

UNIVERZITET U BEOGRADU

BIOLOŠKI FAKULTET

Vladimir M. Jovanović

**Variranje odnosa polova, polnog
dimorfizma i komponenti adaptivne
vrednosti u populacijama *Mercurialis
perennis* L. (Euphorbiaceae) duž
gradijenta nadmorske visine**

Doktorska disertacija

Beograd, 2012

UNIVERSITY OF BELGRADE
FACULTY OF BIOLOGY

Vladimir M. Jovanović

**Variation in sex ratio, sexual
dimorphism, and fitness components
in populations of *Mercurialis
perennis* L. (Euphorbiaceae) along
the altitudinal gradient**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2012

Mentor:

dr Dragana Cvetković, vanredni profesor
Univerzitet u Beogradu
Biološki fakultet

Članovi komisije:

dr Jelena Blagojević, naučni savetnik
Univerzitet u Beogradu
Institut za biološka istraživanja „Siniša Stanković“

dr Slobodan Jovanović, vanredni profesor
Univerzitet u Beogradu
Biološki fakultet

Datum odbrane:

Eksperimentalni i terenski deo ove doktorske disertacije urađen je u okviru projekta osnovnih istraživanja Ministarstva prosvete i nauke Republike Srbije (143040) na Biološkom fakultetu Univerziteta u Beogradu.

Zahvaljujem se svom mentoru, prof. Dragani Cvetković, na poverenju i ukazanoj pomoći na mom istraživačkom putu. Bilo je na tom putu dosta poteškoća te su njeno iskustvo i istraživačka intuicija često bili neophodni za uspešno prevazilaženje prepreka i problema. Posebnu zahvalnost joj iskazujem i za upoznavanje sa predivnom planinom, Kopaonikom, na kojoj je odrađen veći deo istraživanja iz ove teze. Zahvalnost dugujem i dr Jeleni Blagojević i dr Slobodanu Jovanoviću na pomoći i sugestijama koje su doprinele kvalitetu ovog rada.

Zahvaljujem se *svim* prijateljima – bili su prisutni u svakom trenutku kada mi je bila potrebna „pomoć prijatelja“. Iako mi se čini da ne mogu da rangiram značaj prijatelja za uspeh ove teze, ipak su oni najbliži bili i najčešće uključeni u nju. Najveće hvala cimerima iz Vesele komune i Valinora: Draganu Kovačeviću koji mi je pravio društvo i pomogao u brojanju biljaka na prvom terenu u populaciji na Košutnjaku, Milanu Plećašu za otkrivanje novih populacija i podizanje raspoloženja horor filmovima, kao i Anđeljku Petroviću jer je doktorirao kao Prvi. Stalno su uz mene i u mojim mislima bili i moji najdraži, Svetlana Milošević, Jasmina Pantelić, Jelena Zagorac i dr Miloš Filipović. Ne postoje druge reči kojima bih se mogao njima zahvaliti sem stiha „*soulmates never die*“. Hvala i mojim drugarima genetičarima (dr Zorani Kurbaliji-Novičić, Tanji Adnađević, Aleksandri Patenković, Mariji Savić Veselinović, dr Bojanu Kenigu i Mihailu Jeliću) za zajednički optimizam i ljubav prema nauci.

Zahvaljujem se i Istraživačkoj stanici Petnica. Ona je dugo deo mog života, a rad u njoj tokom izrade ove teze mi je pokazao koliko inspirativno može biti pomagati mladima i koliki je zaista udeo radoznalosti i kreativnosti u uspešnom istraživačkom radu. Hvala svim zaposlenim u Petnici i svim polaznicima i saradnicima za brojne sate i dane druženja, a hvala i Savanu za brojne noći uz priču o statistici i šetnje do Graca. Veliku zahvalnost dugujem i koleginicama i kolegama sa Odeljenja za genetička istraživanja.

HVALA MOJIM RODITELJIMA, BRATU MARKU I ŠIROJ PORODICI I FAMILIJI NA LJUBAVI.

Variranje odnosa polova, polnog dimorfizma i komponenti adaptivne vrednosti u populacijama *Mercurialis perennis* L. (Euphorbiaceae) duž gradijenta nadmorske visine

Rezime

Vrste roda *Mercurialis* su se pokazale kao atraktivan objekat za raznovrsna ekološka, genetička i istraživanja u evolucionoj biologiji biljaka. Šumski prosinac, *Mercurialis perennis* L., je višegodišnja zeljasta anemofilna i dvodoma vrsta, karakteristična za primarna ili manje narušena šumska staništa. Analiza populacija ove vrste sa različitih nadmorskih visina pružila je mogućnost da se na relativno malom geografskom prostoru istraži uticaj velikog raspona variranja ekoloških faktora na morfološke karakteristike i reproduktivnu alokaciju (RA) kod pripadnika različitih polova, kao i na brojčani odnos polova u populaciji. Istraživanje je obuhvatilo populacije sa 14 lokaliteta u Srbiji, koje su uzorkovane u periodu 2006–2009. Statistički značajno odstupanje od pretpostavljenog ravnotežnog odnosa polova ustanovljeno je u 69,5% populacionih uzoraka. Broj uzoraka sa neravnotežnim odnosom polova varirao je među godinama, a u većini istraženih populacija neravnoteža je bila u korist muških biljaka. Neravnoteža u korist muških biljaka ustanovljena je i u istraživanjima na drugim populacijama ove vrste, a ovakav obrazac neravnoteže polova se smatra uobičajenim za višegodišnje dvodome biljke. Indeks polnog dimorfizma je kod većine analiziranih osobina imao male do umerne vrednosti, dok su izrazito i dosledno dimorfne bile one osobine koje su direktno povezane sa reprodukcijom – broj cvetova i masa cvasti. Smer polnog dimorfizma razlikuje se kod ovih osobina. Muški pol produkuje više cvetova, što ukazuje na pojačanu intraseksualnu selekciju u muškom polu za veću produkciju polena. S druge strane, masa ženskih cvasti je višestruko veća od mase muških cvasti, što se preslikava i u veću reproduktivnu alokaciju ženskih jedinki. U ženskom polu je detektovan i obrazac smanjenja ulaganja u reprodukciju sa povećanjem nadmorske visine na kojoj biljka raste. Analize polnog dimorfizma u visini biljke pokazale su da je u većini populacionih uzoraka muški pol viši, što se uklapa u pretpostavke hipoteze disperzije polena. Generalizovanom metodom najmanjih kvadrata

kreirani su statistički regresioni modeli prostornog i vremenskog variranja odnosa polova i reproduktivne alokacije, među kojima su najbolji odabrani savremenim metodama statističkog zaključivanja. U celokupnom uzorku, kao i u uzorcima iz pojedinačnih godina, sa porastom nadmorske visine smanjivala se učestalost muških biljaka u populaciji. Smer neravnoteže se time pomerao od populacija sa više muških biljaka na lokalitetima sa malom nadmorskom visinom ka populacijama sa više ženskih biljaka na lokalitetima sa većom nadmorskom visinom. Stres na staništu je izraženiji na većim nadmorskim visinama, što bi po teoriji reproduktivne alokacije dovelo do manjeg učešća ženskih biljaka. Veće učešće ženskih biljaka u analiziranim populacijama *M. perennis* na većoj nadmorskoj visini može biti rezultat adaptivnog odgovora. Statistički model ukazuje na dvojakom značajnosti nadmorske visine i vegetacione sezone na odnos polova u analiziranim populacijama kroz uticaj na srednju vrednost udela muških jedinki u populaciji, kao i kroz uticaj na varijansu ovog udela. Faktori koji su u statističkim modelima ustanovljeni kao značajni za veličinu i variranje ulaganja u reprodukciju ukazuju na različite selekzione pritiske koji deluju na polove. Na razlike u odnosu polova u populaciji osetljive su jedino ženske jedinke, koje sa smanjenjem udela muških biljaka u populaciji manje ulažu u reprodukciju. Kod vrste *M. perennis* je veoma izražen citogenetički polimorfizam – do sada je opisano više od 40 različitih citotipova, sa opsegom broja hromozoma od 42 do 112. U analiziranim populacijama u Srbiji utvrđena je velika citogenetička varijabilnost: prisutna su 23 od ukupno 47 citotipova opisanih u Evropi i skoro potpun opseg broja hromozoma. U populacijama na većim nadmorskim visinama prisutni su viši nivoi ploidnosti. Filogenetskim i istorijsko-biogeografskim analizama ustanovljeno je vreme divergencije roda *Mercurialis* od ostatka potfamilije Acalyphoideae na pre oko 65–66 miliona godina, definisan je centar porekla roda – Indomalajska oblast i potvrđena je pleziomorfnost dvodomosti kao seksualnog sistema u ovom rodu.

Ključne reči: *Mercurialis perennis*, odnos polova, polni dimorfizam, reproduktivno ulaganje, evolucionarna ekologija, citogeografija

Naučna oblast: Biologija

Uža naučna oblast: Evolucionarna biologija

UDK broj: 575.838:575.89(043.3)

Variation in sex ratio, sexual dimorphism, and fitness components in populations of *Mercurialis perennis* L. (Euphorbiaceae) along the altitudinal gradient

Summary

The plant species of genus *Mercurialis* are very attractive object for various ecological, genetical and evolutionary researches. Dog's mercury, *Mercurialis perennis* L., is a perennial anemophilous and dioecious herb, which usually grows in old and undisturbed forests. The analyses of populations of dog's mercury from various altitudes gave us opportunity to investigate the effect of great environmental variation on morphological traits, reproductive allocation in different sexes, as well as on sex ratios in populations. This research included populations from 14 localities in Serbia sampled in 2006–2009. Statistically significant bias in sex ratio was found in 69.5% of population samples. Number of samples with biased sex ratio varied among years, and the majority of samples were male-biased. The male-biased populations of dog's mercury were found elsewhere, and this pattern of bias is regarded to as the common one in dioecious perennials. Sexual dimorphism index for greater part of analysed traits had small to moderate values, while reproductive traits (number of flowers, mass of inflorescences) were markedly and consistently dimorphic. The range and direction of dimorphism differed in these reproductive traits. Males produced more flowers, and this information indicates pronounced intrasexual selection in males for greater pollen production. On the other hand, mass of female inflorescences was manifold bigger than mass of male inflorescences, and female reproductive allocation was bigger in a similar manner. In females, we also found pattern of decrease in reproductive allocation with the increase of altitude. The analyses of sexual dimorphism in plant size showed that males were the higher sex in majority of population samples. This is in agreement with pollen-dispersal hypothesis. The statistical regression models of spatial and temporal variation of sex ratio and reproductive allocation were created by generalized least squares method. Among these models, the best-fitting ones were selected by contemporary statistical inference. The proportion of male plants in population

decreased with increasing altitude in the whole sample, as well as in the samples from different years. The bias direction therefore changed from male-biased in the lowland populations to female-biased in the higher altitudes. The environmental stress is more pronounced in the higher altitudes, and according to sex allocation theory this would lead to male-bias in the population. The female-biased sex ratio in populations of *M. perennis* in higher altitudes could be the adaptive response. Statistical models showed the significance of altitude and vegetation season in two ways: through affecting the mean of male plant proportion, as well as through affecting the variance of this proportion. The factors that showed significance in statistical models of reproductive allocation indicate the existence of difference in selective pressures on sexes. Only female plants were sensitive to sex ratio, with reducing reproductive allocation when there is smaller proportion of males in the population. Cytogenetic polymorphism is very expressed in *M. perennis* – more than 40 cytotypes were described so far, ranging from 42 to 112 chromosomes. In analysed populations from Serbia, the great cytogenetic variability was also found. There were 23 out of 47 cytotypes described in Europe and almost whole range of reported chromosome numbers. Populations from higher altitudes exert higher ploidy levels. Phylogenetic and historical biogeographic analysis indicated divergence time of genus *Mercurialis* from the rest of the subfamily Acalyphoideae to approximately 65-66 Mya, centre of the genus origin was defined in Indomalaya and plesiomorphism of dioecious sex system was confirmed.

Key words: *Mercurialis perennis*, sex ratio, sexual dimorphism, reproductive allocation, evolutionary ecology, cytogeography

Scientific field: Biology

Specific scientific field: Evolutionary Biology

UDC number: 575.838:575.89(043.3)

1. Uvod	1
1.1. O polu i polnom razmnožavanju	2
1.1.1. Polno razmnožavanje kod biljaka	4
1.1.2. Pol i rod skrivenosemenica	7
1.1.3. Polni dimorfizam	10
1.1.4. Odnos polova	14
1.1.5. Reproductivna alokacija	17
1.1.6. Obrasci variranja	21
1.2. Rod <i>Mercurialis</i> L.	24
1.2.1. Sistematika i filogenija roda	24
1.2.2. Istorijska biogeografija roda	27
1.2.3. Determinacija pola kod roda <i>Mercurialis</i>	32
1.2.4. Model organizam, vrsta <i>Mercurialis perennis</i>	34
2. Ciljevi	38
3. Materijal i metode	40
3.1. Opis lokaliteta	41
3.2. Analizirane osobine	44
3.3. Citogenetičke analize	45
3.4. Istorijsko-biogeografske analize	46
3.5. Statističke analize	48
4. Rezultati	50
4.1. Odnos polova	51
4.2. Morfološke karakteristike i indeksi dimorfizma	52
4.3. Reproductivna alokacija	61
4.4. Obrasci variranja osobina	62
4.5. Istorijsko-biogeografski kontekst	78
5. Diskusija	81
5.1. Odnos polova	82
5.2. Polni dimorfizam	86
5.3. Reproductivna alokacija	89
5.4. Citogenetička varijabilnost	91
5.5. Istorijsko-biogeografski kontekst	92

6. Zaključci	95
7. Literatura	97
8. Prilog – dodatni rezultati	120

1. Uvod

1.1. O polu i polnom razmnožavanju

Polno razmnožavanje je stvaranje nove generacije ćelija ili jedinki putem spajanja genoma različitih jedinki, koje se u tom slučaju nazivaju roditeljima. U roditeljskoj generaciji dolazi do redukcije količine genetičkog materijala u procesu mejotičke deobe i stvaranja gameta. Gameti različitih jedinki se spajaju i formiraju zigot sa restauriranom količinom genetičkog materijala. Ukoliko se gameti razlikuju u veličini ili sadržaju gena i organela, u roditeljskoj generaciji moguće je razlikovanje *polova*.

Usled uočenih prednosti bespolnog razmnožavanja, evolucioni nastanak, održavanje i širenje polnog razmnožavanja kroz populacije predstavljaju teoretski problem koji dugo okupira evolucionere biologe, i na koji kao odgovor postoji nekoliko hipoteza. Najranije ideje su kao prednost polnog razmnožavanja postavljale hibridni vigor (Darwin, 1889) ili stvaranje individualne varijabilnosti među potomstvom (Weismann, 1889). Fišer i Miler su 1930-ih među prvima genetički i matematički objasnili širenje i prednost polnog nad bespolnim razmnožavanjem (Fisher, 1930; Muller, 1932). Polno razmnožavanje, prema Fišeru, omogućava veću brzinu evolucije kroz pojavu i širenje prilagođenijih genotipova. Prema Fišerovoj i Milerovoj hipotezi, stopa rekombinacije korisnih mutacija u isti genom veća je kod organizama koji se polno razmnožavaju.

Miler kasnije (1964) posmatra polnost kao grupnu adaptaciju u svojoj hipotezi *mehanizma zupčanika* (engl. *Muller's ratchet*). Prema ovoj hipotezi, u malim populacijama aseksualnih organizama deluje mehanizam koji dovodi do brže akumulacije štetnih mutacija, tako da se ne može pojaviti mutaciono opterećenje manje od onoga koje već postoji u trenutno najmanje opterećenom genotipu. Polno razmnožavanje i rekombinacije mogu sprečiti delovanje Milerovog mehanizma zupčanika. Međutim, pokazalo se da je ova Milerova hipoteza adekvatno objašnjenje prednosti polnog razmnožavanja samo onda kada je mutaciono opterećenje toliko veliko da unutar populacije prevazilazi prednosti bespolnog razmnožavanja „na kratke staze“.

Kako većina savremenih evolucionih biologa ne prihvata grupnu selekciju u užem smislu, grupno-selekcionim hipotezama suprotstavljene su hipoteze koje u prvi plan stavljaju individualnu varijabilnost i unutarpopulacionu selekciju – adaptivne hipoteze. Boner je dao jedan od prvih adaptivnih odgovora na pitanje *čemu pol*. Po njegovom viđenju, pol je roditeljska adaptacija na verovatnoću da se potomstvo nađe u promenljivoj sredini (Bonner, 1958). Ukoliko se u životnom ciklusu (kao što je slučaj kod tzv. heterogoničnih vrsta) dešavaju smene polnog i bespolnog razmnožavanja, polno razmnožavanje će se desiti u trenutku kada je najveća ekološka razlika među sukcesivnim generacijama (Williams, 1975). Prema ovom viđenju, ukoliko je polno razmnožavanje prednost za jedinke heterogoničnih vrsta u nekim uslovima životne sredine, ne postoji razlog da ne bude prednost i za jedinke neheterogoničnih vrsta. Mejnard Smit takođe kritikuje grupnu selekciju i zaključuje da je „od nemogućnosti grupne selekcije da objasni nastanak polnog razmnožavanja važnija njena nemogućnost da objasni održavanje genetičkih rekombinacija“ (Maynard Smith, 1978). Najznačajnije savremene hipoteze kojima se adaptivno objašnjava prednost polnog razmnožavanja su hipoteza uklanjanja mutacija (Kondrashov, 1988), kao i hipoteza varijabilne životne sredine (Hamilton, 1980; Charlesworth, 1993).

Prema hipotezi uklanjanja mutacija, postoji selektivna prednost genotipova koji su nastali polnim razmnožavanjem, jer oni usled sinergističkih epistatičkih odnosa među lokusima imaju veću verovatnoću da se nađu u fenotipskim klasama sa najvećom adaptivnom vrednošću (Kondrashov, 1988). Tako se genotipovi iz klasa sa najmanjom adaptivnom vrednošću (a to su češće oni genotipovi koji su nastali bespolnim putem) uklanjaju iz populacije, što je označeno kao Kondrašovljev *mehanizam sekirice*. Prema hipotezi varijabilne životne sredine, prednost polnog razmnožavanja nad bespolnim ispoljava se u sredinama koje se brzo menjaju (slično kao kod Bonner, 1958). Usled veće genetičke raznovrsnosti, u grupi genotipova koji nastaju polnim putem veća je verovatnoća da budu prisutni nosioci najveće adaptivne vrednosti.

Primena hipoteze varijabilne sredine moguća je u ekološkim odnosima parazita i domaćina. Tako je nastala hipoteza Crvene kraljice, tj. hipoteza o koevoluciji domaćina

i parazita kroz „trku u naoružanju“ putem serija međusobnih koadaptacija za koje je neophodno polno razmnožavanje (Van Valen, 1973; Dawkins & Krebs, 1979). Hipoteza Crvene kraljice postulira da visoka stopa inficiranosti parazitima kod čestog aseksualnog klona može povremeno da favorizuje genetički raznovrsne seksualne jedinice i promoviše koegzistenciju aseksualnih i seksualnih populacija „na kratke staze“ (Jokela i sar., 2009). Postoji dosta empirijskih potvrda veze polnog razmnožavanja i odnosa parazit–domaćin, poput niza istraživanja odnosa heterogoničnog novozelandskog puža *Potamopyrgus antipodarum* i njegovih parazitskih metilja (Dybdahl & Lively, 1996; Jokela i sar., 2009).

Treća grupa hipoteza polnost vidi kao eksaptaciju, osobinu koja je prvobitno selekcionisana za neku drugu ulogu. Time se povezuje sâm postanak polnog razmnožavanja sa mehanizmima održavanja drugih, najčešće srodnih, procesa u populacijama savremenih organizama. Kao primer se često navode selekcija za mehanizme za reparaciju genetičkih oštećenja (Bernstein & Bernstein, 1991) i postojanje mobilnih genetičkih elemenata.

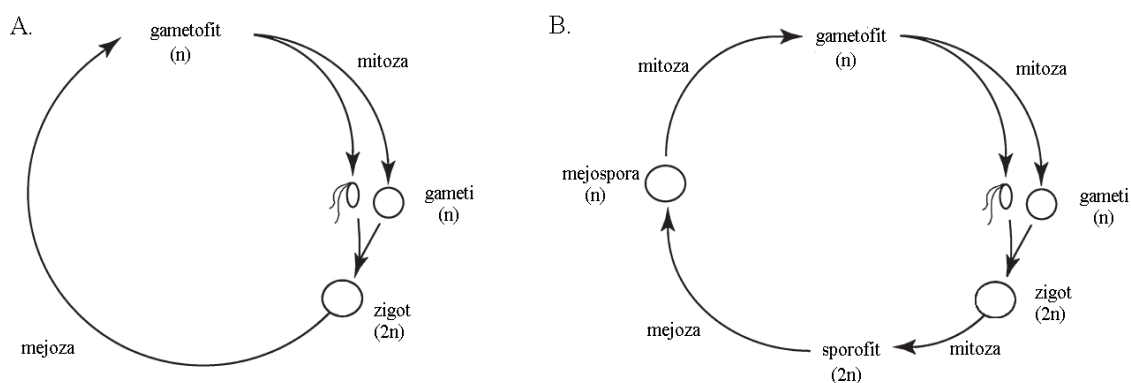
1.1.1. Polno razmnožavanje kod biljaka

Carstvo biljaka (*Plantae* Haeckel 1866, *s.l.* = *Viridiplantae* Cavalier-Smith 1981 = *Chloroplastida* Adl et al. 2005) obuhvata jednoćelijske i višećelijske organizme koji u ćeliji sadrže hloroplaste koji su nastali primarnom endosimbiozom, a nemaju peptidoglikanski sloj i fikobiliproteine (Adl i sar., 2005). Ovo carstvo obuhvata tri grupe biljaka: zelene alge, hare i kopnene biljke. U svim grupama prisutno je polno razmnožavanje, ali je ono brojnim istraživačima bilo najintrigantnije kod skrivenosemenica, vrstama najbogatije grupe kopnenih biljaka. Švedski biolog Karl Line je upravo na osnovu broja reproduktivnih struktura izvršio prvu klasifikaciju biljaka (Linnaeus, 1735).

Kopnene biljke (*Embryophyta* Endlicher 1836, emend. Lewis and McCourt 2004) od ostalih grupa biljaka razlikuju se u tri osnovna pogleda. Najpre, poseduju

složen životni ciklus koji uključuje smenu između višećelijske haploidne generacije koja produkuje polne ćelije (gametofit, polna generacija) i višećelijske diploidne generacije koja produkuje mejospore (sporofit, bespolna generacija). U zidu mejospora nalazi se sporopolenin. Potom, na kopnenim biljkama se razvijaju višećelijske parenhimatične strukture anteridije i arhegonije, u kojima se stvaraju polne ćelije. Najzad, oplodena jajna ćelija (zigot) ostaje unutar arhegonije, gde je embrion sporofita zaštićen i omogućena mu je ishrana – otud i latinski nazivi ovoj grupi biljaka Embryophyta, odnosno Archegoniatae (Niklas & Kutschera, 2010).

Složeni životni ciklus kopnenih biljaka opisuje se kao diplobiontski: postoji smena dve generacije (jedrove faze), višećelijskog haploidnog gametofita i višećelijskog diploidnog sporofita (Slika 1). Ovaj tip životnog ciklusa verovatno je izvedena karakteristika, nastala interkalacijom mitotičkih deoba zigota u predački haplobiontsko-haploidni životni ciklus hara (ciklus sa jednom višećelijskom generacijom, haploidnom).



Slika 1. Shematski prikaz životnih ciklusa kod biljaka. A. haplobiontsko-haploidni životni ciklus hara; B. diplobiontski životni ciklus kopnenih biljaka. Pojednostavljeno preneto iz Niklas & Kutschera (2009).

Transformacija životnog ciklusa iz haplobiontsko-haploidnog u diplobiontski verovatno je uključivala nekoliko funkcionalnih promena u genomu. MADS-box geni koji su verovatno učestvovali u diferencijaciji haploidnih reproduktivnih organa dobili su i funkciju u formiranju diploidnih reproduktivnih organa. Gametofiti i sporofiti najranijih kopnenih biljaka nesumnjivo su delili isti ili sličan genomski i ontogenetski

repertoar. U odsustvu utišavanja gena, polnih hromozoma ili epigenetičkih efekata, razlike u ploidnosti možda nisu dovodile do značajnih razlika između gametofita i sporofita. Među savremenim mahovinama i papratima, biljka sa morfologijom sporofita se može direktno razviti iz ćelije gametofita (apogamija) i biljka sa morfologijom gametofita se može direktno razviti iz ćelije sporofita (aposporija). Ovi fenomeni ukazuju da haploidni genom pruža dovoljno informacija da se izgrade i gametofitski i sporofitski plan građe tela. Monoploidne kopnene biljke ne razvijaju apogamne sporofite, što je podatak koji ukazuje na to, da su duplikacija gena i prateća funkcionalna divergencija nagovestili evoluciju sporofita (Niklas & Kutschera, 2009).

Sporofiti i gametofiti kopnenih biljaka se razvijaju u drugačijim biološkim okolnostima. Mladi sporofiti se razvijaju unutar arhegonije, dok se slobodnoživeći gametofiti razvijaju iz dispergovanih mejospora. U oba slučaja brojni epigenetički faktori (među njima i male RNK) utiču na ranu morfogenezu, i zajedno sa različitim funkcionalnim „obavezama“ gametofita i sporofita pokreću veoma brzo produbljivanje razlika među generacijama (Niklas & Kutschera, 2009). Životni ciklus u kome je sporofit visoko diferencirana i dominantna faza je očito imao veliki evolucionari potencijal, te je karakteristika svih izvedenih grupa kopnenih biljaka (Bell & Hemsley, 2000).

Da bi se realizovalo polno razmnožavanje, kod najranijih (i savremenih primitivnih) kopnenih biljaka pokretna muška polna ćelija (spermatozoid) trebalo je da dopliva u slobodnoj vodi do nepokretne jajne ćelije. Jajna ćelija se stvara na dnu flašolike komore (arhegonija) do koje dopiru muški gameti. Tokom evolucije kopnenih biljaka zavisnost oplodjenja od vode se redukuje: od potrebe za vlažnom sredinom kod mahovina, preko potrebe za tankim slojem vode u nivou polnih struktura kod papratnjača, do potpunog oslobađanja od ove zavisnosti kod semenih biljaka.

Sledeći korak u evoluciji polnog razmnožavanja bila je heterosporija, stvaranje spora različite veličine (megaspore i mikrospore) koje izrastaju u gametofit različitih polova: ženski na kome se razvijaju arhegonije, odnosno muški na kome se razvijaju anteridije. Brzina razvića, anatomska kompleksnost i trajanje gametofita se skraćuju

kroz evolucionu istoriju kopnenih biljaka (Bell & Hemsley, 2000). U najizvedenijoj grupi, semenicama, megaspore se zadržavaju na sporofitu i rastu u ženski gametofit u okviru specijalizovane sporangije – semenog zametka. Mikrospore takođe nastaju u specijalizovanim sporangijama, polenovim kesicama.

1.1.2. Pol i rod skrivenosemenica

Skrivenosemenice su najizvedenija i danas vrstama najbrojnija grupa kopnenih biljaka. Kao i kod drugih biljaka sa semenom, sporangije su prostorno organizovane u zasebne, tzv. reproduktivne organe u okviru cveta. Zato se ova grupa biljaka naziva i cvetnicama. Usled diplobiontske smene jedrovih faza organi skrivenosemenica su diploidna sporofit generacija i striktno govoreći ne produkuju gamete, već mejospore. Mikrospore nastaju u prašničkim kesicama, koje se nalaze na sporangioforima – prašnicima, a megaspore nastaju u semenim zamecima, koji su kod cvetnica srasli sa karakterističnim strukturama – oplodnim listićima. Ženski gametofit se naziva embrionova kesica, cvetnice ne poseduju arhegonije (Bell & Hemsley, 2000). Međutim, spore se razvijaju u haploidnu gametofit generaciju unutar cvetova, a i samo oplodjenje se dešava u cvetu, tako da se sporofit sa svim svojim gametofitima može smatrati fizički jednom biljkom. Otuda i mogućnost da se čitavoj biljci (bespolnom sporofitu) dodeljuju uloge u polnoj reprodukciji (Wagner, 1975).

Razviće mikrospore u muški gametofit u normalnim okolnostima započinje još dok je polen u prašničkim kesicama. Obično su u polenu prisutna dva jedra, od kojih se jedno (vegetativno) značajno izodijametralno uvećava, a drugo (generativno) poprečno izdužuje. Kod otprilike trećine predstavnika generativno jedro se deli na dve spermatične ćelije još u polenovom zrnu, stvarajući tako trojedarni polen. Raspodela organela između spermatičnih ćelija nije uvek simetrična. Polen je disperzivni stadijum i raste u muški gametofit kada dospe na specijalizovani deo oplodnog listića – žig. Muški gametofit (polenova cev) je filamentozan, u njemu se spermatične ćelije zajedno sa vegetativnim jedrom pomeraju sa rastom vrha cevi i oslobađaju se direktno u ženski gametofit.

Megasporofil (oplodni listić) najčešće je zatvorena šuplja struktura, diferencirana u žig i plodnik, između kojih se kod većine vrsta diferencira i stubić. U plodniku se nalaze megasporangije, kojih može biti od jedne do nekoliko. Razviće ženskog gametofita započinje intenzivnim rastom jedne od ćelija sa unutrašnje strane karpele, u kojoj se potom odvija mejoza (Bell & Hemsley, 2000). Mejoza vodi stvaranju tetrade megaspore, od kojih se najčešće samo jedna dalje razvija. Njeno jedro započinje niz mitotičkih deoba (najčešće tri), čime se formira višejedarni gametofit – embrionova kesica, u kojoj se tako može razlikovati osam ćelija od kojih je samo jedna jajna ćelija. Tokom razvića megaspore, granica između sporofita i gametofita je stalno jasno uočljiva u vidu zadebljalog ćelijskog zida.

Prilikom spajanja polenove cevi sa embrionovom kesicom, spermatične ćelije se oslobađaju od citoplazme i organela te preostaju dva muška jedra. Jedno se spaja sa jajnom ćelijom dajući diploidni zigot, a drugo jedro se spaja sa centralnom ćelijom ženskog gametofita dajući (najčešće triploidni) endosperm. Nasleđivanje plastida je uglavnom materinsko, sa retkim dokumentovanim primerima nasleđivanja od oba roditelja (npr. u rodu *Pelargonium*). Biparentalno nasleđivanje mitohondrija je nešto šire rasprostranjeno. Količina DNK u spermatičnom jedru je varijabilna, kod kukuruza kao model organizma ova količina je 1C, što se po principu simetrije očekuje i kod jajne ćelije. Tako se u jedru zigota dobija 2C količina DNK, i jedro ulazi u S-fazu ćelijskog ciklusa. Kod drugog model-organizma, *Arabidopsis thaliana*, količina DNK u spermatičnoj ćeliji se udvostručuje tokom razvića muškog gametofita. Količina DNK u zigotu je tako 4C, i S faza se ne odvija (Bell & Hemsley, 2000).

Sporofili skrivenosemenica (prašnici i oplodni listići) se danas ponašaju kao filome (listolike strukture), ali nisu neophodno izvedene iz listova. Nekoliko različitih hipoteza treba razmotriti pri rekonstrukciji evolucije sporofila: (1) sporangije su asocirane sa listovima na samom početku evolucije listova; (2) sporangije su sekundarno transformisane u dorzoventralno organizovane listolike strukture; (3) sporangije su prostorno izmeštene i suorganizovane s listovima; (4) ektopična ekspresija gena kombinovala je primarno autonomne sporangije sa listovima; (5) listovi su

izvedeni iz sporangija putem sterilizacije (Crane & Kenrick, 1997; Endress, 2006).

Cvetni organi se često posmatraju kao moduli, čiji je broj i način organizacije u okviru cveta u osnovi svih evolucionih scenarija za skrivenosemenice (Endress, 2006). **Modularnost** je definisana kao prisustvo visoko integriranih jedinica na svim nivoima hijerarhije biološke organizacije – od genetičke do razvojne, anatomske ili ponašajne (Müller, 2007). Modularnost se smatra osnovnim aspektom biološke organizacije (Wagner i sar., 2007) i odnosi se na povezanost, u kojoj su elementi grupisani u tesno povezane podskupove – module – koji su manje povezani sa ostalim sličnim grupama. Pojedinačne jedinice (moduli) se odlikuju izraženijom unutrašnjom (intramodularnom) integracijom u odnosu na spoljašnju (intermodularnu), ali i ponavljajućom strukturom, trajnošću i ponovnom upotrebom tokom evolucije (Müller, 2007). Modul je, stoga, deo organizma koji je integrisan u odnosu na određeni proces (prirodna varijacija, funkcija, razviće i sl.) i relativno autonoman u odnosu na ostale delove organizma. Klingenberg (2008) kao konceptualni okvir za analizu evolucije fenotipa predlaže model razvojnog mapiranja, u kome osim genetičkih faktora bitan uticaj na modularnost ima i sredina kroz sredinske efekte. Skup genetičkih i sredinskih efekata, posredstvom razvojnog sistema, rezultuje modularnošću.

Klasični ABC genski model regulacije morfogeneze cveta i razvića pojedinih struktura u cvetu nedavno je proširen u ABCDE model (Crepet & Niklas, 2009). U ovom modelu razvića cveta, A geni određuju identitet čašičnih listića, A i B određuju identitet kruničnih listića, B i C daju prašnike, a samo C određuju oplodne listiće, D funkcija je vezana za identitet semenog zametka, dok je funkcija E vezana za specifikaciju ostalih organa cveta. Kod golosemenica su otkriveni ortolozi klasa B, C i D gena za identitet organa, kao i „sestrinski“ geni klasi B (označeni kao B_{sister}) koji su uključeni u razviće semenog zametka i oplodnih listića (Theißen i sar., 2002). Postojanje ovih ortoloških gena kod golosemenica ukazuje na moguće kooptiranje novih uloga ovih gena kod skrivenosemenica, u specifikaciji polnog identiteta cveta. Čini se da klasa B, a moguće i klasa B_{sister} , kod skrivenosemenica razlikuju mušku funkciju (put razvića mikrosporangija, gde su B i B_{sister} uključeni, odnosno isključeni) i žensku funkciju (put razvića megasporangija, gde su B i B_{sister} isključeni, odnosno

uključeni). Ovakva diferencijalna ekspresija gena možda oslikava sistem za determinaciju pola kod predaka skrivenosemenica (Theißen i sar., 2002).

1.1.3. Polni dimorfizam

Od vremena Darvina i njegove publikacije „Različiti oblici cvetova na biljkama iste vrste“ (Darwin, 1877), postoji kontinuirano interesovanje da se sa evolucionog stanovišta razumeju prethodno opisani kompleksni biološki procesi polne reprodukcije kod skrivenosemenica, kao i pol i polni dimorfizam u njihovim populacijama. *Polni dimorfizam* se odnosi na razlike između dve klase sporofita u primarnim ili sekundarnim polnim karakterima. Drugim rečima, polni dimorfizam je istovremena pojava morfološki različitih jedinki u istoj populaciji, koje se razlikuju u polnim organima (Barrett, 2002). Lloyd i Webb (1977) koriste termin polni dimorfizam za fenomen koji Sakai i Weller (1999) obeležavaju kao *rodni dimorfizam*: funkcionalne razlike među biljkama (produkcija polena, produkcija semena) koje se mogu javljati i bez uočljivog polnog dimorfizma. Pod **rodom cvetnice** podrazumeva se funkcionalna ekspresija pola biljke (ili cveta). Fenotipski rod biljke predstavlja relativnu proporciju muških i ženskih reproduktivnih jedinica (cvetova, polena, semenih zametaka) na njoj, dok se pod funkcionalnim rodom podrazumeva relativni doprinos biljke sledećoj generaciji kroz mušku, odnosno žensku polnu funkciju (Borges, 1998).

Terminologija vezana za rodni i polni dimorfizam kod biljaka je kompleksna i često je oblikovana individualnom percepcijom evolucionih procesa koji su u osnovi ovih fenomena. Postojeća terminologija je rezultat naučnih otkrića u različitim disciplinama – počev od klasičnih botaničkih i u osnovi tipoloških termina iz vremena Linea (zasnovanih na aranžmanima reproduktivnih struktura u cvetu, slika 2) do skorašnjih botaničkih termina koji akcentiraju na funkcije i kvantitativnu prirodu roda, ali i zooloških termina koji su vezani za pol i rod. Konfuzija u terminologiji je posledica nepostojanja standardizacije mnogih termina, primene termina na različitim nivoima (cvet, jedinka, populacija) sa ponekad različitim značenjima, kao i činjenice da je ekspresija pola kod velikog broja biljaka veoma varijabilna u vremenu i/ili prostoru i

tako se ne uklapa lako u kategorije. Informacije o ekspresiji pola kod skrivenosemenica su u opsegu od čisto morfoloških opservacija na jedinkama iz herbarijuma za neke vrste, do detaljnih opservacija genetike, ekologije i evolucije ekspresije pola kod drugih vrsta (Sakai & Weller, 1999).

Prema prisutnim sporofilima, cvet može biti staminatan (sa funkcionalnim prašnicima, bez funkcionalnih oplodnih listića, *muški*), pistilatan (sa funkcionalnim oplodnim listićima, bez funkcionalnih prašnika, *ženski*) i potpun (sa obe polne funkcije). Jednopolni cvetovi, staminatni i/ili pistilatni, prisutni su u oko 10% vrsta skrivenosemenica (Barrett, 2002).

Termini monomorfizam i dimorfizam obično se koriste za obeležavanje osobina čitave populacije, u smislu prisustva različitih tipova (morfova) biljaka u njoj. U monomorfnoj populaciji sve biljke poseduju istu kombinaciju cvetova i morfološki su slične. U dimorfnoj populaciji prisutna su dva morfa, tj. dva tipa biljaka na osnovu prisutnih cvetova (Sakai & Weller, 1999).

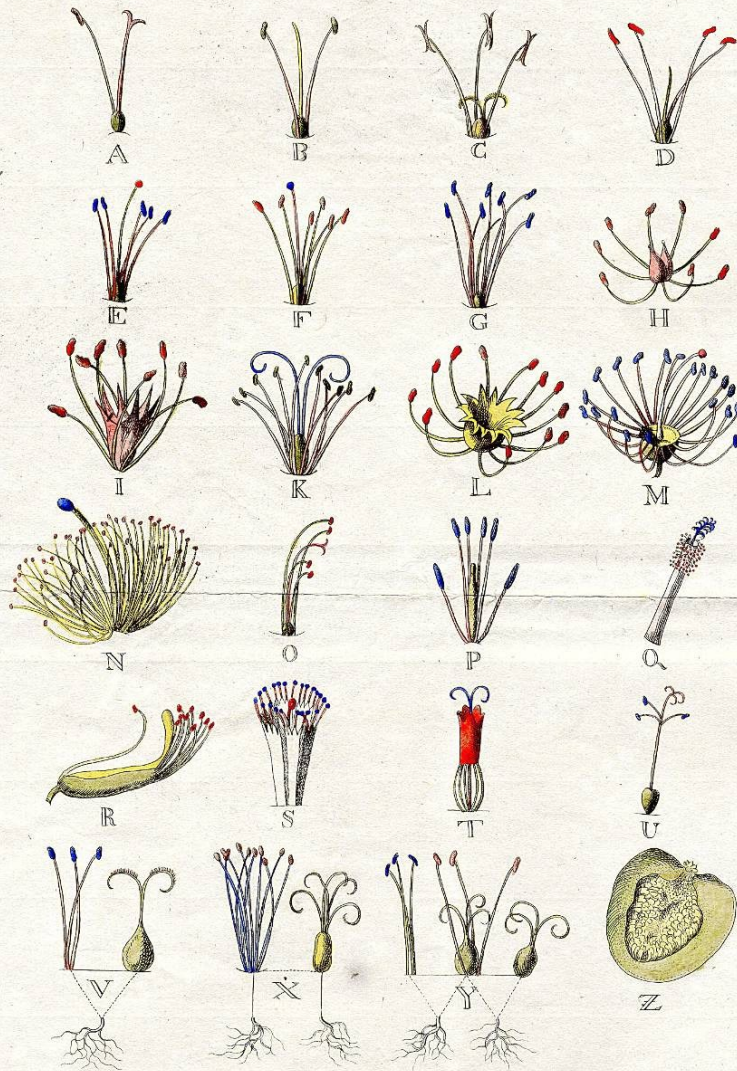
Dvodomost (diecija) opisuje dimorfne populacije, u kojima jedan morf poseduje samo pistilatne, a drugi samo staminatne cvetove. U oba tipa cvetova otpočinje razviće mikrosporofila i megasporofila, ali se razviće jednog tipa sporofila zaustavlja (Grant i sar., 1994). Sporadično prisustvo dvodomih vrsta biljaka u savremenim familijama skrivenosemenica upućuje na zaključak da je dvodomost evoluirala nezavisno nekoliko puta (de Jong & Klinkhamer, 2002). Ginodvodomost (ginodiecija) opisuje dimorfne populacije u kojima jedan morf poseduje isključivo pistilatne cvetove, a drugi je hermafroditan (poseduje potpune cvetove, ili poseduje i staminatne i pistilatne cvetove). Androdvodomost (androdiecija) opisuje dimorfne populacije u kojima jedan morf poseduje samo staminatne cvetove, a drugi je hermafroditan. Jednodomost (monecija) se odnosi na monomorfne populacije u kojima svaka biljka nosi i staminatne i pistilatne cvetove, ili pak nosi potpune cvetove. Ginomonecija i andromonecija opisuju monomorfne populacije u kojima morf poseduje savršene i pistilatne cvetove, odnosno potpune i staminatne cvetove.

Većina vrsta skrivenosemenica je hermafroditna (Barrett, 2002). Termin hermafroditnost se koristi u različitim situacijama: i za savršene cvetove i za biljke sa takvim cvetovima. Pojedini autori (npr. Willson, 1983) relativno skoro su proširili termin hermafrodita tako da on uključuje bilo koju biljku sa obe polne funkcije (monecku biljku). Termin biseksualnost se koristi kao sinonim za hermafroditnost, u svim pomenutim značenjima. Lloyd (1980) je uveo termin koseksualnost za označavanje hermafroditnih biljaka u monomorfim populacijama. Darwin (1877) je označio kao poligame one vrste koje poseduju hermafroditne, muške i ženske jedinke. Poligame vrste mogu biti triecke, koje sadrže svaku varijantu cveta na zasebnom morfu, i poligamomonecke, kod kojih su tri tipa cveta prisutna na istoj jedinki. Usled ovog višeznačja, termin nije previše informativan i retko se koristi.

Tradicionalna istraživanja polnog dimorfizma kod biljaka uveliko su bila ograničena na karakteristike cvetova (Meagher, 1984). Jedan deo istraživanja ukazuje na postojanje razlika među polovima u karakteristikama životnih istorija i ulaganju u reprodukciju, koje se mogu objasniti različitim selekcionim pritiscima na muške i ženske jedinke (npr. Lovett Doust & Harper, 1980; Meagher & Antonovics, 1982). Međutim, i morfološke karakteristike mogu se razlikovati među polovima. Meagher & Antonovics (1982), kao i kasnije Meagher (1984), ukazuju na razlike među polovima kod dvodome višegodišnje vrste *Chamaelirium luteum*. Ženske biljke poseduju više listova u rozeti, što ih čini „većim“ polom.

U pregledu aspekata polnog dimorfizma, Delph i sar. (2002) navode postojanje dimorfizma u veličini, boji, dugovečnosti vegetativnih i reproduktivnih struktura, u pribavljanju i alokaciji resursa, kao i u interakcijama sa drugim članovima zajednice. I prirodna i seksualna selekcija mogu dovesti do nastanka i održavanja polnog dimorfizma. Prirodna selekcija može uzrokovati nastanak dimorfizma u homologim, nedimorfim osobinama, ukoliko su vijabilitet i/ili rast maksimizirani na različitim vrednostima za muške i ženske jedinke (Lloyd & Webb, 1977; Meagher, 1984).

Clariss: LINNÆI. M. D.
 METHODUS plantarum SEXUALIS
 in SISTEMATE NATURÆ
 descripta



- Monandria.*
- Diandria.*
- Triandria.*
- Tetrandria.*
- Pentandria.*
- Hexandria.*
- Heptandria.*
- Octandria.*
- Enneandria.*
- Decandria.*
- Dodecandria.*
- Tricosandria.*
- Polyandria.*
- Didynamia.*
- Tetradynamia.*
- Monadelphica.*
- Diadelphica.*
- Polyadelphia.*
- Syngenesia.*
- Gynandria.*
- Monoccia.*
- Dioecia.*
- Polygamia.*
- Cryptogamia.*

Lugd. bat: 1736

G.D. EHRET. Palat-heidelb.
 fecit & edidit

Slika 2. Shema Lineovog sistema klasifikacije cvetova na osnovu pola (Ehretov crtež u izdanju *Systema naturae* iz 1736)

1.1.4. Odnos polova

Odnos polova se obično definiše kao udeo muških jedinki u populaciji. Primarni odnos polova je odnos u vreme stvaranja zigota, sekundarni odnos polova je odnos pri rođenju (na kraju embriogeneze, odnos juvenilnih jedinki), dok se tercijarni odnos polova određuje u reproduktivnom periodu kroz odnos zrelih jedinki. Ovi odnosi polova se međusobno razlikuju zbog različitih stopa mortaliteta u različitim uzrasnim kategorijama (West, 2009). Odnos polova ima uticaj na efektivnu veličinu populacije. U situaciji velike neravnoteže, jedinke brojnijeg pola imaju individualno manji udeo u genetičkoj strukturi sledeće generacije, a ponekad se može uočiti i ekološka diferencijacija među polovima (Meagher, 1984).

Muške i ženske jedinke nastaju u približno jednakom odnosu kod većine vrsta sa razdvojenim polovima, nezavisno od mehanizma determinacije pola (Seger & Stubblefield, 2002). Osnovno deskriptivno i matematičko objašnjenje za evoluciju balansiranog odnosa polova dali su evolucionari biolozi još u XIX veku (Darwin, 1871; Düsing, 1884). Međutim, tek je Fisher (1930) dao matematički model koji objašnjava jednak odnos polova i pruža mogućnost predviđanja odnosa polova u populaciji. Evoluciono stabilnom strategijom u Fišerovom modelu smatra se podjednako ulaganje u muško i žensko potomstvo (West, 2009).

Fišerov model selekcije za ulaganje u polove negativno zavisne od učestalosti kasnije je dopunjavan i proširivan, a upotreba matematičkih modela u istraživanjima odnosa polova postala je standardni i visoko produktivan metod. Usled promena odnosa polova nastaju razlike u adaptivnim vrednostima jedinki različitog pola. Ove razlike su često velike te matematički modeli pretpostavljaju postojanje makar kvalitativnih modifikatora odnosa polova u potomstvu, što je i pokazano u realnim populacijama (Seger & Stubblefield, 2002). Pri genetičkom određenju pola, pojedini geni su odgovorni za razviće polnih struktura. Drugi geni bi mogli da budu odgovorni za modifikovanje odnosa polova. Istraživači u ovoj oblasti prepoznali su nekoliko mogućih načina za modifikovanje odnosa polova. Kao prezigotski mehanizam izdvojeno je mejotičko vođenje kod produkcije mikrospora praćeno diskriminacijom polenovih zrna

na žigu, dok u postzigotske mehanizme spada selektivno abortiranje embriona. Postoji genetička osnova za variranje odnosa polova, koja se razlikuje među vrstama. Kvantitativno-genetičko variranje utvrđeno je kod vrsta *Silene latifolia*, *Urtica dioica* i *Rumex acetosa*, dok istraživanja na *Silene repens* ukazuju na postojanje jednog gena koji vrši reverzibilnu promenu odnosa polova (de Jong & Klinkhamer, 2002).

Model modifikacije odnosa polova kod dvodomih biljaka ima za pretpostavke prostorne odnose potomaka – i muški i ženski potomci rastu relativno blizu majčinske biljke, u njenoj „senci disperzije semena“, što uzrokuje genetičku strukturiranost populacije i neslučajno ukrštanje. Anemofilija može biti faktor suprotstavljen strukturiranosti, jer homogenizuje disperziju polena kroz celu populaciju. Muške biljke imaju dva procesa kroz koja se vrši širenje njihovih jedarnih gena kroz populaciju: disperzija gametofita u polenu i disperzija embriona u semenu. Majčinski genomi se šire samo kroz disperziju semena (Borges, 1998; de Jong & Klinkhamer, 2002). Najvažniji ishodi ovog modela su sledeći: (1) ženske biljke bi trebalo, u odsustvu ukrštanja u srodstvu, da optimizuju količinu resursâ uloženu u muška i ženska semena; (2) ukoliko su semena dimorfna po masi, ženske biljke bi trebalo da proizvode više onog tipa semena, koje zahteva manje ulaganja; (3) u realnijim uslovima postojanja ukrštanja u srodstvu, očekuje se produkcovanje više ženskih semena (neravnoteža u korist ženskih semena), naročito kod jednogodišnjih biljaka; (4) pri različitim pritiscima herbivora ili različitim stopama mortaliteta tokom prereproduktivnog perioda, tercijarni odnos polova ne oslikava odnos polova među semenima – modifikacije odnosa polova se tada ostvaruju većim ulaganjem u produkciju jednog tipa semena, ranijim sazrevanjem muških biljaka i sl. (Mutikainen i sar., 1994; Delph, 1999; de Jong & Klinkhamer, 2002).

Radi provere modela neophodno je odrediti pol semena u idealnim uslovima staklenika, što je veoma komplikovano i nepraktično za biljke sa dugim periodom dormancije semena, dugim trajanjem prereproduktivne faze i biljke velikih dimenzija (de Jong & Klinkhamer, 2002). Rezultati određivanja odnosa polova među semenima kod zeljastih jednogodišnjih biljaka ukazuju na to da je kod velikog broja biljaka ovaj odnos 1:1 (Putwain & Harper, 1972; Meagher, 1981; Soldaat i sar., 1997). Više ženskih

semena produkuju pojedine vrste rodova *Silene* i *Salix* (de Jong & Klinkhamer, 2002). Svakako, modeli ne pretpostavljaju jednak odnos polova reproduktivno zrelih jedinki, što je primećeno u nizu istraživanja prirodnih populacija. Među analiziranim dvodomim vrstama, 31 od 44 vrste poseduje nejednak odnos polova zrelih jedinki (Delph, 1999).

U većini istraženih dvodomih vrsta, kod kojih je prisutno odstupanje od ravnotežnog 1:1 odnosa polova zrelih biljaka, muške biljke su brojnije u populacijama, tj. postoji neravnoteža u korist muškog pola (Lloyd & Webb, 1977; Delph, 1999). Razlike u cenama reprodukcije između ženskih i muških biljaka se obično navode kao uzrok neravnoteže u korist muških biljaka (Lloyd & Webb, 1977). Ženske biljke najčešće ulažu veći udeo resursa u reprodukciju od muških biljaka, što ih može učiniti osetljivim na sredinski stres i povećati mortalitet (Meagher, 1981), ili smanjiti frekvencu cvetanja ili povećati vreme prvog cvetanja (Barrett & Helenurm, 1981; Allen & Antos, 1993). Populacije sa više ženskih biljaka su manje zastupljene kod dvodomih vrsta (primeri vrsta u Lloyd, 1974; Alliende & Harper, 1989; Houle & Duchesne, 1999).

Kao uzroci odstupanja odnosa polova od ravnotežnog navedeni su: lokalna kompeticija muških jedinki (de Jong & Klinkhamer, 2002), različit pritisak herbivora na polove (Ågren i sar., 1999), različit mortalitet polova u stresnim staništima (Lloyd & Webb, 1977), modifikatori odnosa polova (Taylor, 1999), maksimizacija produkcije semena (Lewis, 1942; Kaplan, 1972) i gametofitska selekcija, tj. selekcija polena (Correns, 1928; Lloyd, 1974). Neravnotežni odnos polova u različitim staništima može biti povezan i sa različitim mogućnostima disperzije gameta. Postoji nekoliko hipoteza koje objašnjavaju različito ulaganje u pol potomaka i time u odnos polova u populaciji u zavisnosti od mogućnosti disperzije gameta i uspostavljanja semena (biljke-potomka). Prema *parental habitat selection* hipotezi, u staništima sa optimalnim sredinskim uslovima profitabilno je ulagati u pol koji je manje disperzivan (ženski). S druge strane, prema *assymetric gamete exchange* hipotezi veća je verovatnoća da gameti iz optimalne sredine disperguju u sredinu lošijeg kvaliteta, te je stoga u optimalnim staništima veća frekvencija muških biljaka (Guillon i sar., 2006).

1.1.5. Reproduktivna alokacija

Reproduktivna alokacija ili reproduktivno ulaganje (RA) jeste ulaganje resursâ u mušku ili žensku polnu funkciju kod vrsta sa polnim razmnožavanjem (Charnov, 1979, 1982). Reproduktivna alokacija zavisi od seksualnog sistema vrste i načina reprodukcije (West, 2009), a kod biljaka često kovarira sa ekološkim kontekstom (Obeso, 2002) ili sa nekom osobinom životne istorije (Delph, 1999; Shykoff i sar., 2003). Neki od osnovnih problema u istraživanju reproduktivne alokacije bili bi: (1) određivanje uslova pod kojima je određeni seksualni sistem evoluciono stabilan; (2) način determinacije pola kod dvodomih organizama i (3) koji odnos polova među potomcima je evoluciono stabilan (Charnov, 1979, 1982).

Sa ciljem da ustanove polno specifične cene reprodukcije, kao i kratkoročne (somatske) i dugoročne (demografske) cene ulaganja u jednu naspram druge polne funkcije, mnogi botaničari su se okrenuli istraživanju dvodomih biljaka zbog toga što se različite polne funkcije odvijaju na zasebnim jedinkama (Obeso, 2002).

Ovakva istraživanja nude sadržajan uvid u tematiku ulaganja u reprodukciju, zato što opisuju suštinski nezavisne kontraste među biljkama koje se razlikuju i u osobinama koje ne utiču na način reprodukcije, ili nisu pod njegovim uticajem. Ženske i muške biljke unutar iste vrste imaju slične morfološke, ekološke i genetičke pozadine, ali se dramatično razlikuju u količini i tipu resursâ koje koriste za razmnožavanje. Dvodome vrste su pogodne za odgovore na pitanja kako se razlike u reproduktivnoj alokaciji prevode u direktne cene reprodukcije i kako se iste prevode u demografske cene. Ženske biljke obično plaćaju veću ukupnu cenu reprodukcije (Delph, 1999; Shykoff i sar., 2003). Upoređivanja odvojenih polova su posebno korisna za utvrđivanje uloge fiziologije u snižavanju cene reprodukcije. Istraživači se obično oslanjaju na trenutne mere fizioloških funkcija, na malom delu tkiva lista ili u jednom trenutku vremena. Podaci o fiziologiji polno dimorfnih vrsta su retki, verovatno zato što je dvodomost filogenetski povezana sa nizom osobina životne istorije koje otežavaju fiziološka merenja (veća visina biljke, drvenasti habitus, višegodišnji životni ciklus; Renner & Ricklefs, 1995).

Standardni pristup pri merenju cene reprodukcije jeste generisanje statičke ocene biomase investirane u reprodukciju (ili, ređe, investiranih nutrijenata). Premda ove statičke mere mogu pružiti opštu sliku o ceni reprodukcije, može postojati disparitet između ovih i demografskih mera cene reprodukcije.

Cene stvaranja plodnih prašnika i polena su jedinstvene za biljke sa muškom funkcijom. Iako je polen samo mali deo reproduktivne biomase biljaka, bogat je proteinima (Roulston i sar., 2000) što ga čini strukturom sa većom koncentracijom nutrijenata (poput azota i fosfora) u odnosu na cvetove i semena (Ashman, 1994). Iz ovih razloga, merenje biomase može u velikoj meri da potceni cenu reprodukcije kroz mušku funkciju, posebno u slučaju kada su nutrijenti, a ne fotosintetati ograničavajući fiziološki faktor. Procene preko mineralnih nutrijenata mogu realističnije odražavati pravu cenu muške funkcije. Biljke koje proizvode polen imaju i dva dodatna troška. Prvo, jedinke sa muškom funkcijom (muške ili hermafroditne biljke) mogu trpeti veće „oportune troškove“ od ženki, jer investiraju u polen rano tokom fenofaze cvetanja (Delph, 1999). Ovo rano ulaganje esencijalnih nutrijenata u polen otklanja ih od ulaganja u fotosintetsku mašineriju koja bi inače potpomogla ubrzani rast (Eckhart & Seger, 1999). Drugo, herbivori više napadaju biljke sa polenom tokom cvetanja, nego ženske biljke (Boecklen & Hoffman, 1993; Ågren i sar., 1999; Ashman, 2002). Izraženiji efekat herbivora može imati dve posledice na cene reprodukcije – direktni gubitak vegetativnog i/ili reproduktivnog tkiva, kao i dodatni trošak kompenzacije za izgubljene organe.

Troškovi stvaranja tučka, plodova i semena specifični su za biljke sa ženskom funkcijom. Semena su bogata ugljenim hidratima, nutrijentima i mastima (Jordano, 1992; Ashman, 1994), a plodovi se dramatično povećavaju tokom sazrevanja. Trajanje ulaganja u žensku funkciju je značajno duže od ulaganja u mušku funkciju, jer se jedino produkcija plodova produžava i posle cvetanja. Veća uočljivost i visoka hranljiva vrednost plodova i semena obavezuje ženske biljke da više ulože u odbranu od granivora, dodatno povećavajući troškove reprodukcije. I zaista, reproduktivne strukture često imaju veću koncentraciju odbrambenih jedinjenja u odnosu na listove (Zangerl &

Berenbaum, 1990). Biljke sa ženskom funkcijom takođe ulažu i u strukture koje podržavaju težinu ploda (npr, drške cvasti), kao i u one koje doprinose disperziji semena i plodova. Ova dodatna ulaganja i njihovo duže trajanje doprinose sveukupno većoj totalnoj ceni reprodukcije ženskih biljaka u odnosu na muške.

Pojedini troškovi su zajednički za obe polne funkcije: ulaganje u delove cvasti i cvetova, stvaranje atraktanata i nagrada za oprašivače. Troškovi disanja u cvetovima, kao i stvaranja nektara, mogu biti značajni (Pyke, 1991; Ashman & Schoen, 1994, 1997). U dvodomim i ginodieckim biljkama umerene zone muški i hermafroditni cvetovi su često veći od ženskih (revijski predstavljeno u Eckhart, 1999), sugerišući da su troškovi proizvodnje atraktanata veći za mušku funkciju. Međutim, ženski cvetovi duže traju i kod dvodomih (revijski kod Primack, 1985) i kod ginodieckih biljaka (Ashman & Stanton, 1991; Pettersson, 1992), sugerišući da su cene održavanja cvetanja i stvaranja nagrada za oprašivače makar ekvivalentne, ako ne i veće, kod ženskih cvetova.

Opšte uzev, biljke koje proizvode plodove imaju veća reproduktivna ulaganja u odnosu na one koje ne proizvode (Obeso, 2002). Stoga se očekuje da su im i demografske cene veće. Ove cene se mogu manifestovati kroz manje preživljavanje, ređe cvetanje, ili sporiji vegetativni rast. U preglednim radovima testirane su ove demografske pretpostavke (Delph, 1999; Obeso, 2002). Delph (1999) je sakupila podatke o 32 dvodome biljke, gde ženske jedinke ulažu više u reprodukciju od muških, i preovlađujući obrazac je da su ženske biljke i veće/starije pri prvoj reprodukciji, kao i da sporije rastu od muških biljaka. Polovi su verovatno selekcionisani za različite životne istorije kao rezultat različitih reproduktivnih ulaganja. Teško je postaviti jednostavne pretpostavke kako bi polovi trebalo da se razlikuju na fiziološkom nivou upravo zbog mnogih drugih osobina životne istorije ili ekologije, koje su uobičajeno povezane sa alternativnim polnim morfovima (Dawson & Geber, 1999; Delph, 1999; Sakai & Weller, 1999). Za neke vrste, polno specifične životne strategije ili prostorna segregacija mogu da ublaže promene u fiziološkoj sredini, održavajući homeostazu unutar fotosintetskih organa (Ackerly i sar., 2000) tako da se ne očekuje fiziološki polni dimorfizam. Ove osobine životnih istorija koje mogu da uravnoteže cenu reprodukcije

navela je Delph (1999). Evoluciona dinamika biljnih ekofizioloških osobina je u najmanju ruku kompleksna (Ackerly i sar., 2000), što dodatno otežava odgovor na pitanja kada i zašto bi se pojavile fiziološke razlike među polovima. Fiziološke karakteristike, naročito trenutne, veoma variraju, a tendencija da se predvidivo menjaju sa promenom sredinskih uslova (Dudley, 1996) zahteva adaptivno objašnjenje. Nekoliko hipoteza, i adaptivnih i neadaptivnih, može ležati u osnovi objašnjenja polnog dimorfizma u fiziologiji.

Tri glavna problema u merenju reproduktivne alokacije kod biljaka su do sada identifikovana i diskutovana: (1) problem jedinice/valute, (2) problem definisanja reproduktivnih struktura i (3) problem vremena kada se merenje obavlja. Pojedini autori su zaključili da je alokacija biomase dobra jedinica mere i procene za alokaciju energije (Hickman & Pitelka, 1975; Abrahamson & Caswell, 1982), dok su drugi došli do drugačijeg zaključka (Jurik, 1983; Jolls, 1984). Abrahamson i Caswell (1982) tvrde da je rangirani redosled reproduktivnog napora u poređenju populacija nezavisan od izbora jedinice kojom se meri. Bazzaz i Reekie (1985) zagovaraju tezu da je važan rangirani redosled reproduktivnog napora, a ne njegova apsolutna vrednost. Pored toga, ovi autori smatraju da u reproduktivne organe treba da se uvrste i delovi muških cvetova, kao i dodatne strukture (držke cvasti, brakteje, nektarije). Trenutno ne postoji jasna definicija reproduktivnih struktura koja bi bila opšte prihvaćena i primenljiva na sve biljne vrste. Definicija najbliža trenutnom konsenzusu je da su reproduktivne strukture „sve strukture koje ne sadrži bespolna biljka/jedinka“, uz dodatak da ne bi trebalo da se bude previše dogmatičan oko definisanja reproduktivnih struktura (Thompson & Stewart, 1981). Reproductivna alokacija se najčešće kvantifikuje pre sazrevanja semena, što je trenutak koji je ponekad teško utvrditi. Razlikuju se trenutna RA, kratkotrajna RA i životna RA (Bazzaz & Ackerley, 1992).

Reproduktivna alokacija je od krucijalne važnosti za nekoliko pitanja iz teorije životnih istorija, jer se pretpostavlja da je direktno vezana za adaptivnu vrednost (Calow & Townsend, 1981).

1.1.6. Obrasci variranja

Prvi korak u razumevanju ekoloških faktora koji doprinose evolucionim promenama jesu istraživanja geografskih obrazaca variranja funkcionalno značajnih osobina. Za vrste sa širokim arealom pretpostavlja se da su izložene i širem variranju uslova životne sredine, koji mogu drugačije uticati na intenzitet prirodne selekcije u udaljenim populacijama (Guo i sar., 2010). Nekoliko obrazaca opisano je za variranje osobina biljaka duž gradijenta geografske širine (Chapin & Chapin, 1981; Li i sar., 1998) ili nadmorske visine (Eriksen i sar., 1993; Akhalkatsi & Wagner, 1996; Gugerli, 1998).

Razlike u osobinama životne istorije ili pritisku herbivora mogu da dovedu do divergencije među polovima u preferenciji staništa (Ågren i sar., 1999; Delph, 1999), koje mogu biti i toliko velike da se govori o podeli niša među polovima (Cox, 1981). Testovi unutarpopulacione heterogenosti u odnosu polova ukazali su na to da odnos polova nije jednodolnik u prirodnim populacijama, već prostorno varira (Meagher, 1984). Na populacione obrasce odnosa polova mogu da utiču i slučajni događaji, razlike u mortalitetu, jačina sredinskog stresa (de Jong & Klinkhamer, 2002). Nekoliko istraživanja ukazuje na to da različiti individualni načini modifikacije odnosa polova mogu dovesti do disbalansa u odnosu polova u populaciji ili u odnosu ulaganja, kao i da je teško predvideti smer i veličinu neravnoteže (Frank, 1987; Frank & Swingland, 1988; Frank, 1990). Međutim, postoje i slučajevi stabilne ravnoteže. Dugotrajna istraživanja odnosa polova kod vrste *Juniperus virginiana* ukazuju na održavanje ravnoteže odnosa polova (1:1) u većini istraživanih populacija (Quinn & Meiners, 2004).

Istraživanja u prirodnim populacijama ukazala su na variranje odnosa polova sa promenom: dostupnosti vode (Freeman i sar., 1976; Dawson & Ehleringer, 1993), dostupnosti nutrijenata (Cox, 1981), nadmorske visine (Hoffmann & Alliende, 1984), svetlosnog režima (Lovett Doust & Cavers, 1982), intenziteta stresa (Freeman i sar., 1976; Vitale & Freeman, 1986), stepena narušenosti staništa (Vernet & Harper, 1980; Barradas & Correia, 1999) i starosti populacije (Houssard i sar., 1994; Ueno i sar., 2007).

Različitim aspektima pitanja postojanja geografskih obrazaca variranja može se pristupiti istraživanjem korelacija među osobinama unutar svakog pola, kao i korelacije među polovima. Ako su selekcionarni pritisci za određenu osobinu različiti u dva pola, i ukoliko postoji kaskadni efekat na osobine čitavog fenotipa, to bi trebalo da se odrazi u osobinama koje pokazuju snažne genetičke korelacije unutar i među polovima, uz obrazac kovariranja osobina koji ukazuje na postojanje uzajamnog ograničavanja među njima (Delph, 2007). Istraživanja na vrsti *Silene latifolia* su ukazala na to da je u muškom polu veća cena reprodukcije nego u ženskom, što se nije moglo objasniti jednostavnim merenjem investiranja u rast i reprodukciju (Delph & Meagher, 1995; Delph, 1999). Međutim, niz različitih istraživanja podržao je hipotezu da se direktna selekcija na proizvodnju cvetova razlikuje među polovima te da su ograničenja za nezavisnu evoluciju drugih osobina posledica postojanja jake genetičke korelacije sa proizvodnjom cvetova. Muške biljke, u odnosu na oprašene ženske, proizvode i do 16 puta više cvetova za isti vremenski period (Laporte & Delph, 1996; Meagher & Delph, 2001). Ova izrazito dimorfna produkcija menja arhitekturu muških biljaka u odnosu na ženske.

Studije na vrsti *Silene latifolia* dale su snažnu podršku hipotezi genetičke integracije među seksualno dimorfnim osobinama. Prema ovoj hipotezi, selekcija za polni dimorfizam u bilo kojoj osobini dovodi do niza promena koje utiču na čitav fenotip i širi opseg polnog dimorfizma na veliki broj osobina. Osobina sa najvećom razlikom, i najverovatnije ona koja je pod direktnom selekcijom za dimorfizam, bila je broj cvetova. Produkcija cvetova je najverovatnije bila selektovana da bude visoka u muškim biljkama, kao način da se poveća produkcija polena, a da bude niska u ženskim biljkama, kao način da se stvore veliki cvetovi sa velikim brojem semenih zametaka. Ovaj scenario zasnovan je na postojanju uzajamnog ograničavanja između veličine i broja cvetova, kombinovanog sa situacijom da sa povećanjem veličine cveta raste i broj semenih zametaka u njemu, ali ne i količina polena (Delph, 2007).

Soule i Werner (1981) su revidirali variranje ulaganja u reprodukciju unutar vrste i ustanovili vrednosti u opsegu 3–36% prosečne RA za vrstu. Da bi imalo

evolucioni značaj, ovo variranje treba da ima naslednu osnovu (Willson, 1983; Bazzaz & Ackerly, 1992). Tokom 70-ih i 80-ih godina prošlog stoleća istraživači su u nekoliko eksperimenata sa zajedničkim uzgojem pokušali da razdvoje sredinske i genetičke uticaje na obrasce variranja RA. U pregledu koji su dali Hancock i Pritts (1987) postoji niz podataka o uticaju stadijuma sukcesije („zrelosti“ ekosistema) na RA. U nekim slučajevima, obrasci variranja RA imaju genetičku komponentu – razlike među jedinkama iz različitih populacija postoje i prilikom zajedničkog uzgoja. Međutim, pronađen je i značajan nivo fenotipske plastičnosti, često povezan sa promenom veličine biljke. Jedan od aspekata cene reprodukcije koji je privukao mnogo pažnje istraživača je upravo česta situacija, da se cena reprodukcije ne uspeva uočiti (Reekie, 1999; Obeso, 2002). Obeso (2002) tvrdi da procenat istraživanja koja nisu uspela da detektuju cenu reprodukcije kod biljaka ne zavisi od korišćenih metoda.

Harper (1967) je predložio odnos između statusa biljne zajednice u sukcesijskom nizu i očekivane RA: „Biljke kolonizatori bi trebalo da više resursâ ulažu u reprodukciju nego biljke iz starijih staništa. Jedinke u otvorenim staništima će imati malo uticaja od susednih jedinki, stoga će verovatnoća ostavljanja potomstva biti blisko vezana za fekunditet. U gustoj će zajednici, međutim, gde resursi više ograničavaju, individualni uspeh mnogo više zavisiti od sposobnosti da se dospe do resursâ. Jedinke koja žrtvuje kompetitivnu sposobnost u korist fekunditeta možda neće doživeti da se reprodukuje.“ Empirijske podatke o odnosu RA i gustine populacije revidirali su Soule & Werner (1981), kao i Weiner (1988). Gustina populacije je bila surogat-varijabla korišćena za procenu efekta kompeticije na RA.

Istraživanje diferencijacije populacija maslačka pod različitim režimima narušavanja staništa (Solbrig & Simpson, 1974) često se citira kao primer dokaza o povećanju RA u narušenim sredinama. U samom radu se, međutim, ne meri RA nego broje cvetne glavice u populacijama. Kasnije su dati primeri veće RA u narušenim sredinama, kod višegodišnjih Asteraceae (Bostock & Benton, 1979), kod višegodišnjih vrsta roda *Plantago* (Primack, 1979), ali i primeri suprotnog obrasca (Hartnett, 1991; Reekie, 1991).

1.2. Rod *Mercurialis* L.

1.2.1. Sistematika i filogenija roda

Rod *Mercurialis* L. (prosinac) pripada familiji mlečika (Euphorbiaceae) i obuhvata desetak vrsta zeljastih ili drvenastih biljaka rasprostranjenih u Evropi, severnoj Africi i jugozapadnim i jugoistočnim delovima Azije (Mukerji, 1936a). U većini klasifikacionih shema ove familije *Mercurialis* zauzima izolovano mesto u okviru tribusa Acalypheae, potfamilije Acalyphoideae (Tabela 1).

Tabela 1. Sistematski položaj roda *Mercurialis* u izabranim shemama

Pax (1890)	Pax (1914)	Hutchinson (1969)	Webster (1975, 1994)
Tr. Acalypheae	Tr. Acalypheae	Tr. Mercurialideae	Tr. Acalypheae
Subtr. Mercurialinae	Subtr. Mercurialinae Ser. Mercurialiiformes		Subtr. Mercurialinae

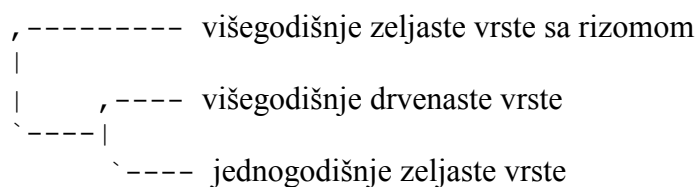
Uvođenje metoda molekularne sistematike u istraživanja filogenije familije Euphorbiaceae (Wurdack i sar., 2005; Tokuoka, 2007) i samog roda *Mercurialis* (Krähenbühl i sar., 2002; Obbard i sar., 2006) dovelo je do promene mišljenja o položaju ovog roda u okviru familije. Iako se i dalje smatra delom tribusa Acalypheae, u njemu zauzima sestrinski položaj podtribusu Claoxylinae (*s. s.*) u okviru klade A2 (Wurdack i sar., 2005; Tokuoka, 2007).

Procena broja vrsta u okviru roda *Mercurialis* razlikuje se među autorima – Pax (1914) smatra da postoji osam vrsta, Mukerji (1936a) redukuje broj vrsta na sedam, dok kasnije Hutchinson (1969) i Webster (1994) prepoznaju osam vrsta. Novija sistematska i filogenetska istraživanja, međutim, definišu jednogodišnju vrstu *M. annua* kao kompleks srodnih vrsta (Durand, 1963; Govaerts i sar., 2000; Krähenbühl i sar., 2002; Obbard i sar., 2006).

Vrste roda *Mercurialis* se međusobno razlikuju po osobinama životne istorije, tipu cvasti i tipu listova (Mukerji, 1936a), broju hromozoma (Krähenbühl & Küpfer,

1995) i seksualnom sistemu (Obbard i sar., 2006). Spisak vrsta sa pregledom areala i osnovnih karakteristika dat je u tabeli 2.

Filogenetski najprimitivnija grupa u rodu *Mercurialis* bile bi višegodišnje zeljaste vrste koje formiraju rizom (geofite) – *M. leiocarpa*, *M. ovata* i *M. perennis* (Krähenbühl i sar., 2002; Obbard i sar., 2006). Unutar ove grupe, ili kao sestrinska grupa, diferenciraju se ostale vrste (mediteranska grupa vrsta). One formiraju dve srodne klade: jedna obuhvata višegodišnje žbunaste vrste, a druga jednogodišnje vrste (Slika 3).



Slika 3. Filogenetski odnosi među grupama vrsta roda *Mercurialis*

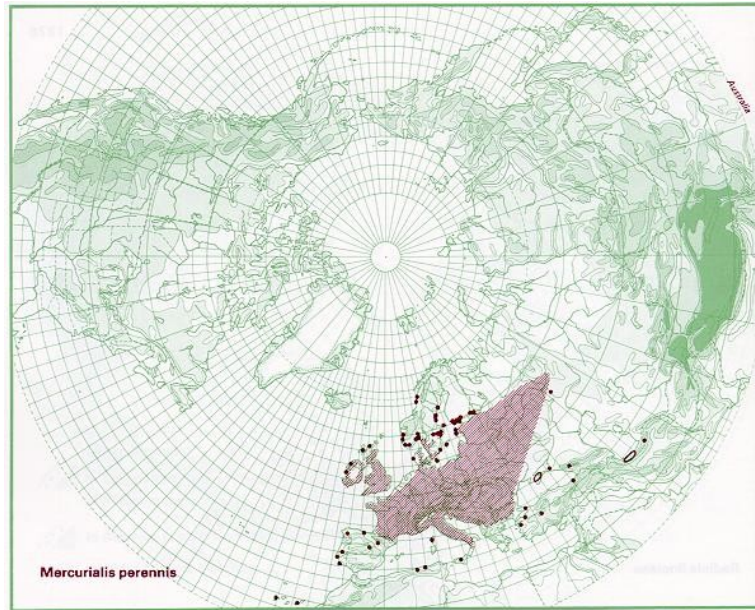
Tabela 2. Pregled osnovnih karakteristika vrsta roda *Mercurialis* (modifikovano iz Obbard, 2004), $x=8$.

Vrsta	areal	habitus	broj hromozoma	seksualni sistem
<i>M. annua</i> L.	Evropa, Mediteran, Kavkaz, jugozapadna Azija, Makaronezija	jednogodišnja	2x, 4x – 14x	jednodome, dvodome i androdieceke biljke
<i>M. canariensis</i> Obbard, Pannell & S.A.Harris	Kanarska ostrva	jednogodišnja	4x	dvodome biljke
<i>M. corsica</i> Cosson.	Korzika, Sardinija	višegodišnja drvenasta	2n = 66	dvodome biljke
<i>M. elliptica</i> Lam.	centralni i južni deo Portugala, južna Španija, Maroko	višegodišnja drvenasta	2n = 42, 2n = 220	dvodome biljke
<i>M. huetii</i> Hanry	južna Francuska, severoistočna Španija	jednogodišnja	2x	dvodome biljke
<i>M. leiocarpa</i> Sieber & Zucc.	Nepal, Indija, Butan, Kina, Tajland, Koreja, Japan	višegodišnja zeljasta, sa rizomom	2x, 6x	jednodome i dvodome
<i>M. ovata</i> Sternb. & Hoppe.	srednja, istočna i jugoistočna Evropa, Anadolija, zapadna Sirija, Kavkaz	višegodišnja zeljasta, sa rizomom	2x – 4x	dvodome biljke
<i>M. perennis</i> L.	Evropa, Mediteran, Turska, Kavkaz, severni Iran (Slika 4)	višegodišnja zeljasta, sa rizomom	6x – 12x	dvodome biljke
<i>M. reverchonii</i> Rouy.	jugozapadna Španija, severni Maroko	višegodišnja drvenasta	2n = 26	dvodome biljke
<i>M. tomentosa</i> L.	jugozapadna Evropa	višegodišnja drvenasta	2n = 26	dvodome biljke

1.2.2. Istorijska biogeografija roda

Areal roda *Mercurialis* je disjunktog karaktera – zapadni deo areala obuhvata severnu Afriku, veći deo Evrope i jugozapadnu Aziju, dok se istočni deo areala prostire u jugoistočnoj i istočnoj Aziji. Na osnovu areala, Pax (1914) i Mukerji (1936a) prepoznaju dve grupe vrsta: istočnoazijsku (obuhvata samo vrstu *M. leiocarpa*) i zapadnu, u okviru koje se razlikuju mediteranska grupa vrsta (*M. annua*, *M. corsica*, *M. elliptica*, *M. reverchonii*, *M. tomentosa*) i srednjoevropska (*M. perennis*, *M. ovata*).

Disjunktost areala roda je ranije intrigirala istraživače, i prvi je Mukerji (1936a) predložio objašnjenje za ovaj vid areala. Prema njegovom mišljenju, zapadni deo areala je stariji i predstavlja centar porekla, diverziteta i rasprostranjenja roda, pošto je najviše vrsta diferencirano u ovom području. Istočnoazijska vrsta (*M. leiocarpa*) potpada pod okvire vrste *M. perennis*, a nastala je kolonizacijom iz zapadnog dela areala. Veliku širinu prostora između ovih delova areala Mukerji u prvom redu objašnjava nedovoljnom istraženošću flora Centralne Azije, sa pretpostavkom da se vrsta *M. perennis* nalazi, ili se ranije nalazila, i na toj teritoriji. Pretpostavka o neistraženosti flore se pokazala tačnom, jer je u odnosu na Mukerdžijeve podatke istočnoazijska vrsta nađena kasnije i na teritoriji Butana, severoistočne Indije i Nepala (Qiu, 1996). Prekid među arealima obuhvata tako samo teritorije Avganistana i Pakistana.



Slika 4. Areal vrste *Mercurialis perennis* (prema Atlasu Florae Europaeae)

Mukerji nije uzeo u obzir rasprostranjenje rodova koji su se u njegovo vreme smatrali najrodnijim rodu *Mercurialis*. Rodovi *Seidelia* i *Leidesia*, kao pretpostavljeno najrodniji, nastanjuju južnu Afriku (Webster, 1994). Biogeografsko povezivanje ovih rodova zajedničkim pretkom sa rodom *Mercurialis* moralo bi da ide preko jugozapadne Azije ili zapadne Afrike. U istraživanju filogenije u okviru roda *Mercurialis*, Krähenbühl i saradnici (2002) kao najprimitivniju vrstu označavaju istočnoazijsku *M. leiocarpa*, ali i vrstu *M. ovata* koja ima vikarijsko rasprostranjenje u odnosu na prethodnu. Prema ovim pretpostavkama, nastanak čitavog roda *Mercurialis* mogao bi geografski da se locira na centralnu ili jugoistočnu Aziju. Ni u ovom istraživanju areali najrodnijih grupa nisu uzeti u obzir. Podtribus Claoxylinae, kao grupa genetički najrodnija rodu *Mercurialis* (Wurdack i sar., 2005; Tokuoka, 2007), ima paleotropsko rasprostranjenje – od zapadne Afrike, preko Madagaskara do jugoistočne Azije (Webster, 1994). U sledećoj najrodnijoj grupi (klada A3; prema Wurdack i sar., 2005) najbazalnijim rodom se smatra *Spathistemon*, koji ima indomalajsko-okeanijsko rasprostranjenje (Webster, 1994).

Širenje areala i evolucione promene u rodu *Mercurialis* blisko su povezane sa citogenetičkim promenama. Većina vrsta roda *Mercurialis* sastoji se iz nekoliko citotipova (diploidnih, poliploidnih, aneuploidnih). Osnovni broj hromozoma za rod je

$x=8$ (Perry, 1943), te se oni citotipovi (vrste) kod kojih je diploidan broj hromozoma jednak dvostrukom osnovnom broju ($2n=2x=16$) mogu smatrati primitivnim (Krähenbühl i sar., 2002).

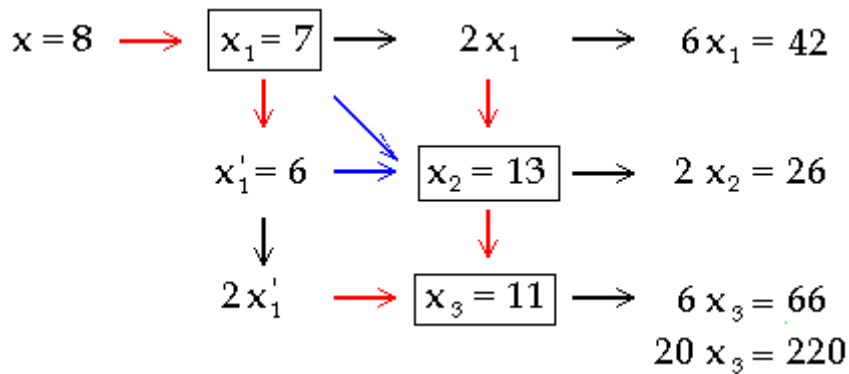
U okviru bazalne grupe višegodišnjih zeljastih predstavnika, vrste *M. leiocarpa* i *M. ovata* imaju diploidne ($2n=16$) citotipove. Areali ovih dveju vrsta se ne preklapaju i one se mogu smatrati sestrinskim i vikarnim (Krähenbühl i sar., 2002). U odnosu na vreme nastanka roda, ove dve vrste su prve koje su širile svoje areale. Jedna je širila areal ka istoku (*M. leiocarpa*), dok je druga širila areal od jugozapadne Azije, preko jugoistočne Evrope, do centralne Evrope. Seksualni sistemi istočnog predstavnika su jednodomost (Mukerji, 1936a; Qiu, 1996) i dvodomost (Mukerji, 1936a), dok je u zapadnom predstavniku prisutna samo dvodomost (Mukerji, 1936a; Krähenbühl i sar., 2002). I u jednom i u drugom predstavniku dolazi do autoploidizacije i uvećanja broja hromozoma. Kod *M. leiocarpa* pronađeni su diploidni i heksaploidni citotipovi, dok su kod *M. ovata* definisani diploidni i tetraploidni citotip (Krähenbühl & Küpfer, 1995).

Preostala vrsta iz grupe zeljastih višegodišnjih predstavnika sa rizomom, *M. perennis*, obuhvata bar 43 citotipa, kod kojih je pretpostavljeni najmanji broj hromozoma 48 ($6x$). Ovaj heksaploidni citotip je mogao nastati autoploidizacijom u okviru vrste *M. ovata* (Krähenbühl & Küpfer, 1995). Preklapanje areala ovih dveju vrsta (Mukerji, 1936a), morfološka sličnost habitusa (Pax, 1914; Mukerji, 1936a), mogućnost hibridizacije, *M. paxii* = *M. perennis* × *M. ovata* (Pax, 1914), nepoklapanje broja hromozoma (Krähenbühl & Küpfer, 1995), kao i nerazdvajanje na filogenetskim stablima (Krähenbühl i sar., 2002) podržavaju ovaj scenario. Citogenetičku nestabilnost *M. ovata*/*M. perennis* kompleksa prati morfološka stabilnost, kao i stabilnost životne istorije i seksualnog sistema. Viši nivoi ploidnosti su mogli imati pozitivne efekte na fitnes (ekofiziološka prednost, šira ekološka niša, veća kompetitivna sposobnost) i time omogućiti širenje areala nastale vrste *M. perennis* na skoro čitavu Evropu, severni deo Afrike i delove Bliskog i Srednjeg Istoka (Mukerji, 1936a).

Tokom širenja areala vrste *M. perennis* ka jugozapadu Evrope (Pirinejsko poluostrvo), dolazi do diferencijacije pojedinih populacija u nove vrste. Prva distinkcija je bila u načinu preživljavanja nepovoljnog dela godine: preživljavanje se više ne odvija stvaranjem podzemnog stabla (rizoma), već biljke prezimljuju u vidu niskog listopadnog žbuna (promena životne forme iz geofite u hamefitu). Seksualni sistem je kod svih predstavnika ove grupe pleziomorfan (isključiva dvodomost, Pannell, 1997a).

Žbunastu grupu vrsta karakteriše neujednačen broj hromozoma i nekoliko citotipova (ustanovljeni su $2n = 26, 42, 66, 220$), kao i mogućnost lake hibridizacije – zabeleženi su sledeći hibridi: *M. elliptica* × *M. tomentosa* (Tutin i sar., 1968), *M. elliptica* × *M. corsica*, *M. reverchonii* × *M. elliptica* (Krähenbühl i sar., 2002). Jedinствен osnovni broj hromozoma za ovu grupu nije ranije predložen (Krähenbühl i sar., 2002), ali ako se pretpostavi poreklo ove grupe u okviru *M. perennis* kompleksa, može se zadržati predački $x = 8$. Uočeni savremeni citotipovi tada bi mogli nastati na načine prikazane na slici 5.

U ovakvom, veoma nestabilnom genetičkom miljeu, pojedine populacije menjaju još jednu osnovnu karakteristiku životne istorije i prelaze sa višegodišnjeg načina života na jednogodišnji (životna forma terofite). Najbazalnije vrste u ovoj grupi (kladi) su diploidna *M. heurtii* ($2n = 2x = 16$) i diploidni citotipovi *M. annua* (Obbard i sar., 2006). Kod ovih diploidnih predstavnika seksualni sistem je predstavljen dvodomošću.



Slika 5. Mogući scenariji promene broja hromozoma kod drvenastih vrsta roda *Mercurialis*. Crne strelice – autoploidizacija; plave strelice – aloploidizacija; crvene strelice – aneuploidizacija (prema Krähenbühl i sar., 2002; Obbard i sar., 2006)

Mogućnost poliploidizacije prisutna je i u kompleksu jednogodišnjih vrsta, kod kojih su ustanovljeni nivoi ploidije od 2x do 14x (Durand, 1963). Poliploidizacija kod jednogodišnjih biljaka uzrokuje promenu seksualnog sistema iz dvodomosti u jednodomost (Pannell i sar., 2004). Poliploidne jedinice su stoga najčešće opisivane kao nove vrste – tako su tetraploidi i heksaploidi vrste *M. annua* smatrani vrstom *M. ambigua*, dok su populacije sa višim nivoima ploidnosti opisivane kao *M. monoica*. Poslednja opisana vrsta roda, *M. canariensis* je tetraploidna, ali se kod nje očuvao predački seksualni sistem (dvodomost; Obbard i sar., 2006).

Detaljnim istraživanjem filogenije jednogodišnjih vrsta na molekularnom nivou (Obbard i sar., 2006) utvrđeni su događaji autoploidizacije u okviru vrste *M. annua*, aloploidizacije (hibridizacije) među vrstama *M. annua* i *M. huetii*, kao i introgresije gena iz drvenaste *M. elliptica* u *M. huetii* i iz diploidne *M. annua* u heksaploidne *M. annua*. Genetička otvorenost (nestabilnost) kompleksa jednogodišnjih vrsta praćena je promenama seksualnih sistema (Pannell i sar., 2004). Pregled citotipova sa odgovarajućim seksualnim sistemom dat je u tabeli 3. Dosadašnja molekularno-filogenetska istraživanja nisu pokrila više nivoje ploidnosti, tako da se njihov nastanak opisuje samo autoploidizacijom (Durand, 1963).

Tabela 3. Poreklo i diverzitet seksualnih sistema jednogodišnjih vrsta roda *Mercurialis*

Citotip/vrsta	Poreklo	Seks. sistem
2x <i>M. huetii</i>	bazalna ^{1,2,3}	dvodomost
2x <i>M. annua</i>	bazalna ³ , ili diferencijacija <i>M. huetii</i> ²	dvodomost
4x <i>M. annua</i> („ <i>M. ambigua</i> ”)	autopoliploidizacija <i>M. annua</i> ³	jednodomost
6x <i>M. annua</i> („ <i>M. ambigua</i> ”)	alopoliploidizacija/hibridizacija 4x <i>M. annua</i> χ 2x <i>M. huetii</i> ³	jednodomost i androdvodomost
8x–14x <i>M. annua</i> („ <i>M. monoica</i> ”)	autopoliploidizacija <i>M. annua</i> ¹	jednodomost
4x <i>M. canariensis</i>	alopoliploidizacija/hibridizacija 2x <i>M. annua</i> i neutvrđena 2x vrsta ³	dvodomost

¹Durand, 1963, ²Krähenbühl i sar., 2002, ³Obbard i sar., 2006

1.2.3. Determinacija pola kod roda *Mercurialis*

Istraživanja razvića cveta i determinacije pola vrste *Mercurialis annua* (Durand & Durand, 1991) ukazala su na postojanje genetičkog sistema određenja pola kod roda *Mercurialis*. Pol, tj. razviće jednog polnog cveta određeno je interakcijom tri genska lokusa: jednim A lokusom i dva B lokusa. Ovi lokusi segregiraju nezavisno jedan od drugog, a ustanovljeno je i odsustvo kumulativnog efekta alela: genotip A/A ima isti fenotip kao genotip A/a. U genomu ne postoje heterohromozomi, tj. nije došlo do njihove diferencijacije.

Fiziološki eksperimenti ukazali su na antagonističko dejstvo citokinina i auksina, kao i na korelaciju koncentracije ovih biljnih hormona sa genotipskim klasama (Tabela 4). Geni uključeni u razviće cveta kaskadno se uključuju. Najpre su aktivni regulatorni geni (*Fl* menja put razvića vegetativnog pupoljka u reproduktivni), a zatim se uključuju geni određenja pola (diferencijacije cvetnih listića) koji su u vezi sa metabolizmom citokinina. Determinatori muškog pola (poliploidni A+B) se uključuju pre determinatora ženskog pola (poliploidni A+b; Durand & Durand, 1991). Postojanje staminodija u

ženskom cvetu *M. perennis* može biti posledica toga, što se put razvoja ženskog cveta uključuje posle „muškog razvića“.

Tabela 4. Genetičko određenje pola kod roda *Mercurialis*: pregled fenotipova (pol, prisutni hormoni) i odgovarajućih genotipova, prema Durand & Durand, 1991. *pretpostavljeni genotip ženskog pola. IAA – indol-sirćetna kiselina, t-io⁶Ade – *trans*-zeatin, t-io⁶Ado – *trans*-zeatin ribozid

Pol	Genotip	Hormoni
M	A/_ B ₁ /_ B ₂ /_	t-io ⁶ Ado, visok nivo IAA
	A/_ B ₁ /_ b ₂ /b ₂	
	A/_ b ₁ /b ₁ B ₂ /_	
F	A/_ b ₁ /b ₁ b ₂ /b ₂	t-io ⁶ Ade, nizak nivo IAA
	a/a B ₁ /_ b ₂ /b ₂	
	a/a b ₁ /b ₁ B ₂ /_	
	a/a b ₁ /b ₁ b ₂ /b ₂ *	

Za alel A smatra se da učestvuje u razviću i muškog i ženskog cveta započinjanjem *trans*-oksidovanog citokininskog puta (Durand & Durand, 1991), tj. hidroksilacijom i⁶AMP u t-io⁶AMP. U preglednom radu o metabolizmu citokinina u vrsti *Arabidopsis thaliana* (Sakakibara, 2006) ovaj metabolički korak prikazan je kao katalizovan enzimom CYP735A. Ekspresija genâ za CYP735A pozitivno je regulisana (pojačana) izoprenoidnim citokininima u korenu, a negativno regulisana (snižena) dejstvom auksina ili apscisinske kiseline. Enzim adenozin kinaza u sledećem metaboličkom koraku fosforiliše t-io⁶AMP u t-io⁶Ado (tZR, *trans*-zeatin ribozid). Nastali citokinin prisutan je u velikim koncentracijama u muškim cvetovima *M. annua*, a ovim metaboličkim korakom se upravo i završava put determinacije razvića muških cvetova.

Aleli b₁ i b₂ učestvuju u konverziji t-io⁶Ado u t-io⁶Ade (tZ, *trans*-zeatin). *Trans*-zeatin nije ustanovljen u muškim cvetovima ali je u visokim koncentracijama prisutan u ženskim cvetovima. Enzim adenozin nukleozidaza stvara *trans*-zeatin (Sakakibara, 2006), čime se završava put razvića ženskog cveta. Podaci o nasleđivanju i ekspresiji

pola kod *M. annua* ukazuju na to da kada se na bar jednom paru B lokusa nalaze recesivni aleli razvija se ženski pol, tj. predominantno se stvara *trans*-zeatin. Ovakav tip dominantno-recesivnog nasleđivanja može da ukaže na to, da produkti dominantnih alela B genâ inhibiraju enzimsku aktivnost adenzin nukleozidaza, pozitivno regulišu transkripciju gena za purinsku nukleozidnu fosforilazu ili aktiviraju ovaj enzim. Purinska nukleozidna fosforilaza vrši konverziju tZ u tZR. Jedan od efekata povišenja koncentracije *trans*-zeatina, ili sâmog genotipa b1/b1 ili b2/b2, jeste aktivacija enzima IAA oksidaze, koja u ženskim cvetovima snižava koncentraciju IAA (indol-sirćetne kiseline, osnovnog auksina).

Cis-zeatin (c- i^6 Ade), krajnji produkt *cis*-oksidovanog puta, uzrokuje sterilnost prašnika. Neoksidovani citokininski put, i^6 AMP (izopenteniladenozinmonofosfat) \rightarrow i^6 Ado (*trans*-izopenteniladenozin) \rightarrow i^6 Ade (izopenteniladenin), retko je prisutan u muškim cvetovima roda *Mercurialis*, gde i^6 Ade uopšte nije detektovan (Louis i sar., 1990).

1.2.4. Model organizam, vrsta *Mercurialis perennis*

Šumski prosinac, *Mercurialis perennis* (Slika 6), jeste dvodoma višegodišnja zeljasta skrivenosemenica. Višegodišnje podzemno stablo je u obliku razgranatog rizoma koji se razvija na dubini od 2–5 cm, a nadzemni izdanci (rameti) traju jednu sezonu. Rameti se počinju razvijati iz prošlogodišnjih začetaka (pupoljaka) u kasnu zimu ili rano proleće i njihovo stablo raste do visine od 450 (650) mm. Svaki klon (genet) poseduje mnogo nadzemnih izdanaka, koji mogu biti fertilni ili sterilni. Sterilni izdanci su po pravilu niži od fertilnih, visine do 100 mm (Jefferson, 2008). Donje internodije stabla rameta obično su duže od gornjih, a nose minijaturne ili rudimentne listove. Listovi su dekusiranog rasporeda, svaki nodus nosi dva lista.

Reproduktivni pupoljci razvijaju se u pazuhu gornjih listova. Muške cvasti su po tipu lažni klas, poseduju do 10 cvetova na dugačkoj dršci cvasti od kojih se gornji otvaraju prvi. Svojom visinom muške cvasti najčešće nadvisuju listove u čijem se pazuhu razvijaju (Slika 7). Muški cvetovi su sedeći (ili poseduju kratku cvetnu dršku),

promera do 5 mm, izgrađeni od tri glatke tepale i do 28 prašnika. Ženske cvasti su kraće od listova u čijem se pazuhu razvijaju i sa manje cvetova od muških cvasti (do 6). Ženski cvetovi su sa kratkom drškom, tri tepale, dve staminodije koje su transformisane u žlezdane filamentozne nektarije i gineceumom izgrađenim od najčešće dve karpel sa po jednim anatropnim semenim zametkom. Plod je okrugla čahura koja puca po valvama, sa najčešće dva semena. Semena su okrugla, prečnika do 3,5 mm, sa beličastom karunkulom ili elajozomom (Jefferson, 2008).



Slika 6. Fotografija mladih biljaka: levo ženska jedinka, desno muška

Mercurialis perennis često je jedna od najvažnijih i najbrojnijih biljaka u prizemnom sloju šumske vegetacije i raste u vidu gustih gregarnih populacija (Mukerji, 1936a). Može se opisati kao biljka osenčenih staništa (skiofita ili poluskiofita) jer se upravo na ovakvim staništima ili delovima staništa najčešće nalazi u prirodi. Međutim, sasvim dobro može rasti i na potpuno otvorenim i osunčanim staništima (Mukerji, 1936a; Jefferson, 2008). *M. perennis* uspeva na različitim zemljištima te se može zaključiti da tip zemljišta ne igra ograničavajuću ulogu u rasprostranjenju ove vrste. Ipak, ova se vrsta retko može naći na tresetnim zemljištima i zemljištima koja su se skoro počela formirati (mladi šumski zasadi), a najuspešnija je u starim šumama (Mukerji, 1936a; Hermy i sar., 1999).



Slika 7. Naslovna stranica Lineovog eseja o polnom životu biljaka iz 1729. godine, sa leve strane prikazani polovi vrste *M. perennis* i proces oprašivanja

Ekofiziološkim istraživanjima ustanovljena je visoka tolerancija *M. perennis* na teške metale, npr. olovo i kadmijum (Martin i sar., 1980) te je vrsta opisana kao pseudometalofita. Na osnovu ovog istraživanja, sve češća kontaminacija zemljišta u prirodnim staništima teškim metalima ne može biti označena kao faktor ugrožavanja šumskog prosinca.

Do sada nije izvršena evaluacija konzervacionog statusa ove vrste na globalnom nivou, te se ne nalazi u IUCN Crvenoj listi (<http://www.iucnredlist.org/>). Mišljenja o statusu ugroženosti šumskog prosinca na Britanskim ostrvima pregledno je izložio Jefferson (2008). Smatra se da vrsta nije ugrožena na Britanskim ostrvima jer je relativno široko rasprostranjena i uobičajena. Zaštita starih šumskih staništa i drugih ugroženih staništa na kojima se javlja ova vrsta smatra se dovoljnim naporom u njenoj zaštiti. Procena regionalne ugroženosti na osnovu kriterijuma IUCN (verzija 3.1; IUCN

2001) data je za Finsku, gde je *M. perennis* iz prethodne kategorije LC (poslednja briga) reevaluisan kao RT (regionalno ugrožen) na Olandskim ostrvima (Ryttäri i sar., 2012).

Pretpostavljeni su sledeći faktori koji mogu ugrožavati populacije šumskog prosinca:

- uništavanje prirodnih staništa (seča, potkresavanje i degradacija šuma; Rackham, 2003);
- ispaša domaćih i divljih životinja (Cooke, 2006);
- gaženje i lomljenje biljaka (šetači, eko-turisti, planinari i alpinisti, životinje; Rackham, 1975, Müller i sar., 2004);
- jaki prolećni mrazevi, ispod -5°C (Wilson, 1968).

U smislu objekta za genetička i evolucionarna istraživanja, čitav rod *Mercurialis* predstavlja dobar model (Obbard, 2004, Obbard i sar., 2006). U okviru roda izražena je raznovrsnost životnih istorija, rodnog dimorfizma i seksualnih sistema, kao i hromozomska genetička varijabilnost. Istraživanja u okviru ovog roda omogućuju odgovore na neka od osnovnih pitanja evolucionarne biologije, poput evolucionog značaja poliploidizacije, kao i polimorfizma polnog razmnožavanja i determinacije pola. Najintenzivnije izučavana vrsta roda je *Mercurialis annua*, koju su kao model organizam koristili u istraživanjima determinacije pola (Durand & Durand, 1991; Pannell, 1997b; Yang i sar., 1998), porekla poliploida i razlika u polnim sistemima populacija (Pannell i sar., 2004), promene seksualnih sistema (Pannell i sar., 2008), odnosa polova i reproduktivne alokacije (Pannell, 1997c). S druge strane, vrsta *Mercurialis perennis* je zanemarivana uglavnom zbog višegodišnjeg života i vegetativne propagacije, te je broj genetičkih i evoluciono-bioloških istraživanja na njoj srazmerno manji. Do sada su na ovoj vrsti istraživane ekološke razlike među polovima (Mukerji, 1936a, 1936b), odnos polova u populacijama (Cvetković & Jovanović, 2007; Vandepitte i sar., 2010), genetička struktura populacije (Vandepitte i sar., 2009a) i genetička varijabilnost (Vandepitte i sar., 2009b; Pfeiffer i sar., 2011).

2. Ciljevi

1) Jedna od posledica postojanja odvojenih polova su varijacije u brojčanom odnosu polova. Različiti selekcionni pritisci na muške i ženske jedinke mogu za posledicu imati razlike u odnosu polova u populacijama. Prvi cilj ovog istraživanja je bio utvrđivanje odnosa polova u populacijama šumskog prosinca, *Mercurialis perennis*, kao i da li i kada odstupa značajno od pretpostavljenog odnosa 1:1.

2) Postojanje polova povezano je sa razlikama u osobinama jedinki. Sledeći cilj ovog istraživanja bio je da se utvrdi postojanje polnog dimorfizma u različitim morfološkim i reproduktivnim osobinama šumskog prosinca, kao i da se odrede njegov smer i opseg.

3) Gradijent nadmorske visine može se povezati sa gradijentom klimatskih ekoloških karakteristika, stoga obrasci variranja populacionih i individualnih karakteristika duž gradijenta nadmorske visine mogu predstavljati adaptivni odgovor. U vezi s tim, ciljevi ovog istraživanja odnose se na utvrđivanje obrazaca variranja odnosa polova, polnog dimorfizma različitih osobina, posebno ulaganja u reprodukciju kod različitih polova, kao i hromozomske varijabilnosti u populacijama *M. perennis* u Srbiji.

4) Dodatni cilj ovog istraživanja bio je da se filogenetskim i istorijsko-biogeografskim analizama utvrde starost roda *Mercurialis*, geografski prostor njegovog nastanka, kao i pleziomorfnost seksualnog sistema u rodu.

3. Materijal i metode

3.1. Opis lokaliteta

Istraživanje je obuhvatilo 14 populacija *Mercurialis perennis* na teritoriji Srbije (Slika 8). Populacije se nalaze u okviru palearktičkog ekoregiona balkanskih mešovitih šuma (DMEER, 2005), a preovlađujuća vegetacija na lokalitetima je bukova šuma. Lokaliteti su izabrani tako da obuhvate geografski horizontalni i vertikalni opseg rasprostranjenja istraživane vrste u Srbiji. Klimatske karakteristike šireg regiona za lokalitete preuzete su iz softverskog paketa WorldClim 1.4 (Hijmans i sar., 2005) i date u Prilogu 1.



Slika 8. Mapa istraživanih lokaliteta.

Lokalitet Košutnjak nalazi se na istoimenom brdu u Beogradu. Geografske koordinate populacije su $44^{\circ}45'25,56''$ N, $20^{\circ}26'17,94''$ E, nadmorska visina je 196 m, a ekspozicija terena N-NW. Vegetacija Košutnjaka predstavljena je mešovitom širokolisnom listopadnom šumom. Antropogeni uticaj veoma je izražen: populacija se nalazi blizu veoma prometnih pešačkih staza i saobraćajnica i u njoj neposrednoj

blizini nalazila se mala divlja deponija elektronskog otpada.

Lokalitet Petnica nalazi se u ataru istoimenog naselja blizu Valjeva; geografske koordinate populacije su 44°14'42,78" N, 19°56'2,54" E, nadmorska visina je 220 m, a ekspozicija terena N–NW. Vegetaciju čini šuma graba i hrastova, *Quercus-Carpinetum moesiacum* (serbicum) Rudski 1949. Antropogeni uticaj na ovom lokalitetu je srednje izražen – populacija se nalazi u neposrednoj blizini turističkog kompleksa Petnička pećina, ali je nagib terena čini nepristupačnom većini izletnika.

Lokalitet Vršački breg nalazi se na Vršačkim planinama u neposrednoj blizini Vršca. Geografske koordinate populacije su 45°7'24,53" N, 21°19'27,30" E, nadmorska visina je 340 m, a ekspozicija terena NW–W. Vegetacijski pokrivač je izgrađen od mešoviti širokolisnih listopadnih šuma. Antropogeni uticaj na Vršačkom bregu veoma je izražen: populacija se nalazi veoma blizu pešačkih staza kroz šumu i blizu turistički atraktivnog Vršačkog zamka.

Lokalitet Avala nalazi se na padini istoimene planine. Geografske koordinate populacije su 44°41'52,25" N, 20°30'34,66" E, nadmorska visina je 360 m, a ekspozicija terena NW. Vegetacija u kojoj se nalazi populacija na Avali je mešovita listopadna šuma sa dominacijom hrastova i bukve. Antropogeni uticaj je na ovom lokalitetu veoma izražen – populacija se nalazi veoma blizu pešačkih i šumarskih staza kroz avalsku šumu.

Lokalitet Ovčar Banja nalazi se u blizini istoimenog naselja, na padini planine Ovčar. Geografske koordinate populacije su 43°53'43,50" N, 20°10'46,54" E, nadmorska visina je 400 m, a ekspozicija terena N. Vegetacija je predstavljena mešovitom listopadnom šumom. Antropogeni uticaj je na ovom lokalitetu slabo izražen – populacija se nalazi u neposrednoj blizini izletišta, ali je nagib podloge čini nepristupačnom većini izletnika.

Lokalitet Đorov Most nalazi se u severozapadnom podnožju planine Kopaonik, na samom obodu Nacionalnog parka „Kopaonik“. Geografske koordinate populacije su

43°21'28,00" N, 20°44'29,78" E, nadmorska visina je 800 m, a ekspozicija terena W–SW. Antropogeni uticaj je srednje izražen: populacija se nalazi u neposrednoj blizini izletišta, ali je nagib podloge čini nepristupačnom većini izletnika. Na ovom lokalitetu uočena je izrazita parazitiranost insektima tokom dve sezone (2008, 2009).

Lokalitet Čelinski potok nalazi se u severozapadnom podnožju Kopaonika. Geografske koordinate populacije su 43°21'16,47" N, 20°44'39,44" E, nadmorska visina je 840 m, ekspozicija terena W–NW. Antropogeni uticaj je u posmatranom periodu bio srednje izražen – populacija se nalazi neposredno uz kolski put. Zbog nagiba podloge bila je, međutim, pod snažnim uticajem erozije.

Lokalitet Povlen 1 nalazi se u blizini vrha Jasen na planini Povlen. Geografske koordinate populacije su 44°8'38,63" N, 19°45'42,50" E, nadmorska visina je 1000 m, a ekspozicija terena zenit–NW. Vegetaciju čini proređena bukova šuma. Antropogeni uticaj je slabije izražen, usled blizine izletničke staze.

Lokalitet Bojanine Vode nalazi se na Suvoj planini. Geografske koordinate populacije su 43°11'35,99" N, 22°10'2,36" E, nadmorska visina je 1100 m, a ekspozicija terena N. Vegetacija ovog dela Suve planine predstavljena je bukovom šumom. Antropogeni uticaj je vrlo izražen na Bojaninim Vodama; populacija se nalazi veoma blizu pešačkih-izletničkih staza kroz šumu. U neposrednoj blizini istraživane populacije deo šume je izgoreo u požaru 2005. godine, a primećen je i izražen pritisak parazita na populaciju tokom dve sezone (2007, 2009).

Lokalitet Povlen 2 nalazi se u blizini vrha Srednji Povlen (Arlog) na planini Povlen. Geografske koordinate ove populacije su 44°8'21,87" N, 19°43'47,70" E, nadmorska visina je 1280 m, a ekspozicija terena E. Vegetaciju čini proređena planinska bukova šuma, a deo populacije je na planinskom pašnjaku. Antropogeni uticaj je srednje izražen (blizina izletničke-planinarske staze i katuna).

Lokalitet Metode 1 nalazi se na Kopaoniku u okviru rezervata „Metode“. Geografske koordinate populacije su 43°18'19,15" N, 20°51'2,35" E, nadmorska visina

je 1360 m, a ekspozicija terena E. Vegetacija je bukova šuma.

Lokalitet Metode 2 nalazi se takođe na Kopaoniku u okviru rezervata „Metode“. Geografske koordinate populacije su 43°18'7,07" N, 20°51'0,03" E, nadmorska visina je 1480 m, a ekspozicija terena E–NE. Vegetacija je bukova šuma sa pojedinačnim smrčevim stablima. Antropogeni uticaj na lokalitetima Metode 1 i Metode 2 je slabije izražen uprkos neposrednoj blizini izletničke-planinarske staze, jer se populacija nalazi u okviru zaštićenog dobra.

Lokalitet Metode 3 nalazi se takođe na Kopaoniku u okviru rezervata „Metode“, koordinate populacije su 43°18'3,52" N, 20°50'58,79" E, nadmorska visina 1540 m, a ekspozicija terena E. Vegetacija je bukovo-smrčeva šuma, a antropogeni uticaj je slabo izražen uprkos neposrednoj blizini izletničke-planinarske staze i svetilišta Metode, jer se populacija nalazi u okviru zaštićenog dobra, a nagib podloge populaciju čini nepristupačnom većini izletnika. Usled velikog nagiba, prisutan je snažan uticaj erozije.

Lokalitet Bele Stene nalazi se na Kopaoniku u okviru rezervata „Bele Stene“, koordinate populacije su 43°18'46,14" N, 20°50'27,06" E, a najviša nadmorska visina 1730 m, dok je ekspozicija terena varijabilna: zenit–E. Vegetacija je kompleksna, od livada (*Brometum erecti*) do proređene smrčeve šume (*Piceetum abietis moesiaca*), a antropogeni uticaj je veoma izražen u vidu turističkog/planinarskog pritiska i stočarstva (napasanje ovaca).

3.2. Analizirane osobine

Tokom terenskih istraživanja u populacijama je metodom totalnog cenzusa ili metodom kvadrata procenjena veličina populacije, a na nasumično izabranim kvadratima površine 1m² određivan je ukupan broj biljaka, kao i broj muških, ženskih i sterilnih izdanaka (rameta). Svaki ramet smatran je nezavisnom jedinkom, kojoj je pol određivan proverom morfologije cvasti i cvetova. Odnos polova definisan je kao učešće muških jedinki u ukupnom broju fertilnih jedinki na prebrojanim kvadratima. Gustina populacije (broj jedinki po m²) određivana je kao aritmetička srednja vrednost gustine

jedinki na prebrojanim kvadratima. Deskriptivno su praćene i osobine životne istorije, poput vremena cvetanja muških i ženskih biljaka, parazitiranosti i procenta sazrelih plodova. Osvetljenost biljaka unutar populacije praćena je tokom 2009. godine. Luksmetrom Velleman DVM1300 Digital Light Meter određivan je intenzitet svetlosti koji pada na aktivnu površinu, i to na svetlosnim prodorima, u šetajućoj senci i u potpunoj senci.

Iz populacija je uzorkovano po 40 jedinki muškog i ženskog pola, ukoliko je to brojnost populacije dozvoljavala. Uzorkovanim jedinkama je izmerena visina nadzemnog dela biljke do tačnosti 1 mm, utvrđen je broj nadzemnih internodija, broj listova, kao i ukupan broj cvetova. Uzorci su sušeni prirodnim putem u novinskom papiru, nakon čega je određena masa vegetativnih i reproduktivnih organa svake jedinke. Vegetativnim organima smatrani su podzemno stablo, nadzemno stablo i listovi, dok su reproduktivnim organima smatrane cvasti (cvetovi, drške cvasti i plodovi). Suva masa vegetativnih i reproduktivnih delova biljaka merena je tehničkom vagom Mettler PM460 Delta Range preciznosti 1 mg.

3.3. Citogenetičke analize

Priprema biljnog materijala je vršena kombinacijom modifikovanih citogenetičkih metoda za male i velike biljne hromozome (Fukui, 1996). Mladi adventivni korenovi sakupljeni su i već na terenu tretirani 0,2% rastvorom kolhicina tokom 6–7 časova. Nakon toga, korenovi su prebaćeni u fiksativ (apsolutni etanol:glacijalna sirćetna kiselina u odnosu 3:1). U cilju hidrolize ćelijskog zida i oslobađanja od citoplazme, korenovi su tretirani 20–30 minuta na 37°C smešom hidrolitičkih enzima (1,5% celulaza i 0,3% pektinaza). Hidrolizovani korenovi su isprani destilovanom vodom i bojeni 2% aceto-orseinom tokom 24 h. Obojeni korenovi dužine 1 cm postavljani su na predmetno mikroskopsko staklo, odsecani su apikalni delovi korena i preparat je pripremljen skvoš-metodom. Preparati mitoza su posmatrani i fotografisani pod svetlosnim mikroskopom (Zeiss Axioscope) na uveličanjima 400x i 1000x, pri čemu je utvrđivan broj hromozoma u metafaznim ćelijama. Broj hromozoma je preveden u nivo ploidnosti na osnovu sheme date u radu Krähenbühl & Küpfer

(1995): 37–43→**5x**; 44–52→**6x**; 53–59→**7x**; 60–68→**8x**; 69–75→**9x**; 76–84→**10x**; 85–91→**11x**; 92–100→**12x**; 101–107→**13x**.

3.4. Istorijsko-biogeografske analize

Za istorijsko-biogeografsku analizu porekla roda *Mercurialis*, odabrana je vrsta sa bazalnim položajem na filogenetskom stablu roda (*M. leiocarpa*) i 10 vrsta koje predstavljaju bazalne evolucione linije u potfamiliji Acalyphoideae (A1, A2, A3, ALCH – Alchorneoids; Wurdack i sar., 2005; Tokuoka & Tobe, 2006). Iz baze genetičkih podataka GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank/>) preuzete su sekvence gena *rbcL* ovih vrsta (spisak vrsta sa brojevima unosa u GenBank dat je u tabeli 5).

Tabela 5. Spisak vrsta potfamilije Acalyphoideae uključenih u istorijsko-biogeografsku analizu, sa podacima o filogenetskoj pripadosti, arealu i brojem unosa (accession number, AN) sekvence gena u bazi podataka GenBank. Sistematika je data prema Webster (1994), a filogenetske klade prema Wurdack i sar. (2005).

vrsta	(pod)tribus/klada	areal roda	GenBank AN
<i>Pseudagrostistachys ugandensis</i>	Agrostistachydeae/ ALCH	zapadna Afrika, istočna Afrika	AY794966
<i>Cyttaranthus congolensis</i>	Agrostistachydeae/ ALCH	zapadna Afrika	AY794965
<i>Mareyopsis longifolia</i>	Claoxylinae/ ALCH	zapadna Afrika	AY794961
<i>Blumeodendron tokbrai</i>	Blumeodendrinae/ A1	Indomalaja	AJ418805
<i>Spathiostemon javensis</i>	Lasiococcinae/ A3	Indomalaja	AY788176
<i>Homonoia riparia</i>	Lasiococcinae/ A3	istočna Azija, Indomalaja	AY794978
<i>Mareya micrantha</i>	Claoxylinae/ A3	zapadna Afrika	AB267924
<i>Crotonogynopsis usambarica</i>	Adelieae/ A3	zapadna Afrika, istočna Afrika	AY794972

<i>Mercurialis leiocarpa</i>	Mercurialinae/ A2	istočna Azija, Indomalaja, Evropa i Mediteran	AB233867
<i>Erythrococca anomala</i>	Claoxylinae/ A2	zapadna Afrika, istočna Afrika	AB267918
<i>Discoclaoxylon hexandrum</i>	Claoxylinae/ A2	zapadna Afrika	AY794945

Filogenetske analize sprovedene su u softverskom paketu MEGA4 (Tamura i sar., 2007). Evolucionarna istorija je procenjena metodom minimalne evolucije (Minimum Evolution, Rzhetsky & Nei, 1992) pri čemu je dobijeno konsenzusno filogenetsko stablo, procenjeno permutacionim testom sa 1000 ponavljanja (Felsenstein, 1985). Evolucione udaljenosti su izračunate metodom maksimalne kombinovane verodostojnosti (Maximum Composite Likelihood, Tamura i sar., 2004) i izražene kao broj supstitucija baza po nukleotidnoj poziciji. Za generisanje inicijalnog stabla korišćen je neighbor-joining algoritam (Saitou & Nei, 1987). Sve pozicije na kojima se nalaze praznine (gepovi) ili ne postoje podaci eliminisane su iz analize. U finalnom setu podataka postojalo je 1320 nukleotidnih pozicija. Dobijeni obrazac grananja na konsenzusnom stablu upoređen je sa prethodno publikovanim topologijama (Wurdack i sar., 2005; Tokuoka & Tobe, 2006).

S ciljem da se ustanovi vreme nastanka roda *Mercurialis* pristupilo se računanju molekuskog sata. Molekulski sat je kalibrisan na osnovu linearizovanog kladograma uz pretpostavku identičnih stopa mutacije u svim evolucionim linijama (Takezaki i sar., 2004). Vreme divergencije bazalnih klada postavljeno je na pre 85 miliona godina (Davis i sar., 2005). Ovo vreme je iskorišćeno za ustanovljavanje istorijsko-geografske pozadine nastanka roda i centra i vremena njegovog nastanka.

Centri porekla za sve klade na filogenetskom stablu ustanovljeni su dvema metodama: biogeografskim pristupom zasnovanim na arealu (analiza predačkog areala; Bremer, 1992) i pristupom zasnovanim na evolucionim događajima (analiza disperzije i vikarijanse; Ronquist, 1997). Analiza disperzija i vikarijanse je trenutno najpopularnija i najčešće korišćena metoda za rekonstrukciju evolucionih događaja u istorijskoj

biogeografiji, iako su uočeni i nedostaci ove metode. Sa svrhom izbegavanja tih nedostataka u analizu je uključena vrsta spoljašnje grupe (eng. *outgroup*), nisu ograničeni maksimalni brojevi predačkih areala i uzete su u obzir udaljenosti između areala i verovatnoće disperzija između njih (prema preporuci Kodandaramaiah, 2010). Analiza disperzije i vikarijance odrađena je u softverskom paketu DIVA (Ronquist, 1996).

3.5. Statističke analize

Odstupanje utvrđenog odnosa polova od očekivanog 1:1 provereno je hi-kvadrat testom. Pri multipnim poređenjima primenjena je sekvencijalna Bonferonijeva korekcija. Za merene osobine (visina biljaka, suva masa biljaka, broj listova, broj internodija, broj cvetova) urađena je osnovna deskriptivna statistika po polovima, populacijama i sezonama. Radi dobijanja normalne raspodele vrednosti varijable *odnos polova* i *reproduktivna alokacija* transformisane su arkus sinus kvadratni koren transformacijom. Heterogenost varijanse varijabli proverena je Levinovim i Braun-Forsajtovim testovima (Levene, 1960; Brown & Forsythe, 1974). Korelacije među osobinama opisane su parametarskim i neparametarskim koeficijentima korelacije.

Razlika među polovima u srednjim vrednostima i variranju osobina testirana je t-testom za nezavisne uzorke. U populacijama gde je ustanovljena statistički značajna razlika među polovima u vrednosti osobine opisan je polni dimorfizam računanjem indeksa dimorfizma veličine, SDI (Lovich & Gibbons, 1992). Ovaj indeks se računa na sledeći način:

$$SDI = (\text{srednja veličina većeg pola})/(\text{srednja veličina manjeg pola}) - 1.$$

Prema konvenciji, ukoliko je ženski pol veći, vrednost SDI se označava kao pozitivna, dok je negativna ukoliko je muški pol veći.

Ulaganje u reprodukciju (reproduktivna alokacija, RA) izračunato je za svaku jedinku kao odnos suve mase reproduktivnih organa i suve mase nadzemnih

vegetativnih organa. Prisustvo cene reprodukcije (uzajamnog ograničavanja ulaganja resursa u reprodukciju i rast) testirano je na celom uzorku istraživanjem korelacije između jedne vegetativne komponente adaptivne vrednosti (visina biljke) i jedne reproduktivne (ulaganje biomase u reprodukciju). Broj semena po ženskoj biljci i procenat cvetova od kojih nastanu zreli plodovi određivani su 2008. godine u dve populacije, Košutnjak i Avala. Cena reprodukcije opisana je koeficijentima korelacije između reproduktivne alokacije i visine biljke.

Efekat nadmorske visine i sezone na variranje heteroskedastičnih varijabli, odnosa polova i reproduktivne alokacije, opisan je jednofaktorskom i višefaktorskom analizom varijanse (ANOVA), kao i kompleksnijim statističkim modelima (generalizovani metod najmanjih kvadrata, eng. *generalised least squares*, GLS). GLS modelovanje je pogodno za analiziranje podataka koji nisu statistički nezavisni ili imaju različite očekivane varijanse. Fitovanje GLS modelâ izvršeno je restriktivnom metodom najveće verodostojnosti (eng. *restricted maximum likelihood*, REML, Patterson & Thompson, 1971). Upoređivanje i selekcija među modelima vršeni su selekcijom unatrag (engl. *backward selection*) pomoću Akaikeovog informacionog kriterijuma (AIC; Akaike, 1974), Švarcovog bajesovskog informacionog kriterijuma (BIC, Schwarz, 1978) i *log-likelihood* vrednosti. Izabrani model sa najboljim fitovanjem bio je model koji poseduje najmanju AIC vrednost. Dodatna selekcija modela vršena je iscrpnom pretragom kroz sve modele, preko upoređivanja vrednosti BIC, vrednosti r^2 korigovane stepenima slobode u modelu i Malousove Cp-statistike (Mallows, 1973).

Statističke analize vršene su u softverskim paketima R 2.15.1 (ANOVA; R Core Team, 2012) i Statistica 5.1 (deskriptivna statistika, testovi homogenosti varijanse, hi-kvadrat test, t-test, koeficijenti korelacije, ANOVA; StatSoft, 1996). GLS, REML fitovanje GLS modela i selekcija unatrag među modelima izvršeni su pomoću programskog paketa *nlme 3.1-104* (Pinheiro i sar., 2012), dok je iscrpna pretraga kroz modele vršena pomoću paketa *leaps 2.9* (Lumley, 2009) i *car 2.0-12* (Fox & Weisberg, 2011) u okviru R softvera.

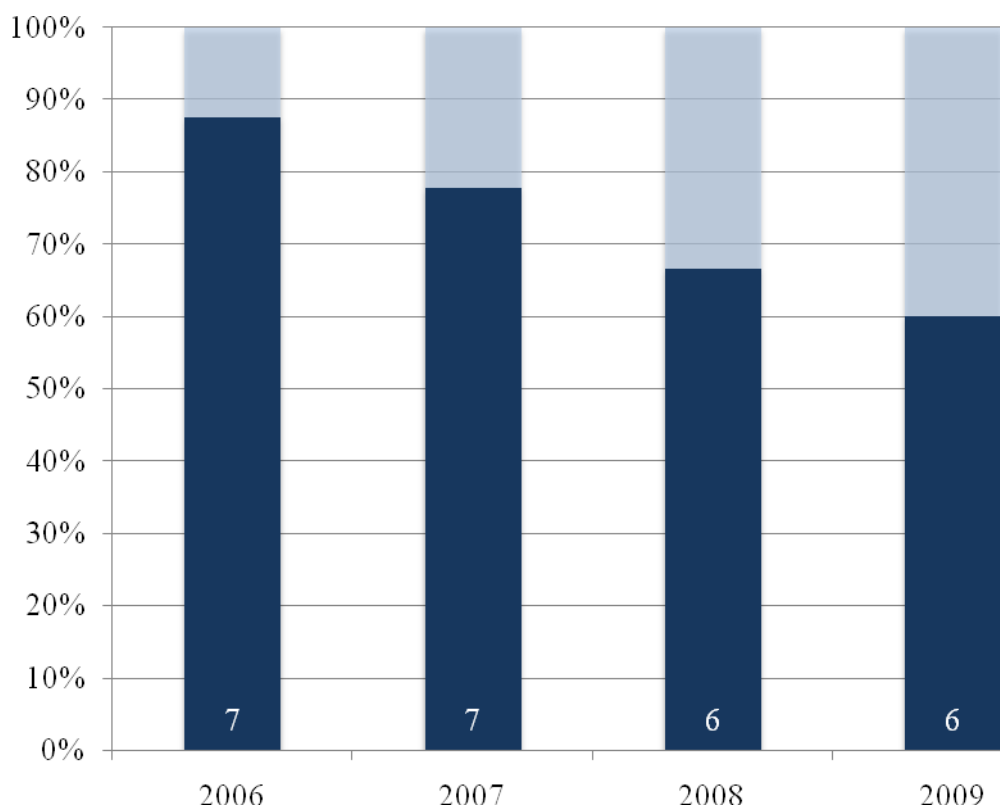
4. Rezultati

4.1. Odnos polova

U svim analiziranim populacijama bile su prisutne jedinke oba pola, dok prisustvo jednodomih biljaka nije utvrđeno. Odnos polova u analiziranim populacijama varirao je u rasponu 0,404–0,796 (Tabela 6). Statistički značajno odstupanje od ravnotežnog odnosa polova bilo je prisutno u 69,5% populacionih uzoraka (Slika 9). U 6 populacionih uzoraka ustanovljena je statistički značajna neravnoteža u korist ženskih biljaka, dok je u 19 uzoraka ova neravnoteža bila u korist muškog pola.

Tabela 6. Odnos polova u analiziranim populacijama (* $p < 0,05$).

Lokalitet	2006.	2007.	2008.	2009.
Košutnjak	0,796*	0,743*	0,677*	0,691*
Petnica	0,789*	0,790*	0,709*	0,740*
Avala	0,773*	0,692*	0,686*	0,620*
Ovčar Banja	0,725*			
Dorov most		0,476	0,579*	0,462
Čelinski potok		0,573*	0,446*	0,527
Povlen 1	0,715*			
Suva planina		0,743*	0,458	0,475
Povlen 2	0,669*	0,772*	0,453	0,442*
Metode 1	0,532			
Metode 2	0,410*	0,519	0,459	0,513
Metode 3		0,404*	0,415*	0,434*
Bele stene				0,410*



Slika 9. Broj i procenat populacija sa značajnim odstupanjem odnosa polova od ravnotežnog, po godinama.

4.2. Morfološke karakteristike i indeksi dimorfizma

Pregled variranja i deskriptivne statistike istraživanih osobina za celokupan uzorak dat je u tabeli 7. Izdvojeno su prikazane deskriptivne statistike po godinama za lokalitete Košutnjak i Metode 2 (Tabele 8 i 9), dok su statistike ostalih lokaliteta date u Prilogu 2.

Tabela 7. Deskriptivna statistika istraživanih osobina za sve populacije (varijabla masa predstavlja suhu masu vegetativnog dela biljke, ukupan broj jedinki na kojima su vršene analize je n = 2422; SD – standardna devijacija; CV – koeficijent variranja).

osobina	pol	min–max	srednja vrednost	medijana	SD	CV [%]
visina [mm]	m	128–364	222,51	217	33,35	14,99
	f	100–389	203,77	201	33,26	16,32
masa [g]	m	0,33–1,95	0,80	0,77	0,24	29,96
	f	0,23–1,65	0,80	0,81	0,18	22,53
broj cvetova	m	4–59	24,96	25	8,60	34,46
	f	1–26	6,85	7	3,62	53,66
broj listova	m	6–16	10,87	11	1,78	16,38
	f	6–16	10,81	11	1,86	17,23
broj internodija	m	4–10	6,52	6	1,14	17,53
	f	4–10	6,22	6	1,09	17,50
masa listova [g]	m	0,10–1,25	0,56	0,53	0,19	34,08
	f	0,09–1,14	0,61	0,61	0,18	29,71
masa cvasti [g]	m	0,001–0,041	0,017	0,015	0,008	49,96
	f	0,007–0,155	0,063	0,060	0,027	42,54

Tabela 8. Deskriptivna statistika za Košutnjak. Varijabla masa predstavlja suhu masu vegetativnog dela biljke. n – veličina uzorka (broj jedinki), SD – standardna devijacija, CV – koeficijent variranja.

osobina	godina	pol	n	min–max	srednja vrednost	medijana	SD	CV [%]
visina [mm]	2006	m	35	195–315	259,51	261	29,31	11,29
		f	35	144–278	218,46	224	31,13	14,25
	2007	m	30	189–254	223,03	222	18,40	8,25
		f	30	154–219	186,37	184	15,60	8,37
	2008	m	30	167–253	208,83	211,5	24,61	11,79
		f	30	100–267	169,20	162,50	42,16	29,92
	2009	m	42	176–229	199,07	199,5	12,27	6,16
		f	40	139–212	179,22	181	20,51	11,44
masa [g]	2008	m	30	0,37–1,25	0,71	0,70	0,22	31,37
		f	30	0,39–0,92	0,62	0,62	0,15	23,34
	2009	m	42	0,43–0,98	0,63	0,62	0,11	18,25
		f	40	0,48–0,81	0,65	0,65	0,08	12,70
broj cvetova	2006	m	35	22–46	34	36	6,80	20,01
		f	35	4–15	7,91	8	2,67	33,76
	2007	m	30	17–37	24,63	24,50	5,20	21,09
		f	30	1–8	2,87	2	1,84	63,95
	2008	m	30	10–44	27,53	25,50	8,65	31,43

		f	30	3–24	11,73	11	5,30	45,21
	2009	m	42	15–42	28,31	28	6,38	22,54
		f	40	6–25	14,05	14	4,96	35,31
broj listova	2008	m	30	9–14	11,50	11	1,36	1,81
		f	30	6–14	11,07	11,50	2,05	18,52
	2009	m	42	8–14	10,67	10	1,49	13,99
		f	40	8–14	11,12	11	1,40	12,58
broj internodija	2008	m	30	5–8	6,77	7	0,90	13,27
		f	30	4–8	6,30	6	0,99	15,68
	2009	m	42	5–8	5,98	6	0,81	13,57
		f	40	5–7	5,95	6	0,71	12,01
masa listova [g]	2008	m	30	0,24–1,01	0,48	0,42	0,22	46,49
		f	30	0,20–0,65	0,36	0,32	0,12	34,66
	2009	m	42	0,25–0,63	0,42	0,42	0,09	20,42
		f	40	0,25–0,47	0,36	0,36	0,05	14,41
masa cvasti [g]	2008	m	30	0,004–0,035	0,017	0,018	0,008	44,75
		f	30	0,030–0,150	0,079	0,080	0,038	47,91
	2009	m	42	0,007–0,026	0,017	0,015	0,005	30,65
		f	40	0,035–0,155	0,090	0,090	0,031	34,47

Tabela 9. Deskriptivna statistika za Metode 2. Varijabla masa predstavlja suhu masu vegetativnog dela biljke. n – veličina uzorka (broj jedinki), SD – standardna devijacija, CV – koeficijent variranja.

osobina	godina	pol	n	min–max	srednja vrednost	medijana	SD	CV	
visina [mm]	2006	m	30	179–228	206,30	207	12,01	5,82	
		f	30	170–221	200,33	201,50	14,58	7,28	
	2007	m	30	178–344	248,83	246,50	38,45	15,45	
		f	30	170–345	260,53	262,50	40,45	15,53	
	2008	m	39	214–364	276,59	273	31,91	11,54	
		f	40	199–236	221,25	222	9,19	4,15	
	2009	m	40	197–266	229,55	230,50	19,77	8,61	
		f	40	176–268	222,75	219,50	20,82	9,35	
	masa [g]	2007	m	30	0,36–1,18	0,78	0,79	0,18	23,78
			f	30	0,29–1,03	0,76	0,76	0,15	19,40
2008		m	39	0,56–1,65	0,99	0,94	0,22	22,45	
		f	40	0,77–1,09	0,95	0,97	0,09	9,30	
2009		m	40	0,45–1,14	0,70	0,69	0,16	22,48	
		f	40	0,23–1,13	0,71	0,69	0,20	28,78	
broj cvetova	2006	m	30	24–35	29,20	30	2,63	9,01	
		f	30	6–16	9,53	9	2,42	25,36	
	2007	m	30	4–54	24,80	24	11,59	46,72	

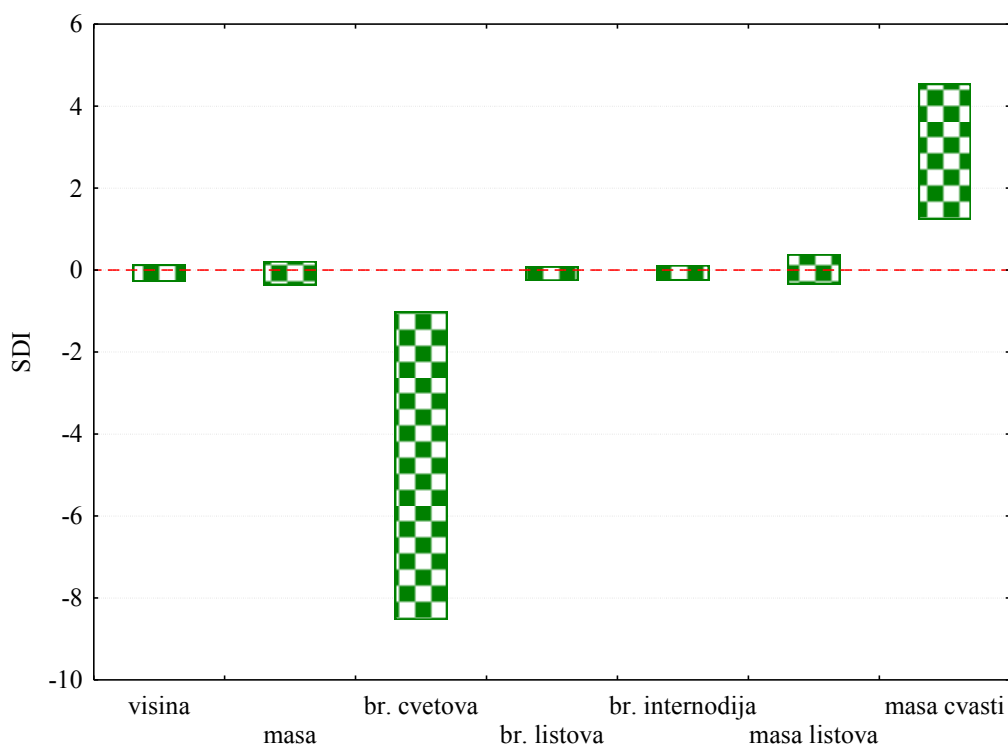
		f	30	1–5	3,07	3	1,14	37,26
	2008	m	39	5–33	16,41	15	6,91	42,10
		f	40	1–8	4,40	4	2,25	51,16
	2009	m	40	7–37	20,10	19	7,32	36,42
		f	40	1–15	5,90	5	2,97	50,31
broj listova	2008	m	38	10–14	12,66	13	1,10	8,67
		f	40	9–14	11,50	12	1,09	9,44
	2009	m	40	9–15	11,50	11,50	1,43	12,45
		f	40	7–16	12	12	2,09	17,40
broj internodija	2008	m	39	6–10	7,64	8	1,11	14,55
		f	40	6–7	6,85	7	0,36	5,28
	2009	m	40	5–10	7	7	1,45	20,71
		f	40	5–10	6,75	6	1,45	21,42
masa listova [g]	2008	m	39	0,39–1,12	0,61	0,58	0,16	25,60
		f	40	0,49–1,00	0,76	0,78	0,11	15,07
	2009	m	40	0,34–0,87	0,53	0,50	0,13	25,34
		f	40	0,09–1,03	0,56	0,57	0,21	36,85
masa cvasti [g]	2007	m	30	0,004–0,034	0,017	0,016	0,008	48,82
		f	30	0,009–0,091	0,054	0,056	0,021	38,25
	2008	m	39	0,004–0,030	0,014	0,010	0,006	45,83

	f	40	0,015–0,080	0,043	0,040	0,021	49,28
2009	m	40	0,006–0,029	0,016	0,015	0,006	38,41
	f	40	0,010–0,145	0,055	0,048	0,029	51,64

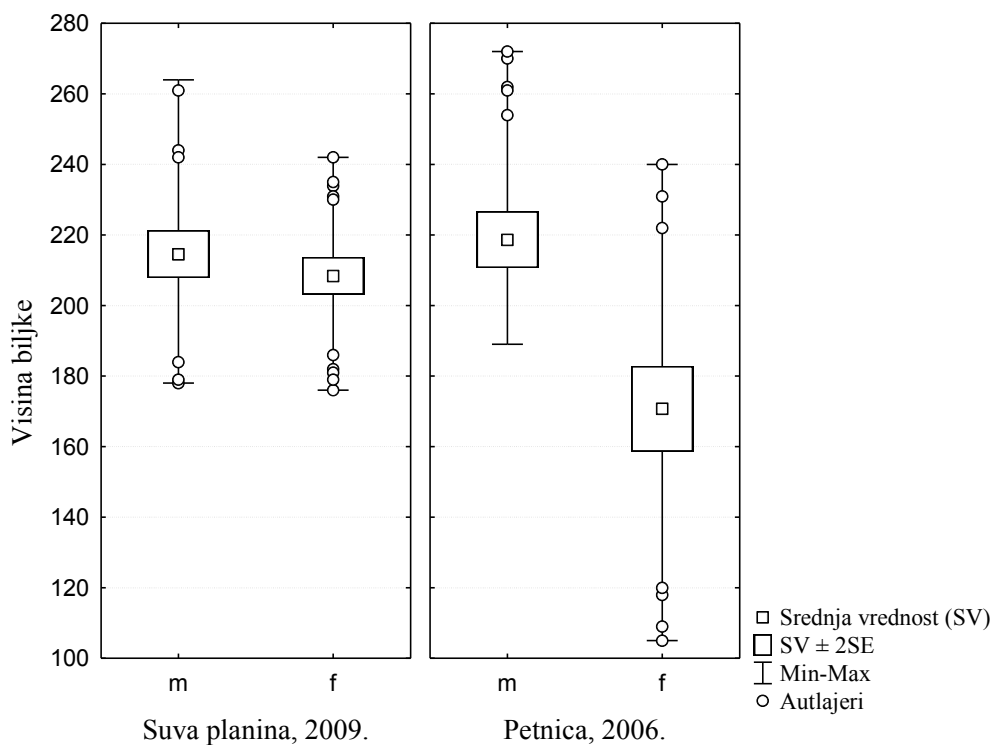
Apsolutne vrednosti izračunatih indeksa polnog dimorfizma date su u tabeli 10, dok su opsezi variranja predstavljeni na slici 10. Na slikama 11 i 12 prikazano je variranje visine biljke, odnosno broja cvetova, u populacijama gde su ustanovljene razlike među polovima bile minimalne, odnosno maksimalne.

Tabela 10. Opseg statistički značajnog polnog dimorfizma u analiziranim populacijama

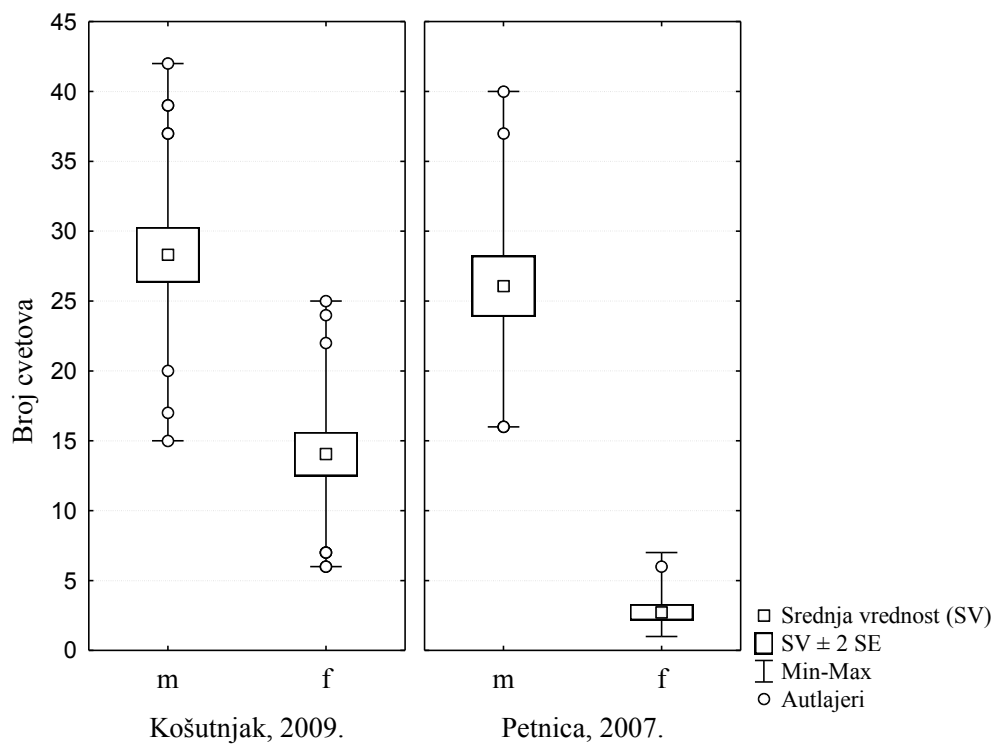
osobina	% uzoraka sa značajnim vrednostima dimorfizma	apsolutna vrednost dimorfizma
visina	65%	0,0295 — 0,2809
masa	41%	0,0466 — 0,3685
broj cvetova	100%	1,0149 — 8,5366
broj listova	42%	0,0145 — 0,2636
broj internodija	58%	0,0622 — 0,2561
masa listova	53%	0,0144 — 0,3838
masa cvasti	100%	1,2311 — 4,5456



Slika 10. Smer i opseg variranja indeksa polnog dimorfizma (SDI) u populacijama sa značajnim razlikama među polovima u analiziranim osobinama. Varijabla masa predstavlja suhu masu vegetativnog dela biljke.



Slika 11. Minimalna i maksimalna izmerena razlika između polova u visini biljaka u populaciji.



Slika 12. Minimalna i maksimalna izmerena razlika između polova u broju cvetova u populaciji.

4.3. Reproductivna alokacija

Reproduktivna alokacija je izračunata u 10 populacija, ukupno 22 puta. Pregled srednjih vrednosti reproductivne alokacije muških i ženskih biljaka dat je u tabeli 11. U tabeli su prikazani i rezultati t-testa. Procenat zrelih plodova, koji su preživeli pritisak herbivora do kraja plodonošenja, u populaciji na Košutnjaku bio je 55,9%, a u populaciji na Avali 51,2%. Maksimalan broj semena po biljci na Košutnjaku je bio 28, a na Avali 16. Srednji broj semena po biljci na Košutnjaku je bio 5,95, a na Avali 8,56.

Tabela 11. Razlike u reproductivnom ulaganju između ženskih i muških biljaka utvrđene t-testom (df – broj stepeni slobode; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$)

populacija	godina	srednja RA u muškom polu	srednja RA u ženskom polu	t-vrednost; df
Košutnjak	2008	0,0254	0,1274	-9,90 ^{***} ; 58
	2009	0,0270	0,1394	-15,83 ^{***} ; 80
Petnica	2008	0,0238	0,0750	-11,65 ^{***} ; 78
	2009	0,0232	0,0721	-18,35 ^{***} ; 78
Avala	2008	0,0219	0,0781	-12,49 ^{***} ; 78
	2009	0,0250	0,0945	-15,15 ^{***} ; 78
Đorov most	2007	0,0246	0,1155	-14,35 ^{***} ; 81
	2008	0,0234	0,0792	-12,20 ^{***} ; 78
	2009	0,0261	0,1093	-18,54 ^{***} ; 78
Čelinski potok	2007	0,0163	0,0985	-17,79 ^{***} ; 23
	2008	0,0244	0,0574	-3,96 ^{***} ; 28
	2009	0,0234	0,0895	-6,63 ^{***} ; 25
Suva planina	2008	0,0138	0,0611	-9,99 ^{***} ; 68
	2009	0,0219	0,0748	-14,96 ^{***} ; 78
Povlen 2	2008	0,0169	0,0538	-7,54 ^{***} ; 62
	2009	0,0186	0,0668	-11,87 ^{***} ; 78
Metode 2	2007	0,0219	0,0730	-8,25 ^{***} ; 58
	2008	0,0141	0,0458	-8,21 ^{***} ; 77
	2009	0,0231	0,0798	-8,74 ^{***} ; 78

Metode 3	2008	0,0140	0,0634	-11,06 ^{***} ; 78
	2009	0,0217	0,0674	-6,63 ^{***} ; 59
Bele stene	2009	0,0298	0,0590	-3,15 ^{**} ; 37

Na celokupnom uzorku i na godišnjim uzorcima, u oba pola se uočava negativna korelacija visine biljke i ulaganja u reprodukciju (Tabela 12). Taj obrazac negativne korelisanosti visine biljke (vegetativna funkcija) i reproduktivne alokacije (reproduktivna funkcija) može se smatrati cenom reprodukcije. Međutim, ovako definisana cena reprodukcije nije uočena u pojedinačnim populacijama. Nasuprot ovom obrascu variranja ulaganja u reprodukciju, sa porastom visine kod muških biljaka raste i broj cvetova. Takva pozitivna korelacija je prisutna u 95% uzoraka, a statistički je značajna u 59% uzoraka.

Tabela 12. Korelacije između visine biljke i ulaganja biomase u reprodukciju (r – koeficijent korelacije).

uzorak	n	r	p
2007, ženski pol	83	-0,2357	0,032
2007, muški pol	85	0,1324	0,227
2008, ženski pol	343	-0,2284	<0,001
2008, muški pol	346	-0,1615	0,003
2009, ženski pol	311	-0,2773	<0,001
2009, muški pol	312	-0,4012	<0,001

4.4. Obrasci variranja osobina

Odnos nadmorske visine i klimatskih varijabli

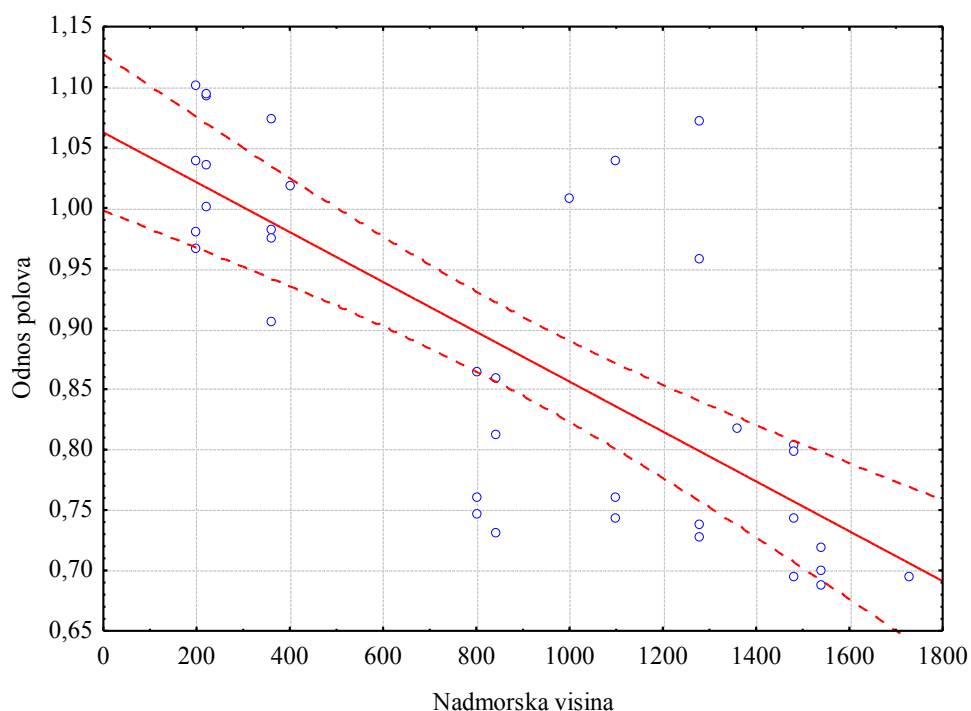
Nadmorska visina istraživanih lokaliteta značajno je korelisana sa većinom klimatskih parametara (40 od 48 analiziranih, tabela 13). Sa svim temperaturnim parametrima nadmorska visina je negativno korelisana, dok je sa parametrima padavina pozitivno korelisana.

Tabela 13. Pirsonov koeficijent korelacije klimatskih parametara sa nadmorskom visinom. Temeperaturni parametri izraženi su u °C, sezonalnost padavina u procentima, a parametri vezani za količinu padavina u mm. * p<0,05; ***p<0,001 (prema Hijmans i sar., 2005)

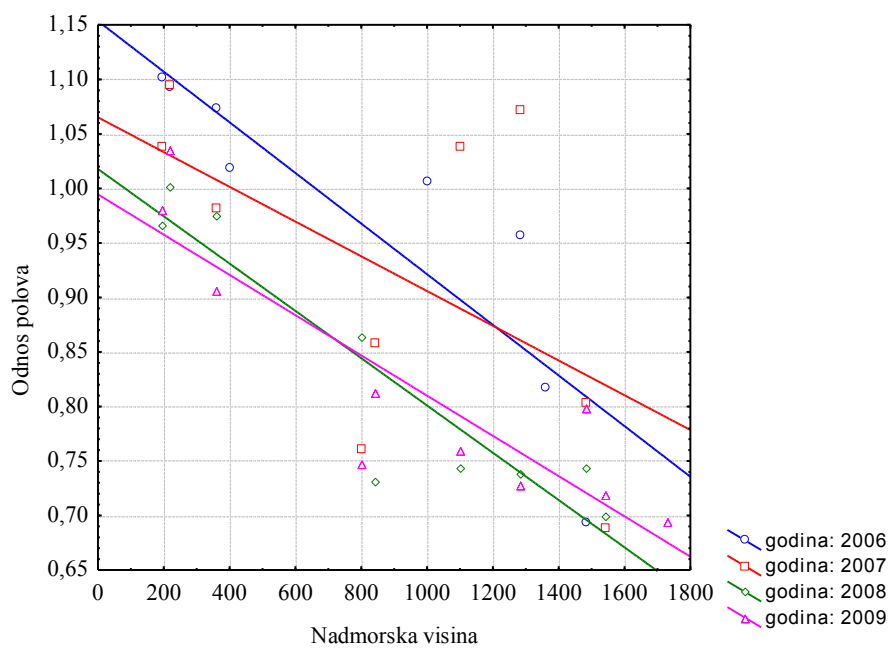
	Jan.	Feb.	Mart	Apr.	Maj	Jun	Jul	Avg.	Sep.	Okt.	Nov.	Dec.
Min. temp.	-0,93***	-0,94***	-0,95***	-0,94***	-0,94***	-0,94***	-0,94***	-0,93***	-0,93***	-0,93***	-0,91***	-0,94***
Maks. temp.	-0,97***	-0,95***	-0,96***	-0,95***	-0,95***	-0,96***	-0,95***	-0,96***	-0,96***	-0,96***	-0,95***	-0,96***
Kol. padavina	0,66*	0,53	0,65*	0,65*	0,74*	0,50	0,44	0,69*	0,54	0,62	0,59	0,28
Min. godišnja temperatura	-0,94***											
Maks. godišnja temperatura	-0,96***											
Srednja godišnja temperatura	-0,95***											
Opseg srednjih mesečnih temperatura	-0,91***											
Min. temp. najhladnijeg meseca	-0,93***											
Maks. temp. najtoplijeg meseca	-0,96***											
Opseg ekstremnih temperatura	-0,97***											
Izotermalnost	-0,66*											
Ukupna godišnja količina padavina	0,63*											
Kol. padavina u najsuvljem mesecu	0,64*											
Kol. padavina u najvlažnijem mesecu	0,63*											
Sezonalnost padavina	-0,38											

Variranje odnosa polova sa promenom nadmorske visine

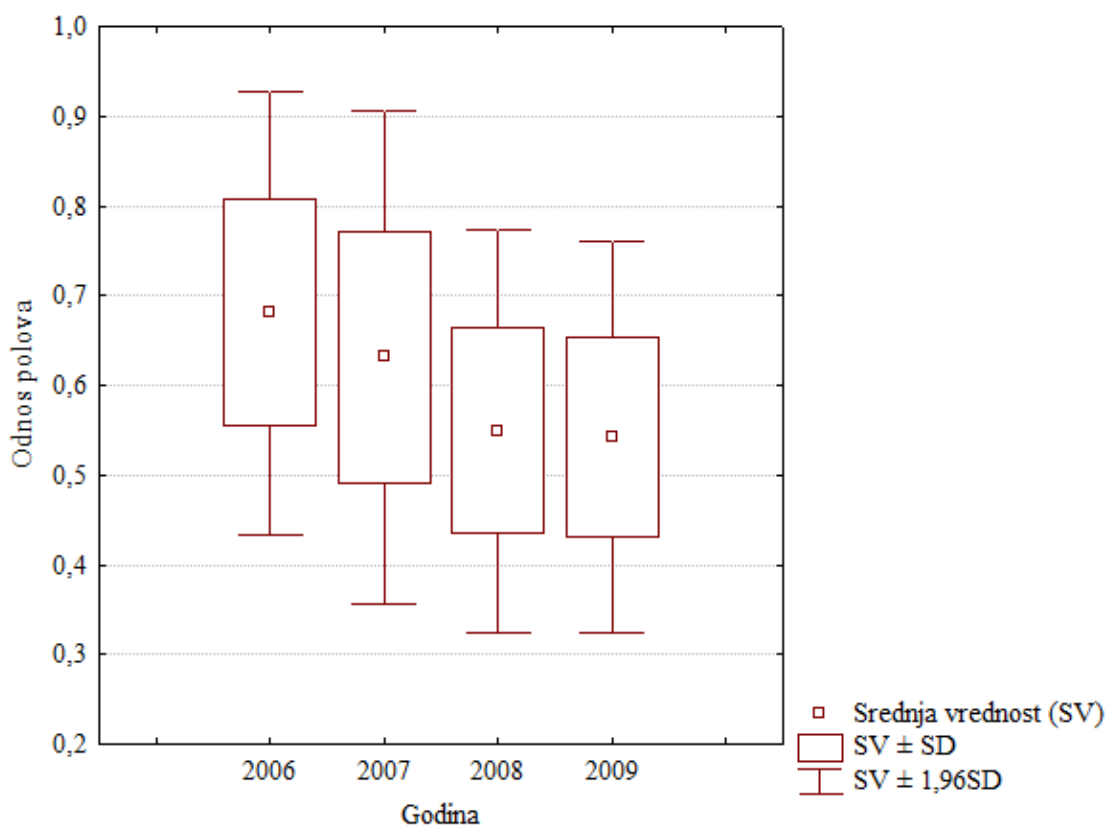
Spirmanov koeficijent korelacije nadmorske visine i odnosa polova iznosi - 0,7434 i statistički je veoma značajan na celom uzorku ($p < 0,001$). Na slici 13 prikazan je grafik linearne regresije odnosa polova na nadmorsku visinu, za ceo uzorak, dok je na slici 14 prikazana ista regresija po godinama. Na slici 15 prikazano je variranje odnosa polova među godinama. ANOVA odnosa polova sa godinom kao eksploratornim faktorom pokazala je statistički marginalnu značajnost ovog faktora: $F_{3, 32} = 2,65$; $p = 0,065$. U GLS analizi (Tabela 14), gde su kao eksploratorni faktori uzeti nadmorska visina, godina i interakcija (nadmorska visina \times godina), interakcija nema statistički značajan efekat na odnos polova ($F_{3, 28} = 0,32$; $p = 0,81$). Usled toga, primenom selekcije modela, interakcija nije uzimana u obzir kao zaseban faktor u GLS modelima.



Slika 13. Linearna regresija transformisanog odnosa polova na nadmorsku visinu lokaliteta (isprekidane linije označavaju 95% interval poverenja).



Slika 14. Linearna regresija transformisanog odnosa polova na nadmorsku visinu lokaliteta po godinama.



Slika 15. Variranje odnosa polova u analiziranim populacijama po godinama.

Tabela 14. Vrednosti F statistike za faktore u GLS modelu odnosa polova.

faktor	df	F	p
NV	1	55,298	<0,001
godina	3	4,871	0,008
NV × godina	3	0,322	0,809

Postavljena su četiri GLS modela za fitovanje varijabilnosti odnosa polova u zavisnosti od nadmorske visine i godine. Model 1 ne uzima u obzir moguću heterogenost varijanse odnosa polova između uzoraka, dok ostali modeli dozvoljavaju heteroskedastičnost odnosa polova. U modelu 2 variranje je moguće kroz godine i nadmorske visine, u modelu 3 samo kroz godine, a u modelu 4 samo kroz nadmorske visine. Svi modeli su validirani proverom raspodele reziduala. U tabeli 15 prikazano je poređenje modela metodima maksimalne verodostojnosti.

Tabela 15. Poređenje i odabir GLS modela. AIC – Akaikeov informacioni kriterijum, BIC – Bajesovski informacioni kriterijum, LogLik – *log-likelihood* vrednost.

model	df	AIC	BIC	LogLik
1	6	-29,9588	-21,3548	20,9794
2	41	-19,0602	39,7333	50,5301
3	9	-33,5677	-20,6618	25,7838
4	18	-25,6036	0,2081	30,8018

Model 3 imao je najmanju vrednost Akaikeovog informacionog kriterijuma, te je stoga odabran kao model koji najbolje opisuje varijabilnost odnosa polova *M. perennis* u analiziranim populacijama. Različitošću između modela 3 i ostalih modela istražena je i testom odnosa verodostojnosti modela (Tabela 16), kojim nisu ustanovljene statistički značajne razlike sa modelom 4. Parametri odabranog modela dati su u tabeli 17. Kako je godina uzeta kao kategorijski faktor, za osnovnu jednačinu modela pretpostavljena je 2006. godina te su u tabeli 17 date vrednosti parametara promene iz 2006. u druge godine.

Tabela 16. Poređenje modela 3 s drugim modelima. L odnos – odnos verodostojnosti modela, p – statistička značajnost razlika.

Poređenje	L odnos	p
model 3 / model 1	9,6089	0,0222
model 3 / model 2	19,4925	0,0249
model 3 / model 4	10,0360	0,3476

Tabela 17. Procene GLS koeficijenta (β) sa standardnim greškama u odabranom modelu odnosa polova (***) $p < 0,001$.

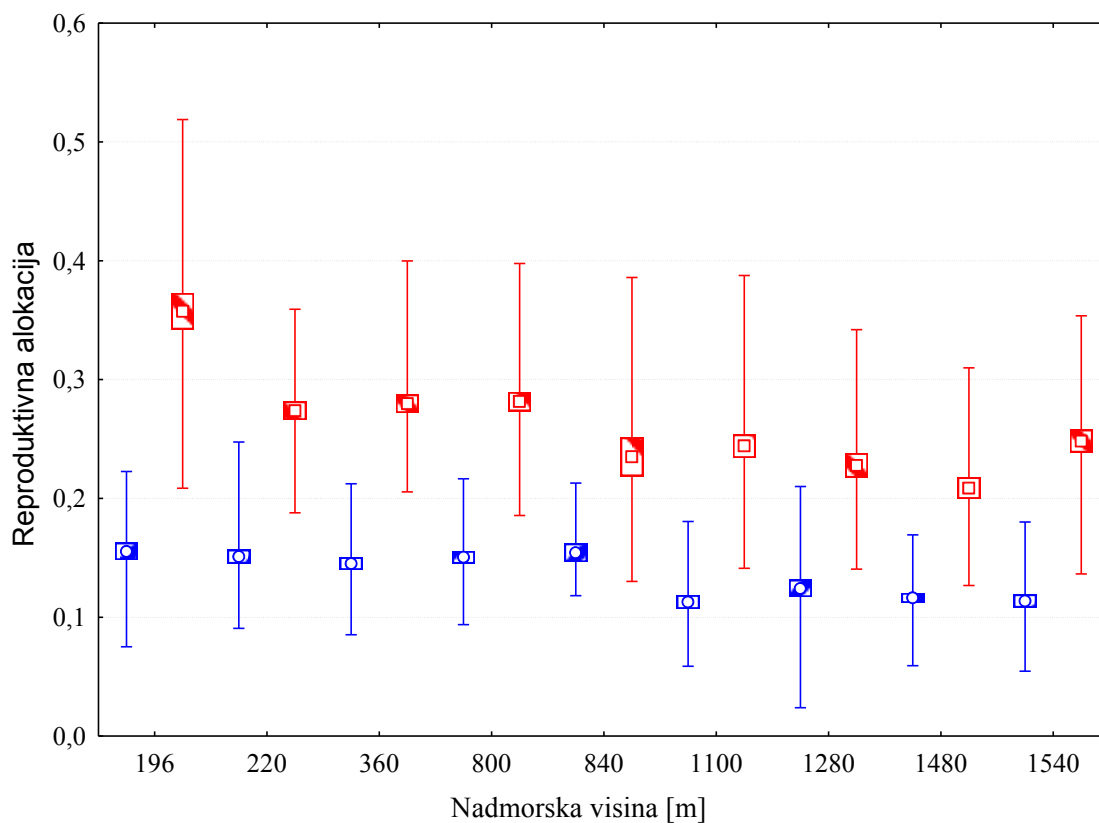
	β	Standardna greška β	t-vrednost ($\beta=0$)
Nadmorska visina	-0,00020	0,00002	-9,9242***
Godina (=2007)	-0,02731	0,04968	-0,5498
Godina (=2008)	-0,12469	0,03004	-4,1507
Godina (=2009)	-0,11822	0,03119	-3,7901

Variranje reproduktivne alokacije sa promenom nadmorske visine

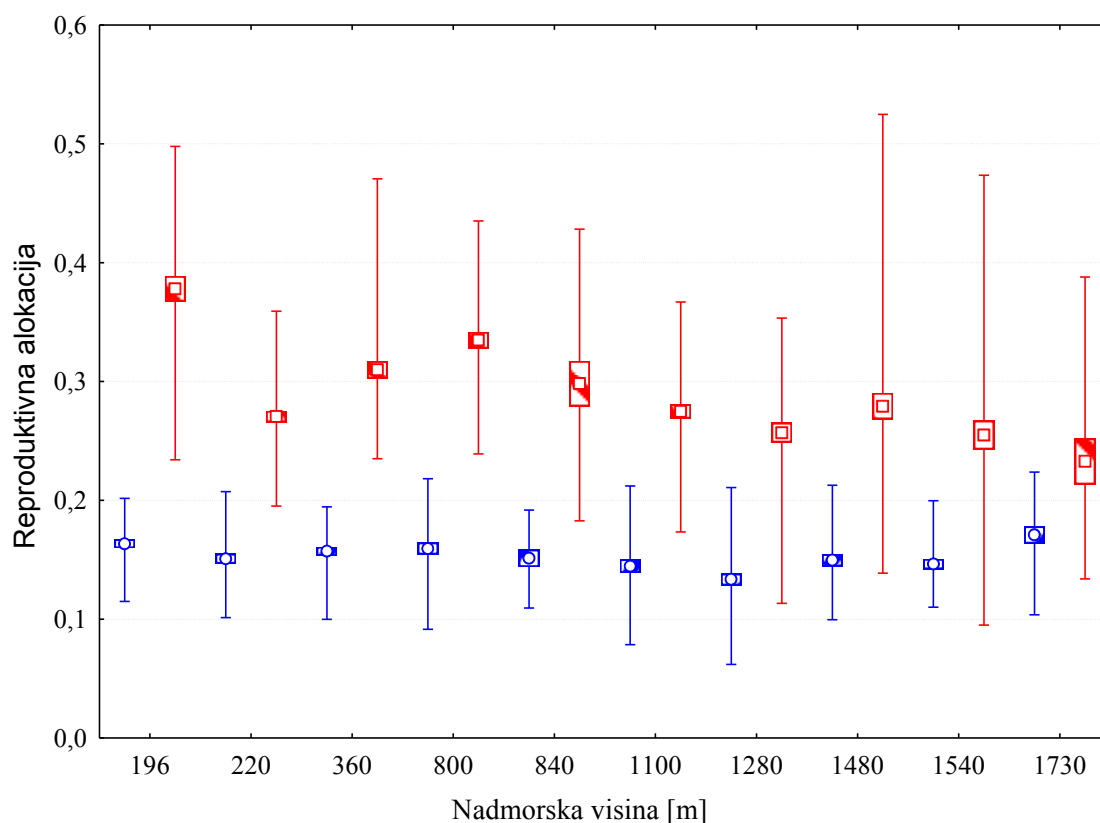
Analiza varijanse reproduktivnog ulaganja polova ukazala je na statističku značajnost variranja sa porastom nadmorske visine, kod oba pola u tri godine kada je merena (2007, 2008, 2009). Rezultati jednofaktorske analize varijanse (ANOVA) dati su u tabeli 18. Na slikama 16 i 17 prikazano je variranje reproduktivne alokacije u 2008. i 2009. godini, po polovima. Na oba grafika može se uočiti smanjenje varijanse populacionog ulaganja u reprodukciju sa porastom nadmorske visine. Statistički testovi su ukazali da je pretpostavka o homogenosti varijanse narušena u uzorku. Rezultat Levinovog testa je $F_{9, 1302} = 15,319$ ($p < 0,001$), a Braun-Forsajtovog $F_{9, 1302} = 10,516$ ($p < 0,001$).

Tabela 18. Rezultati jednofaktorske analize varijanse (ANOVA) reproduktivne alokacije između populacija na različitim nadmorskim visinama.

Uzorak, pol	df	F	p
2007, f	2, 80	14,126	<0,001
2007, m	2, 82	3,183	0,047
2008, f	8, 302	18,324	<0,001
2008, m	8, 303	10,242	<0,001
2009, f	8, 315	22,288	<0,001
2009, m	8, 317	4,038	<0,001



Slika 16. Reproductivna alokacija muških (plavo) i ženskih biljaka (crveno) u 2008. godini. Pravougaonicima su predstavljene srednje vrednosti ± 1 standardna greška, a linije prikazuju opseg između minimalne i maksimalne vrednosti.



Slika 17. Reproduktivna alokacija muških (plavo) i ženskih biljaka (crveno) u 2009. godini. Pravougaonicima su predstavljene srednje vrijednosti ± 1 standardna greška, a linije prikazuju opseg između minimalne i maksimalne vrijednosti.

Efekti eksploratornih parametara nadmorska visina, godina uzorkovanja i pol na reproduktivnu alokaciju istraženi su GLS analizom zbog heteroskedastičnosti reproduktivne alokacije. Za uzorak reproduktivne alokacije uzeti su populacioni podaci iz 2008. i 2009. godine, kao najpotpuniji. U najopštijem GLS modelu ($RA \sim \text{nadmorska visina} \times \text{godina} \times \text{pol}$) interakcija sve tri eksploratorne varijable bila je neznačajna ($\beta^{\wedge} = 0,00001$; $p=0,32$) te je stoga isključena iz modela. Postavljeno je pet GLS modela za fitovanje reproduktivne alokacije u zavisnosti od nadmorske visine, godine i pola. Model 1 uzima u obzir moguću heterogenost varijanse reproduktivne alokacije između uzoraka sa promenom nadmorske visine i između polova. U modelu 2 variranje je dozvoljeno samo između nadmorskih visina, u modelu 3 samo između godina, a u modelu 4 samo između polova. Model 5 dozvoljava heterogenost varijanse kroz nadmorske visine i godine. Svi modeli su validirani proverom raspodele reziduala. U tabeli 19 prikazano je poređenje modela metodima maksimalne verodostojnosti. Model

1 imao je najmanju vrednost Akaikeovog informacionog kriterijuma, te je stoga odabran kao model koji najbolje opisuje varijabilnost reproduktivne alokacije *M. perennis* u analiziranim populacijama. Različitost između odabranog modela i ostalih modela istražena je i testom odnosa verodostojnosti modela (Tabela 20). Ovim testom nije bilo moguće uporediti modele 1 i 5.

Tabela 19. Poređenje i odabir GLS modela (AIC – Akaikeov informacioni kriterijum, BIC – Bajesovski informacioni kriterijum, LogLik – *log-likelihood* vrednost).

model	df	AIC	BIC	LogLik
1	18	-4328,845	-4235,713	2182,422
2	17	-4102,148	-4014,191	2068,074
3	9	-4039,614	-3993,048	2028,807
4	9	-4308,789	-4262,223	2163,394
5	18	-4102,724	-4009,593	2069,362

Tabela 20. Poređenje odabranog modela fitovanja reproduktivne alokacije s drugim modelima (L odnos – odnos verodostojnosti modela, p – statistička značajnost razlika).

Poređenje	L odnos	p
model 1 / model 2	228,6967	<0,001
model 1 / model 3	307,2309	<0,001
model 1 / model 4	38,0557	<0,001
model 1 / model 5	/	/

Testovi za homogenost varijanse reproduktivne alokacije po polovima pokazali su da je unutar ženskog pola varijansa nehomogena između populacija (Levinov test $F_{9, 644}=6,114$; $p<0,001$; Braun-Forsajtov test $F_{9, 644}=5,5532$; $p<0,001$), a unutar muškog pola je nehomogena između godina (Levinov test $F_{1, 656}=19,163$; $p <0,001$, Braun-Forsajtov test $F_{1, 656}=18,218$; $p<0,001$). Različitost odgovora na eksploratorne faktore zahteva zasebno fitovanje reproduktivne alokacije po polovima.

U najopštijem GLS modelu reproduktivne alokacije ženskih biljaka ($RA \sim \text{nadmorska visina} \times \text{godina} \times \text{odnos polova}$) interakcija sve tri eksploratorne varijable bila je neznačajna ($\beta = 0,00024$; $p=0,10$) te je stoga selekcijom isključena iz modela. U sledećem modelu, $RA \sim (\text{nadmorska visina} + \text{godina} + \text{odnos polova})^2$, procenjen koeficijent za odnos polova je bio neznačajno različit od nule ($\beta^{\wedge} = -0,07688$; $p=0,44$) te je u sledećem koraku selekcije faktor odnos polova isključen iz modela. Postavljena su tri GLS modela za fitovanje reproduktivne alokacije u zavisnosti od nadmorske visine, godine i interakcije ovih faktora sa odnosom polova. Model 1 uzima u obzir moguću heterogenost varijanse reproduktivne alokacije ženskih biljaka između uzoraka sa promenom nadmorske visine, model 2 dozvoljava variranje samo između godina, a model 3 između nadmorskih visina i godina uzorkovanja. Svi modeli su validirani proverom raspodele reziduala. U tabeli 21 prikazano je poređenje modela metodima maksimalne verodostojnosti. Model 3 je posedovao najmanju vrednost Akaikeovog informacionog kriterijuma te je odabran kao model koji najbolje opisuje reproduktivnu alokaciju ženskih biljaka u analiziranim populacijama. Različitostr između odabranog modela i ostalih modela istražena je i testom odnosa verodostojnosti (Tabela 22).

Tabela 21. Poređenje i odabir GLS modela (AIC – Akaikeov informacioni kriterijum, BIC – Bajesovski informacioni kriterijum, LogLik – *log-likelihood* vrednost).

model	df	AIC	BIC	LogLik
1	16	-1764,537	-1692,955	898,2685
2	8	-1688,137	-1652,346	852,0687
3	17	-1766,401	-1690,345	900,2005

Tabela 22. Poređenje odabranog modela fitovanja reproduktivne alokacije u ženskom polu s drugim modelima (L odnos – odnos verodostojnosti modela, p – statistička značajnost razlika).

Poređenje	L odnos	p
model 2 / model 3	92,3998	<0,001
model 1 / model 3	3,8640	0,049

Što se muškog pola tiče, u najopštijem GLS modelu ($RA \sim \text{nadmorska visina} \times \text{godina} \times \text{odnos polova}$) procenjeni koeficijenti odnosa polova i njegovih interakcija sa drugim eksploratorim varijablama bili su neznačajno različiti od nule te su selekcijom isključeni iz modela. U sledećem modelu, $RA \sim \text{nadmorska visina} \times \text{godina}$, procenjen koeficijent za godinu je bio neznačajno različit od nule ($\hat{\beta} = -0,0294$; $p=0,56$) te je u sledećem koraku selekcije faktor godina isključen iz modela. Postavljena su tri GLS modela za fitovanje reproduktivne alokacije muških biljaka u zavisnosti od nadmorske visine i interakcije nadmorske visine i godine. Model 1 uzima u obzir moguću heterogenost varijanse reproduktivne alokacije muških biljaka između uzoraka sa promenom nadmorske visine, model 2 dozvoljava variranje samo između godina, a model 3 između nadmorskih visina i godina uzorkovanja. U tabeli 23 prikazano je poređenje modela metodima maksimalne verodostojnosti. Model 3 je posedovao najmanju vrednost Akaikeovog informacionog kriterijuma te je odabran kao model koji najbolje opisuje reproduktivnu alokaciju muških biljaka *M. perennis* u analiziranim populacijama. Različitost između odabranog modela i ostalih modela istražena je i testom odnosa verodostojnosti modela (Tabela 24).

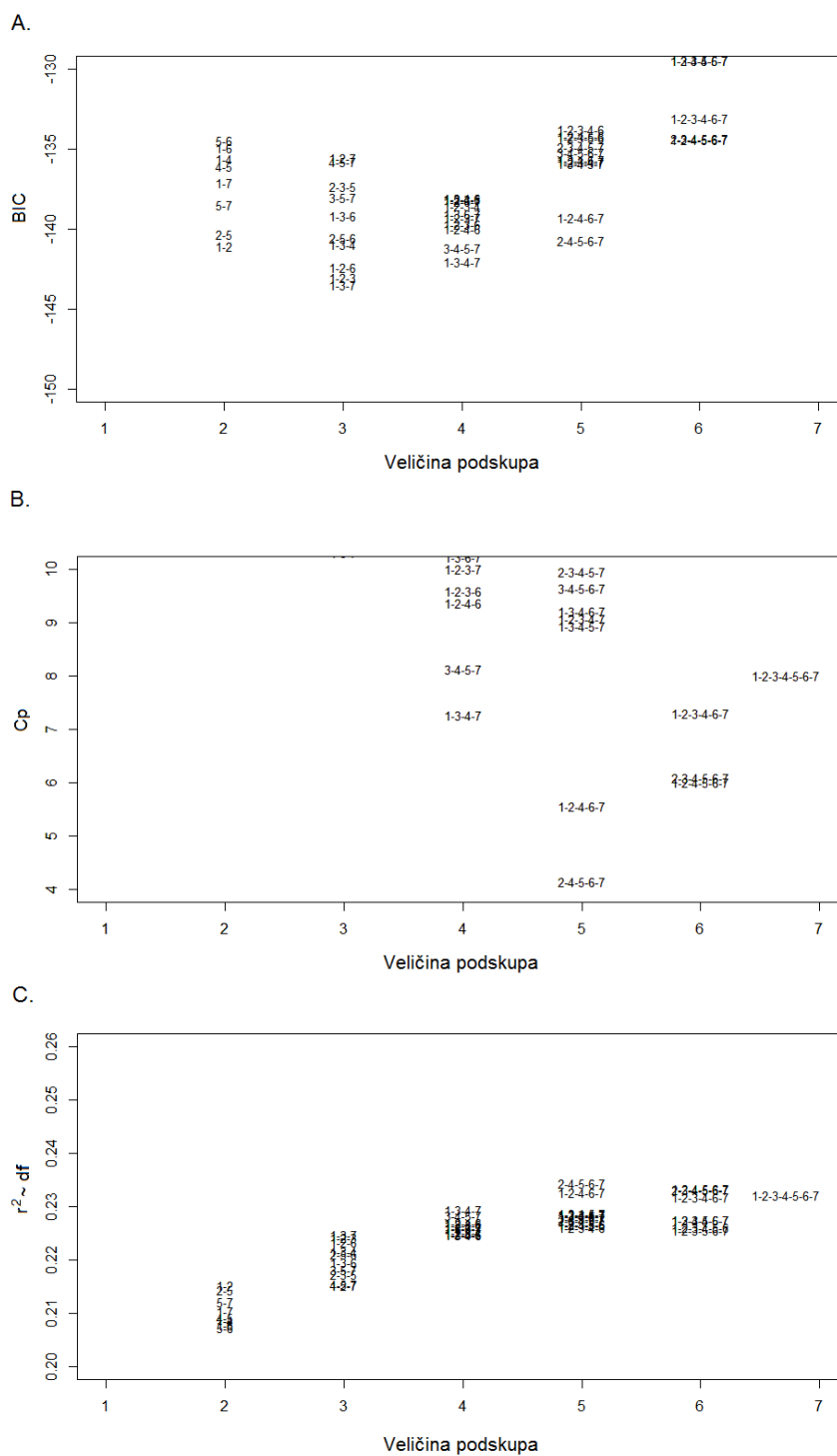
Tabela 23. Poređenje i odabir GLS modela (AIC – Akaikeov informacioni kriterijum, BIC – Bajesovski informacioni kriterijum, LogLik – *log-likelihood* vrednost).

model	df	AIC	BIC	LogLik
1	13	-2590,223	-2531,923	1308,111
2	5	-2601,278	-2578,885	1305,639
3	14	-2601,767	-2538,982	1314,883

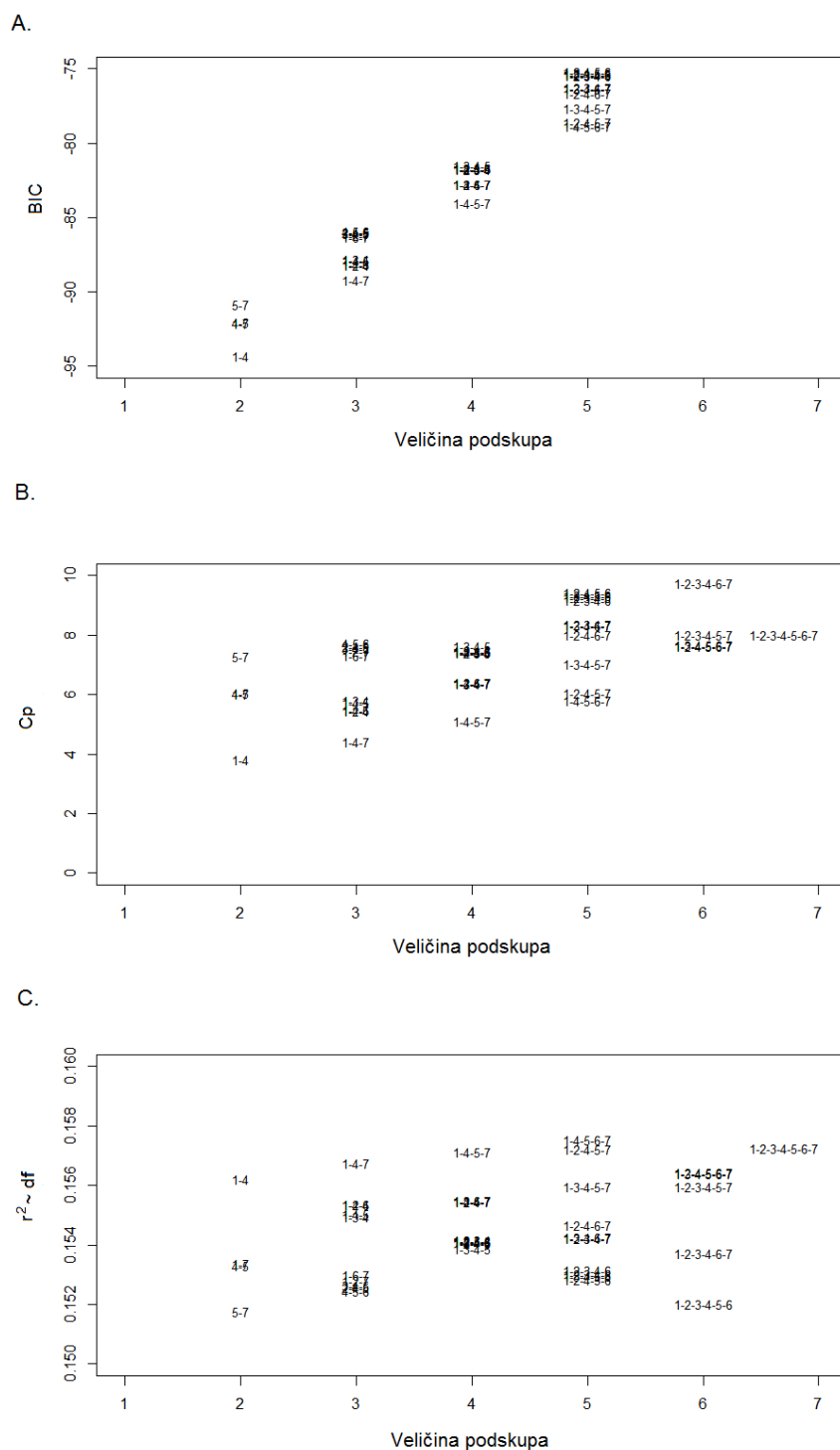
Tabela 24. Poređenje odabranog modela fitovanja reproduktivne alokacije u muškom polu s drugim modelima (L odnos – odnos verodostojnosti modela, p – statistička značajnost razlika).

Poređenje	L odnos	p
model 2 / model 3	13,5442	<0,001
model 1 / model 3	18,4887	0,030

Na slikama 18 i 19 vide se rezultati iscrpne pretrage kroz modele reproduktivne alokacije u ženskom i muškom polu. Prikazani su samo najznačajniji podskupovi modela. U ženskom polu uočava se prednost modela sa više eksploratornih faktora, dok se u muškom polu kao najbolji jasno izdvaja model ($RA \sim \text{nadmorska visina} + \text{nadmorska visina} \times \text{godina}$). Procene koeficijenata u odabranim GLS modelima date su u tabeli 25.



Slika 18. Grafici iscrpnog poređenja modela reproduktivne alokacije ženskih biljaka sa svim veličinama podskupova faktora. Faktori i njihove interakcije predstavljeni su brojevima: 1. nadmorska visina; 2. godina uzorkovanja; 3. odnos polova; 4. interakcija 1×2; 5. interakcija 1×3; 6. interakcija 2×3; 7. interakcija 1×2×3. A. – poređenje modela prema BIC; B. – poređenje modela prema Cp; C. – poređenje modela prema korigovanim vrednostima r^2 .



Slika 19. Grafici iscrpnog poređenja modela ulaganja u reprodukciju muških biljaka sa svim veličinama podskupova faktora. Faktori i njihove interakcije predstavljeni su brojevima: 1. nadmorska visina; 2. godina uzorkovanja; 3. odnos polova; 4. interakcija 1×2; 5. interakcija 1×3; 6. interakcija 2×3; 7. interakcija 1×2×3. A. – poređenje modela prema BIC; B. – poređenje modela prema Cp; C. – poređenje modela prema korigovanim vrednostima r^2 .

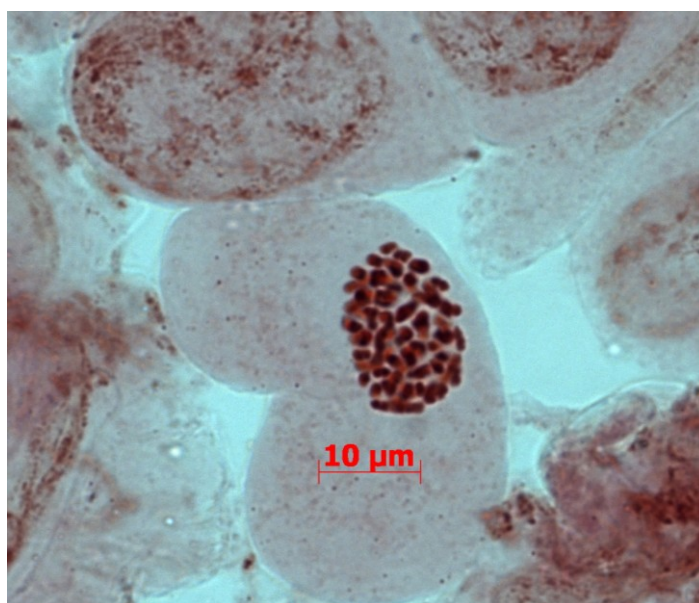
Tabela 25. Procene GLS koeficijenata (β) sa standardnim greškama u odabranim modelima reproduktivne alokacije (NV – nadmorska visina; *** $p < 0,001$)

	β	Standardna greška β	t-vrednost ($\beta=0$)
Reproduktivna alokacija cele populacije			
Nadmorska visina	-0,00006	0,000005	-11,0742***
Godina	0,01447	0,005964	2,4270***
Pol	-0,14918	0,005837	-25,5563***
NV \times godina	0,00002	0,000004	4,5951***
NV \times pol	0,00003	0,000005	5,4279***
Godina \times pol	-0,14673	0,005269	-2,7848***
Reproduktivna alokacija u ženskom polu			
Nadmorska visina	-0,00021	0,00005	-4,2678***
Godina	0,42333	0,05242	8,0750***
NV \times godina	-0,00007	0,00001	-5,0725***
NV \times odnos polova	0,00024	0,00007	3,3958***
Godina \times odnos polova	-0,39621	0,05017	-7,8975***
Reproduktivna alokacija u muškom polu			
Nadmorska visina	-0,00003	0,000003	-10,0324***

Promena citogenetičke strukture populacija sa promenom nadmorske visine

Broj metafaznih hromozoma (slika 20) uspešno je analiziran na materijalu sa 8 istraživanih lokaliteta. Utvrđeno je postojanje 23 citotipa, pri čemu je kariotipska varijabilnost populacija bila izražena (Tabela 26). Najčešći su bili oktoploidni citotipovi,

a u ovim istraživanjima pokazano je i postojanje četiri do sada neutvrđena citotipa ($2n = 44, 55, 74$ i 104). Sa porastom nadmorske visine raste i stepen prisutnih ploidnosti u populaciji. Pirsonov koeficijent korelacije između nadmorske visine i utvrđene ploidnosti je $r=0,4579$ ($p=0,024$). Sličan trend uočen je i u preliminarnim analizama količine DNK u jedru ćelija *M. perennis* u populacionim uzorcima sa različitim nadmorskih visina (Pirsonov koeficijent korelacije između nadmorske visine i količine DNK u jedru je $r=0,86$; $p<0,01$).



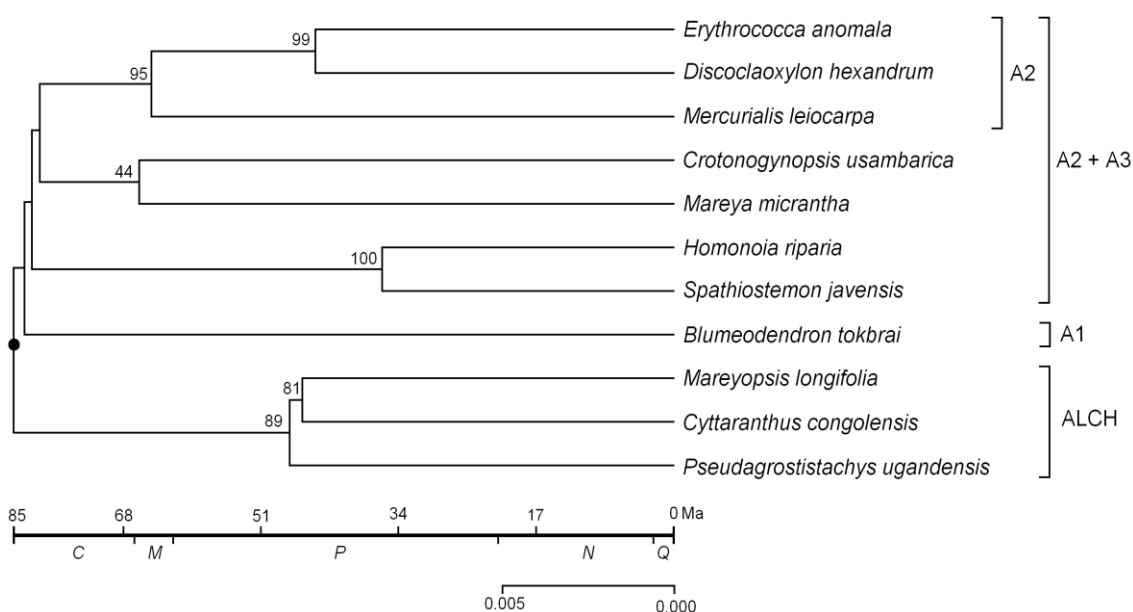
Slika 20. Fotografija mitotskih hromozoma *M. perennis*, populacija Povlen 2

Tabela 26. Ustanovljeni citotipovi i odgovarajuća ploidnost u populacijama.

Lokalitet	Broj hromozoma ($2n$)	Ploidnost
Košutnjak	51, 53, 55, 61, 63, 64, 65, 74	6x, 7x, 8x, 9x
Petnica	42, 73, 76	5x, 9x, 10x
Avala	41, 42, 44	5x, 6x
Đorov most	56, 60, 63, 65, 68, 76	7x, 8x, 10x
Suva planina	68, 74	8x, 9x
Povlen	58, 68, 73, 76, 104	7x, 8x, 9x, 10x, 13x
Metode 3	64, 66, 73	8x, 9x
Bele stene	64, 66, 68, 72, 74, 94	8x, 9x, 12x

4.5. Istorijsko-biogeografski kontekst

Konsenzus filogenetsko stablo istraženih bazalnih vrsta iz potfamilije Acalyphoideae prikazano je na slici 21. Vreme divergencije roda *Mercurialis* od ostatka klade A2 određeno je pomoću molekulskog sata na pre oko 65–66 miliona godina, u katu mastriht u periodu krede.



Slika 21. Konsenzus stablo odabranih bazalnih vrsta potfamilije Acalyphoideae. Molekulski sat je prikazan u milionima godina (Ma) od savremenog doba. Na geološkoj skali predstavljeno je trajanje katova krede (C – kampan, M – mastriht) i perioda kenozoika (P – paleogen, N – neogen, Q – kvartar). A1, A2, A3, ALCH – nazivi klada prema Wurdack i sar. (2005)

Primenjujući metode analize predačkog areala (Tabela 27) i analize optimalnog areala (Tabela 28) na dobijeno filogenetsko stablo nije bilo moguće jednoznačno odrediti centar porekla roda *Mercurialis* i čitave klade A2. Rezultat analize predačkog areala jeste jednaka verovatnoća da je klada A2 nastala u zapadnoj Africi, Indomalaji ili istočnoj Aziji. Analiza istorijskih biogeografskih odnosa unutar bazalnih klada potfamilije Acalyphoideae s. s. u odnosu na molekularno-filogenetske odnose ukazala je

da je Indomalajska oblast najverovatnije mesto nastanka i diverzifikacije klada A1–A3.

Detaljna analiza događaja disperzije i vikarijanse ukazala je na postojanje moguće vikarijanse između kopna zapadne Afrike i kopna Indomalaje (dobijena frekvencija 0,667). Optimalna rekonstrukcija evolucionih događaja u programu DIVA podrazumevala je 6 disperzija, od kojih su dve disperzije na velike udaljenosti (prekookeanske). Asimetrične frekvence u analizi disperzije su najinformativnije, jer ukazuju na smer disperzije, a najvažnije među dobijenima su između zapadne Afrike i Indomalaje, te između Indomalaje i istočne Azije (Tabela 28).

Tabela 27. Procena centra porekla metodom analize predačkih areala; najverovatniji predački areali su podvučeni. G – broj neophodnih dobitaka pod direktnom Camin–Sokal parsimonijom; L – broj neophodnih gubitaka pod reverznom Camin–Sokal parsimonijom; AA – verovatnoća predačkog areala, pri čemu su G/L koeficijenti standardizovani; A1, A2, A3 – klade u Acalyphoideae s. s. (prema Wurdack i sar., 2005).

klada	areal	G	L	G/L	AA
Acalyphoideae s. s.					
	<u>Z Afrika</u>	3	3	1,00	<u>1,00</u>
	I Afrika	3	6	0,50	0,50
	<u>Indomalaja</u>	3	3	1,00	<u>1,00</u>
	I Azija	2	5	0,40	0,40
A1+A2+A3					
	Z Afrika	2	3	0,67	0,44
	I Afrika	2	5	0,40	0,27
	<u>Indomalaja</u>	3	2	1,50	<u>1,00</u>
	I Azija	2	4	0,50	0,33
A2+A3					
	<u>Z Afrika</u>	2	2	1,00	<u>1,00</u>
	I Afrika	2	4	0,50	0,50
	<u>Indomalaja</u>	2	2	1,00	<u>1,00</u>
	I Azija	2	3	0,67	0,67

A2

<u>Z Afrika</u>	1	1	1,00	<u>1,00</u>
I Afrika	1	2	0,50	0,50
<u>Indomalaja</u>	1	1	1,00	<u>1,00</u>
<u>I Azija</u>	1	1	1,00	<u>1,00</u>

Tabela 28. Optimalna rekonstrukcija centra nastanka i evolucionih događaja (disperzija) između oblasti; ALCH, A1, A2, A3 – klade u Acalyphoideae s. s. (prema Wurdack i sar., 2005).

Klada	Alternativni optimalni centri porekla
Acalyphoideae s.s.	Z Afrika + Indomalaja Z Afrika + I Afrika + Indomalaja
ALCH	Z Afrika Z Afrika + I Afrika
A1+A2+A3	Indomalaja
A2+A3	Z Afrika Z Afrika + Indomalaja Z Afrika + Indomalaja + I Azija
A2	Z Afrika + Indomalaja Z Afrika + I Azija Z Afrika + Indomalaja + I Azija
<hr/>	
Disperzije na velike udaljenosti (od → do)	Frekvenca
Z Afrika → Indomalaja	0,167
Indomalaja → Z Afrika	1,000
<hr/>	
Disperzije na male udaljenosti (od → do)	Frekvenca
Z Afrika → I Afrika	2,500
I Afrika → Z Afrika	0,500
Indomalaja → I Azija	1,333
I Azija → Indomalaja	0,167

5. Diskusija

5.1. Odnos polova

Istraživane populacije *M. perennis* sačinjene su isključivo od jednopolnih biljaka, tj. dvodome su. Jednodome biljke nisu ustanovljene u analiziranim populacijama u Srbiji iako su u prethodnim istraživanjima autori prijavljivali različite kombinacije cvetova na jedinki: biljke s jednopolnim cvetovima (Saunders, 1883; Dod, 1895; Williams, 1926; Mukerji, 1936b), odnosno biljke sa jednopolnim i hermafroditnim cvetovima (Saunders, 1883; Mukerji, 1936b). Gillot (1925) takođe nije pronašao monecke biljke u svom intenzivnom istraživanju vrste.

Prostorna segregacija polova je ustanovljena 2006. godine u populacijama Košutnjak i Metođe 1, gde su muške jedinke zauzimale više delove staništa, dok su se ženske biljke nalazile u nižim delovima. Takav raspored polova može biti rezultat prirodne selekcije: fitnes muških i ženskih anemofilnih biljaka razlikuje se u zavisnosti od položaja u staništu koje je na nagnutoj podlozi. Veći fitnes ženske biljke imaju u podnožju staništa (veća mogućnost akumulacije polena), dok muške biljke imaju veći fitnes u gornjim delovima staništa (veća površina disperzije polena), što se može smatrati primerom selekcije za prostornu segregaciju polova (Bierzychudek & Eckhart, 1988). Slična situacija opisana je i kod drugih dvodomih anemofilnih vrsta (Freeman i sar., 1976; Grant & Mitton, 1979; Hoffmann & Alliende, 1984).

U zapadnoevropskim populacijama *M. perennis* opisana je diferencijacija ekološke niše osvetljenosti staništa među polovima. Uticaj intenziteta svetlosti na *M. perennis* detaljno je opisao Mukerji (1936b). On postavlja optimum osvetljenosti muških biljaka iznad optimuma ženskih biljaka, što dokazuje intenzivnijim rastom muških biljaka na osvetljenim delovima staništa. Prema njegovim rečima, ženske biljke bolje tolerišu veću senku od muških. Slične rezultate istraživanja imaju Abeywickrama (1949) i Wade i sar. (1981). Wade i sar. (1981) opisuju prostorni obrazac segregacije polova na osnovu osvetljenosti, prema kome ženske biljke zauzimaju manje osvetljene delove staništa uz stabla drveća, a muške biljke otvorenije delove staništa. Takođe, veći fitnes muških biljaka u osvetljenijim delovima staništa ogledao se u većem broju

fertilnih rameta. U analiziranim populacijama u Srbiji nije utvrđen ovakav generalni prostorni obrazac segregacije polova. Naprotiv, u otvorenijim sklopovima vegetacije, na lokalitetima Povlen 2 i Bele Stene, bila su podjednako prisutna oba pola te se može zaključiti da ne postoji univerzalna diferencijacija ekološke niše osvetljenosti među polovima kod *M. perennis*.

Odnos polova *M. perennis* značajno varira između populacija (Mukerji, 1936b; Boatman, 1956; Wade i sar., 1981; Vandepitte i sar., 2009a, 2010). Mukerji (1936b) ukazuje na to da se u divljim populacijama češće sreću delovi sa isključivo ženskim biljkama (ženskim klonom). Veličina ovih ženskih klonova varira u broju rameta i površini koju zauzimaju. Broj kvadrata u kojima je računat odnos polova, a koji je obuhvatio samo pripadnike jednog pola, bio je relativno mali. Veći broj kvadrata sa jedinkama jednog pola bio je prisutan samo u populacijama sa izraženom prostornom segregacijom polova (Košutnjak i Metode 1, 2006. godine). U ostalim populacijama, broj kvadrata sa isključivo ženskim jedinkama manji je od broja kvadrata sa muškim jedinkama, nasuprot prethodnim nalazima (Mukerji, 1936b). Populacija na lokalitetu Čelinski potok ima i prostorno jasno izdvojen klon muškog pola.

Boatman (1954) navodi populacije u Irskoj i Engleskoj u kojima odnos polova izražen preko proporcije muških biljaka varira od 0,293 do 0,737. U engleskim populacijama koje su istraživali Hutchings & Barckham (1976) ukupan odnos polova je bio 0,856–0,858, a u populaciji koju su istraživali Munguia-Rosas i sar. (2011) odnos polova bio je 0,704. Vandepitte i sar. (2009a) su utvrdili odnos polova u rasponu 0,508–0,812. Sa povećanjem broja muških jedinki povećavala se i veličina pojedinačnih klonova. U većem broju istraživanih populacija, Vandepitte i sar. (2010) utvrđuju veći raspon odnosa polova: 0,150–1,000, sa većom varijansom odnosa polova u manjim populacijama. Takođe, u njihovom istraživanju nije utvrđen značaj osvetljenosti staništa na odnos polova u malim populacijama i celokupnom uzorku, dok je značajan efekat ustanovljen u velikim populacijama. Mukerji (1936b) ukazuje na postojanje ravnoteže u odnosu polova u situaciji srednje osvetljenosti staništa, u uslovima preklapanja ekoloških niša muških i ženskih biljaka. Odnos polova u analiziranim populacijama u Srbiji varirao je između populacija. Opseg variranja učešća muških jedinki (0,404–

0,796) je približno jednak opsegu iz istraživanja Vandepitte i saradnika (2009a).

U većini istraženih populacija *M. perennis* u Srbiji (76%) sa uočenim odstupanjem od ravnotežnog odnosa polova, neravnoteža je bila u korist muških biljaka. Neravnoteža u korist muških biljaka ustanovljena je i u istraživanjima na drugim populacijama ove vrste (Hutchings & Barckham, 1976; Wade i sar., 1981; Vandepitte i sar., 2009b, 2010; Munguia-Rosas i sar., 2011). Ovakav obrazac neravnoteže polova uobičajen je za višegodišnje dvodome biljke (Lloyd & Webb, 1977).

Odnos rodova značajno varira među populacijama i kod androdvodomih populacija srodne vrste *M. annua*. Međutim, unutar populacije, odnos polova ostaje približno isti kroz generacije (Pannell, 1997c). Konstantnost odnosa polova kroz sezone uočena je i kod *Geranium sylvaticum* (Asikainen & Mutikainen, 2003). Odnos polova u analiziranim populacijama *M. perennis* varirao je među uzorcima iste populacije u različitim godinama. Sezonsko variranje odnosa polova bilo je statistički značajno na četiri lokaliteta. I kod jednogodišnje dvodome vrste *Croton texensis* (iz familije Euphorbiaceae) odnos polova varira iz godine u godinu, menjajući smer odstupanja od ravnotežnog odnosa polova (Decker & Pilson, 2000). Ova promenljivost odnosa polova uzrokovana je razlikama u klijavosti semena i/ili različitim ranim mortalitetom klijanaca među godinama.

Na samom početku ovog istraživanja, nadmorska visina je izdvojena kao faktor koji značajno utiče na odnos polova (Cvetković & Jovanović, 2007). U celokupnom uzorku, kao i u uzorcima iz pojedinačnih godina, sa porastom nadmorske visine smanjivala se učestalost muških biljaka u populaciji. Smer neravnoteže se time pomerao od populacija sa više muških biljaka na lokalitetima sa malom nadmorskom visinom ka populacijama sa više ženskih biljaka na lokalitetima sa većom nadmorskom visinom. Promena odnosa polova sa porastom nadmorske visine uočena je kod još nekoliko vrsta biljaka (Tabela 29).

Tabela 29. Literaturni podaci o promeni odnosa polova u populacijama duž gradijenta nadmorske visine (nv).

vrsta	udeo muških biljaka		referenca
	manje nv	veće nv	
<i>Myristica insipida</i>	0,611	0,574	Armstrong & Irvine (1989)
<i>Populus tremuloides</i>	0,440	0,640	Grant & Mitton (1979)
<i>Rumex nivalis</i>	0,070	0,220	Stehlik & Barrett (2005)
<i>Juniperus communis</i>	porast učešća muških biljaka		Ortiz i sar. (2002)
<i>Laretia acaulis</i>	porast učešća muških biljaka		Hoffmann & Alliende (1984)
<i>Daphne laureola</i>	porast učešća ženskih biljaka		Alonso & Herrera (2001)

U većini opisanih slučajeva, sa porastom nadmorske visine raste i učešće muških biljaka u populaciji. Promena odnosa polova ili rodova sa povećanjem geografske širine uočena je kod *Juniperus communis* var. *depressa* (Marion & Houle, 1996), *Geranium sylvaticum* (Asikainen & Mutikainen, 2003) i *Plantago maritima* (Nilsson, 2005), ali ne i kod *Dryas octopetala* (Wada i sar., 1999). Klinalno, kontinuirano variranje klimatskih faktora karakteristično je za povećanje nadmorske visine i geografske širine. Takvo variranje prisutno je i na teritoriji Srbije, sa povećanjem nadmorske visine smanjuju se dužina vegetacijskog perioda, srednja godišnja temperatura i ostale temperaturne varijable klime, dok se povećavaju parametri padavina (Tabela 13). Ovakva promena ekoloških faktora duž gradijenta nadmorske visine povećava stres na staništu. U pojedinim slučajevima, u staništima sa većim sredinskim stresom povećava se učešće ženskih biljaka, npr. kod *Ceratiola ericoides* (Gibson & Menges, 1994). Najčešće se, međutim, u sredinama sa pojačanim stresom povećava učešće muških biljaka u skladu sa hipotezom da je manja cena reprodukcije uzrok većem broju muških jedinki (Lloyd & Webb, 1977). Waser (1984) opisuje povećanje učešća muških jedinki vrste *Simmondsia chinensis* u sušnijim staništima, a slični podaci o segregaciji polova u odnosu na bogatstvo resursa u staništu postoje i u drugim istraživanjima (Freeman i sar., 1976; Melampy, 1981; Freeman & McArthur, 1982; Sakai & Oden, 1983; Dawson & Bliss, 1989). Međutim, Rottenberg (1998) ukazuje da vlažnost staništa ne utiče na odnos polova kod istraženih dvodomih vrsta biljaka u flori Izraela, u čijim populacijama

postoji odstupanje od ravnotežnog odnosa polova. Takođe, u nizu istraživanja nije uočena segregacija polova u odnosu na prisustvo stresa ili bogatstvo resursa na staništu (Bawa & Opler, 1977; Lovett Doust i sar., 1987; Armstrong & Irvine, 1989).

Stres na staništu je izraženiji na većim nadmorskim visinama, što bi po teoriji reproduktivne alokacije dovelo do manjeg učešća ženskih biljaka. Veće učešće ženskih biljaka u analiziranim populacijama *M. perennis* na većoj nadmorskoj visini može biti rezultat adaptivnog odgovora. Reproductivna alokacija jeste veća u ženskom polu, ali se i cena reprodukcije možda potpunije poništava nakon reprodukcije u ovom polu (npr. veći intenzitet fotosinteze, bolja apsorpcija nutrijenata, veća kompetitivnost) nego kod muških jedinki. S druge strane, stopa rasta muških klonova kroz ramifikaciju (grananje rizoma) može biti manja na većim nadmorskim visinama, ili je veći mortalitet muških biljaka usled herbivorije. Kako ovi parametri nisu mereni, proksimalni uzrok smanjenja frekvence muških jedinki sa povećanjem nadmorske visine se ne može jednoznačno odrediti.

Efekti nadmorske visine i godine uzorkovanja jasno se uočavaju u regresionom GLS modelu odnosa polova. Oba faktora imaju uticaj na srednju vrednost odnosa polova, kao i na heterogenost varijanse.

5.2. Polni dimorfizam

Posmatrane morfološke karakteristike *M. perennis* imale su manji opseg polnog dimorfizma (najveća apsolutna vrednost indeksa polnog dimorfizma manja od 1; Tabela 10; Slika 10) od karakteristika direktno povezanih sa polnom reprodukcijom (opseg apsolutnih vrednosti SDI od 1 do 8,5). Procenat uzoraka u kojima se polovi statistički značajno razlikuju u vrednostima morfoloških karaktera kreće se od 40% do 65% (Tabela 10). S druge strane, u svim populacionim uzorcima (100%) prisutan je polni dimorfizam u broju cvetova na biljci i masi cvasti. Stoga je za ove osobine i najlakše uočiti smer polnog dimorfizma (Slika 10). Muške biljke poseduju značajno više cvetova od ženskih jedinki, ali je masa cvasti u trenutku merenja reproduktivne alokacije značajno veća kod ženskih biljaka.

Obrasci polnog dimorfizma u osobinama razlikuju se među vrstama. Tako su kod dvodome alpijske biljke *Aciphylla simplicifolia* utvrđene delimično drugačije razlike među polovima nego kod *M. perennis*, u smislu većeg broja cvetova po cvasti, veće biomase cvasti, veće visine i većeg ulaganja u reprodukciju kod ženskih biljaka (Pickering & Arthur, 2003).

Mukerji (1936a) opisuje ženske biljke *M. perennis* kao „generalno više od muških biljaka“. Nasuprot tom podatku, u analiziranim populacijama u Srbiji viši pol bio je muški (Tabela 7), što se slaže sa novijim istraživanjima ove vrste u Engleskoj (Munguia-Rosas i sar., 2011). Statistički značajna razlika među polovima u visini ustanovljena je u 65% uzoraka, pri čemu su muške biljke imale veću visinu u 23 populaciona uzorka, dok su ženske biljke imale veću visinu samo u uzorku populacije Bele stene iz 2009 godine. Maksimalna vrednost indeksa polnog dimorfizma veličine biljke bila je 0,28 što svrstava *M. perennis* u umereno dimorfne vrste po ovoj osobini (Fairbairn, 2007). Veće ulaganje u reprodukciju kod ženskih biljaka može biti praćeno smanjenim ulaganjem biomase u rast, što rezultuje nižim ženskim biljkama (Wallace & Rundel, 1979; Hancock & Bringham, 1980; Conn & Blum, 1981; Gross & Soule, 1981; Popp & Reinartz, 1988; Shea i sar., 1993; Delph, 1999). Neuobičajena situacija u populaciji Bele stene 2009. godine, gde su ženske biljke u cvetu imale veću visinu od muških biljaka mogla bi se objasniti bržim tempom rasta ženskih biljaka od muških biljaka pre cvetanja (Delph, 1999). Međutim, podatak da su ova i ostale populacije bile protandrične upućuje na zaključak da su muške biljke ranije dostizale prag visine za cvetanje od ženskih biljaka i time verovatno imale i brži tempo rasta. U prethodnim istraživanjima, stope rasta zeljastih dvodomih biljaka uglavnom se ne razlikuju među polovima (npr. Bawa i sar., 1982).

Veličina biljke može da utiče na cene i prednosti određene polne funkcije na dva kvalitativno različita načina. Prvi je baziran na pretpostavci da su resursi (vreme i energija) limitirani, što dovodi do uzajamnog ograničavanja među polnim funkcijama. U odnosu na mušku, ženska polna uloga kod biljaka je energetski zahtevnija i dodatno, zahteva više vremena (de Jong & Klinkhamer, 1994; Day & Aarssen, 1997). Za manje

biljke se pretpostavlja da imaju manje energetske zalihe i veću verovatnoću mortaliteta i time kraći životni vek. Tako se, i prema hipotezi o prednosti veličine (eng. *size-advantage*; Ghiselin, 1969; Charnov, 1982; Lloyd and Bawa, 1984) i prema hipotezi ulaganja vremena (eng. *time-commitment*; Day & Aarssen, 1997) pretpostavlja negativna korelacija između visine biljke i njene „muškosti“ (eng. *maleness*). Ovakav obrazac favorizovan je prirodnom selekcijom usled energetskih i vremenskih ograničenja koja imaju drastičnije posledice na muški fitnes. Shodno ovim hipotezama, sa porastom veličine biljke, povećava se ulaganje u žensku funkciju. Drugi način uticaja veličine biljke na reprodukciju uočen je kod anemofilnih biljaka. Prema hipotezi disperzije polena (eng. *pollen-dispersal*; Burd & Allen, 1987), prirodna selekcija utiče na povećanje „muškosti“ sa povećanjem visine anemofilne biljke, jer uspeh muške funkcije proporcionalno raste sa porastom visine biljke, usled direktnog efekta visine biljke na površinu disperzije polena. Obrazac polnog dimorfizma u visini, uočen ovim istraživanjem u populacijama *M. perennis*, uklapa se u pretpostavke hipoteze disperzije polena.

Kod nekih dvodomih vrsta biljaka uočeno je veće ulaganje u cvetove u muškom polu, nego u ženskom (Lloyd & Webb, 1977; Gross & Soule, 1981). Na primer, broj cvasti i cvetova ponekad je značajno veći u muškom polu (Opler & Bawa, 1978; Hancock & Bringham, 1980; Cavigelli i sar., 1986; Bond & Midgley, 1988; Delph i sar., 2002) što je objašnjeno delovanjem intraseksualne selekcije u muškom polu. Kod anemofilnih biljaka pretpostavlja se da sa povećanjem broja cvetova raste i produkcija polena (Geber, 1995). Polni dimorfizam u broju cvetova veoma je izražen u analiziranim populacijama *M. perennis* u Srbiji, a indeks polnog dimorfizma kreće se u opsegu -1,01 – -8,54 (Tabela 10). U skorašnjem istraživanju populacije ove vrste u Engleskoj (Munguia-Rosas i sar., 2011) takođe je ustanovljen veći broj cvetova po biljci u muškom polu, ali je indeks dimorfizma po apsolutnoj vrednosti manji nego najmanji izračunat u populacijama u Srbiji (-0,74; naša kalkulacija). Ovakav obrazac svrstava *M. perennis* među anemofilne biljke sa većim ulaganjem u broj cvetova u muškom polu, odnosno biljke sa izraženom intraseksualnom selekcijom.

5.3. Reproductivna alokacija

Gillot (1925) i Mukerji (1936a) ukazuju na to, da prinos semena u populacijama *M. perennis* značajno varira od godine do godine. Mukerji ukazuje i na velike razlike među populacijama u istoj sezoni. Analizirane populacije na Košutnjaku i Avali u ovom istraživanju imale su prosečan prinos semena po biljci sličan nekim populacijama u Engleskoj (Mukerji, 1936a), koji se može okarakterisati kao mali ako se uporedi sa najvećim pronađenim (prosečno 30 semena po biljci).

Razlike u dužini vegetacijske sezone i temperaturi između oblasti koje se nalaze na malim i velikim nadmorskim visinama mogu dovesti do razlika u ulaganju u reprodukciju kod biljaka. Međutim, reakcija na skraćenu vegetacijsku sezonu se razlikuje među vrstama i često se ustanovljavaju suprotstavljeni obrasci variranja osobina, polnog dimorfizma ili reproductivnog ulaganja uz gradijent nadmorske visine. Alpske biljke ulažu proporcionalno manje biomase u reproductivne strukture nego nizijske biljke (Körner & Renhardt, 1987), ili nasuprot tome, proporcionalno više (Fabbro & Körner, 2004). Jedan od uzroka ove varijabilnosti može biti veće ulaganje u vegetativno razmnožavanje u alpskim uslovima, kao što je slučaj kod *Polygonum viviparum* (Bauert, 1993). Kod *Veronica stelleri* var. *longistyla* i *Solidago virgaurea* var. *leiocarpa*, Kudo (1992) pronalazi obrazac smanjenja broja cvetova sa povećanjem nadmorske visine i skraćanjem vegetacijske sezone. U isto vreme i na istim lokalitetima, broj cvetova se ne menja značajno kod vrsta *Peucedanum multivittatum*, *Primula cuneifolia* i *Potentilla matsumurae*. U istraživanju odnosa rodova (muških i koseksualnih biljaka) vrste *Dryas octopetala* duž gradijenta geografske širine, ustanovljeno je povećanje broja muških cvetova u populacijama kojima kasnije počinje vegetacijska sezona (Wada i sar., 1999). Ovaj obrazac je objašnjen ranije uočenim obrascem (*resource limitation* hipoteza) da se relativno više biomase ulaže u muški pol u uslovima niske dostupnosti resursa. U istom istraživanju, uočeno je da se masa i muških i hermafroditnih cvetova smanjuje sa povećanjem geografske širine, a da se rodovi razlikuju u reproductivnoj alokaciji duž gradijenta. Sa povećanjem geografske širine ulaganje u reprodukciju je smanjeno kod koseksualnih biljaka, dok ne postoji značajna razlika u reproductivnom ulaganju muških biljaka.

U svim uzorcima populacija *M. perennis* u Srbiji ženske biljke su imale veće ulaganje u reprodukciju od muških biljaka. U tom smislu, ova vrsta nije izuzetak od opšte ustanovljenog obrasca polnog dimorfizma u reproduktivnoj alokaciji dvodomih biljaka. Varijansa RA u populaciji smanjuje se sa porastom nadmorske visine usled smanjenja razlika među polovima (Slike 16 i 17), uglavnom uzrokovano smanjenjem RA u ženskom polu. Najveće razlike među polovima ustanovljene su u populacijama na najmanjim nadmorskim visinama. Odnos srednjih vrednosti RA u ženskom i muškom polu u populaciji Košutnjak bio je 5,016 u 2008. godini, odnosno 5,163 u 2009.

U ranijim istraživanjima, ukazano je da na međupopulacione razlike u RA ženskog pola utiče kvalitet staništa. U populacijama sa produktivnijim ili manje stresnim staništima, povećano je ulaganje u reprodukciju u ženskom polu usled manje kompeticije za nutrijente (Freeman i sar., 1976; Dawson & Ehleringer, 1993; Houssard i sar., 1994; Obeso i sar., 1998). Ovakav obrazac se može ustanoviti u analiziranim populacijama *M. perennis* u Srbiji ukoliko se uslovi sredine na lokalitetima na većim nadmorskim visinama okarakterišu kao stresni ili manje optimalni. U fitovanom modelu reproduktivnog ulaganja na nivou cele populacije (Tabela 25) uviđa se značaj nadmorske visine, pola i godine uzorkovanja na vrednost RA jedinke.

Iz GLS modelâ ulaganja u reprodukciju po polovima (Tabela 25) uočava se različit efekat odnosa polova u populaciji na vrednost reproduktivne alokacije. U ženskom polu, odnos polova u populaciji je značajan faktor, ali ne pojedinačno nego u interakciji sa nadmorskom visinom i godinom uzorkovanja. Kako se u obe godine (2008. i 2009) sa porastom nadmorske visine smanjuje frekvencija muških jedinki u populaciji, može se zaključiti da postoji adaptivni odgovor ženskih biljaka na ovaj obrazac odnosa polova: smanjenje biomase koja se ulaže u reprodukciju. U budućim istraživanjima ove vrste bilo bi zanimljivo ustanoviti i procenat zrelih plodova na većim nadmorskim visinama, kako bi se stekla potpunija slika o reproduktivnom uspehu ženskih biljaka u ovim populacijama. S druge strane, odnos polova ne utiče na veličinu reproduktivne alokacije u muškom polu. Na variranje RA u muškom polu efekat ima samo nadmorska visina, i ovaj efekat se unekoliko menja kroz godine.

Obrasci variranja ulaganja u reprodukciju često se dovode u vezu sa variranjem veličine biljke, jer se pretpostavlja uzajamno ograničavanje između reproduktivnih i funkcija rasta unutar komponenti adaptivne vrednosti. U celokupnim godišnjim uzorcima jedinki *M. perennis* ustanovljena je cena reprodukcije kroz smanjenje visine biljke sa povećanjem ulaganja u reprodukciju (Tabela 12). Ova cena reprodukcije nije bila statistički značajna samo za muške jedinke u 2007. godini. Iako je prisutna u svim uzorcima, ne postoji jedinstven obrazac cene reprodukcije unutar polova između godina.

5.4. Citogenetička varijabilnost

Citogenetička varijabilnost u analiziranim populacijama *M. perennis* je velika: prisutna su 23 od 47 citotipova ove vrste. Krähenbühl & Küpfer (1995) prepoznaju istočne padine Alpa i Balkansko poluostrvo kao glavne oblasti kariološke diferencijacije među populacijama *M. perennis*. Najveći raspon nivoa ploidnosti su uočili u jugoistočnim delovima areala vrsta *M. perennis* i *M. ovata*, a skoro čitav raspon je prisutan i na istočnim delovima Alpa. Iako se i u ostalim delovima areala (npr. Francuska) mogu naći citotipovi unutar raspona prisutnog na Alpima, oni su najčešće euploidni citotipovi, lišeni varijabilnosti unutar populacija. Prisustvo aneuploida i neparnih nivoa ploidnosti ukazuje na starost populacija *M. perennis* u Srbiji i njihovu veliku genetičku varijabilnost.

Krähenbühl & Küpfer (1995) su za najniži nivo ploidnosti u *M. perennis* označili heksaploide. Međutim, u populacijama sa nižih nadmorskih visina u Srbiji pronađene su pentaploidne jedinke. U ranijoj literaturi pentaploidi u kompleksu vrsta *M. perennis/M.ovata* su retko objavljivani, ali Baksay (1957) pronalazi jedan pentaploidni citotip u Panonskoj niziji. Sa aspekta manje količine DNK u jedru, pretpostavljeno tetraploidne jedinke *M. ovata* odvojile su se jasno od jedinki *M. perennis*.

U populacijama je uočen obrazac variranja ploidnosti sa nadmorskom visinom. Viši nivoi ploidnosti (10x, 12x, 13x) češće se sreću na višim nadmorskim visinama. Korelacije nivoa ploidnosti sa nadmorskom visinom, i pozitivne i negativne, opisane su

u nizu biljnih vrsta (npr. Liu i sar., 2004; Mráz i sar., 2008). Kod pojedinih vrsta, poput vrsta iz podroda *Hieracium*, ne postoji korelacija veličine genoma sa nadmorskom visinom, niti sa geografskom širinom (Chrtek i sar., 2009). Knight i sar. (2005) u preglednom radu tvrde da su biljne vrste sa velikim genomima manje prisutne u ekstremnim staništima.

Upoređujući izmerene 4C vrednosti sa ostalim članovima roda (Obbard, 2004) uočava se manja količina DNK u jedru *M. perennis* nego u srodnim vrstama sa približno istim brojem hromozoma. Uzrok se može naći u Obardovom zaključku da poliploidi imaju manje veličine genoma u odnosu na vrednosti koje bi bile očekivane na osnovu veličine diploidnih genoma. Poreklo poliploida (auto- ili alopoloidizacija) takođe može igrati ulogu u varijabilnosti veličine genoma kod poliploidnih serija u rodu *Mercurialis* (Obbard, 2004).

5.5. Istorijsko-biogeografski kontekst

Topologija konsenzus filogenetskog stabla istraženih bazalnih vrsta iz potfamilije Acalyphoideae (Slika 21) unekoliko se razlikuje od ranije publikovanih stabala (Wurdack i sar., 2005; Tokuoka & Tobe, 2006; Tokuoka, 2007), ali je položaj roda *Mercurialis* dosledno unutar klade A2. Za kladu A2 nije sa sigurnošću utvrđen centar nastanka ni metodom analize predačkog areala, ni analizom optimalnog areala (Jovanović & Cvetković, 2010).

Istorijsko-biogeografska analiza podrazumevala je i rekonstrukciju evolucionih događaja, u prvom redu disperzije i vikarijanse među populacijama iz različitih regiona ili kontinenata. Analiza disperzija u programu DIVA izdvojila je kao najinformativniju i najznačajniju disperziju između Indomalaje i zapadne Afrike (kao slučaj prekookeanske, disperzije na veliku udaljenost), kao i disperziju između Indomalaje i istočne Azije (disperzija na malu udaljenost, tabela 28). Asimetričnost frekvenci u ove dve najznačajnije disperzije ukazuje na Indomalaju kao oblast početka disperzije, te stoga i oblast predačkog areala. Indomalajska oblast je verovatno bila centar disperzije populacija ka istočnoj Aziji i zapadnoj Africi (Jovanović & Cvetković, 2010). Ovaj put

disperzije se paralelno dešavao u kladama A2 (razdvajanje afričkih rodova od predaka roda *Mercurialis*) i A3 (razdvajanje afričkih predstavnika od predaka roda *Crotonogynopsis*). Sličan obrazac disperzije opisan je i u kladi A1 (Kulju i sar., 2007). Tačniji scenario divergencije rodova unutar klade A2 biće moguć tek posle implementacije paleontoških podataka u ova istraživanja, uz reviziju fosilnih nalaza.

Postojeća hipoteza o vikarijskom nastanku savremenog obrasca distribucije citotipova (Krähenbühl i sar., 2002) implicira da predački areal roda odgovara savremenim arealima vrsta *M. ovata* i *M. leiocarpa*, tj. da zauzima umerene regije Evroazije. Alternativno toj hipotezi, rod je mogao da nastane u zapadnom Sredozemlju (Mukerji, 1936a) ili u paleotropskim oblastima. Nastanak roda *Mercurialis* trebalo bi povezati sa nastankom klade A2 u okviru potfamilije Acalyphoideae. Rezultati analize predačkog areala ukazuju da je klada A2 nastala u zapadnoj Africi, Indomalaji ili istočnoj Aziji, a rezultati analize disperzije i vikarijanse ukazuju na Indomalaju kao najverovatniji centar porekla ove klade. U izračunato vreme nastanka roda *Mercurialis*, paleotropske kopnene mase su se sastojale iz Afrike, Madagaskara, Velike Indije, Australije i Zapadne Malezije (Schatz, 1996). Superkontinent Gondvana je uveliko bio fragmentisan, a Velika Indija je otpočela kretanje ka Lauraziji (Dèzes, 1999). Svi gondvanski kontinenti su bili dovoljno blizu jedan drugom te je migracija biljaka između njih bila ostvariva (Schatz, 1996). Današnja Indomalaja bila je izgrađena iz dve odvojene kopnene mase – Velike Indije i Zapadne Malezije, koje su u direktnom kontaktu tek od kolizije Indije sa Laurazijom (pre oko 45 miliona godina; Schatz, 1996). Stoga, određivanje Indomalaje kao centra porekla za kladu A2 i rod *Mercurialis* označava sa podjednakom verovatnoćom nekadašnje kopnene mase Velike Indije i Zapadne Malezije. Iako se u današnjim oblastima koje su nastale od ovih kopnenih masa više ne nalaze predstavnici roda *Mercurialis*, moguće je da su se iz centra nastanka disperzijom u dva različita smera (istočna Azija, odnosno centralna Azija i Evropa) razdvojile savremene bazalne vrste roda (*M. leiocarpa*, odnosno *M. ovata*) dok su predačke populacije izumrle. Ovi rezultati nadograđuju pretpostavku Krähenbühla i saradnika (2002), objašnjavajući istorijsko-biogeografski kontekst koji je prethodio citogenetičkoj divergenciji.

Sem poliploida u kompleksu vrste *M. annua*, sve ostale vrste roda *Mercurialis* su dvodome, što bi ovaj seksualni sistem označilo kao pleziomorfan za čitav rod (Pannell, 1997a). U prilog ovoj tvrdnji stoje i podaci iz ostalih rodova koji se smatraju bazalnim u potfamiliji Acalyphoideae. Od rodova korišćenih u filogenetskim i istorijsko-biogeografskim rekonstrukcijama, kod svih je opisan seksualni sistem dvodomost, sa jednodomošću prisutnom u rodovima *Mareya*, *Cyttaranthus* i *Crotonogynopsis* (Wurdack, 1994; Breteler, 1997; Schmelzer, 2008; Hyde i sar., 2012). U kladi A2 (=Claoxylanae; Wurdack, 1994) prisutne su i dvodomost i jednodomost.

6. Zaključci

1) Populacije vrste *Mercurialis perennis* najčešće odstupaju od ravnotežnog odnosa polova u korist muških jedinki. Ovim istraživanjem ustanovljen je obrazac smanjenja udela muških jedinki sa povećanjem nadmorske visine na kojoj populacija raste, tako da je u populacijama na najvećim nadmorskim visinama smer neravnoteže odnosa polova promenjen – značajno je više ženskih biljaka.

2) Polni dimorfizam je veoma izražen u osobinama vezanim za reprodukciju. Muške biljke poseduju veći broj cvetova, što ukazuje na pojačanu intraseksualnu selekciju u muškom polu za veću produkciju polena. Ukupna suva masa cvasti u ženskom polu veća je nego u muškom polu, što je i predviđeno teorijom ulaganja u pol kod dvodomih biljaka. Analize polnog dimorfizma u visini biljke pokazale su da je u većini populacionih uzoraka muški pol viši, što se uklapa u pretpostavke hipoteze disperzije polena.

3) Potvrđen je i dimorfizam u reproduktivnom ulaganju – ženske biljke ulažu i do pet puta više biomase u reprodukciju. Detektovan je obrazac smanjenja RA u ženskom polu sa povećanjem nadmorske visine na kojoj biljka raste. Različiti selekcionni pritisci na veličinu RA vide se u značaju odnosa polova za njeno variranje isključivo u ženskom polu.

4) Detektovana je visoka citogenetička varijabilnost u populacijama *M. perennis* u Srbiji. Populacije na većim nadmorskim visinama odlikuju se višim nivoima ploidnosti, što se može objasniti u kontekstu hipoteze o povećanju adaptivne vrednosti poliploida.

5) Filogenetskim i istorijsko-biogeografskim analizama ustanovljeno je vreme divergencije roda *Mercurialis* od ostatka potfamilije Acalyphoideae na pre oko 65–66 miliona godina, definisan je centar porekla roda – Indomalajska oblast i potvrđena je pleziomorfnost dvodomosti kao seksualnog sistema u ovom rodu.

7. Literatura

Abeywickrama, B.S. 1949. *A study of the variation in the field layer vegetation of two Cambridgeshire woods*. PhD thesis, University of Cambridge, UK.

Abrahamson, W.G., Caswell, H. 1982. On the comparative allocations of biomass, energy, and nutrients in plants. *Ecology* 63(4): 982–991.

Ackerly, D.A., Dudley, S.A., Sultan, S.E., Schmitt, J., Coleman, J.S., Linder, C.R., Sandquist, D.R., Geber, M.A., Eva, A.S., Dawson, T. E., Lechowicz, M.J. 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *BioScience* 50: 979–995.

Adl, S.M., Simpson, A.G.B., Farmer, M.A., Andersen, R.A., Anderson, O.R., Barta, J.A., Bowser, S.S., Bragerolle, G., Fensome, R.A., Fredericq, S., James, T.Y., Karpov, S., Kugrens, P., Krug, J., Lane, C.E., Lewis, L.A., Lodge, J., Lynn, D.H., Mann, D.G., McCourt, R.M., Mendoza, L., Moestrup, Ø., Mozley-Standridge, S.E., Nerad, T.A., Shearer, C.A., Smirnov, A.V., Spiegel, F.W., Taylor, M.F.J.R. 2005. The New Higher Level Classification of Eukaryotes with Emphasis on the Taxonomy of Protists. *The Journal of Eukaryotic Microbiology* 52 (5): 399–451.

Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19(6): 716–723.

Akhalkatsi, M., Wagner, J. 1996. Reproductive phenology and seed development of *Gentianella caucasea* in different habitats in the Central Caucasus. *Flora* 191: 161–168.

Allen, G.A., Antos, J.A. 1993. Sex ratio variation in the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis*. *The American Naturalist* 141(4): 537–553.

Alliende, M.C., Harper, J. L. 1989. Demographic studies of a dioecious tree. I. Colonization, sex and age structure of a population of *Salix cinerea*. *Journal of Ecology* 77: 1029–1047.

Alonso, C., Herrera, C.M. 2001. Neither vegetative nor reproductive advantages account for high frequency of male-steriles in southern Spanish gynodioecious *Daphne laureola* (Thymelaeaceae). *Am. J. Bot.* 88(6): 1016–1024.

Armstrong, J.E., Irvine, A.K. 1989. Flowering, sex ratios, pollen-ovule ratios, fruit set, and reproductive effort of a dioecious tree, *Myristica insipida* (Myristicaceae), in two different rain forest communities. *American Journal of Botany* 76(1): 74–85.

- Ashman, T-L. 1994. Reproductive allocation in hermaphrodite and female plants of *Sidalcea oregana* ssp. *spicata* (Malvaceae) using four currencies. *Am J Bot* 81: 433–438.
- Ashman, T-L. 2002. The role of herbivores in the evolution of separate sexes from hermaphroditism. *Ecology* 83(5): 1175–1184.
- Ashman, T-L., Schoen, D.J. 1994. How long should flowers live? *Nature* 371: 788–791.
- Ashman, T-L., Schoen, D.J. 1997. The cost of floral longevity in *Clarkia tembloriensis*: An experimental investigation. *Evolutionary Ecology* 11: 289–300.
- Ashman, T-L., Stanton, M. 1991. Seasonal variation in pollination dynamics of sexually dimorphic *Sidalcea oregana* ssp. *spicata* (Malvaceae). *Ecology* 72(3): 993–1003.
- Asikainen, E., Mutikainen, P. 2003. Female frequency and relative fitness of females and hermaphrodites in gynodioecious *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). *Am. J. Bot.* 90(2): 226–234.
- Ågren, J.A., Danell, K., Elmqvist, T., Ericson, L., Hjalten, J. 1999. Sexual dimorphism and biotic interactions. In: M.A. Geber, T.E. Dawson, L.F. Delph (Eds.) *Gender and sexual dimorphism in flowering plants.*: Springer-Verlag Berlin: Heidelberg, Germany. pp. 217–246.
- Baksay, L. 1957. The chromosome numbers and Cytotaxonomical Relations of some European plant Species. *Ann. Hist.-Natur. Mus. Natl. Hung.* 8: 169-174.
- Barradas, M.C.D., Correia, O. 1999. Sexual dimorphism, sex ratio and spatial distribution of male and female shrubs in the dioecious species *Pistacia lentiscus* L. *Folia Geobotanica* 34: 163–174.
- Barrett, S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics* 3: 274–284.
- Barrett, S.C.H., Helenurm, K. 1981. Floral sex ratios and life history in *Aralia nudicaulis* (Araliaceae). *Evolution* 35(4): 752–762.

- Bauert, M.R. 1996. Genetic Diversity and Ecotypic Differentiation in Arctic and Alpine Populations of *Polygonum viviparum*. *Arctic and Alpine Research* 28(2): 190-195.
- Bawa, K.S., Opler, P.A. 1977. Spatial relationships between staminate and pistillate plants of dioecious tropical forest trees. *Evolution* 31: 64–68.
- Bawa, K.S., Keegan, C.R., Voss, R.H. 1982. Sexual dimorphism in *Aralia nudicaulis* L. (Araliaceae). *Evolution* 36: 371-378.
- Bazzaz F.A., Ackerly, D.A. 1992. Reproductive allocation and reproductive effort in plants. In: M. Fenner, (Ed.) *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. Oxford, UK: CAB International. pp. 1–26.
- Bazzaz, F.A., Reekie, E.G. 1985. The meaning and measurement of reproductive effort in plants. In: J. White (Ed.) *Studies on Plant Demography: A Festschrift for John L. Harper*. Academic Press, New York, USA. pp. 373–387.
- Bell, P.R., Hemsley, A.R. 2000. *Green Plants: Their Origin and Diversity*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bernstein, C., Bernstein, H. 1991. *Aging, Sex, and DNA Repair*. Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Bierzychudek, P., Eckhart, V. 1988. Spatial segregation of the sexes of dioecious plants. *Am Nat* 132:34–43.
- Boatman, D.J. 1956. *Mercurialis perennis* L. in Ireland. *The Journal of Ecology* 44(2): 587–596.
- Boecklen, W.J., Hoffman, T.M. 1993. Sex biased herbivory in *Ephedra trifurca*: The importance of sex-by-environment interactions. *Oecologia* 96: 49-55.
- Bond, W.J., Midgley, J.J. 1995. Kill thy neighbour: an individualistic argument for the evolution of flammability. *Oikos* 73(1): 79–85.
- Bonner, J.T. 1958. The relation of spore formation to recombination. *The American Naturalist* 92: 193–200.
- Borges, R. M. 1998. Gender in Plants. 2. More About Why and How Plants Change Sex. *Resonance* 3 (11): 30-39.

Bostock, S.J., Benton, R.A. 1979. The reproductive strategies of five perennial Compositae. *Journal of Ecology* 67(1): 91–107.

Bremer, K. 1992. Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. *Syst. Biol.* 41: 436–445.

Breteler, F.J. 1997. Novitates gabonenses (29). A New Species in *Mareyopsis* Pax & K. Hoffm. (Euphorbiaceae) from Gabon with Notes on the Taxonomic Position of the Genus. *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique / Bulletin van de National Plantentuin van België* 66(1/2): 131–148.

Brown, M.B., Forsythe, A.B. 1974. Robust Tests for Equality of Variances. *Journal of the American Statistical Association* 69: 364–367.

Burd, M., Allen, T.F.H. 1988. Sexual allocation strategy in wind-pollinated plants. *Evolution* 42(2): 403–407.

Calow, P., Townsend, C.R. 1981. Energetics, ecology and evolution. In: C.R. Townsend & P. Calow, (Eds.) *Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use*. Blackwell: Oxford. pp. 3–19.

Cavigelli, M., Poulos, M., Lacey, E.P., Mellon, G. 1986. Sexual dimorphism in a temperate dioecious tree, *Ilex montana* (Aquifoliaceae). *American Midland Naturalist* 115(2): 397–406.

Chapin, F.S., Chapin, M.C. 1981. Ecotypic differentiation of growth processes in *Carex aquatilis* along latitudinal and local gradients. *Ecology* 62: 1000–1009.

Charlesworth, B. 1993. The evolution of sex and recombination in a varying environment. *J Hered* 84: 345–350.

Charnov, E.L. 1979. The genetical evolution of patterns of sexuality: Darwinian fitness. *The American Naturalist* 113(4): 465–480.

Charnov, E.L. 1982. *The Theory of Sex Allocation* (Monographs in Population Biology Vol. 18). Princeton University Press: Princeton, NJ, USA.

Chrtek, J., Zahradníček, J., Krak, K., Fehrer, J. 2009. Genome size in *Hieracium* subgenus *Hieracium* (Asteraceae) is strongly correlated with major phylogenetic groups. *Ann Bot* 104(1): 161–178.

Conn, J.S., Blum, U. 1981. Differentiation between the sexes of *Rumex hastatulus* in net energy allocation, flowering and height. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 108(4): 446–455.

Cooke, A.S. 2006. Monitoring muntjac deer *Muntiacus reevesi* and their impacts in Monks Wood National Nature Reserve. *English Nature Research Reports* 681. English Nature, Peterborough, UK.

Correns, C. 1928. Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. *Handb. VerebWiss.* 2: 1–138.

Cox, P.A. 1981. Niche partitioning between sexes of dioecious plants. *The American Naturalist* 117(3): 295–307.

Crane, P., Kenrick, P. 1997. Diverted development of reproductive organs: A source of morphological innovation in land plants. *Plant Systematics and Evolution* 206: 161–174.

Crepet, W.L., Niklas, K.J. 2009. Darwin's second "abominable mystery": why are there so many angiosperms? *American Journal of Botany* 96: 366–381.

Cvetković, D, Jovanović, V. 2007. Altitudinal variation of the sex ratio and segregation by gender in the dioecious plant *Mercurialis perennis* L. (Euphorbiaceae) in Serbia. *Archives of Biological Sciences* 59 (3): 193–198.

Darwin, C. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray, London, UK.

Darwin C. 1877. *The different forms of flowers on plants of the same species*. London: John Murray.

Darwin C. 1889. *The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom*. D. Appleton and Company, New York. pp. 436-463.

Davis, C.C., Webb, C.O., Wurdack, K.J., Jaramillo, C.A., Donoghue, M.J. 2005. Explosive Radiation of Malpighiales Supports a Mid-Cretaceous Origin of Modern Tropical Rain Forests. *Am. Nat.* 165 (3): E36–E65.

Dawkins, R., Krebs, J. R. 1979. Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal society of London, B* 205: 489-511.

Dawson, T.E., Bliss, L.C. 1989. Patterns of water use and the tissue water relations in the dioecious shrub *Salix arctica*: the physiological basis for habitat partitioning between the sexes. *Oecologia* 79: 332–343.

Dawson, T.E., Geber, M.A. 1999. Dimorphism in Physiology and Morphology. In: M.A. Geber, T.E. Dawson, L.F. Delph (Eds.) *Gender and sexual dimorphism in flowering plants.*: Springer-Verlag Berlin: Heidelberg, Germany. pp. 175–216.

Dawson, T.E., Ehleringer, J.R. 1993. Gender-specific physiology, carbon isotope discrimination, and habitat distribution in boxelder, *Acer negundo*. *Ecology* 74: 798–815.

Day, T., Aarssen, L.W. 1997. A time commitment hypothesis for size-dependent gender allocation. *Evolution* 51 (3): 988–993.

de Jong, T.J., Klinkhamer, P.G.L. 1994. Plant size and reproductive success through female and male function. *Journal of Ecology* 82(2): 399–402.

de Jong, T.J., Klinkhamer, P.G.L. 2002. Sex ratios in dioecious plants. In: I.C.W. Hardy (Ed.) *Sex ratio concepts and methods*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Decker, K.L., Pilson, D. 2000. Biased sex ratios in the dioecious annual *Croton texensis* (Euphorbiaceae) are not due to environmental sex determination. *Am. J. Bot.* 87(2): 221–229.

Delph, L.F. 1999. Sexual dimorphism in life history. In: M.A. Geber, T.E. Dawson, L.F. Delph (Eds.) *Gender and sexual dimorphism in flowering plants.*: Springer-Verlag Berlin: Heidelberg, Germany. pp. 149–173.

Delph, L.F. 2007. The genetic integration of sexually dimorphic traits in the dioecious plant, *Silene latifolia*. In: Daphne J. Fairbairn, Wolf U. Blanckenhorn, Tamás Székely (Eds.) *Sex, Size, and Gender Roles. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Delph, L.F., Meagher, T.R. 1995. Sexual dimorphism masks life history trade-offs in the dioecious plant *Silene latifolia*. *Ecology* 76(3): 775–785.

Delph, L.F., Knapczyk, F.N., Taylor, D.R. 2002. Among-population variation and correlations in sexually dimorphic traits of *Silena latifolia*. *J. Evol. Biol.* 15: 1011–1020.

Dèzes, P. 1999. Tectonic and Metamorphic Evolution of the Central Himalayan Domain in Southeast Zaskar (Kashmir, India). *Mém. Géol. (Lausanne)* 32: 1–149.

DMEER – Digital Map of European Ecological Regions, Version 2000/05.

Dod, A.H.W. 1895. Monoecious form of *Mercurialis perennis*. *Journal of Botany* 33: 185.

Dudley, S.A. 1996. The Response to Differing Selection on Plant Physiological Traits: Evidence for Local Adaptation. *Evolution* 50(1): 103–110.

Durand, B. 1963. Le complexe *Mercurialis annua* L. s.l.: une étude biosystématique. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique, Paris* 12: 579–736.

Durand, B., Durand, R. 1991. Sex determination and reproductive organ differentiation in *Mercurialis*. *Plant Science* 80: 49–65.

Düsing, C. 1884. *Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Thiere und Pflanzen*. Fischer, Jena, Prussia.

Dybdahl, M. F., Lively, C. M. 1996. The geography of coevolution: comparative population structures for a snail and its trematode parasite. *Evolution* 50:2264–2275.

Eckhart, V.M. 1999. Sexual dimorphism in flowers and inflorescences. In: M.A. Geber, T.E. Dawson, L.F. Delph (Eds.) *Gender and sexual dimorphism in flowering plants*.: Springer-Verlag Berlin: Heidelberg, Germany. pp. 123–148.

Eckhart, V.M., Seger J. 1999. Phenological and developmental costs of male sex function in hermaphroditic plants. In: T.O. Vuorisalo, P.K. Mutikainen (Eds.) *Life history evolution in plants*. Kluwer: Dordrecht, Netherlands. pp 195–213.

Endress, P.K. 2006. Angiosperm floral evolution: Morphological and developmental framework. *Advances in Botanical Research* 44: 1–61.

Eriksen, B., Molau, U., Svensson, M. 1993. Reproductive strategies in two arctic *Pedicularis* species (Scrophulariaceae). *Ecography* 16 : 154–166.

Fabbro, T., Körner, C. 2004. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora* 199: 70–81.

Fairbairn, D.J. 2007. Introduction: the enigma of sexual size dimorphism. In: D.J. Fairbairn, W.U. Blanckenhorn, T. Székely (Eds.) *Sex, Size, and Gender Roles. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. Oxford University Press, New York, USA.

Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783–791.

Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford, UK.

Fox, J., Weisberg, S. 2011. An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage.

Frank, S. A. 1987. Variable sex ratio among colonies of ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20: 195–201.

Frank, S.A. 1990. Sex allocation theory for birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 13–55.

Frank, S.A., Swingland, I.R. 1988. Sex ratio under conditional sex expression. *J. Theor. Biol.* 135: 415–418.

Freeman, D.C., Klikoff, L.G., Harper, K.T. 1976. Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants. *Science* 193:597–599.

Freeman, D.C., McArthur, E.D. 1982. A Comparison of Twig Water Stress Between Males and Females of Six Species of Desert Shrubs. *Forest Science* 28(2): 304–308.

Fukui, K. 1996. Plant chromosomes at mitosis. In: K. Fukui, S. Nakayama (Eds.) *Plant Chromosomes: Laboratory Methods*. CRC Press, Boca Raton, pp 1–18.

Geber, M.A., 1995. Fitness effects of sexual dimorphism in plants. *TREE* 10(6): 222–223.

Ghiselin, M.T. 1969. The Evolution of Hermaphroditism Among Animals. *The Quarterly Review of Biology* 44(2): 189–208.

Gibson, D.J., Menges, E.S. 1994. Population structure and spatial pattern in the dioecious shrub *Ceratiola ericoides*. *Journal of Vegetation Science* 5(3): 337–346.

- Gillot, P. 1925. *Recherches Chimiques et Biologiques sur le Genre Mercurialis*. Nancy, France.
- Goodman, L.A., Kruskal, W.H. 1954. Measures of Association for Cross Classifications. *Journal of the American Statistical Association* 49 (268): 732–764.
- Govaerts, R., Frodin, D.G., Radcliffe-Smith, A. 2000. *World Checklist and bibliography in Euphorbiaceae. Vol. 3*. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Grant, M. C., Mitton, J. B. 1979. Elevational gradients in adult sex ratios and sexual differentiation in vegetative growth rates of *Populus tremuloides* Michx. *Evolution* 33: 914–918.
- Grant, S., Houben, A., Vyskot, B., Siroky, J., Pan, W.-H., Macas, J., and Saedler, H. 1994. Genetics of sex determination in flowering plants. *Dev. Genet.* 15 (3): 214–230.
- Gross, K.L., Soule, J.D. 1981. Differences in biomass allocation to reproductive and vegetative structures of male and female plants of a dioecious, perennial herb, *Silene alba* (Miller) Krause. *Am. J. Bot.* 68(6): 801–807.
- Gugerli, F. 1998. Effect of elevation on sexual reproduction in alpine populations of *Saxifraga oppositifolia* (Saxifragaceae). *Oecologia* 114 : 60–66.
- Guillon, J.-M., Juillard, R., Leturque, H. 2006. Evolution of habitat-dependent sex allocation in plants: superficially similar to, but intrinsically different from animals. *J. Evol. Biol.* 19: 500–512.
- Guo, H., Mazer, S.J., Du, G. 2010. Geographic variation in primary sex allocation per flower within and among 12 species of *Pedicularis* (Orobanchaceae): Proportional male investment increases with elevation. *American Journal of Botany* 97(8): 1334–1341.
- Hamilton, W.D. 1980. Sex versus non-sex versus parasite. *Oikos* 35:282–290.
- Hancock, J.F., Bringham, R.S. 1980. Sexual dimorphism in the strawberry *Fragaria chiloensis*. *Evolution* 34(4): 762–768.
- Hancock, J.F., Pritts, M.P. 1987. Does reproductive effort vary across different life forms and seral environments? A review of the literature. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 114(1): 53–59.

Harper, J.L. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. *Journal of Animal Ecology* 36(3): 495–518.

Hartnett, D.C. 1991. Effects of fire in tallgrass prairie on growth and reproduction of prairie coneflower (*Ratibida columnifera*: Asteraceae). *American Journal of Botany* 78(3): 429–435.

Hermý, M., Honnay, O., Firbank, L., Bokdam-Grashof, C., Lawesson, J.E. 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation*, 91: 9–22.

Hickman, J.C., Pitelka, L.F. 1975. Dry Weight Indicates Energy Allocation in Ecological Strategy Analysis of Plants. *Oecologia* 21(2):117–121.

Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25: 1965–1978.

Hoffmann, A. J., Alliende, M. C. 1984. Interactions in the patterns of vegetative growth and reproduction in woody dioecious plants. *Oecologia* 61:109–114.

Houle, G., Duchesne, M. 1999. The spatial pattern of a *Juniperus communis* var. *depressa* population on a continental dune in subarctic Québec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 446–450.

Houssard, C., Thompson, J.D., Escarré, J. 1994. Do sex-related differences in response to environmental variation influence the sex-ratio in the dioecious *Rumex acetosella*? *Oikos* 70(1): 80–90.

Hutchings, M.J., Barkham, J.P. 1976. An investigation of shoot interactions in *Mercurialis perennis* L., a rhizomatous perennial herb. *The Journal of Ecology* 64(2):723–743.

Hutchinson, J. 1969. Tribalism in the Family Euphorbiaceae. *Am J Bot* 56 (7): 738–758.

Hyde, M.A., Wursten, B.T., Ballings, P. 2012. Flora of Zimbabwe: Genus page: *Erythrococca*. http://www.zimbabweflora.co.zw/speciesdata/genus.php?genus_id=848, pristupljeno 1.6.2012.

- Jefferson, R.G. 2008. Biological Flora of the British Isles: *Mercurialis perennis* L. *Journal of Ecology* 96: 386–412.
- Jokela, J., Dybdahl, M.F., Lively, C.M. 2009. The Maintenance of Sex, Clonal Dynamics, and Host-Parasite Coevolution in a Mixed Population of Sexual and Asexual Snails. *The American Naturalist* 174: S43–S53.
- Jolls, C.L. 1984. Contrasting resource allocation patterns in *Sedum lanceolatum* Torr.: biomass versus energy estimates. *Oecologia* 63(1): 57–62.
- Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. In: M. Fenner (Ed.) *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford. pp. 105–156.
- Jovanović, V., Cvetković, D. 2010. Implications of *rbcL* phylogeny for historical biogeography of genus *Mercurialis* L.: estimating age and center of origin. *Arch. Biol. Sci. Belgrade* 62(3): 603–609.
- Jurik, T.W. 1983. Reproductive effort and CO₂ dynamics of wild strawberry populations. *Ecology* 64(6):1329–1342.
- Kaplan, S.M. 1972. Seed production and sex ratio in anemophilous plants. *Heredity* 28: 281–285.
- Kendall, M. 1938. A New Measure of Rank Correlation. *Biometrika* 30(1–2): 81–89.
- Klingenberg, C.P. 2008. Morphological integration and developmental modularity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39:115–32.
- Knight, C.A., Molinari, N.A., Petrov, D.A. 2005. The Large Genome Constraint Hypothesis: Evolution, Ecology and Phenotype. *Ann Bot* 95(1): 177–190.
- Kodandaramaiah, U. 2010. Use of dispersal–vicariance analysis in biogeography – a critique. *J. Biogeogr.* 37: 3–11.
- Kondrashov, A.S. 1988. Deleterious mutations and the evolution of sexual reproduction. *Nature* 36: 435–440.
- Körner, C., Renhardt, U. 1987. Dry Matter Partitioning and Root Length/Leaf Area Ratios in Herbaceous Perennial Plants with Diverse Altitudinal Distribution. *Oecologia* 74(3): 411–418.

Krähenbühl, M., Küpfer, P. 1995. Le genre *Mercurialis* (Euphorbiaceae): cytogeographie et evolution du complexe polyploïde des *M. perennis* L., *M. ovata* Sternb. & Hoppe et *M. leiocarpa* Sieb. & Zucc. *Candollea* 50(2): 411–430.

Krähenbühl, M., Yuan, Y.-M., Küpfer, P. 2002. Chromosome and breeding system evolution of the genus *Mercurialis* (Euphorbiaceae): implications of ITS molecular phylogeny. *Plant Systematics and Evolution* 234: 155–169.

Kudo, G. 1992. Performance and phenology of alpine herbs along a snow-melting gradient. *Ecological Research* 7(3): 297–304.

Kulju, K.K.M., Sierra, S.E.C., Draisma, S.G.A., Samuel, R., van Welzen, P.C. 2007. Molecular phylogeny of *Macaranga*, *Mallotus*, and related genera (Euphorbiaceae s.s.): insights from plastid and nuclear DNA sequence data. *Am. J. Bot.* 94: 1726-1743.

Laporte, M.M, Delph, L.F. 1996. Sex-specific physiology and source-sink relations in the dioecious plant *Silene latifolia*. *Oecologia* 106(1): 63–72.

Levene, H. 1960. Robust tests for equality of variances. In: I. Olkin, S.G. Ghurye, W. Hoeffding, W.G. Madow, H.B. Mann (Eds.) *Contributions to Probability and Statistics: Essays in Honor of Harold Hotelling*. Stanford University Press, Stanford, CA, USA. pp. 278–292.

Lewis, D. 1942. The evolution of sex in flowering plants. *Biological Reviews* 17(1): 46–67.

Li, B., Suzuki, J.I., Hara, T. 1998. Latitudinal variation in plant size and relative growth rate in *Arabidopsis thaliana*. *Oecologia* 115: 293–301.

Linnaeus, C. 1729. *Praeludia sponsaliorum plantarum*. Uppsala.

Linnaeus, C. 1735. *Caroli Linnaei, Sveci, Doctoris Medicinae systema naturae, sive, Regna tria naturae systematice proposita per classes, ordines, genera, & species*. Lugduni Batavorum [Leiden, the Netherlands]: Apud Theodorum Haak: Ex Typographia Joannis Wilhelmi de Groot.

Liu, X., Gituru, W.R., Wang, Q-F. 2004. Distribution of basic diploid and polyploid species of *Isoetes* in East Asia. *J Biogeo* 31(8): 1239–1250.

- Lloyd, D.G. 1974. Female-predominant sex ratios in angiosperms. *Heredity* 32: 35–44.
- Lloyd, D.G. 1980. Sexual strategies in plants. III. A quantitative method for estimating the gender of plants. *New Zeal. J. Bot.* 18: 103–108.
- Lloyd, D.G., Webb, C.J. 1977. Secondary sex characters in plants. *Bot. Rev.* 43:177–216.
- Lloyd, D.G., Bawa, K.S. 1984. Modification of the gender of seed plants in varying conditions. *Evol. biol.* 17: 255–338.
- Louis, J-P., Augur, C., Teller, G. 1990. Cytokinins and Differentiation Processes in *Mercurialis annua*. *Plant Physiol.* 94: 1535–1541.
- Lovett Doust, J., Cavers, P.B. 1982. Sex and gender dynamics in jack-in-the-pulpit, *Arisaema triphyllum* (Araceae). *Ecology* 63: 797-808.
- Lovett Doust, J., Harper, J. L. 1980. The resource costs of gender and maternal support in an andromonoecious umbellifer, *Smyrniolobos olusatrum* L. *New Phytologist* 85(2): 251–264.
- Lovett Doust, J., O'Brien, G., Lovett Doust, L. 1987. Effect of density on secondary sex characteristics and sex ratio in *Silene alba* (Caryophyllaceae). *Am. J. Bot.* 74: 40–46.
- Lovich, J.E., Gibbons, J.W. 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth Dev. Aging* 56: 269–281.
- Lumley, T. 2009. *leaps: regression subset selection. R package version 2.9.*
- Mallows, C.L. 1973. Some comments on Cp. *Technometrics* 15(4):661–675.
- Marion, C., Houle, G. 1996. No differential consequences of reproduction according to sex in *Juniperus communis* var. *depressa* (Cupressaceae). *Am. J. Bot.* 83(4): 480–488.
- Martin, M.J., Coughtrey, P.J., Shales, S.W., Little, P. 1980. Aspects of airborne cadmium contamination of soils and natural vegetation. In: MAFF/ADAS (ed.) *Inorganic Pollution and Agriculture*. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food Reference Book 326. HMSO, London, UK. pp. 56–69.

- Maynard Smith, J. 1978. *The evolution of sex*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Meagher, T.R. 1981. Population Biology of *Chamelirium luteum*, A Dioecious Lily. II. Mechanisms Governing Sex Ratios. *Evolution* 35 (3): 557–567.
- Meagher, T.R. 1984. Sexual dimorphism and ecological differentiation of male and female plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 254–264.
- Meagher, T.R., Antonovics, J. 1982. The population biology of *Chamaelirium luteum*, a dioecious member of the lily family: life history studies. *Ecology* 63(6): 1690–1700.
- Meagher, T.R., Delph, L.F. 2001. Individual flower demography, floral phenology and floral display size in *Silene latifolia*. *Evolutionary Ecology Research* 3: 845–860.
- Melampy, M.N. 1981. Sex-linked niche differentiation in two species of *Thalictrum*. *American Midland Naturalist* 106: 325–334.
- Mráz, P., Singliarová, B., Urfus, T., Krahulec, F. 2008. Cytogeography of *Pilosella officinarum* (Compositae): altitudinal and longitudinal differences in ploidy level distribution in the Czech Republic and Slovakia and the general pattern in Europe. *Ann Bot* 101(1): 59–71
- Mukerji, S.K. 1936a. Contributions to the Autecology of *Mercurialis Perennis* L. Parts I–III. *The Journal of Ecology* 24 (1): 38–81.
- Mukerji, S.K. 1936b. Contributions to the Autecology of *Mercurialis Perennis* L. Parts IV–V. *The Journal of Ecology* 24 (2): 317–339.
- Muller, H.J. 1932. Some genetic aspects of sex. *Am. Nat.* 8: 118–138.
- Muller, H.J. 1964. The relation of recombination to mutational advance. *Mutat Res* 106: 2–9.
- Müller, G.B. 2007. Evo–devo: extending the evolutionary synthesis. *Nature Rev. Genet.* 8: 943–949.
- Müller, S.W., Rusterholz, H., Baur, B. 2004. Rock climbing alters the vegetation of limestone cliffs in the northern Swiss Jura Mountains. *Canadian Journal of Botany* 82: 862–870.

Munguia-Rosas, M.A., Ollerton, J., Parra-Tabla, V. 2011. Phenotypic selection on flowering phenology and size in two dioecious plant species with different pollen vectors. *Plant Species Biology* 26: 205–212.

Mutikainen, P., Walls, M., Ojala, A. 1994. Sexual differences in responses to simulated herbivory in *Urtica dioica*, *Oikos* 69: 397–404.

Niklas, K.J., Kutschera, U. 2009. The evolutionary development of plant body plans. *Functional Plant Biology* 36: 682–695.

Niklas, K.J., Kutschera, U. 2010. The evolution of the land plant life cycle. *New Phytologist* 185: 27–41.

Nilsson, E. 2005. Breeding System Evolution and Pollination Success in the Wind-Pollinated Herb *Plantago maritima*. Acta Universitatis Upsaliensis, *Digital Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology* 14. Uppsala, Sweden.

Obbard, D.J. 2004. *Genetic variation and sexual system evolution in the annual mercuries*. Ph.D. Diss. Department of Plant Sciences, University of Oxford, Oxford, U.K.

Obbard, D.J., Harris, S.A., Buggs, R.J.A., Pannel, J.R. 2006. Hybridization, polyploidy, and the evolution of sexual systems in *Mercurialis* (Euphorbiaceae). *Evolution*, 60(9): 1801–1815.

Obeso, J.R., Alvarez-Santullano, M., Retuerto, R. 1998. Sex ratios, size distributions, and dimorphism in the dioecious tree *Ilex aquifolium* (Aquifoliaceae). *Am. J. Bot.* 85(11): 1602–1608.

Obeso, J.R. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* 155(3): 321–348.

Opler, P.A., Bawa, K.S. 1978. Sex ratios in tropical forest trees. *Evolution* 32(4): 812–821.

Ortiz, P.L., Arista, M., Talavera, S. 2002. Sex Ratio and Reproductive Effort in the Dioecious *Juniperus communis* subsp. *alpina* (Suter) Čelak. (Cupressaceae) Along an Altitudinal Gradient. *Ann Bot* 89(2): 205–211.

- Pannell, J.R. 1997a. Widespread functional androdioecy in *Mercurialis annua* L. (Euphorbiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 61(1): 95–116.
- Pannell, J.R. 1997b. Mixed genetic and environmental sex determination in an androdioecious population of *Mercurialis annua*. *Heredity* 78: 50–56.
- Pannell, J.R. 1997c. Variation in sex ratios and sex allocation in androdioecious *Mercurialis annua*. *Journal of Ecology* 85(1): 57–69.
- Pannell, J.R., Obbard, D.J., Buggs, R.J.A. 2004. Polyploidy and the sexual system: what can we learn from *Mercurialis annua*? *Biol. J. Linn. Soc.* 82: 547–560.
- Pannell, J.R., Dorken, M.E., Pujol, B., Berjano, R. 2008. Gender variation and transitions between sexual systems in *Mercurialis annua* (Euphorbiaceae). *Int J Plant Sci* 169: 129–139.
- Patterson, H.D., Thompson, R. 1971. Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. *Biometrika* 58(3): 545–554.
- Pax, F. 1890. Euphorbiaceae. In: A. Engler & K. Prantl (eds), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, 1, 3 (5): 1–119.
- Pax, F. 1914. Mercurialiiformes Pax et K. Hoffm. In: A. Engler (ed) *Das Pflanzenreich* IV, 147, VII: 270–282.
- Perry, B.A. 1943. Chromosome Number and Phylogenetic Relationships in the Euphorbiaceae. *Am J Bot* 30(7): 527–543.
- Pettersson, M.W. 1992. Advantages of being a specialist female in nodioecious *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* 79(12): 1389–1395.
- Pfeiffer, T., Roschanski, A.M., Pannell, J.R., Korbecka, G., Schnittler, M. 2011. Characterization of Microsatellite Loci and Reliable Genotyping in a Polyploid Plant, *Mercurialis perennis* (Euphorbiaceae). *J Hered* 102(4): 479–488.
- Pickering, C.M., Arthur, J.M. 2003. Patterns of resource allocation in the dioecious alpine herb *Aciphylla simplicifolia* (Apiaceae). *Austral Ecology* 28(5): 566–574.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Development Core Team. 2012. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-104*.

- Popp, J.W., Reinartz, J.A. 1988. Sexual dimorphism in biomass allocation and clonal growth of *Xanthoxylum americanum*. *Am. J. Bot.* 75(11): 1732–1741.
- Primack, R.B. 1979. Reproductive effort in annual and perennial species of *Plantago* (Plantaginaceae). *The American Naturalist* 114(1): 51–62.
- Primack, R.B. 1985. Longevity of Individual Flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 15–37.
- Putwain, P.D., Harper, J. L. 1972. Studies in the dynamics of plant populations. V. Mechanisms governing the sex ratio in *Rumex acetosa* and *R. acetosella*. *J. Ecol.* 60: 113–129.
- Pyke, G.H. 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature* 350: 58–59.
- Qiu, H. 1996. *Mercurialis*. In: Qiu Huaxing (ed.) *Euphorbiaceae. Flora Reipublicae Popularis Sinicae* 44(2). Science Press, Beijing, p. 82.
- Quinn, J.A., Meiners, S.J. 2004. Growth rates, survivorship, and sex ratios of *Juniperus virginiana* on the New Jersey Piedmont from 1963 to 2000. *Journal of the Torrey Botanical Society* 131(3): 187–194.
- R Core Team, 2012. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Rackham, O. 1975. *Hayley Wood, Its History and Ecology*. Cambridgeshire & Isle of Ely Naturalists' Trust Ltd, Cambridge, UK.
- Rackham, O. 2003. *Ancient Woodland*, 2nd ed. Castlepoint Press, Colvend, UK.
- Reekie, E.G. 1991. Cost of seed versus rhizome production in *Agropyron repens*. *Canadian Journal of Botany* 69(12): 2678–2683.
- Reekie, E.G. 1999. Resource allocation, trade-offs, and reproductive effort in plants. In: T.O. Vuorisalo, P.K. Mutikainen (Eds.) *Life history evolution in plants*. Kluwer: Dordrecht, Netherlands. pp. 173–193.
- Renner, S.S., Ricklefs, R.E. 1995. Dioecy and Its Correlates in the Flowering Plants. *American Journal of Botany* 82(5): 596–606.

- Ronquist, F. 1996. DIVA version 1.1. Computer program and manual available from Uppsala University.
- Ronquist, F. 1997. Dispersal–vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Syst. Biol.* 46: 195–203.
- Rottenber, A. 1998. Sex ratio and gender stability in the dioecious plants of Israel. *Botanical Journal of the Linnean Society* 128(2): 137–148.
- Roulston, T.H., Cane, J.H., Buchmann S.L. 2000. What governs the protein content of pollen: pollinator preferences, pollen–pistil interactions, or phylogeny? *Ecol. Monog.* 70: 617–643.
- Ryttäri, T., Kalliovirta, M. & Lampinen, R. (Eds.) 2012. *Suomen uhanalaiset kasvit*. Tammi, Helsinki. Livonia Print, Riika, Latvia.
- Rzhetsky, A., Nei, M. 1992. A simple method for estimating and testing minimum evolution trees. *Molecular Biology and Evolution* 9: 945–967.
- Saitou, N., Nei, M. 1987. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4: 406–425.
- Sakai, A.K., Oden, N.L. 1983. Spatial pattern of sex expression in silver maple (*Acer saccharinum* L.): Morista's index and spatial autocorrelation. *American Naturalist* 122: 489–508.
- Sakai, A.K., Weller, S.G. 1999. Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants: A Review of Terminology, Biogeographic Patterns, Ecological Correlates, and Phylogenetic Approaches. In: M.A.Geber, T.E. Dawson, L.F. Delph (Eds) *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, Germany. pp. 1–31.
- Sakakibara, H. 2006. Cytokinins: Activity, Biosynthesis, and Translocation. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57:431–449.
- Saunders, J. 1883. Monoecious and hermaphrodite *Mercurialis perennis*. *J. Bot.* 21.
- Schatz, G.E. 1996. Malagasy/Indo-Australo-Malesian phytogeographic connections. In: *Biogeography of Madagascar* (Ed. W. R. Lourenco), 73-83. Editions de l'ORSTOM, Paris, France.

Schmelzer, G.H. 2008. *Discoclaoxylon hexandrum*, *Mareya micrantha*. In: G.H. Schmelzer & Gurib-Fakim A. (Eds.) *Plant Resources of Tropical Africa II. Medicinal Plants I*. PROTA Foundation, Backhuys Publishers, CTA: Wageningen, Netherlands.

Schwarz, G.E. 1978. Estimating the dimension of a model. *Annals of Statistics* 6(2): 461–464.

Seger, J. & Stubblefield, J. W. 2002 Models of sex ratio evolution. In: I.C.W. Hardy (Ed.) *Sex ratio concepts and methods*. Cambridge University Press: Cambridge, UK.

Shea, M.M., Dixon, P.M., Sharitz, R.R. 1993. Size differences, sex ratio, and spatial distribution of male and female water tupelo, *Nyssa aquatica* (Nyssaceae). *Am. J. Bot.* 80(1): 26–30.

Shykoff, J.A., Kolokotronis, S-O., Collin, C.L., López-Villavicencio, M. 2003. Effects of male sterility on reproductive traits in gynodioecious plants: a meta-analysis. *Oecologia* 135:1-9

Solbrig, O.T., Simpson, B.B. 1974. Components of regulation of a population of dandelions in Michigan. *Journal of Ecology* 62(2):473–486.

Soldaat, L.L., Vetter, B., Klotz, S. 1997. Sex ratio in populations of *Silene otites* in relation to vegetation cover, population size and fungal infection. *Journal of Vegetation Science* 8(5): 697–702.

Soule, J.D., Werner, P.A. 1981. Patterns of resource allocation in plants, with special reference to *Potentilla recta* L. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 108(3): 311–319.

StatSoft. 1996. *Statistica 5.1 Software*. Tucks: StatSoft.

Stehlik, I., Barrett, S.C.H. 2006. Pollination intensity influences sex ratios in dioecious *Rumex nivalis*, a wind-pollinated plant. *Evolution* 60(6): 1207–1214.

Takezaki, N., Rzhetsky, A., Nei, M. 2004. Phylogenetic test of the molecular clock and linearized trees. *Mol. Biol. Evol.* 12: 823–833.

Tamura, K., Nei, M., Kumar, S. 2004. Prospects for inferring very large phylogenies by using the neighbor-joining method. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 101: 11030–11035.

- Tamura, K., Dudley, J., Nei, M., Kumar, S. 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Mol. Bio. Evol.* 24: 1596–1599.
- Taylor, D.R. 1999. Genetics of sex ratio variation among natural populations of a dioecious plant. *Evolution* 53(1):55–62.
- Theißen, G., Becker, A., Winter, K-U., Münster, T., Kirchner, C., Saedler, H. 2002. *How the land plants learned their floral ABCs: the role of MADS-box genes in the evolutionary origin of flowers*. In: Q.C.B. Cronk, R.M. Bateman, J.A. Hawkins (Eds). *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor and Francis: London. pp. 85–108.
- Thompson, K., Stewart, A.J.A. 1981. The measurement and meaning of reproductive effort in plants. *The American Naturalist* 117(2): 205–211.
- Tokuoka, T. 2007. Molecular phylogenetic analysis of Euphorbiaceae sensu stricto based on plastid and nuclear DNA sequences and ovule and seed character evolution. *J Plant Res* 120: 511–522.
- Tokuoka, T., Tobe, H. 2006. Phylogenetic analyses of Malpighiales using plastid and nuclear DNA sequences, with particular reference to the embryology of Euphorbiaceae sens. str. *Journal of Plant Research* 119(6): 599–616.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M., Webb, D.A. 1968. *Flora Europaea vol. 2*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ueno, N., Suyama, Y., Seiwa, K. 2007. What makes the sex ratio female-biased in the dioecious tree *Salix sachalinensis*? *Journal of Ecology* 95: 951–959.
- Van Valen, L. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1: 1–30.
- Vandepitte, K., Roldán-Ruiz, I., Leus, L., Jacquemyn, H., Honnay, O. 2009a. Canopy closure shapes clonal diversity and fine-scale genetic structure in the dioecious understorey perennial *Mercurialis perennis*. *Journal of Ecology* 97(3): 404–414.
- Vandepitte, K., Roldán-Ruiz, I., Honnay, O. 2009b. Reproductive consequences of mate quantity versus mate diversity in a wind-pollinated plant. *Acta Oecologica* 35(4): 548–553.

- Vandepitte, K., Honnay, O., De Meyer, T., Jacquemyn, H., Roldán-Ruiz, I. 2010. Patterns of sex ratio variation and genetic diversity in the dioecious forest perennial *Mercurialis perennis*. *Plant Ecol* 206 (1): 105–114.
- Vernet, P., Harper, J.L. 1980. The costs of sex in seaweeds. *Biological Journal of the Linnean Society* 13: 129–138.
- Vitale, J.J., Freeman, D.C. 1986. Partial niche separation in *Spinacia oleracea* L.: an examination of reproductive allocation. *Evolution* 40: 426–430.
- Wada, N., Kudo, G., Kojima, S. 1999. Gender variation of *Dryas octopetala* along snowmelt and latitudinal gradients in the subarctic and the high Arctic. *Polar Biosci.* 12: 87–99.
- Wade, K.M., Armstrong, R.A., 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 Phytologist* 87(2): 431–438.
- Wagner, G.P., Pavlicev, M., Cherevud, J.M. 2007. The road to modularity. *Nature Rev. Genet.* 8: 921-931.
- Wagner, W.H. 1975. Sex and the angiosperms-another proposition. *Sida* 6: 63-66.
- Wallace, C.S., Rundel, P.W. 1979. Sexual dimorphism and resource allocation in male and female shrubs of *Simmondsia chinensis*. *Oecologia* 44(1): 34–39.
- Waser, N.M. 1984. Sex ratio variation in populations of a dioecious desert perennial, *Simmondsia Chinensis*. *Oikos* 42(3): 343–348.
- Webster, G.L. 1975. Conspectus of a new classification of the Euphorbiaceae. *Taxon* 24: 593–601.
- Webster, G.L. 1994. Synopsis of the Genera and Suprageneric Taxa of Euphorbiaceae *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81 (1): 33–144.
- Weiner, J. 1988. The influence of competition on plant reproduction. In: J. Lovett-Doust, L. Lovett-Doust, (Eds.) *Reproductive plant ecology. Patterns and strategies*. Oxford, UK: Oxford University Press. pp. 228–245.
- Weismann, A. 1889. *Essays upon heredity and kindred biological problems*. Oxford Univ. Press, Oxford, UK

West, S.A. 2009. *Sex allocation*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Williams, G. C. 1975. *Sex and evolution*. Volume 8 of Monographs in population biology. Princeton University Press, Princeton, USA.

Williams, I.A. 1926. Monoecious form of *Mercurialis perennis*. *J. Bot.* 64: 250.

Willson, M.F. 1983. *Plant reproductive ecology*. John Wiley: New York, USA.

Wilson, J.F. 1968. *The control of density in some woodland plants*. PhD Thesis, University of Lancaster, Lancaster, UK.

Wurdack, K.J., Hoffman, P., Chase, M.W. 2005. Molecular phylogenetic analysis of uniovulate Euphorbiaceae (Euphorbiaceae sensu stricto) using plastid *rbcL* and *trnL-F* sequences. *Am J Bot* 92:1397–1420.

Yang, Z., El Aidi, J., Ait-Ali, T., Augur, C., Teller, G., Schoentgen, F., Durand, R., Durand, B. 1998. Sex-specific marker and *trans*-zeatin ribosidase in female annual Mercury. *Plant Sci.* 139 (1): 93–103.

Zangerl, A.R., Berenbaum, M.R. 1990. Furanocoumarin induction in wild parsnip: genetics and population variation. *Ecology* 71(5): 1933–1940.

8. Prilog – dodatni rezultati

Tabela 1-1. Deskriptivna statistika za populaciju Petnica

osobina	sezona	pol	broj jedinki	min-max	srednja vrednost	medijana	SD	CV
visina [mm]	2006	m	35	189–272	218,69	214	23,80	10,88
		f	36	105–240	170,72	173	36,43	21,34
	2007	m	30	191–258	223,67	220,5	18,26	8,16
		f	30	158–221	185,03	182	15,81	8,54
	2008	m	40	174–221	200,12	202,5	13,49	6,74
		f	40	129–203	166,5	168	19,80	11,89
	2009	m	40	158–233	200,65	201,5	19,25	9,59
		f	40	149–211	183,95	184,50	17,78	9,67
masa [g]	2008	m	40	0,41–0,92	0,68	0,68	0,12	17,84
		f	40	0,61–0,95	0,77	0,77	0,08	10,31
	2009	m	40	0,33–1,05	0,69	0,70	0,16	23,33
		f	40	0,71–1,05	0,84	0,83	0,07	8,63
broj cvetova	2006	m	35	20–45	32,40	32	5,98	18,45
		f	36	1–12	5,69	5,5	2,59	45,57
	2007	m	30	16–40	26,07	26	5,96	22,86
		f	30	1–7	2,73	2	1,55	56,79
	2008	m	40	9–44	22,78	22	8,22	36,09
		f	40	2–12	5,78	5	2,33	40,27

	2009	m	40	10–40	22,45	22	7,56	33,68
		f	40	2–12	6,45	6,5	2,26	35,10
broj listova	2008	m	40	8–14	10,42	10	1,43	13,72
		f	40	6–13	9,12	9	1,86	20,34
	2009	m	40	8–13	10,40	10	1,45	13,91
		f	40	7–13	10,32	10	1,46	14,11
broj internodija	2008	m	40	5–8	6,40	6	0,81	12,66
		f	40	4–7	5,38	5	0,81	15,01
	2009	m	40	5–7	5,70	6	0,72	12,69
		f	40	4–7	5,55	5	0,75	13,50
masa listova [g]	2008	m	40	0,25–0,67	0,44	0,44	0,11	25,15
		f	40	0,29–0,80	0,54	0,55	0,14	25,46
	2009	m	40	0,15–0,65	0,44	0,47	0,12	26,83
		f	40	0,41–0,77	0,61	0,61	0,08	13,82
masa cvasti [g]	2008	m	40	0,005–0,035	0,016	0,015	0,008	47,64
		f	40	0,030–0,110	0,057	0,052	0,019	33,15
	2009	m	40	0,005–0,036	0,016	0,016	0,007	42,20
		f	40	0,029–0,111	0,061	0,059	0,015	24,31

Tabela 1-2. Deskriptivna statistika za populaciju Vršački breg

osobina	sezona	pol	broj jedinki	min–max	srednja vrednost	medijana	SD	CV
visina [mm]	2007	m	30	187–253	227,20	228,5	16,51	7,26
		f	30	167–237	196,33	194	21,43	10,92
broj cvetova	2007	m	30	11–41	23,57	22	6,47	27,45
		f	30	1–9	3,70	3,50	1,70	46,08

Tabela 1-3. Deskriptivna statistika za populaciju Avala

osobina	sezona	pol	broj jedinki	min-max	srednja vrednost	medijana	SD	CV
visina [mm]	2006	m	35	170–231	198,17	200	15,97	8,06
		f	35	150–225	181,74	181	16,34	8,99
	2007	m	30	195–280	233,9	229	22,71	9,71
		f	30	154–261	195,93	193	19,40	9,90
	2008	m	40	173–226	203,15	206,5	13,99	6,88
		f	40	149–207	183,02	185,5	15,48	8,46
	2009	m	40	172–231	204,08	202,5	15,77	7,73
		f	40	151–213	189,18	191,5	15,37	8,12
masa [g]	2008	m	40	0,54–1,04	0,80	0,78	0,12	14,91
		f	40	0,62–1,11	0,86	0,86	0,10	11,69
	2009	m	40	0,54–1,09	0,81	0,80	0,15	18,09
		f	40	0,50–1,03	0,81	0,80	0,12	15,37
broj cvetova	2006	m	35	26–41	32,57	33	3,76	11,54
		f	35	2–11	5,86	6	2,21	37,76
	2007	m	30	13–37	25,33	25,5	6,90	27,24
		f	30	1–26	5,57	4	5,35	96,07
	2008	m	40	9–43	23,62	22,5	9,52	40,28
		f	40	3–16	7,02	6	2,67	38,07

	2009	m	40	8–45	24,18	22,5	8,10	33,49
		f	40	4–15	7,98	7,5	2,36	29,58
broj listova	2008	m	40	8–14	10,68	10	1,42	13,31
		f	40	6–14	9,85	10	1,89	19,17
	2009	m	40	8–14	10,88	11	1,59	14,60
		f	40	7–14	10,45	10	1,62	15,47
broj internodija	2008	m	40	5–8	6,92	7	0,76	11,04
		f	40	4–8	5,68	6	0,89	15,65
	2009	m	40	5–8	6,32	6	1,07	16,94
		f	40	4–7	5,60	6	0,78	13,89
masa listova [g]	2008	m	40	0,31–0,91	0,64	0,63	0,15	23,29
		f	40	0,31–1,02	0,60	0,60	0,17	29,07
	2009	m	40	0,38–0,96	0,65	0,67	0,16	24,00
		f	40	0,33–0,86	0,62	0,61	0,13	20,85
masa cvasti [g]	2008	m	40	0,005–0,040	0,018	0,015	0,010	52,94
		f	40	0,030–0,150	0,067	0,060	0,024	36,50
	2009	m	40	0,006–0,037	0,021	0,021	0,008	36,68
		f	40	0,041–0,151	0,076	0,068	0,024	31,16

Tabela 1-4. Deskriptivna statistika za populaciju Ovčar banja

osobina	sezona	pol	broj jedinki	min–max	srednja vrednost	medijana	SD	CV
visina [mm]	2006	m	15	195–248	223,33	224	16,21	7,26
		f	15	149–210	177,40	179	19,65	11,08
broj cvetova	2006	m	15	16–35	25,27	26	5,20	20,59
		f	15	2–11	5,57	6	2,50	42,67

Tabela 1-5. Deskriptivna statistika za populaciju Đorov most

osobina	sezona	pol	broj jedinki	min-max	srednja vrednost	medijana	SD	CV	
visina [mm]	2007	m	42	165–338	258,52	262	39,99	15,47	
		f	41	166–389	250,59	253	44,36	17,70	
	2008	m	40	186–234	211,22	211,5	11,73	5,55	
		f	40	170–211	190,98	191,5	10,17	5,33	
	2009	m	40	172–224	200,80	200,50	12,62	6,28	
		f	40	171–221	195,58	194,50	12,19	6,23	
	masa [g]	2007	m	42	0,35–1,45	0,82	0,79	0,21	25,83
			f	41	0,36–1,03	0,66	0,66	0,18	26,99
2008		m	40	0,57–1,01	0,77	0,80	0,10	13,27	
		f	40	0,71–0,97	0,85	0,86	0,06	6,98	
2009		m	40	0,47–0,97	0,73	0,73	0,11	14,98	
		f	40	0,49–0,89	0,73	0,73	0,10	13,29	
broj cvetova		2007	m	42	13–59	30,05	27,50	10,86	36,14
			f	41	4–18	9,95	10	4,10	41,25
	2008	m	40	10–41	23,58	23	8,21	34,82	
		f	40	3–13	7,12	7	2,43	34,11	
	2009	m	40	10–39	22,92	23	6,79	29,61	
		f	40	3–14	8,45	8	2,09	24,70	

broj listova	2008	m	40	8–14	10,65	10	1,64	15,41
		f	40	7–13	10,55	10	1,45	13,74
broj internodija	2009	m	40	7–13	9,85	10	1,55	15,69
		f	40	8–14	10,75	10	1,53	14,25
	2008	m	40	5–8	6,40	6	0,84	13,14
		f	40	4–8	6,02	6	0,80	13,28
masa listova [g]	2009	m	40	4–7	5,52	5	0,75	13,59
		f	40	5–7	5,75	6	0,74	12,91
	2008	m	40	0,25–0,81	0,52	0,50	0,13	25,29
		f	40	0,39–0,87	0,64	0,62	0,12	19,00
masa cvasti [g]	2009	m	40	0,27–0,71	0,51	0,50	0,12	22,86
		f	40	0,32–0,79	0,59	0,58	0,10	1,09
	2007	m	42	0,005–0,034	0,020	0,020	0,008	42,91
		f	41	0,034–0,095	0,071	0,073	0,015	20,61
2008	m	40	0,005–0,040	0,018	0,018	0,009	47,58	
	f	40	0,030–0,120	0,068	0,065	0,022	33,55	
2009	m	40	0,005–0,038	0,019	0,018	0,007	38,06	
	f	40	0,035–0,135	0,079	0,077	0,020	25,05	

Tabela 1-6. Deskriptivna statistika za populaciju Čelinski potok

osobina	sezona	pol	broj jedinki	min–max	srednja vrednost	medijana	SD	CV
visina [mm]	2007	m	13	158–221	190,46	189	21,42	11,25
		f	12	143–253	182,67	177	30,18	16,52
	2008	m	15	144–231	178,87	179	23,48	13,12
		f	15	128–285	176,47	156	46,44	26,32
	2009	m	15	159–211	187,13	187	13,58	7,26
		f	12	158–212	189,83	193,50	16,21	8,54
masa [g]	2007	m	13	0,38–0,81	0,61	0,56	0,14	23,36
		f	12	0,42–0,80	0,55	0,53	0,12	21,01
	2008	m	15	0,35–0,65	0,48	0,49	0,08	16,53
		f	15	0,33–0,92	0,56	0,51	0,21	37,38
	2009	m	15	0,42–0,73	0,58	0,56	0,10	16,53
		f	12	0,45–0,77	0,63	0,64	0,10	15,17
broj cvetova	2007	m	13	11–25	19,85	21	4,38	22,04
		f	12	3–6	4,25	4	1,06	24,83
	2008	m	15	7–31	14,20	11	6,74	47,48
		f	15	1–8	2,67	2	1,88	70,39
	2009	m	15	9–27	15,07	14	5,20	34,53
		f	12	2–11	5,75	5,50	2,49	43,32

broj listova	2008	m	15	8–15	10,87	10	1,68	15,50
		f	15	8–10	8,6	8	0,91	10,58
	2009	m	15	7–14	9,87	10	1,85	18,71
		f	12	7–12	9	9	1,48	16,41
broj internodija	2008	m	15	6–8	6,67	7	0,64	9,32
		f	15	5–7	5,47	5	0,74	13,60
	2009	m	15	4–7	5,33	5	0,72	13,57
		f	12	4–6	5,33	5	0,65	12,21
masa listova [g]	2008	m	15	0,22–0,41	0,31	0,30	0,05	17,02
		f	15	0,25–0,69	0,40	0,34	0,15	37,10
	2009	m	15	0,28–0,58	0,42	0,40	0,10	24,23
		f	12	0,35–0,62	0,47	0,46	0,08	17,90
masa cvasti [g]	2007	m	13	0,004–0,016	0,010	0,010	0,003	32,18
		f	12	0,040–0,069	0,054	0,054	0,010	17,99
	2008	m	15	0,005–0,025	0,012	0,010	0,006	47,34
		f	15	0,010–0,085	0,031	0,025	0,020	64,29
	2009	m	15	0,008–0,025	0,013	0,012	0,005	35,87
		f	12	0,015–0,118	0,058	0,055	0,028	47,46

Tabela 1-7. Deskriptivna statistika za populaciju Povlen 1

osobina	sezona	pol	broj jedinki	min–max	srednja vrednost	medijana	SD	CV
visina [mm]	2006	m	40	161–240	203,25	202	18,37	9,04
		f	40	164–222	188,40	188	15,95	8,47
broj cvetova	2006	m	40	21–40	30,50	30,50	4,48	14,70
		f	40	4–11	7,60	8	1,53	20,17

Tabela 1-8. Deskriptivna statistika za populaciju Suva planina

osobina	sezona	pol	broj jedinki	min–max	srednja vrednost	medijana	SD	CV	
visina [mm]	2007	m	30	214–307	264,20	265,50	19,37	7,33	
		f	31	209–273	243,03	244	16,41	6,75	
	2008	m	36	171–303	249,53	248	33,14	13,28	
		f	34	146–336	235,03	232	39,39	16,76	
	2009	m	40	178–264	214,58	213,50	21,43	9,99	
		f	40	176–242	208,42	208	16,85	8,09	
	masa [g]	2008	m	36	0,62–1,95	1,10	1,02	0,31	28,30
			f	34	0,59–1,65	1,05	1,00	0,24	22,45
2009		m	40	0,49–1,22	0,77	0,76	0,17	21,75	
		f	40	0,77–1,07	0,92	0,93	0,08	8,61	
broj cvetova	2007	m	30	13–33	24,40	24	4,95	20,30	
		f	31	3–14	6,94	7	3,03	43,72	
	2008	m	36	7–36	18,81	14	9,53	50,67	
		f	34	1–14	6,26	6	3,21	51,28	
	2009	m	40	6–43	21,18	18	9,23	43,61	
		f	40	2–15	7,22	7	2,73	37,81	
broj listova	2008	m	36	8–14	10,78	10	1,38	12,76	
		f	34	7–12	9,85	10	1,35	13,72	

	2009	m	40	8–14	10,35	10	1,42	13,76
		f	40	7–14	10,50	10,50	1,55	14,79
broj internodija	2008	m	36	5–8	6,75	7	0,94	13,89
		f	34	4–7	5,50	6	0,90	16,29
	2009	m	40	5–8	6	6	0,82	13,61
		f	40	5–8	6,72	7	0,72	10,64
masa listova [g]	2008	m	36	0,32–1,23	0,69	0,72	0,24	34,24
		f	34	0,41–0,98	0,70	0,70	0,14	20,69
	2009	m	40	0,41–0,90	0,59	0,57	0,12	20,01
		f	40	0,62–0,88	0,74	0,74	0,06	8,75
masa cvasti [g]	2008	m	36	0,004–0,040	0,015	0,010	0,009	62,54
		f	34	0,020–0,120	0,062	0,060	0,026	41,09
	2009	m	40	0,004–0,037	0,017	0,014	0,008	49,17
		f	40	0,025–0,130	0,069	0,065	0,021	30,04

Tabela 1-9. Deskriptivna statistika za populaciju Povlen 2

osobina	sezona	pol	broj jedinki	min-max	srednja vrednost	medijana	SD	CV
visina [mm]	2006	m	40	169–232	202,65	203,50	16,79	8,29
		f	40	166–224	193,02	193,50	16,83	8,72
	2007	m	30	199–283	242,13	243,50	22,08	9,13
		f	30	187–263	228,90	230	18,72	8,18
	2008	m	32	164–348	245,09	243	35,68	14,56
		f	32	198–238	217,72	218	9,56	4,39
	2009	m	40	188–262	221,70	219,50	20,06	9,05
		f	40	191–261	222,88	224	19,15	8,59
masa [g]	2008	m	32	0,38–1,93	1,00	1,00	0,35	35,54
		f	32	0,75–1,07	0,93	0,95	0,09	10,10
	2009	m	40	0,57–1,12	0,82	0,80	0,15	17,99
		f	40	0,69–1,28	0,96	0,97	0,15	16,18
broj cvetova	2006	m	40	21–36	29,92	30	3,12	10,44
		f	40	4–11	8,02	8	1,44	17,96
	2007	m	30	18–32	23,80	24	3,28	13,80
		f	30	6–16	11,20	11	2,47	22,05
	2008	m	32	6–56	27,28	25	12,16	44,56
		f	32	2–9	5,03	5	2,15	42,68

	2009	m	40	10–41	25,22	25,50	8,39	33,27
		f	40	1–14	6,55	7	2,74	41,77
broj listova	2008	m	32	6–16	12,31	12,50	2,07	16,81
		f	32	8–13	11,25	12	1,27	11,29
	2009	m	40	8–16	11,55	11	1,84	15,92
		f	40	8–16	12,10	12	2,15	17,74
broj internodija	2008	m	32	6–10	7,47	7,50	1,11	14,82
		f	32	5–7	6,69	7	0,59	8,86
	2009	m	40	5–10	6,85	7	1,10	16,04
		f	40	5–10	7,40	7,50	1,28	17,26
masa listova [g]	2008	m	32	0,20–1,23	0,66	0,68	0,21	31,11
		f	32	0,41–0,92	0,73	0,76	0,13	17,40
	2009	m	40	0,42–0,93	0,65	0,64	0,13	20,07
		f	40	0,48–1,14	0,77	0,78	0,17	21,91
masa cvasti [g]	2008	m	32	0,001–0,041	0,016	0,014	0,010	64,33
		f	32	0,015–0,090	0,049	0,048	0,021	43,59
	2009	m	40	0,003–0,028	0,015	0,015	0,007	44,06
		f	40	0,009–1,28	0,063	0,065	0,022	36,15

Tabela 1-10. Deskriptivna statistika za populaciju Metode1

osobina	sezona	pol	broj jedinki	min–max	srednja vrednost	medijana	SD	CV
visina [mm]	2006	m	30	186–234	211,57	209,50	13,20	6,24
		f	30	173–224	200,77	200	13,96	6,95
broj cvetova	2006	m	30	24–38	30,17	30	3,67	12,16
		f	30	7–15	9,20	9	1,63	17,69

Tabela 1-11. Deskriptivna statistika za populaciju Metode 3

osobina	sezona	pol	broj jedinki	min-max	srednja vrednost	medijana	SD	CV	
visina [mm]	2007	m	30	183-304	244,90	244	32,40	12,23	
		f	30	210-280	241,93	240,50	19,20	7,94	
	2008	m	40	238-291	262,10	261	13,79	5,26	
		f	40	211-248	230,35	231	9,83	4,22	
	2009	m	29	198-272	232,21	231	19,68	8,48	
		f	32	200-262	227,31	226	16,77	7,38	
	masa [g]	2007	m	30	0,60-1,12	0,87	0,87	0,14	15,99
		2008	m	40	0,91-1,62	1,20	1,20	0,14	12,13
f			40	0,75-0,97	0,88	0,88	0,06	6,82	
2009		m	29	0,55-1,28	0,89	0,91	0,19	21,08	
		f	32	0,65-1,11	0,85	0,85	0,11	13,37	
broj cvetova		2007	m	30	17-46	28,30	27	7,82	27,62
	f		30	2-14	7,03	7	3,07	43,62	
	2008	m	40	7-38	20,22	19	8,36	41,31	
		f	40	2-10	5,75	6	2,35	40,88	
	2009	m	29	11-38	22,97	23	6,77	29,47	
		f	32	1-12	5,97	5,50	2,39	40,03	
broj listova	2008	m	40	8-14	10,45	10	1,41	13,52	

		f	40	9–15	12,45	13	1,38	11,06
	2009	m	29	8–14	11,48	12	1,84	16,06
		f	32	8–15	11,47	12	1,81	15,81
broj internodija	2008	m	40	5–10	6,90	7	1,13	16,34
		f	40	6–8	7,48	8	0,60	8,01
	2009	m	29	5–10	6,97	7	1,27	18,19
		f	32	5–9	6,69	7	1,09	16,31
masa listova [g]	2008	m	40	0,45–1,25	0,77	0,77	0,17	22,61
		f	40	0,44–0,85	0,72	0,73	0,11	15,13
	2009	m	29	0,38–1,04	0,72	0,76	0,19	26,32
		f	32	0,40–0,93	0,69	0,70	0,14	20,17
masa cvasti [g]	2008	m	40	0,004–0,035	0,016	0,015	0,009	53,32
		f	40	0,015–0,100	0,056	0,058	0,023	42,20
	2009	m	29	0,008–0,033	0,019	0,020	0,006	31,45
		f	32	0,007–0,150	0,056	0,050	0,028	49,46

Tabela 1-12. Deskriptivna statistika za populaciju Bele Stene

osobina	sezona	pol	broj jedinki	min–max	srednja vrednost	medijana	SD	CV
visina [mm]	2009	m	20	128–201	157,95	142,50	26,30	16,65
		f	19	147–201	179,37	183	14,85	8,28
masa [g]	2009	m	20	0,34–0,62	0,46	0,47	0,07	16,11
		f	19	0,47–0,62	0,52	0,52	0,04	7,67
broj cvetova	2009	m	20	8–32	16,35	16	6,25	38,24
		f	19	1–8	3,53	3	1,98	56,22
broj listova	2009	m	20	7–14	10,45	10	1,76	16,86
		f	19	9–14	11	10	1,33	12,12
broj internodija	2009	m	20	4–7	5,45	5	0,89	16,28
		f	19	5–7	5,84	6	0,76	13,09
masa listova [g]	2009	m	20	0,10–0,56	0,32	0,30	0,11	35,24
		f	19	0,24–0,51	0,37	0,36	0,08	21,81
masa cvasti [g]	2009	m	20	0,006–0,026	0,014	0,014	0,005	39,31
		f	19	0,010–0,082	0,031	0,024	0,021	69,48

Tabela 1-13. Minimalne i maksimalne temperature izmerene u široj oblasti lokaliteta za mesece januar–jun u periodu 1950–2000. Vrednosti su izražene u °C.

Lokalitet	Jan. min	Jan. max	Feb. min	Feb. max	Mart min	Mart max	Apr. min	Apr. max	Maj min	Maj max	Jun min	Jun max
Košutnjak	-2,1	3,3	-0,6	6,3	2,2	11,9	7,2	17,9	11,4	22,9	14,8	25,7
Petnica	-3,7	3,5	-1,4	6,3	1,3	11,8	4,9	15,5	9,6	20,5	13	23,9
Vršački breg	-2,8	3	-1,6	5,1	2	11,5	6	16,7	10,6	21,7	13,5	24,6
Avala	-3,1	2,5	-1,2	5,6	1,6	11,1	6,4	16,9	10,6	21,9	14,1	24,8
Ovčar Banja	-4,5	2,3	-2,6	5,2	0,7	10,4	4,2	14,5	8,7	19,2	12,1	22,7
Đorov Most	-6,3	0	-5	2,1	-1,5	6,9	1,9	11,3	6,3	16	9,4	19,4
Povlen 1	-5,8	0,4	-4,1	3	-0,9	7,9	2,3	11,7	6,9	16,5	10,2	19,9
Bojanine Vode	-6,5	0,1	-5,2	1,7	-2,3	6,4	1,2	11	5,6	15,7	8,7	19,2
Povlen 2	-6,3	-0,2	-4,6	2,2	-1,5	6,9	1,6	10,8	6,2	15,6	9,5	18,9
Metode 2	-7,8	-1,8	-6,8	-0,3	-3,7	4	-0,3	8,2	4,1	13,1	7,2	16,4

Tabela 1-14. Minimalne i maksimalne temperature izmerene u široj oblasti lokaliteta za mesece jul–decembar u periodu 1950–2000. Vrednosti su izražene u °C.

Lokalitet	Jul min	Jul max	Avg. min	Avg. max	Sep. min	Sep. max	Okt. min	Okt. max	Nov. min	Nov. max	Dec. min	Dec. max
Košutnjak	16,1	28	16,1	28,1	12,4	23,8	8,1	18,2	3,9	10,9	-0,8	4,8
Petnica	14,5	26	14,1	26,1	10,8	22,8	6,6	17,4	1,9	9,8	-1,4	5,3
Vršački breg	14,5	26,9	14,5	27	11,3	23,6	7,3	17,4	2,5	9,5	-0,8	4,6
Avala	15,3	27	15,2	27	11,6	22,9	7,5	17,4	3,3	10,2	-1,4	4,2
Ovčar Banja	13,5	24,8	13,3	25	10	21,5	6,1	16,1	1,3	8,6	-2,2	4
Đorov Most	11	21,7	10,9	21,9	8	18,4	4,1	13	-0,7	5,7	-4,2	1,4
Povlen 1	11,8	22	11,8	22,2	8,6	18,8	4,8	13,8	0	6,6	-3,6	2,2
Bojanine Vode	10,1	21,6	10,2	21,8	7,3	18,4	3,4	13	-1,2	5,6	-4,4	1,3
Povlen 2	11,2	21,1	11,1	21,3	8,1	17,9	4,3	13	-0,5	5,9	-4	1,5
Metode 2	8,8	18,7	8,9	18,9	6,2	15,6	2,4	10,5	-2,3	3,6	-5,8	-0,4

Tabela 1-15. Temperaturne statistike za širu oblast lokaliteta, u periodu 1950–2000. Vrednosti su izražene u °C, sem za izotermalnost koja je bezdimenzionalna.

Lokalitet	Minimalna godišnja temperatura	Maksimalna godišnja temperatura	Srednja godišnja temperatura	Opseg srednjih mesečnih temperatura	Izotermalnost	Min. temp. najhladnijeg meseca	Max. temp. najtoplijeg meseca	Opseg min–max
Košutnjak	7,4	16,8	12,1	9,4	31,2	-2,1	28,1	30,2
Petnica	5,9	15,7	10,8	9,9	33,2	-3,7	26,1	29,8
Vršački breg	6,4	16	11,2	9,5	32	-2,8	27	29,8
Avala	6,7	16	11,3	9,3	30,9	-3,1	27	30,1
Ovčar Banja	5,1	14,5	9,8	9,5	32,1	-4,5	25	29,5
Đorov Most	2,8	11,5	7,2	8,7	30,7	-6,3	21,9	28,2
Povlen 1	3,5	12,1	7,8	8,6	30,7	-5,8	22,2	28
Bojanine Vode	2,2	11,3	6,8	9,1	32,1	-6,5	21,8	28,3
Povlen 2	2,9	11,2	7,1	8,3	30,1	-6,3	21,3	27,6
Metode 2	0,9	8,9	4,9	8	29,8	-7,8	18,9	26,7

Tabela 1-16. Minimalne i maksimalne količine padavina izmerene po mesecima u široj oblasti lokaliteta, u periodu 1950–2000. Vrednosti su izražene u mm.

Lokalitet	Jan.	Feb.	Mart	Apr.	Maj	Jun	Jul	Avg.	Sep.	Okt.	Nov.	Dec.
Košutnjak	50	47	46	53	70	84	70	45	49	37	55	69
Petnica	57	54	53	64	84	90	78	60	62	57	71	73
Vršački breg	42	40	40	51	71	86	68	52	46	40	50	55
Avala	51	48	47	55	75	88	74	49	52	39	56	69
Ovčar Banja	60	54	56	68	93	93	83	66	66	65	76	71
Đorov Most	67	58	62	71	99	91	80	69	67	70	81	74
Povlen 1	60	54	55	70	99	106	94	74	72	64	74	70
Bojanine Vode	54	46	50	56	80	77	61	52	48	49	61	60
Povlen 2	61	55	56	72	102	109	97	77	74	65	75	71
Metode 2	73	62	67	76	104	98	84	73	68	70	84	79

Tabela 1-17. Statistike količine padavina u široj oblasti lokaliteta, u periodu 1950–2000. Vrednosti su izražene u mm izuzev za sezonalnost, koja je izražena u procentima.

Lokalitet	Ukupna godišnja količina padavina	Količina padavina u najvlažnijem mesecu	Količina padavina u najsuvljem mesecu	Sezonalnost padavina
Košutnjak	675	84	37	24,6
Petnica	803	90	53	18,2
Vršački breg	641	86	40	27,3
Avala	703	88	39	24,8
Ovčar Banja	851	93	54	18,4
Đorov Most	889	99	58	16,0
Povlen 1	892	106	54	22,7
Bojanine Vode	694	80	46	18,9
Povlen 2	914	109	55	23,2
Metode 2	938	104	62	16,1

BIOGRAFIJA AUTORA

Vladimir M. Jovanović rođen je 9. avgusta 1981. u Smederevskoj Palanci, a osnovnu i srednju školu završio je u Velikoj Plani. Biološki fakultet Univerziteta u Beogradu upisao je školske 2000/2001. godine na studijskoj grupi Biologija. Diplomirao je 2005. godine s prosekom ocena 9,88 i upisao poslediplomske studije na smeru Genetika na Biološkom fakultetu. Doktorske studije na modulu Evolucionarna biologija upisao je 2006/2007. godine na istom fakultetu.

Tokom studija bio je stipendista Republičke fondacije za razvoj naučnog i umetničkog podmlatka, član Izvršnog odbora Studentske unije Biološkog fakulteta (2003–2005), koordinator florističke sekcije BID „Josif Pančić“ (2002–2005) i student saradnik u IS Petnica (2003–2005). Po okončanju diplomskih studija, postaje stručni saradnik Mladih istraživača Beograda, rukovodilac programa biologije u IS Petnica (2005–2012), član Nadzornog odbora BID „Josif Pančić“ (2006–2012), kao i stipendista Ministarstva nauke (2006–2009). U periodu 2008–2010. učestvuje u realizaciji nastave evolucione biologije na Biološkom fakultetu.

Od decembra 2009. godine radi kao istraživač pripravnik na Katedri za genetiku i evoluciju Biološkog fakulteta. Od januara 2011. godine radi na Odeljenju za genetička istraživanja Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“. U zvanje istraživač saradnik izabran je 2011. godine. Vladimir Jovanović je tokom istraživačkog rada učestvovao u realizaciji dva nacionalna projekta Ministarstva za nauku i tehnološki razvoj (143040), odnosno Ministarstva za nauku i prosvetu (173003). 2011. godine bio je angažovan u međunarodnom FP7 projektu Evropske komisije (FP7-PEOPLE-2011-NIGHT), a od 2012. godine učesnik je FP7 projekta Scimfonicum (No. 316471).

Član je Društva genetičara Srbije i Srpskog biološkog društva. Boravio je na studijskoj praksi u Visokom institutu za marinsku biologiju u Latakiji (2003), kao i na kursu Programiranje za evolucionu biologiju u Lajpcigu (2012). Učestvovao je na Festivalu nauke (2007, 2008), a bio predavač po pozivu na TEDx Belgrade (2010) i Mikser festivalu (2011).

Прилог 1.

Изјава о ауторству

Потписани-а Владимир М. Јовановић
број индекса L0060180

Изјављујем


да је докторска дисертација под насловом

Варирање односа полова, полног диморфизма и компоненти адаптивне вредности у популацијама *Mercurialis perennis* L. (Euphorbiaceae) дуж градијента надморске висине

- 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.

У Београду, 30.08.2012

Потпис докторанда



Прилог 2.

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

Име и презиме аутора _____ Владимир Јовановић _____

Број индекса _____ L0060180

Студијски програм _____ Еволуциона биологија _____

Наслов рада: Варирање односа полова, полног диморфизма и
компоненти адаптивне вредности у популацијама
Mercurialis perennis L. (Euphorbiaceae) дуж градијента
надморске висине

Ментор _____ др Драгана Цветковић _____

Потписани _____ Владимир М. Јовановић _____

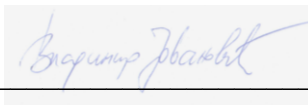
изјављујем да је штампана верзија мог докторског рада истоветна електронској верзији коју сам предао/ла за објављивање на порталу **Дигиталног репозиторијума Универзитета у Београду**.

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, _____ 30.08.2012 _____



Прилог 3.

Изјава о коришћењу

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

Варирање односа полова, полног диморфизма и компоненти адаптивне вредности у популацијама *Mercurialis perennis* L. (Euphorbiaceae) дуж градијента надморске висине

која је моје ауторско дело.

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

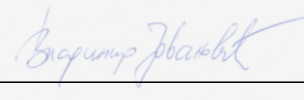
Моју докторску дисертацију похрањену у Дигитални репозиторијум Универзитета у Београду могу да користе сви који поштују одредбе садржане у одабраном типу лиценце Креативне заједнице (Creative Commons) за коју сам се одлучио/ла.

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, 30.08.2012



1. Ауторство – Дозвољавање умножавања, 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 умножавања, 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 умножавања, 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 умножавања, 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 умножавања, 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 умножавања, 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.