

# Evolucija životnog ciklusa kukaca (Arthropoda: Insecta)

---

**Kasalo, Niko**

**Undergraduate thesis / Završni rad**

**2020**

*Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj:* **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

*Permanent link / Trajna poveznica:* <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:040282>

*Rights / Prava:* [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

*Download date / Datum preuzimanja:* **2025-03-21**



*Repository / Repozitorij:*

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU

PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET

BIOLOŠKI ODSJEK

**Evolucija životnog ciklusa kukaca (Arthropoda: Insecta)**

**The evolution of insect (Arthropoda: Insecta) life cycle**

SEMINARSKI RAD

Niko Kasalo

Preddiplomski studij biologije

Mentor: izv. prof. dr. sc. Damjan Franjević

Zagreb, 2020.

## **Sadržaj**

<b>Uvod</b>	<b>3</b>
<b>Materijali i metode</b>	<b>10</b>
<b>Rezultati</b>	<b>16</b>
<b>Rasprava</b>	<b>17</b>
<b>Zaključak</b>	<b>19</b>
<b>Literatura</b>	<b>20</b>
<b>Sažetak</b>	<b>30</b>
<b>Summary</b>	<b>31</b>

## 1. Uvod

Kukci (Insecta = Ectognatha) su razred u koljenu člankonožaca (Arthropoda) koji zajedno s razredom Entognatha čine podkoljeno Hexapoda. Kukci su holofiletička skupina, a Entognatha parafiletička. Prema nekim izvorima, red Protura je sestrinski red svim ostalim redovima Hexapoda, a redovi (prema nekim sistematikama nadredovi ili podrazredi) Diplura i Collembola sestrinski su skupini Ectognatha (Sasaki i sur. 2013). Prema drugima, Diplura su sestrinski skupini Ectognatha, a Protura i Collembola svim ostalim Hexapoda (Rolf i sur. 2017).

Kukci su najbrojnija skupina životinja s nešto više od milijun opisanih vrsta koje nalazimo na skoro svim staništima. Pretpostavlja se postojanje i do osam milijuna vrsta (postoje i razne druge procjene), ali taj broj se svakodnevno smanjuje kao rezultat klimatskih promjena i uništavanja staništa (Samways 2019). Upravo su kukci bili među prvim životinjama koje su kolonizirale kopno. Najstariji fosili potječu iz ranog Devona (prije oko 412 milijuna godina), ali molekularni podaci pokazuju da su se pojavili već u ranom Ordoviciju (prije oko 479 milijuna godina), što znači da su vjerojatno živjeli na staništima na kojima se nije događala fosilizacija (Misof i sur. 2014).



*Slika 1. Raznolikost morfologije kukaca (Autor fotografije: BugBoy52.40).*

Fosili su najčešće u obliku otisaka na stijenama koji u iznimnim slučajevima očuvaju fine detalje kutikule, ali najčešće se pronalaze samo krila, što je ipak često dovoljno za identifikaciju do porodice. Više ili manje trodimenzionalni fosili nastaju petrifikacijom, permineralizacijom, konkretizacijom, enkapsulacijom ili zarobljavanjem kukca u smoli (jantaru) (Grimaldi i Engel 2005).

Postoje i ihnofosili koji su očuvani tragovi života kukaca, na primjer bušotine u drvetu, tragovi kretanja, tragovi hranjenja i sl. Ihnofosili su posebno bitni za prikupljanje informacija—kako o ekologiji, tako i o skupinama kukaca koji se ne fosiliziraju jednostavno. Neovisno o vrsti fosila i načinu njihovog nastajanja, fosili nude vrijedne podatke o evoluciji životnih ciklusa kukaca (Grimaldi i Engel 2005).

Jedno od najvažnijih svojstava (apomorfija) koje je kukcima omogućilo snažnu diverzifikaciju i uspješnost je let (prisustvo krila). Molekularna istraživanja ukazuju na pojavu leta kod kukaca već u ranom Devonu (prije oko 406 milijuna godina), što kukce čini prvim organizmima kod kojih se to svojstvo pojavilo (Misof i sur. 2014).

Rasprave o podrijetlu krila u zadnjih par stoljeća vodile su se oko dvije hipoteze. Prema prvoj, krila su nastala modifikacijom dijela noge koji je pod utjecajem evolucijskih sila migrirao dorzalno. Prema drugoj, nastala su *de novo* kao bočne (lateralne) izrasline s leđne (dorzalne) strane prsnog segmenta (Jockusch i Nagy 1997). Međutim, u zadnje vrijeme se nalazi sve više potpore za hipotezu koja ujedinjuje prethodne dvije, tj. zagovara dualno podrijetlo krila kukaca (Clark-Hachtel i Tomoyasu 2020).

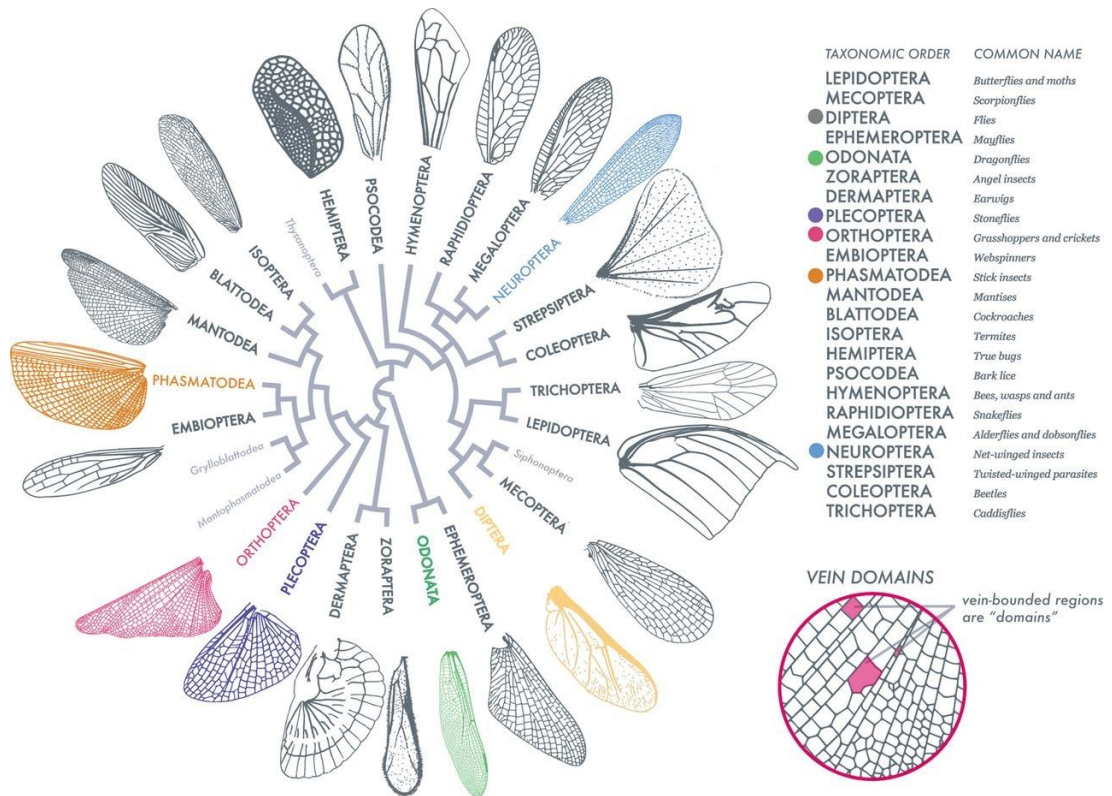
Let se ostvaruje letnim mišićima koji se mogu podijeliti na direktne i indirektne. Direktni su, kako im ime nalaže, izravno povezani s krilima te ih tako pomiču. Direktni mišići prisutni su kod svih kukaca, ali samo kod vretenaca (Odonata) su primarni za let. Svi ostali kukci prvenstveno koriste indirektne mišiće koji su vezani za egzoskelet: Svojim kontrakcijama ga deformiraju te tako pomiču krila, što je iznimno energetski učinkovit proces. Druga podjela letnih mišića je na sinkrone i asinkrone, a temelji se na broju kontrakcija koje izaziva jedan impuls. Kod sinkronih jedan impuls rezultira jednom kontrakcijom, a kod asinkronih se događa veći broj kontrakcija. Zbog ovakvih fizičkih ograničenja, kukci koji koriste sinkrone mišiće krilima mogu mahati sporije od onih koji koriste asinkrone (La Greca 1980).

Sve krilate kukce (Pterygota), dakle isključujući beskrilne redove (Apterygota) Archaeognatha i Zygentoma (Thysanura), Martynov (1925) je podijelio na Paleoptera (u koje spadaju recentni Odonata i Ephemeroptera) i Neoptera (svi ostali recentni redovi kukaca). Podjela se temeljila na sposobnosti kukca da krila nakon leta savije preko tijela, što Paleoptera nisu sposobni učiniti (Martynov 1925). Dok je monofilija Neoptera dobro podržana (Wheeler i sur. 2001), o monofiliji Paleoptera se još uvijek raspravlja (Ogden i sur. 2003, Blanke i sur. 2012).

Kod Paleoptera ipak možemo pronaći jednu zanimljivost o savijanju krila. Fosilni nalazi sugeriraju da se u skupini Diaphanopteroidea pojavio neki oblik savijanja krila. Kako ta skupina spada u Paleoptera, može se zaključiti da je mehanizam savijanja krila nastao barem dvaput (Haas 2006).

Savijanje krila omogućilo je kukcima bolju pokretljivost kroz vegetaciju u svrhu skrivanja od predatora ili nepovoljnih vremenskih uvjeta, ali i pronalaženje novih mjesta za hranjenje i odlaganje jaja. Također, novi položaj krila (prednja iznad stražnjih) stvorio je

podlogu za pojavu različitih modifikacija krila, što je kasnije rezultiralo različitim mehanizmima leta (Haas 2006).

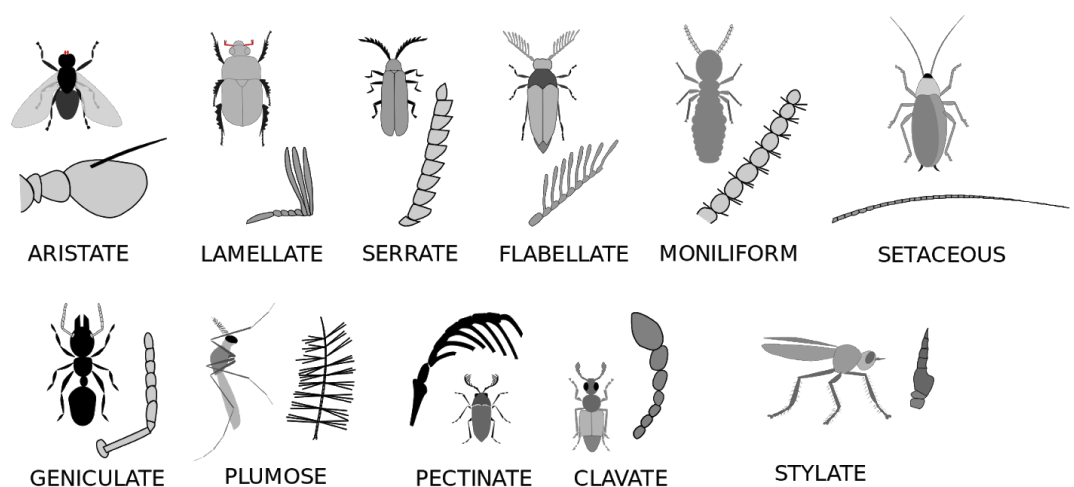


Slika 2. Raznolikost morfologije krila s obzirom na venaciju i obrise krila (Preuzeto iz Salceda i sur. 2019).

Uz sam let, krila kod mnogih skupina imaju i mnoge druge funkcije. Termoregulacijska funkcija bitna je za mnoge kukce, npr. drhtanje moljaca (Kingsolver i Koehl 1985), neki aposematičkim obojenjem krila odbijaju predatore, npr. leptiri (Rojas i sur 2019), neki ih koriste za proizvodnju zvuka, npr. zrikavci (Gu i sur. 2012), a nekima služe za mimikriju, npr. paličnjaci (Bradler 2018).

Većini kukaca primarno osjetilo je vid. Glavni vidni organi su im sastavljene oči, a većina posjeduje i ocele, jednostavne oči sastavljene od samo jedne leće. Reduciranost ocela kod velikog broja kukaca koji ne lete implicirala je njihovu važnost za let. Istraživanja su pokazala da ocelama kukci osjete blage razlike u intenzitetu svjetlosti ispod i iznad sebe te se tako stabiliziraju u letu. Međutim, utvrđeno je i da hodajući kukci ocelama mogu detektirati objekte te da se pokrivanjem ocela može narušiti tempiranje dnevnih aktivnosti (Taylor i Krapp 2007, Mizunami 1995).

Od ostalih osjetilnih organa valja spomenuti cerke i ticala. Cerci su par mehanoreceptora (Palka i Edwards 1974) na stražnjoj (kaudalnoj) strani životinje, ali mogu imati i obrambenu ulogu, npr. kod ličinki vodencvjetova (Otto i sur. 1983) ili čak asistirati pri širenju krila, npr. uholaze (Haas 2006). Ticala su smještena na glavi i sadrže brojne receptore. Mogu služiti kao aktivni receptori (Kaneko 1994) ili kao kemoreceptori ili detektori hladnoće, vlage i brojnih drugih svojstava zraka (Altner i Loftus 1985). Oblici ticala su iznimno raznoliki, ovisno o načinu života pojedinih vrsta (Schneider 1964).



Slika 3. Raznolikost morfologije ticala (Autor fotografije: L. Shyamal).



Glasanje se kod kukaca pojavilo nekoliko puta, a prednost mu je uglavnom bila privlačenje partnera ili odbijanje predatora. Glasanje je zabilježeno i kod vodenih larvi (Aiken 1985). Načini proizvodnje zvuka su raznoliki, ali mogu se svrstati u nekoliko skupina. Mali broj kukaca, npr. žohari (Blattodea) zvuk proizvode ispuštanjem plinova kroz traheje (Nelson, 1980). Većina se glasa stridulacijom (trljanje jednog dijela tijela o drugi), tremulacijom (vibracijama tijela) ili udaranjem po supstratu (Haskell 1974, Virant-Doberlet i Cokl 2004).

Postojanje ovipozitora ili leglice, strukture za odlaganje jaja, još je jedan od faktora koji kukcima omogućava veliku uspješnost. Kukci koji posjeduju ovipozitor često jaja odlažu u supstrat, gdje su temperatura i vlažnost stabilniji, a jaja su ujedno skrivena od potencijalnih predatora (Hädicke i sur. 2014). Podrijetlo ovipozitora je kompleksno pitanje o kojem se već desetljećima vode rasprave (Scudder 1957, Scudder 1964, Snodgrass 1933, Hädicke i sur. 2014), ali za potrebe ovog rada bila je relevantna samo morfološka podjela na dva tipa. Prvi tip obuhvaća ovipozitore koji su sklopivi poput teleskopa, a drugi, puno češći, obuhvaća nesklopive ovipozitore (Scudder 1971).

U kukaca postoje tri načina postembrionskog razvoja: ametabolija, hemimetabolija i holometabolija. Ametabola (=Apterygota) ne mijenjaju se značajno tijekom svog životnog ciklusa, a presvlače se čak i nakon što dosegnu reproduktivnu zrelost. Ključan korak u evoluciji metamorfoze kukaca je hemimetabolija koja se možda pojavila kao posljedica razvoja krila. Mladi se u hemimetabolnih nazivaju nimfe, presvlače se nekoliko puta, a posljednjim presvlačenjem prelaze u odraslu jedinku s krilima i funkcionalnim reproduktivnim sustavom koja više ne raste. Jedina iznimka su vodencvjetovi (Ephemeroptera) koji imaju dva postličinačka stadija (subimago i imago).

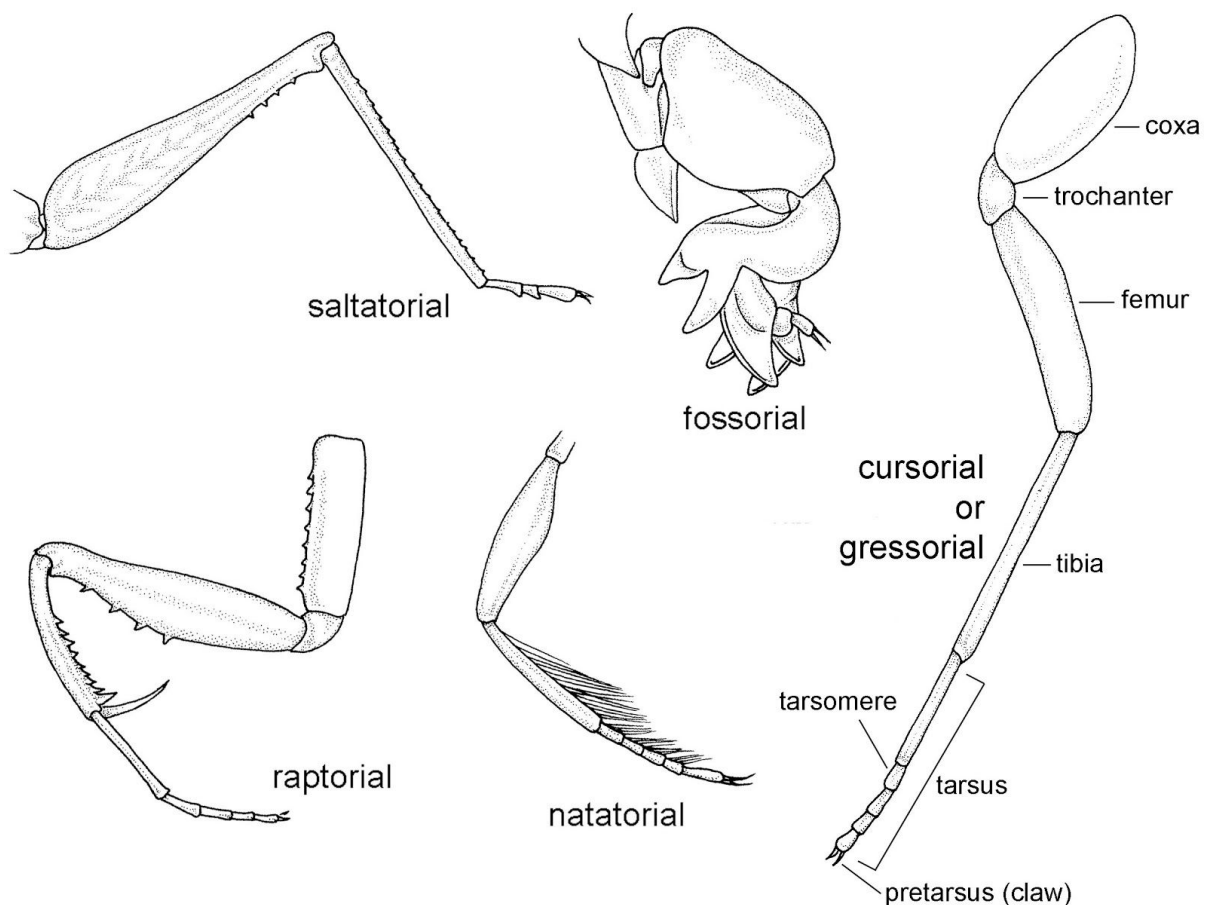
Životni ciklus kukaca s potpunom preobrazbom sastoji se od tri stadija. Prvi je ličinka (larva) koja se izgledom, načinom života, a ponekad i prehranom, značajno razlikuje od odraslih jedinki. Drugi je kukuljica, uglavnom nepokretna, a treći odrasla jedinka koja više ne raste. Holometabolija se pojavila samo jednom u evoluciji, tj. predstavlja autapomorfiju (Belles 2019).

Osim spolnog razmnožavanja, u većini redova pojavljuje se i partenogeneza, tj. razvoj jedinke iz neoplođene jajne stanice. Partenogeneza olakšava kolonizaciju novih stabilnih

staništa, što je čini još jednom važnom adaptacijom. Različiti tipovi partenogeneze evoluirali su neovisno u različitim skupinama (Vershina 2016).

Hranjenje je vrlo važan aspekt života svakog organizma. Kukci su sposobni iskoristiti širok spektar izvora hrane, od biljnih tkiva do krvi domadara. Mogu biti strogo specijalizirani za jednu vrstu hrane ili biti omnivori. Prilagođenost određenoj vrsti hrane ili plijena najbolje se ogleda u morfologiji usnog aparata koja je iznimno raznolika te je stoga i temeljito proučavana (Labandeira 1997, Nel i sur. 2018). Usni organi se mogu najjednostavnije podijeliti na one prilagođene grizenju, srkanju i lizanju, ali postoji veliki broj varijacija i kombinacija (Resh i Cardé 2009, pp. 357-662).

Varijabilnost je prisutna i u morfologiji nogu. Kukci imaju 3 para nogu na prsnom segmentu i svaki od njih može biti na neki način modificiran. Noge mogu služiti za hodanje, obranu, plivanje, trčanje, skakanje, kopanje ili hvatanje, a mogu biti i reducirane. Također sadrže mehano- i kemoreceptore te sudjeluju u nekim oblicima glasanja (stridulacija ili udaranje po supstratu) (Resh i Cardé 2009, pp. 555-558).



Slika 4. Raznolikost morfologije nogu (preuzeto s internetske stranice DiscoverLife).

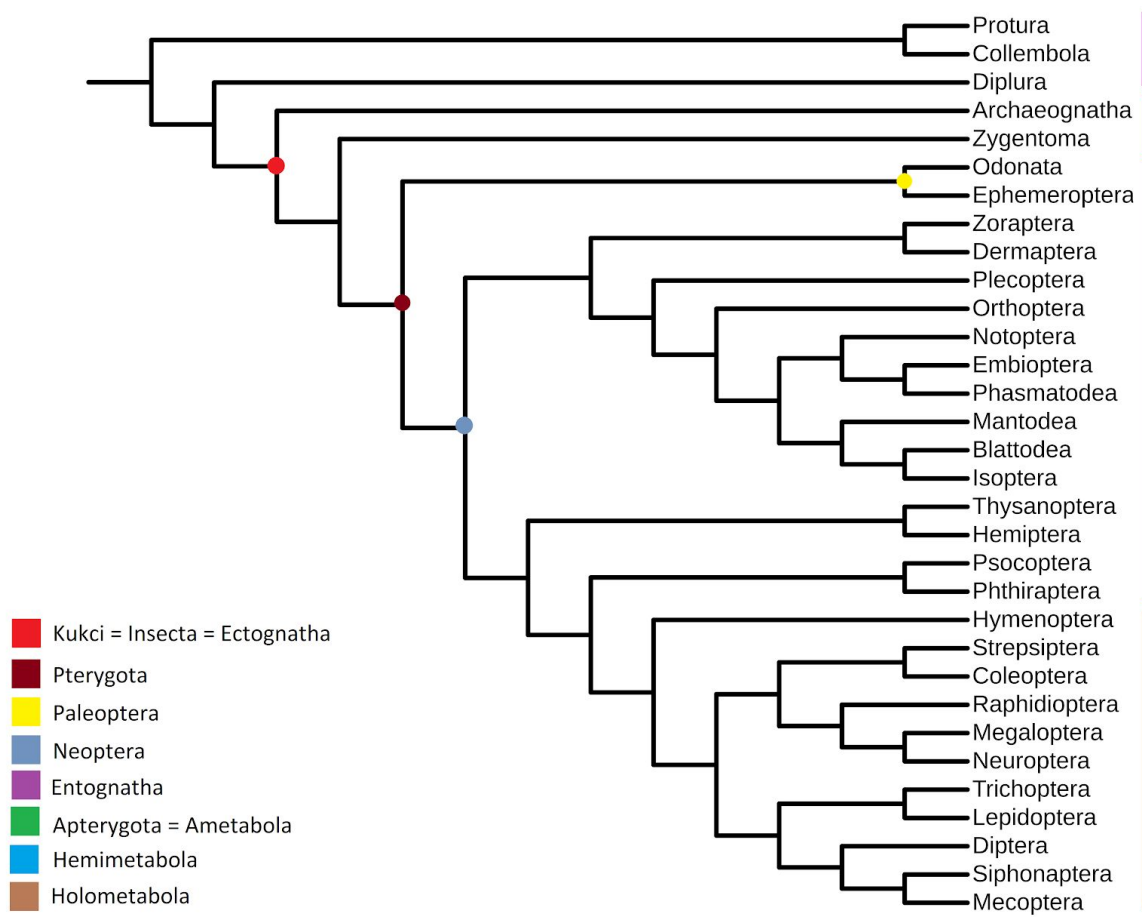
Većina vrsta kukaca solitarne su životinje. Složeno društveno ponašanje, eusocijalnost, pojavilo se u redu žoharaša (Blattodea), a u redu opnokrilaca (Hymenoptera) pojavilo se čak nekoliko puta (Andersson 1984). Eusocijalnost uključuje istovremeni život nekoliko generacija odraslih, zajednička skrb za juvenilne jedinke i postojanje nereproduktivnih kasta. Evolucija eusocijalnog ponašanja najčešće se objašnjava Hamiltonovim pravilom koje tvrdi da će se frekvencija gena odgovornih za socijalnu interakciju povećavati ako je umnožak srodnosti jedinki u interakciji i koristi te interakcije veći od cijene iste (Bourke 2014). Međutim, postoje i tvrdnje da je ovo pravilo suvišno te da se sve promjene u populaciji mogu objasniti prirodnom selekcijom ako se primijeni dobar model strukture populacije (Nowak i sur. 2010).

Cilj ovog rada je na temelju morfoloških i nekih etoloških svojstava jednostavnom analizom generirati kladogram Hexapoda, usporediti ga s referentnim stablom te pomoću dobivenog kladograma rekonstruirati mogući životni ciklus zajedničkog pretka svih kukaca.

## 2. Materijali i metode

Matrica svojstava (Tablica 1. i Tablica 3.) kreirana je proučavanjem literature (Tablica 2.). Na temelju nje je pomoću programa Mesquite konstruiran kladogram metodom single linkage. Rekonstrukcija predačkih svojstava također je odrađena u Mesquite-u metodom štedljivosti (eng. parsimony).

Kao referentno stablo korišteno je stablo na Slici 5. Zapis stabla u Newick formatu: ((Protura,Collembola),(Diplura,(Archaeognatha,(Zygentoma,((Odonata,Ephemeroptera),((Zoraptera,Dermaptera),(Plecoptera,(Orthoptera,((Notoptera,(Embioptera,Phasmatodea)),(Mantodea,(Blattodea,Isoptera)))))),((Thysanoptera,Hemiptera),(Psocoptera,Phthiraptera),(Hymenoptera,(((Raphidioptera,(Megaloptera,Neuroptera)),(Strepsiptera,Coleoptera)),((Trichoptera,Lepidoptera),(Siphonaptera,Mecoptera),Diptera))))))));



Slika 5. Referentno stablo kreirano prema Misof i sur. 2014., Trautwein i sur. 2012., Wiegmann i sur. 2009.

Tablica 1. Matrica svojstava

REDOVI	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Archaeognatha	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	7	5	0	?	2	2	3	4	0	0
Blattodea	4	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	3	5	1	1	0	0	3	0	3	0	0
Coleoptera	0	1	0	1	0	2	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	3	3	0	1	0	2	1	0	0	0
Dermaptera	4	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	5	4	0	1	0	2	0	4	0	0
Embioptera	0	1	5	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	2	0	4	1	0
Ephemeroptera	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	3	0	0	0	1	0	1	0	4	0	0
Hemiptera	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	6	3	0	1	0	2	1	2	0	0
Hymenoptera	1	1	0	1	0	2	1	1	0	0	0	1	0	1	1	3	0	2	1	2	0	2	1	2	0	0
Diptera	3	1	0	1	2	2	1	0	0	0	0	1	0	1	1	2	4	0	0	1	0	2	1	1	0	0
Lepidoptera	0	1	0	1	2	2	1	1	0	0	0	1	0	1	1	3	2	2	0	4	0	2	0	0	0	0
Notoptera	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	7	5	0	1	2	2	3	2	0	0
Mantodea	1	1	2	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	3	5	1	0	0	0	2	0	0	0	0
Mecoptera	0	0	2	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0
Megaloptera	1	0	0	1	0	2	1	1	1	0	0	0	1	1	1	3	0	0	0	1	0	2	0	2	0	0
Neuroptera	1	0	0	1	0	2	1	1	0	0	0	1	0	1	1	3	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0
Odonata	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	3	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Orthoptera	0	1	3	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	5	1	0	0	0	2	0	0	0	0
Phasmatodea	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	5	1	0	0	0	2	0	0	0	0
Phthiraptera	1	1	4	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	5	0	1	2	2	3	4	0	1
Plecoptera	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	3	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0
Psocoptera	0	1	3	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	3	0	0	0	0	0	2	2	2	0	0
Raphidioptera	1	0	1	1	0	2	1	0	0	0	0	0	1	1	1	3	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0
Siphonaptera	1	0	3	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	7	5	0	1	2	4	3	4	0	1
Strepsiptera	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	4	2	0	1	0	5	1	4	1	1
Thysanoptera	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	3	1	0	1	2	0	2	1	0	0	0
Trichoptera	0	1	0	0	0	2	0	1	1	0	0	1	0	1	1	3	1	2	0	3	0	1	0	0	0	0
Zoraptera	2	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	3	0	0	0	1	0	3	?	4	0	0
Zygentoma	4	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	7	5	0	0	2	2	3	4	0	0
Collembola	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	7	5	0	0	2	2	3	4	0	0
Protura	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	5	0	1	2	0	3	4	0	0
Diplura	4	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	7	5	0	?	2	3	3	4	0	0

Tablica 2. Literaturni izvori korišteni za izradu matrice svojstava

REDOVI	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Archaeognatha	59	20	59	59	59	1	15	59	59	59	59	59	59	59	59	59	59	59	59	59	59	59	59	59	59	59
Blattodea	60	20	60	60	60	1	16	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60
Coleoptera	61	20	61	61	61	1	16	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61
Dermaptera	62	62	62	62	62	1	16	62	62	62	62	62	62	62	62	62	62	62	62	62	62	62	62	62	62	62
Embioptera	63	20	63	63	63	1	16	63	63	63	63	63	63	63	63	63	63	63	63	63	63	63	63	63	63	63
Ephemeroptera	64	20	64	64	64	1	16	64	64	64	64	64	64	64	64	64	64	64	64	64	64	64	64	64	64	64
Hemiptera	65	20	65	65	65	1	16	65	65	65	65	65	65	65	65	65	65	65	65	65	65	65	65	65	65	65
Hymenoptera	66	20	66	66	66	1	16	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66
Diptera	67	19	67	67	67	1	16	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67
Lepidoptera	68	18	68	68	68	1	16	68	68	68	68	68	68	68	68	68	68	68	68	68	68	68	68	68	68	68
Notoptera	11	8,9	8,9	8,9	8,9	1	10	8,9	8,9	8,9	8,9	8,9	8,9	8,9	8,9	8,9	8,9	8,9	8,9	8,9	8,9	8,9	8,9	8,9	8,9	
Mantodea	69	20	69	69	69	1	16	69	69	69	69	69	69	69	69	69	69	69	69	69	69	69	69	69	69	
Mecoptera	70	70	70	70	70	1	16	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70
Megaloptera	71	71	71	71	71	1	17	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71
Neuroptera	72	72	72	72	72	1	16	72	72	72	72	72	72	72	72	72	72	72	72	72	72	72	72	72	72	72
Odonata	73	20	73	73	73	1	16	73	73	73	73	73	73	73	73	73	73	73	73	73	73	73	73	73	73	73
Orthoptera	74	20	74	74	74	1	16	74	74	74	74	74	74	74	74	74	74	74	74	74	74	74	74	74	74	74
Phasmatodea	75	20	75	75	75	1	16	75	75	75	75	75	75	75	75	75	75	75	75	75	75	75	75	75	75	75
Phthiraptera	14	20	14	14	14	1	16	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14
Plecoptera	76	20	76	76	76	1	16	76	76	76	76	76	76	76	76	76	76	76	76	76	76	76	76	76	76	76
Psocoptera	77	20	77	77	77	1	16	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77
Raphidioptera	78	78	78	78	78	1	16	78	78	78	78	78	78	78	78	78	78	78	78	78	78	78	78	78	78	78
Siphonaptera	34	34	34	34	34	1	16	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34
Strepsiptera	79	20	79	79	79	1	16	79	79	79	79	79	79	79	79	79	79	79	79	79	79	79	79	79	79	79
Thysanoptera	80	20	80	80	80	1	16	80	80	80	80	80	80	80	80	80	80	80	80	80	80	80	80	80	80	80
Trichoptera	81	20	81	81	81	1	16	81	81	81	81	81	81	81	81	81	81	81	81	81	81	81	81	81	81	81
Zoraptera	82	20	82	82	82	1	16	82	82	82	82	82	82	82	82	82	82	82	82	82	82	82	82	82	82	82
Zygentoma	83	20	83	83	83	1	16	83	83	83	83	83	83	83	83	83	83	83	83	83	83	83	83	83	83	83
Collembola	84	20	84	84	84	1	16	84	84	84	84	84	84	84	84	84	84	84	84	84	84	84	84	84	84	84
Protura	85	20	85	85	85	1	16	85	85	85	85	85	85	85	85	85	85	85	85	85	85	85	85	85	85	85
Diplura	86	86	86	86	86	1	16	86	86	86	86	86	86	86	86	86	86	86	86	86	86	86	86	86	86	86

Popis literature korištene za izradu matrice svojstava:

1 - Belles 2019., 2 - La Greca 1980., 3 - Resh i Cardé 2009, pp. 364-372, 4 - Blackmon i sur. 2017., 5 - Aiken 1985., 6 - Haskell 1974., 7 - Virant-Doberlet 2004., 8 - Resh i Cardé 2009, pp. 599-600, 9 - Resh i Cardé 2009, pp. 434 - 435, 10 - Nagashima 1991., 11 - Kevan 1979., 12 - Soler i Martin 2009., 13 - Palma i Pilgrim 1987., 14 - Resh i Cardé 2009, pp. 777-780, 15 - Klass i Matushkina 2012., 16 - Scudder 1971., 17 - Glorioso 1981., 18 - Caparros Megido i sur. 2012., 19 - Stalker 1956., 20 - Vershinina i Kuznetsova 2016., 21 - Haas 2006., 22 - Olsson i sur. 1978., 23 - Williams 1957., 24 - Liu i sur. 2011., 25 - Madsen i sur. 1973., 26 - New 2009., 27 - Garcia i sur. 2003., 28 - Coutant 1982., 29 - Lyford 1975., 30 - Fröhlich i Lu 2013., 31 - Zhao i sur. 2019., 32 - Glorioso 1981., 33 - Palma i Pilgrim 1987., 34 -

Durden i Hinkle 2019., 35 - Peterson 1915., 36 - Hallberg i Hagberg 1986., 37 - Insausti i Lazzari 2002., 38 - Mukherjee i sur. 1995., 39 - Ma i sur. 2010. 40 - Carle 1982., 41 - Ribi i Zeil 2018., 42 - Bradler i Buckley 2018., 43 - Meyer-Rochow i sur. 2005., 44 - Klostermeyer 1942., 45 - Ross 1940., 46 - Novotný i Novotny 1995., 47 - Nakamura i Numata 1997., 48 - Potting i sur. 1997., 49 - Winston i sur. 1981., 50 - Iwasaki 1996., 51 - Byers i Thornhill 1983., 52 - Hayashi 1988., 53 - Toschi 1965., 54 - Corbet 1957., 55 - Lillehamnur 1989., 56 - Leong i Ho 1995., 57 - Pohl i Beutel 2008., 58 - Chapman i Crespi 1988., 59 - Resh i Cardé 2009, pp. 49-50, 60 - Resh i Cardé 2009, pp. 108-112, 61 - Resh i Cardé 2009, pp. 183-201, 62 - Resh i Cardé 2009, pp. 259-261, 63 - Resh i Cardé 2009, pp. 315-316, 64 - Resh i Cardé 2009, pp. 328-334, 65 - Resh i Cardé 2009, pp. 56-64,839-855,957-967, 66 - Resh i Cardé 2009, pp. 473 - 484, 67 - Resh i Cardé 2009, pp. 284-297, 68 - Resh i Cardé 2009, pp. 559-587, 69 - Resh i Cardé 2009, pp. 597-599, 70 - Resh i Cardé 2009, pp. 611-614, 71 - Resh i Cardé 2009, pp. 620-623, 72 - Resh i Cardé 2009, pp. 695-707, 73 - Resh i Cardé 2009, pp. 721-729, 74 - Resh i Cardé 2009, pp. 732-743, 75 - Resh i Cardé 2009, pp. 765-766, 76 - Resh i Cardé 2009, pp. 810-813, 77 - Resh i Cardé 2009, pp. 858-860, 78 - Resh i Cardé 2009, pp. 864-866, 79 - Resh i Cardé 2009, pp. 971-972, 80 - Resh i Cardé 2009, pp. 999-1003, 81 - Resh i Cardé 2009, pp. 1015-1020, 82 - Resh i Cardé 2009, pp. 1069-1070, 83 - Resh i Cardé 2009, pp. 1070-1072, 84 - Resh i Cardé 2009, pp. 206-210, 85 - Resh i Cardé 2009, pp. 855-858, 86 - Resh i Cardé 2009, pp. 281-283

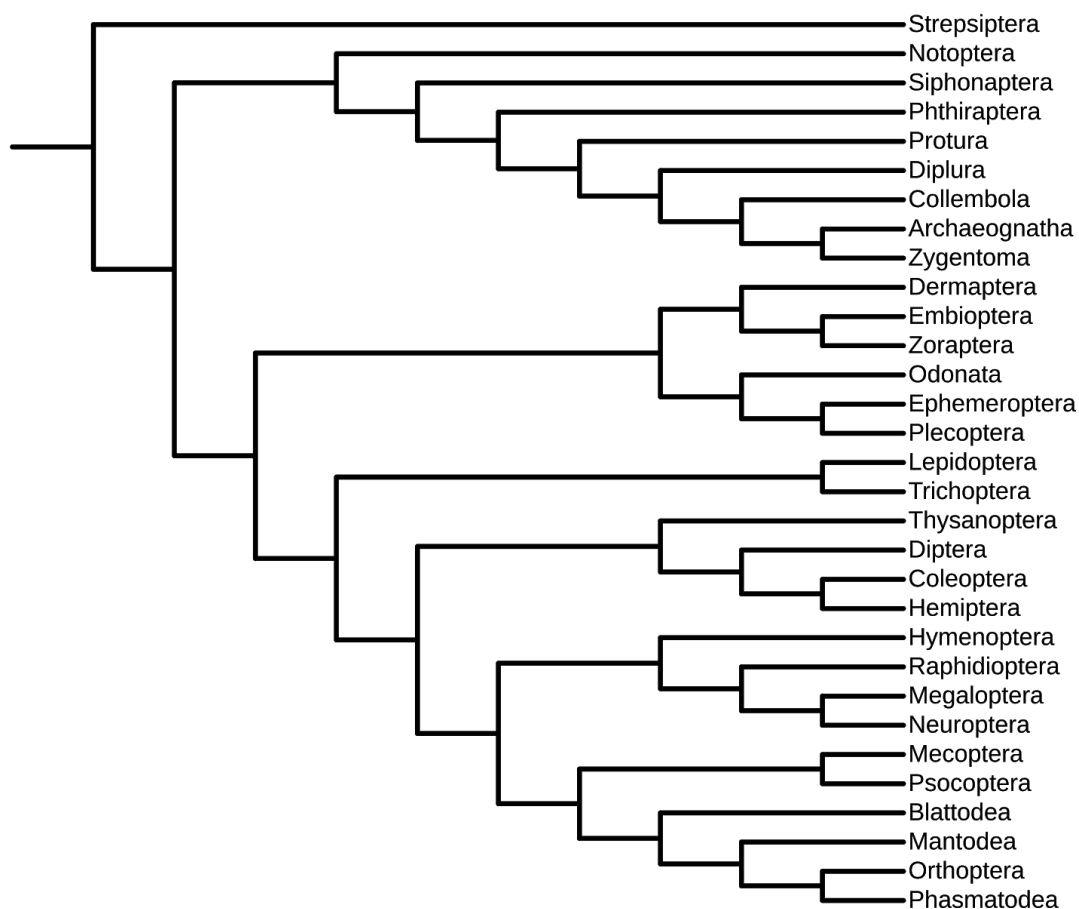
Tablica 3. Korištena svojstva

Svojstvo	Stanje
1 Prehrana	0 - herbivor, 1 - karnivor, 2 - fungivor, 3 - saprofag, 4 - o mnivor
2 Partenogeneza	0 - odsutna, 1 - prisutna
3 Modifikacije nogu	0 - nema modifikacija, 1 - za trčanje, 2 - za hvatanje, 3 - za skakanje, 4 - za penjanje, 5 - za pletenje mreže
4 Reduciranost usnog organa odraslih	0 - reduciran, 1 - nije reduciran
5 Usni organ	0 - grizenje, 1 - bodenje i srkanje, 2 - srkanje
6 Metabolija	0 - ametabolija, 1 - hemimetabolija, 2 - holometabolija
7 Ovipozitor	0 - reduciran, 1 - prisutan
8 Razlikuje se prehrana juvenilnih i odraslih jedinki	0 - ne, 1 - da
9 Škrge postoje u ličinačkom stadiju	0 - ne, 1 - da
10 Cerci	0 - odsutni, 1 - prisutni
11 Jaja položena u ooteci	0 - ne, 1 - da
12 Migracije	0 - odsutne, 1 - prisutne
13 Duljina života: više od jedne godine	0 - ne, 1 - da
14 Ocele prisutne kod odraslih jedinki	0 - ne, 1 - da
15 Broj krila	0 - nula, 1 - četiri
16 Broj krila za let	0 - nula, 1 - dva (leti stražnjim krilima), 2 - dva (leti prednjim krilima), 3 - četiri
17 Modifikacije krila	0 - nema modifikacija, 1 - dlačice, 2 - ljuske, 3 - elitre, 4 - haltere, 5 - tegme, 6 - hemielitre, 7 - nema krila
18 Sklapanje krila	0 - nema sklapanja, 1 - "lepezasto", 2 - longitudinalno, 3 - transverzalno, 4 - kompleksno, 5 - nema krila
19 Eusocijalnost	0 - odsutna, 1 - prisutna
20 Determinacija spola	0 - XX/XO, 1 - XX/XY, 2 - haplodiploidna, 3 - ZO, 4 - ZW
21 Letni mišići (direktni/indirektni)	0 - indirektni, 1 - direktni, 2 - nemaju letne mišiće
22 Oblik ticala	0 - nema ticala, 1 - setaceous, 2 - filiform, 3 - moniliform, 4 - capitate, 5 - lamellate
23 Letni mišići (sinkroni/asinkroni)	0 - sinkroni, 1 - asinkroni, 2 - oboje, 3 - nemau letne mišiće
24 Način glasanja	0 - stridulacija, 1 - tremulacija, 2 - udaranje po supstratu, 3 - ispuhivanje zraka, 4 - nema glasanja
25 Neotenija	0 - odsutna, 1 - prisutna
26 Parazitizam	0 - odsutan, 1 - prisutan



### 3. Rezultati

Generirano je stablo (Slika 6.) čiji je zapis u Newick formatu: (Strepsiptera, ((Notoptera, (Siphonaptera, (Phthiraptera, (Protura, (Diplura, (Collembola, (Archaeognatha, Zygentoma)))))), (((Dermaptera, (Embioptera, Zoraptera)), (Odonata, (Ephemeroptera, Plecoptera))), ((Lepidoptera, Trichoptera), ((Thysanoptera, (Diptera, (Coleoptera, Hemiptera))), ((Hymenoptera, (Raphidioptera, (Megaloptera, Neuroptera))), ((Mecoptera, Psocoptera), (Blattodea, (Mantodea, (Orthoptera, Phasmatodea))))))));



Slika 6. Stablo generirano iz matrice svojstava i stanja metodom Single Linkage u programu Mesquite.

Rekonstrukcijom zajedničkog pretka prema generiranom stablu dobivena su moguća predačka svojstva.

Predak svih Hexapoda bio je karnivor, a imao je usni organ za grizenje. Bio je solitarni kopneni organizam s nogama osnovnog tipa, a po pitanju parazitizma rekonstrukcija

nije konkluzivna. Imao je reduciranu leglicu i cerke. Imao je mogućnost razmnožavanja partenogenezom. Posjedovao je četiri krila od kojih je jedan par bio modificiran u haltere, a ocele su bile odsutne. Nije imao sposobnost glasanja.

Predak Pterygota bio je herbivor, a imao je usni organ za grizenje. Bio je solitarni slobodnoživući kopneni organizam s nogama osnovnog tipa. Imao je reduciranu leglicu i cerke. Imao je mogućnost razmnožavanja partenogenezom. Posjedovao je četiri krila od kojih je jedan par bio modificiran u haltere, a ocele su bile prisutne. Glasao se stridulacijom ili se nije glasao.

#### **4. Rasprava**

Stablo generirano na temelju matrice svojstava vidljivo je na Slici 6. Ako ga se usporedi s referentnim stablom, mogu se uočiti značajne razlike.

Red Strepsiptera je postavljen kao sestrinski svim ostalim Hexapoda, a u skupini koja obuhvaća redove od Notoptera do Zygentoma, dihotomski se granaju redom: Notoptera, Siphonaptera, Phthiraptera, Protura, Diplura, Collembola, Archaeognatha i Zygentoma. Kod Strepsiptera, Siphonaptera i Phthiraptera došlo je do redukcije krila, ocela, očiju i ovipozitora, a nestala je i mogućnost glasanja, što se povezuje s prelaskom na parazitski način života. Kod Notoptera je također došlo do redukcije, ali u nešto manjoj mjeri. Kako matrica svojstava ne sadrži informaciju da su spomenuta svojstva reducirana sekundarno, ovi redovi kukaca su prema morfologiji svrstani bazalnije nego što je to slučaj u stvarnosti (Pohl i Beutel 2008, Misof i sur. 2014).

Položaj Entognatha ne odgovara referentnom stablu, ali ipak su prepoznati kao međusobno srodni (Misof i sur. 2014, Sasaki i sur. 2013).

Archaeognatha su sestrinski red svim ostalim kukcima (Mendes 2002), a na dobivenom stablu su svrstani zajedno sa Zygentoma (=Apterygota) na granu s Entognatha, parazitskim kukcima i Notoptera.

Svi krilati kukci su svrstani na drugu granu. Bazalno u ovoj skupini odvaja se grana koja se zatim grana na dvije skupine: Dermaptera kao sestrinska skupina Embioptera i Zoraptera te Odonata kao sestrinska skupina Ephemeroptera i Plecoptera.

Zoraptera i Dermaptera na referentnom stablu nalaze se na zajedničkoj grani, a na generiranom stablu pridruženi su im Embioptera koji su u stvarnosti srodni s Phasmatodea (Trautwein i sur. 2012).

Odonata i Ephemeroptera (=Paleoptera) su sestrinska skupina svim ostalim Pterygota (=Neoptera) (Belles 2019), a na dobivenom stablu im je pridružen red Plecoptera, za što je vjerojatno odgovorna prisutnost škrge u ličinačkom stadiju.

Jedini preostali red kukaca s ličinkom koja živi u vodi je Trichoptera koji je zbog velikih morfoloških sličnosti pravilno svrstan na granu s redom Lepidoptera, ali položaj same grane ne odgovara referentnom stablu (Wiegmann i sur. 2009).

Prema generiranom stablu Paleoptera i Neoptera su parafiletske skupine čak i ako se zanemare artefakti nastali zbog sekundarne redukcije krila.

Sljedeća se odvaja grana koja se zatim dihotomski grana redom: Thysanoptera, Diptera, Coleoptera, Hemiptera. Thysanoptera i Hemiptera se na referentnom stablu nalaze na zajedničkoj grani, a na stablu generiranom prema morfološkim svojstvima pridruženi su im još Coleoptera i Diptera koji ni s njima ni međusobno nisu blisko srodni (Misof i sur. 2014, Eggleton i Belshaw 1993). Uzrok ove pojave je činjenica da odabrana svojstva za ove skupine impliciraju mnogo sličniji ciklus nego što on u stvarnosti jest, a taj problem je dodatno naglašen u velikim skupinama poput Coleoptera i Hemiptera jer se dio informativnih podataka izgubio kodiranjem svojstava u matrici (Lawrence i sur. 2011).

Ovime je narušena holofilija holometabolije, čak i uz ignoriranje ranije spomenutih artefakata (Belles 2019).

Red Hymenoptera sestrinski je svim ostalim Holometabola, a Raphidioptera je sestrinski red Megaloptera i Neuroptera (Misof i sur 2014, Winterton i sur. 2010). Potonja skupina je na generiranom stablu očuvana, ali red Hymenoptera je postavljen kao njihova sestrinska skupina. S obizorm na raniju spomenutu “slabu razlučivost” svojstava, ovakva skupina je očekivana.

Sljedeća grana koja se odvaja sadrži Mecoptera i Psocoptera. Mecoptera su srodni sa Siphonaptera, a Psocoptera s Phthiraptera (Trautwein i sur. 2012). Kako su Siphonaptera i Phthiraptera detektirani kao srodni, za očekivati je da će i Mecoptera i Psocoptera biti umjetno spojeni zbog sličnih (nereduciranih) svojstava.

Posljednja skupina dihotomski se grana redom: Blattodea, Mantodea, Orthoptera, Phasmatodea. Prema referentnom stablu, red Orthoptera je sestrijski skupini koja uključuje Notoptera, Embioptera, Phasmatodea, Mantodea i Blattodea (Djernaes i sur. 2011, Terry i Whiting 2005, Misof i sur. 2014). Redovi u spomenutoj skupini na generiranom stablu su dakle na temelju odabranih morfoloških osobina prepoznati kao srodni (iako je poredak grananja pogrešan), a Notoptera i Embioptera su isključeni zbog većih morfoloških devijacija.

Rekonstrukciju pretka svih kukaca nije bilo moguće odraditi zbog već diskutirane topologije stabla pa je odrađena rekonstrukcija pretka Hexapoda i pretka Pterygota, što je moglo dati određeni uvid u evoluciju kukaca.

Spomenute dvije rekonstrukcije su najvećim dijelom jednake. Razlike po pitanju prehrane i parazitizma mogu se pripisati sekundarnim redukcijama zbog kojih je baza stabla značajno različita od realnog stanja (Pohl i Beutel 2008, Misof i sur. 2014).

Posebno je zanimljiv rezultat koji implicira da je predak Hexapoda već imao krila te da su se ona jednom tijekom evolucije *izgubila*, što nikako ne odgovara realnosti (Misof i sur. 2014, Trautwein i sur. 2012, Wiegmann i sur. 2009, Haas 2006, La Greca 1980).

## **5. Zaključak**

Iz predočenih rezultata može se zaključiti da rezultati dobiveni na temelju relativno malog broja morfoloških podataka nisu povjerljivi jer svaka promjena svojstva značajno utječe na rezultat, a u slučaju sekundarnih redukcija može temeljito narušiti topologiju stabla. Pri izvođenju morfoloških analiza, svojstva moraju biti pomno odabrana i trebalo bi ih biti što je više moguće (Lawrence i sur. 2011), a u idealnom slučaju bi se uz morfološka svojstva koristili i genetički podaci (Casali i sur. 2020).

## 6. Literatura

Aiken, R. B. (1985). Sound Production by Aquatic Insects. *Biological Reviews*, 60(2), 163–211.

Altner, H., & Loftus, R. (1985). Ultrastructure and Function of Insect Thermo- And Hygroreceptors. *Annual Review of Entomology*, 30(1), 273–295.

Andersson, M. (1984). The Evolution of Eusociality. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15, 165-189

Belles, X. (2019). The innovation of the final moult and the origin of insect metamorphosis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 374(1783), 20180415.

Beutel, R.G., Yavorskaya, M.I., Mashimo, Y., Fukui, M., & Meusemann, K. (2017). The Phylogeny of Hexapoda (Arthropoda) and the Evolution of Megadiversity. *Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn.* 51, 1–15.

Blackmon, H., Ross L., & Bachtrog D. (2017). Sex Determination, Sex Chromosomes, and Karyotype Evolution in Insects. *Journal of Heredity* 108, 1, 78-93

Blanke, A., Wipfler, B., Letsch, H., Koch, M., Beckmann, F., Beutel, R., & Misof, B. (2012). Revival of Palaeoptera-head characters support a monophyletic origin of Odonata and Ephemeroptera (Insecta). *Cladistics*, 28(6), 560–581.

Bourke, A. F. G. (2014). Hamilton's rule and the causes of social evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1642), 20130362–20130362.

Bradler, S. & Buckley, T. (2018). Biodiversity of Phasmatodea.

Bradler, S., & Buckley, T. R. (2018). Biodiversity of Phasmatodea. *Insect Biodiversity*, 281–313.

By Bugboy52.40 - Derivative from images uploaded by Fir0002., CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=8101165>

By L. Shyamal - Own work, CC BY-SA 2.5, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=989516>

Byers, G. W., & Thornhill, R. (1983). Biology of the Mecoptera. *Annual Review of Entomology*, 28(1), 203–228.

Caparros Megido, R., Haubruge, E., & Verheggen, F. J. (2012). First evidence of deuterotokous parthenogenesis in the tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). *Journal of Pest Science*, 85(4), 409–412.

Carle, F.L. (1982). Evolution of the odonate copulatory process. *Odonatologica* II (4): 271-286.

Casali, Daniel & Santos, José Eustáquio & Miranda, Flávia & Santos, Fabricio & Perini, Fernando. (2020). Total-evidence phylogeny and divergence times of *Vermilingua* (Mammalia: Pilosa). *Systematics and Biodiversity*.

Chapman, T. W., & Crespi, B. (1998). High relatedness and inbreeding in two species of haplodiploid eusocial thrips (Insecta: Thysanoptera) revealed by microsatellite analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 43(4-5), 301–306.

Clark-Hachtel, C.M., Tomoyasu, Y. Two sets of candidate crustacean wing homologues and their implication for the origin of insect wings. *Nat Ecol Evol* (2020).

Corbet, P. S. (1957). The Life-History of the Emperor Dragonfly *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). *The Journal of Animal Ecology*, 26(1), 1.

Coutant, C. C. (1982). Evidence for upstream dispersion of adult Caddisflies (Trichoptera: Hydropsychidae) in the Columbia River. *Aquatic Insects*, 4(2), 61–66.

Djernaes, M., Klass, K.-D., Picker, M. D., & Damgaard, J. (2011). Phylogeny of cockroaches (Insecta, Dictyoptera, Blattodea), with placement of aberrant taxa and exploration of out-group sampling. *Systematic Entomology*, 37(1), 65–83.

Durden, L. A., & Hinkle, N. C. (2019). Fleas (Siphonaptera). *Medical and Veterinary Entomology*, 145–169.

Eggleton, P., & Belshaw, R. (1993). Comparisons of dipteran, hymenopteran and coleopteran parasitoids: provisional phylogenetic explanations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 48(3), 213–226. doi:10.1111/j.1095-8312.1993.tb00888.x

Fröhlich, A., & Lu, Z. (2013). Built to break: The antenna of a primitive insect, *Petrobius brevistylis* (Archaeognatha). *Arthropod Structure & Development*, 42(2), 95–106.

Garcia, L. E., Brandenburg, R. L., Kennedy, G. G., Bailey, J. E., & Bradley, J. R. (2003). Winter Occurrence and Spring Migration of *Frankliniella fusca*(Hinds)(Thysanoptera: Tripidae) in North Carolina Peanut (*Arachis hypogaea*L.) Fields. *Peanut Science*, 30(1), 38–42.

Glorioso, M. J. (1981). Systematics of the dobsonfly subfamily Corydalinae (Megaloptera: Corydalidae). *Systematic Entomology*, 6(3), 253–290.

Grimaldi, D. & Engel M.S. (2005). *Evolution of the insects*, Cambridge University Press, New York, USA.

Gu, J.-J., Montealegre-Z, F., Robert, D., Engel, M. S., Qiao, G.-X., & Ren, D. (2012). Wing stridulation in a Jurassic katydid (Insecta, Orthoptera) produced low-pitched musical calls to attract females. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(10), 3868–3873.

Haas, F. (2006). Evidence from folding and functional lines of wings on inter-ordinal relationships in Pterygota. *Arthropod Systematics & Phylogeny* 64(2), 149–158.

Hallberg, E., & Hagberg, M. (1986). Ocellar fine structure in *Caenis robusta* (Ephemeroptera), *Trichostegia minor*, *Agrypnia varia*, and *Limnephilus flavicornis* (Trichoptera). *Protoplasma*, 135(1), 12–18.

Haskell, P. T. (1974). Sound Production. *The Physiology of Insecta*, 353–410.

Hayashi, F. (1988). Life history variation in a dobsonfly, *Protohermes grandis* (Megaloptera: Corydalidae): effects of prey availability and temperature. *Freshwater Biology*, 19(2), 205–216.

Hädicke, C.W., Hörnig, M.K., Haug, J.T., & Haug C. (2014). New data on fossil Archaeognatha from Baltic amber and the origin of the insect ovipositor. *Palaeodiversity* 7, 167–183

Insausti, T. C., & Lazzari, C. R. (2002). The fine structure of the ocelli of *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae). *Tissue and Cell*, 34(6), 437–449.

Iwasaki, T. (1996). Comparative Studies on the Life Histories of Two Praying Mantises, *Tenodera aridifolia* (STOLL) and *Tenodera angustipennis* SAUSSURE (Mantodea: Mantidae): I. Temporal Pattern of Egg Hatch and Nymphal Development. *Applied Entomology and Zoology*, 31(3), 345–356.

Jockusch, E., & Nagy, L.M. (1997). Insect evolution: How did insect wings originate?. *Current Biology*, 7(6), 358-361.



Kaneko, M. (1994). Active Antenna. Proceedings of the 1994 IEEE International Conference on Robotics and Automation.

Kevan, D. K. M. (1979). Notoptera. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 111(S108), 316–317.

Kingsolver, J. G., & Koehl, M. A. R. (1985). Aerodynamics, thermoregulation, and the evolution of insect wings: differential scaling and evolutionary change. *Evolution*, 39(3), 488–504.

Klass, K.-D., & Matushkina, N. A. (2012). The exoskeleton of the female genitalic region in *Petrobiellus takunagae* (Insecta: Archaeognatha): Insect-wide terminology, homologies, and functional interpretations. *Arthropod Structure & Development*, 41(6), 575–591.

Klostermeyer, & Edward C. The Life History and Habits of the Ring Legged Earwig, *Euborellia Annulipes* (Lucus) (Order Dermaptera). *Journal of the Kansas Entomological Society*, vol. 15, no. 1, 1942, pp. 13–18.

Labandeira, C. C. (1997). Insect Mouthparts: Ascertaining the Paleobiology of Insect Feeding Strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 153–193.

La Greca, M. (1980). Origin and evolution of wings and flight in insects. *Bolletino Di Zoologia*, 47(sup1), 65–82.

Lawrence, J. F., Ślipiński, A., Seago, A. E., Thayer, M. K., Newton, A. F., & Marvaldi, A. E. (2011). Phylogeny of the Coleoptera Based on Morphological Characters of Adults and Larvae. *Annales Zoologici*, 61(1), 1–217.

Leong, E. C. W., & Ho, S. H. (1995). Life cycle of *Liposcelis entomophila* (Psocoptera: Liposcelididae) and a culturing regime for liposcelids. *Bulletin of Entomological Research*, 85(04), 501.

- Lillehammur, A., Brittain, J. E., Saltveit, S. J., & Nielsen, P. S. (1989). Egg development, nymphal growth and life cycle strategies in Plecoptera. *Ecography*, 12(2), 173–186.
- Liu, Z., Wyckhuys, K. A. G., & Wu, K. (2011). Migratory Adaptations in *Chrysoperla sinica* (Neuroptera: Chrysopidae). *Environmental Entomology*, 40(2), 449–454.
- Lyford, W. H. (1975). Overland Migration of *Collembola* (*Hypogastrura nivicola* Fitch) Colonies. *American Midland Naturalist*, 94(1), 205.
- Ma, N., Zhong, W., & Hua, B. (2010). Genitalic morphology and copulatory mechanism of the scorpionfly *Panorpa jilinensis* (Mecoptera: Panorpidae). *Micron*, 41(8), 931–938.
- Madsen, B. L., Bengtson, J., & Butz, I. (1973). Observations on upstream migration by imagines of some Plecoptera and Ephemeroptera. *Limnology and Oceanography*, 18(4), 678–681.
- Martynov, A. B. (1925) Über zwei Grundtypen der Flügel bei den Insecten und ihre Evolution. *Zeitschrift für morphologie und Ökologie der Tiere*, 4(3), 465-501.
- Mendes, L. F. (2002). Taxonomy of *Zygentoma* and *Microcoryphia*: historical overview, present status and goals for the new millennium. *Pedobiologia*, 46(3-4), 225–233.
- Meyer-Rochow, Victor & Reid, Walton & Gál, József. (2005). An ultrastructural study of the eye of *Gomphiocephalus hodgsoni*, a collembolan from Antarctica. *Polar Biology*. 28. 111-118.
- Misof, B., Liu, S., Meusemann, K., Peters, R. S., Donath, A., Mayer, C., ... Beutel, R. G. (2014). Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 346(6210), 763–767.

Mizunami, M. (1995). Information Processing in the Insect Ocellar System: Comparative Approaches to the Evolution of Visual Processing and Neural Circuits. *Advances in Insect Physiology* Volume 25, 151–265.

Modifikacije mogu. Digital Image. Discover Life. 21.5.2016.  
[https://www.discoverlife.org/mp/20p?see=I\\_PNG499](https://www.discoverlife.org/mp/20p?see=I_PNG499)

Mukherjee, T. K., Ghosh, A. K., & Hazra, A. K. (1995). The mantid fauna of India (Insecta: Mantodea). *Oriental Insects*, 29(1), 185–358.

Nagashima, T. (1991). Postembryonic development and homology of external genitalia in *Galloisiana nipponensis* (Caudell et king) (Notoptera : Grylloblattidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 20(3), 157–168.

Nakamura, K., & Numata, H. (1997). Seasonal Life Cycle of *Aelia fieberi* (Hemiptera: Pentatomidae) in Relation to the Phenology of Its Host Plants. *Annals of the Entomological Society of America*, 90(5), 625–630.

Nel, P., Bertrand, S., & Nel, A. (2018). Diversification of insects since the Devonian: a new approach based on morphological disparity of mouthparts. *Scientific Reports*, 8(1).

Nelson, M.C., Fraser, J. (1980). Sound production in the cockroach, *Gromphadorhina portentosa*: evidence for communication by hissing. *Behav Ecol Sociobiol* 6, 305–314

New, T. R. (2009). Aerial dispersal of some British Psocoptera, as indicated by suction trap catches. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series A, General Entomology*, 44(4-6), 49–61.

Novotný, V., & Novotny, V. (1995). Relationships between Life Histories of Leafhoppers (Auchenorrhyncha - Hemiptera) and Their Host Plants (Juncaceae, Cyperaceae, Poaceae). *Oikos*, 73(1), 33. doi:10.2307/3545722

Nowak, M. A., Tarnita, C. E., & Wilson, E. O. (2010). The evolution of eusociality. *Nature*, 466(7310), 1057–1062.

Ogden, T. H., & Whiting, M. F. (2003). The problem with “the Paleoptera Problem:” sense and sensitivity. *Cladistics*, 19(5), 432–442.

Olsson, T., Söderström, O., & Soderstrom, O. (1978). Springtime Migration and Growth of *Parameletus Chelififer* (Ephemeroptera) in a Temporary Stream in Northern Sweden. *Oikos*, 31(3), 284.

Otto, C., Sjöström, P., & Sjostrom, P. (1983). Cerci as Antipredatory Attributes in Stonefly Nymphs. *Oikos*, 41(2), 200.

Palka, J., & Edwards, J. S. (1974). The Cerci and Abdominal Giant Fibres of the House Cricket, *Acheta domesticus*. II. Regeneration and Effects of Chronic Deprivation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 185(1078), 105–121.

Palma, R. L., & Pilgrim, R. L. C. (1987). A revision of the genus *Perineus* (Phthiraptera: Philopteridae). *New Zealand Journal of Zoology*, 14(4), 563–586.

Peterson, A. (1915). Morphological Studies on the Head and Mouth-Parts of the Thysanoptera. \*. *Annals of the Entomological Society of America*, 8(1), 20–66.

Pohl, H., & Beutel, R. G. (2008). The evolution of Strepsiptera (Hexapoda). *Zoology*, 111(4), 318–338.

Potting, R. P. J., Overholt, W. A., Danso, F. O., & Takasu, K. (1997). Foraging behavior and life history of the stem borer parasitoid *Cotesia flavipes* (hymenoptera: Braconidae). *Journal of Insect Behavior*, 10(1), 13–29.

Resh, V.H. & Cardé, R.T. (2009). *Encyclopedia of insects*, second edition, Academic Press, London, UK.

Ribi, W., & Zeil, J. (2018). Diversity and common themes in the organization of ocelli in Hymenoptera, Odonata and Diptera. *Journal of Comparative Physiology A*, 204(5), 505–517.

Rojas, B., Mappes, J., & Burdfield-Steel, E. (2019). Multiple modalities in insect warning displays have additive effects against wild avian predators. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(3).

Ross, E. S. (1940). A Revision of the Embioptera of North America. *Annals of the Entomological Society of America*, 33(4), 629–676.

Salcedo, M.K., Hoffmann J., Donoughe S., & Mahadevan L. (2019). Computational analysis of size, shape and structure of insect wings. *Biology Open* 2019 8: bio040774

Samways M.J., (2019). Addressing global insect meltdown. *The Ecological Citizen* 3(Suppl A), 23–6.

Sasaki, G., Ishiwata, K., Machida, R., Miyata, T., & Su, Z.-H. (2013). Molecular phylogenetic analyses support the monophyly of Hexapoda and suggest the paraphyly of Entognatha. *BMC Evolutionary Biology*, 13(1), 236.

Schneider, D. (1964). Insect Antennae. *Annual Review of Entomology*, 9(1), 103–122.

Scudder, G. G. E. (1957). Reinterpretation of some Basal Structures in the Insect Ovipositor. *Nature*, 180(4581), 340–341.

Scudder, G. G. E. (1964). Further Problems in the Interpretation and Homology of the Insect Ovipositor. *The Canadian Entomologist*, 96(1-2), 405–417.

Scudder, G. G. E. (1971). Comparative Morphology of Insect Genitalia. *Annual Review of Entomology*, 16(1), 379–406.

Snodgrass, R. E. (1933): Morphology of the insect abdomen Part II. The genital ducts and the ovipositor. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 89, 1–148.

Soler Cruz, M. D., & Martín Mateo, M. P. (2009). Scanning electron microscopy of legs of two species of sucking lice (Anoplura: Phthiraptera). *Micron*, 40(3), 401–408.

Stalker, H. D. (1956). On the Evolution of Parthenogenesis in Lonchoptera (Diptera). *Evolution*, 10(4), 345.

Taylor, G. K., & Krapp, H. G. (2007). Sensory Systems and Flight Stability: What do Insects Measure and Why? *Insect Mechanics and Control*, 231–316.

Terry, M. D., & Whiting, M. F. (2005). Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. *Cladistics*, 21(3), 240–257.

Toschi, C.A. (1965). The Taxonomy, Life Histories, and Mating Behavior of the Green Lacewings of Strawberry Canyon (Neuroptera: Chrysopidae). *Hilgardia*, Volume 36, Number 11.

Trautwein, M. D., Wiegmann, B. M., Beutel, R., Kjer, K. M., & Yeates, D. K. (2012). Advances in insect phylogeny at the dawn of the postgenomic era. *Annual review of entomology*, 57, 449-468.

Vershinina, A. O., & Kuznetsova, V. G. (2016). Parthenogenesis in Hexapoda: Entognatha and non-holometabolous insects. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 54(4), 257–268.

Virant-Doberlet, M., & Cokl, A. (2004). Vibrational communication in insects. *Neotropical Entomology*, 33(2), 121–134.

Wheeler, W. C., Whiting, M., Wheeler, Q. D., & Carpenter, J. M. (2001). The Phylogeny of the Extant Hexapod Orders. *Cladistics*, 17(2), 113–169.

Wiegmann, B. M., Trautwein, M. D., Kim, J. W., Cassel, B. K., Bertone, M. A., Winterton, S. L., & Yeates, D. K. (2009). Single-copy nuclear genes resolve the phylogeny of the holometabolous insects. *BMC biology*, 7(1), 34.

Williams, C. B. (1957). Insect Migration. *Annual Review of Entomology*, 2(1), 163–180.

Winston, M. L., Dropkin, J. A., & Taylor, O. R. (1981). Demography and life history characteristics of two honey bee races (*Apis mellifera*). *Oecologia*, 48(3), 407–413.

Winterton, S. L., Hardy, N. B., & Wiegmann, B. M. (2010). On wings of lace: phylogeny and Bayesian divergence time estimates of Neuropterida (Insecta) based on morphological and molecular data. *Systematic Entomology*, 35(3), 349–378.

Zhao, Z., Eggleton, P., Yin, X., Gao, T., Shih, C., & Ren, D. (2019). The oldest known mastotermitids (Blattodea: Termitoidae) and phylogeny of basal termites. *Systematic Entomology*, 44(3), 612–623.

## 7. Sažetak

Kukci su najbrojnija skupina životinja na Zemlji. Naseljavaju gotovo sva staništa, a raznolikošću svog izgleda i ponašanja zadivljuju i entomologe i laike. Životni ciklusi različitih kukaca ogledaju se u njihovoj morfologiji – svaka modifikacija krila, nogu, usnog aparata, leglice, ticala, očiju, kao i razlike u obrascima ponašanja poput mjesta i načina odlaganja jaja, migracija, hranjenja ili glasanja upućuju na osobitost pojedinog životnog ciklusa. Cilj ovog rada bio je prikupiti podatke o morfologiji i ponašanju kukaca na razini redova te na temelju njih rekonstruirati evolucijsku povijest kukaca. Iz dobivenog kladograma mogu se ugrubo iščitati međuodnosi pojedinih skupina, ali je vrlo bitno uočiti da

se isključivo morfološkom analizom temeljenoj na relativno malom uzorku svojstava ne može dobiti precizan kladogram na ovoj razini.

## **8. Summary**

Insects are the most numerous animals on the Earth. They inhabit almost all habitats and the diversity of their appearance continues to fascinate entomologists and laymen alike. Life cycles of different insects are reflected in their morphology—every modification of wings, legs, mouthparts, ovipositor, antennae, eyes and the differences in their patterns of behaviour such as the location and mode of oviposition, migrations, feeding or sound production point to the peculiarities of a particular life cycle. The goal of this thesis was to gather data on morphology and behaviour of insects at the level of orders and use it to reconstruct the evolutionary history of insects. The resulting cladogram roughly represents the relations between certain groups. It is important to note that a morphological analysis based on a relatively small sample of characters cannot produce an accurate cladogram at this level.