vrednosti CS i Prokrustovih koordinata cvetova, prikazana je razlika u obliku folova, standarda i tučkova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i vegetacijske senke u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta (Slika 44), kao i u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta (Slika 47).

Folovi i standardi biljaka poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta bili su kraći i širi u odnosu na folove i standarde biljaka poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u istom tretmanu (Slika 47A i B).

Tučkovi biljaka poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta bili su uži u odnosu na tučkove biljaka poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u istom tretmanu (Slika 47C).

Multifaktorskom regresijom Prokrustovih koordinata na CS folova, standarda i tučkova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta, pokazano je da ne postoji alometrija ( $p = 0.4127$ ,  $p = 0.1248$ ,  $p = 0.8323$ ). Dobijeni rezultati pokazuju da uočene razlike u obliku folova, standarda i tučkova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta (Slika 44), nisu posledica razlika u njihovoj veličini. Multifaktorskom regresijom je pokazano i da veličina ne utiče na razlike u obliku folova i standarda poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta ( $p = 0.1688$ ,  $p = 0.2336$ ), dok kod tučkova ta korelacija postoji ( $p = 0.0054$ ). Zato su u multifaktorskoj analizi varijanse (MANOVA) korišćene vrednosti reziduala tučkova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta, kao faktorima varijabilnosti, i dobijene su statistički značajne razlike ( $p = 0.0066$ ).

### *Između tretmana*

Vrednosti veličine folova i standarda i oblika delova cveta *I. pumila* biljaka poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti bile su značajno različite između visokog i niskog svetlosnog tretmana. Takođe, prisutna je genetička varijabilnost CS i oblika folova, standarda i tučkova između tretmana visokog i niskog svetlosnog intenziteta, kao i interindividualna varijabilnost analiziranih delova cveta. Uočeno je postojanje i intraindividualne varijabilnosti CS tučkova i oblika folova, standarda i tučkova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta.

Srednje vrednosti CS folova i standarda biljaka poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti značajno su različite između tretmana visokog i niskog svetlosnog intenziteta (folovi 48.7 vs. 36.4; standardi 51.6 vs. 56.2). Folovi poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta bili su manji u odnosu na folove poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu visokog svetloskog intenziteta. Standardi poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta bili su veći u odnosu na standarde poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta (Slika 48).

Analizom varijanse utvrđeno je postojanje varijabilnosti CS folova i standarda između tretmana (efekat tretmana,  $p < 0.0001$ ,  $p = 0.0091$ ), i statistički značajnih razlika u CS i obliku folova, standarda i tučkova između genotipova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta (efekat genotipa, CS:  $p = 0.0250$ ,  $p < 0.0001$ ,  $p = 0.0002$ ; oblik:  $p < 0.0001$ ) (Tabela 33, Tabela 34, Tabela 35, Tabela 36).

Interindividualna varijabilnosti veličine centroida i oblika delova cveta prisutna je u oba tretmana (efekat cveta,  $p < 0.0001$ ) (Tabela 33, Tabela 34, Tabela 35, Tabela 36). Prisutna je i intraindividualna varijabilnost CS tučkova (efekat deo cveta,  $p = 0.0023$ ) (Tabela 33) i intraindividualna varijabilnost oblika folova, standarda i tučkova (efekat deo cveta, sve  $p < 0.0001$ ) (Tabela 34, Tabela 35, Tabela 36).

U analizi osnovnih komponenti na osnovu individualnih vrednosti CS i Prokrustovih koordinata cvetova, prva osnovna komponenta opisuje 63.35% varijabilnosti u veličini i obliku folova (Slika 49A), 53.62% varijabilnosti u veličini i obliku standarda (Slika 49B) i 83.68% varijabilnosti u veličini i obliku tučkova (Slika

49C) poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti pod različitim svetlosnim tretmanima. Korišćenjem PCA analize, vizuelno je prikazivana varijabilnost veličine i oblika folova, standarda i tučkova biljaka poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti pod različitim svetlosnim tretmanima (Slika 50). Razlike u obliku folova, standarda i tučkova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u različitim svetlosnim tretmanima, prikazane su upotrebom CVA analize (Slika 51).

Kanonijskom analizom (CVA) urađenom korišćenjem individualnih vrednosti CS i Prokrustovih koordinata cvetova, pokazno je da su folovi i tučkovi poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta bili kraći i širi u odnosu na folove i tučkove biljaka u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta (Slika 51A i C). Takođe, pokazano je da su standardi poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta bili kraći u odnosu na standarde biljaka u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta (Slika 51B).

Multifaktorskom regresijom Prokrustovih koordinata na CS folova, standarda i tučkova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti pod različitim svetlosnim tretmanom, uočeno je nepostojanje alometrije kod folova i tučkova ( $p = 0.0926$ ,  $p = 0.1043$ ), odnosno postojanje alometrije kod standarda ( $p = 0.0365$ ). Zato su u multifaktorskoj analizi varijanse (MANOVA) korišćene vrednosti reziduala standarda poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti pod različitim svetlosnim tretmanom, kao izvorima varijabilnosti, i dobijene su statistički značajne razlike ( $p < 0.0001$ ). Dobijeni rezultati pokazuju da uočene razlike u obliku folova i tučkova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti pod različitim svetlosnim tretmanom (Slika 51), nisu posledica razlika u njihovoj veličini, već da intenzitet svetlosti jeste faktor koji doprinosi morfološkoj varijabilnosti oblika cveta. Sa druge strane, pokazano je da pored uticaja veličine na razlike u obliku standarda poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti pod različitim svetlosnim tretmanom, i svetlost utiče na nastanak razlika u obliku.

Vrednosti CS standarda i tučkova i oblik folova, standarda i tučkova poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom razlikovale su se između tretmana i genotipova u okviru tretmana. Prisutna je genetička varijabilnost CS standarda i tučkova, kao i genetička varijabilnost oblika folova, standarda i tučkova poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom koji su izloženi različitim svetlosnim tretmanima.



Za veličinu i oblik folova, standarda i tučkova je dobijen statistički značajan efekat cveta, čime je utvrđeno postojanje interindividualne varijabilnosti. Unutar cveta veličina tučkova i oblik folova, standarda i tučkova su statistički značajno različiti (statistički značajan deo cveta), što ukazuje na prisustvo intraindividualne varijabilnosti.

Srednje vrednosti CS standarda i tučkova biljaka poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom između tretmana visokog i niskog svetlosnog intenziteta bile su različite (standardi : 52.7 vs. 59.6; tučkovi : 27.9 vs. 19.3.).

Standardi poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u niskom svetlosnom tretmanu bili su veći u poređenju sa standardima u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta, dok su tučkovi biljaka poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u niskom svetlosnom tretmanu bili manji u odnosu na tučkove u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta (Slika 52).

Rezultati analize varijanse ukazuju na postojanje razlika u CS standarda i tučkova između tretmana i različitih genotipova (efekat tretmana,  $p = 0.0186$ ,  $p < 0.0001$ ; efekat genotipa,  $p = 0.0027$ ,  $p = 0.0018$ )(Tabela 37). Utvrđeno je postojanje interindividualne varijabilnosti CS i oblika folova, standarda i tučkova biljaka poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta, kao i prisustvo intraindividualne varijabilnosti CS tučkova i oblika folova, standarda i tučkova biljaka poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta (sve  $p < 0.0001$ ) (Tabela 37, Tabela 38, Tabela 39, Tabela 40). Multifaktorskom analizom varijanse dobijene su i statistički značajne razlike u obliku folova, standarda i tučkova između tretmana i genotipova (sve  $p < 0.0001$ )(Tabela 38, Tabela 39, Tabela 40).

U analizi osnovnih komponenti na osnovu individualnih vrednosti CS i Prokrustovih koordinata cvetova, prvom osnovnom komponentom opisano je 80.59% varijabilnosti veličine i oblika folova, 62.13% varijabilnosti veličine i oblika standarda i 82.85% varijabilnosti veličine i oblika tučkova (Slika 53). Sveukupna varijabilnost veličine i oblika folova, standarda i tučkova biljaka poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u različitim tretmanima, prikazana je pomoću PCA analize (Slika 54).

Kanonijskom analizom urađenom na osnovu individualnih vrednosti CS i Prokrustovih koordinata cvetova, pokazano je da su folovi i tučkovi poreklom sa

staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta bili kraći i širi u odnosu na folove i tučkove u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta (Slika 55A i C). Standardi poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta bili su duži i uži u odnosu na standarde biljaka u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta (Slika 55B).

Multifaktorskom regresijom Prokrustovih koordinata na CS folova, standarda i tučkova poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom pod različitim svetlosnim tretmanima, nije utvrđeno postojanje alometrije ( $p = 0.4965$ ,  $p = 0.1383$ ,  $p = 0.4067$ ). Dobijeni rezultati pokazuju da uočene razlike u obliku folova, standarda i tučkova poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u različitom svetlosnom tretmanu (Slika 55), nisu posledica razlika u njihovoj veličini već da intenzitet svetlosti utiče na morfološku varijabilnost oblika cveta.

#### **4.4. Uticaj antropogeno indukovano g stresa (aerozagadenja) na varijabilnost oblika i veličine delova cveta *Iris pumila***

Vrednosti CS i oblika folova, standarda i tučkova bile su različite između staništa bez i sa antropogenom aktivnošću. Statistički značajna je bila i genetička varijabilnost kao i inter- i intraindividualna CS i oblika delova cveta u prirodnom staništu (bez antropogene aktivnosti) i staništu sa prisutnim aerozagadenjem kao posedice intezivne antropogene aktivnosti.

Srednje vrednosti CS folova, standarda i tučkova biljaka na staništima bez i sa antropogenom aktivnošću bile su različite (folovi: 54.8 vs. 48.8; standardi: 55.7 vs. 51.5; tučkovi: 28.5 vs. 26.6). Folovi, standardi i tučkovi izloženi aerozagadenju kao posledice intezivne antropogene aktivnosti bili su manji u poređenju sa folovima, standardima i tučkovima biljaka u prirodnim staništima bez antropogene aktivnosti (Slika 56).

Rezultati analize varijanse ukazali su na postojanje interpopulacione varijabilnosti CS delova cveta *I. pumila* (efekat staništa,  $p=0.0002$ ,  $p=0.0024$ ,  $p=0.0024$ ), genetičke varijabilnosti (efekat genotipa,  $p<0.0001$ ,  $p<0.0001$ ,  $p=0.0021$ ), inter- (efekat cveta, sve  $p<0.0001$ ) i intraindividualne varijabilnosti (efekat deo cveta,  $p=0.0004$ ,  $p=0.0073$ ,  $p<0.0001$ )(Tabela 41). Isti obrazac značajnosti izvora fenotipske

varijabilnosti (staništa, genotip, cvet i deo cveta) dobijen je i za oblik folova, standarda i tučkova (sve  $p < 0.0001$ ) (Tabela 42, Tabela 43, Tabela 44).

U analizi osnovnih komponenti na osnovu individualnih vrednosti CS i Prokrustovih koordinata oblika delova cveta, pomoću prve osnovne komponente opisano je 60.65% varijabilnosti veličine i oblika folova, 68.94% varijabilnosti veličine i oblika standarda, odnosno 80.38% varijabilnosti veličine i oblika tučkova (Slika 57A, B, C). Vizuelni prikaz varijabilnost veličine i oblika folova, standarda i tučkova biljka na staništima bez i sa antropogenim aktivnostima, prikazana je pomoću grafika sa prve dve osnovne komponente PC1 i PC2 (Slika 58).

Kanonijskom analizom, na osnovu individualnih vrednosti CS i Prokrustovih koordinata oblika cvetova, pokazano je da su folovi, standardi i tučkovi izloženi aerozagađenju, širi i kraći u odnosu na iste delove cveta *I. pumila* u prirodnim staništima bez antropogene aktivnosti (Slika 59).

Multifaktorskom regresijom Prokrustovih koordinata na CS folova, standarda i tučkova je utvrđeno prisustvo alometrije (sve  $p < 0.0001$ ). Zbog dobijene značajnosti rađena je multifaktorska analiza varijanse (MANOVA) vrednosti reziduala delova cveta sa staništa koja su izložena različitom intenzitetu antropogeno indukovano g stresa, kao izvorima varijabilnost, ali nisu dobijene statistički značajne razlike ( $p = 0.6819$ ,  $p = 0.2632$ ,  $p = 0.7957$ ). Dobijeni rezultati su pokazali da razlike u obliku folova, standarda i tučkova sa staništa bez i sa antropogeno indukovanim stresom (aerozagađenjem)(Slika 59) potiču od prisustva razlika u veličini navedenih delova cveta *I. pumila*.

#### **4.5. Analiza morfološke integracije**

*Stepen kovariranja oblika delova cveta Iris pumila u uslovima heterogenog intenziteta svetlosti*

Stepen integracije (vrednosti RV koeficijenta) između oblika delova cveta *I. pumila* sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom, ukazuje na statistički značajnu korelisanost između oblika folova i standarda (RV: 0.35 vs. 0.37,  $p < 0.05$ ). Oblik standarda i tučkova sa staništa pod vegetacijskom senkom je statistički značajno korelisan (RV = 0.29,  $p < 0.0001$ )(Tabela 45).

Stepen integracije oblika folova i tučkova sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom, je bio statistički značajan ( $RV = 0.10$ ,  $p = 0.0197$ , vs.  $RV = 0.23$ ,  $p = 0.0002$ )(Tabela 45).

Stepen integracije oblika različitih delova cveta biljaka *I. pumila* poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti pod tretmanom visokog i niskog svetlosnog intenziteta je prikazan u Tabeli 46. Rezultatima je pokazano da najveći stepen kovariranja Prokrustovih koordinata (oblika delova cveta) postoji između oblika folova i standarda u oba tretmana (visoki svetlosni intenzitet:  $RV = 0.31$ ; nizak svetlosni intenzitet:  $RV = 0.36$ ) i da je statistički značajan (sve  $p < 0.05$ ).

Statistički značajni koeficijenti integracije između oblika folova i tučkova su dobijeni u oba svetlosna tretmana (sve  $p < 0.05$ ). Veća vrednost  $RV$  koeficijenta ( $RV = 0.32$ ) dobijena je u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta, u odnosu na vrednost  $RV$  koeficijenta u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta ( $RV = 0.09$ ) (Tabela 46).

Vrednosti stepena integracije između oblika različitih delova cveta biljaka poreklom sa staništa izloženog vegetacijskoj senci, pod tretmanom visokog i niskog svetlosnog intenziteta, prikazani su u Tabeli 47. Utvrđeno je da najveći stepen statistički značajne integracije postoji između oblika folova i standarda biljaka u oba tretmana (visoki svetlosni intenzitet:  $RV = 0.36$ ,  $p < 0.05$ ; nizak svetlosni intenzitet:  $RV = 0.48$ ,  $p < 0.05$ )(Tabela 47).

#### *Stepen kovariranja oblika delova cveta Iris pumila u uslovima bez i sa antropogeno indukovanim stresom*

Najveći stepen statistički značajne integracije je dobijen između oblika folova i standarda sa staništa bez i sa antropogeno indukovanim stresom ( $RV = 0.31$ ,  $p < 0.05$ ; vs.  $RV = 0.26$ ,  $p < 0.05$ ). U uslovima antropogeno indukovano stresa dobijena je statistički značajna vrednost  $RV$  koeficijenta ( $RV = 0.09$ ,  $p < 0.05$ ) koja ukazuje na veći stepen integracije između oblika folova i tučkova u odnosu na biljke koje nisu izložene toj vrsti stresa (Tabela 48).

## *V Diskusija*

Heterogeni uslovi svetlosti i antropogeno indukovani stres (npr. gaženje, aerozagadenje) mogu uticati na morfološku varijabilnost oblika vegetativnih i reproduktivnih biljnih organa na inter- i intrapopulacionom nivou (Weinig, 2002; Sunohara i Ikeda, 2003; Brock i Weinig, 2007; Xu i sar., 2008; Vujić i sar., 2015). Pojam „stres“ se različito definiše u zavisnosti od naučne oblasti, objekta i nivoa istraživanja (Bijlsma i Loeschcke, 2005), a faktori koji uzrokuju nastanak stresa mogu biti abiotički i biotički.

Osobine lista (oblik i veličina) i osobine izdanaka (visina biljke, broj listova i internodija) *M. perennis* proučavane su na biljnom materijalu uzorkovanom na staništima koja su izložena heterogenim uslovima svetlosti i na biljnom materijalu uzorkovanom na staništima bez i sa antropogeno indukovanim stresom (gaženjem). Proučavane su i morfološke osobine delova cveta *I. pumila* na biljnom materijalu uzorkovanom na staništima koja su izložena heterogenim uslovima svetlosti i na biljnom materijalu uzorkovanom na staništima bez i sa antropogeno indukovanim stresom (aerozagadenjem). Uticaj heterogenih uslova svetlosti i antropogeno indukovano stresa (gaženja, aerozagadenja) na osobine lista *M. perennis* i osobine delova cveta *I. pumila*, proučavan je primenom geometrijske morfometrije.

Polni dimorfizam je važan i čest fenomen u živom svetu. Predstavlja značajan izvor fenotipske varijabilnosti, zbog čega je njegovo prisustvo proučavano i kod životinja i kod biljaka (Fairbairn i sar., 2007). Međutim, polni dimorfizam kod biljaka je za sada slabije proučen nego kod životinja, iako se pokazalo da su dvodome biljke, kao što je *M. perennis*, pogodan objekat za takva istraživanja (npr. Cvetković i Jovanović, 2007; Jovanović, 2012; Vujić i sar., 2016).

U novijim studijama, geometrijska morfometrija je često korišćen metod prilikom kvantifikacije morfoloških promena vegetativnih i reproduktivnih organa biljaka (npr. Viscosi i Cardini, 2011; Klingenberg i sar., 2012; Savriama i sar., 2012). U određenom broju studija, poređeni su rezultati dobijeni primenom tradicionalne i geometrijske morfometrije (Shipunov i Bateman, 2005; Vujić i sar., 2015) i utvrđeno je da se dobijeni rezultati ne razlikuju značajno. Iako se primenom navedenih tehnika dobija sličan rezultat, prednost geometrijske morfometrije u odnosu na tradicionalnu, ogleda se u mogućnosti direktnog prikazivanja razlika u obliku objekta u vidu ilustracija ili kompjuterskih animacija (Klingenberg, 2013). Jedna od studija u kojima su poređeni

rezultati dobijeni primenom tradicionalne i geometrijske morfometrije, bila je procena uticaja aerozagadenja, kao antropogeno indukovano stresa, na morfološke karakteristike delova cveta *I. pumila* (Vujić i sar., 2015).

Kvantitet (intenzitet) i kvalitet svetlosti (odnos svetlosti različitih talasnih dužina) utiču na rast i razviće biljaka. Među najvažnije odgovore biljaka na svetlosne uslove staništa spadaju morfološke promene u obliku lista (Xu i sar., 2008), veličini lisne površine (Valladares, 2003; Jefferson, 2008), gustini stoma, SLA, koncentraciji hlorofila (Avramov i sar., 2007) i veličini cveta (Miljković, 2009).

### **5.1. Uticaj heterogenih uslova svetlosti na varijabilnost osobina vegetativnih organa *Mercurialis perennis***

Prilikom procene uticaja heterogenih uslova svetlosti na varijabilnost osobina vegetativnih organa *M. perennis*, proučavane su biljke sa lokaliteta Bele stene (Kopaonik). U našem istraživanju, analizirane biljke sa staništa pune dnevne svetlosti nisu se nalazile u gustim grupama, već su bile okružene visokoplaninskom zeljastom vegetacijom iz klase *Festuco–Seslerietea*, dok su biljke sa staništa pod vegetacijskom senkom bile u vrlo proređenoj smrčevoj šumi iz klase *Vaccinio–Piceetea*.

#### *Oblik i veličina lista*

U prethodnim studijama na *M. perennis* bilo je malo podataka o obrascima variranja oblika i veličine lista. Naši rezultati ukazuju na postojanje značajnog efekta staništa na variranje veličine listova. Listovi sa staništa pune dnevne svetlosti su manji u poređenju sa listovima sa staništa pod vegetacijskom senkom. Time su potvrđeni navodi Mukerji-ja (1936) i Jefferson-a (2008) o varijabilnosti veličine listova *M. perennis* pod različitim svetlosnim uslovima.

Našim istraživanjem utvrđene su i značajne razlike u obliku listova između biljaka koje naseljavaju različita staništa. Listovi sa staništa pune dnevne svetlosti („listovi sunca”) bili su širi i kraći od listova biljaka sa staništa pod vegetacijskom senkom („listovi senke”), što se razlikuje od prethodnih navoda Mukerji-a (1936) i Jefferson-a (2008) da su „listovi senke” širi.

Uticaj alometrije (zavisnost oblika od veličine) (Klingenberg, 2010) proučavan je pomoću alometrijske regresije Prokrustovih kordinata na veličinu centroida, i pokazano je da veličina lista značajno doprinosi varijabilnosti oblika lista *M. perennis*. Da bi se utvrdilo da li su dobijene razlike u obliku listova nastale isključivo usled postojanja razlika u veličini listova, ili su posledica postojanja heterogenih uslova svetlosti, urađena je analiza reziduala oblika lista. Rezultati MANOVA na rezidualima ukazuju na prisustvo značajnog efekta staništa kao izvora varijabilnosti, na osnovu čega se zaključuje da su razlike u obliku lista sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom posledica postojanja heterogenih uslova svetlosti na staništu.

### *Osobine izdanka*

Pored oblika i veličine lista, proučavane su i osobine izdanka, da bi se uočio odgovor na nivou cele biljke u prisustvu heterogenih uslova svetlosti. Od analiziranih osobina izdanka (visine, broja listova i broja internodija) koji su izloženi heterogenim uslovima svetlosti, statistički se značajno razlikuje jedino visina biljaka. Dobijeni rezultati pokazuju da su biljke sa staništa pune dnevne svetlosti značajno niže u odnosu na biljke sa staništa pod vegetacijskom senkom, što je u skladu sa navodima u literaturi za ovu vrstu (Wilson, 1968; Jefferson, 2008).

## **5.2. Uticaj antropogeno indukovano g stresa (gaženja) na varijabilnost osobina vegetativnih organa *Mercurialis perennis***

Jedan od faktora antropogeno indukovano g stresa je gaženje koje može imati direktni i indirektni uticaj na strukturu vegetacije, karakteristike zemljišta, promene osobina životne istorije i reproduktivne obrasce (Malmivaara–Lämsä i sar., 2008; Rusterholz i sar., 2009; Kissling i sar., 2009; Hamberg i sar., 2010; Bernhardt–Römermann i sar., 2011; Oral i sar., 2013; Pescott i Stewart, 2014). Uočeno je postojanje nepovoljnog uticaja rastućeg nivoa rekreativnih aktivnosti na prirodna staništa i zajednice (Pescott i Stewart, 2014).

U našem istraživanju analizirane su biljke sa lokaliteta Avala, sa staništa bez i sa antropogeno indukovanim stresom (gaženjem) unutar mešovite brdske bukove šume sa



hrastom kitnjakom i običnim grabom (podsveza *Fagenion submontanum mixtum*).

### *Oblik i veličina lista*

Veličina lista je jedan od ključnih morfoloških parametara koji doprinosi toleranciji biljaka na gaženje (Sun i Liddle, 1993). Tolerancija biljaka na stres predstavlja kombinaciju sposobnosti da spreče nastanak oštećenja i sposobnosti da se oporave od oštećenja (Hill i Pickering, 2009). Kod biljaka, sposobnost podnošenja gaženja (rezistencija) zavisi od više faktora: klimatskih zona (Hill i Pickering, 2009), morfologije biljaka i njihove životne forme (Malmivaara–Lämsä i sar., 2008). Alpijska vegetacija je generalno rezistentnija na mehanički stres, dok je planinska vegetacija (pogotovu vrste koje se nalaze u nižim vegetacijskim spratovima) manje rezistentna na gaženje (Cole, 2004; Hill i Pickering, 2009).

Najrezistentnije životne forme biljaka su trave, za kojima slede žbunovi, paprati i druge višegodišnje zeljaste biljke, koje su manje rezistentne (Hill i Pickering, 2009). Graminoidne životne forme se smatraju rezistentnim na gaženje jer poseduju uzane i fleksibilne listove, sa horizontalnim grananjem stabla (Yorks i sar., 1997; Tolvanen i sar., 2001). Žbunovi, paprati i druge višegodišnje zeljaste biljke su više podložne oštećenjima, jer poseduju vertikalna stabla sa listovima koji su širi i veći (Liddle, 1997; Yorks i sar., 1997; Tolvanen i sar., 2001).

Kod mnogih vrsta sa različitim životnim formama, uočeno je smanjenje izduživanja listova proporcionalno sa trajanjem gaženja (Sun i Liddle, 1993). Smanjenje veličine listova u prisustvu antropogeno indukovanoog stresa (gaženja) tumači se kao adaptivni odgovor biljke. Time se povećava šansa da biljke izbegnu povredu, jer su manji listovi manje izloženi gaženju (Meerts i Vekemans, 1991; Sunohara i Ikeda, 2003).

Rezultati našeg istraživanja su pokazali da se značajno razlikuje veličina listova *M. perennis* sa staništa bez i sa antropogeno indukovanim stresom (gaženjem). Listovi u stresnim uslovima bili su značajno manji u poređenju sa listovima sa staništa bez antropogeno indukovanoog stresa. Ovi rezultati su u skladu sa rezultatima eksperimentalnih studija drugih autora o efektu gaženja na zeljaste vrste (Meerts i

Vekemans, 1991; Sun i Liddle, 1993; Sunohara i Ikeda, 2003; Bernhardt–Römermann i sar., 2011).

U ranijem istraživanju varijabilnosti oblika lista na biljkama *Plantago asiatica* i *Eleusine indica* korišćena je metoda tradicionalne morfometrije, kada je analizirana dužina i širina lista i odnos dužine i širine lista tokom gaženja. Rezultati studije su pokazali da se odnos dužine i širine lista povećava sa povećanjem intenziteta gaženja kod *Plantago asiatica*, što ukazuje na značajan uticaj gaženja na oblik lista. Međutim, ista studija je pokazala i da odnos dužine i širine lista *Eleusine indica* nije zavisio od intenziteta gaženja, što ukazuje na nepostojanje značajnog efekta gaženja na oblik lista. Različiti efekat gaženja na ove vrste može se objasniti razlikama u njihovoj životnoj formi (Sunohara i Ikeda, 2003). U zavisnosti od životne forme, biljke mogu odgovoriti na mehanički stres pojavom užih listova ili, naprotiv, kraćih i zaobljenijih listova (Grabherr, 1985; Sunohara i Ikeda, 2003).

Naša studija je pokazala da antropogeno indukovani stres (gaženje) utiče na oblik lista *M. perennis*. Listovi sa staništa bez antropogeno indukovano g stresa bili su už i duži u poređenju sa listovima biljaka u uslovima antropogeno indukovano g stresa. Na staništima izloženim intenzivnom gaženju, už i listovi su više zastupljeni kod rozetastih životnih formi, dok kod biljaka sa drugačijim životnim formama može postojati suprotan trend (Sunohara i Ikeda, 2003).

Pokazano je da na varijabilnost oblika lista *M. perennis* sa staništa bez i sa antropogeno indukovanim stresom značajno utiče alometrija. Da bi se utvrdilo da li su dobijene razlike u obliku listova između staništa nastale isključivo usled postojanja razlika u veličini listova, ili su posledica antropogeno indukovano g stresa, urađena je analiza reziduala oblika lista. Rezultati analize reziduala ukazuju na postojanje statistički značajnog efekta staništa, na osnovu čega se zaključuje da su razlike u obliku lista posledica postojanja antropogeno indukovano g stresa (gaženja).

#### *Osobine izdanka*

Značajno kraće stablo, ali i veći broj listova imale su biljke sa staništa gde je prisutno gaženje, nego biljke sa staništa bez antropogeno indukovano g stresa. Mehanički stres utiče na više načina na različite životne forme biljaka, a na

morfološkom nivou, visina biljaka se pokazala kao važan indikator štetnih uticaja gaženja (Sun i Liddle, 1993). Izuzetak su neke vrste posebno adaptirane na intenzivno gaženje (prisustvo tvrdih i rezistentnih organa), kao npr. *Eleusine indica*, kod koje nije utvrđen efekat gaženja na veličinu biljke (Kobayachi i sar., 1999). Međutim, kod biljaka sa uspravnim stablima i širokim listovima, gaženje dovodi do značajnog smanjenja visine (Kobayashi i sar., 1999; Roovers i sar., 2004; Kissling i sar., 2009; Rusterholz i sar., 2009). Gaženje na sličan način utiče na niže i više životne forme biljaka, ali je relativno smanjenje visine biljaka veće kod viših životnih formi bez obzira na intenzitet gaženja (Sun i Liddle, 1993). Utvrđeno je da se kod *Anemone nemorosa* značajno smanjuje visina izdanka u prisustvu antropogeno indukovanoog stresa (gaženja) (Rusterholz i sar., 2009). Međutim, čak i manje destruktivni mehanički stimuli imaju veliki uticaj na morfološku varijabilnost biljaka. Tako, Braam (2005) navodi da stimulacija dodiranjem dovodi do smanjenog izduživanja cvasti kod *Arabidopsis*.

Razlika u broju internodija nije bila značajna, što ukazuje na činjenicu da redukcija u visini nastaje usled redukcije dužine internodija, a ne njihovog broja. Postojanje stresom indukovanoog morfogenoog odgovora objasnili su Potters i sar. (2007). Na nivou organizma, odgovori na različite stresne faktore, uključujući i mehanički stres, mogu se ogledati u inhibiciji izduživanja stabla i preraspodeli rasta.

U našoj studiji biljke sa staništa bez antropogeno indukovanoog stresa imale su manji broj listova po biljci u poređenju sa biljkama koje su izložene antropogeno indukovanoom stresu (gaženju). U ranijoj studiji (Sun i Liddle, 1993) proučavan je efekat jakog mehaničkog stresa na biljke sa različitim životnim formama: *Sporobolus elongatus*, *Chloris gayana*, *Eragrostis tenuifolia*, *Lolium perenne*, *Axonopus compressus*, *Hypochoeris radiata*, *Cynodon dactylon*, *Panicum maximum*, *Sida rhombifolia*, *Trifolium repens*. Rezultati ove studije su pokazali da usled izloženosti biljaka jakom mehaničkom stresu, često dolazi do smanjivanja broja listova, koje pak zavisi od životne forme, anatomskih karakteristika listova itd. Međutim, postoje podaci da u prisustvu gaženja može doći do pojave povećanog broja listova po biljci, kao što je to slučaj kod vrste *Plantago asiatica* (Sunohara i sar., 2002; Sunohara i Ikeda, 2003).

Postojanje uzajamnih ograničenja (*engl.* trade-off) između broja listova i njihove veličine je interesantna tema, proučavana u više prethodnih studija; istraživanja su sprovedena na različitim grupama biljaka i na različitim nivoima (inter-/

intraspecijskom)(npr. Scott i Aarssen, 2012). Iako u našem istraživanju nije utvrđen značajan odnos između broja listova i veličine lista, treba imati u vidu da je jedina mera veličine listova bila veličina centroida i to samo prvog para potpuno razvijenih listova.

Treba napomenuti da i drugi faktori (npr. vlažnost zemljišta, temperatura, prisustvo oprašivača) mogu uticati na morfološku varijabilnost lista (Roche i sar., 2004; Liao i sar., 2007; Xu i sar., 2008) i cveta (Carvallo i Medel, 2005; Mal i Lovett–Doust, 2005; Caruso, 2006), ali oni ovde nisu kvantifikovani. Fokus ovog istraživanja bio je na izraženom kontrastu između staništa u pogledu heterogenih uslova svetlosti, odnosno prisustva/odsustva antropogeno indukovanoog stresa.

### **5.3. Polni dimorfizam kod *Mercurialis perennis***

Kao dvodoma vrsta, *Mercurialis perennis* predstavlja pogodan objekat za istraživanje polnog dimorfizma kod biljaka (Cvetković i Jovanović, 2007; Vujić i sar., 2016). U našem istraživanju, proučavano je prisustvo polnog dimorfizma osobina lista (oblika i veličine), kao i osobina izdanka (visine, broja listova i broja internodija) kako biljaka koje su izložene heterogenim uslovima svetlosti, tako i biljaka izloženih kontrastnim uslovima antropogeno indukovanoog stresa (gaženja). Pored toga, proučavano je i da li postoji polno–specifični odgovor na heterogene uslove svetlosti i antropogeno indukovani stres (gaženje).

Prema navodima iz literature, u prirodnim populacijama *M. perennis* postoji polni dimorfizam oblika i veličine listova. Muške biljke imaju uže i manje listove u poređenju sa ženskim (Lloyd i Webb, 1977; Jefferson, 2008). Sa druge strane, očekivano je da, usled postojanja ograničenih resursa, ženske biljke više ulažu u reprodukciju, a manje u razviće vegetativnih struktura u poređenju sa muškim biljkama (Cornelissen i Stiling, 2005; Cepeda–Cornejo i Dirzo, 2010).

Međutim, proučavanjem muških i ženskih biljaka sa lokaliteta Bele stene, pokazali smo da postoje određene razlike u veličini lista muških i ženskih biljaka *M. perennis* sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom, ali da su one na granici statističke značajnosti ( $p = 0.059$ ). Takođe, nije uočen polni dimorfizam oblika lista *M. perennis* sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom

senkom. U našem istraživanju nije utvrđena ni polno–specifična reakcija na heterogene uslove svetlosti, što pokazuje odsustvo statistički značajne interakcije stanište x pol.

Statistički značajan polni dimorfizam u broju listova, dobijen za ukupni uzorak zasniva se, pre svega, na prisustvu različitog broja listova kod muških i ženskih biljaka sa staništa pod vegetacijskom senkom, dok muške i ženske biljke sa staništa pune dnevne svetlosti imaju sličnu distribuciju broja listova. Muške biljke sa staništa pod vegetacijskom senkom imale su veći broj listova u poređenju sa ženskim biljkama. Meta-analiza efekata pola na različite osobine biljaka (Cornelissen i Stiling, 2005), koja je uključila više od 50 studija, pokazala je da muške biljke imaju generalno veći broj listova. Ovaj efekat, mada ne mnogo izrazit, bio je statistički značajan i bio je veći kod zeljastih vrsta (u odnosu na ostale uključene u analizu). Različit broj listova kod muških i ženskih biljaka objašnjava se postojanjem uzajamnog ograničenja između alokacije resursa u vegetativne i reproduktivne organe.

U analiziranom uzorku sa lokaliteta Bele stene (Kopaonik) nismo utvrdili značajan polni dimorfizam u visini biljaka. Prethodna istraživanja su pokazala da postoji polni dimorfizam u visini kod *M. perennis* unutar većeg broja populacija u Srbiji (Cvetković i Jovanović, 2007; Jovanović, 2012); međutim, taj fenomen je bio manje izražen u populacijama na većim nadmorskim visinama. U svim populacijama u kojima je utvrđeno prisustvo polnog dimorfizma u visini, muške biljke bile su više u poređenju sa ženskim (Jovanović, 2012). Našim istraživanjem je pokazano da postoje razlike među polovima u broju internodija. Muške biljke sa oba staništa imale su veći broj internodija, koje su bile kraće u poređenju sa ženskim biljkama. Postoji još rezultata u literaturi kojima je utvrđen polni dimorfizam dužine internodija kod npr. *Simmondsia chinensis* (Kohorn, 1995), dok kod ginodietske vrste *Cucurbita foetidissima* nije uočeno postojanje polnog dimorfizma dužine internodija (Kohn, 1989).

Ranije je uočeno da kod *M. perennis* može doći do prostorne segregacije muških i ženskih biljaka u odnosu na svetlost, kada muške biljke preferiraju otvorenija staništa. Tako nastaje neslučajna distribucija polova u odnosu na svetlost (Wade i sar., 1981; Vandepitte i sar., 2009). Prisustvo različitih obrazaca prostorne segregacije polova u odnosu na svetlosne uslove, proučavano je i na populacijama *M. perennis* iz Srbije kada je pokazano da ne postoji prostorna segregacija polova u odnosu na svetlost, već su muške i ženske biljke na otvorenijim staništima podjednako zastupljene (Cvetković i

Jovanović, 2007; Jovanović, 2012).

Proučavanjem uzoraka sa lokaliteta Avala, utvrdili smo da postoji polni dimorfizam u tri osobine izdanka – visini, broju listova i broju internodija, dok polni dimorfizam nije uočen u obliku i veličini lista biljaka sa staništa bez i sa antropogeno indukovanim stresom (gaženjem).

Dobijeni rezultati pokazuju da su muške biljke značajno više od ženskih u oba staništa. Ovaj nalaz je u skladu sa rezultatima prethodnih istraživanja u populacijama ove vrste u Srbiji, gde je polni dimorfizam u visini biljke bio značajan u većini ispitanih populacija, posebno onih na manjim nadmorskim visinama (Cvetković i Jovanović, 2007; Jovanović 2012). U našem istraživanju nije utvrđena polno–specifična reakcija na antropogeno indukovani stres (gaženje), što pokazuje odsustvo značajnosti interakcije stanište x pol. Broj listova i broj internodija takođe su bili značajno veći kod muških biljaka u poređenju sa ženskim biljkama na oba tipa staništa.

Listovi muških i ženskih biljaka bili su slične veličine i nisu se značajno razlikovali u obliku. Stoga nisu potvrđeni prethodni navodi iz literature da muške biljke *M. perennis* imaju manje listove u poređenju sa ženskim (Lloyd i Webb, 1977), kao i da su listovi muških biljaka uži u odnosu na listove ženskih biljaka (Lloyd i Webb, 1977; Jefferson, 2008). Naši rezultati ukazuju da nema izraženog polnog dimorfizma u obliku i veličini lista *M. perennis*, i da ove morfološke osobine kod muških i ženskih biljaka pokazuju sličan odgovor na antropogeno indukovani stres (gaženje).

#### **5.4. Uticaj heterogenih uslova svetlosti na varijabilnost oblika i veličine delova cveta *Iris pumila***

Kontrola rasta i razvića biljaka je pod direktnim uticajem svetlosti kao jednog od osnovnih faktora spoljašnje sredine. Pored energije za fotosintezu, biljke primaju informacije o uslovima spoljašnje sredine preko intenziteta, kvaliteta i periodičnosti svetlosti čime je određena morfogeneza biljaka (Brock i Weinig, 2007; Miljković, 2009).

Varijabilnost osobina cveta, kao reproduktivnih organa biljaka, je manja u poređenju sa osobinama vegetativnih struktura – listova (Van Kleunen i sar., 2008; Rosas–Guerrero i sar., 2010; Pélabon i sar., 2011, 2013). Varijabilnost osobina cveta je

manja, jer od osobina cveta zavisi stopa reprodukcije, što direktno utiče na adaptivnu vrednost biljaka. U literaturi postoje podaci koji potvrđuju uticaj intenziteta svetlosti na osobine cveta, kao jednog od važnih faktora spoljašnje sredine, pored npr. vlažnosti zemljišta, temperature itd. (Mal i Lovett–Doust, 2005; Caruso, 2006; Brock i Weinig, 2007; Miljković, 2009, 2012; Pélabon i sar., 2013).

Heterogeni uslovi svetlosti su uticali na variranje oblika i veličine delova cveta (foli, standarda i tučka) *I. pumila*. Različiti obrasci navedenih osobina su dobijeni u zavisnosti od intenziteta svetlosti: puna dnevna svetlost i vegetacijska senka. Za analizu su uzeti cvetovi biljaka iz prirodnih populacija koje su izložene heterogenim uslovima svetlosti, kao i iz eksperimentalnih populacija gajenih pod jasno definisanim svetlosnim uslovima. Oblik i veličina delova cveta *I. pumila* (fol, standard i tučak) su procenjivani primenom geometrijske morfometrije, koja omogućava kompjutersku vizualizaciju razlika u obliku i poređenje tih razlika u uzorcima biljnog materijala koji je izložen heterogenim uslovima svetlosti u prirodnim i eksperimentalnim uslovima.

Obrasci variranja su zavisili ne samo od uslova u kojima su biljke rasle i razvijale se (prirodna staništa i eksperimentalni uslovi), već i od delova cveta koji su posmatrani. Naime, obrazac variranja oblika i veličine između delova cveta bio je različit na biljkama iz prirodnih staništa, kao i na biljkama gajenim u eksperimentalnim uslovima poreklom sa prirodnih staništa (interpopulaciona varijabilnost). Pored toga, uočeno je postojanje razlika u obrazcu variranja oblika i veličine između delova cveta u zavisnosti od intenziteta svetlosti pod kojima su se formirali cvetovi unutar pomenutih uslova životne sredine, tj. prirodnih i eksperimentalnih (intrapopulaciona varijabilnost).

#### *5.4.1. Prirodna staništa*

##### *Makrosredinska varijabilnost*

Oblik i veličina delova cvetova biljaka iz prirodnih staništa izloženih heterogenom intenzitetu svetlosti su se statistički značajno razlikovali, čime je utvrđeno prisustvo interpopulacione varijabilnosti. Obrazac variranja oblika standarda i tučkova je bio drugačiji u odnosu na folove. Folovi cvetova sa staništa pod vegetacijskom senkom bili su uži, bez razlike u dužini, u poređenju sa folovima cvetova sa staništa pune dnevne svetlosti. Standardi i tučkovi imali su suprotan obrazac, bili su širi i kraći

na staništu pod vegetacijskom senkom u odnosu na standarde i tučkove cvetova sa staništa pune dnevne svetlosti.

Obrasci variranja veličine centroida delova cveta, između staništa pod vegetacijskom senkom i staništa pune dnevne svetlosti, su se statistički značajno razlikovali ( $p < 0.05$ ). Folovi, standardi i tučkovi sa staništa pod vegetacijskom senkom imali su veću vrednost CS, u poređenju sa folovima, standardima i tučkovima sa staništa pune dnevne svetlosti. Rezultatima prethodnog istraživanja u kojima su korišćene metode tradicionalne morfometrije pokazano je da su folovi i standardi sa staništa pod vegetacijskom senkom bili duži i širi u poređenju sa navedenim delovima cveta sa staništa pune dnevne svetlosti, dok su tučkovi bili širi bez značajne razlike u dužini (Miljković, 2009).

Pored intenziteta svetlosti, i kvalitet svetlosti utiče na morfologiju delova cveta. Odnos crvene i daleko crvene svetlosti R:FR, kao mera kvaliteta svetlosti, je bio veći na staništu pod punom dnevnom svetlošću u odnosu na stanište pod vegetacijskom senkom. Pokazano je da kvalitet svetlosti utiče na dužinu (Weinig, 2002) i širinu latica kod *A. thaliana*, kada se pri smanjenom R:FR odnosu, uočavaju uže (Brock i Weinig, 2007) i kraće latice (Weinig, 2002). Rezultatima našeg istraživanja je pokazano da kvalitet svetlosti značajno utiče na oblik različitih delova cveta *I. pumila*. Pri smanjenom R:FR odnosu, u staništu pod vegetacijskom senkom, folovi su uži, dok su standardi i tučkovi širi i kraći, u poređenju sa delovima cveta koji su izloženi višem R:FR odnosu (stanište pune dnevne svetlosti). Biljke poseduju fotoreceptore koji im omogućavaju da detektuju različite uslove kvaliteta svetlosti, koji se menjaju pre svega u staništima pod vegetacijskom senkom, gde se svetlost absorbuje u krošnjama drveća i odbija od susednih biljaka. Takvi heterogeni uslovi kvaliteta svetlosti određuju razviće i rast biljaka, koje se izdužuju ne bi li dobile što više svetlosti. Određene forme fitohroma (npr. fitohrom B) doprinose izduživanju biljaka, odnosno determinisanju vegetativnog rasta u uslovima smanjenog R:FR odnosa. Aktivnost gena odgovornih za sintezu određenih formi fitohroma je potvrđena u delovima cvetova, laticama, filamentima. Fitohrom B utiče npr. na dužinu filamenata, dok fitohrom A i fitohrom Y utiču na izduživanje latica (Weinig, 2002) u uslovima smanjenog odnosa R:FR. Rezultati ove disertacije su pokazali da su oblik i veličina delova cveta *I. pumila* imali drugačiji obrazac variranja u heterogenim uslovima svetlosti. Delovi cveta bili su veći na staništu



pod vegetacijskom senkom, dok su standardi i tučkovi bili kraći i širi u odnosu na delove cveta sa staništa pune dnevne svetlosti.

Pored svetlosti i drugi abiotički faktori mogu doprineti promeni veličine cveta. Tako su rezultati Lambrecht-a i Dawson-a (2007) pokazali da smanjena vlažnost zemljišta može usloviti smanjenu asimilaciju ugljenika, a time posledično pojavu cvetova manje veličine. Pretpostavka je da su staništa koja su izložena većem intenzitetu svetlosti, većim dnevnim i sezonskim temperaturnim oscilacijama tla, ujedno i suvlja, te je možda i to razlog zašto su naši rezultati ukazali na postojanje manjih vrednosti CS analiziranih delova cveta *I. pumila* sa takvog staništa u poređenju sa staništem pod vegetacijskom senkom.

Sama veličina cvetova zavisi i od prisustva optimalnih resursa na staništu. Prema hipotezi cene resursa (*engl.* resource–cost hypothesis) prirodna selekcija će favorizovati manje cvetove u sredinama sa ograničenim resursima (stresnim uslovima životne sredine), jer je njihovo razviće manje fiziološki zahtevno u poređenju sa velikim cvetovima. Manji cvetovi su, s druge strane, manje uočljivi oprašivačima što direktno utiče na smanjivanje njihove adaptivne vrednosti (Galen, 1999, 2000; Miljković, 2009).

Na osnovu gore navedenih faktora i hipoteze cene resursa o veličini cveta, manja vrednost veličine delova cvetova u staništu izloženom punoj dnevnoj svetlosti, ukazuje da su uslovi u toj sredini suboptimalni i stresniji za rast i razviće cveta *I. pumila*, iako je to primarno stanište ove biljke.

### *Mikrosredinska varijabilnost*

Pored makrosredinskih razlika koje se odnose na prirodna staništa sa punom dnevnom svetlošću i staništa sa vegetacijskom senkom, i dobijene interpopulacione varijabilnosti oblika i veličine delova cveta *I. pumila*, utvrdili smo da postoje i mikrosredinska variranja unutar svakog od staništa koja mogu dovesti do drugačijeg obrasca variranja navedenih osobina. Upoređene su tri populacije sa staništa pune dnevne svetlosti; i po obliku i veličini delova cveta najviše su se razlikovale populacije V1 i V3. Svi delovi cveta iz populacije V1 su bili už i duži u odnosu na šire i kraće delove cveta iz populacije V3. Folovi cvetova iz V2 populacije su bili už i duži, za razliku od standarda i tučkova koji su bili širi i kraći. Veličina folova i standarda se nije razlikovala između populacija, dok su najmanji tučkovi izmereni u populaciji V1, a

najveći u V3, i ta razlika je bila statistički značajna ( $p < 0.05$ ). Prostorna blizina populacija V1 i V3 nije uslovlila njihovu sličnost u analiziranim osobinama, iako su sve tri populacija bile izložene punoj dnevnoj svetlosti, tj. homogenim uslovima svetlosti.

Mikrosredinska variranja su analizirana i na dve populacije unutar staništa pod vegetacijskom senkom, ispod krošnji belog bora (W1) i crnog bora (W2). Ona su uslovlila suprotan obrazac oblika i veličine delova cveta, tako da je W1 populacija imala šire, kraće i veće delove cveta, u odnosu na delove cveta iz populacije W2 koja je imala potpuno suprotan obrazac. Dobijene razlike su bile statistički značajne ( $p < 0.05$ ). Razlike koje su dobijene u šumskim populacijama su možda posledica vrste stabala (beli ili crni bor) koja su stvarala vegetacijsku senku, jer se svetlosni uslovi mogu okarakterisati kao heterogeni (sunčane pege, svetlosni prodori itd.) i zavise od sastava krošnji. Interpopulaciona varijabilnost unutar staništa nastala mikrosredinskim variranjima može biti posledica delovanja još nekih od spoljašnjih faktora sredine pored svetlosti, koji nisu kvantifikovani u ovoj doktorskoj disertaciji.

#### 5.4.2. Eksperimentalni uslovi

U prirodnim uslovima je teško sprovesti istraživanje uticaja određenog abiotičkog faktora na varijabilnost osobina biljaka, jer abiotički i biotički faktori međusobno interaguju. Zbog toga su eksperimentalna proučavanja izuzetno važna, jer je u eksperimentalnim uslovima moguće vršiti posmatranje uticaja određenog faktora u kontrolisanim uslovima (Tarasjev, 1997; Miljković, 2012). Eksperimentalni uslovi sa kontrolisanim vrednostima svetlosnog intenziteta i kvaliteta su korišćeni u cilju praćenja razlika u obliku i veličini delova cveta *I. pumila*. Dobijena varijabilnost oblika i veličine delova cveta *I. pumila* između tretmana, za svaku od prirodnih populacija, poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i vegetacijske senke, je rezultat uticaja niskog i visokog svetlosnog intenziteta. S druge strane, varijabilnost delova cveta poreklom iz prirodnih populacija unutar jednog tretmana je rezultat njihovog porekla i prethodne selekcionarne istorije u sredinama različitog svetlosnog intenziteta i kvaliteta iz kojih ove populacije potiču.

### *Razlike između tretmana unutar populacija*

Obrazac variranja oblika sva tri dela cveta biljaka, poreklom iz prirodne populacije sa staništa pune dnevne svetlosti, je bio isti. U tretmanu niskog intenziteta svetlosti delovi cveta bili su uži i duži (osim za standard gde se širina nije menjala), u odnosu na kraće i šire delove cveta *I. pumila* u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta. Veličina centroida delova cveta ipak nije imala takvu pravilnost. Naime, folovi su bili veći u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta, za razliku od standarda koji su bili manji, u poređenju sa istim delovima cveta u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta. Razlike u svetlosnom intenzitetu nisu uticale na veličinu tučkova.

Folovi i tučkovi cvetova, poreklom sa prirodnog staništa pod vegetacijskom senkom, bili su kraći i širi, za razliku od standarda koji su bili uži i duži u tretmanu visokog intenziteta svetlosti, u odnosu na tretman niskog intenziteta svetlosti. Veličina folova se nije menjala između svetlosnih tretmana, dok su standardi bili veći a tučkovi manji u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta.

Statistički značajne razlike između tretmana su dobijene za veličinu folova i standarda poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti, kao i za veličinu standarda i tučkova poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom.

Vrednosti dužine i širine tučka analizirane primenom tradicionalne morfometrije, bile su nepromenjene pod uticajem različitih intenziteta svetlosti kod cvetova poreklom iz obe prirodne populacije. Folovi i standardi poreklom iz obe populacije bili su kraći i uži u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta (Miljković, 2009).

### *Interpopulacione razlike unutar svetlosnih tretmana*

Unutar kontrolisanih i jasno definisanih uslova svetlosnog intenziteta (visokog i niskog) razlikovao se oblik i veličina delova cveta između biljaka poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom i staništa izloženog punoj dnevnoj svetlosti. Stoga je u eksperimentalnim uslovima, kada su kontrolisani i jasno definisani uslovi svetlosti, moguće posmatrati genetičku diferencijaciju između populacija, u odnosu na

posmatrane osobine koja nastaje delovanjem različitih selekcionih režima u njihovim prirodnim staništima (Miljković, 2009, 2012).

Interpopulaciona varijabilnost oblika u okviru svakog svetlosnog tretmana je postojala i imala je isti obrazac. Folovi i standardi su bili kraći i širi, a tučkovi uži u populaciji poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u oba svetlosna tretmana. Svetlosni intenziteti nisu uticali na veličinu centroida standarda cvetova poreklom iz obe prirodne populacije, kao ni na veličinu tučkova u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta. Folovi su imali manje vrednosti CS kod cvetova poreklom sa staništa izloženog punoj dnevnoj svetlosti. Manje vrednosti CS imali su tučkovi cvetova poreklom iz populacije sa staništa pod vegetacijskom senkom, ali samo u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta.

Statistički značajne razlike između prirodnih populacija dobijene su za veličinu folova u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta, kao i za veličinu folova i tučkova u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta.

Kod hermafroditnih biljaka morfologija cveta utiče na uspešnost oprašivanja, jer od pozicije tučkova i prašnika unutar cveta zavisi prenos i prijem polena. Takođe, morfologija cveta utiče i na stopu samooprašivanja kod hermafroditnih biljaka, zbog čega morfološke promene cveta mogu imati važne evolucione posledice (Vallejo–Marín i sar., 2014). Nastanak razlika u obliku delova cveta entomofilne vrste *I. pumila* iz prirodnih i eksperimentalno dizajniranih populacija može uticati na uspešnost oprašivanja, jer je oblik cvetova veoma važan za oprašivače. Prethodnim istraživanjem oblika laticе *Erysimum mediohispanicum* utvrđeno je da oblik laticе predstavlja važan signal za oprašivače, jer ukazuje na prisutnu količinu polena i nektara unutar cveta. Uspešnost reprodukcije zavisila je od oblika laticе. Stoga varijabilnost oblika laticе *E. mediohispanicum* ima važne evolucione posledice, jer direktno utiče na adaptivnu vrednost biljaka (Gómez i Perfectti, 2010).

Fenotip cvetova, npr. veličina i boja, rezultat je adaptacija na oprašivače koji utiču na njihov reproduktivni uspeh (Harder i Johnson, 2009; Parachnowitsch i Kessler, 2010). Značaj određenih delova cveta za privlačenje oprašivača je specifičan za vrstu. Kada se u eksperimentalnim uslovima uklone standardi *Iris atrofusca*, ne smanjuje se učestalost poseta oprašivača, dok intaktan cvet *Iris hermona* daje biljkama selektivnu prednost omogućavajući veći broj poseta oprašivača u poređenju sa cvetovima sa kojih

su uklonjeni neki delovi (Sapir, 2004). U prethodnim studijama utvrđeno je da postoje pozitivne korelacije između veličine latice i privlačenja oprašivača (Møller, 1995; Ashman i sar., 2000; Spaethe i sar., 2001; Totland, 2004). Totland (2004) je pokazao da smanjena veličina cveta utiče negativno na privlačenje oprašivača kod *Ranunculus acris*, dok su Ashman i sar. (2000) pokazali da kod *Fragaria virginiana* male pčele, koje ih oprašuju, više posećuju cvetove sa širim laticama.

### *Genetička varijabilnost oblika i veličine delova cveta*

Neka od ključnih pitanja u evolucionoj biologiji su: koji faktori utiču na genetičku varijabilnost unutar i između populacija, kao i koje su uloge genetičkog drifta i prirodne selekcije u nastanku fenotipske varijabilnosti osobina (Mitchell–Olds i sar., 2007). Prethodnim istraživanjem pokazano je da postoji genetička varijabilnost fenologije cvetanja *I. pumila* (Tarasjev, 1997), a rezultati ove disertacije ukazuju da postoji genetička varijabilnost oblika delova cveta *I. pumila* (statistički značajan efekat genotipa) za sva poređenja iz prirodnih populacija i populacija u eksperimentalnim uslovima. Utvrđeno je i prisustvo genetičke varijabilnosti veličine folova, standarda i tučkova iz prirodnih populacija koje su izložene heterogenim uslovima svetlosti. U eksperimentalnim uslovima veličina centroida standarda i tučka, u poređenju prirodnih populacija u oba svetlosna tretmana, imala je statistički značajan efekat genotipa. Utvrđeno je prisustvo genetičke varijabilnosti veličine folova, standarda i tučkova za populaciju poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti poređenjem oba tretmana, odnosno standarda i tučkova cvetova poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom izloženih različitim svetlosnim tretmanima. Primenom tradicionalne morfometrije, pokazano je da postoji genetička varijabilnost dužine i širine folova, standarda i tučkova *I. pumila* sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom (Miljković, 2009). Za nastanak evolucionih promena osobina cveta delovanjem prirodne selekcije, neophodno je prisustvo genetičke varijabilnosti pomenutih osobina unutar populacije (Brock i Weinning, 2007; Miljković, 2009).

### *Inter- i intraindividualna varijabilnost oblika i veličine delova cveta*

Procena interindividualne varijabilnosti oblika i veličine delova cveta *I. pumila* je dobijena rezultatima analize varijanse gde je kao izvor varijabilnosti korišćen cvet. Dobijen statistički značajan efekat cveta u primenjenom modelu analize varijanse, ukazuje na postojanje varijabilnosti oblika i veličine delova cveta između individua (pojedinačnih cvetova) unutar staništa, populacija i tretmana. Statistički značajan efekat cveta je dobijen i za oblik i za veličinu delova cveta u svim navedenim poređenjima. Ovakav rezultat ukazuje da fenotipsko variranje analiziranih osobina zavisi i od mikrosredinskih uslova u okviru jednog genotipa odnosno klona. Dobijeni rezultati ukazuju da se biljke prilagođavaju na različite načine na heterogene uslove mikrostaništa.

Intraindividualna varijabilnost između tri ponovljena dela cveta (folova, standarda i tučkova) ukazuje na stabilnost razvića ovih struktura cveta u okviru jedne individue. Naime, statistički značajan efekat deo cveta u primenjenom modelu analize varijanse ukazuju na postojanje nestabilnosti razvića oblika i veličine delova cveta, koja je verovatno posledica stresnih uslova sredine u kome se cvet razvijao. Utvrđeno je prisustvo intraindividualne varijabilnosti oblika folova, standarda i tučkova iz prirodnih populacija i iz populacija u eksperimentalnim uslovima. Statistički značajan efekat deo cveta (kao izvora fenotipske varijabilnosti u primenjenom modelu analize varijanse) je dobijen za veličinu standarda i folova poređenjem prirodnih staništa (pune dnevne svetlosti i pod vegetacijskom senkom) i poređenjem populacija u okviru staništa pune dnevne svetlosti, dok je poređenjem populacija u okviru staništa pod vegetacijskom senkom dobijen značajan efekat deo cveta za veličinu folova, standarda i tučkova. Pored toga, statistički značajan efekat deo cveta, dobijen je za veličinu tučkova u eksperimentalnim uslovima, osim u poređenju unutar visokog svetlosnog tretmana. Dobijeni rezultati ukazuju da tučkovi imaju nestabilnije razviće u poređenju sa folovima i standardima. Sve dobijene razlike između ponovljenih delova cveta *I. pumila* posledica su nestabilnosti razvića, jer su varijanse sredinskih i genetičkih faktora svedeni na nulu, ista je sredina u kojoj se sva tri dela cveta razvijaju, i razviće i rast su kontrolisani istim genotipom (Miljković, 2012).

## 5.5. Uticaj antropogeno indukovanog stresa (aerozagađenja) na varijabilnost oblika i veličine delova cveta *Iris pumila*

Rezultati evoluciono ekoloških istraživanja na model sistemu *I. pumila* pokazali su da različiti uslovi u spoljašnjoj sredini mogu uticati na: modifikaciju morfoloških, anatomskih i eko-fizioloških osobina (Tarasjev i sar., 2012), stabilnost razvića cvetova (Miljković, 2012), fenologiju cvetanja (Tarasjev, 1997), akumulaciju teških metala (Miljković i sar., 2014), kao i na oblik i veličinu delova cveta (Vujić i sar., 2015).

Razlika u obliku i veličini folova, standarda i tučkova *I. pumila* sa staništa bez i sa antropogeno indukovanim stresom (aerozagađenjem) bila je statistički značajna ( $p < 0.05$ ). Folovi, standardi i tučkovi u uslovima antropogeno indukovanog stresa bili su manji, širi i kraći, od delova cveta *I. pumila* sa staništa bez antropogeno indukovanog stresa. Genetička varijabilnost oblika i veličine delova cveta unutar staništa bez i sa antropogeno indukovanim stresom (aerozagađenjem) bila je statistički značajna, što pokazuje statistički značajan efekat genotipa u primenjenom modelu analize varijanse. Značajna razlika u obliku i veličini standarda *I. pumila* sa staništa bez i sa antropogeno indukovanim stresom (aerozagađenjem) dobijena je i u prethodnim istraživanjima (Miljković i sar., 2013; Vujić i sar., 2015).

Uticaj stresnih faktora dovodi do smanjenog rasta biljaka (Gupta i Iqbal, 2005; Sridhar i sar., 2005, 2007; Syed i sar., 2008). Zagađenje utiče na metabolizam biljaka i fotosintezu, rast, morfologiju cvetova i reproduktivnu biologiju (Syed i sar., 2008). Tako su npr. Syed i saradnici (2008) prikazali rezultate dobijene na vrsti *Cassia glauca*. U zagađenoj sredini, veličina čašičnih i kruničnih listića, prašnika i tučkova se smanjuje. Pokazano je i da aerozagađenje utiče na razlike u morfologiji cvetova *I. pumila* (Miljković i sar., 2013; Vujić i sar., 2015). Analizirani delovi cveta bili su manji, uži ili kraći u stresnim sredinama.

Koncentracija polutanata u kontaminiranim staništima i njihova apsorpcija u tkivima utiče na rast biljaka, proces ćelijske deobe i izduživanja, koji mogu uticati na oblik i veličinu delova biljke. Na primer, utvrđeno je da povećane koncentracije olova utiču na izduživanje ćelija korena kukuruza, za razliku od povećane koncentracije nikla (Kozhevnikova i sar., 2009). Izmerena koncentracija olova i nikla u listovima *I. pumila* sa urbanih staništa bila je oko šest puta veća nego u listovima sa nezagađenih staništa u

prirodnom rezervatu (Miljković i sar., 2014), pa to može biti razlog smanjenja veličine folova, standarda i tučkova koja je utvrđena našim istraživanjem. Međutim, mehanizmi koji su do toga doveli su nepoznati i zahtevaju dalje analize na fiziološkom i biohemijskom nivou.

Statistički značajan efekat cveta (individue kao izvora fenotipskog variranja), kao i efekat deo cveta u modelima analize varijanse, ukazali su na postojanje inter- i intraindividualne varijabilnosti oblika i veličine folova, standarda i tučkova *I. pumila* sa staništa bez i sa antropogeno indukovanim stresom (aerozagađenjem).

S obzirom da polutanti utiču na fenotipsku varijabilnost delova cveta, oni utiču i na reproduktivni uspeh i adaptivnu vrednost biljaka, odnosno na odnos između cvetova i oprašivača. Oblik i veličina cveta su rezultat adaptacije na oprašivače, tako da bilo koja promena može uticati na reproduktivni uspeh biljaka (Harder i Johnson, 2009; Parachnowitsch i Kessler, 2010). Stoga, pored direktnog štetnog uticaja na rast biljaka i preživljavanje, toksičnost teških metala može imati ekološke i evolucione efekte (Elobeid i Polle, 2012).

## **5.6. Morfološka i funkcionalna integracija oblika delova cveta *Iris pumila***

Prisustvo morfoloških i funkcionalnih integracija između oblika različitih delova cveta *I. pumila* iz prirodnih i eksperimentalnih populacija koje su izložene različitom intenzitetu svetlosti i antropogeno indukovanom stresu (aerozagađenju) proučavano je primenom analize parcijalnih najmanjih kvadrata (*engl.* Partial Least Squares – PLS), koja se koristi za ispitivanje kovariranja oblika (Klingenberg, 2010). Primenom ove analize dobili smo vrednosti RV koeficijenta i njegove značajnosti koje nam ukazuju na moguće integrativne odnose između oblika analiziranih delova cveta.

Biljke se sastoje od ponovljivih jedinica (modula – genetičkih, funkcionalnih, evolucionih, razvojnih, strukturnih, itd.) koje se mogu označiti kao strukturne i funkcionalne subjedinice biljaka (de Kroon i sar., 2005). Genetički moduli nastaju usled plejotropnog efekta gena sa jednog lokusa ili usled postojanja vezanih gena sa različitih lokusa koji utiču na determinaciju različitih delova. Delovi bioloških struktura koji zajedno obavljaju neku funkciju predstavljaju funkcionalni modul, dok evolucionari



modul predstavlja rezultat integrisane evolucije različitih kompleksa osobina (Klingenberg, 2010).

Kod monokotila je utvrđeno prisustvo ili ABC modela ili modifikovanog ABC modela determinacije delova cveta. Međutim, proučavanjem vrsta unutar reda *Asparagales*, kod nekih vrsta utvrđeno je prisustvo ABC modela, dok je kod drugih prisutan modifikovani ABC model. Spoljašnji krug perijanta monokotila sačinjavaju tepali koji, kod *Tulipa gesneriana* i *Lilium longiflorum* sa modifikovanim ABC modelom, svi zapravo jesu čašični listići sa izgledom kruničnih listića (Adam i sar., 2007). Takav izgled cveta ima i *I. pumila*. Folovi i standardi potiču od istog prekursornog tkiva cvetnog meristema i genetički su determinisani A i B klasom regulatornih gena (Bowman, 1997; Miljković, 2009). Dobijena integracija oblika fola i standarda ukazuje da ova dva dela cveta čine genetički modul.

Statistički značajno kovariranje oblika fola i standarda ukazuje na integrisanost ovih delova cveta unutar prirodnih populacija na oba tipa staništa. Statistički značajna vrednost RV koeficijenta je dobijena u svim navedenim poređenjima prirodnih staništa i u eksperimentalnim uslovima. U staništu izloženom vegetacijskoj senci, vrednosti RV koeficijenta su bile veće i statistički značajne za sva poređenja između delova cveta. Utvrđeno je i da na staništu bez i sa antropogeno indukovanim stresom, oblik folova i standarda statistički značajno kovarira.

Kovariranje oblika fola i tučka je bilo statistički značajno za cvetove iz prirodnih populacija, kao i unutar populacija poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u oba svetlosna tretmana (vrednost RV koeficijenta je bila veća u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta 0.09 vs. 0.32). Uočeno je i da u uslovima antropogenog stresa (aerozagadenja), pored statistički značajnog kovariranja između oblika folova i standarda, postoji i značajno kovariranje između oblika folova i tučkova.

Funkcionalna integracija između oblika folova i tučkova ukazuje na njihovu zajedničku funkciju u oprašivanju. Folovi cveta *I. pumila* su orijentisani nadole i predstavljaju platformu na koju sleću oprašivači u potrazi za nektarom. Prema tome, osnovna funkcija folova vezana je za proces oprašivanja. Fol sa tučkom formira polinatorski tunel u koji insekt ulazi prilikom oprašivanja, te je to razlog dobijene statistički značajne korelacije između oblika fola i i tučka. Standardi su orijentisani na gore i njihova osnovna funkcija je privlačenje oprašivača. Folovi kao platforma na koju

sleću insekti ima istu funkciju. Razviće fola i standarda je pod kontrolom iste klase regulatornih gena, te se onda statistički značajna korelacija oblika fola i standarda može okarakterisati kao genetički i funkcionalni modul. Kovariranje oblika tučkova i folova se može okarakterisati kao funkcionalna integracija, jer oni zajedno grade polinatorski tunel – imaju istu funkciju, a nisu determinisani istom klasom regulatornih gena. Ujedno, to može predstavljati i evolucionni modul, jer su ovi delovi cveta selekcionisani u odnosu na oprašivače tokom evolucione istorije.

## ***VI Zaključci***

Na osnovu rezultata dobijenih u ovom istraživanju, izvedeni su sledeći zaključci:

- Oblik i veličina listova *Mercurialis perennis* sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom pokazali su značajnu varijabilnost. Primenom metoda geometrijske morfometrije ustanovljeno je da su listovi sa staništa pune dnevne svetlosti bili širi i kraći, sa manjim vrednostima veličine centroida, nego listovi sa staništa pod vegetacijskom senkom. Biljke izložene antropogeno indukovanom stresu (gaženju usled rekreativnih aktivnosti, što predstavlja jedan od značajnih faktora narušavanja suburbanih šumskih staništa) imale su kraće i šire listove, sa manjim vrednostima veličine centroida, u odnosu na biljke koje nisu bile izložene tom stresu. Veličina lista je jedan od ključnih faktora koji doprinose toleranciji na gaženje, te se smanjenje lista u prisustvu ove vrste stresa može objasniti u kontekstu adaptivnog odgovora biljaka. Kada je oblik lista u pitanju, dosadašnja istraživanja su pokazala da u uslovima mehaničkog stresa mogu postojati suprotni obrasci promene oblika lista, što u velikoj meri zavisi od životne forme biljaka.
- Pored osobina lista, utvrđen je značajan efekat staništa i na neke od analiziranih osobina izdanka. Biljke na staništu izloženom punoj dnevnoj svetlosti bile su značajno niže u odnosu na biljke na staništu pod vegetacijskom senkom, dok se broj listova i broj internodija nisu značajno razlikovali. S druge strane, biljke izložene antropogeno indukovanom stresu (gaženju) bile su značajno niže, ali su imale veći broj listova u poređenju sa biljkama koje nisu bile izložene tom stresu. Dobijeni rezultati pokazuju da je visina biljaka značajan i osetljiv indikator negativnih efekata stresa.
- Oblik i veličina lista *M. perennis* nisu pokazali značajan polni dimorfizam, kao ni značajnu interakciju pola i staništa. Kada su u pitanju osobine izdanka, muške i ženske biljke sa staništa pod različitim svetlosnim uslovima značajno su se razlikovale u broju internodija (muške biljke su imale veći broj internodija na oba staništa), ali ne i u visini. Broj listova bio je značajno veći kod muških biljaka u odnosu na ženske na staništu pod vegetacijskom senkom. U uslovima različitog stepena antropogeno indukovano stresa (gaženja) značajan polni dimorfizam je dobijen za sve osobine izdanka. Ženske biljke bile su niže, i imale su manji broj listova i internodija na oba staništa. Dobijene razlike među polovima mogu se objasniti u kontekstu hipoteze disperzije polena i razlika u reproduktivnoj alokaciji, odnosno većeg ulaganja ženskih

jedinki u reprodukciju. Dosadašnja istraživanja su pokazala da se te razlike smanjuju u populacijama na većim nadmorskim visinama, što bi objasnilo rezultate u prethodnom slučaju (staništa pod različitim svetlosnim uslovima, lokalitet Bele stene).

➤ Oblik i veličina delova cveta *I. pumila* značajno su se razlikovali između prirodnih staništa izloženih različitim svetlosnim uslovima. Na staništu pod vegetacijskom senkom, standardi i tučkovi su bili širi i kraći sa većim vrednostima veličine centroida, dok su folovi bili uži, bez značajne razlike u dužini, i sa većim vrednostima veličine centroida, u poređenju sa navedenim delovima cveta na staništu pune dnevne svetlosti. Na razlike između populacija unutar staništa uticale su razlike u mikrosredinskim uslovima.

➤ U eksperimentalnim uslovima, dobijene su razlike u obliku delova cveta između analiziranih populacija u oba svetlosna tretmana. Folovi i standardi cvetova poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom su bili kraći i širi, a tučkovi uži, od delova cvetova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti. U oba svetlosna tretmana, značajno veći su bili folovi biljaka poreklom sa zasenčenog staništa. Između tretmana, obrasci razlika u obliku delova cveta za svaku od analiziranih populacija su bili slični. Svi delovi cveta su bili kraći, a folovi i tučkovi i širi, u visokom svetlosnom intezitetu u odnosu na niski, za obe populacije. Statistički značajna razlika u veličini delova cveta između tretmana je dobijena za fol i standard (populacija poreklom sa otvorenog staništa) i za standard i tučak (populacija poreklom sa zasenčenog staništa). U eksperimentalnim uslovima dobijeni su obrasci varijabilnosti oblika i veličine delova cveta slični onima u prirodnim staništima.

➤ Antropogena aktivnost (aerozagađenje) je uticala na razlike u veličini i obliku delova cveta *I. pumila*. Folovi, standardi i tučkovi u prisustvu antropogeno indukovano g stresa (aerozagađenja) bili su kraći i širi u poređenju sa navedenim delovima cveta poreklom sa staništa bez antropogeno indukovano g stresa, ali je u ovom slučaju preovlađujući bio efekat alometrije.

➤ Kada je reč o obrascima korelacionih odnosa između oblika delova cveta *I. pumila*, oblik folova i standarda je bio statistički značajno korelisan, kao i oblik folova i tučkova, unutar svakog od prirodnih staništa, u eksperimentalnim, kao i u urbanim uslovima. Dobijeni rezultati ukazuju da se postojeći strukturni i funkcionalni odnosi između ovih delova cveta nisu značajno menjali u suboptimalnim uslovima sredine.

## ***VII Literatura***

- Adam, H., Jouannic, S., Morcillo, F., Verdeil, J.L., Duval, Y., and Tregear, J.W., 2007. Determination of Flower Structure in *Elaeis guineensis*: Do Palms use the Same Homeotic Genes as Other Species? *Ann Bot.*, 100: 1–12.
- Amrein, D., Rusterholz, H.P., and Baur, B. 2005. Disturbance of suburban *Fagus* forests by recreational activities: effects on soil characteristics, above-ground vegetation and seed bank. *Appl Veg Sci.*, 8: 175–182.
- Anderson, J.T., Panetta, A.M., and Mitchell-Olds, T. 2012. Evolutionary and ecological responses to anthropogenic climate change: Update on anthropogenic climate change. *Plan Physiol.*, 160: 1728–1740.
- Ashman, T.L., Swetz, J., and Shivitz, S. 2000. Understanding the basis of pollinator selectivity in sexually dimorphic *Fragaria virginiana*. *Oikos*, 90: 347–356.
- Avramov, S. 2008. *Ontogenetska fenotipska plastičnost i materinski efekti tokom ranih stunjeva razvića Iris pumila L. (Iridaceae)*. Doktorska disertacija. Institut za biološka istraživanja „Siniša Stanković”, Univerzitet u Beogradu, Srbija.
- Avramov, S., Pemac, D., and Tucić, B. 2007. Phenotypic plasticity in response to an irradiance gradient in *Iris pumila*: adaptive value and evolutionary constraints. *Plant Ecol.*, 190: 275–290.
- Balasooryaa, B.L.W., Samsona, R., Mbikwaa, F., Vitharanac, U.W.A., Boeckxb, P., and Van Meirvennec, M. 2009. Biomonitoring of urban habitat quality by anatomical and chemical leaf characteristics. *Environ Exper Bot.*, 65: 386–394.
- Barrett, S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nat Rev Genet.*, 3: 274–284.
- Barrett, S.C., and Hough, J. 2013. Sexual dimorphism in flowering plants. *J Exp Bot.*, 64: 67–82.
- Bazzaz, F.A. 1996. *Plants in changing environments. Linking physiological, population and community ecology*, Cambridge University Press.
- Bazzaz, F.A., Chiariello, N.R., Coley, P.D., and Pitelka, L.F. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *BioScience*, 37: 58–67.
- Bell, J.N.B., Honour, S.L., and Power, S.A. 2011. Effects of vehicle exhaust emissions on urban wildplant species. *Environ Pollut.*, 159: 1984–1990.

- Benitez–Vieyra, S., Medina, A.M., and Cocucci, A.A. 2009. Variable selection patterns on the labellum shape of *Geoblasta pennicillata*, a sexually deceptive orchid. *J Evol Biol*, 22: 2354–2362.
- Bensmihen, S., Hanna, A.I., Langlade, N.B., Micol, J.L., Bangham, A., and Coen, E. 2008. Mutational spaces for leaf shape and size. *HFSP J.*, 2: 110–120.
- Bernhardt–Römermann, M., Gray, A., Vanbergen, A.J., Berges, L., Bohner, A., Brooker, R.W., De Bruyn, L., De Cinti, B., Dirnböck, T., Grandin, U., Hester, A.J., Kanka, R., Klotz, S., Loucougaray, G., Lundin, L., Matteucci, G., Mészáros, I., Oláh, V., Preda, E., Prévosto, B., Pykälä, J., Schmidt, W., Taylor, M.E., Vadineanu, A., Waldmann, T., Stadler, J. 2011. Functional traits and local environment predict vegetation responses to disturbance: a pan–European multi–site experiment. *J Ecol.*, 99: 777–787.
- Bijlsma, R., and Loeschcke, V. 2005. Environmental stress, adaptation and evolution: an overview. *J Evol Biol.*, 18: 744–749.
- Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Bowman, J.L. 1997. Evolutionary conservation of angiosperm flower development at the molecular and genetic levels. *J Bioscience*, 22: 515–527.
- Braam, J. 2005. In touch: plant responses to mechanical Stimuli. *New Phytol.*, 165: 373–389.
- Brock, M.T., and Weinig, C. 2007. Plasticity and environment–specific covariances: an investigation of floral–vegetative and within flower correlations. *Evolution*, 61: 2913–2924.
- Byers, D. 2008. Components of phenotypic variance. *Nature Education*, 1: 161.
- Caroll, S.B., Grenier, J.K., and Weatherbee, S.D. 2001. From DNA to diversity: Molecular genetics and the evolution of animal design (Bleekwell Science Malden).
- Caruso, C.M. 2006. Plasticity of inflorescence traits in *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae) in response to soil water availability. *Am J Bot.*, 93: 531–538.
- Carvalho, G., and Medel, R. 2005. The modular structure of the floral phenotype in *Mimulus luteus* var. *luteus* (Phrymaceae). *Rev Chil de Hist Nat.*, 78: 665–672.



- Cepeda–Cornejo, V., and Dirzo, R. 2010. Sex–related differences in reproductive allocation, growth, defense and herbivory in three dioecious neotropical palms. *PloS one*, 5: e9824–e9824.
- Cole, D.N. 2004. *Impacts of hiking and camping on soils and vegetation: a review*. In: Buckley, R. ed. *Environmental Impacts of Ecotourism*. Wallingford: CABI Publishing, 41–60.
- Cooley, A.M., Carvallo, G., and Willis, J.H. 2008. Is floral diversification associated with pollinator divergence? Flower shape, flower colour and pollinator preference in Chilean *Mimulus*. *Ann Bot.*, 101: 641–650.
- Cornelissen, T., and Stiling, P. 2005. Sex–biased herbivory: a meta–analysis of the effects of gender on plant–herbivore interactions. *Oikos*, 111: 488–500.
- Cramer, G.R, Urano, K., Delrot, S., Pezzotti, M., and Shinozaki, K. 2011. Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective. *BMC Plant Biol.*, 11: 163.
- Cvetković, D., and Jovanović, V. 2007. Altitudinal variation of the sex ratio and segregation by gender in the dioecious plant *Mercurialis perennis* L.(Euphorbiaceae) in Serbia. *Arch Biol Sci.* 59: 193–198.
- Dalayap, R.M., Torres, M.A.J., and Demayo, C.G. 2011. Landmark and outline methods in describing petal, sepal and labellum shapes of the flower of Mokara orchid varieties. *Int. J Agric Biol.*, 13: 652–658.
- De Kroon, H., Huber, H., Stuefer, J.F. and van Groenendael, J.M. 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytol.*, 166: 73–82.
- Dorken, M.E., and Barrett, S.C.H. 2004. Phenotypic plasticity of vegetative and reproductive traits in monoecious and dioecious populations of *Sagittaria latifolia* (Alismataceae): a clonal aquatic plant. *J Ecol.*, 92: 32–44.
- Drake, A.G., and Klingenberg, C.P. 2008. The pace of morphological change: Historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. *Proc R Soc Lond B, Biol Sci.* 275: 71–76.
- Dryden, I.L., and Mardia, K.V. 1998. *Statistical Shape analysis An outstanding mathematical treatment of shape statistics*. Wiley, Chichester.
- Dubey, P.S. 1991. Biomonitoring the environment, Theory practice and problems. *J Environ Biol.*, 19: 233–241.

- Elobeid, M., and Polle, A. 2012. *Interference of heavy metal toxicity with auxin physiology*. Metal Toxicity in Plants: Perception, Signaling and Remediation, 249–259.
- Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., and Székely, T. (Eds.) 2007. *Sex, size, and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford: Oxford University Press.
- Feng, X., Wilson, Y., Bowers, J., Kennaway, R., Bangham, A., Hannah, A., Coen, E., and Hudson, A. 2009. Evolution of allometry in *Antirrhinum*. *Plant Cell*, 21: 2999–3007.
- Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G., and Sharkey, T.D. 2004. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. *Plant Biol.*, 6: 269–279.
- Flexas, J., Escalona, J.M., Evain, S., Gulías, J., Moya, I., Osmond, C.B. and Medrano, H. 2002. Steady-state chlorophyll fluorescence (Fs) measurements as a tool to follow variations of net CO2 assimilation and stomatal conductance during water-stress in C3 plants. *Physiol Plant.*, 114: 231–240.
- Gajić, G., Mitrović, M., Pavlović, P., Stevanović, B., Đurđević, L. and Kostić, O. 2009. An assessment of the tolerance of *Ligustrum ovalifolium* Hassk. to traffic-generated Pb using physiological and biochemical markers. *Ecotoxicol Environ Saf.*, 72: 1090–1101.
- Gajić, M. 1983. Flora Deliblatske pešcare. Prirodno matematički fakultet OOUR Institut za biologiju, Novi Sad. str 8–9.
- Galen, C. 2000. High and dry: drought stress, sex-allocation trade-offs, and selection on flower size in the alpine wildflower *Polemonium viscosum* (*Polemoniaceae*). *Am Nat.* 156: 72–83.
- Galen, C. 1999. Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *Bioscience*, 49: 631–640.
- Gaspar, T., Franck, T., Bisbis, B., Kevers, C., Jouve, L., Hausman, J.F., and Dommes, J. 2002. Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. *Plant Growth Regul.*, 37: 263–285.

- Glišić, M., Lakušić, D., Šinžar–Sekulić, J., and Jovanović, S. 2014. GIS analysis of spatial distribution of invasive tree species in the protected natural area of Mt. Avala (Serbia). *Bot Serb.* 38: 131–138.
- Godišnji izveštaj kvaliteta vazduha Republike Srbije, 2012. Ministarstvo energetike, razvoja i zaštite životne sredine, CIP – Katalog u publikaciji Narodne biblioteke Srbije, Beograd.
- Gómez, J.M., and Perfectti, F. 2010. Evolution of complex traits: the case of *Erysimum* corolla shape. *Int J Plant Sci.*, 171: 987–998.
- Grabherr, G. 1985. Damage to vegetation by recreation in the Austrian and German Alps. In: Bayfield, N., Barrow, G.C. eds. *The Ecological Impact of Outdoor Recreation on Mountain Areas in Europe and North America*. Ashford: Wye College, 74–91.
- Gratani, L., Crescente, M.F., and Petrucci, M. 2000. Relationship between leaf life–span and photosynthetic activity of *Quercus ilex* in polluted urban areas (Rome). *Environ Pollut.*, 110: 19–28.
- Grime, J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley & Sons, Chichester.
- Guirado, M., Pino, J., and Rodà, F. 2006. Understorey plant species richness and composition in metropolitan forest archipelagos: effects of forest size, adjacent land use and distance to the edge. *Global Ecol Biogeogr.*, 15: 50e62.
- Gupta, M.C., and Iqbal, M. 2005. Ontogenetic histological changes in the wood of mango (*Mangifera indica* L.) exposed to coal–smoke pollution. *Environ Exper Bot.*, 54: 248–255.
- Hamberg, L., Malmivaara–Lämsä, M., Lehvävirta, S., O’Hara, R.B., and Kotze, D.J. 2010. Quantifying the effects of trampling and habitat edges on forest understory vegetation– a field experiment. *J Environ Manage.*, 91: 1811–20.
- Harder, L.D., and Johnson, S.D. 2009. Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation. *New Phytol.*, 183: 530–545.
- Herrera, C.M., Cerdá, X., García, M.B., Guitián, J., Medrano, M., Rey, P.J., and Sánchez–Lafuente, A.M. 2002. Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee–pollinated *Helleborus foetidus*. *J Evol Biol.*, 15: 108–121.

- Hill, R., and Pickering, C. 2009. Differences in resistance of three subtropical vegetation types to experimental trampling. *J Environ Manage.*, 90: 1305–1312.
- Hoffmann, A.A., and Woods, R.E. 2001. Trait variability and stress: canalisation developmental stability and the need for a broad approach. *Ecol Lett.*, 4: 97–101.
- Holmgren, M., Gómez-Aparicio L., Quero, J.L., and Valladares F. 2012. Non-linear effects of drought under shade: reconciling physiological and ecological models in plant communities. *Oecologia*, 169: 293–305.
- Honour, S.L., Bell, J.N.B., Ashenden, T.W., Cape, J.N., and Power, S.A. 2009. Responses of herbaceous plants to urban air pollution: effects on growth, phenology and leaf surface characteristics. *Environ Pollut.*, 157: 1279–1286.
- Huber, H., Chen, X., Hendriks, M., Keijsers, D., Voeselek, L.A.C.J., Pierik, R., Poorter, H., de Kroon, H., and Visser, E.J.W. 2012. Plasticity as a plastic response: how submergence-induced leaf elongation in *Rumex palustris* depends on light and nutrient availability in its early life stage. *New Phytol.*, 194: 572–582
- Ivanović, A., and Kalezić, M.L. 2009. *Evoluciona morfologija: teorijske postavke i geometrijska morfometrija*. Biološki fakultet, Beograd.
- Janković, M.M., and Nikolić, V. 1972. Rod *Mercurialis* L. (In: Josifović M. Ed.), *Flora SR Srbije* 3: 566–570. SANU, Beograd.
- Jefferson, G.R. 2008. Biological Flora of the British Isles: *Mercurialis perennis* L. *J Ecol.*, 96: 386–412.
- Jensen, R.J., Ciofani, K.M., and Miramontes, L.C. 2002. Lines, outlines, and landmarks: morphometric analyses of leaves of *Acer rubrum*, *Acer saccharinum* (Aceraceae) and their hybrid. *Taxon*, 475–492.
- Jojić, V., Nenadović, J., Blagojević, J., Paunović, M., Cvetković, D., and Vujošević, M. 2012. Phenetic relationships among four *Apodemus* species (Rodentia, Muridae) inferred from skull variation. *Zool Anz.*, 251: 26–37.
- Jones, C.S. 1992. Comparative ontogeny of a wild cucurbit and its derived cultivar. *Evolution*, 46: 1827–1847.
- Jovanović, V. 2012. *Variranje odnosa polova, polnog dimorfizma i komponenti adaptivne vrednosti u populacijama Mercurialis perennis L. (Euphorbiaceae) duž gradijenta nadmorske visine*. Doktorska disertacija. Univerzitet u Beogradu, Biološki fakultet. Beograd, Srbija.

- Jovović N. 2004. *Predeo izuzetnih odlika „Avala”, predlog za zaštitu*. Studija, Zavod za zaštitu prirode Srbije, Beograd.
- Kampa, M., and Castanas, E. 2008. Human health effects of air pollution. *Environ Pollut.*, 151: 362–367.
- Kissling, M., Hegetschweiler, K.T., Rusterholz, H.P., and Baur, B. 2009. Short-term and long-term effects of human trampling on above-ground vegetation, soil density, soil organic matter and soil microbial processes in suburban beech forests. *Appl Soil Ecol.*, 42: 303–314.
- Kleunen, M.V., and Fischer, M. 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytol.*, 166: 49–60.
- Klingenberg, C.P. 2014. Studying morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and analysis. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 369: 20130249.
- Klingenberg, C.P. 2013. Visualizations in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing shape changes. *Hystrix*, 24: 15–24.
- Klingenberg, C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol Ecol Resour.*, 11: 353–357.  
[http://www.flywings.org.uk/morphoj\\_page.htm](http://www.flywings.org.uk/morphoj_page.htm)
- Klingenberg, C.P. 2010. Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. *Nat Rev Genet.*, 11: 623–635.
- Klingenberg, C.P. 2009. Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. *Evol Dev.*, 11: 405–421.
- Klingenberg, C.P. 2008. Morphological integration and developmental modularity. *Annu Rev Ecol Evol Syst.*, 39: 115–132.
- Klingenberg, C.P. 2002. Morphometrics and the role of the phenotype in studies of the evolution of developmental mechanisms. *Gene*, 287: 3–10.
- Klingenberg, C.P., Duttke, S., Whelan, S., and Kim, M. 2012. Developmental plasticity, morphological variation and evolvability: a multilevel analysis of morphometric integration in the shape of compound leaves. *J Evol Biol.*, 25: 115–129.
- Klingenberg, C.P., Barluenga, M., and Meyer, A. 2002. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution*, 56: 1909–1920.

- Klisarić–Barišić, N., Miljković, D., Avramov, S., Živković, U., and Tarasjev, A. 2014. Fluctuating asymmetry in *Robinia pseudoacacia* leaves—possible in situ biomarker? *Environ Sci Pollut R*, 21: 12928–12940.
- Kobayashi, T., Ikeda, H., and Hori, Y. 1999. Growth analysis and reproductive allocation of Japanese forbs and grasses in relation to organ toughness under trampling. *Plant Biol.*, 1: 445–452.
- Kohorn, L.U. 1995. Geographic variation in the occurrence and extent of sexual dimorphism in a dioecious shrub, *Simmondsia chinensis*. *Oikos*, 74: 137–145.
- Kohn, J.R. 1989. Sex ratio, seed production, biomass allocation, and the cost of male function in *Cucurbita foetidissima* HBK (Cucurbitaceae). *Evolution*, 43: 1424–1434.
- Kozhevnikova, A.D., Seregin, I.V., Bystrova, E.I., Belyaeva, A.I., Kataeva, M.N., and Ivanov, V.B. 2009. The effects of lead, nickel, and strontium nitrates on cell division and elongation in maize roots. *Russ J Plant Physiol.*, 56: 242–250.
- Kranner, I., Minibayeva, F.V., Beckett, R.P., and Seal, C.E. 2010. What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science. *New Phytol.*, 188: 655–673.
- Kutiel, P., and Zhevelev, Y. 2001. Recreational use impact on soil and vegetation at picnic sites in Aleppo pine forests on Mount Carmel, Israel. *Isr J Plant Sci.*, 49: 49–56.
- Lakušić, D. 1996. Pregled flore Kopaonika (JZ Srbija, Jugoslavia). *Ekologija*, 31:1–35.
- Lambrecht, S.C., and Dawson, T.E. 2007. Correlated variation of floral and leaf traits along a moisture availability gradient. *Oecologia*, 151: 574–583.
- Lazić, M.M., Carretero, M.A., Crnobrnja–Isailović, J., and Kaliontzopoulou, A. 2015. Effects of environmental disturbance on phenotypic variation: an integrated assessment of canalization, developmental stability, modularity, and allometry in lizard head shape. *Am Nat.*, 185: 44–58.
- Liao, J.X., Shi, H.W., Jiang, M.X., and Huang, H.D. 2007. Leaf traits of natural populations of *Adiantum reniforme* var. *sinensis*, endemic to the Three Gorges region in China. *Photosynthetica*, 45: 541–546.
- Liddle, M.J. 1997. *Recreation Ecology*. London: Chapman i Hall.
- Lloyd, G.D., and Webb, C.J. 1977. Secondary sex characters in plants. *Bot Rev.*, 43: 177–216.

- Maestre, F.T., Valladares, F., and Reynolds, J.F. 2005. Is the change of plant–plant interactions with abiotic stress predictable? A meta–analysis of field results in arid environments. *J Ecol.*, 93: 748–757.
- Mal, T.K., and Lovett–Doust, J. 2005. Phenotypic plasticity in vegetative and reproductive traits in an invasive weed, *Lythrum salicaria* (Lythraceae), in response to soil moisture. *Am J Bot.*, 92: 819–825.
- Malmivaara–Lämsä, M., Hamberg, L., Löfström, I., Vanha–Majamaa, I., and Niemelä, J. 2008. Trampling tolerance of understorey vegetation in different hemiboreal urban forest site types in Finland. *Urban Ecosyst.*, 11: 1–16.
- Mardia, K.V., Bookstein, F.L., and Moreton, I.J. 2000. Statistical assessment of bilateral symmetry of shapes. *Biometrika*, 87: 285–300.
- Meerts, P., and Vekemans, R. 1991. Phenotypic plasticity as related to trampling within a natural population of *Polygonum aviculare* subsp. *aequale*. *Acta Oecol.*, 12: 203–212.
- Miljković, D. 2012. Developmental stability of *Iris pumila* flower traits: A common garden experiment. *Arch Biol Sci.*, 64: 123–133.
- Miljković, D. 2009. *Uticaj abiotičkih stresora na stabilnost razvića i morfološku varijabilnost Iris pumila u prirodnim i eksperimentalnim populacijama*. Doktorska disertacija. Institut za biološka istraživanja „Siniša Stanković”, Univerzitet u Beogradu, Srbija. 10.2298/BG20090918MILJKOVIC.
- Miljković, D., Avramov, S., Vujić, V., Rubinjoni, L., Barišić–Klisarić, N., Živković, U., and Tarasjev, A. 2014. Lead and nickel accumulation in *Iris pumila*: consideration of its usefulness as a potential bioindicator in the natural protected area of Deliblato sands, Serbia. *Arch Biol Sci.*, 66: 331–336.
- Miljković, D., Vujić, V., Avramov, S., Barišić–Klisarić, N., Živković, U., Danijela, P., and Tarasjev, A. 2013. Effects of traffic air pollution of *Iris pumila* flower organ shape. *International Conference on Plant Biology & 20. Symposium of the Serbian Plant Physiology Society*, Subotica, 4.6.2013–7.6.2013. pp. 161.
- Mitchell–Olds, T., Willis, J.H., and Goldstein, D.B. 2007. Which evolutionary processes influence natural genetic variation for phenotypic traits? *Nat Rev Genet.*, 8: 845–856.
- Møller, A.P. 2000. Developmental stability and pollination. *Oecologia*, 123: 149–157.

- Møller, A.P. 1995. Bumblebee preference for symmetrical flowers. *Proc Natl Acad Sci USA* 92: 2288–2292.
- Mukerji, S.K. 1936. Contributions to the autecology of *Mercurialis perennis*. L. Parts I–III. *The J Ecol.*, 24: 38–81.
- Nagajyoti, P.C., Lee, K.D., and Sreekanth, T.V.M. 2010. Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: a review. *Environ Chem Lett.*, 8: 199–216.
- Neil, K., and Wu, J. 2006. Effects of urbanization on plant flowering phenology: A review. *Urban Ecosyst.*, 9: 243–257.
- Ollerton, J., Winfree, R., and Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120: 321–326.
- Oral, D., Özcan, M., Gökbülak, F., Efe, A., and Hizal, A. 2013. Response of understory vegetation to exclosure in a heavily compacted forest recreational site. *J Environ Biol.*, 34: 811–817.
- Parachnowitsch, A.L., and Kessler, A. 2010. Pollinators exert natural selection on flower size and floral display in *Penstemon digitalis*. *New Phytol.*, 188: 393–402.
- Pélabon, C., Osler, N.C., Diekmann, M., and Graae, B.J. 2013. Decoupled phenotypic variation between floral and vegetative traits: distinguishing between developmental and environmental correlations. *Ann Bot.*, 111: 935–944.
- Pélabon, C., Armbruster, W.S., and Hansen, T.F. 2011. Experimental evidence for the Berg hypothesis: vegetative traits are more sensitive than pollination traits to environmental variation. *Funct Ecol.*, 25: 247–257.
- Pemac, D., and Tucić, B. 1998. Reaction norms of juvenile traits to light intensity in *Iris pumila* (Iridaceae): A comparison of populations from exposed and shaded habitats. *Plant Syst Evol.*, 209: 159–176.
- Perfectti, F., and Camacho J.P.M. 1999. Analysis of genotypic differences in developmental stability in *Annona cherimolia*. *Evolution*, 53: 1396–1405.
- Pescott O.L., and Stewart, G.B. 2014. Assessing the impact of human trampling on vegetation: a systematic review and meta-analysis of experimental evidence. *PeerJ.*, 2: e360. DOI: 10.7717/peerj.360
- Potters, G., Pasternak, T.P., Guisez, Y., and Jansen, M.A.K. 2009. Different stresses, similar morphogenic responses: integrating a plethora of pathways. *Plant Cell Environ.*, 32: 158–169.



- Potters, G., Pasternak, T.P., Guisez, Y., Palme, K.J., and Jansen, M.A.K. 2007. Stress-induced morphogenic responses: growing out of trouble? *Trends Plant Sci.*, 12: 98–105.
- R Core Team 2013. „R: a language and environment for statistical computing.” Vienna: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>
- Reddy, A.R., Chaitanya, K.V., and Vivekanandan, M. 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J Plant Physiol.*, 161: 1189–1202.
- Roche, P., Díaz-Burlinson, N., and Gachet, S. 2004. Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: which traits are the more reliable? *Plant Ecol.*, 174: 37–48.
- Rohlf, F.J. 2008. *TpsDig, Version 2.12*. New York: SUNY at Stony Brook. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/soft-dataacq.html>
- Roovers, P., Verheyen, K., Hermy, M., and Gulinck, H. 2004. Experimental trampling and vegetation recovery in some forest and heathland communities. *Appl Veg Sci.*, 7: 111–118.
- Rosas-Guerrero, V., Quesada, M., Armbruster, W.S., Pérez-Barrales, R., and DeWitt Smith, S. 2010. Influence of pollination specialization and breeding system on floral integration and phenotypic variation in *Ipomoea*. *Evolution*, 65: 350–364.
- Royer, D.L., Meyerson, L.A., Robertson, K.M., and Adams, J.M. 2009. Phenotypic plasticity of leaf shape along a temperature gradient in *Acer rubrum*. *PLoS ONE*, 4: e7653.
- Rozendaal, D.M.A., Hurtado, V.H., and Poorter, L. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Funct Ecol.*, 20: 207–216.
- Rubinjon, L., Selaković, S., Vujić, V., and Cvetković, D. 2015. Herbivore load in a montane population of a dioecious forest forb: Is gender important? *2nd International Conference on Plant Biology*, Petnica, 17–20.6.2015.
- Rusterholz, H.P., Kissling, M., and Baur, B. 2009. Disturbances by human trampling alter the performance, sexual reproduction and genetic diversity in a clonal woodland herb. *Perspect Plant Ecol Evol Syst.*, 11: 17–29.

- Sánchez-Vilas, J., and Pannell, J.R. 2010. Differential niche modification by males and females of a dioecious herb: extending the Jack Sprat effect. *J Evolution Biol.*, 23: 2262–2266.
- Sapir, Y. 2004. *Pollination ecology of Oncocylus irises*. PhD Thesis. Department of Evolution, Systematics and Ecology, Hebrew University of Jerusalem, Israel.
- SAS Institute Inc., SAS/STAT User's Guide, version 9.1.3, Cary, N. C., SAS Institute Inc. 2011.
- Savriama, Y., Gómez, J.M., Perfectti, F., and Klingenberg, C.P. 2012. Geometric morphometrics of corolla shape: dissecting components of symmetric and asymmetric variation in *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae). *New Phytol.*, 196: 945–954.
- Savriama, Y., and Klingenberg, C.P. 2011. Beyond bilateral symmetry: geometric morphometric methods for any type of symmetry. *Evol Biol.*, 11: 280.
- Scott, S.L., and Aarssen, L.W. 2012. Within-species leaf size–number trade-offs in herbaceous angiosperms. *Botany*, 90: 223–235.
- Sheets, H.D. 2003. IMP–Integrated Morphometrics Package. Buffalo: Department of Physics, Canisius College. <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>
- Sherratt, E., Klingenberg, C.P., Wilkinson, M., and Gower, D.J. 2014. Evolution of cranial shape in caecilians (Amphibia: Gymnophiona). *Evol Biol.*, 41: 528–545.
- Shipunov, A.B., and Bateman, R.M. 2005. Geometric morphometrics as a tool for understanding *Dactylorhiza* (Orchidaceae) diversity in European Russia. *Biol J Linn Soc.*, 85: 1–12.
- Silva, M.F.S., De Andrade, I.M., and Mayo, S.J. 2012. Geometric morphometrics of leaf blade shape in *Montrichardia linifera* (Araceae) populations from the Rio Parnaíba Delta, north–east Brazil. *Bot J Linn Soc.*, 170: 554–572.
- Spaethe, J., Tautz, J., and Chittka, L. 2001. Visual constraints in foraging bumblebees: flower size and color affect search time and flight behavior. *Proc Natl Acad Sci. USA* 98, 3898–3903.
- Sridhar, B.B.M., Han, F.X., Diehl, S.V., Monts, D.L., and Su, Y. 2007. Effects of Zn and Cd accumulation on structural and physiological characteristics of barley plants. *Braz J Plant Physiol.*, 19: 15–22.

- Sridhar, B.B.M., Diehl, S.V., Han, F.X., Monts, D.L., and Su, Y. 2005. Anatomical changes due to uptake and accumulation of Zn and Cd in Indian mustard (*Brassica juncea*). *Environ Exper Bot.*, 54: 131–141.
- Straalen, N.M.V. 2003. Peer reviewed: ecotoxicology becomes stress ecology. *Environ Sci Technol.*, 37: 324A–330A.
- Sun, M., Gross, K., and Schiestl, F.P. 2014. Floral adaptation to local pollinator guilds in a terrestrial orchid. *Ann Bot.*, 113: 289–300.
- Sun, D., and Liddle, M. J. 1993. Plant morphological characteristics and resistance to simulated trampling. *Environ Manage.*, 17: 511–521.
- Sunohara, Y., and Ikeda, H. 2003. Effects of trampling and ethephon on leaf morphology in trampling-tolerant *Plantago asiatica* and *Eleusine indica*. *Weed Res.*, 43: 155–162.
- Sunohara, Y., Ikeda, H., Tsukagoshi, S., Murata, Y., Sakurai, N., and Noma, Y. 2002. Effects of trampling on morphology and ethylene production in asiatic plantain. *Weed Sci.*; 50: 479–484.
- Syed, K., Tiwari, S., Sikka, J., and Panwar, K. 2008. Impact of air pollution on floral morphology and characteristics of *Cassia glauca* Lamk. In Indore (India). *J Environ Res Develop.*, 3: 91–96.
- Tarasjev, A 1997. Flowering phenology in natural populations of *Iris pumila*. *Ecography*, 20: 48–54.
- Tarasjev, A., Avramov, S., and Miljković D. 2012. Evolutionary biology studies on the *Iris pumila* clonal plant: Advantages of a good model system, main findings and directions for further research. *Arch Biol Sci.*, 64: 159–174.
- Tarasjev, A., Barišić-Klisarić, N., Stojković, B., and Avramov, S. 2009. Phenotypic plasticity and between population differentiation in *Iris pumila* transplants between native open and anthropogenic shade habitats. *Russ J Genet.*, 45: 944–952.
- Teder, T., Tammaru, T., and Esperk, T. 2008. Dependence of phenotypic variance in body size on environmental quality. *Am Nat.*, 172: 223–232.
- Tilman, D., and Lehman, C. 2001. Human-caused environmental change: Impacts on plant diversity and evolution. *PNAS*, 98: 5433–5440.

- Tolvanen, A., Forbes, B., Rytkönen, K., and Laine, K. 2001. *Regeneration of dominant plants after short-term pedestrian trampling in sub-arctic plant communities*. In: Wielgolaski, FE. ed. *Nordic Mountain Birch Ecosystems*. Paris: UNESCO, 356–368.
- Totland, O. 2004. No evidence for a role of pollinator discrimination in causing selection on flower size through female reproduction. *Oikos*, 106: 558–564.
- Transportni master plan Beograda 2012, Beogradska direkcija za građevinsko zemljište, PTV, DDC, TREDIT, PNZ, GISTEC, 2008. LR. Pravilnik o tehničkim i drugim zahtevima za tečna goriva naftnog porekla, Službeni glasnik RS, 64/11. LR.
- Tsukaya, H. 2005. Leaf shape: genetic controls and environmental factors. *Int J Dev Biol.*, 49: 547–555.
- Tucić, B., and Miljković, D. 2010. Fluctuating asymmetry of floral organ traits in natural populations of *Iris pumila* from contrasting light habitats. *Plant Species Biol.*, 25: 173–184.
- Valladares, F. 2003. *Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity*. Progress in Botany, Springer Berlin Heidelberg, 439–471.
- Vallejo–Marín, M., Walker, C., Friston–Reilly, P., Solís–Montero, L., and Igić, B. 2014. Recurrent modification of floral morphology in heterantherous *Solanum* reveals a parallel shift in reproductive strategy. *Phil Trans R Soc B*, 369: 20130256.
- Vandepitte, K., Roldán–Ruiz, I., Leus, L., Jacquemyn, H., and Honnay, O. 2009. Canopy closure shapes clonal diversity and fine–scale genetic structure in the dioecious understory perennial *Mercurialis perennis*. *J Ecol.*, 97: 404–414.
- Van Kleunen, M., Meier, A., Saxenhofer, M., and Fischer, M. 2008. Support for the predictions of the pollinator–mediated stabilizing selection hypothesis. *J Plant Ecol.*, 1: 173–178.
- Viscosi, V., Antonecchia, G., Lepais, O., Fortini, P., Gerber, S., and Loy, A. 2012. Leaf shape and size differentiation in white oaks: assessment of allometric relationships among three sympatric species and their hybrids. *Int J Plant Sci.*, 173: 875–884.
- Viscosi, V., and Cardini, A. 2011. Leaf morphology, taxonomy and geometric morphometrics: A simplified protocol for beginners. *PloS ONE*, 6: e25630.

- Viscosi, V., Loy, A., and Fortini, P. 2010. Geometric morphometric analysis as a tool to explore covariation between shape and other quantitative leaf traits in European white oaks. in Pier Luigi Nimis and Régine Vignes Lebbe (eds.): „Tools for Identifying Biodiversity: Progress and Problems. Proceedings of the International Congress, Paris, September 20-22, 2010”, Trieste, EUT Edizioni Università di Trieste, pp. 257–261.
- Viskari, E.L., Holopainen, T., and Kärenlampi, L. 2000. Responses of spruce seedlings (*Picea abies*) to exhaust gas under laboratory conditions—II ultrastructural changes and stomatal behaviour. *Environ Pollut.*, 107: 99–107.
- Volkova, P.A., Choob, V.V., and Shipunov, A.B. 2007. The flower organ transition in water lily (*Nymphaea alba* sl, Nymphaeaceae) under cross-examination with different morphological approaches. *Belg J Bot.*, 60–72.
- Vujić, V., Rubinjoni L., Selaković, S, and Cvetković, D. 2016. Small-scale variations in leaf shape under anthropogenic disturbance in dioecious forest forb *Mercurialis perennis*: a geometric morphometric examination. *Arch Biol Sci*. DOI:10.2298/ABS151111011V
- Vujić, V., Avramov, S., Tarasjev, A., Barišić-Klisarić, N., Živković, U., and Miljković, D. 2015. The effects of traffic-related air pollution on the flower morphology of *Iris pumila*—comparison of a polluted city area and the unpolluted Deliblato sands (Nature reserve). *AEER*, 13: 405–415.
- Waddington, C.H. 1957. *The strategy of the genes*. MacMillan, New York.
- Wade, K.M., Armstrong, R.A., and Woodell, S.R.J. 1981. Experimental studies on the distribution of the sexes of *Mercurialis perennis* L. I. Field observations and canopy removal experiments. *New Phytol.* 87: 431–438.
- Weinig, C. 2002. Phytochrome photoreceptors mediate plasticity to light quality in flowers of the Brassicaceae. *Am J Bot.*, 89: 230–235.
- Welden, C.W., and Slauson, W.L. 1986. The intensity of competition versus its importance: an overlooked distinction and some implications. *Q Rev Biol.*, 61: 23–44.
- Whitman, T., and Aarssen, L.W. 2010. The leaf size/number trade-off in herbaceous angiosperms. *J Plant Ecol.*, 3: 49–58.

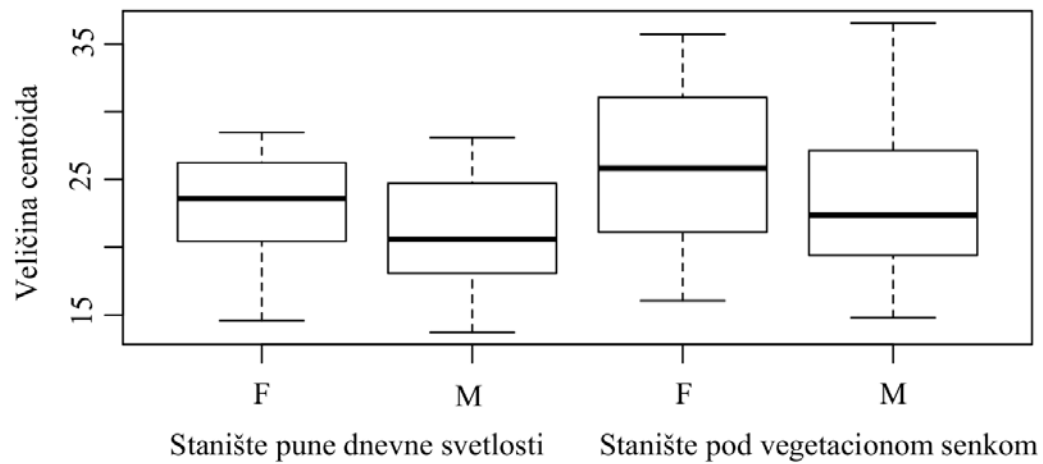
- Willmore, K.E., Klingenberg, C.P., and Hallgrímsson, B. 2005. The relationship between fluctuating asymmetry and environmental variance in rhesus macaque skulls. *Evolution*, 59: 898–909.
- Wilson, J.F. 1968. *The control of density in some woodland plants*. PhD Thesis, University of Lancaster, Lancaster, UK.
- Wolfe, L.M., and Mazer, S.J. 2005. Patterns of phenotypic plasticity and their fitness consequences in wild radish (*Raphanus sativus*: Brassicaceae). *Int J Plant Sci.*, 166: 631–640.
- Woods, R.E., Sgrò, C.M., Hercus, M.J., and Hoffman, A.A. 1999. The association between fluctuating asymmetry, trait variability, trait heritability and stress: a multiply replicated experiment on combined stresses in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 53: 493–505.
- Xu, F., Guo, W., Xu, W., and Wang, R. 2008. Habitat effects on leaf morphological plasticity in *Quercus acutissima*. *Acta Biol Cracoviensia Ser Bot.*, 50/2: 19–26.
- Yanga, W., and Omaye, S.T. 2009. Air pollutants, oxidative stress and human health. *Mutat Res Genet Toxicol Environ Mutagen.*, 674: 45–54.
- Yorks, T.J., West, N.E., Mueller, R.J., and Warren, S.D. 1997. Toleration of traffic by vegetation: life form conclusions and summary extracts from a comprehensive data base. *Environ Manage.*, 21: 121–131.
- Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., Sheets, H.D., and Fink, W.L. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. Elsevier, San Diego.
- Zhang, X.S. 2005. Evolution and maintenance of the environmental component of the phenotypic variance: benefit of plastic traits under changing environments. *Am Nat.*, 166: 569–580.
- Ziska, L.H., and Beggs, P.J. 2012. Anthropogenic climate change and allergen exposure: the role of plant biology. *J Allergy Clin Immunol.*, 129: 27–32.
- Šehovac, E. 2011. Studija zaštite Nacionalni park Kopaonik. Studija, Zavod za zaštitu prirode Srbije, Beograd.
- <http://npkopaonik.com/priroda/prirodne-odlike/>

## ***VIII Prilozi***

Tabela 1. Deskriptivna statistika srednje vrednosti  $\bar{X}$  veličine centroida (CS) listova, visine, broja listova i broja internodija biljaka sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom u odnosu na izvore varijabilnosti: stanište (SPDS – stanište pune dnevne svetlosti, SPVS – stanište pod vegetacijskom senkom) i pol (M – muški, F – ženski)( $\bar{X}'$  – srednja vrednost po staništu).

Osobine	Stanište	Pol	$\bar{X}$	Standardna greška	Min	Max
Veličina centroida (CS)	SPDS	M	21.2	1.0	13.7	28.1
		F	23.0	0.9	14.6	28.5
	$\bar{X}'$		22.1			
	SPVS	M	23.6	1.1	14.8	36.5
		F	26.0	1.2	16.0	35.7
	$\bar{X}'$		24.8			
Visina biljke (mm)	SPDS	M	189.4	7.9	131.0	265.0
		F	189.0	6.8	116.0	230.0
	$\bar{X}'$		189.2			
	SPVS	M	252.6	8.5	192.0	352.0
		F	246.9	8.7	164.0	324.0
	$\bar{X}'$		249.8			
Broj listova	SPDS	M	10.2	0.4	7.0	12.0
		F	10.3	0.3	8.0	14.0
	$\bar{X}'$		10.2			
	SPVS	M	10.8	0.2	8.0	12.0
		F	9.4	0.3	8.0	13.0
	$\bar{X}'$		10.1			
Broj internodija	SPDS	M	5.5	0.2	4.0	8.0
		F	4.6	0.1	4.0	5.0
	$\bar{X}'$		5.0			
	SPVS	M	5.9	0.2	5.0	8.0
		F	4.4	0.1	3.0	5.0
	$\bar{X}'$		5.2			





Slika 22. Razlike u veličini centroida (CS) listova muških (M) i ženskih (F) biljaka *M. perennis* sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom (medijana, prvi i treći kvartili, opseg variranja i netipične vrednosti).

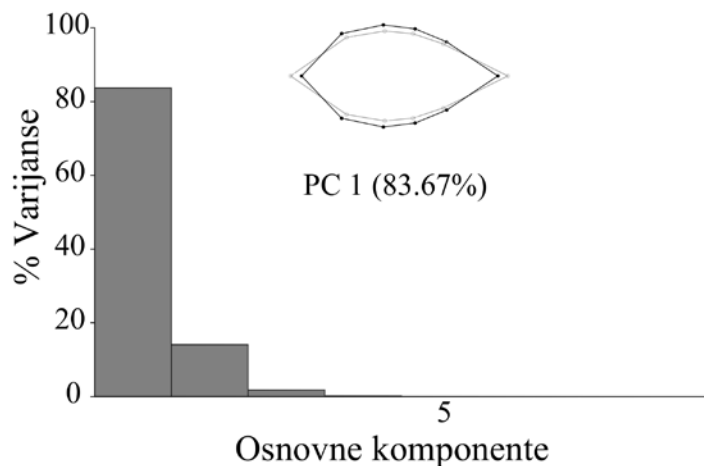
Tabela 2. Rezultati analize varijanse veličine centroida (CS) listova biljaka sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom, sa staništem, polom i interakcijom staništa x pol kao izvorima varijabilnosti.

Izvor varijabilnosti	df	F	P
Stanište	1	6.03	<b>0.0162</b>
Pol	1	3.67	0.0587
Stanište x pol	1	0.11	0.7372

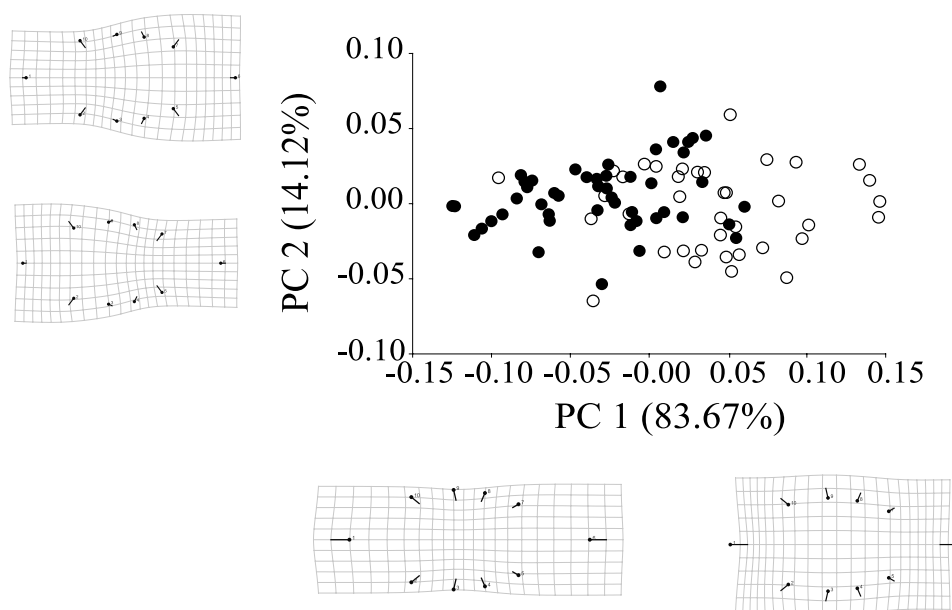
Tabela 3. Rezultati multifaktorske analize varijanse na varijablama oblika (Prokrustovim koordinatama) biljaka sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom, sa staništem, polom i interakcijom staništa x pol kao izvorima varijabilnosti.

Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks	d.f.1, d.f.2	F	P
Stanište	0.47	18, 66	4.06	< <b>0.0001</b>
Pol	0.77	18, 66	1.10	0.3699
Stanište x pol	0.74	18, 66	1.26	0.2433

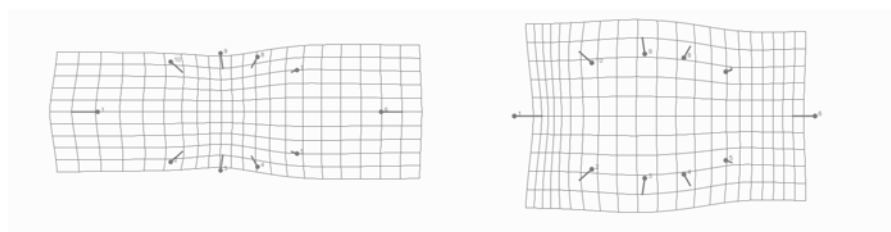
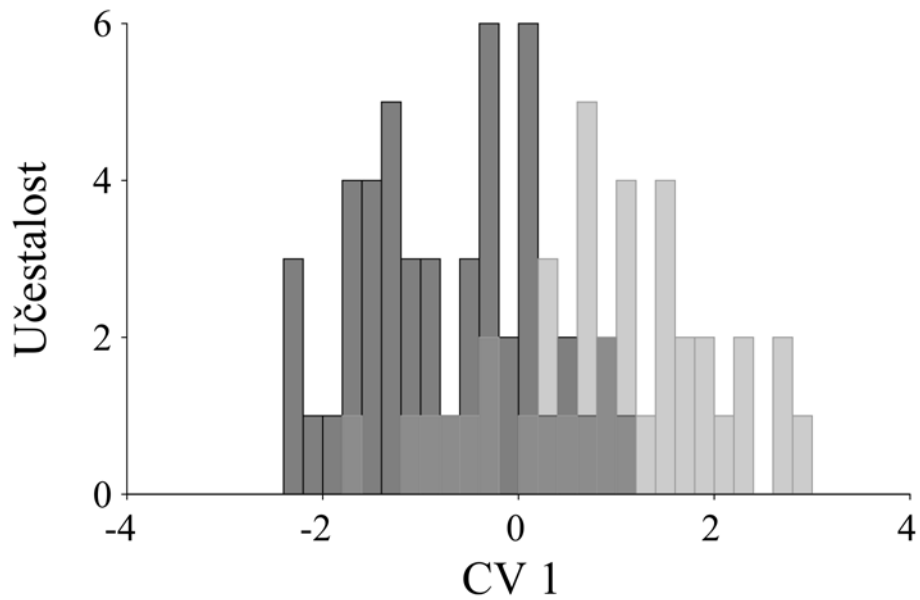
A.



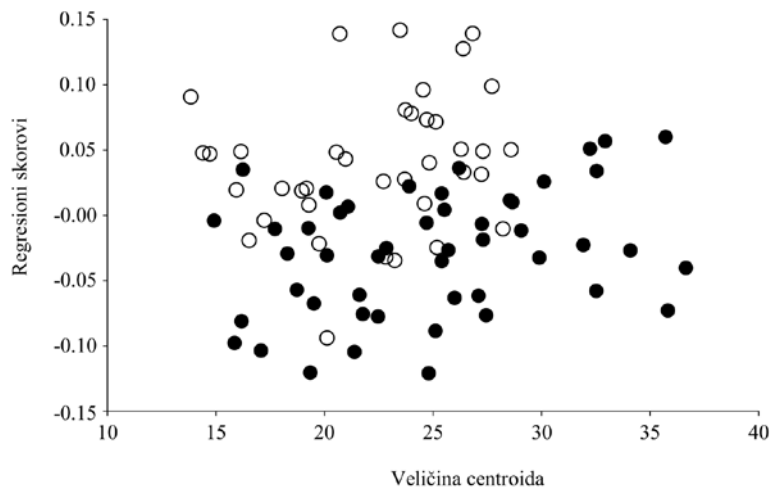
B.



Slika 23. Analiza osnovnih komponenti (PCA): A. procenat varijabilnosti veličine i oblika listova opisan pomoću osnovnih komponenti; B. varijabilnost oblika listova sa staništa pune dnevne svetlosti (beli krugovi) i staništa pod vegetacijskom senkom (crni krugovi) prikazana je pomoću deformacionih mreža duž prve (PC1) i druge (PC2) ose.



Slika 24. Razlike u obliku listova biljaka sa staništa pune dnevne svetlosti (svetliji stubići) i staništa pod vegetacijskom senkom (tamniji stubići) opisane su pomoću deformacionih mreža duž prve kanonijske ose (CV1).



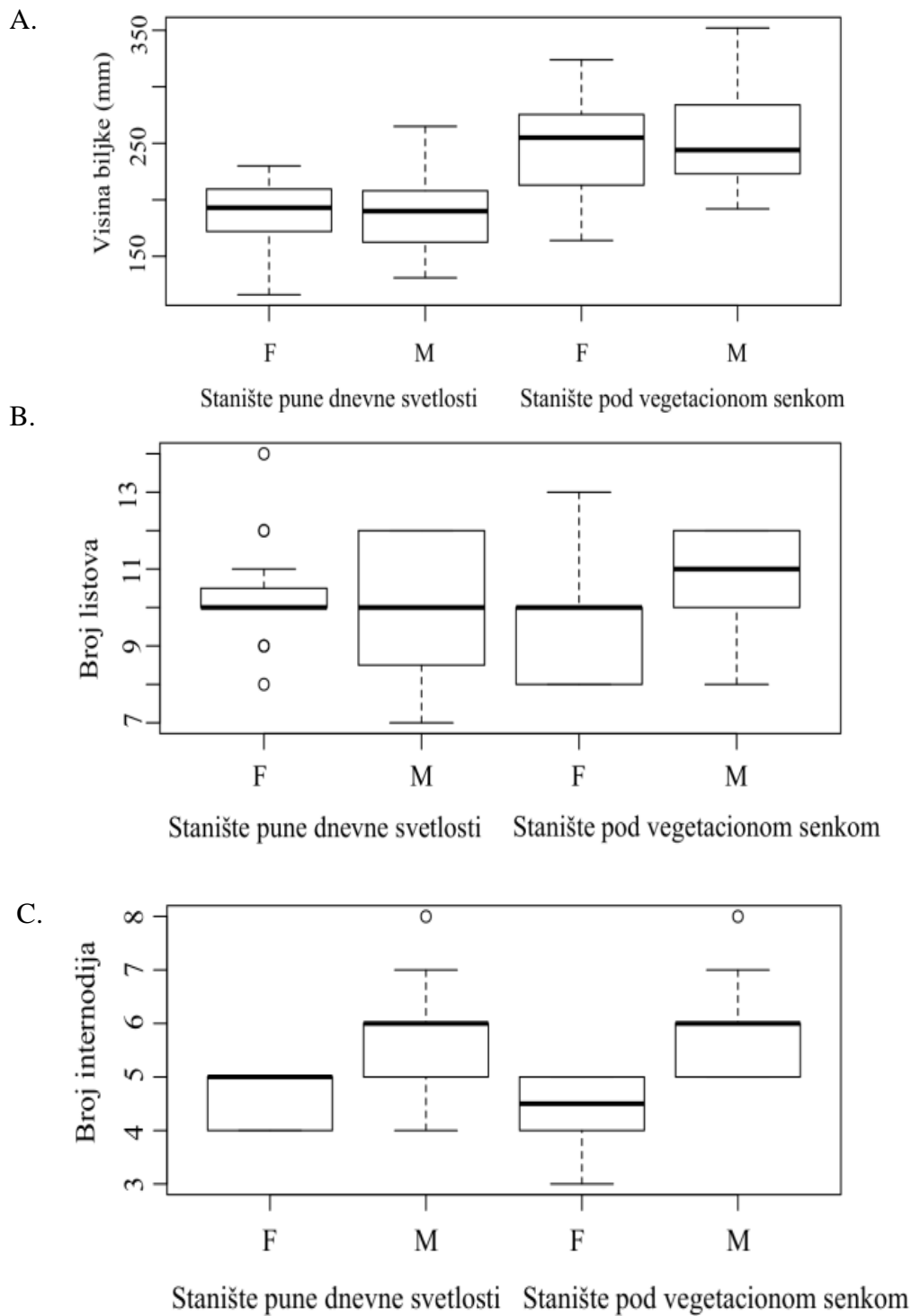
Slika 25. Alometrijska varijabilnost oblika listova *M. perennis* sa staništa pune dnevne svetlosti (beli krugovi) i staništa pod vegetacijskom senkom (crni krugovi).

Tabela 4. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) vrednosti reziduala biljaka sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom u odnosu na izvore varijabilnosti – stanište, pol i interakciju stanište x pol.

Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks	d.f.1,d.f.2	F	P
Stanište	0.80	8,76	2.30	<b>0.0289</b>
Pol	0.85	8,76	1.64	0.1274
Stanište x pol	0.83	8,76	1.97	0.0611

Tabela 5. Rezultati analize varijanse visine biljka sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom u odnosu na izvore varijabilnosti – stanište, pol i interakciju stanište x pol.

Izvor varijabilnosti	df	F	P
Stanište	1	53.23	< <b>0.0001</b>
Pol	1	0.14	0.7137
Stanište x pol	1	0.10	0.7518



Slika 26. Razlike u osobinama izdanka: A. visine, B. broja listova, i C. broja internodija muških (M) i ženskih (F) biljaka *M. perennis* sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom (medijana, prvi i treći kvartili, opseg variranja i netipične vrednosti).

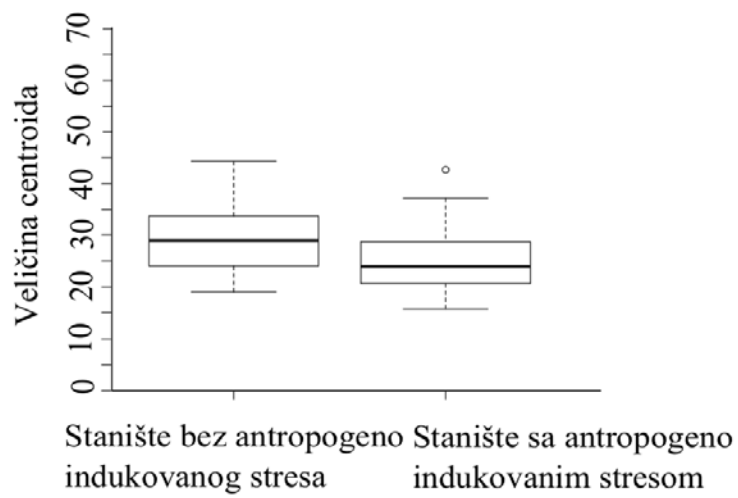
Tabela 6. Rezultati Mann–Whitney testa broja listova i broja internodija biljaka sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom, u odnosu na izvore varijabilnosti – stanište i pol.

Izvor varijabilnosti	Broj listova		Broj internodija	
	Z vrednost	P vrednost	Z vrednost	P vrednost
Stanište	0.23	0.8161	0.60	0.5469
Pol	2.56	<b>0.0104</b>	6.12	<b>&lt; 0.0001</b>



Tabela 7. Deskriptivna statistika vrednosti veličine centroida (CS) listova, visine, broja listova i broja internodija biljaka sa staništa bez i sa antropogeno indukovanim stresom u odnosu na izvore varijabilnosti: stanište (SBAIS – stanište bez antropogeno indukovano g stresa, SSAIS – stanište sa antropogeno indukovanim stresom) i pol (M – muški, F – ženski). ( $\bar{X}'$  – srednja vrednost po staništu).

Osobine	Stanište	Pol	$\bar{X}$	Standardna greška	Min	Max
Veličina centroida (CS)	SBAIS	M	28.9	1.3	19.0	44.3
		F	29.0	0.9	19.8	38.8
	$\bar{X}'$		29.0			
	SSAIS	M	24.3	1.0	15.7	37.2
		F	25.2	1.1	16.7	42.7
$\bar{X}'$		24.8				
Visina biljke (mm)	SBAIS	M	230.5	4.8	170.0	287.0
		F	203.1	5.5	121.0	257.0
	$\bar{X}'$		216.8			
	SSAIS	M	196.6	5.3	152.0	270.0
		F	172.9	6.4	110.0	271.0
$\bar{X}'$		184.8				
Broj listova	SBAIS	M	10.3	0.2	8.0	12.0
		F	8.9	0.2	7.0	10.0
	$\bar{X}'$		9.6			
	SSAIS	M	10.6	0.2	8.0	13.0
		F	9.9	0.2	8.0	12.0
$\bar{X}'$		10.2				
Broj internodija	SBAIS	M	6.3	0.1	5.0	8.0
		F	5.3	0.1	4.0	7.0
	$\bar{X}'$		5.8			
	SSAIS	M	6.0	0.2	4.0	8.0
		F	5.3	0.1	4.0	7.0
$\bar{X}'$		5.6				



Slika 27. Razlike u veličini centroida (CS) listova *M. perennis* između staništa bez i sa antropogeno indukovanim stresom (medijana, prvi i treći kvartili, opseg variranja i netipične vrednosti).

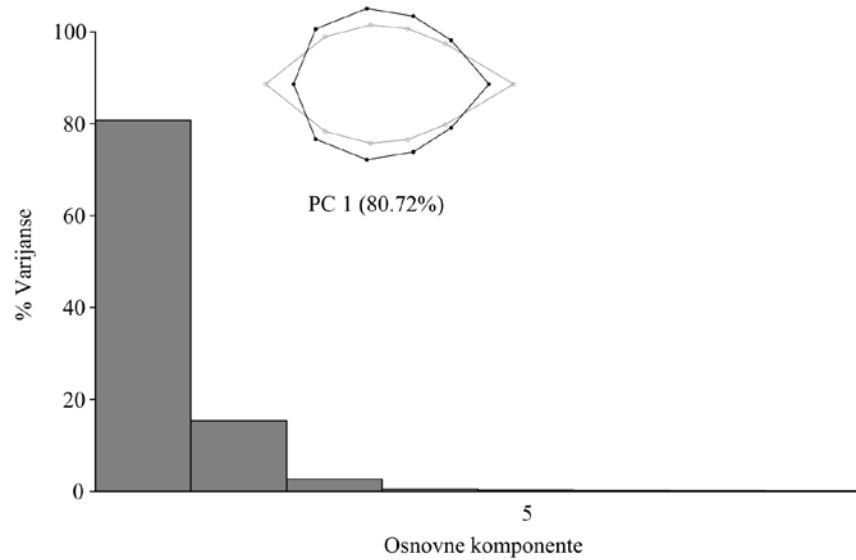
Tabela 8. Rezultati analize varijanse veličine centroida (CS) listova biljaka sa staništa bez i sa antropogeno indukovanim stresom u odnosu na izvore varijabilnosti – stanište, pol i interakciju stanište x pol.

Izvor varijabilnosti	df	F	P
Stanište	1	14.97	<b>0.0002</b>
Pol	1	0.19	0.6618
Stanište x pol	1	0.18	0.6747

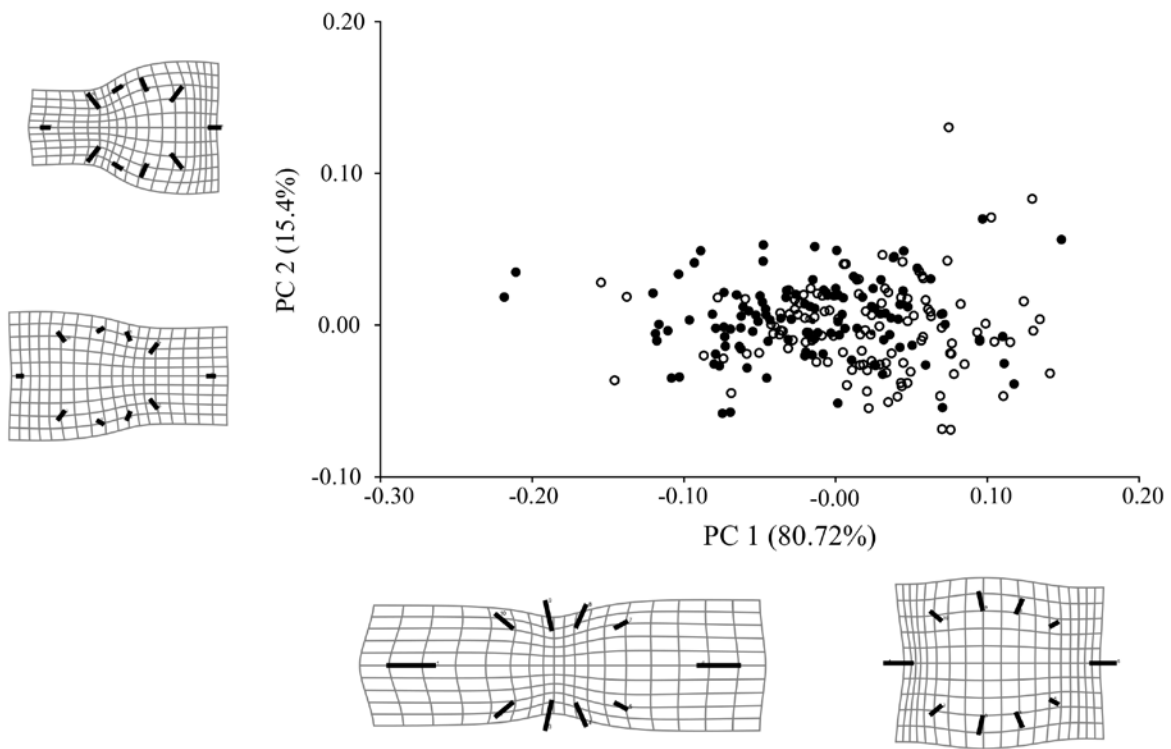
Tabela 9. Rezultati multifaktorske analize varijanse na varijablama oblika (Prokrustovim koordinatama) biljaka sa staništa bez i sa antropogeno indukovanim stresom u odnosu na izvore varijabilnosti – stanište, pol i interakciju stanište x pol.

Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks	d.f. 1, d.f.2	F	P
Stanište	0.62	17, 99	3.62	<b>&lt; 0.0001</b>
Pol	0.82	17, 99	1.30	0.2067
Stanište x pol	0.82	17, 99	1.32	0.1957

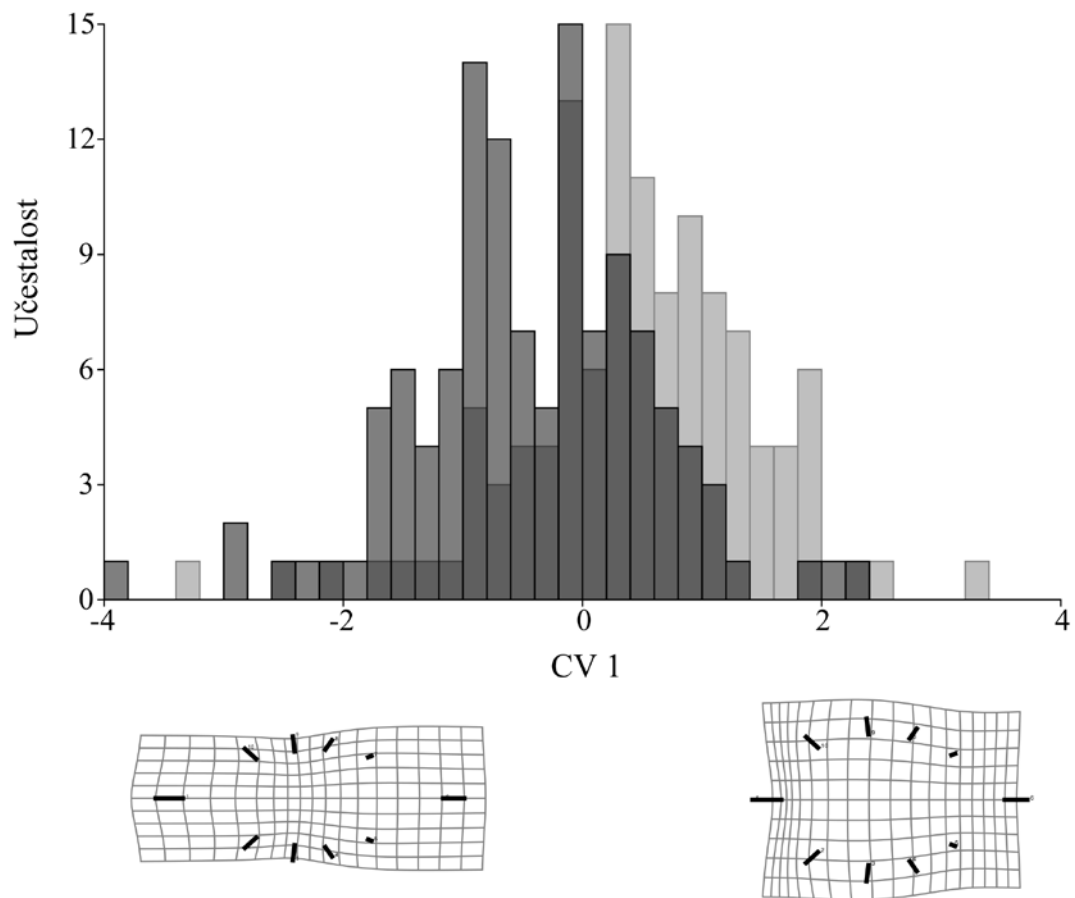
A.



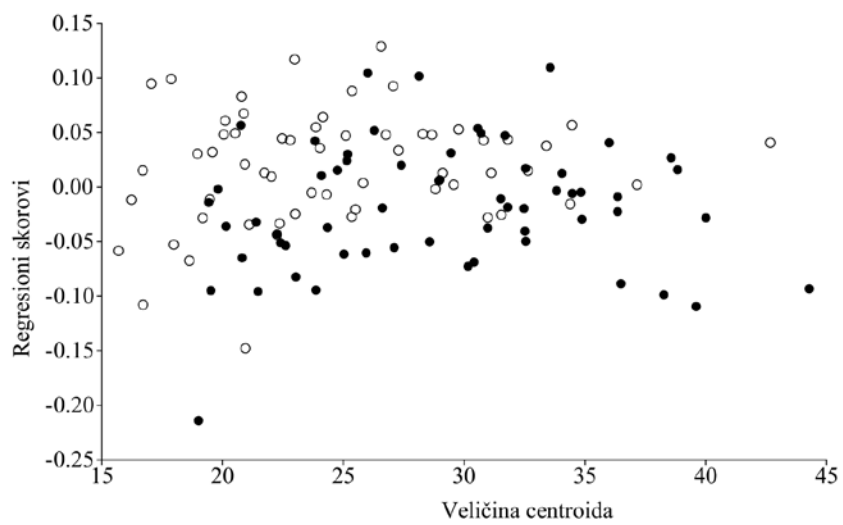
B.



Slika 28. Analiza osnovnih komponenti (PCA): A. procenat varijabilnosti veličine i oblika listova opisan pomoću osnovnih komponenti; B. varijabilnosti oblika listova biljaka sa staništa bez (crni krugovi) i sa antropogeno indukovanim stresom (beli krugovi) prikazana je pomoću deformacionih mreža duž prve (PC1) i druge (PC2) ose.



Slika 29. Razlike u obliku listova biljaka sa staništa bez (tamniji stubići) i sa antropogeno indukovanim stresom (svetliji stubići) opisane su pomoću deformacionih mreža duž prve kanonijske ose (CV1).



Slika 30. Alometrijska varijabilnost oblika listova *M. perennis* sa staništa bez (crni krugovi) i sa antropogeno indukovanim stresom (beli krugovi).

Tabela 10. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) vrednosti reziduala biljaka sa staništa bez i sa antropogeno indukovanim stresom u odnosu na izvore varijabilnosti – stanište, pol i interakciju stanište x pol.

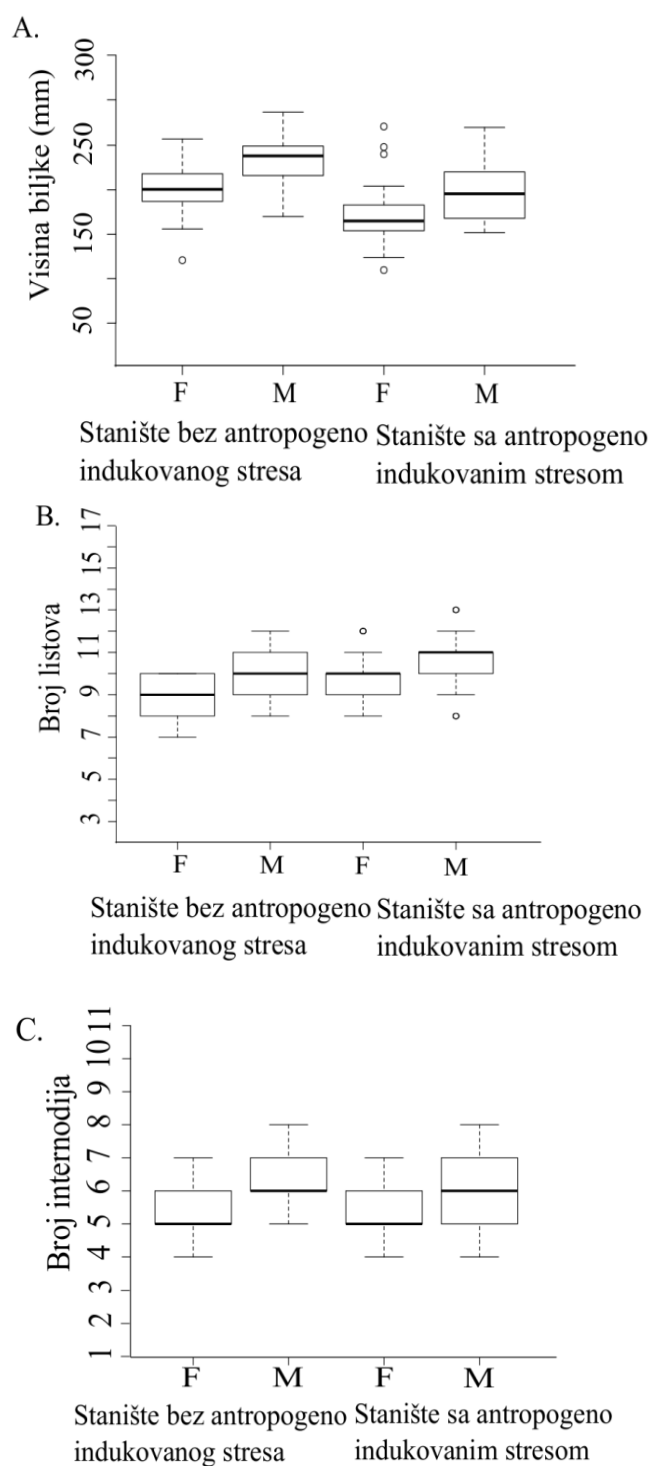
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks	d.f.1,d.f.2	F	P
Stanište	0.86	8, 108	2.15	<b>0.0373</b>
Pol	0.92	8, 108	1.15	0.3366
Stanište x pol	0.90	8, 108	1.40	0.2042

Tabela 11. Rezultati analize varijanse visine biljaka u okviru staništa bez i sa antropogeno indukovanim stresom u odnosu na izvore varijabilnosti – stanište, pol i interakciju stanište x pol.

Izvor varijabilnosti	df	F	P
Stanište	1	33.62	< <b>0.0001</b>
Pol	1	21.32	< <b>0.0001</b>
Stanište x pol	1	0.12	0.7344

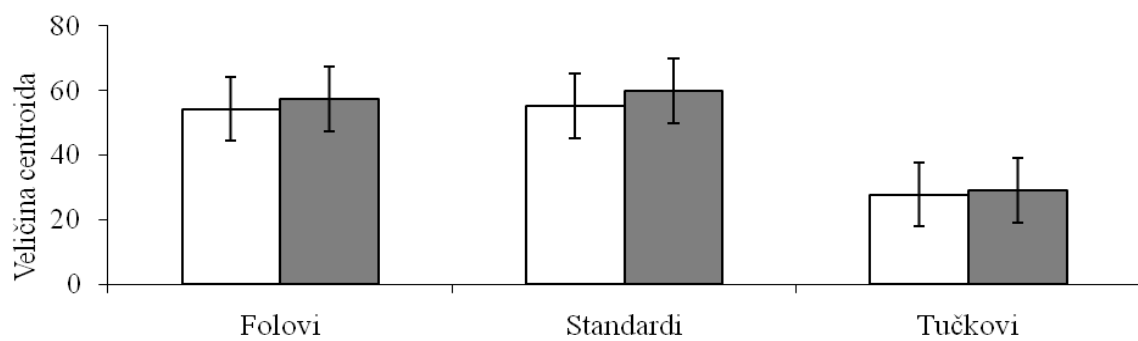
Tabela 12. Rezultati Mann–Whitney testa broja listova i broja internodija biljaka sa staništa bez i sa antropogeno indukovanim stresom, u odnosu na izvore varijabilnosti – stanište i pol.

Izvor varijabilnosti	Broj listova		Broj internodija	
	Z vrednost	P vrednost	Z vrednost	P vrednost
Stanište	2.84	<b>0.0045</b>	0.99	0.3239
Pol	4.19	< <b>0.0001</b>	5.16	< <b>0.0001</b>



Slika 31. Razlike u osobinama izdanka: A. visine, B. broja listova, i C. broja internodija muških (M) i ženskih (F) biljaka *M. perennis* sa staništa bez i sa antropogeno indukovanim stresom (medijana, prvi i treći kvartil, opseg variranja i netipične vrednosti).





Slika 32. Prikaz srednjih vrednosti veličine centroida (CS): A. folova, B. standarda, i C. tučkova biljaka sa staništa pune dnevne svetlosti (beli stubići) i staništa pod vegetacijskom senkom (crni stubići).

Tabela 13. Rezultati analize varijanse veličine centroida (CS) delova cveta *I. pumila* (folova, standarda i tučkova) sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom.

Izvor varijabilnosti	Folovi			Standardi			Tučkovi		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
Stanište (S)	1	5.53	<b>0.0223</b>	1	12.19	<b>0.0009</b>	1	4.62	<b>0.0358</b>
Genotip (G) (S)	56	8.19	< <b>0.0001</b>	56	7.03	< <b>0.0001</b>	58	9.66	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(S*G)	58	103.17	< <b>0.0001</b>	82	95.87	< <b>0.0001</b>	60	3.94	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (S*G*C)	232	7.87	< <b>0.0001</b>	280	8.25	< <b>0.0001</b>	240	0.67	0.9996

Tabela 14. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika folova *I. pumila* sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom.

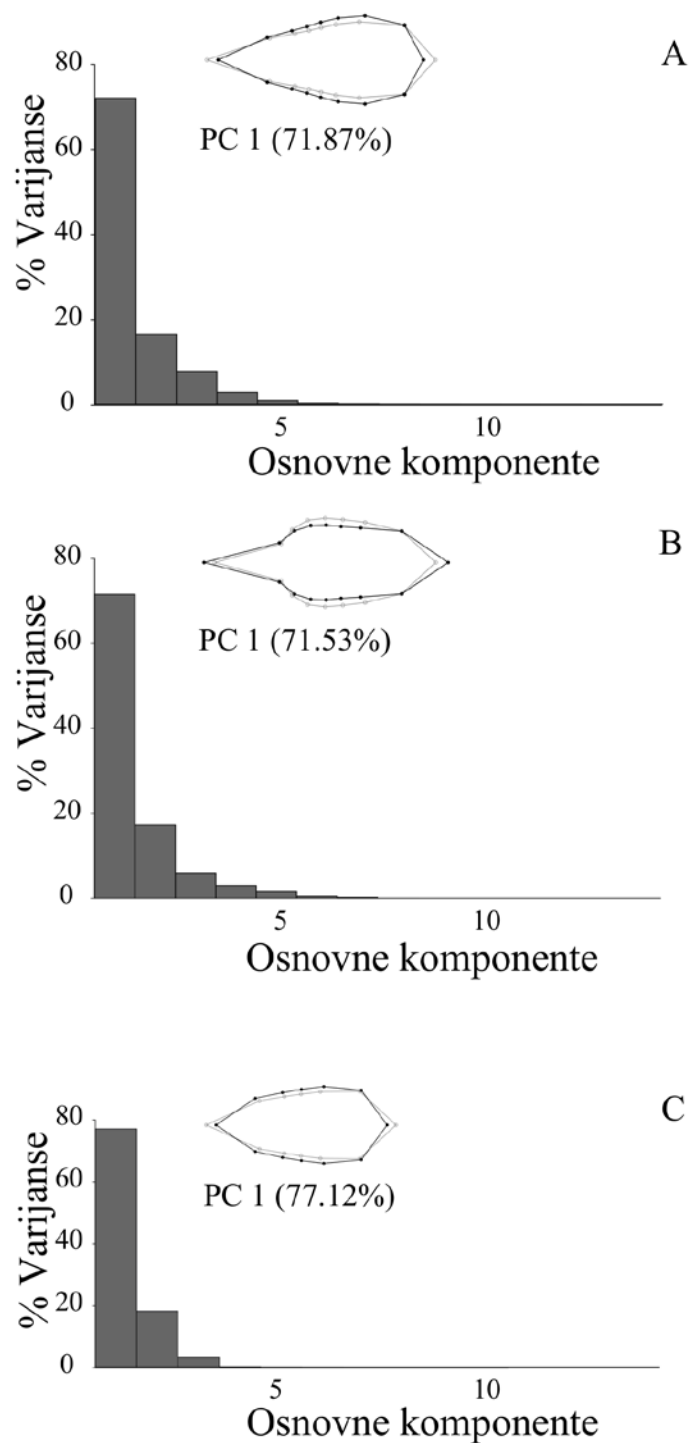
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks ( $\times 10^5$ )	d.f.1,d.f.2	F	P
Stanište (S)	6219.50	32, 316	148.90	< <b>0.0001</b>
Genotip (G) (S)	0.00	1736, 8875.6	14.03	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(S*G)	0.00	1798, 8950	8.11	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (S*G*C)	0.00	6960, 9835.8	5.35	< <b>0.0001</b>

Tabela 15. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika standarda *I. pumila* sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom.

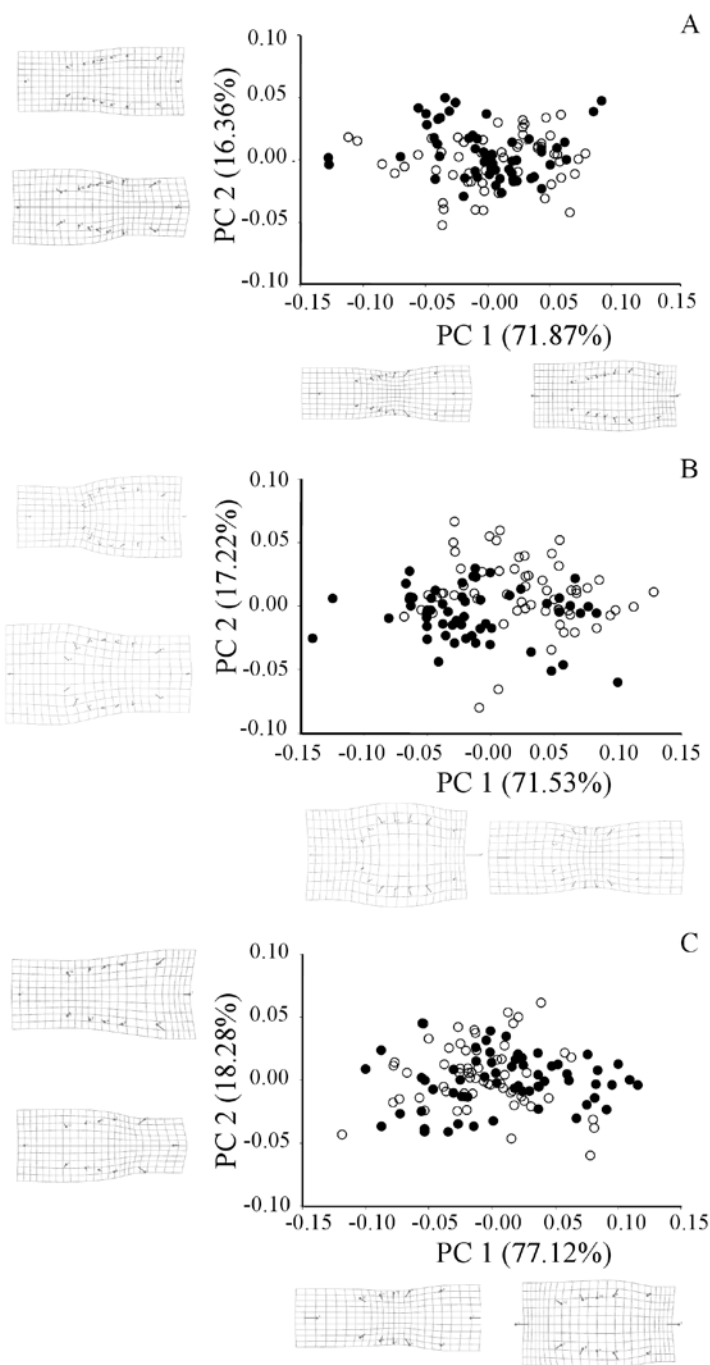
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks ( $\times 10^5$ )	d.f.1,d.f.2	F	P
Stanište (S)	449.03	32, 244	1690.49	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(S)	0.00	1736, 6921.7	17.66	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(S*G)	0.00	2624,7620.1	7.32	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (S*G*C)	0.00	8680, 7955.3	5.22	< <b>0.0001</b>

Tabela 16. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika tučkova *I. pumila* sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom.

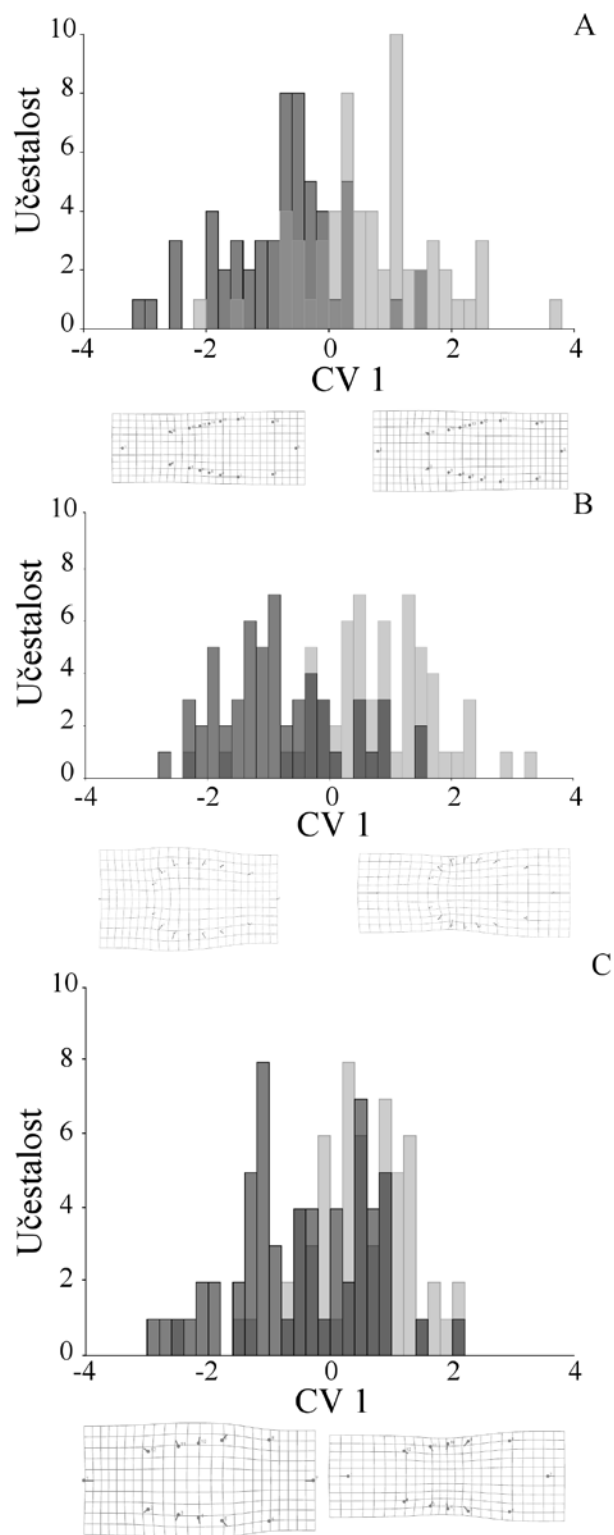
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks ( $\times 10^5$ )	d.f.1,d.f.2	F	P
Stanište (S)	29662.89	23, 337	34.74	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(S)	0.09	1334, 7378.1	5.04	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(S*G)	33.72	1380, 7412.4	2.42	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (S*G*C)	0.00	5520, 7933.5	1.84	< <b>0.0001</b>



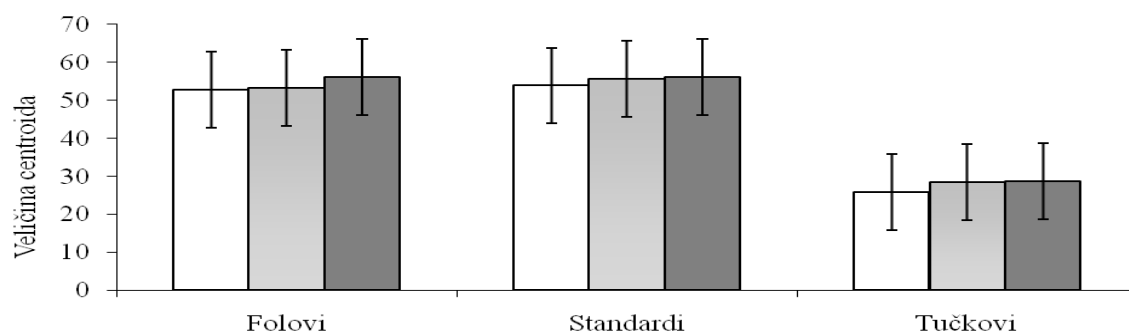
Slika 33. Analiza osnovnih komponenti (PCA) na osnovu individualanih vrednosti veličine centroida (CS) i Prokrustovih koordinata cvetova iz prirodnih populacijama koje su izložene heterogenim uslovima svetlosti. Procenat varijabilnosti veličine i oblika: A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* opisan je pomoću osnovnih komponenti.



Slika 34. Analiza osnovnih komponenti na osnovu individualnih vrednosti veličine centroida (CS) i Prokrustovih koordinata cvetova iz prirodnih populacija koje su izložene heterogenim uslovima svetlosti (beli krugovi – stanište pune dnevne svetlosti, crni krugovi – stanište pod vegetacijskom senkom). Varijabilnost oblika: A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* prikazana je pomoću deformacionih mreža duž prve (PC1) i druge (PC2) ose.



Slika 35. Razlike u obliku: A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* iz prirodnih populacijama koje su izložene heterogenim uslovima svetlosti (beli stubići – stanište pune dnevne svetlosti, crni stubići – stanište pod vegetacijskom senkom) opisane su pomoću deformacionih mreža duž prve kanonijske ose (CV1).



Slika 36. Prikaz srednjih vrednosti veličine centroida (CS): A. folova, B. standarda i C. tučkova biljaka između populacija V1 (beli stubići), V2 (svetlo sivi stubići) i V3 (tamno sivi stubići) sa staništa pune dnevne svetlosti.

Tabela 17. Rezultati analize varijanse veličine centroida (CS) delova cveta *I. pumila* (folova, standarda i tučkova) sa staništa pune dnevne svetlosti.

Izvor varijabilnosti	Folovi			Standardi			Tučkovi		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
Populacija (P)	2	1.33	0.2811	2	0.56	0.5784	2	7.07	<b>0.0034</b>
Genotip (G)(P)	27	7.31	< <b>0.0001</b>	27	7.38	< <b>0.0001</b>	27	10.65	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(P*G)	30	141.28	< <b>0.0001</b>	54	89.59	< <b>0.0001</b>	30	1.78	<b>0.0114</b>
Deo cveta (P*G*C)	120	7.87	< <b>0.0001</b>	168	6.30	< <b>0.0001</b>	120	0.34	1.0000



Tabela 18. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika folova *I. pumila* sa staništa pune dnevne svetlosti.

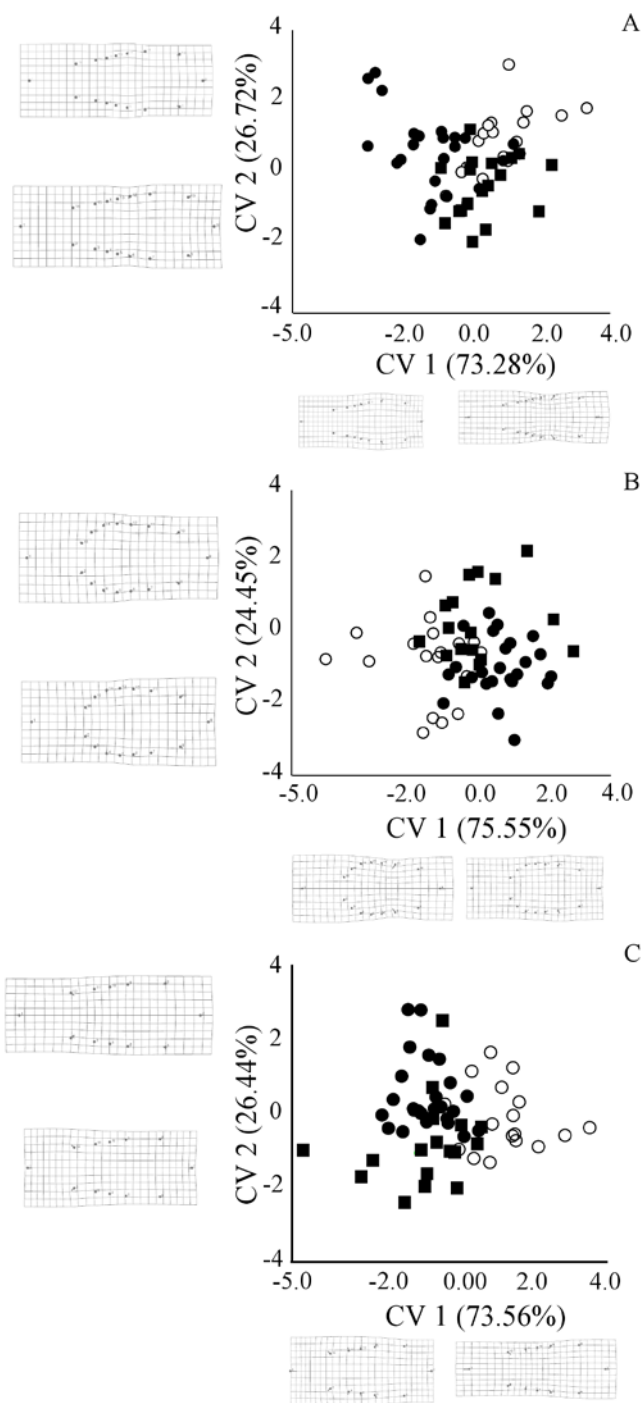
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks (x 10 <sup>5</sup> )	d.f.1,d.f.2	F	P
Populacija (P)	39.88	64, 296	226.97	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(P)	0.00	837, 3181,4	27.52	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(P*G)	0.00	960, 3410,8	15.08	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (P*G*C)	0.00	3600, 4706.9	9.07	< <b>0.0001</b>

Tabela 19 Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika standarda *I. pumila* sa staništa pune dnevne svetlosti.

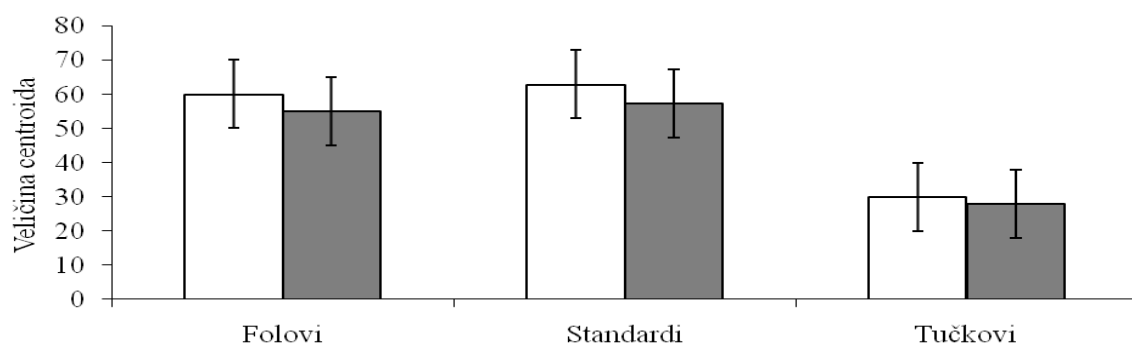
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks (x 10 <sup>5</sup> )	d.f.1,d.f.2	F	P
Populacija (P)	18.71	64, 152	171.27	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(P)	0.00	837, 1713.3	24.17	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(P*G)	0.00	1674, 2338,5	6.03	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (P*G*C)	0.00	5208, 2732,4	5.15	< <b>0.0001</b>

Tabela 20. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika tučkova *I. pumila* sa staništa pune dnevne svetlosti.

Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks (x 10 <sup>5</sup> )	d.f.1,d.f.2	F	P
Populacija (P)	5319.89	46, 314	22.77	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(P)	0.12	621, 2817.1	5.40	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(P*G)	20.73	690, 2983.8	2.56	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (P*G*C)	0.00	2760, 3749.5	1.79	< <b>0.0001</b>



Slika 37. Razlike u obliku: A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* između populacija V1 (beli krugovi), V2 (crni kvadrati) i V3 (crni krugovi) sa staništa pune dnevne svetlosti opisane su pomoću deформacionih mreža duž prve (CV1) i druge kanonijske ose (CV2).



Slika 38. Prikaz srednjih vrednosti veličine centroida (CS): A. folova, B. standarda i C. tučkova biljaka između populacija W1 (beli stubići) i W2 (crni stubići) sa staništa pod vegetacijskom senkom.

Tabela 21. Rezultati analize varijanse veličine centroida (CS) delova cveta *I. pumila* (folova, standarda i tučkova) sa staništa pod vegetacijskom senkom.

Izvor varijabilnosti	Folovi			Standardi			Tučkovi		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
Populacija (P)	1	10.01	<b>0.0039</b>	1	11.75	<b>0.0020</b>	1	9.41	<b>0.0047</b>
Genotip (G)(P)	26	6.94	<b>&lt; 0.0001</b>	26	5.11	<b>&lt; 0.0001</b>	28	5.33	<b>&lt; 0.0001</b>
Cvet (C)(P*G)	28	73.39	<b>&lt; 0.0001</b>	28	109.27	<b>&lt; 0.0001</b>	30	25.20	<b>&lt; 0.0001</b>
Deo cveta (P*G*C)	112	7.86	<b>&lt; 0.0001</b>	112	11.15	<b>&lt; 0.0001</b>	120	4.01	<b>&lt; 0.0001</b>

Tabela 22. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika folova *I. pumila* sa staništa pod vegetacijskom senkom.

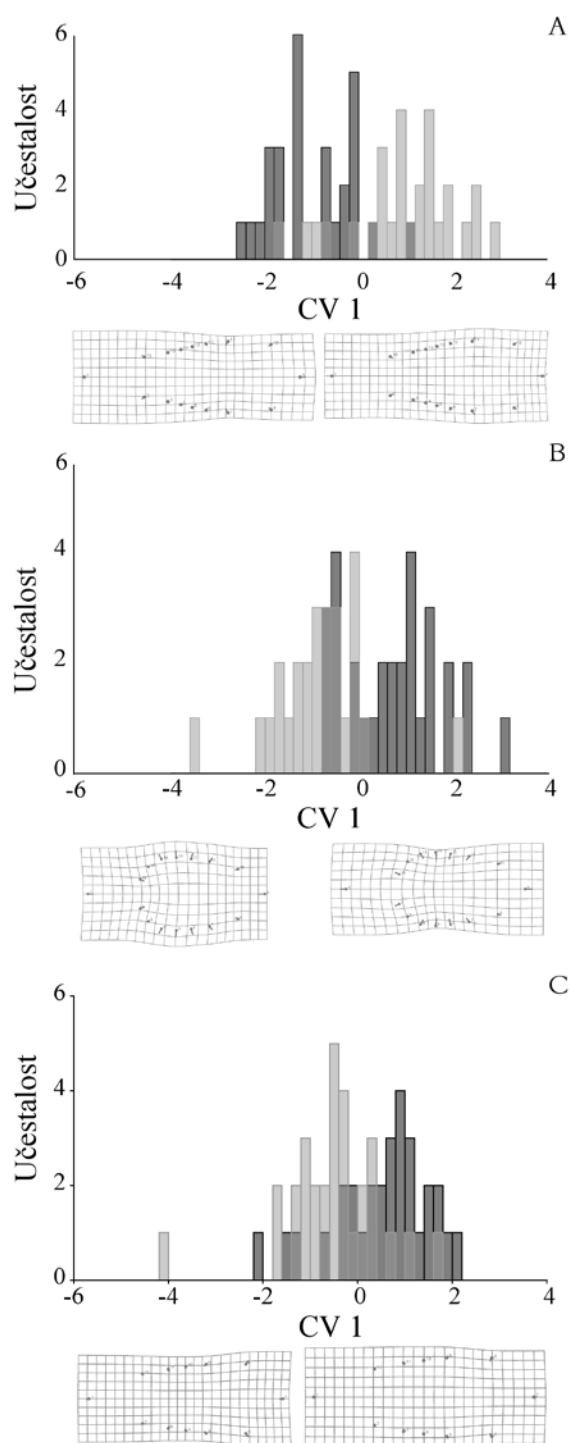
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks ( $\times 10^5$ )	d.f.1,d.f.2	F	P
Populacija (P)	1972.03	32, 136	211.26	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(P)	0.00	806, 2870	12.39	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(P*G)	0.00	868, 3000,4	5.78	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (P*G*C)	0.00	3360, 4335.1	3.83	< <b>0.0001</b>

Tabela 23. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika standarda *I. pumila* sa staništa pod vegetacijskom senkom.

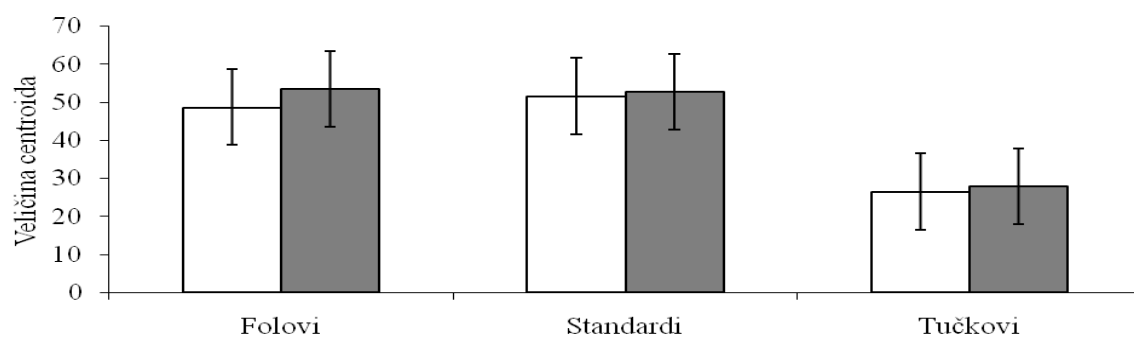
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks ( $\times 10^5$ )	d.f.1,d.f.2	F	P
Populacija (P)	688.36	32, 136	613.16	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(P)	0.00	806, 2870	20.75	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(P*G)	0.00	896, 3024,2	11.76	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (P*G*C)	0.00	3472, 4450.6	6.09	< <b>0.0001</b>

Tabela 24. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika tučkova *I. pumila* sa staništa pod vegetacijskom senkom.

Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks ( $\times 10^5$ )	d.f.1,d.f.2	F	P
Populacija (P)	63526.29	23, 157	3.92	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(P)	0.26	644, 2902	4.77	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(P*G)	0.00	690, 2983,8	2.28	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (P*G*C)	0.00	2760, 3749.5	1.86	< <b>0.0001</b>



Slika 39. Razlike u obliku: A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* između populacija W1 (beli stubići) i W2 (crni stubići) sa staništa pod vegetacijskom senkom opisane su pomoću deformacionih mreža duž prve kanonijske ose (CV1).



Slika 40. Prikaz srednjih vrednosti veličine centroida (CS): A. folova, B. standarda i C. tučkova iz populacija poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti (beli stubići) i staništa pod vegetacijskom senkom (crni stubići) u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta.

Tabela 25. Rezultati analize varijanse veličine centroida (CS) delova cveta *I. pumila* (folova, standarda i tučkova) poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta.

Izvor varijabilnosti	Folovi			Standardi			Tučkovi		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
Populacija (P)	1	14.68	<b>0.0013</b>	1	0.18	0.6786	1	3.35	0.0840
Genotip (G)(P)	16	1.63	0.0799	16	4.32	< <b>0.0001</b>	16	2.24	<b>0.0082</b>
Cvet (C)(P*G)	82	52.75	< <b>0.0001</b>	100	2.31	< <b>0.0001</b>	100	33.26	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (P*G*C)	196	1.24	0.0517	236	0.04	1.0000	236	1.12	0.2018



Tabela 26. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika folova *I. pumila* poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom izloženih visokom svetlosnom intenzitetu.

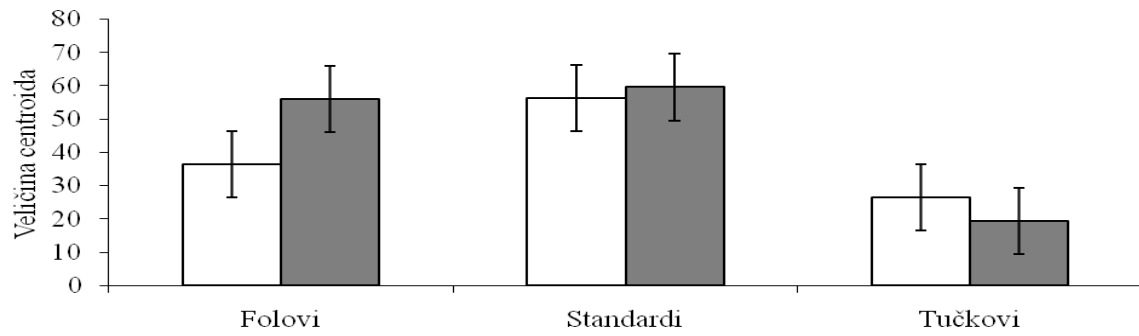
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks ( $\times 10^5$ )	d.f.1,d.f.2	F	P
Populacija (P)	14461.12	32, 248	45.84	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(P)	0.02	496, 3614	14.03	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(P*G)	0.00	2542, 7548	5.57	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (P*G*C)	0.00	5880, 7781.8	3.55	< <b>0.0001</b>

Tabela 27. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika standarda *I. pumila* poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom izloženih visokom svetlosnom intenzitetu.

Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks ( $\times 10^5$ )	d.f.1,d.f.2	F	P
Populacija (P)	24591.34	30, 192	19.63	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(P)	6.52	480, 2781.6	5.66	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(P*G)	0.00	3000, 5844.4	2.71	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (P*G*C)	0.00	7080, 6089	1.47	< <b>0.0001</b>

Tabela 28. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika tučkova *I. pumila* poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom izloženih visokom svetlosnom intenzitetu.

Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks ( $\times 10^5$ )	d.f.1,d.f.2	F	P
Populacija (P)	37238.91	24, 210	14.75	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(P)	3.99	368, 2834.4	8.91	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(P*G)	0.00	2300, 4926.8	3.02	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (P*G*C)	0.00	5428, 5047.6	1.92	< <b>0.0001</b>



Slika 41. Prikaz srednjih vrednosti veličine centroida (CS): A. folova, B. standarda i C. tučkova iz populacija poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti (beli stubići) i staništa pod vegetacijskom senkom (crni stubići) u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta.

Tabela 29. Rezultati analize varijanse veličine centroida (CS) delova cveta *I. pumila* (folova, standarda i tučkova) poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta.

Izvor varijabilnosti	Folovi			Standardi			Tučkovi		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
Populacija (P)	1	132.56	< <b>0.0001</b>	1	1.63	0.2254	1	88.77	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(P)	13	1.89	0.0538	12	2.59	<b>0.0088</b>	13	5.69	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(P*G)	51	51.26	< <b>0.0001</b>	52	66.30	< <b>0.0001</b>	53	56.46	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (P*G*C)	132	0.64	0.9972	132	0.93	0.6795	136	4.38	< <b>0.0001</b>

Tabela 30. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika folova *I. pumila* poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom izloženih niskom svetlosnom intenzitetu.

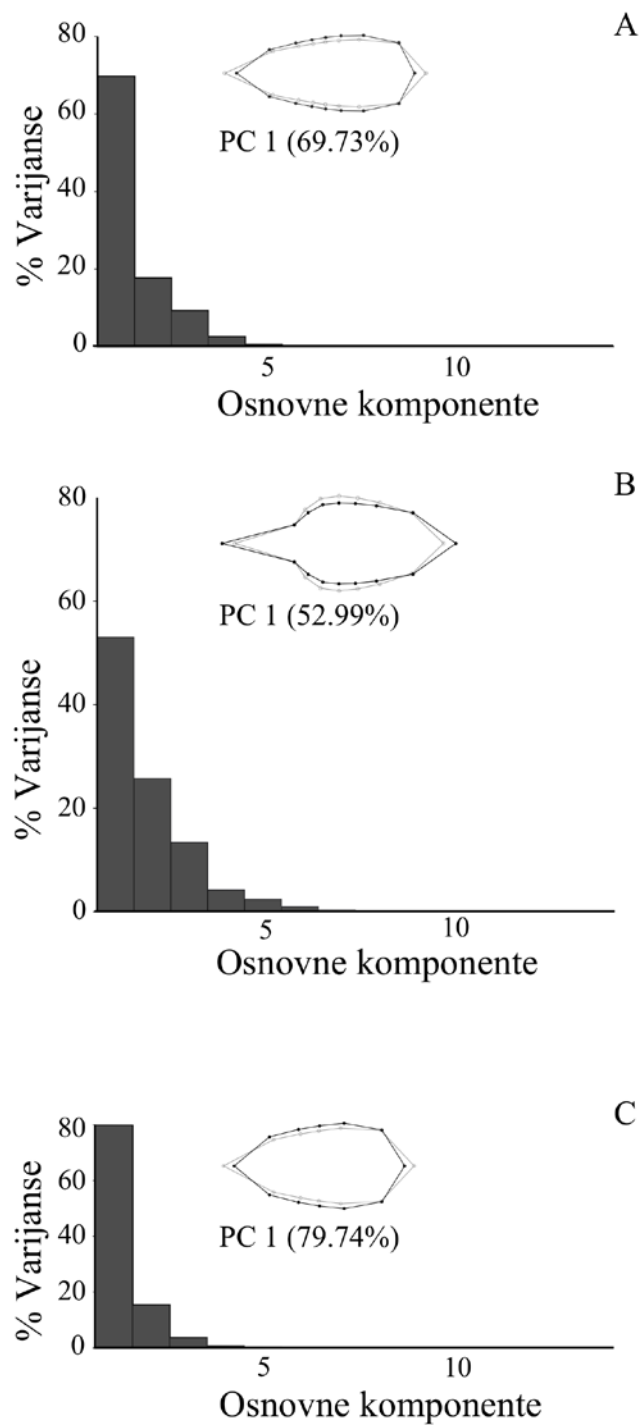
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks (x 10 <sup>5</sup> )	d.f.1,d.f.2	F	P
Populacija (P)	5503.57	32, 166	89.07	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(P)	0.00	403, 2052.3	22.65	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(P*G)	0.00	1581, 4684.6	7.30	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (P*G*C)	0.00	4092, 5410.2	3.69	< <b>0.0001</b>

Tabela 31. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika standarda *I. pumila* poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom izloženih niskom svetlosnom intenzitetu.

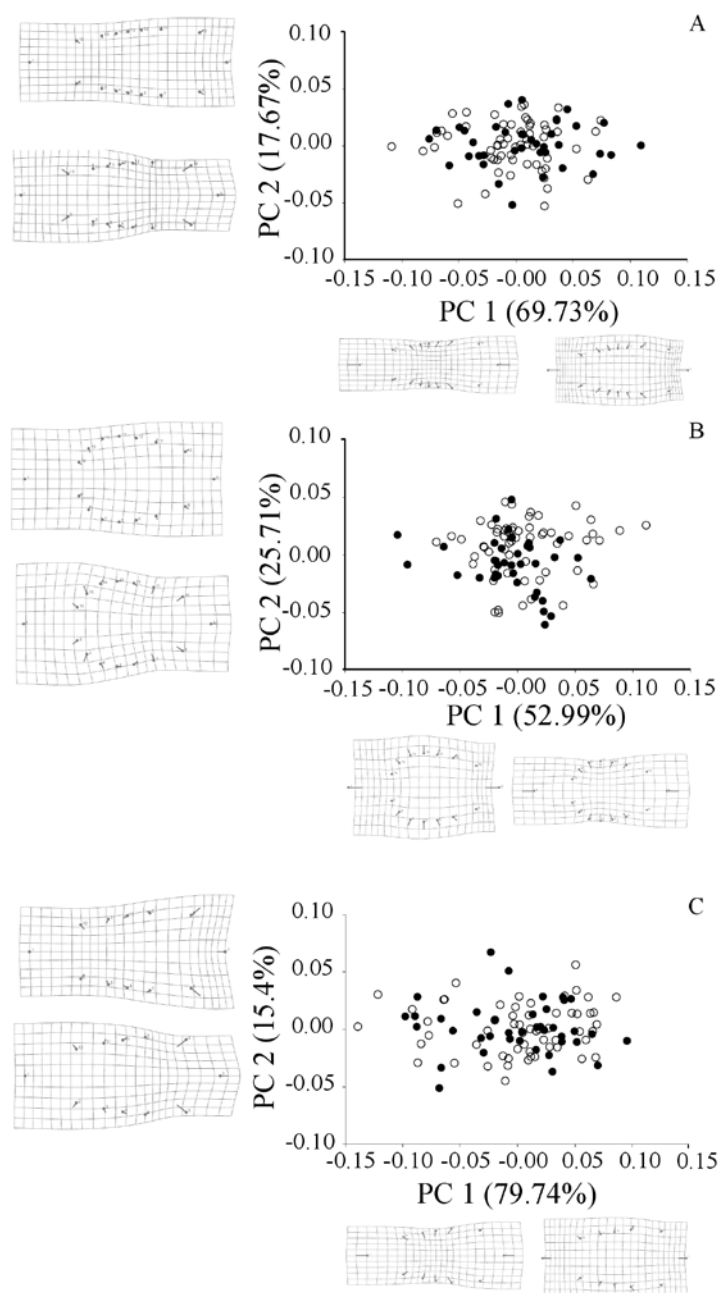
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks (x 10 <sup>5</sup> )	d.f.1,d.f.2	F	P
Populacija (P)	3805.36	32, 166	131.13	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(P)	0.00	372, 1912.4	26.79	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(P*G)	0.00	1612, 4710.6	6.39	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (P*G*C)	0.00	4092, 5410.2	3.31	< <b>0.0001</b>

Tabela 32. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika tučkova *I. pumila* poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom izloženih niskom svetlosnom intenzitetu.

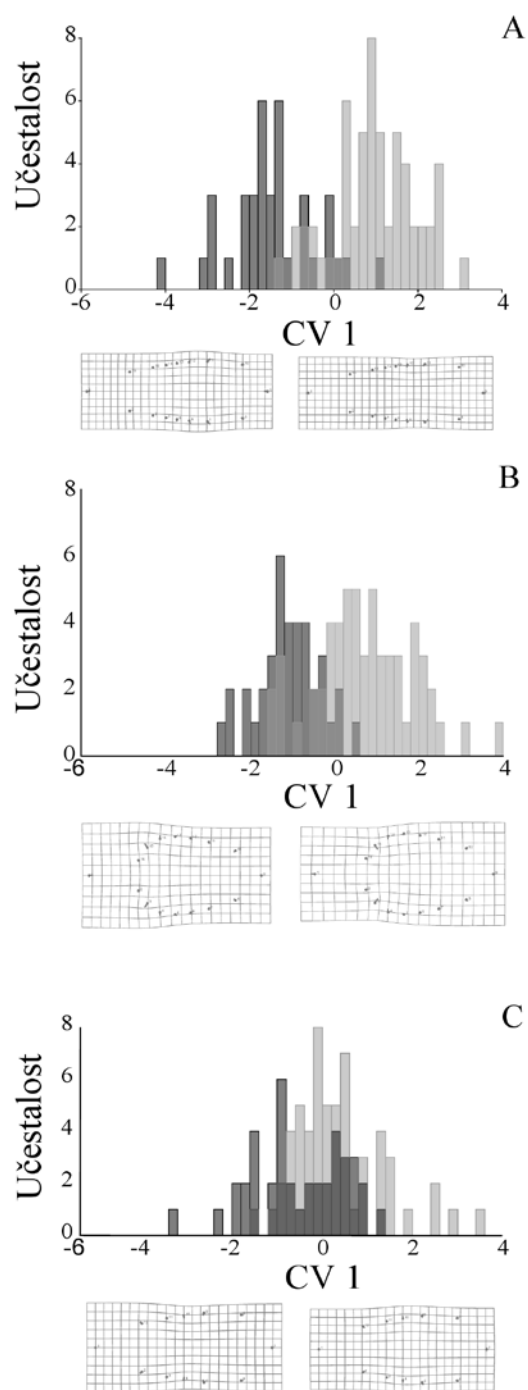
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks (x 10 <sup>5</sup> )	d.f.1,d.f.2	F	P
Populacija (P)	49862.19	23, 181	7.91	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(P)	12.33	299, 2094.7	8.47	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(P*G)	0.07	1219, 3984	3.14	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (P*G*C)	0.00	3128, 4311.4	1.79	< <b>0.0001</b>



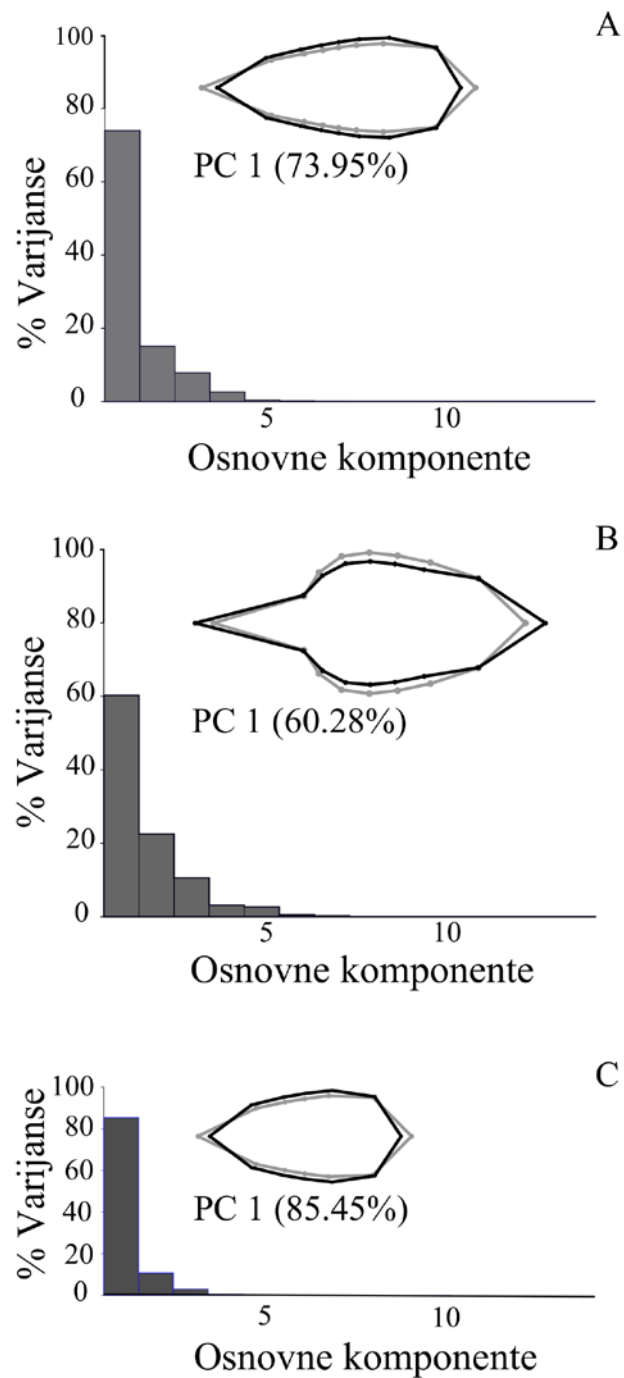
Slika 42. Analiza osnovnih komponenti na osnovu individualanih vrednosti veličine centroida (CS) i Prokrustovih koordinata cvetova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta. Procenat varijabilnosti veličine i oblika: A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* opisan je pomoću osnovnih komponenti.



Slika 43. Analiza osnovnih komponenti na osnovu individualanih vrednosti veličine centroida (CS) i Prokrustovih koordinata cvetova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta (beli krugovi – stanište pune dnevne svetlosti; crni krugovi – stanište pod vegetacijskom senkom). Varijabilnost oblika: A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* prikazana je pomoću deformacionih mreža duž prve (PC1) i druge (PC2) ose.

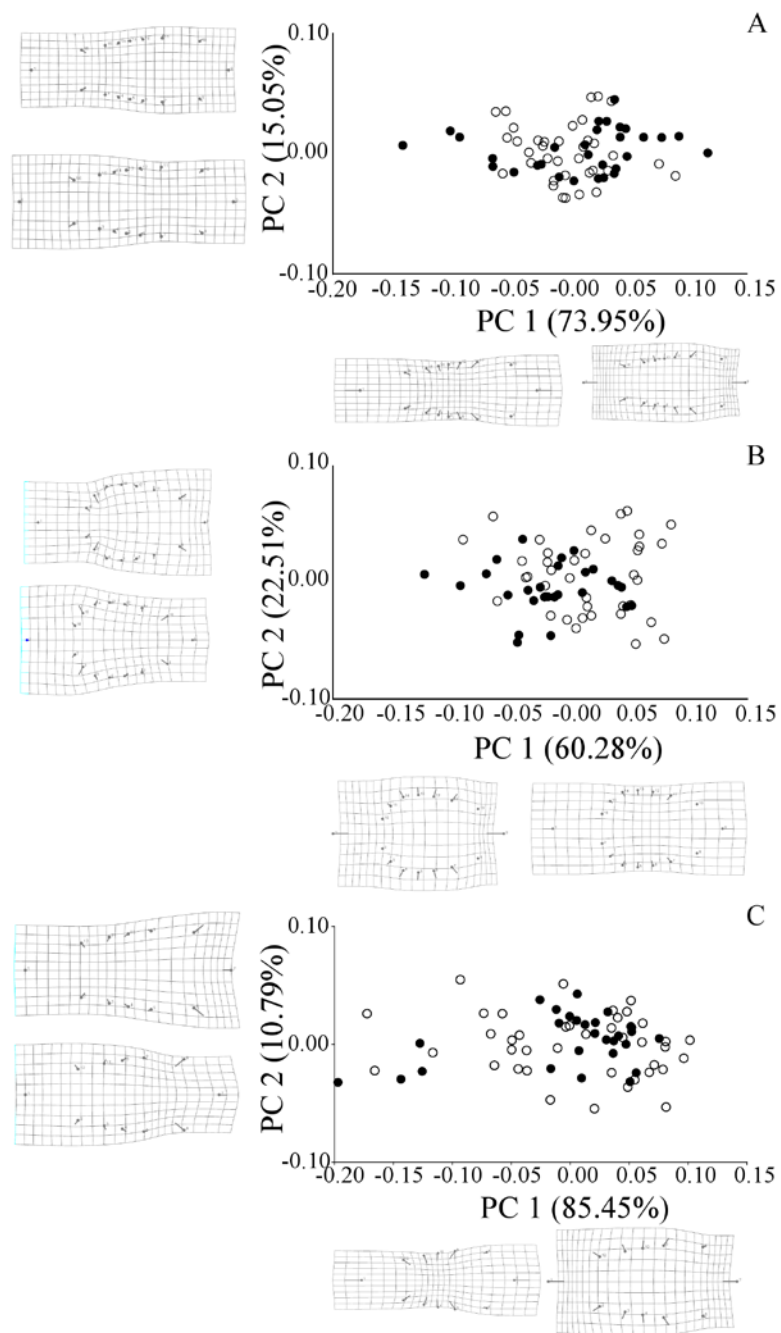


Slika 44. Razlike u obliku A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta (beli stubići – stanište pune dnevne svetlosti, crni stubići – stanište pod vegetacijskom senkom) opisane su pomoću deformacionih mreža duž prve kanonijske ose (CV1).

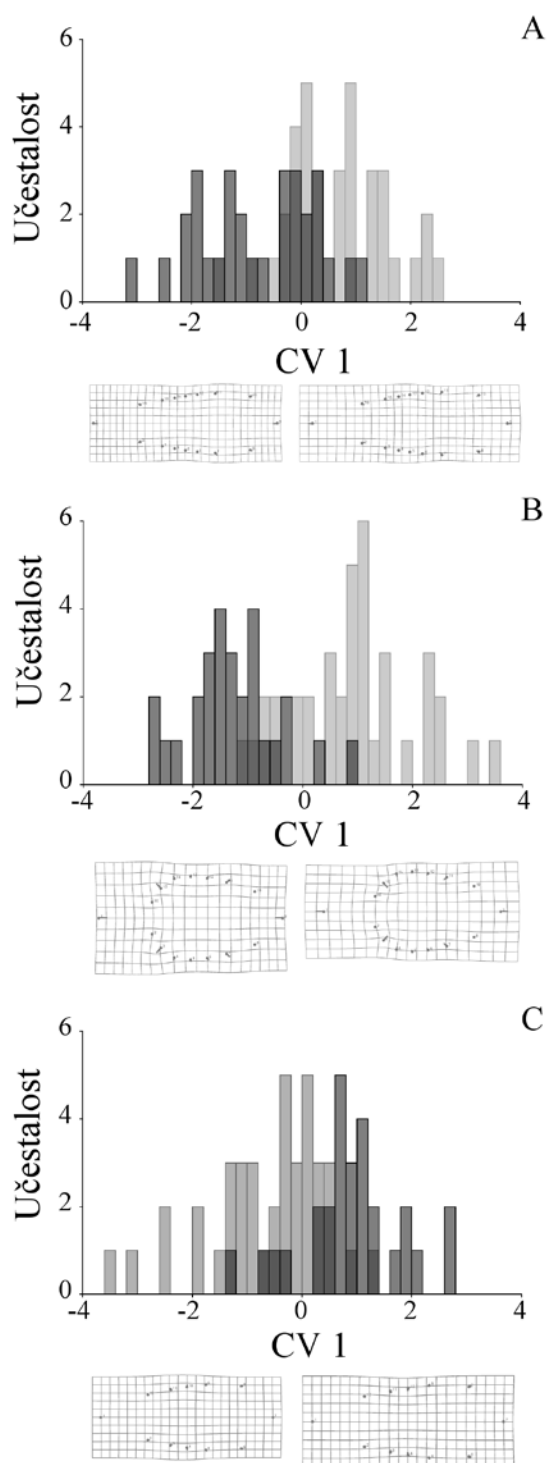


Slika 45. Analiza osnovnih komponenti (PCA) na osnovu individualanih vrednosti veličine centroida (CS) i Prokrustovih koordinata cvetova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta. Procenat varijabilnosti veličine i oblika: A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* opisan je pomoću osnovnih komponenti.

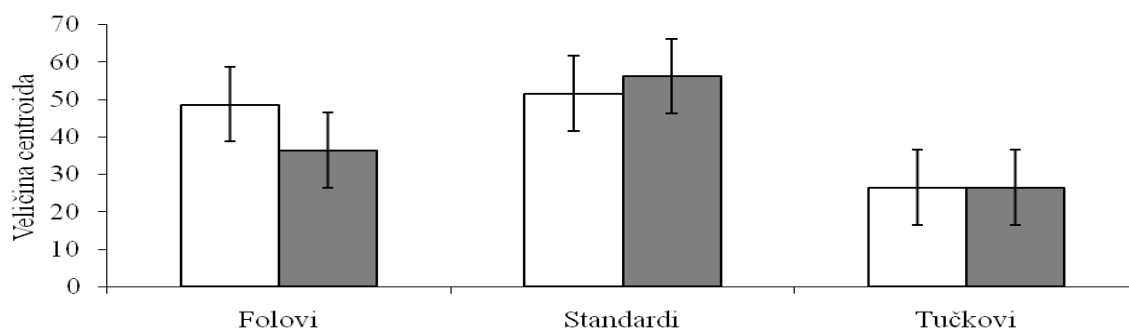




Slika 46. Analiza osnovnih komponenti na osnovu individualanih vrednosti veličine centroida (CS) i Prokrustovih koordinata cvetova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta (beli krugovi – stanište pune dnevne svetlosti; crni krugovi – staništa pod vegetacijskom senkom). Varijabilnost oblika: A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* prikazana je pomoću deформacionih mreža duž prve (PC1) i druge (PC2) ose.



Slika 47. Razlike u obliku A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta (beli stubići – stanište pune dnevne svetlosti, crni stubići – stanište pod vegetacijskom senkom) opisane su pomoću deformacionih mreža duž prve kanonijske ose (CV1).



Slika 48. Prikaz srednjih vrednosti veličine centroida (CS): A. folova, B. standarda i C. tučkova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti pod tretmanom visokog (beli stubići) i niskog (crni stubići) svetlosnog intenziteta.

Tabela 33. Rezultati analize varijanse veličine centroida (CS) delova cveta *I. pumila* (folova, standarda i tučkova) poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta.

Izvor varijabilnosti	Folovi			Standardi			Tučkovi		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
Tretman (T)	1	91.47	< <b>0.0001</b>	1	8.53	<b>0.0091</b>	1	0.04	0.8502
Genotip (G)(T)	17	1.95	<b>0.0250</b>	17	3.92	< <b>0.0001</b>	17	3.15	<b>0.0002</b>
Cvet (C)(T*G)	79	45.53	< <b>0.0001</b>	99	5.25	< <b>0.0001</b>	99	32.63	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (T*G*C)	192	1.07	0.3052	236	0.09	1.0000	236	1.45	<b>0.0023</b>

Tabela 34. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika folova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta.

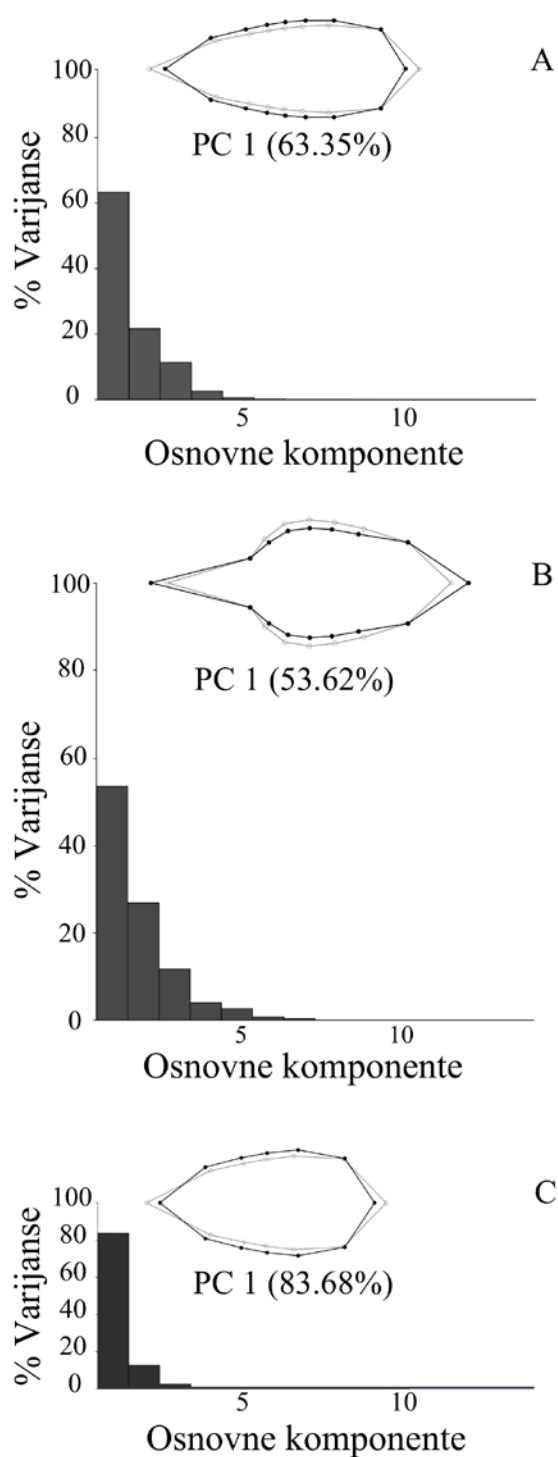
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks (x 10 <sup>5</sup> )	d.f.1,d.f.2	F	P
Tretman (T)	175.45	31, 243	4459.91	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(T)	0.00	527, 3702.9	18.32	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(T*G)	0.00	2449, 7335.8	6.68	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (T*G*C)	0.00	5760, 7599.6	3.84	< <b>0.0001</b>

Tabela 35. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika standarda poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta.

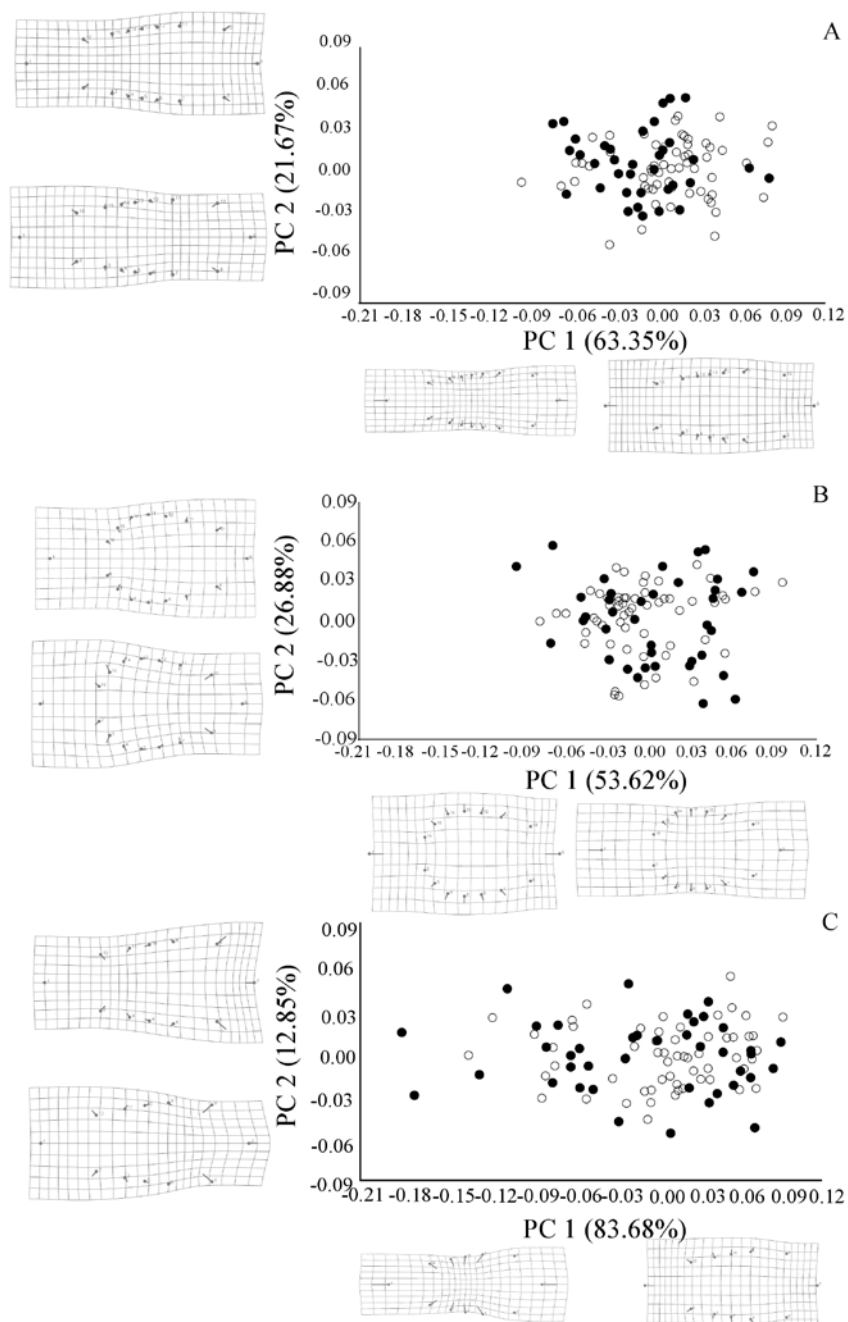
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks (x 10 <sup>5</sup> )	d.f.1,d.f.2	F	P
Tretman (T)	45445.51	30, 192	7.68	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(T)	5.49	510, 2917.8	5.37	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(T*G)	0.00	2970, 5838.9	2.14	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (T*G*C)	0.00	7080, 6089	1.14	< <b>0.0001</b>

Tabela 36. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika tučkova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta.

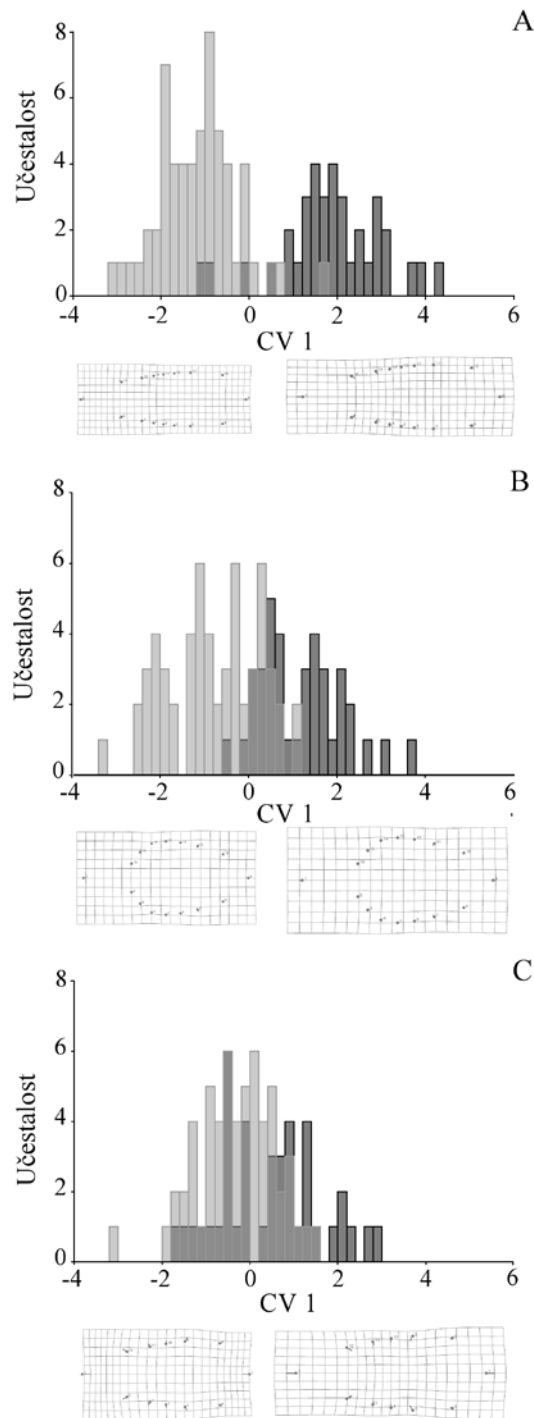
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks (x 10 <sup>5</sup> )	d.f.1,d.f.2	F	P
Tretman (T)	193.72	22, 212	4964.69	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(T)	4.47	391, 2952.6	8.12	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(T*G)	0.00	2277, 4924.1	2.71	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (T*G*C)	0.00	5428, 5047.6	1.60	< <b>0.0001</b>



Slika 49. Analiza osnovnih komponenti (PCA) na osnovu individualnih vrednosti veličine centroida (CS) i Prokrustovih koordinata cvetova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta. Procenat varijabilnosti veličine i oblika: A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* opisan je pomoću osnovnih komponenti.

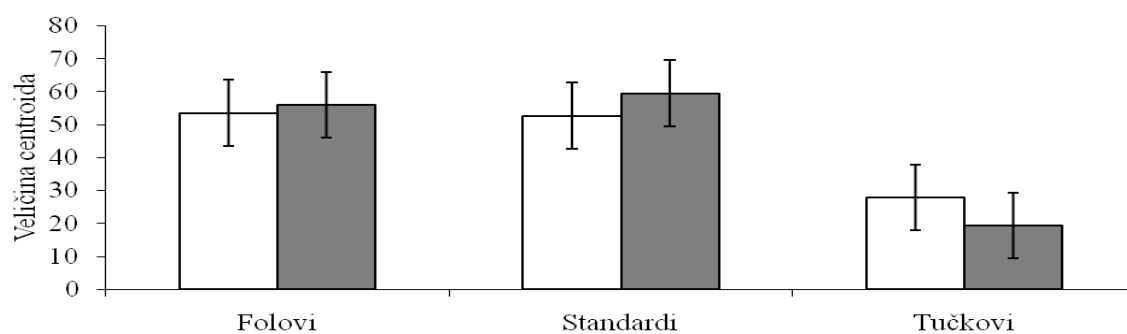


Slika 50. Analiza osnovnih komponenti na osnovu individualnih vrednosti veličine centroida (CS) i Prokrustovih koordinata cvetova poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta (beli krugovi – tretman visokog svetlosnog intenziteta; crni krugovi – tretman niskog svetlosnog intenziteta). Varijabilnost oblika: A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* prikazana je pomoću deformacionih mreža duž prve (PC1) i druge (PC2) ose.



Slika 51. Razlike u obliku A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta (beli stubići – tretman visokog svetlosnog intenziteta, crni stubići – tretman niskog svetlosnog intenziteta) opisane su pomoću deformacionih mreža duž prve kanonijske ose (CV1).





Slika 52. Prikaz srednjih vrednosti veličine centroida (CS): A. folova, B. standarda i C. tučkova poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog (beli stubići) i niskog (crni stubići) svetlosnog intenziteta.

Tabela 37. Rezultati analize varijanse veličine centroida (CS) delova cveta *I. pumila* (folova, standarda i tučkova) poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta.

Izvor varijabilnosti	Folovi			Standardi			Tučkovi		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
Tretman (T)	1	1.95	0.1854	1	7.47	<b>0.0186</b>	1	152.05	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(T)	12	1.58	0.1271	11	3.11	<b>0.0027</b>	12	3.16	<b>0.0018</b>
Cvet (C)(T*G)	54	60.20	< <b>0.0001</b>	53	6.15	< <b>0.0001</b>	54	58.60	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (T*G*C)	136	0.86	0.8260	132	0.10	1.0000	136	2.60	< <b>0.0001</b>

Tabela 38. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika folova *I. pumila* poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta.

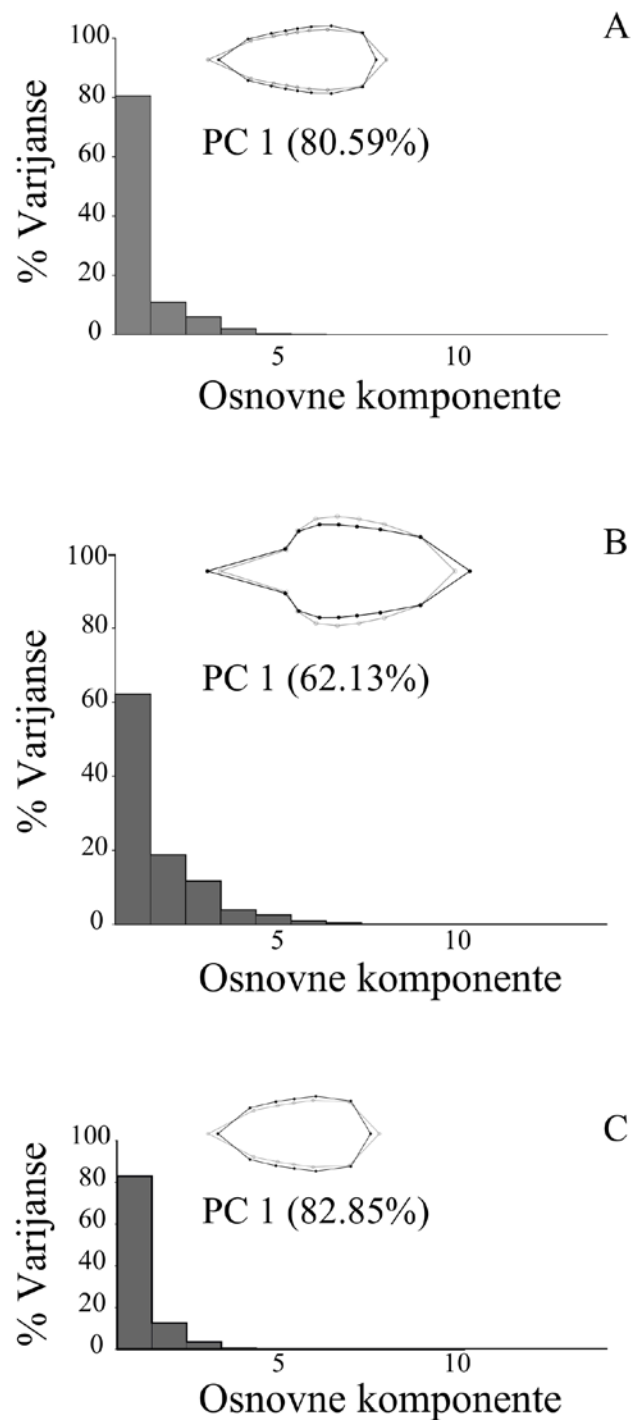
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks ( $\times 10^5$ )	d.f.1,d.f.2	F	P
Tretman (T)	3.80	31, 173	148075.00	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(T)	0.00	372, 1979.7	38.56	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(T*G)	0.00	1674, 4921.1	10.76	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (T*G*C)	0.00	4080, 5447	5.70	< <b>0.0001</b>

Tabela 39. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika standarda *I. pumila* poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta.

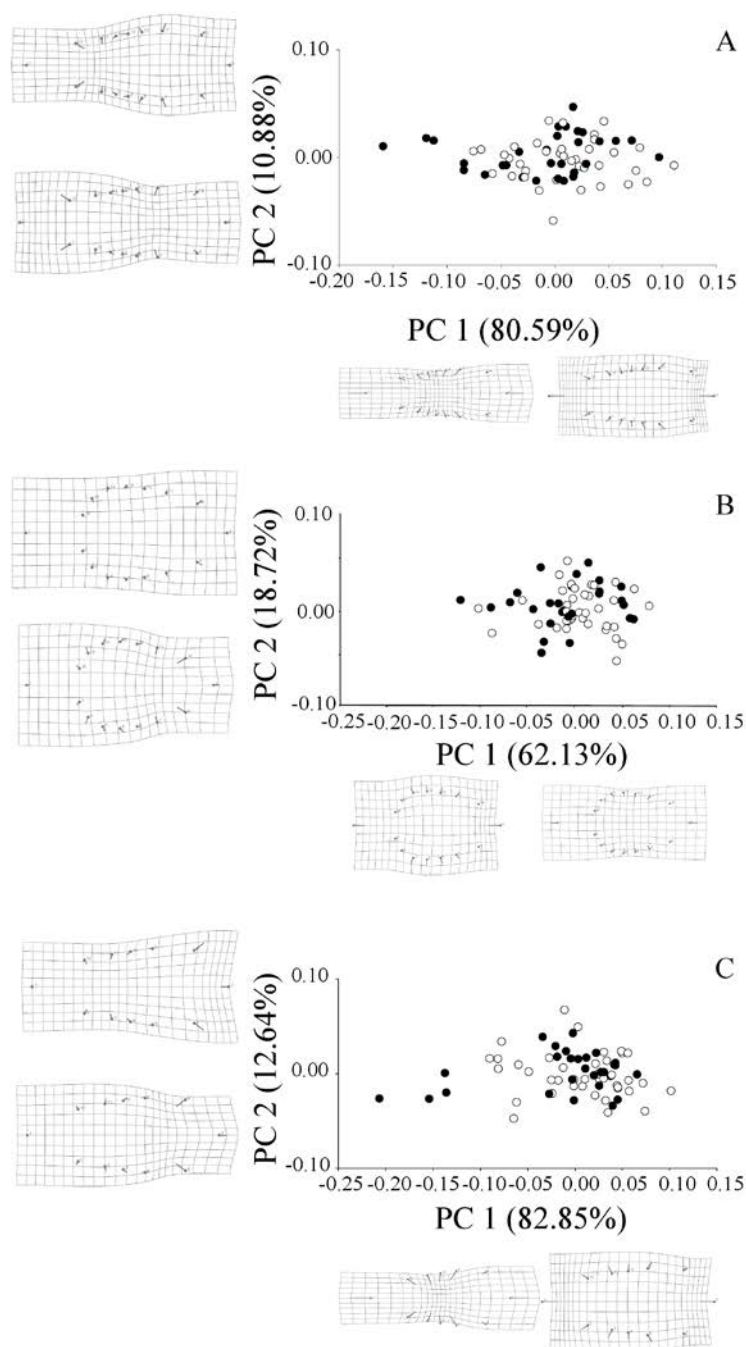
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks ( $\times 10^5$ )	d.f.1,d.f.2	F	P
Tretman (T)	64.46	32, 166	8042.96	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(T)	0.00	352, 1764.1	59.90	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(T*G)	0.00	1643, 4735.6	14.66	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (T*G*C)	0.00	4224, 5556	6.95	< <b>0.0001</b>

Tabela 40. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika tučkova *I. pumila* poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta.

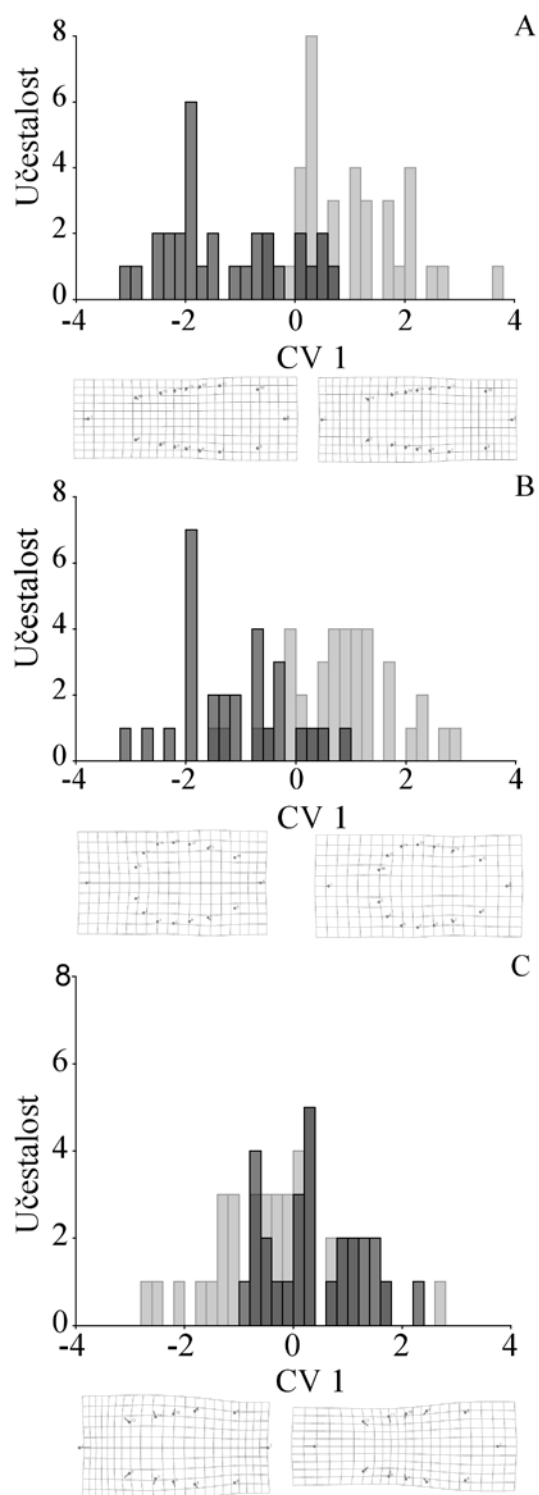
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks ( $\times 10^5$ )	d.f.1,d.f.2	F	P
Tretman (T)	192.10	22, 182	4298.13	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(T)	1.75	276, 1966.7	12.75	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(T*G)	0.00	1242, 3996.3	4.09	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (T*G*C)	0.00	3128, 4311.4	2.27	< <b>0.0001</b>



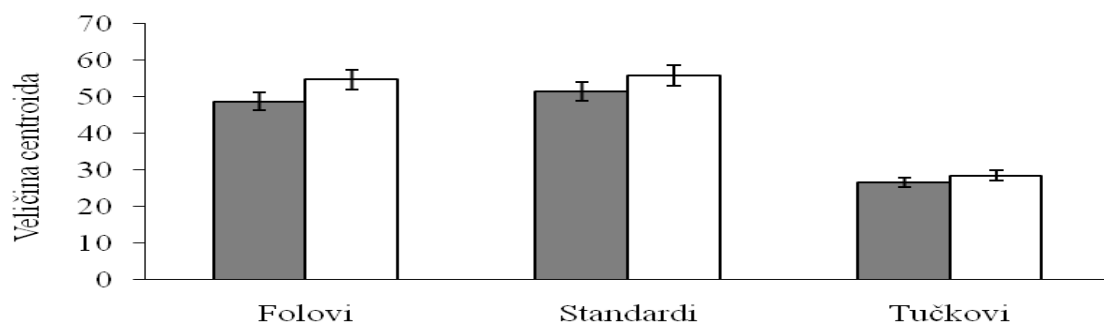
Slika 53. Analiza osnovnih komponenti (PCA) na osnovu individualanih vrednosti veličine centroida (CS) i Prokrustovih koordinata cvetova poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta. Procenat varijabilnosti veličine i oblika: A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* opisan je pomoću osnovnih komponenti.



Slika 54. Analiza osnovnih komponenti na osnovu individualanih vrednosti veličine centroida (CS) i Prokrustovih koordinata cvetova poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta (beli krugovi – tretman visokog svetlosnog intenziteta; crni krugovi – tretman niskog svetlosnog intenziteta). Varijabilnost oblika: A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* prikazana je pomoću deformacionih mreža duž prve (PC1) i druge (PC2) ose.



Slika 55. Razlike u obliku A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta (beli stubići – tretman visokog svetlosnog intenziteta, crni stubići – tretman niskog svetlosnog intenziteta) opisane su pomoću deformacionih mreža duž prve kanonijske ose (CV1).



Slika 56. Prikaz srednjih vrednosti veličine centroida (CS): A. folova, B. standarda i C. tučkova biljaka sa staništa bez antropogene aktivnosti (beli stubići) i sa antropogenim aktivnostima (aerozagadenje)(crni stubići).

Tabela 41. Rezultati analize varijanse veličine centroida (CS) delova cveta *I. pumila* (folova, standarda i tučkova) sa staništa bez i sa antropogenim stresom (aerozagađenjem) u odnosu na izvore varijabilnosti – stanište, genotip, cvet i deo cveta.

Izvor varijabilnosti	Folovi			Standardi			Tučkovi		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
Stanište (S)	1	18.06	<b>0.0002</b>	1	10.87	<b>0.0024</b>	1	11.01	<b>0.0024</b>
Genotip (G)(S)	34	3.18	< <b>0.0001</b>	34	2.72	< <b>0.0001</b>	39	2.04	<b>0.0021</b>
Cvet (C)(S*G)	78	51.74	< <b>0.0001</b>	96	56.93	< <b>0.0001</b>	109	53.92	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (S*G*C)	224	1.51	<b>0.0004</b>	264	1.35	<b>0.0073</b>	278	3.54	< <b>0.0001</b>



Tabela 42. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika folova *I. pumila* sa staništa bez i sa antropogenim stresom (aerozagađenjem) u odnosu na izvore varijabilnosti – stanište, genotip, cvet i deo cveta.

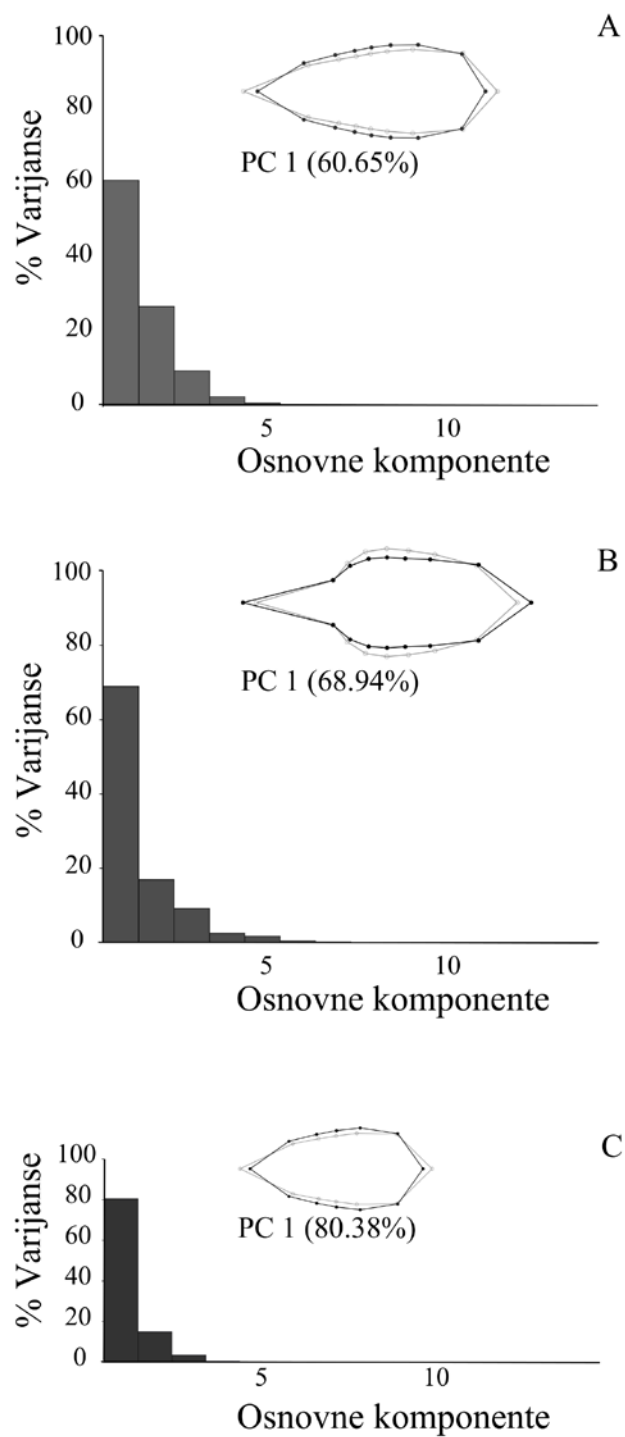
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks (x 10 <sup>5</sup> )	d.f.1,d.f.2	F	P
Stanište (S)	2179.88	31, 291	421.24	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(S)	0.00	1054, 6859	13.02	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(S*G)	0.00	2418, 8705.5	6.16	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (S*G*C)	0.00	6720, 9055.8	4.39	< <b>0.0001</b>

Tabela 43. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika standarada *I. pumila* sa staništa bez i sa antropogenim stresom (aerozagađenjem) u odnosu na izvore varijabilnosti – stanište, genotip, cvet i deo cveta.

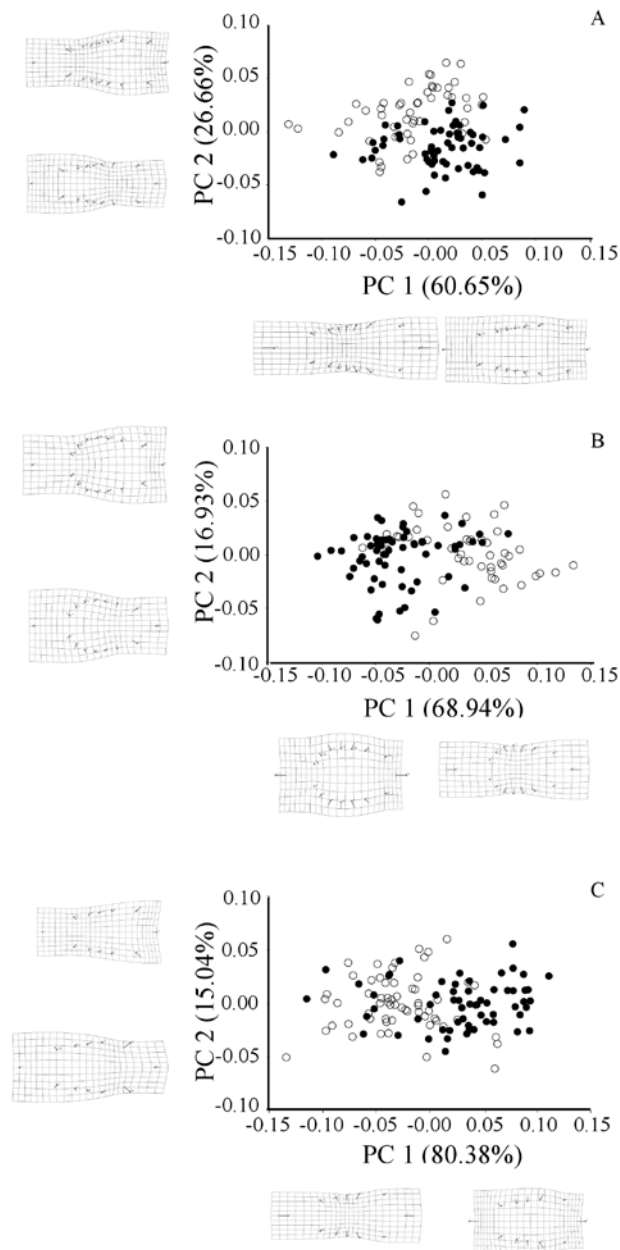
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks (x 10 <sup>5</sup> )	d.f.1,d.f.2	F	P
Stanište (S)	1424.26	32, 232	501.79	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(S)	0.00	1054, 5528.8	11.99	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(S*G)	0.00	2976, 7217.7	5.07	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (S*G*C)	0.00	8184, 7578.2	3.09	< <b>0.0001</b>

Tabela 44. Rezultati multifaktorske analize varijanse (MANOVA) oblika tučkova *I. pumila* sa staništa bez i sa antropogenim stresom (aerozagađenjem) u odnosu na izvore varijabilnosti – stanište, genotip, cvet i deo cveta.

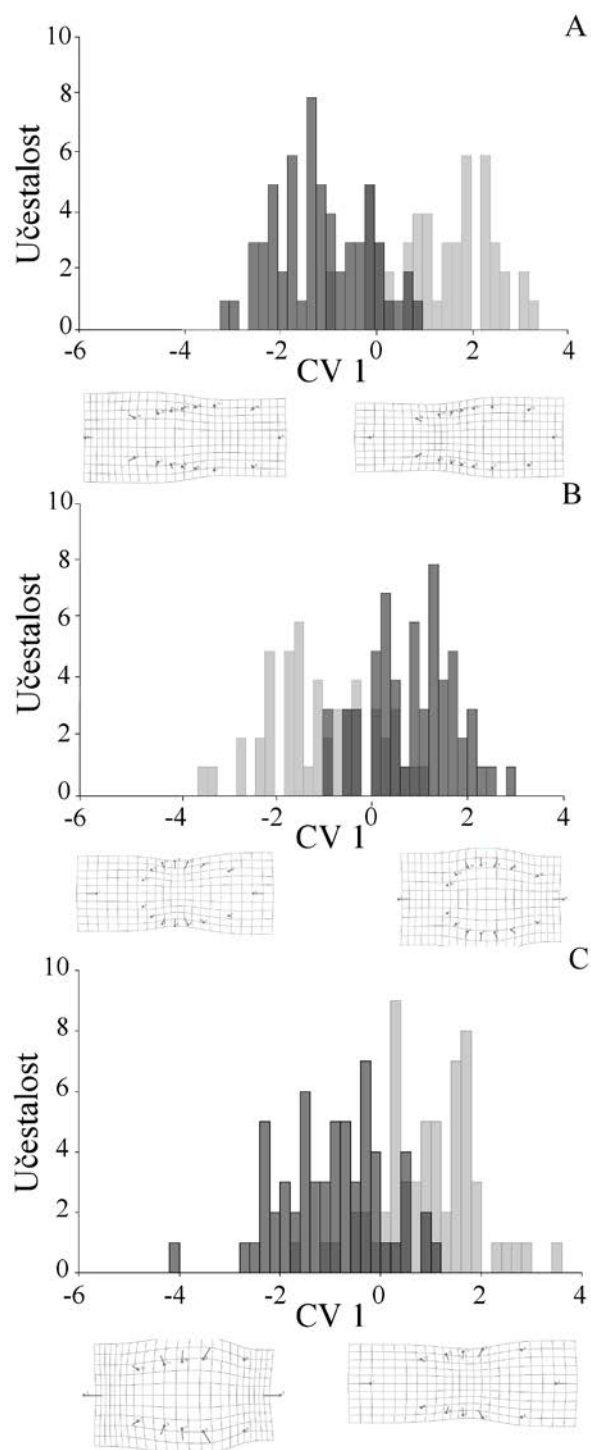
Izvor varijabilnosti	$\lambda$ Wilks (x 10 <sup>5</sup> )	d.f.1,d.f.2	F	P
Stanište (S)	18667.86	22,266	52.68	< <b>0.0001</b>
Genotip (G)(S)	1.04	858, 5231.7	4.99	< <b>0.0001</b>
Cvet (C)(S*G)	0.13	2398, 5919.9	2.16	< <b>0.0001</b>
Deo cveta (S*G*C)	0.00	6116, 6033.9	1.60	< <b>0.0001</b>



Slika 57. Analiza osnovnih komponenti (PCA) na osnovu individualnih vrednosti veličine centroida (CS) i Prokrustovih koordinata cvetova sa staništa bez i sa antropogenim aktivnostima (aerozagađenje). Procenat varijabilnosti veličine i oblika: A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* opisan je pomoću osnovnih komponenti.



Slika 58. Analiza osnovnih komponenti na osnovu individualanih vrednosti veličine centroida (CS) i Prokrustovih koordinata cvetova sa staništa bez antropogenih aktivnosti (beli krugovi – stanište pune dnevne svetlosti) i sa antropogenim aktivnostima (crni krugovi – eksperimentalne populacije poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta). Varijabilnost oblika: A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* prikazana je pomoću deformacionih mreža duž prve (PC1) i druge (PC2) ose.



Slika 59. Razlike u obliku: A. folova, B. standarda, C. tučkova *I. pumila* sa staništa bez antropogene aktivnosti (beli stubići) i sa antropogenim aktivnostima (crni stubići) opisane su pomoću deformacionih mreža duž prve kanonijske ose (CV1).

Tabela 45. Stepen integracije između oblika različitih delova cveta biljaka *I. pumila* sa staništa pune dnevne svetlosti i staništa pod vegetacijskom senkom.

Delovi cveta	Stanište pune dnevne svetlosti		Stanište pod vegetacijskom senkom	
	RV koeficijent	P vrednost	RV koeficijent	P vrednost
Oblik folova i standarda	0.35	< <b>0.0001</b>	0.37	< <b>0.0001</b>
Oblik standarda i tučkova	0.05	0.1972	0.29	< <b>0.0001</b>
Oblik folova i tučkova	0.10	<b>0.0197</b>	0.23	<b>0.0002</b>

Tabela 46. Stepen integracije između oblika različitih delova cveta biljaka *I. pumila* poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta.

Delovi cveta	Biljke poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta		Biljke poreklom sa staništa pune dnevne svetlosti u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta	
	RV koeficijent	P vrednost	RV koeficijent	P vrednost
Oblik folova i standarda	0.31	< <b>0.0001</b>	0.36	< <b>0.0001</b>
Oblik standarda i tučkova	0.05	0.1770	0.12	0.0533
Oblik folova i tučkova	0.09	<b>0.0333</b>	0.32	<b>0.0003</b>

Tabela 47. Stepen integracije između oblika različitih delova cveta biljaka *I. pumila* poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog i niskog svetlosnog intenziteta.

Delovi cveta	Biljke poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu visokog svetlosnog intenziteta		Biljke poreklom sa staništa pod vegetacijskom senkom u tretmanu niskog svetlosnog intenziteta	
	RV koeficijent	P vrednost	RV koeficijent	P vrednost
Oblik folova i standarda	0.36	<b>0.0002</b>	0.48	<b>0.0003</b>
Oblik standarda i tučkova	0.10	0.0850	0.15	0.0935
Oblik folova i tučkova	0.11	0.0536	0.06	0.4481

Tabela 48. Stepen integracije između oblika različitih delova cveta biljaka *I. pumila* u uslovima bez i sa antropogeno indukovanim stresom.

Delovi cveta	Stanište bez antropogeno indukovanoog stresa		Stanište sa antropogeno indukovanim stresom	
	RV koeficijent	P vrednost	RV koeficijent	P vrednost
Oblik folova i standarda	0.31	< <b>0.0001</b>	0.26	< <b>0.0001</b>
Oblik standarda i tučkova	0.05	0.2138	0.06	0.1292
Oblik folova i tučkova	0.05	0.2496	0.09	<b>0.0360</b>

## ***IX Biografija autora***

Vukica D. Vujić rođena je 4.03.1985. godine u Beogradu, gde je i završila osnovnu i srednju školu. Biološki fakultet Univerziteta u Beogradu je upisala školske 2004/2005. godine, studijska grupa Biologija, smer Primenjena genetika. Diplomirala je 2009. godine, a doktorske studije na smeru Biologija, modul Evolucionarna biologija upisala je 2010/2011. godine na istom fakultetu.

Bila je stipendista Ministarstva Republike Srbije u periodu od 2005. do 2007. godine. Od novembra 2009. godine radila je kao saradnik u nastavi na Katedri za genetiku i evoluciju Biološkog fakulteta. Od januara 2011. godine je u zvanju istraživač pripravnik unutar projekta osnovnih istraživanja: „Evolucija u heterogenim sredinama: mehanizmi adaptacija, biomonitoring i konzervacija biodiverziteta" (br. 173025), finansiranom od strane Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja Republike Srbije. U zvanje istraživač saradnik izabrana je 14.12.2013. godine.



## Прилог 1.

### Изјава о ауторству

Потписани-а \_\_\_\_\_ Вукица Вујић \_\_\_\_\_  
број индекса \_\_\_\_\_ Б3019/2010 \_\_\_\_\_

### Изјављујем

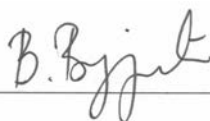
да је докторска дисертација под насловом

Интер- и интрапопулациона варијабилност облика листа *Mercurialis perennis* L. и делова цвета *Iris pumila* L.: утицај хетерогених услова светлости и антропогено индукованог стреса \_\_\_\_\_

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

**Потпис докторанда**

У Београду, \_\_\_\_\_ 28.1.2016. \_\_\_\_\_

  
\_\_\_\_\_

## Прилог 2.

### Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора \_\_\_\_\_ Вукица Вујић \_\_\_\_\_

Број индекса \_\_\_\_\_ Б3019/2010 \_\_\_\_\_

Студијски програм \_\_\_\_\_ Еволуциона биологија \_\_\_\_\_

Наслов рада: Интер- и интрапопулациона варијабилност облика листа *Mercurialis perennis* L. и делова цвета *Iris pumila* L.: утицај хетерогених услова светлости и антропогено индукованог стреса

Ментори \_\_\_\_\_ др Драгана Цветковић и др Данијела Миљковић \_\_\_\_\_

Потписани/а \_\_\_\_\_ Вукица Вујић \_\_\_\_\_

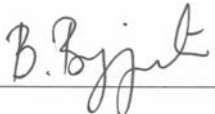
Изјављујем да је штампана верзија мог докторског рада истоветна електронској верзији коју сам предао/ла за објављивање на порталу **Дигиталног репозиторијума Универзитета у Београду**.

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

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

**Потпис докторанда**

У Београду, \_\_\_\_\_ 28.1.2016. \_\_\_\_\_

  
\_\_\_\_\_

### Прилог 3.

#### Изјава о коришћењу

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

Интер- и интрапопулациона варијабилност облика листа *Mercurialis perennis* L. и делова цвета *Iris pumila* L.: утицај хетерогених услова светлости и антропогено индукованог стреса

која је моје ауторско дело.

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

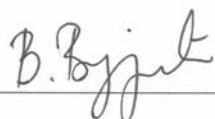
Моју докторску дисертацију похрањену у Дигитални репозиторијум Универзитета у Београду могу да користе сви који поштују одредбе садржане у одабраном типу лиценце Креативне заједнице (Creative Commons) за коју сам се одлучио/ла.

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

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

**Потпис докторанда**

У Београду, \_\_\_\_\_ 28.1.2016. \_\_\_\_\_

  
\_\_\_\_\_

1. Ауторство - Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце, чак и у комерцијалне сврхе. Ово је најслободнија од свих лиценци.
2. Ауторство – некомерцијално. Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела.
3. Ауторство - некомерцијално – без прераде. Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела. У односу на све остале лиценце, овом лиценцом се ограничава највећи обим права коришћења дела.
4. Ауторство - некомерцијално – делити под истим условима. Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца не дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада.
5. Ауторство – без прераде. Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, без промена, преобликовања или употребе дела у свом делу, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела.
6. Ауторство - делити под истим условима. Дозвољавање умножавање, дистрибуцију и јавно саопштавање дела, и прераде, ако се наведе име аутора на начин одређен од стране аутора или даваоца лиценце и ако се прерада дистрибуира под истом или сличном лиценцом. Ова лиценца дозвољава комерцијалну употребу дела и прерада. Слична је софтверским лиценцама, односно лиценцама отвореног кода.