

Principi koevolucijskih procesa

Bilić, Kristina

Undergraduate thesis / Završni rad

2012

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://urn.nsk.hr/um:nbn:hr:217:673904>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2024-04-24**



Repository / Repozitorij:

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



**SVEU ILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATI KI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK**

PRINCIPI KOEVOLUCIJSKIH PROCESA

PRINCIPLES OF COEVOLUTIONARY PROCESSES

SEMINARSKI RAD

Kristina Bili
Preddiplomski studij biologije
(Undergraduate Study of Biology)
Mentor: Prof.dr.sc. Mirjana Kalafati

Zagreb,2012.

SADRŽAJ

1. UVOD.....	2
2. INTERAKCIJE ME U VRSTAMA.....	3
2.1. PREDATORSTVO.....	3
2.2. MUTUALIZAM.....	4
2.3. PARAZITIZAM.....	4
3. ETIRI CENTRALNE TOKE O KOEVOLUCIJI PO THOMPSONU.....	5
4. MOGUĆA KOEVOLUCIJA HERBIVORNIH DINOSURA I BILJAKA.....	7
5. KOEVOLUCIJA BILJAKA I ATMOSFERSKOG CO ₂	9
6. HIPOTEZA "CRVENE KRALJICE".....	10
7. KOEVOLUCIJSKA UTRKA U NAORUŽANJU.....	11
8. KOEVOLUCIJSKA TEORIJA GEOGRAFSKOG MOZAIKA.....	12
9. PRIMJERI KOEVOLUCIJE.....	14
9.1. DARWINOVE ORHIDEJE.....	14
9.2. KOEVOLUCIJA KOD PTICA.....	15
9.3. OSTALI PRIMJERI KOEVOLUCIJE.....	16
10. LITERATURA.....	19
11. SAŽETAK.....	20
12. SUMMARY.....	20

1. UVOD

Jedan od najvažnijih imbenika u okolišu organizma su drugi organizmi. Kada su dvije populacije ili vrste u interakciji, tada je evolucija svake od njih dijelom biti odgovor na utjecaj druge populacije/vrste. Takav recipročni evolucijski odgovor populacija ili vrsta koje su u interakciji naziva se koevolucija. To je evolucija značajki kod dvije ili više vrsta kada su te značajke selekcionirane kroz uzajamne interakcije tih vrsta. Kako bi najbolje iskoristili prostor u kojem žive, jedni organizmi koriste druge kao hranu, za suživot ili ulaze s njima u različita partnerstva. Oni istovremeno koevoluiraju s raznim vrstama jer okoliš obuhvaća mnogo različitih vrsta organizama.

Uz proces koevolucije tjesno je povezan fenomen specijacije¹ koji predstavlja situaciju u kojoj vrste stupaju u interakcije s ograničenim brojem drugih vrsta.

Tipovi koevolucije su populacijska koevolucija (koevolucija koja rezultira lokalnim specijalizacijama kod mutualista), koevolucija vrsta (koevolucija koja vodi k specijalizaciji koja se javlja u istom obliku i istim intenzitetom duž cijelog geografskog raspona vrsta koje su u interakciji) i difuzna koevolucija (koevolucija unutar širokog raspona vrsta nije su međusobne interakcije različitiog intenziteta).

Da bi mogli ući u ta partnerstva, organizmi ne samo da se moraju prilagoditi svom okruženju, već i jedni drugima. A te adaptacije tako mijenjaju organizam da se potomci, koji su mnogo bolje prilagođeni za iskorištavanje partnerstva, toliko razlikuju od svojih predaka da bi mogli biti potpuno druge vrste.

Bitno je napomenuti da se srodne vrste nisu uvijek pojavljivale u isto vrijeme. Primjerice, iako su se prvi sisavci pojavili prije otprilike 225 do 180 milijuna godina, nisu se sve vrste sisavaca pojavile istovremeno, što je vrlo bitno za shvatiti u slučaju koevolucije. Koevoluirali su rodovi koji su se preci pojavili vrlo davno u evolucijskoj prošlosti. Prvi segmentirani plošnjaci, primjerice, pojavili su se milijunima godina prije prvih sisavaca, dok trakavice, segmentirani plošnjaci koji parazitiraju na ljudima, kravama i drugim sisavcima, nisu mogle evoluirati prije velikih sisavaca jer su se u potpunosti prilagodile na parazitski način života. Zato današnje trakavice i njihovi preci ne mogu pripadati istoj vrsti.

¹ Specijacija - proces nastanka dvije ili više vrsta od jedne vrste ili transformacija neke vrste u novu vrstu tijekom vremena. Specijacija je koncept rezultat promjena u genskoj zalihi i frekvenciji genotipa. Postoji alopatrijska specijacija, koja se pojavljuje kad su populacije odvojene geografskom barijerom koja onemogućava da se međusobno razmnožavaju i simpatrijska specijacija, gdje se populacija razvija u 2 ili više reproduktivno izoliranih grupa bez prethodne geografske izolacije. Adaptivna radijacija je specifičan oblik alopatrijske specijacije; relativno brzi nastanak mnogo novih vrsta od jedne vrste.

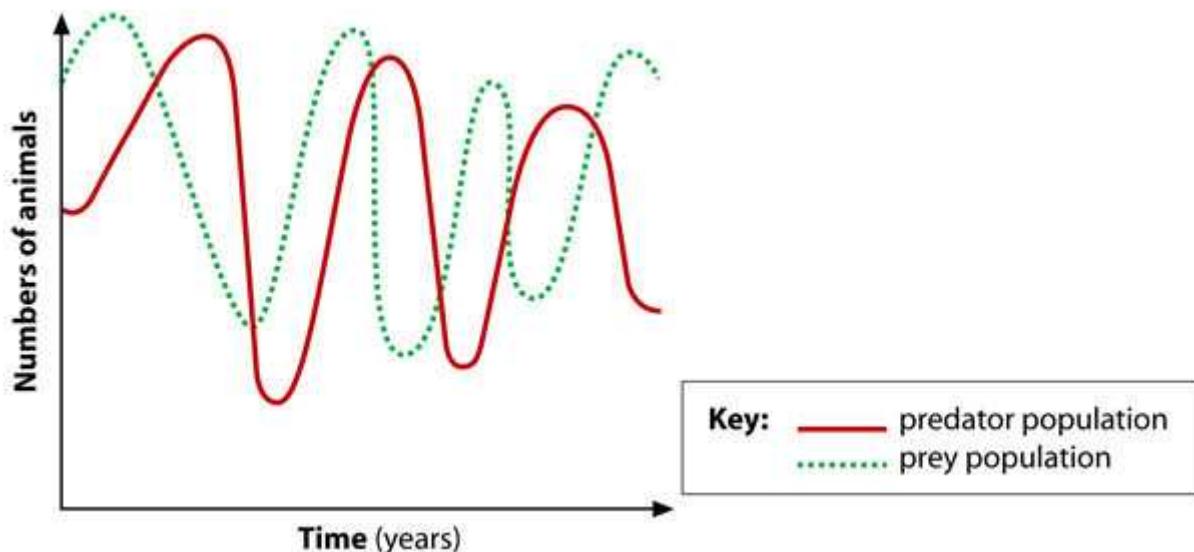
2. INTERAKCIJE ME U VRSTAMA

Odnosi me u organizmima formirani putem koevolucije zovu se simbioze, a obuhva aju odnos predator-pljen, mutualizam i parazitizam.

2.1. PREDATORSTVO

Vrlo je jednostavno - predator je organizam koji se hrani drugim organizmom, a pljen je organizam koji predator jede. Predatori imaju slobodnu ishranu, tj. hrane se drugim vrstama i uglavnom su mesojedi. Neki primjeri su lav i zebra, medvjed i riba, lisica i zec. Rije "predator" se uglavnom isklju ivo koristi za životinju koja se hrani drugom životinjom, ali isti se koncept odnosi i na biljke: medvjed i bobice, zec i salata, skakavac i list.

Predator i pljen evoluiraju skupa. Pljen ili lovina je dio predatorovog okoliša i on ugiba ako ne do e do hrane, stoga razvija sve prilagodbe koje e mu omogu iti da pojede pljen: brzinu, sposobnost kamuflaže i potajnog prikradanja, dobro osjetilo mirisa, vida i sluha da prona e pljen, imunost na otrov svog plijena, ali razvija i vlastiti otrov da ubije pljen, odgovaraju i probavni sustav itd. Istovremeno, predator je dio okoliša svog plijena i pljen ugiba ako biva pojeden i zato on razvija sve prilagodbe koje e mu omogu iti da izbjegne takvu smrt: brzinu, sposobnost kamuflaže da se sakrije od predadora, dobro osjetilo mirisa, sluha i vida da uo i predadora, bodlje, robove, otrov itd.



Slika 1. Odnos populacija predavaca i plijena. Predavacima treba pljen da bi preživjeli; veli ina populacije plijena ovisi o broju predavaca, tako er populacija predavaca ovisi o veli ini populacijs plijena.

Najbrži lavovi koji su u mogu nosti uloviti hranu i jesti, preživljavaju i razmnožavaju se, tako malo po malo brži lavovi po inju initi ve inu populacije. Najbrže zebre koje su u mogu nosti pobje i lavu preživljavaju i razmnožavaju se i, poput najbržih lavova, one ine ve inu populacije. Bitno je shvatiti da dok god oba organizma postaju brža i prilago avaju se

okolišu, njihov odnos ostaje isti: jer oba postaju brža, ni jedan neće postati brži od drugog, a to je odlika svakog odnosa plijen-predator.

2.2. MUTUALIZAM

Mutualizam je interaktivnost dvije ili više različitih vrsta od kojih svi imaju korist. Primjer je mutualistički odnos ptice *Buphagus erythrorhynchus* i nosoroga ili zebre. Ptice slijetaju na leđa zebri ili nosoroga i jedu krpelje ili druge parazite s njihove kože. Ptice dobivaju hranu, a sisavci obranu od insekata. Također, kada zebra ili nosorozima prijeti opasnost, ptice lete u vis i upozoravaju i kriješte, što uvelike pomaže njihovom simbiontu (oznaka drugog partnera u zajednici).

U mutualističkim odnosima organizmi skupa evoluiraju. Jedan je dio okruženja onog drugog i kako su se prilagođili svom okolišu, tako da su "iskorištavati" jedan drugog na način da oboje imaju koristi iz tog odnosa.

Evo još nekoliko primjera za mutualizam:

1. Pčela i cvijet. Pčele lete od cvijeta do cvijeta skupljaju nektar kojim se hrane. Kada se spuste na cvijet, svojim dlakavim tijelima pokupe nešto polena i kada se spuste na drugi cvijet, prenesu polen na biljku i tako je oprase. Dakle, kukac dobije hranu, a cvjetajuće biljka se može razmnožavati.
2. Rakovica i alga. Rakovice žive na plijenima predjelima oceanskog dna, a zeleno-smeđe alge nastanjuju ledju rakovica što algama pruža dobro mjesto za život, a rakovicama izvrsnu kamuflažu jer zbog boje algi postaju teško vidljive u okolišu.
3. Bakterije i ljudi. U crijevima ljudi i drugih životinja žive određene vrste bakterija. Ljudi ne mogu probaviti svu hranu koju pojedu, ali bakterije jedu tu hranu koju ljudi ne mogu probaviti i dijelom je sami probave tako da ljudi mogu nastaviti s probavom. Bakterijama je korist izvor hrane, a ljudima mogunost probave cijele hrane koju pojedu.

2.3. PARAZITIZAM

Parazitizam je tip simbiotskog odnosa između organizama različitih vrsta u kojem jedan organizam, parazit, ima koristi na štetu nositelja (domaćina). Parazit živi unutar ili na tijelu svog domaćina.

Neki primjeri parazita su trakovice, buhe i brumbuljci. Trakovice su segmentirani plošnjaci koji se priključuju unutarnjoj strani crijeva životinja kao što su svinje, krave ili ljudi. Hrane se djelomično probavljenom hranom domadara i oduzimaju im nutrijente. Buhe štete svojim domadarima, primjerice psima, time što im grizu kožu, piju krv, i svrbe. Buhe zauzvrat dobiju topli dom. Brumbuljci žive na tijelu kita, iako ozbiljno ne štete domaćinu, neugodni su i izazivaju svrbež.

Iako škodi svom domaćinu, parazitu nije u interesu ubiti ga jer ovisi i o njegovom tijelu i tjelesnim funkcijama kao što su krvotok i probava da bi živio.

Neki životinjski paraziti napadaju biljke. Biljne uši su kukci koji se hrane sokom biljke na kojoj žive. Također, parazitske biljke i gljive mogu napasti životinje. Gljivica uzrokuje bolest aktinomikozu na teljusti goveda i divljih svinja. Postoje i parazitske gljivce koje napadaju druge gljivice ili biljke kao što su pšenici na hrani i peronospora. Neki znanstvenici tvrde da su jednostani ne bakterije i virusi koji žive u sisavcima i izazivaju primjerice obilje prehladu, također paraziti. Mnogi paraziti prenose ozbiljne bolesti kao što su lajmska bolest koju izaziva bakterija *Borrelia burgdorferi*, a prenose je krpelji.

Parazit i njegov domaćin skupa evoluiraju. Parazit se adaptira svom okolišu tako da živi unutar ili koristi svog domaćina na način da mu to šteti. No, domaćini također razvijaju načine kako se riješiti parazita ili obraniti se od njega. U najjednostavnijem slučaju mogu krpelja očesati sa sebe, ali neki organizmi ulaze u simbiozu s drugim organizmima koji im pomažu da se riješe parazita. Božje ovčice žive na biljci jedući biljne uši, biljka se koristi zaštitom od ušiju, a božja ovca hrani se hranom.

3. ETIRI CENTRALNE TOČKE O KOEVOLUCIJI PO THOMPSONU

Postoje etiri centralne točke o koevoluciji koje pomažu u razumijevanju važnosti koevolucijskog procesa u oblikovanju mreže života (Thompson 2010).

1) Kompleksni organizmi zahtijevaju koevolucijske reakcije za preživljavanje i reprodukciju

Kao i kod većine drugih vrsta, naš genetički kod nije kompletan. Svi složeni organizmi su rezultat koevolucije između dvije ili više vrsta te je sve više dokaza da su se i najjednostavniji organizmi izmjenili kao rezultat na koevoluciju s drugim vrstama (Lake 2009). Kroz povijest života, prirodna selekcija ponovno favorizira pojedince koji koriste genome drugih vrsta kako bi preživjeli i uspješno se razmnožavali.

Najjasniji primjer su mitohondriji. Ljudi, kao i svi složeni organizmi, ovise o mitohondrijima koji proizvode energiju u našim stanicama. Postoje snažni dokazi da su mitohondriji evoluirali iz drevnih bakterija koje su koevoluirale s ranim eukariotima (Cavalier-Smith 2009). Odnos između mitohondrija i njegovog domaćina s vremenom je postao tako prisutan da više nema razmišljamo o tim bakterijama kao vrstama. Umjesto toga, zovemo ih organelima. Biljke su genetski još kompleksnije jer većina treba tri koevoluirana genoma: genom jezgre, mitohondrija i kloroplasta koji je nastao iz cijanobakterije i sada obavlja fotosintezu u biljkama (Archibald 2009). Dakle, možemo gledati na način da su biljke partnerstvo triju koevoluiranih nekadašnjih vrsta.

Mali broj biljaka i životinja se tu zaustavlja u korištenju koevolucijskih interakcija. Većini trebaju različiti drugi genomi da bi preživjeli i reproducirali se u divljini. Većina biljnih vrsta bi u prirodi brzo izumrla bez mikorize s gljivama ili bez opašivača. Životinje oporenuju ovise o cijelom nizu crijevnih simbionata koji pomažu u probavi (van Borm *et al.* 2002; Douglas 2009; Noda *et al.* 2009; Round i Mazmanian 2009).

2) Ekosistemi bogati vrstama se temelje na koevolucijskim interakcijama

Kada se opisuje organizacija bioloških zajednica, često se fokusira na kompeticiju i predatorstvo, povremeno se spomene parazitizam te mutualizam što je primjer kod biljaka i

njihovih opršiva a. To stvara dojam da u biološkim zajednicama prevladavaju antagonisti ki odnosi me u vrstama, povremeno s nekakvom drugom interakcijom. Takav dojam ne uspijeva obuhvatiti jednu od najfundamentalnijih injenica biologije: prisne koevolucijske interakcije, esto mutualisti ke, ine bazu svih ekosistema bogatih vrstama. Bez tih interakcija, visoko raznoliki sistemi bi trenuta no propali.

U kopnenim zajednicama velik dio organizacije se doga a kroz koevolucijsku simbiozu pod zemljom i blizu površini. Lišajevi, koji su koevolucijska interakcija izme u gljiva i algi, ine važan dio primarne sukcesije u brojnim ekosistemima. Mikoriza, koevolucijska interakcija izme u gljiva i biljaka, doga a se na korijenu ve ine biljaka i poboljšava biljnu ishranu i rast. Rizobiji, koevolucijska interakcija izme u bakterija i biljaka, formiraju se na korijenu leguminoza i nekih drugih biljaka te fiksiraju dušik koji tako postaje biljkama dostupan. Iako su takvi odnosi esto mutualisti ki, mogu biti i antagonisti ki što kod tih vrsta s dna hranidbenog lanca rezultira složenim koevolucijskim odnosima (Piculell *et al.* 2008).

Sli no tome, koevolucijske interakcije ine i bazu oceanskih hranidbenih lanaca. Velik dio raznolikosti života u oceanima okuplja se oko koraljnih grebena. Današnji ekološki problem nestanka koralja u mnogim koraljnim grebenima je nestanak mutualisti kih dinoflagelata i potonja smrt koralja (Weis 2008). U otvorenom moru, planktonske zajednice koje su na dnu hranidbenog lanca, ovise o koevolucijskim odnosima me u minijaturnim, tek nedavno detaljno istraženim vrstama. Cijanobakterije roda *Prochlorococcus* su su jedne od najvažnijih fotosintetskih organizama u otvorenom oceanu i ini se, najizdašniji fotosintetski organizmi na Zemlji. Geni za fotosintezu u tim vrstama pokazuju koevoluciju s nekim virusima (Lindell *et al.* 2004, 2007). Rezultat je složena distribucija fotosintetskih gena me u tim ekološki vrlo bitnim, koevoluiraju im doma inima i virusima (Sharon *et al.* 2009).

U ve im dubinama oceana, gdje nema Sun eve svjetlosti, na drugim koevolucijskim interakcijama se grade druga ije zajednice. Kako dubokomorski otvoru ispuštaju sumpor i metan, posebne vrste mikroba pretvaraju te spojeve u iskoristivu energiju. Ti mikrobi žive u simbiozi sa školjkašima, kozicama, gastropodima, mnogo etinašima (Nakagawa i Takai 2008) i ine bazu mreže života koja okružuje te otvore.

3) Koevolucija ima razne oblike i stvara raznolikost ekoloških ishoda

Raznolikost životnih stilova koju danas vidimo u svim ekološkim zajednicama dolazi od raznolikosti samog koevolucijskog procesa. Zadnjih desetlje a postoje istraživanja širokog spektra interakcija pa danas znamo da koevolucijski procesi imaju mnogostrukе oblike. Najekstremniji oblik antagonisti ke koevolucije je koevolucijsko zaoštrenje, eskalacija, što se odražava u "bitci naoružanjem" izme u predatora i plijena. Selekcija e favorizirati pojedince koji posvete više energije za obranu (ili taktiku napada) od drugih pojedinaca. Kroz duži geografski period, te u trke u naoružanju su potakle dobar dio raznolikosti života na Zemlji (Ehrlich i Raven 1964; Farrell 1998; Becerra *et al.* 2009; McKenna *et al.* 2009; Segraves 2010).

Antagonisti ke reakcije mogu koevoluirati i na suptilniji na in. Paraziti i doma ini esto koevoluiraju kroz selekciju koja prednost daje rijetkim geneti kim oblicima (Lively 2010). Lokalni paraziti esto nisu prilago eni rijetkim oblicima lokalne populacije svojih doma ina. Posljedica toga je, da e ti doma ini s rijetkim geneti kim modelom imati višu stopu preživljavanja ili reprodukcije od genetski uobi ajenih doma ina. Kako ima raste frekvencija u populaciji, prirodna selekcija po inje davati prednost geneti kim oblicima parazita koji e biti u mogu nosti napasti ih. Vremenom selekcija koleba u populaciji i parazita i doma ina, favoriziraju i prvo jedan pa drugi geneti ki oblik. Na kraju doma in i parazit nakupljaju višestruke geneti ke forme (tj. postaju polimorfi ni). Evolucija seksualne reprodukcije sama po sebi može biti rezultat spomenutog oblika koevolucijske selekcije (Lively 2010).

Slijan proces kolebajuće selekcije, nazvan koevolucijska alternacija ili izmjena, javlja se kad višestruki plijen (ili domaćin) koevoluiraju s jednim ili više predatorkama (ili parazitom). Kod ovog oblika multispecifične koevolucije, predator se vremenom genetički mijenja u izboru određene vrste plijena, a plijen vremenom genetički fluktuiraju u svojem stupnju obrane. Tijekom tog procesa, prirodna selekcija favorizira predatore koji love lokalne vrste plijena s trenutno najnižom razinom obrane. To opet potiče povećanu obranu u populaciji plijena koji je trenutno napadan, što uzrokuje pomak selekcije u smjeru favoriziranja predatorki koji će napadati neke druge vrste plijena, ali tako će se s niskom razinom obrane. Ovakav oblik selekcije ima potencijal stvaranja koevolucijskih grupa predatorki i plijena, s različitim kombinacijama vrsta u interakciji u različito vrijeme tijekom evolucijske prošlosti. Taj oblik koevolucije prikazan je i matematičkim modelima (Davies i Brooke 1989; Thompson 2005; Nuismer i Thompson 2006).

Suprotno od antagonističkih interakcija, mutualističke interakcije povećavaju fitnes² jedne drugoj, ali to nije međusobnim iskorištavanjem. U ekstremnim slučajevima mutualizma, skupina vrsta koje su u interakciji kao što su crijevni simbionti i njihov domaćin, mogu koevoluirati do te mjere da doslovno jedan bez drugoga ne mogu preživjeti.esto se takva ekstremna komplementarnost događa u mutualističkim interakcijama gdje simbionti žive unutar svoga domaćina i direktno se prenose na njegove potomke (Moran *et al.* 2008).

4) Interakcije koevoluiraju i konstantno mijenjaju geografski mozaik

Istraživanjem jednakih interakcija na različitim lokacijama vide se dokazi koevolucije na djelu. Svaka grupa vrsta koje su u interakciji unutar mjesne zajednice je potencijalni maleni koevolucijski eksperiment. Svaka lokalna populacija tih vrsta je takođe genetički različita od drugih populacija iste vrste, a svaka od tih populacija na jedinstven način djeluje s drugim vrstama jer je svaki okoliš definiran jedinstvenim selektivnim pritiscima.

Dalje u tekstu bit će detaljno pojašnjen koncept geografskog mozaika, ali ukratko teorija geografskog mozaika polazi od pretpostavke da će se dugoročno na dinamiku koevolucije često javljati u većem geografskom području nego unutar mjesnih populacija.

Danas postoje odlike ne studije o tim mozaicima. Primjerice, vjeverice su koevoluirale s etinjama u mnogim regijama Sjeverne Amerike i Euroazije, a tamo gdje vjeverica nema, etinja će se koevoluirati s pticama roda *Loxia* (crossbills). Znajuće etinja i ptica pokazuju točno takve geografske razlike kakve bi se očekivale ako se usporede područja u kojima žive vjeverice i ona bez vjeverica (Edelaar i Benkman 2006; Siepelski i Benkman 2007; Parchman i Benkman 2008; Benkman i Parchman 2009; Benkman 2010).

4. MOGUĆA KOEVOLUCIJA HERBIVORNIH DINOSAURA I BILJAKA

Koncept o koevoluciji prvi je postavio Charles Darwin u svome djelu *O podrijetlu vrsta*, tijekom godina taj se koncept polagano definira dok znanstvenici pokušavaju shvatiti radi li se u istraživanom primjeru zbilja o koevoluciji. Drugim riječima, svaki oblik reakcije ili suživota koji pridonosi evolucijskoj promjeni, može se nazvati koevolucijom tek nakon iscrpnog istraživanja i odgovarajućih filogenetskih analiza.

² Fitnes: pojam koji je teško definirati, a koji dolazi iz evolucijske biologije i populacijske genetike; opisuje prosječan broj potomaka kroz jednu generaciju koji su povezani s jednim genotipom u usporedbi s drugim genotipom u populaciji. Dakle genotipovi koji stvaraju više potomstva imaju veću prednost.

Danas postoji mnoštvo primjera za koevoluciju, cvijeće i bumbari primjerice. Utjecaj jedne vrste na drugu je vidljiv i ne može se poreći. Kroz prošlost su mnoge vrste izumirale ili gotovo izumrle zbog slučajnog ili namjernog kontakta sa stranom vrstom. Postoje mnogi primjeri: sive vjeverice koje su protjerale crvene vjeverice u Engleskoj, oposumi su uništili cijelu populaciju neletećih ptica na Novom Zelandu, ovjekovo istrebljenje ptice dodo na Mauricijusu.

Indirektna izumiranja su još jedan oblik interakcije koji nema previše veze s koevolucijom - istrebljenje vrste bez ikakvog razmišljanja o posljedicama može uiniti veliku štetu ekosistemu, od najmanjih beskralješnjaka do najvećihih predatora. Takva vrsta izumiranja (moglo bi se nazvati i domino-efektom) najčešće pogađa različite vrste koje ekstremno ovise jedna o drugoj. Primjeri za to uključuju šest vrsta gnjida koje su izumrle nestankom papige vrste *Conuropsis carolinensis* te jedne vinske sorte u Singapuru s kojom je izumrla i odredena vrsta leptira koja je o njima ovisila. Mogući budući scenarij obuhvaća obalu Kalifornije gdje se nalazi osjetljiv ekosistem triju vrsta - morski ježinci, kelp³ i morske vidre koje u potpunosti ovise jedna o drugoj.

Morske vidre drže populaciju ježinaca pod kontrolom koji bi inače pojeli cijelu "šumu" kelpa. Bez kelpa bi nestao cijeli niz organizama, a bez dovoljno velike populacije ježinaca, populacija vidri bi drastično opala.

Partnerstvo, tj. mutualizam je još jedan oblik interakcije među organizmima. Najpoznatiji primjer je odnos između mrava i drva akacije. Akacija mravu pruža hranu i dom u šupljim trnovima, a mravi zauzvrat uklanjaju gljive i spore i brane biljku od herbivora. Ovaj se primjer u literaturi često navodi kao primjer koevolucije što opet pokazuje kako je nekad teško razlikovati.

Svi gore navedeni primjeri pokazuju na koliko različitim načinima mogu utjecati jedna na drugu. Usprkos tomu što su ovo sve primjeri iz današnjeg doba, zasigurno mogu dobiti da su se takvi odnosi javljali i kod najranijih oblika života.

U knizi *Dinosaur Heresies* Boba Bakker-a postoji poglavljje *Mesozoic Arms Race* u kojem autor opisuje kako herbivori i karnivori potiču evoluciju jedni drugih, drugim riječima nađelu je prava koevolucija. Teropodi su rasli kako bi mogli loviti veće i plijen, herbivori su rasli još viši, a osim velikih razvili su se i rogovi, zubi, kandže, brzina i agilnost, razni oklopi i društvene interakcije - konstantno su se stvarale značajke koje su pojedinim taksonima omogućile preživljavanje i mjesto pri samom vrhu hranidbenog lanca. One vrste koje se nisu prilagodile, izumrle su. To je klasični primjer prirodne selekcije.

Drveće i kopnene biljke također su bile dio borbe za život i njihova mogućnost da uzdrže ogromne populacije divovskih herbivora bio je direktni odgovor na intenzivnu ispašu tih biljojeda. Kako su herbivorni dinosauri rasli i postajali sve sofisticiraniji u otkidanju, žvakajući i probavajući biljne hrane, biljke su se morale prilagoditi ili biti u protivnom izumrle. Morale su pronađene i načini kako podnijeti stres konstantnog otkidanja, brzo se razmnožavati i rasti u nepovoljnim područjima.

Injenica da je postojalo toliko mnogo biljojednih dinosaurova različitih oblika i veličina ukazuje da su bili vrlo uspješni. Maleni ornitopodi su pasli bilje na nižim razinama, srednje veliki su mogli iskoristiti obje, dok su se životinje poput brachiosaurusa i titanosaurusa hranile na višim razinama. Iako takva podjela djeluje vrlo pojednostavljeni, injenica je da su

³ Kelpi (lat. Laminariales) su red velikih smrdljivih algi, koje žive u podvodnim "šumama" u plitkim dijelovima oceana.

biljojedni dinosauri evoluirali u toliko mnogo različitih i kompleksnih varijeteta jer su se morali nositi s konstantno evoluirajućim biljkama.

Za vrijeme krede evolucija herbivornih dinosaura postala je još kompleksnija. Iguanodonti i hadrosauriani razvili su "dentalne baterije"⁴ koje su uvelike olakšale preradu hrane, a to je biljke tjeralo na daljnju evoluciju. U literaturi takođe postoje navodi da su dinosauri odgovorni za pojavu cvijeta u biljaka tijekom krede (Bakker 1986). Iako nema osnove ni znanstvenog dokaza koji pokrivaju ovu pretpostavku, oni se mogu imati da je intenzivno herbivorstvo dinosaura potaklo evoluciju cvjetajućih biljaka (Barrett *et al* 2001; Lloyd *et al* 2008).

5. KOEVOLUCIJA BILJAKA I ATMOSFERSKOG CO₂

Tijekom geološkog doba, klima i život na Zemlji blisko su koevoluirali, ograničeni abiotičkim faktorima (promjenjivo Sunce, osvjetljenje, tektonika ploča, vulkani). Samoregulaciju ovog povezanog sistema ispituje geofiziologija, središnji aspekt evolucije biogeokemijskih ciklusa uključujući i koevoluciju biosfere i klime kroz geološku prošlost. Oni se da je temperatura, zajedno s atmosferskim promjenama, igrala bitnu ulogu u ograničavanju evolucije organizama.

Zajedno sa evolucijom kopnenih biljaka, CO₂ i klime kroz zadnjih milijuna godina održala je koncentraciju atmosferskog CO₂ unutar određenih granica, stvarajući složene mreže geofizičkih odgovora na koncentraciju tog plina.

Regulacija klime na Zemlji već milijunima godina ostvarena je ciklusom anorganskog ugljika, gdje je koncentracija stakleničkog plina CO₂ kontrolirana vulkanskim erupcijama i rekristalizacijom silikatnih stijena.

Pozitivan odgovor biljaka iniciran je promjenom globalne koncentracije atmosferskog CO₂ što nepovratno utječe na gustoću rasporeda stomatalnih pora na lišću u kopnenih biljaka. Manja koncentracija CO₂ utječe na površinu guste guste, što rezultira smanjenjem temperature lista gubitkom latentne topline evaporacijom.

Smanjenje količine CO₂ takođe opisano smanjuje temperaturu okoliša zbog smanjenog efekta staklenika te vlažnost okoliša, a pri hladnijoj temperaturi i sušem zraku umanjuje se otpor isparavanju vode iz lista što dodatno hlađi biljku. Zbog mogućnosti efikasnijeg hlađenja, razvilo se novo drvo sa većim listovima koje je moglo primiti više Sunčevog zračenja bez opasnosti od pregrijavanja. Takođe, zbog gušće rasporeda enih pustinja na listu i jača karboksilacije RUBISC-a raste stopa fotosinteze. Sve to pogoduje evoluciji većih, produktivnijih biljaka sa više lišća, razvijenim ksilemom i korijenskim sustavom.

Tijekom ranog devona, koncentracije CO₂ su bile vrlo visoke, a kopnene biljke male, obično bez lišća, sa golim jednostavnim ili blago razgranatim aksijalnim stabljikama. Kako su količine ugljikovog dioksida počele padati, u idućih 40 milijuna godina raste i gustoća rasporeda enosti stoma na površini listova, a time i njihova veličina. Već i listovi bili su okidači paralelne evolucije drveća i rasta maksimalna visina naglo povećala te su se počele stvarati šume. Krajem devona veličina listova postigla je 80% svojeg maksimalnog rasta, promjer

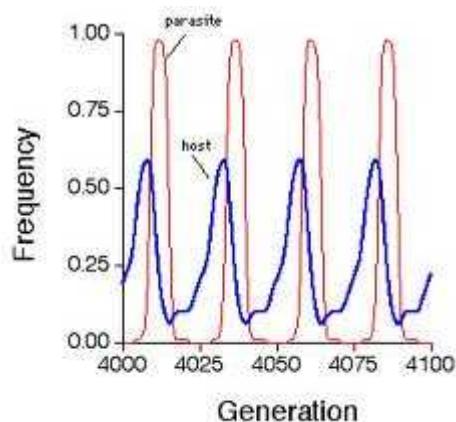
⁴ "Dental batteries", gornja deljusta i donja zubna kost nosile su niz od oko 40 zubi, a svaki je zub još imao 3-5 zamjenskih zuba.

stabljike je porastao s 3 mm na 1,5 m, a visina cijele biljke s nekoliko centimetara do visine više od 30 metara.

Razvija se složeniji sustav korijenja koji u vrš uje biljku u tlo i crpi velike koli ine vode i nutrijenata, te ulazi u mikorizu s gljivama. Ta rastu a biomasa sve više koristi atmosferski CO₂. Međutim, krajem trijasa i po etkom jure, erupcijom Središnje atlantske magmatske provincije Zemlju zahvađaju pojava i uvjeti stakleni kog efekta. Vrlo topla, suha klima i fiziološki teško podnošljive razine CO₂ (nekoliko tisuća ppm) ograničavaju primarnu produkciju i potrošnju ugljika što još dodatno povećava količinu atmosferskog CO₂.

6. HIPOTEZA "CRVENE KRALJICE"

Evoluciju ne pokreće samo adaptacija na okolinu, već i interakcije između vrsta. Koristeći visoko propusnu tehnologiju DNK sekвencioniranja u Centre for Genomic Research na University of Liverpool, tim znanstvenika je promatrao virus koji su evoluirali stotinama generacija da bi inficirali bakterije. Otkrili su da, kada su bakterije mogле evolucijski razviti obranu, virusi su brže evoluirali i generirali su već u raznolikost naspram situacije kada se bakterije nisu mogle prilagoditi virusnoj infekciji. Koristili su virusе koji brzo evoluiraju kako bi mogli promatrati stotine generacija evolucije. Otkrili su da se na svaku virusnu napadku strategiju bakterija prilagodila svoju obranu što je pokrenulo neprekidni krug koevolucijske promjene. Usporedili su to s evolucijom na fiksnoj meti, onemogućujući i bakterijinu sposobnost prilagodbe virusu. Ovi eksperimenti su pokazali da koevolucijske interakcije između vrsta rezultiraju genetički raznovrsnijim populacijama nasuprot primjerima gdje se domaći inženjering mogao prilagoditi parazitu. Virus je mogao evoluirati dva puta brže kada je bakterijama bilo dozvoljeno da evoluiraju paralelno s njim. To sve ukazuje na hipotezu "Crvene Kraljice".



Slika 2. Dinamika hipoteze "Crvene Kraljice": rezultati kompjuterske simulacije za koevolucijski odnos parazita i domaćina. Plava linija označava frekvenciju genotipa domaćina; crvena linija označava frekvenciju genotipa parazita koji ga napada. Primijetite da oba genotipa vremenom osciliraju, kao da "kruže". Model predviđa da se i domaći inženjering spolno razmnožavaju, te da domaći inženjering ima razvijen sustav prepoznavanja stranog organizma.

Hipoteza "Crvene Kraljice" se koristi za opisivanje dviju sličnih ideja, a obje se temelje na koevoluciji. Prvobitna je ideja da bi koevolucija mogla dovesti do situacije u kojoj je vjerojatnost izumiranja relativno konstantna tijekom milijuna godina (Van Valen 1973). Bitne ideje je, da bi u interakcijama koje su uvrstoj koevoluciji, evolucijska promjena od strane jedne vrste (na primjer plijen ili domaćina) mogla dovesti do izumiranja druge vrste (na primjer predator ili parazit) i da je vjerojatnost takvih promjena opravdano neovisna o dobi vrsta. Van Valen zove ideju hipotezom "Crvene Kraljice" jer se prema njegovom vjetuju, vrsta morala "pokrenuti" (evoluirati) da bi ostala na istom mjestu (preživjela). Teorija, koja je prvi put izložena 1970-ih, dobila je ime po odlomku iz priče Lewisa Carrola "Alisa s one strane ogledala" – "Trebaš truditi koliko god brzo možeš kako bi ostao na istom mjestu." Ta rečenica ukazuje na to da su vrste u konstantnoj utrci za preživljavanjem i moraju kroz vrijeme nastaviti s evolucijom novih načina samoobrane.

Druga ideja je da je koevolucija, posebice između domaćina i parazita, mogla dovesti do zadobivenih oscilacija u frekvenciji genotipa. Ova ideja daje osnovu za jednu od vodećih hipoteza dosljednosti seksualnog razmnožavanja (Bell, 1982). U vrsta gdje je moguće nespolno razmnožavanje (kao u mnogih biljaka i beskralješnjaka), koevolucijske interakcije s parazitima mogu potaknuti odabir spolnog razmnožavanja kao način da se smanji rizik od infekcije potomstva. Zabilježeni su brojni važni doprinosi hipotezi "Crvene Kraljice" koja se odnosi na seksualnu reprodukciju. W.D. Hamilton i John Jaenike bili su među prvima pionirima te ideje.

Povijesno gledano, pretpostavljalo se da je evoluciju pokretala potreba za prilagodbom okolini ili staništu. Hipoteza "Crvene Kraljice" je poljuljala ovu teoriju isti učenici da zapravo prirodna selekcija proističe iz koevolucijskih interakcija s drugim vrstama a ne s interakcijama s okolinom, pretpostavlja da su evolucijske promjene proistekle iz uzročno-posljedične veze adaptacija vrsta u stalnoj borbi za opstanak.

7. KOEVOLUCIJSKA UTRKA U NAORUŽANJU

Koevolucija se takođe objašnjava gore opisanom metaforom "Crvene Kraljice". No, vrlo je različiti procesi pokrenuti dinamiku "Crvene Kraljice". Takođe razlikujemo dva različita koevolucijska modela (Woolhouse *et al.*, 2002). Prvo, dinamika utrke u naoružanju (arms race dynamics, ARD) sa selekcijom koja ne ovisi o frekvenciji i gdje obje vrste kontinuirano nakupljaju mutacije. Drugo, dinamika kolebajuće selekcije (fluctuating selection dynamics, FSD) gdje s vremenom osciliraju frekvencije primjerice domaćina i parazita zbog negativne selekcije ovisne o frekvenciji. Takođe, mogu se koristiti numeričke simulacije koje pokazuju kako ove dvije koevolucijske pokrete kežne snage vremenom doprinose vrlo različitim modelima adaptacije (Gandon & Day, u tisku). Naravno, te dvije vrste dinamika takođe predstavljaju dva ekstrema u kontinuumu kompleksnijih modela interakcija (Agrawal & Lively, 2002). Nadalje, ako su u interakciju uključeni višestruki lokusi, neki će evoluirati prema FSD, a drugi slijediti primjer ARD.

U evolucijskoj biologiji, koevolucijska utrka naoružanjem je evolucijska bitka između koevoluirajućih gena koji razvijaju prilagodbe i obrnute prilagodbe jedan protiv drugog, takođe na naoružanju. Koevoluirajući setovi gena mogu pripadati različitim vrstama, kao što je evolucijska utrka u naoružanju između predavatora i njegove lovline (Vermeij, 1987), ili parazita

i njegovog doma ina. U drugom sluaju, utrka u naoružanju može biti prisutna u pripadnika iste vrste, kao u modelu "runaway evolucije" (Fischer 1930) ili efektu "Crvene Kraljice". Jedan primjer je seksualni konflikt među spolovima. Koevolucija sama po sebi nije nužno evolucijska utrka u naoružanju jer je po definiciji interspecifična – ona isključuje intraspecifične (one unutar vrste) utrke u naoružanju kao što je primjerice seksualni konflikt.

Evolucijske utrke u naoružanju postoje i između ljudi i mikroorganizama – medicinski stručnjaci proizvode antibiotike, a mikroorganizmi evoluiraju u nove, otpornije sojeve.

Utrke u naoružanju se mogu klasificirati kao simetrične ili asimetrične. U simetričnim utrkama, selekcijski pritisak na sudionike djeluje u istom smjeru. Primjer je drveće koje raste u visinu kao rezultat kompeticije za svjetlost, gdje je selektivna prednost svake vrste povećana visina. Asimetrična evolucijska utrka za naoružanjem obuhvaća kontrastni selekcijski pritisak kao što je primjer geparda i gazele. Gepardi evoluiraju da postanu što bolji u lovu i ubijanju plijena, a gazele da što bolje izbjegnu biti uhvate.

8. KOEVOLUCIJSKA TEORIJA GEOGRAFSKOG MOZAIKA

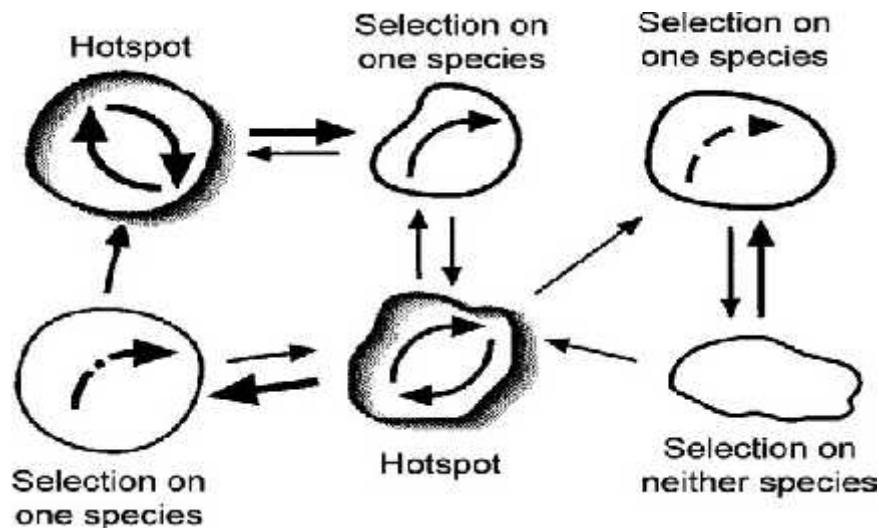
Teorija geografskog mozaika polazi od prepostavke da će se dugorođeno na dinamiku koevolucije čestiti javljati u većem geografskom području nego unutar mjesnih populacija (Thompson, 1994). Bazirana je na injenici da se vrsta može prilagoditi i postati specijalizirana za druge vrste različito u zasebnim regijama. Moguće je da vrsta uključena u međuvrsnu interakciju u jednom zemljopisnom području, u drugim zemljopisnim arealima neće biti ni prisutna. Ovaj geografski mozaik o razvijanju međusobnih odnosa pruža sirovину za ukupan smjer koevolucije, koja se javlja kada se najpogodniji geni u lokalnim populacijama šire na ostale populacije.

Neke lokalne populacije malo pridonose cjelokupnoj koevoluciji između dvije ili više vrsta, dok su druge populacije presudne za taj proces. Vrlo zarazan oblik parazita koji je nedavno zarazio lokalnu populaciju može izazvati izumiranje populacije svog domaćina,imeće izazvati i svoj nestanak. U drugoj populaciji evolucija snažnog, otpornog domaćina može izazvati nestanak populacije nametnika. A u nekim sljedećim populacijama te dvije vrste će koegzistirati, ali će evoluirati na različite načine. Tijekom dugog razdoblja, neke prilagodbe u tim populacijama će se širiti na druge populacije i utjecati na cjelokupni smjer koevolucije parazita i domaćina. Slike ne geografske razlike u interakciji znaju se javljati između predatora i plijena i kompetitora i mutualista.

Da bi se neki oblici koevolucije mogli događati na geografskoj razini, mnoge populacije vrsta koje su u interakciji moraju biti održive na lokalnoj razini (metapopulacije), kao i preko širokih geografskih raspona. Ukoliko je vrsta ograničena na samo nekoliko populacija, nestaje geografski mozaik različitih prilagodbi koji pokreće koevolucijske procese.

Dakle, u nekim dijelovima unutar svog geografskog područja, vrste koje su u interakciji nasto koevoluiraju stvarajući koevolucijske takozvane "vruće to ke", gdje je selekcija uzajamna, a u drugim područjima "hladne to ke", gdje ne dolazi do uzajamne selekcije. U nekim staništima parazit može nametnuti jaku selekciju populaciji svog domaćina, dok će negdje drugdje s istim domaćinom živjeti u ulozi komenzala. Dakako do

koevolucijske interakcije dođe bilo gdje, događaju se na različite načine u različitim ekosistemima. Ti mozaici geografske selekcije i koevolucijske vruće i hladne točke se, zauzvrat, stalno mijenjaju kako se zbog mutacije gena, protoka gena⁵, službenog genetskog drifta⁶ i dinamike metapopulacija⁷ u populacijama stalno pojavljuju i nestaju nove osobine. Rezultat je konstantno mijenjajući i geografski mozaik koevolucijskih interakcija, gdje teorija geografskog mozaika koevolucije daje oblik proučavanju načina na koji spomenuti procesi zajednički oblikuju raznolikost i prilagodbe interakcija među vrstama.



Slika 3. Dijagram nekih od najvažnijih komponenti geografskog mozaika koevolucije između dvije vrste. Interakcije između lokalnih zajednica su prikazane kao strjelice unutar kružnica i navode djelovanje selekcije na jednu ili obje vrste. Razlike u kutovima strjelica pokazuju razlike među zajednicama u načinu kako na vrstu djeluje selekcija. Razlike u debljini i izgledu linija strjelica prikazuju razlike u snazi ili načinu prirodne selekcije. Strjelice koje povezuju zajednice upućuju na genetski tok, gdje deblje linije značaju i genetski tok. Na ovom dijagramu, koevolucijske vruće točke (tj. zajednice u kojima je selekcija uzajamna među vrstama u interakciji) su unutar deblje kružnice od koevolucijskih hladnih točaka (zajednice gdje prirodna selekcija ne djeluje na vrste u interakciji ili nije uzajamna) (Thompson 2005).

Koncept koevolucije esto izaziva kontroverze unutar evolucijske biologije. Neki je smatraju glavnim faktorom u oblikovanju živog svijeta (Darwin 1859; Boucher et al. 1982; Janzen 1983; Thompson 1989, 1994; Grimaldi 1999) dok neki misle da je njezina važnost ipak malo preувjetljiva (Janzen 1980; Schemske 1983). Budući da koevolucija djeluje uglavnom na razini populacije, zbog recipročne koadaptacije populacije, ije su vrste u snažnoj interakciji trebale bi imati zajedničke znakove.

⁵ Protok gena ili migracija gena – kretanje alela između populacija migracijom jedinki. Migracija gena može povećati varijacije unutar populacije.

⁶ Genetički drift – odnosi se na promjene u frekvenciji alela u genskoj zalihi koje su uvjetovane službenošću. U velikim populacijama je manja vjerojatnost da će doći do genetičkog drifta. Genetički drift se odvija kad se službeno samo određeni lanovi populacije razmnožavaju i prenose gene u iduće generacije.

⁷ Metapopulacija se sastoji od grupe prostorno odijeljenih populacija iste vrste koje su u nekakvoj interakciji.

9. PRIMJERI KOEVOLUCIJE

9.1. DARWINOVE ORHIDEJE

Orchidaceae, porodica orhideja, je jedan od najraznolikijih i najbolje evoluiranih biljnih rodova. Charlesa Darwina su te biljke fascinirale i napisao je knjigu pod naslovom *Oplodnja orhideja*. Ta knjiga bila je jedna od Darwinovih prvih demonstracija ideje o koevoluciji, koncept koji je predstavio u svojoj najpoznatijoj knjizi *O podrijetlu vrsta*. Dakle, najjednostavnija definicija koevolucije je da je evolucija jedne vrste biti pogodna evolucijom druge. U ovom slučaju, evolucija jedne vrste, orhideje, određena je postupcima druge vrste, kukca. Taj koncept je lako dokazati kad se razmotri razina specifičnosti u opršivanju orhideja.

Prvo, kratki uvod u proces opršivanja orhideja: prašnik je struktura poput male stabljike koja na svom vrhu nosi pelud, muški dio cvijeta. Kada kukac posjeti cvijet, pelud mu se zlijepi za glavu ili proboscis (jezik, rilo). Kako kukac napušta cvijet i posjećuje sljedeći, polen s njega pada na tu žensku, ženski dio cvijeta.

Možda je darwinova orhideja, *Angraecum sesquipedale* jedna od najspecifičnijih evoluiranih orhideja. Cvijet te biljke ima oko 30 cm dugu ostrugu. Dno ostruge ispunjeno je nektarom. Nakon mnogih pokušaja da ukloni prašnike, Darwin je shvatio da samo moljac s rilom dugim 30 cm može ispitati nektar ove biljke i time odvojiti prašnike i sakupiti pelud. U to doba, takav kukac nikada nije pronađen, međutim Darwin je predviđao da, ako je princip koevolucije istinit, taj kukac mora postojati.



Slika 4. Orhideja *Angraecum sesquipedale* i opršiva *Xanthopan morganii praedicta*

Ni 21 godinu nakon toga otkriven je afrički ljiljak, *Xanthopan morganii praedicta*. Taj moljac je imao 30 cm dugo rilo i promatran je kako se hrani pažljivim umetanjem rila u ostrugu darwinove orhideje. To je bio ogroman uspjeh za Darwinovu teoriju koevolucije i veliki korak u evolucijskoj biologiji.

Jake simbiotske veze koje nastaju između orhideja i kukaca pomažu nam da shvatimo koliko su složeni ti cvjetovi i koliko ovisni o svojim opršivama. Današnji moderni uzgoj, posebice uporaba pesticida, može biti uzrok nestajanja mnogih vrsta kukaca, a time direktno i

nestanak orhideja. Primjerice vanilija, vrijedan lan porodice orhideja i ekonomski i za naš užitak. Pela koja opršuje vaniliju kriti no je ugrožena, što zna i da se trenutno vanilija opršuje ru no kako bi se zadovoljila rastu a potražnja diljem svijeta. Međutim, mnoge vrste orhideja nikada neće dobiti sredstva za tako složene i skupe na ine opršivanja i mnogo će pretrjeti gubitkom samo jedne vrste kukca.

9.2. KOEVOLUCIJA KOD PTICA

Ptice su esti važni sudionici u koevolucijskom procesu. Primjerice, predatorstvo ptica potiče mimetike leptire na koevoluciju. Neki leptiri su razvili mogućnost pohranjivanja otrovnih kemikalija iz biljaka koje jedu dok su u stadiju gusjenice te tako postaju neukusne. To im učinjuje šansu da budu pojedeni budući da su ptice, koje su već pokušale pojesti takve leptire, izbjegavati ponovni napad na njih. Drugi leptiri su postupno razvijali šarene uzorke koji oponašaju one nejestivih vrsta ("modela"). Za modele je nepovoljno da ih se oponaša jer ako se oponašatelji jako razmnože, onda će većina leptira koja ima uzorke poput modela biti jestiva, a ptice će nastaviti napadati modele. Stoga mimikrija vjerojatno dovodi do koevolucijske utrke – oponašatelji evoluiraju i oponašaju uzorke boja modela, a modeli evoluiraju tako da se ponovno razlikuju od oponašatelja. Ptice bi zapravo mogle biti uključene u cijeli koevolucijski kompleks, one koje mogu raspoznati model od oponašatelja, dobiti će više hrane i utrošiti manje vremena i napora.

Prepostavlja se da su ptice, naravno, direktno uključene u mnoge koevolucijske veze sa svojim kompetitorima, predatorima, plijenom i parazitima. Dobro istražen primjer je odnos ptica *Nucifraga columbiana* i *Gymnorhinus cyanocephalus* s borovima roda *Pinus*. *Gymnorhinus cyanocephalus*, vrsta šojske, nosi ime bora i u njima se pinjolima redovito hrani. Ta je ptica vrlo važna u regeneraciji i rastu bora budući da ima naviku skupljanja velikih zaliha sjemenki koje zatrپava pod zemlju za kasnije hranjenje, a mnoge od tih sjemenki izrastu u novu biljku. *Nucifraga columbiana* (Clarck's Nutcracker) je isto stvar sa sjemenkama bora *Pinus albicaulis*. Tako je razvoj dugih i srpastih kljunova kod južnoameričkih kolibrija koji odgovaraju dugim i srpastim cvjetovima iz kojih izvlače nektar (i opršuju biljku) još je jedan ostaci primjer koevolucije.

Pustinjski kolibri i i zakriviljeni cvjetovi roda *Heliconia* (koje sve ešte viđamo kao rezano cvijeće u hortikulturi) daju upadljive primjere potonjeg fenomena koevolucije u nizinskim predjelima vlažnih kišnih šuma Srednje i Južne Amerike. Dakle se i vrijeme cvjetanja ovog cvijeće podudara sa sezonom parenja kolibrija (Temeles i Kress 2003).

Mnoge ptice koje se hrane voćem, posebice u tropskim kišnim šumama, koevoluiraju s biljkama i u plodove konzumiraju. Ptice dobivaju hranu i zauzvrat izmetom raspršuju biljne sjemenke otporne na probavu. Biljke su razvile mnoge karakteristike kako bi olakšale disperziju, a ponašanje i prehrana ptica su dale odgovor na te promjene. Konkretno, biljke su razvile upadljive boje, neutralnog mirisa i mesnatе plodove za privlačenje onih koji će raspršivati njihove sjemenke. Koevoluirale su s obzirom na savršeni vid ptica; biljne vrste koje koevoluiraju sa sisavcima slijepima na boje imaju, naprotiv, plodove nezanimljivih boja, ali zato intenzivnog mirisa i okusa. Biljke i u svim sjemenke raspršuju ptice razvile su plodove s огромnim sjemenkama pokrivenih tankim, mesnatim i vrlo nutritivno vrijednim slojem, što će natjerati pticu da proguta cijeli plod jer bi bilo preteško samo otrgnuti mesnati dio. Kao odgovor na to, ptice koje se hrane isključivo voćem, razvile su kljun koji mogu široko

razjapiti da progutaju cijeli plod, i probavni sustav takav da brzo rastopi mesnati sloj s velike sjemenke koju će zatim izbaciti.

Vjerojatno najdramatičniji primjeri ptičje koevolucije su oni koji se odnose na parazite legla, kao što su kukavice i neki vorkaši i njihovi domaćini. Parazitirajuće vrste legu jaja koja izgledom oponašaju jaja domaćina te mlade s osobinama koje potiču u domaćina da ih hrani, oni sav posao prepustaju zamjenskim roditeljima koji potom leže na jajima, hrane i podižu mладунče koje najčešće nije njihove vrste. U većini slučajeva, ovo parazitiranje nema negativne posljedice na reprodukciju zamjenskih roditelja. Kao odgovor na to, neki domaćini su razvili sposobnost raspoznavanja svog i parazitskog jajeta i razne metode uništavanja istog. Kao što se moglo očekivati, smeđe glavi vorkaši (*Molothrus ater*) imaju najopasniji utjecaj na domaćina kao što je kirtlandski trstenjak (*Setophaga kirtlandii*) za kojeg se smatra da je tek nedavno podvrgnut napadima vorkaša te još nije imao vremena razviti obrambene reakcije.

Iz istraživanja o prehrabrenim navikama i oblicima kljuna kod različitih skupina ptica mogu se istaći mnogi primjeri koevolucije kao odgovora na kompeticiju među pticama iste vrstama. Ovdje, kao i u drugim navedenim slučajevima, izravni dokaz za koevoluciju nedostaje. Nedostaje iz istog razloga iz kojeg postoji vrlo malo slučajeva običnih evolucijskih jedinstvenih promjena u cijelosti promatranih u prirodi. Proces se odvija preko stotina ili tisuća generacija i potrebne su izvanredne okolnosti da evolucija bude "uhvaćena na djelu".

9.3. OSTALI PRIMJERI KOEVOLUCIJE

Još jedan primjer koevolucije su krijesnice. Mužjaci i ženke krijesnice međusobno komuniciraju svjetlosnim signalima. Oba spola su prošla koevoluciju i kao pošiljatelji i kao primatelji signala. Svjetlosni signali služe pronašljuju partnera. Mužjaci vrste *Photinus macdermotti* u letu odašilju ritmičke sljedove svjetlosti specifične za tu vrstu. Ženka očekuje mužjaka na zemlji i s odgodom od jedne sekunde odgovara na svaki drugi njegov svjetlosni signal svojim signalom. Mužjak tu svjetlost prepozna kao specifičan odgovor, slijedeći kraj odabrane ženke i pari se s njom. Međutim, ženke drugih vrsta mogu dešifrirati njihov tajni signalni kod. Odgovaraju mužjaku s identičnim svjetlosnim signalom kao ženke *Photinus macdermotti*, a kada mužjak sleti do njih biva pojeden. Ovdje koevolucija stvara odnos plijena i predavatelja. Predator stvara selektivni pritisak na plijena i tjeri ga da svako malo mijenja svoje komunikacijske svjetlosne signale kako bi barem neko vrijeme mogao komunicirati bez opasnosti.

Primjer antagonističke koevolucije je leptir lastin rep (*Papilio machaon*) i gusjenica živi na biljci iz porodice citrusa *Ruta chalepensis*. Gusjenica lastinog repa u početku izgleda kao što je izmet, što predstavlja prilagodbu za zaštitu od predavatelja, kasnije postaje zelena sa crnim i narančastim označenjima. Dodatno je štitne žlijezde na ekonomskoj dijelu glave koje u slučaju uznemiravanja ispuštaju neugodan miris po mošusu. Ruta luči i etere na ulja koja djeluju kao repelent biljojednim kukcima. Gusjenica lastinog repa je razvila otpornost na te otrovne supstance, čime smanjuje kompeticiju s drugim herbivornim kukcima.

Već spomenuta akacija tj. bagrem (*Acacia cornigera*) stupa u koevoluciju s mravom vrste *Pseudomyrmex ferruginea*. Mrav štiti biljku od drugih kukaca i biljaka koje s akacijom

kompetitiraju za Sun evu svjetlost, dok biljka mrvima pruža hranu i sklonište larvama u šupljim trnovima.



Slika 5. Šuplji trnovi akacije kao zaklon mrvima

Ipak, neke vrste mrava izrabljuju biljke na kojima žive bez izmjene usluga, takvima su dana brojna imena poput "varalica", "izrabljiva a" i "kradljivaca". Iako varaju i mravi ne zna ajnu štetu reproduktivnim organima biljke na kojoj obitavaju, njihov utjecaj na fitnes doma ina teško je predvidjeti i ne mora nužno biti negativan.

Koevolucija predatora i plijena objašnjena je primjerom vodenjaka vrste *Taricha granulosa* i obi nom zmijom podvezicom *Thamnophis sirtalis*, široko rasprostranjenom u Sjevernoj Americi. Vodenjaci su otrovni, proizvode snažan neurotoksin koji pohranjuju u koži. Zmije su nizom genetskih mutacija razvile otpornost na taj toksin te se hrane vodenjacima. Takav odnos me u njima tjera vodenjaka da pove ava koli inu svog otrova do ekstremnih granica. On posjeduje tetrodotoxin, snažan neurotoksin za koji ne postoji protulijek. Veže se za kanale natrija u živ anim stanicama i tako onemogu ava normalan protok natrija, što dovodi do paralize i smrti. Ovo je primjer koevolucije jer opstanak tjera svaki pojedini organizam na promjenu kao odgovor na promjenu drugog organizma.

Australska širokoglava zmija (*Hoplocephalus bungaroides*) je relativno mala vrsta unutar porodice otrovnica *Elapidae* i primarno se hrani jednom vrstom macaklina (*Oedura lesuerii*). Otkriveno je da su populacije macaklina koje su u simpatrijskom odnosu sa spomenutim zmijama, razvile sposobnost da detektiraju i reagiraju na miris svog predavatora (Downes i Shine 1998). Njihovi eksperimenti su pokazali da macaklini ne e ulaziti u pukotine stijena ako na tom podru ju osjete miris zmije. S druge strane, zmija je evoluirala na na in da e duže ostati nepomi na što smanjuje intenzitet njezinog mirisa koji se širi kroz pukotine stijene. Nadalje, pokazali su da alopatrijske populacije macaklina nisu reagirale na miris zmije, a osim toga, macaklini nisu reagirali na isti na in na druge vrste zmija kojima macaklini nisu pljen (Brodie *et al.* 2002; Brodie *et al.* 2005; Hanifin *et al.* 2008).

U mutualisti koj simbiozi, biljku juku (*Yucca whipplei*) opršuju isklju ivo moljci vrste *Tegeticula maculata*. Moljci posje uju samo jednu vrstu juke, hrane se sjemenkama unutar cvijeta i usput posebnim usnim privjescima prikupljaju pelud. Pelud je vrlo ljepljiv i ostaje zalijepljen na ustima moljca dok ne posjeti drugi cvijet. Zauzvrat, juka moljcu pruža mjesto

gdje će položiti jaja, duboko unutar cvijeta gdje su sigurna od potencijalnih predatora. Opet vidimo primjer koevolucije jer prilagodbe koje su razvije dokazuju kako su evoluirale s ciljem da ovise jedna o drugoj.

Mutualizam se događa i kod ljudi, primjerice bakterija koja najviše radi za ovjeka je *Escherichia coli* (*E. coli*). Nalazimo je u ljudskom organizmu, u crijevima, gdje s nama živi u simbiozi – ljudski organizam joj daje hranu, a ona zauzvrat vitamin K2. No ljudski organizam dom milijunima bakterija koje su povezane s 8 od 10 sustava naših organa. Bakterijske su nam zajednice stabilni partneri koji doprinose ljudskom zdravlju.

Mogući primjer koevolucije koja će se dogoditi je HIV. U istraživanjima je otkriveno da neki pojedinci imaju takvu genetsku predispoziciju da teže obole od AIDS-a, dok se neki ljudi lako zaraze i brzo umiru –ime se njihovi geni brišu. Ako se takva situacija nastavi i ljudski rod ne uspije pronaći lijek ili cjepivo, možda ćemo prisustvovati polaganom evolucijskom pritisku na ljude da postanu otporni na HIV.

10. LITERATURA

Anderson B., Johnson S. D., 2007. The geographical mosaic of coevolution in a plant-pollinator mutualism. *The Society for the Study of Evolution* **62-1** 220-225.

Beccera J. X., 2007. The impact of herbivore-plant coevolution on plant community structure. *Proceedings of The National Academy of Sciences* **18** 7483-7488.

Beerling D. J., Berner R. A., 2004. Feedbacks and the coevolution of plants and atmospheric CO₂. *Proceedings of The National Academy of Sciences* **5** 1302-1305.

Darwin, C., 1859. Postanak vrsta putem prirodnog odabira ili o uvanje povlaštenih rasa u borbi za život (*On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*), Naklada Ljevak, Zagreb, 2000.

Fischer B, Foitzik S., 2004. Local co-adaptation leading to a geographical mosaic of coevolution in a social parasite system. *Journal of Evolutionary Biology* **17** 1026-1034.

Gandon S., Buckling A., Decaestecker E, Days A., 2008. Host-parasite coevolution and patterns of adaptation across time and space. *Journal of Evolutionary Biology* **21**, 1861-1866.

Lunau K., 2004. Adaptive radiation and coevolution – pollination biology case studies. *Organisms, Diversity & Evolution* **4** 207-224.

Thompson J. N., 2010. Four Central Points About Coevolution. *Evolution: Education and Outreach* **3** 7-13.

Thompson J. N., 1994. The Coevolutionary Process, University of Chicago Press, 1994.

www.biology.clc.uc.edu/courses/bio303/coevolution.htm

www.conservation-jobs.co.uk/49947/darwin%20%99s-orchid-and-its-contribution-to-the-theory-of-coevolution/

www.g-o.de/wissen-aktuell-14637-2012-04-04.html

www.liv.ac.uk/researchintelligence/issue39/redqueen.htm

www.natlab.de/pdf/evolution-coevoluton.pdf

www.pespmc1.vub.ac.be/REDQUEEN.html

www.stanford.edu/group/stanfordbirds/text/essays/Coevolution.html

11. SAŽETAK

Velik dio evolucije je koevolucija – paraziti i domaćini, predatori i plijen, kompetitori i mutualisti. Vrste koje su u interakciji jedna drugoj name u selekciju, kontinuirano međusobno preoblikuju i znaju koje i životnu povijest. Takav proces recipročne evolucijske promjene potaknut prirodnom selekcijom je oblikovao mrežu života, stvarajući svijet koji ima ne samo milijune vrsta, već i desetke milijuna interakcija među tim vrstama. Koevolucija oblikuje mrežu života.

Gotovo svugdje na Zemlji, koevolucijske interakcije su omogućile organizmima da iskoriste nove okoliše, tako potiskujući i daljnju diversifikaciju života. A rezultat nije svijet koji djeluje kao samoodrživa jedinica, već divlji, energičan svijet konstantno koevoluirajući mutualisti i antagonisti tih interakcija. Koevolucijski proces je potaknuo takvu raznolikost živog svijeta i stilova života, da su neke vrste preživjele sve periode masivnih izumiranja tijekom povijesti Zemlje. Barem za sad.

12. SUMMARY

Much of evolution is coevolution - of parasites and hosts, predators and prey, competitors, and mutualists. Interacting species impose selection on each other, continually reshaping each other's traits and life histories. This process of reciprocal evolutionary change driven by natural selection has molded the web of life, resulting in a world that not only has millions of species but also tens of millions of interactions among those species. Coevolution shapes the web of life.

Almost everywhere on earth, then, coevolved interactions have made it possible for organisms to exploit new environments, thereby fueling the further diversification of life. The result is not a world functioning as a self-sustaining unit. Rather, it is a wildly dynamic world of constantly coevolving mutualistic and antagonistic interactions. The coevolutionary process has fueled such a diversity of life and lifestyles that, at least so far, some species have made it through each of the periods of mass extinction that have occurred during our earth's history.