

KOEVOLUCIJA KRITOSJEMENJAČA I KUKACA

Zaninović, Mario

Undergraduate thesis / Završni rad

2022

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:217:605966>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2023-10-01**



Repository / Repozitorij:

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



Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Mario Zaninović

KOEVOLUCIJA KRITOSJEMENJAČA I KUKACA

Završni rad

Zagreb, 2022.

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of biology

Mario Zaninović

Coevolution of Angiosperms and Insects

Bachelor thesis

Zagreb, 2022.

Ovaj završni rad je izrađen u sklopu studijskog programa Znanosti o okolišu na Biološkom zavodu Biološkog odsjeka Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu, pod mentorstvom prof.dr.sc Antuna Alegra.

Sveučilište u zagrebu

Prirodoslovno-matematički fakultet

Biološki odsjek

Završni rad

Koevolucija kritosjemenjača i kukaca

Mario Zaninović

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

Kritosjemenjače i kukci pripadaju najmnogobrojnijim i najrasprostanjenijim grupama živih bića na Zemlji. Međusobno dijele dugu koevolucijsku povijest i dan danas su iznimno povezani u različitim odnosima. Visoko specijalizirani i s velikim brojem ekoloških funkcija i niša sudjeluju u formiranju gotovo svih kopnenih ekosustava. Od predatorstva i kemijskih obrambenih mehanizama do mutualno korisnog oprašivanja, pratimo niz strategija i morfoloških promjena ovih skupina. Svi odnosi nisu jednostavni i još uvijek ne razumijemo sve njihove dijelove tako da smo daleko od konačnog objašnjenja kako i na koji način se cjelovita koevolucija dogodila.

Ključne riječi: kritosjemenjače, kukci, koevolucija, oprašivanje, evolucija, mutualizam

University of Zagreb

Faculty of Science

Department of Biology

Bachelor thesis

Coevolution of Angiosperms and Insects

Mario Zaninović

Rooseveltova trg 6, 10000 Zagreb, Croatia

Angiosperms and insects belong to the most numerous and widespread groups of living beings on Earth. Together they share a rich history and remain tightly connected in various forms to this day. Both are highly specialised and provide a variety of environmental functions, meanwhile providing biologists and ecologists with a plethora of information. From predatory relationships and chemical defenses to mutually beneficial pollination, we follow the strategies and morphological changes of these groups. Of course, not all relationships are simple, and some parts of the conclusive explanation on the coevolution of these two groups are missing.

Keywords: Angiosperms, Insects, Coevolution, Pollination, evolution, mutualism.

Sadržaj:

1. Uvod.....	1
1.1 Evolucija biljaka.....	1
1.2 Evolucija kritosjemenjača	1
1.3 Značajne progresije tijekom evolucije.....	2
1.4 Razvoj (pravog cvijeta).....	3
2. Kronologija evolucije.....	4
3. Primjeri i značenje koevolucije.....	5
3.1 Odnosi kukaca i biljaka.....	5
3.2 Problemi oprašivanja.....	5
3.3 Modeli i mehanizmi koevolucije.....	7
3.4 Leptiri i krstašice.....	8
3.5 Juka i jukin moljac.....	9
3.6 Ose i smokva.....	11
3.7 Leptiri i pasiflora.....	13
3.8 Karnivorne biljke.....	15
4. Zaključak.....	16
5. Literatura.....	17
6. Životopis.....	19

1. Uvod

1.1 Evolucija biljaka

Biljke su se razvile iz akvatičnih predaka slični današnjim algama. Za biljke je značajno da su iz vodenog staništa prešle na kopneno stanište. Taj prijelaz zahtjeva niz prilagodbi i rješenja za dotad ne nastanjivi ekosustav.

Tijelo algi prilagođeno je za život u vodi: nema prave biljne strukture već je građena od rizoida, filoida i kauloida, relativno jednostavnih struktura koje svoju funkciju obavljaju u obilju vode. Za spolno razmnožavanje imaju pokretne spermatozoide koji su također značajka vodenih okoliša.

Za prijelaz na kopno, biljkama najveću prepreku predstavlja nepredvidiva količina vode u okolišu. Strukture i organi prilagođavaju se manjoj količini vode i pojačanom utjecaju gravitacije zbog smanjenog uzgona u zraku. Unatoč ozbiljnim evolucijskim izazovima za nastanjivanje kopna, biljkama u korist ide nenastanjenost kopna. Nedostatak kompeticije i mogućnost autotrofije bitne su prednosti u ranom naseljavanju kopna.

1.2 Evolucija kritosjemenjača

Kod kritosjemenjača dolazi do značajnih morfoloških adaptacija na nestalnu količinu vode u okolišu, uglavnom orijentirane na zaštitu sjemenke i njenog lakšeg rasprostranjivanja. Dolazi do raznih specijalizacija organa za oprašivanje, oplodnju i rasprostranjivanje ovisno o uvjetima staništa. Makromorfološki najznačajnija je pojava cvijeta, spolnog organa na kojem se zbiva oprašivanje i oplodnja, te ploda koji pružadodatnu zaštitu sjemenkama, odnosno embrijima u njima. Na staničnoj razini značajna je pojava sekundarnog endosperma koji se javlja kao tkivo za prehranu embrija.

Pretpostavlja se da su prve kitosjemenjače bile biljke srednje veličine s muškim i ženskim plodnim listovima unutar istog cvijeta. Ženski plodni listovi se adaptiraju za zaštitu sjemenog zametka srastajući u plodnicu. Sterilni listovi u cvijetu se gube u nekim evolucijskim linijama ili postaju latice i lapovi kod drugih (**Barlett i Specht, 2009.**).

Točna evolucijska linija iz koje su se razvile kritosjemenjače nije još utvrđena, smatra se da nisu iz grupe golosjemenjača već iz neke od sestrinskih linija. *Pteridospermales* i *Cycadeoidales* su dvije potencijalne grupe koje pokazuju morfološke novitete koji dodatnom izmjenom ili specijalizacijom bi mogli dovesti do modernih kritosjemenjača.

Nakon golosjemenjača koje su svoje oprašivanje i rasprostranjivanje obavljale vjetrom, kritosjemenjače surađuju sa mnogim vrstama životinjskog carstva u mutualističkim odnosima. Prepoznamo tri značajne etape u odnosu kritosjemenjača i životinja koje su pridonijele koevolucijskom razvoju; prvo dolazi do stvaranja uočljivih cvjetova, šarenih boja koje uglavnom privlače kukce, zatim specijalizacije cvjetova s bilateralnom simetrijom i sraslim cvjetnim dijelovima namijenjenim različitim skupinama kukaca, među kojima važno mjesto zauzimaju opnokrilci, te pticama, i konačno treću etapu čini razvoj plodova i sjemenki koje raznose sisavci i ptice.

1.3 Značajne progresije tijekom evolucije

Kada govorimo o morfološkim adaptacijama biljaka, u kontekstu koevolucije s kukcima, uglavnom govorimo o spolnim dijelovima biljke. Cvijet, plod i sjemenka su dijelovi biljke koji prolaze niz evolucijskih adaptacija i na temelju njih uglavnom dijelimo kritosjemenjače u redove i razrede. Broj latica, plodnih listova, segmentiranost, sraštenost cvjetnih dijelova, tip ploda tipični su pokazatelji evolucijskog položaja biljke i njezine pripadnosti određenoj grupi.

Početak razvoja razvijenijih spolnih struktura kreće s golosjemenjačama. Najstariji oblik oprašivanja je pomoću vjetra. Proizvodnja gameta se odvija u razdvojenim organima, muškim i ženskim češerima. Polinacija se odvija tako da vjetar ponese muške gamete smještene unutar peludnih zrna s muških češera do ženskih češera odnosno mikropila sjemenih zametaka, nakon čega slijedi oplodnja. Ovakav oblik oprašivanja vjetrom omogućuje veću učestalost oplodnje u uvjetima suše klime u kojoj evoluiraju golosjemenjače.

Slijedeći bitan razvoj je potaknut kukcima. Nekad tijekom razvoja golosjemenjača pojavili su se kukci sa usnim organima koji su sposobni dosegnuti polinacijske kapljice ženskih češera. Ovo bi mogli smatrati prvim slučajem entomofilije; oprašivanje kukcima. Međutim, gledajući danas, većina golosjemenjača se i dalje oprašuje vjetrom, osim kod nekih cikasa i efedri koje

su zadržale polinacijski odnos sa kukcima. Tek stupanjem kritosjemenjača na scenu dolazi do nagle diversifikacije i kod biljaka i kod kukaca. Smatra se da je polinacija kritosjemenjača kukcima počela prije 120 milijuna godina i rezultirala izmjenom karakteristične flore mezozoika (smatra se da je sačuvano 200 000-250 000 vrsta do danas) (Rodet, 2013.). Taj oblik polinacije donosi još jedan oblik nezavisnosti od prirodnih uvjeta, tako što za polinaciju ne treba vjetar. To omogućuje lakše zauzimanje niša na staništima s malo vjetra ili na zaštićenim dijelovima staništa kao prizemni dijelovi šumskih sustava.

Kod kukaca je slijedeća najznačajnija etapa bila razvoj antofilnih kukaca, koji se prehranjuju cvjetnim nektarom i peludi. Danas su to uglavnom pripadnici redova Hymenoptera, Lepidoptera i Diptera.

1.4 Razvoj (pravog) cvijeta

Najkarakterističnija struktura kritosjemenjača i struktura iznimno velike važnosti za koevoluciju s kukcima je cvijet. Iako neke strukture kod golosjemenjačama možemo nazvati primitivnim cvjetovima, prva struktura koju zovemo pravim cvijetom se javlja kod kritosjemenjača.

Teško je odrediti preciznu razvojnu liniju modernih kritosjemenjača. Fosilni podaci su nepotpuni (prvi fosili polena se pojavljuju prije 130 milijuna godina a prvi fosili koje može svrstati u kritosjemenjače nalazimo sredinom krede) i većinu pretpostavki povlačimo iz postojećih bazalnih linija koje smatramo međusobno sestrinskim. Pod sestrinskim bazalnim linijama promatramo redove *Amborellales*, *Nymphaeales* i *Austrobaileyales* (Barlett i Specht, 2009.).

Cvijet koji smatramo pretečom cvijeta modernih kritosjemenjača bi bio dvospolni cvijet, s cvjetnim dijelovima raspoređenim spiralno po produženoj cvjetnoj osi, slabo diferenciranim laticama i lapovima, te neodređenim brojem cvjetnih elemenata. Glavne inovacije kod cvijeta su zaštita sjemenog zametka u zatvorenom plodnom listu i sekundarni endosperm. Obje strukture ne postoje kod golosjemenjača. Bolja zaštita i prehranjivanje embrija omogućuju njihovo bolje preživljavanje, lakše rasprostranjivanje i poboljšano preživljavanje mladih biljaka.

Morfološki cvijet se pojavljuje u ogromnom broju formi, boja, mehanizama oplodnje, raznih veličina i različitog broja cvjetnih elemenata. Zbog takve raznolikosti teško je točno odrediti tijek razvoja čak i unutar porodice ili roda.

Svejedno, karakteristike cvijeta upućuju koje bi reproduktivne strategije biljka mogla imati. Na primjer, veliki cvjetovi bolje privlače kukce, ali ih biljka proizvodi u manjem broju od biljaka s manjim cvjetovima (**Glover i Moyroud, 2017.**).

Za evoluciju kritosjemenjača je značajno stapanje ili srastanje cvjetnih struktura. Srastanje može nastati na više načina, nekad tijekom razvoja cvjetni dijelovi srastu zajedno, nekada se prvo razvijaju, a zatim prolaze kroz proces takozvanog postgenitalnog srastanja. Novonastali organi su vrlo specijalizirani i modificirani, te često značajno utječu na odnos polinatora prema biljci (**Glover i Moyroud, 2017.**).

2. Kronologija evolucije

Tijekom kambrija (541-485 milijuna g.pr.n.e.) dolazi do porasta broja terestrijalnih alga, a time i porasta koncentracije kisika te postepenog snižavanja temperature. Takva blaža klima stvorila je uvjete za razvoj velikog broja novih vrsta i taj period dobiva naziv Kambrijska eksplozija.

Prvi kukci se smatraju da su se pojavili u ordoviciju (485-443 milijuna g.pr.n.e.). Biljke su vrlo rano započele interakciju sa kukcima. Pretpostavka je da je koevolucijski odnos značajno doprinio periodičnim eksplozijama u broju vrsta pojedinih grupa kukaca kroz geološku prošlost.

U siluru (443-419 milijuna g.pr.n.e.) pojavljuju se prve vaskularne biljke što im omogućuje lakše širenje u okoliše udaljenije od izvora vode.

Tijekom devona (419-358 milijuna g.pr.n.e.) dolazi do specijalizacije vaskularnih biljaka, stvaranja kore, provodnih sustava i usložnjavanja spolnih organa. Biljke imaju dominantnu poziciju i stvaraju se prve šume.

Nadalje, tijekom devona se pojavljuju prvi leteći kukci (**Sciencedaily, 2014.**). Novitet koji definira mnoge buduće redove kukaca i otvara vrata kompleksnijim interakcijama kukac/biljka.

Primitivne golosjemnjače se pojavljuju u karbonu (358-298 milijuna g.pr.n.e.) i do kraja trijasa (251-201 milijuna g.pr.n.e.) postaju dominantne biljke na kopnu. Prva značajna diversifikacija letećih kukaca (Pterygota) se odvija tijekom karbona.

Tek kritosjemenjače, koje se pojavljuju u juri (201-145 milijuna g.pr.n.e.), tijekom krede (145-66 milijuna g.pr.n.e.) zauzimaju sve dominantniju ulogu u flori ekosustava. Dolazi do značajnog porasta broja vrsta kritosjemenjača i kukaca, te se formiraju redovi kukaca koji su do danas ostali usko povezani s kritosjemenjačama (Hymenoptera, Lepidoptera, Coleoptera i Diptera).

3. Primjeri i značenje koevolucije

3.1 Odnosi kukaca i biljaka

U potrazi za pokretačima i čimbenicima koevolucije kukaca i biljaka moramo promatrati njihove odnose. Odnosi se uglavnom svrstavaju pod komenzalne, mutualističke i antagonističke. Pod komenzalnim smatramo one odnose gdje jedan član ima korist bez ikakvog utjecaja na drugog člana u odnosu. Antagonistični odnosi su odnosi u kojima jedan član ima korist i uzrokuje štetu na drugog člana u odnosu. Komenzalizam je odnos u kojem je obostrano uzimanje koristi bez nanošenja međusobne štete. Najbitnije odnose kukaca i biljaka, oprašivanje i raznošenje sjemena svrstavamo u mutualističke odnose.

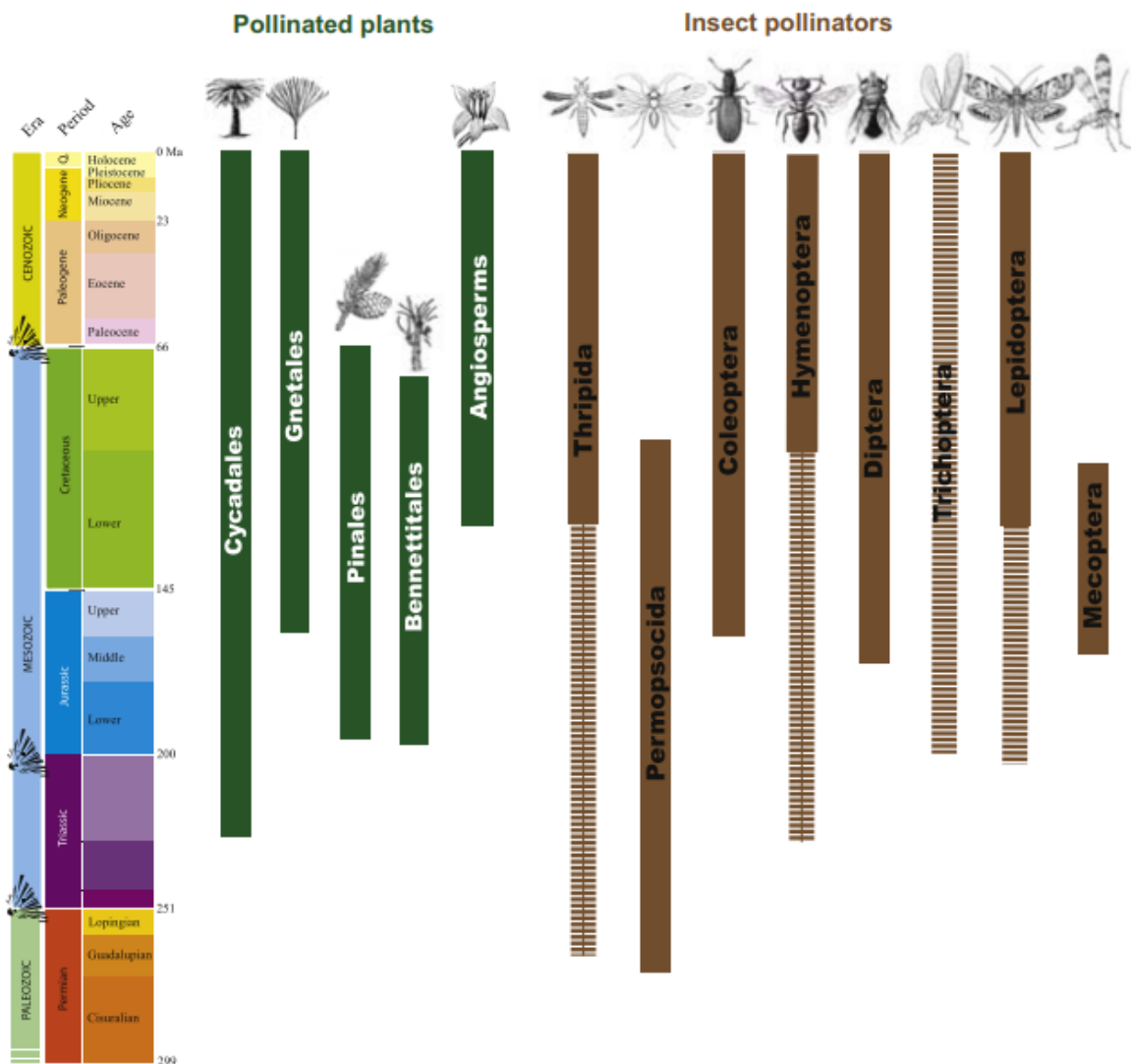
3.2 Problemi oprašivanja

Oprašivanje kukcima donosi mnoge pogodnosti za biljke, ali kao i sve u prirodi, nijedna interakcija nije potpuno izolirana i bez mogućih varijacija. Cvjetovi su ranjiviji i s obzirom da proizvode hranjive tvari za kukce te ujedno postaju podloga za razvoj raznih patogenih mikroorganizama. Ovaj problem dodatno potenciraju kukci koji svojim brojem i većim područjem kretanja povećavaju vjerojatnost prijenosa patogena. Jedan od mogućih razloga stvaranja usko povezanih mutualističnih odnosa kukac-biljka je minimiziranje kretanja

kukaca u potrazi za raznim izvorima hrane. Sekundarno, biljke moraju održavati balans između privlačenja dovoljnog broja kukaca za kvalitetno oprašivanje, ali istovremeno ne prevelikog broja koji bi mogao povećati vjerojatnost prijenosa bolesti. Takav pristup bi trebao znatno utjecati na mehanizme koje biljke koriste za privlačenje kukaca, od boje, mirisa do oblika cvijeta i proizvodnje nektara (Schatz i sur., 2017.).

Slika 1.

Odnosi polinatora i biljaka kroz geološku prošlost. Kukci su već kod golosjemjenjača preuzeli ulogu oprašivača; značajno za danas izumrle vrste iz redova Bennettiales i Pinales (Schatz i sur., 2017.)



3.3 Modeli i mehanizmi koevolucije

Uzimajući u obzir moguće interakcije biljaka i kukaca, možemo bar ugrubo ustanoviti redoslijed razvoja odnosa. Fosilni ostaci nisu potpuni i mnogo toga nedostaje, ali možemo pratiti porats broja vrsta i obostrano usložnjavanje skupina.

Među mogućim odnosima najprimitivniji i prema tome najvjerojatnije prvi odnos bi bio fitofagija; antagonistički odnos u kojem, u ovom slučaju, kukci koriste biljke, preje svega pelud za prehranu.

Biljke i kukci koji tek nastanjuju kopnena staništa još uvijek imaju primitivna obilježja. Iako nam nisu poznati svi koraci u evoluciji linija s obje strane, preko fosila terestričkih biljaka s znakovima štete fitofagijom mogli bi pretpostavit da su kukci počeli konzumirati biljke na kopnu tijekom paleozoika (**Carpenter, 1971.**).

Jedan od modela kronologije diversifikacije kukaca i biljaka ima četiri etape:

Prvo, tijekom silura i devona, Myriapoda i beskrilni kukci se hrane primitivnim vaskularnim biljkama. Drugo, od devona do perma javljaju se grinje i leteći kukci koji se hrane papratnjačama i prvim golosjemenjačama. Treća etapa, tokom trijasa, donosi modernije kukce i golosjemenjače. Takve kukce smatramo bliže modernim redovima *Hemiptera*, *Holoptera* i bazalnim holometabola. Zadnju etapu vidimo i danas, i najznačajnija je prekretnica pojava kritosjemenjača od krede do danas.

Ovaj oblik antagonističnog odnosa je bitan za koevoluciju jer biljke počinju stvarati sekundarne spojeve u pokušaju da se obrane od fitofagije kukaca. Kukci nasuprot postaju otporni na nove spojeve. Takva međusobna dinamika stvara odnos gdje kukci imaju adaptacije na specifične vrste ili rodove biljaka jer selektivnom adaptacijom nemaju prirodnu obranu od sekundarnih spojeva biljaka na kojima se nisu hranili.

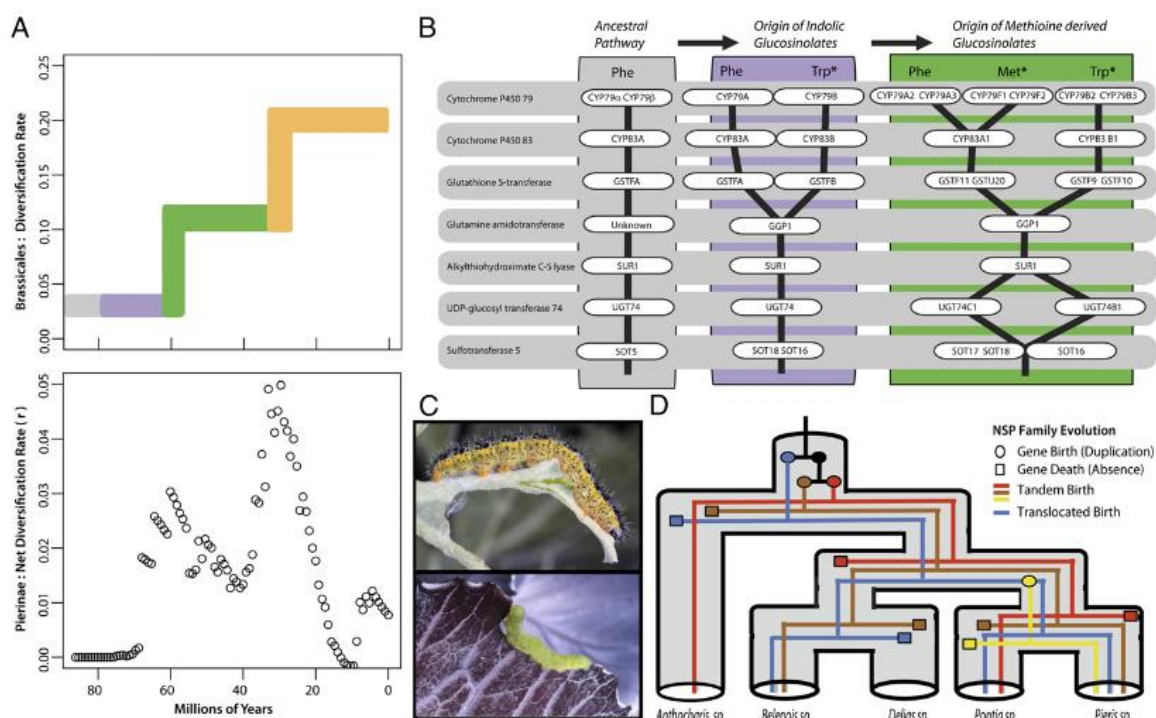
3.4 Leptiri i krstašice

Idealni primjer antagonističkog odnosa kao pokretača evolucije je odnos krstašica (Brassicaceae) i leptira bijelaca (Pierinae). Leptiri poliježu jaja na krstašice koja nakon izlijeganja kao gusjenice konzumiraju tkivo biljke. Kao odgovor na štetu pretvaraju spojeve glukosinolate u toksične spojeve nama poznate po mirisu i okusu hrena ili senfa. Kao prilagodbu na toksine, leptiri razvijaju enzime koji razlažu unesene toksine u inertne metabolite.

Pretpostavlja se da se gen za izmjenu glukozinolata pojavio prije 90 milijuna godina i već 10 milijuna godina nakon toga možemo pratiti specijalizaciju leptira na prehranu krstašicama. Konstantan pritisak tjerao je krstašice na stvaranje kompleksnijih spojeva te genska analiza pokazuje da se početno (prije 92 mil. god.) sinteza glukozinolata vrši samo iz fenilalanina (**Edger i sur., 2015.**). Prva evolucijska etapa (sa početkom prije 77 mil. god.) uvodi i triptofan kao spoj za stvaranje novih toksina. Zanimljivo je da geni u uporabi za sintezu glukozinolata nisu dio generalnih gena za biosintezu metabolita, već nezavisno koriste zasebne puteve sinteze i duplikacije (**Edger i sur., 2015.**). Ova činjenica pokazuje da je sama proizvodnja glukozinata zajedničko svojstvo krstašica kao porodice, a ne samo evolucijski odgovor. Sljedeća etapa uvodi i gene za biosintezu u funkciju proizvodnje toksina, uz prethodno navedene izvorne puteve. Konačna etapa dodatno povećava broj varijacija i kompleksnosti u proizvodnji glukozinolata. Sve ovo je značajno jer paralelno s tim adaptacija primjećujemo značajnu diversifikaciju kod leptira i njihov razvoj detoksificirajućih prilagodbi.

Slika 2.

A Prikaz porasta učestalosti diversifikacije krstašica kroz vrijeme **B** Prikaz biosintetskih puteva i porasta složenosti obrambenih spojeva krstašica **C** Slika ličinki roda *Pieris* **D** Prikaz razvoja i podjela unutar roda *Pieris* (Edger i sur., 2015.).



3.5 Juka i jukin moljac

Kad govorimo o odnosima biljaka i kukaca jedan od najdulje promatranih mutualističnih odnosa je odnos vsta roda *Yucca* (Agavaceae) i jukinih moljaca (*Tegeticula*). Smatra se da je ovo direktan primjer prijelaza s antagonističkog odnosa fitofagije u polinacijski mutualizam. Moljci imaju posebne antene kojima skupljaju polen i utiskuju ga u čašku cvijeta i tako ga oprašuju. Nakon oprašivanja moljac polaže jajašca u cvijet koja nakon izljevanja počinju jesti sjeme biljke. Nakon što dostignu potrebni razvojni stadij ličinke izlaze van iz cvijeta i stvaraju kukuljicu. (Pelmyr, 2003.)

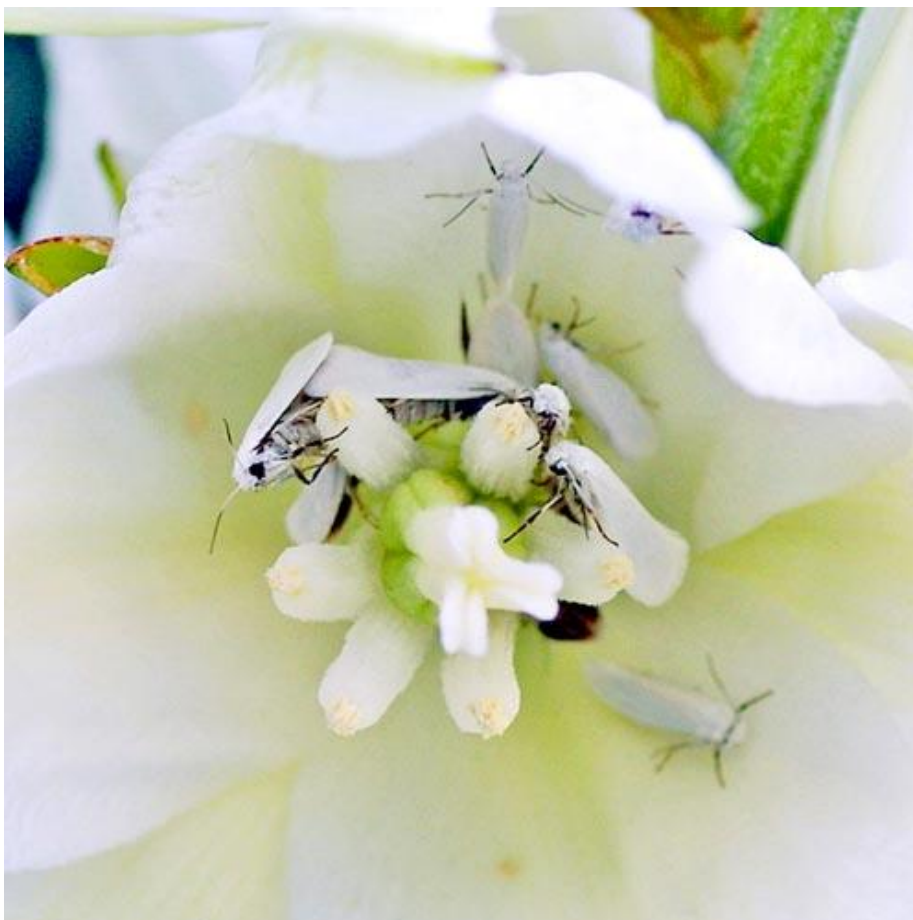
Iako je u početku smatran primjernim odnosom za razvoj i specijalizaciju između kukca i biljke, ovaj odnos ima odstupanja zbog kojih ga ne bi mogli smatrati modelnim; osim

porodice *Tegeticula*, od kojih pojedine vrste oprašuju specifične vrste roda *Yucca*, postoji još jedna grana oprašivačkih moljaca roda *Parategeticula*. Ovi moljci oprašuju sve biljke kao i srodna grupa ali manje selektivno. Također, ne pokazuju jednaku osjetljivost na signale biljke kao *Tegeticula* grupa. Osim druge porodice moljaca ima i drugih oportunističkih polinatora, većinom *Hymenoptera*, koji se mogu pronaći oko juka. (Pelmyr, 2003.).

Ovdje možemo vidjeti preobražavanje jednog od prvotnih odnosa, fitofagije, u novi mutualistični odnos. Jedna vrsta obavlja bitnu funkciju oprašivanja i od druge vrste dobiva zaštitu i hranu za svoje potomke.

Slika 3.

Prikaz oprašivanja; juka i jukin moljac (uwm.edu, 2013.).



3.6 Osa i smokva

Još jedan odnos koji se značajno promatra u kontekstu mutualno uvjetovane koevolucije je odnos smokava *Ficus* spp. i osa (Aganoidea Chalcidoidea). Odnos se smatra jednim od najizraženijih primjera mutualne koevolucije, kospecijacije i paralelne kladogeneze. Rod *Ficus* je jedan od najmnogobrojnijih rodova kritosjemenjača po broju vrsta. Opisano je skoro 750 vrsta. Jednako značajno, smatra se da svaka vrsta unutar roda ima vlastitu vrstu ose kao polinatora, što razvija pravilo "jedan na jedan". Unutar odnosa smokva treba ose za raznošenje polena, a ose koriste cvatove kao mjesto za polijeganje jaja i kasnije kao izvor hrane za ličinke.

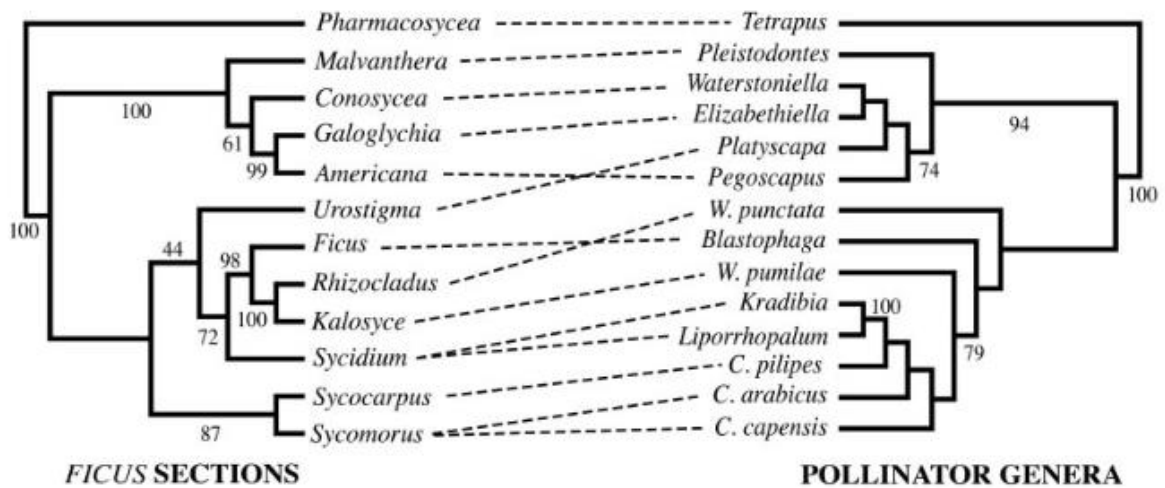
Genska analiza pokazuje da nije sve jednostavno i da postoji određeni broj nejasnoća i nepodudaranja uspoređujući razvoj obiju strana zasebno. Točnije, promatrajući stranu smokava i njihovo srodstvo vidimo da srodstvo na jednoj strani ne povlači isto na drugoj. Tako sestrinske podgrupe *Ficus* i *Sycidium* oprašuju podgrupe osa koje nisu međusobno u sestrinskom odnosu. Podaci sugeriraju nekoliko izmjena tijekom kladogeneze, sa izmjenom polinacijskih vrsta ili nastankom novih vrsta smokava neke od starijih rodova osa bi promijenile domaćina. Također se pronalaze dokazi da više vrsta osa oprašuje više vrsta smokvi i "jedan na jedan" nije apsolutno pravilo (**Machado i sur., 2005.**).

Jedna od teoretiziranih razloga ovoj necjelovitosti je raspodjela broja jedinki u okolišu i područje na kojem se odvija oprašivanje i prijenos polena osama. U početku se smatralo da su jedinke rijetko raspoređene u okolišu i da se polen ne prenosi na velike udaljenosti u okolini. Dokazi pokazuju obrnuto, polen se može prenijeti na velike udaljenosti (do 10km na području do 100 km²) i tako zahvaća znatno veći broj jedinki od pretpostavljenog (**Machado i sur., 2005.**). Ova spoznaja otvara pitanje međusobne hibridizacije smokava i koje posljedica ona može imati na koevolucijske procese mutualizma. Još značajnije postavlja mogući model kladogeneze gdje su upravo nespecifična polinacija i hibridizacija razlozi za tako velik broj vrsta sa obje strane.

Slika 4.

Rodovi smokvi i osa i njihovi međusobno povezani polinacijski odnosi

(Machado i sur., 2005.). Vidimo da dolazi do prekidanja pravila jedan na jedan npr. kod rodova *Liporrhopalum* i *Kradibia* koji oboje oprašuju *Sycidium*.



3.7 Leptir i pasiflora (Gilbert, 1982.)

Još jedan primjer antagonističkog odnosa kao pokretača promjena je parazitizam leptira *Heliconius* na listovima pasiflore (*Passiflora*). Oba roda sadrže veliku raznolikost vrsta, kod pasiflore preko 500 i slično kao kod smokve, veliki broj vrsta je usko vezan za specifičnu vrstu parazitskog leptira. Leptiri poliježu jajašca na mlade listove pasiflore koje njihove gusjenice koriste za hranu. Gubitak mladih listova je koban za mlade biljke, a kod odraslih jedinki može odgoditi ulazak u spolnu fazu. Zbog toga postoje razne taktike za suzbijanje parazitima unutar roda.

Kod odraslih biljaka ne postoji opasnost od ozbiljnog gubitka listova. Odrasle biljke koriste žlijezde koje proizvode nektar kako bi privukle okolne predatorne vrste kukaca – mrave i ose. Ti kukci redovito obilaze biljku i nakon određenog gubitka listova, a time i žlijezda, počinju konzumirati jajašca i gusjenice leptira.

Sljedeća prilagodba je nastala s obzirom na način prepoznavanja koje leptiri upotrebljavaju u potrazi za domaćinom. Gilbertova teorija (1982.) kaže da leptiri prvenstveno koriste vizualne signale za prepoznavanje. Moguće je da prvo razdvajaju biljke na lijane i biljke koje to nisu. Zatim slijedi podjela po obliku lista. Leptiri imaju sekundarni bihevioralni test kojim traže domaćina, koriste udove kako bi bubnjali po listu i tako našli odgovarajući. Sve ove metode mogu rezultirati sa izborom krivog domaćina (Gilbert, 1982.). Daljnjim promatranjem se opaža da su listovi pasiflora slični listovima biljaka u direktnom okolišu. Također, oblik lista se drastično mijenja od početka razvoja do odrasle biljke. Sve to otvara mogućnost da je veliki broj značajki pasiflore nastao kao odgovor na parazitizam leptira.

Zadnja adaptacija najdirektnije ukazuje na međusobno uvjetovanu adaptaciju leptira i pasiflore. Naime, gusjenice mogu biti kanibalističke, tako da leptiri izbjegavaju polijeganje velikog broja jaja na listove. Tu činjenicu pasiflore iskorištavaju stvaranjem žutih oznaka na listovima koji izgledaju kao jajašca leptira (mimikrija). Strukture koje sličje jajašcima su preobražene nektarijske žlijezde. Te lažne strukture daju dodatno vrijeme listovima da rastu jer leptiri jako selektivno biraju mjesta za polaganje o mogu posjetiti više puta isto mjesto prije konačne odluke. Te oznake čak mogu biti heterogene, kao kod vrste *P. candollei* gdje je pozicija i broj žutih oznaka prividno nasumičan (Gilbert, 1982.)

Slika 5.

Primjer preobraćenih nektarijskih žlijezda koje sličje jajašcima leptira roda *Heliconius*

(Gilbert, 1982.).



3.8 Karnivorne biljke

Jedna mlađa evolucijska linija kritosjemenjača se adaptirala na drugačiji životni stil. Rastući na neplodnim tlima vlažnih staništa neke biljke koriste kukce i manje životinje kao izvor nutrijenata. Koristeći mehaničke ili ljepljive klopke love plijen koji zatim vlastitim enzimima ili simbiozom s bakterijama i praživotinjama razlažu na nutrijente. Evolucijski su mehanizmi razvijeni neovisno jedni od drugih iz desetak različitih evolucijskih linija. Procjenjuje da se ovakav mehanizam razvio između 8 i 70 milijuna g.pr.n.e. sa najranijim fosilnim ostatkom datiranog prije 40ak milijuna godina. Mogućnost vanjskog unosa nutrijenata uz fotosintezu donosi prednost takvim biljkama u konkurenciji (**Cross, 2019.**).

Jedan rod mesožderki, *Roridula*, odskaka od tipičnih kriterija mesožderki. Proizvodi ljepljivu tvar na lovkama i time lovi kukce. Međutim ne koristi ulovljene kukce direktno kao nutrijente, već kukci roda *Pameridea* dolaze konzumirati uhvaćene kukce i svojim izmetom obogaćuju biljku dušikom. Biljka na taj način dobije i preko 70% potrebnog dušika. Ovaj odnos dosta ovisi o ravnoteži broja jedinki u populaciji jer višak kukaca počinje konzumirati i ljepljivi nektar (**Givnish, 2015.**).

Kod jedne vrste roda *Nepenthes*, *N. bicalcarata* tvori simbiozu sa mravima. Mravi obitavaju oko biljke, štite biljku od nametnika i miču velike komade iz klopke. Ovo je značajno jer kod ostalih vrsta u ovome rodu mravi su jedan od glavnog plijena (**Givnish, 2015.**).

4. Zaključak

Kritosjemenjače i kukci, dvije su iznimno važne grupe živog svijeta. Svoju dugu povijest postojanja nam pokazuju iznimnom raznolikosti vrsta i značajnim veličinama populacija. Osim biološke važnosti općenito, ljudima donose iznimne pogodnosti i održavaju naš način života. Biljke kao hrana, lovci atmosferskog ugljika, vode, lijekova, goriva i estetski se postavljaju kao najbitnija bića iz ljudske perspektive. Naravno, sve to bi izgledalo mnogo drugačije da na scenu nisu došli kukci. Kao polinatori vrše funkcija koja je danas izrazito potrebna nama i svakom kopnenom okolišu.

Ove dvije skupine međusobno čine ogroman broj različitih odnosa, prilagodbi i strategija. Iako ne poznajemo svaki korak u njihovom evolucijskom putovanju, jasno nam je koliki međusobni utjecaj su ove dvije skupine imale. Ove interakcije su daleko od istraženih i mnogo vremena će nam trebati da bi utvrdili sve teško vidljive i kompleksne zakonitosti i mehanizme koji se i dan danas zbivaju u ovom koevolucijskom partnerstvu. Najveći problem nam predstavlja složenost ekosustava jer organizmi nisu izolirani, imaju višestruke odnose, a razni faktori poput vremenskih uvjeta ili ekoloških nezgoda mogu izmijeniti način i učestalost interakcija organizama.

Ljudski utjecaj predstavlja dodatnu važnu stavku u mogućem narušavanju tih odnosa. Uništavanje ekosustava, korištenje toksina kao insekticida i pesticida, korištenje genski izmijenjenih kultura – sve su faktori koji narušavaju ili izmjenjuju odnose u prirodi i kao najgora mogućnost, prekidaju neke od odnosa kukaca i biljaka koji bi mogli donijeti ključne odgovore ili postaviti još više ključnih pitanja.

Literatura

Calatayud, P-A & Sauvion, Nicolas & Thiery, Denis. (2018). Plant-Insect Interactions. Oxford Bibliographies. 10.1093/OBO/9780199830060-0193.

Cross, A. T. (2019). Carnivorous plants. Greater Yule Brook, A jewel in the Crown of a Global Biodiversity Hotspot. Kwongan Foundation and the Western Australian Naturalists Club, Perth, Western Australia, Australia, 209-217.

Edger, P. P., Heidel-Fischer, H. M., Bekaert, M., Rota, J., Glöckner, G., Platts, A. E., ... & Wheat, C. W. (2015). The butterfly plant arms-race escalated by gene and genome duplications. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(27), 8362-8366.

Fraenkel, G. S. (1959). The Raison d'Être of Secondary Plant Substances. *Science*, 129(3361), 1466–1470. <http://www.jstor.org/stable/1756998>

Gilbert, L. E. (1982). The Coevolution of a Butterfly and a Vine. *Scientific American*, 247(2), 110–121. <http://www.jstor.org/stable/24966663>

Givnish, T. J. (2015). New evidence on the origin of carnivorous plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(1), 10-11.

"Landmark study on the evolution of insects". *Sciencedaily.com*. 2014.

<https://www.sciencedaily.com/releases/2014/11/141106143709.htm> (Pristupljeno 21.8.2022.)

Machado, C. A., Robbins, N., Gilbert, M. T. P., & Herre, E. A. (2005). Critical review of host specificity and its coevolutionary implications in the fig/fig-wasp mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(suppl_1), 6558-6565.

Moyroud, E., & Glover, B. J. (2017). The evolution of diverse floral morphologies. *Current Biology*, 27(17), R941-R951.

"Paleobotany and evolution". *Britannica.com*. <https://www.britannica.com/plant/pickaback-plant> (Pristupljeno 21.8.2022.)

Pellmyr, O. (2003). Yuccas, Yucca Moths, and Coevolution: A Review. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90(1), 35–55. <https://doi.org/10.2307/3298524>

Rodet, G. (2013). Chapitre 21-Mutualisme entre insectes et plantes, des ennemis réconciliés. In N. Sauvion, P.-A. Calatayud, D. Thiéry, & F. Marion-Poll (Vol. Eds.), Interactions insectes-plantes (pp. 303e318). Versailles: Editions Quae, Marseille: IRD Editions

Schatz, Bertrand & Sauvion, Nicolas & Kjellberg, Finn & Nel, Andre. (2017). Plant–insect Interactions: a palaeontological and an evolutionary perspective.

Specht, C. D., & Bartlett, M. E. (2009). Flower evolution: the origin and subsequent diversification of the angiosperm flower. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40, 217.

"Yucca Moth (Family Prodoxidae)". uwm.edu. 2013. <https://uwm.edu/field-station/yucca-moth/> (Pristupljeno 21.8.2022.)

Životopis

Mario Zaninović je rođen 1997. godine u Zagrebu. Pohađa osnovnu školu Izidora Kršnjavog i kasnije Gimnaziju Tituša Brezovačkog na Gornjem Gradu. 2016./2017. upisuje Catawba College u Sjevernoj Karolini, smjer biologija/ekologija. 2017./2018. upisuje Znanosti o okolišu na prirodoslovno-matematičkom fakultetu u Zagrebu.