

**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 MEĐU VRSTAMA..... | 3 |
| 2.1. PREDATORSTVO..... | 3 |
| 2.2. MUTUALIZAM..... | 4 |
| 2.3. PARAZITIZAM..... | 4 |
| 3. ČETIRI CENTRALNE TEORIJE O KOEVOLUCIJI PO THOMPSONU..... | 5 |
| 4. MOGUĆA KOEVOLUCIJA HERBIVORNIH DINOSAURA 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 čimbenika 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 kojemu 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 tijesno 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 koje su međusobne interakcije različitog 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 precije 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 prvih velikih sisavaca jer su se u potpunosti prilagodile na parazitski način života. Zato današnje trakavice i njihovi precije 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 konačni 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 od jedne vrste.

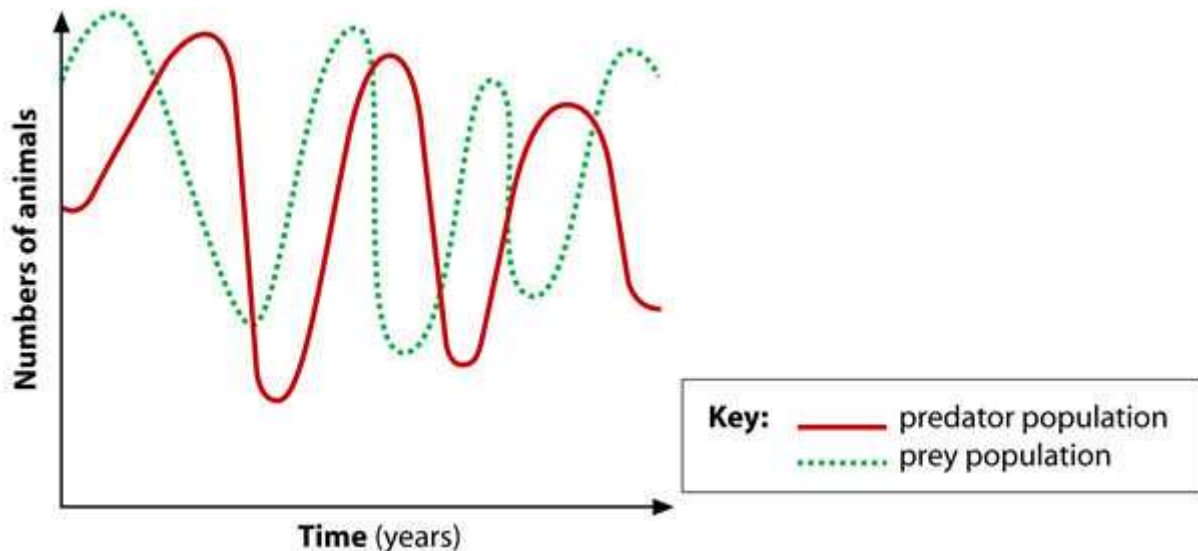
2. INTERAKCIJE ME U VRSTAMA

Odnosi me u organizmima formirani putem koevolucije zovu se simbioze, a obuhvaćaju odnos predator-plijen, mutualizam i parazitizam.

2.1. PREDATORSTVO

Vrlo je jednostavno - predator je organizam koji se hrani drugim organizmom, a plijen 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. Riječ "predator" se uglavnom isključivo 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 plijen evoluiraju skupa. Plijen ili lovina je dio predatorovog okoliša i on ugiba ako ne dođe do hrane, stoga razvija sve prilagodbe koje će mu omogućiti da pojede plijen: brzinu, sposobnost kamuflaže i potajnog prikradanja, dobro osjetilo mirisa, vida i sluha da pronađe plijen, imunost na otrov svog plijena, ali razvija i vlastiti otrov da ubije plijen, odgovarajući i probavni sustav itd. Istovremeno, predator je dio okoliša svog plijena i plijen ugiba ako biva pojeden i zato on razvija sve prilagodbe koje će mu omogućiti da izbjegne takvu smrt: brzinu, sposobnost kamuflaže da se sakrije od predatora, dobro osjetilo mirisa, sluha i vida da uoči predatora, bodlje, rogove, otrov itd.



Slika 1. Odnos populacija predatora i plijena. Predatorima treba plijen da bi preživjeli; veličina populacije plijena ovisi o broju predatora, također populacija predatora ovisi o veličini populacije plijena.

Najbrži lavovi koji su u mogućnosti uloviti hranu i jesti, preživljavaju i razmnožavaju se, tako malo po malo brži lavovi povećavaju svoju populaciju. Najbrže zebre koje su u mogućnosti pobjeći od lavova preživljavaju i razmnožavaju se i, poput najbržih lavova, one povećavaju svoju populaciju. Bitno je shvatiti da dok god oba organizma postaju brža i prilagođavaju se

okolišu, njihov odnos ostaje isti: jer oba postaju brža, ni jedan ne može 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 zebrama ili nosorozima prijete opasnost, ptice lete uvis i upozoravaju ih krikovima, što uvelike pomaže njihovom simbiotu (oznaka za drugog partnera u zajednici).

U mutualističkom odnosu organizmi skupa evoluiraju. Jedan je dio okruženja onog drugog i kako su se prilagođavali svom okolišu, pokušali su "iskorištavati" jedan drugog na način da oboje imaju koristi iz tog odnosa.

Evo još nekoliko primjera za mutualizam:

1. Ptice i cvijet. Ptice lete od cvijeta do cvijeta skupljaju i nektar kojim se hrane. Kada se spuste na cvijet, svojim dlakavim tijelima pakupe nešto polena i kada se spuste na drugi cvijet, prenesu polen na biljku i tako je oprašuju. Dakle, kukac dobije hranu, a cvjetajuća biljka se može razmnožavati.

2. Rakovica i alga. Rakovice žive na plićim predjelima oceanskog dna, a zeleno-smeđe alge nastanjuju leđa 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 mogućnost 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 trakavice, buhe i brumbuljci. Trakavice su segmentirani plošnjaci koji se pričvršćuju za unutarnju stranu crijeva životinja kao što su svinje, krave ili ljudi. Hrane se djelomično probavljenom hranom domaćina i oduzimaju im nutrijente. Buhe štete svojim domaćinima, primjerice psima, time što im grizu kožu, piju krv, i svrbe. Buhe zauzvrat dobiju topli dom. Brumbuljci žive na tijelu kita, i 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 eljusti goveda i divljih svinja. Postoje i parazitske gljivice koje napadaju druge gljivice ili biljke kao što su pšenična hraba i peronospora. Neki znanstvenici tvrde da su jednostanične bakterije i virusi koji žive u sisavcima i izazivaju primjerice običnu 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 oštetiti sa sebe, ali neki organizmi ulaze u simbioze s drugim organizmima koji im pomažu da se riješe parazita. Božje ovčice žive na biljci jedući i biljne uši, biljka se okoristi zaštitom od ušiju, a božja ovčica hranom.

3. ETIRI CENTRALNE TEME O KOEVOLUCIJI PO THOMPSONU

Postoje četiri centralne teme 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 izmijenili 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 prisan da više uopće ne 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 oprašivača. Životinje općenito 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 oprašivača. To stvara dojam da u biološkim zajednicama prevladavaju antagonisti ki odnosi među vrstama, povremeno s neakvom drugom interakcijom. Takav dojam ne uspijeva obuhvatiti jednu od najfundamentalnijih činjenica biologije: prisne koevolucijske interakcije, esto mutualističke, čine bazu svih ekosistema bogatih vrstama. Bez tih interakcija, visoko raznoliki sistemi bi trenutno propali.

U kopnenim zajednicama velik dio organizacije se događa kroz koevolucijsku simbiozu pod zemljom i blizu površini. Lišajevi, koji su koevolucijska interakcija između gljiva i algi, čine važan dio primarne sukcesije u brojnim ekosistemima. Mikoriza, koevolucijska interakcija između gljiva i biljaka, događa se na korijenu većine biljaka i poboljšava biljnu ishranu i rast. Rizobiji, koevolucijska interakcija između 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 mutualistički, mogu biti i antagonistički što kod tih vrsta s dna hranidbenog lanca rezultira složenim koevolucijskim odnosima (Piculell *et al.* 2008).

Slično tome, koevolucijske interakcije čine 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 mutualističkih dinoflagelata i potonja smrt koralja (Weis 2008). U otvorenom moru, planktonske zajednice koje su na dnu hranidbenog lanca, ovise o koevolucijskim odnosima među minijaturnim, tek nedavno detaljno istraženim vrstama. Cijanobakterije roda *Prochlorococcus* su jedne od najvažnijih fotosintetskih organizama u otvorenom oceanu i čine se, najzdašniji 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 među tim ekološki vrlo bitnim, koevoluirajućim domaćinima i virusima (Sharon *et al.* 2009).

U većim dubinama oceana, gdje nema sunčeve svjetlosti, na drugim koevolucijskim interakcijama se grade drugačije zajednice. Kako dubokomorski otvori ispuštaju sumpor i metan, posebne vrste mikroba pretvaraju te spojeve u iskoristivu energiju. Ti mikrobi žive u simbiozi sa školjkašima, kozicama, gastropodima, mnogočetinašima (Nakagawa i Takai 2008) i čine 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 desetljeća postoje istraživanja širokog spektra interakcija pa danas znamo da koevolucijski procesi imaju mnogostruke oblike. Najekstremniji oblik antagonističke koevolucije je koevolucijsko zaoštrenje, eskalacija, što se odražava u "bitci naoružanjem" između predatora i plijena. Selekcija je 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; Seagraves 2010).

Antagonističke reakcije mogu koevoluirati i na suptilniji način. Paraziti i domaćini esto koevoluiraju kroz selekciju koja prednost daje rijetkim genetičkim oblicima (Lively 2010). Lokalni paraziti esto nisu prilagođeni rijetkim oblicima lokalne populacije svojih domaćina. Posljedica toga je, da i ti domaćini s rijetkim genetičkim modelom imaju višu stopu preživljavanja ili reprodukcije od genetski uobičajenih domaćina. Kako ima raste frekvencija u populaciji, prirodna selekcija počinje davati prednost genetičkim oblicima parazita koji i mogu nasti napasti ih. Vremenom selekcija koleba u populaciji i parazita i domaćina, favoriziraju i prvo jedan pa drugi genetički oblik. Na kraju domaćin i parazit nakupljaju višestruke genetičke forme (tj. postaju polimorfni). Evolucija seksualne reprodukcije sama po sebi može biti rezultat spomenutog oblika koevolucijske selekcije (Lively 2010).

Sličan proces kolebajuće selekcije, nazvan koevolucijska alternacija ili izmjena, javlja se kad višestruki plijen (ili domaćin) koevoluiraju s jednim ili više predatora (ili parazita). 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 predatora koji će napadati neke druge vrste plijena, ali također s niskom razinom obrane. Ovakav oblik selekcije ima potencijal stvaranja koevolucijskih grupa predatora 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 fitness² jedna drugoj, ali to čine meću sobnim 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. Često 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 unutra mjesne zajednice je potencijalni maleni koevolucijski eksperiment. Svaka lokalna populacija tih vrsta je često 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 selekcijskim 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 već javljati u većem geografskom području nego unutar mjesnih populacija.

Danas postoje odlične studije o tim mozaicima. Primjerice, vjeverice su koevoluirale s ptinjom u mnogim regijama Sjeverne Amerike i Euroazije, a tamo gdje vjeverica nema, ptinja je su koevoluirale s pticom roda *Loxia* (crossbills). Značajke ptinje 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 Fitness: 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 nelete ih ptica na Novom Zelandu, uvijekovo 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 najvećih 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 određena vrsta leptira koja je o njoj 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 gljivične 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 različitih načina vrste mogu utjecati jedna na drugu. Usprkos tomu što su ovo sve primjeri iz današnjeg doba, zasigurno mogu dovesti na razmišljanje da su se takvi odnosi javljali i kod najranijih oblika života. U knjizi *Dinosaur Heresies* Boba Bakera postoji poglavlje *Mesozoic Arms Race* u kojemu autor opisuje kako herbivori i karnivori potiču u evoluciju jedni drugih, drugim riječima na djelu je prava koevolucija. Teropodi su rasli kako bi mogli loviti veći plijen, herbivori su rasli još viši, a osim veličine 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 klasičan 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 direktan odgovor na intenzivnu ispašu tih biljojeda. Kako su herbivorni dinosauri rasli i postajali sve sofisticiraniji u otkidanju, žvakanju i probavi biljne hrane, biljke su se morale prilagoditi ili bi u protivnom izumrle. Morale su pronaći način kako podnijeti stres konstantnog otkidanja, brzo se razmnožavati i rasti u nepovoljnim područjima.

Činjenica da je postojalo toliko mnogo biljojednih dinosaura 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 pojednostavljeno, činjenica je da su

³ Kelpi (lat. Laminariales) su red velikih smećih 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 često 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, čini se moguće im 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 Sunčevu osvjetljenje, tektonika ploče, vulkani). Samoregulaciju ovog povezanog sistema ispituje geofiziologija, središnji aspekt evolucije biogeokemijskih ciklusa uključujući i koevoluciju biosfere i klime kroz geološku prošlost. Čini se da je temperatura, zajedno s atmosferskim promjenama, igrala bitnu ulogu u ograničavanju evolucije organizama.

Zajednička evolucija kopnenih biljaka, CO₂ i klime kroz zadnjih pola milijuna godina održala je koncentraciju atmosferskog CO₂ unutar određениh 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 raspoređenosti stomatalnih pora na lišću kopnenih biljaka. Manja koncentracija CO₂ utječe na povećanje gustoće što rezultira smanjenjem temperature lista gubitkom latentne topline evaporacijom.

Smanjenje količine CO₂ također općenito 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 hladi biljku. Zbog mogućnosti efikasnijeg hlađenja, razvilo se novo drveće s većim listovima koje je moglo primiti više Sunčevog zračenja bez opasnosti od pregrijavanja. Također, zbog gušće raspoređenosti pušica na listu i jače karboksilacije RUBISC-a raste stopa fotosinteze. Sve to pogoduje evoluciji većih, produktivnijih biljaka s više lišća, razvijenim ksilemom i korijenskim sustavom.

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

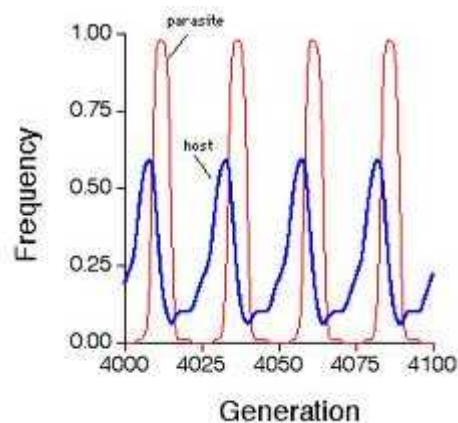
⁴ "Dental batteries", gornja eljust i donja zubna kost nosile su niz od oko 40 zubi, a svaki je zub još imao 3-5 zamjenskih zuba.

stabljuje 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 vršuje biljku u tlo i crpi velike količine vode i nutrijenata, te ulazi u mikorizu s gljivama. Ta rastuća biomasa sve više koristi atmosferski CO₂. Međutim, krajem trijasa i početkom jure, erupcijom Središnje atlantske magmatske provincije Zemlju zahvatio je uvjet stakleničkog 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 pokreću samo adaptacija na okolinu, već i interakcije između vrsta. Koristeći visoku propusnu tehnologiju DNK sekvencioniranja u Centre for Genomic Research na University of Liverpool, tim znanstvenika je promatrao viruse koji su evoluirali stotinama generacija da bi inficirali bakterije. Otkrili su da, kada su bakterije mogle evolucijski razviti obranu, virusi su brže evoluirali i generirali su veću raznolikost naspram situacije kada se bakterije nisu mogle prilagoditi virusnoj infekciji. Koristili su viruse koji brzo evoluiraju kako bi mogli promatrati stotine generacija evolucije. Otkrili su da se na svaku virusnu napadačku 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 domaćin nije 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 domaćin i parazit spolno razmnožavaju, te da domaćin ima razvijen sustav prepoznavanja stranog organizma.

Hipoteza "Crvene Kraljice" se koristi za opisivanje dviju sli nih 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). Bit ideje je, da bi u interakcijama koje su u vrstoj koevoluciji, evolucijska promjena od strane jedne vrste (na primjer plijen ili domaćin) 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 vi enju, 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 pri je Lewisa Carrolla "Alisa s one strane ogledala" – "Trebaš tr ati koliko god brzo možeš kako bi ostao na istom mjestu." Ta re enica ukazuje na to da su vrste u konstantnoj utrci za preživljavanjem i moraju kroz vrijeme nastaviti s evolucijom novih na ina samoobrane.

Druga ideja je da je koevolucija, posebice između domaćina i parazita, mogla dovesti do zadobivenih oscilacija u frekvenciji genotipa. Ova ideja ini osnovu za jednu od vode ih hipoteza dosljednosti seksualnog razmnožavanja (Bell, 1982). U vrsta gdje je mogu e nespolno razmnožavanje (kao u mnogih biljaka i beskralješnjaka), koevolucijske interakcije s parazitima mogu potaknuti odabir spolnog razmnožavanja kao na in 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 me u prvim pionirima te ideje.

Povijesno gledano, pretpostavljalo se da je evoluciju pokretala potreba za prilagodbom okolini ili staništu. Hipoteza "Crvene Kraljice" je poljuljala ovu teoriju istu i da zapravo prirodna selekcija proisti e iz koevolucijskih interakcija s drugim vrstama a ne s interakcijama s okolinom, pretpostavlja da su evolucijske promjene proistekle iz uzro no- posljedi ne veze adaptacija vrsta u stalnoj borbi za opstanak.

7. KOEVOLUCIJSKA UTRKA U NAORUŽANJU

Koevolucija se esto objašnjava gore opisanom metaforom "Crvene Kraljice". No, vrlo e razli iti procesi pokrenuti dinamikom "Crvene Kraljice". esto razlikujemo dva razli ita 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 kolebaju e selekcije (fluctuating selection dynamics, FSD) gdje s vremenom osciliraju frekvencije primjerice domaćina i parazita zbog negativne selekcije ovisne o frekvenciji. Ina e, mogu se koristiti numeričke simulacije koje pokazuju kako ove dvije koevolucijske pokreta ke snage vremenom doprinose vrlo razli itim modelima adaptacije (Gandon & Day, u tisku). Naravno, te dvije vrste dinamika e esto predstavljati dva ekstrema u kontinuumu kompleksnijih modela interakcija (Agrawal & Lively, 2002). Nadalje, ako su u interakciju uklju eni višestruki lokusi, neki e evoluirati prema FSD, a drugi slijediti primjer ARD.

U evolucijskoj biologiji, koevolucijska utrka naoružanjem je evolucijska bitka između koevoluiraju ih gena koji razvijaju prilagodbe i obrnute prilagodbe jedan protiv drugog, sli no naoružanju. Koevoluiraju i setovi gena mogu pripadati razli itim vrstama, kao što je evolucijska utrka u naoružanju između predatora i njegove lovine (Vermeij, 1987), ili parazita

i njegovog domaćina. U drugom slučaju, 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 uhvaćene.

8. KOEVOLUCIJSKA TEORIJA GEOGRAFSKOG MOZAIKA

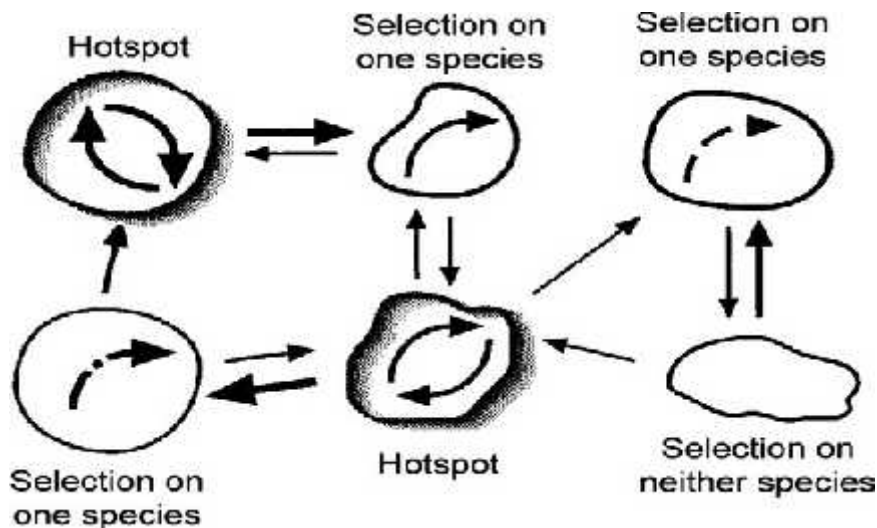
Teorija geografskog mozaika polazi od pretpostavke da će se dugoročno na dinamika koevolucije može javljati u većem geografskom području nego unutar mjesnih populacija (Thompson, 1994). Bazirana je na činjenici da se vrsta može prilagoditi i postati specijalizirana za druge vrste različito u zasebnim regijama. Moguće je da vrsta uključena u međuvrtnu interakciju u jednom zemljopisnom području, u drugim zemljopisnim arealima neće biti ni prisutna. Ovaj geografski mozaik o razvijanju međusobnih odnosa pruža sirovinu 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, može 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. Slične 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 širih 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 često evoluiraju stvarajući i koevolucijske takozvane "vruće točke" gdje je selekcija uzajamna, a u drugim područjima "hladne točke", 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 ulozu komenzala. Čak ako do

koevolucijske interakcije do e bilo gdje, doga at e se na razli ite na ine u razli itim ekosistemima. Ti mozaici geografske selekcije i koevolucijske vru e i hladne to ke se, zauzvrat, stalno mijenjaju kako se zbog mutacije gena, protoka gena⁵, slujnog genetskog drifta⁶ i dinamike metapopulacija⁷ u populacijama stalno pojavljuju i nestaju nove osobine. Rezultat je konstantno mijenjaju i geografski mozaik koevolucijskih interakcija, gdje teorija geografskog mozaika koevolucije daje oblik prou avanju na ina na koji spomenuti procesi zajedni ki oblikuju raznolikost i prilagodbe interakcija me u 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. Različiti kutovi 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 znače jači 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 često 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 preuveličana (Janzen 1980; Schemske 1983). Budući da koevolucija djeluje uglavnom na razini populacije, zbog recipročne koadaptacije populacije između vrste u snažnoj interakciji trebale bi imati zajedničke značajke.

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 učestalosti alela u genskoj zalihi koje su uvjetovane slučajnošću. U većim populacijama je manja vjerojatnost da će doći do genetskog drifta. Genetički drift se odvija kad se slučajno samo određeni članovi populacije razmnožavaju i prenose gene u iduću generaciju.

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 se evolucija jedne vrste bitno pogađena 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 oprašivanju orhideja.

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

Možda je darwinova orhideja, *Angraecum sesquipedale* jedna od najspecifičnije 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 predvidio da, ako je princip koevolucije istinit, taj kukac mora postojati.



Slika 4. Orhideja *Angraecum sesquipedale* i oprašivač *Xanthopan morgani praedicta*

Ni 21 godinu nakon toga otkriven je afrički ljljak, *Xanthopan morgani 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 oprašivačima. Današnji moderni uzgoj, posebice uporaba pesticida, može biti uzrok nestajanja mnogih vrsta kukaca, a time direktno i

nestanak orhideja. Primjerice vanilija, vrijedan član porodice orhideja i ekonomski i za naš užitak. Ptica koja oprašuje vaniliju kritično je ugrožena, što znači da se trenutno vanilija oprašuje ručno kako bi se zadovoljila rastuća potražnja diljem svijeta. Međutim, mnoge vrste orhideja nikada ne će dobiti sredstva za tako složene i skupe način oprašivanja i mnogo će pretrpjeti gubitkom samo jedne vrste kukca.

9.2. KOEVOLUCIJA KOD PTICA

Ptice su često važni sudionici u koevolucijskom procesu. Primjerice, predatorstvo ptica potiče mimetičke 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 umanjuje šansu da budu pojedeni budući da će 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 oponašatelj jako razmnoži, 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 na način da se ponovno razlikuju od oponašatelja. Ptice bi zapravo mogle biti uključene u cijeli koevolucijski kompleks, one koje mogu raspoznati model od oponašatelja, dobiti više hrane i utrošiti manje vremena i napora.

Pretpostavlja 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 šojke, nosi ime bora jer se pinjolima redovito hrani. Ta je ptica vrlo važna u regeneraciji i rastu bora budući da ima naviku skupljanja velikih zaliha sjemenki koje zatrpava pod zemlju za kasnije hranjenje, a mnoge od tih sjemenki izrastu u novu biljku. *Nucifraga columbiana* (Clarck's Nutcracker) čini istu stvar sa sjemenkama bora *Pinus albicaulis*. Također razvoj dugih i srpasto svinutih kljunova kod južnoameričkih kolibrija koji odgovaraju dugim i srpasto svinutim cvjetovima iz kojih izvlače nektar (i oprašuju biljku) još je jedan očit primjer koevolucije.

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

Mnoge ptice koje se hrane voćem, posebice u tropskim kišnim šumama, koevoluiraju s biljkama koje 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 mesnate 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 koje sjemenke raspršuju ptice razvile su plodove s ogromnim 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 pti je koevolucije su oni koji se odnose na parazite legla, kao što su kukavice i neki vorkaši i njihovi domaćini. Parazitiraju te vrste legu jaja koja izgledom oponašaju jaja domaćina te mlade s osobinama koje potječu od domaćina da ih hrani, oni sav posao prepuštaju zamjenskim roditeljima koji potom leže na jajima, hrane i podižu mladunčad koje najčešće nisu njihove vrste. U većini slučajeva, ovo parazitiranje tu gdje legla ima 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, smeđeglavi 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 prehranbenim navikama i oblicima kljuna kod različitih skupina ptica mogu se iščitati mnogi primjeri koevolucije kao odgovora na kompeticiju među pticama vrstama. Ovdje, kao i u drugim navedenim slučajevima, izravni dokaz za koevoluciju nedostaje. Nedostaje iz istog razloga iz kojeg postoji vrlo malo slučajeva običnih evolucija jedne populacije 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 krijesnica međusobno komuniciraju svjetlosnim signalima. Oba spola su prošla koevoluciju i kao pošiljatelji i kao primatelji signala. Svjetlosni signali služe pronalasku partnera. Mužjaci vrste *Photinus macdermotti* u letu odašilju ritmičke sljedove svjetlosti specifične za tu vrstu. Ženka čeka mužjaka na zemlji i s odgodom od jedne sekunde odgovara na svaki drugi njegov svjetlosni signal svojim signalom. Mužjak tu svjetlost prepoznaje kao specifičan odgovor, slijeće 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 predatora. Predator stvara selekcijski pritisak na plijen i tjera 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*) čija gusjenica živi na biljci iz porodice citrusa *Ruta chalepensis*. Gusjenica lastinog repa u početku izgleda kao ptičji izmet, što predstavlja prilagodbu za zaštitu od predatora, kasnije postaje zelena sa crnim i narančastim oznakama. Dodatno je štite žlijezde na donem dijelu glave koje u slučaju uznemiravanja ispuštaju neugodan miris po mošusu. Ruta lučični eteri 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 mravima pruža hranu i sklonište larvama u šupljim trnovima.



Slika 5. Šuplji trnovi akacije kao zaklon mravima

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 ine značajnu štetu reproduktivnim organima biljke na kojoj obitavaju, njihov utjecaj na fitness domaćina teško je predvidjeti i ne mora nužno biti negativan.

Koevolucija predatora i plijena objašnjena je primjerom vodenjaka vrste *Taricha granulosa* i običnom 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 među njima tjera vodenjaka da povećava količinu svog otrova do ekstremnih granica. On posjeduje tetrodotoxin, snažan neurotoksin za koji ne postoji protulijek. Veže se za kanale natrija u živčanim stanicama i tako onemogućava 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 lesueurii*). Otkriveno je da su populacije macaklina koje su u simpatrijskom odnosu sa spomenutim zmijama, razvile sposobnost da detektiraju i reagiraju na miris svog predatora (Downes i Shine 1998). Njihovi eksperimenti su pokazali da macaklini neće ulaziti u pukotine stijena ako na tom području osjete miris zmije. S druge strane, zmija je evoluirala na način da će duže ostati nepomična 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 način na druge vrste zmija kojima macaklini nisu plijen (Brodie *et al.* 2002; Brodie *et al.* 2005; Hanifin *et al.* 2008).

U mutualističkoj simbiozi, biljku juku (*Yucca whipplei*) oprašuju isključivo moljci vrste *Tegeticula maculata*. Moljci posjete 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, juca 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 uvijek 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 jer im 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%E2%80%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 nameću selekciju, kontinuirano međusobno preoblikuju i značajke 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 potičući i daljnju diversifikaciju života. A rezultat nije svijet koji djeluje kao samoodrživa jedinica, već divlji, energičan svijet konstantno koevoluirajućih mutualističkih i antagonističkih 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 sada.

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.