

**НАСТАВНО-НАУЧНОМ ВЕЋУ БИОЛОШКОГ ФАКУЛТЕТА
УНИВЕРЗИТЕТА У БЕОГРАДУ**

На III редовној седници Наставно-научног већа Биолошког факултета Универзитета у Београду, одржаној 9. децембра 2016. године, прихваћен је извештај ментора др Стевана Аврамова и др Драгане Цветковић да је кандидат **Урош З. Живковић**, истраживач сарадник Института за биолошка истраживања „Синиша Станковић“ Универзитета у Београду, урадио докторску дисертацију под насловом **„Фенотипска пластичност екофизиолошких, морфолошких и фенолошких особина *Iris variegata* L. (Iridaceae) и диференцијација генотипова из станишта са различитим светлосним карактеристикама”** и одређена је Комисија за преглед и оцену докторске дисертације у саставу:

др Стеван Аврамов, виши научни сарадник Института за биолошка истраживања „Синиша Станковић“ Универзитета у Београду, др Драгана Цветковић, ванредни професор Биолошког факултета Универзитета у Београду, др Слободан Јовановић, ванредни професор Биолошког факултета Универзитета у Београду, др Бранислав Шилер, виши научни сарадник Института за биолошка истраживања „Синиша Станковић“ Универзитета у Београду и др Наташа Баришић Клисарић, научни сарадник Института за биолошка истраживања „Синиша Станковић“ Универзитета у Београду.

Комисија је прегледала урађену докторску дисертацију и Већу подноси следећи

ИЗВЕШТАЈ

ОПШТИ ПОДАЦИ О ДОКТОРСКОЈ ДИСЕРТАЦИЈИ

Експериментални део докторске дисертације **Уроша З. Живковића** под насловом **„Фенотипска пластичност екофизиолошких, морфолошких и фенолошких особина *Iris variegata* L. (Iridaceae) и диференцијација генотипова из станишта са различитим светлосним карактеристикама”** урађен је у Институту за биолошка истраживања „Синиша Станковић“ Универзитета у Београду, у оквиру пројекта „Еволуција у хетерогеним срединама: механизми адаптација, биомониторинг и конзервација биодиверзитета“ (ОИ 173025). Дисертација садржи: насловну страну на

српском и енглеском језику, страну са подацима о менторима и члановима комисије, захвалницу, резиме на српском и енглеском језику, садржај, текст рада по поглављима, биографију аутора и прилоге везане за ауторство. Текст докторске дисертације по поглављима написан је на 209 страна и садржи 69 табела, 21 график, као и 311 библиографских јединица. Текст је подељен на следећа поглавља: Увод (22 стране), Циљеви истраживања (2 стране), Материјал и методе (17 страна), Резултати (33 стране; табеле и графици дати су у поглављу Прилози), Дискусија (15 страна), Закључци (3 стране), Литература (25 страна) и Прилози (91 страна).

АНАЛИЗА ДОКТОРСКЕ ДИСЕРТАЦИЈЕ

Предмет докторске дисертације је изучавање варијабилности морфолошких, екофизиолошких и фенолошких, као и особина плодоношења биљака врсте *Iris variegata* које насељавају станишта са различитим светлосним условима. Варирање је праћено током две године, у три сезоне (пролеће, лето, јесен) на генотиповима пореклом са станишта у Делиблатској пешчари. Обрасци варирања више особина су испитивани у експерименталним условима – познатим и контролисаним светлосним третманима (пуна дневна светлост vs. вегетацијска сенка). Дисертација се бави проучавањем фенотипске пластичности у различитим светлосним условима средине, а резултати су сагледани у светлу савремених схватања значаја пластичности организма за еколошку дистрибуцију и обрасце еволуционе диверзификације.

Кандидат у поглављу **УВОД** даје детаљан преглед истраживања која се односе на проблематику и приступе коришћене у докторској дисертацији, наводи питања која су још увек отворена и објашњава основу на којој је базирао радне хипотезе и истраживања. Поглавље је подељено у два подпоглавља. У првом је представљен концепт фенотипске пластичности и дат историјски преглед третмана овог феномена у еволуционој биологији. Посебно је истакнут значај фенотипске пластичности као интегралног дела савременог концептуалног оквира у истраживању фенотипске еволуције, означеног као "Еко-Ево-Дево". Описани су и ограничења и цене фенотипске пластичности који одговарају на питање зашто фенотипска пластичност није увек селективно фаворизирана. Кандидат је детаљно приказао начине процене фенотипске пластичности преко норме реакција и анализе варијансе, као комплементарних приступа у анализи овог феномена. Нагласио је везу просторне и временске хетерогености срединских фактора са величином како генетичке варијансе и коваријансе, тако и коефицијената херитабилности и корелација. У другом делу су обрађена питања која се односе на концепт стреса код

биљака, посебно светлосног стреса, као и на специфичне пластичне промене различитих типова особина које представљају адаптацију на овакве субоптималне услове. Приказан је експериментални приступ коришћен у овој тези, конципиран на основу различитих светлосних услова које налазимо у природним стаништима ове врсте (пуна дневна светлост, односно вегетацијска сенка), који је подразумевао излагање генетички различитих група биљака истим и другачијим светлосним условима од оних који владају у њиховим природним стаништима (висок интензитет и однос црвене/тамноцрвене светлости vs. низак интензитет и однос црвене/тамноцрвене светлости).

У поглављу **ЦИЉЕВИ ИСТРАЖИВАЊА** кандидат је поставио основне циљеве истраживања:

- Испитати да ли постоје значајне разлике средњих вредности и опсега варирања свих праћених особина код клоналних реплика врсте *I. variegata* које су гајене на два светлосна третмана: висок интензитет и однос црвене и тамноцрвене светлости vs. низак интензитет и низак однос црвене и тамноцрвене светлости.

- Тестирати да ли се обрасци варирања морфолошких и екофизиолошких особина, као и особина цветања и плодношења, значајно разликују између генотипова пореклом како са истог, тако и са различитих природних станишта.

- Испитати значајност разлика у обрасцима варирања анализираних особина током две године, и током три вегетацијске сезоне.

- Утврдити да ли на величине квантитативно-генетичких параметара (коефицијената херитабилности и корелација) значајно утиче светлосни третман на коме су гајене биљке, као и да ли порекло клонова, година извођења експеримента и вегетацијска сезона могу значајно допринети разликама ових параметара.

- Упоредити добијене резултате са резултатима претходних истраживања на сродној врсти, *Iris pumila*, која насељава исти локалитет, али има нешто другачије еколошке захтеве.

У оквиру поглавља **МАТЕРИЈАЛ И МЕТОДЕ**, дат је преглед метода које су примењене у овом истраживању. Детаљно је представљен објекат истраживања и карактеристике које врсту *I. variegata* чине погодном за проучавање фенотипске пластичности. Приказан је ареал распрострањења са посебним нагласком на распрострањење у Републици Србији, као и природна станишта и најчешће биљне заједнице у којима налазимо ову врсту. Детаљно је описан животни циклус, уз податке о особинама животне историје и репродукције. Описани су локалитети у Делиблатској пешчари са којих су узорковани генотипови укључени у експеримент. Узете су клоналне реплике (делови ризома) више од 100 генотипова и аклиматизоване годину дана на експерименталној површини у Институту за биолошка истраживања “Синиша

Станковић“ у Београду. За даљу анализу коришћено је око 400 клоналних реплика формираних од 97 генотипова који су преживели аклиматизацију. Експериментални дизајн чинила су два експериментална блока од којих је сваки био подељен на два дела. Половина сваког блока је била засењена и припадала је "тамном" светлосном третману (низак интензитет и однос црвене/тамноцрвене светлости), док је друга половина била без засене припадала "светлом" третману (висок интензитет и однос црвене/тамноцрвене светлости). Сваки генотип је имао по једну клоналну реплику у сваком делу оба блока. Кандидат је детаљно описао особине које је пратио током експеримента. За анализу густине стома користио је UTHSCSA Image tool софтверски пакет. Изоловање хлорофила и каротеноида из листова вршено је према Minocha и сарадницима (2009). Цветање је евидентирано свакодневно од отварања првог до отварања последњег цвета током обе сезоне цветања. Код опрашених цветова чауре су коришћене у даљој анализи; одређиван је и број и маса семена. У обради података коришћен је приказ норми реакција појединачних генотипова и средњих вредности више група генотипова. Посебно је објашњена анализа варијансе поновљених мерења (енг. *repeated ANOVA*), која се примењује у случају дизајна са вишеструким мерењима на истим експерименталним јединицама у више временских тачака. Урађене су и *Profile* анализе које омогућавају мултиваријатни приступ у оквиру анализе поновљених мерења. Фенотипске корелације између парова особина процењене су на основу корелационих коефицијената у свакој од три вегетацијске сезоне у обе године извођења експеримента. Кореспонденција између фенотипских корелационих матрица унутар и између светлосних режима тестирана је Мантеловим тестом. За процену херитабилности у ширем смислу (за сваку особину унутар оба светлосна третмана у свакој од вегетацијских сезона и година) коришћен је метод максималне веродостојности са ограничењима (енг. *Restricted maximum likelihood*). За статистичку обраду података коришћени су статистички пакети SAS (Statistical Analysis System) и NTSYS.

У поглављу **РЕЗУЛТАТИ** кандидат прегледно износи резултате, систематизоване у четири подпоглавља. У првом је приказана анализа одговора морфолошких и екофизиолошких особина на промену светлосних услова у експерименту. У другом подпоглављу дати су резултати анализе утицаја промене интензитета и квалитета светлости на фенотипске одговоре особина цветања и плодоношења биљака *I. variegata*. У трећем делу дата је анализа утицаја хетерогених услова светлости (пуна дневна светлост/вегетацијска сенка) на варијабилност основних квантитативно-генетичких параметара- корелације и херитабилности морфолошких и екофизиолошких особина у експерименталним условима. Четврто, завршно, подпоглавље такође приказује анализу утицаја експериментално изабраних светлосних услова на корелације и херитабилности

особина цветања и плодношења. Сви добијени резултати су представљени у поглављу **ПРИЛОЗИ**, са 69 табела и 21 графиком.

У поглављу **ДИСКУСИЈА**, које садржи два подпоглавља, кандидат критички сагледава добијене резултате и тумачи их у светлу савремених сазнања о фенотипској пластичности, као и у контексту ранијих истраживања на конгенеричној врсти *Iris pumila*, ради укупног разумевања постављеног проблема. У првом подпоглављу дискутују се резултати везани за утицај хетерогених услова светлости на фенотипску пластичност морфолошких и екофизиолошких особина листова *I. variegata*. Густина стома се значајно повећавала са интензитетом светлости што у случају повишених температура, насталих услед излагања високом интензитету светлости, може допринети смањењу температуре листова преко евапорације кроз већи број отворених стома. Светлосни третман, али и година извођења експеримента, значајно су утицали на сезонске флукуације густине стома. Ове промене код *I. variegata* сличне су обрасцима промена код сродне врсте *I. pumila*. Површина фотосинтетичког ткива у односу на масу је повећана код генотипова *I. variegata* изложених третману са ниским интензитетом и односом црвене и тамноцрвене светлости. Код биљака које су расле на ниском интензитету светлости примећено је повећање концентрације укупног хлорофила као и односа хлорофила А и Б. Резултати су у складу са претпоставком да повећање садржаја хлорофила представља адаптивни одговор у условима ниског интензитета светлости, односно вегетацијске сенке. У другом подпоглављу кандидат дискутује пластичност особина цветања и плодношења биљака *I. variegata* у промењеним светлосним условима. Подаци показују да промена светлосног третмана на анализиране особине цветања и плодношења релативно слабо утиче, тј. није било статистички значајних ефеката третмана. За разлику од особина плодношења које су имале релативно сличне вредности током обе године, особине цветања су значајно варирале између година. Може се закључити да, иако на особине цветања утичу и други абиотички или биотички фактори, само формирање плодова и семена, тј. репродуктивни потенцијал *I. variegata* је релативно стабилан у различитим светлосним условима. Ови резултати се разликују од резултата добијених на *I. pumila*, код које су светлосни услови значајно утицали како на особине цветања, тако и на особине плодношења. Од свих особина које описују репродуктивни потенцијал биљака *I. variegata*, статистички значајан ефекат станишта добијен је једино за величину семена – клонови пореклом са засенченог станишта су имали веће семе. И поред одређених специфичности, тестирањем нису утврђене значајне разлике корелационих односа особина *I. variegata* између третмана, станишта или година.

У поглављу **ЗАКЉУЧЦИ** кандидат је прегледно изнео најважније закључке ове дисертације. Уочена је значајна фенотипска пластичност морфолошких и

екофизиолошких особина листа *I. variegata* узрокована променом светлосног третмана. Повећање интензитета и односа црвене и тамноцрвене светлости довело је до повећања густине стома. Ово се може објаснити тиме да повећање броја стома у условима виших температура, које су у овом случају повезане са вишим интензитетима светлости, представља начин заштите листова од прегревања. Специфична површина листа и концентрације фотосинетичких пигмената имали су више вредности у условима нижег интензитета и односа црвене и тамноцрвене светлости. Овакве промене могу да повећају фотосинтезу, јер повећање површине листа у односу на масу, као и повећање садржаја хлорофила, директно омогућавају већу апсорпцију светлости.

Значајне разлике између генотипова пореклом са отвореног и засенченог станишта добијене су само за густину стома што показује да је присутна мала диференцијација морфолошких и екофизиолошких особина на основу типа станишта које ове биљке насељавају. Генотипови *I. variegata* пореклом са истог станишта имали су значајно различите средње вредности свих проучаваних морфолошких и екофизиолошких особина, што указује на присуство варијабилности која је потенцијално доступна за деловање природне селекције.

Експерименталне биљке су показивале значајне разлике у фенотипу како током вегетацијских сезона, тако и током две године извођења експеримента. Вредности специфичне површине листа и свих екофизиолошких особина листа су се значајно разликовале између година, а такође и између вегетацијских сезона. Сезонска варијабилност ових особина значајно је зависила од порекла генотипова. Овакви резултати показују значај праћења како просторне тако и временске хетерогености средине. Значајна варијабилност пластичности између вегетацијских сезона је утврђена за све проучаване морфолошке и екофизиолошке особине, што указује на могућност различитих пластичних одговора током различитих сезона.

Промена светлосног третмана није значајно утицала на особине цветања и плодношења. Ниске вредности пластичности, генетичке варијабилности и генетичке варијабилности фенотипске пластичности код готово свих анализираних особина цветања и плодношења указују на ограничену могућност еволуције репродуктивног фенотипа у одговору на овај тип селекционог притиска код датог модел организма. Особине плодношења су имале сличне вредности у обе године, док су се особине цветања значајно разликовале, што указује да су, осим светлости, значајно утицали и други средински фактори.

Просторна и временска хетерогеност средине утицала је на величину проучаваних квантитативно-генетичких параметара. Корелације између праћених особина листа су биле стабилне током обе године извођења експеримента и у оба светлосна третмана – у

готово свим случајевима биле су значајне и позитивне. Корелациони односи између особина цветања и плодношења су се показали стабилним у обе године извођења експеримента. Густина стома имала је највише вредности коефицијента херитабилности. Коефицијенти херитабилности особина цветања и плодношења су углавном имали веће вредности у поређењу са морфолошким и екофизиолошким особинама биљака *I. variegata*.

Компаративна анализа резултата добијених на *I. variegata* и *I. pumila* показала је да постоје слични обрасци варирања морфолошких и екофизиолошких особина у датим условима, али и значајно различити обрасци цветања и плодношења. Различити одговори одређених типова особина на промену истог срединског фактора (светлости) код *I. variegata* и сродне *I. pumila*, истичу важност компаративног приступа и праћења различитих типова особина.

Током овог експеримента (изведеног на репликама генотипова *I. variegata* пореклом из природних станишта са различитим светлосним условима) добијено је значајно варирање вредности особина између година и између сезона, што указује на значај укључивања, поред просторне, и временске хетерогености средине у еколошко-еволюциона истраживања.

Поглавље **ЛИТЕРАТУРА** садржи 311 библиографских јединица и даје темељан преглед научних публикација из области релевантних за ову дисертацију.

БИБЛИОГРАФИЈА

Радови из докторске дисертације:

Б1. Радови у часописима међународног значаја

Živković Uroš, Miljković D, Barišić-Klisarić N, Tarasjev A, Avramov S (2015) Seasonal variation of leaf ecophysiological traits of *Iris variegata* observed in two consecutive years in natural habitats with contrasting light conditions. *Archives of Biological Sciences* 67(4): 1227-1236. (M₂₃) <http://www.doiserbia.nb.rs/img/doi/0354-4664/2015/0354-46641500099Z.pdf>

Živković Uroš, Miljković D, Barišić-Klisarić N, Tarasjev A, Avramov S (2015) Performance of *Iris variegata* genotypes in different light conditions: Flowering phenology and reproductive output. *Genetika* 47(2): 679-694. (M₂₃) <http://www.doiserbia.nb.rs/img/doi/0534-0012/2015/0534-00121502679Z.pdf>

МИШЉЕЊЕ И ПРЕДЛОГ КОМИСИЈЕ

На основу анализе докторске дисертације “Фенотипска пластичност екофизиолошких, морфолошких и фенолошких особина *Iris variegata* L. (Iridaceae) и диференцијација генотипова из станишта са различитим светлосним карактеристикама” кандидата Уроша З. Живковића, чији смо приказ дали у извештају, сматрамо да ова дисертација представља оригиналан научни рад са јасно дефинисаним и оствареним циљевима. Кандидат је користио савремене и адекватно одабране методе и приступе, добијене резултате је систематично приказао и критички дискутовао, а закључци су јасни и сажето изнети. Ова докторска дисертација представља оригиналан допринос познавању фенотипске пластичности различитих типова особина биљака, значајан за разумевање образаца еволуционе дивергенције у хетерогеним условима средине.

Имајући у виду значај и научну вредност резултата, Комисија предлаже Наставно-научном већу Биолошког факултета Универзитета у Београду да прихвати овај извештај и кандидату **Урошу З. Живковићу** одобри одбрану докторске дисертације у складу са важећим прописима.

У Београду, 18.01.2017.

КОМИСИЈА:

др Стеван Аврамов, виши научни сарадник
Универзитет у Београду
Институт за биолошка истраживања „Синиша Станковић“

др Драгана Цветковић, ванредни професор
Универзитет у Београду – Биолошки факултет

др Слободан Јовановић, ванредни професор
Универзитет у Београду – Биолошки факултет

др Бранислав Шилер, виши научни сарадник
Универзитет у Београду
Институт за биолошка истраживања „Синиша Станковић“

др Наташа Баришић Клисарић, научни сарадник
Универзитет у Београду
Институт за биолошка истраживања „Синиша Станковић“