

УНИВЕРЗИТЕТ У БЕОГРАДУ

БИОЛОШКИ ФАКУЛТЕТ

Јелена Д. Трајковић

**СЕКСУАЛНА СЕЛЕКЦИЈА КОД
DROSOPHILA MELANOGASTER
НАКОН ВИШЕГОДИШЊЕГ ГАЈЕЊА НА
РАЗЛИЧИТИМ СУПСТРАТИМА**

докторска дисертација

Београд, 2018

UNIVERSITY OF BELGRADE

FACULTY OF BIOLOGY

Jelena D. Trajković

**SEXUAL SELECTION IN *DROSOPHILA*
MELANOGASTER AFTER LONG-TERM
MAINTAINING ON DIFFERENT
SUBSTRATES**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2018

Mentori:

Prof. dr Sofija Pavković-Lučić, vanredni profesor
Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet

dr Tatjana Savić, naučni savetnik
Univerzitet u Beogradu – Institut za biološka
istraživanja „Siniša Stanković”

Članovi komisije:

Prof. dr Slobodan Makarov, redovni profesor
Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet

Doc. dr Ljubodrag Vujisić, docent
Univerzitet u Beogradu – Hemijski fakultet

Doc. dr Dragana Miličić, docent
Univerzitet u Beogradu – Biološki fakultet

Datum odbrane: _____

mojoj majci...

Zahvalnica

Ova doktorska disertacija je urađena u laboratoriji Odeljenja za genetiku populacija i ekogenotoksikologiju Instituta za biološka istraživanja „Sinaša Stanković“ u okviru projekta Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja pod nazivom „Dinamika genofonda, genetička i fenotipska varijabilnost populacija, u zavisnosti od promenljivosti sredina“ (OI173012).

Najveću zahvalnost dugujem mentorkama, dr Tatjani Savić i prof. dr Sofiji Pavković-Lučić. Hvala vam što ste rukovodile izradom ove disertacije i što ste u velikoj meri doprinele da poprimi ovakav oblik i obim. Hvala vam na konstruktivnim diskusijama i idejama, na svakoj ukazanoj prilici, kao i na podršci koju mi svakodnevno pružate. Izuzetno mi je drago što sam imala prilike da učim od vas.

Hvala prof. dr Slobodanu Makarovu na predusretljivosti i konstruktivnim sugestijama koje su doprinele kvalitetu ove doktorske disertacije. Hvala doc. dr Dragani Miličić na svim sugestijama, savetima, inspiraciji i podsticajima. Hvala doc. dr Ljubodragu Vujišiću na svesrdnoj pomoći tokom realizacije ove doktorske disertacije, kao i na korisnim sugestijama koje su doprinele poboljšanju samog teksta. Zahvalnost dugujem i dr Gordani Gojčić-Cvijović iz Centra za hemiju Instituta za hemiju, tehnologiju i metalurgiju i dr Stanislavi Gorjanović sa Instituta za opštu i fizičku hemiju na pruženoj pomoći tokom realizacije dela doktorske disertacije.

Dragoj kolegini Ivani Bukvić-Cvetković hvala na divnom prijateljstvu i svesrdnoj pomoći u izradi eksperimentalnog dela ove disertacije. Hvala mojoj najstarijoj najboljoj drugarici i kolegini Veri Tucović, koja je uvek bila tu da me sasluša, pomogne i oraspoloži, uz jaku kafu. Hvala kolegama sa Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“, kolegama sa Katedre za genetiku i evoluciju i Instituta za zoologiju Biološkog fakulteta.

Hvala mojim roditeljima, bratu i sestri na ljubavi, podršci i razumevanju. Hvala mojim prijateljima na strpljenju, podršci i očuvanju dobrog duha.

Neizmernu zahvalnost dugujem mom Banetu, na ljubavi, strpljenju, razumevanju i podršci koju mi pruža svih ovih godina.

Seksualna selekcija kod *Drosophila melanogaster* nakon višegodišnjeg gajenja na različitim supstratima

Sažetak

Veoma izražene morfološke i ponašajne osobine kod životinja često su rezultat delovanja seksualne selekcije. Kod insekata, ovaj proces za rezultat ima prisustvo intenzivne pigmentacije, neuobičajenih morfoloških struktura i kompleksnih feromona, koji se odlikuju velikom varijabilnošću u zavisnosti od sredinskih faktora. Za voćnu mušicu, *D. melanogaster*, jedan od najvažnijih faktora sredine je ishrana, koja ima značajan efekat na fiziološke, semiohemijske, morfološke i ponašajne osobine. Cilj ove doktorske disertacije je praćenje efekta višegodišnjeg gajenja pet linija *D. melanogaster* na različitim supstratima (standardni laboratorijski supstrat i supstrati koji sadrže paradajz, bananu, šargarepu i jabuku) na uspeh u parenju, morfološke i semiohemijske osobine.

Rezultati ove doktorske disertacije su pokazali da su mužjaci gajeni na supstratu koji sadrži paradajz imali najveći uspeh u parenju, dok su najmanji uspeh u parenju imali mužjaci gajeni na podlozi koja sadrži jabuku. Razlike u uspehu u parenju, između ostalog, se mogu pripisati i razlikama u sastavu supstrata, ali i razlikama u komponentama adaptivne vrednosti. Značajne razlike između linija su uočene i na semiohemijskom i morfološkom nivou. Seksualna izolacija je utvrđena između linija održavanih na supstratima koji sadrže bananu i šargarepu. Na uspeh u parenju značajno je uticao oblik krila mušica, dok veličina krila nije imala značajan efekat. Takođe, kutikularni ugljovodonici, pre svega seksualni feromoni kakvi su 7-trikozen, 7-pentakozen, cVA, 7,11-nonakozadien i 7,11-heptakozadien, su imali važnu ulogu u odabiru partnera.

KLJUČNE REČI: seksualna selekcija, seksualna izolacija, ishrana, uspeh u parenju, kutikularni ugljovodonici, veličina krila, oblik krila, *Drosophila melanogaster*

NAUČNA OBLAST: Biologija

UŽA NAUČNA OBLAST: Genetika

UDK: [591.53:(575.17+575.222+575.2)]:595.771(043.3)

Sexual selection in *Drosophila melanogaster* after long-term maintaining on different substrates

Abstract

Very pronounced morphological and behavioural traits in animals are often the result of acting sexual selection. In insects, this process leads to intense pigmentation, unusual morphological structures and complex pheromones, exhibiting great variability depending on the environments. For fruit fly, *D. melanogaster*, one of the most important environmental factors is food, which has a significant effect on physiological, semiochemical, morphological and behavioural traits. The aim of this doctoral dissertation was to determine the impact of long-term maintaining of five *D. melanogaster* strains on different nutritive substrates (standard laboratory substrate and substrates which contain tomato, banana, carrot and apple) on mating success, morphological and semiochemical traits.

The results of this doctoral dissertation showed that males reared on tomato diet had the highest mating success, while males reared on apple diet had the lowest mating success. Differences in mating success could be related with differences in the substrate composition, as well with differences in the fitness traits. Significant differences among strains were also observed on semiochemical and morphological levels. Sexual isolation has been established between strains reared on banana and apple diets. Mating success was significantly influenced by the wing shape, while the wing size showed no effect. Also, cuticular hydrocarbons, primarily sexual pheromones 7-tricosene, 7-pentacosene, cVA, 7,11-nonacosadiene and 7,11-heptacosadiene, had important role in mate choice.

KEY WORDS: mating success, sexual selection, sexual isolation, nutrition, cuticular hydrocarbons, wing size, wing shape, *Drosophila melanogaster*

SCIENTIFIC FIELD: Biology

SCIENTIFIC SUBFIELD: Genetics

UDC: [591.53:(575.17+575.222+575.2)]:595.771(043.3)

SKRAĆENICE KORIŠĆENE U DOKTORSKOJ DISERTACIJI:

St – linija odgajana na standardnom laboratorijskom supstratu

P – linija odgajana na supstratu koji sadrži paradajz

B – linija odgajana na supstratu koji sadrži bananu

Š – linija odgajana na supstratu koji sadrži šargarepu

J – linija odgajana na supstratu koji sadrži jabuku

♀ - ženke

♂ - mužjaci

SP – sparene jedinke

NSP – nesporene jedinke

Ho – homogamni tip parenja

Ht – heterogamni tip parenja

N – azot

C – ugljenik

H – vodonik

S – sumpor

C/N – odnos ukupnog organskog ugljenika i azota

MC – test višestrukog izbora (engl. *multiple choice test*)

FC – test izbora ženki (engl. *female choice test*)

PSI – indeks seksualne izolacije prema tipovima parenja (engl. *Pair Sexual Isolation*)

PSS – indeks seksualne selekcije prema tipovima parenja (engl. *Pair Sexual Selection*)

PTI – združeni indeks seksualne selekcije i izolacije prema tipovima parenja (engl. *Pair Total Index*)

W – relativna reproduktivna adaptivna vrednost (indeks seksualnog fitnesa)

I_{PSI} – indeks etološke izolacije

I – zbirni indeks izolacije (engl. *Joint Isolation Index*)

GC – gasna hromatografija (engl. *gas chromatography*)

GC-MS – gasna hromatografija-masena spektrometrija (engl. *Gas Chromatography-Mass Spectrometry*)

FID – eng. *flame ionization detector*,

DRS – eng. *deconvolution reported software*

NIST – *National Institute of Standards and Technology*

AMDIS – eng. *automated mass spectral deconvolution and identification system*

RT – retenciono vreme (eng. *Retention Time*)

RI – retencioni indeks (eng. *Retention Index*)

CH – kutikularni ugljovodonici (eng. *Cuticular Hydrocarbons*)

7,11-ND – (Z,Z)-7,11-nonakozadien

7,11-HD – (Z,Z)-7,11-heptakozadien

7-T – (Z,Z)-7-trikozen

7-P – (Z,Z)-7-pentakozen

cVA – *cis*-vakcenil acetat ((Z)-11-oktadecil acetat)

CS – veličina centroida (eng. *centroid size*)

PCA – Analiza glavnih komponenti (eng. *Principal Component Analysis*)

PC – Glavne komponente (eng. *Principal components*)

CVA – Kanonijska diskriminantna analiza (eng. *Canonical Variates Analysis*)

CV – Kanonijske varijable (eng. *Canonical variables*)

ns – vrednost nije statistički značajna (eng. *non-significant*)

Sadržaj

1. Uvod.....	1
1.1. Seksualna selekcija.....	1
1. 2. Seksualna izolacija.....	3
1. 3. Reproductivno ponašanje <i>Drosophila</i>	5
1. 3. 1. Geni uključeni u reproductivno ponašanje <i>Drosophila</i>	7
1. 3. 2. Uticaj ishrane na reproductivno ponašanje <i>Drosophila</i>	8
1. 3. 3. Veličina tela i morfologija krila.....	10
1. 3. 4. Vizuelni signali.....	13
1. 3. 5. Auditorni signali.....	13
1. 3. 6. Hemijski signali.....	15
1. 3. 6. 1. Genetička osnova biosinteze kutikularnih ugljovodonika.....	18
1. 3. 6. 2. Uticaj negenetičkih faktora na količinu i sastav kutikularnih ugljovodonika.....	19
2. Ciljevi istraživanja.....	22
3. Materijal i metode.....	23
3. 1. Linije <i>D. melanogaster</i>	23
3. 2. Hemijska analiza supstrata.....	24
3. 3. Analiza komponenti adaptivne vrednosti.....	24
3. 4. Analiza kutikularnih hemoprofila.....	24
3. 4. 1. Analiza hemijskih jedinjenja.....	24
3. 4. 2. Statistička obrada rezultata.....	25
3. 5. Testovi izbora partnera.....	26
3. 5. 1. Test višestrukog izbora.....	26
3. 5. 2. Test izbora ženki.....	27
3. 5. 3. Statistička obrada rezultata.....	29
3. 6. Analiza veličine i oblika krila <i>D. melanogaster</i>	33
3. 6. 1. Analiza veličine krila.....	33
3. 6. 2. Analiza oblika krila.....	34
4. Rezultati.....	36
4. 1. Hemijska analiza supstrata.....	36
4. 2. Komponente adaptivne vrednosti.....	36

4. 2. 1. Dinamika izleganja.....	36
4. 2. 2. Dužina razvića.....	37
4. 2. 3. Preživljavanje.....	37
4. 3. Kutikularni hemoprofilni linija <i>D. melanogaster</i>	37
4. 4. Uspeh u parenju, seksualna selekcija i seksualna izolacija.....	46
4. 4. 1. St × P ukrštanje.....	46
4. 4. 1. 1. Test višestrukog izbora 1 (MC1).....	46
4. 4. 1. 2. Test izbora ženki 1 (FC1).....	47
4. 4. 1. 3. Test izbora ženki 2 (FC2).....	48
4. 4. 2. St × B ukrštanje.....	49
4. 4. 2. 1. Test višestrukog izbora 2 (MC2).....	49
4. 4. 2. 2. Test izbora ženki 3 (FC3).....	50
4. 4. 2. 3. Test izbora ženki 4 (FC4).....	51
4. 4. 3. St × Š ukrštanje.....	51
4. 4. 3. 1. Test višestrukog izbora 3 (MC3).....	51
4. 4. 3. 2. Test izbora ženki 5 (FC5).....	53
4. 4. 3. 3. Test izbora ženki 6 (FC6).....	53
4. 4. 4. P × B ukrštanje.....	54
4. 4. 4. 1. Test višestrukog izbora 4 (MC4).....	54
4. 4. 4. 2. Test izbora ženki 7 (FC7).....	55
4. 4. 4. 3. Test izbora ženki 8 (FC8).....	56
4. 4. 5. P × Š ukrštanje.....	56
4. 4. 5. 1. Test višestrukog izbora 5 (MC5).....	56
4. 4. 5. 2. Test izbora ženki 9 (FC9).....	58
4. 4. 5. 3. Test izbora ženki 10 (FC10).....	58
4. 4. 6. B × Š ukrštanje.....	59
4. 4. 6. 1. Test višestrukog izbora 6 (MC6).....	59
4. 4. 6. 2. Test izbora ženki 11 (FC11).....	60
4. 4. 6. 3. Test izbora ženki 12 (FC12).....	61
4. 4. 7. J × St ukrštanje.....	62
4. 4. 7. 1. Test izbora ženki 13 (FC13).....	62
4. 4. 7. 2. Test izbora ženki 14 (FC14).....	62
4. 4. 8. J × P ukrštanje.....	63

4. 4. 8. 1. Test izbora ženke 15 (FC15).....	63
4. 4. 8. 2. Test izbora ženki 16 (FC16).....	63
4. 4. 9. J × B ukrštanje.....	64
4. 4. 9. 1. Test izbora ženki 17 (FC17).....	64
4. 4. 9. 2. Test izbora ženki 18 (FC18).....	64
4. 4. 10. J × Š ukrštanje.....	65
4. 4. 10. 1. Test izbora ženki 19 (FC19).....	65
4. 4. 10. 2. Test izbora ženki 20 (FC20).....	65
4. 5. Veličina i oblik krila kod pet linija <i>D. melanogaster</i>	67
4. 5. 1. Veličina krila kod pet linija <i>D. melanogaster</i>	67
4. 5. 1. 1. St × P ukrštanje.....	67
4. 5. 1. 1. 1. Test višestrukog izbora 1 (MC1).....	67
4. 5. 1. 1. 2. Test izbora ženki 1 (FC1).....	68
4. 5. 1. 1. 3. Test izbora ženki 2 (FC2).....	68
4. 5. 1. 2. St × B ukrštanje.....	68
4. 5. 1. 2. 1. Test višestrukog izbora 2 (MC2).....	68
4. 5. 1. 2. 2. Test izbora ženki 3 (FC3).....	69
4. 5. 1. 2. 3. Test izbora ženki 4 (FC4).....	69
4. 5. 1. 3. St × Š ukrštanje.....	69
4. 5. 1. 3. 1. Test višestrukog izbora 3 (MC3).....	69
4. 5. 1. 3. 2. Test izbora ženki 5 (FC5).....	70
4. 5. 1. 3. 3. Test izbora ženki 6 (FC6).....	70
4. 5. 1. 4. P × B ukrštanje.....	70
4. 5. 1. 4. 1. Test višestrukog izbora 4 (MC4).....	70
4. 5. 1. 4. 2. Test izbora ženki 7 (FC7).....	71
4. 5. 1. 4. 3. Test izbora ženki 8 (FC8).....	71
4. 5. 1. 5. P × Š ukrštanje.....	71
4. 5. 1. 5. 1. Test višestrukog izbora 5 (MC5).....	71
4. 5. 1. 5. 2. Test izbora ženki 9 (FC9).....	72
4. 5. 1. 5. 3. Test izbora ženki 10 (FC10).....	72
4. 5. 1. 6. B × Š ukrštanje.....	72
4. 5. 1. 6. 1. Test višestrukog izbora 6 (MC6).....	72
4. 5. 1. 6. 2. Test izbora ženki 11 (FC11).....	73

4. 5. 1. 6. 3. Test izbora ženki 12 (FC12).....	73
4. 5. 1. 7. J × St ukrštanje.....	73
4. 5. 1. 7. 1. Test izbora ženki 13 (FC13).....	73
4. 5. 1. 7. 2. Test izbora ženki 14 (FC14).....	73
4. 5. 1. 8. J × P ukrštanje.....	74
4. 5. 1. 8. 1. Test izbora ženki 15 (FC15).....	74
4. 5. 1. 8. 2. Test izbora ženki 16 (FC16).....	74
4. 5. 1. 9. J × B ukrštanje.....	74
4. 5. 1. 9. 1. Test izbora ženki 17 (FC17).....	74
4. 5. 1. 9. 2. Test izbora ženki 18 (FC18).....	75
4. 5. 1. 10. J × Š ukrštanje.....	75
4. 5. 1. 10. 1. Test izbora ženki 19 (FC19).....	75
4. 5. 1. 10. 2. Test izbora ženki 20 (FC20).....	75
4. 5. 2. Oblik krila kod pet linija <i>D. melanogaster</i>	76
4. 5. 2. 1. St × P ukrštanje.....	76
4. 5. 2. 1. 1. Test višestrukog izbora 1 (MC1).....	76
4. 5. 2. 1. 2. Test izbora ženki 1 (FC1).....	78
4. 5. 2. 1. 3. Test izbora ženki 2 (FC2).....	80
4. 5. 2. 2. St × B ukrštanje.....	82
4. 5. 2. 2. 1. Test višestrukog izbora 2 (MC2).....	82
4. 5. 2. 2. 2. Test izbora ženki 3 (FC3).....	85
4. 5. 2. 2. 3. Test izbora ženki 4 (FC4).....	86
4. 5. 2. 3. St × Š ukrštanje.....	88
4. 5. 2. 3. 1. Test višestrukog izbora 3 (MC3).....	88
4. 5. 2. 3. 2. Test izbora ženki 5 (FC5).....	91
4. 5. 2. 3. 3. Test izbora ženki 6 (FC6).....	93
4. 5. 2. 4. P × B ukrštanje.....	95
4. 5. 2. 4. 1. Test višestrukog izbora 4 (MC4).....	95
4. 5. 2. 4. 2. Test izbora ženki 7 (FC7).....	97
4. 5. 2. 4. 3. Test izbora ženki 8 (FC8).....	99
4. 5. 2. 5. P × Š ukrštanje.....	101
4. 5. 2. 5. 1. Test višestrukog izbora 5 (MC5).....	101
4. 5. 2. 5. 2. Test izbora ženki 9 (FC9).....	104

4. 5. 2. 5. 3. Test izbora ženki 10 (FC10).....	105
4. 5. 2. 6. B × Š ukrštanje.....	107
4. 5. 2. 6. 1. Test višestrukog izbora 6 (MC6).....	107
4. 5. 2. 6. 2. Test izbora ženki 11 (FC11).....	110
4. 3. 2. 6. 3. Test izbora ženki 12 (FC12).....	112
4. 5. 2. 7. J × St ukrštanje.....	114
4. 5. 2. 7. 1. Test izbora ženki 13 (FC13).....	114
4. 5. 2. 7. 2. Test izbora ženki 14 (FC14).....	115
4. 5. 2. 8. J × P ukrštanje.....	117
4. 5. 2. 8. 1. Test izbora ženki 15 (FC15).....	117
4. 5. 2. 8. 2. Test izbora ženki 16 (FC16).....	119
4. 5. 2. 9. J × B ukrštanje.....	121
4. 5. 2. 9. 1. Test izbora ženki 17 (FC17).....	121
4. 5. 2. 9. 2. Test izbora ženki 18 (FC18).....	123
4. 5. 2. 10. J × Š ukrštanje.....	125
4. 5. 2. 10. 1. Test izbora ženki 19 (FC19).....	125
4. 5. 2. 10. 2. Test izbora ženki 20 (FC20).....	127
5. Diskusija.....	130
5. 1. Efekat ishrane na komponente adaptivne vrednosti i uspeh u parenju <i>D. melanogaster</i>	131
5. 2. Uloga feromona u seksualnoj selekciji <i>D. melanogaster</i>	135
5. 3. Uticaj veličine i oblika krila na izbor partnera kod <i>D. melanogaster</i>	141
6. Zaključci.....	145
7. Literatura.....	147

1. Uvod

1. 1. Seksualna selekcija

Prema idejnom tvorcu koncepta seksualne selekcije, Čarlsu Darvinu, ovaj oblik selekcije proističe iz razlika u uspehu u parenju (Darwin 1871). Do ovih razlika dolazi kada jedinke koje su nosioci određene osobine/osobina imaju reproduktivnu prednost u odnosu na druge jedinke istog pola i vrste (Darwin 1871). Seksualna selekcija obuhvata intra- i interseksualnu selekciju (Andersson 1994; Jones & Ratterman 2009). Intraseksualna selekcija podrazumeva postojanje kompeticije između jedinki istog pola za partnera za parenje, dok interseksualna selekcija podrazumeva izbor partnera suprotnog pola, koji se vrši na osnovu neke/nekih fenotipskih karakteristika (Wyatt 2010). Iako kod nekih životinjskih vrsta mužjak bira partnera za parenje (npr. kod morskog šila i morskog konjica) dok su ženke u kompeticiji, mnogo je češći slučaj da ženka vrši izbor partnera, dok su mužjaci u kompeticiji. Koji pol će birati partnera, a koji će biti u kompeticiji zavisi, između ostalog, od ulaganja polova na nivou gameta (Bateman 1948), kao i od toga koji pol ima veće roditeljsko ulaganje (tzv. Trajversov princip roditeljskog ulaganja; Trivers 1972). Roditeljsko ulaganje predstavlja svako ulaganje roditelja u pojedinačnog potomka koje povećava verovatnoću preživljavanja tog potomka, ali sa druge strane, ograničava roditeljsku sposobnost ulaganja u druge potomke (Trivers 1972).

Seksualna selekcija može da se podeli i na prekopulatornu i postkopulatornu selekciju. Intraseksualna prekopulatorna selekcija se odnosi na kompeticiju između jedinki za pristup partneru za parenje (npr. agresivno ponašanje, fizičko sukobljavanje, razlike u pogledu vremena neophodnog za dostizanje polne zrelosti, razlike u intenzitetu i trajanju produkcije signala, odbrane teritorije). Postkopulatorna intraseksualna selekcija podrazumeva spermalnu kompeticiju, koja se javlja kod vrsta kod kojih ženke mogu da skladište spermu i da se ponovo pare, pre nego što je prethodna sperma iskorišćena (Wyatt 2010). Interseksualna prekopulatorna selekcija se odnosi na izbor partnera na osnovu genetičke kompatibilnosti, mogućnosti da proizvede dovoljno spermatozoida ili brine o potomcima, kao i na izbor za direktnu dobrobit (resurse koji povećavaju fekunditet ženki, npr. nutritivne resurse) (Goodenough et al. 1993). Interseksualna postkopulatorna selekcija odnosi se na „spermalni izbor“ (Wyatt 2010).

Između ostalog, Čarls Darwin je pomoću seksualne selekcije objasnio evoluciju „oruđa“, „ukrasa“ na telu, kao i drugih sekundarnih polnih karakteristika, koji su kod

većine životinjskih vrsta, razvijeni kod mužjaka. U knjizi „*Poreklo čoveka i selekcija u odnosu na pol*“ (1871), Darwin je istakao da su sekundarne polne karakteristike značajne za kompeticiju i izbor partnera, dok se primarne polne karakteristike koriste u samom procesu parenja.

Većina istraživanja je bila usmerena ka intraseksualnoj selekciji (za pregled videti Andersson 1994; Andersson & Simmons 2006). Međutim, izbor partnera je „suptilnija“ forma seksualne selekcije od kompeticije, jer uključuje oba pola u proces „donošenja odluke“ (Dugatkin 2009). Pol koji vrši izbor partnera može mnogo više da „izgubi“ lošim izborom od pola koji je u kompeticiji, s obzirom da pol koji bira više ulaže u potomstvo (Dugatkin 2009).

Korist od izbora kvalitetnog partnera je bila predmet brojnih istraživanja (Fisher 1915; Kodric-Brown & Brown 1984; Andersson 1994; Kokko et al. 2003; Mays & Hill 2004; Burley et al. 2018). Ženke bi mogle da imaju direktnu dobrobit od izbora kvalitetnog partnera (npr. povećan fekunditet ili dužinu života) i indirektnu dobrobit (koja se odnosi na povećanje kvaliteta potomstva). U tom kontekstu, pod kvalitetnim potomstvom se podrazumeva „seksualni kvalitet“ (seksualno atraktivnije potomstvo) ili preživljavanje (Hosken & House 2011).

Evolutivni modeli izbora ženki mogu da se podele u pet klasa (Dugatkin 2009):

1. model direktnog benefita – prema ovom modelu, prirodna selekcija favorizuje ženke koje imaju genetičku predispoziciju prema mužjacima koji im obezbeđuju materijalne resurse, čime će im biti obezbeđen bolji fekunditet (Andersson 1994). Ženke koje biraju mužjake koji im obezbeđuju neki važan resurs (hrana, sklonište, pomoć prilikom brige o potomstvu) će imati veću korist nego ženke koje su manje izbirljive; vremenom će biti prisutno sve više izbirljivih ženki (Dugatkin 2009);
2. izbor zdravog partnera – preferenca ženki je usmerena ka određenoj osobini mužjaka koja predstavlja indikator njegovog zdravlja. Korist ženke od ovakvog izbora je zaštita, kako nje same, tako i potomstva od potencijalnih infekcija (Borgia 1986; Borgia & Collis 1990; Able 1996; Loehle 1997);
3. model „dobrih gena“ – prema ovom modelu, ženke biraju mužjake koji poseduju „dobre gene“ (geni koji kodiraju za neke važne „poželjne“ osobine). Ovakvim izborom, ženke imaju indirektnu korist koja se ogleda u „genetički kvalitetnijem“ potomstvu (Cameron et al. 2003);

4. nezadrživa selekcija – podrazumeva koevoluciju osobine mužjaka i preference ženke za tu osobinu (Fisher 1915). Prema ovom modelu, ukoliko postoji genetička osnova za preferencu ženke prema nekim genetički determinisanim osobinama mužjaka, tada će i „ćerke“ ovih ženki preferirati iste osobine mužjaka, ali će i „sinovi“ posedovati preferiranu osobinu (Tucić 2003);
5. senzorna sklonost – prema ovom modelu ženke inicijalno preferiraju izraženije osobine mužjaka (kao što su velike količine feromona, intenzivnija obojenost tela, itd.), jer izazivaju veću senzornu stimulaciju. U tom smislu, model predviđa da osobina mužjaka evoluira tako da iskoristi već postojeću sklonost ženke (Ryan & Keddy-Hector 1992).

1. 2. Seksualna izolacija

U životinjskom svetu postoje različite barijere koje onemogućavaju ukrštanje između vrsta i/ili populacija u okviru iste vrste. Pripadnici vrsta koje poseduju specifične načine udvaranja, različite sezone parenja ili su razdvojene geografski, nisu u prilici da stupe u reproduktivne odnose.

Mehanizmi reproduktivne izolacije se dele na prezigotske i postzigotske (Tucić 2003). Prezigotski mehanizmi reproduktivne izolacije deluju pre oplodjenja i obuhvataju (Tucić 2003):

1. ekološku izolaciju – geografski opsezi dve vrste se preklapaju, ali se njihova mikrostaništa razlikuju toliko da mogu dovesti do reproduktivne izolacije;
2. temporalnu izolaciju – vrste žive u simpatriji, ali imaju različite periode seksualne aktivnosti;
3. seksualnu (etološku) izolaciju – nastaje usled razlika u ponašanju prilikom udvaranja i parenja, ali i usled nedovoljne seksualne atraktivnosti između mužjaka i ženki;
4. mehaničku izolaciju – parenje, odnosno oplodjenje je sprečeno ili otežano usled morfoloških razlika u građi polnih organa;
5. gametsku izolaciju – spermatozoidi i jajne ćelije su hemijski inkompatibilni. Jajne ćelije i spermatozoidi imaju specifične proteine na površini ćelije, po

kojima se prepoznaju i koji su specifični za vrstu. U slučaju gametske inkompatibilnosti, spermatozoid neće prepoznati jajnu ćeliju (i obrnuto). Drugi vid gametske izolacije se može javiti kada spermatozoid ne može da preživi u reproduktivnom traktu ženki ili je njegova mobilnost smanjena.

Formiranje i evolucija prezigotske reproduktivne izolacije je važna komponenta u procesu specijacije, a često i prvi korak u procesu njenog nastajanja (Turelli et al. 2001; Kirkpatrick & Ravigne 2002; Coyne & Orr 2004; Gavrilets 2004).

U postzigotske mehanizme izolacije spadaju (Tucić 2003):

1. hibridna invijabilnost – podrazumeva neuspešno razviće hibridnog potomstva;
2. hibridna sterilnost – hibridno potomstvo (F1 generacija) nije plodno ili daje narednu (F2) generaciju u kojoj postoji niz genetičkih poremećaja.

Iako je postignut znatan napredak u razumevanju procesa seksualne izolacije, izučavanje ovog vida reproduktivne izolacije je još uvek veliki izazov za istraživače (za pregled literature videti Trajković et al. 2017a). S obzirom da se signali koji se koriste prilikom udvaranja i parenja recipročno razmenjuju između polova, doprinos osobina mužjaka narednoj generaciji će zavistiti od toga da li ženka bira mužjaka koji pripada istoj populaciji ili morfološkom tipu ili mužjaka koji pripada nekoj drugoj populaciji ili drugačijem morfološkom tipu (Coyn & Orr 1998; Blows 1999; Coyn & Orr 2004). Paterson (1978) je smatrao da se evolucija sistema prepoznavanja partnera odvija u više faza.

*

Drosophila melanogaster Meigen, 1830 pripada *melanogaster* podgrupi *Drosophila*, koja uključuje još osam vrsta (*D. simulans* Sturtevant, 1919, *D. mauritiana* Tsacas & David, 1974, *D. sechellia* Tsacas & Baechli, 1981, *D. teissieri* Tsacas, 1971, *D. yakuba* Burla, 1954, *D. santomea* Lachaise & Harry, 2000, *D. erecta* Ocada, 1968 i *D. orena* Tsacas & David, 1978; Ko et al. 2003). Između *D. melanogaster* i pomenutih vrsta postoji snažna postzigotska izolacija (Matute & Coyne 2010; Cattani & Presgraves 2012). Reproduktivna izolacija između vrsta *D. simulans*, *D. sechellia* i *D. mauritiana*, kao i između vrsta *D. yakuba* i *D. santomea* je posledica, između ostalog i razlika u genitalnim strukturama mužjaka (Coyne & Kreitman 1986; Lachaise et al. 1986; Coyne 1992; Wu & Palopoli 1994; Coyne & Charlesworth 1997;

Coyne et al. 2004). Hibridno potomstvo nastalo ukrštanjem *D. melanogaster* i *D. simulans*, kao i *D. sechellia* i *D. mauritiana* u laboratorijskim uslovima je ili invijabilno ili sterilno (Lachaise et al. 1986). Kod vrsta *melanogaster* podgrupe, takođe se sreće prezigotska seksualna izolacija (Ritchie et al. 1999; McNabey 2012; Matute 2014). Kako se tokom udvaranja razmenjuju različiti signali specifični za vrstu, prezigotska izolacija uočena između *D. melanogaster* i srodnih vrsta nastaje usled divergencije signala značajnih za odabir partnera i njihove percepcije od strane potencijalnog partnera (Savarit et al. 1999; Billeter et al. 2009). Tako, na primer, između vrsta *melanogaster* podgrupe postoje, između ostalih, značajne razlike u kutikularnim ugljovodonicima, koje doprinose prezigotskoj seksualnoj izolaciji. Pri tom, pojedine vrste ove podgrupe su polno monomorfne (*D. simulans* i *D. mauritiana*), dok su druge polno dimorfne (*D. melanogaster* i *D. sechellia*). Kod polno monomorfnih vrsta su u najvećoj meri prisutni monoeni, dok su kod ženki dimorfnih vrsta prisutni i dieni. Seksualna izolacija između monomorfnih i dimorfnih vrsta nastaje zbog toga što se mužjaci monomorfnih vrsta ne udvaraju i ne pare sa ženkama dimorfnih vrsta (Cobb & Jallon 1990). U prirodi se ovakvi hibridi vrlo retko mogu naći (Cattani & Presgraves 2012).

1. 3. Reproaktivno ponašanje *Drosophila*

Seksualna izolacija i seksualna selekcija su intenzivno proučavane kod vrsta roda *Drosophila* (Coyne & Orr 1998; Nanda & Singh 2011; Trajković et al. 2013; Pischedda et al. 2014; Singh & Singh 2014; Turelli et al. 2014; Yeh & Servedio 2015; Servedio 2016; Dweck et al. 2015; Najarro et al. 2015; Reinhart et al. 2015; Rabosky 2016; Trajković et al. 2017a). Najčešće izučavane osobine, koje su pod delovanjem seksualne selekcije kod *Drosophila* su morfološke, semiohemijske, fiziološke i ponašajne (Ewing 1964; Ewing 1983; Ferueur 2005; Wilkinson & Johns 2005; Pavković-Lučić 2005; Grillet et al. 2006; Pavković-Lučić & Kekić 2011; Trajković et al. 2013; Gomez-Diaz & Benton 2013; Menezes et al. 2013; Saleem et al. 2014; Trajković et al. 2017a).

D. melanogaster ima veoma složen obrazac udvaranja, koji se sastoji iz tri faze: faza udvaranja (prekopulatorna faza), faza kopulacije i postkopulatorna faza. Kod ove vrste, tokom faze udvaranja je uglavnom aktivan mužjak. Udvaranje mužjaka može da se podeli na nekoliko faza: orijentacija, dodirivanje, vibriranje krilima (faza „pevanja“), lizanje i pokušaj kopulacije (Slika 1. 1) (Hall 1994; Greenspan & Ferueur 2000).



Slika 1. 1. Udvaranje kod *Drosophila melanogaster* (modifikovano prema: Sokolowski 2001).

Mužjak se približava ženki i orijentiše prema njenom glavenom regionu. Nakon toga, mužjak dodiruje abdomen ili krila ženke ventralnom površinom tarzusa prednjih nogu. Sledi faza u kojoj mužjak širi jedno krilo i vibriranjem proizvodi „ljubavnu pesmu“. U sledećoj fazi, pre pokušaja kopulacije, mužjak proboscisom dodiruje genitalne strukture ženke. Ukoliko je ženka receptivna i prihvati mužjaka dolazi do kopulacije. Ukoliko ne dođe do parenja, mužjak može ponovo da započne udvaranje nakon određenog vremenskog interval sa nekom od ranijih faza (Villella & Hall 2008).

Pretpostavlja se da ženke *Drosophila* procenjuju kvalitet mužjaka sumirajući informacije dobijene iz različitih senzornih domena (Villella & Hall 2008). Ženke mogu da odbiju mužjake ispoljavanjem takozvanog odbijajućeg ponašanja, koje podrazumeva istiskivanje legalice, emitovanje inhibitornih feromona, bežanje, itd. (Connolly & Cook 1973; Spieth & Ringo 1983; Ejima et al. 2001; Villella & Hall 2008). Ukoliko ženka prihvati mužjaka, ona usporava kretanje, zauzima specifični položaj abdomena, čime mužjaku olakšava pokušaj kopulacije (Markow & O'Grady 2005; Villella & Hall 2008). Nakon parenja, ženke postaju privremeno nereceptivne i tokom ovog perioda intenzivno polažu jaja (Kubli 2003).

Na ponašanje tokom udvaranja i parenja utiču brojni genetički i ekološki faktori (O'Dell 2003). Pored vigora mužjaka i receptivnosti ženke, faktori od značaja za uspešnu reprodukciju su i veličina tela mužjaka, oblik, veličina i simetrija pojedinih morfoloških osobina, brojni olfaktorni, gustatorni, vizuelni, auditorni i taktilni stimuli, kao i crevna mikroflora (putem efekta na feromonske profile) (Partridge et al. 1987a; Partridge et al. 1987b; Zamudio et al. 1995; Markow & O'Grady 2005; Pavković-Lučić 2005; Everaerts et al. 2010; Lebreton et al. 2012; Morimoto et al. 2017). Vrlo male razlike u jednom ili više prethodno pomenutih signala mogu da dovedu do diskriminacije između potencijalnih partnera, kao i do razlika u uspehu u parenju.

1. 3. 1. Geni uključeni u reproduktivno ponašanje *Drosophila*

Reproduktivno ponašanje kod *Drosophila* regulišu, između ostalih, master regulatorni geni koji regulišu i somatski razvoj polova. Glavni regulatorni gen u kaskadi određivanja pola je *Sex-lethal* (*Sxl*) gen, čija aktivacija vodi ka razvoju ženki (MacDougall et al. 1995). Produkt gena *Sxl* dalje reguliše transkripciju *transformer* (*tra*) gena, čija je funkcija, takođe, neophodna za razviće ženki. Specifični transkript ovog gena dalje deluje na ekspresiju *doublesex* (*dsx*), koji ima važnu ulogu u normalanom razvoju nekih polno dimorfnih karakteristika kod oba pola. Alternativna transkripcija *dsx* gena daje dva različita transkripta, od kojih je svaki specifičan za pol (*dsxM* kod mužjaka i *dsxF* kod ženki). Aktivacija gena *dsx* zahteva i proizvod gena *transformer 2* (*tra2*) kao kofaktora. Specifični produkti *dsx* gena, kod oba pola, imaju funkciju transkripcionih faktora koji iniciraju dalju aktivaciju polno specifičnih gena (za pregled videti Yamamoto et al. 1997).

Kod ženki, geni *retained* (*retn*) i *dsxF* doprinose receptivnosti: pri tom, utvrđeno je da mutacije *retn*^{RU50} i *retn*^{s2-428}, dovode do nereceptivnosti (Ditch et al. 2005). Geni *spinster* (*spin*) i *chaste* (*chs1*) su takođe uključeni u specifično ponašanje ženki, pri čemu mutacije ovih gena značajno smanjuju njihovu receptivnost tako što utiču na programiranu ćelijsku smrt u nervnom sistemu (Juni & Yamamoto 2009; Sakurai et al. 2010). Na receptivnost ženki značajnu ulogu ima i *icebox* (*ibx*) gen tako što mutacije u ovom genu smanjuju receptivnost ženki, bez efekata na druge aspekte ponašanja (Carhan et al. 2005). Sa druge strane, neke mutacije u genu *pain*, koji je uključen u percepciju bola i termoregulaciju, povećavaju receptivnost nevinih ženki (Sakai et al. 2009). U poređenju sa *wild-type* ženkama, ženke sa mutacijama *pain*¹, *pain*³ i *pain*^{GAL4} se brže pare i imaju veći reproduktivni uspeh (Sakai et al. 2009). Geni *period* (*per*) i *timless* (*tim*), koji leže u osnovi regulacije cirkadijalnih ritmova kod *Drosophila*, moduliraju aktivnost ženki i njihovu receptivnost, ali utiču i na specifično ponašanje mužjaka koje, takođe, ima cirkadijalni karakter (Sakai & Ishida 2001; Fujii et al. 2008). Jedan od osnovnih regulatornih gena specifičnog ponašanja mužjaka je *fru*, a za njegovu punu ekspresiju je neophodna aktivnost *dsx* gena (*dsxM* alternativnog transkripta) (Kent et al. 2008; Yamamoto & Koganezawa 2013). Mutacija *fru*¹ dovodi do sterilnosti mužjaka, kao posledica nemogućnosti savijanja abdomena prilikom kopulacije (Taylor & Knittel 1995). Mužjaci koji poseduju mutacije *fru*², *fru*³ i *fru*⁴ ispoljavaju biseksualno ponašanje, dok mužjaci koji poseduju mutaciju *fru*^{Satori} ispoljavaju homoseksualno ponašanje. Pored navedenog, i mutacija gena *dissatisfaction* (*dsf*^f), koji je uključen u percepciju feromona kod oba pola, utiče na ispoljavanje homoseksualnog ponašanja mužjaka (Finley et al. 1998).

Gen koji takođe ima važnu ulogu u udvaranju mužjaka je *takeout* (*to*), čija je ekspresija povezana sa aktivnošću *fru* (Dauwalder 2008). Mutanti za *to* gen (*to*¹) značajno manje vremena provode udvarajući se ženkama u poređenju sa *wild-type* mužjacima (Dauwalder et al. 2002).

Pored navedenih, na udvaranje *Drosophila* utiču i brojni drugi geni, kao što su geni uključeni u senzorne percepcije ili učenje (videti za pregled Yamamoto et al. 1997).

1. 3. 2. Uticaj ishrane na reproduktivno ponašanje *Drosophila*

Ishrana obezbeđuje energiju za odvijanje različitih bioloških funkcija, stoga predstavlja faktor esencijalan za preživljavanje. Nutritivni zahtevi koji obezbeđuju optimalni rast i razvoj menjaju se tokom života. U prirodi su životinje često izložene periodičnim promenama u dostupnosti, količini i kvalitetu hrane, i stoga je važno njihovo prilagođavanje različitom nutritivnom okruženju. Prilagođavanje na različite nutritivne uslove najčešće prate promene u rezistenciji na stres, komponentama adaptivne vrednosti i reprodukciji (Djawdan et al. 1998; Broughton et al. 2005; Bross et al. 2005; Carsten et al. 2005; Pavković-Lučić 2005; Burger et al. 2007; Sisodia & Singh 2012; Reddix et al. 2013; Abed-Vieillard et al. 2014; Rodrigues et al. 2015; Kristensen et al. 2016; Trajković et al. 2017a; Trajković et al. 2017b). Kod *Drosophila* je izučavan uticaj ishrane na različite metaboličke i fiziološke procese, mobilnost, razviće i razvojnu stabilnost, morfološke karakteristike, učenje i pamćenje, sastav kutikularnih hemoprofila i izbor partnera (McKechnie & Geer 1993; Terzić et al. 1996; Pavković-Lučić 2005; Piper & Partridge 2007; Fricke et al. 2008; Kolss & Kawecki 2008; Kolss et al. 2009; Burke & Waddell 2011; Fujita & Tanimura 2011; Kristensen et al. 2011; Matzkin et al. 2011; Vijendravarma et al. 2011; Wright 2011; Fedina et al. 2012; Bazzell et al. 2013; Trajković et al. 2013; Colinet & Renault 2014; Das et al. 2014; Güler et al. 2015; Abed-Vieillard & Cortot 2016; Pavković-Lučić et al. 2016; Trajković et al. 2017a).

Većina studija je bila fokusirana na adultne jedinke, iako bi stadijum larve bio bolji izbor za izučavanje uticaja ishrane na različite regulacione mehanizme (Scherer et al. 2003; Schwarz et al. 2014). Razviće i rast larvi su pod velikim uticajem nutritivnih komponenti, količine i sastava proteina i šećera, kao i njihovog međusobnog odnosa (Sang 1956; Neuser et al. 2005; Durisko & Dukas 2013). Ishrana *Drosophila* na supstratima koji sadrže različite koncentracije ugljenih hidrata i proteina može da dovede do promene u trajanju i stabilnosti razvića, a samim tim i do promene u veličini i obliku određenih morfoloških

osobina (Robertson 1960; Droney 1996; Møller & Swaddle 1997; Droney & Hock 1998; Shingleton 2010). S obzirom da je veličina adulta u potpunosti regulisana rastom tokom larvalnog perioda (Shingleton 2011), ishrana larvi ima značajan uticaj na reproduktivne interakcije između mužjaka i ženki, koje su kod mnogih insekata uslovljene veličinom tela (Bergland 2011).

D. melanogaster koristi različito voće i povrće u ishrani, ali i kao mesto za polaganje jaja (Markow 2015). Pri tom, određena količina i proporcija proteina, ugljenih hidrata, lipida, vitamina i minerala u ishrani je neophodna za rast i preživljavanje (Simpson & Raubenheimer 1993; Simpson et al. 2004). Efekti ishrane na različite fiziološke procese, komponente adaptivne vrednosti i dužinu života su intenzivno proučavani kod ove vrste (Teleman 2009; Padmanabha & Baker 2014; Smith et al. 2014; Tennessen et al. 2014; Trajković et al. 2017b). Ishrana larvi utiče i na rezistenciju na nepovoljne termalne uslove, desikaciju i izgladnjivanje (Andersen et al. 2010; Kristensen et al. 2016). Mušice koje su razviće kompletirale na supstratu bogatom proteinima su bile otpornije na toplotu i desikaciju u poređenju sa mušicama koje su razviće kompletirale na supstratu bogatom šećerima (Andersen et al. 2010). Sa druge strane, mušice koje su razviće kompletirale na supstratu bogatom šećerima su se brže oporavljale od stresa uzrokovanog niskim temperaturama (Andersen et al. 2010). Mušice koje su razviće kompletirale na svežoj jabuci su bile otpornije na izgladnjivanje i imale su niži stepen tolerancije na toplotu u odnosu na mušice odgajane na standardnom laboratorijskom supstratu (Kristensen et al. 2016). Količina proteina i ugljenih hidrata u ishrani larvi takođe utiče na trajanje razvića, preživljavanje i dužinu života (Chippindale et al. 1998; Heilbronn & Ravussin 2005; Fanson et al. 2009; Andersen et al. 2010; Kristensen et al. 2011; Merkey et al. 2011; Rodrigues et al. 2015; Reis 2016; Trajković et al. 2017b). Proteini određuju rast tkiva i tela larvi (Britton & Edgar 1998; Colombani et al. 2003), dok kod adulta odnos šećera i proteina (Š:P) utiče na fekunditet i dužinu života. Pri tom, veći Š:P odnos je u pozitivnoj korelaciji sa dužinom života, dok je manji odnos u korelaciji sa povećanim fekunditetom (Chapman & Partridge 1996; Chippindale et al. 2004a; Chippindale et al. 2004b; Lee et al. 2008; Skorupa et al. 2008; Kristensen et al. 2011). Takođe, specifičan sastav proteina i šećera u ishrani kod *D. melanogaster* utiče na različite fiziološke (Bazzell et al. 2013) i postkopulatorne procese (npr. na ishod spermalne kompeticije i trajanje nereceptivnosti nakon parenja kod ženki) (Amitin & Pitnik 2007; McGraw et al. 2007; Fricke et al. 2008; Fricke et al. 2010; Musselman et al. 2011; Morris et al. 2012; Bazzell et al. 2013; Na et al. 2013).

Nestabilno životno okruženje može da dovede do fluktuacija u preferencama prema određenim osobinama potencijalnog partnera za parenje, stoga je važno da se razume kako promenljivi faktori životne sredine mogu da utiču na izbor partnera (za pregled videti Miller & Svensson 2014). Ukoliko su signali koji se koriste prilikom udvaranja zavisni od životne sredine, mogli bi da budu indikatori kvaliteta mužjaka, ukoliko je dati genotip osetljiv na sredinske promene (Etges et al. 2007). Faktori sredine (među kojima je i ishrana), preko uticaja na adaptivnu vrednost, značajno utiču na seksualnu selekciju (Janicke et al. 2015; Kunz & Uhl 2015; Xue et al. 2016). Povećanje koncentracije različitih nutritivnih faktora utiče na atraktivnost jedinki, preferencu prema partneru i reproduktivni ishod kod *D. melanogaster* (Schultzhaus et al. 2017). Reproductivni ishod zavisi, između ostalog, od interakcija između proteina gameta mužjaka i ženki, kao i interakcije seminalnih proteina mužjaka i proteina koji se nalaze u lumenu reproduktivnog trakta ženki (za pregled literature videti Kelleher et al. 2007). Efekat ishrane na reproduktivno ponašanje može da se prati i posredno, preko uticaja na veličinu tela, veličinu, oblik i simetriju krila, atraktivnost „ljubavne pesme“, kao i na sastav kutikularnih hemoprofila (Zamudio et al. 1995; Shingleton et al. 2009; Trajković et al. 2013; Menezes et al. 2013; Trajković et al. 2017a). Efekti ishrane na reproduktivno ponašanje *D. melanogaster* mogu da budu i polno-specifični (Lee et al. 2013; Reddiex et al. 2013; Nazario-Yepiz et al. 2017; Schultzhaus et al. 2017). Kod ženki *D. melanogaster*, odnos proteina i ugljenih hidrata utiče na fekunditet i dužinu života (Lee et al. 2008; Fanson et al. 2009; Rodrigues et al. 2015), dok kod mužjaka veći uticaj na komponente adaptivne vrednosti imaju proteini u ishrani (Reddiex et al. 2013).

1. 3. 3. Veličina tela i morfologija krila

Kao kvantitativna osobina, veličina tela *Drosophila* se nalazi pod kontrolom velikog broja gena, ali i uslova sredine tokom razvića (Zamudio et al. 1995; Shingleton et al. 2007; Morimoto et al. 2016; Shenoj et al. 2016). Glavne mreže regulatornih gena i regulatorni mehanizmi koji leže u osnovi kontrole rasta tela i organa *Drosophila*, intenzivno su izučavani (Mirth & Shingleton 2012). Mnogi faktori sredine (kao što su populaciona gustina larvi, ishrana, temperatura) takođe imaju važnu ulogu u regulaciji veličine tela (Zamudio et al. 1995). U prirodnim populacijama *Drosophila*, povećanje geografske širine i dužine ima sličan efekat na regulaciju veličine tela jedinki kao i promena temperature u laboratorijskim uslovima (Anderson 1966; Robinson & Partridge 2001). Pored toga, u laboratorijskim

uslovima važnu ulogu u razviću i regulaciji veličine tela voćnih mušica imaju i ishrana, gustina larvi i infekcije (Beadle et al. 1938; Santos et al. 1994; Peck & Maddrell 2005; DiAngelo et al. 2009; Trajković et al. 2013; Siomava et al. 2016).

U velikom broju studija, utvrđeno je da krupnije jedinke imaju reproduktivnu prednost nad sitnijim (Monclus & Prevosti 1971; Partridge et al. 1987a; Hegde & Krishna 1997; Sisodia & Singh 2001; Byrne & Rice 2006). S druge strane, neke studije su pokazale da sitniji mužjaci imaju veći reproduktivni uspeh u poređenju sa krupnijim (Markow 1988; Zamudio et al. 1995; Da Silva & Valente 2001; Pitnick & García-González 2002; Trajković et al. 2013). Krupniji mužjaci imaju prednost u agresivnim interakcijama, seksualno su aktivniji, brže se pare i duže žive u poređenju sa sitnijim mužjacima (Partridge & Farquhar 1983). Pored toga, krupniji mužjaci emituju i atraktivniju „ljubavnu pesmu“ (Taly & Dowse 2004). Međutim, prilikom parenja, krupniji mužjaci mogu da povrede ženke, pri čemu je stepen povreda u korelaciji sa veličinom tela mužjaka (Pitnick & García-González 2002). Takođe, krupniji mužjaci uglavnom imaju produženo razviće (Markow & Ricker 1992), pa bi ženke koje biraju krupnije mužjake mogle da imaju manju adaptivnu vrednost u poređenju sa ženkama koje biraju sitnije mužjake (Friberg & Arnqvist 2003). Sa druge strane, krupnije ženke imaju veći fekunditet i produkuju više fertilnog potomstva u poređenju sa sitnijim ženkama (Santos et al. 1988; Nunney & Cheung 1997).

Veličina tela kod *Drosophila* je često aproksimirana veličinom (dužinom) krila ili dužinom toraksa (Partridge et al. 1987a,b; Markow et al. 1996). U uslovima varijabilne temperature, površina krila je hiperalometrična u odnosu na veličinu tela (krila imaju veću stopu rasta u odnosu na celo telo), a u uslovima varijabilne ishrane izoalometrična (krila se razvijaju istom brzinom kao ostatak tela) ili hipoalometrična (krila imaju manju stopu rasta u odnosu na celo telo) (Shingleton et al. 2009).

U brojnim studijama koje su se bavile seksualnom selekcijom kod *Drosophila* testirana je povezanost između dužine krila i uspeha u parenju mužjaka. Ova veza nije jednoobrazna i zavisi od vrste, odnosa polova, ishrane, temperature, eksperimentalnog dizajna, itd. (Ewing 1964; Partridge et al. 1987b; Aspi & Hoikkala 1992; Markow & Ricker 1992; Pavković-Lučić 2005; Pavković-Lučić & Kekić 2013; Trajković et al. 2013). Pored veličine, oblik krila takođe predstavlja dobar parametar za proučavanje morfološke varijabilnosti (Klingenberg 2002). Morfologija krila *Drosophila* zavisi od uslova sredine tokom razvića i ukazuje na dostupnost i raspodelu resursa u periodu larvalnog razvića (McGuigan 2009). Konačni oblik i veličina krila predstavljaju rezultat koordinacije između

ćelijske proliferacije, apoptoze, ćelijske alokacije i mitotičke orijentacije (de Celis 2003; Palsson & Gibson 2004; Baena-López et al. 2005; Dworkin et al. 2005; Dworkin & Gibson 2006). Varijabilnost u obliku krila postoji kako između različitih vrsta roda *Drosophila*, tako i u okviru iste vrste, stoga bi oblik krila mogao da bude pod uticajem seksualne selekcije kao vizuelni (Ewing 1983), ali i kao akustični signal (Ewing 1964). Ipak, povezanost oblika krila sa uspehom u parenju je slabo izučavana (Menezes et al. 2013; Trajković et al. 2013), a u svega par studija je testirana povezanost oblika krila sa produkcijom akustičnih signala (Routtu et al. 2007).

Na oblik krila utiču genetički i sredinski faktori; pri tom, u tkivu krila je detektovana ekspresija oko 80% gena *D. melanogaster* (O'Keefe et al. 2012). Geni koji su odgovorni za determinaciju oblika krila imaju ulogu i u razviću i metabolizmu, a naročito su važni u regulisanju različitih ćelijskih procesa, kao što su adhezija, komunikacija i transdukcija signala (Carreira et al. 2011). Pored gena, na oblik krila utiču i uslovi sredine tokom larvalnog razvića, kao što su temperatura, ishrana i gustina larvi (Menezes et al. 2013; Trajković et al. 2013; Siomava et al. 2017).

Rast krila predstavlja rezultat kanalsanja razvića veličine i oblika, pri čemu je funkcija krila blisko povezana sa komponentama adaptivne vrednosti adulta. Međutim, genetička varijabilnost u komponentama oblika krila postoji i omogućava izvestan nivo fleksibilnosti u evoluciji samog oblika krila (Trotta et al. 2011).

Polni dimorfizam u veličini tela je sveprisutan u životinjskom svetu (Fairbairn 1997; Fairbairn 2005; Stillwell et al. 2010). Kod *D. melanogaster*, ženke su krupnije od mužjaka (Takahashi & Blanckenhorn 2015; Badyaev 2002; Stillwell et al. 2010; Siomava et al. 2016). Pored polnog dimorfizma u veličini tela i krila, kod *D. melanogaster* postoji i polni dimorfizam u obliku krila. Polni dimorfizam u obliku krila je asociran sa brojnim genima, od kojih su neki i mapirani (Weber et al. 2001; Mezey & Houle 2005; Carreira et al. 2011). Oblik krila kod mužjaka i ženki determinisan je, najvećim delom, genima *inv*, *sd*, *CG31531*, a promena u obliku usled mutacija u ovim genima se kod mužjaka i ženki odvija u različitim smerovima. Značajan uticaj na oblik krila mužjaka ima i gen *LanA* (Carreira et al. 2011). Geni koji doprinose obliku određenih delova krila kod oba pola su *fz*, *l(3)82Fd*, dok *CG6767* i *jing* geni utiču na oblik pojedinih delova krila samo kod ženki (Carreira et al. 2011).

1. 3. 4. Vizuelni signali

Zauzimanje odgovarajućeg položaja tela ili određenih morfoloških struktura, kao i boja i oblik pojedinih morfoloških osobina predstavljaju vizuelne stimulse tokom udvaranja kod *Drosophila* (Bontonou & Wicker-Thomas 2014). Vizuelni signali mogu da budu statički (boja, oblik) i dinamički (pokreti, lokomocija). Kod nekih vrsta, postoji seksualni dimorfizam u odnosu na određene aspekte vizuelne signalizacije. Ženke *D. melanogaster* ispoljavaju receptivnost jednostavnim usporavanjem kretanja (Markow & O'Grady 2005), dok ženke nekih vrsta *virilis* i *repeleta* grupe vrsta ispoljavaju receptivnost karakterističnim širenjem krila (Markow & O'Grady 2005).

Kod vrsta koje se ne pare u mraku, vizuelni signali verovatno imaju značajnu ulogu. Kod vrsta *D. triauraria* i *D. auraria*, u mraku se parenja odigravaju samo unutar vrste, dok se u prisustvu svetlosti odigravaju i između vrsta. Verovatno je da, u prisustvu svetlosti, mužjaci češće pokušavaju da ostvare parenje, dok im je u mraku teže da lociraju ženku. S druge strane, u mraku ženke prepoznaju mužjake sopstvene vrste pomoću akustičnih i hemijskih signala (Oguma et al. 1996).

Kod *D. melanogaster* značajan uticaj na uspeh u parenju ima rano vizuelno iskustvo. Mušice odgajane u mraku nekoliko dana nakon izleganja su imale manji uspeh u parenju u poređenju sa mušicama koje su odgajane pri svetlosnom režimu 12h svetlo:12h mrak (Hirsch 1995).

1. 3. 5. Auditorni signali

Mušjaci *Drosophila* vibriranjem jednog ili oba krila proizvode specifičnu „ljubavnu pesmu“, a ženke ove akustične signale detektuju tzv. Džonsonovim aparatom (tip I mehanoreceptora na antenama) (Ewing 1978; Eberl et al. 2000; Tauber & Eberl 2003; Bontonou & Wicker-Thomas 2014). Ovako emitovani zvučni signali utiču na izbor ženki (Spieth & Ringo 1983; Tomaru & Oguma 1994). „Ljubavna pesma“ je veoma raznovrsna među vrstama roda *Drosophila*, a sama „pesma“ i odgovor na zvučnu informaciju evoluiraju na način specifičan za vrstu (Cowling & Burnet 1981; Markow & O'Grady 2005). Ženke nekih vrsta *Drosophila* se pare samo kada čuju „pesmu“ specifičnu za svoju vrstu (Bixler et al. 1992; Liimatainen et al. 1992; Doi et al. 2001; Tomaru et al. 2009).

U emitovanje akustičnih signala uključena je neuromuskulatura, koja je specifična za mužjake (Gleason 2005; Markow & O'Grady 2005; Shirangi et al. 2013). Mušjaci *D.*

melanogaster proizvode dva tipa „pesme“, pulsnu i sinusnu (Gleason 2005; Markow & O’Grady 2005). Pulsna „pesma“ se proizvodi kratkim vibracijama krila, dok se sinusna proizvodi dugim vibracijama (Kyriacou & Hall 1980; Kyriacou & Hall 1986). Neke vrste *Drosophila* emituju više tipova pesama, koje uključuju različite motorne obrasce (Markow & O’Grady 2005; Shirangi et al. 2013).

Pulsna „pesma“ se sastoji od nizova kratkih impulsa niske frekvencije. Ova vrsta pesme, a naročito intervali između pulseva (interpulsni intervali – IPI) su od ključnog značaja za prepoznavanje jedinki iste vrste (Bennet-Clark & Ewing 1969; Kyriacou & Hall 1982; Tomaru et al. 1995; Saarikettu et al. 2005). Kada su, na primer, ženke *D. melanogaster* i *D. simulans*, u prisustvu *mute* mužjaka (mužjaci kojima su odstranjena krila) emitovane „sintetičke pesme“ (veštačka pesma, proizvedena u laboratoriji) tipičnih pulsnih intervala *D. melanogaster*, *D. simulans* i *D. sechellia*, ženke su se parile kada su bile stimulisane pesmom karakterističnom za sopstvenu vrstu. Pri tom je ovaj efekat bio izraženiji kod *D. melanogaster* nego kod *D. simulans* (Ritchie et al. 1999).

Ženke *D. montana* biraju mužjake na osnovu kvaliteta pesme; pri tom, one preferiraju mužjake koji produkuju pesmu koja se odlikuje kratkim zvučnim pulsevima i visokom frekvencijom. Od ovakvog izbora, ženke *D. montana* imaju indirektnu korist, jer je učestalost „pesme“ u pozitivnoj korelaciji sa preživljavanjem potomstva (Hoikkala et al. 1998). Kod *D. melanogaster*, pulsna „pesma“ utiče na povećanje lokomotorne aktivnosti mužjaka i na smanjenje lokomotorne aktivnosti ženke (Crossley et al. 1995), dok trajanje IPI utiče na izbor ženki (Gleason 2005). Ženke *D. melanogaster* favorizuju mužjake koji emituju pesmu koja se odlikuje dugim pulsni intervalima (Ritchie et al. 1998). S obzirom da je emitovanje ovog tipa pesme energetski zahtevno, ono bi moglo da bude indikator kvaliteta mužjaka (Talyn & Dowse 2004).

Uloga sinusne „pesme“ u reproduktivnom ponašanju nije razjašnjena i postoje različita mišljenja o tome da li i kakvu ulogu ona ima prilikom udvaranja (Talyn & Dowse 2004; Gleason 2005). U eksperimentalnim uslovima je utvrđeno da u odsustvu pulsne „pesme“, sinusna „pesma“ ponekad stimuliše ženke (Talyn & Dowse 2004). Kako je udvaranje mužjaka u prirodi kratko, kasni efekat sinusne „pesme“ bi mogao da poveća seksualnu stimulisanoost ženki prema narednim mužjacima koji bi se udvarali (Talyn & Dowse 2004).

Kod nekih vrsta *Drosophila*, na kvalitet ljubavne pesme utiče oblik i veličina krila, kakav je slučaj sa vrstama *D. littoralis* i *D. montana* (Aspi & Hoikkala 1995). Takođe, kod *D.*

melanogaster „ljubavna pesma“ se razlikuje između mužjaka, a ta razlika je povezana sa varijabilnošću u obliku krila (Menezes et al. 2013). „Ljubavna pesma“ *D. mojavensis* se razlikuje između populacija koje koriste različite vrste kaktusa kao domaćine (Etges et al. 2007).

U produkciju pesme kod *D. melanogaster* je uključen značajan broj gena, između ostalih i *doublesex* gen, koji ima ulogu u nastajanju sinusne „pesme“, kao i *fruitless* gen, koji ima ulogu u nastajanju pulsne „pesme“ (Gleason 2005; Billeter et al. 2006). Na dužinu IPI utiču geni *cacophony* (*cac*), *fruitless* (*fru*), *paralytic* (*para*), *maleless* (*mle*) i *slowpoke* (*slo*), dok na frekvenciju pulseva utiču geni *slo*, *Cysteine string protein* (*Cys*) i *temperature-induced-paralytic-E* (*tipE*). Dužina ciklusa IPI je određena ekspresijom gena *period* (*per*), na amplitudu pulseva utiču *Cys*, *tipE* i *slo*, dok šema pulsacija zavisi od *cac*, *per*, *slo*, *Cys*, *croaker* (*cro*), *transformer* (*tra*), *non-or-off-transientA* (*nonA*) gena (Gleason & Ritchie 2004).

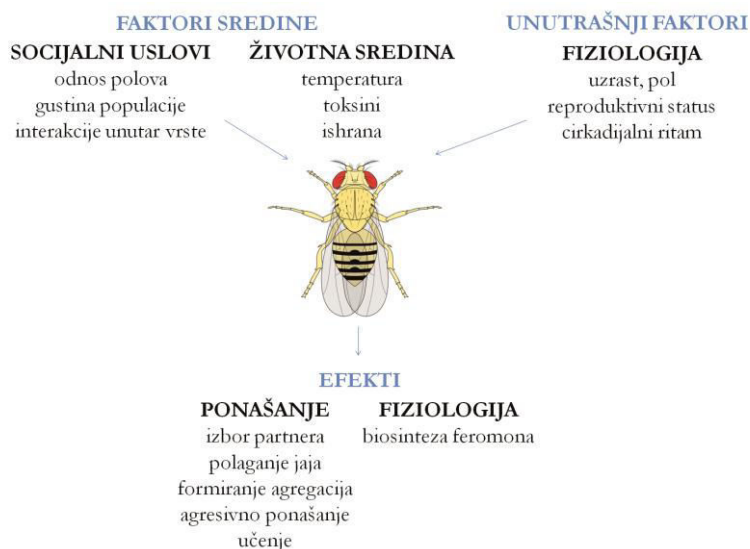
1. 3. 6. Hemijski signali

Kod mnogih vrsta životinja hemijski signali imaju važnu ulogu u pronalaženju i izboru partnera za parenje (Johansson & Jones 2007; Smadja & Butlin 2009; Wyatt 2010; Wyatt 2014). Kod *Drosophila*, hemijska komunikacija se uglavnom odvija posredstvom ugljovodonika koji se nalaze u epikutikuli (Coyne et al. 1994). Kutikularni ugljovodonici (CH) su varijabilni dugački lanci, po hemijskoj strukturi uglavnom alkani i alkeni (Coyne et al. 1994). Varijabilnost CH lanaca se ogleda kako u dužini samog lanca, koja varira od 20 do 40 ugljenikovih atoma, tako i u prisustvu i broju dvostrukih veza (Ferveur 2005). Kutikularni ugljovodonici se sintetisu u enocitama, nastalim od velikih poliploidnih subepidermalnih nespecijalizovanih ćelija (Romer 1991; Ferveur et al. 1997). Enocite poseduju cirkadijalni mehanizam koji reguliše sintezu feromona putem *per/tim* signalne kaskade (Krupp et al. 2008). Kutikularni ugljovodonici mogu da se detektuju olfaktornim putem (na kratkim distancama, antenama ili maksilarnim palpima), kao i putem direktnog kontakta (gustatornim receptorima koji se nalaze na tarzusima nogu i na proboscisu) (Jallon 1984; Ferveur 2005).

Kod *Drosophila*, ugljovodonici se prema broju ugljenikovih atoma (C) mogu podeliti na kratke, srednje i duge lance. Kratki lanci (23 – 29 C) su identifikovani kod dve grupe vrsta – *Sophophora* i kod havajskih *Drosophila*. Lanci srednje dužine (21 – 31 C) se sreću kod *virilis* grupe vrsta, dok se dugi lanci (28 – 40 C) sreću kod *repleta* grupe vrsta (Ferveur 2005).

Kutikularni ugljovodonici doprinose reproduktivnoj izolaciji između blisko srodnih vrsta roda *Drosophila* (Coyne et al. 1994). Uticaj CH na izbor partnera može da objasni sveprisutnu asimetriju u seksualnoj izolaciji između mnogih parova vrsta *Drosophila* (npr. *D. melanogaster* i *D. simulans*, *D. sechellia* i *D. mauritiana*). Blisko srodne, ali seksualno izolovane vrste često pokazuju velike razlike u sastavu i količini kutikularnih ugljovodonika (Coyne et al. 1994).

Kod *Drosophila*, CH se razlikuju između i unutar vrsta, a na intraspecijsku varijabilnost utiče pol, uzrast, geografsko poreklo, ishrana, temperatura, socijalno okruženje i reproduktivni status (Ferveur et al. 1996; Stennett & Etges 1997; Markow & O’Grady 2005; Kent et al. 2008; Everaerts et al. 2010; Kuo et al. 2012; Bontonou et al. 2013; Havens & Etges 2013; Pavković-Lučić et al. 2016; Lučić et al. 2017; Trajković et al. 2017b). Kutikularni ugljovodonici imaju značajnu ulogu u adaptacijama na klimatske promene, u regulaciji vodenog balansa, zaštiti od patogena, socijalnim interakcijama, ali i u različitim oblicima ponašanja, kao što su učenje, udvaranje i parenje (Slika 1. 2) (Coyne et al. 1994; Ishii et al. 2001; Ferveur 2005; Gleason 2005; Markow & O’Grady 2005; Grillet et al. 2006; Foley et al. 2007; Everaerts et al. 2010; Bontonou & Wicker-Thomas 2014). Shodno tome, geni koji regulišu sintezu ovih jedinjenja su pod delovanjem kako prirodne, tako i seksualne selekcije.



Slika 2. 2. Faktori koji igraju važnu ulogu u oblikovanju ponašanja *Drosophila* (modifikovano prema: Yew & Chung 2017).

Kod *D. melanogaster* je do sada identifikovano preko 80 hemijskih jedinjenja iz kutikule (Everaerts et al. 2010; Dweck et al. 2015; Pavković-Lučić et al. 2016). Kod ženki *D. melanogaster* najzastupljeniji kutikularni ugljovodonici su 7,11-dieni, dok su kod mužjaka dominantni monoeni (Antony & Jallon 1982; Ferveur & Sureau 1996; Savarit & Ferveur 2002; Grillet et al. 2006; Pavković-Lučić et al. 2016). Dva glavna feromona koja imaju ulogu afrodizijaka kod ženki su (Z,Z)-7,11-heptakozadien (7,11-HD) i (Z,Z)-7,11-nonakozadien (7,11-ND) (Antony & Jallon 1982; Antony et al. 1985). Pored toga što deluju atraktivno na mužjake, ovi feromoni utiču i na brzinu i učestalost parenja (Ferveur & Sureau 1996; Marcillac & Ferveur 2004; Marcillac et al. 2005). Osnovni feromoni koji imaju ulogu afrodizijaka kod mužjaka su (Z)-7-trikozen (7-T), (Z)-7-pentakozen (7-P) i (Z)-11-oktadecil acetat (sin. *cis*-vakcenil acetat, cVA) (Savarit & Ferveur 2002; Grillet et al. 2006; Kurtovic et al. 2007). Feromoni mužjaka, pored toga što utiču na povećanje receptivnosti ženki, imaju i ulogu antiafrodizijaka za druge mužjake (Ferveur & Sureau 1996; Grillet et al. 2006). Za razliku od 7-T i 7-P, cVA je estar koji se sintetise u ejakulatornoj bulbi mužjaka (Butterworth 1969). Pored pomemutih, cVA ima važnu ulogu kao agregacioni feromon, a utiče i na agresivno ponašanje mužjaka, kao i na socijalne interakcije (Jallon et al. 1981; Bartelt et al. 1985; Ejima et al. 2007; Kurtovic et al. 2007; Wang & Anderson 2010; Yew et al. 2011; Ejima 2015). Količina sintetisanog cVA zavisi od gustine populacije, uzrasta, temperature i ishrane (Chertemps et al. 2005; Bontonou & Wicker-Thomas 2014; Chung et al. 2014; Pavković-Lučić et al. 2016). Akutna percepcija cVA (putem Or67d receptora i DA1 glomerula) u visokim dozama inhibira udvaranje kod mužjaka i povećava receptivnost kod ženki, dok hronična percepcija (putem Or65a receptora i DL3 glomerula) rezultuje averzivnim efektom cVA na oba pola (Lebreton et al. 2015). S druge strane, prisustvo cVA u malim količinama utiče na ispoljavanje agresivnog ponašanja mužjaka (Jallon et al. 1981; Zawistowski & Richmond 1986; Kurtovic et al. 2007; Wang & Anderson 2010).

Mušice seksualne feromone ne percipiraju zasebno, već ih detektuju zajedno sa signalima koji potiču od staništa i ishrane (Landolt & Phillips 1997; Trona et al. 2013). Kod insekata seksualno ponašanje može da bude pod uticajem reproduktivnog iskustva i nutritivnog stanja, stoga su ponašajni odgovori na senzorne i nutritivne signale pod istovremenom modulacijom (Lebreton et al. 2015). Nedavno su kod *D. melanogaster* otkriveni i olfaktorni kanali sa dvostrukim afinitetom prema seksualnim feromonima i mirisima hrane (Lebreton et al. 2017). Ženke oslobađaju feromon (Z)-4-undecenal (Z4-11Al) koji privlači jedinke oba pola sa velikih udaljenosti. Ujedno Z4-11Al je prvi

identifikovani feromon „dugog dometa“ specifičan za vrstu *D. melanogaster*, a smeša ovog feromona i mirisa hrane specifično privlači jedinke ove vrste (Lebreton et al. 2017). Biosintetski prekursor ovog feromona je 7,11-HD. Olfaktorni receptori Or69aA i Or69aB reaguju na miris hrane i na Z4-11Al, redom. Ovi receptori se koeksprimiraju u istim olfaktornim senzornim neuronima koji se koriste u komunikaciji na velikoj udaljenosti i specifični su za vrstu. Aldehidi su pogodni za komunikaciju na većim razdaljinama zbog bolje isparljivosti, dok se CH i cVA mogu detektovati samo na kratkim distancama. Mužjaci i ženke sintetišu zasićene aldehide (C7 do C18), dok se samo kod ženki nalaze i mononezasićeni aldehidi, među kojima je najzastupljeniji Z4-11Al (Lebreton et al. 2017).

Pored dominantnih CH u kutikuli, kod *Drosophila* se javlja i značajan broj jedinjenja koja su zastupljena u vrlo malim količinama, takozvane minorne komponente, čija je funkcija još uvek nepoznata. Razlike u glavnim CH, unutar i između vrsta ne prate filogenetske odnose vrsta, što je prvo uočeno kod *melanogaster* podgrupe (Ferveur 2005). Na primer, glavni kutikularni ugljovodonici ženki *D. melanogaster*, *D. simulans* i *D. erecta* se značajno razlikuju u broju i poziciji dvostrukih veza, kao i u dužini samih lanaca, dok se kod svih mužjaka javlja 7-T. Međutim, između polova ne postoje značajne razlike u minornim komponentama (Jallon & David 1987; Jallon & Wicker-Thomas 2003). Stoga, postoji pretpostavka da minorni CH predstavljaju predačku liniju CH iz koje su se pojedina jedinjenja izdvojila i postala dominantna (Ferveur 2005).

1. 3. 6. 1. Genetička osnova biosinteze kutikularnih ugljovodonika

U osnovi kvantitativnih i kvalitativnih razlika u CH između vrsta i u okviru vrsta roda *Drosophila* leži genetička determinacija. Za razlike između vrsta, kod ženki *Drosophila*, odgovorni su geni mapirani na hromozomu 3, dok se geni odgovorni za razlike između mužjaka nalaze na hromozomima X, 2 i 3 (Coyne et al. 1994; Coyne 1996; Doi et al. 1996; Noor & Coyne 1996; Coyne & Charlesworth 1997). Dalje, geni odgovorni za razlike u okviru vrsta, nastale kao posledica geografske varijabilnosti, kod mužjaka su mapirani na hromozomima X, 2 i 3, dok su kod ženki mapirani na hromozomu 3 (Ferveur & Jallon 1996). Za razlike u kutikularnim ugljovodonicima između *D. mauritiana* i *D. sechellia*, kao i *D. melanogaster* i *D. simulans* je odgovorno najmanje šest gena mapiranih na hromozomu 3 (Coyne 1996; Coyne & Charlesworth 1997).

Među genima koji imaju značajnu ulogu u produkciji CH su *desat1* i *desat2* (Marcillac et al. 2005). Gen *desat2* produkuje samo jedan transkript koji je uključen u uvođenje

specifičnog skupa dvostrukih veza na pozicijama 5 i 9 ugljovodoničnog lanca, kod ženki afričkih i karijskih populacija *D. melanogaster* (Marcillac et al. 2005; Dembeck et al. 2015). Varijacije u ovom genu utiču na uspostavljanje seksualne izolacije između kosmopolitskih i afričkih populacija (Greenberg et al. 2003). Za razliku od *desat2*, gen *desat1* ima složenu strukturu i ulogu u kontroli količine produkovanih monoena i diena (Labeur et al. 2002; Marcillac et al. 2005; Ueyama et al. 2005; Krupp et al. 2008). Takođe, transkript gena *desat1* je uključen u kontrolu funkcionisanja cirkadijalnog mehanizma enocita i sinteze CH (Krupp et al. 2008; Kent et al. 2008). Pored uloge u produkciji kutikularnih ugljovodonika, *desat1* je ključan gen u procesu ravića; mutacije ovog gena dovode do zastoja u razviću, na drugom larvalnom stupnju (Ferveur 2005). Gen *desatF* ima ključnu ulogu u produkciji diena, s obzirom da se eksprimira kod ženki *D. sechellia* i *D. melanogaster*, kod kojih su dieni prisutni u velikim količinama, ali ne i kod *D. simulans*, kod kojih su prisutni samo monoeni (Chertemps et al. 2006).

Nekoliko gena koji su uključeni u determinaciju pola, takođe imaju značajnu ulogu u produkciji CH. Među njima je *Sex-lethal (Sxl)* gen, koji se eksprimira rano u toku embriogeneze (Keyes et al. 1992). Mutacije ovog gena dovode do maskulinizacije CH profila ženki, odnosno do povećane sinteze 7-T i cVA i smanjene sinteze 7,11-HD (Tompkins & McRobert 1989; Tompkins & McRobert 1995). Mutacije u *transformer (tra)* genu takođe dovode do maskulinizacije CH profila ženki, na isti način kao i mutacije u *Sxl* genu (Boggs et al. 1987). Mutacija u *fru* genu (*fru*¹) dovodi do smanjenja produkcije 7-T, ali ne i drugih CH (Cobb & Ferveur 1995), dok mutacija u *ovo* genu (*ovo*¹), koji reguliše razvoj ovarijuma, utiče na povećanje sinteze CH kod ženki (Wicker & Jallon 1995).

1. 3. 6. 2. Uticaj negenetičkih faktora na količinu i sastav kutikularnih ugljovodonika

Kao što je ranije pomenuto, pored genetičkih faktora, značajan uticaj na produkciju kutikularnih ugljovodonika imaju i drugi faktori. Najčešće izučavani negenetički faktori koji imaju uticaj na kutikularni hemoprofil *Drosophila* su socijalne interakcije, temperatura, ishrana, itd.

Sastav kutikularnih ugljovodonika se kod *Drosophila* menja tokom razvića. Kod jedinki *D. melanogaster* i *D. simulans* starijih do 24h ne postoji razlika u sastavu CH, a razlika ne postoji ni između polova unutar vrsta (Nelson & Leopold 2003; Kim et al. 2004). Kod polno nezrelih jedinki su većinom prisutni dugolančani CH, sa više dvostrukih veza (do 3) u odnosu na polno zrele jedinke (Antony & Jallon 1982; Pechine et al. 1988). Nespecifična

smeša dugolančanih diena kod nezrelih mužjaka *D. melanogaster* može da inicira udvaranje od strane polno zrelih mužjaka, tj. homoseksualno ponašanje (McRobert & Tompkins 1983).

Profil kutikularnih ugljovodonika je pod značajnim uticajem socijalnog iskustva (Kim et al. 2004; Kent et al. 2008; Liu et al. 2011; Farine et al. 2012). Kod *D. paulistorum*, na primer, kada su larve odgajane pojedinačno ili u grupi, utvrđeno je da su socijalne interakcije dovele do značajnog povećanja količine CH (Kim et al. 2004). Kod *D. melanogaster*, uticaj socijalnog okruženja i iskustva ima različite efekte na CH profil i pojedinačne feromone u zavisnosti od toga da li su mušice održavane izolovano ili u grupi, kao i da li su iskusile socijalno okruženje rano ili kasno tokom života adulta (Kent et al. 2008; Liu et al. 2011; Farine et al. 2012). Generalno, socijalne interakcije kod *D. melanogaster* imaju veće efekte na mužjake nego na ženke (Farine et al. 2012). Kada su mužjaci gajeni u grupi nakon eklozije, utvrđeno je smanjenje agresivnosti, verovatno kao posledica hronične izloženosti cVA, 7-T i 7-P (Svetec & Ferveur 2005; Svetec et al. 2005; Liu et al. 2011). Takođe, kod ovih mužjaka je smanjena produkcija 7-T i izomera trikozana, ali je povećana produkcija *n*-trikozana (Farine et al. 2012).

Kutikularni ugljovodonici imaju važnu ulogu u regulaciji vodenog balansa (Hadley 1981; Blomquist et al. 1987; Nelson & Leopold 2003). Gubitak vode je u korelaciji sa dužinom lanaca, stepenom nezasićenosti i položajem dvostrukih veza, kao i metil-supstituisanjem kutikularnih ugljovodonika. Vrste i populacije *Drosophila* koje žive u toplijim i sušnijim staništima brzo gube vodu i imaju duže CH lance u poređenju sa onima koje žive u vlažnim staništima. Takođe, značajne promene u količini i odnosima pojedinih CH, kao posledica promene temperature, su uočene kod različitih vrsta *Drosophila* (Toolson & Kuper-Simbrón 1989; Markow & Toolson 1990; Savarit & Ferveur 2002; Chung & Carroll 2015; Ferveur et al. 2018). Kod *D. melanogaster*, na primer, porast temperature (sa 20 °C na 25 °C) smanjuje odnos dugolančanih i kratkolančanih nezasićenih CH (Savarit & Ferveur 2002). U nekoliko studija je utvrđeno da je povećanje otpornosti na isušivanje kod *D. melanogaster* u korelaciji sa povećanjem procenta nezasićenih CH (Gibbs et al. 1997; Kwan & Rundle 2010; Ferveur et al. 2018).

Pored temperature, značajan ekološki faktor koji utiče na sastav i količinu CH je i ishrana. Varijabilnost u CH kod prirodnih populacija *D. mojavensis* je posledica ishrane na različitim vrstama kaktusa (Markow & Toolson 1990; Etges et al. 2009; Etges et al. 2014). Takođe, kod *D. serata*, različiti tipovi ishrane su generisali razlike u CH (Rundle et al. 2005).

Pored pomenutog, u laboratorijskim uslovima je utvrđeno da različiti odnosi proteina i šećera, kao i prisustvo vitamina, minerala i masti utiče na sastav i količinu CH (Stennett & Etges 1997; Fedina et al. 2012). Ukoliko su nutritivni elementi prekursori neophodni za biosintezu feromona, neki enzimi poreklom iz ishrane mogu da budu integrisani u biosintetske puteve (Tillman et al. 1999; Batcabe et al. 2000; Chung & Carroll 2015).

2. Ciljevi istraživanja

Kod *D. melanogaster*, ishrana predstavlja važan faktor sredine, ne samo kao izvor esencijalnih nutrijenata neophodnih za rast i razvoj, već i kao mesto na kome mušice žive, pronalaze partnere za parenje, reprodukuju se i polažu jaja. Ipak, nema dovoljno podataka koji se odnose na efekat višegodišnjeg gajenja mušica na supstratima različitog kvaliteta na morfološke, semiohemijske i osobine ponašanja kod *D. melanogaster*.

Ciljevi ove doktorske disertacije su sledeći:

- analiza uspešnosti u parenju jedinki oba pola pet linija odgajanih na različitim supstratima u dva tipa ponašajnih testova (testovima izbora ženki i testovima višestrukog izbora);
- uspostavljanje relacija između varijabilnosti u veličini i obliku krila linija *D. melanogaster* (koje se razlikuju u dinamici izleganja, dužini razvića i preživljavanju) i uspeha u parenju;
- identifikacija hemoprofila kutikularnih ugljovodonika mužjaka i ženki kod pet linija *D. melanogaster* odgajanih na različitim supstratima;
- utvrđivanje relacija između uspeha u parenju i varijabilnosti u feromonskim profilima;
- procena stepena etološke izolacije između linija *D. melanogaster* nakon višegodišnjeg gajenja na pet različitih supstrata.

3. Materijal i metode

3. 1. Linije *D. melanogaster*

Jedinke *D. melanogaster* korišćene u eksperimentima u ovoj doktorskoj disertaciji potiču iz prirodne populacije sakupljane u Beogradu, u jesen 2000. godine. Nakon toga su održavane u laboratorijskim uslovima na pet različitim supstrata: standardnom kukuruznom supstratu i supstratima koji sadrže paradajz, bananu, šargarepu i jabuku. U supstrate koji se kuvaju sa dodatkom voća i povrća, za razliku od standardnog, nije dodavan kvasac i šećer (Kekić & Pavković-Lučić 2003; Tabela 3. 1).

Tabela 3. 1. Sastav standardnog kukuruznog supstrata i supstrata koji sadrže voće i povrće.

	standardni supstrat	supstrat sa paradajzom	supstrati sa bananom, šargarepom i jabukom
destilovana voda	82.81%	17.04%	51.83%
kukuruni griz	7.81%	5.11%	1.53%
agar	0.52%	1.02%	0.76%
voće/povrće	-	76.66%	45.73%
šećer	7.05%	-	-
kvasac	1.51%	-	-
fungicid (Nipagin)	0.30%	0.17%	0.15%

Linije su održavane oko 340 generacija u masovnim kulturama, u staklenim teglicama zapremine 250 ml (Slika 3. 1), u laboratorijskim uslovima optimalnim za vrstu (temperatura 25 °C, relativna vlažnost 50-60%, dnevno-noćni režim: 12h svetlo:12h mrak).



Slika 3. 1. Linije *D. melanogaster* održavane na pet različitim supstrata (sa leva na desno: standardni kukuruzni supstrat i supstrati koji sadrže paradajz, bananu, šargarepu i jabuku).

Fotografija: J. Trajković.

3. 2. Hemijska analiza supstrata

Ukupna suva masa uzorka svih supstrata određena je u sušnici, sušenjem na 105 °C. Vario EL III CHNS/O Elemental Analyzer je korišćen za analizu količine ugljenika, vodonika, azota i sumpora u suvoj masi uzorka supstrata. Sadržaj čistih proteina je izračunat množenjem dobijenog procenta azota sa faktorom 6.25 (AOAC, 1995).

3. 3. Analiza komponenti adaptivne vrednosti

Kod svih linija, analizirane su sledeće komponente adaptivne vrednosti: dinamika izleganja, dužina razvića i preživljavanje. Pod dinamikom izleganja podrazumeva se procenat izleženih jedinki po danu. Dužina razvića predstavlja prosečnu dužinu trajanja razvića od momenta polaganja jaja do izleganja poslednjeg adulta. Preživljavanje se definiše odnosom broja izleženih jedinki i broja položenih jaja.

Za analizu komponenti adaptivne vrednosti, trideset do pedeset oplođenih ženki, 4-5 dana starosti, je postavljeno da polaže jaja 12 sati, na Petri šolje prečnika 60 mm. Ženke svih pet linija su polagale jaja na supstratima na kojima su gajene. Jaja su sakupljana i prebacivana u staklene teglice, sa odgovarajućim supstratom, u grupama od po 60 jaja po teglici. Komponente adaptivne vrednosti su analizirane za svaku liniju u 5 do 7 replika. Izležene mušice su prebrojavane svakog dana, do poslednje izležene jedinke.

Kako je utvrđeno da numerički podaci koji se odnose na dužinu razvića i preživljavanje imaju normalnu raspodelu, urađena je jednofaktorska analiza varijanse (ANOVA), kao i Fišerov LSD test. Za statističke analize je korišćen program STATISTICA[®] ver. 5.0 (StatSoft).

3. 4. Analiza kutikularnih hemoprofila linija *D. melanogaster*

3. 4. 1. Analiza hemijskih jedinjenja

Jedinke pet linija *D. melanogaster* su izdvajane na svakih 8 sati nakon izleganja i razdvajane po polu i liniji. Jedinke su izdvajane bez korišćenja anestizije i čuvane su na standardnom kukuruznom supstratu u plastičnim flakonima, po 20 jedinki, 3-5 dana do momenta hemijske ekstrakcije. Po 20 mužjaka i ženki, svih pet linija je ispirano u 1 ml *n*-heksana, u staklenim vijalicama od 2 ml, tokom 20 minuta. Nakon ekstrakcije, hemijski sastav je određivan korišćenjem gasne hromatografije (GC) i gasne hromatografije-masene

spektrometrije (GC-MS). Za svaki pol i liniju analiza hemijskih jedinjenja je urađena u 3-4 replike.

Gasno hromatografski sistem Agilent 7890A opremljen *split/splitless* injektorom i tehnologijom kapilarnog protoka, koji je povezan na dva detektora: plameno jonizacioni detektor (FID) i maseni selektivni detektor (Agilent 5975C inert XL EI/CI MSD) korišćen je za sve GC i GC-MS analize. Za analizu je korišćena HP-5MSI kapilarna kolona dimenzija (30 m × 0.25 mm, debljina sloja 0.25 μm, Agilent Technologies, Santa Clara, CA, USA). Programirana temperatura se kretala od 60 °C do 315 °C, pri brzini zagrevanja od 3 °C/min, sa 15 minuta zadržavanja na 315 °C. Temperatura „*splitless*“ injektora je bila 250 °C, a noseći gas je bio helijum (pri konstantnom pritisku od 1 ml/min na 210 °C). Maseni spektri su snimani tehnikom elektronske jonizacije od 70 eV u opsegu od 40 m/z do 550 m/z . Temperatura jonskog izvora je bila 230 °C, dok je temperatura kvadrupola bila 150 °C.

Za pretragu po bibliotekama spektara, masenu spektralnu dekonvoluciju i ekstrakciju pojedinačnih jona je korišćen MSD ChemStation program, ver. E.02.02., opremljen DRS i NIST programskim paketima, kao i AMDIS program ver. 2.70. Identifikacija pojedinačnih komponenti je izvršena preko komercijalno dostupnih biblioteka NIST 11 i Willey 07, koje sadrže preko 500 000 dostupnih spektralnih podataka i na osnovu literaturnih podataka (Everaerts et al. 2010). Relativni procentni sastav identifikovanih hemijskih jedinjenja je izračunavana iz odgovarajućih GC-FID pikova.

3. 4. 2. Statistička obrada rezultata

Kako bi se utvrdilo da li postoji efekat pola, ishrane i njihove interakcije na količinu kutikularnih ugljovodonika urađena je multivarijantna analiza varijanse (MANOVA) nakon Box-Cox transformacije podataka (sa optimizovanom λ) (Aitchison 1986). Diskriminantna analiza (DA) je urađena nakon *additive log-ratio* (*alr*) transformacije (Aitchison 1986), sa ciljem da se sagleda da li unapred definisane grupe mogu da budu diskriminisane na osnovu hemijskih profila i koja jedinjenja su važna u njihovoj diskriminaciji. Analiza varijanse, nakon Box-Cox transformacije, je urađena kako bi se utvrdilo da li postoje razlike između linija u pojedinačnim feromonima za koje se zna, iz literaturnih podataka, da imaju ulogu u reproduktivnom ponašanju.

Za *alr* transformaciju korišćen je CoDa Pack, ver. 2.01.15 program, dok je za Box-Cox transformaciju, MANOVA, ANOVA i DA korišćena STATISTICA®, ver. 5.0 (StatSoft).

3. 5. Testovi izbora partnera

Jedinke *D. melanogaster* svih pet linija su izdvajane na svakih 8 sati po izleganju, kako bi se u eksperimentu koristile jedinke koje se nisu parile. Prilikom izdvajanja, jedinke su anestetizirane ugljen-dioksidom i razdvajane po liniji i polu. Mužjaci su čuvani pojedinačno, u plastičnim flakonima, kako bi se izbeglo homoseksualno ponašanje koje se ponekad uočava kada se mužjaci gaje u grupi (Napolitano & Tompkins 1989). Ženke su čuvane u grupama od po 5 jedinki po flakonu. Mušice su bile čuvane do početka eksperimenta, 3 do 5 dana, na standardnom kukuruznom supstratu, u optimalnim uslovima. Jedinke su 24 sata pre početka eksperimenta naizmenično obeležavane fluorescentnim prahom, kako bi se kasnije odredila pripadnost liniji. Ovaj vid markiranja jedinki nema efekat na ponašanje tokom udvaranja i parenja kod *Drosophila* (Crumpacker 1974; Terzić et al. 1994).

Eksperimenti su vršeni u laboratorijskim uslovima (pri temperaturi od 25 °C i osvetljenju od 300 lx), u jutarnjim časovima, kada je seksualna aktivnost *D. melanogaster* najveća (Hardeland 1972; Kekić 2002). Seksualno ponašanje mušica je praćeno tokom 60 minuta, u plastičnim flakonima zapremine 50 cm³ koji su sadržali 10 ml standardnog kukuruznog supstrata. Sparene jedinke su izdvajane u pojedinačne flakone (1 par - 1 flakon). Sparene i nesporene jedinke su zatim razdvajane po polu i liniji i zamrzavane u ependorfama radi dalje morfometrijske analize.

Testovi višestrukog izbora (MC) i testovi izbora ženki (FC) su korišćeni kako bi se procenila uspešnost u parenju jedinki oba pola i kako bi se utvrdilo da li je došlo do seksualne izolacije između linija.

3. 5. 1. Test višestrukog izbora

U testovima višestrukog izbora su ukrštane jedinke gajene na standardnom kukuruznom supstratu (St) i supstratima koji sadrže paradajz (P), bananu (B) i šargarepu (Š). U ovom tipu testa, svaka jedinka ima podjednaku verovatnoću da se pari, s obzirom da je odnos polova 1:1. Mušice su ukrštane u 6 eksperimentalnih grupa, pri čemu je urađeno po 40 replika za svaku eksperimentalnu grupu, prema navedenoj šemi (Slika 3. 2):

MC1 (St × P): $40 \times (5 St_{\text{♀}} + 5 P_{\text{♀}} + 5 St_{\text{♂}} + 5 P_{\text{♂}})$;

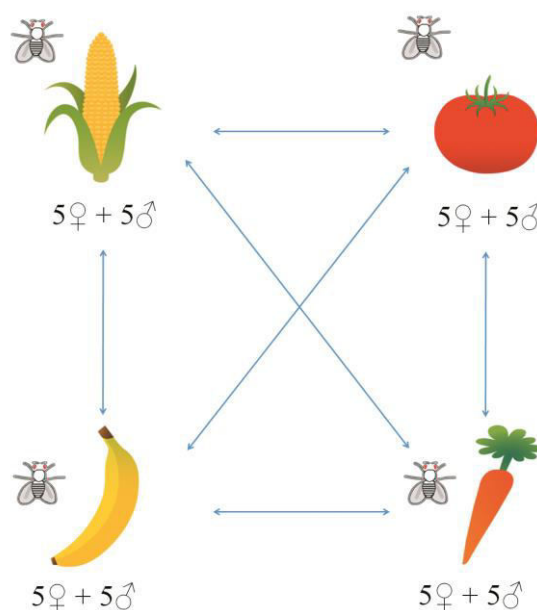
MC2 (St × B): $40 \times (5 St_{\text{♀}} + 5 B_{\text{♀}} + 5 St_{\text{♂}} + 5 B_{\text{♂}})$;

MC3 (St × Š): $40 \times (5 St_{\text{♀}} + 5 Š_{\text{♀}} + 5 St_{\text{♂}} + 5 Š_{\text{♂}})$;

MC4 (P × B): $40 \times (5 P_{\text{♀}} + 5 B_{\text{♀}} + 5 P_{\text{♂}} + 5 B_{\text{♂}})$;

MC5 (P × Š): $40 \times (5 P_{\text{♀}} + 5 Š_{\text{♀}} + 5 P_{\text{♂}} + 5 Š_{\text{♂}})$;

MC6 (B × Š): $40 \times (5 B_{\text{♀}} + 5 Š_{\text{♀}} + 5 B_{\text{♂}} + 5 Š_{\text{♂}})$.



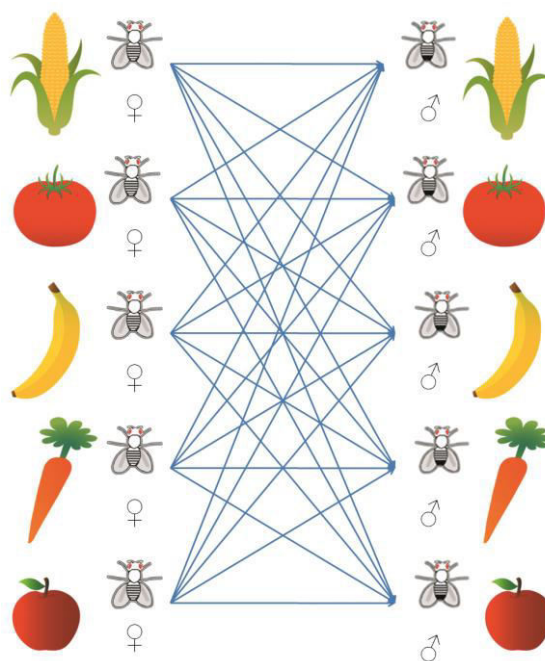
Slika 3. 2. Šema eksperimentalnog dizajna MC testova.

U testovima višestrukog izbora je ukupno učestvovalo 4800 jedinki, 800 jedinki po eksperimentalnoj grupi, odnosno 200 jedinki po polu i liniji za svaku eksperimentalnu grupu.

3. 5. 2. Test izbora ženki

U testovima izbora ženki ukrštane su jedinke održavane na standardnom kukuruznom supstratu i supstratima koji sadrže paradajz, bananu, šargarepu i jabuku. Odnos polova u testu izbora ženki je $M:Ž = 2:1$, stoga je kompeticija između mužjaka intenzivnija, a ženke imaju veću mogućnost izbora u poređenju sa testom višestrukog izbora. Jedinke su ukrštane u 20 eksperimentalnih grupa i urađeno je po 40 replika (osim u eksperimentalnim grupama u kojima su učestvovalе jedinke odgajane na supstratu koji sadrži jabuku, koje su ukrštane u po 10 ponavljanja) prema dole navednoj šemi (Slika 3. 3):

FC1 (St × P): $40 \times (5 \text{ St}_{\varphi} + 5 \text{ St}_{\delta} + 5 \text{ P}_{\delta});$	FC2 (St × P): $40 \times (5 \text{ P}_{\varphi} + 5 \text{ P}_{\delta} + 5 \text{ St}_{\delta});$
FC3 (St × B): $40 \times (5 \text{ St}_{\varphi} + 5 \text{ St}_{\delta} + 5 \text{ B}_{\delta});$	FC4 (St × B): $40 \times (5 \text{ B}_{\varphi} + 5 \text{ B}_{\delta} + 5 \text{ St}_{\delta});$
FC5 (St × Š): $40 \times (5 \text{ St}_{\varphi} + 5 \text{ St}_{\delta} + 5 \text{ Š}_{\delta});$	FC6 (St × Š): $40 \times (5 \text{ Š}_{\varphi} + 5 \text{ Š}_{\delta} + 5 \text{ St}_{\delta});$
FC7 (P × B): $40 \times (5 \text{ P}_{\varphi} + 5 \text{ P}_{\delta} + 5 \text{ B}_{\delta});$	FC8 (P × B): $40 \times (5 \text{ B}_{\varphi} + 5 \text{ B}_{\delta} + 5 \text{ P}_{\delta});$
FC9 (P × Š): $40 \times (5 \text{ P}_{\varphi} + 5 \text{ P}_{\delta} + 5 \text{ Š}_{\delta});$	FC10 (P × Š): $40 \times (5 \text{ Š}_{\varphi} + 5 \text{ Š}_{\delta} + 5 \text{ P}_{\delta});$
FC11 (B × Š): $40 \times (5 \text{ B}_{\varphi} + 5 \text{ B}_{\delta} + 5 \text{ Š}_{\delta});$	FC12 (B × Š): $40 \times (5 \text{ Š}_{\varphi} + 5 \text{ Š}_{\delta} + 5 \text{ B}_{\delta});$
FC13 (J × St): $10 \times (5 \text{ J}_{\varphi} + 5 \text{ J}_{\delta} + 5 \text{ St}_{\delta});$	FC14 (J × St): $10 \times (5 \text{ St}_{\varphi} + 5 \text{ St}_{\delta} + 5 \text{ J}_{\delta});$
FC15 (J × P): $10 \times (5 \text{ J}_{\varphi} + 5 \text{ J}_{\delta} + 5 \text{ P}_{\delta});$	FC16 (J × P): $10 \times (5 \text{ P}_{\varphi} + 5 \text{ P}_{\delta} + 5 \text{ J}_{\delta});$
FC17 (J × B): $10 \times (5 \text{ J}_{\varphi} + 5 \text{ J}_{\delta} + 5 \text{ B}_{\delta});$	FC18 (J × B): $10 \times (5 \text{ B}_{\varphi} + 5 \text{ B}_{\delta} + 5 \text{ J}_{\delta});$
FC19 (J × Š): $10 \times (5 \text{ J}_{\varphi} + 5 \text{ J}_{\delta} + 5 \text{ Š}_{\delta});$	FC20 (J × Š): $10 \times (5 \text{ Š}_{\varphi} + 5 \text{ Š}_{\delta} + 5 \text{ J}_{\delta}).$



Slika 3. 3. Šema eksperimentalnog dizajna FC testova.

Mušice održavane na supstratu koji sadrži jabuku imaju sporije razviće i mali procenat preživljavanja (videti poglavlje 4. 2. Komponente adaptivne vrednosti), stoga ove mušice nisu korišćene u testovima višestrukog izbora, a u testovima izbora ženki su ukrštane u manjem broju replika. Ukupan broj jedinki koji je učestvovao u testovima izbora ženki je 8400, 600 jedinki po eksperimentalnoj grupi (150 za eksperimentalne grupe u kojima učestvuju mušice gajene na supstratu koji sadrži jabuku) i 200 jedinki po polu i liniji za svaku eksperimentalnu grupu (odnosno 50 za eksperimentalne grupe u kojima učestvuju mušice gajene na supstratu koji sadrži jabuku).

3. 5. 3. Statistička obrada rezultata

Slučajnost u parenju, kao i učestalost parenja ženki i mužjaka gajenih na različitim supstratima analizirana je χ^2 -testom (2×2 Contingency table) i Z - testom.

U testovima višestrukog izbora, postojanje seksualne izolacije je procenjivano korišćenjem I_{PSI} indeksa (Rolan-Alvarez & Caballero 2000). Izračunati su i koeficijent seksualne selekcije prema tipovima parenja (PSS), koeficijent seksualne izolacije prema tipovima parenja (PSI), združeni indeks seksualne selekcije i izolacije prema tipovima parenja (PTI), kao i indeks relativne reproduktivne adaptivne vrednosti (W) (Rolan-Alvarez & Caballero 2000).

U dole navedenim formulama svih koeficijenata i indeksa, **A** i **B**, odnosno **A'** i **B'**, predstavljaju broj mužjaka, odnosno broj ženki (tim redom). Ostvareni broj homo- i

heterogamnih parenja između različitih tipova mužjaka i ženki su predstavljeni kao **aa**, **ab**, **ba** i **bb**. Ukupan broj ostvarenih parenja u uzorku je **t** ($t = aa + ab + ba + bb$), dok **S** predstavlja ukupan broj očekivanih parenja izračunatih iz učestalosti celog uzorka ($S = (AA') + (AB') + (BA') + (BB')$). Broj mogućih tipova parenja je predstavljen sa **n**, a **PSI_{jj}** i **PSI_{ij}** predstavljaju koeficijente seksualne izolacije za homogamna i heterogamna parenja, tim redom (**PSI_{jj}** je koeficijent seksualne izolacije za oba tipa homogamnih parenja **aa** i **bb**, dok je **PSI_{ij}** koeficijent seksualne izolacije za oba tipa heterogamnih parenja **ab** i **ba**).

PSS koeficijent predstavlja koeficijent seksualne selekcije za svaki tip parenja. Ovaj koeficijent meri razlike u intenzitetu seksualne selekcije između sparenih i nesparenih jedinki i predstavlja se u kontekstu sklonosti ka određenom tipu partnera (engl. *mating propensity*). **PSS** koeficijent se izračunava deljenjem očekivanog broja tipova parenja sa očekivanim brojem tipova parenja iz celog uzorka. **PSS** koeficijent za svaki tip parenja se izračunava prema sledećim formulama:

$$PSS_{aa} = \frac{(aa + ab)(aa + ba)S}{(AA')t^2}$$

$$PSS_{ab} = \frac{(aa + ab)(ab + bb)S}{(AB')t^2}$$

$$PSS_{bb} = \frac{(ba + bb)(ab + bb)S}{(BB')t^2}$$

$$PSS_{ba} = \frac{(aa + ba)(ba + bb)S}{(BA')t^2}$$

Vrednosti koeficijenta **PSS** mogu da budu manje ili veće od 1, ukazujući na manji ili veći broj očekivanih parenja određenog tipa iz ukupnog broja ostvarenih parenja u uzorku (**t**) u odnosu na broj očekivanih parenja koristeći učestalost celog uzorka (**S**).

PSI koeficijent predstavlja koeficijent seksualne izolacije za svaki tip parenja. Izračunava se deljenjem broja ostvarenih parenja i očekivanog broja parenja, pod pretpostavkom slučajnog parenja. **PSI** za svaki par se izračunava prema sledećim formulama:

$$PSI_{aa} = \frac{(aa)t}{(aa + ab)(aa + ba)}$$

$$PSI_{ab} = \frac{(ab)t}{(aa + ab)(ab + bb)}$$

$$PSI_{ba} = \frac{(ba)t}{(aa + ba)(ba + bb)}$$

$$PSI_{bb} = \frac{(bb)t}{(ba + bb)(ab + bb)}$$

PSI vrednosti manje ili veće od 1 ukazuju na manji ili veći broj ostvarenih parenja u odnosu na očekivani broj parenja koristeći ukupan broj ostvarenih parenja u uzorku (*t*).

PTI koeficijent predstavlja kombinaciju efekata seksualne selekcije i seksualne izolacije za svaki tip parenja. Izračunava se kada se broj ostvarenih parenja određenog tipa podeli sa očekivanim brojem parenja istog tipa iz celog uzorka. *PTI* koeficijent se izračunava prema formulama:

$$PTI_{aa} = \frac{(aa)S}{AA't}$$

$$PTI_{ab} = \frac{(ab)S}{AB't}$$

$$PTI_{ba} = \frac{(ba)S}{BA't}$$

$$PTI_{bb} = \frac{(bb)S}{BB't}$$

PTI vrednosti manje ili veće od 1 pokazuju da li postoji manji ili veći broj ostvarenih parenja u odnosu na očekivani broj parenja istog tipa, koristeći učestalost celog uzorka.

Jedan od parametara za procenu seksualne selekcije za kvantitativne osobine je indeks *W*. Indeks *W* predstavlja procenu adaptivne vrednosti jednog fenotipa u odnosu na drugi u posmatranoj populaciji. *PSS* koeficijent predstavlja sastavni deo ovog indeksa, a *W* se izračunava prema sledećoj formuli:

$$W_A = \frac{(PSS_{aa} + PSS_{ab})}{(PSS_{ba} + PSS_{bb})}$$

Indeks seksualne izolacije između dve linije se izračunava prema sledećoj formuli:

$$I_{PSI} = \frac{((n-1) \times \sum PSI_{jj}) - \sum PSI_{ij}}{((n-1) \times \sum PSI_{jj}) + \sum PSI_{ij}}$$

Vrednosti I_{PSI} parametra variraju u opsegu od -1 do +1, pri čemu nula predstavlja potpuno odsustvo preference ka određenom tipu ukrštanja, dok se vrednosti -1 i +1 interpretiraju u svetlu disasortativnog ukrštanja, odnosno potpune reproduktivne izolacije, tim redom.

Standardna devijacija i verovatnoća su izračunati butstrep metodom (Carvajal-Rodriguez & Rolan-Alvarez 2006).

Za procenu indeksa seksualne izolacije, indeksa seksualnog fitnesa i koeficijenata PSS , PSI i PTI , korišćen je JMating program, ver. 1.0.8. (Carvajal-Rodriguez & Rolan-Alvarez 2006).

U testovima izbora ženki, zbog prirode samog testa, nije moguće proceniti postojanje seksualne izolacije korišćenjem I_{PSI} indeksa, tako da je u ovom slučaju korišćen zbirni izolacioni indeks (I) sa izvedenom formulom za standardnu grešku (Malogolowkin-Cohen et al. 1965). Modifikovana formula pomenutog indeksa (Stalker 1942; Bateman 1949; Merell 1950), sa izvedenom formulom za standardnu grešku glasi:

$$I = \frac{jj - ji}{t}$$

$$S.E.I = \sqrt{\frac{1 - I^2}{t}}$$

U navedenim formulama, jj predstavlja broj homogamnih parova, ji broj heterogamnih parova, dok je sa t označen ukupan broj ostvarenih parenja.

Vrednosti Zbirnog izolacionog indeksa se nalaze u opsegu od -1 do +1. Parenje po principu slučajnosti je prisutno ukoliko je $I = 0$, pozitivno asortativno ukrštanje je prisutno ukoliko je $I > 0$, a negativno asortativno ukrštanje ukoliko je $I < 0$. Vrednost indeksa je statistički značajna ukoliko prelazi dvostruku vrednost standardne greške (Malogolowkin-Cohen et al. 1965; Spieth & Ringo 1983; Gilbert & Starmer 1985).

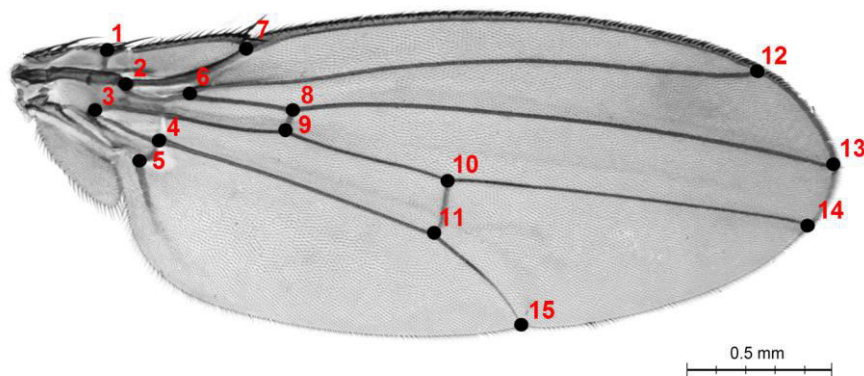
U testovima izbora ženki je izračunat i indeks seksualnog fitnesa (W).

*

Spermanov koeficijent korelacije je korišćen kako bi se utvrdilo da li postoji korelacija između broja ostvarenih parenja i dominantnih feromona u testovima višestrukog izbora.

3. 6. Analiza veličine i oblika krila *D. melanogaster*

U analizi veličine i oblika krila uzorkovana su desna krila (zbog mogućeg postojanja asimetrije levog i desnog krila; Klingenberg et al. 1998; Debat et al. 2009) sparenih i nesparenih jedinki oba pola svih linija. Krila su odvajana od tela pomoću pincete i lepljena na mikroskopsku predmetnu pločicu na koju je prethodno zalepljena dvostrano lepljiva traka. Preko krila je potom postavljano pokrovno staklo. Analiza varijabilnosti veličine i oblika krila urađena je na uzorku od 8 896 krila. Krila su pojedinačno fotografisana na Leica DM RB binokularnoj lupi (Leica, Wetzlar, Nemačka) sa kojim je povezana DFC320 CCD kamera (Leica, Wetzlar, Nemačka). Merna skala od 0.5 mm, koja je fotografisana pod istim uslovima kao i krila, dodata je svakoj fotografiji krila u programu Adobe Photoshop CS5.1. Na svakom krilu je označeno 15 specifičnih tačaka + 2 tačke na mernoj skali (Slika 3. 4). Specifične tačke su jasno definisane tačke na mestima preseka vena krila, koje mogu da se odrede na celom uzorku sa velikom preciznošću i ponovljivošću. Za postavljanje tačaka na fotografije korišćen je program tpsDig2 (Rohlf 2008).



Slika 3. 4. Krilo *D. melanogaster* sa specifičnim tačkama koje određuju njegov oblik i veličinu.

3. 6. 1. Analiza veličine krila

Geometrijska mera veličine objekta opisanog konfiguracijom specifičnih tačaka predstavlja se veličinom centroida (CS). Veličina centroida predstavlja kvadratni koren sume kvadrata rastojanja specifičnih tačaka od središta date konfiguracije. Stoga, veličina centroida zavisi i od udaljenosti specifičnih tačaka od centroida i od broja specifičnih tačaka. Za dobijanje vrednosti CS korišćen je CordGen program iz IMP (Integrated Morphometrics Package) serije softvera.

Kako bi se utvrdilo da li postoje razlike između polova, linija i reproduktivnog statusa (sparene/nesparene jedinke), kao i njihove interakcije, urađena je trofaktorska

analiza varijanse, nakon što je utvrđeno da vrednosti CS imaju normalnu raspodelu (Kolmogorov-Smirnov test). Statistička obrada podataka za veličinu krila je urađena u programu STATISTICA[®], verzija 5.0 (StatSoft).

3. 7. 2. Analiza oblika krila

Pre analize varijabilnosti oblika krila neophodno je da se uklone sve razlike koje su uslovljene efektima njihove veličine, položaja i orijentacije. U tu svrhu je korišćena Generalizovana Prokrustova analiza. Nakon skaliranja, centriranja i rotacije, koordinate specifičnih tačaka nose informacije o obliku strukture i označene su kao Prokrustove koordinate. Prokrustove koordinate predstavljaju polazne podatke za dalje analize varijabilnosti oblika (Ivanović & Kalezić 2009). U ovom slučaju, razlike između Prokrustovih koordinata predstavljaju razlike u obliku između krila koja se porede. Postojanje razlika u Prokrustovim koordinatama testirano je multivarijantnom analizom varijanse.

Za analizu varijabilnosti u obliku krila na nivou celog uzorka korišćena je Analiza glavnih komponenti (PCA). Ovom analizom se niz promenljivih prevodi u nove promenljive, glavne komponente (PC), koje nisu međusobno korelisane, a sukcesivno opisuju sve manji procenat ukupne varijabilnosti. Na ovaj način, najveći deo varijabilnosti može da se opiše pomoću malog broja promenljivih (Ivanović & Kalezić 2009).

Nakon što je utvrđeno postojanje razlika između grupa, primenjena je Kanonijska diskriminantna analiza (CVA). Jasno definisanje grupa i stepena razlika između njih je moguće utvrditi pomoću CVA. CVA, kao i PCA, redukuje broj promenljivih, ali CVA pronalazi kombinacije promenljivih koje doprinose maksimalnom razdvajanju analiziranih grupa. CVA izdvaja kanonijske varijable (CV) koje predstavljaju meru razlika između grupa (Ivanović & Kalezić 2009).

Sa ciljem da se utvrdi da li postoje isti alometrijski odnosi između grupa koje poredimo, odnosno da li je promena oblika (na osnovu Prokrustovih koordinata) zavisna od promene veličine (na osnovu veličine centroida; alometrijska komponenta), urađen je test homogenosti nagiba regresionih prava (Monteiro 1999). Za analizu varijanse oblika koji nije pod uticajem veličine (nealometrijska komponenta), korišćene su rezidualne vrednosti regresije. Rezidualne vrednosti se, pored Prokrustovih koordinata, koriste kao polazni podaci u daljim analizama (Ivanović & Kalezić 2009). Multivarijantna analiza varijanse za vrednosti reziduala je urađena kako bi se utvrdilo da li postoje razlike u nealometrijskoj komponenti oblika krila.

Poređenje matrica korelacija je urađeno kako bi se utvrdilo da li postoji korelacija u obliku krila između sparenih mužjaka i ženki. Poređenje matrica korelacija je procedura koja se koristi za poređenje dve matrice, a u geometrijskoj morfometriji su to uglavnom kovarijacione matrice (Ivanović & Kalezić 2009).

Za analizu oblika krila korišćen je program MorphoJ, verzija 1.06d, a za multivarijantna analizu varijanse je korišćen program STATISTICA[®], verzija 5.0 (StatSoft).

4. Rezultati

4. 1. Hemijska analiza supstrata

Sadržaj čistih proteina i C/N odnos u standardnom supstratu i supstratima koji sadrže paradajz, bananu, šargarepu i jabuku prikazan je u tabeli 4. 1. Uzimajući u obzir sastav supstrata, očekivani procenat masti, vitamina i minerala ne prelazi par procenata (1.23% - 5.15%; USDA Food Composition Databases), stoga C/N odnos, koji predstavlja odnos ukupnog organskog ugljenika i azota, dobro opisuje odnos šećera i proteina. Supstrat koji sadrži paradajz ima najveći procenat proteina, dok se najmanji procenat proteina sreće u supstratu koji sadrži jabuku. Supstrat koji sadrži jabuku ima najveći C/N odnos, a najmanji C/N odnos ima supstrat koji sadrži paradajz.

Tabela 4. 1. Sadržaj čistih proteina u suvoj materiji supstrata (g/100g).

supstrati	čisti proteini, $N \times 6.25$	C/N odnos
standardni supstrat	8.06	32.87
supstrat sa paradajzom	13.81	20.95
supstrat sa bananom	4.47	59.59
supstrat sa šargarepom	7.63	34.35
supstrat sa jabukom	1.53	168.73

4. 2. Komponente adaptivne vrednosti

4. 2. 1. Dinamika izleganja

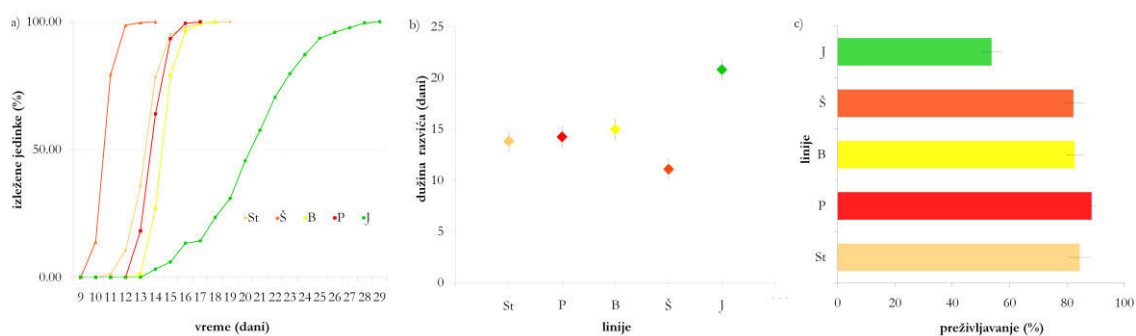
Dinamika izleganja mušica je prikazana na slici 4. 1a. Jedinke gajene na standardnom kukuruznom supstratu su se izlegale između 11. i 19. dana, a najveći procenat izleženih jedinki je bio 14. dana. Izleganje mušica gajenih na supstratu koji sadrži paradajz i jedinki gajenih na supstratu koji sadrži bananu je počelo 13. dana, a završilo se 17. dana za P mušice i 18. dana za B mušice. Najveći procenat izleženih jedinki je bio 14. za P i 15. dana za B mušice. Izleganje C mušica je počelo 10. dana, a završilo se 14. dana, pri čemu se najveći broj jedinki izlegao 11. dana. Izleganje mušica gajenih na supstratu koji sadrži jabuku je trajalo od 14. do 29. dana, a najveći procenat izleženih mušica je registrovan 20. dana izleganja.

4. 2. 2. Dužina razvića

Prosečne vrednosti dužine razvića (\pm S.E.) linija *D. melanogaster* gajenih na pet različitim supstrata su prikazane na slici 4. 1b. Jednofaktorskom analizom varijanse je utvrđeno postojanje razlike u dužini razvića između linija ($F = 66.240$, $df = 4$, $p < 0.001$). LSD test je pokazao da se Š linija odlikuje najbržim razvićem (u danima: 11.08 ± 0.04 ; $p < 0.001$), dok J linija ima najduže razviće (u danima: 20.82 ± 0.22 ; $p < 0.001$). Prosečna dužina razvića St linije je 13.82 ± 0.07 dana, P linije je 14.25 ± 0.05 i B linije 14.97 ± 0.05 dana.

4. 2. 3. Preživljavanje

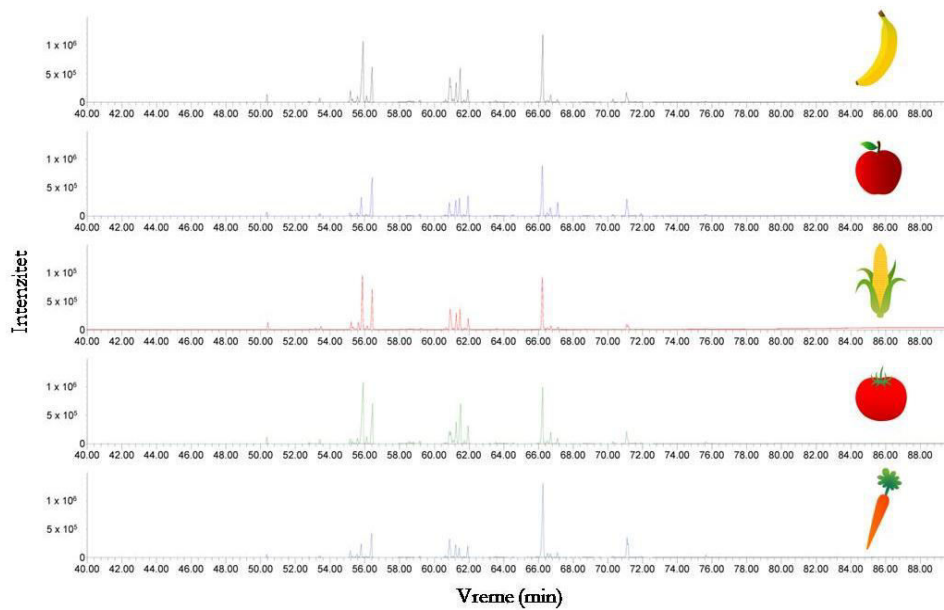
Procenat izleženih jedinki u odnosu na broj položenih jaja je predstavljen na slici 4. 1c. Jednofaktorskom analizom varijanse je utvrđeno da postoje značajne razlike u preživljavanju između linija ($F = 22.342$, $df = 4$, $p < 0.001$). LSD test je pokazao da su mušice P linije imale najbolje preživljavanje (88.61%; $p < 0.001$), dok su najslabije preživljavanje imale jedinke J linije (53.71%; $p < 0.001$). Jedinke St, B i Š linije su imale preživljavanje od 84.44%, 82.67% i 82.22%, tim redom.



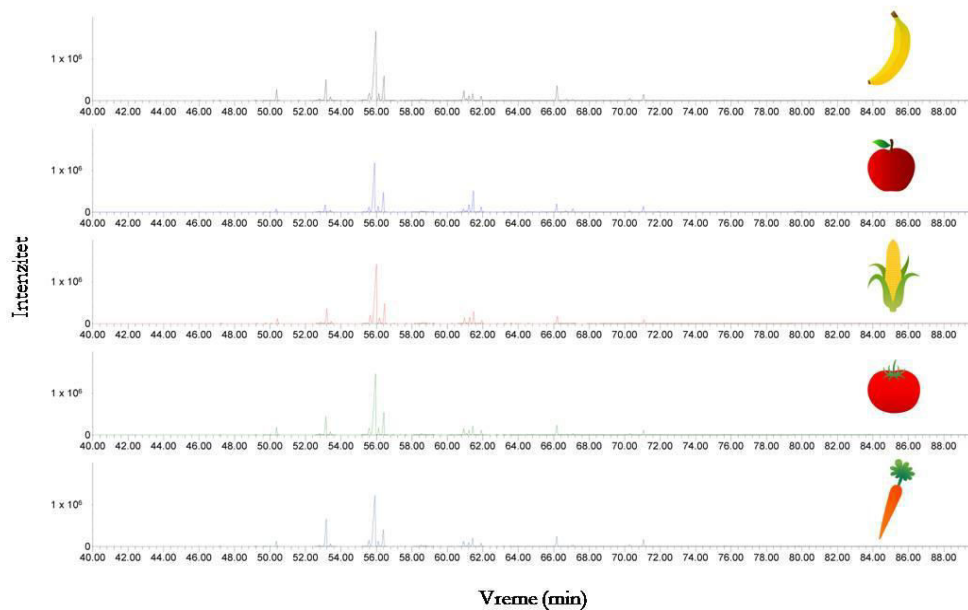
Slika 4. 1. Dinamika izleganja (a), dužina razvića (b) i preživljavanje (c) jedinki linija *D. melanogaster* gajenih na pet različitim supstrata.

4. 3. Kutikularni hemoprofil linija *D. melanogaster*

Gasnom hromatografijom i gasnom hromatografijom-masenom spektrometrijom okarakterisano je ukupno 66 hemijskih jedinjenja kod oba pola svih pet linija (Slike 4. 2-3; Tabela 4. 2). Kod ženki je identifikovano 60 jedinjenja, dok je kod mužjaka identifikovano 47 jedinjenja (Tabela 4. 2). Identifikovano je i 7 novih jedinjenja za *D. melanogaster*: dokozen ($RT = 52.3$), dokozen ($RT = 52.8$), trikozadien ($RT = 55.3$), trikozadien ($RT = 57.1$), trikozadien ($RT = 57.7$), *n*-heksakozan, heptakozen ($RT = 66.6$).



Slika 4. 2. Profili gasne hromatografije kutikularnih ugljovodonika ženki *D. melanogaster* gajenih na različitim supstratima.



Slika 4. 3. Profili gasne hromatografije kutikularnih ugljovodonika mužjaka *D. melanogaster* gajenih na različitim supstratima.

Tabela 4. 2. Srednja vrednost (%) relativnih količina jedinjenja (\pm S.E.) zastupljenih kod linija *D. melanogaster*.

Naziv jedinjenja	Formula	RI	RT	St linija		P linija		B linija		Š linija		J linija	
				♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
1 (Z)-7-heneikozen	C ₂₁ H ₄₂	2082	49.74	trag	0.1	trag	0.15	trag	0.15	trag	0.23	trag	0.1
2 (Z)-5-heneikozen	C ₂₁ H ₄₂	2094	50.06	trag	trag	trag	0.1	trag	0.1	trag	trag	trag	trag
3 <i>n</i> -heneikozan	C ₂₁ H ₄₄	2100	50.43	2.08 \pm 0.1	2.63 \pm 0.1	2.60 \pm 0.2	4.40 \pm 0.1	2.67 \pm 0.1	5.33	2.38 \pm 0.2	3.37 \pm 0.2	1.27 \pm 0.4	1.53 \pm 0.3
4 dokozen	C ₂₂ H ₄₄	2167	52.32	trag	trag	trag	trag	trag	trag	trag	trag	trag	trag
5 etil 9-oktadekanoat	C ₂₀ H ₃₈ O ₂	2171	52.5	trag		trag		trag		trag		trag	
6 dokozen	C ₂₂ H ₄₄	2175	52.72		trag		trag		trag		trag		0.43
7 dokozen	C ₂₂ H ₄₄	2181	52.83		0.63		0.78		0.73		0.67		trag
8 (Z)-9-dokozen	C ₂₂ H ₄₄	2182	52.84	0.15	0.1	0.33	0.2	0.30 \pm 0.1	0.2	0.1	0.20 \pm 0.1	trag	trag
9 (Z)-11-octadekanil acetat <i>sin. cis</i> -vackencil acetat	C ₂₀ H ₃₈ O ₂	2195	53.15	trag	4.88 \pm 1.1	trag	7.97 \pm 1.4	trag	7.73 \pm 0.8	trag	15.13 \pm 0.3	trag	3.90 \pm 1.4
10 <i>n</i> -dokozan	C ₂₂ H ₄₆	2200	53.44	1	1.05 \pm 0.1	1.47 \pm 0.1	1.5	1.17 \pm 0.2	1.50 \pm 0.1	1.23 \pm 0.1	1.43	0.83 \pm 0.3	0.9
11 (Z,Z)-7,11-trikozadien	C ₂₃ H ₄₄	2251	55.05	trag		trag		trag		trag		trag	
12 trikozadien	C ₂₃ H ₄₄	2259	55.2	2.40 \pm 0.1	0.1	1.57 \pm 0.4	trag	3.80 \pm 1.1	trag	4.18 \pm 0.6	trag	1.03 \pm 0.4	0.20 \pm 0.1
13 2-metildokozaan	C ₂₃ H ₄₈	2262	55.3	0.58 \pm 0.1	0.3	0.60 \pm 0.1	0.4	1.07 \pm 0.4	0.55 \pm 0.1	0.70 \pm 0.1	0.27	0.20 \pm 0.1	0.1
14 trikozadien	C ₂₃ H ₄₄	2263	55.31	trag	0.1	trag	0.27	trag	0.1	trag	0.1	trag	trag
15 (Z)-9-trikozen	C ₂₃ H ₄₆	2272	55.61	2.40 \pm 0.1	5.05 \pm 0.1	2.10 \pm 0.1	4.10 \pm 0.2	1.63 \pm 0.3	3.93 \pm 0.2	2.08 \pm 0.1	3.97 \pm 0.2	1.23 \pm 0.3	3.1
16 (Z)-7-trikozen	C ₂₃ H ₄₆	2285	55.83	17.95 \pm 1.1	51.90 \pm 1.1	30.43 \pm 1.7	53.15 \pm 1.0	25.47 \pm 6.0	52.78 \pm 1.2	7.13 \pm 1.1	47.83 \pm 1.6	7.30 \pm 1.6	39.43 \pm 1.6
17 (Z)-6-trikozen	C ₂₃ H ₄₆	2289	55.95	0.1		trag		0.1		0.15		0.1	
18 (Z)-5-trikozen	C ₂₃ H ₄₆	2291	56.12	1.20 \pm 0.1	2.55 \pm 0.1	1.90 \pm 0.1	2.50 \pm 0.1	1.50 \pm 0.3	2.25 \pm 0.1	0.68 \pm 0.1	2.37 \pm 0.2	0.60 \pm 0.1	2.87 \pm 0.1
19 <i>n</i> -trikozaan	C ₂₃ H ₄₈	2300	56.39	14.93 \pm 0.3	10.68 \pm 0.4	15.00 \pm 1.3	11.10 \pm 0.4	12.07 \pm 0.2	10.70 \pm 0.6	15.38 \pm 1.9	9.40 \pm 1.2	16.00 \pm 4.1	11.77 \pm 0.3
20 trikozadien	C ₂₃ H ₄₄	2340	57.11	trag	trag	trag	trag	trag	trag	trag	trag	trag	trag
21 trikozadien	C ₂₃ H ₄₄	2351	57.74		trag		trag		trag		trag		trag
22 tetrakozadien	C ₂₄ H ₄₆	2359	57.98	trag		trag		0.1		trag		trag	

Tabela 4. 2. Nastavak.

23	tetrakozadien	C ₂₄ H ₄₆	2363	58.09	trag		0.1		0.1		trag		0.1	
24	2-metiltrikozaan	C ₂₄ H ₅₀	2368	58.17	trag	trag	trag	0.1	0.1	0.1	trag	trag	trag	trag
25	tetrakozadien	C ₂₄ H ₄₆	2370	58.31	trag		trag		trag		trag		trag	
26	(Z)-9-tetrakozen	C ₂₄ H ₄₈	2370	58.41	0.1	trag	trag	trag	0.3	trag	trag	trag	0.1	trag
27	(Z)-8-tetrakozen	C ₂₄ H ₄₈	2379	58.56	0.18	0.38	0.37	0.43	trag	0.38	0.1	0.43	0.15	0.43
28	(Z)-7-tetrakozen	C ₂₄ H ₄₈	2381	58.67	0.15	0.2	0.3	0.15	0.20±0.1	0.13	trag	0.13	0.15	0.33
29	(Z)-6-tetrakozen	C ₂₄ H ₄₈	2383	58.81	0.18	0.3	0.3	0.3	0.23±0.1	0.23	0.1	0.37	0.1	0.33
30	(Z)-5-tetrakozen	C ₂₄ H ₄₈	2385	58.98		trag		trag		trag		trag		trag
31	n-tetrakozaan	C ₂₄ H ₅₀	2400	59.2	0.53	0.2	0.63	0.23	0.43±0.1	0.2	0.55±0.1	0.2	0.67±0.2	0.33
32	(Z)-12-pentakozen	C ₂₅ H ₅₀	2440	60.25		trag		trag		trag		trag		trag
33	(Z,Z)-9,13-pentakozadien	C ₂₅ H ₄₈	2450	60.67	0.53		0.30±0.1		0.53±0.1		0.90±0.1		0.43±0.2	
34	(Z,Z)-7,11-pentakozadien	C ₂₅ H ₄₈	2466	60.9	6.33±0.3		2.90±0.6		7.40±2.6		7.53±1.0		4.40±1.5	
35	2-metiltetrakozaan	C ₂₅ H ₅₂	2469	60.92	2.88±0.5	2.60±0.2	2.60±0.2	2.23±0.1	3.23±0.7	3.38±0.4	3.08±0.4	2.33±0.2	1.30±0.3	1.60±0.4
36	(Z,Z)-5,9-pentakozadien	C ₂₅ H ₄₈	2472	61.12	0.18	0.33	0.53	0.33	0.27±0.1	0.23	0.1	0.13	0.43±0.1	0.63±0.1
37	(Z)-9-pentakozen	C ₂₅ H ₅₀	2475	61.24	6.25±0.2	2.45±0.1	5.37±0.2	1.57±0.1	4.40±0.6	1.18	5.40±0.3	1.50±0.1	6.03±1.6	4.03±0.6
38	(Z)-7-pentakozen	C ₂₅ H ₅₀	2485	61.45	7.88±0.4	6.13±0.2	11.17±0.5	2.77±0.3	7.93±1.8	1.95±0.2	3.63±0.5	3.30±0.3	7.03±2.9	13.10±1.8
39	(Z)-5-pentakozen	C ₂₅ H ₅₀	2493	61.73	0.38	0.13	0.53	0.1	0.40±0.1	trag	0.25±0.1	0.1	0.53±0.1	0.3
40	n-pentakozan	C ₂₅ H ₅₂	2500	61.93	4.30±0.2	1.33±0.1	3.87±0.4	1.50±0.5	2.73	1.15±0.1	4.63±1.0	1.13±0.2	7.20±1.6	2.70±0.3
41	(Z,Z)-7,11-heksakozadien	C ₂₆ H ₅₀	2562	63.58	0.38		0.23		0.37±0.1		0.35		0.30±0.6	
42	2-metilpentakozaan	C ₂₆ H ₅₄	2561	63.59	trag	0.1	trag	0.1	trag	0.1	trag	trag	trag	trag
43	heksakozadien	C ₂₆ H ₅₀	2575	63.74	trag		trag		trag		0.1		trag	
44	heksakozen	C ₂₆ H ₅₂	2584	64.13	trag		trag		trag		trag		trag	
45	heksakozen	C ₂₆ H ₅₂	2587	64.29	trag		trag		trag		trag		trag	
46	n-heksakozan	C ₂₆ H ₅₄	2600	64.52	0.13	trag	0.13	trag	0.1	trag	0.2	trag	0.43±0.1	0.13

Tabela 4. 2. Nastavak.

47	(Z,Z)-7,11-heptakozadien	C ₂₇ H ₅₂	2661	65.95	0.1		0.1		0.1		0.23±0.1		0.20±0.1	
48	2-metilheksakozan	C ₂₇ H ₅₆	2664	66.1	13.78±1.7	3.35±0.2	6.10±0.6	2.43±0.2	11.60±3.6	3.28±0.4	7.88±0.5	3.00±0.2	5.80±1.0	4.47±0.4
49	(Z)-9-heptakozen	C ₂₇ H ₅₄	2668	66.21	5.13±1.1		3.40±0.4		5.43±1.4		19.38±0.9		15.83±2.0	
50	(Z)-7-heptakozen	C ₂₇ H ₅₄	2685	66.51	0.58±0.1	trag	0.37	trag	0.3	trag	1.13±0.2	trag	1.43±0.4	0.15
51	heptakozen	C ₂₇ H ₅₄	2688	66.62	trag	0.1	trag		trag	trag	trag	trag	trag	0.60±0.2
52	heptakozen	C ₂₇ H ₅₄	2691	66.65	1.28±0.1	0.1	1.60±0.2	trag	1.03±0.2	trag	0.88±0.1	trag	2.93±2.2	0.17
53	<i>n</i> -heptakozan	C ₂₇ H ₅₆	2700	67.1	1.15±0.2	0.3	0.70±0.1	0.33	0.37	0.15	1.25±0.4	0.30±0.1	4.67±1.0	1.73±0.3
54	oktakozadien	C ₂₈ H ₅₄	2752	68.61	trag		trag		trag		trag		trag	
55	2-metilheptakozan	C ₂₈ H ₅₈	2768	68.69	trag	trag	trag	trag	trag	trag	0.17	trag	0.17±0.1	0.1
56	oktakozadien	C ₂₈ H ₅₄	2772	68.75	trag		trag		trag		trag		0.1	
57	oktakozadien	C ₂₈ H ₅₄	2773	68.8	trag		trag		trag		trag		0.1	
58	<i>n</i> -oktakozan	C ₂₈ H ₅₈	2800	69.33	trag	trag	trag	trag	trag	trag	trag	trag	0.20±0.1	
59	skvalen	C ₃₀ H ₅₀	2840	70.31	0.1	0.30±0.1	trag	0.1	0.2	trag	0.2	trag	0.3	0.57±0.2
60	(Z,Z)-9,13-nonakozadien	C ₂₉ H ₅₆	2869	71	trag		trag		trag		trag		trag	
61	2-metiloktakozan	C ₂₉ H ₆₀	2870	71	2.68±0.3	1.23±0.2	1.40±0.1	0.85±0.1	1.23±0.1	0.83±0.1	3.35±0.4	1.3	5.40±0.6	3.03±0.2
62	(Z,Z)-7,11-nonakozadien	C ₂₉ H ₅₆	2871	71.11	1.10±0.1		0.33		0.50±0.1		2.53±0.4		2.40±0.3	
63	(Z)-7-nonakozen	C ₂₉ H ₅₈	2886	71.59	0.13	0.1	0.1	trag	0.1	trag	trag	trag	0.45±0.3	0.1
64	<i>n</i> -nonakozan	C ₂₉ H ₆₀	2900	71.93	0.18	0.1	0.1	trag	trag	trag	0.17	trag	0.73±0.2	0.33±0.1
65	2-metiltriakontan	C ₃₁ H ₆₄	3075	75.61	0.33±0.1	0.15±0.1	0.17	0.1	0.1	0.1	0.35±0.1	0.13	0.53±0.2	0.3
66	<i>n</i> -untriakontan	C ₃₁ H ₆₄	3100	76.44	3	trag	trag	trag	trag	trag	trag	trag	0.1	trag

a) Pozicija i geometrija dvostrukih veza kod nekih izomera alkena nije precizno identifikovana.

b) Retencioni indeks (*RI*) je dobijen korišćenjem retencionog vremena (*RT*) *n*-alkana pod istim GC uslovima (HP5-MSI 30m × 0.25mm × 0.25μm).

c) Trag – manje od 0.01%

Od ukupnog broja identifikovanih jedinjenja kod svih pet linija i oba pola, *n*-alkani su, u proseku prisutni sa 2.60%, metil-substituisani alkani (MS alkani) sa 11.67%, monoeni sa 70.69%, dieni sa 10.71%, dok je cVA prisutan sa 3.97% (Tabela 4. 3).

Tabela 4. 3. Zastupljenost glavnih grupa hemijskih jedinjenja (%) kod linija *D. melanogaster*.

	pol	hemijska jedinjenja				cVA
		<i>n</i> -alkani	MS alkani	alkeni (monoeni)	alkeni (dieni)	
St linija	♀	2.46	20.2	60.64	16.13	0
	♂	1.45	7.73	85.11	0.53	4.88
P linija	♀	2.4	10.89	77.12	9.47	0
	♂	1.82	6.19	83.34	0.6	7.95
B linija	♀	1.64	17.39	62.01	18.6	0
	♂	1.66	8.38	81.86	0.33	7.77
Š linija	♀	2.88	15.74	45.16	35.28	0
	♂	1.74	7.08	75.7	0.23	15.2
J linija	♀	6.8	13.47	53.96	25.13	0
	♂	3.11	9.62	81.97	0.83	3.91

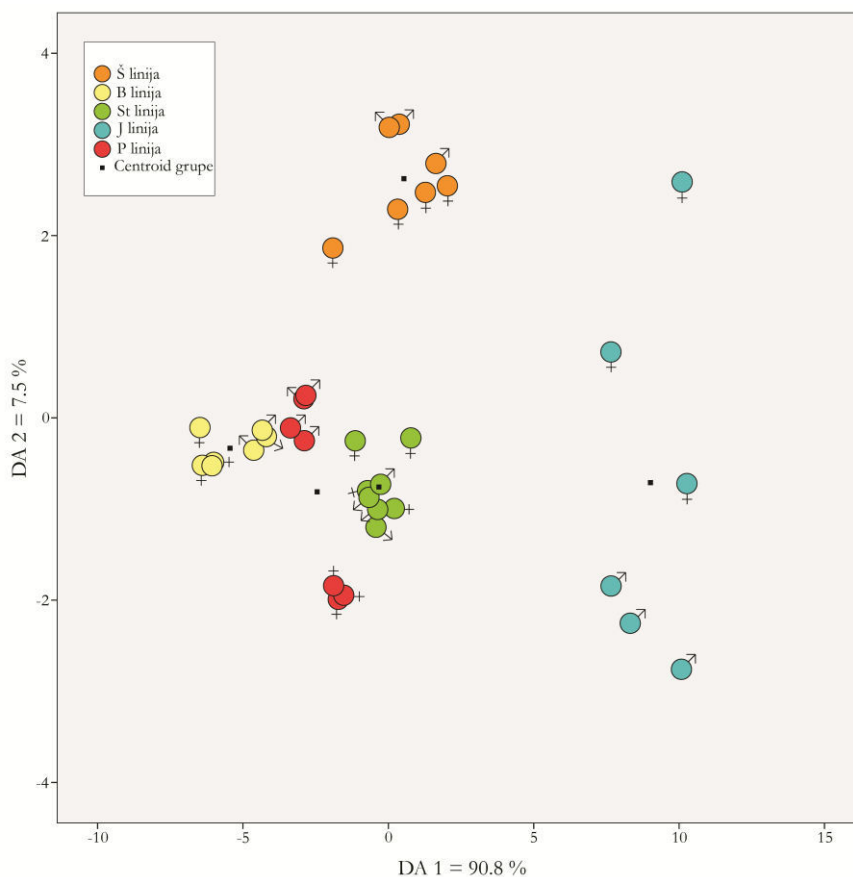
Na osnovu izolovanih jedinjenja uočava se seksualni dimorfizam kod svih pet linija, kako u relativnim količinama jedinjenja prisutnih kod oba pola, tako i u kvalitativnom smislu (hemijska jedinjenja koja su prisutna samo kod jednog pola) (Tabela 4. 2; Slike 4. 2-3). Kod ženki je prisutno 19 kutikularnih ugljovodonika koji nisu registrovani kod mužjaka: etil 9-oktadekanoat, (Z,Z)-7,11-trikozadien, (Z)-6-trikozen, tri tetrakozadiena, (Z,Z)-9,13-pentakozadien, (Z,Z)-7,11-pentakozadien, (Z,Z)-7,11-heksakozadien, heksakozadien, dva heksakozena, (Z,Z)-7,11-heptakozadien, (Z)-9-heptakozen, tri oktakozadiena, (Z,Z)-9,13-nonakozadien, (Z,Z)-7,11-nonakozadien (Tabela 4. 2). Kutikularni ugljovodonici izolovani isključivo kod mužjaka su: dva dokozena, trikozadien, (Z)-5-tetrakozen, (Z)-12-pentakozen; ukupno 5 hemijskih jedinjenja (Tabela 4. 2).

Dvofaktorska MANOVA je pokazala da se polovi i linije razlikuju po relativnoj količini zastupljenih kutikularnih ugljovodonika, kao i da postoji značajna razlika u količini zastupljenih kutikularnih ugljovodonika u zavisnosti od toga kojoj liniji pripadaju jedinje određene pola (interakcija pol × linija) (Tabela 4. 4).

Tabela 4. 4 Dvofaktorska MANOVA relativnih količina kutikularnih ugljovodonika kod linija *D. melanogaster*.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p
pol	25	1.00	0.0000	1095.57	< 0.05
linija	100	6.50	0.0000	52.87	< 0.0001
pol \times linija	100	6.50	0.0000	34.41	< 0.0001

Rezultati diskriminantne analize zastupljenosti kutikularnih ugljovodonika pokazuju da najveći procenat varijanse opisuju prve dve diskriminantne ose, ukupno 98.3% (Slika 4. 4). Jedinjenja koja doprinose razlikama prema prvoj diskriminantnoj osi su: kod ženki (Z,Z)-7,11-pentakozadien, (Z)-9-heptakozen, (Z,Z)-9,13-pentakozadien, (Z,Z)-7,11-heptakozadien, (Z,Z)-7,11-nonakozadien, (Z)-7-heptakozen, trikozadien i heptakozen, a kod mužjaka cVA. Kutikularni ugljovodonici odgovorni za razdvajanje prema drugoj diskriminantnoj osi su (Z)-7-trikozen i (Z)-5-trikozen.



Slika 4. 4. Prostorna raspodela ženki i mužjaka pet linija *D. melanogaster* na osnovu zastupljenosti kutikularnih ugljovodonika.

Rezultati jednofaktorske ANOVA relativnih količina poznatih seksualnih feromona kod pet linija *D. melanogaster* pokazuju da kod ženki postoji razlika samo u jednom glavnom feromonu ((Z,Z)-7,11-nonakozadien) (Tabela 4. 5), dok je kod mužjaka razlika prisutna u sva tri glavna feromona (cVA, (Z)-7-pentakozen i (Z)-7-trikozen) (Tabela 4. 6). Ženke St linije imaju značajno više 7,11-nonakozadiena nego ženke P ($p < 0.001$) i B linija ($p < 0.05$). Ženke Š linije imaju značajno više 7,11-nonakozadiena u poređenju sa ženkama svih ostalih linija ($p < 0.001$), dok ženke P i B linija imaju značajno manje ovog feromona u poređenju sa ženkama J linije ($p < 0.05$).

Tabela 4. 5. Jednofaktorska ANOVA relativnih količina feromona kod ženki pet linija

D. melanogaster.

	df	MS	F	p
(Z,Z)-7,11-heptakozadien	4	2103.2409	1.44	
greška	12	1461.8933		
(Z,Z)-7,11-nonakozadien	4	7406.2770	36643.47	< 0.0001
greška	12	0.2021		

Mušjaci Š linije imaju značajno više cVA u odnosu na mužjake ostale četiri linije (St i J, $p < 0.001$; P i B, $p < 0.05$). Kod mužjaka J linije, 7-trikozen je prisutan u najmanjoj relativnoj količini (St, P i B, $p < 0.001$; Š, $p < 0.05$), ali je kod ovih mužjaka 7-pentakozen zastupljen u značajno većoj relativnoj količini u odnosu na mužjake preostale četiri linije ($p < 0.001$). Mušjaci St linije imaju značajno više 7-pentakozena u odnosu na mužjake P i B linija ($p < 0.05$).

Tabela 4. 6. Jednofaktorska ANOVA relativnih količina feromona kod mužjaka pet linija

D. melanogaster.

	df	MS	F	p
<i>cis</i> -vakcenil acetat	4	60.2543	14.00	< 0.001
greška	13	4.3047		
(Z)-7-pentakozen	4	107.8305	18.99	< 0.0001
greška	13	5.6791		
(Z)-7-trikozen	4	66.6809	40.14	< 0.0001
greška	13	1.6613		

Rezultati jednofaktorske ANOVA relativnih količina glavnih feromona pokazuju značajnu razliku između mužjaka četiri linije (St, P, B i Š) za cVA i 7-pentakozen, kao i između ženki za 7,11-nonakozadien (Tabela 4. 7). Mušjaci Š linije imaju značajno veću relativnu količinu cVA ($p < 0.005$) u odnosu na mužjake St, P i B linije. Mušjaci St linije imaju značajno više 7-pentakozena ($p < 0.001$) u odnosu na mužjake P, B i Š linija, dok

mužjaci Š linije imaju značajno više ovog feromona u poređenju sa mužjacima B linije ($p < 0.05$). Ženke St linije imaju značajno više 7,11-nonakozadiena u odnosu na ženke P ($p < 0.01$) i B ($p < 0.05$) linija. Ženke P i B linije imaju značajno manje 7,11-nonakozadiena u poređenju sa ženkama Š linije ($p < 0.001$ za obe).

Tabela 4. 7. Jednofaktorska ANOVA relativnih količina dominantnih feromona kod mužjaka i ženki četiri linije (St, P, B, Š) *D. melanogaster*.

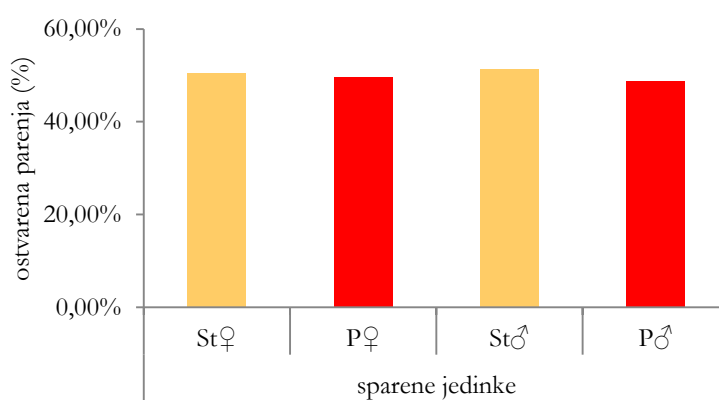
	mužjaci				ženke			
	df	MS	F	p	df	MS	F	p
	<i>cis</i> -vakcenil acetat				(Z,Z)-7,11-heptakozadien			
supstrat	3	633.642	15.496	< 0.0001	3	138.269	2.8	
greška	11	40.892			6	49.382		
	(Z)-7-pentakozen				(Z,Z)-7,11-nonakozadien			
supstrat	3	130.66	62.018	< 0.0001	3	49.771	20.211	< 0.0001
greška	11	0.2107			10	0.246		
	(Z)-7-trikozen							
supstrat	3	193.372	3.594	0.05				
greška	11	53.802						

4. 4. Uspeh u parenju, seksualna selekcija i seksualna izolacija

4. 4. 1. St × P ukrštanje

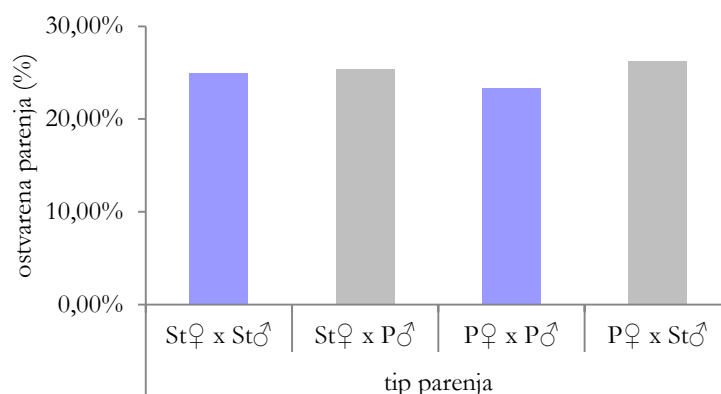
4. 4. 1. 1. Test višestrukog izbora 1 (MC1)

Analiza broja parenja ženki i mužjaka obe linije, u testu višestrukog izbora 1, pokazuje da su se sve jedinke parile sa učestalošću od oko 50% (Slika 4. 5). Z-testom je utvrđeno da nema statistički značajnih razlika u broju ostvarenih parenja između linija St i P, a χ^2 testom da su se mužjaci i ženke parili po principu slučajnosti ($\chi^2 = 0.03$, $p > 0.05$).



Slika 4. 5. Procenat ostvarenih parenja ženki i mužjaka *D. melanogaster* u MC1 testu.

Procenat homogamnih i heterogamnih parenja je ujednačen (Slika 4. 6), a χ^2 test pokazuje da ne postoji značajna razlika u broju ostvarenih homo- i heterogamnih parenja ($\chi^2 = 0.16$, $p > 0.05$). Heterogamna parenja čine 51.72%, dok homogamna čine 48.28%. Najveći procenat, ali ne i statistički značajno veći, čini heterogamni tip parenja $P_{\text{♀}} \times St_{\text{♂}}$ sa 26.29%, dok je procenat $St_{\text{♀}} \times P_{\text{♂}}$ parenja 25.43%. Najmanji procenat parenja čine $P_{\text{♀}} \times P_{\text{♂}}$, sa 23.28%, dok $St_{\text{♀}} \times St_{\text{♂}}$ čine 25.00% od ukupnog broja ostvarenih parenja.



Slika 4. 6. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u MC1 testu.

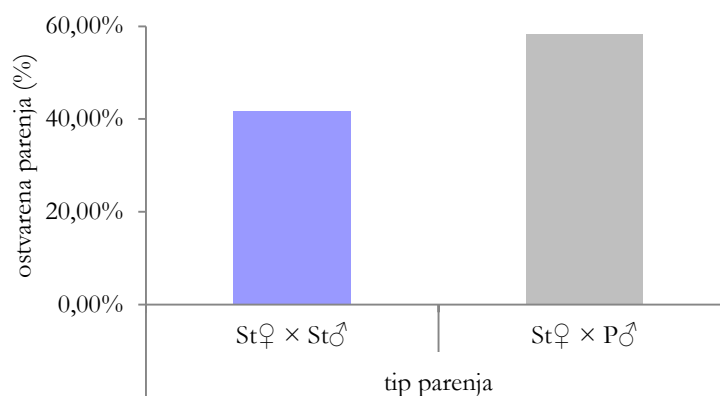
Vrednosti *PTI*, *PSI* i *PSS* koeficijenata pokazuju da nema značajnih razlika u broju ostvarenih tipova parenja u MC1 testu (Tabela 4. 8). Indeks seksualne izolacije, I_{PSI} , pokazuje da nema seksualne izolacije između St i P linija ($I_{PSI} = 0.026$, $SD = 0.066$, $p > 0.05$), a W indeks da nema razlika u seksualnom fitnesu ($W_{\text{♀}} = 0.993$, $SD = 0.132$, $p > 0.05$; $W_{\text{♂}} = 0.941$, $SD = 0.123$, $p > 0.05$).

Tabela 4. 8. Vrednosti *PTI*, *PSI* i *PSS* koeficijenata u MC1 testu.

MC1		St♂			P♂		
		<i>PTI</i>	<i>PSI</i>	<i>PSS</i>	<i>PTI</i>	<i>PSI</i>	<i>PSS</i>
St♀	vrednost	1.0017	1.0433	0.9731	0.9315	0.9858	0.9582
	SD	0.1145	0.1723	0.1114	0.1122	0.1688	0.1112
	p	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
P♀	vrednost	1.0165	0.9854	1.0443	1.0504	1.0385	1.0244
	SD	0.1144	0.1584	0.1146	0.1166	0.1659	0.1151
	p	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>

4. 4. 1. 2. Test izbora ženki 1 (FC1)

U testu izbora ženki 1 ženke St linije imaju mogućnost izbora između mužjaka St i P linija. St♀ su ostvarile više parenja sa P♂ (58.28%) nego sa mužjacima svoje linije (41.72%), stoga su ostvarile značajno više heterogamnih nego homogamnih parenja ($Z = -3.32$, $p < 0.01$; Slika 4. 7). W indeks je pokazao da St♂ imaju značajno manji seksualni fitnes u odnosu na P♂ ($W_{\text{♂}} = 0.728$, $SD = 0.121$, $p < 0.05$).

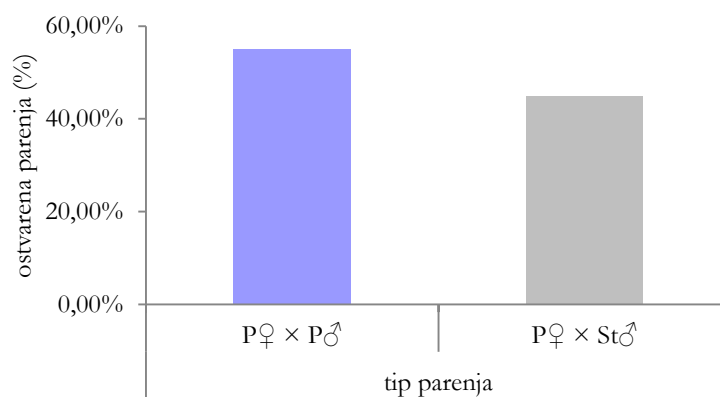


Slika 4. 7. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC1 testu.

Zbirni indeks izolacije pokazuje da je prisutno negativno asortativno parenje ($I = -0.1656$, S.E. = 0.0803).

4. 4. 1. 3. Test izbora ženki 2 (FC2)

U testu izbora ženki 2, gde P♀ imaju mogućnost izbora između P♂ i St♂, ostvareno je značajno više homogamnih (55.17%) nego heterogamnih (44.83%) parenja ($Z = 2.03$, $p < 0.05$; Slika 4.8), dok značajna razlika u seksualnom fitnessu između ovih mužjaka nije utvrđena ($W♂ = 0.826$, SD = 0.137, $p > 0.05$).



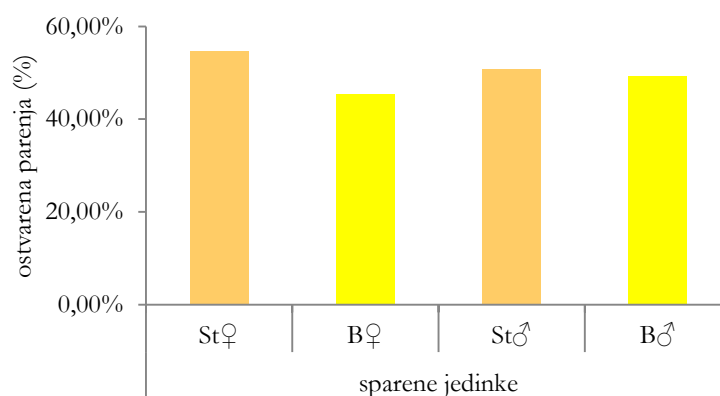
Slika 4. 8. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC2 testu.

Zbirni indeks izolacije nije bio statistički značajan ($I = 0.1035$, S.E. = 0.0826).

4. 4. 2. St × B ukrštanje

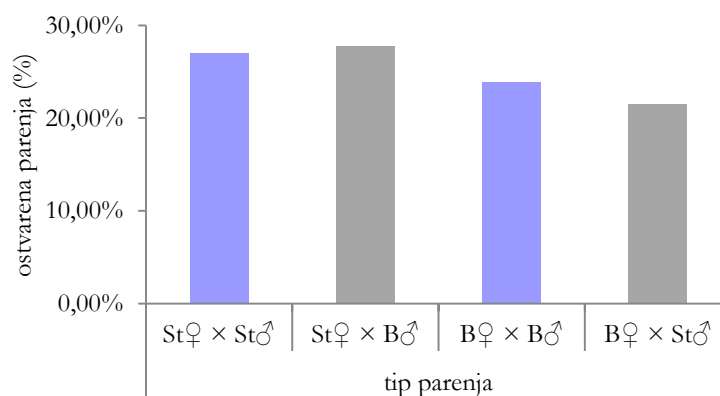
4. 4. 2. 1. Test višestrukog izbora 2 (MC2)

U testu višestrukog izbora 2, St♀ su ostvarile 54.69% parenja, što je značajno više u odnosu na B♀, koje su ostvarile 45.31% ($Z = 3.00$, $p < 0.01$). St♂ i B♂ su se parili podjednako uspješno: St♂ su ostvarili 50.78% od ukupnog broja parenja, dok su B♂ ostvarili 49.22% parenja (Slika 4.9). χ^2 testom je utvrđeno da su se jedinke parile po principu slučajnosti ($\chi^2 = 0.78$, $p > 0.05$).



Slika 4. 9. Procenat ostvarenih parenja ženki i mužjaka *D. melanogaster* u MC2 testu.

Nisu utvrđene značajne razlike u broju homo- i heterogamnih parenja: homogamna parenja čine 50.78%, dok heterogamna čine 49.22% parenja ($\chi^2 = 0.28$, $p > 0.05$). Broj St♀ × St♂ homogamnih parenja (26.95%) je značajno veći u odnosu na broj B♀ × B♂ parenja (23.83%) ($Z = 2.52$, $p < 0.05$; Slika 4. 10).



Slika 4. 10. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u MC2 testu.

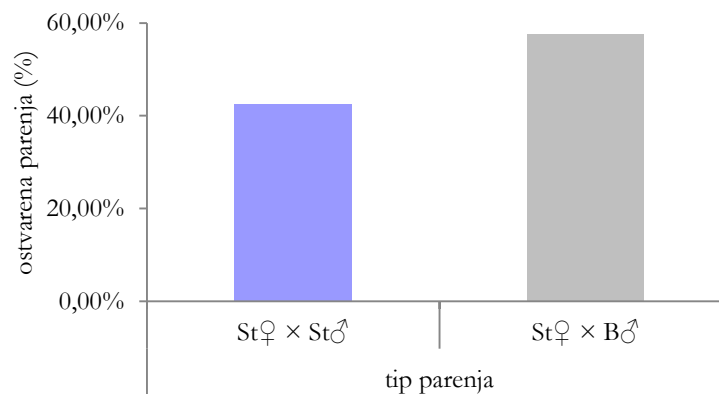
Seksualna izolacija između linija odgajanih na standardnom supstratu i supstratu koji sadrži bananu nije utvrđena ($I_{PSI} = -0.0326$, $SD = 0.0631$, $p > 0.05$). Koeficijenti PTI , PSI i PSS pokazuju da nema značajnih razlika u broju različitih tipova parenja (Tabela 4. 9). Indeks W pokazuje da nema razlika u seksualnom fitnessu između ženki i između mužjaka St i B linije ($W_{\text{♀}} = 0.835$, $SD = 0.105$, $p > 0.05$; $W_{\text{♂}} = 0.977$, $SD = 0.123$, $p > 0.05$).

Tabela 4. 9. Vrednosti PTI , PSI i PSS koeficijenata u MC2 testu.

MC2		St♂			B♂		
		PTI	PSI	PSS	PTI	PSI	PSS
St♀	Value	1.0760	0.9777	1.1116	0.9550	1.0523	0.9197
	SD	0.1096	0.1412	0.1101	0.1064	0.1714	0.1048
	p	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
B♀	Value	1.1081	1.0399	1.0772	0.8609	0.9794	0.8915
	SD	0.1117	0.1526	0.1526	0.1036	0.1678	0.1042
	p	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>

4. 4. 2. 2. Test izbora ženki 3 (FC3)

U testu izbora ženki 3, gde St♀ imaju mogućnost izbora između St♂ i B♂, ostvareno je značajno više heterogamnih (57.54%) nego homogamnih (42.46%) parenja ($Z = -4.0362$, $p < 0.01$; Slika 4. 11). St♂ imaju značajno manji seksualni fitness u odnosu na B♂ ($W_{\text{♂}} = 0.747$, $SD = 0.114$, $p < 0.05$)

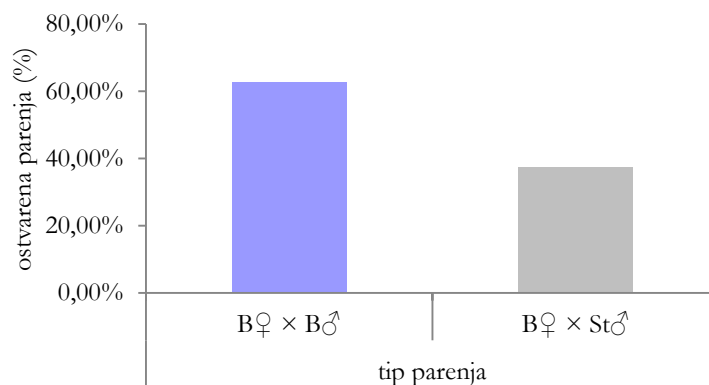


Slika 4. 11. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC3 testu.

Zbirni indeks izolacije pokazuje da je u ovom testu prisutno negativno asortativno parenje ($I = -0.1508$, $S.E. = 0.0739$).

4. 4. 2. 3. Test izbora ženki 4 (FC4)

U testu izbora ženki 4, u kom $B_{\text{♀}}$ imaju mogućnost izbora između $B_{\text{♂}}$ i $St_{\text{♂}}$, ostvareno je značajno više homogamnih (62.58%) nego heterogamnih (37.42%) parenja ($Z = 6.4223$, $p < 0.01$; Slika 4. 12). Pri tom, značajno manji seksualni fitnes imaju $St_{\text{♂}}$ u odnosu na $B_{\text{♂}}$ ($W_{\text{♂}} = 0.609$, $SD = 0.099$, $p < 0.01$).



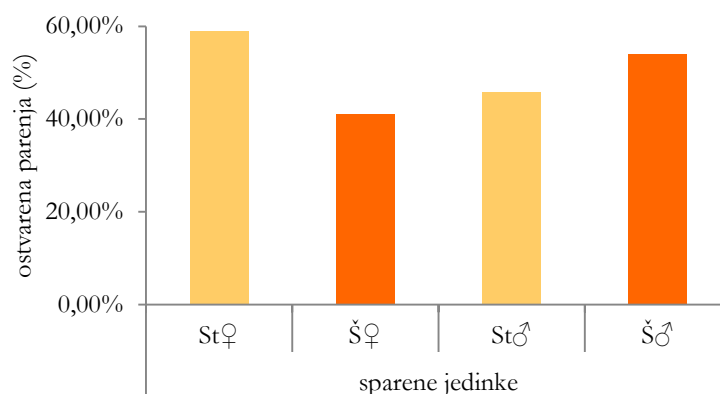
Slika 4. 12. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC4 testu.

U ovom testu je utvrđeno pozitivno asortativno ukrštanje ($I = 0.2515$, $S.E. = 0.0758$).

4. 4. 3. $St \times \check{S}$ ukrštanje

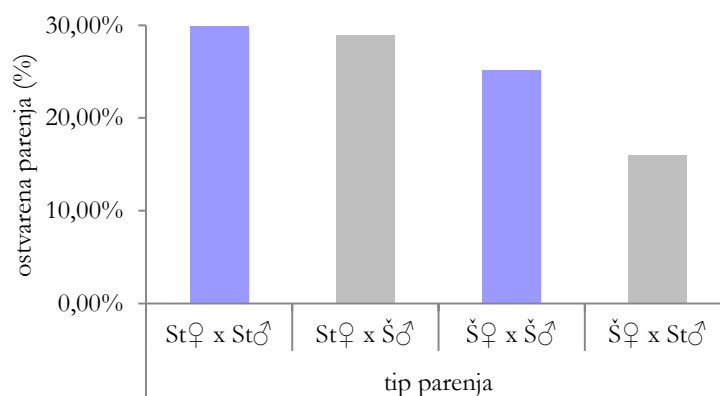
4. 4. 3. 1. Test višestrukog izbora 3 (MC3)

U testu višestrukog izbora 3, $St_{\text{♀}}$ su ostvarile 58.87% od ukupnog broja parenja, što je značajno više u odnosu na $\check{S}_{\text{♀}}$ (41.13%) ($Z = 5.39$, $p < 0.01$; Slika 4. 13). S druge strane, $\check{S}_{\text{♂}}$ su ostvarili značajno više parenja (54.11%) u poređenju sa $St_{\text{♂}}$ (45.89%) ($Z = -2.50$, $p < 0.01$; Slika 4.14). χ^2 testom je utvrđeno da se mužjaci i ženke nisu parili po principu slučajnosti ($\chi^2 = 7.81$, $p < 0.01$).



Slika 4. 13. Procenat ostvarenih parenja ženki i mužjaka *D. melanogaster* u MC3 testu.

Utvrđeno je da ne postoje značajne razlike, na nivou celog uzorka, između homogamnih (54.88%) i heterogamnih (45.12%) parenja ($\chi^2 = 2.41$, $p > 0.05$; Slika 4. 14). Međutim, ostvareno je značajno više $St_{\text{♀}} \times \check{S}_{\text{♂}}$ u odnosu na $\check{S}_{\text{♀}} \times St_{\text{♂}}$ parenja (29.00% i 16.02%, redom; $Z = 5.88$, $p < 0.01$). Procenat homogamnih parenja u okviru St linije je iznosio 29.87%, dok je procenat homogamnih parenja u okviru Š linije iznosio 25.11%. Ženke gajene na supstratu koji sadrži šargarepu su ostvarile značajno više homogamnih nego heterogamnih parenja ($Z = 4.31$, $p < 0.05$).



Slika 4. 14. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u MC3 testu.

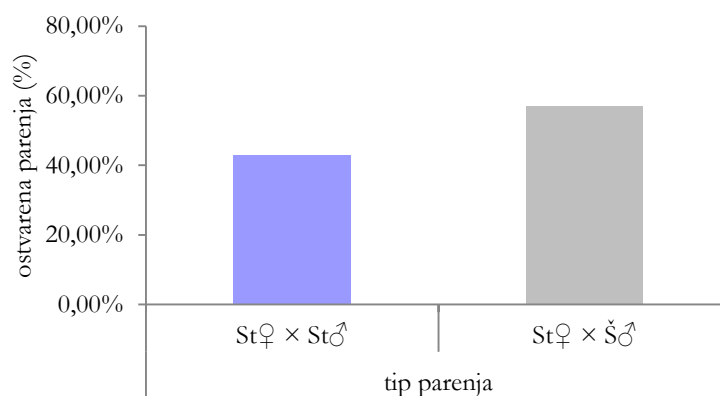
Vrednost *PSS* koeficijenta za $St_{\text{♀}} \times \check{S}_{\text{♂}}$ tip parova je značajno veći od 1 ($PSS_{St_{\text{♀}} \times \check{S}_{\text{♂}}} = 1.272$; $SD = 0.122$; $p < 0.05$), dok su vrednosti koeficijenata *PSS* i *PTI* za $\check{S}_{\text{♀}} \times St_{\text{♂}}$ parove značajno manje od 1 ($PSS_{\check{S}_{\text{♀}} \times St_{\text{♂}}} = 0.754$, $SD = 0.102$, $p < 0.05$; $PTI_{\check{S}_{\text{♀}} \times St_{\text{♂}}} = 0.642$, $SD = 0.096$, $p < 0.001$) (Tabela 4. 10). $\check{S}_{\text{♀}}$ su imale značajno manji seksualni fitness u odnosu na $St_{\text{♀}}$ ($W_{\check{S}_{\text{♀}}} = 0.705$, $SD = 0.095$, $p < 0.01$), dok kod mužjaka nije utvrđena razlika u seksualnom fitnessu ($W_{\check{S}_{\text{♂}}} = 0.857$, $SD = 0.113$, $p > 0.01$). Seksualna izolacija između ove dve linije nije utvrđena ($I_{PSI} = 0.1203$, $SD = 0.0663$, $p > 0.05$).

Tabela 4. 10. Vrednosti *PTI*, *PSI* i *PSS* u MC3 testu.

MC3		St♂			Š♂		
		<i>PTI</i>	<i>PSI</i>	<i>PSS</i>	<i>PTI</i>	<i>PSI</i>	<i>PSS</i>
St♀	vrednost	1.1931	1.1143	1.0835	1.1598	0.9202	1.2722
	SD	0.1194	0.1672	0.1165	0.1187	0.1301	0.1221
	p	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	< 0.05
Š♀	vrednost	0.6416	0.8671	0.7542	1.0055	1.1469	0.8901
	SD	0.0964	0.1805	0.1022	0.114	0.1957	0.1087
	p	< 0.001	<i>ns</i>	< 0.05	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>

4. 4. 3. 2. Test izbora ženki 5 (FC5)

U testu izbora ženki 5, St♀ su ostvarile značajno veći broj parenja sa Š♂ (57.14%; $Z = -3.78$, $p < 0.01$) u odnosu na St♂ (42.86%) (Slika 4. 15). St♂ su imali značajno manji seksualni fitness u poređenju sa Š♂ ($W_{\delta} = 0.759$, $SD = 0.116$, $p < 0.05$).

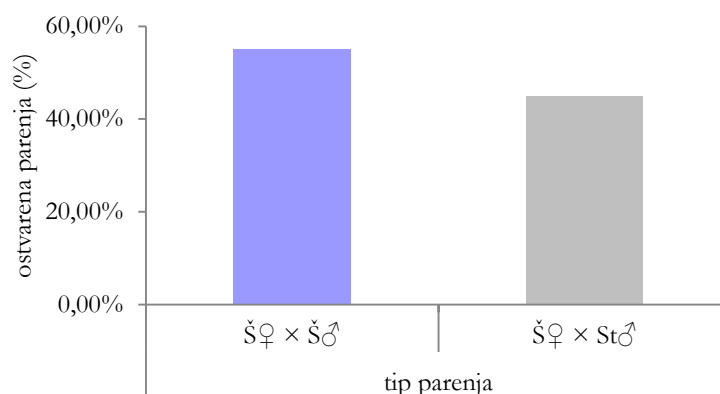


Slika 4. 15. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC5 testu.

U testu izbora ženki 5 nije utvrđeno prisustvo seksualne izolacije ($I = -0.1429$, $S.E. = 0.0748$).

4. 4. 3. 3. Test izbora ženki 6 (FC6)

U testu izbora ženki 6, u kom Š♀ imaju mogućnost izbora između Š♂ i St♂, Š♂ su bili uspješniji u parenju od St♂ (Slika 4. 16). Naime, ostvareno je značajno više homogamnih nego heterogamnih parenja (55.00% i 45.00%, tim redom; $Z = 2.00$, $p < 0.05$). Značajne razlike u seksualnom fitnessu između mužjaka ovih linija nisu utvrđene ($W_{\delta} = 0.839$, $SD = 0.168$, $p > 0.05$).



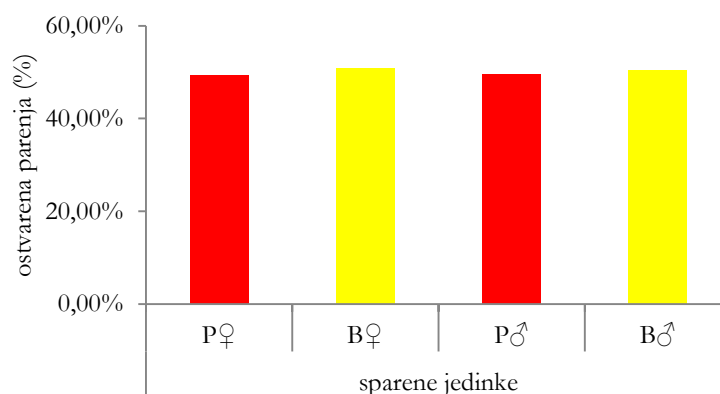
Slika 4. 16. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC6 testu.

Zbirni indeks izolacije pokazuje odustvo seksualne izolacije između ove dve linije ($I = 0.1000$, S.E. = 0.0995).

4. 4. 4. P × B ukrštanje

4. 4. 4. 1. Test višestrukog izbora 4 (MC4)

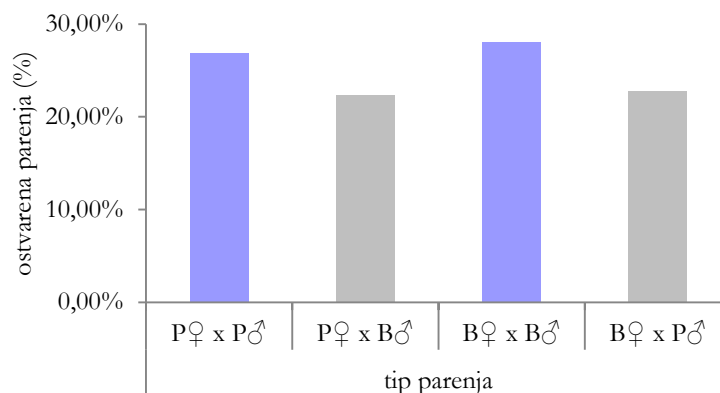
U testu višestrukog izbora 4, mužjaci i ženke obe linije su se parili sa podjednakim učestalostima (Slika 4. 17) i po principu slučajnosti ($\chi^2 = 0.78$, $p > 0.05$). Pri tom, P♀ su ostvarile 49.24%, dok su B♀ ostvarile 50.76% parenja, od ukupnog broja. P♂ su ostvarili 49.62%, a B♂ 50.38% parenja.



Slika 4. 17. Procenat ostvarenih parenja ženki i mužjaka *D. melanogaster* u MC4 testu.

Broj homogamnih parenja je značajno veći od broja heterogamnih, kod obe linije (Slika 4. 18). Procenat P♀ × P♂ parenja (26.89%) je značajno veći od procenta P♀ × B♂ (22.35%) ($Z = 2.10$, $p < 0.05$). Procenat B♀ × B♂ parenja (28.03%) je značajno veći u odnosu na procenat B♀ × P♂ (22.73%) ($Z = 2.42$, $p < 0.05$). χ^2 testom je utvrđeno da, u

celom uzorku, ne postoji značajna razlika u broju homogamnih i heterogamnih parenja ($\chi^2 = 0.01, p > 0.05$).



Slika 4. 18. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u MC4 testu.

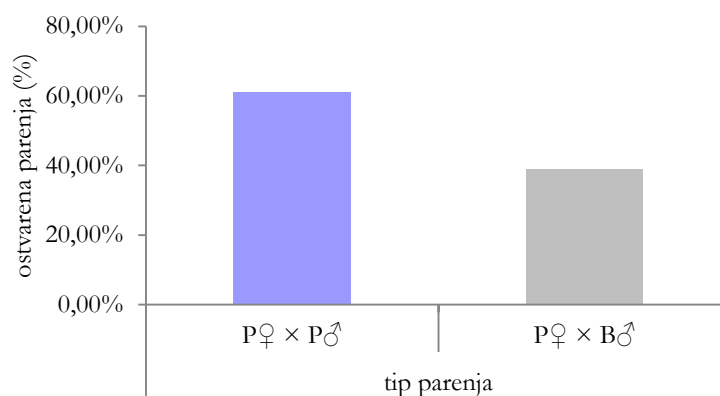
U ovoj eksperimentalnoj grupi nisu utvrđene značajne razlike u koeficijentima *PTI*, *PSI* i *PSS* (Tabela 4. 11). Takođe, nije utvrđena seksualna izolacija između linija gajenih na supstratima koji sadrže paradajz i bananu ($I_{PSI} = 0.0991, SD = 0.0610, p > 0.05$), kao ni razlika u seksualnom fitnessu između ove dve linije ($W_{\text{♀}} = 0.9775, SD = 0.1211, p > 0.05$; $W_{\text{♂}} = 0.9893, SD = 0.1225, p > 0.05$).

Tabela 4. 11. Vrednosti *PTI*, *PSI* i *PSS* koeficijenata u MC4 testu.

MC4		P♂			B♂		
		<i>PTI</i>	<i>PSI</i>	<i>PSS</i>	<i>PTI</i>	<i>PSI</i>	<i>PSS</i>
P♀	vrednost	1.0767	1.1144	0.9775	0.8928	0.9097	0.9932
	SD	0.1093	0.1659	0.1054	0.1035	0.1468	0.1069
	p	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
B♀	vrednost	0.9087	0.9122	1.0076	1.1218	1.1102	1.0217
	SD	0.1030	0.1431	0.1068	0.1109	0.1618	0.1071
	p	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>

4. 4. 4. 2. Test izbora ženki 7 (FC7)

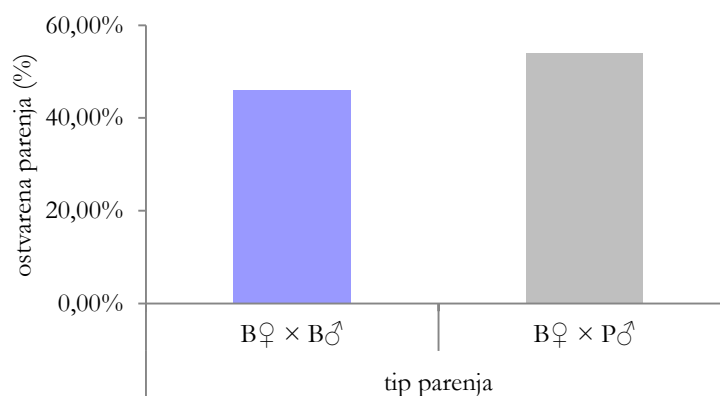
U ovom testu, u kome P♀ imaju mogućnost izbora između P♂ i B♂, ostvareno je značajno više homogamnih (61.11%) nego heterogamnih parenja (38.89%) ($Z = 5.66, p < 0.01$; Slika 4. 19). U FC7 testu je bilo prisutno pozitivno asortativno ukrštanje ($I = 0.2222, S.E. = 0.0766$). Značajno manji seksualni fitness B♂ u odnosu na P♂, pokazuje W indeks ($W_{\text{♂}} = 0.647, SD = 0.105, p < 0.01$).



Slika 4. 19. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC7 testu.

4. 4. 4. 3. Test izbora ženki 8 (FC8)

U testu izbora ženki 8, kada su ženke održavane na supstratu koji sadrži bananu imale mogućnost izbora između $B_{\text{♂}}$ i $P_{\text{♂}}$, $P_{\text{♂}}$ su bili uspješniji u parenju od $B_{\text{♂}}$ (Slika 4. 20). $B_{\text{♀}}$ su u 53.89% slučajeva ostvarile parenje sa $P_{\text{♂}}$, dok je procenat ostvarenih parenja sa $B_{\text{♂}}$ iznosio 46.11% ($Z = -2.09$, $p < 0.05$). Značajna razlika u seksualnom fitnessu između mužjaka $P_{\text{♂}}$ i $B_{\text{♂}}$ nije utvrđena ($W_{\text{♂}} = 0.866$, $SD = 0.130$, $p > 0.170$), kao ni seksualna izolacija između pomenutih linija ($I = -0.0778$, $S.E. = 0.0743$).



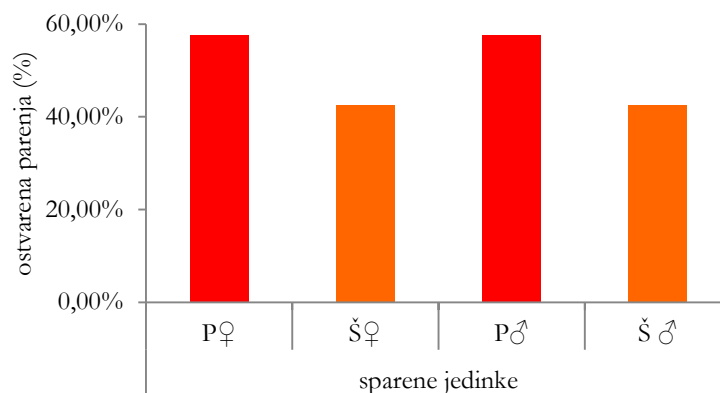
Slika 4. 20. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC8 testu.

4. 4. 5. $P \times \check{S}$ ukrštanje

4. 4. 5. 1. Test višestrukog izbora 5 (MC5)

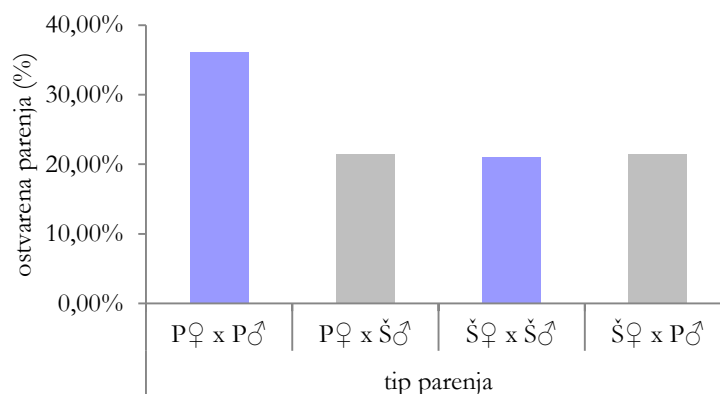
Jedinke P linije su ostvarile značajno veći broj parenja u odnosu na jedinke \check{S} linije u testu višestrukog izbora 5 ($Z = 4.46$, $p < 0.01$, za oba). $P_{\text{♀}}$ i $P_{\text{♂}}$ su ostvarili isti procenat parenja, 57.53% od ukupnog broja, kao i $\check{S}_{\text{♀}}$ i $\check{S}_{\text{♂}}$, koji su ostvarili 42.47% parenja (Slika 4.

21). χ^2 testom je utvrđeno da su se mužjaci i ženke parili po principu slučajnosti ($\chi^2 = 0.00$, $p > 0.05$).



Slika 4. 21. Procenat ostvarenih parenja ženki i mužjaka *D. melanogaster* u MC5 testu.

Ostvareno je više homogamnih (57.08%) nego heterogamnih (42.92%) parenja (Slika 4. 22), međutim razlika nije statistički značajna ($\chi^2 = 3.83$, $p > 0.05$). P♀ su ostvarile značajno više homogamnih P♀×P♂ (36.07%) nego heterogamnih P♀×Š♂ parenja (21.46%) ($Z = 5.70$, $p < 0.01$). Takođe, ostvareno je značajno više P♀×P♂ parenja u poređenju sa brojem Š♀×Š♂ (21.01%) ($Z = 5.90$, $p < 0.01$).



Slika 4. 22. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u MC5 testu.

Vrednost koeficijenta PTI za P♀×P♂ tip parova je značajno veća od 1 ($PTI_{P♀ \times P♂} = 1.281$, $SD = 0.1179$, $p < 0.05$), dok je za Š♀×P♂ i P♀×Š♂ tip parova značajno manja od 1 ($PTI_{Š♀ \times P♂} = 0.762$, $SD = 0.101$, $p < 0.05$; $PTI_{P♀ \times Š♂} = 0.762$, $SD = 0.0991$, $p < 0.05$) (Tabela 4. 12). Ženke i mužjaci Š linije imaju značajno manji seksualni fitnes u poređenju sa ženkama i mužjacima P linije ($W♀ = 0.745$, $SD = 0.103$, $p < 0.05$; $W♂ = 0.744$, $SD = 0.101$,

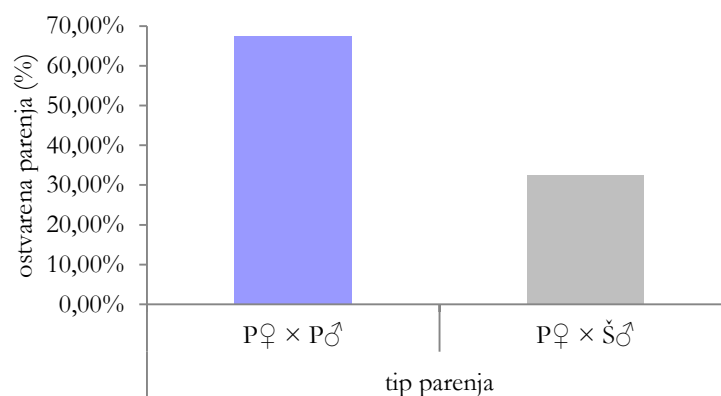
$p < 0.05$). Seksualna izolacija između ove dve linije nije utvrđena ($I_{PSI} = 0.1244$, $SD = 0.0690$, $p > 0.05$).

Tabela 4. 12. Vrednosti *PTI*, *PSI* i *PSS* koeficijenata u MC5 testu.

MC5		P_{δ}			\check{S}_{δ}		
		<i>PTI</i>	<i>PSI</i>	<i>PSS</i>	<i>PTI</i>	<i>PSI</i>	<i>PSS</i>
P_{φ}	vrednost	1.2811	1.2463	1.0402	0.7615	0.7714	0.9998
	SD	0.1179	0.1805	0.1119	0.1009	0.1363	0.1103
	p	< 0.05	<i>ns</i>	<i>ns</i>	< 0.05	<i>ns</i>	<i>ns</i>
\check{S}_{φ}	vrednost	0.7618	0.7716	0.9997	1.1956	1.2616	0.9602
	SD	0.0991	0.1338	0.1111	0.1166	0.1924	0.1090
	p	< 0.05	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>

4. 4. 5. 2. Test izbora ženki 9 (FC9)

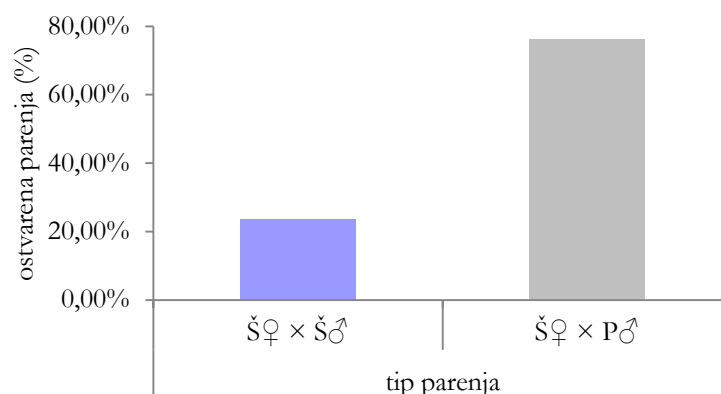
U testu izbora ženki 9, P_{φ} su ostvarile značajno veći broj parenja sa P_{δ} (67.50%) nego sa \check{S}_{δ} (32.50%) ($Z = 4.35$, $p < 0.01$; Slika 4. 23). Značajno manji seksualni fitnes je utvrđen kod \check{S}_{δ} u poređenju sa P_{δ} ($W_{\delta} = 0.492$, $SD = 0.082$, $p < 0.001$). U FC9 testu je bilo prisutno pozitivno asortativno ukrštanje ($I = 0.3500$, $S.E. = 0.0741$).



Slika 4. 23. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC9 testu.

4. 4. 5. 3. Test izbora ženki 10 (FC10)

U testu izbora ženki 10, \check{S}_{φ} su ostvarile značajno veći broj parenja sa mužjacima P linije (76.32%), nego sa mužjacima Š linije (23.68%) ($Z = -11.24$, $p < 0.01$; Slika 4. 24). \check{S}_{δ} su imali značajno manji seksualni fitnes u odnosu na P_{δ} ($W_{\delta} = 0.323$, $SD = 0.071$, $p < 0.001$). U ovom testu je bilo prisutno negativno asortativno ukrštanje ($I = -0.5263$, $S.E. = 0.0796$).

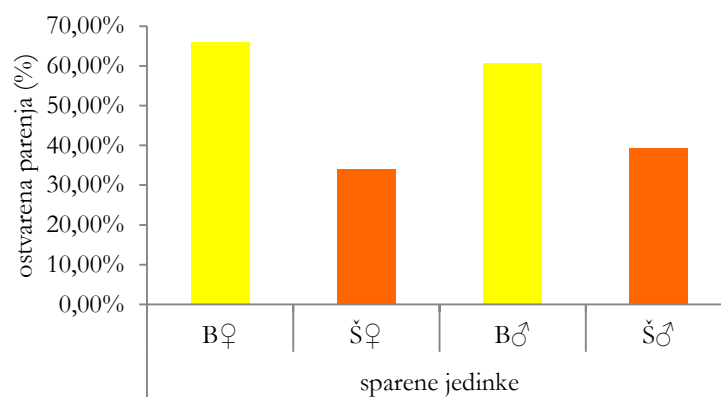


Slika 4. 24. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC10 testu.

4. 4. 6. B × Š ukrštanje

4. 4. 6. 1. Test višestrukog izbora 6 (MC6)

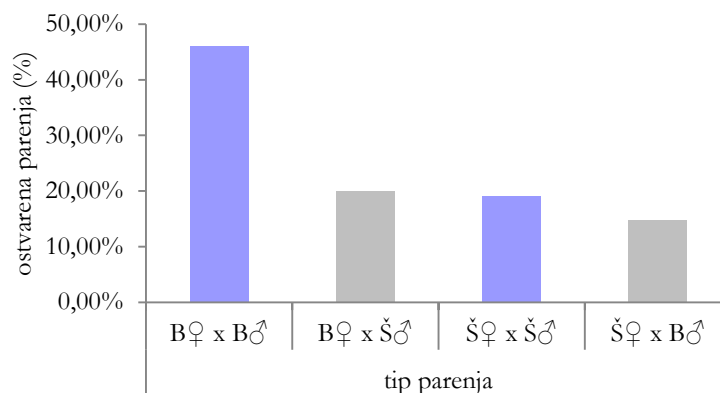
U testu višestrukog izbora 6, ženke i mužjaci B linije su bili uspješniji u parenju od ženki i mužjaka Š linije (Slika 4. 25). B♀ su ostvarile 66.03% od ukupnog broja parenja, dok su Š♀ ostvarile 33.97% parenja ($Z = 9.27, p < 0.01$). Mužjaci B linije su ostvarili 60.77%, a mužjaci Š linije 39.23% od ukupnog broja parenja ($Z = 6.23, p < 0.01$). χ^2 testom je utvrđeno da su se mužjaci i ženke parili po principu slučajnosti ($\chi^2 = 3.61, p > 0.05$).



Slika 4. 25. Procenat ostvarenih parenja ženki i mužjaka *D. melanogaster* u MC6 testu.

U ovom testu, ostvareno je 65.07% homogamnih, odnosno 34.93% heterogamnih parenja. B♀×B♂ homogamni tip parenja prisutan je sa 45.93%, B♀×Š♂ sa 20.10%, Š♀×Š♂ sa 19.14%, dok najmanji procenat ostvarenih parenja ima Š♀×B♂ (14.83%) (Slika 4. 26). U okviru B linije, ostvareno je značajno više homogamnih u odnosu na heterogamna parenja, kao i u odnosu na homogamna parenja Š linije ($Z = 9.19, p < 0.01$; $Z = 9.60, p < 0.01$). Š♀ su ostvarile značajno veći broj parenja sa Š♂ nego sa B♂ ($Z = 2.14, p < 0.05$). Takođe, ženke

B linije su ostvarile značajno veći broj heterogamnih parenja u poređenju sa ženkama Š linije ($Z = 2.57$, $p < 0.05$).



Slika 4. 26. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u MC6 testu.

PTI i *PSS* vrednosti koeficijenata za B♀ x B♂ parove su značajno veći od 1 ($PTI_{B♀ \times B♂} = 1.837$, $SD = 0.137$, $p < 0.001$; $PSS_{B♀ \times B♂} = 1.604$, $SD = 0.134$, $p < 0.001$) (Tabela 4. 13), dok su ove vrednosti za Š♀ x Š♂ parove značajno manje od 1 ($PTI_{Š♀ \times Š♂} = 0.765$, $SD = 0.109$, $p < 0.05$; $PSS_{Š♀ \times Š♂} = 0.533$, $SD = 0.093$, $p < 0.001$) (Tabela 4. 13). Vrednost koeficijenta *PTI* za Š♀ x B♂ parove je značajno manja od 1 ($PTI_{Š♀ \times B♂} = 0.594$, $SD = 0.098$, $p < 0.001$) (Tabela 4. 13). Ženke i mužjaci Š linije imaju manji seksualni fitnes u odnosu na ženke i mužjake B linije ($W♀ = 0.651$, $SD = 0.09$, $p < 0.001$; $W♂ = 0.518$, $SD = 0.08$, $p < 0.001$). Između ove dve linije, utvrđeno je postojanje seksualne izolacije ($I_{PSI} = 0.267$, $SD = 0.071$, $p < 0.001$).

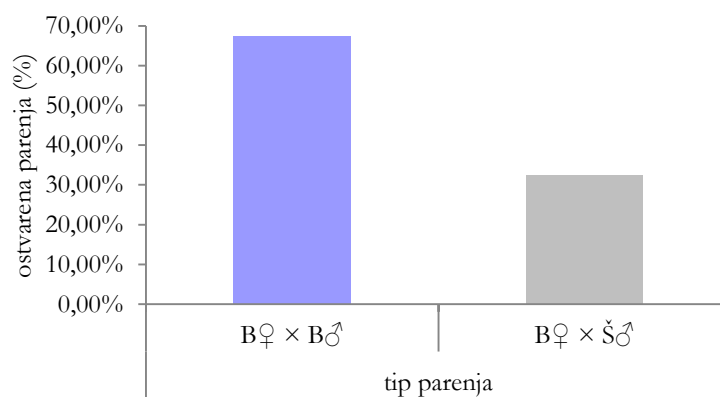
Tabela 4. 13. Vrednosti *PTI*, *PSI* i *PSS* u MC6 testu.

MC6		B♂			Š♂		
		<i>PTI</i>	<i>PSI</i>	<i>PSS</i>	<i>PTI</i>	<i>PSI</i>	<i>PSS</i>
B♀	vrednost	1.837	1.1533	1.6042	0.8046	0.7868	1.0372
	SD	0.1373	0.1310	0.1341	0.1105	0.1456	0.1211
	p	< 0.001	<i>ns</i>	< 0.001	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
Š♀	vrednost	0.5935	0.7324	0.8258	0.7650	1.4841	0.5328
	SD	0.0983	0.16	0.1122	0.1089	0.3585	0.0933
	p	< 0.001	<i>ns</i>	<i>ns</i>	< 0.05	<i>ns</i>	< 0.001

4. 4. 6. 2. Test izbora ženki 11 (FC11)

U testu izbora ženki 11, B♀ su ostvarile značajno veći broj parenja sa mužjacima svoje linije nego sa Š♂ (67.52% i 32.48%, tim redom; $Z = 8.78$, $p < 0.01$; Slika 4. 27). Š♂

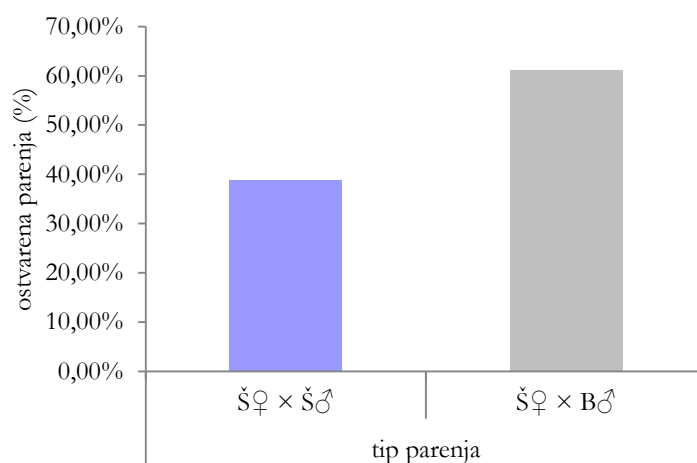
imaju značajno manji seksualni fitness u poređenju sa B_{δ} ($W_{\delta} = 0.490$, $SD = 0.083$, $p < 0.001$). U ovom testu je bilo prisutno pozitivno asortativno ukrštanje ($I = 0.3503$, $S.E. = 0.0748$).



Slika 4. 27. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC11 testu.

4. 4. 6. 3. Test izbora ženki 12 (FC12)

U testu izbora ženki 12, $\check{S}_{\text{♀}}$ su ostvarile značajno veći broj heterogamnih parenja nego parenja sa mužjacima svoje linije (61.18% i 38.82%, redom; $Z = -4.12$, $p < 0.01$; Slika 4. 28). $\check{S}_{\text{♂}}$ imaju značajno manji seksualni fitness u poređenju sa $B_{\text{♂}}$ ($W_{\delta} = 0.651$, $SD = 0.144$, $p < 0.05$). U ovom testu je bilo prisutno negativno asortativno ukrštanje ($I = -0.2235$, $S.E. = 0.2114$).

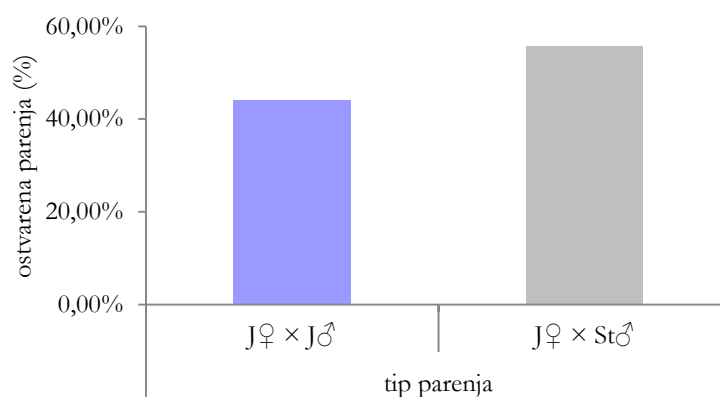


Slika 4. 28. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC12 testu.

4. 4. 7. J × St ukrštanje

4. 4. 7. 1. Test izbora ženki 13 (FC13)

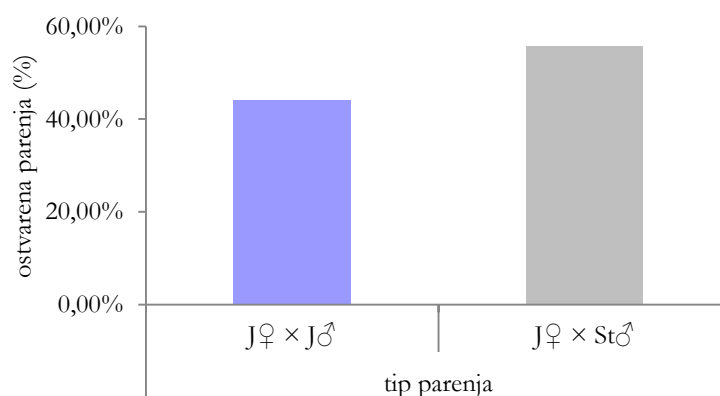
Ženke J linije su ostvarile neznatno veći broj parenja sa St_{σ} nego sa J_{σ} (55.81% i 44.19%, tim redom; $Z = -1.53$, $p > 0.05$; Slika 4. 29). Nije utvrđena značajna razlika u seksualnom fitnessu između mužjaka ove dve linije ($W = 0.828$, $SD = 0.256$, $p > 0.05$), kao ni postojanje seksualne izolacije ($I = -0.1163$, $S.E. = 0.1515$).



Slika 4. 29. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC13 testu.

4. 4. 7. 2. Test izbora ženki 14 (FC14)

U testu izbora ženki 14, nije utvrđena značajna razlika u broju parenja između St_{σ} (58.62%) i J_{σ} (41.38%) ($Z = 1.86$, $p > 0.05$; Slika 4. 30), kao ni značajna razlika u seksualnom fitnessu između ovih mužjaka ($W = 0.768$, $SD = 0.291$, $p > 0.05$). Takođe, nije utvrđeno postojanje seksualne izolacije između ovih linija ($I = 0.1724$, $S.E. = 0.1829$).

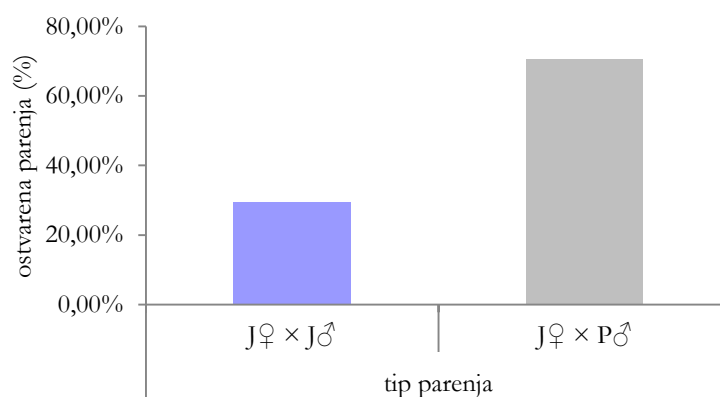


Slika 4. 30. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC14 testu.

4. 4. 8. J × P ukrštanje

4. 4. 8. 1. Test izbora ženki 15 (FC15)

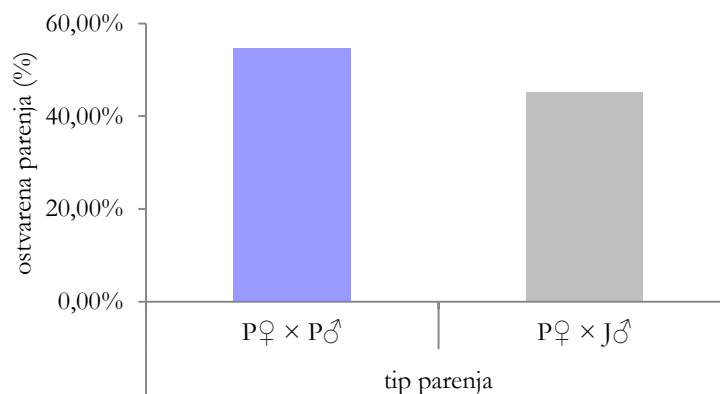
U FC15, $J_{\text{♀}}$ su ostvarile značajno veći broj parenja sa $P_{\text{♂}}$ (70.59%) nego sa $J_{\text{♂}}$ (29.41%) ($Z = -4.37$, $p < 0.01$; Slika 4. 31). $J_{\text{♂}}$ su imali manji seksualni fitness u poređenju sa $P_{\text{♂}}$ ($W_{\text{♂}} = 0.458$, $SD = 0.169$, $p < 0.01$). U ovom testu je bilo prisutno negativno asortativno ukrštanje ($I = -0.4118$, $S.E. = 0.1563$).



Slika 4. 31. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC15 testu.

4. 4. 8. 2. Test izbora ženki 16 (FC16)

Ženke P linije su ostvarile 54.76% homogamnih parenja, dok su heterogamna parenja $P_{\text{♀}} \times J_{\text{♂}}$ ostvarena u 45.24% slučajeva ($Z = 1.23$, $p > 0.05$; Slika 4.32). Razlika u seksualnom fitnessu između mužjaka P i J linija nije značajna ($W = 0.870$, $SD = 0.272$, $p > 0.05$). Zbirni indeks izolacije pokazuje da nije došlo do seksualne izolacije između ovih linija ($I = 0.0952$, $S.E. = 0.1536$).

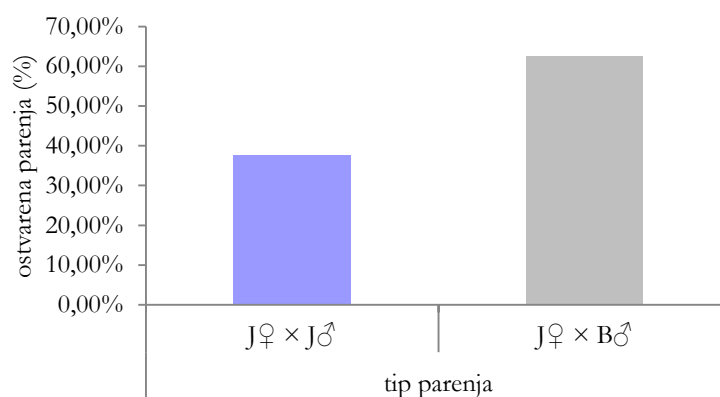


Slika 4. 32. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC16 testu.

4. 4. 9. J × B ukrštanje

4. 4. 9. 1. Test izbora ženki 17 (FC17)

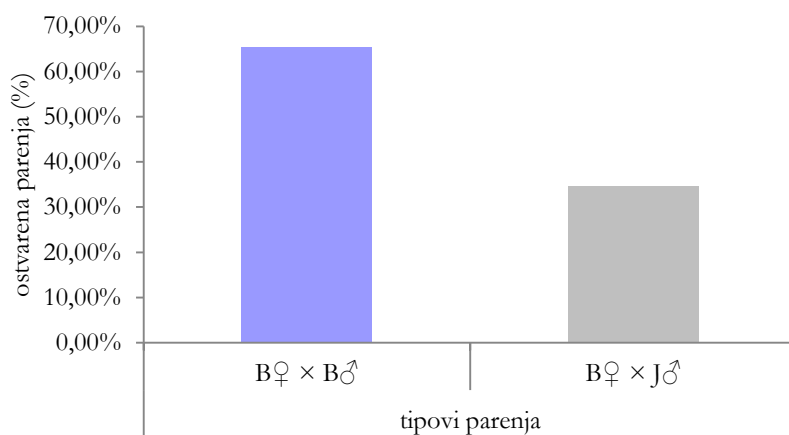
U testu izbora ženki 17, gde su $J_{\text{♀}}$ imale mogućnost izbora između $J_{\text{♂}}$ i $B_{\text{♂}}$, ostvaren je značajno veći broj heterogamnih $J_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$ (62.50%) u odnosu na homogamna $J_{\text{♀}} \times J_{\text{♂}}$ parenja (37.50%) ($Z = -3.16$, $p < 0.01$; Slika 4. 33). Međutim, W indeks pokazuje da ne postoji značajna razlika u seksualnom fitnessu između mužjaka J i B linija ($W = 0.642$, $SD = 0.213$, $p > 0.05$). Seksualna izolacija između ovih linija nije utvrđena ($I = -0.2500$, $S.E. = 0.1531$).



Slika 4. 33. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC17 testu.

4. 4. 9. 2. Test izbora ženki 18 (FC18)

U testu izbora ženki 18, gde su ženke B linije imale mogućnost izbora između mužjaka B i J linija, ostvareno je značajno više $B_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$ homogamnih parenja (65.31%) u odnosu na $B_{\text{♀}} \times J_{\text{♂}}$ heterogamna parenja (34.69%) ($Z = 4.29$, $p < 0.01$; Slika 4. 34). Mužjaci J linije imaju značajno manji seksualni fitness u odnosu na $B_{\text{♂}}$ ($W_{\text{♂}} = 0.563$, $SD = 0.169$, $p < 0.05$). U ovom testu je bilo prisutno pozitivno asortativno ukrštanje ($I = 0.3061$, $S.E. = 0.1360$).

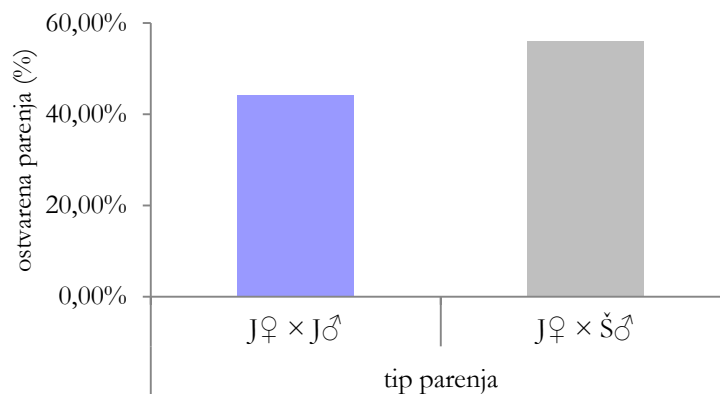


Slika 4. 34. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC18 testu.

4. 4. 10. J × Š ukrštanje

4. 4. 10. 1. Test izbora ženki 19 (FC19)

U testu izbora ženki 19, u kome su ženke J linije imale mogućnost izbora između mužjaka svoje i Š linije, $J_{\text{♀}}$ su ostvarile 44.12% homogamnih parenja, a heterogamnih $J_{\text{♀}} \times \check{S}_{\text{♂}}$ parenja 55.88% ($Z = 1.37$, $p > 0.05$; Slika 4. 35). Nije utvrđeno prisustvo seksualne izolacije između linija J i Š ($I = -0.1177$, S.E. = 0.1703), niti su utvrđene razlike u seksualnom fitnesu između mužjaka ove dve linije ($W_{\check{S}} = 0.843$, SD = 0.299, $p > 0.05$).

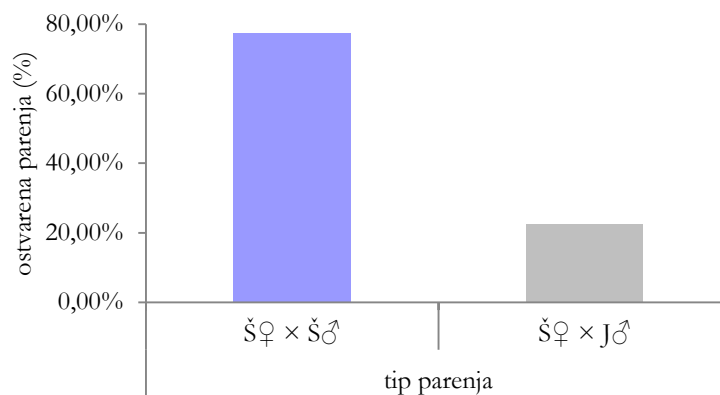


Slika 4. 35. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC19 testu.

4. 4. 10. 2. Test izbora ženki 20 (FC20)

Ženke Š linije koje su imale mogućnost izbora između mužjaka J i Š linija su ostvarile 77.42% homogamnih, u poređenju sa 22.58% $\check{S}_{\text{♀}} \times J_{\text{♂}}$ heterogamnih parenja ($Z = 6.11$, $p < 0.01$; Slika 4. 36). Pored toga, $J_{\text{♂}}$ imaju značajno manji seksualni fitnes u odnosu

na \check{S}_{δ} ($W_{\delta} = 0.333$, $SD = 0.139$, $p < 0.001$). U ovom testu je bilo prisutno pozitivno asortativno parenje ($I = 0.5484$, $S.E. = 0.1502$).



Slika 4. 36. Procenat ostvarenih tipova parenja kod *D. melanogaster* u FC20 testu.

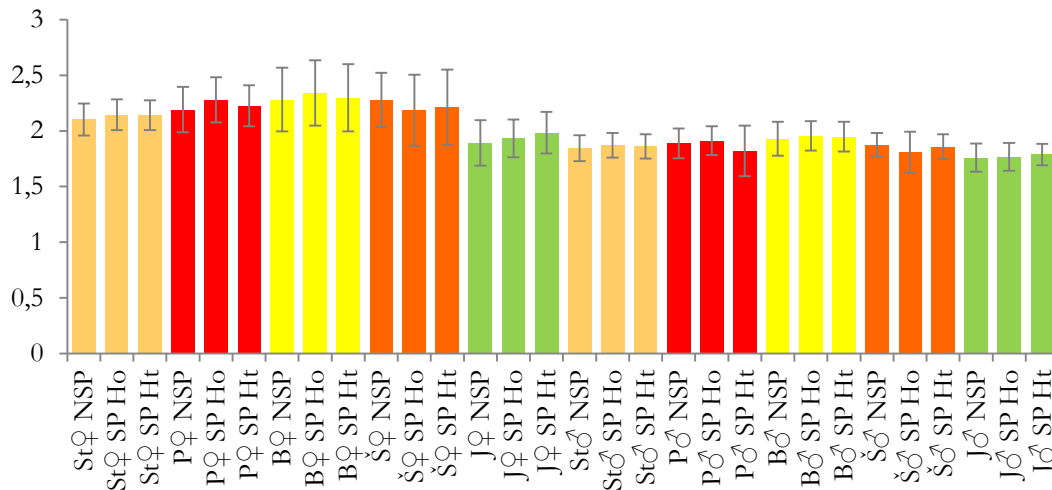
*

Spermanov koeficijent korelacije je pokazao da ne postoji značajna korelacija između količine (*Z*)-7-pentakozena ($r_s = 0.008$, $p > 0.05$) i (*Z,Z*)-7,11-heptakozadiena ($r_s = -0.140$, $p > 0.05$) i broja parenja u testovim višestrukog izbora. Značajna pozitivna korelacija između broja parenja i količine feromona je utvrđena za (*Z*)-7-trikozen ($r_s = 0.261$, $p < 0.05$), dok je negativna korelacija utvrđena između broja parenja i cVA ($r_s = -0.336$, $p < 0.01$), kao i broja parenja i (*Z,Z*)-7,11-nonakozadiena ($r_s = -0.320$, $p < 0.01$).

4. 5. Veličina i oblik krila kod pet linija *D. melanogaster*

4. 5. 1. Veličina krila kod pet linija *D. melanogaster*

Srednje vrednosti veličine centroida (CS) sa standardnom devijacijom (SD) svih pet linija, oba pola i svih tipova i statusa parenja prikazani su na Slici 4. 37.



Slika 4. 37. Srednje vrednosti veličine centroida (\pm S.D.) kod pet linija *D. melanogaster*, oba pola, svih tipova i statusa parenja.

4. 5. 1. 1. St \times P ukrštanje

4. 5. 1. 1. 1. Test višestrukog izbora 1 (MC1)

Trofaktorska analiza varijanse za veličinu centroida pokazuje da postoji značajna razlika između mužjaka i ženki, kao i značajna razlika u veličini centroida između St i P linija. Međutim, između ove dve linije ne postoji značajna razlika u veličini krila u relaciji sa statusom parenja, kao i za interakcije tri faktora (linija, pol i status parenja) (Tabela 4. 14).

Tabela 4. 14. Trofaktorska ANOVA za veličinu centroida kod St i P linija.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
status	0.006	2	0.003	0.2		0.0010
linija	0.189	1	0.189	14.2	< 0.001	0.0324
pol	7.207	1	7.207	541.4	< 0.0001	0.5614
status \times linija	0.001	2	0.001	0.0		0.0002
status \times pol	0.036	2	0.018	1.3		0.0063
linija \times pol	0.014	1	0.014	1.0		0.0024
status \times linija \times pol	0.049	2	0.025	1.8		0.0086
greška	5.631	423	0.013			

4. 5. 1. 1. 2. Test izbora ženki 1 (FC1)

Utvrđene su značajne razlike u veličini centroida, u testu izbora ženki 1 ($St_{\varphi} \times St_{\delta}$, P_{δ} ; Tabela 4. 15), a HSD test ukazuje na to da je značajna razlika prisutna između polova i linija ($p < 0.0001$), ali ne i između statusa parenja.

Tabela 4. 15. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC1 testu.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC1	4.820	6	0.803	63.98	<0.0001	0.5556
greška	3.855	307	0.013			

4. 5. 1. 1. 3. Test izbora ženki 2 (FC2)

U testu izbora ženki 2 ($P_{\varphi} \times St_{\delta}$, P_{δ}), utvrđena je značajna razlika u veličini centroida (Tabela 4. 16). Prisutna je značajana razlika između mužjaka i ženki ($p < 0.0001$), ali ne i razlike između statusa parenja i linija.

Tabela 4. 16. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC2 testu.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC2	5.036	7	0.719	60.64	<0.0001	0.570187
greška	3.796	320	0.012			

4. 5. 1. 2. St \times B ukrštanje

4. 5. 1. 2. 1. Test višestrukog izbora 2 (MC2)

U testu višestrukog izbora 2, kod linija St i B je uočena značajana razlika za veličinu centroida između mužjaka i ženki, dok razlika između linija i statusa parenja, kao i interakcije faktora, nisu bile značajne (Tabela 4. 17).

Tabela 4. 17. Trofaktorska ANOVA za veličinu centroida kod St i B linija.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
status	0.046	2	0.023	1.7		0.0062
linija	0.040	1	0.040	2.9		0.0054
pol	9.374	1	9.374	683.7	< 0.0001	0.5587
status \times linija	0.006	2	0.003	0.2		0.0008
status \times pol	0.013	2	0.007	0.5		0.0018
linija \times pol	0.013	1	0.013	1.0		0.0018
status \times linija \times pol	0.009	2	0.004	0.3		0.0012
greška	7.405	540	0.014			

4. 5. 1. 2. 2. Test izbora ženki 3 (FC3)

Pokazane su značajne razlike u veličini centroida, u testu izbora ženki 3 ($St_{\varphi} \times St_{\delta}$, B_{δ} ; Tabela 4. 18), a razlika postoji samo između polova i linija ($p < 0.0001$).

Tabela 4. 18. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC3 testu.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC3	5.805	6	0.968	63.00	< 0.0001	0.4834
greška	6.205	404	0.015			

4. 5. 1. 2. 3. Test izbora ženki 4 (FC4)

Između jedinki ukrštanih u FC4 testu ($B_{\varphi} \times St_{\delta}$, B_{δ}) postoje značajne razlike u veličini centroida (Tabela 4. 19). HSD test pokazuje da je značajna razlika prisutna između polova i linija ($p < 0.0001$), ali ne i između statusa parenja.

Tabela 4. 19. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC4 testu.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC4	7.337	6	1.223	108.0	< 0.0001	0.5945
greška	5.005	442	0.011			

4. 5. 1. 3. $St \times \check{S}$ ukrštanje

4. 5. 1. 3. 1. Test višestrukog izbora 3 (MC3)

U testu višestrukog izbora 3 ($St \times \check{S}$) je utvrđeno da pol, linija i status parenja, kao pojedinačni faktori, značajno utiču na veličinu centroida, kao i interakcije faktora status \times linija i linija \times pol (Tabela 4. 20).

Tabela 4. 20. Trofaktorska ANOVA za veličinu centroida kod St i \check{S} linija.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
status	0.076	2	0.038	3.9	< 0.05	0.0144
linija	0.155	1	0.155	15.9	< 0.0001	0.0288
pol	8.563	1	8.563	878.1	< 0.0001	0.6210
status \times linija	0.080	2	0.040	4.1	< 0.05	0.0151
status \times pol	0.000	2	0.000	0.0		0.0000
linija \times pol	0.081	1	0.081	8.3	< 0.001	0.0153
status \times linija \times pol	0.001	2	0.001	0.1		0.0003
greška	5.227	536	0.010			

4. 5. 1. 3. 2. Test izbora ženki 5 (FC5)

U testu izbora ženki 5 ($St_{\varphi} \times St_{\beta}, \check{S}_{\beta}$) je pokazano da postoje značajne razlike u veličini centroida (Tabela 4. 21). HSD test pokazuje da je značajna razlika prisutna samo između polova ($p < 0.0001$).

Tabela 4. 21. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC5 testu.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC5	9.394	6	1.566	176.7	< 0.0001	0.7134
greška	3.774	426	0.009			

4. 5. 1. 3. 3. Test izbora ženki 6 (FC6)

U testu izbora ženki 6 ($\check{S}_{\varphi} \times St_{\beta}, \check{S}_{\beta}$) su utvrđene značajne razlike u veličini centroida (Tabela 4. 22), koje su prisutne jedino između polova ($p < 0.0001$).

Tabela 4. 22. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC6 testu.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC6	4.091	6	0.682	97.7	< 0.0001	0.5974
greška	2.757	395	0.007			

4. 5. 1. 4. P \times B ukrštanje

4. 5. 1. 4. 1. Test višestrukog izbora 4 (MC4)

Trofaktorska analiza varijanse za veličinu centroida je pokazala da postoje značajne razlike kako između P i B linija, tako i između polova (Tabela 4. 23).

Tabela 4. 23. Trofaktorska ANOVA za veličinu centroida kod P i B linija.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
status	0.078	2	0.039	2.2		0.0088
linija	0.852	1	0.852	48.5	< 0.0001	0.0887
pol	8.056	1	8.056	458.6	< 0.0001	0.4794
status \times linija	0.049	2	0.024	1.4		0.0056
status \times pol	0.003	2	0.001	0.1		0.0003
linija \times pol	0.006	1	0.006	0.3		0.0007
status \times linija \times pol	0.103	2	0.052	2.9		0.0117
greška	8.748	498	0.018			

4. 5. 1. 4. 2. Test izbora ženki 7 (FC7)

Utvrđene su značajne razlike u veličini centroida, u testu izbora ženki 7 ($P_{\varphi} \times P_{\delta}$, B_{δ}), (Tabela 4. 24), koje su bile prisutne samo između polova ($p < 0.0001$).

Tabela 4. 24. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC7 testu.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC7	14.747	6	2.458	93.77	< 0.0001	0.5906
greška	10.222	390	0.026			

4. 5. 1. 4. 3. Test izbora ženki 8 (FC8)

U testu izbora ženki 8 ($B_{\varphi} \times P_{\delta}$, B_{δ}) su utvrđene značajne razlike u veličini centroida (Tabela 4. 25), koje su prisutne između polova ($p < 0.0001$), linija ($p < 0.001$), kao i između sparenih i nesparenih ženki B linije ($p < 0.05$).

Tabela 4. 25. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC8 testu.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC8	6.784	6	1.131	42.94	< 0.0001	0.4016
greška	10.110	384	0.026			

4. 5. 1. 5. $P \times \check{S}$ ukrštanje

4. 5. 1. 5. 1. Test višestrukog izbora 5 (MC5)

Trofaktorska analiza varijanse pokazuje da postoji značajna razlika u veličini centroida za svaki faktor pojedinačno (status, pol i linija), kao i značajna interakcija sva tri faktora ($\text{status} \times \text{linija} \times \text{pol}$) u MC5 ($P \times \check{S}$; Tabela 4. 26).

Tabela 4. 26. Trofaktorska ANOVA za veličinu centroida kod P i \check{S} linija.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
status	0.224	2	0.112	5.4	< 0.01	0.0187
linija	0.086	1	0.086	4.1	< 0.05	0.0073
pol	14.511	1	14.511	699.1	< 0.0001	0.5526
status \times linija	0.053	2	0.027	1.3		0.0045
status \times pol	0.004	2	0.002	0.1		0.0003
linija \times pol	0.038	1	0.038	1.8		0.0033
status \times linija \times pol	0.225	2	0.113	5.4	< 0.01	0.0188
greška	11.749	566	0.021			

4. 5. 1. 5. 2. Test izbora ženki 9 (FC9)

Utvrđena je značajna razlika u veličini centroida između jedinki koje su bile ukrštane u testu izbora ženki 9 ($P_{\varphi} \times \check{S}_{\sigma}$, P_{σ} ; Tabela 4. 27). Razlika je prisutna između polova i linija ($p < 0.0001$).

Tabela 4. 27. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC9 testu.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC9	14.223	6	2.370	140.1	< 0.0001	0.6808
greška	6.668	394	0.017			

4. 5. 1. 5. 3. Test izbora ženki 10 (FC10)

U testu izbora ženki 10 ($\check{S}_{\varphi} \times \check{S}_{\sigma}$, P_{σ}) je pokazano da postoje značajne razlike u veličini centroida (Tabela 4. 28), koje su bile prisutne jedino između polova ($p < 0.0001$).

Tabela 4. 28. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC10 testu.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC10	7.839	6	1.306	79.9	< 0.0001	0.5384
greška	6.721	411	0.016			

4. 5. 1. 6. B \times Š ukrštanje

4. 5. 1. 6. 1. Test višestrukog izbora 6 (MC6)

Trofaktorska analiza varijanse je pokazala da su značajne razlike u veličini centroida prisutne za sva tri faktora pojedinačno (status, pol, linija), kao i da je na veličinu centroida značajan uticaj imala interakcija status \times pol (B \times Š; Tabela 4. 29).

Tabela 4. 29. Trofaktorska ANOVA za veličinu centroida kod B i Š linija.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
status	0.157	2	0.079	4.8	< 0.01	0.0174
linija	1.443	1	1.443	87.2	< 0.0001	0.1395
pol	9.482	1	9.482	573.4	< 0.0001	0.5159
status x linija	0.011	2	0.005	0.3		0.0012
status x pol	0.276	2	0.138	8.3	< 0.001	0.0301
linija x pol	0.035	1	0.035	2.1		0.0039
status x linija x pol	0.044	2	0.022	1.3		0.0049
greška	8.896	538	0.017			

4. 5. 1. 6. 2. Test izbora ženki 11 (FC11)

Značajna razlika u veličini centroida je utvrđena kod jedinki koje su ukrštane u testu izbora ženki 11 ($B_{\varphi} \times B_{\sigma}$, \check{S}_{σ} ; Tabela 4. 30). Razlike su prisutne između polova ($p < 0.0001$), linija ($p < 0.0001$), kao i između sparenih i nesparenih ženki B linije ($p < 0.05$).

Tabela 4. 30. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC11 testu.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC11	13.654	6	2.276	118.0	< 0.0001	0.6368
greška	7.788	404	0.019			

4. 5. 1. 6. 3. Test izbora ženki 12 (FC12)

U ovom testu ($\check{S}_{\varphi} \times B_{\sigma}$, \check{S}_{σ}) su utvrđene značajne razlike u veličini centroida (Tabela 4. 31), prisutne jedino između polova ($p < 0.0001$).

Tabela 4. 31. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC12 testu.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC12	6.027	6	1.005	71.1	< 0.0001	0.5040
greška	5.932	420	0.014			

4. 5. 1. 7. J \times St ukrštanje

4. 5. 1. 7. 1. Test izbora ženki 13 (FC13)

U testu izbora ženki 13 je pokazana značajna razlika u veličini centroida ($J_{\varphi} \times St_{\sigma}$, J_{σ} ; Tabela 4. 32), pri čemu su razlike prisutne između polova J linije, kao i između mužjaka J i St linija ($p < 0.0001$).

Tabela 4. 32. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC13 testu.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC13	0.7760	6	0.1293	8.73	< 0.0001	0.3482
greška	1.4525	98	0.0148			

4. 5. 1. 7. 2. Test izbora ženki 14 (FC14)

U testu izbora ženki 14 ($St_{\varphi} \times St_{\sigma}$, J_{σ}), jednofaktorska analiza varijanse je pokazala da postoji značajna razlika u veličini centroida (Tabela 4. 33). Razlike između polova su utvrđene kod St linije, a utvrđena je i razlika između mužjaka J i St linija ($p < 0.001$).

Tabela 4. 33. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC14 testu.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC14	3.7847	6	0.6308	39.31	< 0.0001	0.6819
greška	1.7653	110	0.0160			

4. 5. 1. 8. J \times P ukrštanje

4. 5. 1. 8. 1. Test izbora ženki 15 (FC15)

Jednofaktorska analiza varijanse je pokazala da postoji značajna razlika u veličini centroida ($J_{\varphi} \times J_{\delta}, P_{\delta}$; Tabela 4. 34), pri čemu su razlike prisutne između polova kod J linije, kao i između mužjaka J i P linija ($p < 0.05$).

Tabela 4. 34. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC15 testu.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC15	0.8007	6	0.1334	6.26	< 0.0001	0.2832
greška	2.0267	95	0.0213			

4. 5. 1. 8. 2. Test izbora ženki 16 (FC16)

U testu izbora ženki 16 ($P_{\varphi} \times J_{\delta}, P_{\delta}$) je utvrđena značajna razlika u veličini centroida (Tabela 4. 35), a razlike su prisutne između polova kod P linije i između mužjaka J i P linija ($p < 0.001$).

Tabela 4. 35. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC16 testu.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC16	2.7284	6	0.4547	44.78	< 0.0001	0.7021
greška	1.1576	114	0.0102			

4. 5. 1. 9. J \times B ukrštanje

4. 5. 1. 9. 1. Test izbora ženki 17 (FC17)

Značajna razlika u veličini centroida je utvrđena u testu izbora ženki 17 ($J_{\varphi} \times J_{\delta}, B_{\delta}$; Tabela 4. 36), a razlike su bile prisutne između polova J linije ($p < 0.001$), kao i između sparenih i nesparenih ženki J linije ($p < 0.001$).

Tabela 4. 36. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC17 testu.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC17	1.4239	6	0.2373	9.78	< 0.0001	0.3564
greška	2.5711	106	0.0243			

4. 5. 1. 9. 2. Test izbora ženki 18 (FC18)

U ovom testu ($B_{\varphi} \times J_{\delta}, B_{\delta}$) je utvrđena značajna razlika u veličini centroida (Tabela 4. 37). Razlike su prisutne između polova kod B linije i između mužjaka J i B linija ($p < 0.001$).

Tabela 4. 37. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC18 testu.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC18	4.3033	5	0.8607	103.12	< 0.0001	0.8125
greška	0.9932	119	0.0083			

4. 5. 1. 10. J \times Š ukrštanje

4. 5. 1. 10. 1. Test izbora ženki 19 (FC19)

U testu izbora ženki 19 ($J_{\varphi} \times J_{\delta}, \check{S}_{\delta}$), utvrđena je značajna razlika u veličini centroida (Tabela 4. 38), a razlike su bile prisutne samo između polova J linije ($p < 0.001$).

Tabela 4. 38. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC19 testu.

	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC19	1.8114	6	0.3019	28.91	< 0.0001	0.5952
greška	1.2321	118	0.0104			

4. 5. 1. 10. 2. Test izbora ženki 20 (FC20)

Jednofaktorska analiza varijanse je pokazala da postoje značajne razlike u veličini centroida između jedinki koje su ukrštane u testu izbora ženki 20 ($\check{S}_{\varphi} \times J_{\delta}, \check{S}_{\delta}$; Tabela 4. 39). Razlike su bile prisutne samo između polova ($p < 0.001$).

Tabela 4. 39. Jednofaktorska ANOVA za veličinu centroida u FC20 testu.

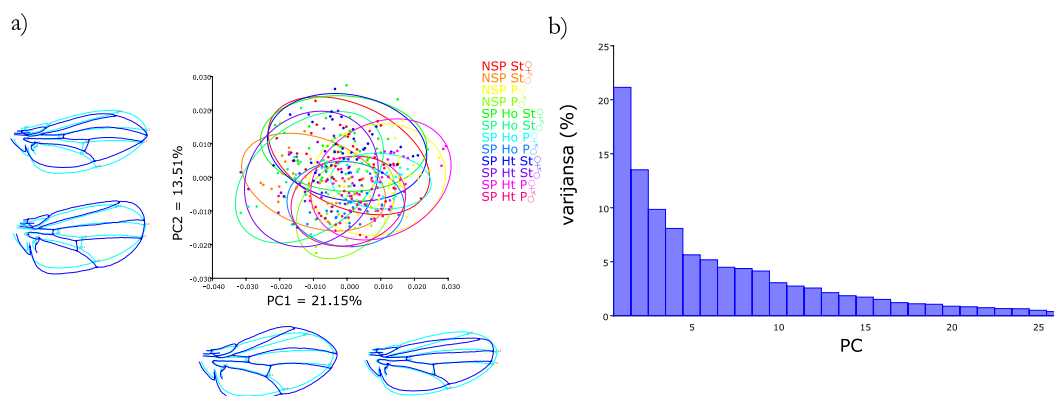
	SS	df	MS	F	p	η^2_{partial}
FC20	1.3012	6	0.2169	22.56	< 0.0001	0.5300
greška	1.1537	120	0.0096			

4. 5. 2. Oblik krila kod pet linija *D. melanogaster*

4. 5. 2. 1. St × P ukrštanje

4. 5. 2. 1. 1. Test višestrukog izbora 1 (MC1)

Analizom glavnih komponenti (PCA) je sagledana varijabilnost oblika krila u celom uzorku jedinki St i P linije, a prve dve PC ose opisuju 34.66% od ukupne varijabilnosti (Slika 4. 38). Na slici 4. 38 se vidi položaj svake jedinke u morfološkom prostoru, njihovo grupisanje, promena oblika krila jedinki koje su doprinele toj varijabilnosti (Slika 4. 38a), kao i vrednosti svih PC osa (Slika 4. 38b).



Slika 4. 38. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u MC1 testu.

Rezultati MANOVA su pokazali da na značajnu razliku u obliku krila utiču efekti linije i pola, kao i njihova interakcija i interakcija sva tri analizirana faktora (status, linija, pol) (Tabela 4. 40).

Tabela 4. 40. Trofaktorska MANOVA oblika krila kod St i P linija.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	790	0.8773	1		0.0634
linija	26	395	0.5048	15	< 0.0001	0.4952
pol	26	395	0.3260	31	< 0.0001	0.6740
status × linija	52	790	0.8777	1		0.0632
status × pol	52	790	0.8548	1		0.0755
linija × pol	26	395	0.8860	2	< 0.01	0.1140
status × linija × pol	52	790	0.7910	2	< 0.001	0.1106

Poređenjem regresionih prava za veličinu i oblik je utvrđeno da postoji značajan uticaj veličine na oblik krila kako na nivou celog uzorka ($r^2 = 0.1227$; $p < 0.0001$), tako i unutar linija St i P i unutar polova (Tabela 4. 41).

Tabela 4. 41. Regresiona analiza veličine i oblika krila kod oba pola i linija St i P.

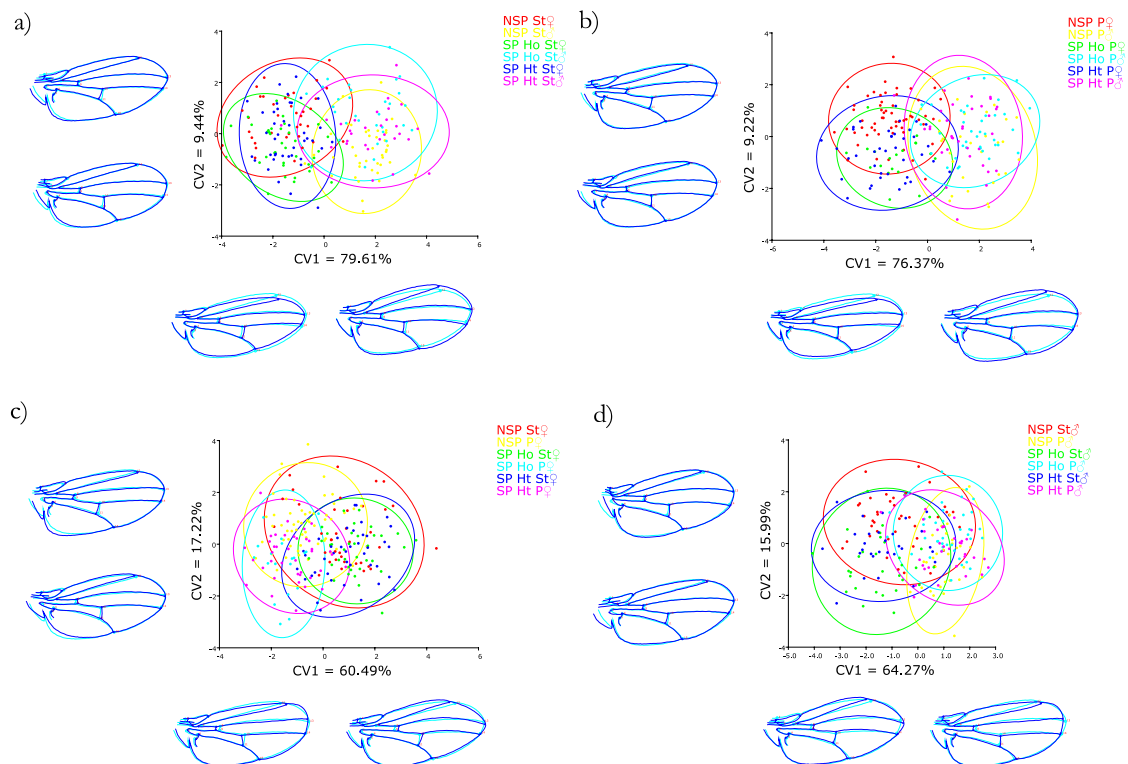
	r^2	p
ženke	0.0684	<0.0001
mužjaci	0.0655	<0.0001
St linija	0.1535	<0.0001
P linija	0.1174	<0.0001

Rezultati trofaktorske MANOVA oblika krila bez efekta alometrije za ceo uzorak, takođe pokazuju da postoji značajan efekat pola i linija, kao pojedinačnih faktora, kao i njihove interakcije i interakcije sva tri faktora (status, linija i pol; Tabela 4. 42).

Tabela 4. 42. Trofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u MC1 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	790	0.8758	1		0.0641
linija	26	395	0.5053	15	< 0.0001	0.4947
pol	26	395	0.8232	3	< 0.0001	0.1768
status \times linija	52	790	0.8796	1		0.0621
status \times pol	52	790	0.8501	1		0.0780
linija \times pol	26	395	0.8928	2	< 0.01	0.1072
status \times linija \times pol	52	790	0.7847	2	< 0.0001	0.1141

Na slici 4. 39 su prikazani rezultati CVA sa promenama oblika krila koje doprinose varijabilnosti prikazanih CV osa za ženke i mužjake St i P linija. Na slici 4. 39 se uočava jasno razdvajanje polova kako u okviru St linije (Slika 4. 39a), tako i u okviru P linije (Slika 4. 39b) po prvoj CV osi. Razlike između linija, između ženki (Slika 4. 39c) i između mužjaka (Slika 4. 39d) su registrovane kod sparenih jedinki.

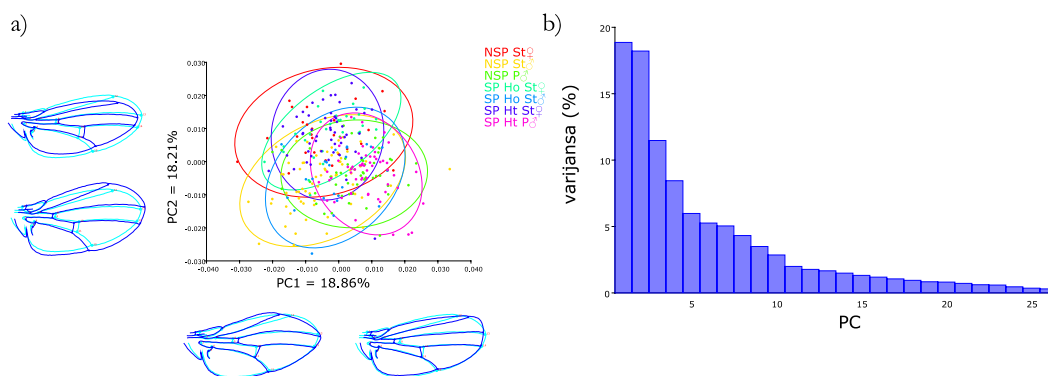


Slika 4. 39. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) St linije, (b) P linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u MC1 testu.

Poređenjem matrica korelacija utvrđeno je da postoje značajne pozitivne korelacije između oblika krila za svaki tip parenja ($St_{\varphi} \times St_{\delta} = 0.7303$, $p < 0.0001$; $P_{\varphi} \times P_{\delta} = 0.7225$, $p < 0.0001$; $St_{\varphi} \times P_{\delta} = 0.7251$, $p < 0.0001$; $P_{\varphi} \times St_{\delta} = 0.7502$, $p < 0.0001$).

4. 5. 2. 1. 2. Test izbora ženki 1 (FC1)

U testu izbora ženki 1 ($St_{\varphi} \times St_{\delta}$, P_{δ}), varijabilnost oblika krila u celom uzorku (PCA) i promene oblika krila koje su doprinele varijabilnosti od 37.07% su prikazane na slici 4. 40.



Slika 4. 40. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC1 testu.

Utvrđene su značajne razlike u obliku krila između jedinki koje su ukrštane u ovom testu (Tabela 4. 43).

Tabela 4. 43. Jednofaktorska MANOVA oblika krila jedinki *D. melanogaster* koje su ukrštane u FC1 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC1	156	1662.418	0.2486	3	< 0.0001	0.2112

Poređenjem regresionih prava za veličinu i oblik utvrđeno je da postoji značajan alometrijski odnos oblika u odnosu na veličinu krila ($r^2 = 0.1128$; $p < 0.0001$).

Rezultati jednofaktorske MANOVA pokazuju da postoji značajna razlika u obliku krila bez efekta alometrije između jedinki ukrštanih u FC1 testu (Tabela 4. 44), pri čemu linija i pol, kao pojedinačni faktori imaju značajan efekat na razlike u obliku (Tabela 4. 45).

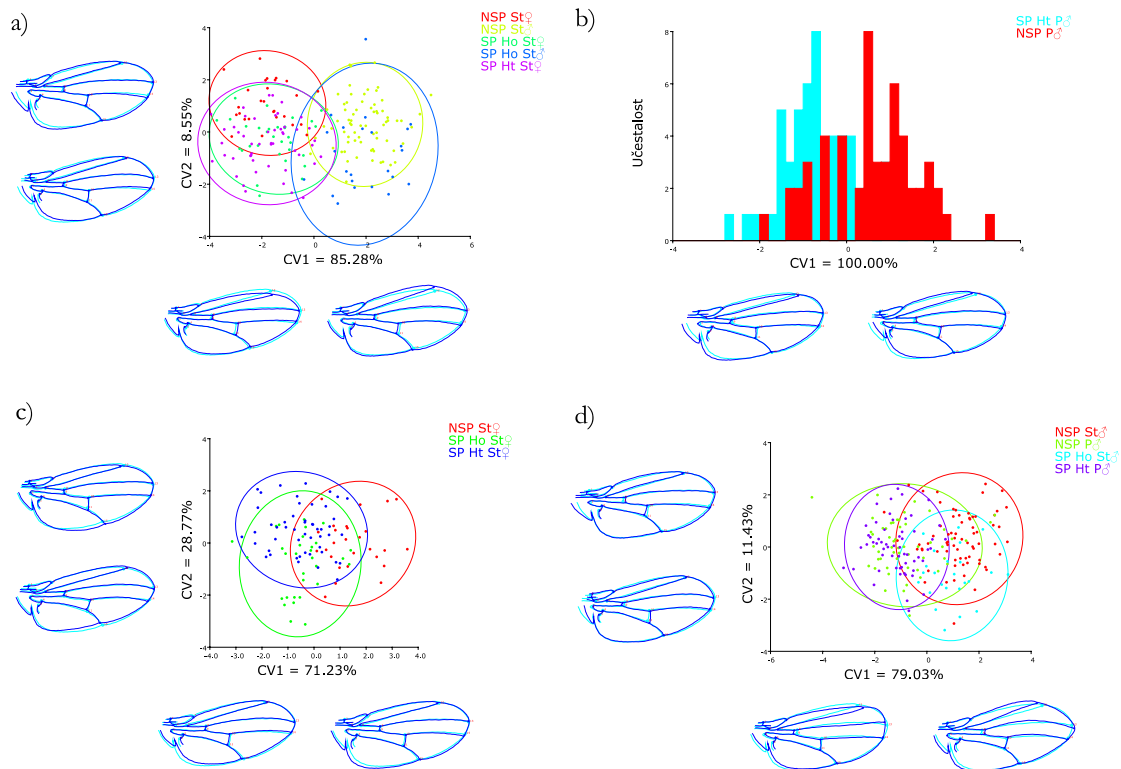
Tabela 4. 44. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC1 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC1	156	1662.418	0.2486	3	< 0.0001	0.2112

Tabela 4. 45. MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC1 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	568	0.8030	1		0.1039
linija	26	284	0.6108	7	< 0.0001	0.3892
pol	26	284	0.7957	3	< 0.0001	0.2043

Na slici 4. 41 su prikazani CVA plotovi sa promenama oblika krila koje doprinose varijabilnosti prikazanih CV osa za mužjake i ženke i linije St i P. Jasno razdvajanje grupa se uočava za mužjake i ženke St linije prema CV1 osi (Slika 4. 41a).

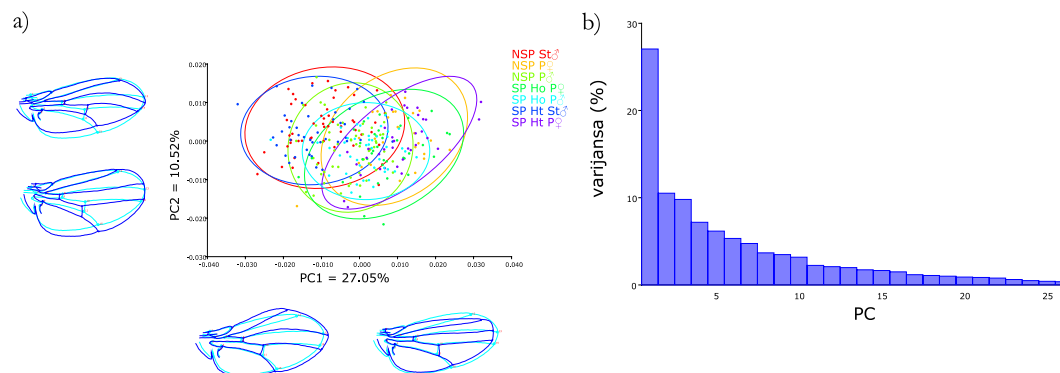


Slika 4. 41. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) St linije, (b) P linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC1 ukrštanju.

Poređenjem matrica korelacija utvrđeno je da postoje značajne pozitivne korelacije između oblika krila kako za homogamni, tako i za heterogamni tip parenja ($St_{\varphi} \times St_{\sigma} = 0.7112, p < 0.0001$; $St_{\varphi} \times P_{\sigma} = 0.7545, p < 0.0001$).

4. 5. 2. 1. 3. Test izbora ženki 2 (FC2)

Varijabilnost oblika krila u celom uzorku (PCA analiza) i promene oblika krila koje su doprinele varijabilnosti od 37.56% u testu izbora ženki 2 ($P_{\varphi} \times St_{\sigma}, P_{\sigma}$) su prikazane na slici 4. 42.



Slika 4. 42. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC2 testu.

Utvrđene su značajne razlike u obliku krila između jedinki koje su ukrštane u FC2 testu (Tabela 4. 46).

Tabela 4. 46. Jednofaktorska MANOVA oblika krila u FC2 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC2	182	1904	0.1585	3	< 0.0001	0.2378

Poređenjem regresionih prava za veličinu i oblik je utvrđeno da postoji značajan alometrijski odnos oblika krila u odnosu na veličinu ($r^2 = 0.0539$; $p < 0.0001$).

Utvrđene su značajne razlike za oblik krila bez efekta alometrije između jedinki ukrštanih u FC2 testu (Tabela 4. 47), pri čemu sva tri analizirana faktora (status, linija, pol) značajno doprinose ovim razlikama (Tabela 4. 48).

Tabela 4. 47. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC2 testu.

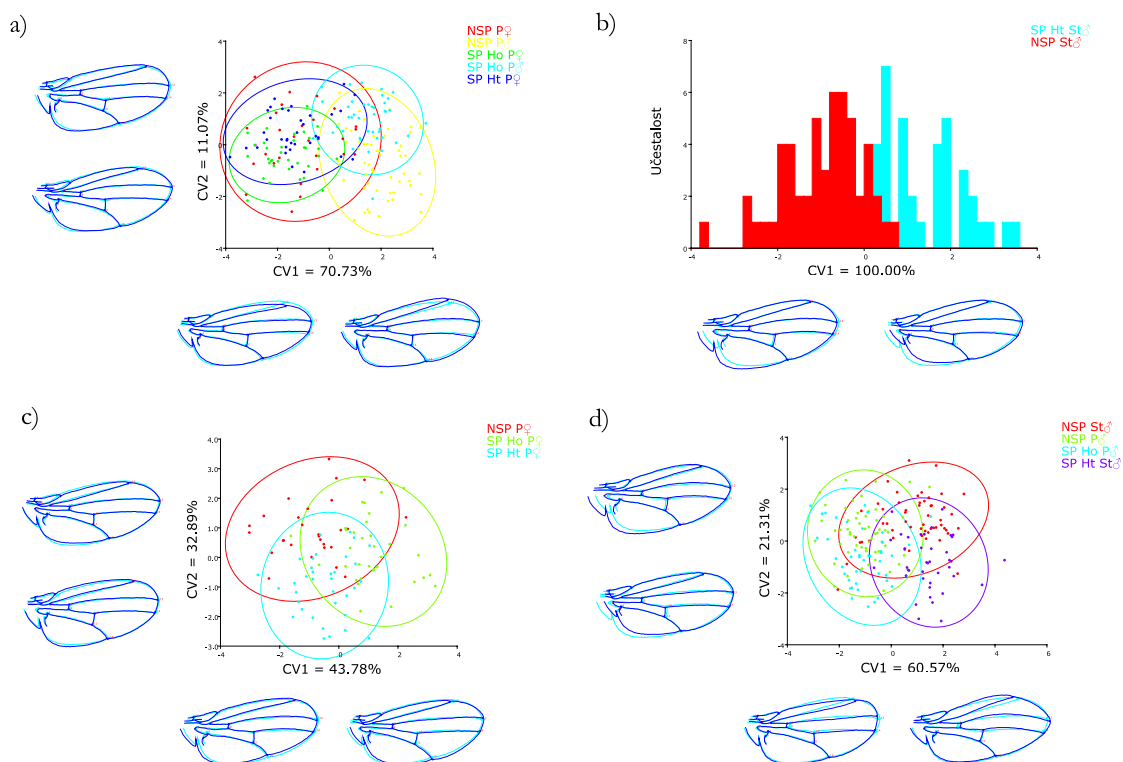
	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC2	182	1904	0.1585	3	< 0.0001	0.2378

Tabela 4. 48. MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC2 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	78	841	0.6138	2	< 0.0001	0.1506
linija	26	281	0.6586	6	< 0.0001	0.3414
pol	26	281	0.6891	5	< 0.0001	0.3109

Grupisanje jedinki u morfološkom prostoru CVA, kao i promena oblika koje doprinose varijabilnosti prikazanih CV osa za oba pola i obe linije prikazani su na slici 4. 43. Na slici 4. 43a se jasno uočava razdvajanje polova prema prvoj CV osi. Prema prvoj CV

osi su se jasno razdvojile i linije St i P, dok su se po drugoj osi razdvojili spareni i nespareni mužjaci St linije (Slika 4. 43d).



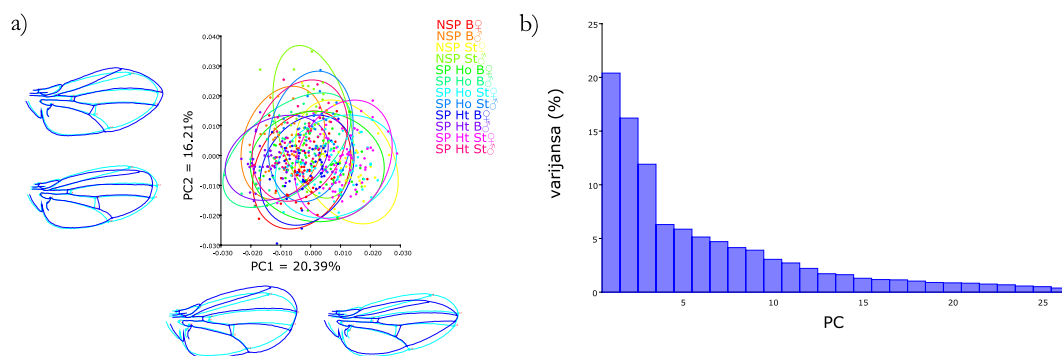
Slika 4. 43. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) P linije, (b) St linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC2 ukrštanju.

Poređenjem matrica korelacija utvrđeno je da postoje značajne pozitivne korelacije između oblika krila za oba tipa parenja ($P_{♀} \times P_{♂} = 0.7112$, $p < 0.0001$; $P_{♀} \times St_{♂} = 0.7545$, $p < 0.0001$).

4. 5. 2. 2. St × B ukrštanje

4. 5. 2. 2. 1. Test višestrukog izbora 2 (MC2)

U testu višestrukog izbora 2 (St × B), varijabilnost oblika krila u celom uzorku, gde prve dve PC ose opisuju 36.60% ukupne varijabilnosti, kao i promene oblika koje doprinose tim varijabilnostima, prikazane su na slici 4. 44.



Slika 4. 44. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u MC2 testu.

Rezultati trofaktorske MANOVA su pokazali da na značajne razlike u obliku krila utiču efekti statusa parenja, linije i pola, kao i da postoje značajne interakcije status \times linija, status \times pol i linija \times pol (Tabela 4. 49).

Tabela 4. 49. Trofaktorska MANOVA oblika krila kod St i B linija.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	1030	0.7713	3	< 0.0001	0.1218
linija	26	515	0.5504	14	< 0.0001	0.4496
pol	26	515	0.4164	2	< 0.0001	0.5836
status \times linija	52	1030	0.8098	2	< 0.0001	0.1001
status \times pol	52	1030	0.8487	2	< 0.01	0.0788
linija \times pol	26	515	0.9268	2	< 0.05	0.0732
status \times linija \times pol	52	1030	0.9014	1		0.0506

Poređenjem regresionih prava za veličinu i oblik je utvrđeno da postoji značajan uticaj veličine na oblik krila, kako na nivou celog uzorka ($r^2 = 0.1113$; $p < 0.0001$), tako i unutar mužjaka i ženki i linija St i B (Tabela 4. 50).

Tabela 4. 50. Regresiona analiza veličine i oblika krila kod oba pola i linija St i B.

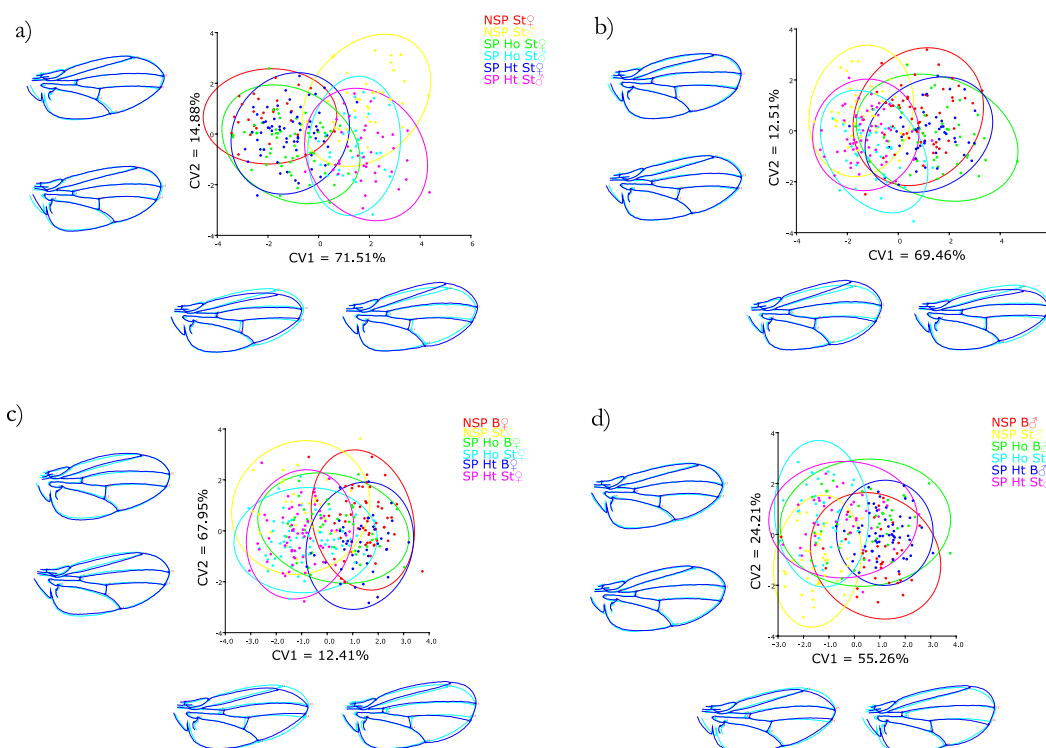
	r^2	p
ženke	0.0508	<0.0001
mužjaci	0.0390	<0.0001
St linija	0.1441	<0.0001
B linija	0.0969	<0.0001

Utvrđeno je da postoji značajna razlika u obliku krila, bez efekta alometrije, za faktore status, linija i pol, kao i njihove interakcije, osim interakcije sva tri faktora (status \times linija \times pol) (Tabela 4. 51).

Tabela 4. 51. Trofaktorska MANOVA za oblik krila bez efekta alometrije u MC2 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	1030	0.7773	3	< 0.0001	0.1184
linija	26	515	0.5775	14	< 0.0001	0.4225
pol	26	515	0.9206	2	< 0.05	0.0794
status \times linija	52	1030	0.8140	2	< 0.0001	0.0978
status \times pol	52	1030	0.8463	2	< 0.05	0.0801
linija \times pol	26	515	0.9281	2	< 0.05	0.0719
status \times linija \times pol	52	1030	0.9046	1		0.0489

Razdvajanje svake od grupa, za mužjake i ženke St i B linija, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti, prikazane su na slici 4. 45. U okviru svake linije se uočava razdvajanje između polova (Slika 4. 45a-b), dok je, u okviru ženki, jasno razdvajanje prema linijama po prvoj CV osi (Slika 4. 45d).

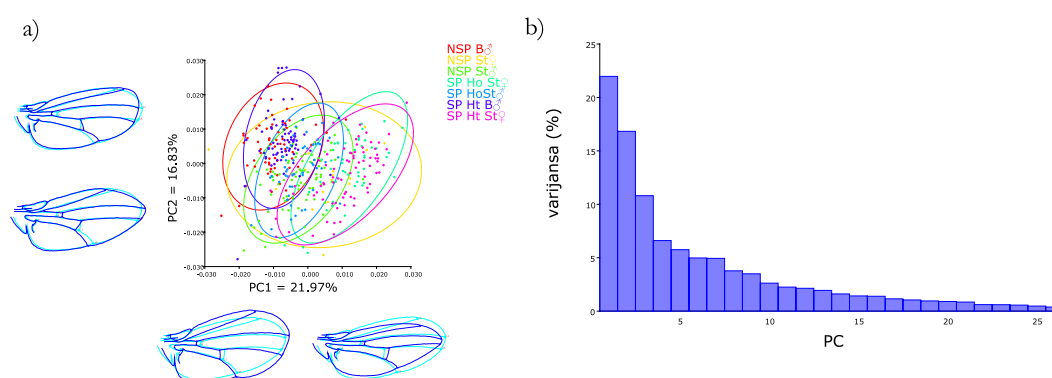


Slika 4. 45. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) St linije, (b) B linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u MC2 testu.

Poređenjem matrica korelacija utvrđeno je da postoje značajne pozitivne korelacije između oblika krila za sva četiri tipa parenja ($St_{\varphi} \times St_{\sigma} = 0.7761$, $p < 0.0001$; $B_{\varphi} \times B_{\sigma} = 0.7857$, $p < 0.0001$; $St_{\varphi} \times B_{\sigma} = 0.8258$, $p < 0.0001$; $B_{\varphi} \times St_{\sigma} = 0.7782$, $p < 0.0001$).

4. 5. 2. 2. 2. Test izbora ženki 3 (FC3)

U testu izbora ženki 3 ($St_{\varphi} \times St_{\sigma}$, B_{σ}), varijabilnost oblika krila u celom uzorku i promene oblika krila koje su doprinele varijabilnosti od 38.79% su prikazane na slici 4.46.



Slika 4. 46. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC3 testu.

Utvrđene su značajne razlike u obliku krila između jedinki koje su ukrštane u FC3 testu (Tabela 4. 52).

Tabela 4.52. Jednofaktorska MANOVA oblika krila u FC3 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC3	156	2226	0.0714	8	< 0.0001	0.3623

Poređenjem regresionih prava za veličinu i oblik utvrđeno je da postoji značajan uticaj veličine na oblik krila ($r^2 = 0.1419$; $p < 0.0001$).

Pokazano je da postoje značajne razlike u obliku krila bez efekta alometrije između jedinki ukrštanih u FC3 testu (Tabela 4. 53), kao i da na ove razlike značajan uticaj imaju sva tri analizirana faktora (status, linija, pol) (Tabela 4. 54).

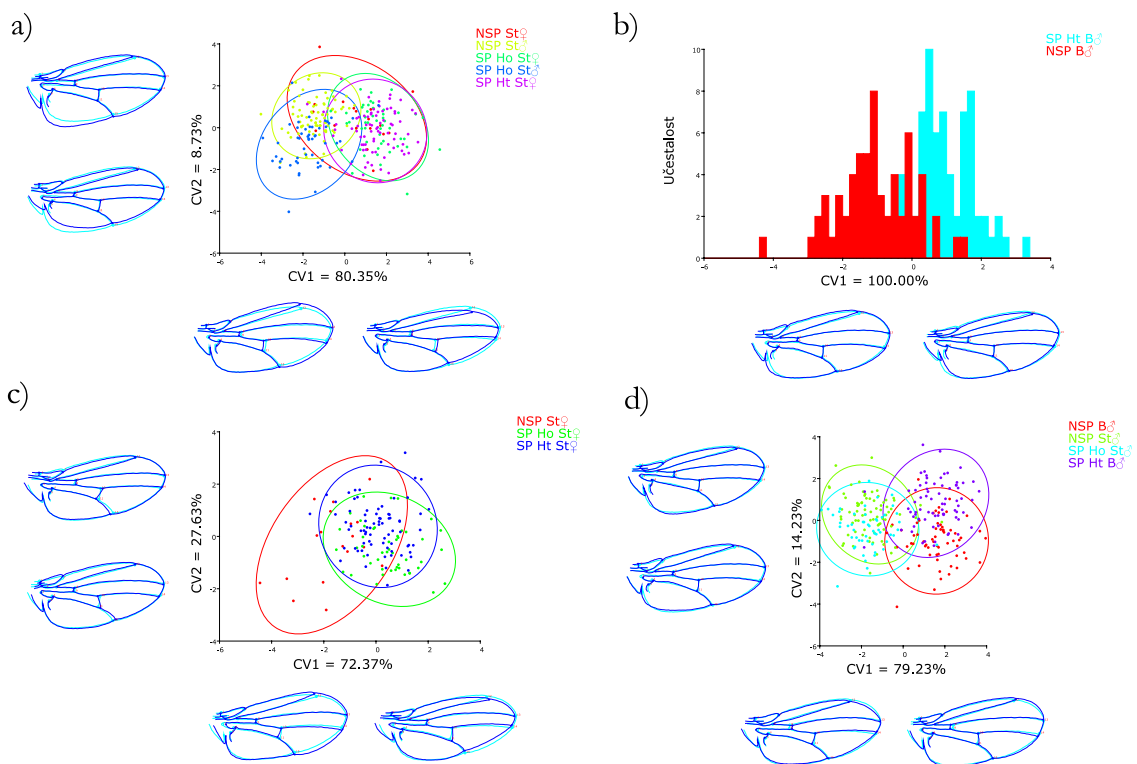
Tabela 4. 53. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC3 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC3	156	2226	0.2307	4	< 0.0001	0.2212

Tabela 4. 54. MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC3 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	760	0.7635	2	< 0.0001	0.1262
linija	26	380	0.5868	10	< 0.0001	0.4132
pol	26	380	0.8787	2	< 0.01	0.1213

Promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prikazanih CV osa, za mužjake i ženke i linije St i B, prikazane su na slici 4. 47. Prema prvoj CV osi su se jasno izdvojile grupe mužjaka i ženki u okviru St linije (Slika 4. 47a), kao i mužjaci linija St i B (Slika 4. 47d).



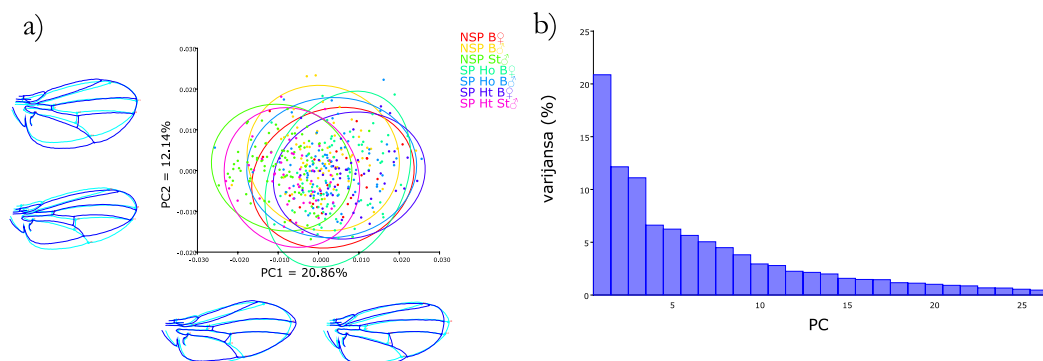
Slika 4.47. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) St linije, (b) B linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC3 testu.

Značajne pozitivne korelacije između oblika krila za oba tipa parenja, su utvrđene poređenjem matrica korelacija ($St_{\text{♀}} \times St_{\text{♂}} = 0.8447$, $p < 0.0001$; $St_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}} = 0.8047$, $p < 0.0001$).

4. 5. 2. 2. 3. Test izbora ženki 4 (FC4)

U testu izbora ženki 4 ($B_{\text{♀}} \times St_{\text{♂}}$, $B_{\text{♂}}$), prve dve PC ose opisuju 33.00% varijabilnosti oblika krila u celom uzorku. Na slici 4. 48. je prikazan položaj svake jedinke u

PCA morfološkom prostoru (Slika 4. 48a), kao i promene oblika krila koje su doprinele ovoj varijabilnosti (Slika 4. 48b).



Slika 4. 48. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC4 testu.

Utvrđene su značajne razlike u obliku krila između jedinki koje su ukrštane u FC4 testu (Tabela 4. 55).

Tabela 4. 55. Jednofaktorska MANOVA oblika krila u FC4 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC4	156	2407	0.2926	4	< 0.0001	0.1890

Značajan alometrijski odnos veličine i oblika krila utvrđen je poređenjem regresionih prava ($r^2 = 0.0919$; $p < 0.0001$).

Rezultati jednofaktorske MANOVA za oblik krila bez efekta alometrije pokazuju da postoje značajne razlike između jedinki ukrštanih u FC4 testu (Tabela 4. 56), pri čemu značajan efekat na oblik imaju sva tri pojedinačna faktora (status, linija i pol) (Tabela 4. 57).

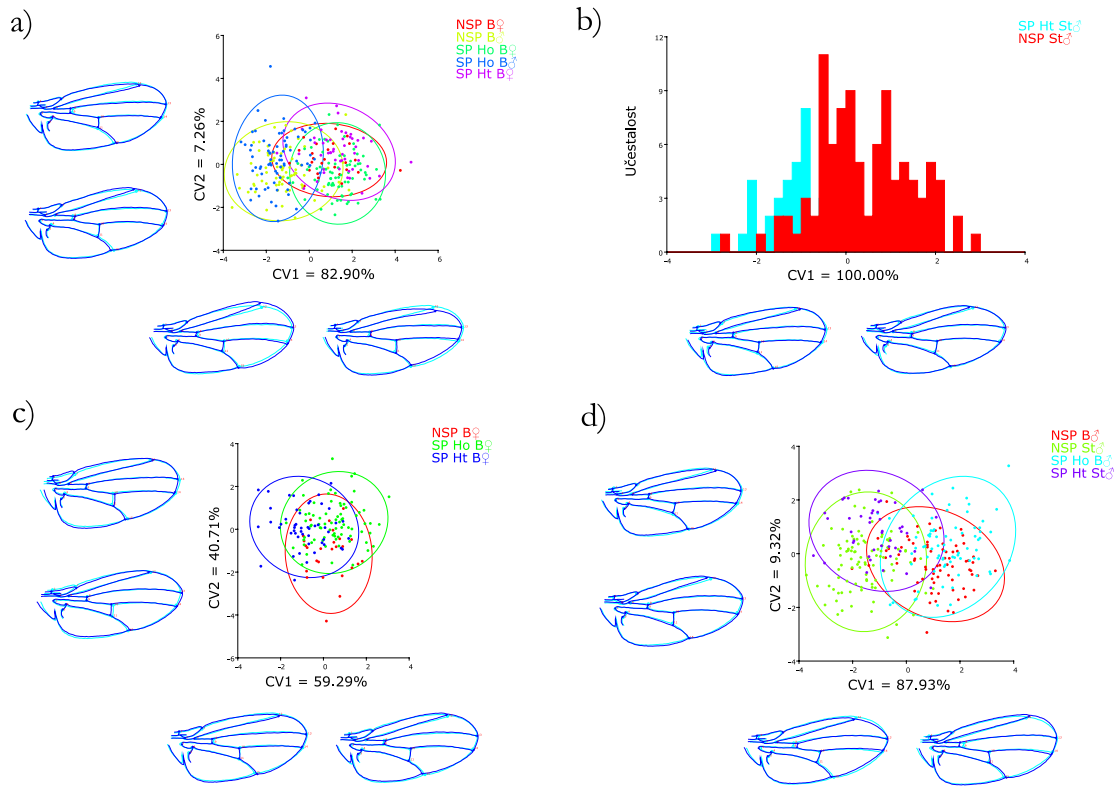
Tabela 4. 56. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC4 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC4	156	2407	0.2926	4	< 0.0001	0.1890

Tabela 4. 57. MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC4 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	822	0.7964	2	< 0.001	0.1076
linija	26	411	0.4928	16	< 0.0001	0.5072
pol	26	411	0.6731	8	< 0.0001	0.3269

Na slici 4. 49 se uočava jasno grupisanje i razdvajanje mužjaka i ženki u okviru B linije (Slika 4. 49a), kao i razlike između mužjaka B i St linija (Slika 4. 49d).



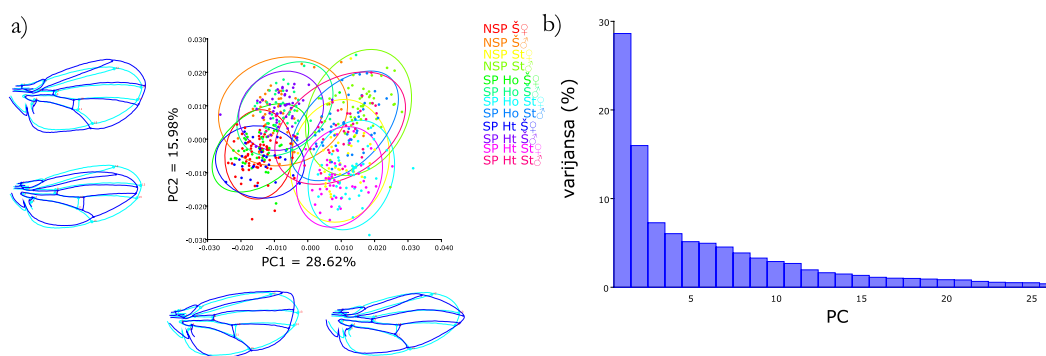
Slika 4. 49. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) B linije, (b) St linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC4 testu.

Poređenjem matrica korelacija su utvrđene značajne pozitivne korelacije između oblika krila, kako za homogamni, tako i za heterogamni tip parenja ($B_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}} = 0.8411$, $p < 0.0001$; $B_{\text{♀}} \times St_{\text{♂}} = 0.7511$, $p < 0.0001$).

4. 5. 2. 3. St \times Š ukrštanje

4. 5. 2. 3. 1. Test višestrukog izbora 3 (MC3)

U testu višestrukog izbora 3 (St \times Š), varijabilnost u obliku krila jedinki koju opisuju prve dve PC ose sa 44.60% od ukupne varijabilnosti, kao i promene oblika koje doprinose tim varijabilnostima, prikazana je na slici 4. 50.



Slika 4. 50. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u MC3 testu.

Utvrđeno je da na oblik krila značajan uticaj imaju sva tri analizirana faktora (status, linija, pol), kao i interakcije faktora (Tabela 4. 58).

Tabela 4. 58. Trofaktorska MANOVA oblika krila kod St i Š linija.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	1020	0.6751	4	< 0.0001	0.1784
linija	26	510	0.1595	103	< 0.0001	0.8405
pol	26	510	0.2950	47	< 0.0001	0.7050
status \times linija	52	1020	0.7845	3	< 0.0001	0.1143
status \times pol	52	1020	0.7642	3	< 0.0001	0.1258
linija \times pol	26	510	0.8293	4	< 0.0001	0.1707
status \times linija \times pol	52	1020	0.7855	3	< 0.0001	0.1137

Poređenjem regresionih prava za veličinu i oblik je utvrđeno da postoji značajan uticaj veličine na oblik krila na nivou celog uzorka ($r^2 = 0.0999$, $p < 0.0001$), unutar mužjaka i ženki, kao i unutar St i Š linija (Tabela 4. 59).

Tabela 4. 59. Regresiona analiza veličine i oblika krila kod oba pola i linija St i Š.

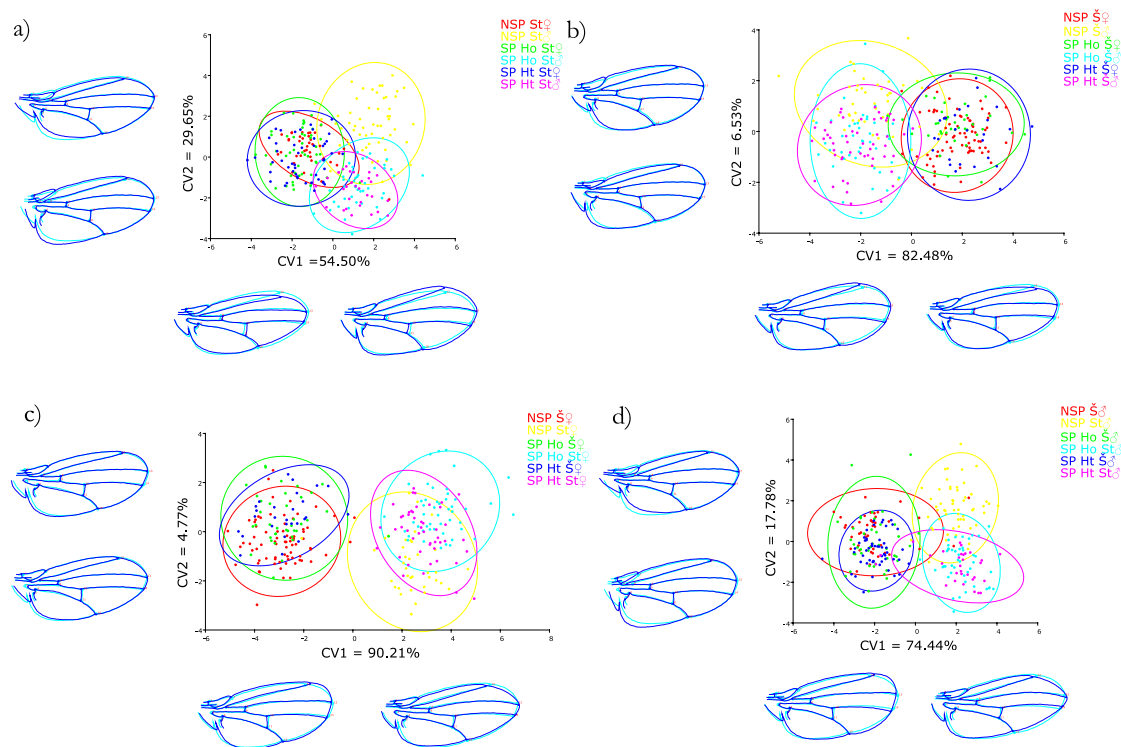
	r^2	p
ženke	0.0426	<0.0001
mužjaci	0.0302	<0.0001
St linija	0.1460	<0.0001
Š linija	0.1390	<0.0001

Trofaktorska MANOVA za oblik krila, bez efekta alometrije je pokazala da na oblik krila značajan uticaj imaju faktori status, linija i pol, kao i njihove interakcije (Tabela 4. 60).

Tabela 4. 60. Trofaktorska MANOVA za oblik krila bez efekta alometrije u MC3 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	1020	0.6791	4	< 0.0001	0.1759
linija	26	510	0.1642	100	< 0.0001	0.8358
pol	26	510	0.7963	5	< 0.0001	0.2037
status \times linija	52	1020	0.7883	2	< 0.0001	0.1122
status \times pol	52	1020	0.7630	3	< 0.0001	0.1265
linija \times pol	26	510	0.8171	4	< 0.0001	0.1829
status \times linija \times pol	52	1020	0.7873	2	< 0.0001	0.1127

Na slici 4. 51a-d se uočava jasno razdvajanje između mužjaka i ženki, linija St i B, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti.

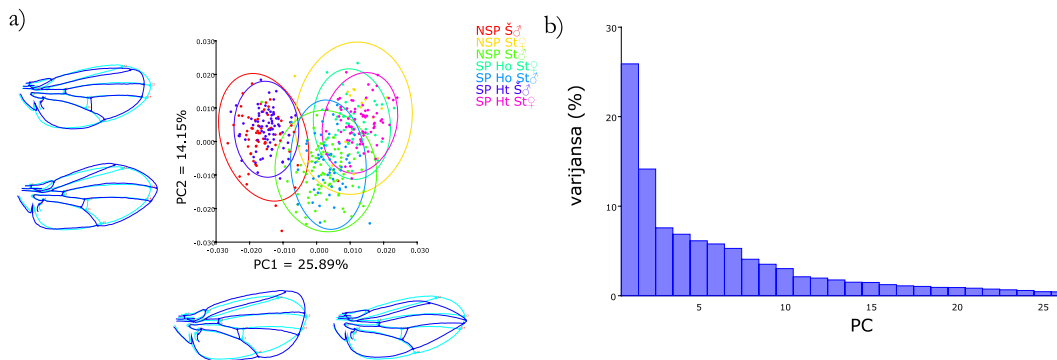


Slika 4. 51. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) St linije, (b) Š linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u MC3 testu.

Poređenjem matrica korelacija su utvrđene značajne pozitivne korelacije između oblika krila za sva četiri tipa parenja ($St_{\text{♀}} \times St_{\text{♂}} = 0.7988$, $p < 0.0001$; $\check{S}_{\text{♀}} \times \check{S}_{\text{♂}} = 0.6940$, $p < 0.0001$; $St_{\text{♀}} \times \check{S}_{\text{♂}} = 0.7575$, $p < 0.0001$; $\check{S}_{\text{♀}} \times St_{\text{♂}} = 0.6535$, $p < 0.0001$).

4. 5. 2. 3. 2. Test izbora ženki 5 (FC5)

U testu izbora ženki 5 ($St_{\varphi} \times St_{\sigma}, \check{S}_{\delta}$), prve dve PC ose opisuju 40.04% od ukupne varijabilnosti oblika krila u uzorku. Na slici 4. 52 je prikazan položaj jedinki u morfološkom prostoru prema prve dve PC ose, kao i oblici krila koji su doprineli ovoj varijabilnosti.



Slika 4. 52. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC5 testu.

Utvrdene su značajne razlike u obliku krila između jedinki koje su ukrštane u FC5 testu (Tabela 4. 61).

Tabela 4. 61. Jednofaktorska MANOVA oblika krila u FC5 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC5	156	2349	0.0250	13	< 0.0001	0.4668

Poređenjem regresionih prava za veličinu i oblik je utvrđeno da postoji značajan alometrijski odnos oblika krila i veličine krila ($r^2 = 0.1352$; $p < 0.0001$).

Jednofaktorska MANOVA je pokazala da postoje značajne razlike između jedinki ukrštanih u FC5 testu, za oblik krila bez efekta alometrije (Tabela 4. 62), pri čemu značajan efekat na promenu oblika imaju pojedinačni faktori status, linija i pol (Tabela 4. 63).

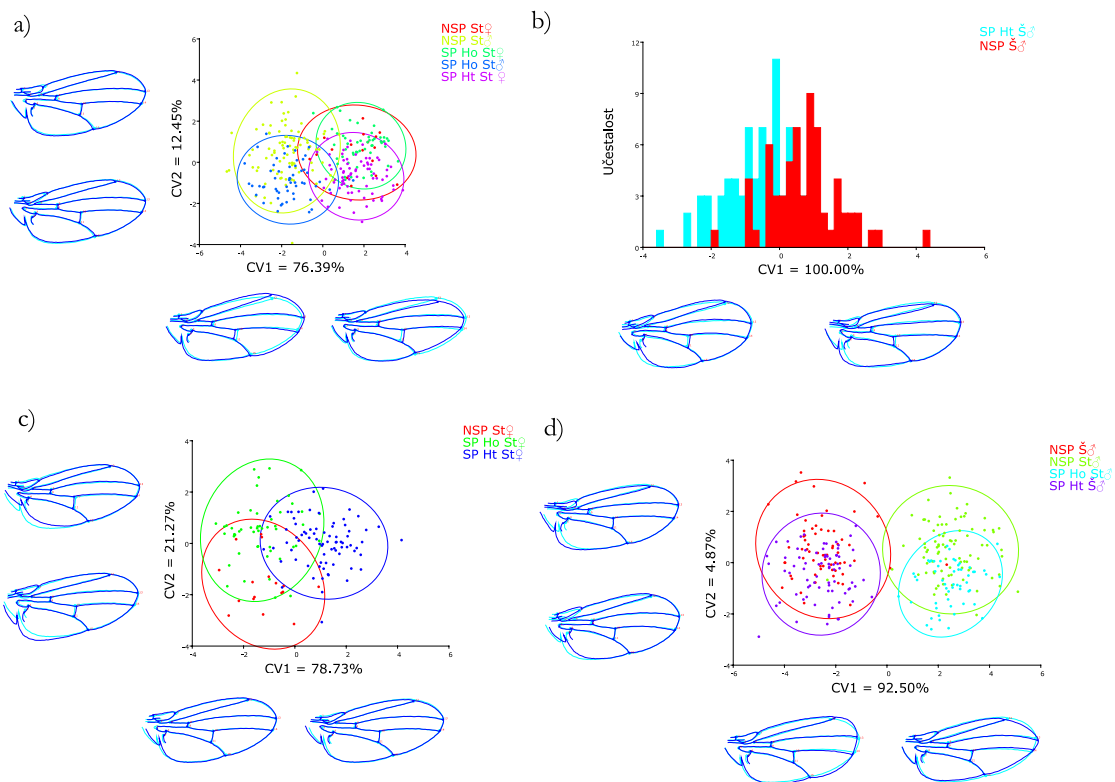
Tabela 4. 62. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC5 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC5	156	2349	0.1191	7	< 0.0001	0.3042

Tabela 4. 63. MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC5 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	802	0.7102	3	< 0.0001	0.1572
linija	26	401	0.2950	37	< 0.0001	0.7050
pol	26	401	0.6881	7	< 0.0001	0.3119

Plotovi sa promenama oblika krila koje doprinose varijabilnosti prikazanih CV osa za mužjake i ženke i linije St i Š ukrštane u ovom testu su prikazani na slici 4. 54. Jasno se uočava grupisanje i razdvajanje polova po prvoj CV osi u okviru St linije (Slika 4. 54a), kao i razdvajanje mužjaka prema pripadnosti liniji (Slika 4. 53d).

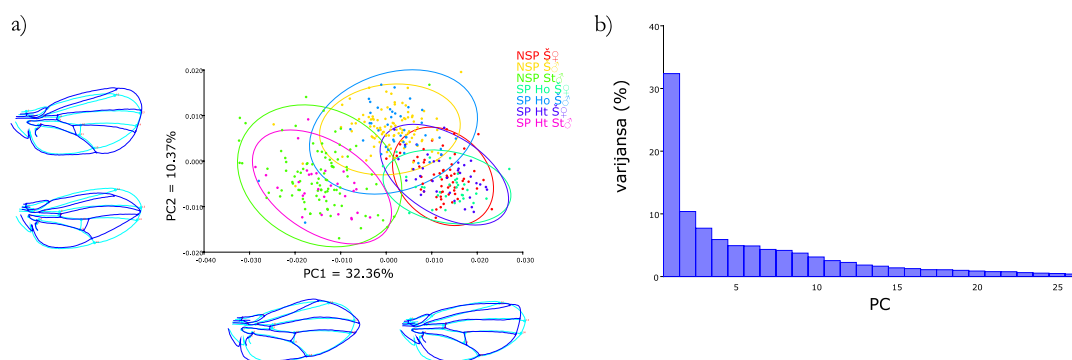


Slika 4. 53. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) St linije, (b) Š linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC5 testu.

Poređenjem matrica korelacija su utvrđene značajne pozitivne korelacije između oblika krila za oba tipa parenja ($St_{\text{♀}} \times St_{\text{♂}} = 0.8490$, $p < 0.0001$; $St_{\text{♀}} \times Š_{\text{♂}} = 0.7136$, $p < 0.0001$).

4. 5. 2. 3. 3. Test izbora ženki 6 (FC6)

U testu izbora ženki 6 ($\check{S}_{\text{♀}} \times St_{\text{♂}}, \check{S}_{\text{♂}}$), prve dve PC ose opisuju 42.72% od ukupne varijabilnosti oblika krila u celom uzorku. Položaj jedinki u morfološkom prostoru prema prve dve PC ose, kao i oblici krila koji su doprineli ovim varijabilnostima prikazani su na slici 4. 54. Po prvoj PC osi se razdvajaju mužjaci i ženke St linije, dok se po drugoj PC osi izdvajaju mužjaci Š linije (Slika 4. 54a).



Slika 4. 54. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC6 testu.

Utvrđene su značajne razlike u obliku krila između jedinki ukrštanih u FC6 testu (Tabela 4. 64).

Tabela 4. 64. Jednofaktorska MANOVA oblika krila u FC6 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC6	156	2179	0.0306	11	< 0.0001	0.4479

Značajan alometrijski odnos veličine i oblika krila je utvrđen poređenjem regresionih prava ($r^2 = 0.1553$; $p < 0.0001$).

Rezultati jednofaktorske MANOVA pokazuju da postoje značajne razlike u obliku krila bez efekta alometrije između jedinki ukrštanih u ovom testu (Tabela 4. 65). Pored toga, MANOVA glavnih efekata je pokazala da na oblik krila značajan uticaj imaju faktori status, linija i pol (Tabela 4. 66).

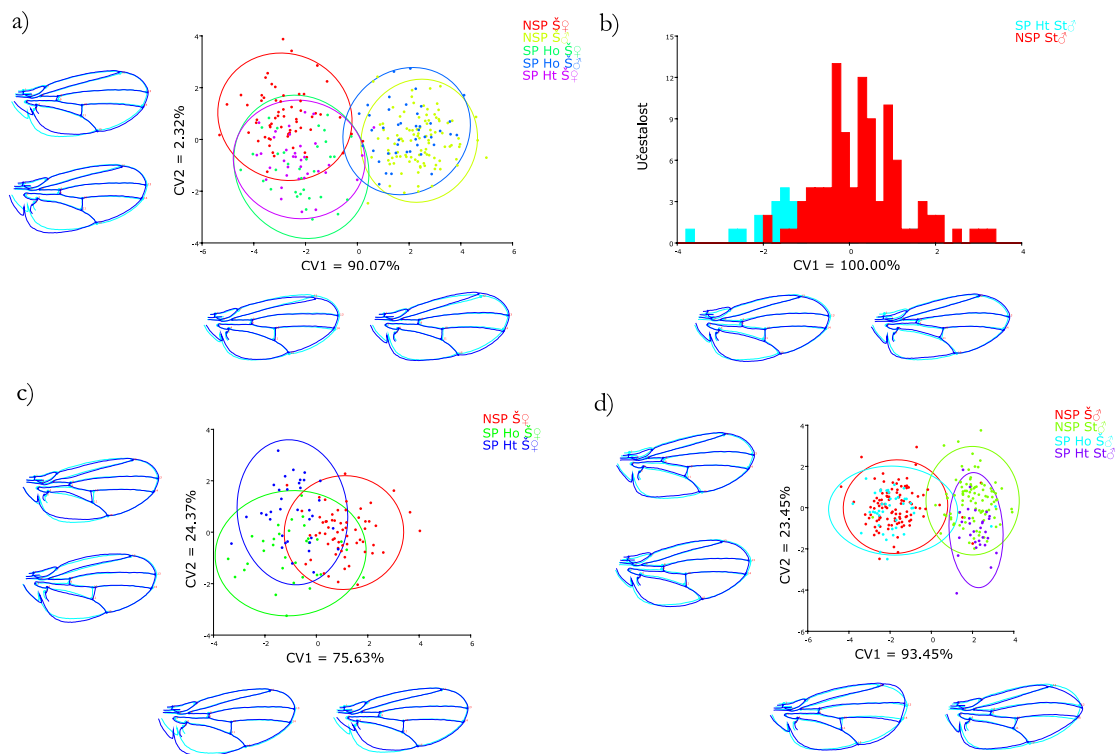
Tabela 4. 65. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC6 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC6	156	2179	0.1264	6	< 0.0001	0.2971

Tabela 4. 66. MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC6 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	744	0.8242	1	< 0.05	0.0921
linija	26	372	0.2930	35	< 0.0001	0.7070
pol	26	372	0.6860	7	< 0.0001	0.3140

Razlike između grupa, kao i promene oblika krila koje doprinose razlikama po prve dve CV ose su prikazane na slici 4. 55. Najuočljivije je grupisanje i razdvajanje mužjaka i ženki u okviru Š linije (Slika 4. 55a), kao i u okviru mužjaka između linija St i Š (Slika 4. 55d).



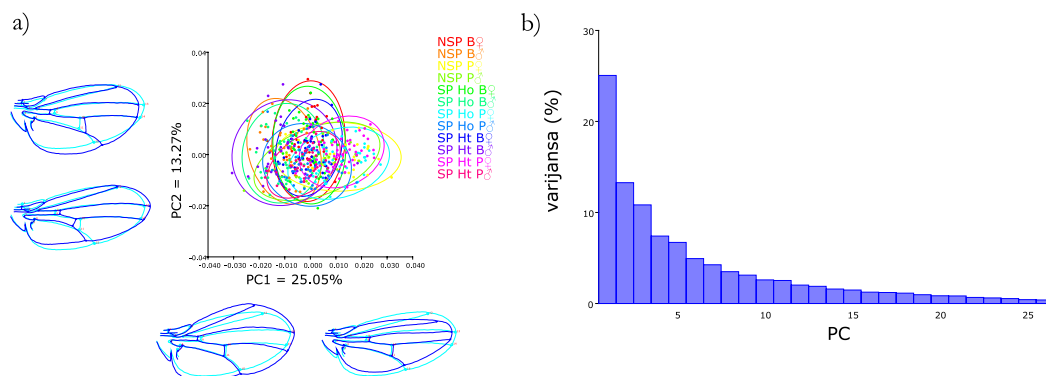
Slika 4. 55. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) Š linije, (b) St linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC6 testu.

Poređenjem matrica korelacija su utvrđene značajne pozitivne korelacije između oblika krila za oba tipa parenja ($\check{S}_{\text{♀}} \times \check{S}_{\text{♂}} = 0.7657$, $p < 0.0001$; $\check{S}_{\text{♀}} \times \text{St}_{\text{♂}} = 0.7682$, $p < 0.0001$).

4. 5. 2. 4. P × B ukrštanje

4. 5. 2. 4. 1. Test višestrukog izbora 4 (MC4)

Na slici 4. 56 prikazana je varijabilnost u obliku krila jedinki ukrštanih u testu višestrukog izbora 4 (P × B), koju prve dve PC ose opisuju sa 38.32% od ukupne varijabilnosti, kao i promene oblika krila koje doprinose toj varijabilnosti.



Slika 4. 56. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u MC4 testu.

Trofaktorska MANOVA je pokazala da na oblik krila jedinki ukrštanih u MC4 testu značajan uticaj imaju faktori status, linija i pol, kao i interakcije faktora status × pol i status × linija × pol (Tabela 4. 67).

Tabela 4. 67. Trofaktorska MANOVA oblika krila kod P i B linija.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	946	0.8549	1	< 0.05	0.0754
linija	26	473	0.3288	37	< 0.0001	0.6712
pol	26	473	0.3499	34	< 0.0001	0.6501
status × linija	52	946	0.8773	1		0.0634
status × pol	52	946	0.8523	2	< 0.05	0.0768
linija × pol	26	473	0.9337	1		0.0663
status × linija × pol	52	946	0.8274	2	< 0.001	0.0904

Značajan uticaj veličine na oblik krila, kako na nivou celog uzorka ($r^2 = 0.1588$, $p < 0.0001$), tako i unutar mužjaka i ženki i linija P i B (Tabela 4. 68), utvrđen je poređenjem regresionih prava.

Tabela 4. 68. Regresiona analiza veličine i oblika krila kod oba pola i linija P i B.

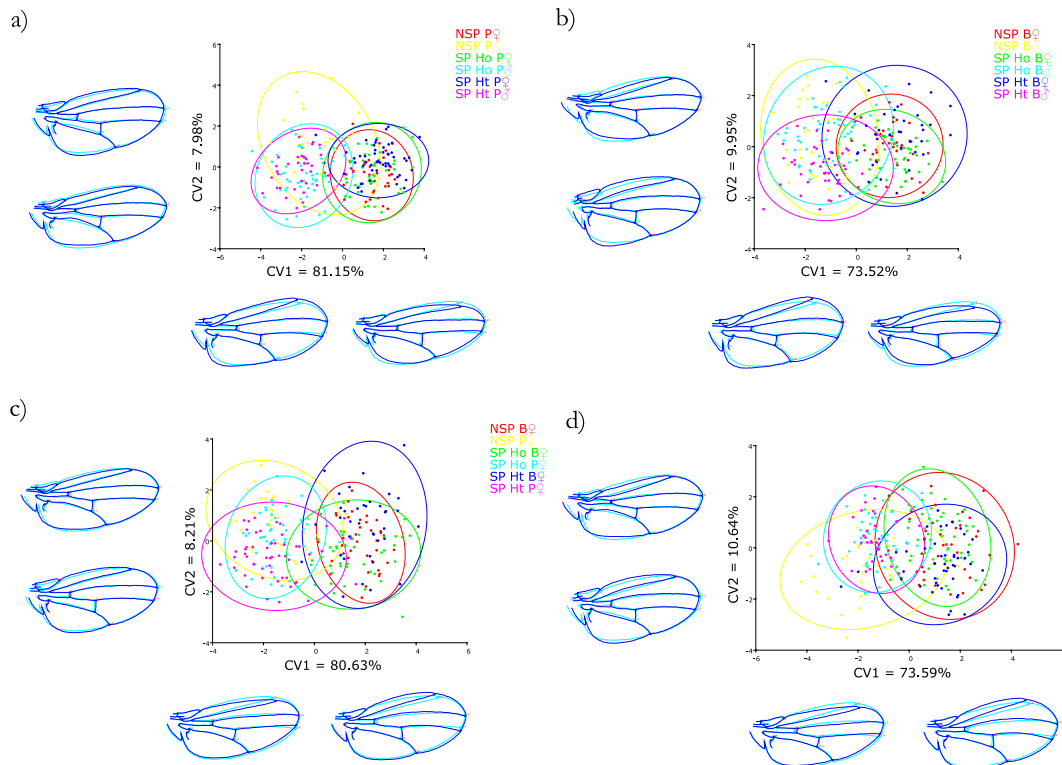
	r ²	p
ženke	0.1085	<0.0001
mužjaci	0.0864	<0.0001
P linija	0.1953	<0.0001
B linija	0.0999	<0.0001

Utvrđeno je da na oblik krila bez efekta alometrije značajan efekat imaju faktori status, linija i pol, kao i interakcije faktora status × pol i status × linija × pol (Tabela 4. 69).

Tabela 4. 69. Trofaktorska MANOVA za oblik krila bez efekta alometrije u MC4 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η ² _{partial}
status	52	946	0.8280	2	< 0.001	0.0900
linija	26	473	0.4080	26	< 0.0001	0.5920
pol	26	473	0.7968	5	< 0.0001	0.2032
status × linija	52	946	0.8817	1		0.0610
status × pol	52	946	0.8533	2	< 0.05	0.0763
linija × pol	26	473	0.9374	1		0.0626
status × linija × pol	52	946	0.8339	2	< 0.01	0.0868

Na slici 4. 57a-d je prikazano razdvajanje grupa, za linije P i B, mužjake i ženke, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti.

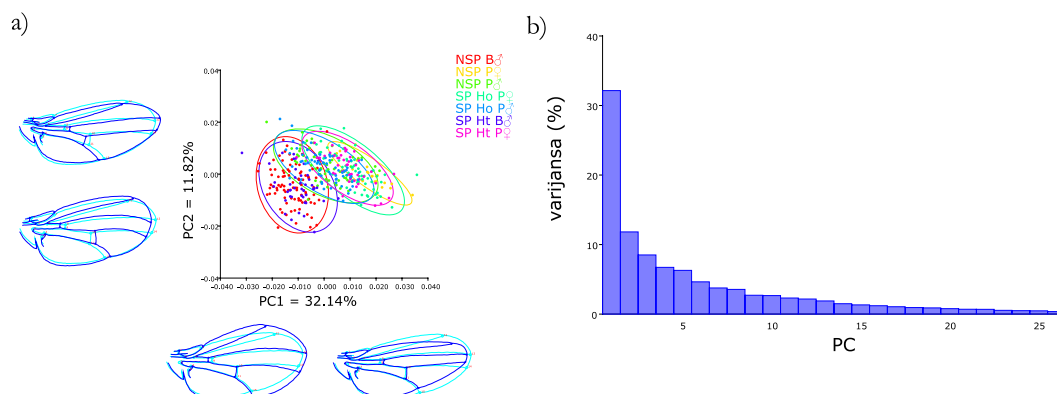


Slika 4. 57. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) P linije, (b) B linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u MC4 testu.

Poređenjem matrica korelacija utvrđene su značajne pozitivne korelacije između oblika krila za sva četiri tipa parenja ($P_{\text{♀}} \times P_{\text{♂}} = 0.8103$, $p < 0.0001$; $B_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}} = 0.7479$, $p < 0.0001$; $P_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}} = 0.7655$, $p < 0.0001$; $B_{\text{♀}} \times P_{\text{♂}} = 0.7438$, $p < 0.0001$).

4. 3. 2. 4. 2. Test izbora ženki 7 (FC7)

U testu izbora ženki 7 ($P_{\text{♀}} \times P_{\text{♂}}, B_{\text{♂}}$), prve dve ose opisuju 43.95% od ukupne varijabilnosti oblika krila. Položaj jedinki u morfološkom prostoru prema prve dve PC ose, kao i oblici krila koji su doprineli ovim varijabilnostima prikazani su na slici 4. 58. Grupisanje i razdvajanje grupa je najuočljivije po prvoj PC osi, gde se razdvajaju B i P linije (Slika 4. 58a).



Slika 4. 58. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC7 testu.

Rezultati jednofaktorske MANOVA pokazuju značajne razlike u obliku krila između jedinki ukrštanih u ovom testu (Tabela 4. 70).

Tabela 4. 70. Jednofaktorska MANOVA oblika krila u FC7 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC7	156	2143	0.0635	8	< 0.0001	0.3750

Značajan alometrijski odnos veličine i oblika krila je utvrđen poređenjem regresionih prava ($r^2 = 0.2173$; $p < 0.0001$).

Rezultati jednofaktorske MANOVA pokazuju da postoje značajne razlike u obliku krila, bez efekta alometrije, između jedinki ukrštanih u FC7 testu (Tabela 4. 71). Utvrđen je i značajan uticaj tri analizirana faktora (status, linija i pol) na oblik krila (Tabela 4. 72).

Tabela 4. 71. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC7 testu.

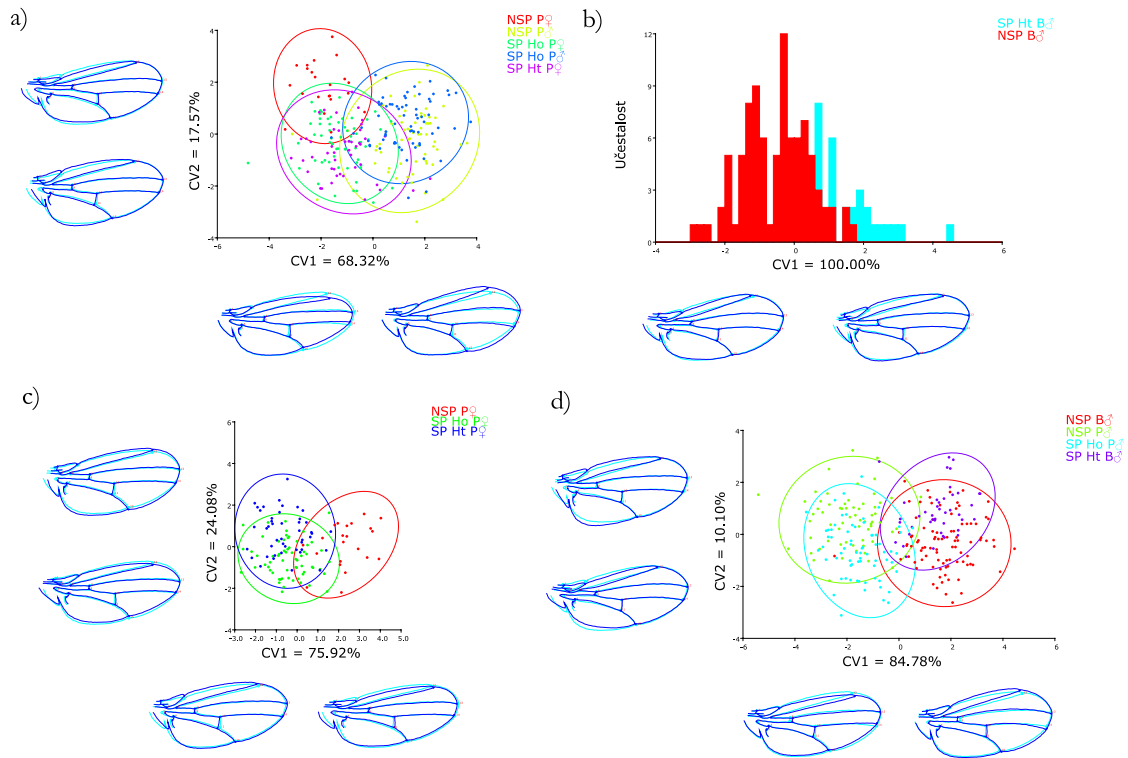
	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC7	156	2143	0.2261	4	< 0.0001	0.2239

Tabela 4. 72. MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC7 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	732	0.7345	2	< 0.0001	0.1430
linija	26	366	0.5530	11	< 0.0001	0.4470
pol	26	366	0.8293	3	< 0.0001	0.1707

Razlike između analiziranih grupa, kao i promene oblika krila koje doprinose razlikama po prve dve CV ose za mužjake i ženke, kao i linije P i B su prikazane na slici 4.

59. Na slici 4. 59a se uočava razdvajanje polova prema prvoj CV osi, dok su se nesporene ženke odvojile po drugoj CV osi. Jasno razdvajanje prema prvoj CV osi je uočljivo i između sparenih i nesparenih ženki P linije (Slika 4. 59c), kao i između mužjaka P i B linija (Slika 4. 59d).

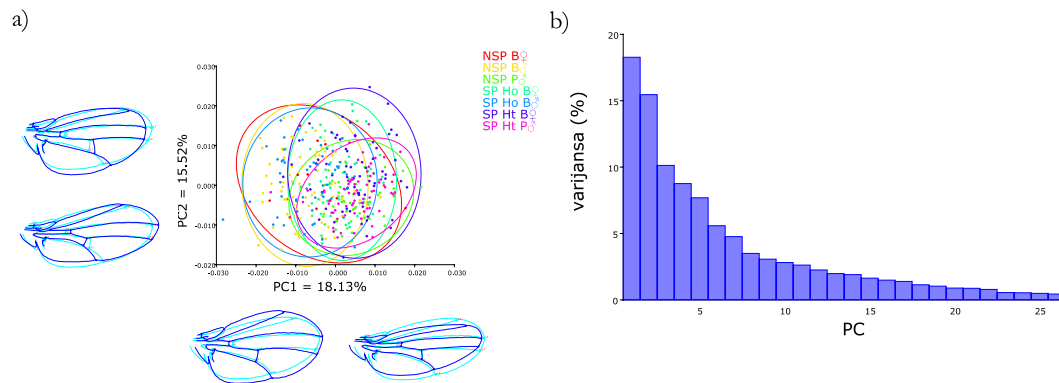


Slika 4. 59. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) P linije, (b) B linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC7 testu.

Poređenjem matrica korelacija su utvrđene značajne pozitivne korelacije između oblika krila, kako za homogamni, tako i za heterogamni tip parenja ($P_{\text{♀}} \times P_{\text{♂}} = 0.8845$, $p < 0.0001$; $P_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}} = 0.8321$, $p < 0.0001$).

4. 5. 2. 4. 3. Test izbora ženki 8 (FC8)

U testu izbora ženki 8 ($B_{\text{♀}} \times P_{\text{♂}}$, $B_{\text{♂}}$), promene oblika krila koje su doprinele varijabilnosti od 33.65% od ukupne varijabilnosti u celom uzorku, kao i položaj jedinki u morfološkom prostoru su prikazani na slici 4. 60.



Slika 4. 60. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC8 testu.

Utvrđene su značajne razlike u obliku krila između jedinki ukrštanih u FC8 testu (Tabela 4. 73).

Tabela 4. 73. Jednofaktorska MANOVA oblika krila u FC8 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
F8	156	2114	0.1174	6	< 0.0001	0.3059

Poređenjem regresionih prava za veličinu i oblik je utvrđeno da postoji značajan alometrijski odnos oblika i veličine krila ($r^2 = 0.0940$; $p < 0.0001$).

Jednofaktorska MANOVA pokazuje značajne razlike u obliku krila bez efekta alometrije (Tabela 4. 74), pri čemu na oblik krila značajan uticaj imaju faktori linija i pol (Tabela 4. 75).

Tabela 4. 74. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC8 testu.

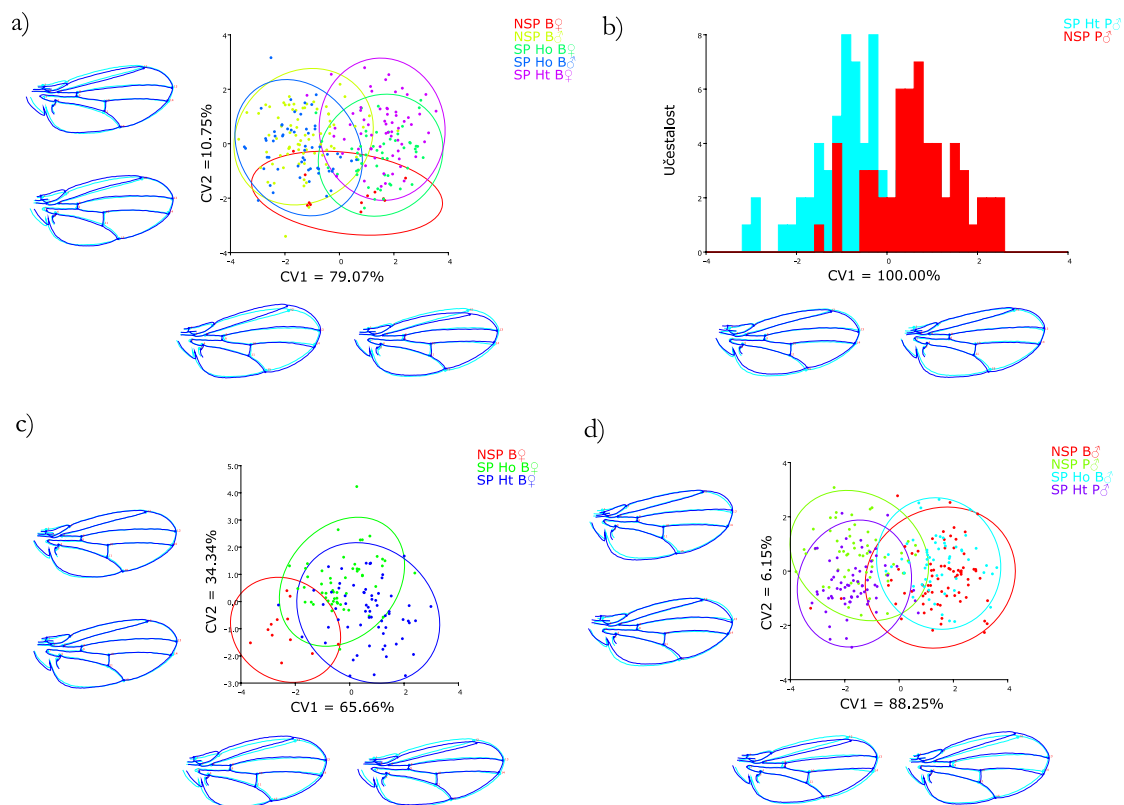
	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC8	156	2114	0.2045	4	< 0.0001	0.2370

Tabela 4. 75. MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC8 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	722	0.8530	1		0.0764
linija	26	361	0.4989	14	< 0.0001	0.5011
pol	26	361	0.7791	4	< 0.0001	0.2209

Na slici 4. 61 je prikazano razdvajanje grupa prema prve dve CV ose, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti. Jasno grupisanje i razdvajanje po

polovima prema prvoj CV osi i izdvajanje nesparenih ženki B linije prema drugoj CV osi se uočavaju na slici 4.61a. Na slici 4.61d se jasno uočava razdvajanje mužjaka B i P linija po prvoj CV osi.



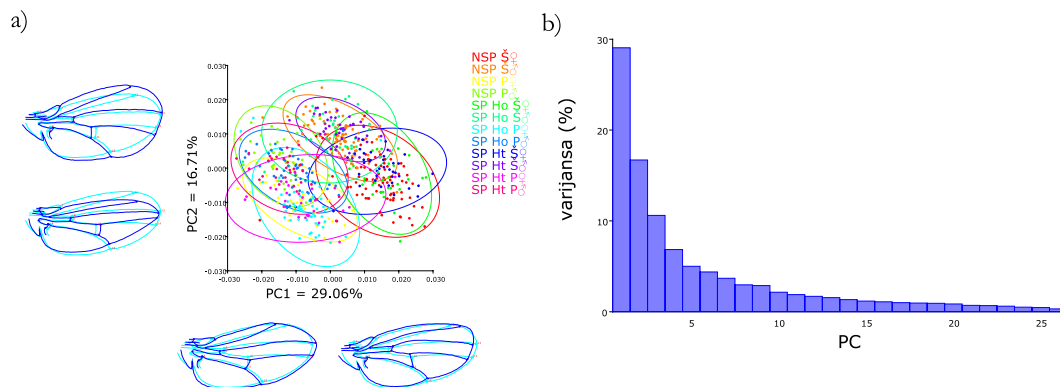
Slika 4. 61. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) B linije, (b) P linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC8 testu.

Poređenjem matrica korelacija utvrđeno je da postoje značajne pozitivne korelacije između oblika krila za oba tipa parenja ($B_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}} = 0.8845$, $p < 0.0001$; $B_{\text{♀}} \times P_{\text{♂}} = 0.8321$, $p < 0.0001$).

4. 5. 2. 5. P × Š ukrštanje

4. 5. 2. 5. 1. Test višestrukog izbora 5 (MC5)

U testu višestrukog izbora 5 ($P \times \check{S}$), prve dve PC ose opisuju 45.76% ukupne varijabilnosti oblika. Položaj jedinki u morfološkom prostoru, kao i promene oblika krila koje doprinose razlikama navedenih PC osa prikazani su na slici 4. 62.



Slika 4. 62. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u MC5 testu.

Rezultati trofaktorske MANOVA pokazuju da na oblik krila značajn efekat imaju sva tri analizirana faktora (status, linija, pol), kao i za interakcije ovih faktora (Tabela 4. 76).

Tabela 4. 76. Trofaktorska MANOVA oblika krila kod P i Š linija.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	1082	0.8233	2	< 0.0001	0.0926
linija	26	541	0.2234	72	< 0.0001	0.7766
pol	26	541	0.3272	43	< 0.0001	0.6728
status \times linija	52	1082	0.8195	2	< 0.0001	0.0947
status \times pol	52	1082	0.8417	2	< 0.001	0.0826
linija \times pol	26	541	0.8689	3	< 0.0001	0.1311
status \times linija \times pol	52	1082	0.8292	2	< 0.0001	0.0894

Poređenjem regresionih prava za veličinu i oblik je utvrđeno da postoji značajan uticaj veličine na oblik krila na nivou celog uzorka ($r^2 = 0.1278$, $p < 0.0001$), ali i unutar mužjaka i ženki i linija P i Š (Tabela 4. 77).

Tabela 4. 77. Regresiona analiza veličine i oblika krila kod oba pola i linija P i Š.

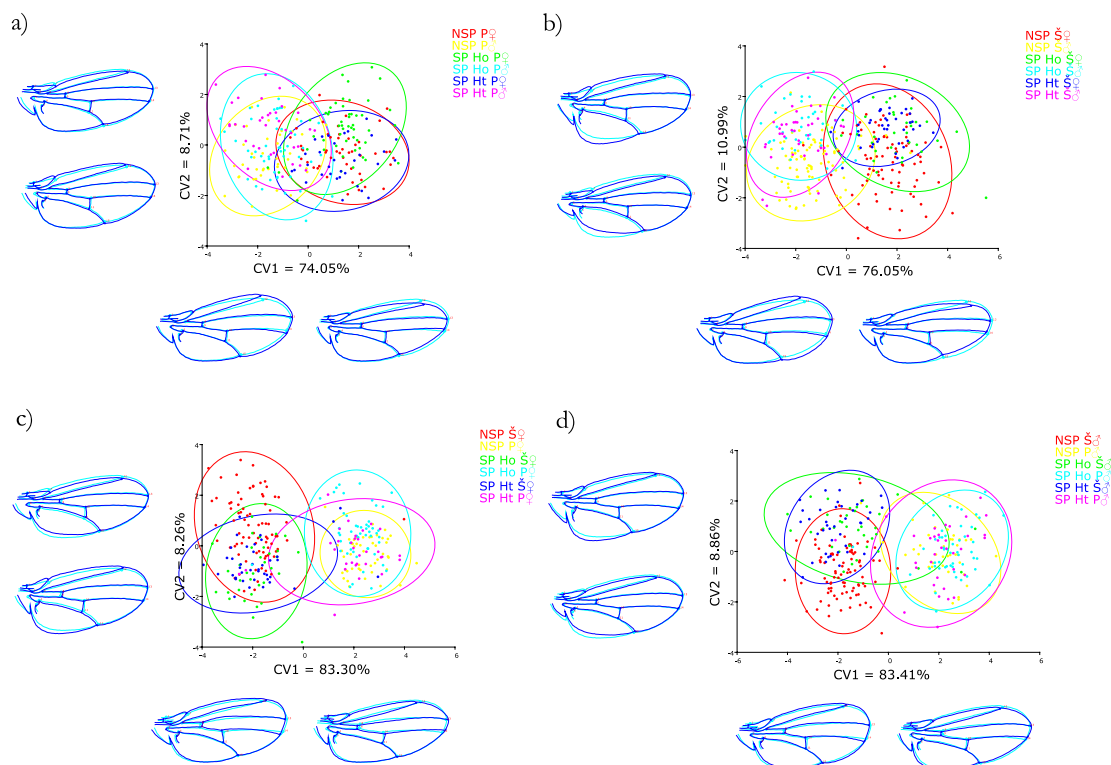
	r^2	p
ženke	0.0491	<0.0001
mužjaci	0.0394	<0.0001
P linija	0.1557	<0.0001
Š linija	0.2191	<0.0001

Trofaktorska MANOVA za oblik krila bez efekta alometrije, pokazala je da na oblik krila značajan uticaj imaju pojedinačni faktori status, linija i pol, kao i interakcije navedenih faktora (Tabela 4. 78).

Tabela 4. 78. Trofaktorska MANOVA za oblik krila bez efekta alometrije u MC5 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	1082	0.8272	2	< 0.0001	0.0905
linija	26	541	0.2259	71	< 0.0001	0.7741
pol	26	541	0.8251	4	< 0.0001	0.1749
status \times linija	52	1082	0.8196	2	< 0.0001	0.0947
status \times pol	52	1082	0.8408	2	< 0.001	0.0830
linija \times pol	26	541	0.8650	3	< 0.0001	0.1350
status \times linija \times pol	52	1082	0.8395	2	< 0.001	0.0838

Razdvajanje grupa, za linije P i Š, mužjake i ženke, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti, prikazane su na slici 4. 63. Uočljiva su grupisanja i razdvajanja po polovima u okviru linija, kao i linija u okviru oba pola, po prvoj CV osi (Slika 4. 63a-d).

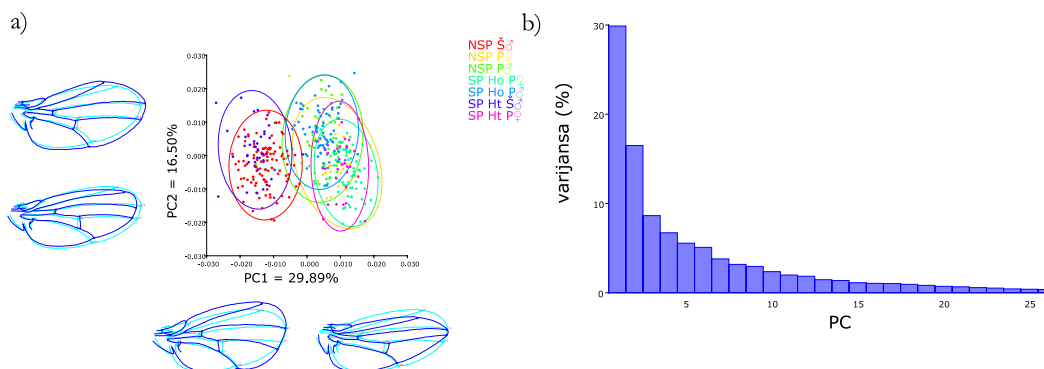


Slika 4. 63. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) P linije, (b) Š linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u MC5 testu.

Poređenjem matrica korelacija je utvrđeno da postoje značajne pozitivne korelacije između oblika krila, za svaki tip parenja, osim za homogamni $P_{\text{♀}} \times P_{\text{♂}}$ tip parenja ($P_{\text{♀}} \times P_{\text{♂}} = 0.2781$, $p > 0.05$; $\check{S}_{\text{♀}} \times \check{S}_{\text{♂}} = 0.8058$, $p < 0.0001$; $P_{\text{♀}} \times \check{S}_{\text{♂}} = 0.6840$, $p < 0.0001$; $\check{S}_{\text{♀}} \times P_{\text{♂}} = 0.6632$, $p < 0.0001$).

4. 5. 2. 5. 2. Test izbora ženki 9 (FC9)

U testu izbora ženki 9 ($P_{\text{♀}} \times \check{S}_{\text{♂}}, P_{\text{♂}}$), položaj svake jedinke u morfološkom prostoru, kao i promene oblika koje su doprinele varijabilnosti od 46.39% od ukupne varijabilnosti u uzorku su prikazani na slici 4. 64.



Slika 4. 64. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC9 testu.

Utvrđene su značajne razlike u obliku krila između jedinki ukrštanih u FC9 testu (Tabela 4. 79).

Tabela 4. 79. Jednofaktorska MANOVA oblika krila u FC9 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC9	156	2173	0.1386	6	< 0.0001	0.2860

Poređenjem regresionih prava za veličinu i oblik utvrđeno je da postoji značajan alometrijski odnos veličine i oblika krila ($r^2 = 0.1575$; $p < 0.0001$).

Značajne razlike su uočene u obliku krila, bez efekta alometrije, između jedinki ukrštanih u FC9 testu (Tabela 4. 80), pri čemu značajan uticaj imaju i pojedinačni faktori status, linija i pol (Tabela 4. 81).

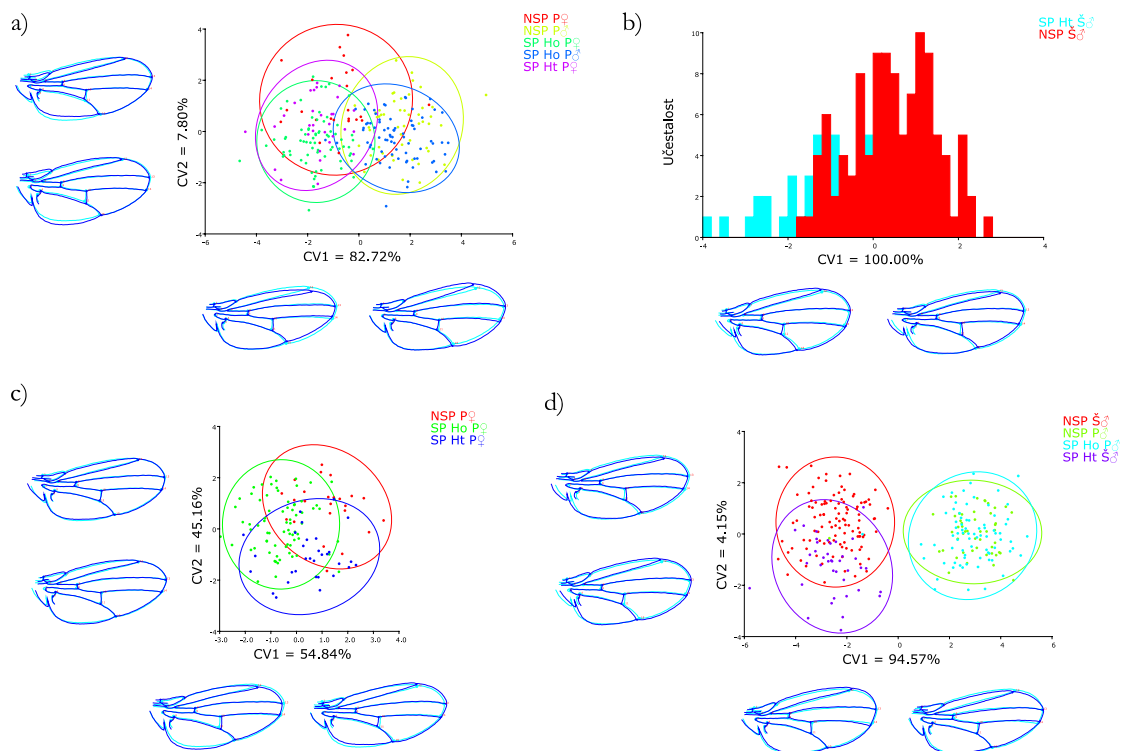
Tabela 4. 80. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC9 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC9	156	2173	0.1386	6	< 0.0001	0.2860

Tabela 4. 81. MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC9 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	742	0.7877	2	< 0.001	0.1125
linija	26	371	0.3061	32	< 0.0001	0.6939
pol	26	371	0.7029	6	< 0.0001	0.2971

Na slici 4. 65 je prikazano razdvajanje grupa prema prve dve CV ose, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti oblika kod mužjaka i ženki, kao i kod linija P i Š. Jasno grupisanje i razdvajanje jedinki po polu u okviru P linije, po prvoj CV osi se uočava na slici 4. 66a, dok se na Slici 4. 66d uočava razdvajanje mužjaka linija P i Š.

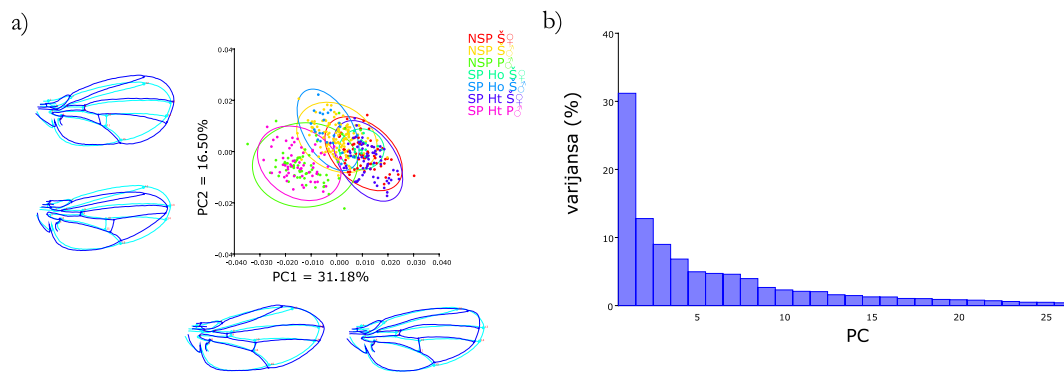


Slika 4. 65. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) P linije, (b) Š linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC9 testu.

Utvrđeno je da postoje značajne pozitivne korelacije između oblika krila u oba tipa parenja, poređenjem matrica korelacija ($P_{\varphi} \times P_{\delta} = 0.8705$, $p < 0.0001$; $P_{\varphi} \times \check{S}_{\delta} = 0.8097$, $p < 0.0001$).

4. 5. 2. 5. 3. Test izbora ženki 10 (FC10)

Promene oblika krila koje su doprinele varijabilnosti od 43.95%, kao i položaj svake jedinke u morfološkom prostoru za ceo uzorak ($\check{S}_{\varphi} \times \check{S}_{\delta}$, P_{δ}) prikazani su na slici 4. 66.



Slika 4. 66. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC10 testu.

Utvrđene su značajne razlike u obliku krila između jedinki ukrštanih u FC10 testu (Tabela 4. 82).

Tabela 4. 82. Jednofaktorska MANOVA oblika krila u FC10 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC10	156	2273	0.0433	10	< 0.0001	0.4144

Poređenjem regresionih prava za veličinu i oblik je utvrđeno da postoji značajan alometrijski odnos oblika krila u odnosu na veličinu krila ($r^2 = 0.1629$; $p < 0.0001$).

Rezultati jednofaktorske MANOVA pokazuju da postoje značajne razlike u obliku krila i bez efekta alometrije (Tabela 4. 83). Pored toga, MANOVA glavnih efekata je pokazala da na oblik krila značajan efekat imaju pojedinačni faktori status, linija i pol (Tabela 4. 84).

Tabela 4. 83. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC10 testu.

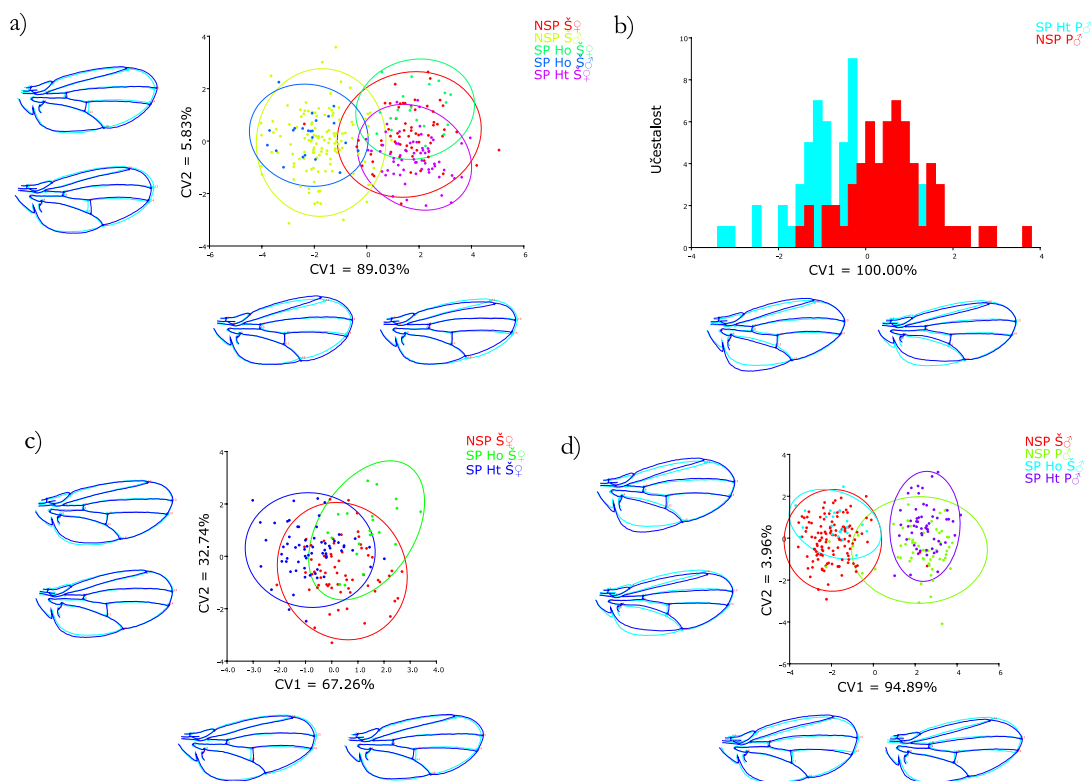
	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC10	156	2273	0.1192	6	< 0.0001	0.3041

Tabela 4. 84. MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC10 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	776	0.8129	2	< 0.01	0.0984
linija	26	388	0.2765	39	< 0.0001	0.7235
pol	26	388	0.6529	8	< 0.0001	0.3471

Razdvajanje grupa prema prve dve CV ose, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti oblika kod linija P i Š, kao i kod mužjaka i ženki, je

prikazano na slici 4. 67. Jasno se uočava grupisanje i razdvajanje, po prvoj CV osi, polova u okviru Š linije (Slika 4. 67a) i u okviru mužjaka, razdvajanje po linijama (Slika 4. 67d).



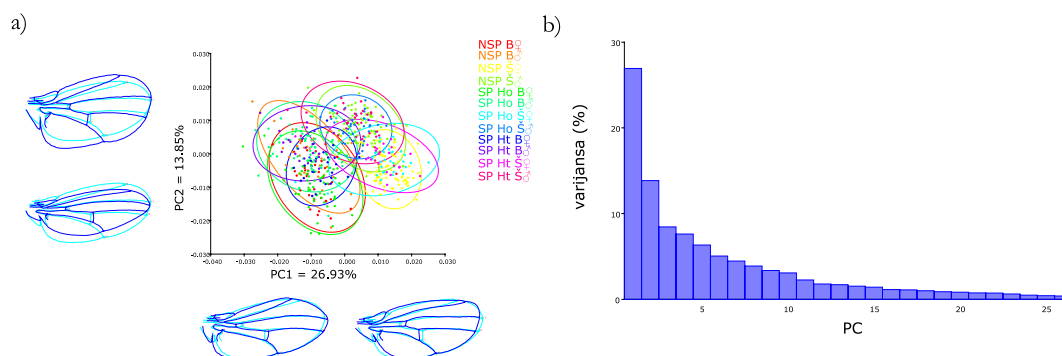
Slika 4. 67. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) Š linije, (b) P linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC10 testu.

Poređenjem matrica korelacija utvrđeno je da postoje značajne pozitivne korelacije između oblika krila za oba tipa parenja ($\check{S}_{\check{S}} \times \check{S}_{\check{S}} = 0.4947, p < 0.05; P_{\check{S}} \times \check{S}_{\check{S}} = 0.8105, p < 0.0001$).

4. 5. 2. 6. B × Š ukrštanje

4. 5. 2. 6. 1. Test višestrukog izbora 6 (MC6)

U testu višestrukog izbora 6 (B × Š), položaj jedinki u morfološkom prostoru, kao i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti oblika sa 40.77% prikazani su na slici 4. 68.



Slika 4. 68. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u MC6 testu.

Rezultati trofaktorske MANOVA su pokazali da značajan efekat na oblik krila imaju faktori status, linija i pol, kao i interakcije ovih faktora (Tabela 4. 85).

Tabela 4. 85. Trofaktorska MANOVA oblika krila kod B i Š linija.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	1026	0.3780	12	< 0.0001	0.3852
linija	26	513	0.2245	68	< 0.0001	0.7755
pol	26	513	0.4060	29	< 0.0001	0.5940
status \times linija	52	1026	0.8335	2	< 0.001	0.0870
status \times pol	52	1026	0.8495	2	< 0.01	0.0783
linija \times pol	26	513	0.7995	5	< 0.0001	0.2005
status \times linija \times pol	52	1026	0.7165	4	< 0.0001	0.1535

Poređenjem regresionih prava za veličinu i oblik utvrđeno je da postoji značajan uticaj veličine na oblik krila na nivou celog uzorka ($r^2 = 0.0721$, $p < 0.0001$), kao i unutar mužjaka i ženki i B i Š linija (Tabela 4. 86).

Tabela 4. 86. Regresiona analiza veličine i oblika krila kod oba pola i linija B i Š.

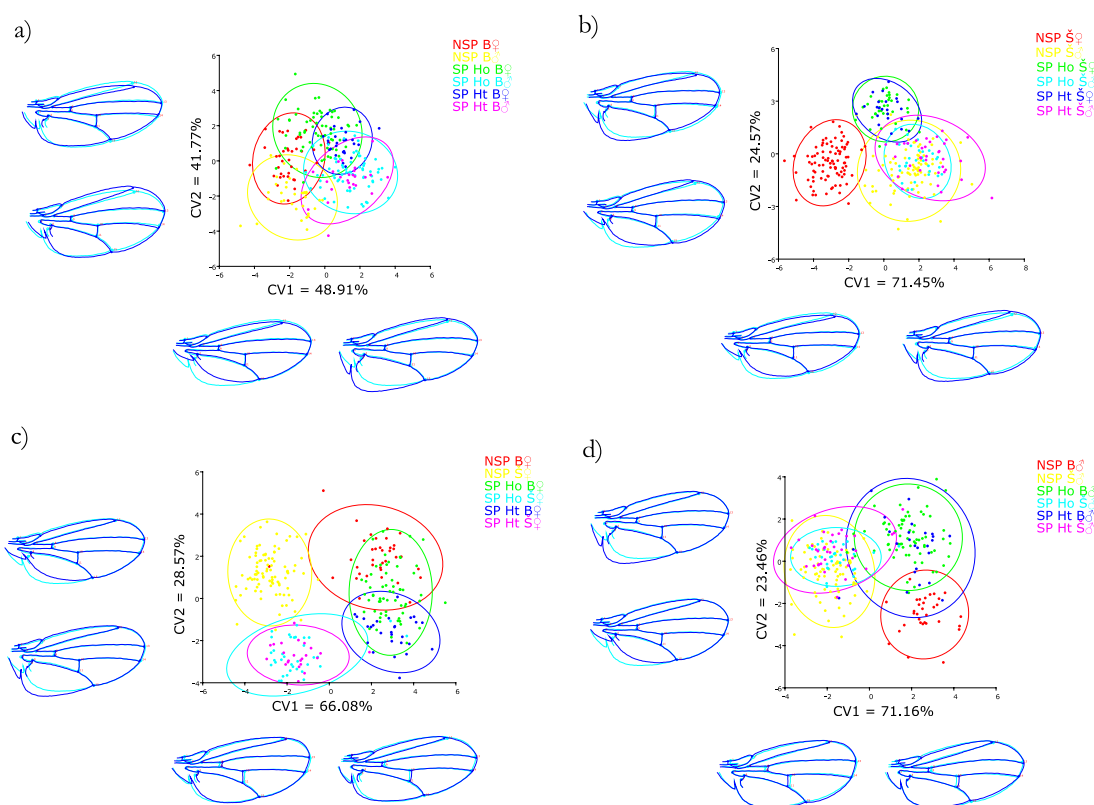
	r^2	p
ženke	0.0518	<0.0001
mužjaci	0.0619	<0.0001
B linija	0.0674	<0.0001
Š linija	0.1391	<0.0001

Utvrđeno je da postoje značajne razlike u obliku krila bez efekta alometrije za faktore status, linija i pol, kao i da postoje značajne interakcije ovih faktora (Tabela 4. 87).

Tabela 4. 87. Trofaktorska MANOVA za oblik krila bez efekta alometrije u MC6 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	1026	0.3777	12	< 0.0001	0.3854
linija	26	513	0.2600	56	< 0.0001	0.7400
pol	26	513	0.6646	10	< 0.0001	0.3354
status \times linija	52	1026	0.8362	2	< 0.001	0.0855
status \times pol	52	1026	0.8525	2	< 0.01	0.0767
linija \times pol	26	513	0.7977	5	< 0.0001	0.2023
status \times linija \times pol	52	1026	0.7206	4	< 0.0001	0.1511

Grupisanje jedinki i razdvajanje definisanih grupa, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti oblika kod mužjaka i ženki i linija B i Š, prikazani su na slici 4. 69a-d.

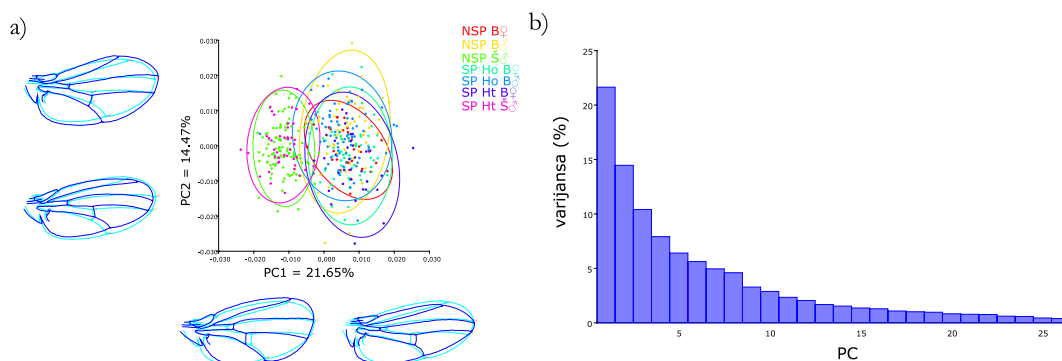


Slika 4. 69. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) B linije, (b) Š linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u MC6 testu.

Poređenjem matrica korelacija je utvrđeno da postoje značajne pozitivne korelacije između oblika krila za sva četiri tipa parenja ($B_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}} = 0.8251, p < 0.0001$; $\check{S}_{\text{♀}} \times \check{S}_{\text{♂}} = 0.6986, p < 0.0001$; $B_{\text{♀}} \times \check{S}_{\text{♂}} = 0.6609, p < 0.0001$; $\check{S}_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}} = 0.5901, p < 0.001$).

4. 5. 2. 6. 2. Test izbora ženki 11 (FC11)

PC analizom je utvrđena varijabilnost oblika krila jedinki koje su učestvovalе u testu izbora ženki 11 ($B_{\varphi} \times B_{\delta}, \check{S}_{\delta}$), gde prve dve ose doprinose sa 36.12% od ukupne varijabilnosti oblika krila. Na slici 4. 70 je prikazan položaj jedinki u morfološkom prostoru, kao i promene oblika krila za prve dve PC ose.



Slika 4. 70. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC11 testu.

Rezultati jednofaktorske MANOVA pokazuju značajne razlike u obliku krila između jedinki ukrštanih u ovom testu (Tabela 4. 88).

Tabela 4. 88. Jednofaktorska MANOVA oblika krila u FC11 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC11	156	2231	0.0377	11	< 0.0001	0.4280

Značajan alometrijski odnos veličine i oblika krila je utvrđen poređenjem regresionih prava ($r^2 = 0.1092$; $p < 0.0001$).

Utvrđene su značajne razlike u obliku krila bez efekta alometrije, kako na nivou celog uzorka (Tabela 4. 89), tako i za svaki analizirani faktor pojedinačno (Tabela 4. 90).

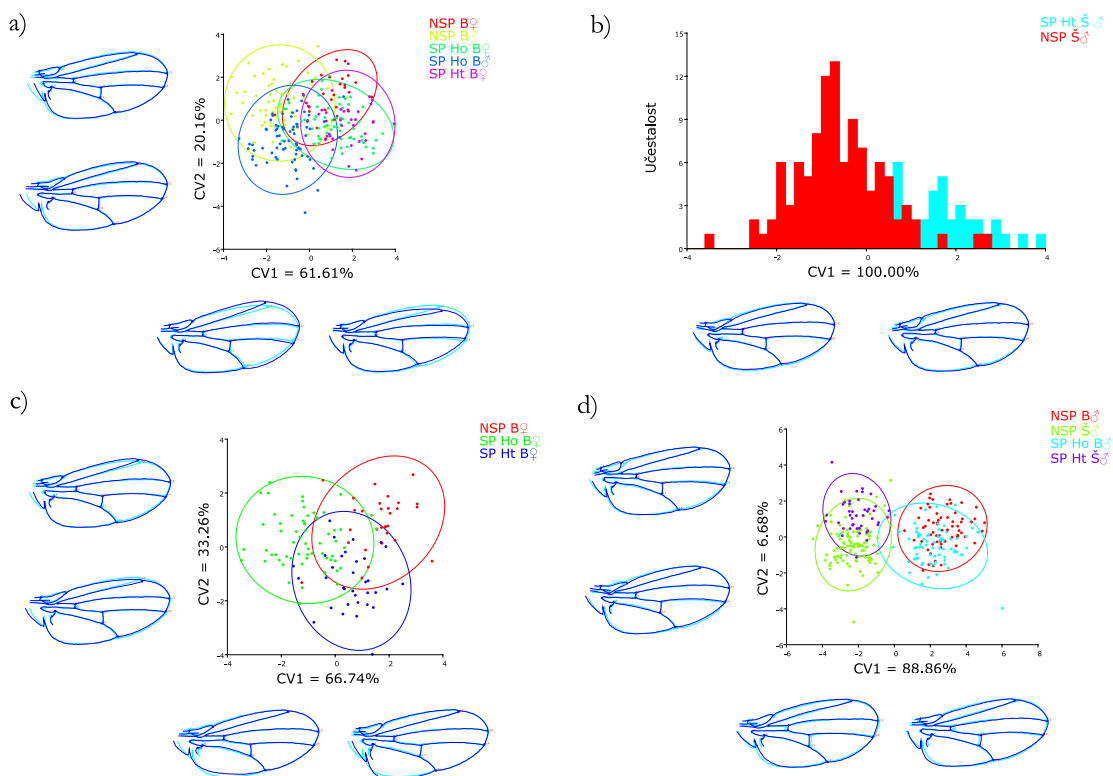
Tabela 4. 89. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC11 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC11	156	2231	0.1292	6	< 0.0001	0.2945

Tabela 4. 90. MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC11 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	762	0.6439	4	< 0.0001	0.1976
linija	26	381	0.3887	23	< 0.0001	0.6113
pol	26	381	0.5898	10	< 0.0001	0.4102

Razdvajanje grupa prema prve dve CV ose, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti oblika kod linija B i Š, kao i kod mužjaka i ženki su prikazani na slici 4. 71. Najuočljivija razlika je utvrđena između mužjaka B i Š linije (Slika 4. 71d)

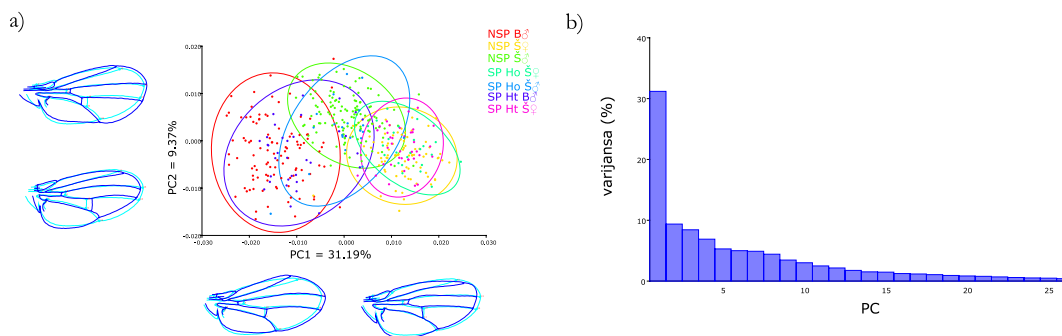


Slika 4. 71. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) B linije, (b) Š linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC11 testu.

Poređenjem matrica korelacija utvrđeno je da postoje značajne pozitivne korelacije između oblika krila za oba tipa parenja ($B_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}} = 0.8599$, $p < 0.0001$; $B_{\text{♀}} \times \check{S}_{\text{♂}} = 0.6774$, $p < 0.0001$).

4. 3. 2. 6. 3. Test izbora ženki 12 (FC12)

U testu izbora ženki 12 ($\check{S}_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}, \check{S}_{\text{♂}}$), prve dve PC ose opisuju 40.56% od ukupne varijabilnosti u celom uzorku. Položaj jedinki u morfološkom prostoru koje su ukrštane u FC12 testu, kao i promene oblika krila za prve dve PC ose prikazani su na slici 4. 72.



Slika 4. 72. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC12 testu.

Utvrđene su značajne razlike u obliku krila između jedinki ukrštanih u ovom testu (Tabela 4. 91).

Tabela 4. 91. Jednofaktorska MANOVA oblika krila u FC12 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC12	156	2319	0.0585	9	< 0.0001	0.3835

Poređenjem regresionih prava za veličinu i oblik je utvrđen značajan alometrijski odnos oblika krila u odnosu na veličinu krila ($r^2 = 0.0795$; $p < 0.0001$).

Utvrđena je značajna razlika u obliku krila, bez efekta alometrije između jedinki koje su ukrštane u FC12 testu (Tabela 4. 92), pri čemu na oblik krila značajan uticaj imaju faktori status, linija i pol (Tabela 4. 93).

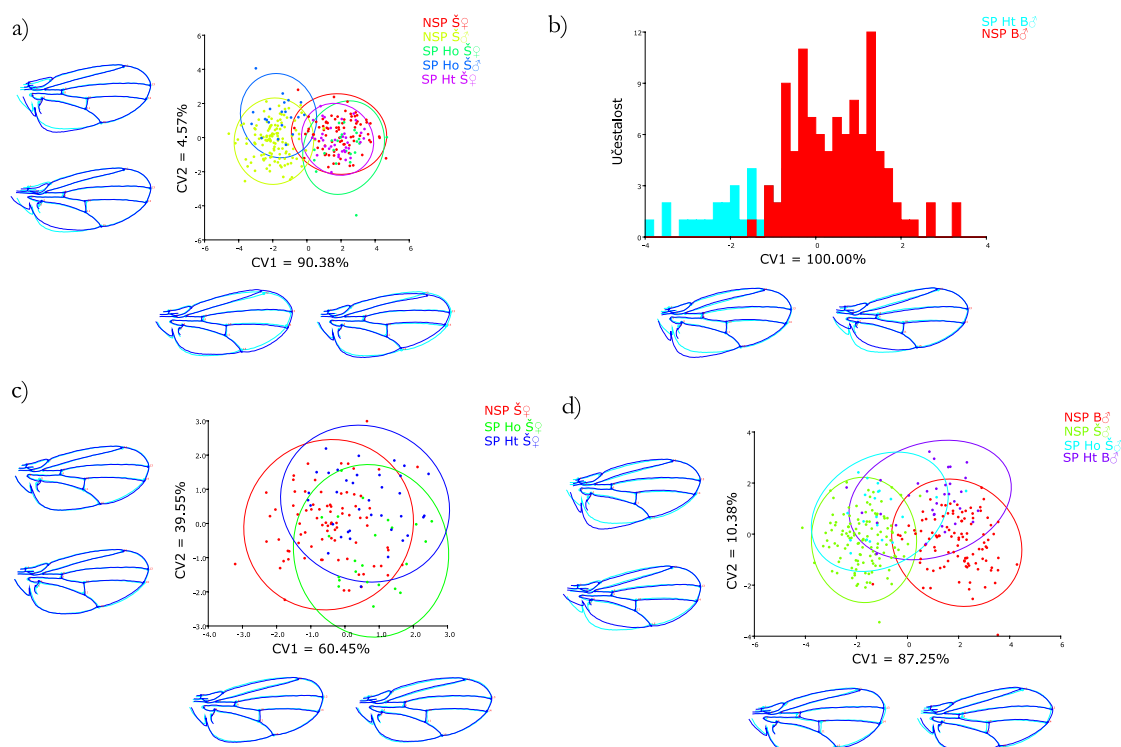
Tabela 4. 92. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC12 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC12	156	2319	0.1340	6	< 0.0001	0.2901

Tabela 4. 93. MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC12 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	792	0.8004	2	< 0.001	0.1053
linija	26	396	0.3287	31	< 0.0001	0.6713
pol	26	396	0.8377	3	< 0.0001	0.1623

Na slici 4. 73 je prikazano razdvajanje grupa prema prve dve CV ose, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti oblika kod mužjaka i ženki, kao i kod linija B i Š. Jasne razlike se uočavaju između mužjaka i ženki Š linije (Slika 4. 73a), kao i između mužjaka Š i B linije (Slika 4. 73d).



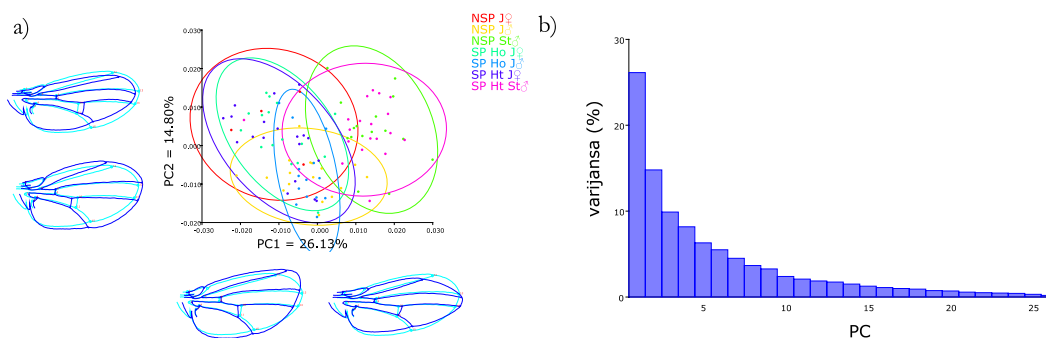
Slika 4. 73. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) Š linije, (b) B linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC12 testu.

Značajna pozitivna korelacija između oblika krila je utvrđena za oba tipa parenja ($\check{S}_{\text{♀}} \times \check{S}_{\text{♂}} = 0.5570$, $p < 0.01$; $\check{S}_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}} = 0.6798$, $p < 0.0001$).

4. 5. 2. 7. J × St ukrštanje

4. 5. 2. 7. 1. Test izbora ženki 13 (FC13)

U testu izbora ženki 13 ($J_{\text{♀}} \times St_{\text{♂}}, J_{\text{♂}}$), varijabilnost oblika krila u celom uzorku (PCA) i promene oblika krila koje su doprinele varijabilnosti oblika sa 40.93% su prikazane na slici 4. 74.



Slika 4. 74. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC13 testu.

Utvrđeno je da postoje značajne razlike u obliku krila između jedinki koje su ukrštane u ovom testu (Tabela 4. 94).

Tabela 4. 94. Jednofaktorska MANOVA oblika krila u FC13 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC13	156	436.3189	0.0269	2	< 0.0001	0.4600

Poređenjem regresionih prava za veličinu i oblik, utvrđeno je da postoji značajan alometrijski odnos veličine i oblika krila ($r^2 = 0.0807$; $p < 0.0001$).

MANOVA za oblik krila bez efekta alometrije pokazuje da postoji značajna razlika u obliku krila između jedinki ukrštanih u FC13 testu (Tabela 4. 95), pri čemu na oblik krila značajan uticaj imaju faktori linija i pol (Tabela 4. 96).

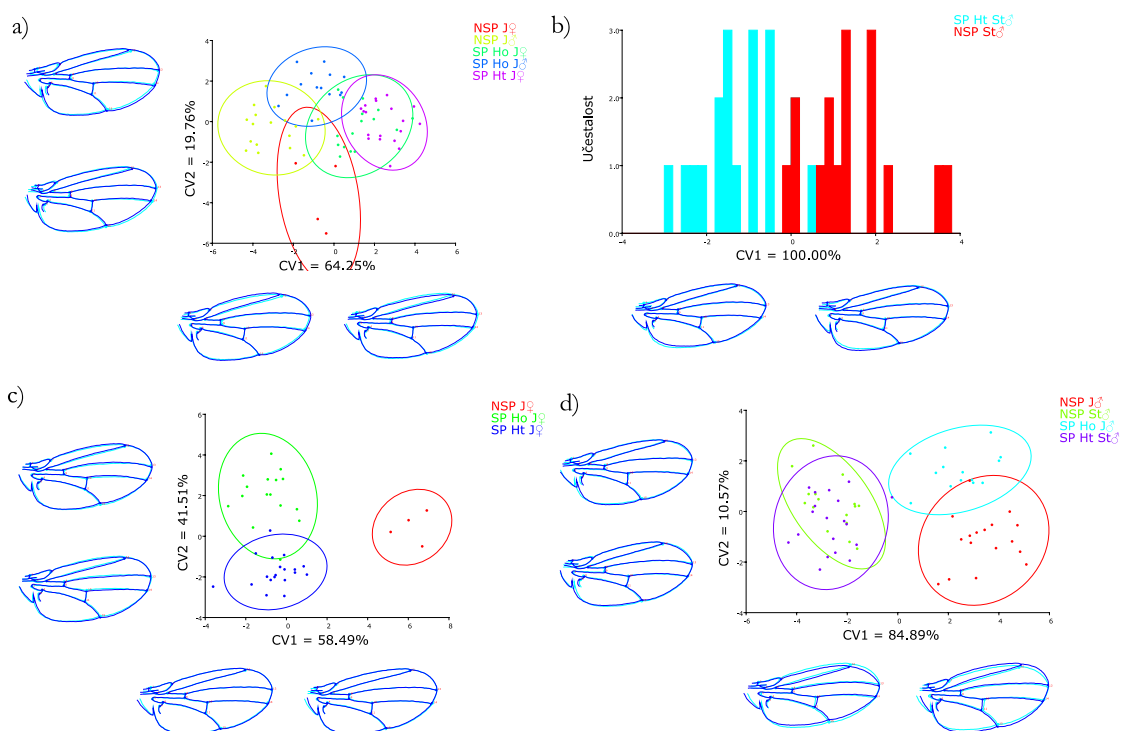
Tabela 4. 95. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC13 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC13	156	436.3189	0.0269	2	< 0.0001	0.4600

Tabela 4. 96. MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC13 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	150	0.5089	1		0.2866
linija	26	75	0.4181	4	< 0.0001	0.5819
pol	26	75	0.5395	2	< 0.01	0.4605

Na slici 4. 75a-d su prikazani CVA plotovi, na kojima se uočava razdvajanje definisanih grupa, sa promenama oblika koje doprinose varijabilnosti prikazanih CV osa za mužjake i ženke i linije J i St.

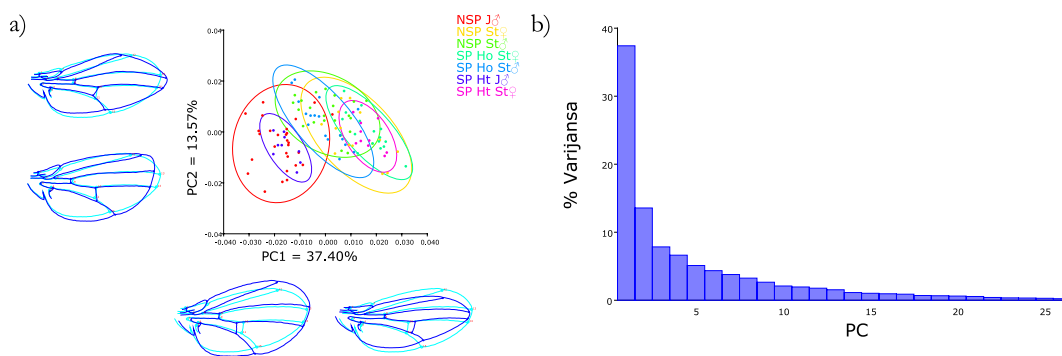


Slika 4. 75. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) J linije, (b) St linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC13 testu.

Poređenjem matrica korelacija je utvrđeno da postoji značajna pozitivna korelacija između oblika krila za oba tipa parenja ($J_{\text{♀}} \times J_{\text{♂}} = 0.4455$, $p < 0.001$; $J_{\text{♀}} \times St_{\text{♂}} = 0.5451$, $p < 0.001$).

4. 5. 2. 7. 2. Test izbora ženki 14 (FC14)

U testu izbora ženki 14 ($St_{\text{♀}} \times J_{\text{♂}}$, $St_{\text{♂}}$), varijabilnost oblika krila u celom uzorku i promene oblika koje su doprinele varijabilnosti od 50.97% su prikazane na slici 4. 76.



Slika 4. 76. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC14 testu.

Rezultati jednofaktorske MANOVA pokazuju da postoje značajne razlike u obliku krila između jedinki koje su ukrštane u ovom testu (Tabela 4. 97).

Tabela 4. 97. Jednofaktorska MANOVA oblika krila u FC14 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC14	156	507	0.0726	2	< 0.0001	0.3606

Poređenjem regresionih prava za veličinu i oblik utvrđeno je da postoji značajan alometrijski odnos veličine i oblika krila ($r^2 = 0.2893$; $p < 0.0001$).

Utvrđeno je da postoje značajne razlike u obliku krila bez efekta alometrije između jedinki ukrštanih u FC14 testu (Tabela 4. 98), pri čemu značajan efekat imaju faktori linija i pol (Tabela 4. 99).

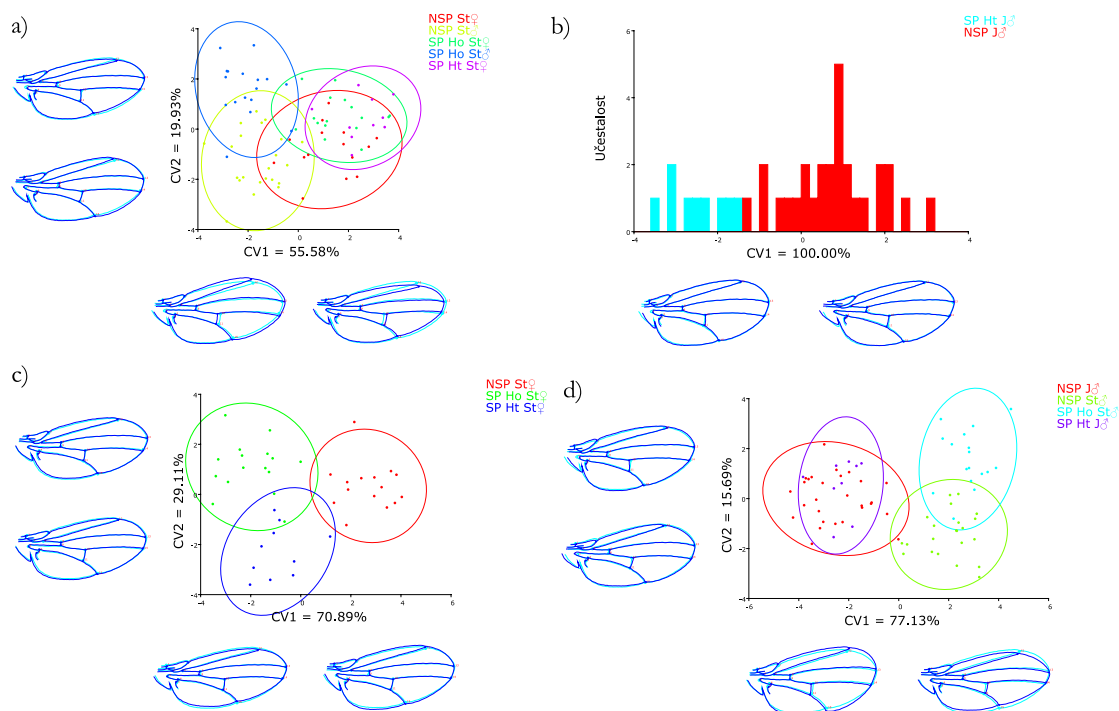
Tabela 4. 98. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC14 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC14	156	507	0.0726	2	< 0.0001	0.3606

Tabela 4. 99. MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC14 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	174	0.4521	2		0.3276
linija	26	87	0.4660	4	< 0.0001	0.5340
pol	26	87	0.6011	2	< 0.01	0.3989

CVA plotovi, na kojima se uočava razdvajanje definisanih grupa za linije J i St i mužjake i ženke, sa promenama oblika krila koje doprinose varijabilnosti prikazanih CV osa prikazani su na slici 4. 77a-d.



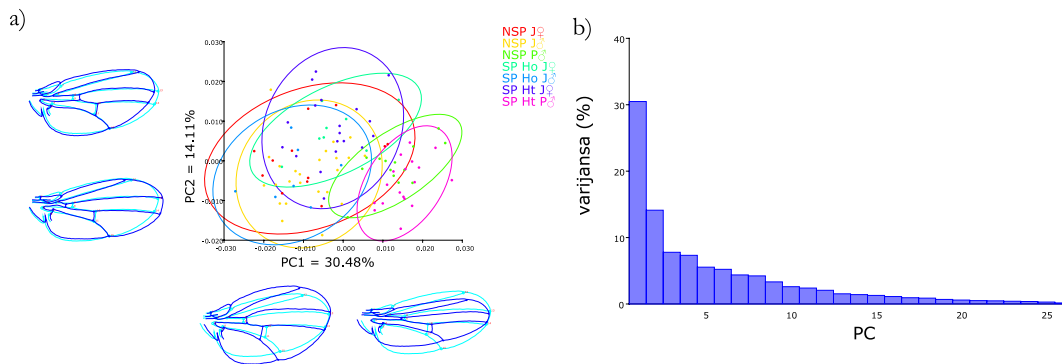
Slika 4. 77. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) St linije, (b) J linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC14 testu.

Poređenjem matrica korelacija utvrđeno je da postoji značajna pozitivna korelacija između oblika krila za homogamni i za heterogamni tip parenja ($St_{\square} \times St_{\delta} = 0.6310$, $p < 0.001$; $St_{\square} \times J_{\delta} = 0.4077$, $p < 0.05$).

4. 5. 2. 8. J \times P ukrštanje

4. 5. 2. 8. 1. Test izbora ženki 15 (FC15)

Na slici 4. 78 je prikazana varijabilnost oblika krila u celom uzorku, kao i promene oblika krila koje su doprinele varijabilnosti prve dve PC ose, a koje čine 44.59% od ukupne varijabilnosti u testu izbora ženki 15 ($J_{\square} \times J_{\delta}$, P_{δ}).



Slika 4. 78. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC15 testu.

U ovom testu su utvrđene značajne razlike u obliku krila između jedinki koje su ukrštane (Tabela 4. 100).

Tabela 4. 100. Jednofaktorska MANOVA oblika krila u FC15 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC15	156	419	0.0132	3	< 0.0001	0.5216

Poređenjem regresionih prava za veličinu i oblik utvrđeno je da postoji značajan alometrijski odnos oblika krila u odnosu na veličinu krila ($r^2 = 0.1737$; $p < 0.0001$).

Rezultati jednofaktorske MANOVA za oblik krila bez efekta alometrije, pokazuju da postoji značajna razlika u obliku krila između jedinki ukrštanih u FC15 testu (Tabela 4. 101), pri čemu značajan efekat imaju faktori status, linija i pol (Tabela 4. 102).

Tabela 4. 101. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC15 testu.

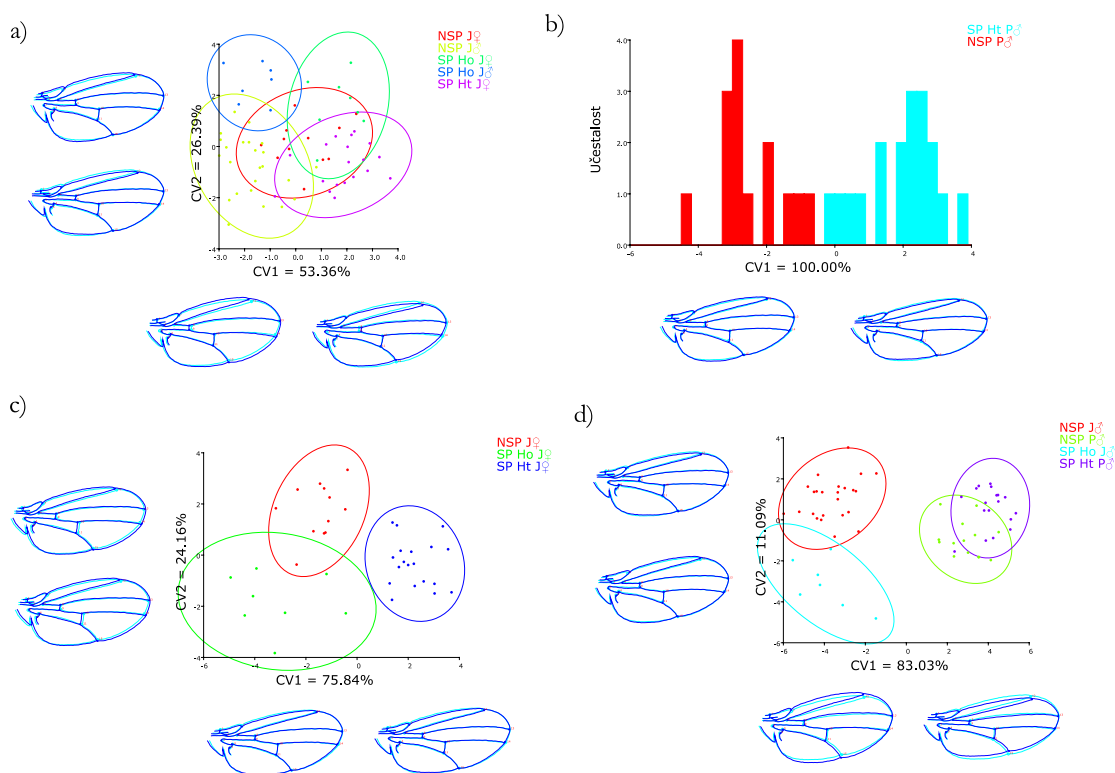
	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC15	156	419	0.0292	2	< 0.0001	0.4526

Tabela 4. 102. MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC15 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	144	0.3898	2	< 0.01	0.3757
linija	26	72	0.4735	3	< 0.0001	0.5265
pol	26	72	0.4634	3	< 0.0001	0.5366

Razdvajanje definisanih grupa, sa promenama oblika krila koje doprinose varijabilnosti prikazanih CV osa za mužjake i ženke i linije J i P su prikazani na slici 4. 79.

Najuočljivije je razdvajanje između sparenih i nesparenih mužjaka P linije (Slika 4. 79b), kao i između mužjaka linija P i J (Slika 4. 79d).

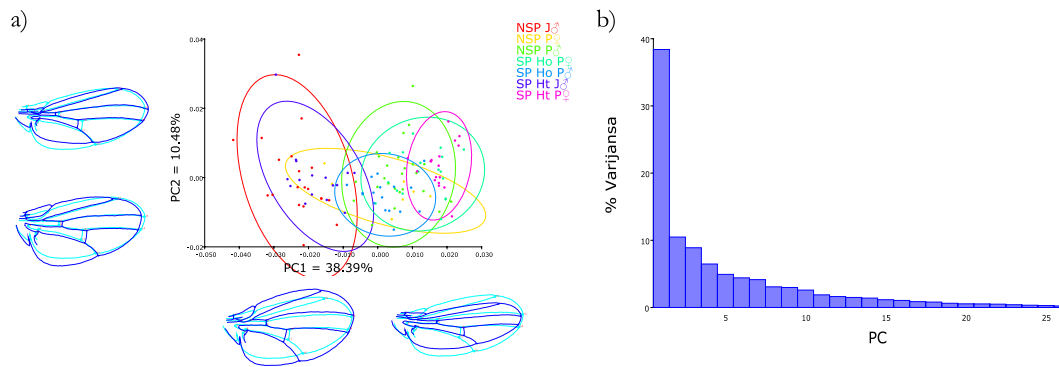


Slika 4. 79. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) J linije, (b) P linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC15 testu.

Poređenjem matrica korelacija utvrđeno je da postoji značajna pozitivna korelacija između oblika krila za oba tipa parenja ($J_{♀} \times J_{♂} = 0.4752$, $p < 0.001$; $J_{♀} \times P_{♂} = 0.4909$, $p < 0.001$).

4. 5. 2. 8. 2. Test izbora ženki 16 (FC16)

U testu izbora ženki 16 ($P_{♀} \times J_{♂}$, $P_{♂}$), varijabilnost oblika krila u celom uzorku, kao i promene oblika krila koje su doprinele varijabilnosti oblika po prve dve PC ose (48.87%) su prikazani na slici 4. 80.



Slika 4. 80. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC16 testu.

Jednofaktorska MANOVA je pokazala da postoje značajne razlike u obliku krila između jedinki koje su ukrštane u ovom testu (Tabela 4. 103).

Tabela 4. 103. Jednofaktorska MANOVA oblika u FC16 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC16	156	507	0.0726	2	< 0.0001	0.3606

Značajan alometrijski odnos oblika krila u odnosu na veličinu krila je utvrđen poređenjem regresionih prava ($r^2 = 0.2233$; $p < 0.0001$).

Utvrđene su značajne razlike u obliku krila bez efekta alometrije (Tabela 4. 104). Pri tom, na oblik krila značajno utiču faktori status, linija i pol (Tabela 4. 105).

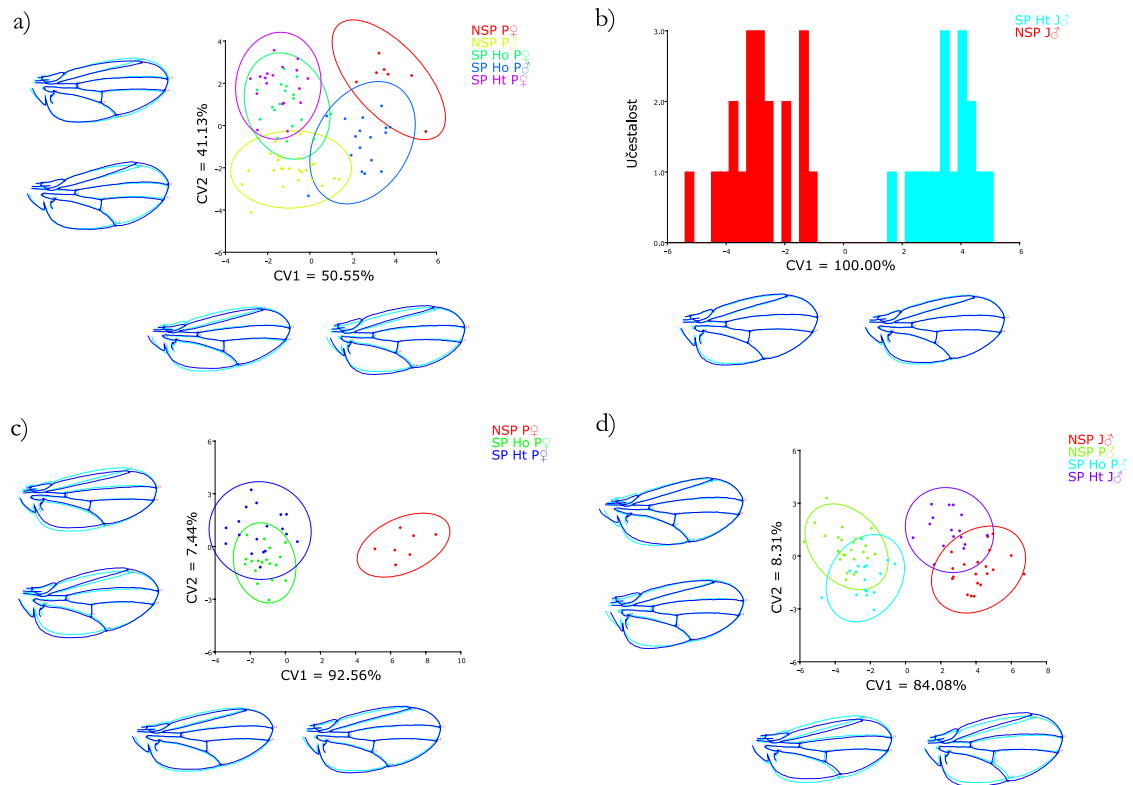
Tabela 4. 104. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC16 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC16	156	507	0.0726	2	< 0.0001	0.3606

Tabela 4. 105. MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC16 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	174	0.4521	2		0.3276
linija	26	87	0.4660	4	< 0.0001	0.5340
pol	26	87	0.6011	2	< 0.01	0.3989

Rezultati CVA za mužjake i ženke i linije J i P, na kojima se uočava jasno razdvajanje definisanih grupa, sa promenama oblika krila koje doprinose varijabilnosti prikazanih CV osa prikazani su na slici 4. 81a-d.



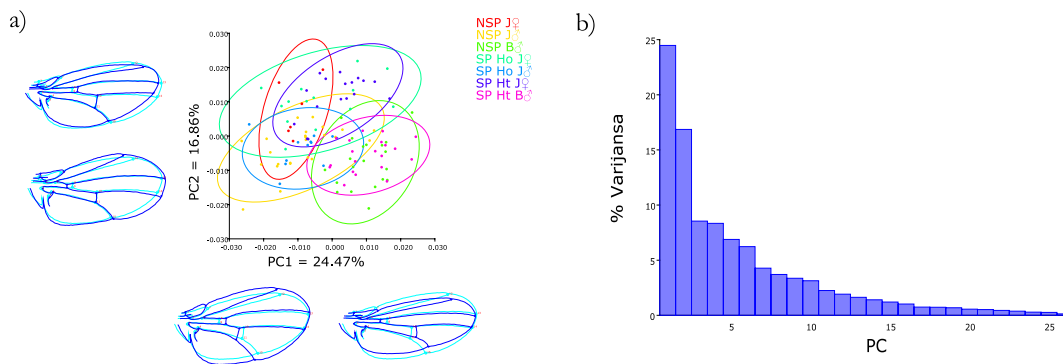
Slika 4. 81. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) P linije, (b) J linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC16 testu.

Poređenjem matrica korelacija utvrđeno je da postoji značajna pozitivna korelacija između oblika krila, za oba tipa parenja ($P_{\text{♀}} \times P_{\text{♂}} = 0.5887$, $p < 0.0001$; $P_{\text{♀}} \times J_{\text{♂}} = 0.3983$, $p < 0.05$).

4. 5. 2. 9. J × B ukrštanje

4. 5. 2. 9. 1. Test izbora ženki 17 (FC17)

U testu izbora ženki 17 ($J_{\text{♀}} \times J_{\text{♂}}$, $B_{\text{♂}}$), varijabilnost oblika krila u celom uzorku, kao i promene oblika krila koje su doprinele varijabilnosti prve dve PC ose, a koje čine 41.33% od ukupne varijabilnosti, je prikazana na slici 4. 82.



Slika 4. 82. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC17 testu.

Značajne razlike u obliku krila između jedinki koje su ukrštane u ovom testu su utvrđene jednofaktorskom MANOVA (Tabela 4. 106).

Tabela 4. 106. Jednofaktorska MANOVA oblika krila u FC17 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC17	156	483	0.0104	4	< 0.0001	0.5406

Poređenjem regresionih prava za veličinu i oblik utvrđeno je da postoji značajan alometrijski odnos veličine i oblika krila ($r^2 = 0.1583$; $p < 0.0001$).

Rezultati jednofaktorske MANOVA i MANOVA glavnih efekata, za oblik krila bez efekta alometrije, pokazuju da postoji značajna razlika u obliku na nivou celog uzorka (Tabela 4. 107), kao i za pojedinačne faktore status, linija i pol (Tabela 4. 108).

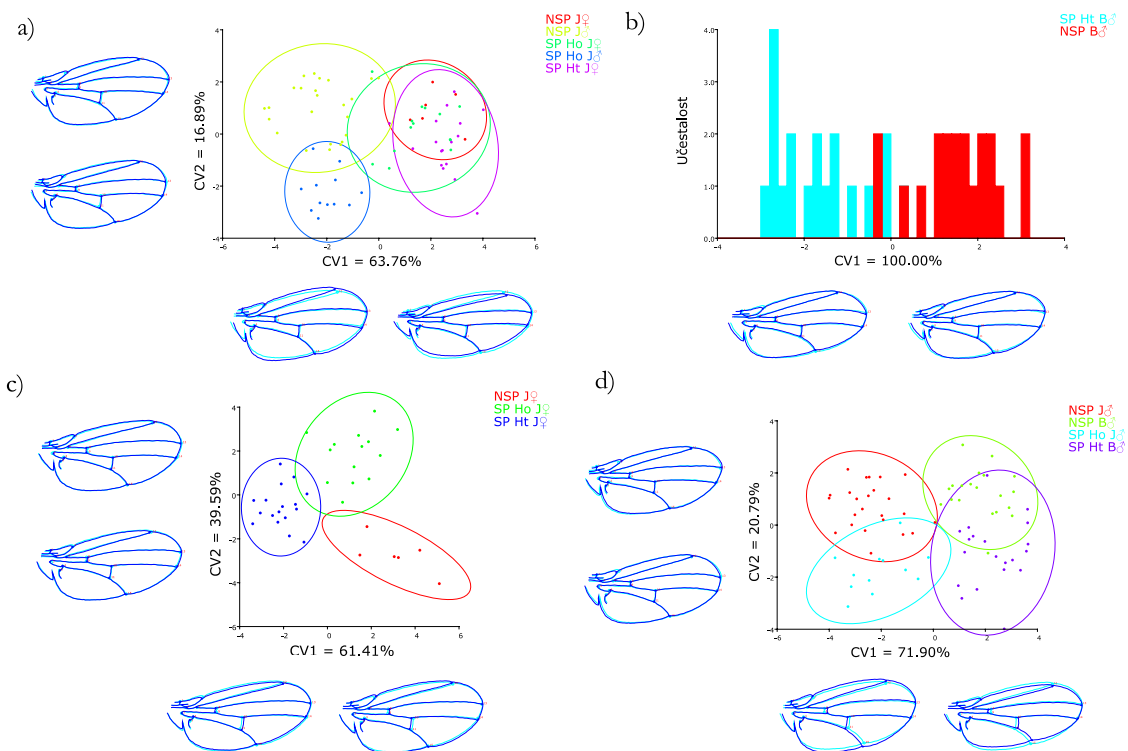
Tabela 4. 107. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC17 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC17	156	483	0.0179	3	< 0.0001	0.4965

Tabela 4. 108. MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC17 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	166	0.4004	2	< 0.01	0.3673
linija	26	83	0.3054	7	< 0.0001	0.6946
pol	26	83	0.4412	4	< 0.0001	0.5588

Na slici 4. 83a-d je prikazano grupisanje i razdvajanje definisanih grupa, sa promenama oblika krila koje doprinose varijabilnostima prikazanih CV osa za mužjake i ženke i linije J i B.

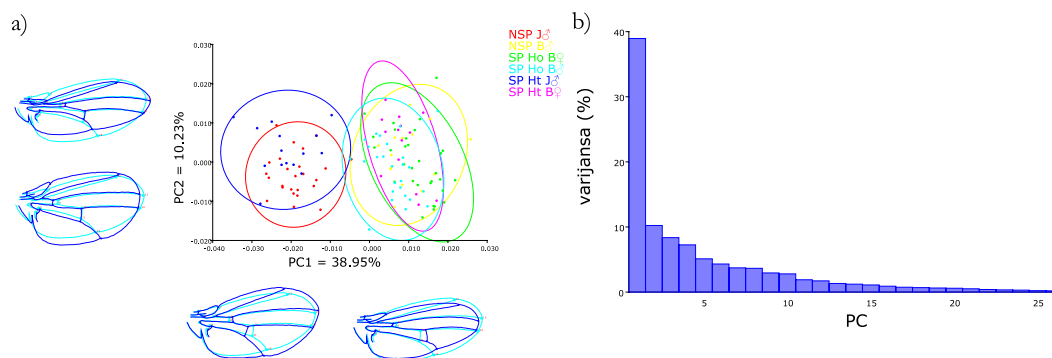


Slika 4. 83. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) J linije, (b) B linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC17 testu.

Poređenjem matrica korelacija utvrđeno je da ne postoji značajna korelacija između oblika krila ni u jednom tipu parenja ($J_{\text{♀}} \times J_{\text{♂}} = 0.4253, p > 0.05$; $J_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}} = 0.4304, p > 0.05$).

4. 5. 2. 9. 2. Test izbora ženki 18 (FC18)

Na slici 4. 84 je prikazana varijabilnost oblika krila u celom uzorku, kao i promene oblika krila koje su doprinele varijabilnosti prve dve PC ose (49.18%) u testu izbora ženki 18 ($B_{\text{♀}} \times J_{\text{♂}}, B_{\text{♂}}$).



Slika 4. 84. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC18 testu.

Rezultati jednofaktorske MANOVA pokazuju da postoje značajne razlike u obliku krila između jedinki koje su ukrštane u ovom testu (Tabela 4. 109).

Tabela 4. 109. Jednofaktorska MANOVA oblika krila u FC18 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC18	130	468	0.0672	3	< 0.0001	0.4219

Poređenjem regresionih prava za veličinu i oblik je utvrđen značajan alometrijski odnos veličine i oblika krila ($r^2 = 0.2493$; $p < 0.0001$).

Utvrđena je značajna razlika u obliku krila bez efekta alometrije između jedinki ukrštanih u FC18 testu (Tabela 4. 110), pri čemu značajan efekat imaju faktori status, linija i pol (Tabela 4. 111).

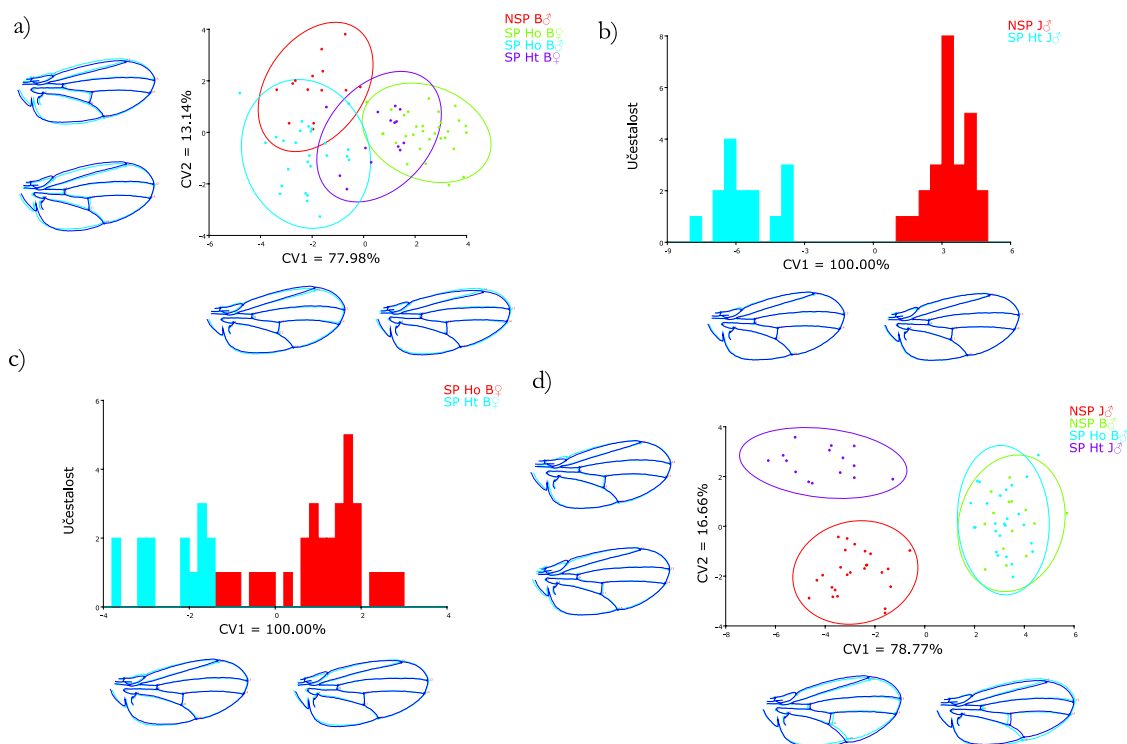
Tabela 4. 110. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC18 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC18	130	468	0.0672	3	< 0.0001	0.4219

Tabela 4. 111. MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC18 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	190	0.3409	3	< 0.0001	0.4161
linija	26	95	0.3775	6	< 0.0001	0.6225
pol	26	95	0.4058	5	< 0.0001	0.5942

Rezultati CVA za mužjake i ženke i linije J i B, na kojima se jasno uočava grupisanje i razdvajanje definisanih grupa, sa promenama oblika krila koje doprinose varijabilnostima prikazanih CV osa prikazani su na slici 4. 85.



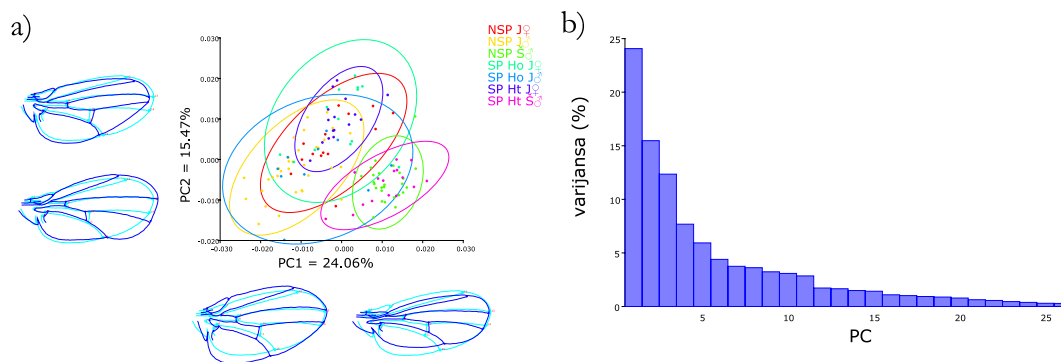
Slika 4. 85. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) B linije, (b) J linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC18 testu.

Poređenjem matrica korelacija utvrđeno je da postoji značajna pozitivna korelacija između oblika krila kod oba tipa parenja ($B_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}} = 0.5546$, $p < 0.0001$; $B_{\text{♀}} \times J_{\text{♂}} = 0.6789$, $p < 0.0001$).

4. 5. 2. 10. J × Š ukrštanje

4. 5. 2. 10. 1. Test izbora ženki 19 (FC19)

U testu izbora ženki 19 ($J_{\text{♀}} \times J_{\text{♂}}$, $\check{S}_{\text{♂}}$), prve dve ose opisuju 39.53% od ukupne varijabilnosti u obliku krila u celom uzorku. Položaj jedinki u morfološkom prostoru prema prve dve PC ose, kao i oblici krila koji su doprineli varijabilnosti prikazani su na slici 4. 86.



Slika 4. 86. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC19 testu.

Utvrđene su značajne razlike u obliku krila između jedinki ukrštanih u ovom testu (Tabela 4. 112).

Tabela 4. 112. Jednofaktorska MANOVA oblika krila u FC19 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC19	156	571	0.0428	3	< 0.0001	0.4157

Značajan alometrijski odnos veličine i oblika krila je utvrđen poređenjem regresionih prava ($r^2 = 0.1054$; $p < 0.0001$).

Rezultati jednofaktorske MANOVA pokazuju da postoje značajne razlike za oblik krila bez efekta alometrije između jedinki ukrštanih u FC19 testu (Tabela 4. 113). MANOVA glavnih efekata pokazuje da na oblik krila značajan uticaj imaju sva tri faktora (status, linija, pol) (Tabela 4. 114).

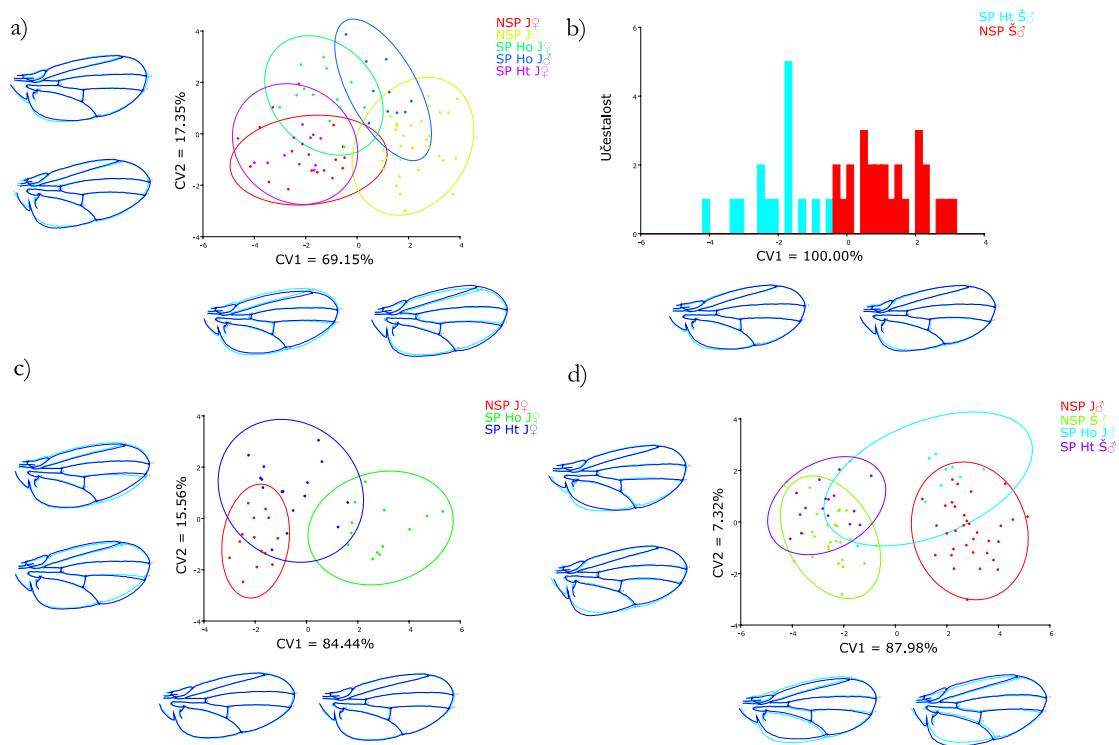
Tabela 4. 113. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC19 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC19	156	571	0.0577	2	< 0.0001	0.3850

Tabela 4. 114 . MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC19 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	196	0.4827	2	< 0.01	0.3053
linija	26	98	0.2467	12	< 0.0001	0.7533
pol	26	98	0.5640	3	< 0.0001	0.4360

Razdvajanje između definisanih grupa, kao i promene oblika krila koje doprinose razlikama po prve dve CV ose za mužjake i ženke i linije J i Š su prikazani na slici 4. 87.

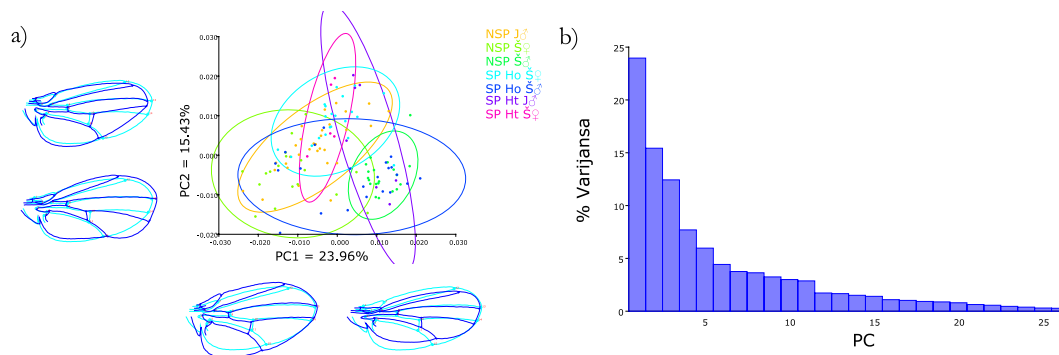


Slika 4. 87. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) J linije, (b) Š linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC19 testu.

Poređenjem matrica korelacija je utvrđeno da postoji značajna pozitivna korelacija između oblika krila za oba tipa parenja ($J_{\text{♀}} \times J_{\text{♂}} = 0.4969$, $p < 0.0001$; $J_{\text{♀}} \times \check{S}_{\text{♂}} = 0.5163$, $p < 0.01$).

4. 5. 2. 10. 2. Test izbora ženki 20 (FC20)

Promene oblika krila koje su doprinele varijabilnosti od 39.39% u celom uzorku u testu izbora ženki 20 ($\check{S}_{\text{♀}} \times J_{\text{♂}}$, $\check{S}_{\text{♂}}$), kao i položaj jedinki u morfološkom prostoru, prikazani su na slici 4. 88.



Slika 4. 88. Grafički prikaz (a) položaja jedinki *D. melanogaster* u morfološkom PCA prostoru i promene oblika krila koje doprinose varijabilnosti prve dve PC ose; (b) varijanse PC osa u FC20 testu.

Rezultati jednofaktorske MANOVA pokazuju da postoje značajne razlike u obliku krila između jedinki ukrštanih u ovom testu (Tabela 4. 115).

Tabela 4. 115. Jednofaktorska MANOVA oblika krila u FC20 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC20	156	565	0.0441	3	< 0.0001	0.4127

Poređenjem regresionih prava za veličinu i oblik je utvrđeno da ne postoji značajan alometrijski odnos oblika krila u odnosu na veličinu krila ($r^2 = 0.0160$; $p > 0.0001$).

Utvrđene su značajne razlike za oblik krila bez efekta alometrije između jedinki ukrštanih u FC20 testu (Tabela 4. 116), pri čemu značajan uticaj imaju faktori status, linija i pol (Tabela 4. 117).

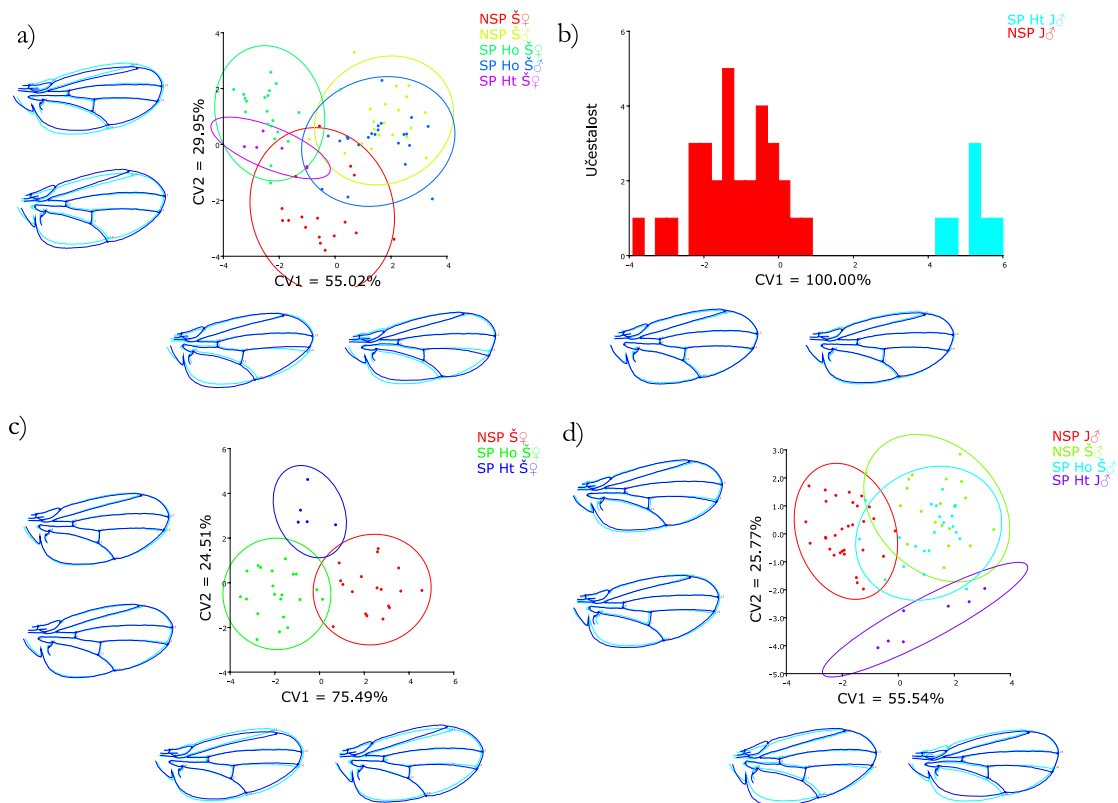
Tabela 4. 116. Jednofaktorska MANOVA oblika krila bez efekta alometrije u FC20 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
FC20	156	565	0.0441	3	< 0.0001	0.4127

Tabela 4. 117. Rezultati MANOVA glavnih efekata oblika krila bez efekta alometrije u FC20 testu.

	df	greška df	Wilks' λ	F	p	η^2_{partial}
status	52	194	0.4139	2	< 0.001	0.3567
linija	26	97	0.3700	6	< 0.0001	0.6300
pol	26	97	0.3277	8	< 0.0001	0.6723

Na slici 4. 89 je prikazano razdvajanje grupa prema prve dve CV ose, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećim varijabilnostima za linije J i Š, mužjake i ženke.



Slika 4. 89. Grafički prikaz CVA oblika krila (a) Š linije, (b) J linije, (c) ženki i (d) mužjaka, kao i promene oblika krila koje doprinose najvećoj varijabilnosti u FC20 testu.

Poređenjem matrica korelacija utvrđeno je da postoji značajna pozitivna korelacija između oblika krila, za homogamni i za heterogamni tip parenja ($\check{S}_{\text{♀}} \times \check{S}_{\text{♂}} = 0.5212$, $p < 0.0001$; $\check{S}_{\text{♀}} \times J_{\text{♂}} = 0.3854$, $p < 0.001$).

5. Diskusija

Jedna od teorija seksualne selekcije pretpostavlja da će se atraktivne jedinke najčešće pariti i ostaviti najveći broj potomaka (Andersson & Simmons 2006; Jones & Ratterman 2009). Istovremena evolucija osobina mužjaka koje su atraktivne ženkama i preference ženki ka tim osobinama može da bude posledica pozitivne povratne sprege između njih. Modeli koji objašnjavaju ovakve odnose su: nezadrživa selekcija, izbor zdravog partnera i izbor „dobrih gena“ (Fisher 1915; Borgia 1986; Hamilton & Zuk 1982). Preferenca ka određenoj osobini će, putem asortativnog ukrštanja, promeniti učestalost te osobine u svakoj narednoj generaciji (Turner & Burrows 1995; Mullen et al. 2007; Nosil et al. 2007; Shaw & Lesnick 2009; Arnegard et al. 2010). Iz tog razloga je važno da se razume na koji način faktori sredine utiču na oblikovanje preferenci prema određenoj osobini (Miller & Svensson 2014).

Preferenca ka određenom fenotipu, između ostalog, zavisi od fiziološkog stanja jedinke (videti Cotton et al. 2006). Jedinke koje imaju veliki reproduktivni potencijal su generalno i izbirljivije, ostvaruju veći broj parenja, birane su od strane visoko kvalitetnih partnera, a ženke imaju i veći fekunditet (Rintamäki et al. 1983; Møller 1991; Petrie et al. 1995; Rintamäki et al. 1998; Bakker et al. 1999; Hingle et al. 2001; Moore & Moore 2001; Mazzi 2004; Hunt et al. 2005; Hebets et al. 2008; Lerch et al. 2011; Lerch et al. 2013). Iako izbor odgovarajućeg partnera može da obezbedi veću adaptivnu vrednost jedinkama kroz kvalitetnije i/ili brojnije potomstvo (Byrne & Rice 2006; Bos et al. 2009), diskriminacija partnera može biti skup proces. Naime, jedinke mogu da utroše vreme, kao i značajnu količinu svoje energije prilikom potrage za partnerom (u smislu povećanja opsega staništa u kome se traži partner) i odbacivanja neželjenog/neželjenih partnera. Stoga bi moglo da se očekuje da jedinke koje imaju manju adaptivnu vrednost ispoljavaju niži nivo diskriminacije, jer korist od odbacivanja potencijalnog partnera ne prevazilazi cenu njegovog pronalaska (Hingle et al. 2001; Cotton et al. 2006; Cockburn et al. 2008; Holveck & Riebel 2009; Wilgers & Hebets 2012), što dalje može da rezultuje parenjima između jedinki koje imaju nižu adaptivnu vrednost (Janicke et al. 2015; Kunz & Uhl 2015; Xue et al. 2016). Sa druge strane, ukoliko korist koju jedinke imaju od izbora „dobrog“ partnera nadmaši cenu izbirljivosti, očekuje se da će „manje kvalitetne“ jedinke nastaviti da biraju kvalitetnije partnere za parenje (Griggio & Hoi 2010; Perry & Rowe 2010).

Nestabilni uslovi sredine, koji su veoma česti u prirodnim uslovima i koji se, između ostalog, odnose i na kvalitet i dostupnost hranljivih resursa, mogu da utiču na seksualnu

selekciju i na izbor partnera (Miller & Svensson 2014; Janicke et al. 2015; Kunz & Uhl 2015; Xue et al. 2016). Generalno, uticaj ishrane na biološke funkcije može da se prati od ćelijskog do ponašajnog nivoa. Kvalitet i količina nutritivnih resursa, kao i optimalni balans makronutrijenata u ishrani ima značajan efekat na komponente adaptivne vrednosti kod *D. melanogaster* (Lee et al. 2008; Kolss et al. 2009; Kristensen et al. 2011; Schwarz et al. 2014; May et al. 2015; Rodrigues et al. 2015; Simpson et al. 2015; Abed-Vieillard & Cortot 2016; Trajković et al. 2017b). Nutritivni zahtevi se razlikuju kod polova i menjaju se tokom života jedinke (Lee et al. 2008; Maklakov et al. 2008; Lihoreau et al. 2016). Ishrana utiče i na obrazac reproduktivnog ponašanja kod ove vrste, pri čemu mužjaci i ženke dostižu svoj maksimalni reproduktivni uspeh na različite načine. Kod ženki, na primer, ishrana utiče na receptivnost, učestalost ponovnog parenja, stopu polaganja jaja i ukupni fekunditet (Fricke et al. 2008; Lee et al. 2008; Fricke et al. 2010; Rodrigues et al. 2015). S druge strane, sastav i koncentracija proteina u ishrani značajno utiču na prekopolatorni uspeh mužjaka (Chapman & Partridge 1996; Fricke et al. 2008; Fricke et al. 2010; Rodrigues et al. 2015).

Senzorni sistemi, koji su važni u procesu reprodukcije, mogu da zavise od ekoloških i morfoloških adaptacija. Kod životinja, mehanizmi seksualne izolacije među populacijama koje divergiraju često uključuju sisteme odgovorne za produkciju akustičnih i hemijskih signala, koji brzo evoluiraju, specifični su za vrstu i često su pod uticajem seksualne selekcije (Bontonou & Wicker-Thomas 2014). Tako, na primer, afričke i kosmopolitske populacije *D. melanogaster* ispoljavaju seksualnu izolaciju, nastalu usled divergencije kutikularnih ugljovodonika (Bontonou & Wicker-Thomas 2014). Kod *D. mojavensis*, divergencija između populacija koje koriste različite vrste kaktusa kao domaćine nastala je kao posledica razlika u ispoljavanju akustičnih stimulusa (Etges et al. 2007). U slučaju laboratorijskih populacija *D. pseudoobscura*, takođe je utvrđena seksualna izolacija nastala usled adaptacija na različitu ishranu (Dodd 1989).

5. 1. Efekat ishrane na komponente adaptivne vrednosti i uspeh u parenju *D. melanogaster*

D. melanogaster žive i hrane se na voću/povrću koje truli, gde kvasci koji učestvuju u procesu truljenja predstavljaju neophodan izvor proteina, pri čemu mirisi nastali fermentacijom privlače jedinke (Atkinson & Shorrocks 1977; Begon 1982; Ruebenbauer et al. 2008). Jedinke *D. melanogaster* koje su tokom larvalnog razvića održavane na supstratima bogatim proteinima su krupnije i duže žive u poređenju sa jedinkama odgajanim na podlogama siromašnijim proteinima, a ženke imaju veći broj ovariola (Rodrigues et al.

2015). Sa druge strane, jedinke odgajane na supstratima koji sadrže niske koncentracije proteina imaju produženo razviće, odloženu ekloziju, nisku vijabilnost i niži fekunditet (Wang & Clark 1995; Bublik et al. 2000; Tu & Tatar 2003; Kolss et al. 2009; Rodrigues et al. 2015). U skladu sa rezultatima predhodno pomenutih studija, rezultati ove doktorske disertacije pokazuju da su mušice odgajane na supstratu koji sadrži paradajz i koji se karakteriše najvećim procentom proteina, a najnižim C/N odnosom, imale najveće preživljavanje. Mušice odgajane na supstratu koji sadrži jabuku i koji ima najmanji procenat proteina i najviši C/N odnos su se odlikovale najsporijim razvićem, odloženim izleganjem i najmanjom stopom preživljavanja. Međutim, supstrat koji sadrži bananu, takođe ima visok C/N odnos, ali se testirane komponente adaptivne vrednosti ovih mušica nisu razlikovale značajno od komponenti adaptivne vrednosti mušica odgajanih na standardnom kukuruznom supstratu ili supstratu koji sadrži paradajz. Pored toga, utvrđeno je da se supstrati korišćeni u eksperimentima u ovoj doktorskoj disertaciji razlikuju i po antioksidativnim sposobnostima. Supstrat koji sadrži bananu ima najveću antioksidativnu sposobnost ($0.169 \pm 0.003\%/mg$), zatim sledi supstrat koji sadrži paradajz ($0.108 \pm 0.001\%/mg$), šargarepu ($0.073 \pm 0.004\%/mg$), dok najmanju antioksidativnu sposobnost ima supstrat koji sadrži jabuku ($0.035 \pm 0.001\%/mg$) (Pavković-Lučić et al. 2017). S obzirom da su jaja i larve „sesilni“ stadijumi razvića, moglo bi da se očekuje da će kod ženki postojati izražena preferenca prema nutritivno bogatijim mestima, na kojima će polagati jaja (Markow 2015). Međutim, nasuprot očekivanju da bi ženke trebalo da izbegavaju polaganje jaja na supstratima slabijeg kvaliteta, u jednoj studiji je utvrđeno da su ženke češće polagale jaja na jabuci nego na banani (Jaenike 1983). Prirodna selekcija bi trebalo da deluje protiv sporog razvića, s obzirom da je u prirodi produženo razviće povezano sa rizikom da hrane neće biti dovoljno dugo, tj. do kraja razvojnog perioda (Kolss et al. 2009).

Mušice koje su se hranile na podlozi siromašnoj proteinima ili šećerima, kasnije su birale ishranu bogatu nutrijentima u kojima su prethodno oskudevale (Schwarz et al. 2014). Takođe, kada su larve imale mogućnost izbora između izbalansirane ishrane, kao i ishrane bogate proteinima, odnosno šećerima, birale su hranu koja je imala balansirani odnos proteina i šećera (Schwarz et al. 2014). Pored toga, larve hranjene na podlogama u kojima su proteini i šećeri bili prisutni u odnosima 1:2 i 1:4 su se brže razvijale u poređenju sa larvama hranjenim na supstratima koje su se odlikovale sledećim odnosima proteina i šećera: 1:16, 1:8, 1:1 i 1.5:1 (Rodrigues et al. 2015). Takođe, mušice oba pola odgajane na supstratima koji su imali odnos proteina i šećera 1:2 i 1:4 su živele duže, a ženke su imale i

visoku stopu polaganja jaja, u poređenju sa mušicama odgajanim na supstratima koji su imali odnos proteina i šećera 1:16, 1:8, 1:1 i 1.5:1 (Lee et al. 2008). U prirodnim populacijama neotropskih *Drosophila*, utvrđeno je da su mušice koje su se odlikovale kraćim razvićem imale kompetitivnu prednost u poređenju sa onim koje su imale duže razviće (Krijger et al. 2001). U ovoj doktorskoj disertaciji, najbrže razviće i dinamiku izleganja su imale mušice odgajane na supstratu koji sadrži šargarepu. Međutim, supstrat koji sadrži šargarepu se nije razlikovao po udelu proteina i šećera od standardnog supstrata. Pretpostavka je da se ova dva supstrata razlikuju u kvalitativnom sastavu proteina, odnosno u aminokiselinama koje ulaze u njihov sastav, ali i po nekim drugim makro- ili mikronutrijentima, ali i antioksidativnim karakteristikama (Trajković et al. 2017b; Pavković-Lučić et al. 2017).

Brzina razvića, dinamika izleganja i preživljavanje mušica odgajanih na pet različitih supstrata razlikovali su se u zavisnosti od zastupljenosti proteina i C/N odnosa u supstratu, što ukazuje na postojanje plastičnog odgovora *D. melanogaster* u različitim nutritivnim sredinama. Razvojna plastičnost predstavlja adaptivni proces, koji može da se manifestuje na morfološkom, fiziološkom i/ili ponašajnom nivou (Monaghan 2008; Kolss & Kawecki 2008; Shingleton et al. 2009; Beldade et al. 2011; Kristensen et al. 2011; Trajković et al. 2013; Güler et al. 2015; Rodrigues et al. 2015; Xie et al. 2015).

*

Rezultati ove doktorske disertacije pokazuju da su u svim testovima izbora ženki bili favorizovani mužjaci odgajani na supstratu koji sadrži paradajz, dok su mužjaci odgajani na supstratu koji sadrži jabuku uvek bili najmanje uspešni u parenju. Slabiji uspeh u parenju u poređenju sa mužjacima odgajanim na podlozi koja sadrži paradajz su imali mužjaci odgajani na podlogama koje sadrže bananu, šargarepu, kao i onim odgajanim na standardnom kukuruznom supstratu. Supstrat koji sadrži paradajz sadrži najviše proteina, ali i šećera i ujedno je i najizbalansiraniji supstrat, s obzirom da ima najmanji C/N odnos u poređenju sa ostalim supstratima. Sa druge strane, supstrat koji sadrži jabuku ima najmanji procenat proteina i najveći odnos C/N, tj. najmanje je balansiran u pogledu odnosa proteina i šećera. Pretpostavka je da su ženke u ovoj studiji favorizovale mužjake P linije, između ostalog i zbog toga što ovi mužjaci imaju najbolje preživljavanje, dok su izbegavale parenje sa mužjacima J linije, koji su imali najsporije razviće i najslabije preživljavanje. U prethodnim istraživanjima je utvrđeno da su mužjaci koji su odgajani na supstratu koji sadrži 50% više kvasca u odnosu na standardni laboratorijski supstrat imali brojnije

potomstvo u odnosu na mužjake odgajane na supstratima koji su sadržali 20%, 100%, 150% i 200% više kvasca u odnosu na standardni laboratorijski supstrat (Fricke et al. 2008), kao i da su mušice odgajane na supstratima bogatim proteinima bile krupnije i uspješnije u parenju (Monclus & Prevosti 1971; Partridge et al. 1987; Hegde & Krishna 1997; Sisodia & Singh 2001; Byrne & Rice 2006). Mužjaci hranjeni na supstratu koji je sadržao niske koncentracije proteina imali su slabiji uspeh u parenju (Fricke et al. 2008). Pretpostavlja se da bi jedinke koje su u boljoj „kondiciji“ mogle da percipiraju manje atraktivnim jedinke koje su odgajane u nutritivnoj sredini niskog kvaliteta, ukoliko nebalansirana ishrana smanjuje reproduktivni potencijal (Schultzhaus et al. 2017). Izbegavanje parenja sa ovakvim mužjacima bi moglo da se objasni i u kontekstu delovanja prirodne selekcije, ukoliko deluje protiv sporog ravića i smanjenog preživljavanja. Međutim, nasuprot rezultatima ove doktorske disertacije, u nedavno sprovedenom istraživanju na *D. melanogaster* nije utvrđena značajna razlika u uspehu u parenju mužjaka odgajanih na supstratu bogatom proteinima u poređenju sa mužjacima odgajanim na standardnom laboratorijskom supstratu (Schultzhaus et al. 2017). Pored toga, ranije je utvrđeno da na uspeh u parenju mužjaka utiče genotip za α -amilazu koja razgrađuje složene šećere (Terzić et al. 1996).

Rezultati testova višestrukog izbora u kojima su ukrštane linije St, P i B pokazuju da ne postoji izražen efekat delovanja seksualne selekcije. Između ovih linija (St, P i B) nije utvrđeno postojanje seksualne izolacije. U testu višestrukog izbora MC3 (St \times Š), ženke linije odgajane na supstratu koji sadrži šargarepu su ostvarile manji uspeh u parenju u poređenju sa ženkama odgajanim na standardnom supstratu. Mužjaci i ženke Š linije, u testovima MC5 (P \times Š) i MC6 (B \times Š), ostvarili su manji uspeh u parenju u poređenju sa mušicama odgajanim na supstratima koji sadrže paradajz i bananu. U testu višestrukog izbora MC6 (B \times Š) utvrđeno je prisustvo seksualne izolacije između linija odgajanih na supstratima koji sadrže bananu i šargarepu. Iako su mušice gajene na supstratu koji sadrži šargarepu imale najkraće razviće, ono im nije obezbedilo prednost u ostvarivanju parenja. Generalno, u ovoj doktorskoj disertaciji, uspeh u parenju jedinki oba pola nije bio u korelaciji sa udelom šećera (C) ili proteina (N) u ishrani. Supstrat koji sadrži šargarepu se ne razlikuje po količini šećera od standardnog supstrata ili supstrata koji sadrži bananu, a ženke gajene na supstratu koji sadrži šargarepu su bile manje uspешne u parenju u poređenju sa ženkama svih ostalih linija. Pored toga, supstrat koji sadrži šargarepu sadrži veće količine proteina u odnosu na supstrat koji sadrži bananu. Sa druge strane, standardni supstrat i supstrat koji sadrži bananu imaju jednake količine šećera, a ženke gajene na

standardnom supstratu su ipak bile uspješnije u parenju. Međutim, standardni supstrat sadrži dvostruko veću količinu proteina u poređenju sa supstratom koji sadrži bananu. Nasuprot rezultatima ove doktorske disertacije, u nedavnom istraživanju je utvrđeno da su ženke *D. melanogaster* odgajane na supstratu koji je sadržao visoke koncentracije šećera imale veći uspeh u parenju u odnosu na ženke gajene na standardnom supstratu (Schultzhaus et al. 2017). Pored toga, u istoj studiji je pokazano da između ženki gajenih na supstratu koji je sadržao visoke koncentracije proteina i ženki gajenih na standardnom supstratu nije bilo razlika u uspehu u parenju, mada su ženke odgajane na supstratu bogatom proteinima bile fertilnije. Iako su neke studije pokazale da su ženke *D. melanogaster* koje su hranjene na supstratu koji uključuje kvasce manje aktivne, ali receptivnije (McRobert 1986), kao i da su proteini u ishrani važni za kopulatorne i postkopulatorne procese (Fricke et al. 2008; Fricke et al. 2010), izgleda da količina proteina u ishrani ne utiče na samu atraktivnost ženki, niti na odluku da li će se pariti (Schultzhaus et al. 2017). Pored toga, ženke odgajane na supstratu sa visokim koncentracijama šećera, takođe nisu bile atraktivnije mužjacima, ali su bile receptivnije i manje izbirljive (Schultzhaus et al. 2017). Verovatno je da na atraktivnost ženki ne utiče samo količina ukupnog šećera, već i koji su šećeri u pitanju. Utvrđeno je da su ženke gajene na supstratu koji je sadržao 2%, 4%, 6% i 10% saharoze imale manji fekunditet u odnosu na ženke koje su odgajane na supstratima koji su sadržali iste koncentracije fruktoze i glukoze (Lushchak et al. 2014).

Insulinska signalizacija*, putem efekata koji se odražavaju na feromonski profil, utiče na atraktivnost ženki *D. melanogaster* (Kuo et al. 2012). Veći unos šećera dovodi do pojačane insulinske signalizacije kod *D. melanogaster* (Musselman et al. 2011), pri čemu pojačanje insulinske signalizacije rezultuje povećanjem atraktivnosti ženki (Wigby et al. 2011; Kuo et al. 2012). U ranijim studijama, utvrđeno je da su ženke odgajane na čistoj glukozi bile atraktivnije mužjacima (Cook & Connoly 1976; Cook & Cook 1975). Sa druge strane, ishrana bogata šećerom, koja je sadržala i kvasac, nije uticala na povećanje atraktivnosti ženki, iako je dovela do promena u kutikularnim hemoprofilima (Fedina et al. 2012). Rezultati ove doktorske disertacije, takođe pokazuju da količina šećera u ishrani koja sadrži i proteine, ne može da se dovede u vezu sa razlikama u uspehu u parenju ženki.

5. 2. Uloga feromona u seksualnoj selekciji *D. melanogaster*

Kutikularni ugljovodonici su uključeni u brojne biološke procese kod *Drosophila*, a

*Tri „insulin-like“ peptida (*dilp2*, *dilp3* i *dilp5*) se eksprimiraju kod adultnih ženki *Drosophila*. Vezivanjem „insulin-like“ peptida za „insulin-like“ receptore aktivira se signalni put, koji utiče na rast, reprodukciju i dužinu života (Wigby et al. 2011; Partridge & Gems 2002).

faktori koji utiču na sastav i količinu kutikularnih hemoprofila mogu da budu genetički i negenetički (Ferveur 2005; Kuo et al. 2012; Everaerts et al. 2010; Falconer & Mackay 1996; Sokolowski & Wahlsten 2001). Efekat ishrane na sastav CH je najviše izučavan kod kaktofilnih vrsta *Drosophila*, pri čemu je utvrđeno da se populacije koje se hrane različitim kaktusima razlikuju po sastavu kutikularnih hemoprofila (Stennett & Etges 1997; Markow & Toolson 1990; Etges et al. 2009; Etges et al. 2014). Poslednjih godina se izučava efekat ishrane na CH i kod *D. melanogaster* (Fedina et al. 2012; Sharon et al. 2010; Pavković-Lučić et al. 2016; Ward 2017), ali i drugih vrsta (Frentiu & Chenoweth 2010; Yew et al. 2011; Sharma et al. 2012a,b; Veltsos et al. 2012; Havens & Etges 2013; Etges et al. 2014).

Rezultati ove doktorske disertacije su pokazali da je višegodišnje gajenje *D. melanogaster* na različitim supstratima uticalo na formiranje različitih CH profila. Razlike između svih pet linija su prisutne samo u kvantitativnom smislu, odnosno u relativnim količinama CH jedinjenja. Rezultati pokazuju da su se, na osnovu kutikularnih hemoprofila, linije odgajane na supstratima koji sadrže šargarepu i jabuku jasno izdvojile u odnosu na ostale. Jedinjenja koja su znatno doprinela razlikama između linija pripadaju kako grupi dominantnih jedinjenja, tako i grupi minornih jedinjenja, među kojima su značajni polni feromoni (7-T i cVA kod mužjaka, kao i 7,11-HD kod ženki). Dobijeni rezultati kod svih pet linija ukazuju i na postojanje polnog dimorfizma u kutikularnim hemoprofilima, kako u kvantitativnom, tako i u kvalitativnom smislu. Pojedina hemijska jedinjenja su bila prisutna samo kod mužjaka, dok su neka registrovana samo kod ženki.

Razlike između linija i polova su uočene na nivou glavnih grupa hemijskih jedinjenja. Tako je kod ženki odgajanih na standardnom supstratu detektovano dva puta više MS alkana u kutikularnom ekstraktu u odnosu na ženke odgajane na supstratu koji sadrži paradajz, dok ženke odgajane na supstratu koji sadrži šargarepu imaju najmanju relativnu količinu monoena, ali i najveću relativnu količinu diena u poređenju sa ženkama ostalih linija. Pored toga, ženke odgajane na supstratu koji sadrži paradajz imaju najmanju relativnu količinu diena u kutikuli u poređenju sa ženkama ostalih linija. Kod linije odgajane na supstratu koji sadrži jabuku prisutno je dva puta više *n*-alkana u poređenju sa ostalim linijama, dok linija odgajana na supstratu koji sadrži paradajz ima najmanju količinu MS alkana u poređenju sa svim ostalim linijama. Poznato je da su za sintezu određenih klasa CH kod insekata neophodne aminokiseline, kakav je slučaj sa MS alkanima, za čiju su sintezu neophodni metionin, leucin i valin, koji se unose putem ishrane (Chung & Carroll 2015). Variranje količine ovih aminokiselina u ishrani bi moglo da uzrokuje promene u

količinama MS alkana kod *Drosophila*. Količina ovih aminokiselina varira u voću i povrću koje se koristi u pripremi supstrata, a količine metionina, leucina i valina, koje se nalazi u 100 g čistog voća/povrća i u kukuruznom grizu (prema: USDA Food Composition Databases) delimično korespondira sa relativnom količinom MS alkana izolovanih kod linija *D. melanogaster*. Najveće količine ovih aminokiselina se nalaze u kukuruznom grizu. Kod ženki gajenih na standardnom kukuruznom supstratu MS alkani su prisutni u najvećoj količini u odnosu na ženke (ali i mužjake) drugih linija. Pored toga, moguće je i da je dugogodišnje gajenje linija na različitim podlogama uticalo na nivo ekspresije enzima uključenih u biosintetske puteve koji regulišu količinu CH.

*

Polni dimorfizam linija odgajanih na pet različitih supstrata je najizraženiji u pogledu monoena i diena. Kod ženki svih linija su dieni prisutni u većoj količini u odnosu na mužjake, dok su kod mužjaka dominantno prisutni monoeni. Razlika između polova u pogledu monoena i diena je očekivana, s obzirom da je u većem broju studija utvrđen seksualni dimorfizam u ovim jedinjenjima (Antony & Jallon 1982; Ferveur & Sureau 1996; Savarit & Ferveur 2002; Grillet et al. 2006; Pavković-Lučić et al. 2016). U ekstraktima kutikule mušica u eksperimentu ove doktorske disertacije utvrđeno je da su kod ženki bili prisutni i neki karakteristični feromoni mužjaka, kao što su 7-trikozen i cVA, mada samo u tragovima. S obzirom da su u eksperimentu ove doktorske disertacije, pre ekstrakcije kutikularnih hemoprofila, ženke čuvane u grupama od po 20 jedinki, prisustvo ovih jedinjenja bi moglo da se objasni socijalnim interakcijama jedinki, kao i socijalnim interakcijama u korelaciji sa okruženjem (Farine et al. 2012). Iako se cVA smatra specifičnim jedinjenjem za mužjake, ovo jedinjenje je u tragu izolovano i kod nevinih ženki u prethodnim studijama (videti, npr. Yew et al. 2009).

*

Poznato je da feromoni imaju ključnu ulogu prilikom izbora partnera kod insekata (Wyatt 2003), zbog čega seksualna selekcija ima važnu ulogu u oblikovanju kutikularnih hemoprofila. Iako je utvrđeno da ishrana utiče na sastav CH kod *D. melanogaster*, malo je studija koje su za cilj imale da utvrde vezu između razlika u CH uslovljenih ishranom i uspeha u parenju (Fedina et al. 2012; Trajković et al. 2017a).

Varijabilnost u broju i količini CH jedinjenja utiče na atraktivnost potencijalnog partnera za parenje, kao i na uspostavljanje seksualne izolacije (Bontonou & Wicker-Thomas 2014). U tom smislu, značajno veće, odnosno značajno manje, koncentracije

dominantnih feromona mušica odgajanih na supstratima koji sadrže jabuku i šargarepu bi mogle da utiču na njihovu (ne)atraktivnost. Mužjaci linije odgajane na šargarepi imaju značajno veću količinu cVA u odnosu na mužjake svih ostalih linija, dok ženke linije odgajane na šargarepi imaju značajno više 7,11-ND u poređenju sa ženkama svih ostalih linija. Takođe, mužjaci linije odgajane na jabuci imaju značajno više 7-T, ali i značajno manje 7-P, u poređenju sa mužjacima svih ostalih linija.

Rezultati testova višestrukog izbora pokazuju da je seksualna izolacija prisutna jedino između linija odgajanih na supstratima koji sadrže bananu i šargarepu. Mužjaci odgajani na supstratu koji sadrži šargarepu imaju značajno veće relativne količine cVA i 7-P u poređenju sa mužjacima odgajanim na supstratu koji sadrži bananu, dok ženke odgajane na supstratu koji sadrži šargarepu karakteriše značajno veća relativna količina 7,11-ND u odnosu na ženke odgajane na supstratu koji sadrži bananu. Pored toga, u MC5 ($P \times \check{S}$) testu je broj ostvarenih heterogamnih parenja između mušica odgajanih na supstratima koje sadrže šargarepu i paradajz bio značajno manji, dok je značajno veći broj homogamnih parenja ostvaren u okviru linije gajene na paradajzu. Veći seksualni fitnes mušica odgajanih na supstratu sa paradajzom bi mogao da bude, bar delimično, uzrokovan razlikama u cVA i 7,11-ND. Razlike u feromonima mužjaka bi mogle da budu uzrok razlika u ostvarenim parenjima između linije odgajane na supstratu koji sadrži šargarepu i linije odgajane na standardnom supstratu.

U testovima izbora ženki, najmanji uspeh u parenju su imali mužjaci odgajani na supstratu koji sadrži jabuku, dok su mužjaci odgajani na supstratu koji sadrži paradajz bili najatraktivniji ženkama u svim ukrštanjima. Mužjaci odgajani na supstratu koji sadrži jabuku se značajno razlikuju od ostalih mužjaka po količinama 7-T i 7-P, kada se uporedi svih pet linija. Međutim, mužjaci odgajani na supstratu koji sadrži paradajz se ne razlikuju od mužjaka St i B linije po količini sva tri dominantna feromona (cVA, 7-T i 7-P). Sa druge strane, mužjaci linije odgajane na šargarepi, koji imaju najveću relativnu količinu cVA u poređenju sa mužjacima ostalih linija su, u testovima izbora ženki, bili manje uspešni u parenju u poređenju sa mužjacima P i B linija, ali uspešniji od mužjaka St i J linija. Ovakvi rezultati dobijeni u testovima izbora ženki su, u određenoj meri, u saglasnosti sa rezultatima dobijenim u testovima višestrukog izbora, u kojima su mužjaci Š linije takođe bili manje uspešni u parenju u poređenju sa mužjacima P i B linije.

Prema literaturnim podacima, kod starijih mužjaka *D. melanogaster* se uočava povećan nivo 7-P, dok se nivo 7-T i cVA smanjuje. Rezultat ovakvih promena je smanjena

seksualna atraktivnost ovih mužjaka, verovatno kao posledica slabijeg opšteg stanja jedinki i smanjenog fertiliteta (Kuo et al. 2012). Rezultati ove doktorske disertacije su u saglasnosti sa rezultatima prethodno pomenute studije, kada je u pitanju povezanost između atraktivnosti mužjaka i količine 7-T i 7-P. Mužjaci koji su posedovali veće relativne količine 7-P u odnosu na one sa kojima su bili u kompeticiji (mužjaci St, Š i J linija), kao i manje količine 7-T (mužjaci Š i J linije) su imali manji seksualni fitness. Moguće je da ovakav odnos ova dva feromona (velike relativne količine 7-P i male 7-T), bez obzira na to šta je do njega dovelo, šalje ženka istu poruku kada je u pitanju „kvalitet“ mužjaka. Nameće se i pretpostavka da kod mužjaka linije gajene na šargarepi, koji imaju značajno veću količinu cVA u odnosu na mužjake ostalih linija, cVA ima isti averzivni efekat koji je uočen i kod hronične percepcije ovog feromona.

Pored glavnih polnih feromona i MS alkani su pod delovanjem seksualne selekcije u prirodnim populacijama *Drosophila* (Rundle et al. 2005; Skroblin & Blows 2006; Kent et al. 2008). U ovoj doktorskoj disertaciji je utvrđeno da su mužjaci odgajani na supstratu koji sadrži paradajz, koji su imali najmanju ukupnu količinu MS alkana, imali najveći uspeh u parenju. Pored toga, mužjaci St, P i B linija imaju veće relativne količine 2-metilpentakozana u poređenju sa mužjacima Š i J linija, kod kojih je ovo jedinjenje prisutno samo u tragu. Prema literaturnim podacima, ženke *D. serrata* su se češće parile sa mužjacima koji su imali veće relativne količine 2-metilpentakozana (Chung et al. 2014). U ovoj doktorskoj disertaciji, mužjaci gajeni na supstratu koji sadrži jabuku, kod kojih je 2-metilpentakozan prisutan u tragu, su u svim testovima izbora ženki imali najmanji uspeh u parenju.

Kod ženki *D. melanogaster* šećer i kvasac u ishrani utiču na CH profil, tako što kvasac smanjuje nivo 7,11-HD i 7,11-ND, dok šećer povećava količinu ovih feromona (Fedina et al. 2012). Pored toga, starost takođe utiče na količinu dominantnih feromona kod ženki: količina 7,11-HD se smanjuje sa starošću, dok se nivo 7,11-ND povećava, zbog čega su starije ženke manje atraktivne mužjacima (Kuo et al. 2012). Sa povećanjem količine 7,11-HD povećava se i atraktivnost ženki (Marcillac & Ferveur 2004; Kuo et al. 2012). U ovoj doktorskoj disertaciji, rezultati pokazuju da se ženke odgajane na supstratu koji sadrži šargarepu jasno izdvajaju od ostalih ženki na osnovu 7,11-HD. Iako razlika u ovom feromonu između ženki linija St, P, B i Š nije statistički značajna, uočava se da ženke odgajane na supstratu koji sadrži šargarepu imaju manje 7,11-HD. Sa druge strane, ženke odgajane na supstratu koji sadrži šargarepu su imale i najveću količinu 7,11-ND. Takođe,

utvrđeno je postojanje negativne korelacije između broja ostvarenih parenja ženki linija St, P, B i Š i 7,11-ND, što je u skladu sa literaturnim podacima, prema kojima velike količine 7,11-ND kod ženki deluju odbojno na mužjake (Ferveur & Sureau 1996). Pored pomenutog, moguće je i da 7,11-ND u visokim koncentracijama (iako je u eksperimentu ove doktorske disertacije ona uzrokovana razlikama u ishrani) šalje istu poruku mužjacima, koju ima poruka nastala promenom u količini ovog feromona usled starenja. Moguće je i da 7,11-ND ima ulogu u ostavljanju hemijskog traga koji će usmeravati mužjake ka ženkama (Trajković et al. 2017a). S obzirom da se detekcija kutikularnih feromona vrši putem kontaktnih hemoreceptora (Thistle et al. 2012), verovatno je da visoke koncentracije 7,11-ND prevazilaze opseg senzitivnosti hemoreceptora, tako da mužjaci ne mogu da registruju veoma visoke koncentracije ovog feromona. Ipak, najverovatnije je da je atraktivnost i mužjaka i ženki pre rezultat sinergističkog delovanja kutikularnih ugljovodonika, nego pojedinačnih jedinjenja. Biosintetski put dominantnih feromona bi mogao da bude u korelaciji sa biosintetskim putevima minornih komponenti, koje verovatno imaju važnu, ali još uvek nedovoljno istraženu ulogu (Ferveur 2005).

Seksualna izolacija, koja nastaje kao posledica razlika u feromonima, zapažena je između prirodnih populacija *D. melanogaster* (Bontonou & Wicker-Thomas 2014). Razlike u količini 7-T i razlike u odnosima 7-T i 7-P kod mužjaka su dovele do seksualne izolacije između populacija *D. melanogaster* iz Zimbabvea i populacija iz Zapadne Afrike i sa Kariba (Wu et al. 1995). Pored toga, feromon ženki 7,11-HD je imao veliki uticaj na seksualnu izolaciju registrovanu između prirodnih populacija iz Zimbabvea i Severne Amerike (Wu et al. 1995), kao i između populacija iz subsaharske Afrike, sa Kariba i kosmopolitskih populacija (Wu et al. 1995; Ferveur et al. 1996; Grillet et al. 2012). U ovoj doktorskoj disertaciji, seksualna izolacija je utvrđena između linija odgajanih na supstratima koji sadrže bananu i šargarepu, kod kojih su i registrovane značajne razlike u feromonima mužjaka i ženki (7-P, cVA, 7,11-ND i 7,11-HD). Prema mojim saznanjima, pored ove, u samo jednoj studiji je utvrđeno da su razlike u CH kod *Drosophila* (*D. serrata*), uslovljene različitom ishranom u laboratorijskim uslovima, dovele do seksualne izolacije (Rundle et al. 2005).

Razlike u feromonima objašnjavaju samo deo razlika koje postoje u procesu udvaranja mužjaka *Drosophila* (Savarit et al. 1999), a uloga minornih komponenti bi svakako trebalo da bude detaljnije istražena. Naravno, razlikama u reproduktivnom ponašanju ne doprinose samo razlike u CH profilima. Pored feromona, reproduktivno ponašanje insekata je pod uticajem mnogih drugih faktora, kao što su veličina tela, dužina, širina,

simetrija i oblik određenih morfoloških struktura, učestalost i kvalitet signala koji se koriste prilikom udvaranja, prethodno reproduktivno iskustvo i učenje (Greenspan & Ferueur 2000; Siwicki et al. 2005; Koshio et al. 2007; Griffith & Ejima 2009; Abbott et al. 2010; Svensson et al. 2010; Pavković-Lučić & Kekić 2011; Trajković et al. 2013; Katayama et al. 2014; Saleem et al. 2014; Svensson et al. 2014).

5. 3. Uticaj veličine i oblika krila na izbor partnera kod *D. melanogaster*

Velicina tela mužjaka je korelisana sa uspehom u parenju kod različitih vrsta *Drosophila* (Partridge & Farquhar 1983; Partridge et al. 1987a; Partridge et al. 1987b; Markow 1988; Markow & Ricker 1992; Markow & Sawka 1992; Taylor et al. 2009; Pavković-Lučić & Kekić 2013). U većem broju studija je utvrđeno da su krupniji mužjaci, kao agresivniji i energičniji, bili uspešniji u parenju i kompetitivnim interakcijama, pri čemu im je bilo potrebno manje vremena da ostvare parenje u poređenju sa sitnijim mužjacima (Partridge & Farquhar 1983; Markow 1986; Partridge et al. 1987a; Partridge et al. 1987b; Markow 1988; Markow 1996; Pavković-Lučić & Kekić 2013; Jagadeeshan et al. 2015). Utvrđena je i pozitivna korelacija između veličine tela mužjaka i broja potomaka u uslovima spermalne kompeticije, pri čemu dostupnost hranljivih resursa tokom larvalnog razvića utiče na broj spermatozoida kod mužjaka *Drosophila* (McGraw et al. 2007).

Rezultati ove doktorske disertacije su potvrdili da postoji jasno izražen seksualni dimorfizam u veličini krila kod jedinki *D. melanogaster* u okviru svake linije. Seksualni dimorfizam u veličini tela kod ove vrste je i od ranije dobro poznat (Badyaev 2002; Stillwell et al. 2010; Siomava et al. 2016). Pored toga, uočene su i značajne razlike u veličini krila između linija poreklom sa svih pet supstrata.

Mušice odgajane na supstratu koji sadrži jabuku imaju najmanja, dok mušice odgajane na suspstratu koji sadrži bananu imaju najveća krila. Međutim, rezultati koji se odnose na veličinu krila, u ovoj doktorskoj disertaciji, ne mogu se dovesti u vezu sa količinom proteina u podlozi na kojoj se kompletiralo razviće, kao ni sa dužinom razvića. Iako bi moglo da se očekuje da su mušice koje imaju produženo razviće i krupnije (Markow & Ricker 1992), u ovoj doktorskoj disertaciji su mušice koje su imale najsporije razviće (J linija) bile najsitnije. Pored toga, mužjaci odgajani na supstratu koji sadrži male količine proteina (supstrat koji sadrži jabuku) su imali i najmanji uspeh u parenju u testovima izbora ženki. Ovakav rezultat je u saglasnosti sa rezultatima brojnih studija u kojima su sitniji mužjaci bili manje atraktivni ženkama (Monclus & Prevosti 1971; Partridge et al. 1987b;

Hegde & Krishna 1997; Sisodia & Singh 2001; Byrne & Rice 2006). Naime, suboptimalna ishrana ili ishrana koja ne sadrži ili je siromašna proteinima tokom larvalnog perioda može da dovede do usporavanja razvića, odlaganja vremena početka izleganja, smanjenja broja ovariola, fekunditeta i veličine tela adulta (Robertson 1960; Tu & Tatar 2003). Sa druge strane, rezultati ove doktorske disertacije nisu pokazali da su mužjaci odgajani na supstratu koji sadrži najviše proteina ujedno i najkrupniji (mužjaci linije odgajane na paradajzu), iako su bili najuspešniji u parenju u testovima izbora ženki.

Prema pojedinim autorima, veličina tela *per se* ne mora da bude atraktivna ženkama (Markow & Sawka 1992; Jagadeeshan et al. 2015), već ona može da bude u korelaciji sa nekim drugim osobinama (npr. nekim tipovima signala) koji utiču na uspeh u parenju. Međutim, rezultati ove doktorske disertacije pokazuju da mužjaci koji poseduju izraženi signale, koji su značajni za proces udvaranja, neće nužno biti i najatraktivniji. Naime, pojedini seksualni feromoni se javljaju u najvećim količinama kod najsitnijih mužjaka i kod mužjaka koji su imali najmanji uspeh u parenju (mužjaci J linije (7-P) i Š linije (cVA)). U testovima izbora ženki, mužjaci koji su imali najveći uspeh u parenju (mužjaci P linije) nisu bili najveći, niti su imali najveće količine CH. Ni u ostalim testovima izbora, izbor partnera se nije mogao dovesti u vezu sa veličinom tela. U testovima višestrukog izbora u kojima su učestvovalе jedinke St, B i P linija, mužjaci koji su bili krupniji nisu ostvarili bolji uspeh u parenju u odnosu na sitnije mužjake. Sa druge strane, u testovima višestrukog izbora u kojima su ukrštane jedinke linija St, P i B sa jedinkama Š linije, mužjaci koji su imali veći uspeh u parenju su imali i veća krila. Ni veličina tela ženki se nije uvek mogla dovesti u vezu sa uspehom u parenju, iako bi moglo da se očekuje da krupnije ženke imaju veći uspeh u parenju, s obzirom da one imaju veći fekunditet i produkuju više fertilnog potomstva u poređenju sa sitnijim ženkama (Santos et al. 1988; Nunney & Cheung 1997). Verovatno je da veličina tela, odnosno krila, nije bila od ključnog značaja za uspeh u parenju kako mužjaka, tako i ženki ovih linija.

*

Pored polnog dimorfizma u veličini krila, utvrđen je i polni dimorfizam u obliku krila kod svih pet linija. Razlike u morfologiji krila između polova kod *D. melanogaster*, ali i kod drugih insekata, mogu da budu posledica razlika u stopi rasta i dužini razvića (Blanckenhorn et al. 2007; Testa et al. 2013), ali i genetičkih razlika između mužjaka i ženki (Carreira et al. 2011; Takahashi & Blanckenhorn 2015). Kod većine insekata, ključna komponenta polnog dimorfizma u veličini tela je genetički determinisana. Pored toga, na

veličinu tela i veličinu i oblik pojedinih delova tela utiču i faktori sredine (Beadle et al. 1938; Bitner-Mathé & Klaczko 1999; Santos et al. 1994; Robinson & Partridge 2001; Peck & Maddrell 2005; DiAngelo et al. 2009; Shingleton et al. 2009; Trajković et al. 2013; Nettle & Bateson 2015; Siomava et al. 2016). Razlike u obliku krila, uočene u ovoj doktorskoj disertaciji, između polova i linija, prisutne su i za alometrijsku i nealometrijsku komponentu. Ovaj rezultat je u saglasnosti sa rezultatima studije u kojoj su alometrijska i nealometrijska komponenta oblika krila bile pod uticajem sredinskih faktora (Siomava et al. 2017). Kao odgovor na različite uslove sredine tokom larvalnog perioda, veličina određenih delova tela se menja, uglavnom na način specifičan za pol. U ovakvim uslovima, promena veličine krila je praćena promenama u obliku, kako bi se osiguralo da krila ostanu funkcionalna (Siomava et al. 2017). Kod *D. melanogaster*, veličina i oblik krila su regulisani procesima diferencijacije imaginalnog diska krila tokom larvalnog perioda i u toku stadijuma lutke (Siomava et al. 2017). Značajne razlike u alometrijskoj i nealometrijskoj komponenti oblika govore da pored genetičke i razvojne komponente, različiti uslovi sredine (ishrana, temperatura i gustina larvi) imaju značajan efekat na konačan oblik krila. Pored toga, značajna nealometrijska razlika u obliku krila između linija *D. melanogaster* bi bila u skladu sa činjenicom da se razviće oblika krila delom odvija nezavisno od veličine (Trotta et al. 2011). Naime, varijabilnost u obliku krila je jednim delom koordinisana promenama u veličini, ali postoji i deo varijabilnosti oblika krila koji je nezavisan od veličine.

*

Do sada je u većem broju studija utvrđeno da postoje značajne razlike u obliku krila unutar i između vrsta roda *Drosophila* (Klaczko & Bitner-Mathé 1990; Bitner-Mathé et al. 1995; Hoffmann & Shirriffs 2002; Hatadani & Klaczko 2008; Loh et al. 2008; Gidaszewski et al. 2009; Matta & Bitner-Mathé 2010; Menezes et al. 2013; Trajković et al. 2013; Siomava et al. 2017). Rezultati ove doktorske disertacije su pokazali da postoji značajna pozitivna korelacija za oblik krila, tj. asortativna ukrštanja su se odvijala između jedinki sličnih po obliku krila. Ovakav rezultat bi mogao da ukazuje na činjenicu da bi oblik krila *per se* mogao da bude pod delovanjem seksualne selekcije kao vizuelni, ali i kao akustični signal. Rezultati ove doktorske disertacije su, takođe, pokazali da su u svim testovima izbora, mužjaci sa izduženijim krilima imali veći uspeh u parenju. U testovima izbora u kojima su ukrštane mušice St, P i B linija, razlika u obliku je bila prisutna samo u ograničenim, krajnjim proksimalnim delovima krila. U jednom ranijem istraživanju je, takođe, utvrđeno da su mužjaci koji su imali izduženija krila bili uspešniji u parenjima u poređenju sa mužjacima

zaobljenih krila (Menezes et al. 2013). Pomenute razlike u uspehu u parenju su verovatno bile posledica razlika u akustičnim stimulusima emitovanim tokom udvaranja (Menezes et al. 2013).

Izbor različitih hranljivih podloga, kao i kombinacija analiziranih osobina u ovoj doktorskoj disertaciji omogućila je bolje razumevanje faktora koji imaju uticaj na komponente adaptivne vrednosti i reproduktivni uspeh linija *D. melanogaster* nakon višegodišnjeg tretmana u laboratorijskim uslovima.

Rezultati ove studije pokazuju da kutikularni ugljovodonici i morfologija određenih delova tela imaju potencijal da utiču na ponašanje jedinki pri parenju. Takođe, ova studija je ukazala na opravdanost primene morfoloških i biohemijskih odlika pri definiciji razlika među polovima, kao i pri distinkciji sparenih i nesparenih jedinki *D. melanogaster* koje pripadaju različitim linijama. Prisustvo polnog dimorfizma kod linija gajenih u toku višegodišnjeg perioda na različitim hranljivim podlogama u toku ove studije ukazuje da selekcija deluje drugačije na ove osobine kod muškog i kod ženskog pola, kako bi se poboljšale/optimizovale performanse jedinki tokom odigravanja odgovarajućih aktivnosti u toku parenja. Takođe, ne treba zanemariti ni važnost signala (kako hemijskih, tako i mehaničkih - proizvedenih vibriranjem krila), čiji su dominantni interval i trajanje specifični za vrstu i usko povezani sa morfološkim i drugim promenama u toku i nakon razvića. Kao što je pokazano u ovoj doktorskoj disertaciji, ove promene mogu uticati na pojavu seksualne selekcije i seksualne izolacije unutar određene populacije.

Iako je imala za cilj da fokusira pažnju na reproduktivno ponašanje i uspešnosti u parenju različitih linija *D. melanogaster* kroz morfološku varijabilnost i varijabilnost kutikularnih hemoprofila unutar određenih linija, ova studija može predstavljati osnov za procenu i karakterizaciju i drugih drozofilida sa sličnim načinom ishrane. Istraživanja bi se takođe mogla proširiti i na proučavanje odnosa između telesne mase i veličine i oblika krila linija *D. melanogaster* gajenih pod različitim režimima ishrane, kao i njihovim uticajem na ponašanje prilikom letenja (engl. *flighting behaviour*) kao i selekciju staništa, na način kako je inicirano u ovoj studiji.

6. Zaključci

Višegodišnje održavanje linija *D. melanogaster* na pet različitih supstrata je imalo značajan efekat na seksualnu selekciju, uspeh u parenju, veličinu i oblik krila, kao i na sastav kutikularnih hemoprofila. Na osnovu dobijenih rezultata zaključci ove doktorske disertacije su sledeći:

- U testovima izbora ženki, najveći uspeh u parenju su ostvarili mužjaci koji su imali najbolje preživljavanje (mužjaci koji su odgajani na supstratu koji sadrži paradajz), zatim mužjaci poreklom sa supstrata koji sadrži bananu, mužjaci odgajani na supstratu koji sadrži šargarepu i mužjaci odgajani na standardnom supstratu. Najslabiji uspeh u parenju su imali mužjaci koji su imali najsporije razviće i najslabije preživljavanje (mužjaci odgajani na supstratu koji sadrži jabuku).
- Razlike u veličini krila su registrovane između polova i između linija. Međutim, razlike u veličini krila nisu bile od značaja za uspeh u parenju jedinki *D. melanogaster*.
- Utvrđene su značajne razlike u obliku krila između polova i između svih linija. Postojanje razlika u obliku krila između sparenih i nesparenih jedinki oba pola, ukazuje na značajan uticaj oblika krila na uspešnost u parenju. Jedinke koje su bile uspešnije u parenju su imale izduženija krila u poređenju sa jedinkama zaobljenijih krila, koje su bile manje uspešne u parenju.
- Višegodišnje gajenje *D. melanogaster* na supstratima koji se razlikuju po udelu proteina i C/N odnosu je dovelo do razlika u kutikularnim ugljovodonicima između svih pet linija. Najveće razlike u relativnim količinama dominantnih feromona (cVA, 7-T, 7-P, 7,11-HD i 7,11-ND) su uočene između linija odgajanih na supstratima koji sadrže šargarepu i jabuku u odnosu St, P i B linije. Pored toga, izražen je polni dimorfizam u hemoprofilima, kako u kvantitativnom, tako i u kvalitativnom smislu.
- Razlike u glavnim polnim feromonima su utvrđene između mužjaka svih pet linija:
 - o 7-trikozen je bio prisutan u najmanjoj količini kod mužjaka odgajanih na supstratu koji sadrži jabuku;

- 7-pentakozen je bio prisutan u najvećoj količini kod mužjaka odgajanih na supstratu koji sadrži jabuku, a u najmanjoj kod mužjaka odgajanih na supstratu koji sadrži bananu;
- cVA je bio prisutan u najvećoj količini kod mužjaka odgajanih na supstratu koji sadrži šargarepu, a u najmanjoj kod mužjaka odgajanih na supstratu koji sadrži jabuku.
- Ženke svih pet linija su se razlikovale u relativnoj količini 7,11-nonakozadiena, dok se količina 7,11-heptakozadiena nije značajno razlikovala. Ženke odgajane na supstratima koji sadrže šargarepu i jabuku su imale najveće količine 7,11-ND.
- Etološka izolacija je utvrđena jedino između linije odgajane na supstratu koji sadrži bananu i linije odgajane na supstratu koji sadrži šargarepu.

7. Literatura

- Abbott, J.K., Bedhomme, S. & Chippindale, A.K., 2010. Sexual conflict in wing size and shape in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(9), pp.1989-1997.
- Abed-Vieillard, D. et al., 2014. Choice alters *Drosophila* oviposition site preference on menthol. *Biology Open*, 3(1), pp.22-28.
- Abed-Vieillard, D. & Cortot, J., 2016. When choice makes sense: menthol influence on mating, oviposition and fecundity in *Drosophila melanogaster*. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 10, pp.1-11.
- Able, D.J., 1996. The contagion indicator hypothesis: for parasite-mediated sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93, pp.2229–2233.
- Aitchison, J., 1986. *Monographs on Statistics and Applied Probability*. London: Chapman & Hall Ltd.
- Amitin, E.G. & Pitnick, S., 2007. Influence of developmental environment on male-and female-mediated sperm precedence in *Drosophila melanogaster*. *Journal of evolutionary biology*, 20(1), pp.381-391.
- Andersen, L.H. et al., 2010. Protein and carbohydrate composition of larval food affects tolerance to thermal stress and desiccation in adult *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, 56(4), pp.336-340.
- Anderson, W.W., 1966. Genetic divergence in M. Vetukhiv's experimental populations of *Drosophila pseudoobscura* 3. Divergence in body size. *Genetical Research*, 7(2), p.255.
- Andersson, M., 1994. *Sexual Selection* First. J. Krebs & T. Clutton-Brock, eds., Princeton: Princeton University Press.
- Andersson, M. & Simmons, L.W., 2006. Sexual selection and mate choice. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 21(6), pp.296-302.
- Antony, C. & Jallon, J.-M., 1982. The chemical basis for sex recognition in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, 28(10), pp.873-880.
- Antony, C. et al., 1985. Compared behavioral responses of male *Drosophila melanogaster* (Canton S) to natural and synthetic aphrodisiacs. *Journal of Chemical Ecology*, 11(12), pp.1617-1629.
- AOAC, 1995. Official Methods of Analysis of AOAC International, 16th edition. Association of Official Analytical Chemists (AOAC), Gaithersburg, MD, USA.
- Arnegard, M.E. et al., 2010. Sexual signal evolution outpaces ecological divergence during

- electric fish species radiation. *The American Naturalist*, 176(3), pp.335-356.
- Aspi, J. & Hoikkala, A., 1995. Male mating success and survival in the field with respect to size and courtship song characters in *Drosophila littoralis* and *D. montana* (Diptera: Drosophilidae). *Journal of Insect Behavior*, 8(1), pp.67-87.
- Atkinson, W., & Shorrocks, B., 1977. Breeding site specificity in the domestic species of *Drosophila*. *Oecologia*, 29, pp.223-232.
- Badyaev, A.V., 2002. Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(8), pp.369-378.
- Baena-López, L.A., Baonza, A. & García-Bellido, A., 2005. The orientation of cell divisions determines the shape of *Drosophila* organs. *Current Biology*, 15, pp.1640-1644.
- Bakker, T.C., Künzler, R. & Mazzi, D. 1999. Sexual selection: Condition-related mate choice in sticklebacks. *Nature*, 401(6750), pp.234-234.
- Bartelt, R.J., Schaner, A.M. & Jackson, L.L., 1985. *cis*-Vaccenyl acetate as an aggregation pheromone in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Chemical Ecology*, 11(12), pp.1747-1756.
- Batcabe, J.P. et al., 2000. Effects of developmental age, ambient temperature, and dietary alterations on delta(12) desaturase activity in the house cricket, *Acheta domesticus*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 44(3), pp.112-119.
- Bateman, A.J., 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2, pp.349-368.
- Bateman, A.J., 1949. Analysis of data on sexual isolation. *Evolution*, 3, pp.174-177.
- Bazzell, B. et al., 2013. Dietary composition regulates *Drosophila* mobility and cardiac physiology. *The Journal of experimental biology*, 216(Pt 5), pp.859-68.
- Beadle, G.W., Tatum, E.L. & Clancy, C.W., 1938. Food level in relation to rate of development and eye pigmentaton in *Drosophila melanogaster*. *The Biological Bulletin*, 75(3), pp.447-462.
- Begon, M., 1982. Yeast and *Drosophila*. In: *The Genetics and Biology of Drosophila*. M. Ashburner, H.L. Carson, & J.N. Jr. Thompson eds. Academic Press:London, pp.345-384.
- Beldade, P., Mateus, A.R.A. & Keller, R.A., 2011. Evolution and molecular mechanisms of adaptive developmental plasticity. *Molecular Ecology*, 20(7), pp.1347-1363.
- Bennet-Clark, H.C. & Ewing, A.W., 1969. Pulse interval as a critical parameter in the courtship song of *Drosophila melanogaster*. *Animal Behaviour*, 17(4), pp.755-759.

- Bergland, A.O., 2011. Mechanisms of nutrient-dependent reproduction in dipteran insects. In: *Mechanisms of life history evolution. The genetics and physiology of life history traits and trade-offs*. T. Flatt, & A. Heyland, eds. Oxford University Press:New York, pp.127-136.
- Billeter, J.C. et al., 2006. Control of male sexual behavior in *Drosophila* by the sex determination pathway. *Current biology*, 16(17), pp.R766-R776.
- Billeter, J.C. et al., 2009. Specialized cells tag sexual and species identity in *Drosophila melanogaster*. *Nature*, 461, pp.987–991.
- Bitner-Mathé, B.C., Peixoto, A.A. & Klaczko, L., 1995. Morphological variation in a natural population of *Drosophila mediopunctata*: altitudinal cline, temporal changes and influence of chromosomes inversions. *Heredity*, 75, pp.54-61.
- Bitner-Mathé, B.C. & Klaczko, L.B., 1999. Plasticity of *Drosophila melanogaster* wing morphology: Effects of sex, temperature and density. *Genetica*, 105, pp.203-210.
- Bixler, A. et al., 1992. Identification of acoustic stimuli that mediate sexual behavior in *Drosophila busckii* (Diptera: Drosophilidae). *Journal of Insect Behavior*, 5(4), pp.469-478.
- Blanckenhorn, W.U. et al., 2007. Proximate causes of Rensch's rule: does sexual size dimorphism in arthropods result from sex differences in development time?. *The American naturalist*, 169(2), pp.245-257.
- Blomquist, G.J., Nelson, D.R. & De Renobales, M., 1987. Chemistry, biochemistry, and physiology of insect cuticular lipids. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 6(4), pp.227-265.
- Blows, M.W., 1999. Evolution of the genetic covariance between male and female components of mate recognition: an experimental test. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266(1434), pp.2169-74.
- Boggs, R.T. et al., 1987. Regulation of sexual differentiation in *D. melanogaster* via alternative splicing of RNA from the transformer gene. *Cell*, 50(5), pp.739-747.
- Bontonou, G., Denis, B. & Wicker-Thomas, C., 2013. Interaction between temperature and male pheromone in sexual isolation in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(9), pp.2008-2020.
- Bontonou, G. & Wicker-Thomas, C., 2014. Sexual communication in the *Drosophila* genus. *Insects*, 5(2), pp.439-458.
- Borgia, G., 1986. Satin bowerbird parasites: a test of the bright male hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19, pp.355–358.
- Borgia, G. & Collis, K., 1990. Parasites and bright male plumage in the satin bowerbird

- (*Ptilonorhynchus violaceus*). *American Zoologist*, 30, pp.279–285.
- Bos, D.H. et al., 2009. Condition-dependent mate choice and a reproductive disadvantage for MHC divergent male tiger salamanders. *Molecular Ecology*, 18(15), pp.3307-3315.
- Britton, J.S. & Edgar, B.A., 1998. Environmental control of the cell cycle in *Drosophila*: nutrition activates mitotic and endoreplicative cells by distinct mechanisms. *Development (Cambridge, England)*, 125(11), pp.2149-2158.
- Bross, T.G., Rogina, B. & Helfand, S.L., 2005. Behavioral, physical, and demographic changes in *Drosophila* populations through dietary restriction. *Aging Cell*, 4(6), pp.309-317.
- Broughton, S.J. et al., 2005. Longer lifespan, altered metabolism, and stress resistance in *Drosophila* from ablation of cells making insulin-like ligands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(8), pp.3105-3110.
- Bubliy, O.A., Imasheva, A.G. & Loeschcke, V., 2000. Half-sib analysis of three morphological traits in *Drosophila melanogaster* under poor nutrition. *Hereditas*, 63, pp.59-63.
- Burger, J.M.S. et al., 2007. The functional costs and benefits of dietary restriction in *Drosophila*. *Aging Cell*, 6(1), pp.63-71.
- Burke, C.J. & Waddell, S., 2011. Remembering nutrient quality of sugar in *Drosophila*. *Current Biology*, 21(9), pp.746-750.
- Burley, N.T., Hamedani, E. & Symanski, C., 2018. Mate choice decision rules: Trait synergisms and preference shifts. *Ecology and Evolution*, 8(5), pp.2380-2394.
- Butterworth, F.M., 1969. Lipids of *Drosophila*: a newly detected lipid in the male. *Science*, 163(3873), pp.1356-1357.
- Byrne, P.G. & Rice, W.R., 2006. Evidence for adaptive male mate choice in the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of The Royal Society B*, 273, pp.917-922.
- Cameron, E., Day, T. & Rowe, L., 2003. Sexual conflict and indirect benefits. *Journal of Evolutionary Biology*, 16, pp.1055-1060.
- Carhan, A. et al., 2005. Female receptivity phenotype of icebox mutants caused by a mutation in the L1-type cell adhesion molecule neuroglian. *Genes, Brain and Behavior*, 4(8), pp.449-465.
- Carreira, V.P. et al., 2011. Genetic basis of wing morphogenesis in *Drosophila*: sexual dimorphism and non-allometric effects of shape variation. *BMC Developmental Biology*, 11(1), p.32.

- Carson, H.L., 1971. Speciation and founder principle. *Stadler Genetics Symposia*, 3, pp.51-70.
- Carsten, L.D., Watts, T. & Markow, T.A., 2005. Gene expression patterns accompanying a dietary shift in *Drosophila melanogaster*. *Molecular Ecology*, 14(10), pp.3203-3208.
- Carvajal-Rodriguez, A. & Rolan-Alvarez, E., 2006. JMATING: a software for the analysis of sexual selection and sexual isolation effects from mating frequency data. *BMC evolutionary biology*, 6(1), p.40.
- Cattani, M.V. & Presgraves, D.C., 2012. Incompatibility between X chromosome factor and pericentric heterochromatic region causes lethality in hybrids between *Drosophila melanogaster* and its sibling species. *Genetics*, 191, pp.549-559.
- de Celis, J.F., 2003. Pattern formation in the *Drosophila* wing: The development of the veins. *BioEssays*, 25(5), pp.443-451.
- Chapman, T. & Partridge, L., 1996. Female fitness in *Drosophila melanogaster*: an interaction between the effect of nutrition and of encounter rate with males. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 263(1371), pp.755-759.
- Chertemps, T. et al., 2005. A new elongase selectively expressed in *Drosophila* male reproductive system. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 333(4), pp.1066-1072.
- Chertemps, T. et al., 2006. A female-specific desaturase gene responsible for diene hydrocarbon biosynthesis and courtship behaviour in *Drosophila melanogaster*. *Insect Molecular Biology*, 15(4), pp.465-473.
- Chippindale, A.K. et al., 1998. Resource acquisition and the evolution of stress resistance in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 52(5), pp.1342-1352.
- Chippindale, A.K. et al., 2004a. Phenotypic plasticity and selection in *Drosophila* life-history evolution. I. Nutrition and the cost of reproduction. In: *Methuselah Flies; A Case Study in the Evolution of Aging*. M.R. Rose, H.B. Passananti, & M. Matos, eds. World scientific, pp.122-144.
- Chippindale, A.K. et al., 2004b. Phenotypic plasticity and selection in *Drosophila* life history evolution. II. Diet, mates and the cost of reproduction. In: *Methuselah Flies; A Case Study in the Evolution of Aging*. M.R. Rose, H.B. Passananti, & M. Matos, eds. World scientific, pp.165-189.
- Chung, H. et al., 2014. A single gene affects both ecological divergence and mate choice in *Drosophila*. *Science*, 343(6175), pp.1148-51.
- Chung, H. & Carroll, S.B., 2015. Wax, sex and the origin of species: Dual roles of insect

- cuticular hydrocarbons in adaptation and mating. *BioEssays*, pp.822-830.
- Cobb, M. & Jallon, J.-M., 1990. Pheromones, mate recognition and courtship stimulation in the *Drosophila melanogaster* species subgroup. *Animal Behaviour*, 39, pp.1058–1067.
- Cobb, M. & Ferveur, J.-F., 1995. Evolution and genetic control of mate recognition and stimulation in *Drosophila*. *Behavioural Processes*, 35(1–3), pp.35-54.
- Cockburn, A., Osmond, H.L. & Double, M.C., 2008. Swingin'in the rain: Condition dependence and sexual selection in a capricious world. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1635), pp.605-612.
- Colinet, H. & Renault, D., 2014. Dietary live yeast alters metabolic profiles, protein biosynthesis and thermal stress tolerance of *Drosophila melanogaster*. *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology*, 170, pp.6-14.
- Colombani, J. et al., 2003. A nutrient sensor mechanism controls *Drosophila* growth. *Cell*, 114(6), pp.739-749.
- Connolly, K., Cook, R.M., 1973. Rejection responses by female *Drosophila melanogaster*: their ontogeny, causality and effects upon the behavior of the courting male. *Behavior*, 44, pp.142-167.
- Cook, R., & Cook, A., 1975. The attractiveness to males of female *Drosophila melanogaster*: Effects of mating, age and diet. *Animal Behaviour*, 23, pp.521-526.
- Cook, R., & Connolly, K., 1976. Sexual behaviour of a female sterile mutant of *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, 22(12), pp.1727-1735.
- Cotton, S., Small, J. & Pomiankowski, A., 2006. Sexual selection and condition-dependent mate preferences. *Current Biology*, 16(17), pp.R755-R765.
- Cowling, D.E. & Burnet, B., 1981. Courtship songs and genetic control of their acoustic characteristics in sibling species of the *Drosophila melanogaster* subgroup. *Animal Behaviour*, 29(3), pp.924-935.
- Coyne, J.A. & Kreitman, M., 1986. Evolutionary genetics of two sibling species, *Drosophila simulans* and *D. sechellia*. *Evolution*, 40(4), pp.673-691.
- Coyne J.A., 1992. Genetics of sexual isolation in females of the *Drosophila simulans* species complex. *Genetic Research*, 60, pp.25–31.
- Coyne, J.A, Crittenden, A.P. & Mah, K., 1994. Genetics of a pheromonal difference contributing to reproductive isolation in *Drosophila*. *Science*, 265(5177), pp.1461-1464.
- Coyne, J.A., 1996. Genetics of differences in pheromonal hydrocarbons between *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Genetics*, 143, pp.353-364.

- Coyne, J.A. & Charlesworth, B., 1997. Genetics of a pheromonal difference affecting sexual isolation between *Drosophila mauritiana* and *D. sechellia*. *Genetics*, 145(4), pp.1015-1030.
- Coyne, J.A. & Orr, H.A., 1998. The evolutionary genetics of speciation. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 353(1366), pp.287–305.
- Coyne J.A. & Orr, H.A. 2004. Speciation. Sinauer associates inc.
- Coyne, J.A. et al., 2004. Genetic studies of two sister species in the *Drosophila melanogaster* subgroup, *D. yakuba* and *D. santomea*. *Genetics Research*, 84(1), pp.11-26.
- Crossley, S.A., Bennet-Clark, H.C. & Evert, H.T. 1995. Courtship song components affect male and female *Drosophila* differently. *Animal Behaviour*, 50(3), pp.827-839.
- Crumpacker, D.W., 1974. The use of micronized fluorescent dust to mark adult *Drosophila pseudoobscura*. *The American Midland Naturalist*, 91, pp.119-129.
- Da Silva, L. & Valente, V.L.S., 2001. Body size and mating success in *Drosophila willistoni* are uncorrelated under laboratory conditions. *Journal of Genetics*, 80(2), pp.77-81.
- Darwin, C.R., 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. London: John Murray. Volume 1. 1st ed.
- Das, R. et al., 2014. *Drosophila* tribbles antagonizes insulin signaling-mediated growth and metabolism via interactions with akt kinase. *PLoS ONE*, 9(10), p.e109530.
- Dauwalder, B., et al., 2002. The *Drosophila* takeout gene is regulated by the somatic sex-determination pathway and affects male courtship behavior. *Genes & Development*, 16(22), pp.2879-2892.
- Dauwalder, B., 2008. Systems behavior: of male courtship, the nervous system and beyond in *Drosophila*. *Current genomics*, 9(8), pp.517-24.
- Debat, V., Debelle, A. & Dworkin, I., 2009. Plasticity, canalization, and developmental stability of the *Drosophila* wing: joint effects of mutations and developmental temperature. *Evolution*, 63(11), pp.2864-2876.
- Dembeck, L.M. et al., 2015. Genetic architecture of natural variation in cuticularhydrocarbon composition in *Drosophila melanogaster*. *eLife*.
- DiAngelo, J.R. et al., 2009. The immune response attenuates growth and nutrient storage in *Drosophila* by reducing insulin signaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(49), pp.20853-20858.
- Ditch, L.M. et al., 2005. *Drosophila* retained/dead ringer is necessary for neuronal pathfinding, female receptivity and repression of fruitless independent male courtship behaviors. *Development*, 132(1), pp.155-164.

- Djawdan, M. et al., 1998. Metabolic reserves and evolved stress resistance in *Drosophila melanogaster*. *Physiological zoology*, 71(5), pp.584-94.
- Dodd, D., 1989. Reproductive isolation as a consequence of adaptive divergence in *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution*, 43(6), pp.1308-1311.
- Doi, M. et al., 1996. Genetic analysis of *Drosophila virilis* sex pheromone: genetic mapping of the locus producing Z-(11)-pentacosene. *Genetical research*, 68(1), pp.17-21.
- Doi, M. et al., 2001. A locus for female discrimination behavior causing sexual isolation in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(12), pp.6714-6719.
- Droney, D.C., 1996. Environmental influences on male courtship and implications for female choice in a lekking Hawaiian *Drosophila*. *Animal Behaviour*, 51(4), pp.821-830.
- Droney, D.C. & Hock, M.B., 1998. Male sexual signals and female choice in *Drosophila grimshawi* (Diptera: Drosophilidae). *Journal of Insect Behavior*, 11(1), pp.59–71.
- Dugatkin, L.A., 2009. *Principles of Animal Behavior*. Second edi. Michael Wright, ed., New York: W.W. Norton & Company.
- Durisko, Z. & Dukas, R., 2013. Attraction to and learning from social cues in fruitfly larvae. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1767), pp.20131398-20131398.
- Dweck, H.K.M. et al., 2015. Pheromones mediating copulation and attraction in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(21), pp.E2829-2835.
- Dworkin, I., Palsson, A. & Gibson, G., 2005. Replication of an Egfr-wing shape association in a wild-caught cohort of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 169(4), pp.2115-2125.
- Dworkin, I. & Gibson, G., 2006. Epidermal growth factor receptor and transforming growth factor-beta signaling contributes to variation for wing shape in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 173(3), pp.1417-1431.
- Eberl, D.F., Hardy, R.W. & Kernan, M.J., 2000. Genetically similar transduction mechanisms for touch and hearing in *Drosophila*. *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, 20(16), pp.5981-5988.
- Ejima, A., Nakayama, S. & Aigaki, T., 2001. Phenotypic association of spontaneous ovulation and sexual receptivity in virgin females of *Drosophila melanogaster* mutants. *Behavior Genetics*, 31, pp.437-444.

- Ejima, A. et al., 2007. Generalization of courtship learning in *Drosophila* is mediated by *cis*-vaccenyl acetate. *Current Biology*, 17(7), pp.599-605.
- Ejima, A., 2015. Pleiotropic actions of the male pheromone *cis*-vaccenyl acetate in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 201(9), pp.927-932.
- Etges, W.J. et al., 2007. Genetics of incipient speciation in *Drosophila mojavensis*. I. Male courtship song, mating success, and genotype x environment interactions. *Evolution*, 61, pp.1106-1119.
- Etges, W.J. et al., 2009. Genetics of incipient speciation in *Drosophila mojavensis*: ii. Host plants and mating status influence cuticular hydrocarbon qtl expression and $g \times e$ interactions. *Evolution*, 63(7), pp.1712-1730.
- Etges, W.J., de Oliveira, C.C. & William Etges, C.J., 2014. Premating isolation is determined by larval rearing substrates in cactophilic *Drosophila mojavensis*. X. Age-specific dynamics of adult epicuticular hydrocarbon expression in response to different host plants. *Ecology & Evolution*, 4(11), pp.2033-2045.
- Everaerts, C. et al., 2010. *Drosophila* cuticular hydrocarbons revisited: Mating status alters cuticular profiles. *PLoS ONE*, 5(3), pp.1-12.
- Ewing, A.W., 1964. The influence of wing area on the courtship behaviour of *Drosophila melanogaster*. *Animal Behaviour*, 12(2), pp.316-320.
- Ewing, A.W., 1978. The antenna of *Drosophila* as a “love song” receptor. *Physiological Entomology*, 3(1), pp.33-36.
- Ewing, A.W., 1983. Functional aspects of *Drosophila* courtship. *Biological Reviews*, 58(2), pp.275-292.
- Fairbairn, D.J., 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), pp.659-687.
- Fairbairn, D.J., 2005. Allometry for sexual size dimorphism: testing two hypotheses for Rensch’s rule in the water strider *Aquarius remigis*. *The American naturalist*, 166 Suppl 4(S4), pp.S69-84.
- Falconer, D.S., & Mackay, T.F.C., 1996. Introduction to quantitative genetics. Longman Group Limited:England.
- Fanson, B.G. et al., 2009. Nutrients, not caloric restriction, extend lifespan in Queensland fruit flies (*Bactrocera tryoni*). *Aging cell*, 8(5), pp.514-523.

- Farine, J.P., Ferveur, J.F. & Everaerts, C., 2012. Volatile *Drosophila* cuticular pheromones are affected by social but not sexual experience. *PLoS ONE*, 7(7), p.e40396.
- Fedina, T.Y. et al., 2012. Dietary effects on cuticular hydrocarbons and sexual attractiveness in *Drosophila*. *PLoS ONE*, 7(12), p.e49799.
- Ferveur, J.-F. & Jallon, J.-M., 1996. Genetic control of male cuticular hydrocarbons in *Drosophila melanogaster*. *Genetical Research*, 67(3), p.211.
- Ferveur, J.F. & Sureau, G., 1996. Simultaneous influence on male courtship of stimulatory and inhibitory pheromones produced by live sex-mosaic *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological sciences*, 263(1373), pp.967-973.
- Ferveur, J.-F. et al., 1996. World-wide variation in *Drosophila melanogaster* sex pheromone: behavioural effects, genetic bases and potential evolutionary consequences. *Genetica*, 97(1), pp.73-80.
- Ferveur, J.-F. et al., 1997. Genetic feminization of pheromones and its behavioral consequences in *Drosophila* males. *Science*, 276(5318), pp.1555-1558.
- Ferveur, J.-F., 2005. Cuticular hydrocarbons: their evolution and roles in *Drosophila* pheromonal communication. *Behavior genetics*, 35(3), pp.279-295.
- Ferveur, J.-F. et al., 2018. Desiccation resistance: effect of cuticular hydrocarbons and water content in *Drosophila melanogaster* adults. *Peer*.
- Finley, K.D. et al., 1998. Dissatisfaction encodes a tailless-like nuclear receptor expressed in a subset of CNS neurons controlling *Drosophila* sexual behavior. *Neuron*, 21(6), pp.1363-1374.
- Fisher, R.A., 1915. The evolution of sexual preference. *Eugenics Review*, 7, pp.184-192.
- Foley, B. et al., 2007. Natural genetic variation in cuticular hydrocarbon expression in male and female *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 175(3), pp.1465-1477.
- Frentiu, F.D. & Chenoweth, S.F., 2010. Clines in cuticular hydrocarbons in two *Drosophila* species with independent population histories. *Evolution*, 64(6), pp.1784-1794.
- Friberg, U. & Arnqvist, G., 2003. Fitness effects of female mate choice: preferred males are detrimental for *Drosophila melanogaster* females. *Journal of evolutionary biology*, 16(5), pp.797-811.
- Fricke, C., Bretman, A. & Chapman, T., 2008. Adult male nutrition and reproductive success in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 62(12), pp.3170-3177.
- Fricke, C., Bretman, A., & Chapman, T., 2010. Female nutritional status determines the magnitude and sign of responses to a male ejaculate signal in *Drosophila melanogaster*.

- Journal of evolutionary biology*, 23(1), pp.157-165.
- Fujii, S., Toyama, A. & Amrein, H., 2008. A male-specific fatty acid omega-hydroxylase, SXE1, is necessary for efficient male mating in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 180(1), pp.179-190.
- Fujita, M. & Tanimura, T., 2011. *Drosophila* evaluates and learns the nutritional value of sugars. *Current Biology*, 21(9), pp.751-755.
- Gavrilets, S., 2004. *Fitness landscapes and the origin of species*, Princeton University Press.
- Gibbs, A.G., Chippindale, A.K. & Rose, M.R., 1997. Physiological mechanisms of evolved desiccation resistance in *Drosophila melanogaster*. *The Journal of experimental biology*, 200(12), pp.1821-1832.
- Gidaszewski, N.A., Baylac, M. & Klingenberg, C.P., 2009. Evolution of sexual dimorphism of wing shape in the *Drosophila melanogaster* subgroup. *BMC Evolutionary Biology*, 9, pp.1-11.
- Gilbert, D.G. & Starmer, W.T., 1985. Statistics of sexual isolation. *Evolution*, 39, pp.1380-1383.
- Gleason, J.M. & Ritchie, M.G. 2004. Do quantitative trait loci (QTL) for a courtship song difference between *Drosophila simulans* and *D. sechellia* coincide with candidate genes and intraspecific QTL? *Genetics*, 166(3), pp.1303-1311.
- Gleason, J.M., 2005. Mutations and natural genetic variation in the courtship song of *Drosophila*. *Behavior Genetics*, 35(3), pp.265-277.
- Gomez-Diaz, C. & Benton, R., 2013. The joy of sex pheromones. *EMBO reports*, 14(10), pp.874-883.
- Goodenough, J., McGuire, B. & Wallace, R.A., 1993. *Perspectives on Animal Behaviour*. John Willey & Sons, Inc., USA, p.764.
- Greenberg, A.J. et al., 2003. Ecological adaptation during incipient speciation revealed by precise gene replacement. *Science (New York, N.Y.)*, 302(5651), pp.1754-7.
- Greenspan, R.J. & Ferveur, J.-F., 2000. Courtship in *Drosophila*. *Annual Review of Genetics*, 34(1), pp.205-232.
- Griffith, L.C. & Ejima, A., 2009. Courtship learning in *Drosophila melanogaster*: diverse plasticity of a reproductive behavior. *Learning & Memory*, 16(12), pp.743-50.
- Griggio, M. & Hoi, H., 2010. Only females in poor condition display a clear preference and prefer males with an average badge. *BMC Evolutionary Biology*, 10, p.261.
- Grillet, M., Dartevelle, L. & Ferveur, J.-F., 2006. A *Drosophila* male pheromone affects

- female sexual receptivity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological sciences*, 273(1584), pp.315-323.
- Grillet, M. et al., 2012. Incipient speciation in *Drosophila melanogaster* involves chemical signals. *Scientific Reports*, 2(i), pp.1-11.
- Güler, P. et al., 2015. The effects of larval diet restriction on developmental time, preadult survival, and wing length in *Drosophila melanogaster*. *Turkish Journal of Zoology*, 39, pp.395-403.
- Hadley, N.F., 1981. Fine structure of the cuticle of the black widow spider with reference to surface lipids. *Tissue and Cell*, 13(4), pp.805-817.
- Hall, J., 1994. The mating of a fly. *Science*, 264(5166), pp.1702-1714.
- Hamilton, W.D. & Zuk, M., 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, 218, pp.384-387.
- Hardeland, R., 1972. Species differences in the diurnal rhythmicity of courtship behaviour within the Melanogaster group of the genus *Drosophila*. *Animal Behaviour*, 20(1), pp.170-174.
- Hatadani, L.M., & Klaczko, L.B., 2008. Shape and size variation on the wing of *Drosophila mediopunctata*: influence of chromosome inversions and genotype-environment interaction. *Genetica*, 133, pp.335-342.
- Havens, J.A. & Etges, W.J., 2013. Premating isolation is determined by larval rearing substrates in cactophilic *Drosophila mojavensis*. IX. Host plant and population specific epicuticular hydrocarbon expression influences mate choice and sexual selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(3), pp.562-576.
- Hebets, E.A., Wesson, J. & Shamble, P.S. 2008. Diet influences mate choice selectivity in adult female wolf spiders. *Animal Behaviour*, 76, pp.355-363.
- Hegde, S.N., & Krishna, M.S., 1997. Size-assortative mating in *Drosophila malerkotliana*. *Animal behaviour*, 54(2), pp.419-426.
- Heilbronn, L.K. & Ravussin, E., 2005. Calorie restriction extends life span—but which calories?. *PLoS Medicine*, 2(8), p.e231.
- Hingle, A., Fowler, K. & Pomiankowski, A. 2001. The effect of transient food stress on female mate preference in the stalk-eyed fly *Cyrtodiopsis dalmanni*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1473), pp.1239-1244.
- Hirsch, H.V.B., et al. 1995. Early visual experience affects mate choice of *Drosophila melanogaster*. *Animal Behaviour*, 50, pp.1211–17.

- Hoffmann, A.A., & Shirriffs, J. 2002. Geographical variation for wing shape in *Drosophila serrata*. *Evolution*, 56, pp.1068-1073.
- Hoikkala, A., Aspi, J. & Suvanto, L., 1998. Male courtship song frequency as an indicator of male genetic quality in an insect species, *Drosophila montana*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265(1395), pp.503-508.
- Holveck, M.-J. & Riebel, K., 2009. Low-quality females prefer low-quality males when choosing a mate. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277, pp.153-160.
- Hosken, D.J. & House, C.M., 2011. Sexual selection. *Current Biology*, 21(2), pp.R62-R65.
- Hunt, J., Brooks, R. & Jennions, M.D. 2005. Female mate choice as a condition-dependent life-history trait. *American Naturalist*, 166(1), pp.79-92.
- Ishii, K. et al., 2001. Sexual isolation and cuticular hydrocarbons in *Drosophila elegans*. *Heredity*, 87(Pt 4), pp.392-9.
- Ivanović, A. & Kalezić, M., 2009. *Evoluciona morfologija: teorijske postavke i geometrijska morfometrija*. CD ROM Izdanje. Biološki Fakultet, Univerzitet u Beogradu, p.216.
- Jaenike, J., 1983. Induction of host preference in *Drosophila melanogaster*. *Oecologia*, 58(3), pp.320-325.
- Jagadeeshan, S. et al., 2015. Female choice or male sex drive? The advantages of male body size during mating in *Drosophila melanogaster*. *PLoS ONE*, 10(12), pp.1-12.
- Jallon, J.-M., Antony, C. & Benamar, O., 1981. Un anti-aphrodisiaque produit par les mâles de *Drosophila melanogaster* et transféré aux femelles lors de la copulation. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, 292, pp.1147-1149.
- Jallon, J.-M., 1984. A few chemical words exchanged by *Drosophila* during courtship and mating. *Behavior Genetics*, 14(5), pp.441-478.
- Jallon, J.-M. & David, J.R., 1987. Variation in cuticular hydrocarbons among the eight species of the *Drosophila melanogaster* subgroup. *Evolution*, 41(2), pp.294-302.
- Jallon, J.M. & Wicker-Thomas, C. 2003. Genetic studies on pheromone production in *Drosophila*. In: *Insect Pheromone Biochemistry and Molecular Biology*. G.J. Blomquist & R.G. Vogt eds. pp. 253-281.
- Janicke, T., David, P. & Chapuis, E., 2015. Environment-dependent sexual selection: Bateman's parameters under varying levels of food availability. *The American naturalist*, 185(6), pp.756-68.
- Johansson, B.G. & Jones, T.M., 2007. The role of chemical communication in mate choice.

- Biological Reviews*, 82(2), pp.265-289.
- Jones, A.G. & Ratterman, N.L., 2009. Mate choice and sexual selection: What have we learned since Darwin? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, pp.10001-10008.
- Juni, N. & Yamamoto, D., 2009. Genetic analysis of *chaste*, a new mutation of *Drosophila melanogaster* characterized by extremely low female sexual receptivity. *Journal of Neurogenetics*, 23(3), pp.329-340.
- Katayama, N. et al., 2014. Sexual selection on wing interference patterns in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(42), pp.15144-15148.
- Kekić, V., 2002. The Drosophilae (Drosophilidae, Diptera) of Yugoslavia. In: Ćurčić, B.P.M. & Anđelković, M. (Eds). *Genetics, Ecology, Evolution*. Monographs, Volume VI. Institute of Zoology, Faculty of Biology, University of Belgrade, Serbia, pp.109–120.
- Kekić, V. & Pavković-Lučić, S., 2003. Fruit and vegetable food media suitable for maintaining *Drosophila melanogaster* flies. *Drosophila Information Service*, 86, p.147.
- Kelleher, E.S., Swanson, W.J. & Markow, T.A., 2007. Gene duplication and adaptive evolution of digestive proteases in *Drosophila arizonae* female reproductive tracts. *PLoS Genet* 3(8), pp.e148.
- Kent, C. et al., 2008. Report social context influences chemical communication in *D. melanogaster* males. *Current Biology*, 18, pp.1384-1389.
- Keyes, L.N., Cline, T.W. & Schedl, P., 1992. The primary sex determination signal of *Drosophila* acts at the level of transcription. *Cell*, 68(5), pp.933-943.
- Kim, Y.-K. et al., 2004. Developmental isolation and subsequent adult behavior of *Drosophila paulistorum*. VI. Quantitative variation in cuticular hydrocarbons. *Behavior Genetics*, 34(4), pp.385-394.
- Kirkpatrick, M. & Ravigne, V., 2002. Speciation by natural and sexual selection: Models and experiments. *Evolution in Health and Disease*, 159, pp.S22-S35.
- Klaczko, L. & Bitner-Mathé, B.C., 1990. On the edge of a wing. *Nature*, 346, p.231.
- Klingenberg, C.P., McIntyre, G.S. & Zaklan, S.D., 1998. Left–right asymmetry of fly wings and the evolution of body axes. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265(1402), pp.1255-1259.
- Klingenberg, C.P., 2002. Morphometrics and the role of the phenotype in studies of the

- evolution of developmental mechanisms. *Gene*, 287(1–2), pp.3-10.
- Ko, W-Y., David, R.M. & Akashi, H., 2003. Molecular phylogeny of the *Drosophila melanogaster* species subgroup. *Journal of Molecular Evolution*, 57, pp.562-573.
- Kodric-Brown, A. & Brown, J.H., 1984. Truth in advertising: the kinds of traits favored by sexual selection. *The American Naturalist*, 124(3), pp.309-323.
- Kokko, H. et al., 2003. The evolution of mate choice and mating biases. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1515), pp.653-664.
- Kolss, M. & Kawecki, T.J., 2008. Reduced learning ability as a consequence of evolutionary adaptation to nutritional stress in *Drosophila melanogaster*. *Ecological Entomology*, 33, pp.583-588.
- Kolss, M. et al., 2009. Life-history consequences of adaptation to larval nutritional stress in drosophila. *Evolution*, 63(9), pp.2389-2401.
- Koshio, C. et al., 2007. Sexual selection in a moth: effect of symmetry on male mating success in the wild. *Behavioral Ecology*, 18(3), pp.571-578.
- Krijger, C.L., Peters, Y.C. & Sevenster, J.G., 2001. Competitive ability of neotropical *Drosophila* predicted from larval development times. *Oikos*, 92, pp.325–332.
- Kristensen, T.N. et al., 2011. Dietary protein content affects evolution for body size, body fat and viability in *Drosophila melanogaster*. *Biology letters*, 7(2), pp.269-272.
- Kristensen, T.N. et al., 2016. Fitness components of *Drosophila melanogaster* developed on a standard laboratory diet or a typical natural food source. *Insect Science*, 23(5), pp.771-779.
- Krupp, J.J. et al., 2008. Social experience modifies pheromone expression and mating behavior in male *Drosophila melanogaster*. *Current Biology*, 18(18), pp.1373-1383.
- Kubli, E., 2003. Sex-peptides: seminal peptides of the *Drosophila* male. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 60, pp.1689-1704.
- Kuo, T.H., Yew, J.Y. & Fedina, T.Y., 2012. Aging modulates cuticular hydrocarbons and sexual attractiveness in *Drosophila melanogaster*. *The Journal of experimental biology*, 215(5), pp.814-821.
- Kunz, K. & Uhl, G., 2015. Short-term nutritional limitation affects mating behaviour and reproductive output in dwarf spiders. *Ethology*, 121(9), pp.874-881.
- Kurtovic, A., Widmer, A. & Dickson, B.J., 2007. A single class of olfactory neurons mediates behavioural responses to a *Drosophila* sex pheromone. *Nature*, 446(7135), pp.542-546.

- Kwan, L. & Rundle, H.D., 2010. Adaptation to desiccation fails to generate pre- and postmating isolation in replicate *Drosophila melanogaster* laboratory populations. *Evolution*, 64(3), pp.710-723.
- Kyriacou, C.P. & Hall, J.C., 1980. Circadian rhythm mutations in *Drosophila melanogaster* affect short-term fluctuations in the male's courtship song (interpulse interval/permutations/diplo-X transformed males). *Genetics*, 77(11), pp.6729-6733.
- Kyriacou, C.P. & Hall, J.C., 1982. The function of courtship song rhythms in *Drosophila*. *Animal Behaviour*, 30(3), pp.794-801.
- Kyriacou, C.P. & Hall, J.C., 1986. Interspecific genetic control of courtship song production and reception in *Drosophila*. *Science*, 232, pp.494-498.
- Labeur, C., Dallerac, R. & Wicker-Thomas, C., 2002. Involvement of *desat1* gene in the control of *Drosophila melanogaster* pheromone biosynthesis. *Genetica*, 114(3), pp.269-274.
- Lachaise, D. et al., 1986. The reproductive relationships of *Drosophila sechellia* with *D. mauritiana*, *D. simulans*, and *D. melanogaster* from the Afrotropical region. *Evolution*, 40(2), pp.262-271.
- Landolt, P.J. & Phillips, T.W., 1997. Host plant influences on sex pheromone behavior of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 42(1), pp.371-391.
- Lebreton, S. et al., 2012. Attraction of *Drosophila melanogaster* males to food-related and fly odours. *Journal of Insect Physiology*, 58(1), pp.125-129.
- Lebreton, S. et al., 2015. Feeding regulates sex pheromone attraction and courtship in *Drosophila* females. *Scientific Reports*, 5, p.13132.
- Lebreton, S. et al., 2017. A *Drosophila* female pheromone elicits species-specific long-range attraction via an olfactory channel with dual specificity for sex and food. *BMC Biology*, 15, p.88.
- Lee, K.P. et al., 2008. Lifespan and reproduction in *Drosophila*: New insights from nutritional geometry. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(7), pp.2498-2503.
- Lee, W.-C. et al., 2013. Development and characterization of a chemically defined food for *Drosophila*. *PLoS ONE*, 8(7), p.e67308.
- Lerch, A. et al., 2011. Diet quality affects mate choice in domestic female canary *Serinus canaria*. *Ethology*, 117(9), pp.769-776.
- Lerch, A., Rat-Fischer, L. & Nagle, L., 2013. Condition-dependent choosiness for highly attractive songs in female canaries. *Ethology*, 119(1), pp.58-65.

- Lihoreau, M. et al., 2016. *Drosophila* females trade off good nutrition with high-quality oviposition sites when choosing foods. *The Journal of experimental biology*, 219(16), pp.2514-24.
- Liimatainen, J. et al., 1992. Courtship in *Drosophila montana*: the effects of male auditory signals on the behaviour of flies. *Animal Behaviour*, 43(1), pp.35-48.
- Liu, W. et al., 2011. Social regulation of aggression by pheromonal activation of Or65a olfactory neurons in *Drosophila*. *Nature Neuroscience*, 14(7), pp.896-902.
- Loehle, C., 1997. The pathogen transmission avoidance theory of sexual selection. *Ecological Modelling*, 103, pp.231–250.
- Loh, R. et al., 2008. Adaptation to different climates results in divergent phenotypic plasticity of wing size and shape in an invasive drosophilid. *Journal of Genetics*, 87, pp.209-217.
- Lushchak, O.V. et al., 2014. Specific dietary carbohydrates differentially influence the life span and fecundity of *D. melanogaster*. *The Journals of Gerontology: Series A*, 69, pp.3-12.
- Lučić, L. et al., 2017. Prirodni proizvodi kod Arthropoda – od karakterizacije do primene. *XI Symposium of Entomologist of Serbia*, September, 17th -21st 2017. Book of Abstract, pp.22-24.
- MacDougall, C., Harbison, D. & Bownes, M., 1995. The developmental consequences of alternate splicing in sex determination and differentiation in *Drosophila*. *Developmental Biology*, 172, pp.353–376.
- Maklakov, A.A. et al., 2008. Sex-specific fitness effects of nutrient intake on reproduction and lifespan. *Current Biology*, 18(14), pp.1062-1066.
- Malogolowkin-Cohen, C., Simmons, A.S. & Levene, H., 1965. A study of sexual isolation between certain strains of *Drosophila paulistorum*. *Evolution*, 19, pp.95-103.
- Marcillac, F. & Ferveur, J.-F., 2004. A set of female pheromones affects reproduction before, during and after mating in *Drosophila*. *The Journal of experimental biology*, 207(22), pp.3927-3933.
- Marcillac, F. et al., 2005. A mutation with major effects on *Drosophila melanogaster* sex pheromones. *Genetics*, 171(4), pp.1617-1628.
- Markow, T.A., 1986. Genetic and sensory basis of sexual selection in *Drosophila*. In *Evolutionary Genetics of Invertebrate Behavior*. Boston, MA: Springer US, pp.89-95.
- Markow, T.A., 1988. Reproductive behavior of *Drosophila melanogaster* and *D. nigrospiracula* in the field and in the laboratory. *Journal of Comparative Psychology*, 102(2), pp.169-173.

- Markow, T.A. & Toolson, E.C., 1990. Temperature effects on epicuticular hydrocarbons and sexual isolation in *Drosophila mojavensis*. In: *Ecological and evolutionary genetics of Drosophila*. J.S.F. Barker, W.T. Starmer & R.J. MacIntyre eds. Springer:Boston, pp.315-331.
- Markow, A.T. & Ricker, J.P., 1992. Genetical society of great britain male size, developmental stability, and mating success in natural populations of three *Drosophila* species. *Heredity*, 69, pp.122-127.
- Markow, T.A. & Sawka, S., 1992. Dynamics of mating success in experimental groups of *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae). *Journal of Insect Behavior*, 5(3), pp.375-383.
- Markow, T.A., 1996. Evolution of *Drosophila* mating systems. *Evolutionary biology*, 29, pp.73-106.
- Markow, T.A. et al., 1996. Sexual selection and a secondary sexual character in two *Drosophila* species. *Animal Behaviour*, 52, pp.759-766.
- Markow, T.A. & O'Grady, P.M., 2005. Evolutionary genetics of reproductive behavior in *Drosophila*: connecting the dots. *Annual Review of Genetics*, 39, pp.263-291.
- Markow, T.A., 2015. The secret lives of *Drosophila* flies. *eLife*, 4, p.e06793.
- Matta, B.P. & Bitner-Mathé, B.C., 2010. An interspecific QTL study of *Drosophila* wing size and shape variation to investigate the genetic basis of morphological differences. *Genetics and Molecular Research*, 9, pp.2032-2049.
- Matute, D.R. & Coyne, J.A., 2010. Intrinsic reproductive isolation between two sister species of *Drosophila*. *Evolution*, 64, pp.903-920
- Matute, D.R., 2014. The magnitude of behavioral isolation is affected by characteristics of the mating community. *Ecology & Evolution*, 4, pp.2945-2956.
- May, C.M., Doroszuk, A. & Zwaan, B.J., 2015. The effect of developmental nutrition on life span and fecundity depends on the adult reproductive environment in *Drosophila melanogaster*. *Ecology & Evolution*, 5(6), pp.1156-1168.
- Mays Jr, H.L. & Hill, G.E., 2004. Choosing mates: good genes versus genes that are a good fit. *Trends in ecology & evolution*, 19(10), pp.554-559.
- Mazzi, D., 2004. Parasites make male pipefish careless. *Journal of Evolutionary Biology*, 17(3), pp.519-527.
- McGraw, L.A. et al., 2007. Larval rearing environment affects several post-copulatory traits in *Drosophila melanogaster*. *Biology letters*, 3(6), pp.607-610.

- McGuigan, K., 2009. Condition dependence varies with mating success in male *Drosophila bunnanda*. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(9), pp.1813-1825.
- McKechnie, S.W. & Geer, B.W., 1993. Long-chain dietary fatty acids affect the capacity of *Drosophila melanogaster* to tolerate ethanol. *The Journal of nutrition*, 123(1), pp.106-116.
- McNabney, D.R., 2012. The genetic basis of behavioral isolation between *Drosophila mauritania* and *D. sechellia*. *Evolution*, 66, pp.2182-2190.
- McRobert, S.P. & Tompkins, L., 1983. Courtship of young males is ubiquitous in *Drosophila melanogaster*. *Behavior Genetics*, 13(5), pp.517-523.
- McRobert, S.P., 1986. The effects of yeast on sexual behavior in *Drosophila melanogaster*. *Behavioral and neural biology*, 45(1), pp.150-154.
- Menezes, B.F. et al., 2013. The influence of male wing shape on mating success in *Drosophila melanogaster*. *Animal Behaviour*, 85(6), pp.1217-1223.
- Merkey, A.B. et al., 2011. Energetics of metamorphosis in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, 57(10), pp.1437-1445.
- Merrell, D.J., 1950. Measurement of sexual isolation and selective mating. *Evolution*, 4(4), pp.326-331.
- Mezey, J. & Houle, D., 2005. The dimensionality of genetic variation for wing shape in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 59(5), pp.1027-1038.
- Miller, C.W. & Svensson, E.I., 2014. Sexual selection in complex environments. *Annual review of entomology*, 59, pp.427-445.
- Mirth, C.K. & Shingleton, A.W., 2012. Integrating body and organ size in *Drosophila*: recent advances and outstanding problems. *Frontiers in endocrinology*, 3, p.49.
- Møller, A.P., 1991. Preferred males acquire mates of higher phenotypic quality. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 245(1314), pp.179-182.
- Møller, A.P. & Swaddle, J.P., 1997. Asymmetry, developmental stability and evolution. Oxford University Press, Oxford, p.302.
- Malogolowkin-Cohen, C., Simmons, S. & Levene, H., 1965. A study of sexual isolation between certain strains of *Drosophila paulistorum*. *Evolution*, 19, pp.95-103.
- Monaghan, P., 2008. Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 363(1497), pp.1635-1645.
- Monclus, M. & Prevosti, A., 1971. The relationship between mating speed and wing length in *Drosophila subobscura*. *Evolution*, 25(1), pp.214-217.

- Monteiro L.R. (1999) Multivariate regression models and geometric morphometrics: the search for causal factors in the analysis of shape. *Systematic Biology*, 48, pp.192-199.
- Moore, P.J. & Moore, A.J., 2001. Reproductive aging and mating: The ticking of the biological clock in female cockroaches. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(16), pp.9171-9176.
- Morimoto, J., Pizzari, T. & Wigby, S., 2016. Developmental environment effects on sexual selection in male and female *Drosophila melanogaster*. *PLoS ONE*, 11(5), p.e0154468.
- Morimoto, J., Simpson, S.J. & Ponton, F., 2017. Direct and trans-generational effects of male and female gut microbiota in *Drosophila melanogaster*. *Biology letters*, 13, p.20160966.
- Morris, S.N.S. et al., 2012. Development of diet-induced insulin resistance in adult *Drosophila melanogaster*. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular Basis of Disease*, 1822(8), pp.1230-1237.
- Mullen, S.P. et al., 2007. Rapid evolution of cuticular hydrocarbons in a species radiation of acoustically diverse Hawaiian crickets (Gryllidae: Trigonidiinae: Laupala). *Evolution*, 61(1), pp.223-231.
- Musselman, P.L. et al., 2011. A high-sugar diet produces obesity and insulin resistance in wild-type *Drosophila*. *Disease Models & Mechanisms*, 4(6), pp.842-849.
- Na, J. et al., 2013. A *Drosophila* model of high sugar diet-induced cardiomyopathy. *PLoS Genetics*, 9(1), p.e1003175.
- Najarro, M.A. et al., 2015. Choosing mates based on the diet of your ancestors: replication of non-genetic assortative mating in *Drosophila melanogaster*. *PeerJ*, 3, p.e1173.
- Nanda, P. & Singh, B.N., 2011. Evidence for incipient sexual isolation within *Drosophila ananassae*. *Zoological Studies*, 50(5), pp.577-587.
- Napolitano, L.M. and Tompkins, L. (1989) Neural control of homosexual courtship in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Neurogenetics*, 6, pp.87-94.
- Nazario-Yepiz, N.O. et al., 2017. Transcriptional responses of ecologically diverse *Drosophila* species to larval diets differing in relative sugar and protein ratios. *PLoS ONE*, 12(8), p.e0183007.
- Nelson, D.R. & Leopold, R.A., 2003. Composition of the surface hydrocarbons from the vitelline membranes of dipteran embryos. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 136(2), pp.295-308.
- Nettle, D. & Bateson, M., 2015. Adaptive developmental plasticity: what is it, how can we recognize it and when can it evolve?. *Proceeding of Royal Society of London B: Biological*

- Science*, 282, p.20151005.
- Neuser, K. et al., 2005. Appetitive olfactory learning in *Drosophila* larvae: effects of repetition, reward strength, age, gender, assay type and memory span. *Animal Behaviour*, 69(4), pp.891-898.
- Noor, M.A.F. & Coyne, J.A., 1996. Genetics of a difference in cuticular hydrocarbons between *Drosophila pseudoobscura* and *D. persimilis*. *Genetical Research*, 68(2), p.117.
- Nosil, P., 2007. Divergent host plant adaptation and reproductive isolation between ecotypes of *Timema cristinae* walking sticks. *The American Naturalist*, 169(2), pp.151-162.
- Nunney, L. & Cheung, W., 1997. The effect of temperature on body size and fecundity in female *Drosophila melanogaster*: evidence for adaptive plasticity. *Evolution*, 51, pp.1529-1535
- O'Dell, K.M.C., 2003. The voyeurs' guide to *Drosophila melanogaster* courtship. *Behavioral Processes*, 64, pp.211-223.
- O'Keefe, D. et al., 2012. Combinatorial control of temporal gene expression in the *Drosophila* wing by enhancers and core promoters. *BMC Genomics*, 13, p.498.
- Oguma, Y. et al., 1996. Courtship behavior and sexual isolation between *Drosophila auraria* and *D. triauraria* in darkness and light. *Journal of Evolutionary Biology*, 9(6), pp.803-815.
- Padmanabha, D. & Baker, K.D., 2014. *Drosophila* gains traction as a repurposed tool to investigate metabolism. *Trends in endocrinology and metabolism*, 25(10), pp.518-527.
- Palsson, A. & Gibson, G., 2004. Association between nucleotide variation in *Egfr* and wing shape in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 167(3), pp.1187-1198.
- Partridge, L. & Farquhar, M., 1983. Lifetime mating success of male fruitflies (*Drosophila melanogaster*) is related to their size. *Animal Behaviour*, 31(3), pp.871-877.
- Partridge, L., Ewing, A. & Chandler, A., 1987a. Male size and mating success in *Drosophila melanogaster*: the roles of male and female behaviour. *Animal Behaviour*, 35(555), pp.555-562.
- Partridge, L., Hoffmann, A. & Jones, J.S., 1987b. Male size and mating success in *Drosophila melanogaster*. *Animal Behaviour*, 35, pp.468-476.
- Partridge, L. & Gems, D. 2002. Mechanisms of aging: public or private?. *Nature Reviews Genetics*, 3(3), pp.165.
- Paterson, H.E., 1978. More evidence against speciation by reinforcement. *South African Journal of Science*, 74, pp.369-371.
- Pavković-Lučić, S., 2005. Seksualna selekcija kod *Drosophila melanogaster*. Univerzitet u

- Beogradu: Biološki fakultet. *Doktorska disertacija*, p.340.
- Pavković-Lučić, S. & Kekić, V., 2011. Are larger and/or more symmetrical *Drosophila melanogaster* (Diptera, Drosophilidae) males more successful in matings in nature?. *Revista Brasileira de Entomologia*, 55(4), pp.583-588.
- Pavković-Lučić, S. & Kekić, V., 2013. Developmental temperature, body size and male mating success in fruit flies, *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae). *European Journal of Entomology*, 110(1), pp.31-37.
- Pavković-Lučić, S. et al., 2016. “Does my Diet Affect my Perfume?” Identification and quantification of cuticular compounds in five *Drosophila melanogaster* strains maintained over 300 generations on different diets. *Chemistry and Biodiversity*, 13(2), pp.224-232.
- Pavković-Lučić, S. et al., 2017. Antioxidant properties of fruit/vegetable substrates suitable for culturing *Drosophila melanogaster*. *Drosophila Information Service*, 100, pp.191-191.
- Pechine, J.M., Antony, C. & Jallon, J.-M., 1988. Precise characterization of cuticular compounds in young *Drosophila* by mass spectrometry. *Journal of Chemical Ecology*, 14(4), pp.1071–1085.
- Peck, L.S. & Maddrell, S.H.P., 2005. Limitation of size by hypoxia in the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology*, 303A(11), pp.968-975.
- Perry, J. C. & Rowe, L., 2010. Condition-dependent ejaculate size and composition in a ladybird beetle. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1700), pp.3639-3647.
- Petrie, K.J. et al., 1995. Disclosure of trauma and immune response to a hepatitis B vaccination program. *Journal of consulting and clinical psychology*, 63(5), pp.787.
- Piper, M.D.W. & Partridge, L., 2007. Dietary restriction in *Drosophila*: delayed aging or experimental artefact?. *PLoS Genetics*, 3(4), p.e57.
- Pischedda, A. et al., 2014. Natural variation in the strength and direction of male mating preferences for female pheromones in *Drosophila melanogaster*. *PLoS ONE*, 9(1), pp.1-7.
- Pitnick, S. & García-González, F., 2002. Harm to females increases with male body size in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269, pp.1821-1828.
- Rabosky, D.L., 2016. Reproductive isolation and the causes of speciation rate variation in nature. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118(1), pp.13-25.
- Reddiex, A.J. et al., 2013. Sex-specific fitness consequences of nutrient intake and the

- evolvability of diet preferences. *The American Naturalist*, 182(1), pp.91-102.
- Reinhart, M. et al., 2015. Characterizing male–female interactions using natural genetic variation in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Heredity*, 106(1), pp.67-79.
- Reis, T., 2016. Effects of synthetic diets enriched in specific nutrients on *Drosophila* development, body fat, and lifespan. *PLoS ONE*, 11(1), p.e0146758.
- Rintamäki, H. et al. 1983. Summer and winter temperature regulation in the black grouse *Lyrurus tetrix*. *Physiological Zoology*, 56(2), pp.152-159.
- Rintamäki, P.T. et al., 1998. Assortative mating and female clutch investment in black grouse. *Animal Behaviour*, 56, pp.1399-1403.
- Ritchie, M.G., Townhill, R.M. & Hoikkala, A., 1998. Female preference for fly song: playback experiments confirm the targets of sexual selection. *Animal Behaviour*, 56(3), pp.713-717.
- Ritchie, M.G., Halsey, E.J. & Gleason, J.M., 1999. *Drosophila* song as a species-specific mating signal and the behavioural importance of Kyriacou & Hall cycles in *D. melanogaster* song. *Animal behaviour*, 58, pp.649-657.
- Robertson, F.W., 1960. The ecological genetics of growth in *Drosophila* 1. Body size and developmental time on different diets 1. Body size and developmental time on different diets. *Genetical Research*, 1(2), p.288.
- Robinson, S.J.W. & Partridge, L., 2001. Temperature and clinal variation in larval growth efficiency in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology*, 14(1), pp.14-21.
- Rodrigues, M.A. et al., 2015. *Drosophila melanogaster* larvae make nutritional choices that minimize developmental time. *Journal of Insect Physiology*, 81, pp.69-80.
- Rohlf, F.J., 2008. *TpsDig*, Digitize Landmarks and Outlines, version 2.12. Department of Ecology and Evolution. State University of New York at Stony Brook.
- Rolan-Alvarez, E. & Caballero, A., 2000. Estimating sexual selection and sexual isolation effects from mating frequencies. *Evolution*, 54(1), pp.30-36.
- Romer, F., 1991. The oenocytes of insects: differentiation, changes during molting, and their possible involvement in the secretion of molting hormone. In: *Recent Advances in Comparative Arthropod Morphology, Physiology and Development*, A.P. Gupta ed. New Brunswick: Rutgers University Press, pp. 542-566.
- Routtu, J. et al., 2007. The extent of variation in male song, wing and general characters among allopatric *Drosophila montana* populations. *Journal of Evolutionary Biology*, 20, pp.1591-1601.

- Ruebenbauer, A. et al., 2008. Genetic variability and robustness of host odour preference in *Drosophila melanogaster*. *Current Biology*, 18, pp.1438-1443.
- Rundle, H.D. et al., 2005. Divergent selection and the evolution of signal traits and mating preferences. *PLoS Biology*, 3(11), pp.1988-1995.
- Ryan M.J. & Keddy-Hector, A., 1992. Directional patterns of female mate choice and the role of sensory biases. *The American Naturalist*, 139, pp.S4-S35.
- Saarikettu, M., Liimatainen, J.O. & Hoikkala, A., 2005. The role of male courtship song in species recognition in *Drosophila montana*. *Behavior Genetics*, 35(3), pp.257-263.
- Sakai, T. & Ishida, N., 2001. Circadian rhythms of female mating activity governed by clock genes in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(16), pp.9221-9225.
- Sakai, T. et al., 2009. The *Drosophila* TRPA channel, Painless, regulates sexual receptivity in virgin females. *Genes, Brain and Behavior*, 8(5), pp.546-557.
- Sakurai, A. et al., 2010. Phenotypic interactions of spinster with the genes encoding proteins for cell death control in *Drosophila melanogaster*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 73(3), pp.119-127.
- Saleem, S. et al., 2014. Sexual experience enhances *Drosophila melanogaster* male mating behavior and success. *PLoS ONE*, 9(5), p.e96639.
- Sang, J.H., 1956. The quantitative nutritional requirements of *Drosophila melanogaster*. *Journal of Experimental Biology*, 33(1), pp.45-72.
- Santos, M. et al., 1988. The evolutionary history of *Drosophila buzzatii*. XIV. Larger flies mate more often in nature. *Heredity*, 61, pp.255-262.
- Santos, M., Fowler, K. & Partridge, L., 1994. Gene–environment interaction for body size and larval density in *Drosophila melanogaster*: an investigation of effects on development time, thorax length and adult sex ratio. *Heredity*, 72(5), pp.515-521.
- Savarit, F. et al., 1999. Genetic elimination of known pheromones reveals the fundamental chemical bases of mating and isolation in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(16), pp.9015-9020.
- Savarit, F. & Ferveur, J.-F., 2002. Temperature affects the ontogeny of sexually dimorphic cuticular hydrocarbons in *Drosophila melanogaster*. *The Journal of experimental biology*, 205(20), pp.3241-3249.
- Scherer, S., Stocker, R.F. & Gerber, B., 2003. Olfactory learning in individually assayed *Drosophila* larvae. *Learning & Memory*, 10(3), pp.217-225.

- Schultzhaus, J.N. et al., 2017. Diet alters *Drosophila melanogaster* mate preference and attractiveness. *Animal Behaviour*, 123, pp.317-327.
- Schwarz, S., Durisko, Z. & Dukas, R., 2014. Food selection in larval fruit flies: Dynamics and effects on larval development. *Naturwissenschaften*, 101(1), pp.61-68.
- Servedio, M.R., 2016. Geography, assortative mating, and the effects of sexual selection on speciation with gene flow. *Evolutionary Applications*, 9(1), pp.91-102.
- Sharon, G. et al., 2010. Commensal bacteria play a role in mating preference of *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(46), pp.20051-20056.
- Shenoi, V.N. et al., 2016. *Drosophila melanogaster* males evolve increased courtship as a correlated response to larval crowding. *Animal Behaviour*, 120, pp.183-193.
- Sharma, M.D., Hunt, J. & Hosken, D.J., 2012a. Antagonistic responses to natural and sexual selection and the sex-specific evolution of cuticular hydrocarbons in *Drosophila simulans*. *Evolution*, 66(3), pp.665-677.
- Sharma, M.D. et al., 2012b. The genetics of cuticular hydrocarbon profiles in the fruit fly *Drosophila simulans*. *Journal of Heredity*, 103(2), pp.230-239.
- Shaw, K.L. & Lesnick, S.C., 2009. Genomic linkage of male song and female acoustic preference QTL underlying a rapid species radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(24), pp.9737-9742.
- Shingleton, A.W. et al., 2007. Size and shape: The developmental regulation of static allometry in insects. *BioEssays*, 29(6), pp.536-548.
- Shingleton, A.W. et al., 2009. Many ways to be small: different environmental regulators of size generate distinct scaling relationships in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1667), pp.2625-2633.
- Shingleton, A.W., 2010. The regulation of organ size in *Drosophila*. *Organogenesis*, 6(2), pp.76-87.
- Shingleton, A.W., 2011. Evolution and the regulation of growth and body size. In: *Mechanisms of life history evolution. The genetics and physiology of life history traits and trade-offs*. T. Flatt, & A. Heyland, eds. Oxford University Press: New York, pp. 43-55.
- Shirangi, T.R., Stern, D.L. & Truman, J.W., 2013. Motor control of *Drosophila* courtship song. *Cell reports*, 5(3), pp.678-686.
- Simpson, S.J., & Raubenheimer, D., 1993. A multilevel analysis of feeding-behaviour – the geometry of nutritional decisions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 342, pp.381-402.

- Simpson, S.J. et al., 2004. Optimal foraging when regulating intake of multiple nutrients. *Animal Behaviour*, 68, pp.1299-1311.
- Simpson, S.J., Le Couteur, D.G. & Raubenheimer, D., 2015. Putting the balance back in diet. *Cell*, 161(1), pp.18-23.
- Singh, A. & Singh, B.N., 2014. Role of sexual selection in speciation in *Drosophila*. *Genetica*, 142(1), pp.23-41.
- Siomava, N., Wimmer, E.A. & Posnien, N., 2016. Size relationships of different body parts in the three dipteran species *Drosophila melanogaster*, *Ceratitis capitata* and *Musca domestica*. *Development Genes and Evolution*, 226, pp.245-256.
- Siomava, N., Wimmer, E.A. & Posnien, N., 2017. Extensive sexual wing shape dimorphism in *Drosophila melanogaster*, *Ceratitis capitata* and *Musca domestica*. *BioRxiv*, doi:10.1101/135749.
- Sisodia, S. & Singh, B.N., 2001. Mating success and wing morphometric traits in *Drosophila ananassae*. *Current science*, 80(11), pp.1444-1447.
- Sisodia, S. & Singh, B.N., 2012. Experimental evidence for nutrition regulated stress resistance in *Drosophila ananassae*. *PLoS ONE*, 7(10), p.e46131.
- Siwicki, K.K. et al., 2005. The role of cuticular pheromones in courtship conditioning of *Drosophila* males. *Learning & Memory*, 12(6), pp.636-645.
- Skorupa, D.A. et al., 2008. Dietary composition specifies consumption, obesity, and lifespan in *Drosophila melanogaster*. *Aging cell*, 7(4), pp.478-490.
- Skroblin, A., & Blows, M.W., 2006. Measuring natural and sexual selection on breeding values of male display traits in *Drosophila serrata*. *Journal of Evolutionary Biology*, 19, pp.35-41.
- Smadja, C. & Butlin, R., 2009. On the scent of speciation: the chemosensory system and its role in premating isolation. *Heredity*, 102, pp.77-97.
- Smith, W.W. et al., 2014. From fat fruit fly to human obesity. *Physiology & Behavior*, 136, pp.15-21.
- Sokolowski, M.B. 2001. *Drosophila*: genetics meets behaviour. *Nature Reviews Genetics*, 2(11), p.879.
- Sokolowski, M.B. & Wahlsten, D. 2001. Gene-environment interaction and complex behavior. In: *Methods in Genomic Neuroscience*, H. Chin & S.O. Moldin, eds. New York: CRC Press, pp.3-27.
- Spiehl, T.H. & Ringo, J.M., 1983. Mating behaviour and sexual isolation in *Drosophila*. In:

- The genetics and biology of Drosophila*. Vol. 3c, M.C. Ashburner, & J.N. Thompson, eds. London, A.
- Stalker, H.D., 1942. Sexual isolation studies in the species complex *Drosophila virilis*. *Genetics*, 27(2), pp.238-257.
- Stennett, M.D. & Etges, W.J., 1997. Premating isolation is determined by larval rearing substrates in cactophilic *Drosophila mojavensis*. III. Epicuticular hydrocarbon variation is determined by use of different host plants in *Drosophila mojavensis* and *Drosophila arizonae*. *Journal of Chemical Ecology*, 23(12), pp.2803-2824.
- Stillwell, R.C. et al., 2010. Sex differences in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in insects: From physiology to evolution. *Annual Review of Entomology*, 55(1), pp.227-245.
- Svensson, E.I. et al., 2010. A role for learning in population divergence of mate preferences. *Evolution*, 64(11), pp.3101-3113.
- Svensson, E.I. et al., 2014. Sex differences in developmental plasticity and canalization shape population divergence in mate preferences. *Proceedings of The Royal Society B*, 281, p.20141636.
- Svetec, N. & Ferveur, J.-F., 2005. Social experience and pheromonal perception can change male-male interactions in *Drosophila melanogaster*. *The Journal of experimental biology*, 208, pp.891-898.
- Svetec, N., Cobb, M. & Ferveur, J.-F., 2005. Chemical stimuli induce courtship dominance in *Drosophila*. *Current Biology*, 15(19), pp.R790-R792.
- Takahashi, K. & Blanckenhorn, W., 2015. Effect of genomic deficiencies on sexual size dimorphism through modification of developmental time in *Drosophila melanogaster*. *Heredity*, 115(2), p.140.
- Talyn, B.C. & Dowse, H.B., 2004. The role of courtship song in sexual selection and species recognition by female *Drosophila melanogaster*. *Animal Behaviour*, 68(5), pp.1165-1180.
- Tauber, E. & Eberl, D.F., 2003. Acoustic communication in *Drosophila*. *Behavioural Processes*, 64(2), pp.197-210.
- Taylor, B.J. & Knittel, L.M., 1995. Sex-specific differentiation of a male-specific abdominal muscle, the Muscle of Lawrence, is abnormal in hydroxyurea-treated and in fruitless male flies. *Development*, 121(9), pp.3079-3088.
- Taylor, M., Sharma, M. & Hosken, D., 2009. Sexual selection in flies: a comparison of

- Drosophila simulans* and *D. melanogaster*. *Animal Biology*, 59(4), pp.391-402.
- Teleman, A.A., 2009. Molecular mechanisms of metabolic regulation by insulin in *Drosophila*. *The Biochemical journal*, 425(1), pp.13-26.
- Tennessen, J.M. et al., 2014. Methods for studying metabolism in *Drosophila*. *Methods*, 68(1), pp.105-115.
- Terzić, T., Andjelković, M. & Stamenković-Radak, M., 1994. Effect of fluorescent dust, as a marker, on the frequency of mating in *Drosophila melanogaster*. *Drosophila Information Service*, 75, pp.164-165.
- Terzić, T. et al., 1996. Frequency dependent selection: I. Rare male phenomenon in *D. subobscura* dependent on the proportion of Amy genotypes and substrate composition. *Journal of Evolutionary Biology*, 9(3), pp.337-355.
- Testa, N.D., Ghosh, S.M. & Shingleton, A.W., 2013. Sex-specific weight loss mediates sexual size dimorphism in *Drosophila melanogaster*. *PLoS ONE*, 8(3), p.e58936.
- Thistle, R. et al., 2012. Contact chemoreceptors mediate male-male repulsion and male-female attraction during *Drosophila* courtship. *Cell*, 149(5), pp.1140-1151.
- Tillman, J.A. et al., 1999. Insect pheromones—an overview of biosynthesis and endocrine regulation. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 29(6), pp.481-514.
- Tomaru, M. & Oguma, Y., 1994. Differences in courtship song in the species of the *Drosophila auraria* complex. *Animal Behaviour*, 47, pp.133-140.
- Tomaru, M., Matsubayashi, H. & Oguma, Y., 1995. Heterospecific inter-pulse intervals of courtship song elicit female rejection in *Drosophila bauraria*. *Animal Behaviour*, 50(4), pp.905-914.
- Tomaru, M. et al., 2009. Courtship song recognition in the *Drosophila melanogaster* complex: heterospecific songs make females receptive in *D. melanogaster*, but not in *D. sechellia*. *Evolution*, 54(4), pp.1286-1294.
- Tompkins, L. & McRobert, S.P., 1989. Regulation of behavioral and pheromonal aspects of sex determination in *Drosophila melanogaster* by the *Sex-lethal* gene. *Genetics*, 123, pp.535-541.
- Tompkins, L. & McRobert, S.P., 1995. Behavioral and pheromonal phenotypes associated with expression of loss-of-function mutations in the *Sex-Lethal* gene of *Drosophila melanogaster*. *Journal of Neurogenetics*, 9(4), pp.219-226.
- Toolson, E.C. & Kuper-Simbrón, R., 1989. Laboratory evolution of epicuticular hydrocarbon composition and cuticular permeability in *Drosophila pseudoobscura*: effects

- on sexual dimorphism and thermal-acclimation ability. *Evolution*, 43(2), pp.468-473.
- Trajković, J. et al., 2017a. Sexual selection, sexual isolation and pheromones in *Drosophila melanogaster* strains after long-term maintaining on different diets. *Behavioural Processes*, 140, pp.81-86.
- Trajković, J. et al., 2017b. Fitness traits of *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae) after long-term laboratory rearing on different diets. *European Journal of Entomology*, 114, pp.222-229.
- Trajković, J., Pavković-Lučić, S. & Savić, T., 2013. Mating success and wing morphometry in *Drosophila melanogaster* after long-term rearing on different diets. *Behaviour*, 150(12), pp.1-18.
- Trivers, R.L., 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871-1971*. B. Campbell ed. Aldine: Chicago, pp.136-179.
- Trona, F. et al., 2013. Neural coding merges sex and habitat chemosensory signals in an insect herbivore. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1760), p.20130267.
- Trotta, V. et al., 2011. Allometric and non-allometric consequences of inbreeding on *Drosophila melanogaster* wings. *Biological Journal of the Linnean Society*, 102(3), pp.626-634.
- Tu, M.-P. & Tatar, M., 2003. Juvenile diet restriction and the aging and reproduction of adult *Drosophila melanogaster*. *Aging Cell*, 2(6), pp.327-333.
- Tucić, N., 2003. *Evoluciona biologija. II dopunjeno izdanje*. Beograd: NNK – International.
- Turelli, M., Barton, N.H. & Coyne, J.A., 2001. Theory and speciation. *Trends in ecology & evolution*, 16(7), pp.330-343.
- Turelli, M., Lipkowitz, J.R. & Brandvain, Y., 2014. On the coyne and orrigin of species: Effects of intrinsic postzygotic isolation, ecological differentiation, x chromosome size, and sympatry on *Drosophila* speciation. *Evolution*, 68(4), pp.1176-1187.
- Turner, G.F. & Burrows, M.T. 1995. A model of sympatric speciation by sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 260(1359), pp. 287-292.
- Ueyama, M. et al., 2005. Mutations in the *desat1* gene reduces the production of courtship stimulatory pheromones through a marked effect on fatty acids in *Drosophila melanogaster*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 35(8), pp.911-920.
- United States Department Of Agriculture. Agricultural Research Service. *USDA Food Composition Databases*. URL: <https://ndb.nal.usda.gov/ndb/>.
- Veltsos, P. et al., 2012. Sexual selection on song and cuticular hydrocarbons in two distinct

- populations of *Drosophila montana*. *Ecology & Evolution*, 2(1), pp.80-94.
- Vijendravarma, R.K., Narasimha, S. & Kawecki, T.J., 2011. Adaptation to larval malnutrition does not affect fluctuating asymmetry in *Drosophila melanogaster*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 104(1), pp.19-28.
- Villella, A. & Hall, J.C. 2008. Neurogenetics of courtship and mating in *Drosophila*. *Advances in Genetics*, 62, pp.67-184.
- Wang, L. & Clark, A.G., 1995. Physiological genetics of the response to a high-sucrose diet by *Drosophila melanogaster*. *Biochemical Genetics*, 33(5–6), pp.149-165.
- Wang, L. & Anderson, D.J. 2010. Identification of an aggression-promoting pheromone and its receptor neurons in *Drosophila*. *Nature*, 463(7278), pp.227.
- Ward, H.K.E., 2017. The genetic and environmental basis for CHC biosynthesis in *Drosophila*. *Electronic Thesis and Dissertation Repository*. p.4900.
- Weber, K. et al., 2001. An analysis of polygenes affecting wing shape on chromosome 2 in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 159(3), pp.1045–1057.
- Wicker, C. & Jallon, J.M. 1995. Hormonal control of sex pheromone biosynthesis in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, 41(1), pp.65-70.
- Wigby, S. et al., 2011. Insulin signalling regulates remating in female *Drosophila*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1704), pp.424-431.
- Wilgers, D.J. & Hebets, E.A. 2012. Age-related female mating decisions are condition dependent in wolf spiders. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(1), pp.29-38.
- Wilkinson, G. & Johns, P., 2005. Sexual selection and the evolution of mating systems in flies. In: *The Biology of the Diptera*. B.M.W.D.K. Yeates, ed. New York: Columbia University Press, pp.312-339.
- Wright, G.A., 2011. Appetitive learning: memories need calories. *Current Biology*, 21, pp.R301-R302.
- Wu, C.I. & Palopoli, M.F., 1994. Genetics of postmating reproductive isolation in animals. *Annual Review of Genetics*, 28, pp.283–308.
- Wu, C.I. et al., 1995. Sexual isolation in *Drosophila melanogaster*: a possible case of incipient speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92(7), pp.2519-2523.
- Wyatt, T.D., 2003. Pheromones and animal behavior: communication by smell and taste. Cambridge University Press, Cambridgeshire.
- Wyatt, T.D., 2010. Pheromones and signature mixtures: defining species-wide signals and

- variable cues for identity in both invertebrates and vertebrates. *Journal of Comparative Physiology A*, 196, pp.685-700.
- Wyatt, T.D., 2014. *Pheromones and Animal Behavior. Chemical Signals and Signatures* Second edi., Cambridge: Cambridge University Press.
- Xie, J. et al., 2015. Larval nutrition-induced plasticity affects reproduction and gene expression of the ladybeetle, *Cryptolaemus montrouzieri*. *BMC Evolutionary Biology*, 15(1), p.276.
- Xue, H.-J. et al., 2016. Contact pheromones of 2 sympatric beetles are modified by the host plant and affect mate choice. *Behavioral Ecology*, 27(3), pp.895-902.
- Yamamoto, D., Jallon, J.-M. & Komatsu, A., 1997. Genetic dissection of sexual behavior in *Drosophila melanogaster*. *Annual Review of Entomology*, 42, pp.551-585.
- Yamamoto, D. & Koganezawa, M., 2013. Genes and circuits of courtship behaviour in *Drosophila* males. *Nature Reviews Neuroscience*, 14(10), pp.681-692.
- Yeh, D.J. & Servedio, M.R., 2015. Reproductive isolation with a learned trait in a structured population. *Evolution*, 69(7), pp.1938-1947.
- Yew, J.Y. et al., 2009. A new male sex pheromone and novel cuticular cues for chemical communication in *Drosophila*. *Current Biology*, 19(15), pp.1245-1254.
- Yew, J.Y. et al., 2011. Male-specific transfer and fine scale spatial differences of newly identified cuticular hydrocarbons and triacylglycerides in a *Drosophila* species pair. *PLoS ONE*, 6(2), p.e16898.
- Yew, J.Y. & Chung, H., 2017. *Drosophila* as a holistic model for insect pheromone signaling and processing. *Current opinion in insect science*, 24, pp.15-20.
- Zamudio, K.R., Huey, R.B. & Grill, W.D., 1995. Bigger isn't always better: body size, developmental and parental temperature and male territorial success in *Drosophila melanogaster*. *Animal Behaviour*, 49, pp.671-677.
- Zawistowski, S. & Richmond, R.C., 1986. Inhibition of courtship and mating of *Drosophila melanogaster* by the male-produced lipid, *cis*-vaccenyl acetate. *Journal of Insect Physiology*, 32(3), pp.189-192.

Biografija

Jelena Trajković, rođena 09. 05. 1988. godine u Zrenjaninu, Biološki fakultet Univerziteta u Beogradu je upisala 2007. godine na studijskoj grupi Biologija. Osnovne studije završila je 2010. i iste godine je upisala master studije na Biološkom fakultetu, Univerziteta u Beogradu. Master studije je završila 2012. godine. Doktorske akademske studije je upisala 2013. godine, a od maja iste godine do marta 2016. je bila zaposlena kao istraživač saradnik na Odeljenju za genetiku populacija i ekogenotoksikologiju Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“, Univerziteta u Beogradu. Od marta 2016. do danas radi kao asistent na Katedri za genetiku i evoluciju Biološkog fakulteta, Univerziteta u Beogradu.

Pohađala je Symposium and Workshop „Quantifying phenotypic variation: geometric morphometric approach“, sponzorisan od strane SCOPES projekta u septembru 2013. godine. PhD Workshop za autore i mlade istraživače, koju je organizovao KoBSON u saradnji sa izdavačkom kućom Elsevier, pohađala je u oktobru 2015. godine. Član je Srpskog biološkog društva, Društva entomologa Srbije i The Association for the Study of Animal Behaviour. Angažovana je na nacionalnom projektu Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja Republike Srbije, pod nazivom „Dinamika genofonda, genetička i fenotipska varijabilnost populacija, u zavisnosti od promenljivosti sredina“ (OI173012).

Autor i koautor je tri naučna rada publikovana u vrhunskim međunarodnim časopisima kategorije M21, dva u istaknutim međunarodnim časopisima kategorije M22, dva u međunarodnom časopisu kategorije M23, šest radova publikovanih u vodećim časopisima nacionalnog karaktera kategorije M24 i više saopštenja na naučnim skupovima međunarodnog i nacionalnog značaja.

Изјава о ауторству

Име и презиме аутора Јелена Д. Трајковић
Број индекса Б3011/2013

Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

Сексуална селекција код *Drosophila melanogaster* након вишегодишњег гајења на различитим супстратима

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

Потпис аутора

У Београду, 19.07.2018.



Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора	Јелена Д. Трајковић
Број индекса	Б3011/2013
Студијски програм	Биологија
Наслов рада	Сексуална селекција код <i>Drosophila melanogaster</i> након вишегодишњег гајења на различитим супстратима
Ментор	проф. др. Софија Павковић-Лучић и др Татјана Савић

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

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

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

Потпис аутора

У Београду, 19.07.2018.



Изјава о коришћењу

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

Сексуална селекција код *Drosophila melanogaster* након вишегодишњег гајења на различитим супстратима

која је моје ауторско дело.

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

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

1. Ауторство (CC BY)
2. Ауторство – некомерцијално (CC BY-NC)
3. Ауторство – некомерцијално – без прерада (CC BY-NC-ND)
4. Ауторство – некомерцијално – делити под истим условима (CC BY-NC-SA)
5. Ауторство – без прерада (CC BY-ND)
6. Ауторство – делити под истим условима (CC BY-SA)

(Молимо да заокружите само једну од шест понуђених лиценци.
Кратак опис лиценци је саставни део ове изјаве).

Потпис аутора

У Београду, 19.07.2018.



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

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

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

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

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

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